

多年生植物における個体群の染色体構成と 地理的分布—ユリ科の場合—

野 田 昭 三

(大阪学院大学)

高等植物の一部では、有性繁殖のほかに無性繁殖がかなり重要なウェイトをもっています。ユリ科ではそれがとくに著しい。この無性繁殖が細胞遺伝学的な面からみてどのような特徴をもっているのか、また個体群構成や地理的分布にそれがどう反映するかについて、興味ある問題が多い。無性と有性の両生殖をやる高等植物が、種としてどのような特徴をもっているかについて、いろいろなユリ科のなかでとくにツルボ *Scilla scilloides* (Lindley) Druce とヤマラッキョウ *Allium thunbergii* G. Don を中心として、これにユリを少しつけ加えてお話ししたいと思います。

1. 後代分離に関する2つの実験

本題にはいる前に、核型分析の重要な目印の1つである仁狭窄の発現性、および無性繁殖器官である珠芽の遺伝性について、ユリを使った2つの実験結果を紹介しします。

仁狭窄 仁狭窄の発現は1つの種でかならずしもキチンとしたものではなく、しばしば同じ種のなかや集団間でも位置や頻度に変異があります。それにもかかわらず、発現性の有無が遺伝的なものであることを示す結果がコオニユリ *Lilium maximowiczii* Regel でえられました。

コオニユリ ($2n=24$) の基本数 $x=12$ は、2本の大きいV型染色体と10本のI型染色体からなり、これはユリ属に共通した特徴であります。仁狭窄は1本のV型の短腕と1本のI型の短腕にあって、一般にともにホモに発現する。自然個体群でV型の仁狭窄がヘテロに発現する変異個体が見出されました。この仁狭窄の不発現が遺伝的なものであるかどうかを確かめるために、2種類の組合せの交配を行い、そのF₁を調べました。その1つのヘテロ×ヘテロでは、F₁で発現ホモ2、ヘテロ4、不発現ホモ1の各個体数でした。他の1つの発現ホモ×ヘテロでは、発現ホモが19、ヘテロが24で、どちらの交配もほぼ期待値に合います。このユリでは仁形成体を直接観察することはできないが、仁狭窄の発現によってその機能をもっていることは知ることができます。また発現の頻度が細胞間で多少変動するのはもちろんです。

珠芽形成 ユリの珠芽は一般に地上茎の葉腋に着生す

るが、そのほか稀に頂部や茎の基部にみられることもあります。オウゴンオニユリ *Lilium tigrinum* Ker-Gawler var. *flaviflorum* (Makino) Stearn; $2n=24$ は、花が黄色である点を除くとオニユリと極めてよく似ています。材料は秋田県の栽培家に分けてもらったもので、 $2x$ であるがよく発育した珠芽を地上茎の葉腋に多数着生します。これと交配したコオニユリは秋田産の標準型で、花が赤橙色で珠芽は全くつけません。オウゴンオニユリ×コオニユリの3個体のF₁は花色がややうすい赤橙色で、珠芽形成は非常に弱く、小さいものを地上茎にごく少数着生するだけです。このF₁にオウゴンオニユリを戻し交雑すると、B₁は黄色花となって珠芽形成力も回復します。すなわち調べた8個体のうち7個体では茎の頂部、中間部、基部の各部位に着生がみられました。

一方コオニユリへ戻し交雑したもののB₁は赤橙色の花をもち、珠芽は3個体の頂部と基部にみられ、残りの11個体は全くつけません。このことから、珠芽という無性繁殖器官の形成は、遺伝的に支配されていることがわかります。

2. ツルボの場合

自然倍数体群 ツルボは種内にAとBの異なる2つのゲノムをもっています。Aゲノム ($x=8$) には大形で中糸的なV型染色体 (a_1) が1本あり、ほかに5本のI型 (a_2-a_5) と2本の小形のv型染色体 (a_7-a_8) をもっていて、 $1V+5I+2v$ で表わされます (図1)。一方Bゲノム ($x=9$) は $5I+4v$ となり、I型の1本 (b_1) は短腕に大きい附随体をもっています。これらのゲノムのいろいろな組合せによって、8種類の細胞遺伝型が自然個体群で見出されました (Haga & Noda 1976)。それらのゲノム構成は核型で容易に区別することができます。

基本二倍体の1つAA ($2n=16$) は減数分裂第一中期で8_{II}を形成し、V型の a_1 染色体の二価はすぐわかります (図2, 表1)。Bゲノムの二倍体BB ($2n=18$) は9_{II}を作り、5個のI型二価が4個のv型二価とよく区別できます (図2, 表1)。同質三倍体のBBB ($2n=27$) は核型の上できれいな同質性を示し、対合も9_{III}が高い率で出現します。

複二倍体である AABB ($2n=34$) の核型は算術的にキチンとしていて、 17_{II} を形成して二倍体と同じ機能をもっています。これと BB の雑種にあたる異質三倍体の ABB ($2n=26$) は $9_{II}+8_I$ を形成し、他の異質倍数体と同様に A、B ゲノムの遺伝的分化を示しています。しかしいろいろな頻度で A、B ゲノム間対合による細胞あたり 1～4 個の 3 価も形成します。異質四倍体 ABBB ($2n=35$) も同じ傾向を示します。すなわち基本的には $9_{III}+8_I$ を作るほか、ゲノム間対合による 1～3 個の 4 価もみられます。さらに AABBB ($2n=43$) の異質 5 倍体は、 $9_{III}+8_{II}$ を作るのが普通です。

以上のべた二倍体から五倍体までの 7 つの細胞遺伝型は、少くとも 2 地点以上の自生地が見出され、ツルボにおける種構成の一部となっている。これに対して BBBB ($2n=36$) の同質四倍体が、2 つの BB 集団で各 1 個体あて発見されました。また AAABBB ($2n=51$) の複三倍体が AABB 集団でただ 1 度だけみつけられました。これらはいずれもそれぞれの集団で、非減数配偶子が関係した

受精によって偶発したものと考えられ、種を構成するメンバーにはなっていないものです。

人為雑種については BB×AA で AB 雑種 ($2n=17$) を以前に育成したが、開花に達しないうちに枯死しました (野田 1976)。しかし AABB×AA による三倍雑種 AAB ($2n=25$) の育成には成功しました (Haga & Noda 1976)。その後 AB 雑種は荒木君 (1971) によって沢山作られています。

過剰 B 染色体は微小な端糸 f とその腕相同の F が基本で、個体あたりもっとも多数が含まれた場合は AABB+19f+5F の合計 24 本 (f 換算では 29 本) でした (図 1)。これらの体細胞における数は個体内で一定しているのが普通ですが、稀に変動することがあります (Haga 1961)。これらのほかに f よりもさらに小さい端糸 B 染色体と、大きめの次端糸 B 染色体がごく稀に見出されています。また f は日本のどの細胞遺伝型にも普通にみられるほか、朝鮮の AA にもふくまれていて、ゲノムの起原の追跡に役立つかもしれません。

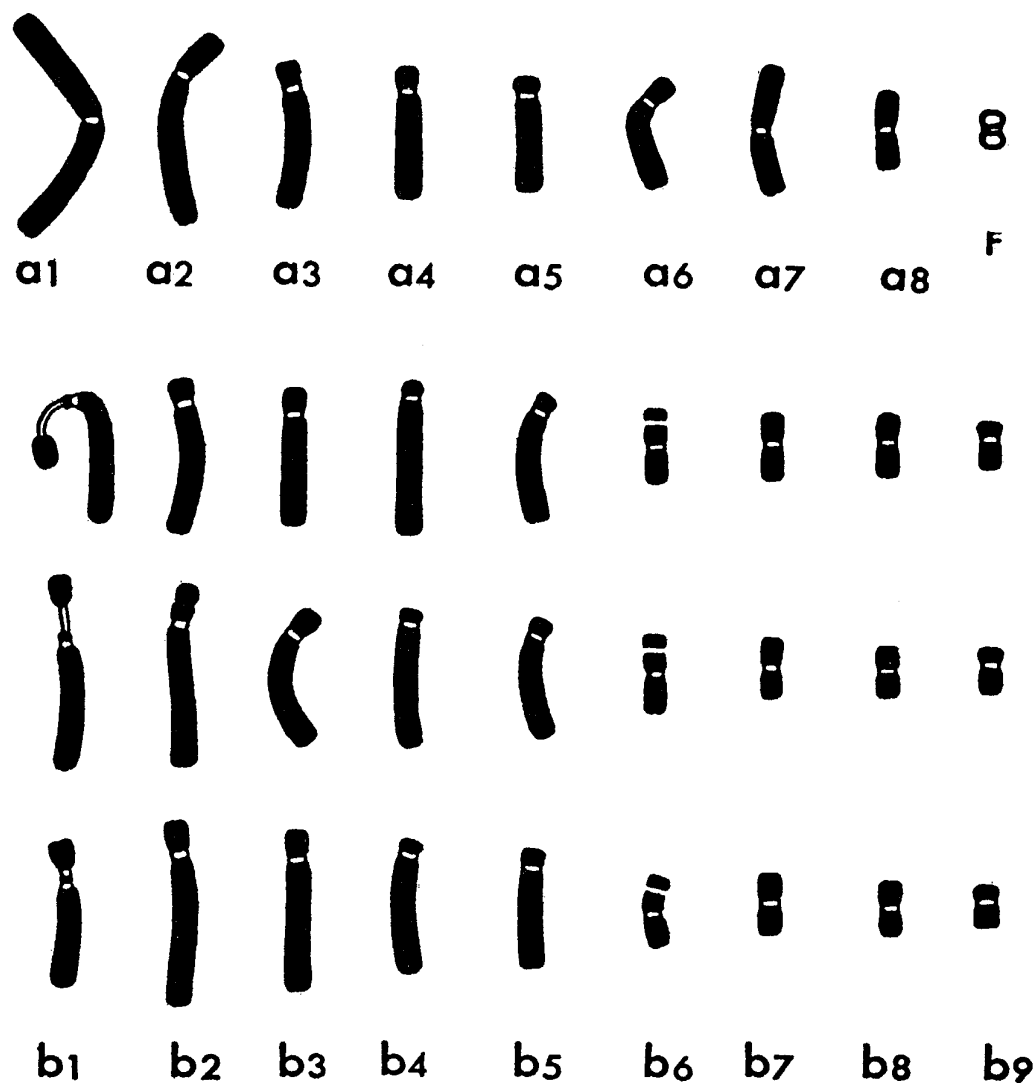


図 1 ツルボの分化した 2 種類のゲノムからなる異質四倍体 (ABBB, $2n=35+1F$) の核型。上 1 段が A ゲノム、下 3 段が B ゲノム、F は過剰 B 染色体をあらわす。×1000. (Haga & Noda 1976)。

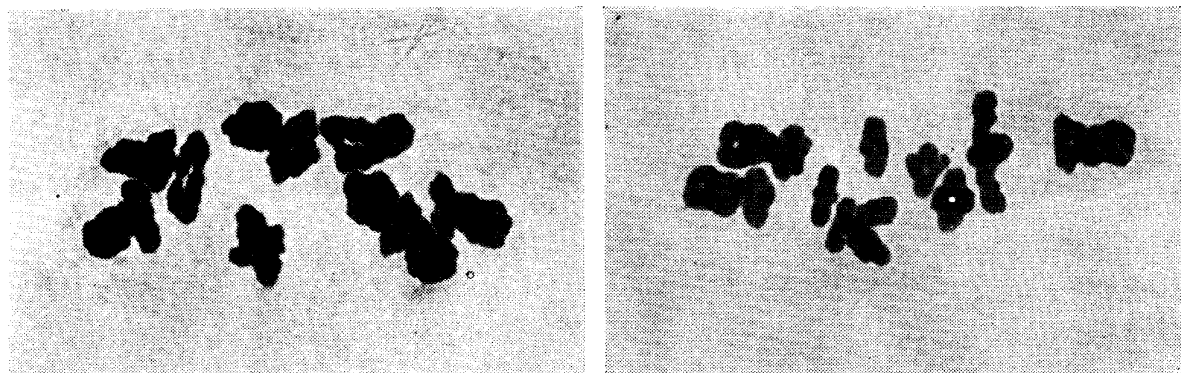


図2 ツルボにおける2種類の基本二倍体の減数分裂第一中期。左図はAA (8_{II})で、○印はa₁二価染色体、右図はBB (9_{II})で5個のI型と4個のV型二価染色体が区別できる。×800。

表1 ツルボにおける細胞遺伝学的特徴の一覧表

細胞遺伝型	2n	基本的な 対 合 型	対合の細胞当りの平均頻度	ゲノム間 対 合	花 粉 稔 性 (%)	胚珠あたりの 種子稔性(%)	胚珠あたりの 自由交雑	出 所
自然倍数体								
AA	16	8 _{II}	7.98 _{II} +0.03 _I	—	95.3	0.05	0.25	韓 国
BB	18	9 _{II}	8.98 _{II} +0.04 _I	—	97.7	0.01	0.28	日 本
BBB	27	9 _{III}	8.39 _{III} +0.62 _{II} +0.62 _I	—	56.2	—	0.02	日 本
ABB	26	9 _{II} +8 _I	0.04 _{III} +8.92 _{II} +8.04 _I	1-4 _{III}	52.5	—	0.09	日 本
AABB	34	17 _{II}	16.93 _{II} +0.14 _I	な し	97.3	0.26	0.40	日 本
ABBB	35	9 _{III} +8 _I	0.77 _{IV} +7.52 _{III} +0.77 _{II} +7.82 _I	1-3 _{IV}	54.8	—	0.01	日 本
AABBB	43	9 _{III} +8 _{II}	6.26 _{III} +10.72 _{II} +2.78 _I	な し	83.2	—	0.17	日 本
.....								
BBBB	36	9 _{IV}	6.41 _{IV} +0.31 _{III} +4.40 _{II} +0.61 _I	—	96.5	—	0.06	日 本
AAABBB	51	17 _{III}	15.64 _{III} +1.46 _{II} +1.46 _I	な し	92.3	—	0.09	日 本
人 為 雑 種								
AB	17	17 _I	0.02 _{IV} +0.10 _{III} +2.93 _{II} +10.77 _I	1-8 _{II,III,IV}	1.1	—	0.0	BB×AA ¹⁾
AAB	25	8 _{II} +9 _I	0.16 _{III} +7.82 _{II} +8.85 _I	1-3 _{III}	4.0	—	0.004	AABB×AA

¹⁾ Araki (1971), 野田 (1976)

以上のことをまとめたのが表1で、有性生殖で子孫を残せるのはAA, BB, AABBの3型だけです。これらは花粉稔性が高く、また自殖・他殖ともに種子をつけます。一方他の型はすべて花粉稔性は多少とも低下し、自由交雑でえられた種子による後代は、親植物とは異なる遺伝的に不平衡なゲノム構成をもっています。つまり有性生殖はカットされてしまいます。人為雑種のABおよびAABは、花粉・種子ともに稔性は極めて低いものでした。

無性繁殖の方法と能力 ツルボは稔・不稔性にかかわらず、鱗茎の基部に多数の小鱗茎を形成して旺盛な無性繁殖を行います。ただしAAだけは少し違って、普通は母球の分球によるが、毎年分球するわけではありません。

無性的な増殖力を調べるために、1g弱の小さい鱗茎の約25ヵ月における数と重量の増加率を実験的に比較し

ました。その結果BBが鱗茎数で13倍、鱗茎の総重量で3.7倍、BBBは20倍と7倍、ABBは8.3倍と13.4倍、AABBは5.9倍と9.5倍、ABBBは12.6倍と7.4倍、AABBBでは5.9倍と5.3倍でした。このことから6種類の細胞遺伝型のなかで、BBB, ABB, ABBBの3型が鱗茎増殖率はもっとも高く、AABBとAABBBは比較的に低いことがわかります。

地理的分布 ツルボは東アジアに固有な種で、日本列島では札幌近くの琴似と襟裳岬を結んだ線あたりが北限です(野田 1976)。南は沖縄と石垣島を経てさらに台湾まで分布しています。大陸では朝鮮半島に豊富に自生し、また北はウスリーや満州の大興安嶺の東側あたりまで分布しています。大陸の南は華中、華南を経て少なくとも香港まで分布がのびていますが、西方の限界がどこまでかについては資料がありません。

自生地の環境 わが国におけるいろいろな自生地のな

かで、あまり人による干渉のない場合をいくつか紹介します。海岸の一例として敦賀（福井）の海岸に近いチガヤが優占するところでは、少数の BB を混えた BBB の大きな集団があります。ここは一部が墓地や果樹園となっていて、個体密度も極めて高いものです。福岡市近郊の志賀島の場合も、海岸の砂浜に発達したチガヤの群落およびそれに隣接するクロマツの疎林の林床に、おもに AABB からなる大きい集団があって、9月末には豊富な蒴果形成がみられます。

傾斜が急で潮風が直接あたる海崖の例には四国の足摺岬があります。ここはヤブツバキの純林で知られていますが、林縁部から草地、さらに急斜面の堆土に AABB が広がっていて、複三倍体はこの集団で偶発したものです。一方、唐津（佐賀）の鏡山（284m）という死火山では、耕作の記録のない乾燥した台形の山頂部に AABB が自生しています。

これらの例とは逆に、人にピッタリくっついて常にその干渉をうける場合も多くみられます。雲辺寺山（香川）の山麓の畑作地帯では、コムギ畑のうねの間やあぜに沢山生えています。また高槻（大阪）のある公園アパートの芝生も同じ例にはいります。芝の移植とともに侵入したものだと思われます。

大陸の場合は中国東北地区の中央大平原にあるアルカリ地帯が人の干渉の少ない原植生の好例でしょう（竹内 1957）。ここは耕地のない草原区で、放牧や採草地として利用されています。pH 9.5 とアルカリ性が極端に高く、雨量は年間 350 mm 以下で 6 月から 9 月に集中し、冬季は 1 m 以下まで土壤が凍結します。このハネガヤシベリアヨモギ群落として区分された地域に、ツルボが自生しています。この自生地 pH は 8 から 8.7 とやや低下した排水のよい高燥な場所で、おもに砂壤土からできています。1 m のコードラートの記録では、点々と自生して頻度は 25% です。このツルボは開花期が日本よりも早くて夏に始まり、9 月中には早くも地上部は枯れてしまいます。日本のものと外部形態、生育相およびゲノム構成などの比較ができれば非常に面白いと思います。

もう 1 つの例は華北で、天津の南、渤海に面した北戴河の海岸におけるマンシウクロマツの林床に自生しているものが調査されています（俣ら 1953）。この自生地は花こう岩の風化した土壤からなり、pH が 5 から 6 と低い点はさきにのべた場合と対照的です。

ゲノム構成の拡がり おもに日本列島についての自生の北限と南限を 6 種類の細胞遺伝型別に論じることになります。まず BB は北海道の調査地のすべてを占めているが、九州の人吉にも見出されています。同質三倍体の BBB は東北地方から奄美大島に自生しています。また ABB は青森から鹿児島まで、有性的な AABB は秋田から沖縄を経て、岡部（1938）によれば台湾に達してい

ます。ABBB は山形から九州まで、AABBB は福岡県の比較的に近い 2 地点に限定されています。しかし荒木君（1972）の調査では、朝鮮南部や済州島にもあります。このほか朝鮮南部には AABB や ABBB が日本と共通して自生しています。このように主要な型は、5x を除いてどれも広い範囲にわたって分布して、ツルボの主要な構成要素となっていることがよくわかります。

このように細胞遺伝型の地理的分布の傾向は、全体としてあまりシャープにはできません。BBB は BB 二倍体から直接由来したものと考えられますが、分布上はかならずしも重複していません。ABB についても、その両親型にあたる BB および AABB と分布上の関連ははっきりしていません。この AABB は太平洋側に多いという傾向がみられますが、しかし日本海側にもないわけではありません。ABBB が西南の方へ分布が偏在していることはいえます。

地理的分布をおおまかな地域別にみると、分布の傾向らしいものが少しははっきりしてきます。例えば関東—中部—北陸を 1 つにまとめて眺めると、AABB が太平洋側に、BB が日本海側にそれぞれまとまっているのがわかります。近畿地方についてもほぼ同様です。もう少し地域をせばめてみた場合として、福岡—佐賀両県にまたがる小地域で 43 地点を調べたデータがあります。そこでみられたものは、島や海岸地域に AABB が集中し、BB と BBB は逆に内陸部に頻発しています。そして ABB と ABBB はとくに地域に限定されていないようで、この傾向はある程度まで九州北部以外の地域にも適用されるように思われます。

個体群のゲノム構成 この問題については、福岡市を中心として約 20 km 以内にある 5 地点で詳しい分析を行いました（Haga & Noda 1976）。集団当たり 50 ないし 100 個体が観察された結果、各集団とも 2 から 5 種類の細胞遺伝型で構成され、その組合せや優占する型がすべて異なるという複雑なものでした。

志賀島には少数の ABB と ABBB をふくむ AABB 集団があり、海岸から数 km はいった原町では、ABBB と AABBB をそれぞれ優占型とした隣接の 2 集団があります。また山田集団は ABBB を主力としてこれに BBB が少々混生し、三沢集団は BB と BBB からなるものでした。寒水川の堤防が拡がる中原集団はもっとも大きく、組成も BB, BBB, ABB, AABB, ABBB がそれぞれ高い割合を示しました。これらを高または低倍数性、構造変化、B 染色体などの目印によってさらに亜型に分ければ、各集団ともきわめて複雑な構造をもっていることがわかります。このような傾向は日本各地の多数の集団についてもいえることで、ツルボの自然個体群にかなり普遍的なものといえます。

自然個体群における無性繁殖の役割 前にのべたツル

ボの旺盛な鱗茎による無性繁殖は、種の維持のみならず個体群の遺伝的構造に著しい効果をもっているものです。これを分析する目的に、ゲノム、構造変化、B染色体の3種類を目印として用い、無性的なクローンを高い精度で確めることが可能です。具体的な例をいくつか紹介しましょう。

まず1つの個体群内に限った場合、伊那（長野）では、ひと塊りとして生育しているのが明かに1つのクローンであることが明かにされました。というのは、そのひと塊りから5個体をとって調べた結果、すべてBB構成のほか、変異性の二次狭窄をもち、また転座ヘテロである点が一致したからです。類似の例は宇品（広島）でもみられました。芝生のなかに生育中のひと塊りからの5個体は、すべてBBB+5fでしかも2種類の転座についてヘテロでした。

次に1つのクローンが自然状態でどの程度の広さの空間を占めているのかについて、前にのべた中原（佐賀）で分析した例があります。この個体群ではマッピングによって採集した結果、調査区域のある2×3m²の場所では、BB, BBB, ABB, AAB, ABBBの各型の、B染色体に関する種々の亜型が、1m²以下あるいは以上のひろがりをもっています（図3；Haga & Noda 1976）。なかでも13個体のAABB-1+1fという低四倍体がほぼ1m²以内に分散している例は、その典型的な場合です。

1つのクローンがもっと拡っている例は、岩沼（宮城）で見出されました。山道に沿った畑のあぜに、12×1m²内で採集された10個体は、すべてBBB+2fでした。また宮崎市の海岸に近い墓地では、11×2m²内でとられた13個体がすべてABB+3f+1Fでした。また前述の原町（福岡）では、ABBB+3fが墓地のなか約80m²での範囲に分散しています。

同一のクローンの追跡を、このような方法で互いに離れた集団間にまで適用できるかどうかは興味深い問題で

す。ツルボの場合でさえも、ゲノム構成とB染色体だけの組合せのレベルでは危険性が高く、これらに何かの染色体変異を加える必要があります。この考えに適当なものとして多変異個体を取りあげました。その1つはABBB+1Fの構成をもつタイプで、a₄染色体の長腕に仁狭窄をもつ変異A₄ゲノムをふくむほかに、a₁およびb₁染色体間に生じたゲノム間転座をもっているものです。減数分裂では、転座の証拠となる異型四価をしばしば形成します。これをタイプIとします。全く同一の核型を示すタイプIが、四国の宇和島や宿毛から九州の山田・下大利・都府樓（福岡）や延岡（宮崎）まで発見されました。

タイプIの核型にさらにBゲノム内転座が加わったものがタイプIIです。B染色体については、タイプIと同じ2n=35+1Fおよび1Fが消失した2n=35の2種類があります。タイプIIの見出された範囲は極めて広く、東は三島・下田（静岡）から伊那（長野）、高山（岐阜）、近畿は甲賀（滋賀）、枚方（大阪）、雑賀崎（和歌山）、山城（兵庫）、山陰の久手・仁万（島根）を経て、九州の山田（福岡）に達しています。

このような不稔性のゲノム構成に転座を1種類、とくに2種類もった個体が、各地で互いに独立に偶発することは考え難いので、1つの起原にはじまって、移動によって伝播したものと考えるほかはありません。移動の方法の1つとして、人間の生活活動に付随したことも十分推察されるわけです。

無性繁殖過程における染色体変異の生成 体細胞分裂の過程で、倍数体、異数体、染色体の構造変化などが偶発することは、経験的によく知られています。このような変異が無性繁殖器官の原基における始原細胞で起ると、染色体に関する変異個体が無性的にえられます。ツルボでは実際にこのことが実証されました（Noda 1975）。すなわち、自然個体群からとった1球のABB+2fが鉢の

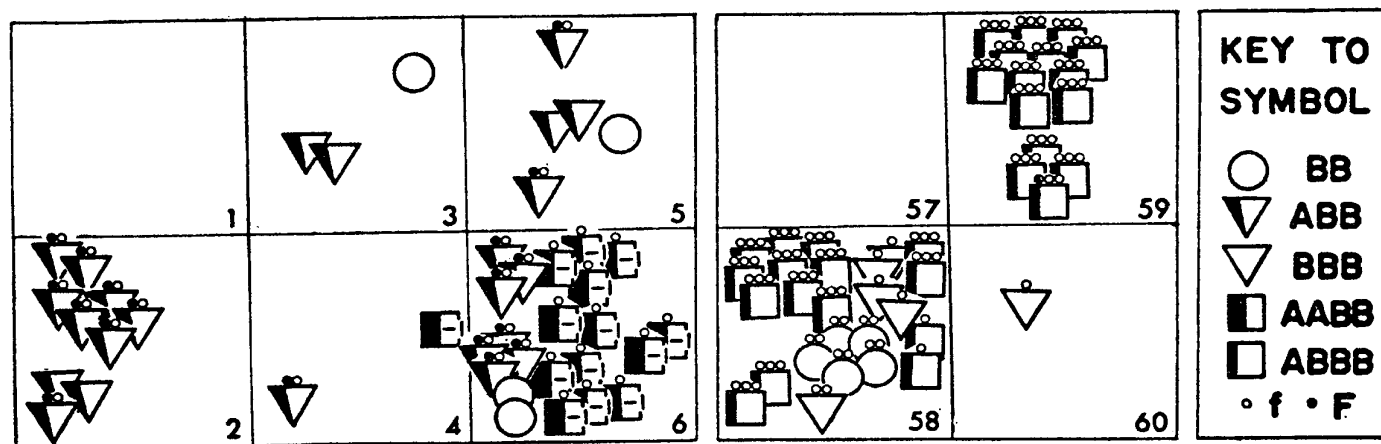


図3 ツルボの中原集団における1m²コードラート，No. 1～6とNo. 57～60を示す。BBは2n=18, 18+2f, BBBは2n=27+1f, 27+2f, ABBは2n=26, 26+1f+1F, AAB-1は2n=33, 33+1f, ABBBは2n=35+1f, 35+3fの各亜型をふくんでいる。各亜型の塊りは無性繁殖によって形成されたものである（Haga & Noda 1976）。

なかで無性的に繁殖し、ふえた14球の子球を調べると1球だけが $ABB+1+2f$ の高三倍体で、他はすべて $ABB+2f$ でした。この1本の染色体の増加は多分分離に由来するもので、明かに鉢のなかで起った現象と考えられます。

同じ現象が自然の場で起ったと推定される例は、三倍体不稔性のオニユリの場合です。敦賀(福井)でひとつ葉の塊りを採集して調べた結果、 $2n=36$ の三倍体でしたが、その中に明かな転座をふくんでいました(Noda 1975)。これは体細胞起原の転座ヘテロ個体が偶発し、その個体の鱗基の基部が腐ってバラバラに分離した各鱗片から再生した、ひとつ葉の塊りを採集したものでしょう。

染色体変異の集団への供給が、有性生殖過程のほかには無性繁殖の過程でも可能であることが、このような事実から期待できます。したがってツルボにおける不稔性のゲノム構成のものでも、長期にわたれば遺伝的変異を蓄積できることを示しています。

4. ヤマラッキョウの場合

種の特徴 この種はいくつかの点でツルボと異なります。ネギ属には基本数が $x=7, 8, 9$ の3通りがあって、日本の種はすべて $x=8$ をもっています。その核型は $7V+1I$ から構成され、I型染色体の短腕に小さい附随体があります。ヤマラッキョウではこの核型を示すゲノムが3種類あって、これを A_1, A_2, A_3 として区別していますが、核型上の分化はありません(図4)。これ

に対して4番目のゲノム A_4 は $8V$ から構成され、核型の上から他の3種類のゲノムと明かに区別することができます。そして種全体の細胞学的分化はおもにゲノムと倍数性のレベルで起り、これに少数の構造変化が加わります(野田・渡辺 1968)。

ヤマラッキョウとはこれら4種類のゲノムの組合せによる4種類の倍数体からなる複合体で、それらの細胞遺伝学的な特徴は表2にまとめられています。二倍体($2n=16$)はすべて A_1A_1 であらわれ、減数分裂では $8II$ を形成します。異質四倍体の $A_1A_1A_2A_2$ ($2n=32$) は $4IV+8II$ が典型的な対合型で、このことから異質倍数性とみなされたわけです。異質六倍体 $A_1A_1A_2A_2A_3A_3$ ($2n=48$) の典型的な対合は $4IV+16II$ です。複二倍体($2n=32$) は $A_1A_1A_4A_4$ の構成をもち、 $16II$ を常に形成します(図4)。これらの自然倍数体は、複二倍体を除いて12種類以上の次端糸ないし中糸のB染色体をふくんでいますが、ここでは省略します。

花粉稔性は二倍体から六倍体まで、いずれも90%以上で高い。自殖と他殖の両方で種子を豊富につけるが、自殖の蒴稔性はかなり低いので、この植物は一般に他殖性といえるでしょう。開花は10月中旬から11月上旬で、阪本寧男さんによれば、三島市の六倍体の自生地では、シジミチョウやヒラタアブの1種が花に集るとのことです。

外部形態の特徴の1つとして根生葉が3稜性であるが、複二倍体だけは扁平で幅が広がっています。以前はこの複二倍体が *A. thunbergii*、他の3型が *A. yamarakkyo* と分類されていましたが、現在はすべて *A. thunbergii*

表2 ヤマラッキョウにおける細胞遺伝学的特徴の一覧表

倍 数 体	$2n$ (核 型)	基 本 的 な 対 合 型 (細胞当りの平均頻度)	花 粉 性 (%)	蒴稔性 (%)	
				自殖	自由交雑
自然倍数体					
A_1A_1	$2 \times (7V + 1I)$	8_{II} (8.0 $_{II}$)	91.1	7.0	46.0
$A_1A_1A_2A_2$	$4 \times (7V + 1I)$	$4_{IV} + 8_{II}$ (3.99 $_{IV} + 0.06_{III} + 7.85_{II} + 0.14_I$)	98.1	20.2	73.2
$A_1A_1A_2A_2A_3A_3$	$6 \times (7V + 1I)$	$4_{IV} + 16_{II}$ (0.03 $_{VI} + 3.28_{IV} + 0.03_{III} + 17.29_{II} + 0.03_I$)	98.8	32.9	87.9
$A_1A_1A_4A_4$	$2 \times (7V + 1I) + 2 \times 8V$	16_{II} (0.03 $_{IV} + 15.87_{II} + 0.16_I$)	97.2	52.5	47.9
人 為 雑 種					
$A_1A_1A_2$	$3 \times (7V + 1I)$	$6_{III} + 2_{II} + 2_I$ (5.30 $_{III} + 2.63_{II} + 2.63_I$)	40.3	—	13.7
$A_1A_1A_2A_3$	$4 \times (7V + 1I)$	$2_{IV} + 2_{III} + 5_{II} + 8_I$ (1.36 $_{IV} + 2.84_{III} + 5.40_{II} + 7.24_I$)	57.1	—	—
$A_1A_1A_2A_4$	$3 \times (7V + 1I) + 8V$	$1_{IV} + 3_{III} + 5_{II} + 9_I$ (0.02 $_V + 1.52_{IV} + 2.84_{III} + 5.52_{II} + 6.00_I$)	63.8	—	5.1
$A_1A_1A_2A_2A_3$	$5 \times (7V + 1I)$	$2_{IV} + 1_{III} + 11_{II} + 7_I$ (0.02 $_V + 1.82_{IV} + 0.82_{III} + 11.00_{II} + 7.20_I$)	90.4	—	21.6
$A_1A_1A_2A_3A_4$	$4 \times (7V + 1I) + 8V$	$1_{IV} + 4_{III} + 10_{II} + 4_I$ (0.05 $_{VI} + 0.16_V + 0.56_{IV} + 4.63_{III} + 9.60_{II} + 3.69_I$)	85.0	—	17.8

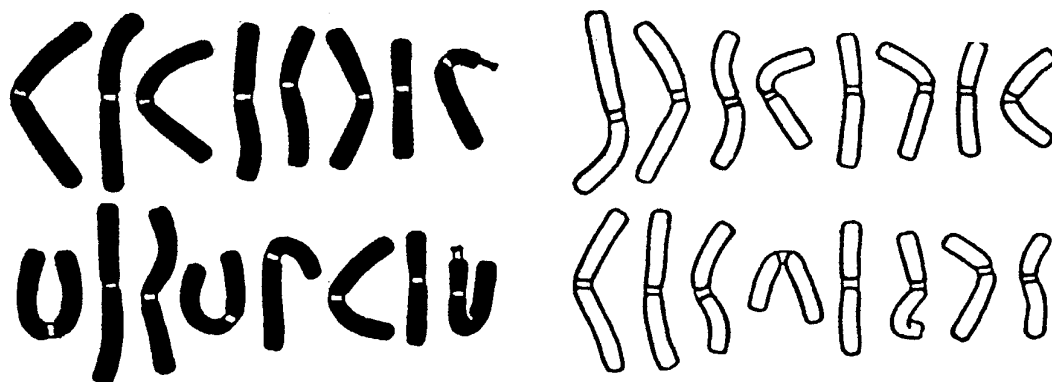


図4 ヤマラッキョウの複二倍体, $A_1A_1A_4A_4$ ($2n=32$) の核型, 左の2組は附随体染色体をふくむ A_1 ゲノム ($7V+1I$), 右の2組は A_4 ゲノム ($8V$). $\times 1440$. (野田・渡辺 1968).

1種とされています. どの倍数体も種子のほかに, 母球の分球による無性的な繁殖をします. また稀には, 花芽が珠芽という無性繁殖器官に変化する変異個体があります. これが遺伝的なものかどうかは確めていませんが, Levan (1937) は *A. carinatum* の珠芽形成個体の自殖後代で, 着生と非着生が分離することをみています.

人為雑種 自然倍数体間の人為交配は一般に容易で, A_1A_1 と $A_1A_1A_2A_2$ の間では42.3%の頻度で三倍雑種 $A_1A_1A_2$ を生じ, この雑種の三価形成頻度は比較的高いものです(表2). A_1A_1 と $A_1A_1A_2A_2A_3A_3$ の間では0~15.7%と低下し, 四倍雑種の $A_1A_1A_2A_3$ では三価の頻度が少し高い点が目立っています. また $A_1A_1A_2A_2$ と $A_1A_1A_2A_2A_3A_3$ の間では57.1~64.3%とよく交雑します. その五倍雑種の $A_1A_1A_2A_2A_3$ における五価形成は稀で, 少数の四価のほかは大部分が二価と一価を作ります.

一方 $A_1A_1A_4A_4$ をふくむ交配では, A_1A_1 との間は交雑率が0~21.4%と低く, しかも種子は発芽困難で雑種の育成に成功していません. しかし $A_1A_1A_2A_2$ との間ではほとんど100%成功し, 四倍雑種 $A_1A_1A_2A_4$ が多数えられました. $A_1A_1A_2A_3$ と同様に四価が減少し, 三価の増加が特徴的です. $6x$ との間も50~90%と交雑率は高く, 五倍雑種の $A_1A_1A_2A_3A_4$ は $A_1A_1A_2A_3A_3$ にくらべて三価の頻度が著しく増加します.

A_4 ゲノムは次端系的な附随体染色体をもつ A_1 , A_2 , A_3 の各ゲノムと明かに異なって, すべて中糸染色体から構成されています. しかし, 前にのべた A_4 ゲノムをふくむ人為雑種の対合から, 他の3種類のゲノムとの間に比較的高い相同性のあることがわかります. またこのことは, $A_1A_1A_2A_4$ で次端系的な A_1 および A_2 ゲノムの附随体染色体と, A_4 ゲノムのV型染色体の1つとが対合して, 異型の二価, 三価, 四価形像をそれぞれ作ることからよく理解できます.

これらの人為雑種の花粉稔性は, 自然倍数体とくらべて一般に低く, 自由交雑による萌形成率はさらに低下し

ます(表2). これは4種類のゲノムの間に, 対合分化と遺伝的分化があることを示唆しています.

構造変化 おもなものに動原体をふくむ逆位があります. これには2種類のタイプがあって, 1つは A_1A_1 で見出されたもので, 逆位部分に乗換えを生じて花粉稔性が80%ほどに低下するもので, 高槻集団(大阪)で偶発したものです(Watanabe & Noda 1974). 他の1つは A_1A_1 , $A_1A_1A_2A_2$, $A_1A_1A_2A_2A_3A_3$ のそれぞれに共通にふくまれるもので, 逆位部分で乗換えを全く生じません. したがって稔性は低下せず, 起原が古くて永続性の構造変化の1つと考えてよいでしょう.

転座については高山(岐阜)やえびの高原(宮崎) A_1A_1 の集団で, 花粉稔性を半減させるものが, ヘテロ個体で発見されました. これらは減数分裂で $\bullet 4 + 6_{II}$ を形成します. 一方高槻の A_1A_1 集団では, $\bullet 4$, $2\bullet 4$, $\bullet 6$ の3種類の転座ヘテロ個体がふくまれていました. これらは前にのべた逆位とは別の構造変化です. その1つの $\bullet 4$ を形成する転座は全体の57%を占め, 花粉稔性はあまり低下しません. 減数分裂第一後期で, 70~100%という alternate 分離の高頻度によるものです. このように理論値よりも高い頻度で分離することが, 遺伝的に制御されたものであるかどうかは興味深い問題です. この転座も永続性のものとみなされ, 一方高山集団の転座は偶発性のものと思われます.

高槻集団はこうに構造的に極めてヘテロで, 調べた28個体のうち正常なものは5個体だけでした. あとは $\bullet 4$ の転座ヘテロが12, $2\bullet 4$ が4, $\bullet 4$ と永続型逆位の混合が4, $\bullet 6$ と永続型逆位の混合が1, 永続型逆位のみが1, 偶発型逆位が1の組成です. なおこれらの約半数の個体は, 附随体の大きさについてヘテロな対をもっています.

キアズマはわが国の A_1A_1 では, 二価あたり1~3個が形成され, 平均1.91でランダムに分布します. ところが朝鮮(大邱)の二倍体では, キアズマが動原体付近に偏在するネギ型に近く, 平均頻度は2.01を示しました.

つまりキアズマ分布のパターンで両者は異なっているようです。

地理的分布 日本列島における自生北限は福島県あたりで、列島に沿って少くとも奄美大島まで分布がのびています。二倍体はえびの高原（宮崎）まで、ほぼこの全域に点々と現れて、さらに韓国の大邱にも自生しています。A₁A₁A₂A₂の異質四倍体は今のところ近畿が東の端で、西の方へ連続分布して九州はとくに豊富のようです。これに対して複二倍体は四国以西に自生し、南は奄美大島までに散発し、他方対馬を経て韓国南部につながります。全体として分布が不連続の傾向をもち、また本州では現われていません。六倍体は野口達也さんの調査で関東の自生が明かにされ、私が調べた伊豆地方をふくめて、種の分布域の東端に偏在していることがわかりました。

まだ分布の全体について不十分なところが多いのですが、4種類の倍数体の分布域が互いに接触したり重複したりしている傾向があるようです。しかしそれにもかかわらず、各集団は例外なしに単一の倍数体から構成されていて、この点がツルボの個体群の構造と明かに異なっています。以上はこれまで40数地点の調査の結果です。一般に二倍体はかなり湿った土壤に自生し、山間部の水田の畦などには比較的多くみられます。これと対照的なのは六倍体で、丘陵、山道の路傍、あるいは崖といったわりあいに乾いた場所が普通です。そしてA₁A₁A₂A₂も湿潤でない土壤を好む傾向、すなわち丘陵や畑地などのほか、高度1000mくらいの山頂などに出現する特徴があります。一方複二倍体は、海岸性の環境に多いようです。このようなそれぞれの生態条件の違いが、個体群を均一な組成にさせている有力な要因と思います。

引用文献

- Araki, H. 1971. Cytogenetics of *Scilla scilloides* complex. III. Homoeology between genomes A ($x=8$) and B ($x=9$). Japan. J. Genet. 46: 265-275.
- 荒木弘人, 1972. 韓国産ツルボの染色体構成. 遺殖. 47: 147-150.
- Haga, T. 1961. Intra-individual variation in number and linear patterning of the chromosomes. I. B-chromosomes in *Rumex*, *Paris*, and *Scilla*. Proc. Japan Acad. 37: 627-635.
- Haga, T. and Noda, S. 1976. Cytogenetics of the *Scilla scilloides* complex. I. Karyotype, genome, and population. Genetica 46: 161-176.
- 侯 学煜・枚 厚萱・林 安仁・関 毓英, 1953. 河北省北戴河海濱附近植物群落的初步研究. 植物学報 2: 431-466.
- Levan, S. 1937. Cytological studies in the *Allium paniculatum* group. Hereditas 23: 317-370.
- 野田昭三・渡辺 皓, 1968. ヤマラッキョウの染色体構成とB染色体の多型性（予報）. 大阪学院大学論叢 11: 105-128.
- Noda, S. 1975. Somatic origin of chromosome aberrations in *Scilla scilloides* and *Lilium tigrinum*. Bull. Cult. Nat. Sci. Osaka Gakuin Univ. 1: 97-104.
- 野田昭三, 1976. アジア東部におけるツルボの自生地と地理的分布の概観. 大阪学院大学人文自然論叢 2: 77-102.
- 岡部作一, 1938. 染色体数 $n=9$ のツルボの核型に就いて. 植及動 6: 119-121.
- 竹内 亮, 1957. 薩爾図（黒龍江省）植物分類地理小志. 東北師範大学科学集刊（生物） 1: 87-136.
- Watanabe, H. and Noda, S. 1974. Chiasma studies in structural hybrids. XI. Pericentric inversion in *Allium thunbergii*. Nucleus 17: 114-117.

〔討 論〕

司 会：山 口 聰（大阪府立大・農；現在は農林省久留米野菜試験場）

阪本：ツルボの場合にはゲノムを A, B とはっきりちがった記号を用いているのに対して、ヤマラッキョウでは A₁, A₂, A₃, A₄ というふうにしていますが、この場合、ゲノムをどういうふうに定義されているのか、ゲノム記号をこのようにした根拠についてお伺いしたい。

野田：人為的なことになりますが、ヤマラッキョウの場合、A, B C, D と分けるほど、はっきりした差がない。最初は 4x, 6x を同質と考えていた。しかし対合を見ると 4 価、6 価の頻度が低い。autoallopolyploid といったようなところもちで表わすため、Mother symbol を A とし、1, 2, 3, 4 という数字をつけている。対合や交雑の程度から見ると、それほど分化していない。これに対し

てツルボの場合は、もっと分化の程度が進んでいると見たので、A, B としてゲノムを分けた。

小麦の場合では、どの程度なら Mother symbol を変えるという、何か基準がありますでしょうか。

阪本：小麦の場合は、対合はもちろんですが稔性も考慮している。ヤマラッキョウの A₄ というゲノムは、核型がかなりちがっているが、それでも同一ゲノムとしているのは、どうしてですか。

野田：A₄ ははっきり核型がちがいます。けれども、交雑率とか、稔性の点ではあまり低下が認められないので、別のゲノム記号としては示さなかった。他の A₁, A₂, A₃ と対合の面ではっきりとした差があれば、B としてもよ

かったが、そうではなかった。I型染色体がV型になる変化は、比較的簡単なプロセスで起きる場合もあります。ゲノム記号のシンボルは、核型よりも対合、花粉稔性、種子稔性などに基準をおくべきだという判断です。

渡辺：A₂, A₃ の diploid はありませんか。つまり、A₁, A₂, A₃ というのは、diploid レベルで分化したのか、polyploid になってから分化したのかということです。

野田：二倍体レベルでの A₁, A₂, A₃ の区別は、それらの間の分化が小さいのではほとんど不可能だと思います。A₂ と A₃ を倍数体のゲノム構成だけに限定しているのはそのためです。したがって倍数体になってからの分化と、A₂A₂ や A₃A₃ のような基本二倍体の絶滅という2つの可能性があります。その点をはっきりさせるのは困難なので、今のところは手をつけていません。

渡辺：A₁, A₂, A₃ 間であまり分化が認められず、しかも対合価が低いというのは対合に関して、遺伝的に多価接合を抑える遺伝子があるとは考えられませんか。

野田：小麦では、すでにそういう同祖的対合を妨げる遺伝子群がよく知られていますが、一般的には、そういったものが分析されるのはむずかしい。倍数体で多価の頻度が低いのは、縁の遠さとしての同祖的な差という一つの量的な違いとして、かえって、縁の遠い証拠と考えている。4倍体で多価が少なくなった場合、それを遺伝子で考えるよりは、むしろ、A₁A₁A₂A₂ としてゲノムを分ける根拠と考えたい。一つのゲノムの中に、2つの多少とも遺伝的に異なったものが入っていると考えたい。

渡辺：それならば、人為的に合成した A₁A₁A₂ の三倍体で3価が形成され、4倍体に比べてそれが多いの、どうお考えですか。

野田：こういう例は多くあって、3倍体で対合する相手がなくなると、ゲノム内でも対合する場合があります、“対合分化”の問題だと思います。

山口：いろいろな点からの御質問があるかと思いますが、ツルボの生活圏という意味から、人里性ということについて、河野さんにコメントをいただこうと思います。

河野：私がそれにふさわしいかどうかはわかりませんが……二・三の点で指摘できるかと思います。人里性ということにつきましては、確か、野田さん、ツルボのお仕事を始められたころに、そこまで解析的にはふれられておりませんでしたね。

野田：今でも変わっていません。

河野：前川さんの史前帰化植物のリストにツルボは入っていますか。

野田：入っています。

河野：そうですね、入っているわけですね。野田さんの方がよく見ておられると思いますが、北海道で生えているところというのは、海岸に面した草原で、必ずしも人為的な環境ではありません。裏日本の能登半島では海

岸の岩壁、カシワ林の林床にも生えています。必ずしも人間くさいところ、人間が攪乱したところに生えているということではないようです。関東平野では二次林の中にも入っていますし、アズマネザサの生えているところでも、ずいぶん大きな群落を作っています。私は史前帰化植物ということに関して、あまりコメントできませんが、必ずしもそういうことを考える必要はないと思います。むしろ、人間が生活するところ、disturbanceのあるところでも、繁殖できるのは、急にそういうところに侵入していけるので、そういう場所が、一見すると、主要な生活の場という印象を与えているむきがあるのではないか、そんなことをちょっと今のことで感じました。具体的にどういふことがあるかということ、今は言えませんが。

野田：私も一時は、前川さんの1943年の史前帰化植物の提唱の根拠となった *Lycoris* ですが、それと同列のものとして、ツルボがあげられていて、日本列島の自生に関して、そういう史前帰化植物的なことを考えてはいました。しかし生育地を見ますと、河野さんが指摘されたように高さ900mほどまでも生えています。また500m前後の丘陵地帯の入手が入ろうと入るまいと、そういった場所にも多い。それから海岸の斜面というものは、おそらく長い間人間の手がかからなかったと思われますが、そういうところにも産している。とくに小さな島にまで分布していることは史前帰化植物だけでは説明できない。河野さんの指摘されたことは、私も考えてはいたのですが、ただ、その原生育地の研究によい場所がありません。満州のような原生育地とすることのできる場所があればよいのですが、日本の平地では、かなり攪乱が行なわれているので、原生育地は見つからない。ところが、自然植生を破壊してしまった場所にも、消えてしまう大部分の植物に対してツルボなどいくつかの球根性の植物は残る。それどころか、逆に、灌木や林を切ることによって、陽当たりがよくなると、急に殖える。畑の中に入り込むこともあり、除草されても周辺に残ることなどから、雑草化するというそういう問題のある植物だと思います。

積極的に畑に入り込む、帰化植物的傾向は、ツルボにはあまりありませんが、自生地を破壊されても残って雑草化する、とくに、一・二年休閑する耕作地や山間部の畑ではその全面にツルボが広がるということが起ります。

四国・高知のミツマタ栽培地では、山の斜面を伐採して陽当りのよくなったところにツルボがでてくる。照葉樹林にはありませんが、クヌギ林とか、それから、常緑樹でも松の疎林では、大きな群落を作ります。日本でも朝鮮でも、もともとあったものが、逆にそこで有利になる。半陰性から陽性の場所、それは自然であれ、人工であれ、生きていける。土壌にしても、砂土から壤土まで

融通の幅が広い。局地的には雑草的になって人里性がでてくる理由がそこにあって、前川さんの史前帰化植物とされた根拠でもあると思います。

同様の例がノビルにもあります。あれは、畑とか、路傍まで生え、もっと人くさいところに出てくる。栗田さん(Kurita & Kuroki 1964)の調べでは4xと5xがあり、全国の分布を見ると、ああいう人里性の強いノビルでも、倍数性に関しては、ツルボよりも、もっとはっきりした地理的傾向がある。ですから、人によって攪乱されて分布が全くメチャクチャになっているという予想されるものは、実はノビルのようなものでもそうでない。ツルボの場合には、地理的な傾向というものが、はっきりと出てこない。しかし、全然ないわけでもない。はっきりでてこない理由は、人為的な攪乱によるものより、むしろ、光に対しても、土壌に対しても、適応性の幅が広いことから、現在の分布が出来たものと思われる。

タンポポでやられているように、日本のように人為的な攪乱の多いところで、逆に、人里性そのものを研究の対象として、それにあった材料を選んで、人里性とは何か、どういうところに、どういう影響が出てくるかを調べることも、別の意味では必要ではないかと思ひます。

河野：生活環の方から見ますと、野田さんをご存知だと思いますが、春先の早い時期に葉だけ展開する。そうして、5、6月から7月末ごろまでは葉が残ってしまして、早いもので7月末、遅いもので9月ごろ花茎をあげて、花をつけるもの、全く根生葉をつけないで、花茎をつけるものがありますね。カタクリなど、他の林床性の植物の生活様式とくらべて考えて見ますと、今は、かなりopenなhabitatになっていますけれども、もともとは、完全に閉鎖的な森林とまではいかない、やや半閉鎖的な、semi-closedな森林の林床に、主な生活の場があったのではないかと思います。光合成を、ちょっと測って見たことがあります。光合成のパターンは、どちらかというと、他の春植物と同じです。いわゆる陽地植物とちがう、春植物独特な光合成のパターンが他の例で知られていますが、それとよく似ているわけです。ですから、それとは、直接つながりはないかも知れませんが、原生育地が平地の落葉樹林にあって、さっきもおっしゃったようなことで、現在のような分布を示すようになっているのだらうと思います。ただ一つ、ここで野田さんにお伺いしたいことは、ゲノム記号でA、Bとして示されましたが、かなりgeneticなものです。ところがツルボの分布域は中国大陸まで広がっています。そのようななかでのゲノムの分化の時期や、それからそのあとの移住とか交流があったのでしょうか、そのあたりのプロセスをどうお考えでしょうか。

野田：今日さけたところをズバリついてこられて頭が痛いのですが……AAが今わかっているのは朝鮮の水原、

それから井原さんが以前、香港のものがAAであることを調べておられます。それから、朝鮮の南部にもあるそうです。しかし、日本列島は大体南から北まで調べていますけれど、今のところ1箇所も出てきません。一方、BBは今のところ日本だけです。AABBができるためには、どうしてもAAとBBと両方が必要ですけれども、朝鮮海峡をはさんで別々に分布しています。中国本土の状況が全くわからないので、こういう情報抜きにして、分化の話はできないのですが、許される範囲でするならば、ツルボの分化したところが、中国本土あるいは東北部だとすれば、日本に入ってきたのは、少なくともAAは入って来ずに、BBとAABBとが入って来て、この間の雑種型が分化して来た。BBから同質三倍体BBBができた。大陸ではBゲノムそのものは倍数体の型であるのですけれども、2倍体としては分布しておりません。

で、AABBの起原は、やはりまだBBが大陸で見つかっておりませんけれども、大陸であったのではないかと思います。このあたりがゲノムの分化したところで、そのうちAABBとBBとが日本に入ってきた、それも、南から北へと北上型だと思います。少なくとも、今のところは北海道が北限となっているということだと思います。この点までが今言えることです。

河野：AとBとの分化はいつごろだと思いますか。

野田：それは、もう一つ先のことになってさらに判らなくなります。共通の祖先をUUとして表わすと、全く未知のものです。UからA→Bのコースであるか、B→Aの方向であるのか、A→Bなら基本数が増える方向、B→Aなら減る方向でどちらの可能性もあるわけです。理屈の上から、それをどちらであると決めるのにはAAとBBとの染色体以外のデータがないと何とも言えないのではないかと。AAとBBのどちらが原始的かと言うことについては、今のところ方向がつかめない。ツルボ属全体で言うと、佐藤重平さんは、属全体としてはx=4から16まで、私の調べた限りでは完全につながってしまっていますけど、確か8を基本数として、それより少ない数に減る方向と、多い数に増える方向との進化があると考えられています。そうしますとAからBゲノムが出来たと考えられますが、確実なことは何とも言いかねます。

中国大陸のものが調べられないことには、腊葉標本からは、ずい分あちこち調べて見て、これがAAではないかというものもありましたが、染色体を見ないことには、何ともしようがありません。北川政夫さんがハマツルボとして変種にされたものもAAじゃなからうかと思ひます。細胞学的資料に関しては全くお手上げです。

阪本：AゲノムとBゲノムですが、他の種から、すなわちツルボ以外から、入ったということは考えられませんか。

野田：ツルボ属全体の分布を見ると、ツルボは地理的に隔離されているのです。東の方は海ですから、西のつながりを見ますと、ツルボ以外のものは、今わかっている限りは、インドにインディカという種ともう一つホーエナッケリという種があり、それから東、少くともビルマとインドの国境ですけど、そこより東にツルボ属のものがあるとは聞いていません。北の方、ヒマラヤ、チベット、その北の砂漠地帯にもないようです。シベリカというのがありますが、これはシベリアの方で、西の方になります。結局、ツルボはツルボ属 (*Scilla*) の中では、地理的に隔離された孤立した種で、東アジアだけのものです。過去につながりがあったとすれば別ですけど、現在の分布を見ると、その限りでは他の種からゲノムが入ってくるということはなさそうです。

森島：ツルボという種が、全体としてどんな環境にも生育できる適応性の広い性質をもともと持っていた、いわゆる前適応というのでしょうか、そういう性質を持っていた種だから、どんなところにも入れるのか、あるいは染色体の上でも変異の幅が広いのですから、きっと遺伝子レベルでも変異の幅が広いのでしょうかけれども、分布域を広げていく上で、いろいろな変異を生み出しているながら、*disturbed habitat* に対して適応力を高めてきたので、今のようにいろいろな条件のところに入り込んでいるのかどちらかでしょうか。*disturbed habitat* に生えているものと、そうでないものとの間に、何か遺伝的な差は認められないでしょうか。

野田：少くとも、ゲノム構成の種類の上からは大きな違いはないと思います。例えば、AABB という複二倍体の一番有性的によく繁殖し、しかも無性繁殖も低いけれどもやるものは海岸の原生地と考えるとところに多い。そして内の方にも相当ある。*disturbed habitat* にも多いです、地域の間で核型の上からは何ら差がない。もう一つの例は、Bが3つの同質3倍体をとりましても、これは逆に山深くて自然植生に近い生育地にもありますし、畑の中にもあります、ですから、これは、幅広い適応性が先か、攪乱の過程で身につけたか、いずれでもよいのではないかと思います。そういう適応性の幅の広さを、そういう分布から知ることができる。もう少し、それを分析的にやれば、土壌やあるいは日陰の条件だとか、一つ一つ数字で表わしてゆけば、おもしろい結果になる。

適応性の幅広さというのは、もちろん無性生殖の能力と非常に密接に結びついていて、共同作業をやっているようなものです。と同時に、それからもう一つ、これは全くふれなかったことですが、やはり、多年生で無性繁殖をするという息が長いという有利な点もありながら、やはり淘汰を受けているという一面の事実もあります。

不稔性のゲノム構成をしたタイプはどれでも自由交雑でわずかに種子ができる。その実生を調べてみるという

ような染色体のものがでてくる。それから AABB のようなものでも、染色体が+1, +2, +3, ……あるいは-1のような遺伝的にアンバランスな異数体までが自然集団に見つかっている。しかし、それが多数を占めることはない。やはり正規のゲノム構成のものが主です。

実験的にやれば、中間の高および低四倍体が出てきますが、自然ではあまりでてこないということは、やはり、そういうものが淘汰されているということです。それから、それに関連して、私がお話した中の、中原集団ですが、私が調べた時、126個体は、ほとんど全部、正規のゲノム構成をしていましたが、10年たって荒木君が同じ自生地を調べたところ、プラス・マイナスのいろいろな異数体が出て来たのです。それもかなりの頻度で出て来ています (Araki 1972)。

こういう違いが、十年間になぜでて来たかを考えた時、今考えるただ一つのこととは、ここ十年間に、日本の農業の形態が変わって来ているということです。それは、牛や馬を使わず、動力の耕作機を使うようになって採草地がいなくなっている。採草地のうち、川の土手に生える草というのは、年間を通じて、1番刈り、2番刈り、3番刈りというぐあいに草を刈ります。3番刈りが9月中旬から下旬にかけてで、丁度そのころが、ツルボの花が終って種子をつけるころですので草と一緒にツルボも刈られてしまう。それが牛や馬を飼わなくなって、草を刈らなくなると、生えるにまかせているので種子が完全に熟して後代を残す。不稔型の後代と思われるゲノム構成の不規則な、数の上でも正規のものにプラスあるいはマイナスの、かなり幅の広いものが全体に高い割合を占める集団構成になったのだらうと、今のところ、それしか説明できません、しかし、おそらく、それをそのまま放っておけば、+や-の中間のものは消えていって、正規のゲノム構成のものが残る。その推定は中原以外の日本全体を調べた結果、中間のものは極めて少ない、ということから、やはり、ゆるやかであるが、無性繁殖をするものにも淘汰はかかっていると考えています。

小川：井原さんから伺ったのですが、ツルボでは発芽に関して一つの集団でヘテロだと伺ったのです、どのゲノム構成か知らないのですが、あるタイプのツルボについては、発芽が非常に、一つ一つの種子でちがうという…

野田：染色体構成がですか？

小川：いえ、発芽行動です。私は山口君と同じようにタンポポをやっています。タンポポでは、やはり、一つ一つの親株からとった種子の一つ一つがちがうのです。前適応というのがいいのかどうかかわからないのですが、一つの集団内でバラつきを持っていて、どういう環境変動にも子孫を残し得るようなものを持っている可能性はあると思います。

野田：いま、おっしゃった発芽の行動がちがうというの

は、例えば発芽の幅が不ぞろいだということも入るのですね。

小川：はい。

野田：一般に野生の植物は発芽の幅が広いというのが普通です。これが、作物になると対照的に幅が狭くなり、一斉に出るわけです。発芽から開花結実までがそろっているのが作物で、そのバラツキの広いほうが、むしろ野生植物であるという点では、ツルボも例外ではありません。それから親の株との関係ですが、多年生だと親株が残っていて、それが次の年も芽を出す。同時にそれから落ちた種子も発芽してくる。

そして親と共存ということになる。その時、光合成をやるのに子供の方が有利な条件になる。つまり、親株よりも早く芽を出して来る。そして光合成を妨げられない。

それから、遺伝子構成、ゲノム構成のちがいで発芽にちがいが出て来るかは、私はやっていないのですが、大体、とりまきをやってみますと、1ヶ月ぐらいで出てきます。見たかぎりでは、多少ともバラつきはありますが、どのゲノム構成のものが早いということは、私のやったかぎりでは、ないようです。それはAAも含めてのことです。

どういう点で、ゲノム構成のちがいが、発芽行動のちがいにしているのか思い出していただければ……。

小川：発芽に時間がかかるんです。

野田：まいてから発芽までの所要日数ですね。

小川：ある数をまいた時に、その発芽までの日数が個々の種子でちがう……。

野田：親株のゲノム構成のちがいによって、その発芽の時期がちがってくるということですか。

小川：あるゲノムでは発芽期のバラツキが大きいということだと思う。

野田：野生のものはそうですからね。特にツルボだけの特異現象ではないと思いますけど……。

河野：それに関してちょっと、『野生のものは』という言い方を野田さんがおっしゃっていたので。僕はかなりその時期というのは、環境との関連をもっと考える必要があると考えるのですね。同じ野生といっても、自然林の安定したような環境の場合では、今のお話のように、不

ぞろいだということは少なく、かなり同調的に発芽している場合が多いんです。つまりそういう時期がずれると幼植物の生存が確保できないような、光とか温度とかの環境の推移にはそれ自身の季節的なリズムがあるので。ですから、むしろ、今おっしゃられたようなことは、人里的な植物だからこそ、そういう風にバラバラでてくるものが保有されている。それがむしろ淘汰圧に対しては適応的であって、生存の機会を持っているという風な形で分化して来ているのではないかと思うんです。だから、森島さんのおっしゃったような意味での前適応というよりは、むしろ、そういった幅の広い適応性を保有することによって、そういった *disturbed habitat* で代々、種子繁殖子孫を残せるような印象を受けるのですが、そんなことでどうでしょうか。

野田：その通りだと思います。一番それが著しいのは、いわゆるコスモポリタン種ですね。しかも、いろいろと人にくっついていて帰化植物に多いと思いますが、これは、極端なことを言いますと、冬を除き年間発芽して来る。春から秋まで発芽する。遅く発芽して来たものはロゼットの形で越冬するというようなものがあります。しかし、種の性質がちがって、今、河野さんのおっしゃったように、たとえば親そのものが生存できるようになっている林床生の多年生植物の場合には種子の発芽がそろうということがあってもよいでしょう。

しかし、それは作物の場合に発芽がそろうということによく似ているけれども、淘汰の性質が全然ちがうわけですね。作物と野生の場合と。そろうか、そろわないか、要するに、その植物にとってどちらが有利か、それ次第だということですね。

ツルボに関しては私の経験では発芽はよくそろっている。ダラダラしたやつはできません。大体1ヶ月を越えないと思います。半月内外で出てきます。それは、河野さんもおっしゃったように、光合成が春植物と似ているという傾向とも無関係ではないと思います。という意味では、帰化植物に見られるような、半年にもわたってダラダラ発芽して来るようなものとは対照的な発芽の仕方を持っていると言えると思います。