

# チガヤの生態型間 F1 雑種における劇的な開花期シフト

龍谷大学 研究部 博士研究員  
野村 康之

## はじめに

チガヤ (*Imperata cylindrica* (L.) Raeusch.) はイネ科チガヤ属の多年生雑草である。風媒の自家不和合かつ風散布種子であり、根茎によって旺盛な栄養繁殖を行う (図-1AB)。本種は、熱帯から温帯まで広く分布し、有害な雑草として認知されている (Holm *et al.* 1977)。その一方で、日本においては半自然草原を構成する 1 種であり、緑化被覆資材としても活用される (岩切ら 2010; Yamada and Nemoto 2016; エスペックミック株式会社 2023)。日本の本種には開花期、形態および生育環境の異なる 2 つの生態型、C 型 (普通型あるいはフシゲチガヤ) と E 型 (早生型あるいはケナシチガヤ) が存在する (松村・行村 1980;

Tominaga *et al.* 1989a) (図-1C)。C 型は西日本において 5 月に咲き、稈の節に毛があり、乾いた環境を好む。E 型は 4 月に咲き、稈の節に毛がなく、湿った環境を好む。先行研究において、東北地方では 2 生態型の雑種が生育していることが明らかになっていく (富永ら 2007)。まず、筆者らはこの雑種集団の集団遺伝構造を明らかにすることを目指して研究を始めた。その過程で、雑種形成により生じた新たな形質 (新奇形質) が集団遺伝構造の維持に深く関与していることを明らかにしてきた (Nomura *et al.* 2015, 2022)。なお、本原稿は『雑草研究』68 巻 2 号に掲載された学会賞受賞業績 (奨励賞) の記事 (野村 2023) を再構成したものであることを、ご了承いただきたい。

## 雑種形成とそれがもたらす植物保護科学上の問題

筆者らが研究している雑種形成は、多様な進化生態学的効果をもたらす。独立に進化してきた系統はそれぞれが固有の遺伝子を有し、それらが交配することで新たな遺伝子の組み合わせが生じる。この新たな遺伝子の組み合わせが新奇形質を含む多様な表現型の源となる。新奇形質が雑種の適応を促進して種分化を引き起こす (Lamichhaney *et al.* 2018) こともあれば、環境とのミスマッチが起こり雑種の排除が生じる (Mitsui *et al.* 2011) こともある。特に、雑種の適応が促進されることで侵略的種の出現 (Schierenbeck and Ellstrand 2009; Sloop *et al.* 2009) や、在来種の絶

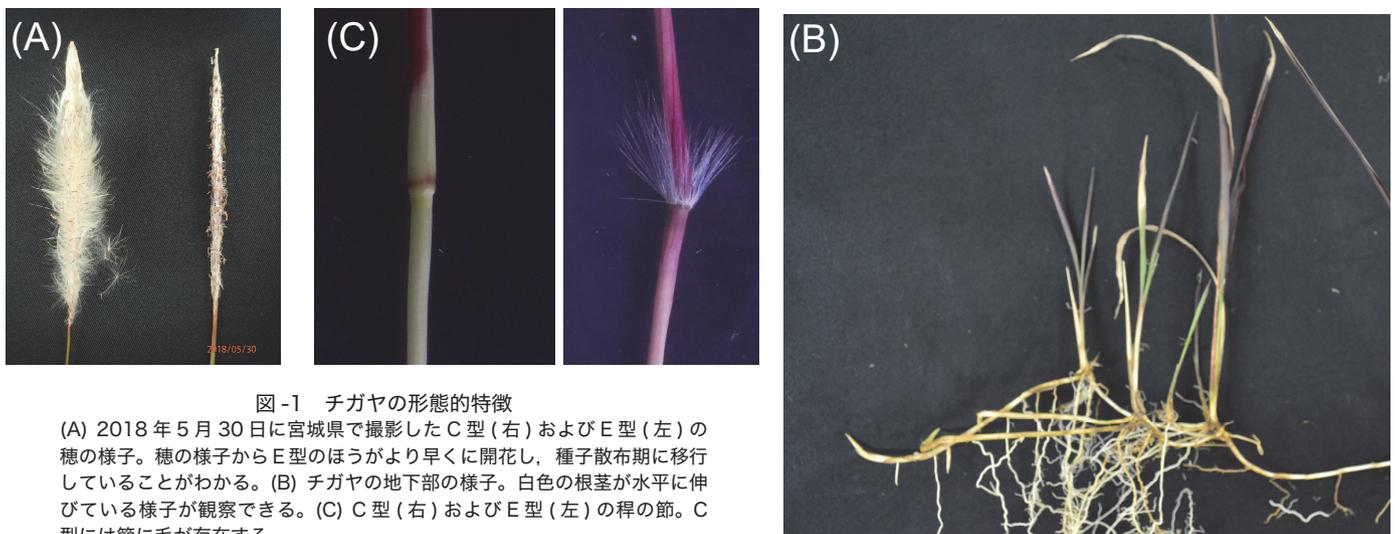


図-1 チガヤの形態的特徴

(A) 2018年5月30日に宮城県で撮影したC型(右)およびE型(左)の穂の様子。穂の様子からE型のほうがより早くに開花し、種子散布期に移行していることがわかる。(B) チガヤの地下部の様子。白色の根茎が水平に伸びている様子が観察できる。(C) C型(右)およびE型(左)の稈の節。C型には節に毛が存在する。

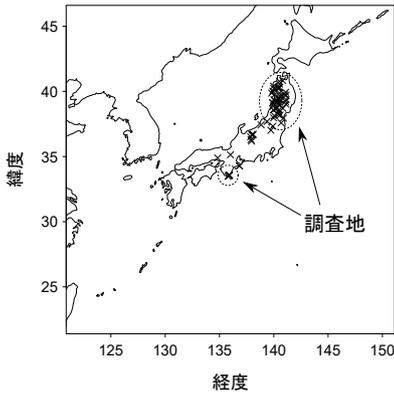


図-2 日本における F1 雑種の分布  
× は F1 雑種の生育が確認された場所を示す。開花期の調査を行った調査地も示した。Nomura *et al.* (2022) を改変。

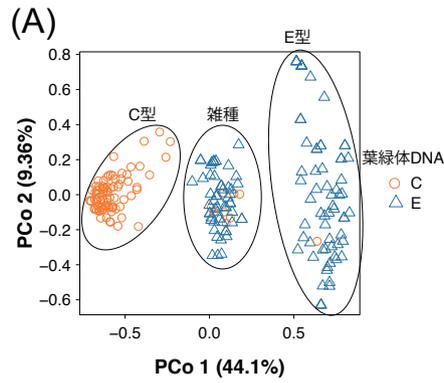
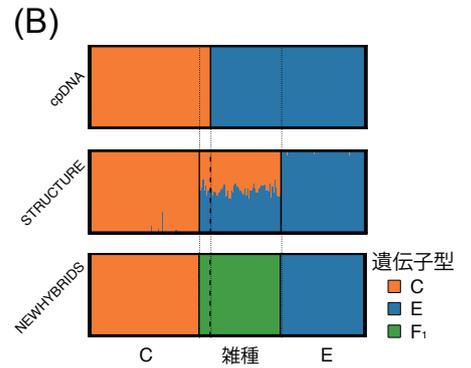


図-3 2生態型の核ゲノム 12 領域にもとづく遺伝的分化  
(A) 主座標分析の結果。凡例は葉緑体 DNA ハプロタイプにもとづく分類を示す。(B) 葉緑体 DNA ハプロタイプ、STRUCTURE 解析および NEWHYBRIDS 解析の結果。NEWHYBRIDS 解析は雑種を F1 雑種、F2 雑種などに識別することが可能である。本解析ではほとんどが F1 雑種であったことを示す。Nomura *et al.* (2022) を改変。



滅 (Levin *et al.*1996; Prentis *et al.* 2007) などの植物保護科学上の問題が生じることがある。それゆえに侵略的種の適切な管理などにおいて、雑種形成とそれにより生じる新奇形質への理解は不可欠である。その一方で、いまだに雑種形成をもたらす進化生態学的帰結の予測は困難である。雑種形成をもたらす帰結を予測するためには、親種と雑種、生育環境、およびそれらの相互作用の全体を理解する必要があるだろう。前述の雑種の新奇形質が、このような相互作用の理解の手助けとなったことを、本稿で紹介したい。

### F1 雑種だけの不思議な集団 遺伝構造

筆者らの研究で東北地方以外にも数か所の雑種集団が見つかったが、それらは小規模で東北地方全域に見られるような大規模な集団ではない (Nomura *et al.* 2022) (図-2)。このような雑種の分布の偏りが生じる原因は未解明の問題である。東北地方では東北地方より南の地域よりも C 型に対して E 型の生育が旺盛であり、それゆえ E 型が多数分布していることが示唆されている (Nomura *et al.* 2018)。これにより、東北地方では雑種形成の機会が多いのではないかと考

えられる。

本種の雑種集団の遺伝構造を明らかにするために、筆者らは葉緑体に関しては先行研究 (保田・芝山 2006) で開発されたイネ科葉緑体ゲノム用のユニバーサルプライマーを用いて、核ゲノムに関しては新規のプライマーを設計して、特定領域を増幅のちにダイレクトシーケンスして遺伝的変異を検出した (Nomura *et al.* 2015, 2022) (図-3)。これらの解析の結果、2 生態型は葉緑体と核の両方において明瞭な遺伝的分化を示した。

また、これらの解析の結果、形態や採集地情報から雑種と推定される系統は F1 雑種であり、生育地において F2 雑種や戻し交雑個体はほとんど

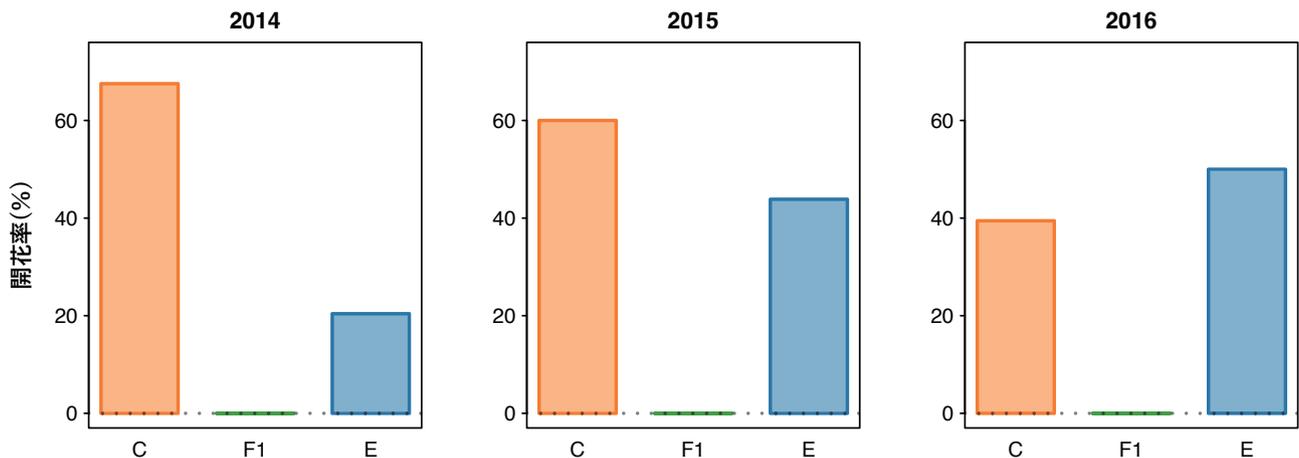
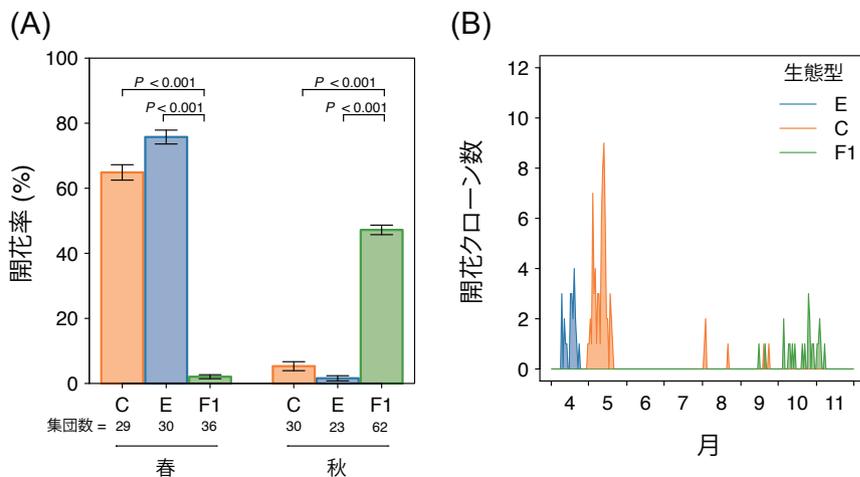


図-4 2 生態型および F1 雑種の京都大学京都農場における 4～5 月の開花率  
2014～2016 年の記録。2 生態型は開花している一方で、F1 雑種は全く開花していなかった。



(C)



図-5 2生態型およびF1雑種の開花期  
(A) 生育地での野外調査における開花率。エラーバーは標準誤差を示す。P値は一般化線形混合モデルにあてはめて解析を行った結果を示す。(B) 京都大学京都農場における栽培実験での開花期。(C) 2022年11月19日に撮影した宮城県の水田横の法面の様子。2生態型の開花期ではないにもかかわらず、開花が見られる。Nomura *et al.* (2022) を改変。

存在しないことが明らかになった。加えて、F1雑種の多くは種子親がE型であった。これはチガヤが雄性先熟であり (Tominaga *et al.* 1989b), より早くに咲くE型のほうが種子親になりやすい傾向があるためだと考えられる。この結果は、E型の穂に由来する種子のほうが、C型のそれよりも多くのF1雑種種子が含まれていたことと一致する (Nomura *et al.* 2022)。多くの場合、F1雑種はF1雑種や両親と交雑することでF2雑種や戻し交雑個体に置き換わってゆくため、チガヤのように雑種集団の組成の多くをF1雑種が占める例は少ない (Milne and Abbott 2008)。このような集団遺伝構造となる場合、F1雑種の種子繁殖が何らかの要因で阻害されていると考

えられるが、雑種が不稔になる例を除いてチガヤや同様の集団遺伝構造を持つ他種の先行研究において、その要因は未解明であった。

### F1雑種の開花期シフトの発見

当初はF1雑種の繁殖特性を明らかにするために、F1雑種の花粉や胚珠の稔性を調査する予定であった。しかしながら、栽培しているF1雑種は、2生態型の開花期である4~5月に開花することがなく、また過去の記録をさかのぼっても同様にF1雑種は春に開花していなかった (図-4)。このような状況にあり、雑種形成がF1雑種で止まってしまう要因について、しば

らく手掛かりが得られずにいた。しかし、たまたま秋に開花しているF1雑種を発見し、それに着想を得て「2生態型とF1雑種では開花期が異なる」と仮説を立て、検証を行った (Nomura *et al.* 2022)。F1雑種が分布する東北地方および紀伊半島南端部の地域において、複数年にわたり春と秋に開花していたチガヤの遺伝子型を決定した。その結果、2生態型が春に開花していた一方で、これら2生態型のF1雑種は秋に開花していた (図-5AC)。また、人為的に作出したF1雑種を栽培した場合も同様に、9~11月の秋に開花した (図-5B)。このように、2生態型とF1雑種の間では、半年近く開花期が異なるために、戻し交雑が起こらないと考えられる。

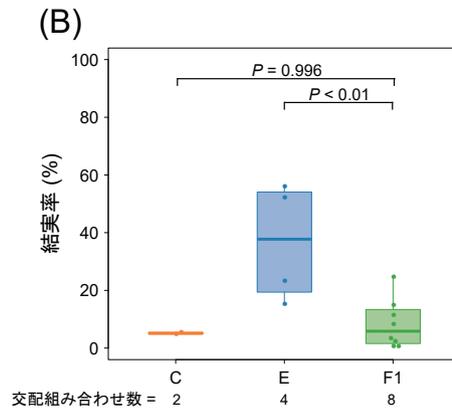
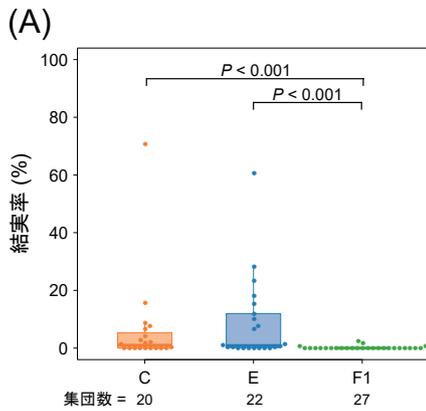


図-6 2生態型およびF1雑種の結実率  
(A) 生育地における2生態型とF1雑種の結実率。  
(B) 異なるクローン間で人為交配したときの2生態型とF1雑種の結実率。Nomura *et al.* (2022)を改変。

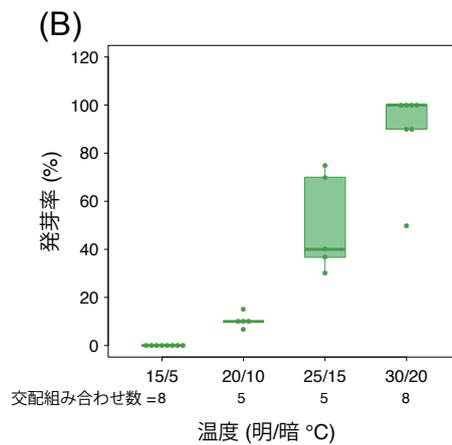
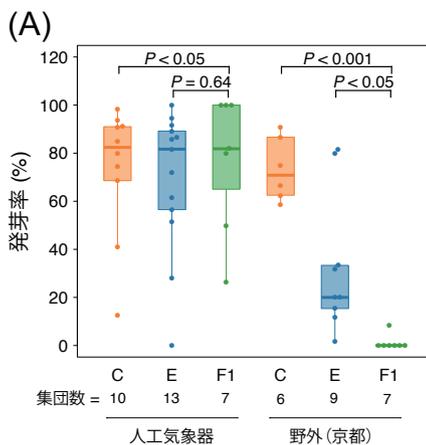


図-7 2生態型およびF1雑種の発芽率  
(A) 人工気象器および京都大学京都農場における2生態型とF1雑種が生産した種子の発芽率。供試した種子は生育地から採集した。人工気象器の条件は明期30°C/暗期20°Cである。また、2生態型は初夏に、F1雑種は冬に野外に播種した。  
(B) 人為的なF1雑種同士の交配によって得たF2雑種種子の各温度における発芽率。P値は一般化線形混合モデルにあてはめて解析を行った結果を示す。Nomura *et al.* (2022)を改変。

続いて、F1雑種同士の交配による種子生産量を明らかにするため、2生態型とともにF1雑種の結実率を調査した。生育地においては、2生態型の平均結実率が10%前後なのに対して、F1雑種の平均結実率は0.12%であり100倍程度の差があった(図-6A)。異なるクローンのF1雑種を人為的に交配すると結実するため(図-6B)、F1雑種に稔性はあるが生育地においてはF1雑種のクローン多様性が低いと考えられる。筆者らのその後の解析で、2生態型よりもF1雑種の集団中のクローン多様性が低いことが観察されたが、それだけが生育地での結実を制限する要因ではない可能性も浮かび上がり、今後も追究が必要である。

さらに、F1雑種の生産した種子の発芽可能性について明らかにするため、2生態型が生産した種子を初夏に、

F1雑種が生産した種子を冬に野外環境のもとに播種し、発芽率を調査した(図-7A)。その結果、2生態型が生産した種子は高い発芽率を示したが、F1雑種が生産した種子はほとんど発芽しなかった。また、F1雑種が生産した種子を人工気象器の下で培養すると、明期15°C/暗期5°Cの下では発芽せず、明期30°C/暗期20°Cのもとでは発芽した(図-7B)。したがって、開花期シフトによって、F1雑種の種子散布期が冬季にあたり、野外の低温で発芽が抑制され、種子が死亡していると考えられる。

以上のように、F1雑種は開花期シフトにより、交配相手および種子繁殖が制限されるため、F1雑種以降の雑種形成の進行が止まっていると考えられる(図-8)。また、種子繁殖が制限されている一方で、F1雑種は2生

態型と同様に根茎による栄養繁殖が可能である。これらの要因が合わさり、F1雑種だけの雑種集団構造となっていると考えられる。

## チガヤ研究のこれから

チガヤは日本で親しまれてきた植物であり、緑化資材としての活用も行われている。それゆえ、他の雑草に比べて研究が盛んに行われてきた印象がある。そのような中でも、本稿で紹介した開花期シフトのような興味深い現象がいまだに見つかることがある。開花期シフトに関する原因遺伝子などは不明であるが、筆者らがトランスクリプトーム解析などを通じて明らかにしようと試みている。開花期に関わる遺伝子の特定は他種の開花期制御の理解、あるいは雑種形成による新奇形質の出

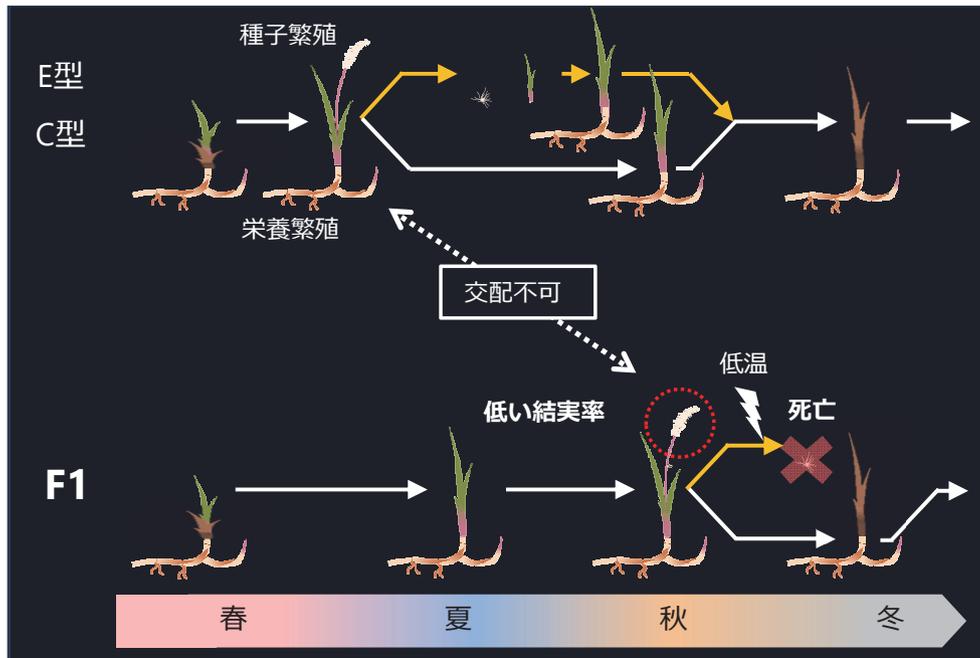


図-8 チガヤの雑種集団がF1 雑種だけ存在し、維持されるメカニズム  
2 生態型と F1 雑種の開花期には半年近い差異があるため、戻し交雑は起こらない。また、生育地の F1 雑種の結実率が低く、わずかに生産された種子は冬季の低温により発芽が抑制されている。おそらく、種子は翌春までに死亡しており、それゆえに F2 雑種が存在しないと示唆される。

現のメカニズムおよびそれがもたらす集団へのインパクトの予測に役立つだろう。

ほかにも上記で紹介できなかったが、F1 雑種が 2 生態型以上の表現型可塑性を有し、それが幅広い環境での適応を促進している可能性が、筆者らの研究で明らかになりつつある。近年、新熱帯区に由来するチガヤ属で系統解析が行われており、知見の蓄積が進んだ (Cordobés *et al.* 2021)。この知見を駆使して、2 生態型の起源に迫ることもできそうだ。これらの研究で得られる知見は、世界においてはチガヤの適切な防除に、日本においてはチガヤの適切かつ有効な活用役に役立つことができるだろう。今後も、引き続き研究をつづける所存である。

## 謝辞

本研究は、多くの方のご助力のもとに遂行されたものです。特に、本研究を行った博士後期課程中にご指導いただいた京都大学雑草学研究室の富永達博士、下野嘉子博士、岩上哲史博士 (所属は当時) に心より感謝申し上げます。

## 引用文献

- Cordobés F.M. *et al.* 2021. Phylogeny, evolution and ecological speciation analyses of *Imperata* (Poaceae: Andropogoneae) in the Neotropics. *Syst. Biodivers.* 19, 526–543.
- エスベックミック株式会社 2023. チガヤマット. [https://www.especmic.co.jp/bestmann/doc/012\\_icm/icm.html](https://www.especmic.co.jp/bestmann/doc/012_icm/icm.html). Accessed 18 Jun 2023
- Holm L.G. *et al.* 1977. *Imperata cylindrica* (L.) Beauv. POACEAE (also GRAMINEAE). GRASS FAMILY. In: Holm L.G. *et al.* (eds) *The World's Worst Weeds, Distribution and Biology*. University Press of Hawaii, Honolulu, USA., pp 62–71
- 岩切康二ら 2010. 宮崎県の河川堤防と海浜におけるチガヤ群落の種組成と多様性. *人と自然* 21, 145–150.
- Lamichaney S. *et al.* 2018. Rapid hybrid speciation in Darwin's finches. *Science* 359, 224–228.
- Levin D.A. *et al.* 1996. Hybridization and the extinction of rare plant species. *Conserv. Biol.* 10, 10–16.
- 松村正幸・行村徹 1980. チガヤ種内 2 型の比較生態 (1) 植生からみた普通型及び早生型チガヤの生育地特性. *岐阜大農研報* 43, 233–248.
- Milne R.I. and Abbott R.J. 2008. Reproductive isolation among two

interfertile *Rhododendron* species: low frequency of post-F1 hybrid genotypes in alpine hybrid zones. *Mol. Ecol.* 17, 1108–1121.

- Mitsui Y. *et al.* 2011. Ecological barriers to gene flow between riparian and forest species of *Ainsliaea* (Asteraceae). *Evolution* 65, 335–349.
- 野村康之 2023. チガヤの生態型間 F1 雑種の開花期シフトと集団遺伝構造. *雑草研究* 68, 68–73.
- Nomura Y. *et al.* 2022. Drastic shift in flowering phenology of F1 hybrids causing rapid reproductive isolation in *Imperata cylindrica* in Japan. *J. Ecol.* 110, 1548–1560.
- Nomura Y. *et al.* 2015. Development of chloroplast DNA markers in Japanese *Imperata cylindrica*. *Weed Res.* 55, 329–333.
- Nomura Y. *et al.* 2018. Reciprocal transplant experiments testing the performance of common and early flowering types of *Imperata cylindrica* in Japan. *Weed Biol. Manag.* 18, 167–175.
- Prentis P.J. *et al.* 2007. Can hybridization cause local extinction: a case for demographic swamping of the Australian native *Senecio pinnatifolius* by the invasive *Senecio madagascariensis*? *New Phytol.* 176, 902–912.
- Schierenbeck K.A. and Ellstrand N.C.

2009. Hybridization and the evolution of invasiveness in plants and other organisms. *Biol. Invasions*. 11, 1093–1105.
- Sloop C.M. *et al.* 2009. The rapid evolution of self-fertility in *Spartina* hybrids (*Spartina alterniflora* × *foliosa*) invading San Francisco Bay, CA. *Biol. Invasions*. 11, 1131–1144.
- Tominaga T. *et al.* 1989a. Geographical variation of *Imperata cylindrica* (L.) Beauv. in Japan. *J. Japanese Grassl. Sci.* 35, 164–171.
- Tominaga T. *et al.* 1989b. Intra- and Inter-populational variation of *Imperata cylindrica* var. *koenigii* on Kii-Ohshima island of Japan. *Weed Res. Japan*. 34, 273–279.
- 富永達ら 2007. 雑草モノグラフ 5. チガヤ (*Imperata cylindrica* (L.) Beauv.). 雑草研究 52, 17–27.
- Yamada S. and Nemoto M. 2016. Effects of bare-ground revegetation techniques using *Imperata cylindrica* on changes in the plant cover and species richness during early succession. *Open J. Ecol.* 6, 471–483.
- 保田謙太郎・芝山秀次郎 2006. イネ科植物における葉緑体ゲノムの非コード領域のDNAを増幅するプライマー. 雑草研究 51, 146–151.

田畑の草種

庭石菖 (ニワゼキショウ)

(公財)日本植物調節剤研究協会  
兵庫試験地 須藤 健一

小学校の門の前は公園であった。公園といっても遊具があるわけでもなく、「M公園」と書かれたコンクリートの門柱があり、1mほどの高さのフェンスで囲われているだけで、そのフェンスもあちこちで破れて穴が開いていた。公園の奥の隅が周りより少し高い小山になっていて、男の子たちはそこから自転車で走り下りたりして遊んでいた。公園の中はそんな子ども達が走り回るところだけ踏まれて硬くなり草は生えていなかった。

もう半世紀以上も前、小学校の5,6年生の頃だっただろうか、友達たちとその公園で遊んでいた。公園の小山の向こうには小さな釣り堀があり、小山の上から釣りをする人の釣り竿を眺めていた。何気なく目を上げた時、家々の屋根の向こうに今まで気が付かなかった背の高い煙突が見えた。「あの煙突はなんだ。いつも行く銭湯の煙突ではないぞ」ということで、何人か連れ立って自転車で見に行っただけであった。

それから半世紀以上が過ぎ、再びその公園を訪ねてみた。釣り堀は埋め立てられ一部は公園になっていた。もっと高いと思っていた小山も存外低いものであった。その小山に登っても、周りに立派な家が立ち並び、煙突は見えなくなっていた。小学生の時に辿った道を思い出しながら煙突を探した。

その煙突は半世紀前と変わらずにそこにあった。その「赤い」煙突は、今は使われていないようだが酒造会社の煙突であった。

やすたけまり氏の現代の口語短歌にこんな歌がある。

ゆれていたニワゼキショウもスズガヤも酒屋のあかい煙突の下

今ではすっかり街に埋もれてしまった煙突であるが、半世紀前にはあの煙突の下にもニワゼキショウが咲いていたのだろうか。ちなみに「スズガヤ」は「ヒメコバンソウ」のこと。

ニワゼキショウはアヤメ科ニワゼキショウ属の多年草または一年草。北米原産の帰化植物。牧野富太郎によると明治時代に実験用として小石川植物園に導入されたものが逃げ出したとされるが、北米から非意図的に入ってきたともいわれる。全国の芝地、路傍、空き地など、日当たりの良い場所で生育。背丈は10cm～20cmで葉の基部は扁平で茎も扁平。茎の先に細い花柄を出し5月～6月に1.5cmほどの花をつける。花被片は6枚で白色あるいは赤紫色、濃い色の筋があり中心部は黄色。花色はメンデルの法則にしたがい、白色が顕性、赤紫色が潜性だという。花は受粉すると1日で萎む。数株で咲いていることは珍しく、芝地や背の低いイネ科植物の間などで群生して咲いているのを見ることが多い。