

シリーズ 外来雑草は今…… (22)

牧草が強害雑草へ変身！－ネズミムギ－

静岡大学農学部 生態学研究室 山下雅幸

1. ネズミムギ（イタリアンライグラス）とは
ネズミムギ *Lolium multiflorum* は、道路端や河川敷など身近な場所でよく見られる一年生（越年生）あるいは短年生のイネ科植物である。もともとは地中海地方原産で、イタリアンライグラスあるいはアニュアルライグラスという牧草名（英名）で世界の温帯地域をはじめ亜熱帯地域にまで広く分布している。日本には他の外来イネ科牧草とともに明治時代以降に導入され、東北から九州まで広く栽培され、関東地方以西の各地で野生化している。つまりわずか100年ほど前には日本には全くなかった植物である。ネズミムギを始め日本で利用されている牧草類の大半は、牧草（飼料）としての利用の他に、芝生や緑化資材としても利用されてきた。ネズミムギは（イタリアンライグラスとして）毎年日本へ輸入される牧草種子の中でその輸入量が桁違いに多い。これは、多年生牧草と比較して利用期間が短く、頻繁に播種されることや、出芽が早いことから高速緑化用資材として多用されるためである。

ネズミムギが属する *Lolium* 属は8種からなり、このうち作物としてはネズミムギの他にホソムギ *L. perenne*（牧草名ペレニアルライグラス）が温帯地域において世界的に最も広く栽培されている。この種はネズミムギと形態的によく似ているが、ネズミムギと比べてやや小型の多年

草である。ホソムギは近年開発された集約放牧技術による草地の重要な構成草種の一つである一方、寒地型西洋シバと称してゴルフ場・サッカー場などの芝生（スポーツターフ）や公園・庭の芝生としての利用も多い。ホソムギもネズミムギほどではないが、北海道や東北地方など北日本を中心に各地で野生化している。日本にはこれら2種の他にドクムギ *L. temulentum* とボウムギ *L. rigidum* がわずかながら野生化しているが、いずれも外来種である。

これら *Lolium* 属に最も近縁なグループに *Festuca* 属（フェスク類）がある。*Festuca* 属には400以上の種が存在し、8種からなる *Lolium* 属（全て2倍体）よりもはるかに大きな属で、倍数性の変異（2～10倍体）も大きい。原産地は *Lolium* 属と同じヨーロッパである。分子マーカーによる研究からも、進化的に *Festuca* 属から *Lolium* 属が分化したと考えられている（Charmetら, 1997；Gautら, 2000）。日本にはトボシガラ（*Festuca parvigluma*）などの在来種が存在する一方で、海外からオニウシノケグサ（トールフェスク, *F. arundinacea*）とヒロハノウシノケグサ（メドウフェスク, *F. pratensis*）が牧草として導入されている。オニウシノケグサはネズミムギと同様に日本各地で野生化し、日本生態学会が選定した侵略的外来種ワースト100にもリストされている（村上・

鷲谷, 2002)。一方, 耐暑性がやや劣るヒロハノウシノケグサは北日本での野生化が多い(清水ら, 2005)。

2. 河川敷での分布拡大

野生化したネズミムギが最も頻繁に見られるのは河川敷周辺であろう。ネズミムギは, 牧草地の周辺で野生化している他に, 河川堤防等の法面に緑化材料として利用されたものが野生化し, 河川敷や周辺の道路端などで生育が確認される(写真-1)。ネズミムギを含め外来イネ



写真-1 安倍川(静岡市)の堤防法面およびその周辺に逸出したネズミムギ (2004年6月撮影)

科牧草の大半は風媒他殖性でスギやヒノキのように大量の花粉をまき散らすため, 花粉症の原因植物にもなっている(斎藤, 1986)。これらの牧草の多くは初夏から花粉を飛散させはじめるため, スギやヒノキの花粉症の季節が過ぎても症状の続く人や初夏から症状の出る人はイネ科花粉症の可能性が高く, 世界的には最も普遍的な花粉症といわれている。外来イネ科牧草と比較して, 在来種であるススキやシバなどは花粉飛散量が少ないため, 江戸川の堤防などではイネ科花粉症対策としてシバへの張り替えや除草管理の強化などが実施されている(外来種影響・対策研究会, 2003)。

ネズミムギの野生化は, このように人への健

康被害のみならず, 在来生態系への影響も懸念されており, 特定外来生物として指定すべき候補種108種(村中ら, 2005)や環境省による要注意外来生物リスト(環境省, 2005)にも含まれている。海外では, 北米カリフォルニア州の自然草原(Weiss, 1999)やアルゼンチンのパンパ草原(Vila-Aiubら, 2005)などに外来種として侵入, 優占化し, 在来種に大きな影響を及ぼしている。

3. 麦作の強害雑草に

ネズミムギの侵入は河川敷や道路端にとどまらず, 小麦畑などの農耕地にも広がり, カラスムギなどとともに防除困難な畑雑草となっている(写真-2)。原産地のヨーロッパでは, 13



写真-2 小麦圃場に侵入したネズミムギ。畦を挟んで右側の圃場(被害甚大)から左側の圃場に被害が拡大している(静岡県袋井市, 2004年6月)

～14世紀にイタリアで牧草として栽培化され, 重要な作物として世界各地に広がっていった。ところが, 牧草として導入された北米では1970年代から小麦や大麦などの雑草としても問題化してきた(Applebyら1976)。1980年代初期にはジクロホップメチル等の除草剤により上手く防除できたかに思われたが, 多くの雑草同様, 各種除草剤に対する抵抗性個体(生物型)が80年代から出現し, 現在に至っている。ジクロホッ

プメチル抵抗性ライグラスは1981年にオーストラリアで初めて出現し (HeapとKnight, 1982), その後抵抗性個体の出現は世界中に広がった (Heap, 1997)。グリホサート抵抗性ネズミギも1999年にチリで報告されている (PerezとKogan, 2003)。日本でもここ10年ほどの間に関東・東海地域の小麦畑で強害雑草化している (浅井と與語, 2005)。ただし、日本ではdiclofop等のイネ科雑草に有効な選択性除草剤が未登録であるため、化学的防除のみでは歯が立たず、適切な対策を講じなければ、今後ネズミギによる雑草害は北米以上になることも懸念される。そこで現在、静岡県西部のネズミギ蔓延圃場において、静岡県農業試験場を中心に化学的防除と耕種の防除を組み合わせた総合的防除法の開発が進められている (足立ら, 2005; 木田と浅井, 2006)。

4. なぜネズミギの野生化が進んだのか？

では、なぜネズミギは、これほどまでに野生化してしまったのだろうか？ ネズミギを始めとする外来牧草が野生化して、その分布を広げた要因は様々である。(1) 牧草や芝草として利用されているイネ科植物は、もともと乾燥気候に適応し、採食や踏みつけなどの攪乱にも強いといった生態的特性を進化させており、高い種子生産性など雑草や侵入植物に共通する性質を多くもっている (榎本, 1997; 河野, 1986)。(2) 草地農業では、日本の稲作や園芸農業などの集約的な農業と比較すると、栽培管理面での低コスト化から牧草品種に高い永続性・環境適応性が要求され、人為的な選抜・交雑によって品種改良が加えられてきた。(3) 日本全国網の目状に延びた道路や河川堤防の法面などに緑化や砂防などの目的で使用されたことに

よって、種子供給源となる集団が全国いたるところに作られた。さらに(4) 外来牧草が導入された牧草地や河川堤防などは粗放的な管理しかなされず、ゴルフ場や競技場のような頻繁な刈り取りがされなければ、毎年大量の種子が生産され、周辺環境に流出していく。つまり、外来牧草の野生化は、もともと野生化しやすい性質の植物に、私たちがさらに磨きをかけて、逃げ出しやすい場所で広く利用してきた当然の結果といえるだろう。

著者らはネズミギの野生化の要因を明らかにするために、静岡市に自生するネズミギと栽培品種のイタリアンライグラス (ネズミギ) およびペレニアルライグラス (ホソムギ) の繁殖特性を比較した。野生化したネズミギは、播種後2年目の夏 (8月中旬) までに全個体が出穂・結実し、枯死した。一方、栽培品種は、ペレニアルライグラスが100%, イタリアンライグラスは69%の個体が生存した。ペレニアルライグラスは生育環境に適応すれば、数年以上生存する多年草である。イタリアンライグラスも品種と生育環境にもよるが、1年~数年間は生存することができる。一方、野生化したネズ

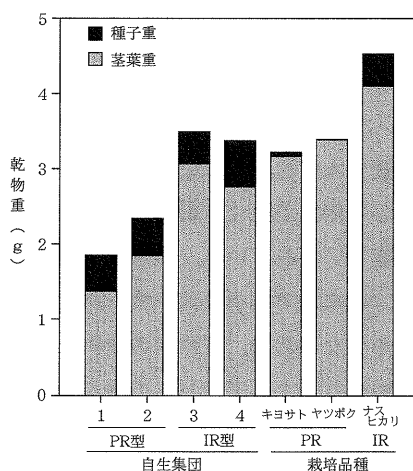


図-1 ホソムギ (PR), ネズミギ (IR) 栽培品種、および野生化したネズミギの種子重および茎葉重

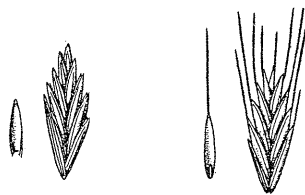
ミムギは出穂・結実後に全て枯死し、夏の高温・乾燥を種子で回避していると考えられた。種子生産性についても、ネズミムギは全乾物重に占める種子重の割合が大きく、より多くの資源を種子生産に投資していた（図-1）。さらに発芽実験などの結果から、ネズミムギは相対的休眠性を有しており、結実直後斉一に発芽せずに長期にわたって順次発芽することが確かめられた。このように野生化したネズミムギは、より多くの種子を生産し、長期にわたって順次出芽することで、攪乱や夏の高温・乾燥ストレスから集団の絶滅を回避していることが示唆された（山下，2002）。

5. 雑種形成と野生化

ネズミムギとホソムギは一年生（あるいは短年生）と多年生という違いはあるが、形態的には非常によく似ている。両種を識別する形質として、ネズミムギが護穎の先端に芒をもつこと（図-2）や根が蛍光反応性を示すことなどが利用されてきた（清水ら，2005）。ただし、いずれも他殖性で自然交雑もすることから、亜種と考えてもよいほど近縁な関係にある。両種の間接的な形質を有し種間雑種と考えられる個体も各地で見られ、ネズミホソムギ（*Lolium* ×

ホソムギ ネズミムギ

(a) 芒の有無



(b) 葉鞘内の若い葉身の形状



折りたたみ型

巻き込み型

図-2 形態形質によるホソムギとネズミムギの識別

boucheanum) という和名（学名）もある。たとえば、神奈川県ではネズミホソムギの方がネズミムギやホソムギよりはるかに多く分布している（神奈川県植物誌調査会，2001）。侵入性の進化に雑種形成が関与しているとの研究例が多く、外来植物で報告されている（EllstrandとSchierenbeck，2000）ことから、ネズミムギとホソムギも日本へそれぞれ導入され雑種化したことによってさらにその侵入性を高めているのかもしれない。これまで両種の間接的な個体は各地で確認されていたが、ネズミムギとホソムギはそれぞれ大きな種内変異を有するため、日本にどの程度種間雑種が存在するのかは分かっていなかった。そこで著者らの研究グループは、両種を識別するDNAマーカーを開発し、静岡県以西に自生するネズミムギの遺伝構造を解析した。その結果、調査した半数以上のネズミムギ集団からホソムギに特異的な遺伝子が検出され、雑種化が高頻度で生じていることが示唆された（飛奈ら，2005a；2005b）。

6. エンドファイト感染と野生化

近年、牧草や芝草に関連する分野では、「エンドファイト」と呼ばれる微生物の利用が注目されている。エンドファイトとは、ギリシャ語のphyte（植物）とendo（内部の）との合成語で、広義には植物体内にすむ菌や細菌など微生物全体を指すが、一般的には植物体内で宿主に害を与えず共生的に生活するものを指して使用されている（菅原，2003）（写真-3）。エンドファイトは栄養と生息場所を供給される代わりに、宿主植物の体内に分泌する化合物によって、草食動物や食性昆虫に対する抵抗性、耐病性、耐乾性、成長促進など様々な有用機能を宿主植物に付与する。中でも、多くの寒地型イネ科牧

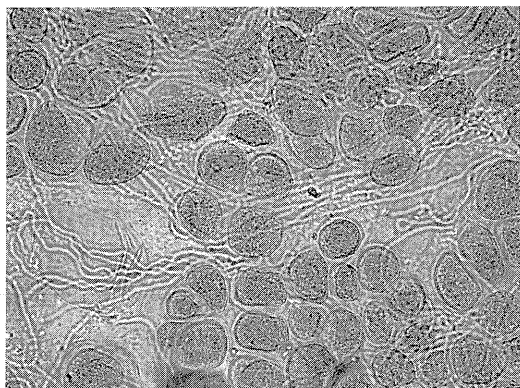


写真-3 ネズミギ種子内に見られる *Neotyphodium* エンドファイトの菌糸（ひも状の構造）および宿主植物の糊粉細胞（丸い構造）

草と共生関係にあるネオティフォディウム (*Neotyphodium*) 属のエンドファイトは、親植物からの種子伝染による後代植物への伝染（垂直伝染）のみで生存が維持されていることから、より強い共生関係にあると考えられている。そのため、ニュージーランドや北米では感染ペレニアルライグラス（ホソムギ）を食べた羊の中毒（ライグラス・スタグガー）や感染トールフェスク（オニウシノケグサ）を食べた牛の中毒（フェスク・トキシコーシス）が大きな問題となり、エンドファイトの研究が本格化した。このようにエンドファイトは私たち人間にとって有益面と有害面を併せもち、農業・園芸への利用が期待されている。一方、エンドファイトが生態系や生物多様性に及ぼす影響についても徐々に注目され始めた。外来のイネ科牧草では、エンドファイト感染が宿主の侵入性を促進させ、在来植物群集の多様性を減少させる可能性（ClayとHolah, 1999；Rudgersら, 2004；Rudgersら, 2005）や食物連鎖全体を変化させることが指摘されている（Omaciniら, 2001；Omaciniら, 2004）。Vila-Aiubら（2005）は、アルゼンチンのパンパ草原でエンドファイトに感染したネズミギが非感染個体よりも多くの分けつを生産

し、根と種子により多くの資源を分配することを明らかにした。また感染ネズミギが昆虫や土壤微生物に対して影響を及ぼすことも報告されている（Omaciniら, 2001；Omaciniら, 2004）。

これまで日本におけるネズミギのエンドファイト感染の報告はなかった（古賀, 1993；榎本ら, 1998）。一方、海外でエンドファイトによる家畜中毒の報告があったホソムギやオニウシノケグサに関しては、北日本でエンドファイト感染個体が点在しているものの家畜中毒を引き起こすほど多くは分布していないという状況であった（Kogaら, 1993；Satoら, 1995；Saigaら, 2003）。

日本でも芝草としては既にエンドファイト感染品種が広く流通している（前嶋ら, 2000）。エンドファイトに感染した牧草が各地で利用され野生化すると、耐虫性や耐病性等にまざる感染個体が徐々に増え、外来牧草の野生化問題をさらに深刻化させることが危惧される。そこで著者らは、西日本で広く野生化しているネズミギのエンドファイト感染状況について調査した。その結果、西日本に分布するネズミギ集団の大半から感染個体が見つかり、高頻度でエンドファイトに感染していることを明らかにした（山下ら, 2006）。これまで海外では報告があったが、日本ではネズミギの感染率は低いと考えられてきた。佐々木ら（2000, 2002）によると、イタリアンライグラスの国内育成品種からは感染個体はほとんど検出されなかったが、海外育成品種の半数以上の品種からエンドファイト感染個体が見つかった。著者らが調査した集団は全て牧草地以外のものであったことから、少なくとも牧草地以外（たとえば河川堤防の法面など）では海外から導入されたエンドファイト感染イタリアンライグラスが大量かつ

広範囲に利用されてきたものと推察される。今後、牧草地やその周辺のネズミムギについても感染状況を調査する必要があるだろう。

また、エンドファイト感染は除草剤抵抗性のメカニズムにも生理的、遺伝的に影響を及ぼし、diclofop-methyl除草剤抵抗性の進化に関与してきた可能性が指摘されている (Vila-aiubら, 2001; Vila-aiubら, 2003)。

7. 野生化と遺伝子組換え

ネズミムギも含め外来牧草の野生化で今後懸念される問題として、遺伝子組換え牧草の環境への影響がある。日本で利用されている牧草種の大半で除草剤抵抗性遺伝子などが導入された形質転換体がすでに作出されている (高溝, 2003)。遺伝子組換え作物では、食品としての安全性と環境への安全性が大きな論争となっている。日本における組換え作物の栽培は、牧草・芝草も含めてまだ実質的には行われていないが、いずれ野外での栽培も行われるであろう。その際に、牧草・芝草は環境への遺伝子流出の危険性が最も高い作物・有用植物と考えられている。なぜなら、牧草・芝草はすでに広く野生化しており、花粉や種子の飛散とともにひとたび組換え遺伝子が流出すると、野生化集団を介して急速に広まる可能性が高く、種によっては在来の近縁種への遺伝子汚染も懸念されるからである。日本にはネズミムギやホソムギと同じ*Lolium*属の在来種は存在しないが、近縁の*Festuca*属にはトボシガラなどの在来種が存在する。現在、花粉症対策などの目的でイタリアンライグラスやトールフェスクなどにおいて雄性不稔品種の育成が進められているが、これらは組換え遺伝子の環境への流出を低減する点からも期待される (荒川ら, 2006; 高溝ら, 2006)。このよう

な遺伝子流出の低減に加えて、環境へ流出した遺伝子のモニタリングシステムや組換え作物のリスクアセスメント技術の向上が急務である。

引用文献

- 足立有右・山下雅幸・市原実・澤田均・木田揚一・浅井元朗 (2005) 静岡県中遠地域転作麦圃におけるネズミムギによる雑草害の査定. 雑草研究 50 (別), 66-67.
- Appleby, A. P.・P. D. Olson・D. R. Colbert (1976) Winter wheat yield reduction from interference by Italian ryegrass. *Agronomy J.* 68, 463-466.
- 荒川明・藤森雅博・塩沢道明・早坂純・大坂晋平・前原康徳・大浦康子・小松敏憲・内山和宏・水野和彦・杉田紳一 (2006) 雄性不稔イタリアンライグラス新品種候補の主要農業特性. 日草誌 52 (別1), 388-389.
- 浅井元朗・與語靖洋 (2005) 関東・東海地域の麦作圃場におけるカラスムギ、ネズミムギの発生実態とその背景. 雑草研究50 (2), 73-81.
- Charmet, G.・C. Ravel・F. Balfourier (1997) Phylogenetic analysis in the *Festuca-Lolium* complex using molecular markers and ITS rDNA. *Theoretical and Applied Genetics* 94, 1038-1046.
- Clay, K.・J. Holah (1999) Fungal endophyte symbiosis and plant diversity in successional fields. *Science* 285, 1742-1744.
- Ellstrand, N. C.・K. A. Schierenbeck (2000) Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*

- 97, 7043-7050.
- 榎本敬 (1997) 雑草フロラをつくりあげる帰化植物. In: 山口裕文 (編集) 雑草の自然史-たくましさを生態学-. 北海道大学図書刊行会. 札幌. pp. 17-34.
- 榎本敬・島貫忠幸・月星隆雄 1998. エンドファイトに感染しているイネ科植物の分類群について. 雑草研究 43 (別), 76-77.
- 神奈川県植物誌調査会 (2001) 神奈川県植物誌 2001. 神奈川県立生命の星・地球博物館. pp. 270.
- 河野昭一 (1986) 帰化植物の適応戦略. 遺伝 40, 36-41.
- 木田揚一・浅井元朗 2006. 夏期湛水条件がカラスミギおよびネズミムギ種子の生存に及ぼす影響. 雑草研究 51 (2), (印刷中)
- 古賀博則 (1993) 我が国の牧野草及び輸入芝草におけるエンドファイト. 植物防疫 47, 297-300.
- Koga, H.・T. Kimigafukuro・T. Tsukiboshi・T. Uematsu (1993) Incidence of endophytic fungi in perennial ryegrass in Japan. *Annals of the Phytopathological Society of Japan* 59, 180-184.
- 外来種影響・対策研究会 (2003) 河川における主な侵略的外来種の特徴と対策事例. In: 河川における外来種対策の考え方とその事例. リバーフロント整備センター. 東京. p55-58.
- Gaut, B. S.・L.P. Tredway・C. Kubik・R. L. Gaut・W. Meyer (2000) Phylogenetic relationships and genetic diversity among members of the *Festuca-Lolium* complex (Poaceae) based on ITS sequence data. *Plant Systematics and Evolution* 224, 33-53.
- Heap, J.・R. Knight (1982) A population of ryegrass tolerant to the herbicide diclofop-methyl. *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science* 48, 156-157.
- Heap, I. M. (1997) The occurrence of herbicide-resistant weeds worldwide. *Pesticide Science* 51, 235-243
- 環境省 (2005) 要注意外来生物リスト 外来生物法 <http://www.env.go.jp/nature/intro/youtyuui.html>
- 前嶋敦夫・雑賀 優・井上達志・築城幹典 (2000) ペレニアルライグラス流通品種における種子中のエンドファイト感染率及びアルカロイド含有率. 日本草地学会誌 46, 52-57.
- 村上興正・鷲谷いづみ (2002) 日本の侵略的外来種ワースト100. In: 日本生態学会 (編) 外来種ハンドブック. 地人書館. 東京. p362-363.
- 村中孝司・石井潤・宮脇成生・鷲谷いづみ (2005) 特定外来生物に指定すべき外来植物種とその優先度に関する保全生態学的視点からの検討 保全生態学研究 10, 19-33.
- Omacini, M.・E. J. Chaneton・C. M. Ghera・C. B. Muller (2001) Symbiotic fungal endophytes control insect host-parasite interaction webs. *Nature* 409, 78-81.
- Omacini, M.・E. J. Chaneton・C. M. Ghera・P. Otero (2004) Do foliar endophytes affects grass litter decomposition? A microcosm approach using *Lolium multiflorum*. *OIKOS* 104, 581-590.
- Perez, A・M. Kogan (2003) Glyphosate-resistant *Lolium multiflorum* in Chilean orchards. *Weed Research* 43, 12-19.
- Rudgers, J. A.・J. M. Koslow・K. Clay

- (2004) Endophytic fungi alter relationships between diversity and ecosystem properties. *Ecology Letters* 7, 42-51.
- Rudgers, J. A. · W. B. Mattingly · J. M. Koslow (2005) Mutualistic fungus promotes plant invasion into diverse communities. *Oecologia* 144, 463-471.
- Saiga, S. · T. Inoue · H. Nakashima · A. Maeshima · S. Yoshida · M. Tuiki (2003) Incidence of *Neotyphodium* endophytes among naturalized perennial ryegrass and tall fescue plants in northern Japan and alkaloid concentration of the seeds from infected plants. *Grassland Science* 49, 444-450.
- 斎藤洋三 (1986) 帰化植物による花粉症. 遺伝 40, 42-46.
- 榊原賢一 · 山下雅幸 · 澤田均 (2000) ライグラス自生集団と栽培品種における繁殖特性の差異. 日本作物学会東海支部会報 130, 43-44.
- 佐々木亨 · 岡崎博 · 笠井恵理 (2000) フェスク類およびライグラス類の牧草用国内流通品種におけるエンドファイト感染の調査 日草誌 46 (別), 160-161.
- 佐々木亨 · 岡崎博 · 笠井恵理 (2002) 国内外で育成されたイタリアンライグラス品種・系統におけるエンドファイト検出率とアルカロイド分析 日草誌 48 (別), 264-265.
- Sato, N. · M. Tagawa · T. Kitamori · N. Akiyama (1995) Incidence of endophyte fungi on forage grasses in the grassland in northern and central regions of Hokkaido and the prevention methods of infected seeds. *Journal of Hokkaido Society of Grassland Science* 29, 78-84.
- 清水矩宏 · 宮崎茂 · 森田弘彦 · 廣田伸七 (2005) イタリアンライグラス (ネズミムギ). In: 牧草 · 毒草 · 雑草図鑑. 全国農村教育協会. 東京. p68-69.
- 菅原幸哉 (2003) ネオティフォディウム・エンドファイトおよびその近縁菌における遺伝子解析. *Grassland Science* 49, 536-542.
- 高溝正 (2003) 寒地型イネ科牧草における遺伝子組換え体の育種利用への展望. *Grassland Science* 49, 72-78.
- 高溝正 · 塩谷繁 · 佐藤広子 · 清多佳子 · 藤森雅博 · 小松敏憲 · 宇垣正志 · 大杉立 (2006) トウモロコシSPS遺伝子の導入により消化性を改善した組換えトールフェスクの雄性不稔化. 日草誌 52 (別1), 190-191.
- 飛奈宏幸 · 小泉厚浩 · 山下雅幸 · 平田球子 · 藤森雅博 · 高溝正 · 山田敏彦 · 澤田均 (2005) 日本国内のライグラス自生集団の遺伝構造. I. ペレニアルライグラスとイタリアンライグラスを識別するDNAマーカーの品種内多型. 日草誌 51 (別), 242-243.
- 飛奈宏幸 · 小泉厚浩 · 山下雅幸 · 平田球子 · 藤森雅博 · 高溝正 · 山田敏彦 · 澤田均 (2005) 日本国内のライグラス自生集団の遺伝構造. II. DNAマーカー “H01H06” による自生集団の変異. 日草誌 51 (別), 244-245.
- Vila Aiub, M.M. · C.M. Ghera (2001). The role of fungal endophyte infection in the evolution of *Lolium multiflorum* resistance to diclofop-methyl. *Weed Research*, 41: 265-274.
- Vila-Aiub, M. M. · M. A. Martinez-Ghera · C. M. Ghera (2005) Evolution of herbicide resistance in weeds: vertically transmitted fungal endophytes as genetic entities.

