## 第 3 章　アブラナ科タネツケバナ属雑草の生活史

アブラナ科は主として北半球の冷涼地に分布する 350 属 2500 種からなる大きな科である。4 強雄蕊、十字形花冠、2 心皮、果実は偽隔壁を残して 2 片に裂開する特徴がある。日本にも、私たちが研究材料としたイヌガラシ属やタネツケバナ属の他に 11 属、帰化した 6 属がある。アブラナ属やダイコン属では栽培化され、野菜、香辛料、花卉、染料として利用されている種も多い。日本にはタネツケバナ属は 15 種生育しているが、近年帰化した種もある。世界には約 130 種分布している（佐竹 1964)。

日本に生育する各種の生育分布は、身近な路傍や農耕地から山間、高山にまで及んでいる。第 3 章で主に用いた 4 種 1 亜種の生育分布は次のとおりである、タネツケバナは北半球の温帯や暖帯の水田や路傍に広く分布し、この亜種タチタネツケバナは日本、朝鮮半島、千島、樺太、オホーツク海沿岸、カムチャッカなどに分布している。ジャニンジンは東アジアからシベリア、ヨーロッパの温帯・亜熱帯の山間の木蔭に生育している。オオバタネツケバナは日本、朝鮮半島、千島、樺太、オホーツク海沿岸、ウスリー、カムチャッカなどの暖温帯の谷間の畔に生育分布している。ミズタガラシは日本の関東以西、朝鮮半島、中国、東シベリアの暖温帯の湿地に生育分布している(北村・村田 1961)。なお、帰化雑草ミチタネツケバナは日本での分布を広げている。

この第 3 章では多年生草本から進化してきた一年生雑草の 2 カテゴリーと 3 タイプについてさらに明らかにすることにした。カテゴリー1 は厳密な意味での一年生草本で、生殖成長し、開花・結実後に枯死する。カテゴリー2 は農耕など人為的環境下では一年生であるが、本来の環境条件では多年生草本であり、開花・結実後にも休眠葉芽があり、枯死することはない。タイプ 1 は初夏に発芽して秋頃には開花・結実して枯死する夏生一年草、タイプ 2 は秋に発芽して翌初夏頃には開花・結実して枯死する冬生一年草、およびタイプ 3 は、本来は冬性一年草であるが、結実後、あまり休眠せずに、すぐに発芽して夏生として高冷地方の水田、平地の園芸用ガラス室などに侵入して生育している通年性一年草のことである。3 タイプとも厳密な意味での一年草であるが、これらの自然集団はそれぞれ夏季、冬季、あるいは通年に成立している。タイプ 3 は、冬性一年草（通常の冬型）でありながら、一部の種子が種子休眠性を弱めて、小さな夏型を生じ、さらに人為環境に侵入した事を明示する。

### 3.1. 研究材料

ここで用いたタネツケバナ属の研究材料は、タネツケバナ *Cardamine flexuosa* With.(syn. *C. occulta* Hornem.)、その亜種タチタネツケバナ *C. flexuosa* ssp. *fallax* O.E.Schulz、ジャニンジン *C. impatiens* L.、オオバタネツケバナ *C. scutata* Thunb.、ミズタガラシ *C. lyrata* Bunge の 4 種 1 亜種である。これらの材料は日本の 9 都府県より 17 系統、夏型 7 系統で、合計 27 系統を採集して用いた（表 3.1、図 3.1)。さらに、ネパールにおける調査で採集した 4 系統を加えた。

なお、最近の研究評論が工藤 (2017) によって行われているので補遺 3 に要約引用する。日本に生育するタネツケバナの学名はその後の研究成果に基づいて、最近になって、*C. occulta* Hornem. に整理・改名されたが (Marhold et al. 2016)、私の研究はおおよそ 2000 年頃までに終えたので、混乱を防ぐためにここでは *C. flexuosa* のままにしておく。また、帰化雑草ミチタネツケバナ *C. hirsute* L. は東京都小金井市東町の路傍で、1983 年に初め

て見つけたのだが、私は十分な実験をすることなく、生活型と受粉様式を観察、確認するにとどまった。当時、私はコタネツケバナ *C. parviflora* L.（あるいはヒメタネツケバナ）と認識していたが、後に、これがミチタネツケバナと呼称されるようになったと知った。

タネツケバナは水田や近縁の用水路、タチタネツケバナは日陰の庭地、ジャニンジンはスギ林などの林縁、オオバタネツケバナ休耕田、用水路、湧水路や川辺、ミズタガラシは水田や用水路から主に採集した。各系統ともに 20 個体以上を自然集団から採集して 10 個体を実験に供し、他は腊葉標本にした。下記の表の数値は特に記さない限り原則として 10 個体の平均値で示している。これらの腊葉標本は現在、山梨県小菅村に置く植物と人々の博物館に所蔵している。

表 3.1. タネツケバナ属の研究材料

| 種名/系統番号 | 生育場所 | 採集地 |
|---|---|---|
| タネツケバナ | | |
| 78001 | 耕起前の水田 | 東京国立市 |
| 78003 | 耕起前の水田 | 静岡県静岡市 |
| 78006 | 耕起前の水田 | 京都府向日市 |
| 78008 | 水田畦畔 | 京都府向日市 |
| 78009 | 耕起前の水田 | 神奈川県厚木市 |
| 78010 | 耕起前の水田 | 埼玉県朝霞市 |
| 78013 | 耕起前の水田 | 千葉県流山市 |
| タチタネツケバナ | | |
| 78002 | 日陰の庭 | 東京都小金井市 |
| 79018 | 日陰の庭 | 東京都国立市 |
| ジャニンジン | | |
| 79016 | スギ林辺縁 | 山梨県上野原町 |
| オオバタネツケバナ | | |
| 78004 | 休閑田 | 静岡県静岡市 |
| 78005 | 用水路 | 静岡県静岡市 |
| 78007 | 用水路 | 京都府向日市 |
| 78011 | 湧水路 | 東京国立市 |
| 78012 | 川縁 | 静岡県静岡市 |
| ミズタガラシ | | |
| 78014 | 水田、用水路 | 愛知県西尾市 |
| 79017 | 水田、用水路 | 三重県多度町 |


図 3.1. 日本産タネツケバナ属雑草

a；耕起前の水田に生育するタネツケバナ、b；庭地に生育するタチタネツケバナ、 c ；石垣に生えるタチタネツケバナ、 d ；タネツケバナとタチタネツケバナの人為雑種第 1 代 $F_1$。

### 3.2. 日本産タネツケバナ属雑草の生活型と再生産システム

#### 1）タネツケバナ属雑草の生活型

生活型と再生産システムについて調査、実験観察することから始めた。生殖成長後に供試個体の生存を調査した。表 3.2 に示したように、タネツケバナ、タチタネツケバナおよびジャニンジンはすべて枯死したので、一年生草本と判定した。オオバタネツケバナは生存率が低い系統もあるので、多年生性が弱い多年生草本、ミズタガラシはすべて生存し、栄養繁殖を続けるので、多年生草本である。

表 3.2. タネツケバナ属雑草の生活型

| 種名/系統番号 | 個体数 | 生存個体数 | 生存率% | 生活型 |
|---|---|---|---|---|
| タネツケバナ | | | | |
| 78001 | 14 | 0 | 0 | 一年生 |
| 78003 | 10 | 0 | 0 | 一年生 |
| 78006 | 6 | 0 | 0 | 一年生 |
| 78008 | 2 | 0 | 0 | 一年生 |
| 78009 | 15 | 0 | 0 | 一年生 |
| 78010 | 8 | 0 | 0 | 一年生 |
| 78013 | 6 | 0 | 0 | 一年生 |
| タチタネツケバナ | | | | |
| 78002 | 7 | 0 | 0 | 一年生 |
| 79018 | 10 | 0 | 0 | 一年生 |
| ジャニンジン | | | | |
| 79016 | 8 | 0 | 0 | 一年生 |
| オオバタネツケバナ | | | | |
| 78004 | 10 | 10 | 100 | 多年生 |
| 78005 | 11 | 4 | 36.4 | 多年生 |
| 78007 | 3 | 2 | 66.7 | 多年生 |
| 78011 | 6 | 5 | 83.3 | 多年生 |
| 78012 | 6 | 6 | 100 | 多年生 |
| ミズタガラシ | | | | |
| 78014 | 9 | 9 | 100 | 多年生 |
| 79017 | 8 | 8 | 100 | 多年生 |

2）受粉様式

花序にパラフィン紙の袋をかけて、訪花昆虫や風による受粉を防いで、自家受粉率を調査した。表 3.3 によれば、タネツケバナ、タチタネツケバナ、ジャニンジン、およびオオバタネツケバナは 97～100%の受粉率で、自家受粉、自家受精をすることが明らかである。他方、ミズタガラシの自家受粉率は 0%で、まったく結実が認められなかったので、自家不和合性をもつといえる。

表 3.3. 袋かけよる自家受粉・結実率

| 種名/系統番号 | 個体数 | 花序数 | 花数 | 結実角果数 | 自家受粉率% |
|---|---|---|---|---|---|
| タネツケバナ | | | | | |
| 78001 | 10 | 10 | 111 | 110 | 99.1 |
| 78003 | 13 | 13 | 182 | 179 | 98.4 |
| 78006 | 6 | 6 | 77 | 76 | 98.7 |
| 78008 | 3 | 3 | 46 | 46 | 100 |
| 78010 | 11 | 11 | 153 | 152 | 99.3 |
| タチタネツケバナ | | | | | |
| 78002 | 10 | 10 | 110 | 110 | 100 |
| ジャニンジン | | | | | |
| 79016 | 8 | 24 | 211 | 210 | 99.5 |
| オオバタネツケバナ | | | | | |
| 78004 | 7 | 7 | 123 | 123 | 100 |
| 78005 | 8 | 8 | 155 | 154 | 99.4 |
| 78007 | 10 | 10 | 205 | 205 | 100 |
| 78011 | 9 | 9 | 100 | 97 | 97.0 |
| ミズタガラシ | | | | | |
| 78014 | 5 | 5 | 77 | 0 | 0 |

次に、袋かけをしない開放受粉の場合は表 3.4 に示したように、タネツケバナ、タチタネツケバナ、ジャニンジン、およびオオバタネツケバナは 84～99%の結実率で、自家・受粉に加え、他家受粉の可能性をも示している。一方で、ミズタガラシ（78014）のラミートは訪花昆虫が受粉しているにもかかわらず、さらに人為的に同花受粉や他花受粉を行ってもまったく結実せず、ラミート繁殖体間では明確に自家不和合である。この系統は自然集団で採取してから研究用に栽培されていた系統の分譲を受けた系統であるので、採集時の

限られた個体数から発したラミートと考えられる。ところが、三重県多度町で調査したミズタガラシ（79017）の 3 自然集団、約 100 個体（79017-1）、約 50 個体（79017-2）、約 25 個体（79017-3）を比較すると、自然集団の個体数に比例してそれぞれの結実率は 65.1%、48.5%および 29.8%であった。すなわち、集団のサイズが大きく、ラミートが系統の異なった親株より形成され、多様性があれば有性繁殖ができる。また、酢酸カーミン染色法による花粉稔性の比較は表 3.5 に示すように、タネツケバナ、オオバタネツケバナおよびミズタガラシともに、94～99%でとても良好である（表 3.5）。

したがって、小さな花冠 3～4mm をもつタネツケバナ、タチタネツケバナ、ジャニンジン、およびオオバタネツケバナは自殖性である。一方、比較的大きな花冠 10mm をもつミズタガラシは完全な自家不和合性をもつ他殖性であるといえる。

表 3.4. 開放受粉における結実率

| 種名/系統番号 | 個体数 | 花序数 | 花数 | 結実角果数 | 結実率% |
|---|---|---|---|---|---|
| タネツケバナ | | | | | |
| 78001 | 7 | 7 | 121 | 117 | 96.7 |
| 78003 | 10 | 10 | 182 | 175 | 96.2 |
| 78006 | 10 | 10 | 183 | 170 | 92.9 |
| 78008 | 8 | 8 | 175 | 156 | 89.1 |
| 78010 | 10 | 10 | 148 | 145 | 88.5 |
| タチタネツケバナ | | | | | |
| 78002 | 10 | 10 | 141 | 115 | 85.8 |
| ジャニンジン | | | | | |
| 79016 | 5 | 14 | 257 | 255 | 99.2 |
| オオバタネツケバナ | | | | | |
| 78004 | 10 | 10 | 173 | 172 | 99.4 |
| 78005 | 10 | 10 | 187 | 182 | 97.3 |
| 78007 | 10 | 10 | 213 | 212 | 99.5 |
| 78011 | 10 | 10 | 162 | 136 | 84.0 |
| ミズタガラシ | | | | | |
| 78014 | 24 | 24 | | 0 | 0 |
| 79017-1 | 13 | 21 | 307 | 200 | 65.1 |
| 79017-2 | 9 | 11 | 241 | 117 | 48.5 |
| 79017-3 | 11 | 11 | 225 | 67 | 29.8 |

表 3.5. 花粉稔性

| 種名/系統番号 | 花粉稔性% |
|---|---|
| タネツケバナ(78001) | 96.2 |
| タネツケバナ(78010) | 96.9 |
| オオバタネツケバナ(78011) | 99.2 |
| ミズタガラシ(78014) | 94.0 |

3)種子生産

個体あたりの種子生産数は、花序数、側枝花序数、それぞれあたりの長角果数、長角果あたりの種子数、および結実率により決まる。

個体あたりの種子生産数

＝｛(花序数 x 花序あたりの角果数）＋（側枝花序数 x 側枝花序あたりの角果数)｝x 角果あたりの種子数 x 結実率

一年生のタネツケバナは良く分枝するので、花序数や側枝花序数が多く、3,000～7,000 の種子を生産する。他方、タチタネツケバナは分枝が少なく、花序数も少ないので、種子生産数は若干少なく約 2,000 である。ジャニンジンは主茎花序のみで分枝せず、この花茎

には側枝が多く出る。また、花序・側花序あたりの長角果数が多く、約 5,500 の種子を生産する。

多年生のオオバタネツケバナもあまり分枝しないので、生産種子数は 1,000～3,000 である。ミズタガラシのラミートからの花序は主茎のみで、側花序は 0.5 しか出ず、自家不和合他殖性で結実率が低く、約 100 の種子しかできない（表 3.6）。

タネツケバナおよびタチタネツケバナの夏型個体は充分な生育をせず分枝が少なく、ロゼットを発達させた冬型と比較して種子生産数は著しく少ない。オオバタネツケバナの夏型個体にはラミート由来と種子由来の個体があると考えられるが、夏型は冬型と比較して種子生産数は若干少ない。これらの夏型成熟個体は自然集団内でまれにみられるにすぎないが、埋土種子にはいくらかの貢献をしていると考えられる。

表 3.6. 種子生産

| 種/系統番号 | 主茎花序数 | 分枝花序数 | 主茎角果数 | 分枝角果数 | 角果あたりの種子数 | 種子数 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| タネツケバナ | | | | | | |
| 78001 | 4.7 | 10.9 | 16.0 | 3.3 | 29.5 | 3204 |
| 78003 | 6.1 | 5.6 | 19.4 | 3.7 | 34.3 | 4587 |
| 78010 | 6.5 | 13.1 | 19.3 | 7.2 | 36.9 | 7178 |
| 夏型-1 | 1.8 | 1.5 | 12.4 | 4.5 | 20.0 | 569 |
| タチタネツケバナ | | | | | | |
| 78002 | 2.1 | 8.1 | 17.5 | 6.6 | 29.3 | 2270 |
| 夏型-2 | 1.0 | 0.5 | 4.0 | 2.0 | 17.8 | 89 |
| 夏型-3 | 1.0 | 0.8 | 4.8 | 1.3 | 14.1 | 84 |
| 夏型-4 | 1.0 | 1.9 | 5.9 | 3.2 | 25.8 | 306 |
| ジャニンジン | | | | | | |
| 79016 | 1.0 | 14.3 | 29.0 | 12.5 | 26.4 | 5442 |
| オオバタネツケバナ | | | | | | |
| 78004 | 1.7 | 5.7 | 19.2 | 1.6 | 31.2 | 1293 |
| 78005 | 1.0 | 7.3 | 19.6 | 3.9 | 32.6 | 1526 |
| 78011 | 4.8 | 5.8 | 19.5 | 2.8 | 28.1 | 3086 |
| 夏型-5 | 1.5 | 4.5 | 13.8 | 7.2 | 22.2 | 1178 |
| ミズタガラシ | | | | | | |
| 79017 | 1.0 | 0.5 | 32.5 | 13.1 | 4.3 | 109 |

種子の大きさと重さは、多年生のミズタガラシ、オオバタネツケバナ、一年生のタチタネツケバナ、タネツケバナ、ジャニンジンの順に大きくて重く、3 倍ほどの重量差がある。一年生種は小さくて軽いい種子を多数生産し、多年生種は大きくて重い種子を比較的少数生産していることを示している（表 3.7）。

表 3.7. 種子の大きさと重さ

| 種名 | 種子長mm | 種子幅mm | 1,000粒重mg |
|---|---|---|---|
| タネツケバナ | 0.969 | 0.595 | 95.93 |
| タチタネツケバナ | 0.967 | 0.598 | 97.54 |
| ジャニンジン | 0.876 | 0.614 | 86.10 |
| オオバタネツケバナ | 1.041 | 0.749 | 181.08 |
| ミズタガラシ | 2.456 | 1.228 | 330.00 |

4）種子散布、生育形および形態的特性

タネツケバナ属の長角果は一般に熟すと殻が巻き上がり弾けて種子を散布する。室内の無風条件下に置いて 5～10 日後に種子と長角果殻の散布距離を計測した（図 3.2）。タネツ

ケバナは主に株周辺 30cm 以内に散布、タチタネツケバナは約 1m の範囲で均一に散布、ジャニンジンは 80～120cm に散布するが、1m あたりに集中的に散布している。オオバタネツケバナは 1.5m の範囲まで均一に散布、ミズタガラシはおおよそ 10～30cm 以内に散布している。

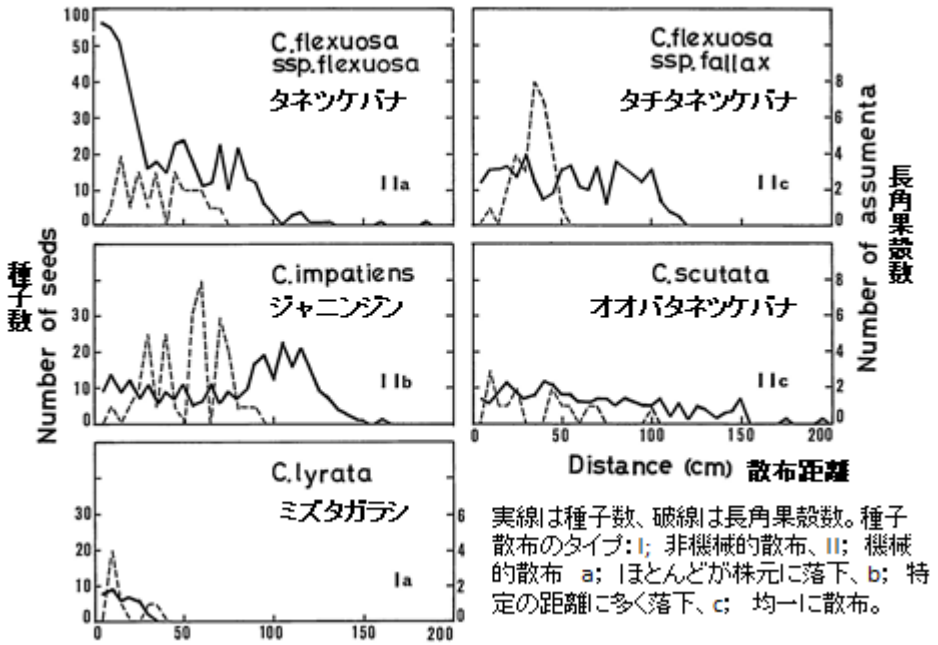


図 3.2. 種子散布

種子散布は図 3.3 に示す生育形とも関わる。水田に生育するタネツケバナは分枝型で長角果殻は 70cm あたりまで均一に飛ぶが、弾かれた種子は分枝内で衝突して、主に株周辺に落下する。他方、庭地に生育するタチタネツケバナの長角果殻は 40cm あたりに多く飛び、分枝が少ない直立型で 100cm あたりにまで均一な種子散布をしている。ジャニンジンも同じく直立型で 80cm あたりまで均一な種子散布、加えて約 1m の距離に集中散布もしている。オオバタネツケバナは叢生型で長角果殻は 100cm まで飛び、弾かれた種子は 200cm まで散布されている。

ミズタガラシは直立型で、草丈が最も高く 70cm 近くに達する。しかし、主花序の花期終了後に倒伏し、走出枝の発達とともに匍匐型になる。長角果殻は巻き上がらず、翼をもつ種子は長角果に付着したまま株近くに落下する。

前述したように、タネツケバナ、タチタネツケバナ、ジャニンジン、およびオオバタネツケバナは自殖性で、多くの軽い種子による繁殖をもっぱらとし、自然集団を拡大するコロナイザーであることを示している。一方、ミズタガラシは他殖性で、比較的重くて少ない種子により遺伝的多様性を保持しながら、むしろ栄養繁殖体によって集団を維持している。

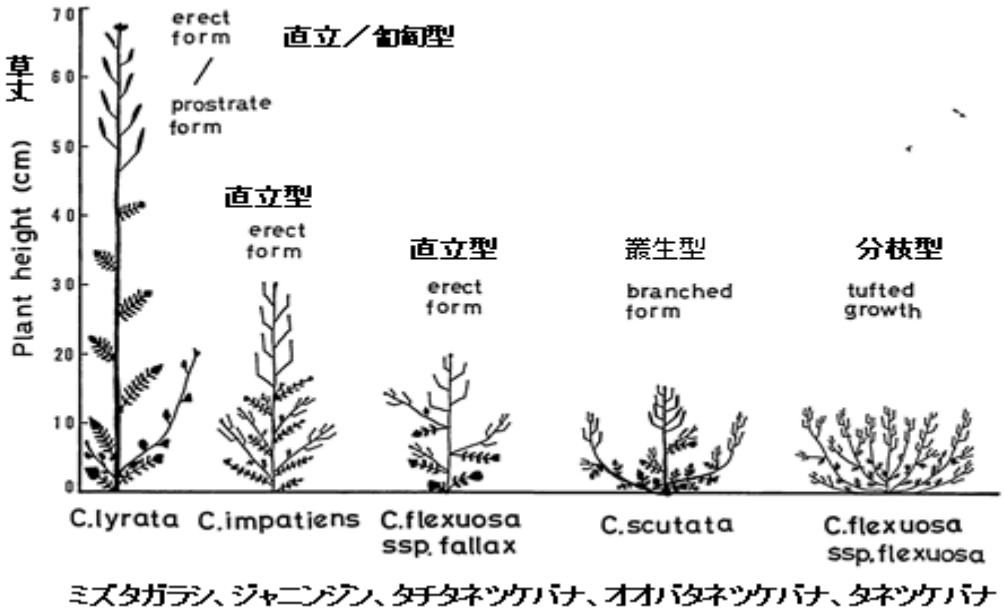


図 3.3. 生育形

生育形を構成する形態的特性を表 3.8 によって比較する。タネツケバナは草丈 21.7～23.0cm、止葉長は 1.8～4.1cm、頂小葉幅は 2.2～4.7cm、小葉数は 5.0～7.8、角果長は 2.14～2.65cm、茎に細毛がある。タネツケバナの夏型は概して小さく生育し、茎の細毛は少ない。タチタネツケバナは草丈 15.4～16.6cm、止葉長は 2.6～3.4cm、頂小葉幅は 3.8～5.1cm、小葉数は 6.3～7.4、角果長は 1.75～2.06cm、茎に細毛がある。タチタネツケバナの夏型も概して小さく生育し、茎の細毛はほとんどない。ジャニンジンは草丈 35.3cm、止葉長は 1.3cm、頂小葉幅は 0.6cm、小葉数は 10.0、角果長は 2.14cm、茎に細毛がある。

オオバタネツケバナは草丈 21.2～36.9cm、止葉長は 3.1～5.4cm、頂小葉幅は 4.6～11.0cm、小葉数は 3.6～5.0、角果長は 1.93～2.23cm、茎は無毛である。オオバタネツケバナの夏型は若干小さく生育している。ミズタガラシは草丈 56.4～64.1cm、止葉長は 1.4～2.5cm、頂小葉幅は 4.2～5.4cm、小葉数は 5.1～6.8、角果長は 2.14cm、茎は無毛である。

形態的特性の顕著な差異は草丈に見られるが、最も草丈が高いミズタガラシの種子が株元に落下することから見ると、草丈は種子散布の主因ではない。角果の長さにも大差はなく、これも主因とは考えにくいので、角果殻の巻込弾力が種子散布に最も関わっているように考えられる。しかし他方で、Watokinson (1978) が冬生一年生草本 *Vulpia fasciculate* について、種子の散布距離は果序の高さに強く関係していると報告しているように、実際に高い果序をもつジャニンジンの種子は低い果序をもつタネツケバナやオオバタネツケバナよりも遠くまで散布している。また、オオバタネツケバナとミズタガラシは流水が生育場所にあるので、流水によって長距離の種子散布が起こる可能はある。

ミズタガラシの種子は長い休眠を経て秋に発芽する。水田にイネが栽培されている間は、走出枝を伸長させて多くのラミートを近距離に繁殖させている。季節循環的に利用されている湿田は栄養素（肥料）も与えられ、年間を通じて土壌水分が多く、とても安定的な生育場所である。

表 3.8. 形態的特性

| 種名 | 草丈cm | 止葉長cm | 第1葉の頂小葉幅mm | 第1葉の小葉数 | 角果長cm | 茎の毛 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| タネツケバナ | | | | | | |
| 78001 | 21.7 | 1.8 | 2.2 | 7.5 | 2.14 | ++ |
| 78003 | 22.6 | 4.1 | 4.7 | 7.8 | 2.43 | ++ |
| 78010 | 23.0 | 3.2 | 4.3 | 5.0 | 2.65 | + |
| 夏型1 | 18.5 | 2.4 | 6.4 | 4.6 | 1.62 | + |
| 夏型2 | 16.5 | 2.8 | 7.8 | 4.0 | 1.67 | ++ |
| タチタネツケバナ | | | | | | |
| 78002 | 15.4 | 2.6 | 3.8 | 7.4 | 2.06 | ++ |
| 79018 | 16.6 | 3.4 | 5.1 | 6.3 | 1.75 | + |
| 夏型3 | 9.0 | 1.4 | 5.9 | 3.7 | 1.45 | ± |
| 夏型4 | 10.4 | 2.4 | 7.3 | 4.2 | 1.60 | ± |
| 夏型5 | 7.5 | 1.7 | 5.9 | 1.8 | 1.18 | ± |
| 夏型6 | 15.0 | 2.8 | 4.7 | 4.7 | 1.94 | ± |
| ジャニンジン | | | | | | |
| 79016 | 35.3 | 1.3 | 0.6 | 10.0 | 2.14 | + |
| オオバタネツケバナ | | | | | | |
| 78004 | 23.1 | 3.5 | 6.3 | 3.6 | 1.93 | − |
| 78005 | 29.6 | 3.1 | 4.6 | 5.0 | 2.23 | − |
| 78011 | 21.2 | 3.6 | 5.3 | 5.0 | 2.02 | − |
| 79019 | 36.9 | 5.4 | 13.0 | 4.8 | 2.15 | − |
| 夏型7 | 22.6 | 2.4 | 10.8 | 3.0 | 1.60 | − |
| ミズタガラシ | | | | | | |
| 78014 | 56.4 | 1.4 | 4.2 | 5.1 | | − |
| 79017 | 64.1 | 2.5 | 5.4 | 6.8 | 2.14 | − |

5）種子発芽

種子の発芽率を実験室内の 2 条件で 4 回にわたって経時的に調査した。表 3.9 に示す A 区はシャーレに湿った濾紙 10 枚を敷き、この上に種子 100～200 粒を播種した。B 区はシャーレに蒸留水を入れて、水中に種子 100～200 粒を播種した。5 月 1 日には採り播き種子を、7 月 1 日、9 月 1 日および 10 月 1 日には室温貯蔵種子を播種して、それぞれ 10 日後と 50 日後に発芽率を調べた。

タネツケバナは 5 月には全く発芽せず、7 月になってからごく少ない 0.5～2.5%の発芽がみられ、10 月になってから A 区ろ紙と B 区水中において 5～7%の発芽が認められた。タチタネツケバナも 5～6 月にはほとんど発芽しないが、7～8 月には A 区で 51～54%の発芽、B 区でも 9～10%発芽があり、9～10 月には A 区で 26%、B 区で 16%の発芽率になった。これら亜種間の比較をすると、タネツケバナよりタチタネツケバナの種子休眠が早く解け、自然集団で観察されるとおり、越年個体の他に夏季にも生育する通年性一年草に順化していることを示唆している。

ジャニンジンは 5～9 月の間には A 区では発芽せず、10 月以降になって発芽が始まっている。B 区では 7 月以降から発芽が見られる。ジャニンジンは比較的不安定な生育場所である林縁の路傍に生育している。林縁の路傍にはしばしば崩落する低い崖があり、乾燥と泥濘が繰り返されている。

オオバタネツケバナは 5 月の B 区水中では休眠することなく、すぐに 99.0%の発芽が見られるが、9～11 月には全く発芽しなかった。同様の事象は流水の縁にある自然集団でも確認したので、水中で発芽した種子から生育する個体の存在意義が認められる。

ミズタガラシは 7 月から少数の発芽がみられるにすぎず、9 月 A 区（50）すなわち 10 月になって 40.3%の発芽が認められた。この点で水田中での走出枝による栄養繁殖体の重要さがうかがわれる。オオバタネツケバナと比較して、ミズタガラシは草丈が高いので深水

でも容易に生育し、旺盛な栄養繁殖によって頻繁な農耕作業にも耐える。

これらの繁殖様式からして、より良い侵入種 colonizing species はより効率的な種子散布機構をもち、攪乱環境において明らかに適応的であることを示している。

表 3.9. 種子発芽率の変化

| 播種後の日数<br>実験区 | タネツケバナ<br>% | タチタネツケバナ<br>% | ジャニンジン<br>% | オオバタネツケバナ<br>% | ミズタガラシ<br>% |
|---|---|---|---|---|---|
| 5月1日 | % | % | % | % | % |
| A区(10日) | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| A区(50日) | 0 | 0.5 | 0 | 1.0 | |
| B区(10日) | 0 | 0 | 0 | 99.0 | |
| B区(50日) | 0 | 0 | 0 | 99.0 | |
| 7月1日 | | | | | |
| A区(10日) | 0.5 | 51.0 | 0 | 0 | 2.0 |
| A区(50日) | 0.5 | 54.0 | 0 | 0.0 | 5.0 |
| B区(10日) | 1.5 | 9.0 | 40.0 | 46.0 | 2.0 |
| B区(50日) | 2.5 | 10.0 | 56.5 | 61.0 | 4.0 |
| 9月1日 | | | | | |
| A区(10日) | 0 | 5.0 | 0 | 0 | 4.8 |
| A区(50日) | 7.0 | 26.0 | 14.0 | 0 | 40.3 |
| B区(10日) | 2.5 | 7.1 | 0.5 | 0 | |
| B区(50日) | 5.0 | 16.0 | 16.5 | 0 | |
| 10月1日 | | | | | |
| A区(10日) | 0 | | 0.5 | 0 | |
| A区(50日) | 4.0 | | 33.0 | 0 | |
| B区(10日) | 2.0 | | 13.0 | 0 | |
| B区(50日) | 2.0 | | 22.0 | 0 | |

6）栄養繁殖

栄養繁殖に関わると考えられる茎からの発根率と走出枝からの栄養繁殖体について比較した（表 3.10)。まず、茎断片からの不定根の形成を観察するために、葉 1 枚を残した前後 1cm の茎断片（2cm）40 本をバーミキュライトに挿し木して、25℃、連続光 1,000lux の条件下で培養して、12 日後に計測した。発根率はミズタガラシ（75.0%)、タチタネツケバナ（57.5%)、タネツケバナ（17.5%)、オオバタネツケバナ（5.0%）であった。他方、発根数はオオバタネツケバナが 3.0 本、最長根は 3.3cm で、他種は 1.4～2.2 本、1～1.5cm であった。この結果からみると、ミズタガラシでは農耕作や除草作業により切断された茎断片がそれなりに栄養繁殖体として有効である可能性を示している。

表 3.10. 茎断片からの発根

| 種名 | 茎断片数 | 発根茎数 | 発根率% | 根数 | 最長根cm |
|---|---|---|---|---|---|
| タネツケバナ | 40 | 7 | 17.5 | 1.4 | 1.0 |
| タチタネツケバナ | 40 | 23 | 57.5 | 2.2 | 1.4 |
| オオバタネツケバナ | 40 | 2 | 5.0 | 3.0 | 3.3 |
| ミズタガラシ | 40 | 30 | 75.0 | 2.1 | 1.5 |

表 3.11 に示すように、多年生のオオバタネツケバナは開花結実後に葉腋の休眠芽をもとに、自然集団において個体あたり 4.6 の栄養繁殖体、ラミート（分株体）ramet を形成する（図 3.5)。ミズタガラシは走出枝 stolon を伸ばして個体あたり 133.3 の栄養繁殖体を形成して、稲作水田中にも繁殖を拡大している（図 3.6)。栄養繁殖は種子繁殖より生存確

実性が高く、両者を併存させれば遺伝的多様性も維持できる生活史戦略と考えられる。

表 3.11. 栄養繁殖体数

| 種名 | 調査個体数 | 繁殖体数 | |
|---|---|---|---|
| | | 範囲 | 平均 |
| オオバタネツケバナ | 20 | 1～12 | 4.6 |
| ミズタガラシ | 8 | 87～167 | 133.3 |

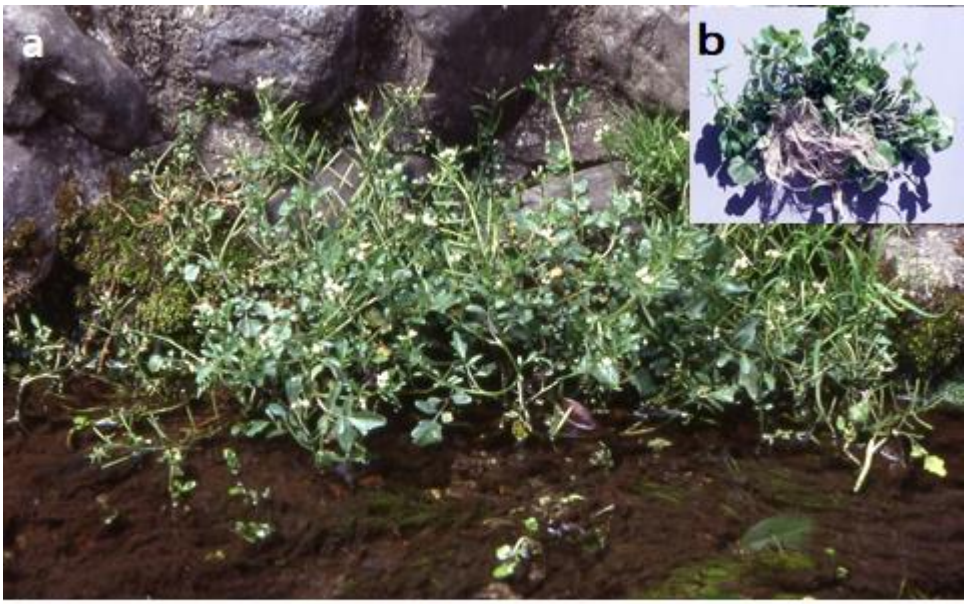


図 3.5. オオバタネツケバナ用水路の自然集団
東京都国立市谷保、a；湧水流に生育、b；栄養繁殖体。

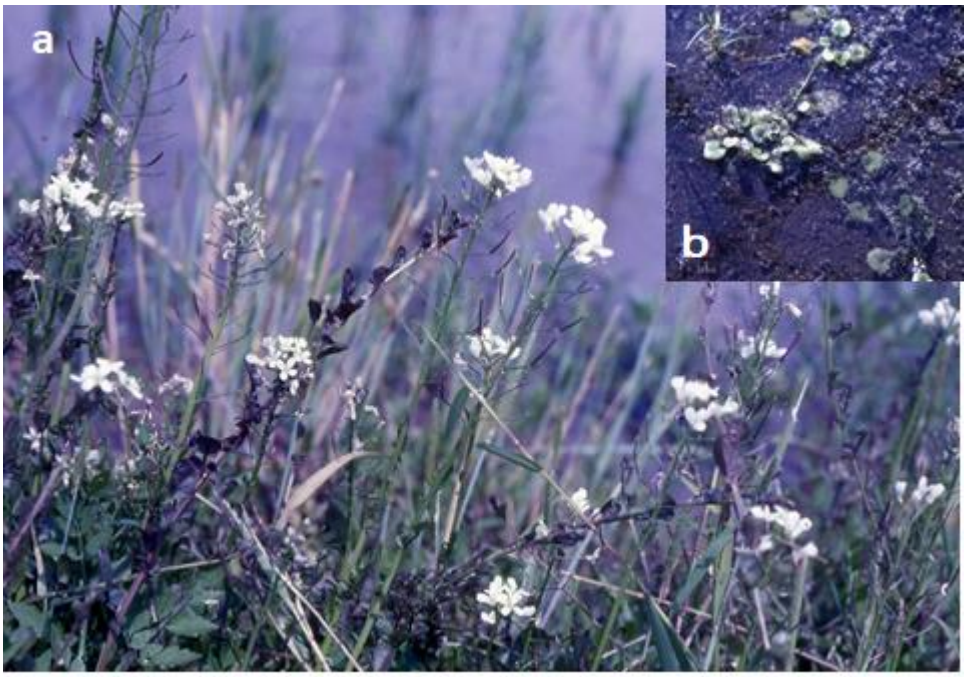


図 3.6. ミズタガラシの水田の自然集団
三重県多度町、a；田植後の畦畔で開花、b；栄養繁殖体と走出枝。

5)乾物重の季節的分配

植物が光合成などで獲得した生産物乾物重量の季節的分配（図 3.7）によって 1 年の生活環を比較する。冬生一年草（自殖性）のタネツケバナは冬季にロゼットを形成して葉に生産物を蓄積し、春になると順次、花から角果（約 26%）へと分配して、次世代種子を増殖する。総生産乾物重はタネツケバナが 1 月から増加を始め、水田耕作が始まる前に種子散布を終える。

多年草のオオバタネツケバナは冬から春にかけてロゼット葉から茎へと分配量を増加させ、4 月には有性繁殖のための長角果に約 12%分配し、7 月には栄養繁殖のために乾物重の約 50%を分配している。オオバタネツケバナの乾物重は 3 月から増加を始め、5 月には開花、結実を終えて、栄養繁殖体形成に分配されている。

多年生草本（他殖性）のミズタガラシは冬季に地下茎や根に分配、蓄積し、春になると地上部の茎葉と走出枝に分配を増やす。全生産乾物重は 5 月を過ぎてから増加を始めるが、有性繁殖器官には 5 月に数%しか分配しない。生産物乾物重は稲作水田が安定する 7 月に最大になり、栄養繁殖器官、走出枝とラミートに約 80%も分配し、栄養繁殖を増進している。

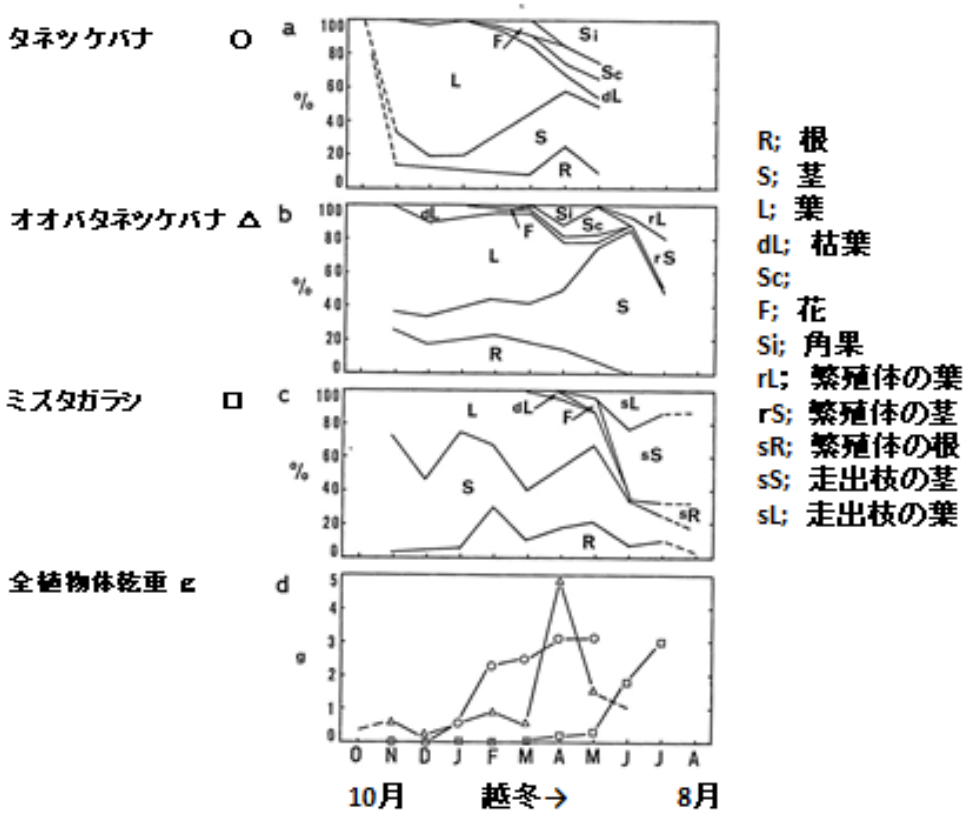


図 3.7. 生活環における全乾物重と異なった期間への乾物重の分配

3.3. 雑種形成

1) タネツケバナ、オオバタネツケバナおよびミズタガラシの人為交雑

タネツケバナ、オオバタネツケバナおよびミズタガラシは休閑水田周辺で同所的に生育している。開花期もいくらか重なり合うので、人為交雑を試みた。

タネツケバナ、オオバタネツケバナおよびミズタガラシの 3 種間では人為交雑はできなかったので、生殖的隔離は確かである（表 3.12)。タネツケバナとタチタネツケバナの亜種間では相互に 92.3%と 100%の結実率があり、側所的ないし異所的に生育し地理的隔離が生じていても、生殖的隔離はできていない。

表 3.12. 人為講交雑による結実率

| 種子親 | 花粉親 | 交雑花数 | 結実数 | 交雑率% |
|---|---|---|---|---|
| タネツケバナ | タチタネツケバナ | 13 | 12 | 92.3 |
| タチタネツケバナ | タネツケバナ | 14 | 14 | 100 |
| タネツケバナ | オオバタネツケバナ | 7 | 0 | 0 |
| オオバタネツケバナ | タネツケバナ | 12 | 0 | 0 |
| オオバタネツケバナ | ミズタガラシ | 14 | 0 | 0 |
| ミズタガラシ | タネツケバナ | 10 | 0 | 0 |
| ミズタガラシ | オオバタネツケバナ | 39 | 0 | 0 |

2) タネツケバナとタチタネツケバナの種内分化

東京都国立市におけるタネツケバナの分布は標高 55～65m の青柳段丘面と多摩川氾濫原の冬季休閑水田のみに見られた。一方で、タチタネツケバナの分布は側所的な 1 集団の例

外を除けば、標高 70～80m の立川段丘面に見られた。また、造成がおおよそ 1960 年以前の住宅地の木の多い日陰の庭や路傍に主に生育分布しており、新しくできた団地や学校など住宅密集地には生育分布していなかった（図 3.8）。

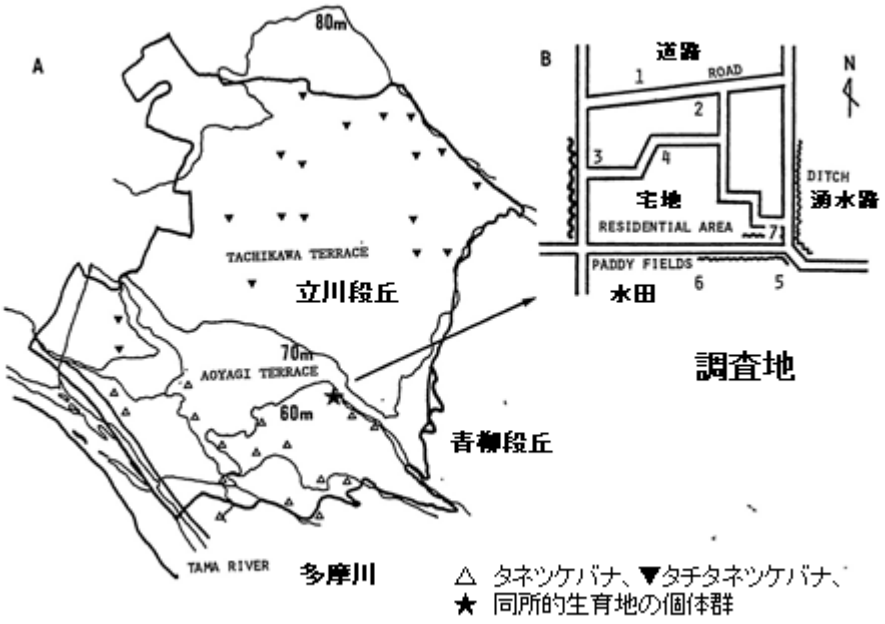


図 3.8. 東京都国立市の採集調査地

3) タネツケバナの種内分化と自然雑種

タネツケバナには冬生一年草の休閑田生態型（*C. flexuosa* ssp. *flexuosa*）と庭地生態型（*C. flexuosa* ssp. *fallax*）が存在することが上述のデータから明らかになった。ここでは生態型 ecotype の概念にしたがって（Turesson1922, 1923）、種内分化の様態を交雑実験により詳細に検討する。

タネツケバナの 2 亜種は表 3.8 にも示してあるように形態的に容易に分類できる。すなわち、水田生態型（タネツケバナ）は止葉の頂小葉の幅が狭く、角果が長く、分枝数が多い。また、茎や角果に紫の色素が濃く、茎は有毛である。他方、庭地生態型（タチタネツケバナ）は頂小葉の幅が広く、角果が若干短く、分枝数は少ない。さらに、茎や角果は緑色で、茎はほぼ無毛である。これらの人為雑種 F1 は両親の中間的な数値を示している。たとえば、水田生態型（タネツケバナ 83012）、庭地生態型（タチタネツケバナ 83010）と人為雑種 $F_1$（82003）の両形質に関する平均値と標準偏差を図 3.9 に示した。さらに、国立市を 250m メッシュの方形区に区切り、16 区分にある水田から 36 個体、19 区分にある庭地や路傍から 31 個体を採取し、上記の特徴的な形態的形質である頂小葉幅（縦軸）と最大角果長（横軸）を計測した。これらの形態的形質の変異、さらに併せて、図 3.8 に示した生育地（★）7 ヵ所の個体の計測値に関しても図 3.9 に付加した。

生育地 1（庭地）の個体は庭地生態型、一方、生育地 5 と 6（水田）の個体は水田生態型として同定できる。しかしながら、生育地 2、3、4 および 7（庭地、溝、路傍）の個体は庭地生態型と水田生態型の間の幅広い形態的変異を示している。とりわけ側所的生育地 7（図 3.1b）は水田と庭地が用水路と道路を隔てて近接しており、大きな集団を形成してい

た。この集団の構成個体における形態的形質の非常に大きな変異からして、亜種、言い換えれば生態型間での戻し交雑のような自然雑種形成が起こっていると考えられる。

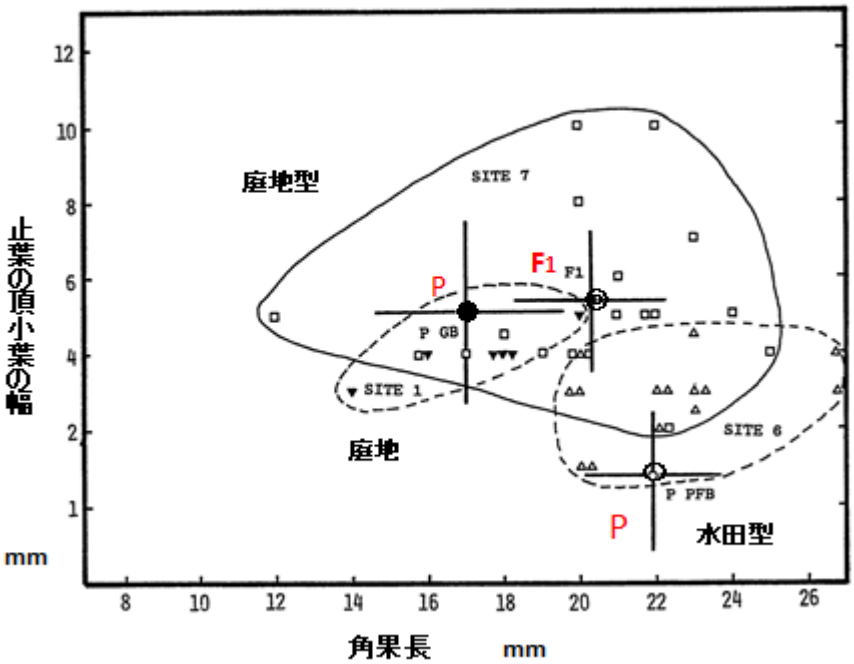


図 3.9. 頂小葉の幅と角果の長さの変異（平均値と標準偏差）
○；水田生態型（国立市、83012）、●；庭地生態型（小金井市、83010）、◎；人為雑種 F1（82003）、▼；庭地生態型（生育地 1）、△；水田生態型（生育地 6）、□；側所的集団（生育地 7）。

4）タネツケバナの種内分化と人為雑種

タネツケバナにおける種内分化の様態を確かめる目的で、さらに人為雑種 $F_2$ の 2 系統の形質分離について観察を進めた。この 2 系統は $F_1$(83001、タチタネツケバナ x タネツケバナ)および $F_1$(83002、タネツケバナ x タチタネツケバナ)である。さらに、日本産およびネパール産タネツケバナの種内分化についても実験観察を進めた。

人為雑種後代 $F_2$ における 6 形質の分離について図 3.10 に示す。有性繁殖器官である角果長は比較的安定した形質で、$F_2$ 個体の分離は両親の角果長の範囲間で広い分離が満たれる（図 3.10A)。栄養繁殖器官に関わる草丈、分枝数、および頂小葉幅（止葉または最終葉）は、人為的な栽培条件がほぼ均一でも、年毎の自然環境の変動によって大きな可塑性（表現型）を示すので、形質分離を評価することはむずかしい。しかしながら、$F_2$ が両親に対して、雑種強勢により大きな変異を示していることは認め得る（図 3.10B～D)。

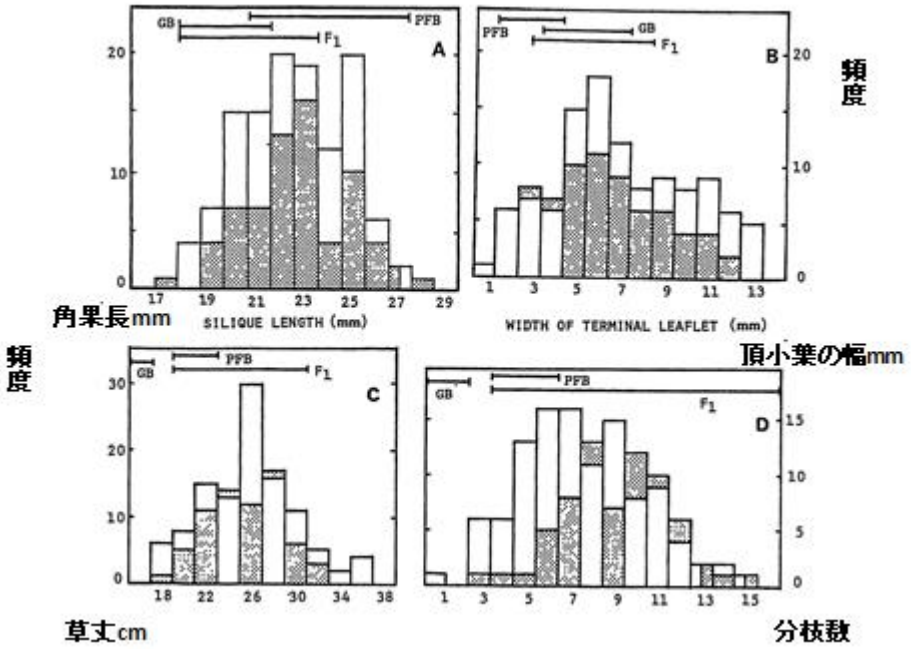


図 3.10. 人為雑種後代 $F_2$ の 4 形態的形質の分離（頻度分布）

A；角果長 mm、B；頂小葉の幅 mm、C；草丈 cm、D；分枝数。影付柱は $F_2$(83001)、白柱は $F_2$(83002)。PBF；タネツケバナ（水田生態型）の変異の範囲、GB；タチタネツケバナ（庭地生態型）の変異の範囲、$F_1$；人為雑種 $F_1$（82003）の変異の範囲。

$F_2$ における花茎下部の有毛性と帯紫色性の形質分離について表 3.13 に示した。上述したように、タネツケバナ（水田生態型）は多毛で紫色が濃く、他方、タチタネツケバナ（庭地生態型）は毛が少なく、緑色でほとんど紫が発色しない。これらの人為雑種 $F_1$ は多毛で帯紫色性が強いので、これらが顕性（優性）形質で、$F_2$ になるとタネツケバナ（水田生態型）の形質に傾いた分離を示し、また種子親の形質にも傾いている。

表 3.13. 人為雑種 $F_2$ における茎の有毛性と帯紫色性の分離

| F2／形質の度合 | 無毛 緑 | ± | + | ++ 紫 | +++ | ++++ 濃紫 | 調査個体数 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| F2 （83001、タチタネツケバナxタネツケバナ） | | | | | | | |
| 有毛性 | 3 | 11 | 13 | 32 | 10 | 0 | 69 |
| 茎の色 | 0 | 4 | 46 | 13 | 5 | 0 | 68 |
| F2 （83002、タネツケバナxタチタネツケバナ） | | | | | | | |
| 有毛性 | 6 | 9 | 13 | 34 | 46 | 5 | 113 |
| 茎の色 | 0 | 1 | 9 | 45 | 49 | 1 | 105 |

5）日本産とネパール産のタネツケバナの種内分化の比較

東京女子大学インド・ネパール学術調査隊（1983）に参加した際に、ネパールではタネツケバナは水田型、庭地型および高山型に種内分化している可能性を観察した。そこで、日本産とネパール産のタネツケバナの 5 系統の生態型の形態的形質などを比較し、表 3.14 に示した。日本産は東京都国立市の休閑田（冬生個体）、東京都小金井市の庭地と石垣、ネパール産はカトマンズ近郊の水田と庭地（夏生個体）、およびクムジュン近郊（海抜 4,000

㎡）の庭地(降霜に曝された夏生個体)で採取した。

5 系統すべての人為自家受粉率および開放（自然）自家受粉率が 85.8～100％で、授粉様式は基本的に自殖性であることを示している。日本の水田型はほとんど冬生一年草であるがネパールについては現地での観察がないので不明である。日本とネパールの庭地型はともに通年生一年草である。ネパールの高山型については現地での年間を通じた観察がないので不明である。草丈は 20 ㎝ほどであるが、日本の庭地型のみ低く 15.4 ㎝である。分枝数はネパールの水田型、庭地型および高山型ともに、日本の水田型と庭地型よりも多い。角果長はすべてが 20 ㎝ほどで、大きな差異はない。頂小葉幅は日本の水田型が特に狭く 2.2 ㎜、他は 5.1～7.7 ㎜である。花茎の色はネパールの水田型と日本の庭地型が緑で、他の 3 系統は赤紫色である。同じ傾向で、花茎の毛はネパールの水田型と日本の庭地型にはほとんど生じず、他の 3 系統には多い。生育形（草型）は日本の水田型とネパールの庭地型が叢生、他は分枝である。このように形態的形質には多様な変異の組合せが認められる。

表 3.14. 日本とネパールにおける 5 生態型の形態的形質などの比較

| 特性 | 水田型 | | 庭地型 | | 高山型 |
|---|---|---|---|---|---|
| | 日本（78001） | ネパール（83009N） | 日本(78002) | ネパール（83007N/83008N） | ネパール（83006N） |
| 生活型 | 冬生一年草 | ？ | 通年生一年草 | 通年生一年草 | ？ |
| 人為自家受粉率% | 99.1 | 99.2 | 100 | 99.8 | 100 |
| 開放受粉率% | 92.7 | 99.2 | 85.8 | 98.6 | 100 |
| 草丈cm | 21.7 | 24.1 | 15.4 | 21.5 | 24.0 |
| 分枝数 | 4.7 | 8.0 | 2.1 | 11.9 | 9.0 |
| 角果長mm | 21.4 | 21.1 | 20.6 | 22.3 | 22.0 |
| 頂小葉の幅mm | 2.2 | 7.7 | 5.8 | 5.1 | 7.5 |
| 花茎の色 | 赤紫 | 緑 | 緑 | 赤紫 | 赤紫 |
| 茎の有毛性 | ＋＋ | ± | ± | ＋＋＋ | ＋＋ |
| 生育形 | 叢生 | 分枝 | 分枝 | 叢生 | 分枝 |

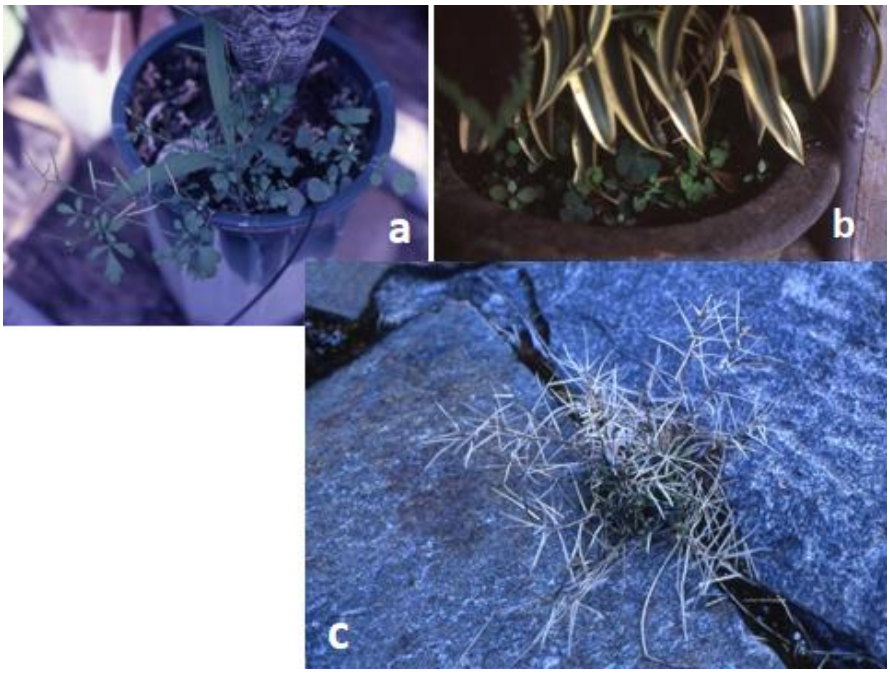


図 3.11. 日本、ネパールとインドのタネツケバナ

a；日本の夏生個体、b；インド、バンガロールの夏生個体、c；ネパール、クムジュンの冬生高山生態型。

6）エステラーゼ・ザイモグラムによる比較

エステラーゼのザイモグラム・パターンを図 3.11 および表 3.15 に示す。電気泳動法によるアイソザイムの分析実験方法については第 5 章のトウモロコシの節を参照されたい。

図 3.11 に示した A から K の 11 ザイモグラム・パターンにおいて、バンドの濃淡は酵素活性の強さによるとすると、ABCDEG は類似性が高く、これらと比べて FHI は差異があり、JK は著しく異なっている。

次に表 3.15 において、各自殖保存系統と人為雑種 $F_2$、自然集団ごとにパターンのタイプを比較すると、日本とネパールの水田生態型と庭地生態型はほとんど A タイプである。ネパールの 4,000m の地に生育する高山型（83006N）については、収集した種子から生育した 3 個体は A タイプが 1、I タイプが 2 であった。4 自然集団から採集した 28 個体はほとんどが A タイプであったが、唯一、水田で採取した 1 個体は H タイプであった。人為雑種 $F_2$(83001) はすべて A タイプであったが、他方、$F_2$(83002、水田生態型 x 庭地生態型) はほとんどが A タイプでありながら、DEFG タイプの分離も認められた。比較のために用いたミチタネツケバナ *C. hirsute* L. はほとんどが J タイプ、一部に類似した K タイプが見られた。

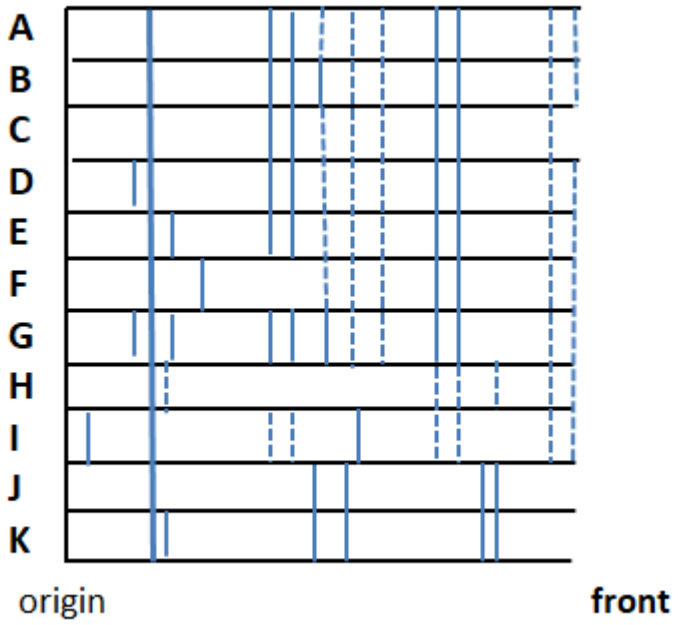


図 3.12. エステラーゼ・アイソザイムのザイモグラム・パターン

表 3.15. タネツケバナの生態型、人為雑種 F2 およびミチタネツケバナのエステラーゼ・ザイモグラム・パターン

| 生態型／栽培番号 | パターンのタイプ | | | | | | | | | | | 供試個体数合計 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | A | B | C | D | E | F | G | H | I | J | K | |
| 水田生態型 | | | | | | | | | | | | |
| 日本83003 | 25 | | | | | | | | | | | 25 |
| ネパール83009N | 2 | | | | | | | | | | | 2 |
| 庭地生態型 | | | | | | | | | | | | |
| 日本83010 | 9 | | | | | | | 1 | | | | 10 |
| ネパール83007N | 18 | | | | | | | | | | | 18 |
| ネパール83008N | 11 | | 1 | | | | | | | | | 12 |
| 高山生態型 | | | | | | | | | | | | |
| ネパール83006N | 1 | | | | | | | | 2 | | | 3 |
| 人為雑種$F_2$ | | | | | | | | | | | | |
| 日本83001（庭地型x水田型） | 44 | | | | | | | | | | | 44 |
| 日本83002（水田型x庭地型） | 88 | 6 | 5 | 2 | 3 | 1 | 2 | | | | | 107 |
| 自然集団 | | | | | | | | | | | | |
| 水田 | 4 | | | | | | | 5 | | | | 9 |
| 水田 | 10 | | | | | | | | | | | 10 |
| 庭地 | 8 | | | | | | | | | | | 8 |
| 庭地 | 6 | | | | | | | | | | | 6 |
| ミチタネツケバナ | | | | | | | | | | 18 | 2 | 20 |

自然集団において水田型と庭地型の生育分布が側所的に接するところで、両生態型の自然雑種群の形成が認められる。この生育場所では水田に近い庭地に大きな個体群が形成されていた。概して、庭地型の個体群は数個体で構成されているにすぎない。この個体群では、形態的形質の変異の幅が広く、両生態型の変異の範囲を含み込んでいる。安定的な形態的形質である角果長においても、人為雑種 $F_2$ は両親生態型の変異の幅を広く含み込んでいる。エステラーゼ・ザイモグラムのパターン・タイプにおいては、$F_2$（83001、庭地生態型 x 水田生態型、$F_1$ 自家受精）では、すべての個体が A タイプ、一方、$F_2$（83002、水田生態型 x 庭地生態型、$F_1$ 自家受精）ではほとんどが A タイプでありながら、部分的には幅広い変異がみられる。したがって、おおかたの自然集団は庭地生態型 x 水田生態型の雑種後代である可能性が考えられる。明瞭にザイモグラムのパターンが異なるのは、参照に用いたミチタネツケバナのみであり、タネツケバナの生態型間における変異は少ない。

### 7）日本およびネパールの 6 生態型間の人為交雑

日本産とネパール産の 6 生態型の間で 12 組合せの人為交雑を行い、それらの交雑率、雑種第 1 代 $F_1$ の種子発芽率および花粉稔性について実験観察した（図 3.12）。

日本の水田生態型と庭地生態型との間の生殖的隔離は弱く、相互に交雑率 92.3～100%、発芽率 72.4～81.5%、花粉稔性 90%であった。庭地生態型と石垣生態型との間の交雑率 38.5%、発芽率 8.1 および花粉稔性 23.7%といずれも低く、生殖的隔離が強く機能している。

ネパールの水田生態型と庭地生態型の間の生殖的隔離は強く機能し、交雑率 75.0～87.5%、発芽率 61.0～70.0%であるにもかかわらず、発芽した個体はみな途中で壊死する。庭地生態型と高山生態型の生殖的隔離も強く、交雑率 80.0～100%であるにもかかわらず、発芽率 0～10.7%、花粉稔性 79.4%である。

日本とネパールの水田生態型間ではまず地理的隔離がある上で、人為交雑率は 71.4%、

発芽率 69.3%でありながら、発芽した個体はみな壊死する。庭地生態型の間では、交雑率 90.0%、発芽率 34.0%、花粉稔性 59.8%で、生殖的隔離は完璧には機能してはいない。

さらに、日本の水田生態型とネパールの庭地生態型の間では、交雑率 66.7%、発芽率 2.4%、花粉稔性 31.3%で、交雑しても種子はほとんど発芽しないので生殖的隔離は強く機能している。逆の組合せで、日本の庭地生態型とネパールの水田生態型の間では、人為交雑率 89.4%、発芽率 63.0%と良好で、発芽した雑種 $F_1$ も生育は雑種強勢でとても良いが、花粉稔性 0.7%でほとんど不稔である。日本の水田生態型とネパールの高山生態型との間では、交雑率 80.0%で良好あるが、発芽率 3.0%にすぎない。ところが、生育した個体の花粉稔性 77.7%と比較的高い。

これらのデータからは、形態的な分類では著しく類似しており、別種として区別することは困難であるので、生態型の分類群概念は有効である。Turesson(1922、1925)は、同一種に属する個体群が異なる環境に生育し、その生育場所の環境条件に適応して分化した性質が選択圧により遺伝的に固定して生じた型を認め、集合種 coenospecies の中の最小単位の個体群とみなし、生態種 ecospecies の下においた。個々の生態型 ecotype に属する個体は同一の生態種の個体と自由に交雑が可能である。さらに、生態型のもとに、自然における極端な環境要因の組み合わせと働きによって生じる個々の反応型 reaction-type をを認めて、エコーフェン ecophene と呼んでいる。すなわち、生態種とは生育地を異にしているが、交配は自由に行われる生態型の集合であるとみなしている（河野 1974)。

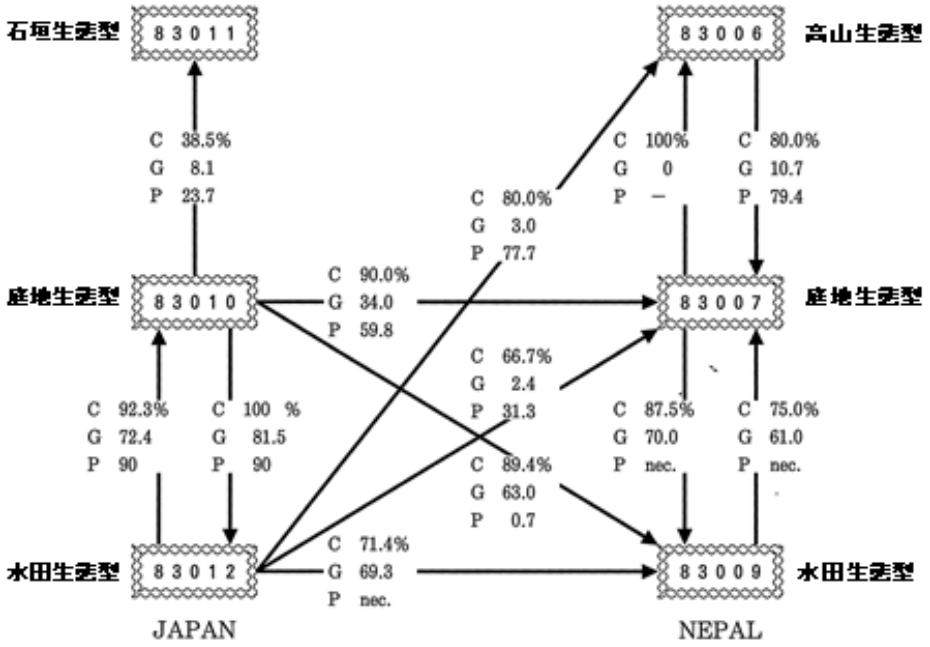


**図 3.13. 日本とネパールにおける生態型間の人為交雑率、人為雑種 $F_1$ の発芽率および花粉稔性**　　C；交雑率、G；発芽率、P；花粉稔性。

タネツケバナは北村・村田（1961）によれば、日本から台湾、朝鮮、中国、ヒマラヤ、ヨーロッパ、北アメリカの温帯・暖帯に広く分布している。したがって、広範な変異が想定でき、多様な種内分化から種分化が進行していることだろう。ここでは日本とネパールで得た研究材料についてのみ限定して検討するほかはない。

日華区系の東端の日本から西端のネパールにおいて、この限定した範囲で考え得ることを、タネツケバナの生態型分化は生態型の概念にそって図 3.13 に要約する（Turesson 1922,1925)。庭地型を原型として、日本とネパールでは別個に水田生態型と高山生態型を生じた。日本では水田生態型と庭地生態型の生殖的隔離はほとんどなく、地理的にも水田周辺で同所的に生育する場合があるので、自然雑種形成は起こる。他方、ネパールでは水田生態型と庭地生態型との間で生殖的隔離は著しく強いので、アジアにおける水田稲作の起源と伝播の課題とも関係している可能性も興味深い。東京都小金井市や国立市の路傍石垣に極まばらな集団が見受けられるが、この石垣生態型は特異な種内分化傾向を示し、タネツケバナの種分化の多様性をうかがわせている。図 3.14 に示した生態種の枠組では、日本とネパールに関しては、庭地生態型を祖として他の生態型へと分化していったと考えた。

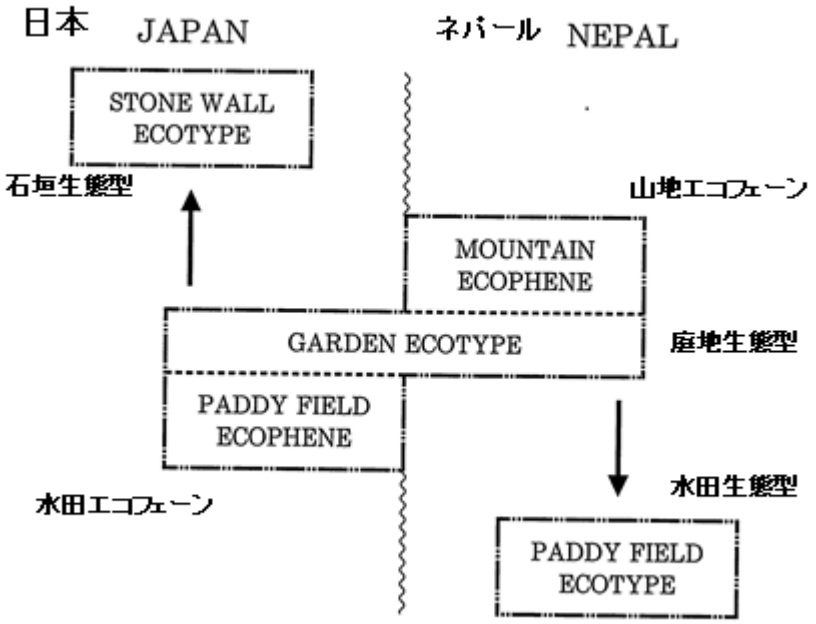


図 3.14. 生態型概念に基づく生態種 ecospecies の枠組

4）染色体の倍数性

タネツケバナ属の染色体数に関しては多くの報告がある。基本数は n＝8 であるが、倍数性による種分化が雑種形成とともに生じている。タネツケバナは n=32（8 倍体)、ジャニンジンは 2n=16（2 倍体）と記載がある（北村・村田 1961)。

表 3.16 に掲げたタネツケバナの根端で体細胞分裂を、花粉母細胞で減数分裂増を、酢酸カーミン染色法によって顕微鏡観察（油浸）した。図 3.14 に示すように、ネパールの高山生態型の根端細胞分裂では 2n=32、花粉母細胞では n=16 に見える。庭地生態型の根端細胞では 2n=32、花粉母細胞では n=16 に、また、水田生態型の根端細胞では 2n=32 に見える。どう見ても補表 3.1 にまとめたようにタネツケバナが 2n=64 には見えない。つまり、ネパールで収集したタネツケバナは、最近の研究で明らかになったオウシュウタネツケバナ（2n=32）あるいは別種を想定する必要があるのだろうか。図 3.13 に示したように、ネパールの高山生態型、庭地生態型および水田生態型の間では、人為交雑はできるが、種子は発芽率が低い、発芽しても途中で壊死するので、生殖的隔離がおおよそ成立している。日

本産タネツケバナの 3 生態型との人為交雑では、やはり強い生殖的隔離ができている。比較的人為交雑が良好であったのは、庭地生態型とタチタネツケバナの間のみである。形態や染色体数からして、ジャニンジンやミチタネツケバナではない。この課題についてはさらに検討が必要である。

表 3.16.　染色体数の確認に用いた系統

| 栽培番号 | | | | 種子親 | 花粉親 |
|---|---|---|---|---|---|
| 85002 | 84002self | ネパール高山生態型 | 83006N | 自家受粉 | |
| 85003 | 84003self | ネパール庭地生態型 | 83006N | 自家受粉 | |
| 85004 | 84004self | ネパール庭地生態型 | 83006N | 自家受粉 | |
| 85005 | 84005self | ネパール水田生態型 | 83009N | 自家受粉 | |
| 85009 | 84009self | $F_2$ | 84009F1 | 83006N高山型 | 83012タネツケバナ |
| 85011 | 84011self | $F_2$ | 84011F1 | 83007N庭地型 | 83010タチタネツケバナ |
| 85012 | 84012self | $F_2$ | 84012F1 | 83007N庭地型 | 83009N水田型 |
| 85015 | 84015self | $F_2$ | 84015F1 | 83009N水田型 | 83010タチタネツケバナ |

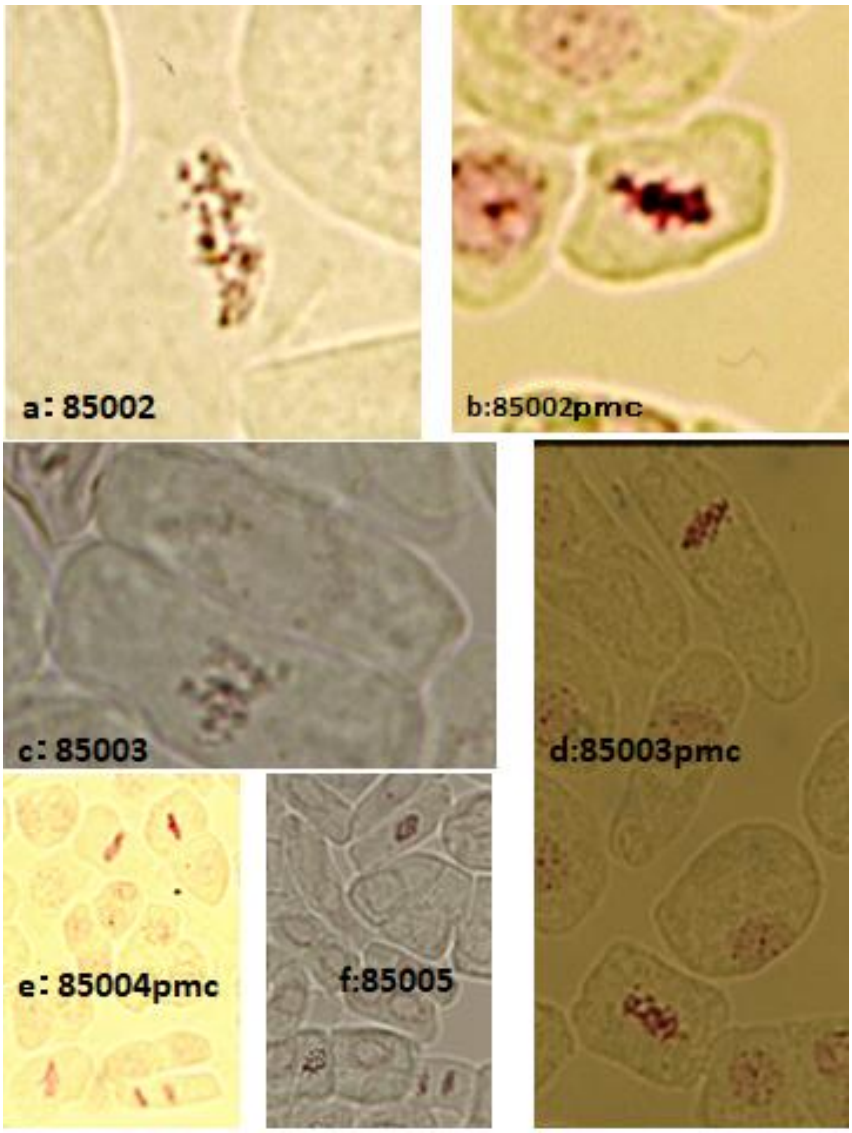


図 3.15. ネパールのタネツケバナ

高山生態型 a;85002 根端細胞、b;85002pmc 花粉母細胞:庭地生態型 c;85003 根端細胞、d;85003pmc 花粉母細胞、e；85004pmc 花粉母細胞：水田生態型 f；85005 根端細胞。

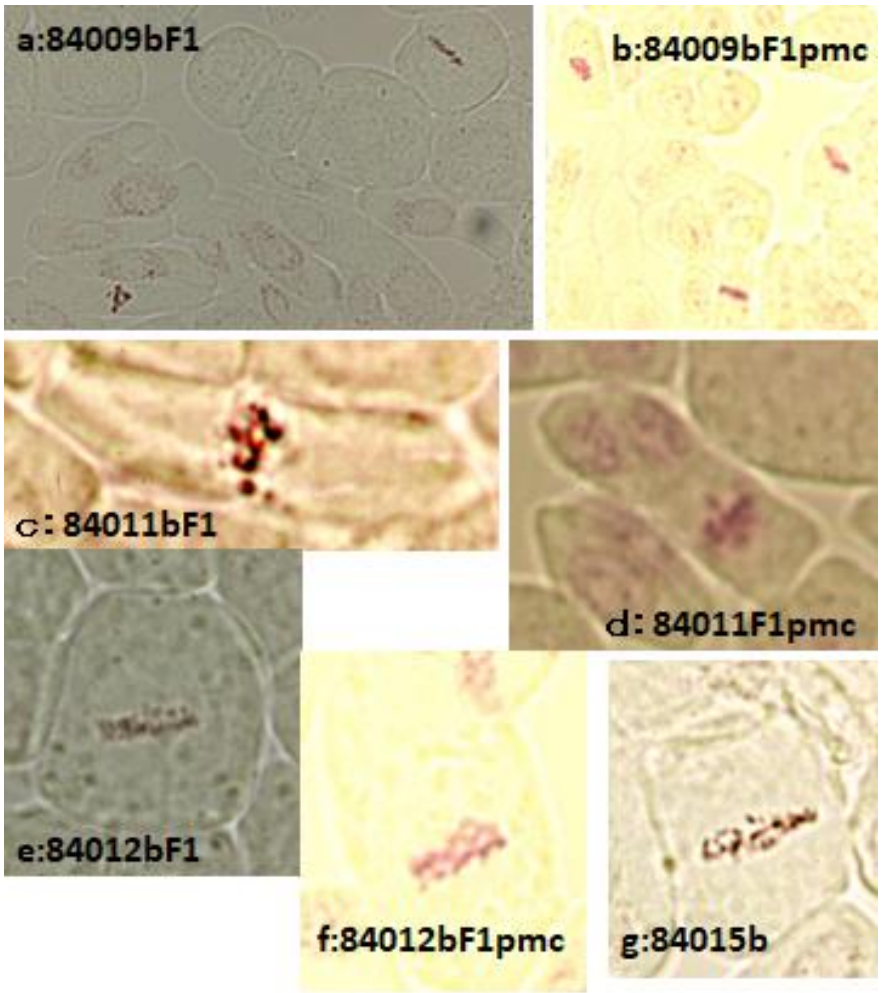


図 3.16.　ネパールと日本のタネツケバナの雑種の染色体

a；84009 b $F_1$ 根端細胞、b；84009b$F_1$pmc 花粉母細胞、 b 、c；84011 b $F_1$ 根端細胞、d；84011b $F_1$pmc 花粉母細胞、e；84012b $F_1$ 根端細胞、f；84012b$F_1$pmc 花粉母細胞、g；84015b 根端細胞。

5）新たな帰化雑草ミチタネツケバナの侵入

この種は 1983 年には東京都小金井市東町の路傍で、早春に開花し、素早く結実・枯死し、まことに目だたない集団を形成していた（図 3.15b）。当時はまだ、帰化植物としての報告は皆無であったので、私は、村田（1954）が京都府八木町の休耕田中で、タネツケバナに多数混生していたものをコタネツケバナと名づけていたので、小金井で見つけた種をコタネツケバナと認識していた。標本から描いたと記述されている図は形態的特徴から、ミチタネツケバナ *C. parviflora* L. に類似して見える（あるいはヒメタネツケバナ、長田 1976）。その後、工藤（1992）が腊葉標本の調査において、宮城県から日本海側への侵入帰化に気づき、和名をミチタネツケバナとした。小金井の種は確かにミチタネツケバナであるので、訂正しておく。清水ら（2001）の写真を見ると、コタネツケバナはタチタネツケバナに類似している。私は、ミチタネツケバナが自殖性の一年生草本であることまで確認したが、タネツケバナ属の研究を 1985 年頃には終えていた。

なお、図 3.15 のタチタネツケバナ(a)はインドのカルナタカ州バンガロールで、高原地帯の鉢物の中に侵入していた個体群である。ミチタネツケバナ(b)は小金井市の路傍に早春

に開花していた個体群で、2020 年 10 月 21 日には別の場所の路傍に芽生え(c)ていた。


**図 3.17.ミチタネツケバナの個体群**

東京都小金井市の路傍、a；開花、b；発芽、c；八重咲の開花、結実。

### 3.4.生活史の比較

多年生草本は一年以上生存する多回結実性 polycarpic であるが、一年生草本は一年以内に生活環を終えて枯死する一回結実性 monocarpic である（Harper and White 1974; Harper 1977)。一年生草本は少数の例外を除いて、有性繁殖戦略のみであるが、多年生草本は複合的に有性・無性および栄養繁殖戦略を示している。それゆえに、種子などの有性生殖器官への乾物重の分配は一年生草本において顕著に多い。他方、多年生草本においては無性生殖・栄養繁殖器官（栄養繁殖体、貯蔵器官など）への乾物重分配が著しく多い（Harper 1967; Harper and Ogden 1970; Kawano 1974,1975)。

タネツケバナ属雑草の生活環を比較すると（表 3.15)、は一般に冬季間にはロゼットを形成して生育を維持する。タネツケバナは冬生一年草の雑草で、年間周期的な稲作水田の耕起が始まる前に、自殖性により多数の種子を生産散布している。夏季にほとんどの種子は水田土壌中で休眠し、まれに発芽した夏型個体は少数の種子を生産している。

タチタネツケバナは通年生一年生の雑草で、比較的不安定な環境条件下にある庭地、路傍、苗床などに生育し、自殖性により種子生産を確保し、長角果殻の巻上弾力による長距離均一な種子散布、種子休眠の早期打破により、冬季を主な生育期間としながらも、夏季にも恒常的に個体群の形成を可能にしている。タチタネツケバナにおいても夏型個体の生育は不十分であるので、夏型は冬型が種子休眠性を弱め、夏季の人為環境下の生育地に侵入し、新たな種内分化に向かっていると考えられる。

ジャニンジンは冬生一年生草本で、比較的明るい林床、林縁に生育している自殖性の野草である。多数の種子生産を行い、種子を一定距離に効果的に散布し、安定的な生育場所で個体群を維持している。

オオバタネツケバナは多年生性が弱く栄養繁殖体形成も少ないが、自殖性が高いので、比較的多くの種子を生産する。種子は主に水中に散布されるが、ほとんど休眠せずに発芽

しており、種子の流水散布も含めて水生雑草として有効に分散し、生育地を確保している。ミズタガラシは多年草で稲作湿田に生育し、比較的大きな花器をもち、自家不和合の虫媒他殖性で種子生産数は少ないが、走出枝で多数のラミートを作り、旺盛な栄養繁殖をしている。

ここでは他殖性多年生草本と自殖性一年生草本との生活環の比較により、生育環境の維持拡大を保障する生活史戦略の差異が明瞭に示されている。Bell ら（1979）は 8 種の冬生一年生草本のバイオマス分配における季節的変化を測定し、全バイオマスの 12～22%が開花期過ぎまで根茎に分配貯蔵され、その後には根系への分配が減少し、繁殖器官へと分配が高まることを示しており、タネツケバナと場合と類似している。茎からの発根力の弱いオオバタネツケバナより、ミズタガラシは 27 倍も多くのラミートを形成する。

タネツケバナは本来冬生の一年生草本であったが、トキワハゼに見られると同じように（Kimata and Sakamoto 1979）、タチタネツケバナは夏生の個体群を形成するので、通年生一年生草本である。一般に、タネツケバナ属は冬季に生長して春季に開花する種が多いので、通年生は冬生から分化してきたのだと言える。

表 3.15. 生活環の比較

| 種名 | 春季 | 開花期 | 夏季 | 秋季 | 冬季 | 生活型 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| タネツケバナ | ロゼット生長、抽苔 | 冬型開花・結実・枯死 | 種子発芽、夏型成長、開花結実・枯死 | 種子発芽 | 冬型越冬ロゼット | 通年生一年草本 |
| タチタネツケバナ | ロゼット生長、抽苔 | 冬型開花・結実・枯死 | 種子休眠<br>種子発芽、夏型成長、開花結実・枯死 | 種子発芽 | 冬型越冬ロゼット | 通年生一年草本 |
| ジャニンジン | ロゼット生長、抽苔 | 冬型開花・結実・枯死 | 種子休眠 | 種子発芽 | 越冬ロゼット | 冬生一年草本 |
| オオバタネツケバナ | ロゼット生長、抽苔 | 冬型開花・結実 | 株萌芽・種子休眠<br>種子発芽、夏型成長、開花・結実 | 株増殖・種子発芽 | 越冬ロゼット | 多年生草本 |
| ミズタガラシ | ロゼット生長、抽苔 | 開花・結実 | 走出枝伸長、ラミート増殖 | ロゼット形成、種子発芽 | 越冬ロゼット | 多年生草本 |

**謝辞**

第 3 章に関わる研究は阪本寧男さんの助言のもとに進め、河野昭一さんおよび福田一郎さんからは有益なご助言をいただき、近田文弘さん、増沢武弘さん、大滝末男さんには材料収集においてお教えをいただいた。研究の一部は小林央往さん、河口徳明さんとの共同研究であった。これらの皆さんに御礼申し上げます。

**関係文献**

木俣美樹男・阪本寧男、１９７９、タネツケバナ属の生活型と繁殖様式、日本植物学会　第４４回大会。

Mikio Kimata. 1983. Comparative studies on the reproductive systems of *Cardamine flexuosa*, *C. impatiense*, *C. scutata* and *C. lyrata*, Cruciferae. The Botanical Magazine, Tokyo 96:299-312.

河口徳明・木俣美樹男、１９８４、タネツケバナの生態型分化について、日本生態学会　第３１回大会。

木俣美樹男・河口徳明・小林央往、１９８４、タネツケバナの生活型と繁殖様式　III、日

本植物学会　第４９回大会。
木俣美樹男、１９８６、タネツケバナの生活型と繁殖様式　Ⅳ、日本植物学会　第５１回大会。
Kimata, M. and H. Kobayashi. 1996. The Interspecific Differentiation of *Cardamine flexuosa*, Cruciferae, in Japan and Nepal. Environmental Education Research, Tokyo Gakugei Univ. 6: 9-21.

## 引用文献

Antonovics, J. 1968. Evolution in closely adjacent plant populations. V. Evolution of self-fertility. Heredity 23:219-238.
Armbruster, W.S. 1985. Patterns of character divergence and the evolution of reproductive ecotypes of *Dalechampia scandens* (Euphorbiaceae). Evolution 39:733-752.
Baker, H.G. 1955. Self-compatibility and establishment after “long-distance” dispersal. Evolution 9:347-378.
Baker, H.G. 1959. Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 24:177-190.
Baker, H.G. 1974. The evolution of weeds. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5:1-24.
Barton, N.H. and B. Charlesworth 1984. Genetic revolutions, founder effects, and speciation. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15:133-164.
Bell, K.L., H.D. Hiatt and W.E. Niles 1979. Seasonal changes in biomass allocation in eight winter annuals of the Mojave Desert. J. Ecol. 67-781-787.
Clausen, J. 1967. Biosystematic consequences of ecotypic and chromosomal differentiation. Taxon 16:271-279.
Ehredorfer, F. 1965. Dispersal mechanisms, genetic systems, and colonizing abilities in some flowering plant families. In: H.G. Baker and G.L. Stebbins, ed., The Genetics of Colonizing Species. pp.331-351., Academic Press, New York, USA.
Ehredorfer, F. 1968. Geographical and ecological aspects of infraspecific differentiation. In. V.H. Heywood, ed., Modern Methods in Plant Taxonomy pp.261-296. Academic Press, London.
Frankel, O.H., A.D.H. Brown and J.J. Burdon 1995. The conservation of plant biodiversity. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
Harper, J.L. 1967. A Darwinian approach to plant ecology. J. Ecol. 55:247-270.
Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, London, U.K.
Harper, J.L. and Ogden 1970. The reproductive strategy of higher plants. II. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. J. Ecol. 58:681-698.
Harper, J.L.and J. White 1974. The demography of plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 7:469-495.
Jain, S.K. 1976. The Evolution of inbreeding in Plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 7:469-495.
Jain, S.K. and A.D. Bradshaw 1966. Evolutionary divergence among adjacent plant populations, Heredity 21:407-441.

Kawano, S. 1974. Evolutionary Biology in Plants, II. Speciation and Adaptation, Sanseido, Tokyo (in Japanese).
Kawano, S. 1975. The productive and reproductive biology of flowering plants. II. The concept of life history strategy in plants. J. Coll. Lib. Arts. Toyama Univ. 8:51-86.
Kawano, S., M. Suzuki and S. Kojima 1971. Biosystematics studies on *Maianthemum* (Liliaceae-Polygonatae). V. Variation in Gross Morphology, Karyology, and Ecology of North American Populations of *M. dilatatum sensu lato*. Bot. Mag. Tokyo 84:299-318.
Kawano, S. and Y. Nagai 1975. The productive and reproductive biology of flowering plants. I. Life history of three *Allium* species in Japan. Bot. Mag. Tkyo 88:281-318.
Kimata, M. 1978. Comparative studies on the reproductive systems of *Mazus japonicus* and *M. miquelii* (Scrophuraliaceae). Plants Syst. Evol.129:243-253.
Kimata, M. and S. Sakamoto 1979. Comparative studies on the population dynamics of *Mazus japonicus* and *M. miquelii*, Scrophulariaceae. Bot. Mag. Tokyo 92:123-234.
Kimata, M. and S. Sakamoto 1982. Interrelationships between the mode reproduction and the habitat of two weedy *Agropyron* species, *A. tsukushiense* and *A. humidorum*, Gramineae. Weed Research (Japan) 27:103-111.
北村四郎・村田源 1961、原色日本植物図鑑草本編（II）離弁花類、保育社、大阪。
Linhart, Y.B. 1974. Intra-population differentiation in annual plants, I. *Veronica peregrine* L. raised under non-competitive conditions. Evolution 28:232-243.
Lefébvre, C. 1970. Self-fertility in maritime and zinc mine populations of *Armeria maritima* (Mill.) Willd. Evolution 24:571-577.
Ogden, J. 1974. The reproductive strategy of higher plants. Columbia Univ. Press. New York, USA.
長田武正 1976、原色日本帰化植物図鑑、保育社、大阪。
Matsumura, M. 1967. Genecological studies on the foxtail grass, *Alopecurus aequalis*, in Japan. Res. Bull. Fac. Agri., Gifu Univ. 25:129-208 (in Japanese).
Sakamoto, S. 1961. An early ecotype of *Agropyron tsukushiense* var. *transiens*. Seiken Ziho 12:45-48.
佐竹義輔 1964、植物の分類―基礎と方法、第一法規、東京。
清水矩宏・森田弘彦・廣田伸七 2001、日本帰化植物写真図鑑、全国農村教育協会、東京。
Stebbins, G.L. 1950. Variation and Evolution in Plants. Columbia Univ. Press, New York, USA.
Stebbins, G.L. 1957. Self fertilization and population variability in the higher plants. Amer. Nat. 91:337-354.
Stebbins, G.L. 1958. Longevity, habitats, and release of genetic variability in the higher plants. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 23:365-378.
Stebbins, G.L. 1974. Flowering Plants. Harvard Univ. Press, Cambridge, USA.
Turesson, G. 1922. The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas III:211-350.
Turesson, G. 1925. The plant species in relation to habitat and climate ---Contributions to the knowledge of genecological units. Hereditus VI:147-236.

Watokinson, A.R. 1978. The demography of a sand dune annual. III. The dispersal of seeds. J. Ecol. 66:483-498.
Wolff, K. 1988. Genetic analysis of ecological relevant morphological variability in *Plantago lanceolate* L. 3. Natural selection in an $F_2$ population. Theoretical and Applied Genetics 75:772-778.

## 補遺 3.最近の研究による再検討

### 1.最近の研究の進展

私が研究してきた植物の分類群においてもそれらの分類体系や位置づけが大きく変化している。しかし、私は今更ながら再検討し、修正や再整理は到底できない。学名の修正による誤解や混乱に陥らないように、第 3 章においても私が研究していたころの分類体系のままに記述しておく。それでも生態的な調査や実験の意義が失われることはないと考えている。その後の文献や最近の研究の補足については、ここで順次、可能な限りレビューしておきたい。

工藤（2017）の総説において第 3 章に関連する議論を要約引用するが、前述と些少の齟齬もあるので、これらについての考察は 3.4 節に加えておく。

アブラナ科は約 3,000 種の草本を含み、タネツケバナ属は約 200 種からなる。日本には 20 数種が分布し、これらの内で農耕地の雑草となっているのはタネツケバナ、オオバタネツケバナ、およびミチタネツケバナである。今までに、生活史、生態、進化、系統地理、外来植物、形態形成、ゲノムなど様々な観点から研究がなされてきた。これらの研究を概観し、次の点を主に論考する。

日本のタネツケバナ（2n=64、8 倍体）は *C.flexuosa*（2n=32、4 倍体）とは別種であり、学名は *C.occulta* Hornem.とするべきである（Marhold et al. 2016）。*C.flexuosa* はヨーロッパの山地、ブナ林やトウヒ林の林縁に広く分布している。両種の生態的分布は大きく異なり、地理的分布は連続していない。また、葉緑体 DNA のハプロタイプの分析では、タネツケバナと *C.flexuosa* とは単系統性を示さない。東アジアに分布するタチタネツケバナ *C.fallax* Nakai などと、*C.flexuosa* はヨーロッパに分布する *C.amara* L.とそれぞれ単系統性を示した。*C.flexuosa* は *C.amara* L.とミチタネツケバナを推定両親種とする異質 4 倍体である(Mandákobá et al. 2014)。

タネツケバナは水田以外に生育地が見られないために、水田耕作とともに日本に侵入してきた史前帰化植物である。タネツケバナは外来種として北米やオーストラリアなど世界の温帯圏に分布を広げている。表現型可塑性が大きく、形態は相違が大きい。育苗ハウスや花壇の雑草として帰化している。ヨーロッパには、スペインで 1993 年に、イタリアの水田で 2003 年に、ドイツに 2004 年に、侵入して生育が報告されている。

オオバタネツケバナは東アジアに分布する異質倍数性の 4 倍体である。最も近縁な推定両親種は *C.amara*（多年生 2 倍体）と *C.parviflora* L. （一年生 2 倍体）である。日本のオオバタネツケバナは地理的に変異があり、本州東北地方南部から中部地方北部を境界として南北の系譜に分けられる。南方の系統はさらに西南―北東集団に分化している。変種やコシジタネツケバナ *C.niigatensis* H.Hara などはオオバタネツケバナから派生分化したと考えられる(Shimizu-Inatsugi et al. 2016)。

ミチタネツケバナ *C.hirsuta* L.はヨーロッパ原産の外来植物で、自殖性一年草本、2 倍体(2n=16)である。ゲノムが決定（2016）されており、モデル植物になる。雄ずい数は温度によって変わる。水田中にタネツケバナ、畦畔にミチタネツケバナとすみわけが見られる場所もある。ミチタネツケバナの種子は湛水土壌中では約 1 か月で死滅する。原産地のヨーロッパではほとんど種子休眠を示さない系統から深い休眠性をもつ系統までがある。日本に帰化した系統は休眠性が深い(Kudoh et al. 2007)。ミズタガラシ *C.lyrata* Bunge は絶滅危惧種になっている。

Katou（2020）はタネツケバナ属をよく整理して次のように記述しており、染色体数などが記載されている種について要約引用する。

①タネツケバナ *C.occulta* Hornem.は水田など農耕地周辺に生育する一年草または 2 年草。染色体数は 2n=64（8 倍体)、在来種。日本全土、中国、インド、熱帯東アジア、北半球全体に分布し、変

異が多い。DNA 解析により、*C. flexuosa* とは別種とされた（Lihova 2006）。
②オウシュウタネツケバナ *C. flexuosa* は林縁に生育する。一年生あるいは短命の多年草。染色体数は 2n=32（4 倍体）。ヨーロッパ、トルコ、イラン、北アフリカに分布している。
③コタネツケバナ（ヒメタネツケバナ）*C. parviflora* は無毛で種子にヒレがある一年草。2018 年に *C. kokaiensis* に改名された。染色体数は 2n=16（2 倍体）。日本本州から中国浙江省、ロシア、ユーラシア、北アフリカ、北アメリカに分布している。
④ミチタネツケバナ *C. hirsuta* L. 花期にも根生葉がある一年草。染色体数は 2n=16（2 倍体）。日本には 1970 年頃に侵入した。中国、フィリッピン、インド亜大陸、中央アジア、南西アジア、東南アジアに分布している。
⑤オオバタネツケバナ *C. scutata* Thunb. は一年草、2 年草、まれに短命の多年草である。染色体数は 2n=32（4 倍体）。日本全土、韓国、中国、台湾、ロシア。ミズタネツケバナを含む。
⑥オオマルバコンロンソウ *C. arakiana* Koidz. は多年草。染色体数は 2n=32（4 倍体）。樹林下の湿った場所に生育している。日本固有で、西日本京都以南に分布する。
⑦タチタネツケバナ *C. fallax*（O. E. Schulz）Nakai は 2 年草。染色体数は 2n=48（6 倍体）。日本、朝鮮、中国東部。山地よりの原野や河原、溜池畔に生育している。＊*C. parviflora*（2 倍体）から *C. fallax* に変更された（Marhold et al. 2007）。
⑧ジャニンジン *C. impatiens* は 2 年草、まれに 1 年草。染色体数は 2n=16、32（2 倍体、4 倍体）。日本、東アジア、ロシア、インド亜大陸、中央アジア、南西アジア、ヨーロッパに分布している。日蔭、水辺、道端、野原、やや湿気った場所に生育する。
⑧コンロンソウ C. leucantha（Tausch）O. E. Schulz は多年生。染色体数は 2n＝16（2 倍体）。日本、朝鮮、中国、ロシアに分布している。
⑨ミズタガラシ *C. lyrata* Bunge は多年草。日本関東以西、韓国、中国、ロシアに分布している。
⑩オオケタネツケバナ *C. dentipetala* Matsum. は多年草。日本固有、本州北部日本海側、山地の林下、林縁の湿気った場所に生育している。
⑪ミヤマタネツケバナ *C. nipponica* Franch. et Sav. は多年草。北海道、本州中北部、台湾に分布している。

Mandáková ら（2014）は *C. flexuosa* は異質 4 倍体（2n=4x=32）で、2 倍体の *C. amara* と *C. hirsuta*（2n=2x=16）から起原し、広範囲に分布を広げてきた、としている。また、Flora of China（2020）では、一年生か二年生草本。畑、路傍、草原、攪乱地、小川の畔、湿気った場所、温室。海抜 3,600 m まで生育。中国、日本、朝鮮、東南アジア、フィリッピン、インド亜大陸、ヨーロッパ原産、オーストラリア、南北アメリカに帰化。非常に変異性が高い。20 の infraspecific taxa が試験されたが、*C. flexuosa* は混乱していて、*C. parviflora*、*C. scutata*、および *C. pensylvanica* の合わせて 4 種を含んでいた、としている。

Lihová ら（2006）は次のように要約を記している。*C. flexuosa* は 4 倍体で、東アジア、北アメリカ、ヨーロッパに分布している。系統関係と関連する分類学的含意を全体的なグループとして検討した 19 分類群のうちで、アジアの雑草個体群の *C. flexuosa* は、ヨーロッパの *C. flexuosa* とはまったく異なる分類群である。水田に普通に見られるこの雑草（異質倍数体）は、その起源地から適当な環境に定着する過程によって分布を広げて行った。帰化雑草として、オーストラリアや北アメリカにも生育している。異種間の遺伝的変異（特に cpDNA）の対象的なパターンが明らかになった。広域分布している *C. hirsuta* および *C. flexuosa* においてはほんの少しのハプロタイプ変

異が見られたが、他方で、日本の比較的狭い地域に限定されている 4 倍体の *C. sucutata* でより大きな変異が系統地理学的構造に示された。

### 2) 最近の研究からの再検討課題

最近の研究を参照して、第 3 章の記述を再検討すべき課題を補っておきたい。私の研究課題は、植物と人間が農耕という共進化関係を結ぶ栽培化過程の前段階にある植物の側の適応の様態、種分化という小進化についてである。アブラナ科やイネ科の栽培植物は一年生草本が多い。近縁種あるいは亜種には野生の多年生草本があるので、これら多年生草本から第四紀に一年生草本がどのように多年生草本から適応進化してきたかに焦点を当てている。したがって、詳細な分類体系の研究に関して進めはするが、主題はここにはないので分類学的研究に依拠することになる。言い換えれば、新たな研究成果によって分類体系が変化して、第 3 章の考察に影響が及び、再検討は必要になるだろう。しかしながら、古典的であっても、生態遺伝学的な調査や実験結果は植物の生育現場での実証であるので、これらの結果の考察は大きく揺らぐことはない。

第 3 章におけるこれまでの記述では、すべての系統を形態的に見てタネツケバナの単一種分類群と同定し、その生態型分化として比較検討してきた。しかしながら、補遺 3 に記した最近の研究成果から再検討すると、生殖的隔離が強くできている系統については、複数種である可能性を改めて考えた方がよいようだ。日本の水田型と庭地型は生殖的隔離がほぼないのでタネツケバナ（*C. occulta*）、石垣生態型はむしろコタネツケバナ（*C. kokaiensis*）、ネパールの庭地型はタネツケバナ亜種（*C. occulta* ssp.）、水田型は地理的・生殖的隔離もしているタネツケバナ亜種（*C. occulta* ssp.）、高山型はオウシュウタネツケバナ（*C. flexuosa*）の可能性を今後再検討する必要がある。日本には分布せず、別種とされたオウシュウタネツケバナ（和名と学名改定後の *C. flexuosa*）の染色体数は 2n=32（4 倍体）で、*C. amara*（2 倍体）と *C. hirsuta*（2 倍体）から起原し、広域分布したとされる。さらに複雑な雑種形成が明らかになり、アジアのタネツケバナも含めて分類群が混乱しており、大きく分類の見直しが行われている。

第 3 章で用いた種についての染色体数は次の通りである。日本に生育している一年生草本のタネツケバナ（学名改定後の *C. occulta*）は 2n=64（8 倍体）である。タチタネツケバナ（*C. fallax*）は 2n=48（6 倍体）、ジャニンジン（*C. impatiens*）は 2n=16、32（2 倍体、4 倍体）である。ミチタネツケバナ（*C. hirsuta*）は一年生草本で、2n=16（2 倍体）である。オオバタネツケバナ（*C. sucutata*）は一年生草本ないし短命の多年生草本で、2n=32（異質 4 倍体）とされる。推定両親種は多年生 2 倍体の *C. amara* と一年生 2 倍体の *C. parviflora* である。ミズタガラシ（C. lyrata）は多年生で、染色体数は検索したが見つけられなかった。

第 3 章で示されたようにオオバタネツケバナの多年生性が弱いのは、最も近縁な推定両親種が *C. amara*（多年生 2 倍体）と *C. parviflora* L.（一年生 2 倍体）であることと関連しているようだ。第 4 章の多年生イヌガラシと一年生スカシタゴボウの雑種である多年生ヒメイヌガラシの事例との共通性があると考えられる。多年生性は一年生性に対して遺伝的に顕性（優性）である。

ミチタネツケバナ *C. hirsuta* を当初、コタネツケバナ *C. parviflora* と認識していたが、この点については関西地方の水田で同所的に生育しているとの記載があるが、関東地方ではではタネツケバナはミチタネツケバナとは水田で同所的ではないので、コタネツケバナ

が混同され、誤認識されている可能性もある。

自殖性一年草本で攪乱される生育場所に広域散布する雑草タネツケバナは高次倍数性であり、一方、安定的な生育場所に個体群を作る種は 2 倍体である点には注意しておく必要がある。

補表 3.1.　最近の分類群と染色体数

| 種名 | 和名 | 一年生 | 多年生 |
|---|---|---|---|
| *C. occulta* | タネツケバナ | 64 | |
| *C. flexuosa* | オウシュウタネツケバナ | 32 | |
| *C. kokaiensis* | コタネツケバナ | 16 | |
| *C. hirsuta* | ミチタネツケバナ | 16 | |
| *C. fallax* | タチタネツケバナ | 48 | |
| *C. impatiens* | ジャニンジン | 16, 32 | |
| *C. sucutata* | オオバタネツケバナ | | 32 |
| *C. arakiana* | オオマルバコンロンソウ | | 32 |
| *C. leucantha* | コンロンソウ | | 16 |
| *C. lyrata* | ミズタガラシ | | ? |
| *C. dentipetala* | オオケタネツケバナ | | ? |
| *C. nipponica* | ミヤマタネツケバナ | | ? |

## 引用文献


Flora of China　2020、www.eFloras.org　FOC Vol.8:105.　*C. flexuosa* Withering。

Katou 2020 (著者不詳)、タネツケバナ、三河植物、https://mikawanoyasou.org/index.html

Kudoh, H., M. Nakayama, J. Lihová, and K. Marhold 2007. Does invasion involve alternation of germination requirements? A comparative study between native and introduced strains of an annual Brassicaceae, *Cardamine hirsuta*. Ecol. Res. 22:869-875.

工藤洋 2017、日本産アブラナ科タネツケバナ属雑草の生物学、雑草研究 62 (4) : 175-183。

Lihová, J. and K. Marhold, H. Kudoh, and M.A. Koch 2006. Worldwide phylogeny and biogeography of *Cardamine flexuosa* (Brassicaceae) and its relatives. Am. J. Bot. 93:1206-1221.

Lihová, J. K, Marhold, H. kudoh, and M.A. Koch 2006. Worldwide phylogeny and biogeography of *Cardamine flexuosa* (Brassicaceae) and its relatives, American Journal of Botany 93(8):1206-1221.

Lihová, J., H. Kudoh, and and K. Marhold 2010. Genetic structure and phylo-geography of a temperate-boreal herb, *Cardamine sucutata* (Brassicaceae), in Northeast Asia inferred from AFLPs and cpDNA haplotypes. Amer. J. Bot. 97:1058-1070.

Mandáková,T., K.Marhold and M.A. Lysak 2014. The widespread crucifer species *Cardamine flexuosa* is an allotetraploid with a conserved subgenomic structure, New Phytologist 201:982-992.

Marhold, K., M. Ŝlenker, H. Kudoh and J. Zozomová-Lihová 2016.　*Cardamine occulta*, the correct species name for invasive Asian plants previously classified as *C. flexuosa*, and its occurrence in Europe. PhytoKeys 62:57-72.

Shimizu-Inatsugi, R., A. Terada, K. Hirose, H. Kudoh, J. Sese and K.K. Shimizu 2016.

Plant adaptive radiation mediated by polyploid plasticity in transcriptomes. Mol. Ecol. 26:193-207.

## 参考文献

Howard, H.W. 1951. The so-called chromosome-races of *Cardamine pratensis* and *Nasturtium officinale*, Nature Vol.168:477-478.

Kučera J. I.Valko and K. Marhold 2005. On-line database of the chromosome numbers of the genus *Cardamine* (Brassicaceae). Biologia Bratislava 60/4:473-476.

Marhold, M. and J. Lihová 2006. Polyploidy, hybridization and reticulate evolution: lessons from the Brassicaceae. Pl. Syst. Evol. 259:143-174.

Rashid, A. and H. Ohba 1993. A revision of *Cardamine loxostemonoides* O.E.Schulz (Crucifeae). J. Jpn. Bot. 68:199-208.

John, H. St. 1945. Revision of *Cardamine* and related Cruciferae in Hawaii, and Nasturtium in Polynesia Pasific Plant Studies 3. Occasional Papers of Bernice P. Bishop Museum, Hawaii, USA. Vol. XVIII:77-93.