

種子散布のための棘を失ったタウコギの変異型*

三浦 励一**・細谷 誠**・伊藤 操子**

要約：京都府中部から滋賀県西部にかけての丹波山地の水田・休耕田に、種子の棘を欠くタウコギが分布していることを確認した。無棘型は単独で集団をつくっている場合も、有棘型（正常型）と混生している場合もあった。平野部の水田では無棘型は見出されなかった。栽培実験により、棘の有無は遺伝的なものであることが確認された。模擬水田を作って実験したところ、無棘型のタウコギは衣服に付着する能力を全く失っていることがわかった。これに伴い、衣服や稲束に付着せず水田内に留まった種子の割合は有棘型より無棘型のほうが多かった。

キーワード：タウコギ, *Bidens tripartita*, 種子散布, 付着型動物散布, 多型

緒 言

タウコギ *Bidens tripartita* L. は湿地に生えるキク科の一年草で、ユーラシア・北アメリカ・オーストラリアに分布し^{5,10)}、日本ではほぼ全国に分布する水田雑草である^{4,16)}。タウコギは戦後、除草剤の普及とともに減少し珍しい植物になったといわれたこともあったが¹¹⁾、1990年代以降、東北地方の水稲作地帯を中心にふたたび増加し、問題雑草と認識されるようになっている¹³⁾。

タウコギを含むセンダングサ属植物の「種子」(形態学的には偽果の一種である菊果⁶⁾)はいわゆる「ひっつきむし」の一つで、頂部に数本の棘を持ち、その棘の表面には細かい逆刺があつて、衣服などに付きやすい。この構造は付着型動物散布のための適応の代表例としてとりあげられてきた^{3,7,12,15)}。一方、水辺に生えるタウコギの場合、種子は水に浮いて流れることによって分散し、その棘は種子があまり遠くへ流れ去らないための「いかり」の役割を果たすとも考えられ



第1図 休耕田に混生する有棘型(左)と無棘型(右)のタウコギ

花序頂部の種子がなかば脱落している。2001年12月、京都市大原百井にて撮影。

ている⁷⁾。野外でどちらの散布様式が主要であるかを実証することはおそらく方法論的に困難であり、実際、検証された例を見ないが、特徴ある種子の棘が何らかの形で役に立っていると考えている点ほどの著者にも共通している。

筆者らは、京都市北部の水田や休耕田に、棘のない種子をつけるタウコギが存在することを確認した(第1図)。棘を持つことに種子散布上の利益があるならば、棘がないことは生態学的に重要な変化が起こった可能性を示唆しており、耕地雑草の種子散布について有用な示唆が得られる可能性がある。そこで、京都府を中心に有棘・無棘のタウコギの分布状況を調べるとともに、変異が遺伝的であるかどうかを確認するための栽培実験を行ない、また模擬水田を作成して種子の散布状況を調査した。

材料および方法

1. 分布調査および種子収集

2000年12月初旬に、京都府・滋賀県および福井県南部の合計7地点の水田および休耕田においてタウコギの種子を収集した。タウコギは河川沿いなどの水辺にも生育するといわれているが、予備的に観察した

* 大要は日本雑草学会第41回講演会(2002年4月)において発表した。

** 京都大学農学研究科
〒606-8502 京都市左京区北白川追分町
miurar@kais.kyoto-u.ac.jp
(2007年1月19日受付, 2007年8月8日受理)

範囲では発見することができなかった。種子は集団採種したが、現地で棘の表現型に明らかな変異が認められた場合は表現型別に集団採種した。京都市左京区大原百井（北緯約35度10分，東経約135度49分，標高約610m）では，小地域内の水田・休耕田に有棘型・無棘型のタウコギの両方がみられたので，1筆ごとに有棘型・無棘型個体の発生頻度を調べた。当年に水稲が作付された水田では全数調査を行ったが，休耕田では個体数が多かったので，1筆ごとに無作為に歩きながら約60個体まで調べた。採集した種子は約5℃の冷蔵庫に保存し，2001年の栽培実験に用いた。

2001年から2004年にかけての12月初・中旬に追加して分布調査を行い，合計17地点において成熟個体を採集し，種子の形態を調べた。さらに，京都大学理学部植物学教室の標本庫に収蔵されている日本産のタウコギの標本の形態，採集日，採集地等を調べた。

2. 栽培個体における種子形態の確認

2000年に収集した7集団由来の種子を2001年7月31日に寒天床に播種し室温に置いた。底部に穴を開けた容量430mlのプラスチックカップに砂壤土を入れ，本葉1～2対になった実生を1個体ずつ移植し，屋外で浅い水槽につけ，高さ8cmのカップの下半分が水に浸かる状態で育成した。種子の成熟後，由来する集団ごとに無作為に選んだ5個体（採種時に表現型を区別した場合は型ごとに5個体）から採種し，各個体につき10粒を無作為に取り出し棘の長さを実体顕微鏡下で測定した。

3. 模擬水田における種子散布状況の調査

京都市大原百井の休耕田で型別に集団採種したタウコギの種子を2001年6月14日に播種し，前項と同様に育苗した。3.8×2.2mの実験圃場を水田とし，7月25日にイネ（コシヒカリ）の成苗を条間20cm，株間15cmの間隔で手植えた。同日，有棘・無棘種子に由来するタウコギの実生各12個体ずつ，合計24個体を無作為に，イネの縦横4株おきに，隣接する4株が作る長方形の中央に配置して移植した。12月13日に，筆者のうち学生1名が化繊の運動服（ジャージ）を着用し，鎌を用いてイネを手刈りした。この実験ではタウコギの種子の成熟後に稲刈りが行われた場合を想定したが，植え付け時期が遅くタウコギの成熟も遅かったため，稲刈りの時期を一般の水田より大幅に遅くした。稲刈り作業後すぐに衣服を脱ぎビニ

ール袋に入れて持ち帰り，付着した種子を計数した。イネの束に混入した種子，刈り残されたタウコギ個体上に残った種子もすべて目視により回収し計数した。また，無作為に選んだ10株の稲株を中心に，それぞれ20×15cmの範囲の田面（イネの稈の隙間を含む）から発見された種子をすべて回収して計数し，ここから田面に落ちた種子の総数を推定した。

結 果

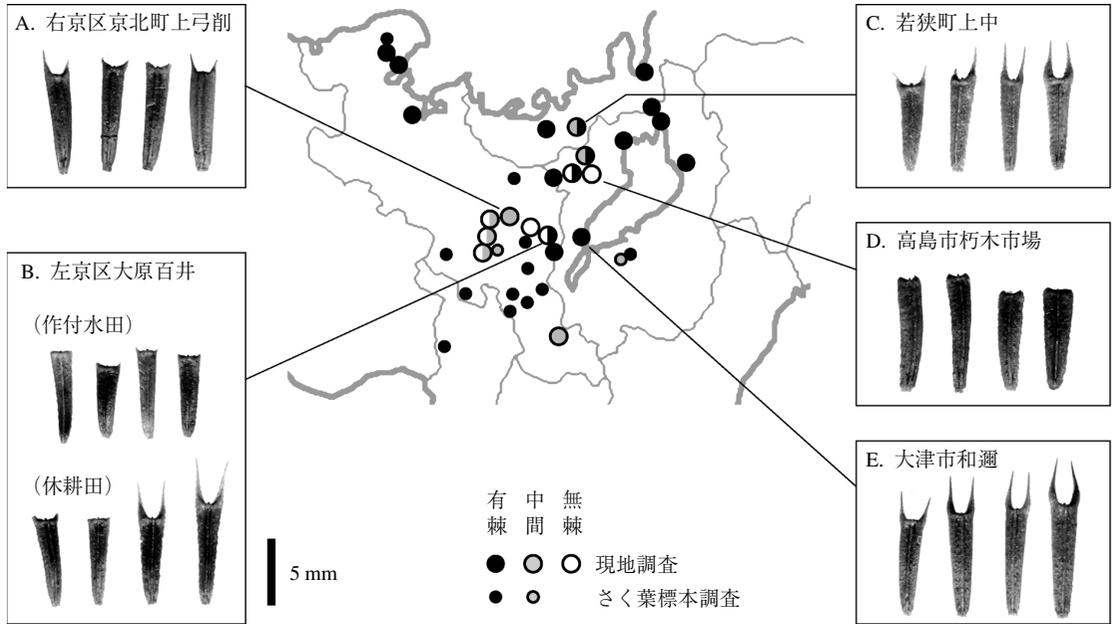
1. 無棘型個体の形態と分布状況

正常なタウコギの「種子」（菊果）には頂部に長さ2～3mmの棘が通常2本あり，その表面には細かい逆刺がある。この逆刺は菊果の扁平な本体部分の両縁にも列となって続いている。しかし，無棘型のタウコギではこの頂部の棘がほとんど発達せず，その位置には低い隆起あるいは痕跡的な突起があるのみであった。正常に発達した棘が脱落した形跡はなかった。また棘のない個体では扁平部の縁の逆刺も小さく少ない傾向にあった（第2図）。

今回の調査でこのような無棘型個体は京都府中部および滋賀県西部の7地点において見出された（第3図）。このうち2地点では1筆あるいは隣接する数筆の水田・休耕田において無棘型個体ばかりがみられたが，2地点では明瞭に区別できる無棘型個体と有棘型個体が混在しており，また他の3地点では無棘型個体と不完全な棘のある個体が混在していた。このほか散在する4地点で，無棘とはいえないが棘の発達の悪い中間的な個体が見出された。調査地域のうち日本海側寄り，すなわち京都府北部，滋賀県北部および



第2図 有棘型（左）と無棘型（右）のタウコギの種子（菊果）の頂部（京都市左京区大原百井産）



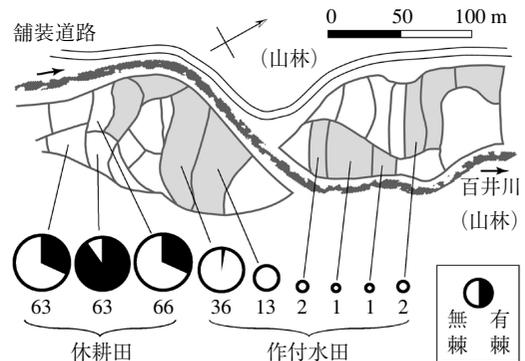
第3図 近畿地方北部におけるタウコギ有棘型・無棘型の分布と種子形態

福井県南部では正常な有棘型個体が大部分を占めた。

なお、定量的なデータは得ていないが、野外観察の範囲では、タウコギの植物体の大きさ、形態、成熟期などにみられる地域の変異の中で、棘の有無と明らかに関連している形質を見出すことはできなかった。また、同一地域に種子の棘の形態の異なる個体が混生していた場合でも、それらが他の形態形質において区別できることはなかった。

京都大学理学部植物学教室の標本庫（現在、京都大学総合博物館）に2001年時点で収蔵されていたタウコギの標本のうち、近畿地方で採集されかつ種子の表現型を調べることができたのは15点で、そのうち13点は瘦果に正常な棘をもっていた。他の2点は短い棘を持っており、今回、中間型としたものに相当した。今回発見された無棘型と同等のものは他地方で採集されたものを含め全く見られなかった。これらのうち今回の調査範囲と重なるものの採集地を第3図にあわせて示した。

京都市左京区大原百井の水田・休耕地1筆ごとにおける有棘型・無棘型タウコギの頻度を第4図に示した。作付水田ではタウコギはほとんどが



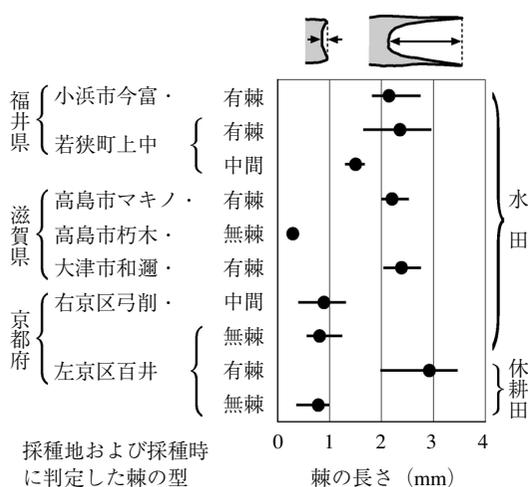
第4図 京都市大原百井の水田・休耕地におけるタウコギ有棘型と無棘型の分布状況

うすい灰色の部分は調査年（2001年）において水稲が作付けされた水田を示す。円グラフの面積はその下に示した調査個体数に比例。

畦際にもみ見られ、有棘型は1個体のみで、無棘型が合計54個体と大部分を占めた。3筆の休耕地ではタウコギは全体に散在して生育しており、いずれも有棘型と無棘型が混生し、無棘型の頻度は10～68%であった。他の休耕区画は乾田化しているか、もしくは多年草主体の植生に遷移しており、タウコギはみられなかった。

2. 栽培個体の棘の型

7地域8集団から採種した種子から発芽した個体の結実種子は、おおむね親と同様の棘の表現型を示した(第5図)。上述の京都市大原百井の集団の場合、混生集団から型別に集団採取した種子から発芽させた有棘型の子41個体と無棘型の子44個体(次項の実験で用いた個体を含む)はすべて親と同様の表現型を示し、異なる型や中間型は現れなかった。また、中間型として採集された福井県若狭町上中の集団の次世代では、各個体が個体内変異として無棘に近い種子から



第5図 野外で採種した種子からポットで栽培したタウコギがつけた種子の棘の長さ

各集団5個体の個別別平均値の範囲と総平均を示す。計測値には痕跡的な隆起も含むので、無棘型と判定されたものでも1mm程度の値をとっているものがある。

完全に近い棘を持つ種子までつけていたが、平均値にするとやはり有棘と無棘の中間的な値をとった。京都市右京区京北弓削の集団ではきわめて短い先端が小さく尖った棘をもつ種子が含まれており、当初は中間型として記録されたが、測定値の上では他の無棘型集団にみられる棘とはいえない隆起と同程度の値を示した(第5図)。

3. 模擬水田における種子散布

有棘型・無棘型の種子を発芽させて植えつけた個体はすべて親と同型の種子をつけ、2型は容易に区別することができた。有棘型・無棘型各12個体の種子が稲刈り後にどこで発見されたかを第1表に示した。作業後の衣服には有棘型種子1253個が付着していたのに対し無棘型種子は1個も付いていなかった。ただし、衣服を入れていたビニール袋の中に棘型種子29粒と無棘型種子8粒が落ちているのが発見された。これらは衣服に一時的に引っかかりすぐに脱落したものと考えられる。衣服に付着していたもの、ビニール袋の中で発見されたもの、稲束の中から発見されたものを合わせて水田外に持ち出された種子の数とみなすことができるが、その全種子数に対する割合は有棘型では19%であったのに対し無棘型では3%と大きな差があった。この比率の差について、観察された種子数をそのまま用いて χ^2 検定を行うと $p=2 \times 10^{-300}$ という著しく高い有意性が得られるが、同じ花序についていた種子はある程度まとまって行動する傾向があると考えられ個々の種子の行き先は独立とは言えないので、この値は割り引いて考える必要がある。逆に参考値として、観察された比率の差が5%水

第1表 模擬水田の稲刈り後におけるタウコギの種子の行方 (8.36m²あたり)

大区分	小区分	有棘型		無棘型	
		種子数 (個)	比率 (%)	種子数 (個)	比率 (%)
水田外に持ち出された種子	作業者の衣服に付着	1253	13.0	0	0.0
	衣服を入れた袋内に落下	29	0.3	8	0.1
	イネの刈り束に混入	590	6.1	319	3.0
水田内に残った種子	タウコギ親株上に残存	696	7.2	1123	10.7
	田面に落下	7081	73.4	9053	86.2
合計		9649	100.0	10503	100.0

注) 田面に落下したものはコドラートによるサンプリングから推定, 他は全数調査

準の χ^2 検定で有意となるような最小の合計観察数(種子数)を求めると81個(1個体あたり3.4個)となる(Yatesの補正を適用)。独立に散布されたとみなすことのできる種子数をこのように極端に小さく見積もっても、比率の差は有意であることになる。

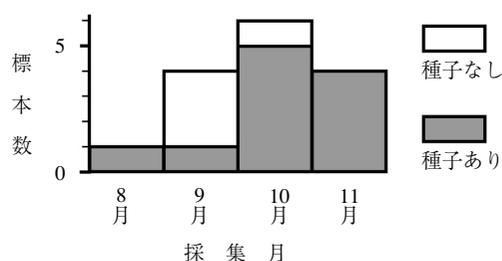
考 察

今回の調査で、京都府中部から滋賀県西部にかけての水田や休耕田に種子に棘のないタウコギが分布すること、またこの変異は遺伝的なものであることがわかった。日本の植物誌^{5,10)}にも、*Bidens*属のモノグラフ¹⁴⁾にも、このような型についての記述はない。このような明瞭な変異型がこれまで採集も記載もされなかったことの原因としては、収穫前後の水田という時期的にも立地的にも植物採集の対象となりにくい場所にしかみられないこと、種子の特徴が明瞭になる時期には花期は終わり葉もほとんど枯れて標本として採集されにくい状態になることなどが考えられる。今回確認された無棘型の生育地は主に圃場整備がおこなわれていない山間の小規模な水田であったため、この型が最近になって外部から侵入したとは考えにくい。

この無棘型タウコギは正常な有棘型と混生する場合がありますが、地域によっては中間型があり、また種子の棘の有無以外に形態的な差異を伴っていないことから、分類学的には品種程度、生態遺伝学的にはバイオタイプに相当するものと考えられる。有棘・無棘の混生集団において次世代に親と異なる型が全く現れなかったことから、タウコギは主に自殖している可能性が高いが、細胞質遺伝や無融合種子形成の可能性も現時点では排除できない。

模擬水田を用いた実験では、無棘種子は付着型動物散布の能力を失っていることが明らかであった。これに伴い、水田内に残った種子の割合は無棘型のほうが多かった。このことは、無棘型の進化の背景を考える上で重要である。

この実験はタウコギの成熟後に稲刈りが行われたことを想定したものであるが、まずこの想定の実証性を検討する。筆者らはタウコギのフェノロジーに関する現地調査は行っていないが、京都大学理学部所蔵のタウコギの標本のうち京都府および滋賀県で採集されたものについてみると、種子のあるものの多くは10月から11月にかけて採集されていた(第6図)。9月に採集されたものでは、開花中の花序はあるものの種子



第6図 滋賀県および京都府で採集されたタウコギさく葉標本の採集月と種子の有無

京都大学理学部植物学教室所蔵標本で、無棘型は含まれない。外見上完全な形に成長している種子(菊果)がある場合に「種子あり」とした。

は成熟していないものが多かった。これに対して、平成12～16年(2000～2004年)における水稻の刈取り最盛期は滋賀県で9月4～20日、京都府で9月17～25日である⁹⁾。滋賀・京都の現在の作期のもとでは稲刈りに前にタウコギが成熟する可能性は小さい。しかし、水稻の作期がこのように早くなったのは比較的新しいことである。昭和28～32年(1953～1957年)の5年間をみると、水稻の平均的な刈取り期は滋賀県で10月27～28日、京都府で10月18～24日であり⁸⁾、これは明治21年(1888年)における状況¹⁾とほぼ同じである。またこれは平均値であって、稲刈りの期間は1か月以上にわたっていた¹⁾。昭和30年頃までの長い間、割合は不明ながら、稲刈りがタウコギの成熟より後になることが少なからずあったと推定してよいであろう。

今回の実験における作期は戦前のもよりさらに遅かったため、種子散布動態の量的なシミュレーションとみなすことは適当でない。さらに、種子散布の動態に影響を与える要因は、水田内外におけるタウコギ個体の生育位置、イネとタウコギの草高の関係、秋季の洪水や冬季湛水の有無、稲わらの利用法など数多く考えられ、この実験はその一断面を取り出したものにすぎない。特に、流水によって種子が散布される際には逆に無棘型のほうが有棘型よりも散布されやすい可能性も否定できない。しかし、少なくとも収穫期から冬季にかけての湛水や洪水がない水田に限っていえば、水田外に持ち出される種子の割合が無棘型より有棘型において多いという傾向は定性的に認めてよいと考えられる。この傾向は、人間でない動物が水田に入り込んで種子散布に寄与するとしても同じである

う。

今回の分布調査では、無棘型タウコギは丹波山地とよばれる山間部の小盆地の水田に主に見られ、若狭湾や琵琶湖に面した平野部の水田では見つからない。また、標本から推定される所では、淀川沿いから大阪平野にかけてのタウコギも有棘型である。このことは、タウコギの本来の生育地と考えられる低湿な氾濫原から隔離された地域で無棘型が進化した可能性を示唆している。山間部小盆地においては、タウコギの生育に適した開けた富栄養湿地は水田以外にはあまりなかったであろう。このような立地条件では、水田外のタウコギ個体群から水田内へ種子が散布されることも、水田から外に持ち出された種子が他の好適な環境にたどりつくことも考えにくい。タウコギ地域個体群はほとんど水田内で生活環を完結していたのではないだろうか。そうであるならば、種子が水田内に留まる確率を高める方向、すなわち棘をなくす方向へ選択圧が作用した場面があったとしても不思議ではない。

一方、氾濫原や平野部に立地する水田において、タウコギの個体群がどのような空間的動態を示しているかは、この研究からは何も述べることができない。しかし、種子の棘を失うことが進化的に可能であるにも関わらずそれが起こっていないとすれば、そのような生態的条件で種子の棘がやはり役に立っていることの傍証となる。

Carlquist²⁾は、海洋島に侵入して種分化したキク科植物の中に、大陸産の祖先群と比較して種子の散布装置が著しく退化しているものが多いことを指摘した。ここでCarlquistが挙げた例の一つに、ポリネシアとハワイ諸島に見られる、棘を失った*Bidens pilosa* (コセンダングサ) 姉妹種群がある。Carlquistによれば、このような進化法則は、大陸においても島嶼に類似した状況や生態学的に特殊な条件をもたらす場所にあてはまる可能性がある²⁾。タウコギの本来の生育地が氾濫原であるとすれば、山間小盆地の水田は「島」に相当するのかもしれない。

謝 辞

所蔵標本の調査をご許可くださり便宜をはかってくださった京都大学理学部植物学教室の各位と、稲作作業暦の変遷についてご教示くださった京都大学農学研究科の稲村達也博士にお礼を申し上げます。

引用文献

- 1) 嵐 嘉一 1975. 「近世稲作技術史」. 農山漁村文化協会, 東京, pp. 261-288.
- 2) Carlquist, S. 1966. The biota of long-distance dispersal. II. Loss of dispersibility in Pacific Compositae. *Evolution* 20, 30-48.
- 3) 堀田 満 1974. 「植物の分布と分化」. 三省堂, 東京, pp. 45-48.
- 4) 笠原安夫 1985. 「日本雑草図説」. 養賢堂, 東京, pp. 16-17.
- 5) Koyama, H. 1995. In: K. Iwatsuki, T. Yamazaki, D. E. Boufford and H. Ohba [eds.] *Flora of Japan IIIb*, p. 30.
- 6) 中村信一・戸部 博 2004. 「トロール図説植物形態学ハンドブック下巻」(訳者による注記). 朝倉書店, 東京, p. 554.
- 7) 中西弘樹 1994. 「種子はひろがる」. 平凡社, pp. 56-61 ; 151-165.
- 8) 農林省統計調査部作物統計課 1966. 「作物統計昭和40年産」. (財) 農林統計協会, 東京, p. 261.
- 9) 農林水産省農林経済局統計情報部 2005. 「作物統計平成16年産 (普通作物・飼料作物・工芸農作物)」. 農林水産省農林経済局統計情報部, 東京, p. 170.
- 10) 大井次三郎 1978. 「日本植物誌改訂増補新版」, 至文堂, p. 1366.
- 11) 長田武正 1981. 「原色野草観察検索図鑑」. 保育社, 東京, p. 123.
- 12) Pijl, L. van der 1982. *Principles of Dispersal in Higher Plants* (3rd ed.). Springer, Berlin, pp. 78-83.
- 13) 境谷栄二 1997. 難防除雑草「タウコギ」の防除. *植調* 31, 196-200.
- 14) Sherff, E. E. 1937. *The Genus Bidens Part I. Field Museum of Natural History, Chicago*, pp. 268-289.
- 15) Sorensen, A. E. 1986. Seed dispersal by adhesion. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17, 443-463.
- 16) 竹松哲夫・一前宣正 1987. 「世界の雑草 I 合弁花類」. 全国農村教育協会, 東京, pp. 71-72.

An awnless variant of *Bidens tripartita*

Reiichi Miura^{*,**}, Makoto Hosotani^{*}
and Misako Ito^{*}

Summary

A form of *Bidens tripartita* that lacks seed awns was found in Tamba Hill, northern Kinki District, Japan. It was found in cropped or abandoned paddy in small basins in the hill, with or separately from normal awned form. Only the normal awned form was found in plains around Tamba Hill. A cultivation experiment showed that this is a genetic polymor-

phism. After simulated rice reaping in an experimental mixed stand of the two forms, many awned but no awnless seeds were found attached on experimenter's clothing. The percentage of the seeds remaining inside the paddy after work was higher in awnless than in awned form.

Keywords: *Bidens tripartita*, epizoochory (ectozoochory), dispersal, polymorphism

^{*}Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Sakyo, Kyoto, 606-8502, Japan.

^{**}Corresponding author. miurar@kais.kyoto-u.ac.jp