

コナギはなぜ水田に繁茂するのか

宇都宮大学名誉教授

竹内 安智

帝京大学名誉教授

横田 孝雄

コナギ (*Monochoria vaginalis*) は水田に普通に見られるミズアオイ科の一年生水生雑草であり (図-1), アジアに広く分布する (Holmら 1977; 竹松・竹内 1983)。日本には水稻の伝来とともに渡来したと思われ, 万葉集の詩歌からも, 当時 (おそらく江戸時代まで) は食用にされ, また栽培されていたことが窺われる。なお, 同じ科に属するミズアオイはコナギと似ており, 万葉時代には両種はあまり区別されていなかったようである。ミズアオイは水葱と書かれ, ナギと呼ばれていた。また, コナギは子水葱または子葱と書かれていた。長寸寸意吉麻呂は「醬酢なごのいみきおまろにひるつ搗かき合たいて鯛願ひしおすふわれにな見えそ水葱なごの羹あつもの」と詠んでいるが, その意は「ノビルの酢味噌和えと鯛を食べたいので, ナギの吸いものはもう結構です」であろう。また大伴駿河麿の歌「春霞はるがすみかすが春日の里こなごの植ええ小水葱なご苗なりと言いひし枝えはさしにけむ」は「春日の里に植えたコナギはまだ苗でしたが, 今は大きくなって食べられるようになったでしょうね」という意味で, 「あなたはもう成人になったでしょう。私の妻になってほしい」という恋心を歌っ



図-1 水田に多発するコナギ

たものである。

コナギはイネの随伴植物であり, 水田雑草のなかでもイネの周囲に群生する頻度が高いことから, イネとの特別な共生関係も窺われるほどである。東あづま歌で作者不明だが, 「苗代の子水葱なごが花を衣なに摺り馴なるまにまにあぜかなしけ」という歌は「苗代に交って咲く子水葱の花のような人でも馴れ親しむにつれて, なぜか大いに愛おしくなってしまった」という意味であろうが, この歌からもコナギとイネが共棲していたことが分かる。有吉佐和子は小説「複合汚染」のなかで, 「コナギと稲は友達のようなだ」とも書いている。ところが, コナギは重要な強害雑草であり, その高いチッ素吸収力によって栄養の競合を通じて水稻の穂数を減らす (荒井・川嶋 1956; 梶木・中村 1984)。コナギは, 特に直播水田や有機水田に多い問題雑草であることが知られている (小荒井 1995; Breenら 1999; 長谷川 2008)。

さて, 本研究の発端は, 筆者らが 1989 / 1990 年の冬に水田除草剤の残効期間をコナギとイネを指標にして調べたことにある。ガラス室において, コナギは低温のために湛水ポットから

ほとんど発芽しなかった。しかしながら, いくつかのポットではコナギが多数発生した。調べてみると, 別々に播種したはずのコナギとイネの種子が, 手違いで一緒に播種されていたのである。この偶然の結果から, イネ種子がコナギの発芽を促進したかもしれないと考えた。実際に新たに実験を行ったところ, 図-2 に示すように, コナギの出芽はイネ種子の存在により上昇し, その発生率はイネ種子の数に比例した (竹内ら 1991)。同様の現象は, イネ種子に限らず, イネのみ穀, むか, わらにも認められた。

コナギの種子の発芽には光が必要であることが知られていたが, 筆者らは, コナギ種子の発芽は, イネのみ穀の水抽出物が存在すると暗所においても起こることを発見した。したがって, イネのみ穀中に暗所発芽誘導物質の存在が示唆された。その原因物質の探索は数年に及び, 困難を極めた。最終的には, 土壌細菌がイネのみ穀の栄養分によって増殖し, 増殖した細菌の作用によりコナギの種皮が消化される結果, その暗所での発芽が誘導されることが明らかとなった。本稿ではその経緯について紹介する。



図-2 イネ種子との 14 日間共存によるコナギの出芽促進

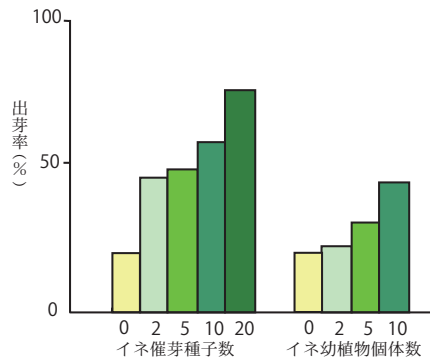


図-3 イネ催芽種子および幼植物(3-4葉期)のコナギ出芽促進作用

1. イネによるコナギの発芽・出芽促進作用

コナギの種子は結実直後は休眠しており、休眠覚醒には低温で湛水処理する必要がある(汪ら1996)。そこで、本研究では休眠覚醒の種子を使うこととし、そのために、10月に採取した種子を、水中で4ヶ月間、5°Cで低温処理した。この種子は乾燥させ、5°Cで保存した。

(1) 水田土壌を用いるコナギ出芽促進試験

1) イネの催芽種子あるいは幼植物を用いるポット試験

プラスチック製のポット(表面積180cm²・深さ15cm)に水田土壌を10cmの厚さに充填して3cmの深さに湛水した。休眠覚醒したコナギ種子100粒を表層に混ぜたあと、イネ(コシヒカリ)の48時間催芽種子を播種するか、3~4葉期の幼植物を移植した。図-3に14日後のコナギの出芽数を示す。イネ催芽種子では2個体より効果が認められ、20個体では出芽率が75%に達した。イネ幼植物の効果は催芽種子よりやや弱く、別途行った試験ではイネの葉齢が進むと促進効果はさらに低下した(Takeuchiら2001)。

表-1 水田圃場におけるイネの種子、催芽種子、幼苗がコナギ出芽数に与える影響

被験植物	供試量/m ²	0.1m ² あたりの出芽個数(平均, n=3)				
		7日後	14日後	21日後	28日後	42日後
無処理	0	1.7	7.4	9.2	10.9	11.6
種子	2.5g	5.2	10.0	14.4	14.4	20.5
	5.0g	11.3	14.1	14.4	16.7	16.7
	2.5g	7.0	10.9	14.1	15.3	15.6
催芽種子	5.0g	8.0	11.3	11.4	14.7	18.7
	64本	3.7	9.1	11.3	12.2	12.5
3葉期苗	64本	2.2	10.0	11.3	15.5	15.5

2) イネの種子あるいは催芽種子、幼苗を用いる圃場試験

ポット試験と同様な実験を1994年4月末に水田圃場にて実施した。1m²の区画に休眠覚醒したコナギ種子150mg(約1,000粒)を表層に混ぜた。イネの種子、または48時間催芽種子は土壌表層に散播し、2葉期、および3葉期のイネ苗は3cmの深さに移植した(表-1)。試験区内に発生したコナギ以外の雑草は手取り除草した。出芽数(0.1m²あたり)を7日から42日まで測定したところ、イネの種子および催芽種子のコナギ出芽促進効果はほぼ等しく、無処理区の130~180%に増加した(表-1, 図-4)。一方、イネの2葉期苗区と3葉期苗区におけるコナギの効果は、7日後では明瞭であったが、最終的に有意な効果が認められなかった(表-1)。この効果はポット試験に比べて劣るものであるが、これは播種・移植した種子や幼植物の量



図-4 水田におけるイネ種子のコナギ出芽促進作用
左:無処理区, 右:イネ種子播種区(2.5g/m²)

が面積当たり少ないことによるものであろう(Takeuchiら2001)。

3) イネのもみ殻、ぬか、わらのコナギ出芽促進試験

プラスチック製のトレー(表面積480cm²、深さ15cm)に水田土壌を10cmの厚さに充填後、3cmの深さに湛水し、コナギ種子60粒を播種した。イネのもみ殻、ぬか、わらはガーゼで包み金網に載せて土壌表面に置いた。表-2に示すように20日後のコナギの出芽数は無処理区では5%弱と少なかったが、もみ殻、ぬか、わらでは高い出芽率をもたらした。したがって、イネの様々な組織にコナギ出芽促進作用があることが明らかとなった。なお、イネのコウケツモチ品種にはタイヌビエに対する阻害的アレロパシー効果が報告されているが(Kimら1999)、コナギの出芽には促進的であった。わら施用がどのような品種でもコナギ発生本数を増加させたことから、不耕起乾田直播水田でコナギの発生が多い(千坂・草薙1978)ことも頷ける。

(2) 水田土壌を用いないコナギ発芽促進試験

1) イネ種子を用いるコナギ発芽促進試験

水田土壌の影響をなくすため、コナギの発芽を1cmの深さに湛水した深型シャーレを使って調べた。その結

表-2 湛水土壤表面に施用したイネのもみ殻、ぬか、わらのコナギ出芽に与える影響

被験試料	品種	施用量 (kg/10a)	20日後の出芽率% (平均 ± SD, n=3)
もみ殻	コシヒカリ	100	39.8 ± 9.6
		300	47.5 ± 5.5
ぬか	コシヒカリ	100	74.5 ± 5.5
		300	29.0 ± 2.8
わら	Indica 種、Drew	100	40.0 ± 1.8
		300	41.3 ± 3.1
わら	短銀坊主	100	37.2 ± 4.1
		300	43.1 ± 2.8
わら	コウケツモチ	100	35.8 ± 2.8
		300	35.2 ± 5.5
対照	-	0	4.8 ± 1.4

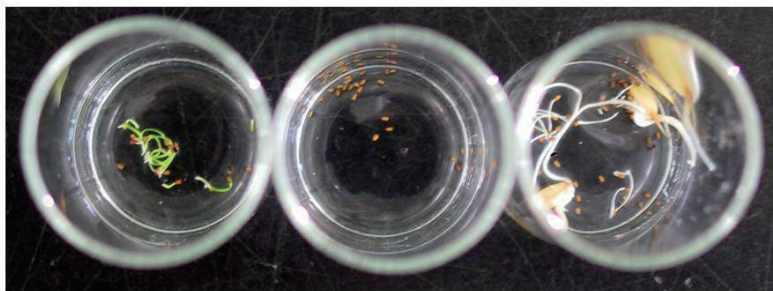


図-5 イネ種子によるコナギの暗所発芽の促進
左から明所, 暗所, 暗所+イネ種子

果, 80%エタノールで殺菌処理したコナギ種子は明所でのみ発芽し, 暗所では発芽しなかった。しかし, イネ種子 (70%エタノール殺菌処理) とともに72時間, 27°Cで培養すると, 暗所でも発芽することが明らかになった (図-5)。この効果は休眠覚醒の程度が異なるコナギ種子のいずれに対しても認められた。また, 発芽に不利な低温や高温下でも発芽率が高まった。(Kawaguchi ら 1997a; 川口 1998; Takeuchi ら 2001)。また, イネ 12 品種 (Indica 種, Japonica 種, およびその交雑種) はいずれも, コナギの暗所での発芽を促進した。

2) イネの抽出物を用いるコナギ発芽促進試験

イネ種子, もみ殻, 茎葉, および根の水抽出物はいずれも, コナギの暗所での発芽を促進した。イネ種子の場

合, 種子 100g を 1,000ml の水に 5°C, 72 時間浸漬して得た水抽出液を遠心分離し, その上清を減圧濃縮し, 所定の濃度に調整してコナギ種子とともに暗所で 120 時間, 27°C で培養した。その結果, コナギの発芽はイネ種子乾燥重量当量 0.05g/ml から認められた (図-6)。したがって, これら抽出物中にはコナギの暗所発芽を誘導する物質が含まれていることが明らかとなった。また, その促進作用は電気伝導度, pH, 浸透圧の変化によるものではなかった (Kawaguchi ら 1997b)。

しかしながら, これまでの実験で行ったコナギの殺菌処理は不完全であり, 4-(1) で示す完全な滅菌処理を行うと, コナギの暗所発芽はイネ抽出物存在下でも起こらなくなった (後述)。

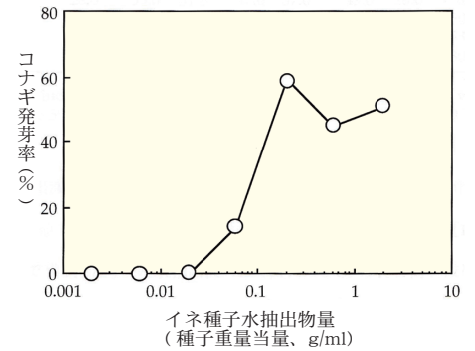


図-6 イネ種子水抽出物によるコナギ種子の暗所発芽促進

2. 主要水田雑草種子の暗所発芽に対するイネ種子の影響

イネ種子 (品種, コシヒカリ) の主要水田雑草種子に対する暗所での発芽に対する影響を調べたところ, コナギと同じくミズアオイ科に属するミズアオイ (*Monochoria korsakowii* Regel et Maack) とアメリカコナギ (*Heteranthera limosa* (Sw.) Willd.) の発芽率を高めた。しかしながら, タマガヤツリ (*Cyperus difformis* L.), タイヌビエ (*Echinochloa oryzicola* Vasing.), アゼナ (*Lindernia pyxidaria* L.), キカシグサ (*Rotala indica* (Willd.) Koehne), イヌホタルイ (*Scirpus juncoides* Roxb. subsp. *juncoides*) の発芽率にほとんど影響しなかった。このことより, イネのミズアオイ科の種子暗所発芽に対する促進効果は科特異的である可能性が示された (Takeuchi ら 2001)。

3. コナギ種子の発芽生理

汪ら (1996) によると, 休眠覚醒したコナギは 15°C では全く発芽しないが, 30°C と 35°C での発芽率は

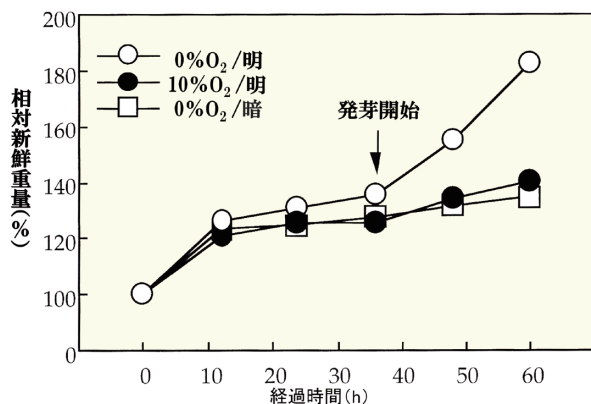


図-7 コナギ種子発芽において酸素分圧と光条件が新鮮重量に与える影響

100%である。また、発芽には光が必要で、暗条件下での発芽率は明条件下より悪い。したがって覆土によって出芽は抑制され、2.0cmの限界覆土深では出芽率は数%に低下する。また、発芽には湛水による低酸素状態が必要で、湛水深が5cmと3cmの場合に発芽率が高く、水深0cmではほとんど発芽しない。以上の結果をふまえて、コナギ種子の発芽の仕組みについて検討した。

(1) 光およびジベレリンの役割

コナギの休眠覚醒種子を使った実験で、コナギの発芽は赤色光が促進し、遠赤外光が阻害することから、フィトクロムが関与していると考えられる。休眠覚醒種子を湛水条件下27°Cにおき、光を照射すると12時間後までに種子重量が120%位に増加し、36時間には130%位に増加して、発芽が始まり、その後急速に増加を続ける。明条件に置かれた種子では12時間後位から、ジベレリンの作用としてよく知られている α -アミラーゼの活性化が起きる。一方、暗条件では種子の初期吸水がおこなうだけで、 α -アミラーゼ活性の変化はみられず、発芽に至らない(川口1998)。光発芽種子では光はジベレリンで代用される場合が多いが、ジベレリンA₃処理によって暗所発芽を誘導することはできなかった。

ジベレリンは種皮から吸収されにくいいためかもしれない。しかし、ジベレリン合成阻害剤のトリネキサパクエチル、テトシクラシスによって明所発芽が阻害されたことから、発芽にはジベレリンが重要な役割を担っていると考えられる。

(2) 酸素およびエチレンの役割

湛水は低酸素条件を作り出し、低酸素条件はエチレン発生を促す(Yang・Hoffman 1984)。明所下で湛水せずに酸素分圧を変えた密閉容器内で発芽試験をしたところ、湿潤ろ紙上での発芽率は酸素分圧0%区で最大で、次いで10%区であり、20%、30%区では発芽しなかった(図-7)。エチレン発生量を測定したところ、予想通り酸素分圧0%区で高いが、10%区以上では非常に低かった(川口1998)。

そこで、表-3に示した5つの異なる環境条件下で発芽実験をした。湛水深は3cm、非湛水は湿潤ろ紙である。

休眠覚醒種子の光発芽は湛水条件で起きたが、非湛水条件ではほとんど起こらなかった。しかしながら、非湛水条件下でもエチレン発生剤のエテホンを加えると光発芽が起こった。

以上のことから、湛水によって低酸素状態になり、その結果種子中に生じたエチレンがコナギの発芽を促進すると考えられる(Momonokiら1992; Takeuchiら1995)。このように発生するエチレンが光発芽の準備的役割をしている可能性がある。

なお、表-3に示すように、種子に種皮付傷処理(安全光下で種皮に針で付傷)を施すとどのような条件下でも発芽した(Takeuchiら1995)。このような現象はレタス種子でもみられる。

(3) コチレニンによる休眠覚醒

さまざまなホルモン類の休眠覚醒コナギ種子発芽に対する影響を調べたところ、コチレニンが暗所、無湛水条件下でも発芽を誘導することが分かった(Takeuchiら1995)。コチレニンは糸状菌由来の子葉成長促進物質であるが、同じくカビ由来のオーキシン様生

表-3 コナギの無傷および付傷種子の発芽に与える湛水と光、エテホンの影響

環境条件	発芽率%(平均 ± SD, n=5)	
	無傷種子	付傷種子
湛水 + 光	84 ± 3	98 ± 2
湛水 + 暗	0	92 ± 4
非湛水 + 光	3 ± 2	92 ± 5
非湛水 + 暗	0	83 ± 5
非湛水 + 光 + エテホン	95 ± 3	98 ± 2

休眠覚醒種子を使用し、25°Cで、5日間培養した。付傷種子は針で種皮に付傷処理した。

表-4 コナギの滅菌および非滅菌種子の発芽に対するイネもみ殻抽出物, アミノ酸, リン酸, 酵母エキスの効果

実験番号	添加物	光条件	発芽率% (平均 ± SE, n=5)	
			非滅菌種子	滅菌種子
1	なし	明	9 ± 4	54 ± 10
	なし	暗	0	0
	イネもみ殻抽出物 1000 ppm	暗	63 ± 8	0
	イネもみ殻抽出物 200 ppm	暗	0	0
2	なし	明	18 ± 6	41 ± 8
	なし	暗	0	0
	アミノ酸混合物	暗	0	0
	アミノ酸混合物+リン酸	暗	58 ± 5	0
3	なし	明	17 ± 9	71 ± 2
	なし	暗	0	0
	酵母エキス 1000 ppm	暗	70 ± 9	0
	酵母エキス 200 ppm	暗	42 ± 10	0
4	なし	明	試験せず	30 ± 5
	なし	暗	試験せず	0
	酵母エキス培養液*	暗	試験せず	0

* 実験3で得た酵母エキス(1000 ppm)を滅菌後、試験に供した。

理活性物質であるフシコクシンの構造類縁体であり、生理作用も類似している。また、コチレニンはアブシジン酸によるレタスの発芽阻害を回復させること、オモダカの休眠塊茎の萌芽を著しく促進する(Haradaら1981)ことから、これら植物には共通した休眠機構がある可能性が考えられる。

4. 水田におけるコナギ発生の作用機構

(1) バクテリアがコナギの暗所発芽を誘導する

1-(2)で述べたもみ殻抽出物のコナギ種子(80%エタノール殺菌処理)の暗所発芽作用を追試したところ、発芽した場合にのみ培養液が白濁していた。このことから、バクテリアが増殖しているものと考えられたので、発芽における微生物の役割を明確にするために研究を進めた。ここで、従来行っていた80%エタノールによるコナギ殺菌処理は不完全であると考えられたので、コナギ種子を滅菌下で95%エタノールに2分間浸漬したあと、次亜塩素酸ナトリウム溶液(0.5%の活性塩素と150ppmのTween20を含む)中で40分間振とう滅菌した。この種子を滅菌水で洗った後、休眠打破を確実にするために、4°Cの滅菌水中で2日間低温処理してから発芽試験に供した(Yokotaら2014)。

一方、品川(2003)は滅菌していないコナギ種子発芽誘導成分として、イ

ネもみ殻や茎葉からアミノ酸混合物とリン酸を同定し、22種のアミノ酸混合物とリン酸の組み合わせによって暗所発芽が促進することを明らかにしている。そこで、もみ殻抽出物とともに、22種のアミノ酸混合物+リン酸、さらにアミノ酸とリン酸を豊富に含む酵母エキスについて、滅菌したコナギ種子を用いて発芽試験を行った。なお、アミノ酸混合物は一般アミノ酸20種類にカルノシンとオルニチンを加えたもので、各アミノ酸濃度は10ppmである。また、リン酸濃度は25ppmとし、pHを5.7に調整した。

その結果を表-4に示す。非滅菌のコナギ種子の場合、イネもみ殻抽出物、アミノ酸混合物+リン酸及び酵母エキスを含む培地で濃度依存的に暗所発芽を誘導した。しかしながら、滅菌したコナギ種子では暗所発芽は全く認められなかった。発芽した場合にのみ培地が白濁したことから、バクテリアの存在によって発芽が誘導されると考えられた(Yokotaら2014)。

この発芽の原因の1つとして、バクテリアが発芽刺激物質を生産する可能性がある。しかしながら、発芽試験で

得られた白濁酵母エキス培養液を滅菌して発芽試験をしても、発芽は認められなかった(表-4,実験4)。したがって、バクテリアは発芽刺激物質を生産しないと思われる。

また、培養中にエチレンが生産されてコナギの発芽を誘導する可能性も考えられるが、エチレンは暗所でコナギの発芽を誘導することはないのでエチレンが暗所発芽の原因でもない。したがってバクテリアはコナギの種皮を消化した結果、種皮が破壊され、そのために発芽したのだと考えられる。この推定は、傷を付けたコナギの種子は如何なる場合でも発芽することからも支持される(表-3)。

また、95%エタノールでコナギ種子を殺菌するとき、種皮に存在する発芽阻害物質が除去された結果として発芽する可能性もある。しかしながらこの可能性は、コナギ種子の95%エタノール抽出物には発芽阻害活性がなかったことから否定される。ただし、コナギ滅菌種子の明所における発芽率は非滅菌種子の場合より有意に高かった(表-4)。したがって、滅菌操作で種皮の強度、透過性などの物理的変化

表-5 コナギ種子由来のバクテリアの同定

バクテリア	起原	相同性の最も高いバクテリア	相同性
A	酵母エキス培養液	Sphingobacteriaceae, <i>Pedobacter</i> sp.DS-57 (DQ889723)	97%
B	イネもみ殻抽出物培養液	Bacillaceae, <i>Bacillus cereus</i> biobar toyoi (AY689066)	98%
C	コナギ種子懸濁液	Enterobacteriaceae, <i>Pantoea agglomerans</i> (AY924376)	96%
D	コナギ種子懸濁液	Sphingomonadaceae, <i>Sphingomonas yunnanensis</i> (AY894691)	94%

表-6 コナギの滅菌種子の暗所発芽に対するコナギ由来のバクテリアの効果

供試バクテリア	光条件	添加物*	発芽率% (平均 ± SE, n=5)
なし	明	なし	64 ± 5
なし	暗	なし	0 ± 0
A	暗	イネもみ殻抽出物	22 ± 4
B	暗	イネもみ殻抽出物	78 ± 2
C	暗	イネもみ殻抽出物	71 ± 3
D	暗	イネもみ殻抽出物	39 ± 3
A+B	暗	イネもみ殻抽出物	55 ± 7
A+B+C+D	暗	イネもみ殻抽出物	50 ± 6

*イネもみ殻抽出物の濃度は1000ppm.

がおこり、それが明所での発芽率を向上させたと考えられる。

(2) バクテリアの同定とコナギ発芽誘導活性

イネもみ殻抽出物培養液、あるいは酵母エキス培養液、さらにはコナギ種子の滅菌水懸濁液から4種のバクテリアA～Dをコロニーとして単離し、単離バクテリアの同定を16S rRNA遺伝子のPCR解析にもとづいて行った(Lane 1991; 篠田ら 2000)。その結果、バクテリアA～Dはその高い相同性に基づいて各々 *Pedobacter* sp., *Bacillus cereus*, *Pantoea agglomerans* 及び *Sphingomonas yunnanensis* と同定された(Yokota ら 2014) (表-5)。

これらバクテリアの酵母エキス培養液を滅菌したもみ殻抽出物を含むバイアルに接種し、滅菌したコナギ種子と27°C、暗黒下で4日間培養した。その結果、4種類のバクテリアA,B,C,D単独、「A+B」、「A+B+C+D」で暗所発芽を誘導した(表-6)。このことより、発芽誘導活性は特定のバクテリア

にあるのではなく、バクテリア全般にあるものと考えられた。

同定されたバクテリアのいずれもグラム陽性の土壤細菌で、しばしば土壤、植物、空中から単離される(Leys ら 2004; Zang ら 2005; Vilain ら 2006; Cruz ら 2007; Yoon ら 2007)。それ故、バクテリアが誘導するコナギの種子発芽は水田圃場でも起きていると考えられる。本来、水田土中のコナギ種子は光が当たらないために発芽できないが、水田にバクテリアが増殖すると、種皮が消化されるために発芽が増加すると考えられる。有機栽培の水田でコナギが多発する(長谷川ら 2007)のは、バクテリアの増殖に必要なアミノ酸やリン酸などの栄養分が豊富なためと考えられる。一方、バクテリアばかりでなく、糸状菌(カビ)、酵母、放線菌なども栄養豊富な土壤中では盛んに増殖しているものと思われるので、これら微生物のコナギ発芽に対する影響は小さくないと考えられる。

おわりに

土壤1gには4,000～10,000種のバクテリアがおり(Chee-Sanford・Fu 2010)、地球上には150万種の菌類がいる(Borneman・Hartin 2000)という。土壤微生物は雑草の種子の発芽を促進したり、阻害したりして、あるいは枯殺して種子のシードバンクに影響する(Kremer 1993; Chee-Sanford ら 2006; Chee-Sanford・Fu 2010)。微生物が雑草種子の発芽促進に影響するとの報告がある(Vrbničanin ら 2008a, b, 2011)。根圏から分離したバクテリアが根寄生雑草, *Striga hermonthica* の発芽を誘導する(Babalola ら 2007)という報告もある。

本研究は土壤バクテリアが雑草種子の発芽を促進することを明確に証明したものであり、本研究結果が生態系に関する新しい情報となることを期待している。

引用文献

- 荒井正雄・川嶋良一 1956. 水稻栽培における雑草害の生態学的研究 I・II. 日本作物学会記事 25, 115-119.
- Babalola, O.O. *et al.* 2007. Evaluation of some bacterial isolates as germination stimulants of *Striga hermonthica*. *Afr. J. Agric. Res.* 2, 27-30.
- Borneman, J. and R. J. Hartin 2000. PCR primers that amplify fungal rRNA genes from environmental samples. *Appl. Environ. Microbiol.* 66, 4356-4360.
- Breen, J. L. *et al.* 1999. Tiller density

- determines competitive outcome between water-seeded rice (*Oryza sativa* L.) and *Monochoria vaginalis* var. *vaginalis*. 雑草研究 (J. Weed Sci. Tech.) 44, 180-188.
- Chee-Sanford, J.C. *et al.* 2006. Do microorganisms influence seed-bank dynamics? *Weed Sci.* 54, 575-587.
- Chee-Sanford, J. and X. Fu 2010. Investigating the role of microorganisms in soil seed bank management. In: *Current Research, Technology and Education Topics in Applied Microbiology and Microbial Biotechnology* (ed. by Mendez-Vilas A.). Formatex Research Center, Badajoz, Spain. pp.257-266.
- 千坂英雄・草薙得一 1978. 水稲の不耕起乾田直播栽培における雑草の発消長と防除 (1) 雑草の発消長. 雑草研究 (*Weed Res.*, Japan) 23,185-190.
- Cruz, A.T. *et al.* 2007. *Pantoea agglomerans*, a plant pathogen causing human disease. *J. Clin. Microbiol.* 45,1989-1992.
- Harada, J. *et al.* 1981. Sprouting of dormant tubers of *Sagittaria trifolia*, a perennial paddy weed, caused by cotylenin E, a new plant growth regulator. 雑草研究 (*Weed Res.*, Japan) 26, 37-39.
- 長谷川浩 2008. 有機水稲栽培におけるシードバンクとコナギ優占の実態—東日本における事例—有機農業研究年報 8, 185-199.
- Holm, L. G. *et al.* 1977. *The world's Worst Weeds: Distribution and Biology*. University of Hawaii Press, Honolulu.
- 梶本信幸・中村拓 1984. 水田雑草の養分吸収特性の草種間差 第1報 混植による窒素吸収力の推定. 雑草研究 (*Weed Res.*, Japan) 29, 147-152.
- Kawaguchi, S. *et al.* 1997a. Allelopathic potential of rice seed (*Oryza sativa* L.) on seed germination of *Monochoria vaginalis* var. *plantaginea*. 雑草研究 (J. Weed Sci. Tech.) 42, 262-267.
- Kawaguchi, S. *et al.* 1997b. Effects of aqueous extract of rice plants (*Oryza sativa* L.) on seed germination and radicle elongation of *Monochoria vaginalis* var. *plantaginea*. *Plant Growth Regul.* 23,183-189.
- Kim, K.U. *et al.* 1999. Evaluation of allelopathic potential in rice germplasm. *Korean J. Weed Sci.* 19,1-9.
- 川口俊 1998. 水田雑草の発消長および群落形成に及ぼすイネの影響 (博士論文). 東京農工大学. 東京.
- 汪光熙ら 1996. ミズアオイとコナギの種子の休眠, 発芽, 出芽特性の差異. 雑草研究 (*Weed Res.*, Japan) 41, 247-254.
- 小荒井昇 1995. 水田雑草コナギの生理・生態に関する研究の現状. 植調 29, 10-16.
- Kremer, R.J. 1993. Management of seed banks with microorganisms. *Ecol. Appl.* 3, 42-52.
- Lane, D.J. 1991. 16S/23S rRNA sequencing. In: *Nucleic Acid Techniques in Bacteria Systematics* (ed. by Stackebrandt E. and M. Goodfellow). John Wiley & Sons, Chichester, UK. pp.115-174.
- Leys, N. M.E.J. *et al.* 2004. Occurrence and phylogenetic diversity of *Sphingomonas* strains in soils contaminated with polycyclic aromatic hydrocarbons. *Appl. Environ. Microbiol.* 70, 1944-1955.
- Momonoki, Y.S. 1992. Effect of ethylene and carbon dioxide on seed germination of *Monochoria vaginalis* var. *plantaginea*. 雑草研究 (*Weed Res.*, Japan) 37, 121-128.
- 品川愛 2003. イネに含まれるコナギ (*Monochoria vaginalis*) の暗発芽促進物質の探索 (修士論文). 東京大学. 東京.
- 篠田吉史ら 2000. 16S rRNA 遺伝子解析による細菌の系統分類法. 島津評論 57, 121-132.
- 竹内安智ら 1991. コナギ種子の発芽にたいするイネ幼植物の促進作用. 雑草研究 (*Weed Res.*, Japan) (別) 30, 132-133.
- Takeuchi, Y. *et al.* 1995. Stimulation of germination of *Monochoria vaginalis* seeds by seed coat puncture and cotylenins. 雑草研究 (*Weed Res.*, Japan) 40, 221-224.
- Takeuchi Y. *et al.* 2001. Inhibitory and promotive allelopathy in rice (*Oryza sativa* L.). *Weed Biol. Manag.* 1., 147-156.
- 竹松哲夫・竹内安智 1983. 世界の農耕地雑草とその制御. 全国農村教育協会, 東京, pp. 77-96.
- Vilain, S. *et al.* 2006. Analysis of the life cycle of the soil saprophyte *Bacillus cereus* in liquid soil extract and in soil. *Appl. Environ. Microbiol.* 72, 4970-4977.
- Vrbničanin, S. *et al.* 2008a. Effect of growth-promoting bacteria on germination of *Datura stramonium* L., *Abutilon theophrasti* Medik., *Onopordon acanthium* L. and *Verbascum thapsus* L. (Abstract). In: *Proceedings of the Fifth International Weed Science Congress (June 23-27 2008, Vancouver, BC, Canada)*. International Weed Science Society, Hisar, India, 127.
- Vrbničanin, S. *et al.* 2008b. Germination of *Iva xanthifolia*, *Amaranthus retroflexus* and *Sorghum halepense* under media with microorganisms. *J. Plant Dis. Prot.* 21,297-302.
- Vrbničanin, S. *et al.* 2011. Effect of plant growth promoting rhizobacteria on *Ambrosia artemisiifolia* L. seed germination. *Pestic. Phytomed.* 26, 141-146.
- Yang, S.F. and N.E. Hoffman 1984. Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35,155-189.
- Yokota, T. *et al.* 2014. Mechanism of rice hull-induced germination of *Monochoria vaginalis* seeds in darkness. *Weed Biol. Manag.* 14,138-144.
- Yoon, J.H. *et al.* 2007. *Pedobacter terrae* sp. nov., isolated from soil. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 57, 2462-2466.
- Zhang, Y-Q. *et al.* 2005. *Sphingomonas yunnanensis* sp. nov., a novel Gram-negative bacterium from a contaminated plate. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 55, 2361-2364.