

水田雑草における貫生化現象 (無性偽胎生) とその生態的意義

農研機構 中央農業研究センター
土壌肥料研究領域

早川 宗志

生産体系研究領域

内野 彰

はじめに

植物は種を維持・繁殖させるために種子から成長して花を咲かせ、あらたに生産した種子から次世代の個体を発生させる。種子繁殖には、両親種間の遺伝的多型を基にして次世代で新たに多様な遺伝的組み合わせを生み出すことができるメリットがある。この種子繁殖とは異なり、親個体と遺伝的に同一なクローンによって増殖する繁殖様式が栄養繁殖である。栄養繁殖には、遺伝的に同一な個体を塊茎など地下部からでも増殖できるというメリットがある。水田に発生する雑草においては、種子繁殖と栄養繁殖の両特性を併せ持つ生活史がその防除や根絶を難しくする一因となりうる。

真正胎生, 脱離偽胎生, 無性偽胎生

栄養繁殖は地下部、匍匐枝、脇芽などの部位において起こるのが一般的であるが、本来は種子繁殖を行う器官である花からもクローン繁殖が起こることがある。これはアポミクシス(無融合生殖)または無性偽胎生によって起こる栄養繁殖である。アポミクシスは3倍体タンポポのクローン生産様式として有名であるが、本稿では無性偽胎生による貫生化現象について取り上げたい。

胎生には外見上類似した別の現象である真正胎生, 脱離偽胎生, 無性偽胎

生がある(図-1)。真正胎生とは、果実が親植物体に付着して栄養連絡を維持している間に種子が発芽を始め、親植物体上で幼苗を形成後に自然落下して独立栄養となる種子を形成する植物のことをいう(小清水 1939)。真正胎生にはマングローブを形成するヒルギ科植物などがある(図-2)。脱離偽胎生は、果実が親植物体に付着していない、もしくは、付着していても既に親植物体と果実との間の栄養連絡が絶たれた種子が果実内で発芽し、一見胎生に似た状態となるものをいう(小清水 1939)。植物体が生産した種子が脱粒することなく穂上で発芽する現象である穂発芽はこの脱離偽胎生にあたる(図-3)。これらに対して、外見上は真正胎生や脱離偽胎生によく似ているが、植物体上の幼苗が無性的に花器から栄養器官に変化したものを無性偽胎生という(小清水 1939)。この無性偽胎生では無性芽(幼苗)、ムカゴ、殖芽が形成され、例えば、ハリイ *Eleocharis congesta* D. Don var. *japonica* (Miq.) T. Koyama (図-4) とオオウシノケグサ *Festuca rubra*

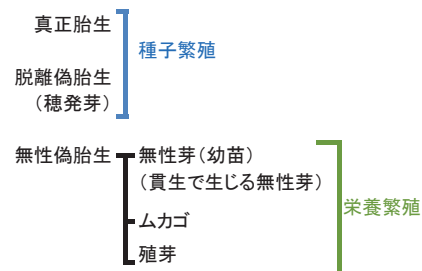


図-1 胎生の種類と貫生化現象との関係



図-2 ヒルギ科ヤエヤマヒルギの真正胎生種子(石垣島(橋越清一撮影))



図-3 イネの穂発芽(2017年9月, 森田弘彦撮影)

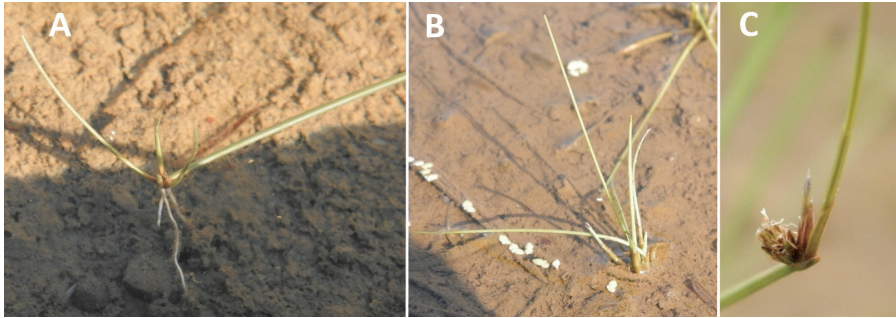


図-4 ハリイ属植物のハリイにおける貫生個体
 [A] 貫生 (2016年11月1日, 茨城県つくば市), [B] 越冬した貫生由来のAと同一個体 (2017年4月24日), [C] 越冬した貫生由来の個体の花序と無性芽 (2017年5月17日)

L. var. *rubra* (図-5) は無性芽を, ノビル *Allium macrostemon* Bunge (図-6) とムカゴトラノオ *Bistorta vivipara* (L.) Delarbre (図-7) はムカゴを, マルバオモダカ *Caldesia parnassiifolia* (Bassi. ex L.) Parl. (図-8) は殖芽を

形成する。無性偽胎生が起こる要因には, 遺伝的要因や環境要因などがあるが, エノコログサ *Setaria viridis* (L.) P.Beauv. ではササラ病菌が寄生し, 花器が異常発育して無性的に幼苗を形成することも知られている (小清

水 1939)。同様に, イネ *Oryza sativa* L. でも黄化萎縮病の罹病に基づくマイコプラズマによる小穂の幼苗化が起こる (松葉 2014)。

無性偽胎生で現れる貫生化現象

無性偽胎生の中で無性芽 (幼苗) が形成される場合を特に貫生化現象と呼ぶ (図-1)。貫生化現象とは, 「本来は茎の先端が発育を停止した有限構造をもつ花または花序の生長点が, なんらかの刺激を受けて再び活性化し, 花または花序の反復発生, 不定芽の発生による茎の伸長, 花に代わる葉や茎の発生などの現象を引き起こすこと (武田ら 1990)」とされる。貫生は無性芽のみならず花の反復構造にも当てはまることから, 無性偽胎生で生じる無性芽よりもやや広い意味で用いられる。

貫生は様々な分類群において報告され, 特にイネ科植物に多く報告される (図-5, 9)。イネでは貫生に関する研究が多数行われ, 遺伝的に固定した貫生変異体の存在に加えて, 低温処理や冠水などの各種ストレスによって一過的に引き起こされる貫生も認められている (武田ら 1990)。貫生が現れやすい種には, イネ科植物以外にもコウガイゼキショウ類, ハリイ属植物, マルバオモダカなどの水生植物・湿生植物が知られている (小山 1961; 佐竹 1982; 角野 1994; 熊澤・角野 2012a, b; 宮本 2015)。今回, 著者らは貫生の分子機構の研究を



図-5 オオウシノケグサの無性芽をつける品種ムカゴウシノケグサ f. *vivipara* の型 (栃木県 (早川宗志・内野彰, HH114, 2017年6月22日, TNS 所蔵))



図-7 ムカゴトラノオのムカゴ (2012年8月17日, 燕岳)



図-6 ノビルのムカゴ (2017年6月9日, つくば市)



図-8 マルバオモダカ標本の花序と殖芽 (S. Miyake, 5778, Sep/23/1997 (TNS))



図-9 ミヤマイチゴツナギ *Poa malacantha* Kom. var. *shinanoana* (Ohwi) Ohwi の無性芽をつける品種コモチミヤマイチゴツナギ f. *vivipara* (Ohwi) Ohwi の型 (2012年7月, 剣山)

紹介するとともに水田雑草のイヌホタルイ *Schoenoplectiella juncooides* (Roxb.) Lye, ハリイ, オモダカ *Sagittaria trifolia* L. において観察された貫生を報告し, 水生植物や湿生植物とも異なる水田雑草における貫生の生態的意義を考察したい。なお貫生は「生殖成長が栄養成長へ逆転する異常な成長 (石川ら 2010)」であり, 無性芽は「無性的に生じ, 栄養繁殖する散布体 (石川ら 2010)」とされる。本来, 無性芽は貫生でなくても (花器以外の部分からも) 生じうるが, 以下では「貫生 (無性偽胎生) で生じる無性芽」を「無性芽」として記載し, 花器における無性芽の形成を貫生の事例として紹介する。

イネにおける貫生の分子遺伝学的研究

イネでは, 今井ら (2008) の先行研究により貫生の分子機構の一端が解明されている。イネの在来品種‘赤毛’から見いだされた貫生変異体 *epd* (*ectopic palea dwarf*) は, 夏季と冬季



図-10 アオコウガイゼキショウにおける無性芽 (2015年9月23日, 愛媛県 (福岡豪撮影))

という育成環境の違いが表現型に影響し, 夏季栽培では第I節間が短い, 異所的な穎の形成, 二重外穎など多面的発現を示すのに対して, 冬季は貫生を示す小穂が増加する。本変異は劣性の1遺伝子支配で, その原因遺伝子は *MADS box* を有する *OsMADS6* の近傍に座上する。イネにおける *OsMADS6* の RNAi (RNA 干渉) によるノックダウン系統は *epd* の表現型と類似しており (今井ら 2008; Ohmori et al. 2009), *epd* では *OsMADS6* の一部エキソンが欠失していることから, *epd* は *OsMADS6* の機能喪失である可能性が強くと唆されている (今井ら 2008)。こうした遺伝的に固定した貫生変異体のほか, イネでは冠水や低温処理などの環境ストレスに起因して一過的な貫生も引き起こされる (武田ら 1990)。この種子繁殖が難しい環境ストレス条件下における貫生も, 同様のメカニズム, すなわち *OsMADS6* (*epd*) のような貫生遺伝子の発現がストレスによって一過的に阻害されたことに起因する可能性が高い。

コウガイゼキショウ類とイヌホタルイにおける無性偽胎生 (貫生化現象)

イグサ科イグサ属のコウガイゼキショウ *Juncus prismatocarpus* R.Br. subsp. *leschenaultii* (J.Gay ex Laharpe) Kirschner, ハリコウガイゼキショウ *J.*

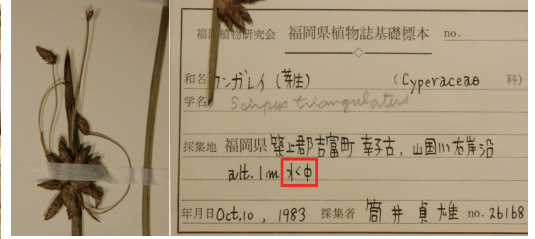


図-11 カヤツリグサ科カンガレイの標本に見いだされた無性芽 (筒井貞雄, X/10/1983, 26168 (TI), 採集地情報に「水中」とある)

wallichianus Laharpe, ヒロハノコウガイゼキショウ *J. diastrophanthus* Buchenau, アオコウガイゼキショウ *J. papillosus* Franch. et Sav. においては, 水辺に生える個体に頭花に無性芽を生じる生態的な変異が知られている (佐竹 1982; 宮本 2015; 福岡豪 私信; 図-10)。水辺に生える個体の貫生化現象がイネと同様に環境ストレスによるものだと考えると, これは水辺という花序が水没するような不安定な環境条件下においても植物が確実に繁殖するための戦略であると考えられる。すなわち閉鎖花を作らない他殖性植物では, 花序が水没すると花粉放出や受粉ができないため種子繁殖することが難しい。しかし無性芽という栄養体があれば, 環境ストレスに脆弱な配偶子体を経ずに繁殖することが可能となる。このような水没に起因すると考えられる無性芽はハリイ属とコウガイゼキショウ類で以前から知られていたが, 2000年にはハリイ属に近縁なホソガタホタルイ属でもミヤマホタルイ *Schoenoplectiella hondoensis* (Ohwi) Hayas. の無性芽が初めて報告された (早坂・大橋 2000)。ホソガタホタルイ属ではその後, カンガレイ *S. triangulata* (Roxb.) J.D.Jung et H.K.Choi など複数の種で確認されている (Hayasaka 2012; 図-11)。我々もホソガタホタルイ属の水田雑草であるイヌホタルイにおいて初めて貫生で生じた無性芽を確認し

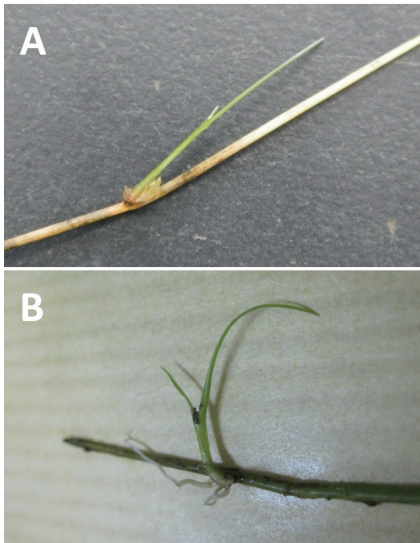


図-12 イヌホタルイにおける貫生と穂発芽
[A] 貫生 (2016年9月27日, 茨城県つくばみらい市), [B] 穂発芽 (2014年7月28日, 栃木県下都賀郡)。貫生で生じる無性芽と穂発芽で生じる実生は互いに外見上で似ているが、両者は栄養繁殖と種子繁殖という根本的に異なる現象であり、その発生機構は全く異なる。穂発芽は種子から発芽した実生であるため根、子葉鞘、線形葉が存在するが、貫生による不定芽は形成時にこれらの器官がない

たため、本稿で報告する (図-12A)。本個体は2016年9月26日に茨城県つくばみらい市の水田圃場で雑草調査のために収穫した試料から得られた。このため自生地における発生状況は不明であるが、実際の水田でも貫生化現象が起り得ることを示している。

カヤツリグサ科ハリイ属植物における無性偽胎生 (貫生化現象)

カヤツリグサ科ハリイ属植物では貫生による無性芽が出現する種として、ハリイ (広義)、セイタカハリイ *Eleocharis attenuata* (Franch. et Sav.) Palla, シカクイ *E. wichurae* Boeck., マシカクイ *E. tetraquetra* Nees が報告されている (小山 1961)。またハリイ属雑種のコセイタカハリイ *E. × naritaensis* Yashiro とコシカクイ *E. × choseiensis* Yashiro では、貫生で生じた無性芽を持つ標本がホロタイプに指定されている (Yashiro 2011)。ハリイでは、無性芽が表現型として固定しておらず、水気の多い場所や植物体が沈水したような時に発生が多くなる (小山 1961; 図-4A)。日本産ハリイ属植物は湿生植物であるが、北米に産するハリイ属植物では水中でも陸上でも生育可能な両生植物が3種分布す

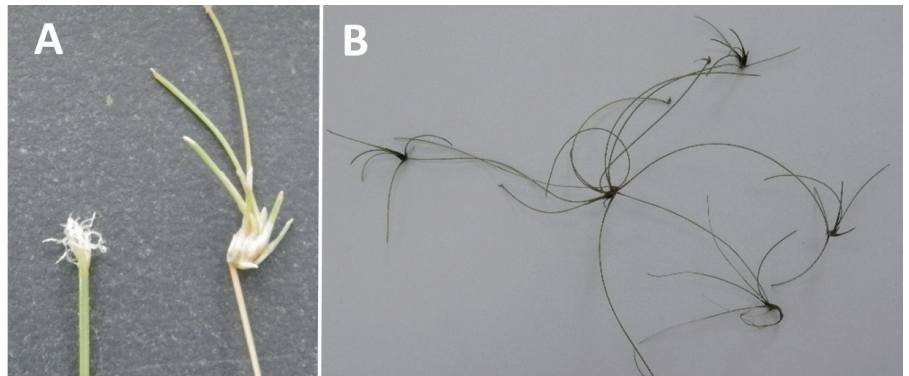


図-13 ハリイ属植物の [A] *Eleocharis vivipara* (2017年4月24日) の花序 (左) と無性芽 (右) および [B] *Eleocharis baldwinii* (2017年1月16日) の無性芽

る。このうち *Eleocharis vivipara* の光合成形態は C_3 植物と C_4 植物の中間型であり、水中では C_3 型と陸上では C_4 型というように環境条件に合わせて生理機能を変化させている (Ueno 2001; 上野 2010)。これらの種は日本で栽培した場合、5月頃の開花期以外には専ら、本来は花序となるべき部位からの無性芽によってクローン増殖する (図-13)。いずれも水辺環境で自生する種であることを考えると、これらの種は水辺環境における無性芽を極度に進化させたグループであるといえる。同属の水田雑草であるハリイは、水位変動によって花序が水没するような不安定で攪乱的な水田環境で生育しており、水没下でも確実に繁殖できるように貫生を発達させたのかもしれない。ハリイの貫生で生じた無性芽は、攪乱的な環境で種子繁殖と栄養繁殖の有利な方の選択を可能にさせる水田環境への適応と考えることができる。

オモダカ科植物における無性偽胎生 (貫生化現象)

一年生水生植物マルバオモダカでは無性偽胎生による殖芽の生態学的研究がなされている (熊澤・角野 2012a, b)。マルバオモダカは種子の他に散布型の無性繁殖体である殖芽 (主に水生植物で形成される栄養を蓄えた芽) をもち、殖芽が花茎上の花をつける部位に形成される (図-8)。熊澤・角野 (2012b) は、マルバオモダカの種子と殖芽の生態学的研究を行い、両者の役割が生態的に異なり、種子はシードバンクとなって集団の長期的存続に寄与する一方、殖芽は通常の個体群の維持を主に担っていると考察している。さらに花茎における殖芽形成の決定要因の一つとして、イネと同様に温度 (低温) の関与が示唆されている (熊澤・角野 2012b; 伊藤一幸 私信)。一方、マルバオモダカに近縁なオモダカ属でも水田雑草のオモダカにおいて無性偽



図-14 オモダカの雄花の雄ずいから発生した無性芽 (森田弘彦描写)

胎生による無性芽が確認されている。我々はガラス温室でポット栽培を行っている際に無性芽の形成を2度確認しているが、伊藤一幸氏が収集した中にも雄花の雄ずいが無性芽となるオモダカの系統が観察されている (伊藤一幸・森田弘彦 私信; 図-14)。後者のオモダカでは花序の冠水によって無性芽が発生したが、開花時の空中湿度が高いことによって無性芽が発生している可能性もある (伊藤一幸 私信)。野生条件下や水田圃場におけるオモダカの無性芽の発生頻度やその越冬性などは不明であるが、オモダカにおける無性芽の報告がほぼないことは、種子繁殖と塊茎による栄養繁殖の双方による繁殖様式をオモダカがすでに獲得しているため、一年生植物のマルバオモダカのような越冬を可能にする殖芽や無性芽による栄養繁殖を必要としなかったことによるものであろう。

おわりに

以上、少ない観察事例ではあるが、水田雑草の貫生化現象について報告した。イネの研究成果による貫生のメカ



図-15 環境要因によって一過的な貫生が起こる仮説

ニズムから、一過的な貫生は冠水や低温などの種子繁殖を阻害する環境ストレスが *epd* (*OsMADS6*) 様遺伝子の発現阻害を引き起こすことによって現れると考えられる (図-15)。多年生の水田雑草は塊茎や根茎によって栄養繁殖もできるため、繁殖方法のリスク分散という点では貫生を新たに獲得する生態的意義が小さい。一方、一年生の水田雑草における貫生による無性芽の形成は花序の水没など種子繁殖が難しい環境条件に対応した柔軟な繁殖戦略であると解釈でき、環境変化の際のリスク回避として効果的な繁殖方法のひとつとなる。実際、本稿で紹介したハリイの貫生で生じた無性芽由来する個体は、冬期に地上部が枯れたが、春には越冬芽から成長して5月に開花または貫生による更なる繁殖が認められた (図-4C)。水田雑草における貫生の発生頻度は不明であるが、貫生の誘導要因や貫生個体の越冬性や繁殖成功率などの適応度を種子繁殖とともに比較解明していくことは、雑草としての適応戦略を理解するうえでも興味深い多くの知見を提供してくれるだろう。

謝辞

真正胎生、脱離偽胎生、および無性偽胎生 (貫生) の写真ならびに有益な情報提供をしてくださった伊藤一幸氏、森田弘彦氏、橋越清一氏、福岡豪氏に感謝します。標本閲覧を許可いただいた東京大学総合博物館 (TI) の池田博氏、清水晶子氏、国立科学博物館筑波実験植物園標本庫 (TNS) の海老原淳氏に感謝します。

引用文献

- Hayasaka, E. 2012. Delineation of *Schoenoplectiella* Lye (Cyperaceae), a genus newly segregated from *Schoenoplectus* (Rchb.) Palla. J. Jap. Bot. 87, 169-186.
- 早坂英介・大橋広好 2000. ミヤマホタルイ (カヤツリグサ科) の無性芽. 植物研究雑誌 75, 376-377.
- 今井克則ら 2008. イネ在来系統 '赤毛' から生じた新規変異体の遺伝解析. 育種学研究 10, 135-143.
- 石川統ら 2010. 生物学事典. 東京化学同人, 東京.
- 角野康郎 1994. 日本水草図鑑. 文一総合出版, 東京.
- 清水水卓二 1939. 胎生種子に就いて. 理学会 37, 936-941.
- 小山鐵夫 1961. ハリイ一特にその変異と類縁

について、横須賀市博物館研究報告 自然科学 6, 1-6.
 熊澤辰徳・角野康郎 2012a, マルバオモダカの殖芽の形態変異と奇形. 水草研究会誌 97, 34-37.
 熊澤辰徳・角野康郎 2012b, 絶滅危惧水生植物マルバオモダカにおける二種類の繁殖体の特性と役割. 日本生態学会 59.
 松葉捷夫 2014, イネの形態形成研究の通説批判論考. ウィンカモガわ, 京都.
 宮本太 2015, イグサ科イグサ属. 大橋広好ら編, 改訂新版日本の野生植物 1. ソテツ科〜カヤツリグサ科, pp.287-292. 平凡社, 東京.

Ohmori, S. et al. 2009. MOSAIC FLORAL ORGANSI, an AGL6-Like MADS Box Gene, Regulates Floral Organ Identity and Meristem Fate in Rice. Plant Cell 21, 3008-3025.
 佐竹義輔 1982, イグサ科. 佐竹義輔ら編, 日本の野生植物草本I 単子葉類, pp.66-72. 平凡社, 東京.
 武田洋治ら 1990, 小穂の貫生現象と環境による変動. 松尾孝嶺編, 稲学大成第1巻 形態編, pp.270-272. 農山漁村文化協会, 東京.
 Ueno, O. 2001. Environmental regulation of C₃ and C₄ differentiation in the

amphibious sedge *Eleocharis vivipara*. Plant Physiology 127, 1524-1532.
 上野修 2010, 水生植物の光合成. 坂上潤一ら編, 湿地環境と作物-環境と調和した作物生産をめざして-. pp. 49-56. 養賢堂, 東京.
 Yashiro, K. 2011. Two new hybrids of *Eleocharis* (Cyperaceae) from Chiba Prefecture, Honshu, Central Japan. J. Jap. Bot. 86, 210-218.

統計データから

野菜の産出額

野菜の需給構造をみると、国内生産が約8割、輸入が約2割である。平成27年の野菜の国内産出額は我が国の農業産出額8兆7,979億円の27%を占め、畜産に次ぐ。統計で生産量が把握されている野菜は約100品目あるが、トマトやいちごなど上位10品目で産出額の6割程度を占め、また、上位10道県が産出額の約5割強を占める。

平成27年の野菜の生産動向を平成17年と比較すると、販売農家数37万戸は23%減と担い手が減少し、作付面積40.8万haは9%減と若干減少するなか、生産量1,191万トンは0.5%減とほぼ横ばいで、産出額2兆3,916億円は117%の増と健闘している。販売農家のうち、野菜部門における主業農家の割合は37%と、水稻の18%に比べ高く、農業粗収益では76%と比率が一段と高くなる。

輸入野菜のうち生鮮品と加工品の割合は27:73の割合であるが、生鮮品では

たまねぎが41%（中国産8割）、かぼちゃ12%（ニュージーランド産5割）、にんじん9%（中国産9割）、ねぎ7%（中国産10割）、ごぼう5%（中国産9割）。加工品ではトマトピューレ、ジュース等が38%（中国産2割）、ニンジンジュースが13%（アメリカ産6割）、スイートコーン冷凍、缶詰が11%（アメリカ産5割）となっている。（K.O）

順位	品目別の産出額（億円）	主な産地+D2:D12	都道府県別の野菜の産出額（億円）
1	トマト 2,434	熊本, 北海道, 愛知	北海道 2,224
2	いちご 1,700	栃木, 福岡, 熊本	茨城 1,890
3	ねぎ 1,555	千葉, 埼玉, 茨城	千葉 1,749
4	きゅうり 1,482	宮崎, 群馬, 埼玉	熊本 1,273
5	キャベツ 1,136	群馬, 愛知, 千葉	群馬 1,035
6	たまねぎ 1,077	北海道, 佐賀, 兵庫	愛知 1,012
7	ほうれんそう 1,016	千葉, 埼玉, 群馬	埼玉 1,003
8	だいこん 994	北海道, 千葉, 青森	長野 889
9	レタス 981	長野, 茨城, 兵庫	栃木 883
10	なす 885	高知, 熊本, 群馬	福岡 801

「農林水産省 野菜をめぐる情勢 平成29年6月」を参考