

絶滅危惧植物ミズアオイの最後の抵抗

— SU 剤抵抗性生物型の出現およびその繁殖特性について —

汪 光 熙

(東北農業試験場)

はじめに

ミズアオイ (*Monochoria korsakowii* Regel et Maack) は東アジアに分布する抽水性一年草で、水田、水路、多湿地などに多い (汪ら, 1996)。中国におけるミズアオイの分布地域は数十年前から次第に北の方へと縮小している。日本における分布地域も文献および標本によればかつては北海道から九州の熊本までであったが、筆者の調査では現在は北海道から岡山県までになっており、北へ縮小しているようである (図1)。文献記載 (榎本, 1993; 福岡県高等学校生物研究部会, 1975; 笠原, 1968; 熊本記念植物採集会, 1969; 森田, 1992; 大分県植物誌刊行会, 1989) および標本によると、中国大陸の湖北省、江蘇省および日本の熊本、福岡、大分、高知、山口、広島各県ではかつてミズアオイが存在したが、現在はその姿が見当たらない状態で、野生植物としての存在が危惧されている (日本植物分類学会, 1993)。ミズアオイの分布域が縮小したことについては推測の域を出ないが、近年の水稻用除草剤の連用およびその水路への流失、湿地の開発や水路のコンクリート化などがその一因になっているのではないかとされる (汪・草薙, 1994)。

スルホニルウレア (sulfonyleurea) 系除草剤 (以下 SU 剤) は1980年代初頭に登場したアセト乳酸合成酵素 (ALS, acetolactate synthase) の阻害剤で、その投下有効成分量の低さおよび殺草スペクトラムの広さから幅広く使われてきている。日本では広葉雑草、カヤツリグサ科雑草全般の防除剤としてベンスルフロンメチル、ピラゾスルフロンエチル、イマゾスルフロンなどが水田の一発処理剤の混合母剤になっている (伊藤, 1996)。北海道でも1988年より SU 剤が使用され、その後使用面積が年々増え (図2)、そうしたなか1993年より SU 剤を連用した圃場の一部において SU 剤抵抗性生物型ミズアオイが出現するに至った (汪ら, 1997)。

SU 剤抵抗性雑草が農耕地 (畑地) において初めて認められたのは1987年のことであり、草種はキク科の *Lactuca serriola* であった (Mallory-Smith et al., 1990)。その後、北米を中心に SU 剤に対して抵抗性を有する雑草の出現が報告され (Holt, 1992; Holt &

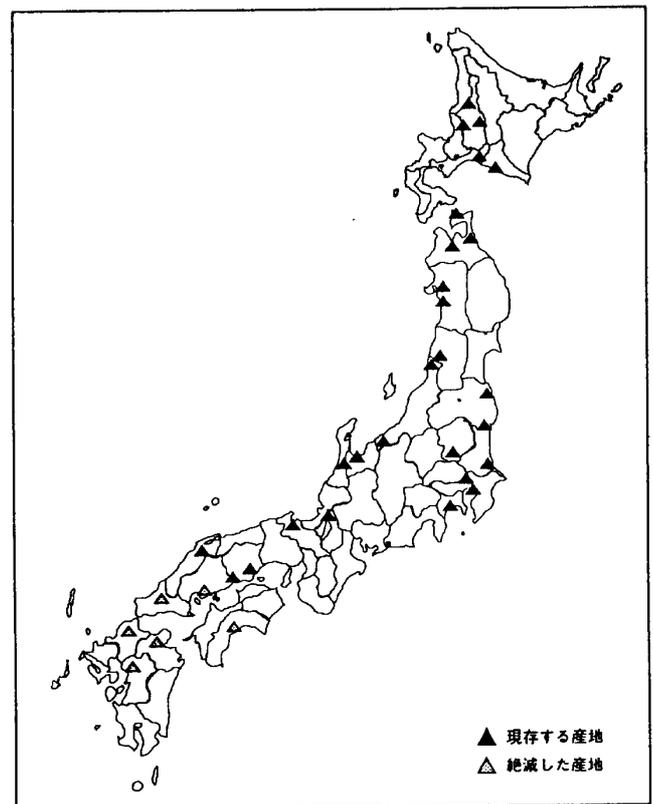


図1. 日本におけるミズアオイの分布 (汪・草薙, 1994)

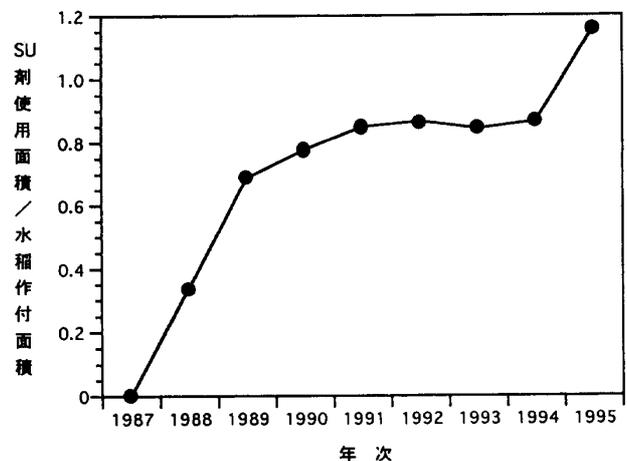


図2. 北海道におけるスルホニルウレア系除草剤 (SU) の使用量の推移 (汪ら, 1997)

LeBaron, 1990; LeBaron, 1991; Mallory-Smith *et al.*, 1990; Primiani *et al.*, 1990; Putwain, 1990), 地域によってはSU剤の使用を制限するほど抵抗性雑草が蔓延した農耕地も認められるようになっている(馬淵, 1993)。これまで報告されたSU剤抵抗性雑草は少なくとも12種に達している(Thill *et al.*, 1982)。日本で初めて出現したSU剤抵抗性雑草であるミズアオイも含めて、その多くは自殖および他殖の両方を行う草種である。

本稿では、絶滅危惧植物の逆襲か、はたまた線香花火の散り際なのかはわからないが、ミズアオイのSU剤に対する抵抗性生物型の出現およびその繁殖様式を紹介する。

SU剤抵抗性生物型ミズアオイの出現

近年、北海道の石狩、空知、胆振、後志、日高支庁管内の一部の水田でミズアオイの残草が顕著となっている。これらの水田ではSU剤を含有する一発処理剤を連用しており、SU剤に対する抵抗性が懸念されている。そこで、SU剤のベンスルフロンメチル、ピラゾスルフロンエチル、イマゾスルフロンおよびシクロスルフアムロンの4種に対してミズアオイが抵抗性を有するか否かについて検討した(汪ら, 1997)。

実験1. 1995年5月26日, 1/5,000 aポットの表面にそれぞれ北海道長沼町の水田産抵抗性生物型(以下R型(Resistant biotype)とする)のミズアオイの種子含有土壌を100ccと秋田県神岡町の休耕地産の感受性生物型(以下S型(Susceptible biotype)とする)

のミズアオイの種子を50~100粒ずつ播種した。これらを戸外の雨避けハウスで水深2~4cmの湛水条件下で生育させた。1葉期(6月12日)にベンスルフロンメチル(BSM, DPX-84粒剤)とピラゾスルフロンエチル(PSE, NC-311粒剤)を表1に示した濃度で処理し、処理21日後(7月3日)に抑草程度を調査した。実験は2反復とした。

実験2. 1996年5月17日, 1/5,000 aポットの表面にそれぞれ北海道長沼町由来のR型ミズアオイ種子と秋田県神岡町の休耕地産のS型ミズアオイの種子を30~50粒ずつ播種した。これらを戸外の雨避けハウスで水深2~4cmの湛水条件下で生育させた。播種直後と1葉期(5月31日)と時期別にBSM(1kg粒剤), イマゾスルフロン(IMS, TH-913粒剤)とシクロスルフアムロン(CYS, AC-140, 1kg粒剤)を処理した。処理濃度はR型では標準量の0, 1/4, 1, 2, 4と8倍に対して, S型では標準量の1, 1/4, 1/10, 1/30, 1/100と0倍とした。処理2ヶ月後(7月17日)に生体重を調査し, GR₅₀(地上部生体重を50%抑制する薬量)などを求めた。反復は一つの処理区につき3とした。

現地調査. 1995年6月および1996年9月に北海道長沼町, 恵庭市, 南幌町, 北村および新篠津村の5カ所の農家水田のR型ミズアオイの発生状況と除草剤の使用履歴について調査した。

実験1の結果は表1に示したように, 1葉期のミズアオイの個体にBSMとPSEをそれぞれ処理した場合, S型個体に対して通常使用量の1/200の濃度では除草剤による効果は認められなかった。次に通常使用量の1/

表1. ミズアオイに対するスルホニルウレア系除草剤の抑草程度(汪ら, 1997)

ベンスルフロンメチル (DPX-84粒剤)				ピラゾスルフロンエチル (NC-311粒剤)			
使用量 (mg/ポット)	成分量 (g ai/ha)	抵抗性 生物型	感受性 生物型	使用量 (mg/ポット)	成分量 (g ai/ha)	抵抗性 生物型	感受性 生物型
7200.0	6000.00	0.0 ¹⁾	—				
3600.0	3000.00	0.0	—	3600.0	1260.00	0.0	—
1200.0	1500.00	2.5	—	1200.0	420.00	0.0	—
480.0	600.00	12.5	—	1200.0	420.00	0.0	—
240.0	300.00	22.5	—	240.0	84.00	17.5	—
120.0	150.00	50.0	2.0	120.0	42.00	45.0	0.5
60.0 ²⁾	75.00	75.0	4.0	60.0 ²⁾	21.00	78.5	3.5
30.0	37.50	90.0	5.0	30.0	10.50	93.5	6.5
15.0	18.80	95.0	9.0	15.0	5.25	95.0	6.5
6.0	7.50	100.0	22.5	6.0	2.10	100.0	20.0
3.0	3.80	—	26.5	3.0	1.05	—	42.5
0.6	0.75	—	72.5	0.6	0.21	—	100.0
0.3	0.38	—	100.0	0.3	0.10	—	100.0
無処理	0.00	100.0	100.0	無処理	0.00	100.0	100.0

1) 0: 完全枯死, 1~10: 強い抑制(再生不可), 11~99: 草丈の抑制(一部再生, 開花), 100: 影響がないことを示す。

2) ポット当たり60mgが標準使用量である。

4の濃度では、S型個体は生育が止まって強く抑制され再生育不可能になったのに対して、R型個体はほとんど抑制されなかった。さらに、通常使用量の2倍または4倍の濃度を処理しても、R型個体はほぼ正常な生育を続け、秋には通常の個体と同じように開花、結実した。8倍の濃度に上げて処理した場合でもR型個体は完全には枯死せず、20倍(PSE)と60倍(BSM)の濃度でようやく完全に枯死した。

実験2の結果は表2と図3に示した。実験1と同じように通常使用量ではS型とR型のSU剤に対する反応に大差があった。GR₅₀値ではR型個体の値がS型個体の100倍以上(BSMとPSE)または100倍弱(CYS)であった。また、R型とS型ともに1葉期処理区のGR₅₀値が播種直後処理区より大きかった。

以上、BSMの抵抗性生物型として出現したミズアオイは供試したすべてのSU剤に交差抵抗性が認められ

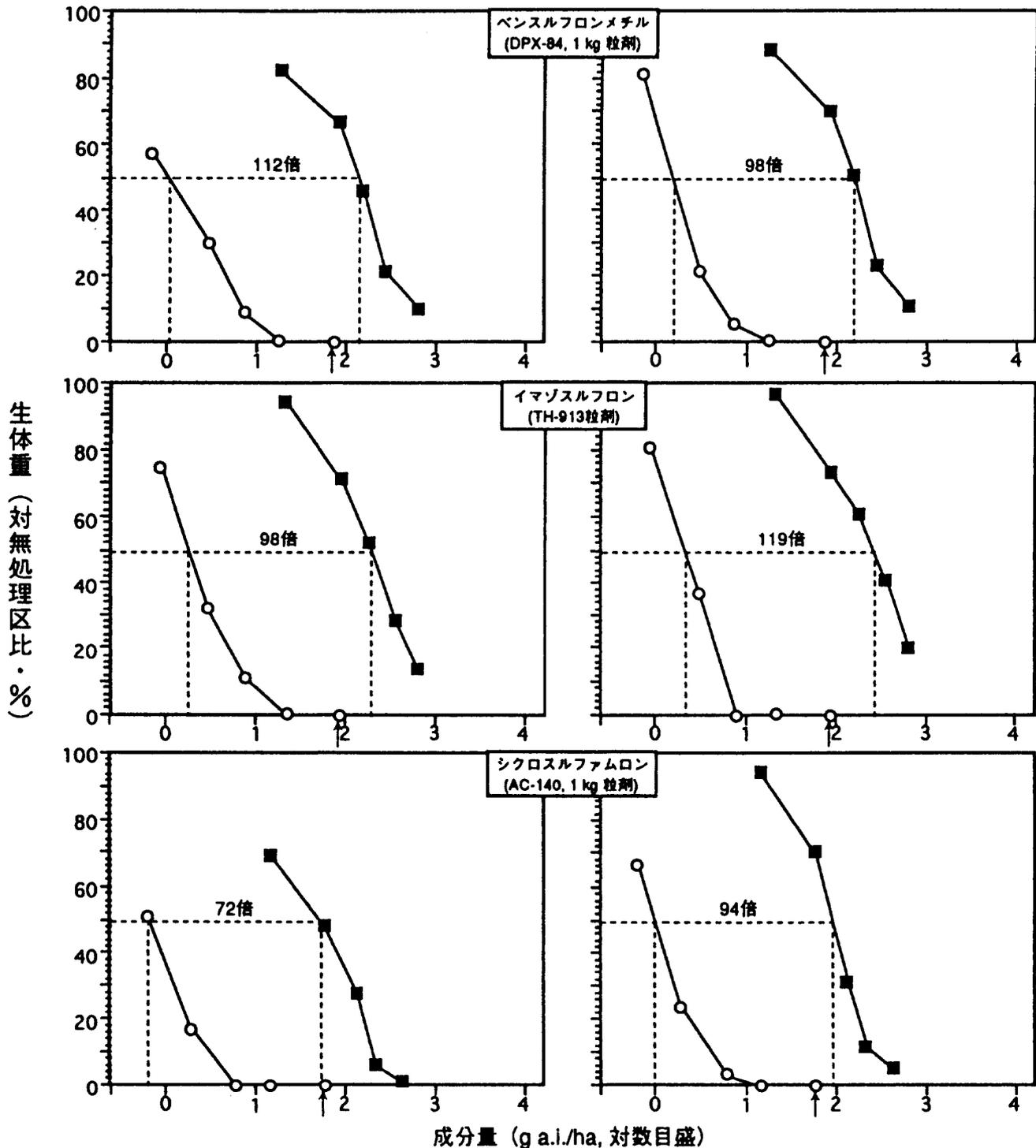


図3. ミズアオイに対するスルホニルウレア系除草剤の抑草効果 (汪ら, 1997)

■はR型, ○はS型, ↑は通常使用濃度を示す。左側は播種直後処理区, 右側は1葉期処理区である。

表2. ミズアオイの数種スルホニルウレア (SU) 系除草剤に対する感受性 (汪ら, 1997)

SU系除草剤 ¹⁾	GR ₅₀ (地上部生重を50%抑制する薬量)					
	播種直後処理区			1葉期処理区		
	R型 (g.ai./ha)	S型 (g.ai./ha)	R型/S型	R型 (g.ai./ha)	S型 (g.ai./ha)	R型/S型
ベンスルフロンメチル (BSM, DPX-84, 1kg粒剤)	133.33	1.19	112	140.81	1.44	98
イマゾスルフロン (IMS, TH-913, 3kg粒剤)	183.09	1.87	98	259.19	2.17	119
シクロスルファミロン (CYS, AC-140, 1kg粒剤)	47.38	0.66	72	87.15	0.93	94

¹⁾ 寒冷地標準使用量は BSM で75 g a.i./ha, IMS で90 g a.i./ha, CYS で60 g a.i./ha である。

R型: 抵抗性生物型, S型: 感受性生物型。

た。このSU剤抵抗性生物型が出現すれば、通常の処理量では防除できなくなる。これはポット試験だけではなく、1995年と1996年に行った現地調査で、SU剤連用水田におけるR型ミズアオイの繁茂が多数確認されたことから明らかである。

ミズアオイの花の鏡像二型性と送粉様式

異型花柱性 (heterostyly) は柱頭と葯の位置にみられる花の形態の多型性であり、二型あるいは三型の多型が認められる。二型花柱性 (distyly) は、高い位置に柱頭、低い位置に葯を持つ花型と、それとちょうど逆の位置に柱頭と葯をもつ花型からなる。三型花柱性 (tristyly) では、3段階の異なる高さの柱頭をもつ3つの花型があり、それぞれの花型において、柱頭の高さと異なる2段階の高さに葯がつく (鷲谷, 1992)。異型花柱性は雌雄離熟性 (reciprocal herkogamy) の一形態であると考えられている (Webb & Lloyd, 1986; Lloyd & Webb, 1992)。また、雌雄離熟性を達成するにはもう1つの方法がある。すなわち、鏡像二型性 (enantistly) である (Webb & Lloyd, 1986)。鏡像二型性は左側に柱頭、右側に大雄蕊の葯をもつ花型と、それとちょうど逆の位置に柱頭と葯をもつ花型からなる。

鏡像二型性は異型花柱性に比べて、あまり研究されていないが、古くから知られており、少なくとも9科14属の植物に存在していることがわかっている (Airy Shaw, 1973; Bowers, 1975; Dulberger, 1981; Dulberger & Ornduff, 1980; Muller, 1883; Ornduff & Dulberger, 1978; Vogel, 1978; Webb & Lloyd, 1986)。すなわち、*Cassia* (Caesalpiniaaceae), *Cochliostema* (Commelinaceae), *Exacum* (Gentianaceae), *Saintpaulia* (Gesneriaceae),

Barberetta, *Dilatris*, *Wachendorfia* (Haemodraceae), *Anthericum*, *Chlorophytum*, *Cyanella* (Liliaceae), *Allionia* (Nyctaginaceae), *Heteranthera* と *Monochoria* (Pontederiaceae), および *Solanum* (Solanaceae) である。興味を引く点は、花の鏡像二型性をもつ植物は常に個体内多型であり、個体内において二種類の花型の花をともにもっていることである (ただし *Wachendorfia* だけは例外である (Ornduff & Dulberger, 1978))。

ミズアオイ属 (*Monochoria* K. B. Presl) は世界に9種1変種が分布し、アジアに5種1変種、アフリカとオーストラリアにそれぞれ2種の存在が知られている (Aston, 1985; Cook, 1989; Verdcourt, 1961; Wang & Nagamasu, 1994; 汪・草薙, 1996)。アジアとアフリカ産の7種1変種は前述のように二種類の雄蕊をもち、6個の雄蕊のうち、5個は小さくて葯が黄色いものと、1個は大きくて葯が花被片と同じ青紫色であり、花糸に引き金のような付属物がついているものである。それに対して、オーストラリア産の2種はその雄蕊は同じ形態で、どの花糸にも付属物はない。Backer (1951) は前者を sect. *Monochoria*, 後者を sect. *Limnostachys* と、属内において二つの節に分類した。Sect. *Monochoria* は鏡像二型性の花をもっている。

ミズアオイは sect. *Monochoria* に属する。Wang *et al.* (1995) はミズアオイの繁殖様式を明らかにする一環として、その花の鏡像二型性、訪花昆虫の行動習性と働きおよびミズアオイ集団内に存在する異花 (家) 受粉の多様性について検討した。

花のフェノロジーと形態: ミズアオイは抽水性一年生夏雑草である。発生は4月で、開花は8月下旬から10月中旬までみられた。京都における1994年9月14日の調査では、ミズアオイの花は朝の7時30分から8時の間に咲き始め、午後4時30分から5時15分の間に萎れた。一日花である。

ミズアオイの花は直径2.0~2.8cmで、花被片は6枚、長さ1.4~2.2cm、内側の3枚は広くて、幅0.8~1.2cm、外側の3枚は細くて、0.5~0.7cm、両方とも青紫色である。各花には二種類の雄蕊がある。上方の5個は小さくて葯は黄色、下方の1個は大きくて葯は花被片と同じ青紫色である。小雄蕊の花糸は長さ3~6mm、葯の長さは2.0~3.5mmであるのに対して、大雄蕊の花糸は長さ4.0~6.5mm、上には小雄蕊の花糸と平行する引き金のような付属物がついている。葯の長さは4.0~5.0mmである。

ミズアオイの花は子房上位で、雌蕊は大雄蕊と同じぐらいの長さである。その花には匂いも蜜もない。

ミズアオイの花には前述のように鏡像二型性 (enantiostyly) がみられる。すなわち、花からみて、大雄蕊が右側、柱頭は左側に位置するもの (L型) と、ちょうど逆に大雄蕊が左側、柱頭は右側に位置するもの (R型) がある。大雄蕊の葯と柱頭は互いに左右対称で、その距離は0.8~1.0cmである。

ミズアオイの花序は円錐花序であり、ミズアオイ属において唯一の、分枝のある花序をもつ種である。分枝当たりの花数は2~4個であり、R型の花とL型の花は各分枝上に交互に付く。1つの分枝において1日に1つの花 (R型かL型) しか咲かない (図4)。表3は1992年9月下旬福井県三方郡のミズアオイ自然集団におけるR型の花とL型の花の分布を示している。R型の花とL型の花の数はそれぞれ121と119であり、1:1に近似している。

訪花昆虫およびその行動: 三方郡の自然集団と京都の実験集団において、それぞれ8種と5種の訪花昆虫が採集された (表4)。そのうちで2つの集団とも、訪花頻度の一番高い昆虫種はニホンミツバチ (*Apis cerana japonica*) であった (表4)。京都集団における1994年9月14日の調査では、ハチは朝の8時ごろから昼間の12時ごろまで訪れ、その訪花ピークは8時45分であった。ハチはミズアオイという蜜のない花から花粉しか集めない。ハチは花粉を集めるとき、頭を上向きに花に飛び降りてから、小雄蕊群の葯をつかんで前脚と中脚でそ

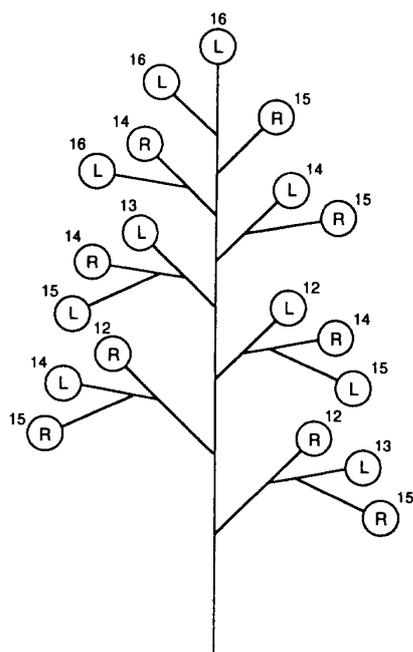


図4. ミズアオイの花序図 (Wang et al., 1995)
各円周の上にある数字は1994年9月の開花日を示す。

の葯から花粉を採集する。

ニホンミツバチは大雄蕊が除去された花を訪れるが、小雄蕊群が除去された花は訪れない (1992年9月10日の9時から9時30分の30分間の訪花頻度はそれぞれ23回と0回であった)。ニホンミツバチは上下逆にされた花を訪れるとき、小雄蕊の黄色い葯から花粉を集めるが、決して、小雄蕊の上方に位置する柱頭と大雄蕊の青

表3. ミズアオイの個体内および花序内におけるL型とR型の花の分布 (三方郡自然集団) (Wang et al., 1995)

個体と花序 ^a	花序当たりのL型/R型の花の数					
	9月24日	25日	26日	27日	28日	合計 ^b
1	1/1	0/1	1/3	1/0	0/1	3/6
2	—	3/2	2/0	4/2	—	9/4
3	0/3	0/1	2/1	1/0	—	3/5
4	—	—	2/2	0/0	3/1	5/3
5	4/0	0/1	2/5	4/0	0/3	10/9
6	1/3	3/0	3/1	0/4	0/1	7/9
7	0/2	4/1	2/1	0/3	—	6/7
8	1/2	2/2	1/2	2/0	—	6/6
9	—	1/0	1/1	0/3	1/2	3/6
10	—	1/2	3/0	4/1	0/2	8/5
11	—	—	3/1	0/2	0/1	3/4
12 ^a	2/1	3/5	1/0	—	—	6/6
12 ^b	1/1	1/1	1/1	2/3	1/1	6/7
13 ^a	1/1	2/3	1/0	—	—	4/4
13 ^b	—	—	3/0	1/1	1/0	5/1
14 ^a	0/1	1/1	0/1	0/1	—	1/4
14 ^b	—	1/0	1/1	0/2	—	2/3
14 ^c	—	—	1/1	0/2	1/0	2/3
15	2/1	1/2	2/4	1/1	—	6/8
16	—	—	2/1	1/1	—	3/2
17	1/0	2/1	2/3	0/2	1/0	6/6
18	—	—	2/1	2/1	3/3	7/5
19	2/1	1/1	3/2	2/1	0/3	8/8
合計	16/17	26/24	41/32	25/30	11/18	119/121

- a: アルファベット文字は同じ番号の個体における異なった花序を示す。
- b: 5日間のうちに咲いた花の数しか含まれていないので、数値は花序当たりの花数より少ない場合がある。

表4. ミズアオイの訪花昆虫 (三方自然集団と京都人工集団) (Wang et al., 1995)

昆虫名	和名	採集された昆虫数	
		三方(50分)	京都(30分)
Apidae			
<i>Apis cerana japonica</i>	ニホンミツバチ	15	12
<i>Bombus diversus diversus</i>	トラマルハナバチ	1	
<i>B. ignitus</i>	クロマルハナバチ	5	
Halictidae			
<i>Lasioglossum</i> sp.	コハナバチ科の一種		1
Anthophoridae			
<i>Xylocopa circumvolans</i>	クマバチ	1	5
Colletidae			
<i>Hylaeus nippon</i>	ニッポンチビムカシハナバチ	6	
Sphecidae			
<i>Cerceris rybiensis japonica</i>	マルモンツチスガリ		1
Calliphoridae			
<i>Stomorphina obsoleta</i>	ツマグロキンバエ	2	
Syrphidae			
<i>Mesembrius flariceps</i>	シマアシブトハナアブ	3	2
<i>Myiatropa florea</i>	ハナアブ科の一種	1	

紫色の葯に触れない。

体の大きいハチ、たとえば、クマバチ (*Xylocopa circumrolans*), クロマルハナバチ (*Bombus ignitus*) とトラマルハナバチ (*Bombus diversus diversus*) もミズアオイの花から花粉を集める。これらのハチが花に飛び降りると、その花は直ちにハチの体の重さに強いられて下向きになる。そのときにハチは花にぶら下がり、前脚と後脚で小雄蕊群の葯をつかんで翼を振動させ、揺すって花粉を振り落とす。それと同時に、ハチの腹部の左側は柱頭 (または大雄蕊の葯)、右側は大雄蕊の葯 (または柱頭) に接触する。

ニッポンチビムカシハナバチ (*Hylaeus nippon*) およびほかの小さい昆虫 (表4) も小雄蕊の葯から花粉を集めるが、柱頭と大雄蕊の葯に接触しない。

袋かけ、除雄および交配実験: 表5, 6は交配実験の結果を示している。大雄蕊または小雄蕊での自花受粉または異花受粉の組み合わせによる4つの交配様式ではすべて100%の結実がみられた。しかしながら、果実当たりの種子数は雄蕊のタイプの間には有意差がみられた (二元配置分散分析, $P < 0.001$; 表6)。大雄蕊または小雄蕊の花粉で人工授粉された果実当たりの種子数の平均値はそれぞれ148と106であった。異花人工授粉と自花人工授粉の果実当たりの種子数に有意差はなかった ($P > 0.5$; 表6)。

表7に示したのは京都の人工集団で行われた袋かけと除雄実験の結果である。袋かけと除雄処理は結実率 (カイ2乗検定, $P < 0.01$) と果実当たりの種子数 (一元配置分散分析, $P < 0.001$) に影響を与えた。ニホンミツバチの訪花下における自然状態の花はすべて結実して、果実当たりの種子数の平均値は155であるのに対し

て、袋かけされた花の結実率は約70%となり、果実当たりの種子数は自然状態の花の1/2程度に低下した。また、小雄蕊のみ除去した花の結実率は0%で、大雄蕊のみ除去した花は60%の結実率がみられ、その果実当たりの種子数は、袋かけをしたが、除雄しなかったものとあまり差はなかった。

花粉粒の発芽と花粉管の伸長: 大雄蕊の花粉も小雄蕊の花粉も黄色で、長さ約40 μ m, 直径約38 μ mである。そのサイズには有意差はなかった (t検定, $P > 0.05$)。花粉粒は柱頭に接触して25分から30分後から発芽し始めた。花粉粒が発芽し、花粉管が花柱の中を伸長して胚珠のところに到着するまで約3.5時間かかった。

表5. 人工自花・異花受粉および雄蕊のタイプが果実当たり種子数に及ぼす影響 (Wang *et al.*, 1995)

異花/自花受粉	大/小雄蕊	サンプル数	結実率 (%)	果実当たり種子数		
				レンジ	平均値	標準偏差
異花受粉	大雄蕊	13	100	56-190	137.46	44.77
異花受粉	小雄蕊	13	100	20-176	114.15	50.54
自花受粉	大雄蕊	10	100	81-210	162.00	39.60
自花受粉	小雄蕊	13	100	41-145	97.23	35.23

表6. 人工自花・異花受粉および雄蕊のタイプが果実当たりの種子数に及ぼす影響の二元配置分散分析 (Wang *et al.*, 1995)

要因	自由度	平均平方和	F比	危険率
異花/自花受粉	1	83.3	0.044	>0.5
大/小雄蕊	1	24232.0	12.864	<0.001
交互作用	1	5683.3	3.017	>0.05
残差	44	1883.7		

表7. ミズアオイにおける袋かけと除雄処理が結実率と果実当たり種子数に及ぼす影響 (Wang *et al.*, 1995)

サンプル数	果実数	結実率 (%)	種子数				
			花当たり		果実当たり		
			平均値	標準偏差	平均値	標準偏差	
袋かけと除雄処理:							
開花前大雄蕊除去	30	18	60	45.0	47.6	75.1 b ²⁾	38.5
開花前小雄蕊除去	25	0	0	0.0	0.0	—	—
開花前全雄蕊除去	20	1	5	0.2	0.7	3.0 ³⁾	—
閉花前全雄蕊除去	18	12	66	28.1	31.2	40.1 a	30.1
人工授粉後に袋かけ	49	49	100	125.6	48.1	125.6 c	48.1
人工授粉せずに袋かけ	29	20	69	54.6	56.8	79.2 b	52.1
自然放任 ¹⁾	20	20	100	155.2	15.9	155.2 d	15.9
			$\chi^2=112.4$ ($P < 0.01$)	ANOVA: F = 22.401 ($P < 0.001$)			

1) 訪花昆虫は主にニホンミツバチであった。

2) 同じアルファベットの表示の間にはダンカンの多重検定法 ($\alpha = 0.05$) において有意差が認められなかった。

3) 分散分析から除外した。

二種類の花粉は発芽および花粉管の伸長においてあまり差はなかった。

次に以上に述べた花の形態と交配実験および訪花するハチの行動の観察から送粉様式について考察を加えたい。

ミズアオイの花を訪れる昆虫は主にニホンミツバチであった。しかしながら、柱頭と大雄蕊の葯との距離および昆虫の体の形態とサイズからみると、体の大きいハチ、たとえば、ハナバチ (*Bombus*) とクマバチ (*Xylocopa*) がもっとも効率的な送粉者であることを示唆している。これらのハチがL型の花を訪れる場合に、その大雄蕊はハチの、毛の多い腹部の左側に接触する。その次に、もしそのハチがR型の花を訪れるなら、その体の左側についているL型の花からの花粉はこのR型の花の柱頭に移送されることになる。したがって、異花受粉は異型花の間では起こるが、同型花の間では起こらないことが推察される。

ミズアオイの花には蜜腺がないので、小雄蕊の花粉は訪花昆虫にとって、報酬である。ハチは大雄蕊が除去された花も訪れたが、小雄蕊が除去された花には訪れなかった。従って、黄色い小雄蕊が昆虫を引きつける目印になっていることがわかった。一方、ハチは大雄蕊の葯から花粉を集めないものである。大雄蕊が花被片と同じ青紫色をしているのは他殖用の花粉を昆虫に食料として持ち去られないための適応であると考えられる。また、大雄蕊の花糸にある引き金のような付属物は昆虫に無意識に引かれて、大雄蕊の葯と昆虫の身体の接触を促進することに有用である。以上の特徴は多くの鏡像二型性の植物に共有されている (Dulberger, 1981)。

Iyengar (1932) は、ナンヨウミズアオイ (*Monochoria hastata*) とコナギ (*M. vaginalis* var. *vaginalis*) の小雄蕊の花粉は稔性がなく、大雄蕊の花粉は稔性があると報告したが、本実験の結果では、ミズアオイのどの雄蕊の花粉も稔性があることが明らかになった (表5)。

開花する前に、何の処理もせずに特製の硫酸紙箱をかけた花の結実率は69% (表7) で、自家不和合性はないと考えられる。開花直前に大雄蕊を除去して箱掛けした場合の結実率は60%、小雄蕊を除去した場合は0%であった (表7)。すなわち、自花受粉に寄与しているのは柱頭上方に位置する小雄蕊である。昆虫がこない場合に、稔性をもつ小雄蕊の花粉は自花受粉で子孫を残すことができる。

ミズアオイ集団内の虫媒による異花受粉は隣花受粉 (同株同花序異花受粉, 同株異花序異花受粉) と他家受粉 (同集団異株異花受粉) との様式がある。同一個体上に同時に異なる型の花が咲いた場合は隣花受粉が起こるので、ミズアオイの花の二型性は自殖回避の機構と

しては不完全である。しかし、一個体に同時に咲く花の数が多くない場合には有効に他殖を促進する可能性がある。表3は1992年9月下旬、福井県三方郡のミズアオイ自然集団におけるR型、L型の花の分布を示している。5番の株では9月24日、25日、27日、28日に咲いた花はそれぞれいずれか一方の型の花のみで、また、その株はその頃1つの花序しか咲いていなかったため、虫媒の場合には他家受粉しかできなかった。14番の株はその頃3つの花序 (14a~c) が咲いているが、27日に3つの花序に咲いた5個の花は全部R型なので、隣花受粉は不可能であった。

以上の結果、ミズアオイは他殖促進の機構を備えると同時に、生理的な自家和合性を持ち、自 (花) 家受粉による種子形成もできる植物であることが明らかになった。一般に花の形態に多型性がみられる植物、たとえば、異型花柱性の植物は生理的な自家・同型不和合性をその特徴とする。そのほとんどは多年生植物である。とくに、栄養繁殖によって密度の高いクローンパッチを形成するような多年草が多い (鷲谷, 1992)。しかし、ミズアオイは花の形態に多型性 (鏡像二型性) がみられるが、種子繁殖の一年草である。そこで、もし、ミズアオイが生理的な自家・同型不和合性であるとすれば、昆虫が訪花せず、他家 (家) 受粉できない場合には、その個体群の存続に危機が出てくる可能性が大きい。したがって、大雄蕊と柱頭からできた花の鏡像二型性および二種類の雄蕊のいろいろな働きはミズアオイの個体群の存続およびその遺伝的変異性の維持において重要な適応的意義をもっていると思われる。

ミズアオイの繁殖様式に関する定量的研究

繁殖様式は集団の遺伝的構造と進化的ダイナミクスを決定する上で、重要な役割を演じている。顕花植物において繁殖様式は極めて大きな多様性を示していて、Jain & Allard (1960) によると、“exclusive or predominant outcrossing, predominant selfing, and mixed selfing and outcrossing” と3種類に大別される。鏡像二型性の花をもつミズアオイは前述のように自殖も他殖もすると推察されたが、どのぐらいの自殖率 (または他殖率) を示すかについての報告は見あたらなかった。そこで、Wang *et al.* (未発表) は同属のコナギと比べながら、ミズアオイの繁殖様式について定量的に検討した。

まず、日本全国の37道府県からのミズアオイとコナギをサンプルに、電気泳動法によりそのアイソザイム遺伝子座と対立遺伝子を識別した後、他殖率調査用に資する遺伝子座および系統を決めた。ミズアオイでは $Adh-1^0/Adh-1^0$ をもつ岡山県津島産系統と $Adh-1^1/Adh-$

1¹をもつ福井県三方産系統を、コナギでは Pgi-2¹/Pgi-2¹をもつ奈良県桜井農業改良普及所由来系統と Pgi-2²/Pgi-2²をもつ大阪府高槻市産系統を本実験に用いた。

また、京都大学附属京都農場で、岡山県津島産系統を3個体(ターゲット)、福井県三方産系統を50個体用い、2×10mのミズアオイ実験集団と、奈良県桜井農業改良普及所由来系統を3個体(ターゲット)、大阪府高槻市産系統を50個体用い、2×5mの実験集団をつくった(図5)。

さらに、他殖率(他家受粉率)を推定するために、秋に遺伝子型がわかったターゲット個体から個体別と果実別に熟した種子を収穫した。収穫された各果実の開花日の天候(晴れ、曇り、雨など)や訪花昆虫の頻度および種類などを記録した。また、昆虫の訪花行動についても観察した。さらに、収穫された種子は果実のまま水道の水の中に入れ、冷蔵庫に保存し、休眠覚醒した後、供試材料として、Glaszmann *et al.* (1988)を改良したデンプンゲル電気泳動法でそのアイソザイム遺伝子型を調査した。

他殖率 t は $t = H / p$ で推定できる(ただし、 H はヘテロ接合体の頻度、 p はマーカーの対立遺伝子の頻度である)。自殖率(自家受粉率) s の推定値は $s = 1 - t$ となる。

表8は実験集団のターゲット個体から収穫した各果実のヘテロ接合体の観察頻度を示す。ミズアオイではそのヘテロ接合体の観察頻度は0~75%であった。また、他殖率の推定値は、昆虫が訪花した場合には37~80%であるのに対して、雨の日に昆虫が訪花しない場合には0%であった。ミズアオイの花はクマバチとニホンミツバチ両方に訪花された場合、その他殖率の平均値は72.3%であるが、ニホンミツバチ1種にしか訪花されない場合には49.2%であった。その間には有意差が認められた。しかし、実験集団におけるターゲット個体の

位置による他殖率の差は有意でなかった。コナギでは、他殖率は各ターゲット個体ともに0%であった(表9)。

表8. ターゲット個体(ミズアオイ: Adh-1⁰/Adh-1⁰; コナギ: Pgi-2¹/Pgi-2¹)における果実当たりヘテロ接合体の観察頻度(Wang *et al.*, 未発表)

ミズアオイ	コナギ
Adh-1 ⁰ /Adh-1 ¹	Pgi-2 ¹ /Pgi-2 ²
75	0
73	0
70	0
65	0
64	0
62	0
61	0
55	0
46	0
42	0
37	0
35	0
0	0
0	0
0	0

表9. ミズアオイの他殖率に及ぼす訪花昆虫およびターゲット個体の位置の影響(Wang *et al.*, 未発表)

訪花昆虫	他殖率, t	
	平均値	標準偏差
クマバチ+ニホンミツバチ	0.723 c ¹⁾	0.060
ニホンミツバチだけ	0.492 b	0.114
訪花昆虫無し	0.000 a	0.000
ターゲット個体の位置		
集団のエッジ	0.514 a ¹⁾	0.331
集団のまん中	0.482 a	0.304
集団のコナー	0.462 a	0.280

1) ダンカンの多重検定法 ($\alpha = 0.05$) において同じアルファベット表示の数値の間には有意差が認められなかった。

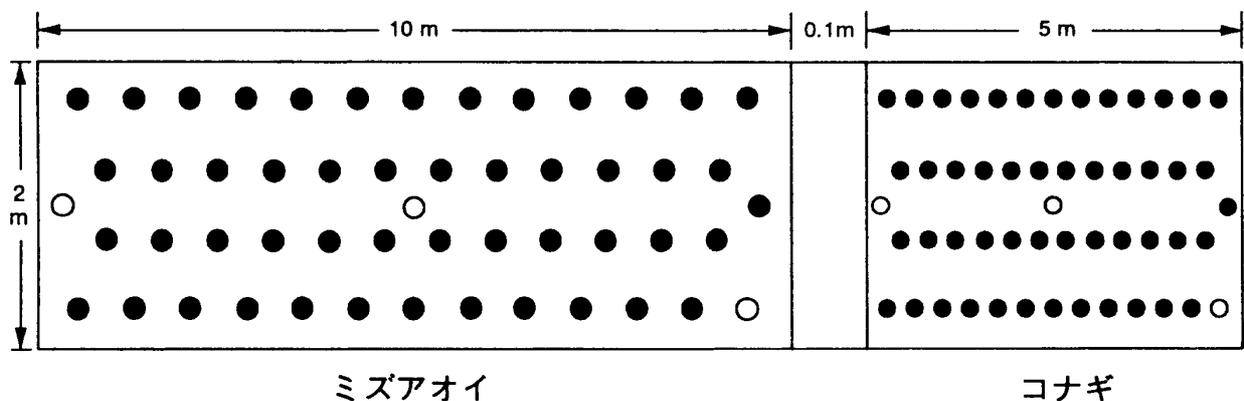


図5. ミズアオイとコナギの実験集団の模式図(Wang *et al.*, 未発表)

ミズアオイでは●: Adh-1¹/Adh-1¹, ○: Adh-1⁰/Adh-1⁰個体, コナギでは●: Pgi-2²/Pgi-2², ○: Pgi-2¹/Pgi-2¹個体を示す。

ミズアオイとコナギの他殖率に大きな差があるのは両草種の送粉様式に違いがあるためと推察される。ミズアオイでは、葯は花が咲いてはじめて裂開する。また、花が咲いてから多くの昆虫が訪花する。これに対して、コナギでは、閉鎖花(図6)となるか、開放花の場合でも花が咲く前に葯はすでに裂開している(図7)。本実験のコナギ集団では訪花昆虫は観察されなかった。

この繁殖様式のちがいはミズアオイとコナギの両草種における遺伝的変異のあり方に大きな影響を与えている(汪ら, 1996)。

SU 剤抵抗性生物型ミズアオイの雑草害 およびその防除法

水田は人間の食糧供給の役割を担っており、そうした場で雑草の繁茂を容認することはもちろんできない。R型ミズアオイの残草が問題となっている北海道の一部地域では早急な防除対策の確立が望まれている。そこで、古原(1997)はミズアオイの雑草害およびその防除法について検討した。

古原は水稻品種‘ゆきまる’を用い、表10に示す3処理区(1区3m²)を2反復で設置し、収量および収量構成要素を調査した。ミズアオイは自然発生したもので、ミズアオイ区と除草区では移植5日後にNC-311T,



図6. コナギの閉鎖花 (Wang et al., 未発表)



図7. 花被片が除去されたコナギの花の側面 (Wang et al., 未発表)

表10. ミズアオイが水稻の収量および収量構成要素に及ぼす影響 (古原, 1997)

処理区	ミズアオイ	タイムピエ	水稻の収量および収量構成要素						
	個体数 (個体/m ²)	個体数 (個体/m ²)	精玄米重 (kg/10a)	同左比率 (%)	穂数 (本/株)	1穂粒数 (粒)	総粒数同 (100粒/m ²)	登熟歩合 (%)	千粒重 (g)
無処理区	20.7	23.0	250	63	16.0	47.8	161	60.5	21.8
ミズアオイ区	14.9	0.0	333	85	22.4	57.1	265	59.4	22.5
除草区	1.0	0.0	394	100	28.3	48.6	293	59.2	22.6

表11. SU 剤抵抗性生物型ミズアオイに対する各種除草剤の防除効果(古原(1997)の表を改変)

除草剤	成分量	処理量 (/a)	単用 処理	体系 処理
CG-113, 1kg粒剤	プレチラクロール: 4.0%	100g	0 ¹⁾	0
SW-751, 3kg粒剤	ピラゾレート: 10.0%	300g	0	0
NSK-855, フロアブル剤	ベンスルフロンメチル: 1.4%, テニルクロール: 5.0%	50ml	0	0
NC-311KP, 1kg粒剤	ピラゾスルフロンエチル: 0.3%, ベントキサゾン: 3.9%	100g	0	0
NC-329, 1kg粒剤	ピラゾスルフロンエチル: 0.3%, プレチラクロール: 4.5%, ジメタメトリン: 0.6%, エスプロカルブ: 15.0%	100g	0	0
TH-913ADS(L), 1kg粒剤	イマゾスルフロン: 0.9%, プレチラクロール: 4.5%, ジメタメトリン: 0.6%, ダイムロン: 15.0%	100g	0	0
HSW-941, 1kg粒剤	プレチラクロール: 3.0%, ピラゾレート: 18.0%, ベンフレート: 3.0%, ジメタメトリン: 0.6%	100g	0	0
DPX-84T, 1kg粒剤	ベンスルフロンメチル: 0.75%, メフェナセット: 10.0%	100g	5	0
DPX-84SC, 1kg粒剤	ベンスルフロンメチル: 0.75%, エスプロカルブ: 21.0%	100g	8	0
TDS-888, フロアブル剤	ベンスルフロンメチル: 1.4%, ピリプブカルブ: 12.0%	50ml	7	2
無処理			9	

単用処理は移植5日後処理。体系処理は移植5日後処理の後、モリネート(8%)・シメトリン(1.5%)・MCPB(0.8%)の3kg粒剤を移植20日後に処理。 1) 表中の数値は移植47日後の残草量(個体/ポット)。

1 kg粒剤（ピラズスルフロンエチル，0.3%；メフェナセット10%）を標準使用量で処理し，除草区ではその後，さらに手取り除草を行った。

その結果は表10に示したように，無処理区にはミズアオイ20.7個体/m²，タイヌビエ23.0個体/m²が残っており，水稻の収量は250kg/10 aで除草区の63%であった。一方ミズアオイ区では14.9個体/m²以外の草種は残っておらず，収量は333kg/10 aで除草区の85%であった。ミズアオイの収量構成要素を除草区と比較すると，ミズアオイ区では穂数の減少が大きく，平方メートル当たり粒数は減少した（表10）。

以上の結果よりミズアオイの雑草害は，光競合よりも養分競合の影響が大きく，穂数減による粒数減によって生じると考えられている（古原，1997）。

また，その防除法については表11に示したようにブレイラクロール，ピラズレート，テニルクロール，ペントキサゾンを含む除草剤はR型ミズアオイに対して高い除草効果を示した。DPX-84 T，DPX-84 SCの単用処理では十分な除草効果は認められなかったが，モリネート SM との体系処理では除草効果が認められた。

以上のようにR型ミズアオイに対する防除対策はすでに確立され，2，3年後にはミズアオイの姿も北海道の水田からまた消え去るであろう。除草剤にまで抵抗したミズアオイの努力はせいぜい線香花火の散り際にすぎないのかもしれない。種の多様性保持に国際的関心が集まっている今日，水稻の安定生産のための雑草制御に当たっては，如何に十分に生物種の保全に配慮するかについての研究が急務であることを痛感する。

引用文献

- Airy Shaw H. K. 1973. J. C. Willis' a Dictionary of the Flowering Plants and Ferns, 8th ed. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Aston, H. I. 1985. *Monochoria cyanea* and *M. australasica* (Pontederiaceae) in Australia. *Muelleria* 6 (1-2) : 51-57.
- Backer, C. A. 1951. Pontederiaceae. *Flora Malesiana* Ser. 1. (4) : 255-261.
- Bowers, K. A. W. 1975. The pollination ecology of *Solanum rostratum* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 62 : 633-638.
- Cook, C. D. K. 1989. A revision of the genus *Monochoria*. In: Tan, Mill & Elias (eds.), *Plant Taxonomy, Phytogeography and Related Subjects*. The Davis & Hedge Festschrift, p. 149-184. Edinburgh University Press.
- Dulberger, R. 1981. The floral biology of *Cassia didymobotrya* and *C. auriculata* (Caesalpinaceae). *American Journal of Botany* 68 : 1350-1360.
- Dulberger, R. & R. Ornduff. 1980. Floral morphology and reproductive biology of four species of *Cyanella* (Tecophilaeaceae). *New Phytologist* 86 : 45-56.
- 榎本敬 1993. よみがえれミズアオイ. 倉敷の自然をまもる会（編）自然への思い 岡山 p. 146-150. 山陽新聞社
- 福岡県高等学校生物研究部会 1975. 福岡県植物誌 博洋社
- Glaszmann, J. C., B. G. de los Reyes & G. S. Khush. 1988. Electrophoretic variation of isozymes in plumules of rice (*Oryza sativa* L.) — A key to the identification of 76 alleles at 24 loci. *IRRI Research Paper Series No. 134* : 2-14.
- Holt, J. S. & LeBaron. 1990. Significance and distribution of herbicide resistance. *Weed Technology* 6 : 615-620.
- Holt, J. S. 1992. History of identification of herbicide resistant weeds. *Weed Technology* 4 : 141-149.
- 伊藤一幸 1996. 除草剤抵抗性雑草の最近の話題と今後の展望 研究ジャーナル 19 : 37-43.
- Iyengar, M. O. T. 1932. On the biology of flowers of *Monochoria*. *Journal of the Indian Botanical Society* 3 : 170-173.
- Jain, S. K. & R. W. Allard. 1960. Population studies in predominantly self-pollinated species. I. Evidence for heterozygote advantage in a closed population of barley. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 46 : 1371-1377.
- 笠原安夫 1968. 日本雑草図説 養賢堂
- 古原洋 1997. 北海道における水田雑草ミズアオイの雑草害と数種除草剤の効果 雑草研究 42(別) : 162-163.
- 熊本記念植物採集会 1969. 熊本県植物誌 長崎書店
- LeBaron, H. M. 1991. Distribution and seriousness of herbicide-resistant weed infestations worldwide. In: Caseley J. C., G. W. Cussans & R. K. Atkin (eds.), *Herbicide*

- Resistance in Weeds and Crops. p. 27-43. Butterworth-Heinemann, Oxford.
- Lloyd, D. G. & C. J. Webb. 1992. The evolution of heterostyly. *In*: Barrett, S. C. H. (ed.), Evolution and Function of Heterostyly. Springer-Verlag.
- 馬淵勉 1993. スルフォニルウレア系除草剤抵抗性雑草の出現とその抵抗性メカニズム 農薬 40 : 48-53.
- Mallory-Smith, C. A., D. C. Thill, M. J. Dial & R. S. Zemetra. 1990. Inheritance of sulfonylurea herbicide resistance in *Lactuca* spp. Weed Technology 4 : 787-790.
- 森田弘彦 1992. 水田雑草ミズアオイの発生分布と形態的特徴 植調 26 : 222-226.
- Muller, F. 1883. Two kinds of stamens with different functions in the same flower. Nature. 27 : 364-365.
- 日本植物分類学会 1993. レッド・データ・ブッカー 日本の絶滅危惧植物— 農村文化社
- 大分県植物誌刊行会 1989. 新版 大分県植物誌 大分県植物誌刊行会
- Ornduff, R. & E. Dulberger. 1978. Floral enantiomorphy and the reproductive system of *Wachendorfia paniculata* (Haemodraceae). New Phytologist 80 : 427-434.
- Primiani, M. M., J. C. Cotterman & L. L. Sarri. 1990. Resistance of kochia (*Kochia scoparia*) to sulfonylurea and imidazolinone herbicides. Weed Technology 4 : 169-172.
- Putwain, P. D. 1990. The resistance of plants to herbicides. *In*: Hance, R. & K. Holly (eds.), Weed Control Handbook: Principles. 8th Edition. 217-242. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Thill, D. C. 1982. Sulfonylurea herbicide resistant weed: discovery, distribution, biology, mechanism, and management. *In*: Caseley J. C., G. W. Cussans & R. K. Atkin (eds.), Herbicide Resistance in Weeds and Crops, p. 115-128. Butterworth-Heinemann, Oxford.
- Verdcourt, B. 1961. The genus *Monochoria* Presl (Pontederiaceae) in Africa. Kirkia. 1 : 80-83.
- Vogel, S. 1978. Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers. *In*: Richards, A. J. (ed.), The Pollination of Flowers by Insects. Academic Press, London.
- 汪光熙・草薙得一 1994. 日本産ミズアオイとコナギの分布及びコナギの学名について 雑草研究 39 (別I) : 226-227.
- 汪光熙・草薙得一 1996. アジア産ミズアオイ属植物の細胞分類学的解析 植物分類地理 47 : 105-111.
- 汪光熙・草薙得一・伊藤一幸 1996. ミズアオイとコナギにおけるアイソザイムの変異 雑草研究 41 : 255-263.
- 汪光熙・伊藤一幸・橘雅明・内野彰・古原洋 1997. ミズアオイ *Monochoria korsakowii* の数種スルホニルウレア系除草剤に対する反応 雑草研究 42 (別) : 14-15.
- Wang, G. X. & H. Nagamasu. 1994. A new species of *Monochoria* (Pontederiaceae) from Hainan, China. Acta Phytotaxonomica et Geobotanica 45 : 41-44.
- Wang, G. X., R. Miura & T. Kusanagi. 1995. The enantiostyly and the pollination biology of *Monochoria korsakowii* (Pontederiaceae). Acta Phytotaxonomica et Geobotanica 46 : 55-65.
- 鷲谷いづみ 1992. 異型花柱性植物の種子繁殖と送粉 川那部浩哉 (監修) 昆虫を誘い寄せる戦略 p.103-136. 平凡社
- Webb, C. J. & D. G. Lloyd. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. New Zealand Journal of Botany 24 : 163-178.

(1997年9月29日受領)