

博士論文

熱帯を起源とする外来草本 *Bidens pilosa* の
侵略性に対する温暖化の影響評価

Evaluating the impacts of climate warming on the invasiveness
of the tropical origin alien weed *Bidens pilosa*

(要約)

令和6年3月

広島大学大学院統合生命科学研究科

生命環境総合科学プログラム

大崎壮巳

目次

第1章 序論	1
第2章 <i>Bidens pilosa</i> 2変種間における発芽特性および実生の耐寒性の比較	3
第3章 <i>Bidens pilosa</i> 2変種間における繁殖特性の比較	5
第4章 コセンダングサの侵略性に対する温暖化の影響	7
第5章 総合考察	9
引用文献	10

第1章 序論

生物学的侵入とは、意図的・非意図的にかかわらず生物が本来の生息・生育地域外に人為的に持ち込まれることを指し、そのように持ち込まれた外来生物によって発生する問題を外来生物問題と呼ぶ（日本生態学会, 2002; 村中, 2010）。外来生物の侵入は世界的にも増加し続けており（Seebens et al., 2017）、気候変動や生育地の開発・汚染、乱獲・過剰利用とならぶ生物多様性を脅かす主要な要因とされている（IPBES, 2023）。加えて近年では、温暖化が外来植物の侵略を増長させることが問題視されはじめている（Walther et al., 2009; Mainka & Howard 2010; Verlinden & Nijs 2010）。しかしながら、温暖化の進行によって外来植物の侵略性がどのように変化するのか、その生理生態的メカニズムに関しては未解明な点が多く、将来的な侵入範囲や侵略性の変化を予測することが困難な状況となっている。

本研究では、熱帯起源の侵略的外来草本 *Bidens pilosa* L.に着目して、温暖化が外来植物の侵略性をどのように変化させるのかを解明することを目的とした。*Bidens pilosa* は日本国内における侵入範囲の異なる2変種が知られており、コセンダングサ (*B. pilosa* var. *pilosa*) が九州から東北地方まで侵入しているのに対して、タチアワユキセンダングサ (*B. pilosa* var. *radiata*) の侵入範囲は沖縄を含む西南諸島から鹿児島本土南部に限られている。第2-3章では、これら2変種間の生理生態的特性の違いを解明することで、温度条件が *B. pilosa* 2変種間での侵入拡大の成否にどの程度影響しているのかを考察し

た。第4章では、温度変化と温度以外の要因の複合的な作用がコセンダングサの生育に及ぼす影響を解明し、温暖化の進行によって侵略性がどのように変化するかを予測した。第5章の総合考察では、本研究で得られた結果と先行研究の知見を統合し、温暖化による熱帯起源の外来植物の侵入拡大リスクの評価および侵略性変化を解明するための研究スキームを構築した。

第2章 *Bidens pilosa* 2変種間における発芽特性および実生の耐寒性の比較

本章では、コセンダングサとタチアワユキセンダングサの発芽特性および実生の耐寒性の差を調査し、発芽から実生の定着までの生活史段階において、温度がどの程度侵入拡大の制限要因となり得るのかを解明することを目的とした。はじめに、実生の定着の成否に影響する種子のサイズが変種間でどの程度異なるのかを調べた。次に、発芽のタイミングに強く影響する種子の休眠性および発芽可能な温度域を調べた。その後、植物の生活史の中でも特にストレスに弱いとされる発芽直後の実生の耐寒性を室内実験と圃場での栽培実験で調べた。

種子サイズは、コセンダングサの方がタチアワユキセンダングサよりも大きい傾向にあり、頭花あたりの結実数もコセンダングサの方がタチアワユキセンダングサよりも有意に多い傾向が見られた。種子発芽特性に関しては、2変種ともに休眠性は確認されず、12–32℃の幅広い温度域で96–100%の発芽率を示した。実生の耐寒性に関しても変種間で差は見られず、2変種ともに-1℃の低温を経験しても生存した。また、圃場で冬季の実生の動態を調べたところ、実生の死亡率には変種間での一貫した傾向は確認されなかった。

以上のことをまとめると、*B. pilosa* 2変種間で種子サイズは明確に異なるものの、発芽温度特性に明確な差は無く、実生の耐寒性の差も顕著ではないことが明らかになった。このことから、種子発芽から実生の定着の段階に関しては、現在の侵入範囲の差が

温度条件のみでは説明できないことが明らかになった。

第3章 *Bidens pilosa* 2変種間における繁殖特性の比較

前章にて、発芽から実生の定着の段階では *B. pilosa* 2変種間の侵入範囲の差を温度条件で説明できなかつたことから、本章では繁殖特性に着目した。一般的に、自身の花粉でも受粉できる自家和合性の外来植物は、自家不和合性の外来植物よりも侵入拡大において有利であるとする「Bakerの法則」(Stebbins, 1957)が提唱されている。本研究の研究対象である *B. pilosa* 2変種の繁殖特性に関しては、Huang & Kao (2013)の研究によってコセンダングサは自殖するが、タチアワユキセンダングサは自殖しないことが報告されている。日本国内においては、コセンダングサの方がより高緯度・広範囲に侵入していることから、一見すると Bakerの法則に従っているように見える。しかしながら、*B. pilosa* は熱帯域を起源とする外来植物であるため、変種間での低温耐性の差が繁殖の成否に影響している可能性も考えられる。そこで本章では、コセンダングサとタチアワユキセンダングサの繁殖特性の差および温度条件が、侵入拡大の成否にどの程度影響しているのかを解明することを目的とした。そのために、タチアワユキセンダングサが未侵入の広島県において栽培実験を行い、変種間で繁殖成功率およびポリネーターの種や訪花頻度に差があるのかどうかを調べた。同時に、ポリネーターを排除することで結実数がどのように変化するのかを調べた。また、繁殖のタイミングに強く影響する開花誘導要因および頭花あたりのコストが変種間でどの程度異なるのかを調べた。

栽培実験の結果、未侵入の地である広島県においても、タチアワユキセンダングサ

は発芽能を有する種子を生産できることが明らかになった。また、高緯度へと侵入した際には生育期間が短くなると考えられるが、2変種ともに1カ月程度の生育期間の短縮によって繁殖成功率がやや低下する傾向が見られたものの、有意差は無かった。2変種ともにポリネーターを排除することで結実数は減少したが、その影響はコセンダングサ（約30%減少）よりもタチアワユキセンダングサの方が顕著であった（約90%減少）。ポリネーター調査の結果、自家不和合性の傾向が強いタチアワユキセンダングサには、コセンダングサよりも多くの種のポリネーターが訪花していた。しかし、頭花あたりの訪花頻度には2変種間で有意な差が見られなかった。開花誘導要因は、2変種ともに短日条件および実生が一定サイズ以上に成長することであったが、頭花あたりのコストが大きいタチアワユキセンダングサの方が、コセンダングサよりも開花に至る実生の最小サイズが大きかった。

以上のことをまとめると、タチアワユキセンダングサが未侵入の広島県において、生育期間の短縮や繁殖期間の低温、ポリネーターの不在といった繁殖を制限すると考えられた要因の影響は2変種ともに確認されなかった。しかしながら、自家不和合性の傾向が強いタチアワユキセンダングサは、侵入の初期に一定以上の個体数・個体密度が必要で、繁殖により多くのコストがかかるという点でも侵入拡大において不利であることが示された。

第4章 コセンダングサの侵略性に対する温暖化の影響

温暖化がコセンダングサの侵略性をどのように変化させるのかを解明するために、本種のフェノロジーに着目して研究を行った。はじめに、同一水系の温度環境が異なる2地点に生育する遺伝的に同一な2つの個体群を用いて、フェノロジーの比較を行った。その後、コセンダングサのフェノロジーの制御要因（発芽温度特性や開花誘導要因）を明らかにするために、室内実験や栽培実験を行った。これらの結果をもとに、温暖化によってコセンダングサのフェノロジーがどのように変化するのかを解明した。また、外来植物の侵略性の指標である繁殖圧（年間の種子生産数）を用いて、温暖化によるフェノロジーの変化がコセンダングサの侵略性をどのように増加させ得るのかを簡易モデルによって評価した。

室内実験の結果、コセンダングサの種子には休眠性が無く、5℃から発芽可能であることが明らかになった。このことから、温暖化は発芽タイミングを早めると考えられ、実際に温暖な個体群では冬季の発芽および実生の成長が顕著であった。加えて、このような発芽タイミングの早まりと冬季の実生成長の促進は、コセンダングサのフェノロジーにさらなる変化を引き起こすことが明らかになった。本来、コセンダングサの開花期間は9-11月とされているが、野外調査では12月から翌年の4月にかけて開花している実生が複数確認された。このような「春開花」は、温暖な環境下の個体群でより多く確認された。栽培実験の結果、「春開花」の現象を解明するうえで重要となるのが、短

日条件と開花に至る最小サイズであることが明らかになった。その他にも、温度環境の異なる2個体群間でのフェノロジーの比較では、温暖な個体群の方で繁殖期間の開始の早まりや延長が確認された。

温暖化の進行によって冬季(短日条件下)の発芽および実生の成長が促進されると、「春開花」といったフェノロジーの変化がより顕著になると考えられる。このような温暖化の影響を考慮してコセンダングサの繁殖圧の変化を予測した結果、春開花によるフェノロジーの変化は、単純な生育期間の延長よりも遥かに大きくコセンダングサの侵略性を増大させることが明らかになった。

第5章 総合考察

本研究では、温暖化が外来植物に与える影響を明らかにするために、熱帯を起源とする侵略的外来草本 *Bidens pilosa* に着目し、温暖化の影響を①侵入範囲の拡大と、②侵略性の変化の2つに大別して研究を行った。その結果、*B. pilosa* に関しては、侵入範囲の拡大・侵略性の増大のどちらにおいても、温度以外の要因を考慮する重要性が示された。そこで本章では、本研究で得られた結果と先行研究の知見を統合し、温暖化による熱帯起源の外来植物の侵入範囲の拡大および侵略性の増大リスクを評価するための研究スキームを構築した。

引用文献

日本生態学会（編）（2002）外来種ハンドブック. 村上興正, 鷺谷いづみ（監修）, 地人書館.

村中孝司（2010）第2章 外来生物とは？ 種生物学会（編）, 外来生物の生態学 進化する脅威とその対策. 文一総合出版 pp. 25–37.

Huang YL, Kao WY (2013) Different breeding systems of three varieties of *Bidens pilosa* in Taiwan. *Weed Res* 54:162–168.

IPBES (2023). Summary for policymakers of the thematic assessment report on invasive alien species and their control of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Roy HE, Pauchard A, Stoett P, Renard TT, Bacher S, Galil BS, Hulme PE, Ikeda T, Sankaran KV, McGeoch MA, Meyerson LA, Nuñez MA, Ordonez A, Rahlo SJ, Schwindt E, Seebens H, Sheppard AW, Vandvik, V (eds.). IPBES secretariat, Bonn, Germany.

Mainka SA, Howard GW (2010) Climate change and invasive species: double jeopardy. *Integr Zool* 5:102–111.

Seebens H, Blackburn TM, Dyer EE, Genovesi P, Hulme PE, Jeschke JM, Pagad S, Pyšek P, Winter M, Arianoutsou M, Bacher S, Blasius B, Brundu G, Capinha C, Celesti-Grapow L, Dawson W, Dullinger S, Fuentes N, Jäger H, Kartesz J, Kenis M, Kreft H, Kühn I, Lenzner B, Liebhold A, Mosena A, Moser D, Nishino M, Pearman D, Pergl J, Rabitsch W, Rojas-Sandoval J, Roques A, Rorke S, Rossinelli S, Roy HE, Scalera R, Schindler S, Štajerová K, Tokarska-Guzik B, Kleunen van M, Walker K, Weigelt P, Yamanaka T, Essl F (2017) No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nat Commun* 8: 14435.

Stebbins GL (1957) Fertilization and population variability in the higher plants. *Am Nat* 91:337–354.

Verlinden M, Nijs I (2010) Alien plant species favoured over congeneric natives under

experimental climate warming in temperate Belgian climate. *Biol Invasions* 12:2777–2787.

Walther GR, Roques A, Hulum PE, Sykes MT, Pyšek P, Kühn I, Zobel M, Bacher S, Botta-Dukát Z, Bugmann H, Czúcz B, Dauber J, Hickler T, Jarošík V, Kenis M, Klotz S, Minchin D, Moora M, Newtwin W, Ott J, Panov VE, Reineking B, Robinet C, Semchenko V, Solarz W, Thuiller W, Vilá M, Vohland K, Settele J (2009) Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends Ecol Evol* 24:686–693