

## 雑草種子の発芽における不斉一性の要因

筑波大学生物科学系 鷲谷いづみ

「ひとたび種子が落ちれば、数年間は草取りの苦勞」と言う意味の西洋のことわざがある。雑草の種子が土壌中で長期間にわたって寿命を保ち、少しずつ芽生えを出現させるという厄介な性質をもっていることは、畑仕事や庭仕事をしたことのある誰もが身をもって知ることでもある。種子集団を構成する種子の発芽の時間的ばらつき、すなわち発芽の不斉一性は、程度の差こそあれ、植物の種類を問わず、どのような種子集団にも認められる。しかし、雑草種子の場合には特にそれが著しい。

### 生態的・進化的要因

セイヨウタンポポは、無性生殖によって遺伝的に均一なクローン種子を生産するという一風変わった種子繁殖を行うことで有名である。著者は、同じ場所に生育する多数のセイヨウタンポポ個体から種子を採集して、発芽に最適な温度条件のもとで発芽させ、発芽に要する時間の分散分析を行ってみたことがある。その結果では、同一親個体が生産したクローン種子間（同一親個体内）には、親個体間をはるかに凌ぐ発芽時間のばらつきが存在することが示された（鷲谷、未発表）。つまり、遺伝的に均一な種子集団内に不斉一性のかなりの部分が存在するのである。また、一般的に、同一個体の生産する種子集団の中に休眠の状態が大きく異なるも

のが存在していることもめずらしいことではない。その典型的な例は、キク科、マメ科、イネ科などの植物で多く報告されている種子の形態的多型や形成位置と結びついた休眠水準の変異である（Fenner, 1985）。

これらの事実は、種子の発芽の不斉一性を、親個体の戦略、すなわち「適応進化によって獲得された性質」、として捉える必要があることを示している。さて、生産した種子に由来する芽生えが一個体でも成熟して種子生産を行なえば、親個体の繁殖はとりあえず成功したといえる。それに対して、すべての子が成熟前に死亡すれば親個体の繁殖は失敗である。芽生え期になんらかの壊滅的な攪乱や物理的ストレスが生じるときには、一斉発芽は子个体群の絶滅をもたらし親の繁殖を失敗に終わらせる可能性が大きい。雑草は、そのほとんどが生態学的には、攪乱依存種（ruderal）に属する。攪乱の頻度の高い立地を生育場所とするだけに、発芽の不斉一性の意義が大きいことは以下のような考察からも明らかである。

個々の種子の発芽時期は個体の適応度に大きな影響を与える。芽生えの生存率が高い安定した環境のもとでは、発芽時期が早ければ早いほど高い適応度が達成される（鷲谷, 1991）。それは、成熟に至るまで長い成長期間が享受できるために大きなバイオマス蓄積が可能なこと、

および早期の成長開始は種内および種間の競争において優位にたつための重要な要件であること、の二つの理由による。しかし、攪乱や物理的ストレスが時間的に大きく変動する現実の野外の条件のもとでは、芽生えの死亡率がそれらに応じた時間変動を示し、必ずしも早期発芽が有利とばかりはいえない状況が生まれる。例えば、夏季一年生植物の種子は早春から春にかけて発芽するが、発芽時期が早い個体ほど、霜害をうけて死亡する可能性が高いであろう。また、生育期のいずれかの時期になんらかの大きな攪乱に見舞われてそれ以前に発芽した個体が全滅することも、雑草がハビタットとしている立地ではそれほどめずらしいことではないであろう。そのようなハタビッドで親の繁殖が確実に成功するためには、子の発芽の不斉一性は、発芽時間のばらつきが年オーダーで記述できる程度に大きく、永続的シードバンクが形成されることが必須である。たとえ千年に一度でも、すべての種子が発芽して植物体を形成した後に壊滅的な攪乱が起これば、永続的なシードバンクを持っていない限り、どのような一年生植物の系統も絶滅せざるをえない。永続的なシードバンクを形成するためには、散布直後の種子集団内に休眠種子の割合が多く、休眠解除の要求性が大きくばらついていることが必要となる。シードバンクを形成し得るような大きな発芽の不斉一性は、攪乱に依存した生活史を発達させた雑草にとって、本質的な戦略の一つであるともいえる。

#### 野外環境の不斉一性に由来する発芽の不斉一性

野外に種子を播種すると、実験室での発芽実験に比べてはるかに大きな発芽の不斉一性が観

察されることは、種子を扱う仕事をしている誰もが経験することである。その原因は、個々の種子にとっての微環境が異なること、すなわち環境の空間的不斉一性に帰することができるであろう(鷲谷, 1989)。

発芽には十分な水分が必要であるが、小さい種子にとっては土壌表面の僅かな凸凹は、非常に大きな水分条件の違いをもたらす可能性がある(Harper et al., 1965; Oomes and Elberse, 1976)。また、種子が地表面から露出しているか、わずかでも土やリーターをかぶっているかといったささいな違いが、種子が発芽に利用できる水分の供給状況に大きな影響をあたえるであろう。そのため、野外では、個々の種子のおかれたマイクロサイトの水分条件の違いが発芽の不斉一性の重要な原因の一つとなる。

図1には、野外の裸地に播種したセイヨウタンポポ種子の発芽のタイムコースと室内で発芽の最適な温度に近い18°Cで発芽させた場合のタイムコースを示してある。室内実験では発芽の不斉一性はそれほど小さくなく、発芽開始から2日後にはほぼ80%の種子が発芽している。また、シャーレ(レプリケーション)間の発芽のばらつきも少なく、発芽率の標準偏差の値は無視しうほど小さい。これに対して、野外では、不斉一性が大きくなっており、毎日給水を行って水分条件のばらつきを少なくした場合でも、方形区(レプリケーション)間の発芽のばらつきはかなり大きい。また、播種した種子の40%発芽するのに発芽開始から5日間を要している。給水をせず、天然の降雨だけに水分供給をまかせた方形区ではさらに大きな不斉一性が認められ、発芽は降水パターンに依存して徐々に起こるだけでなく、方形区間の発芽のばらつきを示

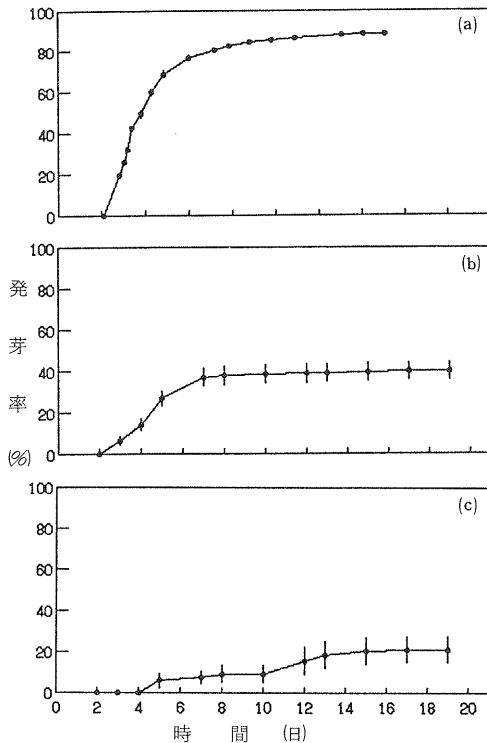


図1. 18°Cの制御環境下(a), 野外の裸地の給水条件下(b)および非給水条件下(c)での発芽のタイムコース.

(a)では、50種子6レプリケーション, (b)ならびに(c)では100種子4レプリケーションの平均値(黒丸)と標準偏差(縦棒)をプロットした.

す発芽率の標準偏差も非常に大きな値をしめす。このような比較から、水分条件の空間的不均一性が野外での不斉一性の一つの要因となっていることが示唆される。

環境条件の空間的不均一性は水分についてだけでなく、温度についても認められる。その不均一性のうち最も顕著なのは、土壌内鉛直方向への系統的溫度変化であり、地表面付近では特に著しい変化が見られる。図2には、裸地の地表面および地下2cmの深さにおいて、熱電対を用いて連続的に温度を測定した結果の一例を示した。4月の一カ月間のデータである。地表面では、日較差が大きく、晴れた日にはそれが

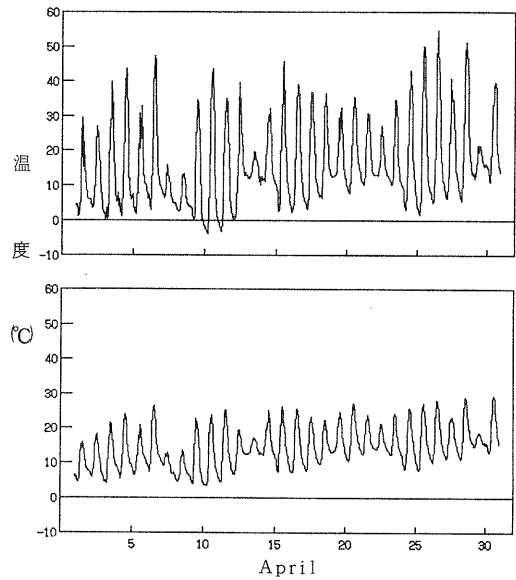


図2. 4月の裸地の地表面(上)および地下2cmの深さ(下)における温度変化.

50°Cにも及ぶが、地下2cmでの日較差は高々18°C程度である。温度交代(変温)は、多くの雑草種子の休眠を打破する重要な環境シグナルであり、変温幅や低温相と高温相の温度範囲に種特異的な要求性が認められる。有効な条件では短時間(少ない温度交代回数)で休眠が解除されるが、それほど有効ではない変温条件では休眠解除に長い時間を要する。休眠解除に変温を要求する雑草種子にとっては、個々の種子の土壌中垂直方向における位置のcmオーダーさらにはmmオーダーでの差異が休眠解除に差をもたらし、発芽の不斉一性の大きな要因となるであろう。日変化だけでなく季節変化にもみられる大きな温度の不均一性は、休眠の誘導や解除の差異を介して発芽の不斉一性の重要な原因となると考えられる。

積算温度は非休眠種子の発芽の遅速を支配する大切な要因であるが(鷺谷, 1987), 図2にデータを示した期間についてのみ計算した積算温度(基準温度5°C, 最大制限温度35°C)は、

地表面では 7,420 Kh (Kelvin・hour), 地下 2 cm では 6,830 Kh, 日平均積算速度はそれぞれ約 250 Kh/日および 230 Kh/日である。さて, セイヨウタンポポの種子に必要な積算温度はおおよそ 1,000~2,000 Kh であり, 1,000 Kh で種子集団の約 30%, 1,900 Kh では約 80% の種子が発芽する (Washitani, 1984)。仮に水分条件が一様に好適であったとして, 地表面と地下 2 cm で 80% の種子が発芽するのに要する時間を計算してみると, それぞれ 7.6 日および 8.3 日となる。垂直方向の温度条件の違いによる非休眠種子の発芽速度の違いは, 不斉一性の要因としてはそれほど重要ではなさそうである。

フィトクロームを介して種子の休眠状態を大きく支配する光質 (赤色光/遠赤色光比) は, 種子の上方にある一枚の葉によって大きく変化する (Washitani et al., 1989)。種子を覆うものは, 土であれ生葉であれ枯葉であれ, 種子の微環境を大きく変えることになるのである。そのような微環境の違いは種子の挙動に大きな違いをもたらす可能性がある。たとえば, 植被下の地表面に置かれたホソアオゲイトウの種子集団と地下 10 cm の深さに埋めた種子集団とでは, その運命が大きく異なり, それが種子発芽の緑陰感受性によるものであることが明らかにされている (Washitani, 1985b)。

このように, 野外では, いろいろな環境因子に大きな空間的不斉一性が伴うが, 種子の垂直方向への分布のレンジのきわめて大きい耕地では, 個々の種子のおかれる環境の違いは非常に大きなものとなり, それに応じた種子の発芽の不斉一性も極めて大きなものとなりうるであろう。

#### 非休眠種子の発芽の不斉一性

種子の生理的性質に由来する不斉一性の要因

は, 実験室で分析することができる。これは大きく二つにわけて理解することができる。非休眠種子の発芽にみられる不斉一性と, 休眠に関連した不斉一性である。

発芽の研究では発芽のタイムコース, すなわち種子集団の発芽率の経時変化, を基本的データとして解析することが普通に行われるが, これは種子の反応の時間的ばらつきにはかならない。著者らは各種温度条件下におけるホソアオゲイトウ (Washitani and Takenaka, 1984ab), セイヨウタンポポ (Washitani, 1984), アメリカフウロ (Washitani, 1985a) などの種子の各種温度条件における発芽タイムコースを詳しく分析することにより, 非休眠種子の発芽挙動のばらつきは 2 つの要因にわけて理解することができることを明らかにし, 併せて非休眠種子集団の発芽の温度時間依存性を記述する一般モデルを提唱した (Washitani, 1987)。

二つの要因のうちの一方は, 発芽の高温側あるいは低温側限界温度の種子集団内でのばらつきである。詳しい解析がなされた例ではいずれの場合も, 限界温度は種子集団内で正規分布していることが示された。限界温度と種子集団内でのそのばらつきは, 生体膜の相状態や流動性が発芽に及ぼす作用によって説明される。発芽過程の開始や維持に関与する膜結合の制御因子の活性あるいは機能水準はその因子のコンホメーションに大きな影響を与える磷脂質二重層膜の状態や流動性によって支配される。生体膜を構成するりん脂質の組成のわずかな違いにより, 膜の流動性などの性質に不連続的な変化が生ずる温度 (相転移温度など) が種子ごとに微妙に異なり, 発芽限界温度にばらつきが生じることは想像に難くない。

不斉一性の原因として重要なもう一つの要因は、種子間の発芽速度のばらつきである。発芽速度は、発芽に要する時間の逆数として定義される。環境条件の時間変動の著しい野外では、発芽に好適な条件が長続きするとは限らないので、野外での発芽速度のばらつきは制御環境下におけるそのばらつきに比べるとかなり大きいものとなることはすでに述べた。しかし、実験室内で測定される発芽速度およびそのばらつきと野外における発芽速度との間には明らかに相関があり、実験室における発芽速度の分析が野外における非休眠種子の発芽の不斉一性を理解するためには重要である。

発芽に要する時間あるいは発芽に必要な積算温度 ( $\theta$ ) は、多くの場合、種子集団内で正の歪度をもった分布を示し、その分布関数は次のような経験式で近似することができる (Washitani, 1987; 鷲谷, 1987)。

$$F(\theta) = 1 - [3D^{-3}(\theta - m + D)^3 + 1]^{-1/2} \quad \dots\dots\dots(1)$$

なお、 $m$  は分布のメジアン、 $D$  は集団の発芽開始から 50% 発芽までの時間あるいは積算温度である。したがって、 $D$  が非休眠種子の発芽の不斉一性をあらわすパラメータとなる。

実験で得られたタイムコースに合うように分布関数のパラメータを簡便に決定するには、最終発芽率の 30%, 50% および 70% が発芽するのに要する時間 ( $T_{30}$ ,  $T_{50}$ ,  $T_{70}$ ) をタイムコースから読み取り、

$$m = T_{50} \quad \dots\dots\dots(2)$$

$$D = (T_{50} - T_{30}) / 0.3 \quad \dots\dots\dots(3)$$

あるいは、

$$D = (T_{70} - T_{50}) / 0.5 \quad \dots\dots\dots(4)$$

として求めればよい。なお、上記分布式での近似が有効である限り、(3)(4)のいずれをもちいて

も同じ  $D$  の値がもとめられるはずである。なお、前歴温度条件によって発芽に必要な積算温度の分布、すなわち、 $m$  や  $D$  の値が変化することがカントウタンポポの種子で認められた (Washitani and Ogawa, 1989)。冷湿条件にさらされることによって起こるその変化は、発芽の不斉一性をいっそう大きくするようなものであった。

### 種子の休眠状態のばらつきに由来する不斉一性

非休眠種子の性質のばらつきよりもっと大きな発芽の不斉一性の原因となるのが種子の休眠解除に必要な環境条件要求性のばらつきである。この原因による雑草種子の発芽の不斉一性の時間スケールは 100 年にも及ぶことが、種子寿命に関する実験として有名な Beal 博士の実験の結果から伺い知ることができる (Kivilaan and Bandurski, 1981)。メマツヨイグサやピロードモウズイカなどの雑草の種子集団のなかには 100 年余も休眠状態で寿命を保つものが含まれていることが明らかにされた。

休眠機構の多様性に応じて、その不斉一性のありかたも多様である。しかし、休眠の生理・生化学的機構が十分には解明されていないので、不斉一性が生じる理由も十分には理解されていない。したがって、ここで紹介できるのは現象論だけである。

冷湿条件によって解除される休眠は、野外で春に発芽する温帯植物の種子に広く認められる性質である。普通  $10^{\circ}\text{C}$  以下の温度が必要であるとされるが (Bewley and Black, 1982)、休眠解除に必要な最短の処理時間 (限界処理時間) は種子集団内の種子ごとにかなりばらついているのが普通である。エゾノギンギシの種子集団においては、その限界処理時間が正規分布

していることが報告されている (Totterdel and Roberts, 1979)。特定の温度領域の温度による休眠解除および誘導は、雑草種子に広く見られる現象であるが、いずれの場合にも、種子集団内の種子が一斉に反応して休眠状態を変えるというよりは、時間の経過とともに休眠解除あるいは誘導される種子の割合が増大するというパターン (Washitani and Kabaya, 1988) が一般的である。

生態学的には裸地検出機能の意義をもつ変温 (交代温度) 要求性は、雑草種子に広くみられ

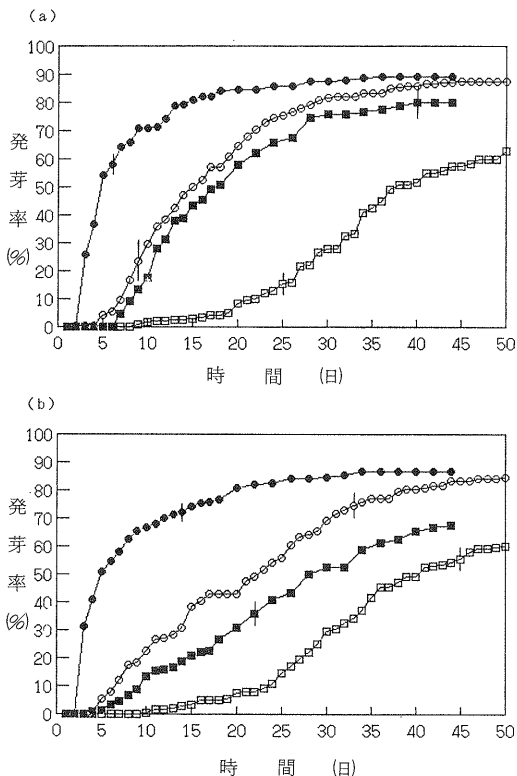


図3. 異なる前処理を行ったオオブタクサ(a)およびブタクサ(b)種子の、10℃/30℃の交代温度条件下での累積発芽曲線。

○: 冷湿処理・4週間, □: 冷乾処理・4週間,  
●: 冷湿処理・3カ月, ■: 冷乾処理・3カ月,  
縦棒は各条件下での発芽率の標準偏差の最大値を示す。

る性質である (Bewley and Black, 1982)。変温の温度幅や低温相あるいは高温相の温度とそれにさらされる時間など、休眠解除の有効性に関連のあるいろいろなパラメータが指摘されているが、多くの場合、温度交代の回数を重ねるにつれて休眠が解除され、発芽可能となる種子が増大する。その例として図3に示したのは、一定期間冷湿処理を施したオオブタクサ種子集団ならびにブタクサの種子集団の交代温度条件下での発芽のタイムコースである (Washitani and Nishiyama, 未発表)。これらブタクサ属の植物の種子の休眠解除条件は複雑で、冷湿条件と交代温度条件がある程度相加的に休眠解除をもたらす。なお、冷乾処理も長く行えば休眠解除種子の割合が増加するが、その効果は冷湿処理に比べると小さい。比較的十分な冷湿処理をほどこした種子集団では、交代温度条件に移すとほとんどの種子が比較的短期間のうちに発芽する。そのような種子集団では、多くの種子がすでに非休眠状態にあったと解釈できよう。これに対して冷乾処理1カ月の種子集団では交代温度下でも発芽の不斉一性はかなり大きく、時間とともに発芽種子が少しずつ増え続ける。これは、交代温度に移す前には種子集団中の大部分の種子が休眠状態にあり、温度交代が回を重ねるにつれて休眠から醒めて発芽する種子が増大することを示している。発芽時間のばらつきが非常に大きく、非休眠種子の発芽時間の分布とはかなりパターンを異にしているのがその特徴である。

## 引用文献

- Bewley, J. D. & Black, M. (1982) Physiology and biochemistry of seeds. Springer-Verlag press, Berlin Heidelberg New

- York.
- Fenner, M. (1985) Seed ecology. Chapman and Hall, London.
- Harper, J. L., Williams, J. T. & Sagar, G. R. (1965) The behaviour of seeds in soil. Part I. The heterogeneity of soil surface and its role in determining the establishment of plants from seed. *Journal of Ecology* **53**, 275~286.
- Kivilaan, A. & Bandurski, R. S. (1981) The one hundred-year period for Dr. Beal's seed viability experiment. *American Journal of Botany* **68**, 1290~1292.
- Oomes, J. J. M. & Elberse, W. T. (1976) Germination of six grassland herbs in micro-sites with different water contents. *Journal of Ecology* **64**, 745~755.
- Totterdell, S. & Roberts, E. H. (1979) Effects of low temperature on the loss of innate dormancy and the development of induced dormancy in seeds of *Rumex obtusiflorius* L. and *Rumex crispus* L. *Plant Cell & Environment* **2**, 131~138.
- Washitani, I. (1984) Germination responses of a seed population of *Taraxacum officinale* Weber to constant temperatures including the supra-optimal range. *Plant cell & Environment* **7**, 655~659.
- Washitani, I. (1985a) Germination rate dependency on temperature of *Geranium carolinianum* seeds. *Journal of Experimental Botany* **36**, 330~337.
- Washitani, I. (1985b) Field fate of *Amaranthus patulus* seeds subjected to leaf-canopy inhibition of germination. *Oecologia* **66**, 338~342.
- Washitani, I. (1987) A convenient sereening test system and a model for thermal germination responses of wild plant seeds: behavior of model and real seeds in the system. *Plant Cell & Environment* **10**, 587~598.
- Washitani, I. & Kabaya, H. (1988) Germination responses to temperature responsible for the seedling emergence seasonally to *Primula sieboldii* E. Morren in its natural habitat. *Ecological Research* **3**, 9~20.
- Washitani, I., Kishino, M. & Takenaka A. (1989) A preliminary study of micro-spatial heterogeneity in the light spectral environment of seeds and seedlings in a grassland. *Ecological Research* **4**, 399~404.
- Washitani, I. & Ogawa, K. (1989) Germination responses of *Taraxacum platycarpum* seeds to temperature. *Plant Species Biology* **5**, 123~130.
- Washitani, I. & Takenaka, A. (1984a) Germination responses of a non-dormant seed population of *Amaranthus patulus* Bertol. to constant temperatures in the suboptimal range. *Plant Cell & Environment* **7**, 353~358.
- Washitani, I. & Takenaka, A. (1984b) Mathematical description of the seed germination dependency on time and temperature. *Plant Cell & Environment* **7**, 359~362.
- 鷲谷いづみ. (1987) 種子発芽の温度による制御……非休眠種子の発芽の温度反応. 種子生態 **17**, 1~18.
- 鷲谷いづみ. (1989) 種子発芽の生態学……方法論と展望の模索. 種生物学研究 **13**, 1~17.
- 鷲谷いづみ. (1991) 植物の繁殖の季節性の進化と種子の休眠. 遺伝 **45** (4), 85~89.