オオマツヨイグサ, メマツヨイグサおよびコマツヨイグサの種子発芽特性

小林美絵¹⁾・倉本 宣²⁾

1) 明治大学大学院農学研究科 Grad. School. of Agri., Meiji Univ.

mie_7410kobayashi@hotmail.com

2) 明治大学農学部 Fac. of Agri., Meiji Univ.

摘要: 多摩川において、かつては多く生育していたオオマツヨイグサが近年ではほとんど見られなくなり、それにかわって同属のメマツヨイグサ、コマツヨイグサが分布を拡大している。これらの要因を発芽特性から検討し、多摩川の植生の変化とマツヨイグサ属植物の増減の関係について検討した。実験結果より、オオマツヨイグサはギャップ検出機構を持たず、メマツヨイグサ、コマツヨイグサは持つことが示唆された。現在の、裸地が減少し、植生が増加した多摩川においては、このようなオオマツヨイグサの繁殖戦略では適応できず、減少したと考えられる。また、オオマツヨイグサとメマツヨイグサ、コマツヨイグサの直接的な置き換わりはないと考えられる。

キーワード: マツヨイグサ属, 発芽特性, 埋土種子集団, 帰化植物, 河川の植生

KOBAYASHI, Mie, KURAMOTO, Noboru : The germination traits of *Oenothera erythrosepala* Borbas, *Oenothera biennis* L. and *Oenothera laciniata* Hill.

Abstract: *Oenothera erythrosepala* used to grow on the floodplain of the Tama River ; however, it is scarcely found nowadays. *Oenothera erythrosepala* showed a wide distribution compared to *Oenothera biennis* and *Oenothera laciniata*, having the same genus. Their germination properties were studied to determine the factor for the above facts and elucidate the relationship between changes in vegetation on the Tama River floodplain and an increase and a decrease of the plants of the genus. At our germination experiments it is presumed that *Oenothera erythrosepala* has no gap-detecting mechanism unlike *Oenothera biennis* and *Oenothera laciniata*. It is reasonably concluded that the reproductive strategy of *Oenothera erythrosepala* cannot cope with the current situation of the floodplain, where bare land has decreased and vegetation has increased, and it has resulted in its decline.

Key words: *Oenothera*, germination traits, seed bank, alien species, river vegetation

1. はじめに

マツヨイグサ属植物はアカバナ科マツヨイグサ属の多年草で、北アメリカ原産の帰化植物である。花は辺りが暗くなり始めたら開花し、強い芳香を放つ。観賞用植物が多く、寒帯から熱帯に分布する。日本においては全国に分布している¹⁰⁾。

現在、日本列島で特にその侵入ぶりが目立つこのような帰化植物の多くは、原産国の荒地、氾濫原、乾燥地などで進化し、それらの場所の環境条件に良く適応した生活史特性を持つ植物である²⁵⁾。頻繁な攪乱、強い日射、土壌の乾燥などの厳しい条件に適応しているそれらの植物は、移入、野生化(侵入)する前から農耕地や市街地などの人為的な影響の大きい生育場所に適応しているといえる²⁶⁾。帰化植物としての成功は、種子の性質に大きく依存する。帰化植物の多くは、空間的散布能力、時間的散布能力、ギャップ(植被の隙間²⁾)検出能力などの大きい種子を作る²⁷⁾。

このような雑草的な種では発芽はギャップを検出して起こ

るように進化してきたと考えられる¹⁾。自然界には、一時的で季節的な植生の隙間から、もっと時間的にも空間的にも広い裸地まで、様々な規模のギャップが存在し、ギャップを検出して発芽する機構として生理的な性質が知られている。一つは変温に反応して発芽する性質(変温効果^{22) 23)})、もう一つは緑葉透過光にさらされると休眠が誘導され、太陽光があたるとその休眠が解除され発芽する性質(緑陰感受性^{9) 20)})である²⁴⁾。埋土種子集団の種子は温度、光などの環境刺激によって休眠が解除され、発芽する²⁸⁾。二次遷移の先駆種や人為的攪乱に依存している種は、競争者となる他の植物を避けて生育する。これらの種の生活史戦略にとっては、種子の発芽が裸地化に依存して起こることが重要である²⁴⁾。

マツヨイグサ属植物の中でもオオマツヨイグサ *Oenothera erythrosepala* Borbas の系統的起源は明らかではなく、北アメリカ原産の野生種をもとにヨーロッパで作られた園芸品種と推定される。明治初期頃日本に移入し、その後広く野生化した。現在、オオマツヨイグサは都市域やその

郊外ではほとんど見られなくなり、分布の中心は山間部に移ってきている¹⁴⁾。オオマツヨイグサは海岸砂丘など水分変動の高い土地に生育しているため、埋土種子集団を形成するよりもロゼットを形成し、個体群を維持していくことに有利であると考えられる⁷⁾。

本研究の調査地である多摩川においては、かつてオオマツヨイグサが多く生育していたが、戦後減少し、めったに見られなくなった⁵⁾。2003年にはまとまった生育を確認することはできなかった。オオマツヨイグサが減少している一方で、同属のメマツヨイグサ *Oenothera biennis* L.が増加し、匍匐性のコマツヨイグサ *Oenothera laciniata* Hill が分布を拡大している。

そこで本研究では多摩川においてオオマツヨイグサが減少し、メマツヨイグサ、コマツヨイグサが増加している要因を発芽特性から検討し、そのことから、多摩川の植生の変化とマツヨイグサ属植物の増減の関係について検討した。

2. 実験方法

発芽実験に用いたオオマツヨイグサの種子は、多摩川に実験に十分な規模の個体群が存在しないので、2003年9月に茨城県ひたちなか市国営ひたち海浜公園内の砂丘で採集し、メマツヨイグサの種子は同年10月に東京都府中市四谷、日野市落川、多摩市一ノ宮地先の多摩川左岸河川敷で、コマツヨイグサの種子は同年10月に神奈川県川崎市多摩区登戸新町、東京都狛江市東和泉地先の多摩川左岸河川敷でそれぞれ採集した。採集した種子は室温条件下でデシケータ内に保存した。

本研究では、光条件、温度条件を以下のように設定した。

2.1 光条件

光条件において、野外での他の植物によって庇蔭された状況を模してギシギシ *Rumex japonicus* Houtt.の葉でシャーレを覆った区を設定した。ギシギシを用いたのは河原にも多く自生し、葉面積が比較的広く、シャーレを覆うのに適しているためである。また、同一照度で、緑葉を透過していない条件区を設定し、対象種の緑陰感受性を検証することとした。緑葉透過光処理区内の光透過率を、光量子計 (Light Meter Model LI-250) を用いて測定したところ、9.2%であったため、同様の光透過率になるように白と灰色の寒冷紗で庇蔭した弱光区を設定した。

以上のことを含め、以下の4条件を設定した。

- ① 強光 (遮光しないもの。光量は $17.54 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ sec}$)
- ② 暗黒 (プラスチックシャーレの全面を二重のアルミホイルで遮光したもの)
- ③ 弱光 (プラスチックシャーレの側面と底面を二重のアルミホイルで遮光し、上面に寒冷紗を重ねたもの)
- ④ 緑葉透過光 (プラスチックシャーレの側面と底面を二重のアルミホイルで遮光し、上面にギシギシの葉で覆った

もの)

2.2 温度条件

温度条件については、変温によって発芽が促進される報告が多い²²⁾。一般に気温の日較差がある野外に播種される種子は、恒温条件下で得られたよりも良好な発芽状況を示す。すなわち、発芽率の高まりや発芽適温幅の拡大が予想される⁹⁾。そこで、日本の草原群落を構成する多くの種の発芽に好適であるとされる 20°C ないし 25°C ⁴⁾ を基準に、以下のように設定した。

- ① 恒温条件 (10°C , 15°C , 20°C , 25°C , 30°C)
- ② 変温条件 ($5/15^\circ\text{C}$, $10/20^\circ\text{C}$, $15/25^\circ\text{C}$, $20/30^\circ\text{C}$, $25/35^\circ\text{C}$)

以上の4つの光条件と10の温度条件を組み合わせ、各種40ずつ実験区を設定した。また、それぞれ12時間交代で明期と暗期を設定し、その際変温条件では暗期の方を低温にした。これらの条件をインキュベーター (NK system Co1-D3P) で設定し、実験を行った。

各条件とも、直径6cmのプラスチックシャーレに石英砂を15g敷いたものを発芽床とし、蒸留水で湿らせた上に種子50粒を置床した。実験は3反復で行った。実験開始から1日おきに発芽した種子数を計測し、その種子は除去し、乾燥しないように蒸留水を適量与えた。また、発芽は子葉の突出をもって判定した。

3. 結果

3種のマツヨイグサ属植物の最終発芽率を図-1(a~c)に、強光条件区、弱光条件区における3種の累積発芽率を図-2aに、オオマツヨイグサの変温条件 $10/20^\circ\text{C}$ 区の累積発芽率を図-2bに、メマツヨイグサの恒温条件 25°C 区、変温条件 $20/30^\circ\text{C}$ 区の累積発芽率を図-2cに、コマツヨイグサの恒温条件 20°C 区、 $15/25^\circ\text{C}$ 区の累積発芽率を図-2dに示した。3種の中で発芽速度が速いのはオオマツヨイグサとメマツヨイグサで、実験を開始してから一週間程度で発芽は完了したが、コマツヨイグサは長期間に渡って発芽し、実験開始から一ヶ月経っても発芽は続いた (図-2a)。解析については、一元配置の分散分析、およびTukeyの多重比較検定を行い、最終発芽率は全て逆正弦変換を行った。Tukeyの多重比較検定を有意水準5%で行った結果、有意差が認められたものを表-1に示す。オオマツヨイグサは 25°C 区、 30°C 区、 $15/25^\circ\text{C}$ 区、 $20/30^\circ\text{C}$ 区で高い発芽率を示した (図-1a)。温度条件において、積算温度の等しい、恒温条件 10°C - 強光区と変温条件 $5/15^\circ\text{C}$ - 強光区、 15°C - 強光区と $10/20^\circ\text{C}$ - 強光区、 20°C - 弱光区と $15/25^\circ\text{C}$ - 弱光区においてそれぞれ有意な差が認められた (Tukey $p < 0.05$)。光条件においては $10/20^\circ\text{C}$ - 弱光区と $10/20^\circ\text{C}$ - 緑陰透過光区で有意な差が認められた (Tukey $p < 0.05$) (図-2b)。メマツヨイグサにおいては 25°C - 強光区、 $20/30^\circ\text{C}$ - 強光区でほぼ100%に近い発芽

図-1 マツヨイグサ属 3 種の最終発芽率

Fig. 1 Final germination rate of *Oenothera* spp.

誤差棒は標準偏差

表-1 Tukey の多重比較検定による最終発芽率の解析結果

Table 1 The analysis result of final germination rate by multiplex comparison official approval of Tukey.

種類	有意差のみられた実験区の組み合わせ	P値
オオマツヨイグサ	10°C-強光, 5/15°C-強光	0
	15°C-強光, 10/20°C-強光	0
	20°C-弱光, 15/25°C-弱光	0.005
	10/20°C-弱光, 10/20°C-緑陰透過光	0.028
	20°C-弱光, 15/25°C-弱光	0
メマツヨイグサ	25°C-弱光, 20/30°C-弱光	0.012
	20°C強光, 弱光	0
	20°C強光, 暗黒	0
	20°C強光, 緑葉透過光	0
	25°C強光, 弱光	0.004
	25°C強光, 暗黒	0
	25°C強光, 緑葉透過光	0.002
	20°C-強光, 15/25°C-強光	0.036
コマツヨイグサ	20/30°C弱光, 緑葉透過光	0.003

ただし、有意差が認められたもののみを示す。

率を示した (図-2a)。積算温度の等しい、20 °C-弱光区と 15/25 °C-弱光区、25 °C-弱光区と 20/30 °C区-弱光区で有意な差が認められた (Tukey $p<0.05$)。また、20 °C区、25 °C区においては強光条件処理区と弱光条件処理区、暗黒条件処理区、緑葉透過光条件処理区で有意な差が認められた (Tukey $p<0.05$)。暗黒条件に関しては、変温条件 15/25 °C以上の条件区では発芽率が高いが、恒温条件区においては温度が高くても発芽がほとんど見られなかった (図-2a)。コマツヨイグサは他の 2 種に比べて低い温度条件区において高い発芽率を示した。温度条件においては積算温度の等しい、20 °C-強光区と 15/25 °C-強光区で有意な差が認められた (Tukey $p<0.05$)。また、20/30 °C区において弱光条件処理区と緑葉透過光条件処理区において有意な差が認められた (Tukey $p<0.05$) (図-2d)。

4. 考察

オオマツヨイグサは、積算温度の等しい、恒温条件 10 °C-強光区と変温条件 5/15 °C-強光区、15 °C-強光区と 10/20 °C-強光区、20 °C-弱光区と 15/25 °C-弱光区においてそれぞれ変温条件のほうが有意に発芽率が高かったことから、本実験においてこの温度条件内では変温効果を持つことが考えられる。また、10/20 °C条件区においては緑陰感受性を備えていることが考えられる。このことから、10/20 °Cの温度条件においては埋土種子集団を形成する可能性があることが示唆された。野外において地表面温度が約 10~20 °Cになるのは 10月~12月、3月~4月⁷⁾であり、オオマツヨイグサはこの時期に季節的埋土種子集団を形成する可能性が考えられる。本実験の結果より、平均温度 20 °C以上では光条件に関係なく発芽していることから、4 月以降は、地表面温度が上昇すると発芽することが考えられる。このことはオオ

図-2 マツヨイグサ属3種の温度条件ごとの累積発芽率

Fig. 2 Cumulative germination rate of *Oenothera* spp. for every temperature conditions.

誤差棒は標準偏差

マツヨイグサが埋土種子集団を形成することよりもロゼットを形成する繁殖戦略をとるという既存の研究結果⁷⁾を支持する。また、既存の研究では、本種が優占する生育地は、海岸砂丘や海岸埋立地のようにやせた開放地であり、ロゼットバンクを形成する戦略が有利であると考えられている⁷⁾。多摩川においては近年、裸地が減少しており¹⁸⁾、オオマツヨイグサが生育できる環境が減少していることが推察される。

多摩川河川敷の植生はここ18年間で増加傾向にある。1976年から1994年の間で植生の占有面積は約233 ha増加し、特に増加傾向の著しいのはオギ群落であり、約155 ha増加している。次いでニセアカシア群落、イヌコリヤナギ群落、モウソウチク・マダケ林などが増加傾向にあり、いずれも樹木の増加傾向が目立っている¹⁸⁾。また、河川植生の構成種には帰化植物が多く³⁾、多摩川においても帰化率は高い¹⁶⁾。特にオオバクサやアレチウリをはじめとする富栄養な立地を好む大型一年生の帰化植物が優占する植生が目立つ。一方、減少のもっとも著しいのは自然裸地であり、約125 ha減少している。自然裸地の減少は、丸石河原そのものの減少して

いる。自然裸地の減少は、丸石河原そのものの減少を意味している¹⁸⁾。丸石河原は度重なる増水による攪乱によって日当たりが良い環境が確保されてきた¹²⁾。しかし、上流域での貯水ダム建設、堤防や各種水門の整備、流域の土地利用形態の変化などにより丸石河原は減少している。すなわち、自然裸地では植生が繁茂し、一年生草本群落は多年生草本群落へ、樹林はより高い高木林へと遷移している¹⁸⁾。

このような多摩川の植生の増加は、ギャップ検出機構を持たないオオマツヨイグサにとって発芽はできる環境ではあるが、実生は定着できなくなっていることが考えられる。オオマツヨイグサはロゼットがある大きさ以上になると抽だいし、花をつけ、開花する⁸⁾。実生が定着できなければその個体は死亡し、また、実生が定着できたとしても他の植物に庇蔭され、ロゼットを大きく成長させることはできないと推察される。このようなオオマツヨイグサの繁殖戦略が現在の多摩川においては不利になり、オオマツヨイグサが減少している可能性が考えられる。

メマツヨイグサは恒温条件より積算温度が等しいそれぞ

表-2 3種のマツヨイグサ属植物の特性の比較

Table 2 Traits comparison of three species of *Oenothera*.

形態	植物形態	オオマツヨイグサ	メマツヨイグサ	コマツヨイグサ
		株立ち ⁹⁾ 草丈(m) 根の形態	株立ち ⁹⁾ 0.3-2 ⁹⁾ 直根 ²¹⁾	匍匐性 ⁹⁾ 0.05-1 ⁹⁾ 直根 ²¹⁾
生活史	寿命	可変性二年草 ⁷⁾	可変性二年草	可変性一年草 ¹⁵⁾
	栄養成長期	ロゼット、成長するまで数年 ⁷⁾	ロゼット ¹⁶⁾	ロゼット ¹⁶⁾
	花期	6月-10月 ⁹⁾	7月-9月 ⁹⁾	4月-11月 ⁹⁾
	生育地	開けた荒地 ¹⁹⁾	開けた荒地 ¹⁹⁾	荒地、沿岸地、砂地 ¹⁹⁾
発芽特性	発芽率	約50%	80%以上	約50%
	発芽速度	一週間で発芽が飽和	一週間で発芽が飽和	一ヶ月たっても発芽が続く
	最適発芽温度	20-25℃	25-30℃	15-20℃
	発芽時期	秋か春	一年中 ¹⁴⁾	1月-6月 ¹⁵⁾
	光要求性	なし	あり	あり
	緑陰感受性	あり(変温条件10/20℃のとき)	なし	あり(変温条件20/30℃のとき)
	変温効果	あり(平均温度10℃, 15℃, 20℃のとき)	あり	あり
	ギャップ検出機構	なし	あり	あり
	埋土種子	形成する(冬のみの季節的埋土種子集団)	形成する(約80年生存可能)	形成する
	生育状況	多摩川における増減	減少	増加

れの変温条件区において発芽率が有意に高かったことから、変温効果により発芽が促進されることが示唆された。メマツヨイグサは一年中発芽するが、秋に発芽した個体の成長量が最も大きい¹³⁾。この時期の裸地の地表面温度の日較差は約20℃¹³⁾あり、変温によってメマツヨイグサの発芽が促進されると考えられる。光条件に着目すると、弱光条件処理区と緑葉透過光条件処理区では有意な差が認められなかったことから、メマツヨイグサは緑陰感受性を持たないことが言える。また、変温条件区において4つの光条件の間で有意な差が認められなかったことから、メマツヨイグサの発芽は光条件よりも温度条件が支配的であり、変温条件15/25℃以上では光条件に関係なく発芽する。このことから、メマツヨイグサはギャップ検出機構を持つ攪乱依存種であることが示唆された。また、臨界サイズが小さいことにより世代期間が短く¹⁴⁾、埋土種子集団を形成することによって個体群を維持していると考えられる。

コマツヨイグサは15/25℃一強光区が20℃一強光区よりも有意に発芽率が高かったため、変温効果が認められた。また、20/30℃区において弱光条件処理区が緑葉透過光条件処理区よりも有意に発芽率が高かったため、緑陰感受性が認められた。これらのことから、埋土種子集団を形成すると考えられる。また、他の2種に比べて発芽速度が遅く、発芽期間が長いことから、ギャップが検出されるのを待ち、長期間に渡って発芽の機会があれば発芽する戦略をとると考えられる。なお、調査の結果からも、2004年2月に多摩川河川敷においてメマツヨイグサよりもコマツヨイグサの実生が多く確認されたことから、他の植物があまり生育しない冬に発芽・定着する¹⁶⁾ことが支持された。また、15℃区、10/20℃発芽・定着する¹⁶⁾ことが支持された。また、15℃区、10/20℃区において、弱光条件区で最も発芽率が高かった。コマツヨ

イグサは匍匐性であることから、このような弱光条件でも発芽・生育できる攪乱依存種として弱光条件に適応してきたと考えられる。

このようなことから、メマツヨイグサとコマツヨイグサは他の帰化種と同様に、多摩川に侵入し、定着していると考えられる。

5. おわりに

以上のことから、3種のマツヨイグサ属植物の生活史や発芽特性を比較したものを表-2に示す。オオマツヨイグサは秋か春に発芽してロゼットを形成し、直径が10cm以上のロゼットになるまで栄養成長を続け、その後初夏に抽だいして開花結実して枯死する。いわゆるサイズ依存的な繁殖をする⁷⁾。

また、発芽率もメマツヨイグサに比べたら低い。さらに、冬季に季節的シードバンクを形成する可能性が示唆されたが、ギャップ検出機構を持たないので、春に発芽しても実生が定着できないと考えられる。このようなことと多摩川の植生の増加が複合的に働き、多摩川においてオオマツヨイグサが減少したと考えられる。一方、メマツヨイグサ、コマツヨイグサは発芽してからロゼットを形成し、その年に抽だいし、開花結実する。繁殖ロゼット・サイズが小さいので、繁殖時期は早まり、一年生型に近い生活史をとる⁸⁾。また、両種ともギャップ検出機構を持ち、発芽時期が年間を通して長いことから、攪乱などでできたギャップにおいて実生が定着し、個体群を維持していくことができると考えられる。

このように、種ごとに違った繁殖戦略を持ち、それぞれの種がそれぞれの環境に適した繁殖戦略をとることによって、オオマツヨイグサの戦略は今の多摩川においては適応できず減少し、メマツヨイグサ、コマツヨイグサが増加したと考え

られる。よって、競争による直接的な置き換わりではないと考えられる。

これまでに在来種であるカワラノギクやカワラニガナが河川の裸地の減少により個体群が減少している⁶⁾¹¹⁾という報告がある。これらの種は永続的な埋土種子集団を形成せず、ギャップに依存した繁殖戦略をとる⁶⁾¹¹⁾。本実験によりオオマツヨイグサも同じ戦略をとることがわかり、このような戦略をとる植物は、オオマツヨイグサのような帰化植物であっても減少していることが示唆された。

本研究にあたり、オオマツヨイグサの種子の採集に関して国営ひたち海浜公園において公園管理緑地財団に協力を得た。論文の作成にあたり、東京大学大学院の本田裕紀郎氏、伊藤浩二氏に協力を得た。ここに記し、感謝の意を表す。

引用文献

- Gme, J.P. (1979) Plant strategies and vegetation processes, John Wiley & Sons, 222pp.
- Grubb, P.J. (1977) The maintenance of species richness in plant communities. The importance of the regeneration niche, *Biological Review*, 52: 107-145.
- 服部保 (1988) 日本の植生—侵略と攪乱の生態学, 東海大学出版会, 54-61.
- Hayashi, I. (1979) Secondary Succession of herbaceous communities in Japan. Seed germination and shade tolerance of seedlings of the dominants., *Bulletin Yokohama Phytosociological Society*, 16: 407-417.
- 日野の自然を守る会 (1985) 新・日野の植物ガイドブック, 日野市, 235pp.
- 本田裕紀郎・倉本宣 (2001) 多摩川における絶滅危惧植物カワラニガナの現状とその休眠・発芽特性, *日本造園学会誌* 64(5): 583-588.
- Kachi, Naoki (1990) Germination Traits and Seed-bank Dynamics of a Biennial Plant, *Oenothera Glazioviana* Micheli, *Ecological Research* 5, 185-194.
- 可知直毅 (1997) 可変性二年草の生活史の進化と個体群統計, *日本生態学会誌* 47: 171-174.
- King, T.J. (1975) Inhibition of seed germination under leaf canopies in *Arenaria sepyllifolia*, *Veronica arvensis* and *Cerastium holosteoides*, *New Phytologist* 75: 87-89.
- Kunio Iwatsuki・David E. Boufford・Hideaki Ohba (1999) *Flora of Japan Volume IIc*, KODANSHA, 328pp.
- 倉本宣 (1997) カワラノギクの保全生物学と保全実務, *保全生態学研究* 2: 43-53.
- 倉本宣・本田裕紀郎・八木正徳 (2000) 丸石河原固有植物と多摩川におけるその生育状況, *明治大学農学部研究報告* 123, 27-32.
- 正久法子・中田法子・鍛塚信子・大橋裕 (1976) マツヨイグサ属植物の栽培・育種 (第8報) 播種期の相違がマツヨイグサの生長・発育・種子成分に及ぼす影響, *生薬学雑誌* 30 (1), 52-57.
- 日本生態学会 (2002) 外来種ハンドブック, 地人書間, 390pp.
- 長田武正 (1976) 原色日本帰化植物図鑑, 保育社, 174-177.
- 長田武正・富士堯 (1977) 帰化植物, 保育社カラーブックス No. 397, 151pp.
- 荻津英也・堀良道 (2003) 海浜植物コマツヨイグサの生活史の地理的变化, 第50回日本生態学会大会講演要旨集, 317pp.
- 佐々木寧 (1996) 河川水辺の国勢調査 (植物調査編) の活用—多摩川を例として—, *河川環境総合研究所報告* 2: 133-148.
- 清水建美 (2003) 日本の帰化植物, 平凡社, 337pp.
- Silvertown, J. (1980) Leaf-canopy-induced seed dormancy in a grassland flora, *New Phytologist* 85: 109-118.
- 竹松哲夫・一前宣正 (1993) 世界の雑草II—離弁花類—, 全国農村教育協会, 50-70.
- Thompson, K. & Grime, J.P. (1983) A comparative study of germination responses to diurnally-fluctuating temperatures, *Journal of Applied Ecology*, 20: 141-156.
- Thompson, K., Grime, J.P. & Mazon, G. (1977) Seed germination in response to diurnal fluctuating temperature, *Nature* 267: 147-149.
- 鷺谷いづみ (1987) 種子が発芽する環境条件. 生育にふさわしい場所と時を選ぶメカニズム, *採集と生育* 49(9): 382-384.
- 鷺谷いづみ (1996) オオブタクサ、闊う, 平凡社, 219pp.
- 鷺谷いづみ (2000) 外来植物の管理, *保全生態学研究* 5: 181-185.
- 鷺谷いづみ・森本信正 (1993) 日本の帰化植物, 保育社, 191pp.
- 鷺谷いづみ・矢原徹一 (1996) 保全生態学入門, 文一総合出版, 270pp.

(2004.6.19 受理)