

在来種ネズミモチと外来種トウネズミモチの 開花フェノロジーと花形態の種間比較

梶山ハイジ¹，鳥丸 猛²，木佐貫博光^{2*}

¹ 三重大学生物資源学部，² 三重大学大学院生物資源学研究科

Comparison of floral phenology and floral morphology between native *Ligustrum japonicum* and exotic *Ligustrum lucidum*

Heidi KAJIYAMA¹, Takeshi TORIMARU² and Hiromitsu KISANUKI^{2*}

¹ Faculty of Bioresources, Mie University, 1577 Kurimamachiya-cho, Tsu, Mie 514-8507, Japan

² Graduate School of Bioresources, Mie University, 1577 Kurimamachiya-cho, Tsu, Mie 514-8507, Japan

Abstract

Crossability between native *Ligustrum japonicum*, common at low-mountains in warm-temperate zone and exotic *Ligustrum lucidum*, going out of the site planted and expands its distribution, is concerned about. We compared the floral phenology and morphology between the species to examine the crossability. Moreover flowering periods of *L. japonicum* trees were earlier than those of *L. lucidum* trees. Flowering periods of some *L. japonicum* trees were overlapped with those of *L. lucidum* trees. In the floral morphology, there were differences between the species for example in the corolla tube length. Most of them were larger in *L. japonicum* than those of *L. lucidum*, while no difference in exposed stamen length. Pistils of some *L. japonicum* trees were exposed from its corolla tubes, and these of others were buried in them, whereas all the pistils of *L. lucidum* were exposed from its corolla tubes. These results suggest the crossability between species from pollen of *L. japonicum* to the other.

Key Words: crossability, exotic species, floral morphology, floral phenology

1. はじめに

近年、植栽木による在来種への遺伝的攪乱が相次いで報告されるようになった¹⁾。モクセイ科イボタノキ属の常緑広葉樹ネズミモチ (*Ligustrum japonicum* Thunb.) は、暖帯の山地に自生する在来種である²⁾。一方、トウネズミモチ (*Ligustrum lucidum* Ait.) は、中国原産の外来種である³⁾。トウネズミモチは、戦後から緑化樹として広く植栽されてきた⁴⁾。しかし、1970年代以降その植栽地から逸出して、分布を急速に拡大し^{4,5)}、ハリエ

ンジュなどとともに要注意外来生物種に指定されるに至った⁶⁾。

亀山ら (2012) によると、ネズミモチとトウネズミモチは人工交雑によって種子を形成するが、東京都と神奈川県野外集団における AFLP 遺伝分析の結果、種間雑種は確認されていない。これは、東京都における両樹種の開花期間が重複していないためであると推測されている⁷⁾。しかし、その開花期間の差がわずか2日であったことから、トウネズミモチによる在来種ネズミモチへの遺伝的攪乱の可能性は否定できない⁷⁾。

2017年1月30日受理

^{1,2} 〒514-8507 三重県津市栗真町屋町 1577

* For correspondence (e-mail: kis@bio.mie-u.ac.jp)

虫媒花の形態は、送粉者相との相互関係に基づいて形成される⁸⁾。ネズミモチと同属のオオバイボタ (*Ligustrum ovalifolium* Hassk.) に関する Yamada et al. (2014) の報告によると、伊豆諸島個体群の花筒と雄蕊の長さは、いずれも本州個体群のものよりも短く、最南の八丈島個体群において最も短い。八丈島個体群の訪花者相が本州や他島のものと著しく異なることから、花形態の変異と送粉者相との間には密接な関係が示唆される⁹⁾。

一般に、開花フェノロジーには年次変動や地域間差がみられる¹⁰⁾。ネズミモチとトウネズミモチの開花時期の重複がみられる年や地域があるかもしれない。また、虫媒花植物では花形態における種内変異や種間差の程度が交雑可能性に影響すると考えられる。本研究では、開花フェノロジーと花形態をネズミモチとトウネズミモチの間で比較し、両樹種間の交雑の可能性について検討した。

2. 材料と方法

1. 解析対象

調査対象は、三重大学構内（津市、海拔約 5m、北緯 34°44′46″、東経 136°31′25″）に自生または植栽されたネズミモチ 30 個体とトウネズミモチ 6 個体とした。各個体の生育場所はいずれも平坦であったが、光環境については、上層を遮るものがない個体から他の樹木に被陰された個体までさまざまであった。

2. 開花フェノロジー

各個体の開花花序数を 2014 年 5 月中旬から 7 月中旬まで、3 日間隔で記録した。花序内の花が 1 つでも咲いていれば開花花序とした。開花花序数から以下の式を用いて各調査日における各個体の開花割合を算出した。なお、開花ピーク日とは、各個体が開花期間中最も多く開花花序数に達した日である。

開花割合 = (調査日の開花花序数) / (開花ピーク日の開花花序数)

開花フェノロジーに影響を及ぼす要因として、個体サイズおよび個体の光環境を測定した。両樹種には複数の萌芽幹で構成される個体が少なからずみられたため、地上高 30cm での直径が 1cm 以上の全ての幹について直径を測定し、それらの断面

積の合計を個体サイズとした。個体のおかれた光環境の指標として、各個体の樹冠上部における相対光合成量子束密度 (rPPFD: relative photosynthetic photon flux density) の測定を曇天下の 2014 年 7 月 9 日に行った。ネズミモチの開花期間がトウネズミモチの開花期間と重複する因子を調べるため、一般化線形モデル (GLM: generalized linear model) を構築した。重複開花期間の長さならびにその期間におけるネズミモチの最多開花花序数 (最多重複開花花序数) を応答変数とし、ネズミモチの幹断面積合計、開花期間、rPPFD を説明変数とした。ここで重複開花期間とはトウネズミモチの開花開始日 (2014 年 6 月 23 日) からネズミモチ各個体の開花終了日までの日数である。誤差構造には対数リンク関数を用いたポアソン分布を用いた。説明変数はいずれも標準化した。また、赤池情報量規準 (AIC: Akaike's information criterion) を用いたモデル選択を行った。

3. 花形態

ネズミモチとトウネズミモチはともに円錐形の花序に数多くの両性花をつける。ネズミモチ 1 個体あたり 1 花序、トウネズミモチ 1 個体あたり 5 花序、それぞれ合計 30 花序ずつ選び、1 花序から 5 花を対象に形態を計測した。花序は個体内で花序長が最長のものを、花は花序内で花筒長が最長のものを目視で選んだ。形態の計測は、花筒長、花筒幅、花冠裂片長、花冠裂片幅、雌蕊長、花筒から露出している花糸の長さである露出花糸長の 6 項目について行った (図 -1)。さらに、雌蕊長から花筒長を差し引いて露出雌蕊長を算出した。測定にはデジタルノギス (AD-5763-150, AND 株式会社) を用いた。各計測項目において 5 花の平均値を 1 花序の値とし、両樹種間で 30 花序の平均値または中央値の差の検定を行った。また、花の形態値に基づく主成分分析を行った。これらの統計解析には R 3.1.1 (R Development Core Team 2014)¹¹⁾ を用いた。

3. 結果

1. 開花フェノロジー

ネズミモチの開花期間は 5 月 24 日から 7 月 14 日の 51 日間で、トウネズミモチの開花期間は 6 月 23 日から 7 月 20 日の 27 日間であった (図 -2)。

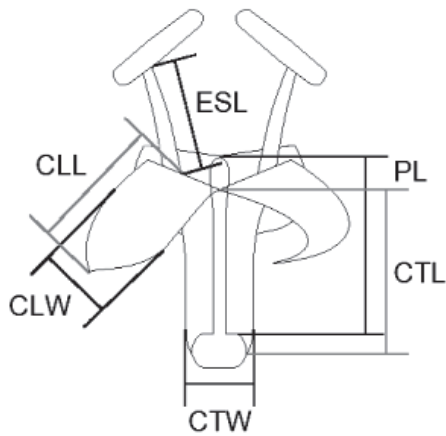


図-1 花形態の計測項目

Morphometric parts measured in a flower
 CLL, corolla lobe length; CLW, corolla lobe width;
 CTL, corolla tube length; CTW, corolla tube width;
 ESL, exposed stamen length; PL, pistil length.

ネズミモチとトウネズミモチの開花ピーク日は近い個体同士でも 19 日間離れていたが, 30 個体中 14 個体ものネズミモチでトウネズミモチの開花との重複が認められた (図-2)。これらの 14 個体のネズミモチを重複開花個体とする。重複開花期間は最長の個体で 2014 年 6 月 23 日から 7 月 14 日の 21 日間であった。重複開花個体における最多重複開花花序数の平均値は 6.2 花序, 最大値は 34 花序であった。

GLM の結果をみると, ネズミモチの重複開花期間の長さには, rPPFD が負の影響 ($P < 0.05$) を, 開花期間の長さが正の影響 ($P < 0.001$) を及ぼしており, 幹断面積合計はモデルに選ばれなかった (表-1)。一方, ネズミモチの最多重複開花花序

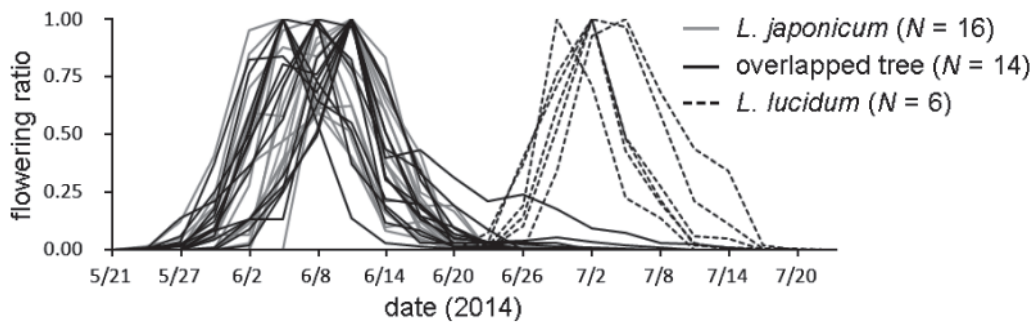


図-2 ネズミモチとトウネズミモチの開花フェノロジー

Floral phenology of *L. japonicum* and *L. lucidum*

N, number of trees; flowering ratio, ratio of the number of flowering inflorescences on each investigated day to the maximum number of flowering inflorescences through the flowering period for each individuals; overlapped tree, 14 *L. japonicum* trees overlapped in flowering period with *L. lucidum* (from June 23 to July 14 2014).

表-1 ネズミモチの重複開花期間と最多重複開花花序数に関する一般化線形モデル (GLM)
 Generalized Linear Model (GLM) for the overlapped flowering period and
 the maximum number of overlapped inflorescences of *L. japonicum*

Explanatory variables	Response variable	
	Overlapped flowering period	Maximum number of overlapped inflorescences
Basal area		0.148 **
Flowering period	1.054 ***	1.064 ***
rPPFD	-0.431 *	-0.489 ns

overlapped flowering period, overlapped flowering period of *L. japonicum* trees with flowering period of *L. lucidum* trees (from June 23 to July 20 2014); overlapped maximum inflorescences, the maximum number of flowering inflorescences through the overlapped flowering period for each individuals; basal area, basal area of trunks > 1cm at ground height of 30cm; rPPFD, relative photosynthetic photon flux density; ns, $p > 0.05$; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$. Error distribution is poisson distribution with log link function. Table shows the top model by model selection with AIC and a blank mean the non-selected variable.

数には、幹断面積合計と開花期間が正の影響を及ぼしていた (表 -1, $P < 0.01$)。

2. 花形態

花の形態値を種間で比較すると、花筒長はネズミモチで $4.40 \pm 0.44\text{mm}$ 、トウネズミモチで $1.77 \pm 0.22\text{mm}$ であった (表 -2)。露出花糸長を除くすべての形態値に樹種間で差がみられ、それらのいずれにおいてもネズミモチの方が大きかった (表 -2)。花形態値の主成分分析の結果をみると、両樹種は露出花糸長を除く形態値によってグループ化されていた (図 -3)。一方、重複開花個体の花に特

有の形態的特徴はみられなかった (図 -3)。雌蕊の露出長についてみると、ネズミモチでは雌蕊が花筒に埋没したのから露出したものまでみられたのに対し、トウネズミモチではいずれも雌蕊が露出していた (図 -4a)。花糸の露出長については、頻度分布に両樹種間で差は認められなかった (図 -4b)。

4. 考 察

1. 開花フェノロジー

開花のピークはずれていたものの、開花期が早いネズミモチと遅いトウネズミモチの開花期間に

表-2 ネズミモチとトウネズミモチの花形態の種間比較
Comparison of floral morphology between *L. japonicum* and *L. lucidum*

Morphometric parts (mm)	<i>L. japonicum</i> (N = 30)			<i>L. lucidum</i> (N = 6)			<i>t</i> (U) ¹⁾
	Mean	SD	<i>n</i>	Mean	SD	<i>n</i>	
CLL	3.46	0.39	30	2.79	0.24	30	8.05 ***
CLW	2.13	0.20	30	1.73	0.10	30	887 ***
CTL	4.40	0.44	30	1.77	0.22	30	29.3 ***
CTW	1.94	0.17	30	1.66	0.07	30	8.07 ***
ESL	2.67	0.40	30	2.75	0.40	30	402 ns
PL	4.49	0.51	29	2.76	0.24	30	16.6 ***

N, number of trees; *n*, number of inflorescences; SD, standard deviation; ns, $p > 0.05$; ***, $p < 0.001$; ¹⁾, CLW and RSL was examined by Mann-Whitney's *U* test and the others by Welch's *t* test. Abbreviation of morphometric parts is same with Fig. 1.

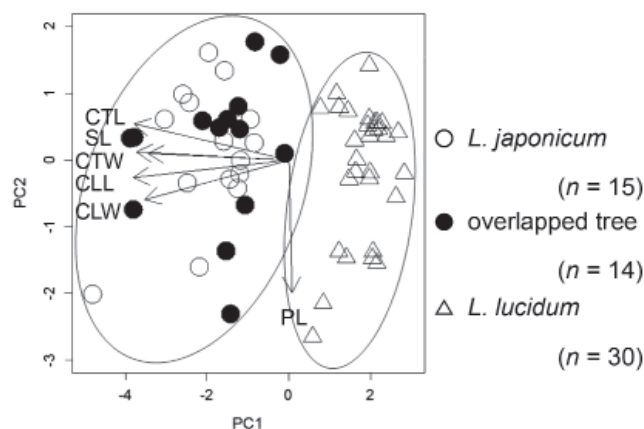


図-3 花形態の主成分分析

Principal components analysis among individuals estimated from floral traits

n, number of inflorescences; overlapped tree, 14 *L. japonicum* trees overlapped in flowering period with *L. lucidum* (from June 23 to July 14 2014); PC, principal components. The eigenvalues are 4.19 for PC1 and 1.04 for PC2. The contributing rates are 0.70 for PC1 and 0.17 for PC2. Abbreviation of morphometric parts is same with Fig. 1.

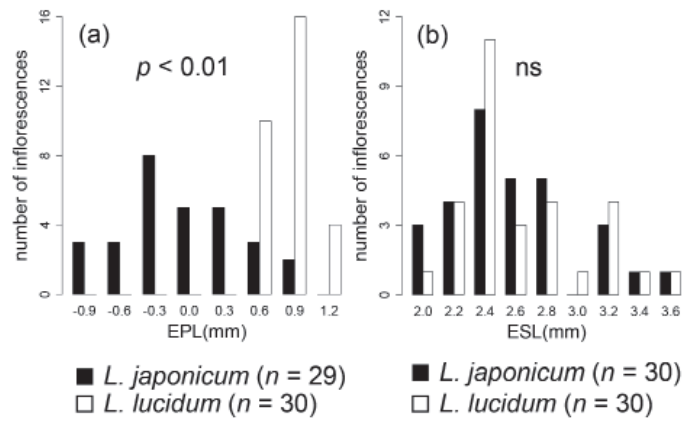


図-4 露出雌蕊長 (a) と露出花糸長 (b) の頻度分布
Frequency distribution of (a) EPL and (b) ESL

EPL, exposed pistil length; ESL, exposed stamen length; n, number of inflorescences; ^{ns}, $p > 0.05$, Kolmogorov-Smirnov test.

は21日間もの重複が認められた。これは東京都で1年間調査した亀山ら(2012)の報告⁷⁾と異なることから、ネズミモチとトウネズミモチの開花フェノロジーには地域間差や年変動があり、両樹種間の花粉移動が生じる可能性がある。トウネズミモチと開花が重複したネズミモチの傾向は、暗い生育地で長い期間開花する個体であった。ネズミモチは、里山などの自生地では主に林内に生育している。林内のような暗い環境に生育するネズミモチの開花は遅くなる傾向があることから、近くの公園や街路樹にトウネズミモチが植栽されれば、両樹種は交雑する可能性がある。また、重複して開花する花序数が多いほど交雑の可能性が高まると考えられる。ネズミモチの最多重複開花花序数は、大きい個体ほど、開花期間が長いほど、多くなる傾向が認められた。これらの特徴をもつネズミモチは種間交雑の花粉親になる可能性がある。

2. 花形態

訪花者サイズに影響を及ぼす花筒の長さについてみると、ネズミモチの花筒はトウネズミモチの花筒よりも統計的に有意に長いことが明らかになった。一般に、口吻が花筒長よりも短い訪花者にとって採蜜は困難である¹²⁾。また、採蜜されても受粉が制限されるのは、雌蕊が花筒よりも短い場合であると考えられる。さらに、全てのトウネズミモチの花では、雌蕊が花筒から露出していたため、訪花者が雌蕊に接触しやすく、受粉しや

すい花の構造をしていた。一方、ネズミモチの花には、雌蕊が花筒に埋没しており、口吻の短い訪花者にとって受粉しにくい花構造をもつ個体の割合が高いことが示唆された。また、花糸の露出長に樹種間差がみられないことから、訪花者の葯への接触機会は同程度であると推測される。このように、花の形態からみると、花粉移動が起り易いのはネズミモチからトウネズミモチの方向であると推測される。

3. 外来種トウネズミモチの植栽管理の必要性

本研究から、在来種ネズミモチから外来種トウネズミモチの方向への花粉移動による種間交雑の可能性が示唆された。これはトウネズミモチによるネズミモチへの直接的な遺伝的攪乱にはならない。しかし、種間雑種や戻し交雑個体との交雑によって、将来的にネズミモチが遺伝的攪乱を被る可能性がある。トウネズミモチの植栽は、その開花期が他に開花する樹木が多くない初夏であることや、目立つ花序をつけること、植栽後の管理が容易であることなどから、無くなることはないであろう。しかし、外来種の植栽計画や管理の際には、植栽予定地の周辺に近縁で開花時期の近い自生種がないことを確認し、在来種個体群への遺伝的攪乱の可能性をなくすような細心の注意を払う必要があると考えられる。

引用文献

- 1) Meirmans, P.G., Gros-Louis, M., Lamothe, M., Perron, M., Bousquet, J. and Isabel, N. (2014) Rates of spontaneous hybridization and hybrid recruitment in co-existing exotic and native mature larch populations. *Tree Genet. Genomes*. **10**: 965-975.
- 2) 北村四郎, 村田 源. (1997) 原色日本植物図鑑 木本編 I. 保育社.
- 3) 伊藤千恵, 藤原一繪. (2007) 都市域森林群落における外来種トウネズミモチ *Ligustrum lucidum* Ait. の分布と生態的特性—在来種ネズミモチ *Ligustrum japonicum* Thunb. と比較して. *保全生態学研究* **12**: 143-150.
- 4) 吉永知恵美, 亀山 章. (2001) 都市におけるトウネズミモチ (*Ligustrum lucidum* Ait.) の分布拡大の実態. *日緑化工誌* **27**: 44-49.
- 5) 橋本佳延, 中村愛貴, 武田義明. (2007) 洪水が都市河川に侵入した外来樹木トウネズミモチ (*Ligustrum lucidum* Ait.) の分布拡大に与える影響—兵庫県猪名川河川敷における一事例. *保全生態学研究* **12**: 103-111.
- 6) 環境省. (2017) 我が国の生態系等に被害を及ぼすおそれのある外来種リスト. <http://www.env.go.jp/nature/intro/loutline/list.html>, 2017年1月27日取得.
- 7) 亀山慶晃, 清田陽助, 中村朱里, 濱野周泰, 鈴木貢次郎. (2012) ネズミモチとトウネズミモチの交配親和性と野外における雑種形成の可能性. *保全生態学研究* **17**: 147-154.
- 8) Fenster, C.B., Armbruster, W.S., Wilson, P., Dudash, M.R. and Thomson, J.D. (2004) Pollination syndromes and floral specialization. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **35**: 375-403.
- 9) Yamada, T., Kodama, K. and Maki, M. (2014) Floral morphology and pollinator fauna characteristics of island and mainland populations of *Ligustrum ovalifolium* (Oleaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* **174**: 489-501.
- 10) 工藤 岳. (2000) 大雪山のお花畑が語ること 高山植物と雪溪の生態学. 京都大学学術出版社.
- 11) R Development Core Team. (2014) The R project for statistical computing. <http://www.r-project.org/>, 2014年8月20日取得.
- 12) Inouye, D.W. (1980) The effect of proboscis and corolla tube lengths on pattern and rates of flower visitation by bumblebees. *Oecologia* **45**: 197-201.