

踏みつけ攪乱と被陰ストレスの異なる土地利用タイプにおける在来オオバコと外来オオバコの個体群分布

鞠子, 典子 / NISHINARI, Noriko / 鞠子, 茂 / MARIKO, Noriko / MARIKO, Shigeru / 西成, 典子

(出版者 / Publisher)

法政大学多摩研究報告編集委員会

(雑誌名 / Journal or Publication Title)

法政大学多摩研究報告 / Bulletin of Hosei University of Tama

(巻 / Volume)

29

(開始ページ / Start Page)

9

(終了ページ / End Page)

16

(発行年 / Year)

2014-05-30

(URL)

<https://doi.org/10.15002/00010288>

踏みつけ攪乱と被陰ストレスの異なる土地利用タイプにおける在来オオバコと外来オオバコの個体群分布

鞠子典子¹⁾・西成典子²⁾・鞠子 茂³⁾

Population distributions of native and alien *Plantago* species across land-use types with differences in trampling disturbance and shading stress

Noriko MARIKO, Noriko NISHINARI and Shigeru MARIKO

キーワード：踏みつけ攪乱、被陰ストレス、外来植物、在来植物、オオバコ、ヘラオオバコ、ツボミオオバコ

Keywords: Trampling disturbance, shading stress, invasive alien species, native species, *Plantago asiatica* L., *P. lanceolata* L., *P. virginica* L.

I はじめに

わが国は多様な地形と気候をもつ島国であるため、移動能力のない植物の種多様性は極めて高く、野生植物の約4割が固有種となっている。近年のグローバル化により外来植物の侵入・蔓延が急速に進んだことから、生態学や雑草学を専門とする研究者の多くは外来植物と競争関係にある在来植物が絶滅に追い込まれる可能性を指摘している（宮下，2003；西田，2014）。そのため、外来生物法の施行（2005年6月）などの法的な整備が進められ、外来植物による被害が科学的根拠に基づいて予測できる場合は、国によって有効な輸入規制や防除措置を行うことが可能となった。科学的な根拠に基づいた法律の運用を可能にする手段として新たに開発されたのが、「雑草リスク評価」と呼ばれる新しい研究分野である。そのためのガイドラインの作成がFAOの主導で行われており、わが国でもその適用についての検討が行われている（黒川，2003）。

雑草リスク評価には2つの目的がある。一つは、これから導入される植物が雑草化する可能性、もう一つはすでに侵入した強害雑草を防除する優先順位の決定である。これらの目的を達成するためには、導入する外来植物やすでに侵入した外来植物の「歴史・生物地理学的特性」や「生物学的・生態学的特性」に関する科学的評価（判断）基準の設定が必要となる（西田，2007；西田，2014）。判定基準の設定に必要な主要な科学的知見は、外来植物における侵入可能な環境条件、繁殖体の散布様式や能力、在来植物に対する影響に関する様々な生態学的特性である（Pheloung *et al.*, 1999; Timmins and Owen, 2001）。したがって、今後の雑草リスク評価による外来植物の侵入阻止と防除、在来植物への被害回避に向けた取り組みを実効力のあるものとするためには、これらの生態学的特性についての知見の集積が求められる。また、すでに1621種類の外来植物が帰化している現状を踏まえるならば（榎本，2011）、在来植物に対する影響評価についての研究が喫緊の課題となってい

1) 早稲田大学理工学研究所

2) 大妻女子大学家政学部

3) 法政大学社会学部

る。こうした背景から、著者らはすでに侵入・蔓延している外来植物および近縁な在来植物を対象とした比較生態学的研究を行ってきた。

本論文では、身近な雑草として知られているオオバコ属 (*Plantago*) に属する外来植物と在来植物を対象として行った研究成果について報告する。在来オオバコとしてオオバコ (*P. asiatica* L.)、外来オオバコとしてヘラオオバコ (*P. lanceolata* L.) とツボミオオバコ (*P. virginica* L.) を調査対象とした。環境省はヘラオオバコを要注意外来生物リストに記載している (環境省 HP)。また、上記3種は、全国的に分布が確認され、局所的な分布が重複すると言われているが、これまでに生育環境と関連付けた体系的な調査は行われていない。本論文では、これら3種のオオバコ属植物がどのような環境に分布するのかを明らかにするために、環境条件の異なる様々な土地利用タイプにおける出現個体数 (個体群密度) と生育環境との関係を検討し、オオバコ3種の生態学的特性について考察することにした。なお、同属のオオバコ植物を研究対象とした理由は2つある。一つは、類似したニッチをもつ近縁種は種間相互作用がはたらくので、外来種が在来種に与える影響を評価するのに都合がよいからである。もう一つは、個々のオオバコ属植物に関する生態学的研究報告がいくつかあり、本研究の結果を考察する際に有用な情報が多いことである (Sawada *et al.*, 1983; Sawada and Sugai, 1984; Matsuo, 1989; van Damme, 1992; Kobayashi *et al.*, 2001; Mariko *et al.*, 2007)。

オオバコ属植物の生育環境を普遍的・統合的に評価するために、Grime (1977; 1979) によって提唱された適応戦略モデル (CSR モデル) における環境評価軸 (環境ストレスと攪乱) に注目した。CSR モデルとは、多種多様な環境要因をストレスと攪乱という2つの環境要因に大別した場合に3つの適応戦略を識別できるとする理論である。ストレスと攪乱のレベルをそれぞれ2分 (大きい、小さい) した場合、ストレス大／攪乱大、ストレス大／攪乱小、ストレス小／攪乱小、ストレス小／攪乱大という4つの組み合わせからなる環境を設定できる。このうち、ストレス大／攪乱大という最も厳しい環境に対する適応戦略は進化しないと考えられることから、残り3つの

環境に対する適応戦略を認めることができる。ストレス大／攪乱小、ストレス小／攪乱小、ストレス小／攪乱大の環境に適応した戦略をもつ植物は、それぞれストレス耐性型植物 (S, stress tolerators)、競争型植物 (C, competitors)、攪乱依存型植物 (R, ruderals) と呼ばれている。さらに、これらの3タイプのうち2つ以上の戦略を合わせもつ植物も存在することから、全部で7種類の適応戦略を識別できる。本論文では、研究対象とした3種のオオバコ植物の適応戦略について考察するが、そのためにはオオバコ植物の侵入・定着プロセスに影響を与えるストレス要因と攪乱要因として適切なものを選定し、定量的に評価しなければならない。ここでは、オオバコ属雑草の栄養生長に関わる生理生態的特性 (定着プロセス) や繁殖に関わる種子散布様式 (侵入プロセス) に着目して、光環境と土壤硬度環境要因を測定することにした。典型的なロゼット植物であるオオバコ属雑草は被陰を受けやすいことから、受光できる光量はオオバコ属雑草の侵入・定着に関わる重要な環境ストレス (被陰ストレス) の一つと考えられる (van der Aart and Vulto, 1992; 芝池, 2007)。また、オオバコ属雑草は踏みつけによる攪乱 (踏みつけ攪乱) を受けやすい場所を生息地とする種が多いことから、土壤硬度は攪乱の強弱を表す環境要因として適していると考えられる (Ikeda, 2003)

II 調査方法

調査地は茨城県つくば市内とその周辺 (中心地の位置: 北緯 36 度 5 分、東経 140 度 5 分) とした。調査地域の年平均気温は約 14.5°C、年降水量は約 1300 mm である。調査対象としたのは、上記オオバコ属3種が出現する可能性のある以下の7つの土地利用タイプ、すなわち、未舗装道路 (unpaved road)、路傍 (roadside)、河川土手 (river dike)、草原 (grassland)、児童公園 (playground)、果樹園 (orchard)、林道 (forest path) とした。それぞれの土地利用タイプに対して 30 m のライントランセクトを3本取り、そのトランセクト上に16個の 50 cm × 50 cm コドラートを2 m おきに設置した (1土地利用タイプ当たり 48 コドラート)。

オオバコ属植物は分枝して娘ロゼット (side rosette) を形成するものがあるが、それによる栄養繁殖はな

いので個体群の維持や拡大には種子繁殖が重要になる (van Damme 1992)。したがって、種子が結実する時期まで個体が生残しているとすれば、その個体は個体群の維持・拡大に役立っている可能性が高いと考えられる。そこで、オオバコ属3種の結実最盛期 (オオバコとヘラオオバコは7月、ツボミオオバコは5月) に、各コドラート内の個体群密度、光強度、土壌硬度を調査した。また、コドラートに出現したすべての植物について被度を調べ、オオバコ属3種以外で高い優占度をもつ上位3種 (共存種、coexisting species) を判定した。コドラートの相対光強度 (relative light intensity: RLI, %) と土壌硬度 (soil hardness: SH, kg cm^{-2}) は、コドラート内を均等割りした4つの正方形のそれぞれ中央部4点で測定し、その平均値をコドラートの代表値とした。RLIは光量子計 (Model LI-250, LI-COR, USA) を用いて、曇天日にオープンな場所 (R_o) とコドラート内のオオバコ植物の葉群直上 (R_i) で光合成有効波長域の光量子束密度を同時測定し、 $RLI = R_i / R_o \cdot 100 (\%)$ として求めた。SHは山中式土壌硬度計 (Model DIK-100, 大起理化学工業, 東京) を用いて測定した。

Ⅲ 結果と考察

土地利用タイプの環境特性とオオバコ属3種の生態的特性

RLI と SH の平均値 ($\pm$ 標準偏差) およびレンジ (最小値~最大値) は土地利用タイプごとに異なった (Table 1)。オオバコ属植物の葉群上の RLI は未舗装道路、河川土手、路傍、児童公園、草原、果樹園、林道の順で高い値となった。RLI のレンジは児童公園で最も大きかったが、そこでは、オープンな場所と植栽樹木に被陰された場所が混在していたためと考えられた。SH は未舗装道路で極端に高い値を示し、レンジも大きかった。次いで児童公園、路傍、河川土手、林道が比較的高く、草原と果樹園で最も低い値となった。

RLI が低いサイトでは被陰ストレスが強いと判断される (Table 1)。被陰ストレスの大きい草原、果樹園、林道では、オオバコよりも自然高 (草丈・樹高) が高く、密な葉群構造 (葉面積密度など) をもつ植物が共存していた。草原の場合はススキなどの高茎イネ科草本植物、果樹園や林道の場合はクリ、アカマツなどの樹木が草丈の低いオオバコ属植物を被陰していた。

Table 1 Relative light intensity (RLI), soil hardness (SH), maximum population density (Pa: *P. asiatica*; Pl: *P. lanceolata*; Pv: *P. virginica*), and top-three coexisting dominant species in the land-use types.

Land-use type	RLI %	SH kg cm^{-2}	Maximum population density m^{-2}			Coexisting dominant species
			Pa	Pl	Pv	
Unpaved road	87 $\pm$ 11.1 (38—100)	21 $\pm$ 12.9 (4—60)	148	48	88	<i>Poa annua</i> , <i>Trifolium repens</i> , <i>Taraxacum officinale</i>
Roadside	62 $\pm$ 16.7 (14—90)	10 $\pm$ 3.5 (2—16)	244	24	14	<i>Briza maxima</i> , <i>Equisetum arvense</i> , <i>Vicia sepium</i>
River dike	64 $\pm$ 23.9 (22—99)	7 $\pm$ 3.1 (2—14)	340	28	20	<i>Trifolium pratense</i> , <i>Setaria glauca</i> , <i>Trifolium repens</i>
Playground	45 $\pm$ 37.1 (2—100)	15 $\pm$ 6.1 (2—28)	112	-	20	<i>Trifolium repens</i> , <i>Zoysia japonica</i> , <i>Castanopsis sieboldii</i>
Grassland	29 $\pm$ 25.3 (1—75)	4 $\pm$ 3.5 (1—16)	24	144	632	<i>Festuca arundinacea</i> , <i>Miscanthus sinensis</i> , <i>Lolium perenne</i>
Orchard	24 $\pm$ 13.6 (1—51)	4 $\pm$ 1.5 (1—8)	128	-	-	<i>Stenactis annuus</i> , <i>Equisetum arvense</i> , <i>Castanea crenata</i>
Forest path	9 $\pm$ 8.8 (1—32)	6 $\pm$ 2.9 (1—17)	32	-	-	<i>Pleiblastus chino</i> , <i>Quercus myrsinaefolia</i> , <i>Pinus densiflora</i>

Results of RLI and SH show a mean $\pm$ S.D.(n=48). Figures in parentheses show a range, the minimum and maximum values.

SHは踏みつけ強度を反映する環境要因であると考ええると、踏みつけ攪乱が最も大きいサイトは未舗装道路であり、次いで児童公園、路傍、河川土手の順となった。また、RLIは植物高の高い共存種の被度と強い正の相関関係を示したことから（データ未表示）、林道、果樹園、草原はオオバコ属植物にとって共存種による被陰ストレスが大きい土地利用タイプであると考えられた。

最大個体群密度（1m²あたり）は調査サイト間で大きく異なった（Table 1）、オオバコで最も高密度だったのが河川土手の340個体、次いで未舗装道路で148個体であった。ヘラオオバコとツボミオオバコでは、草原で最も高い個体群密度が観察され、それぞれ144個体と632個体であった。次いで、未舗装道路の48個体と88個体であった。最大個体群密度1位のサイトは種によって異なったが、次点は3種とも未舗装道路で一致した。また、3種は路傍、河川土手、児童公園などでも比較的高い個体群密度が観察された。未舗装道路、路傍、河川土手、児童公園は人間による踏みつけという攪乱行為が不定期に与えられてい

る場所であるという共通点がある。踏みつけ攪乱が大きいことは、実測されたSHが比較的高いことから裏付けられた。以上より、在来種のオオバコのみならず外来種のヘラオオバコ、ツボミオオバコについても踏み跡植物としての性格が備わっていると考えられた（Ikeda, 2003）。また、Grime（1977; 1979）が提唱したCSRモデルに当てはめれば、3種とも攪乱依存型植物（R植物）であると判定される。

オオバコ属植物の多くの種は、茎の節間を伸ばせずに根出葉を形成する。地際から放射状に伸長する根出葉は他種による被陰を受けやすいので、光資源の獲得競争に不利な遺伝的形質である（van der Aart *et al.*, 1992）。したがって、オオバコ属植物は被陰ストレスに対して耐性型または回避型の戦略を発達させていると予想される。しかし、被陰ストレスの大きい果樹園や林道では、オオバコのみが分布していたことから（Table 1）、被陰ストレス耐性には種間差があるのかもしれない。また、果樹園に次いで強い被陰ストレスもつ草原には、オオバコだけでなく、ヘラオオバコやツボミオオバコが高密度の個体群を形

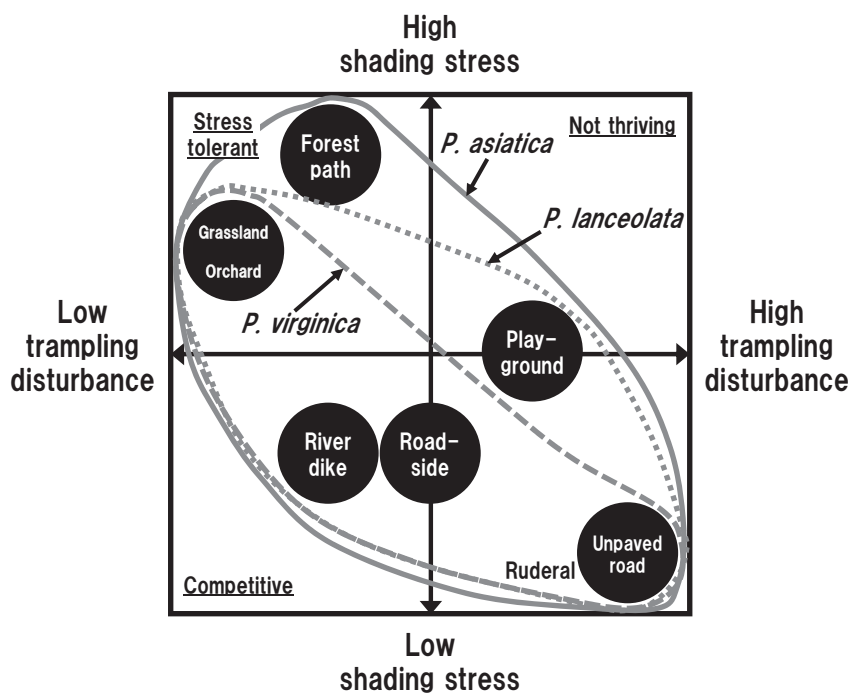


Fig. 1 Functional location of land-use types and native and alien *Plantago* species (native: *P. asiatica*; alien: *P. lanceolata*, *P. virginica*) plotted on the orthogonal coordinate system with x-axis of shading stress and y-axis of trampling disturbance. Grime (1977) suggests the existence of three adaptive strategies depending on the encountered levels of stress and disturbance: competitive (second quadrant), stress-tolerant (third quadrant), ruderal (fourth quadrant). An adaptive strategy cannot occur where disturbance and stress are both high.

成していた。この観察結果は、被陰ストレス耐性の種間差に関する議論は土地利用タイプの様々な特性と種の生態学的特性との関係を考慮して行わなければならないことを示している。そこで、オオバコ属3種の被陰ストレス耐性については、土地利用タイプごとに環境と個体群の関係を解析する次のセクションで議論したい。

以上の考察をまとめたのが Fig. 1 である。本図は、Table 1 における各土地利用タイプの RLI と SH の平均値を5段階評価（RLI は 0～100% を 20% ずつ 5 分割、RH は 0～25 kg cm⁻² を 5 kg cm⁻² ずつ 5 分割）して被陰ストレスと踏みつけ攪乱を軸とした座標系を作り、土地利用タイプの位置をプロットしたものである。また、3種のオオバコ属植物が出現した土地利用タイプを線で囲んである。

オオバコ属植物の個体群分布と生育環境

オオバコ属植物が出現したコドラートにおける個体群密度を RLI（横軸）と SH（縦軸）からなる座標系にプロットしたのが Figs. 2～4 である（以下、RLI-SH- 個体群密度プロットと呼ぶ）。RLI-SH- 個体群密度プロットは全土地利用タイプを一緒に表したものと、土地利用タイプごとに分けて表したものを含む。プロットされた円の大きさは個体群密度の大小を相対的に表したものであり、最も大きな円における個体群密度は Table 1 に記されている値と同じである。ただし、オオバコ属3種の最小個体群密度は

いずれの土地利用タイプでもゼロだったので Figs. 2～4 には記していない。

全土地利用タイプのデータをプロットした場合、オオバコとヘラオオバコでは 10% 以上の RLI で高密度の個体群が観察された(Figs. 2～3)。ツボミオオバコでは、30% 以上の RLI で高い個体群密度を示した(Fig. 4)。また、オオバコ属3種の個体群は SH が 30 kg cm⁻² 以上のコドラートでは存在しなかった。オオバコとヘラオオバコでは、30 kg cm⁻² 以下のコドラートで一様に出現したが、ツボミオオバコでは 20～30 kg cm⁻² のレンジではほとんど出現しないことが明らかとなった。RLI と SH の関係を考慮すると、オオバコとヘラオオバコでは、RLI が 60% を超えないと 10 kg cm⁻² 以上の SH をもつコドラートでは出現しない傾向が見られたが、ツボミオオバコではその傾向は見られなかった。

Grime (1977; 1979) は攪乱とストレスの双方が強くはたらく場所を好むような生活戦略は存在しないと述べている。これを認めるならば、踏みつけ攪乱と被陰ストレスが強く表れるところ、すなわち高い SH と低い RLI をもつ場所にはオオバコ属3種は侵入・定着しないことになる。Fig. 1 と同様、全土地利用タイプをまとめた RLI-SH- 個体群密度プロット (Figs. 2～4) は、高 SH、低 RLI 条件にはオオバコ属植物の個体群は存在せず、Grime の説を支持する結果になった。

土地利用タイプ別の RLI-SH- 個体群密度プロットから、未舗装道路では3種とも 80% 以上の RLI、10% 以上の SH (6 kg cm⁻² 以上) に高密度で分布して

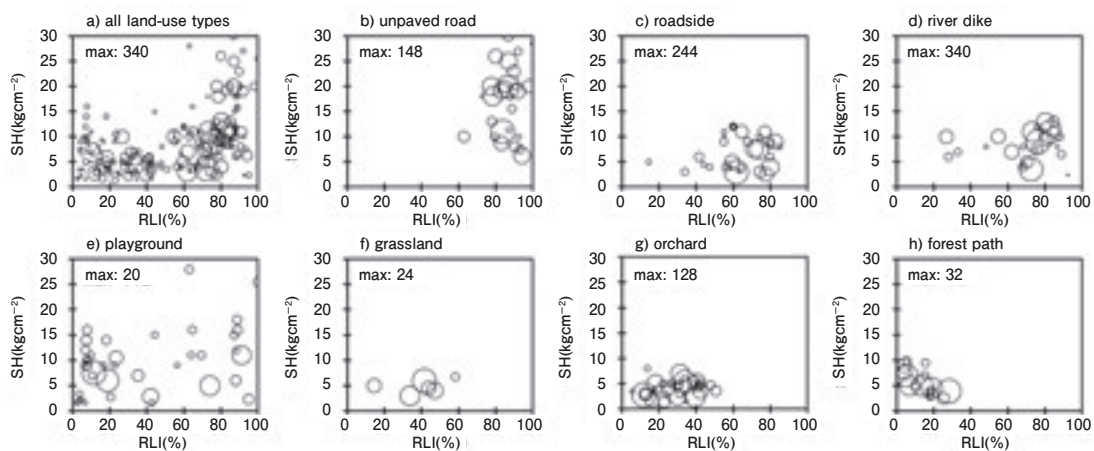


Fig. 2 Relationships between population density of native *Plantago* species (*P. asiatica* L.), relative light intensity (RLI) and soil hardness (RH). The size of circles shows the relative amplitude of population density to the maximum population density (max) in *Plantago*-existing quadrats of all land-use types and individual landuse types.

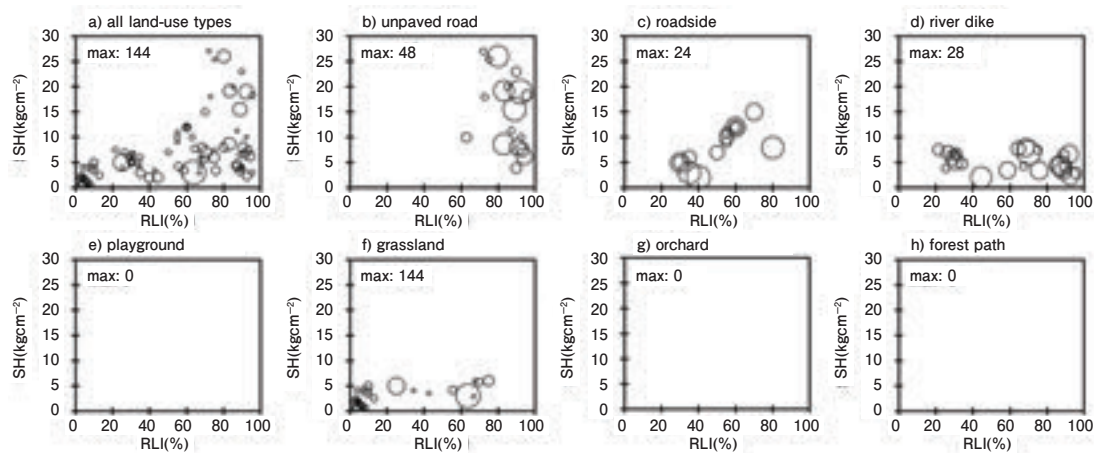


Fig. 3 Relationships between population density of alien *Plantago* species (*P. lanceolata* L.), relative light intensity (RLI) and soil hardness (RH). The size of circles shows the relative amplitude of population density to the maximum population density (max) in *Plantago*-existing quadrats of all land-use types and individual landuse types.

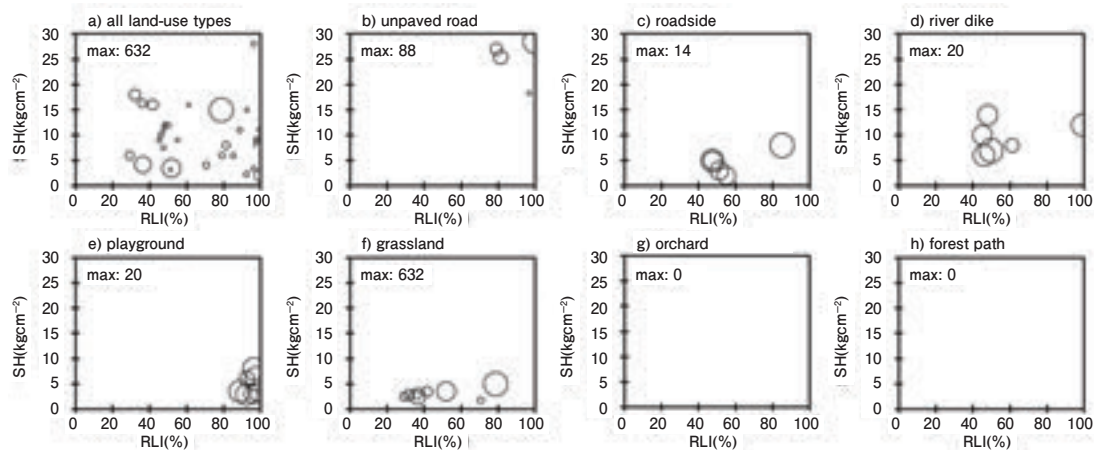


Fig. 4 Relationships between population density of alien *Plantago* species (*P. virginica* L.), relative light intensity (RLI) and soil hardness (RH). The size of circles shows the relative amplitude of population density to the maximum population density (max) in *Plantago*-existing quadrats of all land-use types and individual landuse types.

いた (Figs. 2 ~ 4)。路傍や河川土手においても未舗装道路と同様の傾向が見られたが、RLI と SH がより低いところにおいても高密度の個体群が見られた。児童公園では、オオバコは 10% 以下の RLI でも分布していたが、ツボミオオバコは 80% 以上の RLI のところにしか分布しておらず、ヘラオオバコにおいては存在を確認できなかった。草原では、3 種とも 5 kg cm^{-2} 以下という低い SH において個体群が観察された。高密度の個体群は RLI が 10 ~ 20% 以上で観察されたが、ヘラオオバコだけは 10% 以下の RLI でも広範囲に観察された。オオバコのみが分布していた果樹園では、10% 以上の RLI と 5 kg cm^{-2} 以下の SH に高密度の個体群が集中していた。同じくオオバコのみ観察された

林道では、3 ~ 30% の RLI、2 ~ 7 kg cm^{-2} の SH の範囲に分布が集中した。

オオバコとヘラオオバコは、RLI が 30% 以下の暗い場所でも低密度の個体群を分布させており、被陰ストレスにもある程度耐える性質をもつと考えられた。このことは両種の光に対する個葉光合成の応答特性からも支持される (Yoshie and Matsuo, 1989; Kobayashi *et al.*, 2001; Mariko *et al.*, 2007)。一方、ツボミオオバコ個体群が 30% 以下の RLI でほとんど存在しないのは、弱光条件 (被陰ストレス) での生育が困難であることを示唆している (Fig. 4)。ツボミオオバコの光合成は陽葉の特徴である高い光補償点を示す。しかし、陽葉のもう一つの特徴である飽和光合成速度は

むしろ陰葉の光合成速度に近い $10 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 程度であることが知られている (Shuiliang *et al.*, 1996; Chu *et al.*, 2011)。なお、ツボミオオバコの飽和光合成速度はオオバコやヘラオオバコよりも低い値である。これらの生理学的な知見はオオバコとヘラオオバコがストレス耐性型植物であることを示唆しているが、最も高い被陰ストレスをもつ林道ではオオバコしか出現しないことから、真のストレス耐性型植物はオオバコであろうと考えられる (根本・養父, 1997)。また、RLI と SH の両方が比較的低い河川土手において3種の出現が確認されたことから、競争型植物としての戦略的機能がある程度備えているとみることもできるが、その能力は決して高くはないと考えられる。

被陰ストレス耐性のないツボミオオバコは、晩春から初夏にかけて栄養生長・伸長生長を盛んに行い始めた共存種がツボミオオバコを被陰する頃には、その年の生育期間をほぼ終えていた (データ未発表)。ツボミオオバコは遺伝的制約により草丈が低くても、生育開始時期が早く、短期間で開花・結実に到達する生態学的特性を獲得することができる。こうしてツボミオオバコは、他の植物と生育時期をずらした生活史を過ごすことにより、他種による被陰という環境ストレスを回避し、繁殖成功を収めているものと考えられる。

土地利用タイプ別のRLI-SH-個体群密度プロットは、オオバコ属3種の分布が同じような環境条件であっても土地利用タイプ間で異なる場合のあることを示している。たとえば、RLIが10%以下、SHが 5 kg cm^{-2} 以下という低被陰ストレス・低踏みつけ攪乱環境で区切ったとき、児童公園と林道で分布できたのはオオバコであり、草原で分布できたのはヘラオオバコであった。児童公園と林道は暗い光環境であっても踏みつけによる攪乱があるのに対して、草原内では攪乱は少ない。以上のことは、オオバコは暗いところへ侵入・定着するには踏みつけによる攪乱を必要とするが、ヘラオオバコはそれを必要としないことを示唆している。オオバコ属植物が新たな場所に侵入・定着するための必要条件は種子がその場所に散布されることであるが、オオバコの種子の多くは吸水すると種子表面に粘液を分泌し、動物に付着して運ばれると考えられている (Soekarjo, 1992)。したがって、オオ

バコが踏みつけ攪乱を必要とするのは、種子の運搬を動物散布に依存しているためと考えられる。しかし、SHの低い草原に高密度の個体群を形成するヘラオオバコでは、踏みつけ攪乱を必要としない別の散布様式によって種子散布を行っている可能性がある。土地利用タイプとオオバコ個体群の分布について理解を深めるには、種子の散布様式に基づいた個体群の拡散能力について比較検討する必要がある。すでに著者らは、人工的なオオバコ個体群をつくり、種子散布と実生個体の定着に関する実験を行っており、現在その解析を進めているところである。

IV まとめ

在来オオバコと外来オオバコの個体群密度を様々な土地利用タイプで調査し、被陰ストレスと踏みつけ攪乱という2つの環境要因から個体群分布の種間差について解析を行った。その結果、在来オオバコと外来オオバコは同所的に分布する土地利用タイプもあることが明らかとなった。この結果は、たとえ類似したニッチに生育する近縁種の間であっても、種子の環境適応戦略や散布様式などの生態学的特性に僅かでも差異があれば、在来植物と外来植物は住み分ける可能性のあることを示している。今後は、外来植物による在来植物の競争的排除が一方的に進行しない条件を科学的に解明し、雑草リスク評価に反映させていくことも必要ではないと思われる。そのために、著者らは制御した環境条件下で生育させたオオバコ実験個体群を用いた研究を行い、在来オオバコと外来オオバコの個体群拡大戦略の差異について解析を進めているところである。

引用文献

- 1) 榎本 敬 (2011) 外来雑草が増加し、在来雑草が絶滅危惧種に、日本雑草学会創立 50 周年記念シンポジウム講演要旨, pp. 11-16.
- 2) Chu, Z. Y. Lu, J. Chang, M. Wang, H. Jiang, J. He, C. Peng and Y. Ge (2011) Leaf respiration/photosynthesis relationship and variation: an investigation of 39

- woody and herbaceous species in east subtropical China. *Trees* **25**, 301-310.
- 3) Grime, J. P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* **111**, 1169-1194.
 - 4) Grime, J. P. (1979) *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons, pp. 1-222.
 - 5) Ikeda, H. (2003) Testing the intermediate disturbance hypothesis on species diversity in herbaceous plant communities along a human trampling gradient using a 4-year experiment in an old-field. *Ecological Research* **18**, 185-197.
 - 6) 環境省：要注意外来生物リスト (http://search.yahoo.co.jp/search?p=differences+in+disturbance&aq=-1&oq=&ei=UTF-8&fr=top_gal_sa&x=wrt)
 - 7) Kobayashi, T., K. Okamoto and Y. Hori (2001) Variations in size structure, growth and reproduction in Japanese plantain (*Plantago asiatica* L.) between exposed and shaded populations. *Plant Species Biology* **16**, 13-28.
 - 8) 黒川俊二 (2003) FAO 雑草リスク評価の現状と我が国への適用の可能性, *雑草研究* **48**, 235-237.
 - 9) Mariko, N., N. Nishinari, W. Mo, and S. Mariko (2007) Comparison of microhabitats and ecological traits between *Plantago asiatica* L. and *P. lanceolata* L. *Res. Bull. Otsuma Women's Univ. Home Economics* **43**, 9-21.
 - 10) Matsuo, K. (1989) Ecological distribution and niche separation in two closely related ruderal plantain species, *Plantago asiatica* and *P. major*. *Journal of Phytogeography & Taxon* **37**, 129-135.
 - 11) 宮下 直 (2003) 群集生態学の応用『群集生態学』宮下直・野田隆史著, 東京大学出版会, pp. 139-161.
 - 12) 根本 淳・養父志乃夫 (1997) 武蔵野台地におけるコナラ二次林の林床植生と土壌硬度の関係, *日本造園学会誌*, **60**, 531-534.
 - 13) 西田智子 (2007) 雑草リスク評価—オーストラリアとニュージーランドの事例を中心として『農業と雑草の生態学 侵入植物から遺伝子組み換え作物まで』種生物学会編, 文一総合出版, pp. 121-136.
 - 14) 西田智子 (2014) 外来植物の侵入メカニズムとリスク評価『身近な雑草の生物学』根本正之・富永達編著, 朝倉書店, pp. 131-142.
 - 15) Pheloung, P. C., P. A. Williams and S. Shalloy (1999) A weed risk assessment model for use as a biosecurity tool evaluating plant introductions. *Journal of Environmental Management* **57**, 239-251.
 - 16) Sawada, S. and M. Sugai (1984) Responses of transpiration and CO₂ exchange characteristics to soil moisture stress in four *Plantago* species. *Photosynthetica* **18**, 34-42.
 - 17) Sawada, S., M. Sugai and H. Himori (1983) Water status and physical properties of soil and vegetation at habitats of some *Plantago* species. *Japanese Journal of Ecology* **33**, 149-160.
 - 18) 芝池博幸 (2007) タンポポ調査と雑種性タンポポ『農業と雑草の生態学 侵入植物から遺伝子組み換え作物まで』種生物学会編, 文一総合出版, pp. 115-119.
 - 19) Shuiliang, G., G. Dexing, L. Peng, H. Yanyue and T. Yongping (1996) Biological and ecological characteristics of *Plantago virginica* L. *Acta Ecologica Sinica* **16**, 302-307.
 - 20) Soekarjo, R. (1992) General Morphology in *Plantago*. In “*Plantago: A Multidisciplinary Study*”, P. J. C. Kuiper and M. Bos (eds), Springer-Verlag, Berlin, pp. 6-12.
 - 21) Timminins, S. M. and S. J. Owen (2001) Scary species, superlative sites: assessing weed risk in New Zealand's protected natural areas. In: “Weed Risk Assessment”, SH. Groves, F. D. Panetta and J. G. Virtue (eds), CSIRO Publishing, Collingwood, pp. 217-227.
 - 22) van Damme, J. M. M. (1992) Breeding systems in *Plantago*. In “*Plantago: A Multidisciplinary Study*”, P. J. C. Kuiper and M. Bos (eds), Springer-Verlag, Berlin, pp. 12-18.
 - 23) van der Aart, P. J. M. and J. C. Vulto (1992) General ecology. In “*Plantago: A Multidisciplinary Study*”, P. J. C. Kuiper and M. Bos (eds), Springer-Verlag, Berlin, pp. 6.
 - 24) Yoshie, F. and K. Matsuo (1989) Gas exchange characteristics of two *Plantago* species grown under various light environments. *Bulletin of the Association of Natural Science, Senshu University* **20**, 59-66.