

アメリカ合衆国中南部におけるヒエ属植物の自生状況

種坂 英次*・佐合 隆一**・山口 裕文***

*近畿大学農学部農業生産科学科

**茨城大学農学部フィールドサイエンス教育研究センター

***大阪府立大学大学院生命環境科学研究科

Habitat of *Echinochloa* species in the south central U.S.A.

Eiji TANESAKA*, Ryuichi SAGO** and Hirofumi YAMAGUCHI***

*Department of Agricultural Science and Technology, Faculty of Agriculture, Kinki University

**Field Science Education and Research Center, Faculty of Agriculture, Ibaragi University

***Graduate School of Life and Environmental Science, Osaka Prefecture University

Synopsis

The natural habitats and weedy properties of *Echinochloa* species were surveyed in the south central U.S.A., in Arkansas, Mississippi, and Louisiana. *E. crus-galli* and *E. colona* were most abundant throughout especially in rice fields, and *E. muricata* var. *muricata* was found on the banks of ponds or marshy places, in creeks, and sometimes in rice fields. In southeast Louisiana, a perennial *E. polystachya* var. *polystachya* was established as one of the most problematic weeds in rice fields where water-seeded cultivation and ratoon crop production of rice have been conducted. This species sets seeds almost scanty, but it is vegetatively propagated by stolons and rhizomes. In coastal region of the Mississippi delta, *E. polystachya* var. *spectabilis*, *E. crus-pavonis*, and *E. walteri* are crowded together in the shallow water region at the shore of marshes.

Key Word: barnyard grass, *Echinochloa*, habitat, south central U.S.A.

I 緒言

イネ科ヒエ属植物 (Genus *Echinochloa*, Gramineae) は熱帯から暖温帯の低湿地を中心に分布し、世界に 40 - 50 種が知られている⁸⁾。北米大陸には栽培種として東アジアの栽培ヒエ (ヒエ, *E. esculenta*) およびインドの栽培ヒエ (インドヒエ, *E. frumentacea*) の他に、それぞれの祖先野生種である *E. crus-galli* および *E. colona* を含む 11 種 4 変種の野生ヒエ属植物が自生する⁹⁾。これら野生種には 5 - 6 種の自生種 (native species) の他に、上記栽培ヒエやイネの随伴雑草、あるいは牧草として他大陸から侵入した種が含まれる⁹⁾。これら侵入種は、雑草害の拡散とともに本来の自然生態系における生物多様性の劣化

の要因となり、さらに種間差異がやや連続的でもあるヒエ属植物においては分類学上の混乱を助長している²¹⁾。本調査研究はヒエ属植物を網羅する生態的地位、腊葉標本、種子バンク、分子系統学的情報のデータベース化を目的として、平成 19 年度科学研究補助金、基盤研究 (B) 「ヒエ属植物の国際雑草化に関する海外学術調査」 (研究代表、山口裕文) において、北米地域を担当した佐合と種坂によって実施された。

II 調査

調査は 2007 年 8 月 17 日～27 日、アメリカ合衆国において稲作地帯の集中するミシシッピ河下流域のアーカンソー州、ミシシッピ州、ルイジア

ナ州において、水田および沼地を中心に実施した (Fig. 1)。現地でのヒエ分布状況、稲作形態と雑草害との関連性などについて、アーカンソー大学の Robert Scott 博士と Charles Wilson 博士、Valent U.S.A. Corporation の Greg Rich 氏と Frank Carey 博士、K-I Chemical U.S.A., Inc. (KUMIAI AMERICA) の Mark Kurtz 博士、USDA の Charles Bryson 博士、ルイジアナ州立大学の John Saichuk 博士と Eric Webster 博士らには、実測データ、スライド、腊葉標本、試験圃場の視察などをまじえて情報提供いただいた。

III 結果および考察

1. 観察種

今回の調査において6種3変種のヒエ属植物を観察した (Table 1)。これらは調査した3州で記録されているヒエ属植物^{1,9)}の全てである。表中の全ての種について腊葉標本を作成し、不稔であった一部の多年生種を除いて種子を採取した。以上の標本は大阪府立大学に保管されている。

2. ヒエの認識に関する地域間差異および分類学的混乱

アーカンソー州の水田や路傍に一般的なヒエは *E. colona* と *E. crus-galli* の2種で、これら

は Barnyard Grass と総称されていた。両種の違いは「葉に紫色の縞模様 (transverse purple bands) をもつ種が *E. colona* であり、もたない種が *E. crus-galli* である」ということであった。しかし、この類別は分類学的に誤りであった。



Fig. 1. Map of the survey route from Memphis to New Orleans traced by a dotted line.

Table 1. *Echinochloa* species observed in the south central U.S.A. during field survey from Aug. 17 to 27, 2007

Species	Locality	Habitat	Remarks
<i>E. colona</i>	Osceola, AK	road side	with transverse purple bands on leaf
<i>E. colona</i>	Osceola, AK	"	without the bands on leaf
<i>E. colona</i>	Mamou, LA	along paddy field	"
<i>E. colona</i>	Eunice, LA	"	"
<i>E. crus-galli</i>	Osceola, AK	road side	
<i>E. crus-galli</i>	Jonesboro, AK	paddy field	
<i>E. muricata</i> var. <i>muricata</i>	Lenoke, AK	crowded in creek	resemble to <i>E. crus-galli</i> but with more long panicle, thick stump
<i>E. muricata</i> var. <i>muricata</i>	Sharkey County, MS	along paddy field and forest with swamp	"
<i>E. muricata</i> var. <i>muricata</i>	Steele, MO	paddy field	locally called "Baronet Grass", coll. by Dr. F. Carey
<i>E. polystachya</i> var. <i>polystachya</i>	Raine, LA	experimental paddy field of LSU AgCenter	with rhizomes, conducted by Dr. E. Webster & Dr. J. Saichuck
<i>E. polystachya</i> var. <i>polystachya</i>	Kaplan, LA	crowded on bank of crawfish pond	creeping toward pond and shooting from stolons,
<i>E. polystachya</i> var. <i>spectabilis</i>	Kaplan, LA	crowded at shore of marsh	leaf sheath hispid
<i>E. crus-pavonis</i>	Kaplan, LA	crowded at shore of marsh	dense long awn, leaf sheath glabrous, thick stump
<i>E. crus-pavonis</i> ?	Kaplan, LA	bank of creek	"
<i>E. crus-pavonis</i> ?	Mamou, LA	bank of pond	"
<i>E. walteri</i>	Kaplan, LA	crowded at shore of marsh	dense long awn, leaf sheath hispid, thick stump
<i>Echinochloa</i> sp. ?	Sharkey County, MS	bank of pond	panicle shape resemble to <i>E. colona</i> but hispid at node creeping toward pond and shooting from stolons,

て、紫色のバンドは種を分ける基準ではなく、*E. colona* の種内変異のひとつである。熱帯アジアを中心に分布する *E. colona* について、"Grasses of Burma, Ceylon, India, and Pakistan"⁴⁾ に掲載された本種の図版にはこのバンドが描かれているが、アジアにおいてもバンドをもつ系統は極稀である。今回の U.S.A. 調査においてもバンドをもつ系統は Osceola, AK の 1 地点において数個体を観察しただけであった (Plate I-1, -2, -3)。結果的に、アーカンソー州ではほとんどのヒエが *E. crus-galli* として把握されていた。ミシシッピ州では、両種の差異について葉のバンドの有無は強調されていなかったものの、USDA 保存の腊葉標本においても *E. crus-galli* と *E. colona* が混乱しているようであった。一方、ルイジアナ州では「紫色のバンドは *E. colona* と同定するための充分条件であるが、必要条件ではない」ことが認識され、両種は適確に識別されていた。さらに、紫色のバンドの濃淡は環境による影響が多いとも指摘されていた。熱帯アジアの湿地に分布する多年生種 *E. picta* は一般にこのバンドをもつ^{6, 15)}。しかし、バンドのない系統も存在し、両系統の交雑後代で本形質は連続変異し、環境による影響も大きい¹²⁾。

日本でノビエと総称されるヒエ属野生種には、水田のみに自生する 4 倍種 ($2n = 4x = 36$) のタイヌビエ, *E. oryzicola*, および水田を含む攪乱地に広く自生する 6 倍種 ($2n = 6x = 54$) のイヌビエ, *E. crus-galli* がある¹⁵⁾。また, *E. crus-galli* は自生地の乾湿条件や出穂時期など生理生態的特性の違いに加えて小穂や草型などの形態的特徴から、日本では水田を含む広範な攪乱地に生育するイヌビエ, var. *crus-galli*, 水田のみに生育するヒメタイヌビエ, var. *formosensis*, および畑地や路傍を含むやや乾燥地に生育するヒメイヌビエ, var. *praticola*, の 3 変種が識別され^{16, 17)}、さらに南アジアや欧州の稲作地帯を中心に分布する var. *oryzoides* を含めて 4 変種が識別されている^{18, 19)}。アメリカ合衆国では *E. oryzicola* の分布はカリフォルニア州の水田域に局限されているが、多様な環境に適応する *E. crus-galli* はほぼ全域に分布する。*E. crus-galli* の各変種については明確な識別はなされておらず⁹⁾、本調査においても変種識別が困難なものも多かった (Plate I-4)。変種間での交雑が容易であることに加えて、ア

ジア産および新大陸産の *E. crus-galli* の間には ITS-rDNA 領域と葉緑体 DNA において幾つかの塩基置換がみられる^{2, 20)}。アメリカ合衆国における本種の扱いは従来の基準を用いては把握できないのかもしれない。

3. 稲作形態と雑草ヒエ

アーカンソー州とミシシッピ州、およびルイジアナ州北部では乾田直播が実施されているが、これらの地域では、*E. colona* と *E. crus-galli* (おもに、無芒) が特に除草剤散布が徹底しない水田縁部、農道、水路に自生していた。また、沼畔や水路の一部では *E. muricata* var. *muricata* が自生しており (Plate I-5, -6, -7, -8)、ミズーリ州南東部において "Baronet Grass" と呼ばれている水田雑草として Valent 社の F. Carey 博士の厚意によって採取された標本は本種であった。しかし、アーカンソー州やミシシッピ州では水田での本種の発生は限られ (例えば、Osceola, AK; Lenoce, AK; Sharkey County, MS など)、さらに形態的に *E. crus-galli* と極めて類似する事から、水田雑草としては特に挙げられていなかった。本種は一年生である⁹⁾ と記載されているものの、自生地の環境条件、密な株を形成する草姿、幹の形態、節からの活発な不定根形成などから、本種の多年生的な特徴が示唆された。

ルイジアナ州南部では堪水直播が一般的である。ルイジアナ州南東部に位置する州都 Baton Rouge (30° 32'N, 91° 09'W) における 1971 - 2000 の 30 年間の気象データ (U.S. Department of Commerce, National Oceanic & Atmospheric Administration) によると、月平均気温は 10.1°C - 27.6°C (年平均, 19.4°C)、年間降水量は 1,602 mm と豊富であり、月別降水量にも大きな変動がない。この地域では、3 月から 4 月上旬に播種、8 月中旬までに一期目を収穫した後、直ちに施肥、数日後に灌水し、刈株から発生するヒコバエ由来の籾を収穫する二期作を実施する農家も多い⁷⁾ (Plate II-1)。しかし、二期目 (second crop, ratoon crop) の収量は一期目 (first crop, main crop) の 30% 弱に留まる。そのため、二期作を実施するか、あるいは一期目の収穫後にアメリカザリガニ (*Procambarus clarkii*) の養殖池として用いるかの判断は農家によって異なるという。後者は "rice-crawfish double crop system" と呼ば

れ、農学および水産学の両面から研究がなされ、農業経済学的側面からの分析とともに農家への啓蒙活動も活発である^{3, 5)}。いずれにしても年間をとおしての湛水状態は栄養繁殖を主とする多年生種に好適な環境となり、水田では多年生ヒエ、*E. polystachya* var. *polystachya*、による被害が深刻化している^{10, 14)} (Plate II-2)。本種は他の多年生ヒエと同様に匍匐茎の節から出芽、発根するとともに、多数の地下茎 (rizhyme) の集合体を形成する (Plate II-3)。本種の種子稔性は1%未満、発芽率も低いため、種子繁殖能力は極めて小さいが、耕起作業で分断された地下茎が分散して被害を拡大している可能性が大きい¹⁰⁾。また、匍匐茎による繁殖も旺盛で、筆者らは、アメリカザリガニ養殖池の土手に繁茂した本種が、地下にもぐった匍匐茎から出芽し、養殖池内に侵入する様子を観察した (Plate II-4)。

4. ミシシッピーデルタの種多様性

ルイジアナ州最南部はミシシッピーデルタと呼ばれる肥沃な沼沢地から成る。州道の両側は沼地であり、路傍にセイバンモロコシ (*Sorghum helepense*), *Digitaria* sp., *Paspalum* sp., 沼地には *Cyperus* sp. や *Sesbania exaltata* が優占していた。一方、両者の境界領域である路傍土手から浅水域には1年生とされる *E. walteri*, 多年生的 (short lived perennial) とされる *E. crus-garonis*, および多年生とされる *E. polystachya* var. *spectabilis* の3種が混在して群生していた (Plate II-5, -6)。特に州道 LA82 (Vermilion 郡) に沿う数キロメートルは多様性と現存量の両面から、まさに "Echinochloa world" の感があった。このデルタでヒエ属植物についての高度な種多様性が保持されている要因として、1) 上流域から多様な種が流れついて定着した、2) 沼という環境の好適性、の2つの可能性が挙げられよう。しかし、ここでの構成種は先に上流域で見られたそれとは全く異なっており、中上流域の種に依存した多様性という考えは成り立たない。ヒエは農地や河川敷のような攪乱地に適応した植物であり、定期的な氾濫のあるデルタもその1つである。このような攪乱環境では草丈の低い多年生植物は生育できず、さらに灌木の密度も低いため土壌表面のスペースと光は豊富である。このようなギャップは1年生あるいは増水に対する耐性をそなえた多年

生種によって埋められる。高温、多湿、そして肥沃な土壌という多くの植物種にとって好適な環境に加えて、増水による攪乱こそが、この地でヒエ属植物の多様性を保持する大きな要因として考えられる。インドシナ半島デルタの氾濫域では、雨季の増水に対応して幹が伸長しうる能力、浮性 (floating habit), をもつ多年生ヒエ、*E. stagnina* や *E. picta* が生育する^{11, 13, 15)}。ミシシッピーデルタに自生するヒエ属植物についての浮性能力など生活史にかかわる生理生態学的研究は今後の課題である。

謝 辞

本研究は文科省科学研究補助金、課題番号 19405017 によった (研究代表、山口裕文)。K-I Chemical U.S.A., Inc. (KUMIAI AMERICA) の篠原卓朗社長と上野良平博士には、フィールド調査の全行程と各研究機関への訪問に際して便宜を図っていただいた。深く感謝申し上げます。

引用文献

- 1) Allen, C. M. (1980) Louisiana as a habitat for grasses. "Grasses of Louisiana. 2nd ed." (ed. by Allen C. M.), Cajun Prairie Habitat Preservation Soc., Eunice, LA, pp. 97-102.
- 2) Aoki, D. and Yamaguchi, H. (*in review*) Genetic relationships among *Echinochloa crus-galli* and *E. oryzicola* accessions inferred from ITS and chloroplast DNA sequences. Weed Biology and Management.
- 3) Avery, J. L., Romaine, R. P. and McClain, W. R. (1998) Crawfish Production: Production economics, pond construction, and water supply. "SRAC Publication No. 240" Southern Regional Aquaculture Center.
- 4) Bor, N. L. (1960) "The grasses of Burma, Ceylon, India, and Pakistan: excluding Bambuseae" Pergamon Press, Oxford, pp. 307-313.
- 5) Boucher, R. W. and Gillespie, J. M. (2007) Crawfish and catfish production in Louisiana. "2007 Projected Commodity Costs and Returns, A.E.A. Info. Ser. No.

- 240" Louisiana State Univ. AgCenter, Baton Rouge, LA, pp. B1-B26.
- 6) Council of Scientific & Industrial Research (India) (1952) "*The wealth of India: a dictionary of Indian raw materials & industrial products, vol. III: D-E*" (ed. by Sastri, B. N.) Council of Scientific & Industrial Research (India), New Delhi, pp. 124-126.
 - 7) Linscombe, S. D., Saichuk, J. K., Seilhan, K. P., Bollich, P. K. and Funderburg, E. R. (1999) General agronomic guidelines. "*Louisiana Rice Production Handbook. Pub. No. 2321*" Louisiana State Univ. AgCenter, Baton Rouge, LA, pp. 5-11.
 - 8) Michael, P. W. (1994) Distribution and taxonomy of *Echinochloa* - A world view with a key to the species occurring in China. Proc. 5th Weed Science Conf. of China, Kunming, China. pp. 161-166.
 - 9) Michael, P. W. (2003) *Echinochloa* P. Beauv." *Flora of North America north of Mexico*" (eds. by Barkworth, M.E., Capels, K.M., Long, S. and Michael, P. B.) Oxford Univ. Press, New York, pp. 390-403.
 - 10) Strahan, R. E. (2003) New and potential weed problem in rice. Proc. Symp. Weed Sci. Soc. 56: 361.
 - 11) 種坂英次 (1986) ヒエ属多年生種, *Echinochloa stegnina* (Retz.) Beauv. と *E. picta* (Koen.) Michael の浮性. 雑草研究 31: 136-142.
 - 12) Tanesaka, E. (1991) . Polyploidy in *Echinochloa picta* (Koen.) Michael. Weed Res. Japan 36: 183-186.
 - 13) 種坂英次 (2001) 浮性雑草ヒエ—その浮性能力と繁殖—. "ヒエという植物" (藪野友三郎・山口裕文編) 全国農村教育協会, 東京, pp. 125-132.
 - 14) Webster, E. P., Griffin, R. M. and Blouin, D.C. (2007) Management of *Echinochloa polystachya* in drill-seeded rice. Crop Management. Online. Crop Management doi: 10.1094/CM-2007-0816-01-RS.
 - 15) Yabuno T. (1966) Biosystematic studies of the genus *Echinochloa*. Japanese Journal of Botany 19: 277-323.
 - 16) 藪野友三郎 (1975) ヒエ属植物の分類と地理的分布. 雑草研究 20: 97-104.
 - 17) Yabuno, T. (1983) Biology of *Echinochloa* species. Proceeding of the Conference on Weed Control in Rice, 307-318. IRRI/IWSS.
 - 18) Yabuno, T. (1984) A biosystematic study on *Echinochloa oryzoides* (Ard.) Fritsch. Cytologia, 49: 673-678.
 - 19) 山口裕文・大江真道 (2001) ヒエ属植物の基本形態と学名. "ヒエという植物" (藪野友三郎・山口裕文編) 全国農村教育協会, 東京, pp. 31-46.
 - 20) Yamaguchi, H., Utano, A., Yasuda, K., Yano, A. and Soejima, A. (2005) A molecular phylogeny of wild and cultivated *Echinochloa* in East Asia inferred from non-coding region sequence of trnT-L-F. Weed Biology and Management, 5: 210-218.
 - 21) Yamaguchi, H. and Kim, K. U. (*in review*) Diversity and ecological adaptation of weedy *Echinochloa* in east and southeast Asia. Weed Biology and Management.



1. *E. colona* with purple bands on leaf just emerging a panicle. Osceola, AK.



2. *E. colona* with purple bands (arrowed) on leaf. Osceola, AK.



3. *E. colona* without the bands. Osceola, AK.



4. *E. crus-galli* in a rice field, Stuttgart, AK.



5. *E. muricata* var. *muricata* together with *E. crus-galli* in a rice field, Osceola, AK.



6. *E. muricata* var. *muricata* in a creek, Lenoke, AK.



7. *E. muricata* var. *muricata* on bank of marsh, Sharkey County, AK.



8. *E. muricata* var. *muricata* forming a thick stump on shore of marsh, Sharkey County, AK.



1. A rice field watered for ratoon crop production. Kaplan, LA. 2. Sprouting and flowering *E. polystachya* var. *polystachya* in rice field after first crop harvest. Experimental field, LSU AgCenter, Crowley, LA.



3. An aggregate of propagating small rhizomes of *E. polystachya* var. *polystachya*. Experimental field, LSU AgCenter, Crowley, LA. 4. *E. polystachya* var. *polystachya* of which stolons colonizing toward crawfish pond, sprouting and flowering. Kaplan, LA.



5. A marsh in coastal area of the Mississippi Delta. Kaplan, LA. 6. A dense *Echinochloa* population together with *E. polystachya* var. *spectabilis*, *E. crus-gavonis*, and *E. walteri* in shallow water regions on shore of marsh along the State Route LA82, Kaplan, LA.

Plate II. *Echinochloa* species in the south central U.S.A. and their weedy properties.