

第1章 第四紀植物—多年生草本から一年生草本へ

1.1 一年生植物の進化と第四紀という背景

地球の誕生は約 46 億年前らしい。この長い歴史において、原始生命が誕生したのは、すでに約 40 億年前のようだ。約 38 億年前に真正細菌や古細菌、32 億年前に光合成をする藍藻、21 億年前に真核生物、10 億年前に多細胞生物が出現した。いよいよ古生代（5 億 7 千万年～2 億 5 千万年）になって、カンブリア爆発と称される生物の多様化が起こり、動物界におけるほとんど門（分類群）が現れた。4 億 2 千万年前には植物が陸地上がり、3 億 6 千万年前になって両生類が上陸した。哺乳類も現れた中生代（2 億 5 千万年～6600 万年前）に続き、新生代（6600 万年～現代）には霊長類も出現した {Wikipedia、日本第四紀学会 2019}。

新生代は古第三紀、新第三紀、続いて第四紀に進む。新生代第四紀は人類が発生した時代であるので、人類紀とも呼ばれてきた。46 億年の地球史から見れば、第四紀など瞬く間である。最近の地質時代の定義では、2,588,000 年前から現代までの期間とされている（国際地質科学連合 2009）。第四紀はさらに、更新世と完新世に区分される。更新世はジェラシアン期（基底年代 258.8 万年前）、カラブリアン期（約 180 万年前）、中期更新世（78.1 万年前）、および後期更新世（12.6 万年前）に区分され、さらに完新世 Holocene はグリーンランディアン期（前期完新世、11,700 年前）、ノースグリッピアン期（中期完新世、8,200 年前）、およびメーガーラヤン期（後期完新世、4,200 年前）に区分される。最近では、完新世のことを、特に現代を人新世とまで呼び、地球に及ぼす人間の強い影響を未来に向けて表現する研究者もいる。

大型哺乳動物は第三紀に繁栄し、第四紀になって草原が拡大、レス草原が形成されて草原性有蹄類が分化した。第四紀の始まりの時期にも地球全体で気候の寒冷化が起こり、南北半球に大規模な氷床が形成されるようになった。その後、氷床が拡大・縮小することにより、氷期と間氷期が繰り返えされ、また 4 万年周期で卓越した気候変動が起こるようになった。このため、第四紀学は人類進化の舞台となった自然環境の変遷を扱う総合的自然史学であり、現在の人類の生活に関わる応用・生産のための環境科学でもある。洪積世（更新世）のある時期に多雨期があり、たとえば、アメリカのグレート・ソルト・レーク（大塩湖）周辺では現代のミシガン湖の大きさの多雨ボンネビル湖になっていたという。これは ^{14}C 年代測定によると、ウィスコンシン氷期（第四氷期、23,000～13,500 年前）の後半であった。中央アジアでもトルコからインド北西部にかけて、第四氷期の冬には多雨湖が分布していた。後氷期気候好転期は 5,000～7,000 年前にあった。新石器時代には世界各地で農耕が開始されていた（羽鳥・柴崎共編 1971）。この様に第四紀という地質年代には、人類が進化して、文化を創造し、幾多の文明を形成していくのである。それでは、この時代に植物はどのような進化をしていたのであろうか。

さらに、第四紀に人新世 Anthropocene を加えようとの動きがあるが、どのように理解し、さらに対応するのもも考察するべきなのだろうか。人新世に関しては様々な開始年代が提案されており、完新世暦（英語版）に対応させて 12,000～15,000 年前の農耕革命を始まりとするものから、1960 年代という遅い時期が開始期だとする意見まで幅がある。2019 年 6 月時点で批准プロセスは継続中であり、いずれ年代は断定的に決定されることになるが、1945 年のトリニティ実験が他の案よりも有力である。2019 年 5 月、国際層序学委員会 ICS、第四紀層序学小委員会の人新世作業部会 AWG は 20 世紀半ばを開始年代とする票決を行った

が、2021年まで最終決定は行われぬ模様である。人新世の最も若い年代、特に第二次世界大戦後は社会経済や地球環境の変動が劇的に増加しており、この時期は幾人かの学識者からグレート・アクセラレーションと呼ばれている（Wikipedia 参照 2020.3）。植物が遺伝子操作や遺伝子編集を受けて人間に隷属する関係に退行進化するのか、また、当の人間ホモ・サピエンス・サピエンスは自己家畜化（小原・岩城 1984）へと退行進化して、未知の新人類ホモ・デウスに隷属するのか、こうしたとても大きな文明の変曲点に現在は達しているようだ。

1.2 草本植物の進化

1) 草本植物の出現

化石事実からして、白亜紀中期に木本植物が出現し、これらが草本性を獲得するには第三紀後半になってからであった。初期の被子植物は水草を除いて、ほとんどが木本性であったと考えられているが、現生被子植物の大半は草本性である。新第三紀鮮新世でも、第四紀更新世でも草本植物は見当たらなかった。したがって、草本植物が本格的に出現するのは更新世以後の気候変化に対応して、新たに進化したからだと考えられる。第三紀初期には、熱帯林、暖温帯林、温帯林があり、乾燥した地域には亜熱帯サバンナが存在した。第三紀中期になると、北の高緯度地帯に亜ツンドラ帯が生じ、乾燥地帯には低木林と草原が加わった。第三紀後期以降には半砂漠が広がり、第四紀になって砂漠が現れた。地球の冬季の気温は第三紀を通じて低下を続けて、第四紀の氷河期を迎えた。

第四紀の氷河期には一年を周期とする寒暖を繰り返し、気温の年較差により植物の生育期間は4カ月ほどに短縮され、この期間に生活を全うせねばならなくなった。また乾燥化も加わり、落葉広葉樹や針葉樹、暖温帯林が縮小し、草原、低木林、亜砂漠が増加し、砂漠も現れた。低温乾燥にもっとも適応進化したのは草本植物である。植物の小型化は環境が悪化して生長が抑制されて遅滞する場合に生じ（成長遅滞の原則 Principles of growth retardation）、地質時代の環境は常に生長を遅滞させる悪化の方向を辿ってきた。現在、草本植物は進化の到達点にある（浅野一男 1975）。

2) 多年生草本から一年生草本への進化

古生代は気温の年較差がわずかであったので、植物は年中生長し続けることができた。中生代になると年較差が次第に大きくなり、最低気温も低くなって、植物は成長の休止期間をもつことになった。新生代になると、さらに最低気温が下がり冬季が生じ、植物の生長休止期が長くなった。すなわち、第三紀における生長期間の短縮が多年生草本植物を出現させ、また、気候の乾燥化も草原の拡大を助長した。

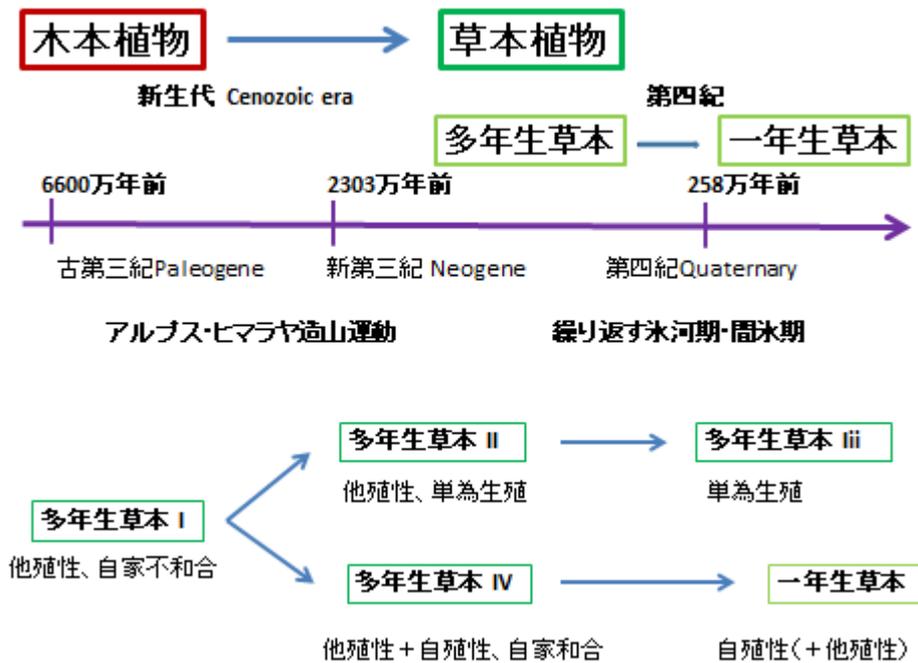


図 1.1. 草本植物の出現と一年生草本の進化

この新第三紀鮮新世、現在よりおよそ 600 万年前に類人猿と分岐して、人類はその進化を始めた。主要な種分化の流れは、アウストラロピテクス・ラミドゥス 450 万年前、第四紀更新世になってホモ・ハビリス 250 万年前、ホモ・エレクトゥス 180 万年前、後期更新世から完新世にかけてホモ・ネアンデルターレンシス 20 万年前～3 万年前、ホモ・サピエンス・サピエンス 10 万年前～現代に至る。この間には、他にも多くの人類の祖先種が分化しては消滅してきたのである。

現生人類であるホモ・サピエンスについては、6 万年前～3 万年前に文化の爆発的発達が起こった。この間に、同時に存在していたホモ・ネアンデルターレンシスは絶滅し、ホモ・サピエンスだけが現在、完新世に至るまで生存を続けている。

第四紀の氷河時代には植物が生長できる期間は 4 カ月ほどに一層短縮し、この間に早急に生長して開花、結実せねばならなくなった（浅野 1975）。低温・乾燥の気候帯に草本植物が草原を形成し、多年生草本に加えて乾燥にも強く、生育期間が短い一年生草本植物が進化してきた。人類の出現は、とりわけ火を使用するようになってから自然環境を著しく攪乱して、その結果生じた不安定な生育地にはこの一年生植物が侵入するようになった。ホモ・サピエンスは 5 万年ほどの前農耕の時期を経て生物に関する生業知識を蓄積し、1 万年ほど前に植物を栽培化、動物を家畜化して生きるための家族農耕を行うようになり、その後さらに定住を進め集住し、農業生産を基盤に人々を支配する文明を始め、都市国を築き、さらに幾多の帝国も戦乱に乗じて興亡してきた。人類の歴史は過去 600 万年の比較的平穏な時代を過ごしてから、1 万年ほど前から一気に騒然たる日々が変わってしまったのである（ミズン 1996、スコット 2017）。詳細についての論議は第 9 章で行う。

3) 草本植物

草本植物は、永年性草本、多年生草本、および一年生草本に 3 区別される。永年性草本

は言い換えれば常緑性多年草のことで、ヤブラン、ジャノヒゲ、カンアオイなど多くの種がある。多年生草本にはギョウジャニンニク、カタクリ、マイズルソウ、ノビル、ツルボなどがある。一年生草本にはナズナ、ノボロギク、レンゲソウなどがある。これらの特徴を要約すると、一年生草本は可塑性が高く、密度ほかの環境条件の変化に対して反応の幅が広く、個体再生産効率も 5~40%と変動の幅が広い。すなわち、短期間において有性繁殖により多くの種子生産をするということである。一方、多年生草本は有性繁殖による個体再生産効率は 0.05~5%ほどと低いが、栄養繁殖器官への同化産物の蓄積は多い。永年草本もほぼ類似している（河野 1974）。

一年生植物は一年生植物と生態的一年生植物に区分できる。さらに、生育期において、一年生植物は夏生一年草本、冬生一年草本、通年生一年草本に区分できる。これらの区分は私の研究において明らかになってきたので、詳細については順次記述する。

4) 繁殖様式の多様化

植物の繁殖様式には有性生殖と無性生殖がある。風や水、昆虫や鳥獣が媒介する開花受粉による有性生殖は主に種内の個体間の遺伝子交流を実現して、多様な変異性を高める。有性繁殖が一般的ではあるが、植物は根茎、球根、ムカゴなど、あるいは単為生殖や閉鎖受粉など、多彩な無性繁殖もする。したがって、植物は種ごとに大いに異なる生活史戦略がある。

一年生草本と多年生草本の再生産システムには大きな差異がある。一年生草本は主に自家受粉・自家受精する種が多いが、ごく少ない例外を除いて栄養繁殖はしない。他方、多年生草本は自家受精や他家受精、さらに栄養繁殖も同一植物においてさえ、多彩な組み合わせで行っている。一年生植物は 1 粒の種子が長距離散布して、一時的に攪乱された生育場所に侵入し、運良く生育しさえすれば、自家受精によって一挙に多数の種子を生産して、次のシーズンには大群落を形成しさえできる。自殖性の分類群は一般に他殖性の近縁分類群から分化してきたと考えられる。

図 1.1 に示すように、第三紀後半から第四紀における草本植物の適応進化の方向は、急激な地球環境の変動に順応するように、多年生草本から一年生草本が系統分化することであった。多年生草本（I；他殖性、自家不和合性）は多年生草本（II；他殖性、単為生殖）から多年生草本（III；単為生殖、栄養繁殖）を種分化する一方で、さらに多年生草本（IV；他殖性／自殖性、自家和合性）から一年生草本（自殖性／部分他殖性）へと適応進化を向けた。

北アメリカにおけるイネ科植物の研究によると（Stebbins 1950）、多くの一年生植物が自家受粉するのに対して、多くの多年生草本は他家受粉している。また、自家受粉の系統あるいは種は他家受粉の近縁種から起原し、一年生植物は多年生の内交配種より進化してきたと考えられている（Antonovics 1968, Ellis 1974, Lefévre 1970, Moore and Lewis 1965, Sakamoto 1973, Stebbins 1957, 1958, 1974）。

多年生種は一年以上生存し、多くは多回結実性 polycarpy の植物である。他方、一年生種は一年以内にその生活環を終えて枯死する、一回結実性 monocarpy の植物である（Harper and White 1974; Harper 1977）。一年生草本の再生産戦略はほとんどが種子による有性繁殖のみであるが、多年生草本の再生産戦略は有性繁殖の他に、多様な方法による無性繁殖を行う（Harper 1967; Harper and Ogden 1970）。すなわち、一年生植物は一度の生殖成長による種子で繁殖するのみである。他方、多年生草本は種子以外にストロン、地下茎、根

系、珠芽などでも繁殖することができる。したがって、再生産効率の点から見れば、一年生植物は開花後に同化産物の多くを種子に移動し、枯死する。これに対して、多年生草本は種子へも同化産物を移動するが、多くは無性繁殖ないし貯蔵器官に移動し、休眠芽を残して生殖成長を繰り返す。再生産のための光合成産物の種子への配分は一年生草本の方が多年生草本よりも著しく多い。多年生草本は栄養繁殖体や貯蔵器官へと多くの光合成産物を配分しているのである (Baker 1955, 1959, 1974, Eherendorfer 1965, Fryxell 1957, Ktayama 1964, Ornduff 1969, 河野 1974, Kawano and Nagai 1975, Jain 1976)。

自家受粉 (自家受精) は一般に変異性を低めるが、送粉昆虫がいなくても一個体のみで受粉が可能であり、したがって一個体が生育しさえすれば高い確率で新集団を形成することができる (Antonovics 1968, Stebbins 1957, 1958)。一年生植物が多年生草本に比べて、攪乱されやすい不安定な生育地に侵入することは、自家受粉により確実に種子を生産することと関係があり、これは花成の早期化、種子休眠の短縮などが伴うと考えられる (Stebbins 1958, Oka and Morishima 1967)。また、変異性が低いながら不安定な生育地に生え得るのは可塑性 plasticity の大きさによると考えられる (河野 1974)。

Kawano (1975) はエネルギー配分についての、いくつか既に提起されていた概念 (Cody 1966; Harper 1967; Harper and Ogden 1970; Ogden 1974) を整理した。彼は生活史戦略を、次世代のために個体群を維持する過程において見られる戦略の複合システムを全体としてとらえる概念であると定義した。どのような種も生態的・進化的な歴史を有しているので、それぞれが特色ある生活史をもっている。Pianka (1970) の r・K-戦略の学説以降、多くの実験データの蓄積と議論が進められてきた。たとえば、複雑な生活史をもつ植物に対して Grime (1979) の C・S・R-戦略の学説などがある。これらの理論を裏づける事例を次に示す。

5) 同属内に多年生草本種と一年生草本種を有する分類群

ゴマノハグサ科について見ると (表 1.1)、56 属 170 種の内、一年生 (夏生) と二年生 (冬生一年生) は 53 種 (31.2%)、多年生は 117 種 (68.8%) である (Iconographia Cormophytorum Sinicorum Tomus IV 1975)。同じくゴマノハグサ科の 10 属 33 種について見ると (表 1.2)、自家受粉は 7 種 (21.2%)、他家受粉 (自家和合性) は 3 種 (9.1%)、他家受粉 (自家不和合性) は 23 種 (69.7%) である。このことから多年生草本および他家受粉の種が 7 割近くであり、一年生草本および自家受粉の種は 2~3 割で少ない (Frexell 1957)。

表 1.1. ゴマノハグサ科の生活型

属数	種数	一年生 (夏生)	二年生 (冬生一年生)	一年生/ 二年生	多年生	一年生/ 多年生	木本
56	170	50 (29.4%)	1 (0.6%)	2 (1.2%)	107 (62.9%)	2 (1.2%)	8 (4.7%)

Iconographia Cormophytorum Sinicorum Tomus IV 1975

表 1.2. ゴマノハグサ属の受粉様式

属数	種数	他家受粉		
		自家受粉	自家和合性	自家不和合性
10	33	7 (21.2%)	3 (9.1%)	23 (69.7%)

(Frexell 1957)

次に、一般に風媒花であるイネ科 7 属 101 種について比較すると（表 1.3）、多年生草本はほとんどが他殖性であり、反対に、一年生草本はほとんどが自家不和合性のない自殖性である (Stebbins 1950)。詳細に *Bromus* 属 7 種について比較すると（表 1.4）、多年生種は主に他殖性で、自家不和合性から自家和合性、葯が小さい自家受粉する種までを含むが、一年生種は自家受粉が常態である。これらのことから生活型は受粉様式に関連する傾向を示している (Stebbins 1957)。すなわち、多年生種は他家受粉様式で、自家不和合性から自家和合性へと変化、さらに一年生種の自家受粉様式へと進化の流れがあると仮設できる。

表 1.3. イネ科 7 属の受精タイプと生活型

植物の受精タイプ	種数			合計
	根茎のある多年生	叢生の多年生	一年生	
I. おおよそ自家不和合、主には他殖性	13	13	0	26
II. 自家和合性、開花受精、頻繁に他家受精	1	39	3	43
III. 自家和合性、しばしば、あるいは常に閉花受精、通常は自家受粉	0	5	27	32
合計	14	57	30	101

Stebbins 1950

7 属 : *Bromus*, *Festuca*, *Lolium*, *Elymus*, *Agropyron*, *Sitanion* and *Hordeum*

表 1.4. *Bromus* 属 7 種の生活型、葯の大きさ、および受粉様式

種名	生活型	葯の大きさ	受粉様式
<i>B. inermis</i>	根茎がある多年生	大きい	自家不和合性、自殖性劣化
<i>B. erectus</i>	叢生の多年生	大きい	自家不和合性
<i>B. orcuttius</i>	叢生の多年生	大きい	自家和合性、容易に他殖
<i>B. laevipes</i>	叢生の多年生	中間	自家和合性、しばしば他殖
<i>B. cillatus</i>	叢生の多年生	小さい	通常は自家受粉
<i>B. mollis</i>	一年生	小さい	通常は自家受粉
<i>B. tectotum</i>	一年生	小さい	通常は自家受粉

Stebbins 1957

一年生のトウモロコシ *Zea mays* の分枝性の研究をしていた時に気づいたのだが、頂芽は雄花序になり、大きな雌花序が 1~2 の節にできる。よく見ると、すべての節にある分裂組織が生殖成長し花芽になっており、株元にも休眠芽はない。これでは栄養成長を繰り返すことができないので、一年で枯死する。他方、多年生の *Zea diploperennis* は休眠芽を株元に残し、再び栄養成長を繰り返すことができ、一年で枯死することはない。この事象は、イネ科の多年生草本に見られる。イネやハトムギも休眠芽を株元に残しており、寒さに合わなければ、再び栄養成長を繰り返す。この 2 種は生態学的な通説では一年生とされているが、植物学的には多年生である。この課題については第 5 章で詳述する。

さらに、キク科 65 属 201 種において受粉様式、生活型および生育場所について比較している（表 1.5）。大まかな傾向を見ると、多年生種は他殖性で安定した生活場所に生育しており、一年生種は自殖性が多く、不安定な生育場所に侵入している（Stebbins 1958）、と仮設できる。

表 1.5. チコリ族キク科の種における遺伝システムと生活型

遺伝システム	合計		多年生	一年生/ 二年生	生育場所		
	属数	種数			安定	中間	不安定
他殖性 x=8または9	31	98	91	7	47	44	7
他殖性 x=6または7	9	28	18	10	2	20	0
他殖性 x=5,4または3	4	18	17	1	4	13	1
自殖性	21	57	12	45	6	28	23
合計	65	201	138	63	59	111	31

Stebbins 1958

コムギ族 15 属の分布と生活型を比較すると（表 1.6）、一年生種の属は地中海から中央アジア地域に多くが生育分布し、他方、多年生種の属は周北極・温帯地域に広く生育分布している。地中海から中央アジア地域は地中海式気候の夏季乾燥地であり、コムギ、オオムギなどの穀物の起原地、12,000 年ほど前に農耕文化が発祥した地である。ここで進化した一年生草本は秋に発芽して越冬し、初夏に開花・結実する冬生である（Sakamoto 1973）。

地球表面の構造が大きく急変動する時期に、コムギ族は短期間で適応放散して属・種を分化したので、形態的に多様であっても、遺伝的には近縁であり、特徴的なことには種間雑種はもとより属間雑種まででき、ここに同質または異質倍数性による種分化が多く見られるのである。

表 1.6. コムギ族 15 属の分類

生活型	多年生	多年生/ 一年生	一年生	花軸節
分布				
地中海から中央アジア地域		<i>Haynaldia</i> , <i>Secale</i> ライムギ	<i>Aegilops</i> エギロプス <i>Eremopyrum</i> , <i>Henrardia</i> , <i>Helerantherium</i> , <i>Triticum</i> コムギ	単一の小穂をもつ
	<i>Psathyrostachys</i>		<i>Crithopsis</i> , <i>Taeniatherum</i>	集まった小穂をもつ
世界の周北極から温帯地域	<i>Agropyron</i> カモジグサ <i>Asperella</i> , <i>Elymus</i> , <i>Sitanion</i> *	<i>Hordeum</i> オオムギ		単一の小穂をもつ 集まった小穂をもつ

* 北アメリカの属 緑は本書で実験に用いた植物
Sakamoto 1973

日本における雑草の生活型については表 7.1 に示し、比較してある。史前帰化植物も含めて日本の在来雑草は、多年生種と一年生種はそれぞれ 4 割前後であるが、帰化雑草は多

年生種より一年生種の方が2倍以上多い(笠原 1974)。一年生草本に夏生が多いのは稲作随伴雑草であり、二年生(冬生一年生)は麦作随伴雑草、さらに、新たに侵入して生育場所を獲得し、帰化雑草となるには一年生草本が有利であると仮設できる。

表 1.7. 日本の雑草の生活型

生活型	在来種	帰化雑草	合計
一年生草本(夏生)	131 (29.8%)	33 (7.5%)	164 (37.2%)
二年生草本(冬生)	32 (7.3%)	24 (5.5%)	56 (12.7%)
一年生/二年生草本	13 (3.0%)	11 (2.5%)	24 (5.5%)
多年生草本	165 (37.5%)	27 (6.1%)	192 (43.6%)
多年生/一年生草本	2 (0.5%)	1 (0.2%)	3 (0.7%)
木本	1 (0.2%)	0 (0%)	1 (0.2%)
合計	344 (78.2%)	96 (21.8%)	440

笠原 1974

Baker(1959)は新たな環境に侵入する際に、生育地を獲得するための選択圧と再生産様式について、種個体群がどのような多様性を遺伝子型として内在させながら、可塑性を表現型として外観に表出するかを詳細なモデルで提示している(表 1.8)。これらの関連研究のまとめは本書の大きな研究目的を達成するための導きとなる有益な仮設を提供するので、常に意識することになるだろう。

表 1.8. 再生産の機構

	必須の他殖	機能的な単為生殖	常習的な自殖	必須の単為生殖/ 栄養繁殖
新しい環境におけるごく少ない選択圧				
バイオタイプ	多い	中間的な数	少ない	非常に少ないか1つ
潜在的なバイオタイプ	非常に多い	多い	中間的な数	-
集団の外観	膨大な数の特徴の 組合せ(連鎖故に いくらか普遍的)	むしろ明確な特徴の 組合せの著しい混合	明確な特徴の組 合せの適度な混 合	恐らく一つの特徴の 組合せ
新しい環境における穏やかな選択圧				
バイオタイプ	適度な数	少ない	ごく少ない	1つもしくはなし
潜在的なバイオタイプ	多い	適度な数	少ない	-
集団の外観	むしろ明確な特徴 の組合せの著しい 混合	明確な特徴の組合 せの適度な混合	相対的に画一的 な集団	たとえ存在しても画一 的な集団
新しい環境におけるとても厳しい選択圧				
バイオタイプ	少ない	ごく少ない	1つもしくはなし	1つもしくはなし
潜在的なバイオタイプ	適度な数	少ない	ごく少ない	-
集団の外観	ごく少ない明確な 特徴の組合せの ごく少ない混合。近 隣集団からの遺伝 子流入の可能性	相対的に画一的な集 団。近隣集団からの 遺伝子流入のわず かな可能性	たとえ存在しても 画一的な集団。 近隣集団からの 遺伝子流入の わずかな可能性	たとえ存在しても画一 的な集団。近隣集 団からの遺伝子流入の 不可能性

Baker 1959

イネ科のムギ類やイネはC₃植物であるが、イネ科雑穀類やセンニンコク(ヒユ科)やキヌア(アカザ科)もC₄植物が多い。この適応進化も地球史における乾燥化の進行、半乾燥地の拡大と関わっているのであろう。CO₂が地球温暖化をもたらしているのか、地史的に温

暖化しているのか、諸説あり科学的判断はむずかしい。また、CO₂濃度の増加がC₄植物に対して淘汰圧になるのかはまだ不明である。

1.3 人間と植物との関係

植物の生活史戦略の特徴は雑草や栽培植物にとってとても重要な意味をもっている。同属の近縁種には多年生草本が多くあっても、雑草として成功するのは一年生草本が多い。栽培植物もイネ科やアブラナ科において典型的に見られるように一年生植物が多い。もちろん、植物はそれぞれの種が一筋縄では行かない著しく多様な生活史をもっているので、単純明快な説明はできない。私が比較研究した数少ない事例でさえも、いくつかの共通事象と多くの相違する特性が見出され、植物の進化という複雑系の現象の理解は興味が尽きない。ましてや、人間がその進化に絡んでくると、なおさらのことである。

人類が出現する以前に多年生草本はすでに大きく変動する地球環境に対して適応進化していた。その後、人類の祖先が出現するころに時を前後して、草原や半乾燥地が内陸地に拡大、発達し、冬季の低温・乾燥期あるいは夏季の高温・乾燥期に対応して、厳しい環境ストレスを回避するために、一年で発芽から生長、開花・結実して生活環を終え、種子休眠する一年生草本が現れた。これらの一年生草本はいずれ人類、とりわけ、現生人類ホモ・サピエンスにとって最重要な共進化の伴侶、すなわち穀物や野菜になった。この結果、人間（サピエンス）は農耕文化から農業文明へと発展していく。自然環境の中で自然選択を受けて進化する種から、自然環境とは異なる人工環境を作りだして、人為選択をして文化的進化もする唯一の種になった。この歴史的な過程において、人間と植物の関りが大きく変容し、植物は野生植物 wild plants、人里植物 ruderal plants、雑草 weeds および栽培植物 domesticated plants という人為分類群に区別されるようになったのである。

自動性がほぼない植物は不安定な攪乱されやすい生育地に侵入するには、多数の種子生産で偶然の被害を克服する生存戦略をとり、この戦略を全体的に担保するために多様で柔軟な生活史戦略が構築される。自然選択は個体の遺伝性に加えて、生育環境に大きく依存して機能する。さらに、雑草や栽培植物には人為選択が強く働く。いつどこに発芽しようが、この偶然性が個体の生涯を大きく決める。容赦なく人為選択され、とても強い必然で選別、排除される。排除への抵抗性はどのように形成されているのか。生活型、自殖性繁殖様式、自然雑種形成、雑草性、選択圧への耐性、染色体の倍数性など、多くの特性が関与している。これらの進化過程の詳細は第2章以降に順次具体的な実証事例で解き明かしていく。また、最近の新しい知見についてはできる限り、補遺1として加える。

注：花成

植物は栄養成長をある期間続けて一定の齢に達し、かつ必要な栄養分の蓄積を行った後に、好適な環境条件を捉え、花を咲かせて結実する。生殖成長期に入ると分列組織は葉ではなく花芽原基を形成する。栄養成長から生殖成長への発生プログラムの転換を花成と呼ぶ。植物の繁殖戦略とそれに密接に関連した資源配分戦略という観点から、花成は植物の生活環上の最も重要なステップである。花成の時期決定は内的要因では齢、植物ホルモンや糖代謝状態が重要、外的要因では日長（光周性、単日性・長日性）と温度（低温）が重要である（荒木崇）。（植物学の辞典 201x）

注：C₄植物

植物の光合成炭酸同化はC₃型、C₄型、CAM型に大別される。28億年以上前に地球上に初めて現れた光合成生物の炭素同化はC₃型であり、現在も陸上植物の90%以上がC₃光合成をしている。地球

環境の変動にともなう、C₄型とCAM型が進化してきた。CAM型光合成は砂漠のような極端な乾燥に適応した戦略であるが、光合成の能力は低い。C₄型合成はC₃型光合成の約2倍の光合成能をもつ。窒素と水分の利用効率が高く、生存に有利な特徴をもつ。農作物と競争関係にある雑草の多くがC₄植物である。C₃光合成はカルビン回路のみで炭酸同化が行われ、最初の炭酸同化産物が炭素数3の化合物である。イネ、ムギ、ダイズ、ジャガイモなど主要作物のほとんどがC₃植物である。C₄光合成はカルビン回路に加えて、C₄光合成回路をもち、最初の炭素同化をC₄光合成で行い、最終的な炭素同化はカルビン回路で行う。最初の炭素同化産物が炭素数4である。C₄植物にはトウモロコシ、サトウキビなどの農作物、ローズグラス、ギニアグラス、エノコログサ、ススキ、熱帯・亜熱帯のイネ科を主に、カヤツリグサ科、ヒユ科、スベリヒユ科、アカザ科など、19科7,500種が含まれている。C₄植物は強い日射、高温、水分供給が少ないサバンナのような環境に適応している。C₄光合成は大気CO₂濃度の低下にともなう2500~3000万年前に出現し、さらに大気の乾燥化が進み季節が顕著になってきた200~800万年前に陸上に繁茂するようになった。今後、大気CO₂濃度が急激に高まると、C₄植物には淘汰圧になる可能性がある。人間の引き起こした地球環境の変動により、近い将来、野生のC₄植物の植生が大きく変化するかもしれない。(宮尾光恵)(植物学の辞典2016)

引用文献

- Antonovics, J. 1968. Evolution in closely adjacent plant populations. V. Evolution of self-fertility. *Heredity* 23:219-238.
- 浅野一男 1975、植物の進化生物学第IV巻、被子植物の起源、三省堂、東京。
- Baker, H. G. 1955. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. *Evolution* 9:347-348.
- Baker, H. G. 1959. Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 24:177-190.
- Baker, H. G. 1974. The evolution of weeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5:1-24.
- Cody, M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20:174-184.
- Ehrendorfer, F. 1965. Dispersal mechanisms, genetic systems, and colonizing abilities in some flowering plant families. In H. G. Baker and G. L. Stebbins, ed., *The Genetics of Colonizing Species*. P. 331-351. Academic Press, New York.
- Grime, J. P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley and Sons, Chichester, U. K.
- 羽鳥謙三・柴崎達雄共編 1971、第四紀、共立出版、東京。
- Harper, J. L. 1967. A Darwinian approach to plant ecology. *J. Ecol.* 55: 247-270.
- Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London, U. K.
- Harper, J. L. and J. Ogden. 1970. The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. *J. Ecol.* 58:681-698.
- Harper, J. L. and J. White. 1974. The demography of plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5:419-463.
- 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。
- Jain, S. K. 1976. The evolution of inbreeding in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*

7:469-495.

笠原安夫 1974、日本雑草図説—種子、幼植物および成植物、養賢堂、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.

Kawano, S. and Y. Nagai. 1975. The productive and reproductive biology of flowering plants. I. Life history strategy of three *Allium* species in Japan. Bot. Mag. Tokyo 88:281-318.

Lefebvre, C. 1970. Self-fertility in maritime and zinc mine populations of *Armeria maritima* (Mill.) Willd. Evolution 24:571-77.

Murdock, G.P. 1959, Africa - Its Peoples and Their Culture History, McGraw-Hill Book company, New York.

中尾佐助 1966、栽培植物と農耕の起源、岩波書店。

中尾佐助 1967、農業起原論、森下正明・吉良竜夫編著『自然—生態学的研究』、pp. 329-489、中央公論社。

中尾佐助 1969、ニジェールからナイルへ—農業起原の旅、講談社。

上記改題： 中尾佐助 1993、農業起原をたずねる旅—ニジェールからナイルへ、岩波書店。

日本第四紀学会 2019、<http://quaternary.jp/>

日本植物学会編 2016、植物学の百科事典、丸善出版。

小原秀雄・岩城正夫 1984、自己家畜化論—人間どう視るか②、群羊社、東京。

Ogden, J. 1974. The reproductive strategy of higher plants. II. The reproductive strategy of *Tussilago farfara* L. J. Ecol. 62:291-324.

Ornduff, R. 1969. Reproductive biology in relation to systematics. Taxon 18:121-133.

Pianka, E.R. 1970. On r- and K-selection. American Naturalist 104:592-597.

Sakamoto, S. 1973. Pattern of phylogenetic differentiation in the tribe Triticeae. Seiken Zihō 24:11-31.

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

Stebbins, G.L. 1974. Flowering Plants. Harvard Univ. Press, Massachusetts, U.S.A.

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

参考書

山口裕文編 1997、雑草の自然史—たくましさの生態学、北海道大学図書刊行会、北海道。

山口裕文・島本義也編 2001、栽培植物の自然史—野生植物と人類の共進化、北海道大学図書刊行会、北海道。