

地下拡大型多年生雑草の生態と制御

京都大学大学院農学研究科 伊藤操子

はじめに

雑草防除技術が飛躍的な発達を遂げた現在においても、いわゆる「難防除」問題はいろいろと存在している。たとえば、イネの中の雑草ヒエなどに代表されるような、保護したい栽培植物と分類学的に近縁な草種の選択的防除という従来からの課題、さまざまな不耕起・非耕起条件下での長引く雑草発生の制御、また輸入飼料への混入などにより蔓延した外来雑草や除草剤抵抗性バイオタイプに対する対策などである。これらともに、古くて新しい難防除問題として多年生雑草の制御があげられる。とくに地下拡大型多年生雑草(英語では通常creeping perennialsと称される一群であるが、適当な既成の日本語がないので、ここではこのように呼ぶことにする)は、栄養繁殖器官となる地下部分がよく発達し、広範囲にわたってラミート(子株)を形成することなどによって、やっかいな雑草であることは、一般によく認識されていることである。

しかしながら、これらの雑草に実際に遭遇したとき、人はその地下部にまで思いを馳せるだろうか。たとえばチガヤの群落をみて、その根茎系の分布の深さやシュート間のつながりなどを思い描くかどうかは大いに疑わしい。しかし、事実これらの雑草の地下部は、目に見える地上部よりも量的に多く、広がりも大きく、なによ

りも栄養繁殖と再生のもとになる芽を多数もっている。そして地下拡大型多年生雑草が難防除である理由は、このような地下部の構造と機能に由来するのは当然であるが、それらを無視あるいは軽視した防除のやり方にあるのも疑いのあるところである。このタイプの雑草についての理解を深める一助となればと考え、まだ不明な部分が多いが、以下に主要草種に共通的な地下部の構造、機能、生育様式などを紹介する。ただし、ススキ、ヒメクグは根茎が仮軸生長し拡大力が小さいことから、クズまた水田雑草についてもその生長様式が大幅に異なることから、ここでは対象としなかった。

1. 雑草として問題になっている草種とその場面

地下拡大型草種の地下で広がっている器官には、大別して根茎系およびクリーピングルート系がある。地下で広がっている栄養繁殖器官を、日本では専門書においても根茎(あるいは地下茎)としていることが多いのは、多いに気になるところであるが、実際、ヒメスイバ、ワルナスビ、ヤブガラシなどの地下部はクリーピングルート、つまり根であり、根茎とは構造・機能上の特性だけでなく、ひいては防除手段への反応も異なっているものと考えられる。しかし、ここでは地下器官系に2種類あることを強調するにとどめ、その詳細は後述するとして、まず、

表-1 日本あるいは世界の耕地で問題になっている地下拡大型多年生雑草の種類

分 類	種	地下部の形態(栄養繁殖体)			日本の耕地・非農耕地				世界の耕地
		根茎	根 ^a	塊茎	畑地	草地	樹園地	非農耕地	
双子葉	キク科	セイタカアワダチソウ	X					X	
		ヨモギ	X			X	X	X	
		フキ, アキタブキ	X			X	X	X	
		セイヨウトゲアザミ		X					X
		タイワンハチジョウナ		X					X
	ヒルガオ科	Skelton weed		X					X
		ヒルガオ, コヒルガオ	X		X		X	X	
		セイヨウヒルガオ		X					X
	ナス科	ワルナスビ		X	X	X		X	
	ブドウ科	ヤブガラシ		X			X	X	
	ガガイモ科	ガガイモ		X			X	X	
	アブラナ科	キレハイトガラシ		X	X		X		
	タデ科	ヒメスイバ		X		X	X	X	X
オトギリソウ科	St. Johnwort		X						X
単子葉	カヤツリグサ科	ハマスゲ	*	X	X		X	X	X
	イネ科	シバムギ	X		X	X			X
		チガヤ	X				X	X	X
		セイバンモロコシ	X				X	X	X
シダ植物	スギナ ワラビ		X	X	X	X	X	X	X
			X			X			X

*根茎系を発達させるが、根茎自体には栄養繁殖機能はない。

a:根はクリーピングルート

どんな種類の雑草がどんな場面で問題になっているかを概観しよう。

日本の畑地、草地、樹園地および非農耕地ならびに世界的な耕地雑草としてよく知られている種には、表-1に示すようなものがある。畑作場面では、継続的な不耕起栽培畑や、輪作体系のなかに不耕起の期間があれば、侵入・定着することがよくみられる。たとえば北海道で畑作物の強害草の一つであるスギナは、たいていの畑の周縁に密生しているが、耕起の入るタイズやトウモロコシの栽培が続いている限りめったに畑内に侵入せず、輪作体系のなかの牧草栽培などの不耕起期間が蔓延のきっかけとなって一旦侵入すると、普通畑に戻しても畑内に広がる。一方、アスバラガス、サトウキビなどの多年生作物中には地下拡大型雑草が発生しやすく、また果樹園では、ヨモギ、ヒルガオ類、ヤブガラシ、チガヤ、スギナなど多くの種が雑草とし

て問題視されている。さらに、河川、道路、鉄道ののり面や休耕田畑、空き地などのいわゆる市街地非農耕地において、発生が多く防除が困難と認められている種は、セイタカアワダチソウ、ヨモギ、チガヤ、イタドリ、ヤブガラシをはじめ、近年増加傾向が著しいセイバンモロコシ、ワルナスビなどの帰化雑草を含め、ほとんど地下拡大型草種である。

II. 根茎、クリーピングルート両器官の基本的な違い

根茎とクリーピングルート（以下CRと略）の器官としての基本的な違いは、前者が茎組織であるのに後者は根組織であることである。それぞれの横断切片を作成して、サフラニンなどで木部を染色し維管束配列観察すれば、両者の区別は容易にできる。端的に言えば、根茎は葉をつけず地中を横に伸びている茎であり、地上茎

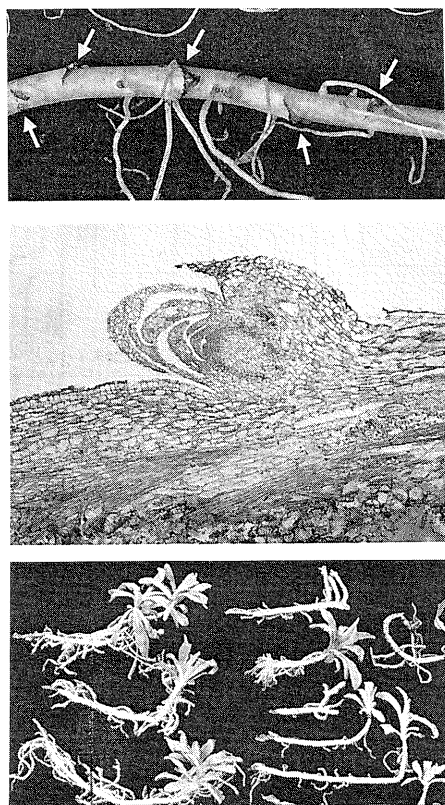


図-1 根茎腋芽(矢印)とその内部形態および根茎¹⁰⁾断片による繁殖の例(セイタカアワダチソウ)

と同様に鱗片葉に覆われた腋芽(定芽)が配列され(図-1), 先端には形態形成を行っている頂芽を有している。一方, 根であるCRにはこれらはなく, CRにおける芽は不定芽(根生不定芽とよばれる)として萌芽する(図-2)。つまり, 根茎の腋芽は, 根茎先端の分裂組織で側生に分化し外生的起源であるのに対して, 根生不定芽は内鞘(内皮のすぐ内側の組織)で分化し, 皮層・表皮を貫いて発生する内生的起源である。いずれにしろ, 栄養繁殖によってこれらの断片から新個体が形成される場合, 根茎ではすでに形成されている芽が萌芽するが, CRではたいてい, 切断されてから芽が形成される。また, 茎葉処理剤の作用性の面から考えても, 根茎系ではターゲットとなる芽がすでに存在するが, CR

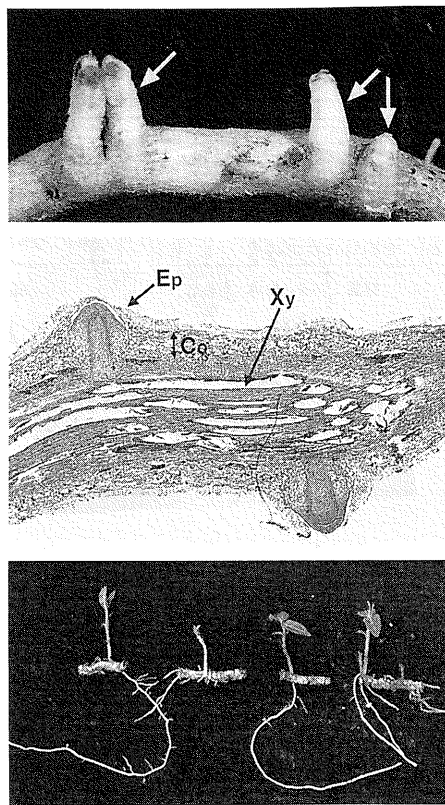


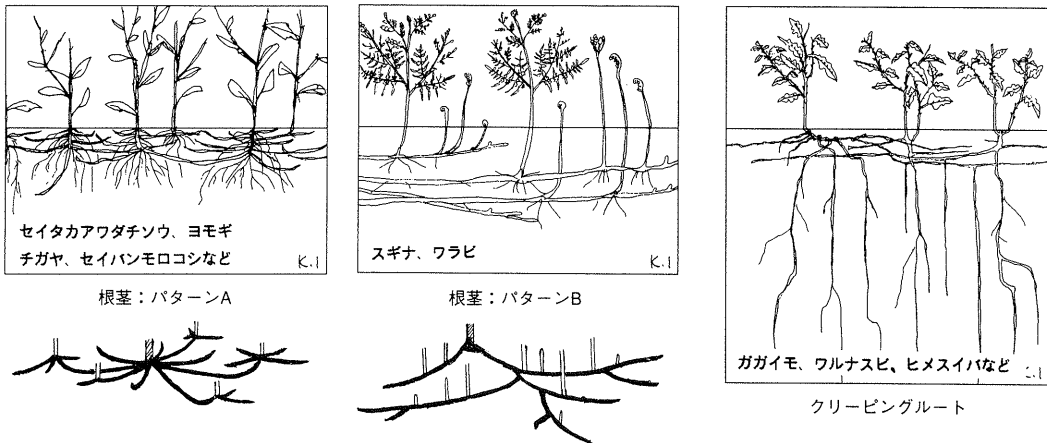
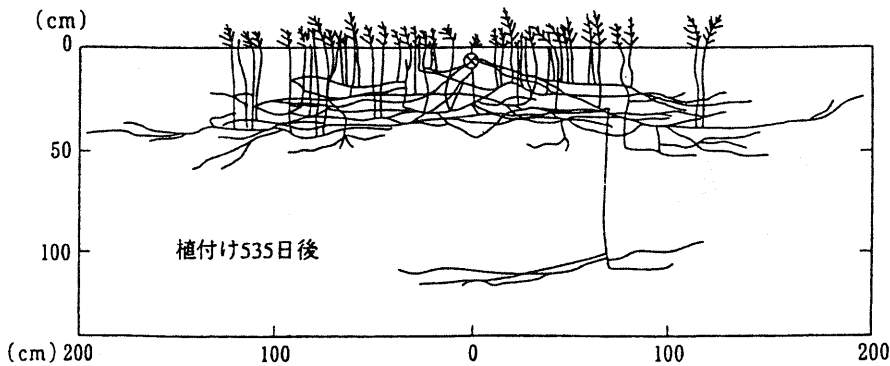
図-2 クリーンピンルートに形成される根生不定芽と¹⁰⁾その内部形態および断片による繁殖の例(ガガイモ)

系では処理時には存在しないことになる。これらの違いと作用性との関連は, 今のところはまだ分からない。

主要な草種(表-1)を分類群単位でみると, 双子葉植物には根茎系をもつ種とCR系をもつ種の両方がみられるものの, 後者がやや多く, ちなみに温帯畑作地帯で世界的な雑草となっているセイヨウトゲアザミ(*Cirsium arvense*, Canada thistle)およびセイヨウヒルガオ(*Convolvulus arvensis*, field bindweed)はCR系をもつ種である。一方, 単子葉植物, シダ植物では根茎系をもつ種のみである。

Ⅲ. 地下部の構造と発達のパターン

根茎やCRは一見無秩序に広がっているように

図-3 根茎系およびクリーピングルート系の構造パターン¹⁰⁾図-4 スギナ根茎1断片からの分布拡大の様相⁶⁾

(注) 5 cmの根茎片を⊗の位置に6月に植付け

みえるが、長期的によく観察するとある程度の規則性がみえてくる。根茎系をもつ多くの種（種子植物）では、親シュートの基部から数本～10数本の根茎が放射状に発生、ほぼ横走し、その先端は上向いて地上シュートになり、この新シュートを中心にまた同様のパターンが繰り返されて、多くのラミートを含む複雑で広がりをもった構造を形成していくという共通の発達様式を示す（図-3、パターンA）。その上で、根茎先端からのシュート発生の時期（多くは翌春）や、根茎の伸長速度、長さ、深さ、分枝形成の程度などが種によって異なるため、いろいろな様相を呈しているのである。他方、シダ植

物であるスギナ、ワラビではもっと不規則で、地上部が根茎先端には形成されず、地上シュートは腋芽の萌芽によって発生する（図-3、パターンB）。スギナは横走根茎の一部から深く下降する根茎を伸長させるのが特徴で（図-4）、このことが本種の根茎の深い土中分布に関係しているらしい。

CR系の構造や発育パターンについても、セイヨウヒルガオ、セイヨウトゲアザミ、ガガイモ、ワルナスビなどの調査結果を総合すると、共通の特徴がみられる（図-3）。種子からの生長では、まず下降する根が深く伸長し、次いでこの根の比較的上の部分から側方いくつかの根

が発生・伸長する。これらの横走する根は、ところどころから地上茎を発生し、また下降する根と横走する根を分枝しながら伸長を続ける。横走する根の先端は最終的に下降して終わる。根断片からの

栄養繁殖個体の発達パターンも、長い種子根がない以外はほぼ同じである。

IV. 地下部の大きさと広がり

地下部の絶対的な大きさは主に水平方向と垂直方向への広がりによって表され、また相対的な大きさは地上部との量的な比較によって表すことができよう。まず、垂直分布すなわち分布の深さをみると、地上部が非常に高くなるセイタカアワダチソウでは根茎のほとんどが10cm深までに分布し、ヨモギ、ヨメナも15cm深までと意外に浅い。一方、地上部が他種と比べて貧弱なスギナの地下部が、群生しているところではたいてい1m以上の深さに達し、20~50cmあたりに多くの根茎が分布している。しかし、スギナは例外として、ほとんどの雑草の根茎系は60cm深までに収まっているようである。これに対してCRをもつ種では通常、水平方向の根は10cmまでの層に広がっているが（ヤブガラシではもっと深い）、垂直方向の根は深く伸長する種が多く、ガガイモ、ヤブガラシ、セイヨウヒルガオ、セイヨウトゲアザミ、ワルナスビでは、たいてい1mより下方に達し、またこれらはの根はいずれの部分でも栄養繁殖力をもっている。

水平的な生長はいずれの種でも総じて大きい、とくにCR系をもつ種では旺盛な傾向がある。

表-2 栄養繁殖させた個体の1シーズンでの地下部の生長量の例¹⁰⁾

草 種	地下部/地上部の生長量の比 (重量で比較)	根茎の総伸長量(m)
ヨモギ	3.08	24.7
セイタカアワダチソウ	1.86	6.5
ヨメナ	2.43	32.2
フキ	1.48	0.8
ドクダミ	1.58	15.1
ヒルガオ	4.28	11.7
セイバンモロコシ	1.37	2.4
チガヤ	2.32	7.5
スギナ	5.20	13.1

根茎をもつ種ではセイバンモロコシが水平的な拡大力が高い。スギナにおいては、根茎は地上茎の発生位置よりかなり外側まで広がっている（図-4）。

次に地下部の量についてであるが、ほとんどの種において地下部/地上部の比は1以上であらうと推定される。根茎をもつ数種について1シーズンでの地上部と地下部の生長量を比較した例からみると、とりわけスギナ、ヒルガオでは地下部の割合が大きいようだ（表-2）。またCRをもつワルナスビでも、1シーズンの地下部/地上部の生長量の比は、3.6であった。野外群落のバイオマスとしての調査は少ないが、生育期のスギナ群落の例では、一定面積当たりの植物体量のうち地下部が70%以上を占めていた。

以上、全体としていえることは、それぞれの種の地上部の大きさからは、その種の地下部の大きさや深さを推定することは全くできないということである。

V. 繁殖様式

多年生種子植物に属する雑草種の生活環には、基本的に種子繁殖によるサイクル、栄養繁殖によるサイクルおよび親株の維持（再生）の三つから成る。種子（有性）繁殖と栄養（無性）繁殖への依存の程度は、雑草の種類によって違う

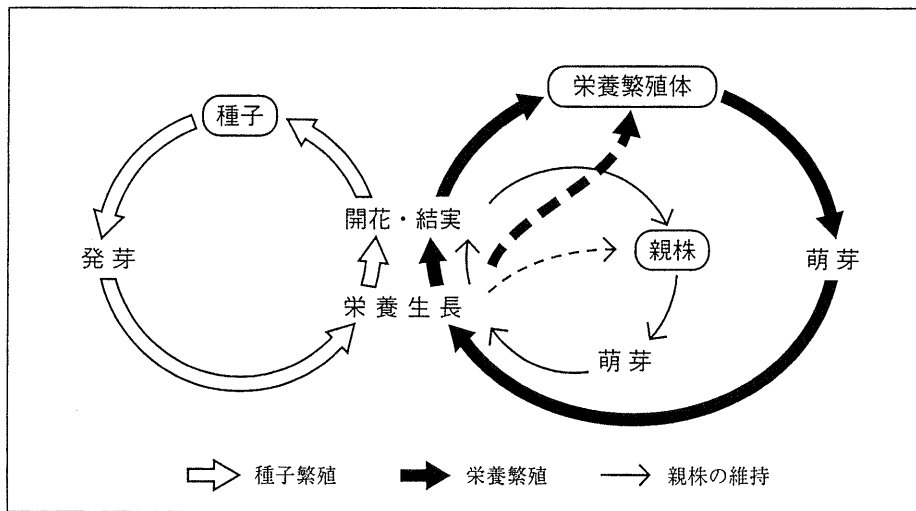


図-5 多年生雑草の基本的な生活環

が、ハマスゲ、ヒルガオ類を除く根茎雑草ならびにCR系をもつ雑草は、種子の生産量や発芽力から推して、種子、栄養体の両方で繁殖しているとみられる。とりわけセイタカアワダチソウでは53,000～56,000粒/個体、ヨモギでは2,000～14,000粒/頭花、セイバンモロコシでは28,000粒/個体と非常に多くの種子を生産する。一方、ヒルガオ類(*Calystegia* spp.)では、同一クローン間では種子を形成せず、ハマスゲでは種子は形成されるが発芽率が低く、これらの繁殖はおもに栄養繁殖によっていると考えられる。シダ植物であるスギナとワラビでは、図-5の種子繁殖のサイクルに代わって、胞子が発芽して前葉体を形成し、前葉体につくられた精子と卵子が受精して栄養茎になるというサイクルがあるが、野外での繁殖はほとんどが根茎によるものと思われる。

栄養繁殖体となるのは根茎、CRが切れて断片化したものである。ただし、塊茎も形成するスギナでは、根茎断片、塊茎ともに繁殖体として働き、ハマスゲでは塊茎のみが繁殖体となり、根茎は塊茎間の連絡体となっているにすぎない。

ヒルガオでは毎年冬季に根茎基部が壊死して先端部が断片として残り、繁殖体となって翌春その腋芽から萌芽する。このように断片化は自然的にも生じるが、耕耘や土地の掘り返しといった人為的要因によっても起こるわけで、人間が大いに繁殖体形成を助けているともいえる。

本来、種子繁殖と栄養繁殖はそれぞれ役割をもっており、一般に種子は遠距離の伝播やその種の遺伝的な多様性を維持するために重要であり、他方栄養繁殖の役割は、その生育地に適応している親植物と遺伝的に同一の(クローン)個体を、繁殖体の豊富な貯蔵養分を利用した旺盛な初期生長によって、同じ生育地にすばやく定着させることである。しかし実際には、地下部の断片が、客土や土壌のついた植栽木・張芝などの移動によって遠距離に伝播したり、耕作機械にからまって移動して、新たな場所で繁殖源となることはよくみられている。

VI. 耕起、刈り取りに対する反応

耕起は、地下器官系を切断し断片化する。多くの種において、断片化した根茎やCRは通年高

い萌芽能力を保持しているので、適当な温度と湿度が得られる季節には、耕起はこれらの植物による汚染を拡大する方向に働く。トウモロコシ畑に2本ガガイモCRの断片を植え付けたところ、1年目に生長したCRが、2年目、3年目の播種前の耕起によって切断・拡散し、3年目のシュートの発生は733本で、最初に植付けた位置より8m離れたところまでに広がってみられた。一方、根茎やCRは低温や乾燥に弱い。したがって、秋冬季の耕起や頻繁な耕起（中耕除草）は防除にある程度有効と考えられる。しかし、スギナ群落に年間16回の耕起を行っても防除出来なかったという報告もみられる。その理由は、耕土層の30cmより下にある大きな根茎の集団から、容易に地上茎を伸長させることができることにある。このことは、スギナと同様に耕土層より下に根茎系やCR系を発達させる雑草が一旦定着すれば、耕起では完全防除が不可能であることを示している。

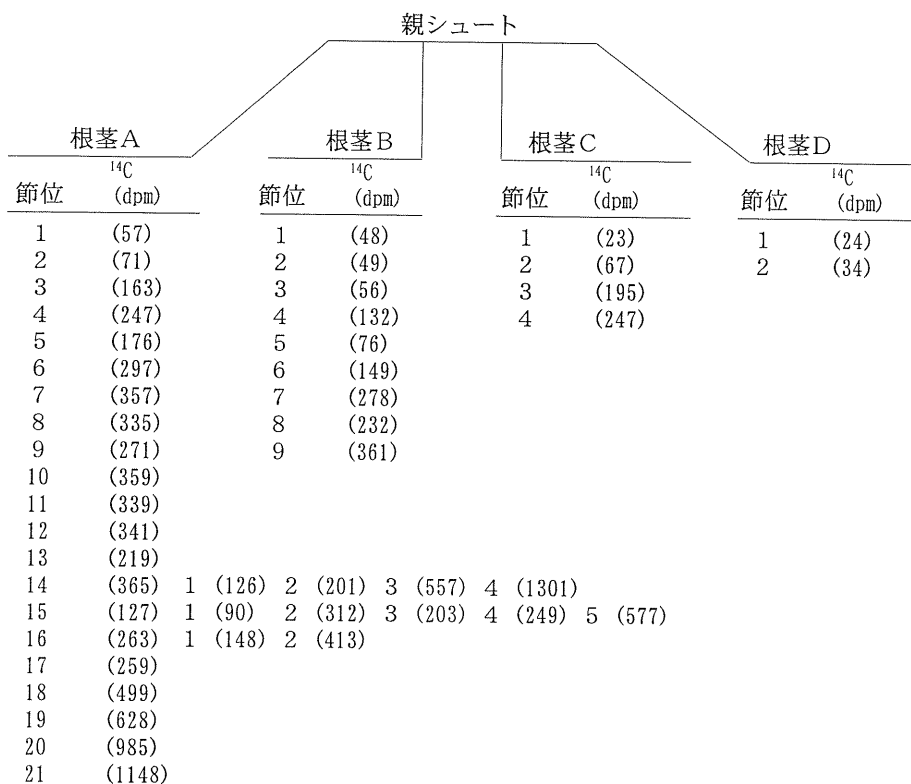
刈り取りには、葉の切除による光合成の阻害と同時に、新たな地上茎発生による地下の貯蔵養分を消耗させる効果があるはずである。しかし、地下拡大型各種の地下部/地上部比から見ると（表-2）、その効果はさほど期待できない。また、年間2回程度刈り取られる河川敷や堤防で、根茎をもつ雑草の多くが優占しているということは、この程度の刈り取り強度は、むしろ遷移の進行を遅らせる程度に働き、これらの種の安定群落を維持するのに役立っているようにみえる。また、チガヤのように刈り取り圧の高い環境を好むものもある。

VII. 除草剤に対する反応

根茎系やCR系の量、広がり、構造などから考えると、地下部に直接的なダメージを与えるも

のは、吸収移行性茎葉処理剤以外にないと思われる。利用の仕方によっては、長期間（ときには完全に）シュートや個体の再生を抑えることができることを示す例は数多い。汎用されている除草剤の種類を表3にあげたが、しかし、これら用いても、吸収部位の茎葉よりはるかに大きい地下部に行きわたらせ、その活性全体を抑えることは、本来きわめて難しい技術である。つまり有効な除草剤が具備すべき性質としては、1) できるだけ多量の薬剤が地下部に移行すること、2) 薬剤が広大な地下部系全体にわたって均質に行き渡ること、3) 地下部系にある芽の萌芽を長期間阻止する作用をもつことが要求される。

1) に関しては、ソース-シンク型（シンプラスティック）移行の盛んな薬剤について、下方への養分転流が盛んな時期すなわち地上部の生育後期に処理すること、また吸収・移行期間が長いので（グリホサートがスギナで8週間、アシュラムがワラビで20週間みられたという報告がある）、これらの除草剤の処理後早期に地上部を刈り取ったり、高する薬量での処理や速効性の薬剤を混用したりすることで、地上部（通導組織）を早期に破壊して移行を妨げないようにするなど周知されている。2) について、典型的なソース-シンク型移行を示す薬剤はこの条件を満たしているものの、グリホサートやフルアジホップなどでは生長の盛んな根茎先端に集中するため、かえって基部の古い部分への薬剤の分布量が少なくなるなり（図-6）、根茎基部からシュートが再生するという現象がしばしばみられる。生長調節物質等他の化合物との混合など、地下部での均一な分布と芽への集積を図るための研究は重要と考えられる。またシンクが明確でないCR系をもつ雑草の防除につ

図-6 ¹⁴C-グリホサート処理3日後のシバムギ根茎系における¹⁴Cの典型的な分布パターン²⁾表-3 地下で広がる雑草の制御に使用されている主な除草剤の種類と特徴¹⁰⁾

除草剤の種類	主な特徴	作用機作	植物体内での作用部位
グリホサート アシュラム	植物体内での移行性が非常に高く、典型的なソース→シンク移行をする。選択性はあまりない。	グリホサートは環状アミノ酸の合成阻害、アシュラムは葉酸合成阻害→核酸塩基合成阻害	盛んに細胞分裂している生長点や若い組織
2,4-D, トリクロピルなどホルモン系除草剤	広葉雑草、とくにクリーピングルートをもつ種に効果が高い。	ホルモン作用の攪乱	
ハロキシホップ, フルアジホップなどアシルオキシフェノキシ系除草剤	イネ科草種にのみ効果がある。	脂肪酸の合成阻害 (アセチルCoAカルボキシルラーゼ(ACCase)阻害剤)	
ハロスルフロン, フラザスルフロンなどスルホニルウレア系除草剤	移行性が小さく植物が若い時期に効果が高い。カヤツリグサ科草種にとくに有効である。	鎖状アミノ酸の合成阻害 (アセトラクテート合成酵素(ALS)阻害剤)	

いて、いかに除草剤を行き渡らせるかも大きな課題であろう。

3) についていえることは、根茎系あるいはCR系全体を枯殺するのは不可能と考えられ、ま

た無駄でもあろうということである。表-3にあげた地下拡大型雑草に汎用される除草剤は、いずれも形態形成の盛んな生長点、すなわち芽に作用するものである。結局のところこれらの雑草を制御するには、根茎腋芽などの芽の萌芽力さえ完全に失われればよいことである。少なくともグリホサートではセイヨウトガアザミ、ヨモギ、チガヤ、セイタカアワダチソウ、スギナで、アシラムではスギナで、キザロホップではシバムギで、根茎やCRの組織自体、場合によっては芽自体をも壊死させることなく萌芽を阻止することが観察されている。しかし根茎の萌芽抑制によって植物体全体の枯死に至るには、この抑制が長期間継続する必要がある、除草剤の地下部組織中での代謝が遅いことが必須である。この点に関して、処理8週間後のスギナの根茎中に、アシラムでは79%、グリホサートでは33%がもとの形態で存在したという報告もみられる。

おわりに

地下拡大型多年生雑草について知見が深まるにつれ、これらの雑草の定着を一旦許してしまうと大変なことになるという感が増すばかりである。この稿をご一読いただいて、侵入の予防はもちろんであるが、侵入しているのを見つけ次第、できるだけ早期に防除することの重要性を再認識していただければ幸いである。しかし、不幸にして蔓延させてしまった場合の対策も、地下器官系の構造・機能やそれらの季節消長（今回は述べなかったが）を理解することで、各種除草剤を含む既存の諸々の防除手段やその組み合わせがもつ本来の能力を、さらに引き出せるのではないかと考えている。なお、今回は総論的な紹介に終わったが、個々の草種につい

て詳細は文献(10)を参照されたい。

参考文献

- 1) Basett, I. J. and D. B. Munro. 1986. The Biology of Canadian Weeds. 78 *Solanum carolinense* L. and *S. rostratum* Dunal. Can. J. Plant Sci. 66: 977-991.
- 2) Harker, K. and J. Dekker. 1988. Effects of phenology and translocation patterns of several herbicides in quackgrass. Weed Sci. 36, 443-472.
- 3) Holm, L. et al. 1979. A Geographical Atlas of World Weeds, John Willey & Sons, New York.
- 4) Holm, L. et al. 1977. The World's Worst Weeds. The University Press of Hawaii.
- 5) 伊藤操子・池田正昭・工藤純・岡啓. 1985. スギナ地下部の分布様式とこれに及ぼす耕うんおよびアシラム処理の影響. 雑草研究 30 (別), 171-172.
- 6) 伊藤操子・渡辺靖洋・植木邦和. 1988. スギナ個体の地下部拡大様式. 雑草研究 33 (別), 193-194.
- 7) 伊藤操子・R. A. Liebl. 1991. Creeping root をもつ多年生雑草の栄養繁殖特性 (1), (2). 雑草研究 36 (別): 190-193.
- 8) Ito, M. and M. Asai. 1995. Architecture and responses to foliar-applied herbicides of the *Equisetum arvense* (field bindweed) subterranean system. Proc. 15th Asian-Pacific Weed Sic. Soc. Conf. 432-437
- 9) 伊藤操子・森田亜貴. 1997. 根茎または横走根をもつ多年生雑草18種の地下部分布事例. 雑草研究 42 (別), 226-227
- 10) 伊藤操子・森田亜貴. 1999. 地下で広がる

多年生雑草たち. 113pp. ダウ・ケミカル日本, ダウ・アグロサイエンス事業部門

- 11) Kigel, J. and D. Koller. 1985. Asexual reproduction of weeds. In "Weed Physiology vol. 1" pp.65-100, CRC Press.
- 12) Marshall, G., R. C. Kirkwood and D.J. Martin. 1987. Studies on the mode of action of asulam, aminotriazole and glyphosate in *Equisetum arvense* L. II, Pestic. Sci. 18, 55-64.
- 13) Mulligan, G. A. ed. 1979. The Biology of Canadian Weeds. 1-32. Minister of Supply Services, Canada.
- 14) Mulligan, G. A. ed. 1984. The Biology of Canadian Weeds. 33-61. Minister of Supply Services, Canada.
- 15) Nadeau, L.B. and W.H. Vanden Born. 1989. The root system of Canada Thistle. Can. J. Plant Sci. 69: 1199-1206.
- 16) Peterson, R. L. 1975. The initiation and development of root buds. In "The Development and Function of Roots" Torrey, J.G. ed. Acad. Press, pp. 125-161.
- 17) Tardif, F. J. and G. D. Leroux. 1990. Rhizome bud viability of quackgrass (*Erythria repens*) treated with glyphosate and quizalofop. Weed Tech. 4, 529-533.
- 18) 浦川修司・出口裕二. 1998. 飼料用トウモロコシ畑に侵入したガガイモの拡散動向. 雑草研究 43 (別) : 120-121.
- 19) Williams, E.D. 1979. Studies on the depth distribution and on the germination and growth of *Equisetum arvense* L. from tubers. Weed Res. 19, 25-32.

水稻用除草剤

初期一発除草剤

アワード フロアブル
クサトリ-E ジャンボ L

初・中期一発除草剤

キングダム フロアブル
クサナイン フロアブル

初期除草剤

一振田助 フロアブル
農将軍 フロアブル

カルショット フロアブル
シーゼット フロアブル

ビーンズ 1キロ粒剤
ライガード フロアブル
ロンゲット フロアブル

シング 乳剤
レトリ フロアブル

には、

ピリブチカルブ[®]
が使用されています。

ICI

大日本インキ化学工業株式会社
東京都中央区日本橋3-7-20 ティックビル