

日本産ヒエ属植物の変異—穂型と小穂

元草地試験場
清水 矩宏

1970年代後半から1980年代に、全国から収集したヒエ属植物の多数の系統を栃木県で栽培し、形態的、生理生態的諸特性を調査した結果を提供している。前回まで、草型と稈・葉の形状について示してきたが、今回は野生ヒエの形態的種間差異をもっとも良く表す形質として穂型と小穂（種子）を取り上げる。これらについても同一場所、同一年次、同一条件で栽培した試験結果に基づいて系統間の比較を行った。なお、供試した試料は出穂後約1か月の完熟期の穂及び風選した小穂である。

1 節 穂型

穂型の類別

全国から収集され、1978年に栃木県において畑条件で栽培した系統の穂の形を対象に調べた。穂型については、タイヌビエとイヌビエは種内変異がみられるが、ヒメタイヌビエは変異がない。

タイヌビエ：穂の大きさや枝梗の数を異にする3つの型(o-I型・o-II型・o-III型)に類別した(図-1)。

ヒメタイヌビエ：全系統でタイヌビエのo-III型に類似し(f型とする)、種内では類別できなかった(図-2)。

イヌビエ・ヒメイヌビエ：穂の形態では大差ないため、外観に強く影響する小穂の芒の状態を重視して、イヌビエはc-I無芒型・c-II短芒型・c-III長芒型(図-3)に、ヒメイヌビエはp-I無芒型・p-II短芒型(図-4)に類別した。

穂の各形質の種間差異

種ごとの穂に関連する形質を、種全体及び穂型の平均値と標準偏差として示したのが表-1である。

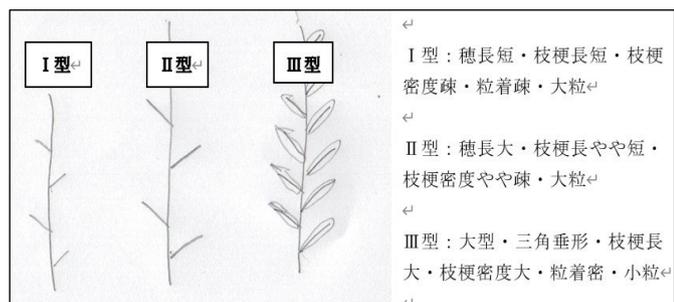


図-1 タイヌビエの穂型の類別



圃場での出穂状況
図-2 ヒメタイヌビエの穂型



圃場での出穂状況
図-3 イヌビエの穂型

穂重：種間差が大きく、全体の平均値ではイヌビエ(3.7g) > ヒメタイヌビエ(2.6) > タイヌビエ(1.7) > ヒメイヌビエ(1.4)の順である。穂型間でも差異があり、イヌビエではc-I型が最も重く、タイヌビエではo-I型が軽い。

穂長：大きな差異はなく、タイヌビエのo-I型が短い。

芒：タイヌビエ・ヒメタイヌビエはほとんど無芒であったが、イヌビエは変異が大きかった。



p-I型
図-4 ヒメイヌビエの穂型

枝梗数・枝梗密度：枝梗数及び枝梗密度(穂長1cm当たりの枝梗数)ともに種間差があり、ヒメタイヌビエ≧イヌビエ > タイヌビエ > ヒメイヌビエの順に枝梗数が多く、また枝梗密度が高い。タイヌビエは穂型とも関係があり、o-I型では枝梗数少なく枝梗密度が低いいため、疎らな外観を呈した。

枝梗長：穂の最下を第1枝梗とする

表-1 穂関連形質の種・穂型のタイプ別の平均値

種	系統数	穂型	穂重		穂長		第1-2枝梗間長		第2-3枝梗間長		第1枝梗長		第2枝梗長		第3枝梗長		中間枝梗長		枝梗数		枝梗密度	
			平均	標準偏差	平均	標準偏差	平均	標準偏差	平均	標準偏差	平均	標準偏差	平均	標準偏差	平均	標準偏差	平均	標準偏差	平均	標準偏差	平均	標準偏差
			g	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	本/cm	本/cm		
タイヌビエ	39	o	1.7	0.8	18.7	5.2	3.3	0.9	2.0	0.5	4.9	1.4	4.3	1.3	3.6	0.9	2.3	0.7	24.7	7.4	1.3	0.4
		o-I	0.8	0.3	14.1	2.4	2.9	0.6	1.8	0.4	4.4	1.4	3.8	1.3	2.8	0.8	1.5	0.4	13.8	1.6	1.0	0.3
		o-II	1.8	0.5	19.2	5.2	3.3	0.8	1.9	0.4	4.8	1.4	4.2	1.1	3.7	0.8	2.4	0.6	25.3	4.4	1.3	0.3
		o-III	2.7	1.4	20.8	4.3	3.8	1.4	2.4	0.7	6.2	1.1	5.4	1.4	4.2	0.9	2.6	0.5	33.8	12.5	1.7	0.8
ヒメタイヌビエ	20	f	2.6	0.7	20.5	2.8	2.7	0.5	1.8	0.3	6.0	1.0	5.0	0.8	4.2	0.5	2.4	0.4	33.5	5.0	1.7	0.3
イヌビエ	224	c	3.7	1.5	23.4	3.8	3.6	1.1	2.3	0.7	7.1	1.8	5.8	1.4	4.9	1.0	3.3	0.9	37.8	9.0	1.6	0.4
		c-I	4.3	1.8	23.0	3.8	3.5	0.8	2.3	0.7	7.8	1.8	6.2	1.4	5.1	1.1	3.2	0.8	37.4	9.3	1.6	0.3
		c-II	3.1	1.1	22.7	3.3	3.6	1.1	2.2	0.6	6.7	1.6	5.7	1.3	4.7	0.8	3.1	0.8	34.6	10.3	1.5	0.5
		c-III	3.3	1.2	24.2	3.9	3.7	1.3	2.3	0.8	6.5	1.6	5.4	1.3	4.8	0.9	3.4	1.0	40.2	6.9	1.7	0.3
ヒメイヌビエ	24	p	1.4	0.8	21.3	5.0	4.0	0.9	2.7	0.5	7.4	1.3	5.7	1.1	4.8	0.8	2.4	0.6	21.0	7.4	1.0	0.4
		p-I	1.5	1.1	19.9	6.2	3.4	1.1	2.4	0.7	6.9	2.1	5.1	1.6	4.3	1.4	2.4	0.7	22.7	11.6	1.1	0.4
		p-II	1.1	0.3	23.4	2.3	4.7	1.0	3.2	0.3	8.0	1.4	6.4	1.3	5.2	1.0	2.2	0.6	17.0	5.4	0.7	0.2

注) 枝梗は穂の基部から第1, 2と数える。中間は穂の中間位置の枝梗をさす。

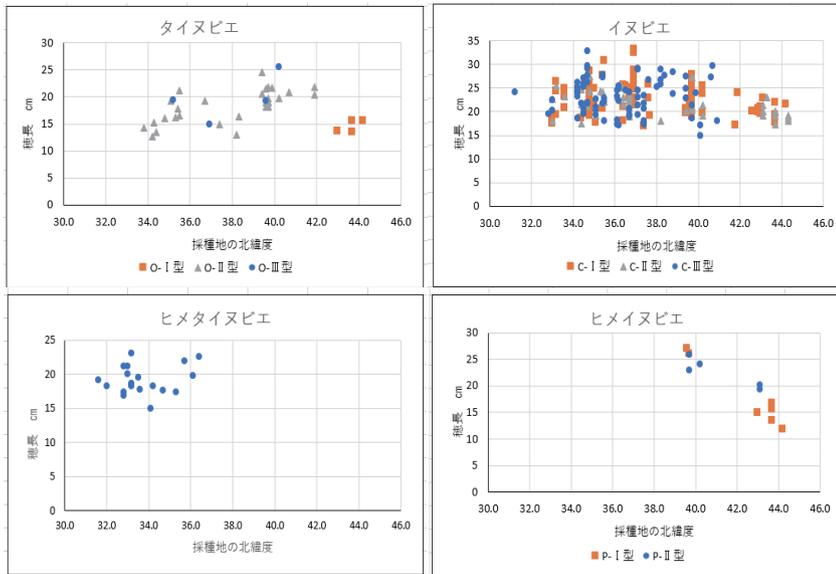


図-5 穂型別の穂長の地理的分布 (1978)

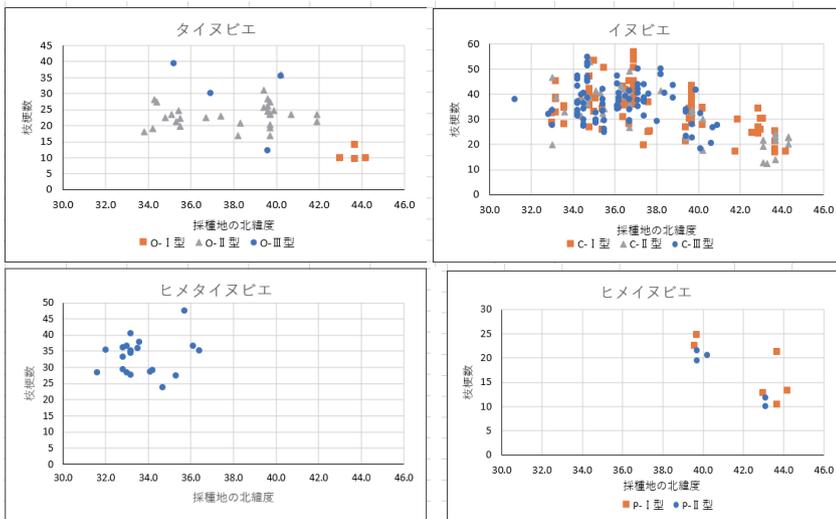


図-6 穂型別の枝梗数の地理的分布 (1978)

と、上に向かって順に枝梗が短くなるのは全種同じである。測定した4本の枝梗では、ヒメイヌビエ≧イヌビエ>ヒメタイヌビエ>タイヌビエの順に長かった。穂型との関係でみると、測定したすべての枝梗でイヌビエのc-I型が長く、

タイヌビエのo-I型が最も短い。

枝梗間長: 枝梗と枝梗の間隔を示す枝梗間長は、明瞭な種間差が認められない。

穂の外観での類別が最も容易であったタイヌビエについてまとめると、穂重・穂長・枝梗間長・枝梗長・枝梗数・枝梗密度ともにo-I型<o-II型<o-III型の関係にある。

穂の形質における地理的変異

各種における穂長の地理的分布を穂型別に示したのが図-5である。

タイヌビエは、o-I型は高緯度地帯にのみ分布しており、一方、o-II及びIII型は東北南部以西の低緯度地帯に分布していた。穂長は穂型に関わらず緯度との関係は認められなかった。

ヒメタイヌビエは、関東以西に限定されており、穂長の変異も小さかった。

イヌビエは、c-III型が高緯度地帯には見られなかったが、c-I型およびII型は全国に分布していた。穂長は高緯度地域では変異が小さくなる傾向がみられたが、低緯度地域では変異が大きく全体的に地理的変異は認められなかった。

ヒメイヌビエは、高緯度地帯の系統しかなかったが、東北産と北海道産ともにp-I型、p-II型が存在し、穂型に関わらず北海道産が短い。

次に、各種における枝梗数の地理的分布を穂型別に示したのが図-6である。

タイヌビエは、高緯度地域のo-I型の枝梗数が他の型と異なり少なかったが、o-II型、o-III型に地理的変異は認められなかった。

ヒメタイヌビエは、地理的には限定されており、変異はなかった。

表-2 収集時 (1977 年) の採種地産種子の状態

		100粒重	粒長	粒幅	粒大きさ	粒の形状
		g	mm	mm	粒長×幅	粒長/幅
タイヌビエ	平均	378.3	4.0	2.1	8.5	1.9
	S.D.	107.01	0.33	0.23	1.48	0.13
ヒメタイヌビエ	平均	260.7	3.2	1.8	5.7	1.8
	S.D.	32.13	0.19	0.12	0.56	0.14
イヌビエ	平均	184.7	2.9	1.6	4.7	1.8
	S.D.	41.72	0.25	0.15	0.71	0.26
ヒメイヌビエ	平均	202.1	2.9	1.7	4.9	1.8
	S.D.	41.60	0.25	0.15	0.71	0.26

注) 粒の大きさ：粒長×粒幅，粒の形状：粒長/粒幅

イヌビエは、穂型による分布は重なっており、全体的に地理的変異は認められなかった。

ヒメイヌビエは、穂長と同じく枝梗数は東北産と北海道産で異なり、穂型に関わらず東北産が多かった。

2 節 小穂 (種子) の諸形質

種子重・大きさ

収集時 (1977 年, 採種地産) の試料について、種別の種子重・大きさ等を表-2 に示した。

100 粒重ではタイヌビエが極めて重く、他の 3 種はタイヌビエの 50 ~ 60% であった。種子 (粒) の大きさもタイヌビエがずば抜けて大きく、イヌビエ、ヒメイヌビエは小さかった。種子の形状は 4 種とも全く同じで、長さ/幅の値がほぼ 1.8 の長卵形であった。

さらに、1 節で述べた 1978 年に栃木県で栽培して得られた穂の種子の諸形質を表-3 に示した。

タイヌビエは穂型によって種子の形状にも変異がみられた。前記の表-1 と参照して、タイヌビエの o-III 型では穂重は重かったが種子重は軽く、逆に o-I 型では穂重は軽かったが種子重は最も重かった。全ての型の平均値でもタイヌビエの種子は他の種よりは明らかに重い。ヒメタイヌビエある

いはイヌビエ・ヒメイヌビエの各穂型間ではタイヌビエからみれば種子重に大きな差異はなかった。

種子の大きさ及び形状は、上記の採種地産種子とほぼ同じ様相であった。

芒長は、1 節の外観で述べたように、イヌビエの穂型で異なり、c-I 型では平均してわずか 0.29mm でほとんど無芒あるのに対し、o-III 型は 2.37mm であった。ヒメタイヌビエでは全く芒は見られなかったが、タイヌビエはわずかにイヌビエの c-I 型程度に認められた。

種子重・大きさの年次間変動

収集時の試料を 1 節と同様の条件で 4 年にわたって栽培し、野生ヒエ各種における種子の諸形質の栽培による影響をみた (表-4)。各形質の年次間の平均値について変動係数を算出したところ、いずれの種も 100 粒重では年次間変動が大きく、粒の長さ・幅に基づく粒の大きさや形状では変動が小さかった。また、種別でみると、いずれの形質もタイヌビエの年次間変動が小さかった。

採種地産種子と各栽培年次の 100 粒重の種別の系統間相関をみたところ (図-7)、イヌビエ、ヒメイヌビエ、ヒメタイヌビエは、栽培年次に関わらず採種地産種子と大差のない 100 粒重および大きさの変異を示した。しかし、タイヌビエのみ大粒種子において粒の大きさは変わらないが 100 粒重が減少していた。

なお、従来ヒメイヌビエはイヌビエより小さな小穂を持

表-3 収集試料から栽培して得られた種子の穂型別の諸形質 (1978)

種	系統数	穂型	芒長		100粒重		粒長		粒幅		粒大きさ		粒の形状	
			cm		mg		mm		mm		粒長×幅		粒長/幅	
			平均	標準偏差	平均	標準偏差	平均	標準偏差	平均	標準偏差	平均	標準偏差	平均	標準偏差
タイヌビエ	39	o	0.24	0.48	362.4	63.3	4.33	0.29	2.13	0.14	9.05	0.99	2.07	0.16
		o-I	0.30	0.24	410.5	38.7	4.34	0.26	2.22	0.13	9.28	1.12	1.96	0.11
		o-II	0.22	0.48	364.6	60.7	4.37	0.28	2.12	0.13	9.14	0.90	2.08	0.15
		o-III	0.38	0.65	285.9	27.2	4.03	0.23	2.05	0.11	8.13	0.94	2.13	0.20
ヒメタイヌビエ	20		0.00	0.00	225.4	39.6	3.55	0.11	1.84	0.13	6.36	0.56	1.95	0.12
イヌビエ	224	c	1.28	1.08	207.5	47.4	3.35	0.34	1.64	0.13	5.40	0.82	2.07	0.23
		c-I	0.29	0.45	187.1	36.1	3.16	0.27	1.66	0.13	5.12	0.70	1.94	0.16
		c-II	1.36	0.72	203.9	52.3	3.35	0.37	1.65	0.14	5.48	1.05	2.08	0.20
		c-III	2.37	0.55	235.5	42.2	3.58	0.26	1.62	0.12	5.67	0.66	2.21	0.23
ヒメイヌビエ	24	p	0.57	0.48	209.7	86.8	3.49	0.44	1.72	0.16	5.85	1.37	2.09	0.17
		p-I	0.17	0.24	181.9	44.3	3.29	0.38	1.65	0.13	5.22	1.01	2.03	0.16
		p-II	1.25	0.24	258.2	10.4	3.90	0.24	1.85	0.12	7.01	0.80	2.17	0.11

表-4 種子の形質の年次間変動

100g重	採種地産種子	1978	1979	1980	1981	平均	年次間
		4月播種	6月播種	5月播種	7月播種	1978-81	変動係数
タイヌビエ	375.9	362.4	323.5	323.7	414.1	355.9	8.8
ヒメタイヌビエ	260.7	225.2	157.4	251.2	273.8	226.9	14.4
イヌビエ	184.4	207.5	182.1	176.6	236.0	200.5	12.6
ヒメイヌビエ	202.1	209.7	172.8	159.8	202.8	186.3	17.9
粒長	採種地産種子	1978	1979	1980	1981	平均	変動係数
タイヌビエ	4.0	4.3	4.0	4.1	4.6	4.3	5.9
ヒメタイヌビエ	3.2	3.6	3.1	3.3	3.8	3.5	7.9
イヌビエ	2.9	3.4	3.2	3.2	3.7	3.3	5.2
ヒメイヌビエ	2.9	3.5	2.7	3.0	3.5	3.2	7.2
粒幅	採種地産種子	1978	1979	1980	1981	平均	変動係数
タイヌビエ	2.1	2.1	2.1	2.0	2.1	2.1	3.0
ヒメタイヌビエ	1.8	1.8	1.7	1.8	1.8	1.8	4.2
イヌビエ	1.6	1.6	1.6	1.6	1.8	1.7	5.6
ヒメイヌビエ	1.7	1.7	1.6	1.6	1.7	1.7	5.0
粒の大きさ	採種地産種子	1978	1979	1980	1981	平均	変動係数
タイヌビエ	8.4	9.1	8.4	8.1	9.9	8.8	8.3
ヒメタイヌビエ	5.7	6.4	5.3	5.9	7.0	6.1	11.3
イヌビエ	4.7	5.4	5.1	5.1	6.5	5.5	11.0
ヒメイヌビエ	4.9	5.8	4.3	4.9	6.2	5.3	11.2
粒の形状	採種地産種子	1979	1979.6	1980	1981	平均	変動係数
タイヌビエ	1.9	2.0	2.0	2.1	2.2	2.1	4.1
ヒメタイヌビエ	1.8	2.0	1.9	1.9	2.1	2.0	4.6
イヌビエ	1.8	2.1	2.0	2.0	2.1	2.0	1.4
ヒメイヌビエ	1.8	2.1	1.7	1.9	2.0	1.9	3.0

注) 採種地産種子データは表-2と、1978年のデータは表-3と同様。

つと考えられたが、本試験の範囲では、図-7に示すように、種子重も大きさもイヌビエの変異内に含まれていた。この点については他の形質の結果も含めて今後の回で考察する。

種子重と早晩性の関係

系統の早晩性(「講座3」での「播種から出穂までの日数」と種子重の関係)を穂型別に示したのが図-8である。

タイヌビエは、o-I型が極めて早生で、種子重も重かった。o-II及びIII型の早晩性は同じ中～晩生であったが、種子重はo-II型の変異が大きく(100粒重で約250～500mg)、o-III型はo-II型の最も軽い部分と重なっていた。

ヒメタイヌビエは、晩生のみで100粒重で約150～300mgの範囲であった。

イヌビエは、早晩性と種子重はいずれの穂型も重なって差異はない。

ヒメイヌビエは、早生に限定されていたが、p-II型の種子重がp-I型より多かった。

種子重の地理的変異

各種における種子重の地理的分布を穂型別に示したのが図-9である。

タイヌビエは、o-I型が高緯度地帯にのみ分布し種子重も重かった。o-II型では変異は大きいと緯度との相関はなく、地理的変異は認められなかった。o-III型の種子重は最も軽かったが、o-II型と同じく地理的変異は見られなかった。

ヒメタイヌビエは、採種地が関東以西に限定されており、地理的変異はない。

イヌビエは、いずれの穂型も変異が重なっており地理的変異も認められなかった。

ヒメイヌビエは、高緯度地帯の系統しかなかったが、種子重は東北産と北海道産で異なり、穂型に関わらず東北産が重い傾向を示した。

穂・小穂の諸形質による主成分分析

1978調査の野生ヒエ4種について、穂及び小穂の形質について主成分分析を行った(表-5・図-10)。寄与率から第一主成分と第二主成分で全体変異の54%を表している。

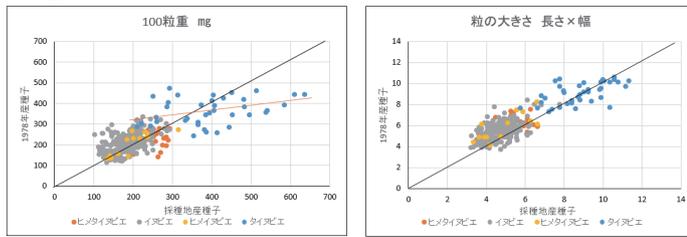
因子負荷量(factor loading: 主成分との相関を示す)の結果から、第一主成分は、穂の大小と粒の大小を表し(穂が小さく、粒が大きいものが+)、タイヌビエが他の3種と明確に分かれている。ヒメタイヌビエはイヌビエとタイヌビエの間に位置している。イヌビエは変異が大きいヒメイヌビエはイヌビエの変異の中に含まれる。

第二主成分は芒の有無と粒の形状によるもので、イヌビエは極めて変異が大きく、タイヌビエも比較的大きく、ヒメタイヌビエの変異は小さい。

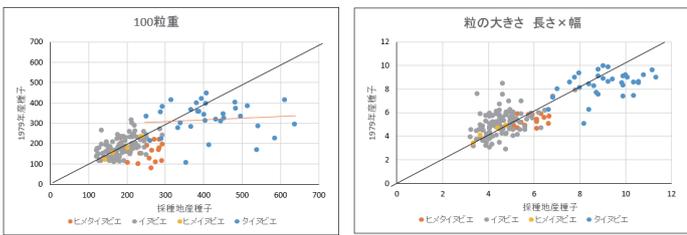
両主成分の分布から、イヌビエの変異が極めて大きく、一方、ヒメタイヌビエが極めて変異が小さいことが特徴として認められる。

[次回につづく]

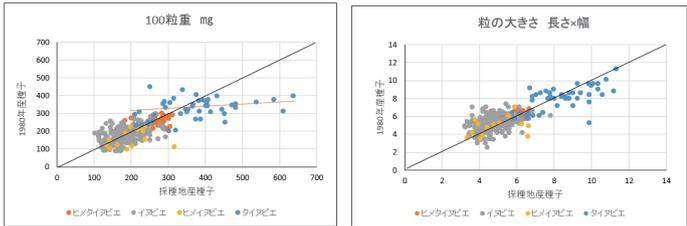
1978年産



1979年産



1980年産



1981年産

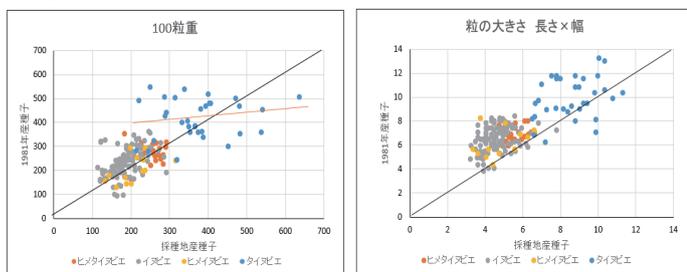


図-7 採種地産種子と各栽培年産種子による種子重及び大きさの種別系統間差異

表-5 穂・小穂の諸形質による主成分分析

形質	Factor loading		
	第一主成分	第二主成分	第三主成分
穂長	-0.72	0.43	0.21
枝梗数	-0.53	0.23	-0.25
芒の有無	-0.26	0.79	-0.44
芒の長さ	-0.26	0.77	-0.44
穂重	-0.63	-0.06	-0.01
粒重	0.67	0.47	0.41
粒長	0.57	0.58	0.32
粒幅	0.70	0.10	0.60
粒の大きさ	0.74	0.38	0.50
粒の形状	0.10	0.70	-0.33
1-2枝梗間長	-0.33	0.34	0.41
2-3枝梗間長	0.43	0.29	0.43
第1枝梗長	-0.74	-0.12	0.46
第2枝梗長	-0.74	-0.09	0.49
第3枝梗長	-0.77	0.06	0.40
中間枝梗長	-0.60	0.33	0.21
寄与率	0.35	0.19	0.16
累積寄与率	35.0	54.0	69.0

：相関の高い形質を示す

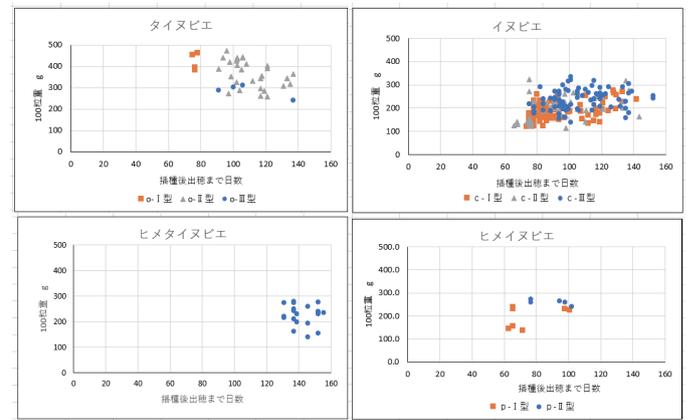


図-8 種子の100粒重と早晩性の穂型別の種・系統間関係(1978)

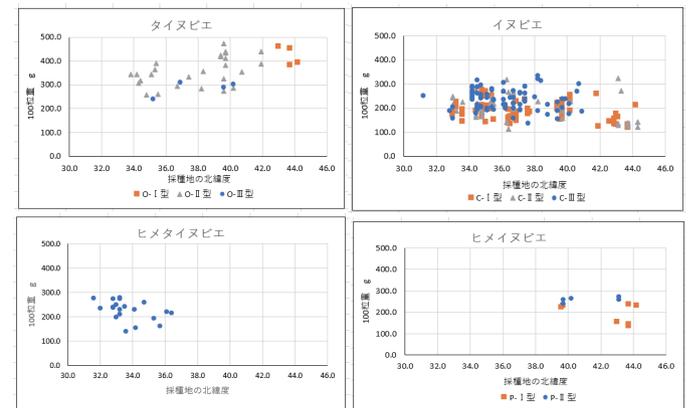
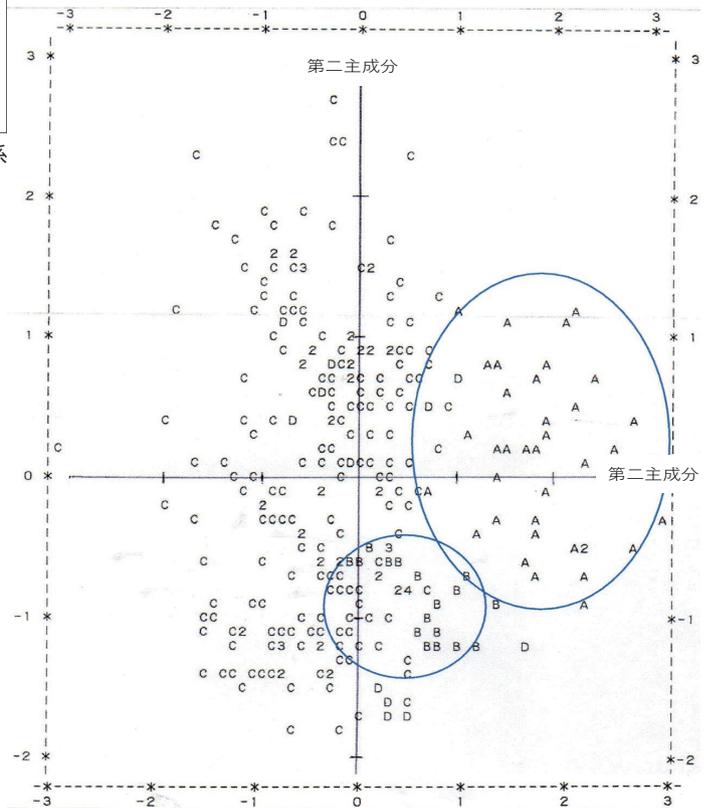


図-9 種子の100粒重の穂型別の地理的分布(1978)



(数値は同一点に存在する系統数を示す)

図-10 主成分分析による散布図