

ヤブマメ (*Amphicarpa edgeworthii* Benth.) の生育地の環境、 分類群、および種子生産の関係

荒瀬輝夫^{*1)}・井上直人²⁾

(¹⁾京都大学・²⁾信州大学)

要旨: ヤブマメの種子生産と生育地のミクロな環境との関係を調べるため、ミクロな環境を間接的に表すものとして植生と葉の外部形態(葉色、葉面積、毛茸の量、および葉枕の色)を取り上げた。葉の形態は変種分類の基準であるので、あわせて分類と種子生産との関連を調査した。生活型組成をもとに、生育地のスタンドを序列化して分析し、休眠型の組成からスタンドの遷移度(DS)を求めた。ヤブマメの生育地はDS=5~10というやや強度の攪乱状態に集中していた。生育型組成をもとに、スタンドのロゼット率を求めると、0.15~0.30のスタンドが多かった。ロゼット率と、地上、地下種子の千粒重との間には有意な負の相関が認められた。葉の色と形態と植生や種子生産との関連はほとんどなかった。葉の裏側は灰緑色で、毛茸の量が少なく、葉枕が黒紫色の系統の地理的な偏在が認められ、これはウスバヤブマメの分布域に類似していた。したがって、葉の形質は変種分類の基準となることが確かめられたが、種子生産との関連が認められなかった。地下結実性の差異が2変種の特性である可能性は低いと考えられた。

キーワード: 種子生産、植生、生育地、遷移、葉の形態、ヤブマメ、ロゼット。

前報(荒瀬・井上 1998)では、食用資源マメ科植物であるヤブマメについて、生育地の地理的環境として緯度を取り上げ、開花まで日数、開花期間、地下種子の占める割合との関係を報告した。地上閉鎖花種子は千粒重が平均22gで硬実、地下閉鎖花種子は千粒重が平均143gで休眠性がなかった。高緯度の系統ほど、開花まで日数は短く、開花期間が長く、地下種子の占める割合の系統間のばらつきが小さくなる傾向が認められた。しかし、系統収集時の調査では、湿った所から乾燥したところ、強光下からうす暗いところ、海岸近くの低標高地から高標高地というように、生育地の環境もさまざまであった。したがって、単に緯度などのマクロな地理的条件と結実性(およびつもの生長)との関係だけを考察すると、重要な情報を見落とす危険性があると思われる。千粒重や地下種子の占める割合などの変異は緯度だけでは説明できないので、変異を生み出した背景にある、実際の生育地の環境を調査する必要がある。

生育地のミクロな環境条件に関して、a) ヤブマメではどの要因に着目すればよいか未知であり、b) 全スタンドを同時に調査することは実際問題として不可能なので、系統収集時に調査し、比較を行うことは困難である。本研究では、ヤブマメという1つの種について調査を行っており、系統収集地点もさまざまな場所にわたるように設定したので、ヤブマメの生存の好適度、すなわち生存に関わる環境要因も広がりをもっていると思われる。従来、農学分野においては、群落を調査する際に草高、被度、密度などから優占度を算出し、生活型などのスペクトルを調べ、いわば植生を類型化することが多かった。そこで著者らは、植生を類型化するのではなく、攪乱の程度に応じて連続したものとして生活型組成をもとに序列化(ordination)し、それが生育環境を1つあるいは複数の座標軸としてと

らえられることに、さらにヤブマメの開花、結実などの生育習性と植生との関係を分析することに役立つと考えた。

また、葉の色や毛茸の多少などの外部形態は、生態学的に見れば群落の陰陽や微気象、昆虫などの動物による食害など、比較的ミクロな環境との関係があることが予測される。ヤブマメの葉については、福井・高橋(1976)が葉型、葉面積、葉色、粗剛程度、毛茸の多少・長短・色と着生状況、葉柄色を調査して、それぞれの系統間変異と地域性について述べている。これらのうち、本報では、生産性と関連があると予想され、生育地のミクロな環境を推し量るものとして、葉色、葉面積、毛茸の多少、ならびに顕著な変異の見られた葉枕の色を取り上げることとした。

ヤブマメについて、主に葉の色と形態によって、本邦のヤブマメ属を1種2変種ヤブマメ(var. *japonica* Oliver)とウスバヤブマメ(var. *trisperma* Ohwi)とする分類学的見方があり、ウスバヤブマメは、牧野(1961)によれば本州中部以北に分布すると記載され、大井(1983)によれば北海道、本州(中部以東に多い)、九州(まれ)に分布すると記載されている。福井・高橋(1975)は、ヤブマメの種子生産に関して、地下結実性に系統間差異があり、北方系統ほど種子生産が地下に偏る傾向があると報告している。分布についての記載から、北海道、東北、関東、北陸地方などのより高緯度の地域から得られた系統は概ねウスバヤブマメと判断されるので、地下結実性の高低がこの2変種間の特性であることが考えられる。本実験では、上のようなウスバヤブマメの分布域とされる地域の系統の他、中国、四国、九州地方などの供試系統も多くあるので(第3図参照)、葉の色と形態を調べることから、ヤブマメの千粒重や地下種子の占める割合などが2変種の特性かどうか、副次的に分類との関係を確認することができると考えられる。

そこで、本報では、生育地の植生調査をもとにしたヤブマメの生育地の環境の特徴、葉の色と形態、そして種子生産相互の関係を調査して、作物資源の評価の基礎としての種子生産が生育地の環境とどのような関わりを持っているか分析を行った。また、種子生産と変種分類との関連を明らかにするため、得られた葉の形質の地理的偏在性を調べ、種子生産との関係を検討した。

材料と方法

1. 生育地の植生

ヤブマメの生育地の環境を植生から推測することを狙いとして、各スタンド（概ね5×10 m）の出現種を1995年5～9月の系統収集時に調査した。データは労力も少なく客観的な種組成による在・不在のみの二元データとした。

種組成データから、各出現種をその生活型および生育型におきかえることによって、生活型および生育型のスペクトルを求めた。これをもとに、生育地を分類するのではなく、二次的遷移の進行という軸上に序列化するという考えから、生活型スペクトルから遷移度を算出した。遷移度は、沼田（1961）のDSを修正し、種組成データのみから計算した浜端（1980）の式

$$DS = \sum_{i=1}^n l_i / n \quad (1)$$

で求めた（ l_i は*i*番目の構成種の生存年限、Th=1, H, G, Ch=10, N=50, M=100, n は出現種数）。また、生育型スペクトルから、全種に対するロゼットをもつ種の比率を表すものとして、

$$\text{ロゼット率} = (r + pr + ps) / n \quad (2)$$

を求めた（ r , pr , ps はそれぞれロゼット、部分ロゼット、偽ロゼットの種数をさす）。

2. 葉の色と形態

ウスバヤブマメでは葉の裏側が帯白色とされているが（牧野 1961, 大井 1983）、「帯白色」について、a) 表側に比べて白みがかっている（葉緑素の量が少ないなど）、b) 裏側そのものが白い、の2つを考えることができる。そこで、葉の表裏両方の葉色を調査することとし、生育ステージによる差が現れないように初期の段階でサンプリングすることにした。

1997年5月12日、系統ごとに10個の種子を、信州大学農学部圃場に播種した（15×15 cm, 2反復）。地下種子の千粒重は系統間のばらつきが大きく（荒瀬・井上 1998）、初期生育に大きく影響することが予想されたので、1996年に更新した地上閉鎖花種子を供試した。これらは硬実であるため、前処理としてサンドペーパーで種皮を研磨し、湿ったろ紙に包んで発芽させた。7月1日（播種50日後）、各系統2個体から、完全に展開した主茎の第3本葉を採取した。頂小葉の表裏の葉色のL*a*b*表色系（JIS Z8729）は、1サンプルにつき2点、10 mmφの面積で、デジタル測色色差計（日本電色工業 ZE-2000）を用いて

測定した。同時に、葉面積（3小葉の合計）、表面の毛茸の量の多少、葉枕の色を調査した。葉面積は系統平均で8～27 cm²であったので、15 cm²未満、15～20 cm²、20 cm²以上の3階級に分けた。毛茸の量については、葉の表側を斜めに透かして見たときの多少と触感で「多い」「少ない」を判断し、どちらとも判断しにくい場合は「中間的」とした。葉枕（葉柄基部の葉枕および小葉の基部の小葉枕）の色については、黒紫色の着色の有無を目視によって「黒紫色」「緑色」と判断した。

生育地の植生に関する（1）（2）の指数、葉の4つの形質と、前報（荒瀬・井上 1998）で得られた種子生産に関するのデータを照合し、生育地の特徴、葉の外部形態、および種子生産の相互の関連を分析した。

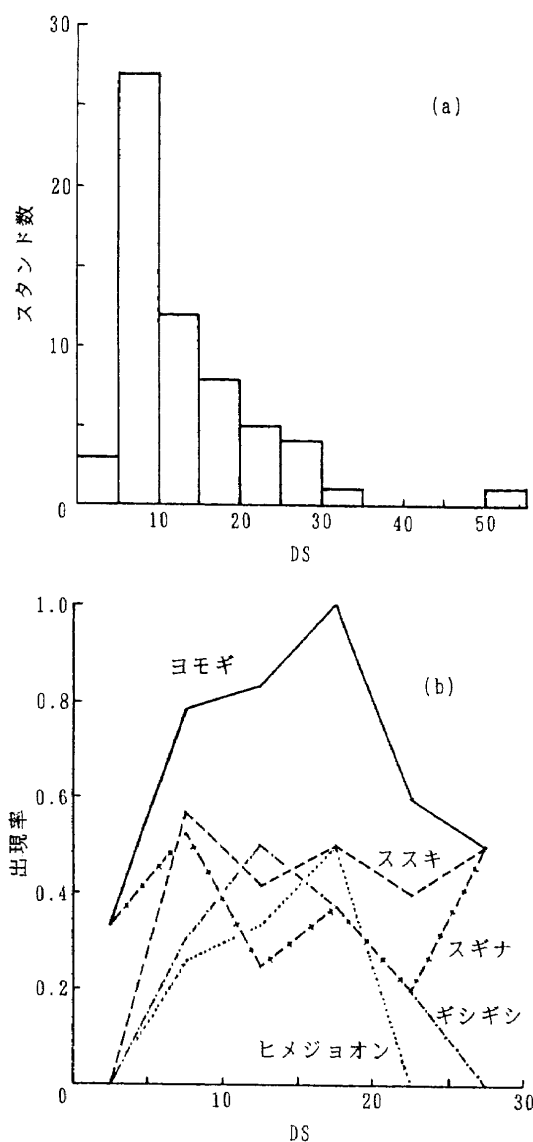
結 果

1. 生育地の植生

（1）遷移度、ロゼット率からみた生育地の特徴

ヤブマメの生育地のうち、強い攪乱条件にあると考えられるDS=0～5スタンド数は全体の1/20と少なかった。しかし、DS=5～10のスタンド数は急増して全体の1/3を占め、これをピークとして、スタンド数はDSが増大するにつれて減少した（第1図a）。主な出現草種として、ヨモギ（北海道地方のオオヨモギを含む：*Artemisia princeps* Pamp. + *A. montana* (Nakai) Pamp.）、ススキ（*Miscanthus sinensis* Anderss.）、スギナ（イヌスギナを含む：*Equisetum arvense* L. + *E. palustre* L.）、ギシギシ（エゾノギシギシなど類似の種を含む：*Rumex crispus* L. subsp. *japonicus* (Houtt.) Kitam. + *R. obtusifolius* L., etc.）、ヒメジョオン（*Erigeron annuus* (L.) Pers.）の5種の、遷移度ごとに見たヤブマメ生育地における出現率は第1図bのようになった。もっとも出現率が高く、どの遷移度でも最も常在度の高かったのはヨモギで、出現率のピークはDS=15～20であった。スギナはDSに関して明確なピークが認められず、スタンドでの出現率は0.2～0.6の間を推移した。ススキ、ギシギシ、ヒメジョオンは低い遷移度（DS=0～5）のスタンドには出現せず、ススキはDS=5以上では出現率0.4～0.6であり、ギシギシはDS=10～15をピークとしてDS=25以上では出現せず、ヒメジョオンはDS=15～20をピークとしてDS=20以上では出現しなかった。

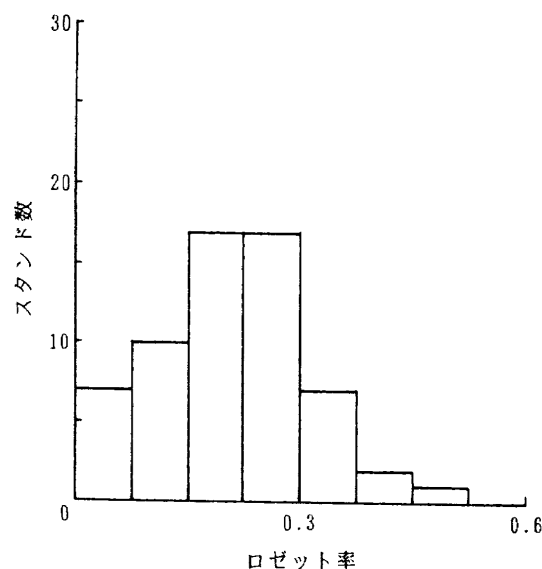
ロゼット率は、半数以上のスタンドで0.15～0.30であった。これよりロゼット率が増加するとスタンド数は急速に減少し、0.5以上のスタンドはなかった。ヤブマメの生育地では、全体的にロゼット率の低いスタンドが多く、0.15～0.30をピークとしていることが読み取れた（第2図）。ロゼットをもつ植物は全58スタンドで43種、延べ182種が出現し、うちロゼット植物（ r ）、部分ロゼット植物（ pr ）、偽ロゼット植物（ ps ）の種数はそれぞれ19（10%）、88（49%）、75（41%）であった。代表的な草



第1図 ヤブマメ生育地の遷移度 (DS).
a: スタンド数の頻度分布, b: 主要草種の出現率.
DS = $\sum l/n$, l は Raunkiaer の生活型に基づいた生存年限で Th=1, H, G, Ch=10, N=50, M=100, n は出現種数を示す.

種は, r ではオオバコ (*Plantago asiatica* L.), セイヨウタンポポ (*Taraxacum officinale* Weber), pr ではヨモギ, ヒメジョオン, ps ではギシギシ, フキ (*Petasites japonicus* (Sieb. et Zucc.) Maxim.) などであった. これらの大部分は多年生植物であり, ヒメジョオン, ヤブジラミ (*Torilis japonica* (Houtt.) DC.) などの一年生植物は16種を数えたが, ヒメジョオン以外は散発的で, 出現は延べ34種 (19%) と少なかった. そのうち, 攪乱地に先駆植物として侵入しやすい風散布種子をもつ草種は23種 (13%) であった.

なお, DS と緯度, 標高との相関はそれぞれ $r=0.227$, 0.044 , ロゼット率と緯度, 標高とではそれぞれ $r=0.224$, -0.121 と低く, いずれも有意ではなかった. DS とロゼット率との間には有意な相関は見られなかった ($r=-0.254$).



第2図 ヤブマメ生育地のロゼット率.
ロゼット率 = $(pr + ps + r) / \text{全種数}$.
 pr , ps , r はそれぞれ, 生育型が部分ロゼット, 偽ロゼット, ロゼットの種数をさす.

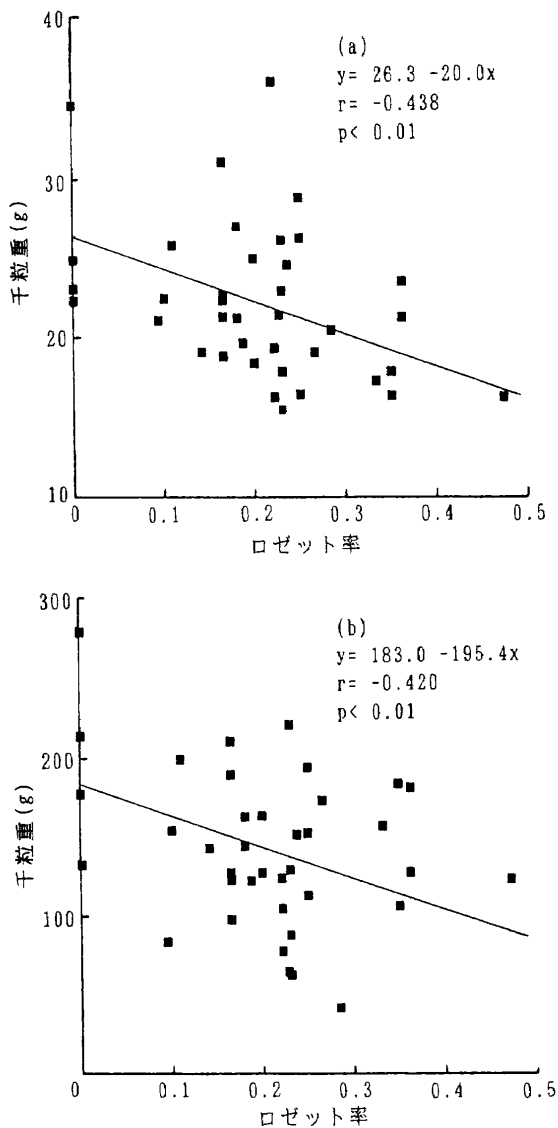
(2) 植生と種子生産との関係

各系統の得られたスタンドのロゼット率と, これらを1996年に同一箇所栽培して得られた地上, 地下閉鎖花種子の千粒重の値 (荒瀬・井上 1998) との間には, それぞれ有意な負の相関 ($r=-0.44$, -0.42 , とともに $p<0.01$) が存在した (第3図). しかし遷移度と千粒重との相関は低かった (地上, 地下種子それぞれ $r=0.204$, 0.083 ; ns). その他, 一株あたり全種子収量, 地下種子の占める割合 (種子重, 種子数でみた場合) との相関は, 遷移度ではそれぞれ -0.167 , 0.293 , 0.276 , ロゼット率ではそれぞれ -0.182 , 0.159 , 0.126 となり, いずれも有意ではなかった.

2. 葉の色および形態

(1) 葉色および葉面積

葉色について, 全系統平均では, 表側の L^* , a^* , b^* がそれぞれ 42.59 , -16.79 , 28.10 , 裏側の L^* , a^* , b^* がそれぞれ 50.88 , -12.57 , 21.02 であった. ヤブマメの葉色は緑~黄緑であり, a^* の値は全サンプルで負, L^* と b^* の値は正なので, 相関係数や変動係数の算出やその解釈の都合上, 本報では a^* は絶対値 ($|a^*|$) として扱うことにした. 系統間の変動係数 (cv) は, 表側の L^* , $|a^*|$, b^* , 裏側の L^* , $|a^*|$, b^* それぞれ 3.3 , 5.0 , 9.4 , 2.2 , 3.4 , 5.7% であった. 表側, 裏側とも, 明度を示す L^* の値の変異は小さく, 黄色 (−では青色) の鮮やかさを示す b^* の値の変異が大きく, 緑色 (+では赤色) の鮮やかさを示す $|a^*|$ の値の変異はそれらの中間であった. 供試したすべての系統において, 裏側では表側に比べ, L^* の値が増大し, a^* と b^* の絶対値が低下した. すなわち裏側は表側に比べて明度が大きく, 彩度 (ベクトル



第3図 ヤブマメ種子の千粒重と生育地のロゼット率との関係。

a: 地上閉鎖花種子, b: 地下閉鎖花種子。

(a^* , b^*) の大きさが小さくなっているのので、表裏の比較では、どの系統でも、多少とも裏側は帯白色に見えるといえる。

色相と彩度は、 a^* , b^* という2つ座標軸上のベクトルで表されるので、色相として、緑色に対する黄色の程度を

$|b^*/a^*|$ によって表したところ、彩度との相関は表側、裏側それぞれ $r=0.806$, 0.749 ($p<0.001$) であった。したがって、 $|b^*/a^*|$ の値が小さいほど(緑がかっているほど)、彩度が小さく、灰緑色に感じられることがわかった。

また、第3本葉の葉面積は、3小葉の合計、全系統の平均で $15.9 \pm 4.1 \text{ cm}^2$ であった。葉面積と葉色を比較すると、表側の L^* , $|a^*|$, b^* 値との相関係数がそれぞれ $r=0.048$, 0.108 , -0.069 などといずれも低く、関連は認められなかった。

(2) 毛茸の量および葉枕の色

毛茸の量と葉枕の色について、少ないかつ黒紫色、少ないかつ緑色、中間的かつ黒紫色、中間的かつ緑色、多いかつ黒紫色、多いかつ緑色の系統数はそれぞれ 14, 4, 6, 7, 10, 16 (残り1系統は調査前に枯死) で、2形質間の連関係数は 0.328 ($\chi^2=5.99$, $p<0.05$) と有意であった。

また、虫害や水ストレスによる障害などの被害によって全滅ないし1反復のみとなり、種子生産のデータの得られなかった系統は、上の2形質組合せの系統中それぞれ 10, 0, 3, 1, 4, 1 系統となっており、葉枕が黒紫色、とくに毛茸の量の少ない系統の被害が著しかった。

(3) 植生および種子生産との関係

生育地の環境や種子生産との関連がより強いと思われる葉の表側の L^* , $|a^*|$, b^* , $|b^*/a^*|$ の値と、生育地の植生を比較すると、遷移度、ロゼット率とも葉色のパラメータとの相関が認められなかった。また、種子生産との比較では、 L^* と地上閉鎖花種子千粒重との間に $r=-0.52$ という有意な負の相関が見られたものの、その他のパラメータと一株あたり全種子収量、千粒重、地下種子の占める割合との相関は有意でなかった。第3本葉の葉面積は植生および種子収量との相関がほとんどなく、地上種子千粒重、地下種子千粒重との間にそれぞれ $r=0.67$, 0.54 (ともに $p<0.01$)、種子重、種子数でみた地下種子の占める割合との間にそれぞれ $r=-0.32$, -0.33 ($p<0.05$) という有意な相関が見られた(第1表)。

葉枕の色に関して、2つのグループ間のスタンドの遷移度、ロゼット率、および種子収量、種子千粒重、地下種子

第1表 葉の表側の色および葉面積と、生育地の特徴、種子生産との相関係数。

		L^*	$ a^* $	b^*	$ b^*/a^* $	葉面積
生育地の特徴	遷移度	ns	ns	ns	ns	ns
	(n=56)					
種子生産	ロゼット率	ns	ns	ns	ns	ns
	(n=38)					
	一株種子収量 (g)	ns	ns	ns	ns	ns
	S/(S+A) (種子重)	ns	ns	ns	ns	-0.324*
	S/(S+A) (種子数)	ns	ns	ns	ns	-0.327*
	ACL 千粒重	-0.524**	ns	ns	ns	0.666**
	SCL 千粒重	ns	ns	ns	ns	0.547**

播種50日後の主茎の第3本葉を調査した。

ACL: 地上閉鎖花種子, SCL: 地下閉鎖花種子。

S/(S+A): 全種子に対する地下種子の占める割合。

数字右の*, **は相関係数が有意であることを示す (それぞれ $p<0.05$, $p<0.01$)。

第2表 葉枕の色から見たヤブマメの生育地の特徴と結実習性.

a) 生育地の特徴											平均
項目	階級										
黒紫色	DS	<5	<10	<15	<20	<25	<30	<35	...	<55	
緑色		2	12	5	5	2	2	1		1	14.4
		1	12	6	3	3	2				12.7
ロゼット率		<0.1	<0.2	<0.3	<0.4	<0.5					
黒紫色		4	6	13	5	2					0.229
緑色		5	13	6	3						0.178

b) 一株あたり全種子収量 (g)							平均
項目	階級						
黒紫色	<2	<4	<6	<8	8<		
緑色	6	5	3				2.51
	3	8	6	3	4		5.31

c) 全種子に対する地下種子の占める割合 (S/(S+A))							平均
項目	階級						
種子重	<0.2	<0.4	<0.6	<0.8	<1.0		
黒紫色	3	7	3	1			0.315
緑色	5	13	4	1	1		0.335
種子数	<0.1	<0.2	<0.3	<0.4	<0.5		
黒紫色	9	3		1			0.101
緑色	17	5	2		1		0.101

d) 千粒重							平均
項目	階級	(g)					
ACL	<18	<24	<30	<36	<42		
黒紫色	3	6	1	2	1		23.3
緑色	5	13	7				21.7
SCL	<60	<120	<180	<240	<300		
黒紫色	1	3	6	2	1		137.0
緑色		6	13	6			147.0

ACL: 地上閉鎖花種子, SCL: 地下閉鎖花種子.

結実まで到らなかった系統があるので, 系統数の合計は a と b, c, d で一致しない.

の占める割合の度数分布には, いずれも有意な差は認められなかった. ただし葉枕が緑色の系統で, 種子収量が大きく, ロゼット率に関してやや低い値をピークとする傾向があった (第2表). 葉面の毛茸の量について同様の比較を行ったが, 毛茸の多少から見た生育地, 結実習性の差は認められなかった.

(4) 葉の色と形質の地理的偏在

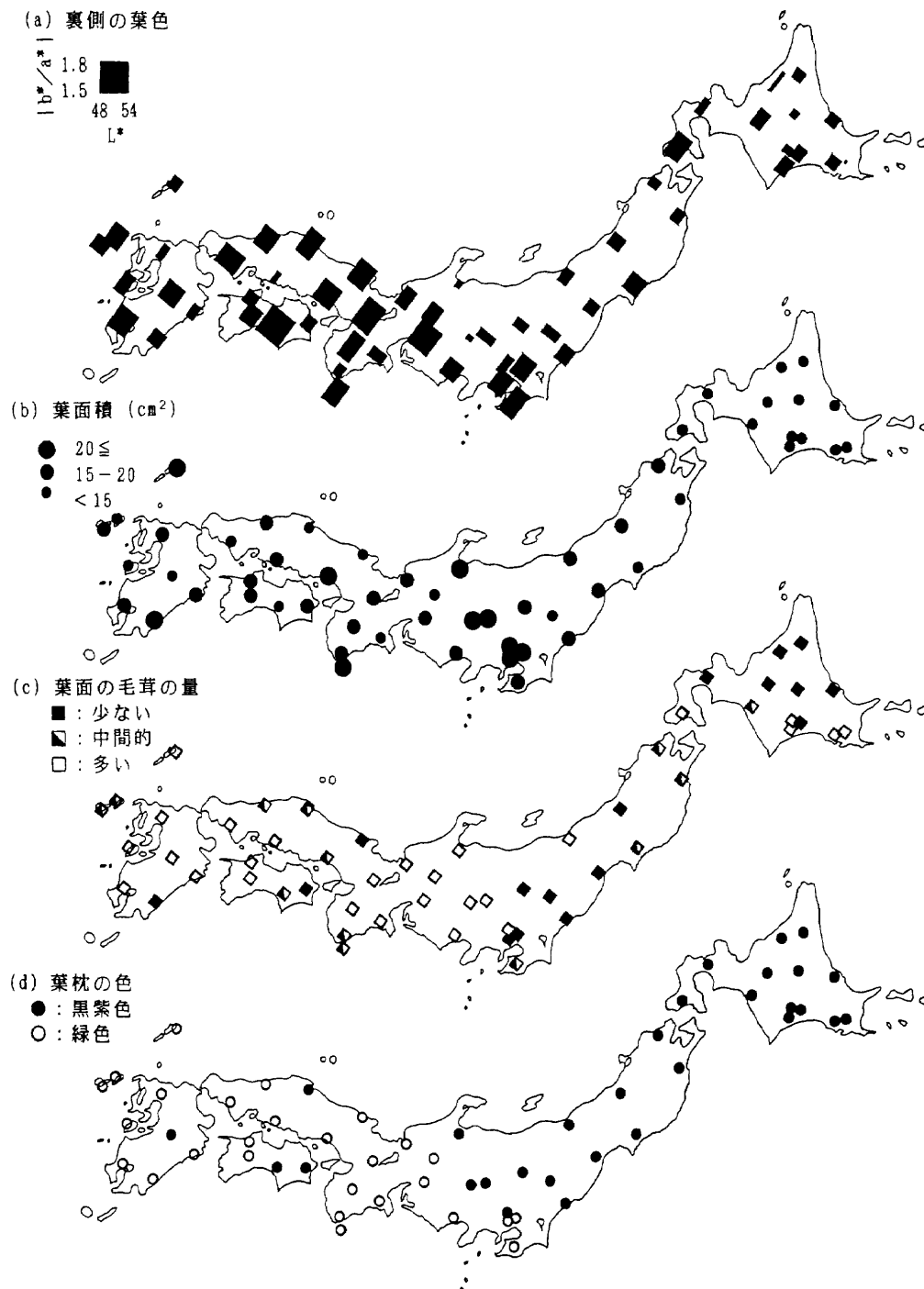
表裏の葉色の比較では各系統とも裏面帯白色であったので, 葉の裏側そのものの色の系統間の比較を行うこととした. 裏側の葉色を, 縦 $|b^*/a^*|$, 横 L^* の長方形で表して地図上にプロットすると, 北関東~中部・北陸を大まかな境界として, これより高緯度では縦横とも, またはいずれかの小さな長方形が多く, 低緯度では縦横ともに大きな長方形が多い傾向がみられた (第4図 a). 葉面積について, 北海道の系統ではすべて 15 cm^2 以下であり, 20 cm^2 以上の葉をもつ系統は関東以西に散在しているものの, はっきりとした地理的な傾向は読み取れなかった (第4図 b). 葉の表面の毛茸の量について, 関東以北~東北・北海道, 中国地方と四国の一部, および九州の一部に毛茸の少ない系統が分布する傾向が認められた. しかし, 中間的な系統も多く, 例えば北海道のように, 毛茸の少ない系統と

多い系統が混じっていたために, 境界は明確ではなかった (第4図 c). また, 葉枕の色について, 黒紫色の系統が北関東・甲信越以北, 中国地方と四国の一部, 九州の一部に分布していた. これは毛茸の量に関する分布と類似していたが, 毛茸の量と比較して葉枕の色は地域差がはっきりと現れており, 境界も明確であった (第4図 d).

考 察

1. 生育地の植生と種子生産との関係

ロゼット率と種子千粒重との間には, 有意な負の相関が存在した (第3図). ヤブマメはつる性植物なので, 支柱となる植物が近隣にあることが望ましいであろうが, その密度が大きすぎると, 遮蔽されて生育が困難になると考えられる. ロゼット植物は一般に裸地に多く, 冬期から春先, 地表面の葉で光合成を行って貯蔵物質を増加するので, 他の一年生植物や冬期に地上部の枯死する多年生植物に先んじて急速に地上茎を伸長させる (増沢 1988). また, 林中や草むらの中にはロゼット植物は生育しないが, これらの場所の光は青色光や近赤外光の割合が多く, タンポポ類などロゼット植物の種子の発芽を抑制することが一つの原因とされている (砂川・山田 1988). ロゼット率が



第4図 ヤブマメの葉の色と形態の地理的分布。

1997年5月12日播種，7月1日（50日後）に主茎の第3本葉を調査した。

高い群落では，秋期～冬季に地上部が枯死して開陽地となるので，春期には予め遮蔽しているような他の種は少なく，ヤブマメと支柱となる植物の生育が明るい地表面から同時に始まると考えられる。一方，低ロゼット率の群落では，ヤブマメは春先の初期生育の時点で遮蔽されており，生き残りのためには旺盛な初期生育を行う必要がある。またロゼットをもつ植物のうち，一年生植物の出現は19%で，さらに風散布種子をもつ草種は13%と少なく，ヤブマメ生育地のロゼット率は多年生植物主体の比較的安定した植生状態を示すものと考えられる。したがって，ロゼッ

ト率の低いスタンドでは，発芽直後の初期生育の旺盛な種子を生産するような選択圧がかかっていると推察される。

この場合，地下種子（地上種子の約6倍の重さ）の占める割合を増加させることも有利であると考えられるが，前報（荒瀬・井上 1998）で指摘したように，地下種子は大粒で休眠がなく，地上種子は小粒で多産できるが硬実なので，乾物量が限られているとき生産種子数と翌年の発芽個体数とともに最大化しようとする，最適な地上・地下種子の割合に近づくと思われる。地下種子の占める割合にはこのような制約条件が働いているため，ロゼット率の影響

の下、閉鎖花受粉により各生育地で生育に最適な千粒重をもつ系統が分化し、千粒重が系統のもつ形質として固定したと思われる。一般に、明るい場、開放地の種ほど種子サイズが小さいとされているが(菊沢 1995)、ヤブマメでは同じ種内でそのような変異が生じていると考えられた。また、種子生産に影響を与えるような群落の空間的要素を、ロゼット率のような簡単な指標で表せることが示唆された。生育地のロゼット率が、15~30%にピークとしてやや低い値に分布が偏っていたことは(第2図)、ヤブマメが生育する上で好適なこの要素の範囲を示していると思われる。

遷移度について、やや強度の攪乱状態にあると考えられる(DS=5~10)スタンド数が非常に多かったことから、ヤブマメの生育地の特徴として、農耕地ほどの頻繁な管理、攪乱は受けず、かつ、完全に放任されて生存年限の長い大型の種の定着を許すような場所ではないことが挙げられる(第1図)。耕作地では、耕起や除草によって二次遷移の出発点またはそれに近い状態まで遷移が戻されている(林・沼田 1968)のに対し、ヤブマメ群落は、耕地周辺の非農耕地であるヤブへの微妙な攪乱強度のもとに成り立っているといえる。スタンドの攪乱状態に対して、ヤブマメはギシギシ、ヒメジョオンと似た分布を示すが、DSのピークはこれらより低い値にあることから、ヤブマメは耕地、草地の雑草にやや近い性格を有していると推察された(第1図)。遷移度は種子生産との関連が認められなかったものの、管理や攪乱程度など、ヤブマメの生存に有利な生育地の特徴を示していると考えられる。

2. 葉の色と形態

(1) 生育地の植生、種子生産との関係

葉色に関して、生育地の植生との関連はほとんどないと考えられた(第1表)。一方、種子生産のうち地上閉鎖花種子の千粒重と L^* との間に有意な負の相関が認められた。千粒重が小さいほど L^* は大きくなる、すなわち白くなるので、葉緑素量の少ないことが考えられる。播種した種子が地上閉鎖花種子であり、地下種子千粒重とは相関がほとんどなかったことから、ここでは、葉色がその後の種子重に影響するというより、種子重が初生葉の生育に、初生葉の生長量が第1葉の生育に、というように影響し、第3本葉の展開時まで、種子重の影響が漸減しつつ残っていたことが原因と思われる。

葉面積は遷移度、ロゼット率に表される植生や、収量との関連も薄かったが、千粒重と中程度の正の、地下種子の占める割合と弱い負の、それぞれ有意な相関をもっていた(第1表)。これは、葉の大きな系統では種子千粒重が大きい、地下種子の占める割合が低い傾向があることを示すが、個体あたりではなく1枚の葉の大きさだけの比較なので、相互の関係の考察には問題がある。しかし、同一条件で生育させたにも拘らず、葉1枚あたりの葉面積が大きく

なる背景には、葉色の場合と同じく、千粒重の初期生育への影響が第3本葉まで残っていたことが考えられた。しかし、葉面積と地下種子の占める割合との相関については本実験からは説明しにくい。葉色、葉面積とも、さらに上位の葉では千粒重との相関は低下していくと予想されるが、葉緑素量そのものや個体全体の葉面積と種子生産との関係を調査する必要があると思われる。

葉枕の色(第2表)と毛茸の量に関して、生育地の植生や種子生産との関連は見いだせなかった。ただし、有意差はないものの、スタンドのロゼット率が黒紫色系統でやや高い値にピークがあったことは、群落の光環境などが色素の発現に影響している可能性も考えられるので検討を要する。また、収量が黒紫色系統で少ない傾向にあったことは、この形質の系統に虫害や水ストレスの被害を受けたものが多かったことと関連していると思われる。ダイズでは毛茸が多いとイナゴ類の食害を受けにくい(Johnson and Hollowell 1935)、逆に産卵場所になって被害が大きくなる害虫もあり(松本・黒沢 1957)、また一般に毛茸には葉面への高温、乾燥、日照を和らげるなどの作用があるので(Ehleringer and Werk 1986)、その量の多少の生態学的意味はさまざまである。ヤブマメでは、毛茸の量と葉枕の色別にみると、虫害や水ストレスによる障害などで全滅ないし1反復のみとなった系統の割合が異なっていた。因果関係は不明であるが、毛茸の量や葉枕の色とこれらの被害の程度には何らかの関連があると思われる。

(2) 地理的偏在

北関東~中部・北陸の境界より低緯度では、縦($|b^*/a^*|$)、横(L^*)とも大きな長方形、すなわち黄色が強く明度の大きな系統が多かった。一方、境界より高緯度では、縦横とも、あるいはいずれかの小さい、すなわち緑色が比較的強く明度の低い系統が多かった(第4図a)。 $|b^*/a^*|$ は彩度と高い正の相関をもっていたので、低緯度地方の黄色の強い系統では明度が大きい彩度も大きく、帯白色というよりむしろ明るい黄緑に見えると考えられた。一方、高緯度地方の緑色の強い系統では明度が低く彩度も低いことになり、灰緑色に見えると考えられた。福井・高橋(1976)は、色票を用いて、「裏面色について北部地域に帯白色、南部地域に淡緑色の系統が多い」という傾向を報告しているが、裏側の明度のcvは、他のパラメータと比較しても2.2%と小さいので、裏側の葉色の「白さ」には、明度(L^*)だけでなく、彩度と相関の高い黄色の程度($|b^*/a^*|$)が関与していると推察される。

葉面の毛茸の量の多少について、概ね関東以北、中国・四国地方の一部、九州の一部に毛茸の少ない系統が分布していることが読み取れた(第4図c)。本実験では福井・高橋(1976)の報告と同様に境界が明瞭でなく、中間的な系統も多かった。一方、葉枕の色は、毛茸の量と比べて分布が明確に分かれており、地理的な地域差が強くこの形質に影響していると考えられる(第4図d)。

葉の形質についてまとめると、地理的な傾向が不明瞭な葉面積を除く3つの形質（葉色、毛茸の量、葉枕の色）について、おおまかには関東～中部地方を境界とし、中国・四国地方の一部と九州の一部に高緯度地方と類似の形質をもつ系統が散在するという、比較的共通するマクロな地理的偏在の傾向が認められた（第4図）。これは、「ウスバヤブマメは北海道、本州（中部以東に多い）、九州（まれ）に分布する」という記載（大井 1983）と類似した内容を示すと考えられた。西南暖地のうち、高緯度地方と気候条件に近い高標高地から得られた供試系統は、長陽村（熊本県）、柳谷村（愛媛県）、高野町（和歌山県）の3点であるが、これらの葉の形態が関東以北のグループと特に一致しているのではなく、形質ごとに分布の差異が見られたため、少なくとも葉の形態と標高との関係は低いと推察された。

以上のことから、ヤブマメ生育地は、遷移度5～10をピークとした多年生草本主体の群落であり、ロゼット率に表されるような生育地の植生は、種子の大きさの変異に影響していると考えられた。また、葉の色と毛茸の量、葉枕の色について、比較的重なりあう地理的偏在が認められ、裏面灰緑色で毛茸が少なく、葉枕が黒紫色の系統の偏在地域がウスバヤブマメの分布域に類似していた。したがって、これらの葉の形質が変種を分類する基準となることは確かめられた。しかしこれらの形質は千粒重や地下種子の占める割合との関連がほとんどなく、したがって、地下結実性の差異が、ヤブマメ/ウスバヤブマメという2変種を分類した場合のそれぞれの特性である可能性は低いと考えられた。

ヤブマメを作物資源として系統収集する際、前報（荒瀬・井上 1998）では、開花まで日数、開花期間長、地下種子の占める割合の変異の豊富な地域での収集の必要性が指摘され、本調査では、スタンドの植生、とくにロゼット植物に注意することが千粒重の変異の収集に役立つことが示唆された。前報および本報で、野生植物としてのヤブマメの特徴を大まかながら捉えることができたと思われるので、今後、北米の hog peanut (*A. bracteata* L.) や他の地下結実性マメ科作物との比較、より実際の圃場条件での栽培や施肥、支柱等の管理に対する反応などの研究が必要

と考えている。

謝辞: 本実験を進めるにあたり、京都大学農学部雑草学研究室の伊藤操子教授、草薙得一前教授、信州大学農学部の俣野敏子教授に多くの御助言を頂いた。厚く謝意を表します。また、栽培管理や著者らの串本町での生活などでご厚意をいただいた亜熱帯植物実験所の古田康郎氏、近畿大学国際生物資源学科の斎藤一興氏のご援助に、深く感謝いたします。

引用文献

- 荒瀬輝夫・井上直人 1998. ヤブマメ (*Amphicarpaea edgeworthii* Benth.) の開花・結実習性の地理的変異. 日作紀 67: 384–391.
- 福井重郎・高橋正道 1975. 本邦産 *Amphicarpaea* 属植物の開花・結実習性の系統間変異. 岩大農報 12: 321–327.
- 福井重郎・高橋正道 1976. 本邦産ヤブマメ属 (*Amphicarpaea* ELL.) の外部形態的形質の変異. 岩大農報 13: 137–144.
- Ehleringer, J.R. and K.S. Werk 1986. Modifications of solar-radiation absorption patterns and implications for carbon gain at the leaf level. In Givnish, T. J. ed., On the economy of plant form and function. Cambridge University Press, Cambridge. 57–82.
- 浜端悦治 1980. 都市化に伴う武蔵野平地面二次林の草本層種組成の変化—都市近郊の森林植生の保全に関する研究 I—. 日生態会誌 30: 347–358.
- 林一六・沼田真 1968. 植物群落の遷移に関する理論的考察. 雑草研究 7: 1–11.
- Johnson, H.W. and E.A. Hollowell 1935. Pubescent and glabrous characters of soybeans as related to resistance to injury by the potato leaf hopper. J. Agric. Res. 51: 371–381.
- 菊沢喜八郎 1995. 植物の繁殖生態学. 蒼樹書房, 東京. 229–239.
- 牧野富太郎 1961. 牧野新植物圖鑑. 北隆館, 東京. 323.
- 増沢武弘 1988. ロゼット植物としてのタンポポの特性—地表面という特殊な環境を巧みに利用する植物—. 採集と飼育 50: 109–112.
- 松本蕃・黒沢強 1957. マメシクイガ幼虫の大豆莢内潜入について. 北海道農試彙報 73: 119–126.
- 沼田真 1961. 生態遷移における問題点—とくに二次遷移と遷移診断について—. 生物科学 13: 146–152.
- 大井次三郎 (北川政夫改訂) 1983. 新日本植物誌頭花編 改訂版. 至文堂, 東京. 913–914.
- 砂川徹・山田卓三 1988. なぜタンポポは林の中に生えないか—緑葉がつくりだす発芽抑制の光条件—. 採集と飼育 50: 113–117.

Relations among the Environment of Home Habitat, Taxonomic Groups, and Seed Production of *Amphicarpaea edgeworthii* Benth.: Teruo ARASE^{*1)} and Naoto INOUE²⁾ (¹⁾Fac. of Agr., Kyoto Univ., Kyoto 606-8502, Japan; ²⁾Shinshu Univ.)

Abstract: To elucidate the relationship between the seed production of yabumame (*Amphicarpaea edgeworthii* Benth.) and the micro-environment of its habitat, vegetation and external leaf morphology (leaf color, leaf area, density of pubescence, and pulvinus color) were investigated for indicating indirectly the latter. In addition, the association between taxonomic groups and seed production was reviewed since leaf morphologies were criteria for the taxonomy of varieties in *A. edgeworthii*. A stand of each strain's home habitat was surveyed by ordination concept based upon the biological spectrum. Degree of succession (DS) was calculated from the spectrum of Raunkiaer's dormancy form. Most of the stands were kept at rather intensely disturbed states so that the DS was between 5 and 10. The percentage of rosette species was calculated in each stand from the spectrum of growth form. Among the stands, 0.15 to 0.30 of the percentage was outstanding. This percentage had a significant negative correlation with 1,000-seed weight. The leaf morphologies were vaguely associated with vegetation and seed production. It was

confirmed that distributions of strains of thinly pubescent, blackish-purple pulvinused leaves with grayish-green backs were geographically localized. Since this pattern was similar to what had been reported for *A. edgeworthii* var. *trisperma*, it appeared that the leaf traits were the criteria by which the varieties were judged. As we failed to correlate those leaf traits with seed production, it is not considered to be possible to use the differences in geocarpic seed production as their traits of the 2 varieties.

Key words: *Amphicarpaea edgeworthii* Benth., Habitat, Leaf morphology, Rosette, Seed production, Succession, Vegetation.

書評

「中国古代遺跡が語る稲作の起源」, P. 193 (4800 円) 丁穎他著, 岡彦一編訳, 八坂書房, 東京, 1997 年

アジアの栽培稲の起源と分化をめぐるのはこれまで多くの説があり, 代表的な説として「アッサム・雲南起源説」がある。この説は作物学や植物遺伝学上の成果から構築されたもので, 中尾佐助氏が提唱した照葉樹林文化とも合致して現在有力な説となっている。しかしながら, 最近になって中国の長江下流域の河姆渡遺跡の第 4 層から大量の炭化稲が発見され, さらにその後の中国, 韓国および北部九州の古代遺跡の発掘による考古学的成果と, 葉緑体の DNA 分析などの分子遺伝学的データから, 「アッサム・雲南起源説」に対しては反論が提起され, アジアの栽培稲の起源と分化は長江下流域に発祥し, そこから西へと広がったと考える「長江起源説」が提唱され, この説は最近にわかに注目されている。

このような動きの中で, 中国における研究は栽培稲の起源と分化をめぐる学説の形成に重要な役割を果たしてきた。その役割を担った研究論文のうちの主要な研究成果を綴ったのが本書である。本書は日本の稲遺伝学の泰斗である岡彦一博士が中国語で書かれた栽培稲の起源や分化に関する研究論文を訳して編集したものである。

本書の構成は第 1 部が栽培稲の起源と分化に関する主要な業績, 第 2 部は考古・歴史研究者の論文からなっている。第 1 部には「中国における栽培稲の起源と変遷」, 「中国は稲の原産地」, 「中国の栽培稲の起源—粳稻と米山稻の起源—」, 「太湖地方における稲作の起源および伝播・発展に関する問題」, 「程侃声, 王象坤両氏の業績」, 「中国栽培稲品種の類縁関係の研究 (要旨)」の 6 編, 第 2 部には「中国の稲作の起源」, 「中国における稲作起源の再考」, 「中国の早期新石器文化について」, 「中国漢代の長江流域の水稲栽培と農具の発達」, 「江蘇における稲作の歴史」, 「中国農業の起源と伝播を討論する」, 「彭頭山文化の稲作遺物と中国有史前稲作農業について」, 「長江および钱塘江の中・下流域における新石器時代の古地理および稲作の起源と分布」, 「雲南における農業考古の概説」の 9 編からなる論文が納められている。なかでも王在徳著「中国農業の起源と伝播を討論する」は, 中国の稲作起源は長江の中・下流域で始まったという内容で代表的な成果の一つである。

これらの研究論文で構成されている本書は稲の起源と分化の研究に取り組んでいる人にとって多くの示唆を与えてくれるとともに, 稲の起源に興味をもっている方々にも有益な書であると考え一読をお薦めするものである。

(福岡県農業総合試験場 松江勇次)