

雑草における農業生態型の分化

京都大学農学研究科
雑草学研究室

冨永 達

はじめに

雑草は、攪乱のある不安定な立地に適応したスペシャリストである。ここでいう攪乱とは、植物体の一部あるいは全部を破壊する外部からの力を指す(Grime 1977)。作物の栽培にともなう耕耘、施肥、播種・移植、除草、収穫などの一連の農作業は攪乱の典型である。

農耕地では多種多様な作物が栽培され、農耕地によって攪乱の様相が異なる。イネやコムギ、オオムギなどの普通作物が比較的大規模に栽培される水田や普通畑では、栽培にともなう攪乱はより周期的で、予測性が高く、また、その頻度は低い。水田や普通畑とは対照的に、比較的小規模な野菜畑では、空間的にも時間的にも多種多様な野菜が栽培され、耕耘、播種・移植、収穫が一年の間に幾度も繰り返される。栽培期間中には中耕除草も行われ、攪乱の頻度が高い。さらに、栽培される野菜の種類や品種は年によって異なるため、攪乱に周期性はなく、予測不可能である。

雑草は、農耕地におけるこれらの攪乱に適応し、固有の生活史特性を進化させてきた。他方、毎年同じ農作業が周期的に繰り返される水稻の栽培体系に適応してきた水田雑草の一部は、湿田の乾田化、田植えや稲刈りの早期化、手取り除草から除草剤の使用による雑草防除手段の変化などによって絶滅の危機にさらされている。これは、攪乱

のタイミングや様態が急速に変化したとき、新たな選択圧(栽培様式)に対して雑草が適応できないからである。

有性繁殖の結果生じた雑草の個体は、それぞれ異なった特性をもっている。雑草の種内変異が、特定の栽培様式によって顕在化したのが農業生態型である。本稿では、いくつかの草種で認められている農業生態型の特性を、種子の休眠性や発芽特性、日長反応性など適応度に深く関わる形質ごとに記述し、雑草の種内変異を理解する一助としたい。また、前述のように、栽培様式が急速に変化すれば、特定の栽培様式に適応した雑草が容易に絶滅に至ることから、農業生態型の特性を理解することは雑草防除のヒントを得ることに繋がる。

種

雑草の種内変異の具体例を解説する前に、基本となる「種」の概念について概説する。生物学的な「種」の概念は、「現実にあるいは潜在的にお互いに交配する自然集団のグループで、それらは生殖的に他のそのようなグループから隔離されている」単位である(Mayer 1942)。植物では、多様な繁殖様式や交配様式が存在し、ときにはアポミクシス(無融合生殖)もおこなう。また、雑種集団が形成され、生殖的隔離が存在しない場合も珍しくない。さらに、倍数性がふつうに認められる。これらから前述の生物学的な種

の概念をそのまま植物に適用するのが困難な場合もある。「種」は動的な存在で、すべての「種」が等価ではない。ともあれ、「種」は単なる個体の集合ではなく、適応的な形質を有する集団からなり、多様な遺伝的変異を内包している。種内変異のすべてが種分化に結びつくわけではないが、生殖的な隔離機構が発達すると種分化に結びつく場合がある。

種子休眠の解除と発芽特性にみられる種内変異

種子休眠をいつ解除し、どのタイミングで発芽するかは、雑草の個体にとってその適応度を最大化するうえで最初の重要な分岐点となる。種子休眠の解除と発芽特性にみられる種内変異に関して、国内の雑草でもっとも有名で明瞭な結果が示されているのは、麦作や野菜畑に生育する越年生雑草スズメノテッポウ(*Alopecurus aequalis* Sobol.)の畑地型と水田型の事例である(松村 1967)。両者はともに染色体数 $2n=14$ の二倍体で、相互に交雑可能である。松村(1967)が定義した畑地型は、その生育地における攪乱の様態から野菜畑をイメージした方が、農耕への適応を考えると、理解しやすいかもしれない。「はじめに」でも述べたように、水田と畑地では、攪乱の周期性や頻度が大きく異なり、とくに野菜畑では、水田と比較して攪乱の頻度が高く、周期性が低い。この攪乱の様態における差異に対応して両者の間で顕著に異なるのは、休眠解除

表-1 スズメノテッポウの畑地型と水田型の特性 (松村 (1967) を改変)

形 質	畑 地 型	水 田 型
生 育 地	畑・路傍	水田(乾田)
種 子 長 (mm)	2.32±0.026	2.99±0.166
100粒重 (mg)	18.4±0.35	42.5±6.63
日 長 反 応	長日性	中性
交 配 様 式	他殖的	自殖的
種子生産数(1穂)	約500	約270
種子休眠性	深い	浅い
休眠性の変異	大	小
休眠解消要因	不明	高温・低酸素分圧
発芽条件の幅	狭い	広い

の条件と発芽特性である。畑地型の種子休眠は深く、長期にわたって断続的に発芽する。さらに、発芽条件の幅が狭く、休眠覚醒の要因は明らかになっていない(表-1)。これらの特性は、攪乱を予測することができず、かつ攪乱が頻繁に生じる立地において、集団の維持に有利に働くと考えられる。他方、水田型の種子休眠は、夏季の高温・低酸素分圧で解消され、水田型は稲刈りのための落水後すみやかに発芽し、密な集団を形成する。また、畑地型と比較してより大きな種子をつける特性は、生育初期における他種との競争に有利に働くと考えられる。両者は交雑可能であるが、水田と畑地の中間的な立地は考えにくく、少数の例外を除いて、両者の中間型が永続的に存在することはなく、変異は不連続である。

スズメノテッポウの畑地型と水田型の生活史特性における差異は、予測性に乏しく不規則な攪乱が頻繁に生じるより不安定な生態的立地である畑地と長年にわたり周期的な耕種操作が繰り返されてきた水田にそれぞれ適応した遺伝子型が残されてきた結果である。しかし、夏季の高温・低酸素分圧で種子休眠が解消され、落水後すみやかに発芽する水田型は、その出穂が日長に反応しないことと合わせ、稲刈りのための落水時期が早まったことにより、早期に発芽、年内に出穂し、冬季の低温により不稔になり、結実に至らない。これは、特定の栽培体系に高度に適応した雑草が、栽培体系が短期間に変

化すると、その変化速度に対応できず、容易に死滅する事例で、雑草の生態的防除における重要な示唆を含んでいる。

日長反応性にみられる種内変異

出穂や開花における日長反応性は、種子形成に直接むすびつく生理的形質で、雑草の攪乱への適応を考えると、重要である。

夏生一年生雑草のメヒシバ(*Digitaria ciliaris* (Retz.) Koel) では、普通畑や水田畦畔に生育している短日型と路傍や園芸畑などの攪乱の周期性が低い生態的立地に多く認められる中性型が西南暖地において認められている(Kataoka *et al.* 1986)。普通畑や水田畦畔、路傍、園芸畑など異なる生態的立地に由来するメヒシバの種子を4月から9月にかけて1ヶ月ごとに同条件下で播種・育成したところ、普通畑や水田畦畔由来個体は、出穂に短日を要求し、4月播種個体では出穂後119日から123日を要した。他方、路傍や園芸畑などに由来する個体では播種期にかかわらず33日から55日に出穂し、前繁殖期間が短い中性型であった。さらに、短日型は中性型と比較して、種子サイズが大きく、競争力に優り、中性型は有性繁殖器官への資源配分が大きかった。メヒシバの中性型の前繁殖期間が短く、繁殖効率が高い特性は、攪乱が予測できず、攪乱の強度と頻度がともに高い路傍や園芸畑

に適応していると推察された。

タイヌビエ(*Echinochloa oryzicola* Vasing., 2n=36) やイヌビエ(*E. crus-galli* var. *crus-galli*, 2n=54) などのノビエは、水田に広く分布し、出穂するまでの外部形態が水稻ときわめて類似している。この水稻への擬態は、除草剤が普及するまでの長年にわたる苗代段階からの徹底したひえ抜きの結果、進化した形質である。このノビエの出穂に至るまでに要する日数には、北方産ほど短くなる緯度にもなう地理的クラインが認められる。さらに、そのクラインは、水稻のそれと平行であった(盛永・永松 1942)。ノビエの穂の外部形態は水稻の穂と明らかに異なるが、栽培農家は水稻の出穂前後には水稻の結実率が低下しないように水田に入らない。このため、この時期に出穂したノビエが水田に残される。水稻の穂が成熟し、栽培農家がひえ抜きのために再び水田に入る頃には、ノビエの種子は成熟し、栽培農家がノビエに少し触れるだけでも容易に脱粒する。ノビエの出穂期がその地域で栽培されている水稻の出穂期と同調しているのは、水稻と同じ時期に出穂するノビエが、結果として除草されずに残ってきたからである。

出穂や開花における緯度にもなうクラインは、多くの種で報告されているが、ノビエにおけるこのクラインは、環境勾配よりもむしろ手取り除草が直接選択圧として働き、外部形態だけでなく出穂という生理的な形質までも水稻に同調した事例である。除草手段が



図-1 ドクムギの有芒穎果（左）と無芒穎果（右）

手取り除草から除草剤の使用に移行した現在の水稲作では、タイヌビエはむしろまれな存在になり、ノビエのなかではイヌビエが優占する状況である。

種子選別がもたらした種内変異

徹底したひえ抜きは、タイヌビエの水稲への植物体における擬態をもたらした。視認や篩選による種子選別は作物種子（あるいは穎果）への雑草種子（あるいは穎果）の擬態をもたらす。

ドクムギ (*Lolium temulentum* L.) は、自殖性の一年生草本で、麦作の害草である。種子（穎果）を機械選別するなどいわゆる近代的な農業をおこなっている地域では、麦畑でドクムギを見ることはなくなったが、西アジアや北アフリカの麦畑では現在でも普通に見られる。ドクムギには、穎果に1.5 cm程度の芒がある有芒型と芒がない無芒型が存在する（図-1）。芒の有無は1遺伝子支配で、無芒が優性である。

エチオピア南西部では、易脱穀性のパンコムギやマカロニコムギの他に、難脱穀性で穎が外れにくいエンマーコムギが現在も栽培されている。この地域で購入したコムギには、ドクムギの有芒穎果と無芒穎果が様々な比率で混入していた。有芒穎果が占める割合は、エンマーコムギのサンプルでは平均75.2%であったのに対し、易脱穀性コムギでは3.6%であった。ドクムギの有芒穎果は難脱穀性で穎が外れにくいエンマーコムギの種子（穎果）に類

似し、無芒穎果は穎が容易に外れる易脱穀性コムギの種子に類似している。このため、エンマーコムギの種子に混入したドクムギの有芒穎果、そして、易脱穀性コムギの種子に混入した無芒穎果は視認による選別からそれぞれ逃れやすい (Tominaga and Fujimoto 2004)。エンマーコムギ・有芒穎果の随伴関係より易脱穀性コムギ・無芒穎果のそれがより厳密なのは、この地域では易脱穀性コムギは粒食されることが多く、種子がより厳密に選別されることによると考えられる。

エンマーコムギ・有芒穎果あるいは易脱穀性コムギ・無芒穎果の組合せにおいてドクムギの有芒あるいは無芒穎果の比率が100%にならないのは、この地域で、エンマーコムギが易脱穀性コムギ畑の周縁部で栽培されることによる。ここでは、エンマーコムギも易脱穀性コムギも散播され、一枚の畑の中での両者の境界線が不明瞭で、境界線付近ではエンマーコムギと易脱穀性コムギが混在し、ドクムギもまた、エンマーコムギに随伴する有芒型と易脱穀性コムギに随伴する無芒型が混在している。ドクムギは非脱粒性であるため、コムギの収穫時に境界線付近の個体がエンマーコムギあるいは易脱穀性コムギとともに収穫されるため、エンマーコムギにドクムギの無芒穎果が、易脱穀性コムギに有芒穎果が、一定の割合で混入していると考えられる。

目視や篩選による種子選別によってコムギの種子（穎果）に対するドクムギの種子（穎果）の擬態が進化し、人

間ドクムギの散布エージェントとして機能してきた。しかし、種籾が機械選別され、雑草種子などの夾雑物が除去され、さらに、除草剤が使用されるようになると麦類の種子や麦畑からドクムギは容易に除去され、現在では、近代的な農業が行われている地域でドクムギを見ることはない。この事例も前述したタイヌビエと同様、特定の農耕様式に高度に適応した雑草が、農耕様式の転換にともなう選択圧の質的な変化に対応できず、集団を維持できなくなった典型である。

除草剤抵抗性の進化

雑草の種内変異のうち、近年顕著になった例は除草剤抵抗性生物型の出現である。雑草の除草剤抵抗性生物型の出現は、もともと自然集団に極めて低い頻度で存在していた除草剤抵抗性個体が除草剤処理後も生残・繁殖し、その除草剤の連用によって集団中の抵抗性遺伝子の頻度が短期間に高くなる結果、顕在化することによる。

雑草の除草剤抵抗性機構は、作用点抵抗性と非作用点抵抗性に大別され、このうち、作用点抵抗性は除草剤の標的酵素の立体構造の変化による。この立体構造の変化は、一塩基置換によってもたらされる。例えば、水田で広く使用されているスルホニルウレア系除草剤 (SU 剤) に対する抵抗性は、この剤が標的とするアセト乳酸合成酵素 (ALS) を構成するアミノ酸変異により ALS の立体構造が変化

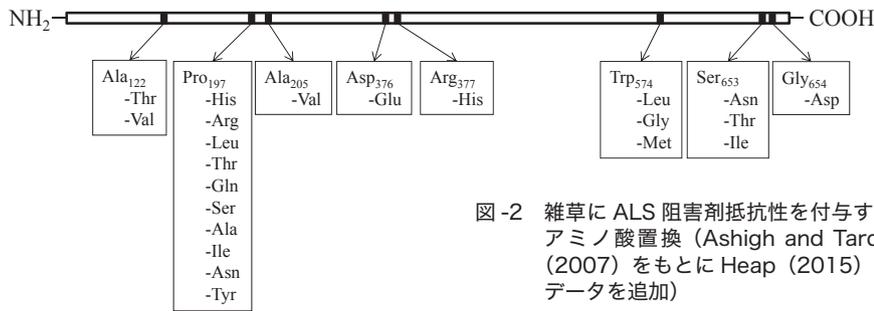


図-2 雑草にALS阻害剤抵抗性を付与するアミノ酸置換 (Ashigh and Tardif (2007) をもとに Heap (2015) のデータを追加)

したことによる。ALS阻害剤に抵抗性を付与するアミノ酸変異は、現在、ALSのAla122, Pro197, Ala205, Asp376, Arg377, Trp574, Ser653およびGly654部位において報告され (Heap 2015, 図-2), 国内の水田雑草では、アゼナ類 (*Lindernia* spp.) やコナギ (*Monochoria vaginalis* (Burm. f.) Kunth), イヌホタルイ (*Schoenoplectus juncooides* (Roxb.) Palla) などにおいて複数のアミノ酸変異の例が報告されている (Uchino and Watanabe 2002, Ohsako and Tominaga 2007, Uchimo *et al.* 2007 など)。変異部位や置換されたアミノ酸の種類が異なれば、また、草種が異なれば抵抗性の程度や交叉抵抗性の有無も異なる。一般に、Pro197, Asp376あるいはTrp574部位におけるアミノ酸変異はSU剤に対する抵抗性を付与し、このうちTrp574部位におけるアミノ酸変異が抵抗性の程度がもっとも高い。また、アミノ酸変異によるSU剤抵抗性では、1筆の水田あるいは麦畑において、アミノ酸変異の多型が認められ、アミノ酸変異の種類が異なれば抵抗性の程度が異なることや他殖する雑草では二重置換をもつ個体が出現する可能性が高いことから、多型の維持機構の解明が課題となっている。

前述のように、ある農耕様式に適応した雑草は、農耕様式が短期間に変化すると、新たな環境に適応できず、集団を維持していくことができない。除草剤抵抗性は、自然突然変異によ

ているので除草剤抵抗性雑草の出現自体を回避することはできないが、除草方法や除草剤の種類を考慮することによって除草剤抵抗性の進化速度を抑制することが可能である。

まとめ

重要害草や新たに侵入した外来雑草への対応あるいは選択性除草剤の使用場面など雑草防除においてその対象となる単位は特定の種の集団である。無性繁殖 (栄養繁殖とアポミクシス) する雑草も含め、雑草の集団は遺伝的に異なる複数の個体から成り、種内変異の存在を考慮することが合理的な耕種的および化学的雑草防除計画の策定に繋がる。本稿で概説したいくつかの農業生態型は、例えば、発芽特性、日長反応性、除草剤抵抗性など特定の形質に関して共通の表現型をもつ個体の集合であるが、他の形質に関しては必ずしも均一ではない。しかし、それぞれの農業生態型を構成する個体もつ共通の特性をターゲットとする対策をとることは、極めて有効な防除手段となる。雑草の諸特性を解明しようとするとき、種レベルの研究とともに、種内変異の存在を考慮した実験設計が必要で、これらに関する知見の集積が求められている。

引用文献

Ashigh, J. and F. J. Tardif 2007. An Ala205Val substitution in acetohydroxyacid synthase of eastern back nightshade (*Solanum ptychanthum*)

reduces sensitivity to herbicides and feedback inhibition. *Weed Sci.* 55, 558-565.

Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Amer. Natur.* 111, 1169-1194.

Heap, I. 2015. The International Survey of Herbicide Resistant Weeds. <http://weedsociology.org/> (2015年6月22日アクセス確認) .

Kataoka, M. *et al.* 1986. Differential heading behavior of some *Digitaria adscendens* Henr. populations. *Weed Res., Japan* 31, 36-40.

松村正幸 1967. 雑草スズメノテッポウの種生生態学的研究. 岐阜大農報 25, 129-208.

Mayer, E. 1942. Systematics and the Origin of Species. Columbia Univ. Press, New York. pp.102-122.

盛永俊太郎・永松土巳 1942. 水田野生稗の種生生態学的研究. 育種研究 1, 116-122.

Ohsako, T. and T. Tominaga 2007. Nucleotide substitutions in the acetolactate synthase genes of sulfonylurea-resistant biotypes of *Monochoria vaginalis* (Pontederiaceae). *Genes Genet. Syst.* 82, 207-215.

Tominaga, T. and T. Fujimoto 2004. The awn of darnel (*Lolium temulentum* L.) as an anthropogenic dispersal organ. - a case study in Malo, southwestern Ethiopia -. *Weed Biol. and Manag.* 4, 218-221.

Uchino, A. and H. Watanabe 2002. Mutations in the acetolactate synthase genes of sulfonylurea-resistant biotypes of *Lindernia* spp. *Weed Biol. and Manag.* 2, 104-109.

Uchino, A. *et al.* 2007. Molecular basis of diverse responses to acetolactate synthase-inhibiting herbicides in sulfonylurea-resistant biotypes of *Schoenoplectus juncooides*. *Weed Biol. and Manag.* 7, 89-96.