

4章 雑草の除草回避戦略

雑草は、作物とともに私たち人間にもっとも身近な植物である。広義の雑草は、人里植物とほぼ同義で、このうち、農耕地とその周辺に生育する草本植物を耕地雑草（狭義の雑草）とよぶ。農耕地では、人間によって改良された作物が栽培され、その栽培に伴う一連の耕種操作、例えば、耕耘、播種、中耕、除草、収穫などの作業が繰り返されている。ここでは、雑草は常に防除されるべき対象である。しかし、人間の不断の除草努力にもかかわらず、農耕地から雑草がなくなることはない。これは、雑草が耕耘や除草作業を回避して次世代を残すことができる特性を進化させてきたからである。このような雑草の除草回避戦略を理解することは、雑草の総合的防除体系の確立に必須である。この章では、耕地雑草の除草回避戦略を概説し、雑草との付き合い方を考える。

4.1 雑草とはどんな植物か

雑草は、攪乱が加わる不安定な生態的立地にその生活の場がある。ここで攪乱とは、植物体の一部または全部を破壊するような人間活動や河川の氾濫、土砂崩れ、野火、強風などの外部からの力をさす(Grime 1977)。農耕地におけるさまざまな耕種操作は雑草にとって攪乱そのものである。

雑草は、人間が農業を始める前はどのような立地で生活していたのであろうか。農業開始以前の植物に対する最大規模の攪乱は、更新世における氷河の前進・後退による浸食作用であった。温帯に生育する雑草の多くは、この氷河による浸食作用の結果生じた裸地に侵入した種に起源したと考えられている(Harlan and de Wet 1965)。おそらく、攪乱が頻繁に生じ、日当たりが良く、他の大型の植物種との競争が少ない大河川の氾濫原や野生動物の水飲み場の周辺、あるいは土砂崩壊地などがそのような種の生活の場であったと考えられる。人間が定住生活を始め、農耕を開始するとともに、そのような立地で生活していた種が人間の定住地やその周辺に定着し、さらに一部は農耕地に侵入し、現在の雑草としての生態的地位を築いたと推定される。また、一度栽培化された植物が遺棄されたり、逸出して農耕地に侵入・定着した例や、栽培種と野生種との雑種が農耕地で繁茂している例もある(de Wet and Harlan 1974)。

散布された繁殖体が芽生え、栄養生長を経て生殖生長に転じ、開花・結実し、枯死に至るまでの一生を生活環とよぶ。雑草はこの生活環のおおのこの段階で、除草や耕起、踏み付けなどの攪乱にさらされている。このため、雑草は、人間によって播種・収穫される作物や人間の影響が及ばない生態的立地で生活する野生植物とは異なった固有の生活史特性をもち、異なる分類群に属する種であっても、共通した生活史特性のいくつかを合わせもっている。Grime (1977)は植物の生活史の進化を支配しているおもな選択圧を競争、ストレスそして攪乱であると考え、これらをもとに植物の3適応戦略型（競争型、ストレス耐性型および攪乱依存型）が進化したと提唱した。雑草のもつ生活史戦略は、まさに攪乱依存型のそれであり、雑草は高い生産性をもつが、攪乱のない生態的立地では、競争力に優る種によって排除される。

4.2 雑草の除草回避戦略

1) 種子の休眠性と埋土種子集団

農耕地に生育する多くの雑草の種子は、発芽に好適な環境条件に遭遇してもすべてがすぐに発芽するわけではない。種子がこのような生理状態にあることを休眠している(*seed dormancy*)といい、雑草の生活史特性の特徴のひとつにあげられる。

イネやコムギなどの主要食用作物の種子は、栽培化の過程で休眠性を失い、播種後一斉に発芽する遺伝子型が残されてきた。この休眠性の欠如と斉一な発芽特性は、永年にわたる播種・収穫の繰り返しによってもたらされた進化の産物である(*Harlan et al. 1973*)。他方、農耕地に生育する多くの雑草の種子は成熟後、親個体から脱落し、すぐには発芽せずに土壌表面あるいは土壌中で休眠したままの状態に生存している。雑草は作物のように適期に播種されることはない。このため、温度や日長などの季節変化がある地域では、発芽後生長して種子生産が可能となる時期に発芽のタイミングが調節されている。また、雑草は、時にはその群落を構成するほとんどの個体が死滅するような除草圧にさらされている。このため、雑草では作物と異なり、発芽後生長して種子生産ができない時期に発芽することを回避し、また、除草や耕耘などによって個体群が絶滅することを回避できるように、種子の休眠性が維持されている。

雑草種子の休眠状態は、一次休眠（内生休眠）と二次休眠（誘導休眠）に区分される。一次休眠は、種子が成熟し、親個体から離れた時点で既に休眠状態にある場合をいう。二次休眠は、いったん休眠状態から覚醒した種子が、発芽に好適な条件に遭遇しなかったときに、再び休眠状態に入ることをいう。種子の休眠状態を表す用語として、一次休眠あるいは二次休眠のほかに、環境休眠（強制休眠）という用語が使用される場合がある。環境休眠は、親個体から離れた種子が単に発芽に好適な温度や水分などの条件に遭遇せず、発芽できずにいる状態のことで、本来の休眠ではない。発芽に好適な条件が整いさえすれば、すぐに発芽する状態である。この状態は、一次休眠から発芽、あるいは、一次休眠から二次休眠へ移行する間に必ず介在している。雑草の種子が散布された場では、一次休眠あるいは二次休眠から覚醒した種子のうち、発芽しなかった種子が再び二次休眠に入る季節的なサイクルが毎年繰り返されている。このため、農耕地などにおいては雑草の種子が土壌中に次々と蓄積され、大きな埋土種子集団(*seed bank*)を形成している。

2) 手取り除草や種子選別に対する回避戦略 — 擬態の進化 —

雑草のうち、特定の作物の栽培に伴って出現する雑草を随伴雑草とよぶ。随伴雑草は随伴する作物の栽培体系に同調した生活環をもっている。随伴雑草の中で、その植物体や種子（果実、穎果）の形態が随伴する作物（モデル）に極めて類似している雑草を擬態雑草という。水稻と雑草イネあるいはモロコシと雑草モロコシのように同じあるいは近縁種の間での遺伝的交流を通じて外部形態がモデルとなる作物に類似する例もあるが、ここで紹介する擬態雑草は、モデルとなる作物との間に遺伝的交流はまったくない。

日本の水田では、古くからタイヌビエなどのノビエ類が水稻の生育に大きな害を与える随伴雑草であった。江戸時代に著された『山本家百姓一切有近道 (1823)』によると、農家は、水稻の栽培期間中に6回程度も除草作業を行い、徹底的にノビエを抜き取っていたことがうかがえる。農家は、おもに外部形態によって水稻とノビエ類を識別してヒエ抜きを

行なう。この結果、水稻の苗の段階から水稻に極めて類似したノビエ類の個体だけが残されてきた。他方、ノビエ類の穂の外部形態は明らかに水稻の穂と異なる。農家は水稻の出穂前後には水稻の結実率が低下しないように水田の中には入らない。このため、この時期に出穂したノビエ類は水田に残される。水稻の穂が成熟し、農家が再び水田に入るようになる頃には、ノビエ類の種子も成熟し、きわめて容易に脱粒するため、植物体に少し触れただけでもばらばらと種子（小穂）が落ちる。各地で栽培されている水稻の出穂期とその地域のノビエ類の出穂期が同調している事実も、水稻と同じ時期に出穂するノビエ類が残されてきたことを示している。このようにしてノビエ類は、徹底的なヒエ抜きによって、水稻に対する植物体の擬態(vegetative mimicry)を獲得し、集団を維持してきた。徹底的なヒエ抜きが水稻に対する擬態を進化させたのである。

植物体の擬態に対し、種子（果実、穎果）がモデル植物のそれに擬態している場合を種子の擬態(seed mimicry)とよぶ。種子の擬態は、収穫時あるいは収穫後の種子選別が選択圧として働いた結果もたらされる。コムギやオオムギに随伴するイネ科のドクムギには護穎に1.5 cm程度の芒が発達する個体（有芒型）と芒がない個体（無芒型）がある。ドクムギの護穎の芒の有無は1遺伝子によって支配されており、無芒は有芒に対して劣性である。ドクムギは二倍性で自殖するので、有芒から無芒への突然変異は次世代で表現型として現れる。

エチオピアの山村の脱穀性コムギ（パンコムギやマカロニコムギ）畑と難脱穀性のエンマーコムギ畑で任意に採集した個体や、週に一度開かれる野外マーケットで購入した脱穀性コムギとエンマーコムギの種子サンプルには、有芒型と無芒型のドクムギが様々な比率で混入している。調査した畑ごとに、また、種子サンプルごとに混入しているドクムギの有芒型と無芒型の相対比率を算出すると、容易に脱穀でき、さかんに粒食される脱穀性コムギの畑で任意に採集したドクムギの有芒型の相対比率は8.5%で、脱穀性コムギの種子サンプルでは3.6%であった。これに対し、難脱穀性で通常粉食されるエンマーコムギの畑で任意に採集したドクムギの有芒型の相対比率は70.5%で、種子サンプルでは75.2%であった。ドクムギの有芒型種子は、エンマーコムギの種子が難脱穀性で穎が外れにくいいため、エンマーコムギの種子によく似ており（擬態）、視認による選別から逃れやすい。他方、ドクムギの無芒型の種子は、脱穀性のコムギの種子の穎がきわめて容易に外れるためにそれに類似（擬態）しており、視認による選別から逃れやすい。この種子選別によって、種子（穎果）の外部形態がより似ている組み合わせでドクムギの有芒型および無芒型がエンマーコムギおよび脱穀性コムギの種子にそれぞれ混入しているのである。有芒型・エンマーコムギの随伴関係と比較して、無芒型・脱穀性コムギの随伴関係がより密接であるのは、エンマーコムギが粉食されるのに対し、脱穀性コムギは粒食される機会が多いため、脱穀性コムギにおける種子選別がより厳密に行なわれることによると推定される。

3) 除草剤に対する抵抗性の進化

世界で最初の除草剤、2,4-Dが開発されたのは1947年であった。以降、さまざまな作用機作をもつ除草剤が次々と登場し、除草にかかる労力が大幅に削減された。例えば、水稻作で除草に要する平均的な時間は、除草剤が使用される以前の1940年代中頃には、10a当たり約50時間であったのが、現在ではその1/25以下の2時間足らずになっている（竹下 2004）。

1980年代後半から広く使用されるようになった一発除草剤を使用すると、その処理に要する時間は10a当たりわずか5分程度ですむ。このように除草剤の使用によって大幅な省力化が達成されてきた一方で、特定の除草剤に対して抵抗性をもつ雑草の生物型（除草剤抵抗性生物型）の存在が近年顕在化してきた。ここで除草剤抵抗性とは、植物が通常枯死する濃度の除草剤にさらされた後も生存し、繁殖することができる遺伝的形質をいう。

雑草の除草剤抵抗性生物型が世界で最初に認知されたのは1968年で、アメリカ合衆国ワシントン州の苗木畑に出現したノボロギクにおいてであった(Ryan 1970)。この生物型は光合成阻害剤のトリアジン系除草剤に対して抵抗性を示した。その後、2007年11月末までに183種で315抵抗性生物型が報告されており、その中には作用機作の異なる複数の除草剤に対して同時に抵抗性を示す複合抵抗性をもつ生物型も存在している。日本では1980年に埼玉県の桑畑でパラコートに抵抗性を示すハルジオンが認められた(Watanabe *et al.* 1982)。日本の大部分の水田で1980年代後半から広く使用されるようになったアセト乳酸合成酵素阻害剤のスルホニルウレア系除草剤（SU剤）に対して抵抗性を示す生物型も1990年代中頃からミズアオイ（古原ら 1996）で報告されて以来、アゼナ類（内野ら 1997）、アゼトウガラシ（伊藤・汪 1997）、ミゾハコベ（畑ら 1998）、キクモ（汪ら 1998）、イヌホタルイ（古原ら 1999）、コナギ（濱村ら 2001）などで次々と報告されている。

除草剤に対する抵抗性の機構に関しては不明な点が多いが、除草剤の作用点である酵素のアミノ酸置換による立体構造の変化、解毒作用に関与するチトクロームP450の活性増大あるいはグルタチオン抱合による解毒作用などによって抵抗性が獲得される(Délye 2005)。多くの除草剤抵抗性生物型は特定の除草剤に対して感受性生物型（野生型）の数十倍から数百倍もの抵抗性を示す。

除草剤の使用は雑草に対して大きな選択圧として働き、除草剤を使用すると、通常その集団の90～99%の個体が死亡する。このため、集団中にもともとごく低い頻度で存在していた抵抗性生物型が、特定の除草剤の連用によって短期間のうちに優占する。

今までに報告された雑草の除草剤抵抗性のほとんどは、1個あるいは少数の優性核遺伝子に支配されている。例外として、トリアジン系除草剤に対する抵抗性は、イチビの例を除いて葉緑体ゲノムによって付与されている。微動遺伝子が除草剤抵抗性に関与している例が報告されていないのは、近年開発された除草剤の作用点が特異的で、かつ、その除草剤による選択圧が極めて強力であるため、十分な抵抗性を獲得するのに必要な数の微動遺伝子が1個体に集積されることがないからである(Jasieniuk *et al.* 1996)。

トリアジン系除草剤やパラコートに対して抵抗性を示す生物型では、これらの除草剤が散布されない環境下では、競争力や種子生産数で評価される適応度が感受性生物型と比較して劣り、抵抗性生物型が優占することはないとされてきた。しかし、SU剤に対する抵抗性生物型では、SU剤が散布されない環境下でも適応度に関して感受性生物型と差異がない報告がある。しかし、最近の研究から、適応度が低下する可能性があることが明らかになりつつある。

除草剤の適切な使用によって除草作業が大幅に省力化・効率化され、その結果、作物生産に要するコストが削減されてきた。雑草の除草剤抵抗性生物型の顕在化は、当該除草剤を中心とした雑草防除体系の変更を迫るものであり、これへの対応は緊急の課題である。雑草の除草剤抵抗性生物型の優占を防止するためには、除草剤だけに頼らない総合的な防

除を心がけたり，除草剤を使用する場合は，同じ作用機作をもつ除草剤の連用を避けるなどの対策を講じるべきである．

雑草の除草回避戦略は，人間がまったく意図していなかったにもかかわらず，除草作業の結果進化させてきた特性である．私たちは，雑草を根絶しようとするのではなく，雑草の生態的特性を知り，除草に対する雑草の進化の方向を予測することによって，雑草とうまく付き合っていくことができるはずである．

(富永達)

【参考図書】

富永達：雑草の生活史，根本正之編著「雑草生態学」，朝倉書店，東京，2006.

富永達：雑草のしたたかな生き残り戦略，佐久間正幸編「植物を守る」，京都大学学術出版会，2008.