

スギナの繁殖器官の環境応答から考える増殖特性

農研機構 中央農業研究センター
企画部

中谷 敬子



スギナの蔓延

方、胞子は発芽後に前葉体、造卵器形成を経て、有性生殖を行うことから、遺伝的変異形質の獲得にも貢献する (Duckett 1979; Hauke 1966)。したがって、防除対策を考えるうえで、胞子からの発芽、定着条件を明らかにすることは極めて重要であると考えられた。その一環として、胞子発芽、前葉体の形成に及ぼす温度条件、培地の酸性度、酸素要求性および土壤水分等の環境条件の影響等について検討した。胞子の発芽自体は、酸素要求性は低く水中条件下でも可能であるほか、温度条件、土壤（淡色黒ボク土）の土壤酸性度、土壤水分条件においてもかなりの広範囲な条件で可能であるの

はじめに

スギナは世界的に広く分布し、国内においても古くから農耕地、非農耕地を問わず、広く発生が認められ、防除管理の対象とされてきたトクサ科の多年生雑草である。日本国内では1980年代以降、耕地管理の省力化や不耕起栽培の普及にともない、農耕地での発生がクローズアップされるようになったものの、1951年の笠原の報告以降、全国規模での農耕地における発生や雑草害の実態に関する報告はほとんどなかったため、1983年に全国の農業改良普及所を対象にアンケート調査を行った。その結果、国内の全地域の作物畑、野菜畑、樹園地でスギナの発生が認められ、特に全国の80%以上の調査普及所が管轄する普通作物畑地で発生が問題となっていることが明らかになった。また、主な防除手段は「手取り除草」(回答率約70%)で、効率的な防除手法が確立されておらず、ス

ギナ専用の除草剤開発を望む回答が約65%にもものぼった。一方、脅威とまで思われた増殖力の根源である繁殖器官(図-1)の特性については不明な点が多いままの状態であった。以上のような背景から、スギナの効率的な防除・管理技術の開発を目標として、1990年代から2010年代にかけて繁殖器官の環境応答を中心とした増殖特性の解明に取り組むこととなった。本稿ではその概要を紹介したい。

1. 繁殖器官からの定着・増殖と環境応答

(1) 胞子からの発芽定着

通常ツクシの頭として知られる胞子のう1個に納められているスギナの胞子数は10万以上という報告もあり、多量の胞子はいったん空中に放出されると、4本の弾糸の乾湿運動により空中を遠距離飛翔して、移動拡散する (Cody and Wagner 1981)。一

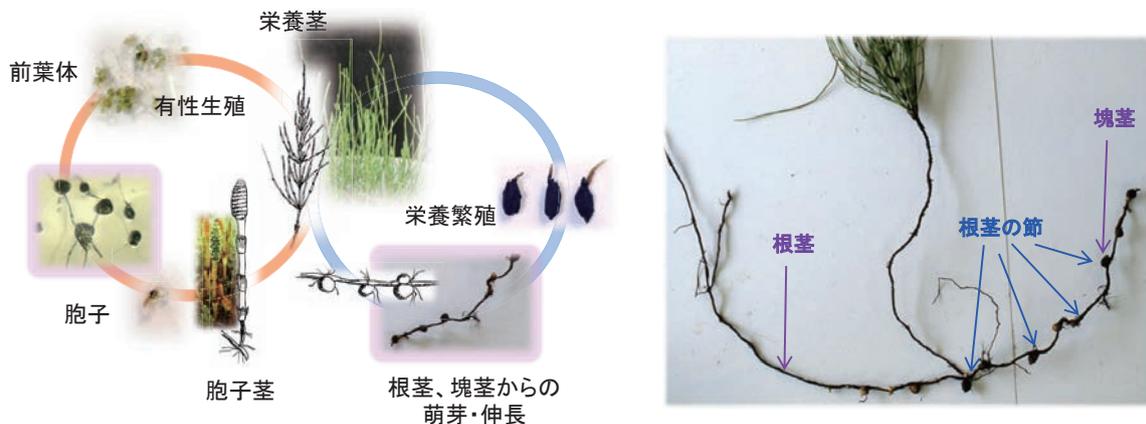


図-1 スギナの生活環と繁殖器官

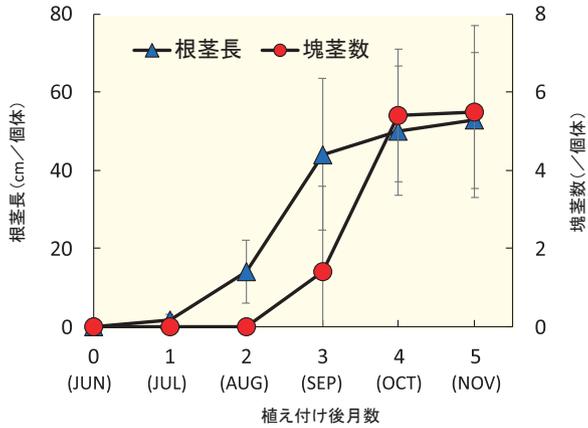


図-2 スギナの生育にともなう根茎長および塊茎数の推移 (中谷ら 1996a) 塊茎埋土試験結果

に対し、発芽後の分裂伸長、前葉体形成については土壤酸性度 pH5.3 ~ 7.2, 土壤水分 pF2.0 以下 (淡色黒ボク土含水比 87% 以上) 等, より限定された条件が一定期間継続される必要があることが明らかとなった (中谷ら 1996b)。畑圃場等においては耕起等による土壤環境攪乱が頻繁に起こるためこのような条件は維持されにくく、前葉体形成は困難であることから、胞子からの増殖・定着の可能性は低いと考えられる。

(2) 地下部栄養繁殖器官からの増殖

塊茎、根茎はともに休眠性が無く、年間を通して栄養茎や根茎を萌芽、伸長させる機能を有する。成長にともなう各器官の現存量の変化を戸外におけるスギナ塊茎の埋土試験により調査した結果、栄養茎の発生と同時に根茎の伸長が開始され、新根茎伸長開始後 2 ヶ月にはその節に新塊茎

の形成が開始された (図-2) (中谷ら 1996a)。栄養茎発生開始 (塊茎植え付け直後) から 1 ヶ月間は栄養茎の乾物重の増加量が多く、「乾物分配率」 (= 対象器官乾物増加量 / 全乾物増加量) も 75% と高くなったが、塊茎の形成が開始された植え付け 2 ヶ月以降は根茎の乾物重が急増し、植え付け 3 ヶ月後には塊茎の乾物重が急増して栄養茎と地下部栄養繁殖器官の乾物分配率は逆転し、4 ヶ月では前者が 21% に対し後者は 78% に達することが明らかになった (図-3) (中谷ら 1996a)。一方、乾物生産の基本となる光合成速度を測定した結果、植え付け後 3 ヶ月程度までは生育時期による変動は少なく、最大光合成速度は $26 \sim 30 \text{mgCO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ となった (図-4) (中谷ら 1996a)。この値はシダ植物としては比較的強光条件に適応した光合成特性を持っていることを示すが、他の作物や陽葉型の一般的な雑草

種と比較して高い値ではなく、光—光合成反応曲線も陰葉型であることが認められた。以上の結果から、スギナの強大な増殖力の主要因は光合成能力ではなく、光合成産物の高い分配効率による地下部栄養繁殖器官の形成力であることが確認された。

次に、各地下部栄養繁殖器官形成に及ぼす各種環境の影響について調査した。土壤温度の影響については、新塊茎の形成数は発生源の器官による差異は認められず、 25°C 以上では発生源の器官によらず形成量が減少したのに対し、 25°C 以下の温度域における新根茎の伸長速度は塊茎の頂端からの方が根茎の節からの場合よりも速いことが明らかとなった (図-5) (中谷ら 1996a)。また、不良土壤環境ストレスに対する耐性について比較検討した結果、低温ストレスに対する耐性については両器官に差は認められなかったのに対し、高温ストレスに対する耐性は両器官で異なり、根茎は塊茎と比較して強い耐性を持つことが認められた (図-6)。乾燥ストレスに対する耐性については、各器官の水分損失率と死滅の関係で比較した結果、塊茎では水分損失 25% で死滅したのに対し、根茎では水分損失 64% 以上で死滅し、やはり根茎の方が強い耐性を持つことが認められた (図-6) (中谷・野口 1996)。さらに、湛水条件の影響についても調査した結果、萌芽前の湛水条

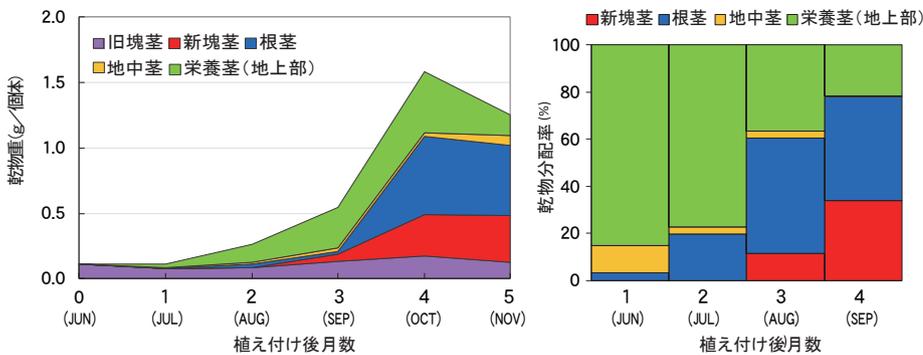


図-3 スギナの生育にともなう器官別乾物重および器官別乾物分配率の推移 (中谷ら 1996a)

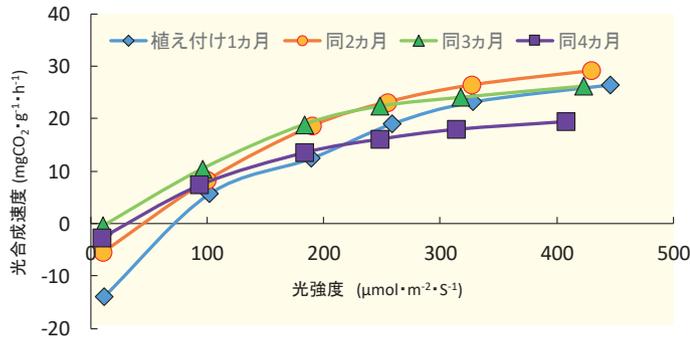


図-4 スギナにおける生育時期別の光-光合成曲線 (中谷ら 1996a)

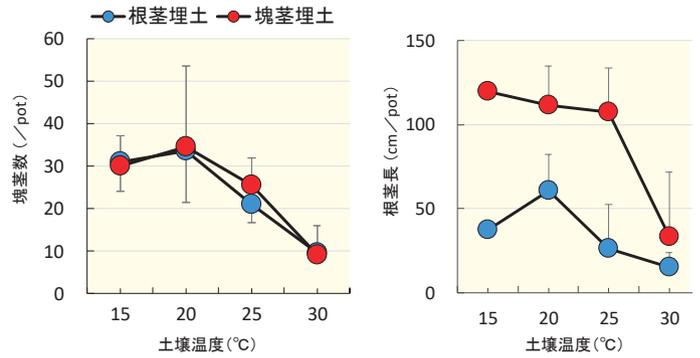


図-5 栄養繁殖器官の成長に及ぼす土壌温度の影響 (中谷ら 1996a)

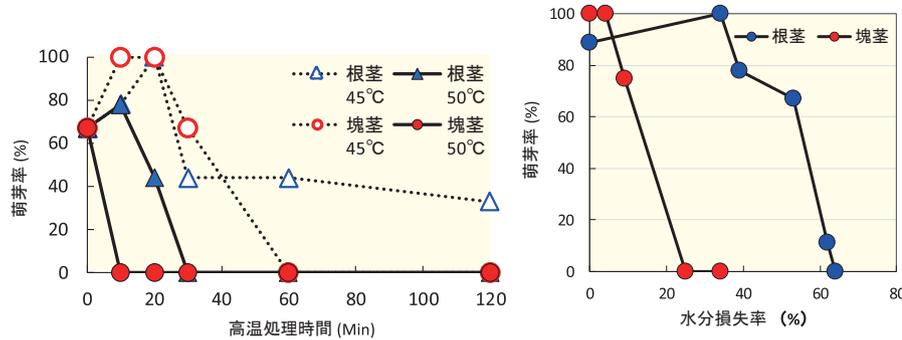


図-6 高温土壌温度条件および乾燥処理による器官の水分損失が栄養繁殖器官の萌芽率におよぼす影響 (中谷・野口 1996)

2. 畦畔植生群落をモデルとした繁殖特性と環境応答

次に、具体的な管理場面における本種の増殖性の環境応答について、水田畦畔における刈り取りという人為的環境攪乱に対する適応性として検討した。まず、1997年に多年生雑草、スギナ、チガヤ、ヨモギ、ミヤコグサの4種を組み合わせる植栽した試験用畦畔を作成し、植栽1年後から年間の刈り取り回数を異にした刈り取り処理を3年間継続するモデル実験を行い、群落構造の変化を地下部も含めて調査した。高頻度の刈り取りにより被度が増加するヨモギや、被度が刈り取り頻度の影響を受けないチガヤに対し、スギナは群落構成にかかわらず高頻度の刈り取りにより被度、地下部形成量ともに減少した(図-7)(中谷・藤井 2007)。さらに、群落構造に及ぼす刈り取りの影響を地上部器官切除とそれ

件では両器官からの萌芽が抑制されるとともに、萌芽後の湛水も栄養茎が水面下になるような条件では、栄養茎伸長、根茎伸長、塊茎形成ともに抑制された。しかし、これらの湛水条件では両繁殖器官の生存状態は維持されたのみならず、萌芽後の栄養茎の一部が水面上に出るような湛水条件では根茎伸長の促進効果が認められるなど、両器官ともに高い湛水耐性を持つことが明らかとなった(中谷・野口 1996)。以上の環境応答の結果をまとめると、自らの伸長

による土中の分布域拡大能を持つ根茎は高温や乾燥などの不良環境に対する耐性が高いものの、新たに根茎を萌芽させる能力は低いのに対し、その節に形成される塊茎は、これらの不良環境に対する耐性は低いものの、根茎から分離されると根茎よりも素早く、新たに根茎を萌芽・伸長させる機能を持ち、繁殖戦略における両器官の機能の分担、補完関係が明らかになった。

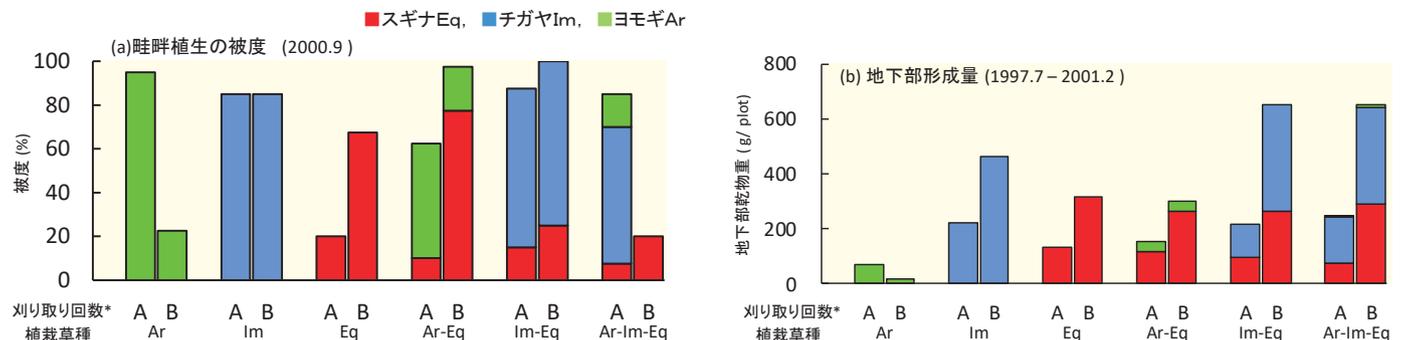


図-7 畦畔植生の被度と地下部形成に及ぼす刈り取りの影響 (中谷・藤井 2007)

調査期: 刈り取り処理3年目

*年間刈り取り回数; A: 4回、B: 2回

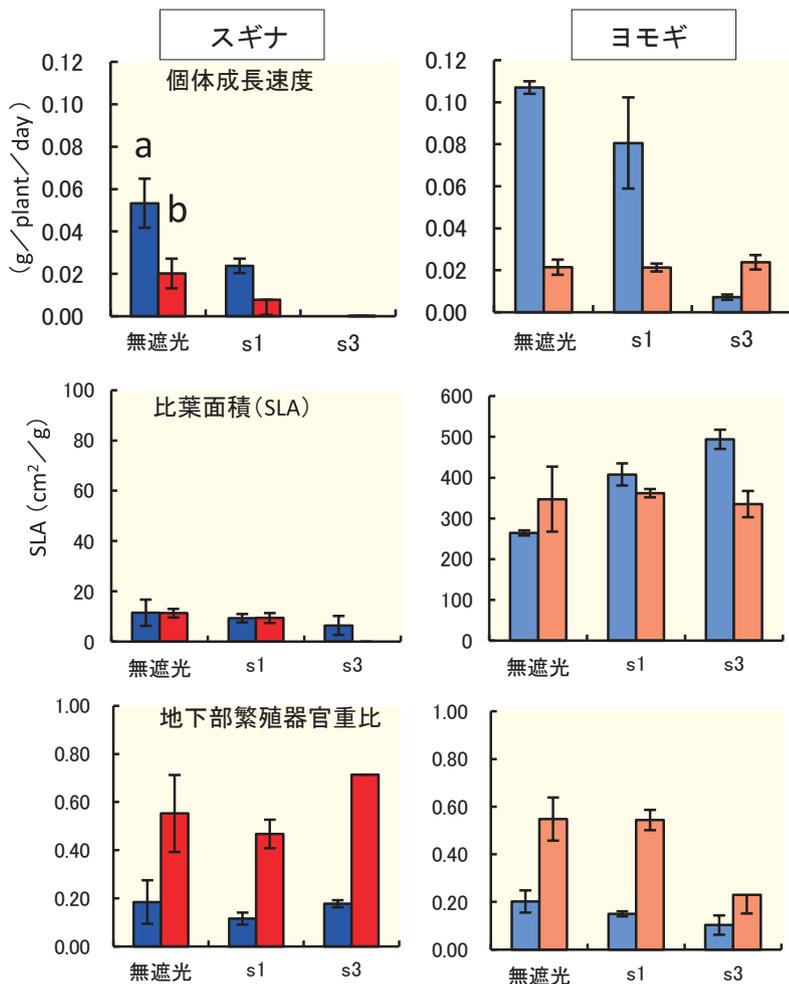


図-8 器官形成に及ぼす遮光と刈り取りの影響 (中谷・藤井 2008)
 遮光条件：s1 対無遮光比光量 51%，s3 同 8%
 a 遮光 23 日後刈り取り時，b 露光後 44 日後

にともなう光環境の変化に対する器官再生の反応ととらえてモデル実験を構成した。群落内の被陰効果の代替として強度を変えた遮光条件下で生育させた後、地上部の刈り取りとともに露光条件移行して生育させる処理を行い、成長解析手法を用いて器官形成反応を解析した。スギナの刈り取り露光後の個体成長速度、葉面積拡大能力はヨモギ、チガヤと比較して非常に低く、地下部栄養繁殖器官の形成についても刈り取り前の遮光条件による形成抑制効果が大きく、露光されても回復できず、各器官の現存量の比は大きく、刈り取り頻度が高くなるとその差はより拡大し、群落構造が変化する要因となり得ることが明らかになった。しかしなが

ら、各器官の成長が抑制されるような強度の遮光条件下で生育させた場合の刈り取り露光後のスギナの地下部繁殖器官重比 (対全乾物重) は他草種と比較して高い値となり (図-8) (中谷・藤井 2008)、人為的環境攪乱によって生育が著しく抑制されるような環境条件下においては、光合成産物を地下部繁殖器官へより集中して分配する適応戦略を展開していることが明らかとなった。

3. 繁殖器官形成制御要因

1 および 2 の結果から防除技術開発には地下部栄養繁殖器官形成の制御要因の解明が必要不可欠であると考えら

れた。形成制御に関与が予測された日長や温度等の環境条件、植物ホルモン、栄養条件等の多種の要因の制御精度の向上、および、実験における反復数の確保を目的として、各器官が形成される根茎の節を培養する組織培養系を用いた器官形成検定方法の確立とその培養系の極小化を試みた。培養系の確立の途上で、培地中の無機塩類濃度によって塊茎形成量に差異が生じる可能性があることを見だし、培地中の Na, P, K, N 濃度を変化させ、塊茎形成率および塊茎形成速度を比較検討した。その結果、Na, P, K 濃度は塊茎形成に影響を及ぼさなかったが、N 濃度については 0mgL⁻¹ で最も塊茎形成率が高く、塊茎形成速度も速くなったほか、濃度の増加にともない塊茎形成が阻害されることが認められた。これらの結果をもとに、1 節のみの根茎の切断切片をわずか 5ml の培地に埋め込みスギナの塊茎形成活性を検定する「根茎切片培養法」を確立した (図-9) (Nakatani and Fujii 2008)。本培養法で形成される塊茎について形態学的検証を行ったところ、維管束は分裂中心柱で、維管束間の柔細胞が発達・肥大し、デンプンの蓄積が旺盛であることから、土壌条件で形成される塊茎と同様の特徴を有することが認められたが、形成層の活性が低い、維管束が明瞭に認められるなどの点で根茎の形態的特徴も残っていることが明らかになった (図-10) (Nakatani and Fujii 2008)。続いて、この根茎切片培養法を用いて、器官形成における培

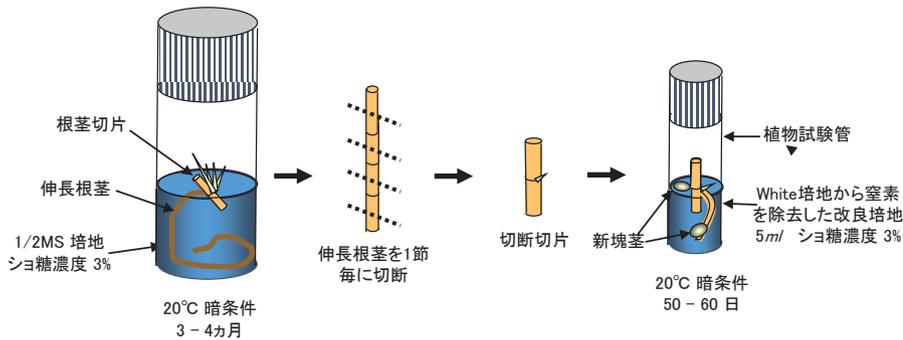


図-9 スギナの塊茎形成を誘導する根茎切片培養法 (Nakatani and Fujii 2008)

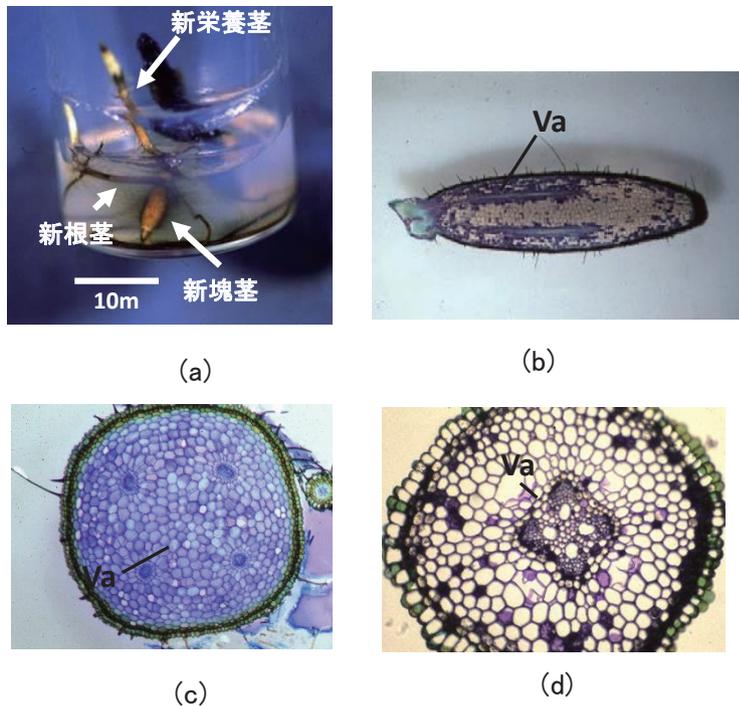


図-10 根茎切片培養法によるスギナの器官形成と内部形態 (Nakatani and Fujii 2008)
 (a) 培養系で形成された塊茎と根茎 (NO₃-N 28mgL⁻¹, 培養期間 46 日),
 (b) 塊茎の縦断面, (c) 塊茎の横断面, (d) 根茎の横断面,
 Va: 維管束

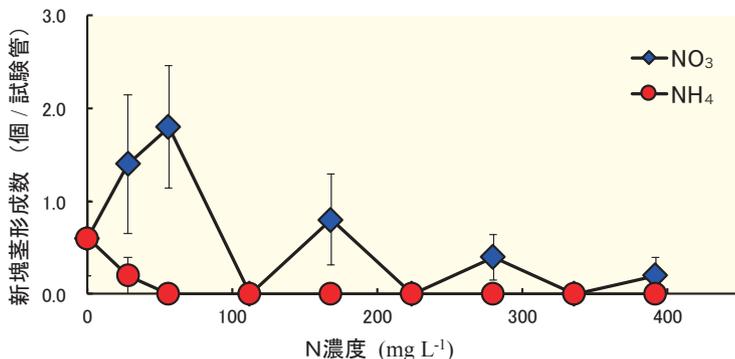


図-11 組織培養系におけるスギナの塊茎形成に及ぼす窒素の形態と濃度の影響 (Nakatani and Fujii 2013)

地中の窒素形態の差異の影響検討した結果、地上部栄養茎は培地中の窒素形態にかかわらず 392mgL⁻¹ の高濃度でも形成が認められたが、塊茎形成は 392mgL⁻¹ の高濃度の硝酸態窒素でも抑制されないのに対し、56mgL⁻¹ の低濃度のアンモニア態窒素で強く抑制され、培地中の窒素の形態により栄養繁殖器官の形成抑制効果が異なることが明らかになった (図-11) (Nakatani and Fujii 2013)。一方、ジベレリン、オーキシシン類、ジャスモン酸、サイトカイニン類等の植物ホルモンや光条件等の他の要因は塊茎形成に対する影響が認められなかったことから (中谷・藤井 1996, 1997; 中谷・野口 1994)、日長や植物ホルモンにより塊茎形成が制御される他の多年生雑草とは大きく異なり、スギナの繁殖器官形成制御は土壌中の窒素養分環境に大きく影響を受けている可能性が示唆された。

おわりに

以上のように、スギナの強力な繁殖戦略を担う、環境応答に基づく繁殖器官形成制御機構の一端を明らかにした。実験結果から、地上茎発生開始約 1 ヶ月までの生育期初期に除草剤散布を行えば地下部繁殖器官の増殖も抑制できることなど、具体的な防除法策定に有効な情報を明示することができたが、今後、さらに本種の器官形成制御に関する生理学的な機構の全容が解明されれば、より効果的なスギナの防除

管理技術の確立につながることを確信するものである。

引用文献

Cody, W.J. and V. Wagner 1981. The biology of Canadian weeds 49. *Equisetum arvense* L.. Can.J.Plant Sci. 21, 615-623.
 Duckett, J.G. 1979. An experimental study of the reproductive biology and hybridization in the European and North American species of *Equisetum*. Bot.L.Soc. 79, 205-229.
 Hauke, R.L. 1966. A systematic study of *Equisetum arvense*. NovaHedwigia 13, 81-109.
 笠原安夫 1951. 本邦雑草の種類及地理的分布の研究 第3報 畑地雑草の地理的分布

と発生度. 農学研究 39, 91-106.
 中谷敬子・藤井義晴 1996. 組織培養系におけるスギナの塊茎形成. 雑草研究 41(別), 248-249.
 中谷敬子・藤井義晴 1997. 組織培養系におけるスギナの器官形成に及ぼす植物ホルモンの影響. 雑草研究 42(別), 232-233.
 中谷敬子・藤井義晴 2007. 水田畦畔の植生群落構造に及ぼす刈り取り処理の影響. 雑草研究 52(別), 180-181.
 Nakatani K. and Y. Fujii 2008. Tissue culture system for in vitro tuber formation in *Equisetum arvense*. Weed Biology and management 8(3), 219-223.
 中谷敬子・藤井義晴 2008. 数種在来多年生雑草の器官形成に及ぼす遮光と刈り取りの影響. 雑草研究 53(1), 8-14.
 Nakatani K. and Y. Fujii 2013. Influence of the nitrogen form on in vitro

organogenesis in *Equisetum arvense*. Weed Biology and Management 13(4), 151-155.
 中谷敬子・野口勝可 1994. 組織培養系におけるスギナの根茎肥大-根茎と塊茎の内部形態およびABAの肥大促進効果-. 雑草研究 39(別), 76-77.
 中谷敬子・野口勝可 1996. スギナの地下部繁殖器官の形成および死滅に及ぼす各種環境条件の影響. 雑草研究 41, 170-176.
 中谷敬子ら 1996a. スギナの乾物生産特性および地下部繁殖器官の温度反応性. 雑草研究 41, 177-183.
 中谷敬子ら 1996b. スギナ胞子の発芽および前葉体の形成条件. 雑草研究 41, 184-188.

統計データから

平成28年産米の1等米比率は83.3% (速報値)

平成28年産米の農産物検査結果(平成29年2月28日現在)によると、水稲うるち米の1等比率(%)は83.6と、同時期の24年産78.3, 25年産79.0, 26年産81.3, 27年産82.5とここ5年間で最高である。最終値は29年10月31日に確定されるが、2月28日現在の水稲うるち玄米の検査数量4,450.8千トンは、27年の最終値の91.4%に相当する。農政局別の1等米比率は、東北93.7, 関東91.7, 北海道89.8, 北陸86.7, 近畿71.0, 東海63.4, 中国四国62.9, 沖縄52.6, 九州40.6である。また、飼料用もみの検査数量は、68.0千トン、飼料用玄米は406.3千トンである。

この検査結果から、水稲うるち(産地品種銘柄数266)、もち(同71, 検査数量235.1千トン)、醸造用玄米(同107, 102.8千トン)の各銘柄別の検査数量のランキングを表に示した。(K.O)

表 水稲の銘柄別玄米検査数量(平成29年2月28日現在)ランキング

順位	うるち玄米	検査数量 ¹⁾	産地 ¹⁾	順位	もち玄米	検査数量 ¹⁾	産地 ¹⁾
1	コシヒカリ	1,506,617	新潟(43)	1	ヒメノモチ	35,200	千葉(13)
2	ひとめぼれ	445,877	宮城(34)	2	ヒヨクモチ	38,367	佐賀(7)
3	あきたこまち	402,950	秋田(31)	3	こがねもち	18,981	新潟(8)
4	ななつぼし	213,717	北海道	4	風の子もち	18,616	北海道
5	ヒノヒカリ	193,521	熊本(27)	5	わたぼうし	17,658	新潟
6	はえぬき	171,051	山形(8)	6	はくちょうもち	13,179	北海道
7	まっしぐら	129,605	青森	7	たつこもち	13,131	秋田(2)
8	ゆめぴりか	99,157	北海道	8	きぬのはだ	10,028	秋田
9	こしいぶき	96,466	新潟	9	きたゆきもち	9,435	北海道
10	つや姫	65,062	山形(6)	10	みやこがねもち	8,044	宮城
11	キヌヒカリ	57,938	滋賀(27)				
12	あさひの夢	56,982	栃木(9)				
13	きらら397	50,137	北海道				
14	つがるロマン	48,054	青森				
15	きぬむすめ	41,977	島根(11)				
16	めんこいな	38,496	秋田				
17	夢つくし	36,327	福岡				
18	ふさこがね	35,015	千葉				
19	ハナエチゼン	33,720	福井(8)				
20	あいちのかおり	30,472	愛知(2)				

順位	醸造用玄米	検査数量 ¹⁾	産地 ¹⁾
1	山田錦	37,012	兵庫(34)
2	五百万石	24,474	福井(22)
3	美山錦	7,510	秋田(8)
4	秋田酒こまち	2,672	秋田
5	雫町	2,480	岡山(7)

注1) : リーディング産地(該当道府県の総数)