

オオバコの種生態学的研究

—神社仏閣境内における矮小型オオバコの成立—

中山祐一郎

1997

目次

第1章	序論	1
第2章	日本産オオバコのカ分カ概念	4
第3章	神社仏閣境内にみられる矮小型オオバコのカ形態的特性	10
	1. 実験材料および方法	10
	2. 実験結果および考察	13
	3. 摘要	19
第4章	オオバコ種内2型のカ生活史特性	20
	1. 実験材料および方法	20
	2. 実験結果	22
	3. 考察	30
	4. 摘要	32
第5章	オオバコ種内2型のカ住み分けにカ関係する環境要因のカ探索	
	一さまざまな環境条件に対する可塑的反応性一	34
	1. 実験材料および方法	34
	2. 実験結果	36
	3. 考察	41
	4. 摘要	53
第6章	養分と光条件がオオバコ種内2型のカ繁殖特性と競争力に及ぼす	
	影響一種内2型のカ住み分けのカ機構一	54
	1. 実験材料および方法	54
	2. 実験結果	56
	3. 考察	66
	4. 摘要	67
第7章	酵素多型からみたオオバコ種内2型のカ集団のカ遺伝的構造	69
	1. 実験材料および方法	69
	2. 実験結果	72

3. 考察.....	82
4. 摘要.....	85
第8章 総括.....	87
謝辞.....	96
引用文献.....	97
写真.....	112
Summary.....	115

本文は、日本の現代美術史における、戦後から1970年代にかけての、現代美術の発展とその背景を考察する。この研究は、戦後日本の社会状況、経済的成長、国際化の進展、そして美術家たちの活動の場としての画廊や美術館の役割を重点的に取り上げ、その変遷を明らかにする。また、この研究は、戦後日本の美術界における、戦前からの連続性や断絶性についても検討する。

この研究は、戦後日本の美術史を、戦前からの連続性として捉えるのではなく、戦後という新しい時代として捉えることに重点を置く。戦後日本の美術界は、戦前からの美術界とは異なる特徴を持つ。戦前からの美術界は、主に皇室や貴族の patronage を受けていた。戦後には、皇室の patronage がなくなり、代わりに国家や民間企業、そして市民の patronage が登場する。この変化は、戦後日本の美術界に大きな影響を与えた。

戦後日本の美術界は、戦前からの美術界とは異なる特徴を持つ。戦前からの美術界は、主に皇室や貴族の patronage を受けていた。戦後には、皇室の patronage がなくなり、代わりに国家や民間企業、そして市民の patronage が登場する。この変化は、戦後日本の美術界に大きな影響を与えた。

戦後日本の美術界は、戦前からの美術界とは異なる特徴を持つ。戦前からの美術界は、主に皇室や貴族の patronage を受けていた。戦後には、皇室の patronage がなくなり、代わりに国家や民間企業、そして市民の patronage が登場する。この変化は、戦後日本の美術界に大きな影響を与えた。

第1章 序論

現代の社会では産業の多様化が進み、食料生産に関わる活動も農村、都市部などさまざまな地域にわたって行われており、農耕地・非農耕地といった区分では捉えられないほど複雑化している（沼田, 1987）。また、余暇時間の増大、リゾート開発の活性化により、レクリエーション活動の場も、都市域から山岳域へ、またアメニティ空間として評価されてきている農村域（進士, 1992）へと拡大している。

このような人間生活の多様化、活動域の拡大や土地利用の増大にともない、雑草性植物の生育地はさらに多様化している。今後、公園、芝生、その他のレジャー施設、道路などのさまざまな人間の活動の場において、望ましい緑を残すための各論的雑草管理技術の確立（伊藤, 1993）が、雑草科学のひとつの中心課題となるであろう。その基礎研究として、人里植物を含めた広義の雑草（笠原, 1971）が示す生物学的特性（雑草性）を明らかにしていくことが重要である。

これまでに、人為的な攪乱環境に適応した雑草がもつ特性の一般化がなされてきたが（Baker, 1965；河野, 1975），一方で雑草性は多様であることも明らかになった。一般に生物集団は、突然変異および移住、選択、近親交配、遺伝的浮動などの要因によって遺伝的に変化（進化）する（Warwick, 1990a；山口・梅本, 1991）。人間の生活は多様であり、雑草の生育環境に加えられるインパクトも多様な時間的・空間的要因によって構成された複雑な現象である（片岡, 1991）。したがって、この多様な雑草性を理解するためには、それを記述し一般化するだけでなく、その成立過程を人間の作り出す環境との関わりから明らかにしていく必要がある（山口・梅本, 1991）

オオバコは、日本では亜寒帯の北海道から亜熱帯の琉球列島まで分布し、野原、空き地、路傍、畦畔、畑地、樹園地などに生態的にも幅広く生育している（笠原, 1976）。オオバコは、牧草地や芝地では害草として認識されており

(酒井ら, 1979; 竹松・竹内, 1991), また開発に伴い2000m級の山岳域にも分布域を広げ, 人に踏みつけられて衰弱した高地の自然植生に侵入するなどの, 新たな雑草害とも言える現象を引き起こしている(岩田・岩田, 1980; 柴田, 1985; 柴田ら, 1974)。オオバコの成長点は地下にあるため, 踏みつけによるダメージを受けにくく, また葉の維管束は構造上切れにくくなっている(柳原, 1990)。オオバコの種子は, 水に濡れると粘り, 人の足や車に付着して運ばれる。さまざまな人間の活動の場にオオバコが必ずといってよいほどみられるのは, ひとつにはこの特徴によっている。また, オオバコは形態的変異に富み(中山ら, 1994b), この性質は, オオバコの多様な生育地での適応に重要な役割を果たしていると考えられるが, 適応の結果成立した遺伝的変異の実態や可塑的変異の適応的意義については調べられていなかった。

著者らは, 神社の境内に矮小化したオオバコの生育を認めた(中山ら, 1996)。神社や仏閣は日本の重要な景観要素であり(石井, 1992), 伝統的な宗教儀礼が行なわれている(宮家, 1980)。その境内では伝統的に特殊な植生管理が行われており, それに伴う環境要因が矮小化したオオバコの生育を可能にしていると考えられる。同一種内に見られる諸特性の変異の比較解析は, それぞれの種がもつ固有の歴史的背景, すなわち系統の違いを排除できる点で, 多様な生物学的特性の成立を明らかにするために有効な手段であると考えられる(Stearns, 1992), この矮小型オオバコの成立過程の研究を通して, 雑草の生物学的特性がよりよく理解できるものと期待される。

以上のような観点から, 本研究では, 環境との関連づけを行いながら種内変異様式を明らかにする, いわゆる種生態学的方法を用いて, 神社仏閣境内における矮小型オオバコの成立(適応進化)について検討した。雑草では, 基本的な種の認識に関わる分類学的検証がほとんどなされておらず, 実態把握や学名上の混乱がみられることが多い(植田, 1991)。オオバコにおいても, 植物学

上の取り扱いには混乱がみられる。そこで、第2章において、日本産オオバコの植物学および園芸学上の取り扱いを整理した。次に、第3章では、オオバコの形態的形質の詳細な分析を行い、さらに生態分布調査を行うことによって、オオバコ種内2型の存在とそれらの住み分けの普遍性を明らかにした。ついで第4章では、種内2型の生活史特性の比較実験と、自生地での季節消長の調査から、種内2型の成立と維持（住み分け）に関わる要因についての仮説を得た。その仮説を、第5および6章において検証した。さらに第7章では、アイソザイム分析を行い、種内2型の成立の遺伝的背景についての若干の知見を得た。

本研究は、1991年から1996年にわたり京都大学農学部雑草学研究室において実施したものである。その成果は雑草研究（中山ら, 1993 ; 1994a ; 1995 ; 1996a,b ; 中山ら, 1996）, 近畿作物育種研究（中山ら, 1994b）およびその他（中山, 1997）に逐次発表した。なお説明を要する点も少なくないが、神社仏閣に生育する矮小型オオバコの成立要因を明らかにし、雑草の多様な生物学的特性の成立過程についての知見が得られたと考える。ここにその成果の大要をとりまとめて報告する次第である。

第2章 日本産オオバコの分類概念

雑草では、基本的な種の認識に関わる分類学的検証がほとんどなされておらず、実態把握や学名上の混乱がみられることが多い（植田, 1991）。オオバコにおいても、植物学上の取り扱いには混乱がみられる。そこで、日本産オオバコの植物学および園芸学上の取り扱いを整理した。

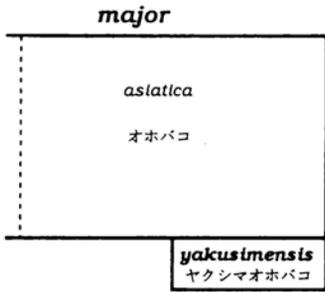
日本産オオバコの分類に関しては、これまでいくつかの意見がある。第2-1図は各研究者の概念をシノニムのリストや分布域などをもとにして対応させたものである。

Linnaeus (1753) は中国 (China) と Sibiria産のオオバコを *Plantago asiatica* L. と記載し、その後 Decaisne (1852) はこれを *P. major* L. の種内分類群 β *asiatica* とした。Kaempfer (1712) は日本産オオバコを「前車 Sjaden, vulgo Obacko. *Plantago major vulgaris latifolia*」と紹介したが、Linnaeus (1753) はこれを引用していない。

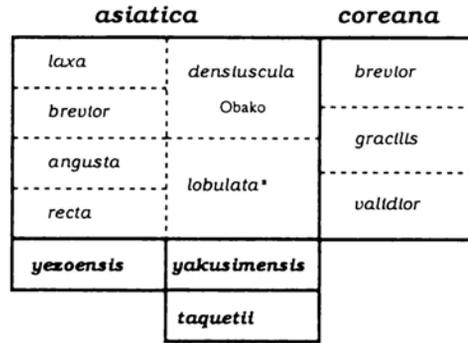
日本産オオバコについては、ヨーロッパを原産地とし世界中に広汎に分布する *P. major* L. の種内分類群とみなし *P. major* L. var. *asiatica* Desaisne を宛てる考えと、独立した種とみなし *P. asiatica* L. を宛てる考えがおもに取られてきた。

牧野・根本 (1931 ; 第2-1図 a) はオオバコに *P. major* L. var. *asiatica* Desaisne を宛て、その分布を樺太、千島、北海道から琉球、台湾まで認めている。また Masamune (1930) によって屋久島から記載されたヤクシマオオバコを別種として扱っている。これまで日本産オオバコは苞葉や萼の形態、子房断面の形状、蓋果あたり種子数、蓋果の形態、種子サイズ、種子表面模様などの外部形態における形質を指標とし *P. major* L. と区別されてきた (松尾, 1989)。これは核型の比較によって得られている証拠 (Matsuo and Noguchi, 1989) とも矛盾せず、日本産オオバコを *P. major* L. とは独立した種とみなし、学名として広義には *P. asiatica* L. を宛てることにほぼ意見が一致しているようである。しかしながら、この種の範囲と種内分類群についてはまだ処理が終わっていない。

(a) 牧野・根本 (1931)

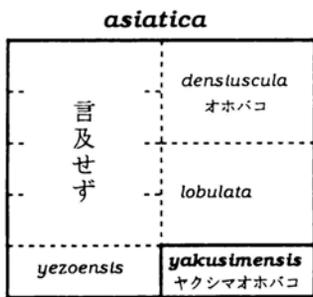


(b) Pilger (1922, 27, 37)

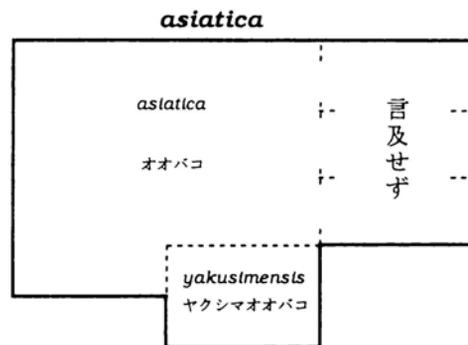


* : *P. japonica* Fr. et Sav. f. *polystachya* Makino をシノニムとして含む。

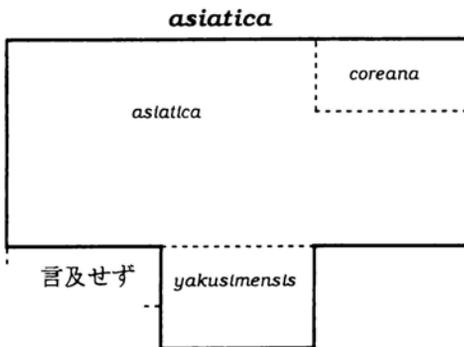
(c) 原 (1949)



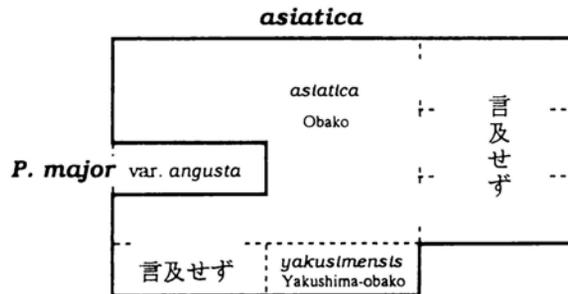
(d) Ohwi (1965) ; 大井 (1978)



(e) Lauener and Ferguson (1982)



(f) Yamazaki (1966, 93)



第2-1図. 日本産オオバコのカ分カ概念

学名は著者名省略, 分布域は本文参照

- : 種のカ範囲
- : 変種のカ境界

Pilger (1922, 1927, 1937 ; 第2-1図 b) は, *P. asiatica* L.に6変種を分類し, 日本産のオオバコには外国産のものとは区別しvar. *densiuscula* Pilgerを宛てた。さらに葉が切れ込む特徴をもつvar. *lobulata* Pilgerを日本において認め, ヤツマタオオバコ*P. japonica* Fr. et Sav. f. *polystachya* Makino (1907) をそのシノニムとしている (Pilger, 1922)。これらは後にPilger(1927, 1937)自身が中国, ヒマラヤなどにおいても認めている。なお, Pilger (1922) は, var. *laxa* Pilgerの概念がLinnaeus (1753) の*P. asiatica* L.の概念に相当しているとしているため, autonym条項に従えばvar. *asiatica*と変更されるべきである。また, 濟州島産の標本をもとにLéveillé (1910) によって記載された*P. coreana* Lév.の概念を拡大して3変種を分類し, var. *gracilis* Pilgerを日本において認めている (Pilger, 1922)。ヤクシマオオバコは, 疑わしい種のリストにあげられている (Pilger, 1937)。

原 (1949 ; 第2-1図 c) はPilger (1922, 1927, 1937) の説を受け入れ日本産オオバコの学名に*P. asiatica* L. var. *densiuscula* Pilgerを宛てている。さらにvar. *lobulata* Pilgerを認めているが, ヤツマタオオバコは別種別品種として扱っている。Var. *densiuscula* Pilgerの分布を千島からマレーシアまで認めているが, Pilgerの他の4変種については言及していない。また, 北海道小樽の塩湿地からPilger (1922) によって記載された*P. yazoensis* Pilgerを*P. asiatica* L.の変種に組み替え, その存在を認めている。*P. coreana* Lév.については言及していない。ヤクシマオオバコは別種として扱っている。

大井 (1978 ; 第2-1図 d) は大陸産のものを含め千島, 樺太, 北海道から台湾, マレーシアに分布するオオバコを*P. asiatica* L.一種と考え, *P. yazoensis* Pilgerを*P. asiatica* L.のシノニムとしている。また, ヤクシマオオバコを*P. asiatica* L.の変種とし, 濟州島からLéveillé (1910) によって記載された*P. taquetii* Lév.をそのシノニムとしている。日本植物誌の英語版Flora of Japan (Ohwi, 1965) には*P. asiatica* L.の分布にs. Koreaがあげられているが, *P. coreana* Lév.については言及していない。

Lauener and Ferguson (1982 ; 第2-1図 e) はLéveilléの記載したオオバコ科植物を再検討し, *P. coreana* Lév. (= *P. coreana* Lév. var. *brevior* Pilger) を*P.*

asiatica L.の変種に組み替えた。*P. taquetii* Lévl.については大井（1978）と同様にヤクシマオオバコのシノニムとしているが、*P. yazoensis* Pilgerについては言及していない。

Yamazaki（1993；第2-1図 e）の見解は大井とほぼ同じと考えられるが、大井の認めた伊豆七島および濟州島（=*P. taquetii* Lévl.）のヤクシマオオバコを、オオバコ var. *asiatica*の矮小型 dwarf formとしてヤクシマオオバコとは区別している点で異なっている。*P. asiatica* L. (var. *asiatica*) の分布にKoreaがあげられているが、*P. coreana* Lévl.については言及していない。またYamazaki（1966）は *P. asiatica* L. var. *anguata* Pilgerを *P. major* L.の変種に組み替えている。

このような *P. asiatica* L.の概念や日本産オオバコに宛てられる学名の相違には、タイプの選定がはっきりとなされていないことと、オオバコが大きな表現型上の可塑的変異や遺伝的変異を有し、アジア諸国に広く分布していることに原因があると思われる。

Linn. Herb. IDC Micro-edition 144・3および144・4の標本台紙にはそれぞれ *asiatica* 2 Chin(a)および2 3 と書いてあり、これらが *P. asiatica* L. Sp. Pl. 113 (Linnaeus, 1753) の original materials と考えられるが、これらの標本は後の研究者に十分には検討されていないようである。Linnaeus（1753）の *P. asiatica* L. の原記載や判別文は非常に簡単なものであり、それ以前の文献がまったく引用されておらず判断が難しい。欧米では今でも Linnaeus の学名の適用で意見が一致しないものがかかなりあり、大英博物館が中心になり Linnaeus の全学名のタイプを決める作業が開始されている（原, 1986）。*P. asiatica* L. についてもこの結果を待ちたい。Pilger（1922, 1927, 1937）やLéveillé（1910）には、その記載文からでは判断しかねるものも多い。Pilger（1922, 1927, 1937）が分類した *P. asiatica* L. の変種のうち var. *densiuscula* Pilger および var. *lobulata* Pilger 以外は他の研究者にほとんど引用されていないが、記載文から判断する限りでは変種として区別するほどの差異はないと思われる。*P. yazoensis* Pilger のホロタイプ（Faurie n. 5873 KYO）の種子表面には隆起した縞模様が見られ（松尾 私信），

これは日本産オオバコに特徴的な不規則な網目模様と異なる。塩湿地に生育するトウオオバコ *P. japonica* Fr. et Sav. がその種子表面に隆起した縞模様をもつ（松尾, 1989）ことから、*P. yazoensis* Pilger はむしろトウオオバコ の概念に含まれると思われる。ヤクシマオオバコについては、形態的にオオバコと区別できるほどでないとする意見がある（初島, 1972）が、一方で核型構成上相違することが報告されている（Matsuo and Noguchi, 1989）。さらに、第2-1図にあげたものの他に、立山からマルミオオバコ *P. asiatica* L. var. *sphaerocarpa* Kitagawa が記載されており（北川, 1972）、また中国東北部、濟州島および台湾からそれぞれエナガオオバコ *P. hostifolia* Nakai et Kitagawa (1934 ; Pilger (1937) はこれを *P. asiatica* L. var. *laxa* Pilger のシノニムとしている)、*P. alata* Nakai (1915) および台湾オオバコ *P. formosana* Tateishi et Masamune (1932) といった形態的にオオバコに類似した種が記載されており、個々には種子形質 (Liu, et al., 1992)、根の形態 (鄭ら, 1991)、染色体数 (Masamune, 1932)、分布 (Kim and Ko, 1980) などの報告がある。また、最近 Rahn (1996) は、外部形態や胚、化学物質のデータをもとにオオバコ科約260種を対象とした系統学的研究を行っているが、その内容は亜属や節の再検討が主であり、先に述べたオオバコに類似した種については十分な情報は得られてない。

さらに、オオバコには多数の園芸品種が認識され、品種 *forma* として分類されている（第2-1表）。このうちコバノオオバコは、図版(岩崎, 1920) から *minima* 型¹⁾ にきわめて類似した印象を受ける。実際に現在でも滋賀県大津市の園城寺（三井寺）の境内に *minima* 型と同定されるオオバコがひんぱんにみられることから、コバノオオバコは *minima* 型オオバコ の概念に含まれるものと考えられる。

以上のように、日本産オオバコ の分類に関してはさまざまな説があり、原記載の概念とは大きく異なるが、オオバコに *P. asiatica* L. を宛てることには分類学者の意見はほぼ一致している。今後、各国の標本館に所蔵されているオオバコ

¹⁾ *minima* 型：神社仏閣境内にみられる矮小型オオバコ。後章で詳しく取り上げる。

属各種のタイプ標本を再検討するとともに、細胞遺伝学や分子遺伝学的手法を併用して外国産植物を含めたオオバコの実体の把握に努め、分類群の検討を行う必要がある。これら一連の作業が終了するまでは、学名を採用する際には、広義のオオバコに対しては*P. asiatica* L. s. l., ヤクシマオオバコなどを除いた狭義の日本産オオバコに対しては暫定的に大井やYamazakiの概念を採用し*P. asiatica* L. var. *asiatica* sensu Ohwi (1978)またはsensu Yamazaki (1993)などとするべきである。

第2-1表. オオバコの品種

学名	文献	和名	特徴	分布など
<i>P. asiatica</i> L. var. <i>densiuscula</i> Pilger				
f. <i>albo-striata</i> (Makino) Hara	1)	イサワオオバコ	葉に白条	栽培
f. <i>amamiana</i> (Yamamoto) Hara	1,2)	ケバノオオバコ	全体に軟毛が密生	奄美大島
f. <i>atoropurpurea</i> hort. ex Nakai	1)	ムラサキオオバコ	全草紫	栽培
f. <i>contorta</i> (Makino) Honda	1)	サザエオオバコ	全株一方へ捻回	栽培
f. <i>contracta</i> (Makino) Honda	1)	チャボオオバコ	矮性, 葉は円形	栽培
f. <i>folioscorpa</i> (T. Ito) Honda	1)	ヤグラオオバコ	花序に葉がつく	栽培
f. <i>incisa</i> (Ikeno) Hara	1)	キレコミオオバコ	葉は不定に切れ込む	栽培
f. <i>motoyamae</i> (Makino) Honda	1)	フサオオバコ	葉は3~5裂し巻く	栽培
f. <i>paniculata</i> (Makino) Hara	1)	ホウキオオバコ	花序は多岐	北海道・本州
f. <i>varierata</i> hort.	1)	フイリオオバコ	葉に白斑	栽培
f. <i>heterostachys</i> Sakata	3)	クキダチオオバコ	地上茎が立つ	栽培
f. <i>pinnatifida</i> hort.	4)	シシオオバコ	葉は不規則に羽裂	栽培
f. <i>tenuis</i> Pilger	5)		花序が細い	琉球・香港
<i>P. asiatica</i> L.				
f. <i>ochranthera</i> Mizushima	6)	シロオオバコ	葯が黄白色	
<i>P. major</i> L. var. <i>asiatica</i> Decaisne				
f. <i>minima</i> K. Onuma	7)	コバノオオバコ	葉は小型, 花序は短い	江州三井寺*の産

*: 現在の滋賀県大津市園城寺 (三井寺)

1) 原 (1949), 2) Yamamoto (1939), 3) 佐方 (1958), 4) 杉本 (1983), 5) Pilger (1937), 6) 水島 (1967), 7) 岩崎 (1920)

第3章 神社仏閣境内にみられる矮小型オオバコの形態的特性

一般に、植物の自生地で観察される表現型の変異は可塑的変異と遺伝的変異の両者によっており、自生地での観察のみからその特性を分析することは困難である。

本章では、神社の境内において認められた矮小型オオバコ（以下では、これを形態の特徴からminima型と呼ぶ）の形態的な特性を検討するために、京都市北東部の耕地周辺および神社の境内などから得た系統を供試し、同一条件下での栽培実験を行なった。さらに、種内変異と生態分布との関連を検討するために、生育地の環境を調査した。

1. 実験材料および方法

1) 系統の収集

雑草の適応、変異、移住様式を考察するためには、歴史の明らかな生育地での調査が望ましい（梅本ら, 1989）。そこで、住宅地の中に比較的古くからの耕地が存在している京都市北東部の4地域(修学院, 岩倉, 大原および雲ヶ畑; 第3-1図)を対象として、1地域につき水田畦畔または農道と神社の境内からオオバコの2集団合計8集団を選び、成熟した花穂をつけた個体を採取し、1集団からそれぞれ5個体を無作為に選んだ。1個体から得た種子の一群を系統（家系, family）とした。

2) 栽培条件

各系統より種子を6粒ずつ無作為に選び、これを1992年1月1日に湿潤ろ紙床に播種して25°C明条件の恒温器内で催芽させた後、播種用培土（タキイマザーソイルたねまき用）をつめた苗床で育苗した。本葉第1葉展開後の1992年1月21日に、ふるいをかけた砂壤土を充填した500mlのプラスチックカップに1個体ずつ移植した。2月16日には、緩効性肥料(N:P:K:Mg=10:10:10:1)を1カップあたり1gずつ与えた。育苗および栽培は京都大学農学部附属京都農場のガラス温室で

行い、冬季には温風器による加温を行った。

3) 測定形質

以上のような栽培条件で、形態的形質(第3-2図)および種子の形質を測定した。葉の形質は移植約3ヶ月後における最長葉についての測定値であり、花序の形質は結実時の最長花序の測定値である。葉脈数は葉身中位における数である。種子の形質については放任受粉させた最長花序から得た種子を測定した。蓋果あたり種子数は花穂の下部1/3~2/3位につく蓋果5個を調査し、また種子長と種子幅は1個体あたり10粒を測定し、それらの平均値をもって個体の値とした。種子重は、収穫後シリカゲルを入れた密閉容器中で乾燥させた種子100粒をmgの精度で測定した。また、葉腋に花穂の先端が抽出した状態を出穂とし、播種からその状態に達するまでの日数を出穂まで日数とした。

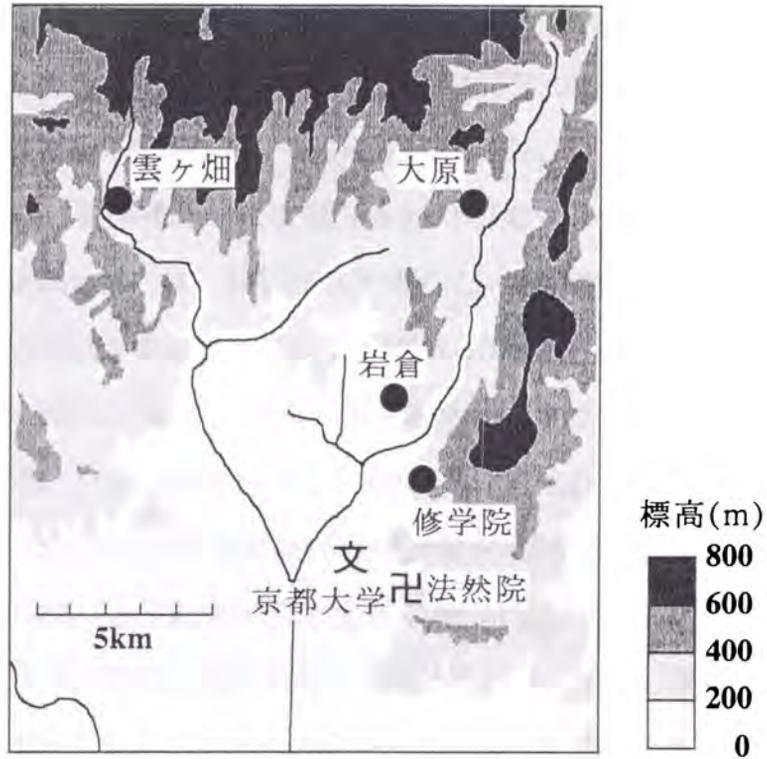
4) 生育地の環境の調査

京都市北東部の修学院、岩倉、大原および雲ヶ畑のオオバコの生育地11カ所を対象に、1992年7月下旬に群落内に50cm×50cmのコドラートを数個設置して、植生、被度および高さを調査し、群落の多様度指数 (Poole, 1974 ; $H = -\sum (p_i \ln p_i)$, $p_i = n_i/N$; n_i は被度と高さから算出した草種*i*の積算優占度, N は全草種の積算優占度の合計)を算出した。また、生育地の明るさを明、中間および暗の3段階で評価した。1992年9月下旬にはこれらの生育地において表層から5cmの土壌を採取し、篩別した約500mgの風乾細土を1サンプルとしてケルダール硫酸分解を行った後、全窒素(N)および全リン(P)の含量をそれぞれインドフェノール法およびバナドモリブデン法で測定した。さらに、観察と聞き取りにより生育地の管理法を調査した。

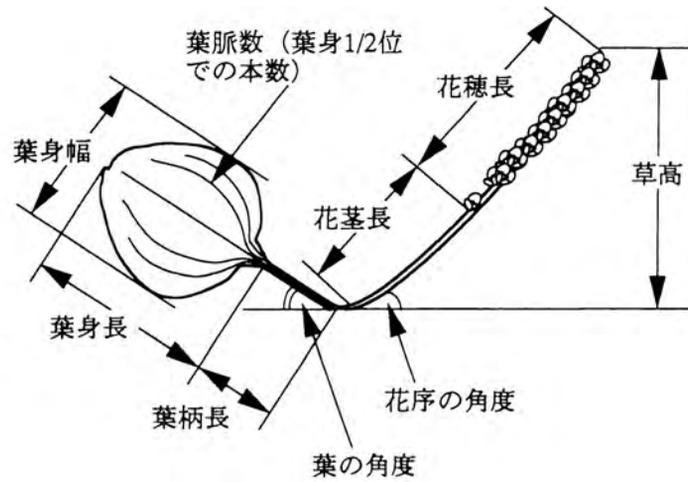
1991年から1996年にかけて、近畿地方の2府3県および宮城県、神奈川県、福井県、岡山県、大分県、鹿児島県(屋久島と種子島)の168地点でオオバコの生態分布を調査した。オオバコの生育地の環境の概要を記録し、さらに調査した生育地から5個体以上のオオバコを採取し、幼植物を移植するかまたは種子からの栽培を行い、形態の特徴を観察した。

なお、形態的形質の測定に用いた葉と花序、種子の標本および生態分布調査

時に作成した証拠標本は、京都大学農学部雑草学研究室標本庫に保存した。



第3-1図. 調査地の概略図



第3-2図. 測定形質を示す模式図

2. 実験結果および考察

1) 形態的形質の変異と種内2型の類別

供試した系統の形態には著しい差異が認められ、普通型とminima型の2型が識別された(第3-3図)。すなわち、畦畔や農道の集団の系統(普通型)は、斜立した葉柄の先に大きな葉をつけ、葉脈数は5本である。花序は長く、斜立～直立している。また1蓋果中に大きな種子を3～7個産する。一方、神社の境内の集団の系統(minima型)は、葉は小さく傾伏し、葉脈数は3本である。花序は傾上し、短い。また1蓋果中に小さな種子を4～10個産する。

蓋果あたり種子数は、オオバコ属の種を識別する主要な形質であり、オオバコでは4個から6個(Yamazaki, 1993)、4個から6個(まれに8個から10個がある)(大井, 1978)、3個から6個(まれに1個から2個や7個から8個がある)(Lauener and Ferguson, 1982)とされている。また松尾(1989)は日本産オオバコについて、蓋果あたり種子数は5個が最も多く全体の48%を占め、3個以下は11%、8個以上は0.8%であるとしている。本研究の普通型では蓋果あたり種子数のモードは5個であり、種子を4個から6個もつ個体が普通型全個体の91.7%を占めた(第3-4図b)。一方、minima型では蓋果あたり種子数のモードは6個であったが、7個以上の種子をもつ個体も多く、minima型全個体の56.7%を占めた(第3-4図a)。調査した全個体についてみると、蓋果あたり種子数は、5個にモードを一つもつ連続した頻度分布を示し(第3-4図c)、従来報告されているオオバコの変異の幅に収まった。また、苞や萼の形態と長さの比、蓋果の上半部の形態など、種を識別する形質(Lauener and Ferguson, 1982; Pilger, 1937; Yamazaki, 1993)においても2型の違いはみられなかった。さらに、予備的な観察では、2型とも染色体数は $2n=24$ で、両者の交雑によって稔性のある子孫が得られた。

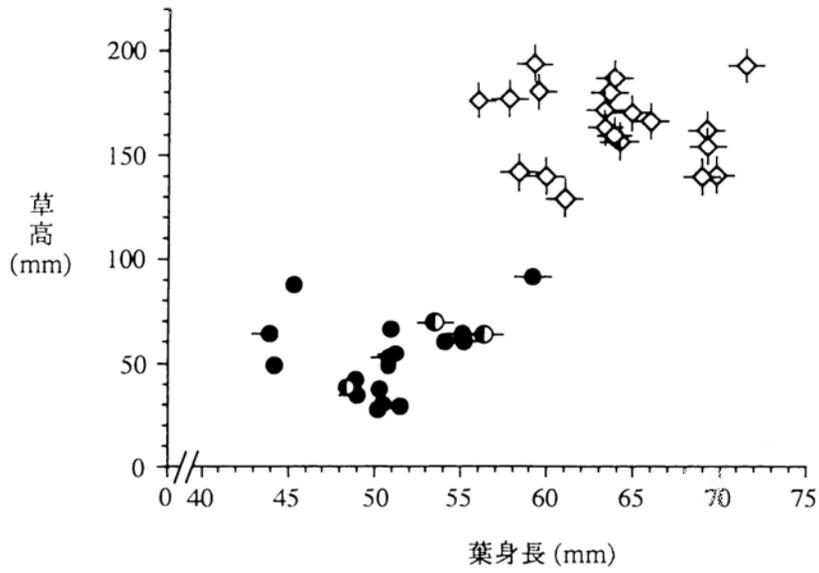
以上のことから、minima型はオオバコの種内変異の一つと考えられた。

2) 種内2型の変異構造

形態的形質によって2型に類別されるオオバコが、生育場所の違いとどのように関係しているかを検討するため、Sokal and Rohlf (1981)に従って二元配置および枝分かれ分散分析(第3-1表)を行い、測定した諸形質の変異(分散)を分割

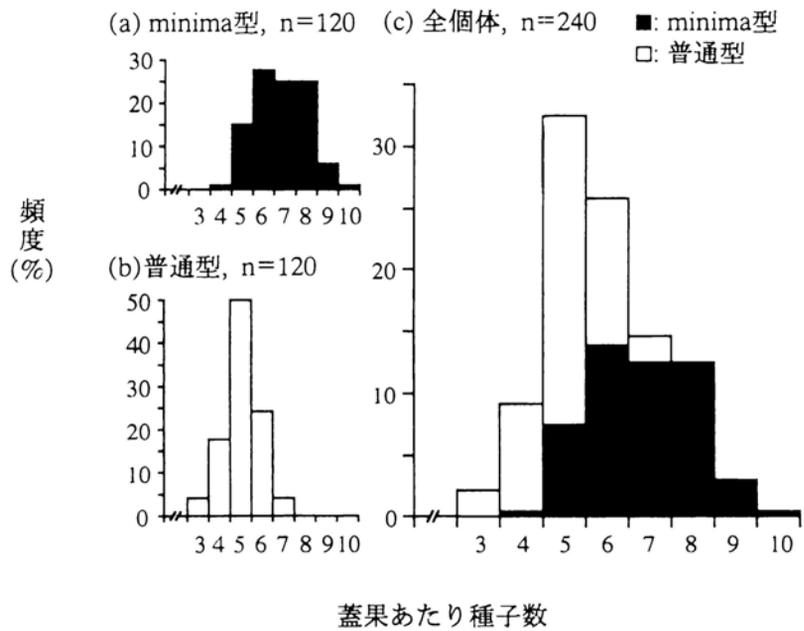
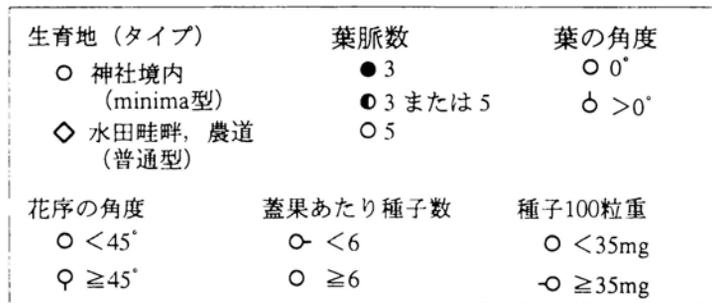
し、2型間、地域間、2型と地域の交互作用、集団内家系(系統)間、および家系内兄弟(個体)間の5つの分散成分を求めた(第3-2表)。寄与率のうち負の値を取った成分は推定誤差によるものであり、真の寄与率は0と考えられる。家系内兄弟間の形質のばらつきは、遺伝的な分離と実験環境の微細な変動や測定誤差によるもので、非遺伝的成分であるが、それが全体の変異の中で占める割合は比較的小さい。家系内兄弟間の成分は葉柄長においてのみ大きく、2型間に葉柄長の差異はみられない。オオバコの葉柄長は光条件の変動に対応して可塑的に大きく変動する(第5章)が、本実験における変動は栽培した温室内のわずかな光環境のばらつきなどによって生じたものと考えられる。2型間、地域間、2型と地域の交互作用、集団内家系間の4つの分散成分はすべて遺伝的な成分と考えられる。集団内家系間の変異はいくつかの形質で統計的に有意となっているが、全体の変異に占めるその割合は一般に小さい。2型間の変異は、葉柄長、蓋果あたり種子数および出穂まで日数を除くすべての形質で統計的に有意に大きく、多くの形質で全体の変異のおよそ50%以上を占めており、2型間の差異は顕著である。一方、地域間の変異は、ほとんどの形質ではほぼ0であり、いくつかの形質では2型と地域の交互作用が有意であることから、minima型と普通型は特定の地域集団において固有の変異を示すことがわかる。とくに、蓋果あたり種子数では大きな交互作用が検出され、葉身長と花穂長などとともに、固有の変動パターンがみられる。生活史に関連した形質である種子重と出穂まで日数には地域間に大きな差異がみられ、有意に大きな分散成分が得られた(第3-2表)。オオバコの生活史特性は自生地気候に対応した地理的な変異を示す(Sawada *et al.*, 1994 ; 山西・福永, 1983) が、ここで観察された地域間の差異はオオバコの種内にそうした変異パターンを生じる原因と考えられる。

分散分析の結果はオオバコの種内2型に明らかな遺伝的な差異のあることを示しており、葉柄長、蓋果あたり種子数および出穂まで日数を除く形質について、地域の違いとは独立して2型の生育地の環境の違いに共通して働く何らかの選択要因が関わっていると考えられる。



第3-3図. オオバコの形態的形質の変異を表す象形散布図

各点は家系あたりの平均値を示す。



第3-4図. 蓋果あたり種子数の変異

第3-1表. 分散成分を推定するための分散分析の設計

変動因	自由度	平均平方の期待値	分散成分
2型間 (T)	1	$\sigma^2 + 6\sigma_{F(T,R)}^2 + 30\sigma_{T \times R}^2 + 120\sigma_T^2$	σ_T^2
地域間 (R)	3	$\sigma^2 + 6\sigma_{F(T,R)}^2 + 30\sigma_{T \times R}^2 + 60\sigma_R^2$	σ_R^2
2型と地域の交互作用 (T×R)	3	$\sigma^2 + 6\sigma_{F(T,R)}^2 + 30\sigma_{T \times R}^2$	$\sigma_{T \times R}^2$
集団内家系間 (F (T,R))	32	$\sigma^2 + 6\sigma_{F(T,R)}^2$	$\sigma_{F(T,R)}^2$
家系内兄弟間 (誤差)	200	σ^2	σ^2
合計	239		

第3-2表. オオバコの形態的形質の変異

形質		平均値		分散成分(%) ※1					全分散
		minima型	普通型	2型間	地域間	2型 ×地域	集団内 家系間	家系内 兄弟間	
葉身長	(mm)	50.9	63.7	59.0 *	-5.5	11.7 **	2.7	32.2	136.57
葉柄長	(mm)	16.2	17.2	1.8	0.8	-1.1	10.2 *	88.3	15.59
葉身幅	(mm)	29.6	41.1	65.2 *	-0.5	9.7 **	4.9 **	20.7	98.31
葉脈数		3.2	5.0	87.5 **	0.3	0.1	3.9 **	8.3	1.78
花穂長	(mm)	65.3	97.6	52.6 *	-2.0	10.8 **	4.1 *	34.5	951.18
花基長	(mm)	61.5	106.9	78.2 **	2.5	-0.3	5.9 **	13.7	1288.87
草高	(mm)	53.6	163.3	85.3 **	1.0	0.9	1.6 **	11.1	6977.46
葉の角度指数	※2	1.0	2.3	84.7 **	0.3	1.8 *	1.2 *	12.1	0.98
花序の角度指数	※3	2.2	4.0	74.0 **	1.7	1.8	2.2 *	20.3	2.245
種子長		6.8	5.1	55.2	-3.6	23.7 **	7.4 **	17.5	2.45
種子幅	(mm)	1.67	2.00	74.5 **	1.6	3.1 *	2.4 *	18.4	0.071
種子100粒重	(mm)	0.95	1.07	57.8 *	1.9	5.4 **	1.6	33.3	0.012
蓋果あたり種子数	(mg)	32.6	42.4	44.6 **	12.7 **	2.8	11.8 **	28.1	89.82
出穂まで日数	(日)	102.4	118.4	-4.6	23.0 **	9.7	47.9 **	24.0	1078.52

※1 各成分が全分散の中で占める割合。負の値は推定誤差によるもので、変異がないこと (0) を示す。

* および ** は、それぞれ統計的に5%および1%水準で有意であることを示す。

※2 葉の角度 0° :1, 0° ~10° :2, 10° ~30° の3段階。

※3 花序の角度 0° ~15° :1, ~30° :2, ~45° :3, ~60° :4, 60° ~:5 の5段階。

3) 種内2型の生育地の環境

オオバコの生育地の環境は、minima型と普通型の生育地で顕著に異なっていた(第3-3表)。minima型の生育する神社の境内は薄暗く、土壌中の養分含量は普通型の生育地に比べ窒素とリンの含量が平均的に低かった。地表面はコケ植物におおわれていることが多く、オオバコのほかには草高2cm前後のトキンソウ、アワゴケ、チドメグサ、ツボスミレなどがわずかに見られるだけであり、維管束植物の多様度指数(H')は低かった。神社の境内では毎日掃き掃除が行われており、さらに手取りによる除草が行われることもあった。一方、普通型は、明るさや土壌養分含量、管理法の異なるさまざまな環境下に生育していた。畦畔や農道は明るくて土壌中の窒素とリンの含量が比較的多く、ヨメナ、ノチドメ、シロツメクサ、ギシギシ、チカラシバなどが密に生育していた。また、畦畔や農道の生育地では年に数回草刈りが行われるが、刈り取り後多くの個体が再生してくるため、オオバコの生育期間を通じて維管束植物の多様度指数は高かった。社寺林の林床は暗いが、土壌中の窒素とリンの含量が比較的多く、コナスビ、イヌタデ、イノコズチ、クサイ、ツユクサなどが見られた。住宅地の駐車場では、土壌中の窒素とリンの含量はあまり多くなかったが、明るく、ホウキギク、ヒメジオン、ギョウギシバ、キンエノコロ、クサイなどが見られた。神社の駐車場(OP)では改修工事による一時的な群落の破壊があったため植生の調査はできなかったが、後にメナモミやイノコズチなどの草高の高い植物が優占するのが観察された。なお、ここの土壌中の窒素とリンの含量が低いのは、工事の際に地表面に新たに敷き詰められた土壌をサンプルとしたためと考えられる。

各地から得た措葉標本について、植物体の大きさや草型などの形態的特徴に基づいて2型を判別した。普通型の生育は、畦畔や農道の他、果樹園、芝地、公園、スキー場、未舗装の駐車場、空き地、路傍、社寺林の林床など、合計102地点で認められた。一方、minima型の生育場所は神社や仏閣の境内に限られていた。調査した66地点の神社や仏閣のうち、minima型の生育が認められた40地点では、集落から間近に眺められる山岳や樹林におおわれた小丘にある管

理の行き届いた神社・仏閣であった。残りの26地点は、平野部や海岸にある神社・仏閣や、大正・昭和年間に建立されたり移転した歴史の浅い神社・仏閣であるか、管理の行き届いていない神社・仏閣であり、そこではオオバコそのものが生育していないか、もしくは普通型のみが生育していた。神社の参道では4地点で2型の混生が確認され、葉は小型であるが葉柄が斜立しているなど minima型と普通型の特徴を併せもつ個体や、中間的な形態を示す個体が見つかることもあった。しかし、minima型の群生する境内に普通型が侵入していたり、境内の外にminima型が生育していることはほとんどなく、minima型と普通型は住み分けていると考えられた。

第3-3表. 京都市におけるオオバコ種内2型の生育地

タイプ	集団	地域	生育地	植生*			土壌養分含量 (mg/100g):		管理法
				種数	種多様度 指数 H'	明るさ	平均値 (標準誤差)		
							全窒素	全リン	
minima型	SS	修学院	神社境内	5	1.35	暗	43 (10)	42 (2)	掃き掃除, 手取り除草
	IS	岩倉	神社境内	3	0.90	暗	94 (34)	89 (5)	掃き掃除, 手取り除草
	OS	大原	神社境内	6	1.58	中間	177 (43)	144 (17)	掃き掃除
	KS	雲ヶ畑	神社境内	8	1.91	暗	149 (51)	102 (27)	掃き掃除, 手取り除草
minima型の平均値 (標準誤差)				5.5	1.44		116 (24)	94 (15)	
普通型	SL	修学院	水田畦畔	20	2.68	明	166 (8)	214 (17)	刈り込み
	IL	岩倉	水田畦畔	18	2.47	明	186 (14)	176 (8)	刈り込み・除草剤散布
	OL	大原	水田畦畔	17	2.45	明	231 (32)	212 (22)	刈り込み
	KL	雲ヶ畑	農道	16	2.43	明	216 (6)	81 (16)	刈り込み
	SF	修学院	社寺林林床	14	2.20	暗	249 (5)	121 (17)	
	SP	修学院	住宅地駐車場	6	1.70	明	88 (4)	151 (18)	
	OP	大原	神社の駐車場	-	-	中間	52 (14)	59 (6)	
普通型の平均値 (標準誤差)				15	2.32		170 (20)	145 (16)	

*: 維管束植物に限る。

-: 調査せず。

オオバコの近縁分類群やほかの雑草では、自生地環境条件に適応して成立したと考えられる矮小型が知られている。屋久島には固有変種 (Yamazaki, 1993) のヤクシマオオバコ (*Plantago asiatica* L. var. *yakusimensis* (Masamune) Ohwi) を含む矮小植物群が知られており、貧栄養などのストレスがこれらの植物群の成立の一要因とされている (杉本, 1957; 湯本, 1995)。また、刈り込みや草食動物の食害などにより強度の攪乱を受けるイギリスの芝地や草地では、

セイヨウオオバコ (*Plantago major* L. ssp. *major*) やスズメノカタビラ (*Poa annua* L.) などの矮小型が分化している (Warwick and Briggs, 1978 ; 1979) 。オオバコの *minima* 型の生育地である神社の境内とそれ以外の普通型の生育地では立地条件や管理様式が顕著に異なっており(第3-3表) , ストレスや攪乱の種類や程度の違う環境が作り出されていると考えられる。オオバコの種内2型はこのような生育地の環境条件の違いに対応した適応によって成立(微小進化)し、維持されている(住み分けている)ものと推定される。

4. 摘要

オオバコの種内変異を調査するため、京都市北東部の8集団から得た系統を供試し、同一条件下での栽培実験を行なった。さらに、生育地の環境を調査して、種内変異と生態分布との関連を検討した。

1) オオバコの形態には著しい遺伝的変異が認められ、普通型と *minima* 型の2型が識別された。普通型では、葉は大きく斜立し、葉脈数は5で、花序は長く、斜立～直立し、1蓋果は3～7個の大きな種子を結ぶ。 *minima* 型では、葉は小さく傾伏し、葉脈数は3で、花序は短く、傾上し、1蓋果は4～10個の小さな種子を結ぶ。

2) 普通型は、畦畔や農道、路傍、未舗装の駐車場、社寺林の林床などに生育していた。 *minima* 型は神社や仏閣の境内に限って生育していた。

3) *minima* 型の生育地である神社の境内は、薄暗く、土壌中の窒素とリンの含量が普通型の生育地より低く、維管束植物の多様度指数が低く、また毎日掃き掃除が行われるなど、普通型の生育地とは環境条件や管理様式が顕著に異なっていた。そのため、 *minima* 型はストレスや攪乱の質と程度に関して普通型とは異なった環境に生育していると考えられた。オオバコの種内2型はこのような生育地の環境条件の違いに適応し、住み分けているものと推定された。

第4章 オオバコ種内2型の生活史特性

生物にみられるさまざまな生活史特性は、生育環境の下で働く自然選択によって進化してきたものであり、雑草の生活史特性は、人為環境下で働く自然選択によって成立したと考えられる（山口・梅本, 1992）。

第3章において、オオバコには形態的特徴により明瞭に区別できる普通型と全体に植物体の小さいminima型の種内2型が存在し住み分けもみられるため、この2型は生育地の環境条件の違いに適応して成立したと考えられる。このような種内変異の成立や生態型の住み分けの機構を明らかにするには、生活史特性と生育環境の関係を分析する必要がある。

本章では、オオバコの種内にみられる2型の生活史特性を検討するために、京都市北東部から得た系統を供試し、栽培実験および発芽試験を行った。さらに、生育地におけるオオバコの季節消長を調査し、オオバコ種内2型の生活史特性の成立について考察した。

1. 実験材料および方法

京都市北東部の4地域のオオバコのminima型集団と普通型集団を調査対象として、実験圃場における栽培実験と自生地での季節消長の調査を行った。

栽培実験ではすでに育成したオオバコの系統（第3章）の自殖第1代の種子を用いた。栽培実験は京都大学農学部附属京都農場で行ない、乾物重の季節変動、出穂および種子生産の特性を調査し、また、採取した種子を用いてとりまき発芽試験を行った。

1) 乾物重の季節変動

2地域4集団（SS, OS, SL, OL；第3-3表）のそれぞれ5系統を1993年5月21日に湿潤ろ紙床に播種して25°C明条件の恒温器内で催芽させた後、播種用培土（タキイマザーソイルたねまき用）をつめた苗床で育苗した。播種後30日目に、ふるいをかけた砂壤土を充填した1500mlのプラスチックポット（5号鉢）に1個体ずつ移植し、ポットを野外に置いて栽培した。緩効性肥料(N:P:K=12:12:12)を1

ポットあたり2gずつ施肥した。播種後30日（移植日）以降，30日もしくは60日ごとに各系統3個体ずつ掘り上げ，80°Cで48時間乾燥し，器官別の重量を計測した。

2) 出穂および種子生産量

4地域8集団（SS, IS, OS, KS, SL, IL, OL, KL；第3-3表）のそれぞれ5系統の種子を1993年3月21日から10月21日まで1ヶ月おきに播種して，25°C明条件の恒温器内で催芽させた後，各系統3個体ずつ栽培し，出穂まで日数を調査した。また，5月21日に播種した個体では，1993年および1994年のそれぞれ1年間に生産した総種子数を調査した。

3) とりまき発芽試験

4地域8集団（SS, IS, OS, KS, SL, IL, OL, KL；第3-3表）のそれぞれ5系統について1個体ずつを栽培し，多数の自殖種子を採取した。採取直後の種子を各系統30粒を供試し，20°C，25°C，30°C明条件および25°C暗条件で3反復の発芽試験を行った。0.5%の寒天培地に仕切を入れたプラスチックのコンテナを発芽床として，明条件では昼光色蛍光灯を約 $200 \mu \text{mol sec}^{-1} \text{m}^{-2}$ に設定し，暗条件ではコンテナをアルミフイルで包んで，設定温度 $\pm 1^\circ\text{C}$ に制御した恒温器内に配置した。幼根が種皮から1mm以上突出した状態を発芽とみなし，明条件では播種後44日まで1～数日おきに，暗条件では播種後15日目にその数を調査した。

以上の実験で得られたデータは，直線化のための変数変換を行った後，二元配置および枝分かれ分散分析により変異構造を分析した。

4) 自生地でのオオバコの季節消長

第3章で生育環境を調査したオオバコの自生集団のうち，京都市北東部の4地域の8集団（SS, IS, OS, KS, SL, IL, OL, KL；第3-3表）を対象に，オオバコの季節消長を調査した。1993年5月7日から1994年5月27日にかけて，50cm×50cmのコドラートを1集団あたり5～10個設置し，地上部で確認できるオオバコ個体の生育ステージとその数およびオオバコを含む維管束植物の被度を記録した。生育ステージは，実生（子葉と数枚の普通葉をもつ個体），花序をつけていな

い個体，出穂・開花中の個体および結実個体の4段階に区別した。原則として1～2週間ごとに調査したが，12月から3月には3週間ごとに調査した。

2. 実験結果

1) 物質生産および出穂特性

(1) 種内2型の乾物重の季節変動

乾物分配は，播種後30日目において地域間にばらつきがみられたものの，家系や地域の違いはあまり明瞭ではなく，型によってまとまった推移を示した（第4-1，2図および第4-1表）。播種後30日目の全乾物重は，普通型では平均13.2mg，minima型では平均8.2mgであった（第4-1表）。普通型は播種後約70日に出穂を始めたが，minima型はそれより約20日早く出穂した。その後，2型とも出穂と開花を続けながら栄養生長を続けた。普通型は，播種後60日から90日にはおもに葉と根へ乾物を分配したのに対し，minima型は同じ時期に葉と根の両方に分配するのとほぼ同じ乾物を繁殖器官へ分配した（第4-1図）。播種後90日から150日までの間，minima型は同化産物のほとんどを繁殖器官へ投資し，葉や根の乾物重はわずかしか増加しなかった。この期間には普通型でも繁殖器官への急激な乾物分配がみられた。播種後150日以降は京都では晩秋になるが，2型とも翌春まで出穂することはなかった。播種後150日目には，普通型の全乾物重はminima型の3倍以上になり，繁殖分配率は普通型では平均46.9%，minima型では平均63.7%であった（第4-2図および第4-1表）。これ以降の冬季には，2型とも器官の脱落や枯死のため地上部の器官の乾物重は大きく減少した。播種後180日から240日の間に，2型とも葉および根の乾物重はさらに減少し，とくに多くの葉が枯死し，脱落したため，乾物重は顕著に減少した。2型とも，葉の脱落后，小ぶりの数枚の葉を新たに展開し，その葉は冬季でも落葉しなかった。播種後240日から300日までに相当する冬季には，普通型では翌年の生長に必要なエネルギーの貯蔵器官である根（Sawada *et al.*, 1994）の乾物重はやや増加したが，minima型の根の乾物重は減少し続けた。

オオバコは，2型とも3月中旬（播種後300日から330日）には再び葉を展開し

始めた。栽培2年目には普通型は、播種後約350日にあたる5月上旬から出穂を始め、そのため春季には繁殖器官の乾物重は増加したが、葉や根への同化産物の分配も大きかった。栽培2年目にはminima型は普通型より約10日早く出穂を始め、出穂の直後から繁殖器官への乾物分配が顕著に大きくなった。その時期には葉の乾物重はわずかに増加し、根の乾物重は減少した。播種後390日での普通型の全乾物重はminima型の約5倍となり、繁殖器官への乾物分配率は普通型では平均23.2%、minima型では平均48.4%であった（第4-2図および第4-1表）。

病虫害などによる枯死がみられたため、播種後390日目の1994年6月15日に調査を打ち切った。

(2) 種内2型の出穂および種子生産特性

播種時期によって出穂まで日数は著しく異なったが、minima型は普通型よりも出穂まで日数は常に短かった（第4-1表）。2型とも3月21日から6月21日までに播種して栽培した個体は年内に出穂し、播種時期が遅いものほど出穂まで日数は短い傾向にあった。9月21日播種と10月21日播種の個体は2型とも翌春には出穂を開始した。7月21日播種と8月21日播種の個体は、年内に出穂する場合と翌春になってから出穂する場合があり、出穂まで日数には2型間に有意な差は認められなかった。このばらつきは、主として家系（系統）間の遺伝的な変異と家系内兄弟間の非遺伝的な要因による。

栽培1年目では、minima型が普通型より多くの成熟穂を生産したが、2型間に種子生産数の差異はなかった（第4-1表）。すべての集団由来の個体において、越冬様式（Sawada *et al.*, 1994）の差異は認められなかった。栽培2年目では、成熟穂数は2型ともほぼ同数であり、生産された種子の数は、普通型がminima型を大きく上回った（第4-1表）。

(3) 物質生産、出穂および種子生産特性の変異構造

非遺伝的成分である家系内兄弟間の分散成分は全体に小さかったが、3月21日播種の出穂まで日数と栽培2年目の成熟花穂数および種子生産数では大きな分散成分がみられた（第4-1表）。オオバコでは、出穂まで日数、花穂数や種子の生産数は、環境条件の変動に対して大きな可塑的変異を示す（第5章）が、気

候の不安定な早春での栽培や病虫害などが本実験における変動の原因と考えられる。

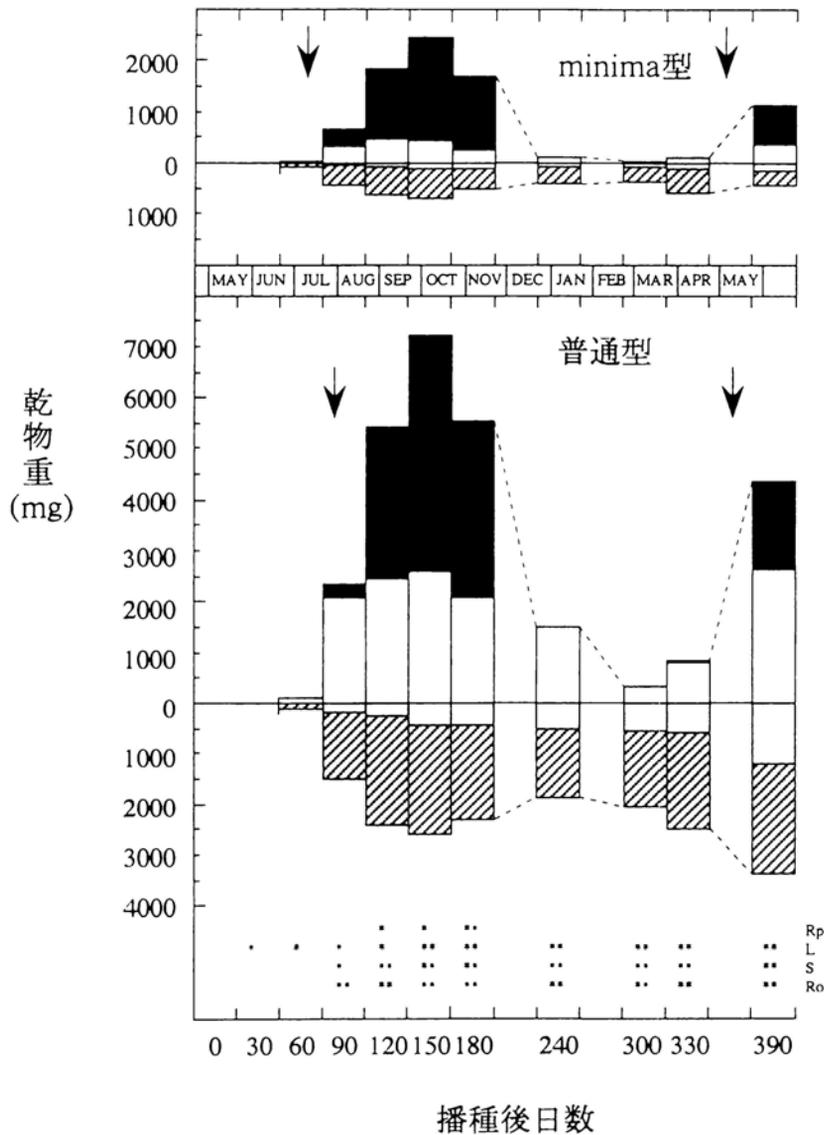
2型間、地域間、2型と地域の交互作用および集団内家系間の4つの分散成分はすべて遺伝的な成分と考えられる。2型間の分散成分は、7月21日および8月21日播種の出穂まで日数、栽培2年目の成熟穂数および栽培1年目の総種子生産数を除いてすべての形質で有意に大きかった（第4-1表）。さらに、播種後30日目での全乾物重、播種後390日目での繁殖分配率、4月21日に播種した場合の出穂まで日数、5月21日に播種した場合の栽培2年目での出穂まで日数、栽培2年目での種子生産数においては、2型間の変異に加えて地域間にも有意に大きい分散成分が検出された。播種後150日での全乾物重、5月21日および7月21日播種の出穂まで日数では、2型と地域の交互作用が有意であった。また、集団内家系間にも多くの形質で大きな分散成分がみられた。

第4-1表. オオバコの生活史特性の変異

形質		平均値		分散成分(%) ※1				
		minima型	普通型	2型間	地域間	2型 ×地域	集団内 家系間	家系内 兄弟間
全乾物重 (播種後30日)	(mg)	8.2	13.8	34.4 *	46.6 **	-2.1	7.1 **	14.1
" (播種後150日)	(mg)	3129.4	9801.8	82.9 **	-0.9	6.5 *	7.6	8.2
" (播種後390日)	(mg)	1585.7	7709.1	88.9 **	-0.1	1.3	2.4	7.5
繁殖分配率 (播種後150日)	(%)	63.7	46.9	67.9 **	-1.3	-1.6	17.0 **	18.0
" (播種後390日)	(%)	48.4	23.2	58.5 **	17.1 **	0.1	6.1	18.2
出穂まで日数 (3月21日播種)		69.6	88.2	23.5 **	0.1	2.7	19.6 *	54.1
" (4月21日播種)		61.6	84.8	37.6 **	9.4 *	4.3	20.6 *	28.1
" (5月21日播種; 1年目)		54.8	80.0	72.0 *	-3.4	7.5 *	17.5	6.4
" (5月21日播種; 2年目)		343.9	352.3	12.3 *	28.7 *	-5.8	47.5 **	17.2
" (6月21日播種)		44.3	62.9	77.3 **	0.6	2.8	13.8 **	5.5
" (7月21日播種)		88.2	162.4	16.9	1.5	16.8 *	25.6 **	39.2
" (8月21日播種)		233.5	245.5	-7.9	-21.0	26.0	82.9 *	20.0
" (9月21日播種)		216.5	240.9	50.0 **	4.3	-0.8	20.9 *	25.6
" (10月21日播種)		186.2	213.2	56.0 **	3.2	1.0	19.2 *	20.6
成熟花穂数 (1年目)		16.1	9.9	58.0 **	8.3	-1.8	15.9 **	19.7
" (2年目)		25.7	25.3	-0.6	29.3 **	-2.7	11.9	62.1
種子生産数 (1年目)		2638.4	2834.2	-0.2	25.3 *	-6.2	48.9 **	32.1
" (2年目)		4834.9	6577.2	17.9 **	30.7 **	-5.0	19.6 **	36.8

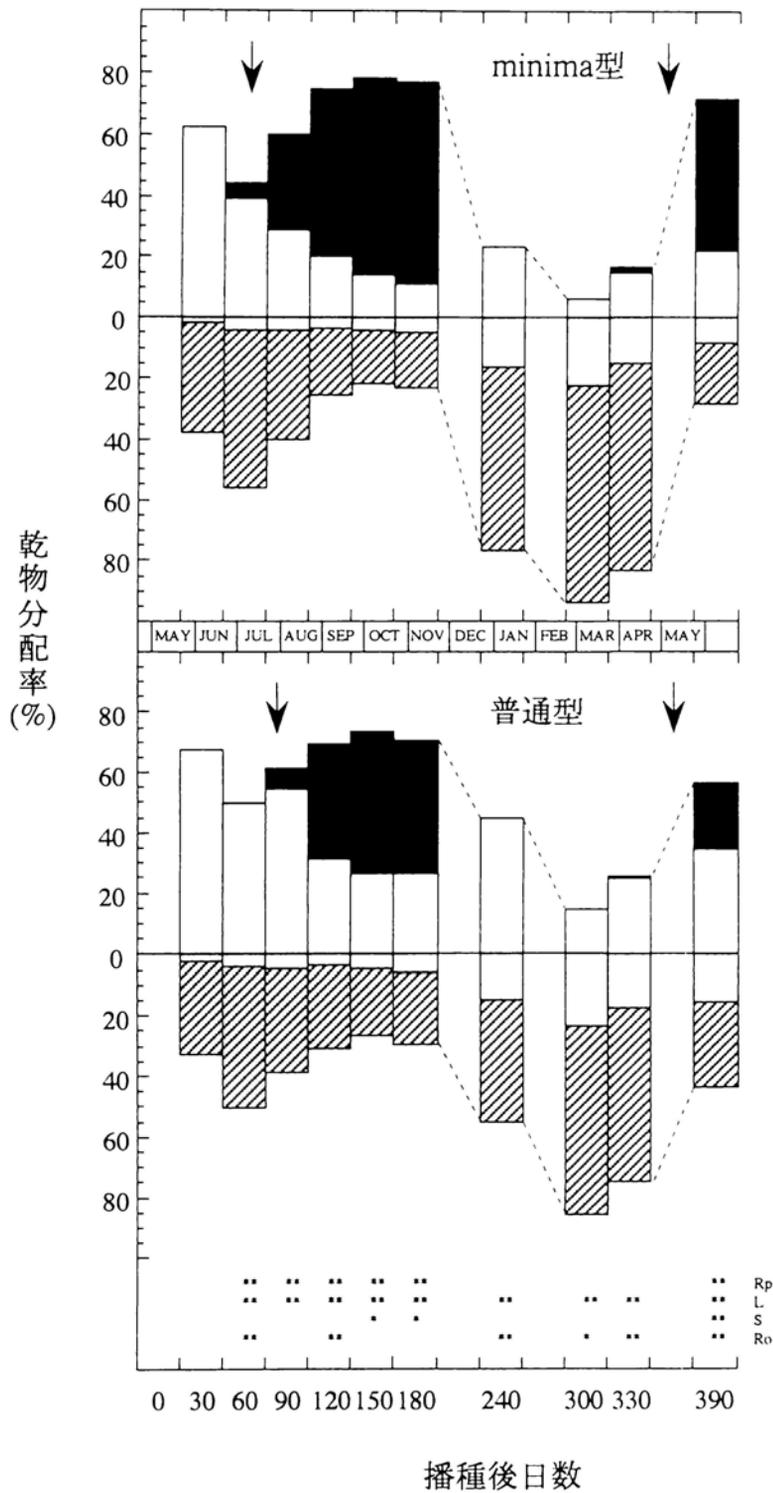
※1 各成分が全分散の中で占める割合。負の値は推定誤差によるもので、変異がないこと (0) を示す。

* および ** は、それぞれ統計的に5%および1%水準で有意であることを示す。



第4-1図. オオバコの各器官の乾物重の季節変動

器官：繁殖器官 (Rp, ■) は、花茎、花、蓋果および種子を含む；葉 (L, □)；根茎 (S, ▨)；根 (Ro, ▩)。*印は、各器官の乾物重が2型間で有意に異なることを示す (* $P < .05$, ** $P < .01$)。矢印は、1年目および2年目の出穂開始日の平均値を示す。

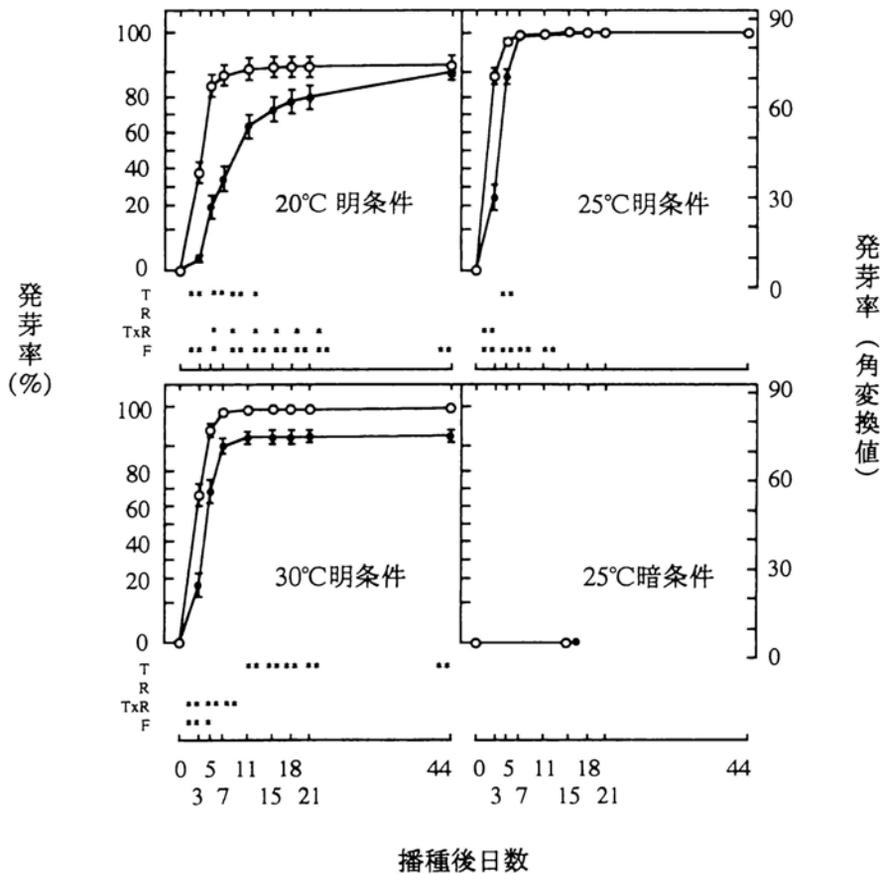


第4-2図. オオバコの各器官への乾物分配率の季節変動

器官：繁殖器官(Rp, ■)は、花茎、花、蓋果および種子を含む；葉(L, □)；根茎(S, ▨)；根(Ro, ▩)。*印は、各器官への乾物分配率が2型間で有意に異なることを示す(* $P < .05$, ** $P < .01$)。矢印は、1年目および2年目の出穂開始日の平均値を示す。

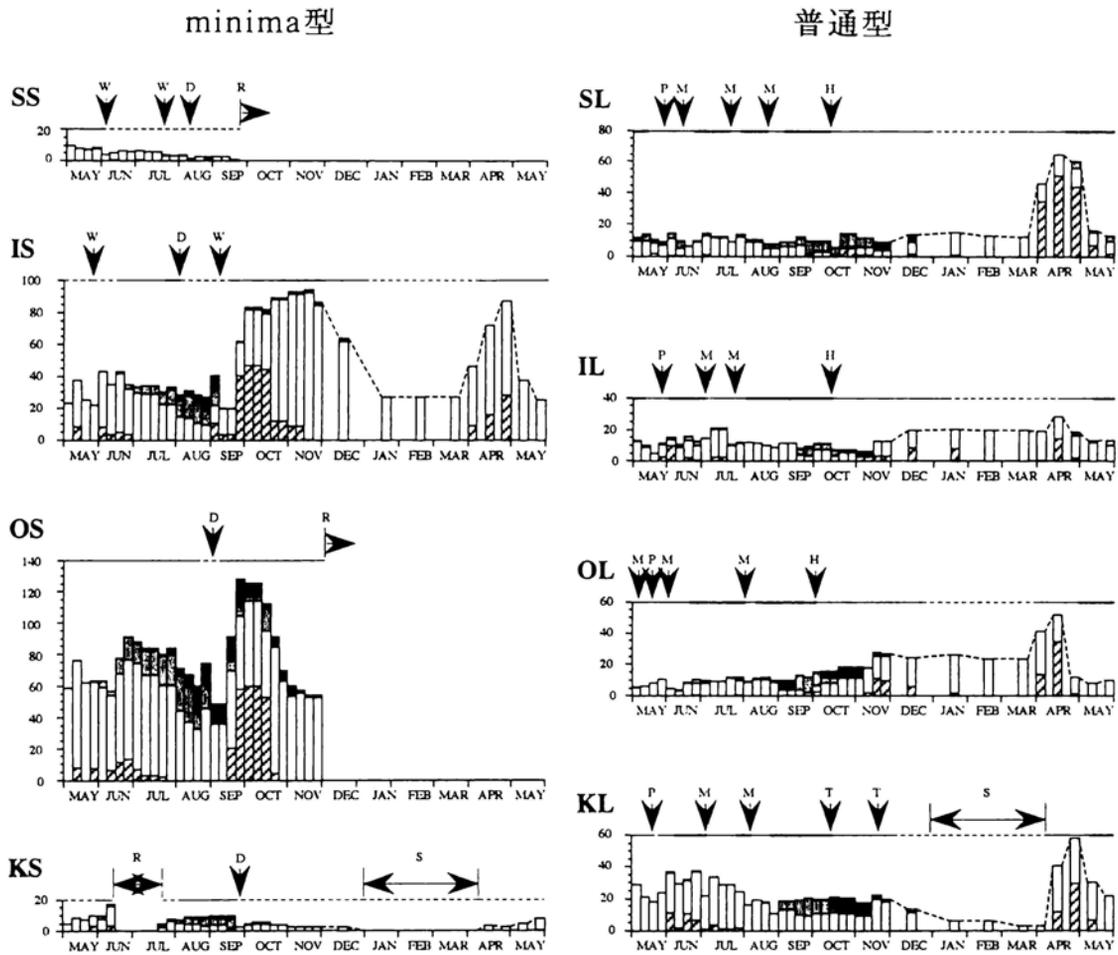
2) 種内2型のとりまき発芽特性

25°Cの明条件下では、2型とも播種後15日ですべての種子が発芽した（第4-3図）。20°Cの明条件下では、最終発芽率（播種後44日）は普通型では88.4%、minima型では85.3%となり、2型間に有意な発芽率の差異は認められなかった。しかし、普通型は、播種後7日目にはほぼ最終発芽率に到達したのに対し、minima型では発芽に要する時間が長く、播種後7日目の発芽率は38.1%、播種後15日目の発芽率は69.7%であった。30°Cの明条件下での最終発芽率は播種後11日目に得られ、普通型では99.7%、minima型では89.9%であった。25°C暗条件では、2型ともまったく発芽しなかった。なお、未発芽種子は、25°C明条件に移すとすべて発芽した。



第4-3図. オオバコ種内2型の種子発芽率

●, minima型 : ○, 普通型。*印は、2型間 (T), 地域間 (R) 2型×地域間 (TxR) および集団内家系間 (F) に有意差があることを示す (*P<.05, **P<.01)。



第4-4図. オオバコ種内2型の自生地における季節消長

オオバコの0.25m²あたりの個体数を示す。左列，minima型；右列，普通型。
 図の上の線は，オオバコを含む維管束植物の被度を表す： ----， <50%；
 —， 50～80%； ———， >80%。

■， 結実個体； ▨， 出穂・開花個体； □， 未開花個体； ▩， 実生（子葉または本葉を展開しはじめた個体）。

D， 夏季の乾燥と掃き掃除により枯死； H， 稲刈り作業に伴う攪乱； M， 刈取り； P， 田植え時の農作業に伴う攪乱； R， 神社境内の改修工事により調査できず； S， 落葉して休眠状態で越冬； T， トラクターによる攪乱； W， 手取り除草。 集団の略号は第3-3表を参照。

3) 自生地でのオオバコの季節消長

普通型オオバコの自生する畦畔や農道では、冬季から早春の間と、年に数回行われる草刈りの直後は植生が疎になることがあったが、それ以外の時期は植生が密（被度が80%以上）であった（第4-4図）。草刈りでダメージを受けるのは植物体地上部だけなので、草刈りの後には普通型のオオバコとともにヨメナやギシギシ、シロツメクサなどが再生してきた。このような攪乱により普通型のオオバコの成熟個体が死亡することは少なく、個体数の変動は小さかった。普通型オオバコの開花は4月下旬頃から見られたるが、ほとんどのコドラートでは結実する前に多くの花穂が刈取られたため、稲刈りなどの農作業が終了する10月以降に結実した個体が多数観察された。普通型オオバコの実生は、年に数回、草刈りや農作業に伴う攪乱によって植生の部分的な破壊があった直後には必ず観察されたが、冬枯れによって植生が疎になる4月に最も多数がみられた。11月下旬に発生した実生は、次の調査時には普通葉を展開しており、冬季まで生存していた。しかし、11月中以外の時期に発生した実生の多くは、競争や踏みつけなどの攪乱により、普通葉を展開することなく数週間のうちに死亡した。

神社の境内では、minima型オオバコの個体密度は集団の違いによりさまざまであったが、共存植生の種多様度は低く（第3-3表）、minima型オオバコを含む維管束植物の被度は年間を通じて80%以下であった（第4-4図）。神社の境内では、オオバコの生育地は毎日掃き掃除による攪乱を受けており（第3章）、日照り続きで地面が乾燥したときに竹箒で掃かれるとオオバコは死亡しやすく、夏季にはminima型オオバコの個体数は大きく減少した。さらに、生育地では年に数回、不定期に手取りによる除草が行われたため、成熟した個体が引き抜かれ、minima型オオバコの個体数が減少した。minima型オオバコの開花は5月下旬頃からみられ、7月以降は結実した個体が多くみられた。実生は9月下旬～10月上旬に集中してみられ、4月中旬から7月上旬にかけても実生は何度か観察された。集団ISとOSでは、6月～7月および9月下旬～10月上旬に発生した実生が、次の調査時には本葉を展開していた。しかし、9月下旬～10月上旬に発生した

実生では、冬季に死亡する個体が多かった。また、集団ISにおいて4月に発生した実生は、掃き掃除などにより数週間のうちに死亡した。集団OSとKSでは境内の改修工事にともないminima型オオバコの個体数がやや減少したが、その後集団は回復した。集団SSは境内の改修工事により絶滅した。

なお、雲ヶ畑では2型の集団（KLとKS）とも、地上部が枯死し脱落した状態で越冬し、翌春に普通葉を再生する個体が多かった。

3. 考察

1) 物質生産および出穂特性

物質生産および出穂特性には地域間差や集団内兄弟間差がわずかにみられるものの、2型間に明らかな差異がみられることから、それらは遺伝的に分化していると考えられる（第4-1表および第4-1, 2図）。

minima型は、普通型より早生の傾向を示した。（第4-1表および第4-1図）一年生の雑草では日長などの外的要因が繁殖開始のスイッチとなって、生長の善し悪しに関わらずある時期には開花を開始するが多いが、二年生や多年生植物の多くは繁殖を開始するのにある決まった大きさ（開花の臨界サイズ）にまで生長することを必要とする（Hirose and Kachi, 1982 ; Lacey, 1986）。オオバコでは播種期を違えると出穂まで日数が2型とも同じように変動することから、出穂時期の決定には温度や日長が関わっていると考えられる（第4-1表）。種内2型の出穂まで日数の差異は、スズメノテッポウ（松村, 1967）やメヒシバ（Kataoka *et al.*, 1986）の出穂の種内変異にみられるような日長や温度に対する反応の差異によるのではなく、おもに開花刺激を感受するための臨界サイズの差異によると推定できる。また、minima型は、普通型よりも繁殖分配率が大きく（第4-1表および第4-2図）、播種後1年目の種子生産数は普通型と差異はなかった（第4-1表）。また、栽培2年目には普通型は多数の種子を生産しminima型を大きく上回った。これは、オオバコのminima型は一生の早い時期になるべく多くの子孫を残すように生活史戦略を設計し、普通型は長期にわたって繰り返し繁殖することによって一生の間に残す子孫の数を大きくするように生活史

戦略を設計しているとみなせる。

オオバコは他種の生育できない強度の踏圧環境下でも生育できるが、踏圧が弱い環境では他種との競争により多くさらされる (Ikeda and Okutomi, 1990)。普通型の生育地では植生が密で、土壌が掘り返されるような攪乱を受けずに、成熟個体が死亡することは比較的少ないため (第4-4図)、種間および種内での競争がより激しいと考えられる。一方、minima型が生育する神社の境内は光が弱く栄養分が乏しい (第3-3表)。さらに境内では、不定期な除草や乾燥した夏の掃き掃除、改修工事などの攪乱が予測不能な死亡要因として作用していると考えられる (第4-4図)。このように、minima型と普通型の生育地では、ストレスや攪乱、競争の質や程度が異なっている。

一般に、安定した環境下では競争によって密度に依存した死亡要因が働くため、栄養生長期間が長く (晩生)、繰り返し繁殖する個体が高い適応度をもち、攪乱の予測性が低く生育期間が変動する環境や成熟個体の死亡率が高い環境では、繁殖を早め (早生)、一回の繁殖により多くの投資を行う個体が高い適応度をもつと考えられている (Grime, 1979; Stearns, 1992)。オオバコ属や他の雑草においても、攪乱や競争の質や程度の違う環境に適応した、生活史特性の近縁種間や種内での変異が知られている (Hawthorn and Cavers, 1978; Ito *et al.*, 1995; Kadereit and Briggs, 1985; 片岡, 1991; Law *et al.*, 1977; Lotz, 1990; Warwick and Briggs, 1980)。

畦畔や農道のようなより安定で競争的な環境では、まず栄養器官により多くの資源を投資し、その後何年も繰り返し繁殖する普通型の生活史戦略が有利であると考えられる。一方、境内のような生育にストレスがかかる環境では、普通型は開花の臨界サイズになかなか到達できず、それまでにその多くが攪乱などのために死亡し、繁殖できないと考えられる。このような環境では、より小さなサイズで繁殖を始めることによってより早くから多くの資源を繁殖に投資して子孫を残すことができるminima型の生活史戦略が有利になると考えられる。

2) 発芽および定着

一般に、サイズや発芽特性などの種子形質の進化には、実生の死亡をもたら

す自生地での攪乱の程度や予測性、競争の程度、気候条件などの違いが関与していることが知られている（菊沢, 1995 ; Sawada *et al.*, 1994 ; Van der Toorn and Ponds, 1988 ; 鷺谷, 1991）。

普通型の生育地である畦畔や農道では、生育期間を通じて植生は密であるため、発芽の機会は冬枯れや草刈りによって植生が疎になる時期に限られている（第4-4図）。サイズが大きく（第3-3表）、光発芽性と幅広い発芽可能な温度域、早い発芽速度をもつ普通型の種子（第4-3図）は、植被の除去を感知してすばやく発芽できるため、より競争的な畦畔や農道での定着において有利なのであろう。一方、minima型の生育地である神社の境内は薄暗いが、オオバコ以外の植物はほとんど生育しておらず（第3-3表）植生は比較的疎であるため（第4-4図）、発芽に必要な光（山本, 1978）は生育期間を通じて確保されていると考えられる。しかしこのような環境では、実生は夏季の乾燥や高温、冬季の低温などの影響をより多く受けるだろう。また掃き掃除などの攪乱が、実生の死亡要因として常に作用している。minima型の種子は完全に発芽できる温度域が狭く、20°C明条件では発芽速度が顕著に遅い（第4-3図）。非休眠種子の発芽限界温度と発芽速度のばらつきは、野外での発芽の不斉一性をもたらす（鷺谷, 1987）。実生が9月下旬～10月上旬に多く、4月中旬から7月上旬にかけても数回観察されるのは、このようなminima型の種子の発芽特性が原因であると考えられる。神社の境内においてminima型は、気温が生育に最適な時期に多くの種子を発芽させ、さらに断続的に実生を発生させることで、死亡の危険を少しでも回避させていると考えられる。

4. 摘要

オオバコ種内2型の生活史特性とその成立過程を検討するために、京都市北東部の8集団を供試して栽培実験と発芽試験を行い、自生地での季節消長を調査した。

1) minima型は、普通型よりも小さな全乾物重を示し、早く出穂し、大きな繁殖分配率を示した。また、栽培1年目では2型間に年間の総種子生産数の差異

はなかったが、栽培2年目では普通型の種子生産数はminima型を大きく上回った。

2) 普通型では、明条件下で20℃から30℃までのいずれの温度区でも高い種子発芽率が得られた。一方、minima型では25℃で種子発芽率が最大となり、20℃では発芽速度が顕著に遅かった。

3) 普通型が生育する畦畔や農道では、植生が密で、成熟個体の死亡することが少なく、競争が激しい。一方、minima型が生育する神社の境内では、ストレスが大きく、乾燥した夏の掃き掃除や不定期的な除草、改修工事などの攪乱が予測不能な死亡要因として作用していた。また、出芽の時期は2型間で異なった。

以上のことから、オオバコ種内2型の生活史特性は、ストレスや攪乱、競争の質や程度が異なるそれぞれの生育地に適応して成立したものと推定された。

第5章 オオバコ種内2型の住み分けに関係する環境要因の探索—さまざまな環境条件に対する可塑的反応性—

第4章において同一環境下での栽培実験で示された種内2型の生活史特性の差異は、種内2型がそれぞれの生育地におけるストレスや競争、攪乱の種類や程度の違いに適応して成立したことを示唆している。

さまざまな要因が時間的空間的に変動する環境下に生育する雑草では、固定化した生活史戦略をもつのではなく、複数の戦術をとる（表現型可塑性をもつ）ことが要求されるようである（根本ら, 1992；河野, 1975）。したがって、生育環境への適応について考察するには、同一環境下で示された生活史特性の差異だけでなく、表現型可塑性の役割も考慮する必要がある。

本章では、オオバコ種内2型の成立と集団の維持に関係すると考えられる環境要因をいくつか想定し（第5-1表）、2型の代表的な系統を1系統ずつ用いて栽培実験を行った。

1. 実験材料および方法

1) 実験材料

以下の実験には、2型の代表的な系統を1系統ずつ用いた。これらは、京都市左京区修学院の水田畦畔（普通型）および神社の境内（minima型）において1991年に採取された、それぞれ1個体（第3章）に由来する、自殖第3代の種子である。

2) 実験条件

各系統を、1995年5月1日に湿潤ろ紙床に播種して25°C明条件で催芽させた後、5月9日に真砂土をつめた1500mlのプラスチックポット（5号鉢）に1個体ずつ植え付けた。使用した真砂土の無機態窒素含量は4.9mg/100gであった。それらを、以下の7つの環境条件下で栽培した（第5-1表）。対照区（Con）では、ハイポネックス1000倍希釈液を2週間に1回施肥し、その他の処理は行わなかった。養分条件は、対照区の外に、ハイポネックス1000倍希釈液の施肥間隔が異なる貧

栄養（1N；施肥しない）と富栄養（3N；1週間に1回施肥）の計3段階を設けた。光条件は、対照区（100%）と、寒冷紗による相対光量子密度5%の遮光処理（Sh）の2段階を設けた。この遮光条件は、神社の境内での平均的な光条件に相当する（Fig. 1）。踏みつけ条件は、対照区（踏みつけせず）と、片足（体重54.5kg）での1個体当たり1日10回の踏みつけ処理（Tr）の2段階を設けた。また、実際の境内での管理を参考にして、掃き掃除条件として、対照区（掃き掃除せず）と、ナイロン製の箒での1個体当たり1日10回の掃き掃除処理（Sw）の2段階を設けた。さらに、実際の水田畦畔での管理を参考にして、刈取り条件として、対照区（刈取りせず）と、年2回地上部をすべて除去する処理（Cu）の2段階を設けた。刈取りの時期は、栽培1年目は8月11日と9月29日、栽培2年目は6月13日と9月19日に行った。これらの時期には自生地において刈取りや除草などが行われるが（第4章）、実験では完全にその時期を模したわけではなく、葉が旺盛に生長したり花茎が伸長して、雑草として”目立つ”状態の時に刈取りを行った。

各処理とも繰り返し数は6である。そのうち各処理各系統3個体ずつを1995年11月10日に掘り取り、残りの3個体は継続して栽培し、1996年10月20日に掘り取った。栽培はすべて京都大学農学部附属京都農場で行った。

第5-1表. 栽培条件

処理	対照区	貧栄養	富栄養	遮光	踏みつけ	掃き掃除	刈取り
	Con	1N	3N	Sh	Tr	Sw	Cu
施肥（ハイポネックス1000倍希釈液散布回数）	2週間に1回	0回	1週間に1回	2週間に1回	2週間に1回	2週間に1回	2週間に1回
遮光（○, 相対光量子密度5%；×, 遮光せず）	×	×	×	○	×	×	×
踏みつけ（○, 1日1回；×, 踏みつけせず）	×	×	×	×	○	×	×
掃き掃除（○, 1日1回；×, 掃き掃除せず）	×	×	×	×	×	○	×
刈取り（○, 年2回刈取り；×, 刈取りせず）	×	×	×	×	×	×	○

3) 測定形質

栽培1年目には、各処理各系統6個体ずつについて、形態的形質としては、葉の大きさ（LS；葉身長×葉身幅）、葉の厚さ（LT）、花序長（IL；花穂長

+花茎長) および草高 (PH) を, また繁殖特性としては, 出穂まで日数 (DH) , 花序数 (IN) , 種子生産数 (SN) および蓋果あたり種子数 (SN/C ; 種子生産数/全蓋果数) を測定した。さらに1995年11月10日に掘り取った各処理各系統3個体については, 80°Cで48時間乾燥し, 器官別の重量を測定した。器官は, 根 (Ro) , 根茎 (S) , 葉 (L) および繁殖器官 (Re ; 花茎+花穂+蓋果+種子) に区別した。また, 各器官の乾物重を全乾物重 (TD) で除して, 各器官への乾物分配率, 根 (RoA) , 根茎 (SA) , 葉 (LA) および繁殖器官 (RA) , を求めた。栽培2年目には, 各処理各系統3個体ずつについて, 全乾物重 (TD2) と種子生産数 (SN2) を測定した。

4) 解析方法

形質が環境要因の変化に対し可塑的反応性をもつかどうかを検定するために, 対照区と各条件の間で, 2型それぞれについて一元配置の分散分析を行った。養分条件については, さらにSheffeの多重比較法 (Sokal and Rohlf, 1981) によって養分段階間での有意性を検定した。

また, 2型間での可塑的反応性の差異を検定するために, 対照区と各処理の間で, 形質ごとに二元配置の分散分析を行った。2型と処理の交互作用が有意であるときは, 環境要因の変化に対する形質の可塑的反応性が, その量または方向において2型間で異なっている (Allard and Bradshaw, 1964 ; Schlichting, 1986) 。

さらに, さまざまな環境要因の変化に対する諸形質の変化を総合的にとらえるために, 刈取りを除く6処理間で, 栽培1年目でのいくつかの形質のペアについてSpearmanの順位相関係数を算出し, plasticity correlations (Schlichting, 1986 ; Schlichting, 1989) を評価した。

2. 実験結果

1) 対照区における種内2型の諸形質の特性

対照区では, minima型は普通型より葉が小さくて薄く, 葉柄や花序が短く, 草高が低かった (第5-1図)。minima型は普通型より各器官の乾物重および全

乾物重が小さく、葉および根茎への乾物分配率が少なく、繁殖器官、とくに種子への分配率が大きかった（第5-2図）。また、minima型は普通型より出穂まで日数が短かく、花序数が多かった（第5-3図）。栽培1年目の種子生産数に2型間の差はなかった。蓋果あたり種子数は、普通型の方が多かった（第5-3図）。良好な条件下で栽培した場合の、よく登熟した蓋果あたりの種子数はminima型の方がやや多い（第3-2表）ことから、minima型の方が種子の稔実率は低いと考えられる。種子100粒重はminima型が普通型より大きかった（第5-3図）。栽培2年目では、全乾物重は普通型の方が大きかったが、種子生産数に2型間の有意な差異はなかった（第5-4図）。

なお、栽培2年目には、対照区を含むすべての条件下で、2型とも全乾物重、種子生産数ともに1年目より著しく増加した（第5-4図）。

2) 養分条件の変化に対する反応

(1) 栽培1年目

形態的形質 形態的形質は、1Nおよび3N区のいずれにおいても2型の平均値間に有意な差異が認められた（第5-1図）。養分の増加（1N～3N）にともない、2型とも葉は大きくなり、葉柄や花序が伸長し、草高が増加し、その反応の量は2型間で差はなかった（第5-1図および第5-2表）。葉の厚さは、普通型では増加したが、minima型ではほとんど変化がなかった（第5-1図および第5-2表）。

乾物重および乾物分配率 養分の増加（1N～3N）にともない、2型ともすべての器官の乾物重が顕著に増加したが、その量は、全乾物重と葉、根茎およびの根乾物重において普通型の方が大きく、とくに根の乾物重は対照区から3Nの間で普通型では増加するのに対しminima型ではほとんど変化しなかった（第5-2図および第5-2表）。繁殖器官の乾物重の変化の量は2型間で差がなかった（第5-2表）。全乾物重および各器官の乾物重は、1Nおよび3Nではminima型が普通型より有意に小さかった（第5-2図）。各器官への乾物分配率の変化は、2型間で顕著に異なった（第5-2図および第5-2表）。minima型では、養分の増加にともなう繁殖分配率の増加と根への分配率の減少が顕著であったが、普通型ではほとんど変化しなかった。葉および根茎への分配率は2型ともほとんど変

化しなかった。1Nでは、すべての器官において乾物分配率に2型間で差異はなかった。3Nでは、minima型は普通型より繁殖分配率が大きく、葉および根への乾物分配率が小さかった。

繁殖特性 養分の増加にともない2型とも出穂が早まり、また花序数が増加したが、その変化の量はminima型の方が大きかった（第5-3図および第5-2表）。種子生産数は2型とも同程度に増加し、1Nおよび3Nとも2型間の差はなかった（第5-3図および第5-2表）。養分の変化にともなって、2型とも蓋果あたり種子数は変化した。普通型では1Nから対照区の間の変化が大きく、minima型では対照区から3Nの間の変化が大きく、1Nおよび3Nでは2型間の差はなかった（第5-3図および第5-2表）。種子100粒重は、普通型では変化せず、minima型では養分の増加にともなって種子100粒重は顕著に増加したが、1Nおよび3Nともminima型は普通型より小さかった（第5-3図および第5-2表）。

（2）栽培2年目

栽培2年目においても、全乾物重はどの養分条件でも普通型の方が大きく、また養分の増加（1N～3N）にともなって2型とも増加したが、その程度は普通型の方が著しかった（第5-4図および第5-2表）。種子生産数は、養分の増加にともなって2型とも増加したが、増加の程度は普通型の方が著しく、3Nでは普通型の方が多かった（第5-4図および第5-2表）。

3) 遮光に対する反応

（1）栽培1年目

形態的形質 遮光下では、2型とも葉は薄くなり、葉柄や花序が伸長した（第5-1図）。これらの反応の量は、普通型の方が大きく、葉の厚さでは2型間の差がなくなり、葉柄長と花序長では2型間の差が大きくなった（第5-1図および第5-2表）。葉の大きさと草高は、普通型では増加したが、minima型ではほとんど変化がなかった（第5-1図および第5-2表）。オオバコでは、弱光下で葉柄が立ち上がり、強光下で伏臥することが知られている（杉野・芦田）。この反応は、普通型では認められたが、minima型では顕著でなかった。

乾物重および乾物分配率 遮光にともなって、2型とも繁殖器官、とくに種

子の乾物重が増加した（第5-2図）。また、普通型では葉の乾物重が増加し、根茎の乾物重はやや減少し、minima型では根の乾物重が著しく減少した（第5-2図）。全乾物重は、普通型では増加するがminima型ではわずかに減少した（第5-2図）。全乾物重および各器官の乾物重は、遮光条件下でも、minima型が普通型より有意に小さかった（第5-2図）。2型とも地上部への分配率が増加したが、minima型では繁殖分配率が増加し根への分配率が減少したのに対し、普通型では葉への分配率が増加、根および根茎への分配率が減少し、繁殖分配率は変化しなかった（第5-2図および第5-2表）。

繁殖特性 遮光にともなって、出穂まで日数および花序数の変化は2型ともみられなかったが、種子生産数は2型とも同程度に増加し、遮光条件下でも2型間に種子生産数の差はなかった（第5-3図および第5-2表）。また、普通型では蓋果あたり種子数が減少したがminima型では増加し、2型間の差はなくなった（第5-3図）。種子100粒重の変化はなかった（第5-3図）。

（2）栽培2年目

栽培2年目では、2型とも遮光にともなって全乾物重が減少し、種子生産数は変化しなかった（第5-4図および第5-2表）。全乾物重は普通型の方が大きく、種子生産数は2型間に有意な差異はなかった（第5-4図）。

4) 踏みつけに対する反応

（1）栽培1年目

形態的形質 踏みつけを行うと、普通型では葉柄長が減少したが、minima型では変化がなく、2型間の差がなくなった（第5-1図）。また、普通型では花序長と草高が減少したが、minima型では花序長が増加したが草高は変化せず、花序長には2型間の差がなくなった（第5-1図および第5-2表）。葉の大きさと厚さには2型とも変化はなかった（第5-1図および第5-2表）。

乾物重および乾物分配率 踏みつけに対し、普通型では全乾物重が減少したがminima型では増加し、2型間の差がなくなった（第5-2図）。この反応の差異はおもに繁殖器官の変化の方向の違いによっており、普通型では繁殖分配率が減少し根への分配率が増加したが、minima型ではその反対に繁殖分配率が増

加し根への分配率が減少した（第5-2図および第5-2表）。

繁殖特性 踏みつけに対して、minima型では出穂が顕著に早まり、花序数が顕著に増加したが、普通型ではいずれも変化がなかった（第5-3図および第5-2表）。蓋果あたり種子数は、普通型では大きく減少したが、minima型では変化がなく、2型間の差はなくなった（第5-3図および第5-2表）。

（2）栽培2年目

栽培2年目では、踏みつけによって全乾物重と種子生産数が2型とも同じ程度に減少した（第5-4図および第5-2表）。全乾物重は普通型の方が大きく、種子生産数は2型間に有意な差異はなかった（第5-4図）。

5) 掃き掃除に対する反応

掃き掃除によって、栽培1年目には、普通型で葉の厚さがやや薄くなったが、その他の形質は2型ともまったく変化しなかった（第5-1, 2, 3図および第5-2表）。

栽培2年目では、掃き掃除によって全乾物重と種子生産数が2型とも同じ程度に減少した（第5-4図および第5-2表）。全乾物重は普通型の方が大きく、種子生産数は2型間に有意な差異はなかった（第5-4図）。

6) 刈取りに対する反応

（1）栽培1年目

形態的形質 刈取り処理では、2型とも葉の形質の変化は見られなかった（第5-1図および第5-2表）。普通型では結実した花序が得られなかったため、花序長と草高は測定しなかった。

乾物重および乾物分配率 刈取りを行うと、2型ともすばやく地上部を再生した。11月10日での現存量は2型とも同じ程度に対照区よりも減少したが、総生産量（刈取られた地上部の乾物重+11月10日での現存量）は2型とも対照区との間に変化はなかった（第5-2図および第5-3表）。地上部が刈取られたことによって11月10日での乾物分配率は2型とも地下部の割合が増加したが、総生産量では地下部の分配率に差はなかった（第5-2図および第5-4表）。普通型はminima型より葉、根茎および根への乾物分配率が大きく、繁殖分配率は小さかった（第5-2図および第5-4表）。

繁殖特性 出穂まで日数および花序数の変化は2型ともみられなかった（第5-3図および第5-2表）。普通型では登熟前に花序が刈取られ成熟種子をまったく生産しなかったが、minima型では1回目の刈取り後、葉を再生するとともに出穂を開始し、minima型は2回目の刈取り前に開花結実した。minima型では、蓋果あたり種子数、種子100粒重の変化はなかった（第5-3図および第5-2表）。

（2）栽培2年目

栽培2年目では、刈取りによって、1996年10月21日収穫時での全乾物重と種子生産数が2型とも同じ程度に減少した（第5-4図および第5-2表）。2型とも、2回の刈取りの前に種子を生産し、種子生産数は普通型の方が多かった（第5-4図）。

7) 形質間の相関

栽培1年目において、普通型では、環境条件の変化に対する形態的形質（葉の大きさ、葉柄長、花序長および草高）と繁殖特性（全乾物重、繁殖分配率、根への分配率、1種子あたりの生産コストおよび種子生産数）の各形質の可塑的な変化に高い相関がみられたが、minima型では、種子生産数の変化と有意な相関をもつのは花序長と出穂まで日数だけであった（第5-5図）。

3. 考察

1) ストレス（養分および光条件）の変化に対する種内2型の諸形質の反応

普通型は、畦畔や農道、路傍、未舗装の駐車場、社寺林の林床などの、明るさや土壌養分含量の異なるさまざまな環境下に生育するが、minima型は、薄暗く、土壌中の養分含量が低いため競争が少ない、神社や仏閣の境内に限られている（第3章）。

雑草は好窒素性の植物であり、養分とくに窒素レベルの変化にきわめて鋭敏な反応を示し（Baker, 1965 ; Capin, 1980）, 個体サイズや繁殖体数は栄養レベルの増加にともない増大する傾向にある（浅野ら, 1980 ; 肱元ら, 1975 ; 石嶺ら, 1986 ; Shibaike *et al.*, 1996）ため、自生地において、土壌の養分含量が高くなるほど、オオバコは激しい種間競争（とくに光をめぐる競争）にさらされるだ

ろう。一般に、植物は光強度の低下に対し、葉の厚さの減少と葉面積の拡大（角田, 1976）、葉柄の伸長（Niklas and Owens, 1989）、地上部への乾物分配率の増大（Iwasa and Roughgarden, 1984）といった形態や資源の分配率の変化によって対応するが、全体の生育量や繁殖体数は、とくに雑草や陽地に適応した植物では著しく低下することが多い（寺澤ら, 1981；根本ら, 1993；Shibaïke *et al.*, 1996）。一方、遮光下でも生育量が低下しないかあるいは増加する例も知られ（肱元ら, 1975；石嶺ら, 1986）、とくに陰地に適応した植物では庇蔭下においてより生長がよく繁殖体の生産数も多い（Björkman, 1965）。

普通型は、養分の増加にともなって増大した同化産物を種子生産のために投資するとともに、冬を越えて翌年に再び生長するためのエネルギーの貯蔵器官である根（Sawada *et al.*, 1994）へも投資する（第5-2図）。栽培2年目には、富栄養条件でminima型より多くの種子を生産した（第5-4図）。また、遮光に対し、普通型では、葉の形態の著しい変化や相対的な地上部への乾物分配率の変化と同時に、全乾物重も増加し、種子生産数は増加している（第5-1, 2, 3図）。また根への分配率は減少しているが、その乾物重に変化はない（第5-2図）。養分の変化（増加）や遮光にともなって普通型の示す諸形質の変化は、種間や種内での光をめぐる競争条件下での繁殖に有利なものとして解釈できる。また、普通型は、貧栄養条件でも大きな種子をminima型と同数生産できる（第5-3図）。これらの性質により、普通型は明るさや土壌養分含量の異なるさまざまな生育地で多年にわたって繁殖できるものと考えられる。しかし、対照区に比べ蓋果あたり種子数や栽培2年目での全乾物重が減少していることから（第5-3, 4図）、普通型の生育にとって庇蔭された環境は必ずしも好適なものではないといえる。庇蔭された環境で1年目に多くの種子を生産することは、不適な環境からの脱出につながるのかもしれない。その際に、伸長した花序は密な群落外へ種子を分散するために有利に働くと考えられる（松尾, 1988）。

一方、minima型は、養分の増加にともなって増大した同化産物のほとんどを種子生産に投資している（第5-2図）。貧栄養条件では、個体サイズとともに繁殖分配率も減少するが、種子サイズを小さくすることにより種子数を確保して

いる（第5-2, 3図）。どの養分条件下でも、繁殖に入る時期は普通型より早い（第5-4図）。また、minima型では、遮光に対する形態の変化はわずかであり、全乾物重はやや減少するが、根への投資を減少させて繁殖器官への投資を著しく増大させることにより、普通型と同数の種子を生産した（第5-1, 2, 3図）。出穂まで日数は遮光によっても変化せず普通型より早く、蓋果あたりの種子数は増加している（第5-3図）。これらのことから、minima型は、光をめぐる競争下では不利であるが、土壌養分含量が低いため他種との競争が少なく、光の弱い神社の境内ではより早い時期からの繁殖が可能であり、普通型より有利になると考えられる。しかし、本実験では、養分および光の異なるどの条件においても、minima型は普通型より有意に多い種子を生産できなかったため（第5-3, 4図）、さらに検討が必要である。

2) 攪乱（踏みつけ、掃き掃除および刈取り条件）の変化に対する種内2型の諸形質の反応

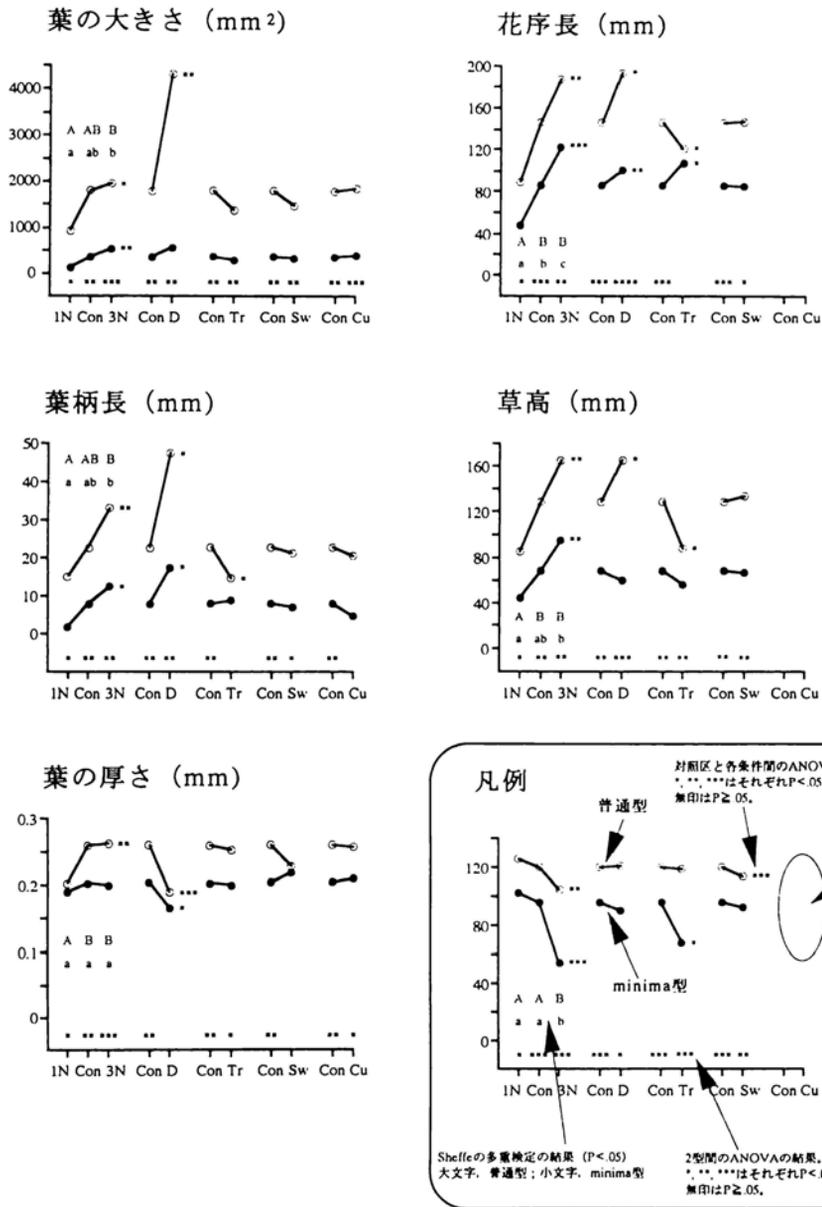
Grime (1979) は、踏みつけを攪乱、すなわち”植物体を部分的もしくは完全に破壊することによりそのバイオマスを減少させるメカニズム”、の一つであるとしている。オオバコは踏み跡群落の主構成要素であり、種内2型のいずれの自生地においても激しい踏みつけを受ける。また、オオバコは、神社の境内では手取り除草によって、畦畔や農道では刈取りによって地上部が損傷する。さらに、いずれの生育地においても、数種の昆虫による食害が観察されている。

踏みつけにともなって、普通型では、栽培1年目には乾物重が減少したが、これは繁殖器官が減少したことによっており、その他の器官には有意な変化はみとめられなかった（第5-2図）。一方、minima型では、踏みつけにともない花序長、花序数、繁殖分配率などが増加し、乾物重や種子数が増加しており（第5-1, 2, 3図）、踏圧が繁殖活動への刺激となっている（Blom, 1979）と考えられる。しかし、栽培2年目では、1年目に見られた種子生産数の2型間の顕著な差異はなくなった。踏圧環境下に生育する一年草では、踏みつけによっても繁殖分配率が減少しない（小林・堀, 1995）か、むしろ増加する（Meerts and Vekemans, 1991）傾向があるが、多年生植物では、踏みつけによってサイズは

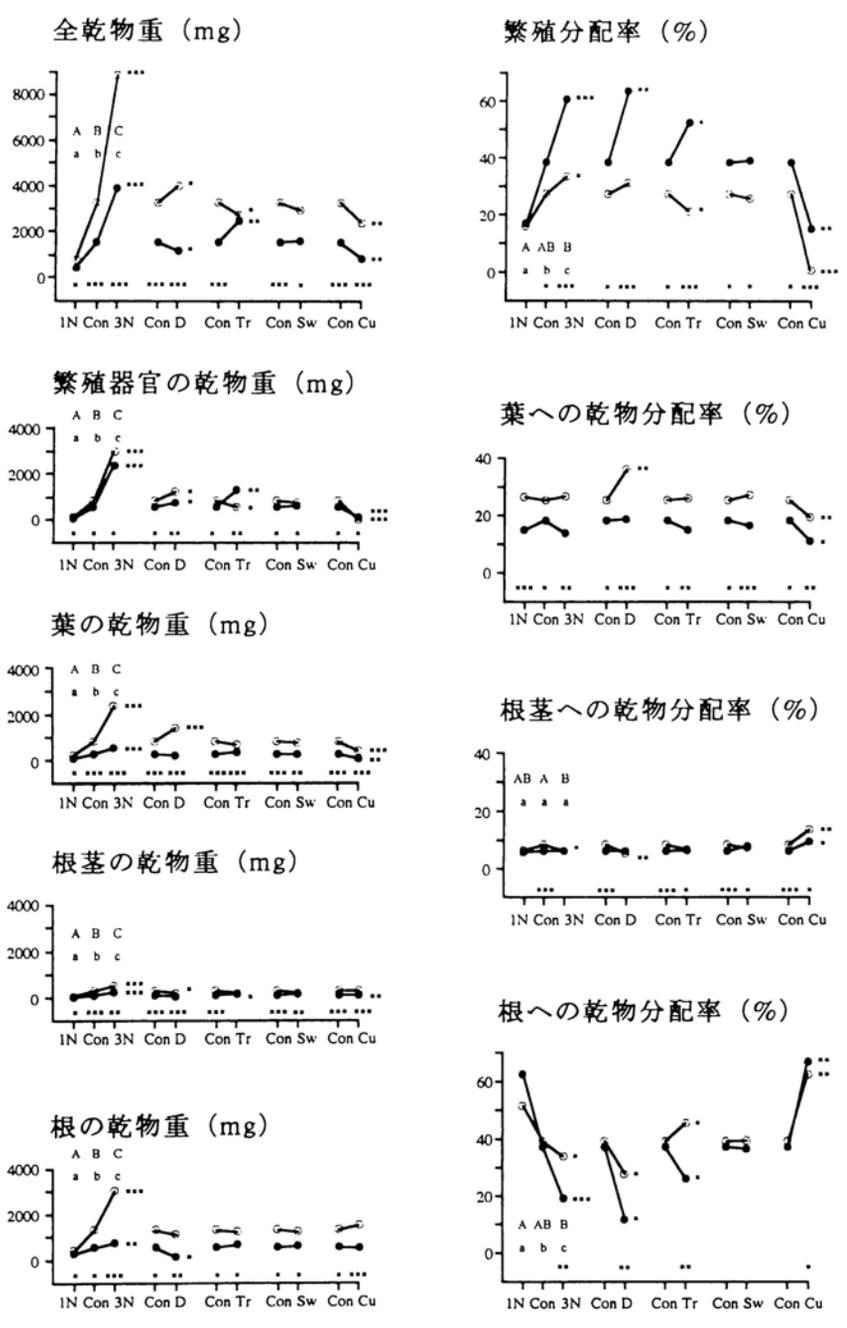
低下するが、翌年の再生程度が高くなることが知られている（森島, 1975）。また、刈取りに対しては、2型ともすぐに地上部を再生したため、1年間に対照区と同じだけの乾物を生産できた（第3表）。しかし、普通型がまず葉を再生してから繁殖を再開するのに対し、minima型では葉と同時に花序を再生させていた（第3, 4表）。この性質の違いは、翌年の繁殖に影響すると考えられる。栽培2年目には、普通型がminima型より多くの種子を生産した（第5-4図）。以上のことから、種内2型は、踏圧や刈取りといった攪乱に対し、異なる戦術で適応していると解釈できる。普通型は繁殖器官の成長をおさえ翌年以降に資源をまわし、minima型は1年以内になるべく多くの種子を残すように反応している。

一般に、雑草では、刈取りに対する耐性は種によって異なるが、数回の刈取りによって群落自体が衰退・消滅することはない（根本, 1979 ; Asai *et al.*, 1995 ; 山口ら, 1996）。普通型の自生地である畦畔や農道でも、年に数回の刈取りがなされるが、すぐに植生が回復するため（第4-3図）、生育期間を通じて競争が激しい。オオバコは踏圧が弱い場合には他種との競合に多くさらされ、強度の踏圧下でもとくに踏圧耐性の強いオヒシバとの競合にさらされるだろう（Ikeda and Okutomi, 1990）。このような環境では、地上部の損傷に対して、栄養器官や貯蔵器官へ優先的に投資を行うことが種間および種内の競争において有利であると考えられる。一方、神社の境内では、攪乱、とくに除草作業は地上部に損傷を与えるだけでなく、個体をひき抜いて死亡させることもある（第4章）。このような環境では、より早くから繁殖器官への投資をより多く行い、種子生産を行うことが有利であると考えられる。

なお、minima型の生育する神社境内でひんぱんに行われる掃き掃除は、栽培1年目には、オオバコ個体の繁殖特性そのものにはほとんど影響しないが、栽培2年目以降の繁殖には2型に同程度の影響を与えるものと考えられる（第5-3, 4図および第5-2表）。

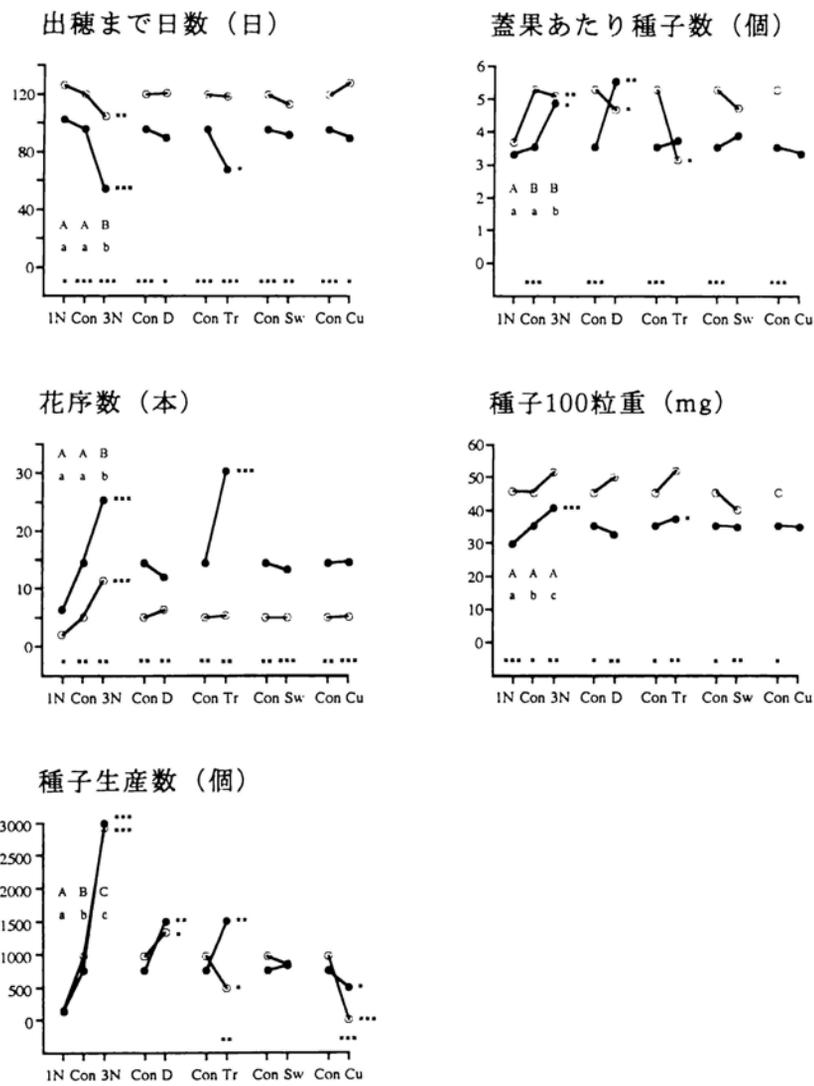


第5-1図. 栽培1年目でのオオバコ種内2型の各条件に対する形態的形質の反応性

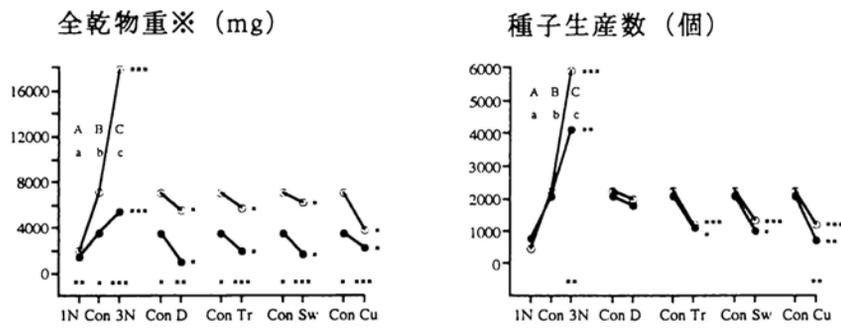


第5-2図. 栽培1年目でのオオバコ種内2型の各条件に対する乾物重および乾物分配率の反応性

1995年11月10日での現存量。



第5-3図. 栽培1年目でのオオバコ種内2型の各条件に対する繁殖特性の反応性



第5-4図. 栽培2年目でのオオバコ種内2型の全乾物重および種子生産数

2型とも、すべての条件において、全乾物重および種子生産数は栽培1年目より有意に増加した (t-検定, $P < 0.05$)。

※ : 1996年10月21日での現存量。

第5-2表. 対照区と各条件の間でのオオバコ種内2型の反応性の検定結果

形質	変動因	条件							
		1N-Con	Con-3N	1N-3N	Sh	Tr	Sw	Cu	
栽培1年目での 形態的形質	葉の大きさ	E	*	ns	***	***	ns	ns	ns
	LS	T×E	ns	ns	ns	**	ns	ns	ns
	葉柄長	E	*	**	***	***	ns	ns	ns
	PL	T×E	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns
	葉の厚さ	E	**	ns	***	***	ns	ns	ns
	LT	T×E	*	ns	**	*	ns	*	ns
	花序長	E	***	***	***	**	ns	ns	-
	IL	T×E	ns	ns	ns	*	**	ns	-
	草高	E	**	**	***	ns	**	ns	-
PL	T×E	ns	ns	ns	*	ns	ns	-	
栽培1年目での 乾物重※	全乾物重	E	***	***	***	ns	ns	ns	***
	TD	T×E	***	***	***	*	**	ns	ns
	繁殖器官	E	**	***	***	***	ns	ns	**
	Re	T×E	*	ns	ns	ns	***	ns	**
	葉	E	***	***	***	***	ns	ns	***
	L	T×E	***	***	***	***	ns	ns	**
	根茎	E	**	***	***	**	ns	ns	ns
	S	T×E	***	ns	***	*	**	**	ns
	根	E	***	***	***	*	ns	ns	ns
Ro	T×E	*	***	***	ns	ns	ns	ns	
栽培1年目での 乾物分配率※	繁殖器官	E	***	***	***	***	ns	ns	***
	RA	T×E	ns	*	**	**	**	ns	ns
	葉	E	ns	ns	ns	**	ns	ns	***
	LA	T×E	ns	ns	ns	**	ns	ns	ns
	根茎	E	**	*	*	***	ns	ns	***
	SA	T×E	*	*	*	***	*	ns	ns
	根	E	**	*	***	**	ns	ns	***
RoA	T×E	ns	ns	**	ns	*	ns	ns	
栽培1年目での 繁殖特性	出穂まで日数	E	ns	***	***	ns	**	ns	ns
	DH	T×E	ns	***	***	ns	**	ns	ns
	花序数	E	**	***	***	ns	ns	ns	ns
	IN	T×E	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns
	種子生産数	E	***	***	***	***	ns	ns	***
	SN	T×E	ns	ns	ns	ns	***	ns	**
	蓋果あたり種子数	E	*	**	**	**	ns	ns	-
	SN/C	T×E	ns	**	ns	***	**	ns	-
	種子100粒重	E	*	*	***	ns	ns	ns	-
SW	T×E	*	ns	ns	ns	ns	ns	-	
栽培2年目	全乾物重	E	***	***	***	**	*	*	**
	TD	T×E	*	***	***	ns	ns	ns	ns
	種子生産数	E	***	***	***	ns	***	**	***
	SN	T×E	ns	**	***	ns	ns	ns	ns

変動因：E, 条件間；T×E, 2型と条件の交互作用

***, P<0.001；**, P<0.01；*, P<0.05；ns, 有意差なし。

※：1995年11月10日での現存量。

第5-3表. 栽培1年目における刈取り条件下でのオオバコ種内2型の乾物重 (mg)

	全乾物重			繁殖器官			葉			根		
	minima型	普通型	普通型	minima型	普通型	普通型	minima型	普通型	普通型	minima型	普通型	普通型
(A) 1995年8月11日に刈取られた地上部	82.0	358.0	0.0	0.0	0.0	358.0	82.0	358.0	-	-	-	-
(B) 1995年9月29日に刈取られた地上部	577.7	1224.0	362.3	322.3	901.7	901.7	215.3	901.7	-	-	-	-
(C) 1995年11月10日での現存量	822.0 **	<2187.0 **	129.7 ***	<0.0 ***	425.7 ***	425.7 ***	94.7 **	<425.7 ***	76.0 **	<290.7	521.7	<1470.7
(D) 栽培1年目での総生産量 (A+B+C)	1481.7	<3479.3	492.0 **	<322.3 **	1685.3 **	1685.3 **	392.0 *	<1685.3 **	76.0 **	<290.7	521.7	<1470.7
(E) 対照区 (1995年11月10日収穫時)	1531.3	<3244.0	590.3	<874.7	824.3	824.3	279.0	<824.3	91.3	<268.0	570.7	<1277.0

印は、CまたはDが対照区 (E)と有意に異なることを示す； P<.05；** P<.01；*** P<.001。

<, minima型が普通型よりも有意に小さいことを示す, P<.05。

>, minima型が普通型よりも有意に大きいことを示す, P<.05。

第5-4表. 栽培1年目における刈取り条件下でのオオバコ種内2型の各器官への乾物分配率 (%)

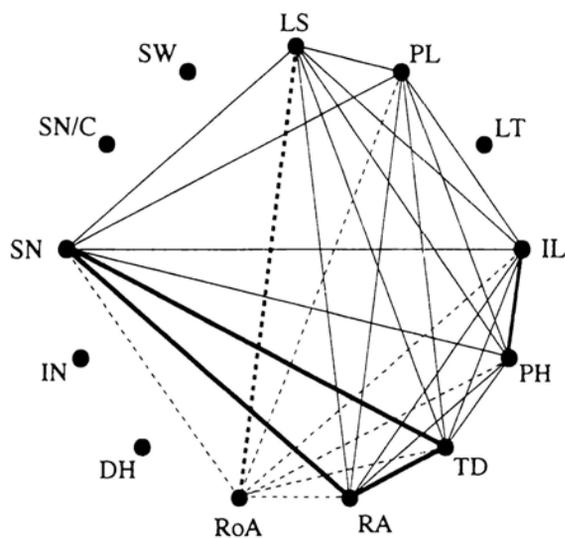
	繁殖器官			葉			根		
	minima型	普通型	普通型	minima型	普通型	普通型	minima型	普通型	普通型
(A) 1995年11月10日での現存量	15.4 ***	> 0.0 ***	11.4 *	<19.5 **	9.5 *	<13.3 **	63.8 **	<67.2 **	67.2 **
(B) 栽培1年目での総生産量	33.1 **	> 8.6 ***	26.5 **	<44.7 **	5.2	<7.7	35.2	39.0	39.0
(C) 対照区 (1995年11月10日収穫時)	38.5	> 27.1	18.2	<25.5	6.0	<8.3	37.3	39.1	39.1

印は、AまたはBが対照区 (C)と有意に異なることを示す； P<.05；** P<.01；*** P<.001。

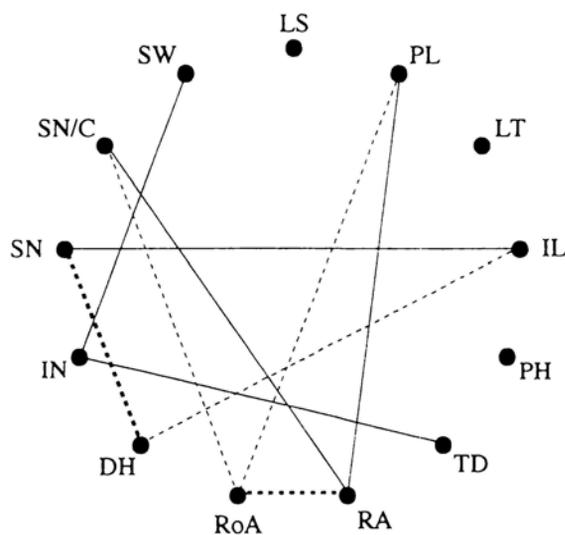
<, minima型が普通型よりも有意に小さいことを示す, P<.05。

>, minima型が普通型よりも有意に大きいことを示す, P<.05。

普通型



minima型



Speamanの順位相関係数

- : 正の相関, $P < 0.01$
- : 正の相関, $P < 0.05$
- : 負の相関, $P < 0.01$
- : 負の相関, $P < 0.05$

第5-5図. オオバコ種内2型における6つの環境条件下で認められた諸形質の表現型可塑性の相関(plasticity correlations)

形質の略号は第5-2表参照。

普通型では、全乾物重が増加するような変化（富栄養や遮光条件）にともなって種子生産数が増加し、ストレス（貧栄養条件）や攪乱（踏みつけ条件）により全乾物重が減少するよう場合には、必ず繁殖を抑え、自身の生存を確保するような変化を示す。繁殖器官や根への乾物分配率は、全乾物重の変化にともない一定の傾向で変化するが、反応の量はわずかである。出穂まで日数や種子重はほとんど変化しない（第5-1, 2, 3図）。このように、普通型では、環境条件の変化に対し、諸形質がある一定の調和、統合をもって変化し、繁殖を制御していると考えられる（第5-5図）。一方、minima型では、種子生産数の増加は全乾物重が増加するような変化にともなっておこるが、たとえ全乾物重が減少するような場合でも、根への投資を犠牲にしてまで繁殖分配率を増大させ、種子生産数が増加する場合（遮光条件）もある。また出穂まで日数や種子重も大きく変化する。全乾物重と繁殖分配率がともに減少する場合（貧栄養条件）でも、種子重を小さくすることによって、ある程度の種子生産数を確保することができる（第5-1, 2, 3図）。このように、minima型では種子生産数の変化は、環境によって異なる形質と相関しており、形質間の統合のレベルが低い（第5-5図）。

普通型は、ストレスや攪乱の種類や程度の異なるさまざまな環境下で、表現型可塑性によって、自身の生存を保証しながら、質のよい種子を生産することができるだろう。一方、minima型は、どのような環境下でも早くから種子を生産することができるが、自身の生存や子孫（種子）の質を犠牲にする場合もある。ある特定の遺伝子型がさまざまな環境において発現する表現型可塑性は、必ずしもそのすべてが適応的であるとは限らない（Bradshaw, 1965）。minima型は、ストレスが強いため競争が少なく、さらに成熟個体の死亡をもたらす強く不安定な攪乱のある神社仏閣の境内という特殊な環境でのみ有利であると考えられる。

4. 摘要

オオバコ種内2型の、生育環境への適応を検討するために、オオバコ種内2型

の成立と集団の維持に関係すると考えられる環境要因をいくつか想定して栽培実験を行った。

1) 養分と光条件の変化に対する全乾物重の反応の程度は普通型の方が大きく、繁殖分配率の反応の程度はminima型の方が大きかった。種子生産数は、栽培1年目ではどの養分条件でも2型間に差がなかったが、栽培2年目では富栄養条件で普通型がminima型を上回った。遮光条件下での種子生産数は、2型間に差はなかった。

2) 踏みつけにより、普通型では全乾物重と繁殖分配率が減少した。一方、minima型では栽培1年目にはいずれも増加し、種子生産数は普通型を上回ったが、栽培2年目には全乾物重および種子生産数が減少した。掃き掃除にともない、栽培2年目の種子生産数が2型とも同程度に減少した。刈取り条件下では、栽培1年目にはminima型だけが種子を生産できたが、栽培2年目では普通型の方が多くの種子を生産した。

3) 以上のことから、普通型は、表現型可塑性を駆使して、さまざまな環境下で多数年にわたり繁殖が可能であると考えられた。一方、minima型の示した可塑的反応は、そのすべてが適応的であるとは考えられず、さらに検討が必要であるが、minima型は、神社仏閣の境内の特殊な環境でのみ有利であると考えられた。

第6章 養分と光条件がオオバコ種内2型の繁殖特性と競争力に及ぼす影響—種内2型の住み分けの機構—

第5章において、種内2型をそれぞれ単独で栽培した場合の、養分や光条件の異なる環境での繁殖特性の反応性とその程度における著しい差異から、養分や光条件が2型の住み分けに大きく関係していると考えられた。

本章では、オオバコ種内2型の住み分けの機構を明らかにするために、養分と光の異なるいくつかの栽培条件を設定して、競争力に注目して種内2型の繁殖特性を調査した。さらに、種内2型の自生地に試験区を設け、相互移植実験を行った。

1. 実験材料および方法

1) 実験材料

以下の実験には、2型の代表的な系統を1系統ずつ用いた。これらは、第5章と同様、京都市左京区修学院の水田畦畔（普通型）および神社の境内（minima型）において1991年に採取された、それぞれ1個体（第3章）に由来する、自殖第3代の種子である。

2) 栽培実験

ハイポネックス1000倍希釈液の施肥回数を変えることによって3段階（1N, 施肥しない；2N, 2週間に1回施肥；3N, 1週間に1回施肥）の養分条件を設けた（第6-1表）。また、寒冷紗による相対光量子密度5%の遮光処理（1L）と無遮光（2L）の2段階の光条件を設けた（第6-1表）。そして養分と光条件を組み合わせ6つの環境条件を設定し、各条件に2型のそれぞれの単植区と混植区（1：1）を設け、合計18の実験区で栽培を行い、開花個体数、開花時の個体サイズ（葉身長、葉身幅、葉の厚さおよび葉数）、出穂まで日数、生存率、種子生産数などを測定した。

2型を1995年5月1日に湿潤ろ紙床に播種して25°C明条件で催芽させた後、5月8日に真砂土をつめた30cm×30cm×9cmのプラスチックコンテナに5cm間隔で、

単植区では2型のいずれかを36個体，混植区では2型をそれぞれ18個体ずつ交互に移植した。使用した真砂土の無機態窒素の含量は4.9mg/100gであった。各実験区とも2反復で行った。栽培は京都大学農学部附属京都農場で行った。なお，栽培中の乾燥や病虫害による死亡は極力排除するよう努めた。

第6-1表. 実験条件

記号		
養分条件	1N	施肥せず
	2N	ハイポネックス1000倍希釈液を2週間に1回散布
	3N	〃 1週間に1回散布
光条件	1L	寒冷紗で相対光量子密度5%に遮光
	2L	遮光せず

3) 自生地への種内2型の相互移植実験

種内2型の自生地に実験区を設け，相互移植実験を行って開花個体数，開花時の個体サイズ，出穂まで日数，生存率，種子生産数などを測定した。種内2型の自生地としては，京都市左京区の寺院である法然院と京都市左京区の京都大学農学部附属京都農場を選定した（第3-1図）。法然院では，竹箒による掃き掃除や手取り除草がひんばんに行われており，丁寧に管理された境内にはminima型が自生していた。管理の行き届いていない境内のはずれの路傍や駐車場には普通型がみられた。京都農場では，路傍に普通型が自生していた。

2型を1995年5月20日に湿潤ろ紙床に播種して25°C明条件で催芽させた後，播種用培土（タキイマザーソイルたねまき用）をつめた苗床で，普通葉がおおよそ3枚展開するまで育苗し，6月15日にそれぞれの自生地へ移植した。法然院では，境内の一部（以下では境内と呼ぶ）に試験区を設けた。試験区周辺の土壌の無機態窒素の含量は20.2mg/100gであり，相対光量子密度は約3～25%であった。境内には単植区と混植区を設け，30cm×30cmの枠内に5cm間隔で，単植区では

2型のいずれかを36個体、混植区では2型をそれぞれ18個体ずつ交互に移植した。それぞれの試験区の反復数は3である。移植時の試験区内にはコケ植物が多く見られたが、維管束植物はほとんど生育していなかった。

京都農場では、農業用不織布（防草シート：ユニチカ ラブシート[®]20307BKD）を敷いて1年間雑草の発生を抑制していた実験圃場（以下では農道と呼ぶ）に試験区を設けた。試験区周辺の土壌の無機態窒素の含量は51.5mg/100gであり、周囲に光を遮るものはなかった。農道では混植区のみ2反復設けた。防草シートを40cm×40cmの大きさに切り取り、その中央に30cm×30cmの枠を設け、枠内に5cm間隔で、2型をそれぞれ18個体ずつ交互に移植した。

境内、農道とも、栽培期間中に試験区内に発生したオオバコはすべて取り除いたが、他の草種は放置した。移植後約2週間は適宜灌水を行ったが、それ以降は灌水、施肥、病虫害の防除などは行わなかった。境内では、適宜ナイロン製の箒で落ち葉などの掃き掃除を行い、農道では年に2回地上15cmの高さで草刈り鎌による刈取りを行ったが、それ以外の植生の管理は行わなかった。いずれの自生地においても、試験区内へ人が立ち入らないように注意した。

2. 実験結果

1) 栽培実験

(1) 単植区

栽培1年目 minima型では、1N2Lを除くすべての条件で、90%以上の個体が出穂・開花した。普通型では、養分が少ない条件ほど開花する個体数が少なく、1N1Lではほとんど開花しなかった（第6-2表）。

開花個体の出穂時でのサイズは、2型で顕著に異なっており、minima型は普通型より小さなサイズで開花していた（第6-1図）。出穂まで日数は、1N1Lを除くすべての条件でminima型の方が普通型より有意に短く、minima型では養分が多い条件ほど顕著に短かった（第6-2表）。

養分条件と光条件が個体あたりの種子生産数に及ぼす影響は、2型で異なっていた（第6-3表）。普通型では、個体あたりの種子生産数は養分条件にのみ影響

され、養分が多い条件ほど大きいですが、光条件には影響されなかった（第6-4表）。minima型では、個体あたりの種子生産数は養分条件と光条件の両方に影響され、さらに養分条件と光条件の交互作用の効果もみられ（第6-4表）、個体あたりの種子生産数は養分の増加とともに増大するが、その変化の量は光が強い条件（2L）ほど大きかった（第6-2図）。個体あたりの種子生産数は、3N1Lでは2型間に差がなかったが、それ以外のすべての条件ではminima型が普通型を上回った（第6-2図）。

栽培1年目では、どの条件でも、死亡した個体はほとんどなかった（第6-2表）。

栽培2年目 minima型では、すべての条件で、ほとんどの個体が出穂・開花した。普通型では、開花個体は1N1Lや1N1Lでは栽培1年目より多かったが、3N1Lや2N2Lでは栽培1年目よりも少なかった（第6-2表）。出穂まで日数は、1N1Lを除くすべての条件でminima型の方が普通型より有意に短かった（第6-2表）。

養分条件と光条件が個体あたりの種子生産数に及ぼす影響は、栽培1年目とほぼ同様であった（第6-3, 4表）。個体あたりの種子生産数は、1N1Lでは2型間に差がなかったが、それ以外のすべての条件でminima型が普通型を上回った（第6-2図）。個体あたりの種子生産数の2年間の合計は、すべての条件でminima型の方が普通型よりも多かった（第6-2図）。

minima型では、開花結実後に死亡する個体が普通型よりも多く、とくに養分の多い条件ほど死亡率が高かった（第6-2表）。minima型は、繁殖により多くの資源を分配し、その傾向は養分の多い条件ほど顕著である（第4, 5章）が、この性質は寿命を短くし、繁殖回数に影響を与えるものと考えられる。普通型では、3N1Lでは約15%の個体が死亡したが、その他の条件では死亡率は低かった。

（2）混植区

栽培1年目 開花個体数は、単植区に比べ、minima型では少なく、普通型では多い傾向にあり、とくに1N1Lや1N2L, 3N1Lで顕著であった（第6-2表および第6-1図）。3N1Lでは、普通型の方が開花個体数が多かった。

単植区と同様、養分条件と光条件が個体あたりの種子生産数に及ぼす影響は、2型で異なっていた（第6-3, 4表）。普通型では養分が多い条件ほど個体あたりの種子生産数が多いが、minima型では2Nと3Nの間にほとんど差がなかった（第6-2図）。個体あたりの種子生産数は、1N1Lではminima型が有意に多く、1N2Lでは2型間に差がなかったが、それ以外のすべての条件で普通型がminima型をはるかに上回った（第6-2図）。

栽培1年目では、どの条件でも、死亡した個体はまったくなかった（第6-2表）。

栽培2年目 開花個体数は、minima型では1年目より減少し、とくに3N1Lでは開花せずに死亡した個体も多く、開花個体の割合はわずかに19.4%であった（第6-2表）。普通型では、開花個体数は栽培1年目より多く、とくに養分の少ない条件で増加が顕著であり、すべての条件でminima型を上回った（第6-2表）。

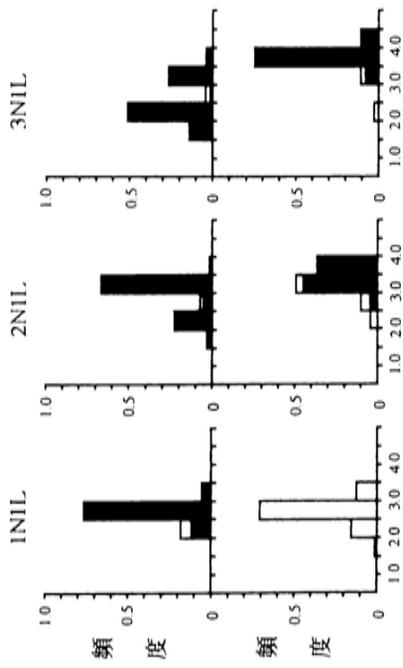
個体あたりの種子生産数は、すべての条件で普通型がminima型を著しく上回った（第6-2図）。個体あたりの種子生産数の2年間の合計は、すべての条件で普通型の方がminima型よりも多かった（第6-2図）。

死亡した個体は、1N1Lでは2型ともなかったが、それ以外のすべての条件ではminima型の方が普通型よりも多く、養分が多い条件ほど、そして光の弱い条件ほど死亡率が高かった（第6-2表）。

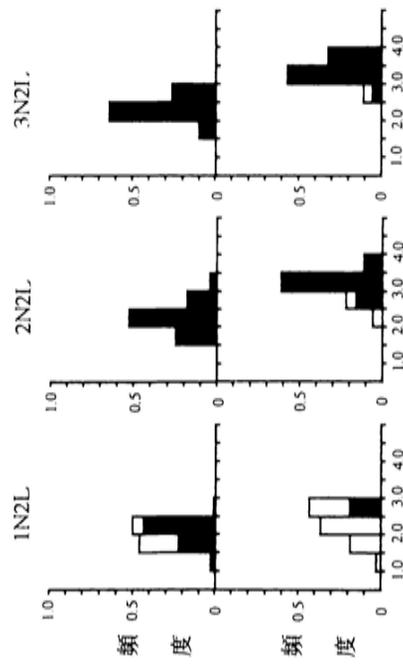
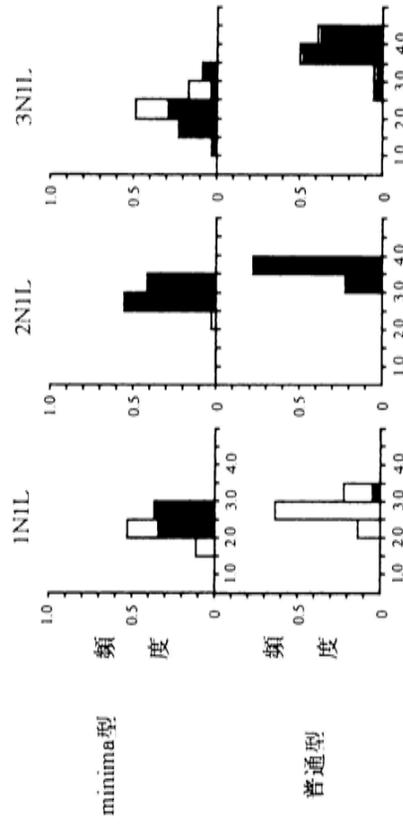
（3）種内2型の競争力

種内2型の競争力を比較するために、個体あたりの種子生産数について、minima型の普通型に対する相対競争係数（島本, 1983）を求めた（第6-5表）。相対競争係数は、どの条件でも1より小さく、また、条件によって異なり、養分が多い条件ほど、そして光の弱い条件ほど低下する傾向が見られた。

単植区



混植区



個体サイズ

個体サイズ

第6-1図. 栽培1年目における各条件下でのオオバコ種内2型の個体サイズ
(葉身長(mm)×幅(mm)×厚さ(mm)×葉数の常用対数値)

■, 開花個体 (出穂時のサイズ) ; □, 非開花個体 (1995年11月上旬でのサイズ)。

第6-2表. 各条件下でのオオバコ種内2型の出穂開花特性および生存率

条件	1年目						2年目																																																																																																																																																																																																																																																																																
	開花個体の割合(%)*			出穂まで日数**			生存率(%)*			開花個体の割合(%)*			出穂まで日数**			生存率(%)*																																																																																																																																																																																																																																																																							
	minima型	普通型	普通型	minima型	普通型	普通型	minima型	普通型	普通型	minima型	普通型	普通型	minima型	普通型	普通型	minima型	普通型	普通型																																																																																																																																																																																																																																																																					
単植区																				1N1L	91.7 >	1.4	127.2	129.0	100.0	100.0	97.2 >	65.3	414.2 <	477.6	97.2	98.6	97.2 <	477.6	97.2	98.6	97.2 <	477.6	98.6	2N1L	100.0 >	84.7	106.8 <	125.5	100.0	100.0	98.6 >	84.7	365.4 <	445.2	79.2 <	94.4	79.2 <	445.2	79.2 <	94.4	79.2 <	445.2	94.4	3N1L	98.6	95.8	81.0 <	130.1	100.0	100.0	100.0 >	79.2	366.3 <	409.5	72.2 <	84.7	72.2 <	409.5	72.2 <	84.7	72.2 <	409.5	84.7	1N2L	65.3 >	20.9	124.8 <	137.7	94.4 <	100.0	84.7 >	33.8	461.7 <	501.9	91.7	93.0	91.7	501.9	91.7	93.0	91.7	501.9	93.0	2N2L	100.0 >	90.3	93.7 <	128.2	100.0	100.0	98.6 >	84.7	370.1 <	492.9	84.7 <	100.0	84.7 <	492.9	84.7 <	100.0	84.7 <	492.9	100.0	3N2L	100.0 >	94.4	74.2 <	124.0	100.0	100.0	100.0	100.0	362.9 <	417.4	86.1 <	100.0	86.1 <	417.4	86.1 <	100.0	86.1 <	417.4	100.0	混植区																				1N1L	69.4 >	5.6	125.6	131.0	100.0	100.0	55.6 <	86.1	485.2 >	471.4	100.0	100.0	100.0	471.4	100.0	100.0	100.0	471.4	100.0	2N1L	97.2	97.2	126.0	123.5	100.0	100.0	52.8 <	97.2	375.5	399.3	69.4 <	100.0	69.4 <	399.3	69.4 <	100.0	69.4 <	399.3	100.0	3N1L	66.7 <	91.7	76.9 <	126.2	100.0	100.0	19.4 <	91.7	386.6	378.4	5.6 <	88.9	5.6 <	378.4	5.6 <	88.9	5.6 <	378.4	88.9	1N2L	68.3 >	41.7	115.3 <	135.3	100.0	100.0	60.5	72.2	491.3 <	498.9	80.1 <	97.2	80.1 <	498.9	80.1 <	97.2	80.1 <	498.9	97.2	2N2L	97.1	97.2	94.8 <	122.6	100.0	100.0	85.6 <	100.0	401.4 <	435.0	72.2 <	100.0	72.2 <	435.0	72.2 <	100.0	72.2 <	435.0	100.0	3N2L	100.0 >	97.2	92.5 <	119.9	100.0	100.0	66.7 <	100.0	390.7	389.8	66.7 <	94.4	66.7 <	389.8	66.7 <	94.4	66.7 <	389.8	94.4
1N1L	91.7 >	1.4	127.2	129.0	100.0	100.0	97.2 >	65.3	414.2 <	477.6	97.2	98.6	97.2 <	477.6	97.2	98.6	97.2 <	477.6	98.6																																																																																																																																																																																																																																																																				
2N1L	100.0 >	84.7	106.8 <	125.5	100.0	100.0	98.6 >	84.7	365.4 <	445.2	79.2 <	94.4	79.2 <	445.2	79.2 <	94.4	79.2 <	445.2	94.4																																																																																																																																																																																																																																																																				
3N1L	98.6	95.8	81.0 <	130.1	100.0	100.0	100.0 >	79.2	366.3 <	409.5	72.2 <	84.7	72.2 <	409.5	72.2 <	84.7	72.2 <	409.5	84.7																																																																																																																																																																																																																																																																				
1N2L	65.3 >	20.9	124.8 <	137.7	94.4 <	100.0	84.7 >	33.8	461.7 <	501.9	91.7	93.0	91.7	501.9	91.7	93.0	91.7	501.9	93.0																																																																																																																																																																																																																																																																				
2N2L	100.0 >	90.3	93.7 <	128.2	100.0	100.0	98.6 >	84.7	370.1 <	492.9	84.7 <	100.0	84.7 <	492.9	84.7 <	100.0	84.7 <	492.9	100.0																																																																																																																																																																																																																																																																				
3N2L	100.0 >	94.4	74.2 <	124.0	100.0	100.0	100.0	100.0	362.9 <	417.4	86.1 <	100.0	86.1 <	417.4	86.1 <	100.0	86.1 <	417.4	100.0																																																																																																																																																																																																																																																																				
混植区																				1N1L	69.4 >	5.6	125.6	131.0	100.0	100.0	55.6 <	86.1	485.2 >	471.4	100.0	100.0	100.0	471.4	100.0	100.0	100.0	471.4	100.0	2N1L	97.2	97.2	126.0	123.5	100.0	100.0	52.8 <	97.2	375.5	399.3	69.4 <	100.0	69.4 <	399.3	69.4 <	100.0	69.4 <	399.3	100.0	3N1L	66.7 <	91.7	76.9 <	126.2	100.0	100.0	19.4 <	91.7	386.6	378.4	5.6 <	88.9	5.6 <	378.4	5.6 <	88.9	5.6 <	378.4	88.9	1N2L	68.3 >	41.7	115.3 <	135.3	100.0	100.0	60.5	72.2	491.3 <	498.9	80.1 <	97.2	80.1 <	498.9	80.1 <	97.2	80.1 <	498.9	97.2	2N2L	97.1	97.2	94.8 <	122.6	100.0	100.0	85.6 <	100.0	401.4 <	435.0	72.2 <	100.0	72.2 <	435.0	72.2 <	100.0	72.2 <	435.0	100.0	3N2L	100.0 >	97.2	92.5 <	119.9	100.0	100.0	66.7 <	100.0	390.7	389.8	66.7 <	94.4	66.7 <	389.8	66.7 <	94.4	66.7 <	389.8	94.4																																																																																																																																												
1N1L	69.4 >	5.6	125.6	131.0	100.0	100.0	55.6 <	86.1	485.2 >	471.4	100.0	100.0	100.0	471.4	100.0	100.0	100.0	471.4	100.0																																																																																																																																																																																																																																																																				
2N1L	97.2	97.2	126.0	123.5	100.0	100.0	52.8 <	97.2	375.5	399.3	69.4 <	100.0	69.4 <	399.3	69.4 <	100.0	69.4 <	399.3	100.0																																																																																																																																																																																																																																																																				
3N1L	66.7 <	91.7	76.9 <	126.2	100.0	100.0	19.4 <	91.7	386.6	378.4	5.6 <	88.9	5.6 <	378.4	5.6 <	88.9	5.6 <	378.4	88.9																																																																																																																																																																																																																																																																				
1N2L	68.3 >	41.7	115.3 <	135.3	100.0	100.0	60.5	72.2	491.3 <	498.9	80.1 <	97.2	80.1 <	498.9	80.1 <	97.2	80.1 <	498.9	97.2																																																																																																																																																																																																																																																																				
2N2L	97.1	97.2	94.8 <	122.6	100.0	100.0	85.6 <	100.0	401.4 <	435.0	72.2 <	100.0	72.2 <	435.0	72.2 <	100.0	72.2 <	435.0	100.0																																																																																																																																																																																																																																																																				
3N2L	100.0 >	97.2	92.5 <	119.9	100.0	100.0	66.7 <	100.0	390.7	389.8	66.7 <	94.4	66.7 <	389.8	66.7 <	94.4	66.7 <	389.8	94.4																																																																																																																																																																																																																																																																				

各条件下での平均値を示す。開花個体の割合と生存率は移植個体数に対する割合を、出穂まで日数は開花個体あたりの平均値をそれぞれ示す。

生存率は、栽培1年目については1996年3月31日、栽培2年目については1996年10月21日での値である。

*: Fisherの正確確率検定法で2型間の有意差を検定; >, minima型が普通型より大きい; <, 普通型がminima型より大きい; 無印, 有意差なし。いずれも危険率0.05%。

** : t-検定法で2型間の有意差を検定; >, minima型が普通型より大きい; <, 普通型がminima型より大きい; 無印, 有意差なし。いずれも危険率0.05%。

第6-3表. オオバコ種内2型の個体あたりの種子生産数に関する3元配置分散分析の結果

分散成分	単植区			混植区		
	1年目	2年目	2年間の合計	1年目	2年目	2年間の合計
2型	68.04 ***	108.55 ***	102.93 ***	132.00 ***	173.45 ***	173.71 ***
養分条件	383.67 ***	327.04 ***	421.73 ***	118.96 ***	70.56 ***	105.28 ***
光条件	10.80 **	5.25 *	0.36	1.19	0.70	0.01
2型×養分条件	11.28 ***	24.71 ***	20.40 ***	69.57 ***	61.07 ***	74.17 ***
2型×光条件	7.78 **	0.11	1.88	2.43	3.60	3.42
養分条件×光条件	9.75 ***	6.12 **	9.14 ***	0.94	0.98	1.06

主効果と2元の相互作用のF値を示す。

* P<0.05, ** P<0.01, *** P<0.001.

第6-4表. 個体あたりの種子生産数に関する種内2型ごとの2元配置分散分析の結果

分散成分	単植区			混植区		
	1年目	2年目	2年間の合計	1年目	2年目	2年間の合計
minima型						
養分条件	273.33 ***	247.48 ***	318.67 ***	27.85 ***	11.34 ***	25.33 ***
光条件	19.32 ***	3.27	2.00	21.34 ***	15.35 ***	22.93 ***
養分条件×光条件	20.39 ***	3.75 *	12.41 ***	6.18 **	7.14 ***	7.53 ***
普通型						
養分条件	128.17 ***	96.24 ***	128.95 ***	116.15 ***	79.97 ***	108.98 ***
光条件	0.12	2.03	0.29	0.09	1.17	0.77
養分条件×光条件	0.02	2.45	0.63	1.53	1.74	1.85

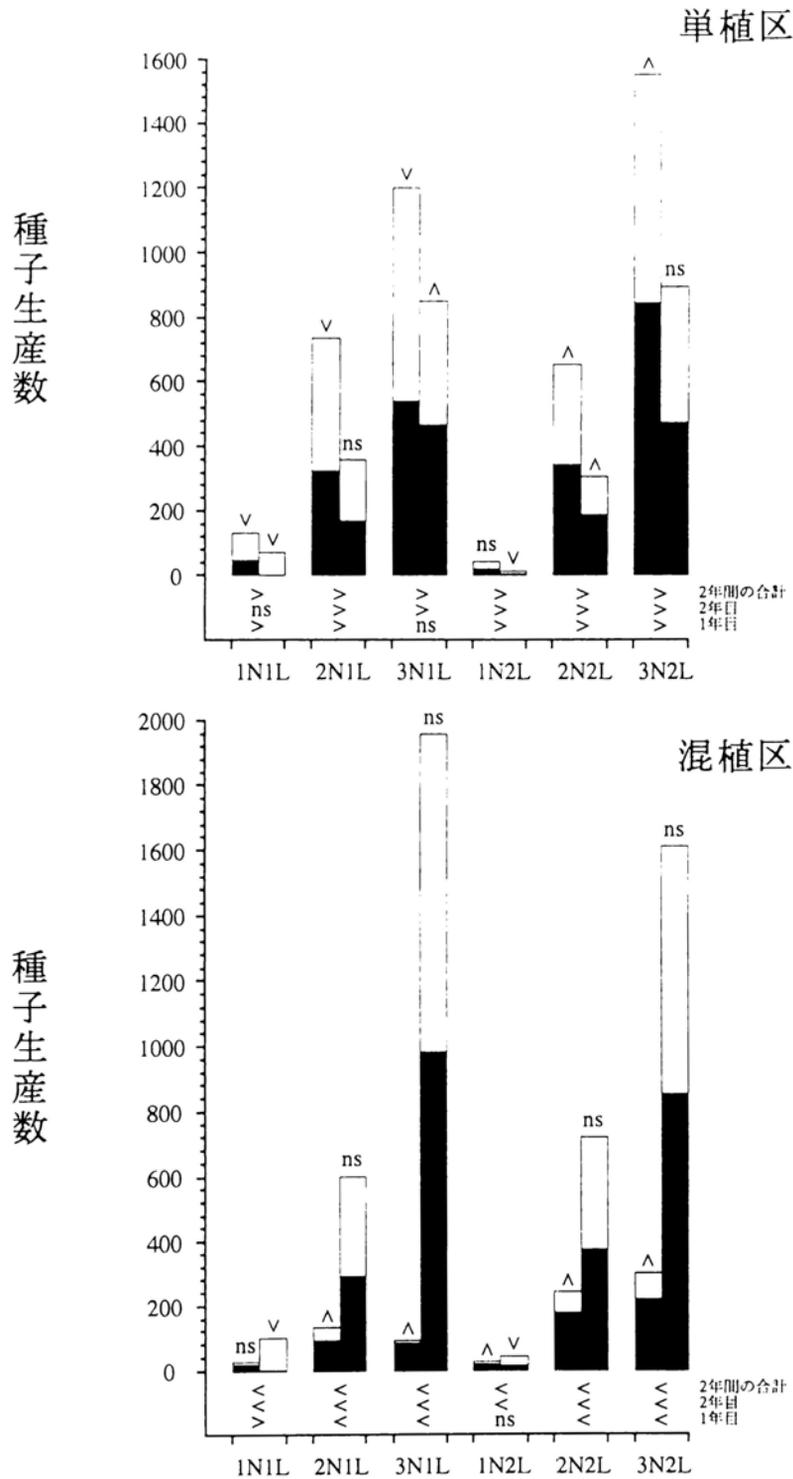
主効果と2元の相互作用のF値を示す。

* P<0.05, ** P<0.01, *** P<0.001.

第6-5表. 種子生産数より求めた相対競争係数*

条件	1年目	2年目	2年間の合計
1N1L	0.11	0.08	0.15
2N1L	0.16	0.06	0.11
3N1L	0.07	0.01	0.03
1N2L	0.24	0.13	0.19
2N2L	0.26	0.07	0.16
3N2L	0.14	0.06	0.11

* : $\frac{\text{minima型の混植値}/\text{minima型の単植値}}{\text{普通型の混植値}/\text{普通型の単植値}}$



第6-2図. 各条件下でのオオバコ種内2型の種子生産数

■, 1年目; □, 2年目。各条件で, 左, minima型; 右, 普通型。
 図下部の記号は, 各条件での2型の平均値間の有意差検定 (対応のないt-検定; 危険率0.05) の結果を示す: <, 普通型がminima型より大きい; >, minima型が普通型より大きい; ns, 有意差なし。
 図上部の記号は, 各条件での栽培1年目と2年目の平均値間の有意差検定 (対比較のためのt-検定; 危険率0.05) の結果を示す: v, 栽培2年目が1年目より大きい; ^, 栽培1年目が2年目より大きい; ns, 有意差なし。

2) 相互移植実験

(1) 境内

実験期間中、試験区内にはコケ植物が多く見られたが、維管束植物はコナスビやタチツボスミレ、シハイスミレ、チヂミザサなどがわずかに発生しただけであった。minima型では、移植1年目に、単植区で79.6%、混植区で44.4%の個体が開花し、種子を生産したが、普通型は1個体も開花しなかった（第6-6、7表および第6-3図）。移植1年目での生存率は、minima型の方が有意に高かった（第6-6表）。おもな死亡要因は、夏季の乾燥と、冬季の低温と考えられる。とくに普通型では、夏季の乾燥で死亡する個体が多かった。

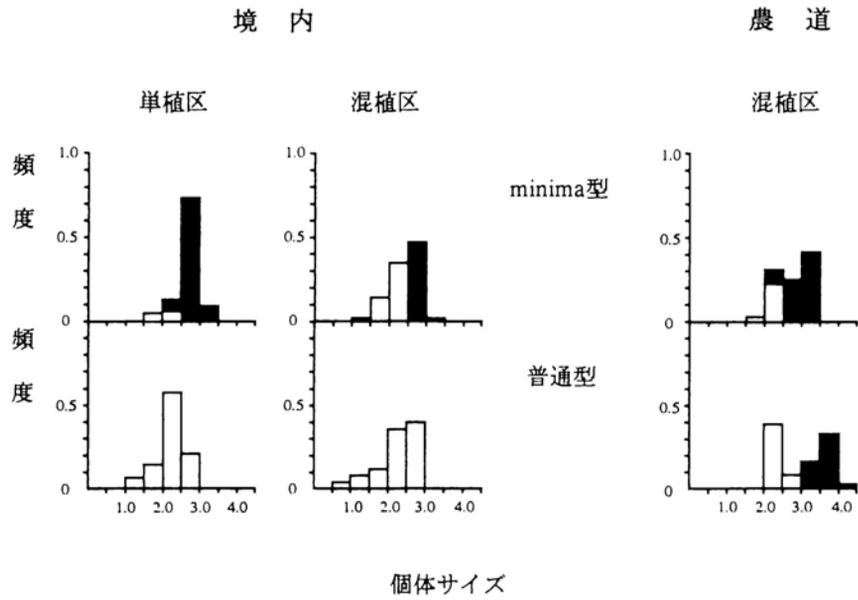
移植2年目では、開花せずに死亡する個体も多く、minima型の開花個体の割合は単植区では50.0%、混植区ではわずか18.5%であり、個体あたりの種子生産数は移植1年目よりも減少した（第6-6、7表）。普通型は移植2年目にもまったく開花しなかった（第6-6表）。移植2年目での生存率は、単植区ではminima型の方が有意に高かったが、混植区では2型間に有意な差がなかった（第6-6表）。

(2) 農道

実験開始後間もなく、試験区内に多くの雑草が発生し、1ヶ月ほどで被度がほぼ100%に達し、冬季以外の実験期間を通して、試験区内にはヨメナ、ヒメムカシヨモギ、ハキダメギク、カタバミ、コニシキソウ、イヌタデ、イヌビエ、キンエノコロなどの雑草が繁茂していた。普通型は葉柄を伸長させ、葉身を群落の上層部へ持ち上げていたが、minima型は普通型や他種によって庇蔭されてしまい生長が悪かった。移植1年目に開花した個体はminima型の方が多かったが、普通型も半数以上の個体が開花し、個体あたりの種子生産数は普通型の方が多かった（第6-6、7表および第6-3図）。移植1年目では、2型とも、死亡した個体はほとんどなかった（第6-7表）。

移植2年目には、minima型では開花せずに死亡する個体も多く、minima型の開花個体の割合は55.6%であり、個体あたりの種子生産数は移植1年目よりも減少した（第6-6、7表）。普通型では77.2%が開花し、個体あたりの種子生産数は移植1年目より顕著に増大した（第6-6、7表）。移植2年目での生存率は、普

通型の方が有意に高かった（第6-6表）。



第6-3図. 相互移植実験における1年目でのオオバコ種内2型の個体サイズ（葉身長(mm)×幅(mm)×厚さ(mm)×葉数の常用対数値）

■, 開花個体（出穂時のサイズ）； □, 非開花個体（11月上旬でのサイズ）。

第6-6表. 相互移植実験におけるオオバコ種内2型の出穂開花特性および生存率

生育地	1年目				2年目							
	開花個体の割合(%)*		出穂まで日数**		生存率(%)*		出穂まで日数**		生存率(%)*			
	minima型	普通型	minima型	普通型	minima型	普通型	minima型	普通型	minima型	普通型		
境内 単植区	79.6 >	0.0	106.5	-	88.9 >	64.8	50.0 >	0.0	473.7	-	58.3 >	41.7
境内 混植区	44.4 >	0.0	118.0	-	83.3	77.5	18.5 >	0.0	479.0	-	55.6	60.6
農道 混植区	77.8 >	55.6	99.9 <	119.6	97.2	100.0	55.6 <	72.2	377.0	374.7	55.6 <	83.3

各試験区での平均値を示す。開花個体の割合と生存率は移植個体数に対する割合を、出穂まで日数は開花個体あたりの平均値をそれぞれ示す。

生存率は、栽培1年目については1996年3月31日、栽培2年目については1996年10月21日での値である。

* : Fisherの正確確率検定法で2型間の有意差を検定；>, minima型が普通型より大きい；<, 普通型がminima型より大きい；無印, 有意差なし。いずれも危険率0.05%。

** : t-検定法で2型間の有意差を検定；>, minima型が普通型より大きい；<, 普通型がminima型より大きい；無印, 有意差なし。いずれも危険率0.05%。

第6-7表. 移植個体の種子生産数

生育地	1年目		2年目		2年間の合計	
	minima型	普通型	minima型	普通型	minima型	普通型
	境内 単植区	66.4 >	0.0	36.1 >	0.0	102.5 >
境内 混植区	17.4 >	0.0	7.5 >	0.0	24.8 >	0.0
農道 混植区	76.5 <	324.8	26.7 <	1089.4	103.2 <	1414.2

移植個体あたりの平均値を示す。

t-検定法で2型間の有意差を検定；>, minima型が普通型より大きい；

<, 普通型がminima型より大きい；無印, 有意差なし。いずれも危険率0.05%。

3. 考察

異なる土壌環境や光環境に適応した種や生態型は、栽培実験においても自生地での環境に近い条件下でもっともよい生長 (Snaydon, 1970 ; Björkman, 1965 ; MaGraw and Chapin, 1989) や競争力 (Cook *et al.*, 1972 ; Hickey and McNeilly, 1975 ; MaGraw and Chapin, 1989) を示すことが知られている。しかし、オオバコでは、単植の状態ではどの栽培条件でもminima型が普通型より多くの種子を生産し、混植の状態ではminima型は一方的に競争に負け種子生産数を減少させた (第6-1図)。栽培実験の結果は、養分条件や光条件の及ぼす影響や競争力の種内2型の差異が、その住み分けをもたらす主要因であることを示唆しているが、minima型が普通型に対し有利になり、次世代を確保できる環境は、非常に限られていると考えられる。

養分条件がよいと、2型とも個体サイズが大きくなるが、その程度は普通型がより大きい (第5章)。また、遮光にともなって、普通型では葉面積の拡大や葉柄の伸長が見られ、個体サイズが増大するが、minima型では遮光に対する形態的形質の適応的な変化の程度は小さく、個体サイズはむしろ減少する (第5章)。こうしたminima型の性質は、競争に対して明らかに不利である。混植区では、minima型の個体あたりの種子生産数は栽培1年目の1N1Lでのみ普通型よりも多かった (第6-2図) が、競争の影響は1N1Lを含むすべての条件でみられ、養分が多い条件ほど、また遮光条件下で、競争の効果が大きかった (第6-5表)。普通型は、ストレスが少なく競争的な環境だけでなく、生育にストレスのかかる環境でも、成熟個体の死亡率が低ければ、何年も繰り返し繁殖することによってminima型よりも多くの子孫を残すことができるであろう。

相互移植実験の結果は、これらの考えを支持しているものと解釈できる。農道では、普通型は葉柄を伸長させ、葉身を群落の上層部へ持ち上げることによって光合成を行い、他種の存在下でも多くの種子を生産できた (第6-7表)。minima型は、普通型や他種によって庇蔭されてしまい生長が悪く (第6-3図)、種子生産数は普通型よりも著しく少なく (第6-7表)、生存率も低かった (第6-6表)。より競争的な環境である畦畔や農道、暗いが土壌養分の多い社寺林の

林床など（第3, 4章）では, minima型は普通型によって容易に排除されてしまうと考えられる。一方, 境内では, 普通型は生長が悪く, 2年間でまったく開花できなかった（第6-6表）。自生地では, 乾燥やウドンコ病の感染, ハムシ類による食害などのため, 普通型の開花は栽培実験よりもさらに抑制されたものと考えられる。栽培実験と同様, 境内でも, 2型を混植すると, minima型の開花個体数, 個体あたりの種子生産数, 生存率が単植区に比べ減少した（第6-6, 7表）。minima型の自生地に普通型が侵入した場合, 競争のためminima型の適応度が低下することが予想される。しかしながらこの相互移植実験では, 境内において見られる手取り除草などの人為的攪乱による死亡要因を排除している。minima型の自生する神社や仏閣の境内では, 土壌養分や光が乏しく, かつ成熟個体の死亡率が高いため（第3, 4章）, 普通型は開花の臨界サイズに到達するまでに攪乱により死亡するため繁殖できないと推定できる。より直立した葉柄や花序をもつ普通型が, 意識的な除草の対象となることは想像に難くない。競争には弱い, 開花の臨界サイズが小さく, より早くから種子を生産できるminima型は, このような環境でのみ集団を維持できるものと考えられる。

4. 摘要

オオバコ種内2型の住み分けの機構を明らかにするために, 養分と光の異なる栽培条件下で種内2型の繁殖特性を調査した。さらに, 種内2型の自生地において相互移植実験を行った。

1) 2型をそれぞれ単植で栽培すると, すべての条件下において, 栽培2年間でminima型が普通型よりも多くの種子を生産した。

2) 2型を混植して栽培すると, どの条件でも普通型がminima型に対し大きな競争力を示し, 栽培1年目の貧栄養・弱光条件（1N1L）でのみminima型の種子生産数が普通型を上回ったが, 栽培2年間の合計ではすべての条件で普通型がより多くの種子を生産した。

3) 農道への移植実験では, minima型は普通型や他種によって庇蔭され, 種子生産数は普通型よりも著しく少なく, 生存率も低かった。より競争的な環境

である畦畔や農道などでは，minima型は普通型によって容易に排除されてしま
うと考えられた。

4) 境内への移植実験では，minima型は移植1年目から種子を生産できたが，
普通型は生長が悪く2年間でまったく開花できなかつた。神社や仏閣の境内で
は，土壌養分や光が乏しく，攪乱による成熟個体の死亡率が高いため，普通型
は繁殖できない。一方，競争には弱いですが，開花の臨界サイズが小さく，より早
くから種子を生産できるminima型は，このような環境でのみ集団を維持でき
ると考えられた。

第7章 酵素多型からみたオオバコ種内2型の集団の遺伝的構造

人間生活の影響を受ける多様な場に生育する雑草は、除草作業や踏みつけなどの人為攪乱によってさまざまな選択圧や集団サイズの変動を受け進化してきた。日本では雑草の生態型分化や擬態性の存在が多数報告されているが、それらの多くは環境の違いに対応した生理的・形態的特徴を詳細に記述し、その成立を適応的進化の結果と解釈しているにすぎない（山口・梅本, 1991）。本研究においても、これまで、オオバコの種内にみられる2型の成立を、選択の面から考察してきた。

人為攪乱は、雑草個体に対する選択圧として働くだけでなく、集団サイズの減少、集団の絶滅、再定住や集団間の不安定な移住をもたらし、集団の遺伝的な変化（進化）の要因となる（Warwick, 1990；山口・梅本, 1991）ので、現在みられる集団が人為攪乱下でどのような過程を経て成立したかは、アイソザイム変異で評価されるような選択に中立な遺伝的変異（木村, 1986）の集団内および集団間での存在様式に関与すると考えられる（Barrett and Shore, 1989）。そのため、種内集団の遺伝的構造の調査は、オオバコ種内2型にみられるような種内変異の成立過程の理解を深めるのに役立つと考えられる。

本章では、オオバコ種内2型の自生集団の遺伝的構造をアイソザイム分析により調査した。

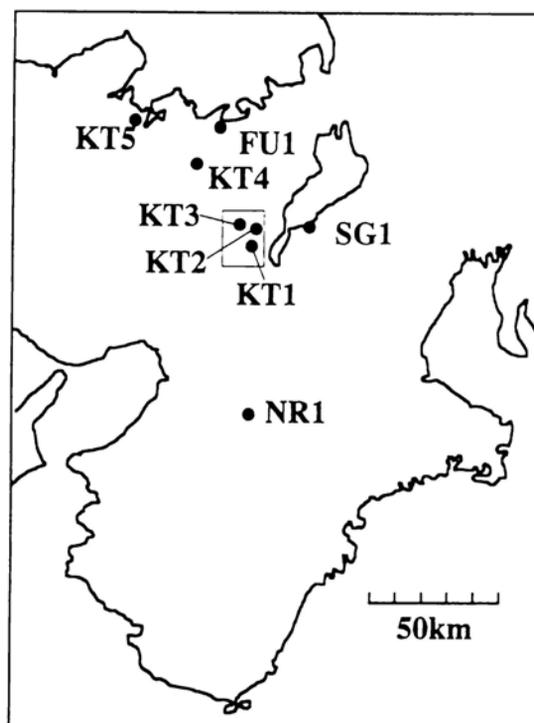
1. 実験材料および方法

京都府を中心とした近畿地方中北部の8地域で、1地域につき隣接して生育するオオバコの2型を1集団ずつ、合計16集団（第7-1図および第7-1表）を選び、それぞれの集団から採取した個体を供試した。1集団あたり40個体を無作為に採集し、ポットに移植して無加温のガラス温室で栽培した。移植時にすべての葉を切除し、新たに展開してきた葉の50mgを試料とした。予備的に12種類の酵素を調査し、明瞭で判別可能なバンドの得られたフォスフォグルコースイソメ

ラーゼ (PGI : E.C. 5.3.1.9) , フォスフォグルコムターゼ (PGM : E.C. 5.4.2.2) , イソクエン酸脱水素酵素 (IDH : E.C. 1.1.1.42) およびリンゴ酸脱水素酵素 (MDH : E.C. 1.1.1.37) について解析した。

酵素の抽出法, 泳動ゲルの作成法, 電気泳動および活性染色法は, Soltis *et al.* (1983) および Wendel and Weeden (1989) を一部修正した。試料を緩衝溶液中ですりつぶして酵素を抽出し, 抽出液を濾紙に吸収させたのち, 泳動ゲルに挿入した。ゲルの緩衝液系は, PGIではWendel and Weeden (1989) の system 7 を, PGM, IDHおよびMDHではsystem 9を用いた。5°Cの温度条件下で50mAの定電流で約3時間および4時間泳動したのち, ゲルをスライスし, 37°Cの恒温器内で各酵素の活性染色を行った。

また, オオバコは異質倍数体 (藤原, 1956) もしくは単純な同質4倍体ではない (Matsuo and Noguchi, 1989) とされているので, 上記の16集団の他に日本各地から得た数個体のオオバコと近縁2倍体種のセイヨウオオバコ *P. major L.* の1個体についてアイソザイムを検出し, アイソザイムの最小数 (Gottlieb, 1981, 82 ; 矢原, 1988) や4倍体の植物でのアイソザイム判別法 (e.g. Warwick, 1990 ; Mymudes and Les, 1993 ; Watano, 1988 ; Ranker *et al.*, 1994 ; Ashton and Abbott, 1992) を考慮し, 遺伝子座および対立遺伝子の識別を行った。得られたデータから集団構造の特性に関する遺伝統計量 (第2表 ; Nei, 1975 ; 1978 ; 根井, 1990 ; Nei and Chesser, 1983) を算出した。また, 遺伝距離を基に, 平均距離法および近隣結合法によって集団の遺伝的な類似度を樹形図に表した。



第7-1図. 採取地の概略図

記号で示した各地域で，隣接した普通型（C）と minima型（M）の集団を1集団ずつ選んだ。集団の略号は第7-1表参照。

第7-1表. 供試したオオバコの集団

タイプ	集団の略号*	地域	生育地	サンプル数	
普通型	KT1 C (IL)	京都府 京都市左京区 岩倉	水田畦畔	40	
	KT2 C (OL)	京都府 京都市左京区 大原	水田畦畔	40	
	KT3 C (KL)	京都府 京都市北区 雲ヶ畑	水田畦畔	40	
	KT4 C	京都府 北桑田群美山町 静原	水田畦畔	40	
	KT5 C	京都府 舞鶴市 蒲江	駐車場	40	
	SG1 C	滋賀県 近江八幡市 長命寺町	駐車場	40	
	NR1 C	奈良県 高市郡 明日香村	駐車場	40	
	FK1 C	福井県 大飯郡高浜町 和田	水田畦畔	40	
	minima型	KT1 M (IS)	京都府 京都市左京区 岩倉	神社境内	40
		KT2 M (OS)	京都府 京都市左京区 大原	神社境内	40
KT3 M (KS)		京都府 京都市北区 雲ヶ畑	神社境内	40	
KT4 M		京都府 北桑田群美山町 静原	神社境内	40	
KT5 M		京都府 舞鶴市 蒲江	神社境内	40	
SG1 M		滋賀県 近江八幡市 長命寺町	神社境内	40	
NR1 M		奈良県 高市郡 明日香村	神社境内	40	
FK1 M		福井県 大飯郡高浜町 和田	神社境内	40	

*: 京都市の6集団は，形態的形質および生活史特性の調査に供試した集団（略号）である。

第7-2表. 推定した遺伝統計量

集団内変異	
P	多型遺伝子座率
A	遺伝子座あたり平均対立遺伝子数
A_D	多型な遺伝子座の平均対立遺伝子数
H_{exp}	全遺伝子座についてのヘテロ接合度の期待値 (遺伝的多様度)
H_{obs}	全遺伝子座についてのヘテロ接合度の観察値
F	集団内の近交係数 (多型な遺伝子座についての平均値)
s	近交係数から求めた自殖率 (多型な遺伝子座についての平均値)
集団間変異	
H_T	全集団の遺伝的多様度
H_S	集団内の平均遺伝的多様度
D_{ST}	集団間の平均遺伝的多様度
G_{ST}	集団間の相対的遺伝子分化の程度 (遺伝的分化係数)
I	遺伝的同一度
D	Neiの遺伝距離 ($-\log_e I$)
F 統計量	
F_{IT}	全近交係数
F_{IS}	交配様式に由来する近交係数
F_{ST}	遺伝的浮動に由来する近交係数 (固定指数)

2. 実験結果

1) 検出された遺伝子座と対立遺伝子

4酵素について計14の遺伝子座 (7組の重複遺伝子座 duplicate loci) を検出した (第7-2図)。重複遺伝子座の各組には、最も陽極側の座を-1とし、以下順に番号をつけた (例えば, $Pgi-1$, $Pgi-2$)。1組の重複遺伝子座については、陽極側をa, 陰極側をbとした (例えば, $Pgi-1a$ および $Pgi-1b$ 。重複遺伝子座を1組として示すときには, $Pgi-1a/b$ と表記した)。各遺伝子座の対立遺伝子では、最も陽極側の対立遺伝子を1とし、以下順に番号をつけた。遺伝子型は、遺伝子座記号の右肩に対立遺伝子の番号をつけて表すか、または対立遺伝子番号だけを示した (例えば, $Pgi-1a/b^{22/22}$ または22/22)。

調査した全16集団において, $Pgi-2a$, $Pgi-2b$, $Pgm-1a$ および $Mdh-3b$ の4遺伝子座では多型 (at the 99% criterion) がみられ, 10遺伝子座では変異がみられず単型であった (第3表)。この10遺伝子座のうち, $Pgi-1a/b$ と $Mdh-1a/b$ では, 全16集団で単型のホモ接合であり, $Idh-1a/b$ と $Mdh-2a/b$ では, 全16集団で固定へ

テロ接合であった（第7-3図）。*Pgi-2b*は14の集団で対立遺伝子3に固定しており，*Pgi-2a/b*は普通型の3集団とminima型の5集団で単型のホモ接合（*Pgi-2a/b*^{33/33}）であった（第7-3図）。この遺伝子座では，33/33遺伝子型の他に11/33遺伝子型が普通型の5集団とminima型の1集団で認められた（第7-3図）。*Pgi-2*の対立遺伝子4は集団SGIMとNR1Mで観察され（第7-3表），NR1Mではほとんどの個体が44/44遺伝子型であった。*Pgm-1b*は全16集団で対立遺伝子2に固定しており，*Pgm-1a/b*では普通型の1集団とminima型の3集団で固定ヘテロ接合の11/22遺伝子型が認められた（第7-3図）。また，この遺伝子座では，minima型の2集団でホモ接合の22/22遺伝子型に固定しており，その他の集団では11/22遺伝子型と22/22遺伝子型が多くみられ，まれに12/22遺伝子型が観察された。*Mdh-3a*は全集団で対立遺伝子1に固定しており，*Mdh-3a/b*では，KT5の2集団を除く14の集団で固定ヘテロ接合の11/44遺伝子型が認められた（第7-3図）。KT5の2集団では，この遺伝子座の多型が多く，11/44遺伝子型の他に11/33遺伝子型，11/12遺伝子型および11/34遺伝子型が観察された。なお，日本各地から得た数個体からは，調査対象の16集団にみられなかった対立遺伝子が検出された（第7-2図）。

2) 集団内の遺伝的構造

オオバコ全集団における多型遺伝子座率（ P ），遺伝子座あたり平均対立遺伝子数（ A ），多型な遺伝子座の平均対立遺伝子数（ A_p ）の平均値は，それぞれ8.9%，1.11および1.58であった（第7-4表）。集団内ヘテロ接合度の期待値（遺伝的多様度， H_{exp} ）は，全集団の平均で0.027であった。普通型ではすべての集団で多型な遺伝子座がみられたが，minima型では4つの集団でまったく多型が観察されず，minima型の H_{exp} は普通型のそれより有意に小さかった（第7-4表）。普通型とminima型とも，ヘテロ接合体頻度の観察値（ H_{obs} ）は H_{exp} より小さく，多型な遺伝子座について求めた近交係数の平均値（ F ）は2型のすべての集団で0.583～1.000（平均0.876）と高く，minima型の集団では0.774～1.000，平均0.929であり，普通型の集団（0.583～1.000，平均0.850）より高い傾向にあった（第7-4表）。

minima型では，集団内で多数の遺伝子座に関してひとつの遺伝子型（多遺伝

子座遺伝子型)に固定する傾向にあり、普通型では集団内に複数の多遺伝子座遺伝子型がみられる傾向にあった(第7-3図)。しかし、京都府舞鶴市のオオバコ集団KT5においては、2型とも多数の多遺伝子座遺伝子型が観察された(第7-3図)。

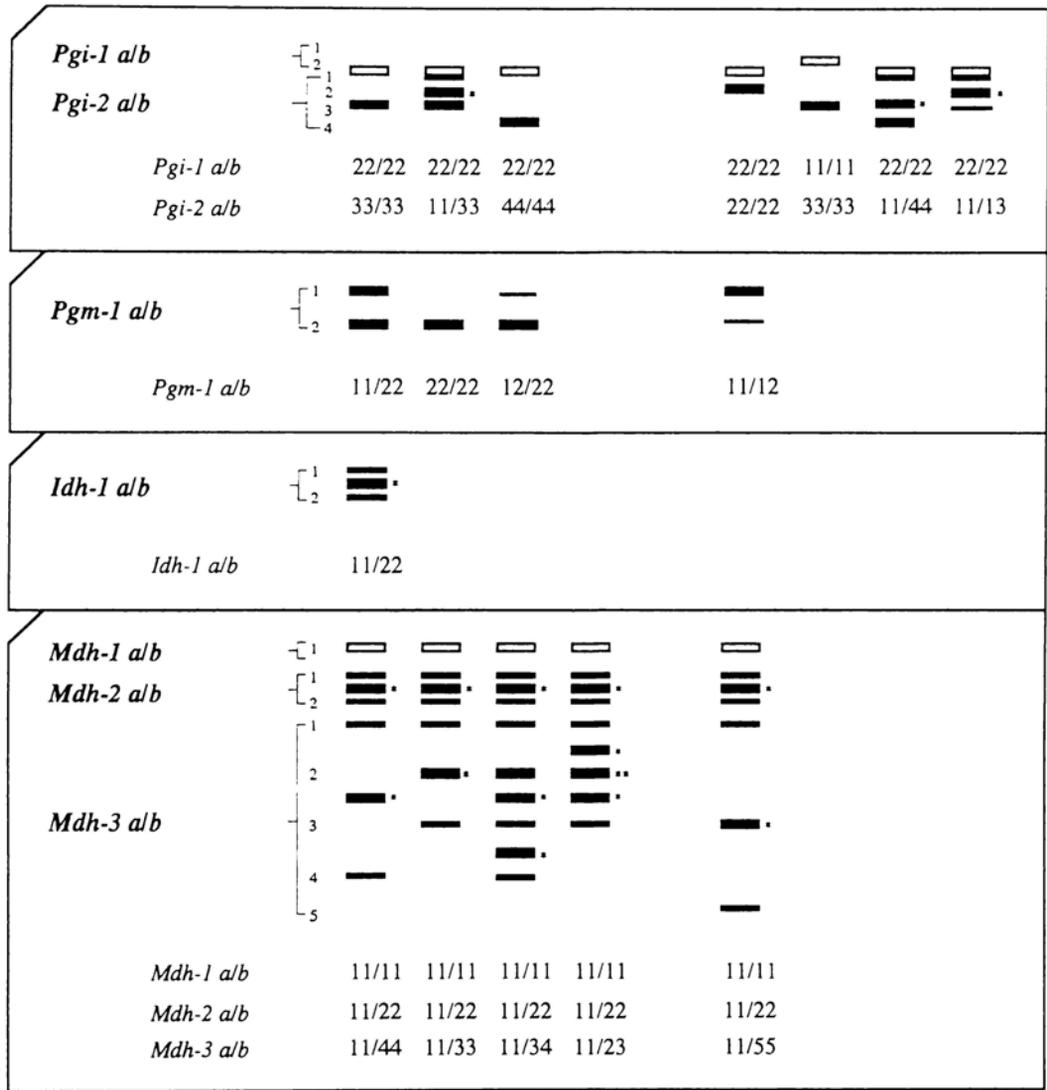
3) 集団間遺伝的構造 全集団の遺伝的多様度(H_T)は、多型な遺伝子座についての平均で0.224、単型な遺伝子座も含めた全遺伝子座についての平均で0.064であり、集団内の平均遺伝的多様度(H_S)は、多型な遺伝子座についての平均で0.095、単型な遺伝子座も含めた全遺伝子座についての平均で0.027であった(第7-5表)。また、集団間の相対的遺伝的分化の程度(G_{ST})は0.584であった。minima型では、普通型よりも H_T がやや大きく、 H_S が小さく、 G_{ST} は普通型の0.229に対して0.734と顕著に大きかった。普通型では遺伝的変異の約80%が集団内にみられる($H_S/H_T=0.786$)のに対し、minima型では遺伝的変異の約80%が集団間にみられた($D_{ST}/H_T=0.802$)。

2型のすべての集団について、全近交係数(F_{IT})の平均値は0.860であり、そのうち交配様式に由来する成分(F_{IS})は0.773、遺伝的浮動に由来する成分(F_{ST})は0.587であった(第7-5表)。 F_{IT} 、 F_{IS} および F_{ST} は、minima型の方が普通型よりも大きかった。

4) 集団間の遺伝的類似度

2型のすべての集団間について、遺伝的同一度(I)および遺伝距離(D)は、それぞれ0.8009~1.0000(平均0.9596)および0.0000~0.2220(平均0.0424)で(第7-6表)、これはいくつかの植物の種内集団間で知られているレベルであった(Crawford, 1983)。minima型の集団間の類似度は、普通型の集団間の類似度よりも平均的に小さかった(第7-6表)。

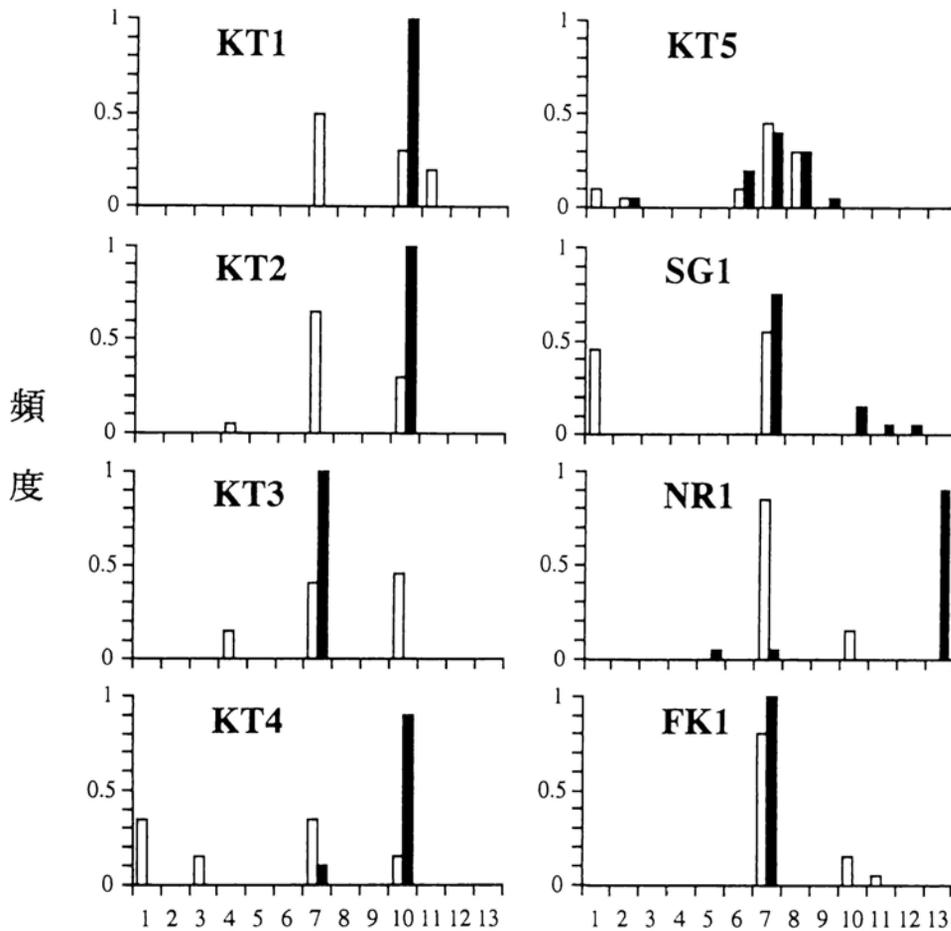
遺伝距離を基に、平均距離法および近隣結合法によって各集団の遺伝的な類似度を樹形図に表した(第7-4図)。2つの類似関係図は、集団間の関係を同じように評価したものの、アイソザイム遺伝子のレベルでは種内2型の差や地域ごとの違いに対応した差異のないことを示した。



遺伝子座 対立遺伝子 調査集団中にみられたザイモグラムと、その遺伝子型 調査集団中にみられず、他の地域集団にみられたザイモグラムと、その遺伝子型

第7-2図. オオバコのアイソザイムのザイモグラムと遺伝子型

各酵素につき、図の上方が陽極。
 * : 雑種酵素によるバンド。 ** : *Mdh-3b*遺伝子座の対立遺伝子1と3による雑種酵素と対立遺伝子2のバンドが重なっている。



多遺伝子座遺伝子型

遺伝子座	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Pgi- 1a/1b</i>	22/22	22/22	22/22	22/22	22/22	22/22	22/22	22/22	22/22	22/22	22/22	22/22	22/22
<i>Pgi- 2a/2b</i>	11/33	11/33	11/33	11/33	11/44	33/33	33/33	33/33	33/33	33/33	33/33	44/44	44/44
<i>Pgm- 1a/1b</i>	11/22	11/22	22/22	12/22	11/22	11/22	11/22	11/22	22/22	22/22	12/22	11/22	11/22
<i>Idh- 1a/1b</i>	11/22	11/22	11/22	11/22	11/22	11/22	11/22	11/22	11/22	11/22	11/22	11/22	11/22
<i>Mdh- 1a/1b</i>	11/11	11/11	11/11	11/11	11/11	11/11	11/11	11/11	11/11	11/11	11/11	11/11	11/11
<i>Mdh- 2a/2b</i>	11/22	11/22	11/22	11/22	11/22	11/22	11/22	11/22	11/22	11/22	11/22	11/22	11/22
<i>Mdh- 3a/3b</i>	11/44	11/12	11/44	11/44	11/44	11/33	11/44	11/34	11/33	11/44	11/44	11/44	11/44

第7-3図. オオバコ種内2型の8地域16集団における多遺伝子座遺伝子型multilocus genotypeの頻度

□, 普通型 ; ■, minima型.

第7-4表. オオバコ種内2型の16集団における遺伝的変異

	集団	<i>P</i>	<i>A</i>	<i>AP</i>	<i>H_{exp}</i>	<i>H_{obs}</i>	<i>F</i>	<i>s</i>	<i>H_{obs}</i>
普通型	KT1 C	7.1	1.07	2.00	0.034	0.014	0.583	0.737	0.050
	KT2 C	14.3	1.14	2.00	0.038	0.004	0.943	0.970	0.013
	KT3 C	14.3	1.14	2.00	0.054	0.011	0.850	0.912	0.038
	KT4 C	14.3	1.14	2.00	0.066	0.000	1.000	1.000	0.000
	KT5 C	7.1	1.21	2.50	0.049	0.025	0.597	0.662	0.088
	SG1 C	7.1	1.07	2.00	0.018	0.000	1.000	1.000	0.000
	NR1 C	7.1	1.07	2.00	0.021	0.004	0.827	0.905	0.013
	FK1 C	7.1	1.07	2.00	0.035	0.000	1.000	1.000	0.000
	平均	9.8	1.12	2.06	0.039	0.007	0.850	0.898	0.025
minima型	KT1 M	0.0	1.00	0.00	0.000	0.000	-	-	0.000
	KT2 M	0.0	1.00	0.00	0.000	0.000	-	-	0.000
	KT3 M	0.0	1.00	0.00	0.000	0.000	-	-	0.000
	KT4 M	7.1	1.07	2.00	0.013	0.000	1.000	1.000	0.013
	KT5 M	21.4	1.29	2.33	0.050	0.025	0.774	0.829	0.000
	SG1 M	21.4	1.21	2.00	0.034	0.004	0.942	0.968	0.088
	NR1 M	14.3	1.21	2.50	0.020	0.000	1.000	1.000	0.000
	FK1 M	0.0	1.00	0.00	0.000	0.000	-	-	0.000
	平均	8.0	1.10	1.10	0.015	0.004	0.929	0.949	0.013
平均	8.9	1.11	1.58	0.027	0.005	0.876	0.915	0.019	
2型の平均値間の有意確 ²	0.443	0.449	0.22	0.017	0.181	0.597	0.597	0.181	

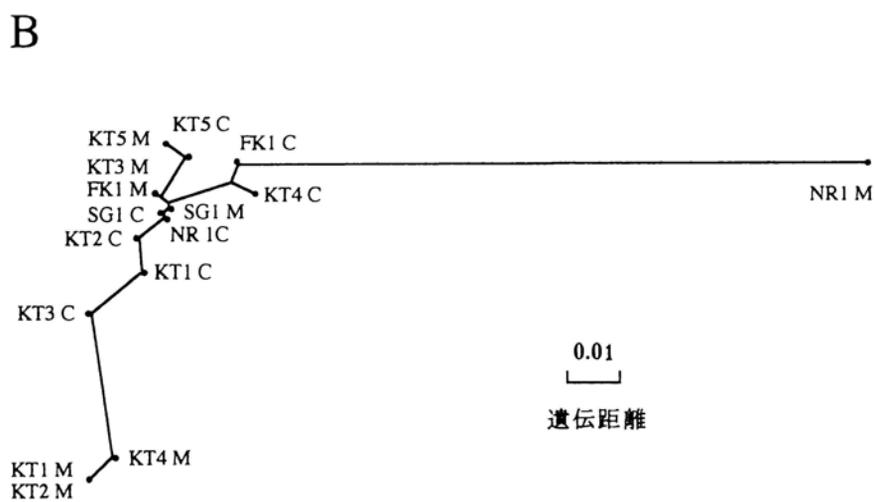
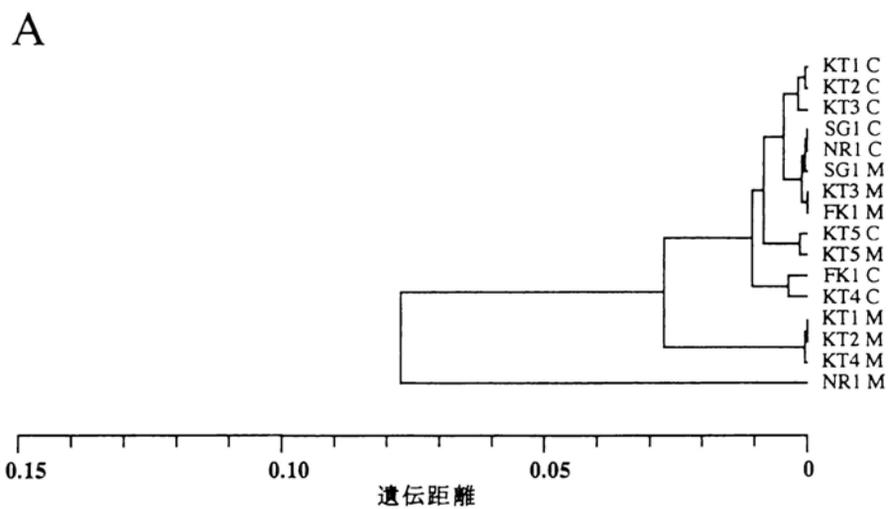
* : Mann-Whitneyの*U*-検定法による*P*値。

- : 推定できず。

第7-5表. オオバコ種内2型の集団の遺伝的多様度およびF統計量

	遺伝子座	遺伝的多様度				F統計量		
		H_T	H_S	D_{ST}	G_{ST}	F_{IT}	F_{IS}	F_{ST}
普通型	<i>Pgi-2a</i>	0.272	0.200	0.072	0.265	1.000	1.000	0.265
	<i>Pgi-2b</i>	0.000	0.000	0.000	-	-	-	-
	<i>Pgm-2a</i>	0.359	0.298	0.061	0.171	0.843	0.811	0.171
	<i>Mdh-3b</i>	0.072	0.054	0.018	0.251	0.396	0.193	0.251
多型な遺伝座についての平均値		0.234	0.184	0.051	0.229	0.746	0.668	0.229
全遺伝座についての平均値		0.050	0.039	0.011	-	-	-	-
minima型	<i>Pgi-2a</i>	0.231	0.047	0.184	0.797	1.000	1.000	0.797
	<i>Pgi-2b</i>	0.219	0.024	0.195	0.891	1.000	1.000	0.891
	<i>Pgm-2a</i>	0.476	0.070	0.406	0.852	0.987	0.911	0.852
	<i>Mdh-3b</i>	0.107	0.065	0.042	0.394	0.589	0.322	0.394
多型な遺伝座についての平均値		0.258	0.051	0.207	0.734	0.894	0.808	0.734
全遺伝座についての平均値		0.074	0.015	0.059	-	-	-	-
2型の合計	<i>Pgi-2a</i>	0.261	0.123	0.138	0.527	1.000	1.000	0.527
	<i>Pgi-2b</i>	0.117	0.012	0.105	0.899	1.000	1.000	0.899
	<i>Pgm-2a</i>	0.430	0.184	0.246	0.572	0.927	0.830	0.572
	<i>Mdh-3b</i>	0.090	0.059	0.030	0.338	0.512	0.263	0.338
多型な遺伝座についての平均値		0.224	0.095	0.130	0.584	0.860	0.773	0.584
全遺伝座についての平均値		0.064	0.027	0.037	-	-	-	-
2型の平均値間の有意確率*		0.2733	0.4652	0.0679	0.1088	0.1797	0.1797	0.1088

* : Wilcoxonの符号順位検定法によるP値。



第7-4図. オオバコ種内2型の集団間の遺伝的類似度

A ; 平均距離法, B ; 近隣結合法.

3. 考察

1) オオバコの繁殖様式

オオバコは雌性先熟の花をもつため、風媒受粉による他殖性の植物と考えられている (Kawano and Matsuo, 1983 ; 田中, 1993) 。しかし、オオバコは、自家不和合性ではないので自殖により種子を結ぶことは容易である。また、同一個体で複数の花序の小花が同時期に開花するため、同株隣花受粉により自殖する可能性はかなり高い (田中, 1993) 。花序の形態や開花様式がよく似た近縁のセイヨウオオバコでは、自生地での非常に高い頻度の自殖が知られている (Van Dijk *et al.* , 1988 ; Wolff, 1991) 。本研究でみられた集団内の近交係数 (F) は、多くの他殖性の植物種の値 (Brown, 1979) よりも平均的にはるかに高く (第7-4表) , F_{IS} も高かったことから (第7-5表) , オオバコは自生地において高い頻度で自殖していると考えられる。

近交係数 (F) は遺伝子座や集団の違いによってばらつきがみられたものの、minima型の方が普通型よりも大きな値を示している (第7-4表) 。これは、セイヨウオオバコの矮小型でも指摘されているように (Warwick and Briggs, 1979) , 傾伏した短い花序をつけるminima型では、より直立した花序をもつ普通型よりも風による送粉距離が短くなるため、他殖確率が低くなり結果として自殖率が高くなることに起因すると考えられる。

2) オオバコ種内2型の集団の遺伝的構造

一般に、自殖は集団の有効な大きさを小さくする効果をもつため (Maruyama and Tachida, 1992) , 自殖性の植物では他殖性の植物よりも集団内の平均遺伝的多様度 H_S が小さく、集団間の相対的遺伝的分化の程度 G_{ST} が大きくなる (Loveless and Hamrick, 1984 ; Hamrick and Godt, 1992 ; Govindaraju, 1989) 。セイヨウオオバコやヘラオオバコ (*P. lanceolata* L.) などのオオバコ属の種では、この傾向が認められている (Van Dijk and van Delden, 1981 ; Van Dijk *et al.* , 1988 ; Wolff, 1991) 。本研究でも2型とも低い H_S と高い G_{ST} を示し (第7-5表) , その値は高い自殖性を示唆している。とりわけ minima型における H_S と G_{ST} の値は、自殖性で、一年生や短命な雑草の値 (

Wang *et al*, 1995a,b ; Barrett, 1988 ; Mymudes and Les, 1993) に極めて近い。

また、小さな集団では、偶然の効果（遺伝的浮動）によって遺伝的変異が失われ、集団間の分化が促進される（Hartl, 1989 ; Lacy, 1987）。2型とも、 F_{IT} は高い値を示すが、minima型ではそのかなりの部分が遺伝的浮動の効果（ F_{ST} ）に原因している（第7-5表）。遺伝的浮動は、少数の移住者により集団が新しく創始されたり、個体数の著しい減少を経験することによっても生じ（創始者効果と瓶首効果）、集団が元の大きさに回復してもある条件の下ではこの影響が長期間存続する（根井, 1990 ; Boileau *et al*, 1992）。また、雑草のような絶滅と再定住を繰り返す回転turnoverの早い集団では、メタ集団に保有される遺伝的多様性が低く、集団間の遺伝的分化が促進されることが指摘されている（Levin, 1984 ; Wade and McCauley, 1988 ; Harrison and Hastings, 1996）。

オオバコでは、多型遺伝子座率（ P ）、遺伝子座あたり平均対立遺伝子数（ A ）、遺伝的多様度（ H_{exp} ）が他の植物種での値（Hamrick and Godt, 1992）と比べ大変低く、自殖による変異の収束が起こっていると考えられるが、その収束は、成熟個体の死亡率の高い不安定な環境に生育し、より短命な生活史をもつ（第4章）ため回転の早いと予測されるminima型で早く進んでいると考えられる（第7-4表）。また、minima型では、集団内変異が小さく集団間の分化が大きく（第7-5表）、アイソザイム多型がみられた集団でもひとつの遺伝子型に固定する傾向にあり、固定する遺伝子型は集団により異なっていた（第7-3図）。minima型の集団では、自殖性と集団の大きさの変動（第4章）とが合わさって遺伝的浮動が起こりやすいと考えられる。

minima型の6集団では、集団内で最も頻度の高い遺伝子型は同一地域内の普通型の集団にみられた（第7-3図）。これは、minima型の集団が普通型の集団からその変異の一部を受け取って成立し、創始者効果が働いたものと推定される。平均距離法および近隣結合法の樹形図にみられる、KT1C, 2C, 3CとKT1M, 2M, 4Mの密なクラスターは、minima型の集団が普通型の集団中の変異の一部を受け取って成立したためと考えられる。また、神社の境内では、改修工事により個体数が激減し、時には集団が絶滅することもある（第4章）。

その際に、集団の大きさの急激な縮小と復元過程で働く瓶首効果や、新たな集団の創始により、集団内の多様度が減少し、集団間の分化が促進されるだろう。NR1Mにみられる大きな遺伝距離は、集団の絶滅と他の地域で適応的に成立した集団からの再定住があったことを示唆している。NR1Mで高頻度にみられる多遺伝子座遺伝子型は、隣接する普通型の集団を含む調査した他の15集団にはみられなかったが、奈良県の興福寺の境内において見つかっている。

それぞれの神社に初めてminima型の集団が創始された時期は不明であるが、神社そのものは数百年の歴史をもつものもある。長い歴史の間に、突然変異や、他集団からの移住、普通型を含む他の集団の個体との交配、遺伝子組み替えを通して異なる対立遺伝子が侵入することによって、集団中の変異は増大するだろう。KT5の集団では、遺伝的多様度が大きく、ヘテロ接合の遺伝子座がみられることから、このような過程が影響していると考えられる。

普通型はminima型よりも他殖率が高く、また生育地の安定性が高い（第4章）ため、集団内変異が大きく集団間の遺伝的分化が小さいものと考えられる。しかし、普通型でも、FK1CやNR1Cで遺伝的浮動の影響がみられる（第7-3図および第7-4表）。これは道路や駐車場の改修工事や水田の基盤整備などによって集団の大きさの急激な縮小や絶滅、再定住が起こったためと考えられる。

形態的・適応的形質の分化は、自殖により促進・維持される傾向がある。高い自殖性を示すセイヨウオオバコでは、量的形質が少数の特定の連鎖群に所属する傾向がみられ、その組合せは生態型間で異なることが知られている（Van Dijk, 1984）。このような連鎖群は高い自殖性により維持され、ヒッチハイキング選択により環境に適応的な遺伝子群が選出されるため、集団の分化が促進される（矢原, 1995）。しかし、オオバコでは、種内2型とそれらの多遺伝子座遺伝子型とは一致せず（第7-3図）、集団間の遺伝的な類似度には種内2型に明確な差異はみられなかった（第7-6表および第7-4図）ことから、種内2型の成立と集団の遺伝的分化は別の事象であると考えられる。

遺伝的距離の大小は、形態的・適応的分化の程度とは必ずしも一致しない

(木村, 1986)。雑草種の集団間において、アイソザイムなどの分子マーカーに関する変異が著しく小さいにも拘わらず顕著な生態的あるいは生活史変異が存在する例が報告されている (Warwick, 1990 ; 片岡, 1990)。これらの結果は、雑草の種内において生態的特性や生活史特性の分化がすばやく起こりうることを示唆している (片岡, 1990 ; 山口・梅本, 1992)。適応に寄与する遺伝子座間に相互作用があるときには、創始者効果や瓶首効果によって集団の選択に対する反応性が高くなり、急速な進化が起こる場合のあることが指摘されている (館田, 1992 ; Harrison and Hastings, 1996)。また、生態的に意味のある適応的特徴を獲得する遺伝的背景は単純である必要はなく、多種類の遺伝子によって賄うことが可能である (Cohan 1984 ; 山口・梅本, 1992)。種内2型の形態的形質や生活史特性にはそれぞれの地域集団間に変異がみられる (第3, 4章) ことから、種内2型の適応的形質がそれぞれ集団により異なる遺伝子およびその組合せに支配されていることも考えられる。オオバコ.minima型と普通型は、それぞれが単一の起源をもつグループではなく、異なる場所や時期において形態的・適応的に急速に分化した複数のグループを含んでいるのかもしれない。

形態的・適応的形質の分化の、促進・維持機構については、さまざまな理論的予測やその実証的研究がなされているが、未解決の部分も多い (館田, 1992 ; 矢原, 1995 ; 伊藤, 1996など)。今後、minima型を支配する遺伝子の同座性やそれらの遺伝子と分子マーカーとの連鎖関係の詳細な解析を行い、形態的・適応的形質の分化の遺伝的背景について検討する必要がある。

4. 摘要

オオバコの普通型とminima型をそれぞれ8集団ずつ供試して、集団の遺伝的構造をアイソザイム分析により調査し、次の結果を得た。

- 1) 4酵素で、推定14の遺伝子座を検出した。
- 2) 近交係数は2型とも高く、オオバコは自生地において高頻度で自殖を行っていると考えられた。
- 3) 種内2型の集団の遺伝的構造には顕著な差異がみられた。minima型は普通

型より集団内の遺伝的多様度が低く， minima型では集団内でひとつの多遺伝子座遺伝子型に固定する傾向がみられた。また，普通型では遺伝的変異の約80%が集団内に存在するのに対し， minima型では集団間の遺伝的分化が顕著であった。これらの2型間の集団構造の差異には，繁殖様式の差異や，創始者効果や瓶首効果，集団間での移住といった集団の歴史性にかかわる要因の相違が影響していると考えられた。

4) 種内2型とそれらの多遺伝子座遺伝子型とは一致せず，集団間の遺伝的な類似度には種内2型に明確な差異はみられなかったことから，種内2型の成立と集団の遺伝的構造とは別の事象であると考えられた。そして，オオバコの minima型と普通型がそれぞれ単一の起源をもつグループではなく，異なる場所や時期において形態的・適応的に急速に分化した複数のグループを含むことが示唆された。

第 8 章 総括

公園、芝生、その他のレジャー施設、道路などのさまざまな人間の活動の場において、望ましい緑を残すための各論的雑草管理技術の確立が、雑草科学の今後の中心課題のひとつになると考えられる。その基礎研究として、人里植物を含めた広義の雑草が示す生物学的特性（雑草性）を明らかにしていくことが重要である。

オオバコは、このようなさまざまな人間の活動の場に広く生育する植物である。オオバコは形態的変異に富み、この性質は、オオバコの多様な生育地での適応に重要な役割を果たしていると考えられるが、適応の結果成立した遺伝的変異の実態や可塑的変異の適応的意義については調べられていない。

本研究では、環境との関連づけを行いながら種内変異様式を明らかにする、いわゆる種生態学的方法を用いて、神社仏閣境内における矮小型オオバコの成立（適応進化）について考察した。以下では、本研究で明らかになったオオバコの環境適応の機構と、その特性の成立過程について総括し、さらに本研究の問題点と今後の研究の方向性について考察する。

1. 日本産オオバコの分類概念

雑草では、基本的な種の認識に関わる分類学的検証がほとんどなされておらず、実態把握や学名上の混乱がみられることが多い。オオバコにおいても、植物学上の取り扱いには混乱がみられる。そこで、日本産オオバコの植物学および園芸学上の取り扱いを整理した。

その結果、日本産オオバコの分類に関してはさまざまな説があり、原記載の概念とは大きく異なるが、オオバコに *Plantago asiatica* L. を宛てることには分類学者の意見はほぼ一致していることが明らかになった。このような *P. asiatica* L. の概念や日本産オオバコに宛てられる学名の相違には、タイプの選定がはっきりとなされていないことと、オオバコが大きな表現型上の可塑的変異や遺伝的変異を有し、アジア諸国に広く分布していることに原因があると考えられた。

今後、分類学的な再検討が必要であるが、現時点において学名を採用する際には、広義のオオバコに対しては*P. asiatica* L. s. l., ヤクシマオオバコなどを除いた狭義の日本産オオバコに対しては暫定的に大井やYamazakiの概念を採用し*P. asiatica* L. var. *asiatica* sensu Ohwi (1978)またはsensu Yamazaki (1993)とすべきであると考えられた。

2. 神社仏閣境内にみられる矮小型オオバコの形態的特性

オオバコの種内変異を調査するため、京都市北東部の8集団から得た系統を供試し、同一条件下での栽培実験を行なった。さらに、生育地の環境を調査して、種内変異と生態分布との関連を検討し、以下の結果を得た。

オオバコの形態には著しい遺伝的変異が認められ、普通型とminima型の2型が識別された。普通型では、葉は大きく斜立し、葉脈数は5で、花序は長く、斜立～直立し、1蓋果は3～7個の大きな種子を結ぶ。minima型では、葉は小さく傾伏し、葉脈数は3で、花序は短く、傾上し、1蓋果は4～10個の小さな種子を結ぶ。

普通型は、畦畔や農道、路傍、未舗装の駐車場、社寺林の林床などに生育していた。一方、minima型は、神社や仏閣の境内に限って生育していた。

minima型の生育地である神社の境内は、薄暗く、土壌中の窒素とリンの含量が普通型の生育地より低く、維管束植物の多様度指数が低く、また毎日掃き掃除が行われるなど、普通型の生育地とは環境条件や管理様式が顕著に異なっていた。そのため、minima型はストレスや攪乱の質と程度に関して普通型とは異なった環境に生育していると考えられた。オオバコの種内2型はこのような生育地の環境条件の違いに適応し、住み分けているものと推定された。

3. オオバコ種内2型の生活史特性

オオバコ種内2型の生活史特性とその成立過程を検討するために、京都市北東部の8集団を供試して栽培実験と発芽試験を行い、自生地での季節消長を調査し、以下の結果を得た。

minima型は普通型よりも全乾物重が小さく、早く出穂し、繁殖分配率が大きかった。また、年間の総種子生産数は、栽培1年目では2型間に差異はなかった

が、栽培2年目では普通型がminima型を大きく上回った。普通型では、明条件下で20℃から30℃までのいずれの温度区でも高い種子発芽率が得られた。一方、minima型では25℃で種子発芽率が最大となり、20℃では発芽速度が顕著に遅かった。

普通型が生育する畦畔や農道では、植生が密で、成熟個体の死亡することが少なく、競争が激しい。一方、minima型が生育する神社の境内では、ストレスが大きく、乾燥した夏の掃き掃除や不定期的な除草、改修工事などの攪乱が予測不能な死亡要因として作用していた。また、出芽の時期は2型間で異なった。

以上のことから、オオバコ種内2型は、ストレスや攪乱、競争の質や程度が異なるそれぞれの生育地に適応して成立したものと推定された。そこで、種内2型の自生地における適応について検討するため、2年間にわたり栽培実験と相互移植実験を行った。

4. オオバコ種内2型の住み分けに関係する環境要因の探索—さまざまな環境条件に対する種内2型の可塑的反応性—

オオバコ種内2型の、生育環境への適応を検討するために、オオバコ種内2型の成立と集団の維持に関係すると考えられる環境要因をいくつか想定して栽培実験を行った。

養分と光条件の変化に対する全乾物重の反応の程度は普通型の方が大きく、繁殖分配率の反応の程度はminima型の方が大きかった。種子生産数は、栽培1年目ではどの養分条件でも2型間に差がなかったが、栽培2年目では富栄養条件で普通型がminima型を上回った。遮光条件下での種子生産数は、2型間に差はなかった。踏みつけにより、普通型では全乾物重と繁殖分配率が減少した。一方、minima型では栽培1年目にはいずれも増加し、種子生産数は普通型を上回ったが、栽培2年目には全乾物重および種子生産数が減少した。掃き掃除にともない、栽培2年目の種子生産数が2型とも同程度に減少した。刈取り条件下では、栽培1年目にはminima型だけが種子を生産できたが、栽培2年目では普通型の方が多くの種子を生産した。

普通型は、表現型可塑性を駆使して、さまざまな環境下で多数年にわたり繁殖が可能であると考えられた。一方、minima型の示した可塑的反応は、そのすべてが適応的であるとは考えられず、minima型は、神社仏閣の境内の特殊な環境でのみ有利であると考えられた。

5. 養分と光条件がオオバコ種内2型の繁殖特性に及ぼす影響—種内2型の住み分けの機構—

オオバコ種内2型の住み分けの機構を明らかにするために、養分と光の異なる栽培条件下で種内2型の繁殖特性を調査した。さらに、種内2型の自生地において相互移植実験を行った。

2型をそれぞれ単植で栽培すると、すべての条件下において、栽培2年間でminima型が普通型よりも多くの種子を生産した。一方、2型を1:1に混植して栽培すると、どの条件でも普通型がminima型に対し大きな競争力を示し、栽培1年目の貧栄養・弱光条件（1N1L）でのみminima型の種子生産数が普通型を上回ったが、栽培2年間の合計ではすべての条件で普通型がより多くの種子を生産した。

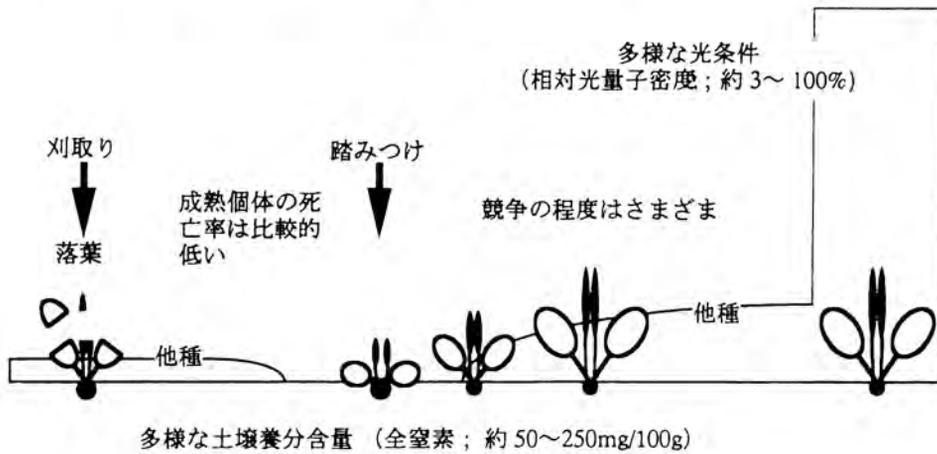
農道への移植実験では、minima型は普通型や他種によって庇蔭され、種子生産数は普通型よりも著しく少なく、生存率も低かった。より競争的な環境である畦畔や農道などでは、minima型は普通型によって容易に排除されてしまうと考えられた。一方、境内では、minima型は移植1年目から種子を生産できたが、普通型は生長が悪く2年間でまったく開花できなかった。神社や仏閣の境内では、土壌養分や光が乏しく、攪乱による成熟個体の死亡率が高いため、普通型は繁殖できない。一方、競争には弱いですが、開花の臨界サイズが小さく、より早くから種子を生産できるminima型は、このような環境でのみ集団を維持できると考えられた。

以上のことから、普通型は、表現型可塑性を駆使して、ストレスや攪乱の種類や程度の異なるさまざまな環境下で適応しており、一方、minima型は神社仏閣の境内という特殊な環境においてのみ適応的であることが明らかになった

(第8-1, 2図)。オオバコのminima型と普通型は、人間の作り出したそれぞれの生育地におけるストレスや競争, 攪乱の種類や程度の違いを基本的な要因とする選択圧によって成立したものとみなせる。

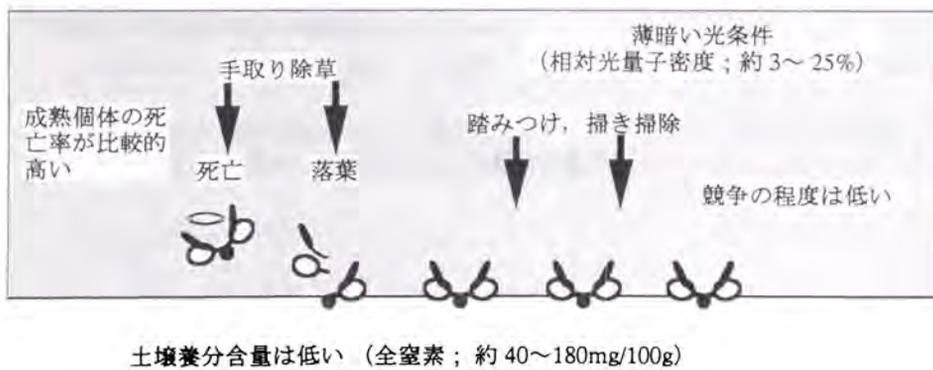
普通型

水田畦畔, 農道, 路傍, 駐車場, 社寺林林床など



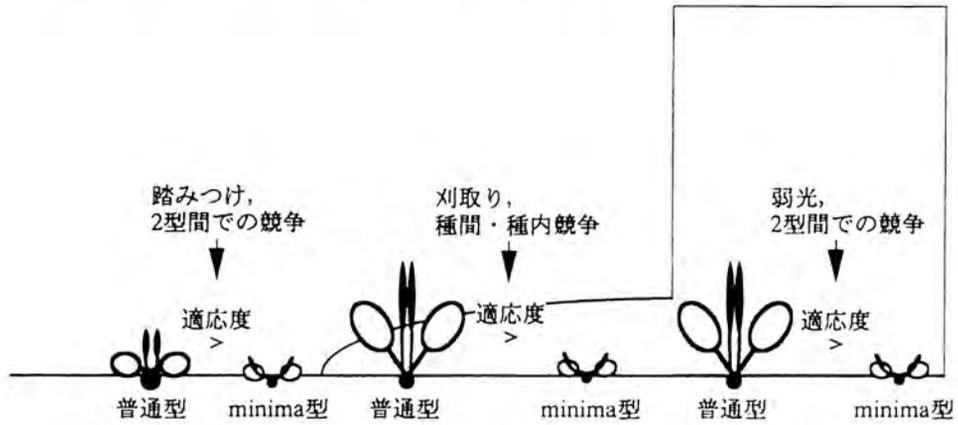
minima型

神社仏閣の境内に限られる



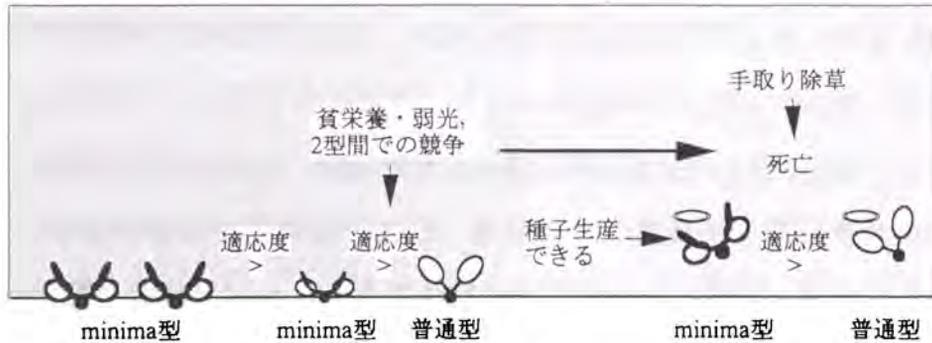
第8-1図. オオバコ種内2型の自生地環境条件

水田畦畔，農道，路傍，駐車場，社寺林林床など



普通型は，表現型可塑性を駆使することにより，ストレスや攪乱の種類や程度異なるさまざまな環境下で，minima型より大きな適応度をもつ。

神社仏閣の境内



minima型は，競争力は劣るが，開花の臨界サイズが小さく，より早くから種子を生産できるため，普通型より大きな適応度をもつ。

第8-2図. オオバコ種内2型の住み分けの機構

人為攪乱は選択圧として働くだけでなく、集団サイズの減少、集団の絶滅、再定住や集団間の不安定な移住をもたらす、集団の遺伝的な変化（進化）の要因となるので、現在みられる集団が人為攪乱下でどのような過程を経て成立したかは、アイソザイム変異で評価されるような選択に中立な遺伝的変異の集団内および集団間での存在様式に関与すると考えられる。

そのため、種内2型の集団の遺伝的構造に関する調査は、オオバコの種内変異の成立過程について理解を深めることができると考えられる。そこで、オオバコ種内2型の自生集団の遺伝的構造をアイソザイム分析により調査した。

6. 酵素多型からみたオオバコ種内2型の集団の遺伝的構造

オオバコの普通型とminima型をそれぞれ8集団ずつ供試して、集団の遺伝的構造をアイソザイム分析により調査した。

4酵素で、推定14の遺伝子座を検出した。近交係数は2型とも高く、オオバコは自生地において高頻度で自殖を行っていると考えられた。

種内2型の集団の遺伝的構造には顕著な差異がみられた。minima型は普通型より集団内の遺伝的多様度が低く、minima型では集団内でひとつの多遺伝子座遺伝子型に固定する傾向がみられた。また、普通型では遺伝的変異の約80%が集団内に存在するのに対し、minima型では集団間の遺伝的分化が顕著であった。これらの2型間の集団構造の差異には、繁殖様式の差異や、創始者効果や瓶首効果、集団間での移住といった集団の歴史性にかかわる要因の相違が影響していると考えられた。

種内2型とそれらの多遺伝子座遺伝子型とは一致せず、集団間の遺伝的な類似度には種内2型に明確な差異はみられなかったことから、種内2型の成立と集団の遺伝的構造とは別の事象であると考えられた。そして、オオバコのminima型と普通型がそれぞれ単一の起源をもつグループではなく、異なる場所や時期において形態的・適応的に急速に分化した複数のグループを含むことが示唆された。

一般に、固着性で自ら移動することのできない植物は、環境の時間的・空間

的变化に対し個体レベルで形質発現を切り換えることにより適応している（矢原, 1992）。一方、環境には局地的な構造があり、いろいろな環境がランダムに分布しているわけではない。このような局地的な環境に対しては、集団の間に遺伝的な分化が生じることとなる（矢原, 1992）。オオバコは、神社仏閣の境内に適応したminima型をスペシャリストとして、広域適応の性質をもった普通型をジェネラリストとして、その種内にもつと考えることができる。しかし、これは大きな変異を内包するオオバコの実態の一側面に過ぎない。

オオバコには越冬様式や物質生産性、発芽特性などに自生地の気候的要因に依存した地理的な変異がみられる（山西・福永, 1983；石川・館田, 1969；Sawada *et al.*, 1994）。また最近、異なる光環境下でのオオバコの集団分化の可能性が指摘されている（岡本ら, 1996）。これらの報告での“オオバコ”は、著者の普通型に相当すると考えられる。ジェネラリスト的な特性をもつ種内変異型に、さらに微小環境に適応した集団分化のみられることが、例えばイヌビエ (*Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv. var. *crus-galli*) において指摘されている（南山ら, 1994）。今後、普通型として一括した群の内部構造の解析を含め、さらに広範かつ詳細にオオバコの実態に迫る必要がある。

生命の本質は、近接要因の解明と究極要因の解明があいまってはじめて明らかになる（伊藤, 1992）。本研究では、オオバコの適応進化について、主としてその究極要因を解明してきたが、近接要因（例えば、出穂・開花特性や種子発芽特性の変異に関与する生理的な機構など）の解明は不十分であり、これについてはさらなる研究が必要である

また、形態的形質や生活史特性の変異とその遺伝的背景の理解は、適応過程の解釈には不可欠であるが、こうした形質の分化の促進・維持機構については理論的にもいまだ不明な点が多く（館田, 1992；矢原, 1995；伊藤, 1996）、とくに日本の雑草では十分な解析が進んでいない（山口・梅本, 1992）。本研究においても、この点については充分には検討できておらず、今後の課題として残されている。

雑草の種内変異とその適応様式に関する研究の雑草学的意義については、これまで“雑草の合理的な耕種的防除法の確立にとって不可欠である”という観点到に偏っていたきらいがある（松村, 1967；小林, 1984；山河, 1991；冨永, 1991；汪ら, 1996）。もちろん、作物の生産性を害したり、生活環境の美観を損ねたりする雑草は防除されるべきである。著者も、本研究を“雑草管理技術の確立のための基礎研究”と位置づけて行ってきた。しかし、雑草性を具備した植物に対する人間の認識は、個々人の立場や社会経済的背景の変容に伴って変化し、害草となったり有用植物資源となったりする（山口・梅本, 1991）。また有害無害という価値観とは別に、雑草性を具備した植物は社会文化との深い関わりをもっている（山口・梅本, 1991；山口, 1996；木俣, 1996；岩瀬, 1996）。

オオバコは、牧草地や芝地、樹園地では害草として認識されているが、その一方で、花茎をからませて相撲取り草としたり、「大葉子」の名が示すように大きな葉はままごとの食器にして遊ばれるなど、日常的に親しまれる植物でもある。花期のオオバコの全草や種子の干したものは、それぞれ「車前草」や「車前子」と呼ばれ、古来より利尿や咳止めの民間薬として使われている（Tanaka, 1976；森田ら, 1989）。日本の各地にみられるオオバコを指すさまざまな方言（佐藤, 1935；長尾, 1968；川名, 1979a,b）や、オオバコについての伝承（森田ら, 1989）は、その人との深いかかわりを示している。また、江戸時代に作出された多くの園芸品種（第2章）は、文化遺産的価値を有するものと考えられる。このように多様な価値を有する雑草の実態を、もっとさまざまな観点から検討していく必要があり、そのためのモデルケースとしても、オオバコの種生態学的研究のさらなる発展が望まれる。

謝辞

本研究の遂行に際し、終始懇切な御指導を賜り、本論文を作成するにあたっては周到な御校閲を頂いた京都大学農学部雑草学研究室の草薙得一教授に深く感謝の意を表す。また、本研究を開始するにあたり御助言を賜り、その後も貴重な御教示と御批判を頂いた京都大学農学部雑草学研究室の伊藤操子助教授ならびに京都大学農学部附属亜熱帯植物実験所の梅本信也助手に感謝の意を表す。また、京都大学農学部雑草学研究室の山末祐二助教授、三浦励一助手をはじめ、専攻生諸氏には貴重な御助言と有形無形の御協力を頂いた。ここに厚く御礼申し上げます。

岐阜薬科大学の田中俊弘博士、農林水産省農業環境技術研究所の松尾和人博士ならびに茨城大学理学部生物学科の小林剛氏、岡本和泰氏にはオオバコについての多くの御教示を頂き、京都大学名誉教授の塚本洋太郎博士にはオオバコの園芸品種について書簡にて御教示頂いた。大阪府立大学農学部植物機能開発学講座の山口裕文講師には雑草生物学に関する多くのことを御教示して頂き、またアイソザイム分析に際して便宜を図って頂いた。アイソザイム分析とそのデータ解析に際しては、大阪府立大学農学部植物機能開発学講座の保田謙太郎氏をはじめ同講座の専攻生諸氏、大阪府立大学総合科学部生命科学コースの西野貴子助手、京都大学理学部植物学教室系統分類学研究室の秋本淳一氏に多大な御協力を頂いた。京都大学理学部植物学教室系統分類学研究室の芝池博幸博士には表現型可塑性について御教示を頂いた。法然院での移植実験に際しては、フィールドソサイエティ代表の久山喜久雄氏に便宜を図って頂き、法然院貫主梶田真章氏には境内の使用を許可して頂いた。文献の入手にあたっては、京都大学農学部図書室の司書の方々、ならびに京都大学理学部職員の丹下晴美、折田麻紀子の御二方に一方ならぬ御世話になった。加えて、野外調査において多くの方々の御協力を得た。これら各位に対し、衷心より感謝の意を表す。

引用文献

- Allard, R.W. and A.D. Bradshaw 1964. Implications of genotype-environmental interactions in applied plant breeding. *Crop Sci.* 4, 503-508.
- Asai, M., M. Ito and T. Kusanagi 1995. Effects of mowing regimes on the growth and vegetation dynamics of established white clover (*Trifolium repens* L.) cover for weed suppression. *Weed Res., Japan* 40(3), 194-202.
- 浅野紘臣・寺澤輝雄・広瀬昌平 1980. 雑草の環境適応に関する生態学的研究 第2報 窒素レベルがメヒシバ, スベリヒユの種子生産構造に及ぼす影響. *雑草研究* 25, 88-92.
- Ashton, P.A. and R.J. Abbott 1992. Isozyme evidence and the origin of *Senecio vulgaris* (Compositae). *Pl. Syst. Evol.* 179, 167-174.
- Baker, H.G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. In “The Genetics of Colonizing Species” ed. by H.G. Baker and G.L. Stebbins, Academic Press, New York, pp. 147-172.
- Barrett, S.C.H. 1988. Genetics and evolution of agricultural weeds. In “Weed Management in Agroecosystems: Ecological Approaches.” ed. by M. Altieri and M. Liebman, CRC Press, Boca Raton, FL, pp.57-75.
- Barrett, S.C.H. and J.S. Shore 1989. Isozyme variation in colonizing plants. In “Isozymes in Plant Biology” ed. by D.E. Soltis and P.S. Soltis, Chapman and Hall, London, pp.106-126.
- Björkman, O. 1965. Comparative studies of photosynthesis and respiration in ecological races. *Brittonia* 18, 214-224.
- Blom, C.W.P.M. 1979. Separate and combined effects of trampling and soil compaction on root patterns, root biomass and seed production of four *Plantago* species in experimental plots. *Verhandelingen der K. Nederlandse Academie van Wetenschappen. Afdeling natuurkunde, 2 reeks.* 72, 351-364.
- Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in

- plants. *Adv. Genet.* 13, 115-155.
- Boileau, M.G., P.D.N. Hebert and S.S. Schwartz 1992. Non-equilibrium gene frequency divergence: persistent founder effects in natural populations. *J. Evol. Biol.* 5, 25-39.
- Brown, A.H.D. 1979. Enzyme polymorphism in plant populations. *Theor. Pop. Biol.* 15, 1-42.
- Chapin, III, F.S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Pl. Syst.* 11, 233-260.
- Cohan, F.M. 1984. Can uniform selection retard random genetic divergence between isolated conspecific populations? *Evolution* 38, 495-504.
- Cook, S.C.A., C. Lefebvre and T. McNeilly 1972. Competition between metal tolerant and normal plant populations on normal soils. *Evolution* 26, 366-372.
- Crawford, D.J. 1983. Phylogenetic and systematic inferences from electrophoretic studies. In "Isozymes in Plant Genetics and Breeding, part A." ed. by S.D. Tanksley and T.J. Orton, Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam, pp.257-287.
- Decaisne, J. 1852. Plantaginaceae. In "Prodromus Systematis Naturalis Rengii Vegetabilis XIII." ed. by A. De Cande, Victoris Masson, Paris, pp.694-737.
- Dijkstra, P. and H. Lambers 1989. Analysis of specific leaf area and photosynthesis of two inbred lines of *Plantago major* differing relative growth rate. *New Phytol.* 113, 283-290.
- 藤原勲 1956. オウバコ属の核型分析 I. 染色体 27-28, 962-968.
- Gottlieb, L.D. 1981. Electrophoretic evidence and plant populations. *Prog. Phytochem.* 7, 1-46.
- Gottlieb, L.D. 1982. Conservation and duplication of isozymes in plants. *Science.* 216, 373-380.
- Govindaraju, D.R. 1989. Variation in gene flow levels among predominantly

- self-pollinated plants. *J. Evol. Biol.* 2, 173-181.
- Grime, J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons, Chichester, New York, Brisbane and Toronto. pp.222.
- Hamrick, J.L. and J.W. Godt 1990. Allozyme diversity in plant species. In "Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources." ed. by A.H.D. Brown, M.T. Clegg, A.L. Kahler and B.S. Weir, Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pp.43-63.
- 原寛 1949. 日本種子植物集覧1. 岩波書店, 東京, pp.297-300.
- 原寛 1986. ツンベリーが命名した日本植物の基準選定について. *植物研究雑誌* 61(12), 353-363.
- Harrison, S. and A. Hastings 1996. Genetic and evolutionary consequences of metapopulation structure. *TREE* 11(4), 180-183.
- Hartl, D.L. 1989. *Principles of Population Genetics*, 2nd. ed. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pp.682.
- 初島住彦 1972. 屋久島植物雑記. 鹿児島植物同好会会誌 2.
- Hawthorn, W.R. and P.B. Cavers 1978. Resource allocation in young plants of two perennial species of *Plantago*. *Can. J. Bot.* 56, 2533-2537.
- Hickey, D.A. and T. McNeilly 1975. Competition between metal tolerant and normal plant populations, a field experiment on normal soil. *Evolution* 29, 458-464.
- 肱元茂義・猪谷富雄 1975. セイタカアワダチソウの生態に関する研究 I. 生育と土壤水分, 三要素肥料および受光量との関係. *広島農短大報* 5(2), 117-124.
- Hirose, T. and N. Kachi 1982. Critical plant size for flowering in biennials with special reference to their distribution in a sand dune system. *Oecologia* 55, 281-284.
- Ikeda, H. and K. Okutomi 1990. Effects of human trampling and multispecies competition on early-phase development of a tread community. *Ecol. Res.* 5, 41-54.

- 石井英也 1991. 文化景観. 中村和郎・手塚章・石井英也著「地理学講座4 地域と景観」. 古今書院, 東京, pp.42-101.
- 石嶺行男・宮里清松・松本重男 1986. 琉球列島のサトウキビ畑における雑草の生理・生態 第6報 タチアワユキセンダングサの生育と種子生産に及ぼす窒素・遮光・土壌水分の影響. 雑草研究 31(1), 16-23.
- Ito, M., H. Kobayashi and K. Ueki 1995. Variation in morphology, reproductive allocation and propagule production of *Poa annua* L. in arable lands. Weed Res., Japan 40(4), 279-286.
- 伊藤操子 1993. 雑草学総論. 養賢堂, 東京, pp.362.
- 伊藤元己 1996. 島嶼における植物の種分化. 岩槻邦男・馬渡峻輔監修・編集「バイオディバーシティー・シリーズ1 生物の種多様性」. 裳華房, 東京, pp. 259-270.
- 伊藤嘉昭・山村則男・嶋田正和 1992. 動物生態学. 蒼樹書房, 東京, pp.507.
- Iwasa, Y. and J. Roughgarden 1984. Shoot/Root balance of plants: Optimal growth of a system with many vegetative organs. Theor. Pop. Biol. 25, 78-105.
- 岩崎灌園 1920. 大正木版本草図譜 卷之十六 湿草類七. 本草図譜刊行会, 東京.
- 岩瀬徹 1996. 自然教育のための雑草研究を. 雑草研究. 41(1), 63-65.
- 岩田悦行・岩田昭市 1980. 踏みつけによる伊吹山山頂広葉草原の破壊. 岩田悦行・村瀬忠義編「伊吹山の生物相とその保全—伊吹山総合学術報告」. 伊吹山を守る会, pp.131-140.
- Kadereit, J.W. and D. Briggs 1985. Speed of development of radiate and non-radiate plants of *Senecio vulgaris* L. from habitats subject to different degrees of weeding pressure. New Phytol. 99, 155-169.
- Kaempfer, E. 1712. Amoentitatum exoticarum polytico-physico-medicarum fasciculi V, quibus continentur varie relationes, observationes & descriptiones rerum Persicarum et ulterioris Asiae. Lemgoviae, p.912.
- 笠原安夫 1971. 山野草, 人里植物, 帰化植物, 雑草および作物の種類群と相

- 互関係. 雑草研究 12, 23-27.
- 笠原安夫 1976. 日本雑草図説. 養賢堂, 東京, pp.93.
- 片岡政之 1991. メヒシバの生活史にみられる局所的集団間変異. 種生物学研究 14, 7-13.
- Kataoka, M., K. Ibaraki and H. Tokunaga 1986. Differential heading behavior of some *Digitaria adscendens* Henr. populations. Weed Res., Japan 31 (1), 36-40.
- 川名興 1979a. 千葉県のおおバコの方言. 野草. 46(371), 72-74.
- 川名興 1979b. 続・千葉県のおおバコの方言. 野草. 46(372), 94-95.
- 河野昭一 1975. 種生物学の立場からみた雑草. 雑草研究 20, 1-5.
- Kawano, S. and K. Matuo 1983. Studies on the life history of the Genus *Plantago* I. Reproductive energy allocation and propagule output in wild populations of a ruderal species, *Plantago asiatica* L., extending over a broad altitudinal gradient. J. Coll. Lib. Arts. Toyama Univ. (Nat. Sci.), 16(2), 85-112.
- 菊沢喜八郎 1995. 植物の繁殖生態学. 蒼樹書房, 東京, pp. 283.
- Kim, Y. and S. Ko 1980. Distribution atlas of plants of Korea (I) Atlas of Plantaginales in Korea. J. Korean Pl. Taxon. 10, 43-59.
- 木俣美樹男 1996. 雑草と環境学習. 雑草研究. 41(1), 1-8.
- 木村資生 原著・監訳, 向井輝美・日下部真一 訳 1986. 分子進化の中立説. 紀伊国屋書店, 東京, pp. 396.
- 北川政夫 1972. 東亜植物断相録(29) 187) おおバコの新変種. 植物研究雑誌 47, 357.
- 小林央往 1984. 水田多年生雑草クログワイの生態と変異. 雑草研究 29, 95-109.
- 小林剛・岡本和泰・堀良通 1996. 踏跡群落に生育するおおバコとおヒシバの踏みつけ耐性と光合成・水関係に基づく微小生育地の差異. 雑草研究 41(別号 I), 126-127.
- Lacey, E.P. 1986. Onset of reproduction in plants: size-versus age-dependency. Tree 1, 72-75.

- Lacy, R.C. 1987. Loss of genetic diversity from managed populations: Interacting effects of drift, mutation, immigration, selection, and population subdivision. *Conserv. Biol.* 1, 143-158.
- Lauener, L.A. and D.K. Ferguson 1982. Plantaginaceae. In "Catalogue of the names published by Hector Léveillé: XIV." *Notes R. B. G. Edinb.* 40, 190-192.
- Law, R., A.D. Bradshaw and P.D. Putwain 1977. Life history variation in *Poa annua*. *Evolution* 31, 233-246.
- Léveillé, H. 1910. *Decades plantarum novarum. X XIX-X XVII.* Fedde, *Repert. Spec. Nov.* 8, 283-284.
- Levin, D.A. 1984. Immigration in plants : An exercise in the subjective. In "Perspectives on plant population ecology." ed. by R. Dirzo and J. Sarukhan, Sinauer, Sunderland, Massachusetts , pp.433.
- Linnaeus, C. 1753. *Species Plantarum ed. 1. Laurentii Salvii*, Stockholm , pp.112-116.
- Liu, J., Q. Zhang, S. Guo and X. Zhou 1992. Seed morphology of *Plantago* in China and its taxonomic significance. *Acta Phytotaxonomica Sinica.* 30, 118-125.
- Lotz, L. A. P. 1990. The relation between age and size at first flowering of *Plantago major* in various habitats. *J. Ecol.* 78, 757-771.
- Loveless, M.D. and J.L. Hamrick 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15, 65-95.
- MaGraw, J.B. and F.S. Chapin, III. 1989. Competitive ability and adaptation to fertile and infertile soils in two *Eriophorum* species. *Ecology* 70(3), 736-749.
- Makino, T. 1907. Observation on the Flora of Japan. *The Botanical Magazine* 21, 158.
- 牧野富太郎・根本完爾 1931. 訂正増補日本植物総覧. 春陽堂, 東京, pp.1101-1103.
- Masamune, G. 1930. On the noteworthy plants from the island of Yakushima

- II. Bot. Mag. Tokyo 44, 219-221.
- Masamune, G. 1932. Symbolae florae Australi-Japonicae I. J. Soc. Trop. Agr. 4, 191-197.
- 松村正幸 1967. 雑草スズメノテッポウの種生態学的研究. 岐阜大学農学部研究報告 25, 129-208.
- 松尾和人 1988. オオバコ. 河野昭一監修「Newton special issue 植物の世界 第1号」, 教育社, 東京, pp.134-135.
- 松尾和人 1989. オオバコ属植物の種生物学的研究 1. トウオオバコ並びに近縁種の変異とその類縁. 植物分類, 地理 40, 37-60.
- Matsuo, K. and J. Noguchi 1989. Karyotype analysis of several *Plantago* species in Japan, with special reference to the taxonomic status of *Plantago japonica*. J. Phytogeogr. & Taxon. 37(1), 27-35.
- Maruyama, K. and H. Tachita 1992. Genetic variability and geographical structure in partially populations. Japan. J. Genet. 67, 39-51.
- Meerts, P. and X. Vekemans 1991. Phenotypic plasticity as related to trampling within a natural populations of *Polygonum aviculare* ssp. *aequale*. Acta Oecologica 12(2), 203-212.
- 南山泰宏・山末祐二・草薙得一 1995. 宇治市巨椋におけるイヌビエの変異—アイソザイム多型および水分ストレス耐性—. 雑草研究 40(別号 I), 164-165.
- 宮家準 1980. 生活の中の宗教 NHKブックス376. 日本放送出版協会, 東京, pp.244.
- 水島正美 1967. オオバコの薬の色. 植物研究雑誌 42, 181.
- 森島啓子 1975. ダリスグラスにおける雑草性の機構. 育種学雑誌 25(5), 265-274.
- 森田竜義・堀田満・新田あや・飯島吉春・荒俣宏 1976. *Plantago* L. オオバコ属. 「世界有用植物事典」, 平凡社, 東京, pp.823-824.
- Mymudes, M. S. and D. H. Les 1993. Morphological and genetic variability in

- Plantago cordata* (Plantagonaceae), a threatend aquatic plant. Am. J. Bot. 80(3), 351-359.
- 長尾勇 1968. 車前草考. 語文 31, 22-34.
- Nakai, T. 1915. Plantae novae Japonicae et Koreae IV. Bot. Mag. Tokyo 29, 1-13.
- 中井猛之進・北川政夫 1934. 第一次満蒙学術調査研究報告 第四部 第一編. 熱河省産植物 I. pp. 54-56.
- 中山祐一郎 1997. 神社仏閣境内における矮小型オオバコの成立. 山口裕文編「雑草の自然史」, 北海道大学図書刊行会, 北海道.
- 中山祐一郎・梅本信也・伊藤操子・草薙得一 1993. オオバコの種生態学的研究 1. minima型と普通型について. 雑草研究 38(別号 I), 90-91.
- 中山祐一郎・梅本信也・草薙得一 1994a. オオバコの種生態学的研究 2. 種内2型の生活史特性について. 雑草研究 39(別号 I), 220-221.
- 中山祐一郎・梅本信也・草薙得一 1994b. 日本産オオバコの分類について. 近畿作物育種研究 39, 59-63.
- 中山祐一郎・梅本信也・草薙得一 1995. オオバコの種生態学的研究 3. アイソザイム表現型の変異. 雑草研究 40(別号 I), 166-167.
- 中山祐一郎・梅本信也・草薙得一 1996a. オオバコの種生態学的研究 4. 種内2型のすみわけに関係する環境要因の探索. 雑草研究 41(別号 I), 220-221.
- 中山祐一郎・梅本信也・草薙得一 1996b. オオバコの種生態学的研究 5. 養分と光条件が種内2型の繁殖特性に及ぼす影響. 雑草研究 41(別号 I), 222-223.
- 中山祐一郎・梅本信也・伊藤操子・草薙得一 1996. オオバコの種生態学的研究—神社仏閣境内にみられる矮小型オオバコの形態的特性. 雑草研究 41(4), 333-339.
- Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 70, 3321-3323.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a

- small number of individuals. *Genetics* 89, 583-590.
- 根井正利 原著・監訳・改訂, 五條堀孝・斎藤成也 訳 1990. 分子進化遺伝学. 培風館, 東京, pp.433.
- Nei, M. and R.K. Chesser 1983. Estimation of fixation indices and gene diversities. *Ann. Hum. Genet.* 47 253-259.
- 根本正之 1979. 人工草地における主要雑草の生態的特性—大形雑草の刈取りに対する反応— 雑草研究 24(1), 12-18.
- 根本正之・笹木義雄 1993. 異なる光環境下におけるツユクサ (*Commelina communis* L.) の生育型戦略. 雑草研究 38(1), 20-29.
- 根本正之・是永博基・山中良忠 1992. 生育空間の形状の違いと隣接する牧草の種類がエゾノギシギシの生育に及ぼす影響. 雑草研究 37(1), 41-50.
- Niklas, K.J. and T.G. Owens 1989. Physiological and morphological modifications of *Plantago major* (Plantaginaceae) in response to light conditions. *Am. J. Bot.* 73(3), 370-382.
- 沼田真 1987. 都市の生態学. 岩波書店, 東京, pp.225.
- Ohwi, J. 1965. *Flora of Japan*. ed. by F.G. Meyer and E.H. Walker, Smithsonian Institution, Washington, D.C., pp.819-820.
- 大井次三郎 1978. 改訂増補新版日本植物誌 顕花編. 至文堂, 東京, pp.1076-1078.
- 岡本和泰・小林剛・堀良通 1996. 異なる光環境に生育するオオバコの生態的特性の比較. 雑草研究 41(別号 I), 128-129.
- Pilger, R. 1922. Die Arten der *Plantago major*-Gruppe in Ostasien. *Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem* 8, 104-116.
- Pilger, R. 1927. Bemerkungen zu den *Plantago*-Arten des Herbars Dehra Dun. *Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem* 9, 1096-1102.
- Pilger, R. 1937. Plantaginaceae. In “Das Pflanzenreich. IV-269. Ht. 102” ed. by A. Engler and L. Diels, Wilhelm Engelmann, Leipzig, pp.466 .
- Poole, R.W. 1974. *An Introduction to Quantitative Ecology*. McGraw-Hill, New

- York. pp.375-397.
- Ranker, T.A., S.A. Floyd and P.G. Trapp 1994. Multiple colonizations of *Asplenium adiantum-nigrum* onto the Hawaiian archipelago. *Evolution* 48(4), 1364-1370.
- Rahn, K. 1996. A phylogenetic study of the Plantaginaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 120, 145-198.
- 酒井博・佐藤徳雄・奥田重俊・川鍋祐夫 1979. わが国における牧草地の雑草群落とその動態 第1報 北海道（札幌市・帯広市周辺）における雑草群落区分. *雑草研究* 24(3), 176-181.
- 佐方敏男 1958. 日鮮産植物小記. *植物研究雑誌* 33, 28-32.
- 佐藤清明 1935. 神秘の方言 オホバコ考. *植物趣味* 4(1), 15-19.
- Sawada, S., Y. Nakajima, M. Tsukada, K. Sasaki, Y. Hazama, M. Futatsuya and A. Watanabe 1994. Ecotypic differentiation of dry matter production processes in relation to survivorship and reproductive potential in *Plantago asiatica* populations along climatic gradients. *Functional Ecology* 8, 400-409.
- Schlichting, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17, 667-693.
- Schlichting, C.D. 1989. Phenotypic integration and environmental change. What are the consequences of differential phenotypic plasticity of traits? *BioScience* 139(7), 460-464.
- Shibaïke, H., Y. Ishiguri and S. Kawano 1996. Plastic response to nutrient and light intensity gradients in populations of *Oxalis corniculata* L. (Oxalidaceae). *Plant Spec. Biol.* in press
- 柴田治 1985. 高地植物学. 内田老鶴圃, 東京, pp.308.
- 柴田治・内川公人・荒井澄・木下哲雄 1974. 美ヶ原高原の草原における植物の2次遷移. *日本生態学会誌* 24(1), 1-9.
- 島本義也 1983. 植物集団における競争効果. 大島長造編「遺伝学実験法講座⑦ 集団・行動遺伝学研究法」. 共立出版, 東京, pp.57-84.

- 進士五十八 1992. アメニティデザイン. 学芸出版社, 京都, pp.174-202.
- Snaydon, R.W. 1970. Rapid population differentiation in mosaic environment
I. The response of *Anthoxanthum odoratum* population to soil. *Evolution*
24, 257-269.
- Sokal, R.R. and F.J. Rohlf 1981. *Biometry* (2nd ed.). W.H. Freeman and
Company, New York, pp.859.
- Soltis, D.S., C.H. Haufler, D.C. Darrow and G.J. Gastony 1983. Starch gel
electrophoresis of fern: Gel and electrode buffers, and staining schedules.
Am. Fern Journal. 73(1), 9-27.
- Stearns, S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press,
New York, pp.249.
- 杉本順一 1957. 屋久島の矮小植物について. *植物趣味* 18, 2-10.
- 杉本順一 1983. 改訂増補日本草本植物総検索誌 I. 双子葉編. 井上書店, 東京,
pp. 553-555.
- 杉野守・芦田馨 1989. 雑草の伏臥反応. *近畿大農紀要* 22, 13-22.
- 舘田英典 1992. 進化遺伝学における量的形質の理論の応用. *個体群生態学会会
報* 49, 22-27.
- 竹松哲夫・竹内安智 1991. 芝生除草の基礎と応用. 博友社, 東京,
pp.285-286.
- 田中肇 1993. 花に秘められたなぞを解くために・花生態学入門・農村文化社,
東京, pp.174.
- Tanaka, T. 1976. *Tanaka's Cyclopedia of Edible Plants of the World*. Keigaku
Publishing Co., Tokyo, pp.563-564.
- 寺澤輝夫・浅野紘臣・広瀬昌平 1981. 雑草の環境適応に関する生態学的研究
第4報 遮光がメヒシバ, スベリヒユの種子生産構造に及ぼす影響. *雑草
研究* 26(1), 19-23.
- 富永達 1991. チガヤの変異と適応. *雑草研究* 36(3), 207-216.
- 角田重三郎 1976. 物質生産性. 木原均監修・高橋隆平編「植物遺伝学III 生理

- 形質と量的形質」, 裳華房, 東京, pp.300-321.
- 植田邦彦 1991. 学名と証拠標本の重要性. 雑草研究 36(3), 227-235.
- 梅本信也・小林央往・植木邦和 1989. 岡山県2千拓地におけるタカサブロウ種内2型の生態分布様式(概要). 近畿作物育種研究 34, 3-4.
- Van der Toorn, J. and T. L. Ponds 1988. Establishment of *Plantago lanceolata* L. and *Plantago major* L. among grass II. Shade tolerance of seedlings and selection on time of germination. *Oecologia* 76, 341-347.
- Van Dijk, H. and W. van Delden 1981. Genetic variability in *Plantago* species in relation to their ecology 1. Genetic analysis of the allozyme variation in *P. major* subspecies. *Theor. Appl. Genet.* 60, 285-290.
- Van Dijk, H., K. Wolff and A. De Vries 1988. Genetic variability in *Plantago* species in relation to their ecology 3. Genetic structure of populations of *P. major*, *P. lanceolata* and *P. coronopus*. *Theor. Appl. Genet.* 75, 518-528.
- Wade, M.J. and D.E. McCauley 1988a. Extinction and recolonization : their effects on the genetic differentiation of local populations. *Evolution* 42(5), 995-1005.
- 汪光熙・草薙得一・伊藤一幸 1996. ミズアオイとコナギの開花の日長反応特性. 雑草研究 41(3), 241-246.
- Wang, R.L., J.F. Wendel and J.H. Dekker 1989b. Weedy adaptation in *Setaria* spp. I. Isozyme analysis of genetic diversity and population genetic structure in *Setaria viridis*. *Am. J. Bot.* 82(3), 308-317.
- Wang, R.L., J.F. Wendel and J.H. Dekker 1989. Weedy adaptation in *Setaria* spp. II. Genetic diversity and population genetic structure in *Setaria glauca*, *S. geniculata*, and *S. faberii* (Poaceae). *Am. J. Bot.* 82(8), 1031-1039.
- Warwick, S.I. 1990a. Genetic variation in weeds- with particular reference to Canadian agricultural weeds. In “Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants.” ed. by S. Kawano, Academic Press, London, San Diego, New York, Boston, Sydney, Tokyo, Toronto, pp.3-18.

- Warwick, S.I. 1990b. Allozyme and life history variation in five northwardly colonizing North American weed species. *Pl. Syst. Evol.* 169, 41-54.
- Warwick, S.I. and D. Briggs 1978. The genecology of lawn weeds I . Population differentiation in *Poa annua* L. in a mosaic environment of bowling green lawns and flower beds. *New Phytol.* 81, 711-723.
- Warwick, S.I. and D. Briggs 1978. The genecology of lawn weeds. II. Evidence for disruptive selection in *Poa annua* L. in a mosaic environment of bowling green lawns and flower beds. *New Phytol.* 81, 725-737.
- Warwick, S.I. and D. Briggs 1979. The genecology of lawn weeds III . Cultivation experiments with *Achillea millefolium* L., *Bellis perennis* L., *Plantago lanceolata* L., *Plantago major* L. and *Prunella vulgaris* L. collected from lawns and contrasting grassland habitats. *New Phytol.* 83, 509-536.
- Warwick, S.I. and D. Briggs 1980. The genecology of lawn weeds. V. The adaptive significance of different growth habit in lawn and roadside populations of *Plantago major* L. *New Phytol.* 85, 289-300.
- Warwick, S.I. and D. Briggs 1980b. The genecology of lawn weeds. VII. The response of different growth form of *Plantago major* L. and *Poa annua* L. to simulated trampling. *New Phytol.* 85, 461-469.
- 鷲谷いづみ 1987. 種子発芽の温度による制御—非休眠種子の発芽の温度反応—. *種子生態* 17, 1-17.
- 鷲谷いづみ 1991. 植物の繁殖の季節性の進化と種子の休眠. *遺伝* 45(4), 85-89.
- Watano, Y. 1988. High levels of genetic divergence among populations in a weedy fern, *Pteris multifida*. *Pl. Spec. Biol.* 3(2), 109-115.
- Wendel, J.F. and N.F. Weeden 1989. Visualization and interpretation of plant isozymes. In “Isozymes in Plant Biology” ed. by D.E. Soltis and P.S. Soltis, Chapman and Hall, London , pp.5-45.
- Wolff, K. 1991. Analysis of allozyme variability in three *Plantago* species and a comparison to morphological variability. *Theor. Appl. Genet.* 81, 119-126.

- 矢原徹一 1988. 酵素多型を用いた高等植物の進化学的研究—最近の進歩. 種生物学研究 12, 26-55.
- 矢原徹一 1992. 植物の性の生態学. 柴谷篤弘・長野敬・養老猛司編「講座進化⑦ 生態学からみた進化」, 東京大学出版会, 東京, pp. 173-201.
- 矢原徹一 1995. 花の性—その進化を探る—. 東京大学出版会, 東京, pp. 316.
- 山口裕文 1996. 雑草の利用と文化. 近畿作物・育種研究. 41, 73-76.
- 山口裕文・梅本信也 1991. 雑草生物学概説. 雑草研究 36(1), 1-7.
- 山口裕文・梅本信也 1992. 雑草の種内変異と適応. 矢原徹一・松本忠夫・財団法人遺伝学研究会編「生物の科学 遺伝 別冊4号 適応」. 裳華房, 東京, pp.26-34.
- 山口裕文・梅本信也 1996. 伝統的水田畦畔における乾物生産. 雑草研究 41(別号 I), 194-195.
- 山河重弥 1991. 水田多年生雑草オモダカ (*Sagittaria trifolia* L.) の種内変異. 雑草研究 36(1), 8-16.
- 山本光男 1978. オオバコ(*Plantago asiatica* L.)種子の発芽と光の効果. 植物生態論集, 429-437.
- Yamamoto, Y. 1939. Materials for a flora of the Southeastern Asia, including Formosa and Ryu-kyu, south-China, Malay archipelago and others. I. J. Soc. Trop. Agr. 11, 275-281.
- 山西弘恭・福永典之 1983. 日本列島におけるオオバコ *Plantago asiatica* L. の生態型分化. 日本生態学会誌 33, 473-480.
- Yamazaki, T. 1966. Plantaginaceae. In “The Flora of Eastern Himalaya.” ed. by H. Hara, University of Tokyo, Tokyo, p. 306.
- Yamazaki, T. 1993. Plantaginaceae. In “Flora of Japan IIIa” ed. by K. Iwatsuki, T. Yamazaki, D.E. Bufford and H. Ohba, Kodansha, Tokyo, pp.384-386.
- 柳原欣彌. 1990. オオバコを用いた実験・観察 (2) —教材化をめざして—. 遺伝 44(11): 60-65.

湯本貴和 1995. 屋久島 巨木の森と水の島の生態学 ブルーバックス B-1067.
講談社, 東京, pp.201.

鄭太坤・田中俊弘・酒井英二・康廷国 1991. 車前草の生薬学的研究 (第8報)
中国産オオバコ属植物の根の形態について. 生薬学雑誌 45, 93-98.





写真1. オオバコの種類普通型の代表的な生育地（水田畦畔）



写真2. オオバコの種類minima型の生育地（神社の境内）



写真3. 自生地でのオオバコの普通型



写真4. 栽培条件下でのオオバコの普通型



写真5. 自生地でのオオバコのminima型



写真6. 栽培条件下でのオオバコのminima型

**Genecological studies on *Plantago asiatica* L.
s. l. : Microevolution of a dwarf type of *P.*
asiatica in the Shinto shrine and temple
ecosystem**

NAKAYAMA Yuichiro

Summary

Genecological differentiation is a common and widespread feature of weeds, and plays an important role in their adaptation to various habitats. Asiatic plantain, *Plantago asiatica* L. s. l. of the Plantaginaceae, encompasses numerous variations and is ecologically diversified in secular man-made habitats, including agricultural fields, grasslands, roads, parks and industrial areas. Genecological experiments were conducted to compare the morphological and life history parameters of Asiatic plantain from various habitats. As a result, an intraspecific specialized biotype, called the "minima" type, was detected in populations found on the grounds of Shinto shrines and temples. The mode of microevolution of the minima type of Asiatic plantain in the shrine and temple ecosystem is discussed from the viewpoints of the unique history of the species and the unique customs and management of the shrine and temple. A taxonomic treatment of this species is also discussed.

1. A taxonomical note on Asiatic plantain in Japan

Delimitation of species in weeds is often difficult due to lack of taxonomic information. Taxonomic confusion occurs even in a very common weed species such as Asiatic plantain. Taxonomic and horticultural treatments of Asiatic plantain in Japan were ordered by studying the taxonomic

literature and herbarium specimens.

Various opinions of the taxonomic status of Asiatic plantain have been offered. At present, most botanists may accept the name *Plantago asiatica* L. for Asiatic plantain, but the circumscriptions of *P. asiatica* L. in their sense vary, and differ from the sense of Linnaeus (1753), who first described *P. asiatica*. Such taxonomic confusion regarding Asiatic plantain may be due to a problem in typification, its widely distribution in Asian countries, and its biological characteristics, namely intraspecific variation, ecological modification and adaptive changes including some evolutionary divergence. Consequently, for the present, we should accept *P. asiatica* L. s. l. for Asiatic plantain in a broad sense, or *P. asiatica* L. var. *asiatica* sensu Ohwi (1978) or sensu Yamazaki (1993) in a narrow sense.

2. Morphological characteristics of a dwarf type of *P. asiatica* L. s. l. in the Shinto shrine and temple ecosystem

A cultivation experiment was conducted on *Plantago asiatica* L. s. l. collected from eight natural populations in Kyoto City in order to detect intraspecific variation.

Among the populations, there was a remarkable genetic variation in the morphological traits of the plants, and two intraspecific types, common and minima types, were distinguished as follows; common type: leaves larger, plagiotropic; veins 5; inflorescence longer, plagiotropic or erect; seeds larger, 3-7 per capsule; minima type: leaves smaller, decumbent; veins 3; inflorescence shorter, ascendent; seeds smaller, 4-10 per capsule.

Based on the results of ANOVA for the quantitative traits of the plants, it was considered that some environmental

factors of their habitats were closely related to the genetic variation of these two types.

Ecological distribution of these two types was investigated at 168 locations in Japan, and some environmental factors of the habitats were also defined for 11 populations in Kyoto City to examine their contribution to the ecological distribution. The common type was found on levees, paths between fields, roads, parking lots, forest floors of shrines and so on, while the minima type was found only on the ground of Shinto shrines and temples. The habitat of the minima type was characterized by relatively nutrient-poor soil, poor light conditions, low species diversity index and daily sweeping of the ground, which was remarkably different from those of the common type, resulting in differences in the kind and intensity of stress and disturbance. The two intraspecific types of *P. asiatica* seem to have undergone a process of microevolution and maintained their habitat segregation as an adaptation mechanism to the greatly different environmental conditions of their habitats.

3. Variation in life history traits of two types of *P. asiatica* L. s. l.

Life history traits were genecologically compared by using the two types collected from eight natural populations in Kyoto City.

Remarkable genetic variation was found in the life history traits between two types. The minima type produced smaller plant biomass, headed earlier, and allocated a larger fraction of dry matter to reproductive organ earlier in the life cycle. Both types produced the same number of seeds in the first year, but the common type produced a larger number of seeds in the second year.

High seed germination rates of the common type were obtained in 20, 25 and 30°C in light conditions, while the minima type showed high germination rate only in 25°C in light condition.

Based on the results of ANOVA for life history traits, it was concluded that some environmental factors of their habitats were closely related to the genetic variation of two types .

Phenological observations were made on eight natural populations of the two types to examine their life history strategies. The habitat of the common type, levees or paths between fields, was characterized by relatively high competition due to high coverage of vascular plants and low mortality of adult *P. asiatica* plants. On the other hand, the habitat of the minima type, shrine grounds, was characterized by stress and unpredictable mortality due to disturbance such as weeding, dry weather and sweeping in summer, and repair work on the shrine.

The life history strategies of two types of *P. asiatica* seem to have evolved as adaptations to the unique environment and management of their habitats.

4. Searches for the environmental factors related to the habitat segregation of two types of *P. asiatica* L. s. l. : Plastic responses to some environmental conditions

A cultivation experiment was conducted on two types of *Plantago asiatica* L. s. l. under certain controlled environmental conditions over two years in order to search for the environmental factors related to their habitat segregation.

Under various nutrient and light intensity regimes, the common type responded greater in plant biomass and less in

reproductive allocation (RA) than the minima type. Both types produced the same number of seeds under all nutrient conditions in the first year, but the common type produced a larger number of seeds under nutrient rich condition in the second year. Under shaded conditions, both types produced the same number of seeds in both years.

In response to trampling, plant biomass and RA decreased in the common type. In the minima type, plant biomass and RA increased and the number of seeds produced was greater than in the common type in the first year, but plant biomass and the number of seeds produced decreased in response to trampling in the second year.

The number of seeds produced in both types decreased in response to sweeping in the second year.

Under clipping, only the minima type produced seeds in the first year, but the common type produced a larger number of seeds in the second year.

As a result, it was hypothesized that the common type could propagate under various environmental conditions over many years on account of its adaptive phenotypic plasticity. On the other hand, not all plastic responses of the minima type to these experimental conditions were considered to be adaptive, so the minima type may be adapted only to the grounds of shrines and temples.

5. Effect of nutrient and light factors on the reproductive characteristics of two types of *P. asiatica* L. s. l. : Mechanism of their habitat segregation

The reproductive characteristics of two types of *Plantago asiatica* L. s. l. were investigated taking notice of their competitive ability under a range of nutrient and light conditions over two years in order to clarify the mechanism

of their habitat segregation. A reciprocal transplant experiment was also performed over two years using their natural habitats: a path between fields and temple grounds.

In monoculture, the minima type produced a larger number of seeds under all conditions in two years. In mixed culture, however, the common type showed higher competitive ability, and produced a larger number of seeds under all conditions in both years, while the minima type exceeded the common type in the number of seed produced only under poor nutrient and light condition (1N1L) in the first year.

On the path between fields, the habitat of the common type, the minima type was shaded by the common type and other species, so that the minima type produced a much smaller number of seeds and survived less than the common type. As a result, it was suggested that the minima type would be easily excluded by the common type in a competitive environment, on levees and paths between fields.

On temple grounds, however, the common type did not flower at all in two years, while the minima type seeded in both years. As a result, it was suggested that the common type would die before it reached critical flowering size on grounds of shrines and temples because of stress and unpredictable disturbance. On the other hand, the minima type could maintain its population only under such a unique environment, because it had smaller size at flowering, headed earlier, and allocated a larger fraction of dry matter to reproductive organs earlier in the life cycle .

6. Genetic structure of natural populations of two types of *P. asiatica* L. s. l. using isozyme variation

The genetic structure of 16 natural populations in the Kinki district of two types of *Plantago asiatica* L. s. l. was examined employing starch gel electrophoresis. Fourteen

isozyme loci were detected from four enzyme systems.

A high F value for the 16 populations indicated high inbreeding in *P. asiatica* populations.

Remarkable differences were found in the genetic structure of natural populations between two types. The minima type exhibited a lower intrapopulational genetic diversity than the common type, and tended to be fixed at one multilocus genotype in a population. In addition, for the minima type, about 80% of total genetic variation existed among populations and interpopulational differentiation was remarkable, while about 80% of total genetic variation existed within populations for the common type. It is assumed that both breeding systems and histories of populations, such as a severe size bottleneck, extinction and recolonization, can affect the differences in the genetic structures of natural populations of the two types.

The UPGMA and NJ phenogram may suggest that the minima and common types are not monophyletic groups but rather are groups derived from some distinct ancestral populations which differentiated rapidly in morphology and adaptation.