

平成 22 年 5 月 31 日現在

研究種目：基盤研究 (B)

研究期間：2007～2009

課題番号：19405017

研究課題名 (和文) ヒエ属植物の国際雑草化に関する海外学術調査

研究課題名 (英文) Oversea research on international colonization as weeds in genus *Echinochloa*

研究代表者 山口 裕文 (YAMAGUCHI HIROFUMI)

大阪府立大学・生命環境科学研究科・客員研究員 (名誉教授)

研究者番号：20112542

研究成果の概要 (和文)：

耕地雑草あるいは侵入植物として生物多様性に影響を及ぼす恐れのあるヒエ属植物 (イネ科) について、ユーラシア、北南米、アフリカ、オセアニア地域において海外踏査を行い生態的特性と形態的多様性の実態を調査し、植物標本館における調査と併せて、地域ごとに多様性の実態をまとめた。一年生種は原生地および侵入地とも稲作や畑地の雑草として、国際移動した多年生種は侵入種として水辺や湿地の生物多様性に影響すると推定される。

研究成果の概要 (英文)：

Biodiversity of genus *Echinochloa* (Poaceae) was surveyed by field expedition in several target areas of the Eurasia, Africa, North and South America, and Oceania regions, and by herbarium collections at K, CAL, UC, KUN etc. Annual species, both native and alien, have potential risks as rural weeds including herbicide resistant biotypes, and perennial species mainly alien as invaders in natural aquatic habitats.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2007 年度	4,600,000	1,380,000	5,980,000
2008 年度	4,800,000	1,440,000	6,240,000
2009 年度	1,600,000	480,000	2,080,000
年度			
年度			
総計	11,000,000	3,300,000	14,300,000

研究分野：作物学・雑草学

科研費の分科・細目：作物学・雑草学

キーワード：生物多様性、ヒエ属植物、侵入生物、遺伝資源、カタログ

## 1. 研究開始当初の背景

大陸間移動を伴う雑草の国際的拡散は農業生産に甚大な被害の原因となり、攪乱環境に生育する野生植物の移動は農業環境を取り巻く自然生態系における生物多様性の質の劣化をもたらす。通常、雑草害の発生や侵入生物の具現化は、問題事象が検出されるだけ

の頻度に高まった時に認識され、事後に後追いの対策を講じることが多い。雑草害や生物多様性の質の劣化を防ぐ対策を体系的に整備するには、そのような種群の本来の生態的特徴や遺伝的多様性の実態を把握しておく必要がある。

世界的な稲作の強害雑草を含む約 50 種か

らなるヒエ属植物（イネ科）は、このような問題を内含する典型的な植物である。ヒエ属には乾田や湿田の稲作や普通畑の強害草となる一年生種と浮きイネ栽培の雑草となる多年生種のほか、野生種の一部には新旧大陸間を移動して、耕作地で雑草化している種や水辺の自然環境に侵入して生物多様性を劣化させている実態も報告されている。また、稲作の強害雑草種では除草剤等の薬剤散布に伴って本来自然にはない化学物質に抵抗性を持つ系統も進化し、旧大陸と新大陸の間での穀物や農産物の流通に伴った移動種子にもヒエ属野生種が含まれており、これらの分布拡大と雑草化も懸念されている。一方、寒冷地など作物栽培の気候的不適地で穀物、飼料、牧草などの植物資源として活用されている3種の栽培種には、不適切な採種作業によって劣化し、野化する系統もあり、栽培種の利用に伴う移動や分布拡大も生態系を攪乱する要因となっている。

ヒエ属植物の多様性と農業生態系における振る舞いについては、一連の遺伝学的研究(Yabuno1996 などや形態分類学的研究(Michael 2003 など)のほか、マレーシアにおける雑草ヒエの実態調査、フィリピン・タイにおける多年生野生ヒエの実態調査、中国における実態調査、生態生理学的研究、除草剤抵抗性系統の分析、分子系統学的研究があり、「ヒエという植物」(藪野・山口 2001)ではアジアの稲作や寒冷地の農業と関わるヒエ属植物を中心として多様性が整理されている。北米とオーストラリアのヒエ属植物は分類学的に整理されているが(Michael 2003)、系統学および生態学的な位置づけが不十分で、南アジア、南米、ヨーロッパ、アフリカのヒエ属植物については最近の研究成果を反映しない分類学的取り扱いのままとなっている(Flora Europaea など)。

近年の系統生物学や遺伝的多様性解析によると、イヌビエと扱われている一つの種に大陸間に明瞭な遺伝的差異がみられること、核ゲノムと葉緑体の遺伝子の系譜からみると、擬態性や除草剤抵抗性の進化だけでなく、ヒエ属植物は一年生・多年生のような生活史特性でも生育する環境条件に伴って比較的早く進化していることが解ってきた。種の生態的特性が短い期間に可変的であれば、すべてのヒエ属植物は雑草化し、生態系の攪乱要因となることになる。防除管理に迅速な対策を構築するには、現在のヒエ属植物の世界的実態の把握と学術情報を共有化するための基盤形成が極めて重要である。

## 2. 研究の目的

世界各地に設定したターゲットサイトにおいて学術調査を行い、耕地の雑草として一般的なイヌビエ *Echinochloa crus-galli* およ

びコヒメビエ *E. colona* の地域間変異と除草剤抵抗性系統の存在および各地域に固有な種の生育実態を明らかにする。生態写真によって生育地の特徴と生育地における振る舞いを画像化し、標本館での標本調査によってタイプ標本や既存文献に使用された標本と照合しつつ、主要な種に関して線画を作成し、種群の認識に必要な形態的特徴をドキュメント化する。

また、稲作の展開により分布を拡大している *E. oryzoides* およびタイヌビエ *E. oryzicola* の大陸間移動と侵入帰化の現状と近年拡散が危惧されている種の実態を除草剤抵抗性系統の拡散とあわせて調査する。とくに新大陸では *E. muricata*, *E. walteri*, *E. crus-pavonis* および浮き性の *E. polystachya*、オーストラリアでは *E. kimbarleyensis*, *E. macrandra*, *E. elliptica*, *E. turneriana*、南アジアでは *E. stagnina* とスリランカの未記載種、アフリカでは *E. pyramidalis*, *E. crus-pavonis*, *E. scabra* など、種の認識や範疇定義に困難を伴っている地域固有種の実態を観察調査する。

調査結果と、おおよそ把握している東アジアの一年生および多年生種の実態とを併せて、さく葉標本では解りにくい生態的情報を補充してカタログ化し、種の実態を体系的に記述整理する。現地調査でカバー出来ない地域の実態については植物標本館においてさく葉標本から情報を収集する。さらに、ヒエ属植物における学術上の混乱を回避し、国際雑草化へ戦略的に対応できるように英文図書の出版にむけて文献情報を収集する。

## 3. 研究の方法

(1) 研究計画会議 分担研究者および連携研究者の出席のもとで計画検討会議を行い、ヒエ属植物に関する学術の進展と安全情報を加味して学術調査の対象地を精選する。

(2) 学術調査 調査地では種ごとの実態を生態写真におさめるとともに、現地協力者とともに聞き取りを行い、さく葉標本、種子標本を収集し、当該国の事情に応じて標本等を持ち帰り、生存種子は遺伝多様性解析および除草剤抵抗性試験の研究に供する。

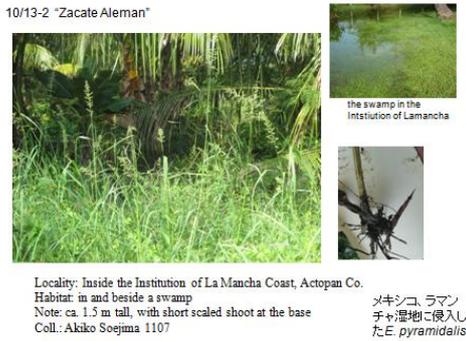
(3) 標本調査 イギリス王立植物園(K)、インド・カルカッタ植物園(CAL)、パプアニューギニア・ラエ植物園(LAE)、メキシコ大学植物園(MEXU)でさく葉標本を調査し、生育地情報や多様性を記録し、写真撮影する。

(4) 解析と標本作製およびドキュメント化 標本および種子の形状を撮影し、育成した植物を用いて主要な種の線画を作成し、種ごとにカタログを作成して、多様性を記録し、図書出版に向けた英文原稿を執筆する。

## 4. 研究成果

(1)学術調査

北米ではアメリカ合衆国アーカンサス州ミシシッピ州、ルイジアナ州およびカリフォルニア州において現地調査を行い、9種3変種の実態を把握し、種子と標本を採集した。中米メキシコではサンタクルス周辺の稲作地帯と湿地を現地調査し、一年生種3種と多年生種を確認した。北米の稲作地帯にはイヌビエとコヒメビエのほか、*E. muricata*が固有種の*E. walteri*とともにみられ、時に*E. polystachya*は雑草または飼料用として分布していた。カリフォルニア州サクラメントバレーのノビエ（タイヌビエ）は多剤抵抗性と推定される。また、メキシコ・ラマンチャラグーンの多年生ヒエ（下図）はアフリカ原産の*Echinochloa pyramidalis*と推定される。



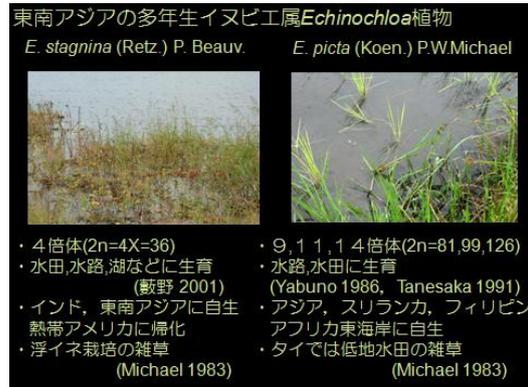
南米ではブラジル国ペルナンブコ州、アラゴアス州、セルジッペ州、リオグランデドスル州およびサンタカタリナ州のアマゾン水系と稲作地帯において一年生種のイヌビエ*E. crus-galli*、コヒメビエ*E. colona*、および*E. crus-pavonis*と多年生種の*E. polystachya*の生態を観察し、画像に記録した。ブラジル北部の水田には*E. crus-galli*と*E. polystachya*が頻繁にみられ、南部の水田では*E. colona*と*E. crus-pavonis*が繁茂しており、これらには除草剤耐性が認められた。

オセアニアではオーストラリア国ニューサウスウェールズ州とクイーンズランド州においてヒエ属植物研究の第一人者 Dr. P.W. Michael 氏とともに在来種の生育地で現地調査を行い、パプアニューギニアのフィンチファッセンおよびラエ周辺でラエ植物園の Roy Banka 氏の協力を得て、現地調査した。オーストラリア東部では、固有種の*E. turneriana*、*E. inundata*、*E. telmotophila*、*E. dietrichiana*の生育を観察し、北米原産の牧草から野生化した侵入種の*E. polystachya*の他、コヒメビエとイヌビエの生育を確認した。パプアニューギニアではコヒメビエとイヌビエの生育を確認した（下図）。オーストラリアの固有種は、いずれも湖沼や水路の一時的に冠水する場所に生育しており、生育地の植生構造から極めて競争力を欠くと推定

された。パプアニューギニアでは固有種には遭遇しなかったが、*E. colona*は低地河川の沖積地に大群落をなして自生しており、注目値する。オセアニアの調査地は近代的開発の以前は種子農業を欠く地域であり、侵入種の*E. polystachya*を除いて、すべての種が一年生であった知見はヒエ属植物が一年生化し耕作地の雑草として優占するようになる適応的進化の探求に重要な役割を果たすと推定される。



南アジアではスリランカ国コロンボとキャンディ周辺の稲作地、インド国タミルナドウ州のコインバトール県、バングラデシュおよびミャンマーで現地調査を行った。水田地帯にはイヌビエ、ヒメタイヌビエ*E. crus-galli* var. *formosensis*、*E. oryzoides*がみられ、低地の水路や湖沼には多年生の*E. picta*と*E. stagnina*がみられた。標高の高い陸稲の畑には*E. crus-galli*に所属する脱粒性を欠く型がみられた。また、特異な葉緑体DNA変異と形態を示す未記載の多年生種の自生地をタイ国で調査した。南アジアおよび東南アジアの多年生種は種子稔性を欠く*E. picta*系と種子稔性の高い*E. stagnina*系と未記載種に分けられ、これらの生育地は同伴雑草など生態的特性を異にする（下図）。



アフリカでは、ケニア国、ナイジェリア国、マラウイ国およびマダガスカル中部において稲作地と湿地や河川周辺で調査を行い、多年生種4種と一年生種4種の自生を確認し

さく葉標本とともに種子を採集した。アフリカでは、*E. crus-pavonis* とともにコヒメビエとイヌビエが主な水田雑草であり、コヒメビエでは葉身や葉鞘に紫色のバンドを示す型があった。また、ニジェール川周辺の水田には *E. obtusiflora* が生育し、水路や湿地には多年生の *E. scabra* と *E. pyramidalis* が生育しており、マダガスカルの水田にはヒメタイヌビエや *E. oryzoides* があり、周辺の水路にはアジア型の *E. stagnina* と *E. picta* の生育が認められた。

## (2) 標本調査

英国キュー植物園に保存されているヒエ属植物の標本は、世界の地域毎に種のアルファベット順に配列されている。アジアとくに東アジアの標本は少なく、ヨーロッパとアフリカや新大陸産の標本は豊富であった。これに比しコルカタのカルカッタ植物園の標本は南アジアを中心に収集されていたが、近年の保存標本はほとんどなく、旧英領時代に蓄積された標本と国際プロジェクトで収集された標本がほとんどである。パプアのラエ植物園やミャンマーのイエジン大学の標本は数、質とも劣り、当該国や地域の実態を知るには不十分であった。メキシコでは十分とは言いが実態を知り得る状態にある。別途訪問したカリフォルニア大学(UC)や昆明植物園(KUN)の標本館には地域の実態を知るに十分な標本が保存されているが、当該地域の植物誌に基づく配列や古い同定となっており、イヌビエやコヒメビエの地域類型の整理にはシノニムの整理が必要である。標本館によっては管理上の問題もあり、重要な標本を撮影出来ない場合もあった(下図)。

また、アフリカには乾燥地に生育する *E. callopus* があり、タイ国産の推定未記載種(多年生水田雑草)はインド東部まで生育していることが確認され、標本記録から生態に関する情報を得ることが出来た。



新種と推定される多年生種(左)、アフリカの乾燥地に特異的な *Echinochloa callopus*(右)

## (3) 考察

現地調査と標本調査から、ヒエ属植物の一年生雑草種の多くは長命性一年草であり、絶

対的な一年草はタイヌビエとコヒメビエのみで、浮き性で多年生種と従来扱われた種にも種子生産の効率が高く、一年生の生活史を示す種のあることが明らかである。

農業上重要な種のほとんどは一年生種である。広域分布するイヌビエ *E. crus-galli* には地域変異や生態的条件に応じた型が多く、幅広い変異を示していた。 *E. oryzoides* も同じ種に含まれる。広域分布するコヒメビエ *E. colona* は、種内変異はあるものの、近縁と見なされる種がなく、生育地も熱帯の比較的乾燥し易い条件にある。新大陸の *E. muricata*、*E. walteri* とオーストラリアの *E. inundata* や *E. turneriana* は水分条件の変化しやすい立地に生育しており、競争力を欠くと推定される。 *E. crus-pavonis* は新大陸とアフリカにみられるが、両者には微少な差異があり、これまで記載されてきた微少な分類群とともに倍数性やDNA配列などの遺伝的解析が望まれる。一年生の野生種から栽培化された栽培種の3種、ヒエ *E. esculenta*、モソビエ *E. oryzicola* aff、インドビエ *E. frumentacea* は明瞭な分類群であるが、当該の野生祖先種との隔離は明瞭でなく、中間型の雑草型を含めて大きな群として認識できる。 *E. crus-galli* では多年生的傾向を示す型が熱帯や亜熱帯(var. *riukyuensis* など)に分布しているが、水分が持続的に維持される条件で示す特徴によるものである。

葉緑体DNAの *trnT-L-F* の非コード領域の塩基配列情報に基づく収集材料の一部を含む系統解析(最節約系統樹)では、ヒエ属植物には明らかな2群が認められ、アフリカ産2倍体種を多くの種は姉妹群を形成する。世界各地産のコヒメビエ *E. colona* とその類似種は明瞭な群(I群)を形成し、イヌビエ *E. crus-galli* の群(II群)にはアメリカ大陸の4倍体種群と高次倍数体の *E. picta* が含まれた。姉妹群(III群)は比較的低位数体種から構成され、この群にはタイヌビエ *E. oryzicola* と *E. stagnina* が含まれる。

多年生種は、*E. colona* 群(I群)を除く、複数のクレードに出現し、一年生と多年生の形質の違いはイヌビエ属の系統分類には重要でない。イヌビエを含む群(II群)には、イヌビエと南米と豪州の一年生種がまとまりを示し、姉妹群に東南アジアの多年生種 *E. picta* と *E. inundata* と *E. turneriana* が含まれる。一年生種である北米の *E. walteri*、*E. muricata* および南北米の *E. crus-pavonis* はイヌビエとともにオーストラリアの *E. dietrichiana* や *E. telmatophila* とまとまりを示し、4倍体のタイ産の多年生的傾向を示す未記載種と高い遺伝的類似を示す。III群には東南アジアの多年生種のほか、アフリカの多年生種 *E. pyramidalis* や *E. scabra* と北米の多年生種 *E. polystachya* を含む。メキシ

コへ帰化したアフリカ原産 *E. pyramidalis* とオーストラリアへ帰化したアメリカ大陸産 *E. polystachya* は塩基配列に大きな差を示さず、アフリカ大陸よりの新大陸への伝播は最近起こったのかも知れない。タイヌビエの含まれる種群には 13bp のインデルなどの共有があり、系統発生の過程で自然交雑を伴った種分化のあったことを暗示している。

### *Echinochloa dietrichiana* P.W. Michael



(4)カタログ化と原稿執筆：外来種の侵入、雑草化、観賞植物やタケ類などに顕著な栽培植物からの野生化および薬剤抵抗性の進化など、国際移動をとまなう雑草の生態系影響を考慮しつつ、ヒエ属植物の多様性の実態をカタログ化して（上図）、ヒエ属植物の多様性とイネ科における位置づけ、東アジアのヒエ属植物、東南アジアのヒエ属植物、南アジアのヒエ属植物、オーストラリアのヒエ属植物、ヨーロッパ地中海のヒエ属植物、アフリカ大陸のヒエ属植物、北米のヒエ属植物、南米のヒエ属植物に関する書籍出版のための英文原稿を作成した。

#### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

〔雑誌論文〕(計 18 件)

- ① 中山祐一郎、坂井雅子、山口裕文 2009. ストレスに対するイヌビエ(広義)の生態的反応. 雑草研究 54(4), 239-248. 査読有
- ② 山口裕文 2009. 遺伝子組換え植物の非隔離栽培と生物多様性：ダイズを事例として. 化学と生物 47 (12):874-879. 査読有
- ③ 大野朋子、山口裕文. 2009. 熱帯アジアにおけるダイサンチク *Bambusa vulgaris* の広がりを通してみたタケ類の人為的分布に関する一考察. Bamboo Journal 26:41-47. 査読有
- ④ 種坂英次、大野朋子、山口裕文 2009. パプアニューギニア国モロベ州における植物の利用：フィールド調査、2008年10月」近

畿大学農学部紀要 42:243-248. 査読無

⑤ 道下雄大、梅本信也、山口裕文 2009. 西南日本の民家庭園に生育するRDB掲載植物の現状 保全生態学研究 14(1):81-89. 査読有

⑥ D. Aoki and H. Yamaguchi 2009. *Oryza sh4* gene homologue represents homoeologous genomic copies in polyploid *Echinochloa*. Weed Biology and Management 9 (3): 225-233. 査読有

⑦ T. Nishida, N. Yamashita, M. Asai, S. Kurokawa, T. Enomoto, P. C. Pheloung, and R.H. Groves 2009. Developing a pre-entry weed risk assessment system for use in Japan. Biol. Invasions 11:1319-1333. 査読有

⑧ 種坂英次、佐合隆一、山口裕文 2008. アメリカ合衆国中南部におけるヒエ属植物の自生状況. 近畿大学農学部紀要 41: 169-175. 査読無

⑨ 佐合隆一、種坂英次、山口裕文 2008. アメリカ中南部水田地帯に生育するノビエの種類とその防除対策 農業および園芸 83(1): 10-14. 査読有

⑩ 橘雅明、伊藤一幸、渡邊寛明、中山壮一、山口裕文 2008. 北東北地域のコムギ作における帰化雑草ハルザキヤマガラシ(*Barbarea vulgaris* R.Br.)、カミツレモドキ(*Anthemis cotula* L.)、イヌカミツレ(*Matricaria inodora* L.)の出芽時期と防除体系 雑草研究 53: 175-184. 査読有

⑪ 橘雅明、伊藤一幸、渡邊寛明、中山壮一、山口裕文 2008. ダイズ・コムギ毛間播種栽培におけるハルザキヤマガラシ、カミツレモドキ、イヌカミツレの出芽特性とその防除 雑草研究 53:196-199. 査読有

⑫ D. Aoki and H. Yamaguchi 2008. Genetic relationships among *Echinochloa crus-galli* and *E. oryzicola* accessions inferred from ITS and chloroplast DNA sequences. Weed Biology and Management 8: 233-242. 査読有

⑬ 大野朋子、M. Konkarn、魯元学、前中久行、山口裕文 2008. ゴールデントライアングルとその周辺におけるタケの種類と利用. Bamboo Journal 25: 35-46. 査読有

⑭ 佐合隆一 2007. 雑草防除から「理想的」植生管理へ. 雑草研究 52:78-82. 査読有

⑮ 大野朋子、前中久行、山口裕文 2007. 少数民族のくらしと竹—中国雲南省西双版纳のタイ族—. Bamboo Journal 24:42-51. 査読有

⑯ 道下雄大、梅本信也、山口裕文 2007. 紀伊半島南部の民家庭園におけるフロラ的多様性. エコソフィア 20:73-85. 査読有

⑰ J. Yamashita and T. Enomoto 2007. Classification of species from their seeds—Creating a database of invasive plants for

risk assessment. Proc. 21st Asian Pacific Weed Science Society (APWSS) Conference 526-530. 査読有

⑱ H. Yamaguchi 2007. A hidden variety of barnyard grass (*Echinochloa crus-galli* var. *riukiensis* Ohwi) found in Okinawa, Japan. Proc. 21st APWSS Conf. 643-646. 査読無

〔学会発表〕(計6件)

① 伊藤一幸、堀元栄枝 カリフォルニアの稲作と除草剤抵抗性雑草. 第12回近畿雑草研究会講演会 2009年12月5日、神戸大学

② 秋本正博、山口裕文 ブラジルにおけるヒエ属植物の分布と生態的特性. 日本作物学会第228回講演会 2009年9月12日 静岡コンベンションアーツセンター

③ 山口裕文、松川慎平、大野朋子、副島顕子、種坂英次、伊藤一幸、榎本敬、秋本正博、佐合隆一 DNA系図からみた世界の多年生雑草ヒエの系統的的位置づけ. 日本雑草学会第48回講演会 2009年4月12日 倉敷市

④ 伊藤一幸、月井芳文、R. Victorien、佐合隆一、山口裕文 マダガスカルの稲作と雑草問題. 第11回近畿雑草研究会 2008年9月3日 大阪市

⑤ 青木大輔、山口裕文 イネ脱粒性遺伝子sh4ホモログのイヌビエにおける同祖遺伝子の塩基配列変異. 日本雑草学会第47回講演会 2008年4月20日 宇都宮市

⑥ 山口裕文、海部恵子 東南アジアの多年生イヌビエ属植物の染色体数-生育環境との関連について. 日本雑草学会第47回講演会 2008年4月20日 宇都宮市

〔図書〕(計3件)

① 山口裕文 2010. 「ヒエ」 農文協編 『地域食材大百科』 159-162. 農文協

② 山口裕文 2009. 「野生化」 駒嶺穆総編 『植物ゲノム科学辞典』 349-349. 朝倉書店

③ 山口裕文 2007. アイヌのヒエ酒に関する考古民族植物学的研究 アイヌ文化振興・研究推進機構助成研究成果報告書 46pp.

〔その他〕

ホームページ等

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

山口 裕文 (YAMAGUCHI HIROFUMI)  
大阪府立大学・生命環境科学研究科・客員研究員 (名誉教授)

研究者番号：20112542

### (2) 研究分担者

佐合 隆一 (SAGO RYUICHI)

茨城大学・農学部・教授

研究者番号：30261746

(H19→H20 連携研究者)

伊藤 一幸 (ITO KAZUYUKI)

神戸大学・農学部・教授

研究者番号：80355271

(H19→H20 連携研究者)

榎本 敬 (ENOMOTO TAKASHI)

岡山大学・資源生物研究所・准教授

研究者番号：50033254

(H19→H20 連携研究者)

種坂 英次 (TANESAKA EIJI)

近畿大学・農学部・准教授

研究者番号：80188391

(H19→H20 連携研究者)

秋本 正博 (AKIMOTO MASAHIRO)

帯広畜産大学・畜産学部・准教授

研究者番号：60312443

(H19→H20 連携研究者)

### (3) 連携研究者

副島 顕子 (SOEJIMA AKIKO)

大阪府立大学・理学部・准教授

研究者番号：00244674

大野 朋子 (OHNO TOMOKO)

大阪府立大学・生命環境科学研究科・助教

研究者番号：10420746