



Title	カラシナとシロガラシの高密度ストレス : 適応に関する生態遺伝学的研究
Author(s)	石川, 枝津子; ISHIKAWA, Shizuko
Citation	北海道大学農学部邦文紀要, 17(1), 50-93
Issue Date	1990-03-31
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/12119
Type	departmental bulletin paper
File Information	17(1)_p50-93.pdf



カラシナとシロガラシの高密度ストレス 適応に関する生態遺伝学的研究

石川 枝津子

(北海道大学農学部附属農場余市果樹園)

(平成元年 11 月 20 日受理)

Ecological-genetic Studies on the Adaptation to High Density Stress in Indian Mustard (*Brassica juncea* CZERN. et COSS) and White Mustard (*Sinapis alba* L.)

Shizuko ISHIKAWA

(Experiment Farms, Faculty of Agriculture,

Hokkaido University, Yoichi, 046, Japan)

目 次

第1章 序 論	50
第2章 研究小史	51
第1節 密度効果	52
第2節 競争効果	52
第3章 供試材料の育成方法と実験方法	53
第1節 材料の特性	53
第2節 H型とL型の育成方法	53
第3節 供試種子	54
第4節 実験方法	54
第4章 高密度ストレス条件下での選択作用	54
第1節 緒 言	54
第2節 集団の遺伝的分化	55
第3節 自己間引きと表現型可変性	58
第4節 考 察	61
第5章 カラシナの高密度適応型の生態的特性	62
第1節 緒 言	62
第2節 生活史特性	62
第3節 密度反応性	63
第4節 競争力	64
第5節 考 察	70
第6章 カラシナの種子サイズの変異と その競争におよぼす影響	71
第1節 緒 言	71
第2節 種子サイズの変異	71
第3節 種子サイズと生活史特性	72
第4節 種子サイズと競争力	76
第5節 考 察	82

第7章 総合考察	83
第8章 摘 要	85
引用文献	86
Summary	91

第1章 序 論

植物はその発育段階で様々な環境ストレスに遭遇するが、その環境条件に適応する能力を持った個体が生存して子孫を残す。多くの場合、個体の適応力に関与する特性は遺伝的な支配を受けているので、特定の環境条件に対する適応現象は、自然選択による集団の遺伝的分化の過程としてとらえることができる。

植物集団を取り巻く環境は複雑でかつ多様であるが、選択圧となる環境ストレスは大きく次の二つに分けることができる。一つは、光や温度、土壌の性質、水分や養分などの無機的环境であり、他の一つはそこに共存する生物が関係して生ずる密度や競争、寄生や捕食などの生物的環境である。

これら二つの環境ストレスと植物集団の適応的分化との関連を検討した研究例としては、まず無機的环境に関しては、気候条件^{24,25,135})や土質条件^{8,44,59,107,133})、種々の要因による生息地の攪乱^{68,110})等に関するものがあり、同様に生物的環境に関しても、病原菌などの寄生¹⁸)や動物による捕食²⁷)などは、自然生態系ばかりでなく農業生態系において

も、植物集団の適応的分化を促す要因として検討されてきた。

一方、生物的環境条件の中で密度や競争などの植物個体間の相互作用と集団の適応的分化との関連の検討は、その重要性は古くから指摘されていたにもかかわらず、他の研究ほど進展がなかった。それは密度や競争の効果はきわめて動的な現象であり、自然条件下では、その作用機構を把握するのが困難であることに起因している。特に競争は、その効果の判定に、対象集団との競争により淘汰された個体と同じ特性を持つ集団が必要であり、そのような集団を自然界で得ることは不可能に近く、その実態をとらえることがきわめて困難であった。

しかし、近年、人工的に造成された草地の植物集団が共存する異なる植物種に対応して、遺伝的に分化することが明らかにされた^{116,117)}。密度や競争などの生物的環境ストレスによる集団の適応的分化の機構は、まず、その由来が自然集団より把握しやすい農業生態系において、実態が解明されていくだろう。

除草作業により周期的に攪乱される環境に生息する一年生の雑草種は、短期間に多量の種子を生産し、埋土種子として土壌中に蓄積する。条件が整うとそれらの種子は一斉に出芽するために、その集団は高密度ストレスに遭遇する。一年生雑草種の高密度ストレスに対する適応方法が検討され、それらの種が、密度の増加に対し、分枝数や個体サイズの減少などの可変性による生長の制御と、自己間引きによる個体数の調節で適応することが明らかにされた⁸⁵⁾。しかし、これら二つの適応方法がその集団の遺伝的構造に及ぼす影響はまだ明らかにされていない。

また、育種過程における世代促進や遺伝資源の増殖と更新のため栽培される集団は、高密度ストレス下で継代される。そのため、同種作物との相互作用がその作物独自の適応戦略の発揮を促し、時には育種家の予期せぬ集団構造をもたらすことが知られている。高密度ストレスに対する適応的分化の機構を明らかにすることは、作物育種において重要な情報を提供するであろう。

本研究は、アブラナ連油料用作物のカラシナ (*Brassica juncea* CZERN. et COSS) とシロガラシ (*Sinapis alba* L.) を供試し、密播条件で世代が継続されたとき、後代集団がどのように変化するかを

観察し、植物集団の高密度ストレスに対する適応の機構を解明することを目的とした。

カラシナとシロガラシはともに、種子生産のための光合成を葉で行うなど、他の作物に比べて密植に耐える特性を持ち、密播条件で粗放栽培されるのが一般的である。これらの作物の栽培や育種を考えると、高密度ストレス適応戦略の解明は重要な問題である。さらに、シロガラシは栽培の歴史が浅く、また、カラシナは栽培の歴史は古い、その栽培地域が開発途上国であったため、品種改良がそれほど進んでおらず、両種ともにいくつかの野生植物の特性をもつ。本実験で得られた知見は、雑草等を含んだ一般の一年生草本植物の高密度ストレスに対する適応戦略の解明に寄与できると考えられる。加えて両種ともに一年生であることから短期間に世代を繰り返すことができ、他種をおこなうことから集団内に選択に反応する遺伝変異を豊富に含み、これらの種は遺伝的分化の検定に適した材料と思われる。

本論文では、最初に植物集団に対する密度と競争の影響とそれらの進化および適応との関連についての従来の研究を抄録した。次いで、高密度ストレス条件下のカラシナとシロガラシの集団が、その後代において、どのような遺伝的变化をおこしたかを示した。さらに、高密度条件下で継代して遺伝的に分化したカラシナ集団の特性から、この種の高密度ストレスに対する適応の機構を検討し、適応戦略の大きな要因である競争力とそれに関連する特性を明らかにした。そして、高密度ストレスに対する適応戦略と集団の遺伝的分化の関連を総括するとともに、本研究で得られた知見の植物進化生態学における意義を考察した。

本論文を草するにあたり、終始、御懇篤なる御校閲をいただいた北海道大学農学部教授津田周彌博士に厚く感謝の意を表します。また、本研究に使用した実験系の設置者であり、終始、ご指導と激励をいただいた同教授島本義也博士に厚く感謝の意を表します。さらに、本論文をとりまとめるにあたりご助言をいただいた同後藤寛治教授ならびに木下俊郎教授に謹んで感謝の意を表します。

第2章 研究小史

自然生態系、農業生態系の別を問わず、植物は、絶えず、同種あるいは他種の個体と共存しており、

生育期間を通じて、共存個体からの影響を受ける。植物集団の小進化あるいは、雑種集団の後代における遺伝的変化を考察する上で、個体間の相互作用は重要な現象である。

植物集団における個体間の相互作用は、密度、競争、相互抑制、協同作用、他感作用の効果に分けて考えることができる。密度効果は集団内の個体が生長に必要な空間や養分の制約を受けたことにより示す反応であり、競争効果は隣接する個体が遺伝的に異なるとき、隣接個体間で空間や養分の奪い合いにより、得する個体と、損をする個体が生ずることである。また、隣接する個体が遺伝的に異なるとき、両個体が共に損をするときに相互抑制であり、共に得をするときに協同作用である。他感作用の効果は、一方の個体が化学物質を出して、他の個体の生育に影響を与えることである。

植物集団において、個体間の相互作用は密度効果と競争効果が一般的であり、相互抑制や協同作用の効果が顕著に現われることは少ない¹¹⁵⁾。また、他感作用は実験的には、種々確かめられているが、自然条件や圃場条件での実際的な効果は明らかでない⁸⁶⁾。

ここでは、植物集団における密度効果および競争効果について、特に進化・適応とのかかわりについて、どのように論及されてきたかを抄録する。

第1節 密度効果

植物集団における個体密度に関する諸問題の研究は、作物栽培において、単位面積当たりの最大収量が得られる栽植密度を決定する立場から^{30,128)}、また、個体群生態学において、個体群の動態(Demography)に関する理論や知識を得るために⁴⁵⁾ なされてきた。

植物集団において、密度の増加は、個体の生育を抑制し、低密度のときとは異なった表現型をもたらす。密度の変化に対する表現型の可変性は、異なる密度条件下で栽培された植物の形質を調査することにより検討され^{28,69,87,93)}、密度と平均個体重の関係を示す関数式^{55,56,104)}や、単位面積当たりの収量が最終的に一定になる“最終収量一定の法則”⁶⁵⁾などが明らかにされてきた。

一方、植物集団において、一定以上の高密度になると、生育に伴ない個体が死亡する現象、すなわち、自己間引きが生ずる。この自己間引きの機構については、数多くの研究が自然集団、実験集団にお

いてなされ^{6,26,57,73,121,125,126)}、次のような法則が成り立つことが知られている。すなわち、過密集団では、自己間引きが生じて、ある一定の密度になるが、その密度は個体の生長力により決定され、密度(ρ)と個体重(w)の間には $w=c\rho^{-3/2}$ (c は定数)という関係が成立する¹³⁴⁾。

植物集団における密度効果は、平均個体重ばかりでなく、集団内の個体の変異にも現われる。集団内の個体のサイズ分布は、通常、正規分布をとるが、密度ストレスが加わると生育につれてL字型分布へと移行する^{66,80,88)}。このサイズ分布のどの位置を、個体が占めるかが、その個体の死亡や生存、繁殖の成功の重要な鍵となる^{40,109,111)}。

自然集団において、密度条件が植物の生活史特性に与える影響を明らかにする試みが行われている^{22,33,100,105,122)}が、自然条件下では、密度以外の要因も関与し、その効果を明らかにすることは困難である。

密度に対する反応が遺伝的支配を受けていることは、多くの作物で、栽植密度反応性に品種間差が存在すること^{34,98,101)}から明らかにされている。アマ(*Linum usitatissimum*)では、密植栽培される繊維用品種が、疎植栽培される油料用品種より密植条件による可変性が小さく栽培密度に関連した適応的分化が品種間に生じている^{63,84)}。

密度の増加は、繁殖行動を変化させる。自殖の能力はもつが、自然条件下で通常他殖をしているような種は、しばしば密度の増加により、花粉生産量や散布のためのエネルギーを減少させ、自殖率を高める^{11,86,106)}。また、密度の増加により、有性繁殖を常とする種が栄養繁殖をおこなうことも知られている^{1,53,81)}。これは、種子からの加入より、栄養体での加入が競争に有利なためである。このような繁殖方法の変化は、集団の遺伝的組成を変化させるであろう。

第2節 競争効果

植物集団における競争効果は密度の影響を顕著に受ける。すなわち、密度の増加は、集団内のひとつの個体が利用できる資源や空間の減少をもたらす、競争効果を増加させる^{95,129)}。このような、密度と競争との密接な関連が、両者を混同させる結果となっているが、両者は独立した現象と考えられる⁹⁸⁾。

競争効果が、植物個体のどのような特性によりも

たらされるかは、イネ (*Oryza sativa*) などの作物を材料に、種子サイズ^{20,92)}、栄養生長量^{70,61)}、草丈¹³¹⁾、早晚生⁹⁾について検討されてきた。しかし、必ずしも特定の形質に限定することはできない。野生イネ (*Oryza perennis* = *O. rufipogon*) では、競争力がいくつかの生態的特性を組み合わせによって支配されていることが明らかにされ、このことが変動する環境条件下での適応性を確保する戦略と思われる⁹⁹⁾。

競争効果は、施肥条件や水分条件^{4,48,82,97)}、気候条件^{39,84)}などの環境条件、また、重金属などの汚染条件^{23,51)}との関連で検討がなされている。一方、競争力の遺伝的支配は、イネなどの作物を材料にした実験により明らかにされた。競争力が品種間で異なることが示され⁹⁴⁾、ついで同質遺伝子型間の競争実験¹²⁷⁾、 F_1 の競争力^{58,96)}、競争力の選抜実験²⁾などにより、その遺伝的支配が確認された。

競争力が遺伝的に支配される形質であるので、競争力を異にする個体からなる植物集団では、競争効果により集団の遺伝的組成が変化する。このことは、雑種集団^{4,48,82)}や品種の混系集団^{13,54,60,112)}を、継代したときに競争力の強い遺伝子型や品種の頻度が高まることから明らかである。

集団の遺伝的構造の変化は、密度の増加により自己間引きが生じたときにより顕著になる。すなわち、生存した個体が、競争力の強い遺伝子型であれば、後代集団にその頻度は急速に高まるであろう。この現象は、品種育成における世代促進が高密度条件下で集団が栽培され、自己間引きが生じたとき、しばしば観察されている^{21,67,113)}。また、自然集団においても、自己間引きが、集団の適応的分化と関連していることが指摘され¹⁰⁾、キキョウナデシコ (*Phlox drummondii*) を用いた実験で、自己間引きの過程での選択効果が論議されている^{12,50)}。

競争の植物の適応現象、さらに種分化や進化における重要性は、適応戦略理論で指摘されている^{35,38,42)}。しかし、自然集団における競争効果や競争力への選択作用をとらえた実験結果は少なく^{68,74,77)}、また、種分化の過程での競争力を否定する報告もあり⁴¹⁾、この問題のさらに多くの検討が望まれている。

第3章 供試材料の育成方法と実験材料

第1節 材料の特性

本研究に供試された材料はヨーロッパで油料作物として栽培されているカラシナ (*Brassica juncea* CZERN, et Coss) の2品種「Secus」と「Primus」および、シロガラシ (*Sinapis alba* L.) の4品種「Gisiba」、「Trico」、「Steinacher」、「English variety」であり、すべて春播きの一年生作物である。

カラシナは、原産地が中近東と推定されており、クロガラシ (*B. nigra*, Koch, BB ゲノム) と和種ナタネ (*B. campestris* L., AA ゲノム) の交雑により生じ、AABB ゲノムをもつ複二倍体である。インドやヨーロッパでは油料用、中国や日本では野菜として栽培されており、日本ではカラシナと呼ばれている。種子には、約30%の油成分が含まれており、他にカラシ成分も含み、この種の英名は Indian mustard である。

シロガラシは地中海沿岸の路傍や耕地に雑草として分布がみられるが、原産地は不明である。カラシをとるために栽培化され、その後に油料用としても利用されるようになったらしい。しかし、この種の油料用としての利用は、他のアブラナ類の種と比較して少ない。この種のゲノム構成は DD で、カラシナと異なった形態や生態的特性をもつ。

カラシナは、出芽後葉をロゼット状に展開し、花蕾の形成後、開花を続けながら、さらに茎を伸長させ、主茎葉の葉腋から分枝を分化させる。種皮が褐色の種子を形成する。一方、シロガラシは、子葉展開後、分枝を形成しながら伸育生長し開花結実する。有刺の莢をつけ、種皮が黄色の種子を形成する。

カラシナは部分地殖で、袋かけなどの他殖の制御をおこなっても約80%の結実率を示すが、放任状態では虫媒や風媒により他殖をおこなうと考えられる。一方、シロガラシは自家不和合性機構をもつ完全他殖性である。カラシナとシロガラシの間で自然交雑はおこらない³¹⁾。

第2節 H型とL型の育成方法

1975年に畦幅50 cmと株間30 cmの栽植密度で栽培されたカラシナとシロガラシから、各品種当たり任意に一個体を選び、その種子を次の密度条件下で継代栽培し、二つの集団を育成した。

1) H型集団

圃場に、正方形区 (1 m²) を1 mおきに設置し、その中に5月上旬に約一万粒の種子 (100粒重から

推定)を品種ごとにできるだけ均一に散播した。放任栽培し、成熟時(8月下旬)に区の中心部の個体から種子を収穫した。翌年、その混合種子から約一万粒をとり、同様の条件で栽培した。この集団をH型と呼ぶ。

2) L型集団

圃場で、縦横1mおきに数粒の種子を播種し出芽後間引きして、一本立てとした。翌年、そのうちの任意の一個体からの種子を同様の条件で栽培した。この集団をL型と呼ぶ。L型は、H型の対照として、高密度ストレスのない条件下で世代を重ねた集団である。

第3節 供試種子

本研究では、H型とL型を供試して、様々な条件下で栽培することにより、種々の問題を検討した。実験によって、育成方法の異なる次の4種類の種子を供試した。

1) 密度処理区産種子

上述のH型とL型育成集団で結実した種子から、任意にとったもの。

2) 検定区産種子

密度処理区産のH型とL型の種子を、密度処理の翌年に、畦幅50cmと株間30cmの栽植密度で個体植栽培した個体から得られた種子をH型とL型ごとに混合したもの。

3) 系統の種子

カラシナの2品種「Secus」と「Primus」では、密度処理区産のH型とL型を各々隔離栽培し、隔離集団から得られた個体の種子を系統とした。

4) 種子サイズ系統

系統種子の中から、次の基準で、異なる種子サイズをもつ系統を選んだ。H型とL型の種子サイズの平均値と同じ値の種子サイズをもつ系統をおのおのHMとLMとし、それより大きい種子サイズをもつ系統をHLとLL、小さい種子サイズをもつ系統をHSとLSとした。それらの系統の100粒重は次のとおりである。

品種「Secus」: HM=0.33g, HL=0.45g,
HS=0.24g

品種「Secus」: LM=0.25g, LL=0.33g,
LS=0.19g

品種「Primus」: HM=0.24g, HL=0.26g,
HS=0.18g

品種「Primus」: LM=0.18g, LL=0.23g,
LS=0.15g

第4節 実験方法

1) 圃場実験

北海道大学農学部附属農場でおこなった。5月上旬に播種し、基肥として、複合肥料(10a当たり窒素8kg, 磷酸26kg, 加里20kg, 苦土26kg)を施した。6月上旬に間引きし、一本立てとした。害虫防除のため薬剤(オルトラン)散布と、除草を適宜おこなった。7月下旬の開花終了時に、鳥害防止のためネットを張った。8月下旬に個体が褐変したとき種子を収穫した。

2) ポット実験

温室(夏は無加温)でおこなった。培土は、市販の園芸育苗培土とパーミューライトを3対1の割合で混合して使用した。この培土には、1l当たり窒素200mg, 磷酸500mg, 加里200mg, 苦土70mgが含まれる。

使用したポットは、密度反応を検定するために高密度で播種した実験では直径12cmの素焼き鉢、個体植え栽培した実験では直径9cmのビニルポット、子葉サイズや実生サイズの測定をおこなった実験ではジフィポット(5cm×5cm)であった。

ポットの表面が乾燥したときに灌水し、薬剤散布を適宜おこなった。

3) バット実験

プラスチック製育苗用バット(縦41.5cm, 横26.5cm, 深さ8cm)をもちい、ポット実験と同じ培土を使用し、管理も同様におこなった。

混植実験では、個体を識別するために、バットの表面に5mm目のビニル製のネットをはめ込み、網目に種子を播種した。網目に一粒ずつ播種した場合は、1m²当たり4万粒の密度条件となり、網目に一つ置きに播種すると1m²当たり一万粒の密度条件となる。

系統育成(隔離採種時)と選抜実験では、バット当たり種子を100粒、畦幅と株間が等間隔になるように播種した。

4) 発芽実験

直径5cmのガラス製のシャーレに寒天培地をもちいておこなった。シャーレ当たり種子50粒を置床した。

第4章 高密度ストレス条件下での選択作用

第1節 緒言

自然界には、同一種の植物であっても、遺伝的に

構造を異にする集団が存在するが、そのような集団間の遺伝的分化は、生息地で遭遇する様々な自然環境が選択圧となって生じたものである¹⁶⁾。すなわち、植物集団は、環境のストレスに遭遇すると、集団内の個体の表現型や生理機能の変化により適応するが、その能力には遺伝子型間で差があり、より能力の高い遺伝子型が生存率や繁殖量を高め選択される。

高密度ストレス条件下の集団においても、その環境に対する適応型の選択が働き、これに関与する形質について遺伝的な分化が生ずることが予想された。

高密度ストレス条件下の植物集団がとる適応戦略は、種によって異なる⁸⁵⁾。その種がどのような高密度ストレス適応戦略をとるかが、その集団の遺伝的構造の決定に影響すると思われる。

本章では、種のもつ高密度ストレス適応戦略が集団の遺伝的分化とどのように関連するかを明らかにするために、カラシナとシロガラシを供試して、高密度ストレス条件下で世代を重ねた集団と対照集団との間に生ずる適応戦略に関連する幾つかの形質の遺伝的分化の有無を検討し、次いで、二つの種の高密度ストレス適応戦略の差を検討した。

第2節 集団の遺伝的分化

密度処理の後代におよぼす効果を、カラシナとシロガラシの密度処理区産種子を、畦幅 50 cm と株間 30 cm の栽植密度で栽培して、1977 年から 1983 までの 7 世代にわたり、高密度処理の選択効果を評価した(検定試験)。実験は 2 反復の乱塊法で、1 反復当たり 5~10 個体について収穫時の草丈と一次分枝数、種子収量(個体当たり種子重)および 100 粒重(2 世代目から)を調査した。5 世代目からは開花開始日も調査した。

検定年次の効果がない条件で集団間の差を観察するために、カラシナの品種「Secus」と「Primus」の 3(1979 年産)、4(1980 年産)および 5(1981 年産)世代目検定区産種子を、1982 年に畦幅 50 cm と株間 15 cm の栽植密度で栽培した。実験は 2 反復の乱塊法で、収穫時に一反復当たり 5 個体の草丈、一次分枝数、種子収量および 100 粒重を測定した。また、開花開始日も調査した。

結 果

1. 密度処理の選択効果

調査形質の世代を追った変化を、カラシナは Fig. 1 にシロガラシは Fig. 2 に示した。また、集団間差を検定した分散分析の結果を、カラシナは Table 1 にシロガラシは Table 2 に示した。ただし、カラシナの 2 と 5 世代目、シロガラシの 2 世代目の種子収量は鳥害のため測定できなかった。

カラシナでは、100 粒重において、品種「Secus」は 5 世代目から、品種「Primus」は、6 世代目から集団間差が大きくなり、H 型が L 型より 100 粒重が大きかった。また、品種「Secus」が「Primus」より 100 粒重が大ききその集団間差も大きかった。開花開始日も、調査を開始した 5 世代目から集団間差が有意で、H 型が L 型より早く開花した。

一方、シロガラシでは、どの形質においても、H 型と L 型間の差や、品種間差は観察されなかった。

2. カラシナの H 型と L 型の遺伝的分化

3, 4 および 5 世代の種子を同一年次に栽培した結果を Fig. 3 に、世代間差と H と L 型間差を検定した分散分析の結果を Table 3 に示した。

H 型は L 型より、開花が早く、100 粒重が大きかった。また、開花開始日は世代を重ねるとともに遅くなる傾向がみられ、種子収量は世代間で大きく

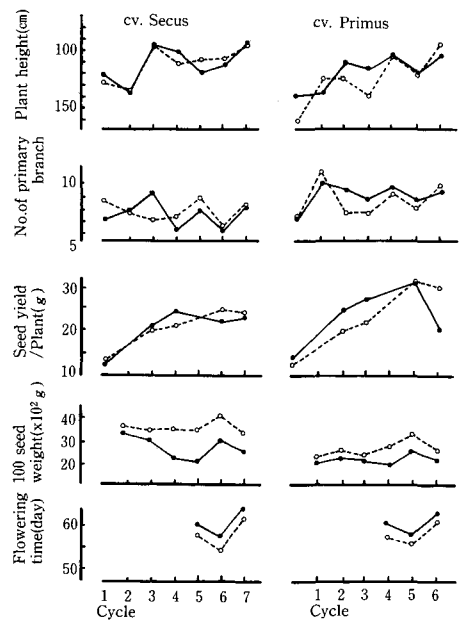


Fig. 1. Changes on several characters of the H and L forms of *B. juncea* with cycles. ○---○: H form, ●—●: L form. cv.: Cultivated variety.

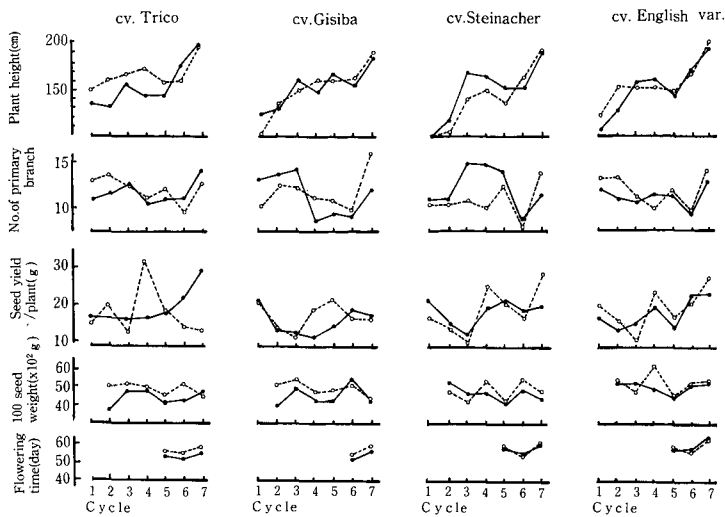


Fig. 2. Changes on several characters of the H and L forms of *S. alba* with cycles.
 ○---○: H form, ●—●: L form. cv.: Cultivated variety.

Table 1. Differences in several characters between the H and L forms of *B. juncea*.

Cycle		1	2	3	4	5	6	7
Year		1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983
Source	DF	Mean squares						
〈Plant height〉								
Form (F)	1	345.85	111.01	91.80	680.81	88.45	0.01	92.48
cv.	1	1341.62	80.65	854.91	1113.92**	88.45	280.85**	118.58
Fx cv.	1	139.45	47.05	110.26	120.13	83.21	19.85	25.92
Error	4	269.21	21.76	45.48	38.95	185.13	9.84	40.51
〈No. of primary branch〉								
Form (F)	1	0.55	0.84	8.61**	0.03	0.50	0.13	0.85
cv.	1	1.36	16.24	0.001	4.65	2.00*	7.60**	2.65
Fx cv.	1	1.71	0.61	0.001	3.25	1.28	1.12	0.41
Error	4	0.41	12.27	0.33	1.31	0.17	0.13	0.42
〈Seed yield/plant〉								
Form (F)	1	1.62	—	17.11	43.24	—	2.67	100.48**
cv.	1	1.28	—	4.06	6.84	—	113.40*	0.33
Fx cv.	1	11.05	—	5.95	2.42	—	0.98	67.22**
Error	4	2.70	—	8.58	30.71	—	11.34	0.42
〈100 seed weight〉								
Form (F)	1	—	22.78	33.62	128.80**	256.51**	208.08**	53.30*
cv.	1	—	144.53*	160.20**	110.26**	56.71	100.82**	74.73*
Fx cv.	1	—	3.25	0.18	64.41**	18.30	10.13	8.88
Error	4	—	14.47	4.56	0.29	10.44	4.00	4.27
〈Flowering time〉								
Form (F)	1	—	—	—	—	6.48**	7.24**	11.28**
cv.	1	—	—	—	—	0.08	0.86	0.28
Fx Cv.	1	—	—	—	—	0.18	0.70	0.03
Error	4	—	—	—	—	0.19	0.13	0.18

**,* : Significant at the 1% and 5% level, respectively.

Form: H and L forms. cv.: Cultivated variety Secus and Primus.

Table 2. Differences in several characters between the H and L forms of *S. alba*.

Cycle		1	2	3	4	5	6	7
Year		1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983
Source	DF	Mean squares						
〈Plant height〉								
Form (F)	1	64.40	203.06	424.36	118.27	0.30	34.81	16.00
cv.	3	1228.49**	1433.09*	64.80	9.30	347.68*	263.40	182.07
Fx cv.	3	264.90*	261.31	275.31	415.21*	162.87*	148.01	44.95
Error	8	52.51	163.55	124.06	62.76	59.05	67.12	39.89
〈No. of primary branch〉								
Form (F)	1	0.02	3.24	9.77	3.52	1.21	0.64	9.00
cv.	3	2.64	4.17	4.95	5.01	6.86	2.68	0.97
Fx cv.	3	4.07	3.00	4.24	9.82**	1.72	1.19	4.45*
Error	8	1.57	8.68	1.47	0.91	2.04	2.07	0.74
〈Seed yield/plant〉								
Form (F)	1	0.14	—	31.08	295.84**	23.28	61.70	0.74
cv.	3	17.60	—	8.64	68.68	28.35*	15.65	63.77
Fx cv.	3	10.25	—	4.40	37.94	12.78	5.75	109.65
Error	8	13.88	—	7.52	22.46	5.74	5.69	32.23
〈100 seed weight〉								
Form (F)	1	—	157.76	0.81	60.45	4.95	51.48**	0.64
cv.	3	—	67.23	48.86	20.87	29.69	23.20*	20.30
Fx cv.	3	—	72.77	26.30	16.17	0.74	32.80	23.31
Error	8	—	31.39	15.14	12.04	8.13	4.39	6.96
〈Flowering time〉								
Form (F)	1	—	—	—	—	3.85*	1.33	3.90
cv.	3	—	—	—	—	0.67	9.27*	1.13
Fx cv.	3	—	—	—	—	5.36*	4.20	1.31
Error	8	—	—	—	—	0.44	1.14	2.31

**, *: Significant at the 1% and 5% level, respectively.

Population: H and L forms. cv.: Cultivated variety Gisiba, Trico, Steinacher and English var.

Table 3. Differences in several characters between the H and L forms in 3, 4 and 5 cycles of *B. juncea*.

Source	DF	Flowering time	Plant height	Primary branch	100 seed weight	Seed yield
Cultivated variety Secus.						
Form (F)	1	1.83*	23.05	0.63	35.40*	1.12
Cycle (C)	2	9.90**	696.16	1.20	501.81**	0.46
Fx C	2	0.26	157.45	0.04	47.29*	52.44**
Error	6	0.26	75.82	0.24	5.49	6.68
Cultivated variety Primus.						
Form (F)	1	7.18**	331.54	0.58	106.80**	88.77
Cycle (C)	2	13.20**	119.07	0.65	2.85	0.03
Fx C	2	0.19	266.77	0.80	1.09	1.87
Error	6	0.36	122.84	0.22	1.18	19.57

**, *: Significant at the 1% and 5% level, respectively.

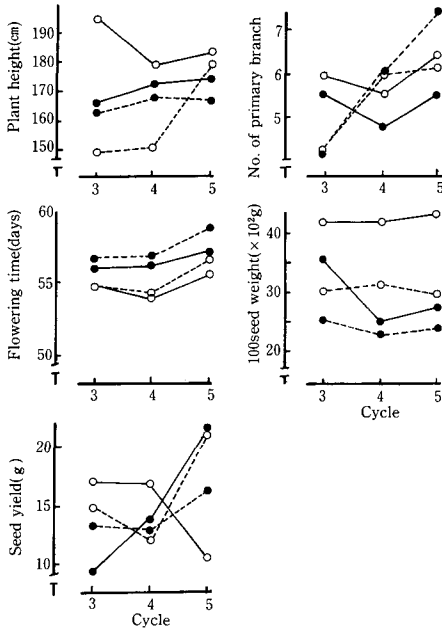


Fig. 3. Several characters in 3, 4, and 5 cycles of *B. juncea*.

—: cv. Secus, ---: cv. Primus.
○: H form, ●: L form.
cv. Cultivated variety.

変動した。

本実験は、世代を異にする、すなわち、種子生産年次を異にする H 型と L 型を、同一年次に栽培することにより集団間差を検定したが、三世代にわたり 100 粒重や開花開始日で集団間の差が認められ、その差は安定したものであった。供試した種子は、密度処理後同一環境で栽培した個体の種子であり、二つの集団間の差は carrying-over の効果によるものではなく、遺伝的分化によるものと判断される。

第3節 自己間引きと表現型可変性

高密度条件下で継代されたカラシナとシロガラシにおいて、前者では集団の遺伝的構成に高密度効果がみられたが、後者ではみられなかった。この種間における相異がなにに起因するかを、両種の密度変化に対する表現型可変性と自己間引きの過程を比較することにより検討した。

H 型と L 型の密度ストレスに対する反応を観察するために、カラシナの品種「Secus」と「Primus」、シロガラシの品種「Gisiba」、「Trico」および「Steinacher」の、5 世代目密度処理区産種子を圃場試験に、5 世代目検定区産種子をポット試験に供試して密度処理実験を実施した。

1. 圃場試験

2 反復の分割区法で、主区に栽植密度（標準区：畦幅 50 cm と株間 30 cm，密植区：畦幅 50 cm と株間 15 cm），細区に H, L 型集団，細々区に品種を割り当てた。開花開始日，収穫時の草丈と一次分枝数および 100 粒重を，一反復当たり 7 個体で測定した。

2. ポット試験

H 型と L 型の種子をポット当たり 10 粒，100 粒および 1000 粒を播種した。播種後 30 日と 60 日に刈り取り，生存個体数を数え，ポット当たりの地上部乾物重（80℃で 24 時間乾燥）を調査した。また，収穫時（播種後 90 日）には，生存個体と結実個体を数え，地上部乾物重，個体当たり種子数，100 粒重およびポット当たり種子重を測定した。

個体サイズの分布を検討するために，100 粒播種ポットで全生存個体の草丈を調査し，個体サイズの指標とした。

結 実

1. 栽植密度における表現型可変性

カラシナにおける調査形質の平均値を Fig. 4 に示した。本種では，どの形質においても密度の効果は観察されず，栽植密度に対して安定的(非可変的)であった。標準区と密植区の両方で，H 型が L 型より開花が早く，種子が大きく，それらの特性は安定的に維持されていた。

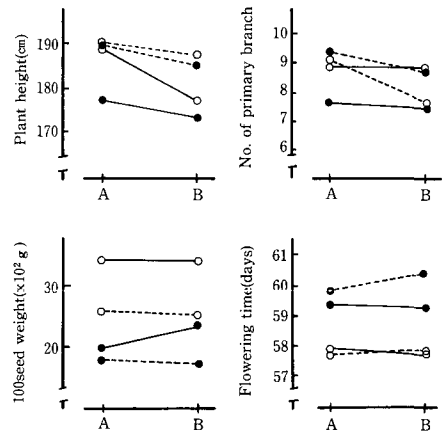


Fig. 4. Effects of spacing on several characters of *B. juncea*.

—: cv. Secus, ---: cv. Primus.
○: H form, ●: L form.
A: 50 cm × 30 cm, B: 50 cm × 15 cm
cv.: Cultivated variety.

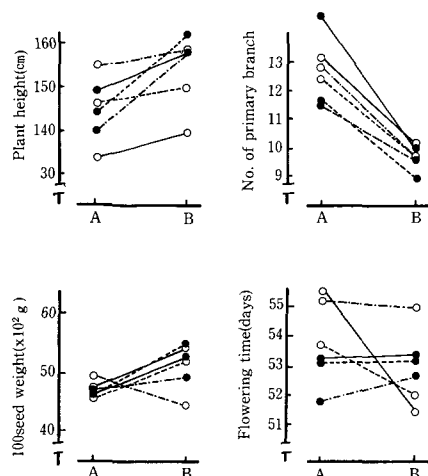


Fig. 5. Effects of spacing on several characters of *S. alba*.

—: cv. Gisiba, ---: cv. Trico,
- · - ·: cv. Steinacher.
○: H form, ●: L form.
A: 50 cm×30 cm, B: 50 cm×15 cm
cv.: Cultivated variety.

シロガラシにおける調査形質の平均値を Fig. 5 に示した。本種では、密度の増加により一次分枝数が減少し、草丈は増加した。品種「Steinacher」の H 型以外は 100 粒重が密度の増加により大きくなった。開花開始日においても、品種「Gisiba」と「Trico」の H 型は、密度の変化に対する反応が大きかった以上の点から、シロガラシはカラシナと比較して、栽植密度の変化に対して可変的であると判断される。

2. 高密度条件下での自己間引き

10 粒播種ポットでは、両種の全品種とも、全個体が収穫時まで生存した。100 粒播種と 1000 粒播種ポットでは、出芽は良好であったが、生育過程で死亡する個体があった。

100 粒播種と 1000 粒播種ポットの生存率の推移を Fig. 6 に示した。カラシナの 100 粒播種ポットでは、播種後 30 日まで播種数の 10%~20%、60 日まで 25%~35% が減少した。その傾向は播種後 90 日まで続き最終的な生存率は、ほぼ 60% であった。1000 粒播種ポットでは、個体数の減少はさらに著しく、播種後 30 日までに約 50% の個体が、60 日までに約 80% の個体が死亡した。しかし、その後の個体数の減少は、ほぼ平衡状態となり最終的な生存率は 10%~20% であった。

シロガラシの 100 粒播種ポットでは、播種後 30

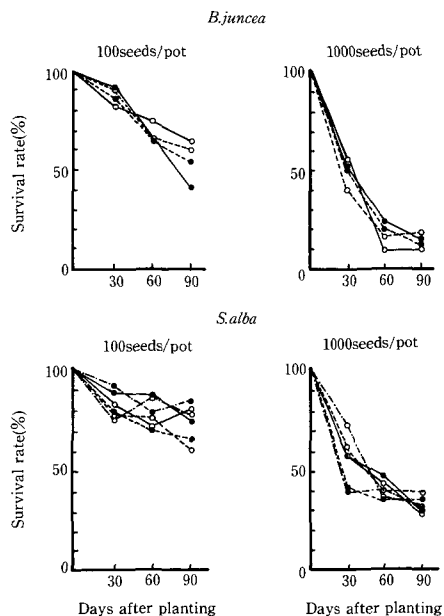


Fig. 6. Survivorship curves of *B. juncea* and *S. alba* grown under high density conditions (100 seeds/pot and 1000 seeds/pot).

Survival rate of cv. Secus in 100 seeds/pot at 60 days could not be recorded because some plants were infested with disease.

○: H form, ●: L form.

B. juncea: Cultivated variety Secus —, cv. Primus ---.

S. alba: cv. Gisiba —, cv. Trico ---, cv. Steinacher - · - ·.

日までは各集団とも個体数が一様に減少し、その程度はカラシナと同様に 10%~20% であった。それ以降の減少はカラシナと比較して少なく、また、減少度は集団ごとに異なり一定の傾向はなかった。1000 粒播種ポットでの減少は 30 日までが著しかったが、減少率は 25%~60% とカラシナと比較して集団間の変異が大きかった。その傾向が 60 日まで継続する集団もあったが、30 日以降の生存率の減少は概して小さく、全体としては平衡状態にあった。

Table 4 に播種後 30 日から 60 日の間に死亡した個体数と、その期間での相対生長率 (RGR) を示した。RGR は密度の増加により減少したが、その傾向はカラシナとシロガラシに異なった。個体数の減少の大きかったカラシナは、個体数の減少の小さかったシロガラシに比べて、密度の増加による RGR の減少が小さかった。

100 粒と 1000 粒播種ポットにおける収穫時の生

Table 4. The mortality (number of dead plant: ND) and relative growth rate (RGR: mg/mg/day) between 30 and 60 days after sowing under various densities.

Density Species	(Seeds/pot)	Form	10		100		1000	
			ND	RGR	ND	RGR	ND	RGR
<i>B. juncea</i>	cv. Secus	H	0	0.064	8	0.046	451	0.068
	—	L	0	0.084	—	—	279	0.074
	cv. Primus	H	0	0.085	33	0.065	243	0.071
	—	L	0	0.089	19	0.055	243	0.067
<i>S. alba</i>	cv. Gisiba	H	0	0.072	12	0.033	151	0.043
	—	L	0	0.068	25	0.035	100	0.033
	cv. Trico	H	0	0.062	2	0.033	226	0.034
	—	L	0	0.064	10	0.046	52	0.030
	cv. Steinacher	H	0	0.064	+9*	0.047	346	0.048
	—	L	0	0.064	5	0.034	+5*	0.033

* + means the increase in plant number.
cv.: Cultivated variety.

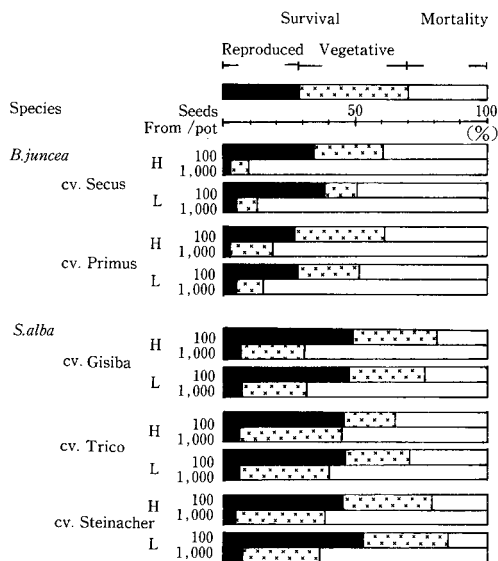


Fig. 7. Survival rate and seed setting rate of *B. juncea* and *S. alba* under high density conditions.
cv.: Cultivated variety.

存率と結実個体数の播種種子数に対する割合（結実個体率）を Fig. 7 に示した。100 粒播種ポットと 1000 播種ポットとも、生存率はシロガラシがカラシナより大きく、結実個体数もシロガラシがカラシナより大きい傾向にあった。

100 粒播種ポットにおけるサイズ分布と種子生産の関係を、カラシナは Fig. 8 に、シロガラシは Fig. 9 に示した。棒グラフが個体サイズ（草丈）の頻

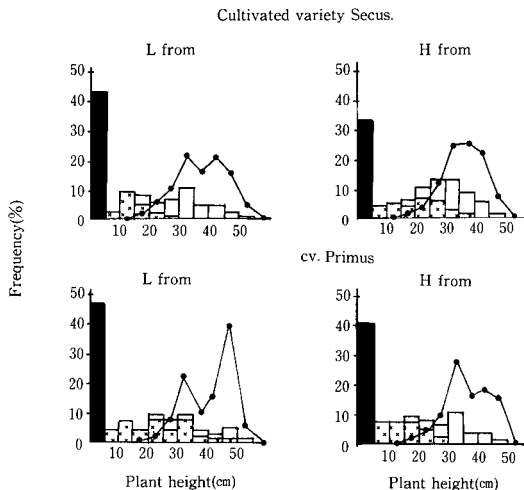


Fig. 8. The frequency distribution of plant height and contribution of each class to the total number of produced seeds in *B. juncea*.
—•—: Percentage of size class to total.
□: Seed setting plants, ▤: Non-seed setting plants, ▨: Dead plants.

度分布を示している。折れ線は 100 粒播種ポット当たりの総生産種子数に対する各サイズ階級の個体が生産した種子数の割合 (%) を示している。生存個体のサイズ分布は、シロガラシでは正規分布する傾向にあったが、カラシナでは各サイズ階級に比較的均一に分布した。両種ともサイズの大きな個体が結実し、シロガラシではカラシナに比べてサイズの小さな個体も結実した。種子生産数の総数に対する各サイズ階級の種子生産数の割合は、結実個体の多

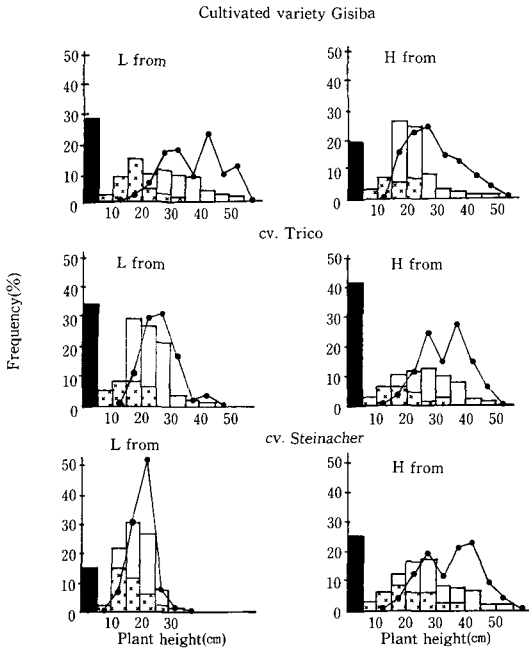


Fig. 9. The frequency distribution of plant height and contribution of each class to the total number of produced seeds in *S. alba*.
 ●—●: Percentage of size class to total.
 □: Seed setting plants, ▤: Non-seed setting plants, ▨: Dead plants.

かったサイズ階級と個体サイズの大きな階級で高かった。カラシナでは、特に後者における割合が高かった。

第4節 考 察

カラシナにおいて高密度ストレス条件下で継代したH型と対照のL型との間に開花開始日や100粒重で差異が観察された。

集団の遺伝的構造の変化が生ずる要因には、遺伝的浮動と選択がある。遺伝的浮動とは、集団における遺伝子型頻度の機会的変動であり、集団に有効な個体数が少ないときに顕著に現われる。したがって、その作用が効果的にあらわれるには、集団間に生殖的隔離が必要である。供試したカラシナは部分他殖であり、放任の状態では媒介昆虫あるいは風媒により他殖をおこなう。放任受粉の状態で維持されたH型とL型に完全な生殖的隔離はなく、遺伝的浮動の効果は小さいと考えられた。

一方、選択とは、ある環境条件で、その環境が選択圧となって非適応的な遺伝子型が淘汰され、適応的な遺伝子型の頻度が高まることである。選択によ

る遺伝的分化は、その選択圧が強ければ、近隣間の遺伝子流動の存在する集団間でも生ずる¹⁹⁾。カラシナでは、高密度ストレスの選択圧によって、H型の適応に関連する形質において遺伝的構造が変化し、L型と遺伝的に分化したと考えられた。

植物集団に作用する選択の効果は、その集団が環境ストレスにどのように適応するのかによって異なる。一般に植物は高密度ストレスに遭遇すると、発芽の抑制や死亡（自己間引き）による個体数の調節か、可変性による体形の小型化により適応する⁸⁵⁾。LEVINとWILLSON⁷¹⁾は、この二つの適応方法の差が、集団の遺伝的構造の変化にどのように影響するかを、コンピューターの模擬実験により検討した。その結果、高密度ストレスに対して死亡（自己間引き）による適応をしたときは、表現型可変性で適応したときより選択効果が大きいことを明らかにした。

シロガラシは密度の増加による一次分枝数の減少、種子収量の減少などの可変性を示した。カラシナは、シロガラシほど大きな表現型可変性を示さなかった。また、高密度条件下でカラシナもシロガラシも自己間引きが生じたが、その程度はカラシナで大きかった。

以上の点から、シロガラシは密度ストレスに対し、可変性による生長の抑制で対応し、そのため生存個体数も多く、一方、カラシナでは、密度ストレスに対する可変性による生長の抑制が小さく、自己間引きによる個体の減少が生ずることが明らかになった。このようなカラシナとシロガラシの高密度ストレスに対する適応方法が、選択効果の差をもたらした、H型とL型間の遺伝的分化の有無を決定したと思われる。

一方、選択作用は、遺伝子型間の生存率の差とともに繁殖量の差の結果でもある。カラシナでは、生存個体のうち個体サイズ（草丈）の大きくなった少数の個体の繁殖量が大きかった。一方、シロガラシでは、サイズの小さな個体も結実し、カラシナに比べて集団内の個体サイズ間の繁殖量の差が小さかった。このように、高密度ストレス条件下では、繁殖量の差によりサイズの大きな個体に有利に選択が作用するが、その効果は、カラシナにおいてより顕著であった。

カラシナでは、H型がL型より開花が早く、種子サイズが大きかった。大きな種子サイズは旺盛な

初期生育をもたらし、高密度ストレス条件下の自己間引きの過程での生存を有利にする大きな要因になると考えられる。また、カラシナは抽苔茎を伸長させながら開花結実していく。開花開始が早いことは、空間をより早く占有し、高密度条件下で繁殖の成功をもたらす。これらの特性は、高密度ストレス適応戦略として選択の対象になったのであろう。

カラシナとシロガラシは高密度ストレスに対する適応戦略が異なり、密度の変化に対する表現型可変性の程度が小さく、自己間引きが著しかったカラシナにおいて、適応形質の遺伝的分化が生じていることが明らかになった。

第5章 カラシナの高密度適応型の生態的特性

第1節 緒言

高密度ストレス条件下で継代されたカラシナの集団(H型)は、その高密度ストレスが強い選択圧となって遺伝的に変化を遂げている。このH型とその対照のL型の間で観察された種子サイズや開花開始日の差異は、H型の高密度ストレスに対する適応的分化の結果を反映していると考えられ、H型の特性をさらに検討することにより、その高密度ストレス適応の機構を解明できると考えられる。

密度の増加により集団内の個々の植物の生育は抑制されるが、その程度は個体間で差があり、高密度条件に対して有利な密度反応性をもつ個体は、高密度ストレス下でも旺盛な生育をおこない、生存や繁殖に成功するであろう。また、密度の増加により、生育空間や養分の制約を受けるので、個体間の競争が一層大きくあらわれる^{95,129)}。したがって、高密度ストレス条件下では競争に強いことが、その個体の生存や繁殖の成功につながるであろう。

かかる密度反応性⁹⁸⁾と競争力^{2,82)}は、共に遺伝的な支配を受けており、これらの特性がカラシナの高密度ストレス適応戦略に関与していれば、H型は高密度ストレス条件下あるいはL型との混植条件

下で旺盛な生育を示すであろう。

以上の立場から本章では、高密度ストレス条件下でどのような特性が選択されたかを明らかにし、それらの特性の適応的な意味を考察する。

第2節 生活史特性

生活史特性のH型とL型の差異を検討するために、品種「Secus」と「Primus」のH型とL型集団の4世代目検定区産種子を供試して、次のポット実験をおこなった。

初期生育特性を調査するために、播種後14, 24, 34および44日に刈り取り調査をおこない、地上部乾物重(80℃で24時間乾燥)を測定した。実験は2反復の乱塊法で、一反復当たり5個体を調査した。

繁殖特性を調査するために、個体の全体が褐変した時点で(播種後約90日)に刈り取り調査をおこない、草丈と一次分枝数、地上部乾物重(80℃で24時間乾燥)、個体当たり種子重と種子数および莢数、莢当たり種子数、100粒重を測定した。実験は、4反復の乱塊法で、H型とL型の各々15系統を供試した。

生育期間の長さを測定するために、花芽分化期とその時点での葉数と地上部乾物重、開花開始日と開花終了日、登熟日(地上部が褐変)を測定した。実験は、4反復の乱塊法で、H型とL型の各々20系統を供試した。

結 果

1. 初期生育特性

播種後44日まで10日おきに測定された地上部乾物重の平均値をTable 5に示した。H型とL型の差は播種後14日に顕著になり、H型の乾物重がL型より大きかったが、その後は差がなくなった。

カラシナは、子葉展開後ロゼット葉を形成し、その後、花芽が分化して抽苔茎を伸長させ開花結実する。すでに生殖生長に移行している播種後34日には、個体を葉(ロゼット葉と抽苔茎に発生した葉)、

Table 5. Dry weight/plant of the H and L forms at 14, 24, 34 and 44 days after sowing.

Days Form	14		24		34		44	
	H	L	H	L	H	L	H	L
cv. Secus	0.06	0.03**	0.69	0.60	0.93	1.42	2.45	2.56
cv. Primus	0.04	0.03*	0.05	0.05	0.90	1.09	2.20	2.84

**,: Difference between the H and L forms being significant at the 1% and 5% levels, respectively.

cv.: Cultivated variety.

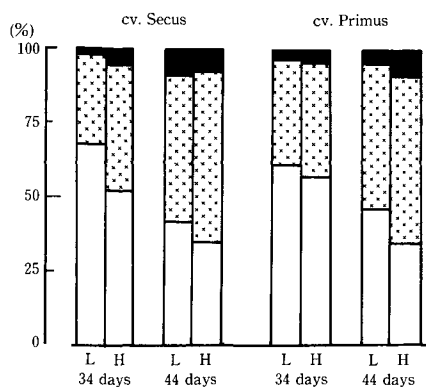


Fig. 10. Differences in allocation of dry matter into leaves, stem and reproductive structure between the H and L forms.
 □: Leaf, ▨: Stem, ▩: Reproductive structure.
 cv. Cultivated variety.

茎および花器(花とつぼみ)に分けることができた。地上部乾物重に占めるそれらの部位の重さの割合を、Fig. 10に示した。34日ではH型がL型より花器の割合が大きかった。

H型はL型より初期生育の早い段階で、生育が旺盛であり、また、生殖生長の早い段階で、生殖器官への分配率が高くなった。

2. 繁殖特性

繁殖特性に関する諸形質の平均値およびH型とL型間の差を検定(t検定)した結果をTable 6に示した。H型はL型より100粒重は大きい、莢数と莢当たり種子数の両方が少ないため個体当たり種子数が少なかった。

品種「Secus」では、H型とL型の分化が多く

Table 6. Differences in reproductive characteristics between the H and L forms.

Cultivated variety Form	Secus		Primus	
	H	L	H	L
Flowering time (days)	35	36*	37	39*
Plant height (cm)	115	110	106	112
No. of primary branch	3	2**	2	3
Dry weight/plant (g)	4.1	3.6**	3.6	3.3
Seed yield/plant (g)	1.0	1.2	1.0	1.0
100 seedweight ($\times 10^2$ g)	33	24**	24	22*
Seed number/plant	310	437**	405	465*
Seed/capsle	9	11**	11	12
Capsle/plant	36	42**	34	40
Reproduct effort (%)	25	28**	29	28

**, *: Difference between the H and L forms being significant at the 1% and 5% levels, respectively.

Reproductive effort: Seed weight/plant weight

質で観察されたが、品種「Primus」では、その傾向は変わらないが、顕著な差ではなかった。

3. 生育期間の長さ

調査形質の平均値およびH型とL型間差を検定(t検定)した結果をTable 7に示した。H型はL型より花芽の分化が早く、その時点で地上部乾物重は小さかった。H型はL型より開花開始日と開花終了日が早く、その差は品種「Secus」で大きかった。開花期間と登熟日にはH型とL型間の差は認められなかった。

第3節 密度反応性

品種「Secus」と「Primus」のH型とL型の4世代目検定区産種子を供試して、ポット実験で密度変化に対する可変性と高密度ストレス条件下での特性

Table 7. Differences in flowerig seasons between the H and L forms.

Cultivated variety Form	Secus		Primus	
	H	L	H	L
Flower buds appear	25.2	27.0 **	25.7	26.6 *
Dry weight/plant	0.47	0.58**	0.50	0.65**
Leaf number/plant	11.3	11.4 **	10.7	11.5 **
Flowering time				
First flowers open(A)	41.5	43.3 **	40.4	40.7
End(B)	64.4	66.0 **	63.1	62.9
Duration(A-B)	23.1	22.3	22.5	22.2
Ripening time	90.4	90.7	89.6	88.8

**, *: Difference between the H and L forms being significant at the 1% and 5% levels, respectively.

を調査し、密度反応性を検討した。

密度条件として、ポット当たり、10粒、100粒、1000粒の種子を播種した。実験は2反復の乱塊法で、播種後30日、90日(収穫)に刈り取り調査をおこなった。調査形質は、播種後30日に生存個体数と地上部乾物重、収穫時には、生存個体数と結実個体数、地上部乾物重、個体当たり種子数と莢数および種子重、莢当たり種子数、100粒重であった。100粒播種ポットでは、収穫時に全生存個体の草丈を測定した。

結 果

播種後30日の調査形質の密度による変化をTable 8に、密度の効果およびH型とL型集団間の差を検定した分散分析の結果をTable 9に示した。生存率は密度の増加により減少したが、集団間差や集団と密度の相互作用は認められなかった。個体当たりの乾物重はH型がL型より大きく、その傾向は品種「Secus」で顕著であった。

収穫時の調査形質の密度による変化をTable 10に、密度の効果および集団間差を検定した分散分析の結果をTable 11に示した。個体当たりの乾物重、種子重、種子数、莢数および莢当たり種子数は、密度の増加にともない減少した。しかし、密度と集団

の交互作用はどの形質においても認められなかった。H型はL型より100粒重は大きい、莢当たり種子数や莢数が少ないため個体当たり種子数は少なかった。それらの集団間差は、品種「Secus」で顕著であった。また、品種「Secus」ではH型がL型より結実個体数が少なかった。

Table 12に結実個体の草丈、莢数、種子数および莢当たり種子数間の相関係数を示した。草丈と繁殖量をあらわす種子数との間に高い正の相関係数があった。高密度ストレス条件下では個体サイズ(草丈)の確保が繁殖量の確保につながった。種子数の構成単位である莢数と莢当たり種子数は、H型とL型とも、種子数と高い相関係数を示した。しかし、草丈は、L型では莢数や莢当たり種子数と高い正の相関係数があったが、H型では莢数とのみ相関係数が有意だった。したがって、個体サイズの増加によりH型は莢数によって、繁殖量(種子数)を確保しているものと考えられる。

第4節 競争力

カラシナの品種「Secus」と「Primus」のH型とL型の6世代目検定区産種子を供試して、両集団の混植実験¹⁰⁾をおこない、密播条件下での生育初期の生存率、および、異なる密度条件下での栄養生長量と繁殖生長量にあらわれる競争効果を検討した。

ポット実験で、高密度条件(1m²当たり4万粒)

Table 8. Survival rate and dry weight/plant of the H and L forms grown under different density conditions at 30 days after sowing.

	Density	Form	Survival rate(%)	Dry weight/plant(mg)
cv. Secus	10	H	100	69.7
		L	100	57.0
	100	H	82	23.3
		L	93	13.3
	1000	H	56	7.1
		L	52	5.1
cv. Primus	10	H	100	54.2
		L	100	52.2
	100	H	86	14.8
		L	86	15.2
	1000	H	40	7.1
		L	50	5.1

Density: 10, 100, and 1000 seeds/pot.
cv.: Cultivated variety.

Table 9. Differences in survival rate and dry weight/plant between the H and L forms grown under different density conditions at 30 days after sowing.

Source	DF	Survival rate	Dry weight/plant
<cv. Secus>			
Density (D)	2	1818.85 **	36.33**
Form (F)	1	20.54	2.03*
D×F	2	37.34	0.31
Error	6	18.29	0.27
<cv. Primus>			
Density (D)	2	2347.95 **	22.02**
Form (F)	1	0.001	0.20
D×F	2	35.11	0.18
Error	6	42.68	0.27

**, *: Significant at the 1% and 5% levels, respectively.

Density: 10, 100 and 1000 seeds/pot.
cv.: Cultivated variety.

Table 10. Reproductive characteristics of the H and L forms grown under different density conditions at 90 days after sowing.

	Density	Form	Survival rate(%)	SS rate(%)	DW/plant(×100g)	SY/plant	SN/plant	CN/plant	100 SW (×100 g)	Seed/capsule
cv. Secus	10	H	100	100	96.6	15.9	76	12	20.3	6.3
		L	100	100	121.4	14.1	96	14	14.5	6.9
	100	H	66	35	12.2	1.9	11	3	16.8	4.3
		L	63	40	12.1	2.3	19	3	12.0	5.6
	1000	H	11	2	4.7	1.1	8	2	13.1	3.9
		L	14	5	5.9	1.2	11	3	11.6	4.1
cv. Primus	10	H	100	100	96.6	11.5	66	11	16.6	6.3
		L	100	100	60.1	8.5	81	11	10.3	7.4
	100	H	61	28	10.2	2.4	16	3	13.7	4.6
		L	53	27	13.1	2.6	26	4	10.5	5.8
	1000	H	18	3	4.7	0.9	8	2	12.0	4.4
		L	12	4	5.9	1.1	10	3	10.2	3.8

Density: 10, 100, and 1000 seeds/pot.

SS: Seed setting, DW: Dry weight, SY: Seed yield, SN: Seed number, CN: Capsule number.

cv.: Cultivated variety.

Table 11. Differences in reproductive characteristics between the H and L forms grown under different density conditions at 90 days after sowing.

Source	DF	Survival rate	SS rate	DW /plant	Seed yield /plant	SN /plant	100 SW	Seed /capsule	CN /plant
<cv. Secus>									
Density (D)	2	4996.39**	6493.77**	1.35**	24049.45**	6337.15**	26.98*	4.96**	146.63**
Form (F)	1	1.92	20.28*	0.02	52.08	144.21**	46.81**	2.61*	2.90
D×F	2	0.54	5.49	0.02	158.34	16.43	5.85	0.04	0.70
Error	6	22.47	3.03	0.05	2646.67	24.19	2.99	0.26	7.08
<cv. Primus>									
Density (D)	2	4609.97**	6410.71**	0.58**	9429.81*	4831.45**	6.02	7.11*	83.32*
Form (F)	1	27.60	9.36	0.03	187.23	215.05	43.32*	1.08	1.26
D×F	2	6.92	14.94	0.03	354.60	29.79	4.89	1.00	0.19
Error	6	13.00	6.17	0.03	1751.06	82.87	7.65	0.71	9.96

**, *: Significant at the 1% and 5% levels, respectively.

Density: 10, 100 and 1000 seeds/pot.

SS: seed setting, DW: Dry weight, SN: Seed number, SW: Seed weight, CN: Capsule number

cv.: Cultivated variety.

Table 12. Correlations among reproductive characteristics of the H and L forms grown under dense sowing (100 seeds/pot).

Cultivated variety Form Plant number	Secus		Primus	
	H 69	L 80	H 56	L 52
Plant height-No. of capsule/plant	0.67**	0.77**	0.67**	0.79**
Plant height-No. of seed/plant	0.62**	0.80**	0.71**	0.69**
Plant height-Seed/capsule	0.16	0.56**	0.20	0.36**
No. of capsule/plant-No. of seed/plant	0.69**	0.91**	0.84**	0.78**
No. of capsule/plant-Seed/capsule	-0.03	0.34**	-0.03	0.17
No. of seed/plant-Seed/capsule	0.57**	0.63**	0.39**	0.62**

**, *: Significant at the 1% and 5% levels, respectively.

を設定し、生育初期の競争効果を設定した。H型とL型の単植区と同一型の個体が隣合わないよう両型の個体を交互に配置した混植区を設けた。反復は2回で、播種後30日に各区の中心部(網目100個当たり)の生存個体数と区当たり地上部乾物重を測定した。

高密度条件下での死亡の原因を明らかにするために、密播した混植集団における個体数の動態を調査した。実験は2反復で、競争効果が顕著にあらわれるように施肥区と、その対照の無施肥区を設けた。播種後3日に子葉を展開した個体の位置を標識した。播種後50日に刈り取り調査をおこない、生存個体数(位置とともに)と、施肥区においては生存個体の生重を、個体別に測定した。

圃場実験で、二つの栽植密度を設定して、生育全般にわたって競争効果を調査した。実験は2反復の分割試験法でおこない、主区に栽植密度、細区に単植と混植条件を割り当てた。栽植密度は畦幅50cmと株間30cmの標準区(約7本/m²)と、畦幅50cmと株間10cmの密植区(20本/m²)であった。混植区では同一集団の個体を畦間と株間で隣合わないよう交互に配置した。

5月26日に播種し、開花開始日と、播種後50日、80日、120日(収穫日)に、次の形質について、個体別に1反復当たり10個体を調査した。

50日:草丈, 地上部乾物重

80日:草丈, 一次分枝数

120日:草丈, 一次分枝数, 二次分枝数, 種子収量(個体当たり種子重:A), 100粒重(B), 個体当たり種子数(A/B)

品種「Primus」のH型では発芽率が低く、調査個体数が少なかったため、開花と収穫調査のみをおこなった。

結 果

1. 自己間引きの過程での競争効果

播種後3日ですべての種子が出芽し、その後、自己間引きが生じた。単植区と混植区における播種後30日の区当たりの生存個体数と乾物重をTable 13に示した。

生存個体数は播種後30日で単植区、混植区ともに約半数に減少した。混植区ではH型の生存個体数がL型より多かった。また、混植区のH型の生存個体数は、単植区の値より多く、L型の生存個体数は少なかった。H型はL型との競争に勝って、混植区でL型より高い生存個体数を確保している。

区当たりの乾物重においても競争効果があらわれ、H型がL型より競争に強く、混植区の全乾物重のうち、H型の占める割合が大きかった。競争効果は、品種「Secus」で品種「Primus」においてより顕著にあらわれた。

2. 自己間引きの過程での競争力に依存する死亡

Table 13. Several characters of the H and L forms grown for 30 days in pure-and mixed-cultures under dense-sowing (4×10⁴ seed/m²).

	cv. Secus			cv. Primus		
	H	L	Difference (H-L)	H	L	Difference (H-L)
〈Survival rate (%)〉						
Pure (P)	46.5	66.0	-19.5	46.5	62.0	-15.5
Mix (M)	66.0	28.0	38.0*	61.0	52.0	9.0
Competition (M-P)	19.5	-38.0*		14.5*	-10.0	
〈Dry weight/plot (g)〉						
Pure (P)	1.1	1.1	0	1.0	0.7	0.3
Mix (M)	1.6	0.4	1.2**	1.1	0.8	0.3
Competition (M-P)	0.5	-0.7**		0.1	0.1	

**,* : Difference between the H and L forms or between pure- and mixed-cultures being significant at the 1% and 5% levels, respectively.

Table 14. Changes in number of plants during self-thinning process.

Treatment	Form	Seeds /plot A	〈Days after sowing〉		〈The cause of death〉		
			3 days open cotyledon B	50 days alive C	dead D=A-C	Delayed coty. opening E	Competition F=D-E
Non fertilizer							
〈cv. Secus〉							
	H	50	39	33	17	7	10
	L	50	44	26	24	6	8
	Total	100	83	59	41	13	18
〈cv. Primus〉							
	H	50	40	39	11	6	5
	L	50	49	42	8	1	7
	Total	100	89	81	19	7	12
Fertilizer							
〈cv. Secus〉							
	H	50	30	37	13	9	4
	L	50	44	36	14	4	10
	Total	100	74	73	27	13	14
〈cv. Primus〉							
	H	50	38	40	10	6	4
	L	50	49	38	12	1	11
	Total	100	87	78	22	7	15

cv.: Cultivated variety

率

混植区における播種後3日の子葉展開個体数と、50日の生存個体数を Table 14 に示した。死亡個体のうち播種後3日に子葉の展開していなかった個体が死亡した場合を子葉展開遅延の不利益による死亡とし、それ以外の個体が死亡した場合を競争力が弱いことによる死亡として、その数を示した。施肥と無施肥の両条件下で H 型の子葉展開が L 型より遅かった。死亡個体数の集団間差は小さかったが、無施肥区の品種「Primus」以下は H 型が L 型より死亡個体数が少なかった。L 型は H 型より子葉展開が早かったにもかかわらず、その後の死亡率は高かった。これは H 型との競争に敗れたためと思われる。

施肥区の生存個体のサイズ分布（個体重）を Fig. 11 に示した。サイズ分布は L 字型で、H 型が L 型よりサイズ階級の大きな位置を占めた。すなわち H 型の個体が L 型の個体に比較して、生育が旺盛であり、このことが競争に強いことの一因と推定された。

3. 栄養生長量と繁殖生長量における競争効果
H 型と L 型はともに播種後数日で出芽し、

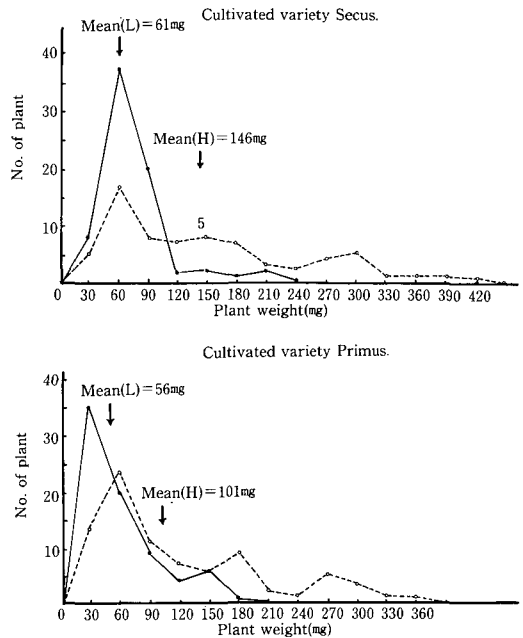


Fig. 11. Frequency distribution of the above-ground weight of survivors in nutrient treatment population.
—: L form, ---: H form.

ゼット葉を展開した。播種後約50日（第一回調査時）頃に抽苔茎の伸長が始まり、その後開花が始まった。開花の開始は、H型がL型より早かった。8月下旬の登熟期に収穫調査をおこなった。

品種「Secus」の草丈の伸長の推移を Fig. 12 に示した。標準区では、どの発育段階でもH型とL型ともに、単植区と混植区の間には草丈の差は観察されず競争効果は認められなかった。一方、密植区では、播種後50日でH型とL型の両方で単植区より混植区の草丈が高かった。植物個体間の相互作用には“草丈の背揃い”と呼ばれる隣接する個体が互いに草丈を伸長させる現象がある⁵⁶⁾が、密植区ではこの現象が生じたと考えられた。密植区のL型は、収穫時において草丈が混植により減少し、負の競争効果が認められた。

品種「Secus」の分枝数と100粒重を Table 15 の上段に示した。播種後80日と収穫時の一次分枝数には、標準区と密植区のどちらにおいても、競争効果は認められなかった。収穫時の二次分枝数において、密植区ではL型が、混植により減少し、負の競争効果が認められた。100粒重は、標準区と密植区のどちらにおいても、H型がL型より大きかった。密度の増加により、H型の100粒重は、単植

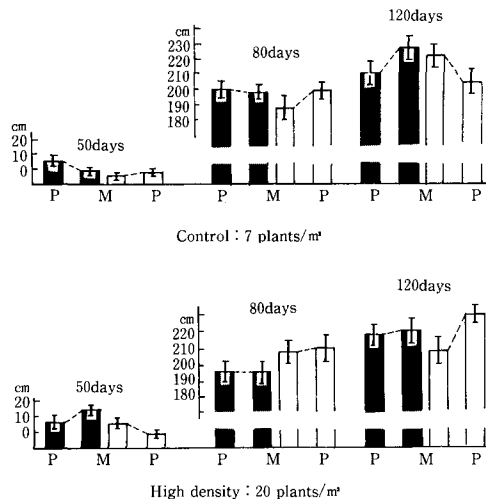


Fig. 12. Plant height of the H and L forms grown in pure- and mixed-cultures under control (7 plants/m²) and high density (20 plants/m²) at 50, 80 and 120(harvest time) days after sowing. □: L form, ▨: H form. I: 5% standard error. P: Pure, M: Mixed.

区では増加したが、混植区では変わらなかった。そのため、密植区のH型の100粒重は、混植区より単植区で大きかった。L型の100粒重には、密度の

Table 15. Several characters of the H and L forms grown in pure-and mixed-cultures under control (7 plant/m²) and high density (20 plant/m²).

Density Form	Control				High density			
	H		L		H		L	
Pure vs Mixed	P	M	P	M	P	M	P	M
cv. Secus								
Flowering time (days)	60	64	65	66	63	62	66	65
<at 60 days after sowing>								
No. of primary branch	7	9	7	7	7	7	6	6
<at 90 days after sowing (harvest time)>								
No. of primary branch	7	9	7	7	6	7	6	5
No. of secondary branch	21	22	19	19	10	11	11	5*
100 seed weight (<×100 g)	31	33	25	24	38	31**	24	23
cv. Primus								
<at 90 days after sowing (harvest time)>								
Plant height (cm)	203	206	205	214	199	201	209	204
No. of primary branch	9	9	9	9	6	6	6	5
No. of secondary branch	31	27	28	36	10	11	15	13
100 seed weight (<×100 g)	23	21	22	22	25	20*	24	23

**,* : Difference between pure- and mixed-cultures being significant at the 1% and 5% levels, respectively.

cv. Cultivated variety.

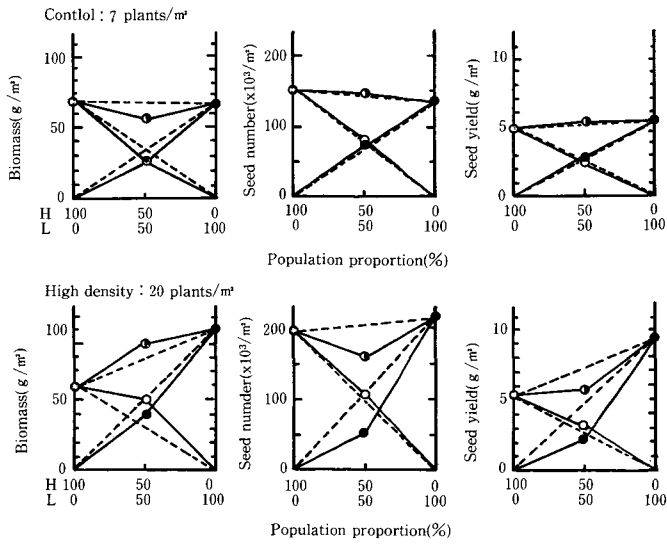


Fig. 13. Biomass(50 days), seed yield and seed number in a replacement series of the H and L forms of cv. Secus grown in pure- and mixed-cultures under control (7 plants/m²) and high density (20 plants/m²).

○ : H form, ● : L form, ● : Total values in mixed-culture.

---: The values calculated with the assumption of no effect of neighbour plant on each other.

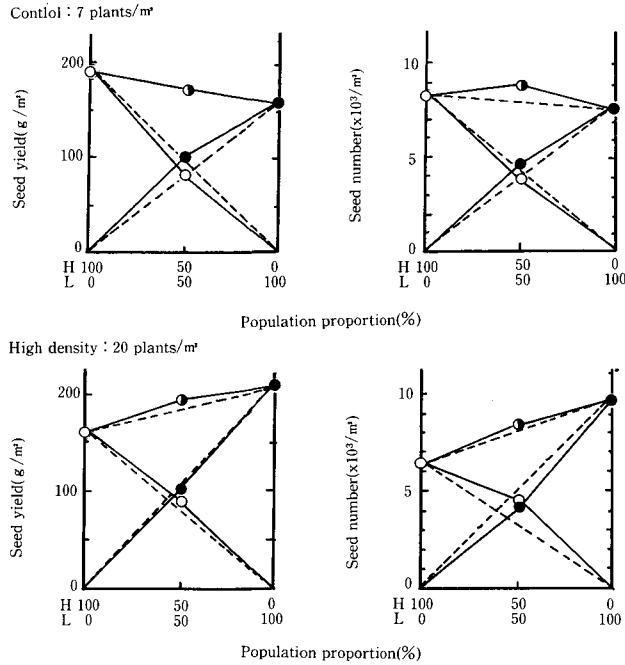


Fig. 14. Seed yield and seed number in a replacement series of the H and L forms of cv. Primus grown in pure- and mixed-cultures under control (7 plants/m²) and high density (20 plants/m²).

○ : H form, ● : L form, ● : Total values in mixed-culture.

---: The values calculated with the assumption of no effect of neighbour plant on each other.

効果や競争効果は認められなかった。

品種「Primus」の草丈、分枝数および100粒重をTable 15の下段に示した。密植区の二次分枝数が単植区より混植区で少なく、競争効果が認められた。また、単植区の100粒重は品種「Secus」と同様に、密度の増加により増加した。

品種「Secus」の単植区と混植区における単位面積(1m²当たり)に換算)当たりの地上部乾物重(播種後50日)、種子収量および種子数をFig. 13に示した。それらの形質における競争効果は、標準区では認められなかったが、密植区では混植によりH型の値が増加しL型の値が減少する競争効果が観察された。しかし、その様相は形質によって異なり、地上部乾物重では、混植によるH型の増加が大きく、L型の減少が小さいのに対し、種子収量と種子数では、混植によるL型の減少が大きく、H型の増加が小さかった。

品種「Primus」の種子収量と種子数をFig. 14に示した。品種「Secus」ほど顕著な競争効果はあらわれなかったが、標準区では、L型が競争に強い傾向にあり、密植区では、逆にH型がL型より強い傾向にあった。

第5節 考 察

高密度ストレス条件下で継代されたH型は、その対照の高密度ストレスのない条件下で継代されたL型と、様々な生態的特性で異なった。子葉展開速度は、H型がL型より遅い傾向にあったが、初期生育はH型がL型より旺盛であった。植物の初期生育は種子サイズの影響を受ける^{19,75,79,91,114,119,130}。すなわち、種子サイズの増加は発芽のための吸水時間を長くし、また、種皮を破るためのエネルギーも多く必要とし、結果的に、発芽速度や子葉展開速度を減少させるが、一方では、種子に貯蔵されている養分により、従属栄養生長期の旺盛な生育をもたらす。L型に比較してH型に認められた旺盛な初期生育は、この大きな種子サイズが寄与していることが推察された。

植物はある一定の栄養生長期をへて、生殖生長への移行するが、カラシナのH型はL型より生殖生長への移行が早かった。ツキミソウ(*Oenothera glazioviana*)では、栄養生長から生殖生長への転換は個体サイズに依存しており、ある一定の限界サイズに達したときに、個体は生殖生長を開始する⁶²。カラシナにおいても、そのような栄養生長期の限界

サイズが存在し、H型は初期生育が旺盛であることから、その限界サイズに早く到達すると予想された。しかし、花芽が分化した時点での個体サイズは、H型がL型より小さかった。すなわち、カラシナでは、生殖生長への転換に際して、一定の限界サイズは存在せず、H型がL型より小さな個体サイズで生殖生長に移行していた。カラシナでは、生殖生長への抽苔茎が伸長する。したがって、早い段階での生殖生長への移行は、より早い空間の占有につながり、高密度ストレス条件下での適応的な特性である。このようにH型では、早く生殖生長へ移行する特性が選択されていると思われた。

植物個体の生育は、密度の増加により小さくなるが、そのなりかたは、密度に直接比例することもあれば、密度が増すと急速に生育が悪くなることもあり、あるいは生育の落ち方が比較的小さいこともある⁶⁵。また、そのような植物の密度に対する反応は遺伝的な支配をうけている⁹⁸。したがって、高密度ストレスへの適応戦略として、植物集団が密植条件下でも、その生育量を確保するような遺伝子型を選択する可能性が考えられた。カラシナにおいて、密度の増加により個体重や、個体当たりの種子収量、莢数、種子数などが有意に減少したが、密度と集団の交互作用は、どの形質においても有意にならず、H型とL型の密度の増加に対する反応に差がないことが明らかになった。また、高密度ストレスを与えても、単植条件下では、生育のどの段階でも生存率に、H型とL型で差がなく、個体当たりの種子数は、H型がL型より少なかった。高密度ストレス条件下で継代したH型は単植条件下では、L型より高密度のストレスに適応的とは言えなかった。

単植、密植条件下で、種々の形質において認められたH型とL型間の差は、H型の高密度ストレス適応戦略と何らかの関連をもっているであろう。密植集団における個体の繁殖量は、その個体サイズに依存しており、サイズの大きな個体は繁殖量が多い。カラシナにおいても、密植条件下では、草丈が繁殖量(種子数)と高い正の相関関係にあった。しかし、これらの相関関係はH型とL型で異なっていた。H型における草丈と莢当たり種子数の相関係数は、L型より低かった。草丈の増加(個体の栄養生長の増加)にともなって、莢当たり種子数が増加すれば、そのtrade-offとしての種子サイズの減少が生ずるのが一般である。しかし、種子サイズの

減少は、自己間引きの過程での生存率を低下させることになる。高密度ストレスに対する適応としては、個体サイズの増加に伴う種子数の増加を抑え、種子サイズを確保する遺伝子型の選択が適切であると思われる。

カラシナでは、密度の増加により自己間引きが生ずる。この自己間引きの過程での生存個体数は、H型とL型で、単植条件下では、大きな差が示されなかったが、混植集団では、H型の生存個体数がL型より多かった。すなわち、混植集団では、H型とL型間での競争がおこり、H型がL型に勝つことにより、高い生存率を示した。したがって、高密度ストレス条件下で継代されてきたH型は、競争に強い遺伝子型が選択されてきたものと考えられた。

自己間引きの過程での生存には、発芽速度¹²⁾、子葉展開速度¹²³⁾、種子サイズによる初期生育量¹⁴⁾などが関与しているとされている。カラシナでは、供試された2品種とも、H型がL型より種子サイズが大きく、子葉展開速度は遅いが、初期生育が旺盛な特性をもっていた。このような特性を持つH型とL型とを高密度ストレス条件下で混植したとき、サイズ分布はL字型になったが、H型の個体はL型より大きなサイズ階級を多く占め、平均個体重が大きかった。大きな個体サイズを持つことにより、H型はL型より高い生存率を確保するに至ったと考えられた。

品種「Secus」では、H型とL型の競争は、密度の増加とともに顕著になり、栄養生長ばかりでなく繁殖生長においても、競争効果があらわれた。JENNINGとAQUINO⁶¹⁾は、イネの競争実験で、競争の強弱が生育初期の栄養生長量によって決定し、その関係が、収穫時まで継続することを報告している。品種「Secus」では、競争効果が大きくあらわれた密植区において、生育初期の段階での優位性が収穫時まで維持されたと考えられた。

一方、品種「Primus」の収穫時の諸形質においては、品種「Secus」で認められたほど大きな競争効果が生じていなかった。品種「Primus」では、H型とL型の種子サイズの差が品種「Secus」ほど大きくないため、生育初期におけるH型のL型に対する生長の抑制が相対的に小さく、競争効果が生育後半まで維持されなかったと思われる。

競争効果は、初期生育では、混植によるH型の

増加がL型の減少より大きく、収穫時の諸形質では、混植によるL型の減少がH型の増加より大きかった。これらは、HILLとSHIMAMOTO⁵²⁾が示した正の相補作用と負の相補作用の現象である。この作物の混植栽培を考えると、この相補作用は考慮すべき点であろう。

以上のように、カラシナでは、自己間引きの過程で、個体の競争に勝つことが生存や繁殖の成功をもたらし、高密度ストレス適応戦略の大きな要因になると考えられ、そのために、高密度ストレス条件下で継代することにより、競争力あるいは、種子サイズや初期生育量のような競争力に密接に関連をもつ形質に対し選択が生じたと考えられた。

第6章 カラシナの種子サイズの変異と その競争におよぼす影響

第1節 緒言

カラシナの高密度適応型のH型と、その対照のL型の分化を特徴づけた形質のひとつは、種子サイズであった。また、高密度ストレス条件下でH型が示す適応方法は強い競争力であった。大きな種子から生じた個体は初期生育が旺盛であることから競争に有利であるとされている^{14,89,111)}が、生育の種々の段階で観察される競争の現象には、さらに多くの複雑な要因が、関与していることが考えられる。また、集団が遺伝的分化を遂げるには、選択作用に関連した形質に対する遺伝的支配が大きな要因となる。

以上の点を考慮して、本章では、カラシナのH型の強い競争力と大きな種子サイズとの関連を検討し、その高密度ストレス条件下での適応戦略と集団の遺伝的分化との関連を考察する。

第2節 種子サイズの変異

カラシナの品種「Secus」と「Primus」のH型とL型の集団内の種子サイズの変異および、各々の集団での種子サイズに対する選抜効果を検討した。

H型とL型に由来する多数の系統の中から、任意に120系統を選び、圃場で栽培し(畦幅50cmと株間10cm)、その100粒重を個体別に測定した。

種子サイズに対する選抜を、H型とL型の7世代目密度処理区産種子を供試し、バット実験でおこなった。各集団の種子を200粒、5月24日に播種し、結実した個体の100粒重を測定した(原集団)。それらの個体の中から100粒重の大きな個体と小さ

な個体を、品種「Secus」のH型では各々24個体、L型では各々23個体、品種「Primus」のH型では各々19個体、L型では各々20個体を選抜して、各集団ごとに種子を混合し、同年12月5日に播種した。結実した個体の種子を収穫し、選抜集団とした。選抜効果を検定するために、原集団（H型：H原、L型：L原）と選抜集団（大きい方は、H型：H大、L型：L大、小さい方は、H型：H小、L型：L小）の種子をジフイポットで栽培した。実験は3反復の乱塊法で、一反復当たり10個体の100粒重を測定した。

結 果

1. 種子サイズの集団内変異

死亡個体と生育不良の個体を除外して品種「Secus」ではH型とL型の各々90系統、品種「Primus」では、H型の104系統とL型の80系統の100粒重を測定した。

種子サイズによる個体の分布をFig. 15に示した。2品種とも種子サイズの表現型変異の大きさ(Range)は、H型がL型より大きかった。

第4章と第5章で示したように、H型がL型より種子サイズが大きかった。

2. 種子サイズに対する選抜

選抜した個体の種子サイズの平均値と選抜強度をTable 16に示した。選抜強度はH型とL型の集団ともに種子サイズの大きい方には約2%で、小さい方に約1%であった。

種子サイズの選抜にともなう種子サイズの変化をTable 17に示した。100粒重は、両品種ともに、L型では大きい方へ、H型では小さい方への選抜効果が大きかった。

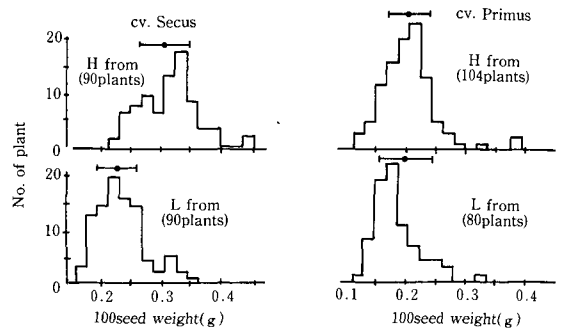


Fig. 15. Variation in seed size of cv. Secus and cv. Primus.
 •: Mean. —: 5% standard error.
 cv.: Cultivated variety.

第3節 種子サイズと生活史特性

H型とL型における種子サイズが初期生育特性と繁殖特性に及ぼす影響を検討した。

初期生育特性の検定には、品種「Secus」と

Table 17. 100 seed weight ($\times 10^2$ g) in original and selected population of the H and L forms.

Character cv.	Cycle	Size	100 seed weight	
			H	L
Secus	0	—	29.6	24.0
Secus	1	Large	31.8	29.2
Secus	1	Small	25.5	24.0
	LSD*	0.05		3.2
Primus	1	—	23.5	20.8
Primus	1	Large	24.7	26.6
Primus	1	Small	20.9	20.7
	LSD	0.05		2.5

*: Differences between the H and L forms, and among cycles.

cv.: Cultivated Variety.

Table 16. Seed size ($\times 10^3$ g) and intensity selection.

Cultivated variety Form	Secus				Primus			
	H	H	L	L	H	H	L	L
Direction of selection	Large	Small	Large	Small	Large	Small	Large	Small
No. of plant	189		198		185		176	
No. of plant selected	24	24	23	23	19	19	20	20
Mean of progeny	3.72	1.10	2.76	1.00	3.03	1.03	2.56	0.89
Standard deviation	0.72	0.18	0.49	0.23	0.40	0.18	0.28	0.17
Intensity of selection	1.84	1.23	2.57	1.28	2.05	1.52	1.98	1.67

Intensity of selection: $\frac{\text{Mean of all measured} - \text{Mean of those selected}}{\text{Phenotypic standard deviation}}$

「Primus」の各30系統、繁殖特性の検定には20系統を任意に選び供試した。

発芽試験を25℃の恒温条件でおこなった。播種後6時間おきに、発芽個体数を4日間調査した。試験は1系統当たり3反復でおこなった。

初期生育特性を、ポット実験で調査した。出芽後7日に子葉サイズ(子葉幅と子葉長)を測定した。約4週間後に刈り取り、葉数と地上部乾物重(80℃で24時間乾燥)を測定した。

繁殖特性を、ポット実験で調査した。花芽の分化日(花芽がロゼット葉の中心に認められた時点)とその時の地上部乾物重(80℃で24時間乾燥)と、葉数を刈り取り調査した。開花開始日と終了日、登熟日(地上が褐変)を調査し、登熟期に刈り取り調査により、個体当たりの種子重と種子数および莢数、莢当たり種子数、100粒重、草丈、一次分枝数および地上部乾物重を測定した。

結 果

1. 初期生育特性

調査形質の平均値とH型とL型間の差を検定した結果をTable 18に示した。

置床後4日まで約90%の種子が発芽した。発芽速度はH型がL型より遅く、子葉幅と子葉長は、H型がL型より大きかった。また、4週間目の個体重は、品種「Secus」ではH型がL型より大きかったが、品種「Primus」ではH型とL型間の差が認められなかった。

調査した系統の100粒重と初期生育特性をあらゆる形質間の相関係数をTable 19に示した。種子サイズの増加により発芽速度が遅延するが、その程度はH型よりL型で顕著であった。H型とL型ともに、種子サイズの増加により子葉サイズが大きくなった。またH型では種子サイズの増加により

Table 18. Comparison of characteristics in lines (see chapter 3) of the H and L forms at juvenile phase.

Cultivated variety Form No. of line	Secus		Primus	
	H 30	L 30	H 30	L 30
100 seed weight (×100 g)	33.1±5.9	23.4±5.1 **	21.6±3.2	20.0±3.3
Germination rate (%)	96.6±3.5	93.5±5.0 **	95.5±3.8	94.2±4.5
Germination speed (hour) 2 weeks after sowing	17.4±1.6	15.0±2.2 **	22.0±2.3	17.7±1.8 **
Width of cotyledon (cm)	1.45±0.11	1.23±0.10**	1.32±0.11	1.22±0.07**
Length of cotyledon (cm) 4 weeks after sowing	1.15±0.12	0.95±0.01**	0.83±0.07	0.78±0.06**
Dry weight/plant (mg)	28.2±5.4	19.9±4.4 **	12.5±2.3	12.4±1.8
No. of leaf	7.3±0.5	6.8±0.5 **	8.3±0.5	8.7±0.4 **

** : Difference between the H and L forms being significant at the 1% level.

Table 19. Correlations between 100 seed weight and other characteristics in the H and L forms at juvenile phase.

Cultivated variety Form No. of line	Secus		Primus	
	H 30	L 30	H 30	L 30
Germination rate	0.16	-0.09	0.24	0.15
Germination speed 2 weeks after sowing	0.35	0.66**	0.31	0.69**
Width of cotyledon	0.68**	0.72**	0.72**	0.48**
Length of cotyledon 4 weeks after sowing	0.48**	0.52**	0.56**	0.57**
Dry weight/plant	0.58**	-0.27	0.42*	0.30
Leaf number	0.72**	0.17	-0.01	0.01

** , * : Significant at the 1% and 5% levels, respectively.

Table 20. Comparison of reproductive characteristics in lines (see chapter 3) of the H and L forms.

Cultivated variety Form No. of line	Secus		Primus	
	H 20	L 19	H 18	L 20
Maternal plant				
100 seed weight ($\times 100$ g)	33.7	23.5 **	21.5	20.0
Flower buds appear				
Time (days)	25.2	27.3 **	25.6	26.6 *
Dry weight/plant	0.19	0.58**	0.51	0.65**
Flowering time (days)	41.4	43.3 **	40.9	40.7
Ripening stage				
Time (days)	90.6	90.9	90.1	88.9
Seed yield/plant (g)	0.55	0.61	0.57	0.72*
Seeds/plant	187.4	255.5 **	242.5	343.7 **
Capsule/plant	33.0	31.5	28.9	35.5 *
100 seed weight ($\times 100$ g)	31.2	23.9 **	23.7	21.7 *
Seed/capsule	5.9	8.2 **	8.6	9.7 **
Dry weight/plant (g)	2.00	2.15	1.86	2.24*
Plant height (cm)	98.3	105.4 *	93.5	100.9 *
No. of primary branch	1.6	1.2	1.5	2.3 **
Reproductive effort	27.3	29.4 *	30.8	32.6

**,* : Difference between the H and L forms being significant at the 1% and 5% levels, respectively.
 Reproductive effort : Seed yield/dry weight of plant.

Table 21. Correlations between 100 seed weight and other reproductive characteristics.

Cultivated variety Form No. of line	Secus		Primus	
	H 20	L 19	H 18	L 20
Flower buds appear				
Time (days)	-0.70**	-0.42	0.27	0.18
Dry weight/plant	-0.29	-0.37	0.29	0.08
Flowering time (days)	-0.33	-0.35	-0.02	0.26
Ripening stage				
Time (days)	0.20	0.40	0.42	0.26
Seed yield/plant (g)	-0.04	-0.36	0.08	-0.36
Seeds/plant	-0.46*	-0.47*	-0.17	-0.46*
Capsule/plant	0.38	-0.49**	0.11	-0.39
100 seed weight ($\times 100$ g)	0.87**	0.56*	0.73**	0.50*
Seed/capsule	-0.64**	-0.17	-0.42	0.54**
Dry weight/plant (g)	0.16	-0.24	0.31	-0.34
Plant height	0.37	-0.31	0.17	-0.23
No. of primary branch	0.23	-0.12	0.14	-0.39
Reproductive effort	-0.43	0.06	-0.27	-0.44

**,* : Significant at the 1% and 5% levels, respectively.
 Reproductive effort : Seed yield/dry weight of plant.

地上部乾物重も増加した。

2. 繁殖特性

繁殖に関連した諸形質の平均値と、H型とL型間の差を検定した結果を Table 20 に示した。両品種ともに花芽の分化期は、H型がL型より早く、

その時点での個体重は、L型がH型より大きかった。結実個体の100粒重はH型がL型より大きく、個体当たりの種子数、莢当たり種子数および繁殖効率はL型がH型より大きかった。個体当たり種子重と莢数、個体重、草丈および一次分枝数は、

Table 22. Phenotypic correlation(SC), genetic correlation(GC) and environmental correlation(EC) among reproductive characteristics of the H and L forms.

cv. Secus		SN	SW	FT	CN	S/C
		<H form>				
Seed/plant(SN)	SC		-0.70	0.079	0.191	0.801
	GC		-0.64	0.867	0.209	0.836
	EC		-0.739	-0.303	0.179	0.779
100 seed weight(SW)	SC	-0.405		-0.140	0.172	-0.755
	GC	-0.523		-0.882	0.499	-0.785
	EC	-0.350		0.165	-0.022	-0.745
Flowering time(FT)	SC	0.006	-0.058		0.064	0.071
	GC	0.481	-0.263		0.342	0.553
	EC	-0.176	0.045		-0.075	-0.184
Capsule/plant(CN)	SC	0.722	-0.085	0.013		-0.345
	GC	0.895	-0.165	0.168		-0.321
	EC	0.645	-0.029	-0.072		-0.369
Seed/capsule(S/C)	SC	0.521	-0.447	-0.003	-0.123	
	GC	0.114	-0.755	0.649	-0.319	
	EC	0.614	-0.444	-0.138	-0.080	
		<L form>				
cv. Primus		SN	SW	FT	CN	S/C
		<H form>				
Seed/plant(SN)	SC		-0.466	0.074	0.754	0.608
	GC		-0.211	0.418	0.990	1.172
	EC		-0.637	-0.171	0.577	0.572
100 seed weight(SW)	SC	-0.437		-0.055	-0.264	-0.436
	GC	-0.360		-0.129	-0.239	-0.483
	EC	-0.640		-0.030	-0.287	-0.435
Flowering time(FT)	SC	-0.226	-0.147		0.137	-0.054
	GC	-0.424	-0.180		0.306	0.771
	EC	-0.027	-0.132		0.040	-0.218
Capsule/plant(CN)	SC	0.838	-0.059	-0.375		-0.046
	GC	0.970	-0.125	-0.637		1.226
	EC	0.558	-0.010	-0.086		-0.346
Seed/capsule(S/C)	SC	0.693	-0.760	0.071	0.214	
	GC	0.766	-0.782	0.065	0.595	
	EC	0.750	-0.752	0.075	-0.087	
		<L form>				

cv. : Cultivated variety.

品種「Primus」ではL型がH型より大きな値を示したが、品種「Secus」では、莢数と草丈以外は、H型がL型より大きい傾向にあった。

播種した系統の100粒重と、生育した個体の繁殖に関連する形質間の相関係数をTable 21に示した。大きな種子から生育した個体ほど大きな種子をつけたが、個体当たりの種子数は少なかった。品種「Secus」のH型では、大きな種子からの個体の花芽分化が早かった。

収穫時の諸形質の遺伝相関と環境相関をTable 22に示した。100粒重と莢当たり種子数の間には、負の遺伝相関があった。品種「Secus」では開花開始日と個体当たり種子数の間に正の遺伝相関があり、H型では開花開始日と100粒重に負の遺伝相関があった。形質間の遺伝相関はL型よりH型で大きい傾向にあった。

第4節 種子サイズと競争力

種子サイズと競争力の関係を検討するために、種子サイズ系統の混植実験をバットをもちいておこない、初期生育特性と繁殖特性にあらわれる競争効果を検討した。

初期生育特性の競争効果の検定には、種子サイズ系統のHM, LM, HS, LL (第3章第3節で示したように-Mは集団の平均の、-Lはそれより大きい、-Sは小さい種子サイズをもつ)を総当たりで組合せて競争ダイヤレル実験をおこなった。5月上旬に播種し、約30日後に区の中心部(網目100個)の生存個体数と地上部乾物重を調査した。実験は3反復でおこなった。

繁殖特性における競争効果は、種子サイズ系統のHL, HM, HS, LL, LM, LSを供試して検討した。単植区と、次の組合せを、同一系統の種子が隣合わないよう交互に配置した混植区を設けた。実験をおこなった混植区の組合せは次の通りである。

HL 対 LL, HL 対 LM, HL 対 LS,
HM 対 LL, HM 対 LM, HM 対 LS,
HS 対 LL, HS 対 LM, HS 対 LS,
HM と LM, HS と LL の二組合せは100個体、その他の組合せでは30個体で、調査を行った。5月上旬に播種し、8月下旬に個体が褐変したとき、次の形質を測定した。

調査形質：生存個体数、結実個体数、草丈、個体当たり莢数、種子重、種子数、莢当たり種子数、100粒重

結 果

1. 初期生育特性における競争効果と種子サイズ生存個体数、区当たり乾物重および個体当たり乾物重における競争効果を混植区の値と単植区の値の差から求め、競争ダイヤレル法で分析し¹⁰³⁾、Table 23に示した。また、それらの形質の平均値をTable 24に示した。

単植区では、4つの種子サイズ系統の間には、どの調査形質でも有意な差がなかった。競争は品種「Secus」ではすべての調査形質で有意となり、品種「Primus」では区当たり乾物重で有意になった。

生存個体数における競争力は、品種「Secus」では、種子サイズの大きい方の系統(HMとLLが、HSやLMより)で強く、同じ種子サイズの系統の組合せ(HMとLL, HSとLM)ではH型がL型より強かった。品種「Primus」では、競争効果は小さかった。

Table 23. ANOVA for survival rate, dry weight/plot and dry weight/plant at juvenile phase in competitive diallel experiment of seed size lines (HM, HS, LL and LM: see chapter 3).

Source	Survival DF	Survival rate (%)	Dry weight /plot (g)	Dry weight /plant (mg)
<Cultivated variety Secus>				
Pure				
Line	3	417.2	0.21	63.4
Replication	2	45.6	0.11	279.9
Error	6	173.1	0.07	122.1
Mixed				
Competition	3	801.3*	1.49**	971.5**
Interaction	3	427.0	1.10**	1102.9**
Error	12	157.2	0.13	122.1
<Cultivated variety Primus>				
Pure				
Line	3	66.9	0.15	436.3
Replication	2	105.3	0.24	1684.0
Error	6	39.5	0.08	222.9
Mixed				
Competition	3	347.3	0.47*	423.9
Interaction	3	210.7	0.26	241.1
Error	12	148.3	0.10	250.1

**,* : Significant at the 1% and 5% levels, respectively.

区当たりの乾物重では、両品種とも、競争力は、生存個体数と同様に種子サイズの大きい方の系統が強くなり、同じ種子サイズの系統間の組合せではH型がL型より強かった。

個体当たり乾物重では、他の形質ほど競争効果は大きく表れなかった。品種「Secus」では、種子サイ

ズの大きい系統の競争力が強く、同じ種子サイズの系統間の組合せではH型がL型より競争力が強かった。品種「Primus」の個体当たり乾物重は、混植によりすべて減少したが、HMはLLとの混植による減少が特に大きかった。また、HS、LL、LMでは、混植による減少は、随伴系統により差がな

Table 24. Survival rate(%), dry weight/plot and dry weight/plant at juvenile phase in competitive diallel experiment of seed size lines (HM, HS, LL and LM: see chapter 3).

Line \	Survival rate(%) (Accompanied line)				Dry weight/plot(g)				Dry weight/plant(mg)				
	HM	HS	LL	LM	HM	HS	LL	LM	HM	HS	LL	LM	
cv. Secus	HM	56.3	54.0	71.3	80.7	1.23	0.69	1.15	0.92	22.5	27.6	33.3	23.0
	HS	59.3	81.7	68.7	76.6	0.65	1.71	0.49	1.45	22.6	20.9	41.6	38.2
	LL	60.0	60.7	64.3	71.3	0.89	0.68	1.49	1.23	30.0	22.9	23.0	34.1
	LM	44.7	47.3	47.3	57.0	0.35	0.51	0.52	1.12	15.2	21.4	22.5	19.9
cv. Primus	HM	60.6	78.0	72.7	73.3	1.50	1.74	1.11	1.58	24.5	22.5	15.1	21.3
	HS	58.7	59.3	68.0	64.7	0.58	1.01	0.68	0.71	10.2	17.3	9.9	11.0
	LL	67.3	73.3	51.0	63.3	0.91	1.25	1.26	1.08	13.1	16.5	25.3	17.3
	LM	64.0	63.3	51.3	61.0	0.83	0.98	0.68	1.46	12.9	15.6	13.7	24.9

cv.: Cultivated variety.

Table 25. Reproductive characteristics of the lines derived from large(La), medium(Me) and small(Sm) seeds of the H and L forms.

Cultivated variety	Form	Secus			Primus		
		La	Me	Sm	La	Me	Sm
Survival rate(%)	H	72.0	81.0	90.0	73.0	85.0	84.0
	L	78.0	88.0	95.0	74.0	74.0	72.0
Seed setting rate(%)	H	48.0	62.0	66.0	41.0	67.0	61.0
	L	65.0	72.0	64.0	56.0	55.0	63.0
Plant height(cm) (Mean of all measured)	H	44.7	49.3	44.1 ^{**a}	39.5	38.4	35.0
	L	39.8	43.1	33.0	35.6	29.5	34.4
Plant height(cm) (Seed setting plants)	H	56.0	56.3	48.7 ^{**b}	51.1	42.1	39.5
	L	45.9	48.0	38.2	40.1	33.7	36.1
Plant height(cm) (Non seed setting plants)	H	21.1	23.2	30.0	24.4	24.9	23.5
	L	15.9	22.6	21.1	23.4	19.0	22.6
Seed yield/plant(mg)	H	58.6	61.8	30.3 ^{**a}	40.2	27.9	26.0
	L	55.6	48.0	20.8 ^{**b}	40.6	19.6	46.8
100 seed weight(×100 g)	H	29.1	22.8	17.0 ^{**a}	17.3	19.1	16.9
	L	23.0	19.2	16.1 ^{**b}	15.9	12.8	17.0
Seeds/plant	H	20.1	27.1	17.7 ^{**a}	23.3	14.3	15.7
	L	23.8	25.0	13.3	19.9	15.4	27.5
Capsule/plant	H	6.5	4.7	3.0 ^{**a}	4.6	2.8	3.0
	L	4.3	4.4	2.5 ^{**b}	4.5	3.1	4.9
Seed/capsule	H	3.0	5.8	5.8	5.0	5.0	5.2
	L	5.5	5.6	5.1	5.6	5.0	5.6

^{**a}, ^{**a}: Difference among La, Me and Sm sizes being significant at the 1% and 5% levels, respectively.

^{**b}, ^{**b}: Difference between the H and L forms being significant at the 1% and 5% levels, respectively.

かった。

2. 繁殖特性における競争効果と種子サイズ 単植区の平均値を Table 25 に示した。

品種「Secus」では、H型の草丈がL型より高かった。個体当たりの種子重は、H型とL型ともに種子サイズが大きな系統で大きかった。100粒重と莢数では、H型とL型間の差と種子サイズによる差の両方の効果が有意で、H型がL型より種子サイズが大きく、HS以外は莢数も多い傾向にあった。また、種子サイズが大きいほど100粒重が大きく、莢数も多かった。

品種「Primus」では、種子サイズの効果やH型とL型間の差が有意になる形質はなかった。しかし、品種「Secus」と同様に、H型の草丈がL型より高い傾向にあった。100粒重はH型がL型より大きく、莢当たり種子数は、H型がL型より小さい傾向にあった。LMはLLより、草丈、種子重、種子数、100粒重、莢数および莢当たり種子数が少なかった。

次にそれらの形質における競争効果を検討した。結実個体数における競争効果を Fig. 16 に示した。

品種「Secus」ではH型がL型より競争力が強く、混植集団内の結実個体数はH型がL型より多かった。種子サイズの大きな系統ほど競争に強かったが、その効果はH型とL型間の差ほど大きくなかった。品種「Primus」ではL型がH型より競争力が強く、混植集団内の結実個体数はL型より多かった。

区当たり種子数における競争効果を Fig. 17 に示した。品種「Secus」では、H型がL型より競争力が強く、HSとLL、HLとLSの混植集団以外は、H型の種子数がL型より多かった。品種「Primus」では、H型の種子数は混植により減少する 경우가多く、混植集団の種子数はL型がH型より多かった。

区当たりの種子重の競争効果を Fig. 18 に示した。品種「Secus」ではH型の競争力が、品種「Primus」ではL型の競争力が強くあらわれた。

100粒重 (Fig. 19) と莢当たり種子数 (Fig. 20) の、単植区と混植区の値を示した。両形質とも種子サイズ系統の混植による変化は小さかった。

第5章でみたように、繁殖特性は個体のサイズ分

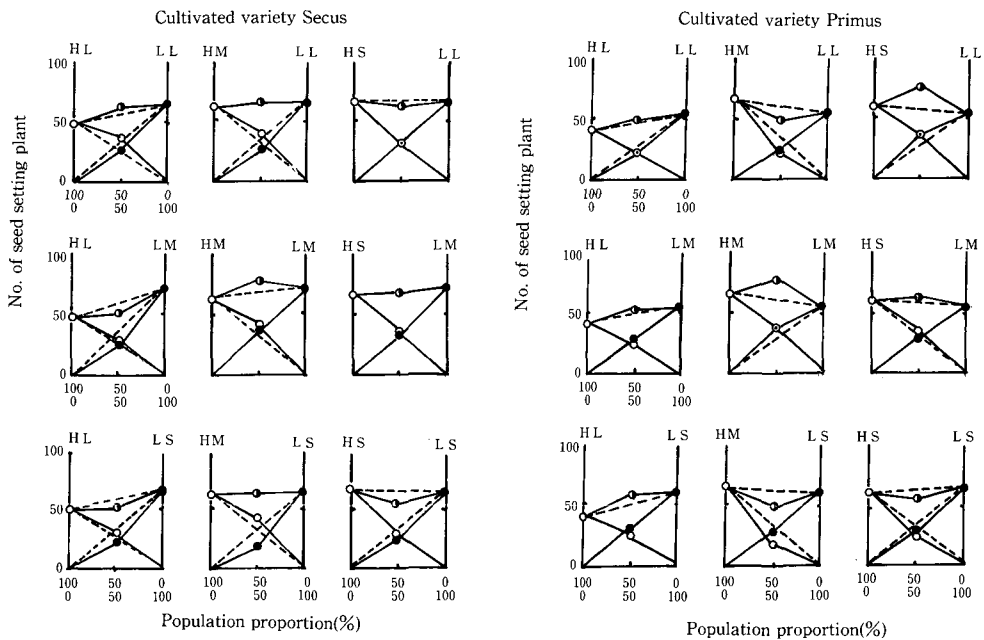


Fig. 16. Number of seed setting plant in a replacement series of seed size lines (see chapter 3) grown in pure- and mixed-cultures.

● : Total values in mixed-culture.

--- : The values calculated with the assumption of no effect of neighbour plant on each other.



Fig. 17. Seed number/plot of in a replacement series of seed size lines (see chapter 3) grown in pure- and mixed-cultures.

● : Total values in mixed-culture.

---: The values calculated with the assumption of no effect of neighbour plant on each other.

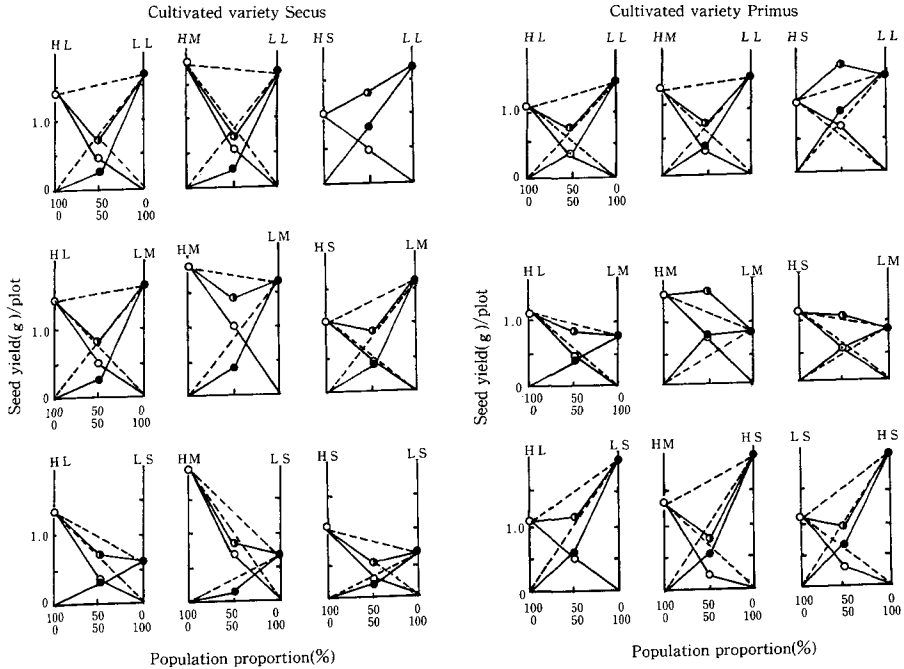


Fig. 18. Seed yield/plot of in a replacement series of seed size lines (see chapter 3) grown in pure- and mixed-cultures.

● : Total values in mixed-culture.

---: The values calculated with the assumption of no effect of neighbour plant on each other.

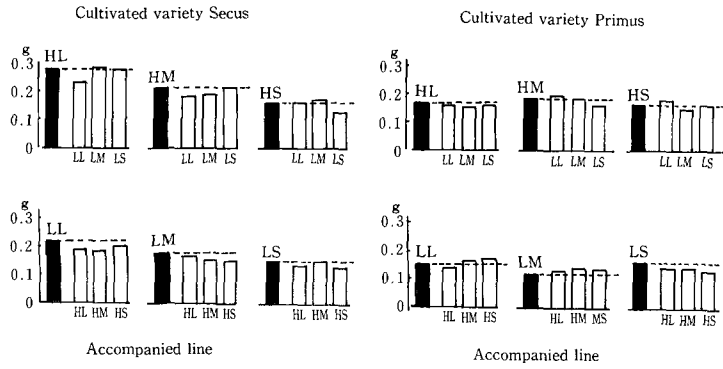


Fig. 19. 100 seed weight of seed size lines (HL, HM, HS, LL, LM and LS: see chapter 3) grown in pure- and mixed-cultures.
 [Hatched bar]: Pure-culture, [White bar]: Mixed-culture.

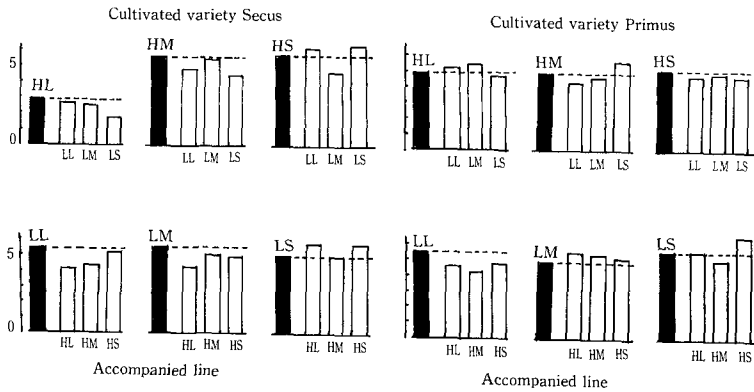


Fig. 20. Seed/capsule of seed size lines (HL, HM, HS, LL, LM and LS: see chapter 3) grown in pure- and mixed-cultures.
 [Hatched bar]: Pure-culture, [White bar]: Mixed-culture.

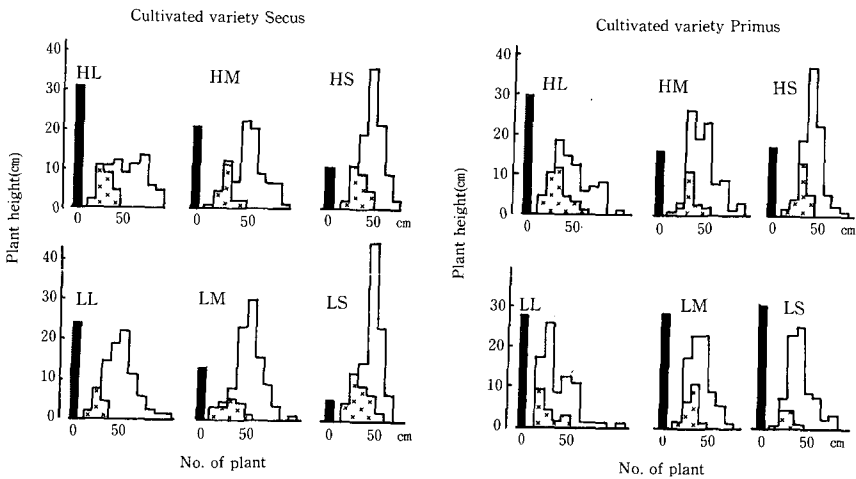


Fig. 21. The frequency distribution of plant size(plant height) in seed size lines (HL, HM, HS, LL, LM and LS: see chapter 3) grown in pure-culture.
 [Hatched bar]: Dead plants, [Stippled bar]: Non-seed setting plants, [White bar]: Seed setting plants.

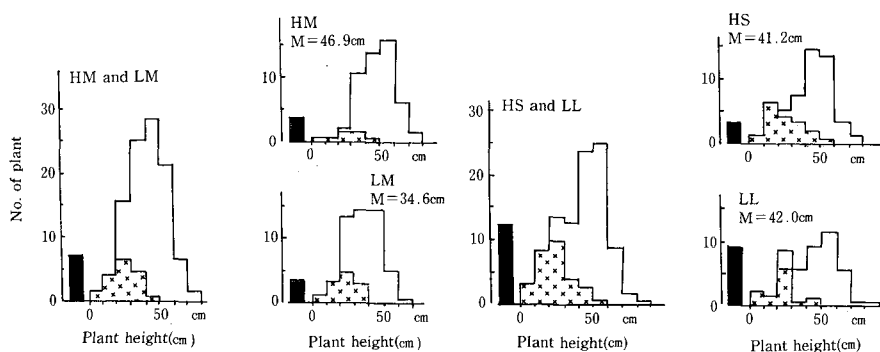


Fig. 22. The frequency distribution of plant size(plant height) in seed size lines (HM and LM, HS and LL : see chapter 3) of cv. Secus grown in mixed-culture.
 ▨: Dead plants, [···]: Non-seed setting plants, □: Seed setting plants.
 M: Mean, cv.: Cultivated variety.

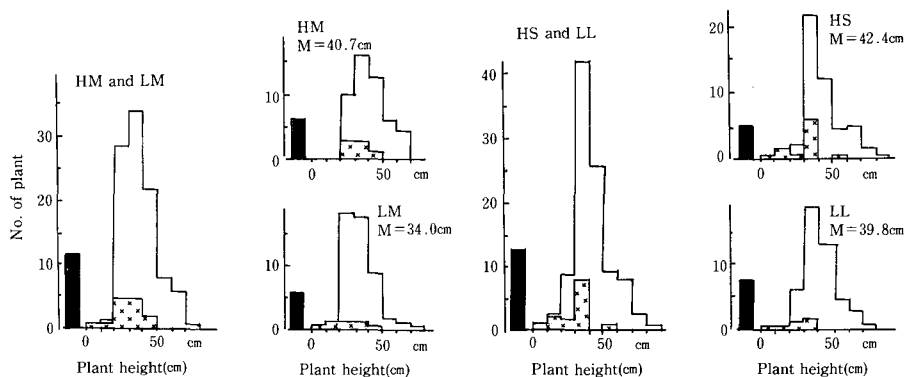


Fig. 23. The frequency distribution of plant size(plant height) in seed size lines (HM and LM, HS and LL : see chapter 3) of cv. Primus grown in mixed-culture.
 ▨: Dead plants, [···]: Non-seed setting plants, □: Seed setting plants.
 M: Mean, cv.: Cultivated variety.

布に影響される。種子サイズの収穫時の個体サイズ(草丈)分布に及ぼす効果を調査し、競争効果との関連を検討した。

単植集団における個体サイズ分布を Fig. 21 に示した。収穫時の個体サイズ分布は、供試した系統の種子サイズにより異なり、その効果が明らかになった。しかし、品種「Primus」では、種子サイズの効果は小さかった。

混植集団 (HM と LM, LL と HS) の個体サイズ分布を品種「Secus」は Fig. 22 に、品種「Primus」は Fig. 23 に示した。また、単植集団と混植集団の差からもとめた競争効果を Table 26 に示した。品種「Secus」の HM と LM の混植集団では、HM が LM より個体サイズ階級の大きな位置を占めた。ま

た、LM の個体サイズは、混植により有意に減少し、未結実個体の割合も多く、LM は HM との競争に劣っていた。LL と HS の混植集団では、H 型 (HS 系統) と L 型 (LL 系統) の間に、個体サイズの差はなかった。また、単植区と混植区の個体サイズの差も認められなかった。

品種「Primus」の HM と LM の混植集団では、HM が LM より個体サイズランクの大きな位置を占めていた。しかし、混植により個体サイズは、H 型では変化が少なく、L 型では増加していた。LL と HS の混植集団では、H 型 (HS 系統) と L 型 (LL 系統) の個体サイズにおける差はなかったが、LL と HS の両系統の個体サイズは混植により増加していた。

Table 26. The competitive effect (Pure-Mixed) on plant size (plant height) of seed size lines (HM, LM, HS and LL: see chapter 3).

Cultivated variety	Secus	Primus
HM (mixed with LM)	-2.0	0.9
LM (mixed with HM)	-8.6**	4.4*
HS (mixed with LL)	-3.2	7.3**
LL (mixed with HS)	2.2	5.9*

**, *: Difference between pure- and mixed- cultures being significant at the 1% and 5% levels, respectively.

第5節 考 察

選択作用は、その対象となった適応形質の遺伝変異の減少を伴うのが一般である。しかし、選抜実験で認められたように、H型とL型ともに、集団内に種子サイズの遺伝変異が存在する。L型には、その継代の過程で種子サイズに対する選択作用は働かず、したがって、集団内に種子サイズの遺伝変異が保有されていたと思われる。一方、継代過程で選択が働いていたH型にも、L型同様に遺伝変異が認められたが、他種をおこなう種では、単一形質に対する人為選抜において長期にわたり選抜の効果があらわれ、集団の遺伝変異が保持される場合が多いことが報告されている¹³²⁾。本種もまた、このような例に漏れないと考えられる。

植物の生育は、種子サイズと種々の係わりをもっている。植物の種子は、吸水により代謝を開始し、胚を発育させる。発育した胚は種皮を破り、発芽が完了する。この発芽現象は、種子サイズと密接な関係をもつ^{15,32,78)}。大きな種子は、発芽により多くの水分を必要とするため、吸水時間が長くなり、発芽が遅延する。カラシナにおいても発芽時間と種子サイズの間に正の相関関係を認められ、種子サイズの大きなH型がL型より発芽が遅れた。しかし、個々の集団についてみると、この相関係数はL型がH型より大きかった。発芽の遅延は、自己間引きの過程での生存を確保するには不利な特性である^{12,102)}とされているが、H型で、種子サイズと発芽時間に有意な相関が認められないのは、種子サイズが増加していても、発芽の遅延を最小限にするような機構を発達させていることを示唆している。

種子サイズの大きなH型はL型より初期生育が旺盛であり、H型とL型ともに種子サイズが大き

いほど、子葉サイズが大きかった。また、H型では種子サイズが大きいくほど、幼植物体も大きくなった。旺盛な初期生育は、自己間引きの過程での生存を確保するのに不可欠な特性であり^{14,89,120)}、H型は種子サイズの増加により、L型よりも、さらに大きな生育量を確保する機構を持つものと思われる。

選択は、適応形質以外の形質にも作用する。これは、それらの形質間に遺伝相関があることによる^{5,124)}。カラシナにおいても、100粒重と莢当たり種子数や個体当たり種子数との間に、負の遺伝相関がみとめられ、大きな種子サイズに対する選抜の結果、種子数が減少した。H型はL型より種子数が少なかったが、このH型とL型間の差は、H型で大きい種子サイズの選択の結果、負の遺伝相関関係 (trade-off) にある種子数の減少が生じたためであろう。

自己間引きの過程では、種子サイズの大きな個体が競争に強かった。しかし、同じ種子サイズを持つH型とL型の種子サイズ系統間の競争実験では、H型が競争に強く、高い生存率を示した。したがって、H型とL型の競争力の差は、単に種子サイズの差のみによって説明できない。野生イネ (*Oryza perennis* = *O. rufipogon*) では、いくつかの形質が関与する競争力を持つことにより、さまざまな環境条件下で適応度を確保している⁹⁹⁾。上述のように、H型では、生存を確保するために、形質の組合せが生じていた。高密度ストレス条件下で継代することにより、自己間引きの過程で、競争力の強い遺伝子型が選択されるが、その競争力にはいくつかの特性が関与しており、その中で種子サイズは、第2節の結果から推定できるように遺伝力が大きいので、他の形質と比較して選択の効果が大きくあらわれたと思われる。

植物個体の繁殖は、密度の増加により、その個体サイズの影響を受け、過密集団では個体サイズの大きな個体の繁殖量が大きい¹²³⁾。また、最終的に個体が集団内でどのサイズ階級に位置するかは、生育の比較的初期に決定し、旺盛な初期生育をおこなった個体が繁殖においても成功する⁸⁰⁾。生育初期に認められた競争効果は繁殖特性に影響し、H型がL型より、種子サイズの大きな系統が小さな系統より競争に強いことが予想される。品種「Secus」では、繁殖特性においてもH型がL型より競争に強く、混植集団ではH型がL型の生育を押え、個体サイ

ズを確保していた。また、集団間差ほど大きくないが、種子サイズの効果も認められた。

しかし、品種「Primus」では、繁殖特性においてL型がH型より競争に強い結果が得られた。それらの集団の個体サイズ分布をみると、H型はL型より個体サイズは大きかったが、L型で混植によりサイズが増加しており生育初期の競争効果は継続していなかった。品種「Primus」では種子サイズの変異が品種「Secus」より少なく、種子サイズのH型とL型間の差や、材料とした種子サイズ系統間の差が小さかった。このことが、品種「Primus」と「Secus」で、繁殖特性における競争効果が異なっていた一因と考えられる。

以上のように、高密度ストレスに対する適応は、種子サイズが大きいことによってもたらされる競争力が大きな要因であることは明白である。しかし、これが唯一の要因ではなく、それ以外にも、競争力を左右する形質や機構が関与していることが推察され、今後さらに検討を進める必要がある。

第7章 総合考察

自然界の植物群落には、多種多様の種が生活している。また、一つの種に注目しても、生態条件の異なる所に生活する集団は、異なる遺伝的構造を持っている。このような遺伝的多様性は、自然選択が一つの要因として作用し、生息地の環境条件に適応した植物個体が生き残った結果であろう。しかし、自然環境は複雑であり、自然集団がどのような環境ストレスを受けてきたかを具体的に把握することは必ずしも容易ではなく、植物集団の遺伝的な分化の機構を、環境条件への適応との関連で明らかにした研究例は多いとは言えなかった。

集団の遺伝的分化と適応機構の関連を明らかにするためには、環境ストレスを明確に把握しなければならない。BRADSHOWと彼の共同研究者¹⁷⁾は、重金属汚染、貧栄養条件あるいは富栄養条件下など、受けてきた環境ストレスが明らかな植物集団をもち、集団の分化の機構を、生息地の環境条件に対する適応型の選択作用により明らかにした。これらの研究結果は、特殊な環境条件下でのものであって、そこから得られた結論は、実際に自然界で生じている植物集団の遺伝的構造の変化に比べて選択効果を過大評価しているとの批判がおこなわれた¹⁰⁾が、このような比較的明確な環境条件のもとでの植

物集団の適応戦略を解明する研究の積み重ねが、植物集団の適応や進化の様相を明らかにしていくと考えられる。

植物が遭遇する環境ストレスは多種多様であるが、その中でより一般的な高密度ストレスを取り上げて、一年生のアブラナ連油料用作物を材料に本研究を進めた。

一年生の雑草などは、その植物にとって好適な条件に恵まれたときに多量の種子を生産し、多くの不時の障害にそなえるが、それらの種子は環境条件が良好になると一斉に出芽し、高密度ストレスが生じる。植物集団にとって高密度ストレスは、世代交替の速い一年生植物の場合、選択圧となる環境ストレスであろう。

本研究では、まず第一に、高密度ストレス条件下で世代を繰り返した集団と、対照の高密度ストレスのない条件下で世代を繰り返した集団の特性を比較することにより、高密度ストレスに対する適応と集団の分化の関連を検討した。

高密度ストレスが植物集団に与える選択作用は、その種が密度ストレスに対してどのような適応戦略をとるかによって決まる⁷⁾。

設定した高密度ストレス条件下で継代した集団と、その対照の高密度ストレスのない条件下で継代した集団の間に、カラシナでは種子サイズや開花開始日などに遺伝的分化が生じたが、シロガラシでは何ら分化が観察されなかった。これは、二つの種が、高密度ストレスに対し異なる適応戦略を示した結果であった。すなわち、カラシナは自己間引き、シロガラシは可変性で密度の増加を回避した。しかし、種は、密度ストレスに対するこの二つの特徴的な戦略の一方だけをもっているのではない。相対的に、どちらかが大きく、どちらかが小さく働くのである。そして、自己間引きが大きく働いたとき、集団の遺伝的構造の変化が著しくなると考えられる。

本研究では、高密度ストレスによる遺伝的構造の変化が著しかったカラシナについて、以降、その適応戦略を検討したが、シロガラシが、さらに強い密度ストレスに遭遇したとき、自己間引きが大きくなり、集団の遺伝的構造に変化が生じるかどうか、今後、検討が必要と思われる。

高密度ストレス条件下では、どのような特性が選択されるであろうか。GILL^{37,38)}は、高密度ストレスに遭遇したとき、植物が示す戦略として、次の4

種をあげた。すなわち、1) 種子を遠くに飛ばして新しい生息地に移住させる空間的逃避方法としての散布性、2) 他の植物との生育期間をずらす時間的逃避方法としての休眠性、3) 密植条件でも資源利用力を高める密植耐性、4) 他の個体との資源の奪い合いに勝つための競争力である。

カラシナの高密度ストレス条件下で継代したH型では、散布性や休眠性の高い遺伝子型は選択されていない。本実験の供試材料は栽培品種であり、作物として不適切な特性である散布性や休眠性は、栽培化の過程で淘汰され、これらの特性の分化をもたらす遺伝的変異は供試集団では、すでに失われていたと考えられる。

単植条件下では、高密度ストレスを与えても、H型がL型より、初期栄養生長量は旺盛であったが、生存率や繁殖生長量は少ない傾向にあり、密植耐性に対する選択効果も認められなかった。

しかし、H型とL型を混植すると、密度の増加により競争効果が顕著になり、H型がL型より生存率、栄養生長量および繁殖生長量において勝った。この事実、カラシナでは、GILLの提唱した4つの高密度ストレス適応戦略のうち、競争力に対する選択が働いたことを示唆する。すなわち、自己間引きが生じる高密度条件下では、集団内の一部の個体のみが、競争に勝つことにより生存し繁殖に成功するが、それらがH型の大部分を構成するに至ったと考えられる。

ダーウィンの進化論以来、競争力は生物の進化や適応現象の種要因とされ、その重要性が指摘されてきた。しかし、植物に関して種間あるいは種内競争を集団の適応的分化の要因として実証した研究例は少なかった¹¹⁹⁾。自然集団での競争効果の測定はきわめて困難であり、植物の進化および適応上の競争力の役割を評価することは難しいと思われる。このことが、従来の研究において、自己間引きの過程での死亡個体と生存個体の間に、競争力に関して遺伝的に差があることを明らかにできなかった原因と考えられる。

高密度ストレス適応と遺伝的分化は、どのように関連しているであろうか。高密度ストレスに対する個体の適応度は、生存率と繁殖量で決定される。一方、集団の遺伝的構造を変化させる選択の効果は、それらの表現型が、どの程度遺伝的支配を受けているかに影響される。すなわち、環境ストレスが個体

の適応度の差をもたらしても、それに関与する形質が遺伝的支配を受けていなければ、集団の遺伝的構造は変化せず、また、環境ストレスに対する適応と無関係な形質でも適応形質との間に遺伝相関があれば、選択の効果が生じて、集団間に遺伝的な差が観察される。したがって、観察した集団間でみられる形質間の遺伝的差が、直接、その環境における適応の結果を反映しているとは限らない。

カラシナの高密度ストレス適応戦略の大きな要因は競争力であった。競争力は、単一形質により支配されるのではなく、多数の生態的特性と、それらの組合せにより支配されていると考えられる⁹⁹⁾が、カラシナではそれらの形質のうちで遺伝率の高い形質(種子サイズ)において、選択の効果が顕著にあらわれたと考えられる。

高密度ストレスに対する適応戦略は、自然界での植物の適応や進化の過程と、どのようにかかわるのであろうか。本研究の結果を、植物の適応戦略理論として提唱されたr-K戦略とC-R-S戦略理論に照らして検討する。

r-K適応戦略理論は、MACATHERとWILLSON⁷⁶⁾により、“島理論”として、隔離された孤島での動物集団の進化の過程を説明するために提唱されたが、その後、植物にも適用されるようになった^{35,46,72)}。rとKは生物個体数の増加に関する定量的表現であるロジスティック曲線 $N=K/(1+ke^{-rt})$ に由来しており、rは外部条件による抑制のない状態における自然増殖率を、Kは特定の形質における扶養能力の上限を意味している。

r-戦略は、自然災害や人間・動物などの干渉によって環境が大きく変動し、密度に依存しない植生の破壊が起こって生態的空間が絶えず生じている条件下で、その空間を早く占拠するために、自然増殖率(r)を高め、多くの種子を散布する適応戦略である。r-戦略では、高い繁殖率、すなわち短い生育期間に多量の種子を生産する能力が選択される。K-戦略は、環境が安定して密度に依存した死亡が生ずる生息地で、子孫の数を犠牲にして生存個体の維持をはかる適応戦略である。K-戦略では、高い競争力が選択される。

一方、GRIME^{42,43)}の提唱したC-R-S戦略は、植物の生息地における環境ストレスを大きく次の三つに分けた。1) 密度の増加により生じる他個体との競争、2) 水、光り、養分不足や特殊な土壌条件

などのストレス、3) 風水害、山火事、地滑りなどの攪乱である。そして、それぞれの生息地で、1) では、競争力を強くする戦略 (C 戦略)、2) では、ストレス耐性を強くする戦略 (S 戦略)、3) では、短命と種子多産を促す選択 (R 戦略) が、働くと考えられた。

高密度ストレス条件下で、カラシナ集団は、競争力を選択した。r-K 戦略では K 戦略、C-R-S 戦略理論では C 戦略が作用していた。しかし、一方では、開花開始日が早まり、生育期間の短縮という、r-戦略や R 戦略の特性も示した。栽培環境は、植物にとって安定した環境であると同時に、収穫される点で不安定な環境でもある。したがって、このような環境では、旺盛な栄養生長が競争力を強めても、種子生産も高めなければならない。このことが、カラシナ集団の開花開始を早めさせた一因と解釈できよう。

植物が自然界でその生命を維持するためには、まず、最初に生活しているところの生態条件、すなわち、気候条件や土壌条件に対する適応性を獲得しなければならない。そして、一旦、そのような適応性が確保されると、植物は、種族維持のために絶えず増殖をおこない、その結果として、個体数が増加し、集団は高密度ストレスに遭遇することになる。本研究では、種内での高密度ストレスに対する適応戦略を検討したが、自然界では、植物は同種ばかりでなく、多くの他種個体との共存条件下で存在することが多い。この際に生ずる種間の相互作用が、適応的分化とどのように関連しているかは、植物相の多様性を理解するうえで、また農業生態系における作物と雑草との関連を解明するために重要な問題である。一般的に、競争効果は、近縁個体間でより厳しくなるとされている。異なる種が共存する集団で、高密度ストレスが作用したとき、競争力が適応的分化においてどのような役割を果たすかは興味深い問題であろう。

第 8 章 摘 要

植物集団における高密度ストレスに対する適応戦略を解明するために、アブラナ連油料用作物のカラシナ (*Brassica juncea* CZERN. et COSS) とシロガラシ (*Sinapis alba* L.) を供試し、高密度ストレス条件下 (H 型) と対照の高密度ストレスのない条件下 (L 型) で集団を継代した。これらの集団の差異に

基づいて、高密度条件下での選択作用、高密度ストレス適応型の生態的特性および競争力と種子サイズの高密度ストレス適応戦略上の役割について考察した。

1. 高密度ストレスによる選択作用

高密度ストレス条件下の集団の分化の有無を明らかにするために、高密度ストレス条件下で 7 世代継代した H 型と、対照としての L 型を世代ごとに同じ環境条件下で栽培した。

カラシナにおいては、世代を経るにつれて、H 型と L 型との間に差異が観察されるようになった。カラシナの H 型は L 型に比べて、開花開始が早く、種子サイズが大きかった。

一方、シロガラシでは、どの形質においても、集団間の差異は観察されなかった。

このような遺伝的分化におけるカラシナとシロガラシの差異を、高密度ストレス適応戦略との関連から検討した。

両種とも、密度の増加により、分枝数や個体サイズなどの減少 (表現型可変性) と、死亡による個体数の減少 (自己間引き) を示したが、その様相は両種間で異なっていた。

シロガラシは、密度の増加により、著しい表現型可変性を示し、カラシナに比べて高密度条件下でも高い生存率を確保していた。

一方、カラシナは、密度変化に対する表現型可変性がシロガラシより小さく、高密度条件下で、著しい自己間引きを示した。カラシナでは、この自己間引き過程で生存した高密度適応型の遺伝子型が H 型に集積された。

2. カラシナの高密度ストレス適応型の生態的特性

H 型と L 型の密度反応を検討するために、それらの集団の密度に対する反応を観察した。

密度の増加により、カラシナの H 型と L 型ともに、生存率、結実率、個体重や個体当たり種子重、莢数および種子数などが減少したが、密度の変化に対するこれらの反応は、H 型と L 型の間で差がなかった。また、生存率は H 型と L 型の間で差がなく、個体当たりの種子数は H 型が L 型より少なかった。すなわち、単植条件下の H 型は、L 型と比較して、高密度ストレスに対し適応的な特徴は見いだせなかった。そこで、H 型の競争力を検討した。

高密度条件下では、生育初期に自己間引きが生じたが、その過程での生存率は、混植により、H型は増加し、L型は減少した。すなわち、自己間引きの過程で、H型はL型より競争に強かった。また、栄養生長量や繁殖生長量においても、密度の増加により競争効果が顕著にあらわれ、H型がL型より競争に強かった。

初期生育が旺盛なH型は、生育の早い段階でL型との競争に勝ち、この競争の優劣関係は、生育後半まで維持されたと考えられた。

カラシナでは、自己間引き過程で個体間の競争に勝つことが、生存や繁殖の成功をもたらし、高密度ストレス適応の大きな要因になる。そのため、高密度条件下で継代することにより、種子サイズや初期生育量のような競争力と密接な関連を持つ形質に対して選択が働いたと考えられた。

3. カラシナにおける種子サイズと競争力

種子サイズの選抜試験の結果は、H型とL型ともに、種子サイズに関して遺伝変異を保有していることを示した。

自己間引きの過程では、大きな種子からの実生が、生存率や生育過程の諸形質において、強い競争力を示した。しかし、同じ種子サイズからの実生の間では、H型がL型より競争に強かった。このように、H型の競争力には、種子サイズ以外の形質も関与していた。

種子サイズが大きいほど、発芽が遅延したが、この種子サイズの発芽速度に対する影響は、L型で、H型より顕著であった。また、種子サイズは、初期生育量とも正の相関関係をしめたが、この種子サイズの生育量に対する効果は、H型で、L型より大きかった。

自己間引きの過程では、発芽の遅延は生存に不利な特性であり、旺盛な初期生育は有利な特性であるよって、H型では、高密度ストレスに対し適応的な特性の組合せが生じていると考えられた。

以上の結果から、高密度ストレス条件下では、競争力の強い遺伝子が選択されるが、その競争力には様々な形質が関与しており、H型ではそれらの形質に選択効果が生じ、上述のような適応形質間の組合せが生じたと考えられた。そして、それらの形質の中で、種子サイズは、遺伝率が大きかったので、H型とL型の間に遺伝的分化が顕著にあらわれたと考えられた。

4. 過密集団における競争力の進化生態学的意義
従来の適応戦略理論において、競争力が生物の進化や適応の原動力の一つとなることが指摘されてきたが、植物集団の適応的分化に競争力が関与することを実験的に明らかにした例は少なかった。本実験では、植物が高密度ストレスに対し自己間引きにより適応したとき(カラシナの場合)、競争力がその適応戦略の主要因となることを明らかにした。

引用文献

1. ABRAHAMSON, W. G.: Reproductive strategies in dewberries. *Ecology* **56**: 721-726. 1975
2. AKIHAMA, T.: Inheritance of the competitive ability and effects of its selection on agronomic characters. *Japan. J. Breed.* **18**: 12-14. 1968a
3. AKIHAMA, T.: Competitive ability in mutant lines of a rice variety. *Japan. J. Breed.* **18**: 72-74. 1968b
4. AKIHAMA, T.: The influence of planting density, fertilizer levels and light intensity on competitive ability of rice varieties. *Japan. J. Breed.* **18**: 213-216. 1968c
5. AHMAD, S. U.: and M. I. ZUBERI.: Effects of seed size on yield and some of its components in rapeseed, *Brassica campestris* L. var. *totia*. *Crop Sci.* **13**: 119-120. 1973
6. AIKMAN, D. P. and A. R. WATKINSON: A model for growth and self-thinning in even-aged monocultures of plants. *Annals of Bot.* **45**: 419-427. 1980
7. ALLARD, R. W. and J. ADAMS.: Population studies predominantly self-pollinating species. XIII. Intergenotypic competition and population structure in barley and wheat. *Amer. Nat.* **103**: 621-645. 1969
8. ANTONOVICS, J. and A. D. BRADSHAW.: Evolution in closely adjacent plant population. III. Clinal patterns at a mine boundary. *Heredity* **25**: 349-362. 1970
9. ANTONOVICS, J., A. D. BRADSHAW and R. G. TURNER.: Heavy metal tolerance in plants. *Adv. Ecol. Res.* **7**: 1-85. 1971
10. ANTONOVICS, J. and D. V. LEVIN.: The ecological and genetics consequences of density dependent regulation in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **11**: 411-452. 1980

11. BAKER, H. A.: Self-compatibility and establishment after long distance dispersal. *Evolution* **9**: 347-349. 1955
12. BAZZAZ, F. A., D. A. LEVIN and M. R. SCHMIERBACH.: Differential survival of genetic variants in crowded population of *Phlox*. *J. Appl. Ecol.* **19**: 891-900. 1982
13. BLIJENBURG, J. G. and J. SNEEP.: Natural selection in a mixture of eight barley varieties, grown in six successive years. I. Competition between the varieties. *Euphytica* **24**: 305-315. 1975
14. BLACK, J. N.: Competition between plants of different initial seed size in swards of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) with particular reference to leaf area and the light microclimate. *Aust. J. Agric. Res.* **9**: 299-318. 1958
15. BOYD, W. J., A. G. GORDON and L. J. LA CROIX.: Seed size, germination resistance and seedling vigor in barley. *Can. J. Plant Sci.* **51**: 93-99. 1971
16. BRADSHAW, A. D.: Some of the evolutionary consequences of being a plant. *Evol. Biol.* **5**: 25-47. 1972
17. BRADSHAW, A. D.: Ecological significance of genetic variation between populations. In "Perspective on plant population ecology" (DIRZO, R. and J. SARUKHAN, eds.): 213-228. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 1984
18. BURDON, J. J.: Pathogens and genetic structure of plant populations. In "Studies on plant demography" (WHITE, J. eds.): 313-322. Academic Press. 1985
19. BURRIS, J. S., O. T. EDJE and A. H. WAHAB.: Effect of seed size on seedling performance in soybeans. II. Seedling growth and photosynthesis and field performance. *Crop Sci.* **13**: 207-210. 1973
20. CHRISTAN, C. R. and S. G. GREY.: Interplant competition in mixed wheat populations and its relation to single plant selection. *J. Coun. Sci. and Ind. Res.* **14**: 59-68. 1941
21. CISARR, G., A. E. HOWEY and C. M. BROWN.: Optimal population density and random vs. selection elimination of genotypes under a modified single-seed decent method with spring oats. *Crop Sci.* **22**: 576-579. 1982
22. CLAY, K. and R. SHAW.: An experimental demonstration of density-dependent reproduction in natural population of *Diurnormallii*, a rare annual. *Oecologia* **51**: 1-6. 1981
23. COOK, C. C. A., C. LEFEBVER and T. Mc NEILLY.: Competition between metal tolerant and normal plant populations on normal soils. *Evolution* **26**: 366-372. 1972
24. COOPER, J. P.: Species and population differences in climatic responses. In "Environmental control of plant growth" (EVANS, L. T. eds.): 381-404. Academic Press. 1963
25. COOPER, J. P.: Climatic variation in forage grasses: Leaf development in climatic races of *Lolium* and *Dactylis*. *J. Appl. Ecol.* **1**: 45-61. 1964
26. DAVIDSON, J. L. and C. M. DONALD.: The growth of swards of subterranean clover with particular reference to leaf area. *Aust. J. Agric. Res.* **9**: 53-72. 1957
27. DIRZO, M.: The role of grazing animal. In "Studies on plant demography" (WHITE, J. eds.): 343-355. Academic Press 1985
28. DONALD, C. M.: Competition among crop and pasture plants. *Adv. Agron.* **15**: 1-118. 1951
29. DONALD, C. M.: Competition for light in crops and pastures. *Symp. Soc. Exp. Biol.* **15**: 282-313. 1961
30. DONALD, C. M. and J. HAMBLIN.: The convergent evolution of annual seed crops in agriculture. *Adv. Agron.* **36**: 97-143. 1983
31. DOWNEY, R. K., A. J. KLASSEN and G. R. STRICAN.: Rapeseed and mustard. In "Hybridization of crop plant" (FEHR, W. R. and H. H. HARBEY): 495-505. The American Society of Agronomy. 1980
32. EDWARDS, Jr. C. J. and E. E. HARTWING.: Effects of seed size upon rate of germination in soybeans. *Agron. J.* **63**: 429-430. 1971
33. FORD, H. The demography of three populations of dandelion. *Biol. Jour. Linn. Soci.* **15**: 1-11. 1981
34. FREY, R. L. and J. JANICK.: Response of corn (*ZEA mays* L.) to population pressure. *Crop Sci.* **11**: 220-224. 1971
35. GADGILL, M. and O. T. SOLBRIG.: The concept of r- and K- selection: Evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *Amer. Nat.* **106**: 14-31. 1972

36. GOLDSMITH, F. B.: Interaction (competition) studied as a step towards the synthesis of sea-cliff vegetation. *J. Ecol.* **66**: 921-931. 1978
37. GILL, D. E.: Intrinsic rate of increase, saturation density and competitive ability. II. The evolution of competitive ability. *Amer. Nat.* **108**: 103-116. 1974
38. GILL, D. E.: On selection at high population density. *Ecology* **58**: 1289-1291. 1978
39. GOTOH, K.: Genetic analysis of varietal differentiation in cereals. III. Competitive ability of local strains of the barley variety "Hosogara No.2". *Japan. J. Genet.* **31**: 1-8. 1956
40. GOTTLIBE, L. D.: Genotypic similarity of large and small individuals in natural population of the annual plant *Stephanomeria exigua* ssp. *coronaria* (Compositae). *J. Ecol.* **65**: 127-134. 1977
41. GOTTLIBE, L. D. and J. P. BENNETT.: Interference between individual in pure and mixed-cultures of *Stephanomeria malheurensis* and its progenitor. *Amer. J. Bot.* **70**: 276-284. 1983
42. GRIME, J. P.: Evidence for the existence of three primary strategies in plant and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Amer. Nat.* **111**: 1169-1194. 1977
43. GRIME, J. P.: Plant strategies and vegetation process. Wiley. 1979
44. HANNON, N. and A. D. BRADSHOW.: Evolution of salt tolerance in two coexisting species of grass. *Nature* **220**: 1342-1343. 1968
45. HARPER, J. L.: Population biology of plant. Academic Press. 1977
46. HARPER, J. L. and J. OGDEN.: The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L., *J. Ecol.* **58**: 681-698.
47. HARPER, J. L. and M. OBEID.: Influence of seed size and depth of sowing on the establishment and growth of varieties of fiber and oil seed flax. *Crop Sci.* **7**: 527-532. 1976
48. HARTMANN, R. W. and R. W. ALLARD.: Effect of nutrient and moisture levels on competitive ability in barely (*Hordeum vulgare* L.). *Crop Sci.* **4**: 424-426. 1964
49. HELAGSON, S. B. and F. B. CHEBID.: A mathematical interpretation of interplant competition effects. In "Statistical Genetics and plant breeding": 535-545. *Nat. Acad. Sci. Publ.* 1963
50. HEYWOOD, J. S. and D. A. LEVIN.: Genotype-environment interactions in determining fitness in dense artificial populations of *Phlox drummondii*. *Oecologia* **61**: 363-371. 1984
51. HICKEY, D. A. and T. Mc NEILLY.: Competition between metal tolerant and normal plant population, a field experiment on normal soil. *Evolution* **29**: 458-464.
52. HILL, J. and Y. SHIMAMOT.: Methods of analyzing competition with special reference to herbage plants. *J. Agr. Sci.* **81**: 77-89. 1973
53. HILLEL, M. O.: The intensity of spatial pattern in plant communities. *J. Ecol.* **61**: 225-249. 1973
54. 星野達三・岡部四郎: 水稻の集団育種法における栽培条件と競合に関する二三の問題. "植物の集団育種法研究" (酒井・高橋・明峰編) 190-209. 養賢堂. 1958
55. HOZUMI, K., H. KOYAMA and T. KIRA.: Intraspecific competition among higher plants. IV. A preliminary account on the interaction between adjacent individual. *J. Inst. Polytech. Osaka City Univ.* **D6**: 121-130. 1955
56. 穂積和夫: 一列植えになっている同種個体群. "植物の相互作用", 4-7. 共立, 東京. 1973
57. HUTCHING, M. J. and C. S. J. BUDD.: Plant self-thinning and leaf area dynamics in experimental and natural monocultures. *Oikos* **36**: 316-325. 1981
58. IYAMA, S.: Propagating capacity and competitive ability of F₁ hybrid between upland rice and red rice. *Ann. Res. Nat. Inst. Genet.* **10**: 67-68. 1959
59. JAIN, S. K. and A. D. BRADSHOW.: Evolutionary divergence among adjacent plant population. I. The evidence and its theoretical analysis. *Heredity* **21**: 407-441. 1966
60. JENNING, P. R. and J. de JESUS.: Studies on competition in rice. I. competition in mixtures of varieties. *Evolution* **22**: 119-124. 1968
61. JENNING, P. R. and P. Q. AQUINO.: Studies on competition in rice. III. The mechanism of competition among phenotypes. *Evolution* **22**: 529-542. 1968
62. KACHI, N. and T. HIROSE.: Population dynamics of *Oenothera glazioviana* in a sand

- dune system with special reference to the adaptive significance of size dependent reproduction. *J. Ecol.* **73**: 887-901. 1985
63. KARN, M. A. and A. D. BRADSHAW.: Adaptation to heterogeneous environments. II. Phenotypic plasticity in response to spacing in *Linum*. *Aust. J. Agri. Res.* **77**: 519-531
64. KARN, M. A., J. ANTONOVICS and A. D. BRADSHAW.: Adaptation to heterogeneous environments. III. The inheritance of response to spacing in flax and linseed (*Linum usitatissimum*). *Aust. J. Agri. Res.* **77**: 649-659. 1976
65. KIRA, T., H. OGAWA, and K. SHINOZAKI.: Intraspecific competition among higher plants. I. Competition-density yield inter-relationships in regularly dispersed populations. *J. Inst. Polytech. Osaka City. Univ.* **D4**: 1-16. 1953
66. KOYAMA, H. and T. KIRA.: Intraspecific competition among higher plant weight as affected by the interaction between plants. *J. Inst. Polytech. Osaka City. Univ.* **7**: 73-94. 1956
67. 熊谷甲子夫：コムギ雑種集団の面積縮小と世代短縮実験。“植物の集団育種法研究”(酒井・高橋・明峰編): 247-264. 養賢堂. 1958
68. LAW, R., A. D. BRADSHAW, and P. D. PUTWAIN.: Life history variations in *Poa annua*. *Evolution* **31**: 233-246. 1977
69. LAZENBY, A., and H. H. ROGER.: Selection criteria for grass breeding. II. Effects on *Lolium perenne*, of difference in population density, variety and available moisture. *J. Agric. Sci.* **62**: 285-298. 1964
70. LEE, J. A.: A study of plant competition in relation to development. *Evolution* **1**: 18-28. 1960
71. LEVIN, D. A. and J. B. WILSON.: The genetic implication of ecological adaptation in plants. In "Structure and functioning of plant populations" (FREYSEN, A. H. J. and J. W. WOLDEN-DROP eds.): 75-100. North Holland Publ. Co., Amsterdam. 1978
72. LINHART, Y. B.: Intra-populations differentiation in annual plants. I. *Veronica praeagraria* L. raised under non-competitive conditions. *Evolution* **28**: 232-243. 1974
73. LONSDALE, W. M. and A. R. WATKINSON.: Light and self-thinning. *New Phytol.* **90**: 431-445. 1982
74. LOVETT, D. L.: Intra-clonal variation and competition in *Ranunculus repens*. *New Phytol.* **94**: 177-182. 1981
75. LUSH, W. M. and H. C. WIEN.: The importance of seed size in early growth of wild and domesticated cowpeas. *J. Agric. Sci.* **94**: 177-182. 1980
76. MACARTHUR, R. H. and E. O. WILSON.: "The theory of island biogeography". Princeton Univ. Press, Princeton, N. J. 1967
77. MCNEILLY, T.: Ecotypic differentiation in *Poa annua*. Interpopulation differences in response to competition and cutting. *New Phytol.* **88**: 539-547. 1981
78. MCWILLIAMS, E. L., R. Q. LANDERS, and J. P. MAHLSTEDE.: Variation in seed weight and germination in population of *Amaranthus retroflexus* L. *Ecology* **49**: 290-295. 1968
79. 中世古公男・後藤寛治：初期生長性の作物間差異と種子重の関係。北大農邦紀 **12**: 302-308. 1983
80. OBEID, M., D. MACHIN and J. L. HARPER.: Influence of density on plant to plant variation in fiber flax, *Linum usitatissimum* L., *Crop Sci.* **7**: 471-473. 1967
81. OGDEN, J.: The reproductive strategies of higher plants. II. The reproductive strategy of *Tussilago farfara*. *J. Ecol.* **52**: 291-324. 1974
82. OKA, H. I.: Variation in competitive ability among rice varieties. *Japan. J. Breed.* **10**: 61-68. 1960
83. OLSSON, G.: Some relations between number of seeds per pod, seed size and oil content and effects of selection for these characters in *Brassica* and *Sinapis*. *Hereditas* **46**: 29-70. 1960
84. 長内俊一・後藤寛治：大麦地方系統の競争力と地域との交互作用。育種 **8**: 83-88. 1958
85. PALMBLAD, I. G.: Competition in experimental populations of weeds with emphasis on the regulation of population size. *Ecology* **49**: 26-36. 1968
86. PRICE, M. V. and N. M. WASER.: Pollen dispersal and optimal outcrossing in *Delphinium nelsoni*. *Nature* **277**: 294-297. 1979
87. PUCKRIDGE, D. W. and C. M. DONALD.: Competition among wheat plants sown at a wide range of densities. *Aust. J. Agri. Res.* **17**:

- 193-211. 1967
88. RABINOWITZ, D.: Bimodal distribution of seedling weight in relation to density of *Festuca paradoxa* Desv. *Nature* **277**: 297-298. 1979.
89. RHODES, I.: The growth and development of some grass species under competition stress. I. Competition between seedling, and between seedling and established plants. *J. Br. Grassld Soc.* **23**: 129-136. 1968
90. RICE, E. L.: "Allelopathy". Academic Press. 1974
91. ROGIER, G. A.: Seed size and seedling vigor in crested wheatgrass. *Agron. J.* **40**: 216-220. 1954
92. ROY, N. N.: Inter-genotypic plant competition in wheat under single seed descent. *Euphytica* **25**: 219-223. 1976
93. RUMBAUGH, M. D.: A clonal competition experiment with alfalfa, *Medicago sativa* L. *Crop Sci.* **3**: 51-55. 1963
94. SAKAI, K. I.: Competition in plants and its relation to selection. *Cold Spr. Harb. Symp.* **20**: 137-157. 1955
95. SAKAI, K. I. and K. SUZUKI.: Studies on competition and spacing in one dimension. *Japan. J. Genet.* **29**: 197-201. 1954
96. SAKAI, K. I. and K. GOTOH: Studies on competition in plants. IV. Competitive ability of F₁ hybrids in barley. *J. Heredity* **46**: 139-143
97. SAKAI, K. I. and H. OKA.: Competitive ability of barley varieties at various fertility levels of the soil. *Ann. Rep. Nat. Inst. Genet.* **4**: 496-488. 1957
98. SAKAI, K. I. and S. IYAMA.: Studies on competition in plants. XI. Competitive ability and density response in barley. *Japan. J. Breed.* **16**: 1-9. 1966
99. 佐野芳雄.: 野生イネにおける生態遺伝学の問題. 種生物研究 IX: 109-118. 1985
100. SARUKHAN, J., and J. L. HARPER.: Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L., I. Population flux and survivorships. *J. Ecol.* **61**: 675-716. 1973
101. SHANNON, J. G., J. R. WILCOX. and A. H. PROBST.: Response of soybean genotypes to spacing in hill plots. *Crop Sci.* **11**: 38-40. 1971
102. 渋谷 功・山田豊一・広田秀憲・伊東睦泰.: 草地群落における競争の変遷に関する研究. *日草誌* **24**: 259-269. 1979
103. 島本義也: 植物集団における競争効果. "集団: 行動遺伝学研究法": 57-84. 共立
104. SHINOZAKI, K. and T. KIRA.: Intra-specific competition among higher plants. VII. Logistic theory of the C-D effects. *J. Inst. Polytech. Osaka City Univ.* **7**: 35-72 1956
105. SILVERTOWN, J.: Survival, fecundity and growth of wild cucumber, *Echinocystis LOBATA*. *J. Ecol.* **73**: 841-849. 1985
106. SIMPSON, D. M. and E. N. DUNCAN.: Cotton pollen dispersal by insects. *Agron. J.* **48**: 350-358. 1956
107. SNAYDON, R. W.: Rapid population differentiation in mosaic environment. I. The response of *Anthroxanthum odoratum* populations to soils. *Evolution* **24**: 257-269. 1970
108. SNAYDON, R. W.: Genetic change in pasture populations. "Plant relations in pastures" (WILSON, J. L. Eds.): 253-269. CSSIRO, East Melbourne. 1978
109. SOLBRIG, O. T.: Studies on the population biology of geneous *VIOLA*. II. The effects of plant size on fitness in *Viola sororia*. *Evolution* **35**: 1080-1093. 1981
110. SOLBRIG, O. T. and B. B. SIMPSON.: Components of regulation of a population of dandelions in Michigan. *J. Ecol.* **62**: 473-486. 1974
111. STANTON, M. L.: Seed variation of wild radish: effect of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecology* **65**: 1105-1112.
112. SUNESON, C. A.: Survival of four barley varieties in a mixture. *Agron. J.* **41**: 459-461. 1949
113. TEE, T. S. and C. O. QUALSET.: Bulk populations in wheat breeding: Comparison of single-seed decent and random bulk methods. *Euphytica* **24**: 393-405. 1975.
114. TOWNSEND, C.: Associations among seed weight, seedling emergence, and planting depth in Cicer milkvetch. *Agron. J.* **71**: 410-414. 1979
115. TRENBATH, B. R.: Biomass productivity of mixtures. *Adv. Agron.* **26**: 177-210. 1974
116. TURKINGTON, R.: Neighbour relationships in grass-legume communities. 4. Fine scale

- biotic differentiation. *Can. J. Bot.* **57**: 2711-2716. 1979
117. TURKINGTON, R. and J. L. HARPER: The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. IV. Fine-scale biotic differentiation. *J. Ecol.* **67**: 245-254. 1979.
118. TURKINGTON, R. and L. W. AARSEN.: Localscale differentiation as a result of competitive interactions. In "Perspectives on plant population ecology" (DIROZO, R. and J. SARUKHAN eds.): 107-127. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 1984
119. TWAMLEY, B. E.: Studies on seed size in *Birdsfoot trefol.* *Can. J. Plant Sci.* **51**: 71-72. 1971
120. VERONESI, F. and F. LORENZETTI.: Productivity and survival of alfalfa hybrid and inbred plants under competitive conditions. *Crop Sci.* **23**: 577-580
121. WAITE, S. and H. J. HUNCHINGS.: A comparative study of establishment of *Plantago coronopus*. from seed sown randomly and in clumps. *New Phytol.* **86**: 575-583. 1979
122. WATKINSON, A. R. and J. L. HARPER.: The demography of a sand dune annual: *Vulpia fasciculata*. I. The natural regulation of populations. *J. Ecol.* **66**: 15-33. 1978
123. WATKINSON, A. R., W. M. LONSDALE and L. G. FIRBANK.: A neighbourhood approach to self-thinning. *Oecologia* **56**: 381-384. 1983
124. WERNER, P. A. and W. J. PLATT.: Ecological relationships of cooccurring goldenrods (*Solidago*: *Compositae*). *Amer. Nat.* **110**: 959-971. 1976
125. WESTOBY, M. and J. HOWELL.: Self-thinning: the effect of shading on glasshouse populations of silver beet (*Beta vulgaris*). *J. Ecol.* **69**: 359-365. 1981
126. WESTOBY, M. and J. HOWELL.: Self-thinning in *Trifolium subterraneum* populations transferred between full day light and shade. *J. Ecol.* **70**: 615-621. 1982
127. WIEBE, G. A., F. C. PETR and H. STEVES.: Interplant competition between barley genotypes. In "Statistical genetics and plant breeding": 546-557. *Nat. Acad. Sci. Publ.* 1963
128. WILLEY, R. W. and S. B. HEATH.: The quantitative relationships between plant population and yield. *Adv. Agron.* **21**: 281-321. 1961
129. WILOX, J. R. and W. T. SCHAPUGH, J.: Competition between two soybean isolines in hill plots. *Crop Sci.* **18**: 346-348. 1978
130. WILLIAMS, R. K. and C. L. CREMERZ.: The relationship of seed size to seedling vigor in some native grass species. *Agron. J.* **47**: 472-477. 1955
131. WILLIAMS, W. A., C. L. TUCKER and F. P. GUERRERO. Competitive between two genotypes of lima bean with morphologically different leaf type. *Crop Sci.*: 62-64. 1978
132. WOODWORTH, C. M., E. R. LENG and R. W. JUGENNING. Fifty generations of selection for protein and oil in corn. *Agron. J.* **44**: 60-65. 1951
133. WU, L. and J. ANTONOVICS.: Experimental ecological genetics in *Plantago*. II. lead tolerance in *Plantago lanceolata* and *Cynodon dactylon* from a roadside. *Ecology* **57**: 205-208. 1976
134. YODA, K., T. KIRA, H. OGAWA and K. HOZUMI.: Self-thinning in over-crowded pure stands under cultivated and natural conditions. (Intra-specific competition among higher plants XI). *Jour. Biol. Osaka City Univ.*, **14**: 107-129. 1963
135. 湯本節三: チモンシの自生集団における気候的生態型の分化に関する研究. 北海道大学学位論文. 1983

Summary

To look into the adaptive strategies of plant populations to high density stress, a few cultivated varieties in *Brassica juncea* CZERN. et COSS and *Sinapis alba* L. were grown for several generations at high density, about 10,000 seeds sown per square meter (H form), and at low density, 1 plant/m² (L form, as control).

From the observed differences in several characteristics between the H and L forms, the genetic effects of adaptation to high density stress were discussed.

The results obtained were summarized as follows.

1. The selective agents under high density stress.

In order to examine the genetic differentiation in

the H form from the L form, both forms of *B. juncea* and *S. alba* were grown under uniform density conditions in seven successive generations.

The H and L forms of *B. juncea* were initially very similar to characteristics each other, but after a few generations, they began to diverge in several characteristics. The H form had larger seeds and an earlier flowering time than the L form.

On the other hand, *S. alba* had no significant differences in any characteristics between the H and L forms.

To clarify the adaptive strategies to high density stress of *B. juncea* and *S. alba*, the reactions to density stress were investigated.

With increase in population density, *S. alba* drastically decreased primary branches and plant size, but *B. juncea* did not show large changes in its characteristics.

Although high density stress caused the self-thinning in both *B. juncea* and *S. alba*, the degree of mortality was different between these two species. Under high density conditions, *B. juncea* increased its mortality and a small number of plants attained to maturity. On the contrary, *S. alba* responded high density stress with phenotypic plasticity. Most plants survived and set some seeds.

Thus, it was found that the genotypes of *B. juncea* which survived during the self-thinning process could be tolerant to high density stress and built up the H form.

2. Ecological characteristics concerning adaptive strategy to high density stress in *B. juncea*.

In order to examine the density response, the H and L forms of *B. juncea* were grown at various densities. As the population density increased, survival rate, dry weight/plant, seed number/plant and capsule number/plant decreased remarkably in both of the two forms. No difference could be found in reactive patterns to the density between the H and L forms. The H form did not differ in survival rate from the L form but had fewer seed number/plant than the L form. Accordingly, it appeared that any adaptive advantage of the H form could not be detected in pure-stand. So, the competitive ability of the H form was evaluated.

Under differing density conditions, both the H and L forms increased mortality during the juvenile phase in both pure- and mixed-stands. But the sur-

vival rate of the H form was higher and that of the L form lower in the mixed when compared to the pure-stand. This showed that the H form had stronger competitive ability in the juvenile phase than the L form. And under high density conditions, the H form could also maintain aggressive growth during both the vegetative and reproductive phases in mixed-stand with the L form.

These results suggested that under high density stress, survival correlated with competitive ability and this characteristics (high competitive ability) was naturally selected. The high competitive ability of the H form (*B. juncea*) repeatedly reproduced at high density resulted from its vigorous growth during the juvenile phase.

3. Variation in seed size and its role in the competitive ability in *B. juncea*

The selection for seed size was effective, suggesting that both the H and L forms contained genetic variations in seed size.

In dense sowing experiments, plants from larger seeds always had an advantage over those from smaller seeds. However, in mixed-stand of the H and L forms from the same size seeds, the H form had higher competitive ability than the L form. Therefore, it appeared that the competitive success of the H form could be affected not only by the seed size, but also by other unknown factors.

Although larger seeds germinated more slowly than smaller seeds, the L form was more strongly influenced by seed size at the time of germination than the H form. Also, seed size positively correlated to plant size during the juvenile phase. The relationship between seed size and plant size in the H form was maintained for longer periods than in the L form. It was found that the H form had a combination of adaptive characteristics to high density stress.

These results showed that the plants were ensured survival by a high competitive ability under high density stress. The competitive ability could be achieved by a combination of several characteristics including seed size. Seed size characteristics had high inheritability as the remarkable increase of seed size seemed to express in the H form.

4. The ecological and evolutionary implications.

Although competitive ability has been considered an important factor in evolution and adaptation of plants, the experimental evaluation of this charac-

teristics remains the most difficult problem to be solved. The results from present studies very clearly show that competitive ability played a very important role in the adaptive strategies of the plant population, when plants adapted to high density stress by self-thinning.