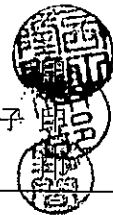


博士学位論文審査報告書

申請者氏名	稗田 真也 (ひえだ しんや)
学位の種類	博士 (環境科学)
論文題目	琵琶湖に侵入した特定外来生物オオバナミズキンバイの 分類と生活史特性
学籍番号	1756002
学歴	平成 27年 4月 滋賀県立大学大学院環境科学研究科 環境動態学専攻博士前期課程入学 平成 29年 3月 同上修了 平成 29年 4月 滋賀県立大学大学院環境科学研究科 環境動態学専攻博士後期課程入学
論文審査委員会	委員長 滋賀県立大学環境科学研究科 教授 西田隆義 委員 滋賀県立大学環境科学研究科 教授 浦部美佐子 委員 滋賀県立大学環境科学研究科 准教授 野間直彦



学位論文の概要

本研究は、琵琶湖に侵入して繁茂し、琵琶湖の生態系に対して大きな影響を与えている侵略的外来種オオバナミズキンバイを対象として、その生物学的実体、可塑性に基づく生活形多型および種子繁殖の可能性を解明することで、本種の高い侵略性をもたらす機構と効率的な防除対策について考察したものである。

第1章では、外部形態と染色体数を調べ、海外の博物館等に所蔵されているタイプ標本のデータと比較することで、本種の生物学的実体の解明を目指している。その結果、外部形態も染色体数も、亜種ウスゲオオバナミズキンバイに該当することが分かった。さらに、国内集団のクローン解析を行い、琵琶湖集団は近畿地方の集団および遠く離れた千葉県手賀沼集団と同じクラスターを形成すること、しかし鹿児島県集団とは異なるクラスターであることが判明した。侵略性が問題視されている近畿および手賀沼集団はいずれも同じクラスターに属するクローンであることから、侵略性は種レベルでなくクローンのクラスターレベルで決まることを示唆した。

第2章では、第1章の結果と花卉数の調査に基づき、過去の分類学的記載と標本調査との整合性を検討することで、学名の措置を行っている。

第3章では、本亜種の群落構造を、形態的可塑性に基づく3つの生活形と対比させて明らかにしている。本亜種には、浮葉形・抽水形・陸生形の3つの生活形が同一個体内に存在し、水深の深い開水面では浮葉形が、発達した水域群落では抽水形が、陸上では陸生形がそれぞれ優占的に繁茂していた。こうした3生活形が、開水面から陸上までの異なる水辺環境にそれぞれ適応することで、本亜種は高い競争能力と侵略性を発揮していると考えられた。

第4章では、種子繁殖の可能性を評価するために、花の袋掛け実験を行い自動自家受粉で結実するか否かを調べ、次いで、野外で送粉と結実の過程について調べている。袋掛け実験の結果、本亜種は自動自家受粉せず、結実には送粉者が不可欠であることが分かった。野外で訪花者相を調査したところ、22分類群・223個体の昆虫が訪花したことが分かった。これらの訪花者の中から、結実に寄与する有効送粉者を、訪花数、結実率の関係を統計的に解析し推定したところ、外来種のセイヨウミツバチと在来のハナバチ類が有効送粉者であることが分かった。セイヨウミツバチは開花期前半に、在来ハナバチ類は開花期後半に送粉者として結実に寄与していた。本亜種の送粉と結実は、前半は主に外来種のセイヨウミツバチが担い、後半は主に在来のハナバチ類が担っていた。

第5章では、種子の休眠打破の条件について総合的に検討している。水生植物の発芽には、温度・乾湿・果実や種子の保存条件などが影響する可能性があるため、これらの条件を組み合わせ発芽実験を行った。その結果、果実や種子が泥中に埋没して保存されることが、発芽率を高める上で重要であり、その他の条件は発芽率にわずかしか影響しないことが明らかになった。本亜種の果実や種子は、水中に落下し泥中に埋没して保存される可能性が高いことから、駆除後の発芽・再生に注意が必要と考えられた。

第6章では、発芽後の実生の生存過程について、野外調査を実施し、検討している。調査した実生は、在来の植食性昆虫であるキタカミナリハムシの食害や強度の乾燥、そして植物体による被陰により、すべて死滅した。調査した実生がすべて死亡したため、本亜種の増殖や分布拡大に種子繁殖がどの程度寄与しているかは評価できなかった。

第7章では、得られた結果に基づき、総合的に考察している。いわゆるオオバナミズキンバイ（広義）の中でも、侵略性が高いのは特定のクラスターに属するクローンだけである蓋然性が高いこと、高い侵略性をもたらす機構として、形態可塑性による3つの生活形の形成と生活形に応じた複合的な成長戦略が示唆された。最後に、それぞれの生活形に応じた効率的な防除策が検討されている。

論文の審査結果

論文審査委員会は、稗田真也が提出した学位申請論文が博士（環境科学）を授与するに値すると判定した。審査過程と審査結果の概要は以下の通りである。

令和元年度第9回環境科学研究科会議において、申請者が提出した学位申請を受け、生態系保全研究部門の西田隆義教授、浦部美佐子教授、および野間直彦准教授を委員とする論文審査委員会の設置が承認された。同委員会において、学位申請論文の査読を行うとともに委員会会議を開催し論文内容を審査した。さらに、学位論文審査報告会において最終試験を実施し、試験終了後、委員会による学位審査を行った。

本論文は、琵琶湖に侵入し、在来生態系に対する脅威となっている、いわゆるオオバナミズキンバイを研究対象として、その生物学的実体と生活史を包括的に解明したものである。

第1章では、琵琶湖系統の植物体について形態と染色体数の調査を行い、結果を過去の記

載と比較することで、琵琶湖系統が亜種ウスゲオオバナミズキンバイであることを突き止めている。同亜種は、欧州諸国へ侵入して繁茂していることから、欧州諸国での研究成果を琵琶湖での防除に活かせる可能性が高い。さらに、遺伝子のクローン構造を調べることで、日本に侵入した亜種ウスゲオオバナミズキンバイは大きく2つのクラスターに分かれ、琵琶湖を含む近畿地方と千葉県手賀沼が同じクラスターに属すること、鹿児島県の集団は別のクラスターに属することを明らかにしている。日本国内で急激な分布拡大をもたらしているのは、琵琶湖と同じクラスターのクローンであることが明らかになったので、今後はこのクラスターのクローンに注目することが生態系を保全する上で重要であろう。さらに、侵略性の高いクローンと低いクローンを比較することで、侵略性をもたらす形質とその遺伝的背景を突き止める可能性がもたらされた。

第4～6章では、本亜種の種子繁殖の可能性について検討している。本亜種は、主に茎断片によって無性的に分布拡大しているとみなされてきた。しかし、適応度コストの高い大きな花を多数開花させるなど、種子繁殖を想定せずに適応的な説明をすることが困難な現象があった。

第4章では、袋掛け実験により、訪花昆虫がいなければ結実しないこと、主要な送粉者が外来のセイヨウミツバチと在来のハナバチ類であることを明らかにしている。外来種同士が相利共生関係を結ぶことで、侵入をさらに促進する現象は、侵入溶融 (invasion meltdown) と呼ばれ保全生態学の分野で注目を集めている。本研究の結果は、亜種ウスゲオオバナミズキンバイとセイヨウミツバチ間で侵入溶融が生じていることを明確に示している。

第5章では、種子の発芽条件について網羅的に調べ、果実や種子が泥中に埋没し保存されることが、発芽率を高める上で重要なことを明らかにした。水生植物は、複雑な休眠特性を持つので、特定の実験条件下で観察された発芽率が、野外での実態を適切に反映しているか疑問視されてきた。本研究では、野外で実現している条件である「種子が泥中に保存されること」が、発芽率を高める上でとりわけ重要であることを明らかにし、本亜種が種子繁殖する可能性が高いことを示した。

第6章では、野外で実生を追跡することで、実生の生存・死亡過程を調べている。観察したすべての実生が死滅したため、本亜種の増殖や分布拡大に対する種子繁殖の寄与については判断できない。しかし、在来の植食者であるキタカミナリハムシが実生の重要な死亡要因であることは、防除の上で重要な情報である。在来天敵の効果が確認されたことは、今後の防除策に寄与すると期待できる。

これらの研究成果の一部は、下記の査読付論文として公表されている。

- ① 上河原献二・稗田真也。2018。侵略的外来植物オオバナミズキンバイにイングランド社会はどのように対応してきたのか。環境情報科学 47: 76-83。
- ② Hieda S, Kaneko Y, Nakagawa M and Noma N (accepted) *Ludwigia grandiflora*

(Michx.) Greuter & Burdet subsp. *hexapetala* (Hook. & Arn.) G. L. Nesom & Kartesz, an invasive aquatic plant in Lake Biwa, the largest lake in Japan. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*.

- ③ Hieda S, and Noma N (2019) Leaves as propagules of the invasive aquatic plant *Ludwigia grandiflora* subsp. *hexapetala* in Lake Biwa. *地域自然史と保全* 41 (2) : 151-153.
- ④ 稗田真也・植村修二・野間直彦 (受理) アメリカミズキンバイとよばれる *Ludwigia decurrens* と *L. longifolia* (アカバナ科) の推奨される和名. *大阪市立自然史博物館研究報告*.

本論文では、これまで実体が不明だった琵琶湖の“オオバナミズキンバイ”について、その生物学的実体が“亜種ウスゲオオバナミズキンバイ”の特定のクローンであることを突き止めるとともに、これまで不明だった種子繁殖の可能性について詳細に調べている。これらの成果は、本亜種の侵略性をもたらす機構の解明と、効率的な防除策の構築に役立つものと期待できる。

以上のことから、論文審査委員会は本論文が博士 (環境科学) を授与するに値するものと認めた。