

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*

武田友四郎・谷川孝弘**・梶 和一・箱山 晋

(九州大学・農学部)

昭和 59 年 4 月 30 日受理

C_4 植物についての研究、特にその生理・生化学的分野の研究は、過去 10 数年にわたる世界各地の研究者による努力の結果、その全容がほぼ明らかになりつつある。また、その光合成型をめぐり、 C_3 -、 C_4 -種の同定についても数多くの研究がおこなわれ、世界における約 20 科の高等植物にわたり千数百種の C_4 植物がかぞえられている²⁰⁾。そのうちの過半数をイネ科植物が占めていることは興味深いことである。

イネ科の植物については、世界に約 650 属、9,000 種の存在が確かめられている。そして C_3 -、 C_4 -種の同定についても数多くの研究がなされている。

一方 C_4 植物についての生態的な面での研究については必ずしも充分とは云えない。分布についての研究は最近一部の地域で研究が進められている^{16,31)}。こうした段階で、日本産イネ科植物を、 C_3 種および C_4 種に分類し、その地理的分布を明らかにすることは、イネ科における種の生態学的研究をすすめるために、また、種の分化を考察するうえで重要と考える。

この面での研究は、以前に DOWNTON らが^{3,4)}、イネ科植物における光合成速度の種間差を系統的に考察し、また武田らが²⁷⁾、日本産イネ科植物約 60 種を用いて、亜科レベルにおける同様の研究を行った。それによると、光合成速度の高低は亜科レベルではほぼ一致し、イネ亜科、ダンチク亜科、ウシノケグサ亜科には C_3 種、スズメガヤ亜科には C_4 種が含まれるという。ところが、キビ亜科については、大部分が C_4 種であるが種、属および連レベルで例外的に若干の C_3 種が含まれることを示している。

本研究は、日本産キビ亜科を中心に、現在まで調査報告のないもののうち、約 60 種について、 CO_2 補償点の測定、並びに葉身の内部形態の観察より、 C_3 -、 C_4 -種の同定を行った。そして日本産イネ科植物における C_3 -、 C_4 -種の分類的存在を明らかにした上で、

各地の植物誌^{1,7,8,9,13,14,17,18,21,22,23,32,33)}に記載されているイネ科植物を対象として、日本における C_3 -、 C_4 -種の分布と気候要因との関係について解析した。

材 料 と 方 法

1. 供試材料

供試材料は、大部分自生のものを各地より採集し、ワグネルポット (1/5,000 a) に移植育成したが、一部は自生のものをそのまま使用した。また葉組織の観察にあたっては、乾燥標本をも使用した。

2. CO_2 補償点の測定

CO_2 補償点の測定は、直径 25 mm、長さ 300 mm のガラス管の中に、水切りして切口を水につけた葉身を挿入し、閉鎖系にして絶対値型赤外線 CO_2 分析計により測定した。この場合、照度は 40~50 klux、管内の気温は 24~27°C、葉温は 25~30°C であった。測定時期は、ウシノケグサ亜科のものについては 6、7 月、イネ、ダンチク、スズメガヤ、キビの各亜科のものについては 7、8、9 月に行った。

3. 葉組織の観察

葉組織の観察は、徒手切片をつくり、光学顕微鏡 (×50~400) で観察した。着眼点は、維管束鞘細胞 (BSC) 中の chloroplast の有無、mestome sheath

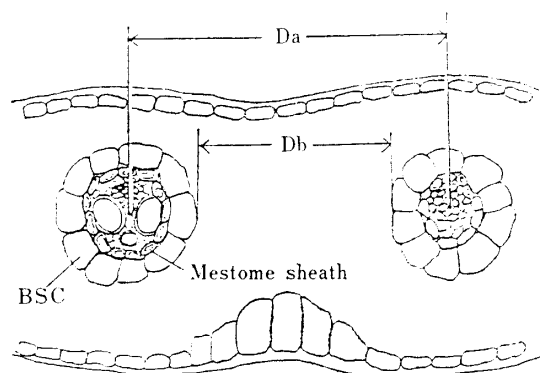


Fig. 1. Schematic diagram of "Leaf Anatomy".

* 昭和 54 年 4 月日本作物学会第 167 回講演会で一部を発表

** 現在福岡県京都農業改良普及所

Table 1. The Gramineae in Japan.

		No. of	
		genera spp.	
Subfam. <i>Bambusoideae</i>	タケ亜科 (省略)		
Subfam. <i>Oryzoideae</i>	イネ亜科		
Trib. <i>Oryzeae</i>	イネ連	4	5
Subfam. <i>Arundinoideae</i>	ダンチク亜科		
Trib. <i>Arundineae</i>	ダンチク連	4	7
Trib. <i>Centothecaeae</i>	ササクサ連	1	2
Trib. <i>Phaenospermeae</i>	タキキビ連	1	1
Subfam. <i>Festucoideae</i>	ウシノケグサ亜科		
Trib. <i>Stipeae</i>	ハネガヤ連	2	2
Trib. <i>Brachyelytreae</i>	コウヤザサ連	1	1
Trib. <i>Meliceae</i>	コメガヤ連	4	10
Trib. <i>Festuceae</i>	ウシノケグサ連	11	67
Trib. <i>Aveneae</i>	カラスムギ連	19	66
Trib. <i>Triticeae</i>	コムギ連	6	23
Subfam. <i>Eragrostoideae</i>	スズメガヤ亜科		
Trib. <i>Eragrosteae</i>	スズメガヤ連	10	26
Trib. <i>Chlorideae</i>	ヒゲシバ連	2	3
Trib. <i>Zoysieae</i>	シバ連	1	4
Subfam. <i>Panicoideae</i>	キビ亜科		
Trib. <i>Arundinelleae</i>	トダシバ連	1	1
Trib. <i>Isachneae</i>	チゴザサ連	2	4
Trib. <i>Paniceae</i>	キビ連	13	40
Trib. <i>Andropogoneae</i>	ヒメアブラサスキ連	18	35
Trib. <i>Maydeae</i>	トウモロコシ連	2	2

におこなった。

i) イネ科植物の分類は、原則として館岡³⁰⁾の分類法にしたがった。

ii) 同属内に 1 種でも C₃-, C₄-種として分類されたものがあれば、その属内の他の種はすべて同一のものとして取扱った。(ただし、キビ属については、スカキビ (*Panicum bisulcatum*) のみ C₃ 種とし、他は C₄ 種とした。)

iii) 以下の栽培種は除いた。

C₃ 種: イネ, マカラスムギ, コムギ, ライムギ, オオムギ

C₄ 種: キビ, サトウキビ, モロコシ, トウモロコシ, アワ

iv) 沖縄産の種について、ヒメチゴザサ属 (*Cyrtococcum*) 2 種は、未調査のため計算から除いた。

v) ハネガヤ属 (*Achnatherum*), ホガエリガヤ属 (*Brylkinia*), ヒロハノコマカグサ属 (*Aulacolepis*),

の有無, 並びに維管束間距離 (Da) 維管束鞘間距離 (Db) である (第 1 図)。Da, Db については、最短距離をマイクロメーターで数カ所測定し、その平均値を算出した。測定は成熟葉を用い、葉身の中ほどの位置で行った。

4. 植物誌によるイネ科植物割合の算出

C₃, C₄ 植物の分類にあたっては以下の条件のもと

チシマドジョウツナギ属 (*Puccinellia*), ミサヤマチャヒキ属 (*Helictotrichon*), シラゲガヤ属 (*Holcus*), の 6 属については未調査であるが、すべてウシノケグサ亜科に入るため C₃- 種とした。

Table 2. CO₂ compensation point (A), present or absent of chloroplast in bundle sheath cell (B), interveinal distance (Db), distance of interveinal sheath (Da) and present or absent of mestome sheath (M).

Subfamily	Tribe	Genus Species	Japanese name	A ppm	B*	Da μm	Db μm	M	Type
ORYZOIDEAE									
Oryzeae		<i>Zizania latifolia</i>	マコモ	36	—	205	143	+	N
		<i>Chikusichloa aquatica</i>	ツクシガヤ		—	186	147	+	N
ARUNDINOIDEAE									
Centothecaeae		<i>Lophatherum gracile</i>	ササクサ	45	—	491	395	+	N
Arundineae		<i>Phragmites karka</i>	セイタカヨシ		—	226	138	+	N
		<i>Moliniopsis japonica</i>	ヌマガヤ	31	—	214	139	+	N
		<i>Hakoneckloa macra</i>	ウラハグサ	35	—	203	151	+	N
FESTUCOIDRAE									
Stipeae		<i>Orthoraphium coreanum</i>	ヒロハノハネガヤ	31	—	193	163	+	N
Meliceae		<i>Glyceria acutiflora</i>	ムツオレクサ		—	202	152	+	N
		<i>Glyceria ischyronura</i>	ドジョウツナギ		—	164	94	+	N

<i>Festuceae</i>	<i>Festuca myuros</i>	ナギナタガヤ	48	—	162	96	+	N
	<i>Lolium multiflorum</i>	ネズミムギ	39	—	240	150	+	N
	<i>Lolium perenne</i>	ホソムギ	—	—	141	96	+	N
	<i>Lolium sublatum</i>	ボウムギ	—	—	218	127	+	N
	<i>Briza minor</i>	ヒメコバンソウ	—	—	259	208	+	N
	<i>Poa compressa</i>	コイチゴツナギ	—	—	151	95	+	N
	<i>Torreyochloa natans</i>	ホソバドジョウツナギ	—	—	182	146	+	N
	<i>Bromus japonicus</i>	スズメノチャヒキ	—	—	179	116	+	N
<i>Triticeae</i>	<i>Agropyron tsukushiense</i>	カモジグサ	—	—	257	192	+	N
	<i>Agropyron ciliare</i>	アオカモジグサ	—	—	193	128	+	N
<i>Agrosteae</i>	<i>Alopecurus sequalis</i>	スズメノテッポウ	—	—	234	166	+	N
	<i>Trisetum bifidum</i>	カニツリグサ	—	—	273	205	+	N
	<i>Polypogon monspeliensis</i>	ハマヒエガエリ	—	—	202	141	+	N
	<i>Polypogon fugax</i>	ヒエガエリ	—	—	198	145	+	N
	<i>Milium effusum</i>	イブキヌカボ	—	—	325	829	+	N
	<i>Calamagrostis epigeios</i>	ヤマアワ	38	—	189	122	+	N
	<i>Calamagrostis autumnalis</i>	キリシマノガリヤス	—	—	291	213	+	N
	<i>Agrostis nipponesis</i>	ヒメコヌカグサ	—	—	208	158	+	N
	<i>Aira capillaris</i>	ヌカススキ	—	—	146	106	+	N
ERAGROSTOIDEAE								
<i>Fragrosteae</i>	<i>Cleistogenes hackelii</i>	チョウセンガリヤス	14					K
	<i>Leptochloa chinensis</i>	アゼガヤ	9, 4	+	114	50	+	K
	<i>Sporobolus indicus</i>	ネズミノオ	9	+	125	35	+	K
	<i>Muhlenbergia japonica</i>	ネズミガヤ	5	+			+	K
	<i>Muhlenbergia hakonensis</i>	タチネズミガヤ		+	65	32	+	K
PANICOIDEAE								
<i>Arundinelleae</i>	<i>Arundinella hirta</i>	トダンバ	12	+	193	114	—	K
<i>Isachneae</i>	<i>Isachne grobosa</i>	チゴザサ	45	—	170	120	+	N
<i>Paniceae</i>	<i>Pseudoraphis ukishiba</i>	ウキシバ	9	+	66	24	—	K
	<i>Sacciolepis indica</i>	ハイスメリ	20	—	187	153	+	N
	<i>S. indica</i> var. <i>oryzetorum</i>	ヌメリグサ	31	—	236	139	+	N
	<i>Panicum bisulcatum</i>	ヌカキビ	37	—	226	169	+	N
	<i>Paspalum dilatatum</i>	シマスズメノヒエ	5	+	95	37	—	K
	<i>Oplismenus undulatifolius</i>	チヂミザサ	46	—	346	252	+	N
	<i>Andropogoneae</i> <i>Dimeria ornithopoda</i>	カリマタガヤ	12	+	56	23	—	K
	<i>Miscanthus oligostachyus</i>	カリヤスモドキ	5	+	88	26	—	K
	<i>Eccoilopus cotulifer</i>	アブラススキ	3	+	84	34	—	K
	<i>Spodiopogon sibiricus</i>	オオアブラススキ		+	63	18	—	K
<i>Andropogoneae</i>	<i>Pogonatherum crinitum</i>	イタチガヤ		+	64	17	—	K
	<i>Microstegium japonicum</i>	ササガヤ	6	+	63	32	—	K
	<i>Pseudopogonatherum quadrinerve</i>	ウンスケモドキ		+	81	28	—	K
	<i>Sorghum halepense</i>	セイバンモロコシ	0, 4	+	138	33	—	K
	<i>Arthraxon hispidus</i>	コブナグサ	7	+	93	47	—	K
	<i>Bothriochloa parviflora</i>	ヒメアブラススキ	12	+	86	40	—	K
	<i>Andropogon brevifolius</i>	ウシクサ		+	66	29	—	K
	<i>Andropogon virginicus</i>	メリケンカルカヤ		+	43	16	—	K
	<i>Themeda japonica</i>	メカルカヤ	7	+	75	23	—	K
	<i>Ischaemum aristatum</i>	カモノハシ	8	+	114	36	—	K
<i>Andropogoneae</i>	<i>Ischaemum antheophoroides</i>	ケカモノハシ	3	+	94	43	—	K
	<i>Hemarthria sibirica</i>	ウシノシッペイ	1	+	66	18	—	K
	<i>Hemarthria compressa</i>	コバノウシノシッペイ	2					K
	<i>Phacelurus latifolius</i>	アイアシ	4	+	65	30	—	K

*±; denotes present or absent of chloroplast in BSC.

結果と考察

1. 日本産イネ科植物における C_3 , C_4 植物の分類

光合成速度の高低は, CO_2 補償点の高低および BSC 内の多量の chloroplast の有無と完全な相関のあることが報告されている^{4,27)}. すなわち, 光合成速度の高い種は, CO_2 補償点が低く, かつ BSC 中に多量の chloroplast が存在し, また, 光合成速度の低い種はその反対の性質をもっている.

そこで, 本研究ではこの2つの特性にもとづいて, C_3 -, C_4 - 種の分類を行った.

i) CO_2 補償点

測定した 33 種のうち, イネ亜科, ダンチク亜科, ウシノケグサ亜科に含まれる 8 種については, CO_2 補償点が 31~45 ppm と高い値を示した (第2表). またスズメガヤ亜科, キビ亜科に属するものは, 大部分低い値を示したが, キビ亜科のうち, ヌカキビ (*Panicum bisulcatum*), チゴザサ (*Isachne globosa*), ハイヌメリ (*Sacciolepis indica*), スメリグサ (*S. indica* var. *oryzatorum*), チヂミザサ (*Oplismenus undulatifolius*) の 5 種については, 例外的に高い値を示した. ヌカキビについては, すでに武田ら²⁷⁾によりキビ属中の C_3 種として報告されている. またスメリグサ, チゴザサについても, 館岡²⁹⁾によって BSC 中に chloroplast がいないことが報告されているが, ここで CO_2 補償点という別の特性からも再確認された.

ii) Leaf anatomy

Leaf anatomy については, BSC 中の chloroplast の有無, 維管束間距離 (Da), 維管束鞘間距離 (Db), 並びに mestome sheath の有無の 4 点について調査した.

BSC 中の chloroplast の有無については, スズメカヤ亜科, キビ亜科に含まれる種の BSC 中に, 多量の chloroplast が確認された. キビ亜科のうち, CO_2 補償点について例外的に高い値を示した 5 種は, BSC 中に chloroplast が観察されなかった.

維管束間距離, 維管束鞘間距離の長短が, 光合成速度の高低と相関のあることは, すでに武田らの報告²⁷⁾にある. そこで, 本研究においても同様の測定を行っ

たところ, C_4 種と推定される種では Da が 56~138 μ (平均 82 μ), Db が 16~56 μ (平均 31 μ), C_3 種と推定される種では Da が 141~491 (平均 221 μ), Db が 94~395 μ (平均 159 μ) であった. これらの値は, 武田らの結果と近似している. 乾燥標本を用いて葉組織の観察を行なう場合には, BSC 中の chloroplast の確認が甚だ困難な場合が多いが, こうした場合に, 維管束間距離, 維管束鞘間距離の測定は, C_3 -, C_4 - 種を判別する場合の簡便な方法と思われる.

維管束の後生木部と維管束鞘細胞との間にはさまれて, 維管束をとりまく一層の厚膜化した細胞群は, mestome sheath と呼ばれる (第1図). C_4 植物は脱炭酸酵素活性の上から, NAD-Me, PEP-CK, NADP-Me の3つのサブタイプに分類されるが, HATTERSLEY¹⁵⁾によると mestome sheath の有無はこのサブタイプと密接な関係があるという. mestome sheath のあるものは, NAD-Me もしくは PEP-CK 型活性をもち, ないものは NADP-Me 活性をもつ. そして, この相関関係はきわめて例外の少ないことを報告している. 本研究における観察では, スズメガヤ亜科に含まれるものはすべて mestome sheath が存在し, キビ亜科に含まれる C_4 - 種はすべて mestome

Table 3. Number of C_3 -, and C_4 -genera and species of the grass family in Japan.

Subfam.	Tribe	No. of genera		No. of species	
		C_3	C_4	C_3	C_4
Or.	<i>Oryzeae</i>	3(1)	0	4(1)	0
Ar.	<i>Arundineae</i>	4	0	7	0
	<i>Centothecaeae</i>	1	0	2	0
	<i>Phaenospermeae</i>	1	0	1	0
Fe.	<i>Stipeae</i>	2	0	2	0
	<i>Brachyelytreae</i>	1	0	1	0
	<i>Meliceae</i>	4	0	10	0
	<i>Festuceae</i>	11	0	67	0
	<i>Aveneae</i>	19	0	65(1)	0
	<i>Triticeae</i>	4(2)	0	20(3)	0
Er.	<i>Erargosteae</i>	0	10	0	26
	<i>Chlorideae</i>	0	2	0	3
	<i>Zoysieae</i>	0	1	0	4
Pa.	<i>Arundinelleae</i>	0	1	0	1
	<i>Isachneae</i>	2	0	4	0
	<i>Paniceae</i>	2	11	4	34(2)
	<i>Andropogoneae</i>	0	18	0	33(2)
	<i>Maydeae</i>	0	1(1)	0	1(1)
Total	18	54(3)	44(1)	187(5)	101(5)

Or, *Oryzoideae*; Ar, *Arundinoideae*; Fe, *Festucoideae*;

Er, *Eragrostioideae*; Pa, *Panicoideae*.

(), Cultivated plant.

sheath が存在しなかったが, C₃-種には存在した.

Mestome sheath の観察において, パヒアグラス (*Paspalum notatum*) では隣り合う3つの維管束に, mestome sheath のないもの, 片側のみのもの, 両側にあるものの3つのタイプが観察された. また Kranz 細胞にさまざまな変異が見出された. トダシバ (*Arundinella hirta*) は, すでに武田ら²⁷⁾の報告にもあるように, CO₂ 補償点が低く, BSC 中に chloroplast が存在し, 明らかに C₄ 種の特徴を示すが, 維

管束間距離, 維管束鞘間距離は, C₃ 種とみなされるような大きな値を示した. これは, 葉肉細胞中に維管束鞘細胞と同じ型の細胞が散在しているためで, *Arundinella* 属に特徴的にみられるが, CROOKSTON²⁾によると葉身の縦断切片の観察により, この特殊化した柔細胞は維管束と何ら連絡がないことがわかっている. REGER²⁶⁾は, この葉肉細胞中の孤立した維管束鞘細胞を単離したところ, 機能的にみて明らかに維管束周辺の細胞と同じであることを見出している.

この細胞を BSC の変形と考えるならば維管束間距離や維管束鞘間距離は C₃ 植物よりはるかに小さくなり, C₄ 植物なみの値となる.

また, キビ亜科中で C₃ 種と同定されたスカキビ, スメリグサなど5種のものは, 武田ら²⁷⁾の報告に示されたように, 葉肉細胞の配列が遠心的であり, 他の亜科 (イネ, ダンチク, ウシノケグサ亜科) の C₃ 種とは異なる形態をしている.

iii) C₃-, C₄-種の分類

すでに報告されている結果²⁷⁾に, 本研究の調査分を加えて整理すると, 日本に分布するイネ科植物中の C₃-, C₄-種の所在を明らかにすることができる. ただし前にも述べたように, キビ属を除き, 同属内に一種でも同定されたものがあれば, 他の種はすべて同一のものとして判断した. これは, イネ科植物のなかで, 種レベルにおける例外がきわめて少なく, 世界的にみても, キビ属, *Alloteropsis* 属の2属しか報告されていない²⁴⁾からである. ところが, チゴザサ属 (*Isachne*) 中に C₄ 種 (*I. dispar*) が1種発見され²⁴⁾, チゴザサ連 (*Isachneae*) が連レベルの例外という見方は訂正しなければならない. そういう意味で, キビ亜科中のキビ連 (*Paniceae*), チゴザサ連 (*Isachneae*) の2連については, さらに詳細な同定が必要であろう.

第3表に, 日本産イネ科植物における C₃-, C₄-種の属数および種数

Table 4. Local distribution of each subfamily and percent C₃- and C₄-species of the grass family in Japan.

Location	Or.	Ar.	Fe.	Er.	Pa.	C ₃	C ₄	Total	%C ₃	%C ₄
A. Hokkaido	3	3	89	8	28	98	32	130	75.4	24.6
B. Yamagata	5	4	76	14	38	90	47	137	65.7	34.3
C. Tochigi	4	4	89	21	46	103	61	164	62.8	37.2
D. Chiba	3	7	54	20	46	70	60	130	53.8	46.2
E. Gifu	2	7	52	13	39	66	47	113	58.4	41.3
F. Shiga	2	7	64	17	43	79	54	133	59.4	40.6
G. Osaka	3	6	53	19	49	68	62	130	52.3	47.7
H. Yamaguchi	3	8	64	20	51	81	65	146	55.5	44.5
I. Fukuoka	4	8	69	23	57	88	73	161	54.7	45.3
K. Nagasaki	3	6	41	21	52	56	67	123	45.5	54.5
J. Kumamoto	5	6	49	21	53	65	69	134	48.5	51.5
L. Kagoshima	3	7	47	20	64	64	77	141	45.4	54.6
M. Amami	1	6	28	23	69	43	84	127	33.9	66.1
N. Okinawa	2	7	14	25	84	32	100	132	24.2	75.8
O. Ishigaki	2	5	2	17	66	16	76	92	17.4	82.6

Or, *Oryzoideae*; Ar, *Arundinoideae*; Fe, *Festucoideae*; Er, *Eragrostoideae*; Pa, *Panicoideae*

Table 5. Correlation coefficients between percent C₄ in the grass family and climatic variables in Japan.

	Correlation with % C ₄
Air temp. (annual mean, °C)	0.978**
Air temp. (Jan. mean, °C)	0.976**
Air temp. (Aug. mean, °C)	0.765**
Air temp. (Jan. min, °C)	0.957**
Air temp. (Aug. min, °C)	0.846**
Air temp. (Jan. max, °C)	0.973**
Air temp. (Aug. max, °C)	0.481NS
Warmth index (°C · month)	0.978**
Coldness index (°C · month)	0.635*
Plant growth period (>5°C, days)	0.745**
Plant growth period (>10°C, days)	0.954**
Precipitation (annual, mm · yr ⁻¹)	0.715**
Sunshine duration (annual, hr)	-0.209NS
Mean solar radiation (annual, ly · day ⁻¹)	-0.157NS
Latitude (N)	-0.984**

**, Significant(1%); *, Significant(5%); NS, non Sig.

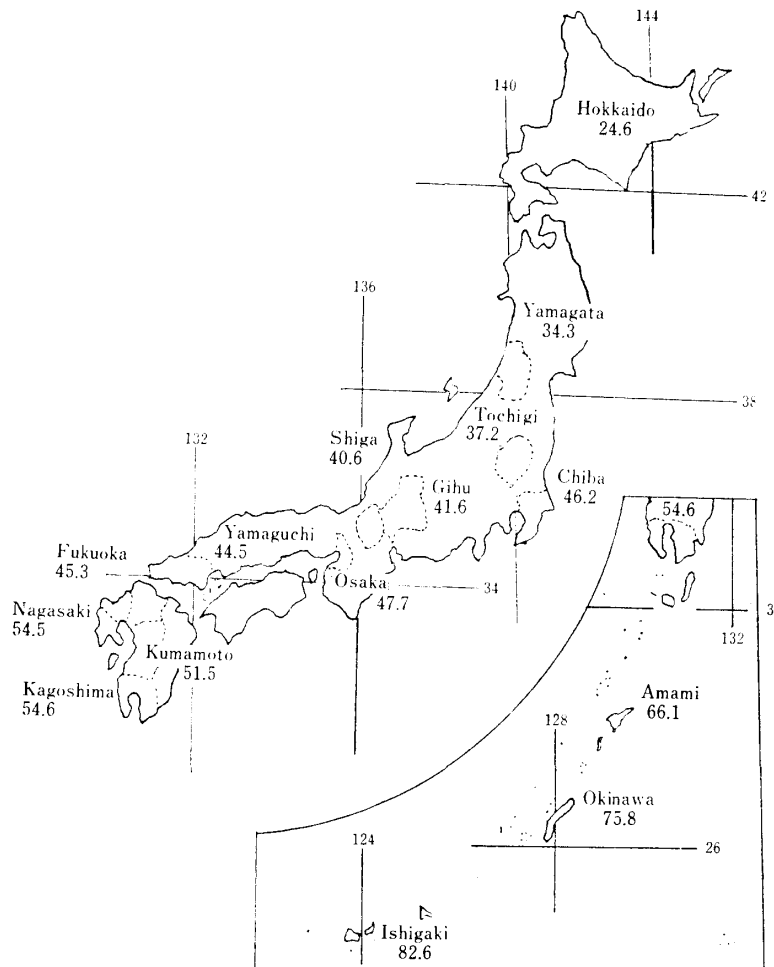


Fig. 2. Geographical distribution of percent C_4 of the grass family in Japan.

を示した。亜科レベルについてみると、イネ亜科、ダンチク亜科、ウシノケグサ亜科は C_3 種のみを含み、スズメガヤ亜科は C_4 種のみを含んでいる。キビ亜科については、大部分が C_4 種であるが、チゴザサ連の中のチゴザサ属 (3種)、ヒナザサ属 (1種)、またキビ連中のヌメリグサ属 (1種)、チヂミザサ属 (2種)、およびキビ属 (1種) に C_3 種が混入している。キビ属中の C_3 種はヌカキビだけなので、この表では C_4 の属として示されている。このようにしてみると、日本産イネ科植物 98 属 288 種のうち、 C_4 -種は 44 属 101 種で、割合としては属数で 44.9%、種数で 35.1% を占めることになる。

2. 日本におけるイネ科 C_3 -, C_4 -種の地理的分布

第3表に示した光合成型の分類をもとに、日本各地 13 地域の植物誌を参考にして、イネ科植物の各亜科数、並びに C_3 -, C_4 -種数を算出した (第4表)。なお鹿児島

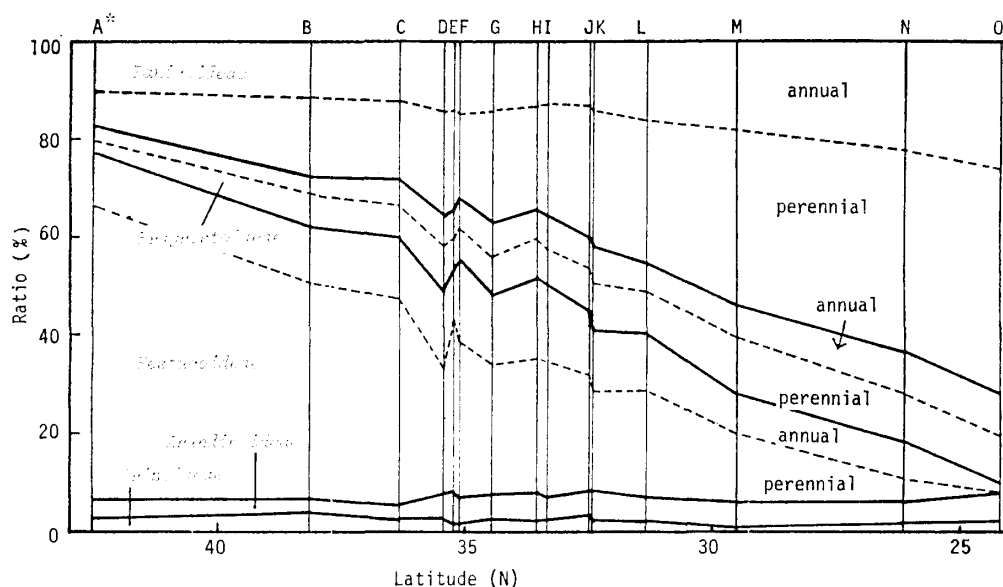


Fig. 3. Distribution patterns in relative frequency of each subfamily of grass along latitude in Japan.

*A.....O, denote abbreviation of the district name, As to full name of them, refer to Table 4.

島県は本土部分と島嶼部分とに分け、また沖縄県については、緯度にして 26 度線を境に、それより北を沖縄、南を石垣として分割して示した。第 4 表における C_4 種の割合を地図の上に示したのが第 2 図である。表と図によると、北海道における 24.6% から石垣における 82.6% まで、低緯度になるにつれて C_4 種の割合が増加してゆく傾向がみられる。また、 C_4 率 40~50% の地域が、太平洋岸地域に分布し、滋賀、岐阜の内陸で 40~45%，福岡、大阪、千葉県など海に面する地域では 45~50% となるような傾向も見うけられる。

こうした地域的分布が、いかなる気候要因と関係しているのか、両者の相関関係を調べたのが第 5 表である。表によると、温度要因とは一般に高い相関を示すが、中でも年平均気温とは最も高い値 (0.978**) が示されている。降水量については、有意差はあるが、それほど高い値とはいえない。さらに日射量、日照時間については、ほとんど相関がみられない。湿潤亜熱帯から冷温帯にわたる日本という地域に分布するイネ科植物において、その C_3 、 C_4 種群の地理的分布に気温要因が強く関与していることを示している。 C_4 植物は、乾燥地域において多くなるといわれているが、日

本附近は世界的にみても降水量が多く、いわゆる乾燥気候は分布していない。全国各地とも一様に雨量が多く、種分布を規制するような降雨量のちがいはないものと考えられる。緯度が高くなるほど降水量は減少

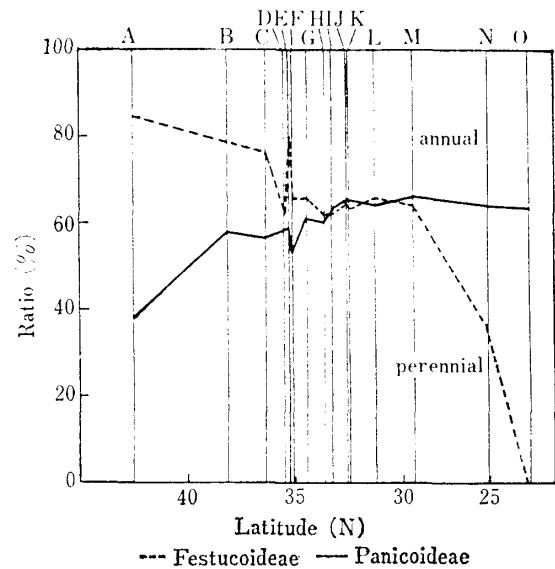


Fig. 4. Variation in frequencies of annual and perennial species in the subfamily *Festucoideae* and *Panicoideae*.

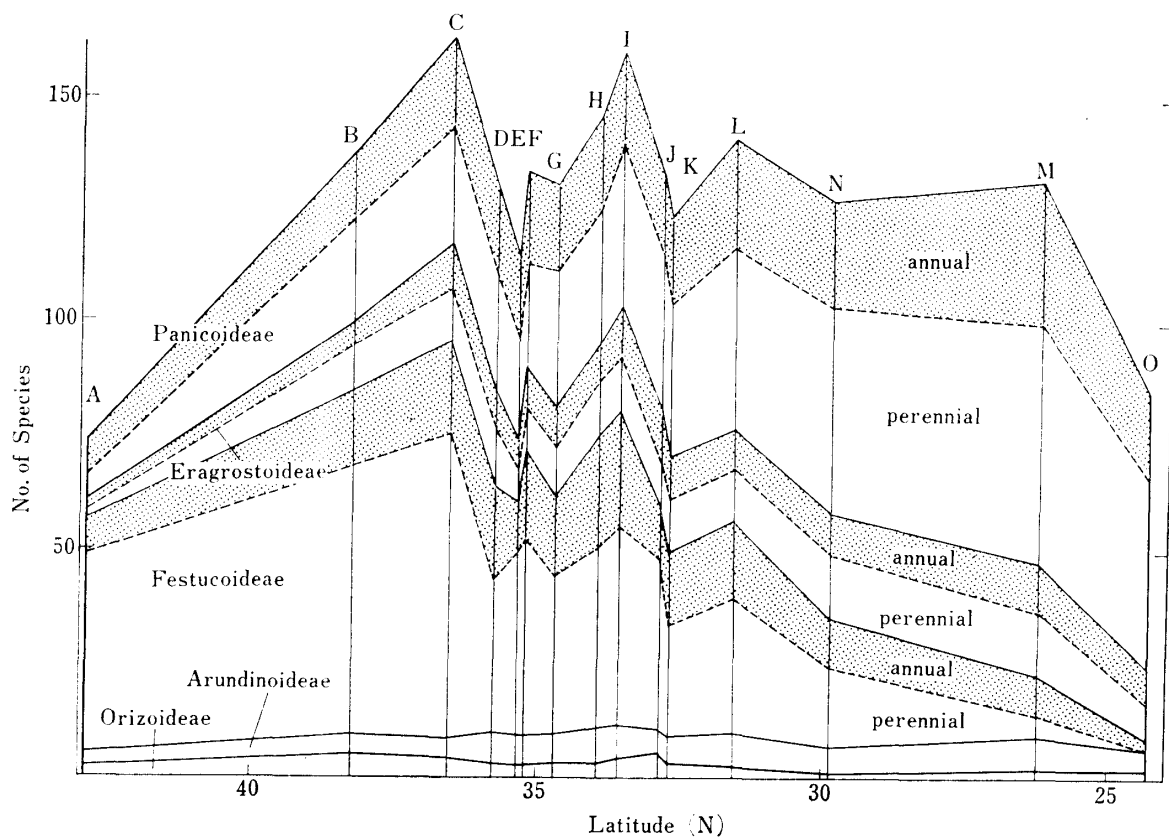


Fig. 5. Changes in relative frequencies of each subfamily along latitude, for each subfamily the proportion of annual species is shown by shading.

し、同時に温度も低下していく。すくなくとも日本附近で、 C_3 , C_4 種の地理的分布と、光や水分要因との関係を、本報告のような方法によって求めることは無理であろう。著者ら²⁹⁾は同じ手法を用いてカヤツリグサ科 C_3 , C_4 種における地理的分布について追究し、それらの分布に気温が強く影響していることを見出しているが、光や水分要因についてはそのような関係をみだしてない。しかしここで、考慮しなければならないのは高度に伴う C_4 率の変化に関する問題である。標高の上昇につれ気温は下る。100 m に対して 0.5°C 、また緯度の北進により1度につき 0.7°C 下るといわれている (野口彌吉: 栽培原論)。本論文は、この点は全く考慮に入れず、地方別 Flora の記載に基くものである。したがって、緯度と C_4 率の関係では、高度に基く若干の誤差の存在は免れがたい。この点は次報に詳論する。

TEERI ら³¹⁾は、北米におけるイネ科 C_3 , C_4 種の分布を調査し、生育期 (とくに 7 月) の最低気温が C_4 種の分布割合と高い相関をもつことを報告している。これには、 C_4 種の病理的な低温感受性が、冷涼地における C_4 種の分布を制限しているためであるとの推論を下している。EHLERINGER ら³²⁾は、 C_4 植物光合成における quantum yield は 28°C 以下では C_3 植物にまさるが、それ以下では劣ることを明らかにした。さらに EHLERINGER³³⁾ は、北米におけるイネ科 C_3 -, C_4 - 種の生態的分布に関する数値計算から、それらの生産性と、地理的分布に quantum yield が限定要因として働いていると述べている。本研究でみたイネ科 C_3 , C_4 種の地理的分布に気候パラメーターの内どれが最も大きく影響しているかを定めることは極めて困難である。日本に関する限り C_3 , C_4 種の分布に気温要因が強く関与していることに異論はないが、より多様な組合わせの気候を含む世界の諸地域では、気温と降水量、更には日射量などの複合的な要因が関係しているように考えられる。この点については続報で問題としたい。

日本におけるイネ科各亜科の分布傾向の調査では、低緯度地域でその割合が高くなるものと、その反対の傾向を示すものがある (第 4 表)。これは、温度に対して、分類群の間で異った分布傾向が存在するためと考えられる。

緯度別の C_4 種の増減の内訳を亜科レベルで調べたのが、第 3 図である。図中の記号 A・B・C……O は、緯度別にみた各地域の番号で、第 4 表に示した通りである。縦軸には、その地域における総種数を 100 とし

た場合の各亜科の種数割合を示してある。イネ亜科、ダンチク亜科、スズメガヤ亜科は、北から南へそれほど大きな変動をしていないことがわかる。これに対し、ウシノケグサ亜科、キビ亜科は、緯度が低くなるにつれ、前者は大きく減少し、また後者は大きく増加している。ウシノケグサ亜科は、すべてが C_3 種から構成されており、キビ亜科は大部分が C_4 種であることから、日本の場合、 C_3 -, C_4 - 種の緯度別の増減には、この 2 亜科が主体的に関与しているといえる。しかしながら、前にも述べたように、こういう特徴は雨量が平均して多いという日本の特殊な状況によるものである可能性のあることは注意しなければならない。スズメガヤ亜科、イネ亜科、ダンチク亜科など 3 亜科のものは、どのような環境条件のもとで変動するのであろうか。HARTREY^{10, 11, 12)}によると、キビ亜科の中のウシノケサ連 (*Andropogoneae*)、キビ連 (*Panicaceae*) の分布は、熱帯を中心に高緯度地方へゆるやかな減少を示すのに対し、スズメガヤ亜科は熱帯乾燥地域にかなりかたよった分布をし、その地域の外では急激な減少を示すという。キビ亜科は多数の C_4 種を擁しているが C_3 種もまたかなり含まれている。一方スズメガヤ亜科はすべてが C_4 種であり、 C_3 種は含まれない。スズメガヤ亜科のいかなる生理的特徴が、このような分布特性を規制しているのか興味ある点である。 C_3 植物から C_4 植物への適応分化を考える上で重要な意味があると思われる。

イネ亜科、ダンチク亜科については、種数は少ないが、北緯 25° あたりから 45° あたりまではほぼ同程度の割合を維持している。キビ亜科やウシノケグサ亜科がそれぞれ熱帯・亜熱帯や冷温帯を適地として分布しているのとはややおもむきがちがっている。これについてはもっと広い地域における分布を調べる必要がある。

植物は、最適環境で十分な生育を遂げることは云うまでもない。しかしそれにとどまらず、自らの分布域を拡げようとして不良環境へも積極的に進出していく。そしてその過程で独自の耐性を獲得する。種子の休眠や、冬期の落葉や枯死現象などはその一例であろう。そのほか、一年生であるか多年生であるかも重要な特性である。たとえば、西南日本の夏にはびこる雑草は、その原産地が熱帯や亜熱帯であり、それらにとっては不良環境である日本の冬を種子で過ごすといった一年生の生活型を獲得した種のみが、日本へ進出しているという¹⁷⁾。種子は不良環境から生命を守るのに都合のよい形なのである。イネ科植物のうち、ウシノ

ケグサ亜科は比較的冷涼な地域を分布の中心としており、キビ亜科は熱帯・亜熱帯を中心に広がっている。従ってウシノケグサ亜科については暑さが、またキビ亜科については寒さが、一年生植物の割合を増加させることが予想される。第3図で破線で仕切ったのが、各亜科ごとの一年生と多年生の割合である。このうち、ウシノケグサ亜科、キビ亜科についてのみとりあげたのが、第4図である。たしかにウシノケグサ亜科については低緯度ほど一年生の割合が増加し、キビ亜科については、高緯度ほど増加している。

割合としては、不良環境下における一年生のものの増加がみられる。しかし、絶対数としてみれば、どのような増加の仕方をするであろうか。第5図には、第3図の縦軸を種数に変えた場合の緯度別の変動を示してある。これによると、ウシノケグサ、キビ両亜科について、不良環境下における一年生および多年生の草種は、両者ともに減少するが、減少の仕方は多年生のものの方が大きい。これは一年生のものの方が不良環境に耐える能力の大きいことを示すものであろう。イネ科植物の生態分布に、生活型が大きく関与していることがうかがわれる。

摘 要

タケ亜科をのぞく日本産イネ科植物の5亜科について、 C_3 、 C_4 種の分類をこころみ、更にそれらの地理的分布をしらべた。得られた結果は次のようである。

1) CO_2 補償点の高低と Leaf anatomy の間には完全な相関関係がみとめられ、例外はみとめられなかった。両特性にもとづいて C_3 、 C_4 種を分類した。

2) イネ科のなかでは、キビ亜科をのぞいて、イネ亜科、ダンチク亜科、ウシノケグサ亜科はすべてが C_3 種であり、スズメガヤ亜科はすべてが C_4 種であった。キビ亜科は、その多くが C_4 種であるが、チゴザサ連 (Tribe *Isachneae*) のチゴザサ属 (Genus *Isachne*)、ヒナザサ属 (Genus *Coelachne*)、およびキビ連 (Tribe *Paniceae*) のヌメリグサ属 (Genus *Sacciolepis*)、チヂミザサ属 (Genus *Oplismenus*) に、例外的に C_3 種を含む。

3) 日本の各地域における C_4 植物の割合は、気温条件とかなり高い相関がみとめられた。特に、年平均気温との相関がもっとも高かった。

4) 日本において、緯度の低下に伴う C_4 植物の割合の増加は、キビ亜科の増加と、ウシノケグサ亜科の減少に依存していた。イネ、ダンチク、スズメガヤの

3亜科については、大きな変動は認められなかった。

5) ウシノケグサ亜科とキビ亜科に属する種を、一年生と多年生とに分け、両者の割合と緯度との関係をみると、高緯度地域ほど、ウシノケグサ亜科では多年生が、キビ亜科では一年生が増加し、低緯度地域では両亜科とも逆の傾向がみられた。このことは、イネ科植物の生態分布に、生活型が大きく関与していることを示している。

引 用 文 献

1. 千葉県生物学会 1975. 千葉県植物誌. 井上書店, 東京.
2. CROOKSTON, R.K. and D.N. Moss 1973. Plant Physiol. **52**: 397—402.
3. DOWNTON, W.J.S. 1975. The occurrence of C_4 photosynthesis among plants. Photosynthetica **9**: 96—105.
4. ——— and E.B. TREGUNNA 1965. Carbon dioxide compensation-its relation to photosynthetic carboxylation reactions, systematics of the Gramineae, and leaf anatomy. Can. J. Bot. **46**: 207—215.
5. EHLERINGER, J.R. 1977. Quantum yields for CO_2 uptake in C_3 and C_4 plants. dependence on temperature, CO_2 and O_2 concentration. Plant Physiol. **59**: 86—90.
6. ——— 1978. Implications of quantum yield differences on the distributions of C_3 and C_4 grasses. Oecologia **31**: 255—267.
7. 福岡県高等学校生物研究会 1975. 福岡県植物誌. 博洋社, 福岡.
8. 岐阜県高等学校生物教育研究会 1966. 岐阜県の植物・大衆書房, 岐阜.
9. 橋本千春・森谷 憲 1968. 栃木県植物目録. 新生社, 宇都宮.
10. HARTLEY, W. 1958. Studies on the origin, evolution, and distribution of the Gramineae. I. The tribe Andropogoneae. Aust. J. Bot. **6**: 116—128.
11. ——— 1958. ——— II. The tribe Paniceae. Aust. J. Bot. **6**: 343—357.
12. ——— 1960. ——— III. The tribes of the Subfamily Eragrostoidae. Aust. J. Bot. **8**: 256—276.
13. 初島住彦 1978. 鹿児島県植物目録. 朝日印刷, 鹿児島.
14. ——— 1975. 琉球植物誌. 那覇.
15. HATTERSLEY, P.W. and L. WATSON 1976. C_4 grasses: an anatomical criterion for distin-

- guishing between NADP-malic enzyme species and PCK or NAD-malic enzyme species. Aust. J. Bot. **24**: 297—308.
16. ——— 1983. The distribution of C_3 and C_4 grasses in Australia in relation to climate. Oecologia **57**: 113—128.
 17. 堀勝 1964. 大阪府植物誌. 六月社, 大阪.
 18. 北村四郎 1968. 滋賀県植物誌. 保育社, 東京.
 19. 河野昭一 1974. 種の分化と適応. 植物の進化生物学Ⅱ. 三省堂, 東京.
 20. 金井龍二 1981. C_4 光合成と CAM. 宮地重遠編. 光合成 I 葉緑体の構造と機能. 朝倉書店, 東京. 162—181.
 21. 熊本記念植物採集会 1969. 熊本県植物誌. 長崎書店, 熊本.
 22. 岡 国夫 1972. 山口県植物誌. 山口県教育財団. 山口.
 23. 大井次三郎 1965. 日本植物誌, 至文堂, 東京.
 24. RAGHAVENDRA, A. S. and V. S. R. DAS 1978. The occurrence of C_4 -photosynthesis: A supplementary list of C_4 plants reported during late 1974-mid 1977. Photosynthetica **12**: 200—208.
 25. ——— Characteristics of plant species intermediate between C_3 and C_4 pathway of photosynthesis: Their focus of mechanism and evolution of C_4 syndrome. Photosynthetica **14**: 271—283.
 26. REGER, B. J. and L. E. YATES 1979. Distribution of photosynthetic enzymes between mesophyll, specialized parenchyma and bundle sheath cells of *Arundinella hirta*. Plant Physiol. **63**: 209—212.
 27. 武田友四郎・福山正隆 1971. イネ科植物における光合成に関する研究 (第1報). 日作紀 **40**: 12—20.
 28. 武田友四郎・上野 修 1982. 日本産カヤツリグサ科 C_3 , C_4 植物の生態特性. 日作紀 **51** (別号 1): 235—236.
 29. 館岡亜緒 1956. スズメガヤ亜科, キビ亜科の葉の解剖学的特徴の再検討. 植物研究雑誌 **31**: 210—217.
 30. ——— 1959. イネ科植物の解説. 明文堂, 東京.
 31. TEERI, J. A. and L. G. STOWE 1976. Climatic patterns and the distribution of C_4 grasses in north America. Oecologia **23**: 1—12.
 32. 外山三郎 1980. 長崎県植物誌. 長崎.
 33. 結城嘉美 1972. 山形県の植物誌. 田宮印刷所, 山形.

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

I. Taxonomic and geographical distribution of C_3 and C_4 grasses in Japan with special reference to climatic conditions

Tomoshiro TAKEDA, Takahiro TANIKAWA*, Waichi AGATA and Susumu HAKOYAMA.

(Faculty of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka 812.

*Present address ; Miyako Agricultural Extension of Fukuoka Pref.)

Summary

Excluding species of the subfamily *Bambusoideae* which are all C_3 species, identification of C_3 and C_4 species of the grass family in Japan was carried out, then geographical distribution of C_3 and C_4 species in Japan with special reference to climatic conditions was investigated.

Obtained results are as follows :

1) Since the CO_2 compensation point is closely related to the "Leaf Anatomy" and no exceptional relationships were observed in this study. Tested species were accepted as C_3 or C_4 , depending on the tested results, regardless of whether the distinction was made on the basis of CO_2 compensation point, "Leaf Anatomy". We also classified untested species as C_3 or C_4 , where possible, on the basis of their taxonomic affinities.

2) The species belonging to the subfamily *Oryzoideae*, *Arundinoideae*, *Festucoideae* are all C_3 species, and to the *Eragrostoideae* are all C_4 species. Most of the species belonging to the subfamily *Panicoideae* are C_4 species, but it is noted that the exceptional C_3 species are also contained in the genus *Isachne* and *Coelachne* of the tribe *Isachneae*, the genus *Panicum*, *Sacciolepis* and *Opismenus* of the tribe *Paniceae*.

3) High correlations exists between geographical distribution of percent C_4 expressed as percentage of C_4 species in the total grass flora and climatic conditions, especially yearly mean temperature conditions.

4) Increase in percent C_4 of the grass family with latitudinal descend in Japan depends chiefly on increase in species of the subfamily *Panicoideae* and decrease in species of the subfamily *Festucoideae*. On the other hand, no remarkable changes in species of the subfamily *Oryzoideae*, *Arundinoideae* and *Eragrostoideae* were found.

5) In the subfamily *Festucoideae*, it was found that perennial species increased and annual species decreased with latitudinal ascend, at the same time, in the subfamily *Panicoideae*, perennial species decreased and annual species increased with latitudinal ascend. It is most likely that the life-form of plant is related to the ecological distribution of the grass family.