イネ科植物の遠縁交雑親和性と種遺伝学

村 松 幹 夫

(岡山大学農学部)

緒 言

有性生殖における接合体の形成は決して単純ではなく、特に高等被子植物においては接合子と胚乳形成に関する要因が多く、複雑である。それらの形成異常は種属間交配における交雑不親和性を結果する。また関与する内的要因すなわち遺伝的要因の解析は新しく進化した植物群において行なうのが適当であると考えられる。イネ科は最も適した群の一つであろう。

ここで交雑不親和性 (Cross incompatibility) は自家不和合性から明確に区別しなければならない。交雑不親和性-交雑親和性は各生物種の同一性に関与し、その機作には遺伝的要因による交雑障壁など多くの生物現象が含まれる。主に授粉から受精後の雑種胚の発生までを含めた生育不適合性 (Incongruity) としてまとめる方が妥当な現象である (Hogenboom, 1973)。一方、後者の自家不和合性は自家授粉によっては次代種子の形成が行なわれない現象であり、そのような種や系統では他殖による遺伝的異型接合体集団が形成され、雑種強勢による種や集団の生育旺盛が維持されるなど、むしろ同一種内において有利に働く現象である。

種属間が互いに交雑不親和性であれば、それらの種属間には生殖的隔離が生じる。この不親和性による生殖的隔離は通常遺伝的要因が関与する隔離であり、それらは交雑障壁 (Hybridization barrier) としてあらわれるが、Stebbins (1950) は受精前障壁 (Prefertilization barrier) と受精後障壁 (Postfertilization barrier) にわけている。これを配偶子から雑種接合子の形成までについてみると、配偶子合体前 (Presyngamic) と配偶子合体後 (Postsyngamic) とすることができる。

後者には接合子の発生による雑種胚や雑種胚乳にみられるさまざまな異常現象が含まれている。それらの異常雑種の両親それぞれは正常であり、ヘテロ接合体において初めて出現するので、異常現象は両親から由来した遺伝子間の補足作用によると考えるべきである。補足遺伝子によるそれらの異常表現型は決して胚発生や種子の形成期間のみに表れるのではなく、植物の発生、生育にしたがってその各段階にみられる。それらを順に大きく分けると、

a. 配偶子隔離-雑種崩壊

b. 雑種生存不能

(=雑種致死, Hybrid lethal, Hybrid inviability)

c. 雑種弱勢

(Hybrid weakness, Hybrid inviability)

d. 体細胞染色体不安定性

(Chromosome instability)

e. 染色体不対合~染色体構造変異など

f. 雑種不稔性 (Hybrid sterility)

などとなる。少なくとも雑種崩壊や雑種生存不能は雑種胚の発生初期に生じ、e. の染色体不対合は成熟分裂期に表れ、雑種部分不稔性~不稔性 (Chromosomal hybrid sterility) を結果する。雑種不稔性は種々の要因によって生じるが、f. はさらに後の時期にみられる不稔性で、遺伝子雑種不稔性 (Genic hybrid sterility) として表れる。

個体発生の後期に表れる現象は初期に雑種生存不能などの異常が生じないことを前提とする。発生初期の異常現象はより遠縁の種属間組合せの雑種に多いが、個体発生後期に障害を表す雑種の交配組合せはそれら遠縁種属間のうちでも比較的近縁関係にあるという傾向は、染色体異常の程度と類縁関係の濃淡との対応とともに、一般に認められてきたところである。これらの遺伝的障壁の存在が種属の分化や系統発生と、さらに系統群 (種属群) とどの様に対応しているかなどについては重要な問題点が含まれることが明かであるが、体系づけられた検討はまだ殆どないに等しく、今後の研究に待つところが多い。

イネ科のコムギ族 (連) (Triticeae) では倍數性種形成による種分化がその多くを占める。その種分化は比較的新しく、栽培植物である6倍性コムギ ($2n=6x=42$) の成立はわずか1万年以内であることが知られている。一方、タケ族 (連) (Bambuseae) はイネ科の系統上原始的なところに位置する古い群として、コムギ族と対照的である。これらの2群における交雑親和性の様相について現在まで得られた結果を比較検討したい。

しかし、コムギ族およびタケ族はそれぞれ比較的大きい植物群であり、交雑親和性の研究には種々の困難と混乱がともなう。例えば各族内のすべての種属間の正逆交配組合せ数はきわめて多数になる。さらに外部形態による分類体系に研究者間の見解の差が大きく、コムギ族のみについても最近10~20年間に新しい系統分類が提出されている。両族は生理生態学的にも種属間差異が大きく、

世界的に広く分布している。生育環境が大きく異なる地域に分布する多数の種を収集し、交雑実験のため同一条件下で栽培すると、開花、結実の差異が大きく表われ、管理に多くの労力と時間を必要とする。さらに斉一な実験結果を得るには、その実験が異なる季節間にわたることなく同一気候条件下の短期間に多数の交配を同時に行なう必要がある。このため本稿で述べる実験では日本本土に高い適応を示す固有の野生種である日本産カモジグサ属を用いている。それらの種は日本の実験圃場における開花期間中の気候条件の変化の影響を受けることがきわめて少なく、常に良好な開花と種子形成を示すので、交配実験においても最も信頼される客観的な結果が得られると考えられる。また、日本産のタケ族も日本の気候条件へ高く適応している。さらに、コムギ族と大きく異なる生理生態的特異性がある。特に長期の栄養繁殖の後、開花にいたる植物であり、その交雑実験は意義ある結果をもたらすと考えられる。

なお、タケ植物群の分類学的取り扱いが研究者によって異なっている。本稿では Clayton & Renvoize (1986) にしたがってイネ科の1族とし、また属以下の分類は鈴木 (1978) によった。

供試実験植物群

a. コムギ族の概略

コムギ族 (Triticeae = Hordeae) は、300種以上が知られている大きい族であり、コムギやオオムギなどの主要有用栽培植物を含んでいる。いずれも穂状(または複穂状)花序を示し、小穂が無柄か、またはほとんど無

柄(オオムギ属の側列小穂)である。その中でコムギ属 (*Triticum*) とオオムギ属 (*Hordeum*) は互いに異なる方向へ進化した2系統群(コムギ亜族とオオムギ亜族)それぞれの最先端に位置する属と考えられる。この両系統の中間に位置すると考えられる属に広義のカモジグサ属 (*Agropyron*) があり、100種以上が記載され、日本にも分布している。それらの日本固有種は西南アジアに多い種とは生理生態学的に異なり、東アジアに比較的多い *Roegneria* 節に属する。この節はまた独立の *Roegneria* 属とされることもあり、最近では広義のエゾムギ属 (*Elymus*) の一部と一括し新たにエゾムギ属として扱う分類上の見解が提示されている。

これら4属の特徴を表1に示す。上述のとおりカモジグサ属とエゾムギ属はコムギ属とオオムギ属の中間の特徴を示す比較的大きい属であるが、両属間の差は穂節当りの小穂数が主な相違点とされてきた。しかし、しばしば同一個体の穂や同一穂上の位置によって1または2小穂となることがあり、明確な区別点とは認めがたい場合がある。またごく近縁属間の交雑はしばしば可能であり、それら F₁ の雑種細胞学的研究とくに染色体の対合量の分析が属の統合や新属の記載に寄与しつつある (Kimber & Sears, 1978)。すなわち同一ゲノムが2つ以上の属にわたって共通して存在する場合や、従来の分類において同一属にまとめられていた複数の種が全く異種ゲノムをもつ場合が見いだされ、それらの新しいゲノムに基づいた新属が記載されつつある。このことはコムギ族において外部形態の差異よりも細胞学的分化が先行していることを示している。もちろん一般に、形態学により遠縁と考えられる属は異種ゲノム関係にあり、また

表1. コムギ族 (Triticeae) のコムギ属 (*Triticum*)、カモジグサ属 (*Agropyron*)、エゾムギ属 (*Elymus*) およびオオムギ属 (*Hordeum*) における主要形質¹⁾

属	穂の形態		生理・生態学的形質		細胞遺伝学的分化		
	穂軸	穂節当りの小穂数	生活型	繁殖習性	倍数性	ゲノム分化	関連参照 ²⁾ 文献
コムギ属 ³⁾ (<i>Triticum</i>)	折れる ⁴⁾	1	越年一年生	自殖性	2x(比較的少)~6x	多	Kimber & Sears (1978) など
カモジグサ属 (<i>Agropyron</i>)	折れない	1(まれに2)	多年生	自殖性~他殖性	2x(少)~10x	複雑	Dewey (1984)
エゾムギ属 (<i>Elymus</i>)	折れない	2(ときに1)	多年生	大部分自殖性	4x~12x	複雑	"
オオムギ属 (<i>Hordeum</i>)	折れる	3	多~越年一年生	他殖~自殖性	2x(多)~6x(少)	比較的単純	Bothmer et al. (1991)

注1) 属の分類は主に穂の外部形態に基づく大井 (1965) の分類にしたがった。各属における1~2の例外は除く。

2) 細胞遺伝学的研究が先行し、野生種の *Aegilops* 類についてもオオムギ属とともに他属に比べ、極めて深く掘り下げた研究が多数あり、それらを参照する必要がある。Kimber & Sears (1978) および Dewey (1984) は細胞遺伝学的研究によるゲノムを単位とする分類に関係する。最近、カモジグサ属とエゾムギ属は細胞遺伝学的に多数の新属に分けられねばならないことになっている。

3) コムギ属 (*Triticum*) にはエギロプス属 (*Aegilops*) を含む。

4) 成熟穂軸の節に離層が生じ小穂単位に脱落する。ただし、栽培裸型コムギおよび栽培型オオムギでは折れない。

交雑親和性も低い。図1にはそのような属間の近-遠縁と交雑親和性との関係について現在までに知られている結果のごく概略をまとめて示す。交雑親和性は同一種内ではもちろん正常であり高いが、種間では組合せによってさまざまである。コムギ属に多い倍数性種についてみると、異なる倍数性間では低い倍数性の種を雌親とするとき胚乳形成の異常が表われ、その倍数性の差が大になると不発芽種子のみが得られるのが一般的傾向である。胚乳形成異常や胚乳崩壊による不発芽種子はやや遠縁の種属間組合せで同一倍数性レベルの組合せにおいてもみられ、より遠縁の組合せでは雑種種子形成がごく初期に停止するのが通常である。

コムギ族植物のごく一部の種は樹林内に生育するが、大部分は草原などの開けた環境に適応し、とくに中央、西南アジアから地中海地方など夏期に乾燥する地域に多く分布する。それらの地域では類似した生態的地点に同所的に生育し、同時に開花成熟する傾向が強い。コムギ族は他のイネ科植物と同様風媒花を持ち、一般に蒴が大きく、とくに自家不和合性で他殖性のライムギ属やハイナルディア属 (*Haynaldia*) では大きい。自殖と他殖種を同一属に含むオオムギ属では蒴は、自家不和合他殖性の *H. bulbosum* で大きく、ムギクサ (*H. murinum*) などの自家和合性自殖種で極めて小さい。この

ような差異はカモジグサ属 (広義) においてもみられ、*Elytrigia* 節の自家不和合性種では蒴が比較的大きい。日本産の *Roegneria* 節の種は自家和合性自殖種であり、蒴が小さく、丘陵地から林縁に比較的多いアオカモジグサ (*A. ciliare*) では特に小さい。アオカモジグサに比べて開けた草原、荒地、河川の氾濫原に多い傾向があるカモジグサ (*A. tsukushiense*) では蒴がやや大きい。

b. タケ族の概略

日本産のタケ・ササ群植物について多数の種の記載があり、ササ類のみでも600種以上あるとされていた。鈴木 (1978) はタケとササを含めて約100種にまとめている。このように多数が記載される理由はタケやササ類が日本各地の異なる生態的条件へそれぞれ適応することによる幅広い形態学的変異のためであると考えられる。

タケ・ササ群植物の同一属の同一節ではしばしば異種が混在して生育することがあるが、一般には、栄養繁殖期間がきわめて長いので、有性生殖にいたるまでの期間に広大な面積を同一種が生育占有する傾向がある。とくにササ属 (*Sasa*) では気候帯によって各節が分布域を異にする (鈴木 1978)。このようにタケ族は一般に異所的に生育し繁殖する群であると考えられる。栽培植物として人為的に移植されることの多いマダケ属

イネ科コムギ族 (Tribe Triticeae (Hordeae))

コムギ亜族

オオムギ亜族

図1. イネ科コムギ族の主要な属の類縁関係と交雑親和性 (村松 1988)

上段は自然または人為交雑の親和性

下段は培養による成績

++~0はその程度差を示す。線の両端はそれぞれの上部に記してある属に対応する。

(*Phyllostachys*) はしばしば他属と隣接して生育することがあるが、通常は単一種が大きい生育集団を形成する。互いに広大な地域を占有する結果、自然条件でも他種属の集団が互いに隣接して生育する地域がしばしばみられ、そのような地域では自然雑種と考えられる中間型の群が見いだされることがある。ササ属のナンブスズ節 (Sect. *Lasioderma*) やアズマザサ属 (*Sasaella*) がそれである。さらにタケ類のナリヒラダケ属 (*Semiarundinaria*) も種々の外部形態学的形質がマダケ属とササ類との中間型を示す属である。

このような生育や繁殖に関する特徴に加えて、タケ族の外部形態とくに花器には比較的大きい差異が認められる。その種属間差はイネ科の他の各族に比べて大きく、もちろんコムギ族各属間差異よりも大である (図2)。また表2には日本産タケ族の一般的特徴をまとめて示す。これらタケ・ササ群植物のうちササ類は自家和合性を示し、自殖性であるが、マダケ属では少なくともマダケは他殖性であると考えられる。タケ類とササ類はともに葯が大きく、花粉量が多い。

タケ群の属		花器形態		
		雄ずい数	雌ずいの 柱頭数	鱗皮の数
タケ類 $2n=6x=72$	<i>Bambusa</i> ホウライチク属	6	3	3
	<i>Dendrocalamus</i> マチク属	6	1	0
	<i>Tetragonocalamus</i> シホウチク属	6	3	3
	<i>Phyllostachys</i> マダケ属	3	3	3 (1-2)
	<i>Sinobambusa</i> トウチク属	3	3	3
	<i>Semiarundinaria</i> ナリヒラダケ属	3	3	3
	<i>Shibataea</i> オカメザサ属	3	3	3
	<i>Pleioblastus</i> メダケ属	3	3	3
	<i>Chimonobambusa</i> カンチク属	3	2	3
	ササ類 $2n=4x=48$	<i>Sasaella</i> アズマザサ属	6	3
<i>Sasa</i> ササ属		6	3	3
<i>Pseudosasa</i> ヤダケ属		3 (-4)	3	3
<i>Sasamorpha</i> スズダケ属		6	3	3

図2. 日本産タケ群 (タケ族, タケ亜科, タケ科) の属と花器形態 (村松 1988) 鈴木 (1978) などに基づいて作成

表2. 日本 の タケ 族 の 属 ¹⁾

1. タケ類 (Bamboo group)	稈鞘は脱落性. 日本に分布する種属は導入された栽培種を主とする. 温帯および亜熱帯(～熱帯)に分布. $2n=48$ および 72 .
<i>Phyllostachys</i> (マダケ属)	稈長 5～25m に達する大型タケ類で, 導入された栽培種. 各地に野生化する. ただし, インヨウチク (<i>P. Tranquillans</i>) は日本原産の固有野生種で稈長 4 m 位.
<i>Semiarundinaria</i> (ナリヒラダケ属)	日本原産とされるが, もとの野生地(起原地)は不明. 通常, 栽培条件で知られる.
<i>Sinobambusa</i> (トウチク属)	中国からの導入種. 栽培(関東地方以西).
<i>Tetragonocalamus</i> (シホウチク属)	中国からの導入種. 栽培(関東地方以西). 日本における開花の記録がない.
<i>Shibataea</i> (オカメザサ属)	栽培種であるが, 各地に野生化する.
<i>Bambusa</i> (ホウライチク属)	東南アジア地域からの導入種. 栽培(主に西, 南日本).
<i>Dendrocalamus</i> (マチク属)	東南アジア地域からの導入種. 栽培(九州以南).
2. ササ類 (Sasa group)	稈鞘は非脱落性. 日本原産の固有野生種を主とする. 亜寒帯や高山に原産分布する耐寒性の種を含む. $2n=48$.
<i>Sasa</i> (ササ属)	外部形態学的変異に富み, 強い耐寒性を示す. 日本中部, 北部および高山に比較的多い. 稈長 0.3～3 m, 通常 2 m 以下の矮性形態を示す.
<i>Sasaella</i> (アズマザサ属)	外部形態学的にササ属とマダケ属との中間型. おもに中部および北部本州に多く, 九州および四国にも知られるが, 北海道では見いだされていない.
<i>Sasamorpha</i> (スズダケ属)	琉球列島を除いて広く分布するが, 西日本を除いて日本海側にはみられない.
<i>Pseudosasa</i> (ヤダケ属)	本州, 四国, 九州に分布. 栽培および野生としてみられる.
<i>Pleioblastus</i> (メダケ属)	琉球列島を含む日本各地の野生種. 中～西南日本に極めて普通に分布するが, 東北以北では次第に少なくなる(カンザンチクは中国原産の栽培種).
<i>Chimonobambusa</i> (カンチク属)	本州中部以南の日本に栽培, または野生化する.

1) 鈴木(1978)による.

交配実験結果と特異性

a. コムギ族

欧米や日本の多数の研究者による現在までの交雑実験結果は膨大な量に達する. 大部分は栽培型のコムギ, オオムギおよびそれらのごく近縁種属間の交雑であり, その他の種属間組合せは比較的少ない.

日本産カモジグサ属植物のアオカモジグサ ($2n=4x=28$) やカモジグサ ($2n=6x=42$) は *Roegneria* 節内の他種との種間交雑が容易であり, F_1 雑種を得ることができる (Sakamoto & Muramatsu 1966a, 1966b). しかし, やや遠縁の交配組合せでは不発芽種子となる. ここでは岡山大学農学部育種学研究室(現植物細胞遺伝学研究室)で行なった交配実験のうち代表的な結果の一部を紹介する. 表3はアオカモジグサを雌親とし, コムギ属, ライムギ属およびオオムギ属を花粉親として行なった1989年度の交配結果である. これらの組合せの雑種種

子はすべて不発芽種子となった. その原因は比較的初期の発育停止やさらに雑種胚乳の形成異常による胚の枯死である. したがって胚培養による雑種胚の生育についても調査し, 培養には客観的比較のため常に MS 培地を用いている. 交配実験は比較的斉一な条件のもとに行なったが, 雑種種子の着粒率は人為4倍体系統を用いた組合せを除いて常にオオムギ属の種で高かった. またライムギでは種間交雑とほとんど差のない高い値が得られている. これらの雑種胚の培養結果をみると, 決して着粒率とは対応しない. オオムギ属やライムギ属との間では高い着粒率にもかかわらず雑種胚の生育率は高くなく, コムギ属よりも低かった.

1990年度は前年度よりも高い着粒率と生育個体率が得られた(表4, 村松ら未発表). 着粒率は特にライムギとの組合せにおいて高かった. また, オオムギ属との組合せがコムギ属(狭義)との間におけるよりも高い値を示すなど1989年の予備的結果と類似した傾向を示した.

表3. アオカモジグサ ($2n=4x=28$) を雌親とした属間交配組合せによる交雑結果-1 (1989年度)
(村松ら 未発表)

花 粉 親	交 配 結 果		胚 培 養 結 果	
	小 花 数	着 粒 率 %	培 養 胚 数	生 育 個 体 数 (%)
<i>Triticum</i> (コムギ属)				
<i>T. monococcum</i>	515	3.5	9	3 (33.3)
<i>T. urarutu</i>	238	7.6	11	0 (0.0)
<i>T. durum</i>	567	15.5	61	4 (6.6)
<i>T. aestivum</i>	247	20.6	42	11 (26.2)
コムギ属 小計	1,567	9.9	123	18 (14.6)
<i>Aegilops</i> (エギロプス属)				
<i>Ae. squarrosa</i> 2x	240	2.1	3	0 (0.0)
" Na2, 4x	127	1.6	1	0 (0.0)
<i>Ae. triaristata</i> 6x	24	4.2	1	0 (0.0)
エギロプス属 小計	391	2.0	5	0 (0.0)
<i>Secale</i> (ライムギ属)				
<i>S. cereale</i>	507	79.7	106	4 (3.8)
<i>Hordeum</i> (オオムギ属)				
<i>H. spontaneum nigrum</i> 4x	88	11.4	10	0 (0.0)
<i>H. vulgare</i>	3,196	33.2	819	6 (0.7)
<i>H. irregulare</i>	382	31.4	89	2 (2.2)
<i>H. bulbosum</i>	345	23.2	50	0 (0.0)
オオムギ属 小計	4,011	31.7	968	8 (0.8)
合 計	6,476	28.4	1,202	30 (2.5)

注 *Aegilops* 属を広義の *Triticum* 属とは別属とした。表4. アオカモジグサ ($2n=4x=28$) を雌親とした属間交配組合せによる交雑結果-2 (1990年度)
(村松ら 未発表)

花 粉 親	交配小花数	着粒数 (%)	培養胚数	発芽数 (%)	生育個体数
一粒系コムギ	467	79 (16.9)	39	14 (35.9)	11
<i>T. boeoticum</i> 4x	191	25 (13.1)	14	9 (64.3)	6
二粒系コムギ	563	107 (19.0)	91	15 (16.5)	4
普通系コムギ	762	165 (21.7)	149	57 (38.2)	24
コムギ属 小計	1,983	376 (19.0)	293	95 (32.4)	45
<i>Ae. squarrosa</i> 2x	359	85 (23.7)	26	2 (7.7)	1
<i>Ae. squarrosa</i> Na2, 4x	57	1 (1.8)	1	0 (0.0)	—
その他の種	509	19 (3.7)	11	6 (54.5)	4
エギロプス属 小計	925	105 (11.4)	38	8 (21.1)	5
<i>S. cereale</i> 'Haru-ichiban'	58	54 (93.1)	42	16 (38.1)	10
" 'Petkus 4x'	101	90 (89.1)	13	2 (15.4)	0
ライムギ属 小計	159	144 (90.6)	55	18 (32.7)	10
<i>Hay. villosa</i>	48	44 (91.7)	26	5 (19.2)	2
<i>H. vulgare</i>	1,850	773 (41.8)	274	115 (42.0)	5
<i>H. irregulare</i>	102	45 (44.1)	21	11 (52.4)	0
<i>H. spontaneum nigrum</i> (2x)	81	31 (38.3)	29	18 (62.1)	1
<i>H. bulbosum</i> (4x)	118	40 (33.9)	30	2 (6.7)	1
オオムギ属 小計	2,151	889 (41.3)	354	146 (41.2)	7
合 計	5,266	1,558 (29.6)	766	272 (35.5)	69

注 *Aegilops* 属を広義の *Triticum* 属とは別属とした。

一方、カモジグサとの1990年度の交配結果は表5に示すとおりである。オオムギやライムギとの間に高い着粒率が得られることはアオカモジグサとの組合せと同様であり、特にオオムギとの雑種胚の培養による生育個体率では極めて高い値が得られている。しかし、オオムギを除く他の組合せでは明らかにアオカモジグサとの組合せよりも低い値である。交雑親和性を極めて広義に解釈し、胚培養による成功率を含めて考慮すると、アオカモジグサが示すコムギ族の他属との親和性はカモジグサよりも高いと考えることができる。

さらに胚培養によって得られた属間雑種F₁植物間には交配組合せによる生育の差異がみられる。それらは少なくとも次の3型に分けることが可能である。

(1) 通常の異種ゲノム間の雑種F₁植物で、生育は良好であるが、異種ゲノム間の染色体の不对合による不稔性を示す雑種。体細胞染色体数(2n)は細胞を通して一定であり、変異しない。

(2) 茎葉にキメラ状の縦縞を生育過程に生じ、オオムギ栽培種とカモジグサ属の中間型の穂やカモジグサ型の穂を同一個体にキメラ状に生じる。体細胞染色体数(2n)が同一個体内細胞間で大きく変異する。不稔性を示す。

(3) 雑種の体細胞染色体数が細胞間で大きく変異することは(2)と同じであるが、茎葉のキメラ状の縞が細く、

生育がきわめて不良な雑種。小さく繊細な個体にとどまり、出穂開花することがなく生育途中で枯死する。

カモジグサとオオムギ(*H. vulgare* および *H. irregulare*) との間の雑種はすべて(2)型である。また、アオカモジグサとオオムギとの雑種は(3)型となった。

このほかの属間組合せ、すなわち、コムギ属(狭義)や *Aegilops* 属との組合せはすべて(1)型の通常の属間雑種である。(3)型における枯死は補足遺伝子による雑種致死のためと考えられる。これらのことは交雑障壁が幾通りも存在し、さらにそれらそれぞれの表現型における強弱程度が互いに独立であり対応しないことを示していると考えられる。

b. タケ族

タケ族の交配ではタケ類のマダケを中心とし、ササ類との間に行った交配を取り上げる。マダケは稈鞘が落下し、西南日本に多く、稈長は20mにも達する巨大竹である。一方、ササ類は稈鞘が存続し、小型のタケ族植物で、特にササ属は積雪地帯や寒冷地に適応する。このように両者の差は大である。ササ類のうちメダケ属およびササ属とマダケとの交雑を試みた結果、いずれも雑種種子の結実が得られた。F₁の生育も良好であり、両親間の交雑親和性は高く、交雑を妨げる障壁が特に存在するとはいえない(村松 1988; Muramatsu, 1989)。

表5. カモジグサ(2n=6x=42)を雌親とした属間交配組合せによる交雑結果(村松ら 未発表)
(1990年度)

花 粉 親	交配小花数	着粒数(%)	培養胚数	発芽数(%)	生育個体数
一粒系コムギ	460	0 (0.0)	—	—	—
<i>T. boeoticum</i> 4x	254	0 (0.0)	—	—	—
二粒系コムギ	673	4 (0.6)	2	0 (0.0)	—
普通系コムギ	369	8 (2.2)	8	3 (37.5)	2
コムギ属 小計	1,756	12 (0.7)	10	3 (30.0)	2
<i>Ae. squarrosa</i> 2x	354	0 (0.0)	—	—	—
<i>Ae. squarrosa</i> Na2, 4x	103	0 (0.0)	—	—	—
その他の種	929	5 (0.5)	4	2 (50.0)	1
エギロプス属 小計	1,386	5 (0.4)	4	2 (50.0)	1
<i>S. cereale</i> 'Haru-ichiban'	56	51 (91.1)	16	1 (6.3)	1
" 'Petkus 4x'	82	61 (74.4)	17	8 (47.1)	6
ライムギ属 小計	138	112 (81.2)	33	9 (27.7)	7
<i>Hay. villosa</i>	92	30 (32.6)	28	17 (60.7)	0
<i>H. vulgare</i>	1,976	470 (23.8)	317	277 (87.4)	207
<i>H. irregulare</i>	124	15 (12.1)	8	8 (100.0)	7
<i>H. spontaneum nigrum</i> (2x)	78	22 (28.2)	18	11 (61.1)	0
<i>H. bulbosum</i> (4x)	229	37 (16.2)	25	9 (36.0)	3
オオムギ属 小計	2,407	544 (22.6)	368	305 (82.9)	217
合 計	5,779	703 (12.1)	443	336 (75.8)	227

注 *Aegilops* 属を広義の *Triticum* 属とは別属とした。

得られたF₁雑種はそれぞれ両親の中間型であり、特に前者の組合せはナリヒラダケ属に、後者はインヨウチクにきわめてよく類似する。

このように異所的種分化を行なったと考えられる日本産タケ族の種属間には高い交雑親和性があり、マダケ以外の属についても同様であると考えてよさそうである。

まとめと問題点

1. イネ科における対照的な2族であるコムギ族とタケ族の交雑親和性をまとめると表6のようになる。異なる種が同所的に生育し、繁殖する傾向をもつコムギ族では交雑親和性が低い。一方、タケ族は異所的種分化を行ない、高い交雑親和性が残存しているといえよう。

表6. イネ科コムギ族およびタケ族の交雑親和性

イネ科の族	外部形態の種属間差異	生育地	交雑親和性(広義)
コムギ族	少ない	同所的	低い
タケ族	大	異所的	高い

2. コムギ族の交雑不親和性は第一に雑種種子の胚乳形成異常とその不発芽による。この交雑障壁によって種属間の多くは生殖的に隔離されている。そのような属間交配組合せの雑種胚の培養によって育成した雑種生育個体をみると、さらに異なる第二の細胞学的異常が見いだされ、その異常の出現は交配組合せによる。例えばコムギ族のカモジグサとオオムギとの間の属間雑種には胚乳崩壊という比較的一般的な生殖的隔離のほか、個体発生中に染色体不安定性をもたらす細胞学的異常がみられる。

3. 雑種個体の異常表現型は両親からもたらされた遺伝子間の補足的作用の結果である。したがって、そのような補足遺伝子が両親、または少なくともどちらかの片親に系統発生を通じて生じたと考えねばならない。

4. 上述のカモジグサとオオムギとの雑種において異常を生じる遺伝子型は、オオムギを頂点とする系統群(種属群)の系統発生において生じたと考えられる。

5. このような遺伝的変異を生じる本質的な差異がコムギ族とタケ族との間に存在するかどうかは興味ある問題である。コムギ族では不発芽雑種種子形成に加えて染色体や細胞学的レベルの分化や異常が高い頻度でみられ、したがってそのような潜在能力をもつ植物群と仮定できる。もしこれが正しいならば、隔離を生じる潜在能力が前提として先行し、その結果としてコムギ族の同所的生育が可能になったと考えねばならない。

引用文献

- Bothmer, R. von. N. Jacobsen, C. Baden, R. B. Jørgensen & I. Linde-Laursen 1991. An ecogeographical study of the genus *Hordeum*. Systematic and ecogeographic studies on crop gene pools 7. IBPGR, Rome.
- Clayton, W. D. & S. A. Renvoize 1986. Genera Graminum. Grasses of the World. Her Majesty's Stationery Office, London.
- Dewey, D. R. 1984. The genome system of classification as a guide to hybridization with the perennial Triticeae. In: Gustafson, J. P. (ed.), Gene Manipulation in Plant Improvement. p. 209-279. Plenum Publ. Corp., New York.
- Hogenboom, N. G. 1973. A model for incongruity in intimate partner relationships. *Euphytica* 22: 219-233.
- Kimber, G. & E. R. Sears 1978. Evolution in the genus *Triticum* and the origin of cultivated wheat. In: E. G. Heyne (ed.), Wheat and Wheat Improvement 2nd ed., p. 154-164. Amer. Soc. Agron. Monogr., Madison, Wisconsin.
- 村松幹夫 1988. 遠縁交雑の基本問題 日本育種学会編 第29回日本育種学会シンポジウム報告 育種学最近の進歩第29集 p. 24-53. 啓学出版社
- Muramatsu, M. 1989. F₁ hybrids of the intergeneric cross between *Pleioblastus* and *Phyllostachys*, Bambusaceae. Proc. of the 6th Internatl. Congr. of SABRAO. p. 861-864. Tsukuba, Japan.
- 大井次三郎 1965. 日本植物誌(改訂版) 至文堂
- Sakamoto, S. & M. Muramatsu 1966a. Cytogenetic studies in the tribe Triticeae. II. Tetraploid and hexaploid hybrids of *Agropyron*. *Jpn. J. Genet.* 41: 155-168.
- Sakamoto, S. & M. Muramatsu 1966b. Cytogenetic studies in the tribe Triticeae. III. Pentaploid *Agropyron* hybrids and genomic relationships among Japanese and Nepalese species. *Jpn. J. Genet.* 41: 175-187.
- Stebbins, G. L. 1950. Variation and Evolution in Plants. Columbia University Press, New York.
- 鈴木貞雄 1978. 日本タケ科植物総目録 学習研究社

謝 辞

コムギ族の交雑結果には文部省科学研究補助金（一般研究C 研究課題番号 63560005）による実験の一部を用いた。研究遂行に専攻学生一同のご協力を得た。厚く謝意を表す。