

外来種問題のメカニズムとしての繁殖干涉

— タンポポとオナモミの事例 —

大阪市立環境科学研究所 高 倉 耕 一

Reproductive interference as a mechanism benefiting the successful invasion of alien species: Case studies with dandelions and cockleburrs. Koh-Ichi Takakura (Osaka City Institute of Public Health and Environmental Sciences)

Reproductive interference (RI) is an antagonistic interspecific interaction that reduces the reproductive success through mating process. Theoretical studies have predicted that RI can strongly drive the exclusion of a species because it works in a frequency-dependent manner; i.e., the abundant species becomes more abundant. Although this concern is ecologically important, few empirical studies have investigated this issue. We examined RI in pairs of a native plant and alien allied species, specifically *Taraxacum* dandelions. Our studies demonstrated that alien dandelions exerted intensive RI on the natives. Moreover, the proximate factor of the RI was the alien pollen and the effective range of the RI was a radius of several meters. In addition, we elucidated that RI occurred in anemophilous plants based on studies of two alien cockleburrs. These results showed not only that RI is probably a more common phenomenon than previously thought, but that it also plays an important role in the exclusion of native species by alien species. Furthermore, the RI theory awakens us to the substantial change in the relationship between plants and pollinators, and mandates novel measures for the conservation of native species suffering from RI.

Keywords : alien species, reproductive interference, interspecific pollination, dandelions, cockleburrs

要旨：種間における求愛や配偶が繁殖成功度を低下させる現象、植物で言えば種間送粉によって種子の生産や発芽が阻害される現象は繁殖干涉と呼ばれる。繁殖干涉は多数派の種をさらに多数派にするため、種の入れ替わりを急速に進める原動力となる。これは通常の資源競争や、環境に対する好みの種間差などにはない、繁殖干涉独特の性質である。そのため繁殖干涉は生態学的に非常に重要な生物間相互作用であるが、これまで検証された例は少なく、特に外来種問題における役割はほとんど考慮されてこなかった。私たちはカンサイタンポポとセイヨウタンポポなど、在来種とその近縁外来種のいくつかのペアに生じる繁殖干涉を様々なアプローチで検証した。その結果、在来種カンサイタンポポは外来種から強い繁殖干涉を受けていること、その直接的な要因が外来種からの種間送粉であること、そしてその影響は半径数メートルの規模で生じていることなどを明らかにした。また、タンポポのような虫媒花だけでなく、風媒花であるオナモミ類でも繁殖干涉が生じていること、種間のすみわけが繁殖干涉を軸に説明できることなどを、2種の外来オナモミ類を用いた研究により明らかにした。これらの結果は、繁殖干涉がかつて考えられていたよりも普遍的な現象であることを示しているだけでなく、外来種による在来種の駆逐を駆動する力としてきわめて重要な役割を果たしていることを示している。さらに、繁殖干涉を考慮に入れることで、虫媒花と送粉動物の相互作用に生じた大きな変化や、繁殖干涉を受けている在来種の保全に必要な対策なども見えてくる。

キーワード：外来種、種間送粉、繁殖干涉、タンポポ、オナモミ

去る2009年3月1日に大阪市立自然史博物館で開催されたタンポポ調査・西日本2010の公開セミナーで「タンポポ戦争最大の武器？—繁殖干渉とその生態学的な意味—」という演題で講演を行う機会を得た。本稿はそのセミナーの内容をまとめたものである。セミナーでは時間の関係上紹介することが出来なかった詳細な内容についても本稿に盛り込むよう心がけた。また、原著論文も可能な限り引用し、さらに詳しく知りたい方の要求にも応えられるようにしたつもりである。繁殖干渉という古くて新しい現象は、様々な生物で生じているだけでなく、その生態学的な影響は非常に大きい。また、本稿でも何度も触れるように生物多様性の保全においても極めて重要である。外来種問題の新たな側面、そして生物間相互作用の複雑さや面白さに興味を持っていただければ幸いである。

なお、セミナーおよび本稿で紹介した研究内容の多くは西田隆義（京都大学農学部）、松本崇（京大大学生態学研究センター）、藤井伸二（人間環境大学）、西田佐知子（名古屋大学博物館）の各博士との共同研究によるものであることをお断りしておく。タンポポ調査・西日本2010実行委員会および関西自然保護機構の皆様には、公開セミナーでの講演の機会、またその内容を関西自然保護機構会誌に発表する貴重な機会を与えていただいたことに感謝する次第である。また、研究の一部は文部科学省の科学研究費（若手B、19770023）を受けて行われた。大阪市立環境科学研究所附設栄養専門学校の加藤康世さんと林ヶ谷愛里さんには実験の補助をしていただいた。付して感謝申し上げる。

近年、生物多様性の保全への注目が高まる中で、本来の生息地以外から持ち込まれた外来種の問題がクローズアップされる機会が多くなってきている。2005年に外来生物法が成立した前後にはオオクチバスをめぐる議論が噴出し（瀬能，2006）、外来種という言葉はそれまで生物に特に関心がなかった層にも知られるようになった。また、アマミノクロウサギやヤンバルクイナなど希少種への脅威となっているマングースについては完全駆除へ向けて取り組みが継続されており（石井，2003）、そのほかの外来種やその駆除事業に関するニュースを目にする機会も増えている。しかし、外来種は何も湖沼や南の島にだけの問題ではもちろんなく、私たちにとって身近な環境にも多く生息している。特に草本植物については、外来種が侵入・定着する一方で、その近縁な種、しかもかつては雑草と呼ばれていた身近な植物が稀少になったり地域絶滅に追い込まれたりしている例がいくつもある。例えば、カンサイタンポポ *Taraxacum japonicum* とセイヨウタンポポ *T. officinale*、オナモミ *Xanthium strumarium* とオオオナモミ *X. occidentale*、センダングサ *Bidens biternata* とコセンダングサ *B. pilosa*、イヌノフグリ *Veronica didyma* var. *lilacina* とオオイヌノフグリ *V. pericla*、ミミナグサ *Cerastium holosteoides* var. *hallaisanense* とオランダミミナグサ *C. glomeratum*（いずれも前者が在来種、後者が外来種）などである。このような置き換わりの現象は古くから知られていたし、置き換わりが生じていることをもって「在来種が外来種に駆逐された」と形容されることもあった。しかし、タンポポなど重点的に研究が進められたグループにおいても外来種が直接的に在来種に対して悪影響、しかも置き換わりを生じさせるほどの直接的で強烈的な悪影響を及ぼし

ているという報告はなかったこともあり、「人間による環境の改変によって、外来種が住みやすく、在来種にとっては住みにくい環境に変わったため」との考え方が一般的になりつつあった（森田，1980；Sawada et al., 1982；Ogawa & Mototani, 1991；小川，2001）。

筆者が生態学の研究を始めたとき、外来種について研究をしているつもりではなかったし、そのため外来種問題に対し格別な関心を持っていたわけではなかったが、この考え方に漠然とした違和感を覚えていた。それにはいくつかの理由があるが、一番の理由は置き換わりが急速に生じたことが疑われる例がしばしば存在することである。タンポポに限らず、外来種による近縁在来種の置き換わりは、気付いたときには終了していたという事例が多い。これは置き換わりの過程が急速であったことの傍証かもしれない。近畿地方北部のオナモミ類の変遷を標本データから明らかにした研究では、20～30年というわずかな期間に置き換わりが生じたことが示されている（藤井，2009）。この20～30年という期間は近畿地方北部全体で見た場合であって、より小さな空間スケールではさらに短い期間で置き換わりが進行したと考えるべきだろう。また、在来種と近縁外来種のペアが同居している例がまれなことにも注意すべきだろう。そのように急速でクリアカットな置き換わりをもたらすものは何か（第一の疑問）。また、なぜ在来種はいつも駆逐される側で、外来種は駆逐する側なのだろうか（第二の疑問）。身の回りで見られる在来種から外来種への置き換わりを矛盾なく説明するためには、これらの疑問に一貫して答えられる理論が必要であると感じていた。

繁殖干渉の理論

その候補として極めて有力であると筆者が感じ

ているのが、繁殖干渉という聞きなれない現象に関する理論である。繁殖干渉とは、複数の種が期間での求愛や送粉を通じて互いの繁殖成功率（たとえば子供や種子の数）を減少させることを指す。例えば、AとBという種の花が咲いており、送粉昆虫が種を区別せずに訪花・送粉を行ったとする。このとき他種の花粉が運ばれた花ではその他種花粉による何らかの作用により種子が少なくなるかもしれない。これが繁殖干渉である。この繁殖干渉が決定的に重要なのは、ただ単に種子が少なくなるということだけでなく、その効果の強さがそれぞれの種の頻度に応じて変化するという性質（頻度依存性）を持ち、そのために一方の種が排除されてしまうためである。この頻度依存性は繁殖干渉の意味を理解する上で非常に重要な概念であるので、仮想的な例で以下に解説する。

ここでもAとBの2種類の植物を考えよう（図1）。AとBは近縁なため競争力についても花や種子の数についてもほとんど差がないが、送粉昆虫もAとBを区別せずに送粉をし、そのために互いに繁殖干渉を及ぼしあうと考える。AとBはほぼ同じだけの株数が生育しているが、種Bがやや多かったとしよう。この場合、Aの花が受け取る花粉のほぼ半数はBの花粉であるが、半数よりはやや多い。逆にBの花が受け取る花粉のほぼ半数はAの花粉であるが、半数よりはやや少ない。つまり、それぞれの種が受ける繁殖干渉の大きさは、少しだけAのほうが大きくなる。このため、1株あたりの種子数はAのほうが少なくなる。もともと種Aの株数はBよりもやや少なかったので、残される種子の合計はAのほうが比率の差以上に少なくなってしまう。結果として、わずかだった株数の差は次世代ではより大きなものになってしまうのである。さらに次の世代で、その差はさらに拡大するだろう。このように、繁殖干渉は常に頻度の差を拡大させる方向に働き、最終的には一方

の種を絶滅に追い込んでしまう。まさに種の置き換わりを強力にもたらす種間相互作用なのである。資源（植物でいえば水・栄養塩類・光）をめぐる通常の競争にはこのような性質はなく、繁殖干渉に特徴的な性質である。

このような繁殖干渉の性質については、植物を想定した数理モデルの研究によって既に1970年代に指摘されており（Levin & Anderson, 1970）、動物についても1980年代には指摘されていた（Ribeiro & Spielman, 1986）。1990年代初頭にはより一般化されたモデルが提出され、頻度依存性を持つ繁殖干渉の影響の大きさが指摘された（Kuno, 1992；Yoshimura & Clark, 1994）。しかし、このような理論研究の順調な進展にもかかわらず、実際の生物を用いた研究は近年まで少なかったのが現状である。私たちはこの繁殖干渉こそが外来種による在来種の置き換わりの原因なのではないかと考え、その手始めとしてタンポポ

を対象とした研究を行うことにした。

タンポポにおける繁殖干渉

タンポポは人家や農地周辺に生育する野の花であり、多くの人々に親しまれてきた植物である。しかし、冒頭で紹介したように、現在では日本の多くの地域で外来種セイヨウタンポポが侵入・定着している（図2）。セイヨウタンポポは明治時代初期に北海道に侵入したとされるが、ほどなくして野生化し、現在ではほぼ全国的に広まっている（清水, 2003）。一方で、カンサイタンポポなど外来種は都市部で少なくなったとされる（Ogawa, 1979；Ogawa & Mototani, 1991, 小川, 2001）。また、近年では在来種と外来種の間にできた雑種が多く生育していることが知られるようになり（Shibaike et al., 2002；芝池・森田, 2002）、在来種の危機的状況への関心が高まっている。筆者らは在来タンポポの衰退要因として繁殖干渉の重要性を確かめるためいくつかの調査・実験を行った。

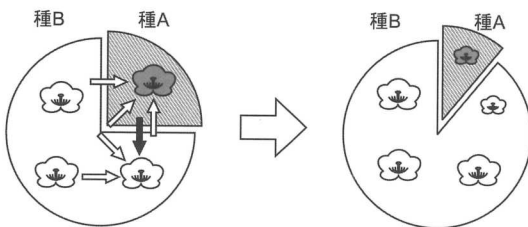


図1. 2種の植物種AとBの間の繁殖干渉。種AよりもBのほうが多い場合（左図）、種Aが受け取る花粉（右上の花に向かう矢印）のうち種Bに由来するもの（白い矢印）が多くなる。一方で、種Bが受け取る花粉（例えば、右下の花に向かう矢印）のうち、種Aに由来するもの（黒い矢印）の割合は少ない。そのため、種Aが残す子孫は少なく、種Bが残す子孫は多くなる。その結果として、次世代における種AとBの数の差はより大きなものになる（右図）。この図では、理解しやすいように2種の比率がかなり偏った状態を取り上げたが、本文の説明のように偏りがわずかであっても同じ結果になる。

野外での結実率

まず、在来タンポポと外来タンポポが同所的に生育する調査地を4箇所（大阪府内と滋賀県内の

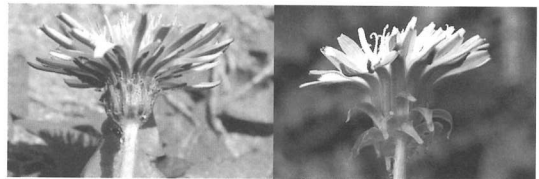


図2. 在来種のカンサイタンポポ（左）と外来種セイヨウタンポポ（右）。頭状花序の基部にある裂片（総苞外片）が全く反り返らないことから在来種であるとわかる。逆に裂片が反り返るものが外来種であるが、右図のように反り返りの弱いものは雑種である可能性が高いという。

それぞれ2箇所)設定し、それぞれの調査地で外来種の比率と在来種の種子成熟率の関係を調べた。このとき、実は調査地を見つけるのに意外と苦労した。多くの場所では、タンポポの種構成が外来タンポポか在来タンポポかどちらかに極端に偏っており、2種が入り混じって生育しているような場所はなかなか見つからなかったからである。そのため2種の間に生じる繁殖干渉など種間相互作用を観察することが難しかった。しかし、このことは裏を返せば2種の共存がいかに困難かを物語っている。結局、人工的に在来タンポポが移植された後に外来種が侵入しつつある場所(大阪府内の1つの調査地)と2種の勢力圏が接するような場所(そのほかの調査地)を選んだ。

この調査では、在来種の種子の出来具合が、その周辺で咲いているタンポポにおける外来種の比率から影響を受けているのかどうかを調べた。在来タンポポが頻度依存的な繁殖干渉を受けているのであれば、在来タンポポの種子の出来具合は外来タンポポの頻度(比率)に影響を受けているだろう。まずそれぞれの在来タンポポ株について、半径2mの範囲内で花をつけている在来・外来タンポポの株数を数え、すべてのタンポポ株数のうち外来タンポポ株数の割合を局所外来種率とした。なお、雑種タンポポの中には花粉を生産しないものがあり、一部の調査地ではそのタイプの雑種が生育していたが、この調査では花粉をつけない雑種個体は対象外とし、それ以外のもの(純粋な外来タンポポと花粉を生産する雑種タンポポ)をこの研究では単に外来タンポポとして扱った。そして、局所外来種率を計算した2週間後に在来タンポポの果序を採集し、実験室内に持ち帰って含まれる種子の状態を観察した。種子の中には、明らかに充実していない未成熟種子(しいな)と、充実した成熟種子があった(図3)ので、果序に含まれる種子のうち成熟種子の割合を結実率と定義

した。そして、局所外来種率と在来種の結実率の関係を解析したところ、外来種率が増加するほど在来種の結実率が低下するという傾向があったのである(図4)。この傾向は全ての調査地において確認され、さらに一部の調査地では複数回にわたって調査を行ったところ、いずれの調査においても確認され、極めて一貫性が高いことが示された。この傾向は繁殖干渉の極めて重要な特徴である頻度依存性を裏付けている。つまり、外来タンポポの頻度が高いほど在来タンポポの種子は少なくなるので、在来種の頻度は時間とともにますます低下していくと予測される。外来タンポポによる在来タンポポへの直接的な影響はこれまで知られていなかったが、実はこれまで見逃されてきた種子生産の場面に作用していたことがこれで示された。

植物における繁殖干渉は花粉を通じた作用であるので、外来タンポポの花さえなければその影響はなくなるはずである。そこで、私たちはある調査地において外来タンポポの花を残らず摘んでみた。まず、つぼみの段階で見つけられたすべての花茎を摘み取り、さらに見逃して残っていたつぼみが数日後に咲いたところでその花もすべて摘み取った。つまり、その調査地では瞬間的に外来タ

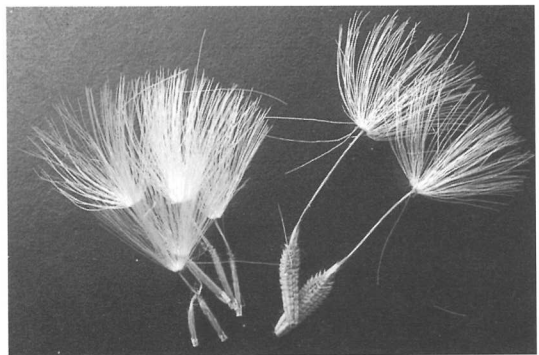


図3. 在来タンポポの果序に含まれる成熟種子(右)と未成熟種子(左)。

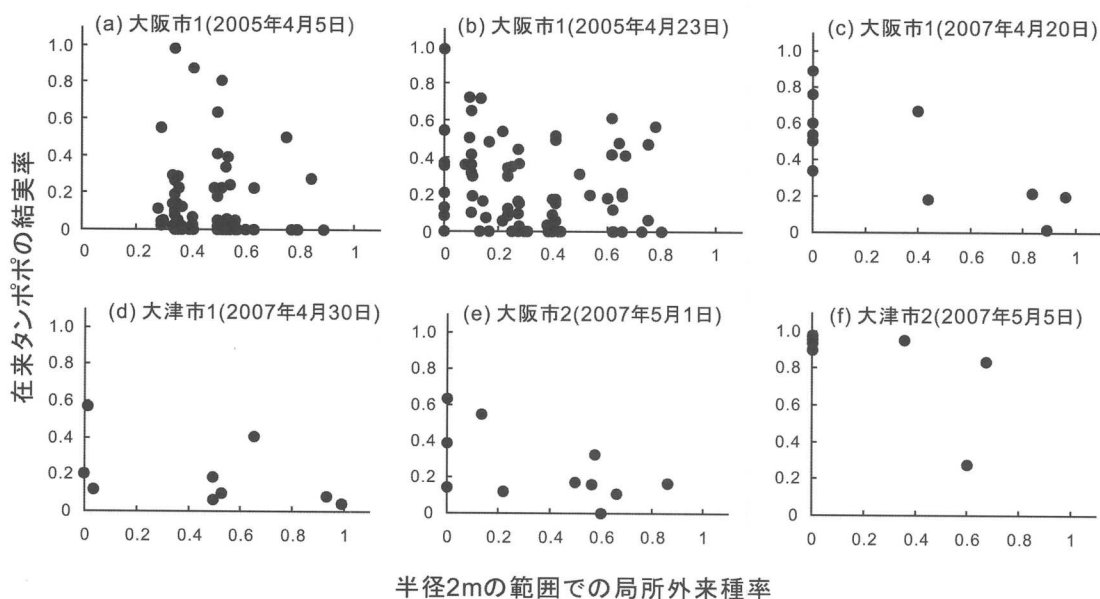


図4. 局所外来種率と在来タンポポ結実率の関係. いずれのプロットにおいても外来種の比率が高くなると在来種の結実率が有意に低下した. Takakura et al. (2009) より改変.

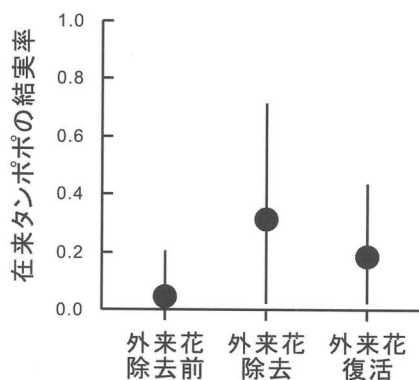


図5. 調査地内の外来タンポポの花を除去すると、除去の前後に比較して結実率が高くなった。バーは四分位範囲を示す。Takakura et al. (2009) より改変。

ンポポの花が極めて少なくなったことになる。それにより外来種からの種間送粉も少なくなったはずなので、種間送粉が問題なら結実率が回復するはずである。あるいは、外来種の影響が種間送粉ではなく資源（光や栄養塩類など）をめぐる競争

によって生じていたのだとしたら、摘み取ったのは花だけであって株そのものは存在し続けていたのだから、在来種の結実率の回復はないだろう。結実率を計測した結果、前者が正しかった。つまり、外来タンポポの花を摘み取った時期に在来種の結実率は回復していたのである（図5）。周辺に外来タンポポが多いと在来種の結実率が低下するという現象の原因は外来種の花にあることが明らかとなった。

花粉の関与

しかし、外来タンポポの影響は厳密な意味で種間送粉によるものなのだろうか。たとえば、送粉昆虫が外来タンポポに奪われることによって在来タンポポの結実率が低下していた場合にも、外来タンポポの花を摘み取って在来種の結実率が回復するという現象は生じうる。このような現象は送粉者制限pollinator limitationと呼ばれる。種間

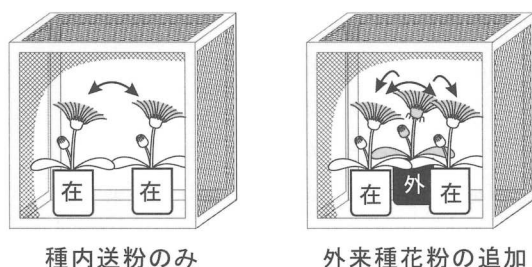


図6. 在来タンポポの人工授粉実験の方法. 毎日4回, ケージ内の在来タンポポ同士で人工授粉を行い, 種間送粉処理グループではさらに外来種の花粉を授粉させた.

送粉による繁殖干渉であっても送粉者制限であっても, 外来種の花があれば在来種の結実が悪くなるということは同じなのだから大して重要でないと考えられるかもしれない。しかし, 両者には極めて大きな違いが存在する。送粉者制限が問題である場合には, 送粉者を積極的に保全することでその影響をある程度低減できると期待される。送粉者が外来種に奪われてしまっても, それ以上に送粉者全体の数を増やすことにより在来種の送粉の機会を維持するのである。しかし, 種間送粉による繁殖干渉が生じている場合には, 全く逆の効果になる可能性がある。送粉者を保全することにより外来種からの種間送粉の機会が増加し, 繁殖干渉の影響はより大きくなるかもしれないからである。このため, 外来タンポポからの影響により在来タンポポの種子が減少することの原因が種間送粉による繁殖干渉であることをより厳密に確認しておくことが必要であると私たちは考えた。

その方法の一つが人工授粉実験である。実験には鉢植えにした個体を用いた。ステンレスメッシュ製のケージ (30×30×30cm) に開花中の在来種タンポポを2個体 (2鉢) 入れ, 種間送粉処理のグループではさらに外来タンポポを1個体 (1鉢) 入れた (図6)。そして, 果序内のすべての花が咲き終わるまで毎日4回 (9:00, 11:00, 13:00,

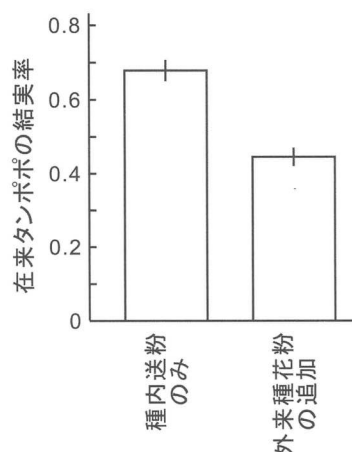


図7. 人工授粉実験の結果. 外来タンポポの花粉を追加することにより, 在来タンポポの結実率は約40%低下した. バーは95%信頼区間を示す. Matsumoto et al. (in press) より改変.

15:00), 果序を羽毛製の梵天で撫で人工的に受粉させた。ただし, 種間送粉処理のグループでは最初に在来種間で受粉をさせた後, 外来種からの花粉を追加した。この順番で人工授粉を行うことにより, 先に付いた外来種の花粉が在来種の柱頭を物理的にブロックしてしまうことを避けた。すべての在来種個体は複数の果序を付けたので, そのうち約半数を種間授粉処理に, 残りを対照として種内授粉に割り当てた。人工授粉の約2週間後, 種子が散る前に果序を解剖し種子の結実率を計測した。その結果, 種間送粉処理の果序では結実率は40%ほども低下していた (図7)。この実験では, 鉢植えの個体を用いているため, 個体間に資源をめぐる競争は存在しない。また, 在来タンポポが外来タンポポと同居するのは花期の間だけであり, それ以外の時期には物理的に離れた場所で育てられた。そのため, 種間授粉処理によって生じた結実率の低下は, 種間授粉すなわち外来タンポポの花粉が付着したことが要因となって生じた

現象であると言える。

さらに、私たちは花粉が直接的な要因であることを野外でも検証した。この実験は全面的に共同研究者の松本崇さんによるものである。外来タンポポと在来タンポポが混生する調査地の一つで、開花中の在来タンポポの花序から一部の柱頭を抜き取った。そして、その柱頭に付着していたタンポポの花粉のうち、外来タンポポに由来するものの比率（外来種花粉率）を求めたのである。そのためには花粉を1粒ずつ拾い上げてそこに含まれるDNAを抽出し、由来を判別した。抜き取って分析を行ったのは一部の柱頭だけであるが、その花序全体が受け取った花粉の外来種花粉率を反映していると見なしてよいと考えた。また、柱頭を抜き取った約2週間後に果序を採集し、結実率を計測した。そして、外来種花粉率と結実率との間の関係を解析した。この調査は2回にわたり行ったが、結果は一貫していた。すなわち、在来種の柱頭に付着する花粉のうち外来種由来のものが多くなるほど、結実率が低下するという明らかな傾向があったのである（図8）。

人工授粉実験と花粉のDNA分析から、外来タンポポによって引き起こされる在来タンポポの結実率低下の直接的な要因が、外来タンポポの花粉であることが明らかになった。ここで重要なのは、

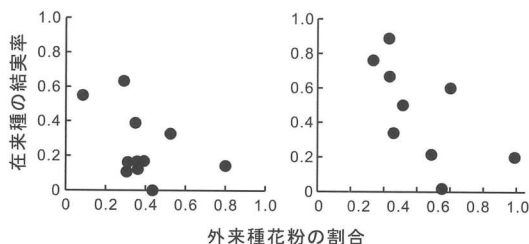


図8. 在来タンポポ柱頭に運ばれていた花粉のうち外来タンポポ由来のものが占める割合と在来タンポポ結実率の関係。Matsumoto et al. (in press) より改変。

純粋な外来タンポポも雑種タンポポも種子生産に外部からの花粉を必要としないということである。そのため、外来タンポポは在来タンポポから繁殖干渉を受けることはない。在来種だけが一方的に影響をこうむるのである。つまり、在来タンポポの生育地に侵入した外来タンポポは、種間送粉を通じて在来タンポポの結実率を低下させるが、外来タンポポはそのような影響は受けない。そのため、在来タンポポの個体数は徐々に減少するだろう。そうすると、さらに外来タンポポからの繁殖干渉の効果は大きくなってしまふ。それを繰り返すことで現在私たちが知る在来タンポポの危機的状況が生み出されてきたのだらうと私たちは考えている。

繁殖干渉の範囲

さて、外来タンポポは種間送粉を通じて在来タンポポへの脅威となっていることが示されたが、その影響はどれくらい広い範囲に及ぶのだろうか。植物は自らが動くことができない代わりに、動物や風の力を頼って花粉を広い範囲に散布する。そのため繁殖干渉も広い範囲に及ぶことが予想される。繁殖干渉は頻度依存性という特徴のほかにも、その影響の範囲が大きいという点でも重要である可能性がある。私たちは2つの方法で繁殖干渉が及ぶ範囲を推定してみた。ここではそのうちの1つを紹介する。

その方法は繁殖干渉の原因となる花粉の追跡である。近年、分子生物学的な研究手法の発達により、様々な植物で種子の父親判定が行われ、それによって花粉の散布距離が推定されている (Dow & Ashley, 1998; Streiff et al., 1999; Dick et al., 2003; Garcia et al., 2005, 2007)。しかし、この方法は送粉の結果として生きた種子が得られているから可能なものであって、種間送粉の結果種子が死んでしまう繁殖干渉では用いるこ

とができない。前述した花粉一粒からDNAを抽出・分析する方法は可能性があるが、クローン個体が多い外来タンポポでは父親判定まで至らないことも多いと予想されるし、なにより分析すべき試料が多い場合には時間・労力・資金の面でコストが大きくなってしまう。そこで私たちはより簡便な手法を採用することにした。花粉の目印として蛍光顔料を用いる方法である。蛍光顔料は紫外線を照射すると可視光を放つ微細な粒子であり、生物の体にも容易に付着するので古くから生物を追跡するための標識として用いられてきた。花粉の追跡に使ったおそらく最古の例としてはStockhouse (1976) の研究があり、その手法としての妥当性も何度か検証されている (Waser & Price, 1982; Thomson et al., 1986)。私たちもこの手法を使って2つの調査地 (大阪府、滋賀県) で外来タンポポから在来タンポポへの種間送粉を追跡した。まず開花中の外来タンポポ3個体を選び、その花序の上にそれぞれ異なる色の蛍光顔料を1個体当たり10mgずつ置いた。この作業は調査日の9:00に行った。そして、その6時間後、それぞれの外来タンポポから半径15m以内の範囲で開花していた在来タンポポについて、その花序から20本の柱頭をピンセットで抜き取った。このときに蛍光顔料を施したそれぞれの外来タンポポ個体から在来タンポポまでの距離を計測した。抜き取られた柱頭は蛍光顕微鏡で観察した。蛍光顕微鏡は試料に紫外線を照射して試料から発せられる蛍光を観察するための顕微鏡であり、もし柱頭に蛍光顔料 (の付いた外来タンポポ花粉) が付着していれば鮮やかな蛍光により容易にそれとわかる (図9)。大阪府と滋賀県の調査地では、それぞれ16個体と18個体の在来タンポポ個体から柱頭を抜き取り、外来タンポポからの種間送粉をのべ15回と35回確認できた。種間送粉距離の平均値±95%信頼区間は $2.63 \pm 1.09\text{m}$ (大阪) と $4.41 \pm 1.03\text{m}$ (滋

賀) であった。

もう1つの手法でも繁殖干渉が及ぶ範囲を推定したが、その結果は一貫して半径数メートルのオーダーであった。なお、大阪府の調査地においては在来種から最寄りの外来種までの距離は $1.21 \pm 0.14\text{m}$ (平均値±95%信頼区間) であったので、在来タンポポが最寄りの外来タンポポ個体と光・栄養塩類・水などの資源をめぐる競争していたとは考えにくい。一方で、その距離は繁殖干渉の範囲内なので、多くの在来タンポポは外来タンポポからの繁殖干渉の影響下にあったということが分かる。繁殖干渉はその頻度依存性のために同所的な共存を妨げるという意味で生態学的に重要であることは冒頭で述べたが、より大きな空間スケールにおける種間相互作用を引き起こすという意味でも繁殖干渉は重要であるといえる。例えば、大阪市内などのように在来タンポポが少なくなった地域では個体がパッチ状に集まり残存しているこ

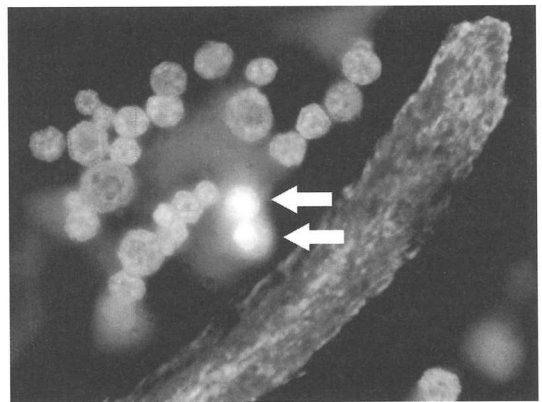


図9. 蛍光顕微鏡による在来タンポポ柱頭の観察。左下から右上にかけて伸びる棒状のものは在来タンポポの柱頭。その周辺に見える粒子は柱頭に付着していた花粉であり、大きさにばらつきがあることから外来タンポポ由来のものであると分かる。その中でも白矢印を付けた2つの花粉に顔料が付いており、強い蛍光を発している。

とが多い。このとき、パッチサイズが送粉距離よりも小さい場合には、パッチ内の多くの個体が周辺の外来タンポポによる繁殖干渉にさらされてしまい、そのパッチの生産性は大きな打撃を受けるだろう。逆に大きなパッチサイズが維持できており、パッチ内に外来タンポポが存在しない場合には、パッチの周縁部の在来タンポポ個体は繁殖干渉の影響を受けるものの、中心部の個体は繁殖干渉を免れ多くの種子を生産することができるだろう。このように、繁殖干渉が及ぶ範囲は干渉を受ける種の存続可能性を左右するかもしれない。また、繁殖干渉の範囲は保全上も重要である。繁殖干渉を受け衰退しつつある種を保全するためには、繁殖干渉を及ぼしている種の花または個体全体を除去することが必要になる。このとき、保全対象領域だけで除去を行っても花粉は外部から侵入してくるので、送粉距離を考慮して対象領域よりもある程度広い範囲から除去することにより、領域内の保全対象種が外部からの干渉にさらされないようにすることが重要になるだろう。

タンポポにとって繁殖干渉とは何か

ここまで私たちがカンサイタンポポとセイヨウタンポポを対象に行った繁殖干渉についての研究を紹介してきた。これらを総括すると、在来種カンサイタンポポが外来種セイヨウタンポポによって置き換えられる過程において、繁殖干渉が果たした役割はどんなものだったのだろうか。

在来種カンサイタンポポが種子を作るためには他個体と花粉を交換することが必要である（自家不和合性）。このことから在来タンポポにとって送粉昆虫は次世代に子孫を残すために必要不可欠なパートナーであった。しかし、この関係は外来タンポポが侵入してきたことで大きく変わってしまった。送粉者は繁殖に必要な同種の花粉を運んでくれるだけでなく、繁殖干渉の原因となる

外来タンポポの花粉をも持ってくるようになってしまったからである。虫媒花植物と花粉媒介昆虫との相互作用はもはや共生的とは言えなくなってしまった（図10）。

それによって在来タンポポの種子生産は大きく落ち込んでしまったが、その影響はすぐに現れたわけではなかった。タンポポは多年草であるし、在来タンポポにとって不利だといわれていた都市部においても在来種の生存率は外来種よりも高いことが私たちの調査からも確かめられている（高倉 未発表データ）。そのため、種子が少なくなっても親株はそのまま存続し、目に見える変化はすぐには現れなかったはずである。しかし、開発行為など人為的な土壌のかく乱が高頻度で生じ、親株の死亡率が大きくなると、繁殖干渉によって種子生産数が低下した影響は顕著に現れることになるだろう。これまで在来タンポポの衰退の要因として生育環境の人為的なかく乱が重要であるとする見方がしばしばなされてきたが、その仮説は繁殖干渉が主要因であると考える私たちの仮説と矛盾するわけではない。つまり、人為的なかく乱は繁殖干渉の影響を顕在化させるという役割を果たし

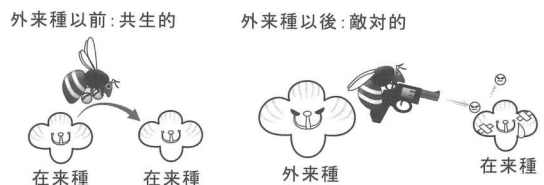


図10. 植物と送粉者の関係に繁殖干渉がおよぼした影響。送粉者は蜜や花粉という報酬を受け取る代わりに植物の繁殖を助けるという共生的な相互作用が長い進化的な歴史の中で育まれてきた（左）が、繁殖干渉をおよぼす外来種の侵入によって、送粉者は在来植物の繁殖にとって有害な外来種の花粉をも運んでくるようになり、敵対的な要素を持つようになった（右）。

てきたと考えられるのである。

一方の外来タンポポにとって繁殖干渉はどのような意味を持つだろうか。日本に侵入・定着している外来種タンポポおよび在来種との間に生じた雑種は、3倍体あるいは4倍体であることが知られている。いずれも単為生殖によって種子を作り、繁殖に花粉は関与しない。そのため、繁殖干渉が生じる余地がない。このことは外来種の侵入過程で極めて大きな意味を持っていただろう。セイヨウタンポポに限らず全ての外来種は、その侵入の初期においては必然的に少数派である。もし外来種が頻度依存的な繁殖干渉を受けるならば、少数派である侵入初期に在来種から受ける繁殖干渉はとりわけ強力なものになり、侵入個体群はすぐに絶滅してしまうだろう。つまり、侵入・定着は失敗することになる。外来種の侵入・定着が成功するためには、繁殖干渉を受けないこと、あるいは在来種よりも強力な繁殖干渉を及ぼすことが必要になる。3倍体セイヨウタンポポはこの条件を満たしていることから、もともと侵入・定着しやすい外来種であったのだ。

このように、在来および外来のタンポポのたどっ

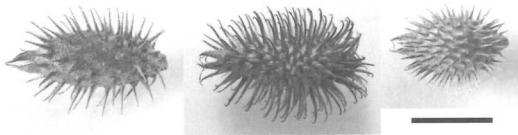


図11. 2種の外来オナモミ、オオオナモミ（左：京都府産）とイガオナモミ（中央：大阪府産）、在来種のオナモミ（右：宮城県産）の果実。各果実の中には2つの種子が含まれている。オナモミの果実は中央農業総合研究センターの浅井元朗博士から提供していただいた。右下のスケールは1 cm。

た運命にとって、繁殖干渉は極めて重要な意味を持っている。タンポポにおいて在来種が外来種に置き換わった現象については古くから注目されてきたにもかかわらず、このように重要な繁殖干渉が見落とされてきたのは不思議と言えば不思議な話である。しかし、見落とされてきたのは何もタンポポだけの話ではない。私たちの最近の研究によって、タンポポ以外の植物や動物においても繁殖干渉が次々と見つかっている。繁殖干渉はタンポポだけで生じる特殊な現象ではなく、かなり普遍的な現象なのではないかと私たちは考え始めている。その一つの例として、外来オナモミ類での繁殖干渉について行った研究を次に紹介する。

オナモミ類での繁殖干渉と分布

ここでは2種の外来オナモミにおいて繁殖干渉が生じていること、そしてそれが2種の分布を決定する要因として作用していることを紹介する。ここでの材料は近畿地方に帰化しているキク科オナモミ属の外来種オオオナモミ *Xanthium occidentale* とイガオナモミ *X. italicum* である（図11）。オオオナモミは新大陸原産、イガオナモミはヨーロッパ原産とされる（高橋，2003）。なお、在来種のオナモミ *X. strumarium* は近畿地方からは既に絶滅したと考えられている（レッドデータブック近畿研究会，2001）。

オオオナモミもイガオナモミも1940年代にはすでに近畿地方に侵入していたこと、一貫してオオオナモミのほうが優占していたことが知られている（藤井，2009）。しかし、共同研究者の藤井伸二さんが標本記録を詳細に検討した結果、海辺など特定の生育地ではイガオナモミの優占傾向が明瞭であった。また、両種が同所的に共存することはほとんどない。このことから、この2種の外来オナモミ類において、繁殖干渉が生じておりその

ために共存できないのではないか、イガオナモミの沿海地における優占は塩分ストレス耐性の違いによるものではないか、そしてそれらの組み合わせによって両種の分布が説明できるのではないかと私たちは考え、一連の実験を行った。

人工群落による繁殖干渉の検証

オオオナモミとイガオナモミが共存している場所はほとんどないので、両種間の繁殖干渉を野外で観察することは困難である。そのため、私たちは鉢植えの植物を用いて人工的な群落を作り、繁殖干渉を検証することにした。オオオナモミまたはイガオナモミを鉢に1株ずつ植え、それぞれの種について同種2株からなる純群落、オオオナモミ2株とイガオナモミ2株からなる混生群落を作った(図12)。まず、イガオナモミの混生区では目で見ることができると影響が生じた。イガオナモミの果実は棘が多いのが特徴であるが、混生群落では棘が明らかに少なく形態的に異常な果実が見られたのである(図13)。オオオナモミの果実ではそのような形態の異常は観察されなかった。そして、純群落と混生群落の間で正常な形態の果実数を比較したところ、どちらの種も混生群落で果実数が減少したが、オオオナモミでの減少はわ

ずかであった。さらに、その果実に含まれる種子の発芽率を調べたところ、オオオナモミでは群落間に違いはなかったが、イガオナモミでは混生群落において種子の発芽率が有意に低かった(図14)。以上の結果は、オオオナモミとイガオナモミの間の繁殖干渉は、主にオオオナモミからイガオナモミへという方向で生じており、イガオナモミがほぼ一方的に影響をこうむっているということを示している。

塩分ストレス耐性の比較

それでは、海岸地においてイガオナモミが優占することの理由はどのように説明できるだろうか。この問いに答えるため、私たちはオオオナモミとイガオナモミが土壤中の塩分に対しどれだけ耐えることができるか、すなわち塩分ストレスへの耐性を比較することにした。

まず、私たちは種子の塩分ストレス耐性を比較したのだが、海水に種子を2週間浸しても死亡した種子は一つもなかった。この段階では両種ともに極めて強い耐性を持っていたのである。しかし、発芽以降の塩分ストレス耐性は種間で異なっていた。例えば、本葉が5枚になった株を用いた実験では、300mMの塩化ナトリウム溶液(天然海水

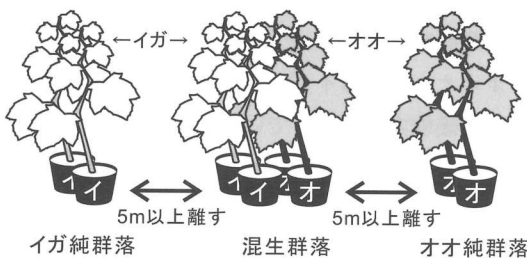


図12. オオオナモミとイガオナモミの間の繁殖干渉を確かめるために人工群落を作って行った実験の概要。

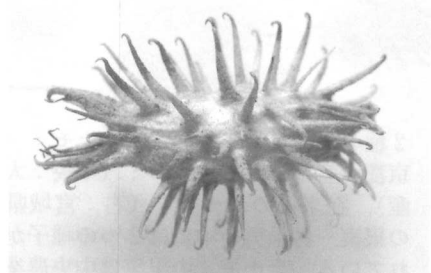


図13. オオオナモミと混生したイガオナモミで観察された異常な形態の果実。図11の中央に示した正常なイガオナモミ果実と比較して、果実表面の棘の数が明らかに少ない。

の約半分の濃度に相当)を1日おきに2週間与え続けたところ、オオオナモミでは全ての株が枯死したが、イガオナモミでは多くの株(19個体中14個体)が生き残った(図15)。また、詳細は割愛するが、実生を用いた比較でもやはりオオオナモミよりもイガオナモミのほうが高い塩分ストレス耐性を持っていることも確かめられた。

以上の結果から、種子の段階では両種ともに高い塩分ストレス耐性を示すものの、発芽後には常にイガオナモミがオオオナモミよりも高い耐性を示すことが明らかになった。特に、ある程度成長したイガオナモミは海水の半分の濃度にもよく耐え、極めて高い塩分ストレス耐性を持っていた。

外来オナモミ類2種の分布を説明する

オオオナモミとイガオナモミについて繁殖干渉と塩分ストレス耐性について調べた以上の実験の結果にもとづいて、両種の分布はどのように説明されるだろうか。まず、オオオナモミの優占状態は繁殖干渉によって説明することができそうだ。オオオナモミはイガオナモミに対しほぼ一方的に

繁殖干渉を及ぼすので、オオオナモミが生育する場所ではイガオナモミは急速に少なくなり、最終的にイガオナモミはいなくなってしまうだろう。しかし、土壌の塩分濃度が高い海岸地では塩分ストレス耐性の低いオオオナモミは生育することができない。そのために、海岸地のイガオナモミはオオオナモミから繁殖干渉を受けることなく、安定的に個体群を維持することができるだろう。これが海岸地にイガオナモミが多いことの理由と考えられる。なお、土壌塩分濃度の勾配に応じたすみわけといった論理では、北近畿地方におけるオオオナモミとイガオナモミの分布パターンは説明できないことに注意すべきである。海岸地にイガオナモミが多いことについては高い塩分ストレス耐性によって説明できても、内陸地でイガオナモミが生育しないことを説明できないからである。また、この分布パターンは繁殖干渉だけでも説明できない。両種が共存できないことは繁殖干渉で説明できるのだが、内陸部にオオオナモミ、海岸地にイガオナモミという組み合わせを説明するには塩分ストレス耐性の種間差を考慮に入れる必要

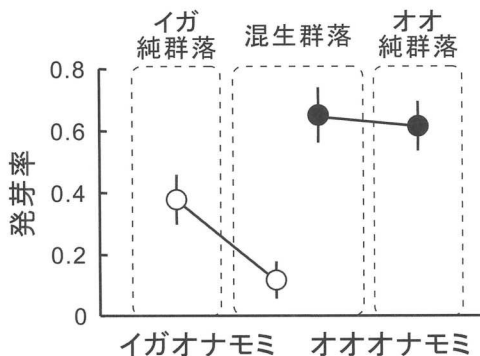


図14. 外来オナモミ2種の種子の発芽率。イガオナモミではオオオナモミとの混生群落で結実した種子の発芽率が低下したが、オオオナモミではそのような影響はなかった。バーは95%信頼区間を示す。Takakura and Fujii (in press) より改変。

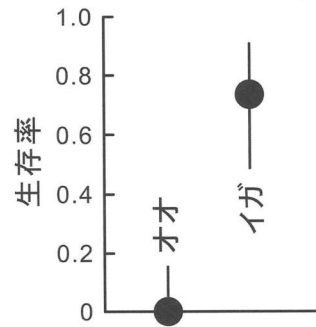


図15. オオオナモミとイガオナモミの塩分ストレス耐性。300mMの塩化ナトリウム溶液を2週間にわたって与えた場合の株の生存率。バーは95%信頼区間を示す。Takakura and Fujii (in press) より改変。

がある。このように繁殖干渉は他の要因と統合されることによって、より詳細な地理的分布パターンを説明することができる。これまで理論・実証の両面から、繁殖干渉が分布域を決定する要因となっている可能性について示唆されてきたが、2種の外来オナモミの分布を説明する本研究は繁殖干渉が生物の分布を決定する重要な要因の一つであることを初めて示したケーススタディである。

そして本研究は既に西日本から絶滅した在来オナモミについての絶滅要因についても示唆を与える。過去の文献には在来オナモミの生育環境について「道ばたや荒地」とあり、特に海岸地など特殊な環境に多いなどの記載はない(牧野, 1996)。このことは、もし在来オナモミがオオオナモミなどの外来種から繁殖干渉を受けた場合、イガオナモミにとっての海岸地のような、特殊な環境で繁殖干渉を免れることができなかった可能性を示唆している。もし、外来オナモミが在来種に対して繁殖干渉を及ぼす場合、タンポポ類とは異なりオナモミ類は一年生であり、個体群の維持を全面的に種子生産に頼っているため、影響はより深刻なものになるはずである。現在、在来オナモミは西日本には残っていないものの、在来オナモミが外来オナモミからの繁殖干渉によって絶滅したという仮説は検証する価値が十分あるだろう。

繁殖干渉と生物多様性、その保全

ここまで、繁殖干渉の重要性について理論的な側面から紹介し、タンポポ類とオナモミ類についての実証研究を紹介した。このほかにもキク科センダングサ属やゴマノハグサ科クワガタソウ属において、在来種と外来種との間で繁殖干渉が生じていることが私たちの最近の研究から明らかになってきている。また、アメリカで行われた研究でも、ミソハギ科ミソハギ属における在来種と外来種の

間で繁殖干渉が生じていることが知られている(Brown & Mitchell, 2001; Brown et al., 2002)。つい最近まで実証研究の少なかった繁殖干渉であるが、決してまれな現象というわけではないようだ。タンポポ類とオナモミ類での事例を紹介したように、虫媒花か風媒花かも問わない。さらに、動物における例も最近次々と追加されている状況である。

注意が必要なのは、ここでは外来種がおよぼす繁殖干渉を主に取り上げたが、繁殖干渉は外来種だけに限った現象ではないということである。現在では異所的に分布し、そのために相互作用が観察されない在来種同士の間にも、かつては繁殖干渉が生じていた可能性がある。現在の異所的分布をもたらした要因こそが繁殖干渉だったかもしれないのである。その可能性を示唆する例は動物ではいくつか知られており、植食性テントウムシ類(Katakura & Sobu, 1986)や寄生性のダニ類(Andrews et al., 2004)、淡水魚類(Konishi & Takata, 2004)などの例がある。植物での例はごく限られているが、その候補として考えられるものがいくつかあり、その中には現在検証が進められているものもある。おそらく植物においても在来種同士の繁殖干渉が近い将来に明らかにされることになるだろう。つまり、在来種か外来種かどうかに関わらず、動物か植物かにもかかわらず、繁殖干渉は極めて普遍的な現象である可能性がある。

しかし、今回紹介した例がどれも外来種が関係する現象であったように、繁殖干渉は外来種において検出されやすいという傾向は確かにありそうだ。これは、外来種の侵入からまだ十分な時間が経過しておらず、どちらかの種の絶滅あるいは完全な異所的分布にいたっていないため、在来種あるいは他の外来種との相互作用が現在も進行中であることによるのかもしれない。また、これまで

外来種の特徴として捉えられていたいくつかの性質が、繁殖干渉という視点から合理的に説明できることも注目に値する。その一つが、タンポポの項で既に説明した外来種とかく乱地の関係である。繁殖干渉が外来種問題について合理的な説明を与えるもう一つの現象は、外来種にしばしば無性的に繁殖するものが多いということである。その傾向についてはしばしば指摘されてきたが、侵入直後は少数派であるために同種との出会いが少なくなるという過疎効果に着眼し、無性生殖系統がその過疎効果を免れることができるという文脈であった。タンポポについてもそのように説明されてきた経緯がある（森田，1980；小川，2001）。しかし、繁殖干渉を考慮に入れると、無性生殖にはただ単に同種他個体と出会う必要がないという以上の利点がある。繁殖に際して他個体が関与しないために、近縁な在来種からの繁殖干渉という深刻な脅威をも避けることができるのである。このように、繁殖干渉の理論と実証研究は外来種問題に様々な示唆を与えてくれる。

さて、在来種が近縁な外来種によって置き換えられる現象に関して本稿の冒頭で2つの疑問を提起したが、繁殖干渉はそれらに対してどのような回答を与えるだろうか。まず第一の疑問「そのようにクリアカットな置き換わりをもたらすものは何か。」については、繁殖干渉の一番の特徴である頻度依存性という性質が答えとなる。本稿の中でも何度も説明したように、2種の間に繁殖干渉が存在する場合、共存は強力に妨げられる。繁殖干渉がもたらす結果は、常に「クリアカットな置き換わり」なのである。これは繁殖干渉に特徴的な性質であり、他の作用、例えば資源競争などでは説明することができない。では、もう一つの疑問「なぜ在来種はいつも駆逐される側で、外来種は駆逐する側なのか。」について、繁殖干渉仮説からはどのように答えることができるだろう。タ

ンポポの項で説明した通り、外来種が成功裏に侵入・定着するためには、侵入先の先住者である近縁在来種から繁殖干渉を受けないこと、またはより強い繁殖干渉をおよぼすことが必要条件である。既に侵入・定着に成功した外来種は、いわば「繁殖干渉に強い」種であり、在来種に繁殖干渉において負けるようなことは起こりえない。つまり、外来種が侵入・定着に成功したという時点で、その外来種は繁殖干渉における勝利が約束されているようなものである。これが第二の疑問への答えとなるだろう。

つまり、繁殖干渉は、在来種への影響という意味でも、外来種の侵入可能性という意味でも、外来種問題においてきわめて重要な問題である。従来は外来種による近縁在来種の影響についてはそれほど深刻なものと考えられないことが多く、また繁殖干渉の影響が考慮されることはほとんどなかった。例えば、2009年9月現在、日本の外来生物法で特定外来生物に指定されている植物12種のうち、近縁在来種への影響が主に懸念されているのはオオカワヂシャただ1種であり、この場合も懸念されているのは繁殖干渉ではなく遺伝的なかく乱である。一方の種の絶滅あるいは異所的分布という結末になりやすい繁殖干渉は、決着が早いだけでなく"物的証拠"を残さない。このことは、雑種個体や遺伝子の浸透といった"証拠"を残す雑種形成や遺伝的なかく乱とは対照的である。このような性質は繁殖干渉がこれまでにあまり注目されなかった理由の一つだと思われるが、本稿で理論と実証の両面から紹介したように、繁殖干渉は極めて強力に近縁種を排除する要因となる。外来種の影響としての繁殖干渉については今後よりいっそうの研究が望まれるだけでなく、保全活動においても考慮されるべき現象であろう。

引用文献

- Andrews, R. H., T. N. Petney & C. M. Bull. 2004. Reproductive interference between three parapatric species of reptile tick. *Oecologia*, 52 : 281-286.
- Brown, B. J. & R. J. Mitchell. 2001. Competition for pollination: effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener. *Oecologia*, 129 : 43-49.
- Brown, B. J., R. J. Mitchell & S. A. Graham. 2002. Competition for pollination between an invasive species (purple loosestrife) and a native congener. *Ecology*, 83 : 2328-2336.
- Dick, C. W., G. Etchelecu & F. Austerlitz. 2003. Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest. *Molecular Ecology*, 12 : 753-764.
- Dow, B. D. & M. V. Ashley. 1998. High levels of gene flow in bur oak revealed by paternity analysis using microsatellites. *Journal of Heredity*, 89 : 62-70.
- 藤井伸二. 2009. 標本記録に基づいた近畿地方北部におけるキク科オナモミ属3種の過去の変遷. *保全生態学研究*, 14 : 67-72.
- Garcia, C., J. M. Arroyo, J. A. Godoy & P. Jordano. 2005. Mating patterns, pollen dispersal, and the ecological maternal neighbourhood in a *Prunus mahaleb* L. population. *Molecular Ecology*, 14 : 1821-1830.
- Garcia, C., P. Jordano & J. A. Godoy. 2007. Contemporary pollen and seed dispersal in a *Prunus mahaleb* population: patterns in distance and direction. *Molecular Ecology*, 16 : 1947-1955.
- 石井信夫. 2003. 奄美大島のマングース駆除事業：とくに生息数の推定と駆除の効果について. *保全生態学研究*, 8 : 73-82.
- Katakura, H. & Y. Sobu. 1986. Cause of low hatchability by the interspecific mating in a pair of sympatric ladybirds (Insecta, Coleoptera, Coccinellidae): incapacitation of alien sperm and death of hybrid embryos. *Zoological Science*, 3 : 315-322.
- Konishi, M. & K. Takata. 2004. Impact of asymmetrical hybridization followed by sterile F₁ hybrids on species replacement in *Pseudorasbora*. *Conservation Genetics*, 5 : 463-474.
- Kuno, E. 1992. Competitive exclusion through reproductive interference. *Researches on Population Ecology*, 34 : 275-284.
- Levin, D. A. & W. W. Anderson. 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *American Naturalist*, 104 : 455-467.
- 牧野富太郎. 1996. 改訂増補原色牧野新日本植物図鑑. 1453pp. 北隆館, 東京.
- Matsumoto, T., K.-I. Takakura & T. Nishida. Alien pollen grains interfere with the reproductive success of native congener. *Biological Invasions*, doi : 10.1007/s10530-009-9574-5. (*in press*)
- 森田竜義. 1980. タンポポ. 「植物の生活誌」(堀田満編), pp. 58-67. 平凡社, 東京.
- Ogawa, K. 1979. Distributions of native and introduced dandelions in the Tokyo metropolitan area, Japan. In: *Vegetation und landschaft Japans*. (eds. Miyawaki, A. &

- S. Okuda), pp. 417-421. Maruzen, Tokyo.
- 小川潔. 2001. 日本のタンポポとセイヨウタンポポ. 130pp. どうぶつ社, 東京.
- Ogawa, K. & I. Mototani. 1991. Land-use selection by dandelions in the metropolitan area, Japan. *Ecological Research*, 6 : 233-246.
- レッドデータブック近畿研究会 (編). 2001. 改定・近畿地方の保護上重要な植物—レッドデータブック近畿2001—. 160pp. (財) 平岡環境科学研究所, 川崎.
- Ribeiro, J. M. C. & A. Spielman. 1986. The Satyr effect: a model predicting parapathy and species extinction. *American Naturalist*, 128 : 513-528.
- Sawada, S., M. Takahashi, & Y. Kasaishi. 1982. Population dynamics and production process of indigenous and naturalized dandelions subjected to artificial disturbance by mowing. *Japanese Journal of Ecology*, 32 : 143-150.
- 瀬能宏. 2006. 外来生物法はブラックバス問題を解決できるのか?. *哺乳類科学*, 46 : 103-109.
- Shibaike, H., H. Akiyama, S. Uchiyama, K. Kasai, & T. Morita. 2002. Hybridization between European and Asian dandelions (*Taraxacum* section *Ruderalia* and section *Mongolica*) 2. Natural hybrids in Japan detected by chloroplast DNA marker. *Journal of Plant Research*, 115 : 321-328.
- 芝池博幸・森田竜義. 2002. 広がる雑種タンポポ. *遺伝*, 56 : 16-18.
- 清水建美. 2003. タンポポ連. 「日本の帰化植物」(清水建美編), pp. 230-235. 平凡社, 東京.
- Stockhouse, R. E. 1976. A new method for studying pollen dispersal using micronized fluorescent dusts. *The American Midland Naturalist*, 151 : 201-205.
- Streiff, R., A. Ducousso, C. Lexer, H. Steinkellner, J. Gloessl & A. Kremer. 1999. Pollen dispersal inferred from paternity analysis in a mixed oak stand of *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl. *Molecular Ecology*, 8 : 831-841.
- 高橋秀男. 2003. メナモミ連. 「日本の帰化植物」(清水建美編), pp. 197-207. 平凡社, 東京.
- Takakura, K.-I., T. Nishida, T. Matsumoto & S. Nishida. 2009. Alien dandelion reduces the seed-set of a native congener through frequency-dependent and one-sided effects. *Biological Invasions*, 11 : 973-981.
- Takakura, K.-I. & S. Fujii. Reproductive interference and salinity tolerance differentiate habitat use between two alien cockleburs: *Xanthium occidentale* and *X. italicum* (Compositae). *Plant Ecology*, doi : 10.1007/s11258-009-9644-x. (in press)
- Thomson, J. D., M. V. Price, N. M. Waser & D. A. Stratton. 1986. Comparative studies of pollen and fluorescent dye transport by bumble bees visiting *Erythronium grandiflorum*. *Oecologia*, 69 : 561-566.
- Waser, N. M. & M. V. Price. 1982. A comparison of pollen and fluorescent dye carry-over by natural pollinators of *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae). *Ecology*, 63 : 1168-1172.
- Yoshimura, J. & C. W. Clark. 1994. Population dynamics of sexual and resource competition. *Theoretical Population Biology*, 45 : 121-131.

