

多摩川河川敷におけるマツヨイグサ属植物  
の交替現象について  
—植物相の変化の要因と影響の解析—

2005年

倉本 宣・小林 美絵  
明治大学農学部助教授・同大学大学院生

## 目次

### 第1章 序論

---

第1節 研究の位置付け	2
1.1. 生物多様性	
(1) 生物多様性の危機	
(2) 生物多様性の保全の意義	
(3) 遺伝的多様性	
(4) 浸透性交雑の研究事例	
1.2. 外来種に対する法的取り組み	
1.3. 河川環境における外来植物の実態	
1.4. 生活史戦略	
第2節 研究対象種と研究対象地	10
2.1. 研究対象種	
2.1.1. マツヨイグサ属植物	
(1) オオマツヨイグサ	
(2) メマツヨイグサ	
(3) コマツヨイグサ	
2.1.2. マツヨイグサ属植物に関する研究事例	
2.1.3. 多摩川におけるオオマツヨイグサの減少とメマツヨイグサ，コマツヨイグサの増加	
2.2. 研究対象地	
2.2.1. 多摩川	
(1) 概要	
(2) 裸地の面積の変遷	
2.2.2. その他の研究対象地	
(1) 山梨県南都留郡富士河口湖町	
(2) 国営ひたち海浜公園	

第3節 研究の目的と構成	20
3.1. 研究の目的	
3.2. 論文の構成	

## **第2章 オオマツヨイグサ, メマツヨイグサ, コマツヨイグサの種子発芽特性**

2.1. 本章の背景と目的	23
2.2. 研究方法	
2.3. 結果	
2.4. 考察	

## **第3章 マツヨイグサ属植物3種における雑種形成の可能性**

第1節 本章の目的	35
第2節 マツヨイグサ属植物3種における種間の交配親和性の検討	35
2.1. 研究方法	
(1) 人工受粉実験	
(2) 発芽実験	
2.2. 結果	
(1) 結実率	
(2) 種子数	
(3) 種子の形態, 種子の重さ	
(4) 発芽率	
2.3. 考察	
(1) 3種の交配親和性	
(2) 交配における種子の結実と形態	
(3) 雑種種子の発芽特性	
2.4. 本節のまとめ	
第3節 野外における雑種個体の生育の有無	52
3.1. 研究方法	
3.2. 結果	
3.3. 考察	
第4節 本章のまとめ	60

## 第4章 総合考察

---

4.1. マツヨイグサ属植物 3 種の生理的特性, 生態的特性の比較	62
4.2. 3 種の生活史戦略	
4.3. 同属内のオオマツヨイグサの減少とメマツヨイグサ, コマツヨイグサの増加のメカニズム	
4.4. 今後の課題	
<b>摘要</b>	<b>69</b>
<b>謝辞</b>	<b>72</b>
<b>引用文献</b>	<b>74</b>

# 第 1 章

## 序論

## 第 1 章 序論

### 第 1 節 研究の位置付け

#### 1.1. 生物多様性

##### (1) 生物多様性の危機

この地球に生物が誕生してからおよそ 40 億年が経つ。その間、生物は環境に適応しつつ、進化し、種を分化させて現在に至る。膨大な時間の中で、絶滅した種も限りなくあるが、近年における生物多様性保全の問題は、過大に発達してきた人間の行為が一方的に生物種に影響を与え、しばしば絶滅まで引き起こしていることにある。地球上には私たちが存在も知らぬまま絶滅し、その貴重な生物情報とともに失われていく種も数多くある。直接間接を問わず、さまざまな人間活動、人為の影響によって、生物多様性の危機、問題が引き起こされる（環境省（編）2002）。生物多様性の危機は、単に生物種の絶滅の問題だけにとどまらない。種の地理的分布域の縮小や地域個体群の絶滅、地域個体群の縮小による遺伝的な多様性の低下、固有性の高い生物群集を含む生態系の破壊や生物学的侵入による劣化、伝統的な地域景観の喪失による普通種の希少種への転化、都市化にともなう生育場所と生物相の均質化などが最近の特徴である（鷲谷・矢原 1996）。このような生物多様性の現状と問題点については「3つの危機」として整理されている（環境省（編）2002）。第1の危機は、開発や乱獲など人間活動に伴う負のインパクトによる生物や生態系への影響である。その結果、多くの種が絶滅の危機に瀕したり、湿地生態系の消失が進行したり、島嶼や山岳部など脆弱な生態系に影響を与える。依然として最も大きな影響要因である。第2の危機は、人間活動の縮小や生活スタイルの変化に伴う里山の荒廃等の影響である。経済的価値の減少の結果、二次林や二次草原が放置され、耕作放棄地も拡大した。その一方で、人工的整備の拡大も重なり、里地里山生態系の質の劣化が進行している。それによって、このような地域特有の動植物が消失するなどの問題が起きている。特に中山間地域で顕著であり、今後この傾向がさらに強まる。第3の危機は、外来種等の人間活動によって新たに問題となっているインパクトである。国外又は国内の他地域から様々な生物種が移入するようになった。その結果、在来種の捕食、交雑、環境攪乱等の影響が問題となっている。また、化学物質の生態系への影響のおそれがある（環境省 HP 2004）。

## (2) 生物多様性の保全の意義

生物多様性の価値については、概念的に多様であることが、自体に価値があるとされており、「遺伝子」、「種」または「個体群」、「群集」または「生態系」、「景観」のそれぞれの階層において多様であることが、地球全体の生物の多様性の維持にとって重要であると考えられている（亀山（編） 2002）。生物多様性にはさまざまな価値が見出されており、直接的価値として市場を通ることなく直接消費される生物資源の価値（消費的使用価値）や市場をってから国内および国外で商業取引される直接価値（生産的使用価値）があり、間接的価値として、環境システムや生態系のサービス機能などによってもたらされる経済的価値（非消費的使用価値）や将来人間社会に経済的な利益をもたらす可能性の生物資源の価値（潜在的使用価値）がある（プリマック・小堀 1997）。また、種にはその歴史に裏付けられた固有性があり、失われると再び取り返すことが難しく、歴史的存在の持つ価値もある（平川・樋口 1997）。

種の各地域個体群にみられるさまざまな固有の変異は、種内の多様性を形づくると同時に、各地域の自然の固有性を支える要素である。生物多様性を保全するということは、固有性を持った個々のものを保全することであり、またその固有性が損なわれないようにそれを取り扱うことなのである（平川・樋口 1997）。また、群集を構成する多くの種は、いろいろな程度に相互依存している。依存度が高い場合は一つの種の絶滅が他の種の絶滅をもたらす。種多様性の高い生態系ほど変動環境下でより安定であることは理論的にも経済的にも受け入れられている（森島 1997）。

## (3) 遺伝的多様性

遺伝的多様性とは遺伝学で、特定の種における遺伝的変異の多様さや遺伝的変異の大きさである（森島 1997）。遺伝的変異は、個体群が環境変化に適応する上で重要な役割を果たしている（プリマック・小堀 1997）。遺伝的多様性の重要さは、第1に、常に変化する環境への種の適応の反映である。環境は時間的空間的に一定ではないから、集団にとって単一の最良の遺伝子の組み合わせは存在しない。多様性が減少するほど、種は環境条件と撹乱に対応できず、種の特異化が進み、偶然事象に傷付きやすくなる。第2に、種は、形態的な変異の根底にある遺伝的多様性によって特徴付けられている。遺伝的多様性を失うことは、種の一部や特有の地理的品種あるいは色彩変異を失うのと等しく、その進化的可能性は減少する（Pullin 2004）。

種内の遺伝的多様性の推移は人の目につきにくいですが、多くの野生生物の自然集団が消えつつあることは、その種の持つ遺伝変異の減少に他ならない（森島 1997）。希少種の遺伝的多様性の変化と保全にかかわる課題としては、(1) 個体数の減少にともなう多様性の低下、(2) 家畜・近縁外来種との交雑、(3) 種の区分の見直し、(4) 遺伝子資源の保全、などがある（小池・松井（編）2003）。(1) について、集団サイズと遺伝的変異との間には正の相関関係が認められている。大きい集団では、遺伝的浮動による対立遺伝子の消失と突然変異による新たな対立遺伝子の供給のバランスが保たれている。それに対し、小さい集団や隔離された集団では、遺伝的浮動による対立遺伝子の消失が増大すると同時に突然変異による新たな対立遺伝子の供給も減るため、遺伝的変異は徐々に失われていく（Pullin 2004）。また、自殖や遺伝的に近縁な個体との他殖によって生産される種子を通じた繁殖は、近交弱勢による子孫の適応度の低下を招くと同時に、次世代の個体群における遺伝的多様性の喪失を引き起こすことが懸念される（Wright 1922）。

遺伝的多様性保全を具体的に進めるための方策は、生息・生育域内保全と生息・生育域外保全の2つに大きく分けられる。生息・生育域内保全は、生息・生育地の生態系・生物群集を保全する中で、対象種個体群とその遺伝的多様性を保全するものである。生息・生育域外保全は、原産地の改変が進んだり個体数が急激に減少している場合に、動物園や植物園など生息・生育域外の環境に持ち出し、保全する方法である（小池・松井（編）2003）。今後、遺伝子レベルでの全種調査が必要となり、その分析結果を保全管理に反映させていくことが重要である（小池・松井（編）2003）。

#### (4) 浸透性交雑の研究事例

生物学的種とは、互いに交配できない単位を別種とみなす考え方である（鷲谷・矢原 1996）。同じ生物学的種に属する集団の間では、交配に伴う遺伝子の交流があり、このため生物学的種の内部ではある程度の均質性が維持される。逆に異なる生物学的種に属する集団の間では遺伝子の交流を妨げる仕組みがある（鷲谷・矢原 1996）。このように、生物学的種は生殖的隔離によって定義されているものの、異所的に分布する種の間には生殖的な隔離機構が発達していないことも多いので、分布域を越えて植物を植栽することによって、雑種が形成されることがある（日本緑化工学会 2002）。異種間の自然交雑の特異的な現象を浸透性交雑と呼ぶ。浸透性交雑の特徴は、異種個体間において自然交雑の結果、単に雑種第一代が形成されるだけでなく、一方の種に何世代にもわたって戻し交雑が反復

して行われることによって、あたかもその種の形質が一方の種に浸透するかのような状態を示す(河野 1974) ことである。自然界における浸透性交雑集団の存在は多くの分類群にわたる植物から報告されてきた。実際にこのような浸透性交雑の結果、形成されたとみなされる雑種後代個体がどのような変異性および機能と生活力を保有するかは、浸透性交雑が種形成にどのような役割を果たしているのかを評価するうえで非常に重要である(河野 1974)。

例えば、伊豆大島において、自生のオオシマツツジ *Rhododendron kaempferi* Planch. var. *macrogemma* Nakai と人為的に植栽されたオオムラサキ *Rhododendron pulchrum* cv. *Oomurasaki* の中間的な個体が多数存在し、しかも中間的な個体が結実していたことから、浸透性交雑が起こっていることが示唆された(倉本 1986)。また、千葉県房総低山地域に自生しているミツバツツジ *Rhododendron dilatatum* Miquel とキヨスミミツバツツジ *Rhododendron kiyosumense* Makino は山採りされ、大量に民家に流出した結果、個体数が減少している。地元君津市では、このような植栽個体を生物資源や観光資源として積極的に利用し、自生地の復元をはかろうとしている(古賀・小林 2002) が、ミツバツツジとキヨスミミツバツツジの間で雑種形成が起き、里山への再導入の際に問題となっている。ミツバツツジ節の交配親和性はかなり高く、ポリネーターを共有していることから、自生地から移植された民家の庭において雑種種子形成の可能性が極めて高く、また自然界においての交雑の可能性も高いことが示唆された。再導入事業の材料として雑種を用いるといった、人為的な影響で自生地における雑種個体を増やすことは問題である(上地ら 2003; 2004)。

さらに、キスゲ属 *Hemerocallis* のユウスゲ *H. thunbergii* とノカンゾウ *H. fulva* var. *disticha*, ベニカンゾウ *H. fulva* var. *longituba* の間で浸透性交雑が同時に起きつつある。ノカンゾウおよびベニカンゾウの間には明瞭な隔離障壁は存在しないが、ノカンゾウ、ベニカンゾウとユウスゲの間には、通常、開花時間における明瞭な隔離が見られる。これらの花は開花して一日でしぼんでしまうが、曇天の日にノカンゾウ、ベニカンゾウの残花と開花時間がやや早まったユウスゲの間で開花時間の重複がおき、生殖活動の時間的隔離が壊れるとみなした(中尾・山下 1956)。キスゲ属におけるもう一つの浸透性交雑の例は、エゾキスゲ *H. yezoensis* とエゾゼンテイカ *H. middendorffii* の場合で知られている。エゾキスゲは北海道の海岸に発達した砂丘上の海岸草原におもに生育し、エゾゼンテイカは低地の泥炭湿原または高山に発達した高層湿原に生育し、この2つの種個体群はたがいに異

所的で、まったく異なった生活圏を占めている。北海道釧路市近郊の大楽毛では湿原の乾燥化によって空間的・生態的隔離が壊れ、砂丘上のエゾキスゲの集団の内陸部への移住がおこり、両種個体群の接触と交雑が始まり、生態的条件が中間の一带に急速に広がったとみなされる (Kawano 1961)。

## 1.2. 外来種に対する法的取り組み

近年、侵略的な外来種とそれらが引き起こす問題が深刻化し、国際的にも国内的にも社会問題として大きく取り上げられるようになった (竹門・鷺谷 2004)。外来種が野生化する事例は日本において過去 100~150 年の間に急速に増加したといわれている。その大きな要因として、日本が鎖国をやめた明治以降、外国との交易が盛んになったこと、交通手段の急速な発達あるいは活発な経済活動のために人が世界規模での外来が頻繁になったことが挙げられる (井上ら 1999)。経済のグローバル化や大規模な人為的改変を受けた土地の拡大により、新たな外来種の侵入のチャンスは著しく増加している (竹門・鷺谷 2004)。

外来種が引き起こす問題は非常に多岐にわたる。主なものとして、農林水産業への被害、病気の伝播、在来生物への影響、生態系機能の劣化、人間への直接的危害の可能性などが挙げられる (宮下 2002)。

日本が締約国となっている生物の多様性に関する条約の締約国会議では外来種管理の指針作りが進められ、第6回生物多様性条約締約国会議 (2002) において、そのための指針原則が採択された。こうした背景が、日本における外来種対策のための法制度構築への動きを加速したといえる。これと関連し、1998年に国土交通省が外来種影響対策研究会を、2000年に環境省が野生生物保護対策検討会移入種問題分科会を設置し、外来種対策の方針を検討してきた。その結果、河川環境における外来種対策に関する指針や対策事業がまとめられ (外来種影響・対策研究会 2001; 2003)、外来種全般への対応方針や外来種リストの作成が進められた (野生生物保護対策検討会移入種問題分科会 2002)。また、関連の学会でも、外来種リストの作成、侵略的外来種の選定、外来種問題への情報発信などが精力的に行なわれた (日本生態学会 2002)。これらの動きを踏まえた形で、政府は2004年の通常国会に侵略的外来種が引き起こす問題に対処するための法律を上程し (竹門・鷺谷 2004)、特定外来生物による生態系等に係る被害の防止に関する法律案が、2004年5

月 27 日衆議院本会議で可決され成立し、6 月 2 日に公布された（環境省 HP 2004）。

### 1.3. 河川環境における外来植物の実態

河原はもともと定期的な攪乱を受ける立地であり、攪乱依存的な生活史を持つ植物であれば侵入のチャンスはいくらでもある立地である。そのこともあってか、昨今、外来種の侵入による生物多様性侵害の問題がもっとも先鋭化している生育地場所は河原である（鷺谷 2000a）。日本の急流河川が形成する砂礫質河原は、本来、その環境に適応した特殊な植物が疎らにしか生育しない場所であったが、裸地にいち早く定着できる外来植物にとっては、侵入可能なニッチが多く存在し、格好の生育地であった（鷺谷・森本 1993）。現在では、ヨシ原やオギ原など既存の植生が裸地化されると、最初に侵入して優占するのは多くの場合外来植物である。したがって、河川敷での公園や運動施設などの造成や、護岸工事などに伴う重機や資材の置き場所確保などによる既存植生の破壊は、外来植物の侵入に適した場所を作ることを意味する（Washitani 2001；西廣・皆川 2002）。

外来植物の侵入により、河川固有の植物の存在が危ぶまれるようになった事例（村中・鷺谷 2001）や、植物種の多様性が減少した事例（倉本 1995；宮脇・鷺谷 1996）などの報告がある。植物は生物群集の基盤であり、また骨格を成しているともいえるため、植生における優占種が外来種に置き換われれば、生物群集自体を大きく変化させ、生態系機能の変化を引き起こす（宮脇ら 2004）。

また、外来植物の侵入は生態系に対してだけでなく人間の健康や産業活動に対してもさまざまな負の影響を及ぼす（日本生態学会 2002）。たとえば、堤防などの緑化に用いられたイネ科牧草が花粉症の原因になり、小中学校での集団花粉症を引き起こした事例や、水面の一面を覆うほど繁茂したホテイアオイ *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms-Laub. などの外来水草が漁業に悪影響を及ぼし、その対策に多額の費用が費やされた例などが報告されている（外来種影響・対策研究会 2003）。

日本の河川における外来植物の侵入の概況は、「河川水辺の国勢調査」の結果から把握することができる。国土交通省が直轄で管理する 109 水系 123 河川において、1991 年度から 1999 年度までに確認された外来植物 444 種（外来種影響・対策研究会 2003）のうち、87 種について、その種が優占する群落が確認された。それら外来植物群落の調査河川における合計面積は約 12,000ha に達し、これは全植生面積の約 15%にあたる（宮脇・鷺谷

2004)。

外来植物の中で、圧倒的な優占を誇るのが多年生草本のセイタカアワダチソウ *Solidago altissima* L., 木本のハリエンジュ *Robinia pseudoacacia* L., 次いでカモガヤ *Dactylis glomerata* L. , オオブタクサ *Ambrosia trifida* L., オオアワダチソウ *S. gigantea* Aiton var. *leiophylla* Fern.であった。これらのみで、全外来植物群落面積のおよそ3分の2である64%を占めていた。この上位5タイプの優占種はすべて「日本の侵略的外来種ワースト100 (日本生態学会 2002)」に挙げられた種であった (宮脇・鷺谷 2004)。

これらの外来植物の侵入が生態系に対して与える変化は、「不可逆的」である可能性を持つ (安島 2001 ; 鷺谷 2002)。すなわち、一時的あるいは長期にわたる外来植物個体群の成立は、地域における種子供給源の成立を意味し、ここから供給される種子は土壌シードバンクとして蓄積される (鷺谷 2002)。永続的シードバンクを形成する場合には、土壌シードバンクの消長と地上の個体群の消長は一致せず、たとえ遷移が進んで外来植物の群落が地上から姿を消したとしても、土壌シードバンクが維持されていれば、その場所が攪乱を受けるたびに外来植物が優占する可能性がある (鷺谷 2000b)。

すでに在来の自然に侵入した外来種に対しては、何らかの対策を施す必要がある。しかし、河川に侵入したすべての外来種に対して、あるいはすべての河川区間において駆除等の対策を実施することは、労力、費用の面から見ても現実的ではない。対策実施を優先すべき外来種、優先すべき河川を明らかにし、優先順位のより高い種あるいは河川から対策を実施していくことが望ましい (井上ら 1999)。そのためには、外来種の生態および対策事例に関するさらなる情報の蓄積が必要である。その際、土壌シードバンク特性をはじめとする生活史および個体群動態などの生態的特性、侵入・分布拡大を助長する要因を生態学的に明らかにすることが外来植物対策の成功にとって必須である。また、外来種の生態学的知見だけでなく、周辺に生育する生物、河川工学などさまざまな専門分野の知見を統合した上での駆除方法の設定が重要である。さらに、広域・長期的な戦略に基づく外来植物管理のためには、流域全体の連帯の基に対策を進めることが不可欠である。そして、自然再生事業などの仕組みを活用し、生態系管理の一環として外来種対策を位置づけ、順応的管理手法に基づいて実施することが重要である (宮脇ら 2004)。

#### 1.4. 生活史戦略

それぞれの種は環境に対する適応度を最大にするため、さまざまな戦略を持っていることがわかる。これを生活史戦略という（亀山（編） 2002）。栄養成長期、繁殖期、休眠期の長さ、成長速度、繁殖の回数や周期性、栄養成長器官、繁殖器官および種子の寿命、繁殖可能な齢、繁殖や栄養成長あるいは貯蔵などへのエネルギーの配分、一回の繁殖で形成される子の数と大きさ、その分散様式など、いろいろな特性で特徴づけることができる。このような生活史は自然淘汰によって進化してきたものと考えられる。生活史は、種がその進化史において過去に経験した環境を反映しており、種に特有の側面を持つ（鷺谷・矢原 1996）。それぞれの種的生活史戦略を知ることは、その種に適した生育環境を推定する上で有効な方法である（鷺谷・矢原 1996）。

個体の適応度を定める生存率や種子生産量は年ごとに大きく変動する。そのため、生活史特性の適応的意義や進化を検討するためには、何世代かにわたる平均的な生存と繁殖のスケジュールのもとでの個体群の増殖率（=平均的な適応度）を知る必要がある（可知 1997）。生存と繁殖のスケジュールが一定であれば、個体群はやがて安定齢構成に達し、一定の増加率で指数的に増殖するようになる。この増加率を内的自然増加率と呼ぶ。内的自然増加率は、世代時間が短いほど、産子数が多いほど、繁殖までの生存率が高いほど大きくなる。これらの生活史パラメータの間には、一方を増やせば他方が減ってしまうという、トレードオフの関係がしばしば見られる（日本生態学会 2003）。例えば、種子のサイズと数のトレードオフのもとで、種子の生存率の増加が頭打ちになるときは、ある特定の種子サイズのときに子孫の数が最大になる（鷺谷・矢原 1996）。したがって、内的自然増加率を最大にする最適な繁殖齢が存在する（日本生態学会 2003）。

## 第2節 研究対象種と研究対象地

### 2.1. 研究対象種

#### 2.1.1. マツヨイグサ属植物

アカバナ科マツヨイグサ属植物は双子葉植物綱, 離弁花亜目, フトモモ目に分類される。多くは草本で, まれに低木もある。葉は対生または互生し, 托葉はない。花は両性で放射相称となり, 葉腋に単生するが, 穂状花序あるいは総状花序を形成する。がく裂片および花弁は4個または2個が多い。おしべは花弁と同数またはその2倍。花柱は1個。種子は1個または多数で胚乳がない。寒帯から熱帯に分布し, 世界に約37属850種があり, 日本には5属50種が知られている(竹松・一前 1993)。

マツヨイグサ属 *Oenothera* L.には南北アメリカ大陸原産の観賞用植物が多い。南アメリカ原産のものではユウゲショウ *O. rosea* Ait.が多年草で日本には明治時代に入り, マツヨイグサ *O. stricta* Ledeb.も多年草で1850年以前に渡来し, ツキミソウ *O. tetraptera* Cav.は一年草でマツヨイグサと同じころに入った。さらにチャボマツヨイグサ *O. triloba* Nutt.は最近の渡来である。一方, 北アメリカ原産のものでは, オオマツヨイグサ *O. erythrosepala* Borbas は一年生の園芸種で, 日本には明治初期に入り, ヒナマツヨイグサ *O. perennis* L.は多年草で戦後に入り, ヒルザキツキミソウ *O. speciosa* Nutt.とモモイロヒルザキツキミソウ *O. speciosa* var. *childsii* Munz も多年草で大正~昭和初期に入った。また, キダチマツヨイグサ *O. fruticosa* L., シモフリマツヨイグサ *O. glauca* Michx., ミズーリマツヨイグサ *O. missouriensis* Sims およびチャボツキミソウ *O. acaulis* Cav.なども観賞用として, 日本へ最近導入された(竹松・一前 1993)。また, 花弁が4-5cmと大きく, 倍数体のオニマツヨイグサ *O. jamesii* Torr.et A.Grayは瀬戸内海地方での生育が確認され(長田 1976), メマツヨイグサと見た目は似ているが, 花弁と花弁の間に隙間があるアレチマツヨイグサ *O. parviflora* L.も日本に入っている。これはメマツヨイグサとの区別が難しい(清水 2003)。

本研究では, 現在の日本において野生化し, 海浜や荒地, 開けた攪乱された土地などによく見られ, 本研究対象地である多摩川で生育している以下の3種を研究対象種とする。

**(1) オオマツヨイグサ *Oenothera erythrosepala* Borbas**

秋か春に発芽してロゼットを形成し、ある大きさのロゼットになるまで栄養成長を続け、その後初夏に抽だいして開花結実して枯死する。二年草であるにもかかわらず発芽してから花を咲かせるまでに平均4年から5年もかかり、さらにロゼットの直径が10cm以上になった個体のみが抽だいして花をつける。このように、年齢に関係なくあるサイズにまで成長したら繁殖する生活史をとる、いわゆるサイズ依存的な繁殖をする可変性二年草（可知 1997）である。植物体の高さは0.5-1.5mで直立し、株立ちする（清水 2003）。全面に立った硬い毛がある。葉の鋸歯はまばらで、葉面が強く凹凸する（長田 1976）。花期は7-9月、ときに10月に及び、自家和合性があり、夕暮れに開花し、多数密生して穂状花序につく。がく筒は長さ3.5-5cm、がく裂片は長さ2.8-4.5cm、黄緑色で、ふつう赤色をおびるか赤色の線がある。花弁は黄色で、しばむと赤橙色となり、長さ3.5-5cm、先は凹む。葯は長さ10-12mm、稔性は半分程度である。柱頭は花時に葯の上部にある種子は褐色～濃褐色で、長さ1.3-2mm（清水 2003）である。系統的起源は明らかではなく、北アメリカ原産の野生種をもとにヨーロッパで作られた園芸品種と推定される（可知 2002）。日本に1870年頃渡来し、開けた攪乱された場所に多く生育し、北海道から琉球に広がっている（清水 2003）。また、本種の花は辺りが暗くなり始めたら開花し、強い芳香を放ち、ポリネーターはスズメガ類とする虫媒花である（田中 1996）。

**(2) メマツヨイグサ *Oenothera biennis* L.**

可変性二年草で、植物体は直立し、高さ0.3-2mとなり、ロゼットを作る（清水 2003）。オオマツヨイグサに似ているが、茎や果実の毛はやや柔らかく、毛の基部は赤くなく、あまりふくれない。葉面はほとんど波を打たず、鋸歯の数が多くて明瞭（長田 1976）である。花は6-10月、自家和合性があり、夕暮れに開花し、多数密生して穂状花序につく。がく筒は長さ2-3.5cm、がく裂片は長さ1.2-2.2cmで黄緑色である。花弁は黄色で、しばむと橙色となり、長さ1.2-2.5cmである。花粉には稔性がないものが多く含まれる。柱頭は開花時、葯に取り囲まれている。種子は1.1-2mm、褐色～黒色である。開けた攪乱された場所に生育する（清水 2003）。北米原産であり、すこぶる多型の植物で、花弁の間に隙間があるものをアレチマツヨイグサ、花弁の横幅が大きく、隙間のないものをメマツヨイグサと呼ぶが、中間型が多く、花期によっても変わるので、はっきりしない（長田 1976）。

### (3) コマツヨイグサ *Oenothera laciniata* Hill

主に砂浜や河原に生育する可変性二年生草本の海浜植物であるが、北に行くにつれ一年生個体の割合が多く、南で低くなる傾向にある(荻津・堀 2003)。高さ 5-50cm になり、直立または平伏し、ロゼットを作る(清水 2003)。立った毛が多い。葉は多型で深く羽状に裂けたものから浅い波状の葉をもつものまでである(長田 1976)。花は 4-11 月、茎の上部の葉腋につき、自家和合性があり、夕暮れに開花する。がく筒は長さ 1.2-3.5cm、がく裂片は長さ 0.5-1.5cm で、緑色～黄色である。花弁は黄色～淡い黄色で、しばむと橙色となり、長さ 0.5-2.2cm である。花粉は 50%の稔性がある。柱頭は花時、葯に取り囲まれている。種子は 1-1.8mm で褐色である。関東以西～九州の攪乱された場所や沿岸の開けた砂地に生育する(清水 2003)。北米東部原産で、明治末から大正初期の渡来らしいが、はっきりしない。急に多くなったのは昭和期に入ってからである(長田 1976)。



図-1-1 オオマツヨイグサ



図-1-2 メマツヨイグサ



図-1-3 コマツヨイグサ

### 2.1.2. マツヨイグサ属植物に関する研究事例

3種の分布は、高松市において、コマツヨイグサが海浜部に最も多く、メマツヨイグサ、オオマツヨイグサは海浜部から内陸にかけて分布していた。また、コマツヨイグサは群落を形成し、メマツヨイグサは1本あるいは2~3本からなる群落の割合が多く、オオマツヨイグサは1本から数本の群落まで、ほぼ同じ割合で存在していた。また、分布地点での共存がほとんど見られず、よく似た条件の場所に分布しているものの、それほど共存関係にないといえる(末広 1980)。

実生の追跡に関して、コマツヨイグサは3月に最も多く発芽し、4月、6月、8月に個体の死亡率が高い。これは気温の日較差が大きく、水蒸気圧欠差で地表面が乾燥することによる(荻津・堀 2002)。また、一般的な可変性二年生草本とは異なり、北で一年生個体の割合が高く、南で低くなる傾向にある。これは冬季の死亡圧により、越年することの有利性がなくなり、また、繁殖成長開始の閾値サイズを場所によって変化させていることによる(荻津・堀 2003)。さらに、コマツヨイグサは生活史の地理的な変化と同様に、局所的な生育環境の差によってもフェノロジーを変化させ、死亡圧の高い時期を回避していることが示唆されている(荻津ら 2004)。

野外播種実験においては、メマツヨイグサは秋から冬(11月-2月)に播種したものの種子収量が比較的高く、生存率も高い。4月播種の一部の種子収量が高いが、4月に播種した場合、個体によって収量の低い一年生株となり、また、夏から秋(7-9月)に播種したものは生存率が高くなるが種子収量が低下する(正久 1976)。さらに、土壌水分が40-60%で種子重が最も重くなり、光合成の限界値は20%前後で、これ以下になると発育が完全に不良となる(正久ら 1974)。

ポリネーターについての研究は、オオマツヨイグサにスズメガが訪花した時間帯は19時から20時30分の間であり、開花してから約30分後が訪花のピークである。スズメガの訪花行動は花香によって誘引されるためであり、オオマツヨイグサが香りを強く発する開花後約30分後と朝方が訪花のピークとなる(Kawano *et al.* 1995)。

開花と光に関しては、オオマツヨイグサが開花し始めるのは夕方暗くなり始めてからであり、つぼみ全部が咲き終わったときの明るさは50luxであった(斉藤 1965)と報告されている。暗さを感じるのは花のがくの基部であり(斉藤 1966)、16,000lux以上の明るさの光が照射されると開花が抑制され、それ以下では、照度が大きくなるほど開花の遅れ

が大きくなる(斉藤 1969)。また、 $360\text{m}\mu \sim 540\text{m}\mu$ の波長域は、すなわち紫色、青色、緑色の光においてオオマツヨイグサは特に開花が抑制され(斉藤 1966)、メマツヨイグサについては、 $510\text{m}\mu$ 近傍、青色の波長域で開花が抑制される(斉藤 1969)。

### 2.1.3. 多摩川におけるオオマツヨイグサの減少とメマツヨイグサ、コマツヨイグサの増加

本研究の調査地である多摩川においては、かつてオオマツヨイグサが多く生育していたが、戦後減少し、めったに見られなくなり(日野の自然を守る会 1985)、2003年にはまとまった生育を確認することはできなかった。オオマツヨイグサが減少している一方で、同属のメマツヨイグサ、コマツヨイグサが増加している。

## 2.2. 研究対象地

### 2.2.1. 多摩川

#### (1) 概要

多摩川はその水源を笠取山(標高 1,941m)に発し、奥多摩湖を経て日原川、秋川、浅川等の支川を合流した後、東京都大田区羽田において東京湾に注ぐ幹川流路延長 138km、流域面積  $1,240\text{km}^2$ の一級河川である。流域の地形は上流域の関東山地及び丘陵地、中下流域の台地及び低地に区分され、流域の中下流部は、国内有数の工業地帯である京浜地区に位置しているため、人口は中流部の台地より下流に集中している。

直轄管理区間上流端から青梅市までの区間は、河川幅が狭く、いわゆる奥多摩の溪谷を形成しており、河床勾配は、 $1/60 \sim 1/250$ 程度である。青梅市から多摩橋までの区間は、河床が礫質であり河川幅は狭いものの、両岸に砂礫地の河原が形成されている。多摩橋から調布取水堰までの区間は、河川幅が広く河床が礫質であり、堰に伴う中洲、淵、早瀬が形成され、砂礫地の河原が発達し、河床勾配は  $1/230 \sim 1/1,000$ 程度である。調布取水堰から河口までは感潮区間で、河川幅は広く河床は砂泥質である。また、全域が淵であり、河口部左岸側に干潟が干出する。河床勾配は  $1/1,500 \sim 1/2,000$ 程度である。

年降水量は  $1500\text{mm}$ 程度で、水源より流下した水は、途中、奥多摩湖でいったん貯留された後、発電用として放流される。羽村堰では、毎秒  $2\text{m}^3$ 以上が下流に放流され、ほとんどは東京都の都市用水として使用された後、一部は下水処理場を經由して多摩川あるいは

支川に流入する。

高水敷きの面積は上流に向かって穏やかに増加するが、50km を境に減少するに従って、上流の山間部では高水敷が少なく、河川空間はほぼ自然のままに残されており、釣り場や観光など自然的利用が主体となっている。

一方、下流では運動場や公園緑地等の施設として利用されている。耕作地として利用されている区域は現在ほとんどない。また、日野堰下流には広大な中洲が形成されている。

植生を見ると、下流にはヨシ群落、上流にはツルヨシ群落が分布しており、15～30km 区間においてヨシ群落からツルヨシ群落への移行がみられる。5～20km 区間には造成地、人工草地在り広く分布し、15km より上流ではオギ群落が広く分布している。

上流部では奥多摩山系の自然を求め、登山、ハイキング、キャンプ等、自然にふれあえる場所であり、人々のレクリエーションの場として有名である（以上全て、リバーフロント整備センター 1996, 2001）。

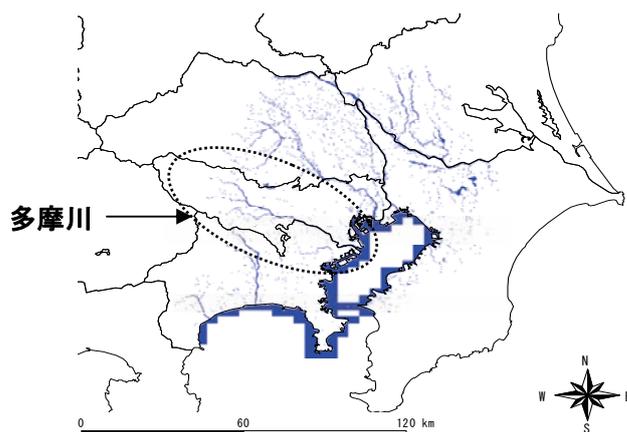


図-1-4 多摩川の位置

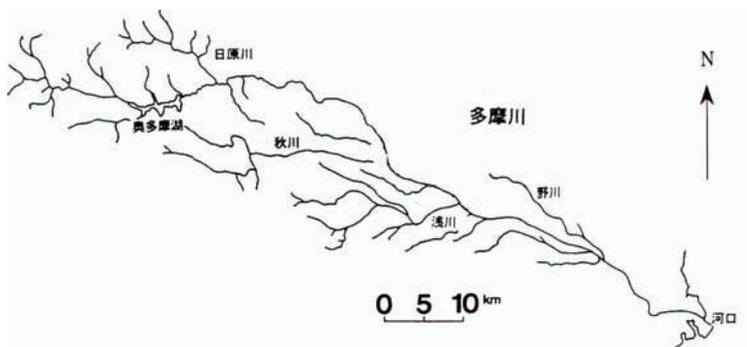


図-1-5 多摩川全域図

## (2) 裸地の面積の変遷

多摩川における河川敷の全面積は 1881 年に 3400ha, 1966 年に 2100ha, 1994 年に 1900ha と推移し, 裸地の全面積は同じく 1400ha, 200ha, 200ha と推移し, 草地の全面積は 300ha, 600ha, 600ha と推移した (倉本ら 2000) (図-1-6)。

ここ 18 年間での河川敷の植生は増加傾向にある。1976 年から 1994 年の間で植生の占有面積は約 233 ha 増加し, 特に増加傾向の著しいのはオギ群落であり, 約 155 ha 増加している。次いでニセアカシア群落, イヌコリヤナギ群落, モウソウチク・マダケ群落などが増加傾向にあり, いずれも樹木の増加傾向が目立っている (佐々木 1996)。また, 河川植生の構成種には外来種が多く (服部 1988), 多摩川においても外来種率 (用語の変更により, 本論文では従来の「帰化率」を「外来種率」とする) は高い (長田・富士 1977)。特にオオブタクサやアレチウリ *Sicyos angulatus* L.をはじめとする富栄養な立地を好む大型一年生の外来種が優占する植生が目立つ。一方, 自然裸地は減少が著しく, 約 125 ha 減少している。自然裸地の減少は, 丸石河原そのものの減少を意味している (佐々木 1996)。しかし, 上流域での貯水ダム建設, 堤防や各種水門の整備, 流域の土地利用形態の変化などにより丸石河原は減少している (佐々木 1996)。

多摩川においては裸地の面積は減少しているが, 河口に近いほうの大規模な増水の頻度は減少していない (倉本 1995)。このことから, 増水が起きてギャップができた場所に植生が成立する。外来種が多く侵入していることから, ギャップができてはすぐに植物に覆われてしまい, 裸地が減少することが考えられる。

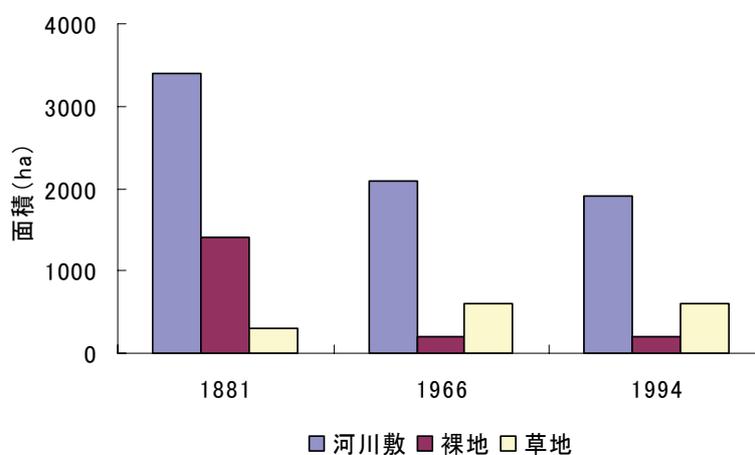


図-1-6 多摩川における河川敷, 裸地, 草地の面積の変遷  
グラフは倉本ら (2000) より作成

## 2.2.2. その他の研究対象地

多摩川において、実験に十分な個体群のオオマツヨイグサが生育していないため、山梨県南都留郡富士河口湖町と茨城県ひたちなか市の国営ひたち海浜公園においても調査を行った。3つの研究対象地の2004年における月ごとの平均気温を図-1-9に、降水量を図-1-10に示す。多摩川の平均気温と降水量は府中市のものとする。

### (1) 山梨県南都留郡富士河口湖町 (図-1-7)

富士山の北麓に位置する富士河口湖町は、緑豊かな自然と山々に恵まれ、青木ヶ原樹海に代表される森林と原野で覆われ、その間に火山噴出物で堰き止められた、河口湖、西湖があり、富士山の裾野には開けた青木ヶ原など広漠とした日本屈指の景勝地を形成している(富士河口湖町 HP 2004)。全域が富士箱根伊豆国立公園に指定されている(北村1994)。

### (2) 国営ひたち海浜公園 (茨城県ひたちなか市) (図-1-8)

国営常陸海浜公園は、1973年に米軍から返還された水戸対地射爆撃場跡地において、ひたちなか総合開発の中核施設として、関東地方の広域的なレクリエーション需要に対応するために国が設置したイ号国営公園である。公園の計画面積は350haで、阿字ヶ浦・東海砂丘に位置し、樹林地と砂丘、約1kmの砂浜海岸から構成されている。樹林ゾーン、草原ゾーン、砂丘・海浜ゾーンの3つに区分され、「海と空と緑が友達」というテーマで整備、管理、運営を進めている(国営ひたち海浜公園 HP 2004a)。本公園内には日本最大級の砂丘が残っており、1973年まで長期にわたって一般の立ち入りが禁止されていたために、自然に近い状態で残されている。この砂丘では、汀線から内陸に向かって順に海岸砂丘性の植生(海浜植生)からクロマツ林、アカマツ林へと、その場所の環境に適応して植生が連続的に変化する様子がみられる。また、寒流と暖流のぶつかる場所であることから、南方系と北方系の多くの砂丘固有の動植物が生育・生息し、貴重な生態系が形成されていることが特徴となっている(国営ひたち海浜公園 HP 2004b)。



図-1-7 富士河口湖町の位置

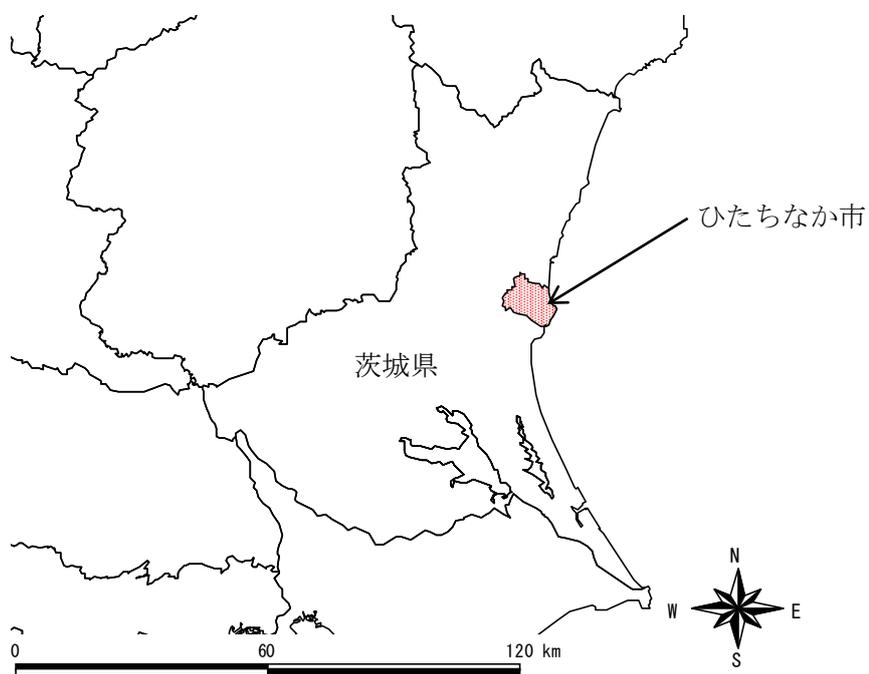


図-1-8 ひたちなか市の位置

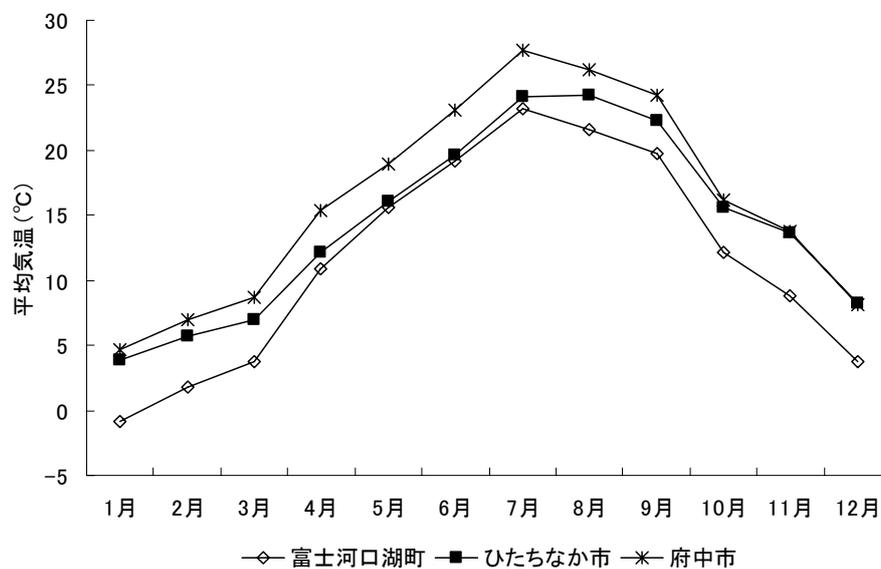


図-1-9 3つの研究対象地の2004年における月ごとの平均気温

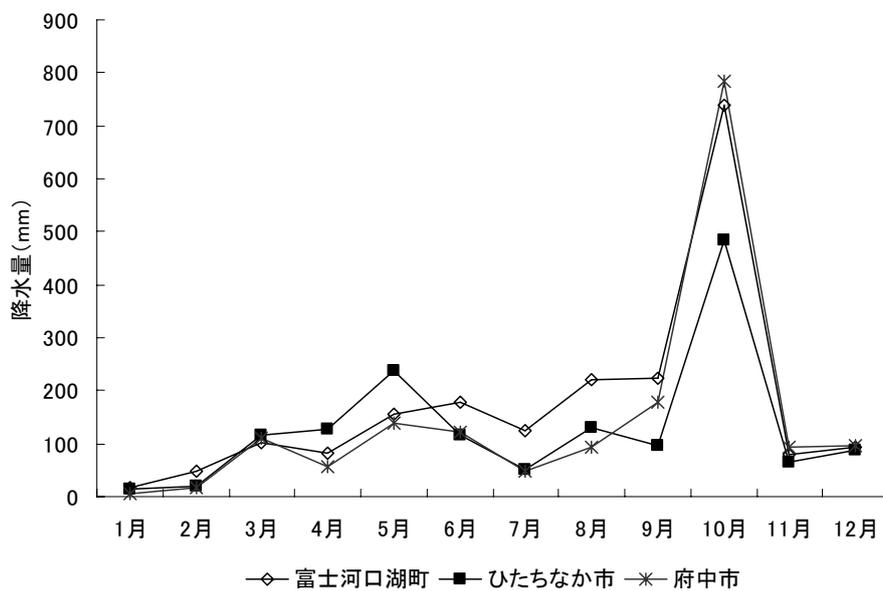


図-1-10 3つの研究対象地の2004年における月ごとの降水量

### 第 3 節 研究の目的と構成

#### 3.1. 研究の目的

多摩川においてオオマツヨイグサが減少し、メマツヨイグサ、コマツヨイグサが増加している。現在、オオマツヨイグサは都市域やその郊外ではほとんど見られなくなり、分布の中心は山間部に移ってきており、減少しつつある外来種(可知 2002)と言われている。一度繁栄した外来種が減少したメカニズムを知ることは、外来種管理において有益な情報となる。そこで、本研究ではオオマツヨイグサ、メマツヨイグサ、コマツヨイグサの生理的特性、生態的特性を比較し、また、3種の生育地である多摩川の裸地の面積の変遷と合わせて、オオマツヨイグサが減少し、メマツヨイグサ、コマツヨイグサが増加しているという、同属内の種で増減が起きているメカニズムを解明することを目的とした。

#### 3.2. 研究の構成

本論文の構成を図-1-10 に示した。第 1 章では、遺伝的多様性や外来種の一般的な認識、河川環境の現状などから、本研究の位置付けをし、目的を示した。第 2 章では、オオマツヨイグサ、メマツヨイグサ、コマツヨイグサの発芽特性を調べ、ギャップ検出機構を伴う埋土種子集団形成の生理的性質を備えているかを検討した。第 3 章では、マツヨイグサ属植物 3 種の種間での交配親和性を調べ、雑種形成の可能性を検討し、浸透性交雑の可能性を探った。これらの結果から、第 4 章でオオマツヨイグサ、メマツヨイグサ、コマツヨイグサの生理的特性と生態的特性を比較し、また、3 種の生活史戦略について考察し、オオマツヨイグサの減少とメマツヨイグサ、コマツヨイグサの増加という同属である 3 種の増減のメカニズムの解明を試みた。

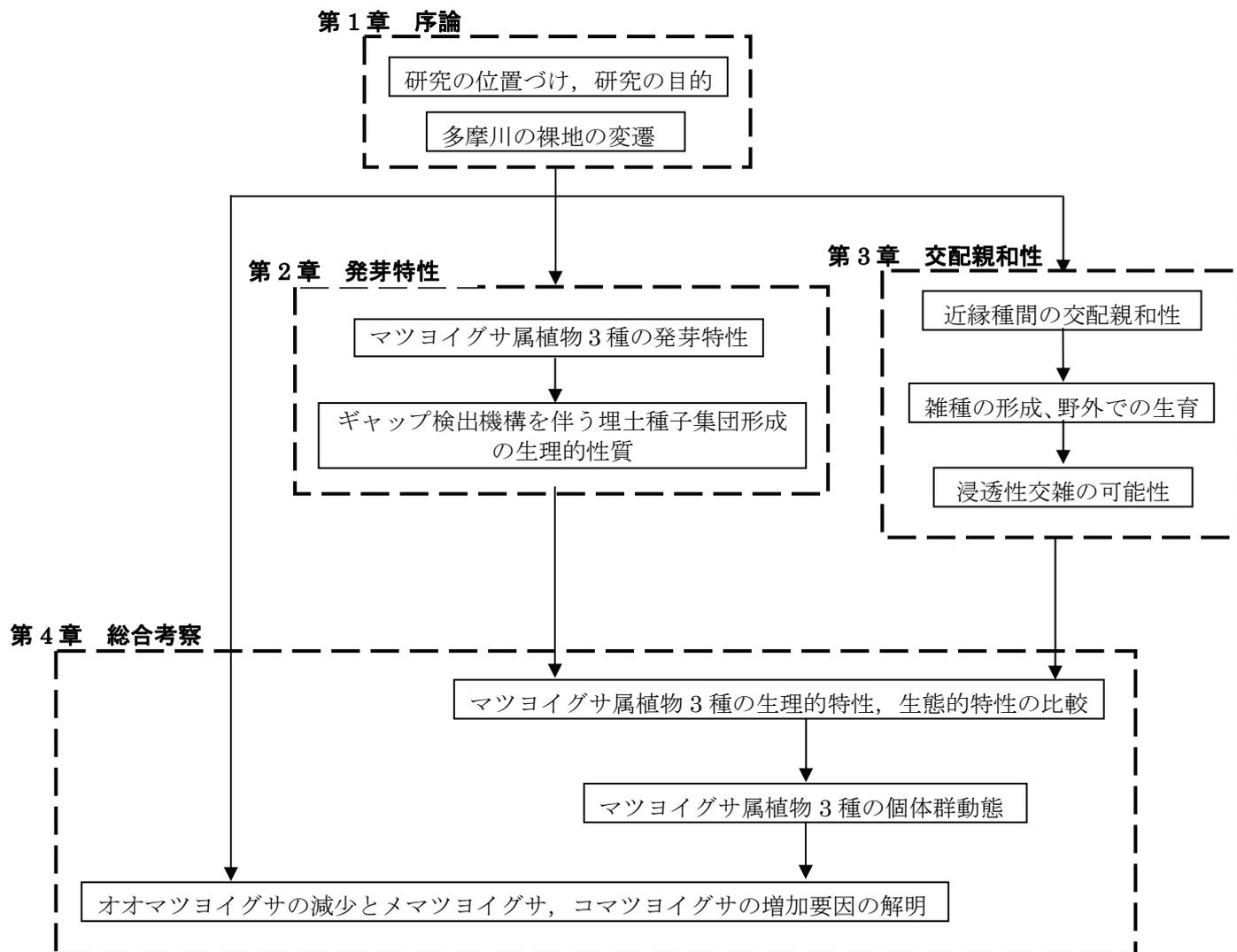


図-1-10 研究の流れ

## 第 2 章

オオマツヨイグサ, メマツヨイグサ, コマツヨイグサの  
種子発芽特性

## 第2章 オオマツヨイグサ, メマツヨイグサ, コマツヨイグサの種子発芽特性

### 2.1. 本章の背景と目的

現在, 日本列島で侵入ぶりが目立つ外来種の多くは, 原産国の荒地, 氾濫原, 乾燥地などで進化し, それらの場所の環境条件に良く適応した生活史特性を持つ植物である (鷲谷 1996)。頻繁な攪乱, 強い日射, 土壌の乾燥などの厳しい条件に適応しているそれらの植物は, 日本に移入, 野生化 (侵入) する以前から農耕地や市街地などの人為的な影響の大きい生育場所に適応しているといえる (鷲谷 2000a)。外来種として成功するかどうかは, 種子の性質に大きく依存する。外来種の多くは, 空間的散布能力, 時間的散布能力, ギャップ (植被の隙間) 検出能力などの大きい種子を作る (鷲谷・森本 1993)。

このような雑草的な種は, 発芽がギャップを検出して起こるように進化してきたと考えられる (Grime 1979)。自然界には, 一時的で季節的な植生の隙間から, もっと時間的にも空間的にも広い裸地まで, 様々な規模のギャップが存在し, 植物にはギャップを検出して発芽する機構として生理的な性質の存在が知られている。一つは変温に反応して発芽する性質 (変温効果) (Thompson *et al.* 1977 ; Thompson *et al.* 1983), もう一つは緑葉透過光にさらされると休眠が誘導され, 太陽光があたるとその休眠が解除されて発芽する性質 (緑陰感受性) (King 1975 ; Silvertown 1980) である。埋土種子集団の種子は, 温度, 光などの環境刺激によって休眠が解除され, 発芽する (鷲谷・矢原 1996)。二次遷移の先駆種や人為的攪乱に依存している種の生活史戦略にとっては, 種子の発芽が裸地化に依存して起こることが重要である (鷲谷 1987)。

そこで本章ではオオマツヨイグサ, メマツヨイグサ, コマツヨイグサについて, 変温効果, 緑陰感受性を備え, ギャップ検出機構を伴う埋土種子集団を形成するかを調べ, 同属内の種間での発芽特性の違いを検討することを目的とする。

### 2.2. 研究方法

発芽実験に用いたオオマツヨイグサの種子は, 2003年9月に茨城県ひたちなか市国営ひたち海浜公園内の砂丘で採集し, メマツヨイグサの種子は同年10月に東京都府中市四谷, 日野市落川, 多摩市一ノ宮地先の多摩川左岸河川敷で, コマツヨイグサの種子は同年10月

に神奈川県川崎市多摩区登戸新町, 東京都狛江市東和泉地先の多摩川左岸河川敷でそれぞれ採集した。同一の場所で種子の採集を行っていないのは, それぞれの種が同一の場所に生育していないからであり, 特にオオマツヨイグサは多摩川に実験に十分な規模の個体群が存在しないので, 上記の場所で種子を採集することにした。採集した種子は室温条件下でデシケーター内に保存した。

本研究では, 光条件, 温度条件を以下のように設定した。

#### 1) 光条件

以上のことを含め, 以下の4条件を設定した。

①強光 (遮光しないもの。光量は  $17.54 \mu \text{ mol/m}^2 \text{ sec}$ )

②暗黒 (プラスチックシャーレの全面を二重のアルミホイルで遮光したもの)

③弱光 (プラスチックシャーレの側面と底面を二重のアルミホイルで遮光し, 上面に寒冷紗を重ねたもの)

④緑葉透過光 (プラスチックシャーレの側面と底面を二重のアルミホイルで遮光し, 上面にギシギシの葉で覆ったもの)

④は, 野外での他の植物によって庇蔭された状況を模してギシギシ *Rumex japonicus* Houtt.の葉でシャーレを覆った区を設定した。ギシギシを用いたのは河原に多く自生し, 葉面積が比較的広く, シャーレを覆うのに適しているためである。また, ③は緑葉透過光と同一の光量子密度で, 緑葉を透過しない条件区を設定し, 対象種の緑陰感受性を検証するための条件区である。緑葉透過光条件処理区内の光透過率を, 光量子計 (LightMeterModelLI-250) を用いて測定したところ, 9.2%であったため, 同様の光透過率になるように白と灰色の寒冷紗で庇蔭した。

#### 2) 温度条件

温度条件については, 変温によって発芽が促進される報告が多い (Thompson *et al.* 1983)。一般に気温の日較差がある野外に播種した種子は, 恒温条件下よりも良好な発芽状況を示す。すなわち, 発芽率の高まりや発芽適温幅の拡大が予想される (King 1975)。そこで, 日本の草原群落を構成する多くの種の発芽に好適であるとされる  $20^\circ\text{C}$ ないし  $25^\circ\text{C}$  (Hayashi 1979) を基準に, 以下のように設定した。

①恒温条件 ( $10^\circ\text{C}$ ,  $15^\circ\text{C}$ ,  $20^\circ\text{C}$ ,  $25^\circ\text{C}$ ,  $30^\circ\text{C}$ )

②変温条件 ( $5/15^\circ\text{C}$ ,  $10/20^\circ\text{C}$ ,  $15/25^\circ\text{C}$ ,  $20/30^\circ\text{C}$ ,  $25/35^\circ\text{C}$ )

1) で述べた4つの光条件と2)の10の温度条件を組み合わせ, 各種40ずつ実験区を設

定した。また、それぞれ 12 時間交代で明期と暗期を設定し、変温条件では暗期の方を低温にした。これらの条件を温度勾配恒温器（日本医科機器製作所）で設定し、実験を行った。

各条件とも、直径 6cm のプラスチックシャーレに石英砂を 15g 敷いたものを発芽床とし、蒸留水で湿らせた上に種子 50 粒を置床した。実験は 3 反復で行った。実験開始から 1 日おきに発芽した種子数を計測し、その種子は除去し、乾燥しないように蒸留水を適量与えた。また、発芽は子葉の突出をもって判定した。実験開始から 30 日目を最終発芽率とした。

実験は、2003 年 12 月から 2004 年 1 月にかけて行った。

### 2.3. 結果

オオマツヨイグサ, メマツヨイグサ, コマツヨイグサの最終発芽率を図-2-1, 2-2, 2-3 に示す。統計解析については、一元配置の分散分析, および Tukey の多重比較検定を行い、最終発芽率は全て逆正弦変換を行った。Tukey の多重比較検定を有意水準 5 %で行った結果、有意差が認められたものを表-2-1 に示す。

オオマツヨイグサは 25°C区, 30°C区, 15/25°C区, 20/30°C区で高い発芽率を示した (図-2-1)。温度条件において、積算温度の等しい、恒温条件 10°C-強光区と変温条件 5/15°C-強光区, 15°C-強光区と 10/20°C-強光区, 20°C-弱光区と 15/25°C-弱光区においてそれぞれ有意な差が認められた (Tukey の多重比較検定  $p < 0.05$ )。光条件においては 10/20°C-弱光区と 10/20°C-緑陰透過光区で有意な差が認められた (Tukey の多重比較検定  $p < 0.05$ ) (図-2-1)。

メマツヨイグサにおいては 25°C-強光区, 20/30°C-強光区ではほぼ 100%に近い発芽率を示した (図-2-2)。積算温度の等しい、恒温条件 20°C-弱光区と変温条件 15/25°C-弱光区, 恒温条件 25°C-弱光区と変温条件 20/30°C区-弱光区で有意な差が認められた (Tukey の多重比較検定  $p < 0.05$ )。また、20°C区, 25°C区においては強光条件処理区と弱光条件処理区, 暗黒条件処理区, 緑葉透過光条件処理区で有意な差が認められた (Tukey の多重比較検定  $p < 0.05$ ) が、変温条件区においては光条件の間で有意な差は認められなかった (Tukey の多重比較検定  $p > 0.05$ )。また、全温度条件区において、弱光条件区と緑葉透過光条件処理区の間で有意な差が認められなかった (Tukey の多重比較検定  $p > 0.05$ )。暗黒条件に関しては、変温条件 15/25°C以上の条件区では発芽率が高いが、恒温条件区においては温度が高くても発芽がほとんど見られなかった (図-2-2)。

コマツヨイグサは他の 2 種に比べて低い温度条件区において高い発芽率を示した。温度

条件においては積算温度の等しい, 恒温条件 20°C-強光区と変温条件 15/25°C-強光区で有意な差が認められた (Tukey の多重比較検定  $p < 0.05$ )。また, 20/30°C区において弱光条件処理区と緑葉透過光条件処理区において有意な差が認められた (Tukey の多重比較検定  $p < 0.05$ ) (図-2-3)。

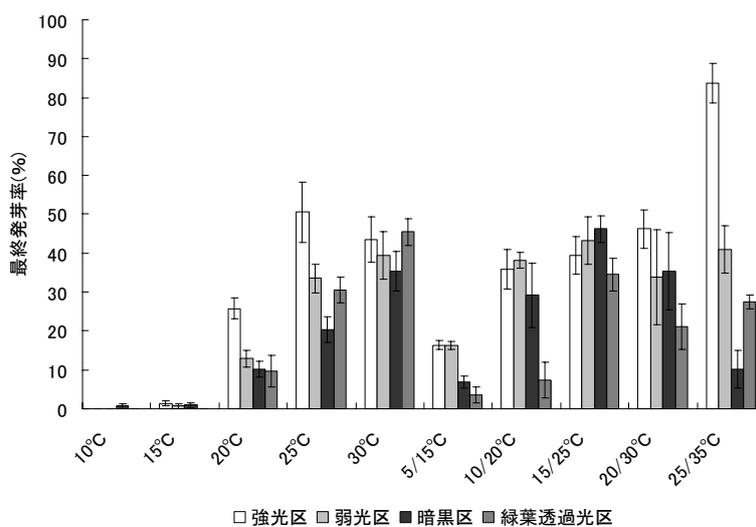


図-2-1 オオマツヨイグサの最終発芽率

エラーバーは標準偏差を示す (以下, 全て同様)

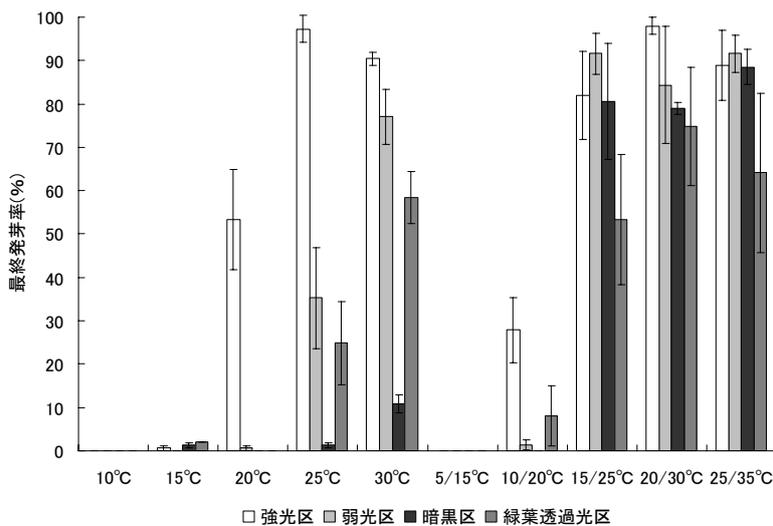


図-2-2 メマツヨイグサの最終発芽率

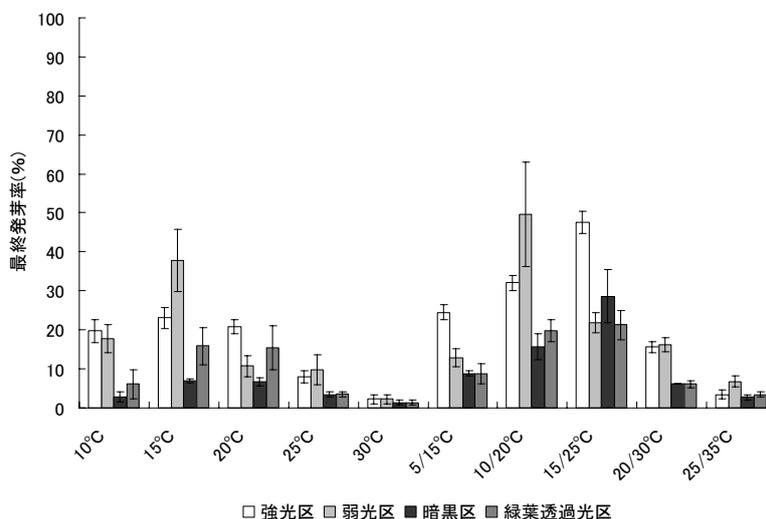


図-2-3 コマツヨイグサの最終発芽率

表-2-1 Tukey の多重比較検定による最終発芽率の解析結果  
ただし、有意差が認められたもののみを示す

種類	有意差のみられた実験区の組み合わせ	P値
オオマツヨイグサ	10°C-強光, 5/15°C-強光	0.000
	15 °C-強光, 10/20 °C-強光	0.000
	20 °C-弱光, 15/25 °C-弱光	0.005
	10/20 °C-弱光, 10/20 °C-緑陰透過光	0.028
メマツヨイグサ	20 °C-弱光, 15/25 °C-弱光	0.000
	25 °C-弱光, 20/30 °C-弱光	0.012
	20 °C強光, 弱光	0.000
	20 °C強光, 暗黒	0.000
	20 °C強光, 緑葉透過光	0.000
	25 °C強光, 弱光	0.004
	25 °C強光, 暗黒	0.000
	25 °C強光, 緑葉透過光	0.002
コマツヨイグサ	20 °C-強光, 15/25 °C-強光	0.036
	20/30 °C弱光, 緑葉透過光	0.003

次に, 3種の20℃区, 15/25℃区における3種の累積発芽率を図-2-4, 図-2-5に, オオマツヨイグサの15/25℃区における累積発芽率を図-2-6に, メマツヨイグサの20/30℃区における累積発芽率を図-2-7に, コマツヨイグサの15/25℃区における累積発芽率を図-2-8に示す。また, Timson(1965)より, それぞれの germination index (発芽勢) を表 2-2~2-6に示す。germination index とは, 発芽がどれだけ速く発芽するか, その度合いであり (タキイ種苗 HP 2004), 測定日の累積発芽率をすべて足し, 測定回数で割ったものである。最終発芽率が同一のものは数値が大きいほうが発芽速度が速いことを示す。

3種の中で発芽速度が速いのはオオマツヨイグサとメマツヨイグサで, 実験を開始してから1週間程度で発芽は完了したが, コマツヨイグサは長期間に渡って発芽し, 実験開始から1ヶ月経っても発芽は続いた。これは, 恒温条件においても変温条件においても同じであった。(図-2-4, 図-2-5)。germination index については, 恒温条件20℃区においてメマツヨイグサとコマツヨイグサの間で有意な差が認められ (Tukeyの多重比較検定  $p<0.05$ ) (表-2-2), 変温条件15/25℃区においてはメマツヨイグサとオオマツヨイグサ, コマツヨイグサの間で有意な差が認められた (Tukeyの多重比較検定  $p<0.05$ ) (表-2-3)。オオマツヨイグサの15/25℃区においては, 光条件の間で累積発芽率はほとんど変わらず, germination index も有意な差が認められなかった ( $p>0.05$ ) (図-2-6, 表-2-4)。メマツヨイグサの20/30℃区においては, 全ての光条件で高い発芽率を示した。germination index は強光条件で90と最も大きく, 他の光条件においても70以上と大きかった。また, 有意な差が認められなかった ( $p>0.05$ ) (図-2-7, 表-2-5)。コマツヨイグサの15/25℃区においては, 全ての光条件において実験期間内に発芽が完了せず, 発芽し続けた。最も大きい強光条件の累積発芽率で47.6%であった。コマツヨイグサの germination index は強光条件区とそれ以外の光条件区において, 前者のほうが有意に大きかった (Tukeyの多重比較検定  $p<0.05$ ) (図-2-8, 表-2-6)。

第2章 オオマツヨイグサ, メマツヨイグサ, コマツヨイグサの種子発芽特性

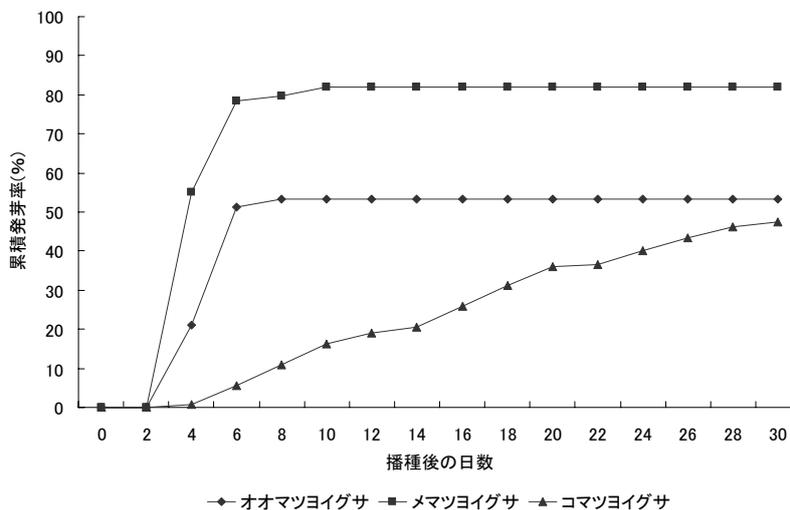
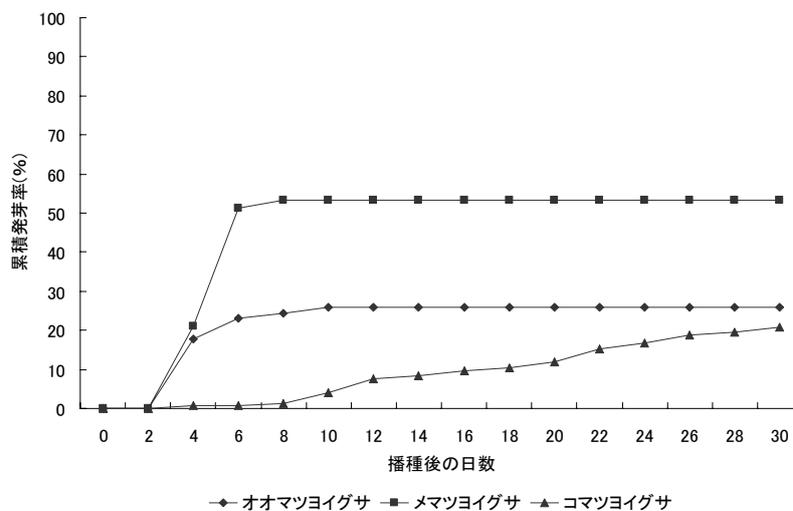


図-2-5 15/25°C区-強光条件における3種の累積発芽率

表-2-2 20°C区-強光条件の germination index

	germination index ± s.d.	
オオマツヨイグサ	23.26 ± 4.46	ab
メマツヨイグサ	47.52 ± 20.26	a
コマツヨイグサ	9.76 ± 2.61	b

表-2-3 15/25°C区-強光条件の germination index

	germination index ± s.d.	
オオマツヨイグサ	47.52 ± 8.35	b
メマツヨイグサ	74.28 ± 17.13	a
コマツヨイグサ	25.35 ± 2.46	b

表中のアルファベットは有意差があることを示す (Tukey の多重比較検定 p<0.05)

第2章 オオマツヨイグサ, メマツヨイグサ, コマツヨイグサの種子発芽特性

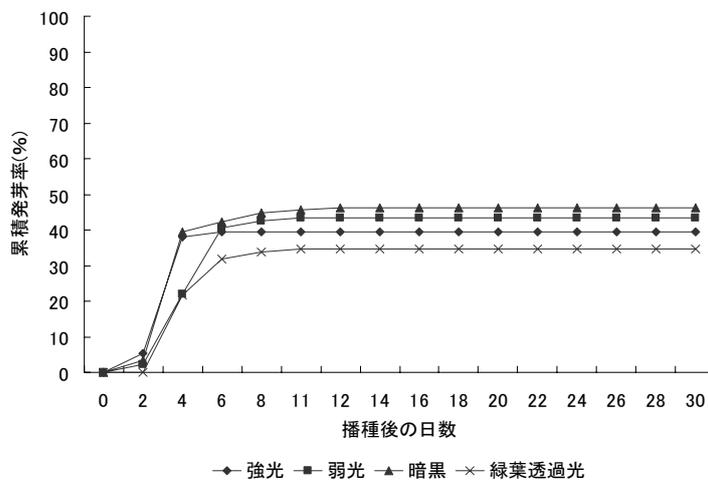


図-2-6 オオマツヨイグサの 15/25°C区における累積発芽率

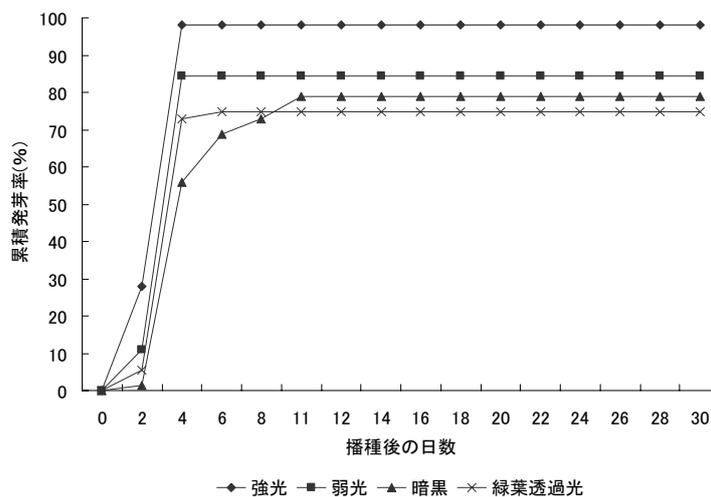


図-2-7 メマツヨイグサの 20/30°C区における累積発芽率

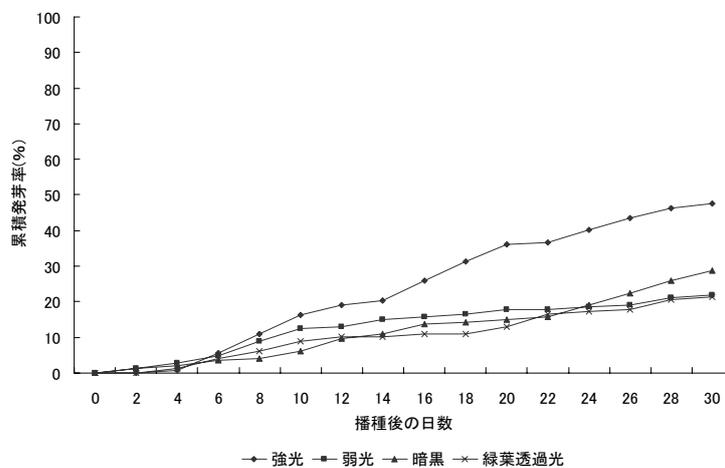


図-2-8 コマツヨイグサの 15/25°C区における累積発芽率

s 表-2-4 オオマツヨイグサの 15/25°C 区の germination index

germination index ± s.d.	
強光	37.09 ± 7.09
弱光	38.87 ± 8.38
暗黒	42.48 ± 5.07
緑葉透過光	31.12 ± 6.79

表-2-5 メマツヨイグサの 20/30°C 区の germination index

germination index ± s.d.	
強光	93.31 ± 4.086
弱光	79.50 ± 21.52
暗黒	71.16 ± 3.13
緑葉透過光	70.05 ± 22.43

表-2-6 コマツヨイグサの 15/25°C 区の germination index

germination index ± s.n.		
強光	25.35 ± 2.46	a
弱光	13.80 ± 4.66	b
暗黒	12.85 ± 6.08	b
緑葉透過光	11.26 ± 2.77	b

表中のアルファベットは有意差があることを示す (Tukey の多重比較検定 p<0.05)

## 2.4. 考察

オオマツヨイグサは、積算温度の等しい、恒温条件 10°C-強光区と変温条件 5/15°C-強光区、15°C-強光区と 10/20°C-強光区、20°C-弱光区と 15/25°C-弱光区においてそれぞれ変温条件のほうが有意に発芽率が高かったことから、この温度条件内で変温効果を持つことが考えられる。また、10/20°C条件区においては緑陰感受性を備えていることが考えられる。このことから、緑陰の 10~20°Cの変温条件下においては埋土種子集団を形成する可能性があることが示唆された。野外において地表面温度が約 10~20°Cになるのは 10月-12月、3月-4月 (Kachi 1990) であり、オオマツヨイグサはこの時期に季節的埋土種子集団を形成する可能性があると考えられる。また、平均温度 20°C以上では光条件に関係なく発芽したことから、4月以降、地表面温度が上昇する生育に不適な環境であると考えられる、暗黒状態や植物に被蔭された状態においても発芽することが推察される。オオマツヨイグサの発芽時期が秋と春のため、発芽時期においてはギャップが検出されると光条件に関係なく発芽すると考えられる。

メマツヨイグサは恒温条件区よりも積算温度が等しいそれぞれの変温条件区において発芽率が有意に高かったことから、変温効果により発芽が促進されることが示唆された。メ

マツヨイグサは一年中発芽するが、秋に発芽した個体の成長量が最も大きい（正久ら 1976）。この時期の裸地の地表面温度の日較差は約 20℃（Kachi 1990）あり、変温によってメマツヨイグサの発芽が促進されると考えられる。光条件に着目すると、弱光条件処理区と緑葉透過光条件処理区では有意な差が認められなかったことから、メマツヨイグサは緑陰感受性を持たないことが言える。また、変温条件区において4つの光条件の間で有意な差が認められなかったことから、メマツヨイグサの発芽は光条件よりも温度条件が支配的であり、変温条件 15/25℃以上では光条件に関係なく発芽する。恒温条件区においては暗黒条件において発芽率が有意に低かったことから、光要求性を備えていることが考えられる。光要求性は埋土種子集団を形成することに寄与している（Pons 2000）。よって、メマツヨイグサはギャップ検出機構を持ち、永続的埋土種子集団を形成する可能性のあることが示唆された。

コマツヨイグサは積算温度が等しい 15/25℃-強光区が 20℃-強光区よりも有意に発芽率が高かったことから、変温効果が認められた。また、20/30℃区において弱光条件処理区が緑葉透過光条件処理区よりも有意に発芽率が高かったことから、緑陰感受性が認められた。これらのことより、永続的埋土種子集団を形成すると考えられる。また、他の2種に比べて発芽速度が遅く、発芽期間が長いことから、ギャップが検出されるのを待ち、長期間に渡って発芽の機会があれば発芽する戦略をとると考えられる。2004年2月に多摩川河川敷においてメマツヨイグサよりもコマツヨイグサの実生が多く確認されたことから、他の植物があまり生育しない冬に発芽し、定着する（荻津 2002）ことが支持された。

以上のことより、オオマツヨイグサは発芽率がメマツヨイグサに比べたら低く、冬季に季節的埋土種子集団を形成する可能性が示唆された。一方、メマツヨイグサとコマツヨイグサはギャップ検出機構を持ち、発芽時期が年間を通して長いことから、攪乱などでできたギャップに反応して発芽して実生が定着し、個体群を維持していくことができると考えられる。

また、germination index はメマツヨイグサがオオマツヨイグサ、コマツヨイグサより有意に大きかった。germination index が最も大きいメマツヨイグサは、最終発芽率が高く、発芽速度が速かった。次いで germination index が大きいオオマツヨイグサは、最終発芽率が低い、発芽速度が速かった。コマツヨイグサは最終発芽率が低く、発芽速度が速かったことから、germination index が小さくなった。これらのことより、メマツヨイグサは発芽時期にはほとんどの種子が発芽し、発芽が出揃うのが早いことが考えられ、オオマツヨ

イグサは発芽時期になったら発芽が出揃うのは早いですが、発芽率が低く、コマツヨイグサは発芽が長期間に渡り、一斉に発芽が出揃うことはないと考えられる。このことから、子孫を残すためにオオマツヨイグサとメマツヨイグサは一斉発芽をし、コマツヨイグサは一斉発芽をしない戦略を持っていることが推察された。

## 第 3 章

### マツヨイグサ属植物 3 種における雑種形成の可能性

## 第3章 マツヨイグサ属植物3種における雑種形成の可能性

### 第1節 本章の目的

本研究の対象種であるオオマツヨイグサとメマツヨイグサにおいても雑種形成が報告されており、人工的に作られた雑種はオオメマツヨイグサと名付けられている。葉や花部の形態などは、ほぼ両者の中間的性質を備えており、個体によって若干の差異が見られる(浅井 1996)。よって、本章では、第1節において、マツヨイグサ属植物3種に対して人工受粉実験を行って、交配親和性を検討し、結実した種子の発芽能力を発芽実験によって検証した。さらに、第2節では、自然条件下において形態調査を行ない、雑種個体が実際に野外で生育しているかを検討した。以上のことより本章では、3種間の交配親和性を検証し、また浸透性交雑の可能性を検討することを目的とする。

### 第2節 マツヨイグサ属植物3種における種間の交配親和性の検討

#### 2.1. 研究方法

##### (1) 人工受粉実験

オオマツヨイグサ、メマツヨイグサ、コマツヨイグサの3種について、それぞれの組み合わせで人工的に受粉させ、種子の結実率、蒴果ごとの種子数、種子重、種子の形態を調べた。なお、結実率は結実蒴果数/交配花数とした。人工受粉の処理の組み合わせは以下の通りである。

- ①オオマツヨイグサのめしべ×メマツヨイグサの花粉(以下、①オ♀×メ♂とする)
- ②メマツヨイグサのめしべ×オオマツヨイグサの花粉(以下、②メ♀×オ♂とする)
- ③メマツヨイグサのめしべ×コマツヨイグサの花粉(以下、③メ♀×コ♂とする)
- ④コマツヨイグサのめしべ×オオマツヨイグサの花粉(以下、④コ♀×オ♂とする)
- ⑤コマツヨイグサのめしべ×メマツヨイグサの花粉(以下、⑤コ♀×メ♂とする)

なお、オオマツヨイグサのめしべ×コマツヨイグサの花粉を受粉させる処理は、オオマツヨイグサの個体数が実験に十分に存在しなかったため行なっていない。

実験当日の夕方に咲きそうなたつぼみを選び、そのつぼみのおしべを取り除き、柱頭に別

の種の花粉を人工的に受粉させた。受粉作業を行ったものには他の花粉が付着しないように袋をかけた。マツヨイグサ属植物の花は開花した翌日の朝にはしぼむので、花がしぼんで十分に時間が経った一週間後に袋をはずした。袋を外した後、蒴果が成熟した頃に蒴果ごと採集した。

①オ♀×メ♂の実験はオオマツヨイグサが多く自生している茨城県ひたちなか市国営ひたち海浜公園内において、②メ♀×オ♂～⑤コ♀×メ♂の実験は東京都狛江市東和泉地先の多摩川左岸側の中洲において行った。各実験は2004年7月から9月にかけて行った。

また、メマツヨイグサ、コマツヨイグサの自然状態での結実率、自家受粉による結実率を調べるために、同様に袋がけ実験を行った。オオマツヨイグサに関しては、個体数が実験に十分なだけ存在しないので、自家受粉による結実率は先行研究より引用した。また、蒴果ごとの種子数、種子重、種子の形態についても、3種の自然状態で結実した種子、自家受粉によって結実した種子を用いて測定した。

オオマツヨイグサの自家受粉による結実率を調べるための袋がけ実験は2002年8月に山梨県南都留郡富士河口湖町において、メマツヨイグサの自然状態での結実率、自家受粉による結実率を調べるための袋がけ実験は2002年8月に2003年8月に東京都府中市四谷、日野市落川、多摩市一ノ宮地先の多摩川左岸で、コマツイグサの同様の実験は2002年8月に2003年8月に東京都狛江市東和泉地先の多摩川左岸側の中洲において行った。

## (2) 発芽実験

発芽実験には人工受粉実験において結実した種子を用いた。光条件は強光条件区とし、温度条件は、以下のように設定した。

- 1) 恒温条件 (10℃, 15℃, 20℃, 25℃, 30℃)
- 2) 変温条件 (5/15℃, 10/20℃, 15/25℃, 20/30℃, 25/35℃)

以上、10の実験区を①オ♀×メ♂、②メ♀×オ♂、③メ♀×コ♂について設けた。④コ♀×オ♂と⑤コ♀×メ♂は採集した種子が少なかったため、25/35℃と30℃の条件区を除外して設けた。また、それぞれ12時間交代で明期と暗期を設定し、その際変温条件では暗期の方を低温にした。これらの条件を温度勾配恒温器(日本医科機器製作所)で設定し、実験を行った。実験開始から30日目を最終発芽率とした。

また、3種の自然状態、自家受粉によって結実した種子についても同様の実験を行った。3種の自然状態によって結実した種子を用いた実験は2003年12月～2004年1月に、自

自家受粉によって結実した種子を用いた実験は2002年12月～2003年1月に行った。

各条件とも、直径6cmのプラスチックシャーレに石英砂を15g敷いて蒸留水で湿らせたものを発芽床とした。①オ♀×メ♂、②メ♀×オ♂、③メ♀×コ♂に関しては種子50粒を置床し、④コ♀×オ♂は30粒を、⑤コ♀×メ♂は35粒を置床した。実験はそれぞれ3反復で行った。実験開始から1日おきに発芽した種子数を計測し、発芽した種子は除去し、乾燥しないように蒸留水を適量与えた。発芽は子葉の突出をもって判定した。

## 2.2. 結果

### (1) 結実率

それぞれの処理方法における結実率と3種の自然状態と自家受粉における結実率を図-3-2-1に示す。

①オ♀×メ♂、②メ♀×オ♂、③メ♀×コ♂は80%以上と高い結実率を示したが、④コ♀×オ♂は15%、⑤コ♀×メ♂は33%と低い結実率を示した。一元配置の分散分析より、有意差が認められた ( $p<0.05$ ) ことから、Tukeyの多重比較法を用いて解析を行った(図-3-2-1)。解析の結果、④コ♀×オ♂と⑤コ♀×メ♂がその他の結実率よりも有意に低かった ( $p<0.05$ )。また、子房親ごとの処理区において、同様の解析を行ったところ、オオマツヨイグサ、メマツヨイグサについては有意な差が認められなかったが ( $p>0.05$ )、コマツヨイグサについては④コ♀×オ♂、⑤コ♀×メ♂が自然状態、自家受粉よりも有意に低かった ( $p<0.05$ )。

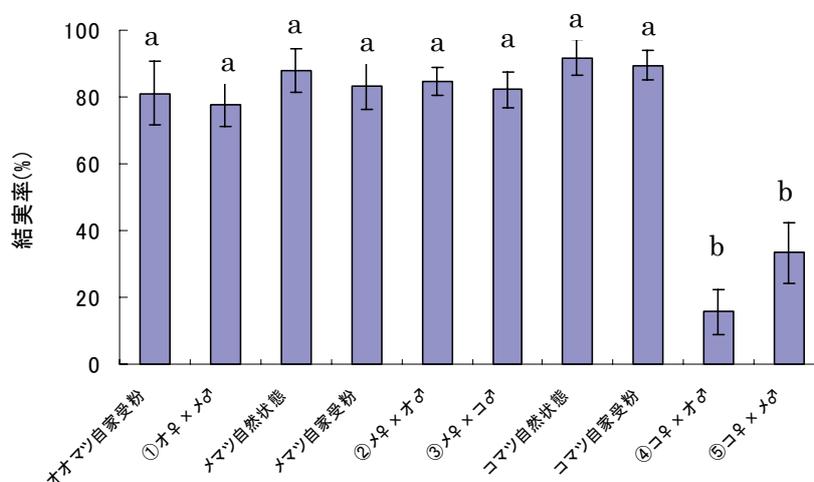


図-3-2-1 人工受粉実験における処理区ごとの結実率

グラフ上のアルファベットは有意差があることを示す (Tukeyの多重比較検定  $p<0.05$ )

(2) 蒴果ごとの種子数

それぞれの処理方法の蒴果あたりの種子数と自然状態と自家受粉における種子数を図-3-2-2に、処理区ごとの蒴果あたりの種子数を図-3-2-3に示す。

子房親ごとの処理区において、結実率と同様の解析を行ったところ、オオマツヨイグサは自然状態と①オ♀×メ♂で有意な差が認められた ( $p<0.05$ )。メマツヨイグサ、コマツヨイグサに関しては、自然状態と受粉処理間で有意な差は認められなかった ( $p>0.05$ )。受粉処理間では、①オ♀×メ♂と②メ♀×オ♂、③メ♀×コ♂の間で、後者のほうが有意に種子数が多く、①オ♀×メ♂と④コ♀×オ♂、⑤コ♀×メ♂の間では、前者のほうが有意に種子数が多かった ( $p<0.05$ )。

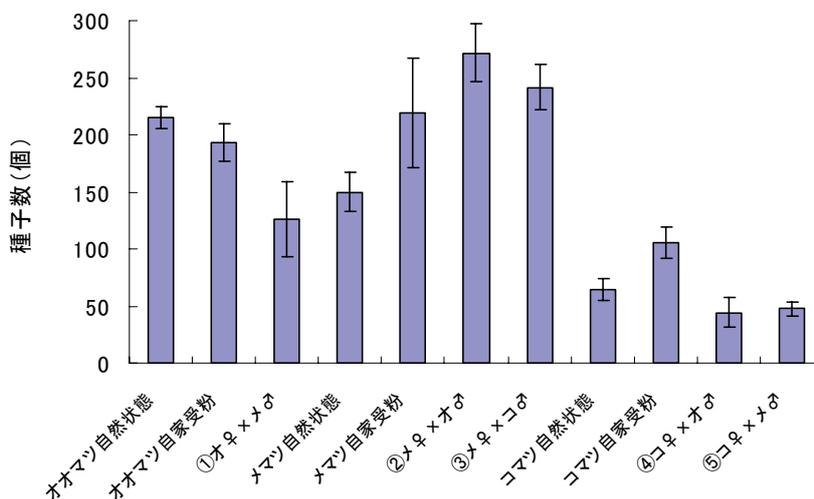


図-3-2-2 人工受粉実験における蒴果あたりの種子数

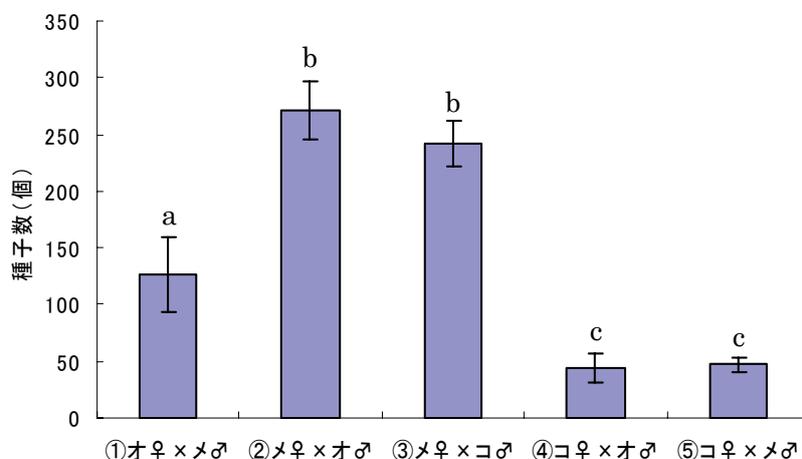


図-3-2-3 人工受粉実験における処理区ごとの蒴果あたりの種子数

グラフ上のアルファベットは有意差があることを示す (Tukeyの多重比較検定  $p<0.05$ )

(3) 種子の形態, 種子の重さ

それぞれの処理方法ごとの種子の平均の大きさと, 自然状態と自家受粉における種子の平均の大きさを図-3-2-4に, また, それぞれの100粒重を図-3-2-5に示す。

形態について, オオマツヨイグサの種子は褐色~濃褐色で角ばり, メマツヨイグサの種子は褐色~濃褐色またはほとんど黒色で角ばり, コマツヨイグサの種子は褐色で楕円状~球状(清水 2003)であるが, それぞれを子房親とした雑種の種子は子房親とした種と同じ種子の形態であった。種子の大きさは, メマツヨイグサを子房親とする処理区の中で, 自然状態とそれ以外で有意な差が認められたが (Tukey  $p < 0.05$ ), オオマツヨイグサ, コマツヨイグサに関しては有意な差は認められなかった ( $p > 0.05$ ) (図-3-2-4)。また, 受粉処理区間においても有意な差は認められなかった ( $p > 0.05$ )。さらに, 100粒重に関して, 有意な差は認められなかった ( $p > 0.05$ ) (図-3-2-5)。

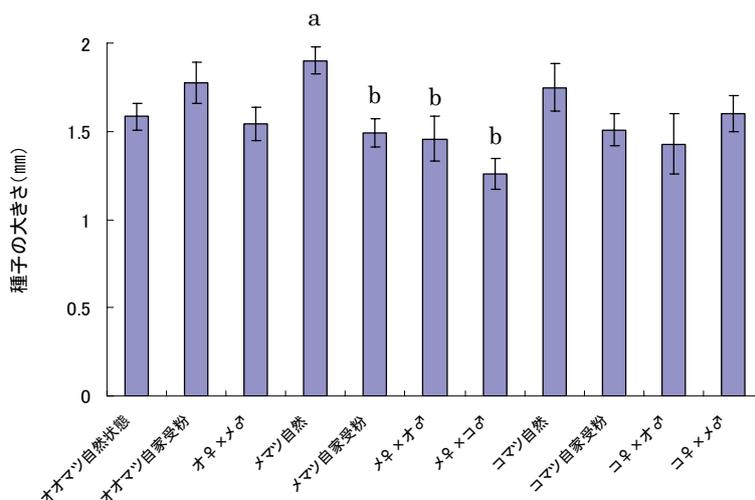


図-3-2-4 それぞれの実験における処理区ごとの種子の大きさ

グラフ上のアルファベットは有意差があることを示す (Tukey の多重較検定  $p < 0.05$ )

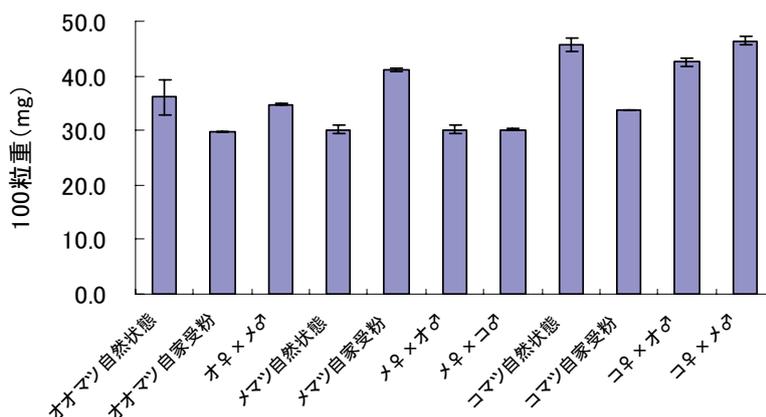


図-3-2-5 それぞれの実験における処理区ごとの種子の100粒重

(4) 発芽率

発芽実験における受粉処理区ごとの最終発芽率を図-3-2-6に示す。

①オ♀×メ♂は 15/25℃区以上の温度条件では高い発芽率を示し、②メ♀×オ♂、③メ♀×コ♂は 20℃区、15/25℃区以上の変温条件では高い発芽率を示した。④コ♀×オ♂はすべての温度条件において50%以上の発芽率を示し、⑤コ♀×メ♂は実験を行っていない30℃区、25/35℃区以外のすべての温度条件において60%未満の発芽率を示した。

積算温度が等しい、恒温条件20℃区と変温条件15/25℃区に注目すると、20℃区においては①オ♀×メ♂、③メ♀×コ♂、⑤コ♀×メ♂と②メ♀×オ♂、④コ♀×オ♂の間で後者のほうが有意に発芽率が高かった (Tukey p<0.05)。また、15/25℃区においては、①オ♀×メ♂、②メ♀×オ♂、③メ♀×コ♂、④コ♀×オ♂が⑤コ♀×メ♂よりも有意に発芽率が高かった (Tukey p<0.05)。

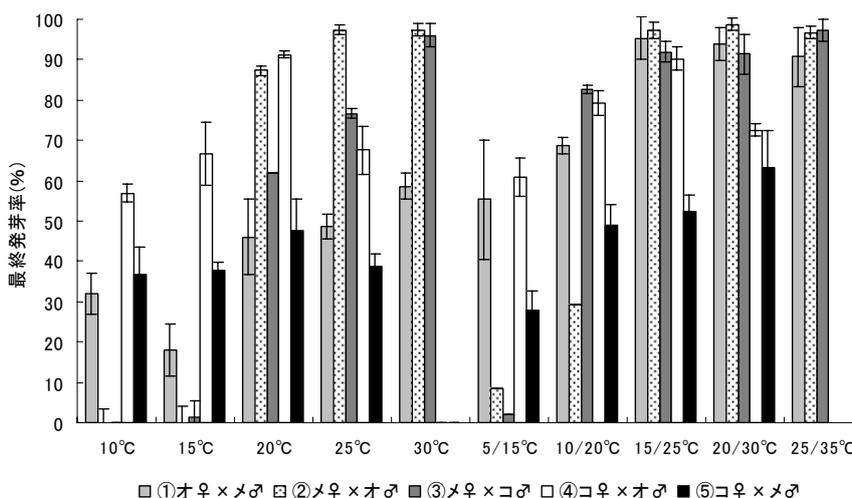


図-3-2-6 発芽実験における処理区ごとの最終発芽率

グラフ上の N.S.は有意差が認められなかったことを示す (Tukey の多重比較検定 p>0.05)

表-3-2-1 図-3-2-6 における Tukey の多重比較検定による最終発芽率の解析結果  
ただし、有意差が認められたもののみを示す

温度条件	有意差のみられた実験区の組み合わせ	P値
20℃	①オ♀×メ♂-②メ♀×オ♂	0.000
	①オ♀×メ♂-③メ♀×コ♂	0.024
	②メ♀×オ♂-③メ♀×コ♂	0.012
	②メ♀×オ♂-④コ♀×メ♂	0.002
	②メ♀×オ♂-⑤コ♀×メ♂	0.000
	③メ♀×コ♂-⑤コ♀×メ♂	0.034
15/25℃	①オ♀×メ♂-⑤コ♀×メ♂	0.033
	②メ♀×オ♂-⑤コ♀×メ♂	0.007
	③メ♀×コ♂-⑤コ♀×メ♂	0.038
	④コ♀×メ♂-⑤コ♀×メ♂	0.044

子房親ごとに発芽率をまとめたものを図-3-2-7~3-2-10に示す。オオマツヨイグサを子房親とした処理区では、変温条件 25/35℃区以外の処理区において①オ♀×メ♂が自然状態よりも有意に高い発芽率を示した(図-3-2-7)(表-3-2-2)。自家受粉処理は富士河口湖町で行い、そのオオマツヨイグサは栽培されていたものなので、参考までにして置く。自家受粉処理においては全て50%以下であった(図-3-2-8)。メマツヨイグサを子房親とした処理区では、恒温条件10℃区、15℃区、変温条件5/15℃区以外の処理区において高い発芽率を示した(図-3-2-9)。変温条件10/20℃区において、③メ♀×コ♂と②メ♀×オ♂、自然状態の間で有意な差が認められ(Tukey  $p < 0.05$ )、恒温条件25℃区において、②メ♀×オ♂と自家受粉の間で有意な差が認められた(Tukey  $p < 0.05$ )(表-3-2-3)。コマツヨイグサを子房親とした処理区では、全ての温度条件区において、④コ♀×オ♂が自然状態、自家受粉よりも有意に発芽率が高く(Tukey  $p < 0.05$ )、また、⑤コ♀×メ♂は自家受粉よりも有意に高かった(Tukey  $p < 0.05$ )(図-3-2-10)(表-3-2-4)。

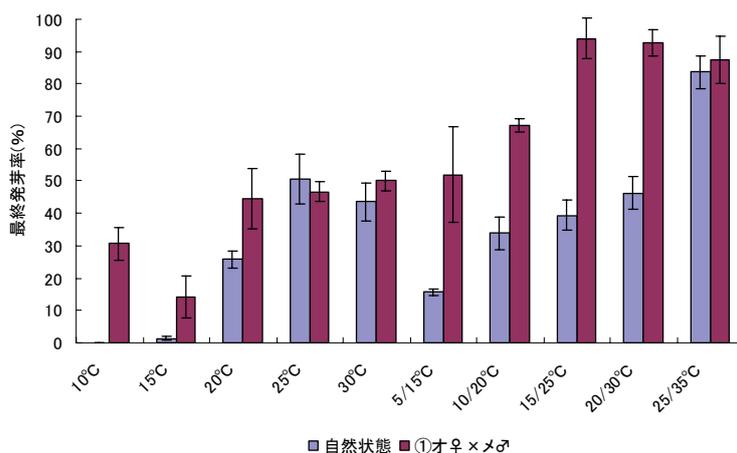


図-3-2-7 オオマツヨイグサの自然状態と①オ♀×メ♂の最終発芽率

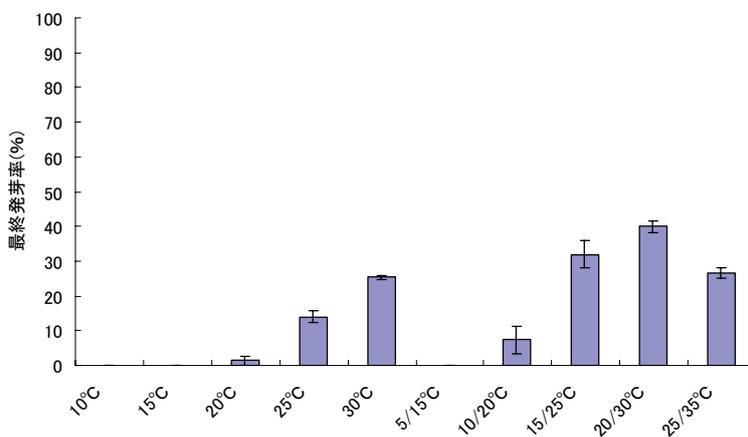


図-3-2-8 オオマツヨイグサの自家受粉における最終発芽率

表-3-2-2 オオマツヨイグサを子房親とする処理区における Tukey の多重比較検定による最終発芽率の解析結果  
ただし、有意差が認められたもののみを示す

温度条件	有意差のみられた実験区の組み合わせ	P値
5/15°C	①オ♀×メ♂-自然状態	0.002
10/20°C	①オ♀×メ♂-自然状態	0.001
15/25°C	①オ♀×メ♂-自然状態	0.001
20/30°C	①オ♀×メ♂-自然状態	0.014

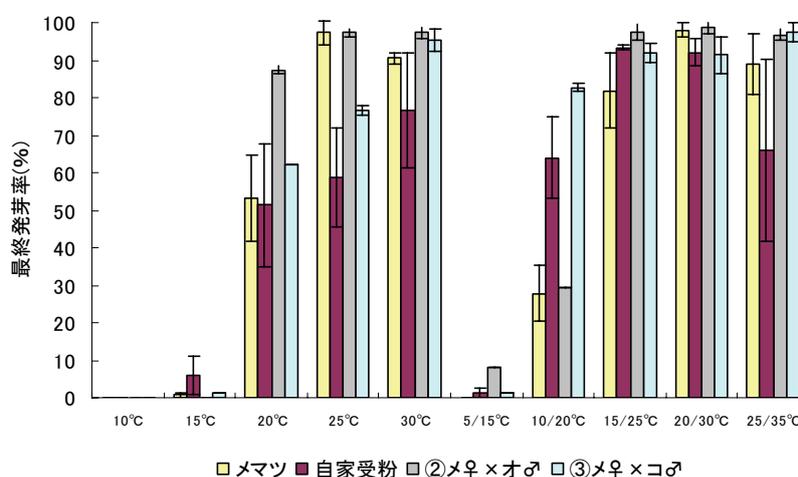


図-3-2-9 メマツヨイグサを子房親とする処理区最終発芽率

表-3-2-3 メマツヨイグサを子房親とする処理区における Tukey の多重比較検定による最終発芽率の解析結果  
ただし、有意差が認められたもののみを示す

温度条件	有意差のみられた実験区の組み合わせ	P値
10/20°C	②メ♀×オ♂-③メ♀×コ♂	0.011
	③メ♀×コ♂-自然状態	0.009
25°C	②メ♀×オ♂-自家受粉	0.041

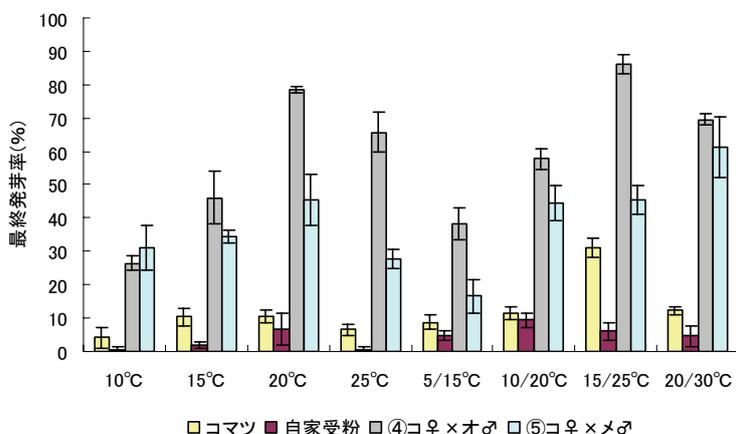


図-3-2-10 コマツヨイグサを子房親とする処理区の最終発芽率

表-3-2-4 コマツヨイグサを子房親とする処理区における Tukey の多重比較検定による最終発芽率の解析結果

ただし、有意差が認められたもののみを示す

温度条件	有意差のみられた実験区の組み合わせ	P値
10°C	④♀ × ♂ - 自然状態	0.002
	④♀ × ♂ - 自家受粉	0.000
	⑤♀ × ♂ - 自家受粉	0.001
15°C	④♀ × ♂ - 自然状態	0.001
	④♀ × ♂ - 自家受粉	0.000
	⑤♀ × ♂ - 自家受粉	0.003
20°C	④♀ × ♂ - 自然状態	0.000
	④♀ × ♂ - 自家受粉	0.000
	⑤♀ × ♂ - 自家受粉	0.000
25°C	④♀ × ♂ - 自然状態	0.001
	④♀ × ♂ - 自家受粉	0.000
	⑤♀ × ♂ - 自家受粉	0.007
5/15°C	④♀ × ♂ - 自然状態	0.005
	④♀ × ♂ - 自家受粉	0.000
	⑤♀ × ♂ - 自家受粉	0.001
10/20°C	④♀ × ♂ - 自然状態	0.002
	④♀ × ♂ - 自家受粉	0.000
	⑤♀ × ♂ - 自家受粉	0.000
15/25°C	④♀ × ♂ - 自然状態	0.001
	④♀ × ♂ - 自家受粉	0.000
	⑤♀ × ♂ - 自家受粉	0.003
20/30°C	④♀ × ♂ - 自然状態	0.000
	④♀ × ♂ - 自家受粉	0.000
	⑤♀ × ♂ - 自家受粉	0.000

また、累積発芽率を用いて恒温条件 20°C区における germination index は②メ♀×オ♂で最も大きく、続いて④コ♀×オ♂、③メ♀×コ♂が大きかった (図-3-2-11, 表-3-2-5)。④コ♀×オ♂は実験期間内に発芽が完了していなかったが、germination index が大きかった。変温条件 15/25°C区においては、①オ♀×メ♂、②メ♀×オ♂、③メ♀×コ♂で大きな値を示した (図-3-2-12, 表-3-2-6)。

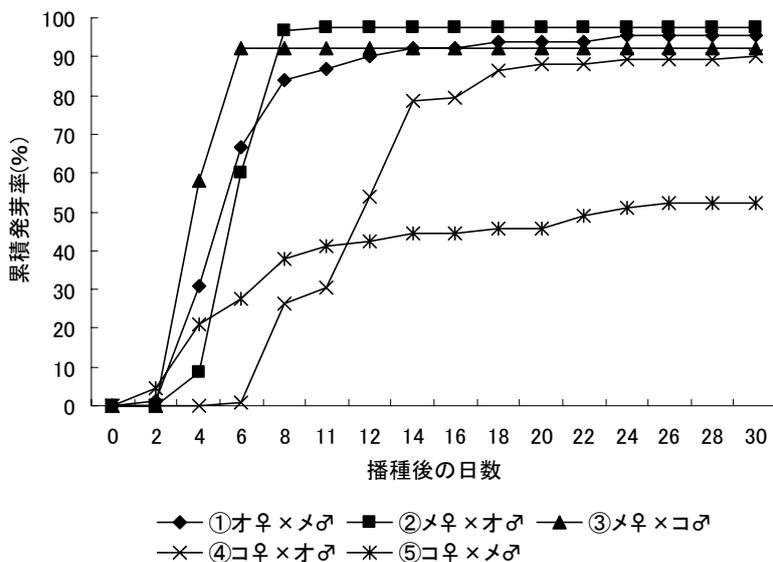


図-3-2-11 20°C区における人工受粉処理ごとの累積発芽率

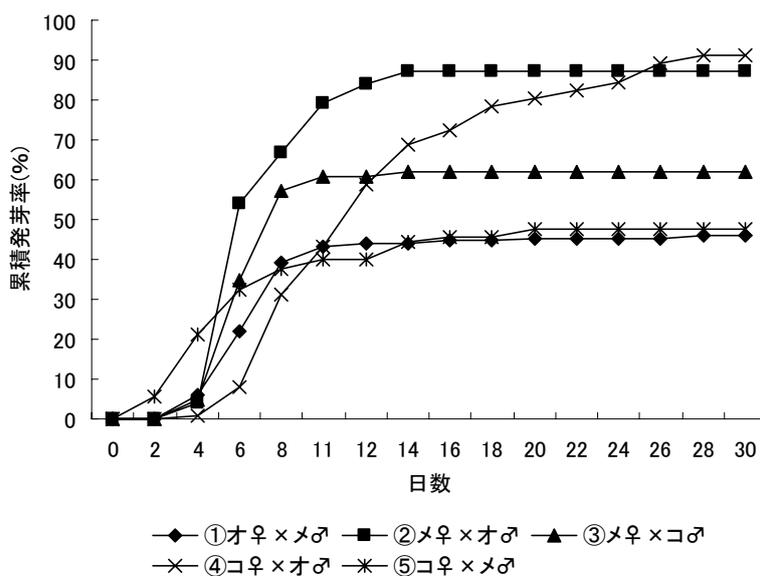


図-3-2-12 15/25°C区における人工受粉処理ごとの累積発芽率

表-3-2-5 20°C区における人工受粉処理ごとの germination index

	germination index ± s.d.	
①オ♀×メ♂	37.42 ± 9.63	ab
②メ♀×オ♂	71.60 ± 2.34	c
③メ♀×コ♂	51.73 ± 4.94	ab
④コ♀×オ♂	58.69 ± 5.21	ac
⑤コ♀×メ♂	39.93 ± 7.10	b

表-3-2-6 15/25°C区における人工受粉処理の germination index

	germination index ± s.d.	
①オ♀×メ♂	80.44 ± 25.26	a
②メ♀×オ♂	82.41 ± 4.96	a
③メ♀×コ♂	83.62 ± 0.35	a
④コ♀×オ♂	59.35 ± 3.54	ab
⑤コ♀×メ♂	40.74 ± 7.70	b

表中のアルファベットは有意差があることを示す (Tukey の多重比較検定 p<0.05)

さらに、恒温条件 20℃区における子房親ごとに累積発芽率を示したものを図-3-2-13～3-2-15に示す。オオマツヨイグサを子房親とした処理区では、①オ♀×メ♂の germination index が最も高く、累積発芽率も最も高かった（図-3-2-13, 表-3-2-7）。メマツヨイグサを子房親とした処理区では、全てが実験開始から一週間ほどで発芽が完了し、累積発芽率は80%以上となった。また、どれも germination index が大きいですが、特に②メ♀×オ♂, ③メ♀×コ♂が大きかった（図-3-2-14, 表-3-2-8）。コマツヨイグサを子房親とした処理区では、全てが実験期間内に発芽が完了せず、発芽が続いた。また、germination index は④コ♀×オ♂, ⑤コ♀×メ♂で大きかった（図-3-2-15, 表-3-2-9）。

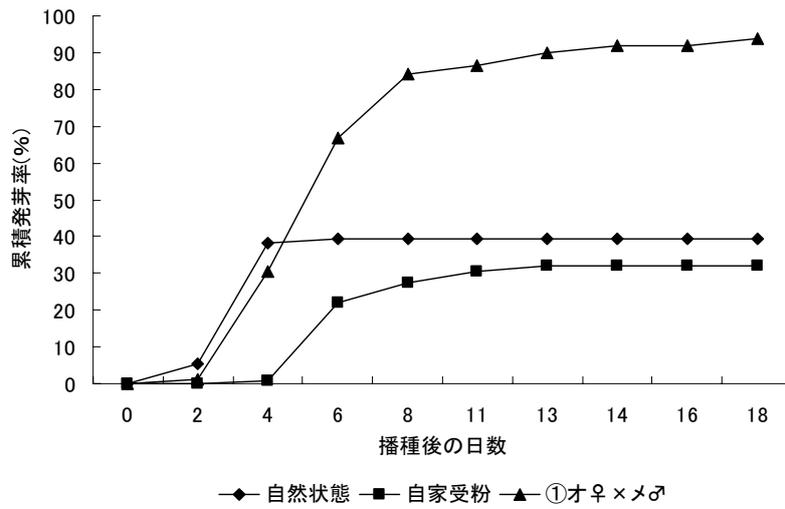


図-3-2-13 オオマツヨイグサを子房親とする処理区の累積発芽率

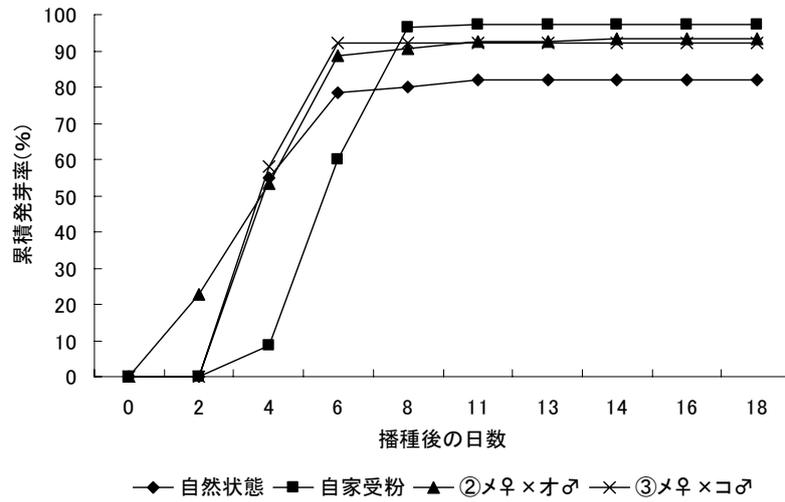


図-3-2-14 メマツヨイグサを子房親とする処理区の累積発芽率

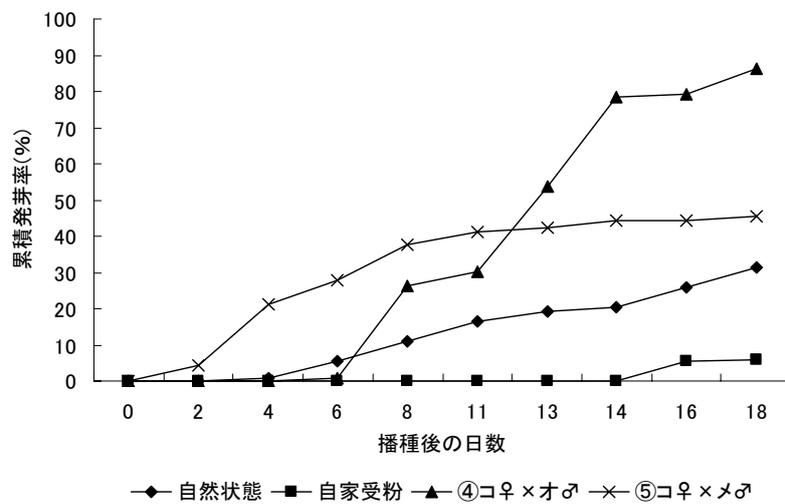


図-3-2-15 コマツヨイグサを子房親とする処理区の累積発芽率

表-3-2-7 オオマツヨイグサを子房親とする  
処理区の germination index

	germination index ± s.d.	
自然状態	35.52 ± 8.35	a
自家受粉	23.19 ± 5.29	a
①オ♀ × メ♂	70.81 ± 25.26	b

表-3-2-8 メマツヨイグサを子房親とする  
処理区の germination index

	germination index ± s.d.	
自然状態	69.20 ± 17.13	
自家受粉	72.44 ± 5.29	
②メ♀ × オ♂	80.07 ± 4.96	
③メ♀ × コ♂	78.00 ± 0.35	

表-3-2-9 コマツヨイグサを子房親とする  
処理区の germination index

	germination index ± s.d.	
自然状態	14.45 ± 2.46	a
自家受粉	1.259 ± 3.36	b
④コ♀ × オ♂	39.54 ± 3.53	c
⑤コ♀ × メ♂	34.32 ± 7.70	d

表中のアルファベットは有意差があることを示す (Tukey の多重比較検定  $p < 0.05$ )

## 2.3. 考察

### (1) 3種の交配親和性

オオマツヨイグサ、メマツヨイグサ、コマツヨイグサの人工受粉実験において、どの組み合わせにおいても種子が結実したことから、3種間での交配親和性が認められた。このことから、それぞれの組み合わせで雑種種子が形成されることが示唆された。オオマツヨイグサとメマツヨイグサについては、①オ♀ × メ♂、②メ♀ × オ♂ともに結実率が高かったことから、交配の正逆関係なく交配親和性が強いことが示された。メマツヨイグサとコマツヨイグサについては、③メ♀ × コ♂のほうが⑤コ♀ × メ♂よりも結実率が高かったことから、メマツヨイグサを子房親とする雑種種子のほうが生じやすいと考えられる。よって、3種とも生育地が開けた空地や砂地であり、花期はオオマツヨイグサは6-10月、メマツヨイグサは7-9月、コマツヨイグサは4-11月(清水 2003)と重なる時期があることから、同じ立地に生育した場合、ポリネーターや風によって花粉が運ばれた際には雑種が生じることが示唆された。

**(2) 交配における種子の結実と形態**

オオマツヨイグサを子房親とする交配については、①オ♀×メ♂で高い結実率を示した。種子生産量においては自然状態と①オ♀×メ♂で前者のほうが有意に多かったことより、交配によって結実した種子の生産量はオオマツヨイグサ同士の自然状態における結実よりも少なくなることがいえる。また、種子の形態はオオマツヨイグサとほぼ変わらなかった。よって、オオマツヨイグサを子房親とする交配は、他種の花粉が柱頭に付着し、受粉して種子が結実し、その種子はオオマツヨイグサの種子の形態と同じであるが、種子生産量は少なくなることが示唆された。

メマツヨイグサを子房親とする交配に関しては、②メ♀×オ♂、③メ♀×コ♂で高い結実率を示し、自然状態、自家受粉、との間で有意差が認められなかったことから、メマツヨイグサはオオマツヨイグサ、コマツヨイグサの花粉によっても結実し、その結実率は自然状態や自家受粉の場合と同等に高くなることが示された。種子生産量は②メ♀×オ♂、③メ♀×コ♂において、自然状態、自家受粉と有意な差が認められなかったことから、自然状態や自家受粉と同程度の種子生産量であるといえる。また、種子の形態はメマツヨイグサの種子と変わらないが、種子の大きさは②メ♀×オ♂、③メ♀×コ♂が自然状態よりも有意に小さかった。よって、メマツヨイグサを子房親とする雑種は、他種の花粉が柱頭に付着し、受粉して種子が結実し、その種子はメマツヨイグサの種子と同じ形態であるが、大きさは小さくなり、種子生産量は変わらないことが示唆された。

コマツヨイグサを子房親とする交配に関しては、自然状態、自家受粉と④コ♀×オ♂、⑤コ♀×メ♂の間で、前者が有意に結実率が高かったことより、交配によって種子は形成されるが、結実率は低くなり、交配親和性が弱いことが示された。また、種子生産量はコマツヨイグサの自然状態、自家受粉と④コ♀×オ♂、⑤コ♀×メ♂の間で有意差は認められなかったが、他の交配の組み合わせの受粉処理よりも有意に少なかった。種子の形態はコマツヨイグサの種子とほぼ変わらなかった。よって、コマツヨイグサは、他種の花粉が柱頭に付着して、種子を結実するが、結実率は低く、種子生産量も少なくなることが示唆された。

以上のことより、交配によって結実した種子は、子房親となる種の種子とほぼ同じ形態であり、種子重も同じであり、種子生産量はオオマツヨイグサでは少なくなりますが、残りの2種では変わらないことが示唆された。

### (3) 雑種種子の発芽特性

発芽実験を行なった全ての交配の組み合わせにおいて、結実した種子には発芽能力があることが示された。①オ♀×メ♂は、オオマツヨイグサの自然状態、自家受粉の発芽率と同じような傾向を示した。また、交配パターンが逆の②メ♀×オ♂と比べると、恒温条件区において、①オ♀×メ♂のほうが発芽率が低くなった。②メ♀×オ♂、③メ♀×コ♂はメマツヨイグサの自然状態、自家受粉と同じように、積算温度が20℃以上の実験区で高い発芽率を示した。また、③メ♀×コ♂と交配パターンが逆の⑤コ♀×メ♂は、③メ♀×コ♂よりも発芽率が低く、低い温度条件区においても発芽がみられた。これはコマツヨイグサの発芽の傾向であり、④コ♀×オ♂もこのような発芽の傾向がみられた。よって、交配によって形成された種子は子房親とする種と同じ傾向の発芽パターンを示すことがいえる。

メマツヨイグサの自然状態、自家受粉と、またオオマツヨイグサ、メマツヨイグサを子房親とする交配によって結実した種子で **germination index** が大きくなった。これらは実験の初期での発芽率が高く、実験開始から一週間くらいで芽生えが完了したものが多い。よって、発芽速度が速く、播種されてからすぐに発芽が出揃うことがいえる。①オ♀×メ♂の累積発芽率はオオマツヨイグサの自然状態、自家受粉よりも高くなり、**germination index** も大きくなった。また、交配パターンが逆の②メ♀×オ♂とほぼ同じ発芽を示している。さらに、②メ♀×オ♂、③メ♀×コ♂はメマツヨイグサの自然状態、自家受粉と **germination index** も累積発芽率も同程度であった。③メ♀×コ♂と交配パターンが逆の⑤コ♀×メ♂は累積発芽率が③メ♀×コ♂より低く、発芽速度も遅かった。これはコマツヨイグサの発芽の傾向であり、④コ♀×オ♂も発芽速度が遅く、実験時間内に発芽が完了しなかったことから、コマツヨイグサの自然状態と自家受粉と同じような発芽の傾向を示す。よって、累積発芽率、発芽速度においても、交配によって結実した種子は子房親とする種と同程度の傾向を示すことがいえる。

オオマツヨイグサとコマツヨイグサは自然状態、自家受粉よりも交配によって形成された種子の最終発芽率のほうが高かった。このことより、交配によって結実した種子のほうが発芽能力のある種子が多いと考えられる。また、マツヨイグサ属植物の生育地は荒地や砂地になるので、このような場所で多くの種子が発芽することは個体群を維持することに有利である可能性が考えられる。しかし、実際に野外において発芽できるかどうか、発芽できてもその後に着定できるかどうか、ということは、野外発芽実験を行なう必要があると考えられる。今後、実生の定着率、成長についての調査が必要である。

#### 2.4. 本節のまとめ

人工受粉実験より、3種の交配親和性が認められ、交配によって結実した種子の形態や重さは、子房親とする種とほぼ同じであった。また、発芽実験より、交配によって結実した種子には発芽能力があり、発芽の傾向も子房親とする種とほぼ同じであった。さらに、オオマツヨイグサとコマツヨイグサでは交配によって結実した種子は、自然状態や自家受粉で結実した種子よりも発芽率が高く、germination index も大きかった。

よって、3種とも生育地が同じで、花期が重なる時期が存在するので、本節の研究で得られた交配後の結実と種子の発芽能力に関する結果から、野外においても他種間で交配が起き、種子が形成している可能性が高く、結実した種子は発芽能力を有していることが示唆された。

## 第3節 野外における雑種個体の生育の有無

## 3.1. 研究方法

オオマツヨイグサとメマツヨイグサについて、Iwatsuki *et al.* (1999) を参考に、両者を判別する特徴的な形態（表-3-3-1）に着目し、形態調査を行った。観察した形態は表-3-3-1にあるように、花弁（cm）、花筒（cm）、柱頭の位置、葉の形状、茎の暗赤色凸点の5項目である。それぞれの測定箇所を図-3-3-1に示す。また、花弁と花筒について、オオマツヨイグサとメマツヨイグサの中間の大きさである、花弁2.5-3.5cm、花筒3-3.5cmと、柱頭の位置、葉の形状、茎の暗赤色凸点について、オオマツヨイグサ、メマツヨイグサどちらかの形態を示すものを「オオメマツヨイグサ（中間型）」とする。

調査は山梨県都留郡河口湖町と多摩川河川敷において、2004年7月から8月にかけて行った。

表-3-3-1 オオマツヨイグサとメマツヨイグサの形態差異

	花筒(cm)	花弁(cm)	柱頭	葉	茎
オオマツヨイグサ	3.5-5	3.5-5	葯より上	波打っている	暗赤色の凸点
メマツヨイグサ	0.7-3	1.2-2.5	葯に囲まれている	波なし	点なし

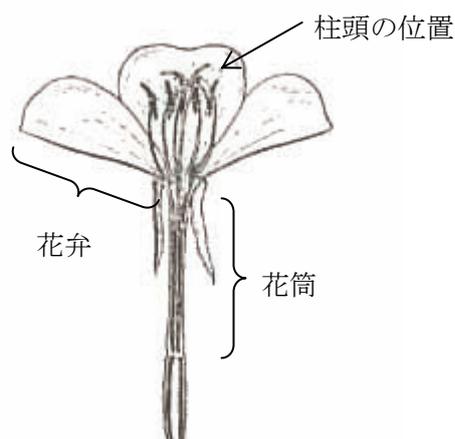


図-3-3-1 形態調査の測定箇所  
長田（1976）を改変

## 3.2. 結果

形態調査によるオオマツヨイグサ、メマツヨイグサ、それ以外の形態の花数を表-3-3-2に示す。調査の結果より、さまざまな形態を持った個体が野外で存在していることが示された。オオメマツヨイグサ（中間型）は少数だが、生育していることが確認された。また、オオマツヨイグサとオオメマツヨイグサの両方の形態を持つ花や、メマツヨイグサとオオメマツヨイグサの両方の形態を持つ花なども存在し、特に、オオマツヨイグサとメマツヨイグサの両方の形態を合わせ持つものが最も多く生育していた。

表-3-3-2 形態調査の結果

形態	花数(割合%)
オオマツヨイグサ	127(19.2)
メマツヨイグサ	75(11.3)
中間型	14(2.1)
オオマツヨイグサと中間型の形態を持つ	36(5.4)
メマツヨイグサと中間型の形態を持つ	34(5.1)
オオマツヨイグサとメマツヨイグサの形態を持つ	306(46.3)
オオマツヨイグサ、中間型、メマツヨイグサの形態を持つ	69(10.4)
合計	661

次に、それぞれの花の形態を類型化するために、数量化Ⅲ類による解析を行った。表-3-3-1の2種の形態上の差異から、形態のカテゴリー分けを行った。カテゴリー分けの詳細は表-3-3-3に示す。

表-3-3-3 形態調査におけるカテゴリー分け

	カテゴリー1	カテゴリー2	カテゴリー3
花弁(cm)	3.5-5	1.2-2.5	2.5-3.5
花筒(cm)	3.5-5	0.7-3	3-3.5
茎	赤点あり	点なし	
葉	波打っている	波なし	
柱頭	葯より上	葯に囲まれている	

カテゴリー1…形態上オオマツヨイグサの特徴を持ったカテゴリー

カテゴリー2…形態上メマツヨイグサの特徴を持ったカテゴリー

カテゴリー3…形態上前述の2種の間の特徴を持ったカテゴリー

数量化Ⅲ類の結果、寄与率が10%以上の因子を表-3-3-4に示す。寄与率が10%以上の因子は4つ抽出されたが、第3因子と第4因子は解釈ができなかったため、これらを省き、第1因子と第2因子のみで考察した。

第1因子は、オオマツヨイグサの形態を示す花弁3.5-5cm、花筒3.5-5cm、柱頭が葯より上、茎に赤い点がある、葉が波打っている、といった項目のカテゴリースコアが正の値を示し、メマツヨイグサの形態を示す花弁1.2-2.5cm、花筒0.7-3cm、柱頭が葯に囲まれている、茎に赤い点がない、葉が波打っていない、といった項目のカテゴリースコアが負の値を示した。よって、第1軸は「オオマツヨイグサ、メマツヨイグサの形態を表す軸」と解釈した(図-3-3-2)。第2因子は、中間型の形態を示す花弁2.5-3.5cmのカテゴリースコアが強い正の値を示し、大きな負の値を示したカテゴリーは見当たらない。よって、第2軸は「中間型の形態を表す軸」と解釈した(図-3-3-3)。また、第1因子、第2因子のサンプルスコアを図-3-3-4に示す。なお、実際のサンプル数よりプロットが少ないのは、プロット位置が重複しているサンプルが多数あるためである。

表-3-3-4 固有値表

軸No.	固有値	寄与率(%)	累積寄与率(%)	相関係数
1	0.4969	42.6%	42.6%	0.7049
2	0.1752	15.0%	57.6%	0.4185
3	0.1681	14.4%	72.0%	0.4100
4	0.1539	13.2%	85.2%	0.3923

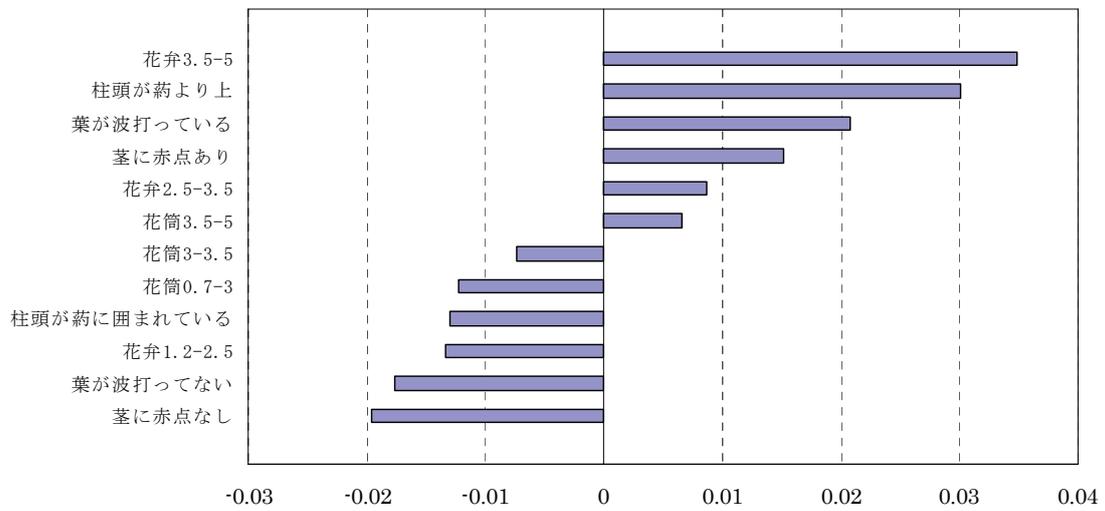


図-3-3-2 第1因子のカテゴリースコア図

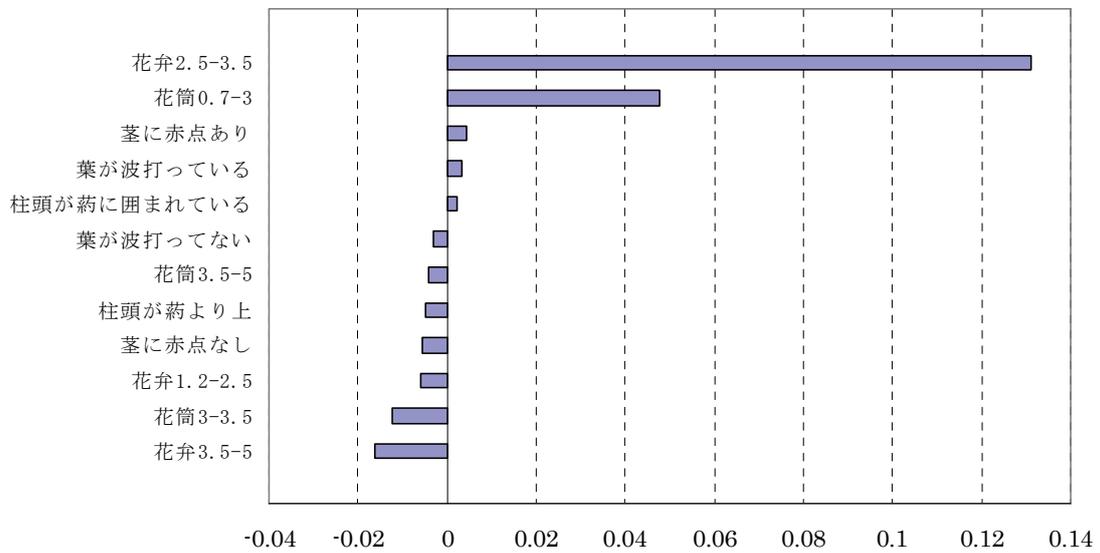


図-3-3-3 第2因子のカテゴリースコア図

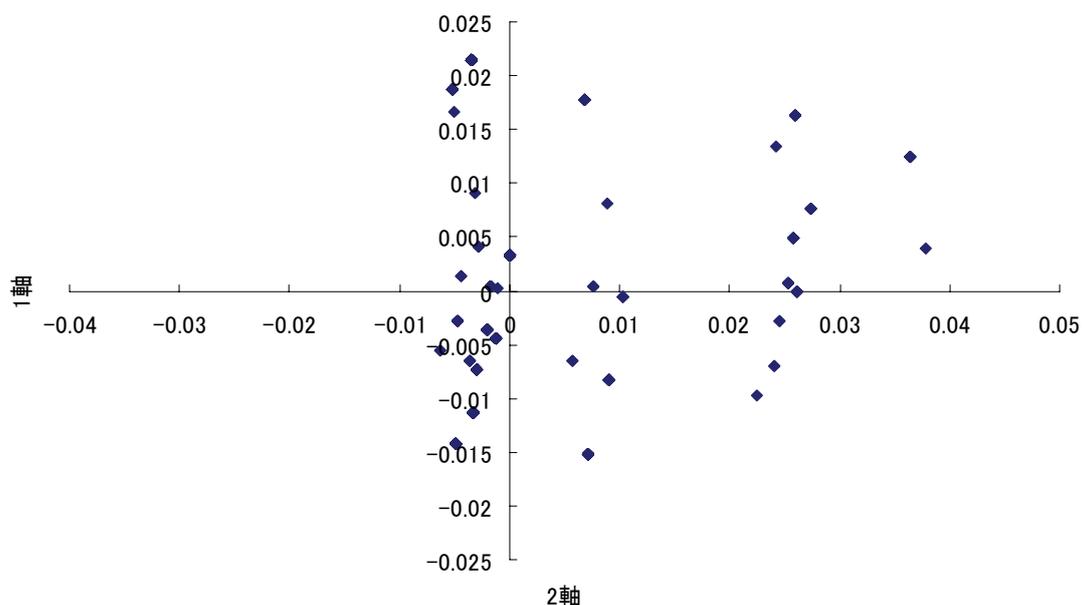


図-3-3-4 花の形態のサンプルスコア図

次に、数量化Ⅲ類により求められた 2 つの軸に対するサンプルスコアを用いて、クラスター分析(平方ユークリッド距離 Ward 法)を行い、各花を 5 つのクラスターに分類した。クラスター毎の花の形態の出現頻度を表-3-3-5 に示す。クラスター1 は全ての形態において、オオマツヨイグサの出現頻度が高かったことから、「オオマツヨイグサの形態」、クラスター2 は花弁において中間型の出現頻度が 100%であったことと、第 2 因子の中間型の形態を示す花弁のカテゴリースコアが強い正の値を示したことから、「中間型の形態」、クラスター3 は花弁と柱頭の位置においてメマツヨイグサの形態の出現頻度が高く、葉の形状、茎の暗赤色凸点についてはオオマツヨイグサの形態の出現頻度が高かったことから、「オオマツヨイグサとメマツヨイグサの両方の形態」、クラスター4 は花筒以外の形態でメマツヨイグサの出現頻度が 100%であったことから、「メマツヨイグサの形態」、クラスター5 は花弁においてメマツヨイグサの出現頻度が 100%であり、柱頭の位置、葉の形状、茎の暗赤色凸点についてはオオマツヨイグサの形態の出現頻度が高かったことから、「オオマツヨイグサとメマツヨイグサの両方の形態」に分類した。

この結果をもとに、サンプルスコアをクラスターごとに分類したプロット図を図-3-3-5 に示す。

表-3-3-5 クラスタ毎のそれぞれの花の形態の出現頻度

	花弁			花筒			柱頭		茎の点		葉の波	
	オオマツ	中間型	メマツ	オオマツ	中間型	メマツ	オオマツ	メマツ	オオマツ	メマツ	オオマツ	メマツ
クラスター1	91	0	9	76	20	4	92.7	7.3	97.2	2.8	93.2	6.8
クラスター2	0	100	0	17.5	25	57.5	30	70	80	20	70	30
クラスター3	0	8.5	91.5	0	46.3	53.7	7.4	92.6	80	20	62.9	37.1
クラスター4	0	0	100	45.2	54.8	0	0	100	0	100	0	100
クラスター5	0	0	100	0	0	100	10.2	89.8	33.9	66.1	10.2	89.9

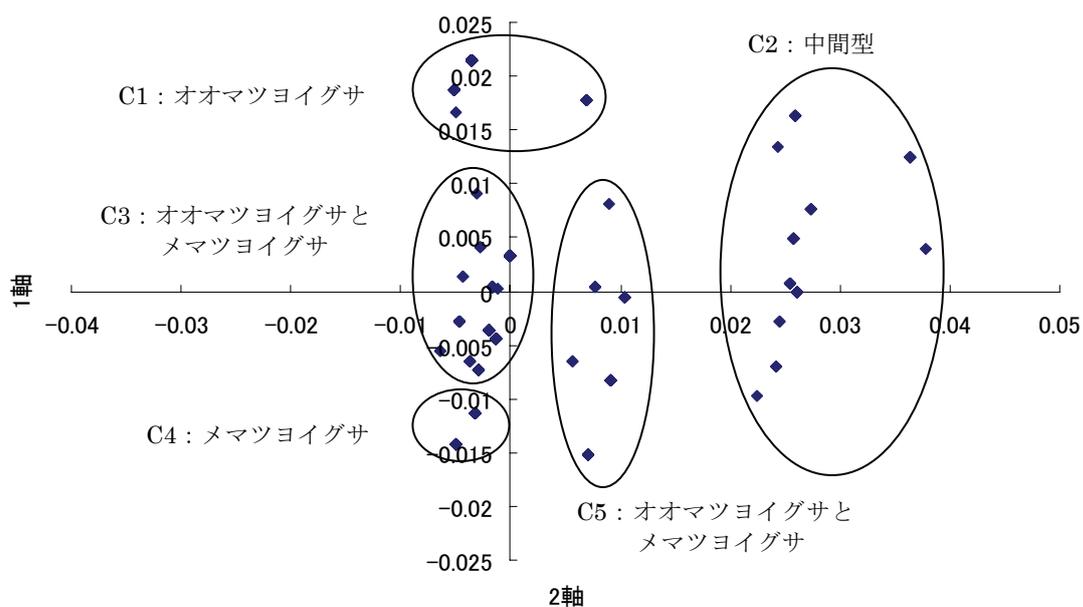


図-3-3-5 クラスタ分けをしたサンプルスコア図

さらに、個体ごとに第1因子、第2因子のサンプルスコアを求め、散布図を作成した(図-3-3-6)。また、このサンプルスコアを用いてクラスター分析(平方ユークリッド距離 Ward法)を行い、各個体を3つのクラスターに分類した。クラスター毎のそれぞれの個体の形態の出現頻度を表-3-3-6に示す。先ほどと同様に、花筒のカテゴリースコアは小さいため、あまり考慮しない。クラスター1は花筒以外の形態でメマツヨイグサの出現頻度が高かったことから、「メマツヨイグサの形態」、クラスター2は全ての形態において、オオマツヨイグサの出現頻度が高かったことから、「オオマツヨイグサの形態」、クラスター3は花弁において中間型の出現頻度が100%であったことと、第2因子の中間型の形態を示す花弁のカテゴリースコアが強い正の値を示したことから、「中間型の形態」と分類した。

この結果をもとに、サンプルスコアをクラスターごとに分類したプロット図を図-3-3-6内に示す。

表-3-3-6 クラスター毎のそれぞれの個体の形態の出現頻度

	花弁			花筒			柱頭		茎の点		葉の波	
	オオマツ	中間型	メマツ	オオマツ	中間型	メマツ	オオマツ	メマツ	オオマツ	メマツ	オオマツ	メマツ
クラスター1	0	0	100	23.8	47.6	28.6	0	100	46.3	53.7	24.4	75.6
クラスター2	100	0	0	72.2	16.7	11.1	100	0	100	0	100	0
クラスター3	0	100	0	28.6	42.9	28.6	57.1	42.9	85.7	14.3	85.7	14.3

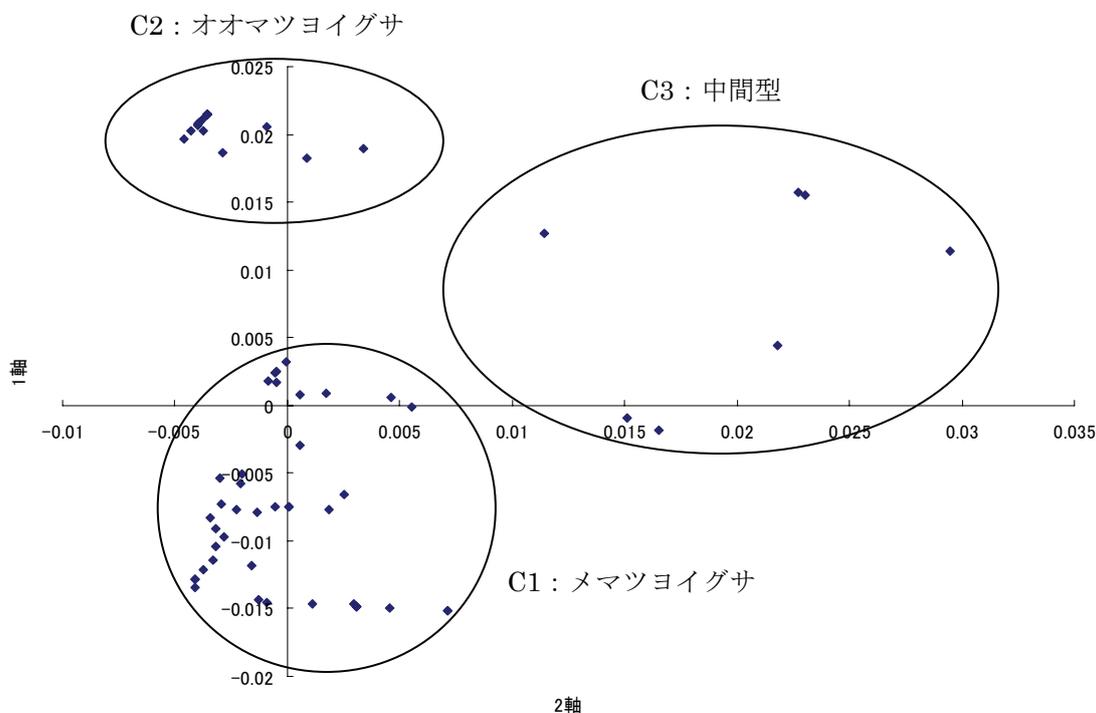


図-3-3-6 個体の形態のサンプルスコア

### 3.3. 考察

形態調査より、野外においても形態上、オオメマツヨイグサと判断できる個体が存在していることが示された。さらに、オオメマツヨイグサのほかにも、オオマツヨイグサとオオメマツヨイグサの両方の形態を持つものや、オオマツヨイグサとメマツヨイグサの両方の形態を持つものなど、さまざまな組み合わせの雑種が存在していることが示された。よって、表-3-3-2のオオメマツヨイグサより下に分類した形態は、全て雑種の花の形態を示していることが言える。その中でも、オオマツヨイグサとメマツヨイグサの両方の形態を持っている花が最も多かった。これは、オオマツヨイグサとメマツヨイグサの交配が実際に起き、交配によって形成された雑種の形態は、両種の形態を併せ持っている可能性が高いことが考えられ、オオメマツヨイグサの形態を示すものは出現頻度が低いことが考えられる。

また、数量化Ⅲ類の結果より、全てのカテゴリーの花筒のカテゴリースコアが低い値を示し、第2因子において花弁2.5-3.5cmのカテゴリースコアが強い正の値を示したことより、オオメマツヨイグサを判断する際には、花筒の大きさは指標にならず、花弁の大きさのみを指標にすることができることが示唆された。

以上のことから、野外においても雑種が存在し、実際に生育していることが示され、雑種の中にもさまざまな形態を持つ個体が存在すること、特にオオマツヨイグサとメマツヨイグサの雑種が多く生育していることが示された。また、オオメマツヨイグサを判断する指標となる形態は、花弁であることが示唆された。

#### 第 4 節 本章のまとめ

第 2 節の人工受粉実験により、オオマツヨイグサ、メマツヨイグサ、コマツヨイグサのそれぞれの組み合わせにおいて交配親和性が確認され、特に、オオマツヨイグサとメマツヨイグサの交配親和性が強いことが示唆された。また、第 3 節の形態調査により、実際に野外でオオマツヨイグサとメマツヨイグサの雑種の形態を持った個体が生育していることが認められた。雑種の形態の幅が広いことから、雑種個体が生殖に加わり、戻し交雑によってさまざまな変異が生じることで母種間の差異が失われていく浸透性交雑が起こっている可能性があると考えられる。

## 第 4 章

### 総合考察

## 第4章 総合考察

### 4.1. マツヨイグサ属植物3種の生理的特性、生態的特性の比較

第2章の発芽実験で得られた結果と、第3章で得られた交配親和性や結実率、さらに既存の文献より、オオマツヨイグサ、メマツヨイグサ、コマツヨイグサの生活史や発芽特性などの生理的特性、生態的特性を比較したものを表-4-1に示す。

オオマツヨイグサについては、冬季に季節的埋土種子集団を形成する可能性が示唆され、秋か春に発芽してロゼットを形成し、直径が約10 cm以上のロゼットになるまで栄養成長を続け、その後、初夏に抽だいて開花結実して枯死する。(Kachi 1990) オオマツヨイグサの柱頭は葯より上に位置しているが、開花した翌日の朝に花がしばむ際に柱頭が葯と触れて自家受粉が起こり(可知 2002)、自家受粉による結実率が80%以上と高くなる。蒴果あたりの種子数は3種の中でオオマツヨイグサが最も多かった。

メマツヨイグサについては、ギャップ検出機構を備えた永続的埋土種子集団を形成することが示唆された。発芽率が高く、germination indexが大きいことから、ギャップが検出されると一斉に発芽し、発芽が出揃うのが早いと考えられる。よって、発芽してからロゼットを形成し、その年に抽だいて、開花結実する。繁殖ロゼットサイズが小さいので、繁殖時期は早まり、一年生型に近い生活史をとる(可知 1997)。また、蒴果あたりの種子数、個体あたりの蒴果数が多いので、個体あたりの種子生産量が最も多くなると推測される。

コマツヨイグサは、ギャップ検出機構を備えた永続的埋土種子集団を形成することが示唆された。また、発芽率が低く、germination indexが小さいことから、ギャップが検出されても一斉には発芽せず、発芽が出揃うのが遅いと考えられる。発芽速度が遅く、発芽期間が長いことから、ギャップが検出されるのを待ち、長期間に渡って発芽の機会があれば発芽する戦略をとると考えられる。また、低い温度条件において発芽率が高く、冬季に多くの実生が確認されていることから、他の植物があまり生育しない冬に発芽・定着する(荻津 2003)。さらに、他種との交配親和性は低く、コマツヨイグサを子房親とする雑種は発生しにくい。

表-4-1 オオマツヨイグサ, メマツヨイグサ, コマツヨイグサの特性の比較

	オオマツヨイグサ		メマツヨイグサ		コマツヨイグサ	
	和合 <sup>4)</sup>	和合 <sup>4)</sup>	和合 <sup>4)</sup>	和合 <sup>4)</sup>	和合 <sup>4)</sup>	和合 <sup>4)</sup>
自家和合性	-	88	88	88	91.8	91.8
自然状態下での結実率(%)	81.1 <sup>10)</sup>	83.1	83.1	83.1	89.5	89.5
自家受粉による結実率(%)	メマツヨイグサと強い	メマツヨイグサと強い	メマツヨイグサと強い	メマツヨイグサと強い	メマツヨイグサと強い	メマツヨイグサと強い
交配親和性	メマツヨイグサと強い	メマツヨイグサと強い	メマツヨイグサと強い	メマツヨイグサと強い	メマツヨイグサと強い	メマツヨイグサと強い
発芽率	約50%	約50%	約50%	約50%	約50%	約50%
発芽速度	一週間で発芽が飽和	一週間で発芽が飽和	一週間で発芽が飽和	一週間で発芽が飽和	一週間で発芽が飽和	一週間で発芽が飽和
germination index	小さい	小さい	小さい	小さい	小さい	小さい
発芽時期	秋か春 <sup>9)</sup>	秋か春 <sup>9)</sup>	秋か春 <sup>9)</sup>	秋か春 <sup>9)</sup>	1月-6月 <sup>9)</sup>	1月-6月 <sup>9)</sup>
光要求性	なし	なし	なし	あり	あり	あり
緑陰感受性	あり(変温条件10/20°Cのとき)	あり(変温条件10/20°Cのとき)	あり(変温条件10/20°Cのとき)	なし	あり(変温条件20/30°Cのとき)	あり(変温条件20/30°Cのとき)
変温効果	あり(積算温度10°C, 15°C, 20°Cのとき)	あり(積算温度10°C, 15°C, 20°Cのとき)	あり(積算温度10°C, 15°C, 20°Cのとき)	あり	あり	あり
ギヤップ候出機構	あり	あり	あり	あり	あり	あり
埋土種子	冬のみの季節的埋土種子集団を形成	冬のみの季節的埋土種子集団を形成	冬のみの季節的埋土種子集団を形成	永続的埋土種子集団を形成(約80年生存可能) <sup>7)</sup>	形成する	形成する
植物形態	株立ち <sup>1)</sup>	株立ち <sup>1)</sup>	株立ち <sup>1)</sup>	株立ち <sup>1)</sup>	匍匐性 <sup>1)</sup>	匍匐性 <sup>1)</sup>
草丈(m)	0.5-1.5 <sup>1)</sup>	0.5-1.5 <sup>1)</sup>	0.5-1.5 <sup>1)</sup>	0.3-2 <sup>1)</sup>	0.05-1 <sup>1)</sup>	0.05-1 <sup>1)</sup>
花弁(cm)	3.5-5 <sup>1)</sup>	3.5-5 <sup>1)</sup>	3.5-5 <sup>1)</sup>	1.2-2.5 <sup>1)</sup>	0.5-2.5 <sup>1)</sup>	0.5-2.5 <sup>1)</sup>
柱頭の位置	葯より上 <sup>4)</sup>	葯より上 <sup>4)</sup>	葯より上 <sup>4)</sup>	葯に囲まれている <sup>4)</sup>	葯に囲まれている <sup>4)</sup>	葯に囲まれている <sup>4)</sup>
根の形態	直根 <sup>2)</sup>	直根 <sup>2)</sup>	直根 <sup>2)</sup>	直根 <sup>2)</sup>	直根 <sup>2)</sup>	直根 <sup>2)</sup>
葉の形態	狭楕円形~披針形, 波状 <sup>4)</sup>	狭楕円形~披針形, 波状 <sup>4)</sup>	狭楕円形~披針形, 波状 <sup>4)</sup>	倒披針形, 葉脈がはっきりしている <sup>4)</sup>	倒披針形~長円形~狭楕円形 <sup>4)</sup>	倒披針形~長円形~狭楕円形 <sup>4)</sup>
葉あたりの種子数(個)	215.5	215.5	215.5	149.9	64.4	64.4
個体あたりの蒴果数(個)	83.3	83.3	83.3	171.2	96.2	96.2
種子の形態	角ばっている, 褐色~濃褐色 <sup>4)</sup>	角ばっている, 褐色~濃褐色 <sup>4)</sup>	角ばっている, 褐色~濃褐色 <sup>4)</sup>	角ばっている, 褐色~黒色 <sup>4)</sup>	丸みを帯びている, 褐色 <sup>4)</sup>	丸みを帯びている, 褐色 <sup>4)</sup>
種子の100粒重(mg)	0.036	0.036	0.036	0.030	0.046	0.046
種子の大きさ(mm)	1.58	1.58	1.58	1.90	1.75	1.75
寿命	可変性二年草 <sup>3)</sup>	可変性二年草 <sup>3)</sup>	可変性二年草 <sup>3)</sup>	可変性二年草	可変性二年草 <sup>9)</sup>	可変性二年草 <sup>9)</sup>
栄養成長期	ロゼット(成長し, 抽だいするまで数年) <sup>3)</sup>	ロゼット(成長し, 抽だいするまで数年) <sup>3)</sup>	ロゼット(成長し, 抽だいするまで数年) <sup>3)</sup>	ロゼット(その年に抽だい) <sup>6)</sup>	ロゼット(その年に抽だい) <sup>6)</sup>	ロゼット(その年に抽だい) <sup>6)</sup>
花期	6月-10月 <sup>1)</sup>	6月-10月 <sup>1)</sup>	6月-10月 <sup>1)</sup>	7月-9月 <sup>1)</sup>	4月-11月 <sup>1)</sup>	4月-11月 <sup>1)</sup>
生育地	やせた開放地 <sup>4)</sup>	やせた開放地 <sup>4)</sup>	やせた開放地 <sup>4)</sup>	開けた荒地 <sup>4)</sup>	荒地, 沿岸地, 砂地 <sup>4)</sup>	荒地, 沿岸地, 砂地 <sup>4)</sup>
生育状況	多摩川における増減	減少	減少	増加	増加	増加

- 1) Iwatsuki *et al.* (1999) 3) Kachi (1990) 5) 正久ら(1976) 7) 鷲谷・森本(1993) 9) 可知(1997)  
 2) 竹松・一前(1993) 4) 清水(2003) 6) 長田・富士(1977) 8) 荻津・堀良(2003) 10) Kachi(1983)

## 4.2. 3種の生活史戦略

オオマツヨイグサとメマツヨイグサの生活史であるとされている可変性二年草は、繁殖のタイミングは繁殖ロゼットサイズによって決まっており、この開花の臨界サイズが大きければその大きさにまで成長するのに年数がかかるので見かけ上の繁殖年齢は遅れ、逆に開花の臨界サイズが小さければ繁殖時期は早まって一年草型に近づく（可知 1997）。繁殖に入る臨界サイズを大きくすることは、その大きさにまで成長するためにかかる時間を犠牲にして繁殖個体当たりの種子生産を増やすことになる（可知 1985）。また、小さい臨界サイズで繁殖に入ることは、繁殖まで生存する確率が高く、平均世代期間が短くなるので、この点においては個体群の増殖には有利だが、繁殖個体が小さいために種子生産量が少なくなる。逆に臨界サイズが大きいと種子生産量は増えるが、同時に栄養生長期間が長くなり、繁殖まで生き延びる確率が小さくなる（可知 1985）。オオマツヨイグサは繁殖ロゼットサイズが約 10cm 以上になると抽だいし開花する（Kachi 1990）ことから、その大きさにまで成長するのにより年数がかかるので繁殖期に入る平均年齢は遅れる（可知 1997）。オオマツヨイグサがロゼットを成長させるのに数年かかるのに対し、メマツヨイグサは発芽しロゼットになり、その年の夏に抽だいして開花、結実する（長田・富士 1977）ので、繁殖時期が早く、一年草型に近づくと考えられる。また、オオマツヨイグサはロゼットサイズが大きいため、種子生産量が増えるはずだが、実際にはメマツヨイグサの種子生産量のほうが多かった。これは、メマツヨイグサは臨界サイズが小さいが、その後の成長率が大きく、繁殖時期の個体サイズが大きいためと推察される。コマツヨイグサは可変性二年草であるが、開花の臨界サイズが小さく、一年草型に近い個体も存在する（荻津 2003）。また、種子生産量も少なかった。また、オオマツヨイグサとメマツヨイグサは植物高が高く、コマツヨイグサは匍匐性で低いことから、オオマツヨイグサとメマツヨイグサのほうが種子散布能力が高いと考えられる。

オオマツヨイグサが優占する生育地は、攪乱がないやせた土地であるため、埋土種子を形成するよりもロゼットバンクを形成することによって個体群を維持していることが考えられる。また、攪乱のないやせた土地では、他の植物があまり生育しないため、ロゼットとして葉を広げることが光獲得において有利であると推察される。メマツヨイグサ、コマツヨイグサが優占する生育地は、攪乱がある土地であり、2種とも生活史が短いことから、永続的埋土種子集団を形成し、個体群維持を埋土種子に大きく依存していることが考えら

れる。

植物の生活史戦略として、Grime の C-S-R モデル (Grime 1977) がある。Grime は、植生の注意深い観察に基いて、植物の生活史の進化を支配した重要な淘汰圧は、①「競争 competition」、②物理的「ストレス stress」、③「攪乱 disturbance」の3つであると考えた。この3つの普遍的で主要な淘汰圧の作用のもとに、植物は以下の3つの戦略型に進化したと考えた。ストレス耐性種 (stress tolerator) は、特定のストレスに顕著な適応を遂げた植物である。ストレスに応じた遅い成長、葉の長い寿命、常緑性などの特徴が認められる。乾燥ストレスの大きい生育地では、水節約型の光合成システムを持つ植物が見られる (鷺谷・矢原 1996)。競争種 (competitor) は優れた資源獲得能力を持っている。相対成長率が大きいことや生育期の初めにすでに高い位置に大きな葉面積を展開し、地下にも広く根を張っていることが競争種となる条件となる (鷺谷・矢原 1996)。攪乱依存種 (ruderal) は、栄養生長期間は短く、種子の時間的・空間的散布能力が大きい。よって、土壤中に形成された埋土種子集団が個体群維持のために重要な役割を果たす。また、生物学的侵入を引き起こしやすく、わが国の外来種のほとんどが攪乱依存種としての性格を持っている (鷺谷・矢原 1996)。これにオオマツヨイグサ、メマツヨイグサ、コマツヨイグサを当てはめると、オオマツヨイグサはストレス耐性種、メマツヨイグサとコマツヨイグサは攪乱依存種に当てはまると考えられる。オオマツヨイグサは、海岸砂丘などのやせた乾燥地に生育し、ストレスに応じた遅い成長をし、ロゼットとして数年生育することから、葉の寿命が長い。よって、ストレス耐性種に当てはまると推察される。メマツヨイグサとコマツヨイグサは、栄養生長期間が短く、永続的埋土種子集団を形成することから、種子の時間的・空間的散布能力が大きい。よって、攪乱依存種に当てはまると推察される。このように、3種は違った生活史戦略を持ち、それぞれに適した環境に生育してきたと考えられる。

#### 4.3. 同属内のオオマツヨイグサの減少とメマツヨイグサ、コマツヨイグサの増加のメカニズム

オオマツヨイグサの減少要因のひとつとして、多摩川の裸地の減少が考えられる。多摩川の裸地の変遷については、植生が成立することによって裸地が減少している。しかし、増水が減っているわけではないことから、増水が起きた後には裸地ができる。裸地ができ

ても、オオマツヨイグサが生育できるような貧栄養のところにはすぐに他の植物が侵入し、植生が成立してしまうことが考えられる。よって、オオマツヨイグサにとって発芽できる環境ではあるが、実生が成長できる環境ではなくなっていることが考えられる。オオマツヨイグサはロゼットがある大きさ以上になると抽だいし、花をつけ、開花、結実する繁殖戦略を持つ（可知 1997）。実生が定着できたとしても他の植物に庇蔭され、ロゼットを大きく成長させることができなければ繁殖し、子孫を残していくことができない。このようなオオマツヨイグサの繁殖戦略は現在の多摩川においては不利になり、オオマツヨイグサは減少している可能性が考えられる。一方、メマツヨイグサ、コマツヨイグサは発芽してからロゼットを形成し、その年に抽だいし、開花結実する。繁殖ロゼットサイズが小さいので、繁殖時期は早まり、一年生型に近い生活史をとる（可知 1997）。また、両種とも埋土種子集団はギャップ検出機構を持ち、発芽時期が年間を通して長いことから、攪乱などでできたギャップにおいて実生が定着し、個体群を維持していくことができると考えられる。本研究でメマツヨイグサとコマツヨイグサは攪乱依存種であると考えられ、現在の多摩川には攪乱依存種と競争種が生育するのに適した環境が多いことが予想される。多摩川において増加傾向にあるニセアカシアは、遷移初期に優占する外来種で、皆伐跡地や放牧放棄地、人為攪乱を受けた土地にいち早く樹林を形成する（Boring & Swank 1984）。植栽地から溪畔域や放棄耕作地等のさまざまな立地へと逸出している（前河・中越 1997）。また、多摩川において多く生育している一年生草本であるオオブタクサは、攪乱依存戦略的な性質に加えて、競争戦略的な性格を合わせ持つ植物であると考えられている（宮脇・鷲谷 1996）。他の種に先駆けて春の最も早い時期に発芽する（Washitani & Masuda 1990）ため、多年生草本との競争においても優位に立つと推測されている（宮脇・鷲谷 1996）。このように、多摩川には、個体群を維持し、分布を拡大している攪乱依存種と競争種が存在しているのと同様に、メマツヨイグサ、コマツヨイグサが増加していると考えられる。

以上のことより、多摩川の環境が変化したことによって、今の環境に適応できない戦略のオオマツヨイグサは減少し、逆に適応した繁殖を持つメマツヨイグサとコマツヨイグサが増加したと考えられる。これまでに在来種であるカワラノギク *Aster kantoensis* Kitam. やカワラニガナ *Ixeris tamagawaensis* Kitam. が河川の裸地の減少により個体群が減少している（倉本 1997；本田・倉本 2001）という報告がある。これらの種は永続的な埋土種子集団を形成せず、ギャップに依存した繁殖戦略をとる（倉本 1997；本田・倉本 2001）。

本実験によりオオマツヨイグサも同じ戦略をとることがわかり、このような戦略をとる植物は、オオマツヨイグサのような外来植物であっても減少していることが示唆された。

また、オオマツヨイグサとメマツヨイグサの間での雑種形成もオオマツヨイグサの減少要因の一つであることが考えられる。オオマツヨイグサとメマツヨイグサでは強い交配親和性が認められたことから、生育地が同じであれば雑種が形成され、純系統のオオマツヨイグサは減少していくと考えられる。また、雑種個体の形態の幅が広いことから、浸透性交雑が起きている可能性が考えられる。オオマツヨイグサとメマツヨイグサの雑種の結実率は交配の正逆関係なく高く、種子生産量、発芽率はメマツヨイグサを子房親とした雑種のほうが高かったことから、メマツヨイグサを子房親とした雑種のほうが形成されやすい可能性がある。

#### 4.4. 今後の課題

本研究では雑種形成に関して、オオマツヨイグサ、メマツヨイグサ、コマツヨイグサの間で交配実験を行い、結実した種子の結実率と種子の形態、発芽率について明らかにした。より明確に雑種形成について検討するためには、発芽した種子の初期成長量、植物体や花の形態を調べ、遺伝的な解析を行うことが必要である。また、浸透性交雑について検討するには、何世代にもわたって戻し交雑を行う必要がある。

また、オオマツヨイグサ、メマツヨイグサ、コマツヨイグサは分布地点での共存がほとんど見られず、よく似た条件の場所に分布しているものの、それほど共存関係にない（末広 1980）という報告より、メマツヨイグサ、コマツヨイグサが増加したことによってオオマツヨイグサの生育地が減少し、オオマツヨイグサの個体数が減少したことが考えられる。よって、3種の生育地特性を調べ、競合についても今後検討する必要がある。

## 摘要

## 摘要

アカバナ科マツヨイグサ属植物は多年草で、南北アメリカ大陸原産の外来種である。花は辺りが暗くなり始めたら開花し、強い芳香を放つ。観賞用にされるものが多く、寒帯から熱帯に分布する。現在は日本において全国に分布している。マツヨイグサ属植物の中で、オオマツヨイグサ *Oenothera erythrosepala* Borbas は明治初期頃日本に移入し、その後広く野生化した。現在は都市域や郊外ではほとんど見られなくなり、分布の中心は山間部に移ってきており、減少しつつある外来種と言われている。本研究の調査地である多摩川においても、かつてオオマツヨイグサが多く生育していたが、第二次大戦後減少し、ほとんど見られなくなった。その一方で、同属のメマツヨイグサ *O. biennis* L. とコマツヨイグサ *O. laciniata* Hill が河口から増加している。

本研究では、オオマツヨイグサ、メマツヨイグサ、コマツヨイグサの生理的特性、生態的特性を比較し、3種の生育地である多摩川の裸地の面積の変遷と合わせて、オオマツヨイグサが減少し、メマツヨイグサとコマツヨイグサが増加しているという同属内の種で増減が起きているメカニズムを解明することを目的とした。

オオマツヨイグサ、メマツヨイグサ、コマツヨイグサの種子発芽特性を検討するために発芽実験を行った。その結果、オオマツヨイグサは冬季のみの季節的埋土種子集団を形成し、メマツヨイグサとコマツヨイグサは永続的埋土種子集団を形成することが示された。また、オオマツヨイグサとメマツヨイグサは発芽速度が速く、一斉に発芽し、コマツヨイグサは一斉に発芽せず、長期に渡って発芽が続いたことから、子孫を残すためにオオマツヨイグサとメマツヨイグサは一斉発芽をし、コマツヨイグサは一斉発芽をしない戦略を持っていることが推察された。

3種間での雑種形成の可能性を検討するにあたり、交配親和性を検討するために人工受粉実験を行い、種子の結実、結実した種子の形態（種子数、大きさ、100粒重）、発芽率を調べた。また、野外での雑種個体の生育の有無を確認するために形態調査を行った。人工受粉実験を行った全ての交配の組み合わせにおいて交配親和性が認められた。特に、オオマツヨイグサとメマツヨイグサでは交配の正逆ともに強い交配親和性が認められた。また、交配によって結実した種子は、子房親となる種の種子とほぼ同じ形態であった。さらにこれらの種子には発芽能力があり、発芽の傾向も子房親とする種とほぼ同じであった。野外においては、オオマツヨイグサとメマツヨイグサの雑種の形態を持つ個体が生育していた。

このことから、3種とも生育地が同じで、花期が重なる時期が存在するので、野外においても他種間で交配が起き、種子を形成している可能性が高く、結実した種子は発芽能力を有していることが示唆された。

以上のことより、オオマツヨイグサは、冬季に季節的埋土種子集団を形成する可能性が示唆されたが、オオマツヨイグサが優占する生育地は攪乱のないやせた土地なので、埋土種子集団を形成するよりもロゼットバンクを形成して個体群を維持する戦略が有利であると考えられている。オオマツヨイグサは春か秋に発芽してロゼットを形成し、直径が約 10 cm 以上のロゼットになるまで栄養成長を続け、その後、初夏に抽だいて開花結実して枯死するサイズ依存的な生活史戦略をとる。メマツヨイグサとコマツヨイグサが優占する生育地は攪乱のある土地なので、個体群維持にギャップ検出機構を備えた永続的埋土種子集団を形成することが大きく依存していることが考えられる。また、繁殖ロゼットサイズが小さいので、繁殖時期は早まり、発芽した年に抽だいて、開花結実する。このように、3種は違った生活史戦略を持ち、それぞれに適した環境に生育してきたことが示唆された。3種の生育地である多摩川においては、河川敷の植生は増加傾向にある。このように多摩川環境が変化し、オオマツヨイグサが持つ生活史戦略が適さなくなったことが減少要因の一つとして考えられ、逆にメマツヨイグサとコマツヨイグサの戦略が適応して増加したと考えられる。また、オオマツヨイグサとメマツヨイグサでは強い交配親和性が認められたことから、生育地が同じであれば雑種が形成され、純系統のオオマツヨイグサは減少していくと推察された。また、種子生産量、発芽率はメマツヨイグサを子房親とした雑種のほうが高かったことから、メマツヨイグサを子房親とした雑種のほうが形成されやすい可能性がある。このこともオオマツヨイグサの減少要因の一つであることが考えられる。雑種個体の形態の幅が広いことから、浸透性交雑が起きている可能性が考えられるが、浸透性交雑については、今後、何世代にもわたって戻し交雑を行って検討する必要がある。

# 謝辭

## 謝辞

最後になりましたが、本研究を進めるにあたり、多くの方々に助言をいただき、協力していただいたことを深く感謝申し上げます。

指導教員である明治大学農学部応用植物生態学研究室の倉本宣教授には、非常に多くの助言をいただき、惜しみなくご指導していただきました。研究室に入室したころは、研究に関して未熟な私でしたが、生きものと関わっていくことの楽しさを教えてくださいました。4年間研究に携わることによって、自分で考え、行動することの難しさを実感し、また、その大切さを感じ、自分の糧にすることができたと思います。この経験を忘れることなく、今後も様々なことに励み、どんな形であれ、ご恩を返していきたいと思います。本当にありがとうございました。

国営武蔵丘陵森林公園の石川真咲氏には、国営ひたち海浜公園にオオマツヨイグサが自生しているという情報を提供していただき、公園内で調査ができるように勤めていただきました。また、内田利幸氏、永留真雄氏、国営ひたち海浜公園の大澤則巳氏、和田雅之氏、菊池賢氏には、公園内での調査に多大な協力をいただきました。東京都立大学理学部生物科学専攻の可知直毅氏にはオオマツヨイグサについての資料を提供していただき、袋がけ実験について、また、研究の内容についても助言をいただきました。明治大学農学部植物分子生理学研究室の川上直人助教授には、発芽実験の結果について助言をいただきました。山梨県南都留郡河口湖町河口湖自然生活館にはオオマツヨイグサの実験を行うにあたり場所を提供していただきました。川上洋一氏、多岐理氏には、ポリネーター調査に関して多くのことを教えていただき、調査にも同行していただきました。本稿ではポリネーターに関しての研究は載せることはできませんでしたが、できることなら調査を続け、結果を報告したかったです。その他、多くの方に助言をいただき、協力していただきました。ここに感謝の意を表したいと思います。

明治大学大学院農学研究科博士後期課程の園田陽一氏には、4年間にわたって助言をいただき、多くのことで相談に乗っていただきました。特に、GPS・GISについて、全くの無知であった私に惜しみなくご指導していただきました。また、夜間の調査にもかかわらず協力していただきました。細木大輔氏には、研究に関して多くの助言をいただき、本稿を作成するにあたり、多大な助言をいただきました。同研究室の本田裕紀郎氏（当時）には、研究に関しての助言をいただき、解析について無知であった私にいちから教えてください

ました。また、投稿論文作成にあたって、たくさんのアドバイスをくださいました。斉藤有里加氏（当時）、宮久保知和子氏（当時）には当時、修士論文で忙しいにも関わらず、たくさんの助言をいただき、多く調査に協力していただきました。私の調査、研究に関して親身になって考えてくださったことが忘れられません。

同研究室の勝又まり氏、斉藤悠氏、柴田英美氏、杉山昇司氏、竹内真樹氏（当時）、戸金大氏、野村康弘氏、赤石正樹氏、飯塚文子氏、伊藤信氏、栗原千佳氏、小池佳代氏、芦澤和也氏、阿南一穂氏、今井茉耶子氏、植松拓理氏、粕谷絵美子氏、横山泰宏氏には調査を協力していただきました。夏の暑い河原、砂丘、冬の寒い河原、夜の怖い河原、寂しい実験室での調査はみんなの協力があつたからこそ乗り切れたと思っています。

同研究室の樋口広大氏と湯本裕之氏とは、4年間の研究生活を通し、お互いに刺激し合いながら様々なことを共有し、共感してきました。樋口氏とは研究に関しても、それ以外のことにしても多くのことを話し、幾度となく議論を重ね、ともに励まし合いながら苦難を乗り越えてきました。湯本氏は、M1のときにお互いに研究の方向性が定まらず、苦しみをともにしました。苦しいときこそ支えあえ、翌年の夏にがむしゃらに調査をしたことを忘れません。荒井香織氏（現在、東京農工大学景観生態学研究室）には、遠くの調査地に行くときでも嫌な顔せず手伝ってくれました。また、お互いの研究について、相談し合い、「がんばろう!!」と勇気付けてくれました。

最後になりましたが、このような素晴らしい学生生活を送ることができたのも両親と祖母のおかげです。自分勝手なことばかりしてきた学生生活でしたが、この論文を書くことが研究生活の集大成になり、これで自分がやってきた研究についての報告ができると思います。このような機会を与えてくれた両親と祖母に感謝しています。

今まで多くの方に支えられ、本研究を完成させることができました。今までの感謝の気持ちを忘れることなく、今後も努力していきたいと思います。この場をお借りし、厚く御礼を申し上げたいと思います。ありがとうございました。

2005年1月21日

小林美絵

## 引用文献

## 引用文献

- ・ 浅井康宏 (1996) マツヨイグサ属記 (4); 植物研究雑誌第 71 巻 第 1 号, 49-51.
- ・ 安島美穂 (2001) 埋土種子集団への外来種種子の蓄積; 保全生態学研究 6 (2), 155-165.
- ・ Boring L.R.&Swank W.T. (1984) The role of black locust, (*Robinia pseudo-acacia*) in forest succession. ; *Ecology*72, 749-766.
- ・ 富士河口湖町 HP (2004) 富士河口湖町町勢概要  
<<http://www.town.fujikawaguchiko.yamanashi.jp/html/town.asp>>  
2005 年 1 月 6 日参照.
- ・ 外来種影響・対策研究会 (2003) 河川における外来種対策の考え方とその事例ー主な侵略的外来種の影響と対策ー; リバーフロント整備センター.
- ・ 外来種影響・対策研究会 (2001) 河川における外来種対策に向けて (案); リバーフロント整備センター.
- ・ Grime,J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. ; *American Naturalist* 111, 1169-1194.
- ・ Grime,J.P. (1979) Plant strategies and vegetation processes, John Wiley&Sons, 222pp.
- ・ Grubb,P.J. (1977) The maintenance of species richness in plant communities. The importance of the regeneration niche; *Biological Revue*52,107-145 .
- ・ 服部保 (1988) 日本の植生ー侵略と攪乱の生態学, 東海大学出版会, 54-61.
- ・ Hayashi,I. (1979) Secondary Succession of herbaceous communities in Japan. Seed germination and shade tolerance of seedlings of the dominants., *Bulletin Yokohama* ; *Phytosociological Society*16, 407-417.
- ・ 日野の自然を守る会 (1985) 新・日野の植物ガイドブック, 日野市, 235pp.

- ・平川浩文・樋口広芳 (1997) 生物多様性の保全をどう理解するか; 科学 67 (10), 725-731.
- ・本田裕紀郎・倉本宣 (2001) 多摩川における絶滅危惧植物カワラニガナの現状とその休眠・発芽特性; 日本造園学会誌 64(5): 583-588.
- ・井上聖一・田中長光・飛鳥川達郎 (1999) 河川における外来種対策に関する研究 (中間報告); リバーフロント研究所報告 (10), 財団法人リバーフロント整備センター, 130-143.
- ・Iwatsuki K.・David E.Boufford・Hideaki Ohba (1999) Flora of Japan Volume II c, KODANSHA, 328pp.
- ・Kachi,N. (1983) Population dynamics and life-history strategy of *Oenothera erythrosepala* in a sand-dune system. ; Doctoral thesis,134pp.University of Tokyo.
- ・Kachi,N (1986) Population dynamics and life history strategy of *Oenothera erythrosepala* in a sand dune system
- ・Kachi ,Naoki(1990) Germination Traits and Seed-bank Dynamics of a Biennial Plant, *Oenothera Glazioviana* Micheli. ; Ecological Research 5, 185-194.
- ・可知直毅 (1997) 可変性二年草の生活史の進化と個体群統計; 日本生態学会誌 47, 171-174.
- ・可知直毅 (2002) オオマツヨイグサ 3 外来種事例集. 「外来種ハンドブック」(日本生態学会 編, 村上興正・鷺谷いづみ 監修), 198, 地人書間, 東京.
- ・上地智子・小林達明・野村昌史 (2003) ミツバツツジ節の交配親和性と民家の庭における交雑実態; 日本緑化工学会誌 29 (1), 91-94.
- ・上地智子・小林達明・野村昌史 (2004) 房総低山地におけるミツバツツジとキヨスミミツバツツジ間の交雑実態; 日本緑化工学会誌 30 (1), 133-138.
- ・亀山章 (編) (2002) 生態工学, 朝倉書店, 168pp.

- ・環境省（編）（2002）新生物多様性国家戦略，環境省，315pp.
  
- ・環境省自然環境局 HP（2004）特定外来生物による生態系等に係る被害の防止に関する法律（外来生物法）について  
 <<http://www.env.go.jp/nature/intro/gairaihou.html>>  
 2004年12月29日参照.
  
- ・環境省自然環境局生物多様性センターHP（2004）生物多様性国家戦略  
 <<http://www.biodic.go.jp/nbsap.html>>  
 2004年12月28日参照.
  
- ・ Kawano,S.（1961）On the natural hybrid population of *Hemerocallis*. ;  
*Canad.Jour.bot.*41, 719-742.
  
- ・河野昭一（1974）種の分化と適応，三省堂，407pp.
  
- ・Kawano,S.・Odaki,M・Yamaoka,R.・Oda-Tanabe,M.・Takeuchi,M.・Kawano,N.（1995）  
 Pollination Biology of *Oenothera*(Onagraceae).The Interplay between Floral  
 UV-Absorbancy Patterns and Floral Volatiles as Signals to Nocturnal Insects ;  
*Plant Species Biology*10, 31-38.
  
- ・ King,T.J.（1975）Inhibition of seed germination under leaf canopies in *Arenaria  
 sepyllifolia*,*Veronica arvenensis* and *Cerastium holosteoides*.; *New Phytologist* 75,  
 87-89.
  
- ・北村眞一（1994）ハーブのまち河口湖；*土木学会誌* 79（2），38-40.
  
- ・古賀陽子・小林達明（2002）房総半島に自生するミツバツツジ類の山採りと民家移出の  
 実態について；*ランドスケープ研究* 65（5），569-574.
  
- ・小池裕子・松井正文（編）（2003）保全遺伝学；299pp，東京大学出版会，東京.
  
- ・国営ひたち海浜公園 HP（2004a）ひたち海浜公園の環境への取り組み  
 <[http://www.big.or.jp/%7Ekaihin/contents/006\\_prof/index5.htm](http://www.big.or.jp/%7Ekaihin/contents/006_prof/index5.htm)>  
 2005年1月6日参照.

- ・国営ひたち海浜公園 HP (2004b) 国営ひたち海浜公園整備プログラム  
 <[http://www.big.or.jp/%7Ekaihin/contents/000\\_new/index.htm](http://www.big.or.jp/%7Ekaihin/contents/000_new/index.htm)>  
 2005年1月6日参照.
- ・倉本宣 (1986) 伊豆大島におけるオオシマツツジの保全；人間と環境 12 (2), 16-23.
- ・倉本宣 (1995) 多摩川におけるカワラノギクの保全生物学的研究；120pp, 東京大学大学院緑地学研究室 No.15.
- ・倉本宣 (1997) カワラノギクの保全生物学と保全実務, 保全生態学研究 2, 43-53.
- ・倉本宣・本田裕紀郎・八木正徳 (2000) 丸石河原固有植物と多摩川におけるその生育状況；明治大学農学部研究報告 123, 27-32.
- ・前河正昭・中越信和 (1997) 海岸砂地においてニセアカシア林の分布拡大がもたらす成帯構造と種多様性への影響；日本生態学会誌 47, 131-143.
- ・正久法子・渡辺至・藤本純子・大橋裕 (1974)：マツヨイグサ属植物の栽培・育種 (第4報) メマツヨイグサの生長・成分に及ぼす土壤水分の影響；生薬学雑誌 28 (2), 134-138.
- ・正久法子・中田法子・楯塚信子・大橋裕 (1976) マツヨイグサ属植物の栽培・育種 (第8報) 播種期の相違がメマツヨイグサの生長・発育・種子成分に及ぼす影響；生薬学雑誌 30 (1), 52-57.
- ・宮下直 (2002) 生物学的プロセスからみた外来種問題；日本生態学会関東地区会報 50, 1-3.
- ・宮脇成生・村中孝・鷺谷いづみ (2004) 河川における外来植物対策の最前線；環境情報科学 33-1, 36-43.
- ・宮脇成生・鷺谷いづみ (1996) 土壌シードバンクを考慮した個体群動態モデルと侵入植物オオブタクサの駆除効果の予測；保全生態学研究 1, 25-47.
- ・宮脇成生・鷺谷いづみ (2004) 生物多様性保全のための河川における侵略的外来植物の管理；応用生態工学 6 (2), 195-209.

- ・森島啓子（1997）生物多様性が人類にもたらすもの；林木の育種 184, 22-25.
- ・村中孝司・鷺谷いづみ（2001）鬼怒川砂礫質河原の植生と外来植物の侵入；応用生態工学 4, 121-132.
- ・中尾佐助・山下孝介（1956）植物個体群の変異について（駒井卓・酒井寛一共編）；集団遺伝学, 245-259.
- ・日本緑化工学会（2002）生物多様性保全のための緑化植物の取り扱い方に関する提言；日本緑化工学会誌 27（3）, 481-491.
- ・日本生態学会（2002）外来種ハンドブック（日本生態学会 編, 村上興正・鷺谷いづみ監修）, 390pp, 地人書間, 東京.
- ・日本生態学会（2003）生態学事典（編集 巖佐庸・松本忠夫・菊沢喜八郎・日本生態学会）, 682pp, 共立出版, 東京.
- ・西廣淳・皆川朋子（2002）河川に侵入した外来植物の駆除・管理；土木技術資料 44（10）, 50-55.
- ・荻津英也・堀良道（2002）海浜植物コマツヨイグサの発芽特性；第 49 回日本生態学会大会講演要旨集, 229.
- ・荻津英也・堀良道（2003）海浜植物コマツヨイグサの生活史の地理的变化；第 50 回日本生態学会大会講演要旨集, 317.
- ・荻津英也・長谷川正幸・大塚歩美・堀良道（2004）海岸砂丘前面、背面に生育するコマツヨイグサのフェノロジーの変異；第 51 回日本生態学会大会講演要旨集, 149.
- ・長田武正（1976）原色日本帰化植物図鑑, 保育社, 174-177.
- ・長田武正・富士堯(1977) 帰化植物, 保育社カラーブックス No, 397, 151pp.
- ・ Pons（2000）Chapter10 Seed Responses to Light. 「Seeds」 237-260,CABI Publishing,USA.

- ・プリマック・小堀洋美 (1997) 第 1 章 保全生物学と生物多様性. 「保全生物学のすすめ」, 13-87, 文一総合出版, 東京.
- ・ Pyllin (2004) 第 10 章 種の保護 I 生息地での保全, 保全生物学 ; 205-236, 丸善株式会社, 東京.
- ・ リバーフロント整備センター編 (2001) 平成 11 年度河川水辺の国勢調査年鑑植物調査編 (国土交通省河川局河川環境課 監修), 山海堂.
- ・ リバーフロント整備センター編 (1996) 平成 6 年度河川水辺の国勢調査年鑑植物調査編 (国土交通省河川局河川環境課 監修), 山海堂.
- ・ 斉藤美和 (1965) オオマツヨイグサの開花について (1) ; 東洋英和女学院論集 4, 31-69.
- ・ 斉藤美和 (1966) オオマツヨイグサの開花について (2) ; 東洋英和女学院論集 5, 30-60.
- ・ 斉藤美和 (1969) オオマツヨイグサの開花について (3) ; 東洋英和女学院論集 8, 17-46.
- ・ 佐々木寧 (1996) 河川水辺の国勢調査 (植物調査編) の活用ー多摩川を例としてー ; 河川環境総合研究所報告 2, 133-148.
- ・ 清水建美 (2003) 日本の帰化植物, 平凡社, 337pp.
- ・ Silvertown, J. (1980) Leaf-canopy-induced seed dormancy in a grassland flora ; *New Phytologist* 85, 109-118.
- ・ 末広喜代一 (1980) 高松市におけるマツヨイグサ属の分布と土壤環境 ; 香川大学教育学部研究報告 II (30), 181-196.
- ・ 竹門康弘・鷺谷いづみ (2004) 応用生態工学からみた外来種の現状把握と対策 ; 応用生態工学 6 (2), 191-194.
- ・ 竹松哲夫・一前宣正 (1993) 世界の雑草 II ー離弁花類ー, 全国農村教育協会, 50-70.

- ・タキイ種苗株式会社 HP (2004) 園芸用語集  
     <<http://www.takii.co.jp/index.html#menu>>  
     2005年1月16日参照.
- ・田中肇 (1996) チョウ・ガが訪れる花, 「花と昆虫がつくる自然」; 86-88, 保育社, 東京
- ・Thompson, K. & Grime, J. P. (1983) A comparative study of germination responses to diurnally-fluctuating temperatures. ; *Journal of Applied Ecology* 20, 141-156.
- ・Thompson, K., Grime, J. P. & Mazon, G (1977) Seed germination in response to diurnal fluctuating temperature ; *Nature* 267, 147-149.
- ・Timson, J. (1965) New Method of Recording Germination Date; *NATURE* vol. 207, 216-217.
- ・鷲谷いづみ (1987) 種子が発芽する環境条件 生育にふさわしい場所と時を選ぶメカニズム ; 採集と生育 49(9), 382-384.
- ・鷲谷いづみ (1996) オオブタクサ、闘う, 平凡社, 219pp.
- ・鷲谷いづみ (2000a) 外来植物の管理 ; 保全生態学研究 5 : 181-185.
- ・鷲谷いづみ (2000b) 生物多様性を脅かす「緑の」生物学的侵入 ; 生物化学 52, 1-6.
- ・Washitani I. (2001) Plant conservation ecology for management and restoration of riparian habitats of lowland Japan. ; *Population Ecology* 43, 189-195.
- ・鷲谷いづみ (2002) : 不可逆的に生態系が変化した時代 ; 科学 72 (1), 77-83.
- ・Washitani, I. & Masuda, M. (1990) A comparative study of the germination characteristics of seeds from a moist tall grassland community. ; *Functional Ecology* 45, 43-57.
- ・鷲谷いづみ・森本信正 (1993) 日本の帰化植物, 保育社, 191pp.
- ・鷲谷いづみ・矢原徹一 (1996) 保全生態学入門, 文一総合出版, 270pp.

- Wright S. (1922) Coefficients of inbreeding and relationship. ; *American Naturalist* 56, 330-338.
- 野生生物保護対策検討会移入種問題分科会 (2002) 移入種 (外来種) への対応方針について ; 環境省自然保護局, 159pp.

「<sup>た ま がわかせんしき</sup>多摩川河川敷<sup>ぞくしよくぶつ</sup>におけるマツヨイグサ属植物<sup>こうたいげんしょう</sup>の交替現象について」

—<sup>しよくぶつそう</sup>植物相<sup>へんか</sup>の変化<sup>よういん</sup>の要因<sup>えいきょう</sup>と影響<sup>かいせき</sup>の解析—

(研究助成・学術研究 VOL. 34-N0. 251)

著 者 <sup>くらもと</sup>倉本 <sup>のぼる</sup>宣 <sup>こばやし</sup>小林 <sup>みえ</sup>美絵

発行日 2006年3月31日

発行者 財団法人 とうきゅう環境浄化財団

〒150-0002

東京都渋谷区渋谷1-16-14 (渋谷地下鉄ビル内)

TEL (03) 3400-9142

FAX (03) 3400-9141