

畑 雑 草 の 日 長 反 応 性

農業環境技術研究所 中谷 敬子

は じ め に

植物における日長反応性は単なる開花の調節機能に止まらず、生育ステージの制御すなわち栄養成長と生殖成長の切替えを握るコントローラーでもある。特に日本は、緯度の幅が広く、同時期であっても北から南まで温度と日長が大きく異なる。また一方で、同一場所であっても年間の変動が大きく、季節によって日長と温度が大きく異なる。このような複雑な気象環境条件の中で、雑草は日長という環境情報を利用して、繁殖器官の形成時期やその形成量を調節する能力を持ち、各草種の種保存、分布拡大、定着を行っている。すなわち、雑草の日長反応性はその繁殖戦略の一翼を担っていると考えられる。

雑草における日長反応性を論じる場合、二つの視点から考えることができる。一つは日長反応性に関する種内変異の視点すなわち同一種内において、生育地域の環境に対する適応性の差としての日長反応性の差異である。例えば生育地の緯度と日長反応性に相関が見られたり³⁾、同一草種であっても水田型と畑地型とに生態型が分離し、日長反応性が異なるような場合⁵⁾に考えられる日長反応性の差である。従来、雑草の日長反応性に関する研究はこの点についてのものが多く行われてきた。

もう一つの視点は同一の場所に生育する植物

個体群における、種間（作物との競合も含む）、種内の系統間については個体間で起こる生存競争、競合において、個々の雑草個体が、優位な繁殖戦略を展開するために、生育ステージのコントローラーとして日長反応性を利用しているという点を重視した考え方である。著者らは主要畑夏雑草について、特に草種間における日長反応性の差異が各草種の繁殖戦略においてどのような役割を果たしているかを検討してきた。

本稿では、まず種内変異についての研究例を簡単に紹介し、次に雑草における生育ステージのコントローラーとしての日長反応性について、著者らの実験を紹介しながら考えてみたい。

1. 日長反応性の種内変異

雑草は種内における変異が大きいことが特徴の一つである。様々な変異の中でも、日長反応性は研究することが比較的容易な生態的特性の一つであり、多くの事例が確認され、これに関する報告も多い。

例えば、中島⁶⁾はチカラシバ、アカザ等で出穂・開花が生育地の緯度の低下にともない遅延する地理的変異を示している。また、片岡ら^{2, 3, 4)}は、四国および九州産のメヒシバについて、同地域内でも出穂性について早晚性の変異が存在することを明らかにしている。松村⁵⁾はスズメノテッポウにおける生態型に水田型と畑

地型の2型が存在することを明らかにしたが、この両者は日長反応性が異なり、前者は中日性、後者は長日性である。さらに、カモジグサ⁹⁾においても作付体系に適応した生態型の変異が生じ、長日性の普通型に対し、中日性の早生型が存在することが報告されている。

これらの事例は、生育地の緯度によって雑草の日長反応性が大きく異なり、クラインを形成することを示している。と同時に、日長、温度等の自然条件が同じ同一地域内であっても、水田、畑地の様に人為的な要素によって、日長反応性に変異が生じ、それぞれの生育環境に適応した繁殖戦略を展開していることを示している。

2. 草種間における生育、種子生産特性における繁殖戦略としての日長反応性

戸外の圃場条件下では、耕起等の人為的作用と温度、土壤水分、種子自身の休眠覚醒程度等の相互作用により、雑草の出芽時期は一斉には

ならない。このような場合、種々の時期に出芽した雑草は遭遇する日長条件とその雑草固有の日長反応性との相互作用により、生育ステージや繁殖器官形成のコントロールを行うと考えられる。同一地域に生存するいくつかの主要な畑雑草草種について、日長反応性を比較検討し、これに基づいて競合力を解析することは、より効率的な生態的雑草管理技術の確立に重要であると著者らは考え、以下の試験を行った⁷⁾。

まずはじめに、関東地方平坦部において広く見られる夏生の畑雑草として、シロザ、アカザ、エノコログサ、メヒシバ、ヒメイヌビエ、カヤツリグサ、ホソアオゲイトウ、タカサブロウ、スベリヒユ、ハルタデ、オヒシバ、イヌビユ、ツユクサの13草種を選定し、これらの出穂および着蕾の日長反応性をファイトトロンを用いて調査した。

日長時間をそれぞれ、8、12、14、16、18、22時間に調節したファイトトロンに種子を播種

第1表 日長処理時間と播種後出穂・着蕾までの日数

草	種	日 長 時 間					
		8	12	14	16	18	22
(A)	シロザ	21 ± 2	20 ± 1	44 ± 3	(0%)*	(0%)	(0%)
	アカザ	22 ± 2	21 ± 1		(0%)		
(B)	エノコログサ	27 ± 4	29 ± 3	56 ± 6	53 ± 6	(69%)	(60%)
	メヒシバ	28 ± 2	32 ± 3	68 ± 15	(10%)	(50%)	(39%)
	ヒメイヌビエ	35 ± 3	32 ± 2	83 ± 14	(25%)	(26%)	(31%)
	カヤツリグサ	27 ± 1	29 ± 5	66 ± 8	(78%)	(49%)	(50%)
	ホソアオゲイトウ	25 ± 2	29 ± 1		(55%)		
	タカサブロウ	22 ± 2	22 ± 3		(10%)		
(C-1)	スベリヒユ	19 ± 0	19 ± 0	39 ± 2	33 ± 4	40 ± 5	36 ± 1
	ハルタデ	19 ± 1	20 ± 2	34 ± 4	38 ± 4	38 ± 4	34 ± 3
(C-2)	オヒシバ	51 ± 3	46 ± 4		46 ± 6		
	イヌビユ	29 ± 4	23 ± 0		33 ± 1		
	ツユクサ	52 ± 5	48 ± 5		54 ± 11		

* ()内は出穂・着蕾率が80%未満の場合、その出穂・着蕾率を示し、土の後の数字は標準偏差を示す。
出穂・着蕾率は全供試個体数中、出穂・着蕾が認められた個体数の割合を示す。

した1/5,000 a ワグネルポットを設置し、日長処理を行った。肉眼で着蕾あるいは出穂を確認した日を着蕾日あるいは出穂日とし、出穂・着蕾率や播種から出穂・着蕾までの日数等を調査した。これらの結果から各草種の日長反応性を比較検討し、供試草種を次の4グループに分類した(第1表)。

Aグループ：質的短日性

シロザ, アカザ

8～12時間日長条件下では20日前後で着蕾したが、14時間日長では着蕾まで44日かかった。16時間以上の日長条件下では着蕾が全く認められず、限界日長が15時間前後と推定された。

Bグループ：量的短日性

エノコログサ, メヒシバ, ヒメイヌビエ, カヤツリグサ, ホソアオゲイトウ, タカサブロウ

8～12時間日長条件下では、約30日で出穂・着蕾を認めたが、14時間日長条件下では、各草種ともに日数が増加するとともに不揃いになり、さらに18時間以上の日長条件になると、出穂・着蕾率が70%未満に低下した。これらの草種では限界日長を認めることはできなかったが短日条件下で出穂・着蕾が促進された。

C-1グループ：短日条件下で着蕾が促進される中日性

スベリヒユ, ハルタデ

いずれの日長条件下でも出穂・着蕾率は100%であったが、8, 12時間日長条件下では他の日長条件下と比較して着蕾までの日数が短く、短日条件による着蕾の促進が認められた。

C-2グループ：中日性

オヒシバ, イヌビユ, ツユクサ

第2表 雑草の生育に及ぼす日長の影響

草	種	日 長 時 間												
		8 時 間			12 時 間			16 時 間						
		草 丈・ 主茎長*	分枝数, 穂数**	茎 葉 乾物重	草 丈・ 主茎長	分枝数, 穂 数	茎 葉 乾物重	草 丈・ 主茎長	分枝数, 穂 数	茎 葉 乾物重				
			cm	／個体	g／個体	cm	／個体	g／個体	cm	／個体	g／個体			
(A)	シ	ロ	ザ	14.4	5.3	0.07	28.1	7.1	0.21	59.5	0	2.49		
	ア	カ	ザ	17.9	7.7	0.11	30.1	7.1	0.56	47.0	0	2.79		
(B)	エノコログサ			22.3	5.3	0.16	37.4	7.3	0.37	134.5	1.3	2.94		
	メ	ヒ	シ	20.5	16.4	0.30	29.3	13.9	0.41	70.8	0.2	2.49		
	ヒメイヌビエ			43.1	7.4	0.41	40.7	6.5	0.52	72.7	0.2	2.18		
	カヤツリグサ			17.4	4.3	0.04	28.2	3.8	0.10	113.2	2.0	2.92		
	ホソアオゲイトウ			26.3	3.5	0.50	39.7	0	0.53	38.8	0	1.93		
	タカサブロウ			12.9	4.1	0.24	16.0	6.1	0.39	41.3	2.7	2.25		
(C－1)	ス	ベ	リ	ヒ	ユ	4.8	3.6	0.12	11.3	4.1	0.99	31.6	15.1	1.13
	ハ	ル	タ	デ	15.7	2.8	0.15	26.5	3.0	0.42	84.0	0.9	1.87	
(C－2)	オ	ヒ	シ	バ	46.6	7.8	0.94	57.2	4.9	1.22	59.9	4.5	1.81	
	イ	ヌ	ビ	ユ	18.1	5.2	0.35	22.4	5.2	0.47	26.7	4.1	0.74	
	ツ	ユ	ク	サ	51.9	4.6	0.99	52.7	4.8	1.57	76.0	4.5	6.29	

* エノコログサ, メヒシバ, ヒメイヌビエ, カヤツリグサ, オヒシバは草丈。

シロザ, アカザ, ホソアオゲイトウ, タカサブロウ, イヌビユ, ツユクサ, スベリヒユ, ハルタデは主茎長。

** シロザ, アカザ, ホソアオゲイトウ, タカサブロウ, イヌビユ, ツユクサ, スベリヒユ, ハルタデは分枝数。

エノコログサ, メヒシバ, ヒメイヌビエ, カヤツリグサ, オヒシバは穂数。

いずれの日長条件でも出穂・着蕾率は100%であり、日長条件による出穂・着蕾までの日数にほとんど差が認められなかった。

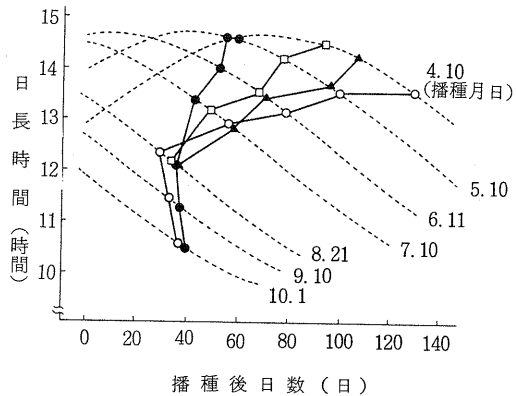
このように戸外の圃場条件下には、出穂・着蕾に関する日長反応性についてだけでも質的短日性から中日性まで種々の異なるグループの草種が混在していることが明らかになった。

さらに日長反応性によって制御されるのは、単なる出穂・着蕾の早晚だけではなく、地上部の形態も大きな影響を受ける。各日長処理にともなう生育の差異を第2表に示した。メヒシバのような量的短日性草種やシロザ等の短日性草種では、短日条件により分枝数・穂数が増加し、草丈の伸長が抑制され、逆に長日条件では分枝数・穂数の増加が抑制され、草丈の伸長が促進される傾向が顕著に認められた。

このように日長反応性は栄養成長から生殖成長への転換時期や頂芽優勢性に影響を及ぼし、分枝数、ひいては種子生産量にも影響を及ぼし、繁殖戦略に深く関わっていると考えられる。ところで、Harperら¹⁾は繁殖器官へのエネルギー投資効率をReproductive Effort (RE)と定義した。これは繁殖器官乾物重/全乾物重で概算されるが、雑草の繁殖戦略における重要な要素の一つである。そこで以下では、REを指標として、繁殖戦略における日長反応性の役割を検討した。

上記試験の草種の中から、短日性のシロザ、量的短日性のメヒシバ、ヒメイヌビエ、中日性のハルタデの4草種を用いて、4月から1か月毎に圃場に播種し、出穂・着蕾までの日数、地上部乾物重および種子形成量の推移を調査した⁸⁾。その結果、出穂・着蕾までの日数に関しては、4から8月播種まででは、前述のファイトトロンにおける結果と同様の結果が得られた。

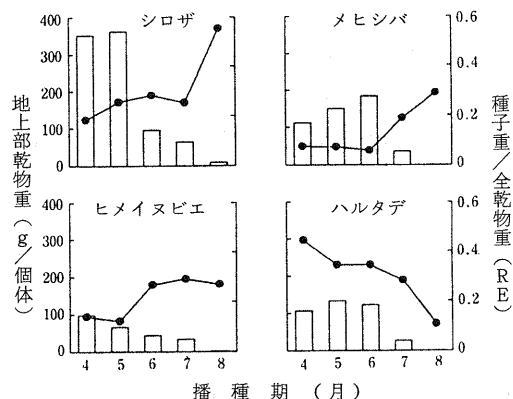
すなわち、シロザは播種期の遅延により日数が減少したのに対し、中日性のハルタデでは播種期にかかわらず一定の日数で着蕾した。9、10月播種では日長反応性よりも気温の低下による生育への影響が強く、日長反応性による差異は認められなかった(第1図)。



第1図 播種日を異にした各草種の出穂・着蕾までの日数と日長時間の推移との関係(1984)

- 注) ① ○シロザ, ▲メヒシバ, □ヒメイヌビエ, ●ハルタデ。
 ② 破線は各種播種日以後の日長時間の推移を示す。
 ③ 出穂・着蕾日は平均出穂・着蕾日を用いた, 9月10日および10月1日播種のメヒシバ, ヒメイヌビエは出穂しなかった。

各器官の乾物重から算出されるREは、中日性のハルタデでは播種期が遅くなるに伴い減少する傾向を示した。これに対して、短日性のシロザおよび量的短日性のメヒシバ、ヒメイヌビエでは播種期が遅くなるに伴いREが増加する傾向が認められ、この傾向は全乾物重の低下が著しくなる7月播種以降で特に顕著であった(第2図)。この結果は、短日性ないし量的短日性草種では、出芽の遅延による生育量の減少にともなう種子生産量の低下を、早期から同化産物を繁殖器官へ転流し、繁殖器官への乾物分配率を増加させることによって補償する戦略をとっていることを示していると考えられる。このよ



第2図 播種期と地上部乾物重およびREとの関係 (1984)

注) 棒グラフは地上部乾物重を、折れ線グラフはRE (種子重/地上部全乾物重)を示す。

うに、乾物分配への日長の影響は雑草の繁殖戦略の中で重要な位置を占めていると考えられる。

そこで、次にREが変化する過程を見るために、生育に伴う各器官への乾物分配率の推移を、5月と8月に播種した、短日性のシロザおよび中日性のハルタデについて、比較検討した。シロザでは播種期によって各器官への分配率の推移のパターンが大きく変化し、5月播種では、花蕾および種子等の生殖器官への乾物分配は生育後期に集中したのに対し、8月播種では生育前

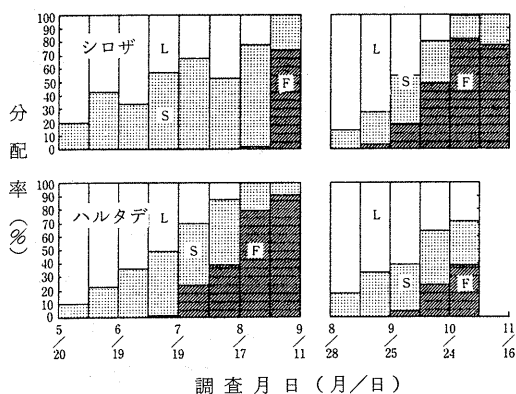
期から生殖器官への乾物分配が認められた。これに対し、中日性のハルタデは、播種期が遅れることにより生育期間の短縮は認められても、各器官への分配率の推移のパターンには変化が認められなかった(第3図)。いうまでもなく、この差異はシロザが短日性であるため、生殖成長の開始期が短日条件に遭遇する時期によって決定されるのに対し、ハルタデではこのような影響を受けないことに起因している。すなわちこの差異は出芽期とREとの関係が草種によって異なった結果を裏付けるものである。

おわりに

以上の様に雑草は出芽時期によって器官形成や光合成生産物の分配パターンが変化し、生育および種子生産性が大きく変動するが、その変化の様相は各草種固有の日長や温度等の環境要因に対する反応性に起因していることが明らかである。すなわち雑草は、同一草種であっても生育期の環境をいくつかの情報から把握し、多様に繁殖戦略を変化させながら、様々な環境に適応し、種を保存する能力を有している。したがってこれらを適正に管理するためには、その繁殖戦略を環境要因との関係から明らかにしていくことが重要である。

引用文献

1. Harper, J. L. and J. Ogden (1970) : J. Ecol. 58, 681~698.
2. Kataoka, M., K. Ibaraki and H. Tokunaga (1986) : Weed Res., Japan 31: 36~40.
3. 片岡政之・片岡健治 (1988) : 雑草研究 33 (別), 57~58.
4. 片岡政之・片岡健治 (1988) : 雑草研究 33 (別), 59~60.



第3図 各器官への乾物分配率 (1984)

注) ① 左側は5月10日播種、右側は8月21日播種。
② 図中の文字 Lは葉、Sは茎、Fは生殖器官を示す。

5. 松村正幸(1967): 岐阜大学農学部研究報告 25, 129~208.
6. 中島庸三(1937): 生態学研究 3, 206~222.
7. 中谷敬子・草薙得一(1991): 雑草研究 36 (1), 74~81.
8. 中谷敬子・草薙得一(1991): 雑草研究 36 (2), 176~182.
9. 坂本寧男(1978): 雑草研究 23, 101~108.

熱 帯 地 域 の 雑 草

植物の種類は何百万もあると言われているが、種類によって環境適応性が異なり、生育環境には温度・光・酸素・水を初め土壌酸度・肥料要素・塩分など多くの条件が関与しているので、同一の環境適応性をもつ植物の種類は多くはないと思われる。例えば、水田には普通二、三十種類ほどの雑草が発生するが、何百万という種類数から見れば極めて特殊な植物だけが生育しているとも言える。いずれにしても植物はその生育環境の特殊性を反映しており、環境計だと言えなくもない。

最近、「熱帯の雑草」(社団法人国際農林業協力協会, 1993)が発刊された。熱帯諸国に派遣された経歴のある、農林水産省の雑草防除研究者、原田二郎・芝山秀次郎・森田弘彦3氏の共著で、雑草の種類と防除についての解説を添えて、主要雑草約260種類のカラー写真と解説が収められている。ここで取り上げられている雑草には耕地雑草の外、路傍・川岸・水路・荒地・林縁・庭先などに生える植物が含まれている。主要雑草の解説には各国名・分布・形態・生育地・防除法などの外に熱帯地域での利用のされ方も記載されている。それらの写真を見、解説を読んでいくうちに、土地利用方式を含めた生育環境を推測したり、それらの防除に苦勞し、時にそ

れらを利用している熱帯地域の人々の生活を垣間見たような気分になったりしていた。

熱帯地域には我が国に自生していない雑草がいろいろあり、その点でも興味は尽きない。ヒルガオ科のアカバナヨウサイは中華料理で野菜として利用されるが、野菜畑から逸出したもので、華僑が広めたものらしい。カヤツリグサ科のカミガヤツリは古代エジプトの「パピルス紙」の原料として知られるが、観賞用に栽培されたものが逸出したものらしく、茎で荒らなわや敷物が作られる。アオギリ科のゴジカは2mに達する一年生草木で、湿地に生え、浮き稲地帯などで雑草となるが、地域によっては全草が茶として利用される。フウチョウソウ科のキバナヒメフウチョウは畑地に生え、高さ50~120cmになる一年生草木で、葉の搾り汁を目薬とし、スマトラでは種子をタバコに混ぜて効き目を強くするのに用いることがあるという。

我が国にも分布する雑草の一種類、イネ科のギョウギンバはヒンズー教では繁栄の象徴として米粒等とともに祝い事に供されるといふ。我が国ではカタバミの葉形が百姓・商人の家紋として最も広く用いられた。いずれもその繁殖力が評価されてのことであろう。

(財)日本植物調節剤研究協会 技術顧問 片岡孝義)