## 第5章 イネ科数属の生態的一年生化 <準備中;一部公開>

これまでに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 章のイヌガラシ属で示したほかに、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 倍体ができて、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)。

生態的一年生植物、カモジグサ、ハトムギ。穀物はイネ科の栽培植物である。 イネ科雑草と生態的一年生化 Ecological annualization

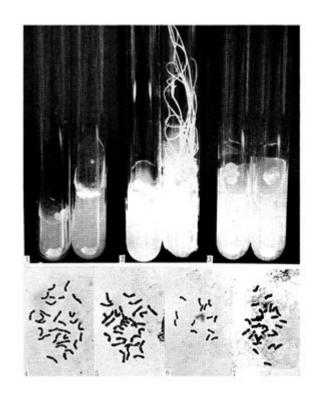
#### 5.1. イネ科植物の進化 Poaceae

イネ科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包穎 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℃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、

## 5.2. コムギ属とライムギ属

## 1) コムギ属の倍数性と葯培養による半数体の育成



# 2) 中央アジア調査で収集したコムギ族

リスト、河原さん同定

#### 3) 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、Secale 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. sylvestre 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. sylvestre 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. sylvestre、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. sylvestre 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. sylvestre 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、大きな草丈、高い霜耐性、強い分けつ力、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(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)。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源作物になっているが、その主要因は耐乾性にある。

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、形態学的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 5.2.3.1 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 5.2.3.1

形質	S.cereale	S.afghanicum	S.segetale	S.montanum	S.africanum	F <sub>1</sub> : <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 <sub>1</sub> 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 5.2.3.2、図 5.2.3.1)。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  $F_1$ ;81006 にライムギを戻し交雑( $B_1$ )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。

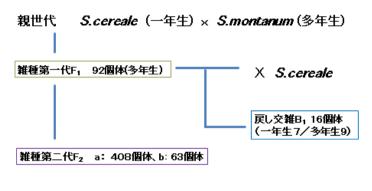
表	5.	2.	3.	2	ラィ	\ \	ギル	属の	人	為交雑	
2	υ.	┙.	v.	┙.		-		<del>ア</del> リマノ		かり 人不正	

交雑組み合わせ		- 交雑小花数	結実種子数	<b>姓</b> 中來 04		<b>杂</b> # 枣 0.4	種子稔性	 備考
種子親	花粉親	- 文椎小化致	和关性丁数	和天华70	光才怪丁数	光才华%	%	기계 수등
S.montanum	S.cereale	145	0	0				
S.cereale	S.montanum	200	111	55.5	92	82.9	46.0	F1;81006
S.montanum	S.afghanicum	32	5	15.6	0	0	0	
S.africanum	S.cereale	92	0	0				
F1;81006	S.cereale	542	76	14.0	16	21.1	3.0	B1
F1;81006	S.montanum	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 5.2.3.1. 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 5.2.3.2. 雑種の生活型の分離

図 5.2.3.2 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  $F_2$  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優性(顕性)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  $F_2$  の無効分けつ数の頻度分布を図 5.2.3 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  $21\sim30$ 、雑種第一代  $F_1$  は  $51\sim60$  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  $1\sim10$  を最多頻度として、最大分けつ数  $81\sim90$  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。

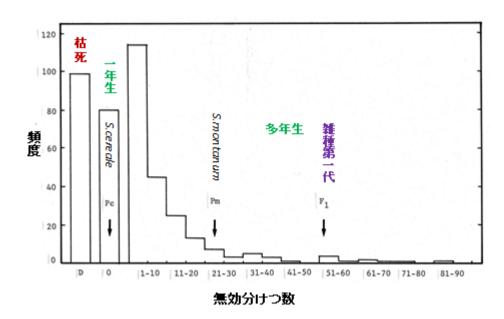


図 5.2.3.3. 雑種第二代における無効分けつ数の頻度分布

## 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ずにすれば、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5.2.3.3)。

ライムギは 23~40 個体を供試たが、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。 $S.\ montanum$  については充分な種子が得られなかったので、供試個体が $1\sim10$  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  $A\cdot B\cdot C$  区でほとんど生存できず、 $D\cdot E\cdot F$  区で生存率が高かった(図 5.2.3.4、図 5.2.3.5)。この要因は次のように考えられる。すなわち、温度処理  $A\cdot B\cdot C$  区はグロース・キャビネットを用い、また  $D\cdot F$  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ので、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 5.2.3.3. 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							
双坦尔机	Α	В	С	D	Ε	F	生活型	
S.cereale	0 (0/40)	0 (0/40)	0 (0/27)	0 (0/30)	0 (0/23)	0 (0/40)	一年生	
S.montanum	100 (1/1)	25 (1/4)	100 (1/1)	50 (3/6)	100 (10/10)		多年生	
F <sub>1</sub>	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 $\mathbb{C}$ -夜間 25 $\mathbb{C}$ 、B;同じく 30 $\mathbb{C}$ -20 $\mathbb{C}$ 、C;25 $\mathbb{C}$ -15 $\mathbb{C}$ 、D;野外、E;ガラス室、F;圃場。



図 5.2.3.4. 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



図 5.2.3.5. 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、低温にあわ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 5.2.3.6a・b 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<sup> $\circ$ </sup>C一定区(93cm)の 順であり、これらは  $5\sim6$  月に出穂した。ところが、30 $^{\circ}$ 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説は棄却された。

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。

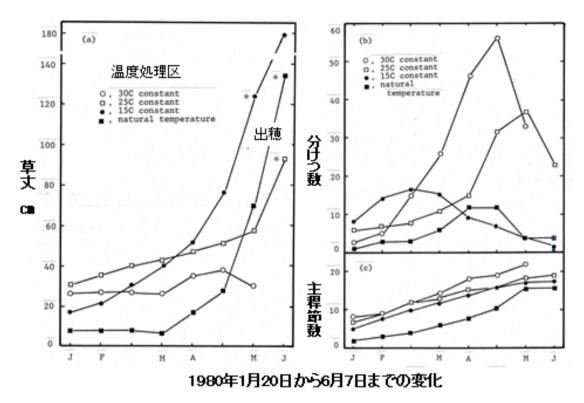


図 5.2.3.6. 温度処理によるライムギの草丈、分けつ数および主稈節数の変化

## 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6月8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5.2.3.4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ので、この実験仮設も棄却された。

表 5.2.3.4. 地上部切除処理

調査日	地上茎処理区						
沙里 口	G	Н	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 むすび

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、多年生性は優性(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2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。

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。

# 4) カモジグサ属の生態型分化 Agropyron sp.



#### 5.3. トウモロコシ属

- 1) トウモロコシの分枝性
- 2) トウモロコシの祖先





- 5.4. ジュズダマ属の生活型 *Coix* sp.
- 5.5. イネの伝播過程における生態的一年生化および二次起源・三次起源作物 Mimic companion weeds and the secondary/tertiary crops
- 1) イネ属の生活型 Oryza sp.

- 2) コドラの生活型 Paspalum sp.
- 3) 擬態随伴雑草からの二次起源作物および三次起源作物

インドビエ

コドラ

サマイ

カーシミレット

## 補遺 5. 一年生草花、サルビアとマリーゴールド

- 1) サルビアの生活柄 サルビアは多年生、霜に弱いから、枯死する
- 2) マリーゴールド 花芽形成

#### 関係文献

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 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。

木俣美樹男 1992、ミズタカモジグサ (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。

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、葯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。

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 Takuo 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・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。

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。

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

# 引用文献

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. 堀田満 1974、植物の進化生物学第 III 巻、植物の分布と分化、三省堂、東京。

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

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.

阪本寧男 1996、ムギの民族植物誌一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。

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 Haer. Symp. Quant. Biol. 23:365-378.

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 Sience 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。

# 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.

Ren, T. et al. 2011. Evolutionary trends of microsatellites during the speciation precess 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.