関西自然保護機構会誌 *26*（*1*）：*57－63*，　*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

新潟大学教育人間科学部　森　田　竜　義

What are the hybrids of *Taraxacum officinale* and how did they come about ?. Tatsuyoshi Morita (*Faculty of Education and Human Sciences, Niigata University*)

はじめに

日本に拡がるセイヨウタンポポの大部分が在来種との雑種であるという報告は（渡邊ほか1997），タンポポ調査（タンポポによる環境評価）に携わる人々にとって衝撃的であり，「雑種をどう扱えばよいのか」はタンポポ調査において避けて通れない問題となった。本稿では「雑種はどのように生じるのか？」，「雑種は外形から区別できるのか？」を中心にセイヨウタンポポの雑種がどのようなものであるのかを明らかにし，併せてタンポポの環境指標性についても検討したい。

雑種発生のメカニズム

セイヨウタンポポやアカミタンポポ（以下とくに断らない場合，帰化種をセイヨウタンポポで代表させる）の場合，雑種の形成には特別な事情がある。というのは，これらのタンポポは有性生殖者でないからである。タンポポ属には３倍体（２n＝24）～10倍体（２n＝80）に及ぶ倍数体があり，倍数体は無融合生殖とよばれる雌しべのみによる無性的な種子生産を行なう。日本に帰化したセイヨウタンポポは３倍体なので，雑種を作る可能性が考えられなかったのは不思議ではない。

一方，在来タンポポの大部分（カントウタンポポやカンサイタンポポ）は２倍体（２n＝16）で，有性生殖を行なう。そして，セイヨウタンポポと２倍体在来種との間に雑種ができるのである。もちろん，セイヨウタンポポに２倍体の花粉がかかっても雑種は生じないが，２倍体在来種にセイヨウタンポポの花粉がかかると雑種が生じる。

図１は在来２倍体種（♀）にセイヨウタンポポ（♂）の頭花をこすり合わせて交配した結果である（Morita et al., 1990）。結実率は15～20％と低いが，約180個の種子が得られた。発芽させ，GOT（グルタミン酸－オキザロ酢酸転移酵素）の

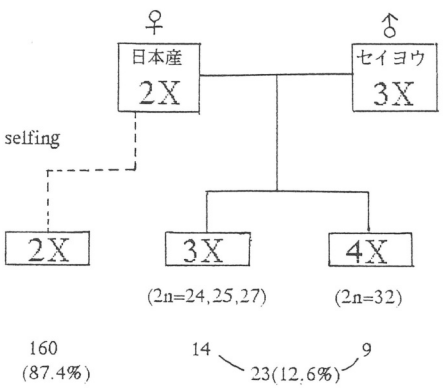


図１． 在来２倍体種（♀）とセイヨウタンポポ（♂）の交配実験の結果（Morita, Menken & Sterk, 1990 をもとに作成）.

電気泳動速度の違いを利用して，父親であるセイヨウタンポポの遺伝子が入っているかどうかチェックした。その結果，子どもの大部分は2倍体でセイヨウタンポポの遺伝子を持たないので，母親（在来種）の自家受精により生じたものとみなされた。しかし，わずかであったが真の雑種も検出され（12.6％），それらは3倍体（2n＝24，25，26）か4倍体（2n＝32）だった。

セイヨウタンポポには花粉親として有性生殖をおこなう能力があることが実証されたのである。セイヨウタンポポの雑種はやはり無融合生殖を行なうので不稔にならず，両親の遺伝子は分離せず新しいクローンを作る。見方を変えると，セイヨウタンポポは在来2倍体種から遺伝子を奪って遺伝的多様性を増していることになり，このような種は盗賊種とよばれる（森田，1997）。

DNAマーカーによってもほとんどが雑種だった

中間的な形をしているから雑種かもしれないと思っても，それが本当に雑種かどうかを確かめるためには遺伝子マーカーを用いて調べる必要がある。筆者が交配実験において使ったGOTアイソザイムも有効な遺伝子マーカーであり，渡邊ほか（1997）もこの方法を使っていた。しかし，GOTアイソザイムは複雑なバンドパターンを示すので，自然の材料を正確に判別するにはやや不安な方法である。そこで，農業環境技術研究所の芝池博幸氏と一緒にDNAマーカーを開発することにした。

葉緑体DNAの一部（trnF-trnL領域）を日本産2倍体種とセイヨウタンポポで比べると，長さが違うことがわかった。在来種のほうが約80塩基対，長いのである。この部分をPCRによって増やし，電気泳動すると短いセイヨウタンポポの葉緑体DNAが速く進む（図2）。雑種は在来種を母として生じ，葉緑体は母から子へ卵細胞によって伝わるので，雑種は在来種と同じ遅いバンドを示すはずである（芝池ほか，2002）。この方法を用いた結果，新潟市では80％，東京23区では88％（芝池・森田，2002）が雑種だった。また，環境省が行なった「身近な生きもの調査」により全国から集められた種子を調べた結果においても，844個体のうち84.5％が雑種だった（山野ほか，2002）。愛知県や大阪府において，GOTアイソザイムを使って明らかにされた結果（渡邊ほか，1997，1999）と同様に雑種が高い頻度を示したのである。つまり，純粋なセイヨウタンポポは20％以下しかないことになる。

雑種には3タイプある

次に，ITS領域の制限酵素（Taq 1）断片長多型を利用した核遺伝子マーカーによって新潟市の材料を調べ，葉緑体DNAの結果と比べてみた。このマーカーを使うと，在来種と帰化種は泳動速度の違う1本のバンドを示すので，雑種では両方のバンドが検出されるはずである（図2）。

（1）葉緑体DNAにより純粋セイヨウタンポポ（以下，純粋セイヨウとよぶ）と判定されたものは，核DNAもセイヨウタンポポに特有のバンドのみを示し，純粋セイヨウであることが確認さ

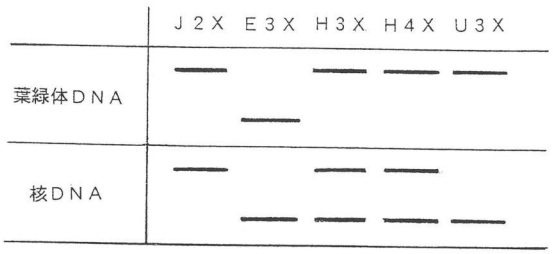


図2． 葉緑体DNAマーカー（trn F-trnL）と核DNAマーカー（ITSのTaq 1による断片）によるバンドパターン．J2X：在来2倍体種，E3X：純粋セイヨウタンポポ，H3X：3倍体雑種，H4X：4倍体雑種，U3X：雄核単為生殖雑種．

れた。これまでのところ，全て3倍体である。

（2）葉緑体DNAにより雑種と判定されたものの大部分は，核DNAもセイヨウタンポポと在来種の両方のバンドを持ち，雑種であることが確認された。3倍体と4倍体がある。

（3）しかし，葉緑体DNAが在来種型で雑種と判定されたものの中に，核DNAはセイヨウタンポポのバンドしか検出されないものがあった。つまり，細胞質は在来種型，核は帰化種型という状態なのである。全て3倍体である。このふしぎな状態は，セイヨウタンポポの精核が在来タンポポの卵細胞に侵入した後，受精することなく卵核と置き換わったものと考えられる。花粉の核が卵細胞を乗っ取ったものとも言えよう。この現象はこれまでに数例知られており，雄核単為生殖と呼ばれている。

セイヨウタンポポの雑種には，3倍体雑種，4倍体雑種，雄核単為生殖雑種の3つのタイプがあることになる。実際には雑種の花粉が在来種に戻し交雑した結果と考えられるものもあるので，さらに複雑な様相を帯びるのであるが。新潟市と東京23区における各タイプの割合を示したのが図3である。両地域とも3つのタイプの雑種の全てが出現したが，新潟では4倍体雑種が多く東京では3倍体雑種が多かった。

雑種は外形で区別できるか？

雑種はどのような外形をしているのだろうか？在来種と帰化種を区別する最も重要な形質である外総苞片の反り返りぐあいを8段階に分け，雑種と純粋セイヨウにおける各段階の相対頻度を表したのが図4である。図に示してはいないが，在来種はもちろん「すべて直立（A）」（一部はB）となる。純粋セイヨウ（E3X）はHかGになると予想されたが，外総苞片が水平に開くもの（F）がかなりあった。雄核単為生殖雑種（U3X）は純粋セイヨウとほぼ同じ形であった。一方，3倍体雑種（H3X）と4倍体雑種（H4X）には全ての段階が見られ，在来種にそっくりなもの（A）もわずかながら存在することがわかる。B〜Eはまさに中間形であるが，純粋セイヨウと区別できないF〜Hもかなりの割合で存在する。B〜Eの割合は3倍体雑種において高く（3倍体雑種72％，4倍体雑種41％），逆にF〜Hの割合は4倍体雑種が高い（3倍体雑種25％，4倍体雑種58％）。どちらかというと3倍体雑種は，より在来種側に偏っており，4倍体雑種はより純粋セイヨウ側に偏っていると言える。この傾向は，雑種がもつ在来種のゲノム（J）とセイヨウタンポポのゲノム（E）の割合が，3倍体雑種では1：2（JEE），4倍体雑種では1：3（JEEE）であり（森

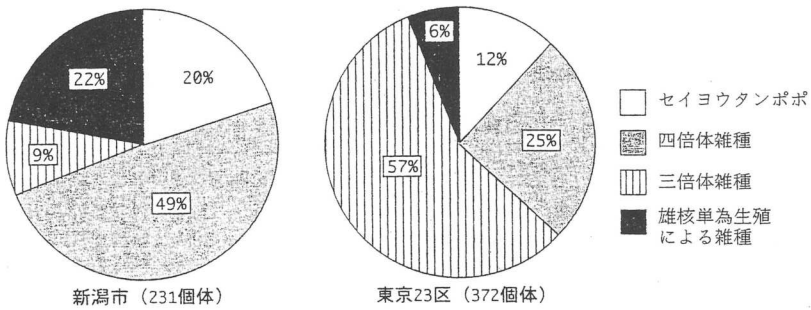


図3．新潟市と東京23区におけるセイヨウタンポポの雑種の頻度とその内訳（芝池・森田，2002）．

田，1997），4倍体雑種のほうがEゲノムの割合が高いためと考えられる。図5は，この結果をA～EとG・Hに分けて集計しなおしたものである。雑種と純粋セイヨウに共通するFは除いた。図4，5から次のことが言える。

(1) 雄核単為生殖雑種は純粋セイヨウとまったく区別できない。

(2) 外総苞片が平開したり，直立するものが混じるA～Eはほとんど3X・4X雑種である（98%）。総苞の状態が「少しおかしいな」と感じる異端型は雑種と考えてよい。その中には外総苞片が直立するもの（A）があり，在来種に似ている。しかし，総苞片に光沢があるので慣れれば在来種との区別は容易である。

(3) 純粋セイヨウと区別できない3X・4X雑種がある。東京では，一見純粋セイヨウに見えるG・Hでも56％が3X・4X雑種であった。次に述べる小角突起と縁毛についても考慮して（小角突起0.8 mm以下，毛の数30以下），区別を試みたが，それでも42％は3X・4X雑種だった（純粋セイヨウは35％）。

次にもう少し細かい形質である外総苞片の小角突起と縁毛について見てみよう（図6）。在来2倍体種には外総苞片先端に角状の突起があり，カンサイタンポポでは小さいが（0.2～2.0 mm），東京のカントウタンポポでは1.0～4.5 mmほどもありよく目立つ。一方，図6が示すように純粋セイヨウや雄核単為生殖雑種ではほとんどが0.6 mm以下で小角突起は目立たない。3X・4X雑種の大部分も小角突起が無いか目立たないが，中には比較的大きな小角突起をもつものがある。

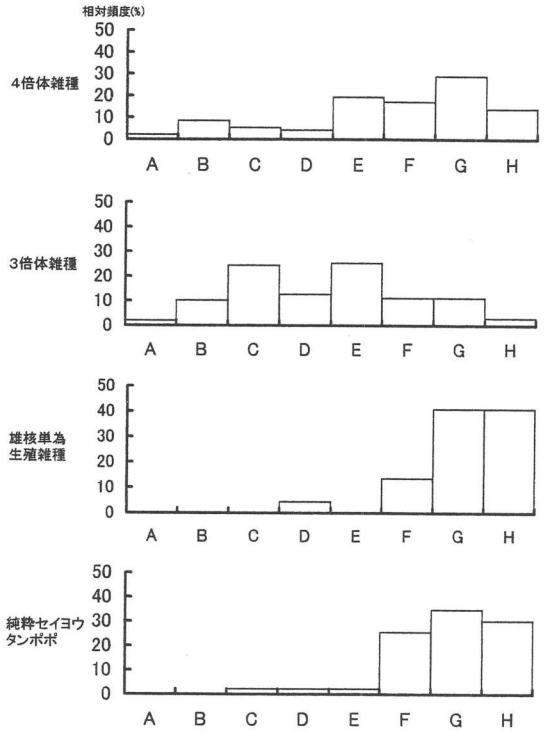


図4． 東京におけるセイヨウタンポポの総苞の状態と相対頻度（出口，2001）．記号AからHは外総苞片の違いを表す．A：外総苞片がすべて直立している．B：ほぼ直立しているが，一部平開している．C：ほぼ平開しているが，一部直立している．D：すべて平開している．E：ほぼ平開しているが，一部反曲している．F：平開と反曲が同数．G：ほぼ反曲しているが，一部平開している．H：すべて反曲している．

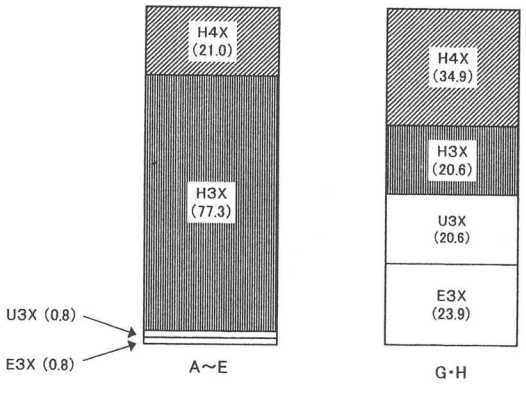


図5． セイヨウタンポポの総苞の状態A～E（119個体）とG・H（63個体）における純粋セイヨウと雑種の割合．（　）の数字は％．（出口，2001をもとに作成）．

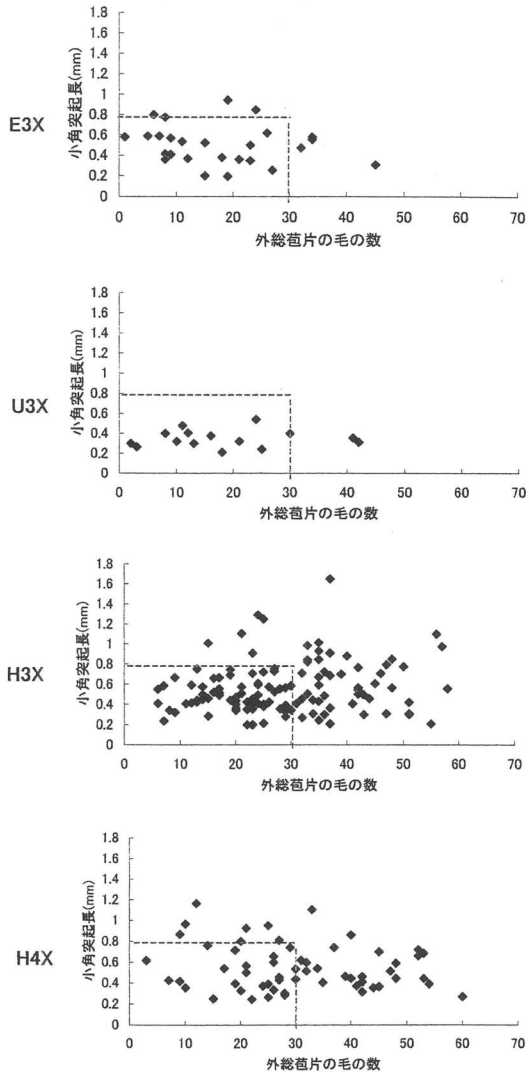


図6． 東京におけるセイヨウタンポポの外総苞片（片側）の毛の数及び小角突起の大きさを示す散布図（出口，2001をもとに作成）．

外総苞片の縁にある毛は，細胞が1列に並んだもので，在来2倍体種では密生しているのが肉眼でもよく見える。外総苞片の片側で数えると，純粋セイヨウや雄核単為生殖雑種ではほとんどが30本以下であり，3X・4X雑種では半分近くが30本以上であった。

小角突起0.8 mm，毛の数30の線を図中に示してあるが，この線に囲まれた部分がおおまかに言ってセイヨウタンポポ本来の形質を示している。これらの線を目安に比較すると，3X・4X雑種の半分程度はこの枠からはみ出し，小角突起が大きかったり外総苞片の縁毛が多いことがわかるが，在来種の性質を受け継いでいることになる。

「3X・4X雑種を外総苞片の状態を手がかりに取り出すことは可能である。しかし純粋セイヨウは，雄核単為生殖雑種を区別しないとしても取り出すことは不可能である」というのが，「雑種は外形で区別できるか？」という問題に対する筆者の結論である。

タンポポの環境指標性の検討

在来種は農村の草地的環境，帰化種は都市の裸地的環境の指標としてタンポポ調査が行われてきた。しかし，雑種が高頻度で存在することが判明するにつれ，タンポポ調査の意義を疑問視する意見が出されている。その主な根拠は，雑種が在来種の生育地に侵入しており，雑種を含む帰化種は都市的環境の指標となりえないというものである。

渡邊ほか（1997b）は大阪府堺市の泉北ニュータウンにおける調査の結果，「非雑種性の帰化タンポポの生育が確認された地点は，市街地化の著しい」場所に限られたが，一方「雑種性帰化タンポポはニホンタンポポと同様，ほぼ全域にわたって生育が確認された」と述べ，雑種は盗賊種として在来種の遺伝子を取り込むことにより，草地的環境に侵入しえたのではないかと考察している。

しかし，泉北ニュータウンは「約30年前に丘陵地を崩して造成された住宅地であるが，もとの地形がところどころに残されており，公園・緑地として利用されている」（渡邊ほか，1997b）地域である。雑種は在来2倍体種を母親として生じるので在来種の周辺にまず広がることが予想され，

泉北ニュータウンでも在来種と分布が重なっていることは不思議ではない。問題は「雑種が在来種の生育地である農村的草地に侵入しているか？」である。草地的環境と裸地的環境がモザイク的に存在する地域において在来種と雑種が両方見られたとしても，詳細に調べると棲み分けが見られるということはないのであろうか。いずれにせよ，この点については，今後，注意深い調査が必要であると思う。

東京23区と新潟市で調査した筆者の経験では，都市の中心部の典型的な都市環境において見られる「セイヨウタンポポ」のほとんどが雑種だった。雑種タンポポは都市化の最も激しい場所の指標とも言えるのである。

タンポポ調査が長年にわたって行われてきた大阪や東京では，30年前は「変な帰化種」に気づかなかったという意見が強い。また，筆者が1985年に静岡県富士市の市街地で採集した「セイヨウタンポポ」約100株中，雑種は5株にすぎなかった（森田，1997）。それゆえ，かつては都市部において純粋セイヨウが優占していた時代があり，その後純粋セイヨウが衰退し雑種が増加するという経過をたどったものと思われる。筆者は，その背景としてヒートアイランド現象や舗装の進行など都市環境の苛酷化があるのではないかと考えている。もともとセイヨウタンポポはヨーロッパの冷温帯原産で，主な生育地は牧草地である。冷温帯気候の北海道では牧場を含むさまざまな生育地にセイヨウタンポポが大発生しているが，雑種は少なく純粋セイヨウが優占している（山野ほか，2002）。一方，雑種が優占する関東地方以西ではセイヨウタンポポの主な生育地は都市である。そして，都市環境そのものがこの30年間に大きく変化してきたのではないだろうか。純粋セイヨウの衰退は，過酷化した都市ではセイヨウタンポポすら生活できないことを示しているのだろう。雑種が高温への耐性を在来種から受け継いでいる可能性もあるが，雑種性セイヨウタンポポが都市で生き残り，繁栄できた最大の理由は雑種強勢ではないかと思っている。タンポポの場合は無融合生殖により雑種強勢が固定して子孫に伝わると考えられる。

前述したように，外形を手がかりに純粋セイヨウを取り出すことはできないが，「変なセイヨウタンポポ」として雑種を認識することはできるので，「雑種は農村的草地に侵入しているか？」，「雑種は都市的環境の指標となりえないのか？」という問題意識を持ってタンポポ調査に取り組むことが必要であろう．

引用文献

出口雅也. 2001. 雑種性セイヨウタンポポの形態的・生態的特徴に関する研究. 新潟大学教育人間科学部平成13年度卒業論文.

Morita T., Menken S. B. J. & Sterk A. A. 1990. Hybridization between European and Asian dandelions (*Taraxacum* section Ruderalia and section Mongolica) 1. Breakdown of self-incompatibility. New Phytologist, 114 : 519－529.

——. 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～たくましさの生態学」(山口裕文編)，192-208. 北海道大学図書刊行会，札幌.

芝池博幸・森田竜義. 2002. 拡がる雑種タンポポ. 遺伝，56 : 16－18.

——. 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.
渡邊幹男・丸山由加理・芹沢俊介. 1997a. 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.
――・小川美穂・芹沢俊介・神崎護・山倉拓夫. 1997b. 雑種性帰化タンポポの在来タンポポ生育地への侵入. 植物分類・地理, 48 : 73－78.
――・――・内藤敬江・神崎護・下村英基・芹沢俊介. 1999. 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報, 19 : 69－77
山野美鈴・芝池博幸・浜口哲一・井手任. 2002. 「身近な生きもの調査」を利用したタンポポ属植物の雑種分布に関する解析. 環境情報科学論文集, 16 : 357－362.