

外来植物ネズミムギとボウムギの日本における気候適性の評価

京都大学農学研究所
雑草学研究室
下野 嘉子

はじめに

交通や物流の発達によって国境を越えた人や物の移動が活発になるにつれ、外来種の侵入もかつてない速度で進んでいる。外来種が生態系および経済活動に及ぼす影響は、世界中でますます大きな問題となっている。IPBES (2023) では、侵略的外来種は、世界の動植物種の絶滅記録の 60% に関わり、農作物の減収や漁業活動の妨害などを通じて食料生産を脅かし、病気の媒介やアレルギーの原因となる花粉の散布などにより、人々の良質な生活を大きく損なっていると報告している。

しかし、導入されたすべての種が問題を引き起こすわけではない。自生地の外へ持ち出された種のうち、侵入先で定着し分布を拡大できるものはごく一部である (Williamson and Fitter 1996)。外来種の分布拡大に関わる要因の解明は、長年にわたり関心を寄せられてきたテーマである (Hayes and Barry 2008; Hui *et al.* 2016)。

日本において対照的な分布パターンを示すネズミムギとボウムギ

ネズミムギ (*Lolium multiflorum*) とボウムギ (*L. rigidum*) は地中海沿岸地域を原産とするイネ科の一年草である。牧草として世界各地に導入され、その結果、コムギ畑を中心とする農耕地および非農耕地における問題雑草となっている (Matzrafi *et al.* 2021)。牧

草としての利用はネズミムギのほうが盛んで、OECD (経済協力開発機構) による種子品種証明制度に基づく適格品種リストには、2025 年時点でネズミムギは約 700 品種も登録されているのに対し、ボウムギは 4 品種しか登録されていない。

日本でもネズミムギは牧草や緑化資材として広く使用されている。また、農耕地や畦畔、河川敷などに雑草化しており、関東以南であれば、農耕地や市街地どこにでも目にする一般的な雑草となっている。ネズミムギで覆い尽くされた畦畔を目にすることも多く、グリホサートやグルホシネートを連用してきた畦畔には、両薬剤に対する抵抗性のネズミムギが確認されている (Niinomi *et al.* 2013; 市原ら 2018; 森崎 2025)。

一方、ボウムギは日本では牧草として利用されておらず、主に輸入穀物を介して日本に持ち込まれている。西オーストラリアのコムギ畑では除草剤抵抗性のボウムギが蔓延しており、ALS 阻害剤や ACCase 阻害剤に対する抵抗性集団が 70-90% を超える畑で見つかっている (Owen *et al.* 2014)。その結果、西オーストラリアから輸入されたコムギには、コムギとともに収穫されたボウムギの種子が大量に混入している (Shimono *et al.* 2010)。輸入穀物を介して日本に持ち込まれたボウムギは、穀物輸入港周辺や砂浜海岸に帰化しているが、農耕地に一般的な雑草にはなっていない (Shimono *et al.* 2015; Higuchi *et al.*

2017; Hirata *et al.* 2023)。ボウムギはなぜ日本の農耕地に広がらないのだろうか。

種分布モデルを用いた気候適性評価

種の分布を決定づける主要因のひとつは気候条件である。生物はその個体群を維持することができる温度や降水量の範囲内 (分布好適地) に分布している。434 種の侵略的外来種を対象としたメタ解析によると、原産地で占めていた気候条件の範囲を超えて分布を拡大した例は稀であることが定量的に示されている (Liu *et al.* 2020)。したがって、種の原産地における分布情報と分布地点の気候条件を関連づけて種分布モデル (Species distribution model) を作成することによって、外来種の侵入先における気候適性を評価することができる。こうした種分布モデルは、外来種の侵入可能性を予測する研究などで広く利用されている (Rasmussen *et al.* 2017)。日本国内で異なる分布パターンを示すネズミムギとボウムギについても、日本以外の地域における分布情報と気候条件を用いて種分布モデルを作成し、日本における気候適性が両者でどう異なるのかを評価してみることにした。なお、本稿は Uehira and Shimono (2024) をもとに加筆・修正したものである。

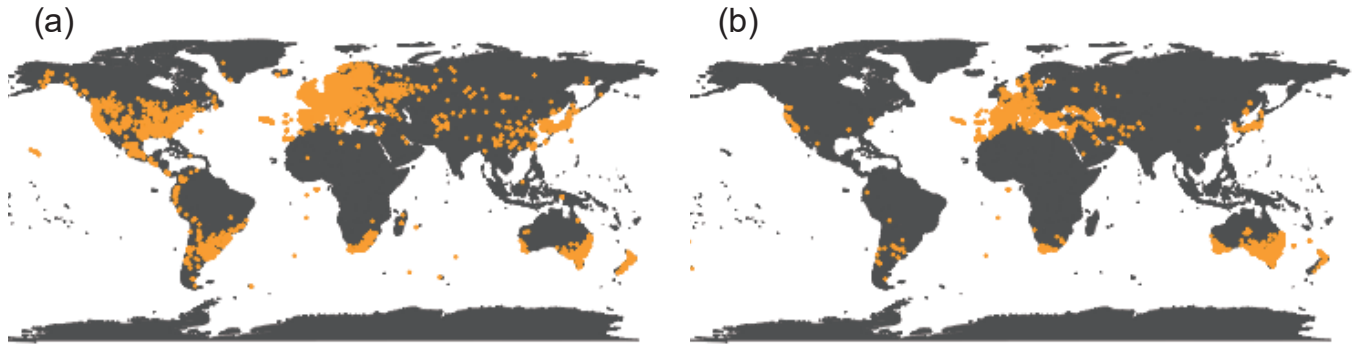


図-1 GBIF の出現記録にもとづいて作成した世界におけるネズミムギ (a) とボウムギ (b) の分布 Uehira and Shimono (2024) を改変。

Maxent を用いた種分布モデルの構築

まずはネズミムギとボウムギの分布情報を Global Biodiversity Information Facility (GBIF; <https://www.gbif.org/>) から取得した。GBIF は地球規模で生物多様性データを集約しオープンアクセスで提供しているデータベースである。GBIF には、どの種が、いつ、どこで見つかったかという生物の出現記録 (occurrence data) が登録されており、誰でも利用できるように整備されている。ただ、生物の種同定が必ずしも正確ではないこと、位置情報の精度にばらつきがあること、調査強度が地域によって異なること、ほとんどの記録は「ある種がある場所にいた」という在記録であり、「いない」という不在記録はほとんど登録されていないことなどは注意すべき点である (石濱 2017; 阪口 2023a)。

GBIF から取得した出現地点情報を世界地図に示してみると、両者の分布範囲には違いがあることがわかる。ネズミムギは、ヨーロッパ、アフリカ南部、北米、南米、オーストラリア、ニュージーランド、東アジアに広く分布し (図-1a)、ボウムギは、ヨーロッパとオーストラリアには広く分布しているが、北米や南米の出現地点はネズミムギと比較すると非常に少ない (図-1b)。

この出現記録は、不在情報のない「在のみデータ」である。本来、対象種が出現しやすい環境条件を推定するためには、対象種が出現しない場所の情報も必要である。Maxent (Phillips *et al.* 2006; Phillips and Dudik 2008) は、真の不在情報が利用できない状況下で、疑似不在地点 (background points) を与えることによって分布推定を行うモデルである。統計モデルの詳細については石濱 (2017) や阪口 (2023b) を参照されたい。疑似不在地点をどのような範囲からいくつ選ぶのかは、推定結果に大きな影響を与える (石濱 2017)。今回は、疑似不在地点の発生エリアを在地点から半径 500 km 以内に限定し、ネズミムギに対して 50,000 点、ボウムギに対して 30,000 点を設定した。日本以外の出現記録のみを使用してモデルを作成し、そのモデルを日本の気候条件に当てはめることによって、ボウムギとネズミムギの日本における気候適性を評価した。

世界の気温や降水量などの気候データは、WorldClim というデータベース (<https://www.worldclim.org/>, Fick and Hijmans 2017) から入手できる。1970 ~ 2000 年の平均気温および平均降水量に基づいた 19 種類の気候変数 (表-1) が用意されているので、これを用いた。強く相関している変数どうしがモデルに含まれてい

ると係数の推定が不安定になりモデルの信頼性が低下する可能性があるため、変数選択を行った。まず 19 種類の気候変数をすべて含むモデルを構築した後、相関係数が 0.7 を超える変数ペアを抽出し、出力結果への寄与率が低い方の変数を除去した。最終的に、ネズミムギでは 7 変数 (年平均気温 (bio1), 平均日較差 (bio2), 気温の年較差 (bio7), 最も湿潤な四半期の平均気温 (bio8), 最も湿潤な月の降水量 (bio13), 降水量の季節性 (bio15), 最も寒い四半期の降水量 (bio19)) を、ボウムギでは 8 変数 (平均日較差 (bio2), 気温の季節性 (bio4), 最も湿潤な四半期の平均気温 (bio8), 最も暖かい四半期の平均気温 (bio10), 降水量の季節性 (bio15), 最も乾燥した四半期の降水量 (bio17), 最も暖かい四半期の降水量 (bio18), 最も寒い四半期の降水量 (bio19)) を用いてモデルを再構築した。

モデル評価には 5 分割交差検証を行い、精度を AUC (Area under the curve) で評価した。AUC は 0 から 1 の間の値をとる指標で、0.7 以上であれば中程度以上の精度であると解釈するのが一般的である。平均 AUC はネズミムギが 0.82, ボウムギが 0.77 であった。

表-1 解析に用いた 19 の気候変数

変数	説明
Bio1	Annual Mean Temperature 年平均気温
Bio2	Mean Diurnal Range (Mean of monthly (max temp - min temp)) 平均日較差
Bio3	Isothermality (BIO2/BIO7) (× 100) 等温性
Bio4	Temperature Seasonality (standard deviation × 100) 気温の季節性
Bio5	Max Temperature of Warmest Month 最暖月の最高気温
Bio6	Min Temperature of Coldest Month 最寒月の最低気温
Bio7	Temperature Annual Range (BIO5-BIO6) 気温の年較差
Bio8	Mean Temperature of Wettest Quarter 最も湿潤な四半期の平均気温
Bio9	Mean Temperature of Driest Quarter 最も乾燥した四半期の平均気温
Bio10	Mean Temperature of Warmest Quarter 最も暖かい四半期の平均気温
Bio11	Mean Temperature of Coldest Quarter 最も寒い四半期の平均気温
Bio12	Annual Precipitation 年降水量
Bio13	Precipitation of Wettest Month 最も湿潤な月の降水量
Bio14	Precipitation of Driest Month 最も乾燥した月の降水量
Bio15	Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation) 降水量の季節性
Bio16	Precipitation of Wettest Quarter 最も湿潤な四半期の降水量
Bio17	Precipitation of Driest Quarter 最も乾燥する四半期の降水量
Bio18	Precipitation of Warmest Quarter 最も暖かい四半期の降水量
Bio19	Precipitation of Coldest Quarter 最も寒い四半期の降水量

日本における気候適性の評価

構築した Maxent モデルを日本の気候条件に当てはめて、ネズミムギとボウムギの日本における分布確率を図示したものが図-2である。ただし、在のみデータに基づく分布推定で得られた値は、分布確率そのものではなく、分布確率の順序である（石濱 2017）。ボウムギは日本地図全体が青く塗りつぶされており、その値は0.1に満たないところばかりである。一方、ネズミムギは0.5前後の値の地域が多く、日本における気候適性はボウムギよりも高い。

日本におけるボウムギの分布確率を低下させている気候条件は何だろう。図-3は、各気候変数に対するボウムギの応答曲線に、日本における同変数の観測値の密度分布を重ねたものである。モデルに用いた気候変数のうち、日本の気候条件がボウムギの予測適値から大きく外れていたのは、「気温の季節変動」と「夏季の降水量」である。気温の季節変動は、各月の平均気温をもとに1年間（12か月）の標準偏差を算出し、その標準偏差を年平均気温で割って100倍したものである。つまり、1年を通じた気温の変動の大きさ（季節的な寒暖差）を示す指標である。ボウムギは季節的な寒暖差が900より小さな条件で出現しやすい傾向にあるが、日本には寒暖差が900より大きな地域ばかりである。また、ボウムギは夏季の降水量が400 mmより少ない条

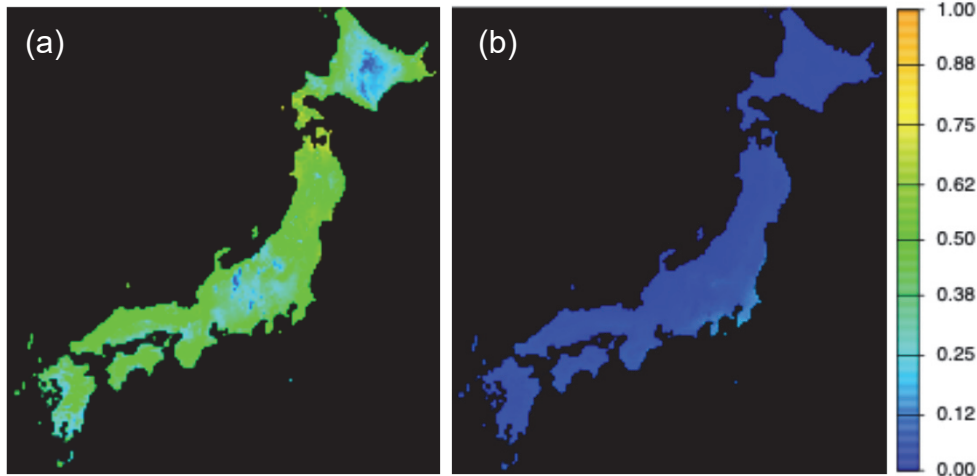


図-2 Maxent により推定されたネズミムギ (a) とボウムギ (b) の日本における気候適性 Uehira and Shimono (2024) を改変。

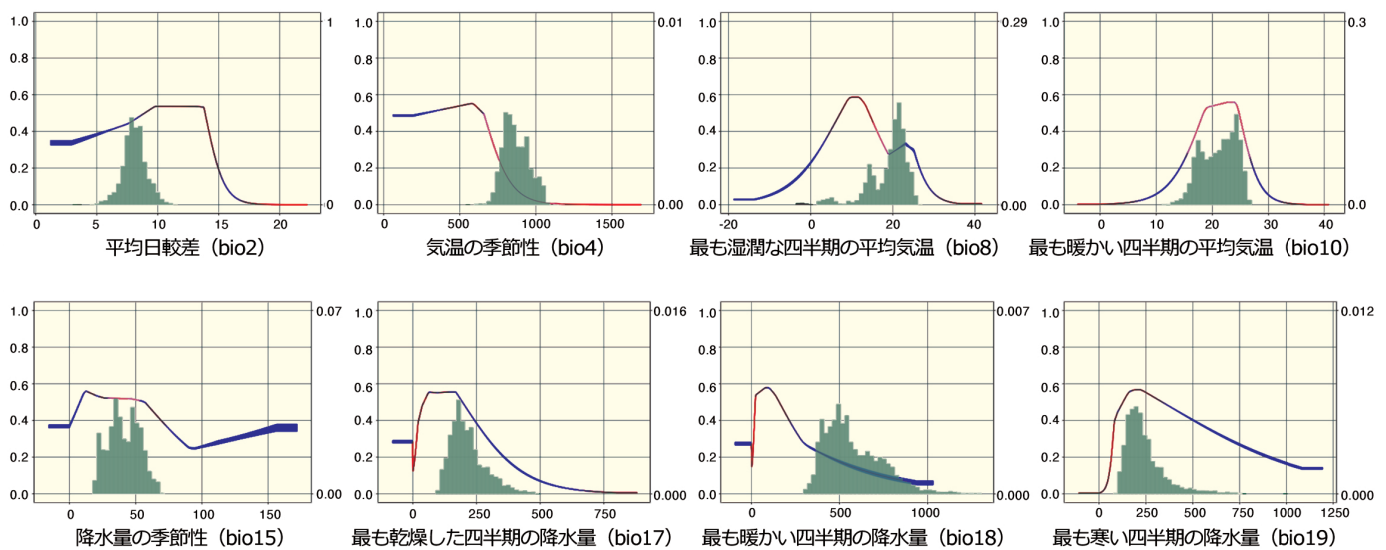


図-3 各気候変数に対するボウムギの応答曲線と日本における同変数の密度分布 横軸は気候変数の値を、左側の縦軸はボウムギの推定された分布確率を示し、右側の縦軸は日本の気候変数の密度を示す。 Uehira and Shimono (2024) を改変。

件で出現しやすいが、日本の夏季の降水量はおおむね 400–800 mm であり、ボウムギの至適範囲より湿りがちであることが分かる。これらのことから、日本全体におけるボウムギの気候適性は低く見積もられたと考えられる。

ボウムギの分布拡大を制限する要因は？

ボウムギは秋に芽生えて春に開花・結実する冬生一年草であるため、夏の間は種子の状態を過ごす。また、ボウムギは夏に乾燥する地中海性気候の地

域で繁栄している傾向にあるため、高温多湿の日本では土壤中の種子が腐敗したり、不適切な時期に発芽してしまうのではないだろうか。実際、農耕地と砂浜の土壤に種子を埋めて生存率を比較してみると、種子の死亡率はネズミムギよりもボウムギのほうが高く、砂浜よりも農耕地土壤に埋めた時のほうが高かった (Uehira and Shimono 2024)。高温多湿に加え、稲作が広く行われている日本では、水はけの悪い土壤が広がり、農耕地におけるボウムギの定着を制限する要因となっている可能性がある。砂浜のほうが水はけが

よく乾きやすい環境であるため、砂浜に局所的に生育できているのかもしれない。

気候条件に基づく分布モデルでは、ボウムギは日本における気候適性は低いと推定されたが、実際には砂浜で生育している。より正確な分布推定には、土壤条件などの局所的な環境要因も考慮する必要がある。しかし、十分ではないにしろ容易に入手可能な情報を用いて種分布モデルを構築することで、定着や分布拡大を制限する要因についてのヒントを得られる場合もあるだろう。

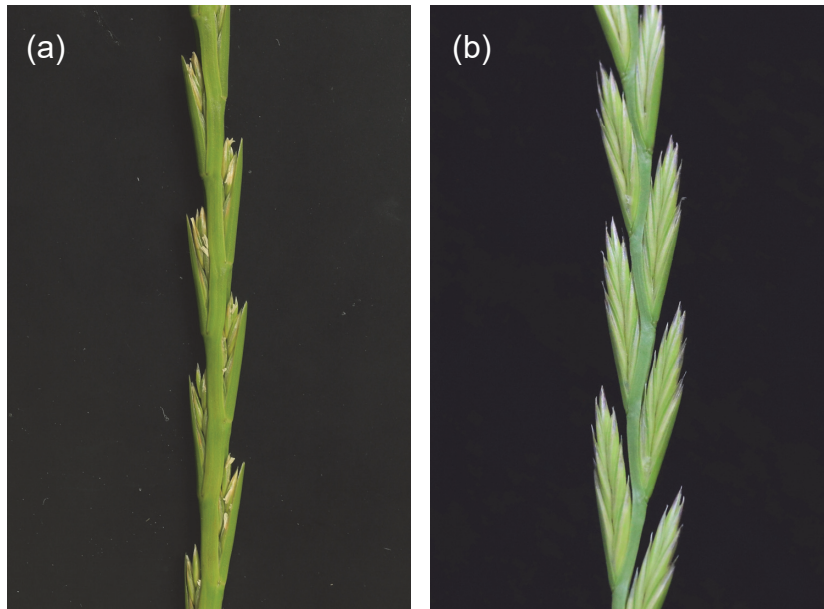


図-4 砂浜に生育するポウムギ2タイプの花序
苞穎が長く小穂が花茎に埋まるタイプ (a) と混入種子由来タイプ (b)。

さいごに：ポウムギにおける 分類の混乱

ややこしいことに、日本で一般的にポウムギと呼ばれているものは、これまで述べてきたポウムギとは別の種である。日本イネ科植物図譜（長田 1989）で図示されているポウムギは、苞穎が長く、小穂が花茎に埋まり、まさに棒のように見えるタイプであり（図-4a）、混入種子由来のポウムギ（図-4b）とは形態が異なる。筆者は当初、オーストラリアで問題化しているポウムギと日本のポウムギの違いに困惑した。オーストラリアのポウムギは自家不和合性であることが報告されていたので、穂に袋掛けをしてみたところ、混入種子由来のポウムギは他殖性、棒のようなポウムギは自殖性を示し、異なる種としたほうが妥当であると考えようになった（Higuchi *et al.* 2019）。4000点以上のドクムギ属の標本を精査した Terrell (1968) によると、ポウムギは形態と繁殖様式の異なる2変種に分けられる。小型で小穂が花茎に埋まり自殖性であ

るもの (*L. rigidum* var. *rottblioides*) と、比較的大型で小穂が花茎に埋まらず他殖性であるもの (*L. rigidum* var. *rigidum*) である。ポウムギ2タイプは、まさにこの2変種に該当すると考えられるが、変種の区別がなく *L. rigidum* の学名が当てられているため混乱を招いている。雑草を扱っていると、こうした分類の混乱に遭遇することがある。結果として、誤同定や種名の不一致がデータベースや論文に持ち込まれ、分布推定やリスク評価の精度を損ない得ない。自身が扱う分類群の一貫性については常に意識する必要があるだろう。

謝辞

本研究は、京都大学雑草学研究室の学生だった上平健太郎氏が取り組んだものである。また、本研究を進めるにあたりご指導いただいた富永達博士および黒川俊二博士、ともに研究に取り組んできた京都大学雑草学研究室の学生の皆様にご心より感謝申し上げます。

引用文献

- Fick S.E. and Hijmans R.J. 2017. WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37, 4302–4315.
- Hayes K.R. and Barry S.C. 2008. Are there any consistent predictors of invasion success? *Biological Invasions* 10, 483–506.
- Higuchi Y., Shimono Y., and Tominaga T. 2017. The expansion route of ryegrasses (*Lolium* spp.) into sandy coasts in Japan. *Invasive Plant Science and Management* 10, 61–71.
- Higuchi, Y., Y. Shimono and T. Tominaga 2019. Reproductive biology and genetic population structure of two alien *Lolium* species inhabiting the sandy coasts of Japan. *Plant Species Biology* 34, 61–69.
- Hirata M., Higuchi Y., Matsuo A., Sato M.P., Suyama Y., Kiyoshi T., Konuma A., Tominaga T., and Shimono Y. 2023. Introduction pathways and evolutionary mechanisms of alien species of *Lolium* spreading across sandy coasts in Japan. *Journal of Ecology* 111, 2583–2596.
- Hui C., Richardson D.M., Landi P., Minoarivelo H.O., Garnas J., and Roy H.E. 2016. Defining invasiveness and invasibility in ecological networks. *Biological Invasions* 18, 971–983.
- 市原実・宮田祐二・石田義樹・小池清裕・山下雅幸・澤田均 2018. 静岡県中遠地域の

- 水田周辺部におけるグルホシネート抵抗性ネズミムギ (*Lolium multiflorum*) の発生実態. 雑草研究 63, 109-112.
- IPBES 2023. Thematic Assessment Report on Invasive Alien Species and their Control of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Roy H.E., Pauchard A., Stoett P., and Renard Truong T. (eds.). IPBES secretariat, Bonn, Germany. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7430682> (侵略的外来種の影響と管理の現状に関する地球規模の評価報告書).
- 石濱史子 2017. 標本情報等の分布推定への活用と実際: バイアスの除去から精度評価まで. 保全生態学研究 22, 21-40.
- Liu C., Wolter C., Xian W., and Jeschke J.M. 2020. Most invasive species largely conserve their climatic niche. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 117, 23643-23651.
- Matzrafi M., Preston C., and Brunharo C.A. 2021. Review: Evolutionary drivers of agricultural adaptation in *Lolium* spp. Pest Management Science, 77, 2209-2218.
- 森崎耕平 2025. 愛知県の水田畦畔におけるグリホサート抵抗性ネズミムギの防除法. 植調 59, 10-15.
- Niinomi Y., Ikeda M., Yamashita M., Ishida Y., Asai M., Shimono Y., Tominaga T., and Sawada H. 2013. Glyphosate-Resistant Italian Ryegrass (*Lolium multiflorum*) on Rice Paddy Levees in Japan. Weed Biology and Management 13, 31-38.
- 長田武正 1989. 「日本イネ科植物図譜」. 平凡社, 東京, pp. 134-135.
- Owen M.J., Martinez N.J., and Powles S.B. 2014. Multiple herbicide-resistant *Lolium rigidum* (annual ryegrass) now dominates across the Western Australian grain belt. Weed Research 54, 314-324.
- Phillips S.J., Anderson R.P., and Schapire R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Ecological Modelling 190, 231-259.
- Phillips S.J. and Dudik M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. Ecography 31, 161-175.
- Rasmussen K., Thyrring J., Muscarella R., and Borchsenius F. 2017. Climate-change-induced range shifts of three allergenic ragweeds (*Ambrosia* L.) in Europe and their potential impact on human health. PeerJ 5, e3104.
- 阪口翔太 2023a. 森林遺伝育種のデータ解析方法(実践編11)生態ニッチモデリング(前編). 森林遺伝育種 12, 9-13.
- 阪口翔太 2023b. 森林遺伝育種のデータ解析方法(実践編12)生態ニッチモデリング(後編). 森林遺伝育種 12, 73-80.
- Shimono Y., Shimono A., Oguma H., Konuma A., and Tominaga T. 2015. Establishment of *Lolium* species resistant to a acetolactate synthase-inhibiting herbicide in and around grain-importation ports in Japan. Weed Research, 55, 101-111.
- Shimono Y., Takiguchi Y., and Konuma A. 2010. Contamination of internationally traded wheat by herbicide-resistant *Lolium rigidum*. Weed Biology and Management 10, 219-228.
- Terrell E.E. 1968. A taxonomic revision of the genus *Lolium*. Agricultural Research Service, U.S. Department of Agriculture, pp 1-65.
- Uehira K. and Shimono Y. 2024. Evaluation of climate conditions and ecological traits that limit the distribution expansion of alien *Lolium rigidum* in Japan. NeoBiota 96, 89-104.
- Williamson M. and Fitter A. 1996. The Varying Success of Invaders. Ecology 77, 1661-1666.