

在来タンポポの保全における河川堤防の意義

～市民参加型調査による近畿の河川堤防での雑種タンポポ分布状況の把握～

要旨

1. はじめに
2. 雑種タンポポの形成と解析
 2. 1. 雑種タンポポの形成過程
 2. 2. 雑種の解析方法
3. 近畿の河川堤防におけるタンポポ分布の特徴
 3. 1. 調査方法
 3. 2. 結果
 3. 3. 考察
4. 河川堤防の雑種比率
 4. 1. 調査方法
 4. 2. 結果
 4. 3. 考察
5. 堤防管理状況と雑種比率の関係
 5. 1. 調査方法
 5. 2. 結果
 5. 3. 考察
6. タンポポの雑種形成と河川堤防の意義

参考文献

要 旨

タンポポ雑種の拡大過程における河川堤防の特徴を明らかにし、在来タンポポの保全における河川堤防の意義と管理のあり方を検討することを目的として調査を行った。一般市民の参加によって実施された「タンポポ調査・近畿 2005」と連携しながら、近畿 2 府 5 県の在来、外来、雑種タンポポの分布を調査し、特に河川堤防でのタンポポ分布の特徴を解析した。その結果、近畿の河川堤防全体では、1) 在来種と外来種（雑種を含む）の個体数がほぼ拮抗していること、2) 河川堤防における在来種と外来種（雑種を含む）が混在している地域の割合は都市の人口に関わらずほぼ一定であること、3) 人口 100 万人以上の大都市（大阪市、神戸市、京都市）では、河川堤防が在来種の貴重な逃避場所になっていること、4) 人口 100 万人以上の大都市では、在来種と外来種（雑種を含む）の混在する場所が河川堤防で最も多いことが明らかになった。また、形態で外来タンポポと判断された個体に占める雑種の割合（以下雑種率と呼ぶ）は、河川堤防で 73.7%であり、その他の環境（農地、都市緑地、道路、造成地）の雑種率（64.0%）より有意に高かった。さらに、大和川および淀川水系の河川堤防（河川敷を含む）8 地点で雑種率を調べた結果、外来種（雑種を含む）のみしか生育していなかった 5 地点の雑種率は 17%～80%（平均 47.4%）で、在来種と外来種（雑種を含む）がほぼ同数混在している 3 地点では、形態的に外来種と判断された個体の全てが雑種であった（雑種率 100%）。以上の結果を説明しうる雑種タンポポの拡大過程として、1) 在来種と外来種の交雑が高頻度で起きているとする仮説、2) 雑種化によって外来種の生育可能環境が拡大したとする仮説の 2 つの可能性があることを指摘した。いずれの場合も河川堤防に残る在来種の群落に外来種および雑種ができるだけ混成しないよう管理すべきであると提案した。

1. はじめに

タンポポは多くの日本人にとって身近な植物である。現在、日本には在来のタンポポとおよそ 100 年前にヨーロッパから移入された外来タンポポ（セイヨウタンポポ、アカミタンポポ）が見られる。在来種には二倍体の種（カントウタンポポ、トウカイタンポポ、カンサイタンポポ、等）と倍数体の種（シロバナタンポポ、キビシロタンポポ、等）がある。都市化に伴う土地改良などにより在来種が除去された場所にも、外来種はいち早く侵入し、定着することができる。そこで、外来種と在来種の比率を調べることで、その場所の自然環境を評価することができる。このような調査は、一般に「タンポポ調査」と呼ばれる¹⁾。

これまでに日本各地で多くの「タンポポ調査」が行われ、様々な地域で、外来タンポポの分布が拡大し、在来タンポポの分布が急速に減少してきたことが明らかになっている¹⁾。さらに、最近になって、これまで外来種と思われていたタンポポに、実際には、在来種と外来種が交雑して生まれた「雑種タンポポ」が多く含まれていることがわかってきた^{2)~11)}。このため、日本の在来タンポポとその生育環境の保全を考えるには、従来の「タンポポ調査」のみではなく、雑種タンポポの形成と分布拡大が在来タンポポの分布に及ぼす影響についても考慮する必要が出てきた。日本における雑種タンポポの創出と分布拡大の過程には不明な点が多く、今後、これらの点について詳細な研究を行う必要がある^{11, 12)}。

都市部の在来タンポポにとって、河川堤防は貴重な逃避地のひとつと考えられる。また、農山村部では、新たに土木工事の行われた河川堤防へ帰化タンポポが急速に侵入している。そこで、都市部、農山村部を問わず、河川堤防では在来タンポポと帰化タンポポが濃厚に接触する機会が多く、河川堤防がタンポポ雑種創出の最前線になっている、との仮説をたてた。在来タンポポと外来タンポポの混在する群落で、かなりの頻度で雑種が形成されているとすれば、その場所の在来タンポポの遺伝構造にまで影響が出ている恐れもある。そこで、我々は、1) 近畿地方の河川堤防における在来、帰化、雑種タンポポの分布状況を把握し、2) 河川堤防が在来タンポポの保全に果たしている役割を明らかにすると共に、3) 河川堤防におけるタンポポ雑種の形成過程を検討することを主な目的として 2004~2005 年に調査をおこなった。

この報告書では、はじめにタンポポ雑種の形成過程についてのこれまでの知見を概説し、次に、近畿地方のタンポポ分布における河川堤防の特徴と意義について述べたい。さらに、いくつかの河川堤防で雑種タンポポの分布状況を調べた結果について述べ、河川堤防で雑種形成が起きている可能性について検討する。

本研究は多くの一般市民が参加して近畿全域で行われた「タンポポ調査・近畿 2005」と密接な連携をとりながら実施したものである。本研究のサンプル採取や分布解析には、一部、「タンポポ調査・近畿 2005」の資料を使わせていただいている。この調査は、近畿 2 府 5 県のそれぞれで実行委員会を運営した様々な立場の方々の努力と調査に参加した多くの市民の協力によってはじめて成しえたものである。これらの方々の協力なしには本研究も成り立たなかった。ここに、「タンポポ調査・近畿 2005」に携わった全ての皆様に感謝の意を表したい。なお、「タンポポ調査・近畿 2005」の詳細に関しては、ホームページ (http://www.nature.or.jp/shoko/Tampopo/Kinki_2005/) や実行委員会が発行した調査報告書¹³⁾を参照されたい。

2. タンポポの雑種形成

2. 1. 雑種タンポポの形成過程

ここでは、これまでに報告されているタンポポ雑種に関する情報^{14) ~16)} をまとめ、雑種タンポポの形成過程についての現時点での仮説について概説する。

在来の二倍体タンポポ（カントウタンポポ、カンサイタンポポ、トウカイタンポポ、等：以下、代表として「カンサイタンポポ」と記す）は、両性完全花を持ち、一般的な有性生殖によって種子を生産する。一方、外来タンポポ（セイヨウタンポポ、アカミタンポポ：以下、代表として「セイヨウタンポポ」と記す）は、基本的に三倍体で「無融合生殖」と呼ばれる特殊な種子生産様式をもっており、受粉することなく種子を生産することができる。

図2・1と図2・2にカンサイタンポポとセイヨウタンポポの種子生産における遺伝的特徴を模式的に示す。どちらの種も核ゲノムの他に葉緑体にもDNAが含まれている。タンポポの葉緑体は母親から受け継がれるため、種子の葉緑体DNAは母親と同一のものになる。セイヨウタンポポでは減数分裂は行われず、種子は、核、葉緑体ともに母親と全く同じ遺伝子を持つクローンである。

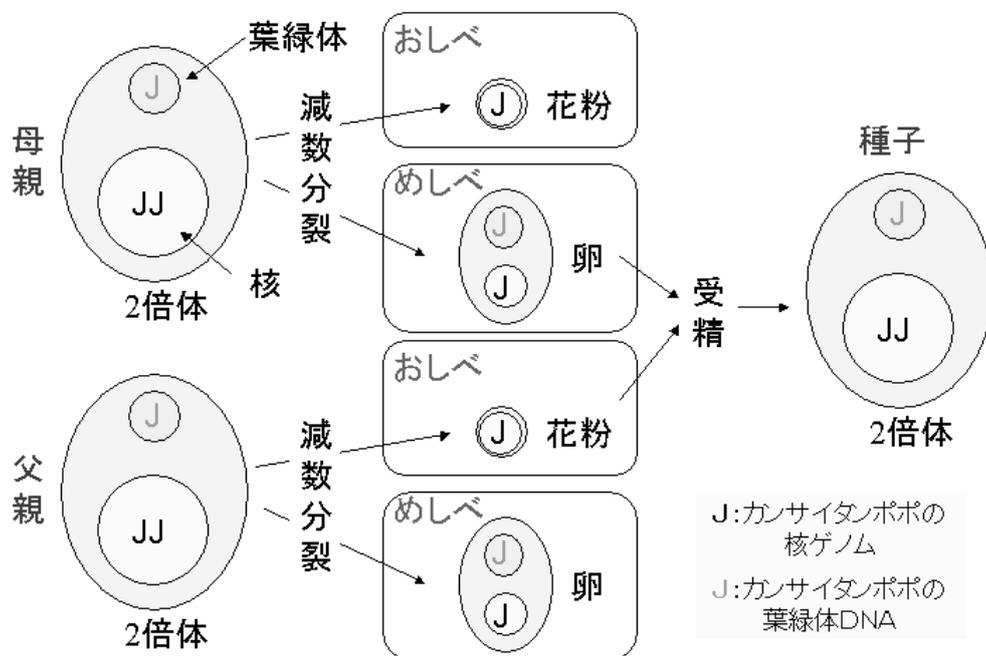


図2・1 カンサイタンポポの種子生産における遺伝的特徴の模式図

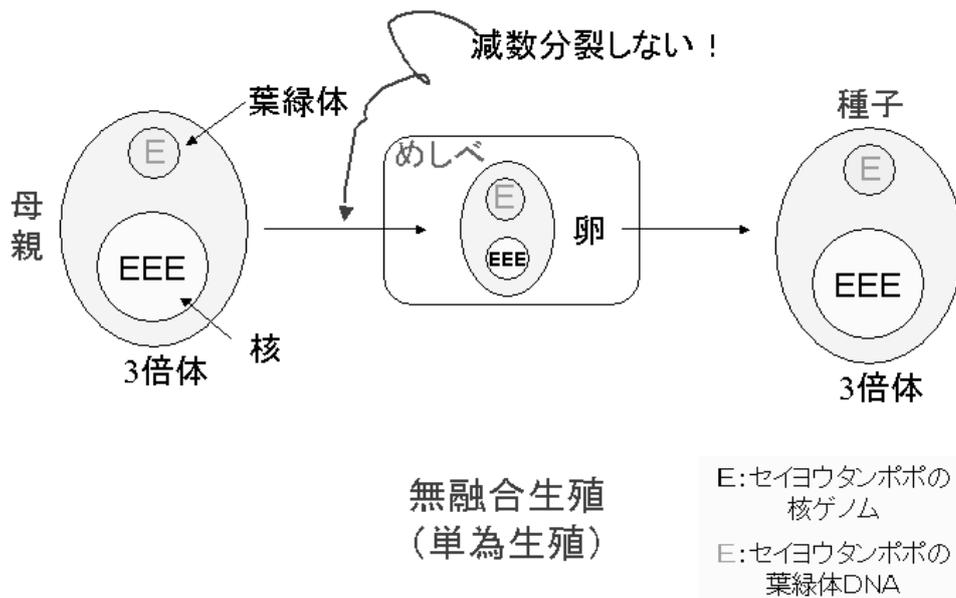


図2・2 セイヨウタンポポの種子生産における遺伝的特徴の模式図

しかし、新潟大学森田教授の交配実験により、在来と外来のタンポポの間に雑種ができることが証明された¹⁴⁾。図2・3に雑種形成の遺伝的特徴を示す。今のところ、母親がカンサイタンポポ、父親がセイヨウタンポポの組合せからのみ雑種タンポポができると言われている。セイヨウタンポポでは、花が開いた時点ではすでに卵の発生が進んでいるため、他の個体の花粉が柱頭についたとしても受精することはないと思われるからである。

セイヨウタンポポの花粉には、不完全な減数分裂によって様々な染色体を含むものができる。このうち核ゲノムを2セットまたは3セットに近い組合せで持った花粉のみが雑種を形成できると考えられている。3セットの核ゲノムをもつ花粉からは、カンサイタンポポの核ゲノムとセイヨウタンポポの核ゲノムが合体してできる四倍体雑種と核ゲノムが合体せずにできる雄核単為生殖雑種ができると考えられている^{15, 16)}。雄核単為生殖はタバコでも起こることが知られている。

以上に説明したタンポポの雑種形成過程から、雑種タンポポには遺伝的特徴の異なる3つのタイプ（三倍体、四倍体、雄核単為生殖）があることがわかる。カンサイタンポポ、セイヨウタンポポ、雑種タンポポの遺伝的特徴を表2・1にまとめた。三倍体雑種および四倍体雑種は、核DNAの量がセイヨウタンポポよりも大きい。雄核単為生殖雑種の核DNA量は、セイヨウタンポポと同じだが、カンサイタンポポと同じ葉緑体を持っている点がセイヨウタンポポと異なる点である。後で説明するように、これらの遺伝的違いを利用することでセイヨウタンポポと雑種タンポポを判別することができる。

交配実験で雑種形成が証明された当時は、野外での雑種形成は稀にしか起きていないと考えられていた。しかし、その後の調査で、日本各地のタンポポ群落で、形態からはセイヨウタンポポと判断される個体の多くが実際には雑種であることが示されてきた^{2)~11)}。芝池^{9, 17)}は、2001年に行われた環境省の「緑の国

勢調査」のサンプルを用いた調査から、雑種タンポポが日本全国に分布していることを明らかにした。しかも、二倍体の在来タンポポが分布していない北日本と九州南部を除くと、形態的にはセイヨウタンポポと見える個体に占める雑種の割合は非常に高かった（日本全体の平均で85%が雑種タンポポ）。

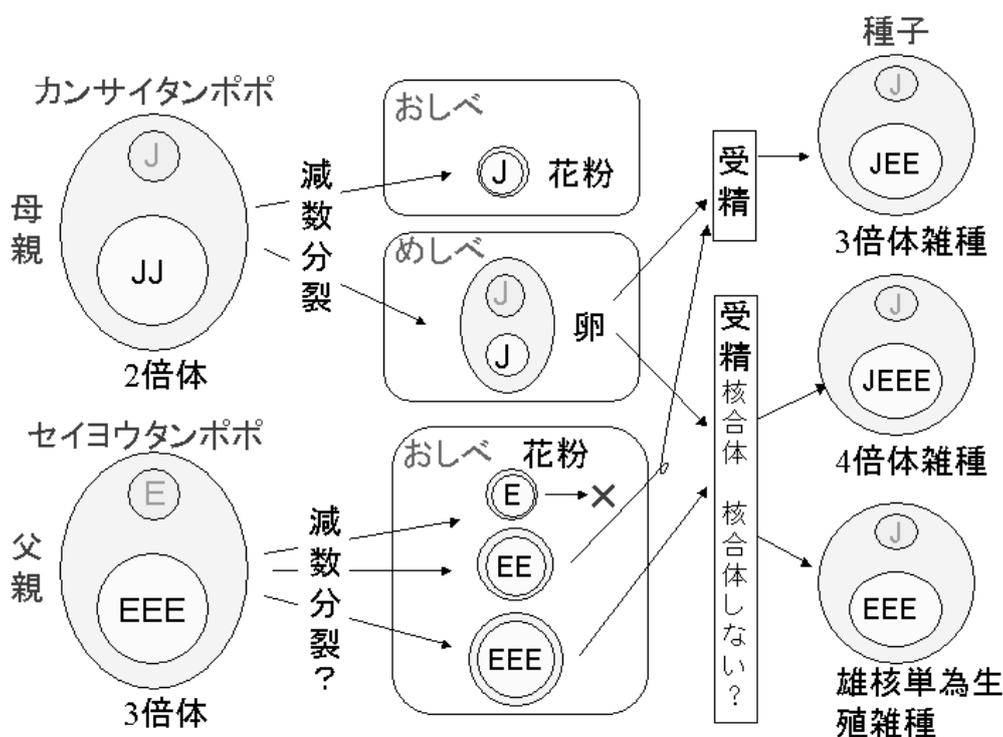


図2・3 雑種子の生産における遺伝的特徴の模式図

表2・1 雑種タンポポの遺伝的特徴

種類	染色体数	核DNA	葉緑体DNA	DNA含量(μg)
カンサイタンポポ	16(2X)	JJ	J	2.6
雑種	4倍体雑種	JEEE	J	3.6
	3倍体雑種	JEE	J	2.9
	雄核単為生殖雑種	EEE	J	2.3
セイヨウタンポポ	24(3X)	EEE	E	2.3

(芝池¹⁶⁾ を一部改変)

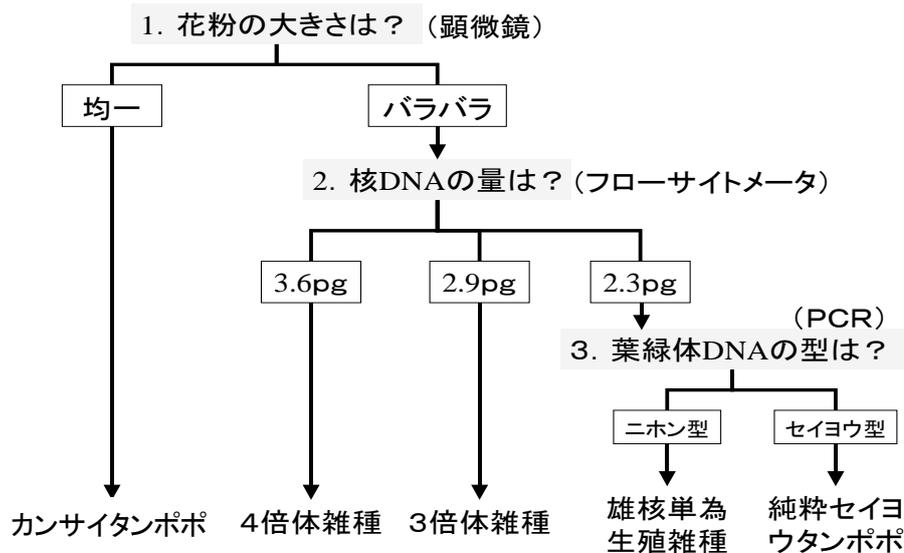


図2・4 タンポポ雑種解析の流れ

2. 2. 雑種の解析方法

今回の調査では、Shibaïkeら¹⁵⁾の開発した方法に従ってタンポポ雑種を判定した(図2・4)。この方法は、表2・1に示した雑種タンポポとセイヨウタンポポの間にある核DNA量および葉緑体DNAの違いを利用するものである。なお、ここでは実験の概略のみを述べるに留めたため、各実験の詳細については原典⁹⁾を参照されたい。

頭花の形態だけからは在来種か外来種かの判断が紛らわしい個体については、まず花粉を顕微鏡で観察し、花粉の大きさと形が均一な個体を在来二倍体タンポポとし、バラバラな個体を雑種を含む外来タンポポとした。ただし、在来種でも倍数性の種では花粉がバラバラになるものもあるので、こうした種が分布している地域では注意が必要である。

次に、花粉の大きさがバラバラであった個体について、雑種かどうかを解析した。

はじめに、フローサイトメータを用いて核DNA量を測定し、三倍体雑種および四倍体雑種を判別した。三倍体雑種と四倍体雑種は、セイヨウタンポポと雄核単為生殖雑種に比べ多量のDNAを核に含んでいるため(表2・1)、フローサイトメータで分析すると核DNA量の多い位置にピークが現れる(図2・5)。

分析には日本BD社製のフローサイトメータ(FacsCalibur)を用いた。サンプル個体の葉または花茎をバッファー中で剃刀で細かく切って、Propidium Iodide (PI)で染色した後、フローサイトメータにかけて核DNA量を計測した。コントロールとしてパセリの葉を同時に入れて分析し、各サンプルとパセリのピーク値の比が0.725以上0.9未満のサンプルを三倍体雑種、0.9以上のサンプルを四倍体雑種とした。

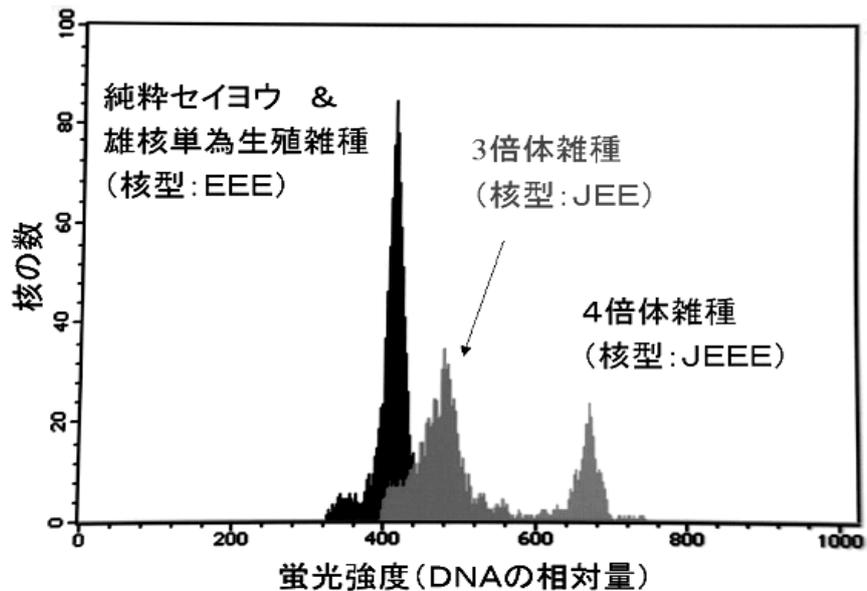


図 2・5 フローサイトメーターによる雑種解析の例

典型的な 3 個体から得られた核ひとつずつに含まれる DNA 相対量の頻度分布を示している。それぞれの個体のピーク値が異なっていることが分かる。予想される各個体の核型をグラフ中に示した。

核DNA量が小さかった (0.725 未満) 個体については、更に、葉緑体DNAの遺伝子解析を行って、雄核単為生殖雑種とセイヨウタンポポを区別した。雄核単為生殖雑種はカンサイタンポポと同じ葉緑体をもっているため (表 2・1)、葉緑体DNAを解析することでセイヨウタンポポと区別できる。サンプル個体の葉からCTAB法によって全DNAを抽出し、葉緑体DNAの*trn*領域の指定部位¹⁵⁾をPCRで増幅した。この部位の塩基数にはカンサイタンポポとセイヨウタンポポの間で違いがあるため、アガロースゲル電気泳動を行って塩基数の違いを検出すれば両者を識別することができる (図 2・6)。カンサイタンポポの葉緑体DNAと同じ位置にバンドが現れた個体を雄核単為生殖雑種とした。

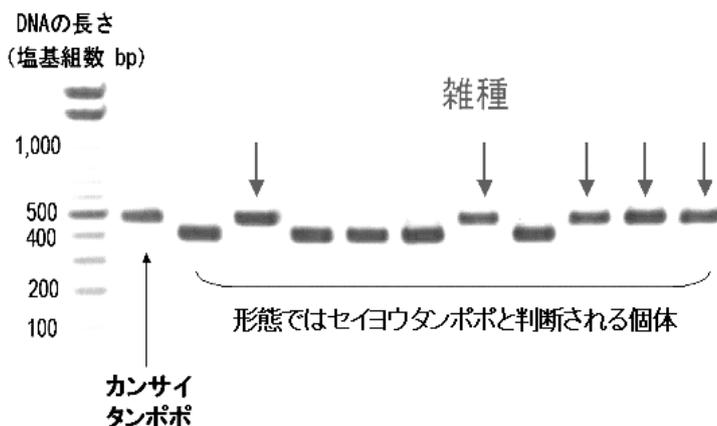


図 2・6 葉緑体 DNA の電気泳動結果の例

形態的にセイヨウタンポポと判定された 11 個体の例。このうち、カンサイタンポポ (左から 2 番目) と同じ塩基数の多い DNA 断片を持つもの (矢印で示した) が雑種である。一番左のレーンはサイズマーカー

2. 近畿の河川堤防におけるタンポポ分布の特徴

タンポポが分布しているのは河川堤防とは限らない。在来種、外来種ともに農地、路傍、公園、住宅地、等、様々な環境条件の場所でタンポポを見ることができる。では、河川堤防は、在来種や外来種のタンポポにとって、他の環境とは違った特別な意味を持っているのであろうか。また、都市部の河川堤防と農村部の河川堤防では、在来種と外来種の分布に違いがあるだろうか。こうした点を明らかにするために、「タンポポ調査・近畿 2005」のデータを用いて解析を行った。

3. 1. 調査方法

この章の解析には、「タンポポ調査・近畿 2005」で得られたデータを用いた。「タンポポ調査・近畿 2005」は、近畿 2 府 5 県（大阪府、京都府、奈良県、兵庫県、滋賀県、和歌山県、三重県）を対象に 2004～2005 年に行われた。調査は各府県の実行委員会が中心となって進められ、市民参加の形で行われた。調査期間は、2004 年 4 月 1 日～5 月 31 日と 2005 年 3 月 1 日～5 月 31 日の計 5 ヶ月間とした。参加者に調査用紙を配布し、1 個体ごとに以下の項目について調査を行ってもらった。

- 1) 調査日
- 2) 調査場所（国土地理院メッシュ番号）
- 4) 調査地点の環境 [1.林や林縁、2.池の土手、3.河川の堤防・河原、4.農地、5.神社や寺の境内、
6.都市的緑地、7.道ばた・分離帯、8.駐車場・造成地、9.その他]
- 3) タンポポの種類 [黄花在来種、外来種（セイヨウ・アカミ・不明）、シロバナタンポポ、不明]
- 4) 総苞外片の状態（1～5 段階）（図 3. 1 参照）
- 5) 頭花と果実（結実個体の場合）の採取

得られた調査用紙と頭花・果実のサンプルは、すべて実行委員会に郵送してもらい、実行委員会でチェックを行ってからデータを入力した。なお、頭花サンプルのない調査用紙は無効とした。2004 年と 2005 年あわせての有効データは 31,159 点であった。

ここでは、これらのデータのうち在来 2 倍体種（セイヨウタンポポ）と外来種（セイヨウタンポポ・アカミタンポポ：種子サンプルがなくどちらか不明なものを含む）のデータのみを用いて、河川堤防での在来種と外来種の分布の特徴を抽出することを試みた。

まず、全府県のデータをまとめて、環境ごとに在来種と外来種のサンプル数を数えた。各環境での在来種と外来種の比率を比べることで、河川堤防に在来種と外来種のどちらがより多く出現するかが推定できる。

次に、外来種と在来種の比率が都市化とどのように関係しているかを見るために以下の解析を行った。データを市町村別に整理し、さらに市町村の人口によってデータを以下の 5 つのグループに分類した。1) 10,000 人未満（データ数 3,685）、2) 10,000～50,000 人（データ数 6,234）、3) 50,000～100,000 人（データ数 5,406）、4) 100,000～1,000,000（データ数 9,673）、5) 1,000,000 人以上（データ数 4,269）。各市町村の人口は平成 17 年 3 月 31 日現在の住民台帳によるデータを用いた。なお、グループ 5 に含まれたのは

大阪市、神戸市、京都市の3市のみであった。人口は市町村の面積によっても違って来るため、一概に都市化の程度と一致しているとは言えないが、おおまかには人口の多い市町村ほど都市化が進んでいると考えてよいであろう。そこで、5つのグループの環境ごとに在来種と外来種の比率を計算し、都市化が外来種の割合に与える影響を環境別に検討した。

外来種と在来種が混在する場所の割合が、河川堤防と他の環境で異なるかどうかを検討するために、以下の解析を行った。

まず、近畿全域のデータを一括し、環境ごとに分けた。それぞれの環境のデータについて、同一の地形メッシュ（南北約1km、東西約0.8km）内で、1）在来種のサンプルのみ得られている、2）外来種のサンプルのみ得られている、3）在来種、外来種両方のサンプルが得られているかどうかを整理した。両方のサンプルが得られているメッシュを外来種と在来種が混在する場所と定義した。さらに、同様の解析を人口グループごとに行って、都市化と混在場所の割合の関係を環境ごとに評価した。

3. 2. 結果

環境ごとの在来種と外来種の比率を図3・1に示す。両種の比率は環境間で有意に異なっていた（カイ2乗テスト： $X^2 = 1856.3, df. = 7, p < 0.01$ ）。河川堤防は、農地や社寺境内と同様に、在来種と外来種の数がほぼ拮抗する場所であることがわかった。これに対して、造成地や都市的緑地では外来種の割合が高く、林と池の土手では在来種の割合が高かった。なお、すべての環境を一緒にした時の在来種の割合は35.0%であった（図中の直線）。

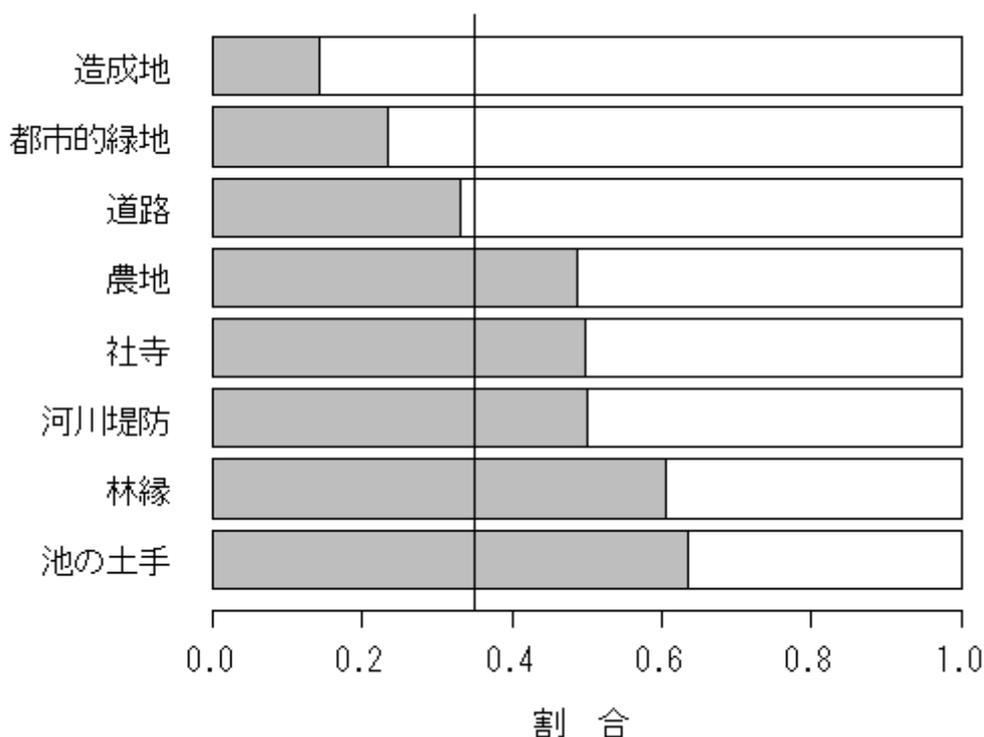


図3・1 各環境での在来種（灰色）と外来種（白）の比率
図中の垂線は、全環境をプールした時の在来種の比率

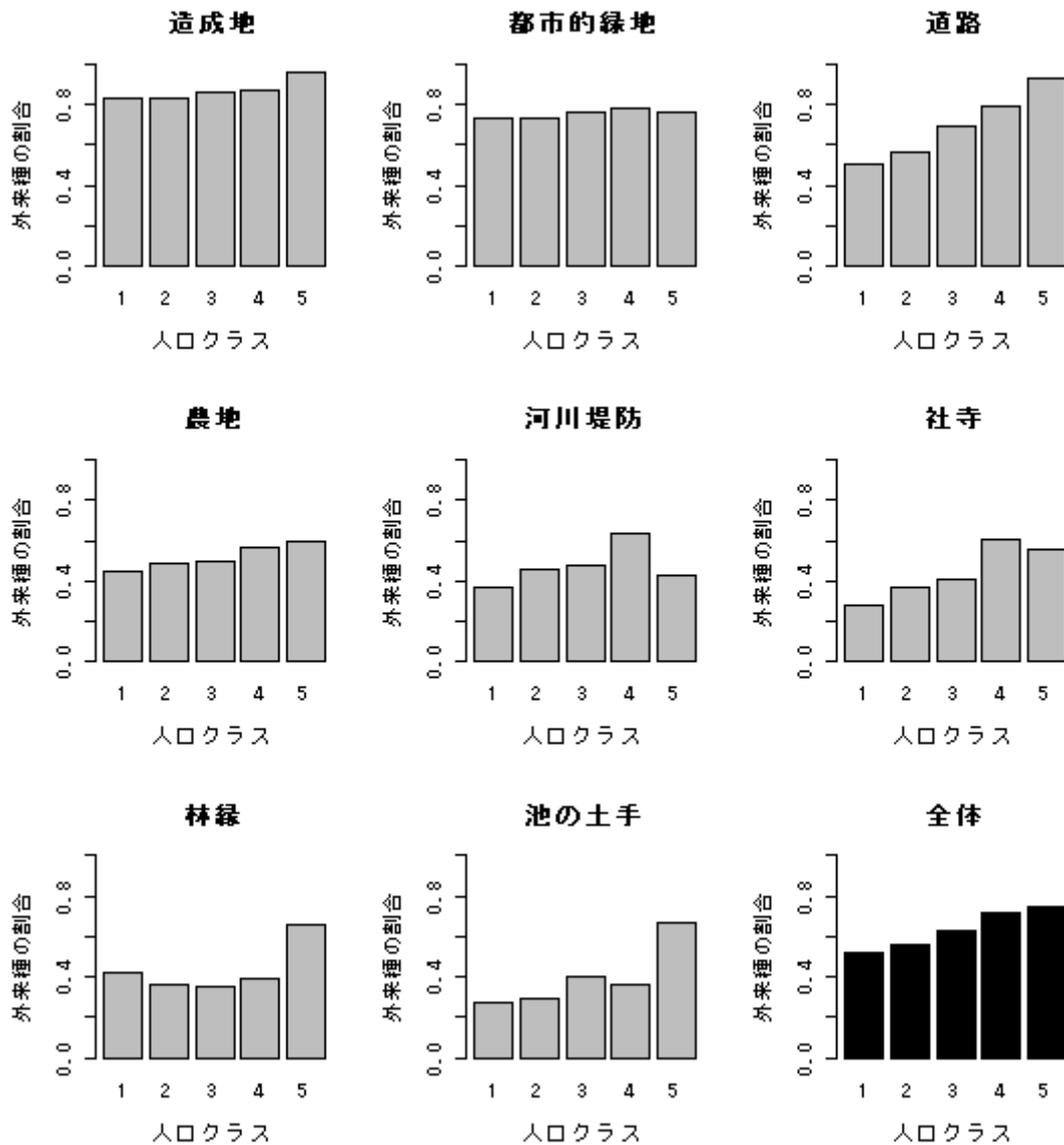


図3・2 各環境での外来種の割合と市町村人口の関係

人口クラスは市町村の人口によって次の5つのグループに分けてある。

- 1) ~1万人、2) 1万~5万人、3) 5万~10万人、4) 10万~100万人、5) 100万人以上

図3・2に各環境での外来種の割合を人口グループ別に集計した結果を示す。全ての環境内および全ての環境をあわせた「全体」のいずれでも、人口クラス間で外来種と在来種の割合に統計的に有意な違いがあった(カイ2乗検定: $X^2 = 11.0 - 797.3, df = 4, p < 0.05$)。全体では、人口が多い市町村ほど外来種の割合が増加した。人口の違いによって外来種の割合が最も大きく変化したのは、道路で、人口1万人未満の市町村では外来種の割合が約50%なのに対して、人口100万人以上では、90%であった。河川堤防は、農地と似た傾向を示し、どの人口クラスでも外来種の割合が40%から60%と、ほぼ安定していた。ただし、河川堤防では外来種の割合に人口10万人~100万人でピークが見られた点が、農地と違っていた。都市的緑地や造成地(駐車場を含む)では、人口にかかわらず外来種割合は常に70%以上の高い値を示した。人口クラス1~4では、外来種の割合の低い環境は、社寺、林縁、池の土手であったが、人口クラス5では、河川堤防で外来種の割合が最も低くなっていた。

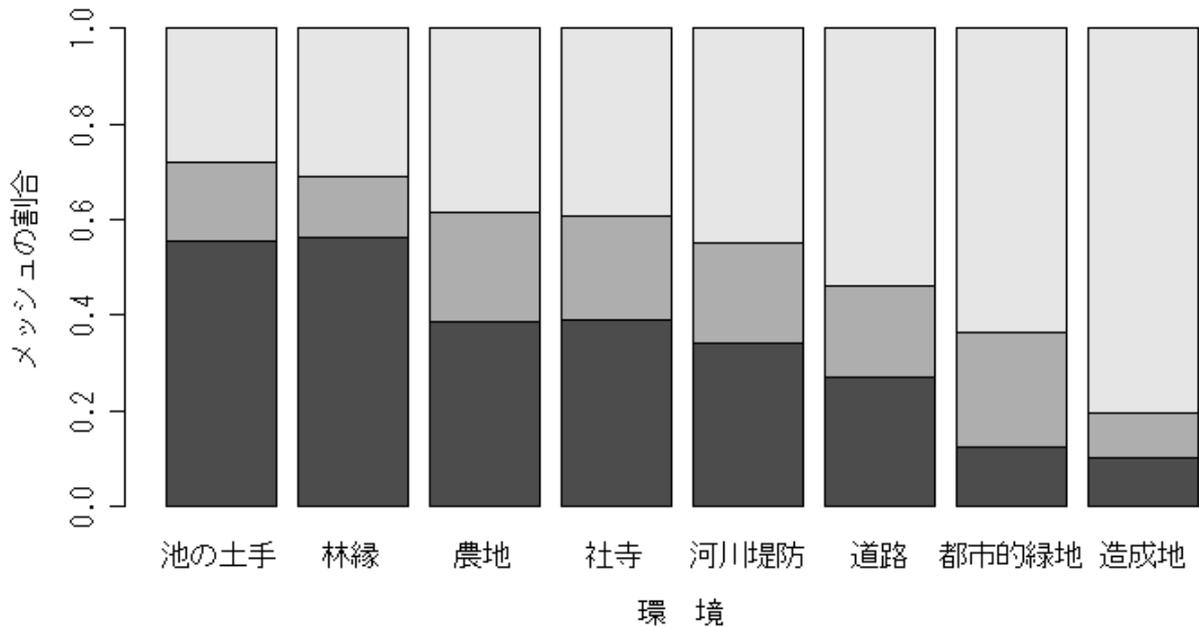


図3・3 各環境での在来種のみ（淡灰色）、外来種のみ（黒）、両種の混在したメッシュ（濃灰色）の割合

図3・3に在来種のみ、外来種のみ、両種が混在したメッシュの割合を環境ごとに集計した結果を示す。ただし、今回用いた解析方法では、メッシュから1サンプルしかデータが得られていない場合など、データ数が極端に少ないメッシュでは、混在していると評価される可能性は極めて低くなってしまふ。1サンプルしかデータがとられていないメッシュは各環境の平均で63.3%（範囲：47%～75%）もあった。このため、全体としては混在しているメッシュの割合がかなり過少評価されている可能性が高いことに注意する必要がある。従って、ここでは混在メッシュの割合そのものよりも、その環境間での違いに注目する方が意味があるだろう。

3種類のメッシュの割合は環境間で有意な違いがあった（カイ2乗検定： $X^2 = 1395.0, df = 14, p < 0.01$ ）。在来種のみメッシュの割合と外来種のみメッシュの割合は環境によって大きく変化した。一方、両種が混在していたメッシュの割合では、環境による違いが小さかった。混在メッシュの割合は、造成地で最も小さく、都市的緑地で最も大きかったが、いずれの環境でも約10%～30%の範囲にあった。

図3・4に、各環境での混在メッシュの割合を市町村の人口別に示した。人口クラス間で混在メッシュの割合に有意な違いがあった環境は、都市的緑地（カイ2乗検定： $X^2 = 21.3, df = 4, p < 0.01$ ）、道路（ $X^2 = 22.9, df = 4, p < 0.01$ ）、農地（ $X^2 = 32.6, df = 4, p < 0.01$ ）と全体（ $X^2 = 189.8, df = 4, p < 0.01$ ）のみであった。他の環境では人口クラス間に統計的に有意な違いはなかった。従って、河川堤防では、人口の多少にかかわらず、在来種と外来種が混在するメッシュの割合はほぼ一定であるといえる。

全体（全環境を統合したもの）の混在メッシュの割合は人口と共に増加し、人口クラス4（10万～100万人）で最大（46.3%）となり、人口クラス5では再び減少した。人口クラス間で混在メッシュ率に有意な違いのあった、都市的緑地、道路、農地のいずれにおいても、全体と同様の関係が認められた。つまり、人口が中程度の都市（人口クラス3・4）で在来種と外来種の混在する場所が最も多く、より人口の多い

都市（人口クラス5）では、両種はむしろ分離して分布していることになる。これは、外来種の割合が人口とともに単調に増加した（図3・2）のと対照的である。

一方、最も人口の少ない人口クラス1を除くと、同じ人口クラス内の混在メッシュ率は環境によって有意に異なっていた（カイ2乗検定： $X^2 = 22.8 - 83.2, df = 7, p < 0.01$ ）。人口クラス2～4では、都市緑地と農地の混在メッシュ割合が高く、人口クラス5では、河川堤防の混在メッシュ率が最も高かった。この結果は、人口1万人未満の場所ではどの環境でも外来種と在来種の混在する場所の割合に差はなく、人口1万人～100万人の場所では都市的緑地や農地に両種が混在している場所が多く、人口100万人以上の場所では河川堤防が外来種と在来種が最も多く混在している環境であることを示す。

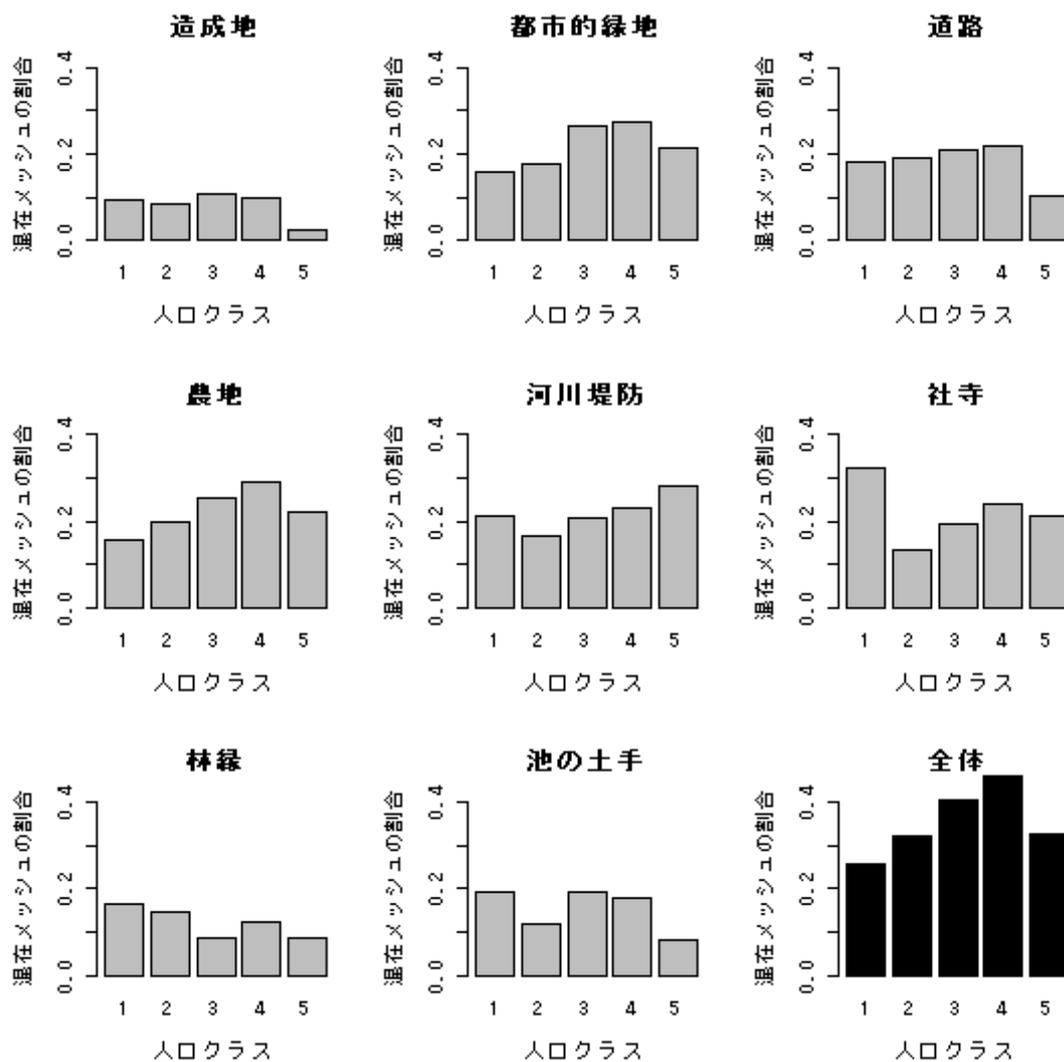


図3・4 各環境での外来種・在来種混在メッシュの割合と市町村人口の関係
人口クラスは市町村の人口によって次の5つのグループに分けてある。

1) ~1万人、2) 1万~5万人、3) 5万~10万人、4) 10万~100万人、5) 100万人以上

3. 2. 考 察

以上の解析結果をまとめると、近畿の河川堤防における外来タンポポと在来タンポポの分布の特徴として、以下の点をあげることができよう。

- 1) 河川堤防は外来種と在来種の個体数がほぼ拮抗する場所である
- 2) 河川堤防のうち外来種と在来種が混在している場所の割合は大都市でも農村でも変わらない
- 3) 人口 100 万人以上の大都市では、河川堤防が在来種の逃避場所になっている
- 4) 人口 100 万人以上の大都市では、河川堤防が両種の混在することが最も多い環境になっている

近畿の河川堤防では、外来種と在来種のサンプル数がほぼ等しくなっており、両種の個体数が拮抗していることが示された（図 3・1）。また、人口 10 万～100 万人の都市（人口クラス 4）で、外来種の割合が他の人口クラスより高かったのを除くと、人口が違っても河川堤防における外来種の割合はあまり変わらなかった（図 3・2）。この結果は、近畿では、大都市、農山村の河川堤防ともに、在来種と外来種の生育する場所がほぼ同程度分布していることを示唆する。おそらく、人口のいかんを問わず、河川堤防には古くからの植生が残される形で管理されている場所と土木工事によって古い植生が完全に破壊された場所とが存在するためであろう。

両種の混在するメッシュが河川堤防で特に多いとは限らなかった。人口 10 万～100 万人の都市では、河川堤防よりも都市的緑地（公園）や農地で両種が混在するメッシュの割合が高かった（図 3・4）。従って、雑種形成を促進すると思われる条件である在来種と外来種が隣接して生育している状況は、河川堤防で特に多く見られるとはいえない。ただし、今回のデータ解析では、面積約 0.8 ha のメッシュを基本単位として混在しているかどうかを調べている点に注意しておく必要がある。実際に雑種形成に関係する空間スケールはもっと小さく、おそらく数 100m²程度の面積で両種が混在しているかどうか重要であろう。こうしたより小さな空間スケールで両種の混在する場所がどうなっているかを知るには、更に詳しい分布調査が必要である。

また、人口 100 万に以上の大都市である、大阪市、京都市、神戸市では、河川堤防が最も在来種の割合の高い環境であり（図 3・2）、大都市では河川堤防が日本在来の植生が比較的良好に保存されている場所であることが改めて確認できた。一方、これらの大都市では、河川堤防が在来種と外来種が最も混在しやすい環境でもあった。したがって、大都市では、河川堤防が雑種タンポポの形成されやすい条件をつくり出している可能性がある。

4. 河川堤防の雑種比率

前の章では、河川堤防における在来種と外来種の分布の特徴を検討した。ここでは、近畿の河川堤防全体を見たときに、雑種タンポポがどのくらい分布しているのかを他の環境との比較によって検討する。

4. 1. 調査方法

「タンポポ調査・近畿 2005」で 2004 から 2005 に近畿 2 府 5 県から集められた外来種の果実から無作為に約 1500 サンプルを選んで、土壌入りポット（ジフィーセブン、㈱タキイ種苗）に播種し、苗を起こした。これらの苗の葉を用いて、第 2 章で示した方法（図 2・4）によって雑種判定を行った。また、2004 年 5 月には「タンポポ調査・近畿 2005」の一部サンプルについて、調査時にサンプル個体の葉を冷蔵宅配便で送付してもらったものを解析に用いた。さらに、「タンポポ調査・近畿 2005」とは独立に、2005 年 5 月に、淀川、大和川、揖保川の河川堤防から外来種の葉を採取し雑種解析を行った。

これらの解析によって、合計で外来種 1,101 個体（セイヨウタンポポ 713 個体、アカミタンポポ 51 個体、セイヨウかアカミか不明 62 個体）についての雑種判定を行うことが出来た。ただし、2005 年の淀川、大和川、揖保川のサンプルのうち 75 個体については、現時点では葉緑体 DNA 分析が未完であるため、純粋の外来タンポポか雄核単為生殖雑種かの判定ができていない。ここでは、とりあえず純粋の外来タンポポと見なした。なお、すでに葉緑体 DNA 分析が終わったサンプルでの純粋外来タンポポと雄核単為生殖雑種の個体数は、それぞれ 288 と 68 であった。

河川堤防での雑種比率が他の環境と違いがあるかどうかを検討するため、雑種分析の結果をサンプルの得られた場所の環境ごとに集計した。

4. 2. 結果

図 4・1 にデータが 50 以上得られた環境のみについて、雑種（三倍体雑種、4 倍体雑種、雄核単為生殖雑種に分けて示した）と純粋の外来種の割合を示した。構成比率は環境間で有意に異なっていた（カイ 2 乗検定： $X^2 = 120.5, df = 12, p < 0.01$ ）。他の環境に比べ、河川堤防には三倍体雑種が多く、四倍体雑種が少なかった。河川堤防に雄核単為生殖雑種が少なかったが、これは、河川堤防のデータの多くで雄核単為生殖雑種の解析が未完であるためである。

雑種（3つのタイプを合わせたもの）と純粋種との比率も環境間で有意に異なっており（カイ 2 乗検定： $X^2 = 10.3, df = 4, p < 0.05$ ）、河川堤防は最も雑種の割合が高かった。ただし、Holmの補正に基づいた多重比較で有意差が認められたのは、河川堤防と道路の間のみ（ $p = 0.044$ ）で、その他の環境の組合せでは雑種の割合に有意な違いは認められなかった（ $p = 0.609 - 1.000$ ）。

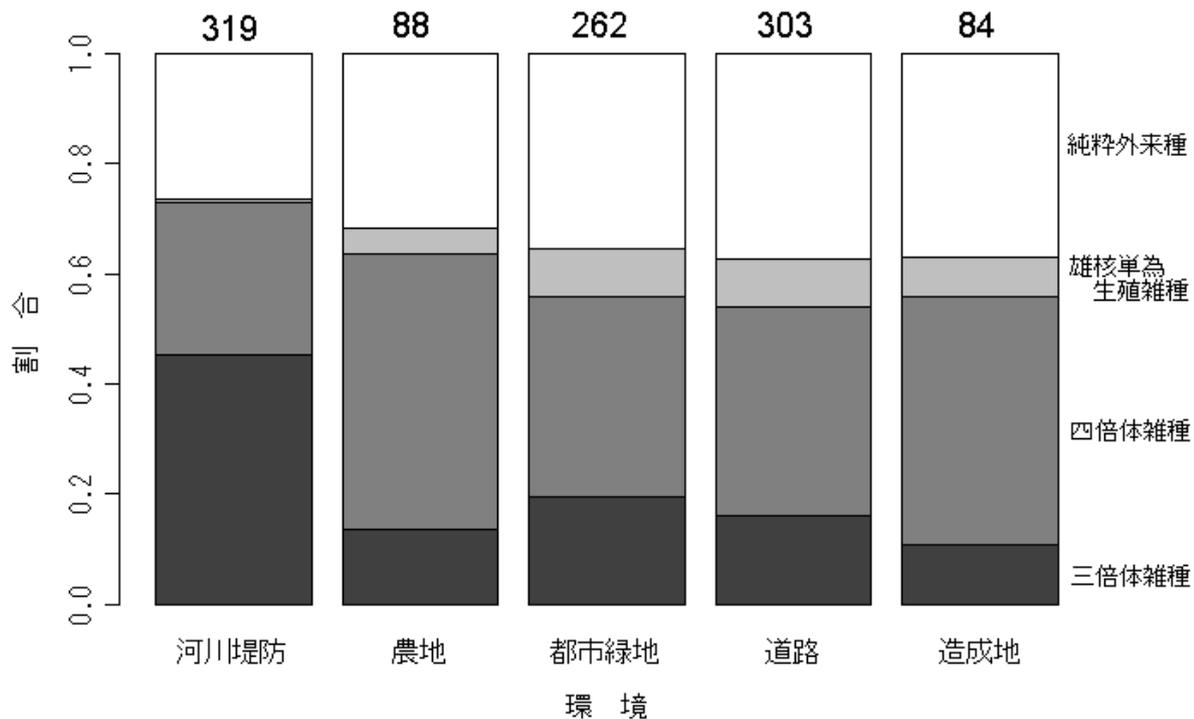


図4・1 様々な環境における純粋外来種と雑種の割合
 グラフ上の数字はサンプル数。雑種は、三倍体雑種、四倍体雑種、雄核単為生殖雑種に分類した。ただし、河川堤防では雄核単為生殖雑種の解析が未完であり、純粋外来種としたものに含まれている。

4. 4. 考 察

形態的に外来種と判断されるタンポポにおける雑種の比率は、河川堤防で最も高かった（図4・1）。しかし、最も雑種比率の小さかった道路を除くと、河川堤防と他の環境との差は統計的には有意ではなかった。今回の調査では、河川堤防のサンプルの多くについて雄核単為生殖雑種の割合が調べられていない。もし、河川堤防で純粋外来種としたデータに他の環境と同様の割合で雄核単為生殖雑種が存在していると仮定すると、純粋とした外来種 84 個体のうちの 19.1%（16 個体）が実際には雄核単為生殖雑種であったと推定される。この推定値を使うと、河川堤防の雑種比率は 78.7%になる。この場合、河川堤防の雑種比率は、農地を除いた3つの環境（都市緑地、道路、造成地）よりも有意に高くなる（Holm の補正に基づく比率の多重比較）。近畿地方では、農地と並んで、河川堤防が雑種比率の高い環境であるといえそうである。

河川堤防や農地で雑種の比率が高い理由は今のところ明らかでない。第3章で述べたように、これらの環境は、外来種と在来種のサンプル数が拮抗する場所である。両種が隣接して分布することで雑種ができる頻度が高くなっているのかもしれない。しかし、メッシュ単位で外来種と在来種が混在する割合は、河川堤防や農地で特に高い結果は得られなかった。実際にこれらの環境で、雑種形成の頻度に影響を与えるほど、在来種と外来種が近接して分布している場所が多いかどうかについては、より詳しい分布調査が必要である。また、実際に野外のタンポポ群落で雑種の形成がどのくらいの頻度で生じているのかについては、今のところ全く報告がなく、この点について実証データをとることも今後の重要な課題である。

5. 堤防管理状況と雑種比率の関係

第4章では、近畿全体の河川堤防の平均的雑種率について述べた。この章では、主に淀川と大和川の河川堤防を対象に、より詳しい解析を行う。同じ河川堤防でも、土木工事の程度や利用形態によって、在来種の多く残る場所と外来種のみしか見られない場所とがある。こうした違いが、雑種比率と関係があるかどうかを目的に調査を行った。

5. 1. 調査方法

淀川と大和川の河川堤防および河川敷から、外来種しか見られない場所と在来種と外来種がほぼ同数程度混在する場所8地点を調査地を選んだ。調査地点の位置を図5・1に示す。このうちの5地点には外来種（セイヨウタンポポ、アカミタンポポ）のみが生育しており、残りの3地点には在来種（カンサイタンポポ）と外来種がほぼ同数生育していた。

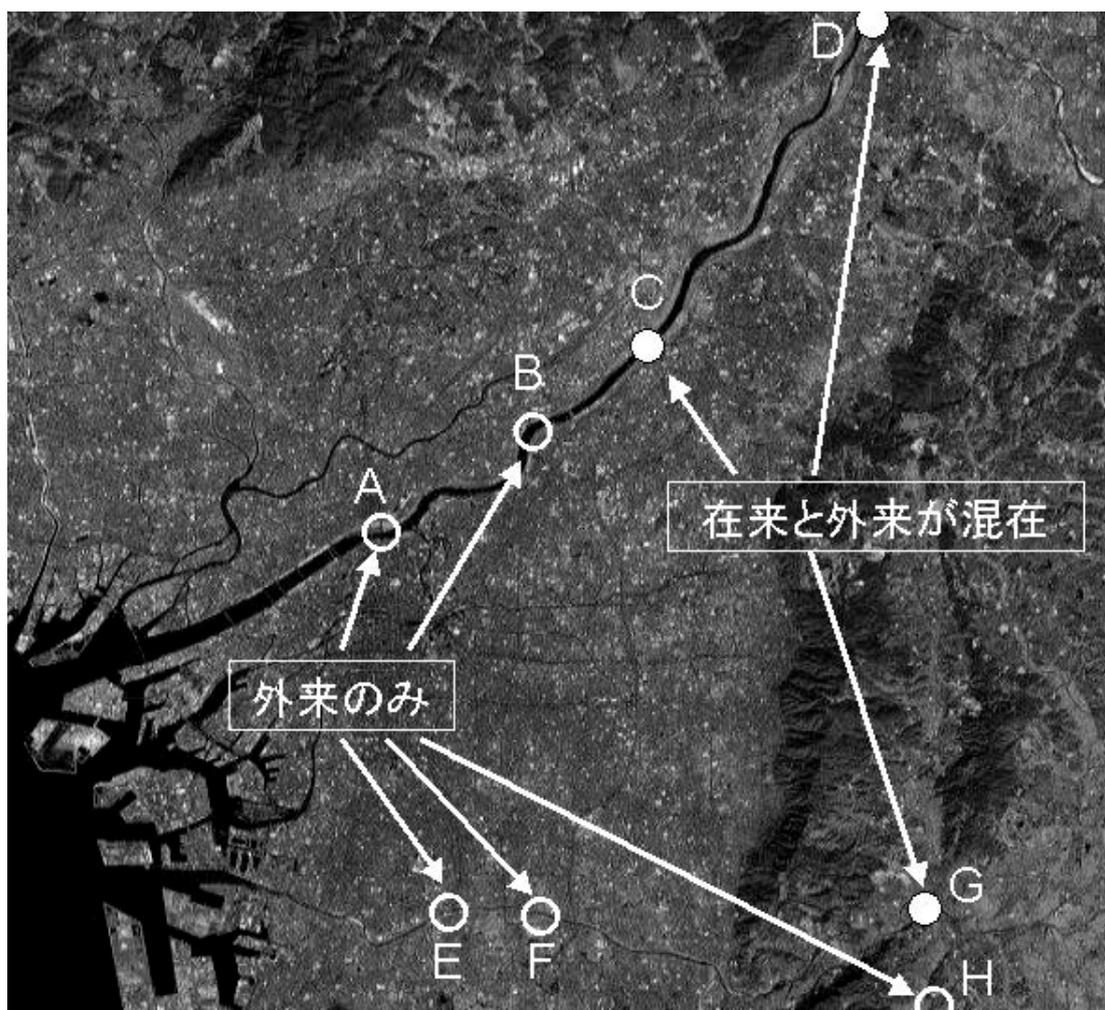


図5・1 採取地点の位置

A, B, E, F, G の5地点は外来種のみが分布しており、C, D, G の3地点には外来種と在来種が混在していた。

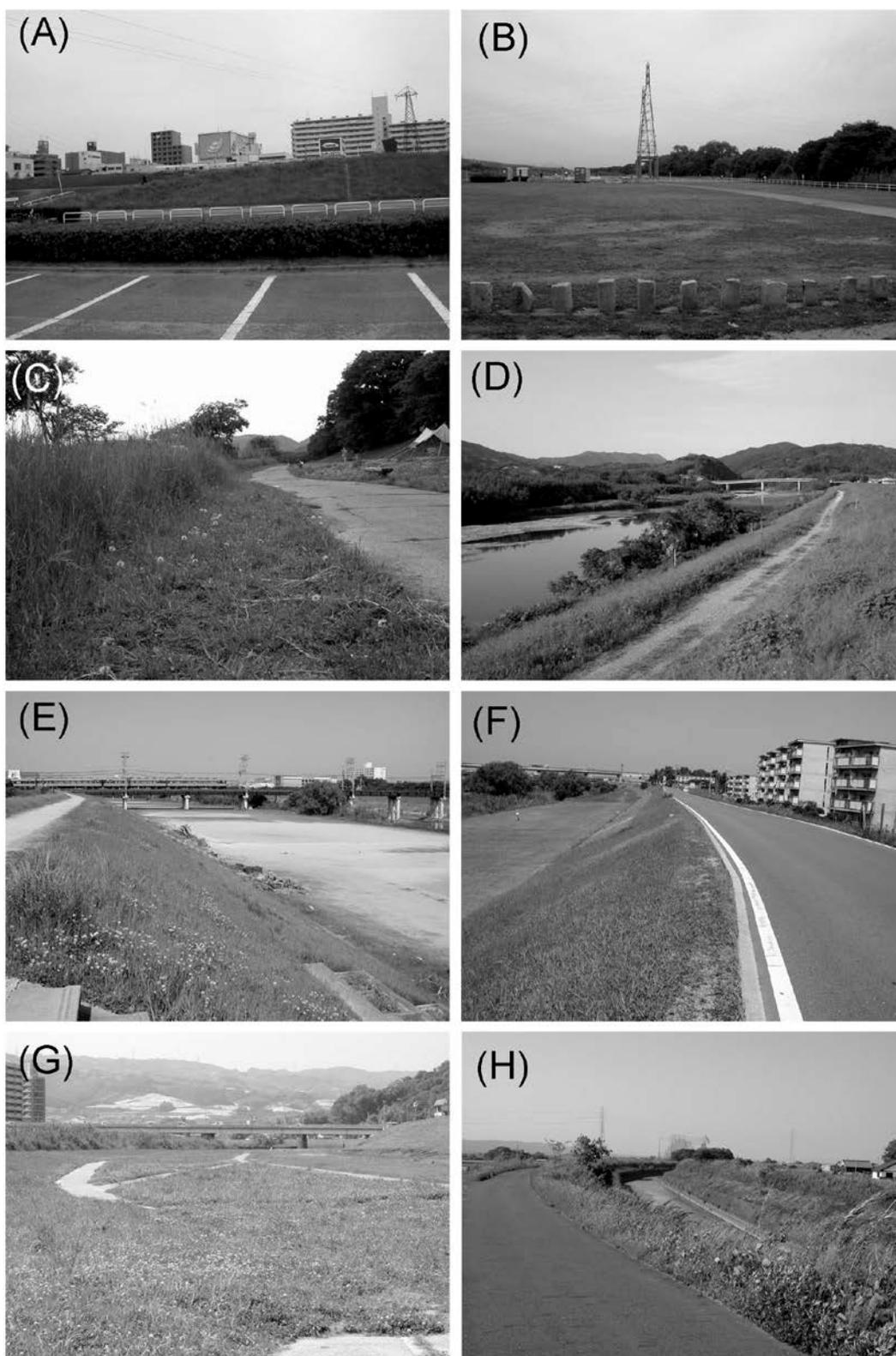


図5・2 調査地点の様子

A～Dは淀川、E～Hは大和川。C、D、Gには外来種と在来種が混在、その他は外来種のみ生育していた。

図5・2に各地点の写真を示す。外来種のみが見られた地点では、河川堤防および河川敷が駐車場や運動場等として整備されている場所であった。一方、外来種と在来種が混在している場所では、公園としての利用がないか、あっても児童向けや遊歩道としての利用が中心で堤防および河川敷内には草地が多く残っていた。

2005年5月に各地点の河川堤防および河川敷の長さ約500mの範囲から外来種の葉のサンプルを採取した ($n = 230$)。各地点のサンプル数は、A地点26、B地点15、C地点48、D地点50、E地点29、F地点18、G地点30、H地点14であった。セイヨウタンポポとアカミタンポポを区別するため、出来るだけ結実している個体をサンプルに選んだが、一部に果実のないサンプルもふくまれていた。各種類のサンプル数はセイヨウタンポポ171、アカミタンポポ2、どちらか不明なもの57であった。頭花の形態から果実のなかった個体のほとんどはセイヨウタンポポであると思われたが、ここでは全てを統合して外来種として扱った。採取したサンプル葉は冷蔵庫で保存し、1ヶ月以内に、フローサイトメータを用いて、三倍体雑種、四倍体雑種と純粋外来種（雄核単為生殖雑種を含む）の判定を行った。

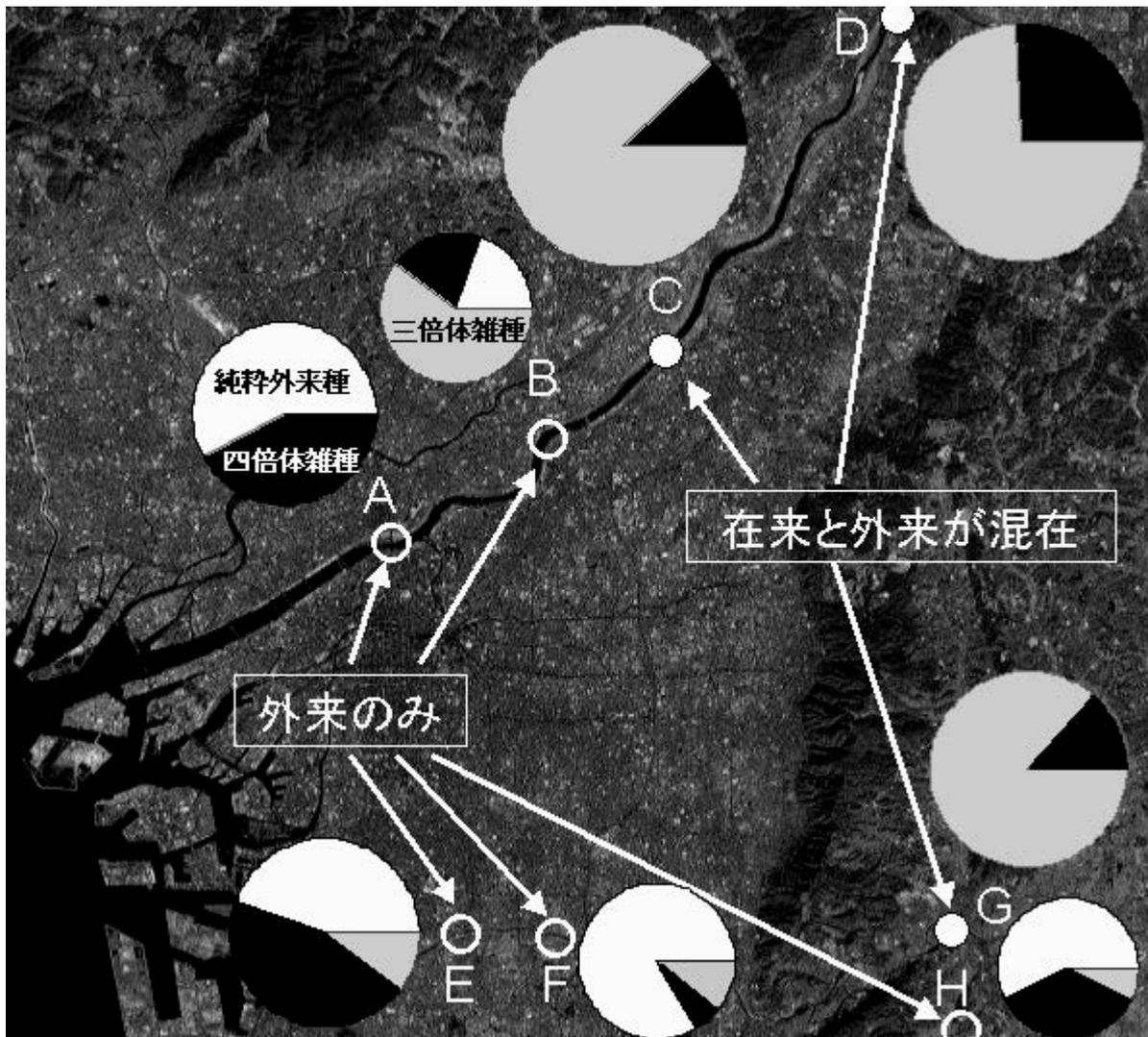


図5・3 各調査地点の外来種に占める雑種と純粋種の割合
 円の直径はサンプル数に比例する。純粋外来種には、一部雄核単為生殖雑種が含まれている可能性がある。

5. 2. 結果

図5・3に各調査地点の雑種比率を示す。外来種と在来種が混在していた場所(C, D, G 地点)では、調べた個体の全てが雑種であった。これらの地点では、特に三倍体雑種の比率が高く、3地点のデータをまとめると雑種個体の82%が三倍体雑種であった。

一方、外来種のみしか見られなかった地点では、雑種比率は低く、5地点のサンプルを合計して求めた雑種(三倍体雑種と四倍体雑種の合計)の割合は47.1%で、残りの52.9%は純粋外来種(雄核単為生殖雑種も含まれる)であった。外来種のみ地点では、三倍体雑種の方が四倍体雑種よりも多く、これらの地点の雑種個体に占める三倍体雑種の割合は68.8%であった。

外来種のみ調査地(A, B, E, F, H)と在来種と外来種が混在する調査地(C, D, G)の二つのグループに分けて、純粋外来種、三倍体雑種、四倍体雑種の比率の違いをカイ2乗検定で検定したところ、両調査地の間の違いは統計的に有意であることが確かめられた($X^2 = 121.9, df = 2, p < 0.05$)。また、両調査地の雑種比率も統計的に有意に異なっていた($X^2 = 85.6, df = 1, p < 0.05$)。また、それぞれのグループ内での雑種比率(サンプル中に占める三倍体または四倍体雑種の比率)には、B地点(雑種比率80%)とF地点(雑種比率17%)の間でのみ有意($p < 0.05$)な違いがあったが、その他の地点間では有意な差は認められなかった(Holmの補正による比率の多重比較)。

5. 3. 考察

淀川および大和川の河川堤防と河川敷では、在来種と外来種が混在する場所の外来種は全て雑種であった。こうした河川堤防は、大阪市中心部からやや離れた所に多く、河川堤防および河川敷が運動公園や駐車場として整備されておらず、在来植生が比較的良好に保存されている場所であった(図5・2)。いずれの地点でも、在来種と外来種は極めて近接して生育していたが、外来種の生育している場所は、造成された堤防斜面や道路のふちにやや偏っており、在来種の生育場所は、より草地部分に多かった。

一方、外来種のみが生育していた地点には、かなり純粋の外来タンポポが生育していた。こうした河川堤防は、大阪市中心部に近い場所に多く、河川敷内に整備された運動公園や駐車場があるのが一般的であった。また、こうした利用形態のため、管理のための除草も行き届いているようで、いわゆる草地の占める面積は限られていた。こうした利用形態と管理方法が在来タンポポが見られない理由であろう。

また、柏原市の大和川堤防や、相楽郡加茂町や木津町の淀川堤防には、ほとんど在来タンポポのみしか見られなかった場所もあった(図5・4)。こうした場所には、車道や運動場がなく、堤防斜面の除草もあまり頻繁に行われていないのか、調査時点(5月)でも背の高い草本植物の多い植生が多く見られた。夏季に背の高い草本に囲まれ場所には、夏休眠性を持たない外来タンポポは侵入しにくいと考えられている。

以上の結果は、同じ河川堤防(河川敷)であっても、利用形態や管理方法によってタンポポ群落の組成が異なるという以前からの指摘に適合する。大規模な土木工事や頻繁な除草による管理は、在来タンポポを除外し、外来タンポポの割合を増加させる。今回の調査では、更に、こうした違いが、雑種タンポポの割合にも影響を与えていることが示された。雑種の割合が高い場所は、土木工事や頻繁な除草によって在来種が見られなくなった場所ではなく、むしろ適度な除草が行われているため、在来種と外来種の両方が



図5・4 在来種のみが生育していた河川堤防 左) 大阪府柏原市、右) 京都府相楽郡木津町

混じって生育している場所であった。

このように在来種と外来種の両方が存在している場所で雑種タンポポが多くなる傾向は、河川堤防に限らず、他の環境でも認められている。我々が、「タンポポ調査・近畿 2005」のサンプルを用いて行ったセイヨウタンポポの雑種解析の結果を図5・5に示す。この解析には、河川堤防だけではなく、様々な環境から得られたサンプルを使っている。図をみると、サンプリング地点から半径5km以内の在来二倍体タンポポ（主にカンサイタンポポ）の割合が0.4~0.5の場所で雑種の割合が最も高く、これよりカンサイタンポポが多くても少なくても雑種タンポポの割合は低くなるのがわかる。

適度な除草の行われている河川堤防のように、在来種と外来種がほぼ同程度に混在する場所で何故雑種の割合が高くなるのかについての考察は次の章で行う。

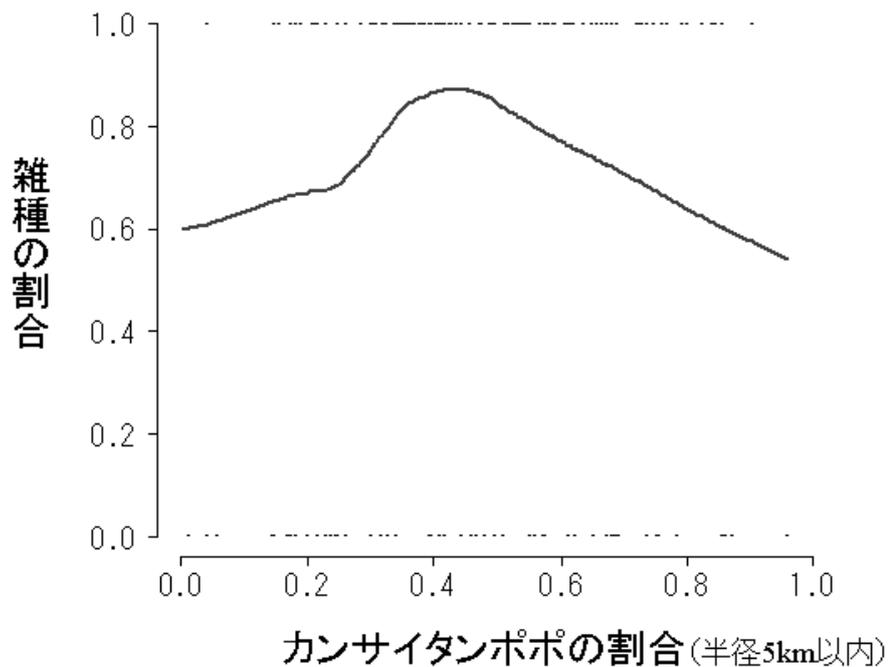


図5・5 カンサイタンポポの割合と雑種の割合の関係
近畿2府5件のセイヨウタンポポの雑種解析データに基づく

6. タンポポの雑種形成と拡大における河川堤防の意義

最後の章では、これまでの調査結果を踏まえて、タンポポ雑種の形成と拡大の過程についての仮説を提案し、河川堤防の意義と管理のあり方について議論する。

今回の調査結果で最も注目すべき点は、在来種と外来種の数がほぼ同数の地域と両種が混在する場所で雑種の割合が高かったことであろう。大規模な土木工事が行われ運動公園として利用されている河川堤防（河川敷を含む）よりも、在来種がよく保存されている河川堤防で雑種の割合が高いことがわかった。また、これは河川堤防に特有の現象ではなく、都市化が最も進み、在来種がほとんど見られなくなっている大阪市や神戸市など大都市の雑種率が予想に反して低く、周辺のベッドタウンなどまだ在来タンポポが比較的よく残っている場所で雑種率が最も高いこともわかった。このように在来種と外来種が混生する場所に雑種が多くなった理由として以下に述べる2つの仮説を考えた。

第1の仮説は、外来種と在来種が隣接して生育する場所では雑種が高頻度に形成されている、と考えるものである（図6・1）。

第2章で述べたように、雑種タンポポも外来タンポポも基本的には無融合生殖によって個体群を増加させることができる。そのため、在来種のいない場所に雑種と外来種が侵入した場合（図6・1左）、両者の

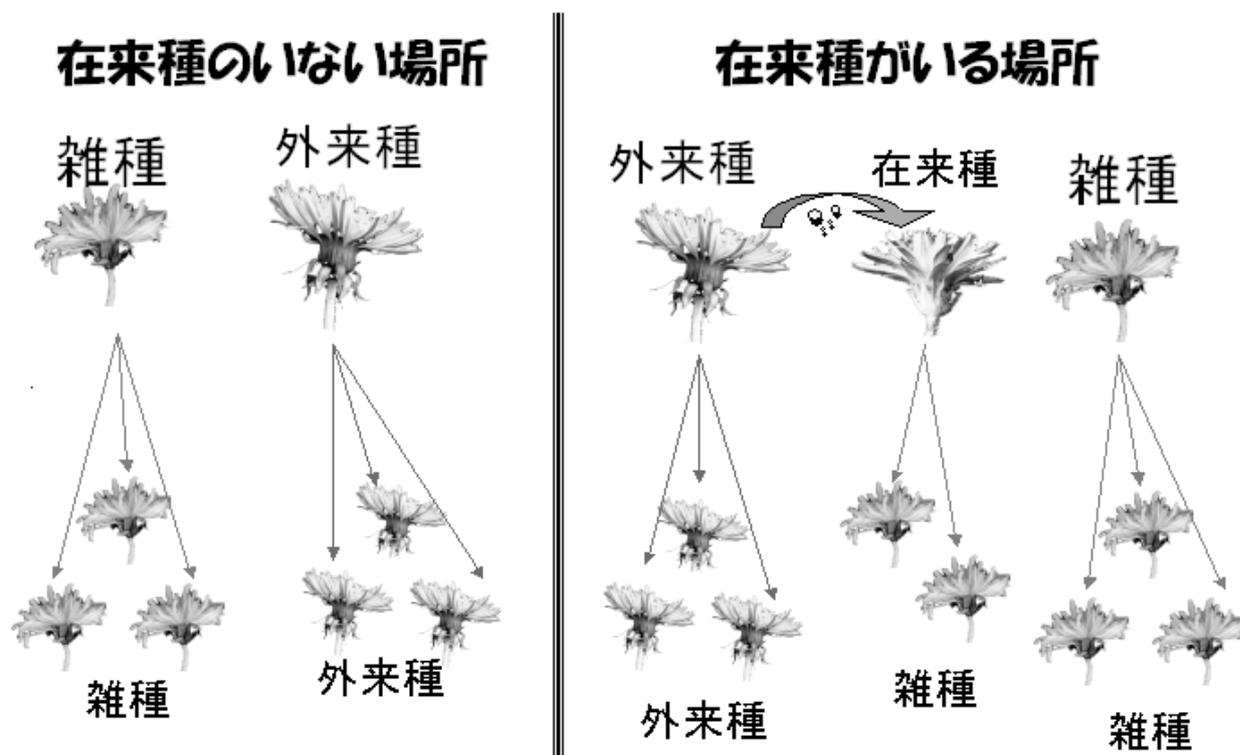


図6・1 在来種と外来種が混生する場所で雑種が多いことを説明する仮説その1
在来種のない場所（左）といる場所（右）での雑種と外来種の個体群増加率を模式的に示している。

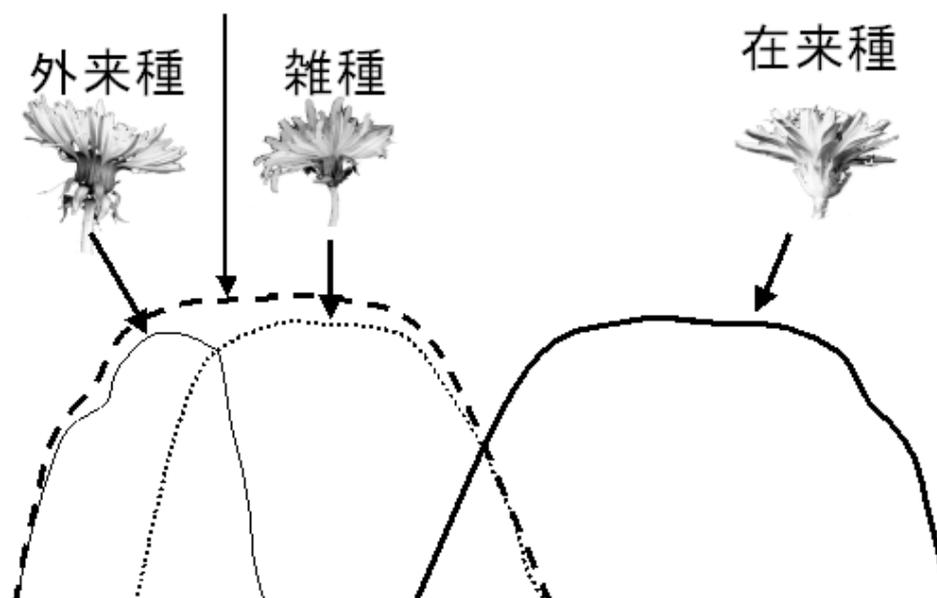
種子生産数や生存率に差がなければ、雑種と外来種の比率は時間がたっても変化しない。一方、在来種がいる場所では（図6・1右）、無融合生殖による個体数の増加に加えて、在来種と外来種の間で交配が起きることで雑種個体の割合が増加する。図には示さなかったが、雑種タンポポと在来種との間でも交配が可能であることもわかっている。このようにして世代が繰り返されることにより、在来種と外来種（雑種を含む）が混在する場所では、純粋の外来種よりも雑種の方が個体数を急速に増やしていくと予想される。

ただし、こうした過程を経て雑種が急速に増えるためには、雑種の形成が野外でも高頻度に行き起きている必要がある。実際に野外のタンポポ群集で雑種がどのくらいの頻度で形成されているかについては今のところ全くわかっていない。

第2の仮説は、雑種化によって外来タンポポの生育環境がより在来種に近いものに拡大、もしくはシフトした可能性があげられる（図6・2）。この仮説は、愛知教育大学の芹沢俊介氏、渡邊幹男氏らが雑種拡大の原因のひとつとして考察した議論⁵⁾に基づいている。

従来から、在来タンポポと外来タンポポの生育に適した環境には違いがあるとされている¹⁾。しかし、日本におけるタンポポの生態についての既存研究で外来種とされていたものには、実際には雑種が多くの混ざっていた可能性が高い。ここでは、気候や環境が日本と大きく異なるヨーロッパで進化した外来種の生育環境が、元々は日本の在来種の生育環境とは全く違うものであったと仮定する。そして、外来種は、在来種と交配して雑種となることで新たな遺伝的形質を獲得し、生育可能な環境をより在来種に近い方向

外来種（雑種を含む）



生育可能な環境

図6・2 在来種と外来種が混生する場所で雑種が多いことを説明する仮説その2

にシフトさせるか、あるいは、様々な形質をもった雑種が形成されることにより、雑種全体としてより広い環境で生育できるように生育可能な環境を拡大したと考えた。こう考えると、日本に移入した外来種は、雑種化によって本来生育が難しかった環境でも生育できる能力を獲得し、雑種として日本中に分布を拡大していったと想像することができる。この仮説に基づいて、外来種、雑種、在来種の生育可能環境を示したのが図6・2である。

この場合、雑種の形成は仮説1ほど高頻度で起きる必要はなく、雑種化によって生育可能な環境を拡大した雑種は、無融合生殖によって新たな生育適地へ急速に拡大していくことが可能であっただろう。つまり、この数十年間に近畿で急速に分布を拡大したタンポポの多くは雑種タンポポであったことになる。純粋の外来種は、比較的限られた環境にのみ分布を広げていったと思われる。

在来種と見かけの外来種（雑種を含む）がほぼ同数成育している場所や両種が混在している場所には、図6・2のグラフ横軸の中央付近にあたる環境が多いと予測される。そのため、純粋の外来種の生育環境は少なく、全体として雑種の割合が増えることになる。一方、在来種の生育する環境がほとんど残っていない場所では、横軸の左端で示される環境が相対的に多くなり、純粋の外来種の割合が高くなる。外来種が多い大都市や外来種しか見られない河川堤防で雑種比率が低かった結果はこのようにして説明可能である。

ただし、この説明では、在来種の割合が高い地域の環境は横軸の右側の環境が多くなると思われるため、こうした場所で雑種の割合が低くなった今回の結果と矛盾する。無理に説明を試みるならば、在来種の比率の多い場所では、グラフ横軸の中央付近の環境はむしろ少なく、横軸左側にあたる環境と左側にあたる環境が分離して分布しているかもしれない。これは、第3章で述べたように（図3・3、図3・4）、在来種の比率の高い人口の少ない都市で外来種と在来種の混在するメッシュの割合が低かったことから示唆される状況である。

第2の仮説が成り立つためには、純粋の在来種と雑種の生育可能環境に大きな違いがなければならない。また、日本全国での雑種比率が著しく高い（平均で80%）もあることを考えると、純粋の在来種が生育できる環境は日本ではごく限られていることも予想される。残念ながら、現在のところ、雑種と純粋外来種の間で種子の発芽特性に違いがあるという報告^{18, 19)}を除くと、雑種と純粋外来種の間で生育環境が違っているという知見は得られていない。小川は、雑種の生育環境は、従来外来種の生育環境とされていたものと違いがないとしている。しかし、従来外来種とされていたものには、すでに雑種が多く含まれていた可能性もある。生育環境や生態に純粋の外来種と雑種の間で違いがあるかどうかについては、更に詳細な調査を行って、再考していく必要があるだろう。

上記2つの仮説のどちらが正しいかによって、雑種タンポポの拡大において河川堤防が果たす役割はかなり違ったものになるだろう。

もし、仮説1のように野外でも雑種が頻繁に形成されているとするならば、在来種と外来種の接触が起きる確率の高い河川堤防は、同様の状況が想定される農地や都市緑地と並んで（第3章を参照）、雑種タンポポの供給源になっている可能性が高い。さらに、もし在来種と雑種の間でも高い頻度で交雑が起きると

するならば、在来種と雑種が混在するような場所では、今後、更にタンポポの雑種化が進み、在来種の生育環境にすら侵入可能な遺伝的性質をもった雑種が出現することもありえないことではない。このような戻し交雑が進めば、現在は在来種のみが生育している場所にも雑種が分布を拡大する危険もある。これまでの観察やデータでは、野外の雑種化がそれほど頻繁に起きている可能性は高くないと思われるが、野外での雑種形成頻度をきちんと調査しておくことが重要であろう。

仮説2が正しい場合には、在来種と外来種が同程度出現する地域や両種が混在する場所で雑種が多いのは、その場所の環境条件に起因していることになる。そのため、在来種と外来種や雑種が混在すること自体は、さしあたって問題とはならないであろう。しかし、雑種の形成頻度が低くても、在来種と雑種が常に接触していれば、長期的には戻し交雑によるさらなる雑種化の進行が起きる可能性は残っている。

従って、いずれの仮説が正しいとしても、現在、在来種の群落が残っている河川堤防では、できるだけ外来種や雑種が在来種と接触しないようにしておくのが安全であろう。そのためには、在来種の群落はできるだけ大きな面として維持し、群落中に外来種や雑種の生育しやすい条件（道路、公園などの創出による背の高い植生の頻繁な除去、等）をつくらないようにする必要があるだろう。

参考文献

- 1) 小川潔(2001): *日本のタンポポとセイヨウタンポポ*. pp. 130. 動物社, 東京.
- 2) 森田龍義 (1997): 世界に分布を広げた盗賊種 セイヨウタンポポ. 『*雑草の自然史*』 北海道大学図書刊行会.
- 3) 渡邊幹男, 丸山由加理, 芹沢俊介 (1997): 東海地方西部における在来タンポポと帰化タンポポの交雑 (1) ニホンタンポポとセイヨウタンポポの雑種の出現頻度と形態的特徴. *植物研究雑誌* **72**: 51-57.
- 4) 渡邊幹男・小川美穂・内藤敬江・神崎護・下村英基・芹沢俊介(1997): 大阪府における雑種性帰化タンポポの頻度と分布. *関西自然保護機構会誌* **19**(2): 69-77.
- 5) 渡邊幹男(1997): 酵素多型で判別した雑種タンポポー強奪種としての帰化タンポポー. *種生物学研究* **21**: 43-47.
- 6) 浜口哲一・渡邊幹男・山口奈穂・芹沢俊介(2000): 神奈川県平塚市における雑種性帰化タンポポの分布. *神奈川自然史資料* **21**: 7-12.
- 7) 芝池博幸・森田龍義 (2002): 拡がる雑種タンポポ. *遺伝* **56**(2):16-18.
- 8) 渡邊幹男・来本麻世・花井隆晃・榎田敏宏・伊東明・芹沢俊介 (2002): 大阪府堺市泉北ニュータウンにおける雑種性帰化タンポポの分布の変化—1996年から5年後の追跡調査—. *関西自然保護機構会誌* **24**(1): 15-20.
- 9) 芝池博幸 (2003): 雑種タンポポの識別と全国分布. *農環研ニュース* **57**: 7-8.

- 10) 小川潔(2004) : 雑種問題とタンポポ調査の課題. *関西自然保護機構会誌* **26**: 51-55.11) 芹沢俊介(2004) : 雑種性帰化タンポポの増加とタンポポ調査の意義. *関西自然保護機構会誌* **26** : 43-50 .
- 12) 小川潔(2004) : 移入種タンポポによる生物多様性の攪乱と環境指標性に関する緊急再評価. 平成 14 年～15 年度科学研究費補助金 (基盤研究(C)(1)) 研究成果報告書. pp. 130.
- 13) タンポポ調査・近畿 2005 実行委員会(2006) : *タンポポ調査・近畿 2005 調査報告書*. pp. 69.
- 14) Morita, T., S.B.J. Menken & A.A. Sterk (1990) : Hybridization between European and Asian dandelions (*Taraxacum* section *Ruderalia* and section *Mongolica*).1. Crossability and breakdown of self-incompatibility. *New Phytologist* **114**: 519-529.
- 15) Shibaïke, H., Akiyama, H, Uchiyama, S, Kasai, K. & Morita, T. (2002) : Hybridization between European and Asian dandelions (*Taraxacum* section *Ruderalia* and section *Mongolica*) 2. Natural hybrids in Japan detected by chloroplast DNA marker. *Journal of Plant Research* **115**: 321-328.
- 16) 森田龍義(2004) : セイヨウタンポポの雑種とは何か? 発生のメカニズムと雑種の特徴. *関西自然保護機構会誌* **26**: 57-63.
- 17) 芝池博幸(2005) : 無融合性雑種と有性生殖種の出会いーニホンに侵入したセイヨウタンポポの場合ー. *生物化学* **56**: 74-82.
- 18) 渡邊幹男・神崎護・榎田敏宏・芹沢俊介(2003) : セイヨウタンポポ、ニホンタンポポおよびその雑種の発芽特性. *Journal of Phytogeography and Taxonomy* **51**: 183-186.
- 19) Hoya, A., Shibaïke, H., Morita, T. & Ito, M. (2004) : Germination and seedling survivorship characteristics of hybrids between native and alien species of dandelion (*Taraxacum*). *Plant Species Biology* **19**: 81-90.