

水田畦畔におけるオオバコの 個体群維持

東京農業大学
農学部バイオセラピー学科
松嶋 賢一

はじめに

オオバコ (*Plantago asiatica* L.) は、その生態的特性から、一般には公園の緑地や路傍の優占種として認識されている (山西・福永 1983; 柳原 1990a; Ikeda and Okutomi 1992; Matsuo 1997)。しかし、伝統的な水田畦畔植生の優占種のひとつでもある (前中ら 1993; 山口・梅本 1996; 中山ら 1997)。

伝統的な水田畦畔は本田管理に準じて高い土壌水分状態が維持されるため、放任すると高密かつ高群落高の植生になりうる。一方、水田畦畔では主に刈取りにより植生が管理されてきた (伊藤ら 1999; 徐 2001, 2009; 山口 2003; 林・富永 2004)。したがって、水田畦畔植生の構成種は激しい光競合と刈取りで茎葉や生殖器官が切除される攪乱の2つの淘汰圧 (Grime 1977; 鷺谷・矢原 1996) に遭遇する。オオバコは、潜在的に低身長であるにもかかわらず、これらの相異なる淘汰圧の下で水田畦畔において優占種として存続してきたのである。

著者らは、水田畦畔におけるオオバコの個体群の消長の追跡とともに、水田畦畔由来のオオバコ種子の発芽特性ならびにオオバコの刈取りに対する再生反応を検討してきた (松嶋ら 2009a, b, 2014)。本稿では、現時点で明らかになった結果をもとに、水田畦畔におけるオオバコの個体群維持要因を紹介する。

1. 水田畦畔におけるオオバコの個体密度の推移

神奈川県厚木市内4か所の水田畦畔においてオオバコの個体数の推移を生育段階別に追跡した (松嶋ら 2014)。その結果の一部を図-1に示した。3~4月と2回目の刈取りが行われた直後の6月に萌芽個体が増加した。しかし、水田畦畔の刈取り管理が終了した9月以降には萌芽個体が観察されなかった。生殖成長中の個体 (開花中または成熟種子を付する花茎を有する個体) は4月から観察され、5~7月と9~11月に比較的多かったが、7~8月にはほとんど観察

されなかった。また、この調査地では5~7月にかけて2回の刈取りが行われたものの、全個体の1~30%は生殖成長中であり、花茎は未熟な段階で切除されていた。総個体数は萌芽に連動して6月にかなり増加した。それ以外の時期では300個体/m²以下で推移し、その多くは越冬個体であった。また、2008年11月~翌1月と2009年11月以降に成熟花茎 (自然脱粒する種子を付する花茎) が多く観察され、それ以外ではかなり少なかった。著者らが調査した他の水田畦畔においても、春と刈取り後に出芽数が増加する点、刈取りが行われても生殖成長個体が存在していた点については似た季節的推移を示している (松嶋ら 2014)。

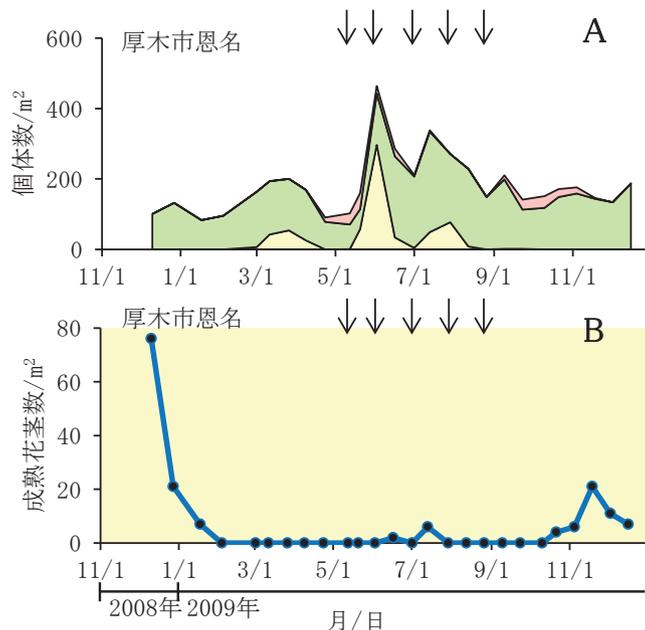


図-1 水田畦畔におけるオオバコの個体密度と成熟花茎数の推移 (松嶋ら 2014 を改変)
図 A の黄色は萌芽個体数、緑は栄養成長個体数、赤は生殖成長個体 (自然脱粒前の種子を付する花茎を抽出している個体) 数を示す。自然脱粒する種子を付する花茎を成熟花茎とした (図 B)。図中の↓は刈取り日を示す。

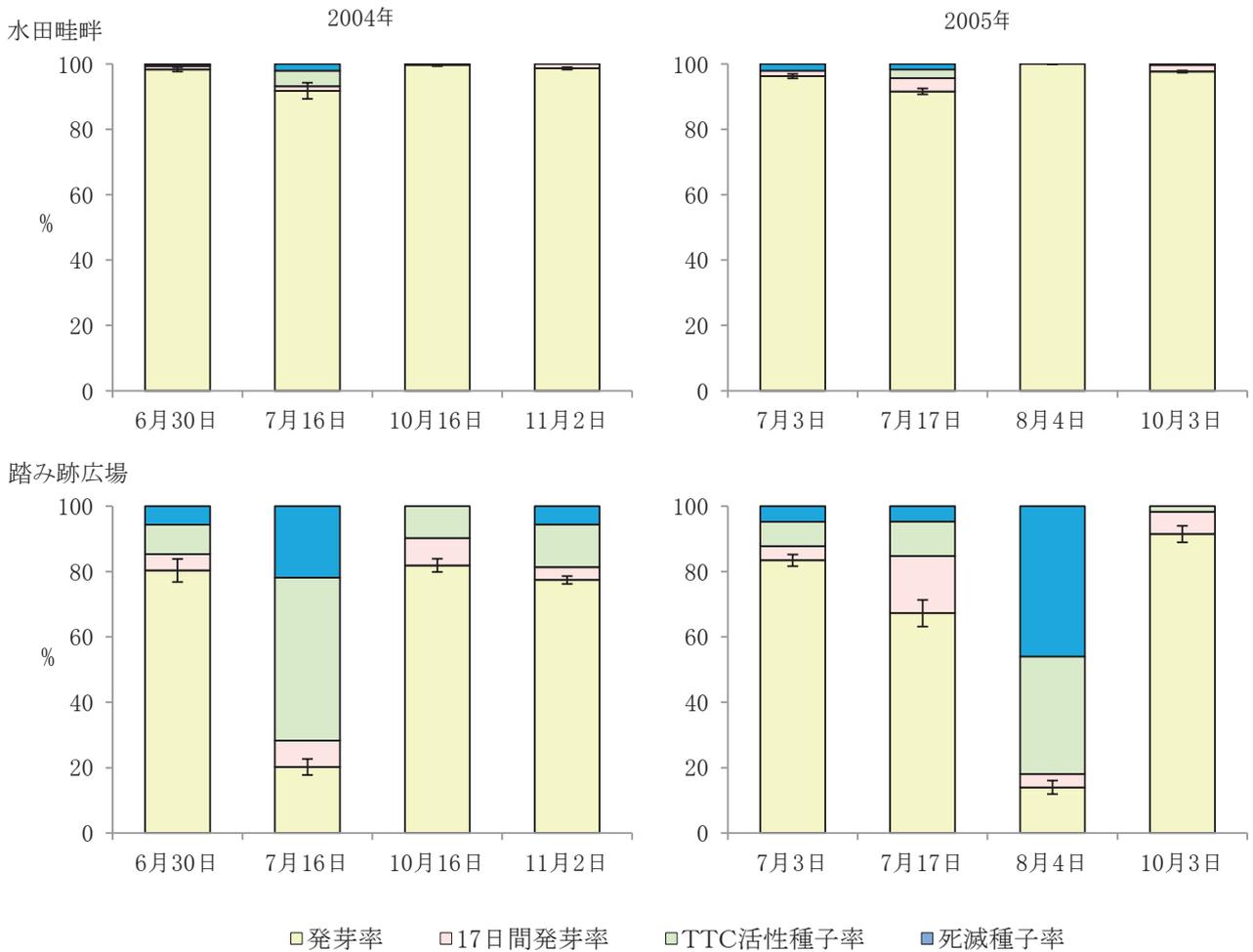


図-2 水田畦畔および踏み跡広場から採取したオオバコ種子の発芽特性（松嶋 2009a; 松嶋 2014 をもとに作成）
25℃恒温全明条件。発芽率は置床後 10 日目の結果。図中の縦棒は標準誤差。

以上から水田畦畔のオオバコ個体群の特徴としては、①オオバコ個体群には生殖成長中の個体が刈取り後にも混生していると同時に越冬個体が主な構成個体であること、②6～8月の草刈りの度に花茎は未熟段階で切除され、その直後に多量の実生が観察されているが、種子の自然散布は刈取りの終了した11月以降に集中していることの2点が挙げられる。これらの点について追跡した結果を以下に示す。

2. 水田畦畔由来のオオバコ種子の発芽特性

2004年と2005年に、神奈川県厚木市の水田畦畔と東京農業大学厚木

キャンパスに設置されている駐車場を兼ねた踏み跡広場のオオバコ集団から定期的に結実種子を採種し、ただちにシャーレにおいて発芽適温と考えられる25℃明条件下で発芽試験を行った結果を図-2に示した（松嶋ら2009a）。水田畦畔種子の10日間発芽率はどの時期でも90%を越えた。一方、踏み跡広場種子では、2004年には7月に、2005年には8月に極めて低い発芽率になるといった、発芽率の季節変動がみられた。水田畦畔においては、オオバコの花茎は複数回の刈取りにより切除される（図-1）。そのため、実際には成熟種子の自然落下の多くは刈取り管理の行われない時期である。しかし、刈取り管理の期間中に

は生殖成長中の個体が見られることから、刈取りに遭遇しないあるいは刈取りと次の刈取りの間には開花結実が可能であろう。この結果は、水田畦畔由来のオオバコの成熟種子は結実時期に関わらず良好な発芽条件下で速やかに発芽できる能力を保持することを示している。

また、2008年9月に播種を行い、水田畦畔の刈取り頻度で刈取りを施した際に、自然脱粒前に刈取りによって切除された花茎があったことから、そのうちの蒴果が肥大中の種子の発芽率を調査した。その結果、発芽率は88%を示し（表-1）、刈取り時、自然脱粒しない未成熟の種子でも発芽可能であった。

表-1 刈取り処理時に抽出していた未熟花茎数と種子登熟中の花茎の種子の発芽率（松嶋ら 2014 を改変）

	刈取り日				
	5月14日	6月22日	7月21日	8月5日	8月21日
2008年9月播種					
開花前～開花中（本/個体）	4.2 ± 0.3	0.3 ± 0.2	1.5 ± 0.3	0.7 ± 0.2	0.3 ± 0.1
種子登熟中（本/個体）	8.3 ± 0.5	2.0 ± 0.2	0.0	0.0	0.0
発芽率（%）	-	88.0	-	-	-

平均値±標準誤差。

表中の-は未調査または刈取り時になかったことを示す。

3. 刈取りに対するオオバコの個体再生能力

オオバコが刈取り下で個体を維持している要因について、著者らは、まずはオオバコが種として潜在的に保有している刈取りに対する再生能力について、他の雑草との比較と刈取り時期による比較から検討した（松嶋ら 2009b）。その後、実場面においては主に越冬個体が生き残っている点を踏まえて検討を行った（松嶋ら 2014）。

まず、農地やその周辺に自生している雑草として、一年生のオヒシバ *Eleusine indica* (L.) Gaertn., スベリヒユ *Portulaca oleracea* L., メヒシバ *Digitaria ciliaris* (Rets.) Koeler と多年生のヨモギ *Artemisia princeps* Pampan. およびチガヤ *Imperata cylindrica* (L.) Beauv. にオオバコを加えた6種を取り上げた。地際刈取り、地際から3cm刈りおよび無刈取りを設け、2005年5月に播種または移植後、7月に刈取り、その4週後の再生程度を比較した結果を表-2に示した。地際刈りにおいては、オオバコを含む多年生3種では100%再生したが、一年生3種では著しく再生が劣った。また、3cm刈りにおける生葉数の対無刈取り比はオオバコでのみ無刈取りを上回り、地際刈りでもオオバコの再生程度は他種に比べ大きかった。

また、5月に播種し、7月または8月に地際から1cmでの刈取りを行ったオオバコ個体の刈取り後の出葉速

表-2 刈取り後4週目における生葉数および地上部乾物重の再生状況（松嶋ら 2009b を改変）

供試植物	試験区	再生率 ¹⁾ %	生葉数	
			枚/個体	相対値 ²⁾
オオバコ	地際刈	100	11.0 a ³⁾	0.73
	3cm刈	100	16.2 a	1.08
	無刈取	-	15.0 a	-
オヒシバ	地際刈	0	-	-
	3cm刈	100	72.0 a	0.72
	無刈取	-	100.5 b	-
スベリヒユ	地際刈	0	-	-
	3cm刈	100	597.5 a	0.54
	無刈取	-	1099.3 a	-
メヒシバ	地際刈	30	3.0 a	0.02
	3cm刈	100	71.8 b	0.56
	無刈取	-	129.3 c	-
ヨモギ	地際刈	100	21.8 a	0.48
	3cm刈	100	28.3 a	0.62
	無刈取	-	45.8 a	-
チガヤ	地際刈	100	8.3 a	0.64
	3cm刈	100	8.8 a	0.67
	無刈取	-	13.1 a	-

1) 刈取後に地上部を展開した個体の全個体数に対する割合。

2) 無刈取に対する各刈取区の割合。

3) それぞれの形質において、各植物内の異なるアルファベット間には5%レベルで有意差有り (Tukey法)。

度は7月刈取りで0.58枚/日（無刈取りでは0.44枚/日）、8月刈取りで0.65枚/日（同0.10枚/日）であり、刈取りにより出葉速度は著しく増大した（松嶋ら 2009b）。また、7月刈取り、8月刈取りとも花茎生産を刈取り後30～40日目には開始した。

また、先に示した個体密度の推移において、水田畦畔では越冬個体が主な構成個体である点、4月と6～8月に発芽個体が観察された点をふまえ、9月、翌年4月および7月に播種した個体に対し、水田畦畔の頻度で刈取りを行い、生葉の回復と茎・根部重の推移を無刈取りと比較した結果を図-3、図-4に示した（松嶋ら 2014）。越冬個体である9月播種個体では生葉数

は刈取りの度に低減するものの、次の刈取りまでの間に無刈取りと同数もしくはそれ以上にまで回復し、茎・根部乾物重は無刈取りと比較してわずかに減少したのみであった。一方、当年出芽個体である4月および7月播種個体では両形質とも無刈取りと比較して明らかに低減した。しかし、播種時期にかかわらず刈取り下ですべての個体が生存し、枯死に至らなかった。

4. 水田畦畔におけるオオバコの個体群維持

水田畦畔のオオバコ個体群は5～10月の農繁期に頻繁な刈取りと本田や畦畔管理に伴う人為的攪乱を受ける。

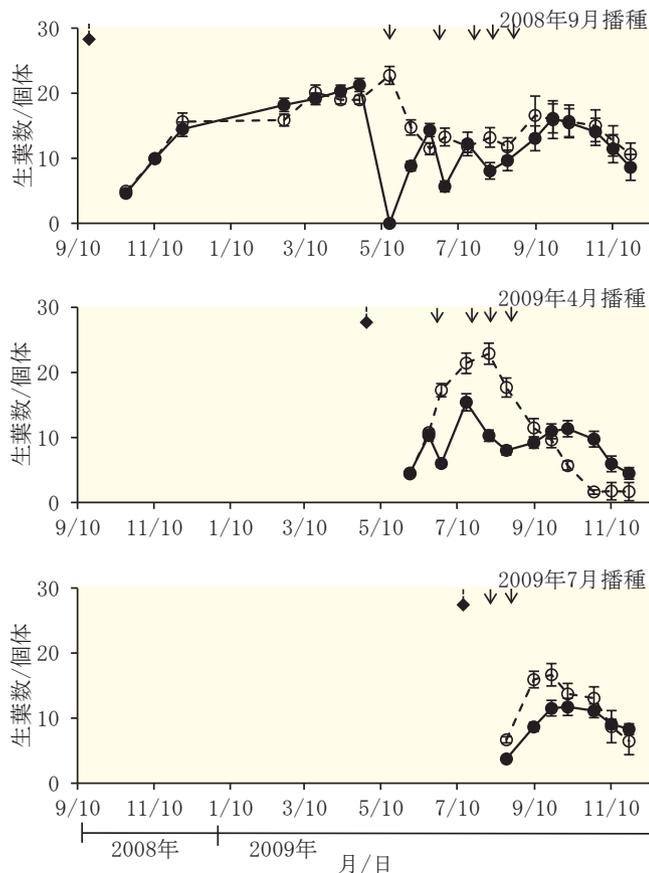


図-3 水田畦畔の刈取り頻度に合わせた刈取り下における出芽時期の異なるオオバコの生葉数の推移 (松嶋ら 2014 を改変)
 ●：刈取区，○：無刈取区。図中の縦棒は標準誤差。
 ↓は刈取り日，◆は播種日を示す。

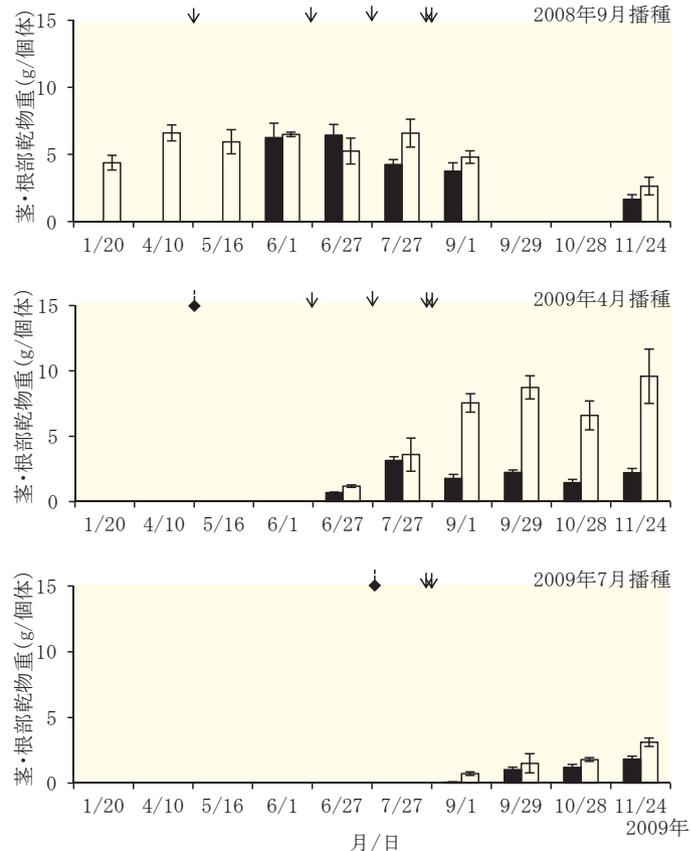


図-4 水田畦畔の刈取り頻度に合わせた刈取り下における出芽時期の異なるオオバコの茎・根乾物重の推移 (松嶋ら 2014 を改変)
 ■：刈取区，□：無刈取区。図中の縦棒は標準誤差。
 ↓は刈取り日，◆は播種日を示す。

このような環境において、オオバコの成熟種子の多くは水田畦畔における刈取りによる植生管理終了後に生産された (松嶋ら 2014)。また、自然脱粒前の未熟種子の中には刈取り時に花茎が切除され親個体から分断されても発芽能力を有するものがあることを示唆した。オオバコは霜降季以外であれば開花結実が可能である (Kawano and Matsuo 1983; Sawada *et al.* 1994; 中山ら 1997; Yoshie 2007)。しかし、著者らの示した結果は、水田畦畔の主要植生管理法である刈取りはオオバコの発芽可能種子の地表散布を制限・制御することを示している。

また、水田畦畔に生育するオオバコの成熟種子は結実時期に関わらず好適条件下であれば速やかに発芽できる (松嶋ら 2009a)。水田畦畔は刈

取りが行われても植被率が高い (中山ら 1997; 梅本・山口 1997; 松嶋ら 2014) ので、この状況下で出芽しても厳しい光競合に遭遇する。一方、オオバコ種子は発芽に光が必要である (Yamamoto 1977)。水田畦畔の土壌は水稲作付け期間中には常に湿潤であるとともに、刈取りの後に多くの出芽個体が観察されている (松嶋ら 2014) ことから、水稲生育期間中にはオオバコの発芽は植被による地表面の日陰により制限されていると考えられる。以上のことから、水田畦畔においてオオバコは、地表面への到達光が一時的に強まる刈取りのタイミングで一斉に発芽できるような種子繁殖特性を獲得し、次世代を補給していると推察される。

一方、オオバコ個体は1回の刈取

りでは地際から刈取られても枯死せず、他種に比べ出葉速度が速い (松嶋ら 2009b, 2014)。オオバコと同じ多年生植物であるチガヤとヨモギでは根茎の腋芽の伸長・発達で新たな地上部が形成されている (伊藤ら 1970; 伊藤 1993; 富永 2007)。しかし、オオバコでは側芽は肥大した主茎付近にとどまり、かつそれらの茎頂分裂組織は全て地下にある (柳原 1990b) ため、刈取りによる茎頂分裂組織の損傷・切除を免れる。このことは、オオバコは地下部位での空間的拡大をすることなく同化器官のみを速やかに再生することを示している。しかし、複数回の刈取り下において、越冬個体では貯蔵器官に蓄えられた栄養の消費を最小限に抑えて刈取り後に十分な生葉の回復を行えるが、当年出芽個体ではそれが

越冬個体に比べ劣る（松嶋ら 2014）。したがって、水稻生育期間中に出芽した若齢個体の生き残りは難しいと判断される。

以上のような種子繁殖特性と刈取りに対する個体の反応をもとに、越冬個体が主な構成個体であることと草刈りの直後に多量の実生が観察されていることについての要因の一端を解説した。しかし、越冬個体がいつ出芽したものなのか、その出芽個体がなぜ越冬できたのかといった点が疑問として残っている。これらの点を明らかにすることでさらに詳細な個体群の維持機構が解明される。

なお、本稿は松嶋 2014 の内容を改編して掲載した。

引用文献

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

林春菜・富永達 2004. 水田畦畔の植生に与える除草の影響. 京都府立大学学術報告「人間環境学・農学」56, 109-113.

Ikeda, H. and K. Okutomi 1992. Effect of species interactions on community organization along a trampling gradient. *Journal of Vegetation Science* 3, 217-222.

伊藤健次ら 1970. ヨモギの生理生態およびその防除法に関する研究 第3報 耕地におけるヨモギの life cycle について. 雑草研究 10, 15-18.

伊藤操子 1993. 雑草の栄養繁殖特性と再生能. 「雑草学総論」. 養賢堂, 東京, pp. 71-95.

伊藤貴庸ら 1999. 伝統的畦畔と基盤整備畦畔における植生構造とその変遷過程. 雑草

研究 44, 320-340.

Kawano, S. and K. Matsuo 1983. Studies of life history of the genus *Plantago* I. Reproductive energy allocation and propagule output in wild populations of a ruderal species, *Plantago asiatica* L., extending over a broad altitudinal gradient. *Journal of the College of Liberal Arts, Toyama University (Natural Science)* 16, 85-112.

前中久行ら 1993. 畦畔草地の景観構成要素・生物生息地としての評価と適正な植生管理に関する研究. 日産科学振興財団研究報告書 16, 231-240.

Matsuo, K. 1997. Comparison of ecological distributions and life history characteristics between invasive and closely related native *Plantago* species in Japan. In: "Biological Invasions of Ecosystem by Pests and Beneficial Organisms." ed. by Yano, E., et al. National Institute for Agro-Environmental Sciences, Tsukuba, pp.15-26.

松嶋賢一ら 2009a. 水田畦畔と踏跡広場に生育するオオバコの種子発芽および休眠性の差異. 雑草研究 54, 17-20.

松嶋賢一ら 2009b. オオバコの刈取りに対する再生力. 雑草研究 54, 55-62.

松嶋賢一ら 2014. オオバコ *Plantago asiatica* L. の刈取り後の地上部回復および水田畦畔における個体群維持要因の検討. 雑草研究 59, 1-10.

松嶋賢一 2014. 水田畦畔におけるオオバコの個体群維持要因に関する研究. 雑草研究 59, 112-118.

中山祐一郎ら 1997. オオバコ種内 2 型（普通型と minima 型）の生活史特性. 雑草研究 42, 97-106.

Sawada, S., et al. 1994. Ecotypic differentiation of dry matter production processes in relation to survivorship and reproductive potential in *Plantago asiatica* populations along climatic gradients. *Functional Ecology* 8, 400-409.

徐錫元 2001. 日本の水田畦畔管理について. 2. 畦畔の雑草防除とその地域的特徴. 植調, 35, 278-287.

徐錫元 2009. 水田畦畔雑草の管理に関する

現地情報の収集と除草剤使用指針の提示. 雑草研究 54, 157-165.

富永達 2007. 日本産チガヤの生態とその利用に関する総合的研究. 雑草研究 52, 66-71.

梅本信也・山口裕文 1997. 伝統的水田における畦畔植物の乾物生産. 雑草研究 42, 73-80.

鷺谷いづみ・矢原徹一 1996. 生物多様性の進化的根拠. 5. 生活史戦略と植物の種多様性. 鷺谷いづみ・矢原徹一著「保全生態学入門」遺伝子から景観まで. 文一総合出版, 東京, pp. 100-106.

山口裕文・梅本信也 1996. 水田畦畔の類型と畦畔植物の資源学的意義. 雑草研究 41, 286-294.

山口裕文 2003. 水田畦畔の管理と種の多様性維持. 今月の農業 47(2), 45-49.

山西弘恭・福永典之 1983. 日本列島におけるオオバコ *Plantago asiatica* L. の生態型分化. 日本生態学会誌 33, 473-480.

Yamamoto, M. 1977. Effect of light on seed germination in *Plantago asiatica* L. *Bull. Yamagata Univ., Nat. Sci.* 9, 311-322.

柳原欣彌 1990a. オオバコを用いた実験・観察 (1) - 教材化をめざして -. 遺伝 44(1), 92-96.

柳原欣彌 1990b. オオバコを用いた実験・観察 (2) - 教材化をめざして -. 遺伝 44(11), 60-65.

Yoshie, F. 2007. Length of the pre-reproductive period of *Plantago asiatica* L. from different latitudes. *Plant Species Biology* 22, 135-139.