

温暖化によるイネ科多年生雑草 チガヤの分布拡大と雑種形成

京都大学農学研究所

富永 達

イネ科多年生雑草チガヤ (*Imperata cylindrica* (L.) Raesch.) は、熱帯から温帯地域に広く分布し、世界の最重要害草 10 種のうちの 1 種にあげられている (Holm *et al.* 1977)。また、国際自然保護連合・種の保全委員会が 2000 年に発表した「世界の侵略的外来種ワースト 100」にもリストされており、国際的にも侵略的で防除が困難な害草であると認識されている。日本では、路傍や畦畔、芝地、果樹園などに広く生育し、種子と根茎によって繁殖する。チガヤは自家不和合で、風媒によって他殖し、種子を形成する。小穂の基部には絹毛が密生し、種子は風散布によって時には海峡を越えることもあるという (Holm *et al.* 1977)。チガヤの根茎は地中を縦横に走り、根を除く個体全乾物重の 40% 以上を占めている (Tominaga *et al.* 1989a)。このため、一度定着すると、根茎によって旺盛に栄養繁殖し、密な個体群を形成する。

日本列島は、北海道から沖縄県まで南北に長く、気候、とくに温度環境が大きく異なる。たとえば、札幌市の年平均気温が 8.9°C、1 月の日最低気温の平均値は -7.0°C であるのに対して、那覇市の年平均気温は 23.1°C、1 月の日最低気温の平均値は 14.6°C である。分布が広範囲にわたる植物は、それぞれの生育地の環境に適応した生態型に分化している例が多い。生育地の気候に関して、とりわけ緯度 (温度) にともなったラインや生態型の分化が生活史特性に関わる形質で認められ

ている。

日本に生育するチガヤは、分布域や生活環、外部形態の差にもとづき、北海道から東北地方北部に分布する寒冷地型、東日本以西に分布する普通型および奄美大島以南に分布する亜熱帯型の 3 気候生態型に大別される。普通型の稈の節は有毛で、寒冷地型は無毛であるので両者を容易に識別できる (図-1)。普通型は、寒冷地型と比較すると大型で、より侵略的な特性をもつ (Tominaga *et al.* 1989b)。一方、この寒冷地型は、普通型が分布する東日本以西にも局所的に生育しており (富永ら 2007)、松村・行村 (1980) が濃尾平野で報告した出穂期が普通型より 1 か月程度早く、より湿った場所に生育する早生型に相当すると考えられる。この寒冷地型の分布の中心が北海道と東北地方北部であるため、Tominaga *et al.* (1989b) では「寒冷地型」と称したが、これら以外の地域にも局所的に分布し、遺伝的にも大きな分化が認められないこ



図-1 チガヤの普通型 (左) および寒冷地型 (右) の稈の節の毛

と (水口ら 2004) から、より詳細に検討する余地が残されているものの、先に報告された「早生型」(松村・行村 1980) と称するのが妥当であるかもしれない。本稿では、松村・行村 (1980) の早生型および Tominaga *et al.* (1989b) の寒冷地型をまとめて「寒冷地型」と称する。

東北地方では、チガヤは冬季には地上部が完全に枯死し、根茎で越冬する (Tominaga *et al.* 1989b)。冬季の低温に対する耐性の差が普通型と寒冷地型の東北地方における分布を決定している。寒冷地型の根茎の空隙部分は、普通型のそれと比較して著しく大きく (Nomura *et al.* 2020)、この根茎の構造的な特徴も、冬季に地上部が完全に枯死することとともに、寒冷地型の低温耐性を高めているのかもしれない。

東北地方では、100 年あたり 1.29 ± 0.74°C の割合で年平均気温が上昇している。夏季の気温に関しては有意な上昇傾向にはないが、春季および秋季から冬季の気温について有意な上昇傾向がみられ、冬季の最低気温は、過去 100 年間のうちに日本海側で 1.72°C、太平洋側で 1.46°C 上昇している (竹川 2007)。東北地方におけるチガヤの普通型と寒冷地型の分布は、温暖化、とくに冬季の最低気温の上昇によってどのように変化しているのだろうか。東北地方において 1980 年代初めに採集し、栄養繁殖で維持してきた個体と 2008 年以降に新たに採集した個体を普通型と寒冷地型に識別し、それらの分布を比較することによってチガヤの

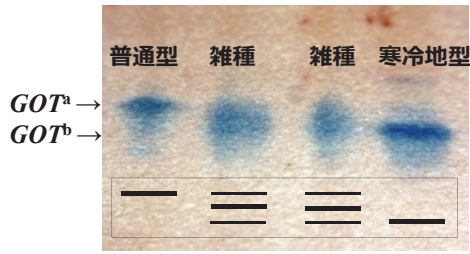


図-2 チガヤの GOT アロザイム (2 量体) における変異

東北地方における分布に与える温暖化の影響を探った。

チガヤの普通型と寒冷地型は、共優性遺伝する GOT アロザイムにおける変異 (図-2, 水口・西脇 2001) と葉緑体 DNA (cpDNA) の *trnL* (UAA) 3'exon - *trnF* (GAA) 領域にみられる 21 塩基の挿入・欠失 (図-3, 芝池ら 2002) によって識別できる。すなわち、GOT アロザイムは 2 量体で共優性遺伝するので、電気泳動のバンドパターンから普通型の遺伝子型を GOT^a/GOT^a ホモ、寒冷地型を GOT^b/GOT^b ホモ、両者の雑種を GOT^a/GOT^b ヘテロと容易に判読できる (図-2)。また、cpDNA における挿入・欠失変異にもとづき、雑種個体の種子親が普通型あるいは寒冷地型のいずれであるのか判別した。これらにもとづき供試個体の種子親と花粉親を決定した (Miyoshi *et al.* 2011)。

チガヤは、西日本では路傍や畦畔でごく普通にみられる。しかし、1981 年の北海道および東北地方北部の調査では、これらの地域におけるチガヤの生育はまれで、とくに北海道ではチガヤの分布は海岸砂丘に限られていた。北海道や東北地方北部の路傍や畦畔には、牧草地から逸出したチモシーやオーチャードグラスが優占していた (Tominaga *et al.* 1989b)。これらの地域のチガヤは寒冷地型であった。寒冷地型は、北海道と東北地方北部以外にも長野県および群馬県の標高の高い地域に分布し、全国的にも局所的に生育が確認された。普通型の分

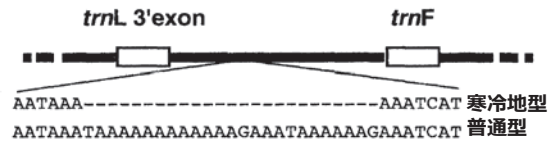


図-3 チガヤ葉緑体 DNA の *trnL* (UAA) 3'exon - *trnF* (GAA) 領域に認められる 21 塩基の挿入・欠失 (芝池ら (2002) を一部改変)

布の北限は北緯 39 度付近で、それ以南には広く分布していた (Tominaga *et al.* 1989b)。また、東北地方や群馬県、長野県で普通型と寒冷地型の雑種の生育を確認した。この雑種は、他の地域でも散発的に認められた (芝池ら 2002 ; Miyoshi *et al.* 2011)。

温暖化にともない、普通型の分布の北限が 1980 年代初めより北上していると予想して 2008 年から東北地方における採集調査を再びおこなった。1981 年の調査では東北地方北部におけるチガヤの生育はまれであったが、2008 年以降の調査では路傍や畦畔、休耕田、放棄水田などでチガヤの生育が普通に認められ、とくに、休耕田や放棄水田におけるチガヤの優占化が顕

著であった。東北地方北部におけるチガヤの分布拡大は明らかであった。

東北地方で新たに採集した個体の遺伝子型を解析した結果、ほとんどの個体が普通型と寒冷地型の雑種であることが明らかとなった (図-4, Miyoshi *et al.* 2011)。東北地方北部で分布拡大したチガヤは、当初想定した普通型ではなく、普通型と寒冷地型の雑種であった。青森県、秋田県および岩手県に分布する雑種の種子親は寒冷地型である割合が高く、山形県では普通型である割合が高かった (Miyoshi *et al.* 2011)。チガヤの普通型は西日本では 5 月に、寒冷地型は 4 月に出穂・開花するため、生殖的に隔離されている。しかし、普通型の分布北限である東北

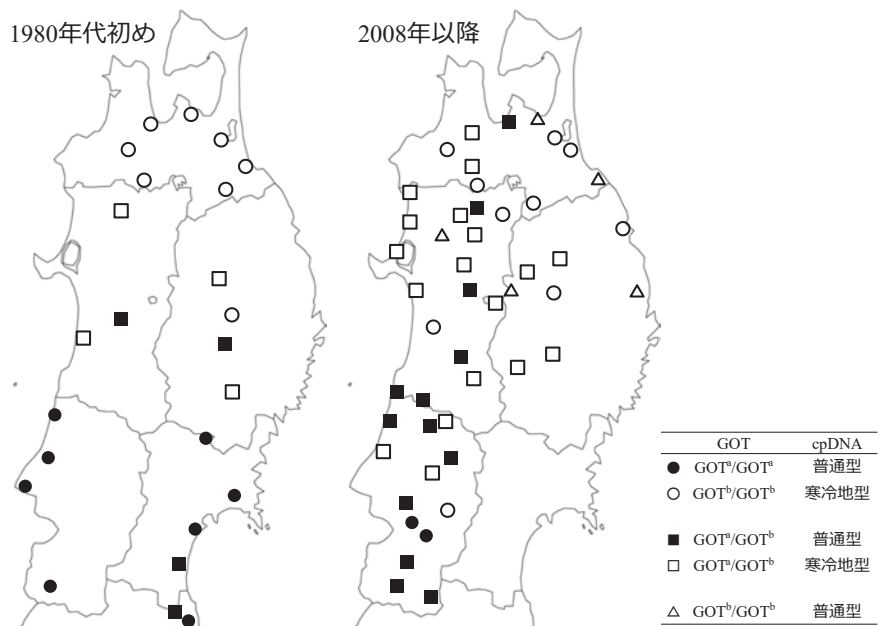


図-4 東北地方における 1980 年代初め (左) と 2008 年以降 (右) のチガヤの分布 (Miyoshi *et al.* (2011) を一部改変)
●: 普通型, ○: 寒冷地型, ■, □: 雑種

地方では、両者ともに出穂・開花期が遅くなり、両者の開花期が重なり、雑種が形成されたと推定される。その後、この雑種のほとんどすべてがF₁であることが明らかになった (Nomura *et al.* 2020)。

チガヤは風媒で種子は風散布されるが、種子よりも花粉の方がより遠方へ飛散する。このため、普通型が多く分布する地域では普通型が種子親となって雑種が形成される頻度が高く、寒冷地型が多く分布する地域では寒冷地型が種子親となって雑種が形成される頻度が高いと考えられる。1980年代初めの調査において普通型の生育を認めることができなかつた青森県で2008年以降の調査で種子親が普通型である雑種が存在していた理由として、普通型が存在する東南北部で形成された雑種の種子が飛散して定着した可能性、街路樹の根鉢などに混入した普通型が種子親となって雑種が形成された可能性、あるいは、種子親が普通型である雑種が根鉢などに混入して定着した可能性が考えられる。また、2000年代初めまでチガヤの種子が緑化用に市販されていたため、これに起因する可能性もある。雑草の分布拡大には、自然条件よりも人為的な影響が大きく関わっている場合も多い。

GOT 遺伝子型が寒冷地型でcpDNAが普通型の個体が数個体認められた。普通型が種子親となり、寒冷地型と繰り返して交雑すればこのような組合せの雑種が生じるが、これらの起源については不明で、今後の検討

を要する。

普通型と寒冷地型を人為的に正逆交雑し、雑種を育成すると、これらは幅広い変異を示し、両親の普通型および寒冷地型より草丈が高く、乾物生産量が大きい個体も出現する (Miyoshi & Tominaga 2017)。チガヤは自家不和合で他殖するため、実生は多様な変異を示す (Tominaga 2003)。普通型と寒冷地型の間で雑種が形成されると、両親よりも適応度が高い個体が生じる可能性は高く、これらが温暖化にともなう分布を拡大した可能性がある。

西日本ではチガヤは通常春に出穂・開花する。東北北部では、西日本より出穂・開花の時期が遅くなり、7月初旬に出穂・開花する場合もある。しかし、各地で秋に出穂するチガヤが存在することが知られており、これらを和歌山県串本町で移植栽培しても秋に出穂・開花した (Tominaga *et al.* 1989b)。同じ結果は、長野県南箕輪村、京都府精華町および京都市での移植栽培でも認められ、遺伝的に決定されている。これらの秋に出穂・開花するチガヤが普通型と寒冷地型のF₁であることが明らかになった (Nomura *et al.* 2020)。チガヤの種子は休眠性をもたず、埋土種子集団は形成されない (Matumura *et al.* 1983; 富永ら 2007)。秋に結実したF₁の種子が発芽しても、実生は冬季までに根茎を十分に発達させることができず、冬季の低温により越冬できないため、後代が生き残らないと考えられる。

まとめ

チガヤには、北海道から東北地方北部に分布する寒冷地型と東日本以西に分布する普通型が認められ、遺伝的に分化している。1980年代初めに採集し、栄養繁殖で維持してきた個体と2008年以降に新たに採集した個体の遺伝子型を確定し、東北地方における両者の分布の変化を検討した。1980年代初めにはチガヤの出現頻度が低かつた東北北部でも2008年以降の調査ではチガヤの生育が普通に認められ、温暖化の影響によってチガヤがより北方へ分布を拡大したと考えられた。さらに、1980年代初めと比較して2008年以降は普通型が北上していると予想したが、両者のF₁が広範囲に分布拡大していることが明らかになった。チガヤは自家不和合で他殖するため、形成されたF₁のうち両親よりも適応度が高い個体が分布を拡大していると推定される。チガヤの種子は風散布される。路傍や畦畔に生育していた親個体から散布された種子が休耕田や放棄水田に侵入・定着し、根茎による旺盛な栄養繁殖によって大きな個体群を形成したと推定される。このF₁は秋に出穂する。「茅花ながし」は、チガヤの穂が風になびく様子を表現し、初夏の季語である。また、万葉集には「戯奴がため我が手もすまに春の野に抜ける茅花ぞ食して肥えませ」と詠まれている。F₁が優占するようになった東北では、この風景を愛でる機

会が確実に減少している。

温暖化は、作物と雑草の相互作用や除草剤の吸収・移行・代謝など様々な場面で複雑な影響を与える（富永2001）。チガヤの防除計画を策定する際、従来よりも侵略性の高い雑種が分布拡大していることを考慮する必要がある。

引用文献

- Holm, L. G. *et al.* 1977. *Imperata cylindrica* (L.) Beauv. In "The World's Worst Weeds, Distribution and Biology" ed. by L. G. Holm *et al.* University Press of Hawaii, Honolulu, pp. 62-71.
- IUCN Species Survival Commission 2000. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species. <http://www.issg.org/database/welcome/>.
- 松村正幸・行村徹 1980. チガヤ種内2型の比較生態. (1) 植生からみた普通型及び早生型チガヤの生育地特性. 岐阜大学農学部研究報告 43, 233-248.
- Matumura, M. *et al.* 1983. Fundamental studies on artificial propagation by seeding useful wild grasses in Japan. IX. Seed fertility and germinability of the intraspecific two types of Chigaya (Alang-alang), *Imperata cylindrica* var. *koenigii*. Journal of Japanese Grassland Science 28 (4), 395-404.
- Miyoshi I. ら 2011. Range expansion and hybridization between two ecotypes of cogongrass (*Imperata cylindrica* (L.) Beauv.) in Japan. The 23rd Asian-Pacific Weed Science Society Conference. Queensland, Australia.
- Miyoshi, I. & T. Tominaga 2017. Growth of hybrids between the common and early ecotypes of *Imperata cylindrica*. Grassland Science 63 (2), 128-131.
- 水口亜樹・西脇亜也 2001. チガヤの集団間及び集団内におけるアロザイム変異. 日本草地学会誌 47 (別), 8-9.
- 水口亜樹ら 2004. 日本列島のチガヤにおけるアロザイム変異. 日本草地学会誌 50 (別), 58-59.
- Nomura, Y. *et al.* 2020. Drastic shift in flowering phenology, an instant reproductive isolation mechanism, explains the population structure of *Imperata cylindrica* in Japan. bioRxiv: doi.org/10.1101/2020.06.30.179440.
- 芝池博幸ら 2002. 日本産チガヤ (*Imperata cylindrica*) の分布と遺伝的類縁関係の解析. 雑草研究 47 (別), 174-175.
- 竹川元章 2007. 温暖化—東北の現状—. 日本気象学会 東北支部だより 1-2.
- Tominaga T. *et al.* 1989a. Seasonal change in the standing crop of *Imperata cylindrica* var. *koenigii* grassland in the Kii-Ohshima Island of Japan. Weed Research, Japan 34 (3), 204-209.
- Tominaga T. *et al.* 1989b. Geographical variation of *Imperata cylindrica* in Japan. Journal of Japanese Grassland Science 35 (3), 163-170.
- 富永達 2001. 温暖化による雑草の発生と分布の変化. 研究ジャーナル 24: 31-35.
- Tominaga T. 2003. Growth of seedlings and plants from rhizome pieces of cogongrass (*Imperata cylindrica* (L.) Beauv.). Weed Biology and Management 3 (3), 193-195.
- 富永達ら 2007. 雑草モノグラフ 5. チガヤ (*Imperata cylindrica* (L.) Beauv.). 雑草研究 52 (1), 17-27.