

第4章 アブラナ科イヌガラシ属雑草の生活史

アブラナ科イヌガラシ属は世界に50種、日本には5種が分布している。スカシタゴボウは河畔、湿地、水田畦畔、裏作麦畑、樹園地などに生育し、日本の北海道から九州、カナダほか北半球およびオーストラリアやニュージーランドの暖温帯に広く分布している。イヌガラシは野原、畦畔、路傍、庭などに生育、日本各地から台湾、中国、朝鮮、マレーシア、インドにまで広く分布している。コイヌガラシは河畔や裏作麦畑、水田畦畔に生育し、日本の本州関東中部以西から四国、九州各地、南朝鮮、中国、アムールに分布し、韓国慶尚南道、中国上海で採集されている。ミチバタガラシは日本本州から九州の路傍半蔭池に生育しており、東南アジア、南北アメリカ大陸に広範に分布しており、ジャワ、台湾高雄、ネパールで採集されている。ヒメイヌガラシは山口県周防光市・徳山市、大阪府南住吉、滋賀県木之本町、静岡県清水・秋田市、青森県津軽、茨城県水戸市、徳島県阿波・那賀郡、九州、千葉県市川市、滋賀県伊香郡・野洲郡などで採集されている。キレハイヌガラシは北海道釧路・帯広・摩周岳・利尻島・弟子屈・江別市、長野県菅平、フィンランド、デンマーク、スイス、オランダ、カナダ、アメリカ合衆国・ピッツバーグ・イリノイ・ニューヨーク、などから採集されている。ミミイヌガラシは千葉県佐倉市で採集されている (Victorin 1930、北村・村田 1961、佐竹 1964、静岡県生物研究会 1967、熊本記念植物採集会 1969、滋賀県植物誌 1968、Jhon Wiley & Sons. Inc. 1979)。

ここではイヌガラシ属の生活史と適応戦略を、生態遺伝学あるいは進化生物学という方法論で明らかにすることを目的とした。研究材料としたそれぞれの種の生活史と適応戦略における特性を比較して、多年生草本から一年生草本への進化の要因を生育場所と生態的地位、雑種形成と属内系統関係から明らかにする。

4.1. 研究材料

日本に生育しているアブラナ科イヌガラシ属 *Rorippa* の主な種は、コイヌガラシ、*R. cantoniensis* (Lour.) Ohwi、スカシタゴボウ *R. islandica* (Oeder) Boras、ミチバタガラシ *R. dubia* Hara、イヌガラシ *R. indica* (L.) Hieron. の4種である。これらの他に比較的近年に帰化したキレハイヌガラシ *R. sylvestris* (L.) Besser およびミミイヌガラシ *R. austriaca* (Crantz) Besser の2種が分布を広げている。

本研究では、日本各地で収集したコイヌガラシ、スカシタゴボウ、ミチバタガラシ、イヌガラシの4種、スカシタゴボウとイヌガラシの自然雑種と推定されるヒメイヌガラシ *R. x brachyceras* (Honda) Kitam.、およびキレハイヌガラシを主に用いた (表 4.1、図 4.1)。さらに、ネパール産およびインド産の研究材料はそれぞれ東京女子大学ネパール学術調査隊 (1983~1984、科学研究費補助金課題番号 58041066)、京都大学インド亜大陸学術調査隊 (1985~1990、科学研究費補助金課題番号 60041041) に参加した際に収集した。

表 4. 1. 研究に用いたイヌガラシ属植物の系統（種子親・花粉親）

栽培番号	和名	採集地	保存系統
82701	スカシタゴボウ	東京都国立市	self 82012, 83115
82706	コイヌガラシ	埼玉県鴻巣市	self 82011
82709	イヌガラシ	東京都小金井市	self 82013, 83116
82710	ミチバタガラシ	東京都小金井市	self 82014, 83117
83103	イヌガラシ	Patan, Nepal	self 84101, 85112
83104	ミチバタガラシ	Kathmandu, Nepal	self 84102, 85113
83105	ミチバタガラシ	Kathmandu, Nepal	self 84103
83106	ミチバタガラシ	Kathmandu, Nepal	self 84104
83107	スカシタゴボウ	Kathmandu, Nepal	self 84105, 85114
85110	人為雑種		F1/84112
85111	人為雑種		F1/84116
	キレハイヌガラシ	長野県菅平高原	
	キレハイヌガラシ	北海道平取町	
85115	<i>Rorippa</i> sp.	Bangalore, India	



図 4. 1. 研究材料としたイヌガラシ属植物

a ; スカシタゴボウ、b ; コイヌガラシ、c ; ミチバタガラシ、d ; キレハイヌガラシ、e ; イヌガラシ。

4. 2. 日本産イヌガラシ属雑草の生活型と再生産システム

1) 生活型

自然集団から 4 月から 5 月に収集したコイヌガラシ、スカシタゴボウ、ミチバタガラシ、イヌガラシ、およびヒメイヌガラシを東京都小金井市にある東京学芸大学附属農場に移植し、これらの開花結実後の枯死期を調査し、9 月における生存率を表 4. 2 に示した。コイヌガラシとスカシタゴボウの個体は結実後にすべて枯死、生存率は 0%であったので、生

活型 growth habit は一年生草本であることが確認できた。ミチバタガラシは 25%の個体が生存したので、多年生の性質 perenniality の弱い多年生草本と考えられる。イヌガラシとヒメイヌガラシはすべて生存していたので、多年生草本であることが明らかになった。

表 4.2. 生活型の比較

	コイヌガラシ	スカシタゴボウ	ミチバタガラシ	イヌガラシ	ヒメイヌガラシ
個体数	20	82	16	60	3
生存個体数	0	0	4	60	3
生存率%	0	0	25	100	100
生活型	一年生	一年生	弱い多年生	多年生	多年生

2) 受粉様式と人為種間雑種

コイヌガラシ、スカシタゴボウ、ミチバタガラシおよびイヌガラシの自家受粉（受精）率を調査するためにそれぞれの花序にパラフィン紙の袋かけを行った。花数に対する結実角果数によって自家受粉率を算定すると、表 4.3 に示すように、4 種とも 98%以上であったので、自殖性であることが明らかになった。

表 4.3. 自家受粉率

	コイヌガラシ	スカシタゴボウ	ミチバタガラシ	イヌガラシ
花序数	8	9	5	10
花数	169	854	117	159
角果数	166	838	117	158
自家受粉率%	98.2	98.1	100	99.4

これら 4 種間において相互に人為交雑を行った。開花前に除雄し、袋かけを行い、開花時に交配したところ、スカシタゴボウとイヌガラシの種間の正逆交雑による交雑率はともに 84%以上であり、後述するように良く発芽して生育するので、自然雑種形成の可能性が示された。ミチバタガラシとイヌガラシの種間交雑では、角果は肥大したが、種子は未熟（しいな）で発芽しなかった。コイヌガラシとイヌガラシ、コイヌガラシとスカシタゴボウ、およびイヌガラシとミチバタガラシの各種間では交雑率 0%で人為雑種はできず、各種間の生殖的隔離は完璧であった。

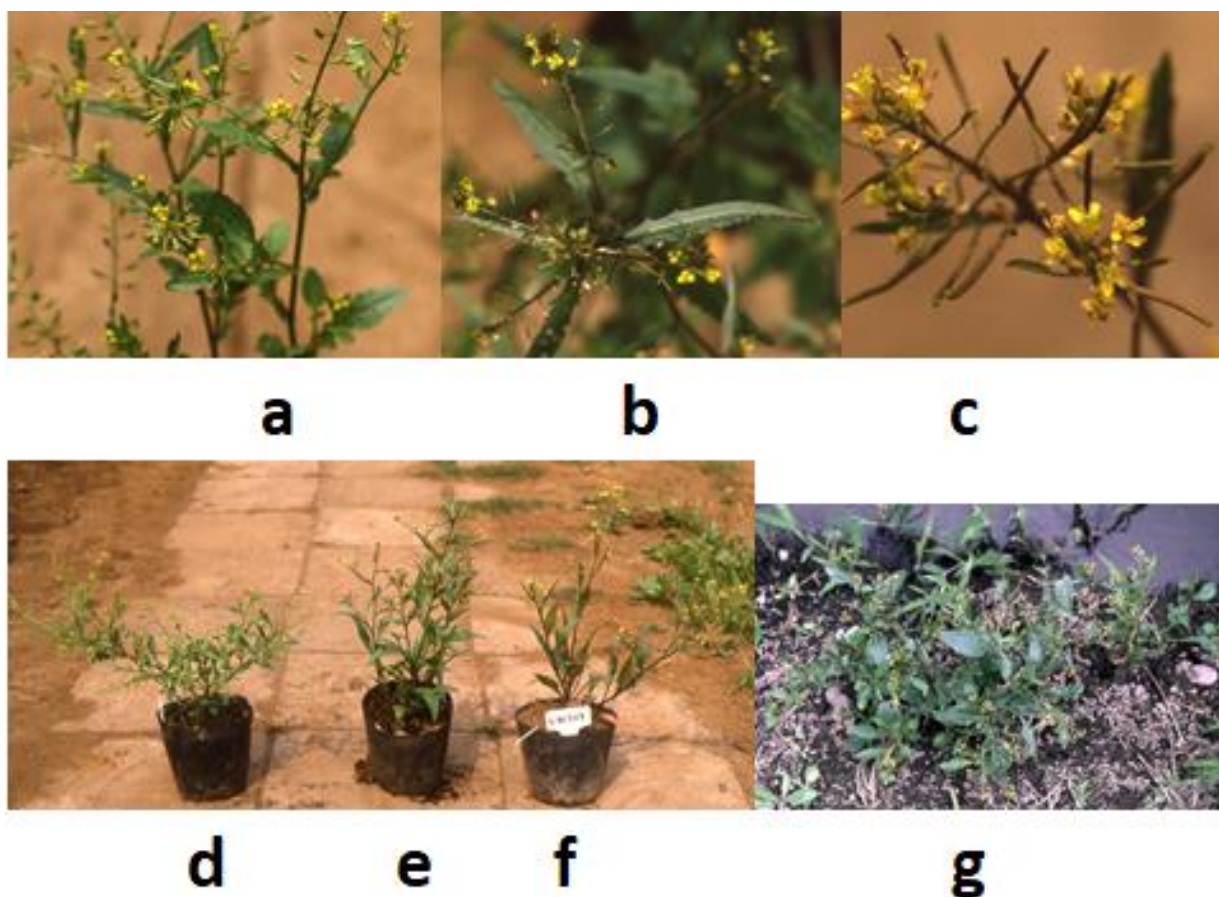


図 4.2. スカシタゴボウとイヌガラシの花序および雑種形成

a ; スカシタゴボウ、b ; 人為雑種 F_1 、c ; イヌガラシ、d ; スカシタゴボウ、e ; 人為雑種 F_1 、f ; イヌガラシ、g ; ヒメイヌガラシ。

3) 種子生産

コイヌガラシ、スカシタゴボウ、ミチバタガラシ、イヌガラシ、およびヒメイヌガラシについて、種子生産に関する特性を表 4.4 に示した。個体あたりの角果数はヒメイヌガラシが最も多く形成し、平均値で 1051.7、他方で最も少なかったのはイヌガラシで 126.0 であった。角果あたりの種子数は、コイヌガラシが最も多くて 2,057 粒、ミチバタガラシとイヌガラシはその約三分の一、スカシタゴボウは約四分の一 45.8 粒であった。ヒメイヌガラシは不稔性で、種子を作らなかった。

種子の 1,000 粒重は、コイヌガラシが最も軽く 26.8mg、スカシタゴボウはその約 2 倍 50.9mg、ミチバタガラシとイヌガラシは約 2.5 倍 (61.5mg、64.1mg) であった。花粉稔性はヒメイヌガラシが 2.5% でほとんど不稔であった。他の 4 種はすべて 95% 以上の高い稔性を示していた。結実率もほぼ同様の傾向を示していた。

これらのまとめとして、個体あたりの種子生産数を次式で概算すると、コイヌガラシは最も多く約 78,000 粒、スカシタゴボウは約 30,000 粒、ミチバタガラシは約 16,000 粒、イヌガラシは約 10,000 粒になる。すなわち、種子生産は一年草において多く、多年草において比較的少ないという一般的傾向に合致している。

$$\text{個体あたりの種子生産数} = \text{個体あたりの角果数} \times \text{角果あたりの種子数} \times \text{結実率}$$

表 4. 4. 種子生産の特性

	コイヌガラシ	スカシタゴボウ	ミチバタガラシ	イヌガラシ	ヒメイヌガラシ
角果数/個体	377.8	686.5	227.1	126.0	1051.7
種子数/角果	205.7	45.8	74.0	79.3	0
1,000粒重mg	26.8	50.9	61.5	64.1	-
花粉稔性%	87.4	92.0	94.3	96.2	2.5
結実率%	100	95.3	95.8	96.3	0
種子数/個体	77,714	29,964	16,100	9,622	0

個体当たりの種子数=個体当たりの角果数×角果当たりの種子数×結実率

4) 根断片からの萌芽および茎断片からの発根

個体からの栄養繁殖の可能性を明らかにするために、4種および人為雑種 F1 の根断片（長さ約 1.0 cm、直径 2.5~4mm）および 1 葉付き茎断片（長さ約 1.0 cm、直径 1.5~2.5mm）を 23℃一定、約 1,000lux の連続人工光下で 2 週間培養して根断片からの萌芽と茎断片からの発根を観察した（表 4. 5）。

コイヌガラシは根断片からの萌芽も、茎断片からの発根もなく、根・茎断片はともに褐変した。スカシタゴボウ（2 系統）の根断片からの萌芽率は 68.2%と 82.1%、ミチバタガラシでは 91.2%、イヌガラシ（2 系統）では 100%と 99.0%、および人為雑種 F1 でも 100%であった。同じく、スカシタゴボウ（2 系統）の茎断片からの発根率は 42.9%と 76.2%、ミチバタガラシでは 16.0%、イヌガラシ（2 系統）では 11.1%と 7.4%、および人為雑種 F1 では 50.0%であった。

スカシタゴボウは一年生でありながら根・茎断片からよく萌芽・発根し、この特性は水田内、畦畔、用水路縁などの湿った生育場所において大変有効である。つまり、農作業により、刈り取り除草されても、根・茎断片が生育場所に、生育可能期間内に放出されれば、再生増殖が可能となる。

ミチバタガラシとイヌガラシは多年生草本であるが、茎断片からの発根率が低く、除草により発生する茎断片からの再生は困難だと考えられる。しかしながら、根断片からの萌芽率は高く、かつ萌芽数も多いので、田畑畦畔や路傍の雑草として耕起や除草作業に対して有効に作用すると考えられる。すなわち、農作業によって植物体が断片化されても、土中で根から萌芽、再生するばかりか、むしろ積極的に栄養繁殖体の増加に関係すると考えられる。

スカシタゴボウとイヌガラシと的人為雑種 F1 は根断片からの萌芽率 100%で、茎断片からの発根率も比較的高いので、ほとんど不稔であっても自然集団の中で栄養繁殖し、多年生草本として生存する可能性は高いと考えられる。

コイヌガラシ以外の 3 種については、根断片は萌芽とともに発根もするので、新しく繁殖体を増やすことが可能である。一方、茎断片の場合は 1 つ以上の節が含まれていて、花芽分化していない側芽が萌芽して、かつ発根した場合には、繁殖体の新生に結び付くと考えられる。しかし、水田や用水路など湿地以外の生育場所では、有効に機能しないと考えられる。

表 4.5. 根断片からの萌芽と茎断片からの発根

	コイヌガラシ	スカシタゴボウ	ミチバタガラシ	イヌガラシ	人為雑種F1		
根断片数	28	44	106	34	59	101	113
萌芽数	0	2.9	2.1	3.9	4.1	2.4	3.3
最長萌芽長mm	0	9.0	5.4	7.7	22.7	25.5	30.4
萌芽率%	0	68.2	82.1	91.2	100	99.0	100
緑化率%	0	61.3	73.6	82.4	100	99.0	100
発根率%	0	70.5	58.5	91.2	100	95.0	100
茎断片数	30	42	105	75	45	108	96
発根数	0	5.2	0.8	0.3	0.1	0.1	1.1
最長根長mm	0	12.1	4.2	1.8	0.5	0.3	2.2
発根率%	0	76.2	42.9	16	11.1	7.4	50.0
褐変率%	100	9.5	1.0	0	0	0	2.1
萌芽率%	0	92.9	90.5	86.7	100	36.1	70.8
最長萌芽長mm	0	21.6	11.0	8.1	29.2	7.2	17.8

5) 生育場所

コイヌガラシ、スカシタゴボウ、ミチバタガラシ、イヌガラシ、およびヒメイヌガラシの自然集団について、東京都国立市、小金井市、および埼玉県鴻巣市の生育場所7地点において個体数を調査した。表 4.6 に示した国立市の水田周辺の第1から第3地点ではスカシタゴボウとイヌガラシが同所的に生育しており、第2地点ではヒメイヌガラシも成育していた。小金井市の第4地点の庭地ではイヌガラシのみ、第5地点の庭地ではミチバタガラシとイヌガラシが同所的に、第6地点の路傍ではミチバタガラシのみが生育していた。鴻巣市の第7地点の水田ではコイヌガラシ、スカシタゴボウ、イヌガラシが同所的に生育していた。コイヌガラシ、スカシタゴボウおよびイヌガラシの3種は水田周辺で同所的に、ミチバタガラシとイヌガラシは庭地・路傍で同所的に生育している。

表 4.6. 生育場所7地点における種数構成

観察地	生育場所	コイヌガラシ	スカシタゴボウ	ミチバタガラシ	イヌガラシ	ヒメイヌガラシ	合計
東京都国立市	水田周辺の果樹園	0	30	0	12	0	42
東京都国立市	水田畦畔	0	43	0	8	3	54
東京都国立市	水田畦畔	0	3	0	15	0	18
東京都小金井市	庭地	0	0	0	12	0	12
東京都小金井市	庭地	0	0	15	60	0	75
東京都小金井市	路傍	0	0	12	0	0	12
埼玉県鴻巣市	水田畦畔	22	3	0	2	0	27

これら4種と1自然雑種の生育場所を整理して、図 4.3 に示した。水田畦畔において、コイヌガラシ、スカシタゴボウおよびイヌガラシは同所的に生育していることが多く観察できる。ヒメイヌガラシはスカシタゴボウおよびイヌガラシが生育している水田畦畔において観察されている。例外的には、水田周辺の土壌が公園地に客土された場合、スカシタゴボウおよびイヌガラシ一時的に同所的に生育地を共有するので、ヒメイヌガラシの出現の可能性はある。実際に、小金井市内の都立武蔵野公園でヒメイヌガラシを観察した(1985年)。ミチバタガラシは路傍や庭地でイヌガラシと同所的であった。

なお、ネパールでも、スカシタゴボウとイヌガラシは水田畦畔で同所的に生育しており、そこにミチバタガラシも加わっていた。さらに、ミチバタガラシは路傍や庭地でイヌガラシと同所的に生育していた。ヒメイヌガラシは花期でなかったためか、その存在は確認で

きなかった。

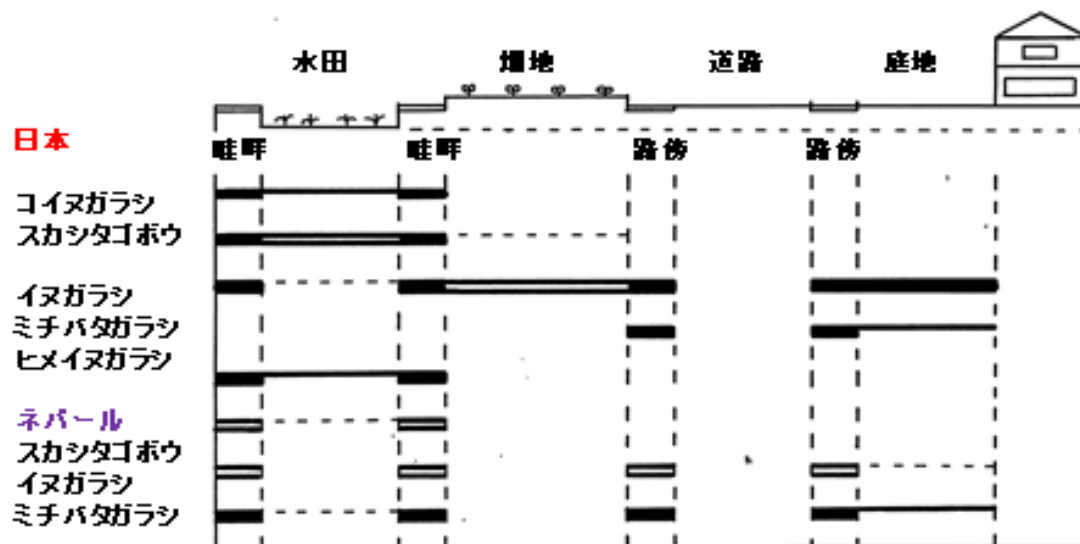


図 4.3. 日本とネパールにおけるイヌガラシ属雑草の生育地

4.3. スカシタゴボウとイヌガラシの人為雑種および自然雑種形成

ヒメイヌガラシがスカシタゴボウとイヌガラシとの自然種間雑種の可能性は、これらが同所的に生育しており、ヒメイヌガラシが不稔であることなどからも推測できる。そこで、スカシタゴボウとイヌガラシの人為雑種を育成して、ヒメイヌガラシと詳細な比較をした。イヌガラシ属の花色は黄色である。なお、供試材料は表 4.7 に示した。

表 4.7. 交配実験の供試材料の系統（種子親・花粉親）

栽培番号	種子親	花粉親	備考
82015	スカシタゴボウ82701	イヌガラシ82709	人為雑種F1
82016	イヌガラシ82709	スカシタゴボウ82701	人為雑種F1
82017	ミチバタガラシ82701	イヌガラシ82709	人為雑種F1、不発芽
83108	F1/82016	イヌガラシ83116	人為戻し交雑B1
83109	イヌガラシ83116	F1/82016	不発芽
84106	B1/83108	開放受粉	開放受粉B2
84107	B1/83108	イヌガラシ83116	人為戻し交雑B2
84108	B1/83108	スカシタゴボウ83115	人為戻し交雑B2
84109	F1/82016	イヌガラシ83116	人為戻し交雑B1
84110	イヌガラシ83103ネパール	スカシタゴボウ83115	人為雑種F1
84111	イヌガラシ83103ネパール	スカシタゴボウ83107ネパール	人為雑種F1
84112	イヌガラシ83103ネパール	イヌガラシ83116	人為雑種F1種内
84113	ミチバタガラシ83104ネパール	イヌガラシ83103ネパール	人為雑種F1、不発芽
84114	ミチバタガラシ83104ネパール	ミチバタガラシ83117	人為雑種F1種内
84115	スカシタゴボウ83107ネパール	イヌガラシ83103ネパール	人為雑種F1
84116	スカシタゴボウ83107ネパール	スカシタゴボウ83115	人為雑種F1
84117	スカシタゴボウ83107ネパール	イヌガラシ83116	人為雑種F1
84118	スカシタゴボウ83115	イヌガラシ83103ネパール	人為雑種F1
84119	イヌガラシ83116	イヌガラシ83103ネパール	人為雑種F1種内
84120	イヌガラシ83116	スカシタゴボウ83107ネパール	人為雑種F1
84121	スカシタゴボウ83115	スカシタゴボウ83107ネパール	人為雑種F1種内
84122	ミチバタガラシ83117	ミチバタガラシ83104ネパール	人為雑種F2種内
85101	B2/84107	イヌガラシ84124	人為戻し交雑B3
85102	B2/84107	スカシタゴボウ84123	人為戻し交雑B3
85103	B2/84108	イヌガラシ84124	人為戻し交雑B3
85104	B2/84108	スカシタゴボウ84123	人為戻し交雑B3
85105	F1/84115	イヌガラシ84101ネパール	人為戻し交雑B1
85106	F1/84115	スカシタゴボウ84105ネパール	人為戻し交雑B1
85107	F1/84111	イヌガラシ84101ネパール	人為戻し交雑B1
85108	F1/84111	スカシタゴボウ84105ネパール	人為戻し交雑B1
85109	スカシタゴボウ84123	イヌガラシ84134	人為雑種F1

1) スカシタゴボウとイヌガラシの人為種間雑種の育成

一年生スカシタゴボウと多年生イヌガラシの人為雑種 F1（82016）は花粉稔性 3.0%、自家受粉率（自然および人為）0%、結実率 0%であった（表 4.8）。この F1 系統は極まれに結実し、この種子は 93.8%発芽して、その後の生育も大変良好で雑種強勢を示した。他方、スカシタゴボウとイヌガラシの人為雑種 F1(82015)の種子は 3.1%しか発芽せず、発芽した 8 個体のうち生育したのは 1 個体のみであった。再試したスカシタゴボウとイヌガラシの人為雑種 F1(85109)も花粉稔性は 17.2%、発芽率も低かった。これら人為雑種 F1 の 3 系統は多年生であったことから、生活型が少数の主導遺伝子で決定されているとは考えられないが、少なくとも多年生は一年生に対して遺伝的に優性（顕性）形質であることは示されている。F1 雑種はほとんど種子を形成しなかつたので、F2 の形質の調査はできない。人為雑種 F1 はほとんど不稔性であったが、戻し交雑を行ったところ、F1(82016)とイヌガラシの B1(32108)1 個体、B1(84109)2 個体が得られた。B1(32108)の花粉稔性は 9.0%であったが、開放状態でごくまれに種子をつけた。すなわち、スカシタゴボウとイヌガラシがまれに自然交雑して、多年生の自然雑種 F1 を作り、さらにイヌガラシが戻し交雑して、自然雑

種 B1 を形成する可能性を示している。

表 4.8. 袋かけした花序の自家受粉率および開放受粉の結実率

種名	観察数		自家受粉 率%	観察数		結実率%
	花数	結実角果数		花数	結実角果数	
スカシタゴボウ82701	854	838	98.1	878	838	95.3
スカシタゴボウ83107ネパール	507	506	99.8	1139	1117	98.1
イヌガラシ82709	159	158	99.4	324	312	96.3
イヌガラシ83103ネパール	415	415	100	731	729	99.7
ヒメイヌガラシ				362	0	0
人為雑種F1/82016	42	0	0	295	0	0
人為雑種F1/82016	40	0	0			
人為戻し交雑B1/83108						極まれ
コイヌガラシ82706	169	166	98.2	298	298	100
ミチバタガラシ82710	117	117	100	955	215	95.8
ミチバタガラシ83104ネパール	117	117	100	774	763	98.6
ミチバタガラシ83105ネパール	391	391	100	272	272	100
ミチバタガラシ83106ネパール	479	478	99.8	1131	1118	98.9

ネパール産のイヌガラシ属 3 種の受粉様式は日本産の受粉様式と対比して、表 4.7 に示した。スカシタゴボウとミチバタガラシは日本の東京で栽培しても、すべて 82%以上の花粉稔性、99%以上の自家受粉率、98%以上の結実率を示した。すなわち、ネパール産のスカシタゴボウとミチバタガラシも日本産と同様に自殖性であった。

次に、ネパール産と日本産の系統間の人為交雑の結果を表 4.9 に示した。スカシタゴボウとイヌガラシの種内および種間雑種については、ネパールと日本の系統を相互に交雑しても 40~100%まで交雑稔性があった。同種間より異種間の方が、若干交雑稔性が低い、すべて人為交雑 F1 を得ることができた。これらの種子の発芽率もほとんどの系統で 67~93%と良好であった。しかし、ネパール産の場合もスカシタゴボウとイヌガラシ (84115) の組み合わせでは種子発芽率が 37%と低かった。

人為雑種 F1 (82016) に対する戻し交雑はイヌガラシを花粉親とした場合にのみ、3.0~12.5%の交雑稔性があり、3 個体の人為雑種 B1 を得ることができた。しかしながら、スカシタゴボウを花粉親とした戻し交雑はできなかつた。人為雑種 F1 (82015) への戻し交雑はイヌガラシとスカシタゴボウのどちらを花粉親としても成功しなかつた。もちろん、両 F1 を花粉親とした戻し交雑は全く成功しなかつた。人為雑種 B1 (83108) に対する戻し交雑はスカシタゴボウとイヌガラシともに 11.8~18.2%の交雑率で種子を得ることができ、それぞれ人為雑種 B2 の 2 個体と 3 個体を得ることができた。このことは異種間での浸透性交雑の可能性を示唆するものである。

表 4.9. スカシタゴボウとイヌガラシとの間の交雑稔性

種子親	組み合わせ		観察数		交雑率%
	花粉親	花数	結実角果数		
スカシタゴボウ82701	イヌガラシ82709	19	16	84.2	
スカシタゴボウ83115	イヌガラシ83103ネパール	7	5	71.4	
スカシタゴボウ83115	スカシタゴボウ83107ネパール	13	12	92.3	
スカシタゴボウ83107ネパール	イヌガラシ83103ネパール	17	14	82.4	
スカシタゴボウ83107ネパール	イヌガラシ83116	6	5	83.3	
スカシタゴボウ83107ネパール	スカシタゴボウ83115	16	16	100	
イヌガラシ82709	スカシタゴボウ82701	14	12	85.7	
イヌガラシ83116	スカシタゴボウ83107ネパール	10	4	40.0	
イヌガラシ83116	イヌガラシ83103ネパール	21	16	76.2	
イヌガラシ83103ネパール	スカシタゴボウ83107ネパール	9	9	100	
イヌガラシ83103ネパール	スカシタゴボウ83115	6	4	66.7	
イヌガラシ83103ネパール	イヌガラシ83116	16	15	93.8	
人為雑種F1/82016	イヌガラシ82709	40	5	12.5	
人為雑種F1/82016	イヌガラシ83116	33	1	3.0	
人為雑種F1/82016	スカシタゴボウ82701	25	0	0	
人為雑種F1/82016	スカシタゴボウ83115	28	0	0	
人為雑種F1/82015	スカシタゴボウ83115	11	0	0	
人為雑種F1/82015	イヌガラシ83116	15	0	0	
スカシタゴボウ82701	人為雑種F1/82016	25	0	0	
イヌガラシ82709	人為雑種F1/82016	34	2	5.9	
戻し交雑B1/83108	スカシタゴボウ83115	11	2	18.2	
戻し交雑B1/83108	イヌガラシ83116	17	2	11.5	

ミチバタガラシは、日本とネパールでイヌガラシと同所的に生育するが、この2種は人為交雑ができなかった（図1、表4.10）。ネパール産と日本産（84114）の方が、日本産とネパール産（84122）よりも交雑率および得られた種子の発芽率が高く、前組み合わせがそれぞれ82.6%と91%、後組み合わせがそれぞれ20.0%と69%であった。

表 4.10. 日本産とネパール産の異種間の交雑稔性

種子親	組み合わせ		観察数		交雑率%
	花粉親	花数	結実角果数		
イヌガラシ83103ネパール	ミチバタガラシ83104ネパール	5	0	0	
ミチバタガラシ83104ネパール	イヌガラシ83103ネパール	10	0	0	
ミチバタガラシ83104ネパール	ミチバタガラシ83117ネパール	23	19	82.6	
ミチバタガラシ83117ネパール	ミチバタガラシ83104ネパール	15	3	20.0	

2) スカシタゴボウとイヌガラシへの訪花昆虫の日変化

スカシタゴボウとイヌガラシが同所的に生育し、ヒメイヌガラシも観察された東京都国立市の水田畦畔において、訪花昆虫の日変化を観察した。約2m幅の水田畦畔に、2m間隔でスカシタゴボウとイヌガラシの鉢植えを、それぞれ4個体ずつ置き、午前6時から午後

4時までに訪花した昆虫を毎時20分間ずつ計数した。表4.11には1984年5月28日と6月6日(ともに晴天、微風)の数値の合計を示した。スカシタゴボウとイヌガラシを比較すると、花の大きいイヌガラシへの訪花昆虫数が2倍以上であった。また、スカシタゴボウに訪花した昆虫6匹のうちの2匹は、その後イヌガラシへと訪花したが、他方、イヌガラシへと訪花した昆虫13匹は、続いてスカシタゴボウを訪花することがなかった。

このことから、昆虫にとって魅力的なのは花の大きいイヌガラシであり、雑種形成のための花粉の流れは稀にはあるが、昆虫がスカシタゴボウ(花粉親)からイヌガラシへ訪花して、受粉交雑して自然雑種形成が生じる可能性を示唆している。

表4.11. 訪花昆虫数の日変化とその訪花の流れ

時間	スカシタゴボウ	→		イヌガラシ
		←	←	
06:40-07:00	1	0	0	0
07:40-08:00	1	0	0	0
08:40-09:00	0	0	0	0
09:40-10:00	1	0	1	0
10:40-11:00	1	0	0	5
11:40-12:00	1	0	1	0
12:40-13:00	1	0	0	7
13:00-14:00	0	0	0	1
14:40-15:00	0	0	0	0
合計	6	0	2	13

3) スカシタゴボウ、イヌガラシ、その人為種間雑種、ヒメイヌガラシ、ミチバタガラシの形態的比較

スカシタゴボウ、イヌガラシ、その人為種間雑種、ヒメイヌガラシ、ミチバタガラシの草丈、分枝数、各果長、莖色および花弁長の計測値を表4.12に示した。草丈は、ヒメイヌガラシ27.5cmと人為雑種F1(82016)29.0cm、スカシタゴボウ25.1~39.4cm、イヌガラシ22.9~24.1cm、人為雑種B1(83108)16.0cm、ミチバタガラシ15.0~25.4cmの順であった。特に、ネパール産のスカシタゴボウは最も草丈が高い。なお、F1において雑種強勢が認められる。

分枝数はミチバタガラシ4.1~8.6、B1/4、F1/2.7、イヌガラシ1.2~4.8、スカシタゴボウ1.4~2.8の順であった。各果長はミチバタガラシ20.6~31.2、イヌガラシ14.9~22.7mm、スカシタゴボウ5.7~6.5mm、B1(83108)4.5mm、不稔であるヒメイヌガラシ2.4mm、F1/2.9mmの順であった。莖色は、日本産スカシタゴボウおよびミチバタガラシはおおよそ緑、ネパール産のスカシタゴボウは赤紫、イヌガラシはおおよそ赤紫、ヒメイヌガラシ、F1、B1も赤紫である。花弁長はイヌガラシ2~4.0mm、ヒメイヌガラシ2~2.5mm、F1/2.5~3.5mm、B1/2~3mm、スカシタゴボウ1~1.5mmの順であった。なお、ミチバタガラシは花弁が退化して失われており、ごくまれに1花当たり1~2枚の黄色の花弁が観察されることがある。

イヌガラシ属植物の腊葉標本については京都大学理学部標本庫で調査参照した。

表 4. 12. 形態的形質

種名	草丈cm	分枝数	角果長mm	茎の色	花卉長mm
スカシタゴボウ82701	25.1	1.4	5.7(5.5-7.0)	緑	1.2(1-1.5)
スカシタゴボウ83115	36.8	1.4	6.1(4-10)	緑/赤紫	1.2(1-1.5)
スカシタゴボウ83107ネパール	39.4	2.8	6.5(6-7)	赤紫	(1-1.5)
イヌガラシ82709	22.9	1.5	14.9(13.5-17.5)	緑/赤紫	3.3(2.8-4.0)
イヌガラシ83117	23.1	1.2	16.0(14.5-18.0)	赤紫	3.0(2.5-3.5)
イヌガラシ83103ネパール	24.1	4.8	22.7(21-26)	赤紫	1か2枚(2-3)
ヒメイヌガラシ	27.5	1.2	2.4(2-3)	赤紫	2.2(2-2.5)
人為雑種F ₁ /82016	29.0	2.7	2.9(2.5-3.0)	赤紫	3.0(2.5-3.5)
戻し交雑B1/83108	16.0	4.0	4.5	赤紫	(2-3)
ミチバタガラシ82710	15.0	4.1	20.6	緑	なし
ミチバタガラシ83104ネパール	24.5	8.6	28.4	赤紫	なし
ミチバタガラシ83105ネパール	23.4	6.6	25.2	赤紫	なし
ミチバタガラシ83106ネパール	25.4	5.7	31.2	赤紫	なし

4) スカシタゴボウとイヌガラシの染色体数

スカシタゴボウの染色体数は今までに $2n=16$ (2X)、 32 (4X) が報告されている (Howard 1947、Mulligan 1968)。本研究ではアセトカーミンおよびフォイルゲンの押し潰し法によって、根端と葯で観察した。スカシタゴボウは $2n=16$ (2X)、イヌガラシは $2n=32$ (4X)、人為雑種 F₁ は $2n=24$ (3X)、ヒメイヌガラシは $2n=24$ (3X) であった (伊藤惇、未発表 2011；木俣、未発表)。染色体数から見て、スカシタゴボウとイヌガラシの人為雑種 F₁ は $2n=24$ (3X) であり、ヒメイヌガラシが $2n=24$ であることは両種の自然雑種である可能性を示唆している。

スカシタゴボウの染色体については多くの報告、 $2n=16$ 、 32 がある。一方で、イヌガラシについては報告が少ない ()。帰化種のキレハイヌガラシは $2n=32$ (4X)、 40 (5X)、 48 (6X) が報告されている (Jonseil, B. 1968, 1973)。

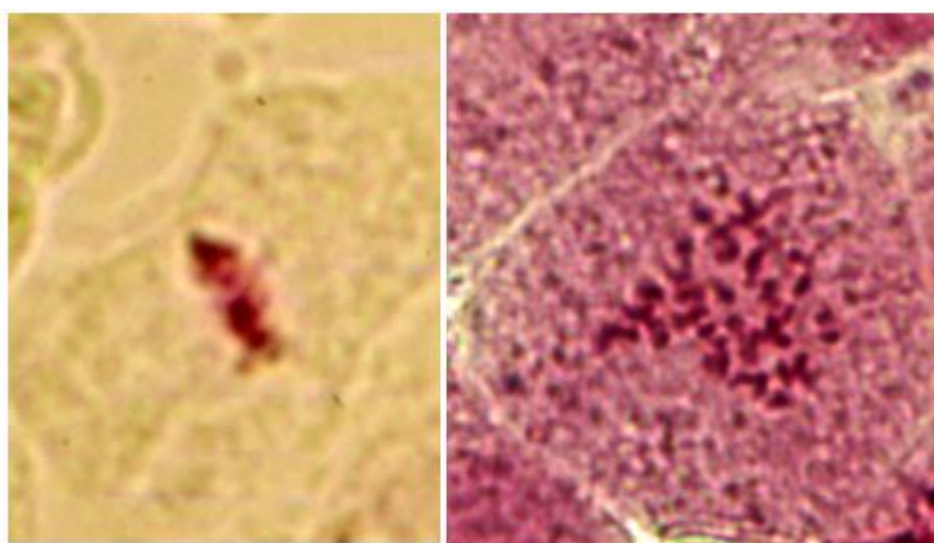


図 4. 4. イヌガラシとスカシタゴボウの人為雑種 F₁ (82016) の花粉母細胞の減数分裂とキレハイヌガラシの根端の体細胞分裂 (伊藤原図 2011 未発表) における染色体

5) 自然集団におけるスカシタゴボウ、イヌガラシおよびヒメイヌガラシの分布

東京都国立市の水田 2 ヶ所において、自然集団におけるスカシタゴボウ、イヌガラシ、およびヒメイヌガラシの分布調査を行った（1984 年 5 月 28 日、6 月 6 日）。

図 4.4 に示した水田 A は二方を水田、他の二方を林地に囲まれている。水田中は耕起されていたので、畦畔にスカシタゴボウが、林地にイヌガラシが生育分布していた。両種の種子は人間の足に付着するなどして、相互の主要な生育地を越えて侵入しあっていることが判る。ヒメイヌガラシの 4 個体はどれも水田畦畔の林地寄りの、イヌガラシの個体群中に生育している。

図 4.5. に示した水田 B は三方を水田に、一方を畑地に囲まれている。この水田は調査時にはまだ耕起されておらず、水田中に多数のスカシタゴボウが生育分布していた。スカシタゴボウについては 1 m²メッシュ中の個体数を示している。イヌガラシは畑地寄りの畦畔に多く生育しており、ここから水田中にも侵入している。ヒメイヌガラシの 16 個体の多くは畑地寄りの水田中にイヌガラシの近隣に生育している。

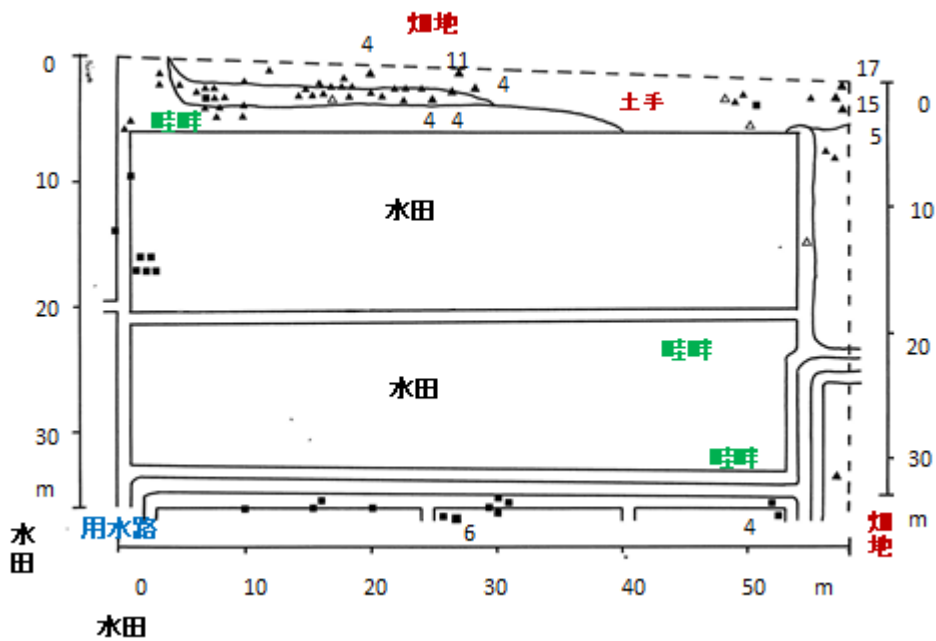


図 4.5. スカシタゴボウ、イヌガラシおよびヒメイヌガラシが生育している水田 A

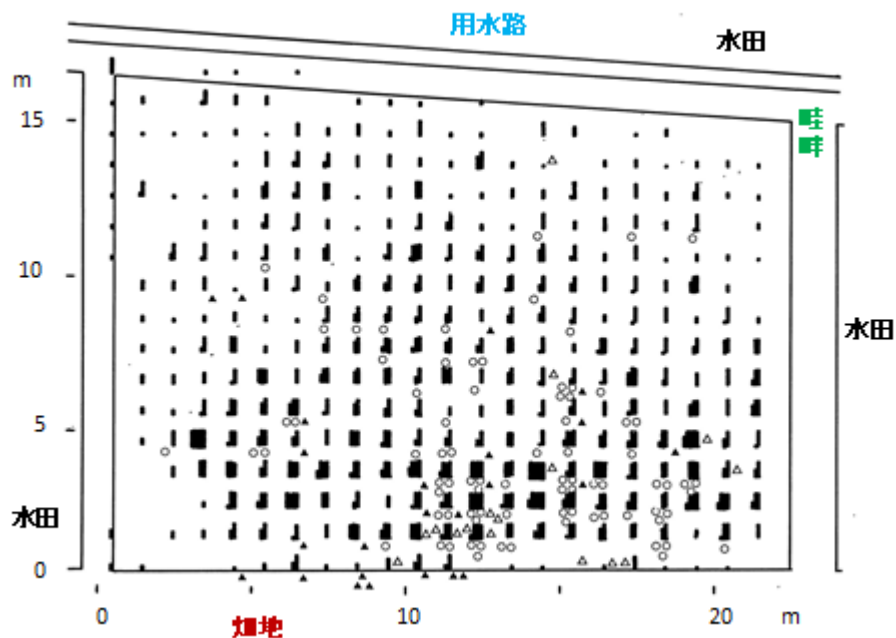


図 4.6. スカシタゴボウ、イヌガラシおよびヒメイヌガラシが生育している水田 B

スカシタゴボウ、イヌガラシ、およびヒメイヌガラシの角果長と花弁長の相関散布を図 4.6 に示す。スカシタゴボウの角果長は 4~10mm ほど、花弁長は約 1mm、イヌガラシの角果長は 14~18mm、花弁長は 2~4mm、ヒメイヌガラシは不稔のため角果長は約 2mm、花弁長は 2~3mm である。すなわち、これらの 3 種は角果長と花弁長によって容易に区別できる。

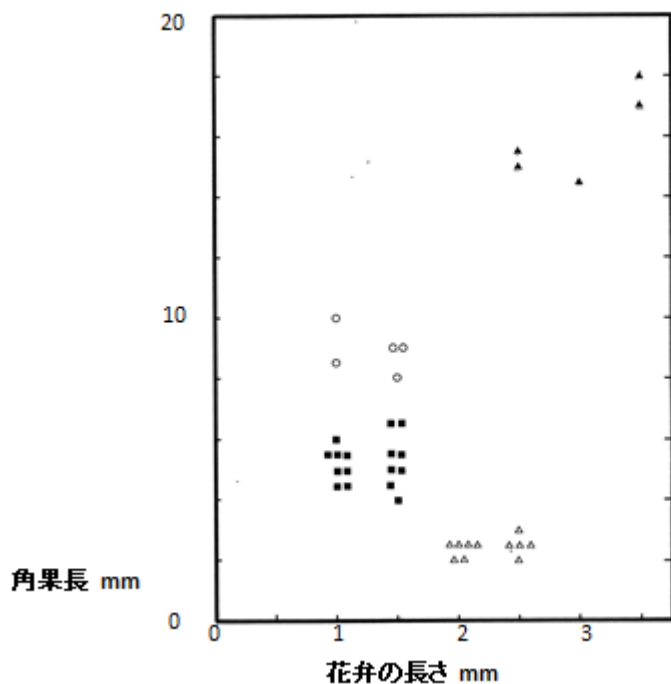


図 4.7. 角果長と花弁長の相関散布

6) スカシタゴボウとイヌガラシの人為雑種の後代

戻し交雑 B2 の花粉稔性と生活型については表 4. 13 に示した。B2 (84106) は B1 (83108) の開放受粉から 9 個体得られた。花粉稔性は個体によって著しく異なり、4. 7~87. 4%であった。生活型は 7 個体が多年生で、生殖成長後枯死した 2 個体が一年生であった。B2 (84107) は B1 (83108) にイヌガラシを戻し交雑して得られた 3 個体である。花粉稔性は 6. 4~45. 5%であり、3 個体ともに多年生であった。B2 (84108) は B1 (83108) にスカシタゴボウを戻し交雑して得た 2 個体であり、花粉稔性は約 6%で、多年生であった。

これらの結果から次の事が考えられる。人為雑種 F1 も B1 も着花数はとても多いが、稔性が低く、ごくまれにしか良好な種子はできない。開放受粉における花粉親はイヌガラシの可能性が高いとしても、スカシタゴボウが花粉親になる場合もある。人為戻し交雑による B2 の花粉稔性はイヌガラシが花粉親になった場合の方が、スカシタゴボウが花粉親になった場合より高い。5 個体はすべて多年生であった。要するに多年生として、栄養繁殖で生存するので浸透性交雑がさらに進み、新たな種形成が生じる可能性はないとは断定できない。しかし、花粉稔性の回復が認められていても、良好な種子生産はなく、成育できる個体が少ないので、浸透性交雑の進行は考えにくい。特に、スカシタゴボウを戻し交雑した場合には発芽や生育は不良であるので、自然集団でスカシタゴボウの遺伝子(花粉)がイヌガラシに流れても、その後代はイヌガラシの遺伝子(花粉)で置き換えられて行く可能性が高い。しかし、今のところ、ヒメイヌガラシは多年生、低い花粉稔性や結実率、および形態的な雑種強勢から、F1 段階にとどまっている場合が多いのではないかと考えられる。

日本産およびネパール産のスカシタゴボウ、イヌガラシ、およびミチバタガラシの種内と種間の相互交雑によって得た人為雑種 F1 の花粉稔性と生活型について表 4. 13 に示した。種間雑種 F1 (84110、84111、84115、84117、84118、84120) の 6 系統はどれも花粉稔性が著しく低く、1. 5~7. 4%であった。日本産およびネパール産の同種内雑種 F1 のうち、スカシタゴボウ (84116、84121) およびミチバタガラシ (84114、84122) の 4 系統では、花粉稔性は 77. 0~87. 2%と高かった。しかし、イヌガラシ (84112、84119) の 2 系統の花粉稔性は低く、20. 7~27. 5%であったので、地理的隔離は生殖的隔離をも進めていると考えられる。これら 12 系統のうちで、スカシタゴボウ種内雑種 2 系統は一年生、イヌガラシとミチバタガラシ種内雑種、および種間雑種はすべて多年生であった。

表 4. 13. 人為雑種 B1 および B2 の花粉稔性と生活型

雑種系統番号	花粉稔性%	生存率%	生活型
自然受粉B2/84106-1	71.0	+	多年生
自然受粉B2/84106-2	27.7	+	多年生
自然受粉B2/84106-3	87.4	+	多年生
自然受粉B2/84106-4	14.7	+	多年生
自然受粉B2/84106-5	22.8	0	一年生
自然受粉B2/84106-6	34.0	+	多年生
自然受粉B2/84106-7	4.7	0	一年生
自然受粉B2/84106-8	25.2	+	多年生
自然受粉B2/84106-9	7.3	+	多年生
戻し交雑B2/84107-1	6.4	+	多年生
戻し交雑B2/84107-2	45.5	+	多年生
戻し交雑B2/84107-3	24.6	+	多年生
戻し交雑B2/84108-1	6.0	+	多年生
戻し交雑B2/84108-2	5.8	+	多年生
戻し交雑B1/84109-1	0	+	多年生
戻し交雑B1/84109-2	2.8	+	多年生
人為雑種F1/84110	4.7	100	多年生
人為雑種F1/84111	2.2	100	多年生
種内人為雑種F1/84112	20.7	100	多年生
種内人為雑種F1/84114	77.0	77.8	多年生
人為雑種F1/84115	7.4	100	多年生
種内人為雑種F1/84116	84.6	0	一年生
人為雑種F1/84117	5.7	88.9	多年生
人為雑種F1/84118	5.6	40.0	多年生
種内人為雑種F1/84119	27.5	100	多年生
人為雑種F1/84120	1.5	100	多年生
種内人為雑種F1/84121	82.7	42.9	多年生
種内人為雑種F1/84122	87.2	40.0	多年生

表 4. 14 には主にネパール産の人為雑種 F1 および B2 について交雑率を示した。B2 (84107) はイヌガラシおよびスカシタゴボウと交雑しても、ともに高い交雑率 77.8~91.7%、発芽率 48.0~100%を示したが、B2 (84108) はともに著しく低い交雑率 7.7%と、良好な発芽率 66.7~80.0%を示した。ネパール産の人為雑種 F1 (84115) は表 4. 13 に見られるように花粉稔性が低く、さらにネパール産イヌガラシを戻し交雑して得た B1 (85105) は発芽率 53.3% でありながら、その後すべてネクローシスを起こしたので、ネパール産と日本産のイヌガラシには生殖的隔離が明らかに認められる。他の戻し交雑 B1 の 3 系統は交雑率 13.3~32.3%であったが、種子発芽率は 60.6~86.7%と良好であった。さらに比較追試(1985 年) として、スカシタゴボウにイヌガラシを人為交雑したところ、交雑率は 77.8%で高かったが、発芽率は低く、17.2%であった。

表 4. 14. イヌガラシとスカシタゴボウ間における人為雑種 F1 および戻し交雑 B2・B3 の交雑率

雑種系統番号	種子親	花粉親	観察数		交雑率%	種子発芽率%
			花数	結実角果数		
人為戻し交雑B3/85101	B2/84107	イヌガラシ84124	12	11	91.7	100
人為戻し交雑B3/85102	B2/84107	スカシタゴボウ84123	9	7	77.8	48.0
人為戻し交雑B3/85103	B2/84108	イヌガラシ84124	13	1	7.7	80.0
人為戻し交雑B3/85104	B2/84108	スカシタゴボウ84123	13	1	7.7	66.7
人為戻し交雑B1/85105	F1/84115	イヌガラシ84101ネパール	27	7	25.9	53.3
人為戻し交雑B1/85106	F1/84115	スカシタゴボウ84105ネパール	30	4	13.3	62.5
人為戻し交雑B1/85107	F1/84111	イヌガラシ84101ネパール	20	6	30.0	60.6
人為戻し交雑B1/85108	F1/84111	スカシタゴボウ84105ネパール	31	10	32.3	86.7
人為雑種F1/85109	スカシタゴボウ84123	イヌガラシ84134	18	14	77.8	17.2

7) 花蜜中の糖とアミノ酸の含量（相対値）の比較

スカシタゴボウ、自然雑種ヒメイヌガラシ、イヌガラシおよびミチバダガラシの花蜜中の糖とアミノ酸含量（相対値）を、高速液体クロマトグラフィーHPLC を用いて測定した。スカシタゴボウは北海道十勝地方、イヌガラシとミチバダガラシは東京都小金井市から採取した系統である。

糖は蔗糖、ブドウ糖、果糖について定量したが、ここでは含量の相対値を表 4. 16 で比較する。アミノ酸はリテンション・タイムで組成を比定したが、個別標品を用いて含量を算出できなかったため、相対値と含有種類数を比較した。主なアミノ酸はプロリン PRO、アラニン ALA、セリン SER であった。

スカシタゴボウ、ヒメイヌガラシ、イヌガラシおよびミチバダガラシの花蜜中の糖含量の相対値は、1 花あたりに換算して比較すると、蔗糖とブドウ糖はヒメイヌガラシ(221/214)とイヌガラシ (175/160) で多く、スカシタゴボウ (30/25) とミチバダガラシ (14/19) では少なかった。果糖はイヌガラシ (30) は若干多かったが、他の 3 種はごく微量 (2~6) であつた。アミノ酸含量の相対値はイヌガラシ、ヒメイヌガラシが多く、他の 2 種はその半量程度であつた。含有種類数も同様の傾向で、イヌガラシ 27、ヒメイヌガラシ 24、ミチバダガラシ 22、スカシタゴボウ 17 の順であつた。

相対値ではあるが、この結果からみると、昆虫にとって有用な花蜜はイヌガラシであると考えられる。意外なことにヒメイヌガラシの糖とアミノ酸含量が多いが、このことが戻し交雑を促進する可能性はある。

表 4. 15. 花蜜中の糖とアミノ酸の含量（相対値）の比較

糖	スカシタゴボウ	ヒメイヌガラシ	イヌガラシ	ミチバダガラシ
供試花数	125	76	80	52
sucalose	30	221	175	14
glucose	25	214	160	19
fructose	10	5	36	2
相対値x1,000	1花当たり換算			
アミノ酸				
相対値	2.6924	4.2580	4.3529	1.7083
含有種類数	17	24	27	22

4. 4. 帰化雑草キレハイヌガラシの繁殖様式

キレハイヌガラシ *R. sylvestris* (L.) Besser はヨーロッパ原産の多年生帰化植物であり、日本では北海道の各地および長野県の小県、更埴、東筑、諏訪においてその生育が報告されている (森田 1981、横内 1984、伊藤 1986、今 1986)。帰化は 1950 年代とされているが、北海道ではこの種はヤチイヌガラシと呼称され、1960 年代にはすでに有害雑草となっていた (森田 1981)。さらに、近年ではとりわけ十勝・日高地方において畑地の強害雑草とみなされている (伊藤 1986、今 1986)。さらに最近では日本各地に広がっている。

また、西ヨーロッパにおいては同じアブラナ科のナズナ、シロガラシと並ぶ最重要雑草とされている (竹松ら 1983)。日本ではこれまでに多感作用および栄養繁殖についての報告がなされているが (水谷ら 1982、池田ら 1985)、生活史全般にかかわる諸特性についてはまだ明らかにされていないことが多い。ここでは北海道と長野県に生育しているキレハイヌガラシの 2 系統について、生活史で最も重要な有性繁殖および栄養繁殖の様式を比較検討した (中谷・木俣 1993)。



図 4. 8. 北海道日高支庁平取町の庭地のキレハイヌガラシ

a ; 自然集団、b ; 根系。

1) 供試材料と実験方法

北海道沙流郡平取町の庭地 (1984) および長野県菅平高原の畑地畦畔 (1985) で自然集団の中からそれぞれ 20 個体を無作為に採集し、東京学芸大学の圃場およびガラス室に移植して、この 2 系統に関して実験調査を行った。

キレハイヌガラシの花や葉などの形態的形質を測定した。また、東京大学総合研究資料館および京都大学理学部の腊葉庫に保存されている標本を参照した。受粉様式、花粉稔性、結実率を人為交雑によって実験調査した。栄養繁殖については次のように実験調査した。葉柄からの発根率は根生葉を 4 枚一組 (8~10 反復) にして、水を満たした三角フラスコに差し込んでおいて、一ヶ月後の発根の情態を観察した。茎断片 (1 節を含め、約 20 mm)

からの発根率はシャーレにろ紙を敷き、十分な給水をしながら 23℃一定条件下で培養し、2 週間後に観察した。根断片からの萌芽率は、茎部から 15cm 以内の根断片、5mm (100 断片)、20mm (25 断片)、50mm (10 断片) の 3 段階に切断し、茎断片と同様の条件で培養し、25 日後に調査した。

2) 形態的形質の比較

実験に用いた 2 系統の形態的形質については表 4.16 に比較して示した。花卉の色は黄色であった。開花時の花冠の直径は、北海道系統は短く 5.5~7.5mm、長野県系統は 8.0~11.0mm であった。開花時の雄ずいの長さは北海道系統は短く 2.0~2.2mm、長野系統は 3.0~4.0mm であった。他方、雌ずいの長さは 3.0~4.2mm の範囲内にあり、両系統間にほとんど差はなかったが、北海道系統は開花前にほとんどの花で、雌ずいの先端が花卉から突出するが、長野県系統はこのような形態的特性は見られなかった。東京学芸大学圃場での開花期は、北海道系統は 6 月上旬から 9 月中旬、長野県系統は 5 月下旬から 9 月下旬で、長野県系統は北海道系統の開花期を含み込むほど長かった。

2 系統の葉の形態は、北海道系統が鋸歯が多く、深く羽状に切れ込み、縮れていたが、一方、長野系統は鋸歯が少なく、浅く切れ込み、ほとんど縮れてはおらず、明瞭な差異があった。

表 4.16. キレハイヌガラシ 2 系統間の形態的形質の比較

採集地	北海道平取町	長野県菅平高原
花卉色	黄	黄
花冠直径mm	5.5~7.5	8.0~11.0
花卉長mm	2.0~2.2	3.0~4.0
雄ずい長mm	3.0~4.2	3.2~4.0
花期	6月上旬~9月中旬	5月下旬~9月下旬
葉の形態		
鋸歯	多い	少ない
切れ込み	深い	浅い
縮れ	ほとんど	少し

3) 繁殖様式

有性繁殖様式については表 4.17 に示した。北海道系統は自家受粉率が 0%、花粉稔性が 23.5%、自然集団における結実率は 0% であった。一方、長野系統は、自家受粉率が 4.0%、花粉稔性が 95.5%、自然集団における結実率は 24.6% であった。さらに、長野系統における人為自家受粉による結実率は 82.4%、および人為他家受粉による結実率は 100% であった。

この結果は次の事を示している。北海道系統は不稔性でほとんど種子繁殖ができない。一方で、長野系統は花粉稔性が正常でありながら、自然集団では自家受粉率が極めて低く、結実率も著しく低い、人為自家受粉も人為他家受粉でも結実率は高いので、自家不和合性ではないが、自然集団における結実は訪花昆虫に依存していると考えられる。

表 4. 17. 有性繁殖様式

系統	北海道平取町	長野県菅平高原
袋かけ自家受粉		
花序数	18	9
花数	63	100
結実角果数	0	4
自家受粉率%	0	4.0
花粉稔性%	23.5	95.5
開放受粉		
花序数	16	32
花数	275	843
結実角果数	0	207
受粉率%	0	24.6
人為自家受粉		
花序数		6
花数		17
結実角果数		14
自家受粉率%		82.4
人為他家受粉		
花序数		4
花数		8
結実角果数		8
他家受粉率%		100

栄養繁殖様式については葉柄片および茎断片からの発根（表 4. 18）、根断片からの萌芽（表 4. 19）について実験観察した。

葉柄片からの発根率は北海道系統 93.8%、長野県系統 100%、茎断片からの発根率は北海道系統 39.3%、長野県系統 66.7%であったので、葉柄片・茎断片が栄養繁殖体として有効であることを示している。

表 4. 18. 葉および茎断片からの発根および萌芽

系統	北海道平取町	長野県菅平高原
葉柄片		
葉柄片数	32	38
発根葉柄片数	30	38
発根率%	93.8	100
葉付き茎断片		
茎断片	28	48
発根茎断片数	11	32
不発根茎断片数	4	6
腐敗茎断片数	13	10
発根率%	39.3	66.7

異なる 3 つの根断片長からの萌芽率について比較したところ、北海道系統も長野県系統でも、どの長さにおいても 95.0~100%で、長さにかかわらず栄養繁殖体として有効であることを示している。また、根断片 1cm あたりの萌芽数については、北海道系統では 5mm 長で 4.0、20mm 長で 2.6、50mm 長で 2.3 であり、長野県系統では 5mm 長で 3.8、20mm 長で 1.7、50mm 長で 1.1 であった。根断片 5mm 長で両系統とも最も多い萌芽数があり、長くなるにしたがって萌芽数は減少している。根断片 20mm 長と 50mm 長については、北海道系統

の方が長野県系統よりも萌芽数が多い。

表 4. 19. 根断片からの萌芽

系統	北海道平取町			長野県菅平高原			
	根断片長	5mm	20mm	50mm	5mm	20mm	50mm
根断片数		100	25	10	100	25	10
萌芽根断片数		95	24	10	95	25	10
萌芽率%		95.0	96.0	100	95.0	100	100
合計萌芽数		202	128	114	188	88	58
根断片当たりの萌芽数		2.0	5.2	11.5	1.9	3.4	5.5
根断片cm当たりの萌芽数		4.0	2.6	2.3	3.8	1.7	1.1

4) 小括

多年生雑草であるキレハイヌガラシは日本に帰化してから 40 年ほどの間に北海道および長野県から始まって東日本各地でも強害雑草となっている（森田 1981、池田ら 1985）。著しい雑草性には他感作用（水谷ら 1982）のほかに、個体群を積極的に拡大し得る繁殖様式があるに違いない。

北海道と長野県に帰化したキレハイヌガラシは花や葉の形態において不連続的変異、開花期の長さにおいても明瞭な差異が認められた。有性繁殖に関わる受粉様式についても明瞭な違いがあり、北海道系統は花が雄ずいの長さを除いて退化しており、花粉稔性も著しく低く、袋かけによる自家受粉においても、自然集団における開放受粉においてもまったく種子を作らず、有性繁殖をしていない。一方で、長野県系統は花粉稔性が高く、ごく少ないながら自家受粉（4.0%）も認められ、自然集団で虫媒による開放受粉では低いながら結実率（24.4%）が示されている。さらに、人為自家受粉と人為他家受粉においてはともに 80%以上の高い結実率を示している。すなわち、長野県系統は形態的な自家受粉機構はないが、自家不和合性はごく弱く、自然集団においては有性繁殖をしている。また、長野県系統の花が大きく、開花期が長いことも有性繁殖に有効に関与しているといえよう。

キレハイヌガラシの染色体数は、これまでに $2n=32$ (4x)、40 (5x)、および 48 (6x) が報告されている。北海道系統は花粉稔性の低さ（23.5%）から 5 倍体、長野県系統は花粉稔性の高さ（95.5%）から 4 倍体か 6 倍体の可能性が示唆されるが、染色体数の観察は行っていない。

雑草は耕作や除草作業などによって、その植物体が分断され、茎葉や根の断片は耕土に散布、あるいは土中に鋤き込まれる。雑草にとってはこの人為的な生育地環境の攪乱が、後述（第 7 章）のミズタカモジグサに見られるように有性繁殖を補い、むしろ有効な栄養繁殖体になっている（Kimata and Sakamoto 1982）。キレハイヌガラシもその直根が容易に不定芽を形成し、茎も高い再生力をもっている（池田ら 1985）。葉柄からの発根率は北海道系統も長野県系統もともに 93%以上、茎断片からの発根率は北海道系統（39.3%）よりも長野県系統（66.7%）の方が高いながら、これらも有効な繁殖体であると考えられる。根断片は短い程、1cm 当たりの萌芽数が多かったので、キレハイヌガラシの栄養繁殖様式においては根系が茎葉より積極的な役割を有しており、実際の自然集団においても根系から出た不定芽によって多数の栄養繁殖体が形成されている。このことは東京学芸大学の実験集団においても認められるが、東京においては強害雑草と言われるような繁殖力は示さ

ず、北海道と長野県という冷涼な地域に帰化し、強害雑草化しているのは、他感作用の可能性を示唆している。

日本に帰化しているキレハイヌガラシは外部形態の差異はもとより、繁殖様式においても明瞭な種内分化が認められる。北海道系統は有性繁殖によらず、著しく旺盛な根系からの萌芽によって栄養繁殖することにより、畑地、庭地、路傍へと積極的に侵入して強害雑草になっている。他方、長野県系統では高率ではないが、主に他殖による種子繁殖を行い、遺伝的多様性を保持するとともに、根系による栄養繁殖も旺盛に行っている。このような種内レベルでの繁殖戦略の分化は侵入する環境との相互関連における種分化機構を明らかにする。

4.5. 全核 DNA 断片長多型から見た系統関係

イヌガラシ属雑草のスカシタゴボウ、イヌガラシ、これらの人為雑種 F1、ヒメイヌガラシ、ミチバタガラシ、およびキレハイヌガラシを用いて、これらの全核 DNA 断片長多型 (AFLP 法) を明らかにした。DNA 断片長多型 (EcoRI+AGG/MseI+CTA による選択増幅) を Lane Multi Screener ver. 3.04a (ATTO Multi Corporation) によって解析し、NJ 法および UPGMA 法による遺伝距離デンドログラムで図 4.7 と図 4.8 に示した。

図 4.7 に示した NJ 法によるデンドログラムによると、スカシタゴボウとイヌガラシの人為種間雑種 F1 およびヒメイヌガラシは他の種とは明確に分かれる一群のクラスターを構成し、次にスカシタゴボウが分かれ、イヌガラシ、ミチバタガラシのクラスター、大きく分かれてキレハイヌガラシのクラスターが出来ている。図 4.8 に示した UPGMA 法によるデンドログラムでは、まずキレハイヌガラシが他種とクラスターを分け、次にイヌガラシとミチバタガラシ、さらにスカシタゴボウと人為種間雑種 F1 およびヒメイヌガラシのクラスターが分かれている。これらの結果から、人為種間雑種 F1 およびヒメイヌガラシは DNA 断片長多型において一群のクラスターになっているので、ヒメイヌガラシはスカシタゴボウとイヌガラシの自然雑種であることが明確に示されている。

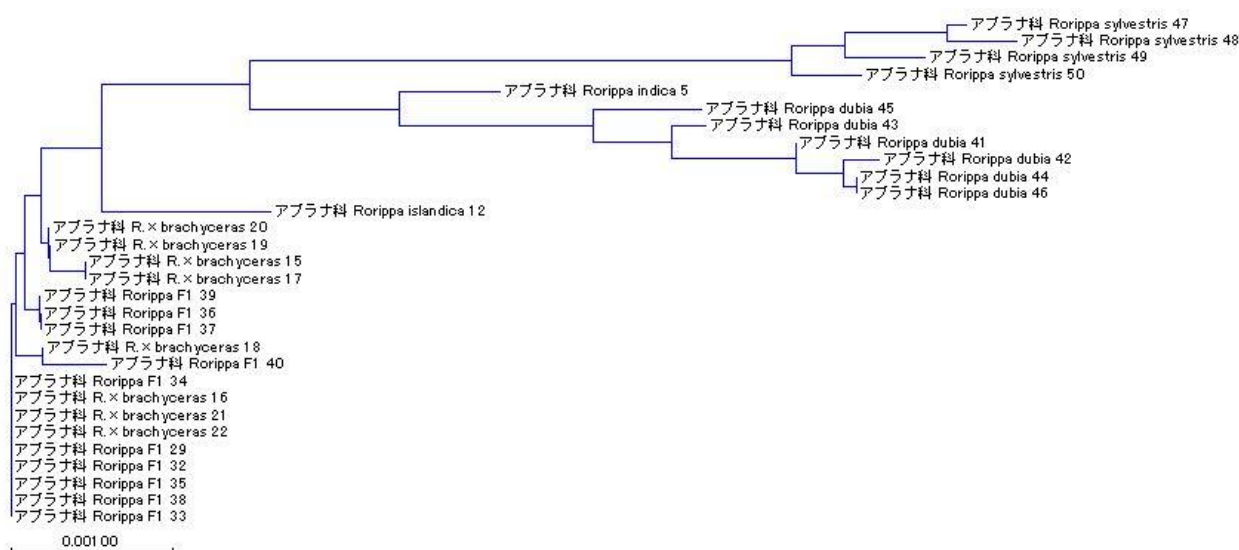


図 4.9. NJ 法によるデンドログラム

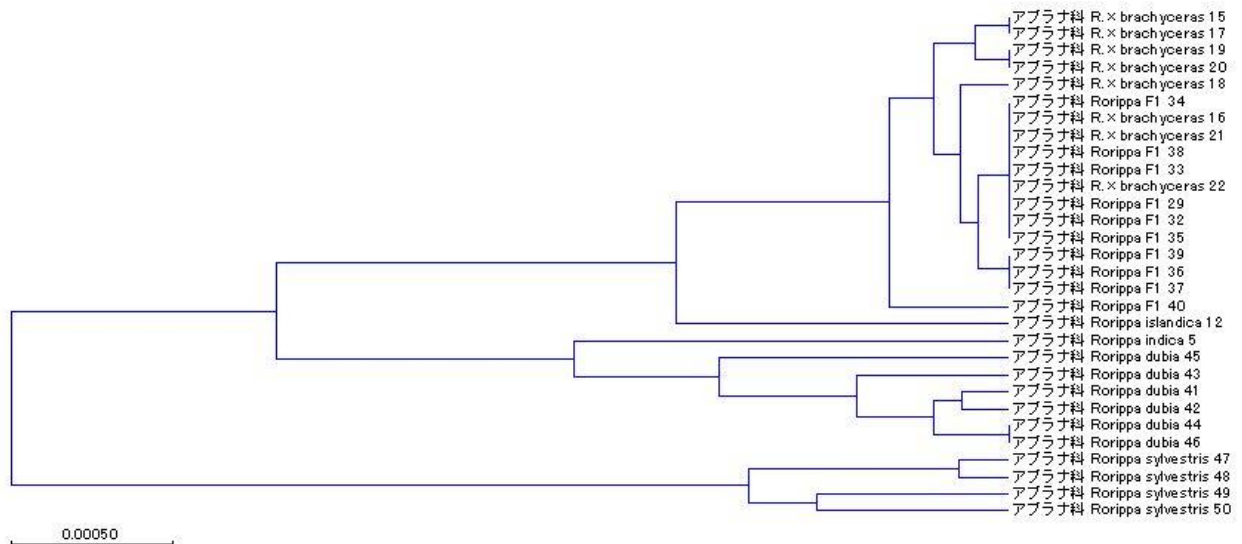


図 4.10. UPGMA 法によるデンドログラム

伊藤（未発表 2011）はその後、さらに詳細にイヌガラシ、スカシタゴボウ、これらの人為雑種 F1、ヒメイヌガラシ、およびキレハイヌガラシの DNA 断片長多型のデータを PAUPver. 4 を用いて解析している。選択的増幅のプライマー組み合わせは、① EcoRI+ACC/MseI+CTA、② EcoRI+ACC/MseI+CAG、および③ EcoRI+AAG/MseI+CTA を用いて有効な結果を得た。イヌガラシ、スカシタゴボウおよび人為雑種 F1・ヒメイヌガラシは明瞭な 3 群に分類でき、ブートストラップ検定でそれぞれ 65%、54%、68%の差異を示している。人為雑種 F1 とヒメイヌガラシは NJ 法のデンドログラムが若干入り組むので、これは自然集団において戻し交雑の可能性を示している。

ヨーロッパでも、イヌガラシ属植物は自然雑種を良く形成している。たとえば、*R. amphibia* (n=8, 16) x *sylvestris* (n=16, 20, 24)、*R. austriaca* (n=8) x *sylvestris*、*R. palustris* (n=16) x *sylvestris*、*R. amphibia* x *palustris* (Jonsell 1968, 1973)。さらに、*R. barbareaefolia* (n=8) x *islandica* (Mulligan and Porsild 1968) および *R. amphibia* (n=8) x *islandica* (n=16) (Howard 1947) などである。これらの雑種は両親種の近傍に生育しており、時に 3 倍体や 5 倍体となり種子生産をすることがない。

4.6. イヌガラシ属の呼称

1) アブラナ科イヌガラシ属雑草の地方名の形成

アブラナ科イヌガラシ属雑草の生態遺伝学的研究を進めるなかで（中谷・木俣 1993）、和名および地方名に関心をもち、地方名の形成過程を調査した（木俣・野々村・大沢 2005）。長野県菅平で 1985 年および 2000 年に、北海道沙流郡平取町で 1984 年と 1995 にキレハイヌガラシの種子、腊葉標本を採集するとともに、地域の農家で地方名について聞き取り調査を行った。同じく、北海道芽室町で 2003 年にスカシタゴボウに関する聞き取り調査を行った。

キレハイヌガラシは北海道ではヤチイヌガラシの地方名で呼称されている。長野県菅平における 2000 年 5 月の調査では特定の畑にしか見られず、これは 1985 年の調査地と同じ畑で、分布範囲はこの 15 年の間に拡大しなかった。畑の持ち主（YK）に面接聴取したところ、「この雑草は畑の中にはあまり生育せず、畦畔に多く生育する。この雑草は彼のいとこ

(SK) が長野県上田市から厩堆肥を運搬して畑に鋤きこんだところ、毎年発生するようになった」ということであった。そこで、この雑草の名前は「よしおさんのくさ」あるいは「しげおさんのくさ」と彼らが命名し、雑草を畑に帰化させたことの「罪を互いになすりつけあって」いた。しかし、菅平では彼らの雑草防除の努力によって分布が限定されているので、まだ地方名として広く用いられるようにはなっていない。

スカシタゴボウは主に水田の中に生え、関東地方以南では主に冬生一年草であるが、冷涼な東北地方や北海道では通年生一年草になっている。北海道芽室町の農家 63 戸を調査したところ、70 から 80 歳台の篤農 2 名のみがスカシタゴボウを「りのうぐさ」(離農草) と現在でも呼称し、8 名がこの呼称を記憶していた。「離農するとこの草が生える」あるいは「この草が生えると離農する」という理由で、命名されたという。確かに、彼らが現役で農業を営んでいた 1960 年代には、この地域では多くの農家が農業を辞めて、都会に出て行った(芽室町編纂委員会 2000)。このような社会現象がもとになって命名された用例である。

イギリスと日本に現在分布し、生育しているイヌガラシ属を表 4.19 に示した(木俣・野々村・大沢 2007)。両国とも 7 種(雑種を含む)が生育しており、キレハイヌガラシ、スカシタゴボウおよびミミイヌガラシ *R. austriaca* (Crantz) Besser の 3 種が共通して分布している。属名の *Rorippa* は北ドイツのザクセン地方 Saxon のオランダガラシ Rorippen に由来し、英名の語幹になっている yellowcress はカラシナ類の黄色の花の植物のことを言う(松尾ら 1984; Stearn 1996)。ここでは、学名の種小名、英名および和名を比較してみた(学名の和訳は豊国 1987; Stearn 1996; 平嶋 2002 を参照した)。なお、ラテン語表記による学名の種小名は形容語であるので、フランス語などと同様に修飾する属名の後に置かれ、一方、日本語の場合は修飾する語幹の前に形容語をおく。14 の種小名のうち地名に由来する命名は半数の 7、次いで生態的特徴に由来するものが 4 であった。これに対して、7 の英名のうち、地名由来が 2、生態的特徴が 2、雑種・帰化種で無名が 2 であった。7 の和名は、形態的特徴が 2、その他が 3 であった。学名と英名は地名と生態的特徴による類似した命名の傾向にあるが、和名は形態的特徴とその他、犬や姫などの形容語を用いており、イヌガラシ属に関しては命名に明瞭な差異があった。

和名ではイヌガラシは人間が栽培していない野生のカラシの意味でイヌを形容語にしたと考えられる。スカシタゴボウは田起しをする頃に生えているごぼうのような根をもった植物という意味で(牧野 1948)、これら両種の自然雑種であるヒメイヌガラシは不稔でイヌガラシより小さい花・角果をつけるので、これに由来した種小名と和名がつけられたと考えられる。ミチバタガラシは花卉をもたず、路傍に生え、コイヌガラシは小さな黄花を無数につけて、水田の畦畔に生育している。キレハイヌガラシの特徴は葉の切れ込みが著しいことにあり、ミミイヌガラシは葉の基部が耳型(笠原 1974)をしており、これらが命名の由来となった。

植物の命名が環境認識と深くかかわっていることが示され、命名の仕方に関心を深め、子どもたちが植物に名前を付ける環境学習プログラムを開発することを着想した。植物名の多様さや命名の面白さを子どもたちに伝え、再び、彼らが独自の地方名を復活して、植物と環境への関心を高め、認識を深める契機としたいと考えて、「植物めいめい」プログラムを設計して実施した。

表 4.21. イヌガラシ属の英名、和名、学名の比較

属名のRorippaはSaxonの地方名Rorripenオランダガラシに由来; yellowcressは黄色のクレス(カラシナ類の植物)のこと

英名または和名	学名(属名+種小名+命名者名)	種小名の意味	英名または和名の意味
Austrian yellowcress	<i>Rorripa austriaca</i> (Crantz) Besser	オーストリアの	オーストリアの(オランダガラシ)
great yellowcress	<i>R. amphibia</i> (L.) Besser	水陸両生の	大きな
creeping yellowcress	<i>R. sylvestris</i> (L.) Besser	森に生える	這う
no name	<i>R. prostrata</i> (J.P.Bergeret) Schinz & Thell.	地にはりつく	(上2種の雑種)
Iceland yellowcress	<i>R. islandica</i> (Oeder ex Murray) Borbas	アイスランドの	アイスランドの
Marsh yellowcress	<i>R. palustris</i> (L.) Besser	沼沢地を好む	沼沢地の
no name	<i>R. pyrenaica</i> (Lam.) Reichenb.	ピレーネ山脈の	(帰化種)
イヌガラシ	<i>R. indica</i> (L.) Hieron.	インドの	犬の(カラシ)
スカシタゴボウ	<i>R. islandica</i> (Oeder ex Murray) Borbas	アイスランドの	田起し、牛蒡
ヒメイヌガラシ	<i>R. x brachyceras</i> (Honda) Kitam.	短い角	姫の(上2種の雑種)
ミチバタガラシ	<i>R. dubia</i> Hara	疑わしい	路傍の
コイヌガラシ	<i>R. cantoniensis</i> (Lour.) Ohwi	広東の	子犬の
キレハイヌガラシ	<i>R. sylvestris</i> (L.) Besser	森に生える	葉が切れ込んだ(帰化種)
ミメイヌガラシ	<i>R. austriaca</i> (Crantz) Besser	オーストリアの	葉の基部が耳型(帰化種)

種小名の由来の類型 (合計14種): 地名7, 生態的特徴4, 形態的特徴2, その他1

英名の由来の類型 (合計7種): 地名2, 生態的特徴2, 形態的特徴1, 雑種・帰化種で無名2

和名の由来の類型 (合計7種): 地名0, 生態的特徴1, 生態+形態的特徴1, 形態的特徴2, その他3

Stearn, W.T.(1996)

4.7. イヌガラシ属の生活史戦略

実験に用いたイヌガラシ属植物の生活環を表4.22にまとめた。スカシタゴボウは冬生一年草として冬季の休閑水田に主に生育し、寸気になってロゼットから抽苔して開花・結実(自殖性)する。また、休眠性の弱い種子は夏季にも発芽して、近接する畑地、庭地、さらには農耕・園芸用のガラス室などの人為制御環境にも侵入して、通年性一年草へと一層適応進化をして、小集団を形成している。さらに、スカシタゴボウは冷涼な東北地方や北海道に限っては休眠性を弱め、通年性一年草としてさらに大きな自然集団を形成するに至っている。

イヌガラシは多年生草本として水田畦畔、庭地、路傍などに冬季のロゼットを形成し、翌春に抽苔して開花結実(自家和合)し、その後、種子と親株は秋季まで休眠する。ヒメイヌガラシは不稔の自然雑種で、スカシタゴボウとイヌガラシが同所的に存在する水田畦畔に主に生育している。開花しても種子はほとんどできないが、親株は生存するので、多年生草本として生存している。コイヌガラシは典型的な冬生一年草で、休閑水田に限って生育している。

キレハイヌガラシは近年になって帰化し、全国的に定着しつつある冬生多年草である。繁殖様式は有性繁殖できる系統(菅平高原)と無性繁殖のみの系統(北海道)がある。有性繁殖できる系統は冬季のロゼットが春季になって抽苔して、開花結実(他殖性、自不和合)するとともに、親株の生存し、秋季には発芽種子個体とともに再びロゼットを形成する。他方、開花しても有性繁殖できない系統は種子繁殖によらずに、秋季には根系から萌芽して無性的に繁殖体を形成する。農耕の除草作業によって、株・根系が切断されると、より一層、新たな栄養繁殖体を形成する。

表 4. 22. イヌガラシ属の生活環の比較

種名	春季	開花期	夏季	秋季	冬季	生活型
スカシタゴボウ	ロゼット生長、抽苔	冬型開花・結実	夏型成長、開花・結実	種子発芽	冬型越冬ロゼット	通年生一年草
寒地		種子発芽、夏型成長、開花結実				
イヌガラシ	ロゼット生長、抽苔	開花・結実	種子・親株休眠	種子発芽、株萌芽	越冬ロゼット	多年生
ヒメイヌガラシ	ロゼット生長、抽苔	開花・不稔	親株休眠	株萌芽	越冬ロゼット	多年生
コイヌガラシ	ロゼット生長、抽苔	開花・結実	種子休眠	種子発芽	越冬ロゼット	冬生一年草
キレハイヌガラシ	ロゼット生長、抽苔	開花・結実	種子・親株休眠	種子発芽、株萌芽	越冬ロゼット	多年生
北海道	ロゼット生長、抽苔	開花・不稔	親株休眠後、株・根系萌芽、栄養繁殖		越冬ロゼット	

同属内の多年生種と一年生種の雑種が多年生として生存することが明らかになり、多年生が一年生（劣性・潜性）に対して遺伝的優性・顕性形質であることを示す稀な事例である。種間雑種 F_1 は不稔でほとんど種子を作らないので、 F_2 の形質の分離は観察できない。生活型のような重要な形質が少数の主動遺伝子で決まるとは考えられないことはもちろんであるが、多年生草本から一年生草本が進化してきたことを示す具体的な証左であろう。

注：「優性」「劣性」用語使わず 日本遺伝学会が言い換え。2017/9/15 21:04

日本遺伝学会（会長・小林武彦東京大教授）は長年使ってきた「優性」や「劣性」との用語を使わず言い換えることを決めた。遺伝子に優劣があるとの誤解を避けるため。遺伝学では 100 年以上にわたり、遺伝子の 2 つの型のうち特徴が現れやすい遺伝子を優性、現れにくい遺伝子を劣性と呼んでいた。今後は優性を「顕性」、劣性を「潜性（せんせい）」とする。「突然変異」の原語に「突然」という意味は含まれていないため「突然」を除いて「変異」とする。「色覚異常」や「色弱」も「色覚多様性」と変更する。

謝辞

本研究にあたってご助力いただいた農家の皆様、京都大学理学部腊葉庫を閲覧させていただいた河野昭一教授、研究全般に関して助言をして下さった阪本寧男教授、研究室の卒業研究、修士研究のためにイヌガラシ属と一緒に実験や調査をした柴田一さん、中谷英夫さん、佐藤佳岳さん、野々村美穂さん、大澤由実さん、伊藤淳さんに感謝します。

関連文献

伊藤淳、未発表 2009、イヌガラシ属数種の種および種内分化、東京学芸大学大学院教育学研究科修士論文。

木俣美樹男 1982、イヌガラシ属の生活型および再生産システムの生態遺伝学的研究 I、日本植物学会第 47 回大会。

木俣美樹男 1983、田畑共通雑草の生活史、日本雑草学会シンポジウム。

木俣美樹男・柴田一 1984、イヌガラシ属の生態型および再生産システムの生態遺伝学的研究 II、日本植物学会第 49 回大会。

木俣美樹男 1986、イヌガラシ属雑草の生活史戦略の比較、国立遺伝学研究所研究集会「植物における種分化機構の解析 染色体レベル、DNA・タンパク質など分子レベルからの追求」。

- 木俣美樹男 1986、イヌガラシ属の生態型および再生産システムの生態遺伝学的研究 III、日本植物学会第 51 回大会。
- 木俣美樹男 1986、イヌガラシ属の生活史戦略に関する生態遺伝学的研究、昭和 59 年度科研費補助金（一般研究 C、課題番号 59540418）、研究成果報告書。
- 木俣美樹男・野々村美穂・大澤由実 2005、雑草の地方名形成と子ども文化を再創造する植物命名学習、第 16 回日本環境教育学会大会。
- 木俣美樹男・大澤由実・野々村美穂、2007、雑草の地方名形成と子どもの文化を再創造する「植物めいめい」プログラム、環境教育 17 (1) : 13-22。
- 中谷英夫・木俣美樹男 1986、イヌガラシ属の生態型および再生産システムの生態遺伝学的研究 IV、日本植物学会第 51 回大会。
- 中谷英夫・木俣美樹男 1993、帰化雑草キレハイヌガラシの北海道および長野県産 2 系統間における繁殖様式の比較、東京学芸大学附属野外教育実践施設報告 野外教育 4 : 33-38。

引用文献

- 平嶋義宏 2002、生物学名概論、pp. 249、東京大学出版会。
- 池田正昭・岡啓・伊藤操子 1985、キレハイヌガラシの栄養繁殖について、雑草研究 30 (1) : 65-67。
- 伊藤捷夫 1986、北海道日高地方の雑草誌、雑草研究 31 (3) : 212-220。
- 笠原安夫 1974、日本雑草図説、pp. 518、養賢堂。
- Kimata, Mikio and Sadao Sakamoto 1982, Interrelationships between the mode of reproduction and the habitat of two weedy *Agropyron* species, *A. tsukushiense* and *A. humidorum*, Gramineae. Weed Research (Japan) 27(2) : 25-33.
- 今友親 1986、いも作雑草防除の現状と問題点、寒地(バレイシヨ)、雑草研究 31 (4) : 259-265。
- 牧野富太郎 1948、牧野日本植物図鑑、pp. 1070、北隆館。
- 松尾和之・野口勝可・奈良正雄 1984、スカシタゴボウの生態に関する研究、第 1 報、種子の休眠性とその覚醒条件、雑草研究 29 : 220-225。
- 松尾和之・野口勝可・奈良正雄 1986、スカシタゴボウの生態に関する研究、第 2 報、栄養体からの再生、雑草研究 31 : 171-175。
- 水谷純也・福士幸治・林綾子・川端潤 1982、キレハイヌガラシ (*Rorippa sylvestris* (L.) Besser) の他感作用物質、農芸化学会、昭和 57 年度講演要旨、p. 153。
- Mizutani, J. and A. Yamane 1991, Chemodynamics of Glucosinolates in Kireha-inugarashi, *Rorippa sylvestris*, Weed Research, Japan 36(1) : 68-73.
- 森田弘彦 1981、北海道における帰化雑草の特徴と防除上の問題点、雑草研究 26 (3) : 200-214。
- Hara, K. 1955, Critical notes on some type specimens of East-Asiatic plants in foreign herbaria (4), The Journal of Japanese Botany 30(7) : 1-6.
- 原寛、いぬがらしニ就テ、植物研究雑誌 12 (12) : 898-900。
- Howard, H. W. 1946, Chromosome Number of *Rorippa (Nasturtium) sylvestris*, Nature 159:666.
- Howard, H. W. 1947, Chromosome Number of British Species of the Genus *Rorippa* Scop. (part of the Genus *Nasturtium* R.Br.), Nature 159:66.
- 北村四郎・村田源 1961、原色日本植物図鑑草本編 II・離弁花類、保育社、大阪。

熊本記念植物採集会 1969、熊本県植物誌。

John Wiley & Sons Inc. 1971, A Geographical Atlas of World Weeds, USA.

Jonsell, B. 1968. Studies in the North-West European species of *Rorippa* s. str. Symb. Bot. Upsaliens 19 (2): 1-211, 154-205..

Jonsell, B. 1973. The Genus *Rorippa* (Cruciferae) in Eastern Siberia and the Soviet Far East, Svensk Botanisk Tidskrift, Bd 65: 293-307.

Jonsell, B. 1973. Taxonomy and distribution of *Rorippa* (Cruciferae) in the Southern U.S.S.R. Svensk Botanisk Tidskrift, Bd 67: 281-302.

Jonsell, B. 1974. The Genus *Rorippa* (Cruciferae) in Tropical Africa and Madagascar, Svensk Botanisk Tidskrift. Bd. 68:377-396.

Mulligan, G.A. and A.E. Porsild 1966, *Rorippa calycina* in the Northwest Territories, Canadian Journal of Botany 44:1105-1106.

Mulligan, G.A. and A.E. Porsild 1968, A natural first-generation hybrid between *Rorippa barbareaefolia* and *R. islandica*, Canadian Journal of Botany 46: 1079-1081.

静岡県生物研究会 1967、静岡県植物誌。

Stearn, W.T. 1996, Stearn's Dictionary of Plant Names for Gardeners, pp.363, Cassell, London.

佐竹義輔 1964、植物の分類—基礎と方法、第一法規出版、東京。

竹松哲夫・竹内安智 1983、世界の農耕地雑草とその制御、全国農村教育会、東京。

豊国秀夫 1987、植物学ラテン語辞典、pp.386、至文堂。

Victorin, J.L.C.M. 193. Le Genre *Rorippa* dans le Quebec, Contr. Lab. Bot. Univ. Montrial 17:1-17.

横内文人 1984、長野県植物ハンドブック、銀河書房、長野。

参考文献

Boulos, L. 1964. Plantae novae aegyptiacae. Candllea 19:209-213.

Howard H.W. and I. Manton 1946. Autopolyploid and allopolyploid watercress with the description of a new species. Annals of Botany, London n.s.10:1-13.

Shaw, H.K.A. 1946. The botanical name of the wild tetraploid watercress. Kew Bulletin 1:39-46.

Shaw, H.K.A. 1951. A binary name for the hybrid watercress. Watsonia II, PT. II, 73-75.