

# 日本のシロザの日長反応性および光合成特性 における系統間差異

(独)農業・食品産業技術総合研究機構 中央農業総合研究センター 中谷敬子

## 1. はじめに

シロザは日本全国の畑地に発生が認められる一年生の強害夏雑草である。出芽期の早いものは開花結実までの期間が長く、裸地等では個体の成長量が著しく増加し、散布する種子量も多量になるのに対し、出芽期の遅いものは個体の大きさが小さいにもかかわらず開花結実し、個体当たりの種子量すなわち、再生産効率 (RE: Reproductive Effort) を向上させ (中谷・草薙1991b), 出芽期に合わせた巧みな繁殖戦略を展開している。ところで、雑草種における種内変異は広範な地域や環境に適應する雑草の繁殖戦略として知られ、防除管理上も考慮すべき点である。シロザについても、冒頭の種子生産特性の要因となっている短日性の日長反応を示すことが報告されている(Huang et al. 2001, 中谷・草薙1991 a, 1991b, 高柳ら1989) 一方で、開花結実性について種内変異の存在が報告されている(Warwick & Marriage 1982)。雑草種の種内変異に関しては多くの報告があるものの生理的形質における系統間の変異の実態解明、解析については検討の余地を残している。シロザの生態型の分化について、開花における日長反応性と光合成特性の系統間差異から考えるとともに、合わせてこれらの系統間差異の比較解析手法を検討した。

## 2. 開花の日長反応性における系統間差異の比較

日長は花芽形成を誘導して栄養成長期から生殖成長期へ生育ステージの変換を誘導する重要な環境要因の一つである。種々の日長条件下で植物を栽培した場合、限界日長 (それ以上あるいはそれ以下では花芽形成が起きない日長時間) を有する質的な強い反応を示す場合と、限界日長は存在せず最適日長時間 (発芽から花芽形成までの期間が最短である日長) に近づくほど、花芽形成までの日数が短くなる (促進される) ような量的な反応を示す場合と、全く日長に影響されない場合がある。日長反応性の強度は限界日長の有無と日長条件による花芽形成までの促進や遅延などの影響の大きさにより、比較することができる。しかし、これらの限界日長の有無や反応性の類別のみでは連続的な数値として強度を比較することは容易ではない。そのため、Vergara & Chang (1976) は以下のPSP値を日長反応性の強度の比較に用いることを提唱した。

植物の栄養成長期は基本栄養生長相 (BVP: Basic vegetative phase) と感光相 (PSP: Photoperiod sensitive phase) の2期に分けられる。出芽後まもない植物は日長に反応しないため、日長に反応して幼穂分化や花芽分化がおこるまでには一定の期間、成長が進む必要がある。この日長に反応しない初期生育の期間が

BVPである。BVPの後、植物は日長に反応して幼穂分化、花芽分化を開始する感光相PSPに移る。PSPの期間が日長条件の変化にともないどの程度変化するかどうかによって日長反応性の強度を比較する。具体的には、最も出穂・着蕾が遅くなった日長条件での出穂後出穂・着蕾までの日数から最も出穂・着蕾が早くなった日長条件（最適日長条件）での出穂後出穂・着蕾までの日数を差し引いてPSP値を算出する。たとえば、限界日長が確認されるような質的な短日性の植物の場合には、限界日長以上の日長条件下では延々と感光相が継続し、PSP値は無限大になる。逆に、中日性の植物のように日長条件によって開花までの日数が変化しない場合にはPSP値は非常に小さくなる。Vergara & Chang (1976) はイネの日長反応性について、PSP値が30以下の非常に短い品種は中日性、PSP値は30以上になるが長い日長条件でも開花が起こる品種は量的短日性、限界日長が存在しPSP値が無限大の値となる品種は質的短日性と類別した。中谷ら (1998) も国内外のイヌビ

エの系統の日長反応性についてPSP値を算出し、イネと同様の基準で日長反応性が分類できることが明らかにした。今回の実験では、国内のシロザの系統についてもPSP値を算出し、系統間の日長反応性の変異の特徴の解明を試みた。

#### 材料および実験方法

著者らは1989年に全国から約120箇所のシロザ種子を収集し、茨城県つくば市において、1990および1991年の2年間にわたり継代栽培および自家受粉種子の採種を行い、それぞれの系統として維持した。その際、開花期等の生態的特性を調査し、採種地の緯度と開花期との間に高い負の相関が認められ、主成分分析の結果、サイズファクターと開花の早晩性から、供試された約100系統のシロザは大きな2群とそれに属さない幾つかの系統からなる5グループに分類された。本実験では、その分類された各グループの中から、表-1に示すとおり採取地が北海道から九州まで全国にまたがる9系統を選抜し供試した。

表-1 供試シロザ9系統の採種地

系統 No.	採種地	緯度 (°N)	高柳 (1995) によるグループ <sup>b</sup>
1	北海道 川上郡	43.5	グループ 4
2	北海道 根室市	43.2	グループ 4
3	長野県 須坂市	36.4	グループ 4
4	栃木県 宇都宮市	36.3	グループ 2
5 <sup>a</sup>	茨城県 つくば市	36.1	グループ 3
6	茨城県 つくば市	36.1	グループ 1
7 <sup>a</sup>	大阪府 豊能町	34.5	グループ 3
8	愛媛県 北条市	33.6	グループ 5
9	長崎県 南高来郡	32.4	グループ 1

a: *Chenopodium album* L. var. *centrorubrum* Makino (アカザ)

b: 高柳 (1995) によるグループ。グループ1: 開花期の早晩性とサイズが中間的、グループ2: 早生でサイズが大きい、グループ3: 晩生でサイズが小さい、グループ4: 早生でサイズが小さい、グループ5: 早生でサイズが特に小さい。

前述のシロザ9系統の休眠覚醒種子を播種したワグネルポットを気温25℃, 相対湿度70%, 日長時間をそれぞれ, 12,14,16時間に設定したファイトトロンの中に設置し, 日長処理を行った。自然光9時間に不足時間は177  $\mu$  moles/sec/m<sup>2</sup>の人工光で補光した。肉眼で茎頂に着蕾を確認した日を着蕾日とし, 各日長処理における出芽後着蕾までの日数から, 前述のPSP値を算出した。

### 結果および考察

12時間日長条件では供試した全系統で着蕾までの日数が30日以下であった。これに対し, 16時間日長条件では, 1990年の圃場試験で開花期の早かった高緯度および高冷地の系統, すなわち, 北海道の系統 (No.1,2) は出芽後32~35日で, また, 長野, 愛媛の系統 (No.3, No.8) は出芽後43~44日で着蕾が認められ, 今回の実験条件下では限界日長は認められなかった。これに対し, 以上の4系統以外の5系統 (No.4,5,6,7,9) については16時間日長

条件で着蕾が認められず, 14時間と16時間の間に限界日長の存在が確認され, 質的短日性であると判断された。

シロザの着蕾の最適日長条件は12時間であることが報告されていることから (中谷・草薙1991a), 今回の実験条件では12時間と16時間日長における出芽後着蕾までの日数の差からPSP値を算出した。16時間日長条件下で着蕾せず質的短日性を示した5系統のPSP値は無量大となった。これに対し, 一方 16時間日長条件下で着蕾したNo.1,2,3および8の4系統のPSP値は30未満となり(表-2), 供試した9系統はPSP値30を基準に明確に2グループに分類できた。このPSP値30はVergara & Chang (1976), Yoshida (1981)がイネの感光性の区分に用いた基準値であり, また, Nakataniら (1998)がイヌビエについて感光性を3グループに分けた基準値とも一致しており, 幅広い草種の日長反応性の基準値として利用可能と考えられる。

さらに9系統はPSP値と採種地の緯度との関係からも2群に類別可能であった(図-2)。

表-2 シロザ9系統における着蕾までの日数およびPSP値

系統 No.	出芽後着蕾までの日数 <sup>a</sup>			PSP <sup>b</sup>
	12-hr	14-hr	16-hr	
1	17.0±0.0	20.0±0.0	35.0±1.6	18.0
2	14.0±0.0	27.0±0.0	32.3±2.7	18.3
3	17.0±1.9	30.6±1.4	44.3±4.8	27.3
4	17.8±1.7	20.0±0.0	NF <sup>c</sup>	85+
5	19.3±1.4	35.0±2.3	NF <sup>c</sup>	85+
6	15.0±0.0	32.5±1.0	NF <sup>c</sup>	85+
7	26.3±3.6	45.3±6.2	NF <sup>c</sup>	85+
8	16.5±1.2	29.9±1.4	43.2±5.1	26.7
9	19.2±1.5	43.2±4.5	NF <sup>c</sup>	85+

a: 4反復の平均値 ± 標準偏差。

b: PSP値は Vergara and Chang (1976)により算出。

c: 着蕾せず。

PSP 値が大きい短日性（日長反応性の高い）系統は北緯40° 度未満の地域でのみ採種されたものであった。これに対し、PSP 値が30以下の日長反応性の低い、中日性と判断される系統は北緯約33~44度の広い範囲の緯度の地域から採種されたものであった（表-1、図-1）。

雑草の系統間変異は、最適日長と限界日長の間の日長条件で地理的クラインを形成することが知られる（Nakataniら1998）。今回の実験でも、14時間日長条件下で、供試したシロザ系統について、出芽後着蕾までの日数と採取地の緯度との間では緩やかな地理的クラインが確認された（図-2）。一方、PSP 値と採種地の緯度との関係では、No.8の系統は類似した緯度から集められる他の系統と比較してPSP値が例外的に小さく、日長反応性が低いことが示された。すなわち、PSP値は地理的クラインの中では識別できないNo.8のような系統を種内変異系統の中から識別するのに有効な基準値の一つと考えられる。

3. 光合成特性における系統間差異

光合成特性は、植物の成長を左右する重要な特性の一つである。シロザはC<sub>3</sub>植物および陽

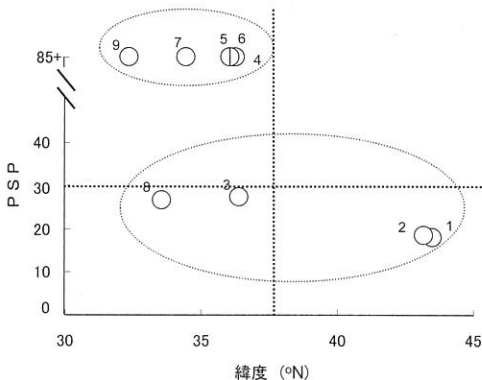


図-1 PSP 値（Vergara and Chang, 1976）と各系統の採種値の緯度との関係  
図中の番号は系統番号を示す（表-1 参照）。

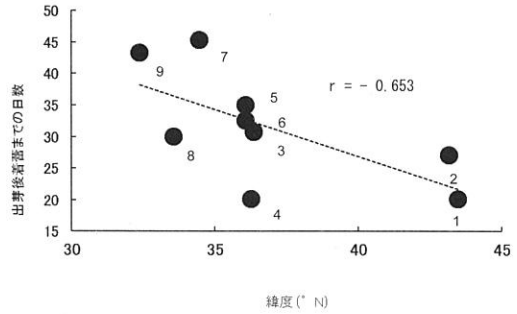


図-2 14 時間日長下におけるシロザ 9 系統の着蕾までの日数と採種地の緯度との関係  
図中の番号は系統番号を示す（表-1 参照）。

葉型の植物として知られている。しかし、シロザの光合成特性における系統間の変異については十分解明されていないのが現状である。光—光合成反応の実測値をモデル式に当てはめ、算出される光—光合成曲線のパラメータ値を比較することにより、系統間の光合成特性の変異について考察することを試みた。

Givnish (1988) が提唱した改変 Michaelis-Menten 式や Monsi & Saeki モデル (1953) に代表されるような直角双曲線モデルも光—光合成曲線の近似に用いられ、算出されるパラメータの値によって、陽葉型植物と陰葉型植物の類別等に適用可能であると考えられた。しかし、直角双曲線モデルでは最大光合成速度  $P_{nmax}$  が高く推定されてしまう危険性が示唆されたため、Marshall & Biscoe (1980) は、光—光合成曲線の近似モデルとして以下の非直角双曲線モデルを提案した。

$$\theta Pn^2 - (Pnmax + \alpha I - \theta Rd) Pn + \alpha I (Pnmax - (1 - \theta) Rd) - Rd Pnmax = 0$$

$Pn$  は真の光合成速度、 $I$  は光強度、 $Pnmax$  は最大光合成速度、 $Rd$  は暗呼吸速度、 $\alpha$  は比例段階の勾配、 $\theta$  は物理的拡散抵抗を示している。

表-3 Marshall & Biscoe (1980) モデルによるシロザの光-光合成曲線の近似式におけるパラメータ

系統 No.	$P_{max}$ ( $\text{mgCO}_2\text{dm}^{-2}\text{h}^{-1}$ )	$\alpha$ ( $\text{mgCO}_2\text{dm}^{-2}\text{h}^{-1}\text{klx}^{-1}$ )	$\theta$	$R_d$ ( $\text{mgCO}_2\text{dm}^{-2}\text{h}^{-1}$ )	$R^2$
1	40.24	1.50	0.920	1.82	0.998
2	25.64	1.03	0.966	1.89	0.977
3	41.86	1.50	0.857	1.67	0.986
4	17.81	0.74	1.000	1.81	0.995
5	30.95	1.37	0.796	1.73	0.996
6	21.86	1.12	0.961	1.59	0.971
7	21.51	1.11	0.969	1.30	0.999
8	39.07	1.44	0.914	1.23	0.996
9	21.26	1.15	0.940	1.83	0.999

$P_{max}$ , 最大光合成速度;  $R_d$ , 暗呼吸速度;  $\alpha$ , 初期比例段階の勾配;  $\theta$ , 物理的拡散抵抗

今回の実験では前述の日長反応性の解析に用いたのと同じ国内の9系統のシロザを供試して、光強度を変えて光合成速度を測定し、実測値をMarshall & Biscoeモデル（非直角双曲線モデル）に当てはめて解析し、モデルの適合性とシロザの光-光合成反応における種内変異の特徴について検討した。

#### 材料および方法

光合成速度の測定に供試したシロザ植物は、気温25℃、相対湿度70%、16時間日長に調節したファイトロン内で実験1と同様に栽培した。光合成速度の測定は、播種後35~50日、着蕾確認以前に、小糸工業製KMC型光合成蒸散測定装置を用い、温度25℃、相対湿度70%に調節したチャンバー内に、展開葉上位10~12葉の単葉を固定し、炭酸ガス濃度320ppmの条件で、植物体表面における光強度を0~43kluxの範囲で段階的に変えて行った。光合成速度の測定値を前述のMarshall & Biscoeモデルの式に非線形最小二乗法により当てはめ、各系統のパラメータ値を算出した。

#### 結果および考察

Marshall & Biscoeモデルにおける $R^2$ は全ての系統で0.95を超え、1%の有意水準で適用可能であった（表-3）。また、Marshall & Biscoeのモデルによる推定最大光合成速度 $P_{nmax}$ は、供試系統間で約18~42  $\text{CO}_2\text{dm}^{-2}\text{h}^{-1}$ まで差異が生じたが、これらの値は、 $C_3$ 植物であるシロザ（Sage et al. 1989）として許容範囲であると考えられた（表-3）。

図-3にMarshall & Biscoeモデルにより近似したNo.1とNo.9の2系統の光-光合成曲線を示した。最大光合成速度 $P_{nmax}$ と比例段階の勾配 $\alpha$ ともにNo.1の方が高くなっていることがわ

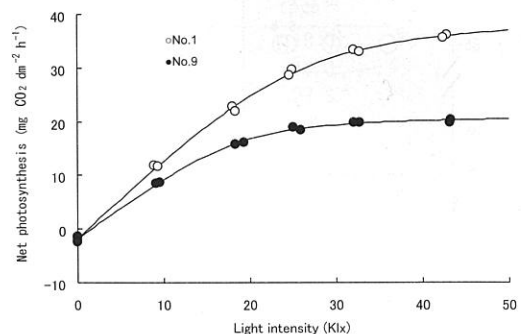


図-3 シロザにおける光合成速度の実測値とMarshall & Biscoeモデル(1980)近似による光-光合成曲線  
シンボルは実測値、系統番号は表-1参照

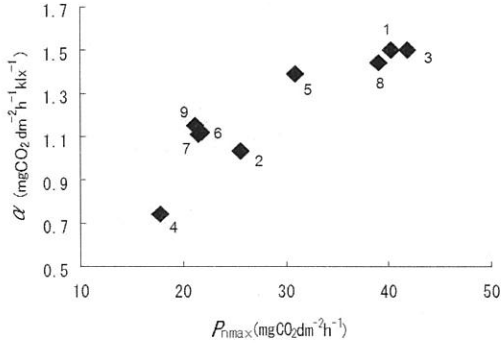


図-4 Marshall & Biscoe モデル (1980) における最大光合成速度 ( $P_{nmax}$ ) と  $\alpha$  (初期比例段階の勾配) との関係  
シンボルは実測値、系統番号は表-1 参照

かる。 $P_{nmax}$ と比例段階の勾配 $\alpha$ は独立したパラメータである。しかし、今回の実験において供試系統における $P_{nmax}$ と比例段階の勾配 $\alpha$ の値は、図-4で示すように高い正の相関関係 ( $r = 0.908$ ) を示し、供試した系統の光-光合成反応特性における変異がこの2つのパラメータに大きく関与していることを示唆している。また、この2つのパラメータの間に正の相関が維持されていることから、勾配 $\alpha$ 値の増加をともない $P_{nmax}$ 値が減少する様な陰葉型への変化を示すような変異の出現 (図-5) は認められないことが示された。すなわち、供試した国内

のシロザの系統は、陽葉型から陰葉型までの両極的な変異ではなく、陽葉型の光-光合成反応特性が維持されたまま変異が生じていることが明らかになった。

4. おわりに

雑草種の日長反応性や光合成特性における系統間差異は、繁殖特性、競合力の差異に直接影響すると考えられる。各反応性における系統間差異の生態的意義の解明、あるいは系統間差異を考慮した防除対策の策定については今後の課題である。

また、PSP 値が30以下の日長反応性の低い4系統のうち3系統 (No.1,3,8) で推定最大光合成速度 $P_{nmax}$ は約40  $\text{CO}_2\text{dm}^{-2}\text{h}^{-1}$  前後となった。一方、PSP 値が無限大なった日長反応性の高い5系統のうち4系統 (No.4,6,7,9) で推定最大光合成速度 $P_{nmax}$ は約20  $\text{CO}_2\text{dm}^{-2}\text{h}^{-1}$  前後となった。光合成と日長反応の2つの生理反応について系統間で同時に変異が生じているかどうか、興味深い課題である。しかしながら、この課題についても、さらに各系統の成育地の環境情報も加えて解析する必要があり、今後の課題である。

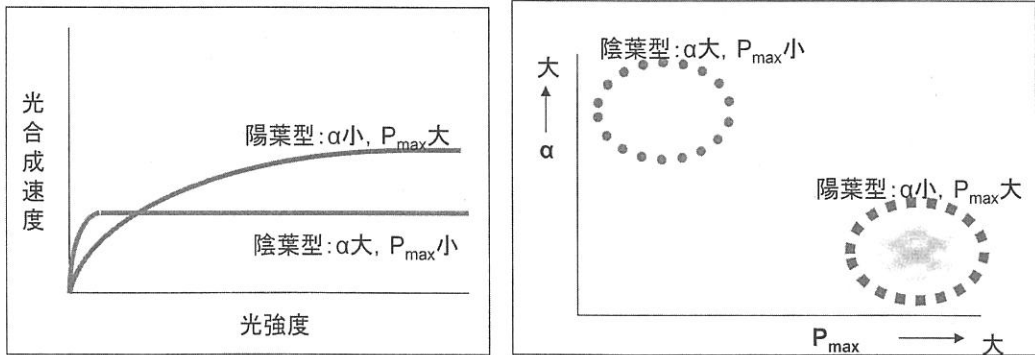


図-5 光合成特性において陰葉型から陽葉型まで変異が生じていると仮定した場合の最大光合成速度 ( $P_{nmax}$ ) と  $\alpha$  (初期比例段階の勾配) との関係  
実際にはシロザにおいてこのような種内異変の発生は認められなかった。

## 参考文献

- Givnish T. J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. In: *Ecology of Photosynthesis in Sun and Shade* (ed. by Evans J. R., Caemmerer S. V. and Adams III W. W.). CSIRO, Australia, 63-92.
- Huang, J. Z., Shresr, A., Tollenaar, M., Deen, W., Rahimian, H. and Swanton, C. J. 2001. Effect of temperature and photoperiod on the phenological development of lambquarters. *Weed Sci.* 49, 500-508.
- Marshall B. and Biscoe P. V. 1980. A model for  $C_3$  leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. *J. Exp. Bot.* 31, 29-39.
- Monsi M. and Saeki T. 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.* 14, 22-52.
- 中谷敬子・草薙得一. 1991 a. 要畑雑草の生育特性, 特に出穂・着蕾に及ぼす日長および温度条件の影響. *雑草研究*. 36, 74-81.
- 中谷敬子・草薙得一. 1991 b. 主要畑雑草の生育および種子生産に及ぼす播種期の影響. *雑草研究*. 36, 176-182.
- Nakatani, K., Tnanisaka, T. and Yamasue, Y. 1998. Geographical variation in heading photoperiodic sensitivity of *Echinochloa oryzicola* Vasing. *J. Weed Sci. Tch.* 43, 108-113.
- Sage R. F., Sharkey T. D. and Seemann J. R. 1989. Acclimation of photosynthesis to elevated  $CO_2$  in five  $C_3$  species. *Plant Physiol.* 89, 590-596.
- 高柳繁・野口勝可・中谷敬子. 1995. 一年生畑雑草シロザの種内変異 農業研究センターニューズ, 57, 2-3.
- Warwick, S. I. and Marriage, P. B. 1982. Geographical variation in populations of *Chenopodium album* resistant and susceptible to atrazine II: photoperiod and reciprocal transplant studies. *Can. J. Bot.* 60, 494-504.
- Yoshida, S. 1981. Fundamentals of Rice Crop Science, pp. 41-45. International Rice Research Institute, Los Banos, Philippines.