

第5章 イネ科数属の生態的一年生化

これまでも見てきたように同属内の多年生種と一年種とを種間交雑して、人為雑種を作り、その後代の生活型やこれに関連する特性について、遺伝的分離を調査し、解析することはとても困難なことである。まず、種間雑種は容易にできない。雑種第一代 F_1 ができても不稔である。雑種第一代が生育しても第二代 F_2 が不稔になるなどのように、なかなか良い実験材料が見つからない。多年生と一年生のどちらが遺伝的に優性（顕性）形質かを明らかにするには、関連する形質が複雑であり容易ではないだろう。第4章のイヌガラン属で示したほかに、モロコシ属 *Sorghum* での事例で、多年生4倍体と一年生2倍体との交雑により、多年生3倍体ができ、旺盛な栄養繁殖をしており、多年生が顕性形質であるとの報告はある（Quinby et al. 1958）。

5.1. イネ科植物の進化

イネ科 **Poaceae** のみの単型であるイネ目はカヤツリグサ科と同じくツユクサ目から分岐したと考えられる。イネ科は一般に、葉鞘は開いたままで、茎を巻き、茎は中空である。小穂中の花は苞の変形した苞穎 glume と護穎（外穎） lemma と、小苞の変形した内穎 palea とにおおわれ、花被は小舌鱗 lodicule となっている。果実は護穎や内穎でおおわれて穎果 caryopsis となり、種子は果皮に癒着し、胚は種子の片隅で胚乳の外にあり、胚は複雑に分化する。イネ科の胚は他の単子葉植物の芽生えの状態に相当している。一般の単子葉植物と比較して、イネ科は生長が早く、好地性もそれほど著しくなく、乾燥地に適応した一年生や二年生の種が多い。イネ科が他の単子葉植物の一般的特性からより抜け出しており、胚の特殊化が重要で、もっとも種や属の多いラン科よりも前進している。イネ科の約 700 属、5,000 種が世界各地に分布しており、多様な環境下にある生育地に繁栄しているので、単子葉植物における風媒方向への進化の最先端に位置する分類群と言える（田村 1974）。

歴史的生物地理学は、生物の連続した系統発生および生態的・地理的な環境と生物との相互関係の2側面の結び目として、自然の中の生物の存在を具体的に知ろうという立場をとっている。生物の分布現象は基本的には生物の現象であり、生物の生活の問題である。全地球的な生物の分布現象の総括的な位置づけである区系地理学の成果や分布現象の生態的・生理的側面の解析を、生物群の系統的な位置づけとともに、過去の生物の分布現象の理解の鍵にすべきであろう。イネ科植物は、その大きな系統群の分布を見ると、地球上の温度構造と比較的よく一致する分布型を示している。ヌカボ連やウシノケグサ連は両半球の温帯域や熱帯の高地を中心に分布している。最寒月平均気温 10°C がこの仲間の平均的な分布域の限界を決めている。雨量とはあまり関係がなく、分布の中心も不明瞭である。一方、ヒメアブラススキ連とキビ連は、熱帯を中心に分布し、冬季が比較的高い温度であることが重要な役割を果たしている。さらに、キビ連は新大陸の熱帯地域に、ヒメアブラススキ連は旧大陸のインド～マレーシア地域にそれぞれの分布の集中がある。スズメガヤ連は乾燥熱帯～亜熱帯地域に分布が集中している。イネ科植物を生育最適温から見ると、高温適応型と低温適応型の2群に分かれ、大きな系統群と関わっている。イネ科植物の穎果は芒をつけたまま風散布されることが多いが、穎果が浮き水散布される種もある。水湿地に生育するイネ科植物の小型の種子は泥と一緒に水鳥の脚などに付着して遠距離運ばれて、コスモポリタンになる（堀田 1974）。

5.2. イネ科コムギ連のコムギ属、エギロプス属、ライムギ属およびカモジグサ属

イネ科のイチゴツナギ亜科 Festucoideae には重要な穀類や飼料作物が多い(佐竹 1964)。中でもコムギ連(族)は表 5.1 に示したように、カモジグサ属 *Agropyron* のように多年生のみ属、ライムギ属 *Secale* やオオムギ属 *Hordeum* のように多年生と一年生を共に含む属、さらにコムギ属 *Triticum* やエギロプス属 *Aegilops* のように一年生のみで構成されている属がある (Sakamoto 1991、阪本 1996、木原編 1954、Clayton and Renvoize 1986)。

表 5.1. コムギ連の生活型と倍数性

| 分布 | 生活型 | | | |
|----------------------|-------------------------|--|--|--|
| | 多年生 (倍数性) | 多年生+一年生 (倍数性) | 一年生 (倍数性) | |
| 地中海から中央アジア (地中海群) | <i>Festucopsis</i> (2x) | <i>Hynaldia</i> (2x, 4x) <i>Secale</i> (2x) | <i>Aegilops</i> (2x, 4x, 6x) <i>Eremopyrum</i> (2x, 4x) <i>Henrardia</i> (2x) <i>Heterantherium</i> (2x) <i>Triticum</i> (2x, 4x, 6x) <i>Crihopsis</i> (2x) <i>Taeniatherum</i> (2x) | |
| | 周極温帯地域 (周極温帯群) | <i>Agropyron</i> (2x, 4x, 6x, 8x, 10x) | | |
| | | <i>Asperella</i> (4x) | | |
| | | <i>Elymus</i> (4x, 6x, 8x) | | |
| | | <i>Hordelymus</i> (4x) | <i>Hordeum</i> (2x, 4x) | |
| | | <i>Psathyrostachys</i> (2x) | | |
| | | <i>Sitanion</i> | | |
| | <i>Hystrix</i> | <i>Brachypodium</i> | | |
| | <i>Leymus</i> | <i>Dysopyrum</i> | | |

Sakamoto 1991、阪本 1996、木原編 1954 および Clayton and Renvoize 1986 から改変

1) コムギの栽培化過程

コムギの栽培化過程は一年生草本として進んできたが、多くの種が関与してとても複雑である。阪本 (1996) によると、栽培コムギは図 5.1 に示したように五群に整理されている。一粒系コムギ *T. monococcum*、二粒系コムギ *T. turgidum* およびチモフェービ系コムギ *T. timopheevi* にはそれぞれの野生型亜種と栽培型亜種が存在する。すなわち、栽培一粒系コムギはその野生型 *T. monococcum* ssp. *boeoticum* から、栽培二粒系コムギはその野生二粒系コムギ *T. turgidum* ssp. *dicoccoides* から、栽培チモフェービ系コムギは野生チモフェービ系コムギ *T. timopheevi* ssp. *araraticum* から栽培化された。他方、普通系コムギ *T. aestivum* には野生型亜種は存在しない。多くの研究により、普通系コムギ *T. aestivum* は、おそらく栽培二粒系コムギ *T. turgidum* と野生のタルホコムギ *Ae. squarrosa* との雑種に由来し、複二倍体として生じたと推定されるので、普通系コムギは随伴雑草の関与により、二次的に起源した作物ということになる。タルホコムギはトランスコーカサス、トルコ東部、イラン、アフガニスタン、中央アジアから中国西部に分布する。イランではタルホコムギがコムギ畑の雑草として混在している。普通系コムギに、カスピ海南東部沿岸に分布する亜種やトランスコーカサス地方の亜種が D ゲノムを供給したと考えられるので、この地域で普通系コムギが栽培化された可能性が高い。

Ehrendorfer(1965)、Ornduff (1969) や Stebbins (1974) は自殖性一年生草本と倍数性との関連を指摘し (表 5.2)、自殖による同型遺伝子接合の不利を高次倍数性によって回避している可能性を指摘している。これらの植物は他家受粉する風媒花ではあるが、自家受精し自殖率が高い種までを含んでいる。しかしながら、コムギ連においては生活型に関わらず倍数性が存在し、その可能性はないようだ。栽培オオムギは自殖性一年草本 (2x)、栽培コムギの多くの種は自殖性 (2x、4x、6x)、栽培ライムギは自殖性が低く、一年生草本 (2x) である。

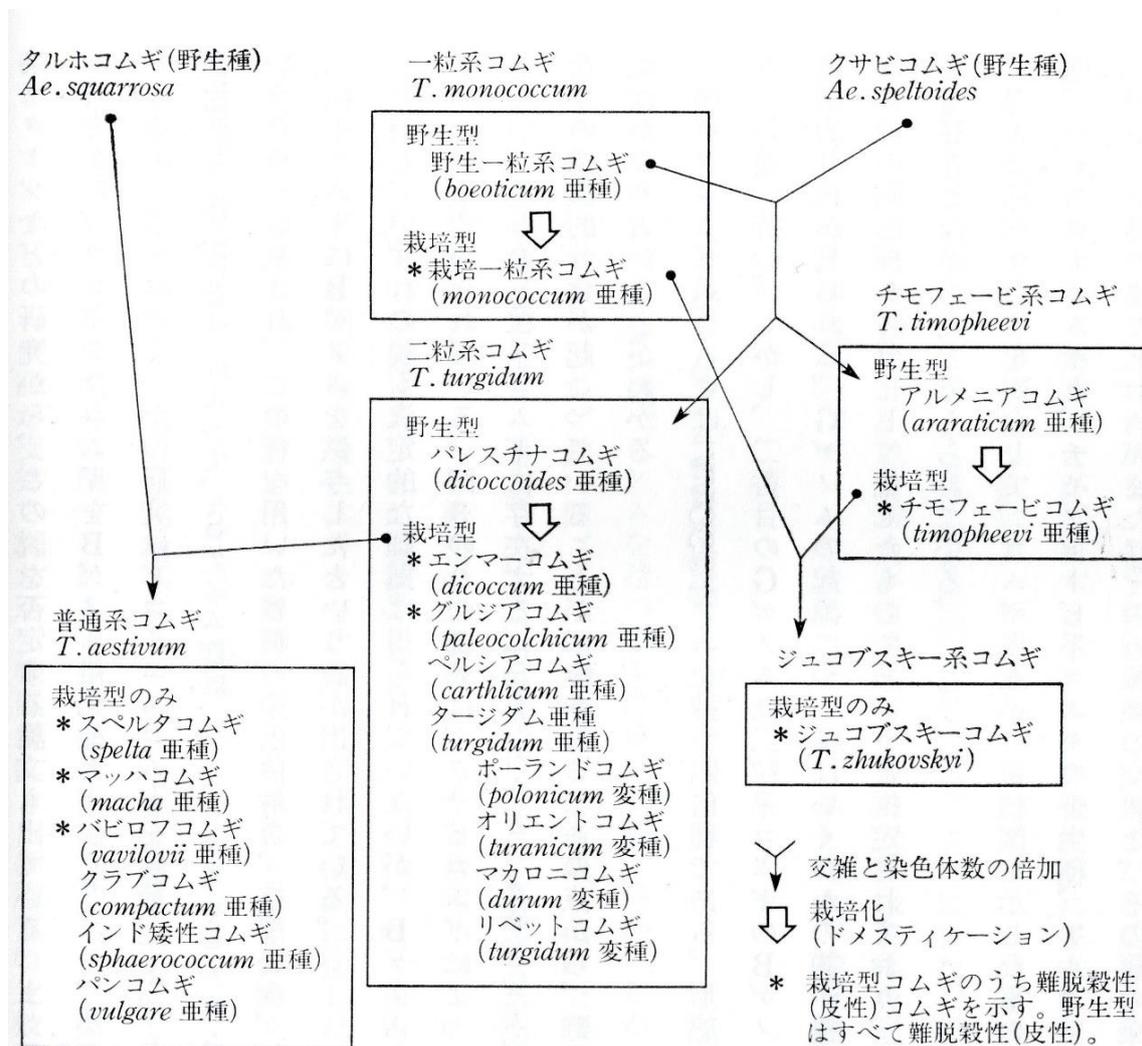


図 5.1. コムギ五群の起源とそれらの栽培化

出典：阪本 1985 を改変、大田正次原図 (阪本 1996)

表 5.2. 外交配型および内交配型の特徴の比較

| | 外交配型植物 | 内交配型植物 |
|-------|---------------|--------------|
| 交配様式 | 他家受粉、自家不和合性 | 自家受粉、自家和合性 |
| 組み換え率 | 低い | 高い |
| 倍数性 | 二倍体 | 倍数体 |
| 花 | 色彩多様、芳香、蜜腺、蜜標 | 単色から白色、その他退化 |
| 花粉 | 多い | 少ない |
| 果実 | すべては成熟しない | すべて成熟 |
| 分布 | 狭い | 広い |

(Ornduff 1969、河野 1974 を要約改変)

2) コムギ属、エギロプス属およびカモジグサ属植物の薬培養による半数体の育成

高次異質倍数性の植物における半数体の育成は、染色体レベルでのゲノム分析を行うには有用な手掛かりを得る手法であった。木原編 (1954) によれば、任意に半数体植物を育成することはほとんど不可能であるが、偶然発生、種・属間交雑時の単為生殖、遅延受粉法や X 線照射、多胚種子から発生などで低率で発生することが認められていた。

そこで、効果的な半数体育成を薬培養によって試みた。図 5.2 に示したように、唯一エギロプス属の人為合成種 CCC^uC^u でアルビノではあったが、半数体植物 (2n=14) を育成することができた。種や属によりカルス形成、器官再分化には著しい差異があった (藤井・木俣・阪本 1971、木俣・阪本 1971、Kimata and Sakamoto 1972)。

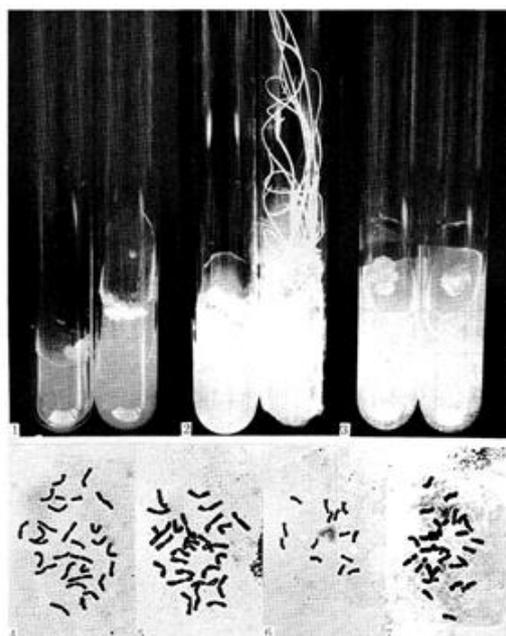


図 5.2. 薬培養による器官再分化

上左から *Triticum orientale* の花糸起源カルスと再分化根、CCC^uC^u の花糸起源カルスと再分化植物、*Aegilops elongatum* の花粉起源カルスと再分化根。下左から、*T. dicoccum ligul* の花糸起源カルスよりの再分化根の根端細胞染色体 (2n=28)、*T. durum rech.* の花糸起源カルスよりの再分化根の根端細胞染色体 (2n=28)、CCC^uC^u の花粉起源カルスよりの再分化植物の根端細胞染色体 (2n=14)、CCC^uC^u の花糸起源カルスよりの再分化根の根端細胞染色体 (2n=28)。

3) 中央アジア調査で収集したコムギ連

東京学芸大学中アジア学術調査（1993）において収集したコムギ連は、コムギ 47 系統、オオムギ栽培 21+野生 16 系統，その他 2 系統，*Aegilops* 属 26 系統，カモジグサ属 17 系統であった（図 5.3、図 5.4）。各収集系統の同定は京都大学附属生殖質研究施設に依頼した。

収集系統の一部を用いて、1994 年に栽培試験を行い、その結果について表 5.3 に発芽率と出穂日を示した。自然雑種は発芽しなかった。東京での栽培は梅雨の時期に重なり、乾燥地で生育していた各系統は生育が不良で、オオムギ属の 2 系統は罹病した。

現在でも自然集団においてコムギと *Aegilops* 属の雑種形成が生じている。これらはともに一年生であるので、種子が発芽しないのは雑種第一代でとどまり、第二代は生育が不良か、生育できないことを示している。風媒花から進化して自殖性を高めてきたのだから、全く他家受粉しないということはなく、たとえ機会は少なくとも、風媒による遺伝子交流が多様性の拡大の可能性を有していることはありえる。

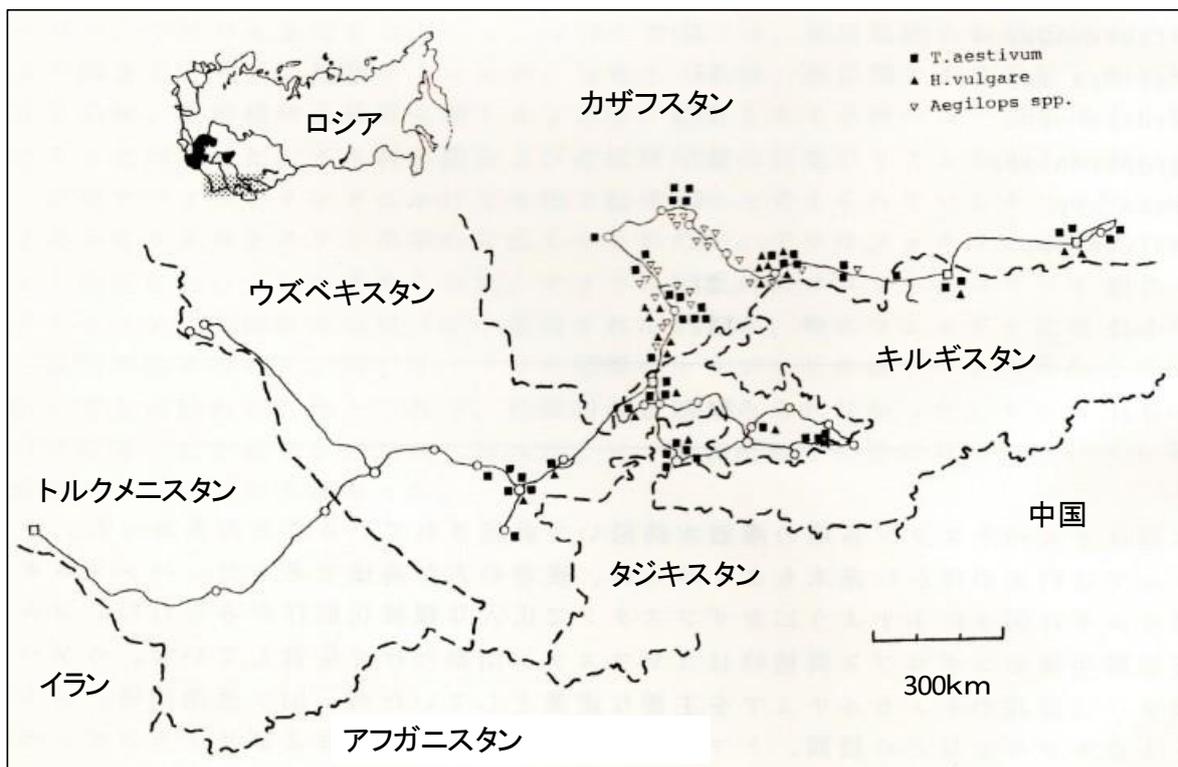


図 5.2.2. 中央アジア学術調査ルートとコムギ連植物の収集地



図 5. 4. カザフスタン南部、自然集団における自然雑種形成

表 5. 3. 中央アジアで収集したコムギ連の発芽率と出穂日

| 種名 | 収集番号 | 採集地 | 発芽率(%) | 出穂日 |
|---|---------------|------------|--------|-------|
| <i>Aegilops cylindrica</i> var. <i>typica</i> | 93-6-23-2-3 | Kazakhstan | 100 | 5月22日 |
| <i>Ae. triuncialis</i> ssp. <i>eu-triuncialis</i> var. <i>typica</i> | 93-6-24-0-2 | Kazakhstan | 100 | 5月24日 |
| <i>Ae. squarrosa</i> ssp. <i>eusquarrosa</i> var. <i>typica</i> | 93-6-24-3-4 | Kazakhstan | 100 | 5月14日 |
| <i>Ae. crassa</i> var. <i>typica</i> or var. <i>macrathera</i> | 93-6-24-3-5 | Kazakhstan | 100 | 5月26日 |
| <i>Ae. crassa</i> var. <i>macrathera</i> | 93-6-24-2-8 | Kazakhstan | 100 | 5月22日 |
| <i>Ae. cylindrica</i> var. <i>pauciaristata</i> | 93-6-25-2-4 | Kazakhstan | 60 | 5月27日 |
| 自然雑種; <i>Triticum aestivum</i> x <i>Ae. sp.</i> (grew with <i>Ae. cylindrica</i> var. <i>typica</i> or <i>Ae. triuncialis</i>) | 93-6-27-1-1 | Kazakhstan | 0 | |
| 自然雑種; <i>Triticum aestivum</i> x <i>Ae. sp.</i> | 93-7-9-1-5k-1 | Kirghstan | 0 | |
| <i>Aegilops cylindrica</i> var. <i>typica</i> (自 然雑種と同所的) | 93-7-9-1-5k-2 | Kirghstan | 100 | 5月18日 |
| <i>Hordeum spontaneum</i> | 93-6-23-1-4 | Kazakhstan | 70 | 5月19日 |
| <i>H. vulgare</i> (6条) | 93-6-23-2-8 | Kazakhstan | 100 | 5月29日 |
| <i>H. vulgare</i> (2条) | 93-6-29-1a-2 | Kazakhstan | 100 | 5月6日 |
| <i>H. vulgare</i> (6条) | 93-7-12-1-2-1 | Uzbekistan | 80 | 5月30日 |
| <i>H. vulgare</i> (2条) | 93-7-12-1-2-2 | Uzbekistan | 80 | 5月16日 |
| <i>H. spontaneum</i> | 93-7-14-3-1 | Uzbekistan | 80 | 5月18日 |
| <i>Triticum aestivum</i> | 93-6-24-3-1 | Kazakhstan | 90 | 5月14日 |
| <i>T. aestivum</i> | 93-7-11-1-6 | Uzbekistan | 100 | 5月14日 |
| <i>Secale cereale</i> | 93-6-29-4-2 | Uzbekistan | 100 | 5月24日 |
| <i>Triticale</i> | 93-7-8-1-1 | Uzbekistan | 90 | 5月6日 |

試作したオオムギ属 *Hordeum bulbosum* L. は多年生 ($2n=14, 28$) で下部の節間が肥大 ryzom で生存し、多回結実性であった。

4) ライムギ属の生活型

① はじめに

ライムギは温帯の穀物の中で、もっとも耐寒性が強い。冬播きでも春播きでも栽培ができるが、春播きは収量が少ない。広く分布する多年生他殖性の *Secale montanum* グループから一年生雑草性の *S. cecale* グループが近東で分化し、これらが栽培化過程で脱粒性、直立性、大きな穀粒になることによって、栽培型ライムギ（一年生、他殖性）ができた。また他方で、*S. montanum* グループから一年生自殖性の *S. silvestre*、および *S. vavilivii* が分化した。この進化過程は 3 染色体の構造的な再配列、および多年生から一年生への適応であらねばならない。考古学的証拠では、3,000~4,000BC 頃に栽培化が生じたようだ。20 世紀の初めころには、ライムギの黒パンはヨーロッパの人口の三分の一に食べられていたが、次第にコムギのパンに置き換えられてきた (Stebbins 1950, 1957, 1958; Riley 1955, Khush and Stebbins 1961, Khush 1963, Suneson et al. 1969, Evans 1996)。

コムギ連ライムギ属 *Secale* は 4 から 11 の野生種があるとの説があるが、Wikipedia (ed. in 2020. 10. 2) には最近の成果がよくまとめられている。Cuadrado and Jouve (2002) は一年生の *S. cereale* L. (栽培型、雑草型や野生型を含む)、*S. vavilovii* Grassh、*S. silvestre* Host、多年生の *S. striticum* (syn. *S. montanum* Guss.) に分類している。*S. striticum* は明確に地理的隔離されているものを含んでいるグループである。また、*S. vavilovii* は早い時期に他種と別れたので、もっとも異なっている。

S. striticum subsp. *africanum*、*S. striticum anatolicum*、*S. silvestre* および *S. striticum* subsp. *striticum* は地理的隔離と遺伝的分化の後に、*Secale* の共通祖先から連続して進化した。*S. striticum* subsp. *striticum* から進化した一年生雑草性の *S. cereale* 栽培型へと順化された。データはライムギ属を 3 種に区別することを示唆しており、これは一年生野生種 *S. silvestre*、多年生野生種 *S. striticum* (多くの亜種を含む) および *S. cereale* (栽培型、雑草型を含む) である (Ren et al. 2011)。

S. silvestre は最も古い種で、他の分類群とは離れている。多年生のグループとも離れている。*S. montanum* は *S. silvestre* から直接出自し、他の多年生分類群は *S. montanum* から起原した。多年生分類群は一年生分類群の祖先である。すべての一年生分類群は最も密接に関係し、単系グループを形成している (Chikmawati 2013)。

野生の多年生 *S. montanum* は栽培型 *S. cereale* の祖先種である。*S. montanum* Guss var. *anatolicum* Boiss および var. *vavilovi* Grossh. を含む多くの形の多年生がトルコに分布している。これらの多年生種は通常は、長い草丈、強い霜耐性、多い分けつ力、および痩せた土壌や旱魃に対する耐性をもっている。克服すべきライムギの短所は小さくて疎らな葉および壊れやすい花梗を含んでいることである (Akgun and Tosun 2007)。ACE-1 多年生穀物 (PC) ライムギはカナダで飼料用に開発された。このライムギは *S. cereale* と *S. montanum* を交雑し、その雑種第一代を *S. cereale* で戻し交雑し、多年生のタイプを選抜したものである (Acharya et al. 2004)。

阪本 (1996) によれば、ライムギの野生種はヨーロッパ中部からバルカン半島、アナトリア高原、イスラエル、トランスコーカサス、イラン、中央アジア、アフガニスタンに分

布している。南アフリカにも小集団が隔離分布している。最近の研究によってライムギ属は3種にまとめられている。多年生 *Secale montanum* Guss.、一年生 *S. sylvestre* Host および一年生 *S. cereale* L. である (Sencer and Howkes 1980)。すべてが二倍体 ($2n=14$) である。これらは自然的・人為的攪乱環境に生育し、特にムギ畑には雑草として侵入している。栽培ライムギは、コムギやオオムギの畑に侵入している随伴雑草ライムギから栽培化された二次作物である。コムギやオオムギの栽培が北方に拡がり、寒冷な高地や痩せた土壌においてはムギ類の生育が不安定となり、環境ストレスに強い雑草ライムギが栽培化過程をへて二次作物になった。この栽培化過程は現在も農耕地で引き続き進行しており (阪本・河原 1979)、第7章で詳述するインド亜大陸における雑穀類の栽培化過程と比較すると、とても興味深い事例である。ライムギやエンバクの場合は、コムギやオオムギの随伴雑草からの二次起原作物であるが、耐寒性が強いことが主要因である (Vavilov 1926)。一方、インド亜大陸ではイネなどに随伴した雑草から多数の雑穀が二次起原あるいは三次起原作物になっているが、その主要因は耐乾性にある (Kimata 2016)。

S. montanum から *S. cereale* が2倍体レベルで系統分化したことは、細胞学、形態学におおよそ明らかにされている。また、この両種間の交雑も可能であり、第二代の分離まで調査したとの報告もある。ライムギ属は転座 translocation を起こすことが多く、このために染色体の対合に異常が著しく、極端には8本鎖、6本の環ができたとの報告もある (Stutz 1957, 1972)。

そこで、ライムギ属4種1亜種を実験材料にし、特に、ライムギ *S. cereale* と *S. montanum* の交雑実験を行い、生活型について比較した。両種はともに自家不和合性である。実験材料は1979年秋に京都大学農学部附属生殖質研究施設から分譲を受けた。これらの種名は当時の分類に従っている。

② 栽培試験による生活型の確認

5系統の種子を6号素焼鉢に播き、ガラス室で栽培し、1980年および1981年初夏に観察調査、形態などの計測を行った。表5.4では2年分のデータを示すが、観察個体数が少ないので諸形質は平均値である。現在の分類でいうと、栽培番号8001~8003は *S. cereale* に属し、栽培番号8004~8005は *S. striticum* (syn. *S. montanum* Guss.) に属している。

生活型は開花結実後の生存率 (一回結実性 monocarpy) により確認した。表5. x.1によれば、*S. cereale* (ライムギ)、*S. afghanicum* および *S. segetale* の3種は一年生、一方で、*S. montanum*、*S. africanum* の2種および雑種第一代は多年生であった。これらの個体を大まかに比較すると次の特徴が見られる。一年生種は草丈、穂長、止葉長において多年生よりも長い。多年生および雑種第一代の個体は有効分けつ数/無効分けつ数の比が一年生よりも大きく、花芽分化をしない休眠芽を多く維持していると考えられる。受粉様式は一般的には風媒花であるが、上述したように多年生の *S. montanum* およびライムギは他殖性であるが、他の一年生種 *S. silvestre* および *S. vavilovii* は自殖性である。

S. cereale (ライムギ) の袋かけ自家受粉 (種子稔性 39.0%) が認められるので、自家不和合性が解除傾向にはあるようだ。しかし、他の4種は自家不和合性が強い。雑種第一代 (多年生) には雑種強勢が見られる。

表 5.4. ライムギ属の栽培試験

| 形質 | <i>S.cereale</i> | <i>S.afghanicum</i> | <i>S.segetale</i> | <i>S.montanum</i> | <i>S.africanum</i> | F ₁ : <i>S.cereale</i> x <i>S.montanum</i> |
|--------------------|------------------|---------------------|-------------------|-------------------|--------------------|--|
| 系統番号(分譲) | S4017 | 8055 | S4012 | 8054 | S4001 | |
| 栽培番号(試験) | 80001 | 80002 | 80003 | 80004 | 80005 | |
| 調査個体数 | 8 | 5 | 3 | 5 | 2 | |
| 草丈cm | 118.6 | 112.6 | 113.0 | 76.8 | 81.0 | |
| 穂長cm | 16.2 | 16.1 | 15.9 | 8.6 | 7.4 | |
| 止葉長cm | 10.4 | 8.8 | 15.3 | 4.9 | 2.3 | |
| 分けつ数(有効) | 5.1 | 10.4 | 4.0 | | | |
| 分けつ数(無効) | 2.8 | 0.8 | 2.7 | | | |
| 出穂日 | 5月29日 | 5月16日 | 5月20日 | 6月7日 | 6月12日 | |
| 種子稔性% (開放受粉) | 31.3 | 61.6 | 17.0 | 14.3 | 2.7 | |
| 種子稔性% (袋かけ自家受粉) | 39.0 | 4.8 | 0 | | | |
| 芽生えの色 | 緑で薄い紫 | 緑 | 緑 | 赤紫 | 緑 | |
| 生存率% | 0 | 0 | 0 | 60 | 50 | |
| 生活型 | 一年生 | 一年生 | 一年生 | 多年生 | 多年生 | |
| 栽培番号(試験) | 81001 | 81002 | 81003 | 81004 | 81005 | F ₁ 平均81006~81008 |
| 調査個体数 | 4 | 5 | 4 | 4 | 1 | 15 |
| 草丈cm | 96.5 | 71.3 | 89 | 91.9 | 94.0 | 121.1 |
| 穂長cm | 14.0 | 12.6 | 14.0 | 10.0 | 8.8 | 13.9 |
| 止葉長cm | 14.8 | 8.2 | 11.1 | 10.5 | 2.0 | 13.9 |
| 分けつ数(有効) | 6.8 | 20.4 | 24.5 | 6.5 | 4.0 | 28.3 |
| 分けつ数(無効) | 10.3 | 41.2 | 31.5 | 23.3 | 23.0 | 55.5 |
| 出穂日 | 5月24日 | 5月26日 | 5月18日 | 6月5日 | 6月25日 | 5月27日 |
| 芽生えの色 | 緑で薄い紫 | 緑 | 緑 | 赤紫 | 緑 | 赤紫 |
| 生存率% | 0 | 0 | 0 | 100 | 100 | 100 |
| 生活型 | 一年生 | 一年生 | 一年生 | 多年生 | 多年生 | 多年生 |

③ 人為交雑

幾組かの交雑を試みたが、ライムギ(種子親)と *S. montanum* (花粉親) の組み合わせのみで、結実率 55.5% で 111 粒の種子が得られ、これらのうち 92 粒 (82.9%) が発芽したので、種子稔性は 46.0% で雑種第一代が育成できた(表 5.5、図 5.5)。この反対の組み合わせ、*S. montanum* (種子親) とライムギ(花粉親) ではまったく結実は見られなかった。*S. montanum* (種子親) と *S. afghanicum* (花粉親) の組み合わせでは、結実率 15.6% で 5 粒の種子を得たが、発芽しなかった。*S. africanum* (種子親) とライムギ(花粉親) の組み合わせではまったく種子は得られなかった。

次に、育成した雑種第一代 F₁;81006 にライムギを戻し交雑 (B₁) すると、結実率 14.0% で 76 粒の種子が得られ、発芽率 21.1% で 16 個体が生育した。*S. montanum* を戻し交雑した場合は、結実率 3.6% で 13 粒の種子が得られ、発芽率 38.5% で 5 個体が生育した。雑種第一代間の交雑では結実率 18.8% で 177 粒の種子が得られ、発芽率 36.7% で雑種第二代 65 個体が生育した。雑種第二代の結実率および種子稔性が雑種第一代よりも低下するのは還元(減数)分裂の異常によるかと思われるが、染色体については観察していない。

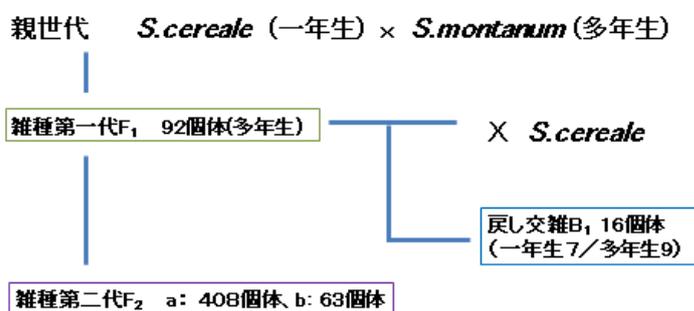
表 5.5. ライムギ属の人為交雑

| 交雑組み合わせ | | 交雑小花数 | 結実種子数 | 結実率% | 発芽種子数 | 発芽率% | 種子稔性 % | 備考 |
|---------------------|----------------------|-------|-------|------|-------|------|-----------|----------|
| 種子親 | 花粉親 | | | | | | | |
| <i>S. montanum</i> | <i>S. cereale</i> | 145 | 0 | 0 | | | | |
| <i>S. cereale</i> | <i>S. montanum</i> | 200 | 111 | 55.5 | 92 | 82.9 | 46.0 | F1;81006 |
| <i>S. montanum</i> | <i>S. afghanicum</i> | 32 | 5 | 15.6 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>S. africanum</i> | <i>S. cereale</i> | 92 | 0 | 0 | | | | |
| F1;81006 | <i>S. cereale</i> | 542 | 76 | 14.0 | 16 | 21.1 | 3.0 | B1 |
| F1;81006 | <i>S. montanum</i> | 362 | 13 | 3.6 | 5 | 38.5 | 1.4 | B1 |
| F1;81006 | F1;81006 | 942 | 177 | 18.8 | 65 | 36.7 | 6.9 | F2 |



S. cereale (81001) *S. montanum* (81004) 雑種第一代F1

図 5.5. ライムギと *S. montanum* の雑種第一代



生活型の分離:

a: 一年生80/多年生201/不出穂28/枯死99

b: 一年生6/多年生39/不出穂7/枯死11

図 5.6. 雑種の生活型の分離

図 5.6 に示したように、ライムギと *S. montanum* の雑種第一代は多年生であるので、多年

生は優性（顕性）形質であるが、雑種第二代の分離を見ると、単純な分離比ではなく、不出穂や途中枯死する個体が多いので、生活型が主動遺伝子で決定されているとは言えない。

ところが、Stuts (1957) はライムギと *S. montanum* の F₂ においてその分離比が、一年生：多年生 = 237 : 66 で、おおよそ 3 : 1 ($x^2 = 1.67$) に分離し、単純に一遺伝子座で生活型が決定され、多年生が潜性（劣性）であるとしている。また、多年生の 66 個体は次のシーズン間で開花せず、しかもこれらのうちの 44 個体は翌シーズンまでに枯死したとしている。Stuts が言うように、出穂しない個体が多年生であり、途中で枯死した個体が一年生であるかどうかは断定できない。私の交雑実験の結果は少なくとも多年生個体が多く、Stuts とは反対の結果を示している。ライムギ属は高温多湿に耐性が弱く、生態的条件設定を配慮せずに、分離比を論じたように考えられる。出穂しない、あるいは途中で枯死する個体は地下部・地上部ともに著しく生育が不良である。これは体細胞分裂においても染色体の行動に異常があるのではないかと仮設し、さらに実験が必要である。

ここでは雑種第一代が多年生であることから、少なくとも多年生は顕性（優性）形質である。さらに、生活型には形態的、生態的、遺伝的に多くの特性が関与していることは、本書の第 2 章から第 7 章において明らかになってきたので、一層、深い考察が必要である。

雑種第二代 F₂ の無効分けつ数の頻度分布を図 5.7 に示した。無効分けつ数は多回結実性 polycarpic のために維持される休眠芽に密接な関係があると考えられる。一年生のライムギは 7 月末までに無効分けつ（遅れ穂と葉芽）を保持していない。*S. montanum* は 21~30、雑種第一代 F₁ は 51~60 の無効分けつを叢生となって保持している。雑種第二代の一年生個体はライムギと同様に無効分けつをもたず、多年生個体は 1~10 を最多頻度として、最大分けつ数 81~90 までの著しく多様な変異があり、広い裾野をもつ頻度分布曲線を描いている。

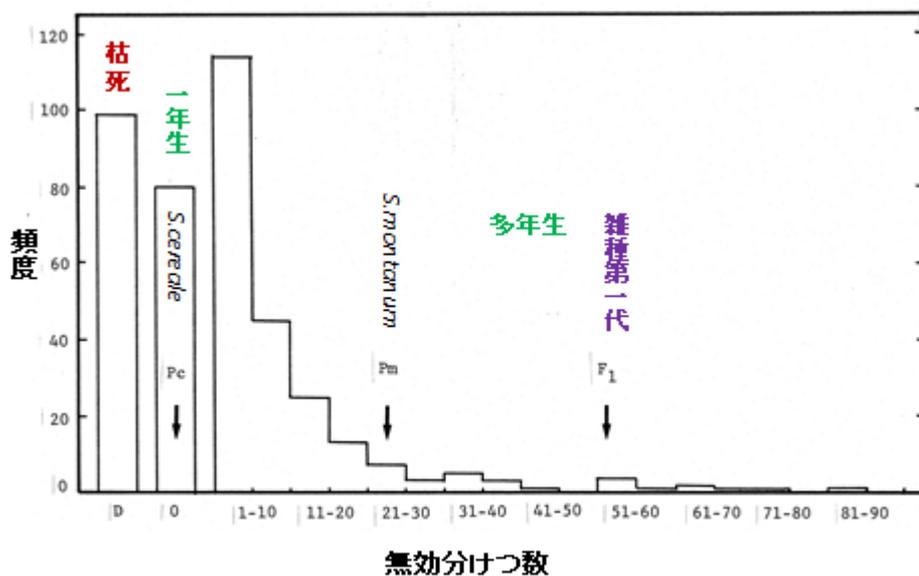


図 5.7. 雑種第二代における無効分けつ数の頻度分布

④ 生育温度と生存率の比較

上述の結果から、ライムギを生殖生長へと転換させなければ、多年生的に一年以上栄養生長を続けるか、あるいは開花・結実後にも栄養生長する側枝（無効分けつの葉芽）があ

るかを観察するように試みた。この場合、秋播性のライムギを高温で育成すれば、低温感応性であるから、生殖生長に切り替わらないのではないかと考えて6温度処理区（自然光／自然日長）を設定し、ライムギ、*S. montanum* および雑種第一代について生存率を比較した（表 5.6）。

ライムギは23~40個体を供試したが、すべての温度処理区で、最終的に枯死したので、一年生と確認できる。*S. montanum* については十分な種子が得られなかったため、供試個体が1~10と少ない。それでもすべての温度処理区で生存した個体があり、多年生と確認できる。雑種第一代 F_1 は温度処理 A・B・C 区でほとんど生存できず、D・E・F 区で生存率が高かった（図 5.8、図 5.9）。この要因は次のように考えられる。すなわち、温度処理 A・B・C 区はグロース・キャビネットを用い、また D・F 区は野外であるので、梅雨期には多湿になる。このために、高温多湿に対して耐性が弱いライムギ属植物は生殖生長期の生存率が低下している。E 区はガラス室で高温となっても比較的乾燥しているため、生存率は低下していない。したがって、生活型のような生態的形質を確認するためには環境条件を配慮せねばならない。

表 5.6. 生育温度と生存率% (生存個体数／供試個体数)

| 栽培系統 | 温度処理区 | | | | | | 生活型 |
|-------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-------------|------------|-----|
| | A | B | C | D | E | F | |
| <i>S.cereale</i> | 0 (0/40) | 0 (0/40) | 0 (0/27) | 0 (0/30) | 0 (0/23) | 0 (0/40) | 一年生 |
| <i>S.montanum</i> | 100 (1/1) | 25 (1/4) | 100 (1/1) | 50 (3/6) | 100 (10/10) | | 多年生 |
| F_1 | 0 (0/10) | 10 (1/10) | 0 (0/10) | 40 (4/10) | 100 (15/15) | 77 (23/30) | 多年生 |

温度処理区：A；昼間 35℃-夜間 25℃、B；同じく 30℃-20℃、C；25℃-15℃、D；野外、E；ガラス室、F；圃場。

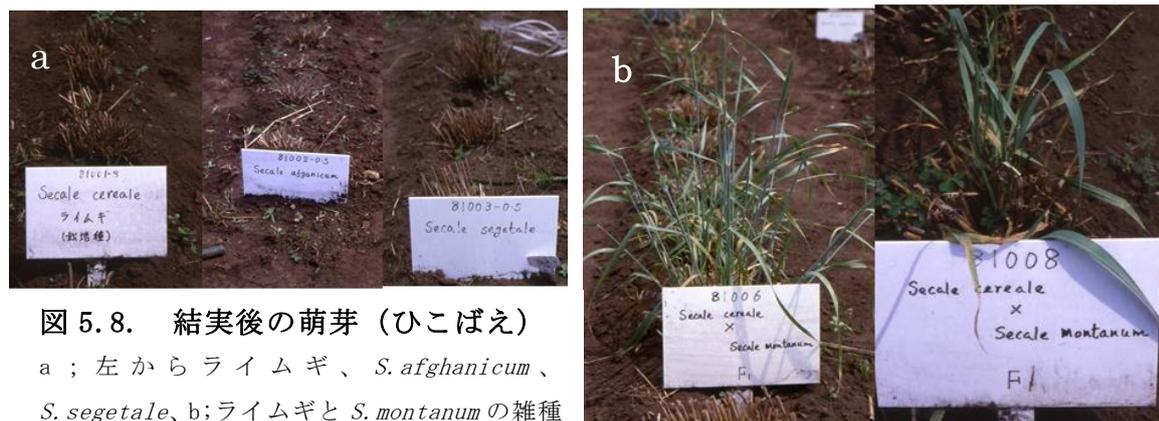


図 5.8. 結実後の萌芽（ひこばえ）

a；左からライムギ、*S. afghanicum*、*S. segetale*、b；ライムギと *S. montanum* の雑種第一代 2 系統



図 5.9. 温度処理区での生育（途中枯死／成熟）の差異

左から 30℃区、15℃区、25℃区、野外区。

次に、秋播きのライムギを高温下で育成し、低温に晒さなければ生殖生長に入らず、一年以上生存するとの仮設で 4 温度処理区を設定した。ライムギの草丈、分けつ数、および主稈節数の成長パターンの変化について図 5.10 に示した。草丈は 15℃一定低温区の方が伸長良好で（最高値 179cm）、続いて冬季野外区（134cm）、25℃一定区（93cm）の順であり、これらは 5～6 月に出穂した。ところが、30℃一定高温区（38cm）では生殖生長に入らずに出穂することなく 5 月にはそのまま枯死した。すなわち、低温にあわないと生殖生長に入らず一年以上生存するという仮設は棄却された。

ちなみに、分けつ数は 15℃一定低温区で早く増加し（最大 16 本）、春になると無効分けつとして急減（1 本）している。30℃一定高温区では 3 月頃から急増し（57 本）、4 月になると無効分けつとして減少（33 本）している。25℃一定区では 4 月半ばから急増（37 本）して、5 月になると減少（23 本）している。冬季野外区では 4 月に最大 12 本となり、6 月に有効分けつ 4 本となっている。主稈節数は温度が高い程、どの温度区でも早く増加し続けている。

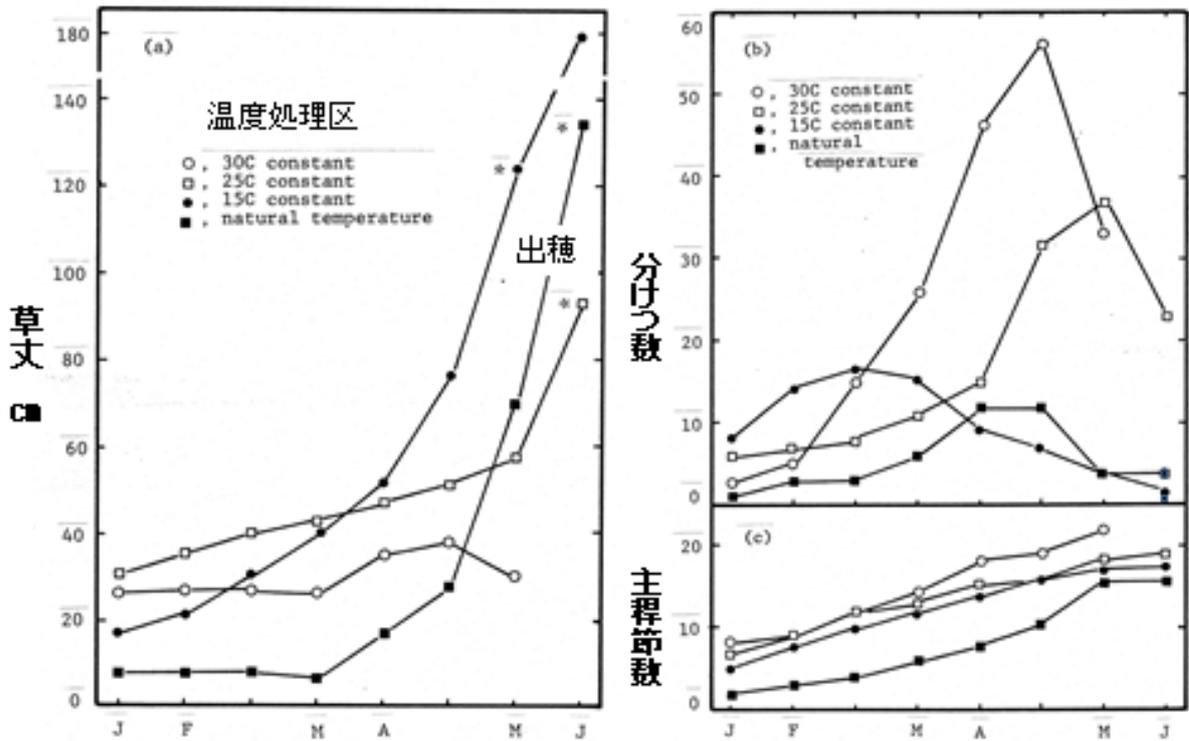


図 5.10. 温度処理によるライムギの草丈、分けつ数および主稈節数の変化

⑤ 地上部切除による出穂阻害の効果

地上茎（稈）を切除し、出穂・開花させないと、一年以上生存し続けるとの仮設で実験を試みた。1980 年秋に播種し、鉢に各区 5 個体を定植した。各区の処理は次の通りである。G 区；出穂前に、地上部 10cm を切除、一回目 5 月 8 日、二回目 5 月 23 日、三回目 6 月 8 日。H 区；一回目 5 月 18 日、二回目 5 月 23 日、三回目 6 月 8 日。I 区；一回 6 月 8 日。J 区；切除せず、出穂日は 7 月 5～7 日。表 5.7 によれば、生殖生長に至る出穂を切除によって阻害すると、生存日数は伸びる。また、出穂直前に地上部を切除すると、新しく出る稈は無効分けつとなる。すべての個体は夏季のうちに枯死に至り、多年生化する葉芽は残っていなかったため、この実験仮設も棄却された。

表 5.7. 地上部切除処理

| 調査日 | 地上茎処理区 | | | |
|-------|--------|---|---|---|
| | G | H | I | J |
| 個体数 | 5 | 5 | 5 | 5 |
| 7月31日 | 2 | 3 | 2 | 5 |
| 8月6日 | 2 | 1 | 2 | 1 |
| 8月10日 | 1 | 1 | 2 | 1 |
| 8月17日 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 8月22日 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 9月7日 | 0 | 0 | 0 | 0 |

S. montanum の場合は観察によると、新しく出る稈は出穂するものとしなないものがあり、一部が花芽分化せずに葉芽として残っており、個体として栄養生長の反復ができ、多年生

であり得る。

⑥ まとめ

一年生のライムギと多年生の *S. montanum* との交雑により育成した雑種第一代は多年生となったので、多年生性は顕性形質である。雑種第二代は生活型において単純な分離比ではないので、多年生性が主動遺伝子による優性な形質とは容易に判断できない。生活型の発現には、遺伝的要因に加えて、生態的条件も大きく関与していると考えられる。

ライムギ栽培型は一年生であり、他殖性二倍体 ($2n=14$) である。他の一年生種は自殖性二倍体である。多年生の *S. montanum* を祖先種としてすべての一年生種が分化したようだが、ライムギ以外の一年生自殖性種が栽培化されなかった要因は何であったのだろうか。また、多年生から一年生へ種分化は染色体構造の再配列との見解であった。しかし、これらの課題をさらに探求するまでには至らなかった。

多年生ライコムギの育成は飼料の増産が目的であったが、さらに次の様に、一年生倍数体のライコムギの育種も行われた (Smatt and Simmonds 1995、Wikipedia 2021.5.15)。

× *Triticosecale semisecale* (Mackey) K.Hammer & Filat. - 四倍体のライコムギ (*Triticum monococcum* × *Secale cereale*, ゲノム構成は AARR) ;

× *Triticosecale neoblaringhemii* A.Camus - 六倍体のライコムギ (ゲノム構成は AABBRR) ;

× *Triticosecale rimpaui* Wittm. - 八倍体のライコムギ (*Secale cereale* × *Triticum aestivum*, ゲノム構成は AABBDDRR) ;

オオムギ栽培型の場合は一年生で、自殖性二倍体 ($2n=14$) で、他種は多年生倍数体 ($2n=14, 28, 42$)、コムギは栽培種も野生種もすべてが一年生であるが、自殖性倍数体 ($2n=14, 28, 42$) である。二倍体レベルの種分化においては、変異性を維持するには他殖性が好ましいと考えられる。自殖性であっても、倍数性を高める種分化は染色体数の増加による変異性の保持力が確保されると考えられる。そうすると、オオムギの場合は自殖性二倍体であるので、変異性の保持はどのような抜け道が想定されるのだろうか。

5) カモジグサ属 *Agropyron* sp. の生態型分化

湿地環境に対する適応過程における生態型分化は数種で報告されてきた。その一例は、スズメノテッポウ *Alopecurus aequalia* Sobol. における水田型と畑地型の分化に見られる (Matsumura 1967)。畑地型と比較すると、水田型はいくつかの明瞭な特徴がある。より大きくて重い種子、より高い自殖性、より早い成熟、および相対的に低い種子休眠である。*Veronica peregrine* L. においては、春の水たまりの縁とその中で種内集団分化が観察された (Linhart 1974)。縁に生育している個体と比較して、水たまりの中の個体はいくつかの差異があり、より少ない数の大きい種子、小さな表現型変異、より早く斉一な種子発芽、相対的に早い成熟、および種子へのより多いバイオマス転流である。

もう一つの事例として、冬の休閑田に見られるカモジグサの早生生態型がある。畑地や路傍で見られる普通型と比較すると、早生生態型は対照的な特徴がある。より短い穂、より大きくて重い種子、より少ない表現型変異、およびより早い成熟である。カモジグサの早生生態型と、近縁のミズタカモジグサは冬の休閑田で、しばしば同所的に生育している (Sakamoto 1961, 1966, 1978)。

イネ科カモジグサ属 *Agropyron* は多年生草本で、世界に約 100 種あり、日本には 5 種が分布している (佐竹 1964)。これらは分類が確定しておらず、シバムギ *A. repens* (2n=28、42)、イヌカモジグサ *A. turczaninowii* (2n=28)、カモジグサ *A. tsukushiense* (Honda) Ohwi var. *transiens* (Hackel) Ohwi (2n=42)、オオタチカモジグサ *A. mayebaratum* Honda、アオカモジグサ *A. ciliare* (Trin.) Franchet var. *minus* (Miq.) Ohwi (2n=28)、エゾカモジグサ *A. yezoense* Honda、およびイブキカモジグサ *A. caninum* (L.) Beauv. (帰化、2n=28) などである (北村・村田・小山 1964)。なお、研究材料としたミズタカモジグサ *A. humidorum* Ohwi et Sakamoto はオオタチカモジグサから改名された種である (Ohwi and Sakamoto 1964)。ミズタカモジグサはレンゲソウと混生していることが多いので、レンゲソウの随伴雑草として中国から渡来したと考えられる (Sakamoto 1964)。

日本産カモジグサ属植物のなかで、雑草性が強いカモジグサ *Agropyron tsukushiense* var. *transiens* の生態型について、普通型と早生生態型、およびミズタカモジグサ *A. humidorum* について、生活型、繁殖様式と生育場所との相互関係について比較検討する。日本のすべての種も多年生であるが、この節で明らかに示すように、カモジグサの早生生態型は、本来、多年生であるが水田においては生態的な一年生としての生活環を示している (Kimata and Sakamoto 1982 ; 木俣 1992)。

① 冬季休閑田における野外調査

静岡県三島市郊外に野外観察場所として、冬季休閑田を 4 か所選んだ。サイト 1 ではカモジグサ早生生態型とミズタカモジグサの混合集団が見られた。サイト 2 では早生生態型が多く、ミズタカモジグサは稀であり、反対にサイト 3 では早生生態型が少なく、ミズタカモジグサが多かった。サイト 4 では、早生生態型はごく稀で、ミズタカモジグサが多かった (図 5.11、図 5.12)。

種子から実生および稈断片からの繁殖体の数をサイト 1 において、コドラート法 1m² によって計数した。調査日は、1975 年 11 月 21 日および 1976 年 11 月 22 日であった。コドラートは休閑田中で無作為に 5 か所選んだ。同時に、土壌を表面から 10cm の深さに掘り取って、実生と繁殖体の見られる深さを計測した。

実生数と稈断片数 (萌芽/不萌芽) は、サイト 2 とサイト 3 において、土塊 (50cm 長 x 50cm 幅 x 10cm 深 = 0.025m³) 中に見られたものを計数した。調査日は 1978 年 1 月 16 日であった。このような土塊を無作為に休閑田あたり 3~5 か所で採取した。ミズタカモジグサの稈断片の節数と萌芽率との間の関係は、上記と同じ方法でサイト 4 において調査した。

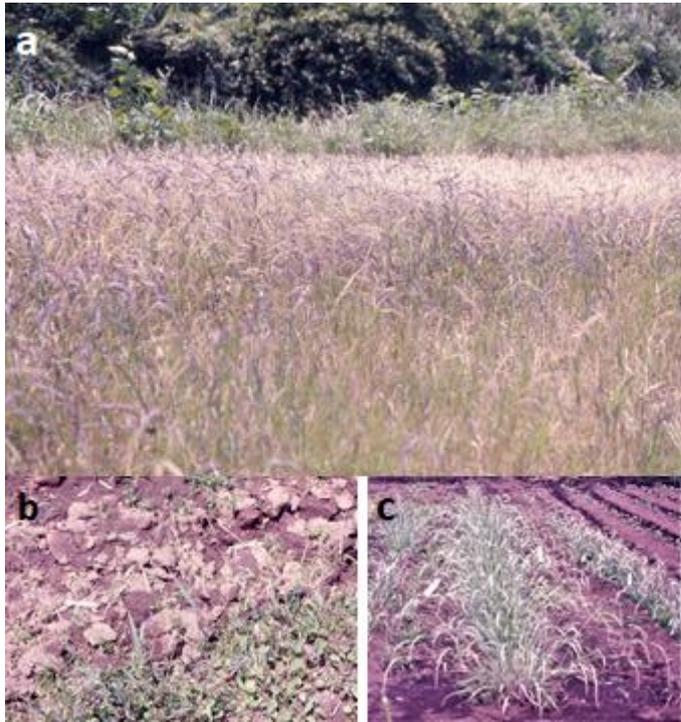


図 5.11 静岡県三島市の休閒田と東京学芸大学彩色園の圃場

a, カモジグサ早生生態型の休閒田集団 (サイト 2); b, 春耕後の畦畔に生育する早生生態型; c, カモジグサ普通型 (東京学芸大学圃場)。

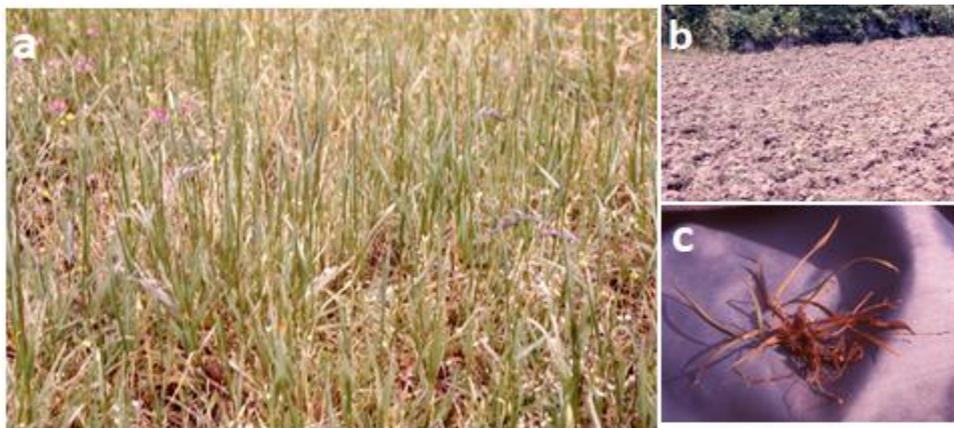


図 5.12. 静岡県三島市の同所的休閒田集団

a, カモジグサ早生生態型とミズタカモジグサの同所的休閒田集団 (サイト 1); b, 春耕の後; c, 耕起休閒田の土中に埋もれたミズタカモジグサの稈断片よりの萌芽。

冬季の休閒田 (サイト 1) における、種子からの実生と稈断片から萌芽した繁殖体の数/m²は表 5.8 に示した。カモジグサの早生生態型では実生は 1 cm 程の深さの土中から発芽しており、その数はおおよそ 94~130/m²、栄養繁殖体は皆無であった。稈断片は越夏後には腐敗して枯死していた。一方、ミズタカモジグサでは、実生は 3~12/m²、栄養繁殖体は 3 cm 程の深さの土中からおおよそ 16~21/m² 生じていた。

表 5.8. 休閑田における実生と繁殖体の数、発芽と萌芽の起こる深さ

| 種名 | 実生または繁殖体の数/m ² | | 発芽と萌芽の深さ | |
|-------------|---------------------------|-------------|----------|----|
| | 1975年11月21日 | 1976年11月22日 | 土中 | cm |
| カモジグサ 早生生態型 | | | | |
| 種子 | 130.2±20.8 | 94.4±6.7 | 1.0±0.5 | |
| ミズタカモジグサ | | | | |
| 種子 | 11.6±5.5 | 2.9±2.4 | | |
| 稈断片 | 20.6±6.4 | 15.7±6.4 | 3.4±1.3 | |

さらに、サイト 2 およびサイト 3 における水田土壌の土塊（50cm 長 x 50cm 幅 x 10cm 深 = 0.025m³）の中に存在する種子と稈の断片の観察の結果を表 5.9 に示した。サイト 2 では、カモジグサの早生生態型の実生は約 161、不萌芽稈断片は約 54 見つかったが、一方で、ミズタカモジグサの実生も稈断片からの繁殖体もまったく見られなかった。これに対して、サイト 3 では、カモジグサの早生生態型の実生は約 2、不萌芽稈断片はまれに見つかったにすぎなかったが、一方で、ミズタカモジグサの実生は 1、稈断片からの繁殖体である萌芽稈断片はともに約 16、不萌芽稈断片は約 17 見られた。カモジグサの早生生態型の稈断片から発生した繁殖体は休閑田サイト 2 でもサイト 3 でも見つけられなかったことは注目すべきことである。それらの稈断片はすべて節が壊死していた。このデータは、カモジグサの早生生態型は種子のみで効果的に繁殖し、他方、ミズタカモジグサは種子と稈断片によって繁殖していることを明瞭に示している。

表 5.9. 休閑田土壌中の発芽種子数と萌芽/不萌芽稈断片数

| 水田 | カモジグサ 早生生態型 | | | ミズタカモジグサ | | |
|-------|-------------|--------|----------|----------|-----------|----------|
| | 種子数 | 萌芽稈断片数 | 不萌芽稈断片数 | 種子数 | 萌芽稈断片数 | 不萌芽稈断片数 |
| サイト 2 | 161.3±18.1 | 0 | 54.0±8.5 | 0 | 0 | 0 |
| サイト 3 | 1.6±0.5 | 0 | 0.6±0.5 | 1.2±1.3 | 16.4±10.4 | 16.8±9.5 |

ミズタカモジグサの稈断片の節数と稈断片の萌芽との間の関係は表 5.10 に示した。休閑田 P-4 の土壌中（0.025 x 3 m³）で見られた 122 の稈断片のうちで、104（85.2%）が 1~3 節を有していたが、残りの 18（14.8%）が 0、または 4~7 節を有していた。この観察では、稈は、通常 7 節を有しており、5 月~6 月の稲作準備の間に農耕作機で切断される。1~3 節を有する稈断片は、6 月~10 月の稲作の間、水田土壌中に保存されている。また、稈断片からの繁殖体は 9 月に土壌中で生育を始める。さらに、稈断片 122 のうち 43（35.2%）はすでに萌芽していた。3 節を有した稈断片の萌芽率は最も高く 13.1%であった。イネの栽培作業はミズタカモジグサの無性繁殖を明らかに促進している。

表 5.10. 休閑田土壌中のミズタカモジグサの稈の節数、および稈断片数と萌芽稈断片数
(サイト 4)

| 節数 | 稈断片数(%) | 萌芽稈断片数(%) |
|----|----------|-----------|
| 0 | 1(0.8) | 0(0) |
| 1 | 31(25.4) | 6(4.9) |
| 2 | 37(30.3) | 12(9.8) |
| 3 | 36(29.5) | 16(13.1) |
| 4 | 9(7.4) | 4(3.3) |
| 5 | 7(5.7) | 4(3.3) |
| 6 | 1(0.8) | 1(0.8) |
| 7 | 0(0) | 0(0) |
| 合計 | 122(100) | 43(35.2) |

② 多様な実験条件下での種子発芽および稈断片萌芽

静岡県三島市で採集した 3 系統を実験に用いた。1976 年に種子を水分および温度条件下に貯蔵した。その詳細な条件は次の通りである。水条件 3 : 畑地、水田、乾燥。温度条件 5 : A, 昼間 35℃、夜間 25℃ ; B, 昼間 25℃、夜間 15℃ ; C, 20℃ 一定 ; D, 自然野外温度 ; E, 6℃ 一定。昼間は午前 7 時から午後 7 時、夜間は午後 7 時から午前 7 時まで。ただし、畑地条件は E 区から除いたので、合計で 14 実験区になる。

畑地条件下では種子はナイロン製網袋に包み、赤土の中に貯蔵し、7 日間ごとに灌水した。水田条件下では湛水した赤土中に貯蔵した。乾燥条件では、シリカゲルと同梱して密封した。15 日間隔で実験区から取り出した貯蔵種子 50 粒を、発芽試験に供した。発芽試験は素焼発芽盤上で、連続光 8,000lux、25℃ 一定によって行った。

この結果によると (図 5.13)、カモジグサの普通型は畑条件下で良く発芽し、早生生態型は畑および湛水条件下で良く発芽した。ミズタカモジグサは種子の休眠が深く、湛水条件下でも比較的良好な発芽力を維持していた。

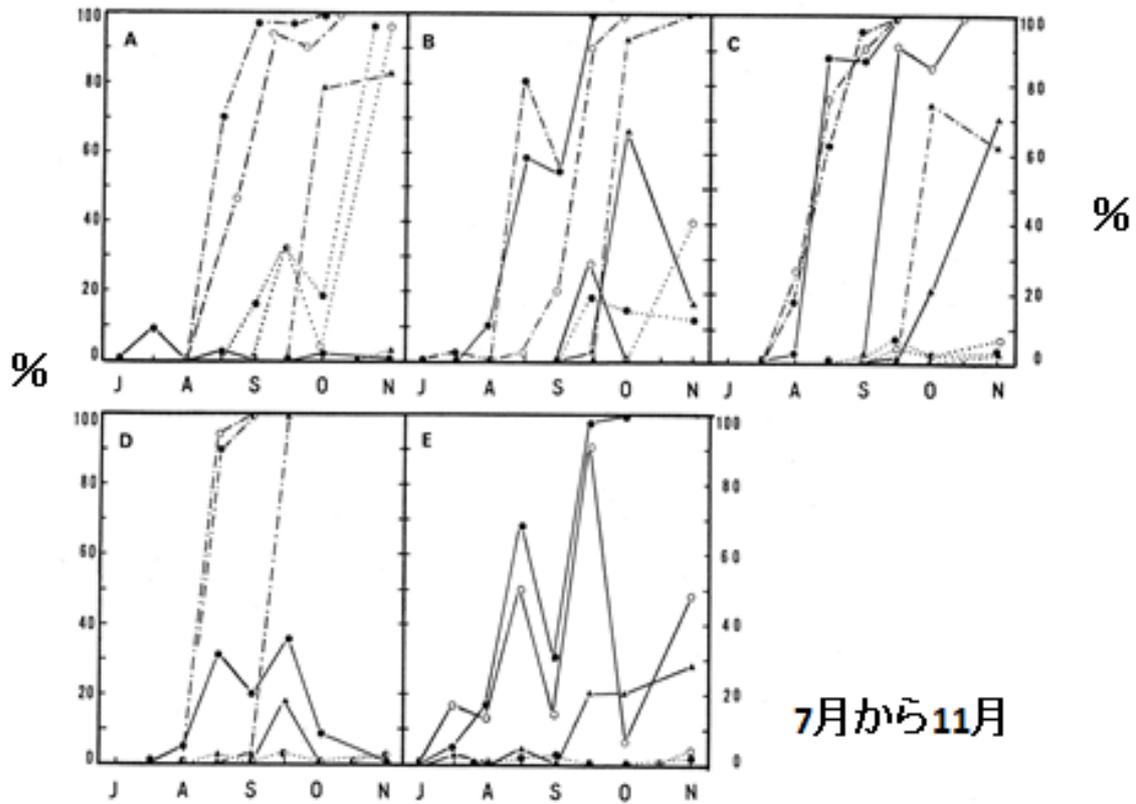


図 5.13. カモジグサ普通型、早生生態型およびミズタカモジグサの稈断片の種子発芽率 (%)。14 温度/水処理区：○, 普通型；●, 早生生態型；▲, ミズタカモジグサ。---, 畑地条件下で貯蔵；——, 水田条件下で貯蔵；……, 乾燥条件。A, 昼間 35°C、夜間 25°C；B, 昼間 25°C、夜間 15°C；C, 20°C一定；D, 自然温度条件；E, 6°C一定。

次に、1975 年と 1976 年の間に、1 節をもった稈断片を上述した A, B, C, D の温度条件により、畑地および水田条件下、すなわち 8 水分・温度条件区で貯蔵した。15 日ごとに、30 稈断片を取り出して、萌芽試験に供した。萌芽試験はペトリ皿中の水潤したろ紙上で、連続光 8,000lux、25°C 一定によって行った。この結果 (図 5.14) によると、カモジグサの普通型および早生生態型の稈の断片の腋芽は休眠性が弱く、7 月にはほとんどが萌芽した。しかしながら、ミズタカモジグサの稈の断片の腋芽は休眠性が強く、9 月まで待たないと著しい萌芽は見られなかった。

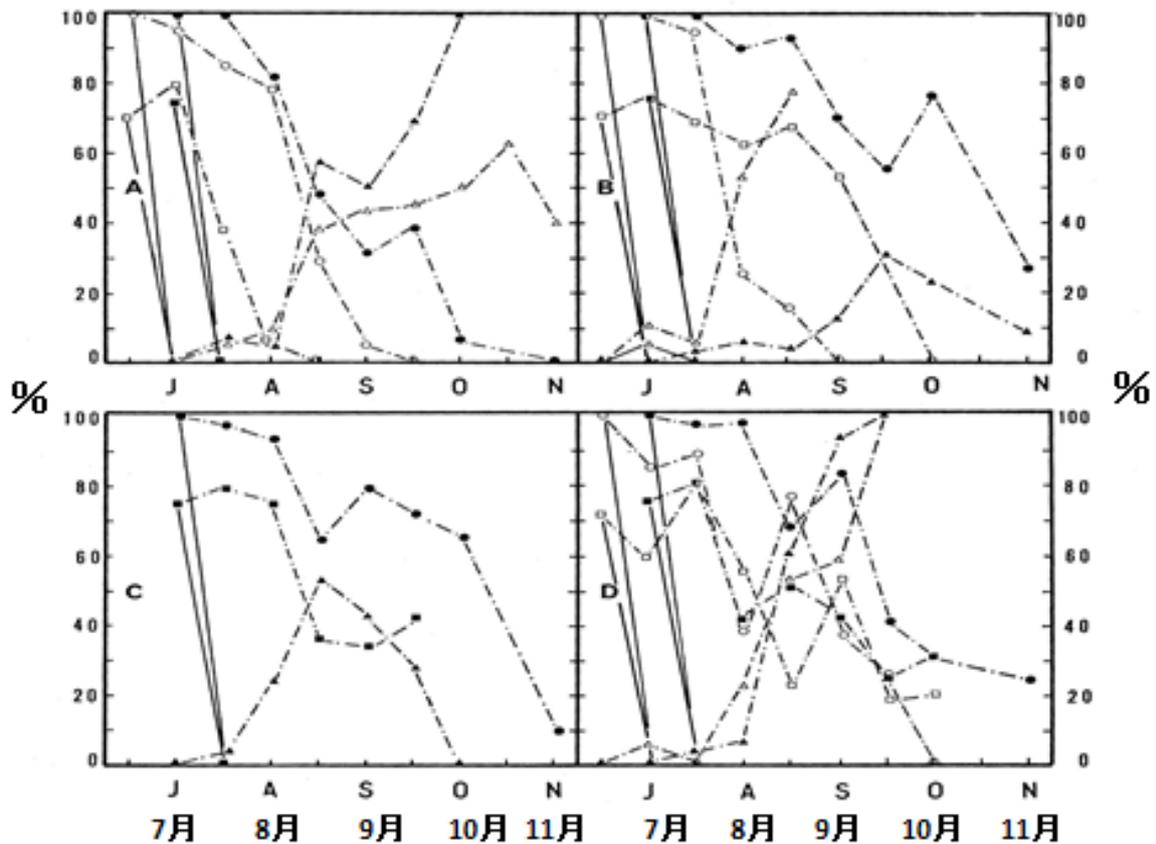


図 5.14. カモジグサ普通型、早生生態型およびミズタカモジグサの稈断片の萌芽率(%)
 8 温度/水処理区：○●, 普通型; □■, 早生生態型; △▲, ミズタカモジグサ (白は 1975 年、黒は 1976 年)。
 - - -, 畑地条件下で貯蔵; —, 水田条件下で貯蔵。A, 昼間 35°C、夜間 25°C; B, 昼間 25°C、夜間 15°C; C, 20°C
 一定; D, 自然温度条件。

これらの観察と実験結果から次のことが明らかになった。本来の生育場所において、カモジグサの早生生態型の株は通常一年以内に枯死し、種子によって有性的にのみ再生産する。カモジグサは畑地条件で多年生であるにもかかわらず、早生生態型はまるで一年生草本のようだ。したがってこの早生生態型は生態的には一年生と認められるが、潜在的には多年生である。他方、ミズタカモジグサは有性的に種子から、および無性的に稈からの繁殖体によって再生産する。

カモジグサの普通型と、早生生態型およびミズタカモジグサを比較すると、後 2 種に水田への明瞭な適応性が見られる。たとえば、これら 2 種の種子は実験処理区 D (水田条件下の自然温度) において、発芽力を維持する。Ohwi and Sakamoto (1964) によれば、湿潤環境への適応はミズタカモジグサのもっとも明瞭な特徴である。冬季の休閑田という生育地への高い適応性を伴うミズタカモジグサの 2 つの顕著な特性が観察されている。一つは、止葉の下の節に離層を成熟時に形成することである。こうして、穂が上方の節で、植物体の残りの部分から風や物理的な力によって容易に外れる。もう一つは、最上の節間と穂を別として、稈の多年生化である。条件が良ければ、節から新しい萌芽と発根がしごく容易に起きる。

実験により明瞭に示されているように (図 5.13 および図 5.14)、6 月から 9 月に水田条

件下で、種子と稈断片の休眠は同様に、この種の付加的な適応形質である。これらの観察から判断するに、ミズタカモジグサは、種子による有性繁殖に対してよりも、多年化した稈断片またはクローンにより栄養繁殖することによって、さらに積極的な水田への適応性をもっている。

これらの結果は、休閑田における野外調査の結果とよく合致した。すなわち、カモジグサの早生生態型の株は休眠性が弱く、萌芽しても湛水下で腐敗していた。カモジグサは本来多年生であるにもかかわらず、休閑田の生育地においては、一年生植物のように種子のみによって繁殖している。普通型は、種子が湛水・高温条件下では腐敗するので、畦畔から水田中には侵入できない。ミズタカモジグサは種子のほか、株および多年生性をもつ稈によっても繁殖し、水田への適応性がある。同じ環境条件に適応するごく近縁の2種が、冬季の休閑田における自然集団を維持するために、まったく対照的な適応戦略を示していることはとても興味深い。植物の栽培化過程において一年生性は重要な形質であるので、このカモジグサの早生生態型の適応的種分化は、イネ、ハトムギおよびコダミレットなど、水湿地生育する祖先種からの栽培化過程の解明に良い示唆を与える。

③ カモジグサ早生生態型とミズタカモジグサは絶滅するのか

カモジグサ早生生態型とミズタカモジグサの休閑田の自然集団はどうなるのだろうか。山間の小さな水田が年間の耕作形態を変えるか、さらに耕作放棄されれば、生育地の消滅に伴って、共に絶滅してしまうだろう。実際に、近年、ミズタカモジグサは減少してきており、その要因は稲作の技術的变化により、次の様に考えられる(木俣 1992)。

イネの早生品種や田植え機が普及して、田植えの時期が著しく早まり、種子が熟する前に田植え準備作業が行われ、種子による有性繁殖が困難となり、遺伝的変異性を維持できなくなった。化学肥料の普及で緑肥のレンゲソウが施用されなくなり、人為による分布が弱まった。さらに、農業政策により、水田の減反、構造改善事業で湿潤な水田が減少して、良好な生育地が失われた。しかし、早生生態型も休閑田では生態的一年生だが、畑地では多年生であるので、種として絶滅することはない。現在でも、カモジグサの普通型は多年生でいたるところに生育する雑草である。

5.3. イネ科ウシクサ連 *Andropogoneae* のトウモロコシ属 *Zea* sp.、ジユズダマ属 *Coix* sp. およびモロコシ属 *Sorghum* sp.

イネ科ウシクサ連には90属、約1,200種が分類されており、主に熱帯や亜熱帯に分布している。トウモロコシ、サトウキビ、モロコシ、ハトムギなどの栽培植物が含まれている。

1) トウモロコシ属 *Zea* sp.

トウモロコシ *Zea mays* の分枝性の研究をしていた時には、タンパク質、核酸、酵素や植物ホルモンの定量に焦点を当てていた。その後、多年生から一年生がどのように生態的に進化してきたか、とりわけ生活型と繁殖様式の関係に研究の主な対象が定まったところで、この視点から見た有効な示唆が得られた。トウモロコシは、頂芽は雄花序 tassel に、各節の側芽は雌花序 ear に分化する。ただし、受精して種子形成に至る雌花序は1~2で、他の側芽雌花序は退化する。下部の分枝は主稈と同じように、頂芽は雄花序になる。したがって、すべての生長点は花芽分化し、休眠する葉芽を残さないで、一回結実性の一年生となる。

トウモロコシ *Zea mays* (2n=20, 2x) の栽培化過程は複雑である (ハーラン 1984)。直接の祖先亜種テオシント *Z. mays* subsp. *mexicana* (2n=20, 2x) も一年生草本である。このほかに、広義のテオシントには次の種が挙げられる、多年生 *Z. diploperennis* (2n=20, 2x)、多年生 *Z. perennis* (2n=40, 4x)、一年生 *Z. luxurians* (2n=20, 2x) (Doebley and Iltis 1980)。図 5.15 および図 5.16 に示した種子は日米セミナー (1983) に参加した際に、直接、Iltis に願って分譲を受けた。多年生二倍体 (82601) を 1979 年に発見して間もない頃のことであった。その後、*Z. diploperennis* は *Tripsacum* 属種との遺伝的な架け橋として用いられた (Chapman 1996)。

一年生二倍体のテオシント (82602) は京都大学附属生殖質研究施設から分譲を受けた。これらを用いて東京学芸大学彩色園で 1981 年と 1982 年に栽培試験を行った。多年生二倍体と一年生二倍体間の人為交雑を行った。*Z. diploperennis* x *Z. mays* subsp. *mexicana* の 65 小花、*Z. mays* subsp. *mexicana* x *Z. diploperennis* と 60 小花に関して除雄後に受粉したが、どちらの組み合わせでもまったくの不稔で種間雑種は育成できなかった。

これら 2 種の形質の比較を表 5.11 に示した。両種とも 5~10 日で発芽した。多年生種は 8 粒すべて発芽 (100%)、一年生種は 20 粒で 18 粒発芽 (90%) した。開花は 1 月半遅く播種した一年生のほうが早かった。多年生は枯死することなく越冬したが、一年生は夏から冬にかけて徐々に枯死した。草丈はともに 230~250 cm、節間長、止葉長・幅は多年生種のほうが長かった。多年生種は多くの有効分けつと無効分けつを有していたが、一年生種は分けつはせずに主稈のみで、無効分けつもなかった。主稈の葉数はともに 30 枚ほどであった。植物体各部の色は多年生種は赤紫色が出るが、一年生種はおおよそ緑色であった。柱頭の色が多年生種は白から赤紫の連続的の変異があったが、一年生種は白のみであった。植物体各部の色素については、ジュズダマ属の事例と類似している。

多年生種は休眠する葉芽 (ひこばえ) を形成しているが、一年生種はすべての側芽が花芽になり、休眠芽を形成せずに、一回結実性である。



図 5.15. トウモロコシ属

a ; 多年生種 *Z. diploperennis*、b ; 甲州系トウモロコシ *Z. mays* ssp. *mays* および c ; 一年生の祖先種テオシント *Z. mays* ssp. *mexicana*

表 5.11. 多年生 *Z. diploperennis* と一年生 *Z. mays* subsp. *mexicana* の特性

| 形質 | 多年生二倍体82601 | 一年生二倍体82602 |
|----------|--------------|--------------|
| 播種日 | 5月1日 | 6月15日 |
| 発芽日 | 5月6～9日 | 6月20～25日 |
| 移植日 | 5月15日、2～3葉苗 | 7月2日 |
| 開花日雌花 | 10月19～30日 | 9月30日～10月16日 |
| 開花日雄花 | 9月26日～11月28日 | |
| 枯死期 | 生存継続 | 7月5日～12月初め |
| 草丈cm | 247.4±27.7 | 231.6±46.7 |
| 最上節間長cm | 22.4±7.2 | 11.2±1.7 |
| 止葉長cm | 25.0±12.9 | 5 |
| 止葉幅cm | 3.9±1.1 | 2 |
| 有効分けつ数 | 11.8±3.1 | 1 |
| 無効分けつ数 | 5.9±3.4 | 0 |
| 出葉数 | 30.1±3.5 | 27.8±5.1 |
| 子葉鞘色 | 緑色から赤紫色に変わる | 緑 |
| 柱頭色 | 白からピンク、赤紫 | 白 |
| 葉縁色 | 赤紫 | 黄緑 |
| 葉鞘色 | 赤紫 | 薄い赤紫 |
| 第1・2葉鞘の毛 | ±～+3 | |

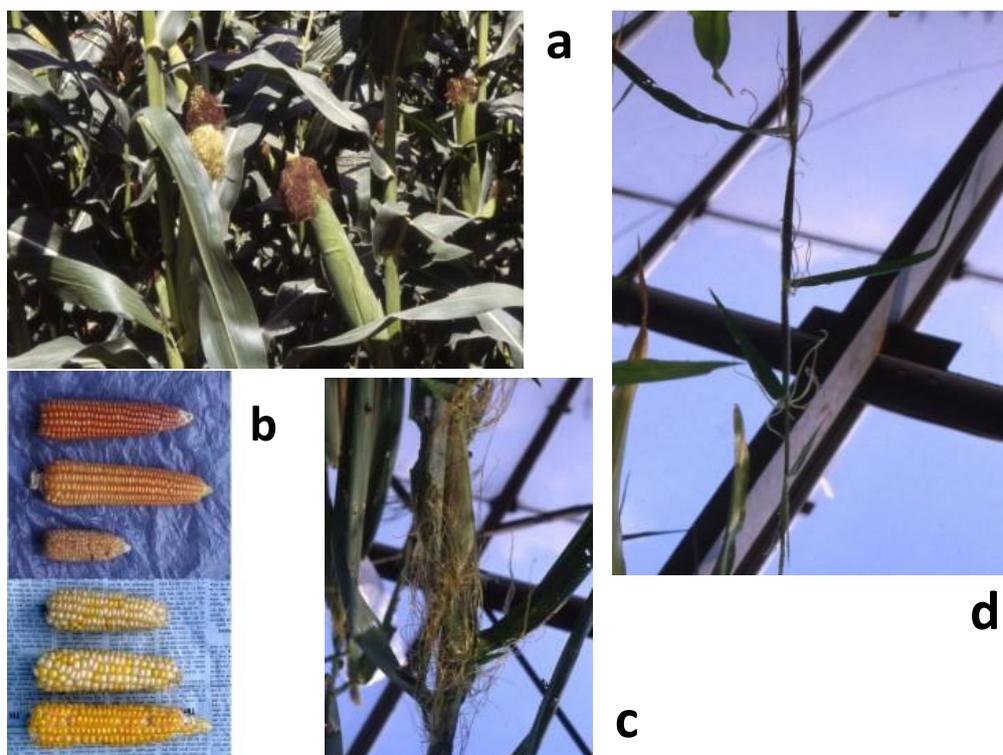


図 5.16. トウモロコシ属の花序

a ; ウズベキスタンのトウモロコシ、 b ; ネパールのトウモロコシ、 および c ; 祖先種テオシント、 d ; 多年生種。

2) ジュズダマ属の生活型 *Coix* sp.

ジュズダマ属 *Coix* はイネ科 Poaceae キビ亜科 Panicoideae に分類され、日本には1種3変種が分布している。これらのうち、野生変種ジュズダマは *C. lacryma-jobi* var. *lacryma-jobi* は多年生草本、その栽培変種のはとむぎ *Coix lacryma-jobi* var. *ma-yuen* (Roman.) Stapf は一年生草本と見なされ、同種内で生活型を異にしているとされてきた。両変種は、はとむぎの苞鞘が硬くなく、花序が垂れることで容易に区別できる。染色体数はともに $2n=20$ である (佐竹 1964、北村 1964)。

はとむぎ adlay 栽培型はアッサムからフィリピンで栽培されている。多様性はフィリピンでもっとも高いが、地理的起源は東南アジアで、栽培化の時期は不明である。ジュズダマ Job's tears 野生型は広く南アジアに分布している。花軸に雄性花と雌性花が並んで付き、雌性2花が苞鞘の中にある。苞鞘色は白から黒までの変異があり、糸でつなぎ合わせてネックレスやロザリオとして用いられている。はとむぎの種子は穀物としてモチ性内乳デンプンをメシヤパン、アルコール飲料にする (Smartt and Simmonds 1995)。また、種子や根を漢方薬薏苡仁として用いている。

国立科学博物館分館の腊葉標本を観察したので、主な特徴について記録しておく。

C. gigantea: 採集地 Cutlack, Orissa, India。花柄が長く 5~10 cm。止葉の幅は 1 cm、種子の大きさは 7 x 5 mm。

C. lacryma-jobi L.: 採集地タイ、水田の縁や川岸。花柄 5~5 cm。止葉の幅は 1.2~2 cm、種子の大きさは 6 x 5 mm。また、止葉の幅は 2~3 cm、種子の大きさは 8 x 6 mm。採集地台湾台北 Daiton 山、止葉の幅は 3~5 cm、種子の大きさは 9 x 6 mm。採集地サラワク、止葉の幅は 3~4 cm、種子の大きさは 6 x 4 mm。採集地ペルー、Pucallpa, Loreto、止葉の幅は 2~3 cm、種子の大きさは 11 x 8 mm。採集地 Central Hopei, Hsin Chi, Coarse, branching, annual grass to five feet high. Cultivated or adventive. Characteristic hard female spikelets. Used as food or as medicine.

C. lacryma-jobi L. var. *frumentacea*: 採集地京都、羽前、沖縄、東京ほか、止葉の幅は 2~5 cm、種子の大きさは 8 x 5 mm。

C. lacryma-jobi L. var. *maxima*: オニジュズダマ、採集地武蔵鶉ノ木、扁平種子の大きさは 9~11 x 6~8 mm。

C. lacryma-jobi L. var. *typica* f. *susutama*: 採集地京都、止葉の幅は 2~4 cm、種子の大きさは 7 x 5 mm。採集地沖縄、止葉の幅は 1~2 cm、種子の大きさは 7 x 4 mm。その他の採集地大津、四国阿波、熊本、壱岐、辛集、杭州。

インド、マレーシアからポリネシア、オーストラリアは在来種ではない。日本のはとむぎは変異が少ない。

インドに分布するジュズダマ属は次の種である (The Useful Plants of India 1986)。
C. aquatica Roxb. は飼料用。*C. gigantea* Koenig ex Roxb. は苞鞘を除いた種子をニワトリの飼料、ロザリオなどの工芸品資材に用いる。*C. lacryma-jobi* L. の穀粒はイネの良い代用食である。あるいは栄養価も高く、薬用価値もある。飼料用や工芸品資材にもなる。

Bor (1960) はインドに分布するジュズダマ属を形態的特性から次のように分類している。*C. lacryma-jobi* L. は4変種 var. *lacryma-jobi*、*ma-yuen*、*stenocarpa*、および *manilifer* に分けている。*stenocarpa* と *manilifer* に関しては明確に一年生と記している。一方で、*C. puellarum*、*C. aquatica* および *C. gigantea* は多年生としている。

吉川（1963）はハトムギについて詳細な資料を提示し、分類も文献により細かく行っている。しかしながら、分類体系は変更されて、現在、Coix 属は *C. aquatic* Roxb.、*C. gasteenii* B. K. Simon、および *C. lacryma-jobi* L. にまとめられている（Wikipedia 2021.5）。



図 5.17. アジア地域におけるジュズダマとハトムギの苞鞘の形態的変異

右下写真：上ハトムギ、下ジュズダマ。

カモジグサの早生生態型について、前節で明らかにしたように、一年生の生活環には 2 類型がある。第一類型は開花・結実によって生活を閉じる一年生草本、第二類型は何らかの気象条件（たとえば、霜や乾燥）あるいは栽培条件によって、一年以内に通常は枯死する生態的一年生で、潜在的には多年生である（Harper 1977、Kimata and Sakamoto 1982）。このような生態的一年生は、新しい生育場所への侵入や人間による栽培化の適応過程で、多年生種から起原したと考えられる。

本節では、イネ科の多年生雑草ジュズダマと近縁の生態的一年生の栽培変種ハトムギを用いて（Sakamoto et al. 1980）、生活型と生育パターンの生態的特性間の差異を比較した。これにより、多年生から生態的一年生に種内分化するという課題への実験的証拠を明瞭にした（Kimata and Nakagome 1982）。なお、ジュズダマ属の収集系統（図 5.17 ほか 43 系統）の栽培試験データは下記のデータベースで公開している。

www.milletimplic.net/collection/collection.html

① 供試材料

ジュズダマとハトムギおよび雑種F₁の2系統とF₂を用い、異なった温度条件下における、これら2変種の生活型と生育パターンに関わる生態的および遺伝的特性を比較した。ジュズダマ(系統番号76501)は神奈川県鎌倉市で1975年に採集した。ジュズダマ(76502 東京都杉並区と76503 宮崎県宮崎市)は対照として用いた。ハトムギ(76505)は富山県農業試験場から分譲を受けた。東京学芸大学彩色園圃場で栽培試験した両変種系統の雑種第一代F₁は、交雑稔性約60~70%であった。相互交配で育成した雑種はF₁(76506、76501 x 76505)、F₁(76507、76502 x 76505)、F₁(76508-1、76505 x 76501) およびF₂(76508-2)であった。このF₂はF₁(76508-1)を多系統から隔離して、1976年に自系統内交配で得た(表5.12 および図5.18)。

表 5.3.2. ジュズダマ属の供試植物系統

| 系統番号 | 種名 | 採集地 |
|-------|---|--------------------------------|
| 76501 | <i>Coix lacryma-jobi</i> var. <i>lacryma-jobi</i> | 神奈川県鎌倉市 |
| 76502 | <i>Coix lacryma-jobi</i> var. <i>lacryma-jobi</i> | 東京都練馬区 |
| 76503 | <i>Coix lacryma-jobi</i> var. <i>lacryma-jobi</i> | 宮崎県宮崎市 |
| 76504 | <i>Coix lacryma-jobi</i> var. <i>lacryma-jobi</i> | 静岡県三島市 |
| 76505 | <i>Coix lacryma-jobi</i> var. <i>ma-yuen</i> | 富山県農事試験場 |
| 76506 | F ₁ :76501x76505 | 東京学芸大学 |
| 76507 | F ₁ :76502x76505 | 東京学芸大学 |
| 76508 | F ₁ :76505x76501 | 東京学芸大学 |
| 77509 | <i>Coix lacryma-jobi</i> var. <i>lacryma-jobi</i> | 神奈川県厚木市 |
| 77510 | <i>Coix lacryma-jobi</i> var. <i>lacryma-jobi</i> | 和歌山県白浜町 |
| 77511 | <i>Coix lacryma-jobi</i> var. <i>ma-yuen</i> | Galela Laloga, North Halmahera |
| 77512 | <i>Coix lacryma-jobi</i> var. <i>ma-yuen</i> | Duma, North Halmahera |



図 5.18. ジュズダマ、ハトムギおよびその雑種第一代

A-a;76505、b ; F₁76505 x 76501、c ; F₁76501 x 76505、d ; 76501。B-a ; F₁76505、b ; 76502 x 76505、c ; 76502。

② 生活型と生育パターン

次の4温度条件下で栽培試験を行い、生活型の確認を行った。A, 昼間 35°C、夜間 25°C ; B, 同じく 25°C、15°C ; C, 自然温度 (ポット植え) ; D, 自然温度 (畑)。昼間は 7 時~19 時、夜間は 19 時~翌 7 時とした。各区 6~10 個体を、1976 年~1977 年に観察し、出穂日や生存率を調査した。

大方の植物研究者は、ジュズダマは多年生草本で、ハトムギは一年生草本であると記載してきた (たとえば、牧野 1948 ; 大井 1953)。しかしながら、表 5.4.1 に示したように、ジュズダマとハトムギは温度条件などにより、生存率が大きく変化していた。また、同時に D 区で栽培していたジュズダマ 76502 と 76503 はそれぞれ 80.0% と 90.0% が越冬して生存した。雑種 F₁ (76506) はすべて越冬できずに枯死、F₁ (76508-1) は 16.7% が生存した。Murakami and Harada (1958) は京都の圃場で栽培したジュズダマは 100% 越冬生存、ハトムギは 20% 生存、これらの雑種 F₁ もすべて越冬生存したと報告している。さらに京都での F₂ の生存率は約 80% (Murakami 1961)、東京では本実験によると生存率は 61% であった。これらの結果から判断して、ジュズダマは多年生、ハトムギは潜在的には多年生であるが、耐寒性が弱く生態的には一年生である。

また、系統 76501 から 76508 までを、1975 年から 1977 年まで継続して観察したところ、ハトムギ 76505 は毎年冬季に枯死した。ジュズダマは 1975 年には 80~90% が越冬生存したが、1976 年には越冬が困難で、0~33.3% が生存したに過ぎなかった。両変種の雑種第一代は 0~16.7% が生存した。両変種ともに多年生であっても、東京の冬季の寒さには生存が困難であった。

表 5.3.2. ジュズダマとハトムギの生存率

| 系統と実験区 | 1975 | | 1976 | | 生存率% |
|-------------|-------|--------|--------|-------|------|
| | 第一出穂日 | 第一萌芽日 | 第二出穂日 | 第二萌芽日 | |
| ジュズダマ 76501 | | | | | |
| A | 7月31日 | 10月24日 | 1月16日* | 3月25日 | 100 |
| B | 10月9日 | 12月26日 | 1月25日* | 4月14日 | 100 |
| C | 8月2日 | | | | 0 |
| D | 8月25日 | | | | 80.0 |
| ハトムギ 76505 | | | | | |
| A | 8月1日 | 9月23日 | 11月12日 | 3月30日 | 22.2 |
| B | 8月3日 | 11月4日 | 12月26日 | 4月24日 | 88.9 |
| C | 7月17日 | 9月28日 | 10月30日 | | 0 |
| D | 8月6日 | | | | 0 |

A ; 昼間 35°C、夜間 25°C ; B ; 昼間 25°C、夜間 15°C ; C ; 自然温度 ; D ; 野外。* 1976 年。

ハトムギ 3 系統の種子はジュズダマ 4 系統の種子よりも素早く発芽し、F₁ の 3 系統は両親の中間 (図 5.19)、F₂ はハトムギに近い発芽パターンを示していた (図 5.20)。素早い発芽は一年生草本の典型的な特性での一つである。

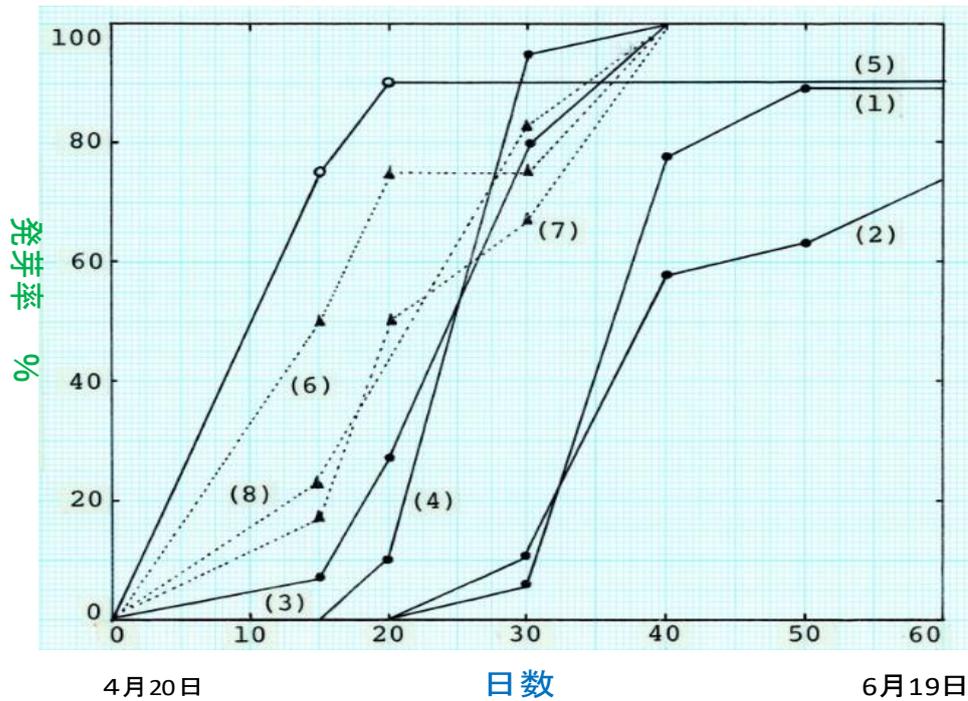


図 5.19. ジュズダマ、ハトムギおよびその雑種第一代 F₁ の発芽パターン

(1) ●ジュズダマ 76501、(2) 76502、(3) 76503、(4) 76504、(5) ○ハトムギ 76505、(6) ▲雑種 F₁76506、(7) F₁76507、(8) △F₁76508-1。

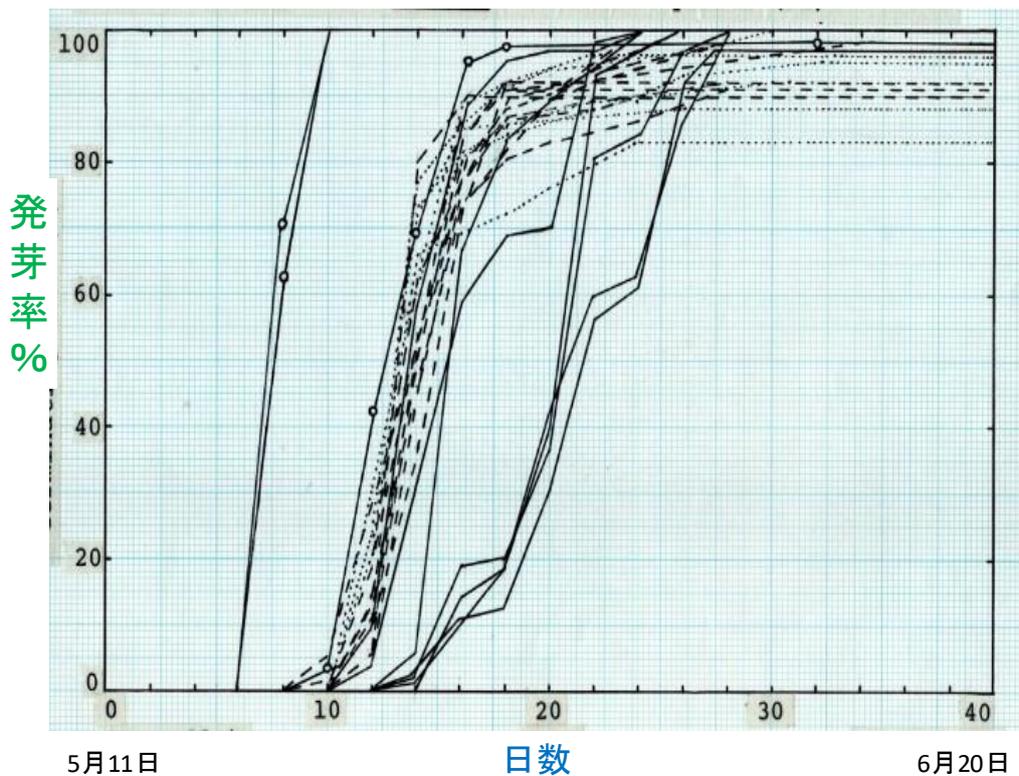


図 5.20. ジュズダマ、ハトムギおよびその雑種第二代の発芽パターン

—ジュズダマ、○ハトムギ、他はそれらの雑種第二代。

ハトムギの草丈はジュズダマよりも素早く伸長する（図 5.21）。同様に、ハトムギの分けつ数はジュズダマに比べて、早く増加して、上限に達する（図 5.22）。このために、ハトムギは一年生の生育パターンを示しており、ジュズダマは多年生のパターンを示している。F₁の生育パターンは両変種の間である。F₂の草丈の頻度分布は二峰性の曲線を示し、一つはハトムギの平均草丈、もう一つは村上（1961）によって観察されたのと同様の超越分離を示した。ハトムギの出穂日はジュズダマより早い。ハトムギの早い成熟は一年生の特性であり、ジュズダマの遅い成熟は多年生の特性である。F₁は両親の間を、F₂はハトムギに近いパターンを示した。

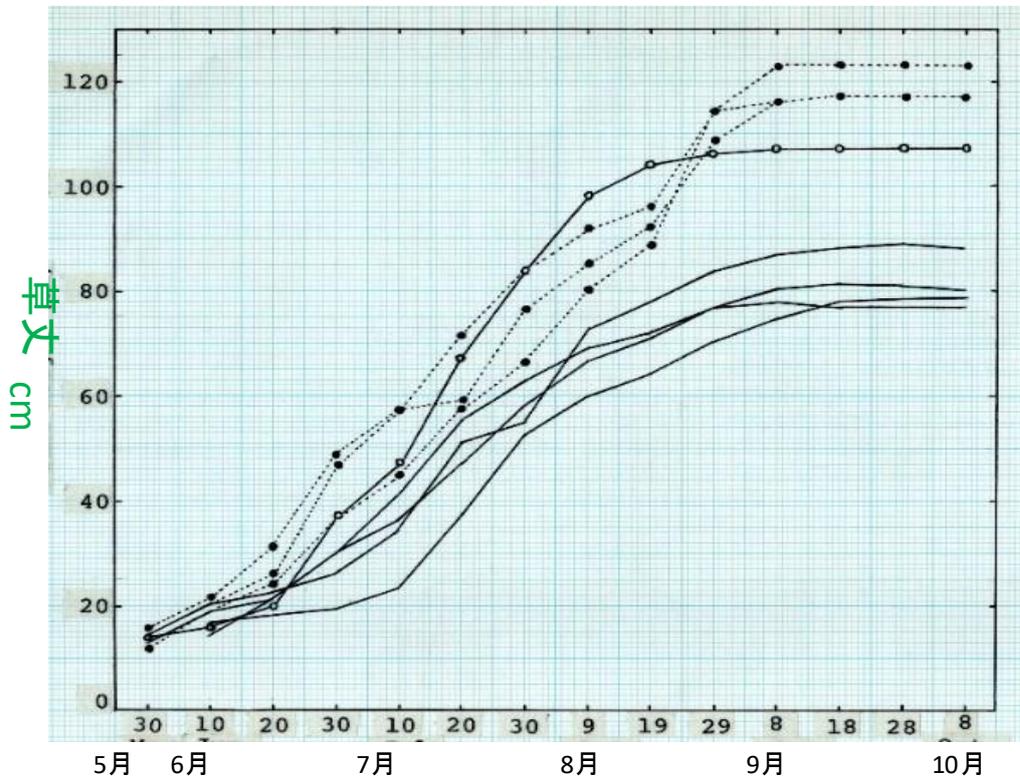


図 5.21. ジュズダマ、ハトムギおよびその雑種第一代 F₁ の草丈に関する生育パターン—ジュズダマ 76501、○ハトムギ 76505、●…雑種 F₁76506、F₁76507、F₁76508-1、▽出穂日。

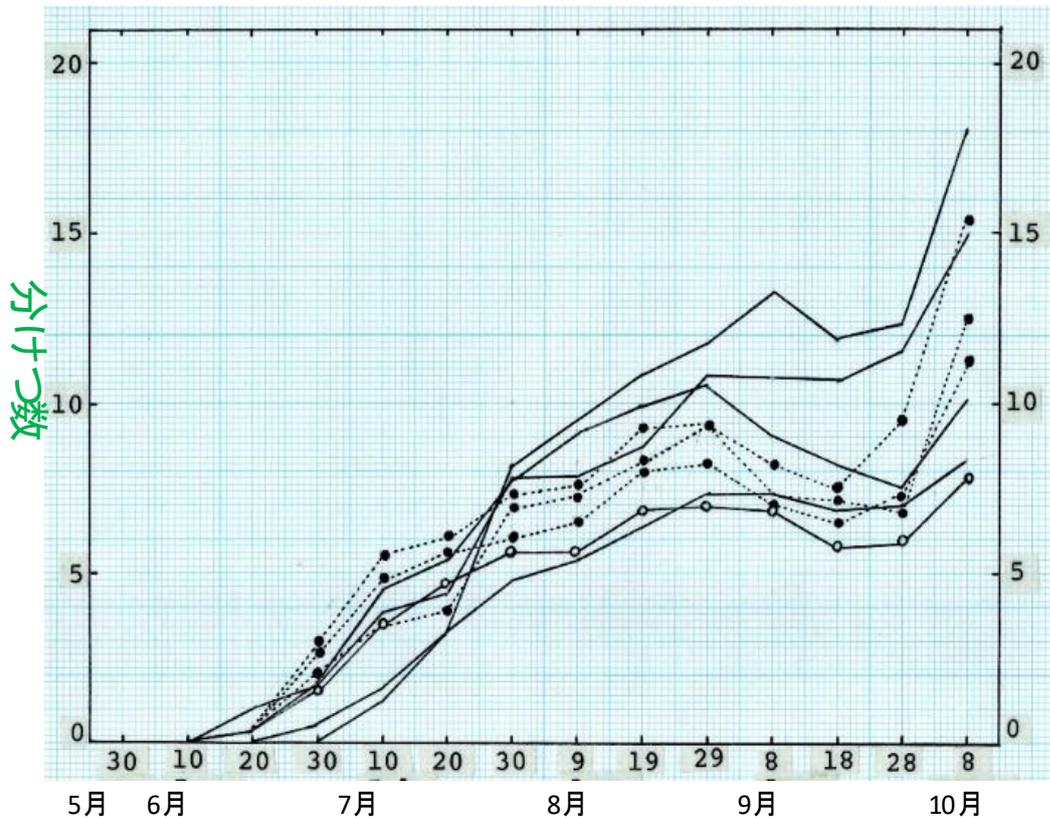


図 5.22. ハトムギ、ジュズダマおよびその雑種第一代 F₁ の分けつ数に関する生育パターン—ジュズダマ 76501、○ハトムギ 76505、●雑種 F₁76506、F₁5067、F₁76508-1。

③ 繁殖様式

花粉稔性は酢酸カーミン法で検鏡した。雌蕊先熟は 10～15 花序について柱頭の抽出から葯の裂開までの日数として計測した。個体あたりの種子生産数は成熟時に計数した。種子（正確には苞鞘含む種子）の 100 粒重は 3 反復計量した。種子の大きさはノギスで計測した。乾物重は毎月 6 個体採取して、原種子、根、稈茎、葉、葉鞘、枯死葉と葉鞘、および苞鞘含む種子に分解して、75℃で風乾してから計測した。

表 5.14 に示したように、雌雄異花、雌蕊先熟の風媒花であるジュズダマ属において、花粉稔性%については、ジュズダマ (93.6 ± 3.7) はハトムギ (96.4 ± 1.3) よりも若干低かったが有意差はなく、他方、F₁ (76506 ; 49.7 ± 24.2) および F₁ (76508-1 ; 25.6 ± 16.3) はともに低かった。種子稔性%については、ジュズダマ ($66.1 \pm 3.7\%$) よりハトムギ (75.0 ± 15.4) は高く、他方、F₁ (76506 ; 51.1 ± 25.3) および F₁ (76508-1 ; 15.7 ± 4.0) はともに低かった。内乳デンプンのヨード・ヨードカリ呈色反応はジュズダマは青（ウルチ性）、ハトムギは赤茶（モチ性）、雑種 F₁ は青（ウルチ性）を示していた。ハルマヘラ島採集のハトムギ 2 系統は赤茶（モチ性）であった。これらの形質の変化は栽培化過程において人為選択が働き形成されたと考えられる。

表 5.14. 花粉稔性、種子稔性および内乳デンプンの呈色反応

| 系統番号 | 花粉稔性% | 種子稔性% | ヨード呈色反応 |
|-------|-------|-------|---------|
| 76501 | 93.6 | 66.1 | 青(ウルチ性) |
| 76502 | 94.2 | 68.2 | 青(ウルチ性) |
| 76503 | 92.2 | 67.9 | 青(ウルチ性) |
| 76504 | 94.6 | 49.5 | 青(ウルチ性) |
| 76505 | 96.4 | 75.0 | 赤茶(モチ性) |
| 76506 | 49.7 | 51.1 | 青(ウルチ性) |
| 76507 | 25.4 | 27.0 | 青(ウルチ性) |
| 76508 | 25.6 | 15.7 | 青(ウルチ性) |

また、雌蕊先熟については、ジュズダマよりもハトムギの方が低かった。これらの特性によって、ジュズダマよりハトムギの方が小さいが多くの種子を生産していた(表 5.15)。Murakami et al. (1960) は両変種間の生殖的隔離が弱いと報告しているが、ここでも 2 系統の F₁ の花粉稔性と種子稔性から見て同じような結果を示していると言えるが、ジュズダマを花粉親とした場合のほうが、ともに稔性がかかなり低いので、雑草型ジュズダマから栽培型ハトムギへの遺伝子流動は低いと考えられる。ハトムギは畑作されるので、湿地に生育するジュズダマとは地理的に隔離されてもいる。

表 5.15. ハトムギ、ジュズダマおよびその雑種第一代の種子生産

| 系統 | 種子数 ¹⁾ / 個体 | 種子数 ¹⁾ / 全乾物重 | 種子100粒重 ²⁾ g | 稔実種子の平均重 / 全乾物重 ³⁾ |
|---------------|------------------------|--------------------------|-------------------------|-------------------------------|
| ジュズダマ 76501 | 78.3±29.9 | 1.9±0.7 | 21.5±0.7 | 0.264 |
| ハトムギ 76505 | 271.0±29.5 | 5.8±0.3 | 9.9±0.2 | 0.430 |
| 雑種第一代 76506 | 135.0±50.1 | 1.9±0.4 | 19.5±2.6 | 0.213 |
| 雑種第一代 76507 | 186.3±65.2 | 2.8±0.9 | 19.9±1.4 | 0.156 |
| 雑種第一代 76508-1 | 265.3±36.5 | 4.0±0.8 | 19.2 | 0.115 |

1) 稔実と不稔実、2) 稔実種子、3) 植物体地上部の乾物重。

花序と種子(苞鞘を含む)への乾物重の分配は生育期間の終わりにおいて、ジュズダマについては全植物体重の約 11% (9.1 g)、ハトムギについては 20% (8.6 g) であった(図 5.23)。Kawano and Hayashi (1977) はハトムギについて再生産分配は 41.0% (最高率) を報告している。地下茎への乾物重分配は生育期間の終わりにおいて、ジュズダマについては 6% (5.0 g)、ハトムギについては 2% (0.9 g) であった。すなわち、ジュズダマはハトムギと比較して、有性繁殖へは半分、栄養繁殖へは 3 倍のエネルギー転流を示していた。同様に、この繁殖様式に関わる特性はハトムギが一年生性、ジュズダマが多年生性を示唆している(Kawano 1975 参照)。

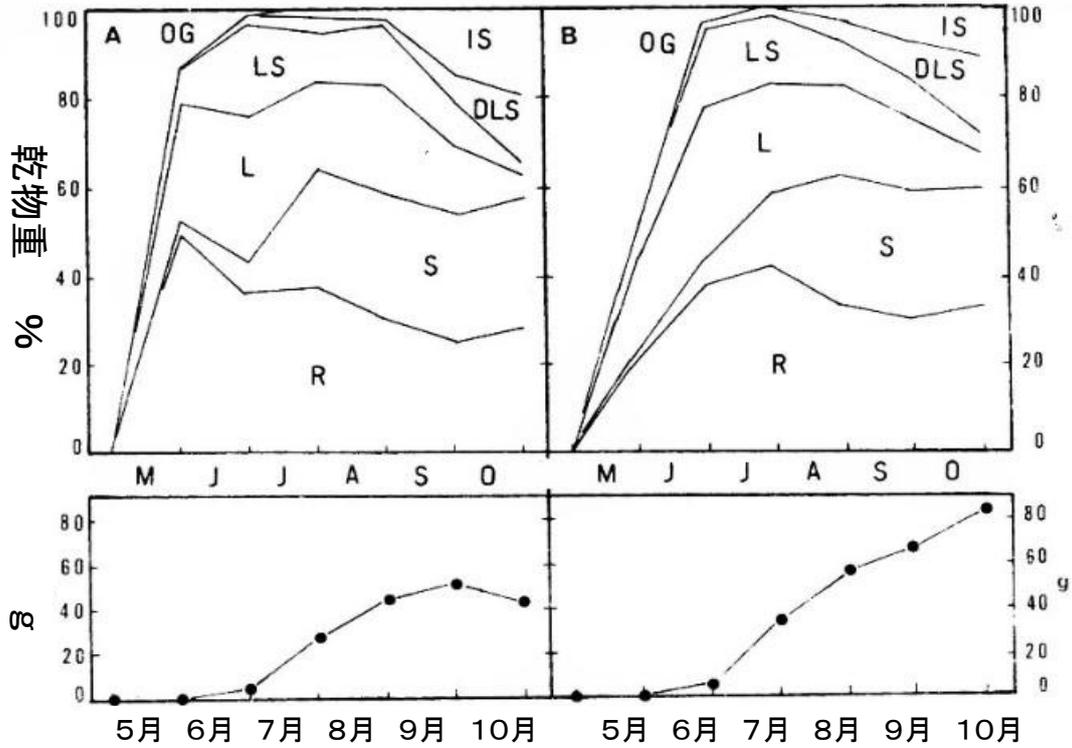


図 5.23. ハトムギ A とジュズダマ B の生活史を通じた、異なった構造への乾物重の分配と全植物体乾燥重。

OG, 原種子; R, 根系; S, 稈; L, 葉; LS, 葉鞘; DLS, 枯葉と葉鞘; IS, 花序と種子。

有効分けつ数と無効分けつ数については、1976~1978 年にかけて観察を継続した。分けつの第一節を有した稈断片 (7 cm) からの発根と萌芽は、20 稈断片につき、23°C、人口光 8,000lux の条件下、赤土で栽培した。20 日後に、根数、最長根長、新芽長、萌芽率を計測し、さらに、個体あたりの全分けつ数、刈取後の株あたりの新芽数を計測した。ジュズダマはハトムギと比べて、休眠芽を有した多くの分けつ数、および切り株からの多くの新芽を生産している (表 5.16、表 5.17)。しかしながら、全分けつ数と越冬萌芽した分けつ数あるいは生存率との相互関係はない。図 5.24 に示したように、無効分けつ数と越冬萌芽した分けつ数には有意だが低い正相関がある。したがって、ジュズダマとハトムギにおいては分けつ力と越冬性間に強い関係はない。

表 5.16. ジュズダマ、ハトムギおよび雑種第一代 F₁ の草型

| 系統 | 有効分けつ数 | 無効分けつ数 | 分けつ数合計 | 分けつ角度 | 出穂時における主稈の節数 | 草丈 cm |
|---------------|---------|----------|----------|-----------|--------------|------------|
| ジュズダマ 76501 | 6.2±1.2 | 20.3±2.3 | 26.5±1.8 | 63.8±15.4 | 16.0±0.6 | 78.8±8.5 |
| ハトムギ 76505 | 5.4±0.5 | 8.6±6.6 | 14.0±7.0 | 23.2±7.7 | 16.2±1.6 | 108.7±11.8 |
| 雑種第一代 76506 | 5.5±0.6 | 13.8±3.1 | 19.3±3.4 | 39.8±6.7 | 18.3±0.5 | 123.6±15.2 |
| 雑種第一代 76507 | 5.5±1.0 | 10.0±4.8 | 15.5±5.4 | 42.3±9.9 | 18.2±0.8 | 117.0±12.1 |
| 雑種第一代 76508-1 | 5.3±1.0 | 19.2±2.2 | 24.5±3.1 | 43.8±10.3 | 18.3±1.2 | 117.9±7.4 |

表 5.17. 稗断片からの発根と萌芽、および切株からの新芽

| 系統 | 発根率% | 根数 | 最長根長 cm | 萌芽率 % | 苗条の長さ cm | 新芽数/切株 |
|---------------|------|---------|----------|-------|----------|---------|
| ジュズダマ 76501 | 76.9 | 2.5±1.5 | 13.2±5.9 | 61.5 | 3.5±4.5 | 5.2±2.7 |
| ハトムギ 76505 | 80.0 | 1.6±1.0 | 10.2±4.7 | 80.0 | 5.2±3.7 | 0.7±0.3 |
| 雑種第一代 76508-1 | 100 | 3.7±1.6 | 17.8±4.6 | 42.3 | 2.5±1.5 | 4.4±2.1 |

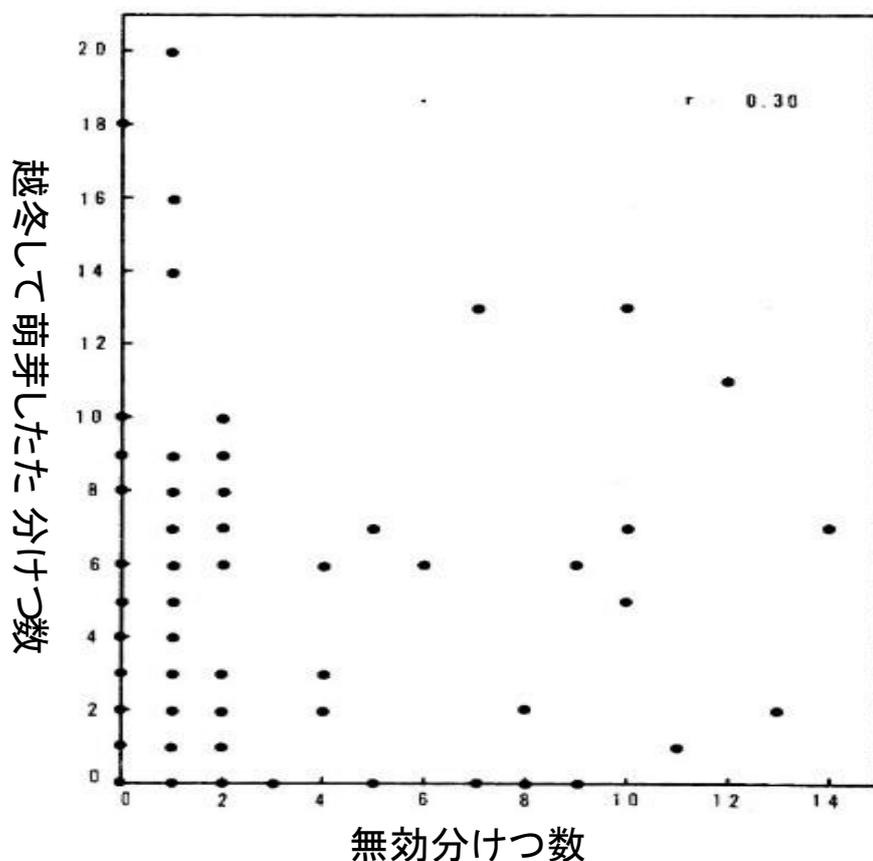


図 5.24. 雑種第二代 F₂ の越冬した無効分けつ数および萌芽分けつ数の相関
r = 0.30。

④ インドネシア、ハルマヘラ島のハトムギとの比較

北ハルマヘラのガレラ地区の Laoga 村と Duma 村で採集したハトムギ 2 系統(77511、77512)と日本のジュズダマ 2 系統(東京 76502、三島 76504)、ハトムギ 1 系統(76505)を栽培して比較した(Sakamoto et al. 1980)。ガレラ語でハトムギの呼称は rore であった。

栽培型ハトムギ 3 系統と雑草型ジュズダマ 2 系統と比較して、次の形質において明瞭な区別ができた。ハトムギは子葉鞘が赤い、草丈が長い、止葉が短い、苞鞘が小さく、軟らかくかつ筋がある、および内乳デンプンがモチ性であった。

ハルマヘラのハトムギ 2 系統をさらに詳細に観察すると、日本のハトムギとは差異も少なからずあった。なかでも、花粉稔性が著しく低く(0~37%)、これは栽培地東京の日長

が関与していると推察されるが、出穂日が著しく遅くなり、12月中旬の東京のガラス室では低温にさらされたからだと考えられる。結果的には苞鞘中の種子はほとんど熟さなかった。また、インドネシアのハルマヘラ島で採集（1976）したハトムギ2系統は東京の無加温のガラス室で少なくとも3年間は生存し続けた。

④ まとめ

ジュズダマ属の栽培試験により、ジュズダマは多年生であるが、その多年生性は耐寒性、短日要求性、種子と葉芽の休眠性などの特性と環境条件により決まる。さらに、再生産システムとして、種子繁殖（雌蕊先熟性、種子の数、重さ、大きさ）、無性繁殖（分けつ数、休眠芽数）、エネルギー分配などが要因として関与している。生活型の相対的な不安定さは新しい分布域と生育地とを熱帯から温帯、水湿地から路傍や畑地へと拡大してきた過程での適応の柔軟さによるものと考えられる。

この課題をさらに深めるには、越冬性に関する生理的、遺伝的研究が求められる。McNaughton (1975) は *Typha* の個体群が短い生育期間において、冬季の高い根茎死亡率を条件としているので、多くの小さい根茎を生産していると説明している。

Oka and Morishima (1967) はイネ *Oryza* の多年生系統において、稈断片が一年生系統よりもより早く発根したことを観察している。稈からの発根が栄養繁殖の程度に関連していると考えられる。ジュズダマの2変種で、稈断片からの発根と萌芽がむしろ高く、これらに有意な差異はない。本節での観察はハトムギが潜在的な多年生であることを示唆している。雑種の形質変異から、耐寒性、穂の下垂性、葉鞘色などは遺伝的に顕性であると考えられる。2変種の生育パターン、繁殖様式、および分けつ力についての比較研究で得られた結果から判断して、ハトムギは生態的には一年生植物であるが、潜在的には多年生植物であり、ジュズダマは明らかに多年生植物であると結論した（表 5.18）。

表 5.3.7. ジュズダマとハトムギの特性の比較

| 特性 | ジュズダマ | ハトムギ |
|-----------|----------|--------|
| 繁殖様式 | 早い雌先熟 | 雌先熟 |
| 個体あたりの種子数 | 約80 | 約270 |
| 根茎による無性繁殖 | ある | ない |
| 種子発芽 | 斬新的に遅い | 同時に早い |
| 出穂日 | 遅い | 早い |
| 生活型 | 多年生 | 生態的一年生 |
| 生育場所 | 用水、路傍、川辺 | 耕作地 |

3) モロコシ属 *Sorghum* sp.

モロコシ属は著しく多様性に富む（de Wet 1978、ハーラン 1979、阪本 1988）。栽培モロコシ *Sorghum bicolor* (L.) Moench (2n=20) は一年生で、この祖先種と目されるのは、アフリカのサバンナ地帯に生育する *S. verticilliflorum* である。

多年生雑草セイバンモロコシ *S. halepense* (L.) Pers. には2亜種がある。地中海生態型の小さく、葉の細い四倍体 (2n=40) は小アジアからパキスタン西部山岳部までに分布する。熱帯生態型の大きく、葉の広い二倍体 (2n=20) はインド南部から東南アジア島嶼部に分布している。*S. propinquum* (Kunth) Hitchcock は多年生二倍体 (2n=20) でスリラン

カからインド南部、ミャンマー、東南アジア島嶼部にまで分布している。フィリピンでは *S. propinquum* と栽培型 *S. bicolor* の稔実性のある雑種ができて強害雑草になっているというが、恐らく多年生性を戻して栄養繁殖もしているのだと推察する。

また、モロコシ属 *Sorghum* では多年生4倍体 *S. halepense* や多年生二倍体 *S. propinquum* と一年生二倍体 *Sorghum bicolor* との交雑により、多年生三倍体や二倍体が出て、地下根茎により旺盛な栄養繁殖をしており、多年生が顕性形質であることを示している。これらの育成目的は土壌劣化防止・保全や飼料用である (Quinby et al. 1958, Cox et al. 2018)。なお、東京学芸大学中央アジア学術調査隊 (1993) で収集したモロコシの栽培試験 (東京学芸大学彩色園) の結果に関しては表 5.19 に示す。採集地に関しては第 6 章の図 6.4 に示してある。日本のモロコシについては『日本雑穀のむら』で記す。

中央アジアのモロコシは穂の形態で 5 群に分類できる (木俣 1996)。ウズベキスタンを中心に栽培されている穂の長いホウキ・モロコシ 1 群 (掃除用具)、疎らな円錐型の穂をもち分けが多い 2 群、円錐型の穂の 3 群、槍型の穂をもつサトウ・モロコシ 4 群、下垂する卵型の密穂 (食用) 5 群である。この地域では栽培型モロコシの多様性は著しいが、多年生雑草型を見ることはなかった。

表 5.19. 中央アジアのモロコシの変異

| 採集番号 | 穂型 | 分けつ数 | 草丈 cm | 穂長 cm | 止葉 cm | | 開花日 | 雌薬色 | 穎色 |
|---------------|-----|---------|------------|------------|------------|----------|------------|-----|------|
| | | | | | 長さ cm | 幅 cm | | | |
| 93-6-24-1-25 | ホウキ | 3.0 | 261 | 54.2 | 71.0 | 12.1 | 98.0 | | 赤茶 |
| 93-6-26-1c-4 | ホウキ | 2.2±0.7 | 304.6±46.7 | 63.2±14.1 | 70.4±12.8 | 11.6±2.3 | 98.2± 2.8 | | 赤茶 |
| 93-6-27-3-4k | ホウキ | 1.8±0.7 | 231.3±20.0 | 76.5± 5.0 | 68.1±12.6 | 11.2±1.2 | 98.0± 0.7 | | |
| 93-6-28-1-11 | ホウキ | 2.4±1.0 | 273.0 | 60.0 | 62.0 | 8.7 | 109.0 | | |
| 93-6-29-2-2 | ホウキ | 1.8±0.4 | 274.9±16.7 | 83.1± 8.7 | 76.4± 7.7 | 11.2±1.1 | 96.0±10.4 | 黄 | 赤茶 |
| 93-6-30-1a-5 | ホウキ | 2.2±1.0 | 393.2± 8.7 | 74.2±11.9 | 75.5±19.5 | 9.1±2.8 | 93.2± 3.9 | 黄 | 赤茶 |
| 93-6-30-1b-5 | ホウキ | 2.4±0.5 | 358.5±52.8 | 72.9± 9.1 | 70.5± 6.3 | 10.4±1.0 | 98.5± 5.7 | | |
| 93-7-2-1-1 | ホウキ | 2.2±0.7 | 273.4±25.4 | 81.5± 2.5 | 66.9± 3.2 | 11.0±0.6 | 96.5± 7.8 | 黄 | 赤茶 |
| 93-7-6-1a-9 | ホウキ | 1.2±0.4 | 262.0±62.9 | 74.3± 7.3 | 75.2± 6.3 | 11.9±0.4 | 95.3± 2.9 | | 赤茶 |
| 93-7-8-3-1 | ホウキ | 2.0±0.6 | 204.0± 9.9 | 74.7± 4.7 | 69.2± 4.2 | 11.0±1.0 | 90.3± 0.9 | 黄 | 赤茶 |
| 93-7-9-1b-1 | ホウキ | 2.2±1.5 | 284.3±53.3 | 77.4± 9.2 | 73.3± 19.8 | 12.0±1.0 | 94.3± 1.9 | | 赤茶 |
| 93-7-11-0-1 | ホウキ | 2.0±0.9 | 391.2±22.7 | 67.5±12.4 | 81.1± 10.8 | 11.0±0.8 | 99.4± 5.8 | | 赤茶 |
| 93-8-5-1b-2 | ホウキ | 1.6±0.8 | 303.0±33.5 | 72.7± 5.7 | 70.2± 8.2 | 10.5±1.2 | 96.6± 3.8 | | |
| 93-8-7-1b-4 | ホウキ | 2.4±0.5 | 318.8±38.9 | 76.3± 7.5 | 78.0± 8.0 | 11.3±0.7 | 94.4± 2.9 | 黄 | 赤茶 |
| 93-8-13- | ホウキ | 2.2±0.7 | 406.2±10.1 | 61.4± 9.2 | 73.2± 8.1 | 10.7±0.8 | 102.2± 5.9 | | 赤茶 |
| 93-7-7-1a-1 | 疎円錐 | 3.6±1.6 | 250.1±25.8 | 38.2± 3.2 | 53.6± 5.7 | 5.0±0.5 | 81.8± 6.0 | 赤茶 | 黒 |
| 93-7-7-1b-5 | 疎円錐 | 2.2±0.7 | 297.1±16.1 | 34.2± 2.3 | 55.4±17.8 | 6.1±0.5 | 88.6± 6.4 | 黄 | 黒 |
| 93-7-8-3-3 | 疎円錐 | 4.4±2.1 | 352.3±25.5 | 48.3± 7.9 | 64.7±15.4 | 4.9±0.6 | 96.8± 9.2 | 白 | 焦げ茶 |
| 93-7-11-0-4 | 円錐 | 3.8±0.4 | 233.0±26.4 | 33.6± 2.5 | 48.0± 8.5 | 5.0±1.1 | 81.8± 2.1 | 赤茶 | 黒 |
| 93-7-15-2-1 | 円錐 | 2.0±1.0 | 158.7±16.3 | 25.3± 4.7 | 52.2± 0.2 | 4.6±0.4 | 85.5± 0.5 | 黄 | 薄茶 |
| 93-7-15-2-2 | 円錐 | 2.6±0.8 | 278.6±19.4 | 24.6± 1.24 | 45.2± 5.4 | 7.0±0.5 | 86.8± 3.1 | 白 | 黒 |
| 93-7-15-2-8 | 円錐 | 3.2±0.7 | 311.9±20.8 | 36.2± 2.7 | 53.0± 4.1 | 8.0±0.6 | 90.4± 3.9 | 黄 | 赤茶/黒 |
| 93-7-15-2-9 | 円錐 | 3.0±0 | 324.7±16.9 | 39.1± 2.4 | 47.5±11.1 | 7.5±0.3 | 87.0± 1.5 | 薄茶 | 赤茶 |
| 93-7-15-2-14 | 円錐 | 3.6±0.8 | 251.4±22.1 | 30.3± 1.3 | 48.6± 7.6 | 6.7±1.3 | 84.2± 5.2 | 白 | 黒 |
| 93-7-15-2-20 | 円錐 | 3.4±0.5 | 304.7±75.7 | 39.2± 6.3 | 53.9±13.0 | 6.8±2.3 | 90.4± 7.8 | 黄 | 黒 |
| 93-7-8-3-4 | ヤリ | 2.0±1.3 | 262.2±17.2 | 29.2± 3.5 | 42.0±16.4 | 5.1±0.9 | 91.0± 4.4 | 黄 | 茶 |
| 93-7-15-2-3 | ヤリ | 3.4±0.8 | 236.4±26.6 | 21.6± 3.5 | 36.3±10.0 | 5.7±1.4 | 89.4± 0.8 | 白 | 赤黒 |
| 93-7-15-2-5 | ヤリ | 2.6±1.0 | 219.0±15.7 | 25.6± 2.4 | 38.1± 1.8 | 7.1±1.1 | 89.0± 4.1 | 黄 | 赤茶 |
| 93-7-15-2-6 | ヤリ疎 | 2.6±1.4 | 369.6±23.8 | 36.2± 5.7 | 56.4±19.9 | 6.4±1.7 | 93.5± 8.2 | 薄茶 | 焦げ茶 |
| 93-7-15-2-7 | ヤリ | 3.4±0.8 | 348.4±48.6 | 32.8± 4.5 | 50.0± 5.7 | 7.3±0.7 | 97.2± 9.5 | 白 | 赤茶 |
| 93-7-15-2-10 | ヤリ | 2.6±0.8 | 335.2±56.2 | 24.6± 5.2 | 36.7±10.1 | 4.4±0.5 | 146.0± 8.2 | | 黒 |
| 93-7-15-2-13 | ヤリ | 2.2±0.7 | 261.2±15.2 | 19.7± 3.6 | 37.2± 4.9 | 6.0±1.0 | 99.0± 3.1 | 黄 | 紫黒 |
| 93-7-15-2-15 | ヤリ | 2.4±1.2 | 253.9±43.3 | 28.0± 0.8 | 40.5±22.5 | 6.3±2.5 | 91.4± 6.5 | 白 | 赤茶 |
| 93-7-15-2-17 | ヤリ | 1.0±0 | 330.0±37.7 | 29.6± 0.8 | 44.5± 4.5 | 8.9±0.7 | 108.3± 0.9 | | 薄茶/赤 |
| 93-7-15-2-18 | ヤリ | 3.8±0.7 | 273.4±38.6 | 27.4± 1.2 | 63.8±14.2 | 6.1±1.1 | 82.2± 3.6 | 黄 | 赤茶 |
| 93-7-15-2-19 | ヤリ | 2.2±0.7 | 357.6± 9.9 | 31.7± 3.8 | 32.6± 2.6 | 4.7±0.5 | 145.0± 0 | 黄 | 茶 |
| 93-7-15-2-4 | ホコ | 4.2±0.7 | 232.7± 7.3 | 22.8± 3.0 | 40.7± 5.5 | 6.5±0.9 | 85.8± 1.8 | 白 | |
| 93-7-15-2-11 | 円柱 | 1.3±0.5 | 146.1± 5.8 | 23.3± 4.9 | 59.2±16.3 | 9.1±1.7 | 90.0± 3.6 | 白 | 茶 |
| 93-7-15-2-12 | 円柱 | 2.8±0.7 | 412.8±70.2 | 29.4± 3.5 | 52.3± 1.2 | 10.6±2.2 | 104.4±18.0 | 黄 | 赤茶 |
| 93-7-9-1b-2 | 下垂卵 | 1.0±0 | 334.0±31.4 | 12.7± 0.7 | 39.8± 4.3 | 7.8±1.2 | 111.5± 4.3 | 白 | |
| 93-7-9-1b-3-4 | 下垂卵 | 1.0±0 | 334.5±30.6 | 11.5± 2.3 | 38.7± 7.3 | 7.0±1.1 | 100.8± 2.8 | 白 | |
| 93-7-9-1b-8 | 下垂卵 | 2.0±0 | | 14.7± 0.5 | | | 105.6± 5.2 | 白 | |
| 93-7-10-2 | 下垂卵 | 1.8±0.7 | 356.0± 5.4 | 14.6± 1.4 | 39.8± 2.3 | 7.4±0.7 | 96.6± 5.2 | | 黒 |
| 93-7-11-0-3 | 下垂卵 | 1.4±0.5 | 334.6±34.9 | 15.6± 0.7 | 46.9± 6.2 | 8.7±0.9 | 101.8± 4.1 | 白 | |
| 93-8-2-1-3 | 下垂卵 | 1.4±0.8 | 276.0±22.4 | 16.4± 2.7 | 54.5± 5.1 | 9.7±0.3 | 99.3± 3.4 | 白 | |
| 93-8-5-2-4 | 下垂卵 | 1.2±0.4 | 328.9±31.9 | 11.7± 0.5 | 37.5± 3.5 | 6.2±0.8 | 108.0± 1.4 | 白 | |
| 93-7-11-1-5 | 下垂密 | 1.2±0.4 | 350.5±13.9 | 15.5± 1.7 | 45.0± 2.3 | 7.7±0.8 | 104.8± 2.3 | 白 | |
| 93-7-13-2-2 | 下垂密 | 1.0±0 | 340.3±19.7 | 13.9± 0.7 | 45.0±12.0 | 8.1±1.2 | 96.4± 1.9 | 白 | |
| 93-7-15-1-1 | 下垂密 | 1.8±0.4 | 219.7±15.8 | 16.0± 0.4 | 47.0±10.7 | 8.5±0.7 | 94.3± 0.5 | 白 | 黒/赤茶 |
| 93-7-8-1-4 | 不明 | | | | | | 92.0± 2 | | |
| 93-7-8-3-2 | | 1 | | | | | | | |
| 93-7-15-2-16 | | 3.2±1.2 | 318.1±28.3 | 39.4± 4.7 | 50.3± 0.7 | 6.2±1.0 | 97.2± 5.7 | 黄 | |

5.4. 生活型と繁殖様式の適応進化

1) 生活型の進化

多年生性は一年生性に対して顕性であり、地球史的な寒冷化、乾燥化および地殻変動などによって第三紀中期以降に多年生草本が出現し、第四紀に至って一年生草本が進化して

きたことは第1章で述べた。第四紀の氷河期は一年間の植物の生育に適する期間を制限したからである。このことの具体的事例は本書においては、サギゴケ属、イヌガラシ属、タネツケバナ属やライムギ属の事例からも明らかに示されている。

2) 繁殖様式の進化

風媒花や虫媒花から進化して自殖性を高めてきたのだから、自殖性とはいっても自殖ししないのではない。閉鎖花は例外としても、自殖性とはいえ全く他家受粉しないということはなく、たとえ機会は少なくとも他植性は失わずに、コムギ連の自殖性草本に見られたように風媒による遺伝子交流が多様性の拡大の可能性を有していることはあり得る。

また、虫媒花の他植性から自殖性へと進化してきたとしても、稀に昆虫が訪れて送粉、受粉すれば、自家不和合性でない自殖性の種は祖先種本来の他家受粉の可能性はあり得る。典型的な自殖性一年生草本であるトキワハゼ、スカシタゴボウ、タネツケバナにも、小型の訪花昆虫が訪れている。その後、自殖すれば次世代個体は多数の種子を生産するので、遺伝子交流の結果は一気に拡散できる。

自殖は進化の袋小路であり、遺伝的多様性を低下させる。集団の遺伝的多様性は進化の潜在力であり、自殖は短期的には有利に働くかもしれないが、長期的には集団の絶滅リスクを高める不利な形質ではないかと考えられてきた。土松(2017)は、自然選択は自殖を排除するようには働かず、個体にとって有利であれば、自然選択によって自殖は集団内に広まっていくと予想している。また、土松はGoldberg et al.(2010)を引用して、自家和合性の種は全体として絶滅率が高く、多様化率が低いという推定結果があり、これは、自殖が進化の袋小路であるという予測を大きな進化の視点から支持する結果であるとしている。さらに加えて次の様に記している。種分化や絶滅、適応放散などのダイナミックでマクロな進化も、毎世代集団内で起きる突然変異や組換え、自然選択などのマイクロ進化の積み重ねであると再確認している。

上述したように、これまでに多くの野外集団の調査から(Baker 1955, Antonovics 1968, Lefèbvre 1970)、土松(2017)らの予想ではなくて、自然集団内での自殖性の拡大はすでに事例が報告されている。マクロとマイクロの進化についても、その視点通りであるが、それでもなおかつ自殖性の草本が最新の進化を維持しているのは、まさに植物の繁殖様式の多様さにある。さらに、一年生草本の表現型における可塑性の著しい柔軟さ、大きさがある。自然選択に対応して多様な戦略・戦術として植物の生活史は形成されている。

3) 生態的一年生の分化および多年生の育種

カモジグサの早生生態型は、水田農耕の季節的作業に順化して、冬季の休閑田中に侵入し、株の休眠に関わらず、夏季における水中での腐敗により、株の栄養繁殖機能を失い、種子でしか繁殖できなくなった。早生化したのは田植えが開始される前に、種子散布をすます方向に自然選択が働いたからである。カモジグサからすれば意図しないで、結果的に人為選択も加えられたということである。カモジグサの早生生態型は水田稲作の年間栽培暦に侵入して、夏季の水田土中で株は腐敗し、一回結実性として種子のみで繁殖している。畑状態での生育であれば、普通型と同じく株は腐敗、枯死せず、多年生性を示す。

水湿地に生育するジュズダマが、イネに随伴していたところ、イネ作がゾミアの山間地に伝播し、陸に上がることによって、寒さと乾燥および季節的農耕作業に順化して、生態的一年生のハトムギの栽培化過程を進めた。ジュズダマ野生型はイネと同じく水生植物で、

ハトムギ栽培型は水稻の栽培暦に侵入して、一年生的に順化、種子生産増加。北方に伝播して、低温により枯死、生態的一年生になる。イネ随伴雑草として、水湿地生の祖先植物からハトムギやコドラは生態的一年生になった。

人間による年間の栽培化過程に侵入することで、多年生祖先種が一年生の生活環として同時に自然および人為選択されて、二次的に一回結実性 monocarpy、すなわち生態的・生理的一年生になった。つまり、自然の周期的な季節変化に沿って前農耕における栽培活動が年間栽培暦を慣例化して行く過程で自然選択を受け、さらに、半栽培化過程が進むことによって人為選択が働き、イネのような多年生が生態的一年生に変異して一次起源作物になる。また、こうした年間栽培暦が機能している栽培地に侵入し、随伴雑草となった多年生草本は自然選択および人為選択によって、生活環が一年以内に収まるよう生態的一年生に変化して二次起源作物になった。

一方で、自然の進化史に逆らう方向で、多年生が育種されている。典型的な事例は一年生 *Sorghum bicolor* に多年生の *Sorghum halepense* や *Sorghum propinquum* を人為交雑して育成している多年生 *Sorghum* がある (Cox et al. 2018)。コムギとライムギの雑種を育成して、牧草飼料にする目的で多年生化する試みについても文献を読んだ記憶がある。しかしながら、関連した文献は見失い、1930年代に *Triticum vulgale* および *T. spelta* に *Secale montanum* (多年生) を交雑して雑種 F₂ まで得た (Longley and Sando 1930)、*T. durum* に *S. montanum* を交雑した (Derzhavin 1938) という研究事例はあったが、染色体対合 (2n=42) に関心が注がれており、生活型については触れられていない。現在、ライコムギ *Triticale* は *S. cereale* (一年生) との人為雑種の後代として品種が確立しており、食料および飼料として生産されている。

4) イネの倍数性と生活型

イネ科イネ属は表 5. 20 に示すように、野生種は約 20 種、栽培種は 2 種を含んでいる。2 倍体の種は、一年生 3 種、中間ないし両生活型に分化 5 種、多年生 7 種、4 倍体の 8 種はすべて多年生であった (Oka, H. and Coworkers 1980、森島 2001)。

世界中に伝播した栽培稲 *O. sativa* L. は 2 倍体で、一年生と多年生の間とされている。イネの祖先種 *O. rufipogon* はアジアの熱帯や亜熱帯の湿地に生育している野生種で、生活型は一年生と多年生があり、多様性に富むので分類上に混乱がある。イネ祖先種 *O. rufipogon* の多年生系統が、栽培化過程で、生態的一年生に人為選抜されることにより、自殖性で種子生産が多くなったと考えられる。イネは開花結実後に、ひこばえが多数萌芽し、温度などの条件が良ければ、越冬し多回結実性を示すので、植物学的には多年生性を有している。この過程には生育地の環境に対する自然選択に加えて、農耕者による栽培暦に生活環を順化することへの人為選択が強く働いたと考えられる。さらに、陸稲は二次的に乾燥に対する生活環を順化させて、生態的一年生化を一層進めたと考えられ、旱魃や寒冷によって枯死する。栽培暦では循環的生活環として、一年生として栽培扱いした方が良好な生産が可能である。

西アフリカで栽培化されたアフリカイネ *O. glaberima* Steud. は 2 倍体の一年生である。アフリカイネの祖先種は *O. barthii* で 2 倍体の一年生である。アフリカの野生イネ *O. longistaminata* は 2 倍体多年生で、自家不和合性があり、種子による有性繁殖を補うように、地下茎で栄養繁殖している。

表 5.20. イネ属の種 (森島 2001)

| 種名(属名オリザは省略) | 染色体数 (2n) | 寿命** | ゲノム | 地理的分布 |
|---|--------------|------|------|-------------|
| オリザ節 (Section Oryza) | | | | |
| サティヴァ* (<i>O. sativa</i>) | 24 | A/P | AA | 世界中 |
| ルフィボゴン (<i>O. rufipogon sensu lato</i>) | 24 | A-P | AA | アジア, オセアニア |
| グラベリマ* (<i>O. glaberrima</i>) | 24 | A | AA | 西アフリカ |
| バルシー (<i>O. barthii</i>) | 24 | A | AA | アフリカ |
| ロンギスタミナータ (<i>O. longistaminata</i>) | 24 | P | AA | アフリカ |
| メリディオナリス (<i>O. meridionalis</i>) | 24 | A | AA | オーストラリア |
| グルメパテュラ (<i>O. glumaepatula</i>) | 24 | A-P | AA | アメリカ |
| オフィシナリス (<i>O. officinalis</i>) | 24 | P | CC | アジア |
| マイヌータ (<i>O. minuta</i>) | 48 | P | BBCC | フィリピン |
| ライゾマティス (<i>O. rhizomatis</i>) | 24 | P | CC | スリランカ |
| エイチンジェリ (<i>O. eichingeri</i>) | 24 | P | CC | アフリカ, スリランカ |
| プンクタータ (<i>O. punctata</i>) | 24 | P | BB | アフリカ |
| 〃 | 48 | P | BBCC | アフリカ |
| ラティフォリア (<i>O. latifolia</i>) | 48 | P | CCDD | アメリカ |
| アルタ (<i>O. alta</i>) | 48 | P | CCDD | アメリカ |
| グランディグルミス (<i>O. grandiglumis</i>) | 48 | P | CCDD | アメリカ |
| オーストラリエンシス (<i>O. australiensis</i>) | 24 | A/P | EE | オーストラリア |
| リドゥレイ節 (Section Ridleyanae) | | | | |
| ブラキアンサ (<i>O. brachyantha</i>) | 24 | A/P | FF | アフリカ |
| シュレヒテリ (<i>O. schlechteri</i>) | 48 | P | — | ニューギニア |
| リドゥレイ (<i>O. ridleyi</i>) | 48 | P | HHJJ | アジア |
| ロンギグルミス (<i>O. longiglumis</i>) | 48 | P | HHJJ | ニューギニア |
| グラニューラータ節 (Section Granulata) | | | | |
| グラニューラータ (<i>O. granulata</i>) | 24 | P | GG | アジア |
| メイエリアーナ (<i>O. meyeriana</i>) | 24 | P | GG | アジア |

* 栽培種

** A: 一年生, P: 多年生, A/P: 中間型, A-P: 一年生型と多年生型に分化

インドで栽培されているコドラも、イネ随伴雑草から栽培化された生態的一年生で、本来はハトムギと同じように多年生草本である。これらイネなどへの擬態随伴雑草からの二次起源作物および三次起源作物については第7章で述べることにする。

参考 : 花壇用一年生草花、サルビアとマリーゴールド

サルビア *Salvia splendens* Ker. はブラジル原産の半灌木性多年生草本であるが、日本では冬季の低温で枯死するので、一回結実性の一年生草花として扱われている。園芸品種として栽培化される過程で、早生性への育種、人為選択により相対的な短日植物となり、開花最盛期は9月上旬から10月上旬にある。側枝数の最大時期は8月中旬である(木俣・豊田 1977)。野菜のトウガラシやナスも同様に、栽培化過程において生態的一年生になった。

マリーゴールド *Tagetes* so. はメキシコ原産の一年生草花で、降霜によって枯死するが、一回結実性である。花芽の発育は高温・長日によって抑制され、真夏には花芽形成は中断する。すべての側芽は花芽を形成し、休眠我はできない(木俣・豊田 1978、木俣・松浦・

豊田 1979)。

関連文献

Kimata, M. and S. Sakamoto. 1972. Production of haploid albino plants of *Aegilops* by anther culture, *The Japanese Journal of Genetics*, 47(1):61-63.

木俣美樹男・阪本寧男 1971、蒴培養によるコムギ属、エギロプス属およびカモジグサ属植物のカルス誘導と器官再分化、*日本花粉学会会誌* 8:1-7。

木俣美樹男・阪本寧男 1977、ジュズダマ属の生活型と生育パターン、*日本植物学会* 第42回大会。

木俣美樹男・豊田篤治 1977、花壇用一年生草花に関する研究(第1報)ーサルビア3品種の生態的特性について、*東京学芸大学紀要第6部門第29集*:1-9。

中込卓男・木俣美樹男、1978、ジュズダマ属の生活型と生育パターン II、*日本植物学会* 第43回大会。

木俣美樹男・豊田篤治 1978、花壇用一年生草花に関する研究(第2報)ーマリーゴールド3品種の生態的特性について、*東京学芸大学紀要第6部門第30集*:19-27。

木俣美樹男・松浦圭介・豊田篤治 1979、花壇用一年生草花に関する研究(第1報)ーマリーゴールド3品種の花芽の発育過程について、*東京学芸大学紀要第6部門第31集*:23-30。

Sakamoto, S. Mikio Kimata and Makoto Kawase. 1980. An analysis of species of cultivated millet collected in Halmahera. *Senri Ethnological Studies* 7:181-190.

木俣美樹男 1982、ライムギ属の生活型および再生産システムの生態遺伝学的研究 I、*日本植物学会* 第47回大会。

Kimata, M. and S. Sakamoto. 1982. Interrelationships between the mode of reproduction and the habitat of two weedy *Agropyron* species, *A. tsukushiense* and *A. humidorum*, Gramineae. *Weed Research (Japan)* 27(2):182-205.

Kimata, M. and T. Nakagome. 1982. Comparative studies on the growth habit and growth pattern of *Coix lacryma-jobi* var. *ma-yuen* and var. *lacryma-jobi*, Gramineae. *Bull. Tokyo Gakugei Univ. Sect. VI.* 34:1-10.

木俣美樹男、1983、田畑共通雑草の生活史、*日本雑草学会* 第22回大会シンポジウム。

木俣美樹男 1992、ミズタカモジグサグサ(分担執筆)、岩槻邦夫編『絶滅に瀕した日本の野生生物』、pp. 62-64、築地書館。

木俣美樹男 1996、西トルキスタンにおけるイネ科栽培植物の地理的変異と耐乾性・耐塩性評価、*科学研究費研究成果報告書*。

Kimata, M. ed. 1997. A Preliminary Report of the Studies on Millet Cultivation and Environmental Culture Complex in West Turkestan (1993), Field Studies Institute for Environmental Education, Tokyo Gakugei University and Institute of Natural and Cultural History, Forest and Village Association.

石川裕子・木俣美樹男 2001、コドラ (*Paspalum scrobiculatum*) の栽培化過程における形態的特徴、*育種学研究* 3(別1):154。

木俣美樹男・石川裕子 2002、南インドにおけるコラリ *Setaria glauca* のサマイ *Panicum sumatrense* およびコドラ *Paspalum scrobiculatum* への擬態と混作、第16回雑穀研究会シンポジウム。

木俣美樹男・石川裕子 2004、コラリ *Setaria glauca* のサマイまたはコドに対する擬態と混作、第 19 回雑穀研究会シンポジウム。

Kimata, M., Y. Ishikawa, H. Kagami, A. Otsubo and K. Otsuka 2016. Agricultural complex of millets in the Indian subcontinent, *Ethnobotanical Notes* 9:2-11

引用文献

Antonovics, J. 1968. Evolution in closely adjacent plant populations. V. Evolution of self-fertility. *Heredity*. 23:219-238.

Baker, H.G. 1955. Self-compatibility and establishment after “long-distance” dispersal. *Evolution*. 9:347-348.

Bor, N.L. 1960. *The Grasses of Burma, Ceylon, India and Pakistan*. Pergamon Press, London, UK.

Chapman, G.P. 1996. *The Biology of Grasses*, CAB International, Oxon, UK.

Clayton, W.D. and S.A. Renvoize 1986, *Genera Graminum, Grasses of the World*, Her Majesty's Stationary Office, London, UK.

Cox, S., P. Nabukalu, A.H. Paterson, W. Kong, and S. Nakasagga 2018. Development of Perennial Grain Sorghum, *Sustainability* 10(1):172-. [Sustainability | Free Full-Text | Development of Perennial Grain Sorghum \(mdpi.com\)](#)

De Wet, J.M.J. 1978. Systematics and evolution of Sorghum sect. Sorghm (Gramineae), *Amer. J. Bot.* 65(4):477-484.

Ehrendorfer, F. 1965. Dispersal mechanisms, genetic systems, and colonizing abilities in some flowering plant families, ed. by H.G. Baker and G. L. Stebbins, *The Genetics of Colonizing Species*, Academic Press, New York, USA.

Evans, G.M. 1995. Rye, *Secale cereale* (Gramineae-Triticinae), ed. by J. Smartt and N.W. Simmonds, *Evolution of Crop Plants*, second edition, Longman Scientific & Technical, UK.

藤井太朗・木俣美樹男・阪本寧男、1971、コムギおよびエギロプス属のやく培養、やく培養シンポジウム。

Goldberg, E.E., J.R. Kohn, R. Lande, K.A. Robertson, S.A. Smith, B. Iqbal 2010, *Science* 330: 493-495.

ハーラン Harlan, J.R. 1979、熊田恭一・前田英三訳(1984)、*作物の進化と農業・食糧*、学会出版センター、東京。

Harper, J.L. 1978. *Population Biology of Plants*, Academic Press, London, UK.

堀田満 1974、*植物の進化生物学*第 III 卷、*植物の分布と分化*、三省堂、東京。

河野昭一 1974、*植物の進化生物学*第 II 卷、*種の分化と適応*、三省堂、東京。

Kawano, S. 1975. The productive and reproductive biology of flowering plants. II. The concept of life history strategy in plants. *J. Coll. Lib. Arts, Toyama Univ.* 8:51-86.

Khush, G.S. and G.L. Stebbins 1961. Cytogenetic and Evolutionary studies in *Secale* I. Some new data on the ancestry of *S. cereale*.

木原均編 1954、*改著コムギの研究*、養賢堂、東京。

Lefèbvre, C. 1970. Self-fertility in maritime and zinc mine populations of *Armeria maritima* (Mill.) Willd. *Evolution*. 24:571-577.

- Linhart, Y.B. 1974. Intra-population differentiation in annual plants. I. *Veronica peregrina* L. raised under non-competitive conditions. *Evolution* 28(2):232-243.
- 牧野富太郎 1948、牧野日本植物図鑑、北隆館、東京。
- Matsumura, M. 1967. Genecological studies on the foxtail grass, *Alopecurus aequalis*, in Japan. *Res. Bull. Fac. Agr., Gifu Univ.* 25:129-208. (in Japanese with English summary).
- McNaughton, S. J. 1975. r- and K-selection in Typha. *American Naturalist* 109:251-260.
- 森島啓子 2001、野生イネへの旅、裳華房、東京。
- 村上道夫・原田賢之 1958、Coix 属の改良に関する育種学的研究 (I) 種間雑種ハトムギ x ジュズダマの F₁ 植物について、西京大学学術報告書・農学第 10 号 : 1-9。
- 村上道夫 1961、Coix 属の改良に関する育種学的研究 (V) ハトムギとジュズダマの雑種 F₂ における遺伝的分離、京都府立大学学術報告書・農学第 13 号 : 111-120。
- Ohwi, J. and S. Sakamoto 1964. Taxonomy, ecology and distribution of *Agropyron humidorum* Ohwi et Sakamoto. *Jour. Jap. Bot.* 39(4):109-114.
- Oka, H. I. and H. Morishima 1967. Variations in the breeding systems of a wild rice *Oryza perennis*. *Evolution* 21:249-258.
- Oka, H. and Coworkers 1980. The Ancesters of Cultivated Rice and Their Evolution, Dept. of Applied Genetics, National Inst. Of Genetics, Mishima.
- 大井次三郎 1953、日本植物図鑑、至文堂、東京。
- Ornduff, R. 1969. Reproductive biology in relation to systematics, *Taxon* 18:121-133. Publications & Information Directorate, CSIR, 1986. The Useful Plants of India, New Delhi, India.
- Quinby, J. R., N.W. Kramer, J.C. Stephens, K.A. Lahn, and R.E. Karper 1958. Grain sorghum production in Texas. *Texas Agr. Exv. Sta. Bull.*, 912.
- Riley, R. 1955. The cytogenetics of the difference between some *Secale* species. *J. Agric. Sci.* 46:277-83.
- Sakamoto, S. 1961. An early ecotype of *Agropyron tsukushiense* var. *transiens*. *Seiken Ziho* 12:45-58.
- Sakamoto, S. 1966. Cytogenetic studies in the tribe Triticeae. IV. Natural hybridization among Japanese *Agropyron* species. *Japan. J. Genet.* 41(3):189-201.
- Sakamoto, S. 1982. Adaptation of two Japanese *Agropyron* species to the winter fallow paddy fields. *Weed Res. (japan)*: 23(3): 101-108. (in Japanese).
- Sakamoto, S. 1991, The cytogenetic evolution of Triticeae grasses, *Chromosome Engineering in Plants: Genetics, Breeding, Evolution*, Part A. ed. by P.K. Gupta and T. Tsuchiya, Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam, The Netherlands.
- 阪本寧男 1996、ムギの民族植物誌～フィールド調査から、学会出版センター、東京。
- 阪本寧男・河原太八 1979、アフガニスタンの灌漑ムギ畑の雑草ライムギおよび雑草エンバクについて、*雑草研究* 24 : 36-40。
- Sakamoto, S., M. Kimata and M. Kawase 1980, An analysis of species of cultivated millet collected in Halmahera, ed. N. Ishige, *The Galela of Halmahera, A Preliminary Survey*, *Senri Ethnological Studies* 17:181-190, National Museum of Ethnology, Osaka.
- Smartt, J. and N.W. Simmonds 1995, *Evolution of Crop Plants*, Second edition, Longman

Scientific Technical, Singapore.

Stebbins, G.L. 1950. Variation and Evolution in Plants, Columbia Univ. Press, USA. pp.165-167.

Stebbins, G.L. 1957. Self fertilization and population variability in the higher plants, The American Naturalist 91:337-354.

Stebbins, G.L. 1958. Longevity, habitat, and release of genetic variability in the higher plants. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 23:365-378.

Stebbins, G.L. 1974, Flowering Plants: Evolution above the Species Level, The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.

Stutz, H.C. 1957. A cytogenetic analysis of the hybrid *Secale cereale* L. x *S. montanum* Guss. and its progeny, Genetica 42:199-221.

Stutz, H. 1972. On the origin of cultivated rye, Amer.J.Bot. 59(1):59-70.

Suneson, G.A., K.O. Rachie, and G.S. Khush 1969. A dynamic population of weedy rye. Crop Science 9:121-124.

田村道夫 1974、植物の進化生物学第 I 巻、被子植物の系統、三省堂、東京。

土松隆志 2017、植物はなぜ自家受精をするか、慶應義塾大学出版会株式会社、東京。

Vavilov, N. I. 1926. Studies on the Origin of Cultivated Plants. Inst. Bot. Appl. Amel. Plants. 中村英司訳 1980、栽培植物発祥地の研究、八坂書房、東京。

吉川瑞昌 1963、ハトムギの効用、六月社、大阪市。

参考文献

Acharya, S., Z. Mir and J. Moyer 2004. ACE-1 perennial cereal rye. Canadian Journal of Plants Science 84(3):819-821.

Akgün, İ. and Tosun, M. 2007. Seed set and some cytological characters in different generations of autotetraploid perennial rye (*Secale montanum* Guss). New Zealand Journal of Agricultural Research 50(3):339-346.

Chikmawati, T., Miftahudin, and Gustafson, J.P. 2013. Rye (*Secale cereale* L.) and wheat (*Triticum aestivum* L.) simple sequence repeat variation within *Secale* spp. (Poaceae). HAYATI Journal of Biosciences, 20(4):163-170.

Cuadrado, A. and N. Jouve 2002, Evolutionary trends of different repetitive DNA sequences during speciation in the genus *Secale*. The Journal of Heredity 93(5):339-345.

Kempton, J.H. 1921, Waxy endosperm in Coix and *Sorghum*. The Journal of Heredity 12:396-400.

Ren, T. et al. 2011. Evolutionary trends of microsatellites during the speciation process and phylogenetic relationships within the genus *Secale*. Genome 54(4):316-326.

Sencer, H.A. and J.G. Howkes 1980. On the origin of cultivated rye. Biol. J. Linn. Soc. 13:293-313.