

芝地におけるスズメノカタビラの生存戦略

宇都宮大学雑草と里山の科学教育研究センター 岡崎麻衣子・小笠原勝

はじめに

現在、わが国には約 2,300 コースのゴルフ場があり、年間約 8,700 万人が利用している。かつては高嶺の花であったゴルフは今や一般市民も気軽に楽しむことのできる国民的なスポーツになってきた。種々の理由はあるが、芝地管理技術、特に雑草防除の低コスト化によるグリーンフィーの低下が利用者増加につながったと考えられる。ゴルフは 2020 年開催の東京オリンピックで正式種目に採用され、ラグビーワールドカップも 2019 年に日本で開催の予定である。また、2011 年の東日本大震災以降、芝地の土壌保全機能が堤防や造成地などの傾斜地（のり面）において再評価され、芝地は各地の復興事業や地域再生事業において積極的に取り上げられるようになってきた。このように、芝地に対する社会的なニーズはスポーツだけでなく、国土保全の観点から今後、益々、増加すると予測される。

一方、永年生イネ科草本（芝草）の単一植生である芝地は放置すれば瞬く間に原野に帰する植生学的な脆弱性を含んでいる。芝地における維持管理の中心的な作業は刈取りであり、特に数 mm の高さでほぼ毎日のように、刈込みが行われているゴルフ場のグリーンは牧草地や堤防などとは比べようもないほど、刈取りストレスの加わる場所といえる。このように生育に極めて不適な環境下においても、旺盛な生育を示す雑草がある。それがスズメノカタビラ (*Poa annua* L.) である。

本稿では、芝地の重要雑草であるスズメノカタビラを取り上げて、なぜ、極度の刈取りストレスが加わる芝地に高い適応性を示すのか、その適応戦略について述べる。

分類

適応戦略を述べる前に、スズメノカタビラの分類について概説する。スズメノカタビラ（英名：annual blue-grass）はナガハグサ（英名：Kentucky blue-grass）(*Poa pratensis* L.) と同じく、イチゴツナギ属に含まれるイネ科の草本である。イチゴツナギという語には、子供がざらついた穂軸にヘビイチゴの球形の果実を串刺しして（苺繫）遊んだことに由来するという説がある。種小名のスズメノカタビラのスズメ（雀）は小さい、カタビラは一重の衣（帷子）という意味で、帷子は薄く透けて見える内穎と護穎の形態に由来するといわれている。イネ科植物はカヤツリグサ科植物と同様に、花序（穂）が出るまで見分け難いが、葉身の先端が船の舳先状に窪んでいるかどうかで、イチゴツナギ属植物と他のイネ科植物を容易に区別することができる。

スズメノカタビラには、一年型の *P. annua* var. *annua* と多年型の *P. annua* var. *reptans* の二つ変種があることが報告されている（伊藤ら 2002）が、芝地では一年型は極めて稀であり、殆どは節から発根する多年型のスズメノカタビラと考えられている。多年型の *P. annua* var. *reptans* には、生活型や生育地の点から、少なくとも八つの生物型が含まれていることが報告されており（Vargas and Turgeon 2004）、スズメノカタビラも他の雑草と同様に、種内に多くの変異を含む雑草である。本稿では、多年型のスズメノカタビラ (*P. annua* var. *reptans*) の生態について述べることとする。

グリーン上のスズメノカタビラの生態

(1) スズメノカタビラの種子生産

スズメノカタビラは水田裏作、畑地、路傍などで、ごく普通に観察される雑草であるが、極度の低刈が高頻度で行われるゴルフ場のグリーンでも旺盛な生育を示し、開花・結実する。例えば、グリーンの刈高を5mmとすると、グリーン内のスズメノカタビラの草高は5mmに制限されることを意味する。水田裏作に生育するスズメノカタビラの草高を30cmとすると、グリーン内の個体は水田裏作の個体に較べて、草高が1/60まで小型化するにもかかわらず、成長に必要な同化産物が光合成によって生産されていることは、実に驚くべきことである。

スズメノカタビラの生存戦略の解明の手始めとして、ゴルフ場のグリーン由来と、少なくとも直近の過去5年間において、全く刈取りが行われていなかった果樹園由来のスズメノカタビラを用いて同化産物の種子生産への分配様式を調べてみた(岡崎ら2012)。この実験では、光合成量(同化産物量)を茎葉新鮮重、種子生産性を種子数/個体と千粒重に置き換えて、同化産物の分配様式を評価した。その結果、出穂初期の段階ではグリーン由来および果樹園由来間で、種子への同化産物投資量に差は無かったが、出穂からしばらく時間が経過すると(90日後)、グリーン由来のスズメノカタビラは果樹園由来と比較して、小さなパイオマス(茎葉)で、小型の種子を多数生産したことから、限られた同化産物を種子生産に効率よく投資していると考えられる。

(2) 自家受粉と他家受粉

植物の受粉様式は自家受粉(self pollination)と他家受粉(cross pollination)に大別され、一般に前者では、自己の遺伝情報が高い確率で保存されるものの、後者では、自己の遺伝率は低下することが知られている。植物がいずれの受粉様式をとるのか、あるいは両方の受粉様式を取る場合、その比率が不良環境における植物の生存戦略と密接に関連する。

大木・小笠原(2010)の研究によれば、スズメノカタビラの約85%の小穂は一つの雌性小花と複数の両性小花からなり、雌性小花は小穂の頂端に着生することが明らかにされている。また、開穎の順番が小花の種類と着生位置で決まっており、最初に頂生小花である雌性小花が、次いで最も下位に位置する第1両性小花が、続いて下から2番目の位置に着生する第2両性小花が開穎する。さらに開穎のおおよその時刻が決まっており、雌性小花では開穎は深夜に始まり約44時間続くのに対して、両性小花では約8時間程度であることが報告されている。これらの知見は、スズメノカタビラでは開花・受粉がランダムに行われているのではなく、遺伝的多様性を獲得するために、雌性小花における他家受粉を両性小花における自家受粉よりも優先するように制御されていることを示している。

一方、スズメノカタビラでは、一つの小穂内あるいは花序内で雌雄、すなわち柱頭と花粉の成熟速度が異なることが知られており、この現象は「雌雄異熟」と呼ばれている。上述の小花別の開穎の順番と併せて、花粉放出の時期と柱頭での受精時期をずらすことで、自家受粉と他家受粉を制御していると考えられている。イネ科植物には、雌雄異熟を示す種が多く、そのほとんどがスズメノカタビラと同様に雌性先熟タイプである。シバ(*Zoysia japonica* Steud.)もその一例であり、柱頭と花粉の成熟時期が完全に離れており、自家受粉の行われる確率は極めて低いことが報告されている(田中1974)。

(3) 受粉プロセス

上述したように、スズメノカタビラでは、開穎から閉穎までの一連の受粉プロセスがみごとに制御されている。ここでは、少し詳しくのその受粉プロセスについて説明する。

図-1に、スズメノカタビラ小穂の開葯の様子を示した。小穂内の小花は、便宜上、着生位置により下位から順に第1、第2、第3、第n小花と呼ばれる。図-1に示した小穂は一つの雌性小花と二つの両性小花からなり、頂生する第3小花は

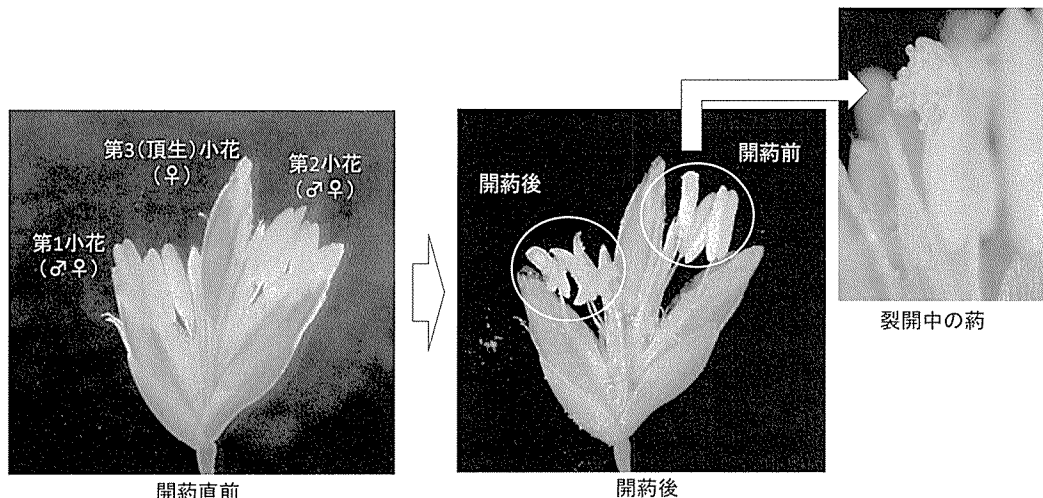


図-1 スズメノカタビラの開葯房

雌性小花で、既に開花が終了し閉穎している。一方、第1および第2両性小花は開穎直後で、まだ葯が完全に裂開していない状態である。

1小花当たりの葯の本数は3で、開穎時には花糸と呼ばれる葯と小花の基部をつなぐ細い柄が急速に伸長し、葯が小花の外に押出される。中央の写真が開葯時の様子である。

上述したように、スズメノカタビラでは頂生する雌性小花が先に開花し、その後、下位の両性小花から順次、開花を進行させる。図-1の中央の写真にその様子を載せた。この段階では、開葯は第1小花で進行中であり、第2小花では始まっていない状況にある。裂開前の葯は長さ約1.3mmの細長い筒状を呈しており、右端の写真に示した

ように、葯の上部から徐々に裂開が進み、花粉粒を放出させる。花粉放出後に、葯はボート型になり閉穎時に穎外へ排出される。ちなみにグリーンにおけるスズメノカタビラの雑草害として、ボールの滑らかな転がりの低下に加えて、グリーンが「白く見える」という景観上の問題も挙げられる。この「白く見える」というのは花粉によるものである。

葯から放出された直後の花粉は花粉自身の粘性により互いに団子状に凝集しているが、外気に触れて乾燥が進むと、少しの衝撃で簡単に離散する。イネ科植物の花粉は一つの花粉口を有する球～長球形を呈しており、発芽能力は放出から24時間以内に失活するとされている。

図-2に小花から取り出したスズメノカタビラ

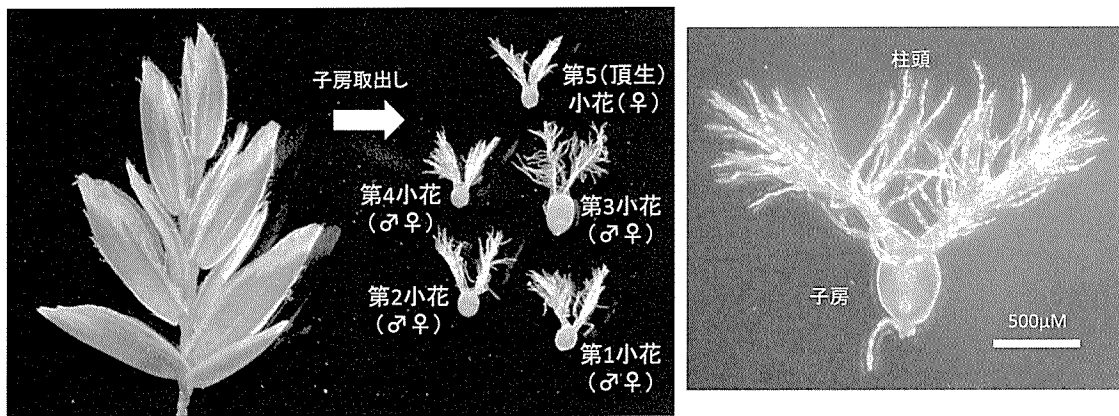


図-2 スズメノカタビラの子房

の子房と柱頭を示した。2本の羽のように広がる部分が柱頭で、柱頭基部の球状の部分が子房である。柱頭の長さは最大で約1.5mmで、花粉を捕獲しやすいように細かく羽状に分枝した構造になっている。左の写真に、同一の小穂内に形成された子房を示した。この小穂は5小花からなり、頂生雌性小花、第1両性小花、第2両性小花、第3両性小花、第4両性小花の順で受粉しているはずであるが、子房のサイズは必ずしも受粉の順番と対応しておらず、このことは小穂内に成熟度の異なる種子が存在していることを示している。子房のサイズや成熟度の不斉性は種子の休眠や発芽深度などを通して発生活消長にも深く関わっており、さらなる解明が待たれるところである。

(4) 種子の早熟性

高い頻度で刈取りが行われるグリーンでは、種子が成熟する前に花序が刈り取られてしまい、常に未成熟の種子が供給されていることを示している。また、供給される種子が未成熟種子であるにもかかわらず、発生量はむしろ増加する場合が多い。このことは、スズメノカタビラが極めて早熟であることを示している。種子生産性は環境適応戦略を考える上で極めて重要な要素である。そこで筆者らは、生育ステージの異なるスズメノカタビラ花序を培養し、種子の早熟性を調べてみた(岡崎ら 2011)。

試験には、図-3に示すように、穂ばらみ期(花序が外部に抽出する前の段階)、出穂初期(花序が外部に抽出し始めた段階)、開花期(花序が完

全に外部に抽出し、開穎している段階)および登熟期(閉穎し、花序頂端の小穂が茶褐色に変化した段階)の四つの段階の花序を供した。種子を付けた状態で各花序を一定の条件下で培養後、発芽の確認された花序数を計測した。1花序から1本以上の発芽個体を確認された花序を発芽花序として測定した。その結果、発芽率(%) (100花序当たりの発芽花序数)は穂ばらみ期、出穂初期、開花期および登熟期で、それぞれ2%、3%、90%、および100%であり、スズメノカタビラ種子は完全に熟しきらない開花初期においても高い発芽率を示し、早熟性であることが明らかになった。種子が早熟性であることは、頻繁な刈取り環境下においても、発芽可能な種子を供給するだけでなく、世代交代のスピードを速めることにもつながり、グリーンにおけるスズメノカタビラの主たる適応戦略と考えられる。

(5) 栄養繁殖

これまでスズメノカタビラは種子でのみ繁殖するものと考えられてきた。しかし、刈取りによって植物体の断片化が頻繁に起これば、幼芽と幼根原基を内包した節を含む多量の植物体断片が供給されるようになり、それらが発生源になる可能性もある。そこで、筆者らは刈取りによって断片化された花序節を取り上げて、花序節からの個体発生を調べることにした。試験には、ゴルフ場のグリーン由来のスズメノカタビラを供した(岡崎・小笠原 2014)。個体の最上位に位置する葉を止め葉と呼び、止め葉の着生する節を第1節、その

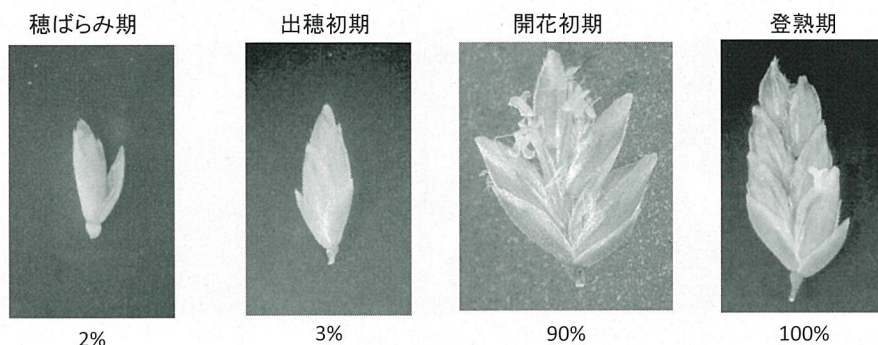


図-3 供試したスズメノカタビラの生育段階と発芽が確認された花序の割合 (%)

下位に位置する節を第2節、さらにその下位に位置する節を第3節とし、それぞれの節を含む約1cmの節断片を湿潤条件下で培養した。その結果、第2節および第3節の断片節から、それぞれ30%および95%の割合で植物体が再生した。

図-4に第3節の断片節から発生した再生個体を示した。断片節(長さ1cm)と種子の成長速度をガラス室内のポット試験で比較したところ、断片節から再生した栄養繁殖個体は種子に較べて、5日程度早く開花・結実した(図-5)。

イネ科植物は葉、冠根および側芽(分けつ)を内包するファイトマーと呼ばれる単位構造の積み重ねによって構成されている。節はファイトマーの接続部分で、分けつや葉原基を病虫害や物理的損傷から保護するために硬い組織で覆われており、そのため節部分は膨らんで見える。花序節の

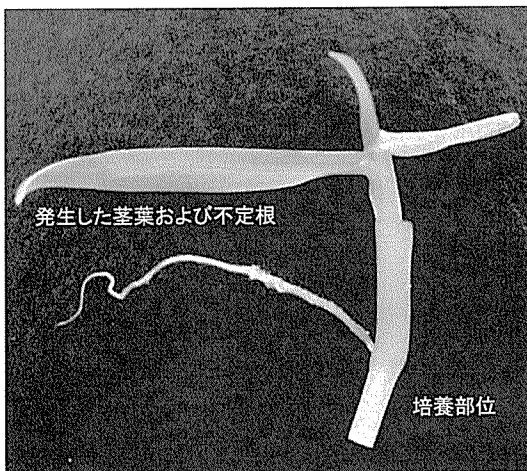


図-4 第3節から発生したスズメノカタビラ個体

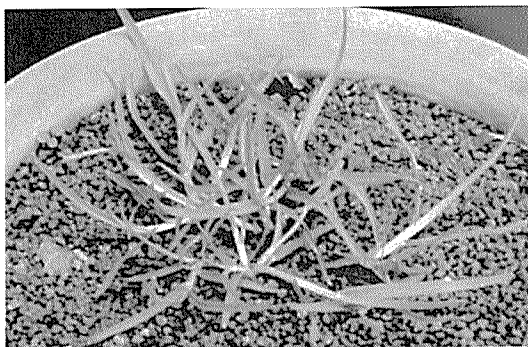


図-5 栽培45日後の節からの発生個体

断片から再生したスズメノカタビラ個体は節内の分けつ芽が植物の切断という刺激(頂芽優勢の打破と捉えることもできる)を受けて、急速に伸長したものと考えられる。

(6) 断片節由来個体の環境ストレス耐性

断片節から再生した個体(以下、再生個体)の環境ストレス耐性を種子発生の実生と比較した。断片節および種子を1週間、湿潤条件下で培養し、得られた再生個体と実生に対して乾燥、高温および凍結ストレスを与えた後、再び湿潤条件下で培養し生存率を評価した。その結果、再生個体は乾燥、高温に対して実生よりも高い耐性を示した。スズメノカタビラの発生時期は秋から春とされているにも関わらず、夏期に生育する個体が問題となっている。本来、スズメノカタビラは冷涼な気候を好み、夏期高温時に衰退するはずであるが、これは刈込みの行われていない路傍や果樹園でのことである。頻繁な刈取りが行われる芝地では、種子由来の実生よりも乾燥と暑さに強い切断節片が大量に供給され、それらが夏期の発生源あるいは越夏個体になっている可能性が考えられる。

実際場面における再生個体の供給量は種子に較べるとかなり少ないと考えられるが、刈取りだけでなく、コアリング、スライシング、バーチカルカットといった芝地特有の更新作業も植物体の断片化を促進している可能性がある。この他にも、グリーンでは灌水、施肥、病虫害防除が集約的に行われており、このことが断片節からの再生を容易にしているのではないかと考えられる。なぜ、スズメノカタビラが芝地に高い適応性を示すのであろうか? それは、本稿でこれまで述べてきた種子生産性、受粉の様式、節からの再生などスズメノカタビラの生態的特性はもちろんのこと、人為的な要素についても考える必要があるのかも知れない。まさに、「雑草は人との関わりで生きている植物である」とは、当を得た表現といえる。

今後の課題

雑草はさまざまな方法で不良環境に対して高い適応性を獲得している。上述した内容は、スズメ

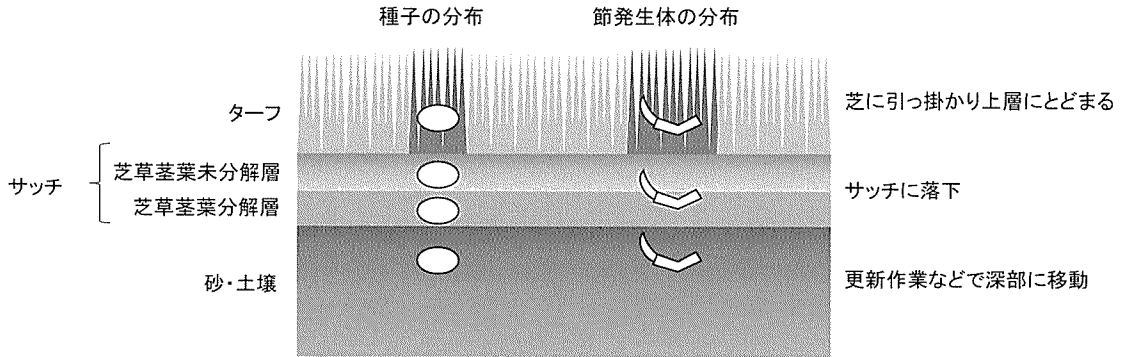


図-6 除草剤処理層とスズメノカタビラ種子および節発生体の分布

ノカタビラの生存戦略のほんの一部であり、まだまだ数多くの不明な点は残されている。その一つがスズメノカタビラの芝地における発芽位置である。

雑草種子の発芽位置は土壌処理剤の効果発現と密接に関係している。土壌処理剤は土壌の表層に処理層を形成することで雑草の出芽を抑えるものであるが、農耕地と異なり土壌表面が露出していない芝地には除草剤処理層という概念は当てはまらないかも知れない。親植物から落下した雑草種子の一部（あるいは大半かも知れない）は土壌に到達する前に芝草茎葉やサッチ内で発芽するに違いない。芝地を立体的に観てみると（図-6）、下から上に向かって、床土（土壌）、芝草茎葉分解層、芝草茎葉未分解層、芝草茎葉部からなり、しかもそれぞれが連続的であり、境界面が不明である。芝地雑草は芝地のどこで発芽しているのだろうか？ 極めて難しい課題であるが、今後の研究の進展を期待したい。

重要な課題に、芝地におけるスズメノカタビラの発消長が挙げられる。これまで、スズメノカタビラの大きな発生ピークは秋と春の年2回と考えられてきたが、最近では、越夏個体もごく普通に観察され、周年に亘って発生していると考えられている。越夏や発消長は前述した断片節からの再生とともに、土壌処理剤の散布の最適化に密接に関係しており、それらの実態解明が望まれる。

以上のように、本稿では、芝地雑草のスズメノ

カタビラを取り上げて雑草の生存戦略について概説してみた。スズメノカタビラを単に芝地雑草として捉えるのではなく、地球上で最も強い刈込みストレスの加わる場所に生育する雑草と捉えるならば、環境適応性を調べるための最良の研究材料となる。雑草には、数多くの不明な点が残されている。生存戦略や環境適応性の解明を通して、雑草防除といった実用的な場面だけでなく、生物学や生態学といった基礎分野の発展に寄与する新たな知見が得られることを期待したい。

引用文献

- 伊藤操子・山口祐子・梅本信也 2002. 日本のゴルフ場におけるツルスズメノカタビラの侵入実態. 雑草研究 47(2), 82-88.
- 岡崎麻衣子・阿部拓也・小笠原勝 2011. スズメノカタビラ (*Poa annua* L.) の繁殖様式に関する研究—未熟な花序と止葉節からの個体発生—. 芝草研究 40(1), 26-29.
- 岡崎麻衣子・阿部拓也・小笠原勝 2012. パッティンググリーンと果樹園由来のスズメノカタビラの種子生産に対するエネルギー投資. 芝草研究 40(2), 145-147.
- 岡崎麻衣子・小笠原勝 2014. 花序節を含む植物体断片から発生したスズメノカタビラ個体の高温、乾燥および凍結に対する感受性. 芝草研究 42(2), 126-129.
- 大木歩美・小笠原勝 2010. スズメノカタビラ (*Poa annua* L.) の開花特性. 芝草研究 38(2), 145-150.
- 田中肇 1974. イネ科野生種の受粉(1). 植物研究雑誌 49, 39-314.
- Vargas, J.M., Jr. and A.T. Turgeon. 2004. POA ANNUA. John Wiley & Sons, Inc., Canada. 4-7pp.