

帰化種ミチタネツケバナ (*Cardamine hirsuta*) の生活史特性

石栗 義雄*・工藤 洋**・河野 昭一***

Life history of *Cardamine hirsuta* as a new ruderal species in Japan

Yoshio Ishiguri*, Hiroshi Kudoh** and Shoichi Kawano***

要約：近年、日本に帰化し、現在各地にその分布を拡大しているミチタネツケバナ (*Cardamine hirsuta* L.) の形態的特徴および生活史特性を本種と近縁なタネツケバナと比較した。形態的な特徴はタネツケバナの雄ずいが6本であることに對して本種は4本であり、花卉が短く花はタネツケバナよりも明らかに小形である。葉は兩種とも羽状複葉であるが、ミチタネツケバナは小葉縁が丸みを帯びている。長角果は軸に對して鋭角であり、タネツケバナと明白に區別される。花芽分化は短日、長日および低温の有無に關係無く誘導されるが、低温処理の後の長日条件は著しく開花を促し、高い子実生産を生じる。したがって、タネツケバナ同様に本種は量的長日植物である。花芽誘導に伴う抽苔後も個体基部に多数のロゼット葉を残す特徴を示す。タネツケバナより明らかに発達したロゼットはより乾燥した環境に適應した形質である。しかし、他種植物との競合的な環境には適應性が低く、比較的オープンな環境に集団を形成している。本稿では実験的に低温、日長条件を与え、ミチタネツケバナの主軸節の動きおよび分枝様式を中心にその生活史特性について記述した。

キーワード：帰化種、ミチタネツケバナ、生活史特性

はじめに

アブラナ科タネツケバナ属 (*Cardamine*) では世界に約160種、日本には約14種が知られている (日本の野生植物, 平凡社)。これらの中でタネツケバナ (*C. flexuosa*) は広く日本各地に分布し、農耕地、路傍などで容易に見ることができる。近年、このタネツケバナに類似した新たなタネツケバナ属植物が貿易港周辺地域を中心に見い出されるようになり、急速にその分布を日本各地に拡大しつつあることが判明した。この種が世界的に広く分布する *Cardamine hirsuta* L. であることが同定され、和名をミチタネツケバナと呼ぶことが提唱された (Kudo et al. 1992)。以来、本種の分布の確認が日本各地でなされ、現在では福井から山形県にかけての日本海沿岸、京都、大阪、つくばそして仙台と太平洋沿岸および内陸部にも分布の拡大が見られる。標本調査によれば1974年に鳥取で採集されたものが最も早く、我々がフィールド調査をした

1990年には富山市、新潟県聖籠町、酒田市、仙台市で見い出される程度の分布であったことから、新帰化種ミチタネツケバナは日本各地に急速な分布の広がりを見ていることが推測された。

ミチタネツケバナの形態的特徴は次の通りである。雄ずいは4本であり、6本のタネツケバナと明確に區別できる。花卉の長さは2-3mmで明らかにタネツケバナの花より小形である。節間伸長後の主茎上に形成される茎葉はタネツケバナよりも針形を呈し、特に花序直下の茎葉にその特徴が明確に示される。さらに、長角果 (アブラナ科の種子を内包する莢の呼称, Siliqua) が主軸に對して鋭角に配置され、明確にタネツケバナのそれとは異なっている。兩種とも葉の形状は羽状複葉であるが、ミチタネツケバナの小葉の葉縁 (とくに頂小葉) はタネツケバナよりも切れ込みが少なく、全体として丸みを帯びている特徴を示す。

* 東北大学大学院生命科学研究科 〒980-8577 仙台市青葉区片平2-1-1

Graduate School of Life Sciences, Tohoku University, 2-1-1 katahira, Aoba, Sendai 980-8577, Japan

** 東京都立大学大学院理学研究科

*** 京都大学

第1表 短日条件下におけるタネツケバナ各集団の平均到花日数および集団内開花率

集団 (北緯)	到花日数	開花率
岩手, 普代 (40.00)	開花せず	0
岩手, 気仙 (38.59)	120.5±13.5	25.0
宮城, 山元 (37.54)	113.2±13.1	56.3
千葉, 丸山 (35.00)	90.4±12.9	100.0
沖縄, 与那国 (24.26)	61.9± 4.4	100.0

第2表 低温長日条件下におけるタネツケバナ各集団の平均到花日数および集団内開花率

集団 (北緯)	到花日数	開花率
岩手, 普代 (40.00)	53.9±0.9	100.0
岩手, 気仙 (38.59)	53.4±0.6	100.0
宮城, 山元 (37.54)	51.9±0.6	100.0
千葉, 丸山 (35.00)	52.1±1.1	100.0
沖縄, 与那国 (24.26)	48.7±1.3	100.0

ここではタネツケバナ属植物の生活史を制御する日長および低温に対する反応を中心にタネツケバナとの比較からミチタネツケバナの生活史特性を紹介する。本稿では4種の環境条件が用いられているが、その条件設定は以下の通りである。すなわち日長の効果を見るために長日(16時間日長)および短日(8時間日長)が設定された。さらに低温の効果として低温処理(短日条件で5-8℃に30日間)と日長を組み合わせ、低温処理後長日(低温-長日)および低温処理後短日(低温-短日)が設定された。実験は全て環境制御装置(Koito, KG型)を用いて行い、昼温23℃、夜温18℃とした。

タネツケバナの開花と集団分化

ミチタネツケバナに近縁なタネツケバナは基本的に越年性の一年草であり、バーナリゼーションと長日条件が開花結実を著しく促進する。しかし、これらの環境条件は絶対的ではなく、周年を通して温暖な地域では夏、秋の開花個体が観察される。これはタネツケバナが一定のバイオマスに至った個体は抽苔、開花結実に移行出来ることを示し、いわゆる量的長日植物といわれる日長性を示す種であることを意味している。

タネツケバナがもっとも開花に移行し難い条件である短日条件下で各集団を比較すると野外自然集団ではそれぞれの環境に適合した集団が確立している様子が明確となる(第1表)。すなわち、緯度の高い東北北部の集団は短日条件の下では開花に至らない個体の集団であり、秋の短日条件の下ではロゼットを発達させ生殖成長相への移行が抑制される。これは発達したロゼット個体が冬の低温と乾燥に耐えることを可能とし、結果として集団

第3表 タネツケバナとミチタネツケバナの到花日数

	長日	短日	低温-長日	低温-短日
タネツケバナ	50.5±2.8	57.5±3.8	40.2±2.0	47.3±3.0
ミチタネツケバナ	54.8±3.0	71.6±2.7	45.1±1.4	62.8±2.5

第4表 低温長日条件下における主軸節数および節間伸長節の比較

	主軸節数	節間伸長節数	非節間伸長節数
タネツケバナ	17.5 ± 1.1	8.1 ± 1.2	9.4
ミチタネツケバナ	31.2 ± 4.3	4.8 ± 0.7	26.4

の維持につながる。集団の緯度の南下にともない、短日条件下でも開花に至る個体の割合が増大し、やがて全個体の開花が可能な集団が見られるようになり、最も緯度が低い集団では短日条件の下でも極めて短い到花日数を示す。このように普代集団では秋の開花が見られず、冬にバーナリゼーションが完結したのち、春の気温上昇と日長が長くなる光周期変化によって、同調的に頂芽、腋芽が一斉に節間伸長を開始して開花結実に至る。しかし、与那国集団は一年を通して開花結実が可能であり、同一の種にあってもフェノロジーが大きく異なる。

最も開花が促される条件である低温-長日では、到花日数の集団間の差はほとんど見られない(第2表)。

このようにして、タネツケバナでは日本各地の環境に適応した集団が確立しており、集団の明確な分化が観察される。一方、近年日本に帰化し、分布の拡大過程にあるミチタネツケバナはタネツケバナ同様に量的長日植物であり、今後どのような集団の分化が確立し得るかは大変興味深い。

ミチタネツケバナの開花と環境条件

上述のように日本各地に分布するタネツケバナの開花には明確な集団分化が生じているが、現在分布を広げつつあるミチタネツケバナにおいても同様に集団が生育地の環境に適合したものに分化することが考えられる。この可能性を検討するために、北緯37度附近のタネツケバナ滑川集団とミチタネツケバナ仙台集団(北緯38度附近)の到花日数を異なる環境下で比較した(第3表)。

低温処理を受けない長日および短日条件では、タネツケバナは日長の違いに関係なく50-60日で開花に至ったが、ミチタネツケバナは短日では長日より約20日程度開花が遅延した。低温処理は何れの日長においても両種とも開花が促進されたが、ミチタネツケバナは短日では長日より15日以上、開花の遅延が認められた。したがって、ミチタネツケバナは基本的にタネツケバナと同様に長日、短日両条件下で開花し得る量的長日植物であ

第5表 分枝様式

種-条件	基部分枝数	基部分枝長	上位分枝数	上位分枝長
タネツケバナ				
低温-長日	7.5 ± 0.5	178. ± 48.0	8.1 ± 1.2	95.7 ± 46.9
短日	7.2 ± 1.3	164. ± 45.1	3.8 ± 1.2	126.6 ± 42.9
ミチタネツケバナ				
低温-長日	5.5 ± 1.5	320. ± 51.3	4.8 ± 0.7	237.8 ± 55.8
短日	4.2 ± 1.5	137. ± 79.5	2.0 ± 0.5	181.7 ± 52.8

るが、富山県滑川産のタネツケバナよりも強い日長依存性がみられる。ただし、すでにみたようにタネツケバナにおいては日長依存性の地理的変異がみられ、ここでみたミチタネツケバナよりも強い日長依存性を持つ集団が存在する(第1表参照)。

ミチタネツケバナの主軸節の特徴

タネツケバナおよびミチタネツケバナの栄養成長段階で形成されるロゼットは節とそれに附随する葉を一単位とする構造が積み重なって主軸を形成している。発育相が生殖成長段階に移行して最初に生じる形質発現は節と節との間の組織が伸長する節間伸長である。どの節位から節間伸長が開始するかによって、最終的な草型が大きく異なる。第4表に最も開花が促される低温処理後長日条件で得られる節間伸長開始節の比較を示した。

節位は花序直下の節から基部に向かって数えた節数で示している。第4表のように、タネツケバナは第8節が、ミチタネツケバナは第5節が節間伸長開始節である。すなわち、タネツケバナはミチタネツケバナよりも3節下位の節から節間伸長を開始していることをこの結果は示している。さらに、栄養成長期間に形成した総節数はタネツケバナが17.5に対してミチタネツケバナは31.2と大きく、したがって、節間伸長を終了した開花期にはミチタネツケバナは多数のロゼット葉を個体基部に残している(非節間伸長節数)。一方、タネツケバナは基部に9.4節の非節間伸長節を残しているが、それらは全て幼植物時の節の痕跡であり、ロゼット葉は老化によって殆ど残されていない。このように、ミチタネツケバナは開花結実期に多数のロゼット葉を個体基部に残していることが大きな特徴であり、タネツケバナの開花期の草型と大きく異なっている。

分枝様式における比較

第4表で明らかのように、ミチタネツケバナは個体基部に多くの非節間伸長節を残して抽苔することが特徴的であった。これは個体基部からの分枝(基部分枝)を形成する腋芽を多数有することを示している。しかし、第5表に示されているように、ミチタネツケバナの基部分

枝数はタネツケバナよりも明らかに少なく、多数の腋芽が発育を抑制された。

ミチタネツケバナの基部分枝は開花を促す低温-長日条件で非常に成長が促され、タネツケバナの2倍に達する成長を示した。また、ミチタネツケバナの旺盛な分枝の成長は上位分枝にも見られ、結果として、ミチタネツケバナは開花時に叢生型の草型であった。このようにミチタネツケバナの大型分枝花序が形成された後、種子の稔実段階には基部ロゼット葉が急速に枯れ上がりを見せることから、これら個体基部ロゼット葉から資源の供給が分枝の成長に貢献したものと思われる。

むすび

ここで紹介した新帰化種ミチタネツケバナはタネツケバナと同じ量の長日植物であることから、花芽分化に対する日長および低温要求性が可塑的に調節可能である。したがって、この可塑性を機能させてそれぞれの環境に適応した集団が分化し、日本各地に定着した集団を形成し得る。ミチタネツケバナはしっかりとしたロゼットを形成し、生殖成長期に入っても、個体基部にロゼットを残す性質があり、集団形成の環境を規定する要因になると考えられる。実際にミチタネツケバナの自然集団は公園や空地などの比較的乾燥に曝され易いオープンな環境で観察されている。このような環境は他種との競合が少ないこと、日照が十分であるが、水分の蒸散が活発で乾燥し易いなどの特徴があり、ロゼットを生活環を通して維持する性質がこのような環境によく適合していると思われる。対照的にタネツケバナは水の供給が容易な環境、典型的には水田や農耕地あるいは水路の周辺などに集団を形成し、公園や路傍などに集団を形成する場合には植え込みの影などであり、乾燥し易い環境には集団を形成しない。このように両種の生活環境は水分の供給に関して大きく異なり、巨視的には住み分けられた集団を形成する可能性が高い。これまでの我々の野外調査においてミチタネツケバナが一度も水田内で見つけられていないことはこの可能性を支持するものである。

ミチタネツケバナが大きなロゼットを維持しながら生殖成長段階に移行するので多数の基部分枝を形成するこ

とが可能であるが、実際の基部分枝数はタネツケバナよりも少ない。しかし、越年-春開花に相当する低温-長日条件下での基部分枝の発育は極めて活発であり個体当たりの種子生産に大きく寄与している。これは多数保有するロゼット葉の腋芽の成長を抑制して、形成した少数の分枝に資源をまわす戦略をミチタネツケバナが選択していることを示している。この性質はミチタネツケバナが集団を維持するに十分な種子生産を春の開花結実に集中していることを物語っている可能性がある。仮にこの

ような集団維持の戦略を本種がとっているとすると、実験的には量的長日植物の性質を示したとしても、野外集団にはタネツケバナで見られるような多様な開花期集団が少なく、限られた集団分化になる可能性がある。

引用文献

- Kudo, H., Y. Ishiguri and S. Kawano 1992. *Cardamine hirsuta* L., a new ruderal species introduced into Japan. *J. Phytogeogr. & Taxon.* 40: 85-89.

(2001年1月30日受理)