

称号及び氏名	博士（環境学） 佐野 沙樹
学位授与の日付	2023年3月31日
論文名	白山国立公園における国内外来種オオバコと 高山植物ハクサンオオバコの交雑防止に関する研究
論文審査委員	主査 下村 泰彦 副査 竹中 規訓 副査 黒田 桂菜

緒言

人間活動により導入された外来種による生物多様性の損失が近年顕著である。外来種と近縁在来種の交雑は、近縁在来種の種内交配を妨げることにより、また一方の遺伝子が他方の個体群内に広がる遺伝子浸透を引き起こすことにより、在来種を絶滅させる危険性がある。日本国内に自然分布域を有しているが、その自然分布域を超えて国内の他の地域に導入された生物種である「国内外来種」も同様の問題を引き起こしうるが、その概念と問題に対する一般的な認識は低く、普及啓発のためにも科学的知見の蓄積が求められる。

オオバコは複数の山域に侵入している国内外来種であり、とくに白山国立公園の亜高山帯では高山植物ハクサンオオバコと交雑している。オオバコの侵入およびオオバコとハクサンオオバコの交雑の要因を解明して、交雑の発生経緯や現状を把握して今後の遺伝子浸透の予測すること、また交雑の予防策を考案して、それを白山国立公園の外来植物対策の現場で実現するための道筋をつけることが本論文の目的である。

第1章 白山国立公園における国内外来種オオバコと高山植物ハクサンオオバコの交雑の実態

白山国立公園は富山県、石川県、福井県および岐阜県にまたがる県境の山々を中心とした自然公園である。白山国立公園において、ハクサンオオバコは5地点9集団が確認されている。オオバコは山頂付近を除くほぼすべての登山道と園地で確認されている。両種の雑種が確認されているのは南竜ヶ馬場（標高約2,100 m）の野営場のみである。

関連研究から、南竜ヶ馬場の野営場ではボランティア等によるオオバコの除去活動が実施されているために、オオバコとハクサンオオバコの種間交雑の機会が減少しているが、一度生産された雑種が継続的に後代を形成しており、遺伝子浸透が進行していることが示唆されている。種間交雑およびその後の遺伝子浸透の要因の中でも、他の要因に先立って作用する受粉は影響が大きい。そこで第2章～第4章では、オオバコ、ハクサンオオバコおよび

雑種の開花から受粉の過程を把握して、交雑のしやすさ、頻度、量に関わる基礎情報を収集した。

第2章 オオバコ、ハクサンオオバコおよびF₁雑種の雌雄異熟性からみた自家受粉および他家受粉の機会

オオバコとハクサンオオバコの交雑頻度や定着能力に影響を与える開花習性について論じるため、一般化線形混合モデルを用いて、オオバコ、ハクサンオオバコおよびF₁雑種の個々の開花習性を花序内における花の位置に基づいて記述した。

いずれの種、雑種も雌性先熟であった。オオバコでは雌蕊が褐変する前に花粉を放出する花が多く、花序内の花の性表現がずれていた。また袋かけ後の結果率は高く花内と花序内で自家受粉の機会が十分であることを示した。このことは、オオバコが外来種として高山環境で繁殖できた要因と考えられる。一方、ハクサンオオバコでは雌蕊の褐変後に花粉を放出する花が多く、また花序内で花の性表現が同調するため、花内と花序内での自家受粉の機会はほとんどなく、結果率も低かった。したがって、ハクサンオオバコは自生地で種子生産するには複数の花序が同時に開花し積極的に他家受粉する必要がある。ハクサンオオバコは積極的に他家受粉をするし、オオバコも花序の開花初期は他家受粉をするので、種間受粉の機会はあると考えられる。F₁雑種は両親種の中間的な開花習性をもち、1本の花序内で果実生産できたことから、自家受粉で繁殖できることが示された。

第3章 白山南竜ヶ馬場におけるオオバコ、ハクサンオオバコおよびその種間雑種の開花フェノロジーと種子生産

自生地における種間受粉の機会を明らかにするために、2011～2014年に白山南竜ヶ馬場における開花フェノロジーを調べた。自生地に1, 3および6 m²の調査区を計18個設置し、調査区内のハクサンオオバコ、オオバコおよび雑種の開花花序数の推移を記録した。また、雪解け日から開花開始日までの日数と有効積算温度を算出した。さらに、個体あたりの種子生産数を算出した。ハクサンオオバコは毎年雪解け直後に集団で一斉に多量の花序を開花させるが、その後一部の個体が雪解け37.8 ± 8.1日後、有効積算温度302.4 ± 67.2° C・日に再び開花する年があった。このハクサンオオバコの2回目の開花期の途中に、オオバコが雪解け56.4 ± 13.1日後、有効積算温度403.0 ± 96.7° C・日に開花を始め、種間で開花の重複があった。オオバコは気候が温暖な年には多くの種子を生産したため、温暖な年が続くと急速に増殖する危険性がある。雑種の開花期はハクサンオオバコの1回目と2回目の開花期と重複し、個体は毎年種子生産し死亡率は低かったことから、長期的に存続し繰り返し戻し交雑する可能性がある。

第4章 気温がハクサンオオバコとオオバコの開花重複に及ぼす影響

白山南竜ヶ馬場のハクサンオオバコは1年の生育期間に2回の開花期をもつことがあり、2回目の開花期がオオバコの開花期と重複することで種間交雑が起こる。本章では、温度条件が両種の開花に及ぼす影響を栽培実験によって検討した。ハクサンオオバコでは、低温区と高温区でともに2回の開花期が見られた。そして、花序がつく位置（節）と開花時期の関係から、ハクサンオオバコは生育期間中に花芽を形成して（プレフォーメーション）、その花芽を休眠させて越冬し、翌年の雪解け直後に開花するフェノロジーをもつが、一部の花芽が生育期間中に開花に至ることがあり、2回咲きを生じていることが証明された。一方、オオバコは生育期間中に形成した花序を当年中に開花させた。そして両種ともに低温区よりも高温区で開花開始日が早まり、開花花序数が増加したこと、有効積算温度に対する開花量の分布が両種で重なったことなどから、開花が温度に依存することが示された。気温が上昇すると両種の開花期間が延長したり開花量の重複が増えたりすることによって種間受粉の機会が増加して、種間交雑が発生しやすくなると考えられた。

第5章 オオバコとハクサンオオバコの交雑に関する研究で得られた知見の白山国立公園の外来植物除去ボランティアへの提供

遺伝子レベルのモニタリングの結果、オオバコとハクサンオオバコの種間交雑は減少しているが、オオバコとハクサンオオバコの遺伝子浸透が進行していることが示唆された。また、開花・受粉に関する調査・実験結果から、開花の重複する温暖な年の7月中旬以降にオオバコ類の花序を切除することによって遺伝子浸透を抑制できると考えられた。これらの研究成果の現場活用を目指し、現地でボランティア活動を実施する市民団体を対象に研究成果の説明会を開催して、研究の評価と手法の検討を受けた。

説明会の総合満足度は高く、研究に対する評価も高かった。これは、ボランティアの活動評価につながるモニタリング結果を説明したこと、またボランティアが求めている効果的・効率的な活動につながる具体的な手法を提案したことによる。一方で、提案した手法には環境倫理上、運営上、法令上の検討課題があった。これについて白山国立公園生態系維持回復事業検討会などの各専門家の集まる場において検討を受けるのが望ましい。また、ボランティアは研究者との間に心理的な距離を感じていた。研究成果の説明にあたっては、ボランティアと研究者の信頼関係の構築しておく、または信頼関係が成り立っている他の主体の代理説明によって、ボランティアが研究成果を受け取りやすくなると考えられた。

総合考察

ハクサンオオバコは自生地において集団で一斉に開花することで積極的に他家受粉をして、また、雪解け直後に開花することで受粉後に種子の成熟期間を確保していた。ハクサンオオバコは、雪解け直後に開花するために開花の前年に花を形成・発達させているが、温暖な年には形成・発達した花を越冬前に開花させるので、生育期間に2回開花する現象が発生した。

オオバコは1個体が生産する種子数がハクサンオオバコよりも多く、雌性先熟であるが、自家受粉による種子生産も可能なので、1個体から大量の種子を生産できる。越冬後は、40～50日の短い期間で花を形成して開花に至る。これらの能力によって、オオバコは生育期間の短い高山環境において、少数個体から繁殖して個体群を形成できたと考えられる。

ハクサンオオバコは積極的に他家受粉をするし、オオバコも花序の咲き始めは他家受粉ができる。ハクサンオオバコは温暖な年に生育期間に2回開花し、この2回目の開花時期はオオバコの開花時期と重複する。両種が他家受粉でき、開花が重複しているため、種間受粉が発生し、雑種が生産されたと考えられる。

F₁ 雑種は自家受粉も他家受粉もできる開花習性を持ち、稔性のある種子を生産して次世代を形成している。ボランティア等の活動によって自生地のおオオバコが激減しているため、現在、雑種はハクサンオオバコと受粉しやすい環境にあると考えられる。今後は雑種とハクサンオオバコの戻し交雑を通じて、オオバコとハクサンオオバコの遺伝子浸透が進行する危険性がある。ただし、雑種とハクサンオオバコの開花が重複する7月中旬以降に開花したオオバコ類の花序を切除することで、受粉および種子生産を防ぎ、遺伝子浸透を抑制できる。

白山国立公園では複数の主体によって、外来植物対策事業が進められている。科学的知見に基づいて考案した手法の実践にあたっては、複数の主体が検討できるよう、保全生態学の研究者が積極的に提案、説明する必要がある。また提案を肯定的に受け入れてもらえるよう、保全生態学の研究者が他の主体との信頼関係を構築することも重要である。

初出一覧

緒言

本論文が初出

第 1 章 白山国立公園における国内外来種オオバコと高山植物ハクサンオオバコの交雑の実態

本論文が初出

第 2 章 オオバコ、ハクサンオオバコおよび F₁ 雑種の雌雄異熟性からみた自家受粉および他家受粉の機会

Sano, S., Y. Nakayama, K. Ohigashi, T. Nogami, and A. Yagyū 2016. Flowering behaviors of the inflorescences of an alien plant (*Plantago asiatica*), an alpine plant (*Plantago hakusanensis*), and their hybrids on Mt. Hakusan, Japan. *Weed Biol. Manag.* 16, 108-118. (査読あり) を日本語訳・加筆・修正

第 3 章 白山南竜ヶ馬場におけるオオバコ、ハクサンオオバコおよびその種間雑種の開花フェノロジーと種子生産

佐野沙樹・中山祐一郎・野上達也・柳生敦志 2019. 白山亜高山帯における高山植物ハクサンオオバコ (*Plantago hakusanensis* Koidz.), 国内外来種オオバコ (*P. asiatica* L.) およびその種間雑種の開花フェノロジーと種子生産. *雑草研究* 64, 73-84. (査読あり) を加筆・修正

第 4 章 気温がハクサンオオバコとオオバコの開花重複に及ぼす影響

佐野沙樹・中山祐一郎・野上達也・柳生敦志. 気温が高山植物ハクサンオオバコ (*Plantago hakusanensis*) と国内外来種オオバコ (*P. asiatica*) の開花重複に及ぼす影響 (2023 年 2 月 10 日現在, 日本雑草学会和文誌「雑草研究」へ投稿中) を加筆・修正

第 5 章 オオバコとハクサンオオバコの交雑に関する研究で得られた知見の白山国立公園の外来植物除去ボランティアへの提供

本論文が初出

総合考察

本論文が初出

学位論文審査結果の要旨

学位論文審査委員会

本論文は、「国内外来種」に着眼して、在来種との交雑による地域個体群の絶滅を回避させるといった明確な目的をもって遂行されている。

まず、白山国立公園において、保全対象であるハクサンオオバコ個体群の現状、国内外来種であるオオバコの侵入状況、両者の種間交雑、実施されている白山生態系維持回復事業に関して、既往研究等を的確に整理され、研究の位置づけが明確である。

次いで、オオバコおよびハクサンオオバコ、両種の F_1 雑種について、栽培個体の開花習性を花単位および花序単位で調査した結果から、オオバコが外来種として侵入先に定着しやすい要因、ハクサンオオバコの繁殖、オオバコとハクサンオオバコの交雑のしやすさ、雑種の次世代生産について科学的に解明している。さらに、白山国立公園に生育するオオバコ、ハクサンオオバコ、雑種オオバコの開花フェノロジーを調査した結果から、各種の開花期とその重複の時期および期間、頻度、繁殖成功の程度を科学的に解明している点、特に、ハクサンオオバコが1年の生育期間中に2回の開花期をもつこと（2回咲き）があり、2回目の開花期がオオバコの開花期と重複することにより種間交雑の機会が生じていることは生態学的新知見であり、交雑の防止策を講じるうえで有用といえる。加えて、異なる気温で栽培したハクサンオオバコとオオバコの開花フェノロジーの観察結果から、ハクサンオオバコの2回咲きが気温の影響を受けることを解明し、気温上昇がオオバコとハクサンオオバコの交雑に与える影響を考察している点も新規性があり貴重な知見といえる。

これら新規に解明した交雑のメカニズムと防止策を、白山国立公園において外来植物除去活動に取り組むボランティアへ情報提供し、またボランティアから意見を聴取することで、科学コミュニケーションにおける現状の問題点を解決する実践的な手法まで提案している点が独創的であり、有用といえる。

提出された論文は、先行研究のレビューが的確で、課題と研究目的が明確である。交雑のメカニズムを解明するといった科学的な新規性を有し、保全生態学の分野の発展に大きく寄与するだけでなく、生物多様性の損失といった問題を解決する取り組みに関する有用な提案がなされており、研究目的に対応した結論が適切に導き出されていた。

本論文には、査読付きの学術雑誌に掲載されている論文が2編含まれ、2編のうち1編の論文が英語で記述されており、本審査委員会は、本論文が現代システム科学専攻の博士論文審査基準を満たしていると判断した。

以下に、現代システム科学専攻の博士論文審査基準の1)~5)を参照して結果を述べる。

1) 博士学位申請者が主体的に取り組んだ研究であることについて

研究指導者との打ち合わせによる研究計画立案の後、第1章での「白山国立公園におけ

る国内外来種オオバコと高山植物ハクサンオオバコの交雑」の実態調査、第3章における

「白山南竜ヶ馬場におけるオオバコ、ハクサンオオバコおよびその種間雑種の開花フェノロジーと種子生産」に関する調査、ならびに第5章における「オオバコとハクサンオオバコの交雑に関する研究で得られた知見の白山国立公園の外来植物除去ボランティアへの提供」に関しては、申請者自らが2011年には3か月半の期間を自生地に滞在し、2012~2014年にかけては月に2回程度、自生地に出向いて調査している。また、2016年からは外来植物除去活動等を実施しているボランティア団体である「オオバコの会」に参画し、保全活動や啓発活動を実施している。さらに、第2章「オオバコ、ハクサンオオバコおよびF₁雑種の雌雄異熟性からみた自家受粉および他家受粉の機会」に関する調査、第4章の「気温がハクサンオオバコとオオバコの開花重複に及ぼす影響」に関する調査も自ら実施していることから、申請者が主体的に取り組んだ研究であることが明確である。

2) 研究内容に新規性および独創性を有することについて

国内外来種のオオバコが、在来種であるハクサンオオバコと交雑するメカニズムが不明であったが、本論文は、室内実験と現地での調査を駆使しながら、開花フェノロジーを解明し、生態学分野での第3の危機「外来種などの持ち込みによる生態系の攪乱」の解決に向けた両種間の交雑を防ぐ方策を科学的に解明し、現地での保全対策に着手している点は新規性があり、また非常に独創的であるといえる。

3) 当該研究分野の発展に貢献する学術的価値が認められることについて

本論文は、保全生態学分野において、在来種ハクサンオオバコと国内外来種のオオバコとの交雑による生態系の攪乱のメカニズムを科学的に解明するだけでなく、獲得した知見をもとに、現代社会における生物多様性の保全という課題を解決するための方策を提案するとともに、申請者自身が現場でボランティア活動を実施するといった点において、当該分野に一石を投じるものといえ、分野の発展に貢献する学術的価値が十分認められる。

4) 論文の構成および内容が適切であり、論文としての体裁が整っていることについて

前述したように、本論文においては、生物多様性の保全を大前提に、現在生じつつある生態学的な種の攪乱の状況を的確に整理し、特に「国内外来種」に着眼して、在来種との交雑による地域個体群の絶滅を回避させるといった明確な目的をもって遂行されている。

まず、白山国立公園において、保全対象であるハクサンオオバコ個体群の現状、国内外来種であるオオバコの侵入状況、両者の種間交雑、実施されている白山生態系維持回復事業に関して、既往研究等を的確に整理され、研究の位置づけが明確である。また、研究目的に即した調査方法が設定され、解析方法についても、実験結果を考察しながら、追加実験するといった点においても的確といえる。また、総合考察においても、大局的に事象を捉えることができおり、論文としての体裁が整っているといえる。

5) 学位論文の公聴会での論文内容の発表および質疑応答が論理的に明確に行われていることについて

公聴会では、約40分にわたり論文内容の説明が行われた。論文内容を他分野の聴講者に

も理解しやすい丁寧な発表であった。資料の作成においても適切であり、プレゼンテーション能力にも問題がないことが確認できた。また、副査や他の聴講者からの質問に対しては、科学的見地から論理的に応答できていた。

以上のように、本審査会は、本研究が科学的に優れた論文だけでなく、獲得した知見を生態系保全対策として申請者自身が実践している成果でもあり、現代システム科学専攻に相応しい内容であるとともに、保全生態学分野の研究領域に新たな可能性を開く可能性を有していると判断した。

したがって、本審査会は、本研究が現代システム科学専攻の博士論文審査基準を満たしており、申請者が自立して研究活動を行うのに十分な能力と知識を有していると結論付けた。