チガヤの変異と適応

富永 達*

キーワード：生態，チガヤ，適応，繁殖戦略，変異
Key words: adaptation, ecology, *Imperata cylindrica*, reproductive strategy, variation

はじめに

チガヤ (*Imperata cylindrica* (L.) Beauv.) は世界の熱帯，亜熱帯および温帯に広く分布するイネ科の多年生草本である。Holm *et al.*¹²⁾ は本種をハマスゲ (*Cyperus rotundus* L.) やギョウギシバ (*Cynodon dactylon* Pers.) などとともに世界の最重要害草10種のうちの1種にあげている。本種は東南アジア，アフリカおよび南アメリカのアブラヤシ (*Elaeis guineensis* Jacq.) やココヤシ (*Cocos nucifera* L.)，ゴム (*Hevea brasiliensis* (Wild. *ex* Juss.) Muell. Arg.)，チャ (*Thea sinensis* L.)，カンキツ (*Citrus* spp.) 園などにおける防除が困難な雑草としてその害が特に問題となっている^{12,45,56)}。また，焼畑農耕が行われている地域では焼畑を早期に放棄せざるを得ない一因となっている¹²⁾。

一方，本種はアジアやアフリカの一部の地域において家畜の飼料や製紙原料として有効に利用されている^{12,40,41)}。小山²³⁾は栽培サトウキビ (*Saccharum officinarum* L. や *S. sinense* Roxb. など) の遺伝子プールとして本種をあげており，サトウキビとの属間雑種の形成も報告されている¹⁷⁾。

チガヤは旺盛な生育力を示し，主として根茎によって栄養繁殖する⁶⁰⁾。さらに風媒による種子形成も行⁶³⁾。これらの繁殖に関する特性は本種の遺伝的多様性の存在を示唆しており，日本においても本種の多様な変異型が報告されつつある^{30~33,59,61~64)}。しかし，Holm *et al.*¹²⁾がチガヤを世界的な強害雑草としてあげているにもかかわらず，本種の変異と適応様式に関する報告は少ないのが現状である。

雑草の種内変異とそれらの適応様式に関する研究の雑草学における意義については既に小林²²⁾が，雑草の合理的な耕種防除法の確立にとって不可欠であると論じており，「雑草生物学の展開」に関する一連の総説の冒頭でも述べられているのでそれに関する議論はここでは割愛させていただく。本稿ではまずチガヤの分類学上の位置づけを行い，次に本種の遺伝的多様性を生み出しそれらを維持するのに深く関わっている繁殖様式について概説する。さらに，日本列島における松村ら^{30~33)}および著者ら^{59,61~64)}の報告を中心に諸外国における研究例^{1,43,47)}もまじえて本種が内包する多様な変異とそれらの人間活動をも含めた環境条件への適応様式について考察したい。

チガヤの分類学的位置

1. チガヤ属の分類

チガヤ属 (*Imperata* Cyrillo) は近縁のススキ属 (*Miscanthus* Anderss.) と，小穂が無芒である点，第一苞類がやや膜質で明らかな竜骨がなく，鱗皮が発達しない点，さらに，雄蕊が1~2個である点で区別されている⁴²⁾。本属は熱帯を中心に分布し，Hubbard¹⁵⁾

Table 1. Species of *Imperata* and their distribution¹⁵⁾.

Species	Distribution
<i>I. cylindrica</i> (L.) Beauv.	Tropical and warm temperate regions of the Old World; Chile.
<i>I. exaltata</i> Brongn.	Malay Peninsula, through the Dutch East Indies to the Philippines and Fiji Islands; Formosa.
<i>I. brasiliensis</i> Trin.	Florida and Mexico southwards through the west Indies and Central America to Argentina.
<i>I. brevifolia</i> Vasey	United States and Mexico.
<i>I. minutiflora</i> Hack.	Peru, Bolivia and Argentina.
<i>I. tenuis</i> Hack.	Brazil to Paraguay, Bolivia and Peru.
<i>I. cheesemani</i> Hack.	Kermadec Islands.
<i>I. contracta</i> (H.B. K.) Hitchc	Mexico, Central America and the West Indies southwards to Brazil and Chile.

* 信州大学農学部

Tohru Tominaga: Variation and Adaptation of *Imperata cylindrica*
(1990年9月20日受理)

Table 2. Varieties of *Imperata cylindrica* and their distribution¹⁵⁾.

Varieties	Distribution
var. <i>major</i> (Nees) C. E. Hubbard	Tropical and warm temperate parts of Asia and Oceania; Eastern parts of tropical Africa.
var. <i>africana</i> (Anderss.) C. E. Hubbard	Tropical Africa.
var. <i>europaea</i> (Anderss.) Aschers. et Graebn.	Central Asia, Nearer East and Mediterranean.
var. <i>condensata</i> (Steud.) Hack. et Stuckert	Chile and Argentina.
var. <i>latifolia</i> (Hook. fil.) C. E. Hubbard	India.

によれば8種が記載されている (Table 1)。

チガヤ属のうち農耕地において雑草として特に問題となっているのは本稿で扱うチガヤ (*I. cylindrica*) である。本種は Table 1 に示した旧大陸の熱帯および暖温帯, チリの他, アメリカにおいても20世紀初頭に日本から詰め物として持ち込まれたり, フィリピンから牧草として導入された個体が逸出, 帰化し, フロリダ州, アラバマ州南部およびミシシッピ州南部の牧草地, 果樹園および芝地へ雑草として侵入したという^{43, 51, 52)}。

2. チガヤ (*I. cylindrica*) の主な変種の分布および特徴

Hubbard¹⁵⁾は主に稈, 葉および花序の大きさや外部形態に基づいてチガヤ (*I. cylindrica*) を5変種に分類している (Table 2)。var. *major* は他の4変種と比較して小穂が小型である。本変種は var. *africana* とは葯が小型で通常節毛を有する点で, var. *europaea* とはそれらに加え葉身が薄くて幅広く, 小穂が疎らにつく点で, var. *latifolia* とは稈および葉, 穂が小型である点で区別されている。また, var. *condensata* は var. *europaea* に類似しているが, 小舌が大型で小穂の絹毛が短いことで区別されている。これら5変種の中で var. *major* が最も分布域が広くかつ雑草として問題視されている。var. *africana* は根および根茎の土中における分布が比較的浅く防除が容易である¹⁵⁾。

3. 日本列島に分布するチガヤの分類

日本列島に分布するチガヤは var. *major* と比較して柱頭が暗紫色で大きいので, var. *koenigii* (Retz.) Durand et Schinz として区別されている⁴⁸⁾。Honda¹⁴⁾は日本列島に分布するチガヤを稈の節毛の有無に基づいて有毛の var. *koenigii* と無毛の var. *genuina* Durand et Schinz の2変種に類別し, さらに, var. *genuina* を柱頭の色や草型に基づいて, 柱頭が暗紫色の forma *typica* Honda および柱頭が黄色で植物体が細長い forma *pallida* Honda に分類した。これらの変種および品種に本田¹³⁾はそれぞれチガヤ, カワラチガヤおよびシロチガヤの和名を与えているが必ずしも一般的に広く用いられているわけではない。

チガヤの染色体数については $2n=20^{55)}$, $40^{66)}$ および $60^{77)}$ の報告があり, 10を基本数とする倍数系列をなしている可能性がある。しかし, 現在のところ, 変種間の細胞学的なレベルでの詳細な類縁関係は不明である。この様にチガヤ (*I. cylindrica*) の変種以下の分類群に関しては必ずしも明確な整理がなされているわけではなく, 形態学的あるいは細胞学的にも多様な変異型を有していると推定される。

チガヤの繁殖特性

チガヤは主に無性的に繁殖するが有性繁殖も行い, 多様な繁殖様式を有している。変異の作出と維持に深く関わっている繁殖様式を明らかにすることは本種の防除という観点からも重要である。

1. 無性繁殖

チガヤは主に根茎によって無性的に繁殖する (Fig. 1)。親株の基部では根茎の節間は短く, 親株から離れるに従って節間は長くなり, 2cmから3cmになる⁶⁰⁾。直径は約3mmであり, 節ごとに不定芽を有する。

個体を確実に識別するために直径20cm, 深さ19cmの素焼鉢で栽培した場合, 春に萌芽した新株の基部から伸長した根茎は地上部が枯死する冬までに1m以上に伸長し, 総延長は約11mになる⁶⁵⁾。新株の形成は主に親株の基部から旺盛に伸長した根茎の先端が地上に萌芽することによっている。新株の萌芽数は気温と正の高い相関がある⁶⁵⁾。上記の素焼鉢での栽培実験では根茎の伸長が25cm未滿で先端が萌芽し新株を形成する場合 (Fig. 1-A) とそれ以上伸長してから新株を形成する場合 (Fig. 1-B) が認められた⁶⁵⁾。前者の根茎の直径は後者と比較してやや細い。深川・田川¹⁰⁾も鹿児島県の海岸砂丘における調査結果から, 本種の根茎は伸長量に基づいて2種類に大別されることを報告しており, 両者を Kershaw²⁰⁾ が *Agrostis tenuis* Sibth. で示した “colonizing rhizome” と “pioneer rhizome” に対比させている。また, 本種は親株の基部から直接新株を形成する (Fig. 1-C)。

耕耘などによって切断された根茎の各節の不定芽が伸長し, 新株を形成することも一般に認められる。切

Fig. 1. Diagrammatic representation of the sprouting of shoots of *Imperata cylindrica* var. *koenigii*.⁶⁵⁾
A: "colonizing" rhizome, B: "pioneer" rhizome, C: daughter shoot.

断された根茎からは20℃から35℃で shoots が萌芽する。shoots の萌芽率は季節変動を示し、地上部の生活環と密接に関連している。出穂前約1ヵ月前後が最高(27%)で、それ以外の季節では10%前後である⁶⁵⁾。シバムギ (*Agropyron repens* (L.) Beauv.)^{26, 34)} やヨモギ (*Artemisia princeps* Pamp.)²¹⁾ の切断根茎からの shoots の萌芽で明らかになったような頂芽優性はチガヤでは認められず、切断された根茎のすべての節から shoots が萌芽した例もある。冬期に耕耘などによって切断された根茎は容易に死滅する。

2. 有性繁殖

チガヤは雄蕊先熟の他殖性風媒花である⁶³⁾ため、実生個体は幅広い変異を示す³²⁾。自殖も極めて低い確率であるが認められ、実験的に最大0.55%の値が得られている。結実率は集団によりまた個体により大きく異なり、これは集団の大きさや密度、気候条件に起因していると推定された。紀伊大島の集団では0.00%から82.27%の値が報告されている⁶³⁾。1穂当り500粒から700粒の種子をつける個体もある^{31, 60)}。種子が成熟し散布される時期は梅雨期とうまく適合している⁶⁰⁾。成熟した種子は絹毛を有する小穂ごと風によって散布されるかあるいは穂ごと地上に落下する。風散布による種子は時には海峡を越えることもあるとされるが、平均飛距離は約15mであるという¹²⁾。種子は休眠性を有さず、25℃から35℃湿潤条件下ですみやかに発芽す

る³¹⁾。チガヤ群落内では実生個体の生育はほとんど認められない⁶⁰⁾。これは、本種のアレロパシー効果^{8, 9, 58)}によるか、あるいは、本種が密な群落を形成するため、主に光競合によって発芽した個体のその後の生長が抑止されるためであると考えられる。

チガヤは、一度定着した生育地においては無性生殖によって親個体と同じ遺伝子型の個体を繁殖させ、新しい生息地へは外交配による様々な遺伝子型の個体を拡散している。このような繁殖特性を理解することは本種の変異様式を考察する上で重要である。

チガヤの変異と適応

1. 集団内における変異

Tominaga *et al.*⁶³⁾は面積約9.92km²の紀伊大島において、島内の路傍、果樹園、芝地、放棄畑および海岸前線砂丘に生育するチガヤ (*I. cylindrica* var. *koenigii*) 11集団の集団内変異および集団間変異を調査した。これらの自生地においては除草あるいは地上部の利用を目的として地上部の切除が1年に数回行われている。これらの集団から採集したクローンを同一条件下で比較栽培した結果、集団内における草丈、分株数、全乾物重あるいは総根茎長における変異は比較的小さかったが、集団間では大きな差異が認められた (Table 3)。

松村らは濃尾平野における野外調査において、穂の

Table 3. Variation in vegetative traits under cultivated condition in 1983⁶³⁾.

Population	Plant length <cm>	Total dry weight <g>	Number		Total rhizome length<m>	Dry matter partitioning ratio to rhizome ^{a)}
			shoot	rhizome		
1	59.5(6.1) ^{b)}	32.3(18.6)	21.9(41.1)	36.3(39.1)	6.25(23.0)	52.4(5.3)
2	54.6(4.9)	28.7(11.8)	23.8(8.8)	41.9(4.5)	7.74(10.2)	57.3(6.1)
3	53.4(6.7)	24.8(15.3)	17.7(6.2)	29.3(11.6)	5.64(20.9)	45.0(8.2)
4	55.5(15.9)	22.1(38.0)	13.7(32.8)	26.0(41.9)	4.47(49.9)	50.4(4.6)
5	66.5(10.7)	20.4(22.1)	18.6(22.0)	27.6(26.4)	4.81(16.2)	49.1(17.7)
6	56.1(7.0)	21.3(27.2)	17.3(22.0)	29.2(21.2)	5.21(29.9)	48.9(3.7)
7	53.0(4.7)	22.9(13.5)	18.9(20.1)	33.0(26.4)	4.98(21.1)	52.3(3.7)
8	64.0(19.7)	23.2(25.9)	18.1(33.7)	26.7(19.5)	4.68(16.5)	52.8(2.7)
9	56.0(7.1)	21.0(22.9)	15.8(9.5)	28.3(25.1)	4.50(24.4)	48.2(6.1)
10	52.9(17.6)	22.2(12.6)	17.0(44.7)	29.6(23.0)	5.49(29.9)	51.1(9.2)
11	58.7(8.7)	23.2(11.2)	16.3(15.3)	30.2(23.8)	4.40(21.8)	54.4(9.8)
LSD ^{c)}						
0.01	13.3	9.3	8.2	14.3	2.23	6.9
0.05	9.9	6.9	6.2	10.7	1.67	5.2

a): For statistical calculation, arcsin $\sqrt{\text{percentage}}$ transformation was made.

b): Mean (C.V.)

c): Least significant differences at 1 and 5 % levels, respectively.

形態から判断して、1集団は単一のクローンで構成され、それらがモザイク状に分布していると報告している³²⁾。

松村²⁹⁾はスズメノテッポウ (*Alopecurus aequalis* Sobol. var. *amurensis* (Kom.) Ohwi) の水田型および畑地型の種子長について集団内変異を比較したところ、畑地型の種子長の集団内変異は水田型のそれより小さいことを明らかにした。また、Jones^{18,19)}はシロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) の花壇集団およびかつて鉄道軌道であった集団の開花期、草丈、ロゼット幅の集団内変異を比較した結果、花壇集団の集団内変異はかつて鉄道軌道であった集団より小さいことを明らかにした。スズメノテッポウの場合は、周期的な耕種操作が行われる水田と比較して、予測性が低く不安定な立地である畑地の何らかの環境条件が畑地において種子長の変異の幅を小さくするように働き、シロイヌナズナの例では、人間による除草作業が花壇集団の集団内変異の低下をもたらしたものと解釈されている。チガヤの集団内における変異に関しては、侵入定着後の年数や集団に働く選択圧の種類と強度などが複雑に関与している。紀伊大島における例では、各集団とも侵入定着後少なくとも40年以上経過しており、地上部の刈り取りもかなり頻繁に行われている。しかし、その頻度や強度は集団によって大きく異なっている。集団内における変異の解析にはその集団の侵入定着後の歴史を考慮することが重要である。

2. 地理的変異

Al-Juboory and Hassawy¹⁾ はイランの北緯36.5度

から北緯30.5度にあたる15地点からチガヤ (*I. cylindrica*) を採集し、同一条件下で育成し、各系統ごとに外部形態の特徴を調査した。その結果、採集地が異なれば外部形態も異なっていることが明らかとなったが、採集地の緯度や標高あるいは様々な生態的な諸条件と変異様式との関連については明らかにされなかった。

日本列島においては北緯43.2度(北海道)から北緯24.1度(沖縄県)に至る計402地点における現地調査およびそれらから採集したチガヤの移植実験から、日本に自生するチガヤのうち var. *koenigii* と var. *genuina* は明瞭にその分布域を異にしていることが明らかにされた (Fig. 2)⁶¹⁾。すなわち、var. *genuina* は北海道、東北部および中部日本の標高の高い地域に分布し、var. *koenigii* は東北以南に分布していた。両者の自生地における生態的地位も明らかに異なり、var. *genuina* の生育地は、北海道においては海岸砂丘に限られていたが、var. *koenigii* が西南暖地で通常生育している路傍や畦畔には逸出した牧草が生育していた。また、東北部および中部日本の標高の高い地域においてはその生育力は var. *koenigii* と比較して劣っているようであった。逆に var. *koenigii* の生育地は海岸砂丘の他、路傍、果樹園、放棄畑、茶園、畦畔、芝地などで、旺盛な生育を示していた。

ここで調査された var. *genuina* の各クローンはそれらの外部形態や葯の色から Honda¹⁴⁾ が類別した2品種、f. *typica* および f. *pallida* のいずれにも属さないことが明らかとなり、var. *genuina* の寒冷地適応型と推定された。この変異型の分類学上の位置は現在

Fig. 2. Distribution of *Imperata cylindrica* var. *koenigii* (●, ■) and var. *genuina* (▲) in Japan⁶¹⁾.
 ●+: the clone which headed in autumn, ■: the evergreen clone.

のところ明らかではない。

また、北緯43.2度から北緯24.4度で採集したチガヤの52クローンについて和歌山県紀伊大島において同一条件下で栽培し、外部形態および生活史を調査した結果、供試したクロンの草型や生活史に原産地の緯度に伴う明瞭なラインが認められ、北方産のクローンは草型が小型で遅く出芽し早く枯死することが明らかとなった。また、出穂は北方産のクローンほど早かった。北方産のクローンは冬期には完全に地上部が枯

死し、いわゆる“pseudoannual”⁴⁶⁾の生活史を示した。逆に奄美大島以南のクローンは冬期も枯死せず断続的に出穂した (Fig. 3)。

これらの結果から日本列島に自生するチガヤは外部形態や生活史に基づいて、北海道、東北部および中部日本の標高の高い地域に分布する無毛の寒冷地型、東西南部以南から九州までを分布域とする普通型および奄美大島以南に分布する常緑の亜熱帯型の3群に大別されることが明らかとなった (Table 4)。ここで類

Fig. 3. Phenology of 13 clones of *Imperata cylindrica* in the Kii-Ohshima Island⁶¹⁾.

別された3群は主に原産地の気候条件、特に冬期の温度の差異に由来する変異群と考察された。路傍に生育するオオバコ (*Plantago asiatica* L.) においてもチガヤで示された結果に類似した生活史や外部形態における地理的変異が認められている⁶⁸⁾。また、雑草の出穂、開花期における地理的クラインに関しては、水田野生ビエ (種は不明)³⁹⁾、タイヌビエ (*Echinochloa oryzicola* Vasing.)⁶⁷⁾ やミゾソバ (*Polygonum thunbergii* Sieb. et Zucc.)⁴⁹⁾ の例が報告されている。ミゾソバの例は気候条件に起因する変異と解釈されるが、水田野生ビエやタイヌビエの場合、その変異 (クライン) は明らかに水稻の栽培に関連したものである。除草という人間による強度の選択圧が働いた結果、その地方で栽培されている水稻の品種の出穂期に同調した個体が選抜され、水稻の出穂期に平行したクラインが形成されたと推定される。この場合は、チガヤで示さ

れた出穂期の地理的クラインの形成に働いた選択圧 (気候条件) とは異なり、水稻栽培に伴う人間による耕種操作 (もちろんそこには気候要因が大きく関与しているが)、特に除草作業が主な選択圧として働いた結果、二次的に派生した地理的クラインと言えるであろう。

3. 濃尾平野における早生型

松村ら³⁰⁻³³⁾ は濃尾平野において普通のチガヤと比較して出穂期が約1ヵ月早い早生型を見だし、その生態的特性について精力的な研究を行っている。

この早生生態型は普通のチガヤより出穂期が約1ヵ月早い特性の他に節毛がない点や穎果が大きい点で普通のチガヤと区別される³⁰⁾。この早生生態型は、草型や生育特性から判断して var. *genuina* f. *typica* と推定される。早生生態型の生育地は普通型のそれと比較して相対的に二次遷移の初期の状態にあること、この生態型は、普通型より湿った土壌を好むことが自生地における調査から明らかにされ、ライシメーターを使用した移植実験によっても早生生態型が普通型と比較して地下水の上昇に伴って良好な生育を示すことが判明した³²⁾。さらに、その後の両者の再生産効率に関する研究で、早生生態型は、有性生殖に投資するエネルギー量が多いことなどから判断してより予測性と永続性に乏しい立地に生育する“fugitive”な1群であることが推定された³³⁾。

4. 紀伊半島南部における海岸前線砂丘型

紀伊半島南部の海岸前線砂丘において通常のチガヤとは外部形態、特に葍の形状が明らかに異なる1群が見出された⁶²⁾。ここで、海岸前線砂丘とは汀線の直後に形成された砂丘を意味し、常に潮風の影響を被り、時には直接海水を被ることもある立地である。この海岸前線砂丘16地点および内陸部17地点において1地点につき5クローンずつ、合計165クローンを採集し、

Table 4. Characteristics of three types of *Imperata cylindrica*⁶¹⁾.

	var. <i>koenigii</i>		var. <i>genuina</i>
Distribution	Amami and Ryukyu Islands	South Tohoku to Kyushu District	Hokkaido, north Tohoku and highlands of Central Japan
Death time of aerial parts	Evergreen	Late	Early
Hairs on node	+	+	-
Waxy glaucousness	-	-	+
Color of stigma	Purple	Purple	Purple
Color of leaf sheath	Reddish purple to light green	Reddish purple to light green	Reddish purple
Plant size	Large	Large to medium	Small
Emergence	Most early	Early	Late
Heading time in Kii-Ohshima	May to October	May	April

Fig. 4. Differences in three characters between inland and foredune populations⁶²⁾.
—: Inland populations, ----: Foredune populations, Arrow indicates the mean.

Table 5. Comparison of seven characters of clones from inland and foredune populations⁶²⁾.

Characters	Clones from inland	Clones from foredune
Habitats	Common in roadside, orchard garden and abandoned field	Confined to foredune
Salt tolerance	Low	High
Pollen fertility	Normal	Sterile
Anther size	Large	Extremely small
Glume length	Short	Long
Plant size	Large	Small
Rhizome diameter	Thick	Slender

(Fig. 4, Table 5). また、海岸前線砂丘型(♀)と普通型(♂)を人工的に交配することは可能である⁶⁵⁾。このような海岸に適応した生態型はハイコスカグサ (*Agrostis stolonifera* L.)⁴⁾や *Hypericum perforatum* L.⁴⁴⁾ においても報告されている。

海岸前線砂丘は植物の生育にとって極めて厳しい立地条件にあり、生育する種類も限られている。他殖性と比較した自殖性の有利性を考察した論文の中で Antonovics³⁾ が述べている様に、海岸前線砂丘という厳しい条件のもとでは、有性生殖によって新しい変異個体を作出するよりも既に定着した親個体と同じ遺伝子型の個体を無性生殖によって産する方が効率的である。チガヤの海岸前線砂丘型は雄性不稔で、花粉にエネルギーを投資するかわりに根茎へより多くのエネルギーを投資していると推定される。

また、両集団由来のクローン蒸留水、1.5および3.0%の NaCl 水溶液を灌水する各区で育成し、生育

Fig. 5. Effect of NaCl concentration on growth of *Imperata cylindrica* var. *koenigii*.⁵⁹⁾
—: common type, ----: foredune type.

を比較したところ、海岸前線砂丘型の草丈や全乾物重は普通型と比較して無処理（蒸留水）区では小であったが、NaCl 処理区においては逆に大となった（Fig. 5）⁵⁹⁾。この現象は、いわゆる“trade off”と呼ばれているもので、重金属耐性あるいは除草剤抵抗性生物型で広く認められている^{2,6,11,36,37)}。NaCl 処理に対する両集団の反応の差異は本種の主要繁殖器官である根茎において顕著で、海岸前線砂丘型は普通型と比較して NaCl 処理による根茎乾物重の減少率が小であった。同じ様な耐塩性の例は *Festuca rubra* L.²⁵⁾ や *Typha domingensis* Pers.³⁵⁾ においても報告されている。

以上の結果から、海岸前線砂丘型の各クローンは潮風や海水にさらされる立地にうまく適応していると推定された。

5. 出穂における変異

日本全国から採集したチガヤの52クローンについてそれらの出穂に与える日長と温度の影響が調査された⁶⁴⁾。各クローンともその出穂は日長には影響されず、高温で促進、低温で遅延した。チガヤの出穂は西日本では通常5月の中下旬に認められ、北日本ではやや遅く、奄美大島以南では1年を通じて認められる。また、地上部を切除された個体が秋になって出穂する例も一般に認められる。これらの実験結果および自生地における調査から本種の日長反応性は中性であり、温度に大きく依存していると推定された。

また、日本の北緯43.2度から北緯24.1度の402地点で採集したクローンの中から常に秋に出穂する5クローンが見い出されたが⁶¹⁾、この出穂性と自生地の生態的条件との関連は現在のところ明らかにされていない。

まとめとむすびにかえて

チガヤが内包する多様な変異とそれらの各々の生育地への適応様式について日本における研究例を中心に述べてきた。ここで報告した多様な変異の他にも、マレー半島およびシンガポールにおいてチガヤの矮性型が見い出されている。この矮性型は強度な刈り込みが常に行われている芝地に分布しており、強度の刈り込みという選択圧に適応した結果であると推定されている⁴⁷⁾。アメリカにおいては、日本およびフィリピンから導入され、その後帰化したチガヤ4クローンの栄養生長に与える温度および日長の影響が調査され、各々の温度および日長の組合せ条件下でそれぞれのクローンの生長量に差異があることが認められている⁴³⁾。また、ナイジェリアにおいては耐陰性のチガヤも報告されている¹²⁾。

チガヤの種内変異に関する研究は少なく日本ではようやくその端緒についたばかりである。諸外国における本種の変異に関する研究例は日本以上に少ないのが現状である。日本産チガヤの種内変異に関する研究例からも本種が多様な変異に富んでいることが類推される。ましてやチガヤは世界的に分布しており個々の分布域において様々な環境条件に対応した変異型が存在していることが容易に想像できる。研究の発展に伴い新たな変異群が発見されることは間違いない。

本種は有性的にまた無性的に繁殖する。新しい立地への侵入は人間による根茎の移動が行われないう限り種子によって散布し、一度定着した生育地においては主に根茎による栄養繁殖によって次世代が維持されていることから、本種の繁殖様式に関する生理生態学的研究は防除上極めて意義深いことは当然である。しかし、その繁殖様式に関しても種内で分化が認められることが報告されている^{33,62,63)}。小林²²⁾がかつて指摘したように雑草の合理的な防除体系の確立には種内変異とその適応様式を明らかにすることが不可欠である。著者自身そのような見地からチガヤの種生態学的研究を行ってきた。本稿で紹介した研究の他に牧草としての本種の栄養価や刈り取りに対する反応に関する報告もあり^{16,39,50,54)}、本種の生理生態的な特性は徐々に解明されつつある。また、本稿では具体的な防除方法に関して触れることはなかったが、dalapon や glyphosate などの薬剤による防除試験も行われている^{5,24,27,28,53,57)}。本種は熱帯アジアにおける最重要強害草であり、耕種操作を含めた合理的な防除体系が速やかに確立されることが望まれる。そのためにも、近い将来、本種が内包する個々の変異の実態について、その適応様式を明かに説明でき得る豊富なデータが蓄積され、個々の変異群ごとに分布、生活史および繁殖戦略が明らかにされることが望まれる。

引用文献

- 1) Al-Juboory, B.A. and G.S. Hassawy 1980. Comparative morphological development of cogongrass (*Imperata cylindrica*) in Iraq. Weed Sci. 28, 324-326.
- 2) Antonovics, J., J. Lovett and A.D. Bradshaw 1967. The evolution of adaptation to nutritional factors in populations of herbage plants. In "Isotopes in plant nutrition and physiology" International Atomic Energy Agency, Vienna, pp. 549-566.
- 3) Antonovics, J. 1968. Evolution in closely adjacent plant populations. V. Evolution of self-fertility.

- Heredity **23**, 219-238.
- 4) Aston, J.L. and A.D. Bradshaw 1966. Evolution in closely adjacent plant populations. II. *Agrostis stolonifera* in maritime habitats. Heredity **21**, 649-664.
 - 5) Bacon, P. 1985. The application of an imidazolinone herbicide at low volumes to *Imperata cylindrica*(L.) Beauv. Proc. 10th APWSS Conf. 120.
 - 6) Cook, S.C. A., C. Lefévre and T. McNeilly 1972. Competition between metal tolerant and normal plant populations on normal soil. Evolution **26**, 366-372.
 - 7) Dujardin, M. 1979. Additional chromosome numbers and meiotic behaviour in tropical African grasses from western Zaire. Can. J. Bot. **57**, 864-876.
 - 8) Eussen, J. H. H. 1979. Some competition experiments with alang-alang (*Imperata cylindrica*(L.) Beauv.) in replacement series. Oecologia (Berl.) **40**, 351-356.
 - 9) Eussen, J. H. H. and G.J. Niemann 1981. Growth inhibiting substances from leaves of *Imperata cylindrica*(L.) Beauv. Z. Pflanzenphysiol. **102**, 263-266.
 - 10) 深川伸一・田川日出夫 1983. チガヤ個体群の研究. 現代生態学の断面編集委員会編「現代生態学の断面」, 共立出版, 東京, pp. 110-117.
 - 11) Hannon, N. and A. D. Bradshaw 1968. Evolution of salt tolerance in two coexisting species of grass. Nature **220**, 1342-1343.
 - 12) Holm, L.G., D.L. Plucknett, J.V. Pancho and J.P. Herverger 1977. *Imperata cylindrica*(L.) Beauv. In "The World's Worst Weeds, Distribution and Biology" ed. by L.G. Holm, D.L. Plucknett, J.V. Pancho and J.P. Herverger. Univ. Press of Hawaii, Honolulu, pp. 62-71.
 - 13) 本田正次 1925. ちがや並ニかはらちがや(新称), しろちがや(新称)ニ就テ. 植物学雑誌 **462**, 172-173.
 - 14) Honda, M. 1930. Monographia Poacearum Japonicarum, Bambusoideis exclusis. J. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo, Sect. III. Botany, Vol. III, Part I. 373-376.
 - 15) Hubbard, C.E. 1944. Taxonomy, description and distribution of species and varieties. In "*Imperata cylindrica*, Taxonomy, Distribution, Economic Significance and Control" Imperial Bureau of Pastures and Forage Crops, Aberystwyth, Wales, pp. 5-13.
 - 16) 猪ノ坂正之・伊藤浩司・沼口寛次 1984. チガヤの牧草化に関する研究. 第1報 チガヤの生育特性と生産性について. 宮崎大農研報 **31**, 131-140.
 - 17) Janaki-Ammal, E.K. 1941. Intergenetic hybrids of *Saccharum*. J. Genet. **41**, 217-253.
 - 18) Jones, M. E. 1971 a. The population genetics of *Arabidopsis thaliana*. I. The breeding system. Heredity **27**, 39-50.
 - 19) Jones, M. E. 1971 b. The population genetics of *Arabidopsis thaliana*. II. Population structure. Heredity **27**, 51-58.
 - 20) Kershaw, K. A. 1958. An investigation of the structure of a grassland community. I. The pattern of *Agrostis tenuis*. J. Ecol. **46**, 571-592.
 - 21) 北岡政弘・植木邦和 1985. ヨモギにおける生長相関現象. 雑草研究 **30**, 42-46.
 - 22) 小林央往 1984. 水田多年生雑草クログワイの生態と変異. 雑草研究 **29**, 95-109.
 - 23) 小山鐵夫 1984. 資源植物学, 講談社, 東京, pp. 32-46.
 - 24) Kuladilokrat, S. and U. Suwannamek 1983. Tank mix combination of asulam and dalapon for control of *Imperata cylindrica*(L.) Beauv. Proc. 9th APWSS Conf. 312-317.
 - 25) Lane, I. R. and G. D. Lyon 1966. Differential response to salt within the species, *Festuca rubra*. B. Sci. thesis, Univ. Wales. Cited in "Isotopes in plant nutrition and physiology" International Atomic Energy Agency, Vienna. pp. 549-566.
 - 26) Leakey, R.R.B. and R.J. Chancellor 1975. Parental factors in dominance of lateral buds on rhizomes of *Agropyron repens*(L.) Beauv. Planta (Berl.) **123**, 267-274.
 - 27) Lee, S.A. 1985. The control of *Imperata cylindrica*(L.) Beauv. by glyphosate, sulfosate and AC 252, 925. Proc. 10th APWSS Conf. 81.
 - 28) Mabb, L.P. and C.E. Price 1986. Fluazifop-butyl activity on *Imperata cylindrica*(L.) Beauv. I. Studies on phytotoxicity, spray adhesion and herbicide uptake. Weed Res. **26**, 301-305.
 - 29) 松村正幸 1967. 雑草スズメノテッポウの種生態学的研究. 岐阜大農研報 **25**, 129-208.
 - 30) 松村正幸・行村 徹 1980. チガヤ種内2型の比較生態 (1) 植生からみた普通型及び早生型チガヤの生育地特性. 岐阜大農研報 **43**, 233-248.
 - 31) Matumura, M., T. Yukimura and S. Shinoda 1983. Fundamental studies on artificial propagation by seeding useful wild grasses in Japan. X. Seed fertility and germinability of the intraspecific two types of Chigaya (Alang-alang), *Imperata cylindrica* var. *koenigii*. J. Japan. Grassl. Sci. **28**, 395-404.
 - 32) 松村正幸・長谷川俊成・白村広吉 1984. チガヤ種内2型の比較生態 (2) 地下水位の異なる条件下での普通型及び早生型チガヤの実生の初期生育. 岐阜大農研報 **49**, 371-381.
 - 33) 松村正幸・中島仁蔵 1988. チガヤ種内2型の比較生態 (3) 実生3年目群落の年生活環. 日草誌 **34**, 77-84.
 - 34) McIntyre, G.I. 1971. Apical dominance in the rhizome of *Agropyron repens*. Some factors affecting the degree of dominance in isolated

- rhizomes. Can. J. Bot. **49**, 99-109.
- 35) McNaughton, S.J. 1966. Ecotype function in the *Typha* community-type. Ecol. Monogr. **36**, 297-325.
- 36) McNeilly, T. 1966. The evolution of copper tolerance in *Agrostis*. Ph.D. thesis, Univ. Wales. 河野昭一著「植物の進化生物学Ⅱ. 種の分化と適応」, 三省堂, 東京, p. 101 (1974) から引用.
- 37) McNeilly, T. and A.D. Bradshaw 1966. Evolutionary processes in populations of copper tolerant *Agrostis tenuis* Sibth. Evolution **22**, 108-118.
- 38) 盛永俊太郎・永松士巳 1942. 水田野生種の種生態学的研究Ⅰ. 日本各地産系統の出穂期. 育種研究 **1**, 116-122.
- 39) 猶原恭爾 1965. 日本の草地社会(草資源の研究), 養賢堂, 東京, pp. 106-162.
- 40) 根元正之・V. Pongskul 1982. 東北タイにおけるチガヤの生態とその利用. 雑草研究 **27** (別), 155-156.
- 41) 根元正之 1983. 東北タイにおけるチガヤとコミニストグラスの生態. 現代生態学の断面編集委員会編「現代生態学の断面」, 共立出版, 東京, pp. 104-109.
- 42) 大井次三郎 1975. 日本植物誌頭花篇改訂増補新版, 至文堂, 東京, pp. 180-181.
- 43) Patterson, D.T., E.P. Flint and R. Dickens 1980. Effect of temperature, photoperiod and population source on the growth of cogongrass (*Imperata cylindrica*). Weed Sci. **28**, 505-509.
- 44) Pritchard, T. 1960. Race formation in weedy species with special reference to *Euphorbia cyparissias* L. and *Hypericum perforatum* L. In "The Biology of Weed" ed. by J.L. Harper, Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 61-66.
- 45) Rao, V.S. 1983. Principles of Weed Science. Oxford and IBH Publishing, New Delhi, pp. 355-356.
- 46) Salisbury, E.J. 1942. The Reproductive Capacity of Plants. Bell, London.
- 47) Santiago, A. 1976. Genecological aspects of *Imperata* weed and its practical implications. Proc. BIOTROP Workshop on Alang-alang, Bogor. 23-34.
- 48) 佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎・亘理俊次・富成忠夫 1982. 日本の野生植物Ⅰ 草本単子葉類, 平凡社, 東京, pp. 95.
- 49) Sawamura, Y. 1967. An autecological study of the photoperiodic response of the geographic strains of *Polygonum thunbergii* Siebold et Zuccarini. Jap. Jour. Bot. **19**, 353-386.
- 50) 杉本安寛・平田昌彦・猪ノ坂正之 1984. チガヤの牧草化に関する研究. 第3報 チガヤの生長と土壌3相および土壌 pH との関係に関する調査. 宮崎大農研報 **31**, 149-154.
- 51) Tabor, P. 1949. Cogon grass, *Imperata cylindrica* (L.) Beauv., in the southeastern United States. Agron. J. **41**, 270.
- 52) Tabor, P. 1952. Cogon grass in mobile county, Alabama. Agron. J. **44**, 50-51.
- 53) 竹松哲夫 1978. 最新薬剤除草法一畑地および非農耕地篇一, 博友社, 東京, pp. 198-200.
- 54) 田中重行・後藤真理・川村 修・三秋 尚・猪ノ坂正之 1984. チガヤの牧草化に関する研究. 第2報 チガヤの栄養価の系統間変異について. 宮崎大農研報 **31**, 141-147.
- 55) Tateoka, T. 1954. Karyotaxonomy in *Poaceae*. II. Somatic chromosomes of some species. Cytologia **19**, 317-328.
- 56) Terry, P.J. 1984. A Guide to Weed Control in East African Crops. Kenya Literature Bureau, Nairobi, pp. 186.
- 57) Thongmeearkom, P.S., T. Chew and A. Arif 1985. Effective *Imperata cylindrica* (L.) Beauv. control with reduced rates of glyphosate and management practices. Proc. 10th APWSS Conf. 245-248.
- 58) Tjitrosoedirdjo, S. and J. Wiroatmodjo 1983. The effect of *Imperata cylindrica* (L.) Beauv. (Alang-alang) rhizome decomposition on the growth of corn. Proc. 9th APWSS Conf. 104-107.
- 59) 富永 達・小林央往・植木邦和 1988. チガヤの耐塩性におけるクローン間変異. 雑草研究 **33** (別), 65-66.
- 60) Tominaga, T., H. Kobayashi and K. Ueki 1989 a. Seasonal change in the standing crop of *Imperata cylindrica* var. *koenigii* grassland in the Kii-Ohshima Island of Japan. Weed Res., Japan **34**, 127-132.
- 61) Tominaga, T., H. Kobayashi and K. Ueki 1989 b. Geographical variation of *Imperata cylindrica* in Japan. J. Japan. Grassl. Sci. **35**, 163-170.
- 62) Tominaga, T., H. Kobayashi and K. Ueki 1989 c. The differences between inland and foredune populations of *Imperata cylindrica* var. *koenigii* in the Kii Peninsula. J. Japan. Grassl. Sci. **35**, 171-178.
- 63) Tominaga, T., H. Kobayashi and K. Ueki 1989 d. Intra- and inter-populational variation of *Imperata cylindrica* var. *koenigii* in the Kii-Ohshima Island of Japan. Weed Res., Japan **34**, 273-279.
- 64) Tominaga, T., H. Kobayashi and K. Ueki 1990. Variation in heading response to temperature and day-length in *Imperata cylindrica* of Japan. Weed Res., Japan **35**, 81-83.
- 65) 富永 達: 未発表.
- 66) Tzvelev, N.N. 1976. Poaceae URSS. Nauka, Leningrad, pp. 691-692.
- 67) Yabuno, T. 1966. Biosystematic study of the genus *Echinochloa*. Jap. Journ. Bot. **19**, 277-323.
- 68) 山西弘恭・福永典之 1983. 日本列島におけるオオバコ *Plantago asiatica* L. の生態型分化. 日生態会誌 **33**, 473-480.