

イネ科 C_3 , C_4 植物の生態と地理的分布に関する研究

第3報 インド亜大陸におけるイネ科 C_3 , C_4 植物の地理的分布について*

武 田 友 四 郎

(九州大学農学部)

昭和60年1月31日受理

著者らは、これまで、日本におけるイネ科植物 C_3 , C_4 種の地理的分布を調査し、 C_4 率 (全種数に対する C_4 種の割合) は緯度によって変化すること、そしてそれは主として年平均気温によって規定されていることや、日本の場合にはその他の気象要因とは直接関係がないことなどを明らかにした¹³⁾。また、ジャワ島を例にとって高度別の種分布について調査し、高度の違いもまた C_3 種 C_4 種の分布に大きな影響を及ぼすことを明らかにした¹⁴⁾。しかし、この場合にも高度の違いは究極的には温度の違いに帰属される。本報で対象とするインド亜大陸は、環境因子としての温度の点でも極めて多彩な変化に富んだ地域であるが、降雨量についてもまことに広範な地域変化を示す場所として注目される^{4,6,8)}。そしてまた、それに伴う諸種の生態条

件の変化が誘起されることが予想される。イネ科 C_3 , C_4 植物の生態と地理的分布を研究するうえでインドは豊富な材料を提供してくれることが期待される。

インドは第1図に示したように、東は東南アジアに属し、西は西南アジアに接している。本報では、インドを広いいみで亜大陸ととらえることとし、地理的には東はビルマから西はパキスタンに至る範囲を含め、また南はセイロン島から北はソビエト連邦と接するギルギット地方に至る範囲を調査対象にした。したがって調査地域は、南北には北緯 6° の熱帯気候地域から、北緯 37° の中緯度高山亜寒帯気候地域まで、東西にはビルマ・アッサム・バングラデシュを含む湿潤熱帯気候の地域から、西は Indian-desert 及び Sind 地方に至る乾燥熱帯気候の地域までが包含されている。

亜大陸ともみなせるインドを中心としたこれら諸地域を舞台として、大きな海洋に分離されることなく連続した地つづき上で、 C_3 種 C_4 種の地理的分布ならびに環境条件のちがいによるその生態的推移と分布との関係の研究することは、 C_4 植物の分化の問題を掘りさげるうえで極めて意義深いことと考えられる。

材 料 と 方 法

インド亜大陸は、上述の様に、各種の気候帯に分かれる。広い範囲の地域が、熱帯・亜熱帯に位置するが、降雨量の点ではデカン高原を境にしてベンガル湾側の湿潤熱帯とアラビア湾側の乾燥熱帯と、東西に大別される。南部インドでは、アラビア湾側において南

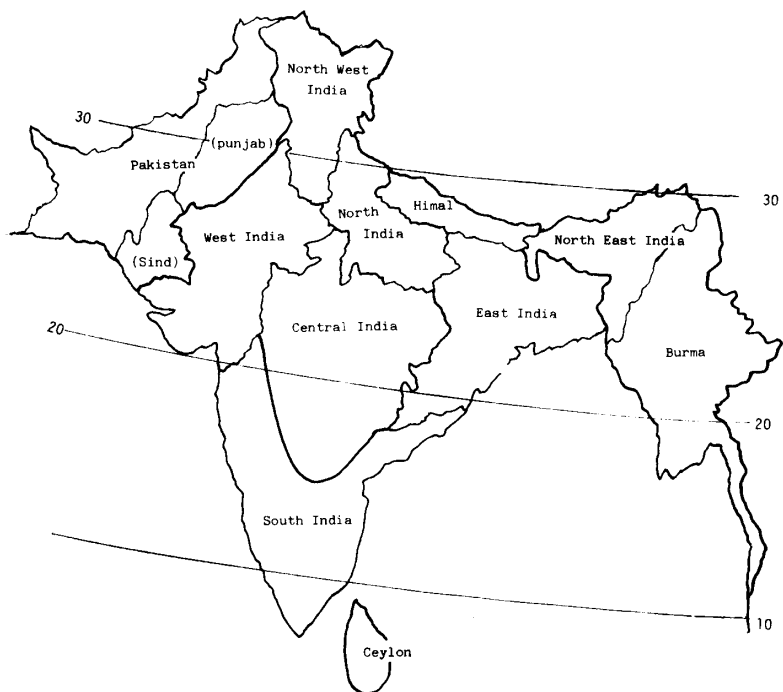


Fig. 1. Subdivisions of investigated areas in Indian-subcontinent.

* 昭和 55 年 4 月 3 日日本作物学会第 169 回講演会で一部を発表。

Table 1. Regional distributions of each subfamily and tribe of the Gramineae, and the percent of C₄ grasses in Indian-subcontinent.

Regions	<i>Bambusoideae</i>	<i>Oryzoideae</i>	<i>Arundinoideae</i>	<i>Festucoideae</i>	<i>Eragrostoidae</i>	<i>Panicoideae</i>		Total No. of species	Percent of C ₄ grasses	
						<i>-Andropogoneae</i>	<i>-Paniceae</i> -Other small tribes			
(Pakistan)										
Sind	0	1	2	7	56	28	33	1	128	91 (97)**
Balchistan	0	0	6	75	38	29	21	1	170	52 (94)**
Punjab	2	1	7	48	54	48	30	2	190	71 (94)**
N. W. F. Province	0	1	7	148	40	48	26	2	272	43 (94)**
Kashmir	3	1	8	167	30	43	26	2	277	36 (90)**
Pakistan total	4	3	11	233	71	65	46	3	436	
(India, Ceylon & Burma)										
Indian desert	0	0	0	0	53	16	18	0	87	100
West India	0	0	0	0	53	34	32	1	120	100
South India	3	3	8	8	79	147	58	39	345	94
Ceylon	12	3	8	2	43	68	54	21	209	88
Central India	0	0	0	2	29	47	11	2	91	98
N. W. India	3	1	4	202	37	47	30	2	326 (124)*	36 (94)**
North India	0	0	3	172	7	45	14	4	245 (73)*	29 (96)**
Himal India	2	2	6	162	15	92	51	19	352 (190)*	51 (95)**
East India	6	3	2	2	25	47	48	7	140	91
Burma	35	7	6	9	44	101	60	10	272	79
India, Ceylon & Burma total	52	10	19	338	153	391	162	66	1,189	

* No. of spp without spp belonging to the subfamily *Festucoideae*.** Compensated percent of C₄ grasses.

西モンスーンの影響を受け、Western Ghats の山麓地帯にあたる Karnataka, Kerala 州に 3,000 mm 以上の多雨地帯があり、またベンガル側においては南東モンスーンの影響を受け Eastern Ghats の山麓地帯にあたる Andhra Pradesh 州が約 2,000 mm の多雨地帯である。こうしたことから南部インド (South India) が区別される。また、デカン高原の中心をなすハイデラバットから Madhya Pradesh 州にかけては年間平均雨量が 1,000 mm 以下の、特に乾季におい

て乾燥のきびしい Central India を構成する。また北部インドは、ヒマラヤ山地およびその山麓地帯から成り、西はカシミール地方に接する North West India・ネパールを中心とした Himal India・ブータンおよびアッサム地方から成る North East India から構成される (第 1, 2 図参照)。

パキスタンについては、5つの州にわけたが、Sind 州をのぞく他の 4 州はいずれも緯度的にやや北に位置することと、高度の点で *Festucoideae* の割合が高い

ことによってインドの North West, North India, Himal India 地域と きわめて類似した種構成をとっている (第1表).

以上のような気候区分を考慮して, インド亜大陸のイネ科種分布の考察は, 第1図に示した地域区分を設定しておこなうことにした.

調査の方法は, これまでの報告^{13, 14)} に準拠したが, 特に配慮した点は, 栽培種・導入種を調査対象から除外したことである. 用いた資料は, Kew 植物園の標本資料の調査およびインド亜大陸についてのイネ科植物の Flora の記載に依拠した^{1-6, 8-12)}.

結 果

第2図に, インド亜大陸の降雨量を等分布線で示した. 全体的には, インド洋から昇った湿った空気が季節風に運ばれ, インド亜大陸の高地とくにヒマラヤに打ち当たって冷却され雨季の豪雨となって地上に降下するいわゆるモンスーン型の気候である. 特にモンスーン季にベンガル湾から立ちのぼった湿った空気がヒマラヤ高地の冷氣に触れて, いわゆるベンガル地方に降らせる雨量は 2,000 mm から 3,000 mm の多量におよぶ. この地帯は第1図において East India 地域として区別した. またその1部がセイロン島から南インドのマドラス地域にもかなりの雨量をもたらす. また, 同じモンスーン季にアラビア湾側から立ち昇った湿った空気が West Ghats の高地に打ち当たり 3,000 mm ほどの降雨をもたらす. これらが集まって南インドの多雨地帯を形成している.

第2図にみられるように, インド亜大陸では東と南に多雨地帯があり, 北西から西にかけてベンガル湾から遠ざかるにしたがって降雨量は激減する.

第1表には, インド亜大陸の東部, すなわちビルマ・ベンガル地方から西部, すなわち西インドおよびパキスタンの Sind 州にかけての各地域に分布するイネ科植物各亜科に属する種数を示した.

Eragrostoideae 亜科に属する植物は, すべて C_4 種である⁷⁾. また *Panicoideae* 亜科のものは1部 C_3 種も含まれるが, 多くは C_4 種である⁷⁾ ことから, ここでは前報^{13, 14)} まで用いた手法にしたがって, *Eragro-*

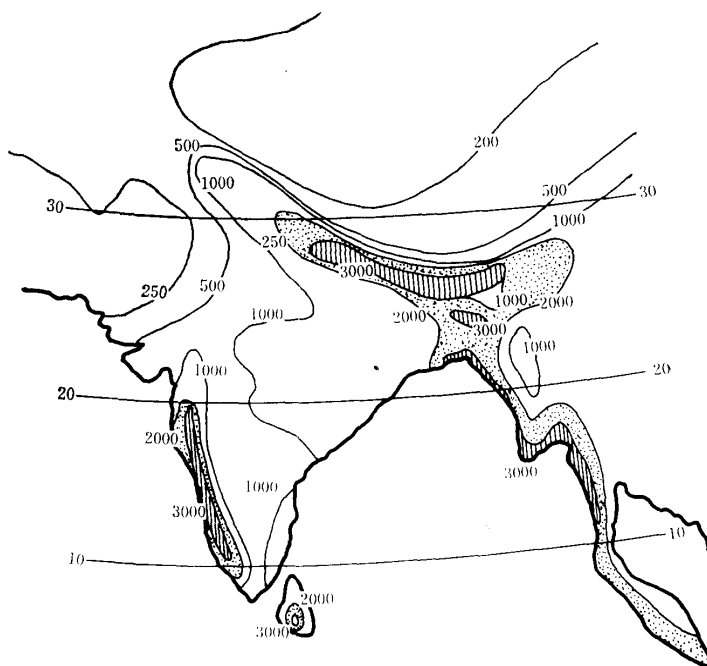


Fig. 2. Map showing the annual rainfall isolines in Indian-subcontinent.

stoideae と *Panicoideae* 亜科に属する種数の合計でもって, イネ科植物の C_4 種数をあらわすこととする. この合計種数を“見かけの C_4 種数”とよぶこととする.

第1表をもとにし, *Eragrostoideae* と *Panicoideae* の種数の合計を分子とし, イネ科全種数を分母として C_4 率 (“みかけの C_4 率”とよぶことにする) を求めると, 東部インド (ベンガル諸州および地域) および南部インドとセイロン島にかけて, この値が低くなるのがみられる.

第2図に降雨量で示したインドの気候図をみると, ビルマを含めた東部インドおよびセイロンを含めた南部インド地域では降雨量が多く, 中部インド・西部インドは降雨量が少ない. とくにパキスタンとインドの国境地帯に位置する Indian-desert は年間降雨量が極度に少なく, 数 10 mm から多い年で 100 mm 程度と云われている⁴⁾.

年間降雨量と “みかけの C_4 率” との関係を図3図に示した. 北西インド・北インド・ヒマラヤ地域を除けば (この点は後で詳述する), 地域の降雨量とその地域の “みかけの C_4 率” との間には極めて高い相関関係の存在するのがみられる. 東部・南部インドなど降雨量の多い地域では C_4 率がやや低下する. しかしその下限が 80% 以下にはならない. このように C_4

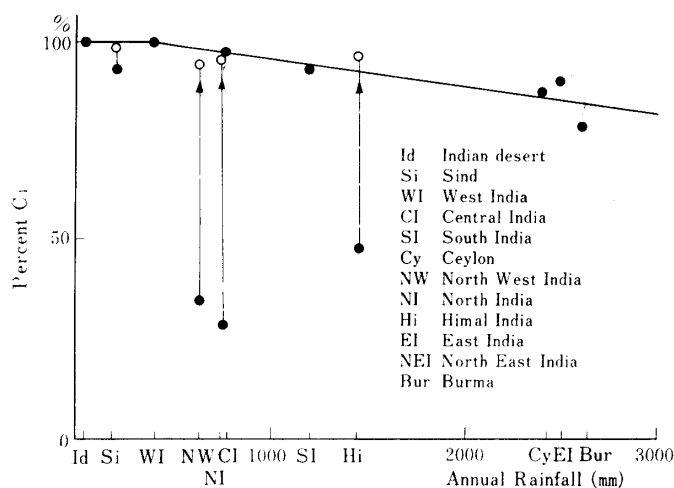


Fig. 3. Relationship between the percentage of C_4 grasses and annual rainfall in Indian-subcontinent.

● Original value.

○ Compensated value (see text).

率が低下した場合でも 80% どころという高い値であることは、ひとつにはこれらの地域が典型的な熱帯・亜熱帯圏に属していることにもよるが、いっぽうで、これらの値を東南アジア諸地域や、中南米諸地域と比べてみると興味深い。後者では、容易に 70% 代に低下し、場合によっては 60% 数% にもなることさえある。この点は年間総降雨量といった意味での雨量だけではなく、季節分布が大きく関係する。つまり雨が年間ほぼ均等に分布するのか、乾季・雨季という季節分布がはっきりしているのかに関係することである。降雨分布との関係は続報で詳述する。図において西インドや特に Indian-desert など降雨量の少ない、いわゆる乾燥地域では、“みかけの C_4 率” が上昇し、100% あるいはそれに近い高い値を示す。

さきにのべた北西インド・北インド・ヒマラヤ地域では、“みかけの C_4 率” と降雨量との関係が回帰直線から大きく隔っているのがみられる（図中の●印）。ここで、第1表をみると、これらの地域では *Festucoideae* 亜科に属する C_3 種が他地域に比べて異常に多くなっていることに気がつく。これらの諸地域が、北部インドのヒマラヤ高山地域あるいは亜高山地域に位置しており、特にその高山あるいは亜高山地帯の温度の低いことが *Festucoideae* の優先性を促しているためである。この現象は、赤道直下のジャワ島において顕著にみられたことがらである¹⁴⁾。いまもしかりに、 C_4 率を表わす数式の名分母にあたる全種数から *Festucoideae* の種数を除外すると、第3図の○印のよ

うになる。これらの地域では主として *Festucoideae* の種数の影響によって C_4 率が低下していることが理解される。パキスタンの北部の比較的緯度の高い地方及び冬雨地帯（パキスタン西部の地中海性気候帯に属する地帯）においても *Festucoideae* の種数が全体的にみかけの C_4 率を低下させている（第1表）。

第3図をみるに、北西インド・北インド・ヒマラヤ地域の修正値（○印の諸点）が、多少のズレをもっているため回帰直線上にそのまま乗るわけではない。これは冷涼温度が *Festucoideae* 以外の種の分布にも若干の影響を及ぼしているからである。いずれにしても、大部分が *Festucoideae* の種数の影響によるものと理解されよう。

Eragrostoideae 亜科に属する種はすべてが例外なく C_4 種である⁷⁾ ことは先にものべた。インド亜大陸各地域に分布する *Eragrostoidae* に属する種数は第1表の通りである。イネ科全種数に占める *Eragrostoideae* の種数割合をみると（第4図）、降雨量との間にきわめてはっきりした負の相関関係がみられる。降雨量の少ない西インド・パキスタンの Sind 州において *Eragrostoideae* の種数割合は増加する。Thar-desert の中心 Indian-desert では年間降雨量が 10 mm から百数十 mm の間であるが、*Eragrostoideae* 種数率が 62% にも達する。しかし、降雨量が多くなるにつれて減少し、降雨量が 1,200 mm 以上では 20% 程度の低い値におちつくのがみられる。

Aristida 属は、*Aristideae* 族に所属し、分類的には *Eragrostoideae* 亜科に位置させられている。グローバルな分布については種数にして約 330 種と報告され、亜熱帯・熱帯・温帯の一部のうち、特に乾燥地に分布している。アフリカ・豪洲・北米南部に多く、この Genus は耐乾燥性が特に強く、*Eragrostoideae* の中でもすぐれて強いもののひとつとされている⁷⁾。第5図には、*Aristida* 属の各地域における分布種数率と降雨量との関係を示した。第5図によると両者の間にはきわめて高い相関関係の存在することが分る。雨量の少ない乾燥地では *Aristida* 属の種数率が高いが、インド亜大陸の場合では降雨量 1,200 mm 以上ではほぼ消滅するとみなし得る。

以上のべた *Eragrostoideae* に属する種の降雨量との関係と対照的であるのが、*Eragrostoideae* ととも

に、いまひとつの C_4 種を構成する *Panicoideae* 亜科に属する種群の関係である。第6図に、各地域における全種数の中に占める *Panicoideae* に属する種数の割合と降雨量との関係を示した。両者の間には極めて明瞭な関係が示されている。降雨量の少ない乾燥地では *Panicoideae* の種数割合は小さいが、降雨量の増加に伴って、それが上昇していくのがみられる。本研究では、降雨量が 1,200 mm から 2,400 mm の間の地域がないので明確なことは云えないが、1,200 mm あたりで、*Panicoideae* の種数率はある飽和値に達するようにみうけられる。またセイロンとビルマ地域で *Panicoideae* の種数率がやや低下しているようにみうけられるのは、両地域における *Bambusoideae* 亜科に属する種数の増加によるものである^{11,12)}。

降雨量と関係の深いのは *Bambusoideae*・*Oryzoideae*・*Arundinoideae* などの亜科である。これら3亜科に属する種は、いずれも C_3 型植物に属し、熱帯・亜熱帯・温帯に広く分布し、どちらかといえば *Hygrophyte* に属する種が多く、湿潤地帯や、森林の周辺に分布するものが多い。これら3亜科に属する種の合計種数率（全種数に占める割合）と降雨量との関係を示したのが第7図である。両者の間には高い相関関係がみられ、降雨量 800 mm 以下の中央インド地域から西インド地域では、これらは消滅するが、降雨量の増加に伴って種数率は着実に増加するのがみられる。

考 察

C_4 率は、 C_4 種数を全種数で除した数値の百分率である。したがって C_4 率は、 C_4 種数そのものの多寡により直接影響されるのは云うまでもない。また除数を構成する C_4 種以外の他の種数の多寡によっても影響される。前に述べたヒマラヤの高地や山麓の冷涼地ならびにパキスタンの西北部に位置する冬雨地帯においては、*Festucoideae* 亜科に属する種が多いために C_4 率は大きく低下する（第3図）。このことは赤道直下のジャワ島においても顕著にみとめられた¹⁴⁾ ことである。

インド亜大陸においては、第3図に示した様に C_4 率

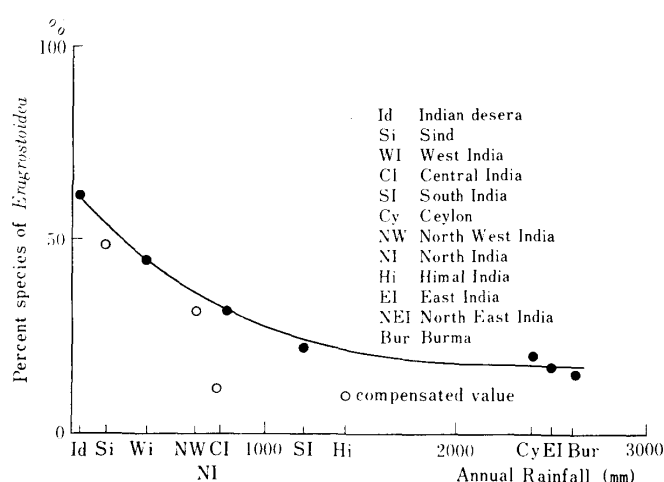


Fig. 4. Distribution of *Eragrostoideae* (as percentage of species in the local grass flora) in relation to annual rainfall in Indian-subcontinent.

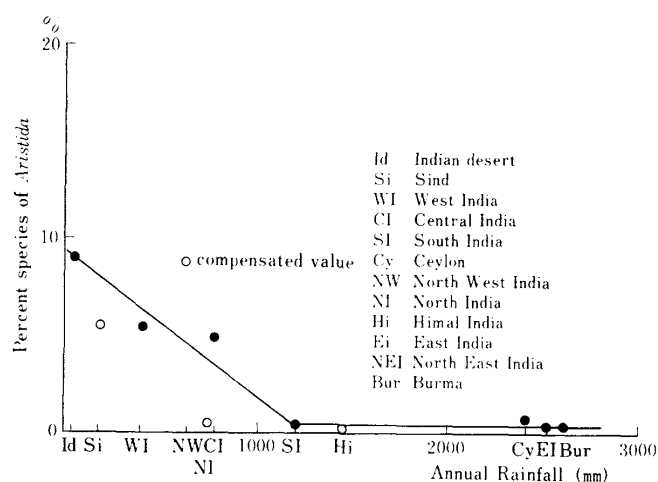


Fig. 5. Distribution of *Aristida* (as percentage of species in the local grass flora) in relation to annual rainfall in Indian-subcontinent.

と降雨量とがきわめて相関関係が強く、降雨量の低下にともない C_4 率は上昇し、とくに降雨量が年間 500 mm 以下の地域、西インド地方・Indian-desert・パキスタンの Sind 州などでは見かけの C_4 率が 100 %にもなる。

熱帯・亜熱帯の低地 (1,000 m 以上の高地ではないという意味) では、*Festucoideae* に属する種が姿を消す (第1表)。また、これらの地域で、雨量が少ない地帯、つまり乾燥のひどい地帯では、*Bambusoideae*, *Oryzoideae*, *Arundinoideae* などの Forest side に生息する亜科や、*Hygrophyte* 又はそれに近い亜科に属する C_3 種群が姿を消す (第1表)。これらのことは C_4 率を表わす指数の分母のうちの C_3 種が少なく

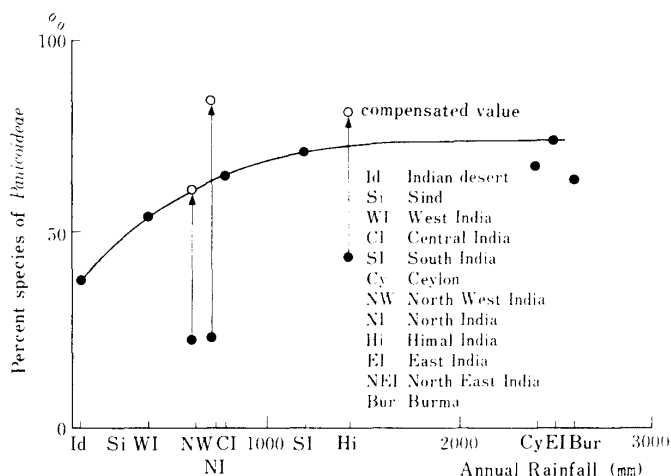


Fig. 6. Distribution of *Panicoideae* (as percentage of species in the local grass flora) in relation to annual rainfall in Indian-subcontinent.

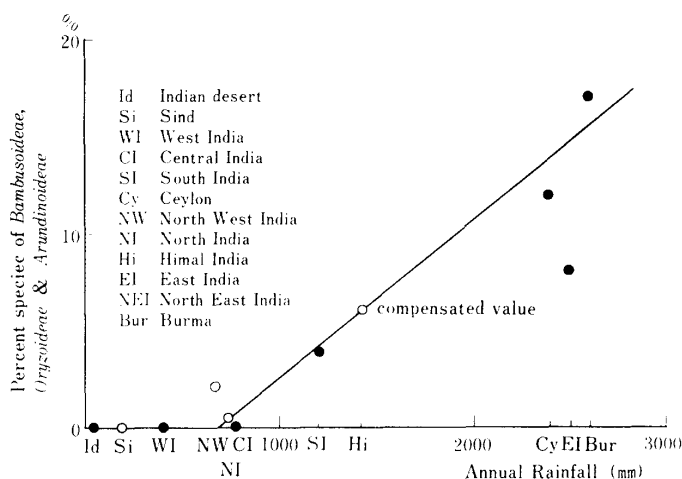


Fig. 7. Distribution of *Bambusoideae*, *Orizoideae* and *Arundinoideae* (as percentage of species belonging to the above three subfamilies in the total grass flora) in relation to annual rainfall in Indian-subcontinent.

なること或いはなくなることをいみし、このことによって C_4 率は上昇する。また分子においては、第4図にみたように *Eragrostoideae* に属する種の割合が急増し、 C_3 種を含む *Panicoideae* に属する種の割合が減少する。こうした結果が、乾燥地域ほど C_4 率が上昇し、極限においては Sind 州や Indian-desert・西インドなどでみられる様に C_4 率を 100% にも上昇させている。この様な乾燥条件に対する種構成の割合の推移が、 C_4 率を上昇させているのである。

いっぽう、第3図にみたように降雨量が多くなると C_4 率は低下する。パキスタンの Sind 州以外の州及び

インドの北西部・北部・ヒマラヤ地帯などの高地又は冷涼地をのぞいて、亜熱帯・熱帯地域においては、 C_4 率を決定する分数式の分子の部分が降雨量の増大するにつれ *Eragrostoideae* に属する種数割合が減少し、ある低い値（約 20%）に収斂する。反対に *Panicoideae* の割合が増大し、ある高い値に収斂（約 60%）していくのがみられる。そして分母を構成する *Bambusoideae*, *Oryzoideae*, *Arundinoideae* の増大するのがみられる。現象的にはこのような種構成の推移が C_4 率を低下させているようにみえる。

摘 要

これまで著者らは、日本および東南アジアの亜熱帯・熱帯諸地域におけるイネ科植物における C_3 種・ C_4 種の分類をおこない、それらの地理的分布について調査してきた。また東南アジアのジャワ島のイネ科植物について、その高度別分布とその生態的意義について調査をおこなった。

本報では、インド亜大陸に分布するイネ科植物を対象として、その C_3 ・ C_4 種の地理的分布と気象条件について調査し、気象条件については特に年間降雨量との関係について注目した。得られた結果を要約すると：

1) 各地域における C_4 率と年間降雨量との間には強い負の相関関係が存在する。雨の多い地域で C_4 率は低下し、乾燥地で上昇する。西インド地域では C_4 率が 100% にもなる。

2) 北西インド・北インド・ヒマラヤ地域では、イネ科総種数に占める *Festucoideae* の種数が相対的に多くなるため、 C_4 率と降雨量との関係がみだされる。*Festucoideae* の影響を除くと C_4 率と降雨量との関係はほぼ修復される。

3) 乾燥地では *Eragrostoideae* の種数率が相対的に増大し、降雨量が 1,200 mm 以上の条件下では、その種数率が一定の低い率（約 20%）になる。

4) 乾燥地では *Aristida* の種数率が高いが、降雨量が 1,200 mm 以上になると、それが激減する。

5) 年間降雨量が多くなるにつれて、*Panicoideae* に属する種数が多くなる。降雨量が 1,200 mm 以上

の地域では *Panicoideae* の種数率がある一定の高い値に収斂するようである。

6) *Bambusoideae*, *Oryzoideae*, *Arundinoideae* などに属する種は降雨量の増大にともなって増加するのがみられる。

7) イネ科植物の C_4 率は、直接的には C_4 種数の増減により、また間接的には他の C_3 種数の増減によって決定されるものである。

引用文献

1. AIRY SHAW, H.K. 1973. Dictionary of the flowering plants and ferns, Cambridge.
2. BACKER, C.A. and R.C. BAKHUIZEN Van Den BRINK 1968. Flora of Java. Vol. III. Wolters Noordhoff N.V. Groningen, The Netherlands.
3. BAMBER, C.J. 1976. Plants of the Punjab. Vihar.
4. BHANDARI, M.M. 1977. Flora of the Indian desert. Jodhpur.
5. BOR, N.L. 1960. The grasses of Burma, Ceylon, India and Pakistan. London.
6. ———. 1962. Notes on Asiatic grasses. XXXIII. *Ischaemum barbatum* Retz. Kew Bull. 15: 411—414.
7. BROWN W.V. 1977. The Kranz syndrome and its subtypes in grass systematics. Mem. Torrey Bot. Club 23: 1—97.
8. CLAYTON, W.D. and G. PANIGRAHI 1974. Computer-aided chorology of Indian grasses. Kew Bull. 29: 669—686.
9. LAZARIDES, M. 1980. The tropical grasses of southeast Asia. Strauss & Cramer. Hirschberg. Germany.
10. NASIR, E. and S.I. ALI 1982. Flora of Pakistan, No. 143. Poaceae. Islamabad.
11. RHIND, D. 1945. The grasses of Burma. Culcutta.
12. SENARATNA, J.E. 1956. Grasses of Ceylon. Colombo.
13. 武田友四郎・谷川孝弘・縣 和一・箱山 晋 1985. イネ科 C_3 , C_4 植物の生態と地理的分布に関する研究. 第1報 日本におけるイネ科 C_3 , C_4 植物の分類ならびに気象条件による地理的分布. 日作紀 54: 21—32.
14. 武田友四郎・箱山 晋 1985. イネ科 C_3 , C_4 植物の生態と地理的分布に関する研究. 第2報 極東および東南アジア地域におけるイネ科 C_3 , C_4 植物の地理的分布について. 日作紀 54: 33—39.

Studies on the Ecology and Geographical Distribution of C_3 and C_4 Grasses

III. Geographical distribution of C_3 and C_4 grasses in relation to climatic conditions in Indian-subcontinent

Tomoshiro TAKEDA

(Faculty of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka 812)

Summary

In the previous papers, the authors have reported on the compositions of C_3 and C_4 species in the grass flora of Japan, and also in subtropical and tropical regions of South East Asia, in which we attempted to clarify the geographical distribution of C_3 and C_4 species with special reference to climatic conditions and altitudinal cline of the grass flora of tropical South East Asia and discussed its ecological significance.

In the present study, the geographical distribution of C_3 and C_4 species in the grass flora of Indian subcontinent was critically investigated in relation to the climatic conditions.

The results obtained are as follows:

1) A highly negative correlation exists between the percent of C_4 grasses and annual rainfall in each subdivisional region in Indian subcontinent. In dry regions, however, a predominant occurrence of C_4 grasses was noted, often attaining 100%.

2) Due to a relative increase of the *Festucoideae* grasses in the regions of Northwest-, North- and Himal-India, there occurs no conspicuous relationship between the percent of C_4

grasses and annual rainfall. However, disregarding the *Festucoideae*, we can recognize a theoretically expected trend between the relative abundance of C_4 grasses and annual rainfall.

3) The relative abundance of the species belonging to *Eragrostoideae* increases with decreasing annual rainfall, and/or declines drastically with increasing rainfall. Under the wet conditions with more than 1200 mm annual rainfall, the percent of *Eragrostoideae* species decreases to a certain low level, ca. 20%.

4) The percent of *Aristida* species increases with decreasing annual rainfall, and/or declines drastically with increasing rainfall. The highest subdivisional percent of *Aristida* species can be recognized in the Indian-desert (ca. 10%), but the lowest in the regions of South India, Ceylon and East India (ca. 1%).

5) The percent of the *Panicoideae* increases in response to the increase in annual rainfall with favourable temperature regime, but seems to attain a saturated level under the conditions with more than 1200 mm annual rainfall.

6) The relative abundance of C_3 species belonging to the subfamily *Bambusoideae*, *Oryzoideae* and *Arundionoideae* is correlated most highly with annual rainfall.

7) The relative abundance of C_4 grasses in the grass flora of a certain region is determined directly by the number of C_4 species present in that region under consideration, but also indirectly by the number of total C_3 species present there.