

野草と雑草の種子の耐乾・耐湿性が 植生上にもつ生態学的意義

中 山 包

K. Nakayama: Resistance of some weedy or wild plant seeds to moisture or drought and its ecological significance for survive

1. ま え が き

1年生草本の群落の種の構成とそれぞれの種の数度被度などは、それらが生産する種子数と生育地の埋蔵種子数に関係がある以外に、種子自身のもつ生来の休眠性と生育地の環境（気候的、土壌的）に対する反応が有力な決定因子となる。

休眠性は野生植物の種子がもつ種族保存の重要な鍵であって、それぞれの種は進化の過程でこの特質を獲得したものと思われる。

しかし種子が負わされている後代世代の保証は休眠性だけで解決されるのではなく、それが成熟して地表面に落下後の環境条件に対する反応（抵抗性の強弱）がどうであるかによって、その種のあり方が生態的に決められる。抵抗性があれば種子は好条件下におかれた時に発芽し次代植物を生じ、定着することになるが、抵抗性がなければ種子のまゝで早晩腐敗してその群落から姿を消すことになる。

休眠性をもつ種子ではこの環境条件に対する抵抗性は休眠の深さと関係があることは事実であるが、実際にはこの意味における種子の抵抗性の大小は種によって決められ、一応休眠性とは別の相として考えることができる。

秋季または初冬に成熟し母株を離れて地上に落ちた種子は、翌春になって温度の上昇と日長の漸増する頃になって発芽適期を迎えるまで、数ヶ月間は地表または地表下数mmまたは数cmの地中において発芽に不適の環境下に曝さねばならない。

温帯地域ではむしろこの期間は低温であるから、温度の上昇によって促進される一般の化学変化や微生物の増殖による障害は起りにくい。が、地表上での乾燥あるいは土壌中に埋没しての湿潤の起す被害は当然うけることになる。

成熟脱離後に乾燥に比較的強い種子もあれば弱い種子もある。乾燥には弱いが湛水状態にも弱い種子もある。農作物の種子では従来この湿度に対する保水力が広く研究されているが、一般野生植物または雑草で種子がもつこの特性がその植物の生育分布にどんな関係を有するかについては、十分な考察がなされていない。ここでは野生植物と帰化雑草の数種についてこの現象を考えて見ることにする。

2. 材料植物とその選択の理由

この問題について研究を進める上には、これが広い生態的意義をもつという点から見ればどの植物

を材料として選んでもよいわけであるが、得られた結論の解明上からここでは次の2～3の点に焦点をあててその材料を選ぶことにした。

- (1) 比較的発芽が困難視されている植物。
- (2) 伝播力が強く広い分布をもつ帰化植物と、近縁種であるがこれより遙かに狭い分布を示す種。
- (3) 栽培植物ではあるが、比較的野生に近い形質をもつ品種。
- (4) 栽培植物とこれに近い野生種（または雑草）。

そして(1)としてセンブリとムラサキ (2)としてセンダングサとアメリカセンダングサ (3)として水稻と赤米 (4)としてアサガオ栽培種と雑草マルバアサガオを材料に選んだ。

種子の抵抗性はその生存の可否によって判定することになり、生否は発芽力で見ることになるから、生存と発芽の間にある一連の生理学的の過程即ち休眠現象を考慮しないではここに扱う課題を正しく検討できないのは当然である。従ってここで材料として選んだすべての植物についてその種子の休眠に入る過程と休眠からさめる過程を別の系列で実際に調査して、結論の説明に誤りないように努めた。

用いた種子は全ての種について同年度産のものを用いた。実験開始の頃までに休眠を完了せずそのために発芽しないものは1種もなかった。

なお、用いた植物中でアサガオ・マルバアサガオ・アメリカセンダングサ・センダングサ・イヌビエ・アカゴメの6種は1年生であり、センブリは2年生、ムラサキとシオデは多年生である。

3. 観 察 と 実 験 の 結 果

(1) 発芽困難な野草数種の場合

ここで発芽困難というのは遺伝的に発芽力が乏しいとか、または硬実などの関係で休眠期間が長いという理由ではなく、全く種子のおかれた環境条件が発芽開始に不適当であるためであって、発芽ももっと精確には種子保存の状態がその種に好適な条件であれば、場合によっては100%の発芽も決して不可能ではない。

もしこの事実の裏を返して云うならば、その植物が全く自然の状態で生育している場合でも、生産された多数の種子は地上に落下後、大部分またはある場合には實際上その全部が、不適環境条件のために死滅してしまう。例外的に休眠完了期まで生き残ったごく稀有の種子だけが発芽し定着に成功する。

しかしこの場合、人間がもしも米麦や豆類の収穫・播種と同様に成熟後採種して袋などに包んだままで室内に保管するとなると、翌春までにはそのほとんど全部が発芽力を喪失してしまう。

これは採種から翌春播種までの貯蔵中の乾燥が発芽力喪失の原因であることは明らかであって、西欧の園芸家が中世紀ごろから採用していた湿潤層積法 (stratification) で、比較的低温かつ湿潤の状態におけば発芽力を保持することができる。これは種子の発芽生理上、胚の後熟と関係がある。

植物のもつ各種の形質がいずれも長い進化の過程において淘汰の結果獲得されたものと見るならば、

自然にあってもこのような生活力の喪失の巾広い不経済が実現されている理由が問題となる。しかしここに例証するような2年生または多年生植物にあっては、一度発芽し定着するとかなり長年月にわたって生育地を占拠することになるから、密生の害が大となる恐れがある。そこで広く伝播するためにはかなりの数の種子を生産はするが、その発芽を別の方法で抑制することが、生態上にも意義が出てくるのかも知れない。

センブリ：センブリはリンドウ科に属する2年生草木で、生態的には丈の低い草木がまばらに生じている南面の緩い傾斜地などに好んで生ずる。

筆者が探訪した限りでは20年以上前に京都府下の須知町近傍でかなり頻度の高い自生地を見出したが、それ以外の多くの自生地ではたとえ稀ではないにしても、他の野草の如く純群落を作ったり、または優先種となるようなことはほとんどない。これは薬草採取家に根こそぎ取りつくされる面もあるが、元来この植物にあまり群生または密生しない性格があるためと思われる。

そして多くの生育地では、意識して探求しなければ採取できない程度の散発性分布を示す。これはこの種子の発芽性にその大部分の原因がある。

この植物は周知の苦味菜（当菜）の原料で、栽培を企てられたこともあるが、種子発芽は多少注意を必要とする。初冬の頃成熟するがこれを採種してそのまま室内保存しては発芽困難となる。これは別記の如く水苔と砂の低温湿潤層積法で翌春まで保管し、晩春の候播種すれば、ほとんど100%の発芽が得られる。自然状態でもこの人工保生に近い条件が与えられた場合は自然発芽も無論可能である。場合によっては発芽時期がずれて、秋季の候に一斉に発芽することもある。

センブリが従来裸地では生育せず、柴の下または各種の芝生群落中でのみ可能であるとの考えがあり、そのため一部には禾本科草木類の根との共生も唱えられたが、これは自然の生育地で低い草木類の群落内の微細気候特にその湿度関係がセンブリの種子の保生に役立つことの結果にすぎないと思われる。

センブリの種子は極めて微細でかつ大小不齊の円形近い形をなしている。極微細であることはその表面積が相対的に大きいことを示し、例えば表面にゼラチン様の薄膜があっても、胚が乾燥害を受け易いことが推測される。

ムラサキ：この植物も生態的に気むづかしい条件をもつ。「江戸ムラサキ」として武蔵野の原野に往時よく生育したらしいが、最近では日本中どこへ行っても数多く自生することはあまり聞かない。分布は広いが定着の状態が散在的で優占にはおよそ遠い。この植物は種子を収穫して湿潤層積法でミズゴケと細砂の混合物中に混濁し、適当の水湿を含ませて冷所に一冬おくと翌春にはほとんど過半に近い発芽を示すこともある。しかし自然状態に放置して種子を地上または地下数cmほどの所に越冬させると、翌春発芽する種子は極めて少く数粒あるかなしかである。そして発芽しない大部分の種子は翌々春または4～5年も経過してから発芽してくるものもあるから、休眠の覚醒しないために発芽しな

いものも確かにある筈である。しかし全部が休眠のための未発芽ではなく、こうして地表または地中に長期間を過す中にかなりの割合の種子がそのまま死滅することも明かにされた。即ち休眠期の変異も巾が広いが、休眠と無関係に乾燥または湿潤のために失活してしまう種子もかなり多いと思われる。

要するにムラサキの種子が自然の生育地で充分な越冬力をもたないのは、過乾または過湿に対する感受性の高いことが主因と思われる。この点については前述のセンブリと類似の傾向をもつ。秋に採種して室内に放置すると発芽力はほとんど失われるから、気乾に対してきわめて敏感であることは明白であるが、同時に過湿または水中におかれた場合はこれにもまして発芽力を喪失するおそれがある。

低温は非常に多くの後熟要求種子の後熟促進の役割をもつが、ムラサキの種子でも同じ説明が当てはまるものと思われる。

なお、水苔と砂の混肴が発芽力保持に適當であるのは、多孔性で通気のよいことが後熟の進行に有利であるためと思われる。

この越冬性の不足がムラサキの出芽頻度の低い第一の原因となるものと思われる。

(2) 広分布性の帰化植物と狭域性の地域植物——アメリカセンダングサとセンダングサ

種生生態学 (Genecology) または生態遺伝学 (Ecological Genetics) によると、広域分布を示すいわゆる帰化植物は、それ自身の遺伝的内容において、狭域に限定された分布をもつ地域植物と異なるものがある。それが果して何であるかは個々の場合で必ずしも一様ではないであろうが、この事実を掘り下げる最初の一つの手がかりは、上述の二つの傾向をもつ近縁植物間で比較検討して見ることである。例えば、同じ属の中で広域性の species と一地方に限られた species がある場合などがこの好例であろう。同一種の中の 2 forms として比較することができれば、さらに好都合であろう。

さて最近、筆者の居住する松本市附近一帯では、多少湿潤な土地や河底、道路沿いの溝の中などには、アメリカセンダングサ *Bidens frondosa* が非常に旺盛に繁茂している。この植物は乾燥地には生じないが、市街地やその近傍には意外に湿潤な個所が多いので、それが全く見られない地区はほとんどない位の増殖ぶりである。ところが、これと同属のセンダングサ *Bidens bipinnata* (biternata)、ホソバセンダングサ *B. parviflora*、タウコギ *B. tripartita*、コセンダングサ *B. pilosa* をみると (図版 1、図 1)、タウコギが水田跡地のやゝ多湿の地に増殖する外は既有的の生育地を年々保有するにとどまり、大して蔓延の徴を示さない。群落内の密度の点ではさらに明白な差異をアメリカセンダングサとの間に示している。

このアメリカセンダングサの繁茂が何の原因によるか、特に同属異種の植物の生態とどこが本質的に異なるかは生態遺伝学上からも興味ある課題と思われる。そこで筆者はアメリカセンダングサとセンダングサの種子の耐乾性と耐湿性の上で比較した。

筆者はこの 2 種の種子を、1969 年秋に収穫後

- a) 紙袋に入れたまゝ室内放置
- b) 飽水泥土中に埋没

して翌年8月に取り出して発芽装置に入れたところ(図版1、図2)、a)で実験室内の乾燥にまかせて採種後満1ヶ年近くも放置した場合はセンダングサの方が断然強く、アメリカセンダングサはこの条件では大部分発芽力を失ってしまった。

これに反し湿潤泥土中または水底に貯えた場合には逆に、アメリカセンダングサは過半または大部分の種子が発芽したが、センダングサは発芽力を完全に失った。

要するにこの両者の比較では、アメリカセンダングサは湛水または飽水状態に抵抗力が強いが乾燥に弱く、センダングサは逆に乾燥に比較的強く多湿または沈水条件に弱いということになる。従って水中または湿潤土壌上ではアメリカセンダングサは他者との競争なしに場所を独占でき、既成群落中へ侵入できなくても増殖は支障なく継続されるであろう。

(3) 栽培植物中、比較的野生に近い形質をもつ品種——赤米

稲の一種に赤米といわれる品種群がある。

これは分類学上では立派にイネ *Oryza sativa* の中に入るが、種皮の部分に赤色の色素をもち、その他いくつかの特異性があるために最近ではほとんど栽培されていない。現在日本のように水稻品種の育種と種子の精選が実施されているところでは、赤米の混淆は全くなかったが、昔は時によりこの赤米が混入した。その点では一種の混入物の扱いをうける。

この赤米のもつ赤粒性は珠心の薄層上にある種皮の一片の細胞層内に一種の赤褐色色素を含むことが普通種(白粒種)との主な差異であり、これは単純なメンデル形質として行動することが分っているが、この遺伝子のあらわす働きは多面的発現をして、ここに述べる越冬性の原因となる後熟の遅延と水中低酸素抵抗性を示すものと思われる。

i) 後熟期間

一般種子に後熟現象のあることは周知の如くであるが、栽培植物特に草本のものでは長い間の淘汰の結果として一般的には後熟期間が短縮される傾向をもつ。しかし米麦の如き禾穀類の種実でも野生または雑草性のものに比較すれば比較的短いが、なおかつある程度の後熟期間を経過しなければ、充分の発芽率を期待出来ないのを通例とする。

筆者はかつて、普通の白粒米12品種(北海道2、東北3、関東及び中部3、中国2、四国九州2)とそれらの品種産地から集めた赤米約9点について、適期採種の籾を収穫期から0、15、30、50、100日後に発芽試験を行い、採種後の時間と発芽率の増加を比較したところ、次の結果が得られた。

後熟の進行の遅速の比較（平均値）

品 種 別	収 穫 時	15日後	30日後	50日後	100日後
普 通 品 種	55%	78	97	100	100
赤 米 品 種	24%	41	57	65	72

そして赤米種がほとんど100%の発芽率を示したのは、実に収穫後160日も経過してからであった。明らかに赤米は普通の白粒品種に較べて後熟期間が長い。

現在わが国で栽培されている水稻の野生原始型がどのような種実の後熟性を有していたかを知る由もなく、また今日いわゆる野生稻としてインドと東南アジア地方に分布している同属異種の植物がこの点についてどうであるかを知る機会をもたない。それで目下わが国に残っている赤米品種が系統上どのように考えたらよいかも疑問であるが、ただこゝで云い得ることは、イネの発祥地と考えられるインド・東南アジアの熱帯地域でなく、日本列島という典型的な温帯地域に広く分布する赤米がこのような後熟遅延を示すという事実である。

従ってこの現象は栽培イネ *Oryza sativa* として野生形質の残された、未淘汰形質と考えるべきか、または逆にイネが熱帯から温帯へと分布する過程で作られた一種の適応形質と見做すべきものかは今後の検討にまつ外はない。

ii) 水中酸素欠乏に対する抵抗性

種子は常に呼吸する。多湿という環境条件の与える実際の被害が、それによって二次的に起る酸素利用に対する障害が原因となる場合が往々あることは、周知のことである。

イネは元来挺水植物であり、その種実の結実は大気中で進むが成熟すると水中または多湿の地上に落ちて発芽までの期間を過す。従って栽培化された品種にあっても、水中発芽は容易であり、かつ低酸素圧に対する抵抗性が大で、畑作物の種子の如く酸素の欠乏で発芽を抑えられることが少い。しかしこれもイネの品種により異り、特に赤米はこの抵抗性が大である。低酸素圧で呼吸困難を生じないことは要するに無気呼吸の占める割合が特に赤米において大きいことを暗示する。

これは普通品種8と赤米品種6の籾を煮沸して O_2 を排除した水中で発芽させたところ、健全発芽率が前者で4%、後者で50%を得たことから明白であろう。

さて、わが国の水田では収穫時に脱落した籾は灌漑水を徹去した湿地面で発芽するものが多いが、これはむしろ越冬しない。発芽しないものも比較的休眠期間が短くて発芽し得る活性の生理状態に在るため、諸々の被害を受けやすく翌春まで残るものはほとんどない。

これに反し赤米は休眠期間が長く、従って生化学的に比較的安定した状態で晩秋——冬——春の差カ月間を湿潤な（酸素の不足しがちの）土壤中越冬することになる。

要するにイネの普通（白粒）品種ではめったに越冬できない水田環境において、赤米だけはかなりの程度の保生種実があることは、後者の長期休眠性と低酸素圧抵抗性に原因するものと思われる。従ってこの現象はイネの品種育成途上における末淘汰の結果か、または二次的に雑草の形質が添加したかの何れかに因るものと思われるが、ここではそれについては断言し得る資料をもたない。

(4) 栽培植物とこれに近い野生種（または雑草）— マルバアサガオとイヌビエ

この事例はかなり多数を挙げることができ、実際従来、報告された例もかなり多い。ここではただその中の一例としてマルバアサガオ *Pharbitis purpurea* とイヌビエ *Echinochloa crusgalli* を引用するにとどめる。

マルバアサガオ（図版Ⅰ、図3）： 熱帯アメリカの原産であるが、現在はわが国諸地方に点在的に広く分布している。一度定着した場所には翌春ほとんど次代が発芽する。

松本市のあたりでは、このマルバアサガオは完全に雑草化していて、市街の空地、路傍、鉄道の沿線など、およそ一般の雑草の生じやすい場所はこの植物の生育地となる。

水の涸れた溝の中にも崖にも生じ、秋に熟して落ちた種子は地上または浅い地中で安全に越冬して翌春発芽して減びない。

実際筆者が試験的にそれぞれ数10種の種子を各種の自然条件に模倣した条件の装置中で越冬させたとところ、湛水下のもの以外ではほとんど完全に越冬して翌春の発芽試験に85～100%の発芽を与えた。

この植物の種子は採種後袋に入れて実験室内に放置しても、デシケーター中である程度脱水しても、かなりよく発芽した。

これと対照的に観賞用に市販しているアサガオ *Pharbitis nil* の種子は、採種後室内で保管しておけば成熟して自然落下した種子の自然発芽は可能性が薄い。

マルバアサガオと観賞花卉としてのアサガオは異種の植物でその間には種間雑種も出来にくいとされているが、精細な系統発生上の関係は不明ながら、栽培植物への進化または淘汰が越冬能力を犠牲にして進化したようにも考えられる。

なお筆者は近縁植物で越冬力ある種子をもつ植物とそれを欠く種子の植物とを、さらに広範囲にわたって相互の系統関係と生態的特性を検討したいと考えている。

イヌビエ（図版Ⅰ、図4）： ヒエ属 *Echinochloa* については最近その細胞学的、種生態学的、および細胞遺伝学的研究が数多く発表されているので、それらの全般の様相はかなり明らかにされた。水田においてイネに対する随伴雑草としての歴史的経過が、この植物の現在の姿に深い関係をもつことは当然考えられるので、その一面として越冬性とくに耐湿性、耐乾性の問題をここで考える。

野生イヌビエの種実は受精後10～15日も経てば一割以上のものが発芽力を持ち、むしろ完熟後はかなり長い休眠を必要とする。休眠期間は普通少なくとも1カ月半から2カ月、そして充分の発芽に

は3～4カ月を要する。そして結実2年目までは発芽力はほとんど低下しないが、3年目になると急減の経過を辿る。

発芽試験をすると、発芽経過が不齊で100%の発芽率を得るにはかなりの長期間を要する。

次に耐湿性についてはかなり強く、採種翌年の夏までの間、水中で水温の上昇する中にあってかなり保生力をもちつづける。

しかし形態的な発芽過程（幼根と鞘葉の生長）の上では、水稻よりもはるかに多くの溶存酸素を要求し、従って水稻が発芽（鞘葉の伸長）可能の水深でも、イヌビエは発芽できないことがある。

要するに休眠期間が長いことと、水田の湿潤な土壌中に埋没してもかなり長期間にわたり生活力を保持できること、さらにある程度の乾燥（水田表土上または路傍の地表面）に曝されても発芽力を失わないことが、形態の類似とともに水田雑草としてのイヌビエの蔓延を裏づけているものと思われる。

水中にあっての相対的保生力と具体的発芽に必要とする酸素量の多少との間には、必ずしも直接的な相関性または原因関係はないかも知れない。現にイヌビエは水稻の籾に比較すると、形態的発芽に必要な酸素量は籾よりも一般に大であるにもかかわらず、水中におかれた場合（特に温度がかなり高い時に）籾よりも遙かに保生期間が長いことが分っている。

4. 考 察

以上述べた如く、ある種の野草雑草の類は、その種子が秋季に成熟後地上に落下した場合に土壌培地の過湿または乾燥に因る発芽力喪失によって、翌春における出芽数が著るしく減少し、往々にして必ずしもその次代が同一地点に保証されない事態も起り得る（センブリ、ムラサキ、センダングサなど）。

しかし地面ではイヌビエやマルバアサガオのように、ある程度抵抗性を有し、次代植物の発生が同一地区にかなりの確実さをもって保証される植物もある。

その量的な差異が毎年地上の植物相をあらかじめ決定することにもなる。自然群落内におけるこの越冬性の差異の意義は、結局自家間引と関連するのであろう。

しかし水分条件によるこの発芽力抑制だけが自然環境における密度調整の機作ではない。筆者の観察によれば、ある野草たとえばシオデ *Smilax nipponica* の如きものでは、種子の胚自身の後熟未了と周囲の果肉に含まれる抑制物質のために、なかなか発芽しない。

年々かなり多数の種子が落下するにもかかわらず、一株の母株を中心としてその周囲に群落を作ることとはほとんどない。これも一種の自家間引の一機作と考えられるがこの場合には乾湿の関係は一見したところ、直接の原因とは思われない。なぜならばこの種子の発芽抑制は、かなり明らかな発芽阻害力をもつ果肉の除去と種子の低温湿層処理によって大部分取除くことができるからである。

自然に生育するいわゆる野草山菜の種類を広く見ると、種子数の割合に実際に次代に作られる植物数は極めて少く大部分は種子または幼苗の時期に枯死する。種子として発芽もせずにはびることの原

因は諸々考えられるが、水分関係の不適、特に乾燥によるものがかなり多いと思われる。これは乾燥が直接にその死因につながる場合と、乾燥によって胚の後熟が著るしく遅滞され、それが危険につながる場合と2つの可能性が考えられる。

温帯地域では、秋に成熟し初冬の頃地上に落下した種子の遭遇する環境条件の中で、低温は多くの場合に種子の生活力喪失の直接原因とはならないだろう。これは種子の化学的な実状から見ても、また実際に種子を低温処理した結果から見ても推測される。また光、CO₂、その他の発芽要因も一般的な死因とは考えられず、結局水分関係の不適が直接間接に個体の密度調節に関与する事実が最も普遍的ではないかと考えられる。

5. 結 論

草本野生植物および雑草類の種子の湿潤・乾燥に対する抵抗性は、その種が群落中において均等に分布し、かつ永存するために生態的意義をもつ。それは自家間引 (self-thinning) の1つの型とも考えらる乾・湿による被害性を一貫してそなえながら、他面では部分的にこの害を克服して生き残る機作をも同時にもつことを示す。

新しいシャクナゲの雑種 “クロヒメシャクナゲ”について

荒 川 袈 裟 利

K. Arakawa: A new hybrid of *Rhododendron* Subgen. *Hymenanthes*,
R. × kurohimense Arakawa

日本産シャクナゲ類の雑種については、ニッコウキバナシャクナゲ *Rhododendron nikomontanum* Nakai がキバナシャクナゲとハクサンシャクナゲとの自然交雑種として報告されているばかりには知られていない。

ここでは、1970年に黒姫山(標高2053m)で発見したキバナシャクナゲとアズマシャクナゲとの雑種「クロヒメシャクナゲ」について、現在までに得られた知見を報告したい。

本稿を草するに当たり御指導を頂いた信州大学教養部清水建美教授に心から謝意を表します。

1. クロヒメシャクナゲの形態

クロヒメシャクナゲの最も重要な特徴は、葉が倒披針形でありながら裏面は無毛であること、芽鱗は越冬しすること、樹形は匍匐性であること、花は咲き始め鮮紅色で開花後は黄色となり花冠の外側中肋部が紅色で今までに見られない花色を呈していることなどである(図版Ⅱ)。これらの特徴を両