

水田雑草アゼナ, アメリカアゼナ, タケトアゼナおよびスズメノトウガラシの 入水日の違いによる発生期間および開花期間の比較

好野奈美子^{*,**}・汪光熙^{*}・富永 達^{*}

Irrigation time affects duration of emergence and flowering of paddy weeds, *Lindernia procumbens*
and *L. dubia* subsp. *dubia*, but not *L. antipoda*

Namiko Yoshino^{*,**}, Guang-Xi Wang^{*} and Tohru Tominaga^{*}

要約: アゼナ (*Lindernia procumbens* (Krock.) Borbás), アメリカアゼナ (*L. dubia* subsp. *major* Pennell), タケトアゼナ (*L. dubia* (L.) Pennell subsp. *dubia*) およびスズメノトウガラシ (*L. antipoda* (L.) Alston) を水田土壌を詰めた 1/2,000 a ワグナーポットに 2005 年 5 月 17 日に播種し, 5 月 17 日, 6 月 10 日, 7 月 8 日, 8 月 5 日および 9 月 2 日に 3 ポットずつ入水・代かきし, 湛水条件を継続した。アゼナおよびタケトアゼナは入水日が遅くなるほど発生期間および開花期間が短くなった。スズメノトウガラシは入水日にかかわらず多くの個体が 9 月下旬に発生・開花した。アメリカアゼナはアゼナおよびタケトアゼナと同様に入水日に対応して発生・開花する個体と, スズメノトウガラシと同様に 9 月下旬に発生・開花する個体がみられた。また, アメリカアゼナとタケトアゼナは多くの入水日で開放花の開花期間が重複しており, 開花期間のズレによる生殖的隔離は認められなかった。

キーワード: アゼナ, アメリカアゼナ, タケトアゼナ, スズメノトウガラシ, 発生期間, 開花期間

緒言

1990 年代後半から日本各地でアゼトウガラシ属 (*Lindernia* All.) 水田雑草のスルホニルウレア系除草剤抵抗性生物型が相次いで報告され (伊藤 2000), 抵抗性発現のメカニズムなどについて解明が進んでいる (Uchino & Watanabe 2002)。しかし, 抵抗性生物型が顕在化する以前は水田に残草して大きな問題となることなく (則武 1986), アゼトウガラシ属の分類や生態がよく理解されているわけではない。

アメリカアゼナ (*L. dubia* subsp. *major* Pennell) およびタケトアゼナ (*L. dubia* (L.) Pennell subsp. *dubia*) は北米原産の水田外来雑草である。両者は, 日本に侵入した年代が異なるにもかかわらず現在は日本全国に同一水田内に同所的に分布していること (Yoshino *et al.* 2006) および外部形態と AFLP 分析を用いることで両者を区別できること (Pennell 1935; 森田 1994; 好野ら 2004, 2006; 山口ら 2005) は既に判明している。しかし, 両亜種の雑種は部

分的には不稔であるものの少数の種子を生産するため, 遺伝的隔離は不完全で (好野ら 2007), 花器の形態や送粉様式 (汪ら 2000) から他殖を妨げる要因はみあたらない。すなわちこれまでの知見ではアメリカアゼナとタケトアゼナがそれぞれの形態的特性を維持しながら同一水田内に同所的に分布していることを説明できない。

本研究では, アメリカアゼナおよびタケトアゼナの生殖的隔離要因となりうる開花期の差異など, アゼトウガラシ属水田雑草における生態的差異を明らかにするため, 実際の水田環境に近い条件で各雑草の発生時期や生育ステージの推移を調査した。ただし, アゼナ類は種子休眠がなく, 年間を通じて発芽率が高い種もあり (内野ら 2003), また, 閉鎖花をもつために生育適期が短期間であっても開花および種子生産を行うことが予想される (池田・三浦 1994)。そこで, 水稲期の後期に発生して種子生産をする個体についても比較できるよう, 湛水条件開始時期を春から秋に複数回設定し, 異なる発生時期の個体が得られる試験設計とした。

* 京都大学大学院農学研究科 〒606-8502 京都市左京区北白川追分町

Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Kitashirakawa-Oiwake-Cho, Sakyo-Ku, Kyoto 606-8502, Japan.

** 東北農業研究センター National Agricultural Research Center for Tohoku Region

第1表 アゼナ、アメリカアゼナ、タケトアゼナおよびスズメノトウガラシの開花個体数および開花までの日数

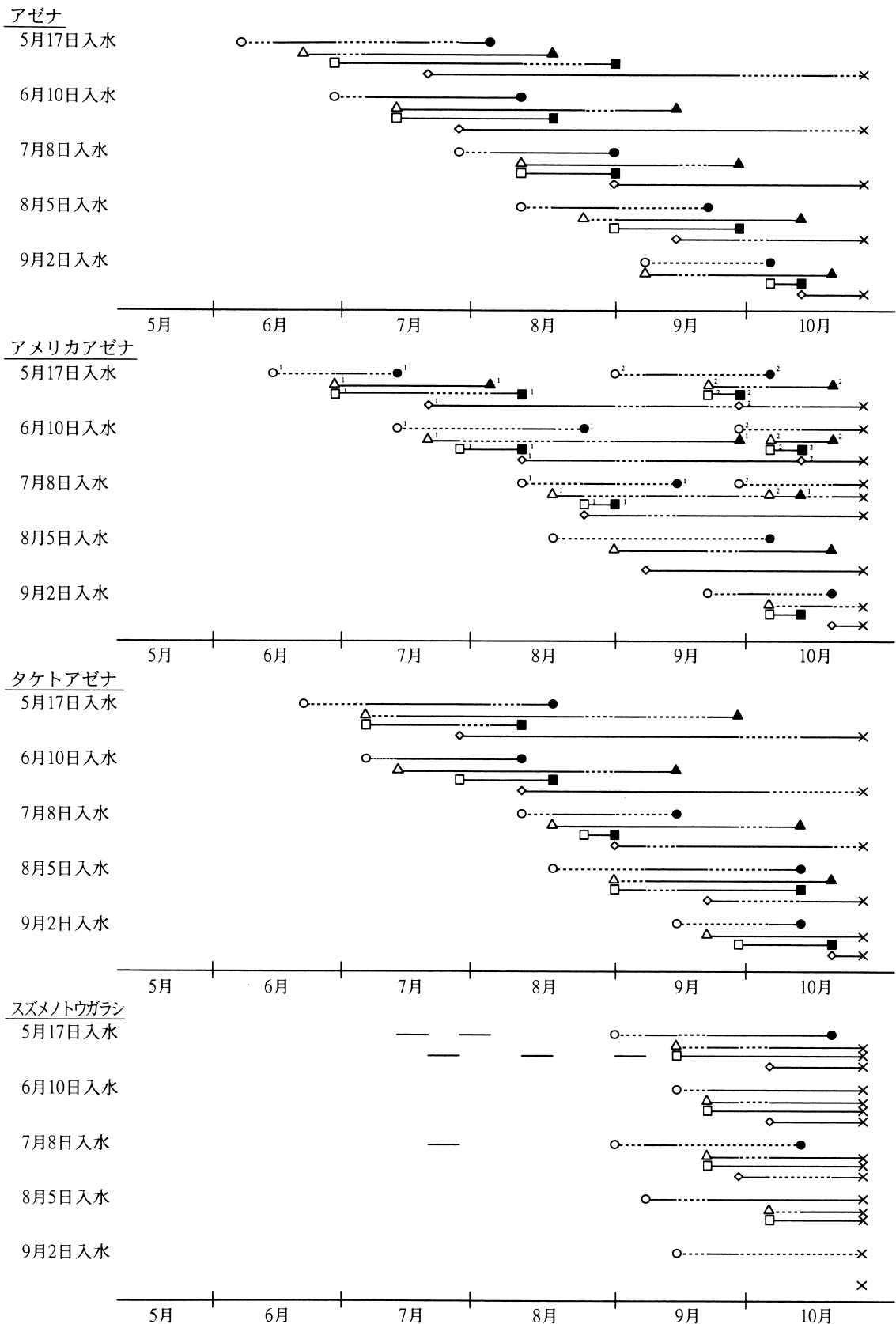
種・亜種	入水日	ステージ**	調査日/個体数*								
			6/17	6/24	7/1	7/8	7/15	7/22	7/29	8/5	
アゼナ	5/17	閉鎖花 (前期)		0.3(0.3)		1.0(0.6)	0.7(0.7)	0.7(0.7)			
		開放花			0.3(0.3)	4.0(3.1)	8.0(4.0)	3.7(1.8)	1.0(0.6)	0.3(0.3)	
		閉鎖花 (後期)				3.3(3.3)	0.3(0.3)		3.3(2.4)	3.7(3.7)	
	6/10	閉鎖花 (前期)					1.0(1.0)	1.7(1.2)	2.0(1.5)	0.3(0.3)	
		開放花					0.7(0.7)	1.3(1.3)	1.0(0.6)	3.0(2.5)	
		閉鎖花 (後期)							1.3(1.3)		
	7/8	閉鎖花 (前期)									
		開放花									
		閉鎖花 (後期)									
	8/5	閉鎖花 (前期)									
		開放花									
		閉鎖花 (後期)									
9/2	閉鎖花 (前期)										
	開放花										
	閉鎖花 (後期)										
アメリカアゼナ	5/17	閉鎖花 (前期)			0.3(0.3)		1.7(0.9)				
		開放花			0.3(0.3)	3.3(3.3)	1.3(1.3)			0.3(0.3)	
		閉鎖花 (後期)				3.3(3.3)		1.0(1.0)	0.7(0.7)		
	6/10	閉鎖花 (前期)						0.3(0.3)			
		開放花							0.3(0.3)	0.3(0.3)	
		閉鎖花 (後期)									
	7/8	閉鎖花 (前期)									
		開放花									
		閉鎖花 (後期)									
	8/5	閉鎖花 (前期)									
		開放花									
		閉鎖花 (後期)									
9/2	閉鎖花 (前期)										
	開放花										
	閉鎖花 (後期)										
タケトアゼナ	5/17	閉鎖花 (前期)					2.0(2.0)	0.3(0.3)	0.3(0.3)		
		開放花				3.7(3.2)	4.3(3.8)	0.7(0.7)		0.3(0.3)	
		閉鎖花 (後期)						0.7(0.3)	1.0(0.0)	1.3(1.3)	
	6/10	閉鎖花 (前期)					0.7(0.7)	1.0(1.0)	0.7(0.7)	1.0(1.0)	
		開放花							0.3(0.3)	0.7(0.7)	
		閉鎖花 (後期)								0.3(0.3)	
	7/8	閉鎖花 (前期)									
		開放花									
		閉鎖花 (後期)									
	8/5	閉鎖花 (前期)									
		開放花									
		閉鎖花 (後期)									
9/2	閉鎖花 (前期)										
	開放花										
	閉鎖花 (後期)										
スズメノトウガラシ	5/17	閉鎖花 (前期)									
		開放花						0.7(0.7)			
		閉鎖花 (後期)									
	6/10	閉鎖花 (前期)									
		開放花									
		閉鎖花 (後期)									
	7/8	閉鎖花 (前期)									
		開放花									
		閉鎖花 (後期)									
	8/5	閉鎖花 (前期)									
		開放花									
		閉鎖花 (後期)									
9/2	閉鎖花 (前期)										
	開放花										
	閉鎖花 (後期)										

* カッコ内は標準誤差を示す。

** 閉鎖花 (前期) : 閉鎖花をつけており、かつ開放花をつけておらず枯死を始めていないもの。

開放花 : 開放花を開花させているもの。

閉鎖花 (後期) : 閉鎖花をつけており、かつ開放花は開花を終了したあるいは開放花をつけた跡がなくても茎葉が黄変・赤変し枯死が始まっているもの。



第1図 各入水日におけるアゼナ, アメリカアゼナ, タケトアゼナおよびスズメノトウガラシの生育ステージ

- | | |
|-------------|-----------------------------------|
| ○ : 発生始期 | ◇ : 枯死開始期 |
| ● : 発生終期 | × : 調査終了日 |
| △ : 閉鎖花開花始期 | — : 本試験によって確認された期間 |
| ▲ : 閉鎖花開花終期 | - - - : 本試験によって類推された期間 |
| ■ : 開放花開花始期 | 1, 2 : ピークが2回ある試験区の, 1回目および2回目の期間 |
| □ : 開放花開花終期 | |

材料および方法

材料は2003～2004年に京都大学附属京都農場において発生した個体由来のアゼナ (*L. procumbens* (Krock.) Borbás), アメリカアゼナ, タケトアゼナおよびスズメノトウガラシ (*L. antipoda* (L.) Alston) を等量に混合した種子を使用した。ただし同農場において複数の産地のアゼナ類を栽培し, また水田土壌を持ち込んだ履歴があるため, 正確な産地は不明である。同農場において2005年5月17日に栓をしていない1/2,000 aワグナーポット15個に同農場の水田土壌を詰め, 上記の種子を約10gずつ播種した。これらのワグナーポットを同年5月17日, 6月10日, 7月8日, 8月5日および9月2日にランダムに3ポットずつ栓をした後, 入水・代かきをした。代かきを終えたポットは適宜灌水することで湛水条件(水深3-5cm)を継続した。アゼナ類以外の雑草は手取りで適宜除草した。

アゼナ類の生育段階を発生期, 生長期, 開放花の前の閉鎖花開花期, 開放花開花期, 開放花の後の閉鎖花開花期, 枯死期の6つのステージに分け, 各入水区および種・亜種ごとに各ステージに該当する個体数を集計した。ただし, 発生期, 生長期および枯死期の一部の個体はアゼトウガラシ属であること以外は判別不能だったため, 不明な種として集計した。発生期は発生が確認でき, かつ第1葉が出ていない個体, 生長期は, 第1葉が出て, かつ閉鎖花をつけていない個体, 開放花の前の閉鎖花開花期は閉鎖花をつけており, かつ開放花をつけておらず枯死を始めていない個体, 開放花開花期は開放花を開花させている個体, 開放花の後の閉鎖花開花期は閉鎖花をつけており, かつ開放花は開花を終了したあるいは開放花をつけた跡がなくても茎葉が黄変・赤変し枯死が始まっている個体, 枯死期は開放花・閉鎖花の着花・開花を終了あるいはつけておらず, かつ茎葉が黄変・赤変し枯死が始まっている個体とした。個体数の計測はほとんどの個体が枯死した10月24日まで行った。

結果および考察

入水した日別のアゼナ, アメリカアゼナ, タケトアゼナおよびスズメノトウガラシの発生時期, 閉鎖花の開花時期, 開放花の開花時期および枯死開始時期を第1図に示す。発生期に該当する個体は多数が一斉に発生しており, また判別不能な個体がほとんどであった。生長期に推移すると個体数が大幅に減少したが, 減少の原因は不明だった。生長期に入ると多くの個体は種・亜種を判別できたが, アメリカアゼナとタケトアゼナの一部は初期葉が酷似しているために判別できなかった。発生開始時期を生長時期から類推した結果, アゼナ, アメリカアゼナおよびタケトアゼナは入水日が早いほど発生までの日

数および発生期間が長い傾向がみられた。

入水日別のアゼナ, アメリカアゼナ, タケトアゼナおよびスズメノトウガラシの閉鎖花および開放花の開花個体数および開花開始日を第1表に示す。ほとんどの区において, アゼナ, アメリカアゼナとタケトアゼナ, スズメノトウガラシの順で開花した。大部分のアゼナ, タケトアゼナおよび一部のアメリカアゼナは入水から35～55日で閉鎖花あるいは開放花を開花し, 入水が遅くなるほど入水から開花までの日数が短くなる傾向がみられた。アゼナはいずれの入水日でもアメリカアゼナおよびタケトアゼナより開花が1～2週間早かったが, アメリカアゼナおよびタケトアゼナ間における開花開始日の差は明らかでなかった。アゼナ, アメリカアゼナおよびスズメノトウガラシは5月17日入水区において開放花の開花期間が最も長かったが, タケトアゼナは8月5日入水区の方が5月17日入水区よりもやや長かった。アメリカアゼナは8月5日入水区において開放花は観察されなかった。閉鎖花は9月2日入水区のスズメノトウガラシを除く全ての種・亜種および入水区において観察された。

スズメノトウガラシは9月2日入水以外の区では入水日にかかわらず9月下旬から多くの個体が発生および開花を開始した。この種は9月2日入水区ではほとんど発生しなかった。アメリカアゼナは5月17日, 6月10日および7月8日入水区においてアゼナ, タケトアゼナと同じ時期に発生・開花する個体と, スズメノトウガラシと同じ時期に発生する個体の2群がみられた。8月5日および9月2日入水区では先に発生する群と後に発生する群が重なっているようにみられた。どの入水区においてもアメリカアゼナの閉鎖花および開放花が着花・開花している期間は, アゼナおよびタケトアゼナよりも短かった。

以上の結果から, アゼナ, 一部のアメリカアゼナおよびタケトアゼナは, どの入水日であっても一様に発生および生長しはじめるものの, それらの発生期間および開放花の開花期間は入水日によって変動することが明らかとなった。5月および6月の入水区において発生期間および開放花の開花期間が長いことから, この2種1亜種は水田の一般的な入水時期に適応した生活史をもっているといえよう。その一方で, 後半の入水区でも開放花あるいは閉鎖花をつけたことから, 水稲作の後期に発生した個体でも繁殖できる可能性が示された。著者はアゼナ類の成熟した蒴果や種子が雨に濡れることであるいは湛水下に落下することで, 数日後に発芽することを観察しており, この2種1亜種は1年に複数の世代を更新する可能性がある。そのため, 5, 6および7月の入水区において秋に発生したアメリカアゼナは, 播種した種子に由来する個体なのか, あるいは試験期間中の生産種子に由来する次世代の個体なのかは判別できなかった。

スズメノトウガラシは入水日に関係なく、多くの個体が9月以降に発生および開花したため、同種の発生期間および開花期間には入水の時期よりも日長や温度などの要因の方が大きく影響していると考えられた。アゼナ、アメリカアゼナおよびタケトアゼナは水田内での生育が観察されるのに対してスズメノトウガラシは畦や湿り気のある場所でその生育が観察されるが水田内では観察されない(廣田1996)。そのためスズメノトウガラシについては本試験の水分条件では発生期間を推定することは難しいが、しかしアゼナ、アメリカアゼナおよびタケトアゼナとは異なる要因によって発生期間が決定されている可能性が大きい。

アメリカアゼナは入水日に反応して発生する群と秋に発生する群が観察されたが、秋に発生した個体は夏に生育した個体よりも矮小なものが多く、梅本・藤井(2003)の水田秋植物(Autumn paddy ephemeral)に該当すると考えられた。本実験でのアメリカアゼナの開放花はアゼナやタケトアゼナよりも少なかったことから、アメリカアゼナの水田秋植物での開花・結実は繁殖戦略として大きな役割を担っていることが考えられる。ただし、アゼナ類の休眠性は産地によって異なる可能性があり(内野ら2003)、産地によってはアゼナやタケトアゼナも秋に発生する群が存在する可能性があるため、秋に発生する群についてはさらに検証をする必要がある。

アメリカアゼナとタケトアゼナの開放花の開花期間は、ほとんどの入水区で重複しているため、開花期間の違いによる生殖的隔離は存在しないと考えられた。現在、アメリカアゼナとタケトアゼナの雑種ができないという根拠はないため、現地水田では観察されないものの、低い割合で交雑が進んでいる可能性がある。これまでに調べられている外部形態形質あるいは分子マーカーを手がかりに、アメリカアゼナおよびタケトアゼナの遺伝子交流を注視しておく必要があるだろう。

引用文献

- 廣田伸七 1996. ミニ雑草図鑑～雑草の見分けかた～. 全国農村教育協会, 東京.
- 伊藤一幸 2000. スルホニルウレア系除草剤抵抗性水田雑草の出現とその防除対策. 日本農業学会誌 25: 281 - 284.
- 池田英司・三浦励一 1986. 水田におけるアメリカアゼナ (*Lindernia dubia*) の閉鎖花の比率. 雑草研究 39(3): 177 - 179.
- 森田 淳 1994. 日本産水田雑草アゼナ類について. 植調 28: 223 - 228.
- 則武晃二 1986. 草薙得一編著「原色雑草の診断」, 農山漁村文化協会, 東京, pp. 10 - 11.
- Pennell, F. W. 1935. The Scrophulariaceae of eastern temperate North America. Carpenter Fund, Philadelphia, pp. 141 - 156.
- 内野 彰・中山壮一・森田弘彦 2003. 屋外畑に埋土した茨城県産アゼナ類種子の25°C水中での発芽率の推移. 東北の雑草 3: 20 - 22.
- Uchino, A. and H. Watanabe 2002. Mutations in the acetolactate synthase genes of sulfonylurea-resistant biotypes of *Lindernia* spp. Weed Biol. Manage. 2: 104 - 109.
- 梅本信也・藤井伸二 2003. 水田秋植物(Autumn paddy ephemeral)に関する一考察. 分類 3(1): 47 - 51.
- 汪光熙・好野奈美子・伊藤操子 2000. 日本産アゼトウガラシ属水田雑草の繁殖生態. 雑草研究 45(別): 130 - 131.
- 山口裕文・向井恵美・中山祐一郎 2005. アザメの瀬自然再生事業初期に出現したアゼナ類の自然適性に関する遺伝学的一評価. 大阪府大院農生学術報告 57: 25 - 32.
- Yoshino, N., G.-X. Wang, M. Ito, B. Auld, H. Kohara, and T. Enomoto 2006. Naturalization and dissemination of two subspecies of *Lindernia dubia* (Scrophulariaceae) in Japan. Weed Biol. Manage. 6: 174 - 176.
- 好野奈美子・汪光熙・伊藤操子 2004. 日本のアメリカアゼナは、本当に2タイプ?— AFLP法で類縁関係を検証する. 雑草研究 49(別): 118 - 119.
- 好野奈美子・汪光熙・伊藤操子・富永 達 2006. 水田雑草アゼナ, アメリカアゼナおよびタケトアゼナにおける花の配列の比較. 雑草研究 51(2): 82 - 86.
- 好野奈美子・汪光熙・伊藤操子・富永 達 2007. アゼナ, アメリカアゼナ, タケトアゼナは雑種を形成するのか? 雑草研究 52(別): 212 - 213.

(2007年7月12日受付, 2007年7月30日受理)