

白山国立公園における国内外来種 オオバコと高山植物ハクサンオオバコ の交雑防止

福井県自然保護センター

佐野 沙樹

大阪公立大学

中山 祐一郎¹

人間活動により導入された外来種が、生物多様性の損失を引き起こしている (IPBES 2023; 環境省 2023)。外来種と近縁な在来種との交雑は、在来種における種内交配を妨げることで (高倉ら 2010)、また一方の遺伝子が他方の個体群内に拡がる「遺伝子浸透」を引き起こすことで (Vilà *et al.* 2000; Allendorf *et al.* 2001; Bleeker *et al.* 2007)、在来種を絶滅させる危険性がある。こうした問題は、日本国内に自然分布域を有しているが、その域外に導入された生物種である「国内外来種」においても例外ではない。実際に、ゲンジボタル (大場・鈴木 2019) やメダカ (竹花・北川 2010) では、人為的な移植による遺伝子浸透が確認されている。しかしながら、国内外来種という概念や、それに伴う問題に対する一般的な認識は低い (環境省ら 2015)。たとえ善意による行為であっても、「在来種」を他地域へ配布することは、新たな国内外来種を生み出すことに他ならないが、こうした行為が報道において美談として扱われている事例もある (大仙経済新聞 2025)。国内外来種に関する正確な知識の普及啓発を推進するため、科学的知見の蓄積が求められる。

オオバコ (*Plantago asiatica* L.) は、複数の山域に侵入している国内外来種である (山本 1975; 尾関・井田 2001; 環境省関東地方環境事務所 2013; 農林水産省ら 2015)。白山国立公園で

は、山頂付近 (標高約 2,702 m)² を含むほぼすべての登山道と園地に侵入しており (環境省中部地方環境事務所 2021)、亜高山帯の南竜ヶ馬場 (標高約 2,080 m) では、日本固有の高山植物であるハクサンオオバコ (*P. hakusanensis* Koidz) との交雑が確認されている (中山ら 2008; 環境省中部地方環境事務所 2021)。オオバコの侵入およびハクサンオオバコとの交雑の要因を解明し、交雑の発生経緯や現状を把握して、将来的な遺伝子浸透を予測すること、さらに交雑の予防策を考案して、それを白山国立公園における外来植物対策の現場に適用可能な形で提示することが一連の研究の目的である。

1. 白山国立公園における国内外来種オオバコと高山植物ハクサンオオバコの交雑の実態

白山国立公園は富山県・石川県・福井県・岐阜県にまたがる県境の山々を中心とした自然公園である。同公園では、ハクサンオオバコは白山釈迦岳、南竜ヶ馬場、曲山、南縦走路の天池および別山平に生育することが確認されている (図-1)。オオバコとハクサンオオバコの雑種は、南竜ヶ馬場の野営場で確認されており (図-1, 佐野ら 2022)、両種がそれぞれ種子親となって形成された雑種が生育している。これら雑種が継続的に後代を形成していることから、双方向での遺伝子浸透が

進行している恐れがある。ただし現時点では、南竜ヶ馬場の南竜庭園や柳谷など、規模の大きなハクサンオオバコ集団への雑種の侵入は確認されていない (佐野ら 2022)。

種間交雑および戻し交雑の要因の中でも、受粉は他の要因に先立って作用し、交雑への影響が大きい (Ishizaki *et al.* 2013; Ruhsam *et al.* 2011)。そこで、オオバコ、ハクサンオオバコおよびその雑種について、開花から受粉に至る過程を明らかにし、交雑のしやすさ・頻度・量に関わる基礎的な情報を収集した。

2. オオバコ、ハクサンオオバコおよび F₁ 雑種の雌雄異熟性からみた自家受粉および他家受粉の機会

植物の交配様式には自殖と他殖がある。自殖は交配相手が少ない環境でも繁殖を可能にするため、外来種が侵入先で繁殖する際に有利に働く (Baker 1955; Barrett *et al.* 2008)。他方、他殖は近交弱性を回避し、遺伝的多様性を維持できる点で有利である (大原 2010)。また、自殖は種間受粉を阻害するので (Wendt *et al.* 2002)、交雑の観点では他殖の方が起こりやすい。

雌雄異熟性は、自家受粉を回避する開花習性であり (Lolyd and Webb 1986)、オオバコ属植物の多くは、雌蕊が先に熟する「雌性先熟」の性質を有する (Van Damme 1992;

¹ 本稿の執筆中に逝去 (2025年6月17日)。ご貢献に深く感謝いたします。

² 発見され次第除去されており、現在の分布の最高地点は室堂園地 (標高約 2,450 m) である。

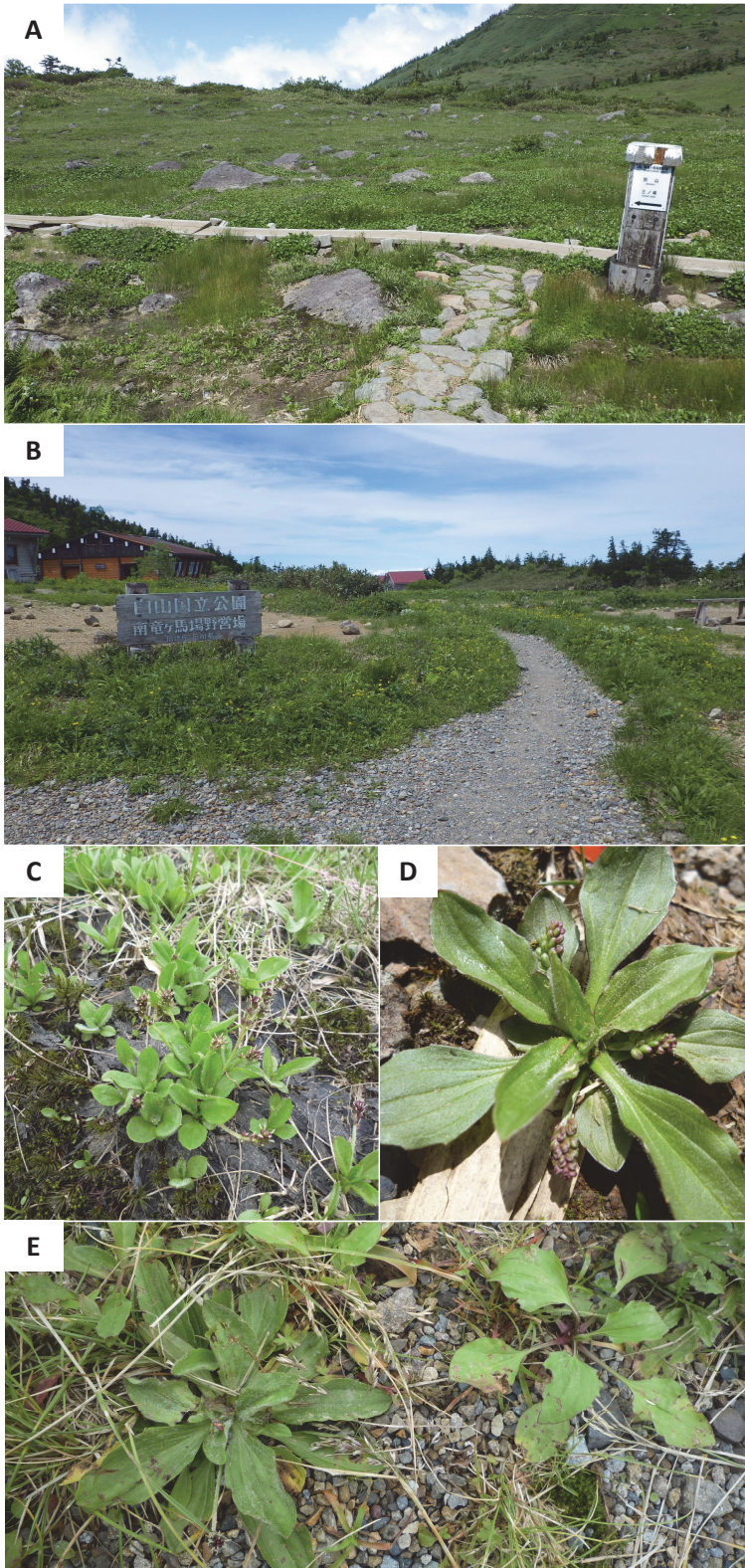
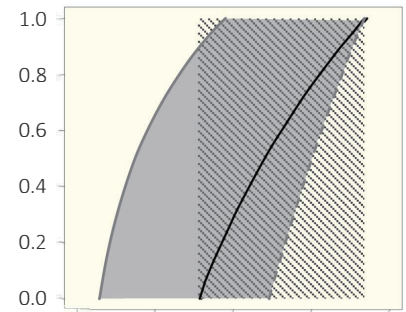
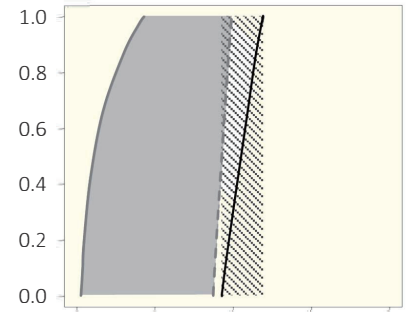


図-1 白山国立公園におけるハクサンオオバコ、オオバコおよび雑種の生育地ならびに個体の様子
 A ハクサンオオバコの典型的な生育地。
 B 各分類群が生育する南竜ヶ馬場の野営場。
 C 典型的なハクサンオオバコ個体。
 D 典型的な雑種個体。形状はハクサンオオバコに近いが、葉などの表面が軟毛に覆われていない点はオオバコに類似。生育地には外見のみでは判別が困難な雑種も多く存在する。
 E 隣接して生育するハクサンオオバコ（左）とオオバコ（右）。

オオバコ

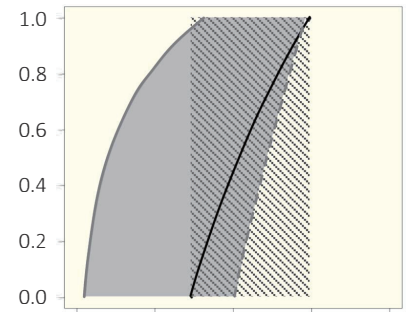


ハクサンオオバコ

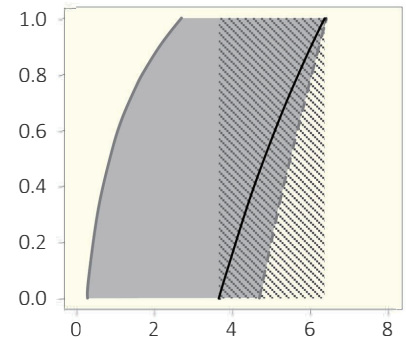


1本の花序における花の相対的な位置

$a \times h$



$h \times a$



花序内の最初の花が開花してから個々の花の柱頭の伸長、柱頭の褐変、開葯するまでの日数

図-2 オオバコ、ハクサンオオバコおよびそのF₁雑種の花序単位の開花習性
 灰色の実線は柱頭伸長日のモデル、灰色の破線は柱頭褐変日のモデル、黒の太線は開葯日のモデルを示す。柱頭伸長日モデルと柱頭褐変日モデルに挟まれた灰色部は雌性期を、斜線部は花序内で隣花受粉可能な期間を示す。 axh ：オオバコを種子親とするF₁雑種； $hx a$ ：ハクサンオオバコを種子親とするF₁雑種。Sano *et al.* (2016) を改変。

Sharma *et al.* 1999)。牧野 (1944) は、オオバコの花が雌性先熟であり、他殖的であると述べている。また藤島 (2017) も、オオバコの花は雌性先熟であり、自家受粉を避けて他家受粉を優先する性質をもつと述べている。一方、Nakamura *et al.* (2011) は、山形県の月山山麓湧水群周辺に侵入したオオバコ集団について、自殖率が30%以上であると推定している。なお、ハクサンオオバコの開花習性に関する知見はない。オオバコ、ハクサンオオバコおよび雑種における性表現の時間的変化を記述することで、雌雄異熟性や自家受粉能力を把握できる。これにより、交配様式の観点から、外来種オオバコの定着能力や、オオバコとハクサンオオバコとの種間受粉のしやすさを明らかにすることができる。

そこで、1つの花および1つの花序における雌性期と雄性期の重複と隔たりを記録し、一般化線形混合モデル (GLMM) を用いて、花序の中の位置に基づいた性表現を定量的に記述した (Sano *et al.* 2016)。

図-2では、花序内の相対的な位置と柱頭の抽出・褐変・開葯までの時間に関する3つの平均モデルを重ねて示した。柱頭の伸長から褐変までの範囲 (灰色部) が雌性期を示し、開葯日のモデル (黒実線) が灰色部と重なる場合、自家受粉の機会があるとみなせる。また、花序内のいずれかの花が雄性期であれば花粉放出期間 (斜線部) を示し、雌性期と花粉放出期間が花序内で重複する際には、隣家受粉の機会

があるとみなせる。図-2に基づき、1つの花序における自家受粉および隣家受粉の機会を検討した。

いずれの種および雑種においても、雌性期が開葯日に先行して始まる雌性先熟であった。しかしオオバコでは全体の73.0%の花に自家受粉の機会があり、花序の上に位置する花が下部にある花の花粉を受ける隣家受粉の機会は99.7%の花に認められた。また、自殖能力を推定するために開花前の花序に袋かけ処理を施したところ、結果率の中央値は100.0%であり、自家受粉による種子形成が可能であることが示された。これらから、外来種として高山環境で繁殖できたオオバコは、自殖性が高いと考えられる。

一方、ハクサンオオバコでは雌性期が短いため、自家受粉の機会は全体の14.5%の花にとどまり、花序内での性表現の同調性が高いため、隣家受粉の機会も32.4%の花に限られた。また、袋かけ後の結果率の中央値は0.0%であり、1本の花序単独では自家受粉による種子生産がほとんどできなかった。したがって、自生地での種子生産には、複数の花序の同時開花と積極的な他家受粉が必要である。

両種とも個々の花は典型的な風媒花であり、ハクサンオオバコは積極的に他家受粉を行う一方で、オオバコの自殖能力は他家受粉を妨げているわけではない。そのため、両種が同所的に生育し、開花時期が重なる環境では、双方向の種間受粉が容易に起こる可能性がある。

F₁ 雑種は種子親に関係なく、両親種の中間的な開花習性を示し、97.2%または98.6%の花に花序内での自家受粉の機会が認められた。また、袋かけ後の結果率の中央値は31.8%または61.5%であり、自家受粉による種子形成が可能であることが示された。自生地一度生産された雑種は自家受粉で増殖できる上、他家受粉を妨げていないため、いずれの親種との戻し交雑が可能である。

3. 白山南竜ヶ馬場におけるオオバコ、ハクサンオオバコおよびその種間雑種の開花フェノロジーと種子生産

開花の重複は種間受粉に不可欠な要素であり、交雑の可能性を検討する上で、両親種の開花フェノロジーの調査は極めて有用である (Kay 2006; Kameyama *et al.* 2008; Mizuguti *et al.* 2010; 亀山ら 2012)。さらに、自生地における開花フェノロジーが予測可能であれば、交雑の発生や種子生産の可能性を予測して、効果的・効率的な外来種の除去等の対策立案につながる。そこで、2011～2014年にハクサンオオバコ、オオバコおよび推定雑種 (以下、雑種と表記する) の開花フェノロジーを調査し、種間交雑につながる開花重複の程度を把握した。また、自生地における個体ごとの年あたりの種子生産数を調査し、亜高山帯環境下における各分類群の繁殖能力を考察した (佐野ら 2019)。

2011年の開花フェノロジーを図-3

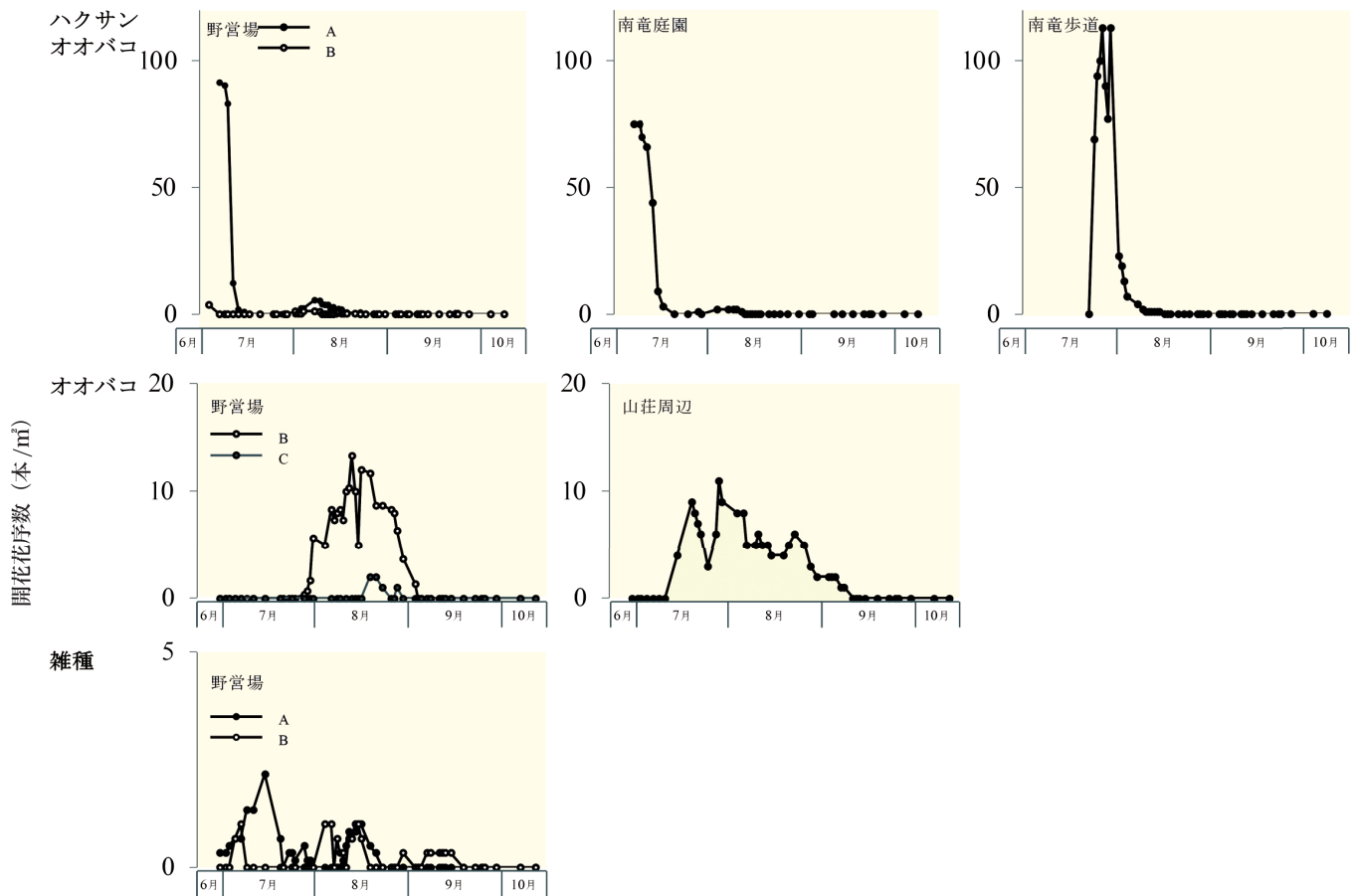


図-3 2011年南竜ヶ馬場の各調査区におけるハクサンオオバコ、オオバコおよび雑種の開花フェノロジー
野営場 A, B, C は調査区名。佐野ら (2019) を引用。

に示す。雪解けの早い野営場および南竜庭園に生育するハクサンオオバコでは、雪解けから霜が降りるまでの生育期間中に前期・中期の2回の開花期が認められた。前期の開花は雪解け後すぐに始まり、6月下旬～7月上旬にかけての約2週間に多量の花序が観察された。一方、中期の開花は7月下旬～8月上旬に一部の調査区で少量確認された。2012～2014年においても、開花開始時期には年変動がみられたものの、2011年とおおむね類似していた。ただし、2014年には中期の開花は確認されなかった。オオバコは、いずれの調査年・調査区でも雪解け後しばらくしてから開花が始まり、その後9月上旬まで開花が継続した。雑種は雪解けから半月後の7月中旬に開花が始まり、その後9月

上旬まで継続した。野営場においてハクサンオオバコの中期開花が確認された2011～2013年には、ハクサンオオバコとオオバコの開花期間が重複していた。

個体ごとの年あたり種子生産数は、ハクサンオオバコでは7.5～16.0個であった。オオバコでは結果率の年変動が大きく、結果率が高かった2012年には261.8個の種子が得られたが、2014年には開花後に全く結実せず、種子生産数は0.0個であった。雑種の種子生産数は64.0～101.8個と、ハクサンオオバコより多く、オオバコとは異なり毎年安定して種子生産した。オオバコの種子生産の時期は秋季以降であるが、2014年は他年よりも早く気温が低下したため（データ省略）、霜害・凍害を受けて種子生産ができな

かったと考えられる。オオバコは雪解け後に栄養成長を経て繁殖成長に移行するため、高山の短い生育期間の影響を受けやすい。しかし、高い潜在的種子生産能力を有し多年生であるため、気候が温暖で生育期間が長い年が続けば、急速な個体群拡大が起ころう。雑種は、ハクサンオオバコよりも多く、オオバコよりも安定的に種子を生産しており、繁殖成功率は両親種よりも高い。このため、雑種由来の個体群は今後も存続し続ける可能性が高いと推測される。また、雑種の開花期はオオバコおよびハクサンオオバコと重複しているため、両親種と戻し交雑する可能性がある。

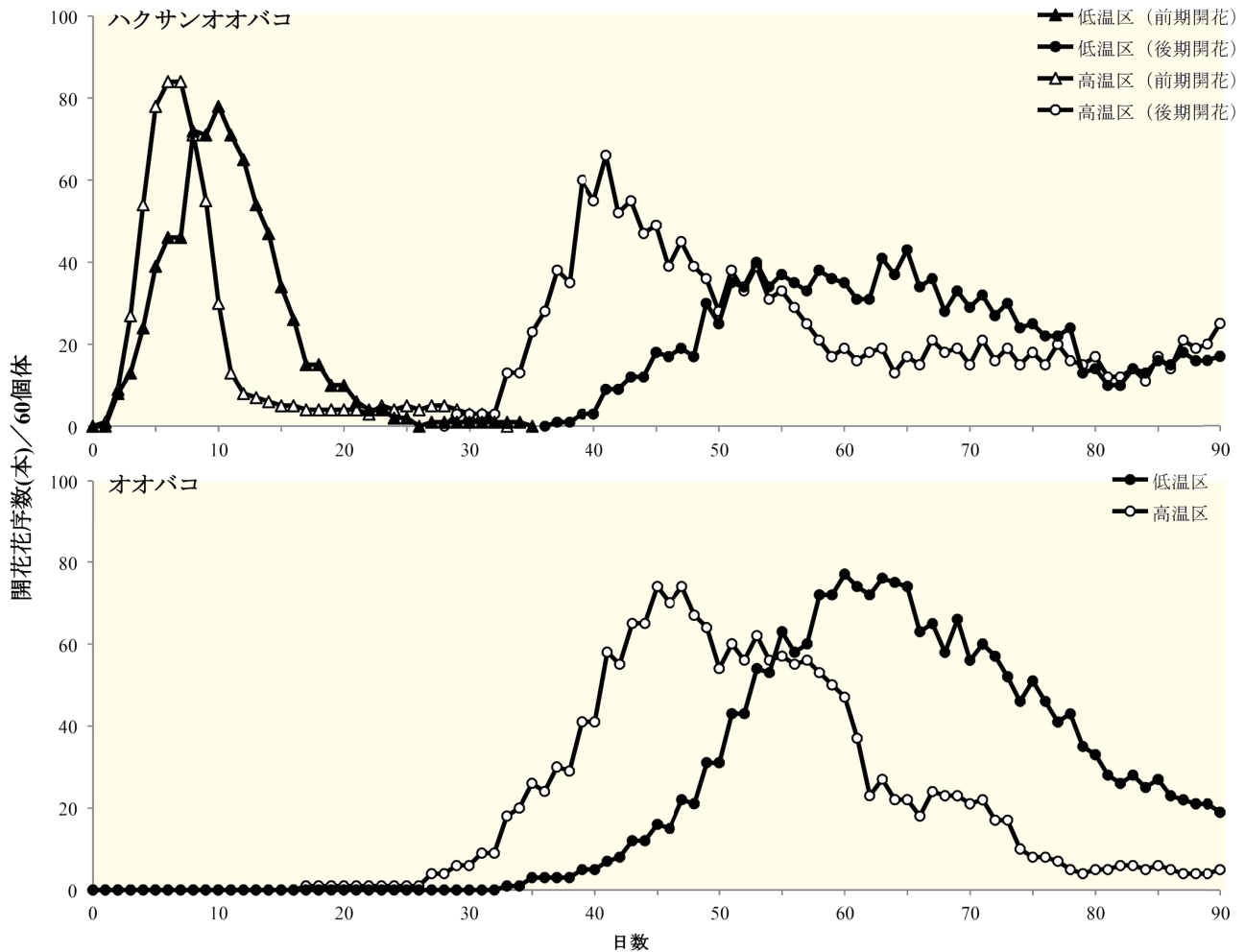


図-4 ハクサンオオバコおよびオオバコの時間に伴う開花量の推移
 ハクサンオオバコの花序は開花時期および節位に違いがあることから、観察開始後 27 日までに開花した花序を前期開花の花序、28 日以降に開花した花序を後期開花の花序とした。佐野ら（2023）を引用。

4. 気温がハクサンオオバコとオオバコの開花重複に及ぼす影響

自生地におけるハクサンオオバコの 2 回咲きは、オオバコとの種間受粉の要因であった。雪解け直後に開花する高山植物は、越冬前に花芽形成をほぼ終えているものが多い (Körner 2003)。ハクサンオオバコも、開花直前まで発達した花芽を付けた状態で越冬し、翌年の雪解け直後に開花するものと考えられる。自生地でハクサンオオバコが生育期間に 2 回開花したのは、8 月上旬の気温が高い年に、一部個体が通常翌年に開花する花芽を当年中に開花させた可能性がある。ただし、

前年に形成された花芽が雪解け直後に生長を停止し、生長期間中期に開花した可能性も排除できない。そこで、温度条件が両種の開花に及ぼす影響を栽培実験によって検討するとともに、花芽の形成時期を明らかにするための解剖調査を実施した (佐野ら 2023)。

ハクサンオオバコでは、低温区・高温区でも観察期間の前期と後期に 2 回の開花期が確認され、オオバコの開花は後期のハクサンオオバコの開花と重複した (図-4)。自生地で観察された 2 回咲きおよび両種の開花の重複は、栽培環境においても再現された。

花芽形成に関しては、ハクサンオオバコでは越冬直後に開花する花序が越冬前に形成されたものであり、生育期

間中に形成された花序の一部がその年のうちに開花して 2 回咲きが生じた。オオバコにおいては、生育期間中に形成された花序が当年中に開花し、越冬する花序は認められなかった。

両種ともに高温区では低温区より開花開始日と開花最盛日が早まった (図-4)。ただし、温度要求性の指標である有効積算温度 (日平均気温 -5°C の積算値) に基づいて比較すると、このズレは小さくなった (図-5)。このことから、両種の開花は生育開始からの時間経過ではなく、経験温度に強く依存していることが示唆される。経験温度 $400 \sim 600^{\circ}\text{C} \cdot \text{日}$ に達すると、ハクサンオオバコの後期開花が開始し、同程度の経験温度でオオバコも開花を

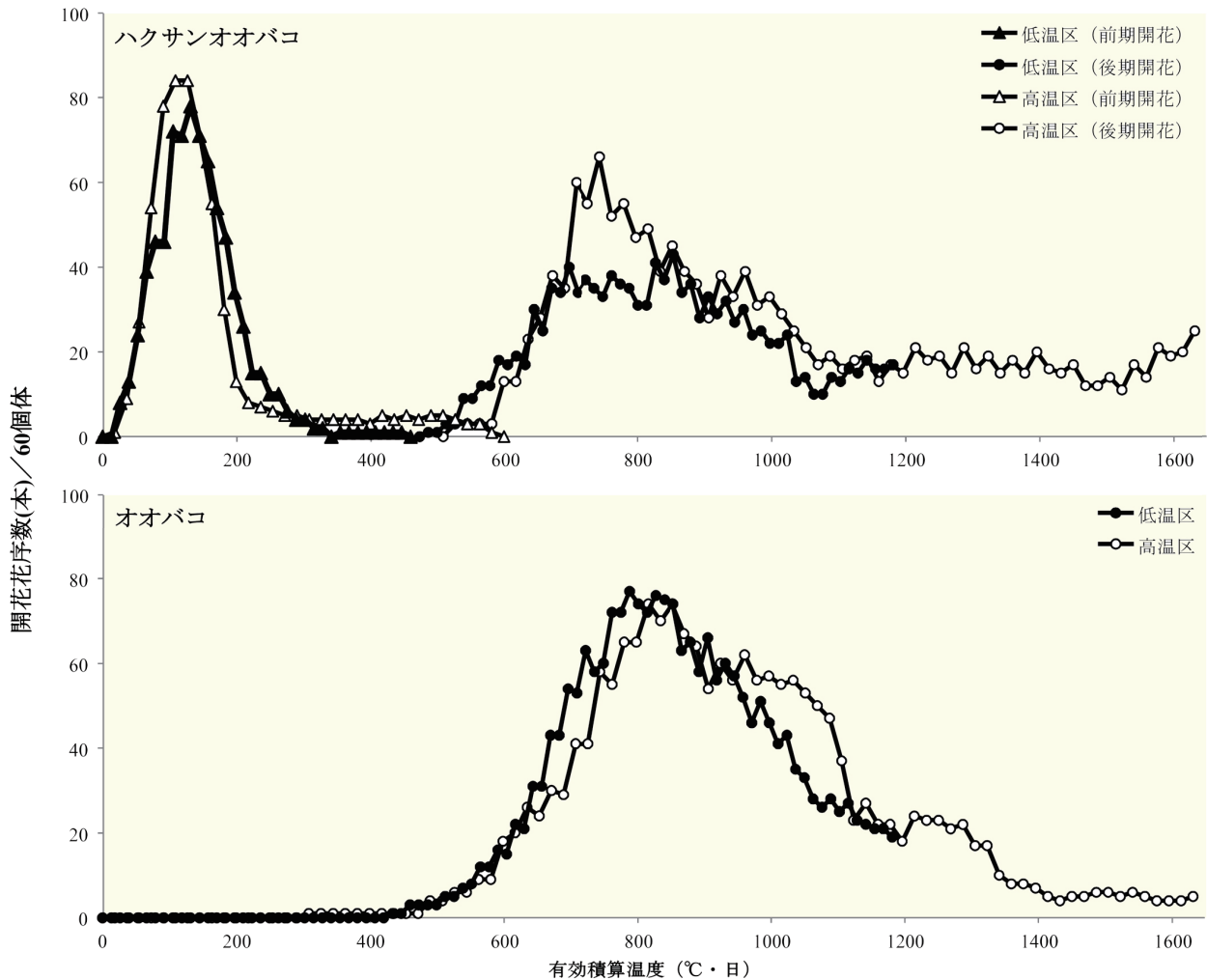


図-5 ハクサンオオバコおよびオオバコの有効積算温度に伴う開花量の推移
 有効積算温度は、夏季想定条件に変更した日からの日数に(日平均気温-5°C)を積算して算出した。ハクサンオオバコの前期開花および後期開花の区別は図-4に記載した。佐野ら(2023)を引用。

始める。ハクサンオオバコが2回咲きする年は、両種の開花時期は必然的に重複し、種間受粉の機会が生じると考えられる。

また、高温区では低温区に比べて開花開始日が早くなるとともに、ハクサンオオバコでは後期の開花花序数が増加し(図-4, 図-5)、その結果、両種の開花量の重複が拡大した。以上のことから、気温が高いほど種間受粉の機会が増加し、種間交雑の可能性が高まると考えられる。

5. 研究で得られた知見の白山国立公園の外来植物除去ボランティアへの提供と白山国立公園生態系維持回復事業への提言

開花・受粉に関する野外調査および室内実験の結果から、温暖な年にはハクサンオオバコとオオバコの開花が重複しやすく、両種の交雑および戻し交雑の可能性が高まることが示された。したがって、この開花重複期(7月中旬~8月上旬)にオオバコ類の開花花序を切除することが、交雑防止の有効な手段と考えられる。こうした研究成果を現場の保全活動

で活用するためには、活動主体がその是非を判断できるよう、成果を理解しやすい形で届けることが不可欠である(大澤・赤坂 2013)。白山国立公園では、市民ボランティアによる外来植物除去活動が活発に行われており、すでに一定の成果が挙げられている(図-6)。白山国立公園で活動する市民団体「オオバコの会」(図-7)を対象に説明会を開催し、アンケート調査および聞き取り調査を通じて、研究の評価と提案手法に対する意見を得た(佐野 2023)。

説明会の総合満足度は高く、研究への評価も好意的であった。これは、活動評価につながるモニタリング結果の

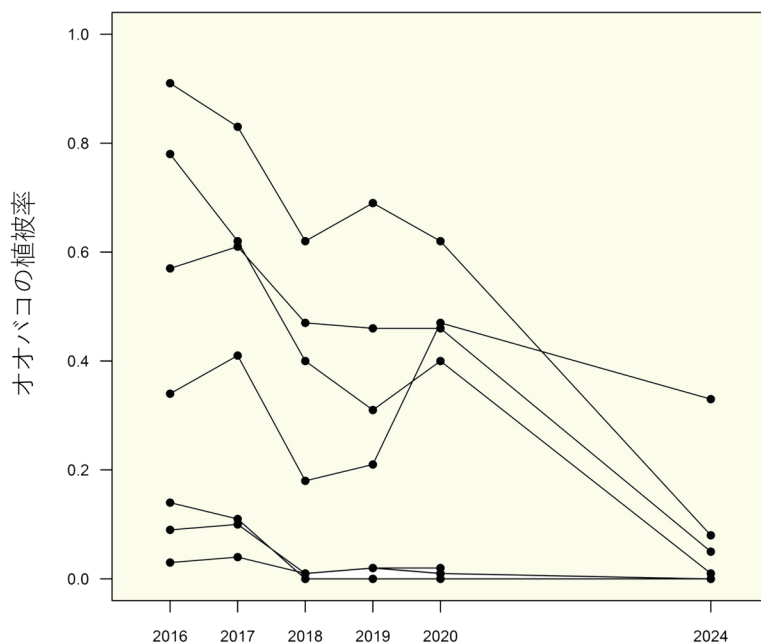
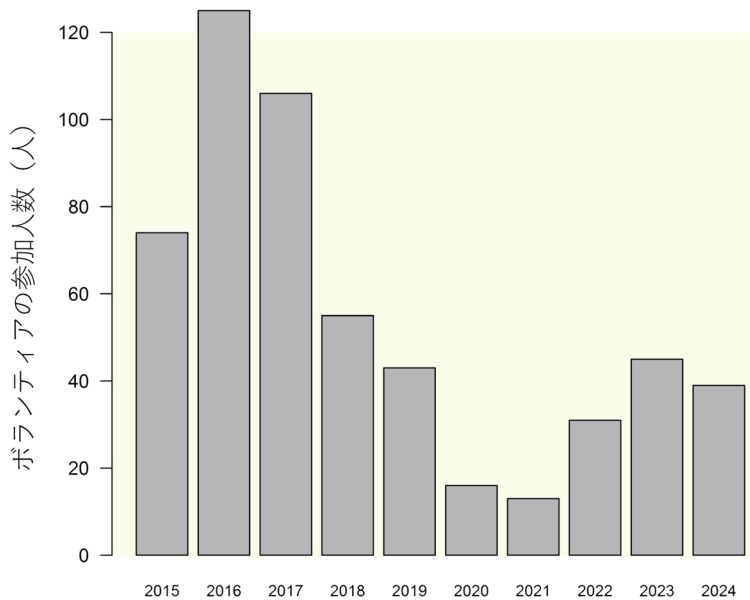


図-6 南竜ヶ馬場野営場における外来植物除去活動の推移

(上) ボランティア参加者数。延べ人数を示す。参加者数のうち2015～2020年は環境省中部地方環境事務所(2021)より引用。2021～2024年は環境省中部地方環境事務所、石川県白山自然保護センターおよび環白山保護利用管理協会から提供を受けた。

(下) オオバコの植被率。4㎡のモニタリング区7区画を対象に調査したが、うち1区画は2020～2024年の期間に消失した。各モニタリング区における植被率の変化を、個別の線で示している。環境省中部地方環境事務所(2021, 2025)を基に作図。

提示や、ボランティアが求める具体的かつ効率的な手法の提案によるものと考えられる。一方で、保全対象であるハクサンオオバコの花序も切除対象としたことについて、参加者に強い衝撃を与える結果となった。この点については、野営場のハクサンオオバコは7月上旬に開花して種内受粉しており、

7月中旬以降に開花する花序は種子繁殖に与える影響が小さいこと、野営場のハクサンオオバコは、ササ草原を皆伐して野営場を開設した際に侵入し成立した代償植生であること、真に保全すべきは南竜庭園や柳谷などに存在する規模の大きなハクサンオオバコ集団であることを丁寧に説明すべきであっ

た。このように、保全対象への影響に踏まえた環境倫理的な検討が不可欠であり、ボランティアへの丁寧な情報提供が求められた。また、提案した切除時期である7月中旬～8月上旬は、「オオバコの会」が他業務に従事しているため対応が難しく、代替実施者の検討が必要であった。白山国立公園の外来植物対策には複数の関係団体が存在することから、実効性を担保するには、適切な実施者の選定が重要となる。加えて、研究者による研究紹介はボランティアの意欲向上につながる一方で、説明会後のコメントには、研究者との心理的な距離感が垣間見えた。著者の一人である佐野は、2016年に福井県へ移住し、「オオバコの会」と交流を重ねることで信頼関係を築いてきた。しかし、研究者が保全現場に拠点を移すことは稀であり、拠点が現場外にある場合には、関係者と接する機会が限られ、信頼構築に課題を生じやすい。そのため、研究成果の説明にあたっては、研究者自身がボランティアとの信頼関係を構築するか、あるいは信頼関係を有する第三者(例：省庁の地方出先機関や活動拠点のある地方自治体など)による代理説明を通じて、成果の受容性を高める工夫が求められる。

これらの課題は、多方面の関係者が参画する白山国立公園の「白山生態系維持回復事業」の場で検討するのが望ましい(図-7)。この事業では、専門委員会において調査・研究の成果が報告・議論され、それが検討会で報告されている。しかし、現状の検討会は、

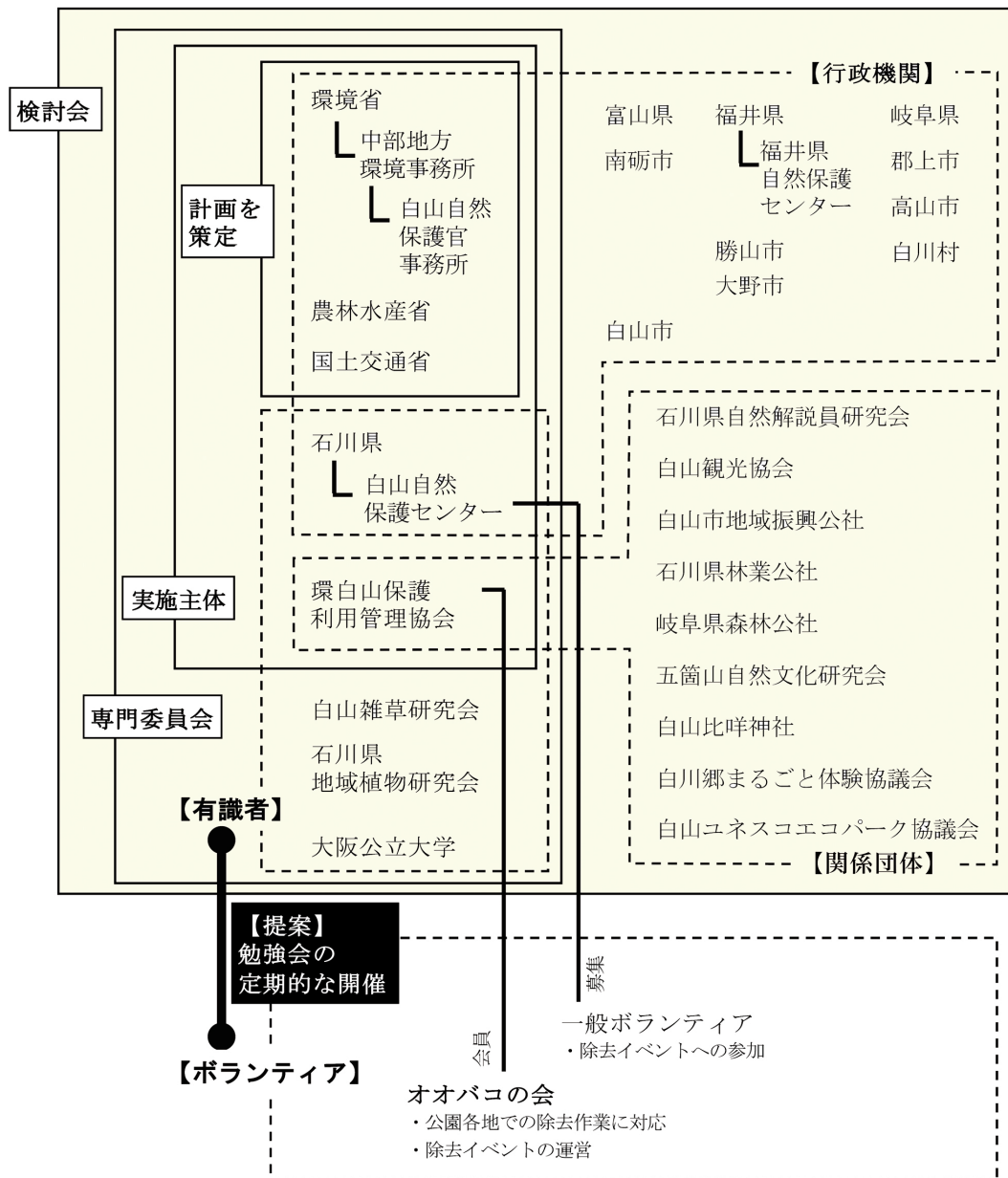


図-7 白山国立公園 白山生態系維持回復事業における外来植物対策実施体制
 研究成果の説明会は環白山保護利用管理協会の会員であるオオバコの会を対象に開催した。事業の円滑な実施を
 目指して、研究者を含む有識者とボランティアとの勉強会の定期的な開催を提案した。佐野（2025）を引用。

報告と簡単な質疑応答にとどまり、ボランティアによる具体的な除去作業の方法論の検討まで至らない場合が多い。そこで、ボランティアが求める研究・調査情報が提供される勉強会を定期的開催し、この勉強を通じた議論の成果を、専門委員会および検討会に適切に反映することを提案した（図-7、環境省中部地方環境事務所 2025）。この取り組みによって、

より効果的な除去作業を含む事業の円滑な実施が期待され、ボランティア活動と研究成果が有機的に連携した保全の実践へと昇華することを期待する。

謝辞

本研究の一部はJSPS 科研費 19580017 の助成を受けて実施されました。

引用文献

Allendorf, F.W. *et al.* 2001. The problems with hybrids: Setting conservation guidelines. *Trends Ecol. Evol.* 16, 613-622.
 Baker, H.G. 1955. Self compatibility and establishment after long distance dispersal. *Evolution* 9, 347-349.
 Barrett, S.C.H. *et al.* 2008. Plant reproductive systems and evolution during biological invasion. *Mol. Ecol.* 17, 373-383.

- Bleeker, W. *et al.* 2007. Interspecific hybridisation between alien and native plant species in Germany and its consequences for native biodiversity. *Biol. Conserv.* 137, 248-253.
- 大仙経済新聞 2025年5月12日. ニホンタンポポ 2000株咲き誇る畑に、「たんぽぼの恵み」が響く 大仙市協和で. <https://daisen.keizai.biz/headline/245/> (2025年8月1日アクセス確認)
- 藤島弘純 2017. 「雑草は軽やかに進化する」. 築地書館, 東京, pp.73.
- IPBES 2023. IPBES 侵略的外来種とその管理に関するテーマ別評価報告書 政策決定者向け要約. https://www.iges.or.jp/jp/publication_documents/pub/translation/jp/13435/60102_JP_SPM_IAS_web_240323%EF%BC%88%E4%B D%8E%E8%A7%A3%E5%83%8F%E5%BA%A6%E7%89%88%EF%BC%89.pdf (2025年2月28日アクセス確認)
- Ishizaki S. *et al.* 2013. Mechanisms of reproductive isolation of interspecific hybridization between *Trillium camschatcense* and *T. tschonoskii* (Melanthiaceae). *Plant species biol.* 28, 204-214.
- 環境省 2023. 生物多様性国家戦略 2023-2030～ネイチャーポジティブ実現に向けたロードマップ～. <https://www.env.go.jp/content/000124381.pdf> (2025年2月28日アクセス確認)
- 環境省ら 2015. 外来種被害防止行動計画. <https://www.env.go.jp/nature/intro/2outline/actionplan/actionplan.pdf> (2025年2月28日アクセス確認)
- 環境省中部地方環境事務所 2021. 令和2年度白山生態系維持回復事業に係る外来植物調査業務報告書.
- 環境省中部地方環境事務所 2025. 令和6年度白山生態系維持回復事業に係る外来植物調査業務報告書.
- 環境省関東地方環境事務所 2013. 尾瀬国立公園管理計画書. <http://www.env.go.jp/park/oze/intro/files/131023aa.pdf> (2023年2月28日アクセス確認).
- Kameyama, Y. *et al.* 2008. A hybrid zone dominated by fertile F1s of two alpine shrubs species, *Phyllodoce caerulea* and *Phyllodoce aleutica*, along a snowmelt gradient. *J. Evol. Biol.* 21, 588-597.
- 亀山慶晃ら 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.
- Kay, K.M. 2006. Reproductive isolation between two closely related hummingbird-pollinated neotropical gingers. *Evolution* 60, 538-552.
- Körner, C. 2003. *Alpine plant Life-Functional plant ecology of high mountain ecosystems* 2nd ed. Springer, New York, pp. 259-290.
- Lloyd, D.G. and C.J. Webb 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms I. Dichogamy. *New Zeal. J. Bot.* 24, 135-162.
- 牧野富太郎 1944. 「續植物記」. 櫻井書店, 東京, pp. 247-257.
- Mizuguti, A. *et al.* 2010. Hybridization between GM soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) and wild soybean (*Glycine soja* Sieb. et Zucc.) under field conditions in Japan. *Environ. Biosafety Res.* 9, 13-23.
- Nakamura, I *et al.* 2011. Phenotypic and genetic differences in a perennial herb across a natural gradient of CO₂ concentration. *Oecologia.* 165, 809-818.
- 中山祐一郎ら 2008. 白山高山帯・亜高山帯における低地性植物の分布について (6) ‘雑種オオバコ’ と ‘外来タンポポ’ の分布. 石川県白山自然保護センター研究報告 35, 17-22.
- 農林水産省ら 2015. 白山国立公園白山生態系維持回復事業計画. http://www.env.go.jp/park/system/files/kanri_10_6.pdf (2025年2月28日アクセス確認)
- 大場信義・鈴木浩文 2019. 自然教育園におけるゲンジボタルの発光行動と遺伝子解析. *自然教育園報告* 50, 1-12.
- 大原雅 2010. 「植物の生活史と繁殖生態学」. 海遊舎, 東京, pp.91-106.
- 大澤剛士・赤坂宗光 2013. 現場で使える研究成果とは?—研究成果を現場に届けるために必要なことを考える—. *雑草研究* 58, 22-27.
- 尾関雅章・井田秀行 2001. 亜高山帯・高山帯を通過する車道周辺の植物相および植物生態に関する研究. *長野県自然保護研究所紀要* 4 (別冊 2), 27-39.
- Ruhsam, M. *et al.* 2011. Early evolution in a hybrid swarm between outcrossing and selfing lineages in Geum. *Heredity* 107, 246-255.
- 佐野沙樹 2023. 白山国立公園における国内外来種オオバコと高山植物ハクサンオオバコの交雑防止に関する研究. 大阪府立大
学博士 (環境学) 学位論文. <https://omu.repo.nii.ac.jp/records/2000319> (2025年2月28日アクセス確認)
- 佐野沙樹 2025. 白山国立公園における国内外来種オオバコと高山植物ハクサンオオバコの交雑防止に関する研究. *雑草研究* 70, 17-24.
- Sano, S. *et al.* 2016. Flowering behaviors of the inflorescences of an alien plant (*Plantago asiatica*), an alpine plant (*Plantago hakusanensis*), and their hybrids on Mt. Hakusan, Japan. *Weed Biol. Manag.* 16, 108-118.
- 佐野沙樹ら 2019. 白山亜高山帯における高山植物ハクサンオオバコ (*Plantago hakusanensis* Koidz.), 国内外来種オオバコ (*P. asiatica* L.) およびその種間雑種の開花フェノロジーと種子生産. *雑草研究* 64, 73-84.
- 佐野沙樹ら 2022. 白山南竜ヶ馬場とその周辺におけるハクサンオオバコ個体群の現状. 石川県白山自然保護センター研究報告 48, 1-10.
- 佐野沙樹ら 2023. 気温が高山植物ハクサンオオバコ (*Plantago hakusanensis* Koidz.) と国内外来種オオバコ (*P. asiatica* L.) の開花重複に及ぼす影響. *雑草研究* 68, 41-54.
- Sharma, N. *et al.* 1999. Pattern of resource allocation of six *Plantago* species with different breeding systems. *J. Plant Res.* 112, 1-5.
- 高倉耕一ら 2010. 植物における繁殖干渉とその生態・生物地理に与える影響. *分類* 10, 151-162.
- 竹花佑介・北川忠生 2010. メダカ: 人為的な放流による遺伝的攪乱. *日本魚類学会誌* 57, 76-79
- Van Damme, J.M.M. 1992. Breeding systems in *Plantago*. In: “*Plantago: A Multidisciplinary Study. Ecological Studies, vol 89*” ed. by Kuiper, P.J.C. and Bos, M. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 12-18.
- Vilà, M., *et al.* 2000. Conservation implications of invasion by plant hybridization. *Biol. Invasions* 2, 207-217.
- Wendt, T. *et al.* 2002. Selfing facilitates reproductive isolation among three sympatric species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). *Plant Syst. Evol.* 232, 201-212.
- 山本光男 1975. 山岳裸地の侵入植物. *山形大学紀要自然科学* 8, 559-566.