

スズメノカタビラの繁殖特性と芝地環境への適応性

Studies on the Reproductive Characteristics and the Adaptability
to Turf field of Annual bluegrass (*Poa annua* L.)

2016. 3

東京農工大学大学院
連合農学研究科
生物生産科学専攻

岡崎 麻衣子

目次

緒言	1
付記 スズメノカタビラと芝地	7
第1章 スズメノカタビラの発生活長と種子休眠	20
第1節 スズメノカタビラの種子形成時期と種子形成期間	22
第2節 スズメノカタビラの種子千粒重	27
第3節 異なる時期に形成されたスズメノカタビラ種子の稔実率と発芽率	31
第2章 スズメノカタビラの栄養繁殖と栄養繁殖個体の環境適応性	39
第1節 花序節を含む植物体断片からの個体発生	41
第2節 実生個体および花序節由来個体の乾燥、高温および凍結に 対する感受性	52
第3節 スズメノカタビラの花序節断片からの個体発生に及ぼす 植物ホルモンの影響	60
第4節 数種イネ科植物の花序節由来個体の発生	69
第3章 スズメノカタビラの花序節に着生する分げつの発達	73
第1節 スズメノカタビラの花序節に着生する分げつの発達	74
総合考察	84

引用文献

93

謝辞

102

緒 言

現在、地球上には約 27 万種の植物が生育していると考えられており、その多くがさまざまな環境ストレスに適応し、進化してきた植物である。高温、低温、乾燥、塩類集積などが狭義の意味での環境ストレスとして挙げられ、これらのストレスは地質年代から植物の進化に絶え間なく影響を与えてきた。一方、約 4 万年前に誕生し、1 万年前に農耕を始めた人類は農地や都市の開発を通して、大規模な土地の改変を繰り返し、周辺環境の形成に積極的に介入してきた。人類の生活活動に伴って生じる土壌攪乱、踏みつけ、刈取りなどは植物の側に立てば、広義の意味の環境ストレスの一種とみなされる。気候変動などの自然に由来する狭義の環境ストレスと比較して、人為的なストレスはある目的の下に意図的に加えられる作業に由来するものであり、それらは複雑かつ周期的であることから、植物に与える影響は極めて大きい。多くの植物がこのような人為的なストレスに適応できずに駆逐されてしまうが、その一方において、旺盛な生育を示す植物もある（川口・梅本 1991）。それらが雑草と呼ばれる植物群である。雑草には、「人の望まれない場所に生える植物群（WSSA 1985）」と「人為的に攪乱される土地に自然発生的に生育する植物群（Harper 1944）」の植物社会学的な定義と生物学的な定義があり、前者は土地攪乱というストレスに依拠した定義と捉えることもできる。また、雑草は自然環境下で生育する山野草と呼ばれる植物群と同所的に生育せず、空間的な棲み分けを行っていることから（笠原 1971）、人類は無意識のうちに、人為的なストレスに適応した“雑草”という植物群を選び出してきたのかも知れない（笠原 1976）。

雑草は畑、水田、果樹園などの農耕地はもとより、林業地、牧草地、芝地、農道、畦畔、道路、河川堤防の法面、鉄道沿線、庭、運動競技場や公園など、

人工的に作り出されたあらゆる環境に生育している。それぞれの場所に加えられる人為的なストレスの種類と圧力が千差万別であることから、それぞれの場所には、場所特有の生活型を有する雑草群が生育しており、“水田雑草”、“畑地雑草”や“芝地雑草”などに類型化される。しかし、イヌビエ (*Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv) は水田と畑地に、メヒシバ (*Digitaria ciliaris* L.) は畑地と芝地に生育するように、幾つかの雑草種は土地利用形態の異なる場所に生育し、それぞれの環境に適応した生物型を発達させている。異なる生態学的な特性を示す集団間の変異、即ち生物型については、わが国においても、スズメノテッポウ (*Alopecurus aequalis* Sobol.) の水田型と畑地型 (松村 1967) を初め、これまでも多くの雑草種において報告されている (Kataoka *et al* 1986, Kobayashi and Ueki 1983, 阪本 1978, 清水ら 1988, 富永 2015)。雑草の生態的な変異は微進化 (microevolution) の一つと考えられ (Briggs 2009)、人類が農耕を開始した約 1 万年前に遡ることができることから、雑草の生態を解明することは植物進化の解明にもつながる。

上述したように、耕耘や代かきに伴う土壌攪乱だけでなく、踏圧や刈取り、さらには化学肥料や除草剤も人為的なストレスとして挙げられ、しかもその強さと種類は画一的なものではなく、場所によって大きく異なる。例えば、移植水田では、毎年同じ時期に耕耘、代かき、移植、湛水、収穫などの作業が複合的に繰り返されるのに対して、芝地では、土壌攪乱が起こらず、しかも地上部の刈取りが短い周期で一年中繰り返される。このことから、芝地は強度の刈取りストレスが加わる、特異的な人工生態系と捉えることができる。

芝地は一種類の永年生イネ科草本から構成された単一の植生であり、その断面構造は上層から順に、芝草の葉身と葉鞘から成る芝草葉鞘林立層、芝草の刈り滓や未分解の葉茎から成る腐植集積層 (サッチ)、芝草の根系と土壌から成る

土壌層の3層で構成されている（竹松 1979）。このような構造を呈する芝地は修景、グラウンドの床材、潜熱放射、砂塵の飛散防止および土壌保持能力に優れていることが知られている（日本芝草学会 1988）。770年ごろに編纂された万葉集にも、“志婆草”の文字が記載されており（北村 2010）、既に中世の頃には、芝生が広く普及していたことが窺える。芝生は高いクッション性を有し、運動時の足首、膝、腰への衝撃を軽減し、転倒時の擦過傷や打撲を予防するだけでなく（Sifers and Beard 1996）、フィールド全体を緑色に保つことによってボールの視認性を高め、選手のプレイクオリティを向上させることから、近年、ゴルフ場はもちろんのこと、サッカーやラグビーなどの運動競技場でも広く利用されるようになってきた。ラグビーワールドカップが2019年に、夏季オリンピック・パラリンピックが2020年にそれぞれ日本で開催される予定になっていることから、スポーツターフへの関心が今後ますます高まると予測される。

一方、熱中症や大気汚染、さらにはゲリラ豪雨と呼ばれる都市型集中豪雨との関連性が指摘されるヒートアイランド現象の主な原因として、人工排熱の増大と緑地の減少が考えられている。これらの対策として、東京都は蒸散に伴い周辺の大気から気化熱を奪って気温を低下させる潜熱放射能力の高い芝生の普及を積極的に推進しており（横山 2015）、既に平成23年度の段階で、合計66.7haの学校校庭が芝生化されている。校庭の芝生化はヒートアイランド現象の対策としてだけでなく、砂塵の飛散防止、泥濘化の抑制、美観の向上、環境教育活動への活用など、児童生徒や地域住民に対する副次的効果が高いことから、さらなる普及が望まれている。また、降雨量の多いわが国では、裸地表層の土壌構造が雨滴によって物理的に破壊され、表面流去水によって土壌が流される“浸食被害”が国土保全の観点から深刻な問題となっている。土壌表面が

イネ科植物の茎葉で密に被覆されている芝地では、雨滴の衝撃力が減衰され、土壌構造の破壊が抑制されるだけでなく、複雑に絡み合った根系が土壌を保持することから、古くから土壌保全を目的に河川堤防や道路法面に植栽されてきた。さらに土壌保全機能と併せて、芝生の防災機能も近年、注目を集めている。2011年3月11日に発生した東日本大震災で約5,200haの宅地や農地が津波で浸水した宮城県仙台市では、“みどりによる津波防災プロジェクト”の一環として、公園の表土保護、農地や住宅地への飛砂防止、仮設住宅の居住性および避難者の運動の場を確保する目的で、芝生を積極的に取り入れた新しい海岸公園を造成中である（佐々木 2014）。

このように、芝生は土壌保全、修景、防災、スポーツを介した健康増進など、極めて多様な機能を有しており、今や、豊かで安全な人の暮らしを支えるための重要な緑化資材として位置づけられており、より一層の普及が期待されている。しかし、極度の刈取りストレスの加わる芝地にも、幾つかの雑草種が生育しており、その代表的な芝地雑草が本研究で取り上げたスズメノカタビラ (*Poa annua* L.) である（竹松ら 1982）。雑草は芝生を普及する上で最大の障害となっており、その芝地雑草を防除するための有力な手段が除草剤である。除草剤は、雑草の発生を未然に抑える土壌処理型除草剤と出芽後の植物体を枯殺する茎葉処理型除草剤に大別され（松中 1979）、特に管理面積の広いゴルフ場では、茎葉処理剤を適期に散布することが困難であることから、土壌処理型除草剤に対する依存度が高い。土壌処理型除草剤を効率的に用いるためには、土壌処理型除草剤を雑草の発生前に散布することが不可欠であり、そのためには芝地雑草の発生消長を明らかにする必要がある。

本研究の発端は、土壌処理型除草剤の効率的な使用技術を確立するための基礎として、芝地の強害雑草であるスズメノカタビラの発生消長を解明すること

にあった。一方、冬生の一年草であるスズメノカタビラは夏期高温時に衰退すると考えられていたが、周年を通して生育する個体が各地で報告されるようになった（竹松 1992）。このことは、芝地に生育するスズメノカタビラは種子繁殖だけでなく栄養繁殖を行なっている可能性を示すものであり、しかも刈り込みによって膨大な数の花序茎の切断片が排出され、それらが栄養繁殖源となっているのではないかと考えられたことから、種子繁殖と併せて切断片からの繁殖を調べることにした。さらに、強力な刈取りストレスの加わるゴルフ場のグリーンに由来するスズメノカタビラの系統と、刈取りが全く行なわれていなかった果樹園に由来するスズメノカタビラの系統を保有していたことから、繁殖様式の違いを系統間で比較することにより、スズメノカタビラの芝地への適応性の解明を試みることにした。

スズメノカタビラは、日本、韓国、中国を始めとする東アジア、北米、ヨーロッパの代表的な芝地雑草である（Warwick and Briggs 1978, Warwick 1979）。後述するように、グリーン内のスズメノカタビラの防除は日本のみならず芝生大国のアメリカでも重大な問題となっており、未だ有効な防除技術は確立されていない（Brosnan 2015, Yelverton 2015）。一方、植物がある特定のストレスに曝露され続けた場合に、どのようにして適応性を獲得するのかを明らかにすることは、雑草防除だけでなく、植物の進化を紐解く上でも重要な鍵となる。刈取りは芝生の維持管理作業としてだけでなく、作物や牧草の収穫あるいは自然条件下における草食動物による採食行動や昆虫類による摂食と同様に、植物に対する付傷作用の一つと捉えることができる。数 mm の高さでほぼ毎日のように刈取りが行われているゴルフ場のグリーンは刈取りの高さと頻度において、牧草地や農地とは比べようもない程、高い刈取りストレスの加わる場所と考えられることから、そこに生育するスズメノカタビラは刈取りに対する適応性

獲得のメカニズムを解明する上で恰好の研究材料と考えられる。

本研究により、グリーン由来のスズメノカタビラは果樹園由来のスズメノカタビラに較べて、浅い種子休眠性を示すことや、花序節を含む断片から個体が発生し、その発生が頂芽優勢に支配されていることなど、新たな知見が見出された。

本研究論文は3つの章から構成される。第1章では、スズメノカタビラの発生活長と種子休眠性について、第2章では、刈取りによって断片化された花序節からの個体発生について、第3章では、花序節からの個体発生の様相を組織学的な観点から解析した結果を述べる。

付記 スズメノカタビラと芝地

本研究では、農地、放牧地、原野に比べ、より強力かつ頻繁な刈込みが行なわれる芝地に生育するスズメノカタビラを研究材料とした。本研究論文の記述に先立ち、芝地と芝地雑草、そして被験植物であるスズメノカタビラについて概説する。

1. わが国で栽培されている芝草

日本国内で植栽されている代表的な芝草はスズメガヤ亜科（C₄植物）に属するノシバ (*Zoysia japonica* Steud.)、コウライシバ (*Zoysia matrella* (L.) Merr.) やバミューダグラス (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.) などの暖地型芝草と、ウシノケグサ亜科（C₃植物）に属するクリーピングベントグラス (*Agrostis palustris* Huds.)、イタリアンライグラス (*Lolium multiflorum* Lam.) やケンタッキーブルーグラス (*Poa pratensis* L.) などの寒地型芝草に大別される（佐藤 1995）。

ノシバは日本の在来種であり、暖地型芝草の中で最も耐寒性に富み、九州から北海道南西部まで分布している（庄司 1989）。粗放的な管理に良く耐えることから、公園、運動競技場、ゴルフ場以外にも、河川堤防や道路法面などで広く利用されている。バミューダグラスは東アフリカ原産で、日本にも自生しており、葉が平面上に左右交互に着生する様子からギョウギシバ（行儀芝）の和名が付けられている。代表的な品種のティフトンは擦り切れや踏圧に良く耐えることから、サッカー場やラグビー場などのスポーツ競技場で植栽されている。一方、バミューダグラスはその強靱さと旺盛な繁殖力故に、熱帯から亜熱帯では、耕地雑草として防除の対象となっており、その一種であるチクゴスズメノ

ヒエ (*Paspalum distichum* L. var. *indutum*) はわが国の西南暖地の用水路で雑草化している。

茎葉が冬期に枯死して褐変する暖地型芝草と異なり、周年を通じて葉色が緑に保持される寒地型芝草の需要は特に、スポーツ場面で高く、ベントグラスはゴルフ場のグリーンの主要な芝草になっている。また、イタリアンライグラスは、秋期に寒地型芝草種子を暖地型芝草の上に播種して冬期に芝地を緑化するウィンターオーバーシーディング (WOS) 技術に良く利用されている。スズメノカタビラと同属のケンタッキーブルーグラスは、初期成長は遅いものの寿命が長いことから、ゴルフ場や各種の運動競技場で植栽されている (北村ら 1997, 眞木 1992)。

2. 芝地の刈取りストレス

世界最古のゴルフクラブは 1608 年に開場したロンドン (イギリス) のブラックヒースゴルフクラブであり (大塚 2002)、日本最古のゴルフ場は 1903 年に開場した神戸ゴルフ倶楽部である。2008 年現在、日本には 2,358 のコースがあり、米国 (15,590 コース)、イギリス連邦 (2,630 コース) に次ぐゴルフ大国になっている。

ゴルフ場には、ティー、フェアウェイ、ラフ、グリーンの他に、バンカー、池、川などの障害物が配置されている (図 1)。芝草の刈り高はプレー区分で異なり、グリーンで 3-5 mm と最も低い。

刈取りは芝地雑草の生育に最も大きな影響を及ぼす要因であり、その強さは刈取りの頻度と刈高で決定される。例えば、100mm の高さで年間 2 回の刈取りが河川堤防において、3mm の高さで年間 300 回の刈取りがゴルフ場のグリーンにおいて行われたとすると、刈取りストレス (頻度 / 刈高 (mm)) は前者で 0.02、

後者で 100 という値を取り、前者は後者の 5,000 倍、すなわち河川堤防の 5,000 倍の刈取りストレスがグリーンに加わることになる。このことからグリーンは、河川堤防はもとより、各種の収穫や刈取り作業が行われる耕地や草地よりも、より強い刈取りストレスの加わる場所であることが容易に理解できる。このような環境下において、旺盛な成長を示す雑草がスズメノカタビラである。

3. わが国の芝地雑草

世界の農耕地には約 6,000 種の雑草が生育していると言われているが、わが国の芝地にはわずか数十種の雑草が生育しているに過ぎない。芝地雑草の多くは、小型である、成長点が地表近くに位置する、種子以外にも匍匐茎や根茎で繁殖するなどの特徴を有しており、これらの形態的特徴は刈り込みという淘汰圧によって顕在化したものと考えられる。

芝地の代表的な雑草はスズメノカタビラ、メヒシバ、スズメノヒエ (*Paspalum thunbergii* Kunth)、メリケンカルカヤ (*Andropogon virginicus* L.)、ヒメクグ (*Cyperus brevifolius* Hassk.)、シロツメクサ (*Trifolium repens* L.)、ヤハズソウ (*Kummerovia striata* Schindl.)、カタバミ (*Oxilis corniculata* L.)、オオバコ (*Plantago asiatica* L.) およびチドメグサ (*Hydrocotyle sibthorpiodes* Lam.) などである。これらの雑草は芝地のあらゆる場所に発生するのではなく、空間的な棲み分けをしている。

例えば、湿った土壌を好むスズメノカタビラは排水性の悪い場所や日陰で優占する。また、耐乾性に富むメヒシバは乾燥した場所に、根粒菌によって窒素固定を行うマメ科のヤハズソウは切土法面や施肥の不十分な貧栄養土壌に、耐踏圧性に富むオオバコは人や管理機械の往来の激しい土壌の固結した場所にそれぞれ優占することが知られている (田中ら 2009)。

一方、表 1 に示すように、芝地雑草の種類は土壤水分や肥沃度の違いだけでなく、プレー区分によって大きく異なり、30 種類ほどの雑草がラフに発生するのに対して、グリーンにはスズメノカタビラやメヒシバなど、数種類の雑草が発生するに過ぎない（伊藤 1979）。これはプレー区分によって刈り高が異なることに起因すると考えられる。

4. スズメノカタビラ

スズメノカタビラは世界に 500 種ほどを含むイチゴツナギ属の一年生イネ科植物である。イチゴツナギ属植物の花序の枝梗は逆向きの細かな小刺針によってざらついており（長田 1999）、子供がその枝梗にヘビイチゴを串刺しにして遊んだことが属名“苺繋ぎ”の語源とされている。種小名のスズメノカタビラは“小さなもの”を表す接頭語の「スズメノ（雀の）」に“裏地のない単衣の衣”を意味する「カタビラ（帷子）」を併せたものであり、半透明の穎外縁を着物の襟に見立てたものである。

スズメノカタビラは熱帯から亜熱帯域を除く、世界各地に分布する世界共通種であり（河野 2004）、極寒の亜南極の諸島においても自生が確認されている（Chwedorzewska and Bednarek 2012, Chwedorzewska et al 2014, Frenot et al 1999）。分布域が広いため、スズメノカタビラの起源地を特定することは困難であるが、遺伝学的には *P. supina* Schrad. ($2n=2x=14$) と *P. infirma* H. K. B. ($2n=2x=14$) の交雑複二倍体 ($2n=4x=28$) であることが明らかにされている（Heide 2001, Huff 1999）。日本には、有史前に帰化したと考えられており、全国各地の芝地を始め（土肥 1976, 稲盛 2006, 永江 2006, 中村 2006, 竹内 2006, 山田 2006）、畑地（宇都宮 1964）、水田裏作（二瓶 1976）、路傍（須藤ら 2004）、空き地などに生育しており、標高 2,000m 以上の高山にも分布して

いることが報告されている（河野 2004）。

耐湿性、耐陰性、耐寒性、耐踏圧性、耐刈取り性などに富むことから、欧米の寒冷地では芝草として利用される場合もあるが（Vargas and Turgeon 2004, Wu *et al* 1992）、高温多湿の夏期に衰退するため、日本国内では、北海道や本州の高冷地の一部を除いてほとんど利用されていない。スズメノカタビラは多様な集団内変異や環境適応的分化を示す植物で、1年生で直立型のスズメノカタビラ（*P. annua* L. var. *annua*）と短命な多年生で匍匐型のツルスズメノカタビラ（*P. annua* L. var. *reptans* Haussknecht.）の2変種に分けられ（伊藤ら 2002, 館野ら 2000, 梅本ら 2001）、1年型（var. *annua*）で21種、多年型（var. *reptans*）で9種の合計21種の生物型が報告されている（Gibeaul and Goetze 1973）。日本国内でも水田、畑、芝地などの由来の異なるスズメノカタビラにおいて、草高（小林ら 1983）、草型（Itoh *et al* 1995）、匍匐節からの発根程度、匍匐茎の発達程度、アントシアニン含量、種子生産特性（Itoh *et al* 1996）、発芽性（Itoh *et al* 1997、小林 1988、朴ら 2001）において、数多くの変異が報告されている。

路傍や果樹園などに生育する一般的なスズメノカタビラは草高 25cm ほどまで生長し、旺盛に分げつする（図 2-a, b）。1節につき長短各1本の1次枝梗をつける円錐花序（図 2-c）に数十個の小穂が着生し、さらに1小穂は2~6個の小花から構成されている。葉身は長さ2~10cm、幅1.5~4mmで、中央部でやや縞れたように脈を打ち、葉の先端はやや窪んでボートの舳先型を呈しており（図 2-e）、白い半透明の葉舌は2~5mmとよく目立つ（図 2-d）。地下器官として、イネ科植物に特有のメソコチル（中胚軸：根から茎への転換部分）を発達させる（星川 1975）。

小穂は頂生する雌性小花とその下位に着生する両性小花から成り（図 3-a）、

雌性小花では、他家受粉によって遺伝的な多様性を獲得する一方で、両性小花では、自家受粉によって自己形質を保存していると考えられる（大木・小笠原 2010, 田中 1974）。一つの両性小花内には、他の多くのイネ科植物と同様に子房、柱頭および花柱から成る 1 本の雌蕊と葯および花糸から成る 3 本の雄蕊があり（図 3-a）、開葯時間は 3-5 分間で（図 3-b, c）、その間に花粉が放出される。花粉粒は一般的なイネ科植物と同様に単溝型で、直径は $33.3\pm 3.4\mu\text{m}$ と同属のケンタッキーブルーグラス（ $34\text{-}38\mu\text{m}$ ）とほぼ同じ大きさで、花粉発芽に最適な培養条件はショ糖濃度 30%、寒天濃度 1.0%、温度 20°C、塩化カルシウム 30ppm であることが明らかにされている（Okazaki and Ogasawara 2015）。柱頭は二股に羽状に枝分かれし（図 3-d, e）、白色を呈している。穎果は約 3mm で護穎にアントシアニンを含み紫色を呈する個体もあり（図 3-f）、内部には約 2mm の種子が含まれている（浅野 1995）。スズメノカタビラは 1 個体当たり 8,000 粒の種子を形成することが知られている（竹松・一前 1997）。

5. グリーンとスズメノカタビラ

スズメノカタビラが発生したグリーンの様子を図 4-a に示した。右半分が芝草だけの部分で、斑上に白く浮き出た左半分がスズメノカタビラで優占された場所である。スズメノカタビラの主な雑草害として、（1）芝生の色が開花期に白くなり、美観が低下すること、（2）生育速度がベントグラスと異なるためにグリーン表面に不陸（凸凹）が生じ、ボールのスムーズな転がりが低下すること、（3）夏期高温時に生育が衰退し、グリーン内に裸地が生じることなどが挙げられる（Yelverton 2015）。

芝地に加えられるストレスとして最初に挙げられるのが刈取りである。グリーン由来のスズメノカタビラと果樹園由来のスズメノカタビラを同じ条件下で

育成した場合、前者の草高は後者よりも低く（岡崎ら 2012）、匍匐することが明らかにされている。これはスズメノカタビラが形態を小型化することにより、刈り取りから身を守ろうとした結果であると考えられる。図 4-b および c に示すように、5mm 前後の草高で刈り取られた場合でも、スズメノカタビラは正常に開花・結実、種子形成を行い、170,000 粒/m²の埋土種子集団を形成するという報告もある（Lush 1989）。また、踏みつけ処理によって葉面積あたりの茎葉重が増加することも報告されている（Kobayashi and Yoshimichi 1999）。これは内部構造を改変することにより、踏圧ストレスに対する機械的な抵抗性を増した結果と捉えることもできる。

次に挙げられるストレスが除草剤である。平成 25 年現在、芝地に適用登録された土壌処理剤、茎葉処理剤および植物成長調整剤は合計 60 種以上に上り、この内、約 20 種の除草剤がグリーンで使用されている。同じ作用機構を有する除草剤の連用により、農耕地と同じように芝地においても ALS（アセト乳酸合成酵素）阻害剤や光合成阻害剤（小林 1985）などの除草剤に対して抵抗性を示す生物型（除草剤抵抗性雑草）が近年、大きな問題となっている。除草剤抵抗性雑草の発現機構は、自然界に本来的に存在する突然変異個体が除草剤という淘汰圧によって顕在化したものであり、その発現程度は初期突然変異個体の出現率と淘汰圧の強さ、すなわち除草剤の使用頻度や効果の持続性と関連すると考えられる。数十 ha の芝生を同じ方法で除草管理しているゴルフ場では、一戸あたりの平均経営面積が 1ha 程度の移植水田に比べ、初期突然変異個体の出現率は数十倍も高いことから、除草剤抵抗性雑草の発現しやすい場所と言える。

刈取り、踏圧、除草剤だけでなく、散水や施肥もまた、ある植物種にとってはストレスになり得る。さらに、これらの人為的なストレスの他に、植物体から放出される他感作用物質も植物（雑草）の生長に重要な影響を与える要因で

ある。特に、芝地では特定の芝草が全面にしかも長期間にわたって栽植されることから、農耕地に比べて、雑草植生の種組成に及ぼす他感作用物質の影響はより大きいものと考えられる。芝生の根やサッチから滲出する他感作用物質の作用に関して、ベントグラスを含む数種の寒地型芝草がスズメノカタビラの発芽や生育を抑制することが報告されている（朴・浅野 2002, 竹内ら 1995）。

この他にも、芝生表層の大気環境も芝生の特異な環境と考えられる。C₄植物のコウライシバの二酸化炭素固定能はC₃植物よりも高く、その光合成最適温度は30-47°Cであり、太陽光下で光飽和しないことが知られている（佐藤 1995）。一方、C₃植物のスズメノカタビラの最適温度は15-25°Cであり、夏期の高温条件下では光呼吸が過剰となり、衰退・枯死すると考えられていた。しかしながら、コウライシバ芝地の夏期における芝生表面の大気環境はコウライシバの光合成により常に二酸化炭素の低い状態に置かれており、スズメノカタビラにとって好ましくない環境にあるにも関わらず、コウライシバの芝地で越夏するスズメノカタビラ個体が各地で報告されている。キビ属の *Panicum milioides* はC₄植物の維管束に特有のクランツ構造を有するが、C₃型の炭酸固定を行うC₃-C₄中間型の光合成機構を有することが明らかにされている（金井 1974）。*P. milioides*と同様にコウライシバ内に生育するスズメノカタビラもC₃-C₄中間型の光合成機構を有している可能性もある。

以上のように、芝地には様々なストレスが加わっており、そこに生育する雑草は、様々な方法によって、芝地への適応性を獲得しているものと考えられる。

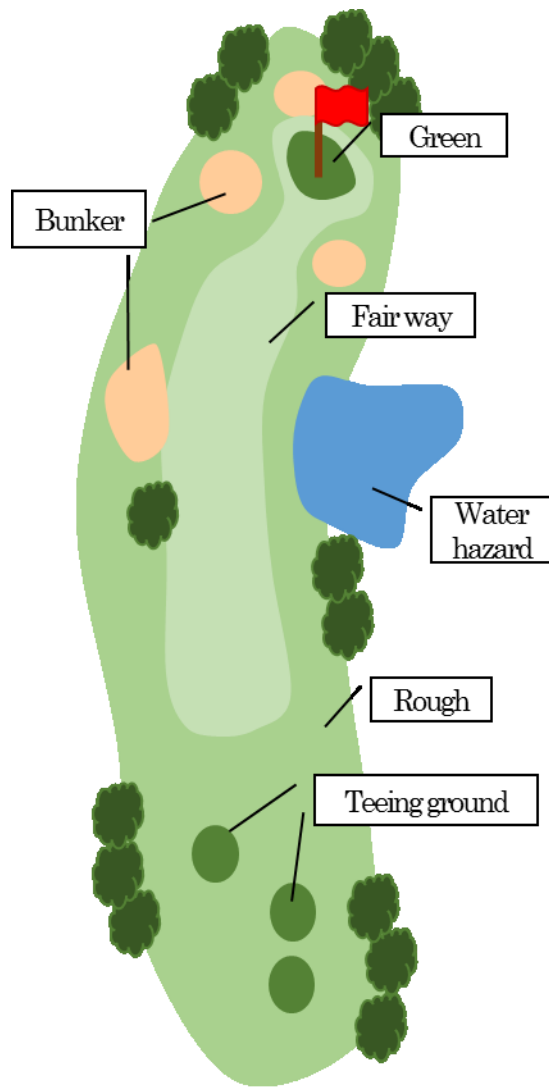


図1 ゴルフコースのレイアウト

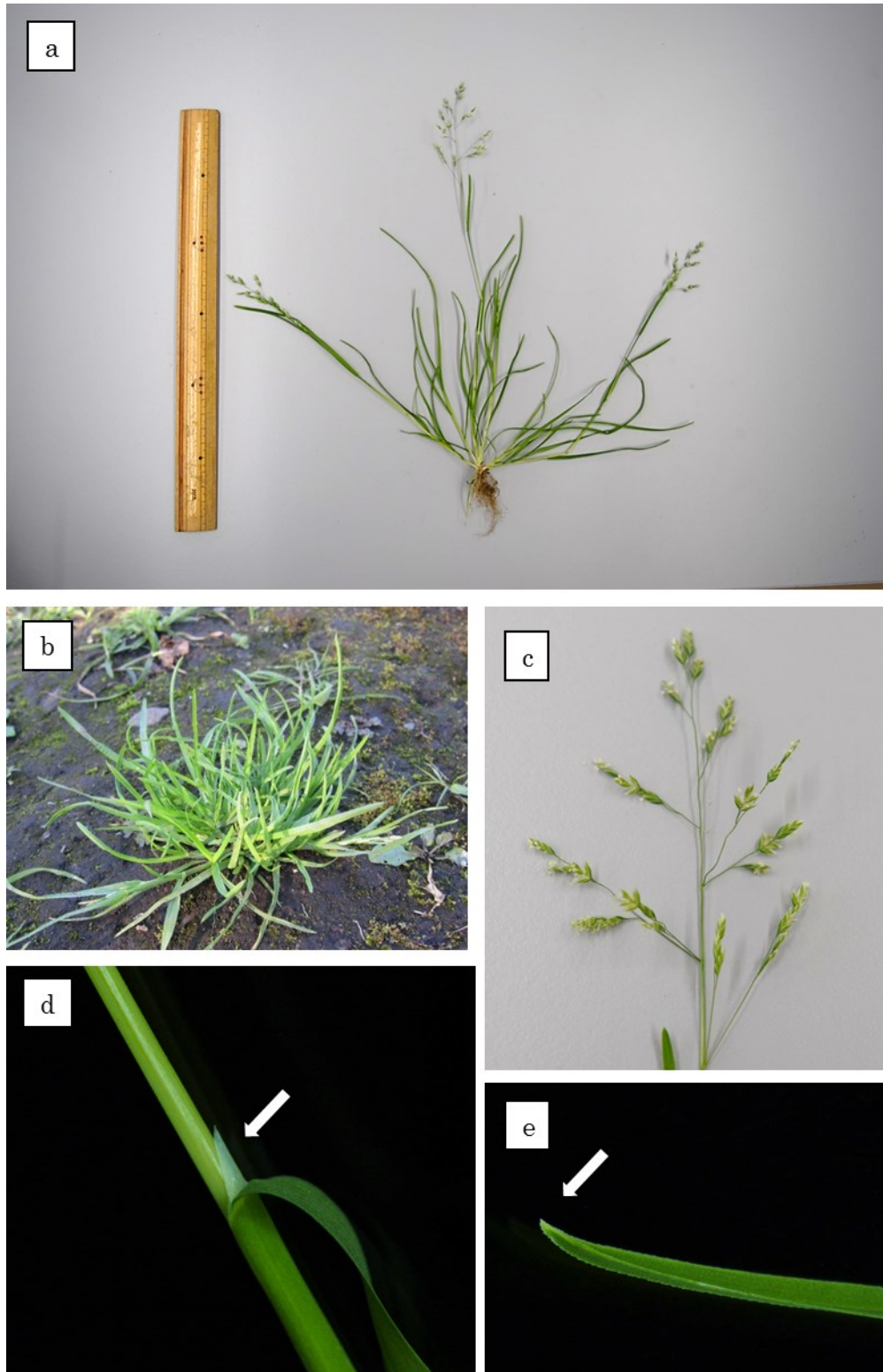


図2 スズメノカタビラの形態

- a 全体 (第7分けつ期)
- b 宇都宮大学構内の畑圃場に自生する個体
- c 円錐花序
- d 葉舌
- e ボートの軸先状の葉身の先端

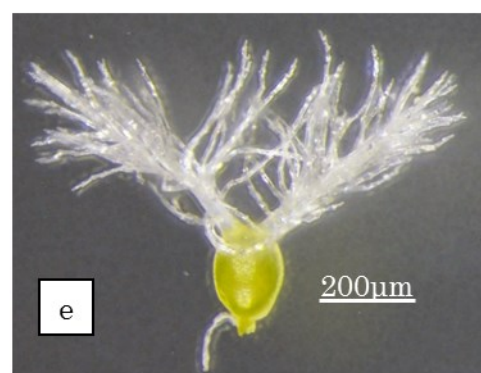
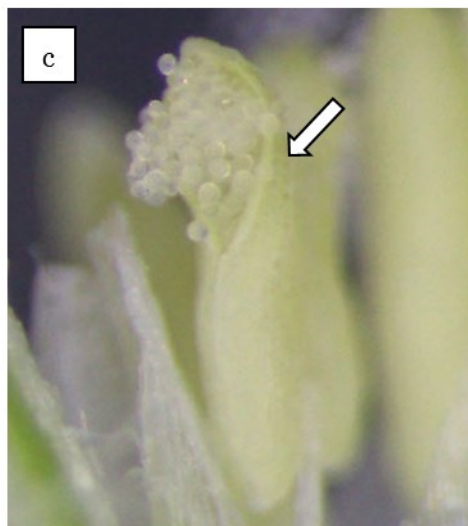
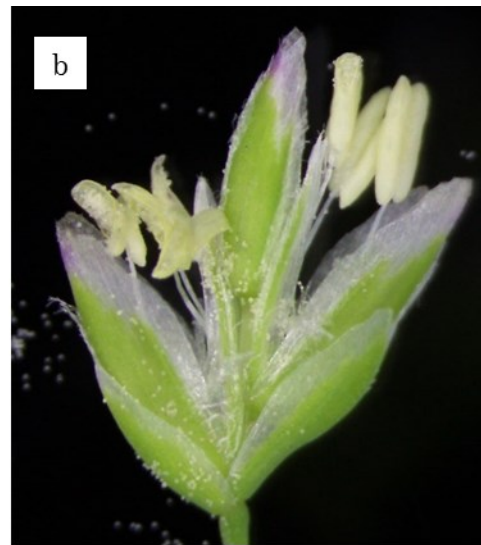
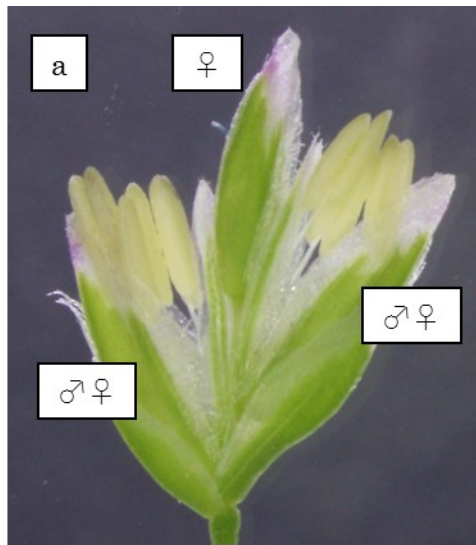


図3. スズメノカタビラの開花
 a. 開葯直前の小穂 b. 開葯直後の小穂 c. 開葯および花粉の放出 d. 各小花に着生する子房および雌蕊 e. 受粉前の子房および雌蕊 f. 種子

表1 プレー区分別の主要な芝地雑草 (伊藤1979を改編)

プレー区分	芝生の刈高	刈り込み回数/月	草種	
			5-8月	10-3月
パッティンググリーン	5mm	15~	メヒシバ、スズメノカタビラ (計2種)	スズメノカタビラ、ツメクサ (計2種)
フェアウェイ	20mm	3-4	メヒシバ、アキメヒシバ、オヒシバ、スズメノカタビラ、スズメノヒエ、ツメクサ、ヤハズソウ、コニシキソウ、ヨモギ、オオアレチノギク、ハマスゲ (計11種)	スズメノカタビラ、ヒメスイバ、エゾノギシギシ、ノミノフスマ、ツメクサ、シロツメクサ、オオイヌノフグリ、ミミナグサ、オオアレチノギク、ヒメムカシヨモギ、ハハコグサ、ノゲシ (計12種)
ラフ	38mm~	2	メヒシバ、アキメヒシバ、アキノエノコログサ、キンエノコログサ、オヒシバ、スズメノヒエ、チガヤ、スギナ、ヒメスイバ、エゾノギシギシ、ツメクサ、ハコベ、ヤハズソウ、シロツメクサ、ミヤコグサ、カタバミ、コニシキソウ、タチツボスミレ、スミレ、チドメグサ、オオバコ、ヨモギ、ハルジオン、ニガナ、セイタカアワダチソウ、オオアレチノギク、ニワゼキショウ、クサイ、コゴメガヤツリ、ハマスゲ (計30種)	スズメノカタビラ、ヒメスイバ、エゾノギシギシ、ミミナグサ、ノミノフスマ、タネツケバナ、スズメノエンドウ、シロツメクサ、ホトケノザ、オオイヌノフグリ、オオバコ、ヒメジョオン、オオアレチノギク、ヒメムカシヨモギ、ハハコグサ、ノゲシ、セイヨウタンポポ、ヨモギ、ハルジオン、ニガナ、ジシバリ、セイタカアワダチソウ (計22種)



図4 ゴルフ場におけるスズメノカタビラの雑草害
a. スズメノカタビラが発生したグリーン
 左半分：スズメノカタビラが斑状に発生した状態
 右半分：張替え直後のグリーン
b. スズメノカタビラの拡大図
c. スズメノカタビラの拡大図

第1章 スズメノカタビラの発生活長と種子休眠

植物の生活環は種子の形成に始まり、種子の休眠、休眠覚醒、発芽、栄養生長、開花・結実を経て枯死で終了する。多くの植物は一旦、発芽してしまうと移動が制限されることから、生育に好適な環境条件下で発芽するために、種子休眠性を有している。種子休眠がどのような環境要因によって誘導されるのか、あるいは覚醒するのかを明らかにすることにより、植物の環境適応性を解き明かすための重要なヒントが得られるかも知れない。種子には、発芽にある波長の光の照射を必要とする光発芽種子、一定期間、低温あるいは高温に暴露されることを必要とする種子、種皮に付傷を必要とする硬実種子などがあり、その発芽機構は多様である (Baskin and Baskin 1998)。一方、作物では、長い農耕の歴史の過程で休眠性を有する種子が人為的に排除されてきたことから、多くの作物種子は休眠性を消失しており、種子の休眠性は雑草特有の生態的特性と言える。

一年生雑草は春期あるいは秋～冬期のどちらかに発芽のピークを有しており、メヒシバのように春期に発芽して夏期から秋期に開花・結実する夏型雑草と、スズメノカタビラやスズメノテッポウのように秋から早春に発芽して春期に開花・結実する冬型雑草の二つタイプに分けられる (河野 1984)。一年生雑草はそれぞれにとって不適な季節を、例えばメヒシバでは冬期、スズメノカタビラでは夏期を種子でやり過ごしており、その発生活長を制御しているのが種子の休眠性である。従来、スズメノカタビラは、晩秋から初春にかけて発生する冬型雑草と考えられていたが、近年になって、夏期の高温時にも衰退せず、周年にわたって生育する多年型のスズメノカタビラの存在が全国各地のゴルフ場で報告されている (竹松 1992)。

一方、芝地面積が広大なゴルフ場では、除草剤、特に土壌処理型除草剤が効果的かつ経済的な雑草の防除手段として、今や必要不可欠な管理資材となっている。芝地に散布された土壌処理型除草剤は芝草の刈かすや茎葉の未分解層（サッチ）に処理層を形成し、サッチの内部およびサッチ下方からの雑草の発芽を阻害すると考えられている。土壌処理型除草剤をより効果的に用いるためには、除草剤を適期に散布すること、すなわち雑草の発芽前に散布することが重要であり、そのためには雑草の発消長やそれを制御している種子休眠を明らかにする必要がある。

これまでもスズメノカタビラ種子の休眠性に関する研究が行われているが（Itoh *et al* 1997, 小林ら 1988, 朴ら 2001）、それらの多くは、特定の時期に採取した種子を特定の条件下で保存した後に発芽率を評価したものであり、形成直後のスズメノカタビラの発芽率を調べたものではなかった。スズメノカタビラのグリーンへの適応性の解明に先立ち、果樹園由来のスズメノカタビラとグリーン由来のスズメノカタビラの生育履歴の異なる二つのタイプのスズメノカタビラを用いて、生活環や種子休眠性を明らかにするための基礎として、種子の形成時期と形成期間、異なる時期に形成された種子の千粒重、稔実率、および発芽率を調べることにした。

第1節 スズメノカタビラの種子形成時期と形成期間

一年生植物の生活環を明らかにするためには、先ず、種子生産性を明らかにする必要がある。植物の種子生産性は発芽後に速やかに種子を形成する能力（早産性）、受粉後に速やかに発芽する能力（早熟性）および多数の種子を形成する能力（多産性）に分けられる。スズメノカタビラについては、これまでも出穂直後に採取した種子が高い発芽率を示し、早熟性であることが明らかにされている（Koshy 1969, 二瓶 1976, 岡崎ら 2011）。さらに、種子生産量についても 8,000 粒／個体程度の種子を生産することが明らかにされている（竹松・一前 1997）。早熟性と多産性（種子生産量）については、グリーン由来個体と果樹園由来個体の間で著しい違いは認められず、これら二つの要因はスズメノカタビラのグリーンへの適応性と直接、関連していないことが示唆されている。

そこで、本研究では、残りの種子生産特性である早産性を調べることにした。種子生産の開始時期や生産期間はスズメノカタビラが早産性であるかどうか解明するだけでなく、除草剤の散布時期や効果の持続期間（残効性）を最適化する上で重要である。

材料および方法

先ず、本研究に供試したグリーンおよび果樹園由来のスズメノカタビラ種子の履歴を説明する。2008年5月に、栃木県宇都宮市戸祭町3100の宇都宮カンツリークラブ、中コース、8番ホールからスズメノカタビラを一株採取し、その後、宇都宮大学雑草と里山の科学教育研究センター内のガラス室内で隔離育成し、自殖種子を得た。スズメノカタビラを採取したグリーンでは、同ゴルフ場が開業された1961年から2008年までの47年間において一度も芝草の張り

替えが行われず、しかも 5mm 前後の低刈りがほぼ毎日のように行われていた。グリーン由来個体は下記に示す果樹園由来個体と比較すると明らかに矮性でしかも、花茎が出穂後に平伏化するなど、刈取りに適応した形態を有していたことから、刈取りストレスに適応した生物型と考えられる。

一方、果樹園由来のスズメノカタビラについても、2008年5月に宇都宮大学構内に位置する果樹園から一株採取した後、ガラス室内で隔離育成し、自殖種子を得た。果樹園内のスズメノカタビラの採取場所は、採取時から少なくとも過去5年間において、下草刈が全く行われていなかった場所とした。刈り取りストレスの強さの異なる上記の2種類のスズメノカタビラ系統をガラス室内で隔離継代育成して得た完熟種子を用いて、以下の実験を行った。

2014年9月10日に、底面が有孔の内寸530（縦）×350（横）×80mm（深さ）のプラスチック容器に市販の水稲用培土を充填し、上記のスズメノカタビラ種子を0.2g/容器として播種した後、薄く覆土した。その後、プラスチック容器を当研究センターの畑圃場に埋め込み、自然条件下でスズメノカタビラを育成し、2015年6月まで完熟種子の形成時期および形成期間を調べた。

結果および考察

本実験では、宇都宮市内のスズメノカタビラの発生時期を9月に想定し、9月に播種した場合の完熟種子の形成時期と形成期間を調べた。グリーンおよび果樹園由来のスズメノカタビラはともに播種7日後の2014年9月17日に萌芽した。完熟種子の自然落下はグリーン由来個体で11月5日から、果樹園由来集団で10月29日から始まり、果樹園由来個体はグリーン由来個体よりもやや強い早産性を示した。完熟種子はグリーンおよび果樹園由来個体において、その後11月まで形成されたが、12、1、2月および1、2月に全く形成されなかつ

た（表 2）。しかし、種子形成は 3 月から再び始まり 5 月まで続き、6 月に植物体は枯死した。以上のように、刈取りストレスに関する履歴の違いに関わらず、完熟種子の形成時期と形成期間に明らかな違いは認められなかった。すなわち、9 月に発芽したグリーンおよび果樹園由来のスズメノカタビラは翌年の 5 月まで生存し、厳冬期の 12、1 あるいは 2 月を除き、5 月まで完熟種子を形成することが判明した。本試験を実施した 2014 年 9 月から 2015 年 6 月までの 10 ヶ月間の栃木県宇都宮市における月平均気温および月総降水量と、1981 年から 2010 年までの 30 年間の月平均気温および月総降水量の平均値を表 3 に示した（気象庁HP）。

グリーンおよび果樹園由来個体が完熟種子を形成しなかった 2014 年 12 月、2015 年 1 月および 2 月の月平均気温はそれぞれ 3.9℃、3.2℃および 3.7℃であったことから、個体の由来に関わらず、スズメノカタビラの完熟種子の形成に要する最低気温は 4℃以上であると考えられた。

本実験から、完熟種子の形成開始時期と形成期間が両系統間においてほぼ同じであることが判明した。この結果から、刈取りストレスが完熟種子の形成時期と形成期間に殆ど影響しないこと、言い換えるならば、スズメノカタビラのグリーンへの適応性は早熟性、多産性および早産性に関わる要因によるものではなく、これらと別の要因が関与していることが示唆された。

表2. グリーンおよび果樹園由来スズメノカタビラの種子形成の有無

年月	グリーン由来個体	果樹園由来個体
2014年 9月	×	×
10月	×	×
11月	○	○
12月	×	○
2015年 1月	×	×
2月	×	×
3月	○	○
4月	○	○
5月	○	○
6月	× (枯死)	× (枯死)

○：種子形成有
 ×：種子形成無

表3. 宇都宮市における試験期間内および過去30年間（1981年～2010年）の月平均気温および月総降水量

月	2014年～2015年		1981年～2010年	
	気温 (℃)	降水量 (mm)	気温 (℃)	降水量 (mm)
9月	21.1	164.5	21.9	220.4
10月	16.6	273.5	16.1	146.5
11月	11.5	58.5	10.1	68.1
12月	3.9	41.5	4.9	35.5
1月	3.2	55.5	2.5	33.9
2月	3.7	42.0	3.3	42.9
3月	8.5	79.0	6.8	88.4
4月	13.6	96.0	12.5	120.5
5月	20.2	90.5	17.2	146.6
6月	21.4	153.5	20.6	174.7

第2節 スズメノカタビラの種子千粒重

種子千粒重は種子サイズ、特に胚乳サイズと密接に関連する要因である。土壌中の雑草種子の発芽深度は種子サイズによって異なり、小型種子ほど浅いことが知られている（荒井ら 1961, 伊藤 2004, 野口・千坂 1969, 高林 1984）。作物では、幼芽が土中の発芽位置で分化するが、雑草では地表面で分化し、雑草と作物の出芽様式の大きな違いとなっている。これは雑草と作物で、幼芽の分化に対する酸素要求性が異なるためと考えられている。幼芽の原基を地表面まで押し上げる役目を果たしているのが中胚軸（mesocotyle）と呼ばれる器官である。胚乳の小さい小型の種子が土壌の深い位置で発芽すると、幼芽が地表に達する以前に、養分欠乏に陥り、出芽前に枯死してしまう。また、メヒシバやカヤツリグサのように発芽深度の浅い小型の種子は発芽に際して気温や土壌水分などの影響を受けやすく、休眠性を示す場合が多い。スズメノカタビラも小型の種子に含まれ、休眠性を示すことが知られている。この他にも、小型の種子を大量に生産するのか、あるいは大型の種子を少量生産するのかと言った種子生産構造やエネルギー（光合成同化産物）の分配様式にも千粒重は大きく関係している。一方、種子千粒重は植物種によって異なり、スズメノカタビラの千粒重も明らかにされているが（榎本 1992）、その値は前述したように、ある特定の時期に形成された種子の値であり、周年を通じた値は不明である。そこで、完熟種子の形成時期と形成時期と対応させて、時期別に種子千粒重の推移を調べることにした。

材料および方法

第1節で述べた実験で育成したスズメノカタビラ個体から、2014年11月28

日、12月24日、2015年1月24日、2月25日、3月25日、4月25日、5月27日および6月25日に、軽く手で触れて落下する程度まで完熟した種子を採取した後、直ちに室内で24時間風乾し、さらに、60°Cで24時間乾燥させた後、500粒あたりの重量を測定し、千粒重を求めた。試験は3反復で行い、平均値を求めた。得られた結果については、Wilcoxonの順位和検定により由来間の有意差を調べた。

結果および考察

グリーンおよび果樹園由来個体の種子千粒重は2015年3月に形成された種子で、それぞれ 313.3 ± 7.6 mg および 323.3 ± 2.9 mg と最大値を示した。その後、種子の形成時期が遅くなるに従い、種子千粒重は低下し、2015年5月に形成されたグリーンおよび果樹園由来個体種子の千粒重はそれぞれ最大値の58.0%および78.3%まで低下し、 181.7 ± 7.6 mg および 253.3 ± 5.8 mg と最小値を示した(表2)。このことから、9月中旬に出芽したスズメノカタビラでは、3月に種子重が最大となることが明らかになった。イネ科植物の種子の充実度は、登熟期の気温に大きく影響されることが知られており(森田2008)、月平均気温が20°Cを超えた2015年5月には、グリーンおよび果樹園由来のスズメノカタビラの種子重量は最大値の80%まで低下することが判明した。

筆者らは、本試験と同様のグリーンおよび果樹園由来のスズメノカタビラを用いたガラス室内の試験から、グリーン由来個体は果樹園由来個体よりも多数の小型の種子を形成することを明らかにしている(岡崎ら2012)。本試験では、個体当たりの総種子数を測定しなかったが、種子の形成時期に関わらず、グリーン由来個体の千粒重は果樹園由来個体の値よりも小さかったことから、グリーン由来のスズメノカタビラは果樹園由来のスズメノカタビラよりも小型の種

子を形成することが再確認された。

この結果は、スズメノカタビラのグリーンへの適応性と種子サイズとの間に何らかの関係があることを示している。耕耘によって土壌が攪拌される農地では、埋土種子集団が土壌深くまで形成されており、より深い土中からの出芽が農地環境への雑草の適応性と関連していると考えられる。しかし、耕耘による土壌攪乱が起らない芝地では、土壌深部からの発生よりも、土壌表層からの個体発生が優先され、その結果、小型の種子を多数形成する生物型がグリーンにより高い適応性を獲得したのではないかと考えられる。

スズメノカタビラ種子はメヒシバやカヤツリグサのように絶対的な光発芽性（高林・中山 1979）ではなく、最適発芽深度は地表から 1cm 以内で、深度 4cm 以上では発芽が著しく抑制されることが知られている（朴 2003）。雑草の発芽深度は土壌処理剤の処理層と深く関係することから、グリーン由来個体において、2015 年 5 月に形成された種子の千粒重が最大値の 58.0%まで低下したように、種子重量が大きく変動した場合、発芽深度や種子の寿命にどのような影響を及ぼすのかを、今後、明らかにする必要があると考えられる。

表4. 異なる時期に形成されたスズメノカタビラ種子の千粒重(mg)

採種年月	グリーン由来個体 (% of the maximum value)	果樹園由来個体 (% of the maximum value)	有意差 ¹⁾
2014年 11月	270.0 ± 10.0 (86.2)	303.3 ± 7.6 (93.8)	*
12月	— ²⁾	316.7 ± 10.4 (98.0)	—
2015年 3月	313.3 ± 7.6 (100.0)	323.3 ± 2.9 (100.0)	n
4月	256.7 ± 2.9 (81.9)	275.0 ± 5.0 (85.1)	*
5月	181.7 ± 7.6 (58.0)	253.3 ± 5.8 (78.3)	*

1) Wilcoxonの順位和検定による。

*: 5%水準で有意差有り。n: 5%水準で有意差なし。—: 統計不可。

2) 種子形成無しのため、計測不可。

第3節 異なる時期に形成されたスズメノカタビラ種子の 稔実率と発芽率

種子休眠は胚や胚乳の未熟性、種皮のガスや水分の不透過性、発芽阻害物質などによって発芽に好適な環境条件下でも発芽しない一次休眠、胚や胚乳が完全でありながら発芽に不適な環境に置かれることによって誘導される二次休眠、極度の低温や乾燥などの不良環境によって発芽しない環境休眠に分けられる。一年生植物にとって、種子の休眠性は乾燥や低温などを始めとするさまざまな不良な環境をやり過ごすための生き残り戦略であることから、スズメノカタビラのグリーンへの適応性を明らかにするためにも、種子の休眠性を解明することが不可欠である。そこで、各時期に生産された種子が完熟種子であるかどうかを確認するとともに、その休眠性を調べることにした。

材料および方法

(1) 稔実率

No.2 のろ紙を 2 枚敷き、蒸留水 5ml を加えた直径 90mm、深さ 15mm のプラスチック製シャーレに、実験 2 と同じ時期に採取したスズメノカタビラ種子を 50 粒ずつ置床し、20℃、暗条件下で 24 時間培養した。次いで、シャーレから種子を取り出し、種皮をピンセットで除去するとともに、解剖用メスで胚に傷を付け、予め用意しておいた 1%TTC (2,3,5-Triphenyl tetrazolium chloride) 水溶液中に 12 時間、浸漬した。その後、20℃、暗条件で 24 時間培養し、胚全体が赤色に染色された種子を稔実種子と見なし、稔実率を求めた。試験は 5 反復で行い、平均値を求めた。得られた結果については、Wilcoxon の順位和検定により由来間の有意差を調べた。

(2) 発芽率

No.2 のろ紙を 2 枚敷き、蒸留水 5ml を加えた直径 90mm、深さ 15mm のプラスチック製シャーレに、実験 2 と同じ時期に採取したスズメノカタビラ種子を 50 粒ずつ播種し、20°C、1.7klx、24 時間明条件下の培養器内で 30 日間培養し、発芽率を求めた（培養器内発芽率）。また、内径 10cm、深さ 10cm の底部が有孔のプラスチック製ポットに充填した黒ボク土（洪積火山灰土、埴壤土）にスズメノカタビラ種子を 20 粒ずつ播種した後、当研究センターの畑圃場で育成し、30 日後に発芽率を求めた（野外発芽率）。培養器内発芽率および野外発芽率の試験はそれぞれ 5 反復および 10 反復で行い、平均値を求めた。得られた結果については、Wilcoxon の順位和検定により由来間の有意差を調べた。

結果および考察

グリーンおよび果樹園由来のスズメノカタビラの稔実率は 2015 年 4 月に形成された種子で 96.4 ± 2.6 （平均値 \pm SD）% および $98.0 \pm 2.0\%$ と最も高かった。グリーン由来個体の 2015 年 5 月に形成された種子（ $89.6 \pm 3.3\%$ ）を除き、いずれの時期に形成された種子も 90% 以上の高い稔実率を示したことから、スズメノカタビラは時期や個体の由来に関わらず、稔実率の高い種子を形成することが明らかになった（表 5）。

一方、稔実率と異なり、培養器内発芽率は種子の形成時期と由来によって異なった。すなわち、グリーン由来個体の発芽率は 11、3、4 および 5 月形成種子でそれぞれ $84.0 \pm 4.2\%$ 、 $39.5 \pm 7.5\%$ 、 $72.4 \pm 4.6\%$ および $65.8 \pm 17.6\%$ と変動はあるものの比較的の高い値を示した。これに対して、果樹園由来個体の発芽率は 11、12、3、4 および 5 月形成種子で、それぞれ $0.4 \pm 0.9\%$ 、0%、0%、0%

および $0.6 \pm 0.4\%$ と著しく低い値であった（表 6）。

稔実率から培養器内発芽率を差し引いた数値は潜在的に発芽する能力を有しながら発芽しない種子の割合、すなわち休眠種子の割合と見なすことができる。グリーンおよび果樹園由来個体で形成されたスズメノカタビラ種子は同程度の稔実率を示すにも関わらず、両者の培養器内発芽率は著しく異なり、グリーン由来個体の種子は果樹園由来個体の種子よりも浅い休眠性を示すことが示唆された。

種子休眠は上述したように、胚や胚乳の未熟性、種皮のガスや水分の不透過性、発芽阻害物質などによって発芽に好適な環境条件下でも発芽しない一次休眠、胚や胚乳が完全でありながら発芽に不適な環境に置かれることによって誘導される二次休眠、極度の低温や乾燥などの不良環境によって発芽しない環境休眠に分けられる。本試験に供したスズメノカタビラ種子の稔実率は概ね 90% を越えており、しかも湿潤、 20°C 、24 時間明条件はスズメノカタビラの種子発芽に最適な条件である（小林 1988）。このことから、培養器内で発芽しなかった種子は一次休眠の状態にあると考えられる。したがって、果樹園由来個体では、種子の形成時期に関わらず、形成直後の殆どの種子が一次休眠に入っていると推察される。

生育地の違いによって種子休眠性が異なる理由については、芝地の管理作業が大きく影響を与えていると考えられており、Lush(1989)および Wu ら(1992)は灌水の頻度、Itoh ら(1997)は除草に原因を求めている。Itoh らはゴルフ場および畑地由来のスズメノカタビラ集団の発芽パターンを調べ、直接、集団間の休眠性の違いに言及していないものの、畑由来集団の発芽率がゴルフ場由来集団に比べて低いことを明らかにしており、本実験においても同様の傾向が確認された。

次に野外発芽率について述べる。グリーン由来個体では、2015年3月に形成された種子で $36.0 \pm 11.5\%$ 、5月に形成された種子で $41.5 \pm 19.4\%$ の発芽率を示したが、11月および4月に形成された種子は全く発芽しなかった。一方、果樹園由来個体では、5月に形成された種子で $1.0 \pm 2.1\%$ とごく僅かの種子しか発芽せず、11月、12月、3月および4月に形成された種子では全く発芽しなかった（表7）。

グリーン由来個体の野外発芽率が大きく変動した原因として、低温や乾燥などの環境条件が挙げられる。2014年11月に形成された種子の野外発芽試験は2014年11月29日から12月29日にかけて実施しており、2014年12月の月平均気温（ 3.9°C ）がスズメノカタビラの発芽限界気温を下回ったためと考えられる。スズメノカタビラを含むウシノケグサ亜科の寒地型芝草は $4-6^{\circ}\text{C}$ 以下の低温で発芽が著しく制限されることが知られており（真木1982, 大原1982）、本実験でも同様の傾向が確認された。一方、2015年4月に形成された種子については、供試期間内（2015年4月26日～5月26日）の月平均気温（ 20.2°C ）は過去30年間の5月の平均気温（ 17.2°C ）よりも 3°C 高く（表2）、月間総降水量は過去30年間の5月の平均総降水量より 56.1mm も少ない記録的な高温・乾燥気候（気象庁観測部情報管理室2015）だったために、発芽が抑制されたものと考えられる。

稔実率から培養器内発芽率（好適条件での発芽率）を差し引いた値を一次休眠率とするならば、培養器内発芽率から野外発芽率を差し引いた値は二次休眠率と環境休眠率の総和と見なされる。例えば、2015年4月に形成された種子の場合、 24.0% の種子は一次休眠に入っており、 72.4% の種子が二次休眠あるいは環境休眠に入ったと考えられる。

以上の結果から、グリーン由来個体の種子の休眠性は、1) 果樹園由来個体の

種子よりも著しく浅い、2) 形成時期により異なり、3 月形成の種子は強い一次休眠性を示す、3) 11 月および 4 月形成種子のように低温や乾燥によって容易に二次休眠あるいは環境休眠に移行することが明らかになった。

グリーンおよび果樹園由来個体に形成された種子の休眠性の強さの違いは、刈取りストレスに対するスズメノカタビラの適応戦略と関連づけられる。グリーンでは、芝生の品質を維持するために、低刈りが高頻度で行われていることから、グリーン内のスズメノカタビラは常に切断される環境下に置かれていると見なされる。したがって、グリーンに生育するスズメノカタビラは休眠性を示さず、いつでも発芽可能な種子を生産し、連続的に個体発生することで、刈取りに適応性を獲得しているものと考えられる。一方、果樹園では、スズメノカタビラよりも大型のメヒシバ、アキノエノコログサ (*Setaria faberi* Herrm.)、イヌビユ (*Amaranthus blitum* L.) やシロザ (*Chenopodium album* L.) などの雑草が生育しており、スズメノカタビラは競合種に被圧されないように、種子休眠によって発生消長をコントロールし、時間的な棲み分けを行っていると考えられる。

以上の結果から、グリーン由来個体のスズメノカタビラの種子の休眠性は果樹園由来個体より浅く、休眠の深さは種子の形成時期により変動すること、また、野外では低温や乾燥などの環境条件により、二次休眠あるいは環境休眠に入ることが明らかになった。

表5. 異なる時期に形成されたスズメノカタビラ種子の稔実率(%)

採取年月	グリーン由来個体	果樹園由来個体	有意差 ¹⁾
2014年 11月	96.4 ± 1.7	92.8 ± 3.0	*
12月	- 2)	95.6 ± 2.2	—
2015年 3月	93.2 ± 2.3	97.6 ± 2.6	*
4月	96.4 ± 2.6	98.0 ± 2.0	n
5月	89.6 ± 3.3	92.8 ± 3.0	n

1) Wilcoxonの順位和検定による。

*:5%水準で有意差有り。n:5%水準で有意差なし。—:統計不可。

2) 種子形成無しのため、計測不可。

表6. 異なる時期に形成されたスズメノカタビラ種子の培養器内発芽(%)

採取年月	グリーン由来個体	果樹園由来個体	有意差 ¹⁾
2014年 11月	84.0 ± 4.2	0.4 ± 0.9	*
12月	— ²⁾	0	—
2015年 3月	39.5 ± 7.5	0	*
4月	72.4 ± 4.6	0	*
5月	65.8 ± 17.6	0.6 ± 0.4	*

1) Wilcoxonの順位和検定による。

*: 5%水準で有意差有り。n: 5%水準で有意差なし。—: 統計不可。

2) 種子形成無しのため、計測不可。

表7. 異なる時期に形成されたスズメノカタビラ種子の野外発芽率(%)

採取年月	グリーン由来個体	果樹園由来個体	有意差 ¹⁾
2014年 11月	0	0	n
12月	- ²⁾	0	—
2015年 3月	36.0 ± 11.5	0	*
4月	0	0	n
5月	41.5 ± 19.4	1.0 ± 2.1	*

1) Wilcoxonの順位和検定による。

*:5%水準で有意差有り。n:5%水準で有意差なし。—:統計不可。

2) 種子形成無しのため、計測不可。

第2章 スズメノカタビラの栄養繁殖と栄養繁殖個体の環境適応性

第1章において、種子の早産性については、グリーン由来個体と果樹園由来個体の間で明らかな違いは認められなかったものの、休眠性は果樹園由来個体よりもグリーン由来個体でより浅く、千粒重は果樹園由来個体よりもグリーン由来個体で小さいことが明らかになり、これらの種子形成に関わる特性が刈取りストレスに対するスズメノカタビラの適応性と関連している可能性を述べた。

一方、前述したように、これまでスズメノカタビラは一年生雑草と考えられていたが、近年になって、日本各地のゴルフ場において、周年にわたって生育するスズメノカタビラの存在が報告されるようになった。これは、夏期高温時においても枯死しない多年生の生態型の存在とともに、スズメノカタビラが種子繁殖だけでなく栄養繁殖を行っている可能性を意味するものである。根茎、塊茎、鱗茎、球茎、横走根などの栄養繁殖器官は種子と比べて多量の光合成産物を貯蔵しているため、これらの繁殖器官から発生する個体は実生個体よりもサイズが大きく、乾燥や低温などの不良環境に対して耐性を示す場合が多い(伊藤 2004)。また、3-5mmの高さで毎日のように、刈り取りが行われるグリーンでは、排出される刈かすが膨大な量に上り、その中に含まれる植物体の切断片が新たな個体の発生源になっている可能性も考えられる。

そこで、刈かすに含まれる植物体断片がスズメノカタビラの栄養繁殖源になっているという仮説を立て、植物体断片からの個体発生を調べるとともに、高温、乾燥、凍結に対する実生個体と栄養繁殖個体の感受性を比較し、さらには節を含む断片からの個体発生が頂芽優勢によって制御されていることを明らかにするために植物ホルモンを切断片に外生的に与えた場合の個体発生の様相を調べるとともに、植物体断片からの個体発生がスズメノカタビラに特有な繁殖

方法であるのかを評価するために、数種イネ科植物における切断片からの個体発生を調べることにした。

第 1 節 花序節を含む植物体断片からの個体発生

イネ科植物に特有の成長様式の一つに分げつが挙げられる。分げつ芽が親植物から離れて独自に生育するならば、この繁殖様式は栄養繁殖と捉えることが出来る。分げつ芽はイネ科植物では節に内在し、親植物からの分離は刈取りによって促進される。まさに、芝地（グリーン）という環境は植物体断片から容易に個体発生できる植物種のみで生育が許された場所と考えることができる。そこで、花序節を含む植物体断片からの個体発生を調査することとした。

材料および方法

試験には、第 1 章で述べたグリーンおよび果樹園由来のスズメノカタビラ種子を用いた。2011 年 4 月 13 日に、市販の水稲用培土、腐葉土、赤玉土、芝の目土を 1 : 1 : 1 : 1 の割合で混合した土壌を充填した 1/5000 a ワグネルポットに、グリーンおよび果樹園由来のスズメノカタビラ種子を播種し、自然光下のガラス温室内で適宜に灌水しながら育成した。スズメノカタビラの開花始期（花序全体の約 20-30%が出穂し、頂生小穂が開花している状態）に、各個体から花序を含む茎を採集し、止葉節（第 I 節）、止葉節直下の節（第 II 節）、さらにその下位節（第 III 節）をそれぞれ一節ずつ含む長さ約 1cm の植物体断片を得た。これらの節を含む植物体断片を、No.2 の濾紙を敷いた直径 90mm、深さ 15mm のプラスチックシャーレに 10 個ずつ置床し、蒸留水 5ml を加えた。その後、植物体断片を 20°C、1.7klx の 24 時間連続光の恒温器内で 7 日間培養し、個体発生率（発生個体数 / 供試断片数）を求めた。本実験は 10 反復とした。また、得られた結果については、Tukey-Kramer の HSD 法により多重解析し、グリーンおよび果樹園由来個体の個体発生率の有意差を調べた。

結果および考察

イネでは、側芽が発達した分枝を全て分げつと呼び、1 個体でおよそ 13 本の分げつが形成され、それらは植物体が枯死するまで明瞭に区別することができる。しかし、開花が数ヶ月に及び数十本もの分げつを形成する（岡崎ら 2012）とともに、分げつが次々に枯死するスズメノカタビラでは、分げつ同士を区別することが非常に難しい。そこで、図 5 に示すように、本研究ではイネの場合とは逆に、頂生する花序を基点とし、上から第 I 節（止葉節）、第 II 節、第 III 節と呼ぶこととした。

グリーンおよび果樹園由来個体の花序節を含む植物体断片の個体発生率は表 8 に示す通りである。両系統ともに、個体発生率は第 III 節 > 第 II 節 > 第 I 節（止葉節）の順で高く、第 III 節を含む植物体断片から 88.0 ないし 95.0% の高い割合で、個体が発生した（岡崎・小笠原 2014）。このことから、節を含む断片からの個体発生は下位節ほど顕著であるとともに、グリーン由来個体に特有の性質ではなく、スズメノカタビラ全般に当てはまる特性であることが明らかになった。

これまで、スズメノカタビラを含む一年生植物は種子のみで繁殖を行うと考えられてきたために、本研究で明らかになった節を含む断片からの個体発生のような、いわゆる栄養繁殖に関する検討は非常に限られていた。種子繁殖と同時並行的に栄養繁殖を行う一般的な多年生植物では、根茎、塊茎、鱗茎および横走根等の栄養繁殖器官が発達しており、個体形成に十分な量の同化産物が蓄積されているために、栄養繁殖体を速やかに形成、発達させることが可能である。一方、生育期間が 1 年以内に限られ、栄養繁殖器官を十分に発達させることの出来ない一年生植物は、得られた同化産物を種子形成に投資することで繁

殖効率を高めていると考えられる。しかし、スズメノカタビラは新たな茎葉の原基を有する分げつ芽を栄養繁殖に転用することで、効率的な栄養繁殖体（花序節由来個体）の形成・発達を可能にしていると考えられる。

グリーン由来の第Ⅲ花序節から発生した個体を図 6 に示した。葉身が伸長した後、少し遅れて根が形成されることが観察された。また、伸長する前の分げつはプロフィールと呼ばれる普通葉とは形の異なる薄い膜状の葉に包まれていた。発生個体では、分げつの茎葉だけでなくプロフィールの節間が著しく伸長しており、葉身の抽出が促進された結果と考えられる。新たに発生した個体をシャーレ内で培養した場合でも、2-3 個の小花を形成し、開花に到ることが確認されたことから、切断片由来の個体は貧栄養条件下でも少数の種子を形成することは可能であると考えられる。

イネ科植物は葉、冠根と側芽（分げつ芽）を内包するファイトマーと呼ばれる構造単位（図 7）の積み重ねによって成り立っており、ファイトマー同士の接続部が節と呼ばれる部分である（星川 1975）。イネでは N 番目の節から葉が抽出した時に、N-3 番目の節から冠根と側芽が発生し（同伸葉・同伸分げつ理論）（片山 1951, 星川 1976）、13 節以降の節から冠根は発生しないことが知られている。また、分げつ芽や根原基の形成は株基部で顕著であるが、頂芽優勢の影響を受けて上位節ほど減衰し、一部の種を除いて、最上位の花序節（止め葉節）では生じないことが知られている（星川 1975）。グリーン由来個体の第 I 節、第 II 節および第 III 節における分げつ芽の形成率を 200 花序について調べた結果、第 I 節で 2.0%、第 II 節で 28.0% および第 III 節で 89.5% であった。分げつの形成率が花序節由来個体の発生率とほぼ同じであったことから、分げつの形成された節が断片化された場合、非常に高い確率で個体を発生させることが示唆された。

頂芽優勢はオーキシンやサイトカイニンなどの植物ホルモンによって制御されており（森・田中 2004）、頂芽を優先的に伸長させる一方で、腋芽（側芽）を休眠状態にさせる現象である。刈取りによる頂芽の欠損が頂芽優勢を解除し、それに従い腋芽の休眠が打破されて葉身が伸長することから、花序茎の切除によって伸長した分げつが個体として発生したものと考えられる。また、発生率が節の着生位置で異なり、下位節（第Ⅲ節）よりも上位節（第Ⅱ節あるいは第Ⅰ節）で低かった理由として、植物体の先端に近い節ほど頂芽優勢の支配を強く受けていることが考えられる。

一方、本実験では、切断片を 20°C、湿潤条件と、スズメノカタビラにとって好適な培養条件下で育成したことから、野外条件下における再現性が疑問視される場所である。しかし、殺菌剤の散布や頻繁な散水により、無菌的かつ湿潤な状態に維持されているグリーンはシャーレ実験の培養条件と大きく乖離していないことから、切断片からの個体発生と生育は十分に可能と考えられる。なお、無加温のガラス室内で予備的に行った土壌栽培実験において、供試した切断片の 90%が土耕条件下においても活着・生長することが確認された(図 8)。また、同時に播種した種子由来個体よりも 7 日早く出穂したことから、切断花序節由来の個体は実生個体よりも早産性であることが示唆された。

以上の結果から、スズメノカタビラは従来の種子による他家受粉、自家受粉（大木・小笠原 2010）およびアポミクシスに加えて（Johnson *et al* 1993）、刈り取りの行われる環境下では節を含む切断片から個体を発生させることが明らかになった（表 9）。

グリーンで行われる頻繁な刈取りは植物体を積極的に断片化していることに他ならず、スズメノカタビラの栄養繁殖をむしろ促進しているものと推察される。スズメノカタビラ以外の雑草は刈取りストレスに適應できないために、グ

リーンで生育することはできない。グリーンは雑草にとって一見、厳しい環境に思われるが、切断片を栄養繁殖源に利用できるスズメノカタビラにとっては、競合相手の居ない、好適な生育環境であるのかも知れない。



図5. 開花期のスズメノカタビラの花序および節を含む断片の採取位置

表8. 花序節を含む断片からの個体発生率(%)

植物体断片に含まれる節	グリーン由来個体	果樹園由来個体
第I節 (止葉節)	1.0 ± 3.0 c ¹⁾	2.0 ± 4.0 c
第II節	30.0 ± 14.1 b	27.0 ± 23.7 b
第III節	95.0 ± 5.0 a	88.0 ± 13.3 a

1) Tukey-KramerのHSD検定による。

同一アルファベット文字間には5%水準で有意差が無いことを示す。



図6. グリーン系統第Ⅲ節から発生した個体

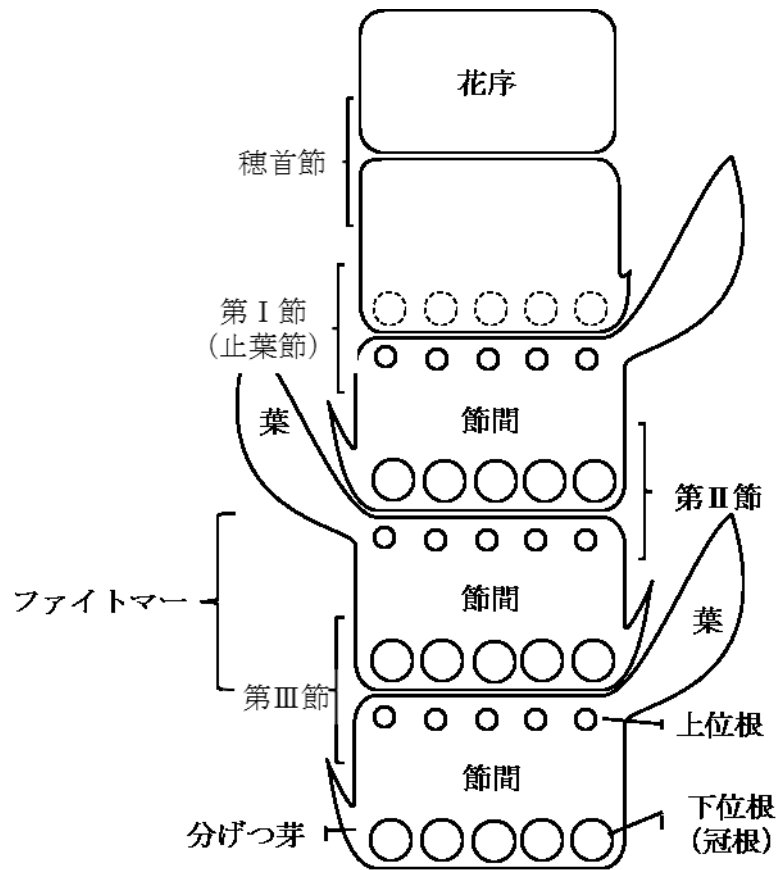


図7. イネ科植物の構造単位の簡略図 (星川 1975より改編)

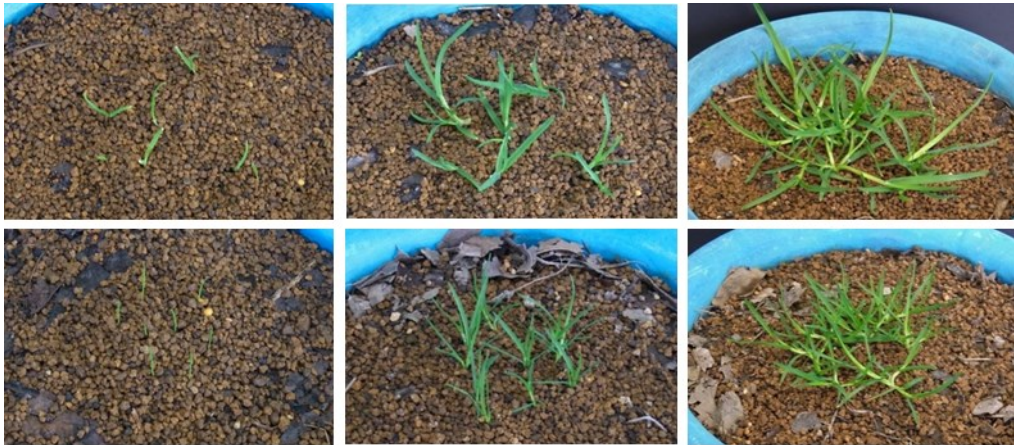


図8. 花序節由来個体と実生個体の生育
上段：花序節由来個体 下段：実生個体
左列：栽培開始から16日後 中央列：30日後 右列：46日後

表9. 予測されるスズメノカタビラの繁殖様式

繁殖方法	繁殖媒体	備考
有性繁殖	種子	自家受粉（小穂頂端以外の両性小花）
		他家受粉（小穂頂端の雌性小花）
無性繁殖	種子	アポミクシス
	栄養繁殖体	節を含む断片からの個体発生

第2節 実生個体および花序節由来個体の乾燥、高温および凍結に対する感受性

第2章第1節において、スズメノカタビラは種子だけでなく、花序節を含む切断片によって繁殖することを述べた。これまで、スズメノカタビラは種子のみ繁殖する一年生植物と考えられてきたため、その環境適応性についても種子から発生した実生植物に関する知見はあるものの栄養繁殖体に関する知見は皆無であった。そこで、多くの環境要因の中から、乾燥、高温および凍結を挙げて、それらストレスに対する花序節由来個体と実生個体の感受性を比較することとした。

材料および方法

2011年9月21日、グリーン由来のスズメノカタビラ種子を第1節に示した方法と同様の方法で栽培し、花序節の第3節を含む植物体断片を得た。No.2の濾紙を敷いたプラスチックシャーレの培養床に1シャーレにつき20個の植物体断片あるいは20mgのスズメノカタビラ種子を置床し、蒸留水5mlを加え、20℃、1.7klx、24時間連続光の恒温器内で7日間培養した。次いで、草丈約1cm、葉令約1.2葉期まで生育した花序節および実生個体を選び出し、ストレス処理用のサンプルとした。1シャーレを1処理区とし、20個体を1つのシャーレに置床し、表10に示した条件で乾燥、高温および凍結ストレス処理を施した。その後、再び各植物体を20℃、1.7klx、24時間連続光の恒温器内で7日間培養し、生存率を調べるとともに、処理区内の平均的な10個体の草丈を測定した。実験は3反復で行なった。

結果および考察

第 2 章第 1 節で述べた実験から、グリーン由来個体の第Ⅲ節の花序節を含む植物体断片から 95%の高い割合で植物体が発生することが確認されたので、第Ⅲ節を用いて、切断節由来の個体と種子由来の実生個体の乾燥、高温、凍結に対する感受性を生存率と草丈を指標に比較した。

(1) 乾燥ストレス

花序節由来個体および種子由来の実生個体を 0、1、3、6、9、12、18、24、36、48、72 時間、乾燥処理した場合の生存率と草丈は図 9 に示した通りである。実生個体の生存率は 9 時間処理で低下し始め、18 時間処理で枯死した。一方、花序節由来個体の生存率は 12 時間処理から低下し始めたが、72 時間処理でも枯死に至らず、11.5%の個体が生存していた。生存率と処理時間の関係を二次式で回帰し、花序節由来個体および実生個体に対して、それぞれ $y=0.007x^2-2.037x+110.1$ ($r^2=0.905$) および $y=-0.518x^2+4.062x+96.59$ ($r^2=0.993$) の回帰式を得た。この回帰式を用いて、生存率が 50%まで低下するのに要する時間 (I_{50} : 時間) を算出したところ、花序節由来個体および実生個体の I_{50} 値はそれぞれ 33.4 および 14.2 であり、花序節由来個体は実生個体よりも耐乾性に優れていることが明らかになった。また、生存率の場合と同様に、草丈を指標とした場合にも、花序節由来個体は実生個体よりも、乾燥に耐性であることが判明した。

(2) 高温ストレス

花序節由来個体および実生個体を 0、1、3、6、9、12 時間、高温 (40℃) 処理した場合の生存率と草丈を図 10 に示した。花序節由来個体および実生個体の

生存率は3時間処理で低下し始め、前者は12時間処理、後者は6時間処理で枯死した。乾燥ストレスの場合と同様に、生存率と処理時間の関係を二次式で回帰し、花序節由来個体および実生個体に対して、それぞれ $y = -0.368x^2 - 3.888x + 95.91$ ($r^2 = 0.961$) および $y = -4.936x^2 + 13.69x + 96.27$ ($r^2 = 0.989$) の回帰式を得た。この回帰式に基づいて、それぞれの個体の I_{50} 値(時間)を算出したところ、花序節由来個体および実生個体で7.1および4.7という結果が得られた。この結果は、花序節由来個体が実生個体に較べて、高温に耐性であることを示すものであり、草丈を指標にした場合にも、花序節由来個体は実生個体よりも、高温耐性に優れていることが明らかになった。

(3) 凍結ストレス

花序節由来個体および実生個体を0、15、30、60分間、凍結(-20°C)処理した場合の生存率と草丈は図11に示した通りである。花序節由来個体および実生個体の生存率はそれぞれ30分間処理および15分処理で低下し始め、両者とも60分処理で枯死した。凍結時間と生存率から求めた花序節由来個体および実生個体に対する回帰式はそれぞれ、 $y = -0.022x^2 - 0.579x + 105.4$ ($r^2 = 0.873$) および $y = -0.050x^2 + 1.5414x + 95.81$ ($r^2 = 0.977$) であり、凍結ストレスに対する I_{50} 値(分)は実生個体で49、花序節由来個体で38.7であった。この結果は、乾燥および高温の場合と異なり、わずかの違いであるものの実生個体が花序節由来個体よりも凍結に対してやや耐性であることを示している。草丈を指標とした場合も、凍結ストレスに対する I_{50} 値(分)は実生個体および花序節由来個体でそれぞれ51.9および43.1であり、生存率と同様の結果が得られた。また、花序節由来個体では15分間処理で、実生個体では15、30および45分間処理で、処理区の草丈が無処理区の草丈よりも上回った。乾燥と高温処理の場合と

異なり、短時間の凍結処理がなぜ、スズメノカタビラの茎葉の伸長を促進するのか、その詳細な機構は不明であるが、スズメノカタビラの耐寒性を解明するための手掛かりになると考えられる。

以上のように、乾燥、高温および凍結に対する花序節由来個体および実生個体の感受性を比較した結果、花序節由来個体は実生個体に較べて、乾燥と高温に耐性であることが判明した。この結果は、刈取に伴って生じる花序節を含む植物体断片がスズメノカタビラの有効な栄養繁殖源になるばかりでなく、その断片から発生する個体が乾燥と高温に耐性を示し、スズメノカタビラの越夏と生活環に大きく関与していることを示すものである。

実際の芝地では、花序節を含む切断片からの個体発生はスズメノカタビラの繁殖の一部を担うものであるが、刈り込みの激しい芝地ほど顕著であり、特に、種子の休眠期間に相当する夏期の個体供給源として重要な繁殖方法と考えられる。

表10. ストレス処理の内容

ストレスの種類	培養温度 (°C)	湿度 (%)	播種床の乾湿	照度 (lx)	処理時間
乾燥	20	20	乾燥	150	1, 3, 6, 9, 12, 18, 24, 36, 48, 72時間
高温	40	飽和	湿潤	150	1, 3, 6, 9, 12時間
凍結	-20	-	湿潤	-	15, 30, 45, 60分

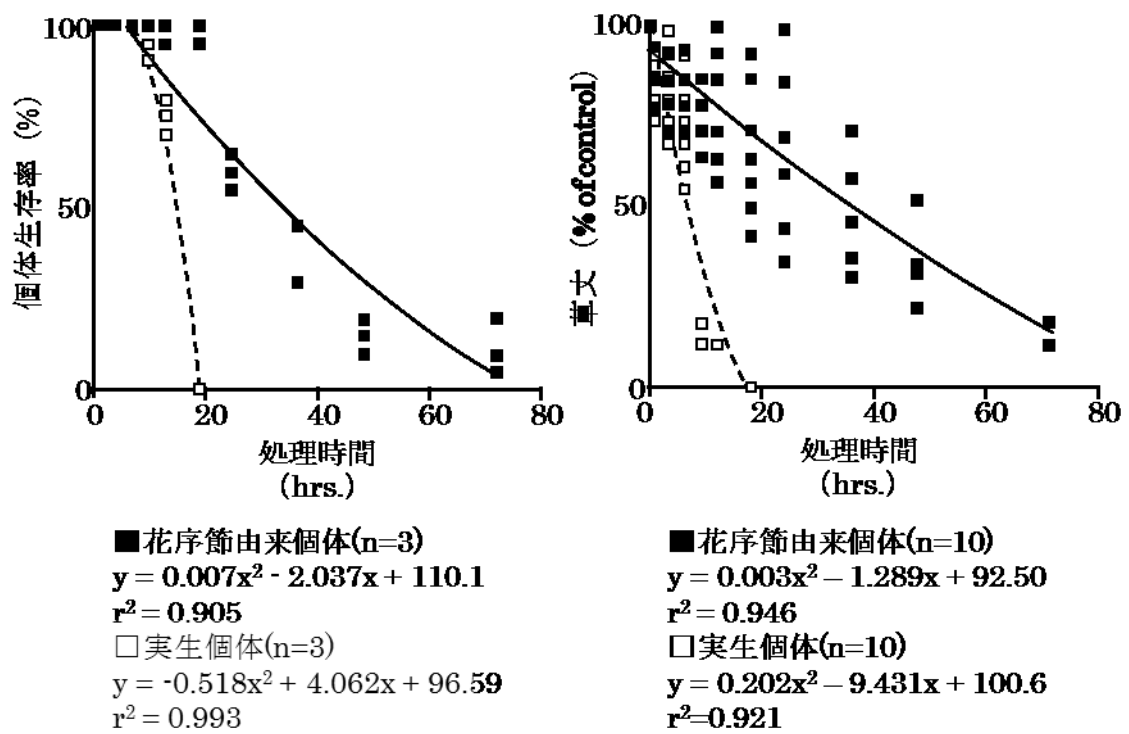


図9. 乾燥ストレスに対する花序節由来個体および実生個体の反応

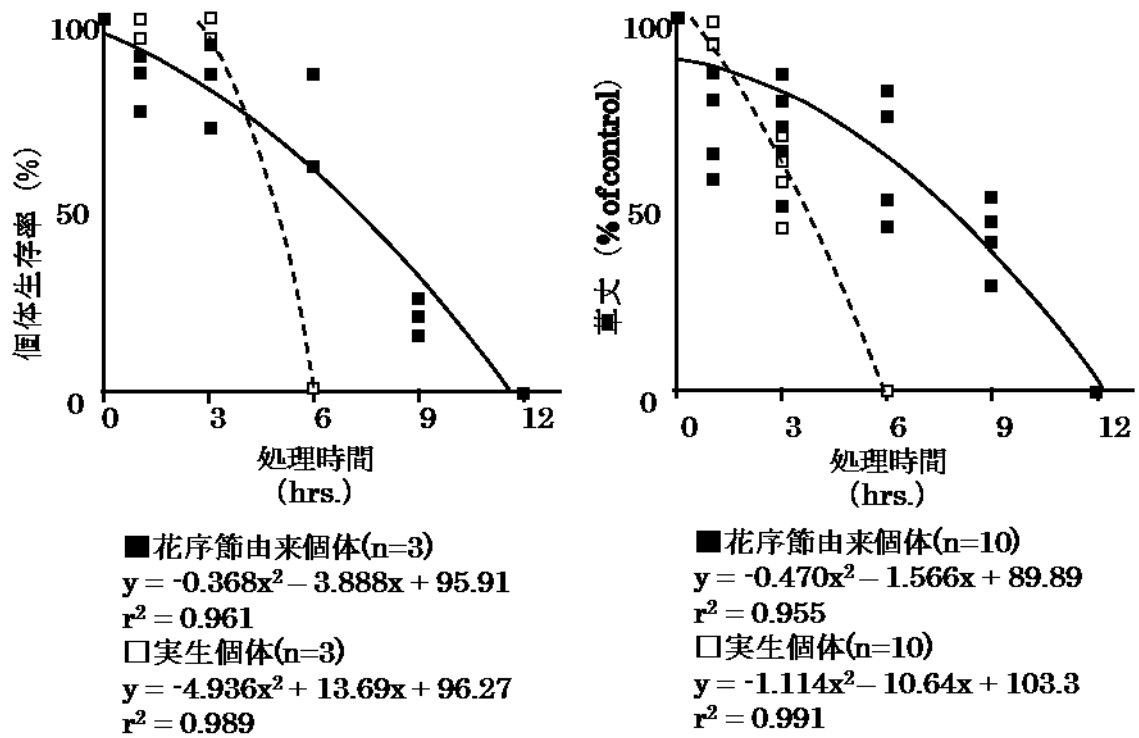


図10. 高温ストレスに対する花序節由来個体および実生個体の反応

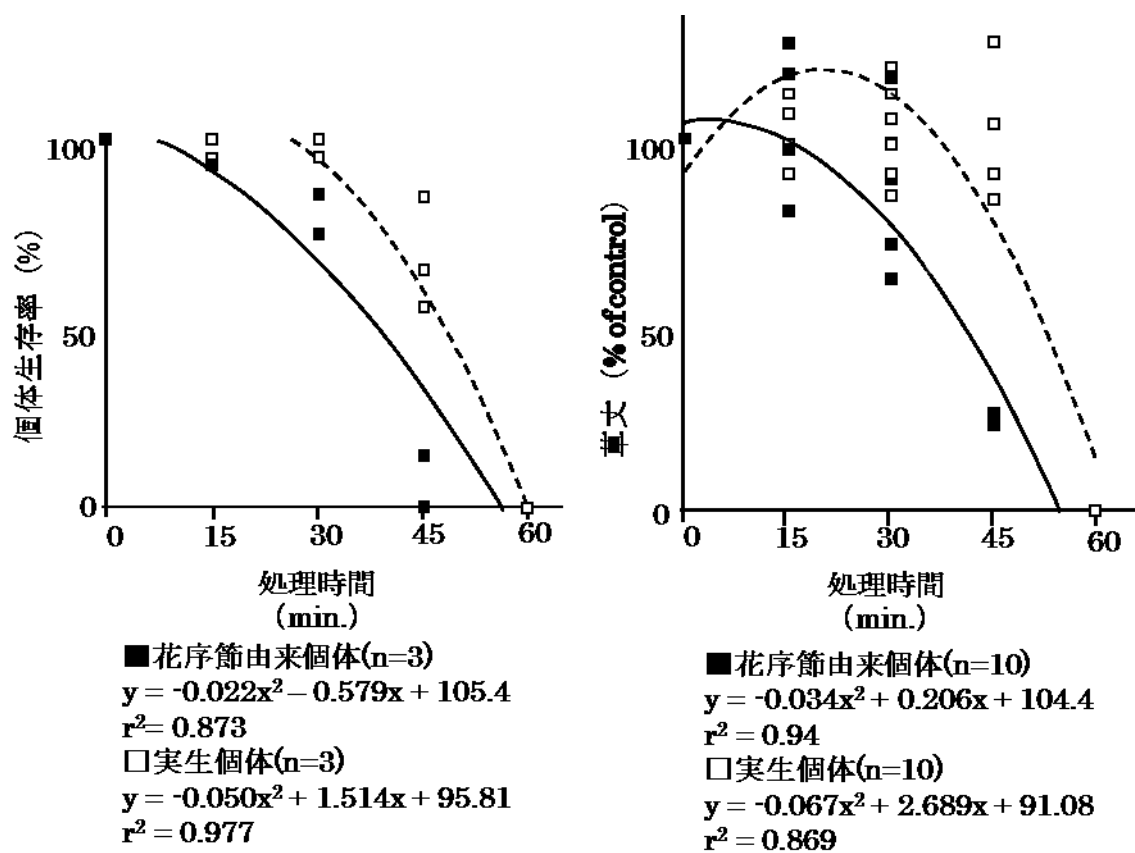


図11. 凍結ストレスに対する花序節由来個体および実生個体の反応

第3節 スズメノカタビラの花序節切断片からの 個体発生に及ぼす植物ホルモンの影響

第2章第1節で述べたように、第Ⅲ節を含む切断片から88.0-95.0%の高い確率で個体が発生する一方で、第Ⅰ節および第Ⅱ節を含む切断片からの個体発生はそれぞれ1.0-2.0%および27.0-30.0%と低かったことから、頂芽優勢がスズメノカタビラの切断片からの個体発生に深く関係している可能性が示唆された。花序節の第Ⅰ節および第Ⅱ節にも、構造的には第Ⅲ節と同じ分げつ芽が着生していることから、頂芽優勢が打破されることにより個体発生率が上昇すると考えられる。一方、塊茎や塊根のような地下栄養繁殖器官では、外生的に与えるオーキシンとサイトカイニン濃度が不定芽と不定根の形成に関与することが知られていることから（伊藤 2004）、切断片からの個体発生に及ぼすオーキシンおよびサイトカイニンの影響を調べることにした。

材料および方法

オーキシンおよびサイトカイニン活性を示す薬剤として、2,4-D (2,4-Dichlorophenoxyacetic acid) および BA (6-Benzylaminopurine) を供した (図 12)。2013年9月9日、グリーン由来スズメノカタビラ種子を第2章第1節に示した方法と同様の方法で栽培し、花序節第Ⅰ節、第Ⅱ節および第Ⅲ節を一つずつ含む植物体断片を得た。No.2の濾紙を敷いた直径90mm、深さ15mmのプラスチックシャーレの培養床に1シャーレにつき20個の植物体断片を置床し、所定濃度に調整した2,4-D水溶液およびBA水溶液を5ml加えた。その後、20℃、1.7klx、24時間連続光の恒温器内で14日間培養し、個体発生率、葉身長、葉齢および発根数を調査した。

結果および考察

以下に、個体発生率、葉身長、葉齢および発根数別に分けて、切断片からの個体発生に対する 2,4-D および BA の作用を説明する。

個体発生率

第 I 節を含む切断片からの個体発生率は表 11 に示す通りである。2,4-D 0.01ppm 単用区で 5%の個体が発生しただけで、その他の処理区では個体発生は全く確認されなかった。しかし、第 II 節を含む切断片では 2,4-D 0.01ppm ・ BA 0.01ppm 混合処理区で 35%の個体が発生し、無処理区 (15%) よりも明らかに高い値を示したことから、切断片の個体発生はオーキシシンとサイトカイニンによって促進されることが示唆された。一方、第 III 節を含む切断片では、無処理区の個体発生率が 100%であったことから、2,4-D と BA の個体発生に対する促進効果を調べることは出来なかったが、逆に 2,4-D 10ppm および BA 1ppm 以上で個体発生が抑制されることから、オーキシシンあるいはサイトカイニンは切断片からの個体発生を誘導するだけでなく、濃度によっては阻害的に作用することが明らかになった。

葉身長

切断片から発生した個体の葉身長は表 12 に示す通りである。第 I 節を含む切断片から発生した個体では、2,4-D 0.01ppm 単用区の葉身長は 1.1cm であった。第 II 節を含む切断片から発生した個体では、2,4-D 単独処理区の葉身長は 0.01 ppm および 0.1ppm 処理区でそれぞれ 1.2 および 1.4cm で、無処理区 (1.1cm) より長かった。また、第 III 節を含む切断片から発生した個体では、2,4-D 0.01、

0.1、1ppm、BA 0.01、0.1ppm 単独処理区および 2,4-D 0.1ppm・BA 10ppm 混合処理区の葉身長は 1.2、1.4、1.3、1.1、1.4 および 1.2cm で、無処理区 (1.0cm) より長かった。第Ⅱ節と第Ⅲ節の結果を合わせると、2,4-D 0.01 および 0.1ppm 単独処理が切断片から発生した個体の葉身の伸長に対して促進的に作用することが明らかになった。

葉齡

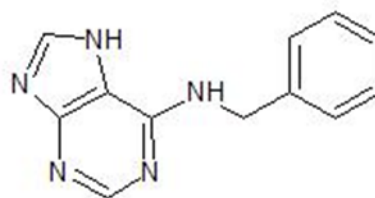
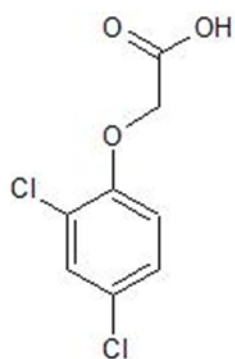
切断片から発生した個体の葉齡は表 13 に示す通りである。第Ⅰ節を含む切断片から発生した個体では、2,4-D 0.01ppm 単用区の葉齡は 1.8 であった。第Ⅱ節を含む切断片から発生した個体では 2,4-D 0.1ppm および BA 0.01、0.1ppm 単独処理区の葉齡は 2.8、2.5 および 2.8 と、無処理区 (2.2) より大きな値を示した。また、第Ⅲ節を含む切断片から発生した個体では、BA 0.1、1ppm 単独処理区および 2,4-D 1ppm・BA 1ppm 混合処理区の葉齡は 5.0、5.0 および 4.0 と、無処理区の葉齡 (3.0) より大きな値を示した。第Ⅱ節と第Ⅲ節の結果を合わせると、BA 0.1ppm 単独処理が切断片から発生した個体の葉齡の展開に対して促進的に作用することが明らかになった。

発根数

切断片から発生した個体の発根数は表 14 に示す通りである。第Ⅰ節を含む切断片から発生した個体では、2,4-D 0.01ppm 単用区の発根数は 2.0 であった。第Ⅱ節を含む切断片から発生した個体では、2,4-D 0.01、0.1、1、10ppm および BA 0.1ppm 単独処理区の発根数はそれぞれ 2.0、2.0、2.4 および 2.0 および 1.7 で無処理区 (1.0) より多かった。一方、第Ⅲ節を含む切断片から発生した個体では、2,4-D 10ppm 単独処理区、2,4-D 1ppm・BA 0.01ppm および 2,4-D

10ppm・BA 0.01、0.1ppm 混合処理区の発根数は 2.8、2.4、2.8 および 2.8 で無処理区 (1.4) より多かった。

以上の結果から、2,4-D と BA は第 I 節を含む切断片から発生した個体に対して殆ど作用を示さなかったが、第 II 節に由来する発生個体では、2,4-D 0.01ppm・BA 0.01ppm 混合処理が個体発生率を、第 II 節および第 III 節に由来する発生個体では、2,4-D 0.01-0.1ppm 単独処理が葉身長の伸長を、BA 0.1ppm 単独処理が葉齢の進展を、2,4-D 0.01-0.1ppm 単独あるいは BA 0.01-0.1ppm との混合処理が発根数を増加させることが示唆された。植物体断片に含まれる内生ホルモン量を調べていないため、一概に比較することは出来ないが、本実験でも高オーキシシン、低サイトカイニン条件下で不定根の形成が促進される傾向が確認された。本実験はスズメノカタビラの切断片からの個体発生に対する植物ホルモンの影響を明らかにするための基礎として 2,4-D および BA を切片に外生的に処理した場合の作用を調べたものであり、より詳細な作用を調べるためには更なる実験が必要と考えられる。



2,4-D (Dichlorophenoxyacetic acid) BA (6-Benzylaminopurine)

図12. 供試薬剤の化学構造

表11. 切断片からの個体発生に及ぼす2,4-DとBAの影響 (%)

供試部位	供試薬剤 (ppm)	2,4-D					
		0	0.01	0.1	1	10	
第I節	BA	0	0	5	0	0	0
		0.01	0	0	0	0	0
		0.1	0	0	0	0	0
		1	0	0	0	0	0
		10	0	0	0	0	0
第II節	BA	0	15	10	5	25	20
		0.01	5	35	25	5	0
		0.1	20	20	15	10	0
		1	10	25	0	0	0
		10	0	0	0	0	0
第III節	BA	0	100	95	95	95	85
		0.01	90	100	95	100	80
		0.1	90	85	85	75	60
		1	80	40	90	35	20
		10	0	0	5	0	0

表12. 切断片から発生した個体の生長（葉身長）に及ぼす2,4-DとBAの影響（cm）

供試部位	供試薬剤 (ppm)	2,4-D					
		0	0.01	0.1	1	10	
第I節	BA	0	-	1.1	-	-	-
		0.01	-	-	-	-	-
		0.1	-	-	-	-	-
		1	-	-	-	-	-
		10	-	-	-	-	-
第II節	BA	0	1.1	1.2	1.4	0.8	0.3
		0.01	1.1	0.5	0.5	0.5	-
		0.1	0.9	0.4	0.3	0.2	-
		1	0.9	0.3	-	-	-
		10	-	-	-	-	-
第III節	BA	0	1.0	1.2	1.4	1.3	0.3
		0.01	1.1	0.8	0.8	0.9	0.6
		0.1	1.4	0.8	0.5	0.6	0.3
		1	0.9	0.4	0.8	0.8	0.6
		10	-	-	1.2	-	-

∴ 個体発生なし

表13. 切断片から発生した個体の生長（葉齢）に及ぼす2,4-DとBAの影響

供試部位	供試薬剤 (ppm)	2,4-D					
		0	0.01	0.1	1	10	
第Ⅰ節	BA	0	-	1.8	-	-	-
		0.01	-	-	-	-	-
		0.1	-	-	-	-	-
		1	-	-	-	-	-
		10	-	-	-	-	-
第Ⅱ節	BA	0	2.2	2.0	2.8	1.3	1.5
		0.01	2.5	2.0	1.1	0.8	-
		0.1	2.8	1.8	0.5	0.3	-
		1	1.5	0.8	-	-	-
		10	-	-	-	-	-
第Ⅲ節	BA	0	3.0	3.0	2.2	3.0	2.0
		0.01	3.0	2.5	2.0	2.3	2.5
		0.1	5.0	3.0	1.1	2.0	1.0
		1	5.0	2.0	1.8	4.0	2.0
		10	-	-	1.5	-	-

∴ 個体発生なし

表14. 切断片から発生した個体の生長（発根数）に及ぼす2,4-DとBAの影響

供試部位	供試薬剤 (ppm)	2,4-D					
		0	0.01	0.1	1	10	
第I節	BA	0	-	2.0	-	-	-
		0.01	-	-	-	-	-
		0.1	-	-	-	-	-
		1	-	-	-	-	-
		10	-	-	-	-	-
第II節	BA	0	1.0	2.0	2.0	2.4	2.0
		0.01	0	1.0	1.0	1.0	-
		0.1	1.7	1.0	0	1.0	-
		1	-	-	-	-	-
		10	-	-	-	-	-
第III節	BA	0	1.4	1.0	1.0	1.2	2.4
		0.01	1.4	1.2	1.0	2.8	2.8
		0.1	1.0	1.0	0	1.0	2.8
		1	0	0	1.0	0	1.0
		10	-	-	-	-	-

-: 個体発生なし

第 4 節 数種イネ科植物の花序節由来個体の発生

第 2 章第 1 節において、グリーンおよび果樹園由来のスズメノカタビラが花序節を含む切断片から新たな個体を発生させることを述べた。花序節を含む切断片からの個体発生能力がスズメノカタビラに特有の能力であるのかを明らかにするために、数種イネ科植物の切断片からの個体発生率を調べた。

材料および方法

2013 年 9 月 9 日に培養土を充填した 1/5000 a ワグネルポットにアオカモジグサ (*Elimus racemifer* (Steud.) Tzvelev)、ネズミムギ、ハルガヤ (*Anthoxanthum odoratum* L.)、スズメノテッポウおよびハイコヌカグサ種子を播種し、薄く覆土した後、無加温のガラス室内で適宜に灌水しながら育成した。供試した種子は前年度までに宇都宮大学構内で採取したものである。各植物が開花期まで成長した段階で、各個体から花序を含む茎を採集し、第 I 節、第 II 節および第 III 節をそれぞれ一つずつ含む長さ約 1cm の切断片を得た。これらの節を含む切断片を、No.2 の濾紙を敷いた直径 90mm、深さ 15mm のプラスチックシャーレに 20 個ずつ置床し、蒸留水 5ml を加えた。その後、切断片を 20°C、1.7klx の 24 時間連続光の恒温器内で 7 日間培養し、個体発生率（発生個体数／供試断片数）を求めた。試験は 5 反復で行った。得られた結果については、Tukey-Kramer の HSD 法で多重解析を行い、供試植物の花序節由来個体の発生率の有意差を調べた。

結果および考察

草種別の個体発生率を表 15 に示した。試験に供したアオカモジグサ、ネズミ

ムギ、ハルガヤ、スズメノテッポウは叢生型、ハイコヌカグサは匍匐型の生育型を示す植物である。また、ネズミムギおよびハイコヌカグサは、それぞれ芝草として利用されるイタリアンライグラスおよびベントグラスの野生種である。

アオカモジグサおよびハルガヤでは、切断片からの個体発生はいずれの節においても確認されなかった。ハルガヤでは、出穂・開花は花序節間（稈）の伸長前に始まり、その後、稈が急速に伸長し、開花中期以降に花序を高い位置に押し上げることが知られている（澤田・澤田 2000）。稈を伸長させてから出穂・開花するよりも、未熟な花序が傷害を受けにくくなるだけでなく、稈の伸長した後に完熟種子を高い位置から散布できることから、刈高が比較的に高く、刈り取り頻度の低い場所に適応した性質と捉えることができる。なぜ、ハルガヤにおいて、切断片から個体が発生しないのかその理由は不明であるが、出穂・開花後の稈の急速な伸長が関係していると考えられる。すなわち、急速に稈を伸長させるためには、同化エネルギーを稈の成長に集中させる必要があることから、稈以外の成長、例えば、出穂・開花以降の分げつは頂芽優勢によって強く抑制されたのではないかと考えられる。

ハイコヌカグサの第Ⅰ節では個体は発生しなかったが、第Ⅱ節では 4.0%、第Ⅲ節では 10.0%の低い割合で個体が発生した。匍匐性が非常に高く、芝草としての利用価値が高いハイコヌカグサでは、分げつ芽の生育よりも匍匐茎の伸長にエネルギーを投資している可能性が考えられる。

ネズミムギでは、第Ⅰ節で 15.0%、第Ⅱ節で 10.0%、第Ⅲ節で 70.0%の割合で個体が発生した。通常、開花期のネズミムギでは、第Ⅰ節および第Ⅱ節に着生する分げつは休眠状態にあり、その成長は停止したままであるが、第Ⅲ節以下の分げつは高い割合で伸長することが明らかにされている（佐藤・後藤 1980）。本実験に供したネズミムギの第Ⅰ節および第Ⅱ節でそれぞれ 15%.0 および

10.0%の割合で発生した個体は、上部器官の切除により頂芽優勢が打破された後に、分化・伸長したものと考えられる。

また、スズメノテッポウでは、第Ⅰ節で0%、第Ⅱ節で87.5%、第Ⅲ節で75.0%の割合で個体が発生した。このことからスズメノテッポウの頂芽優勢は他のイネ科草本と比較して弱く、第Ⅱ節以下に着生する分けつ芽は頂芽優勢の影響を受けていない可能性が示唆された。

以上のように、アオカモジグサやハルガヤのように全く個体を発生させない植物から、むしろスズメノカタビラよりも高い割合で個体を発生させるネズミムギやスズメノテッポウまで、切断片からの個体発生率は草種によって異なり、スズメノカタビラに特有の性質ではないことが明らかになった。

アオカモジグサ、ネズミムギ、ハルガヤ、スズメノテッポウはゴルフ場のラフで見かけることができるが、これらの植物はグリーンで生育することはできない。グリーンへの適応性は切断片からの個体発生率だけでなく、低温、高温、乾燥などに対する発生個体の感受性も大きく関与していると考えられる。

表15. 数種イネ科雑草における節を含む切断片からの個体発生率 (%)

草種 (学名)	第I節		第II節		第III節	
アオカモジグサ (<i>Elimus racemifer</i> (Steud.) Tzvelev)	0	d ¹⁾	0	d	0	d
ネズミムギ (<i>Lolium multiflorum</i> Lam.)	15.0 ± 5.0 c		10.0 ± 7.1 cd		70.0 ± 15.4 b	
ハルガヤ (<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.)	0	d	0	d	0	d
スズメノテッポウ (<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.)	0	d	87.5 ± 5.0 a		75.0 ± 5.8 ab	
ハイコヌカグサ (<i>Agrostis stolonifera</i> L.)	0	d	4.0 ± 5.3 cd		10.0 ± 12.3 cd	

1) Tukey-KramerのHSD検定による。

同一アルファベット文字間には5%水準で有意差が無いことを示す。

第3章 スズメノカタビラの花序節由来の分げつの発達

植物の構造は双子葉植物と単子葉植物で大きく異なり、双子葉植物の成長点は植物体の頂端に位置するのに対し、単子葉植物の成長点は地際に位置しており、しかも茎葉に包まれた状態になっている。この形態的な違いが、単子葉植物が双子葉植物に比較して、刈取り、草食動物による摂食、踏圧などの茎葉部に対する物理的な傷害ストレスに対して、より大きな耐性を示す要因の一つと考えられている。

イネ科植物では側枝が分げつと呼ばれており、側枝を発達させる性質、すなわち分げつ性の強さは植物種によって異なり、コウライシバやチガヤなどの多年生草本は無限に分げつを形成するが、ソルガムは分げつを形成せず、多くの場合、主稈のみで生活環を終えることが知られている。

第2章で述べたように、スズメノカタビラが花序節を含む切断片から個体を発生させる能力を有することが明らかとなったが、分げつの一形態である節からの個体発生の詳細が不明であったので、節に着生する分げつ芽の発達過程を調べることにした。

第1節スズメノカタビラの花序節由来の分けつの発達

花序節を含む切断片から発生した新たな個体は節（ファイトマー）に着生する分けつ芽が切断という刺激を受けて伸長したものと考えられる。そこで、スズメノカタビラの分けつ芽の発達過程を明らかにする目的で、生育段階の異なる花序節から採取した分けつ芽のパラフィン切片を作成し、その内部構造を光学顕微鏡で観察することとした。

材料および方法

2014年9月21日に、培養土を充填した1/5000 a ワグネルポットにグリーン由来のスズメノカタビラ種子を播種し、薄く覆土した後、ガラス室内で適宜に灌水しながら育成した。花序の頂端付近に着生する小穂の穂ばらみ期（出穂前の段階で、止葉葉鞘を指で触れて膨らみが分かる程度：開花の6日前）、出穂期（数個の小花が止葉葉鞘から出現している状態：開花の3日前）、開花始期（花序全体の約20-30%が出穂し、頂生小穂が開花している状態：開花0日）、開花中期（花序全体の約70%が出穂し、小穂の約20%が開花している状態：開花3日後）、開花後期（全ての花序が出穂し、小穂の約50%が開花している状態：開花6日後）に、第Ⅲ節を採取した。その後、組織をFAA溶液（酢酸：ホルマリン：50%エタノール=5:5:90）に3日間浸漬して固定した後、常法に従ってパラフィン切片を作成し、顕微観察に供した。

結果および考察

穂ばらみ期、出穂期、開花初期、開花中期、開花後期の花序の第Ⅲ節に着生する分けつ芽の縦断面の写真を図13に示した。なお、本実験中で用いた各原基

の名称および同定は星川（1975）に従った。

頂生花序が穂ばらみ期の段階で、分けつ芽が第Ⅲ節に既に分化していることが明らかになった。図 13-a の分けつ芽の先端からプロフィル節までの長さは 170 μm であった。プロフィルは中胚軸（メソコチル）と同様にイネ科植物に特異的な器官であり、葉緑体をほとんど有さず、半透明の柔らかな厚みのある構造を有する特殊な葉である。2本の葉脈が著しく発達しており、その葉脈間の溝の背側で母稈を抱き、腹側で分けつ芽を包むことが知られている。プロフィルは分けつ芽の分化過程で最初に形成される器官で、図 13-a では YP 上部の三角形の部分に相当し、その下にある突起が幼穂原基である。また、穂ばらみ期の生育段階では、頂生花序の第Ⅱ節間は伸長しておらず、第Ⅱ節（N2）と第Ⅲ節（N3）は 1mm 以内に着生していた。

出穂期の花序に着生する第Ⅲ節の分けつ芽では、プロフィルに次いで、下位葉から順に葉原基の分化が進行し、最上位の葉（止葉）と同時に幼穂原基（花序の先端からプロフィル節までの長さ：570 μm ）の分化が終了していた（図 13-b）。分けつ芽に着生する葉数は一定ではなく、高位の分けつ芽ほど、減少することが知られている。止葉節原基の形成以降、幼穂原基の縦方向の伸長は一旦停止し、円錐花序を構成する一次枝梗の分化期に移行するが、葉は縦方向の伸長を続け、下位葉から順に葉身および葉鞘の分化が開始されることが知られている。

開花初期の第Ⅲ節の分けつ芽では、下位の一次枝梗から上位に向かって分化が進行し、図 13-c のように花序の生長点が生育を停止し（580 μm ）、花序を構成する一次枝梗の数が決定された。止葉の上位に形成される枝梗の構成単位（ファイトマー）は茎葉や稈と基本的に同じであり、花序を構成する場合には、葉が消失し、分けつに相当する器官が枝梗を構成することが知られている。スズメノカタビラの円錐花序の下位節では、長短一本ずつの一次枝梗が同一の穂軸

節に着生しているように見えるが、ファイトマーの構造上、一つの節に着生する分げつ（枝梗）の数は基本的に一つに限られることから、長い一次枝梗と短い一次枝梗の節間が短縮したものと考えられる。

頂生花序の開花中期には、第Ⅲ節に着生する分げつ芽（590 μ m）は二次枝梗分化期に移行しており、枝梗と穂軸の境界が徐々に明瞭になった（図 13-d）。花序の縦方向の伸長はほぼ停止したままであるが、プロフィール節から第 3 節までの長さが 1mm を越えており、分げつ芽を外部に抽出する準備段階にあると考えられる。

開花後期の頂生花序に着生する第Ⅲ節では、分げつの二次枝梗の分化が終了し、頂生する小穂および小花の分化が開始されており、花序の先端が丸く膨らんでいた（図 13-e）。花序の先端からプロフィール節までの長さは約 1mm まで伸長し、頂生花序開花中期の分げつ芽と比較して、縦方向へ伸長したことが確認された。イネ科植物の分げつ芽に着生する葉や枝梗の各器官では下位の原基から上位に向かって順に分化が進むが、穎花分化期以降では分化の進行方向が逆転し、上位の器官から下位に向かって順に分化が進むことが明らかにされている。

プロフィール節から第Ⅲ節までの長さが 3mm まで伸長し、分げつ芽を押し上げる样子が確認された。また、花序部分だけでなく分げつ由来の葉身や葉鞘の分化が進行し、厚みが増すことで横方向にも膨らむことから、サンプルを採取する時点で、外側から手で触れて分げつ芽の存在を確認することができた。

穂ばらみ期から開花後期までの生育に要する期間は 12 日間であったことから、スズメノカタビラの分げつは、好適な生育条件下において、概ね 12 日間でプロフィールの分化から二次枝梗形成までを完了することが明らかになった。

本実験では頂生花序の開花後期の分げつ芽までを供試対象としたが、通常、

イネでは穎花の分化に次いで、穎花内の雄蕊、雌蕊の順に分化が進行することが明らかにされており、スズメノカタビラでも同様であると考えられる。また、スズメノカタビラの小穂は複数の小花から構成されることが知られているが、本実験では小穂の形成される過程を明らかにすることが出来なかった。小穂内に頂生する小花は雄蕊を有さない雌性小花であることが明らかにされていることから、小穂内の各小花の形態形成を調べることで両性小花と発達過程を比較・検証することが可能であると考えられる。

以上の結果から予測されるスズメノカタビラの花序と第Ⅲ節に着生する分けつ芽の分化の関係を表 16 に示した。頂生花序が穂ばらみ期の段階で既に第Ⅲ節では新しい分けつ芽の形成が開始されており、頂生小花の開花後期には、分けつ芽の花序に頂生する小穂が分化していることが確認された。第 2 章で述べた実験に供したスズメノカタビラ第Ⅲ節の切断片には、1 次枝梗分化期の分けつ芽が着生しており、プロフィル節間の伸長期に相当していたことが、7 日間と短い培養期間にも関わらず、切断片から新しい茎葉（分けつ第 3 葉等）が速やかに抽出した要因の一つと考えられる。

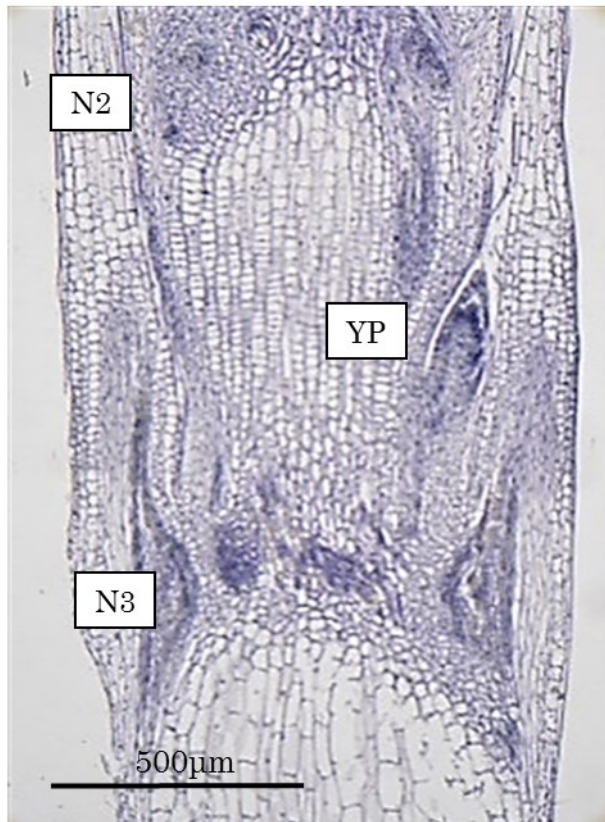


図13-a. 穂ばらみ期のスズメノカタビラの
第Ⅲ花序節に着生する分けつ芽の縦断面
N2：第Ⅱ節 N3：第Ⅲ節 YP：幼穂

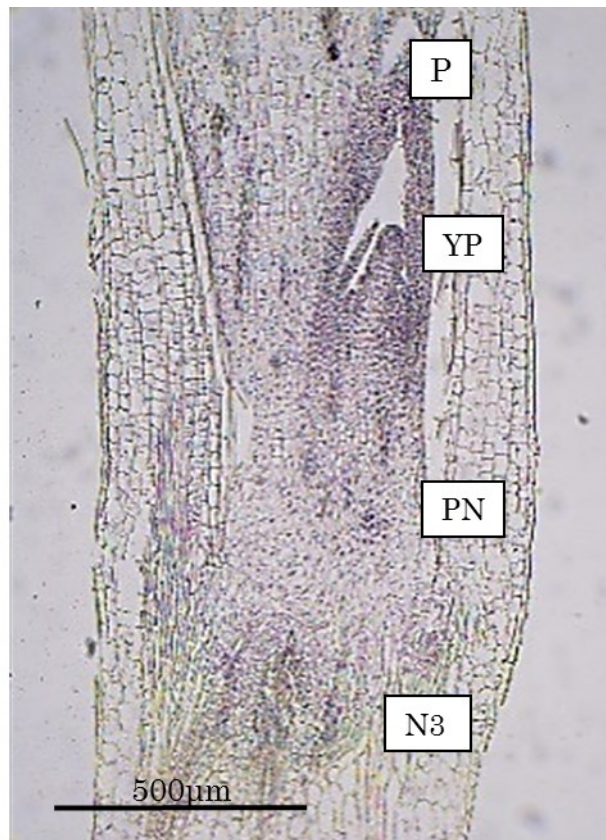


図13-b. 出穂期のスズメノカタビラの第Ⅲ花序節に着生する分けつ芽の縦断面
 N3：第Ⅲ節 P:プロフィル PN：プロフィル節 YP：幼穂

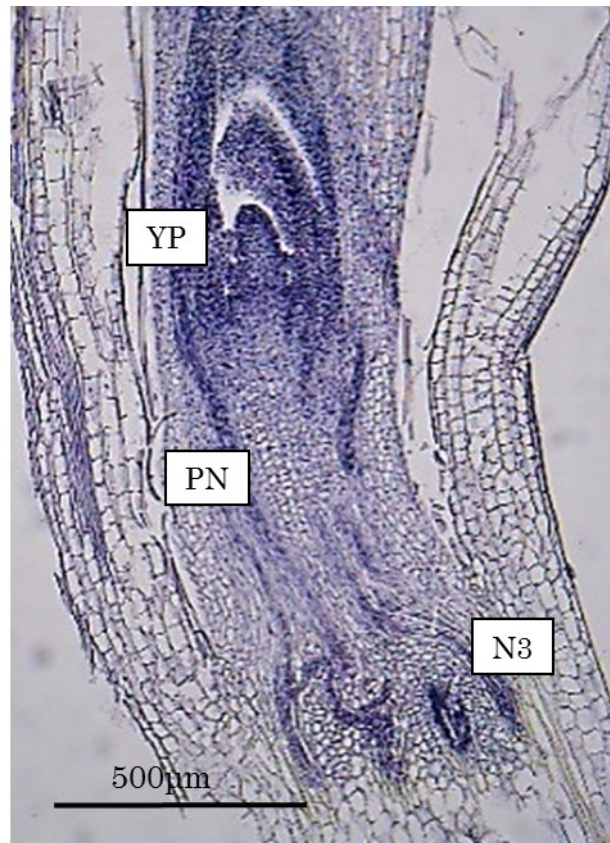


図13-c. 開花始期のスズメノカタビラの第Ⅲ花序節に着生する分げつ芽の縦断面
N3：第Ⅲ節 PN：プロフィル節 YP：幼穂

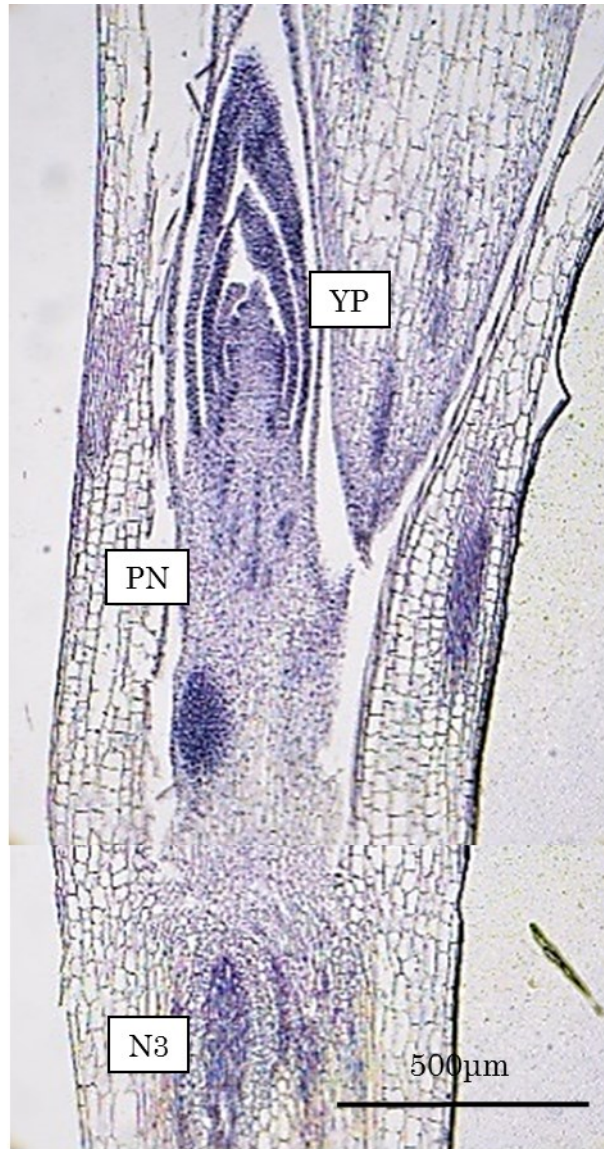


図13-d. 開花中期のスズメノカタビラの第Ⅲ花序節に着生する分けつ芽の縦断面
N3：第Ⅲ節 PN：プロフィル節 YP：幼穂

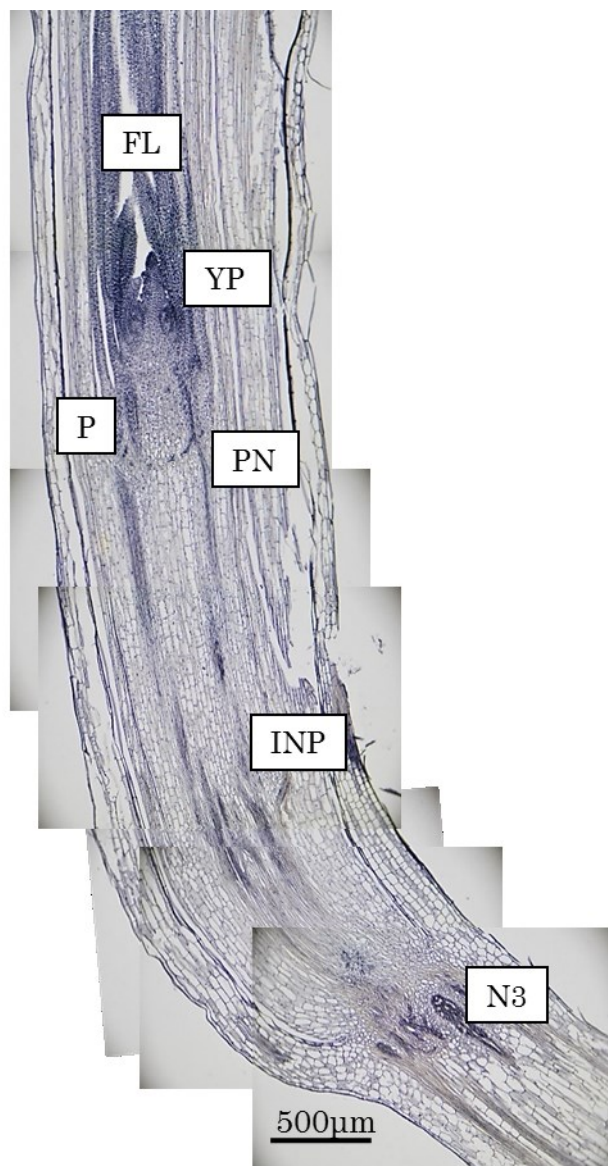


図13-e. 開花後期のスズメノカタビラの第Ⅲ花序節に着生する分けつ芽の縦断面
 N3：第Ⅲ節 FL：止め葉 P:プロフィル
 PN：プロフィル節 INP：プロフィル節間
 YP：幼穂

表16. スズメノカタビラの花序と第Ⅲ節に着生する分けつ芽の分化の関係

頂生花序 の生育時期	頂生花序の 開花までの日数	第Ⅲ節に着生する分けつ芽	
		葉身・葉鞘	幼穂
止め葉抽出	-----	プロフィール分化	
穂ばらみ期	----- -6 -----	{ 第Ⅰ葉分化 第Ⅱ葉分化 第Ⅲ葉分化	
出穂期	----- -3 -----		幼穂原基分化
開花始期	----- 0 -----		1次枝梗分化
開花中期	----- 3 -----		2次枝梗分化
開花後期	----- 6 -----		穎花分化

総合考察

地表面がイネ科草本で被覆されている芝生は修景、土壌保持、クッション性に優れていることから、近年、各種のスポーツグラウンド、学校校庭、河川堤防や道路法面などの緑化資材として広く用いられるようになってきた。芝生は豊かで安全な生活環境を創造する上で今や必須の社会基盤になっており、その社会的なニーズは今後、増々、上昇すると予測されるが、芝生を社会に普及させる上で解決しなければならない多くの課題が今なお残されているのが現状である。

単一のイネ科植物で構成される芝生は雑草の侵入しやすい遷移の激しい不安定な植生であり、芝生の成立には、刈取りや雑草防除など的人為的な維持管理が必要不可欠である。さらに公園、ゴルフ場、道路・河川堤防などの芝生の利用場面では、芝地面積が広いことから、効果や安全性だけでなく、効率的で経済的な除草管理技術が求められている。一方、低刈りが短い周期で頻繁に繰り返される芝生は強度の刈取りストレスの加わる特異な人工生態系と捉えることができることから、植物がある特定のストレスに長期間、曝露され続けた場合に、適応性をどのようにして獲得するのかを明らかにすることは、ある場所への雑草の侵入・定着のメカニズムの解析や、ある場所における雑草の効率的な防除技術の開発だけでなく、植物の進化を考える上での重要なヒントが得られる可能性もある。

本研究では、芝地の強害雑草であるスズメノカタビラを取り上げて、その新たな防除技術を確立するための基礎として、種子の生産開始時期や生産期間などの種子繁殖と、刈取りによって生産される花序節を含む切断片からの個体発生（栄養繁殖）や分けつの発達様式などについて検討を加えた。また、生育履

歴の異なる二つの系統のスズメノカタビラ、すなわち強力な刈取りストレスの加わるゴルフ場のグリーン由来のスズメノカタビラと刈取りストレスの全く加わらない果樹園由来のスズメノカタビラを用いて、両系統の繁殖特性を比較することにより、スズメノカタビラの芝地への適応性の解明を試みた。本研究は3つの項目に大別され、以下に、その概要を項目別に述べた後、スズメノカタビラの芝地環境への適応性について考察する。

1. スズメノカタビラの発消長と種子休眠

グリーンおよび果樹園由来のスズメノカタビラの種子形成時期、種子形成期間、形成時期別の種子千粒重、稔実率および休眠性を調べた。その結果、グリーンおよび果樹園由来のスズメノカタビラの種子形成時期は11月、12月、3月、4月および5月であり、種子形成は厳冬期（1月および2月）の4℃以下の低温で抑制されることが明らかになった。また、両系統の種子千粒重は種子の形成時期によって異なり、グリーン由来個体種子および果樹園由来個体種子の最大値は、それぞれ $313.3 \pm 7.6 \text{mg}$ および $323.3 \pm 2.9 \text{mg}$ であり、すべての種子形成時期においてグリーン由来個体は果樹園由来個体より小型の種子を形成することが判明した。さらに、両系統とも概ね90%以上と非常に高い種子稔実率を示し、採取直後の種子発芽率はそれぞれ最大 $84.0 \pm 4.2\%$ （2014年11月採取）および $0.6 \pm 0.04\%$ （2015年5月採取）だったことから、グリーン由来個体の種子の休眠性は果樹園由来個体と比較して著しく低く、野外条件下においては、4℃以下の低温や乾燥によって容易に二次休眠に移行することが明らかになった。以上の結果から、グリーンおよび果樹園由来スズメノカタビラにおける種子の形成時期および稔実率はほぼ同じであったことから、グリーン由来のスズメノカタビラは果樹園由来スズメノカタビラと比較して、休眠性の低い小型の

種子を多量に形成し（多産性）、土壌表層から連続的に個体発生することで、土壌攪乱が行われず地上部の刈取りが短い周期で繰り返されるグリーンに対して適応性を示していると考えられた。

2. スズメノカタビラの栄養繁殖と栄養繁殖個体の環境適応性

花序節を含む切断片からの個体発生率、切断片からの個体発生に及ぼす 2,4-D および BA の影響、切断片から発生した個体と種子から発生した実生個体の高温、乾燥および凍結ストレスに対する感受性の比較、スズメノカタビラ以外のイネ科植物の切断片からの個体発生率を調べた。

その結果、スズメノカタビラの花序節を含む切断片から個体が発生することが明らかになった。個体の発生率はグリーン由来および果樹園由来のスズメノカタビラで第Ⅰ節 1.0%、第Ⅱ節 30.0%、第Ⅲ節 95.0%および第Ⅰ節 2.0%、第Ⅱ節 27.0%、第Ⅲ節 88.0%とほぼ同じであったが、着生する節の位置で大きく異なり、両系統ともに、第Ⅰ節<第Ⅱ節<第Ⅲ節の順で高かった。さらに、切断片由来の個体は種子由来の実生個体と比較して乾燥および高温に対して耐性を示した。また、無処理区で 15.0%と低い個体発生率を示した第Ⅱ節から、2,4-D (0.01ppm) と BA (0.01ppm) の混合処理により、個体発生率が 35%まで上昇した。以上の結果は、切断片からの個体発生は生育履歴に関わらずスズメノカタビラに共通する繁殖方法であることを示すものである。また、2,4-D と BA 混合処理により、花序節を含む切断片からの個体発生率が上昇したことから、切断片からの個体発生は頂芽優勢により制御されていることが明らかになった。

また、アオカモジグサ、ネズミムギ、ハルガヤ、スズメノテッポウ、ベントグラスの第Ⅰ節、第Ⅱ節および第Ⅲ節含む切断片からの個体発生を調べた結果、アオカモジグサとハルガヤでは、新たな個体が花序を含む切断片から全く発生

しなかったのに対して、スズメノテッポウでは、第Ⅱ節から 87.5%とスズメノカタビラよりも高い割合で個体が発生することが判明した。この結果は、花序節を含む切断片からの個体発生はスズメノカタビラに特有の特性ではないことを示すものである。しかし、スズメノテッポウは切断片から個体が発生する能力を有していながら、ゴルフ場のグリーンで生育できないことから、グリーンへの適応性は切断片からの個体発生能力だけでなく、切断片から発生した個体の低温、高温、乾燥などの環境ストレスに対する感受性も大きく関わっているものと考えられる。

3. スズメノカタビラの花序節由来の分けつ芽の発達

花序節を含む切断片からの個体発生の様相を明らかにするために、第Ⅲ節に着生する分けつを対象に、穂ばらみ期、出穂期、開花始期、開花中期、開花後期の分けつ芽の内部形態を調べた。その結果、スズメノカタビラの第Ⅲ節に着生する分けつ芽は穂ばらみ期の段階で既に分化していることが確認された。また、頂生花序の開花後期にはプロフィル節が大きく伸長し、分けつを急速に外部へ抽出させることが明らかになった。穂ばらみ期から開花後期までの生育に要する期間は 12 日間であることから、スズメノカタビラの分けつは、好適な生育条件下において、概ね 12 日間でプロフィルの分化(分けつの花序全長: 170 μ m)から二次枝梗形成 (1mm) までを完了することが明らかになった。

開花後期まで生育が進むと、分けつ芽が自発的に外部に抽出するまでには至らないものの、分けつが切断による刺激を受けて速やかに開始される状態にあることが明らかになった。実際場面では、常に刈取りが行われていることから、穂ばらみ期、出穂期、開花始期、開花中期、開花後期の発達段階の異なる分けつ芽が切断片に含まれ、その内、開花後期の節を含む切断片から主に個体が発

生するものと考えられる。

4. スズメノカタビラの芝地環境への適応性

現在、世界には、20万種にも及ぶ高等植物が生育していると言われていたが、ゴルフ場のグリーンと呼ばれる場所には、極くわずかの植物しか生育が許されておらず、その代表的な植物が一年生イネ科草本のスズメノカタビラである。芝生は単一のイネ科草本から成る植生で、その群落組成の単純さだけでなく、刈り取りストレスの強さにおいても、極めて特異的な人工植生と言える。移植・水稲栽培における収穫や牧草地における採草、さらには草食性動物や植食性昆虫による摂食も刈りに類似した物理的なストレスと捉えることができるが、ゴルフ場のグリーンでは、数ミリメートルの高さでほぼ毎日のように刈り取りが行われていることから、グリーンは言い換えるならば地球上で最も刈り取りストレスの加わる場所ということになる。刈り取りストレスに対する植物の適応性を解明することにより、芝地における雑草防除技術といった応用科学の発展だけでなく、草原におけるイネ科草本と草食動物の関係など、生態系や植物の進化を解き明かす上で重要な知見を見出されることも期待される。

本研究では、代表的な芝地雑草のスズメノカタビラの生態学的特性を、特に種子繁殖と切断片からの栄養繁殖の観点から明らかにするとともに、形質が固定化されている生育履歴の異なる二つ系統の比較を通して、スズメノカタビラのグリーンへの適応性の解明を試みた。その結果、調査した生態学的諸特性を比較したところ、グリーン由来のスズメノカタビラと果樹園由来のスズメノカタビラの両者に見出される特性と、どちらか一方に顕著な特性があることが判明した（表 14）。例えば、花序節を含む切断片からの個体発生は両方の系統で確認されたが、浅い種子休眠性はグリーン由来個体に特有の性質と考えられる。

果樹園由来個体で休眠性が高く、グリーン由来個体で休眠性が低い理由の一つとして、グリーンと果樹園の年間を通した群落構造が考えられる。スズメノカタビラは比較的耐陰性に富む植物とは言え、草高が数十センチメートルの小型の草本であるが故に、大型の草本が密生する場所では、植物の被陰効果によって生存することは不可能である。従って、メヒシバ、アキノエノコログサ、イヌビユ、シロザなどが優占しない晩秋から初春にかけて、スズメノカタビラは生活環を全うする必要がある、そのために果樹園由来個体では、種子休眠によって種子の発生時期を晩秋まで遅らせていると考えられる。一方、均一性を保つために常に刈取りの行われる芝地では、草冠が殆ど発達せず、小型のスズメノカタビラにとっては、強力な刈取りストレスに耐え得るという条件付で、好適な生育空間となる。このため、グリーン由来のスズメノカタビラは種子休眠性を失ったのではないかと考えられる。

一方、花序節を含む切断片からの個体発生が明らかになったが、この性質はグリーンおよび果樹園由来系統に共通のものであった。このことは、切断片からの個体発生だけでは、スズメノカタビラのグリーンへの適応性を説明することができないことを示している。グリーン内の繁殖源は切断片から発生した個体だけでなく、発生個体から二次的に生産される種子も含まれ、さらに、それら種子が休眠性を示さないことから、周年にわたってグリーン内でスズメノカタビラが発生し続けることになり、その結果、適応性を獲得したものと考えられる。また、グリーン内に繁殖源として供給された切断片由来の個体は実生個体よりも乾燥と高温に耐性を示すことが明らかになったことから、夏期において衰退しない個体は切断片由来の個体であり、このこともスズメノカタビラのグリーンへの適応性と深く関係しているものと考えられる。この他にも、スズメノカタビラ種子は種子形成直後から高い発芽率を示す早熟性であるとともに、

切断片由来の個体は実生個体よりも短い期間で種子を生産させる早産性であることが明らかにされたことから、一定の期間内の世代サイクル数は種子繁殖単独よりも栄養繁殖（切断片からの個体発生）と種子繁殖の複合系で多く、種子供給量や供給期間だけでなく、交雑頻度も増加することになり、この一連の生態学的特性が芝地への適応を加速化させているのではないかと考えられる。

また、実際場面では、2,4-D (2,4-dichloro phenoxyacetic acid) や MCPP ((R)-2-(4-chloro-2-tolyloxy) propionic acid) などのオーキシシン活性を有する除草剤が広く使用されていることから、節を含む切断片が刈取りによって大量に生産されるだけでなく、上述した除草剤がそれらの切断片に撒布されることにより、切断片からの個体発生が促進されることも予測される。さらに、除草剤に関連する事柄として、除草剤抵抗性雑草が挙げられる。芝地面積が広く、同じ作用機構の除草剤を連用する傾向の強いゴルフ場では、突然変異個体の初期発生率と選択圧が高いことから、近年、除草剤抵抗性雑草が大きな問題となっている。栄養繁殖体である花序節断片由来個体は親植物と同じ遺伝情報を有しているため、除草剤抵抗性のスズメノカタビラが発現した場合、刈取りによって急激に増殖・拡大する可能性を含んでいる。今や除草剤は芝地管理の必須の資材になっていることから、刈取り、高温、乾燥だけでなく、除草剤もスズメノカタビラにとっては極めて重大なストレスであり、除草剤に絶え抜くことも、芝地への適応性を獲得する上で必要不可欠なことかも知れない。

植物の環境適応性には、植物が潜在的に有している種々の生態的特性、他感作用物質、重金属、除草剤などの化学物質に対する分解代謝に関わる生理学的特性、獲得形質の拡散や伝播に関わる遺伝学的特性、さらには本研究で取り上げた刈取りに代表される人為的な要因など、さまざまな要因が複合的に関与している。

本研究では、約 40 年間にわたって強力な刈取りストレスが加えられてきたゴルフ場のグリーン由来系統と、少なくとも採取前の過去 5 年間に於いて全く刈取りが行われていなかった果樹園由来系統の刈取り履歴の異なる 2 つの系統のスズメノカタビラを用いて生態的特性を比較した。その結果、グリーン由来のスズメノカタビラは果樹園由来のスズメノカタビラに比べ、矮性であるばかりでなく、弱い種子休眠性を示すことが明らかになった。矮性は低い刈り込みから植物体を守るために発達した形態と考えられる。また、種子休眠性を失うことは連続的な種子の発生を意味し、花序節を含む切断片からの個体発生と併せて、繁殖様式の複雑化をもたらし、これが芝地へのスズメノカタビラの適応性につながって行ったのではないかと考えられる。わずか数ミリメートルの高さでほぼ毎日のように刈取りが行われているグリーンの刈取りストレスは牧草地や農地と比べようもないほど高く、グリーンに 1 年間に加えられる刈取りストレスの強さは牧草地の数千年に匹敵するかも知れない。このことは、刈取りストレスに限れば、グリーンの 40 年間は牧草地の数万年に値することを意味しており、わずか 40 年間という短い期間で、スズメノカタビラがグリーンに適応した形質を獲得したことになり、進化の一例として捉えることもできる。

これまでの雑草生態学は雑草の防除法を構築するための基礎的知見を得ることを目的に研究されてきた傾向があるが、雑草の環境適応性を多角度から精査することにより、農業生産や雑草防除などの応用科学だけでなく、植物の生態や進化などの基礎科学の分野において、新たな展望が開ける可能性は高い。

表17. グリーンおよび果樹園由来スズメノカタビラの繁殖特性

繁殖方法	調査項目	グリーン由来個体	果樹園由来個体
種子	形成期間（ヶ月）	7ヶ月	7ヶ月
	形成時期（月）	11-5	11-5
	千粒重（mg）	<310	<320
	稔実率	高い	高い
	休眠性	低い	高い
花序節由来個体 ¹⁾	第Ⅰ節	極低い	極低い
	第Ⅱ節	低い	低い
	第Ⅲ節	高い	高い

1) 花序節由来個体は実生と比較して、高い耐乾燥および耐高温性を有する。

引用文献

- 荒井正雄・千坂英雄・植木邦和. 1961. 水田裏作雑草の生態的特性の比較. 日作紀 30, 39-42
- 浅野貞夫. 1995. 原色図鑑/芽生えとたね p. 201 株式会社全国農村教育協会, 東京.
- Baskin, C. C. and J. M. Baskin. 1998. SEEDS. 27-42. Academic press, London.
- Briggs, D. 2009. Plant microevolution and conservation in human-influenced ecosystem. "The investigating microevolution in plants in anthropogenic ecosystem". p. 127-141 Cambridge University press, New York.
- Brosnan J. 2015. Golf's most common weed-control challenges, Green Section Record, 53(12), 1-8.
- Chwedorzewska, K. J., and P. T. Bednarek. 2012. Genetic and epigenetic variation in a cosmopolitan grass *Poa annua* from Antarctica and Polish populations. Polish Polar Research 33(1), 63-80.
- Chwedorzewska, K. J., I. Gielwanowska., M. Olech., M. A. Molina-Montenegro., M. Wodkiewicz. and H. Galera. 2014. *Poa annua* L. in the maritime Antarctic: an overview. Polar Record 51(261), 637-643.
- 土肥勇. 1976. スズメノカタビラの防除. 芝草研究 5, 21-24.
- 榎本敬. 1992. 日本産雑草種子に関する研究第 2 報単子葉植物の種子重量について. 雑草研究別号講演要旨 31, 130-131.
- Frenot, Y., M. Aubry., M. T. Misset., J. C. Gloaguen., J. P. Gourret., and M. Lebouvier. 1999. Phenotypic plasticity and genetic diversity in *Poa*

- annua* L. (Poaceae) at Crozet and Kerguelen islands (subantarctic). *Polar Biol* 22, 302-310.
- Gibeault, V. A. and N. R. Getze. 1973. Annual meadowgrass. *Journal of the Sports turf Research Institute* 48, 9-19.
- Harper, R M. 1944. Preliminary report on the weeds of Alabama. *Geological Survey of Alabama* 53, 275.
- Heido, O. M. 2001. Flowering responses of contrasting ecosystem of *Poa annua* and their putative ancestors *Poa infirma* and *Poa supina*. *Annals of Botany* 87, 795-804.
- 星川清親. 1975. 解剖図説イネの生長. p.317. 農村漁村文化協会. 東京.
- 星川清親. 1976. イネ科植物の芽生えの地下器官形態と定着性—生態と形態分類との関連—. *芝草研究* 5(2), 95-100.
- Huff, D. R. 1999. For richer, for *Poa*: cultivar development of greens-type *Poa annua*. *USGA Green Section Record* 37(1), 11-14.
- 稲盛誠. 2006. わが国における芝地雑草の動態〈関東・甲信越〉. *芝草研究* 35 (別1), 16-17.
- 伊藤幹二. 1979. 芝地における雑草防除体系—適切な除草剤使用に関する基礎条件—. *芝草研究* 8(1), 31-39.
- Itoh, M., H. Kobayashi and K. Ueki. 1995. Variation in morphology, reproductive allocation and propagule production of *Poa annua* L. in arable lands. *Weed Research Japan* 40(4), 279-286.
- Itoh, M., H. Kobayashi, and K. Ueki. 1996. Variation in reproductive allocation and propagule output of *Poa annua* L. in golf course. *Grassland Science* 42(3), 193-201.

- Itoh, M., H. Kobayashi, and K. Ueki. 1997. Variation in seed germination and dormancy of *Poa annua* L. in golf course. *Grassland Science* 42(4), 299-306.
- 伊藤操子・山口裕子・梅本信也. 2002. 日本のゴルフ場におけるツルスズメノカタビラの侵入実態. *雑草研究* 47(2), 82-88.
- 伊藤操子. 2004. 雑草学総論改正第2版. pp.354. 株式会社養賢堂, 東京.
- Johnson. P. G., B. A. Ruemmele, P. Velguth, D. B. White, P. D. Ascher. 1993. An overview of *Poa annua* L. reproductive biology. *Int Turfgrass Soc Res J7*, 789-804.
- 金井龍二. 1974. C₄光合成の多様性と進化. *化学と生物* 12, 834-837.
- 笠原安夫. 1971. 山野草、人里植物、帰化植物、雑草および作物の種類群と相互関係. *雑草研究* 12, 23-27.
- 笠原安夫. 1976. 日本における作物と雑草の系譜 (1). *雑草研究* 21, 1-5.
- Kataoka, M., Ibaraki K. and Tokunaga H. 1986. Differential heading behavior of some *Digitaria adscendens* Henr. Populations. *Weed Research, Japan* 31(1), 36-40.
- 片山佃. 1951. 稲麦の分けつ研究. 1-117. 養賢堂. 東京.
- 川口裕文・梅本信也. 1991. 雑草生物学概論. *雑草研究* 36, 1-7.
- 河野昭一. 1984. 雑草の繁殖戦略と生活史の進化. *雑草研究* 29, 1-10.
- 河野昭一. 2004. 植物生活史図鑑Ⅱ 春の植物 No.2. 73-81. 北海道大学図書館刊行会. 北海道.
- 気象庁 HP. <http://www.jma.go.jp/jma/index.html> (2015年11月17日接続確認)
- 気象庁観測部情報管理室. 2015. 気候情報 2015年5月の日本の天候. *天気* 62, 603.

- 北村文雄・眞木芳助・柳久・大久保昌・野間豊編著. 1997. 芝草・芝地ハンドブック. 35-64. 博友社. 東京.
- 北村文雄. 2010. 芝草文化考Ⅲ. 芝草研究 39, 10-14.
- 小林央往・伊藤松雄・植木邦和. 1983. スズメノカタビラの変異について—ゴルフ場における各種プレー区集団の諸特性. 雑草研究別号講演会要旨 22, 149-150.
- Kobayashi, H., and K. Ueki. 1983. Phenotypic variation and adaptation in *Eleocharis kuroguwai* Ohwi, a paddy perennial cyperaceous weed. *Weed Res., Japan*28, 179-186.
- 小林央往・中川博・植木邦和. 1985. ゴルフ場スズメノカタビラ集団のシマジン抵抗性について. 雑草研究(別)30, 123-124.
- 小林央往・本村弥恵子・植木邦和. 1988. 田畑共通雑草スズメノカタビラの発芽性における水田型と畑地型の差異. 雑草研究 33(2), 145-147.
- Kobayashi, T. and Yoshimichi H. 1999. Trampling of *Poa annua* L. increases the tensile strength of aerial organs. *Glassland Science* 45(1), 95-97.
- Koshy, T. K. 1969. Breeding system in annual bluegrass, *Poa annua* L. *Crop Science* 9, 40-43.
- Lush, W. M. 1989. Adaptation and differentiation of golf course populations of annual bluegrass (*Poa annua* L.). *Weed Science* 37, 54-59.
- 眞木芳助. 1982. 寒地型芝草をめぐる諸問題北海道の気象環境と芝草. 芝草研究 11, 25-32.
- 眞木芳助. 1992. 芝生の造成と管理—芝草管理者のために—. 45-92. 株式会社全国農村教育協会. 東京.
- 松村正幸. 1967. 雑草スズメノテッポウの種生態学的研究. 岐阜大学農学部研

- 究報告 25, 129-208.
- 松中昭一. 1979. 除草剤の基本的性質. 芝草研究 8, 17-24.
- 森仁志・田中美名. 2004. 頂芽優勢の新展開. 植物の生長調節 39, 58-66.
- 森田敏. 2008. イネの高温登熟障害の克服に向けて. 日作紀 77, 1-12.
- 永江繁政. 2006. わが国における芝地雑草の動態〈九州・沖縄地域〉. 芝草研究 35 (別1), 8-12.
- 長田武正. 1999. 増補イネ科植物図譜 158-161 株式会社平凡社, 東京.
- 中村公治. 2006. わが国における芝地雑草の動態〈中国・四国地域〉. 芝草研究 35 (別1), 13.
- 二瓶信夫. 1976. 水田におけるスズメノカタビラの生態と防除法. 雑草研究 21, 25-26.
- 日本芝草学会編. 1988. 新訂芝生と緑化. p.562. 株式会社ソフトサイエンス社. 東京.
- 野口健児・江口未馬. 1969. 雑草の発芽深度と幼苗生態について. 雑草防除研究会講演要旨 8, 77-79.
- 岡崎麻衣子・阿部拓也・小笠原勝. 2011. スズメノカタビラ (*Poa annua* L.) の繁殖様式に関する研究—未熟な花序と止葉節からの個体発生—. 芝草研究 40, 26-29.
- 岡崎麻衣子・阿部拓也・小笠原勝. 2012. パッティンググリーンと果樹園由来のスズメノカタビラの種子生産に対するエネルギー投資. 芝草研究 40, 145-147.
- 岡崎麻衣子・小笠原勝. 2014. 花序節を含む植物体断片から発生したスズメノカタビラ個体の高温, 乾燥および凍結に対する感受性, 芝草研究 42, 126-129.

- Okazaki M., and M. Ogasawara. 2015. Optimization of pollen growth conditions in annual bluegrass (*Poa annua* L.). *Turfgrass Sci.*44, 11-14.
- 大原洋一. 1982. 芝草の秋季播種時期の違いが越冬性および翌年の生育に及ぼす影響. *芝草研究* 11, 123-131.
- 大塚和徳. 2002. 「ゴルフ千年」タイガー・ウッズまで. p. 11-23 中公新書ラクレ 46, 東京.
- 大木歩美・小笠原勝. 2010. スズメノカタビラ (*Poa annua* L.) の開花特性. *芝草研究* 38(2), 145-150.
- 朴南一・小笠原勝・米山弘一・竹内安智. 2001. ゴルフ場から採取したスズメノカタビラ (*Poa annua* L.) 種子の発芽特性. *芝草研究* 29(2), 138-141.
- 朴南一. 2003. スズメノカタビラの生態・生理的特性とその制御に関する研究, 東京農工大学連合農学研究科博士論文印刷物. p.5-9.
- 朴烽柱・浅野義人. 2002. 芝生雑草の発芽、幼根生長に及ぼす芝生葉のアレロパシー. *芝草研究* 30(2), 30-34.
- 阪本寧男. 1978. 冬季休閑田雑草としてのカモジグサ属植物の適応性. *雑草研究* 23, 101-108.
- 佐々木亮. 2014. 震災復興の進捗状況と課題ー仙台市のみどりの復興ー. *芝草研究* 43(別 2), 6-7.
- 佐藤節郎. 1995. 寒地型および暖地型芝草の生理・生態的特性. *芝草研究* 23, 145-157.
- 佐藤庚・後藤雄佐. 1980. イタリアンライグラスとペレニアルライグラスの分けつ性の比較、特に出穂茎の腋芽について. *日作紀* 49, 37-379.
- 澤田均・澤田智恵. 2000. ハルガヤ(*Anthoxanthum odoratum* L.) における花序の開花中・開花後の顕著な上昇. *Glassland Science* 46, 39-44.

- 庄司舜一. 1989. シバ (*Zoysia japonica*) 草地の動態—その匍匐茎 (根茎) 群構造について—. 芝草研究 17(2), 191-198.
- Sifers, S. I. and J. B. Bread. 1996. Enhancing participant safety in natural turfgrass surfaces including use of interlocking mesh element matrices. Safety in American Football 1305, 156-163.
- 清水勉・小林央往・植木邦和. 1988. アキメヒシバの変異について—ゴルフ場における各種プレー区集団の諸特性. 雑草研究別号講演要旨 33, 61-62.
- 須藤裕子・小笠原勝・西尾孝佳・一前宣正. 2004. 舗装道路内の間隙に形成される雑草植生. 雑草研究 49, 8-14.
- 高林実・中山兼徳. 1979. 主要畑雑草種子の出芽深度について. 雑草研究 24, 281-285.
- 高林実. 1984. 関東地方における畑地雑草種子の動態に関する研究. 農業研究センター報告 2, 75-123.
- 竹松哲夫. 1979. 芝生雑草防除の体系化—主に関東地方を中心に—. 芝草研究 8, 25-29.
- 竹松哲夫・近内誠登・竹内安智. 1982. 芝生地におけるスズメノカタビラ防除に関する研究. 芝草研究 11, 183-188.
- 竹松哲夫. 1992. スズメノカタビラに大異変. ゴルフ場セミナー11, 221-223.
- 竹松哲夫・一前宣正. 1997. 世界の雑草Ⅲ 単子葉類. p.767 全国農村教育協会. 東京.
- 竹内安智・田中秀和・小笠原勝・近内誠人. 1995. スズメノカタビラに対する寒地型芝草の多感作用. 芝草研究 24 (別 1) , 46-47.
- 竹内安智. 2006. 日本の芝地雑草. 芝草研究 35 (別 1) , 1-7.
- 田中肇. 1974. イネ科野生種の受粉(1). 植物研究雑誌 49(10), 309-24.

- 田中聡・三浦励一・富永達 2009. 京都市の公共緑地における雑草の分布と土壌要因の関係. 雑草研究. 54 (1) , 7-16.
- 館野淳・今泉誠子・藤森嶺. 2000. 日本のスズメノカタビラ (*Poa annua* L.) の分類と防除. 芝草研究 28(2)、127-137.
- 富永達. 2015. 雑草における農業生態型の分化. 植調 49(4), 4-7.
- 梅本信也・山口裕子・伊藤操子. 2001. 変種ツルスズメノカタビラの分類学的検討. 芝草研究 30(1), 20-24.
- 宇都宮隆. 1964. 畑地雑草の生態に関する研究—雑草群落の構成種・生活型の季節的消長および冬性雑草の生活環の連続について—. 雑草研究 3, 101-111.
- Vargas J. M., A. J. Turgeon. 2004. POA ANNUA Physiology, Culture, and Control of Annual Bluegrass. 47-62, USA.
- Warwick S. I., and D Briggs. 1978. The genecology of lawn weeds. II. evidence for disruptive selection in *Poa annua* L. in a mosaic environment of bowling green lawns and flower beds V. New Phytol.85, 289-300.
- Warwick S. I. 1979. The biology of Canadian weeds. 37 *Poa annua* L. Can. J. Plant sci. 59, 1053-1066.
- WSSA Technology and Committee. 1985. Weed Science. 33 (suppl.), 12-18.
- Wu L., J. A. Harding, M. Borgonovo, M. A. Harivandi. 1992. The versatile *Poa annua* L.: wanton weed and/or golf turf?. Carifornia agriculture, 46(3), 24-26.
- 山田明. 2006. わが国における芝地雑草の動態〈関西地域〉. 芝草研究 35 (別 1) , 14-15.
- Yelverton F. 2015. *Poa annua* Management on Golf Course Putting Greens.

Green Section Record 53(3), 1-9.

横山仁. 2015. 連載企画（環境問題と表面科学⑥）都市のヒートアイランド現象
と緑. 表面科学 36(6), 319-321.

謝 辞

本研究の遂行と論文を取り纏めるに当たり、幅広いご指導と激励を賜りました宇都宮大学雑草と里山の科学教育研究センター 小笠原勝教授に深く感謝を申し上げます。先生が絶えず雑草学の奥深さや社会的な責務を説き、研究に対する姿勢を示して下さったおかげで、研究生活を続けることができました。頂いたご教授は、全て私の財産となっています。

また、貴重なご教示を賜りました東京農工大学 藤井義晴教授、茨城大学 鈴木義人教授、宇都宮大学 房相佑教授、西尾孝佳准教授に感謝致します。先生方のご助言のおかげで、本論文の完成度が高まりました。

雑草の同定や栽培方法など、研究の遂行に必要な基本的技能について丁寧なご指導を賜りました特別研究員 阿部拓也博士に感謝を申し上げます。

学生生活全般においては、雑草と里山の科学教育研究センターの皆様にご支援を賜りました。事務職員 川崎順子さん、技術補佐員 須永広行さん、関岡茂さんには日頃から温かなお言葉を頂きました。また、研究室の先輩 武田里枝子さん、中野操さん、同輩 木持はづきさん、後輩 佐々木雄也さん、飯塚美帆さん、埴勝太さん、林俊行さんをはじめとする学生の皆様と共に過ごした日々は掛け替えのない宝物となりました。感謝申し上げます。

研究活動費においては、日本芝草学会から「芝草研究助成」によりご支援を賜りました。ここに改めて感謝を申し上げます。

最後に、博士課程への進学のコツを与え、故郷福島から絶えず励まし続けてくれた家族に心から感謝します。本当にありがとうございました。