

未発芽種子バーナリゼーション

—ヒメムカシヨモギの生活史と分布域の成立に 関与する新たに見出された生態現象—

東北大学大学院農学研究科環境適応生物工学研究室 吉岡俊人、佐野成範、佐藤 茂

はじめに

明治草、鉄道草あるいは貧乏草などとも呼ばれるヒメムカシヨモギ (*Conyza canadensis* (L.) Cronquist) は、全国各地の空き地や路傍に生育する非農耕地雑草であり、休耕して間もない田や畑地でもしばしば大きな群落を形成している。

この雑草は、春と秋に発芽するが、発芽時期によって一年生型と二年生型の両者の生活史を送るので、生育期間の面から、一・二年生植物(脚注)に分類される。図-1に示すように、春に埋土種子から発芽した個体は、すぐに主茎を伸長させながら成長し、夏から秋にかけて開花、結実するので、一年生型生活史となる。一方、秋に散布直後の種子から発芽した個体は、冬をロゼットで過ごす。そして、翌年の春から初夏にかけて、主茎を伸長させながら200枚を越す葉を展開する。その後、開花し、大量の種子を生産して、初冬に枯死するので、二年生型生活史を送ることになる。

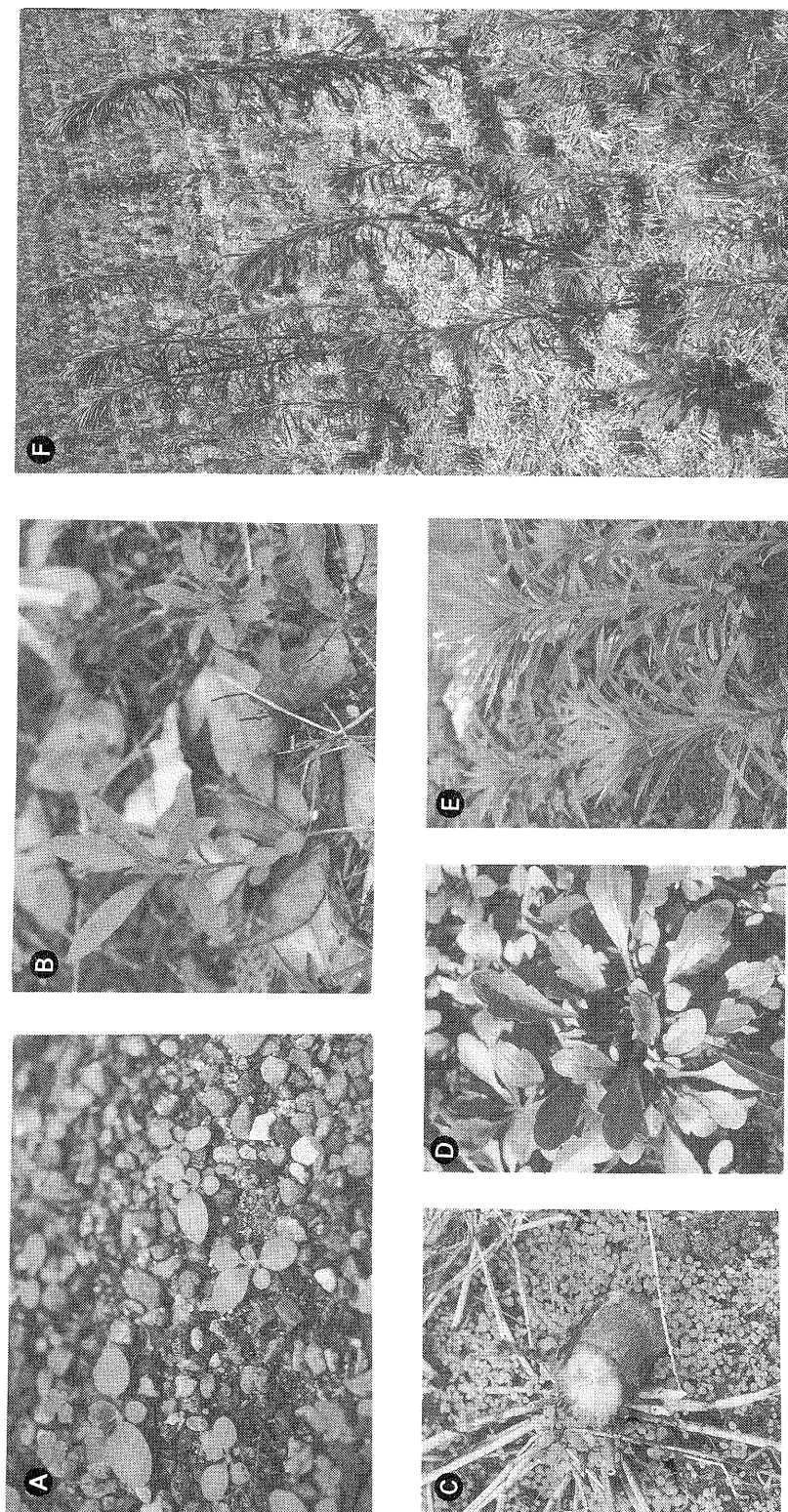
ここでは、ヒメムカシヨモギの一・二年生型生活史が、どのような機構によって成立するのか、また、一・二年生型生活史が成立することが、ヒメムカシヨモギの生育、分布地が決定される上でどのような意味を持っているのかについて、われわれの進めている研究(吉岡ら, 1996; 佐野ら, 1998)を紹介したい。

ヒメムカシヨモギの一年生型生活史の成立に関与する未発芽種子バーナリゼーション

一・二年生植物(一・越年生植物)の秋発芽個体では、植物体が冬季の低温に遭遇することによって花成刺激への感受性が誘導されることで良く知られている。すなわち、緑色植物体バーナリゼーション(green plant vernalization)である。しかし、これらの植物の春発芽個体がどのような機構によって花成刺激感受性を獲得するかについては、ほとんど研究がなされていなかった。

われわれは、ヒメムカシヨモギの春発芽個体が、埋土種子の時代に何らかの環境因子の影響を受けているのではないかと考えた。そこで、冬期間野外に埋土した種子と埋土しなかった種子を、発芽盛期の5月に播種し、発芽個体を育成してみた。その結果、種子を冬期間埋土した場合では、全ての個体が野生集団と同様のパターンで開花したのに対し、埋土しなかった種子からの個体では、稔実種子を生産するためのタイムリミットである10月中旬までに開花した個体は認められなかった(図-2)。

次に、湿潤状態で30日間、3℃の低温に遭遇させた未発芽種子と室内貯蔵種子を発芽、成長させたところ、低温処理種子から発芽した個体は、およそ7葉期から主茎伸長を開始し、開花に至った(図-3)。この際、低温処理種子を14



A: 春発芽。4～6月に埋土種子の発芽が起こる。撮影: 4月。

B: 春発芽個体の主茎伸長。春に発芽した個体では、6~7葉期

し：秋先牙。瘦柴に冠毛があるために遠方まで種子散布がなされ

D: 秋発芽個体のロゼット化。秋に発芽した個体は、冬をロゼット

上：秋発芽個体の主茎伸長。ロゼット化していた植物体は、気温・6日

F: 春発芽個体と秋発芽個体の混生状況。前年の稲刈り後に休耕田に生育している。春発芽個体、秋発芽個体ともに、8~9月に休耕田が冬季に耕耘されたなら、一年生型個体を送る。もしこの休耕田が冬季に耕耘されな

図-1 ヒメムカシヨモギの春発芽（一年生型）個体と秋発芽（二年生型）個体の仙台における成長経過

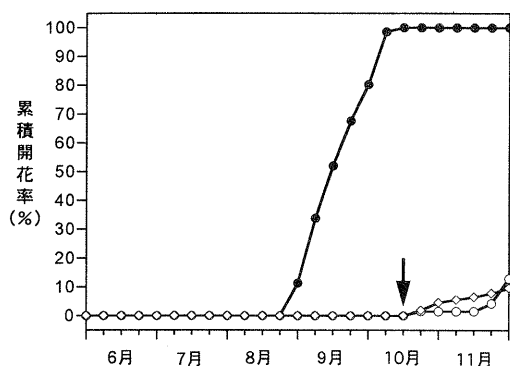


図-2 ヒメムカシヨモギの開花に対する種子の冬期間埋土の効果。前年11月～当年4月まで野外に埋土した種子と風乾貯蔵種子を播種し、発芽個体を野外で育成して開花状況を調べた。●、冬期間埋土種子から発芽したヒメムカシヨモギ個体；○、室内貯蔵種子から発芽したヒメムカシヨモギ個体；◇、冬期間埋土種子から発芽したオオアレチノギク個体。↓：この時期以後に開花した個体では、稔実種子が得られないまま枯死した。



図-3 ヒメムカシヨモギの一年生型生活史成立における未発芽種子の低温遭遇要求性。湿潤状態で30日間、3℃の低温に遭遇させた種子と風乾貯蔵種子を、未発芽であることを実体顕微鏡で確認した後に、23℃で発芽させ、実生を野外で育成した。写真後方の開花株は、低温遭遇種子から発芽した個体、手前のロゼット株は、風乾貯蔵種子から発芽した個体。撮影；10月。

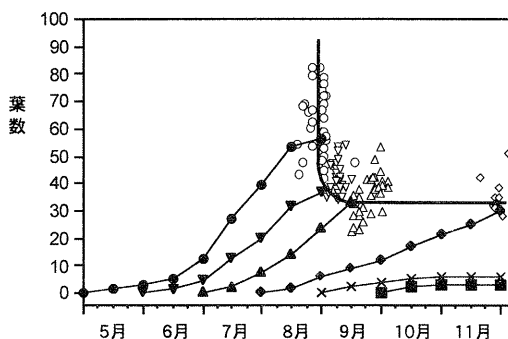


図-4 未発芽種子バーナリゼーションによるヒメムカシヨモギの花成刺激感受。湿潤状態で3℃に30日間遭遇させた未発芽種子を、1ヶ月毎に播種し、野外で成長させた。実線は葉数の処理区内平均、白抜きマークは個体毎の開花時葉数を示す。

日間乾燥しても、再吸水させれば正常に発芽したことで、この種子が未発芽であったことを確認した。また、室内貯蔵種子から発芽した個体は、ロゼット状態のまま葉数を増加させ、主茎伸長および開花は起こらなかった。さらに、低温処理種子を1ヶ月毎に播種して開花のパターンを検討した結果、分化葉数がおおよそ30に達すると日長刺激を感受して花芽形成が起こることが示唆された(図-4)。

これらの結果は、ヒメムカシヨモギの春発芽個体が、花成誘導刺激への感受性を獲得してそのシーズンに開花するという一年生型生活史を発現するためには、散布された種子が発芽前の時代に冬季の低温に遭遇する必要があることを示している。

コムギ、ダイコンなどでは、催芽種子を低温処理することで花成を誘導することができ、種子バーナリゼーション (seed vernalization) として農業上の重要な技術になっている。また、Fenner (1995) は、数種の冬雑草種子で、発芽前の低温処理が、発芽から開花までの日数を短縮することを報告している。

しかし、一・二年生植物が一年生型生活史を完遂する上で、未発芽の埋土種子が冬季の低温

を受けなくてはならないことの重要性は、今まで明らかにされていなかった。われわれは、未発芽種子の低温感応による花成誘導刺激感受性獲得のことを、未発芽種子バーナリゼーション (*ungerminated-seed vernalization*) と呼んで、催芽種子を対象とするバーナリゼーションと区別している。両者が生理学的にどのような違いがあるかについては今後の研究課題であるが、われわれは、生態学的には、未発芽種子バーナリゼーションが種子バーナリゼーションとは異なる重要な現象であると考えている。

さて、オオアレチノギク (*Conyza sumatrensis* (Reitsz.) Walker) は、ヒメムカシヨモギに近縁であるが、春あるいは秋に発芽した個体のいずれも開花、結実が翌年の秋となる絶対的の二年生植物である。オオアレチノギクの冬期間埋土種子を5月に播種したところ、発芽個体はロゼット状態のまま成長を続け、植物体が冬季の低温に遭遇した後の翌年9月に開花した (図-2)。この結果は、絶対的の二年生植物のオオアレチノギクは、未発芽種子バーナリゼーションの性質を有していないために一年生型生活史をとることが出来ず、緑色植物体バーナリゼーションによって発現する二年生型生活史だけを送ることを示している。

以上のことから、ヒメムカシヨモギは、緑色植物体バーナリゼーションに加えて未発芽種子バーナリゼーションの性質を持ったことで、発芽時期によって可塑的に一年生型生活史と二年生型生活史とを発現する一・二年生植物の生活史を獲得したものと考えられる。

ヒメムカシヨモギの寒冷地での生育、分布に関与する一年生型生活史

ヒメムカシヨモギが北海道から九州までの全

国に分布するのに対して、オオアレチノギクは北海道には分布していないとされている。これは、一見、北アメリカを原産とするヒメムカシヨモギが、南アメリカ原産のオオアレチノギクに比べて、生理的低温耐性が高いためと思える。しかし、植物の生活史の分化は、生態的側面からの、気温年較差への適応形態の一つである。そこで、ヒメムカシヨモギとオオアレチノギクの生育、分布の様相を、一年生型と二年生型生活史の観点から検討した。

ヒメムカシヨモギの分布地は、北海道から東北地方の全域に及んでいたが、各集団を構成する一年生型個体と二年生型個体の比率には明確な地域間差が認められた (図-5)。北海道においては、道東 (オホーツク海沿岸、釧路平野など) の集団で一年生型個体の比率が著しく高かった。一方、道央、道南 (富良野盆地、石狩平野、渡島半島など) では、各集団がほぼ二年生型個体で構成されていた。また、名寄盆地、上川盆地、十勝平野などの集団では、一／二年生型の個体比率に大きな偏りは認められず、両型が混在していた。東北地方においては、内陸 (北上盆地、大館盆地、新庄盆地など) の集団で一年生型個体の比率が高く、太平洋および日本海沿岸では二年生型個体の比率が高い集団が多かった。

ヒメムカシヨモギの一年生型と二年生型の個体比率が、地域によって大きく偏っている原因を、気象要因との関連から解析した (図-6)。最低気温が0℃以下であった日数を寒冷期間の指標とし、これと集団内の二年生型個体の割合との関係を散布図に表したところ (図-6A)、両変数の間の相関は低かった ($R^2=0.072$)。しかし、最低気温が氷点下でありかつ積雪が無かった日数と二年生型個体の割合との相関は R^2

=0.132に上昇した(図-6 B)。積雪要因を加える前後で散布図パターンが変化した原因は、寒冷期間が長く二年生型個体比率の高い道央、道南地域において、無積雪期間が短いことであ

った。たとえば、道央の岩見沢市と道東の釧路市では、寒冷期間は約150日でほぼ等しかったが、寒冷で無積雪である期間はそれぞれ16と77日、二年生型個体割合はそれぞれ94と0%とな

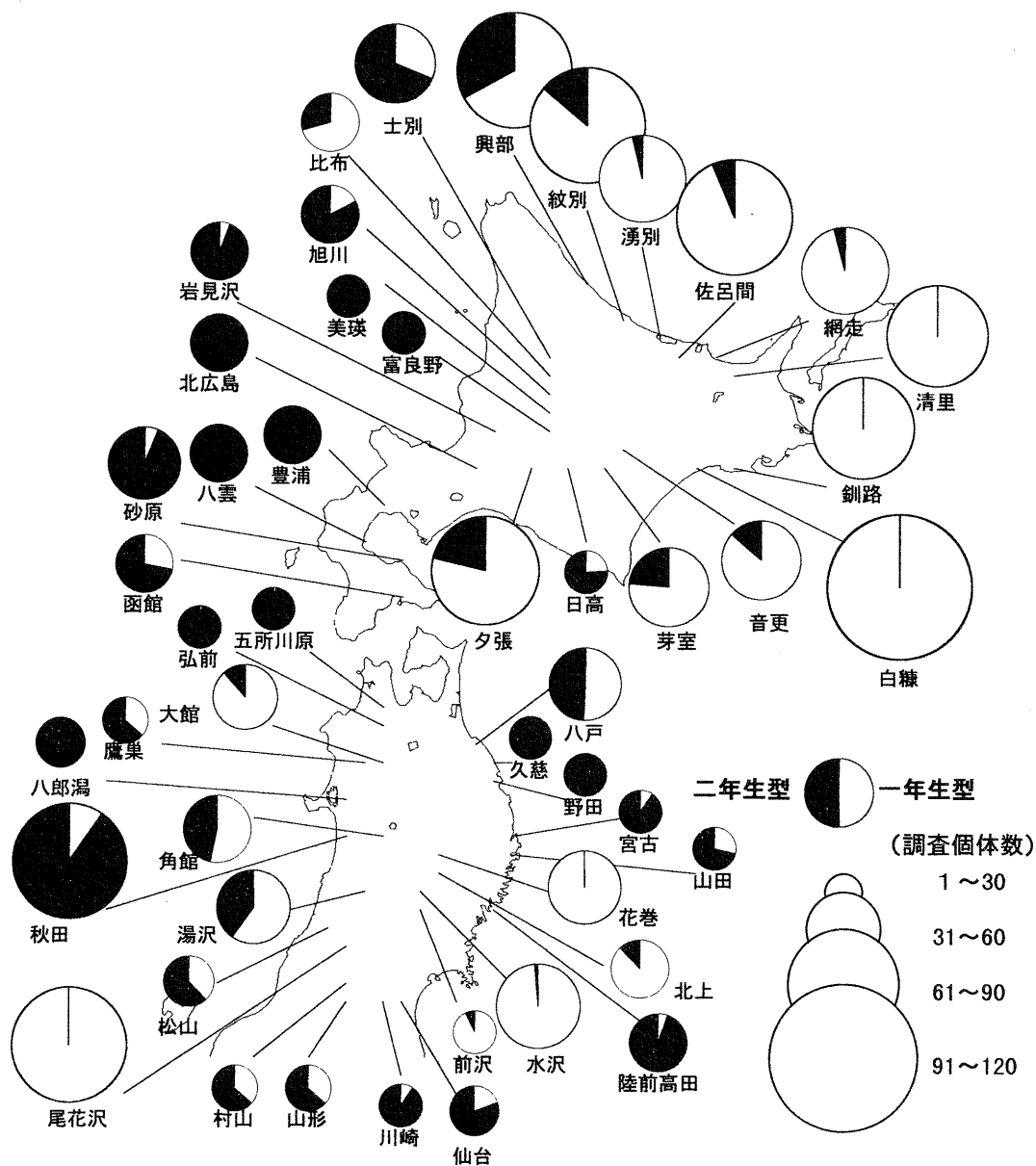


図-5 北海道、東北におけるヒメムカシヨモギ地域集団の一年生型と二年生型の個体数比率。1997年6～7月、北海道および東北地方の主要幹線道路沿いに生育するヒメムカシヨモギの各集団内に1×1mの調査区を3カ所設置し、ロゼット葉の痕跡の有無によって一年生型と二年生型とを判別した後、それぞれの個体数を測定した。図中の個体数データは、3調査区の合計値。

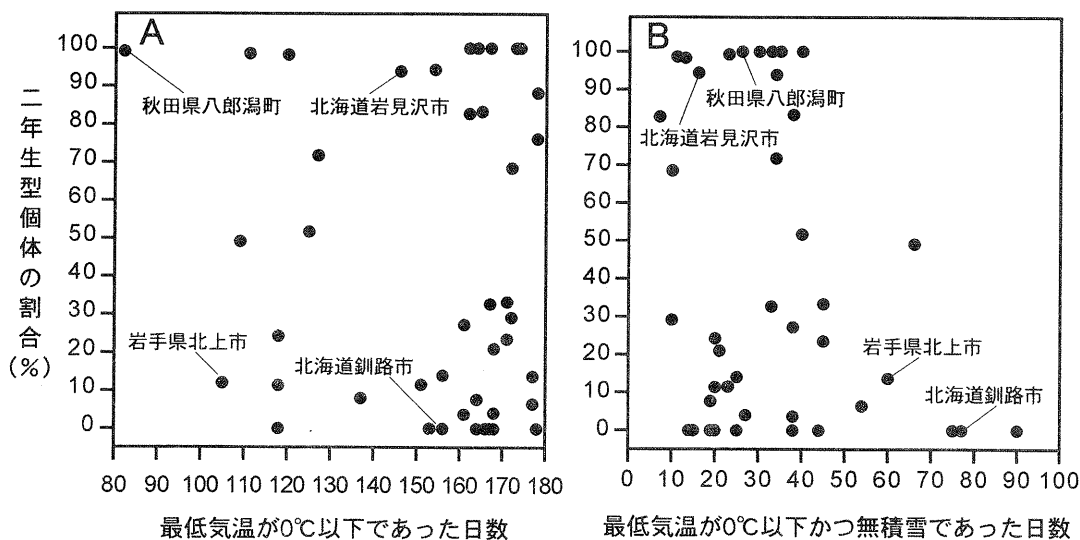


図-6 北海道、東北におけるヒメムカシヨモギ地域集団の二年生型個体割合に關与する気象要因。図-4に示した二年生型個体割合と、その調査地点に最も近いアメダスの気象データ（1996年10月～1997年5月）とをプロットした。気象データとしては、日最低気温が0℃以下であった日数（図-6 A）、および日最低気温が0℃以下となりかつ無積雪であった日数（図-6 B）を用いた。日最低気温が0℃以下であった日数は、寒冷期間の指標とした。北海道、東北における一ノ二年生型個体比率の傾向を代表する調査地名を図中に記入した。

り、両地域間で大きく異なった。また、東北地方においても、沿岸部の秋田県八郎潟町と内陸部の岩手県北上市で、これと同様の傾向を示した。この結果は、北海道や東北地方北部のように冬季の寒さが厳しい地方においては、無積雪期間が長いことが、ヒメムカシヨモギ集団の二年生型個体割合を低下させる主要因であることを示している。また、いくつかの地点では、無積雪期間が短いにもかかわらず二年生型個体割合が低い集団が認められた。これらについては、物理的攪乱による影響の他に、種子休眠性や種子散布時期など秋発芽の起こりにくさに関連する生物的要因の影響も考えられ、現在、検討をおこなっている。

絶対的二年生植物であるオオアレチノギクの集団としての分布北限は、秋田県能代市（日本海沿岸部）～山形県新庄市（内陸部）～岩手県水沢市（内陸部）～岩手県宮古市（太平洋沿岸部）であり、沿岸部に比べて内陸部での分布北

限が南下していた（図-7）。たとえば、秋田市、角館町、盛岡市、宮古市はほぼ同緯度であるが、オオアレチノギクの生育は、沿岸部の秋田市と宮古市では認められたが、内陸部の角館町と盛岡市では確認できなかった。この北限ラインは、東北地方におけるヒメムカシヨモギの二年生型個体の高比率地域から一年生型個体の高比率地域へと以降するラインと概ね一致した。この結果から、ヒメムカシヨモギの二年生型生活史の成立を制限する気象要因が、オオアレチノギクの分布に対しても制限要因となっていると考えられる。

秋に発芽した二年生型個体のロゼットは、冬期間の凍結、霜柱、あるいは乾燥などによる傷害を受ける。しかし、積雪下では、これらの気象的攪乱が起こりにくい。道東や東北内陸部は、気温が氷点下に低下している間の積雪日数が短い地域である。そのために、この地域でのヒメムカシヨモギやオオアレチノギクの秋発芽個体

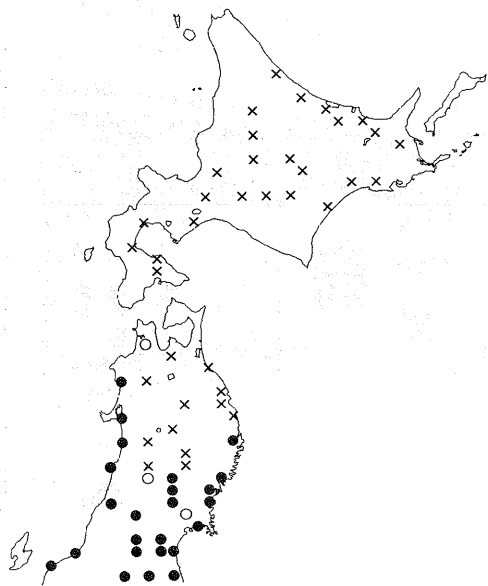


図-7 北海道、東北におけるオオアレチノギクの分布。1997年7月と9月、北海道および東北地方の主要幹線道路沿いに、オオアレチノギクの分布状況を調査した。●, 集団の生育が認められた地点; ○, 単独個体が散逸的に認められた地点; ×, 生育が認められなかった地点。

は、冬期間に死亡する確立が極めて高いと推察される。したがって、絶対的二年生植物であるオオアレチノギクは、この地域での生育、分布が困難であると思われる。一方、ヒメムカシヨモギは、未発芽種子バーナリゼーションの性質を持つことで一年生型生活史を成立させているために、冬を埋土種子として過ごすことによって、このような気象条件の地域でも生育、分布が可能であると考えられる。

おわりに

本研究によって、ヒメムカシヨモギにおける一年生型生活史成立の鍵要因として、未発芽種子バーナリゼーションの性質が初めて明らかとなった。また、未発芽種子バーナリゼーションの生態的重要性や他の一・二年生植物（一・越年生植物）における一般性も分かってきた。

一・二年生植物（一・越年生植物）がどのよ

うな道筋で進化してきたのか、また、これらの植物の一年生型個体から構成される集団が、将来、どのような生活史を持つようになるのかなどは、大変興味を持たれる問題である。

わたしたちは、未発芽種子バーナリゼーションに関わる遺伝子をメルクマールにして、種内集団間や近縁種間の遺伝的解析を進めることで、いつかこの問題に答えたいと思っている。現在、わたしたちの研究室では、ヒメムカシヨモギの地域集団を収集するとともに、低温遭遇種子特異的に発現する遺伝子、花成誘導に対するバーナリゼーション非要求性個体、シクロヘキシミドによる未発芽種子バーナリゼーションの代替えなど、その遺伝的解析のための道具建てを整えつつある。

注; 図鑑などでは、ヒメムカシヨモギは一・越年生植物に分類されることが多い。越年生植物とは、冬を挟んで1年以内（秋に発芽後、翌年の初夏までに開花、枯死）に生活史を完了する植物を指す。ヒメムカシヨモギの場合は、仙台での秋発芽個体の生育期間が1年を超えることから、ここでは一・二年生植物とした。

参 考 文 献

- Fenner M. (1995) The effects of pre-germination chilling on subsequent growth and flowering in three arable weeds. *Weed Research*, 35, 489-493.
- 佐野成範, 吉岡俊人, 佐藤 茂, 羽柴輝良, 石栗義雄 (1998) ヒメムカシヨモギにおける定着と分布拡大のメカニズム. *雑草研究*, 43 (別号), 78-79.
- 吉岡俊人, 佐野成範, 佐藤 茂 (1996) 一・二年生雑草ヒメムカシヨモギにおける一年生型生活史の成立を決定する未発芽種子バーナリゼーション. *雑草研究*, 41 (別号), 262-263.