

日本産タンポポ属 2 倍体の変異と分類

森 田 竜 義

(東京大学理学部)

非常に複雑な状態にあるため、古典分類学的方法では取り扱いが困難な生物群をどう理解し、それをどう整理するかということが、バイオシステムティクスの中心的な課題であり、このシンポジウムでも既にカシワバハグマ属 *Macroclinidium* やヌカボ属 *Agrostis* 等を解析したすぐれた例が紹介されています。

これらの仕事にも貫かれているように、バイオシステムティクスの原点は、あくまでも自然集団を単位とする観点に立って生物群をシステムタイズしようとするものであり、そのために必要ならば様々な研究手段を積極的に用いようとしてきましたけれども、そうした研究手段の新しさによって特徴づけられるわけではありません。もちろん、自然集団を単位とするとと言っても、具体的な自然集団は、個々の種によって存在形態が様々に異なり、しかも決して境界が目に見えるようなものではなく、ダイナミックに変動しているものでしょうから、アプリアリに認識することはできません。それでは自然集団の境界がはっきりしなければ研究を始められないかと言うと決してそうではなく、標本抽出さえ適切ならば、統計学的に扱うことによって、バイオシステムティクスが必要とする集団についての情報を十分得ることができると思います。こうした観点から私が日本産タンポポ属の分類に取り組んできた過程を 2 倍体を中心に御紹介したいと思います。

タンポポ属 *Taraxacum* は、分類の困難なものの代表

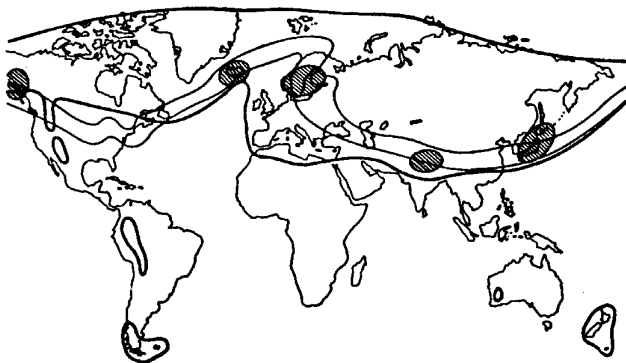


図1 タンポポ属の分布 (太線)

細線は、1月の平均気温 -7.5°C と -1.25°C の等温線を示す。斜線部は、多数の種が集中する地域である (RICHARDS, 1973 より引用、実際の等温線は東亜ではもっと北に位置する)。

的な例としてよく挙げられますが、その理由は次のように考えられます。

- ① 全て同一の生活形 (ロゼット型) をとり、適応放散を遂げていない未分化な状態にあること。
- ② BONNIER の実験が示したように、環境の変化にたいして大きな可塑性を示すこと。
- ③ 分類形質として重視される総苞やそう果の形態は極めて変異に富み、しかも後に示すように多様な地理的変異を含むこと。
- ④ 2 倍体から 8 倍体までの倍数性系列が知られているが、2 倍体の有性生殖を行なうのに対し、3 倍体以上では無融合生殖 (大部分が obligate apomict, 一部は facultative apomict) によって無性的に種子生産を行なうため、倍数体 (以下、3 倍体以上を倍数体と呼ぶ) では各クローンが「種」のようにふるまい agamic complex を形成すること。この点は 2000 種もの小種に分ける理論的根拠とされています。

RICHARDS (1973) はそうした agamospecies (無融合種) が集中的に産する地域を 5 箇所あげ、それらが 1 月の平均気温 -7.5°C と -1.25°C の等温線にはさまれていることを指摘していますが、その中に日本も含まれています (図 1)。たしかに、日本列島からはこの属で知られているほとんど全てのレベルの染色体数が報告され ($2 \cdot 3 \cdot 4 \cdot 5 \cdot 6 \cdot 8$ 倍体)、しかも外部形態的な変異に富んでいて、かつて小泉秀雄氏が日本から 80 種に及ぶ種の記載を行なったことは、この属の複雑な状態を反映したものと思われる。

2 倍体と倍数体の分布

日本産タンポポ属は KITAMURA (1957) によってモノグラフィックにまとめられており、このシステムが今日一般に用いられています。それによると日本列島には 21 種が認められていますが、記載と対照しながら腊葉標本をながめている限りでは、それぞれの種を同定することすらおぼつかなく、さっぱり研究の糸口がつかめませんでした。

ところで、既に述べましたようにこの属では 2 倍体有性生殖、倍数体が無融合生殖を行ない両者の繁殖様式は全く異なります。しかも、日本産 2 倍体は強い自家不

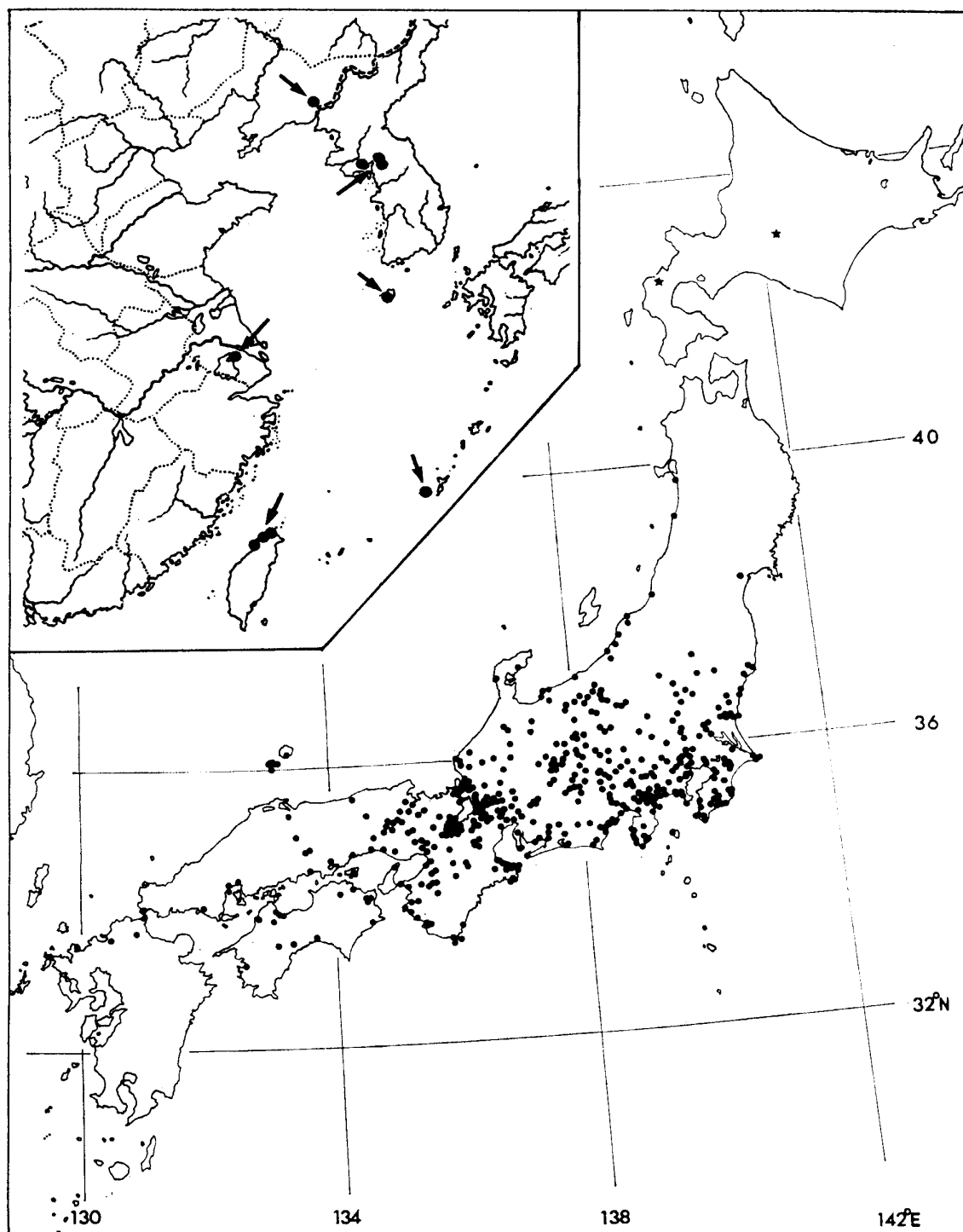


図2 東アジアにおける2倍体タンポポの分布
星印は高山帯における産地を示す。

和合性を示し、基本的には outbreeder であるため (岡部 1956), 集団を形成することが種族維持のために不可欠です。一方, 倍数体の集団はそうした繁殖社会としての機能を持っていないと考えられます。

そこで, まず両者をふるい分け, それぞれの分布状態をつかむことが必要であると考えました。さいわい, この属の2倍体と倍数体は, その繁殖様式の相違に対応して, 花粉の性質に次のような顕著な相違のあることが知られており, 腊葉標本の花粉を観察することによって2

倍体か倍数体かを判定することができます。①2倍体の花粉は大きさが均一で, その内径は正規分布するのに対し, 倍数体では大きさが不均一で極めて小さなものから, 2倍体の花粉の数倍のものまであり, 頻度分布は multimodal になる。②コットンブルーを用いて染色すると, 2倍体では大部分が花粉内容を含むのに対し, 倍数体では多くの花粉の中味が脱けていたり, 凝縮を起こしていたりする。③2倍体の花粉は規則的な表面構造を示すが, 倍数体では不規則である。この方法では何倍体かはわか

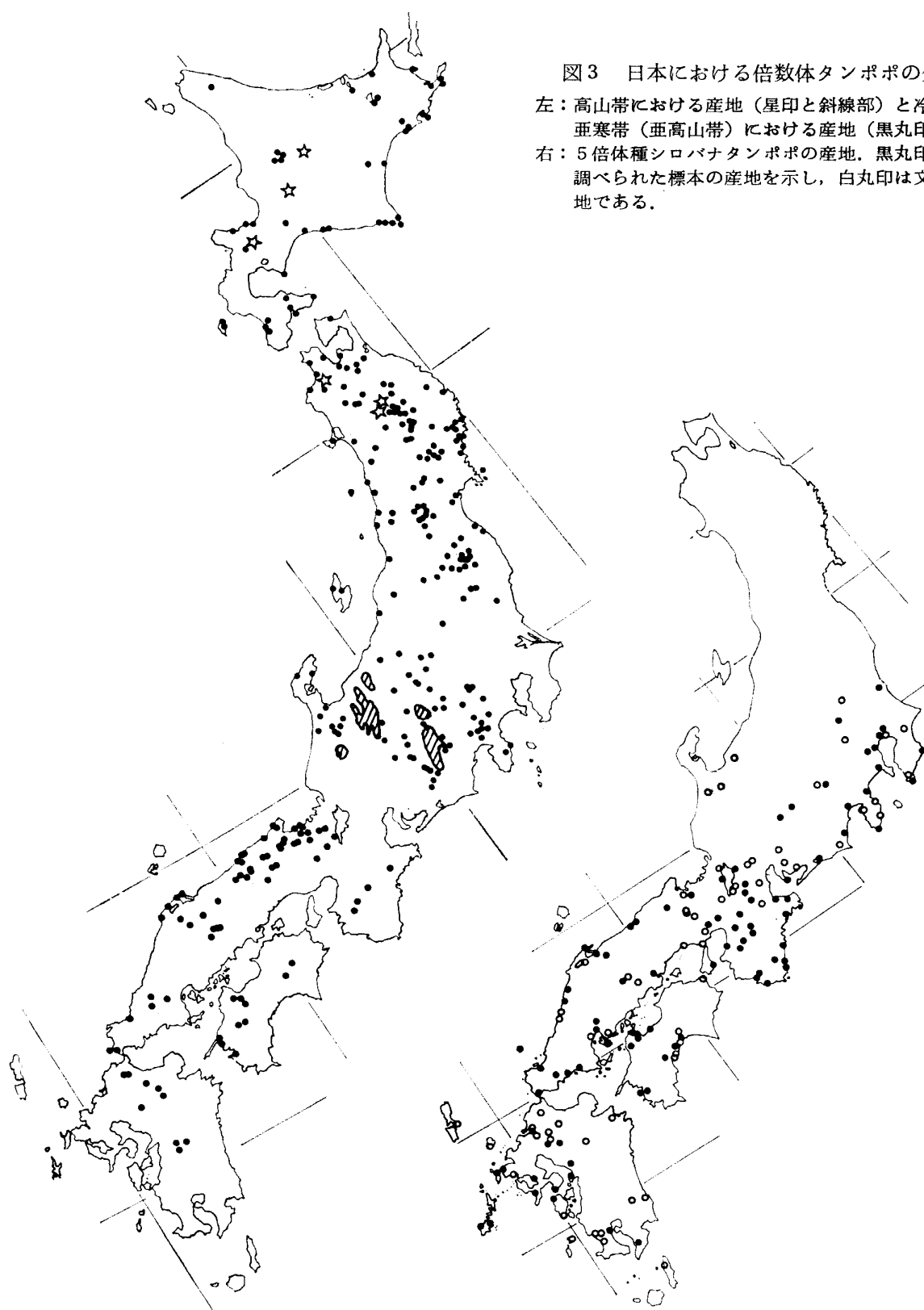


図3 日本における倍数体タンポポの分布

左：高山帯における産地（星印と斜線部）と冷温帯及び亜寒帯（亜高山帯）における産地（黒丸印）。
右：5倍体種シロバナタンポポの産地。黒丸印は花粉が調べられた標本の産地を示し、白丸印は文献上の産地である。

らず、また得られた結果は直接染色体数を調べて検証される必要がありますが、これまでの研究史上で対象とされてきた腊葉標本そのものを検討でき、また2倍体と倍数体の分布状態の全体像を容易につかむことができるという点で極めて有効でした。

得られた結果からまず2倍体の分布について述べますと、その生育地は二つに分けて考えることができます。

その一つは北海道の大平山と夕張岳の高山帯にレリクト的に存在するもので、大平山は石灰岩地帯（オダサムタンポポ *T. platyepicidum* にあてられている）、夕張岳は蛇紋岩地帯（ユウバリタンポポ *T. yuparense*）です（図2-星印）。もう一つは、第一の生育地とは平面的にも立体的にも不連続で、こちらの方が圧倒的に分布域は広いのですが、本州・四国・北九州の海拔1000m以下の平

地にあり、ほとんどの産地が海拔 200m 以下に集中しています。以下、後者に生育するものを低地性 2 倍体と呼びます。太平洋岸では仙台まで、日本海側では海岸線に沿って秋田県新屋まで北上していますが(図 2)、暖温帯性の植物によく見られる分布パターンだと思います。しかし、奇妙な点は、産地が本州の中央部に集中し、ここでは分布は連続的ですが、四国・九州・中国地方では分布が離散的になってくることです。この傾向は更に西方あるいは南方においても認められ、東アジアにおける 2 倍体の分布を調べてみますと、倍数体の産地が多数あるにもかかわらず 2 倍体は、済州島・沖縄の久米島・台湾北部及び朝鮮半島の数ヶ所・中国の江蘇省上方山等の限られた地点からしか発見されませんでした(図 2)。2 倍体タンポポは、地中海沿岸・西アジア・中央アジア・アンデス山脈・ヨーロッパアルプス山脈等の局限された地域にのみ分布し、氷期に冠氷しなかった所に残されたレリクトと考えられていますが、私が調査した 1,157 点の日本産の標本の約半数は 2 倍体でしたから、日本は世界有数の 2 倍体の産地であると言えます。

一方、倍数体の分布はどうなっているかと申しますと、5 倍体のシロバナタンポポ *T. albidum* は関東地方以西の低地に分布するため(図 3-右)、しばしば 2 倍体と共に産しますが、他の倍数体は 2 倍体とは基本的に異所的で、同一地点から 2 倍体と共に採集されるケースはごく稀であり、平面的・立体的なすみ分けが見られます。つまり、低地性 2 倍体の分布しない東北地方以北では、低地にも倍数体が産しますが、2 倍体と水平分布が重なる関東以西では、シロバナタンポポ以外の倍数体は一般に山地に分布し、平地には出現しません(図 3-左、図 4)。ですから、2 倍体のみの集団、あるいは倍数体のみの集団が形成され基本的に両者は混生しないと考えられます。

花粉によるチェックによって明らかとなったもう一つの点は、KITAMURA (1957) の認めた種の大部分が 2 倍体か、倍数体のどちらか一方のみを含むという点です。エゾタンポポ *T. hondoense* だけが、2 倍体と倍数体をそれぞれ半数ほど含み、種内倍数性なのかそれとも別種なのかが問題として残りますが、2 倍体と倍数体が認められた他の種の場合は、どちらか一方はごく少数であり全て同定に問題があると考えられるケースばかりです。これは KITAMURA のシステムが両者の存在状態をかなり反映しているためと考えられます。

従来の 2 倍体タンポポの分類

2 倍体の生育環境は大きく二つあることを既に述べました。後者の低地性 2 倍体タンポポに KITAMURA (1957) は、カンサイタンポポ *T. japonicum*, キツネタンポポ *T. variable*, オキタンポポ *T. maruyamanum*, センダイタンポポ *T. sendaicum*, トウカイタンポポ *T.*

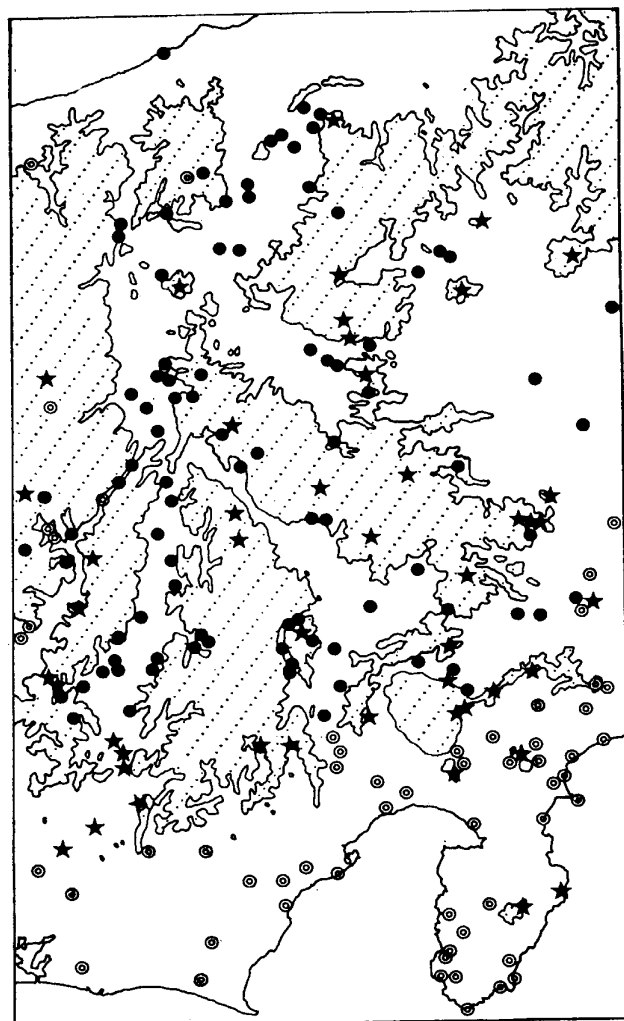


図 4 本州中部におけるタンポポ属の 2 倍体と倍数体の分布

高山帯の産地は除いてある。斜線部は海拔 1000m 以上の地域。●エゾタンポポ *T. hondoense* の 2 倍体の産地。○他の 2 倍体タンポポの産地。★エゾタンポポの倍数体の産地。

longeappendiculatum, セイタカタンポポ *T. elatum*, カントウタンポポ *T. platycarpum*, エゾタンポポ *T. hondoense*, の 8 種を認めています。これらは、総苞長・総苞長に対する外総苞片長の比(記載では外片長/内片長となっている) 外総苞片先端の小角突起の大きさ・外総苞片の形等のいずれも量的な総苞の諸形質によって相対的に区別されています(図 5)。例えば、カンサイタンポポは総苞長 13 mm, 外総苞長/総苞長 $1/3 \sim 2/5$, 外片小角突起は小または無し, 外総苞片の形は長楕円披針形または卵状長楕円形と記載されています。以下この順序で列記しますと、トウカイタンポポでは 14~16 mm, $3/5 \sim 4/5$, 大(1.5~3 mm, 時には 6 mm), 長楕円形または長楕円披針形; セイタカタンポポでは, 14~15 mm, $2/5 \sim 1/2$, 小または callosae (肥厚), 披針形または長楕円形; カントウタンポポでは 15~16 mm, 約 $1/2$, 中程度またはやや大, 卵形または卵状長楕円形; エゾタンポポでは 15~20 mm, $2/5 \sim 1/2$, 無か時には小, 卵形

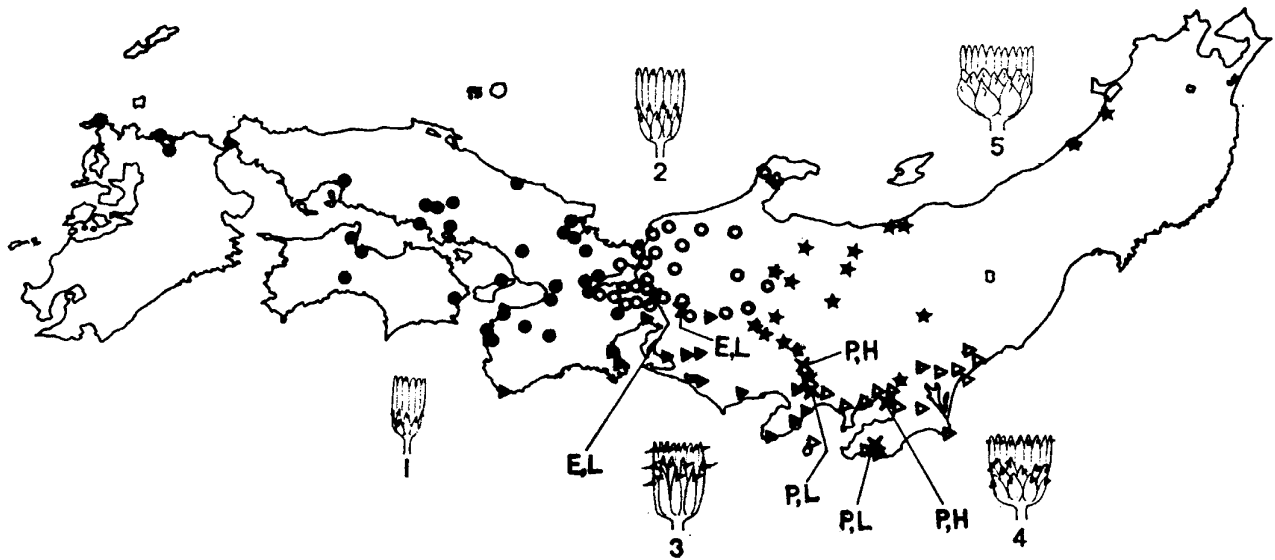


図5 KITAMURA (1957) における2倍体5種の引用標本の産地と、それらの典型的な総苞の形

×：2種の引用標本が重複する産地。カンサイタンポポ(1, ●), セイタカタンポポ(2, ○, E), トウカイタンポポ(3, ▲, L), カントウタンポポ(4, △, P), エゾタンポポ(5, ★, H).

または卵形かつ先端が acuminate です。しかし、腊葉標本を調べてみますと、総苞の形質には変異が大きく様々な程度の中間形が存在するので、少数の典型的な個体以外は区別できません。8種のうち比較的広域に分布するとされるのは5種ですが、KITAMURA (1957) が引用した5種の標本の産地を地図上にプロットしたものを図5に示します。これを見ますと、一部で分布域が重複しますが、一応分布を異にすると考えられているようです。けれども、中間形が存在してよく区別できないのは、決して分布がオーバーラップする地域からの標本にとどまりません。しかし、地理的変異を予想させるような一定の変異の傾向が認められました。

そこで、各地方集団から頭花をサンプリングして、外部形態を数量化し、地方集団における変異を把握しようとしてしました。

サンプリングと計測

サンプリングは1972年から1976年にかけて、3月下旬～5月下旬に行ないました。100 m×100 m 程度の範囲

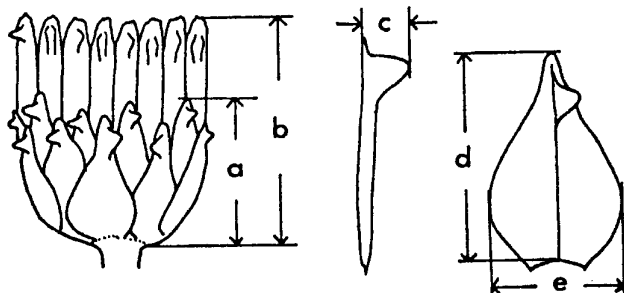


図6 計測部位

左：総苞。 中：最外総苞外片の側面図。 右：その正面図。

内から、1個体あたり1個のよく開いた頭花を各地点30個体ずつ任意抽出に努めて採取しました。採取した頭花は、原則として現地で100% エタノールに液浸し計測に用いました。なお、根端を用いて各地点約10個体ずつ染色体数を調べましたが、いずれも $2n=16$ で2倍体であ

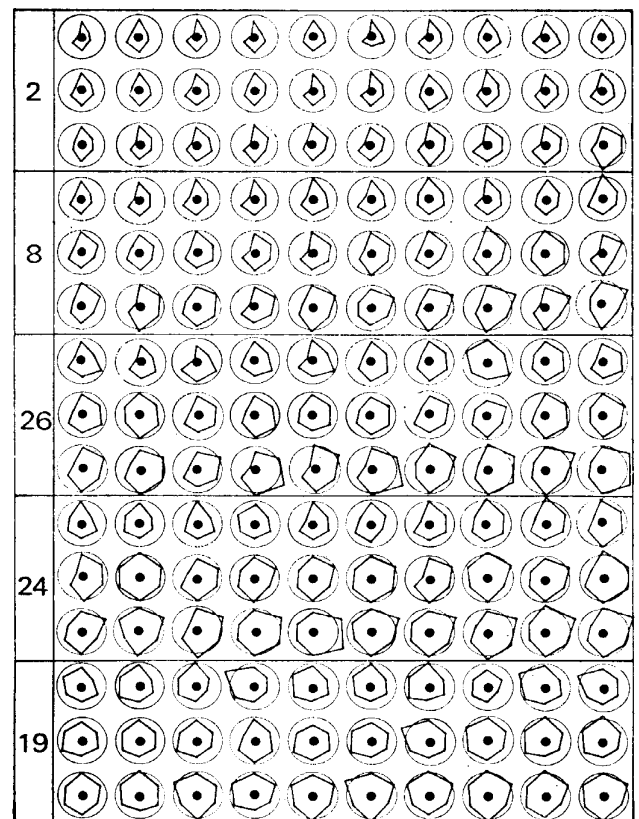


図7 2倍体タンポポの地方集団における総苞の変異の例

左側の数字は集団の番号を示し、図9と対応している。各ポリグラフも図9と同様の方法で示されている。

ることが確認されました。

計測部位を図6に示しますが、総苞直径、総苞長(図6-b)、外総苞長(同a)、外総苞片の小角突起の長さ(同c)、最外外片の長さ(同d)と幅(同e)、小花数、外総苞片数、内総苞片数について行ない、長さについてはノギスを用いて0.1 mmまで読みとりました。総苞直径は任意に2回、総苞長と外総苞長は任意に3回、小角突起は大きいものから3個、また最外外片のうち最も幅の広いもの2枚を選んで計測し、それぞれ平均値で代表させました。

以下の論議の中で用いる形質の略号は次のとおりです。

DI: 総苞直径. LI: 総苞長. NF: 一頭花あたりの小花数. NO: 外総苞片数. NI: 内総苞片数. LO: 最外外片の長さ. RO: 最外外片の幅/長さ. LC: 外片小角突起の長さ. RI: 外総苞長/総苞長。

集団内および集団間変異の概観

計測したデータにもとずいて、最初に2倍体タンポポの頭花の変異を概観しておきたいと思います。

図7は5つの集団を例としてとりあげ、各集団から抽出した各30個体の頭花の形質をポリグラフで示したものです。頭花を並べた写真だと思って下さってけっこうです。取り上げた6形質は総苞長(LI)、小花数(NF)、外総苞片数(NO)、外総苞長/総苞長(RI)、最外外片の幅/長さ(RO)、外片小角突起長(LC)で、その配列や表記法は図9と基本的に同じです。集団2は岡山、8は滋賀県椿坂、26は東京都稲城市、24は神奈川県秦野市、19は静岡県焼津市の集団です。2はカンサイタンポポ、8はセイタカタンポポ、26と24はカントウタンポポ、19はトウカイタンポポに対応する集団の変異を把握する目的でサンプリングしたものです。

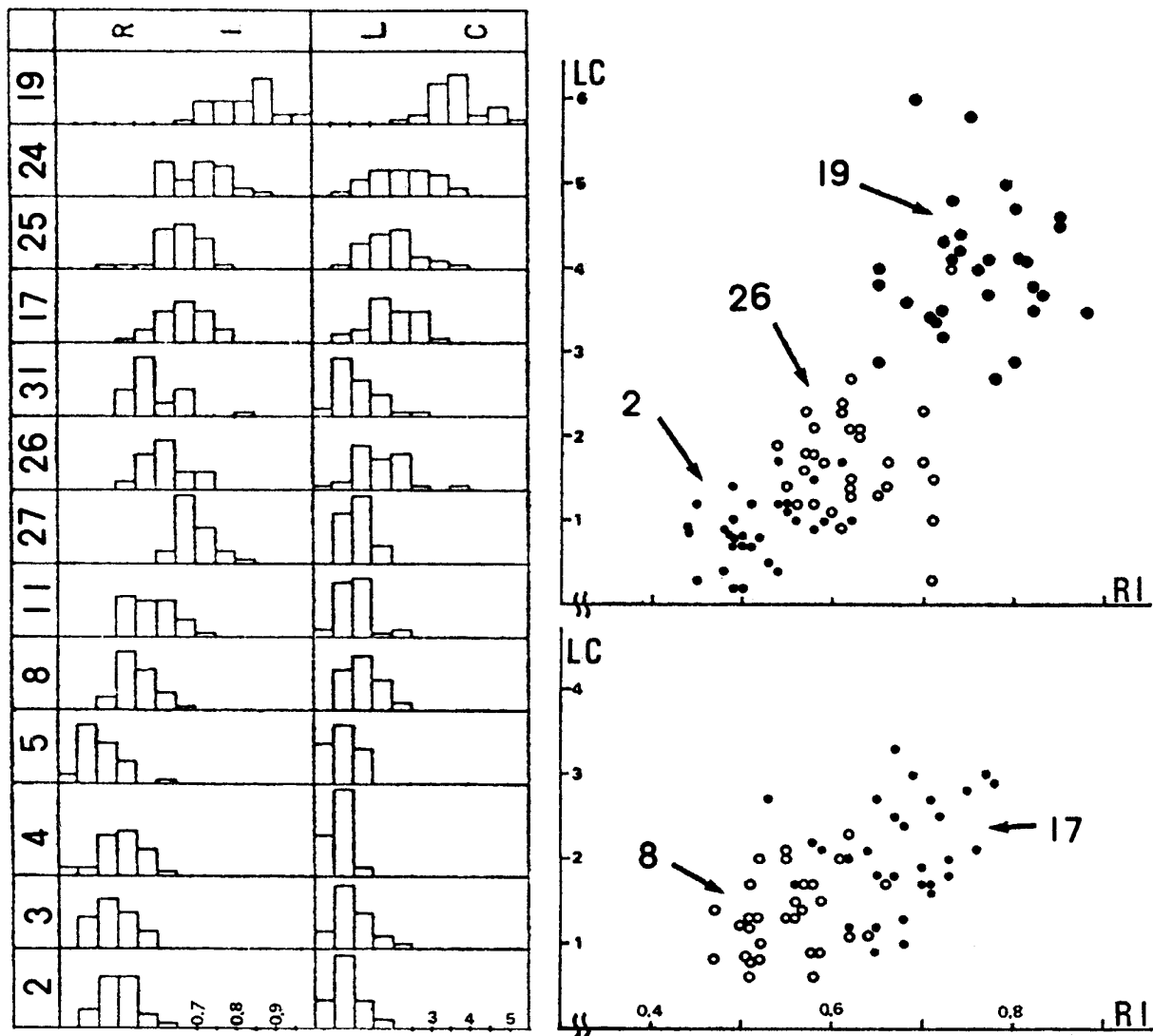


図8 RI と LC の 地 方 集 団 内 の 変 異

左: いくつかの2倍体地方集団における RI と LC (mm) の頻度分布。集団番号を示す左側の数字は、図9と対応している。

右: RI と LC (mm) の散布図の例。集団番号は図9と対応。

集団2と集団19を比較しますと、集団2は RI・LC・NF・LI の小さい個体からなるのに対し、集団19を構成する個体はこれらの形質が大きな値を示し、両者の間に類似した個体は認められません。次に集団2と集団8を比較しますと、集団8の約1/3が集団2に含まれる個体とはほぼ同一の形質を示し、他の2/3は RI・LC・NF がより大きな値を示す個体です。同様に集団19と24を比べますと、集団24の約2/3が集団19に含まれる個体と類似し、残りは集団26や集団8に類似の個体を見出すことができます。さらに図7の上から下へずっと見てゆきますと、次第に集団2の型の個体が減り、様々な程度で中間的な形質を示す個体が現われ、次第に集団19の型の個体が増加してゆきます。検索表を機械的に適用すると、集団2は全てカンサイタンポポ、集団19は全てトウカイトンポポと同定できるでしょうが、集団8ではカンサイタンポポとセイタカタンポポ及びそれらのどちらともきめがたいもの、集団26と24ではセイタカタンポポ、カントウタンポポ、トウカイトンポポ及びそれらの中間型があるということになります。

しかし、例としてあげた LC と RI の頻度分布及び散布図が示すように(図8)、一つの集団内では各形質とも

連続的な変異を示しますから、その中にいくつかの種を認めてふり分けすることは不可能です。そこで統計学的な扱いがどうしても必要になります。

図9は各集団における6形質の平均値をポリグラフで示したものです。この図の示すものは、①互いに類似したパターンを示す集団群が、限られた地域にはあるが存在すること(例えば集団2・3・4・5, 集団19・21・22など)、②その他の地域では、集団から集団へと連続的・漸次的にグラフのパターンが変化し、複雑な集団分化の様相を呈していることです。集団3と集団13, 集団10と集団15のように地理的距離が比較的近いにもかかわらず、不連続に変化している場合も見られます。図5と対照させてみますと、KITAMURA (1957) が認識した種というのは、地理的変異のおおまかな傾向を表現したものであり、実際には、はるかに複雑な状態にあることがわかります。

マーカー形質の選択

次の段階の課題は、こうした複雑な集団間変異を示すものをどう整理するかであります。一方では数量分類学的な様々な方法があり、また最近めざましく発達して

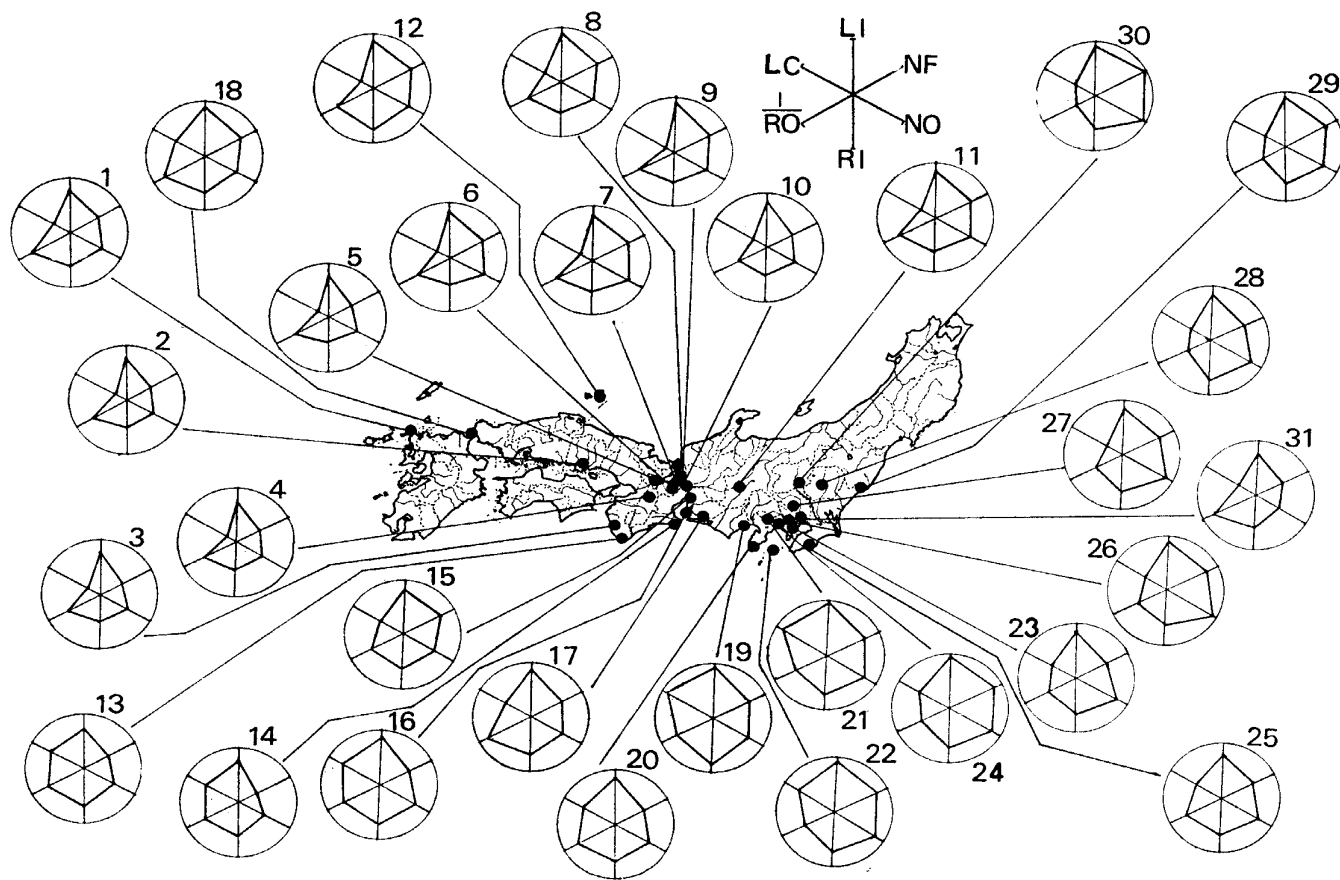


図9 日本産2倍体タンポポの総苞の集団間変異

各ポリグラフは、各地方集団における平均値によって示されている。略号は本文中に示す。各苞と円との交点は次の値を示し、円の中心は0である。LI: 20 mm, NF: 170, NO: 25, RI: 100, $\frac{1}{RO}$: 0.04, LC: 4.0 mm.

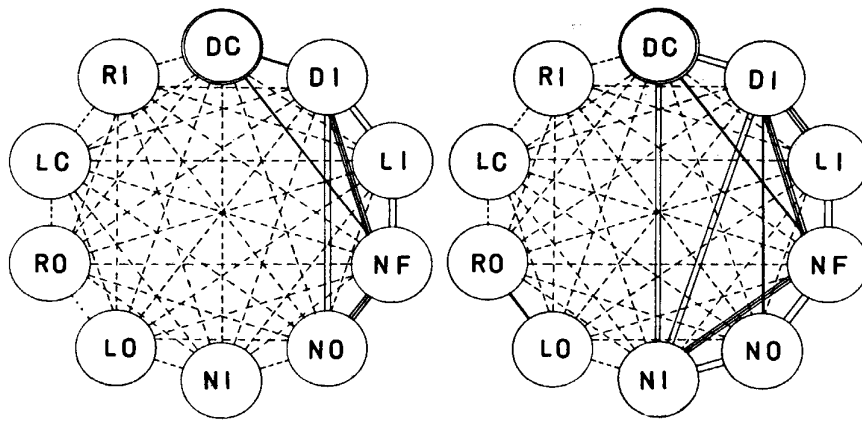


図10 2倍体タンポポの集団内における形質間および株直径 (DC) と各形質との相関

左：集団3（和歌山県切目）。右：集団19（静岡県焼津）。≡： $r > 0.6$ ；＝： $0.4 \leq r \leq 0.6$ ；—： $r < 0.4$ ($p < 0.05$)；…： $p > 0.05$ 。略号は本文参照。

いる多変量解析も有効だろうと思います。ただし、私が今回採用している方法は、まずできるだけ可塑性の小さい少数の形質をマーカーとして選び、次にマーカー形質に関して各集団の平均値の差の有意性の検定を行なって、集団間の関係をつかもうとするものです。

タンポポ属は多年草ですので、年令や栄養状態によって形質が大きな可塑性を示す可能性が考えられました。そこで、株（ロゼット）の直径（2回測って平均した）を、各個体の年令及び栄養状態の指標として、各形質との相関に注目しました。その結果を図10に示しますが、右が静岡県焼津の集団(19)、左が和歌山県切目の集団(3)の場合です。

より顕著な傾向が現われた焼津の結果をまとめてみますと、

- ① DI・LI・NF・NO・NI は相互に有意な相関を示し、そのうち DI・NF・NIが株直径と相関が高いので、年令等による可塑性が高いと考えられます。
- ② 一方、RI・LC・RO・LO は株直径とも、他の全形質との間にも (RO と LO は負の相関を示したが)、有意な相関を示さず、可塑性は低いと考えられます。

切目の場合も、NI に関する結果以外はほぼ同様の傾向が認められました (NI については、ほとんどが13であるため相関が出ませんでした)。そこで、RI・LC・RO をマーカー形質として選びました。

均一な集団群と移行地帯

次に、各集団から得られたこれらのマーカー形質の平均値と標準偏差を用いて t 検定を行ないました。もちろん、ここには、①マーカー形質が集団内において正規分布する、②比較する二集団の分散が等しいという二つの仮定を持ち込んでおり、実は分散については平均値が大きくなるにつれて増大する傾向が見られ多少の無理があります。こうした場合に使えるよりよい方法があれば教

えていただきたいと思います。

t 検定を適用した例の一つは、滋賀県の集団群です。この地域は KITAMURA (1957) に従えばカンサイタンポポとセイタカタンポポの分布の境界に位置しています。参考として、タイポロジカルに扱った場合の両者の分布図を引用しますが (図 11-左、北村他 1968)、腊葉標本を鑑定してその採集地点をプロットしますと、どうしてもこのような図になります。つまり、滋賀県西部にはカンサイタンポポのみが分布し、東部にはカンサイタンポポとセイタカタンポポの両者が出現するという状況です。しかし、先ほど図 7 と 8 に示したように、集団としてとらえると、カンサイタンポポ型の個体とそれからずれた個体 (セイタカタンポポ) との間に不連続性は認められず、はっきり区別できません。そこで例えばマーカー形質について t 検定を行ない、5%レベルで平均値の有意な差のない集団同士を結んだのが図11です。RO の変化はほとんどありませんので省略しました。RI の場合と LC の場合では若干異った結果となりましたが、両者を重ねあわせてみますと、西南部のカンサイタンポポ型集団——中西部の集団——東部の集団群——北部の集団へと連続的に変化することが示されています。

次の例は、富士川に沿って静岡県側から山梨県側までサンプリングしたものです。この地域は、2倍体のハビタットが川に沿って帯状に広がる所で、トウカイタンポポからエゾタンポポへと入れかわります。図12は、LC と RO をマーカーとして (この地域内では RI の変化はみられなかった)、縦軸に各地点の集団の平均値と源道寺集団の平均値の差を、横軸には各地点の源道寺からの地理的な距離をとったもので、太線で結んだ集団間には、5%レベルで平均値の有意な差のないものです。LC は、実は源道寺 (図12-A) が最大となり右の方の集団の方が小さい点に注意していただきたいと思います。RO は源道寺が最小ですから問題はありますが、LC では二つ

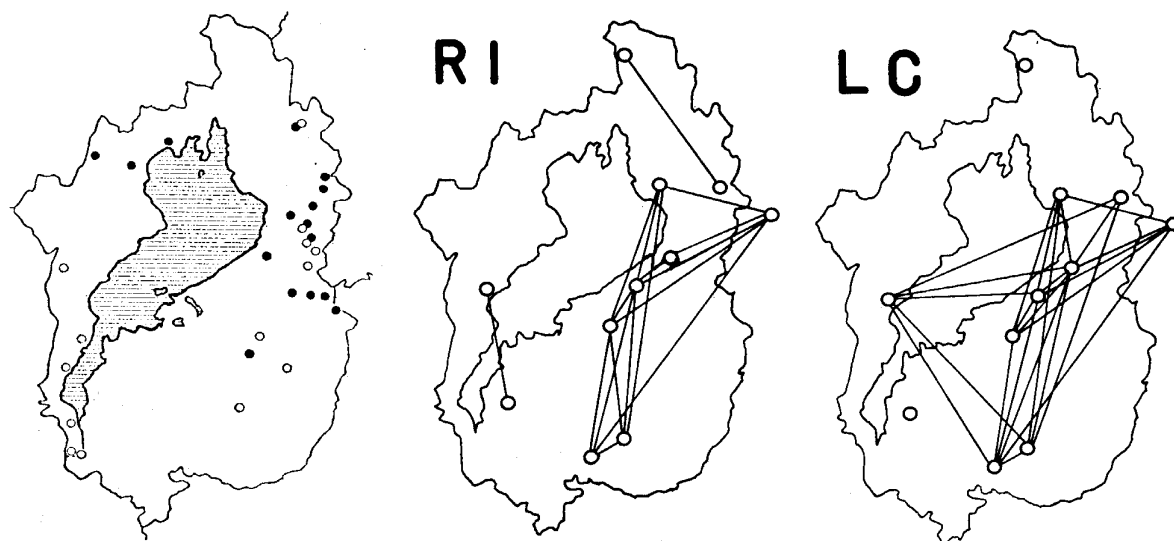


図11 滋賀県の2倍体集団

左：2倍体の腊葉標本の産地の分布。○ カンサイタンポポ、● セイタカタンポポ。
(北村他1968より引用)。中：RIの平均値によって示された集団間の関係。有意な平均値
の差のない（5%レベル）2集団を線で結んである。右：同様にLCの平均値によって
示された集団間の関係。

の集団群に分れ（A・B・CとD・E・F・G）、ROではA—
B・C—D—E・F・Gとクライナルに変化している様子が
示されています。注目すべき点は、地理的な距離は近い

にもかかわらず、LCはROと共にCとDの間で不連続
に変化していますが、この地点の間に暖帯林の北限があ
ることと考えあわせると興味深い点です。

こうした手法を用いて、低地性2倍体の全分布域にわ
たる変異を記述し、集団間の関係を把握する作業はまだ
完成してはいませんが、これまでのデータから予測的に
次の点が指摘できると思います。

(1) 極端な形質を示し、群内ではマーカー形質の平均
値の差のみられない集団群が一定の分布域をもって存在
する。それは①瀬戸内海沿岸を中心に分布するカンサイ
タンポポ型の集団群（RI・LCが最小、RO中）、②静岡
県の一部に存在する典型的なトウカイタンポポ型の集団
群（RI・LCが極めて大きく、ROが小さい）、③北関東
・東北地方南部・甲信越地方に広がるエゾタンポポ型の
集団群（RIは中間、LC小、RO大）です。

(2) これらの集団群の間に、一方から他方へと平均値
が漸次的にずれる中間的な集団が分布する移行地帯が広
域に存在する。

この状況は、まだきわめて不十分なデータではありま
すが図13によって一定程度おわかりいただけると思いま
す（本州中北部のサンプリングが弱くROによってうか
び上るはずのエゾタンポポ型集団群を示すことはできま
せんが）。この図は、RIとLCに関してその最大値を示
した集団19と最小値を示した集団4の平均値と、他の各
集団の平均値の差をt検定し、集団19と有意な差の認め
られない集団、集団4と有意な差の認められない集団、
両者から共に有意な差の認められた集団に分けて示した
ものです。

以上にお示ししたような変異を示すものを、どう分類

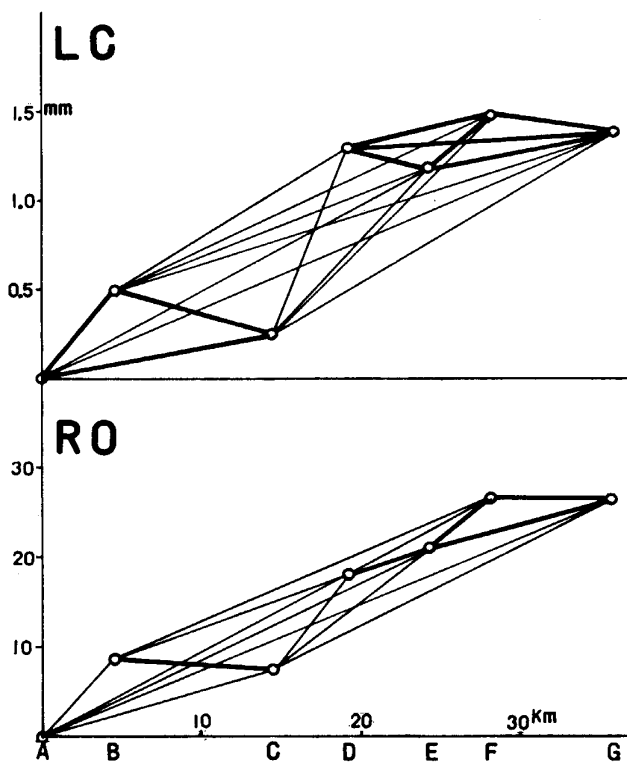


図12 富士川流域の2倍体集団におけるLCとRO
の変化

横軸は、源道寺(A)からの各地点の距離(km)を示し、
縦軸は、源道寺の集団と各集団の平均値の差を示す。
太線はt検定によって平均値に有意な差のない2集
団、細線は有意な差のある2集団を結んである（5%
レベル）。B: 沼久保。C: 井出。D: 内船。E: 甲斐。
大島。F: 身延。G: 下部。

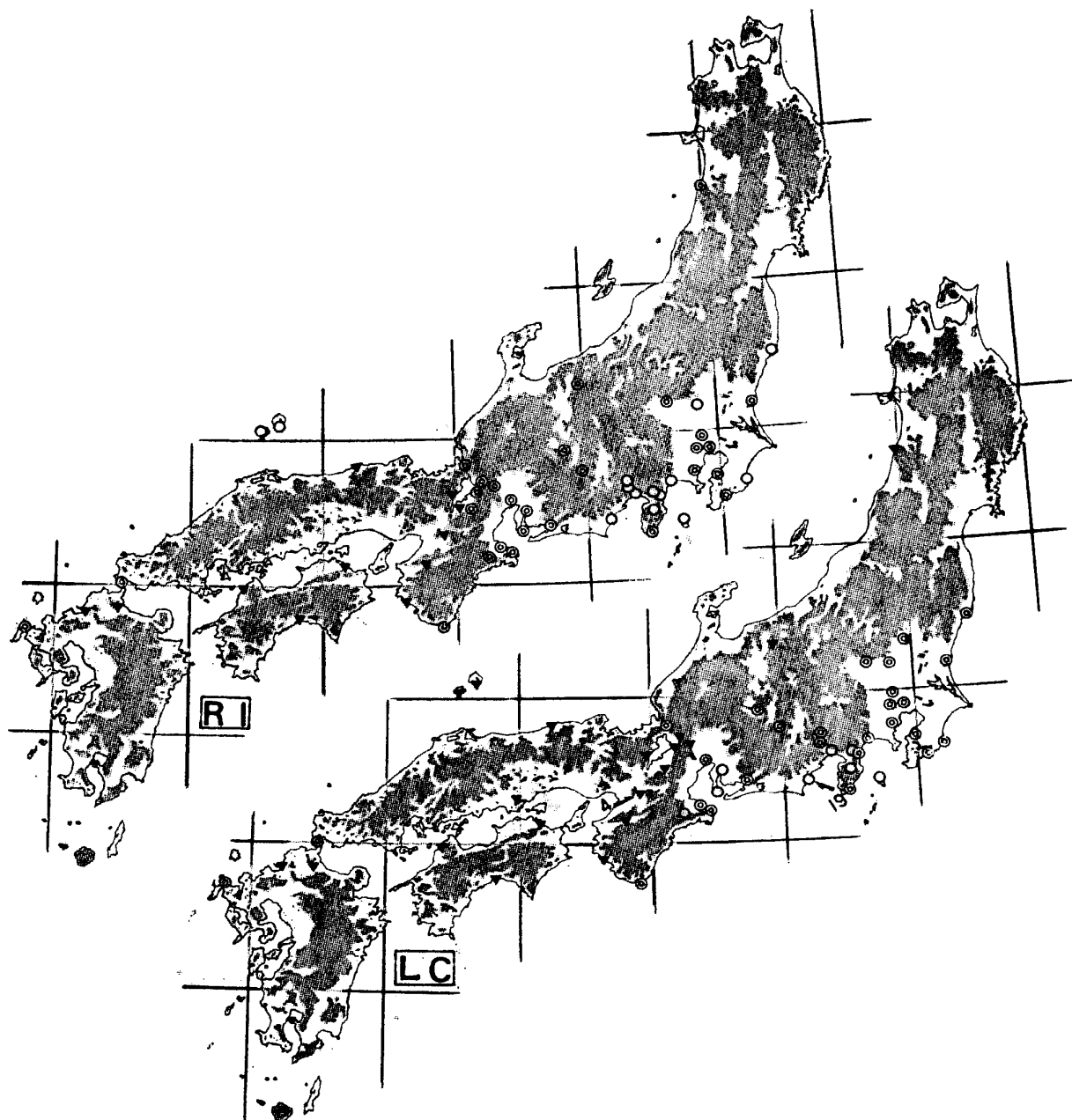


図13 集団4（奈良）及び集団19（静岡県焼津）と各集団の平均値の差の有意性の検定（t検定，5%レベル）の結果

上：RI，下：LC。▼：集団4の平均値との間に有意な差のない集団。○：集団19の平均値との間に有意な差のない集団。◎：集団4および集団19の平均値との間に有意な差の認められる集団。

学的に扱うかという問題ですが，低地性2倍体は全体として連続的な地理的変異を示し，その中にいくつかの種を認めることには無理があり，一種として扱うほうがより合理的であろうと思います。その場合には学名は *Taraxacum platycarpum* となります。種以下のランクについては，典型的な集団群をそれぞれ変種として扱ったらよいと思います。

考 察

マーカーとした形質は，各地の個体を東京の小石川植物園に移植して観察した限りでは，基本的にもとの性質

を維持しており，成熟個体では環境の変化によって可塑的に変化するものではありません。ただし可塑的变化の他の可能性（例えば芽えから成熟するまでの環境の影響など）については否定されてはいません。

今回とりあげたマーカー形質が基本的に遺伝的なものであると仮定しますと，集団間の遺伝子の交流がからんでいることは十分に考えられます。なぜなら，岡部（1956）が明らかにし，私も確かめておりますが，日本産の2倍体同士は外部形態的にどのように異っていても相互によく交雑し，ハイブリッドもよく生育します。またタンポポのそう果は風散布型ですから，マイグレー

ションの機会も大きいと思われるからです。

低地性 2 倍体は全て人里植物 (ruderal) であり、定期的かつゆるやかな人為的干渉 (草刈りなど) の加えられるハビタットに生育しています。我々の祖先が農耕を営むことによって彼らにハビタットを提供する以前には、彼らの生育地は林縁や河川・海岸草原など極めて限られたものだったと思われます。人為的環境が広がるにつれて低地性 2 倍体タンポポはその分布域を次第に広げ、今日見られるように本州中部を中心としたかなり広域な連続的なハビタットを占めるにいたったと考えることは決して不自然ではありません。複雑な地理的変異はこうした分布域の拡大の過程で生じたと考えてまちがいないと思います。

集団間の gene flow がからむ可能性は、既に述べたように十分考えられるとはいうものの、移行地帯における中間的な集団を単に雑種と結論づけることにはかなり問題があると思っています。なぜなら、それらの集団は平均値が中間的であるだけでなく、平均値の変化に伴って変異域および分散も変化するのであり (平均値と分散の間には正の相関が認められる)、セレクトションの関与についても考慮しなくてはならないからです。またこれま

でのところ、雑種群の可能性を示唆するような分散の値は認められてはいません。

こうした地理的変異の性格と起源については、確実に次世代に伝えられることが明らかにされたマーカー (アイソザイムが有望であると思われます) を用いて、形態解析によって得られた結果を検定することが不可欠であると思います。

この講演の一部は、国立科学博物館研究報告 ser. B (Bot.) **2**: 23-38 (1976) に発表されており、図の一部がそれより引用されている。

引用文献

- KITAMURA, S. 1957. Compositae Japonicae, pars sexta. Mem. Coll. Sci. Univ., Kyoto ser. B **24**, No. 1, (Biology): 1-42.
- 北村四郎他 1968. 滋賀県植物誌. 保育社, 大阪.
- 岡部作一 1956. タンポポの自家不和合性に関する研究
1. セイタカタンポポ×ヒロハタンポポにおける不和合性遺伝子の性質. 植物学雑誌 **69**: 592-597.
- RICHARDS, A. J. 1973. The origin of *Taraxacum* agamospecies. Bot. J. Linn. Soc. **66**: 189-211.

〔討 論〕

司 会： 阪 本 寧 男 (京都大学農学部)

坂本：それでは、ただいまの森田さんの講演に、御質問なり、討論をお願いいたします。

渡辺：二倍体の間で、核型など細胞学的な違いはないのかということと、2 倍体間での人工的な交配はどの程度できるのかということについて伺いたい。

森田：核型については、私はあまりやっていないが、竹本 (貞一郎) さん、山口 (聰) さん等によって調べられていて、2 倍体全体では少し変異はあるのだが、だいたい同じであるといってよいと思う。種間に大きな差があるというようなものではありません。交配は今のところどのような組合せでもできます。北海道の夕張岳の高山帯に産するものがありますが (ユウバリタンポポ), あれを山口さんはトウカイタンポポと交配していますし、僕もカンサイタンポポと掛け合わせていくらかでも種子を取っていますし、その種子もよく育ちます。

他のカンサイタンポポ・トウカイタンポポ・カントウタンポポ・オキタンポポ・セイタカタンポポについては、互いに交配してハイブリッドを育てている所です。

非常に自家不和合性が強いので交配は容易です。たまにはくずれることがありますと同じ株同士を交配すると、10回に 1 回ぐらい、約 100 個ぐらいの小花の中の 2 個ぐらいが種子をつけることがあります。基本的には自家不和合性です。分類の仕方について、小山先生あたりに反論がおりと思ったのですが、相当抵抗があるのではないのでしょうか。大筋としては、ああいう線でまとめようと考えているわけですが、どうでしょうか。

小山：今のお話だと、北村システムととくに変わっているという感じはあまり受けません。ただランクを変種に下げた程度という感じで僕は聞いていましたから。種でなくてとくに変種だからどうのこうの、というような議論にはならないのではないかと思います。ただ先程の話で、わからないから名前を付けないでそのままにしておくという粗っぽい表現があったのですけれども、それは分類学的には全くナンセンスなことで、名前が付かないということはないはずです。要するにカンサイタンポポですか、それに対してトウカイタンポポというのを作

ってですね、これら以外に名古屋あたりでいろいろの型が出て来るものは、どっちとも判断できないから名前がつかないとおっしゃいますけれども、これは、カンサイタンポポとか、トウカイトンポポを同一種の変種と決めてしまえば、自動的にそれらからは除かれた形での変種というランクができてしまうはずで、その所の誤解しないようにしてもらわないと。

森田：しかし、カンサイタンポポやトウカイトンポポの一部の場合は、形態的に均一な集団が広がっているから問題はないのですが、移行地帯と僕がよんでる地域のもは、何処を取っても、何とも言いようがないわけです。中間的なわけです。しかも中間的な程度が様々であり、いったい何処から何処までで切ったらいいのか決めかねるわけです。その一部に名前をつけたら、全部それぞれの地点の集団を、まあ小泉（秀雄）さんはそうしたわけで、多くの集団に名前を付けたわけですが、このシステムを復活させないといけなければならず、もっと徹底して全部のポピュレーションについて、命名しなければいけないことになって收拾が付かないわけです。

小山：ですから私が言ったのは、名前そのものにこだわるわけではないのですけれども、命名規約上は、2倍体タンポポを一種にしてしまえば、カンサイタンポポとかトウカイトンポポというものを認識した時点であなたが名前を与えたくないにしても、var. なんとかと名前が付いてしまうという意味です。一種ではないとみなしてしまえばまた別の扱いになりますけど。

森田：しかし、特に名前を付けない扱いもできるのではないのですか。これ全部一つの種にして、そして認められるものだけを変種にして、残りを全部それぞれ変種として認めるのではなく、残りは認識できないからそのままにしておくというふうに。

小山：そういうことにはならない。

森田：そうでなければ、例えば、「なんとかコンプレックス」といってもいいと思うけど。

小山：ええ、勿論それでいいんですよ。とにかく、自動的に名前が付いてしまうということなんです。名前を付けないということで、生物学的に種からはみだすということではないわけでしょう。

森田：それはそうですね。

小山：その辺をはっきりさせておかないと、今のような物のいい方をすると、非常に混乱をまねきますから。要するに一つ一つの個体に対して名前を付けない、あるいは個々の集団に対して名前を付けないということですから。

河原：4倍体のタンポポというのは存在しないのでしょうか。花粉の形態で分けられたわけですが、4倍体だと稔性も比較的良くて、形も均一である可能性があると思うので。

森田：4倍体のものも、先程の図にあったのですけれども。4倍体も基本的には3倍体や5倍体と変わりません。例えば、4倍体のクシバタンポポの場合、3倍体や5倍体と比べて特に花粉の稔性が高いわけではありません。また3倍体や4倍体と5倍体を花粉直径の頻度分布の型で区別できないかと思って最初相当調べたのですが、区別できませんでした。それで、2倍体と倍数体の区別だけをやったわけです。4倍体もアポミクトなんですね。岡部作一先生の仕事によると、人工的に作った4倍体は有性生殖をやり花粉も正常だそうです。

河野：森田さんの分布に対する説明を先程から聞いてみると、空間的なものとしてだけ広がりを考えている。つまり分布の中味というものを具体的に考えていない。たとえば、カンサイタンポポの分布範囲がこちになっている、トウカイトンポポはこの辺にあって、ここに、オーバーラップがあると。まあ、形質をいろいろ分析しても連続的になるもの多くて、なかなか区別できない、そこはわかるんですけども。たとえば、東海地方と北陸地方というふうな地域を考えると、その生態的な条件とかバックグラウンドはだいぶ内容が違うわけです。その辺の所は、一つどういうふうに考えるのかということと、もう一つ、ブリーディグ・グループみたいなものがタンポポの場合、具体的にどのくらいの大きさになるのか。その辺はどういうふうに考えておられるのですか。

森田：そこが一番僕の仕事の弱い所で、先程の分布図を眺めまして、環境との関係ということではなにかつかめないかと思って一生懸命眺めまわして考えたんですけど、なかなかわかりません。たとえば変異の一つの極であるトウカイトンポポというのは東海地方の温暖な気候に出現するのですが、形からいうと変異の反対の極にあるカンサイタンポポもけっこう南まで（高知）きてしまう。マーカーとして使った各形質となんらかの気候的な指標との間の関係を、いろいろ調べてみたのですけれど、今までのところ発見できていないわけです。

それから、breeding size については、今後やりたいと思っていますけれども全くやっていません。

河野：具体的に今の段階では環境要因との対応がうまく行かないということなんだけれども、空間的な広がりというのは、一つの時間的な過程の反映であるという考え方ができるわけで、そうすると、四国にもある、中国地方にもある、というけれども、四国にあるということと中国地方に分布しているということとは、それなりに当然意味を持っているわけで、たとえば日本列島の地史的な変遷過程などを考えてみれば、決して同じ事ではないわけです。四国にあるということと中国地方にあるということとは、少し過去の変遷過程みたいなものを考えてみる必要がある。つまり、たとえば今お話をされたタンポ

ポの2倍体グループの分布の広がりというものは、昔から今のように同じであったわけではない。随分と縮小したり拡大したり、あるいはある時期には特別の集団として隔離されたり、それがまた拡大してくっついたりというようなことがけっこう繰り返されているからこそ、今のような連続的とはいっても、かなり地域性をもった変異というものが、それなりに出てきているのではないかと私は思うわけです。だから、そういう事実と、もう一つは具体的に変異を起こしている要因みたいなもの、その一つとして、いまいった交配系 *breeding system* も問題になるし、*breeding size* そのものも問題になるし、そういうことをもう少しつきあわせて考えて行けば、ここでいうカントウタンポポなるものの姿というのも、もっとうまく、つまり単に分類学的な意味で分類群としてどう認識するかということではなく、説明ができるのではないかという気がしているのですけれども。

小山：先程、八田（名古屋）に、非常にカンサイタンポポに近い個体があると同時にトウカイトンポポ的な個体の混在した集団があるということを、おっしゃっていたんですが、その集団の大きさはどのくらいの範囲であるのですか。

森田：そうですね。個体数は正確には数えていませんけど、結構大きいです。面積的にも広い範囲にあり、個体数にしても若干はあるのではないのでしょうか。

小山：カンサイタンポポと思われるものも、トウカイトンポポと思われるものもですか。

森田：いや、そういう型のものは少いです。つまり、典型的なカンサイタンポポだと思われるような形のものは非常に少く、トウカイトンポポ的なものにしても、典型的なトウカイトンポポ型のものは非常に少数です。様々な程度に中間的なもの、たとえば RI は小さいのに LC は非常に大きいといったような変な中間型がたくさんあるわけです。

小山：タンポポの場合はいくつかの頭花をつけるはずなんですけれども、その頭花の一個体内での変異との関連はあるのですか。つまり、一つの株に非常にカンサイタンポポ的な頭花からトウカイトンポポ的な頭花までがでるということがあるわけですか。

森田：いや、そういうことはありません。目で見た感じでは1個体内では非常に似ています。だけど時期に分けて、測ってみると、時々有意差がでることはあります。

小山：一つの株の中ですか。

森田：ええ。つまり、カンサイタンポポをとってきて植物園に植えておいて、何回にもわたって同じ個体のサンプリングをやったことがあるのですけれども、時々時期によって変化してしまうことはあります。一つの集団の中の変動係数は、たとえばカンサイタンポポの LC は40%くらいですが、一個体内では10%くらいです。だから個

体間変異と比べると、個体内変異はそれほど大きな変異ではないわけです。

小山：先程の河野さんの質問とも関連するのですけれども、交配系とも関連して、現地から種子を取ってきて小石川で播いたことはないわけですか。

森田：それもやっています。だけどまだ、育たなくて花は見えていません。

河野：先程、典型的な形の写真を出されましたね。これがカンサイタンポポの格好で、これがカントウタンポポの形でというふうに。まあ、あれだけ見ていた感じからいうと、結構それぞれ特徴はあるように思うわけです。花の形態だけに限ってみても。それで森田さんはいろいろな形質について測定してみて、形質間の相関を求めたりしながら分析を進めて、まあ、はっきり区別できない連続的な *population system* を構成しているんだろーというように話をしたと思うんですけれども、仮にこのグループの非常に祖型的な古い個体群があったとして、それが広がっていくことを想定すると、現在の分布というのは、そういう個体群が広がっていった結果と考えられるわけです。常に連続的にいまのような変異をもった個体群として広がってきたのか、それとも歴史的には、ある時期には、ばらばらになった時期もあって、それがまたくっついて、現在のような複雑な状態になっているのかその辺はどのように考えておられますか。

森田：ウーン、その辺は難しいですね。堀田先生なんかは、やはり今、河野先生がおっしゃったのと同じようなことを考えておられるようです。ある時期には非常に分布が極限され、縮小した集団ができて、たとえば典型的なトウカイトンポポ、あるいは典型的なカンサイタンポポといったような、またエゾタンポポもあったでしょうが、それが非常に小さな集団になってそこでそれぞれの典型的な型に分化した、それが再び会合した結果が現在の状態であるという考えです。なぜ会合したのかというのはわかるわけです。というのは、人間がどんどん人為的な環境を作りましたから、もともとはタンポポがそんなに入ることができなかったと思われるような地域にも今は広がっているわけです。ですから、隔離された集団が再会したというのは十分考えられるわけです。ところが、そういう時、つまりそういうことが起った時に、いったいどういう指標が現われるのかということが僕には解らないのです。普通交雑が起ったときには変異は大きくなると、教科書的には良く書かれているわけですが、もし、少しずつ他の集団から飛び込んできたというようなことが起った場合、いったいどのような指標をつかめば解析することができるのかということがわからないわけです。そういうふうなものがなにかありましたら、それを使ってはかっていけば、この辺はどういう地帯だということがわかるわけですが、ですから、可

能性としては十分あるんですけども、どうも、それ以上なにをやって良いかわからなくて困っているわけです。

山口(裕)：これだけのデータがあったら汎分散 (generalized variance) が取れると思うんですけど、それには違いはないんですか。

森田：いや汎分散については知りません。それはどのようなものですか。それについては全く勉強していなくて、使ったこともありません。

山口(裕)：これだけデータがあるので、集団の異質性というものを解析するとよいとおもうのだが。

森島：つまり、個々の形質の分散ではなくて、いくつかの、つまり複数の形質の分散の大きさを総合して考えたような時に使える方法です。

森田：共分散分析みたいなものですか。

森島：共分散行列の値を計算するわけです。ですから、ここで4つの形質を総合して分散の大きさをいろいろな集団についてくらべたいというような時には、そういう総合的な値を計算すれば比較できるということです。

しかしそれよりも、個々の形質でみたら完全に連続的らしいですけど、その形質の組合せという面でももう一度見なおしてみたらどうでしょうか。相関というような、つまり形質の組合せのパターンに差があるかないかというような。

森田：形質間の相関についてですけども、さっきの小角突起 LC と、RI という比はどの集団でとって、他の形質と相関がないのです。

森島：それは株の大きさとの間でもそうでしたね。

山口(裕)：その RI と LC ですが、割算をした値はどちらですか。つまり LC というのはたんなる長さですか。

森田：LC は絶対値です。そのままの値です。

山口(裕)：RI はどうですか。

森田：RI は比です。

山口(裕)：比ということは形ということですね。だからそれは、形と長さに関係あるかないかということですね。

森田：そのような関係は、あまり数学的には意味がないのかもしれませんが、とにかく、実際の集団にはいろいろな形質の組合せをもった個体があるわけです。カンサイタンポポとトウカイタンポポがもし別種で、同一地点で混在しているだけだったら、たとえば RI と LC の散布図を作れば、カンサイタンポポとトウカイタンポポはこんな具合に表わせ、有意な相関を示すはずですが（図8の右上図の集団2と集団19を一緒にしたような状態）。しかしこうはならずですね、図8の集団26のようになるわけです。でも、こういう相関係数のとり方というのはあまり意味はないわけですか。つまり比と絶対値との間というようなものは。

山口(裕)：いや、それはこちらが聞きたいことで、そのような統計的処理は意味があるわけですか。

森田：いやわかりません。ただ単にこのようなグラフ（散布図）で表わしたものを計算によって検定しただけの話であって、数学的に意味があるのかどうか僕にはよくわかりません。