

# カワラノギクの個体群の生育環境の 復元についての研究

1998年

井上 健

信州大学理学部教授

# 目 次

第1章 日本の絶滅危惧植物カワラノギクの野外播種実験 .....	1
井上 健・倉本 宣・牧 雅之・増田理子・鷺谷いづみ	
第2章 カワラノギクの個体群構造と実生定着のセーフサイトに関する研究 .....	14
倉本 宣・井上 健	
第3章 絶滅危惧種カワラノギクの発芽と実生の定着に関する生態学的研究 .....	23
井上 健・倉本 宣・可知直樹・加賀屋美津子	
第4章 多摩川におけるカワラノギクの生育地の特性についての研究 .....	39
倉本 宣・井上 健	
第5章 カワラノギクの遺伝様式と集団の分化 .....	47
牧 雅之・増田理子・井上 健	

# 第1章 日本の絶滅危惧植物カワラノギクの野外播種実験

井上 健・倉本 宣・牧 雅之・増田理子・鷲谷いづみ

## はじめに

植物の自然集団は生存に不利に働く多くの物理的および生物的要因の影響を受けており、そのような要因が植物集団の衰退に拍車をかけたり、場合によっては植物の絶滅に導く。したがって、植物を保全するためには植物の生存に不利に働く要因を特定する必要がある (Meffe and Carroll 1994)。

カワラノギク *Aster kantoensis* Kitamura は関東地方のいくつかの河川に生育する、そのような絶滅危惧植物の一つである (EPSG 1989; Inoue et al. 1994)。カワラノギクの生育地は人間の活動領域にあり、カワラノギクの個体数は過去20年間に急速に減少している (EPSG 1989; 倉本 1995; 倉本他 1995)。したがって、カワラノギクは人間の活動領域に生育する絶滅危惧植物に対する保全の方策を研究するためのモデル植物と考えられる。

高い草本や灌木の進入が、カワラノギクの個体群の減少をもたらすと一般に考えられている (倉本 1987)。しかしながら、予備的な観察からカワラノギクの個体群は他の植物の侵入以前に衰退し始める。すなわち、生育地が他の植物に被われていなくともカワラノギクの実生の数は減少する。実生の数の減少に関係する要因としては、種子生産の減少・種子の発芽のセーフサイトの減少・実生の定着の低下などが考えられる。カワラノギクの種子生産に関して、いくつかの生物学的な要因が関与している。種子 (厳密には果実だが) はツツミノガ科の幼虫により食害される。私たちの観察によると個体群が成立してから10年以上経った古い個体群ではほとんどの種子が食害されていた。カワラノギクは強い自家不和合性を示すので (Inoue et al. 1994)、小さな個体群では適当な交配個体が減少することや (Byers and Meagher 1992; DeMauro 1993; Byers 1995) 花粉媒介昆虫の訪花が減少すること (Jennersten 1988) によりにより種子生産が減少するかもしれない。小集団は大集団に比べてしばしば高い遺伝的荷重を持つので、小集団における種子生産は減少するかもしれない (Menges 1991; Heschel and Paige 1995)。

種子や実生の生活史の段階が個体群の存続にとって決定的な影響を持つことが、報告されている (Sharitz and McCormick 1973; Watkinson and Harper 1978; Silvertown 1982)。実際予備的な実験により種子の発芽や実生の定着が生育地の中でも非常に不均一であることが観察されている。光や水分条件などの物理的な性質や土壌の生物学的な性質の違いが不均一を生み出している。

これらの観察に基づき、私たちは個体群動態にとって最も重要な生活史段階を特定し、個体群の増殖率にどれくらい影響があるか定量し、保全のための方策を見いだすために、播種実験を計画した。

## カワラノギクの自然史

カワラノギクは丸石河原に生育する1回繁殖型の多年草である(倉本他 1992; Takenaka et al. 1996)。種子はほんのわずかに一次休眠を示すが、4月から5月に発芽する(Washitani et al. 1997)。幼植物は1年目の秋にはほとんど開花せず、ロゼットで冬を越す。ロゼットの一部は2年目の夏に花茎を抽台し、10月末から11月初めに開花する。残りのロゼットは2年目の冬をロゼットで過ごす。大部分の植物は強い自家不和合性を示し、ハナアブ類とチョウ類が主要な花粉媒介者である(Inoue et al. 1994)。先に述べたように、種子はツツミノガ科の幼虫により散布される前に食害される。種子は表面に短毛があり、風・動物・水により散布される(倉本他 1995)。

## 材料と方法

種子は1993年1月に東京都あきる野市草花に位置する多摩川の自生地から採取され、1993年3月14日に2カ所(青梅市友田および日野市石田)に播種された。友田地点は1991年の洪水により形成された丸石の河川敷であり、ほとんど植生は発達していない。30メートルほど離れた場所には約30個体の開花個体があったが、播種した場所にはロゼットは見られなかった。

石田地点は20年以上洪水の影響を受けていない河川敷で丸石と高い草本で構成されている。1実験区(石田1実験区)は河川の近くに位置し、カワラノギクが疎らに生育する古く形成された河川敷である。一方、2番目の地点(石田2実験区)は土手の近くに位置した古い河川敷で、その場所のカワラノギクの個体群は1992年に絶滅し、灌木やイネ科草本が侵入しつつあった。

友田地点において種子を高密度(250種子/100cm<sup>2</sup>、25反復、友田高密度実験区)と低密度(50種子/100cm<sup>2</sup>、25反復、友田低密度実験区)に播き、風で飛散しないように砂と小石を表面にかけた。コントロール(友田コントロール区)として種子を播かない100cm<sup>2</sup>のコードラートを25反復設定した。処理区間の生育地の不均一性を減らすために3処理区はチェスボード状に配置した。石田1実験区と石田2実験区では種子を高密度のみ(それぞれ250種子/100cm<sup>2</sup>、12反復)で播いた。コントロール(石田コントロール区)は友田地点と同様に設定した。実験個体群は1993年の3月から1994年の11月まで1月または2月に一度の間隔で調査し、その後は1997年まで半年に一度の間隔で調査した。1993年の12月に、生長の目安として使用するためロゼットの茎の直径を測定した。更に根の生長と茎の直径から重量を推定するために友田高密度区と低密度区の各1コードラートを掘りあげた。次のような関係式を得た:

$$\ln(W) = 4.265 + 2.187 \ln(D) \quad (r^2 = 0.875, n = 30)$$

ここでWは湿重量(mg)、Dは茎の直径(mm)である。

データとして、実生の生存・開花個体の数・開花個体の開花頭花数を記録した。種子生産は1994年と1995年の12月に計数した。友田地点では1994年と1995年の2年間に約300個体が開花した。これらの開花個体から1個体から1頭花ずつ1994年には30頭花を1995年には20頭花を採集した。実体顕微鏡下で種

子の食害の有無および成熟の有無を吟味し、種子は成熟（成熟し食害されていない）・食害・未成熟の3カテゴリーに分類した。結実率は頭花当たりの全種子数に対する成熟種子の割合である。頭花当たりの成熟種子数に頭花数をかけることによりその年の成熟種子生産数を推定した。1993年の種子生産を推定するために1994年の結実率のデータを用いた。1996年、1997年の種子生産の推定に1995年の結実率のデータを用いた。石田地点では1994年に少数個体が開花したのみであったので、全ての頭花を採集し種子を計数した。友田地点では1994年から1997年にかけて春に出現した実生についても同様の記録をとっており、現在も継続中である。1995年に友田で発芽した実生集団（友田95個体群）のデータを解析に加えた。

## 結 果

1993年4月に友田コントロール区と石田コントロール区に実生が見られず、この種は永続的な埋蔵種子バンクをつくらない（Washitani et al. 1997）ので、実験区に発芽した全ての実生は播種した種子から由来したと考えられる。種子のコホート集団は石田地点では3年間で、友田地点では5年間でその生活環を完了した。表1-1、表1-2および図1-1に観察個体群の生命表をまとめた。友田地点の実験個体群は、石田地点の実験個体群に比べて発芽率や実生やロゼットの生存率が高かった。特に発芽率は9倍高かった（18.4%に対して2.1%）。図2は調査期間中の生存率を示す（開花・結実後死亡した個体を含む）。友田L実験個体群の生存が友田H実験個体群や石田1実験個体群に比べ有意に高く、石田2実験個体群の生存は石田1実験個体群より有意に低い（表1-2参照）。特に興味深いのは友田地点で

表1-1 カワラノギク個体群の生命表

	友田			石田		
	L	H	計	1	2	計
播種種子数	1200	6000	7200	3000	3000	6000
1993年4月 実生数	291	1039	1330	42	81	123
1993年11月 開花個体数	4	1	5	0	0	0
ロゼット数	218	507	725	22	13	35
1994年11月 開花個体数	93	104	197	1	2	3
ロゼット数	105	338	443	3	0	3
1995年11月 開花個体数	42	64	106	0	0	0
ロゼット数	44	81	125	0	0	0
1996年11月 開花個体数	7	16	23	---a	---	---
ロゼット数	4	6	10	---	---	---
1997年11月 開花個体数	1	3	4	---	---	---
ロゼット数	0	0	0	---	---	---
開花個体総数	147	188	335	1	2	3

<sup>a</sup> ---: 生存個体なし。

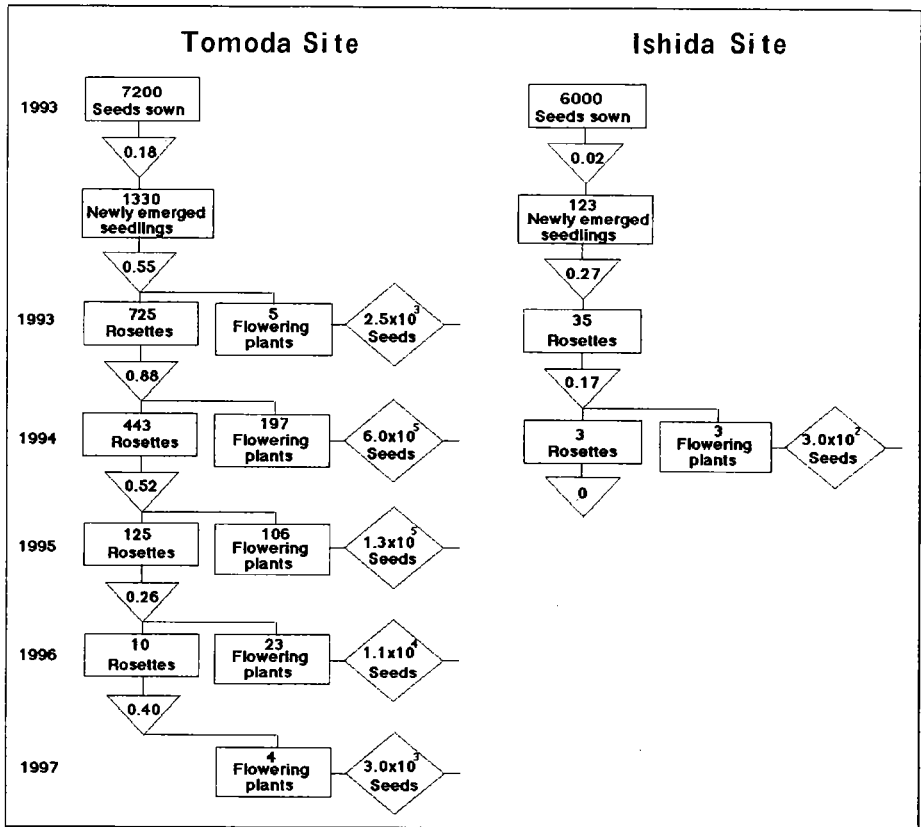


図1-1 カワラノギクの生命表の模式図

表1-2 カワラノギク個体群の生活史特性の比較<sup>a</sup>

	友田			石田		
	L	H	計	1	2	計
発芽率 (%)	24.3a	17.9b	19.0A	1.4d	2.7c	2.1B
1993年の実生の生存率	0.763a	0.490b	0.549A	0.500b	0.460c	0.273B
1994年のロゼットの生存率	0.908a	0.872a	0.883A	0.182b	0.154b	0.171B
1995年のロゼットの生存率	0.819a	0.429b	0.521	0.000b	---	0.000 <sup>b</sup>
1996年のロゼットの生存率	0.250a	0.272a	0.264	---	---	---
1997年のロゼットの生存率	0.250b	0.500	0.400	---	---	---
実生の開花率 (%)	50.5a	18.1b	25.2A	2.4c	2.5c	2.4B
種子の開花率 (%)	12.3a	3.1b	4.7A	0.03c	0.07c	2.4B

<sup>a</sup> 数字の後の異なる小文字および大文字はそれぞれ個体群間および地点間で統計的に有意に異なる(P<0.001, G検定)ことを示す。

<sup>b</sup> サンプル数が少ないためG検定を行えなかった。

<sup>c</sup> ---: 生存ロゼットはなかった。

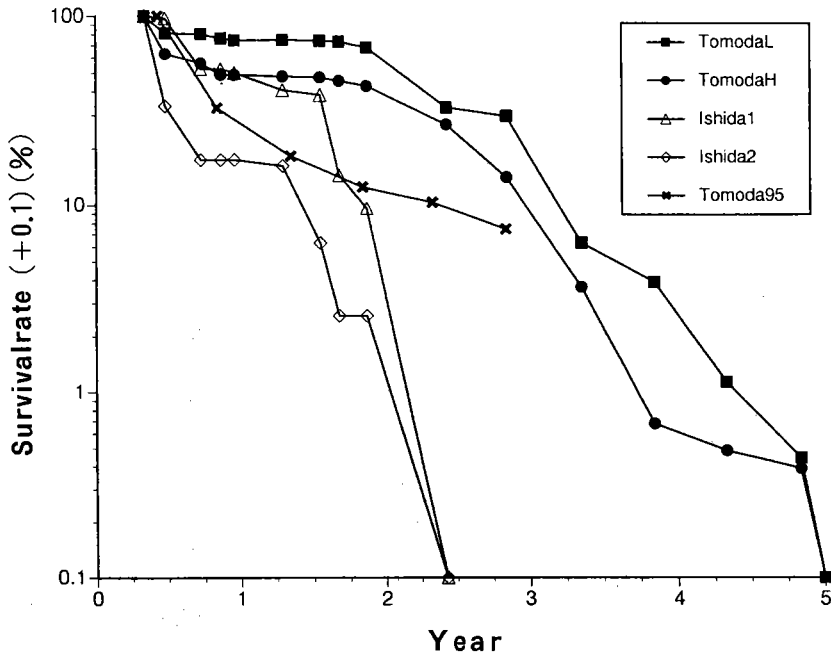


図1-2 1993年(Tomoda 95を除く)および1995年(Tomoda 95)に発芽した実生の生存率

は幼植物は2年目のシーズンに12%しか死亡しなかったのに対し、石田地点では83%が同じ期間に死亡した。実生や幼植物の死亡は主に乾燥により引き起こされるようであった。1995年に発芽した個体群(友田95個体群)の生存曲線が1993年に発芽した友田H実験個体群や友田L実験個体群より低いことに注目してほしい。

図1-3に1年目の冬(1993年12月)における幼植物の生物重の推定の相対頻度を示す。石田地点ではほとんどの植物が最も小さいサイズクラス(100mg未満)であり、友田地点では大きなサイズの個体が多くなるのと好対照である。小さな個体の大部分がその後死亡したことは注目に値する。石田地点では3個体を除いて全てのロゼットが2年目のシーズンに死亡した。一方友田地点では同じ時期に48%が死亡しただけである。1993年の冬のロゼットの生物重は1994年の秋の開花数と強く相関していた(図1-4)。

図1-5は調査期間中にわたる実生に対する開花個体の比率を表している。友田L実験個体群と友田H実験個体群では1年目の秋に少数の個体が開花したのに対し、石田実験個体群(と友田95個体群)では全く開花しなかったことは注目される(表1-1)。友田地点と石田地点の実験個体群は開花の最盛期は2年目のシーズンだったのに対し、友田95個体群の開花の最盛期は3年目のシーズン(1997年)にずれた。友田地点の開花個体は石田地点の開花個体より大きく、開花個体当たりの頭花数、頭花当たりの小花数は石田地点のそれぞれ2.9倍、2.0倍である(表1-3)。更に1997年までに友田地点の実生は25.2%開花したのに対し、石田地点の実生は2.4%しか開花しなかった。1994年の結実率は71.6%に対

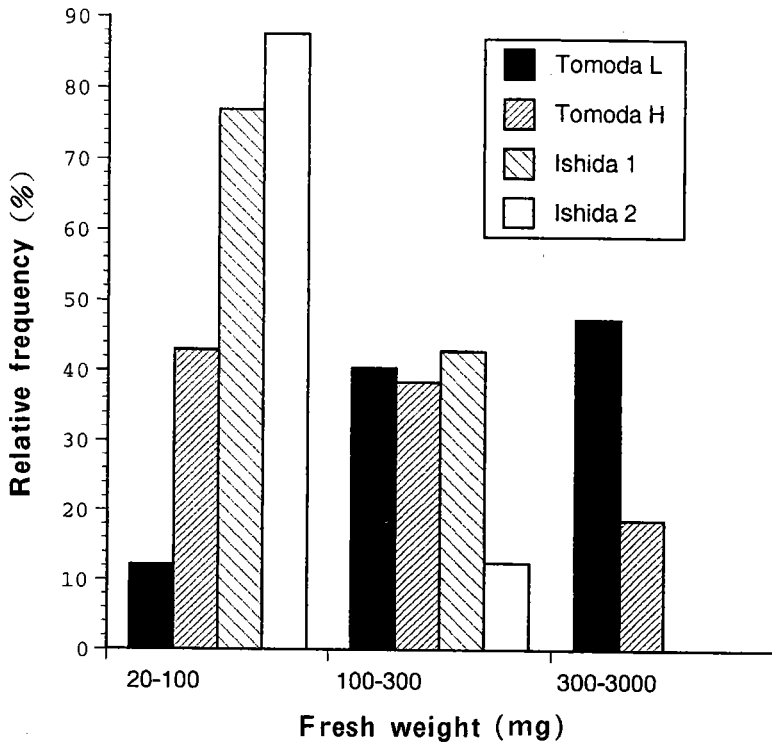


図1-3 カワラノギクの1年目の冬(1993年12月)の植物重量の相対頻度分布  
 重量の分布は $\chi^2$ -検定により統計的に有意に異なる  
 ( $\chi^2=127.34, P<0.001$ )

表1-3 1994年と1995年の2調査地点のカワラノギク個体群の繁殖特性

	友田 1994	友田 1995	石田 1994
平均頭花数			
/開花個体	37.5 ± 41.8a (197) a b	27.5 ± 46.0b (106)	13.0 ± 1.0ab(3)
平均小花数/頭花	114.4 ± 20.1a (30)	98.2 ± 18.3b (20)	58.4 ± 15.6c (39)
結実率 (%)	71.6 ± 13.1a (30)	46.5 ± 25.4b (20)	13.4 ± 12.5c (39)
食害率 (%)	1.7 ± 6.5a (30)	21.5 ± 24.5b (20)	3.4 ± 8.7c (39)
平均成熟種子数			
/開花個体	3050	1260	100

<sup>a</sup> 平均, 標準偏差, および サンプルサイズ (括弧内)。

<sup>b</sup> 異なる小文字はKruskal-Wallis 検定で有意に異なることを示す(P<0.001)。



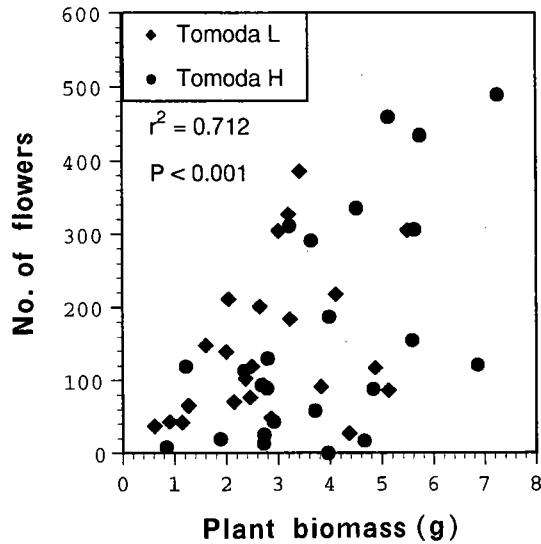


図 1 - 4 友田地点における 1 年目の冬 (1993 年 12 月) のコードラートあたりの植物の重量と 2 年目の秋 (1994 年 11 月) の開花数との関係

して 13.4% であった。1995 年の友田での結実率は 46.5% だったが、この年には石田地点には生存個体はなかった。友田地点における 1995 年の結実率の低下は主に種子食害の増加による (表 1 - 3)。

興味深いのは、友田 H 実験個体群と友田 L 実験個体群の間で顕著な密度効果が見られたことである。低密度実験区では発芽率や生存率が高く (図 1 - 2)、生物重で示されるように成長速度が大きく (図 1 - 3)、実生に対する開花個体の割合が大きかった (表 1 - 1、図 1 - 5)。1993 年の友田 H 実験個体群における全重量に対する地下器官の重量の比率は友田 L 実験個体群における比率より有意に低く (表 1 - 4)、高密度下において地下部の競争が存在することを示している。

表 1 - 5 は 1994 年から 1997 年までの 2 地点における繁殖特性と散布された種子に対する翌年の自然発芽率を示している。自然発芽率は 0.9% から 0.06% の範囲にあり、1996 年のシーズンまで減少する傾向が見られた。しかしながら、発芽個体の調査日までの死亡が含まれていないので、この自然発芽率は過小評価である。私たちは Takenaka 他 (1996) の実生の死亡率のデータを利用して自然発芽率を補正した。補正自然発芽率は 1.6% から 0.1% の範囲にある (表 1 - 5)。友田地点の実験における発芽率が自然発芽率より 10 倍以上大きいことは注目すべきであろう。

## 考 察

### 個体群動態

友田地点における実験個体群は発芽率・生存率・幼植物の成長率・結実率の個体群動態のパラメータが優れていた。古く形成された石田地点における発芽率の低下は発芽に適するセーフサイトの欠失もしくは減少を示唆している。友田地点においても 4 年間の実験期間の間にセーフサイトが減少しつ

表 1 - 4 友田L 個体群とH 個体群における 1 年目の冬 (1993 年 12 月) における  
ロゼットの生物重量の地上部と地下部への配分

個体群	総生物重 (a)(mg)	地上部生物重 (b) (mg)	地下部生物重 (c) (mg)	地下部の 比率(c/a)	サンプル サイズ
友田L	371 ± 173 <sup>a</sup>	194 ± 101	178 ± 77	0.491 ± 0.054	5
友田H	203 ± 222	125 ± 144	77 ± 83	0.416 ± 0.087	27
P	0.02 <sup>b</sup>	0.052	0.005	0.020	

<sup>a</sup> 平均と標準偏差。

<sup>b</sup> t-検定 (データは対数変換した)。

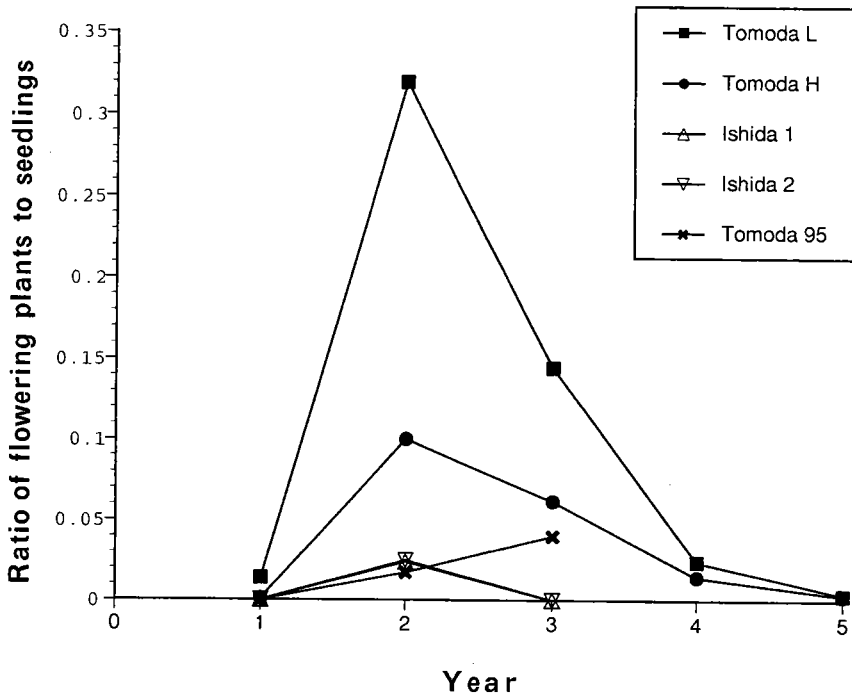


図 1 - 5 1993 年 (Tomoda 95 を除く) および 1995 年 (Tomoda 95) に  
発芽した実生に対する年ごとの開花した個体の割合

表 1 - 5 1993年から1997年にかけての友田地点のデータ

年	開花数	成熟種子数	次年度の実生数	自然発芽率(%)	補正自然発芽率(%) <sup>a</sup>
1993	30	2.46 x 10 <sup>3</sup> <sup>b</sup>	23	0.935	1.575
1994	7341	6.01 x 10 <sup>5</sup>	2460	0.409	0.914
1995	2914	1.33 x 10 <sup>5</sup>	78	0.059	0.098
1996	610 <sup>c</sup>	2.79 x 10 <sup>4</sup> <sup>d</sup>	81	0.290	0.483

<sup>a</sup> Takenaka et al. (1996)の実生死亡率により補正。

<sup>b</sup> 1994年の結実率のデータにより推定した。

<sup>c</sup> この値は1994年の実生より開花した個体の値を含む。

<sup>d</sup> 1995年の結実率のデータにより推定した。

つあるようである(表1-5)。現時点ではセーフサイトの減少に関与する直接の要因は不明であるが、ひとつの有力な考えは土壌の空気含量の低下という物理的な要因である。しかし、菌類による種子の捕食やオートパシーという生物的な要因も考えられる。

石田地点の小さなサイズの個体は2年目(1994年)のシーズンに高い死亡を経験したのに対し、友田地点では大部分の個体が生き残った(表1-2)。1994年の例外的な猛暑が石田地点の小さな幼植物の高い死亡をもたらしたと考えられる。小さな個体のサイズに依存した高い死亡は他の場所でも観察されている(井上 健他、未発表データ)。更に、大きなサイズの幼植物は次のシーズンに多くの花をつけると予想される(図1-4)。

種子は1994年にそれほど食害されなかったので、2地点における結実率の違い(表1-3)は送粉昆虫の訪花頻度の違いによると考えられる。カワラノギクは強い自家不和合性を示すので、送粉昆虫の訪花が種子生産に必要である(Inoue et al. 1994)。石田2実験区のように断片化し孤立化した個体群は送粉昆虫を利用することが困難になり、結実率が低下すると考えられる(Jennersten 1988)。1995年の友田地点における生存力のある種子生産の減少の一部は種子の散布前の種子の食害によるものであろう。実際、私たちはカワラノギクのいくつかの古い集団で散布前の激しい食害を受けているのを観察している。したがって、散布前の種子の食害がカワラノギク個体群の衰退を促進していると推測できる。

### 個体群の増殖の促進

個体群増殖率( $\lambda$ )は安定令構成と一定の自然発芽率という仮定の下で Euler-Lotka 方程式により計算できる(Charlesworth 1980参照)。すなわち、

$$\begin{aligned}
 1 &= \sum_{x=1}^4 l_x b_x \lambda^{-x} \\
 &= \sum_{x=1}^4 \frac{n_x}{n_0} \lambda^{-x}
 \end{aligned}
 \tag{1}$$

ここで  $n_x$  は  $x$  年目の実生の数である。

(1)式を用いて、石田地点の1995年の自然発芽率が1995年の友田地点の自然発芽率と同じだと仮定して2地点の $\lambda$ を計算し、友田地点で $\lambda=2.01$ 石田地点で $\lambda=0.149$ という値を得た。この値は友田地点では個体群は増加傾向にあり、石田地点では急激に減少するということを示している。友田地点では2年目(1994年)の種子生産が3年目以降の種子生産よりずっと大きいということを考慮すると、ある場所の個体群の増殖率は主に2年目の種子生産により決定されるといえる。このことはカワラノギクの生育地の質は2年にわたって発芽率・実生の生存率・ロゼットの大きさ・個体当たりの種子生産を調査することにより評価できることを示している。

友田地点での個体当たりの潜在的な種子生産は約3000なので、個体群が増加する条件( $\lambda > 1$ )は

$$gs(f-p) > 1/3000, \tag{2}$$

である。ここで  $g$  自然発芽率、 $s$  は発芽した実生が開花するまでの生存率、 $f$  は種子の受精率、 $p$  は種子の食害率である。もし花粉制限や種子の流産がなく( $f=1$ )、種子の食害が無視できる( $p=0$ )なら、 $sg$  は  $3.3 \times 10^{-4}$  以上になる必要がある。現在友田地点では生存率  $s$  は  $0.25$  なので、自然発芽率  $g$  は  $0.132\%$  以上であることが必要である。この条件は友田地点の1995年のシーズンでは既にみたされなくなっている(表1-5)。大雑把にいて個体群が増加するためには10個の頭花から1個の実生が発芽することが必要である。種子の食害が増加したり、送粉が不十分だったり、幼植物の生存率がより低い場合には、自然発芽率  $g$  はそれに伴い増加することが必要になる。

### 保全の方策

カワラノギクの古い生育地は個体群の最初の定着から10年以内に生育に不適当な場所になるようである。この現象は他の植物でも示されている(例えば、Menges and Kimmich, 1996)。友田地点における生育地の質の劣化は4・5年で起こるようである。1993年に発芽した実生(友田L実験個体群および友田H実験個体群)に比べて、1995年に発芽した実生(友田95個体群)は生存率が低下し、実生から開花にいたる割合が低下し、開花にいたる期間が遅くなった。更に4年間の間に自然発芽率は次第に低下する傾向にある。したがって、生育地を手をつけずに放置するという保全戦略はこの種にとって最善の方策とはいえない。

友田地点における実験的に播種した個体群の発芽率は自然発芽率より10倍以上も高かった。このこ

とは種子の分散中の死亡が好適な自生地でも非常に高いことを示している。表面の平らな土壌の上の種子は食害を受けたり、まわりの生育に不適當な植生に散布されて死亡するのかもしれない。したがって、石の混じったぎざぎざのある土壌の表面構造が種子が土壌にいかりをおろすのに重要かもしれない。土壌表面のそのような物理的特性の変化が生育地の劣化に含まれているかもしれない。

洪水は表面の土壌を洗い流し、小石の混じった砂地を作り出したり、リフレッシュする効果があるのかもしれない。好適な生育地の劣化に関係するひとつの要因は洪水の頻度の減少である。最近の洪水防止計画により多摩川おける洪水の頻度が減り、その結果新しい小石混じりの砂地の形成が減少している。人口の多い地帯での洪水の防止は当然のことであり、カワラノギクの保全の方策を考える上でこのことを考慮しなくてはならない。可能な戦略のひとつに高圧の水を放水することにより表面の土壌を洗い流し古い生育地をリフレッシュするという、洪水による状態を人工的に作り出すということが考えられる。リフレッシュした自生地に種子を低密度で播種してみると良い結果が得られるかもしれない。

友田地点では約30m離れた場所に約30個体の開花個体があったが、1993年には播種した個体群の外には実生は見いだされなかったということは述べておく必要がある。更に1995年に出現した実生は1994年に開花した個体から3m以内であった。この観察は種子の散布がかなり限定されていることを示している。言い換えれば、新しい適当な生育地が形成されたとしても、種子の供給源が近くに無ければ種子が生育地に到達するのが困難であることを示唆している。生育地の断片化は種子が新しく形成された生育地への進出を更に困難にしている。したがって、(1) 種子を適当な場所に播いたり、(2) 生育適地を飛び石状のように種子の散布可能な範囲に配置することにより、種子の散布を人間が手助けする必要があるかもしれない。もちろん、そのような保全の方策が実施される前に、種子個体群の遺伝的な内容を考慮しておく必要がある。更にいうと、カワラノギクの個体群は異なる河川間で分化しており (Maki et al. 1996) 河川の異なる種子の使用は避けねばならない。

## 引用文献

- Byers D. L. 1995. Pollen quantity and quality as explanations for low seed set in small populations exemplified by *Eupatorium* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 82 : 1000 - 1006.
- Byers D. L. & Meagher T. R. 1992. Mate availability in small populations of plant species with homomorphic sporophytic self-incompatibility. *Heredity* 68 : 353 - 359.
- Charlesworth B. 1980. *Evolution in Age-structured Populations*. Cambridge University Press, Cambridge, London.
- DeMauro M. M. 1993. Relationship of breeding system to rarity in the lakeside daisy *Hymenoxys acaulis* var. *glabra*. *Conservation Biology* 7 : 542 - 550.

- Endangered Plant Survey Group (EPSG). 1989. The Red Data Book of Japanese Vascular Plants. Nature Conservation Society of Japan, Tokyo in Japanese.
- Heschel M. S. & Paige K. N. 1995. Inbreeding depression, environmental stress, and population size variation in scarlet gilia *Ipomopsis aggregata* Conservation Biology 9 : 126–133.
- Inoue K., Washitani I., Kuramoto N. & Takenaka A. 1994. Factors controlling the recruitment of *Aster kantoensis* (Asteraceae). I. Breeding system and pollination system. Plant Species Biology 9 : 133–136.
- Jennersten O. 1988. Pollination in *Dianthus deltooides* (Caryophyllaceae) : effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. Conservation Biology 2 : 359–366.
- 倉本 宣 1987. 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 : pp. 13–23.
- 倉本 宣 1995. 多摩川におけるカワラノギクの保全生物学的研究. 緑地学研究 15 : 120pp.
- 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 : pp. 199–204.
- 倉本宣・鷺谷いづみ・井上健 1995. 多摩川におけるカワラノギクの個体群の分断化とその保全における種子散布の役割. ランドスケープ研究 58 5 : pp. 113–116.
- Maki M., Masuda M. & Inoue K. 1996. Genetic diversity and hierarchical population structure of a rare autotetraploid plant, *Aster kantoensis* (Asteraceae). American Journal of Botany 83 : 296–603.
- Meffe G. K. & Carroll C. R. 1994. Principles of Conservation Biology. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Menges E. S. 1991. Seed germination percentage increases with population size in a fragmented prairie species. Conservation Biology 5 : 158–164.
- Menges E. S. & Kimmich J. 1996. Microhabitat and time-since-fire : effects on demography of *Eryndium cuneifolium* (Apiaceae), a Florida scrub endemic plant. American Journal of Botany 83 : 185–191
- Sharitz R. R. & McCormick J. F. 1973. Population dynamics of two competing annual plant species. Ecology 54 : 723–740.
- Silvertown J. 1982. Introduction to Plant Population Ecology, 2nd ed. Longman, Singapore.
- Takenaka A., Washitani I., Kuramoto N. & Inoue K. 1996. Life history and demographic features of *Aster kantoensis*, an endangered local endemic of flood plains. Biological Conservation 78 : 345–352.

- Washitani I., Takenaka A., Kuramoto N. & Inoue K. 1997. *Aster kantoensis* Kitam., an endangered flood plain endemic plant in Japan : its ability to form persistent soil seed banks. *Biological Conservation* 82 : 67-72.
- Watkinson A. R. & Harper J. L. 1978. The demography of a sand dune annual : *Vulpia fasciculata*. I. The natural regulation of populations. *Journal of Ecology* 66 : 15-33.

## 第2章 カワラノギクの個体群構造と実生定着の セーフサイトに関する研究

井上 健・倉本 宣

カワラノギク *Aster kantoensis* Kitamura は関東地方と東海地方の一部の河川敷にのみ分布する植物で、レッドデータブック（我が国における保護上重要な植物種及び群落検討委員会種分科会1989）では危急種とされている。中流域の円礫を主体とする河原に特徴的に分布し、野菊としては大輪の花で基準産地が多摩川であることから、多摩川の河辺植生の保全のシンボルとして、保全が図られてきた（倉本ら1992）。

多摩川のカワラノギクのメタ個体群の占有面積は、1976年に13.5ha、1984年に2.2ha、1993年に0.8ha（倉本1995）、1995年に0.3haと減少を続けている。カワラノギクの世代時間は環境によって変化するが、多摩川では早くて2年である（倉本ら1992）ことが知られており、一般的には3～4年であると推定される。近年のカワラノギクの減少は1984年から1995年についてみると88%減少している。これはIUCNレッドリストカテゴリーの「絶滅寸前」の基準のひとつ「過去10年間で3世代のどちらか長い方の期間に、少なくとも80%以上減少していることが観察、推定、推論、あるいは想定された場合」（矢原1996）に匹敵する減少率であり、多摩川のカワラノギクは絶滅の危機にある。

そこで、本研究はカワラノギクの保全生物学的な研究の一環として、カワラノギクの局所個体群の内部における個体の分布について検討し、特に実生のセーフサイト（Harper et al, 1965）を明らかにすることにより、保全のための方策をみいだすことを目的とした。カワラノギクの実生のセーフサイトについては鷲谷・矢原（1996）によって観察に基づいて記載されているので、ここではそれを定量的に検討した。

本研究の構成は次のようである。メタ個体群を構成する局所個体群（これまでは単位個体群と呼んでいたが、鷲谷・矢原（1996）に従って局所個体群と呼ぶ）の内部における個体の分布は必ずしも一様ではないので、開花個体とロゼット個体の分布を調査した。また、カワラノギクの局所個体群は一か所に長期間存続することは稀であり、十年以内にその生育地では衰退し、消失することが知られている（倉本1995）。そこで、他の植物との競争について検討するため、局所個体群の全植被率とロゼット個体密度の関係を調査した。カワラノギクは一回繁殖型の多年草であり（倉本ら1992）、個体群を維持するためには種子発芽による実生の定着が不可欠であることから、本研究では実生の定着場所に着目し、局所個体群の衰退要因の一部を検討することにした。

### 1. 調査地と調査方法

#### (1) 局所個体群内部の個体の分布

あきる野市草花地区の地域個体群を構成し、発達中の局所個体群において、1996年3月に河川敷



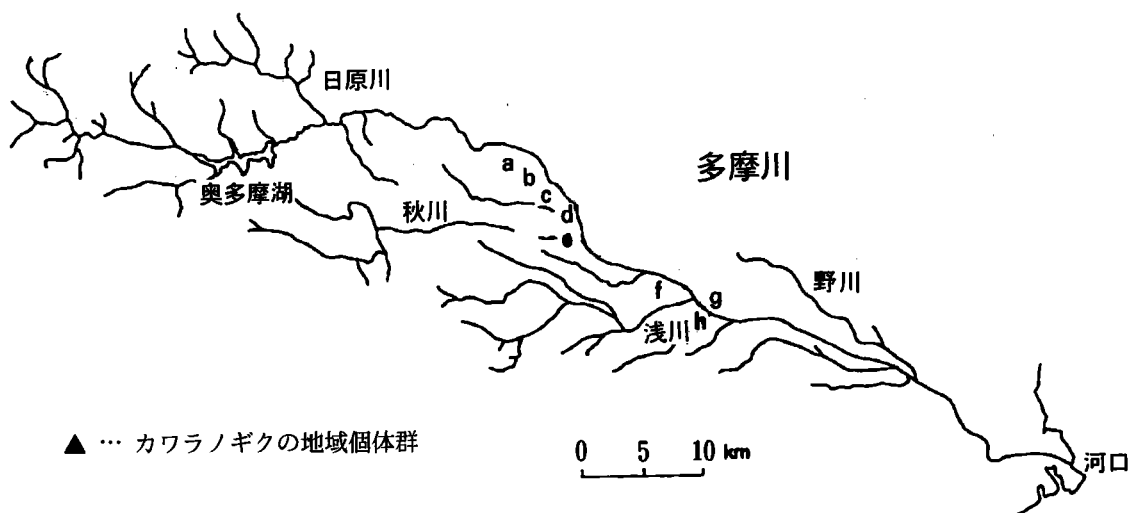


図 2 - 1 調査地

の横断方向に幅 5 m 長さ 50 m の調査区を設定し、1 × 1 m の方形区に分割して、各方形区の開花個体とロゼット個体の密度を調べた。

## (2) 局所個体群の全植被率とロゼット個体密度

多摩川メタ個体群は 6 つの地域個体群から構成されている (倉本 1995)。このうちで、ごく小規模な拝島地区の地域個体群を除く 5 つの地域個体群を構成する局所個体群のうち 18 個を対象として調査を行った (図 1)。局所個体群の長径方向になるべく均等に 5 つの調査区を設定し、開花個体を 25 個程度含む円を描き、ロゼット個体密度と全植被率を記録した。全植被率は、50 × 50 cm の枠を置いて撮影した写真上で、5 cm 間隔で縦横に 10 本の直線を引き、その交点の植被の有無を読み取った。

## (3) 実生のセーフサイト

草花地区の地域個体群 (図 2 - 1) から前年と比べて開花個体数が増加した発達中の局所個体群と減少した衰退中の局所個体群から典型的なものを 1 つずつ選び、植被が少なく写真撮影によって地表の撮影が可能な場所に 20 × 20 cm の調査区を 10 個設置し、1996 年 4 月に写真を撮影し、写真を 1 × 1 cm に分割して解析した。分割した写真の微小環境はまず植被に覆われているか否かを読み取り、植被に覆われていない場合には礫の有無を次の 3 つに区分して読み取った。すなわち、礫のみで植物の生育が不可能な場所、一部礫があり礫の陰が含まれる場所、砂地で礫が含まれない場所の 3 つである。

同時に微小方形区におけるカワラノギクの実生の有無を読み取った。衰退中の局所個体群においては比較のためブタクサ *Ambrosia artemisiaefolia* Linn. の実生の有無についても読み取った。



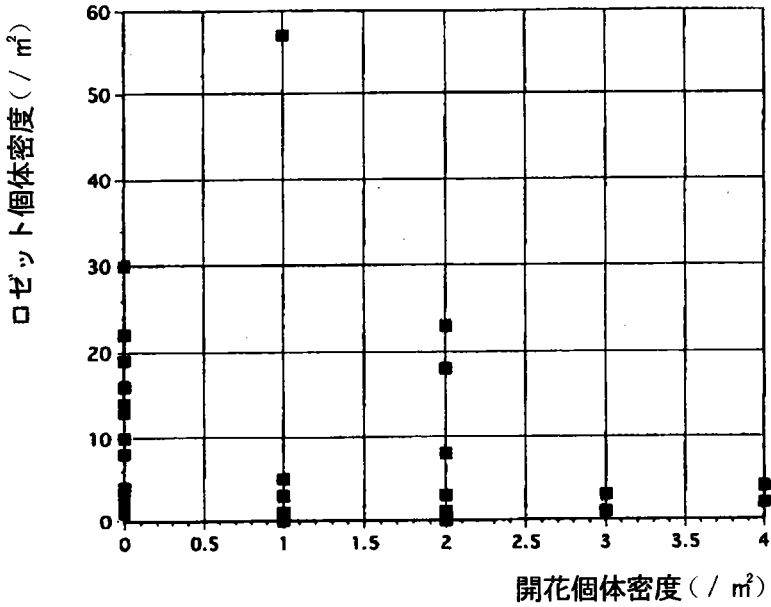


図 2 - 3 局所個体群内の開花個体密度とロゼット個体密度との関係

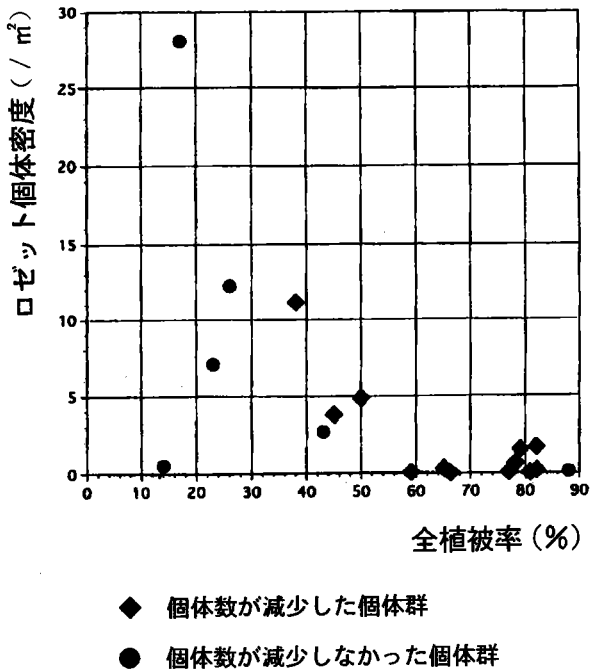


図 2 - 4 局所個体群の全植被率とロゼット個体密度との関係

(平均+標準誤差)、一部礫 $38.6 \pm 2.3\%$ 、礫なし $13.8 \pm 2.5\%$ であった。露出した礫の上には植物は生育できないので、礫のみの微小環境と一部礫の微小環境の礫の上には植物は生育できない。微小環境の一部礫のうち50%が礫に覆われていると仮定すると、礫でない部分すなわち植物の生育可能なマイクロサイトは33.1%であった。同様に衰退中の局所個体群の微小環境は礫のみ $9.1 \pm 2.1\%$ 、一部礫 $13.8 \pm 1.5\%$ 、礫なし $73.9 \pm 3.2\%$ であり、植物の生育可能なマイクロサイトは80.8%であった。

発達中の局所個体群におけるカワラノギクの実生の分布は、一部礫、すなわち礫の縁がある微小環境との結びつきが強かった(図2-5,  $\chi^2 = 11.31$ ,  $p = 0.008$ )。実生は礫のない微小環境でも稀にみられたが、大部分が礫の縁がある微小環境でみられた。

実生の定着できるマイクロサイトすなわちセーフサイトは一部礫の微小環境であった。衰退中の局所個体群にはカワラノギクの実生はみられなかった。

この調査を行った1996年は多摩川河川敷全体で実生の定着が悪く、発達中の調査区においても実生の数は合計45個体であった。より多くの実生のデータを解析するため、1995年に撮影した友田地区の実験個体群の写真について同様の解析を行ったところ、カワラノギクの実生の分布は、1996年の発達中の局所個体群と同様に一部礫という礫の縁がある微小環境との結びつきが強かった(図2-5,  $\chi^2 = 31.77$ ,  $p < 0.001$ )。草花地区の最盛期の局所個体群の場合と同様に実生のセーフサイトは一部礫の微小環境であった。

調査の対象とした衰退中の局所個体群の10個の調査区のうち6つの調査区にはスナゴケ *Rhacomitrium canescens* Brid. が密生してマット状になっていたが、発達中の局所個体群にはスナゴケは認められなかった。実験個体群の一部にはスナゴケが生育していたがごくわずかでマット状にはなっていなかった。

発達中の局所個体群にはカワラノギクの他にはオニウシノケグサ *Festuca arundinacea* Schreb. が生育し、少数のコセンダングサ *Bidens pilosa* Linn. とマルバヤハズソウ *Kummerowia stipulacea* Makinoの実生がみられた。実験個体群にはカワラニガナ *Ixeris tamagawaensis* Kitam. とイヌドクサ *Equisetum ramosissimum* Desf. var. *japonicum* Mildeが生育し、マルバヤハズソウとブタクサの実生が少数みられた。衰退中の局所個体群にはカワラヨモギ *Artemisia capillaris* Thunb. とオニウシノケグサが生育し、ブタクサの実生が多数見られた。そこで、衰退中の局所個体群において、ブタクサの実生についてカワラノギクと同様に解析したところ、ブタクサの実生の分布は、礫の縁の有無とは関連がなかった(図2-5,  $\chi^2 = 0.834$ ,  $p = 0.361$ )。ブタクサの実生は礫の縁のある微小環境でもみられたが、多くは礫のない微小環境でみられた。

### 3. 考 察

#### (1) 局所個体群内部の個体の分布

開花個体とロゼットが同じ方形区に出現する傾向がみとめられるのは、カワラノギクの生育に不  
 適な大型の多年草に覆われた方形区には開花個体もロゼット個体も生育できないことが一因であ  
 ると考えられる。一方、多年草に覆われていないにもかかわらず、開花個体もロゼット個体もみら  
 れない方形区があるので、その他にカワラノギクの生育を阻害する要因が存在する可能性や種子散  
 布の際に種子が到達しにくい場所が存在する可能性がある。

開花個体密度が高い方形区でロゼット個体密  
 度がそれほど高くないことは、実生の定着場所  
 が必ずしも毎年同じではないことを示唆してい  
 る。その原因としては実生のセーフサイトが他  
 の植物が成育することや礫が砂に埋まること  
 による微小な環境の変化によって実生の定着に不  
 適になることや種子散布が年によって一様でな  
 いことが考えられる。

種子散布の時期にはカワラノギクの種子は土  
 壌の表面に多数が存在し、稔った場所から移動  
 する種子の割合が大きく半数以上にのぼること  
 がある(倉本ら1994)。移動後の種子の分布が実  
 生の分布に反映されている可能性があるが、種  
 子の分布については本研究では明らかにでき  
 なかったため今後解明したい。

#### (2) 局所個体群の全植被率とロゼット個体密度

全植被率60%を越えるとロゼット個体密度は  
 低下する。この原因についてはまず他の植物と  
 の光を巡る競争が考えられる。光を巡る競争に  
 ついては北野・鷲谷(未発表、鷲谷・矢原1996  
 による)によると相対照度30%でカワラノギク  
 の生長は低下する。植被は一様に分布せず局所  
 的に分布しているので全植被率60%程度では相  
 対照度が30%よりも高いマイクロサイトが局所個  
 体群内に存在していると考えられる。このこと

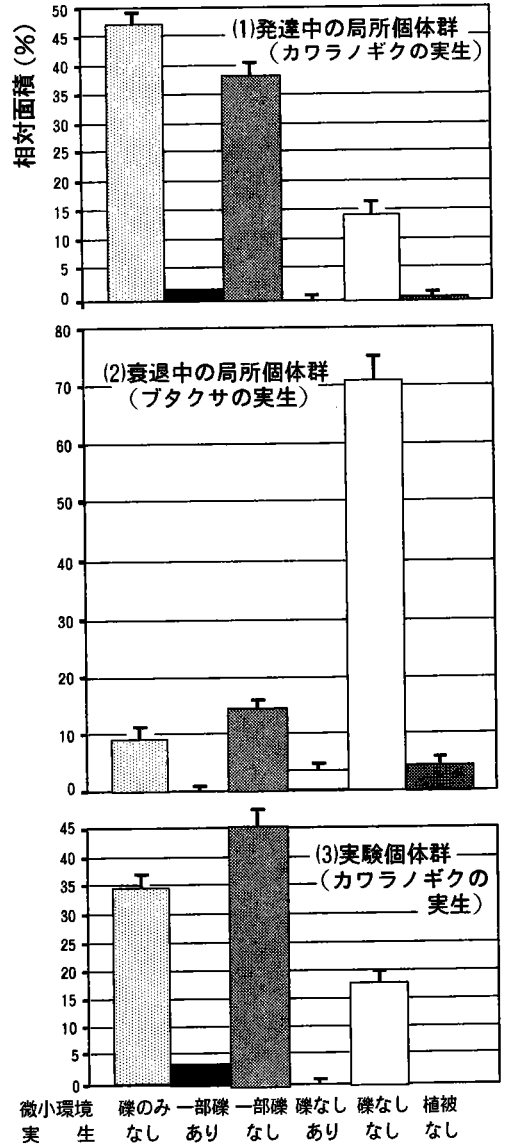


図2-5 微小環境と実生の分布  
 図中の短い横棒は標準偏差を表す

は、全植被率80%程度でもある程度ロゼット個体のみられる局所個体群が2つ存在することからと対応している可能性がある。したがって、光を巡る競争だけでは局所個体群の衰退の要因を説明することはできない。

光以外の競争として、地下部の競争が上げられる。また、井上(1994)は実生の定着が減少する要因としてカワラノギク自身の厭地、細菌や菌による種子へのアタック、土壌の堆積による地中の空気含有量の低下などの可能性を指摘している。

増水による植生の破壊の後、植生は時間とともに再生して、全植被率を増していく。

全植被率を増水による破壊からの生物的時間の尺度として捉えることも可能である。この観点からは、時間とともに進行するリターや砂の堆積などの土壌表面の変化をあげることができる。

なお、全植被率14%であるにもかかわらず、ロゼット個体密度が0.48/m<sup>2</sup>と低い局所個体群は低水地(倉本・井上1996; 低水敷)に成立している例外的な立地の局所個体群であり、低水地に多い自然裸地に接して成立しているため、全植被率が低くなっていると考えられる。

### (3) カワラノギクの実生のセーフサイト

カワラノギクの実生定着のセーフサイトは一部礫の微小環境であり、石の陰になる場所であった。

石の陰に多くの実生がみられる原因として、鷲谷・矢原(1996)は種子が吹きだまりやすいことと、発芽に必要な水分条件が維持されやすいことをあげている。カワラノギクの種子の多くが風によって散布されるので、地表面を風で転がっているうちに礫の縁に集まる可能性がある。また、カワラノギクの生育している乾燥した河原では、砂の表面は乾燥しやすく、礫の下に水分が保持される可能性がある。なお、カワラノギクを圃場で栽培するときには、覆土することによって礫のない土壌においても良好な発芽と実生の定着がみられる。また、河原の砂地に覆土して播種した場合も、良好な発芽とある程度の定着がみられた(Takenaka et al. 1996)。河原では自然状態では覆土されないので、礫の縁がセーフサイトとなっていると考えられる。

発達中の局所個体群よりも衰退中の局所個体群の方が植物の生育が可能なマイクロサイトの割合は大きかった。逆に、実生の密度は発達中の局所個体群のほうが高かった。

これは、実生定着のセーフサイトの量に起因すると考えられる。一方、礫のない砂地がカワラノギクのセーフサイトとならない原因については微小環境の水条件の実測によって今後解明したい。

礫の陰というカワラノギクの実生定着のセーフサイトは、礫の移動を伴う大規模な増水の際に形成されることが観察できる。増水はこれまでその破壊作用によってカワラノギクの競合植物を除去する効果があると考えられてきたが、実生定着のセーフサイトを形成することを通じて新しい局所個体群の成立に貢献していることが示唆された。

小規模な増水があると、カワラノギクの局所個体群の土壌に1cmほどの厚さで砂が堆積することが観察される。このあと局所個体群が衰退することも観察されている。これは、砂の堆積によって一部礫の微小環境が少なくなり、カワラノギクの実生のセーフサイトが減少したからであると考え

られる。多摩川におけるカワラノギクのメタ個体群を維持するためには、小規模な増水ではなく、局所個体群の土壌の表面の砂を洗い流してしまうような大規模な増水が必要であると考えられる。

また、当面カワラノギクを多摩川から絶滅させないことを目的として局所個体群の新生や存続を促進するためには、土壌表面の砂を人工的に除いてやることが有効である可能性がある。この点については実験的に行う必要があり、今後の課題としたい。

#### (4) 実生のセーフサイトの種による差異

カワラノギクの実生の分布とブタクサの実生の分布は対照的であった。カワラノギクの種子はブタクサの種子より小さく、冠毛を有するカワラノギクの種子は散布の際に地表面を移動する可能性が高いが、ブタクサの種子は冠毛を持たず地表面を移動する可能性はほとんどない。したがってこの結果は礫の陰に種子が吹きだまりやすいことと水分条件が維持されやすいことのどちらの仮説でも説明可能である。

衰退中の局所個体群は、礫の陰のない砂地に加えて、スナゴケが繁茂しマット状になっている場所が多かった。小型の実生にとっては礫の陰のない砂地は乾燥したときに生存できないし、マット状のコケの層は根が突き抜けて下の土壌に到達することができないので定着の障害になることが予想される。種子の大きいブタクサが成育できて、種子の小さいカワラノギクが成育できないのは、実生の大きさ、特に根の長さによる可能性がある。

植物社会学ではマルバヤハズソウ・カワラノギク群集はカワラヨモギ・カワラサイコ群集に遷移するとされており(倉本・曾根1985)、衰退中の局所個体群ではカワラヨモギが優占していた。カワラヨモギは一回繁殖型ではない多年草であり、種子による繁殖なしに栄養繁殖によって個体群を維持することができる。砂地やマット状のスナゴケが小型の実生の定着の障害になるとすれば、一回繁殖型で種子繁殖を必要とするカワラノギクが衰退し、種子繁殖を必要としないカワラヨモギが増加することを説明することが可能である。このことについてはカワラヨモギの実生の定着とスナゴケの関係を今後実験的に検討したい。

## 謝 辞

現地調査に当たっては東京農工大学の岩村夏紀、大島知子、葉素恵、庄山紀久子、小酒井淑乃、寺田直紀、井出大司、明治大学の行天宏二、石川雄介、井上香、中山敬、都立日野高校の篠塚未夏の各氏の協力を得た。ここに記して謝意を表したい。

## 引用文献

- Harper, J. L., Williams, J. T. & Sager, G. R. 1965. The behaviour of seeds in the soil : I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed : *J. Ecol.*, 53 : 273-286.
- 井上 健 1994. 生物はなぜ絶滅するのか——カワラノギクの場合 : *科学* 64 (10) : 657-659.
- 倉本 宣 1995. 多摩川におけるカワラノギクの保全生物学的研究 : *緑地学研究* 15, 120pp.
- 倉本 宣・井上 健 1996. 多摩川におけるカワラノギクの生育地の特性についての研究 : *ランドスケープ研究* 59 (5) : 93-96.
- 倉本 宣・曾根伸典 1985. 多摩川における固有植物群落の保全と河川敷の利用 *造園雑誌* 48 (5) : 169-174.
- 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.
- 倉本宣・鷺谷いづみ・牧雅之・増田理子・井上健 1994. 多摩川におけるカワラノギクの種子期の動態 *造園雑誌* 57 (5) : 127-132.
- Takenaka, A., Washitani, I., Kuramoto, N. & Inoue, K. 1996. Life history and demographic features of *Aster kantoensis*, an endangered local endemic offlood plains : *Biological Conservation* 78 : 345-352.
- 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 : 日本自然保護協会・世界自然保護基金日本委員会, 320pp.
- 鷺谷いづみ・矢原徹一 1996. 保全生態学入門 : 文一総合出版, 270pp.
- 矢原徹一 1996. IUCNレッドリストカテゴリー : 日本語訳とその解説 : *保全生態学研究* 1 (1) : 1-24.



# 第3章 絶滅危惧種カワラノギクの発芽と実生の定着に関する生態学的研究

井上 健・倉本 宣・可知直樹・加賀屋美津子

## 1. はじめに

植物の種子はそれぞれの種の生育環境に応じた休眠と発芽の特性をもつ。これらの種子の特性によって、環境条件に対応した休眠の解除や誘導が生じ、野外での発芽のタイミングが決まる。休眠や発芽の環境依存性は、芽生えの定着に適した場所や条件下で種子が発芽するための戦略として進化したと考えられる。発芽直後の実生は環境の変化に対する耐性が低く、生活環のなかでもっとも死亡率が高い(鷺谷 1996)。野外においては、食害などの生物的要因や乾燥などの非生物的要因の多くが時間的、空間的に変化する。そのため適切な条件を選んで発芽することは、実生の定着の成否を大きく左右する。カワラノギクを保全するためには、新たな発芽のセーフサイトの条件と生育適地を明らかにすることが必要である。

したがって、野外の種子集団がどのような条件下でどのようなタイミングで発芽するのかを理解することは、保全生態学の研究や保全・復元事業の実施などにおいて重要である。

カワラノギク *Aster kantoensis* Kitamura は可変性二年草で、関東地方の多摩川と相模川、鬼怒川などの河川敷のみに分布する地方固有種である。生育地が極めて限られており、環境庁による植物版レッドリストでは絶滅危惧 I B 類とされ、種とその生育地の保全を目的とした多くの研究が行われている(Inoue, 1996; Takenaka, 1996; 倉本, 1995; 倉本, 井上, 1996; 倉本, 鷺谷, 井上, 1995; Washitani et al., 1996; Maki, 1996)。カワラノギクは、河川敷において発達段階の異なる個体群がパッチ状にいくつか集まってメタ個体群を形成する。このパッチを局所個体群と呼ぶ。カワラノギクは河川の中流域の円れきを主体とする河原に先駆的に侵入し新たな個体群を形成するが、その場所で永続的に個体群を維持することがなく、10年ほどで消滅してしまう。なぜ、個体群が消滅してしまうのかについては不明な点が多い。

本種の個体群の維持は、種子発芽とその後の実生の定着によってのみ行われる。個体数が減少中の個体群では、実生の密度が著しく低いことが観察されている。そこで個体群が消滅していく要因の一つとして実生数の減少に着目し本研究を行った。

実生の密度の減少を引き起こす直接的な要因には、(1) 種子の供給量が低下する、(2) 種子の発芽率が低下する、(3) 芽生えの定着率が低下する、(4) 定着後、化学的、物理的な要因によって生存率が低下するなどがあげられる。これらのうちのどの段階がカワラノギクの個体数の減少に大きく寄与するのか明らかにする必要がある。本研究の目的は野外においてカワラノギクの実生数が減少する要因を明らかにし、本種の保全のための生態学的な基礎を与えることである。

## 2. 材料及び調査地

### 2-1 材料

カワラノギク *Aster kanotensis* はふつう発芽した年にはロゼットとして越冬し、多くの個体が2年目以降の10月下旬から11月中旬にかけて開花する(図3-1)。しかし、繁殖齢は1年から5年までばらつき、明瞭な開花臨界サイズは見られない(倉本 1995)。種子は主に12月下旬から1月上旬まで風散布され、3月中旬から5月にかけて発芽する。種子発芽には積算温度と水が必須条件である(Washitani et al. 1997)。本種の生育地は、河川敷の丸石が重なり他の植物の侵入が少なく石と石の間にリターが少ない場所である。

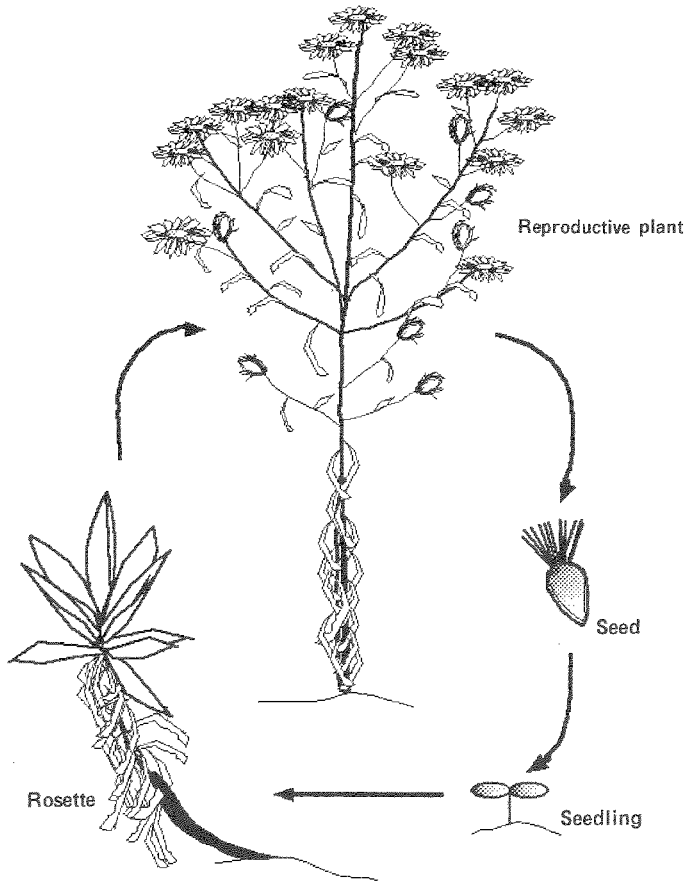


図3-1 カワラノギクの生活環

### 2-2 調査地

多摩川流域には8つのカワラノギク地域個体群が確認されている。そのうち、比較的大きな個体群が成立する、あきる野市草花地区(推定112000株)と府中市四谷地区(推定33000株)の2か所で調査を行った(1995 倉本、図3-2)。カワラノギクの個体数と洪水を受けてからの経過年数、遷移段



図3-2 多摩川の調査地点（草花地点と四谷地点）

階に基づいて調査地をカワラノギク高密度区とカワラノギク低密度区に区分した（表3-1）。カワラノギク高密度区は、比較的本種の個体数が多い個体群が成立し、浮き石が多くコケやリター、他の植物は少ない。カワラノギク低密度区は、以前はカワラノギク高密度区と同程度の個体数が見られたが現在は低密度な個体群であり、地表ははまり石状態でコケやリターが石と石の間に蓄積し、他の植物などが多く侵入していた。本報告では以後、カワラノギク高密度区のような場所での石の状態を「浮き石」と呼び、カワラノギク低密度区のように石と石の間のリターやコケのなかにはまっている状態を「はまり石」と呼ぶ（図3-3）。それぞれの石の状態は、洪水を受けてからの経過時間を反映し、はまり石の見られる場所は洪水後の経過時間が長く植生遷移が進んでいると考えられる。

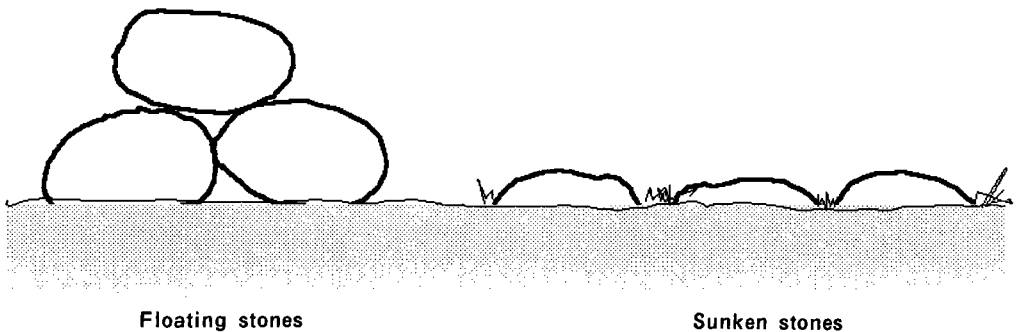


図3-3 浮き石とはまり石の模式図

表3-1 草花および四谷地域におけるカワラノギクの微少生育地の植生と特性

I, II, III はそれぞれ<10%, <60%, >60%の植被度を表す。F:浮き石, S:はまり石

調査地点 /実験区	カワラ ノギク	Sand	Moss	Stone	他の植物種
四谷調査地					
カワラノギク高密度区	III	I	I	S	ススキ, オニウシノケグサ
カワラノギク低密度区	I	II	III	F	ヘラオオバコ, メマツヨイグサ, テリハノイバラ, ヨモギ, アレチマツヨイグサ
人工空白区		I		S	コセンダングサ
オギ優占区		III			
草花調査地					
カワラノギク高密度区	III	I	I	S	ススキ, コセンダングサ
カワラノギク低密度区	I	II	III	F	テリハノイバラ, カワラヨモギ, メドハギ, ススキ, オニウシノケグサ, ネズミムギ, マルバヤハズソウ
コケ除去区	I	II	I	F	テリハノイバラ, カワラヨモギ, メドハギ, ススキ, オニウシノケ グサ, ネズミムギ, マルバヤハズソウ
コケ・砂除去区	I	I	I	S	テリハノイバラ, カワラヨモギ, メドハギ, ススキ, オニウシノケ グサ, ネズミムギ, マルバヤハズソウ
オニウシノケグサ群落被陰区		III			
オニウシノケグサ除去区		III			
ハリエンジュ林床区		III			ススキ, オニウシノケグサ
低水敷区		I		S	オランダミミナグサ, ノミノツヅリ

2-2-1 調査地 1

あきる野市草花地区のカワラノギク高密度区では、5m×5mに372株(1996)のカワラノギクが生育していた。20cmほどの丸石の回りにはほとんど砂の蓄積がなく、浮き石状態であった。カワラノギク低密度区では石と石の間にリターとコケが蓄積し、他の多年草の植物が侵入していた。カワラノギクは、5m×5mに97株(1996)生育していた。また、テリハノイバラ *Rosa wichuraiana*、カワラヨモギ *Artemisia capillaris*、メドハギ *Lespedeza cuneata*、ススキ *Miscanthus sinensis*、オニウシノケグサ *Festuca arundinacea*、マルバヤハズソウ *Lespedeza stipulacea*、ネズミムギ *Lolium multiflorum*などが生育していた。オニウシノケグサは、カワラノギクとともに裸地に侵入して群落を構成し、やがてカワラノギクのセーフサイトを占領することが観察されている

(倉本1995)。また、ハリエンジュ *Robinia pseudoacacia* がパッチ状に生育し、5メートル以上にまで成長している場所では、カワラノギクは確認できなかった。増水時に冠水するような水際にはオランダミミナグサ *Cerastium glomeratum*、ノミノツヅリ *Arenaria serpyllifolia* などが生育し、カワラノギクは確認できなかった。

## 2-2-2 調査地 2

府中市四谷地区の高密度区では2 m×2 mに78株(1996)のカワラノギクが生育していた。低密度区ではカワラノギクはほとんどみられず、テリハノイバラ、ヘラオオバコ *Plantago lanceolata*、カタバミ *Oxalis corniculata*、メマツヨイグサ *Oenothera biennis*、マツヨイグサ *Oenothera stricta*、ヨモギ *Artemisia princeps*などが生育し、石の周りにはコケや砂が蓄積していた。

また、水際には川の増水によって住宅地等の冠水を防ぐために2年ほど前に人工的な土手が設置された。この場所にはコセンダングサ *Bidens pilosa*、ヨモギなどが浸入していたが、浮き石状態で砂の蓄積はみられなかった。また、河川敷にはオギ *Miscanthus sacchariflorus*の群落が見られ、4月には前年に立ち枯れたオギのリターのなかに、ウスカワマイマイとオナジマイマイが確認された。

# 3. 方法

## 3-1 野外での播種実験

カワラノギクの高密度区 (*Aster* site) と低密度区 (“diminishing” site) の間で、実生の密度に大きな差がみられた。この実生の密度を決める微環境の要因、実生の定着のセーフサイトの条件を検討するために、多摩川中流域のあきる野市草花地区と府中市四谷地区に調査区を設定し播種実験を行い、出現実生数、出現実生の挙動及び実生の定着の程度を比較した。

播種方法は後述する5つの実験で共通であった。1つのコドラートまたは1つの石の周囲に、それぞれ100粒を播種した。直径15cmクラスの石が地表面の50%以上を占める調査区では石の周囲に、石がない調査区では10cm×10cmのコドラートを設置し播種した。自然集団からの種子が調査区内に散布されている可能性があるため、播種したコドラートの隣のコドラートはコントロールを設置した。石の周囲、石のないところそれぞれについて、10×2ペア(種子散布区とコントロール区のペア)のコドラートを設置した。1996年3月上旬から9月下旬にかけて、ほぼ1週間おきに各コドラート内の出現実生を個体識別し、死亡実生数とその死亡要因を調査した。各調査区に最高最低温度計を設置し、調査日から次の調査日までの期間における最高気温と最低気温を記録した。

野外での発芽実験に使用した種子は、1995年1月に府中市四谷地区で採取したものを鷲谷いづみ氏(筑波大学生物科学系)と多摩川を守る会より譲り受けた。種子は使用するまで冷蔵庫(4~10℃)で保管し、冠毛を取り除き虫に喰われているものとしいなを除去し、中身の充実したものを選別した。シャーレ上で発芽の予備実験(23℃、24時間明条件)を行い、99%が発芽することを確かめた(吸水後9日目までの発芽率)。四谷地区では、1996年3月17日に播種後、3月24日、4月3日、12日、20日、

27日、5月4日、11日、19日、6月1日、7月6日、29日、9月20日に発芽と生存の確認を行なった。草花地区では、1996年3月16日に播種後、4月8日、16日、17日、25日、5月1日、8日、15日、29日、6月20日、7月3日、7月17日、8月2日、9月28日に発芽と生存の確認を行なった。

### 3-1-1 播種実験1：発達段階の異なる局所個体群における種子発芽

カワラノギクの各局所個体群でどのような種子発芽と実生の定着のダイナミクスが起こっているのかを明らかにするために以下の場所で播種実験を行った。

- 1・カワラノギク高密度区（草花地区）
- 2・カワラノギク低密度区（草花地区）
- 3・カワラノギク高密度区（四谷地区）
- 4・カワラノギク低密度区（四谷地区）

### 3-1-2 播種実験2：密な群落を形成する場所における種子発芽反応

リターや砂が多く蓄積しパッチ状に密な群落を形成する植物が存在する場所では、カワラノギクの実生が見られない。このような場所で実生が見られない要因を明らかにするために以下の場所に播種した。

- 1・ハリエンジュ林床区 *Robinia pseudoacacia* site（草花地区）
- 2・オニウシニケグサ群落被陰区 *Festuca arundinacea* site（草花地区）
- 3・オギ群落被陰区 *Miscanthus sacchariflorus* site（四谷地区）

### 3-1-3 播種実験3：浮き石条件下における種子発芽反応

高密度のカワラノギク個体群が形成されるのは、浮き石の場所に限られることが観察された。浮き石を形成する場所であってもカワラノギクの実生が確認されない場所もあった。そこで、その要因を明らかにするために以下の場所で播種実験を行った。

- 1・コントロール（カワラノギク高密度区）
- 2・水際区 floodplain site（草花地区）
- 3・人工的裸地区 artificial open site（四谷地区）

水際は河川の増水によって冠水し、人工的裸地区は増水によって住宅地が冠水しないように作られた人工的な土手である。

### 3-1-4 播種実験4：土壌表面の物理的環境が種子発芽に及ぼす影響

かつてはカワラノギクの高密度区であった場所が時間経過とともに低密度になることが観察されている。低密度区では高密度区と比較して土壌表面の物理的な変化が見られる。このような変化が、種子発芽や実生の定着にどのような影響を及ぼすのかを明らかにするために草花地区の低密度の個体群内で以下の3つの処理区を設定し播種実験を行なった。

- 1・コントロール（無処理）“diminishing” site
- 2・コケ除去区 “removal moss” site

### 3・コケ・砂除去区 “removal sand & moss” site

石の状態はコントロール区とコケ除去区では、はまり石、コケ・砂除去区では浮き石の状態であった。

#### 3-1-5 播種実験5：オニウシノケグサが種子発芽に及ぼす影響

オニウシノケグサとカワラノギクは遷移の過程のごく初期に空いた裸地に侵入する。その後、遷移が進むにつれオニウシノケグサはパッチ状に密な群落を形成するが、カワラノギクの個体数は減少しやがて消滅する（倉本1995）。その要因としてオニウシノケグサからの物理的、化学的な影響が考えられる。この可能性を検討するために、以下の処理区を設定し播種実験を行なった。

1・コントロール（無処理）*Festuca aroundinacea* site

2・オニウシノケグサ除去区 removing *Festuca aroundinacea* site

オニウシノケグサ除去区では、地上部のオニウシノケグサの葉とリターを定期的に除去した。

表3-2 出現した実生の累積数、生存した実生数、観察された実生の最大数

調査地点 /実験区	出現した実生の 累積数	観察された実生の 最大数	生存した実生数
四谷調査地			
カワラノギク高密度区	130	105	0 (20-Sep)
カワラノギク衰退区	43	35	1 (20-Sep)
人工空白区	54	23	6 (20-Sep)
オギ群落被陰区	-	267	0 (28-Sep)
草花調査地			
カワラノギク高密度区	59	37	2 (28-Sep)
カワラノギク低密度区	12	11	1 (28-Sep)
コケ除去区	5	2	0 (28-Sep)
砂・コケ除去区	74	32	0 (28-Sep)
オニウシノケグサ群落被陰区	-	289	15 (2-Aug)
オニウシノケグサ除去区	-	430	114 (2-Aug)
ハリエンジュ除去区	-	222	0 (8-May)
低水敷区	70	60	0 (28-Sep)

#### 3-2 移植実験

カワラノギクの低密度区では新たな実生の定着がない。そこで、種子発芽後の実生の定着に及ぼす物理的、化学的要因を検討するために移植実験を行った。

1996年4月29日にピートバンに播種し恒温器内(23℃、24時間明条件下)で発芽させた。1996年5月24日に、赤玉土をいれたフィジーポットに実生を移植した。東京都立大学理学部圃場にて本葉が5~6枚、高さが5~6cmになるまで育て、高密度区および低密度区に1m×1mのコドラートを5個設置し、1996年6月30日に各コドラートに10個体ずつ移植した。石と石の間の砂やコケを除去し、石と石の間にフィジーポットの一部を破き、根が直接その場所の砂と接触するようにし、除去した砂をかけたのち水を十分に与えた。また、翌日にも水やりを行った。1996年7月18日、8月2日、9月29日、1997年4月21日に両区の移植個体の生存を調査した。

### 3-3 統計解析方法

播種実験1の結果は、局所個体群と処理区との2元配置の分散分析を行い、播種実験3と4では、Kruskal-Wallis検定を行った後、有意差が検出された場合はNonparametric Tukey-type comparisonsを行った。播種実験5と移植実験の結果では、Mann-Whitney U検定を行った。

## 4. 結果

### 4-1 種子発芽の局所個体群間での比較

最高気温は草花地区と四谷地区の間で大きな差がなかったが、最低気温は四谷地区が草花地区より高い傾向が見られた(図3-4)。2調査地点における播種実験による実生の出現数生存数を表2に

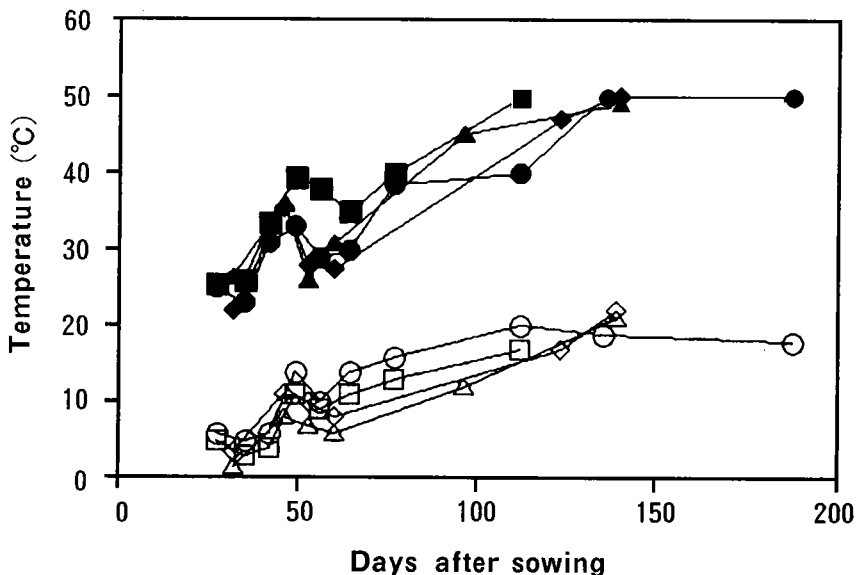


図3-4 草花地点と四谷地点における最低温度と最高温度(1996年4月-8月)

黒い記号および白い記号は、それぞれ最高気温と最低気温を表す。◇・△・○・□の記号はそれぞれ、草花調査地のカワラノギク高密度区・草花調査地のカワラノギク衰退区・四谷調査地のカワラノギク高密度区・四谷調査地のカワラノギク低密度区を示す。



まとめる。二元配置の分散分析では、処理区間内と局所個体群間内では統計的に有意に差がみられたが、処理区と局所個体群の交互作用には有為な差は検出されなかった（表3-3）。

表3-3 微環境と調査場所の違いによる2元分散分析  
 微環境はカワラノギク高密度区とカワラノギク低密度区、調査場所は草花と四谷

要因	df	F-Value	P-Value
微環境	1	12.182	0.0013
調査場所	1	7.058	0.0117
微環境 × 調査場所	1	1.085	0.3044

#### 4-2 密な群落下での種子発芽

ハリエンジュ林床区、オニウシノケグサ群落被陰区、オギ被陰区では、播種後20日目に最大現存個体数を示し、播種数の20%から30%の個体数を確認した（図3-5）。ハリエンジュ林床区は1996年5月8日時点でコードラートが壊され、それ以後の実生の調査ができなかった。ハリエンジュ林床区と

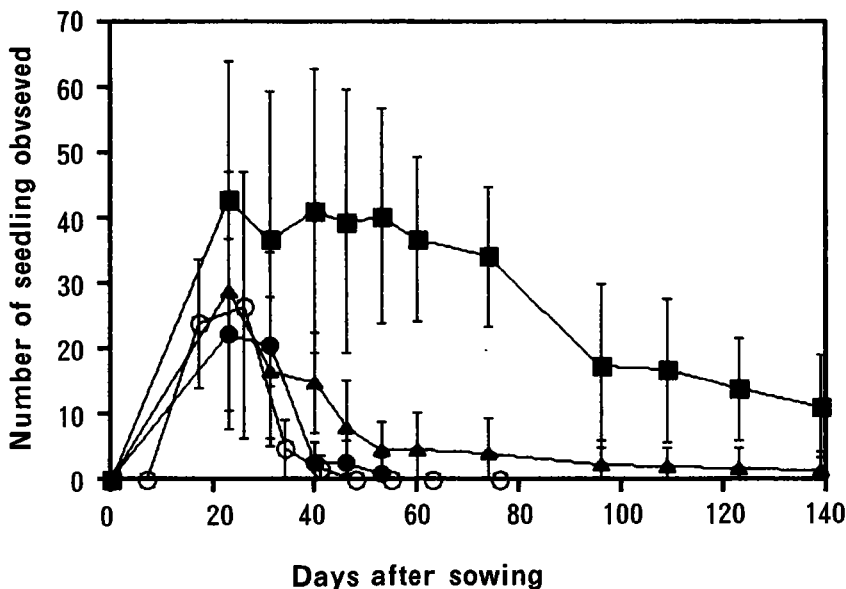


図3-5 種子播種実験のコードラートで観察された実生数の時間変化

4 処理区に10コードラートを設定し、各コードラート（10cm×10cm）当たり100個の種子が播種された。平均と標準偏差が示されている。

- …オギ群落被陰区      ●…ハリエンジュ林床区      ■…オニウシノケグサ処理区
- ▲…オニウシノケグサ群落被陰区

オギ処理区は四谷調査地、他の3処理区は草花調査地に設定された。

オニウシノゲサ群落被陰区での主な実生の死亡要因は、虫による食害であった。オニウシノゲサ被陰では、蛾の幼虫とカタツムリ（ウスカワマイマイ）が確認された。

#### 4-3 浮き石条件下での種子発芽

土壌表面が浮き石の場合の出現実生数は、水際区で $7.0 \pm 1.7$ 個体、カワラノギク高密度区（草花地区）で $5.9 \pm 1.8$ 個体、カワラノギク高密度区 四谷地区）で $13 \pm 3.4$ 個体、人工的裸地区で $5.4 \pm 1.5$ 個体（mean  $\pm$  S.E）であった。これらの処理の間に統計的に有為な差は見られなかった（図3-6）。

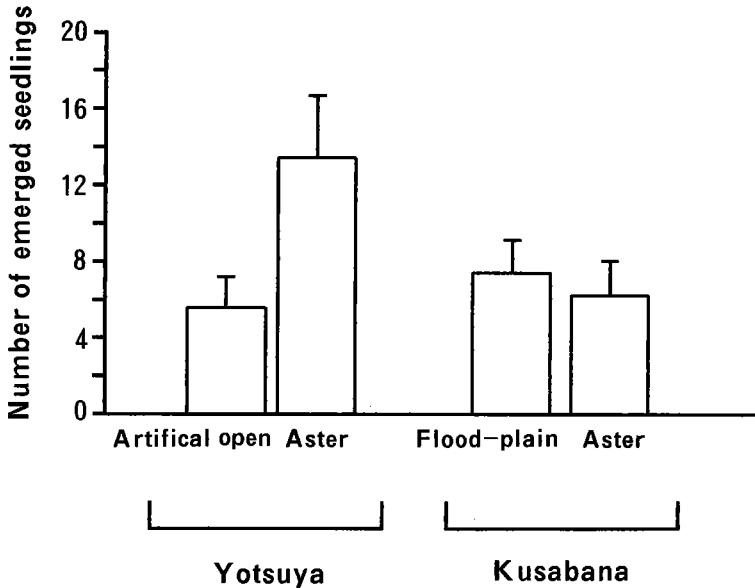


図3-6 草花調査地と四谷調査地における出現実生数の比較  
平均  $\pm$  1 標準誤差を示す。（ $P=0.1176$ , Kruskal-Wallis test）

#### 4-4 土壌表面の物理性が種子発芽に及ぼす影響

出現実生数はコントロール区（低密度区）で $1.2 \pm 0.6$ 個体、コケ除去区で $0.5 \pm 0.2$ 個体、コケ・砂除去区で $7.4 \pm 1.7$ 個体（mean  $\pm$  S.E）であった。またコントロール区とコケ除去区およびコントロール区とコケ・砂除去区の間には統計的に有為な差が見られた（図3-7）。

#### 4-5 オニウシノゲサが種子発芽に及ぼす影響

出現実生率は、コントロール区（オニウシノゲサ被陰区）とオニウシノゲサ除去区においてそれぞれ、30%と40%以上であった。コントロール区とオニウシノゲサ除去区の間で調査日に生存していた個体の積算数に有意な差が見られた（図3-8）。9月まで生存した出現実生数は、オニウシノゲサ除去区では51個体、コントロール区では1個体であった。また、オニウシノゲサ除去区で

は当年に花茎を発達させた個体は2個体であった。オニウシノケグサ除去区にはアレチマツヨイグサ *Oenothera biennis*、オオブタクサ *Ambrosia trifida*などが侵入してきた。オニウシノケグサ除去区では実生が虫などに喰われている形跡を確認したが、オニウシノケグサ群落被陰区ほど顕著ではなかった。

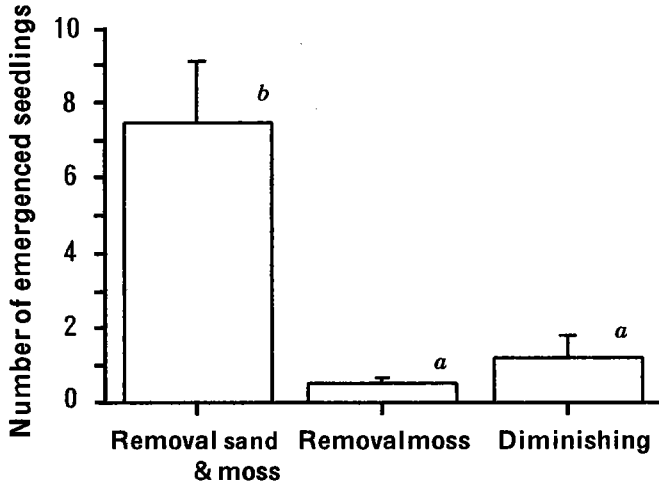


図3-7 草花調査区の異なる微環境における出現実生数の比較

10コードラートの平均±1標準誤差を示す。

異なる記号は Tukey タイプのノンパラ多重比較により5%レベルで有意に異なることを示す。

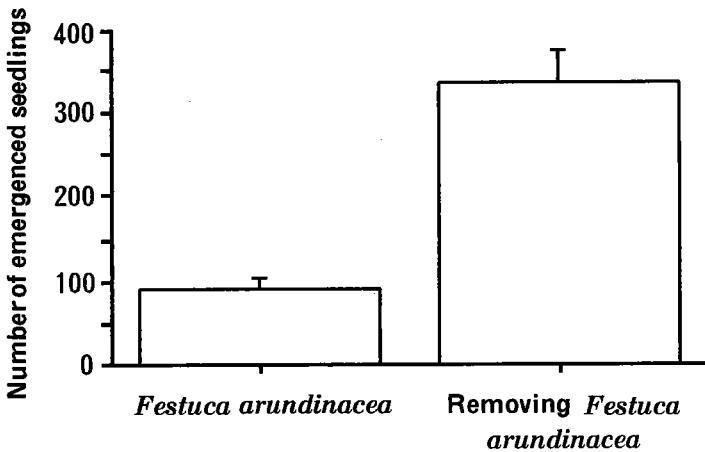


図3-8 オニウシノケグサ群落被陰区とオニウシノケグサ除去区における出現実生数の比較

10コードラートの平均±1標準誤差を示す。

#### 4-6 草花地区と四谷地区の出現実生の変動

草花地区と四谷地区の両地区とも播種約20日後に高い出現実生数を確認した(図3-9, 3-10)。また、出現実生数は日変動がみられ、降水後には多くの出現実生数が確認された。

#### 4-7 移植実験

移植後322日目までの生存個体数は、高密度区では $0.2 \pm 0.20$ 個体、低密度区では $0.8 \pm 0.58$ 個体(mean  $\pm$  S.E)であった。低密度区でも移植個体の定着は可能であった。また、高密度区と低密度区との間で生存率に有為な差は検出されなかった(図3-11)。

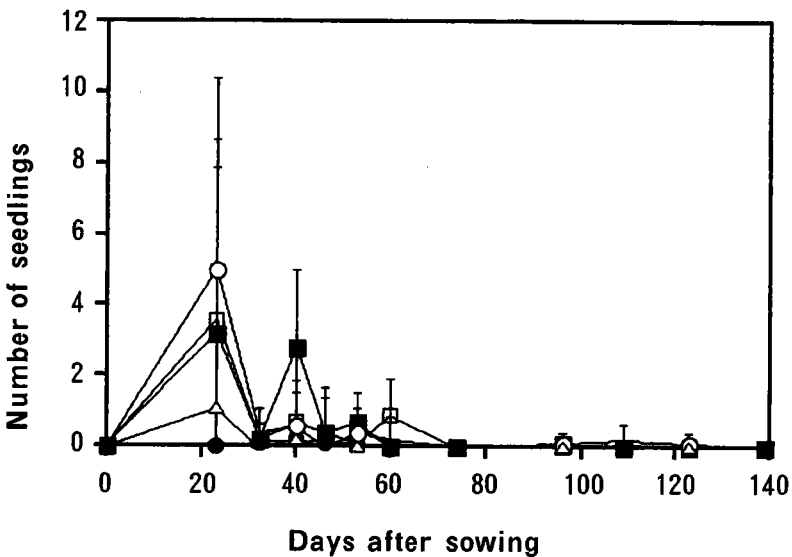


図3-9 草花調査区の5微環境の種子播種実験においてコードラートで新しく出現した実生数の時間変化

10コードラートにおける平均と標準偏差を示す。

- |              |              |
|--------------|--------------|
| □…カワラノギク高密度区 | △…カワラノギク低密度区 |
| ●…コケ除去区      | ■…砂・コケ除去区    |
|              | ○…水際区        |

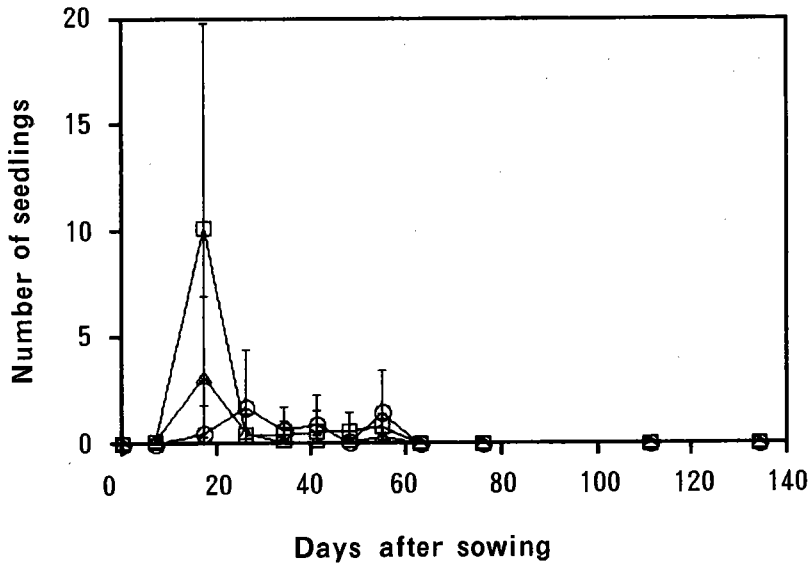


図3-10 四谷調査地3 微環境の種子播種実験における新しく出現した実生数の時間変化

10コードラートにおける平均と標準偏差を示す。

□…カワラノギク高密度区      △…カワラノギク低密度区      ○…水際区

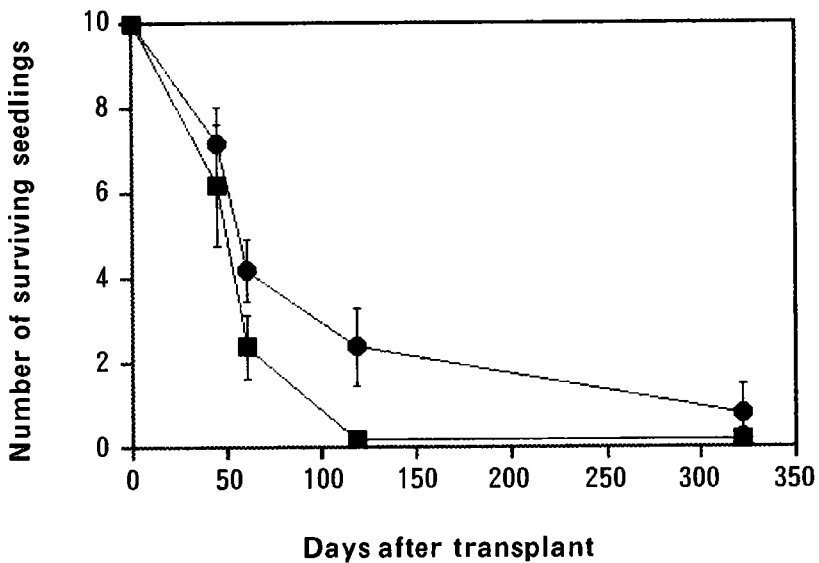


図3-11 移植実験における生存実生数の時間変化

10個の実生が2カ所の5個のコードラート(各1m x 1m)に移植された。

●…砂・コケ優占区      ■…カワラノギク高密度区

## 5. 考 察

### 5-1 土壤表面の変化に伴う種子発芽

カワラノギク低密度区であっても、土壤表面を浮き石の状態した処理区で高い出現実生数を示した。また、他の浮き石条件（高密度区・人工的裸地区・水際区）でも高い出現実生数が確認された。これらの調査区で共通する石の状態は浮き石である。このことは、(1) 石の状態（浮き石・はまり石）、(2) 石の状態に伴う石下の湿潤状態の持続性、(3) 石の状態に伴う種子の飛ばされにくさ、(4) コケの有無が推察された。観察から、はまり石（カワラノギク低密度区・コケ除去区）と浮き石（コケ・砂除去区やカワラノギク高密度区）とでは浮き石下の砂の方が湿潤状態が長く保持された。この湿潤は石の表面に付着する朝露によって生じた。また、コケ除去区では石と石の回りに蓄積した砂が露出し雨粒によって表面に起伏を生じた。この砂は晴天日に乾燥し風によって飛ばされたので、種子も風に飛ばされると推測した。また、発芽後定着できないのは実生の根が土壌に入り込めず乾燥にさらされたためであった。コケ上でも種子発芽は可能だが、実生の根はコケの層を通りぬけて砂・土壌層に到達することができない（倉本ら1997）。

### 5-2 他種間との種子発芽反応

帰化植物の一つであるオニウシノケグサ被陰区やオニウシノケグサ除去区で、カワラノギクの実生が多数発芽し、特にオニウシノケグサ除去区では多くの実生が定着した。河辺植生の構成種には帰化植物が多く、多摩川の河辺植生の帰化植物率は27%に上る（服部 1988）。帰化植物の侵入にとまない、カワラノギクと競合する種が増加する。なかでもオニウシノケグサは1960年代以降に高頻度で見られるようになった。オニウシノケグサは、カワラノギクの生育地に密な植被を形成する。そのため、オニウシノケグサの侵入定着はカワラノギクの局所個体群の存続期間を減少させると考えられる。また、オニウシノケグサが分泌する化学物質がカワラノギクの発芽や定着を阻害する可能性もある。しかし、オニウシノケグサ除去区で、多くの実生が発芽し定着したことからそのような化学物質の存在は考えにくい。

オニウシノケグサ被陰区、ハリエンジュ林床区、オギ被陰区のようにリターが堆積し、土壌に有機物が含まれる場所では、多くの出現実生数を確認したがその後の実生の定着は見られなかった。一般にカワラノギクは浮き石で石と石の間にリターや砂の蓄積のないところで見られるが、リターによる成長阻害は見られなかった。リターが堆積する場所で実生がみられない要因には、(1) 種子がリターの上に留まり発芽しても土壌まで根が届かず乾燥で死亡すること、(2) 実生が昆虫の幼虫やカタツムリなどの食害を受けること、(3) 他の植物によって実生が被陰されることがあげられる。

オニウシノケグサ除去区での定着個体数はオニウシノケグサ被陰区と比較して有意に高かった。また、オニウシノケグサ除去区では生存個体ももっとも多く、一年目に繁殖を行う個体もあった。このことから下草を除去することによってカワラノギクの生育可能なパッチを形成できることが明らかに

なった。また、四谷地区の人工裸地区では多くのコセンダングサの実生がカワラノギクの実生に比べ著しく早く成長した。カワラノギクの実生の成長は、コセンダングサによる被陰によって阻害されたと考えられ、実生の定着や成長には良好な光条件が必要であることが示唆された。カワラノギクが現在生育していないどの調査区でも、発芽が阻害される現象はみられなかった。したがって、これらの調査区で新たな個体が見られないのは種子の供給量が少ないためと、発芽後の死亡率が高いためと推察した。また、実生の定着の段階における死亡要因（捕食と乾燥と被陰）は調査区によって大きく異なることが明らかになった。

オニウシノケグサ除去区以外のすべての調査区において、実生はほとんど定着できなかった。比較的多くの出現実生数が見られた高密度区でも9月まで生存した個体は播種した1000粒中2個体、低密度区で1個体であった。したがって、個体群維持に十分な実生を供給するためには、万単位の数の種子が供給される必要がある。現在、種子を供給する個体数は激減しそれともなって総種子生産数も減少している。気候は年変動し開花個体や総種子生産数も変動することから、発芽率や実生定着率も年変動することが予想され、今後さらに継続的な調査が望まれる。

### 5-3 局所個体群間での種子発芽

播種後20日目の出現実生数は草花地区より四谷地区で高く、自然状態では四谷地区で草花地区よりも約二週間ほど早く芽生えの出現が確認された。恒温器内での発芽実験によると5℃と10℃におけるカワラノギクの最終発芽率は、それぞれ20%と90%と大きく異なり、積算温度が発芽に影響することが明らかにされている（Washitani 1997）。最低気温は草花地区の方が低い傾向がみられ、四谷地区に比べて発芽に必要な積算温度に達するのにより多くの日数を要したと考えられる。これが草花地区と四谷地区の間の実生出現時期の違いの要因の一つであると推察される。

## 6. 結論

カワラノギクが生育する環境は、洪水によって形成された浮いた石によって特徴づけられる。現在では河原に堰を設置し流量を調節しているために洪水はほとんど起こらない。そのため、洪水によってカワラノギクの生育環境が新たに形成されることが少なくなった。浮き石条件で出現実生数が増えることから、浮き石を人工的に設置することで種子発芽のセーフサイトを確立することができるであろう。河原では発達段階の異なるカワラノギクの個体群がパッチ状に点在する。このようなメタ個体群を形成する植物を保全するためには、洪水にかわって新たに生育可能なパッチの形成をうながす河川の管理が不可欠である。

## 7. 引用文献

- 倉本 宣 1995. 多摩川におけるカワラノギクの保全生物学的研究. 緑地学研究, No.15東京大学大学院  
緑地学研究室.
- 倉本 宣 1995. 多摩川におけるカワラノギクの保全生物学的研究. 日本生態学会関東地区会報,  
44 : 7-10.
- 倉本 宣・加賀屋美津子・可知直毅・井上 健 1997. カワラノギクの個体群構造と実生の定着のセー  
フサイトに関する研究. ランドスケープ研究(日本造園学会誌) 60 : 557-560.
- 服部 保 1988. 河川の雑草群落. 日本の植生侵略と攪乱の生態学. pp. 54-61. 東海大学出版(奥  
田 重俊、佐々木 寧編 1996. 河川野環境と水辺の植物—植生の保全と管理—. ソフトサイエ  
ンス社より引用)
- 鷲谷いづみ・矢原徹一 1996. 保全生態学入門—遺伝子から景観まで. 文一総合出版.
- 鷲谷いづみ 1996. 休眠・発芽特性と土壌シードバンク調査・実験法. 保全生態学研究, 1 : 89-98.
- Husband, B. C. and Barrett, S. C. H. 1996. A metapopulation perspective in plant population  
biology. *Journal of Ecology*, 84 : 461-469.
- Hanski, I. A. and Gilpin, M. E. (ed.). 1997. *Metapopulation biology: Ecology, Genetics, and  
Evolution*. Academic Press. San Diego .Inoue, K., Washitani, I., Kuramoto, N. and  
Takenaka, A. 1994. Factors controlling the recruitment of *Aster kantoensis*(Asteraceae)  
I. Breeding system and pollination system. *Plant Species Biology*, 9 : 133-136.
- Maki, M., Masuda, M. and Inoue, K. 1996. Genetic diversity and hierarchical population  
structure of rare autotetraploid plant *Aster kantoensis* (Asteraceae). *American Journal  
of Botany*, 83 : 296-303.
- Takenaka, A., Washitani, I., Kuramoto, N. and Inoue, K. 1996. Life history and demographic  
features of *Aster kantoensis*, an endangered local endemic of floodplains. *Biological  
Conservation* , 78 : 345-352.
- Washitani, I., Takenaka, A., Kuramoto, N. and Inoue, K. 1997. *Aster kantensis* Kitamura,  
an endangered flood plain endemic plant in Japan : Ability to form persistent soil seed  
banks. *Biological Conservation*, 82 : 67-72.



# 第4章 多摩川におけるカワラノギクの生育地の特性 についての研究

倉本 宣・井上 健

## 1. はじめに

礫の多い河川の中流部の乾燥した立地には河原に固有の植物が多い。カワラノギクもその一つである。カワラノギクの分布域は関東地方から東海地方の一部の河川に限られており、レッドデータブックには危急種として位置づけられている（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）。このカワラノギクとその生育地を保全するために、一連の研究を行ってきた（Inoue et al. 1994, 倉本 1995, 倉本他 1992, 倉本他 1995）。この論文はその一環としてカワラノギクの生育地の特性を記載し、カワラノギクの保全策を考察することを目的とした。河辺植生の分布については猶原（1945）によって安定帯、半安定帯、不安定帯の3つのゾーンへの区分が行われた後、奥田（1978）によって植物社会学的な体系化が行われている。河辺植生構成種の分布は、河川特有の次のような環境要因の影響を強く受けることが知られている。河辺植生構成種の組成等の群落特性は水面からの高さ（Johnson et al. 1976）や水面からの高さに関連のある諸要因、すなわち冠水頻度（Johnson et al. 1976, 倉本 1984）、冠水期間（Robertson et al. 1978）、土壤水分（Hosner & Minkler 1963）、土性（倉本他 1993, Robertson et al. 1978）、攪乱の受けやすさ（石川 1991）によって大きな影響を受けるとされている。このような個別の環境要因の総合的な指標として微地形をとらえる試みが行われている。加藤ら（1993）は小貝川において微地形を中心に河辺植生を構成する群落の分布について検討し、総合的な環境としての微地形の有効性を明らかにしている。また、鈴木（1984）は秋川市（現あきる野市）域の多摩川において、カワラノギクの生育地の微地形について予備的な検討を行い、カワラノギクは高水位河床に生育することや、ある横断面においては稀に水流の流れる流路に生育することを示している。

そこで、本論文では、生育地の特性として、水面からの高さ、冠水頻度などを総合的に反映する環境の軸として微地形を取り上げ、カワラノギクの生育地の微地形を記載するとともに、河辺植生の優占種の微地形に対する分布を明らかにすることにした。これを基に保全策について論じるとともに、カワラノギクの単位個体群を含む群落の植被率を記載することにした。

## 2. 調査地と研究方法

多摩川には6つのカワラノギクの地域個体群が存在する（倉本 1995, 倉本他 1995）が、最小の地域個体群である昭島市拝島町の地域個体群9）を除く5つの地域個体群、すなわち青梅市友田、秋川市草花、秋川市小川、日野市石田、府中市四谷の地域個体群を対象とした（図4-1）。調査は地域個体群を構

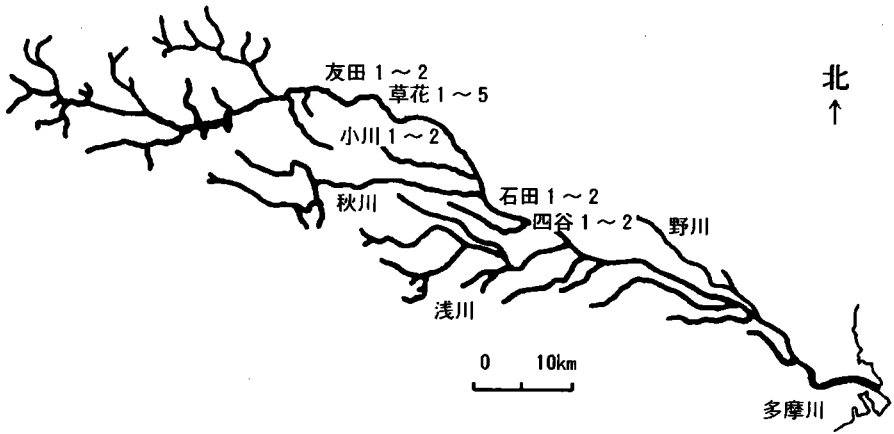


図4-1 調査地

数字はベルトトランスセクトの名称を示す。四谷は左岸、その他は右岸。

成する単位個体群を通るように幅1mのベルトトランスセクトを設定し、それを長さ1mに分割した方形区ごとにカワラノギクの個体数と優占種と植被率を記録し、地形の変曲点ごとに水面からの高さを水準測量によって測定した。

水準測量の結果を用いて、河川敷の横断面図を作成した。

横断面図を基に、微地形を9つに区分した(表4-1、図4-2)。すなわち、低水地、流路斜面、中水地、中水地凹地、高水地斜面、高水地、高水地凹地、堤防法面、その他人工改変地である。水面からの高さに着目すると低水地、中水地(流路斜面、中水地、中水地凹地)、高水地(高水地斜面、高水地、高水地凹地)、堤防敷(堤防法面)の4つにまとめることができる。過去の流れの位置を考えると、中水地凹地と高水地凹地は過去には低水地と同様に水際であったと考えることができる。加藤ら1993)は凹地を凹地斜面と凹地底に区分しているが、この論文で対象とした多摩川では大規模な凹地は稀で

表4-1 微地形分類の基準

分類	基準
1 低水地	流水の水面に直に接して存在する平坦図
2 流路斜面	低水地と中水地の間の斜面
3 中水地	冠水することのある低位の平坦面
4 中水地凹地	中水地に囲まれた凹地(増水時には流路となる)
5 高水地斜面	中水地と高水地の間の斜面
6 高水地	冠水することのない高位の平坦面
7 高水地凹地	高水地に囲まれた凹地
8 堤防法面	人工的に形成された堤防の法面
9 人工改変地	グランド等、人工的な造成の形跡が明らかな堤外地

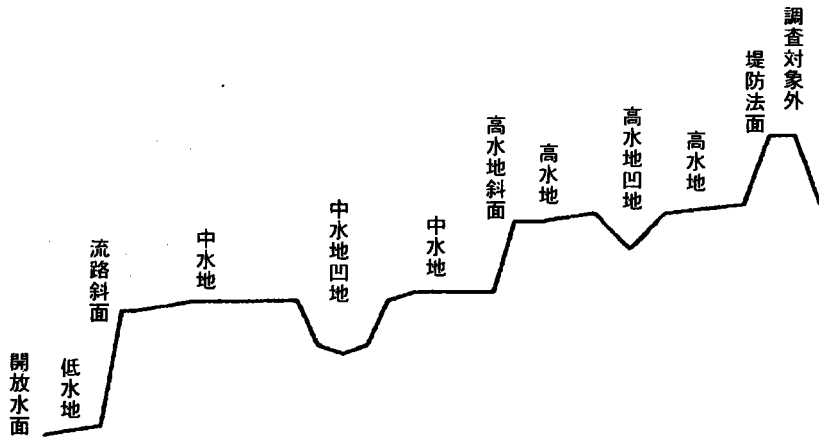


図 4 - 2 横断面の模式図

あったので、ここでは一括して凹地として取り扱った。

微地形区分に対する優占種の分布図を作成し、特化度（武内 1976）を計算した。特化度はつぎの式であらわされるので、優占種と微地形との間に関連がない場合の期待値に対する実測値の比ということになる。

特化度 = (ある微地形に占めるある優占種の方形区数 / ある微地形の方形区数) / (ある優占種の方

表 4 - 2 微地形に対する優占種とカワラギクの特化度

	低水地	流路 斜面	中水地	中水地 凹地	高水地 斜面	高水地	高水地 凹地	堤防 法面	人 工 改変地
オニウシノケグサ	0	1.57 *	1.16 *	0.93	0.83	1.11	0.42	0.26	0.17
オギ	0	0.54	1.56 *	0.78	0.32	0.42	0	0	1.21
ニセアカシア	0	0	1.78 *	0.70	0	0.60	0.29	0	0
ススキ	0.33	1.46	0.80	0.54	1.49	1.59 *	2.71 *	2.95 *	0.27
ツルヨシ	0.98	1.53	1.18	1.91 *	0	0	0	0.75	0
オオブタクサ	0	0	0.64	2.03 *	6.47	0.31	3.00 *	0.21	0.81
自然裸地	12.78 *	3.83 *	0.57	0.42	0	0	0	0	0
ヨモギ	3.44 *	0	1.24	1.01	2.08	0.60	0	0	0
イヌコリヤナギ	11.15 *	0.91	0.40	1.97 *	0	0	0	0	0
シバ	0	0	1.28	0	0	1.04	0	7.00 *	0
カワラノギク	1.25	1.35	1.56 *	0.55	0.67	0.56	0	0	0

\* 5%水準で有意

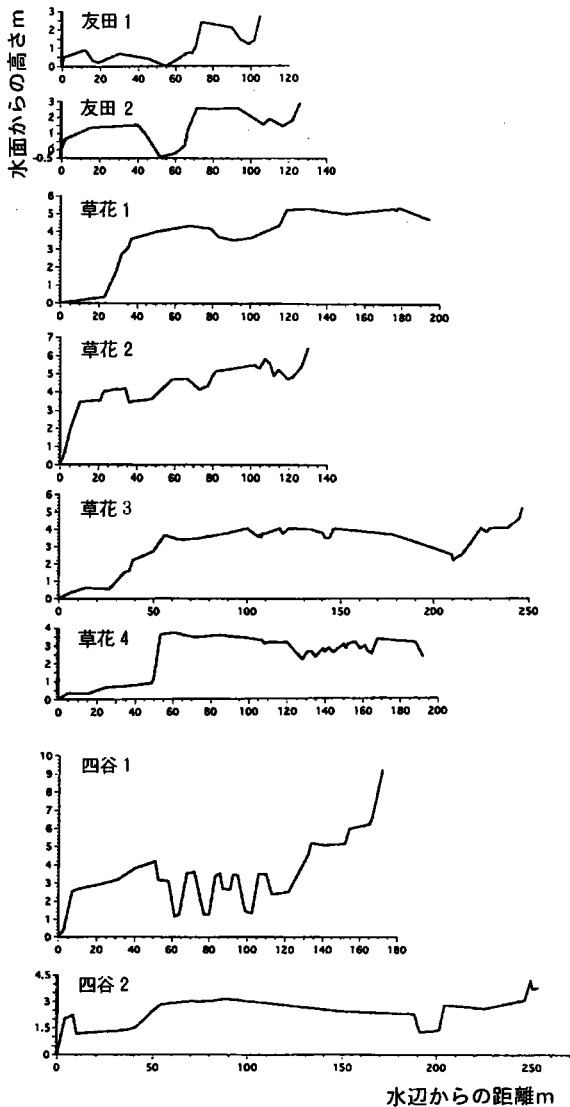


図 4 - 3 横断面図

幅は100~300mまでさまざまであった。この横断面図をもとに微地形区分の基準(表 4 - 1)に基づいて微地形区分を行った。微地形区分ごとの方形区の数(図 4 - 4)のようであった。多い順に中水地、中水地凹地、高水地、人工改变地、流路斜面、堤防法面、低水地、高水地斜面、高水地凹地であった。中水地が全体の方形区の数(図 4 - 4)の半数程度を占めていた。

優占種のなかで高い頻度で出現した種は多い方から順にオニウシノケグサ、オギ、ニセアカシア、ススキ、ツルヨシ、オオブタクサ、自然裸地、ヨモギ、イヌコリヤナギ、シバであった。自然裸地は便宜的に優占種の一つとして扱うことにした。

微地形と優占種との結びつきについては、上で述べた出現方形区数の多い10種の優占種の微地形に対する分布を図 4 - 4 に示した。5%水準で有意な結びつきがある優占種と微地形の関係はつぎのよう

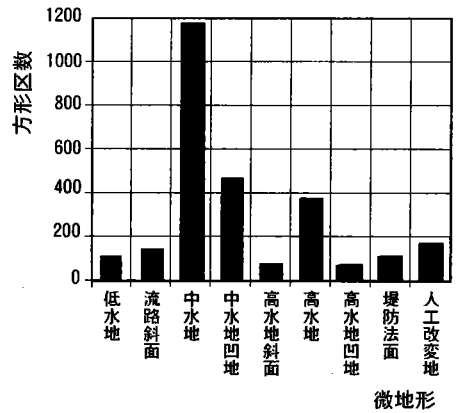


図 4 - 4 各微地形の方形区数

形区数/全方形区数)

特化度が1を越える場合には、2×2分割表のカイ二乗検定によって有意性を検討した。カワラノギクが出現した方形区についても同様の解析を行った。

カワラノギクの生育していた方形区の植被率をヒストグラムで示した。調査は1995年4月下旬から5月上旬にかけて行った。この時期は大型草本が成長の途上にあつたので、植被が鬱閉している方形区はまだ稀であった。

### 3. 調査結果

横断面図は図 4 - 3 のようであった。カワラノギクの生育している岸の測量を行ったが、その

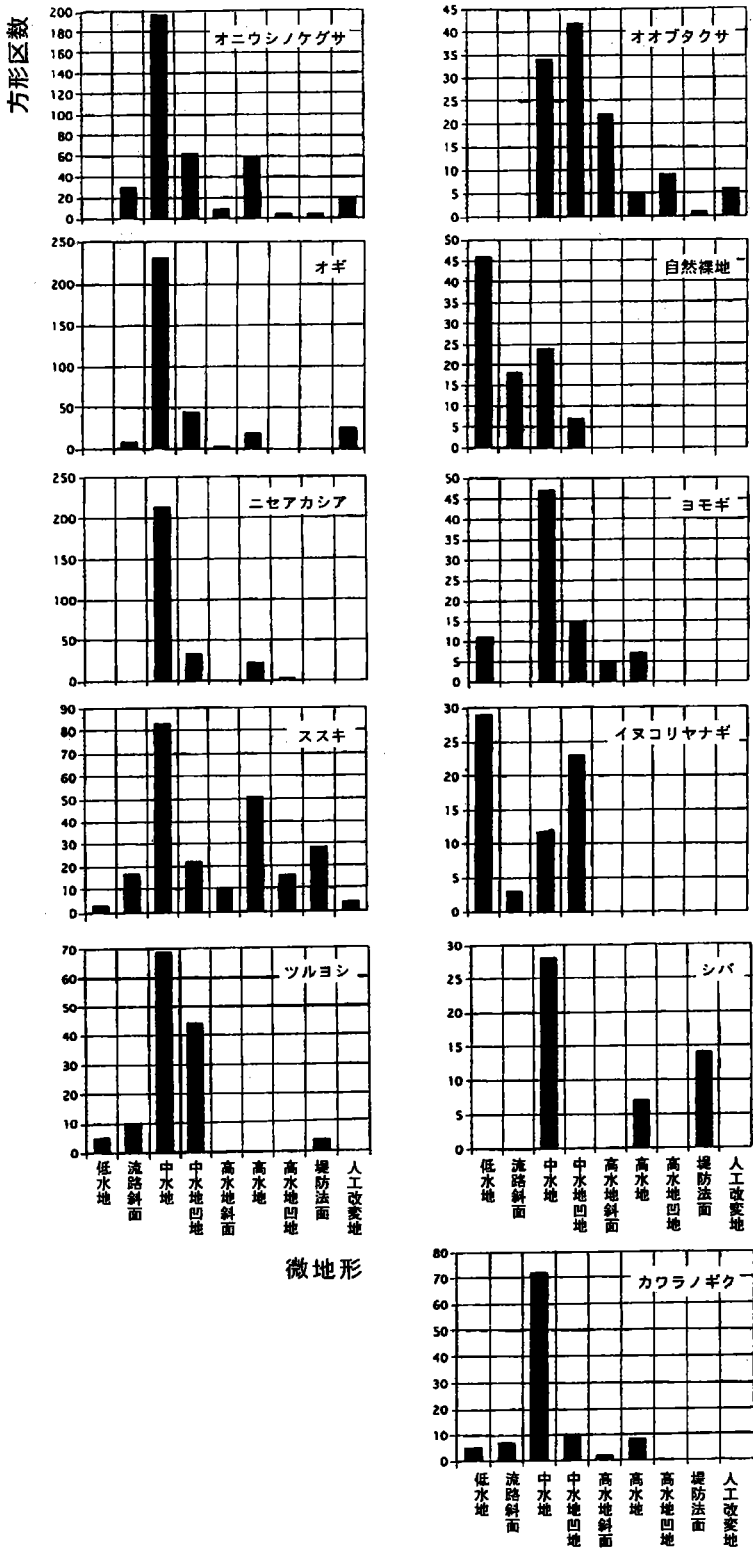


図 4 - 5 微地形に対する優占種とカワラノギクの分布

ある(表4-2)。オニウシノケサは流路斜面、中水地に、オギは中水地に、ニセアカシアは中水地に、ススキは高水地、高水地凹地、堤防法面に、ツルヨシは中水地凹地に、オオブタクサは中水地凹地、高水地凹地に、自然裸地は低水地、流路斜面に、ヨモギは低水地に、イヌコリヤナギは低水地、中水地凹地に、シバは堤防法面に結びついていた。この傾向を微地形分類からみると、低水地に結びついた種はヨモギ、低水地と流路斜面は自然裸地、低水地と中水地凹地はイヌコリヤナギ、中水地凹地はツルヨシ、流路斜面と中水地はオニウシノケサ、中水地はオギとニセアカシア、凹地はオオブタクサ、水面からの高さが高い高水地、高水地凹地、堤防法面はススキ、堤防法面はシバであった。シバについては人工的な植栽によるものと推定される。

次にカワラノギクの出現した方形区の微地形を整理した(図4-5)。カワラノギクは低水地、流路斜面、中水地、中水地凹地、高水地斜面、高水地に分布し、特化度が1より高く有意に結びついていた微地形は中水地であった(表4-2)。

カワラノギクの生育している方形区の植被率を図示したところ、植被率の低い方形区に相対的に高い頻度で出現していた(図4-6)。

#### 4. 考 察

カワラノギクの生育場所は水面からの高さがやや高く土壌が礫質の立地であることを既に明らかにした(倉本他 1992, 1993)が、この研究では中水地で植被率の低い立地との結びつきが強いことが判明した。この立地は空中写真で読み取ることが可能であるので、空中写真を解析することにより、過去に遡ってカワラノギクの生育可能なパッチの面積や配置の変遷を検討することが可能になった。

カワラノギクと結びつきの強い中水地は、オギ、ニセアカシア、オニウシノケサとの結びつきも強かった。ニセアカシアとオニウシノケサは同所的に出現することも多く(倉本 1984, 倉本他 1993)、オギとは異なる環境要求性を持っている可能性がある。

オニウシノケサはカワラノギクの単位個体群を含む群落に90%以上の頻度で出現する帰化植物で(倉本他 1992)、密な植被を作るのでカワラノギクの生育可能なパッチを速く消失させたり、旺盛な繁茂によってカワラノギクの単位個体群を短時間のうちに衰退させると考えられる。カワラノギクの保全のためにはカワラノギクの個体群の周囲のオニウシノケサを刈り取り、カワラノギクと競合しないようにした方がよい。ニセアカシアはカワラノギクと共存することは稀であるが、これはニセアカシアに被陰されるとカワラノギクが生育できないのでニセアカシアによってカワラノギクの生育場所が奪われているからであると解釈できる。ニセアカシアはカワラノギクと同様の礫質の立地に生育するので、カ

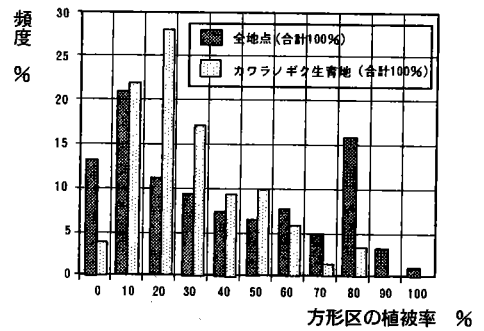


図4-6 方形区の植被率とカワラノギクの出現頻度との関係

ワラノギクの生育可能なパッチがニセアカシアの繁茂によって減少している危険性がある。また、ニセアカシアは多摩川で近年、繁茂している帰化植物で、河辺植生固有種の生育場所を奪うことが危惧されている（星野 1995）。樹木の少ない多摩川の河原に帰化植物であっても樹林が成立することを歓迎する意見もあるが、河辺植生の保全の観点に立つとき、ニセアカシアを除伐してこれ以上の繁茂を防ぐ必要があると考えられる。

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を把握することは保全にとって重要である（van der Maarel 1988）。特に個体群と生育可能なパッチの消失と生成のターンオーバーの研究（Thomas et al. 1992）はカワラノギクのような遷移の初期に出現する種の保全を論じる際に欠くことのできない情報を提供するであろう。さらに、生育可能なパッチの空間的な配置（9）の経時的な変化がカワラノギクの多摩川メタ個体群の衰退に及ぼした影響について検討することは、衰退しつつある多くの種の保全を考えるうえでも有効である。

カワラノギクのメタ個体群の占有面積の経時的な変化についてこれまで植生図を用いて解析してきた（倉本他 1992）が、メタ個体群の占有場所と生育可能なパッチの面積や空間的な配置との関係を空中写真を利用して検討することが今後の課題となる。このとき、カワラノギクの生育可能なパッチをより高い精度で推定するために、微地形の分類を今回行った横断面方向の記載だけでなく、蛇行区間内の位置も含めて検討し、中水地を細分したい。

## 引用文献

- 星野義延 1995. 多摩川流域の水辺植生とその分布特性. 第42回日本生態学会大会講演要旨集 S13-4.
- Hosner, J.F. & Minckler, L.S. 1963. Bottomland hardwood forests of southern Illinois -- regeneration and succession. *Ecology* 44 : 29-41.
- Inoue, K., Washitani, I., Kuramoto, N. & Takenaka, A. 1994. Factors controlling the recruitment of *Aster kantoensis* (Asteraceae) I. Breeding system and pollination system. *Plant Species Biol.* 9 : 133-136.
- 石川慎吾 1988. 揖斐川の河辺植生 I. 扇状地の河床に生育する主な種の分布と立地環境. *日生態会誌* 38 : 73-84.
- 石川慎吾 1991. 揖斐川の河辺植生 I I. 扇状地域の砂礫堆上の植物生態. *日生態会誌* 41 : 31-43.
- Johnson, W.C. Burgess, B.L. & Kremmerer, W.K. 1976. Forest overstory vegetation on the Missouri River floodplain in North Dakota. *Ecol Monogr.* 46 : 59-84.
- 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 1984. 多摩川河辺植物群落の帯状分布とその人間活動による変化 *造園雑誌* 47(5) : 257-262.
- 倉本 宣 1995. 多摩川におけるカワラノギクの保全生物学的研究. *緑地学研究* 15 : 1-120.

- 倉本 宣・井上健・鷺谷いづみ 1993. 多摩川中流の流水辺における河辺植生構成種の分布特性についての研究. 造園雑誌 56(5): 163-168.
- 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.
- 倉本 宣・鷺谷いづみ・井上健 1995. 多摩川におけるカワラノギクの個体群の分断化とその保全における種子散布の役割. ランドスケープ研究 58(5): 113-116.
- 猶原恭爾 1945. 荒川河原植物群落の生態学的研究並びに其の治水植栽と高水敷牧場化. 資源科学 研集報 8: 1-155.
- 奥田重俊 1978. 関東地方における河辺植生の植物社会学的研究C. 横浜国立大学環境科学研究センター紀要 4(1): 43-112.
- Robertson, P. A., Weaver, G.T. & Cavanaugh, J. A. 1978. Vegetation and tree species pattern near the northern terminus of the southern floodplain forest. Ecol. Monogr. 48: 249-267.
- 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.
- 武内和彦 1976. 景域生態学的土地評価の方法. 応用植物社会学研究 5: 1-60.
- Thomas, C.D., Thomas, J.A. & Warren, M.S. 1992. Distribution of occupied and vacant butterfly habitats in fragmented landscapes. Oecologia 92: 563-567.
- van der Maarel, E. 1988. Vegetation dynamics: patterns in time and space. Vegetatio 77: 7-19.
- 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頁, 日本自然保護協会・世界自然保護基金日本委員会.



## 第5章 カワラノギクの遺伝様式と集団の分化

牧 雅之・増田理子・井上 健

### 1. はじめに

カワラノギク (*Aster kantoensis* Kitamura) は、関東・中部地方の比較的大きな河川の河原に分布する1回繁殖型の多年生草本である。この植物は、「我が国における保護上重要な植物」(通称、レッドデータブック) には、「危険 (vulnerable)」種として、リストアップされている。レッドデータブックでは、この植物が分布する河川として、安倍川、多摩川、鬼怒川、相模川の4河川があげられている。

カワラノギクは、河川の氾濫によって作られた、新しい空き地にいち早く侵入し、多くの種子を生産して、しばしば大集団を形成する。しかし、この大集団は長い時間維持されることはない。時間が経つに連れて、カワラノギクよりも競争力の上で勝る多年生草本や低木が侵入してくる。カワラノギクは、他の植物の下では、成長が押さえられ、種子を生産することができない。遷移が進むと、いずれその集団は絶滅することになる(倉本, 1995)。

稀少植物の集団における遺伝的変異の量は、保全生物学の研究者には、特に注目されてきた。一般に、遺伝的変異が減少すると、環境の変化に対する適応力が低下して、その生物は絶滅しやすくなると考えられてきたためである(Beardmore, 1983)。一般的に、稀少植物種は、近縁な普通種に比べて遺伝的変異が少ないことがこれまでの研究によって知られている(Karron, 1987)。集団に維持される遺伝的変異は、「集団の有効なサイズ (effective population size)」に大きく左右される。この集団の有効なサイズと、実際に集団に存在する個体数(実際の集団サイズ)は一致しないことが知られている(Hartl and Clark, 1989)。これまでに、いくつかの稀少植物種において調べられた限りでは、実際の集団サイズと遺伝的変異(酵素多型変異で調べられていることが多い)には相関があり、集団の有効なサイズと実際の集団サイズは一致しないにせよ、比例関係にあることと推定されている(Moran and Hopper, 1983; Billington, 1991; Van Treuren et al, 1991)。

しかしながら、これらの研究は主に安定した環境に生育する多年生草本や樹木を対象としたものであり、氾濫が頻繁に起こる河川の河原のような不安定な環境に生育する、短命な植物においても同様な相関が見られるかどうかは明らかではない。

また、集団に維持される遺伝的変異は、集団の有効サイズだけでなく、集団間の遺伝子流動によっても強い影響を受ける。これまでの理論的な研究により、集団間の遺伝子流動が多ければ、各集団に維持される遺伝的変異は大きくなることが知られている(Lacy, 1987)。このような、遺伝子流動の推定には酵素多型マーカーがきわめて有効である。なぜならば、多数の個体の遺伝子型を比較的容易に決定す

ることが可能であり、この遺伝子型のデータを用いて、集団間の遺伝子流動の量を推定する方法が確立されているからである。これまでに、多くの植物種において、集団間の遺伝子流動について推定したデータがある (Hamrick and Godt, 1990)。しかしながら、これらの多くは、種内集団間に構造がないとして、計算を行っている。実際には、カワラノギクのように、特定の河川流域にのみ生育し、流域内での遺伝子流動は流域間の遺伝子流動に比べて大きくなりやすい。このような場合に、集団全体をひとまとめにして、遺伝子流動を推定すると、実際の遺伝子流動よりを過小評価してしまう可能性がある。これまでのところ、このように種内集団構造を考慮して、遺伝子流動を推定した例は、植物ではきわめて稀である。

さらに集団に維持される遺伝的変異を決定する要因として、特に倍数体の生物の場合には遺伝子の遺伝様式がある。一般に、異質 4 倍体の場合には、1 遺伝子座における遺伝様式は 2 倍体と同じであることが知られている。しかし、同質 4 倍体の場合には、遺伝様式が 4 数性と呼ばれる特殊な遺伝様式をすることが知られている。このような 4 数性遺伝をする場合には、集団に維持される遺伝的変異が 2 倍体の場合と異なることが知られている (Mayo, 1971 ; Moody et al, 1983)。カワラノギクは  $2n = 36$  の 4 倍体であることがこれまでの細胞遺伝学的研究から知られている (副島、私信)。本研究では、絶滅危惧種であるカワラノギクの遺伝的変異が、どの程度あるのか、また、どのような要因によって維持されているのかを明らかにするために、遺伝様式の推定、集団に維持されている遺伝的変異の量、集団間の遺伝子流動を酵素多型を用いて調べることを目的とする。

## 2. カワラノギクの遺伝的様式

カワラノギクは  $2n = 36$  の 4 倍体である。予備的な実験により、カワラノギクでは異質 4 倍体に特有な固定ヘテロ接合 (fixed heterozygosity) が見られないため、4 数性遺伝をする同質 4 倍体である可能性が示唆された。そこで、これを実証するために、交配実験を行い、マーカー遺伝子座における対立遺伝子の分離実験を行った。

### 【方法】

4 数性遺伝をする場合には、酵素多型の表現型において、非対称なヘテロ接合体が観察される。4 数性遺伝をする場合には、ヘテロ接合体には 3 通りの場合がある。ある遺伝子座について、2 つの対立遺伝子  $a$ 、 $b$  がある場合、ホモ接合体は  $aaaa$ 、 $bbbb$  の 2 通りの遺伝子型が存在し、ヘテロ接合体には  $aaab$ 、 $aabb$ 、 $abbb$  の 3 通りの遺伝子型が存在する。酵素多型の表現型において、これら 5 通りの遺伝子型は区別が可能である。

4 倍体の植物で、非対称なヘテロ接合体が見られる場合には、4 数性遺伝をしている可能性が高いが、1 つの遺伝子座が一方の対立遺伝子に固定していて、もう一つの遺伝子座が変異をしているという、特殊な固定ヘテロ接合体の可能性も否定できない。そこで、あらかじめ遺伝子型を推定した親通

表5-1 4数性遺伝の確認についての交配実験の結果と統計的検定

遺伝子座	交配組合せ	子孫の遺伝子型	分離	期待値 (4数性)	$\chi^2$	<i>P</i>	期待値 (2数性)	$\chi^2$	<i>P</i>
<i>6pg-2</i>	K1-6 x K6-1 ( <i>aabb</i> ) x ( <i>bbbb</i> )	<i>aabb</i>	10	1	4.20	N.S.	1	6.01	<0.05
		<i>abbb</i>	46	4					
		<i>bbbb</i>	19	1					
	K1-4 x K1-10 ( <i>aaaa</i> ) x ( <i>aabb</i> )	<i>aaaa</i>	16	1	3.69	N.S.	1	6.11	<0.05
		<i>aaab</i>	39	4					
		<i>aabb</i>	8	1					
	T2-1 x T6-2 ( <i>aabb</i> ) x ( <i>bbbb</i> )	<i>aabb</i>	11	1	0.90	N.S.	1	9.80	<0.05
		<i>abbb</i>	39	4					
		<i>bbbb</i>	9	1					
<i>Aco-2</i>	K1-6 x K6-7 ( <i>aabb</i> ) x ( <i>aaaa</i> )	<i>aaaa</i>	14	1	0.78	N.S.	1	13.20	<0.005
		<i>aaab</i>	69	4					
		<i>aabb</i>	19	1					
	K1-2 x K1-1 ( <i>aaaa</i> ) x ( <i>aabb</i> )	<i>aaaa</i>	12	1	0.53	N.S.	1	5.70	<0.05
		<i>aaab</i>	39	4					
		<i>aabb</i>	9	1					
<i>Pgi-2</i>	T5-2 x K3-1 ( <i>aabb</i> ) x ( <i>bbbb</i> )	<i>aabb</i>	9	1	0.42	N.S.	1	10.59	<0.01
		<i>abbb</i>	45	4					
		<i>bbbb</i>	10	1					
	T5-3 x T5-11 ( <i>aabb</i> ) x ( <i>bbbb</i> )	<i>aabb</i>	19	1	0.61	N.S.	1	18.62	<0.001
		<i>abbb</i>	83	4					
		<i>bbbb</i>	17	1					
<i>Aat-2</i>	T1-1 x T6-2 ( <i>aaaa</i> ) x ( <i>aabb</i> )	<i>aaaa</i>	6	1	0.90	N.S.	1	9.80	<0.01
		<i>aaab</i>	33	4					
		<i>aabb</i>	6	1					
	T1-1 x T1-3 ( <i>aaaa</i> ) x ( <i>aabb</i> )	<i>aaaa</i>	15	1	0.03	N.S.	1	10.36	<0.01
		<i>aaab</i>	62	4					
		<i>aabb</i>	16	1					

しをかけあわせて、後代の分離比をみた。

もし、4数性遺伝をしているならば、親の遺伝子型が  $aabb$  である場合には、配偶子は  $aa : ab : bb$  が  $1 : 4 : 1$  の比に分離するが、固定ヘテロ接合を起こしている場合には2数性遺伝をするので、配偶子は  $aa : ab : bb$  が  $1 : 2 : 1$  の比に分離する。そこで、 $aabb$  の遺伝子型をもつ個体と  $aaaa$  もしくは  $bbbb$  の個体を交配して、後代の分離をみた。

開花前にロゼットを少数、野外集団から採集して、温室で栽培を行った。サンプリングを行った集団は日光市、今市市、塩谷町、青梅市、秋川市、日野市、府中市の集団である。開花する前に、酵素多型遺伝子座における遺伝子型を決定した。特に変異がみられた  $Aat-2$ 、 $Aco-2$ 、 $Pgi-2$ 、 $6pg-2$  の4遺伝子座を対象とした（実験方法については、3の「集団の遺伝的変異」の項で説明する）。前述のような、特定の遺伝子型をもった個体について、開花後、花粉を綿棒をつかって葉包紙にとり、これを目的の個体の頭花につけることにより交配を行った。なお、温室内には、花粉を媒介する動物が入ることのないように注意した。

結実後、種子を採取し、ピートモスの苗床に播種して、20°Cの恒温槽において発芽させた。発芽後、約3週間経過したところで、後代の酵素多型における遺伝子型を決定した。分離比の検定は、2数性遺伝をしている場合と4数性遺伝をしている場合について期待値を求め、観察値との間のカイ2乗値を計算し、検定を行った。

## 【結果と考察】

分離実験の結果を表5-1に示す。遺伝子型  $aabb$  と遺伝子型  $aaaa$  の交配では、後代において、固定ヘテロ接合を起こしている場合（つまり2数性遺伝をしている場合）には、 $aabb : aaab : aaaa$  が  $1 : 2 : 1$  に分離することが期待され、4数性遺伝をする場合には  $aabb : aaab : aaaa$  が  $1 : 4 : 1$  に分離することが期待される。表1の結果から、いずれの遺伝子座のいずれの交配においても、2数性遺伝の仮説は5%水準で棄却された。一方、4数性遺伝の仮説は、棄却されなかった。このこ

表5-2 サンプリングを行った集団

集団のコード	河川	集団のサイズ	サンプルサイズ
S1	相模	2000	37.9
S2	相模	45	57.5
T1	相模	150	38.1
T2	多摩	37800	38.5
T3	多摩	190	37.1
T4	多摩	60	39.1
T5	多摩	6700	38.0
T6	多摩	10000	37.5
T7	多摩	30	20.0
K1	鬼怒	1800	38.2
K2	鬼怒	60	31.7
K3	鬼怒	350	36.2
K4	鬼怒	4000	38.0
K5	鬼怒	80	34.9
K6	鬼怒	1100	36.6
K7	鬼怒	220	38.3
K8	鬼怒	16	14.6

とは、カワラノギクが4数性遺伝を行っている、同質4倍体であることを意味する。

同質4倍体は、近年まで野生植物では稀な現象であると考えられてきた。倍数化が頻繁に観察されているキク科においても、これまで同質4倍体性である可能性が指摘されている例は2種においてあるだけである。しかしながら、近年、4数性遺伝をしていることが確認された植物種は増加しつつあり、以前に考えられていたほど、同質4倍体化は稀な現象ではないと考えられる。

同質4倍体性の場合、遺伝的変異は、2倍体性遺伝する植物に比べて遺伝的変異が維持されやすいといわれており、カワラノギクとこれまでに調べられてきた多くの2倍体性の植物との間では単純に遺伝的変異の量を比較することはできないことになる。カワラノギクの遺伝的変異が多いか少ないかは、同様の遺伝様式をもつ、同質4倍体性の植物との間で比較する必要があると考えられる。

表5-3 集団の遺伝的多様性

集団のコード	A	P	h
S1	1.59	36.4	0.14
S2	1.55	40.9	0.14
T1	1.68	45.5	0.16
T2	1.55	40.9	0.15
T3	1.59	45.5	0.19
T4	1.55	36.4	0.14
T5	1.55	40.9	0.16
T6	0.16	36.4	0.15
T7	1.50	36.4	0.15
K1	1.55	36.4	0.15
K2	1.41	31.8	0.11
K3	1.55	36.4	0.14
K4	1.50	31.8	0.12
K5	1.55	36.4	0.17
K6	1.55	36.4	0.13
K7	1.50	31.8	0.12
K8	1.46	27.3	0.12

### 3. 集団の遺伝的変異

カワラノギクの集団における遺伝的変異がどの程度あるのかを酵素多型を用いて推定した。特に、実際の集団サイズと維持されている遺伝的変異の間に相関があるかどうか、また、カワラノギクの種としての遺伝的変異が他の同質4倍体性の植物と比べて、小さいのかどうかを検討した。

#### 【方法】

多摩川流域から7集団、相模川流域から2集団、鬼怒川流域から8集団をサンプリングした。各集団の略号、算定した実際の集団のサイズ、および1遺伝子座当たりのサンプル数を表2に示した。なお、レッドデータブックによれば、安倍川流域にもカワラノギクが分布することになっているが、本研究中に、流域全体にわたって精査したが、生育を確認することができなかった。

各集団のロゼット時の個体から、葉片を一部採取し、水中に保存して実験室に持ち帰った。サンプルは電気泳動を行うまでの数日間の間、冷蔵庫内に保存した。また、結実期に頭花の一部の種子を

採取し、2と同様にして発芽させ、一部の酵素多型の検出に用いた。

解析に用いた酵素は、6-フォスフォグルコン酸脱水素酵素(6PG)、シキミ酸脱水素酵素(SKDH)、アコニターゼ(ACO)、アスパラギン酸アミノ基転移酵素(AAT)、酸性フォスファターゼ(ACP)、フォスフォグルコースイソメラーゼ(PGI)、メナジオン還元酵素(MNR)、イソクエン酸脱水素酵素(IDH)、トリオースリン酸イソメラーゼ(TPI)、フォスフォグルコムターゼ(PGM)、リンゴ酸酵素(ME)、リンゴ酸脱水素酵素(MDH)、[NADP]グリセルアルデヒド-3-リン酸脱水素酵素([NADP]G3PDH)、グリセリン酸脱水素酵素(G2DH)およびアルコール脱水素酵素(ADH)の15酵素である。

サンプルは、抽出緩衝液中(Odrzykoski and Gottlieb, 1983)で乳鉢と乳棒を用いてすり潰し、マイクロチューブに移した後、15,000rpmで10分間遠心し、上澄みを酵素粗抽出液として用いた。

電気泳動は2通りの方法を用いた。AATについては、平板ポリアクリルアミドゲル電気泳動法を用いた(Shiraishi, 1988)。残りの酵素種については、デンブングル電気泳動を用いた。PGI, TPIについては、Soltisら(1983)の8番の緩衝液系を、それ以外の酵素についてはSoltisら(1983)の2番の緩衝液系を用いた。6PGDH, ACO, ADHについては、芽生えを、それ以外の酵素は、ロゼット葉をサンプルとして用いた。

電気泳動終了後、活性染色を行った。MNRとADHはWendelとWeeden(1989)の方法を、[NADP]G3PDHについては、Riesebergら(1987)の方法を、G2DHについては、CheliakとPitel(1987)の方法を、それ以外の酵素種についてはSoltisら(1983)の方法を用いて、染色を行った。遺伝子型の決定は、各バンドの相対的な濃さを用いて行った。この遺伝子型のデータをもとに、各集団ごとに、遺伝的変異量を表すパラメータとして、1遺伝子座当たりの対立遺伝子数( $A$ )、多型遺伝子座の割合( $P$ )、遺伝子多様度( $h$ )を計算した。また、カワラノギクの種としての、あるいは流域全体の遺伝子多様度( $H_T$ )も計算した。

## 【結果と考察】

15酵素種について、合計22の遺伝子座を検出した。このうち、Aat-1, Acp-1, Pgi-1, Tpi-2, Idh, Pgm, Me, Mdh, [NADP]G3pdhおよびG2dhの10遺伝子座は単型であり、他の遺伝子座は少なくとも一つの集団で複数の対立遺伝子が観察された。

表5-3に各集団の、遺伝的変異量を表すパラメータをまとめた。これらのパラメータと実際の集団のサイズとの間には相関がみられなかった。これには、カワラノギクの集団の動態が影響しているものと考えられる。カワラノギクは、河川氾濫後の空き地に定着後、急速に集団サイズを大きくするが、その後、遷移に伴って、集団サイズは急激に減少する。したがって、現在大きいサイズをもつ集団も、近年少数個体から由来している可能性が高い。このような場合には、創始者効果により、たとえ実際の集団サイズは大きくても、その集団が維持する遺伝的変異は小さくなる傾向がある。した

がって、大きな集団でも小さな集団でも同様な遺伝的変異量を示すことが起こりうる。表5-4に他の4数性遺伝をする植物の集団及び種レベルの遺伝的変異量とカワラノギクの集団及び種レベルの遺伝的変異量をまとめた。カワラノギクの各集団当たりの遺伝的変異量は他の種とあまり違いがないが、種レベルでは、*Turnera ulmifolia* var. *intermedia* を除けば、非常に低い値を示した。この結果から、カワラノギクが比較的近年に同質4倍体化を起こしたため、ビン首効果を受けた可能性が示唆される。*Turnera ulmifolia* var. *intermedia* は島嶼性の植物で、この植物では移住の際のビン首効果が指摘されている。

表5-4 これまでに調べられた4数性遺伝をする植物の集団内の遺伝的多様性( $A$ ,  $P$ ,  $h$ )と種レベルの遺伝的多様性( $H$ )

種	$A$	$P$	$h$	$H$
カワラノギク	1.53	36.9	0.142	0.184
<i>Tolmiea menziensis</i>	1.44	40.8	0.430	0.454
<i>Heuchera micrantha</i>	1.64	38.3	0.223	0.235
<i>Heuchera grossularifolius</i>	1.56	31.1	0.103	0.258
<i>Turnera ulmifolia</i>				
var. <i>intermedia</i>	1.18	19.9	0.037	0.05
var. <i>elegans</i>	2.01	65.1	0.269	0.34

#### 4. 集団構造と遺伝子流動

集団間の遺伝子流動も集団の遺伝的変異量を決する大きな要因の一つである。カワラノギクの場合には、河川流域に分布が限られるので、集団に階層性があり、注意が必要である。本研究では、集団の階層性を考慮して、解析を行った。

##### 【方法】

3で得られた集団ごとの対立遺伝子頻度をも

とにして、河川流域ごとの集団の分化指数  $G_{ST}$  (Nei, 1987) を計算した。標準誤差はジャックナイフ法を用いて計算し、有意性検定は  $t$ -検定を行った (Weir and Cockerham, 1984; McCauley et al, 1988)。また、流域ごとに集団および流域レベルの遺伝的変異量を3と同様に計算した。さらに、各集団のすべてのペアについて、遺伝的同一度 ( $I$ ) と遺伝的距離 ( $D$ ) を計算し (Nei, 1987)、この  $D$

表5-5 河川ごとの集団遺伝分化指数

河川	$G_{ST}$	$P$
相模	0.131	<0.001
多摩	0.261	<0.001
多摩 (T7除く)	0.141	<0.001
鬼怒	0.094	<0.001
河川間	0.145	<0.001

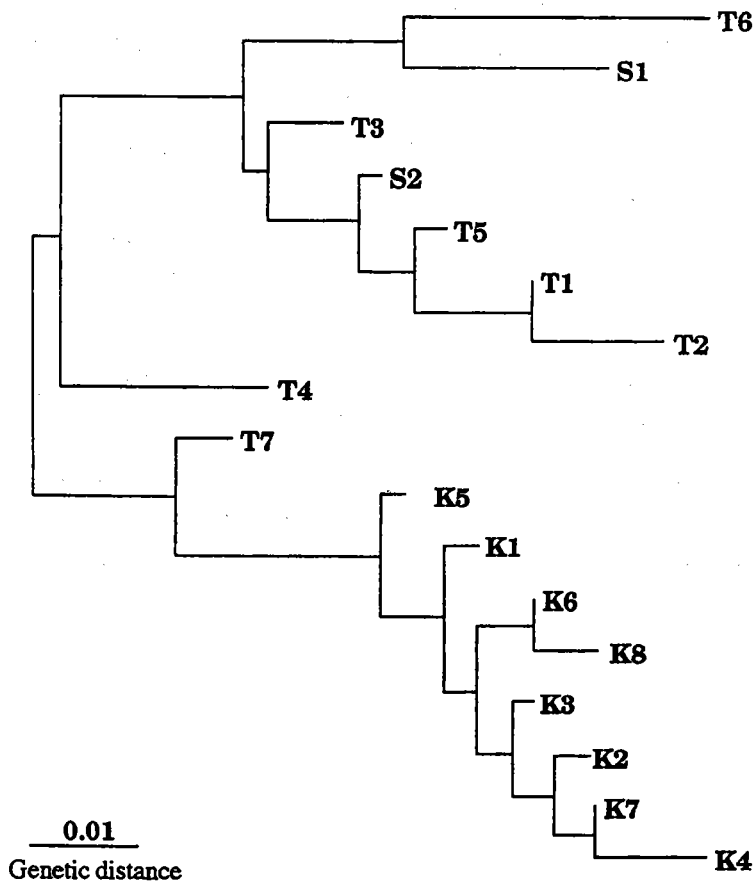


図 5 - 1 カワラノギク集団の河川間の遺伝的分化

K 1～K 8, 鬼怒川の集団

S 1～S 2, 相模川の集団

T 1～T 7, 多摩川の集団

をもとに近隣結合法 (Saitou and Nei, 1987) を用いて、集団の遺伝的類似図を作成した。

### 【結果と考察】

流域ごとの集団分化指数を表 5 - 5 に示した。鬼怒川流域における集団分化指数が他の 2 流域に比較して低く、集団間の遺伝子流動が大きいことが示唆された。一方、多摩川においては、集団分化指数が非常に高かった。これは、支流である北浅川の集団 (T 7) が、他の多摩川集団から隔離されて遺伝的にかなり分化していることためかもしれない。この集団を除くと、多摩川における集団分化指数は低くなった。

流域ごとの集団レベルの遺伝的変異は、多型遺伝子座の割合を除けば有意な差は認められなかった。しかし、流域レベルでの遺伝的変異は多摩川が最も大きかった。これは、前述の通り、北浅川の集団



を含めたためと考えられる。

遺伝的同一度は、各流域内では非常に高い値を示した。一方、流域間での集団の遺伝的同一度は、多摩・相模間が、鬼怒と多摩および相模間よりも大きな値を示した。これは、多摩と相模が地理的に近いためと考えられる。集団の遺伝的類似図をみると、鬼怒川の集団は一つのクラスターを作り、まとまっているが、相模川と多摩川の集団は別々のクラスターを作らなかった(図5-1)。これは、現在でもこの2つの河川間で遺伝子流動がおきているか、あるいは過去の比較的近い時期に遺伝子流動が起きたかのどちらかであると考えられる。

## 5. 遺伝的変異からみたカワラノギクの保全対策

実際の集団と維持される遺伝的変異量が一致する植物では、大きな集団をできるだけ残した方がよいとされる。しかしながら、カワラノギクの場合には、大きな集団が必ずしも多くの遺伝的変異量を維持しているとはいえない。さらに、大きな集団をそのまま維持することも困難であると考えられる。このような場合には、集団の成立の機会を失わせないことが重要であると考えられる。そのひとつの手段として、人工的に河川の氾濫と同様の攪乱を起こし、そこに近くから採取した種子を播種するなどの方法が考えられる。

流域間で遺伝的分化がある程度存在するので、別の流域から種子を採取して、播種するのは、一種の遺伝子汚染になるので、好ましいことではないと考えられる。

## 6. 引用文献

- BEARDMORE, J. A. 1983. Extinction, survival, and genetic variation. In: Schonewald - Cox, C. M., Chambers, S. M., MacBryde, B. and Thomas, W. L. (eds.) *Genetics and Conservation*, pp. 125-151. Benjamin/Cummings, Menlo Park.
- BILLINGTON, H. L. 1991. Effect of population size on genetic variation in a dioecious conifer. *Conserv. Biol.*, 5, 115-119.
- CHELIAK, W. M. AND PITEL, J. A. 1984. Techniques for Starch Gel Electrophoresis of Enzymes from Forest Tree Species. Information report PI-X-42. Pentawana National Forestry Institute.
- HAMRICK, J. L. AND GODT, M. J. 1990. Allozyme diversity in plant species. In: Brown, A. H. D., Clegg, M. T., Kahler, A. L. and Weir, B. S. (eds.) *Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources*, pp. 43-63. Sinauer, Sunderland.
- HARTL, D. L. AND CLARK, A. G. 1989. *Principles of Population Genetics*, 2nd edn. Sinauer, Sunderland.

- KARRON, J. D. 1987. A comparison of levels of genetic polymorphism and self-compatibility in geographically restricted and widespread plant congeners. *Evol. Ecol.*, 1, 47-58.
- 倉本 宣. 1995. 多摩川におけるカワラノギクの保全生物学的研究.
- MAYO, O. 1971. Rates of change in gene frequency in tetrasomic organisms. *Genetica*, 42, 329-337.
- McCAULEY, D. E., WADE, M. J., BREDEEN, F. J. AND WOHLTMAN, M. 1988. Spatial and temporal variation in group relatedness: Evidence from the imported willow leaf beetle. *Evolution*, 42, 184-492.
- MOODY, M. E., MUELLER, L. D. AND SOLTIS, D. E. 1993. Genetic variation and random drift in autotetraploid populations. *Genetics*, 134, 649-657.
- MORAN, G. F. AND HOPPER, S. D. 1983. Genetic diversity and the insular population structure of the rare granite rock species, *Eucalyptus caesia* Benth. *Aust. J. Bot.*, 31, 161-172.
- NEI, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York.
- ODRZYKOSKI, I. J. AND GOTTLIEB, L. D. 1984. Duplications of genes coding 6-phosphogluconate dehydrogenase in *Clarkia* (Onagraceae) and their phylogenetic implications. *Syst. Bot.*, 9, 479-486.
- RIESEBERG, L. H., PETERSON, P. M., SOLTIS, D. E. AND ANNABLE, C. R. 1987. Genetic divergence and isozyme number variation among four varieties of *Allium douglasii* (Alliaceae). *Amer. J. Bot.*, 74, 1614-1624.
- SAITOU, N. AND NEI, M. 1987. The neighbour joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.*, 4, 406-425.
- SHIRAIISHI, S. 1988. Inheritance of isozyme variations in Japanese black pine, *Pinus thunbergii* Parl.. *Silvae Genet.*, 37, 93-99.
- SHORE, J. S. 1991. Tetrasomic inheritance and isozyme variation in *Trunera ulmifolia* vars. *elegans* Urb. and *intermedia* Urb. (Turuneraceae). *Heredity*, 66, 305-312.
- SOLTIS, D. E., HAUFLER, C. H., DARROW, D. C. AND GASTONY, G. J. 1983. Starch gel electrophoresis of ferns: a compilation of grinding buffers, gel and electrode buffer, and staining schedules. *Am. Fern J.* 73, 9-27.
- SOLTIS, D. E. AND SOLTIS, P. S. 1989. Genetic consequences of autotetraploidy in *Tolmiea* (Saxifragaceae). *Evolution*, 43, 586-594.
- VAN TREUREN, R., BIJLSMA, R., VAN DELDEN, W. AND OUBORG, N. J. 1991. The significance of genetic erosion in the process of extinction. I. Genetic differentiation in *Salvia pratensis* and *Scabiosa columbaria* in relation to population size. *Heredity*, 66, 181-190.

- WEIR, B. S. AND COCKERHAM, C. C. 1984. Estimating  $F$  - statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38, 1358-1370.
- WENDEL, J. F. AND WEEDEN, N. F. 1989. Visualization and interpretation of plant isozymes. In: Soltis, D. E. and Soltis, P. S. (eds.) *Isozymes in Plant Biology*, pp . 5-45. Dioscorides Press, Portland.
- WOLF, P. G., SOLTIS, D. E. AND SOLTIS, P. S. 1990. Chloroplast-DNA and electrophoretic variation in diploid and autotetraploid *Heuchera grossularifolia*. *Am. J. Bot.* 77, 232-244.

---

「カワラノギクの<sup>こたいぐん</sup>個体群の<sup>せいいくかんきょう</sup>成育環境の<sup>ふくげん</sup>復元についての<sup>けんきゅう</sup>研究」

(学術研究VOL27、研究助成・A類No. 190)

著者 <sup>いの</sup>井 <sup>うえ</sup>上 <sup>けん</sup>健

発行日 1999年3月31日

発行 財団法人とうきゅう環境浄化財団  
〒150-0002 渋谷区渋谷1-16-14  
(渋谷地下鉄ビル内)

TEL (03)3400-9142

FAX (03)3400-9141

---