

多摩川河川敷の固有植物群落構成種の 生活史と存続に関する研究

1 9 9 4 年

井 上 健

信州大学教養部助教授

目 次

第1章	イントロダクション	1
	井上 健・倉本 宣	
第2章	カワラノギクの生活環	7
	竹中明夫・鷺谷いづみ・倉本 宣・井上 健	
第3章	交配様式と送粉昆虫	15
	井上 健・鷺谷いづみ・倉本 宣・竹中明夫	
第4章	種子の発芽特性	19
	倉本 宣・鷺谷いづみ・井上 健・竹中明夫	
第5章	多摩川におけるカワラノギクの個体群の動態	27
	倉本 宣・井上 健・鷺谷いづみ・竹中明夫	
第6章	多摩川におけるカワラノギクの保全手法	49
	倉本 宣・井上 健・鷺谷いづみ	

多摩川河川敷の固有植物群落構成種の 生活史と存続に関する研究

第1章 イントロダクション

井上 健・倉本 宣

1. 研究の目的

この研究はカワラノギクを対象とした保全生物学的研究であり、種と生育地とを保全するための知見を得ることを目的としている。カワラノギク *Aster kantoensis* Kitamura は、多摩川をはじめとする関東地方と東海地方の一部の河川にのみ生育し、日本版レッドデータブック（わが国における保護上重要な植物種及び群落に関する研究委員会種分科会1989）の危急種として位置づけられている。また、カワラノギクは多摩川の河辺植生の保全のシンボルとされており（倉本・曾根1985）、カワラノギクの保全手法を確立することは、そのほかの河辺植生固有種の保全手法の確立に貢献するところが大きいと考えられる。

日本版レッドデータブックによれば日本の野生植物種の17%にあたる894種が絶滅の危険にさらされている。このレッドデータブックの刊行を機に、わが国においても植物種の保全のための基礎的研究が盛んに行われるようになり、それらは保全生物学として体系化されつつある。また、このような植物を保護するための行政的な対応として、1992年に「絶滅のおそれのある野生動植物の種の保存に関する法律」が成立した。

保全生物学は生物の多様性を保全するための研究分野であり、生態学と遺伝学を基礎学として成り立っている。

「保全生物学 (Conservation Biology)」を著したSoulé & Wilcox(1980)は保全生物学を

基礎科学と応用科学の両面性のある、完全な基礎科学でもなく完全な応用科学でもない、使命を帯びた学問分野だとした。

Soulé (1986)は、保全生物学は多くの場合には危機管理学であり、危機管理学においては通常の科学とは対照的に十分なデータを得る前に重要な戦術的決定を行うことが求められるとした。

Western (1989)は保全生物学とは自然を保全するとともに、種と生態系に対する人間の作用の結果を予測する生物学的基礎学のことであると、保全生物学のねらいを次の4つとした。

- (1) 科学的な保全の原則の提供
- (2) 保全に関する問題の明確化
- (3) 的確な方法の確立
- (4) 科学と管理との間の橋渡し

Murphy(1990)は保全生物学は科学の方法論を生物学的多様性の保全に応用する学問であるとした。そして、保全生物学が科学であるためには

- (1) 既存のデータに基いて明解な仮説を立てること、
- (2) 仮説を検定するために実験的手法によって新しいデータを取ること、
- (3) この新しいデータを使って、仮説を検討する過程を繰り返すこと、
が必要であるとした。

保全生物学は野生生物の保全に関する諸問題について客観的な研究を行う分野であり、矢原徹一 (1991)は保全生物学の研究においては集団遺伝学と個体群生態学と群集

生態学の原理と研究方法が重要な役割を果たすとした。

保全生物学に関する研究は欧米では1960年代から着手され、保全生物学の学会誌`Biological Conservation`が1968年に発刊された。その後、この分野の理論的研究を深めた`Conservation Biology`が1987年に発刊されている。欧米では保全生物学の図書は1980年頃から多数出版されている。わが国においては保全生物学の研究はこれまで十分に行われたとは言えず(矢原1992)、本論文の研究以外で主なものは荒川田島ケ原のサクラソウの研究(Washitani et. al. 1991, Washitani & Kabaya 1988, 鷲谷 1992)など、わずかである。

2. 研究の視点と方法

1) 研究の視点

この研究ではカワラノギクの保全に当たって、生息地において保全することと、個体ではなく個体群を保全するという二つの視点をとっている。

生息地における保全を行なう理由は、種はその生息地において歴史的に形成されたものであり、生息地と切り離すことができないからである。岩槻(1991)は「野生種はそれぞれの地域集団(個体群)が自生地に生育してはじめて存続しているといえる。したがって、その場所で(in situ)の保全以外は、真の種の保全とはいえない」としている。また、種の生活史は、さまざまな他の種との競争、被食、相互適応を通じた相互作用のもとで成立しているうえ、遺伝的浮動による変異の消失や近交弱勢の有害作用から免れるためにはかなり多数の個体が必要であり、種の保全を栽培条件のもとで行うのはむずかしい。さらに、種内の地理的な変異を維持するためには、多く

の生育地の個体群を隔離して保全しなければならない(わが国における保護上重要な植物種及び群落に関する研究委員会種分科会 1989)。こうした理由から、本研究では、大きな複数の個体群を、栽培のもとでなく、自生地で維持することを目的とする。

個体を対象とせず、個体群を対象とするのは、野外における種の存続には繁殖の際に同種の他の個体との相互作用が必要であり、個体群としての存続が種の存続の基礎となるからである。また、生物多様性のひとつである遺伝子構成の多様性は個体ではなくて、個体群を単位として成り立つことも、個体群を対象とする理由である。

植物の種の保全を目的にして、生息地において、個体群を保全する研究は、`The Biological Aspects of Rare Plant Conservation` (Synge ed. 1980) で大成された。このなかには、各国のレッドデータブック、熱帯林、希少性の意味、希少植物の個体群のモニタリング、生態学的な研究、再導入、保護区について、学術的、実務的な報告があげられている。その後、1980年代になると個生態学が発展してMVP (minimum viable population 最小存続可能個体数)を中心としたPVA (population viability analysis 個体群存続可能性解析)やメタ個体群の研究へと発展してきた(Menges 1991)。

Mace & Lande (1991)は個体群存続可能性解析を要約して、

(1)個体群動態 個体数、生活史、齢あるいは生活史段階構成、地理的構造、成長速度、個体群動態のパラメーターの変異

(2)個体群の特性 形態学、生理学、遺伝的変異、行動、分散様式

(3)環境影響 生息地の質と量、環境の攪乱と変化の様式と速度、ヒトも含む他種との相互作用

の3つの分野にまとめている。これは動物の種について考えられたものであるが、この研究で扱う植物についても類似の考え方が成り立つ。

Shaffer (1990)は、個体群存続可能性解析は今や広い範囲の種に適用されるようになったが、現実的な個体群存続可能性解析は種についてのしっかりした詳細な知見に基づかねばならない、としている。そこで、この研究ではカワラノギクについての詳細な知見を得ることを主要な課題とする。

2) 研究の方法

この研究で重要なのは個体群についての見方であり、特にメタ個体群についての考え方が重要である。Menges (1991)は個体群存続可能性解析との関係で重要な植物の特性について整理し、12の項目にまとめ、その中でメタ個体群の重要性を述べている。

メタ個体群は「相互作用のある個体群の集団」(Menges 1991)あるいは「移入によって形成され、さまざまな期間存続し、最後には絶滅に向かうような半ば隔離された個体群からなる地域的な個体群」と定義されている(Levins 1970)。保全生物学にとって、最上位の個体群であるメタ個体群の研究は保全の単位として重要である。Guerrant (1986)も個体群の集団であるメタ個体群の保全上の重要性を指摘している。Angelstan (1992)は地域的なレベルで保全の研究のための重要な観点はメタ個体群動態であるとしている。そこで、河川敷の中に生育地が分散しているカワラノギクの場合には、メタ個体群動態が保全のための研究としては重要であると考えて、メタ個体群動態にこの研究の重点を置くことにする。

メタ個体群動態については、Andrewartha & Birch (1954)によって先駆的に類似の概

念が示された(Simberloff 1988, Hanski 1991)。そこでは、「かなりの面積を占有している自然な個体群は多数の地域的な個体群から成っている」とされた。

Levins (1970)によってメタ個体群は定義され、動態の数理的なモデルが次の式で提示された。占有されているパッチの割合を p とすると、移入速度は移入個体の源である p と、移入的となる占有されていないパッチの割合 $(1-p)$ の積に比例すると考えられ、絶滅速度は p に比例すると考えられるので、

$$dp/dt = mp(1-p) - ep$$

m : 移入定数

e : 絶滅定数

p の平衡値は

$$p^* = 1 - e/m$$

p^* が正の値を取るのは $m > e$ のときである。すなわち、新しいサブ個体群の移入が絶滅を上回るときにのみメタ個体群は存続できる。

その後、1980年代後半になって、メタ個体群動態の実証的なデータが得られるようになった。そこではメタ個体群を構成する下位の個体群であるサブ個体群の絶滅と再定着の様子が記述され、メタ個体群のダイナミクスが明らかにされつつある。

Gilpin (1987)によれば、個別のパッチ(一まとまりの生育地)に生育するサブ個体群の動態が個体群存続可能性解析に重要であり、総個体数が同じであるならばメタ個体群構造は単一の大きな個体群よりも地域のレベルで遺伝的変異を増加させることができると考えられ、サブ個体群間の遺伝的変異は種を絶滅から守ることに役立つとされている。Fiedler & Jain (1992)は個体群の間の遺伝子のやりとりが行われることが全体のメタ個体群が絶滅するのを防ぐ役割

を果たしているとしている。

Hanski (1989)は小さなメタ個体群は新しいサブ個体群の成立速度がローカルな絶滅速度を上回るときにのみ存続することと、パッチが小さくなると絶滅確率の増加を招くこと及びパッチの隔離が移入速度の低下を招くこと、並びに小さなメタ個体群ではすべてのサブ個体群が同時に絶滅する確率も無視できないことを指摘している。また、島の生物地理学とメタ個体群のちがいとして、前者が多種を対象としているのに対して後者が単独の種の多数の個体群を対象としていること、および前者が大陸という移入者の供給源があることを前提としているのに対して後者は供給源がサブ個体群だけであることをあげている。

河辺植生構成種にとっては河川敷がひとつの生育環境の単位である。一方、流路がしばしば変動するため、個体群はつねに移動し、サブ個体群を形成している。したがって、河辺植生構成種はその生育地の特性から、メタ個体群構造を取ることになる。Diamond (1989)は近年絶滅した大陸の鳥の半数ほどと絶滅した植物の大半が生息地の破壊で説明できるとし、生息地がそれほど破壊されないと生息地の分断化が起こるとしている。分断された生息地に生育する生物はメタ個体群構造を取ることになる。また、個体数が減少して絶滅の危惧がある植物は多くの場合に生育地が減少するとともに分断化されているので、メタ個体群構造を取ることになる。したがって、メタ個体群の観点からの研究はカワラノギクという河辺植生に固有で、しかも生育地の分断によって絶滅の危機に陥っている植物の保全に有効であると考えられる。

多摩川の河川敷に生育するカワラノギクの個体群は、多摩川以外の河川に生育する

個体群との間にその相互作用がほとんどないので、ひとつのメタ個体群を形成している。これを多摩川メタ個体群と呼ぶ。ところで、これまでメタ個体群の構造はメタ個体群とサブ個体群という2層構造で記述してきたが、サブ個体群をさらに階層的に区分することが可能な場合がある。植物の個体群では空間的に連続して生育している個体の集まりを個体群のひとつの単位としてみるができるので、これを「単位個体群」と名付ける。多摩川メタ個体群の場合、この単位個体群が近接して生育した個体群のまとまりがあるので、これを「地域個体群」と呼ぶ。サブ個体群は地域個体群と単位個体群から成っている。そこで、この研究では単位個体群、地域個体群、メタ個体群という3層構造として多摩川メタ個体群を扱い、用語もそのように使用する。

引用文献

- Andrewartha, H. G. & Birch, L. C. 1954. *The Distribution and Abundance of Animals*. University of Chicago Press.
- Angelstan, P. 1992. Conservation of communities --the importance of edges, surroundings and landscape mosaic structure : Hansson, L. ed. *Ecological Principles of Nature Conservation*. 9-70. Elsevier Applied Science.
- Diamond, J. 1989. Overview of Recent Extinctions : Western, D. & Pearl, M. eds. *Conservation for the Twenty-first Century*. 37-41. Oxford University Press.
- Fiedler, P. L. & Jain, S. K. eds. 1992. *Conservation Biology --The Theory and Practice of Nature Conservation, Preservation and Management*. 507. Chapman and Hall.
- Guerrant, E. O. Jr. 1986. Genetic and demographic considerations in the sampling

- and reintroduction of rare plants : Fiedler, P. L. & Jain, S. K. eds. *Conservation Biology -- The Theory and Practice of Nature Conservation, Preservation and Management*. 321-344. Chapman and Hall.
- Gilpin, M. E. 1987. Spatial structure and population vulnerability : Soule, M. E. ed. *Viable Population for Conservation*. 125-139. Cambridge Univ. Press.
- Hanski, I. 1989. Metapopulation dynamics : does it help to have more of the same? *TREE* 4, 113-114.
- Hanski, I. 1991. Single-species metapopulation dynamics : concepts, models and observations. *Biol. J. Linn. Soc.* 42, 17-38.
- 岩槻邦男 1991. 日本絶滅危惧植物. 海鳴社
- Levins, R. A. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Amer.* 15, 237-240.
- Mace, G.M. & Lande, R. 1991. Assessing extinction threats : toward a reevaluation of IUCN threatened species categories. *Conserv. Biol.* 5, 148-157.
- Menges, E. S. 1991. The application of minimum viable population theory to plants. : Falk, D. A. & Holsinger, K. E. eds. *Genetics and conservation of rare plants*. 45-61. Oxford University Press.
- Shaffer, M. L. 1990. Population viability analysis. *Conserv. Biol.* 4, 39-40.
- Simberloff, D. 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19, 473-511.
- Soulé, M. E. 1986. Conservation biology and real world. : Soule, M. E. ed. *Conservation Biology--The Science of Scarcity and Diversity*. 1-12. Sinauer Associates.
- Soulé, M. E. & Wilcox, B. A. 1980. Conservation biology : its scope and its challenge. : Soule, M. E. & Wilcox, B. A. eds. *Conservation Biology*. 1-8. Sinauer Associates.
- Synge, H. 1980. *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. John Wiley & Sons.
- 我が国における保護上重要な植物種及び群落に関する研究委員会種分科会 1989. 我が国における保護上重要な植物種の現状. 320. 日本自然保護協会・世界自然保護基金日本委員会
- 鷲谷いづみ 1992. 異型花柱性植物の種子繁殖と送粉. : 井上健・湯本貴和編 地球共生系 3 昆虫を誘い寄せる戦略植物の繁殖と共生. 103-136. 平凡社.
- Washitani, I. & Kabaya, H. 1988. Germination responses to temperature responsible for the seedling emergence seasonally to *Primura sieboldii* E. Morran in its natural habitat. *Ecological Research* 3, 9-20.
- Washitani, I., Namai, H., Osawa, R. & Niwa, M. 1991. Species biology of *Primura sieboldii* for the conservation of its lowland-habitat population: I. Inter-clonal variations in the flowering phenology, pollen load and female fertility components. *Plant Species Biol.* 6, 27-37.
- 矢原徹一 1991. 野生生物の大量絶滅と保全生物学. *遺伝* 46, 43-47.
- 矢原徹一 1992. 植物種の保護. 世界自然保護基金日本委員会・日本自然保護協会・日本野鳥の会編 シンポジウム滅びゆく野生生物種を救うために—絶滅のおそれのある動植物の保護法立方化をめぐって. 51-57. 世界自然保護基金日本委員会・日本自然保護協会・日本野鳥の会.

第2章 カワラノギクの生活環

竹中明夫・鷺谷いづみ・倉本 宣・井上 健

生活環の調査は保全生物学的研究の基礎として重要である(Ayensu 1981)。そこで、河川敷という特殊な環境に生育しているカワラノギクの生活環の特性を明らかにし、個体群の動態の研究の基礎的な情報とする。

多摩川におけるカワラノギクの観察から、カワラノギクの種子散布は12月～1月に行われ、種子発芽は翌年の3～5月にみられる。抽苔するまでの期間は、数cmの地上茎の先に葉が集中した特殊なロゼットの形態である。抽苔するまで毎年2～3cmずつ地上茎が伸長する。開花した個体は、そのほとんどが結実後枯死する(倉本ら1992)。

この節では野外調査によって、(1)成長するにつれての死亡率の変化、(2)死亡率と密度との関係、(3)死亡率とサイズとの関係、(4)開花とサイズとの関係、(5)種子の生産量を明らかにし、それらの結果を基にカワ

ラノギクの生活環の特徴を検討する。

調査対象は多摩川中流の上部に位置する秋川市草花地区のカワラノギクの単位個体群のひとつ(K1)である(図2-1)。この単位個体群は1989年の春に調査を開始したときには多摩川河川敷では目立って大きいものであった。

成長につれての死亡率の変化

調査対象とした単位個体群のなかに数m²の調査区を10ヶ所設定し、その中の前年かそれ以前に発芽して定着したと思われるカワラノギクの合計1,502個体に標識を付け、その後、1～2ヶ月ごとに生存を確認した。また、秋には開花の有無を調べ、開花個体については頭花数を数えて記録した。同時にこの調査区におけるカワラノギクのフェノロジーを記録した。それとは別に、当年生の実生個体の調査区を設け、合計720個体の実生の出現を確認してその後の生存を

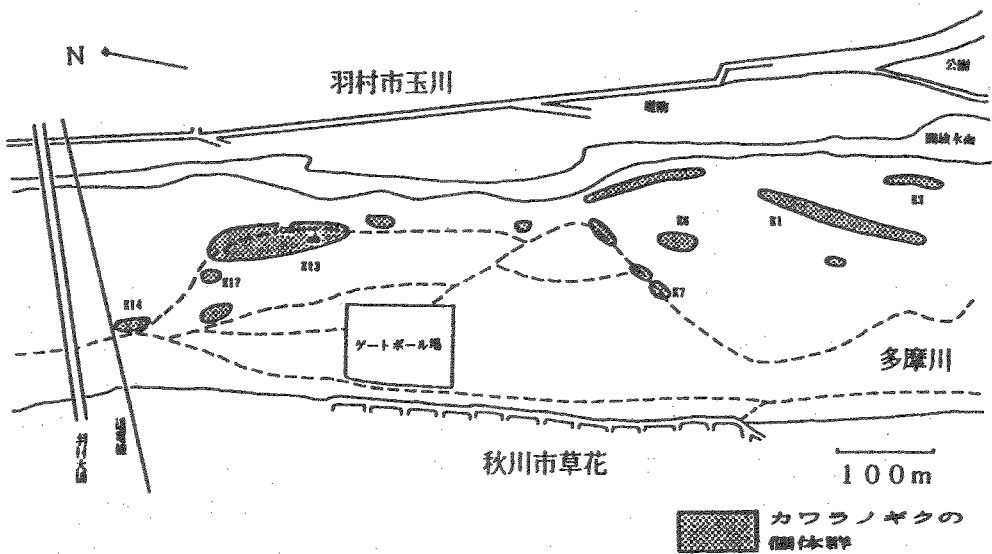


図2-1. 調査地

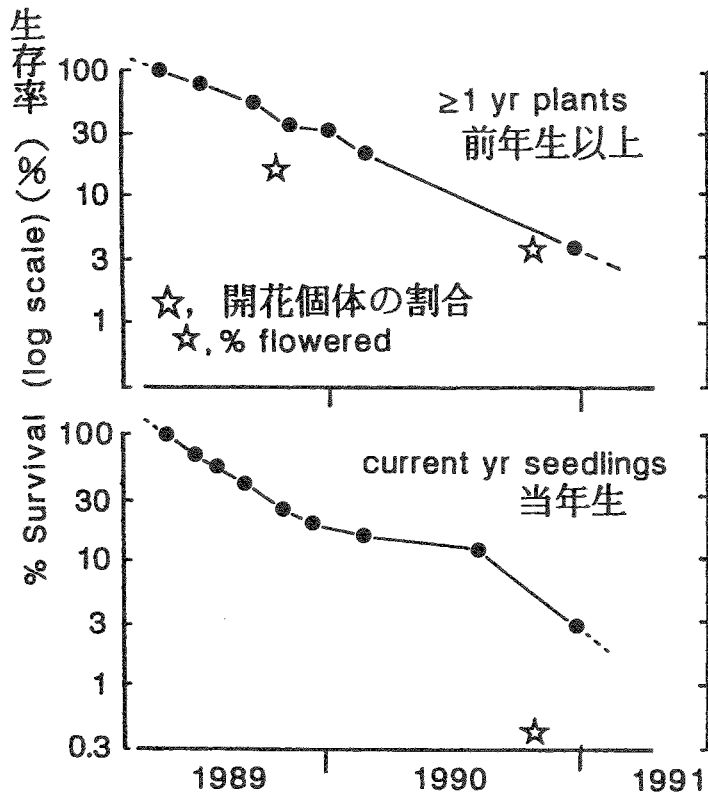


図2-2. カワラノギクの生存曲線

継続調査した。1990年の春にも合計88m²の調査地を設定して、ほぼ同様の調査を行った。調査個体数は前年かそれ以前に発芽して定着した個体が751、当年生の個体が988である。

個体の成長につれての死亡率の変化をみると、当年生実生の死亡率は当年の秋まで高く、翌年になると低下していた(図2-2)。2年目以降の死亡率は低く安定していた。したがって、1年目の死亡率が高く、翌年以降の死亡率は低い。

また、発芽後2年目の秋に開花する個体がある一方で3年以上経っても開花しない個体があった。発芽から開花までに要する期間は個体ごとに異なる。開花した個体は、そのほとんどが結実後枯死した。したがっ

て、カワラノギクの生活史は典型的な可変性二年草である。

死亡率と密度との関係

一般に死亡要因の多くが密度依存性であるので、密度依存性の死亡要因の有無を検討するため、上に述べた標識個体の死亡率を当年生の個体と前年以前に発芽して定着した個体とに分けてそれぞれ計算した。標識個体の位置を図上に示し、その上に5cm×5cmおよび10cm×10cmのメッシュをかけて各メッシュのカワラノギクの密度と死亡率の関係を検討した。

表2-1はそれぞれの場合の相関係数を示したものであるが、この表をみると、死亡率と密度との間には有意な関係がほとんど認

表2-1. 死亡率と密度との相関

Correlation between density and mortality

Quadrat size	5 cm x 5 cm			10 cm x 10 cm			
	Age (yr)	≥1	0	all	≥1	0	all
Mar 18							
- May 17		.023			.022		
- Jun 29		.058			.041		
- Jul 26		-.011	.029	.053	-.011	.021	.056
- Aug 21		-.054	-.141*	-.078	.000	-.109	-.053
- Sep 18		.037	-.166*	-.029	.036	-.070	.020
- Oct 17		-.038	.175	.066	-.074	.071	.000
- Nov 1		-.053	.303*	.076	.017	.128	.082
- Dec 2		-.142	-.109	-.123	-.048	-.109	-.069

*, P < 5%

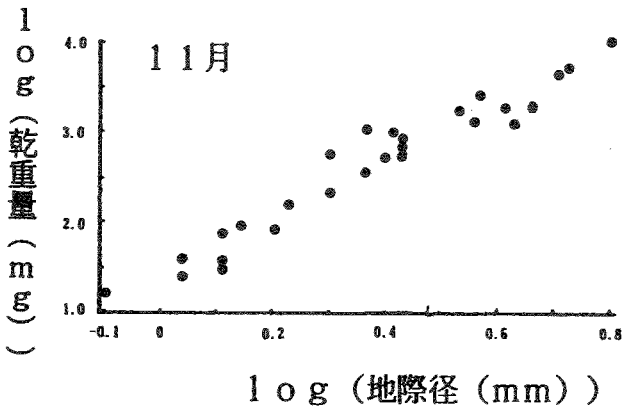
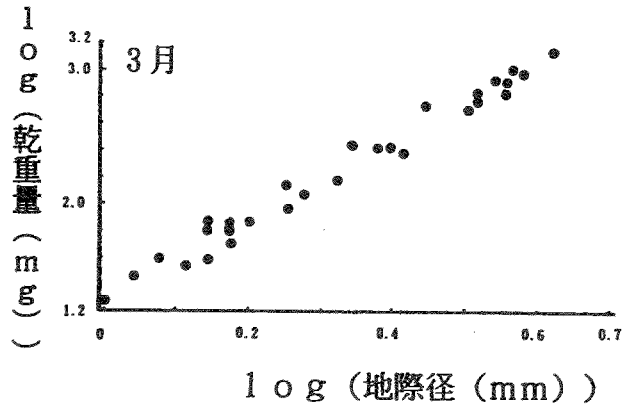


図2-3. 地際径と乾重量の関係

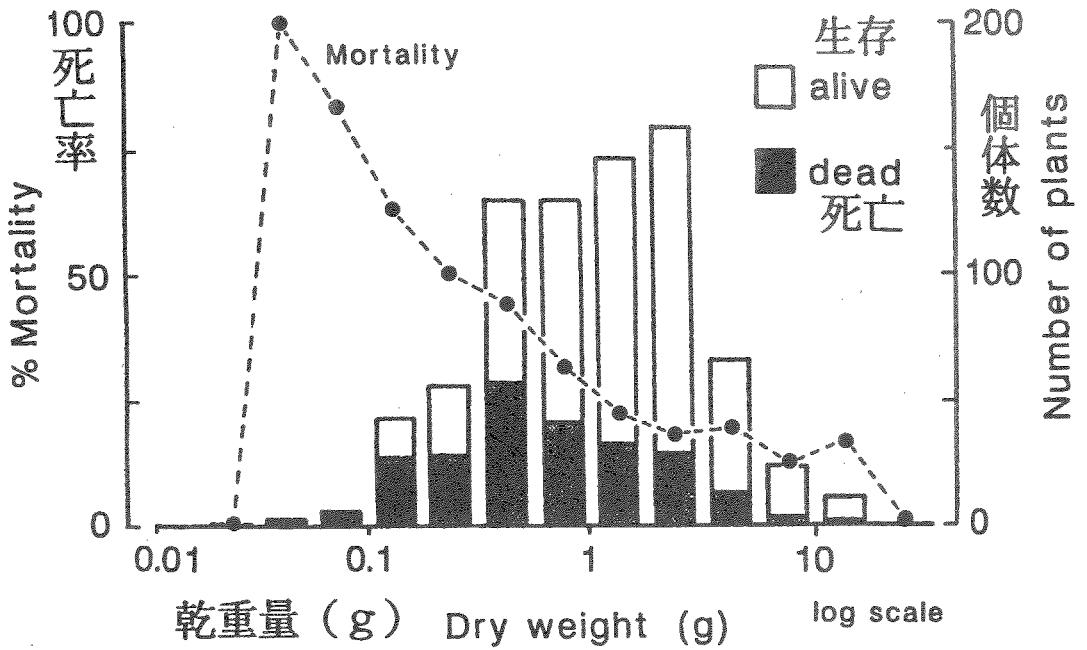


図2-4. 死亡率のサイズ依存性

められなかった。この結果は、一般にカワラノギクは低密度であるので、相互作用が起るほどには密生していないからであると考えることができる。

死亡率とサイズとの関係

カワラノギクの死亡率と個体のサイズとの関係を検討するため、3月に、29個体をサンプリングして、茎の地際径から個体の乾重量を推定するための回帰式を求めた。その回帰式を利用して、春から夏の死亡率と3月の乾重量との関係を前年以前に発芽し定着した955個体について解析した。

地際径から個体のサイズを推定するため、地際径D (mm) と乾重量dw (mg) との関係を検討したが、両者には両対数で直線的な関係が認められた (図2-3)。3月の地際径と乾重量との関係は、つぎの式で示される。

$$dw = 19.64D^{2.907} \quad (r^2 = 0.9791)$$

死亡率とサイズとの関係については、死亡率は個体サイズの増大につれて低下していた (図2-4)。

発芽後1年目よりは死亡率が低下する2年目以降の個体の中では、サイズの大きい個体の方が死亡率が低いことが判明した。

開花とサイズとの関係

カワラノギクの個体のサイズと開花の関係を検討するため、11月に28個体をサンプリングして、前項と同様に茎の地際径から個体の乾重量を推定するための回帰式を求めた。11月に200個体のカワラノギクについて乾重量を推定し、乾重量で示されるサイズと開花との関係について検討した。

11月の地際径と乾重量との関係は、3月と同様に、

$$dw = 27.68D^{3.108} \quad (r^2 = 0.9432)$$

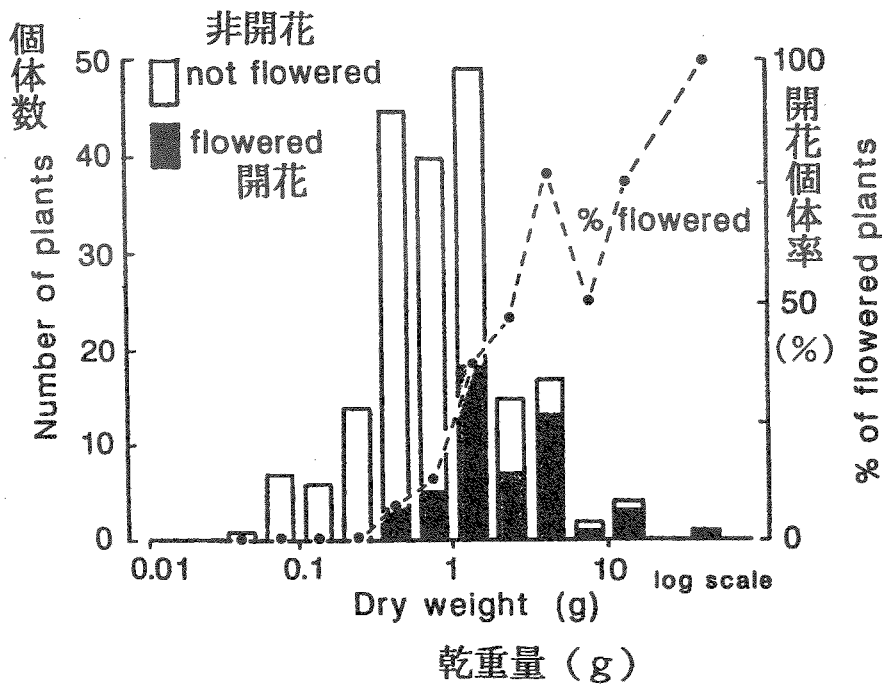


図2-5. サイズと開花個体率との関係

花をつける個体の比率はサイズに依存していて、大きなサイズクラスほど、その比率は高くなっていた (図2-5)。開花個体のみられるサイズは乾重量0.3g以上であった。しかし、開花個体のサイズには大きな変動があって、小さな開花個体の10倍以上もある大きな非開花個体も認められた。したがって、カワラノギクは明瞭な開花の臨界サイズを持たない。

種子生産量

個体当りの種子生産数を計測するため、

個体当りの頭果数と頭果当りの種子数を計数した。根元直径からサイズを推定した37個体を対象として個体当りの頭花数を計数し、29個体について頭果当りの花の数、結実率 (成熟果/花)、成熟種子数、食害種子数を測定した。

個体当り頭花数と個体サイズの間をみると、両者には有意な正の相関が認められた (図2-6)。頭花数は大きな個体では58個、小さい個体では1個だけのものもあった。頭花当りの花の数は平均67.6個で、結実率は55%、成熟種子の21%が種子食害昆

表2-2. 頭花当たり花数, 結実率, 食害種子率

頭花当たりの花の数	67.59 + 22.60 (N=592)
結実率 (%)	55.3
食害を受けた頭花の	
食害種子率 (%)	58.2 + 31.3 (N=216)

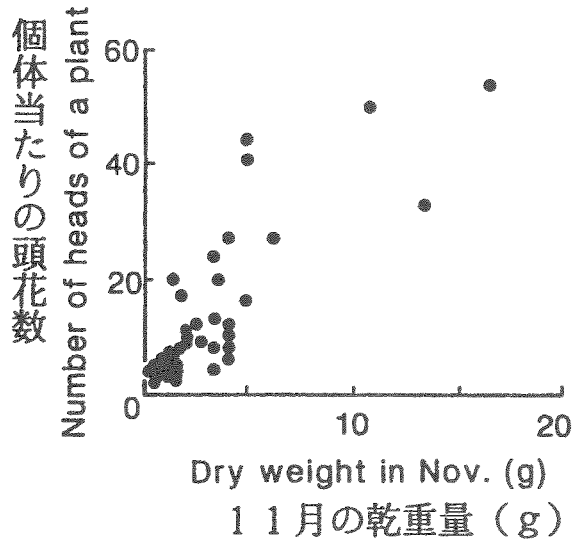


図2-6. サイズと頭花数との関係

虫による食害を受けていた (表2-2)。したがって、個体当りの無傷の種子生産数は約30~1,700個、平均480個である。

まとめと考察

得られた知見を整理してカワラノギクの生活環を図2-7にまとめた。

カワラノギクの種子散布は12月~1月に行われ、種子発芽は翌年の3~5月にみら

れる。抽苔するまでの期間は、数cmの地上茎の先に葉が集中した特殊なロゼットの形態である。抽苔するまで毎年2~3cmずつ地上茎が伸長する。発芽後1年目の時期の死亡率が高く、発芽から開花までに要する期間は個体ごとに異なり、2年目の秋に開花するものがある一方で3年以上経っても開花しないものがあった (図2-2)。開花した個体は、そのほとんどが結実後枯死

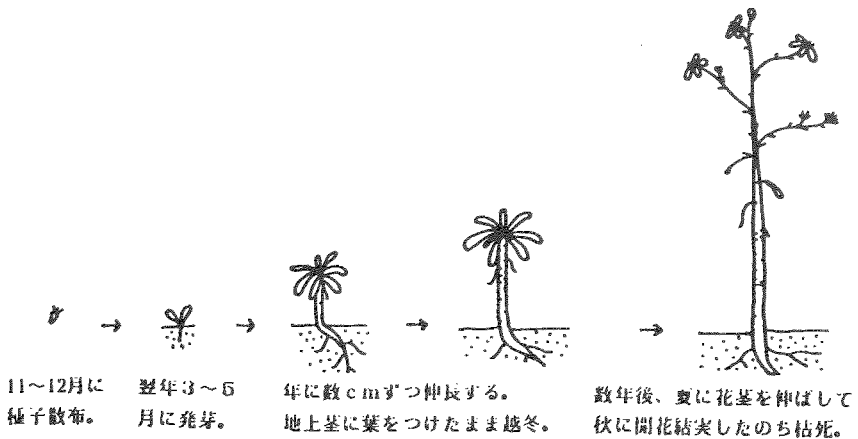


図2-7. カワラノギクの生活史

した。すなわち、カワラノギクの生活史は典型的な可変性二年草である。

開花の特性はほとんどの可変性二年草でロゼットの大きさと関連し、明瞭な臨界サイズが存在する (Silvertown 1992, Hirose & Kachi 1982, Hirose 1983)。カワラノギクが明瞭な開花の臨界サイズを持たないことは可変性二年草としては例外的である。開花の臨界サイズが明瞭でないことについては、河原では増水による攪乱が不定期に起こることと関連している可能性がある。増水までの時間が短いときには小さなまま開花する個体が、時間が長いときには大きくなってから花をつける個体が種子生産に関してそれぞれ有利であるので、開花の臨界サイズが定まらないのであろう。

植物の個体群の研究においては、絶対年齢よりも成長や繁殖などの生活史段階に基づいて構成個体を階級分けしてきた (Rabotnov 1964, 1978)。カワラノギクが可変性二年草であるということから、ロゼットの段階と抽台し開花して結実する段階 (以下開花個体と呼ぶ) の2つの生活史段階を認めることができる。このとき、ロゼットの一部が翌年の開花個体となるので、個体群が現状を維持するためにはロゼットが当年の開花個体よりも多数生育していることが必要である。

引用文献

- Ayensu, E. S. 1981. Assessment of threatened plant species in the United States : Synge, H. ed. *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. 19-58. John Wiley & Sons.
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities. The importance of the regeneration niche, *Biol. Rev.* 52, 107-45.
- Hirose, T. 1983. A graphical analysis of life history evolution in biennial plants. *Bot. Mag. Tokyo* 96, 37-47.
- Hirose, T. & Kachi, N. 1982. Critical plant size for flowering in biennials with special reference to their distribution in a sand dune system. *Oecologia* 55, 281-284.
- 倉本宣・竹中明夫・鷺谷いづみ・井上健 1992. 多摩川におけるカワラノギクの保全生物学的研究. *造園雑誌* 55(5), 199-204.
- Rabotnov, T. A. 1964. The biology of monocarp perennial meadow plants, *Bull. Moscow Soc. Nature* 69, 57-66.
- Rabotnov, T. A. 1978. On coenopopulations of plants reproducing by seeds: Freyssen, A. H. J. & Woldendorp, J. eds. *Structure and Functioning of Plant Populations*. 1-26. North Holland Publ.
- Silvertown, J. 1987. *Introduction to Plant Population Ecology*. (シルバータウン, J. W. 河野昭一・高田杜則・大原雅訳 1992. 植物の個体群生態学. 東海大学出版会.)

第3章 交配様式と送粉昆虫

井上 健・鷺谷いづみ・倉本 宣・竹中明夫

植物の交配様式や送粉様式はその植物の集団構造に大きな影響を与えることが知られている。生息地の分断化が進み、島状になった個体群では訪花昆虫不足のため、花粉が種子生産の制限要因となっていることが多い (Jennersten 1988)。市街地に囲まれた保護区のサクラソウは、送粉昆虫の不足のため、本来は存在しなかった自家受粉できる個体が増加し、個体群の遺伝子構成が変化することが憂慮されている (鷺谷 1992)。カワラノギクは虫媒花であるので、送粉昆虫の種類を明らかにするとともに、送粉昆虫の不足がカワラノギクの減少の原因となっているか検討する。

カワラノギクの交配様式を信州大学の圃場で育成した植物を用いて調査した。またカワラノギクの送粉様式を秋川市草花地先の自生地で開催時期に調査した。

交配様式

カワラノギクのつぼみに袋かけを行い、開花後自家受粉を行ったところ、大部分の

個体ではほとんど種子が形成されなかった (図3-1)。すなわち、カワラノギクの大部分の個体には強い自家不和合性が認められ、種子形成には送粉昆虫の訪花が必要であることが判明した。

訪花昆虫のファウナ

秋川市草花地区の約3万株の開花個体を含む大きな単位個体群(K13)において1989年11月1日(晴れ)の開花期に訪花昆虫を毒瓶と捕虫網を用いて採集して同定した。

訪花昆虫はハナアブ類が多く、チョウ類がそれに次いでいた (表3-1)。

目撃調査により最も有効な送粉昆虫はハナアブであった。オオハナアブも個体当りの送粉の効率はハナアブ同様高かったが、個体数がハナアブより少ないため送粉昆虫としての比重は相対的に低い。ヒラタアブなどの、ハナアブより小型のアブの仲間は個体数は多いものの、1頭花を処理するのに時間がかかるので送粉の効率が低く、ハナアブに比べると送粉者としての比重が低

表3-1 カワラノギクの訪花昆虫

ハナアブ類		チョウ類	
1. ハナアブ	6匹	1. キチョウ	2匹
2. オオハナアブ	2	2. モンシロチョウ	1
3. シマハナアブ	13	3. キタテハ	2
4. ナミホシヒラタアブ	6	4. ウラナミシジミ	1
5. ホソヒラタアブ	1	その他	
6. クロヒラタアブ	1	1. ヒメハナバチの1種	1
		2. ハエの1種	1
		3. 甲虫の1種	1

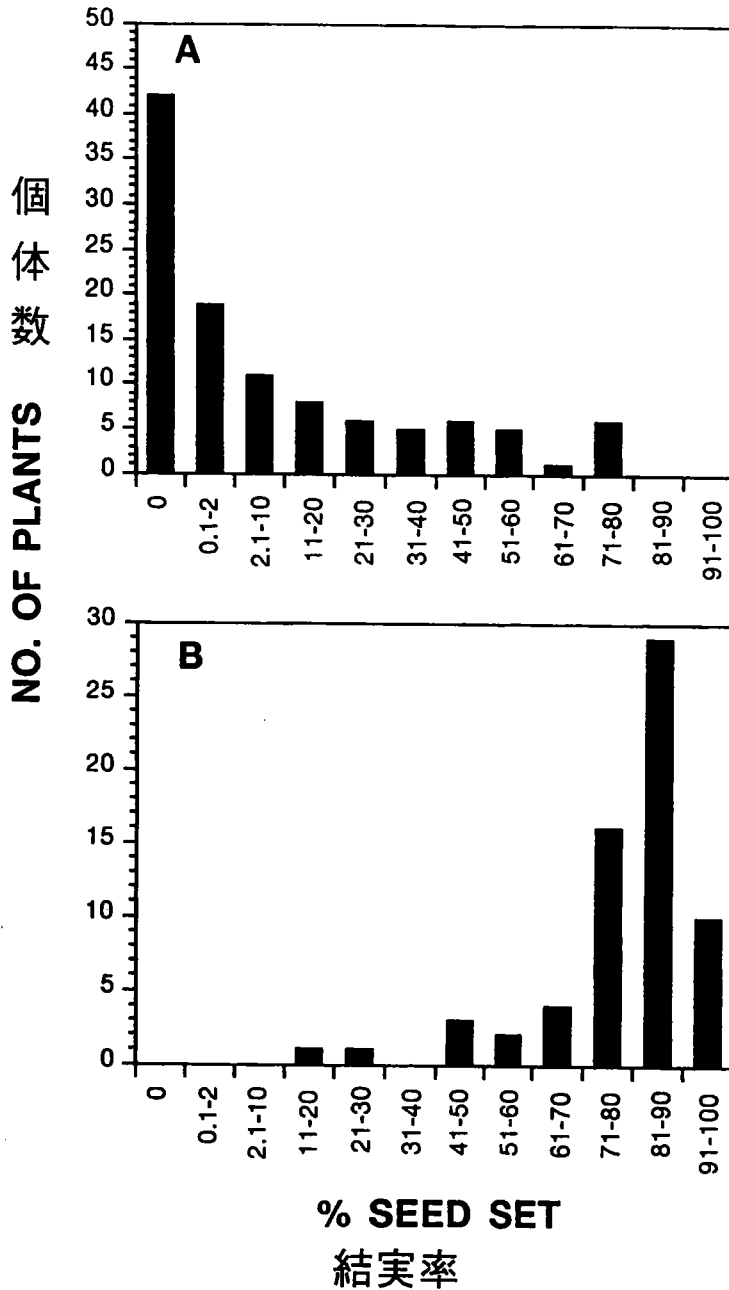


図3-1. カワラノギクの交配実験。 A、自家受粉による結実率； B、他家受粉による結実率。

くなると考えられる。チョウ類はカワラノギクの単位個体群内でかなり目につくが、ハナアブ類より密度が低く、送粉昆虫としての重要性は低いものとみられる。甲虫や小型のハチなどが花の上に止まっているの

が観察されたが、頻度が低いうえに、ほとんど吸蜜を行っていませんでしたので、送粉昆虫としてはほとんど機能していないことが推測される。

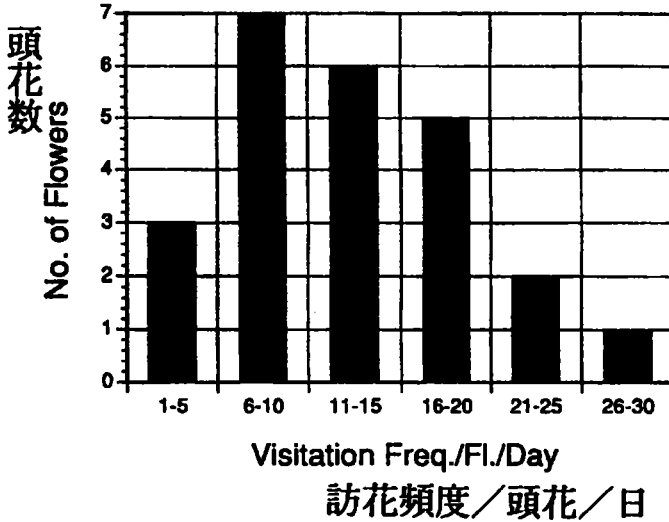


図3-2. ハナアブのカワラノギクの訪花頻度

訪花回数

1989年11月1日と1991年11月1日に、訪花昆虫が活動すると考えられる9:00から15:00までの間、固定した8ミリビデオカメラによって訪花昆虫を連続撮影した。使用したビデオカメラは1989年は1台で、1991年は3台だった。ビデオテープを解析して、頭花ごとに主要な送粉昆虫であるハナアブ類の1日当りの訪花回数を求めた。

ビデオカメラによる連続撮影調査からは、多くの頭花が1日あたり数回のハナアブ類の訪花を受けていたが、30回近い訪花を受ける頭花もあった(図3-2)。花蜜を多く分布していると思われる新鮮な頭花の多くが1日に10回以上ハナアブ類の訪花を受けていた。

まとめ

カワラノギクの交配様式は個体により変異が見られるものの基本的には自家不和合性が強く、種子の結実に送粉昆虫の手助けが必要であることが判明した。

カワラノギクの主要な送粉昆虫はハナアブ類であった。ハナアブ類は新鮮な頭花に

は1日に10回以上訪れていた。ハナアブ類は花粉を付けて頭花間を移動しており、送粉昆虫として実際に機能していることが示唆された。

カワラノギクは自家不和合性の強い個体から自家和合性の個体まで変異のある個体から構成されており、このような構成を維持するためには種子生産に送粉者の助けを必要としている。調査した単位個体群では、天気がよく気温が上昇すると、送粉昆虫、特にハナアブ類の活発な活動がみられ、外交配が十分に行われ、種子生産が保証されている。このことはカワラノギクの種子生産がかなりの程度で行われているという前節の知見とも対応している。

したがって、調査した大規模な単位個体群では、送粉昆虫はカワラノギクの繁殖の制限要因にはなっていないと考えられる。

一般に開花個体数が少ないと送粉昆虫をほとんど集めることはできない(大串1992)とされている。多摩川のカワラノギクについてもごく小規模な単位個体群では結実率がきわめて低いことが観察されている。小規模な単位個体群において送粉昆虫

が集まっているか、また種子生産が十分行われているかについては今後明らかにして行きたい。

引用文献

Jennersten, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae) : effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Consev. Biol.* 2, 359-366.

鷲谷いづみ 1992. 異型花柱性植物の種子繁殖と送粉. : 井上健・湯本貴和編 地球共生系3 昆虫を誘い寄せる戦略植物の繁殖と共生. 103-136. 平凡社.

大串隆之. 1992. 個体群から種間関係へ 種間相互作用を多様化させる機構. 東正彦・安部琢哉編 地球共生系1 地球共生系とは何か. 200-217. 平凡社.

第4章 種子の発芽特性

倉本 宣・鷲谷いづみ・井上 健・竹中明夫

種子の発芽特性は、個体群の維持に重要な役割を果たしている(Grubb 1977)ので、発芽条件として重要な光と温度に対する発芽特性を試験するとともに、野外における種子の挙動について調査した。光条件については光の量と質を考慮して、量については強光、弱光、暗黒条件、質については無処理と緑葉透過光処理との発芽率を比較した。温度条件については発芽の最適温度と、変温による休眠解除や発芽促進についての実験を行った。野外における種子の挙動については、単位面積当りの種子生産量と散布された種子の発芽について調べた。これは、種子の段階の個体群動態の調査であり、植物の個体群動態は生活史のすべての段階で調査を行うべきだとされている(Davy & Jefferies 1981)ことに対応している。

発芽の温度依存性

発芽に最適な温度条件と変温による休眠解除の有無を明らかにするため、恒温条件として10℃から4℃刻みで38℃まで、変温条件として10℃(17時間)/30℃(7時間)、

14℃(17時間)/30℃(7時間)、の交代温度下で、試験した。実験は4反復で行った。また、種子の休眠状態を明らかにするため、貯蔵期間を変えて試験した。

恒温条件での実験では10℃から25℃までの範囲で発芽速度は温度増加とともに増加していた(図4-1)。発芽率を積算温度(基準温度5℃)に対してプロットすると、この温度範囲ではよく似たパターンが得られた(図4-2)。このグラフのX軸は積算温度なので、発芽の最適温度はこの温度範囲の上限の部分、22~26℃付近にあると考えられる。最適温度域では数日間で90%以上の発芽率が得られた。

休眠状態を検討するため、12月に採取した種子を直ちに播種したところ、15℃で70%、25℃で50%の発芽率が得られ(図4-3)、同時に行った低温湿潤処理(冷蔵庫で4週間保存)中に80%の種子が発芽していた。生育地に1ヶ月放置しておいた種子は発芽率が高まり、特に25℃で78%と高温側での発芽率が上昇していた(図4-4)。3ヶ月間低温乾燥保存した種子は25℃で93%と

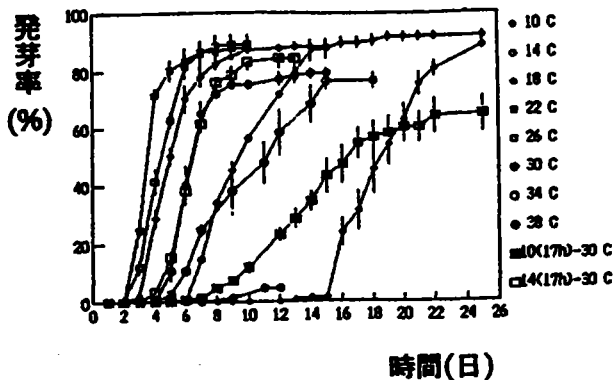


図4-1. カワラノギクの発芽に及ぼす温度の影響

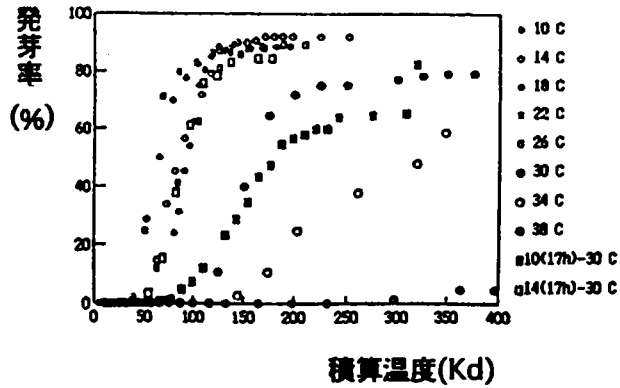


図4.2. カワラノギクの発芽に及ぼす温度の影響（積算温度）

発芽率が高まり、後熟が起こることを示した。なお、生育地である多摩川では冬期は乾燥しているため、低温湿潤状態ではなく、低温乾燥状態にあると考えられる。

変温条件による、休眠解除や発芽促進は認められなかった（図4.2）。

カワラノギクの最適温度域における発芽に必要な積算温度は50~200Kdであり、水分条件も勘案すると野外での発芽時期（3~5月）を説明できる。

カワラノギクの種子発芽には変温条件で発芽が促進される変温効果はみられなかった。さきに、緑陰感受性がみとめられなかったことと、あわせて、どのような条件でも発芽してしまうことになる。

野外における種子の挙動

室内実験からカワラノギクの種子は光条件と温度条件の環境選択性の幅が広く、発芽率も高いことが判明した。そこで、つぎに、野外における種子生産量と土壤中の種子数を調査して、種子の発芽特性を明らかにする。

頭花当りの種子数

1991年12月に、秋川市草花地区の多摩川で最大の個体群（K13）において（図2-1）、23個体の頭花当りの花の数、結実率（成熟果/花）、食害を受けた頭花の食害種子率を計数した。なお、ここでは結実した頭花

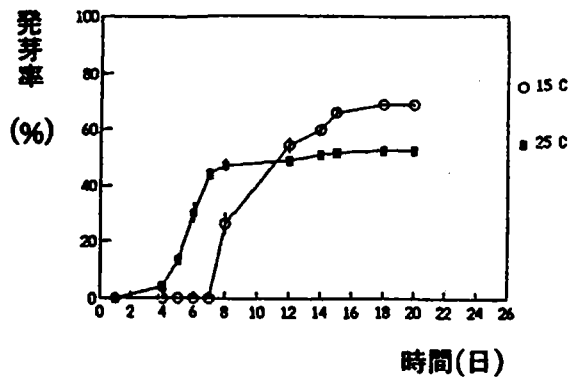


図4.3. 散布直後の発芽

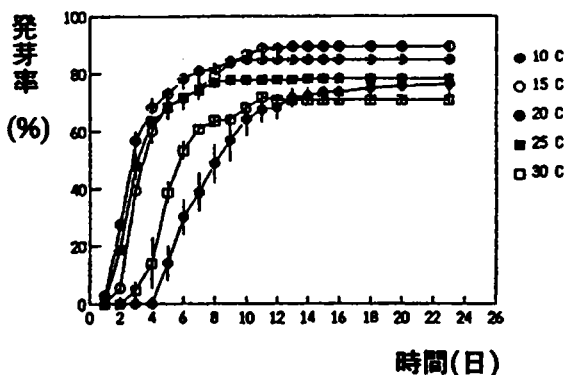


図4.4. 生育地に散布後一ヶ月間放置した種子の発芽

も一括して頭花と呼ぶ。

頭花当りの花の数は平均 67.59 ± 22.60 個 ($N=592$)で、結実率は $55.3 \pm 24.3\%$ 、食害を受けた頭花では成熟種子の $58.3 \pm 31.3\%$ ($N=216$)が種子食害昆虫による食害を受けていた(表2-2)。

種子生産量

個体群における単位面積当りの種子生産量(以下、種子生産量と略記する)の測定は、1991年12月に、多摩川における最大の生育地である秋川市草花地区で行った(図2-1)。それぞれの単位個体群における典型的な場所を1ないし2箇所選び、その中に任意の点を設定し、開花個体25個体が含まれる円を描いた。円の半径を測定するとともに、円の中の各個体の頭花数と頭花の食害率を計数した。開花個体の密度(円の面積で個体数を割った値) d 、個体当りの平均頭花数 h 、頭花当りの平均花数 f 、平均結実率 r から、種子生産量 s を次のように推定した。

$$s = d \cdot h \cdot f \cdot r$$

種子はツツミノガColeophoraの一種の幼虫によって食害を受けるので、単位面積当りの実際に散布された種子の量 s' (有効な種子生産量と呼ぶ)は、平均食害頭花率

p と食害を受けた頭花の平均食害種子率 e から、次のように推定した。

$$s' = s \cdot (1 - p \cdot e) \\ = d \cdot h \cdot f \cdot r \cdot (1 - p \cdot e)$$

頭花当りの平均花数 f 、平均結実率 r 、食害を受けた頭花の食害種子率 e の値は前項の結果から、それぞれ67.6、0.553、0.583であった。これらの値を用いて種子生産量と有効な種子生産量を算出した(表4-2)。

調査した個体群では種子生産量は1,400~12,000粒/ m^2 と、有効な種子生産量は1,200~11,000粒/ m^2 と推定された。

開花個体の密度と個体当りの平均頭花数とは負の相関があった(図4-5)が、種子生産量は開花個体の密度と正の有意な相関があった(図4-6)。

なお、埋土種子の調査を行った単位個体群(K13)では、1992年から翌年にかけて開花個体数が1/5に減少していた。種子生産量は1992年には a 、 b 2ヶ所で計数し、 a では7,200粒/ m^2 、 b では4,700粒/ m^2 、1993年には c 、 d の2ヶ所で同じく c では2,900粒/ m^2 、 d では2,100粒/ m^2 であった(表4-1)。有効な種子生産量は1992年には a では7,000粒/ m^2 、 b では4,600粒/ m^2 、

表4-1. 秋川市草花地区の個体群におけるシードレインと有効なシードレイン
(1991年, k-13-c,dは1992年)

個体群名	開花 個体数 (株)	開花 個体密度 d (株/m ²)	平均 頭花数 h (個/株)	シード レイン s (粒/m ²)	食害 頭花率 p (%)	有効なシード レイン s' (粒/m ²)
K1-a	4,800	1.9	19.4	1,400	27.2	1,200
K1-b	4,800	4.1	22.4	3,400	18.8	3,000
K3	230	3.7	21.7	3,000	33.0	2,400
K6	470	3.2	37.5	4,500	10.2	4,200
K7	200	60.0	5.5	12,000	17.5	11,000
K13-a	31,000	17.0	11.4	7,200	5.9	7,000
K13-b	31,000	11.9	10.5	4,700	4.6	4,600
K14	380	2.7	31.8	3,200	25.9	2,700
K17	80	2.1	26.3	2,100	35.8	1,700
K13-c	6,200	7.1	10.8	2,900	45.2	2,100
K13-d	6,200	5.1	11.2	2,100	27.9	1,800

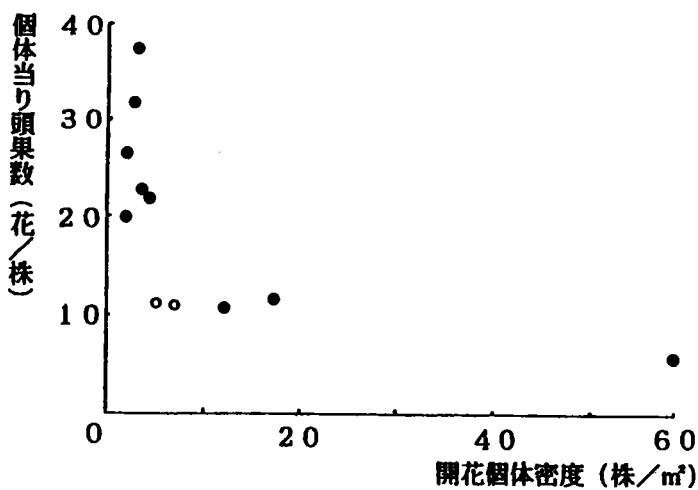


図4-5. 個体群における開花個体密度と個体当り頭花数との関係

●, 1992年 ○, 1993年

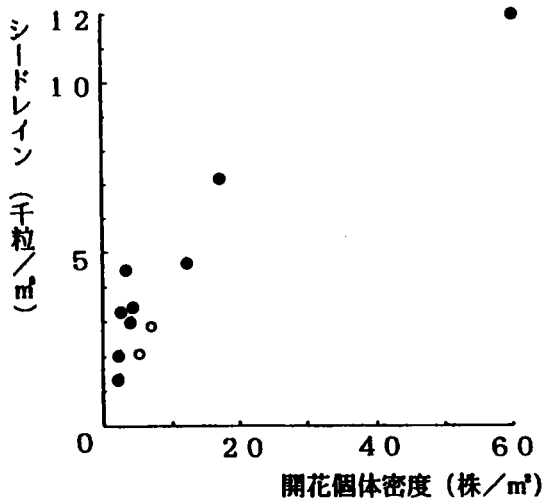


図4-6. 個体群における開花個体密度と シードレインとの関係
●, 1992年 ○, 1993年

1993年にはcでは2,100粒/m²、dでは1,800粒/m²であった。この個体群では1992年には開花個体の密度は高かったが、個体当りの平均頭花数は少なく、平均食害頭花率は低かった。1993年には開花個体の密度が半減し、平均食害頭花率は5.9%と4.6%が45.2%と27.9%と増加していた。

土壌中の種子

散布時期直後の土壌中の種子と翌春の発芽期終了後に残された土壌中の種子を比較した。種子生産量を測定したのと同じ秋川市草花地区の個体群のひとつ (K13) (図2-1) 内に、幅10cm、長さ5mのベルトトランセクトを2ヶ所設定し、50cmおきに10×10cmの方形区を20箇所設定した。各方形区で地表からの深さ約1cmまでの土壌を採集した。

採集した土壌を水の中でほぐし、種子を浮き出させて集め、充実種子・既発芽種子・食害種子・未熟種子の4つを種子の外観と押しつぶして見える内容物とから分類して計数した。

調査は散布時期直後の1992年2月末と発

芽期終了後の同年5月初めに、翌年には、2月中旬と7月下旬に行った。これはそれぞれ前年の種子生産量の推定値と比較することができる。

1992年には散布時期直後の充実種子は4,930±3,067粒/m²であった(表4-2)が、発芽期終了後には充実種子は265±254粒/m²まで低下し、既発芽種子は5,235±2,447粒/m²に増加していた。実生は既発芽種子の55%に当たる2,900±1,254個体/m²が確認された。1993年には散布時期直後の充実種子は895±904粒/m²で、発芽期終了後には既発芽種子は815±917粒/m²であった。そして、既発芽種子の9%に当たるの80±166株/m²の実生が記録された。なお、補足的に行った調査によれば1992年と同じ時期には実生は観察されなかった。これは1993年の春の雨量が少なかったことによる可能性がある。

種子生産量を基に、種子の挙動を図化してみると、発芽するものが多いものの、系外へ散布されたと考えられる種子が1993年には50%ほどあった(図4-7)。

表4-2. カワラノギクの埋土種子

	/m ² 平均±標準偏差				実生
	充実	既発芽種子	食害種子	未熟種子	
92年散布時期直後	4930±3067	100±159	130±241	180±309	-----
92年発芽期の後	265±254	5235±2447	40±60	95±97	2900±1254
93年散布時期直後	895±904	0	160±450	45±107	-----
93年発芽期の後	5±22	815±917	135±314	50±196	80±166

正規分布に近づけるため平方根変換し、*t*検定によって二時期の平均を比較したところ、それぞれの調査年の充実種子と既発芽種子は0.1%水準で有意差が認められた。

考察

カワラノギクは永続的な土壤中の種子を作らない。これは、同じような生活史を持つオオマツヨイグサでも報告されている (Kachi 1990)。オオマツヨイグサの場合には土壤中の種子の代わりに個体数を維持するのはロゼットの集団であり、このような適応戦略が成り立つのは環境が安定していてしかも遷移の速度も遅い環境であるとされている。オオマツヨイグサは帰化植物で多摩川ではかつてはかなり生育していたものの今ではカワラノギク以上に衰退している。カワラノギクもロゼットの集団を形成するので、オオマツヨイグサと類似した適応戦略を持つと考えられ。一方、永続的な土壤中の種子を持つメマツヨイグサ (Kachi 1990) は多摩川では勢力が大きい。このことはカワラノギクやオオマツヨイグサの適応戦略が多摩川ではうまくいかななっていることを示している。

発芽期終了後における充実種子数の、種子散布時期直後の充実種子数に対する割合は1992年には約5%で、1993年には約1%であった。1992年の充実種子の発芽力の有無についての検討はこの研究では行えなかったもので、1992年の充実種子のなかには既に死亡して発芽力を失っているものが含まれている可能性がある。したがって、次の種子散布時期まで生きている種子は多くても5%ということになる。カワラノギクの現状の把握に当たっては、土壤中の種子を考慮する必要はほとんどなく、地上に生育する植物体を調査すればよいと考えられる。

2年間調査した個体群 (K13) では、2年目に開花個体数が1/5になるという大きな変化がみられた (表4-2)。一般に、短命な植物では時間的な個体数の変動が大きい。発芽に好適な条件が来れば、埋土種子の発芽によって急速に個体数を回復するとされている (Nilsson & Ericson 1992)。カワ

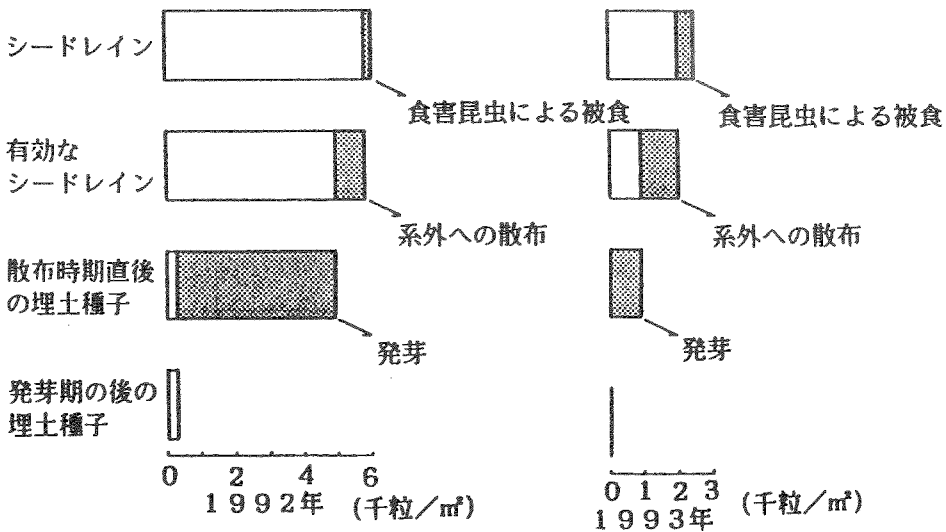


図4-7. カワラノギク種子期の動態

ラノギクは次の種子生産の時期まで残っている土壌中の種子をほとんど持たない(表1-10)ので、ひとたび個体数が減少してしまうとその回復が難しい。

カワラノギクの生育地である河原と類似した不安定な砂の砂漠で生産された種子の運命は次の5通りであるとされている(Pavlik & Barbour 1988)。(a) 老化の末、死亡し、分解する。(b) 被食される。(c) 発芽する。(d) 移動する砂によって深く埋められる。(e) 風によって砂と共に調査地から飛び去る。カワラノギクの種子の運命としては、種子の時期には増水がなく砂礫の移動がないことから(a)、(b)、(c)、(e)を考えればよい。1992年には埋土種子密度は5,265粒/m²で、有効な種子生産量の99%、1993年には858粒/m²で44%であった(図4-7)。1993年の差の一部は調査した個体群から周囲に種子が散布されたと考えられる。また、c、d調査区は個体群のa、b調査区より縁に位置するので、個体群の内部での種子の移動も考慮する必要がある。個体群で生産された種子がどの程度その場所に留ま

り、また個体群の外に散布されるのかは、サンプル数を増やして、今後調査する必要がある。

種子食害昆虫の影響は、食害頭花率と食害を受けた頭花の食害種子率(表2-1)から、種子生産に対して、2.7~26.4%、平均13.4%であった。ここでは食害を受けた頭花の食害種子率を定数として扱ったが、食害昆虫の数は1個体から3個体まで変化があったので、今後の課題としてより詳細に調査を行って、食害昆虫の影響を検討したい。また、実生の定着数が1993年にはきわめて少なかった。種子生産と実生の定着との関係など個体群の維持と種子生産の関係については今後さらに詳しく調査する必要がある。

この研究の結果からカワラノギクの個体数のモニタリングの際に留意すべき点が2つ明らかになる。一つは個体数の変動の問題である。カワラノギクは永続的な土壌中の種子を作らないという生活史戦略を持っている。その生育地である河原は不規則の大きな攪乱のもとにある。増水による攪乱

で植物体が破壊されると埋土種子の発芽による個体数の回復という戦略を持たないため、カワラノギクの個体数は大きく変動することが予想される。そのため、カワラノギクのモニタリングは継続して長期間行なう必要がある。もう一つは種子生産からみると個体のサイズ（個体当りの頭花数に関係する）よりも開花個体の密度の方が重要なことである（図4-6、7）。したがって、個体の大きさを測るよりは、密度あるいは個体数を測定した方がよい。第5章ではこの知見に基づいて、個体群の調査を行なう。

引用文献

- Clampitt, C. A. 1987. Reproductive biology of *Aster curtis* (Asteraceae), a pacific northwest endemic. *Amer. J. Bot.* 74, 941-946.
- Davy, A. J. & Jefferies, R. L. 1981. Approaches to the monitoring of rare plant populations : Synge, H. ed. *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. 219-232. John Wiley & Sons.
- Grime, J. P., Hodgson, J. G. & Hunt, R. 1988. *Comparative Plant Ecology*. 742. Unwin Hyman.
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities. The importance of the regeneration niche, *Biol. Rev.* 52, 107-45.
- Kachi, N. 1990. Germination traits and seed-bank dynamics of a biennial plant, *Oenothera glazioviana* Micheli. *Ecological Research* 5, 185-194.
- Nilsson, S. G. & Ericson, L. 1992. Conservation of plant and animal populations in theory and practice : Hansson, L. ed. *Ecological Principles of Nature Conservation*. 71-112. Elsevier Applied Science.
- Pavlik, B. M. & Barbour, M. G. 1988. Demographic monitoring of endemic sand dune plants, Eureka Valley, California. *Biol. Conserv.* 46, 217-242.

第5章 多摩川におけるカワラノギクの個体群の動態

倉本 宣・井上 健・鷲谷いづみ・竹中明夫

本章ではカワラノギクの個体群の存在様式を検討し、保全手法を立案するための基礎的な知見を得る。まず、多摩川におけるカワラノギクのメタ個体群の現況を明らかにした後、多摩川メタ個体群の占有面積、分布、地域個体群と単位個体群数の経時変化を検討する。つぎに、単位個体群の消失について、増水による攪乱と植生遷移および種子食害昆虫の影響を検討する。また、カワラノギクが生育可能なパッチを推定して、大規模な増水後の時間的な変化を記載し、さらに、パッチ間の種子供給可能性について検討する。

まず、1993年の調査にもとづいて、地域個体群と単位個体群という観点から、多摩川におけるカワラノギクの多摩川のメタ個体群の構造を解析して、保全の必要性を検討する。

保全生物学にとって対象とする植物の生育状況を経時的にとらえることは重要であり、その手法としてモニタリングがある。モニタリングとは個々の植物に由来するデータを用いて個体群の状態を定量的に評価することである(Pavlik & Barbour 1988)。同義語に、生物学的モニタリング(個体群と自然の系との周期的な観察と定量的な解析 White & Bratton 1981)がある。そのための手法としては、個体数と個体群が覆っている面積、サイズクラス、生物季節、実生の数、各生活史段階の生存率を調査した例がある(Ayensu 1981)。モニタリングとしては現地調査と現存植生図の解析から単位個体群の占有面積、分布状況などの時間的変動を検討する。

つぎに、増水による単位個体群の破壊と

その後の再定着について調査した。河辺植生は、一定の動態を内包した平衡状態にある(飯泉・菊地 1980)とされており、一定の変化の幅の中で増水による破壊とその後回復過程の遷移が繰り返し起こっているきわめて動的な存在である。したがってこうした動態のなかでのカワラノギクの単位個体群の挙動を明らかにし、個体群の維持機構を知ることは、カワラノギクの保全にとって重要な知見となる。

メタ個体群の鍵となる要因としては、散布、移入、存続、消失があげられている(As, Bengtsson & Ebenhard 1992)。つぎの節では、このうち、単位個体群の存続と消失を扱う。前節で検討した増水による単位個体群の破壊では説明できない単位個体群の消滅が観察されたので、増水による立地の攪乱ではなく、遷移の進行による単位個体群の消失について検討する。

カワラノギクの生育可能なパッチの現状を知ることは保全にとって重要である。そこで生育可能パッチを微地形から推定してその時間的および空間的分布について明らかにする。ここで生育可能なパッチとは habitable patch (Gilpin 1987) のことであり、Stebbins(1980)の ecological island と同義語である。メタ個体群の研究においては、パッチに単位個体群が定着してから消失するまでの生育状況の分析が行われ、個体群の維持について有効な知見が得られている。また、種の希少性は生育地の大きさと数、生育地の収容力、生育地が生育可能である時間、散布体が生息地に到達する確率による(Harper 1981)とされている。ところで、河辺植生においては大規模な増水による植

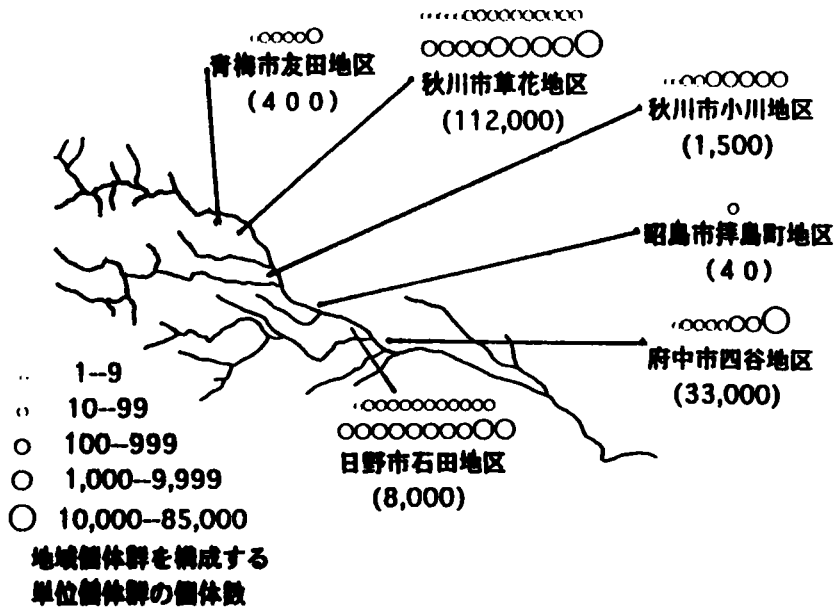


図5-1. 多摩川におけるカワラノギクの現況。

地区，地域個体群の名称

()，地域個体群の総個体数（開花個体とロゼットの合計）

生の破壊とその後の回復過程の遷移によるパッチの時間的な変動が大きいことが知られている（倉本 1987）。そこで、大規模な増水の直後と数年後のパッチの面積を比較することによって、パッチターンオーバー（Forman & Godron 1986）（パッチの出現と消滅の速さ）の一端を明らかにし、パッチの存続について検討する。

増水による攪乱の直後には、生育可能でありながらカワラノギクが生育していないパッチが多数見いだされているので、カワラノギクの種子の散布がカワラノギクの単位個体群や地域個体群の成立に重要な役割を演じている可能性が高い。また、一般にメタ個体群の挙動にはパッチ間の個体の移動が重要であるとされている（Gilpin 1986）。そこで、カワラノギクの種子の散布方法別の散布距離を推定し、増水の後に残った単位個体群から空いたパッチへの種子散布の

可能性を検討し、地域個体群がメタ個体群の維持に果たす役割を明らかにする。

多摩川におけるカワラノギクの現況

多摩川におけるカワラノギクの単位個体群の生育場所とその個体数について調査し、単位個体群の分布状況から地域個体群の分布状況を検討して、カワラノギクの現状を把握した。

多摩川は関東山地から東京湾へと流れる河川であるが、カワラノギクが中流の円礫の多い河原に生育する（倉本ら 1992）ことから、本研究では河口から青梅市（河口からの距離61.8km）までの区域を調査の対象とした。これは以下の各節でも同じであり、多摩川本流全域とはこの区域を指す。

そこで、多摩川本流全域を植生図で概観して、植生図にマルバヤハズソウ-カワラノギク群集と記載されている場所、「日本

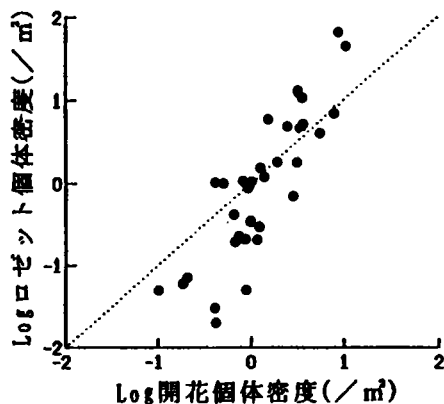


図5-2. 単位個体群の開花個体密度とロゼット密度との関係

の重要な植物群落南関東版」にカワラノギクが記載されている場所、および聞き取り調査によってカワラノギクの分布の可能性が認められたすべての場所について、現地調査を行った。実際に調査したのは府中市と多摩市の間、関戸橋付近から青梅市友田の青梅リバーサイドゴルフ練習場先までのおよそ40kmの区間である。

それぞれの単位個体群について、開花個体数(N)を計数した。小さい単位個体群の場合にはすべての個体を計数したが、大きい単位個体群の場合にはその分布範囲のなかに1×1mの方形区を任意に10ヶ所置き、開花個体密度Bとロゼット個体密度Rを測定し、開花個体数Nは単位個体群の面積に密度をかけて求めた。ロゼットの個体数はBとRの比とNの値から求めた。

現地調査によると1993年の多摩川本流全域のカワラノギクの開花個体数は38,000株、ロゼットは117,000株で、合計155,000株であり、地域個体群は6つであった(図5-1)。

各地域個体群の特徴を上流側から述べると、最も上流に位置する地域個体群は青梅市友田地区の地域個体群で、比較的小さな6つの単位個体群からなり、合計個体数は

400株である。秋川市草花地区の地域個体群は23の単位個体群からなり、合計個体数は112,000株で、多摩川本流で最大の地域個体群である。この地域個体群には85,000株という最大の単位個体群が属している。秋川市小川地区の地域個体群は比較的小さな10の単位個体群からなり、合計個体数は1,500株である。昭島市拝島町地区の地域個体群は、1つの単位個体群からなり、個体数は40株の最小の地域個体群である。日野市石田地区の地域個体群は浅川合流点に位置し、11の単位個体群からなり、合計個体数は8,400株である。最も下流に位置する府中市四谷地区の地域個体群は6つの単位個体群からなり、合計個体数は33,000株である。この地域個体群には二番目に大きい32,000株の単位個体群が含まれている。

このように地域個体群の個体数には大きな隔りがある。昭島市拝島町地区の地域個体群は最小であったが、ロゼット個体の割合が71%を占めているので、直ちに衰退する兆候はみられない。

地域個体群の空間的配置については、青梅市友田地区、秋川市草花地区、秋川市小川地区、昭島市拝島町地区の地域個体群は河口からの距離47~55kmの区間に1~2

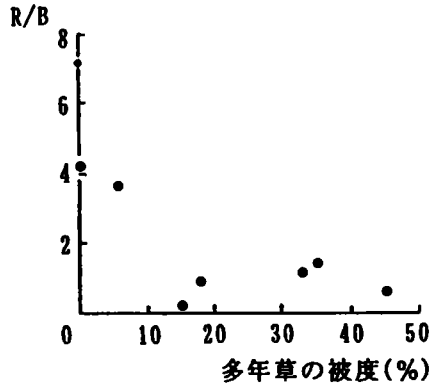


図5-3. 単位個体群の多年草の被度とR/B

km間隔で分布しており、日野市石田地区と府中市四谷地区の地域個体群は36～38kmの区間に近接して分布している。

単位個体群の発達と衰退の過程

単位個体群の消失が増水による攪乱で起こる。しかし、植生図や現地調査の結果を精査したところ、増水による攪乱とは考えられない消失例がみいだされた。それらは、ススキやオニウシノケグサの草原等の多年草群落に遷移することによって消失したものである。そこで、増水による攪乱以外の単位個体群の消失の原因について検討する。同時に、単位個体群の発達についても検討して、単位個体群の発達と衰退の過程

を明らかにし、カワラノギクのメタ個体群の保全について考察する。

単位個体群の発達と衰退については、植物の個体の属性としては齢よりも生活史段階が重要であること (Silvertown 1987) と、カワラノギクが可変性二年草である (倉本ら 1992) ことから、ロゼットと開花個体という2つの生活史段階に着目する。カワラノギクは開花に2年間以上を要し、ロゼットは翌年以降の開花個体となるので、ロゼット数が開花個体数よりも多いことが単位個体群が発達するための一つの条件となる。そこで、ロゼット数と開花個体数の比 (R/B) によってカワラノギクの単位個体群の消長を予測することができる。さらに、

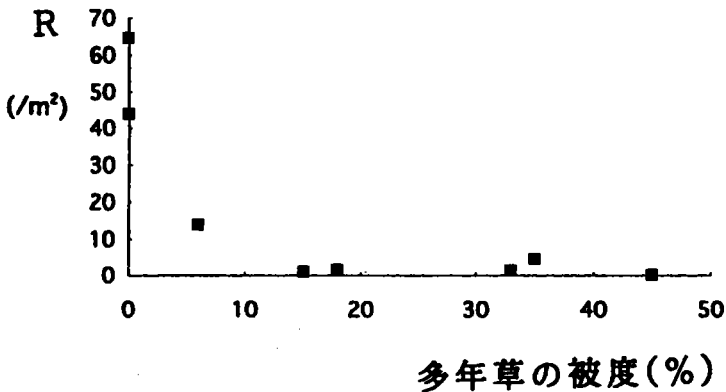


図5-4. 単位個体群の多年草の被度とロゼット密度 (R)

遷移が進行するのにつれて増大することが予想される他種との競争と、ツツミノガ属の幼虫による種子の食害について調査する。

1) ロゼットと開花

すべての単位個体群について、方形区を設定して、サンプリング調査した。単位面積当りのロゼット数 (R) と開花個体数 (B) を調査し、単位個体群の成長の指標としてR/Bを求めた。調査は1991年に行った。

その結果、単位個体群ごとに、Rは0株/m²~64株/m²、Bは0.1株/m²~10株/m²、R/Bは0~7.18と、大きなばらつきがあった(図5-2)。単位面積当りの開花個体数の多い単位個体群においてR/Bが高い発展する単位個体群が認められ、単位面積当りの開花個体数の少ない単位個体群においてR/Bが低い衰退する単位個体群がみとめられる。

2) 他種との競争

図5-2から偏りのないように8つの単位個体群を選び、多年草の被度を測定した。

多年草の被度は、ブラウン-ブランケの全推定法によって群落構成種の被度階級を測定し、被度階級の中央値をとって、合計した。

8つの単位個体群の多年草の被度と個体群の成長の指標であるR/Bとの関係は図5-3のようになる。多年草の被度が大きい単位個体群でR/Bは小さく、被度が小さい単位個体群でR/Bが大きい。したがって、競争者である多年草の被度が大きくなると、単位個体群が衰退し、多年草の被度が小さいと発展していく傾向が認められる。

多年草の被度とロゼット数との関係を検討すると、遷移が進み多年草の被度が大き

くなると、競争が激化してロゼット形成に至る前に死亡する実生が多くなることが示唆される(図5-4)。これらはいずれも空間を求める競争であり、個体数や被度に依存する関係である。

3) 昆虫による種子の食害

カワラノギクの食害昆虫としてはツツミノガ *Coleophora* の一種が知られている(倉本ら 投稿中)。この幼虫は頭果にもぐり込んで、種子を食害する。食害の判定の方法は、花托にあげられた穴、種子の冠毛の損傷、花托のしみによって識別した。調査は大きい単位個体群では50個体、小さい単位個体群では25個体を抽出して行った。

単位個体群の発達および衰退に食害昆虫が及ぼす影響を検討するために、前項と同じ8つの単位個体群について、食害個体率と単位個体群の成長の指標であるR/Bとの関係を検討した(図5-5)。食害個体率の大きい単位個体群でR/Bが小さい傾向が認められる。

食害昆虫の生活にはカワラノギクの開花が必要であるから、カワラノギクの単位個体群の発達に少し遅れて、食害昆虫の個体数が増加し、食害が大きくなると散布される種子数が減少して、ロゼット数が減少すると考えられる(図5-6)。

食害の程度が個体群の消長に及ぼす影響については、マメ科の *Ebenus armitagei* の場合、甲虫の *Callosobruchus maculatus* の食害を94%の種子が受けているために危機的な状況であることが報じられている(Hegazy & Eesa 1991)。カワラノギクの場合には、食害個体率が最大の単位個体群での食害種子率は25%であるので(第2章)、この率で個体数が減少すればカワラノギクはほぼ2年で1世代の交代であることか

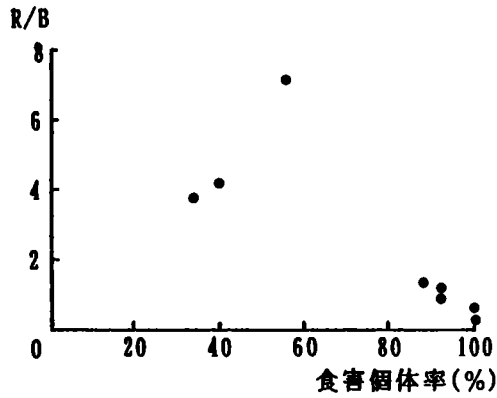


図5-5. 単位個体群の食害個体率とR/B

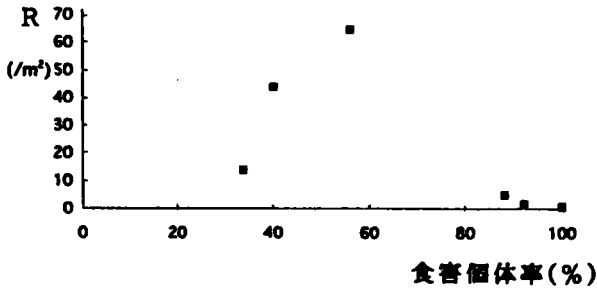


図5-7. 単位個体群の食害個体率とロゼット密度 (R)

ら、10年では5世代の交代となるので10年後の個体数は24%になる。したがって、昆虫による種子の食害はカワラノギクの単位個体群の消長の要因の一つになっていると考えられる。

4) 単位個体群の発達と衰退

2) と 3) をもとに、カワラノギクの単位個体群の定着から消失までの発達と衰退の過程は図5-7に示す7つの段階に区分される。

進出期は他の単位個体群から散布された種子が生育可能パッチに到達して発芽し、実生が生育している時期である。定着初期は実生が成長してロゼットを形成している時期である。ロゼットが成長して開花し、

結実する段階が定着後期である。発達期には開花個体によって種子が供給されてロゼットが多数生育するようになる。この多数のロゼットが開花して最盛期を迎える。衰退期には競争関係にある多年草の被度の増大と昆虫による種子の食害の影響を受けて、定着する実生が減少してロゼットが減少する。消失期には実生が定着できなくなってロゼットは生育しておらず、開花個体もわずかになる。そして、単位個体群は消失する。

このような発達と衰退の過程の段階から、単位個体群は多くの場合消失する可能性が高いことがわかる。カワラノギクの生活史を勘案すると、一つの単位個体群の発達と衰退の過程は約10年で起こると推定さ

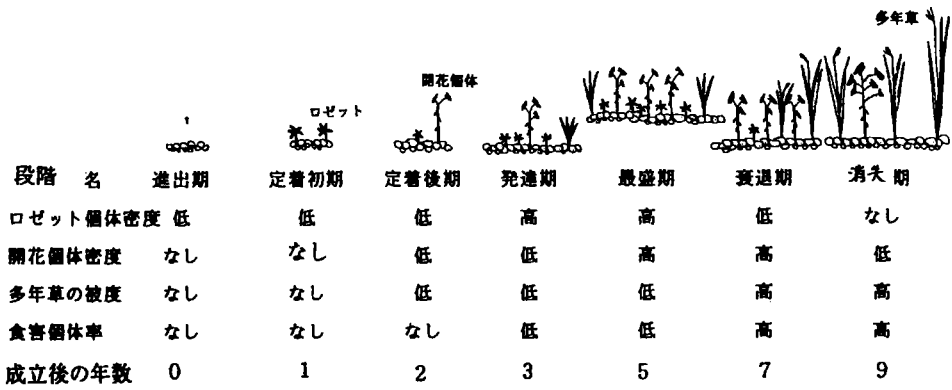


図5-7. 単位個体群の発達と衰退の過程

れる。したがって、新しい単位個体群の定着が10年以内に別の場所で起こらないと、単位個体群の消失によって地域個体群が衰退し、メタ個体群が衰退していくことが予想される。さらに、種子散布が効果的に行われるのは開花個体が多い最盛期であるから、数年以内に新たな単位個体群が成立する機会があることがメタ個体群の維持に必

要であると考えられる。このようなメタ個体群の動態に基づいて、多摩川のメタ個体群の保全について考察すると、新しい単位個体群の定着できる場所を創り出すことと、競争関係にある多年草の被度と昆虫による食害を回避することが有効である。

メタ個体群と生育可能なパッチの経時変化

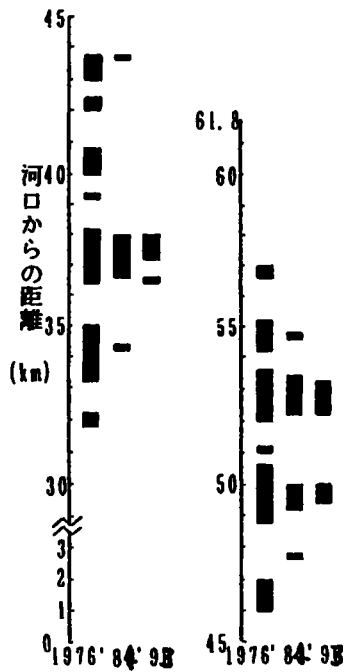


図5-8. 地域個体群の分布の経時的変化



図5-9. 単位個体群の合計面積の経年変化

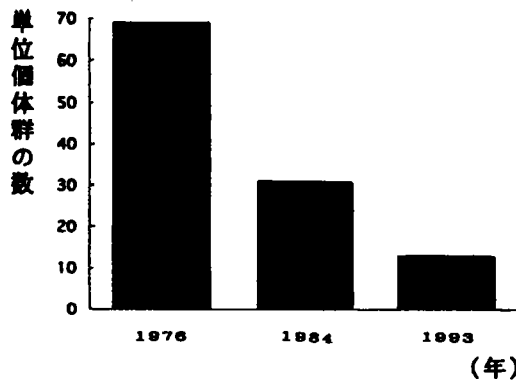


図5-10. 単位個体群の数の経年変化

1) メタ個体群の経時変化

多摩川本流におけるカワラノギクのメタ個体群の近年の動向を知るために、占有面積、単位個体群数の経時変化を調べる。第1章で用いた植生図に加えて1993年に行った現地調査で得られたデータを利用して、メタ個体群の占有面積と、地域個体群および単位個体群の位置と数について検討する。

使用した植生図は1/5,000で作成されており、図示された最小の単位個体群は10m四方であるので、現地調査でも同様に10m四方以上の大きさの単位個体群を対象とした。

植生図から、カワラノギクを標徴種とするマルバヤハズソウ-カワラノギク群集の

占有面積を読み取り、カワラノギクの単位個体群の占有面積とした。また、1993年にカワラノギクの単位個体群の面積を実測した。

i) 地域個体群の数と位置

地域個体群の数は1976年に13、1984年に8、1993年4と推移しており、図5-8に示すように大幅に減少している。

1984年には一つの地域個体群を形成していた図上のA地域個体群は1993年には地域個体群を構成する単位個体群の一部が消失したため分離して、2つの地域個体群を形成するようになった。したがって、地域個体群の数の増加はカワラノギクの生育地の拡大を意味す

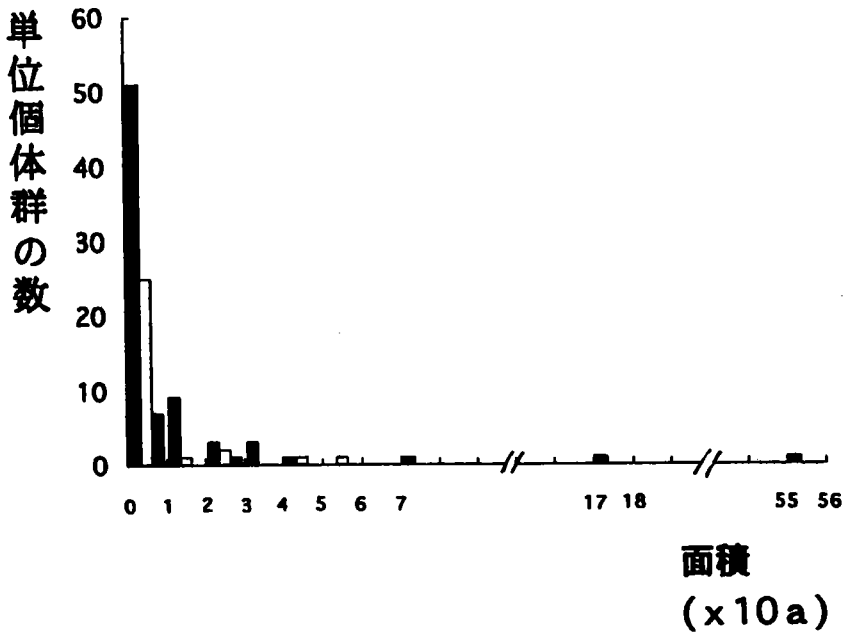


図5-11. 単位個体群の面積階級別の頻度分布の経年変化
(黒 1976年, 白 1984年, 灰 1993年)

るものではなく、個体群の分断化の結果による場合もある。地域個体群の数の著しい減少は、このような個体群の分断化による地域個体群の増加を上まわる個体群の消失の結果であると考えられる。

地域個体群の分断化の状況を明らかにするため、隣合った地域個体群の距離の最大値を測定した。地域個体群の距離の最大値は1976年に1.9km、1984年に5.8km、1993年に11.0kmと増大しており、地域個体群の分断化が進んでいる。

地域個体群の分布の範囲は、1976年には河口から31.8km～57.0kmの区間、1984年に34.2km～54.6kmの区間、1993年に36.4km～53.2kmの区間と狭まっている。上流側、下流側とも分布域が狭まり、地域個体群の局在化が進行している。

ii) 単位個体群の占有面積と数

単位個体群の占有面積の合計は多摩川の

メタ個体群の占有面積であるが、それは1976年に13.5ha、1984年に2.2ha、1993年に0.8haと減少してきている(図5-9)。1976年から1984年までの8年間の減少率は84%、1984年から1993年までの10年間の減少率は64%であり、減少が続いている。

単位個体群の数は1976年に69、1984年に31、1993年に13と推移している(図5-10)。1976年から1984年までの8年間の減少率は55%、1984年から1993年までの10年間の減少率は58%であり、単位個体群の数も減少が続いている。

単位個体群の面積階級別の頻度分布は図5-11のようであり、最大の単位個体群の面積は1976年には551 a、1984年には51 a、1993年には29 aと減少している。10 a以下の最小の階級に属する単位個体群がどの時期も最も多く、単位個体群の数に占める率は1976年に73%、1984年に83%、1993年に92%と増加している。単位個体群の平均面

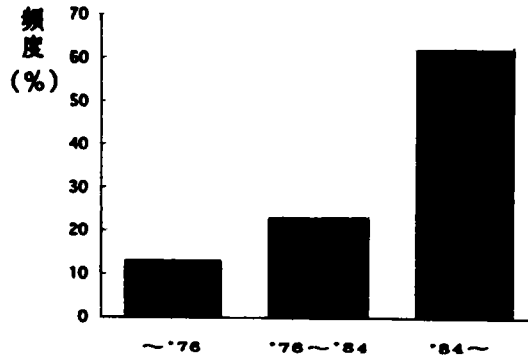


図5-12. 1983年の調査で確認された単位個体群の成立時期

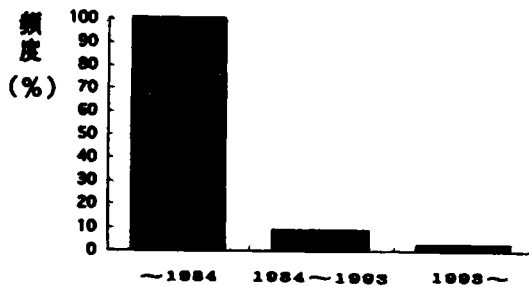


図5-13. 1976年にみられた単位個体群の存続

積は1976年に0.2ha、1984年に0.07ha、1993年に0.06haと推移しており、平均面積は小さくなっている。単位個体群は時間の経過とともに、大面積のものがなくなり、小面積のもの比率が増し、平均面積が小さくなっている。

すなわち、単位個体群の面積と数とともに減少を続けている。

iii) 単位個体群の生育地の変遷

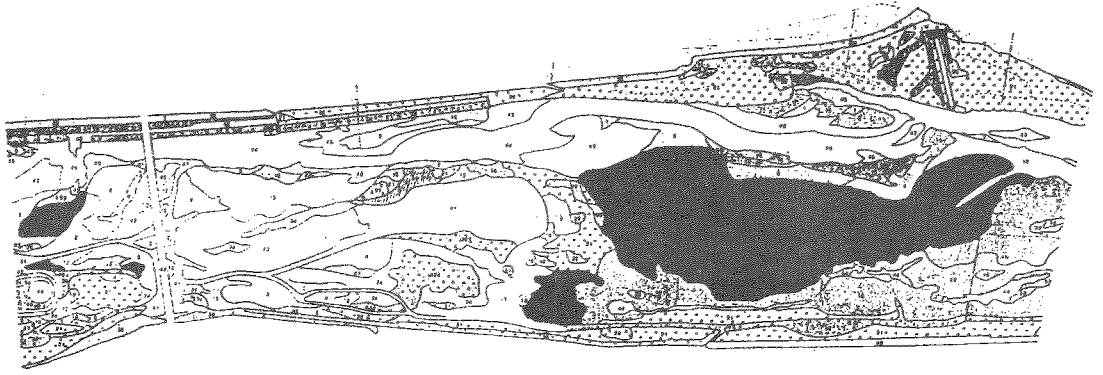
1993年の調査で確認された単位個体群が、それ以前の2回の調査のいつから存続していたかを検討した。また、1976年の調査で確認された単位個体群がその後の2回の調査のいつまで存続していたかも検討した。

1993年の調査で確認された単位個体群の

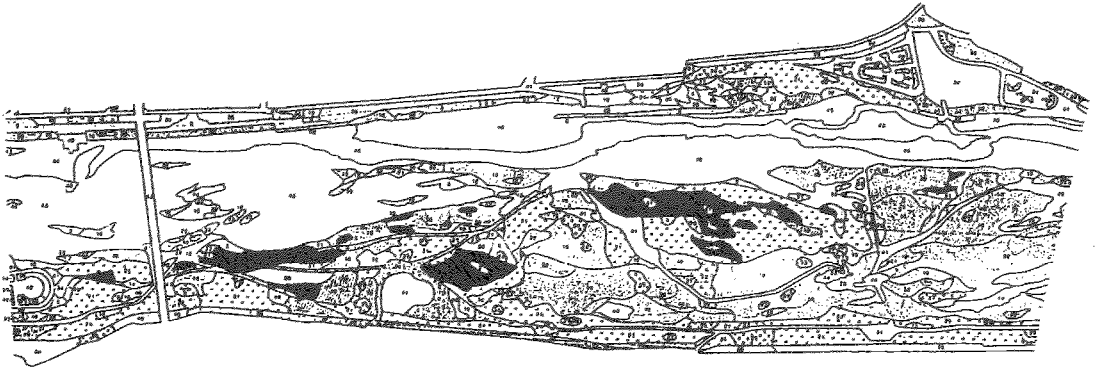
存続期間をみると、1976年から存続している単位個体群は2つ(15%)だけであった(図5-12)。1976年以後1984年以前に成立した地域個体群は3つ(23%)、1984年以降成立した新しい地域個体群は8つ(62%)であった。

1976年の調査の時点でみられた単位個体群の存続については、1984年にはそのうちの3つ(9%)、1993年には1つ(3%)のみが存続していた(図5-13)。第3節で考察した単位個体群の発達と衰退の過程に要する時間は、平均的な単位個体群では9年以下であり、長く存続する単位個体群でも18年存続することは稀である。

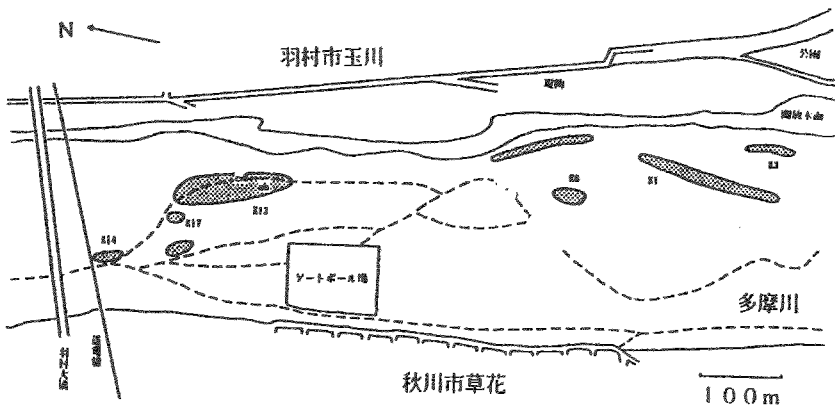
すなわち、単位個体群は一つの地点で存続している時間が短い。カワラノギクの保全を考える際には、単位個体群の存続時間



1976年



1984年



1993年

図5-14. 秋川市草花地区の地域個体群の経時変化



図5-15. 生育可能なパッチの面積の調査対象地域

が短いことに留意しなければならない。

カワラノギクの分布状況の調査の結果から、カワラノギクの単位個体群の局地的な消失が起き、カワラノギクの分布域が縮小しつつあることが明らかになった。

カワラノギクの地域個体群の消失とともに地域個体群の局在化が進行している。局在化が進むと、生育可能なパッチにカワラノギクの種子が到達できなくなることが予想される。

2) 地域個体群の動態

前項では多摩川のメタ個体群全体を解析の対象とした。それをさらに詳細に検討するため、最大の地域個体群と比較的小規模な地域個体群を対象として、より詳細な調査を行う。

i) 最大の地域個体群の経時変化

多摩川のメタ個体群の中では現在のところ最大である秋川市草花地区の地域個体群の経時的な変化を植生図と現地調査から記載する(図5-14)。

秋川市草花地区では1976年には単位個体群の数は4であり、最大の単位個体群の面積は551aであった。最大の単位個体群は1984年には面積を激減させ、7つの単位個体群に分裂しており、1993年にはこれらは

3つが残っていた。1984年には他の単位個体群にも分裂したものがあつたので、単位個体群の数は16になった。1993年には単位個体群の数は8となり、1984年には裸地であった場所に29aの単位個体群(K13)が成立し最大の単位個体群となっている。

地域個体群の衰退につれて、単位個体群の数は一度増大してから減少した。単位個体群の縮小や消失がある一方で、新しい単位個体群が成立していた。

ii) 小規模な地域個体群の動態

小規模な地域個体群である昭島市築地区の地域個体群の動態を検討した。1976年には単位個体群の数は6つで、合計面積は48aであった。1984年には1976年にみられた単位個体群はすべて消失し、新たに4aの小規模な単位個体群が1つ成立した。1993年にはこの単位個体群は消失し、他にも単位個体群はみられず、地域個体群は消失していた。補足的に行った1990年の調査の際には、この単位個体群にはカワラノギクの開花個体が3株しかみられず、ロゼット個体はみつからなかった。1991年から1992年に補足的に行った調査の際にはカワラノギクはみつからなかったため、1990年を最後にこの単位個体群は消失し、この地区の地域個体群は消失した。このように地

域個体群がひとたび消失してしまうと、回復は難しい。

秋川市草花地区でみられた新しい単位個体群の成立は、地域個体群のある日野市石田地区、府中市四谷地区でも観察された。新しい単位個体群が成立していた地域では、洪水で形成された自然裸地の近くに、種子の供給源となる単位個体群が以前から存続していた。これは種子の散布距離に応じた場所に種子供給源となる単位個体群があれば、局地的な消失の後に、再び定着することが可能であることを示すものである。同一の地域個体群を形成している単位個体群の間における種子の供給は単位個体群が再び定着する際に重要である。昭島市築地地区のように地域個体群が消失してしまうとその回復は難しい。このことは遷移の初期の種についてのThomas (1994) の推測(希少種の生育環境の追跡)を裏付けるものである。したがってカワラノギクの保全にあたっては、地域個体群が維持される範囲内で生育地と生育可能なパッチをまとめて確保することがまず必要となる。

3) 生育可能なパッチの経時的な変化

メタ個体群の動態を研究するためには、地域個体群と単位個体群の数と大きさと分布を調査するだけでなく、カワラノギクの生育可能なパッチについて調査する必要がある。保全生物学の研究では生育可能なパッチのなかで、実際に生育しているパッチと生育していないパッチの比率をもとに、個体の移入と単位個体群の絶滅について研究が進められている(第1章)。河川敷に生育するカワラノギクの場合には、大規模な増水による植生の破壊とその後の植生の再生の過程で、生育可能なパッチの面積や分布が大きく変化することが予想される。そこで、この節では1983年の大規模な増水

で形成された生育可能なパッチを対象として、その後の経時的な変化を調べる。

カワラノギクの生育可能なパッチは、水面からの高さが高く、土壌が礫質で、植被のまばらな場所である。水面からの高さは微地形と関係が深く、土壌の粒径も微地形と関係があり、それらは微地形的には、高水位河床(鈴木1984)と流路斜面(加藤ら1993)の分類のみに分類される。そこで、地形図から微地形分類図を作成した。植被については植生図と空中写真から判読した。生育可能なパッチは微地形分類図と植被から読み取った。

カワラノギクの生育可能なパッチの面積は、多摩川中流の3ヶ所、すなわち、秋川市草花地区、昭島市拝島地区、日野市石田地区を選んで(図5-15)、大規模な増水の直後である1984年と1991年の状態を比較した。秋川市草花地区では羽村大橋から永田橋までの約1.5 kmの区間、昭島市拝島地区では昭和用水堰から拝島橋までの約1.8 kmの区間、日野市石田地区では四谷上堰から浅川合流点までの約1.6 kmの区間を調査した。

生育可能なパッチにはカワラノギクが実際に生育している「占有パッチ」と、カワラノギクが生育していない「空パッチ」があるので、これを区別して記録した。

生育可能なパッチの増減については、3地域全体で610 aから102 aに83%減少していた(図5-16)。占有パッチは196aから101 aに48%減少しており、空パッチは412aから0.4 aに99%減少した。空パッチは、2つの地域では消失し、もう一つの地域もきわめて減少していた。空パッチの方が占有パッチよりも減少率が大きい。

大規模な増水の直後の1984年には生育可能なパッチが広く分布しており、その後は

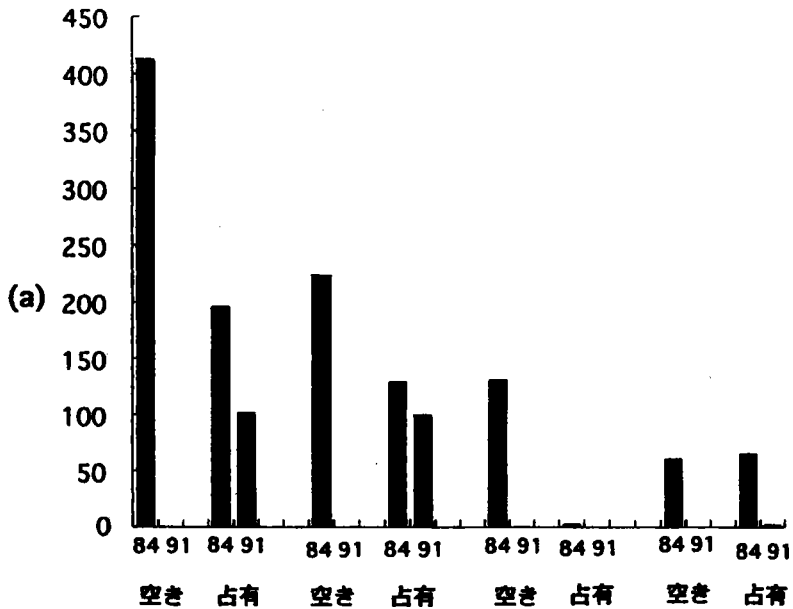


図5-16. 生育可能なパッチの面積の調査対象地域

大規模な増水が起こらなかったために生育可能なパッチが他の植生に覆われたので、1992年には大幅に減少していた。

大規模な増水はその破壊作用によって高水位河床や流路斜面に裸地を生み出す。この裸地に速やかにカワラノギクが種子散布を行うことができた場合には、そこが占有パッチとなる。この時点で他の植物が侵入していないのが空パッチである。その後、空パッチは植物の侵入によって減少していく。また、占有パッチも植生の遷移が進行するにつれてカワラノギクが消失して、減少する。

このことから、カワラノギクの生育環境にとって大規模な増水による破壊作用が重要であることがわかる。

1976年にはメタ個体群の面積は13.5haあったが、その時点で衰退しつつあるとされていた(奥田・曾根1978)。ひとつの大きな生育可能なパッチが多数の小さなパッチに分断されると、個々の生育可能なパッチ

の面積の減少によって、地域個体群の個体数が小さくなり、消失速度が増加する(Wilcove et al. 1986)。分断化が進むと、生育可能なパッチ相互の距離が遠くなるので、個体の分散と移入速度に影響を与える。したがって、生育可能なパッチは互いに近い方が占有されやすい(Fritz 1979)ので、保全の立場からは好ましい(Wilcove & Murphy 1991)。

地域個体群や生育可能なパッチに関する長時間を要する変化は重要である(van der Maarel 1988)。カワラノギクの生育可能なパッチの経時的な変化については、今後も長期的に調査をすすめる必要がある。

パッチ間の種子供給可能性

カワラノギクの生育可能なパッチには、占有パッチと空パッチがある。前節では占有パッチと空パッチはともに急速に消失することを明らかにしてきた。そのため、カワラノギクがメタ個体群を維持するために

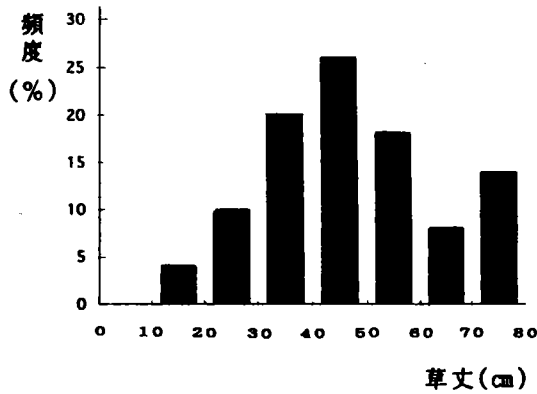


図5-17. カワラノギクの草丈の頻度分布 (秋川市草花地区)

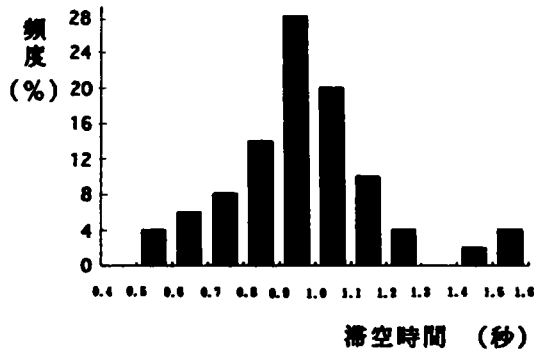


図5-18. カワラノギクの種子の対空時間 (80cmから落下)

は速やかに空パッチを利用することが重要になる。第2章で、カワラノギクは栄養繁殖しないことが明らかにされているので、ここではパッチ間の種子供給可能性を検討する。

カワラノギクは冠毛を有する種子の形態から、風散布に分類される。また、河川敷に生育しているので、種子が水流によって運ばれる可能性もある。さらに、冠毛が衣類に付くことから、動物や人に付着して散布することもある。このようにカワラノギクの種子散布様式は、風散布、水散布、付着散布の3つに分けられる。

それぞれの散布様式における種子の散布距離の比較を行なうために、全体の90%の

種子が到達した距離を90%距離と名付けて比較する。

1) 風散布

果実や種子の形態はその散布の一般的な方法の特徴づけており、冠毛のある種子は風または水によって散布されることが多い (Howe & Smallwood 1982)。そこで、風散布による散布距離を、滞空時間と風速から推定する方法と、親個体から実生までの距離を測定する方法の2つの方法によって測定する。

滞空時間と風速から推定する方法では、カワラノギクの開花個体の草丈を調査し、最も高い草丈の高さから種子を落下させ、

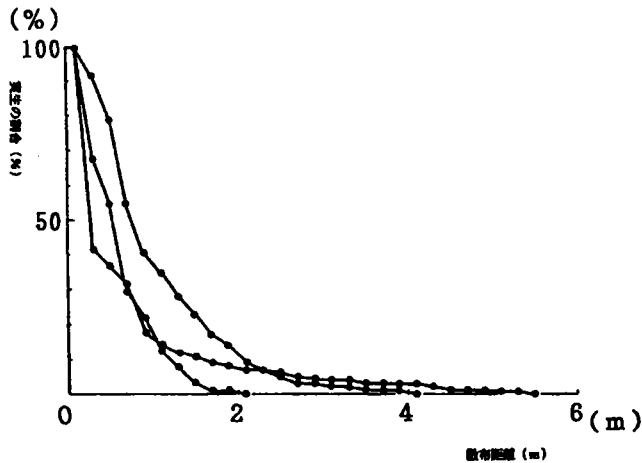


図5-19. 風による種子散布

滞空時間を測定した。カワラノギクの種子散布の行われる時期は主に1月であるので、滞空時間と1月の最大風速の積によって散布距離を求めた。

カワラノギクの草丈は最大で80cmであるので(図5-17)、種子を落とす高さは80cmとした。1月の最大風速を理科年表から15 m/secとすると、最大滞空時間が1.6秒であることから(図5-18)、最大散布距離は24 mとなり、90%距離は18 mである。

親個体から実生までの距離を測定する方法では、単位個体群の端から、外側にある裸地に翌春に生じた実生までの距離を測定した。調査は秋川市草花地区の地域個体群のなかの3つの単位個体群で1992年の5月に行った。

この方法では最大で5 mの散布距離が記録され、90%距離は2 mである(図5-19)。

カワラノギクの属するAster属には冠毛を有する種子が多く、一般には風散布と考えられているが、現実にはカワラノギクの風散布による散布距離は短い。風散布による散布距離はプレーリーでは数百mに及ぶとの例(Platt 1975)があるが、通常は2~3 mを越えないとされている(Waser, Vickery &

Price 1982)。カワラノギクの場合には、風散布では、同一の地域個体群内での単位個体群間の種子の散布には貢献できるが、地域個体群の間での種子散布には貢献できない。

2) 水散布

水散布で散布するためには、底に沈んでしまうと種子が動かなくなってしまうので、水中で浮遊して、生存し続けることが必要である(Schneider & Sharitz 1988)。そこで、ビーカーに水を入れてカワラノギクの充実種子50粒を浮かべ、12時間おきに5

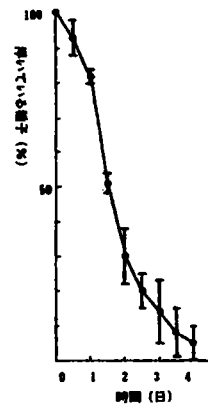


図5-20. 水による種子散布

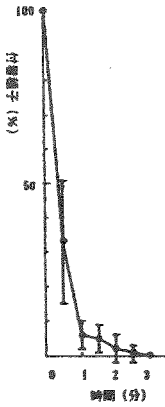


図5-21. イヌによる種子散布

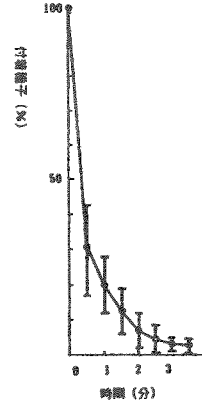


図5-22. ヒトによる種子散布

分間攪半し、同時に浮いている種子を計数する。

実験は3反復で行った。この方法で浮遊時間と流速を乗じて、散布距離を求めた。流速は0.3m/secとした。

水散布では、最長で5日間浮遊することから、距離に直すと129.6kmになり、90%距離は77.8kmであった(図5-20)。散布距離が最上流に位置する地域個体群である青梅市友田地区の個体群から河口までの距離54.6kmよりも長いので、水散布によれば下流のどの位置にも種子は到達可能である。ただし、カワラノギクの生育可能なパッチは高水位河床と流路斜面であって水際ではないので、通常の流量では種子が生育可能なパッチに到達することはできないと推定される。増水時には高水位河床と流路斜面に種子が到達する可能性が増し、地域個体群の間の種子の供給が可能となる。

3) 付着散布

付着散布は被食散布や風散布よりも遠距離の散布能力があることが知られている(Crudén 1966)。カワラノギクの自生地に住息する野生動物にはキツネ、タヌキ、ノウサギ、ネズミ類、鳥類などがいるが、野生

動物で付着散布の実験をするのは困難であるので、家畜と人で付着散布の実験を行う。

イヌ(短毛種)は河原にしばしば人の散歩とともに訪れるので、ニワトリは河原に生育する地上性のキジの代用として、実験に用いた。イヌとニワトリは背中に50粒の種子を付けて、自由に行動させて、30秒毎に付着数を計数した。人は毛のズボンのくるぶしの外側に50粒の種子を付け、低くてまばらな草原の縁を歩行しながら、30秒毎に付着数を計数した。

イヌ(図5-21)は、移動速度を2m/秒として計算すると、90%距離は120mであった。ニワトリには種子は付着しなかった。人の歩行速度を2m/秒として計算すると、人による散布の90%距離で180mであった(図5-22)。イヌや人による散布は地域個体群内の単位個体群間の種子散布には貢献できるが、地域個体群の間の種子散布には貢献できない。

カワラノギクの種子散布についての測定から、風散布と付着散布は地域個体群内での散布に、水散布は地域個体群間の散布に貢献し得ることが明らかにされた。

河辺植生の動態では、植物の散布体の散布が下流側に多いことが明らかにされてい

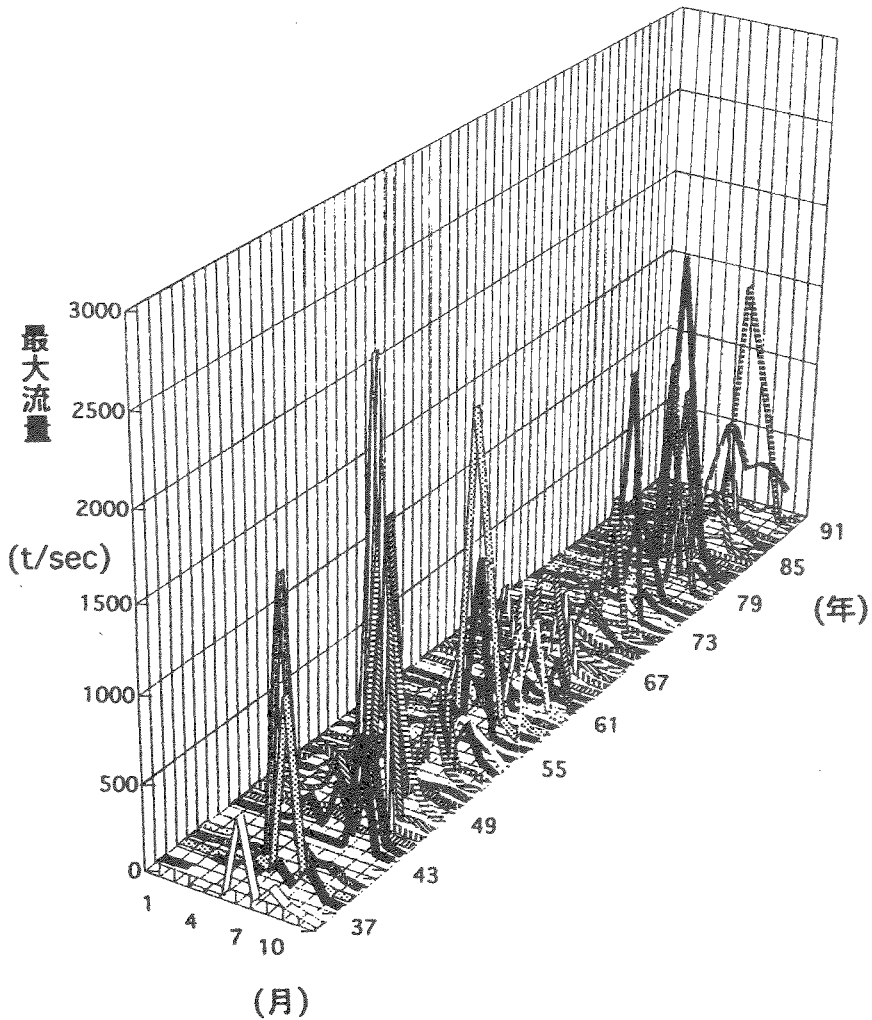


図5-23. 最大流量の季節変化 (羽村堰)

る(Nilsson 1992)。カワラノギクの場合も水散布が最も遠距離に移動できる散布方法であったが、水散布では下流側にしか散布できない。したがって、上流側の地域個体群はメタ個体群の維持の上で重要である。水散布の場合には種子が生育可能パッチに到達する可能性があるのは増水時であるので、冬の増水がカワラノギクの種子散布に重要な役割を果たしていると考えられる。過去の水位の記録でも、台風や梅雨の増水には及ばないものの、12月～3月の間にあ

る程度の増水がときおりみられる (図5-23)。

6. メタ個体群の構造と動態の考察

この章で明らかにしてきたことは以下のようである。

(1) 多摩川のメタ個体群は1976年、1984年、1993年と時間が経つにつれて、その面積を減らし、地域個体群の分断化と局在化が進行するとともに、単位個体群の数も減少している。

(2) 地域個体群は単位個体群が成立するための種子供給源として重要な役割を果たしている。

(3) 単位個体群は増水によって破壊されるだけでなく、遷移の進行によっても衰退して消失する。したがって、単位個体群が一つの場所で存続する期間は短い。

(4) カワラノギクの生育可能なパッチは大規模な増水によって増大するが、その後植生の再生が進むにつれて減少する。

(5) カワラノギクの種子散布には、風散布、水散布、付着散布があり、水散布は地域個体群の間の種子散布に、そのほかの散布様式は同一の地域個体群内の単位個体群の間の種子散布に貢献することができると考えられる。

これらの結果から、カワラノギクの保全について以下のように考察される。

(1) カワラノギクの存続可能な個体数 多摩川のメタ個体群を構成するカワラノギクの総個体数は1993年には155,000株である。この総個体数が多摩川のメタ個体群の存続にとって十分な数であるかを検討する。アメリカ合衆国の絶滅危惧植物では99%の種が総個体数100,000株以下である (Wilcoveら1993)。したがって、多摩川のメタ個体群は絶滅危惧植物とほぼ同程度に少ない個体数であると考えられる。また、河原の環境は変動が大きく、大きな単位個体群が増水で消失すると、ただちに個体数が激減する。このことから、多摩川のカワラノギクのメタ個体群は絶滅が危惧される。近年、多摩川のメタ個体群は衰退を続けていることを考慮すると、危険な状況であると考えられる。

(2) メタ個体群の保全 地域個体群は増水による植生の破壊によって形成された生育可能なパッチに種子を供給して新たな単位

個体群を成立させるので、単位個体群を維持する重要な役割を果たしている。ところが、多摩川においては地域個体群の分断化と局在化が進行している。地域個体群の回復のためには地域個体群の間の種子の供給が重要であり、地域個体群の間の種子供給は水散布で行われると考えられるので、メタ個体群の保全にとって上流部の地域個体群の保全が特に重要である。

(3) 地域個体群の保全 単位個体群は増水によって破壊されるだけでなく、遷移の進行によっても衰退して消失する。したがって、単位個体群が一つの場所で存続する期間は短い。そこで、地域個体群が効率的に維持されるためには、同一の地域個体群を形成している単位個体群が最盛期を迎えている時期に、別の場所に新しい単位個体群が成立しなければならない。新しい単位個体群が成立する場所は増水による植生の破壊によって形成されるので、単位個体群が最盛期を迎えるまでに数年を要することを考えると、数年に1回程度の増水が起こることが地域個体群の存続に必要である。

(4) 単位個体群の保全 単位個体群が同じ場所に存続し続けることはまれである。単位個体群の生育場所は固定されていないので、カワラノギクを保護するためには保護区を固定するのではなく、現存している単位個体群を対象にして保護を図ることが重要である。

引用文献

- As, S., Bengtsson, J. & Ebenhard, T. 1992. Archipelagoes and theories of insularity : Hansson, L. ed. Ecological Principles of Nature Conservation. 201-251. Elsevier Applied Science.
- Ayensu, E. S. 1981. Assessment of threatened

- plant species in the United States : Synge, H. ed. *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. 19-58. John Wiley & Sons.
- Boorman, S. A. & Levitt, P. R. 1973. Group selection on the boundary of a stable population. *Theor. Pop. Biol.* 4, 85-128.
- Cruden, R. W. 1966. Birds as agents of long-distance dispersal for disjunct plant groups of the temperate western hemisphere. *Evolution* 20, 516-32.
- Forman, R. T. T. & Godron, M. 1986. *Landscape Ecology*. 619. John Wiley & Sons.
- Fritz, R. S. 1979. Consequences of insular population structure : distribution and extinction of Spruce Grouse populations. *Oecologia (Berl.)* 42, 57-65.
- Gilpin, M. E. 1987. Spatial structure and population vulnerability : Soule, M. E. ed. *Viable Population for Conservation*. 125-139. Cambridge Univ. Press.
- Gilpin, M. E. & Soule, M. E. 1986. Minimum viable populations : Process of species extinction : Soule, M. E. ed. *Conservation Biology--The Science of Scarcity and Diversity*. 19-34. Sinauer Associates.
- Harper, J. L. 1981. The meaning of rarity : Synge, H. ed. *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. 189-203. John Wiley & Sons.
- Harrison, S. 1991. Local extinction in a metapopulation context : an empirical evaluation. *Biol. J. Linn. Soc.* 42, 73-88.
- Hegazy, A. K. & Eesa, N. M. 1991. On the ecology, insect seed-predation, and conservation of rare and endemic plant species : *Ebenus armitagei* (Leguminosae). *Conserv. Biol.* 5, 317-324.
- Howe, H. F. & Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13, 201-28.
- 飯泉 茂・菊池多賀夫 1980. 植物群落とその生活. 201. 東海大学出版会.
- 加藤和弘・石川幹子・篠沢健太 1993. 小貝川河辺植物群落の帯状分布と河川横断面微地形との関係. *造園雑誌* 56(5), 355-360.
- 倉本宣 1987a. 多摩川の河辺植生の変化とその要因. *応用植物社会学研究* 16, 13-23.
- 倉本宣・竹中明夫・鷺谷いづみ・井上健 1992. 多摩川におけるカワラノギクの保全生物学的研究. *造園雑誌* 55(5), 199-204.
- Levins, R. A. 1970. Extinction. *Lectures on Mathematics in the Life Sciences*, 2, 75-107.
- Nilsson, C. 1992. Conservation management of riparian communities : Hansson, L. ed. *Ecological Principles of Nature Conservation*. 201-251. Elsevier Applied Science.
- 奥田重俊・曾根伸典 1979. 現存植生図の応用による多摩川流域の環境解析. 多摩川流域自然環境調査報告書第3次調査. 177-218. とうきゅう環境浄化財団.
- Pavlik, B. M. & Barbour, M. G. 1988. Demographic monitoring of endemic sand dune plants, Eureka Valley, California. *Biol. Conserv.* 46, 217-242.
- Platt, W. J. 1975. The colonization and formation of equilibrium plant species associations on badger disturbances in a tall-grass prairie. *Ecol. Monogr.* 45, 285-305.
- Silvertown, J. 1987. *Introduction to Plant Population Ecology*. (シルバータウン, J. W. 河野昭一・高田壮則・大原雅訳 1992. 植物の個体群生態学. 東海大学出版会.)
- Menges, E.S., Waller, D.M. & Gaeler, S. C. 1986. Seed set and seed predation in *Pedicularis Furbishiae*, a rare endemic of the St. John River, Maine. *Amer. J. Bot.* 73,

- 1168-77.
- Prince, S. D. & Hare, A. D. R. 1981. *Lactuca saligna* and *Pulicaria vulgaris* in Britain : Synge, H. ed. *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. 19-58. John Wiley & Sons.
- Schneider, R. L. & Sharitz, R. R. 1988. Hydrochory and regeneration in a bald cypress-water type swamp forest. *Ecology* 69, 1055-63.
- Schoener, T. W. 1991. Extinction and the nature of the metapopulation : a case system. *Acta Oecologica*, 53-75.
- Schoener, T. W. & Spiller, D. A. 1987. High population persistence in a system with high turnover. *Nature* 330, 474-7.
- Stebbins, G. L. 1980. Rarity of plant species : a synthetic viewpoint. *Rhodora* 82, 77-86.
- 鈴木由告 1984. 川原の植生とカワラノギク群落. 秋川の自然 118-121. 秋川市教育委員会.
- Thomas, C. D. 1994. Extinction, colonization and metapopulation : environmental tracking by rare species: *Conserv. Biol.* 8, 373-78.
- Thomas, C. D. & Harrison, S. 1992. Spatial dynamics of a patchily distributed butterfly species. *J. Anim. Ecol.* 61, 437-446.
- Thomas, C. D., Thomas, J. A. & Warren, M. S. 1992. Distributions of occupied and vacant butterfly habitats in fragmented landscapes. *Oecologia*, 563-567.
- van der Maarel, E. 1988. Vegetation dynamics : patterns in time and space. *Vegetatio* 77, 7-19.
- Waser, N. W., Vickery, R. K. & Price, M. V. 1982. Patterns of seed dispersal and population differentiation in *Mimulus guttatus*. *Evolution* 36, 753-61.
- White, P. S. & Bratton, S. P. 1981. Monitoring vegetation and rare plant populations in US national parks and preserves : Synge, H. ed. *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. 265-278. John Wiley & Sons.
- Wilcove, D. S., McLellan, C. H. & Dobson, A. P. 1986. Habitat Fragmentation in the temperate zone : Soule, M. E. ed. *Conservation Biology The Science of Scarcity and Diversity*. 237-256. Sinauer Associates.
- Wilcove, D. & Murphy, D. 1991. The Spotted owl controversy and conservation biology *Conserv. Biol.* 5, 261-262.

第6章 多摩川におけるカワラノギクの保全手法

倉本 宣・井上 健・鷲谷いづみ

絶滅に向かいつつある種を保全するためには、対象となる種の生活の特性と、それが減少する原因を明らかにすることが重要である。

カワラノギクが近年著しく減少しているのは、環境の変化が主な原因であると考えられるので、この章ではまず第2章～第5章で述べたカワラノギクの生物学的特性を要約し、つぎに生育環境の変化について明らかにする。つぎに生物学的特性と生育環境の変化とに基づいて、多摩川におけるカワラノギクの保全手法について考察する。

カワラノギクの生物学的特性

第2章～第4章でカワラノギクの生物学的特性を明らかにした。

第2章で明らかにしたカワラノギク的生活史と、生育地の特性はつぎのようである。

(1) カワラノギクは一回繁殖型の可変性二年草であり、数年以内の短命な生活史を持つ植物である。

(2) 温度に対する種子の発芽の反応は変温効果がみられないので植被の下で発芽する性質を持っている。光に対する種子の発芽の反応は、カワラノギクの種子は緑葉の下で発芽する性質を持っており、その結果、種子は発芽時期の後には土壤中にほとんど残っていない。

(3) カワラノギクの分布は、水面からの高さが中程度で土壤が礫質の立地にあり、植被の疎らな場所に限られている。

第5章で明らかにした多摩川におけるカワラノギクのメタ個体群の構成と動態についての特性はつぎのようである。

(4) 多摩川のメタ個体群は、1976年、1984

年、1993年と時間が経つにつれてその面積を減らし、地域個体群の分断化と局在化が進行するとともに、単位個体群の数も減少している。

(5) 地域個体群は、単位個体群が成立するための種子供給源として重要な役割を果たしている。

(6) 単位個体群は、増水によって破壊されるだけではなく、遷移の進行によっても衰退して消失する。したがって、単位個体群は一つの場所で長期間存続することができない。

(7) カワラノギクの生育可能なパッチは、大規模な増水によって増大するが、その後には植生の再生が進むのにつれて減少する。

(8) カワラノギクの種子散布様式には、水散布、風散布、付着散布があり、水散布は地域個体群の間の種子散布に、風散布と付着散布は同一の地域個体群内の単位個体群の間の種子散布に貢献していると考えられる。

多摩川におけるカワラノギクの生育環境の変化

流域の開発がすすんでいる多摩川の河川敷の環境は、人間活動の影響を強く受けている(倉本 1991)。そこで、この節ではカワラノギクの生育に直接的に影響のある河川敷の環境の変化について述べる。

河川敷の環境の変化としては、流量と水質、河床堆積物、河床の面積、河川構造物の増加、河辺植生があげられる。これらはカワラノギクの生育に図6-1のように関係している。

流量については、多摩川で最も長期間の

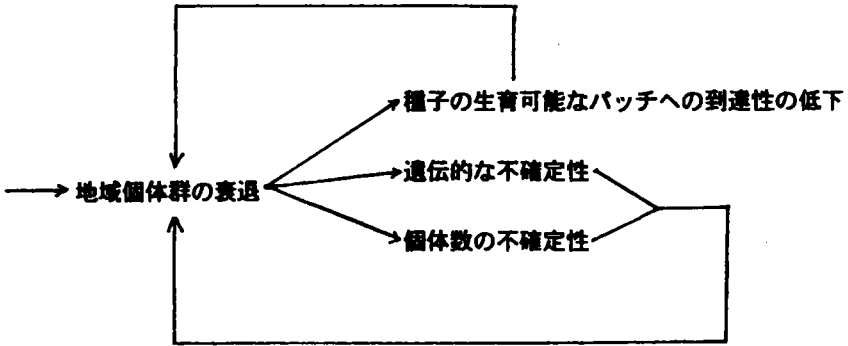
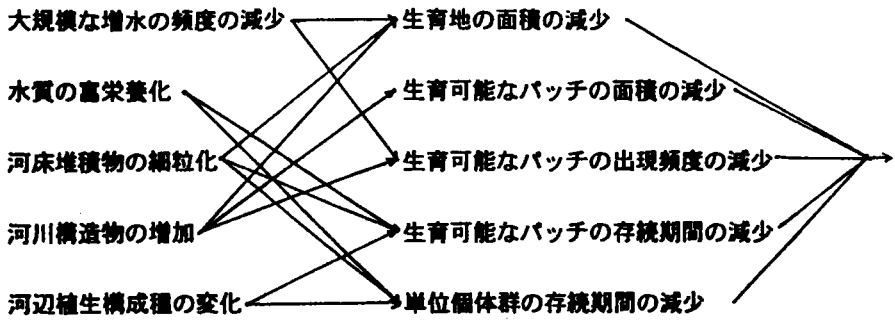


図6-1. 多摩川における環境の変化とメタ個体群の衰退

観測が行われている羽村堰の流量の経年変化をみると、1957年の小河内ダムの建設を境に最大流量1,000 t / sec以上の大規模な増水の頻度は減少している（図6-2）。一方、河口に近い調布取水堰では大規模な増水の頻度は減少していない。これは小河内ダムの影響を受けない支流では流域の人為的改変に伴って表面流出が増し、増水が起きやすくなっているためであると考えられる。カワラノギクの地域個体群の生育地の流量の変化は、生育地が中流部に位置するので調布堰より羽村堰の流況に近いと推定される。増水の頻度の減少は、生育可能なパッチの形成の頻度を減少させるので、カワラノギクの単位個体群が新たに成立する機会を減らす。また、増水の頻度の減少は、遷

移を中断させて初期状態に戻すという機会を少なくするので、競合する植物が繁茂してカワラノギクの生育可能なパッチとメタ個体群の面積を減少させている。

水質の富栄養化は1970年代に顕著であったが、現在は軽減されている。しかし、1950年代の状態には回復していない。汚濁物質や栄養塩類の増加は、好窒索性植物などの富栄養な立地を好む種を増加させ、貧栄養な立地を好む種を減少させる（奥田1978）。とくに、クワモドキやアレチウリをはじめとする大型一年生の帰化植物が優占する植分がめだって増えている（曾根1973）。富栄養化は遷移の進行を促進させ、カワラノギクの生育に好適な裸地や植被の疎らな立地を速やかに減少させる。そのた

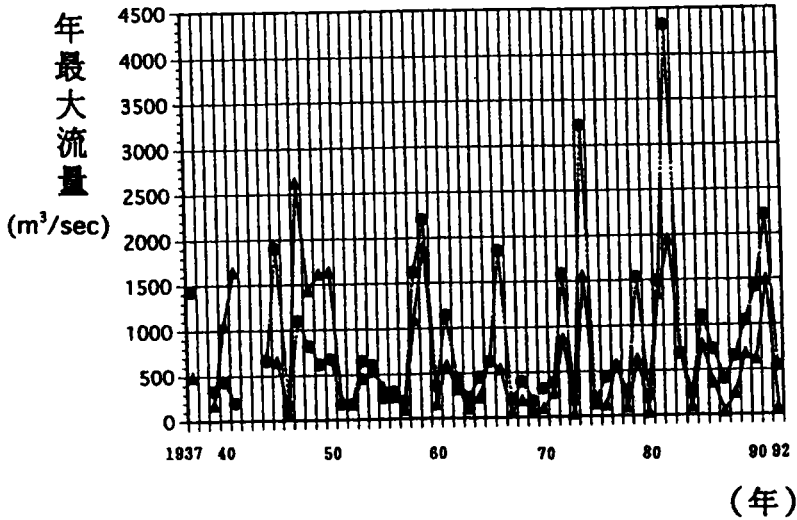


図6-2. 最大流量の経年変化 (▲ 羽村堰, ● 調布堰)

め、カワラノギクの単位個体群や生育可能なパッチの存続期間が短くなっていると考えられる。カワラノギクの地域個体群を維持するのに必要な大規模な増水の頻度は現在では数年に一度であるが、富栄養化が進む前にはより低い頻度であったと推定される。

河床堆積物の変化については、流域の開発に伴う表土の流入や河川敷公園の建設に伴う土砂の搬入により、河床に細かな粒子の堆積が多くなっている。さらにダム建設による礫の供給の減少も、相対的に細かな粒子を多くする原因となる。このため、礫質の土壌を好むカワラノギクの生育地は

狭まっている。また、土壌の細粒化は、植物が生育しやすい状態をもたらすので、遷移の速度が速まりカワラノギクの単位個体群や生育可能なパッチの存続期間を短縮させていると考えられる。

中流から下流にかけては、河川改修によって河川敷、特に高水敷が狭くなったことや、河川敷公園や低水護岸の建設によって(図6-3)、植物が生育可能な場所が物理的に狭められており、カワラノギクの生育場所も減少している。

河川構造物は近年増加しており(図6-4)、その多くは地形に変化を生じさせないように設置されるものであるために、増水時に

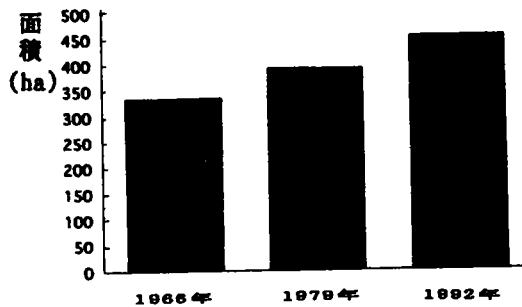


図6-3. 公園・グランド等の専用面積の経時変化

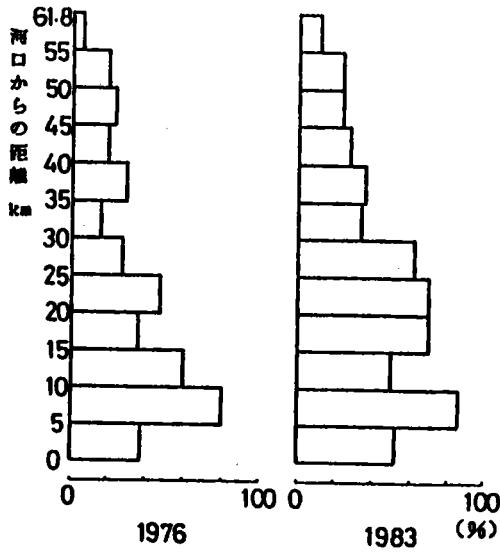


図6-4. コンクリート構造物が存在する横断線の割合

形成される生育可能なパッチの量が減少していると考えられる。

カワラノギクの他の河辺植生の構成種は、競争者としてカワラノギクの生育に影響を与えている。多摩川の河辺植生は大型多年草と大型一年草が近年になって繁茂してきたため（佐伯・倉本 1981）、カワラノギクの生育地は狭まっている。また、河辺植生の構成種には帰化植物が多く（服部 1988）、多摩川においても、日野市域の河川敷では帰化率は20~35%となっている（長田・富士 1977）。また、カワラノギクの競争者は変化しており、1960年代には生育していなかったオニウシノケグサが繁茂している。オニウシノケグサはカワラノギクの生育可能なパッチにカワラノギクが生育できない密な植被を形成するので、この新たな競争者の出現によって、単位個体群や生育可能なパッチの存続期間は減少していると考えられる。

多摩川全域にわたって、カワラノギクの単位個体群や生育可能なパッチの存続期間が減少しており、平均的な存続期間に対す

る増水の頻度、すなわち生物学的な時間の尺度に対する増水の頻度は低下している。生物的な時間に対する増水の頻度の減少などの環境の変化は、いずれもカワラノギクの生育に不利に働き、カワラノギクの減少の原因となっている。

以上に述べてきた環境の変化は、カワラノギクの生育環境にとって重要なつぎの5つの要因に影響を与えている。

(1) 生育地の面積の減少

水面からの高さが中程度で土壌が礫質の立地が減少しているので、カワラノギクの生育地の面積は減少している。

(2) 生育可能なパッチの面積の減少

生育可能なパッチの面積の減少は、生育地の分断化によって地域個体群の分布の局在化をもたらす。

(3) 生育可能なパッチの出現頻度の減少

カワラノギクの単位個体群は10年程度で消失するので、新たに単位個体群が成立するための生育可能なパッチの形成がメタ個体群の維持に不可欠である。生育可能なパッチの出現頻度の減少は、新たな単位個体

群の成立の機会を失わせるので、地域個体群を衰退させる。

(4) 生育可能なパッチの存続期間の減少

生育可能なパッチの存続期間の減少は、種子が供給される確率を低下させるので、単位個体群が成立しないまま消滅する生育可能なパッチを増加させる。このようにして消滅する生育可能なパッチが増すことは、単位個体群を減少させて地域個体群を衰退させる。

(5) 単位個体群の存続期間の減少

単位個体群の存続期間の減少は、新たな単位個体群が成立する前に既存の単位個体群が衰退してしまう確率を増すので、地域個体群を衰退させる。

以上に述べてきたように、これらの変化はカワラノギクの単位個体群を減少させて地域個体群とメタ個体群の衰退の原因となっている。また、地域個体群が衰退して局在化すると、残っている地域個体群から離れた生育可能なパッチに種子が到達しにくくなる。

地域個体群の個体数が小さくなると、遺伝子構成が単純化するボトルネック効果 (bottle neck effect) によって近親交配が起これば遺伝的な貧化が進むという遺伝的な不確定性および確率的な事象によって個体数が変動するという個体数の不確定性 (Shaffer 1981) によって、地域個体群の消失が起これやすくなる。

これらの原因によって、多摩川のカワラノギクのメタ個体群の衰退はさらに進行すると考えられる。

多摩川におけるカワラノギクの保全手法に関する考察

カワラノギクの生物学的特性と生育環境の変化から、多摩川におけるカワラノギク

の保全手法は以下のように考察される。

(1) 単位個体群の保全

第5章で述べたように、単位個体群の生育場所は一定の場所に固定されていないので、カワラノギクを保護するためには保護区を固定するのではなく、現存している単位個体群を対象にして保護を図ることが重要である。

前節で述べたように、地域個体群が局在化したために、残っている地域個体群から離れた生育可能なパッチには種子が到達しにくくなっている。しかも、生育可能なパッチの存続期間も短くなっているので、種子が到達しないまま消失する生育可能なパッチが多くなっていると考えられる。そこで、生育可能なパッチに人為的に種子を供給すれば単位個体群の成立を促進することができる。

(2) 地域個体群の保全

第5章で述べたように単位個体群が成立する場所は増水による植生の破壊によって形成されるので、単位個体群が最盛期を迎えるまでの期間が数年程度であることを考えると、数年に1回程度の増水が起こることが地域個体群の維持に必要である。生育可能なパッチに新たな単位個体群が成立するには、生育可能なパッチに種子が散布されることが条件となる。生育可能なパッチの面積が減少し、出現頻度と存続期間が減少しているため、単位個体群がその場所で消失する前に、新たな単位個体群が成立することがむずかしくなっている。

地域個体群の消失を防ぐためには、生育可能なパッチの出現頻度を増す方法と、単位個体群が消失するまでの期間を延ばす方法が考えられる。生育可能なパッチを人工的に造るには、例えば瀬替えによって旧流路に植被の疎らな立地を造る方法や、人為

的に植被を除去して裸地を造成する方法がある。単位個体群が消失するまでの期間を延ばすには、競争者であるオニウシノケグサをはじめとする多年草を除去する方法がある。どの方法を取るかについては、それぞれの立地の河川の自然的特性に配慮し、他の生物に対する影響を考慮して決める必要がある。

(3) メタ個体群の保全

人為によらずに地域個体群を回復するためには、地域個体群の間の種子の供給が重要であり、地域個体群の間の種子の供給は水散布で行われると考えられるので、メタ個体群の保全にとって上流部の地域個体群の保全が特に重要である。

単位個体群の成立を促進するために播種する場合には、種子の採取はメタ個体群の遺伝子構成に留意して行わなければならない。河川敷の植生は、河川という隔離された環境の中で生育しているので、他の河川からの種子の持込みは遺伝子の攪乱をもたらすから注意しなければならない。

引用文献

服部保 1988. 河川の雑草群落：矢野悟道編 日本の植生—侵略と攪乱の生態学. 54-61. 東海大学出版会.

倉本宣 1986. 伊豆大島のフロラ特性とそれに対応した植栽手法. 応用植物社会学研究 15, 17-24.

倉本宣 1991. 沿岸滞水域における植生の再生：生きもの技術としての造園その4 カエル、カメ、水鳥、小魚のすむ水辺づくり. 造園雑誌 55, 144-45.

Miyawaki, A. und Okuda, S. 1972. Pflanzensoziologische Untersuchungen über die Auen-vegetation des Flusses Tama bei Tokyo, mit einer vergleichenden Betrachtung über die Vegetation des Flusses Tone. Vegetatio 24, 229-311.

奥田重俊 1978. 関東平野における河辺植生の植物社会学的研究. 横浜国立大学環境化学研究センター紀要 4, 43-112.

長田武正・富士堯 1977. 帰化植物 保育社カラーブックスNo.397. 1-151. 保育社.

佐伯敏郎・倉本 宣 1981. 多摩川河川敷の植生の多様性についての研究. とうきゅう環境浄化財団研究助成 40, 1-171.

Shaffer, M. L. 1990. Population viability analysis. Conserv. Biol. 4, 39-40.

曾根伸典 1973. 多摩川域の植物分布. 府中市自然調査報告(第4次調査) 12-31. 府中市教育委員会.