

原 著

湿地の植生復元を目的とした埋土種子の評価：ベイズモデルに基づく実生発生法と直接観察法の統合的評価

滋賀県立大学大学院環境科学研究科	郭 英 華
滋賀県立大学環境科学部	高 倉 耕 一
株式会社ラーゴ	西 川 博 章
滋賀県立大学環境科学部	西 田 隆 義
滋賀県立大学環境科学部	浜 端 悦 治*

Evaluation of seed banks for restoration of wetland vegetation: an integrated assessment of the seedling establishment and direct counting methods based on a Bayesian model. Yinghua Guo, Koh-ichi Takakura, (*The University of Shiga Prefecture*), Hiroaki Nishikawa (*Largo company limited*), Takayoshi Nishida and Etsuji Hamabata* (*The University of Shiga Prefecture*)

*物故 deceased

Diaspore (seed and spore) banks are critically important to conserve and restore lost wetland ecosystems. The seedling establishment and direct counting are two major methods to know plant communities of lost wetlands, but no studies have synthesized quantitatively results of the two methods to access the spatio-temporal dynamics of underground diaspores. We examined diaspore banks of a former Syo-Nakanoko, an old inner lake of Lake Biwa, on the basis of the two methods, and estimated the density, survival rate, and germination rate of following four major taxonomic groups (*Monochoria vaginalis* var. *plantaginea*, *Scirpus*, *Najas*, and *Characeae*) by constructing a Bayesian model. The analysis revealed that density or survival of diaspores and the depth of soil layer were highly variable among species. For instance, propagule density was greater in shallower layers for *M. vaginalis* var. *plantaginea* and *Characeae*, but greatest in the second layer for *Scirpus* and *Najas*. Interestingly, survival rate of diaspores was large in deep layers with low density of propagules for *Najas* and *Characeae*. On the basis of these results we discussed efficient utilization of diaspore banks for conservation and restoration of wetland ecosystems.

Keywords: aquatic plants, Bayesian statistics, diaspore bank, vegetation reconstruction, wetland ecosystem

要旨：埋土種子（散布体）は、失われた湿地生態系の保全と復元にとってきわめて重要である。これまで埋土種子群集を把握するため主に実生発生法と直接観察法という2つの方法が用いられてきたが、両者を統合して評価した研究はない。本研究では、かつて琵琶湖の内湖であった旧小中の湖沿岸の埋土散布体（種子および孢子）集団を対象として、2つの埋土散布体解析法を組み合わせる行うとともに、2つの方法から得られた結果を合理的に統合して理解することを目指した。具体的には、実生発生法と直接観察法を組み合わせ、各種（あるいは系統群）の散布体数、散布体の生存率、発芽率を、ベイズモデルを用いて推定した。この解析の適用範囲はある程度の発芽数および散布体数があった分類群に限られるものの、本研究ではコナギ、ホタルイ属、イバラモ属、シャジクモ科の4分類群について実施することができた。この解析の結果、層の深さと埋土散布体密度および生存率の関係は分類群ごとに大きく異なっていることが示された。例えば、コナギとシャジクモ科では浅い層ほど散布体密度が高い傾向があったものの、ホタルイ属とイバラモ属では第2層に特に埋土種子が集中していると推定された。さらに、層の深さと埋土散布体の密度の関係、層の深さと生存率についての関係は必ずしも一致せず、シャジクモ科やイバラモ属では種子密度が低い深い層で生存率が比較的高いことが推定された。これらの結果に基づいて埋土散布体を用いた湿地植生の復元について議論した。

キーワード：植生復元、散布体バンク、水生植物、ベイズ統計、湿地生態系

はじめに

湿地生態系の中には、人間活動による影響を受けて劣化あるいは喪失したものがあり、それらの回復のためには植生の再生がまず必要となる（荒木ほか，2003；西廣・西廣，2010）。しかし，失われた過去の植生を自然に近い状態で再生することは困難である。保全生態学の見地によれば，失われた生育場所に特有の植生を復元するためには，単に種組成などを模倣するだけではなく，構成種の地域個体群がもつ遺伝特性と変異を保持した形で復元させることが望ましい（鷲谷・矢原，1996）。そのためには，現地の土壌中に含まれる散布体（種子および孢子），すなわち埋土散布体の集団（Simpson et al., 1989）を用いた植生の復元が好適である。なぜならば，現地の埋土散布体を利用する手法は，復元場所の個体群が本来持っていた遺伝的特性を変化させることがなく，また，材料の入手・採集が比較的容易で，さらに，絶滅した種の復元の可能性もあることなど多くの利点を持つためである（Middleton, 1998）。しかし，日本においては，千葉県手賀沼での研究報告（百原ほか，2001）が見られるものの，埋土散布体を対象とした湿地植生復元の研究は十分に蓄積されているとはいえない。

埋土散布体集団の解析方法は，大きく実生発生活と直接観察法の二つに分けられる。実生発生活とは，植物群落または生態系の土壌から実際に発芽させる方法であり，直接観察法（種子回収法，種子選別法，直接分離法，ハンドソーティング法）とは土壌中の散布体を直接数える方法である。実生発生活は，比較的容易で種までの同定が可能な点で優れているが，すべての種の散布体休眠を解除することができないことと，発芽しなかった散布体については情報が得られないのが欠点である（DeBerry & Perry, 2000）。これに対して，直接

観察法は，発芽の有無に関わらず過去の散布体について情報を得られる点で優れているが，計数に多大な労力がかかる上，種レベルでの同定が困難なことが欠点である（DeBerry & Perry, 2000）。両方を行うこともできるが，多大な時間と手間がかかることもあり，実施している研究例は限られており（津田・西廣，2008），さらに両調査法の結果を統合して解析した研究は見当たらない。

各調査法は，埋土散布体集団の状態についてそれぞれ異なる側面を観測していることから，それらの結果を統合して解析することができれば，新たな知見をもたらすかもしれない。たとえば，ある土壌から実生が全く発生しない場合，土壌中に埋土散布体が全く含まれていないことが原因のことも，埋土散布体は含まれているものの発芽能力を失っていることが原因のことも，2つの原因が混合していることも，いずれもありうる。この実生発生活の結果に，埋土散布体を直接観察した結果を統合することができれば，2つの要因がある程度分離することができると期待される。土壌中の散布体の分布と生存過程が明らかになれば，より効率的に土壌から実生を得ることも可能になるかもしれない。また，実生発生によって復元される植生は，必ずしも元の植生を直接反映しているわけではなく，散布体の土壌中における生存率によって重み付けされた結果である。そのため，散布体の土壌中生存率の推定は，埋土散布体をもとに過去の植生を復元する上で必要不可欠な情報であると言える。

本研究では，かつて琵琶湖の内湖であった旧小中の湖沿岸の埋土散布体集団を対象として，2つの埋土散布体解析法を組み合わせるとともに，2つの方法から得られた結果を合理的に統合して理解することを目指した。具体的には，実生発生活と直接観察法を組み合わせ，各種（あるいは系統群）の散布体数，散布体の生存率，発芽率を，

ベイズモデルを用いて推定した。そして得られた結果に基づいて、埋土散布体を用いた植生復元のために必要な情報について議論した。

材料と方法

調査地の概要

本研究の調査地である旧小中の湖は、琵琶湖の内湖干拓地である。琵琶湖周辺にはかつて多数の内湖が存在し、1940年頃には37ヶ所で総面積29 km²に及んだが、1970年までに23ヶ所総面積4.28 km²に減少した（西野，2005）。

本研究で用いた土壌は、滋賀県東近江市きぬがさ町の耕地（N35°09'22.4"，E136°08'51.0"）で採取した。調査地は旧小中の湖の干拓地であり、土壌を採取した地点は旧小中の湖の湖岸に相当する。このことは、干拓完了以前の1946年に撮影された航空写真（URL：http://mapps.gsi.go.jp/maplib/Search.do 2014.10参照）を地理情報システムにより解析した結果から確認できる。小中の湖は琵琶湖に接続する内湖の一つであったが、1946年から始まった干拓事業により陸地化され、現在では水田として利用されている。干拓当時の事情を知る農家への聞き込みから、干拓による水田化に際しては客土の持ち込みは行われていないと考えられる（郭，未発表）。土壌採取地点の表層には、埋土散布体集団を多く含む可能性の高いスクモ層土壌が残されていた。スクモ層土壌とは、軟弱で腐植質に富む土壌のことである。干拓以前の小中の湖についてのアンケート調査に基づいて作成された湖底環境図（松尾・井手，2012）においても、本研究の土壌採取地は「スクモ（腐植土）」地帯に相当する。

土壌採取

調査地における土壌の採取は、2009年3月5日

に行った。表面（0～20cm）の耕作土層は採取の対象外とした。耕作度層を除く20～160cmの深さの土壌を、土質および色彩の違いに基づいて、深さ各20cmの4層に分割した（Fig. 1）。第1層は深さ25～45cmで、茶褐色を呈し有機物に富んでいた。第2層は深さ50～70cmで暗褐色の粘土層、第3層は深さ80～100cmで、外観は第2層と同様であった。第4層は深さ110～130cmで灰白色の粘土層であった。これらの4層それぞれについて、約2 m四方の土壌を油圧ショベルを用いて採取し、ビニールシートに包んだ状態で搬出した。搬出した各層の土壌は撒き出し実験に用いた。土壌採取に先立って、洗い出し

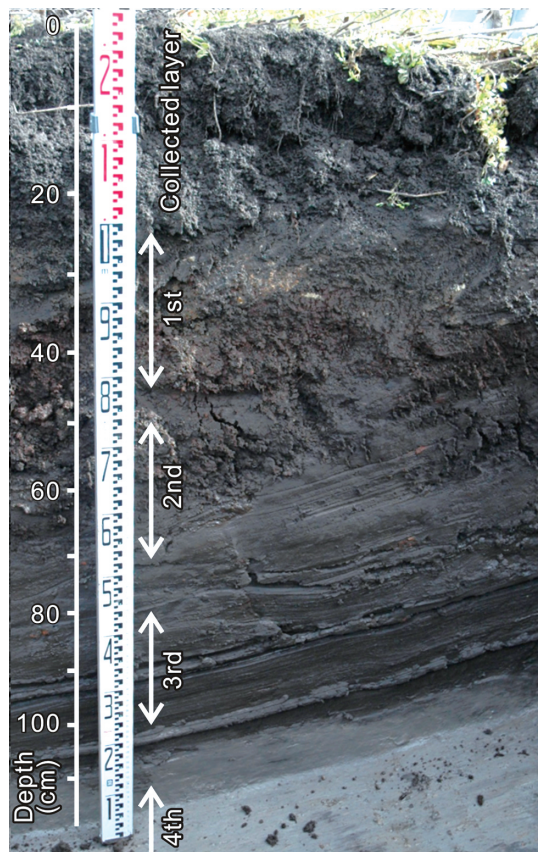


Fig. 1. Soil profile at the study site and layers used in this study.

調査用のサンプルとして、直径10cmの土壌コアサンプラーを用いて、各層につき2本ずつ高さ20cmの土壌を採取した。土壌コアサンプルを採取した2地点は、土壌採取を行った約2m四方に含まれ、互いに約1.5m離れていた。

実生発生法

滋賀県立大学実験圃場施設 (N35°15'27.5", E136°12'54.8") で実生発生実験を行った。土壌を採取した同じ日に、予めビニールシート (厚さ0.21mm) を敷き詰めたライシメーターの1区画 (1.8m×4.8m=8.64m²) の上に、採取した土壌を厚さ5cmになるよう均一に撒き出した。外部からの散布体の飛び込みを防ぐため、区画全体に防鳥ネット (高さ1.8m, 網目3mm) を張った。ただし、アリによる散布体の持込みや、防鳥ネットの網目を通過して外部から散布体が侵入する可能性は完全には否定できない。そこで、散布体侵入の可能性を考慮し、対照区を設置してそこに散布体を含まない無機質土壌 (真砂土) を撒き出した。

湛水には、農業用水が利用できる時期 (5月から8月の間) には、琵琶湖から汲み上げられた農業用水を用いた。それ以外の時期には水道水を用いて湛水した。琵琶湖からの農業用水を用いたのは、水道水による水温低下を防ぐためである。いずれの区も湛水深は常に20cmになるようにした。農業用水からの散布体混入を防ぐため、農業用水の蛇口に濾過用の網 (網目1mm) を設置した。さらに、万一散布体が飛来した場合に、その発芽・定着をできるだけ防ぎ、散布体が流出するように、農業用水からの水が常に流れている状態にした。

撒き出した土壌は、撒き出し作業の翌日から2009年10月30日まで、毎日～1日おきの頻度で観察し、実生の出現を記録した。新しく発見された実生は、角野 (1994)、清水ら (2001)、谷城 (2007)、桑原 (2008)、植村・勝山 (2010) および星野ら

(2011) にもとづいて同定し、個体数を記録するとともに、ライシメーター内における位置をメジャーで計測し、記録した。さらにタグを付けたワイヤーの輪を実生の根本に固定し、次回以降の観察で重複してカウントされることを防いだ。全ての実生は、毎回の調査の度に繰り返し写真撮影をして、発育途中で枯死した場合でも同定できるようにした。発芽の記録は、発芽日を基準に月ごとに集計した。

直接観察法

土壌採取時に得られたコアサンプル内の土壌を、0.1mm, 0.25mm, 0.5mm, 1mm, および2mmメッシュの篩を用いて洗い出した。篩に残った残渣は、実体顕微鏡下で散布体と散布体以外の植物残体や土壌などに選別した後、デジタルマイクロスコープ (NHX-100, Keyence) で観察および撮影した。発見された全ての散布体について、実体顕微鏡下で観察し、内部に胚乳ないしは細胞質が残存しているかどうか押しつぶし法 (高柳, 2004) で確認した。すなわち、散布体をピンセットでつまんで潰れた場合は胚乳や細胞質が残存していないと判断し、そうでない場合は顕微鏡下で解剖して内部を確認した。本研究では、散布体内部に健全な内部構造が残存していることを基準に、その散布体が生存していると見なした。散布体は5%ホルマリンに浸漬したのち、実体顕微鏡下で同定を行った。散布体の同定にあたっては、石川 (1994)、角野 (1994)、中山ら (2000)、清水ら (2001)、谷城 (2007)、桑原 (2008)、植村・勝山 (2010) および星野ら (2011) を参照し、可能な限り種のレベルまで同定するよう努めたが、それが困難な場合には属あるいは科のレベルまでの同定にとどめた。

統計解析

実生発生法および直接観察法の結果に基づき、各層における埋土散布体の数と散布体生存率、および実生発生法での発芽率について推定を行った。直接観察法で確認される散布体数は土壌中の散布体密度に直接左右されるが、実生の発生数はそれに加え散布体の生存率と発芽率に影響を受ける。このうち生存率は、直接観察法による調査時に調べた散布体生存率からある程度は推定できると考えられる。このように、両調査法の結果は互いに共通するパラメータに影響されるが、その組み合わせは完全には一致していない。そのため、両調査法の結果を関連付けて解析し各パラメータを推定するためには、各調査法を反映した統計モデルを構築する必要がある。そのような統計モデルは一般的ではなく、なおかつ複雑な構造を持つため、本研究での調査過程を記述した統計モデルをベイズモデルとして構築した。ベイズモデルは近年多様な分野で利用されており、特徴の一つとして複雑なデータ構造や調査過程に合わせ柔軟にモデル構築が可能であるという利点がある（深澤・角谷、2009）。

本モデルでは、各分類群は互いに独立であることを前提とし、分類群ごとに解析を行った。埋土散布体の密度と生存率は層ごとに異なっていると仮定した。内容物が残されていた、すなわち生存していると見なした散布体については、その散布体の由来する層にかかわりなく、実生発生法における発芽率は植物分類群ごとに一定であると仮定

した。本推定は、散布体同定の精度がある程度高いと考えられ、埋土散布体が比較的多く発見された分類群であるコナギ、イバラモ属、ホタルイ属、シャジクモ科について行った。

採取されたコアサンプル中の散布体数の期待値は、採取された土壌の体積に比例すると考えられ、さらに散布体がランダムに分布するなら、散布体数はポアソン分布に従うと考えられる。本研究において長さ20cm直径5cmのコアサンプルの体積は $0.2 \times 0.05^2 \times \pi$ 立方メートルであるから、第*i*番目の層に含まれる埋土散布体の密度（個/立方メートル）を x_i とすると、この土壌について行った直接観察法で発見された散布体数 W_i は、

$$W_i \sim \text{Poisson}(0.0005\pi \times x_i) \quad (1)$$

と表すことができる。 $N \sim \text{Poisson}(\lambda)$ は観測値 N が平均 λ のポアソン分布に従うことを表す。同様に、実生発生法では縦横それぞれ1.8m×4.8mのライシメーターに厚さ5cmで撒き出したことから、第*i*層に由来する $1.8 \times 4.8 \times 0.05$ 立方メートルの土壌を用いた実生発生法で発芽した散布体の数 g_i は、各層における生存率を s_i 、発芽率を r とした場合

$$G_i \sim \text{Poisson}(0.432 \times s_i r x_i) \quad (2)$$

と表すことができる。さらに、第*i*層の土壌に由来する y_i 個の埋土散布体について生存を調べた結果、生存していた散布体数 K_i は

$$K_i \sim \text{Poisson}(s_i y_i) \quad (3)$$

に従うと考えることができる。

以上のモデルに実測データを当てはめ、各層に

Table 1. Priors and initial values for parameter to be estimated.

	Parameter	Prior	mean	95% range	Initial value
x_i	Density of diaspores in the <i>i</i> th layer (per m ³)	Log.normal(0, 100)	2.72	<0.001~1.3•10 ⁸⁵	100
s_i	Survival rate of diaspores in the <i>i</i> th layer	Beta(1, 9)	0.1	0.003~0.336	0.1
r	Germination rate of survived diaspores	Beta(1, 1)	0.5	0.025~0.975	0.5

含まれる埋土散布体の密度 x_i 、その生存率 s_i 、撒き出し後の発芽率 r の各パラメータの事後分布をWinBUGS 1.4.3 (Spiegelhalter et al., 2002)を用いてMarkov chain Monte Carlo (MCMC)法によって推定した。ベイズ統計学に基づく推定では、各パラメータに関する事前の知見を事前確率として与え推定を行うが、埋土散布体数やその発芽率については具体的な知見を参考とすることができなかった。そのため、どのような値でも取りうることを仮定した無情報事前分布とした (Table 1)。ただし、後述するように、押しつぶし法による内部構造観察の結果から埋土散布体の生存率については十分に小さい値であると考えられたため、生存率 s_i の事前分布は期待値0.1のベータ分布とした (Table 1)。

パラメータの推定にあたっては、110万回のMCMCステップを互いに独立に3回計算し、初期値の影響を取り除くために最初の10万ステップを取り除いた上で、近いステップ間の自己相関を取り除くために1000ステップに1回のサンプリングを行った。そのサンプリング結果の分布から事後分布を得て、その中央値を推定値、事後分布の中央95%を含む範囲、すなわち95%ベイズ信用区間 (95% Bayes credible interval, 95%BCI) を推定誤差とした。モデルとデータとの適合性は、MCMCステップの収束状況から判断した。収束状況の判定基準として $\hat{R}$ 値 (Gelman et al., 2004)を計算した。この値は、収束が良い場合に1.0に近付くため、各パラメータについての $\hat{R}$ 値が1.1未満になった場合に、良好な収束であるとした。

結果

実生発生法

旧小中の湖干拓地土壌を撒き出した実験区から1454個体の実生が発生し、真砂土を撒き出した対

照区からは25個体の実生が発生した (Table 2)。アゼナ属については、実生ではアゼナとタケトアゼナの識別が困難なため属までの同定にとどめたが、その他の個体については種までの同定を行うことができた。その結果、実験区で発生した実生は、シダ植物1種、被子植物19分類群、シャジクモ類2種の合計22分類群、対照区では被子植物6種であった。実験区で発生した実生のうち、最も多かったのはアゼナ属であり、全体の約3分の1にあたる479個体が確認された。しかし、次に多かったキカシグサを含め、実生の分布は蛇口付近に集中していた (分布に関するデータは示していない)。また、キカシグサについては対照区でも実生が観察されていた。発芽した実生の多くは一年生の抽水・湿性植物であった。土壌が由来する層で比較すると、全体的には最も浅い第1層からの発芽が多かったが、アブノメやミズマツバ、キカシグサなどのように第4層で最も多く発芽した種もあった。

確認された分類群のうち、環境省および滋賀県のレッドリスト種は、イトトリゲモ (環境省・絶滅危惧IB類)、ホシクサ (滋賀県・絶滅危機増大種)、シャジクモ (滋賀県・その他重要種)、ミズマツバ (環境省・絶滅危惧II類)であった (環境省自然保護局野生生物課, 2000; 滋賀県生きもの総合調査委員会, 2006)。また、ミズワラビは近畿地方における要注意種とされている (レッドデータブック近畿研究会, 1995)。

直接観察法

土壌コアサンプルの洗い出しによって散布体を直接観察したこの調査では、合計で1212個の散布体を確認した (Table 3)。本調査法では散布体の形態のみに基づいて同定を行うことから、属までの同定にとどまった分類群が多かった。カヤツリグサ科の種子が最も多く全体の80%以上を占め、

Table 2. Plant taxa and the number of seedlings found from each layer and control soil (CS) by the seedling establishment method.

Japanese name		Scientific name	Layer				Total	CS
			1	2	3	4		
Family	Species	Species	(top)	(bottom)				
イノモトソウ科	ヒメミズワラビ	<i>Ceratopteris gaudichaudii</i> Brongn. var. <i>vulgaris</i> Masuyama et Watano	100	2	0	0	102	
ミゾハコベ科	ミゾハコベ	<i>Elatine triandra</i> Schkuhr var. <i>pedicellata</i> Krylov	23	6	9	39	77	
ミソハギ科	ミズマツバ	<i>Rotala mexicana</i> Cham. et Schltdl.	2	0	1	2	5	
	キカシグサ	<i>Rotala indica</i> (Willd.) Koehne var. <i>uliginosa</i> (Miq.) Koehne	2	10	80	166	258	
アカバナ科	チョウジタデ	<i>Ludwigia epilobioides</i> Maxim.	13	2	2	1	18	
ゴマノハグサ科	アゼナ属	<i>Lindernia</i> spp.	373	46	50	10	479	
	アゼトウガラシ	<i>Lindernia micrantha</i> D.Don	4	0	0	4	8	
	アブノメ	<i>Dopatrium junceum</i> (Roxb.) Buch.-Ham. ex Benth.	0	0	0	13	13	
キク科	トキンソウ	<i>Centipeda minima</i> (L.) A.Braun et Asch.	5	1	3	0	9	
イバラモ科	イトトリゲモ	<i>Najas gracillima</i> (A.Braun ex Engelm.) Magnus	5	2	9	18	34	
オモダカ科	オモダカ	<i>Sagittaria trifolia</i> L.	3	0	0	0	3	
ミズアオイ科	コナギ	<i>Monochoria vaginalis</i> (Burm.f.) C.Presl ex Kunth	115	12	6	2	135	
イグサ科	コウガイゼキショウ	<i>Juncus prismatocarpus</i> R.Br. subsp. <i>leschenaultii</i> (J.Gay ex Laharpe) Kirschner	13	2	2	1	18	
ツクサ科	イボクサ	<i>Murdannia keisak</i> (Hassk.) Hand.-Mazz.	7	0	0	0	7	
ホシクサ科	ホシクサ	<i>Eriocaulon cinereum</i> R.Br.	4	3	1	2	10	
ウキクサ科	アオウキクサ	<i>Lemna aoukikusa</i> Beppu et Murata *	+	—	—	—	—	
カヤツリグサ科	イスホタルイ	<i>Schoenoplectiella juncoides</i> (Roxb.) Lye	1	1	1	1	4	
	マツバイ	<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. et Schult. var. <i>longiseta</i> Svenson	44	0	0	1	45	
	タマガヤツリ	<i>Cyperus difformis</i> L.	2	7	3	19	31	
ガマ科	ヒメガマ	<i>Typha domingensis</i> Pers.	2	102	12	10	126	
シャジクモ科	シャジクモ	<i>Chara braunii</i> Gmelin	13	14	23	12	62	
	フラスコモ属	<i>Nitella</i> sp.	2	4	4	0	10	
Total			733	214	206	301	1454	

*Because the number of seedling could not be counted, and then the presence (+) or the absence (—) was recorded.

Table 3. Plant taxa and the number of diaspores found from each layer by the direct counting method. Two core samples from a stratum are referred as c1 and c2, respectively.

Japanese name		Scientific name	Layer 1		Layer 2		Layer 3		Layer 4		Total
Family	Genus/species	Taxon	(top)				(bottom)				
			c1	c2	c1	c2	c1	c2	c1	c2	
タデ科	不明	Polygonaceae spp.	0	0	0	0	1	0	3	0	4
ナデシコ科	ハコベ属	<i>Stellaria</i> spp.	12	0	0	0	0	0	0	0	12
ハゴロモモ科	ジュンサイ	<i>Brasenia schreberi</i> J. F. Gmelin	1	0	0	0	0	0	0	0	1
オトギリソウ科	オトギリソウ属	<i>Hypericum</i> spp.	7	8	19	40	7	0	0	0	81
マメ科	不明	Fabaceae spp.	0	2	0	0	0	0	0	0	2
シソ科	不明	Lamiaceae sp.	1	0	9	1	1	0	0	0	12
ヒルムシロ科	ヒルムシロ属	<i>Potamogeton</i> sp.	0	0	0	0	6	0	0	0	6
イバラモ科	イバラモ属	<i>Najas</i> spp.	0	0	13	17	1	0	0	0	31
ミズアオイ科	コナギ	<i>Monochoria vaginalis</i> (Burm.f.) C.Presl ex Kunth	0	5	0	0	0	0	0	0	5
ホシクサ科	ホシクサ属	<i>Eriocaulon</i> sp.	0	0	0	4	0	0	0	0	5
カヤツリグサ科	ホタルイ属	<i>Schoenoplectus</i> spp.	80	21	97	324	86	137	0	0	745
	スゲ属	<i>Carex</i> spp.	0	0	5	0	4	0	0	0	9
	マツバイ	<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. et Schult. var. <i>longiseta</i> Svenson	0	1	0	0	0	0	0	0	1
	アオテンツキ	<i>Fimbristylis dipsacea</i> (Rottb.) C.B.Clarke var. <i>verrucifera</i> (Maxim.) T.Koyama	0	0	0	1	0	4	0	0	5
	シロガヤツリ	<i>Cyperus pacificus</i> (Ohwi) Ohwi	0	0	0	0	0	33	0	0	33
	ミズガヤツリ	<i>Cyperus serotinus</i> Rottb.	0	0	0	0	0	9	0	0	9
	その他のカヤツリグサ属	<i>Cyperus</i> spp.	6	1	147	6	4	1	1	0	166
	上記以外のカヤツリグサ科	Cyperaceae spp.	0	0	0	0	10	3	0	0	16
シャジクモ科	不明	Characeae spp.	20	1	7	6	0	0	0	0	34
上記以外	不明	Unknown	9	2	14	4	2	0	4	0	35
Total			136	41	311	403	122	187	8	0	1212

さらにその内の70%以上がホタルイ属であった。層別に見ると、第1層と第2層に含まれる散布体が多かった。同じ層から各2本のコアサンプルを採取し本調査に用いたが、コアサンプル間で散布体数がばらつくことが多かった。

生存率は多くの分類群で極めて低かった。最も散布体数が多かったカヤツリグサ科では984個の種子について調べたが、生存していたものはホタルイ属の種子1個のみであった。散布体の生存は3分類群から合計7個のみで確認され、全て第1層に由来していた。内訳は、コア2からのコナギ種子が5個、コア1からのホタルイ属種子が1個、コア1からのハコベ属種子が1個であった。

統計解析

最初にモデルの適合性について述べる。埋土散布体密度、生存率、発芽率のパラメータ推定を行った結果、後述するように第4層でのイバラモ属種子を除き、全てのパラメータについて $\hat{R}$ 値は1.1未満となった。このことから、MCMCステップの収束はほとんどの場合は良好であり、モデルはデータに適合していた。ただし、イバラモ属の第4層内の種子密度については、MCMCステップが収束せず、 $\hat{R}$ 値は1.51と大きかった。そのため、パラメータの推定には至らなかったと見なし、第4層におけるイバラモ属種子についての解析結果は示さないこととする。

各分類群についての推定結果をFig. 2およびFig. 3に示す。直接観察法で最も多くの種子が発見されたホタルイ属では、推定された種子密度も最も高かった。しかし、生残率は最も低かった。ほとんどの分類群において第1層または第2層で埋土散布体の密度が高い傾向があったが、必ずしも深い層ほど単調に散布体密度が低くなるわけではなかった。散布体の生残率は、コナギとホタルイ属では第1層で高く、シャジクモ科では第3層

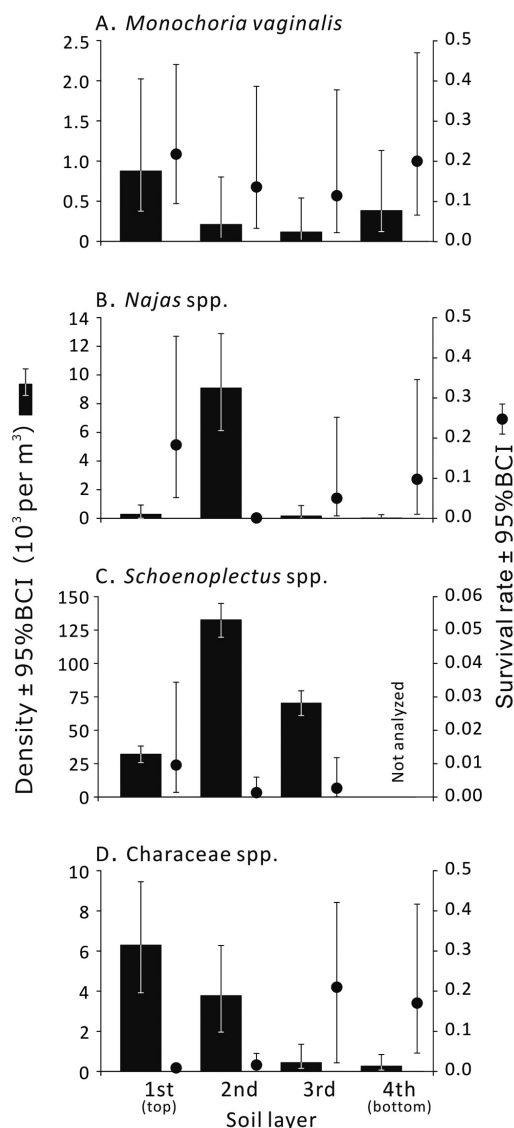


Fig. 2. Estimated densities (per m³) and survival rates of diaspores in each soil stratum. A: *Monochoria vaginalis*, B: *Najas* spp., C: *Schoenoplectus* spp. and D: *Characeae* spp. Bars and plots represent densities and survival rates, respectively. Error bars represent 95% Bayesian credible intervals (BCIs).

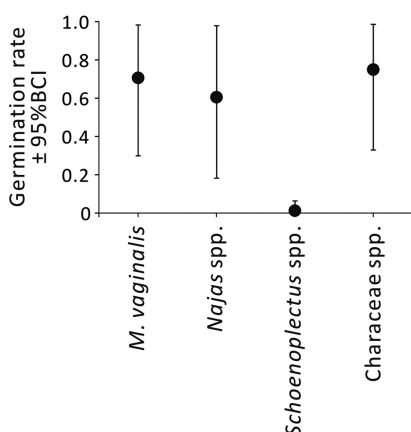


Fig. 3. Estimated germination rates of survived diaspores for four taxa; *Monochoria vaginalis*, *Najas* spp., *Schoenoplectus* spp. and *Characeae* spp. Error bars represent 95% Bayesian credible intervals (BCIs).

と第4層で高くなる傾向があったが、イバラモ属では層の深さによる違いは不明瞭であった。発芽率についてはホタルイ属で約0.01ときわめて低かったほかは、どの分類群においても0.6以上の高い値が推定された。

考察

本研究では埋土散布体の分布および生残率を推定するために、旧小中の湖干拓地の土壌を用いて実生発生法と直接観察法を組み合わせた調査を行った。実生発生法における真砂土を撒き出した対照区で確認された実生は6分類群25個体に限られたことと、対照区では実生のほとんどが撒き出しから6ヶ月後の2009年9月以降に確認されたこと(実生発生時期についてのデータは示していない)などから、実験区で確認された実生の多くは撒き出した土壌に由来するものであると考えられた。ただし、キカングサについては対照区においても実生が見られ、その分布も蛇口近くに集中してい

たことから、湛水に用いた農業用水からの種子の混入が疑われた。アゼナ属についても同様の実生分布が見られたことから、混入の疑いがあった。確認された実生は、多くが一年生の抽水植物または湿生植物で、かつて湿地などに優占していた雑草である。この傾向は、過去に行われた他の実生発生法による実験でも見られたものである(中本ほか, 2000; 松本ほか, 2009)。観察された実生個体数の合計は、最も浅い層である第1層で733個体と最も多かった。

直接観察法で確認された散布体の種構成は、実生発生法での種構成と一部重複していたものの、いずれかの方法でしか確認されなかった分類群も多かった。実生発生法でのみ観察された分類群としてはミズワラビやミソハギ科、ゴマノハグサ科、ガマ科などがあり、直接観察法でのみ観察された分類群としてはシソ科やオトギリソウ科などがあった。全ての分類群を合計した散布体の数は、実生発生法とは異なり、第2層で最も多く、ついで第3層で多かった。また、直接観察法で見出された散布体については生存率を調べたが、生存率はきわめて低く、全ての分類群を合わせても7個の散布体でしか生存を確認することはできなかった。実生発生法では土壌中に存在してはいるものの発芽能力を失っている種子は検出できず、直接観察法では処理できる土壌量が少ないために、密度が低い分類群の散布体は検出できないことが必然的に多くなると考えられる。このような両調査法の得手不得手により、本研究でも検出分類群の違いが発生したと考えられ、このことも両調査法を統合することの必要性を示唆していた。

以上の結果から、実生発生法と直接観察法とでは、得られる情報が異なっているだけでなく、少なくとも見かけ上の傾向に違いがあることが示唆された。たとえば、散布体生存率のデータは直接観察法でしか確認できないものの、この方法では

大量の土壌を処理することが困難であるため、散布体の生存率を精度よく推定することは困難である。また、本研究では一部の分類群で、実生および散布体が最も多い層が両調査法間で異なっていたことがあった。実生発生法と直接観察法はいずれも埋土散布体調査法として主要な手法であり、多くの研究が蓄積されてきたものの、両調査法は埋土散布体についてそれぞれ異なった側面に注目した手法であるといえる。この2つの調査法を同時に行った研究は少なく、その少ない研究(Moore & Wein, 1977; Leck & Graveline, 1979)でもそれぞれの結果を統合した解析は行われていない。本研究では統合的な解析手法として、新たにベイズモデルを構築し、埋土散布体の個体数と生存率を層別に推定することを提案した。

この解析の適用範囲はある程度の発芽数および散布体数があった分類群に限られるものの、本研究ではコナギ、ホタルイ属、イバラモ属、シャジクモ科の4分類群について実施することができた。この解析の結果、層の深さと埋土散布体密度および生存率の関係は種ごとに大きく異なっていることが示された。例えば、コナギとシャジクモ科では浅い層ほど散布体密度が高い傾向があったものの、ホタルイ属とイバラモ属では第2層に特に埋土種子が集中していると推定された。さらに、層の深さと埋土散布体の密度の関係、層の深さと生存率についての関係は必ずしも一致せず、シャジクモ科やイバラモ属では散布体密度が低い深い層で生存率が比較的高いことが推定された。これは深い層では多くの散布体が死亡し、直接観察では確認できないほどに分解された一方で、ごく少数の散布体が発芽能力を保ったまま生存し続けたためかもしれない。また別の可能性として、深い層が形成された時期には、周辺にシャジクモ科やイバラモ属などの抽水植物が乏しかったのかもしれない。どちらの仮説がより妥当であるかについて、

本研究の結果からは判断できなかった。

このように2種類の調査法から得られたデータを統合・解析することによって、一部の分類群については土壌中の散布体の分布および生存率をそれぞれ推定することができた。これらの推定結果は、土壌中における散布体の生存過程を定量的に理解する上で必要な情報であり、より効率的な植生復元を可能にするかもしれない。内湖も含めて広大な水辺環境を要する琵琶湖周辺地域においても、その植生復元に埋土種子が有効であることはこれまでも示されてきた(今西ほか, 2012)。たとえば、本研究では、稀少な沈水植物であるヒルムシロ属やイバラモ属の種子も確認されており、そのうちイバラモ属についてはベイズモデルによる解析を実施することができた。その推定結果は、イバラモ属の種子密度は第2層で高いものの、この層における生存率がほとんど0であることを示しており、見かけ上種子密度が高いこの層は、実は植生復元には全く適さないことを示唆している。散布体密度は低いもののある程度生存率が高い層の土壌を用い、散布体と土壌の比重の差を利用した散布体の分離(Tsuyazaki, 1993, 1994; 嶺田・沖, 1997)などの方法を組み合わせることで、発芽能力を有する散布体をより効率的に得ることができると期待される。このように、本研究で提案した解析手法は、復元対象種によって土壌のどの層を用いるのがよいのか、同時にどの技術と組み合わせることで効率化を図ることができるのかなどについて具体的な示唆を与え、効率的な植生復元に貢献しうると考えられる。

散布体の形態による同定は分類群によっては困難であるため、本研究では一部の分類群については属あるいは科のレベルでまとめて解析に用いた。そのため、その分類群に複数の種が含まれ種間で分布や生存率に大きな違いがある場合には、解析結果が実際の傾向を反映していない可能性も否定

できない。この問題の解決のためにも、埋土散布体の同定法のさらなる改善が待たれるところである。また、本研究では散布体の分布がランダムであることを前提として、誤差分散がポアソン分布に従うモデルを構築した。しかし、いくつかの研究 (Thompson, 1986; Bigwood & Inouye, 1988) は土壌中の散布体の分布はより集中分布に近いことを示唆している。本研究は1つの調査地と2個のコアサンプルのみを対象としており、サンプルサイズは限られていた。より多くの地点で採取した土壌を用いた実生発生法や、より多数の土壌コアサンプルを用いた直接観察法により、本研究で採用したモデルの妥当性をより詳細に検討することができると期待される。たとえば、集中分布である可能性を考慮して負の二項分布を仮定したモデルを構築するなど、より現実在即した推定ができるかもしれない。

また、各調査法の精度や効率をより高めることも必要であると考えられた。実生発生法で数多くの個体が観察されたアゼナ属とキカシグサでは、ライシメーター内における実生個体の分布が蛇口付近に集中していたことから、湛水に用いた農業用水からの種子のコンタミネーションが強く疑われた。その可能性をあらかじめ考慮し、蛇口には網を設置していたが、結果的にコンタミネーションを防ぐことができなかった。よりろ過能力の高いフィルターを用いるか、あるいは流量を制限して水温低下を防ぎながら水道水で湛水を行うなどの工夫が必要であろう。直接観察法についても、単純な洗い出しで多くの土壌コアサンプルを処理するのは現実的でない。比重の大きな塩類溶液を用いて散布体を効率的に分離する比重分離法 (高柳, 2004) など、効率的な種子分離法を用いてより多くのサンプルを処理することにより、より高精度な推定が可能になると期待される。

埋土散布体を用いた植生復元は、湿地環境の破

壊の進行や遺伝的多様性保全への関心の高まりから、生態系保全での実用への期待が高まっている技術の一つである (西廣・西廣, 2010)。日本においても実施例は増えてきているが、実際の復元事業への応用が十分に進んでいるわけではない。埋土散布体による植生復元を効率よく行い成功率を高めるためには、散布体の同定や収集に関する技術の集積 (小林・渡邊, 2010) とともに、本研究で提案したような、調査結果からより有用な情報を抽出するための手法のさらなる発展が必要であると考えられる。

謝辞

土壌サンプルの採取に際しては、東近江市の西康隆氏に農地の掘削を許可していただきました。散布体の同定にあたっては、滋賀県立琵琶湖博物館の山川千代美博士、岡山大学資源植物科学研究所の山下純博士、榎本敬博士にお世話になりました。調査および本稿の取りまとめにあたっては、株式会社ラージおよび滋賀県立大学環境科学部環境生態学科の皆さんから多大なご助力・ご助言をいただきました。厚くお礼申し上げます。

引用文献

- 荒木佐智子・安島美穂・鷲谷いづみ. 2003. 土壌シードバンクを自然再生事業に活かす。「自然再生事業—生物多様性の回復を目指して」(鷲谷いづみ・草刈秀紀編), pp. 187–211. 築地書館, 東京.
- Bigwood, D. W. & D. W. Inouye. 1988. Spatial pattern analysis of seed banks: an improved method and optimized sampling. *Ecology*, 69: 497–507.
- DeBerry, D. A. & J. E. Perry. 2000. An

- introduction to wetland seed banks. Wetland Program Technical Report Number 00-2. 6pp. Virginia Institute of Marine Science, Gloucester Point.
- 深澤圭太・角谷 拓. 2009. 始めよう! ベイズ推定によるデータ解析. 日本生態学会誌, 59: 167-170.
- Gelman, A., J. B. Carlin, H. S. Stern & D. B. Rubin. 2004. Bayesian data analysis (2nd ed.). 675pp. Boca Raton: Chapman and Hall, London.
- 星野卓二・正木智美・西本真理子. 2011. 日本カヤツリグサ科植物図鑑. 778pp. 平凡社, 東京.
- 今西亜友美・小田龍聖・今西純一・夏原由博・森本幸裕. 2012. 琵琶湖の浚渫土中の散布体バンクの種組成と空間的分布. 日本緑化工学会誌, 38: 85-90.
- 石川茂雄. 1994. 原色日本植物種子写真図鑑. 328pp. 石川茂雄図鑑刊行委員会, 東京.
- 角野康郎. 1994. 日本水草図鑑. 188pp. 文一総合出版, 東京.
- 環境省自然保護局野生生物課. 2000. 改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物 植物I (維管束植物). 660pp. 財団法人自然環境研究センター, 東京.
- 小林浩幸・渡邊寛明. 2010. 雑草研究における埋土種子調査の目的と手法. 雑草研究, 55: 194-207.
- 桑原義晴. 2008. 日本イネ科植物図譜. 503pp. 全国農村教育協会, 東京.
- Leck, M. A. & K. J. Graveline. 1979. The seed bank of a freshwater tidal marsh. American Journal of Botany, 66: 1006-1015.
- 松本 仁・今西亜友美・今西純一・森本幸裕・夏原由博. 2009. 巨椋池・横大路沼干拓地の表層土壌における水生植物散布体の残存状況とその鉛直分布. ランドスケープ研究, 72: 543-546.
- 松尾さかえ・井手慎司. 2012. 昔ここは内湖やったんよ. 60pp. サンライズ出版, 彦根.
- Middleton, B. 1998. Succession and herbivory in monsoonal wetlands. Wetlands Ecology and Management, 6: 189-202.
- 百原 新・上原浩一・藤木利之・田中法生. 2001. 千葉県手賀沼湖底堆積物中の埋土種子の分布と保存状態. 筑波実験植物園研究報告, 20: 1-9.
- 嶺田拓也・沖 陽子. 1997. 雑草防除法, 耕起法および作付け様式の異なる水田における埋土種子の比較. 雑草研究, 42: 81-87.
- Moore, J. M. & R. W. Wein. 1977. Viable seed populations by soil depth and potential site recolonization after disturbance. Canadian Journal of Botany, 55: 2408-2412.
- 中本 学・名取祥三・水澤 智・森本幸裕. 2000. 耕作放棄水田の埋土種子集団: 敦賀市中池見の場合. 日本緑化工学会誌, 26: 142-153.
- 中山至大・井之口希秀・南谷忠志. 2000. 日本植物種子図鑑増補改訂版. 670pp. 東北大学出版会, 仙台.
- 西廣 淳・西廣美穂. 2010. 湿地の土壌シードバンク調査法. 「保全生態学の技法: 調査・研究・実践マニュアル」(鷲谷いづみ・宮下 直・西廣淳編) pp. 298-313. 東京大学出版会, 東京.
- 西野麻知子. 2005. 日本の湿地環境と琵琶湖周辺内湖. 「内湖からのメッセージ-琵琶湖周辺の湿地再生と生物多様性保全」(西野麻知子・浜端悦治編), pp. 41-43. サンライズ出版, 彦根.

- レッドデータブック近畿研究会. 1995. 近畿地方の保護上重要な植物 レッドデータブック近畿. 121pp. 関西自然保護機構, 大阪.
- 滋賀県生きものの総合調査委員会. 2006. 滋賀県で大切にすべき野生生物 滋賀県レッドデータブック2005年版. 563pp. サンライズ出版, 彦根市.
- Simpson R. L., M. A. Leck & V. T. Parker. 1989. Seed banks: general concepts and methodological issues. In: Ecology of Soil Seed Banks. (eds. Leck, M. A., V. T. Parker, R. L. Simpson), pp. 3-8. Academic Press, San Diego.
- 清水矩宏・森田弘彦・廣田伸七. 2001. 日本帰化植物写真図鑑. 554pp. 全国農村教育協会, 東京.
- Spiegelhalter, D. J., N. G. Best, B. P. Carlin & A. Van Der Linde. 2002. Bayesian measures of model complexity and fit. Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology), 64 : 583-639.
- 高柳 繁. 2004. 関東黒ボク土地帯における主要一年生畑夏雑草の定量的発生予測. 中央農業総合研究センター研究報告, 5 : 23-58.
- Thompson, K. 1986. Small-scale heterogeneity in the seed bank of an acidic grassland. Journal of Ecology, 74 : 733-738.
- 津田 智・西廣美穂. 2008. 埋土種子の調査. 「発芽種子学 種子発芽の生理・生態・分子機構」(種生物学会編), pp. 319-325. 文一総合出版, 東京.
- Tsuyazaki S. 1993. Seed viability after immersion in K_2CO_3 solution. Seed Science and Technology, 21 : 479-481.
- . 1994. Rapid seed extraction from soils by a flotation method. Weed Research, 34 : 433-436.
- 植村修二・勝山輝男. 2010. 日本帰化植物写真図鑑第2巻. 579pp. 全国農村教育協会, 東京.
- 鷺谷いずみ・矢原徹一. 1996. 保全生態学入門. 270pp. 文一総合出版, 東京.
- 谷城勝弘. 2007. カヤツリグサ科入門図鑑. 248 pp. 全国農村教育協会, 東京.