

## 第2章 ゴマノハグサ科サギゴケ属雑草の生活史

ゴマノハグサ科 Scrophulariaceae は 210 属 3,000 種が世界的に分布している。サギゴケ属 *Mazus* は世界に 10 種、日本に 3 種が生育している (佐竹 1964)。トキワハゼ *Mazus japonicus* (Thunb.) O. Kuntze は日華区系のアフガニスタン、中国から日本にまで、温帯。熱帯に広く分布する一年生雑草である。アメリカ合衆国の東海岸地方にはもトキワハゼは 100 年ほど前に、ムラサキサギゴケは 50 年ほど前に帰化しているが、広域分布についてはまだよくわかっていない (Michener 私信 1977)。一方、ムラサキサギゴケ *M. miquelii* Makino は中国中部から日本の北海道南部に分布する多年生雑草である (図 2.1)。セイタカサギゴケ *M. Faurei* Bon. は九州南部、沖縄、台湾に分布するとされるが (北村・村田 1964)、私は鹿児島県、宮崎県および沖縄県では見つけることはできなかった。

雑草の進化に関する諸特徴は Baker (1974) によって詳細に記述されている。雑草性植物の多くは自殖性の一年生草本であり、それぞれの種が畑地、庭地や路傍のような人為的に攪乱されやすい生育場所に適応する独特な生活史戦略をもっている。研究対象種の生活史を明瞭にするために、それぞれの特徴 (媒介変数 parameter)、特に、寿命 (一年生か多年生)、繁殖様式、種子生産、および栄養繁殖などを研究する必要がある (Kawano 1984)。Stebbins (1958) は自殖性の一年生草本が近縁の他殖性の多年生草本から出自したと記している。生活史の比較研究は、この進化過程で起きた遺伝的変化に関する有用な情報を提供するだろう。中国に分布するサギゴケ属植物は、冬生一年生草本から変容した通年生一年生草本であるトキワハゼを例外として、すべての種が冬季に生育し、春季から初夏に開花する多年生草本である (Beijing Institute of Botany 1975)。

研究は日進月歩なので、私のサギゴケ属の研究は 1990 年頃までに終えており、過去にさかのぼって今学名を修正すると混乱するので、本章での科分類や種名はそのままにしておく。ちなみにトキワハゼの学名 *Mazus japonicus* は *M. pumilus* (Burm. f) Steenis が用いられるようになった。日本には 4 種が分布しており、サギゴケ *M. miquelii* の他にヒメサギゴケ *M. goodenifolius* (Hornem.) Pennell、また、意外なことに、日本で新固有種カワセミソウ *Mazus quadriprotuberans* N. Yonezawa が 1998 年に極限定された京都御苑の芝生地のみで発見されている。

最近では、サギゴケ属の分類がゴマノハグサ科からハエドクソウ科 Phrymaceae、さらには分子系統解析の結果、新設のサギゴケ科 Mazaceae に位置づけが変えられた (Chase et al. 2016)。東アジアを中心にヒマラヤからオセアニアにかけて広い範囲に分布しており、40 種ほどとされるが、実際の種数は 10 種から 30 種以上までと異論がある (山本 2020)。

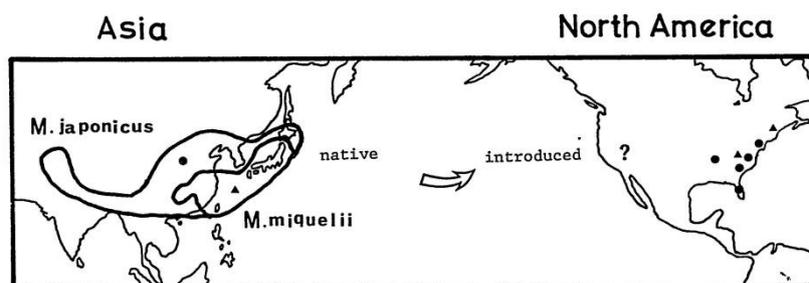


図 2.1. トキワハゼとムラサキサギゴケの地理的分布

### 3.1. 研究材料

本章では、ゴマノハグサ科サギゴケ属の2種、トキワハゼ *Mazus japonicus* (Thunb.) O. Kuntze およびムラサキサギゴケ *M. miquelii* Makino を用いて比較研究を行い、一年生草本と多年生草本の繁殖様式の適応進化について検討する。

トキワハゼの和名は常に爆ぜる、いつも種子を散布する様態を表現し、ムラサキサギゴケの和名は紫色ではあるが、白花ならばシラサギのような羽色と形態をもち、コケのように走出枝が地を這う様子を表現している。なかなか言い得て、妙なる命名である。トキワハゼは水田の畦畔、および比較的乾燥し、攪乱を受けやすい畑地や庭地、路傍に生育しているが、ムラサキサギゴケは比較的湿気った安定的な水田の畔に生育している。

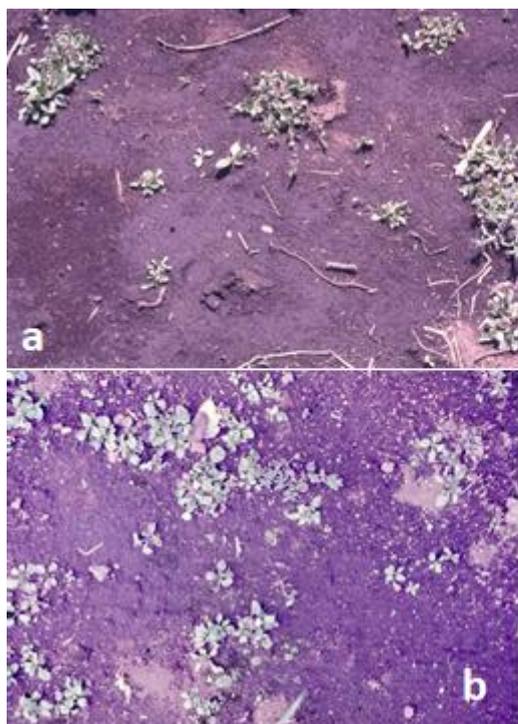


図 2.2. 通年生一年草トキワハゼの自然集団（東京都小金井市の畑）

a ; 1975 年 5 月、多様な大きさの越冬した冬生個体群。b ; 9 月、夏生個体群。

トキワハゼの枯死は一般に低温によって起こるのではなく、開花後の生理的齢による。もちろん、自然集団が極端な低温・乾燥に晒され、あるいは農耕作によって除草されれば枯死することもある。トキワハゼは種子休眠が浅く、真冬以外は順次発芽して生育しており、年間を通じて個体群を維持している。この特徴的な通年生一年草の個体群動態については後に詳述する。一方で、ムラサキサギゴケは遺伝的交流をとまなう有性生殖による種子繁殖、および無性的で遺伝交流を生じない栄養繁殖によるラミート（分株体）形成とで個体群を維持している多年生草本である。

これら 2 種は水田畦畔で同所的に生育しているが、自然雑種は見つかっていない。人為交配しても種子はできず、完全に生殖的隔離ができていて種間雑種はできない。トキワハゼの小型で目立たない色彩、白に近い薄紫の花は自殖性の特徴である。いっぽうで、ムラサキサギゴケのような他殖性の植物の花は大型で花色も豊かである。ムラサキサギゴケの花色は、紫花と白花の人為雑種第一代はすべて紫花であるので、遺伝的に紫花は顕性形質、

白花は潜性形質ということになる。第二代では紫花対白花は 68 : 14 に分離した。白花の品種はサギゴケ、あるいは園芸品種としてジャカゴソウと呼称されている。染色体数はトキワハゼが  $2n=40$ 、ムラサキサギゴケが  $2n=20$  である (Marhold ed., 2011)。



図 2.3. ムラサキサギゴケの変異

a ; ムラサキサギゴケの越年個体、b ; 濃紫花、c ; 帯花、d ; 白花 (サギゴケ)、e ; 花色白・紫の混合自然集団。

### 3.2. サギゴケ属雑草の生活型と再生産システム

植物の生活型、一年生か多年生かは、おおかたは自然集団の観察により記載されているが、温度や水条件などが良好であっても、開花、結実後に休眠芽を残さず、実際に個体として枯死する厳密な意味での一年生植物であるかどうかは、それぞれの種において実験的に確認する必要がある。

自然集団の観察を 1974 年から 1975 年にかけて毎月、日野市の水田畦畔、小金井市の畑地において行った。発芽期は、トキワハゼは 4~10 月にかけて、ムラサキサギゴケは 5~6 月にかけて観察できた。開花期は、トキワハゼは 3~11 月にかけて長期にわたり、他方、ムラサキサギゴケは 4~5 月にロゼットの抽苔した花茎と走出枝の先端に花茎ができ開花、初夏に結実した種子による個体は 8~10 月には走出枝の先端に花茎ができて、少数ながら開花が見られた。トキワハゼの生育地は畑地、庭地、路傍、水田畦畔などと広く、ムラサキサギゴケの生育地はまれに庭地などにも見られるが、おおよそ水田畦畔に限られていた。図 2.2 はトキワハゼの自然集団 (小金井市畑地、5 月 20 日) が多様な齢の個体から構成さ

れていることを示している。

### 1) 生活型と温度処理

両種的生活型を実験的に確認するために、自然光・日長下のファイトトロンに次の4温度区を設定した。①昼間（午前7時～午後7時）34℃、夜間（午後7時～午前7時）28℃、②昼間24℃、夜間18℃、③25℃一定、④自然温度。処理期間は1974年9月20日から1975年6月までであった。

トキワハゼは小金井市の畑地自然集団から無作為に個体を採集し、ムラサキサギゴケは日野市の水田畦畔自然集団から単一クローンのラミートを採集し、プラスチック製育苗箱に10個体ずつ移植して、各温度処理区で生育させた。

トキワハゼの各温度区における枯死までの日数は表2.1に示した。各温度区を比較すると、高温区ほど早く枯死する傾向にあり、また25℃一定区以外の処理区では枯死までの日数に大きな幅が見られた。一年以内に枯死する一回結実性 monocarpic の一年生草本であることの確証を得た。ただし、図2.2に示したように、自然集団では和名を体するごとく常に爆ぜ（種子をこぼす）、種個体群としては一年中存在しているので、通年生一年草 year-long annual という概念を提示した。

表 2.1. トキワハゼ自然集団から4温度区への移植後の生存日数

温度区	生存日数	
	範囲	平均
昼間34℃／夜間26℃	21～113	52.2±26.2
昼間24℃／夜間18℃	26～206	91.6±56.8*
25℃一定	29～53	43.8±8.0
自然温度	26～257	114.6±81.9*

\*5%レベルで有意。

ムラサキサギゴケの各温度区における開花までの日数は表2.2に示した。各温度区を比較すると、高温区では温度処理開始後約50日で伸長した走出枝の頂芽に開花が見られたが、親株とラミートの頂芽には開花が見られなかった。低温区においては越冬後に親株ロゼットは抽苔、ラミートの頂芽にも開花が見られた。25℃一定区ではほとんど開花しなかった。自然温度区では親株ロゼットが抽苔するとほぼ同時に走出枝が伸長して、その頂芽にも開花が見られた。低温区と自然温度区の親株ロゼットは抽苔して開花・結実後、枯死したがその伸長した走出枝から数多くのラミートが増殖した。このことから、ムラサキサギゴケは20℃ほど以下の温度に晒されなければ、正常な生殖成長に移行し、抽苔できないので、冬季の低温が20℃ほどにならないような亜熱帯地域には分布できない可能性があることも示している。

表 2.2. ムラサキサギゴケ自然集団から 4 温度区への移植後の開花までの日数

温度区	開花部位	開花までの日数	
		範囲	平均
昼間34°C/夜間26°C	走出枝の頂芽	34~62	50.9±11.2
	ラミート走出枝の頂芽	ない	
	ロゼットの頂芽	ない	
昼間24°C/夜間18°C	走出枝の頂芽	*	154.0±30.6
	ラミート走出枝の頂芽	98~199	
	ロゼットの頂芽	109~171	
25°C一定	走出枝の頂芽	ない	129.7±19.0
	ラミート走出枝の頂芽	*	
	ロゼットの頂芽	ない	
自然温度	走出枝の頂芽	211~221	216.5±3.9
	ラミート走出枝の頂芽	ない	
	ロゼットの頂芽	199~221	

\* まれに観察。

## 2) 受粉様式

自家受粉率については、花序にパラフィン紙製の袋をかぶせて他花受粉を防ぎ、結果数を一ヶ月後に調査して、花数に対する結果数より算出した。また、自然集団の結果率は無作為に花序を採集して、同様に算出した。ムラサキサギゴケの自家不和合性の程度については人為同花受粉および他家受粉を行い、同様に結実率として算出した。

自家受粉率については表 2.3 に示した。トキワハゼは 1974 年 10 月、1975 年 4 月においてそれぞれ 92.2%、91.4%という高率を示した。一方、ムラサキサギゴケはそれぞれ 0.9%、9.4%と著しく低い値を示した。したがって、トキワハゼは主に自殖性、ムラサキサギゴケは他殖性であることが示された。

表 2.3. 自家受粉率

	トキワハゼ		ムラサキサギゴケ	
	1974年10月	1975年4月	1974年10月	1975年4月
個体数	8	12	18	19
花序数	15	19	18	19
花数	64	105	103	106
結実数	59	96	1	10
自家受粉率%	92.2	91.4	0.9	9.4

自然集団における結実率は表 2.4 に示した。トキワハゼは 92.3%、ムラサキサギゴケは 97.1%でともに高率を示した。したがって、自然集団では健全な有性繁殖が行われ、種子形成も順調であるといえる。

表 2.4 自然集団における結実率

	トキワハゼ	ムラサキサギゴケ
個体数	12	20
花序数	21	20
花数	143	140
結実数	132	136
結実率%	92.3	97.1

次に、ムラサキサギゴケの自家不和合性の程度は表 2.5 に示した結果から、とても低いと推定できる。すなわち、袋かけ処理をした場合はまったく結実せず、人為自花受粉では結実率 85.3%、人為他家受粉では結実率 90.9%であることから、花の構造から機能的に自花受粉は起こらず、昆虫の訪花によって自花受粉も他家受粉ももたらされる。他家の花粉が望ましいが、それでも自花（自家）の花粉が不和合というほどではない。したがって、遺伝的交流を可能とする他殖性ではあるが、自家不和合性の程度は低い。

表 2.5. ムラサキサギゴケの人為受粉による結実率

処理	花数	結実率	
		結実	%
袋かけ	24	0	0
人為自花受粉	34	29	85.3
人為他家受粉	11	10	90.9

花粉粒の直径は 20 花から花粉各 5 粒を顕微鏡下でマイクロメーターにより計測した（表 2.6）。花粉の直径は両種とも約  $29.6\mu$  で有意差はなく、花粉の大きさが送粉に関与することはない。サギゴケ属の花器には上位 2 と下位 2 と、合計 4 つの葯がある。上位葯と下位葯の花粉稔性を酢酸カーミン染色法で、20 花各 100 粒の花粉を顕微鏡で観察し、良好な花粉の率を花粉稔性とした。花粉稔性は上位葯についてはトキワハゼ 81.9%、ムラサキサギゴケ 79.0%、下位葯についてはトキワハゼ 75.2%、ムラサキサギゴケ 67.6%であり、両種の花粉稔性に関して有意差は認められなかったが、両種とも上位葯のほうが下位葯よりも花粉稔性は有意に高かった（1~5%レベル）。すなわち、上位葯のほうが下位葯よりも、位置的にも花冠の入口にあり、花粉稔性も高いことから、上位葯は受粉・送粉に関しては有効性が高いと考えられる（図 2.4 および図 2.5）。

表 2.6. 花粉の直径と花粉稔性

種名	花粉粒の直径 $\mu$	花粉稔性%	
		上位葯	下位葯
トキワハゼ	$29.6 \pm 1.1$	81.9*	75.2*
ムラサキサギゴケ	$29.6 \pm 1.4$	79.0**	67.6**

\* 5%で有意、\*\*1%で有意

花器の各部の大きさについては、東京都国立市の自然集団から 9 月に無作為に 50 花を、

日野市と小金井市の自然集団からは4月に各20花を採取して、花冠の長さとは幅はノギスで、雌蕊各部は顕微鏡下でマイクロメーターにより測定した。花器の構造は図2.4および図2.5に模式的に示した。

柱頭の分岐構造と上位葯との位置関係において、両種間には明瞭な形態的差異が見られる。トキワハゼの柱頭分岐下唇部は湾曲し、上位葯に接しており、この先端に機能的に自花受粉する。他方、ムラサキサギゴケの柱頭分岐はあまり湾曲せず、上位葯に接することではなく、機械的な自花受粉はしていない。また、傾震性運動を示し、受粉後、柱頭唇部を閉鎖することにより、過剰な受粉をせずに、受粉後の受精への過程保護を確実にしているように見える。

花器各部の大きさは表2.7および図2.4に示す。花冠長(A)・幅および花柱長(c)については両種各2自然集団ともにトキワハゼ(それぞれおおよそ9~11mm、6mm、5~6mm)の方がムラサキサギゴケ(それぞれおおよそ15~20mm、9mm、7~9mm)よりも小さかった。柱頭分岐上唇部長(a)および下唇部長(b)については、トキワハゼの2自然集団間(それぞれおおよそ400~500 $\mu$ 、730~780 $\mu$ )では大きな差は見られなかったが、ムラサキサギゴケの2自然集団間(それぞれおおよそ460~600 $\mu$ 、550~750 $\mu$ )ではともに1%レベルで有意差があった。9月に調査した国立市における両種の自然集団を比較すると、柱頭分岐上唇部長について有意差は認められず、下唇部長については1%レベルで有意差があった。

次に花柱長に対する花冠長の比(A/c)をみるとトキワハゼ(1.54~1.69)よりもムラサキサギゴケ(1.93~2.54)の方が大きく、花冠の発達が著しいことを示している。柱頭分岐上唇部長に対する下唇部長の比(b/a)はトキワハゼ(1.58~1.78)の方がムラサキサギゴケ(1.18~1.26)よりも大きく、また花柱長を基準に上唇部と下唇部を比較すると、(c/a)は両種間の差(それぞれおおよそ13.1~13.2、12.7~17.3)が小さいが、(c/b)はトキワハゼ(7.4~8.3)の方がムラサキサギゴケ(10.1~14.7)よりも小さい値を示している。

つまり、トキワハゼは花冠に対して柱頭が相対的に長く、また、柱頭分岐下唇部が上唇部に対して長く湾曲(ハイパーモルフォーシス)しており、構造的にも機械的にも自花受粉を担保しているが(図2.4、図2.5)、訪花する昆虫もいる。ムラサキサギゴケは花冠に対して柱頭が相対的に短く、蜜標も発達しており、訪花昆虫を花筒の奥まで誘引している。しかし、この形態では花筒の下部に口吻で穴をあけて盗蜜する昆虫もおり、この場合には葯や柱頭に昆虫が触れることはないので、送粉や受粉には貢献しない。一方で、柱頭分岐下唇部が上唇部に対して長く湾曲せず、加えて柱頭には傾振性があり、受粉後に柱頭分岐が閉じて花粉管の発芽を保持するので、虫媒他家受粉を促進していると考えられる。

表 2.7. 花器各部の長さの比較

花冠の特徴	種名	トキワハゼ		ムラサキサギゴケ	
		生小金井市	国立市	日野市	国立市
花冠長 (mm) A		9.1±1.3	10.0±0.7	19.3±2.1	15.4±0.9
花冠幅 (mm)		-	6.2±0.7	-	9.1±0.8
柱頭分岐上唇部長 (μ) a		410.5±81.3	496.5±83.8	597.5±56.0	462.3±78.3
柱頭分岐下唇部長 (μ) b		731.5±115.5	784.0±99.3	752.5±74.3	545.8±86.8
花柱長 (mm) c		5.4±0.7	6.5±0.5	7.6±0.6	8.0±0.7
A/c		1.69	1.54	2.54	1.93
b/a		1.78	1.58	1.26	1.18
c/a		13.2	13.1	12.7	17.3
c/b		7.4	8.3	10.1	14.7

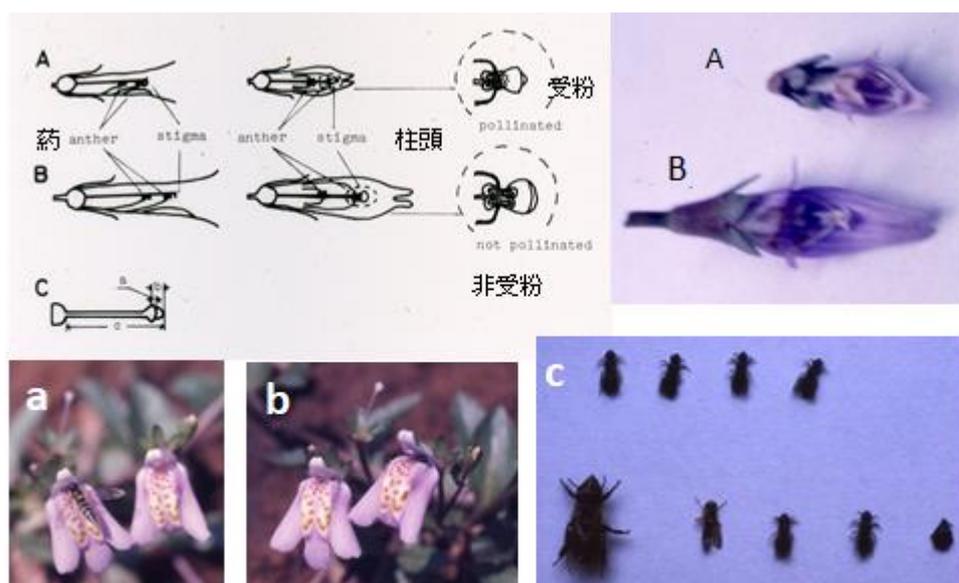


図 2.4. 花器の形態構造と訪花昆虫

A; トキワハゼの花、B: ムラサキサギゴケの花、C; 柱頭の構造。a; トキワハゼの自然集団、b、c、d; 訪花昆虫。

A. トキワハゼ (自家受粉)



B. ムラサキサギゴケ (他家受粉)

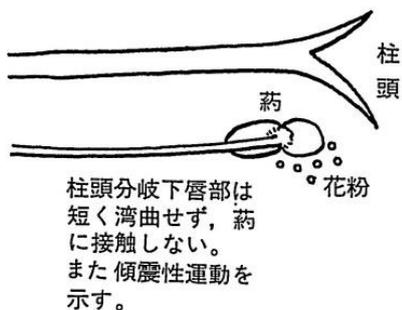


図 2.5. 柱頭の構造の比較

### 3) ムラサキサギゴケにおける開花数および訪花昆虫数の日変化

日野市の水田畦畔から3月に採取した81個体を、小金井市の東京学芸大学実験圃場で、3.3 m<sup>2</sup>の方形区に約20 cm間隔で、縦横に9列に移植して人為集団をつくった。1個体は昆虫に食害されたので、実験は80個体を観察することになった。

この人為集団における開花数と訪花昆虫数の日変動は1975年5月9日(曇り)と5月10日(晴れ)に午前6時から午後6時まで計測した。開花数と温度は毎時、昆虫数は毎時15分間に訪花した昆虫を計数し、これで代表させた。

図2.6によれば、開花数の日変化は、曇天の日には新たな開花が少なく、朝から夕にかけて減少する。晴天の日には新たな開花が増加して正午頃に最大開花数を示す。他方、訪花昆虫数の日変化はハナアブ類2種では両日とも午前11時に、ハナムグリ類1種は曇天の日の方が晴天の日よりも多少遅いが、両日ともに訪花昆虫数おおよそ正午から午後1時頃に最大であった。したがって、開花数と訪花昆虫数が最大値を示す時間は晴天の日にはよく一致するが、曇天の日には一致していない。気温の高い時間に合計訪花昆虫数が多い傾向にあった。

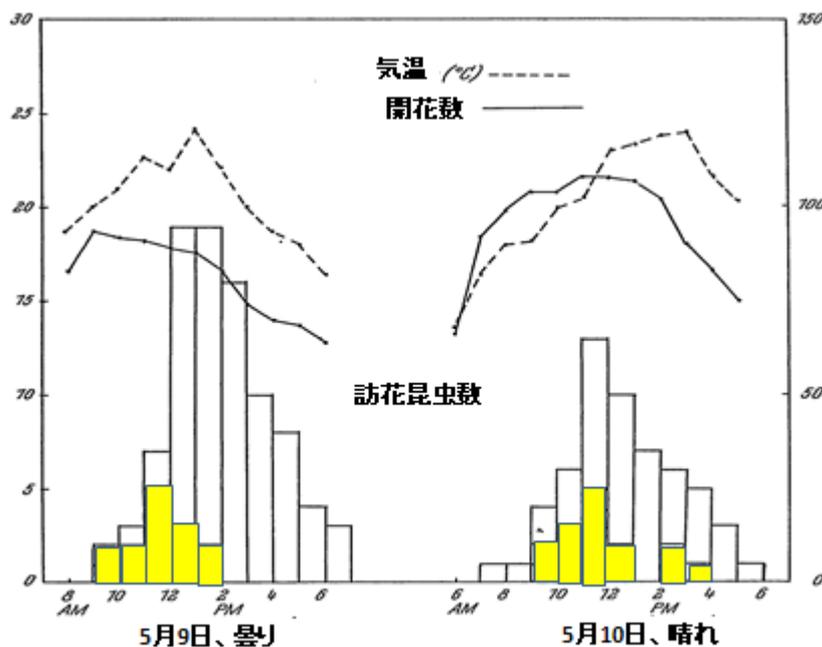


図 2.6. ムラサキサギゴケの開花数と訪花昆虫数の日変化

■ ハチ2種の合計数、□ 甲虫数

### 4) ムラサキサギゴケにおける柱頭傾振性運動の日変化

ムラサキサギゴケの柱頭傾振性運動の日変化は10個体各1花について、温度25°C、相対湿度約45%、連続人工照明8,000luxの条件下で測定した。反応時間(秒)は柱頭分岐下唇部をガラス棒で刺激してから閉じるまでの時間を、回復時間(分)は閉じた柱頭分岐が開き始めるまでの時間とした。刺激による柱頭傾振性運動の測定は開花1時間後の午前9時から翌日の正午まで2時間ごとに行った。

図2.7によると、反応時間については標準偏差の幅が大きい、昼間の午前10時から午

後 6 時にかけては遅くて 16~21 秒、夜間の午後 8 時から午前 6 時にかけては比較的早く約 13 秒でほぼ一定の傾向が見られた。回復時間については、反対に、昼間の午前 10 時から午後 6 時にかけては比較的早く 7~9 分、夜間の午後 8 時から午前 6 時にかけては遅く 10~12 分でほぼ一定の傾向が見られた。また、この運動は受粉によって早急に失われ、柱頭分岐は閉じたままになった。

ムラサキサギゴケの開花数と訪花昆虫数の日変化の関係は、晴天の日の開花数の最大時間とほぼ一致し、訪花昆虫数の最大時間は温度や天候によらないので、昆虫の訪花時間は晴天の日の開花時間との親和的關係を示している。

柱頭傾震性運動は、反応時間は昼間に遅く、夜間は比較的早くほぼ一定である。その回復時間は昼間に早く、夜間は比較的遅くほぼ一定である。このことは、柱頭分岐が昼間には閉じにくく開きやすい一方で、夜間には反対に閉じやすく開きにくいことを示している。したがって、柱頭分岐の傾振性運動は昆虫の訪花時間が昼間にあること、および受粉により運動が早急に失われることを併せて考えると、虫媒による他家受粉への適応性を担保していると考えられる。

柱頭分岐の傾振性運動はゴマノハグサ科の他にキンポウゲ科、ゴマ科、ノウゼンカズラ科、フウチョウソウ科およびツノゴマ科にも見られる。これは虫媒他家受粉に関係し、また、受粉した花粉の乾燥を防ぎ、花粉管の発芽を促進すると考えられており、ムラサキサギゴケもその事例の一つである（吉永 1890、Miyashi 1891、Newcombe 1924、渡辺 1969）。

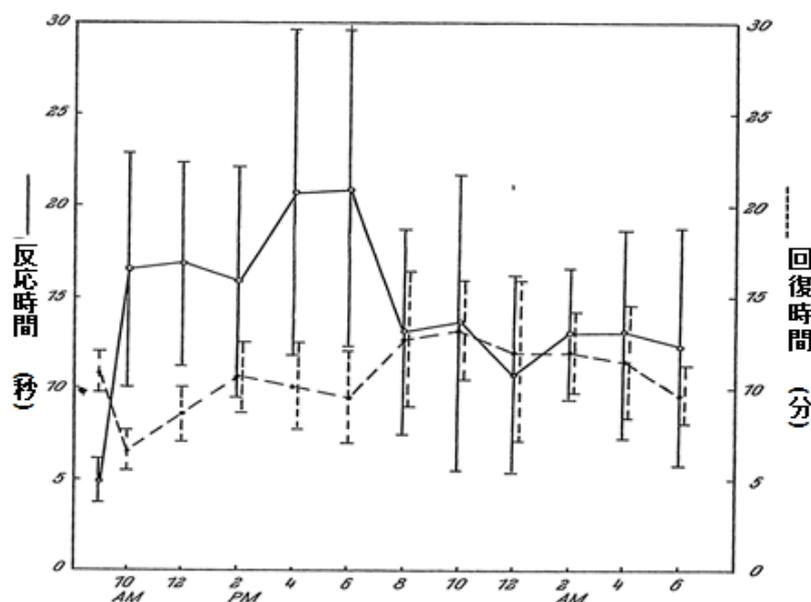


図 2.7. ムラサキサギゴケの柱頭傾振性運動の日変化

### 5) 花蜜中の糖とアミノ酸の含量（相対値）の比較

トキワハゼとムラサキサギゴケ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。糖は蔗糖、ブドウ糖、果糖について定量したが、ここでは 1 花あたりに換算した含量の相対値を比較する。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。主なアミノ酸はグルタミン酸 GLU、アラニン ALA、セリン SER であった。

糖の相対値は、蔗糖とブドウ糖は自殖性一年草トキワハゼ (260/160) の方が他殖性多年草ムラサキサギゴケ (190/150) よりも多かった。果糖はトキワハゼ (0) の花蜜には含まれていなかったが、ムラサキサギゴケ (80) には含まれていた。アミノ酸含量の相対値はトキワハゼ (20) の方がムラサキサギゴケ (15) よりも多かった。含有アミノ酸種類数はトキワハゼ (21) がムラサキサギゴケ (15) よりも多かった。花蜜中の糖含量もアミノ酸含量も、果糖を例外として、トキワハゼの方が多く、訪花昆虫には誘因的であり、自殖性が花蜜中の糖やアミノ酸の生産量を減らしてはいないことを示している。つまり、形態的にも自殖性を促進しているとはいえ、他家受粉を排除してはおらず、訪花する昆虫もいる。自花受粉に加えて他家受粉も行い、さく果中に多数の種子を生産するので、一年生の colonizing species でありながら、とても有効に遺伝的多様性を保持していると思われる。

表 2.8. 花蜜中の糖とアミノ酸の含量 (相対値) の比較

糖	トキワハゼ	ムラサキサギゴケ
供試花数	50	50
succalose	260	190
glucose	160	150
fructose	0	80
相対値x1,000 1花当たり換算		
<b>アミノ酸</b>		
相対値	19.75	15.83
含有種類数	20	15

花器におけるこれらの諸特性により、高度な機能性をもつ受粉様式が分化して、両種の雑草としての有性繁殖による種子生産を環境適応的にしてきたのだといえる。

## 6) 種子生産

種子の長さとは幅は両種とも 50 粒の種子を顕微鏡下でマイクロメーターを用いて計測した。種子重は 500 粒を 5 反復測定した。さく果あたりの種子数は自然集団から無作為に、トキワハゼについては 15 さく果をムラサキサギゴケについては 19 さく果を採取して計数した。

両種の種子の長さ、幅、重さおよびさく果あたりの種子数については表 2.9 に示した。種子の長さとは幅については、トキワハゼがそれぞれ約 357  $\mu$ 、196  $\mu$ 、他方、ムラサキサギゴケがそれぞれ約 465  $\mu$ 、281  $\mu$  で、後者の方が大きい。種子重についてはトキワハゼが 500 粒あたり約 4.85 mg、ムラサキサギゴケが約 9.03 mg で、後者は 2 倍近い重さであった。さく果あたりの種子数は、トキワハゼが約 353 粒、ムラサキサギゴケが約 199 粒であった。トキワハゼはさく果あたりの種子数が多く、比較的その変動が少なく (変動係数 14.3)、これは確実な自花受粉の故であり、重ねて小さい種子は長距離散布に有効である。さらに個体あたりの種子数を見ると、夏生個体は約 3,000 粒、大きなロゼットの冬生個体は約 51,000 粒も生産している。種子生産への乾物分配は、夏生個体が 24%、冬生個体が 27% であった。つまり、トキワハゼは種子生産に乾物の分配を多くして、主に自花 (家) 受粉・自家受精によって小さな種子を数多く生産していることを示している。詳細は図 2.15 に示し、後述する。

表 2.9. 種子の形態と種子生産

種名	種子長(μ)	種子幅(μ)	種子500粒重 (mg)	さく果あたりの 種子数	個体あたりの種子 数	種子生産への 乾物分配 %
トキワハゼ	357.0±50.0	196.0±34.1	4.85±0.06	352.9±50.3	3,000(夏生)～ 51,000(冬生)	24(夏生)～27 (冬生)
ムラサキサギゴケ	465.3±55.3	281.0±35.0	9.03±0.06	198.8±86.0	60(種子)～3,600 (ラミート)	0(種子)～4(ラ ミート)

他方、ムラサキサギゴケはさく果当たりの種子数が比較して少なく、その変動が大きい(変動係数 43.3)のは、他家受粉による偶発性のためと考えられる。個体あたりの種子数は種子からの実生では 60 粒、分離したラミートからのロゼット個体では 3,600 粒であった。種子への乾物の分配はほとんどなくても、ラミートには 4%の配分があり、走出枝による栄養繁殖で多くのラミートを形成するので、後代の安定的生存は確保している。詳細は図 2.16 に示し、後述する。

### 3.3. 個体群動態

多くの一年生雑草は自家受精で多数の種子を生産し (Baker 1974)、このような自殖性種は単一個体であっても、長距離散布によって一時的な攪乱生育地においてさえ、コロニーを形成することが可能である (Baker 1955, 1959; Stebbins 1957, 1958; Antonovics 1968; Lefévre 1970; Jain 1976)。

多年生草本はおおかたが一年以上生存する多回結実性であるが、一年生草本は一年以内に生活環を閉じる一回結実性である (Harper and White 1974; Harper 1977)。一年生草本の繁殖戦略は、ごくまれな例外を除いて、種子による有性繁殖のみであるが、多年生草本の繁殖戦略は有性、有性/栄養繁殖を組み合わせている (Baker 1959; Harper 1967; Harper and Ogden 1970; 河野 1974)。

夏生一年草の個体群密度における季節的变化は冬生一年草が存在する、あるいは存在しない両事例について研究されている (Raynal and Bazzaz 1975)。しかしながら、一年生草本が近縁の多年生草本とともに生育する同所的生育地における研究はほとんどない。そこで、トキワハゼとムラサキサギゴケの個体群密度を決定する諸要因について検討する。トキワハゼは東京都小金井市の畑地、ムラサキサギゴケは東京都国立市の水田畦畔において継続調査した。

#### 1) ゴマノハグサ科一年生草本 3 種の個体群動態

ゴマノハグサ科の一年草 3 種の自然集団における個体群動態を比較するために、ウリクサ *Vandellia crustacea* Bentham とオオイヌノフグリ *Veronica persica* Poir. およびトキワハゼを小金井市の東京学芸大学彩色園内で観察した。種ごとに定置コドラート (1m<sup>2</sup> 方形枠) を 3 か所設定した。1975 年から 1977 年までトキワハゼは庭地に、ウリクサは畑地に、オオイヌノフグリは竹林の南縁において継続して観察した。合計個体数と開花個体数は毎月 1 回計数した。

図 2.8 に示したように、ウリクサは典型的な夏生一年草で、6 月に発芽し、11 月までには枯死する。もっとも個体群密度が高いのは 1976 年 9 月の 141～196/m<sup>2</sup>、1977 年 9 月の 11～15/m<sup>2</sup>で、その後、ほとんどの個体は 10 月までに開花する。

オオイヌノフグリは典型的な冬生一年草で、10 月に発芽して、翌年 6 月には枯死する。

最も高い個体群密度は11月から翌年1月までにあり、1975年には130~670/m<sup>2</sup>、1976年には280~422/m<sup>2</sup>、1977年には58~309/m<sup>2</sup>であった。冬季に減少した個体群密度は3月から4月に再び高くなる。約100~300個体が春に生存し、おおかたは3月から5月に開花する。

これら典型的な夏生と冬性一年生草本2種と比較して、トキワハゼは図2.8から明らかなように年間ほとんど個体群は絶えることなく存在している。真冬には霜柱によって根を損傷し、また凍結乾燥により茎葉を枯らす。著しく個体数は減少するがそれでも一部のロゼットは越冬して生存する。5月から6月に発芽した個体の密度は6月から7月に最高に達する。9月から11月に発芽した個体では、11月に最高になり、1976年には18~92/m<sup>2</sup>、1977年には20~111/m<sup>2</sup>であった。冬にも夏にも個体群密度は減少している。多くの春個体は7月に開花(開花率65~78%)、しかし、小数の秋個体は4月に開花するにすぎない。

オオイヌノフグリは11月~12月と3月~4月、トキワハゼは11月と6月~7月に種子発芽のピークが2回ある。この現象は *Setaria faberii* でも観察されており、発芽時期によって異なる2つの種子集団があると考えられる(Raynal and Bazzaz 1975)。オオイヌノフグリとトキワハゼの死亡率が個体群密度に依拠しているか否かは、まだ不明であるが、明らかに乾燥と降霜からの強い環境圧を受けている。トキワハゼの個体は自然集団でも人為集団でも明らかに一年生であるが、個体群としての開花期間は長く、夏生個体よりも冬生個体の方が、花序数が多く、おおかたの種子は初夏に生産されている。

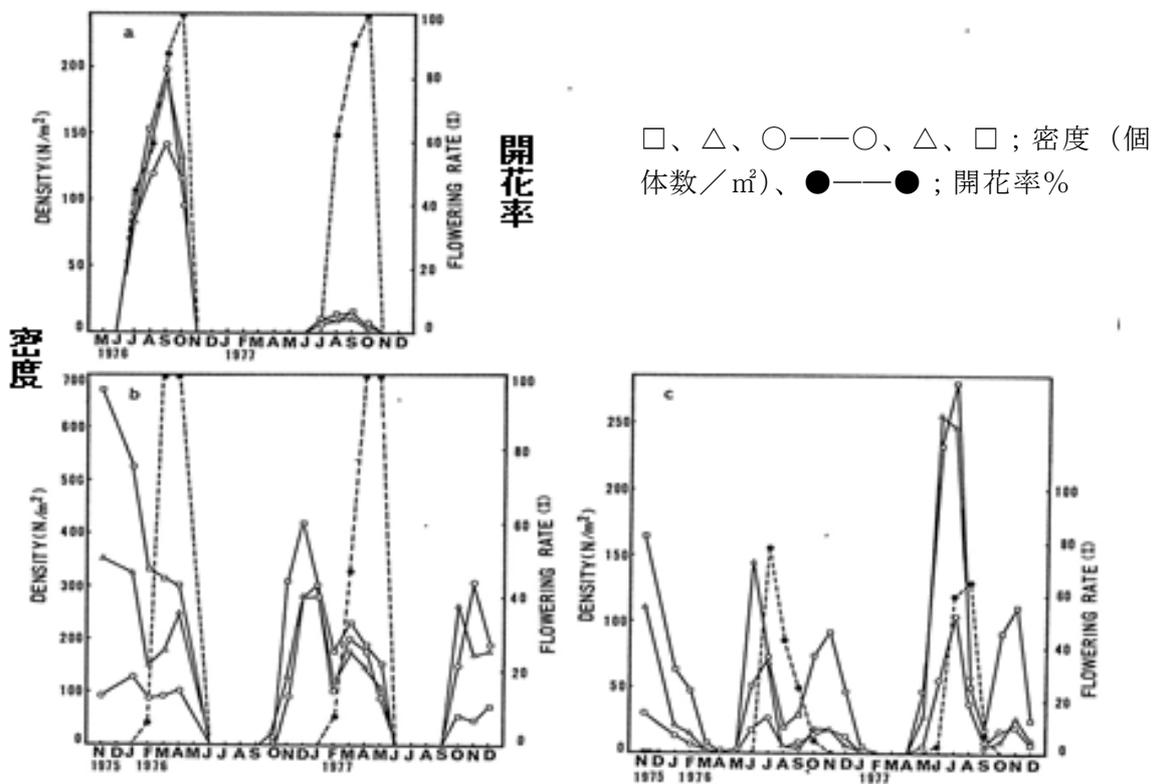


図2.8. 個体群密度の季節変化 ウリクサ(a)、オオイヌノフグリ(b)、およびトキワハゼ(c)の自然集団における密度(個体数/m<sup>2</sup>)と開花率(%)。

## 2) トキワハゼの生物季節

ペトリ皿（直径 12cm）内の土壌にトキワハゼの種子を毎月 15 日に播種して、グロース・キャビネット（昼間温度 25°C、夜間温度 15°C）で発芽させた。この土壌はオートクレーブ（122°C、1.25 気圧、50 分間）で滅菌してある。播種 1 月後に、20 個体を育苗箱（30 x 50 cm<sup>2</sup>）に移植して、自然条件下に置いた。開花日、枯死日、および個体あたりの花序数を観察して記録した。

5 月、6 月、および 8 月に播種した発芽個体はそれぞれ 6 月、8 月および 11 月に開花して、11 月、1 月および 2 月に枯死した。他方で、11 月、1 月、2 月および 3 月に播種した発芽個体はそれぞれ 4 月、5 月に開花して、6 月に枯死した（図 2.9）。5 月と 6 月に播種した個体は多くの花序（7.6 と 4.6）を形成した。8 月播種ではたった 0.6、冬に播種した場合の個体はほんの少数、0.5~2.2 であった。

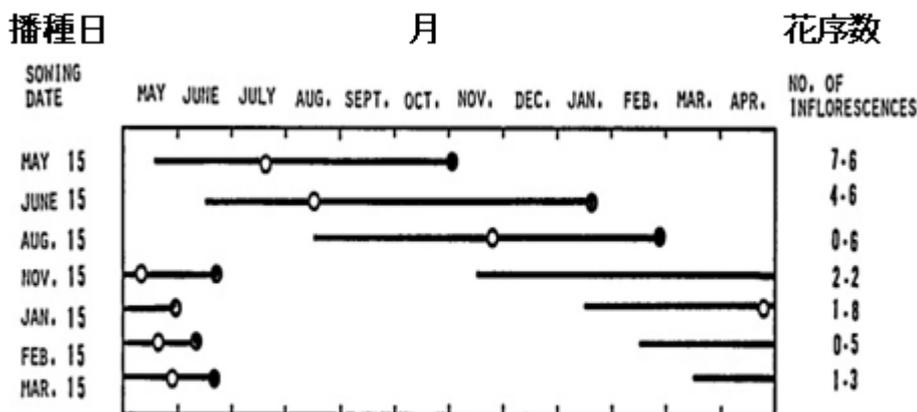


図 2.9. トキワハゼの播種日、開花日、枯死日、および花序数  
○開花日、●枯死日。

### 3) トキワハゼとムラサキサギゴケの同所的生育地における個体群動態

トキワハゼとムラサキサギゴケが国立市谷保において同所的に生育している水田の自然集団で、両種の個体群動態を調査した（図 2.10）。休閑田には冬季に作物栽培がなく、放棄田跡には年間を通じて作付けがない。冬季休閑田 A は四方を畦畔と休閑田で囲まれており、1977 年 3 月 28 日に観察調査した。放棄田跡 B は四方の畦畔を隔てて、用水路（農道）、2 放棄田跡、休閑田で囲まれており、放棄 1 年後の 1975 年 11 月 16 日、および放棄 2 年 5 か月後の 1977 年 3 月 28 日に観察調査した。それぞれ十文字に設定した帯状トランセクト法（1m 幅）によって、1 m<sup>2</sup>あたりの個体数を計数した。サギゴケ属と他種の密度と被度は水田とその畦畔において 1977 年 4 月 10 日にコドラート法（1 m<sup>2</sup>）により調査した。

サギゴケ属 2 種の個体群密度を 1977 年 3 月 28 日に休閑田 A で計数した（図 2.10、図 2.11）。越冬するトキワハゼは耕作されていない休閑田や畦畔に 3~4 個体/m<sup>2</sup>生育していた。他方で、ムラサキサギゴケは休閑田中にはまったく生育していなかったが、畦畔には約 100 個体/m<sup>2</sup>のロゼットが生育していた。

放棄水田跡 B では、1975 年 11 月 16 日、1977 年 3 月 28 日に個体群密度を計数した。放棄 1 年後、トキワハゼはおおかた放棄田跡に生育している。個体群密度は辺縁部よりも中

心部において約 100 個体/m<sup>2</sup>まで高い。他方、ムラサキサギゴケは中心部で 10~30 個体、辺縁部で 100~400 個体/m<sup>2</sup>であった。

放棄2年5か月後、トキワハゼの密度は増加し、中心部では約 300~400 個体/m<sup>2</sup>であった。ムラサキサギゴケは休耕水田に面した畦畔上 (IIa) で 29 個体/m<sup>2</sup>であった。他の畦畔では皆無、放棄水田跡ではほんの少数であった。

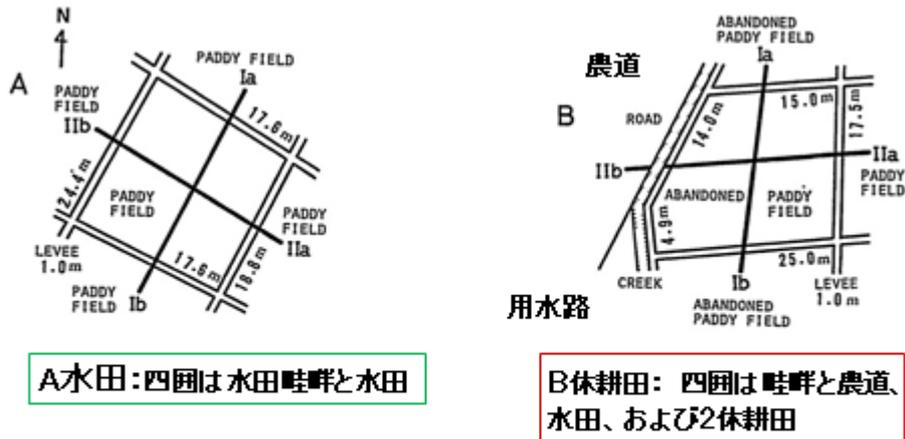


図 2.10. 稲作水田における同所集団調査、東京都国立市

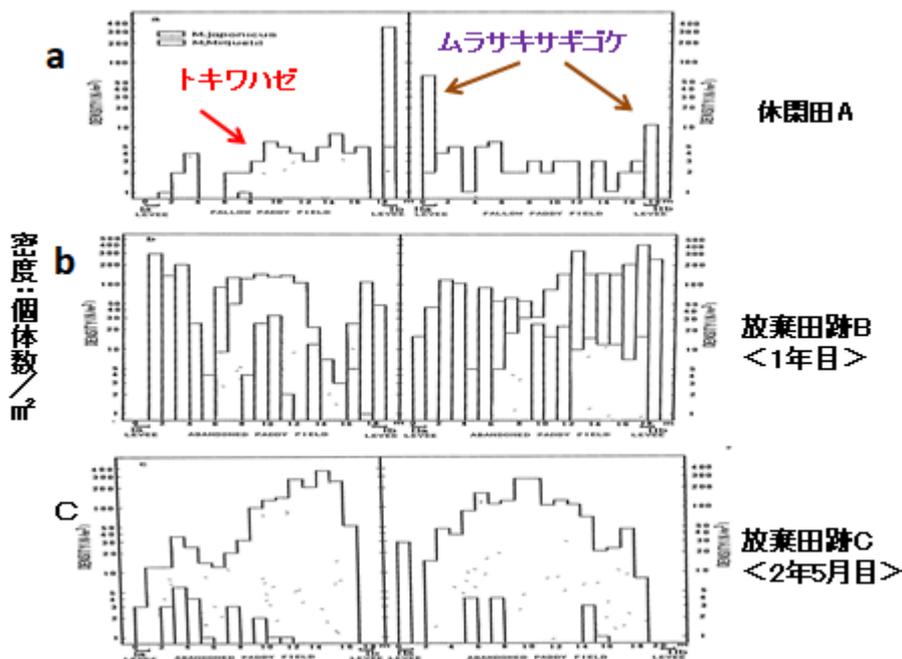


図 2.11. トキワハゼとムラサキサギゴケの水田自然集団

#### 4) 調査地の植生

放棄2年5か月後の放棄水田跡Bには、カズノコグサ（優占種）、ヨメナ、コオニタビラコなどが生育していた。畦畔(IIa)には、トキワハゼの個体は見られず、ムラサキサギゴケは29個体/m<sup>2</sup>生育していた。他の畦畔(IIb)にはタイヌビエ（優占種）、ノミノフスマ、ウシハコベなどが生育していたが、サギゴケ属はまったく生育していなかった。同様に、放棄水田跡の畦畔では優占種はイネ科植物であった。水田にはレンゲとノミノフスマ（優占種）が生育し、トキワハゼは108個体/m<sup>2</sup>が生育していたが、ムラサキサギゴケは見られなかった。

表 2.10. 水田の植生、1977年4月10日

種名	密度(個体数/m <sup>2</sup> および被度 <sup>1)</sup> )									
	畦畔A		休閑田A		畦畔IIa		畦畔IIb		放棄水田跡B	
トキワハゼ	3	+	3	+	0	-	0	-	108	1'
ムラサキサギゴケ	105	1	0	-	29	1	0	-	0	-
カズノコグサ	0	-	0	-	ca.2100 <sup>2)</sup>	3	0	-	8	+
スズメノカタビラ	14	1'	78	1	1	+	0	-	0	-
タイヌビエ	0	-	0	-	0	-	ca.500 <sup>2)</sup>	2	0	-
スズメノテッポウ	19	1	176	1	0	-	0	-	0	-
他のイネ科植物	13	1	0	-	0	-	0	-	0	-
	1	1'	0	-	0	-	0	-	0	-
ハルジオオン	3	1'	0	-	19	1	0	-	26	1'
ヨメナ	32	1	0	-	76	1	0	-	0	-
ニガナ	54	1	0	-	59	1	0	-	1	+
コオニタビラコ	5	1'	0	-	4	1'	0	-	0	-
ヨモギ	0	-	0	-	0	-	16	1'	0	-
カラスノエンドウ	0	-	0	-	15	1	22	1	10	1
レンゲ	0	-	0	-	1	1'	0	-	21	2
タチイヌノフグリ	5	1'	2	+	1	+	8	+	4	+
オオイヌノフグリ	6	1'	0	-	0	-	11	+	0	-
ミミナグサ	6	1'	44	1	7	1'	5	1'	0	-
ノミノフスマ	8	1'	89	1	13	1'	ca.40	1	105	2
ウシハコベ	0	-	0	-	0	-	29	1	0	-
ツメクサ	3	+	88	1	1	+	0	-	1	+
チドメグサ	0	-	0	-	4	+	1	+	0	-
セリ	15	1'	0	-	5	1'	0	-	0	-
コモチマンネングサ	14	1'	0	-	2	+	0	-	0	-
ヘビイチゴ	0	-	0	-	2	1'	1	+	0	-
ヤエムグラ	0	-	0	-	0	-	24	1'	0	-
ゲンノショウコ	0	-	0	-	0	-	8	1'	0	-
スギナ	0	-	0	-	0	-	26	1'	0	-
ハナイバナ	7	1'	5	+	0	-	1	+	82	1
ギシギシ	0	-	0	-	0	-	0	-	3	+
オオバコ	4	1'	0	-	0	-	0	-	0	-
タネツケバナ	6	+	21	1'	0	-	0	-	0	-
ナズナ	5	+	5	+	0	-	0	-	0	-
種数合計	21		10		17		14		11	

1) 被度 (Penfound and Howard 1940) : - ; ない、+ ; 1%以下、1' ; 1~5%、1 ; 5~25%、2 ; 25~50%、3 ; 50~75%。2) 稈の数。

## 5) 種子の発芽条件

種子発芽における光と温度の影響を実験するために、種子をペトリ皿中の滅菌土壌に播種し、それぞれ自然光と暗黒下で、5 温度条件区を設定した。光と温度の条件は次の通りである。①自然光区温度条件：a) 20℃一定、b) 23℃一定（例外として、連続光 7,800lux）、c) 昼間 25℃、夜間 15℃、d) 昼間 35℃、夜間 25℃、および e) 自然気温（10～26℃）。②暗黒区温度条件：a) 5℃一定、b) 15℃一定、c) 23℃一定、d) 25℃一定、および e) 30℃一定。発芽種子数は播種 2 週間後に計数した。すべての種子発芽試験はそれぞれ 200 粒を用いて、2 反復した。

種子発芽における光と温度の影響については表 2.11 に示した。トキワハゼもムラサキサギゴケも光がある条件下では発芽するが、暗黒条件下ではほとんど発芽しないので、好光性の種子である。種子発芽率はどの温度条件下でも、トキワハゼ（33.8～67.5%）はムラサキサギゴケ（17.0～29.8%）と比べて 2 倍以上も高い。また、トキワハゼは 5 月の平均気温（東京）に近い、20℃ほどでもっともよく発芽しており、温度が若干高くなると発芽率が低下している。一方で、ムラサキサギゴケは若干高い温度の方が発芽率は良い。

表 2.11. 種子発芽における光と温度の影響

種名	光と温度の条件									
	照明 <sup>1)</sup>					暗黒				
	20℃	23℃ <sup>2)</sup>	25/15℃ <sup>3)</sup>	35/25℃ <sup>3)</sup>	自然気温	5℃	15℃	23℃	25℃	30℃
	発芽率 %									
トキワハゼ	67.5%	33.8%	67.3%	42.8%	60.8%	0	0	0	0	0
ムラサキサギゴケ	23.5	29.8	24.8	17.0	27.0	0	0	0	0.5	0

1) 自然日長、自然光、5 月 13 日～27 日、2) 例外として、人工光 7,800lux 連続、3) 昼間/夜間温度。

土壌水分含量の 6 条件区で発芽試験を行った。a) 水を与えない風乾土壌 50g（土壌水分含量 12.1%）、b) 10ml 灌水（34.4%）、c) 20ml 灌水（57.8%）、d) 30ml 灌水（79.1%）、e) 40ml 灌水（101.5%）、および f) 50ml 灌水（123.8%）。光・温度条件は自然光、人工温度（昼間 25℃、夜間 15℃）である。発芽種子数は播種 16 日後に計数した。

表 2.12 に見られるように、トキワハゼは土壌水分含量が c) 57%ほどで種子発芽が可能になり、d) 80%ほどになれば種子発芽率は 47%近く、十分な水分があれば 63%ほどまで発芽している。一方で、ムラサキサギゴケは土壌水分含量が d) 80%近くになって種子発芽が可能になり、十分な水分があっても発芽率は 14%にも達していない。

表 2.12. 土壌水分含量と種子発芽

種名	灌水量 ml(土壌水分含量 %)					
	0 (12.1)	10 (34.4)	20 (56.8)	30 (79.1)	40 (101.5)	50 (123.8)
	発芽率 %					
トキワハゼ	0	0	2.5	46.5	60.0	62.5
ムラサキサギゴケ	0	0	0	11.0	12.0	13.5

自然日長、自然光（6 月 27 日～8 月 12 日）。温度；昼間 25℃、夜間 15℃一定。

すなわち、トキワハゼは温度や土壌水分などの環境条件が厳しく不安定であっても、ム

ラサキサギゴケと比較して有効な種子発芽力を維持しており、多数の種子で攪乱されやすい新たな生育地に侵入するコロナイザーの特色を發揮している。

さらに、種子発芽率と結実位置の関係を調べるために、トキワハゼの冬生個体については5月に、夏生個体については9月に、最初に形成された花序の第1、第4、および第8さく果から種子を採取した。ムラサキサギゴケは5月に最初に形成された花序の第2さく果から種子採取した。これらの種子は同上の方法で播種し、発芽種子数を5日ごとに計数し、発芽率の推移を観察した。

図 2.12 に示したように、トキワハゼの冬生個体については、第1さく果の種子は播種後5日以内に発芽し、第4および第8さく果の種子よりも早い。しかしながら、ムラサキサギゴケの第2さく果の種子はトキワハゼの第4および第8さく果の種子と同じほどに発芽が遅い。他方、トキワハゼの夏生個体では、第8さく果の種子は播種後約10日で発芽し、第1および第4さく果の種子よりも早い。

つまり、トキワハゼの冬生個体は開花・結実したらさく果からすぐに種子を脱粒して、順次発芽し、夏生個体に育つ。夏生個体は早く結実した種子は一時休眠し、遅く結実した種子は休眠せずに、すぐに脱粒、発芽する。これらのデータは図 2.8 に示されている発芽のピークが年2回ある通年生一年草の生活環あるいは生活史を実証している。ムラサキサギゴケの種子発芽が遅いのは比較的安定的な生育地を確保している多年生草本の特性である。

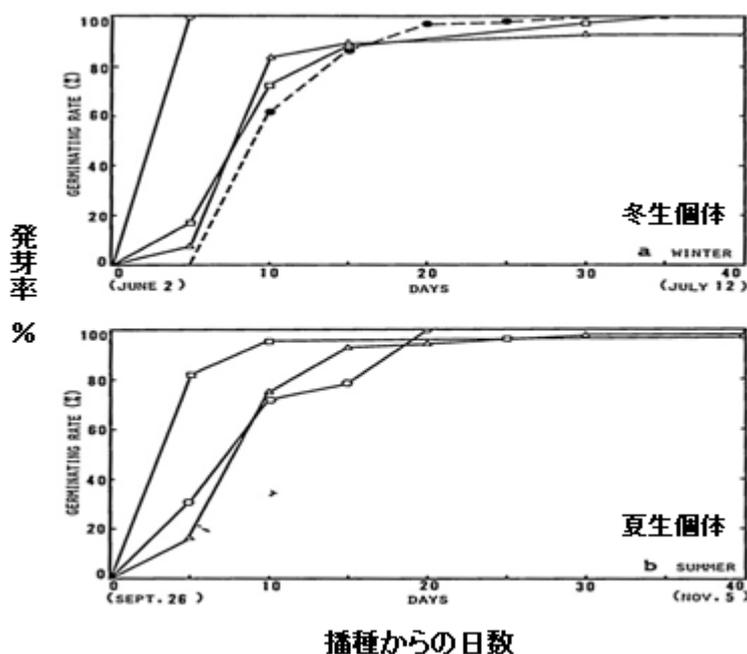


図 2.12. トキワハゼとムラサキサギゴケの種子発芽率の推移

○；トキワハゼの第1花序の第1さく果の種子、△；第4さく果の種子、□；第8さく果の種子。  
●；ムラサキサギゴケの第1花序の第2さく果の種子。

#### 6) ムラサキサギゴケの走出枝の節からの発根

ムラサキサギゴケの走出枝を8月25日に、節が2葉をもつように2cmの断片にした。節断片15をペトリ皿中の滅菌土壌に置き、7土壤水分条件区(23℃一定、7,800lux、日長12

時間、2 反復)で生育させた。土壤水分条件は、a) 灌水なしの風乾土壤 50 g (土壤水分 12.1%)、b) 5ml 灌水 (23.2%)、c) 10ml 灌水 (34.4%)、d) 20ml 灌水 (57.8%)、e) 30ml 灌水 (79.1%)、f) 40ml 灌水 (101.5%)、および g) 50ml 灌水 (123.8%) とした。節断片を土壤に置床した 10 日後に、節断片からの発根率を計数した。

ムラサキサギゴケの節断片からの発根については表 2.13 に示した。土壤水分含量 c) 34.4% で、節断片発根率 13.3% が見られるようになり、土壤水分含量 d) 56.8% で節断片発根率は 87% ほどにまで高まり、十分な土壤水分含量があれば節断片からは 100% 発根する。また、同時に節断片あたりの発根数も土壤水分含量 d) 56.8% で 4.5 本になる。

表 2.13. ムラサキサギゴケの土壤水分含量と発根

灌水量 ml (土壤水分含量 %)	節断片からの発根率 %	断片根数の合計	節断片あたりの根数
0 (12.1)	0	0	0
5 (23.2)	0	0	0
10 (34.4)	13.3	3	1.5
20 (56.8)	86.7	59	4.5
30 (79.1)	83.3	42	3.3
40 (101.5)	70.9	36	3.4
50 (123.8)	100	90	6.0

人工光 7,800lux、点灯 12 時間、23°C 一定。

ムラサキサギゴケの走出枝による栄養繁殖は表 2.14 に示すように、ラミートから形成された越冬ロゼット個体においては、5 月から 10 月の長期にわたって再び走出枝を最長 51cm ほど伸ばして、79~721、平均で 287 のラミートを形成する。種子から形成された個体は 9 月から 10 月に走出枝を最長で 17cm ほど伸ばして、3~23、平均で 11 ほどのラミートを形成する。比較的安定な水田畦畔では、種子による有性繁殖は他種との厳しい生育地奪取競争もあり、困難である。まれであっても種子による有性繁殖で遺伝的多様性を保持しながら、越冬ロゼット個体が確立した上で、走出枝による栄養繁殖でラミートを多数形成するのはとても有効な繁殖様式であることが明らかである。

表 2.14. ムラサキサギゴケの走出枝による栄養繁殖

繁殖体	ラミートから形成された個体	種子から形成された個体
観察個体数	9	18
栄養繁殖期間	5月~10月	9月~10月
ラミート形成数	287.1±210.1	10.9±5.5
ラミート形成数範囲	79~721	3~23
最長の走出枝(cm)	51.2±9.0	17.2±6.8

## 7) 水田をめぐる自然集団の個体群動態

同所的生育地である稲作水田における個体群動態は次の課題解決に重要な鍵をもっている。すなわち、攪乱環境において、一年生種は多年生種より良いコロナイザーであり、こ

れは確実な自家受粉によって多くの種子を生産し、素早く新しい個体群を作るのだろうか、という課題である。上述してきたデータから、水田周辺におけるサギゴケ属 2 種の個体群動態モデル (図 2.14) を考えた。また、典型的な自然集団の状態は図 2.13 に示した。

このモデルでは 4 つのステージを提示している。(I) 稲作水田；夏季の畦畔ではトキワハゼが約 3 個体/m<sup>2</sup>、ムラサキサギゴケが約 100 個体/m<sup>2</sup>生育している。冬季の休閑水田中にはトキワハゼが約 3 個体/m<sup>2</sup>生育しているが、ムラサキサギゴケはまったく生育していない。それでも、水田が耕作放棄されると、目を見張るような個体群動態の変化が起こる。

放棄 1 年目、(II) 放棄田；トキワハゼはたった 3 個体/m<sup>2</sup>しか生育していなかったのに、多数の種子により放棄田で個体群を急拡大し、ムラサキサギゴケは畦畔から放棄田中に、走出枝により徐々に侵入していく。放棄 2 年目、(III) 排水不良な放棄田跡；トキワハゼは個体数を減少させ (中央部で約 50 個体/m<sup>2</sup>)、ムラサキサギゴケは主に走出枝によりラミートを増加させる (畦畔近くで約 350 個体/m<sup>2</sup>)。この様態は用水路近くで (図 2.10 の Ia と IIb)、両種の密度によって推定できる。(IV) 排水良好な放棄水田跡；トキワハゼは種子で増加し (中央部で約 350 個体/m<sup>2</sup>)、ムラサキサギゴケは畦畔近くですら著しく少なくなる (2~3 個体/m<sup>2</sup>)。

サギゴケ属 2 種の個体群動態は、それぞれの繁殖様式、他種との競争、種子発芽、およびムラサキサギゴケの場合は走出枝の節からの発根に始まるラミート形成に依拠していると考えられる。畦畔に生育する他種数は休閑水田に生育する種数の 2 倍はある。それゆえ、畦畔では、サギゴケ属 2 種の密度は種子による増加が困難である。なぜならば、光発芽性種子は他種の日陰で発芽することは困難であり、たとえ、発芽できても良好な生長ができずにすぐに枯死してしまうだろう。しかしながら、ムラサキサギゴケは畦畔において走出枝によりラミートを形成して繁殖することができる。放棄田の畦畔ではイネ科植物が優占しているので、ムラサキサギゴケは 29 個体しか生育していない。さらに、一年生草本が優占する放棄水田跡では一年生雑草が優占するので、トキワハゼは 108 個体/m<sup>2</sup>生育している。

サギゴケ属 2 種の種子発芽を比較すると、トキワハゼはムラサキサギゴケと比較して、温度や同上水分含量の条件が広く、さらに素早く発芽する。ムラサキサギゴケでは走出枝の節からの発根に要求する土壤水分含量 (34.4%) は種子発芽に要求する土壤水分含量 (79.1%) よりも少ない。これらから、トキワハゼはムラサキサギゴケと比較して、攪乱環境ではより優れたコロナイザー colonizer といえる。ムラサキサギゴケは比較的攪乱されない畦畔においてのみ、多くの個体を存在させることができる。

トキワハゼの冬生個体では、最初に開花したさく果の種子が第 4 さく果や第 8 さく果の種子よりも素早く発芽する。これに対して夏生個体では、第 8 さく果の種子の方が、第 1 や第 4 さく果の種子よりも早く発芽している。特に、種子間で発芽要求が幅広く異なっていると見える。このことは、5 月~7 月における旺盛な種子発芽と発芽の多様さに関連しているようだ。これらから、個体群における各個体の生長段階に著しい差異があることが実証できる。

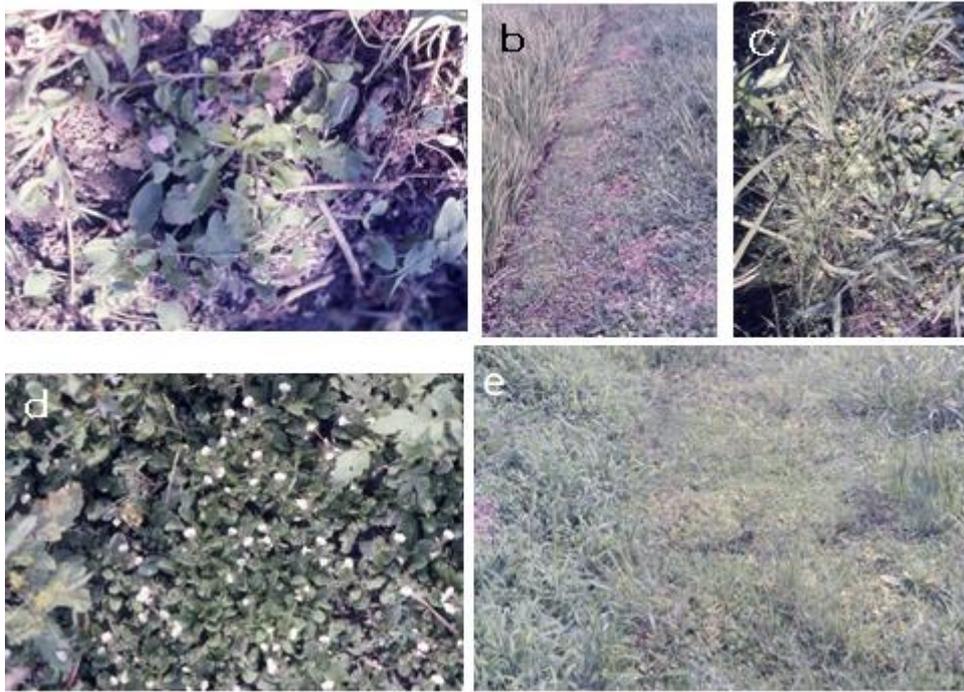


図 2.13. 水田周辺の自然集団

a ; 9月のムラサキサギゴケの初夏発芽個体、b ; 畦畔のムラサキサギゴケ個体群、  
 c ; 畦畔のトキワハゼ個体群、d ; 9月のトキワハゼ、e ; 放棄田跡に侵入するムラサキサギ  
 ゴケの侵入。

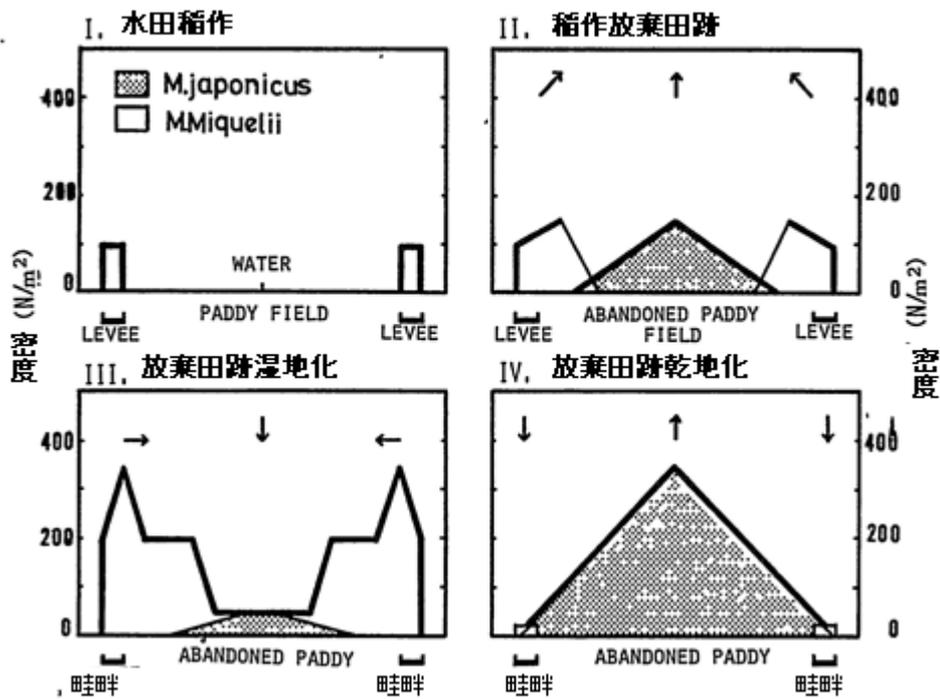


図 2.14. 水田の自然集団における個体群動態のモデル

### 3.4. 生活環と生活史戦略

#### 1) 光合成産物のエネルギー転移（乾物重分配）

通年生一年生草本であるトキワハゼの、夏生個体と冬生個体の生活史を通じた全乾物重の季節変化および分配率を図 2.15 に示した。夏生個体の乾物重の季節的変化と分配率と比べて、冬生個体の自然集団の特性は 3 つある。①冬生個体の粗再生産効率は夏生個体よりもむしろ低い。②冬生個体は冬季の間に多量の乾物重を根に分配している。③生長期の終わりには、冬生個体の乾物重は夏生個体の 3 倍ある。つまり、夏生個体は連続的に多数の種子生産を行い、根には乾物重をほとんど分配せず、他方、冬生個体は冬季の間に根に多量の乾物を分配し、春季になってから多数の種子を生産し始める。

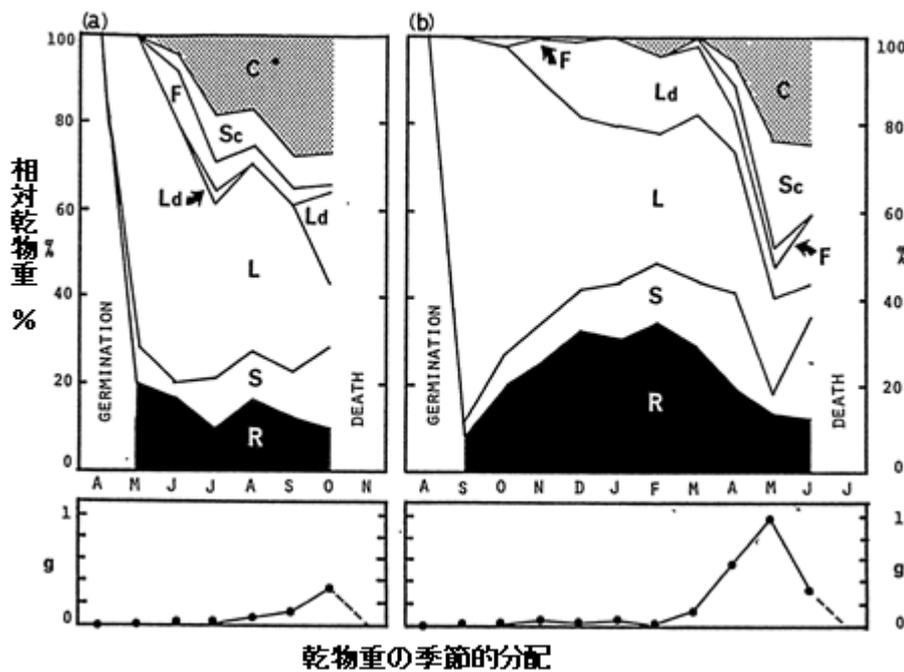


図 2.15. トキワハゼの生長と乾物重の各器官への季節的分配

トキワハゼの生活史を通じた、多様な器官への乾物重の分配率における、生長 (g/個体=6 個体の平均値) および季節変化。(a) 夏生個体、(b) 冬生個体。R; 根、S; 茎、L; 葉、Ld; 枯葉、F; 花、Sc; 花茎、C; さく果。

ムラサキサギゴケにおける、種子からの個体とラミートからの個体の生活史を通じた全乾物重の季節的変化および分配率を図 2.16 に示した。ムラサキサギゴケの親株個体は多数の根を生じ、この走出枝は 5 月から 9 月に伸長する。ラミート娘株個体は冬季に根系中に多くの乾物重を分配し、春季には多数の種子および走出枝を伸長して新しいラミートを作り始める (図 2.16 参照)。他方では、種子からの個体はほとんど種子生産をしないが、秋季には約 10 のラミートを作る。翌春には、これらのラミートは開花して、多数の種子を生産し、また多くのラミートを作る。それゆえに、発芽後第一年目に、これらの個体はムラサキサギゴケの生活史において二次的役割を演じているにすぎない。実際に、自然集団においては種子からの個体はほとんど観察されない。

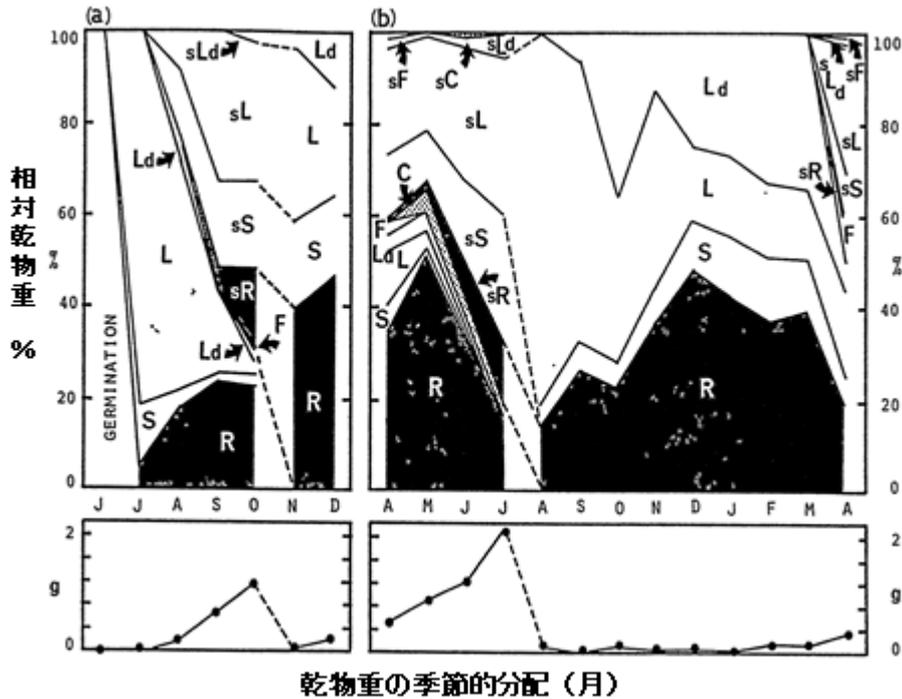


図 2.16. ムラサキサギゴケの生長と乾物重の各器官への季節的分配

ムラサキサギゴケの生活史を通じた、多様な器官への乾物重の分配率における、生長 (g/個体=6 個体の平均値) および季節変化。(a) 種子からの個体、(b) ラミートからの個体。R; 根、S; 茎、L; 葉、Ld; 枯葉、F; 花、C; さく果、sR; 走出枝の根、sS; 走出枝の茎、sL; 走出枝の葉、sLd; 走出枝の枯葉、sF; 走出枝の花、sC; 走出枝のさく果。

## 2) 一年生草本と多年生草本の生活環

一年生草本の生活環には二つのカテゴリーがある。第一カテゴリーは 1 回結実性で、開花・結実後、一年以内にすっかり終わる生活環をもち、生理的にも本来的意味での一年生草本である。第二カテゴリーは潜在的には不確定な寿命の生活環をもち、通常は降霜、乾燥などの自然事象あるいは農耕作、除草などの人為によって一年以内に消滅する、生態的是一年生草本である。言い換えれば、第二カテゴリーは潜在的多年生草本で、環境条件が良ければ、一年以上生存する多回結実性である (Harper 1977)。

さらに、本来の一年生草本には三つのタイプ、冬生一年生、夏生一年生、および通年生一年生がある。図 2.8 に示した通り、ウリクサは 6 月から 11 月まで生育する典型的な夏生一年生草本、オオイヌノフグリは 9 月から翌年 6 月まで生育する典型的な冬生一年草である。これら 2 種に比べて、トキワハゼの個別は一年以内に生理的に枯死するので一年草であるには違いないが、この種の個体群は年間を通じて生態的に存続する。本来、冬生であったが、夏にも生育するように、種子休眠性を弱めて順化したのである。これにより、通年生一年生草本という新たな概念を定義することにしたのである (Kimata and Sakamoto 1979)。

トキワハゼは新たに多様な生育場所に移住する過程で、早熟、弱い種子休眠性、夏季の高温耐性を獲得してきた。その結果として、農耕地のような適当な生育場所に見られるようになった。この生育場所は、農夫による定期的な農作業攪乱を好機に変えて好光性発芽し、偶発的な除草を運よく避けることができた場合には、土壌が肥沃、競争種は少ないな

どによって、生き残った個体にはむしろ良好な生長が可能となる。また、小型で早熟故に、攪乱を避ける可能性もある。さらに、未熟種子は一次休眠が弱く、冬季以外は容易に発芽する。

第1段階で、初夏に発芽したトキワハゼの個体群は日陰の湿気の有る生育場所に侵入 colonize する。次第に夏季の高温耐性をもつ個体を増して、さらに乾燥した攪乱環境に侵入する。トキワハゼの表現型の可塑性は著しく高いが、遺伝的変異性は主に自殖性故にある程度の制限を受けてはいる。通年生一年草本であるトキワハゼは、Grime(1979)によって提示された典型的な人里植物 ruderals (低ストレス-高攪乱) の戦略を第一次的にとっている農耕地雑草である。生活史モデル (図 2.17 および表 2.15) にまとめたように、個体群としての長い生育期間、多様な生育場所を占有する colonizer として、およびまれながら他家受粉も行い、高い倍数性であることから、一般目的遺伝子型 general purpose genotype (Baker 1965) と関連する生活史戦略に帰結している。

ムラサキサギゴケはむしろ安定的な稲作水田の畦畔 (多量の土壌栄養と水分、低い環境攪乱) において、走出枝で栄養繁殖しており、母株個体は走出枝とラミートを形成した後に枯死する。自然集団では栄養繁殖体ラミートが多いが、虫媒他殖性による種子繁殖で遺伝的多様性は担保されている。実際に、ムラサキサギゴケは花冠の色、蜜標のパターン、茎の毛などの諸形質の多様性を見ると、著しい遺伝的多様性が保持されていると認められる。

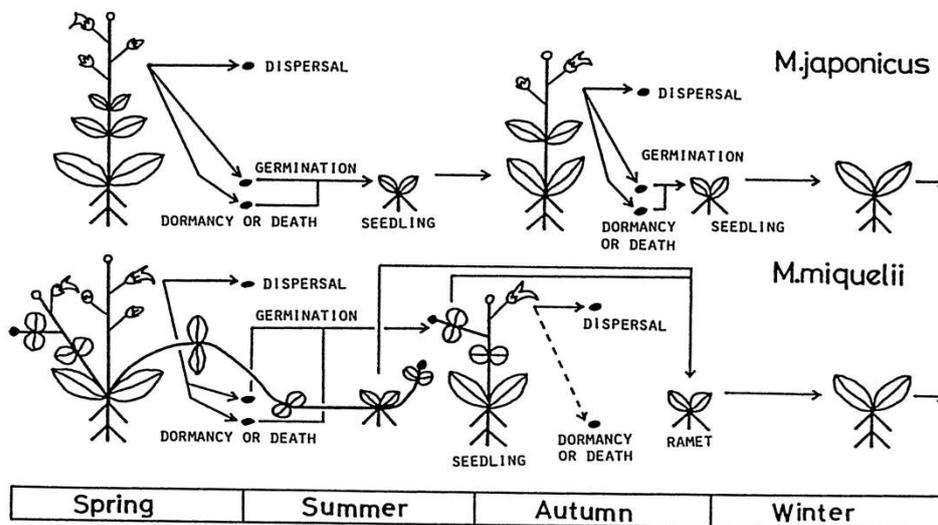


図 2.17. トキワハゼとムラサキサギゴケの生活史のモデル；  
●、種子；○、花芽；●、茎頂。

表 2.15. サギゴケ属の生活環の比較

種名	春季	開花期	夏季	秋季	冬季	生活型
トキワハゼ	ロゼット生長、抽苔	冬型開花・結実・枯死	種子発芽、夏型成長、開花結実・枯死	種子発芽	冬型越冬ロゼット	通年生一年草本
ムラサキサギゴケ	ロゼット生長、抽苔	開花・結実	走出枝伸長、ラミート増殖	ロゼット形成、種子発芽	越冬ロゼット	多年生草本

同所的な生育地におけるトキワハゼとムラサキサギゴケの個体群動態の明瞭な差異は、

自殖性一年生草本と他殖性多年生草本の繁殖戦略の特性を示している。多年生草本は栄養繁殖体や貯蔵器官にしばしば多くの生産物配分をする (Ehrendorfer 1965; Ogden 1974; Kawano 1975; Kawano and Nagai 1975)。河野 (1975) はエネルギー分配の概念 (Cody 1966; Harper 1967; Harper and Ogden 1970; Ogden 1974) を再整理し、次世代のために個体を維持する過程に見られる戦術の複雑なシステムを総合する概念として生活史戦略を定義している。それぞれの種は、種分化に際して独特な生態学的進化史、すなわち明確な生活史を有しているに違いない。鳥類における r 選択・K 選択理論 (Pianka 1970) に続いて、Grime (1979) は C-、S-、および R-選択理論をさらに複雑な生活史をもつ植物に対して提案した。

イネ科、キク科植物においては、一年生植物は自家受粉する種が多く、多年生植物は他家受粉する種が多いことが示されている (Stebbins 1957, 1958)。また、一年生植物、特にその雑草が多年生植物と比較して攪乱を受けやすい生育地に侵入し得るのは、自家受粉の故に 1 個体のみでも種子生産が可能であり、新規個体群を早急に形成し得ることが大きな要因の一つである (Stebbins 1958, Antonovics 1968, Lefévre 1970)。

トキワハゼは生存期間の短い一年生草本として、自花受粉の機構を形成し、また発芽や開花期間を個体群として長期化することにより、攪乱環境によく適応している。ムラサキサギゴケは多年生草本として水条件の良い比較的安定した環境である水田の畦畔に主な生育を限っているのは、他家受粉のために種子生産が少なくかつ変動が大きい。安定的な生育地では他種との競争が激しく、種子からの生育が困難であり、むしろ走出枝による栄養繁殖で多くのラミートを形成し、種子繁殖の困難を補足している。走出枝の節からの発根や萌芽は水条件に依存している。

第 2 章のサギゴケ属 2 種の比較研究からは、生活型と繁殖様式の関連が多年生草本から一年生草本への進化を考える基本的証拠が提示できた。これらの事象は第四紀の気候変動による一年生草本の出現、さらには人類の出現によって形成された新たな攪乱環境に順応する過程で生じた雑草の起源と伝播に関わると考えられるので、第 8 章において総合的に再考する。概略を述べれば、サバンナ気候と夏生一年生の雑穀類の栽培化、さらに夏生雑草が主に雑穀栽培や水田稲作に伴って起源と伝播、他方で地中海気候と冬生一年生の麦類の栽培化、さらに冬生雑草が主に麦作に伴って起源と伝播したと考えられる。

## 謝辞

多年生草本から一年生草本がいかに進化してきているかという壮大な課題を与えて下さった阪本寧男老師からは、いつも変わらぬ厳しい研究上の指導をうけました。先達、堀田満さん、河野昭一さん、Ehrendorfer, F. さんには、研究内容についての御助言に加えて、私にとっての第一論文ともいべきサギゴケ属の研究発表にあたって多大なご援助をいただきました。初期の実験は武井富士子さんとの共同研究を含みます。皆様に心よりの感謝を申し上げます。

## 関連文献

木俣美樹男・小林興 1975、サギゴケ属の繁殖様式と種の分化、日本植物学会第 40 回大会。  
木俣美樹男 1976、サギゴケ属 *Mazus* の繁殖様式と生活型、第 7 回植物実験分類学シンポジ

ウム。

木俣美樹男・阪本寧男 1977、サギゴケ属の繁殖様式と自然集団、日本植物学会第 42 回大会。

木俣美樹男 1977、サギゴケ属の繁殖様式と生活型、種生物学研究 1:31-38。

Mikio Kimata. 1978. Comparative studies on the reproductive systems of *Mazus japonicus* and *M. Miquelii* (Scrophulariaceae). *Plant Systematics and Evolution* 129(4):243-253.

Mikio Kimata and Sadao Sakamoto. 1979. Comparative studies on the population dynamics of *Mazus japonicus* and *M. Miquelii*, Scrophulariaceae. *The Botanical Magazine, Tokyo* 92:123-134.

Mikio Kimata. 1983. Genecology and reproductive systems of weedy *Mazus* species, Scrophulariaceae. US-Japan Science Seminar, The New York Botanical Garden Cary Arboretum.

木俣美樹男 1984、サギゴケ属植物の生活史と種生態（分担執筆）、河野昭一編『植物の生活史と進化 1 雑草の個体群統計学』pp.123-137、培風館。

Mikio Kimata. 1986. Genecology and reproductive systems of weedy *Mazus* species, *M. japonicus* and *M. Miquelii*, Scrophulariaceae. *Bull. Tokyo Gakugei Univ. Sect. VI* 38:1-12.

木俣美樹男 1990、ムラサキサギゴケ・トキワハゼ（分担執筆）、『フィールドウォッチング 1 新緑の季節を歩く』、pp.96-99、北隆館。

Mikio Kimata and Fujiko Takei. 1991. Comparative studies on the life histories of two weedy *Mazus* species, *M. japonicus* and *M. Miquelii*, Scrophulariaceae. *Bull. FSI. Tokyo Gakugei Univ.* 2: 25-34.

## 引用文献

Antonovics, J. 1968. Evolution in closely adjacent plants populations. V. Evolution of self-fertility. *Heredity* 23:219-238.

Baker, H.G. 1955. Self-compatibility and establishment after “long-distance” dispersal. *Evolution* 9:347-348.

Baker, H.G. 1959. Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 23:177-190.

Baker, H.G. 1965. Characteristics and methods of origin of weeds. In H.G. Baker and G.L. Stebbins, ed., *The Genetics of Colonizing Species*. P.147-168. Academic Press, New York, USA.

Baker, H.G. 1974. The evolution of weeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5:1-24.

Beijing Institute of Botany, Academia Sinica 1975. *Iconographia Cormophytorum Sinicorum*. Tomus IV. Science Press, Beijing, China (in Chinese).

Chase, M.W. et al. 2016, An update of Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181:1-20.

Cody, M.L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20:174-184.

Ellis, W.M. 1973. The breeding system and variation in populations of *Poa annua* L.

- Evolution 27:656-662.
- Ehrendorfer, F. 1965. Dispersal mechanisms, genetic systems, and colonizing abilities in some flowering plants families. In H.G. Baker and G.L. Stebbins, ed., The Genetics of Colonizing Species. P.331-351. Academic Press, New York, USA.
- Grime, J.P. 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. John Willey and Sons, Chichester, U.K.
- Fryxell, P.A. 1957. Mode of reproduction of higher plants. Bot. Rev. 23:135-233.
- Harper, J.L. 1967. A Darwinian approach to plant ecology. J. Ecol. 55:247-270.
- Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants, Academic Press, London.
- Harper, J.L. and J. Ogden 1970. The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. J. Ecol. 58:681-698.
- Harper, J.L. J. White 1974. The demography of plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5:419-463.
- Jain, S.K. 1976. The evolution of inbreeding in plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 7:460-495.
- Katayama, T.C. 1964. Preliminary studies on tillering in the genus *Oryza*. Ann. Report of National Inst. Genetics No.15:81-89.
- 河野昭一 1974、植物の進化生物学 II、種の分化と適応、三省堂、東京。
- Kawano, S. 1975. The productive and reproductive biology of flowering plants. II. The concept of life history strategy in plants. J. Coll. Lib. Arts. Toyana Univ. 8:51-86.
- Kawano, S. 1984. Reproductive strategy and life history evolution in weeds and ruderals. Weed Res. Japan. 29:1-10 (in Japanese).
- Kawano, S. and Y. Nagai 1975. The productive and reproductive biology of flowering plants. I. Life history strategy of three *Allium* species in Japan. Bot. Mag. Tokyo 88:281-318.
- 北村四郎・村田源 1964、原色日本植物図鑑(上)、保育社、大阪。
- Lefévre, C. 1970. Self-fertility in maritime and zinc mine populations of *Armeria maritima* (Mill.) Willd. Evolution 24:571-577.
- Marhold ed., 2011. IAPT/IOPB chromosome data 12, Taxon 60(6): E1-E72.
- Miyoshi, M. 1891. Notes on the irritability of the stigma. Hour. Coll. Sci. Tokyo 3:205-213.
- Moore, D.M. and H. Lewis 1965, The evolution of self-pollination in *Clarkia xantiana*. Evolution 19:104-114.
- Newcombe, F.C. 1924. Significance of the behavior of sensitive stigmas. II. Amer. J. Bot. 11:85-93.
- Ogden, J. 1974. The reproductive strategy of higher plants. II. The reproductive strategy of *Tussilago farfara* L. J. Ecol. 62:291-324.
- Oka, H. and H. Morishima 1967. Variation in the breeding systems of a wild rice, *Oryza perrenis*. Evolution 21:249-258.
- Ornduff, R. 1969. Reproductive biology in relation to systematics. Taxon 18:121-133.
- Penfound, W.T. and J.A. Howard 1940. A phytosociological analysis of an evergreen oak forest in the vicinity of New Orleans, La. Amer. Midl. Nat. 23:165-174.

- Pianka, E.R. 1970. On r- and K-selection. *American Naturalist* 104:592-597.
- Raynal, D.J. and F.A. Bazzaz 1975. The controlling life-cycle strategies of three summer annuals found in abandoned field in Illinois. *J. Ecol.* 63:587-596.
- Sakamoto, S. 1973. Patterns of phylogenetic differentiation in the tribe Triticeae. *Seiken Ziho* No.24:11-31.
- 佐竹義輔 1964、植物の分類—基礎と方法、第一法規出版、東京。
- Stebbins, G.L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. Columbia Univ. Press, New York.
- Stebbins, G.L. 1957. Self fertilization and population variability in the higher plants. *Amer. Naturalist* 91:337-354.
- Stebbins, G.L. 1958. Longevity, habitat, and release of genetic variability in higher plants. *Cold Spring Harbor Symp. Quant Biol.* 23:365-378.
- Stebbins, G.L. 1974. *Flowering Plants*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- 渡辺光太郎 1969、花粉の生理—とくに雌ずいとの相互作用について、*植物生理* 8 : 47-54。
- 山本将也 2020、京都御苑固有植物カワセミノウ（サギゴケ科）の系統的 position 付け、*兵庫教育大学研究紀要* 56 : 189-193。
- 吉永虎馬 1860、雄ずい雌ずいの触感、*植物学雑誌* 4 : 266。

#### 参考文献

- 橋本清美 1986、ゴマノハグサ科サギゴケ属 5 分類群に関する核形態学的研究〔英文〕、*染色体 : 基礎細胞学雑誌 / 染色体学会 編、通号 2-41 : 1263-1274*。