

原 著

## 絶滅危惧種タチスズシロソウ (*Arabidopsis kamchatica* ssp. *kawasakiana*) 個体群の個体数推定

|                  |         |
|------------------|---------|
| 滋賀県立大学大学院環境科学研究科 | 小 杉 亜 希 |
| 滋賀県立大学環境科学部      | 高 倉 耕 一 |
| 滋賀県立大学環境科学部      | 野 間 直 彦 |
| 京都産業大学総合生命科学部    | 河 邊 昭   |
| 滋賀県立大学環境科学部      | 原 田 英美子 |

Estimation of population size of an endangered plant, *Arabidopsis kamchatica* ssp. *kawasakiana*. Aki Kosugi (Graduate School of Environmental Science, The University of Shiga Prefecture), Koh-ichi Takakura, Naohiko Noma (School of Environmental Science, The University of Shiga Prefecture), Akira Kawabe (Faculty of Life Sciences, Kyoto Sangyo University) and Emiko Harada (School of Environmental Science, The University of Shiga Prefecture)

*Arabidopsis kamchatica* ssp. *kawasakiana* (Brassicaceae) is an endemic plant in Japan that grows on sandy coast or lakeside. This plant is an endangered species even though several populations are observed around Lake Biwa, Shiga Prefecture. In spring 2015, we discovered a large population of this species, and carried out population size estimation. We conducted the belt transect method to count the numbers of plants, and the formulation of a state space model describing the spatial distribution and the surveying process for a Bayesian inference about the distribution and the population size of this species in the study area. The total number of the individual was estimated to 11260, and 95% Bayesian credible interval was calculated to 10610–11940 in 9000 m<sup>2</sup> of study area. The belt transect method followed by Bayesian statistical analysis used in this work would be applicable to estimate the large population.

**Keywords:** *Arabidopsis kamchatica* ssp. *kawasakiana*, Bayesian statistics, belt transect method, endangered species, population estimation

**要旨:** タチスズシロソウ (*Arabidopsis kamchatica* ssp. *kawasakiana*) はアブラナ科の砂地性海浜植物である。日本の固有種で、琵琶湖岸はその最大規模の自生地である。近年個体数が激減していることから、その分布と植生に関しては詳細に調査を行う必要がある。著者らは、2015年春に、彦根市内の琵琶湖湖岸で本種の大きな個体群を調査した。ベルトトランセクト法による調査を行い、調査地における分布およびその調査過程を記述した状態空間モデルを用いて、個体の分布をベイズ推定した。その結果、約9000m<sup>2</sup>の調査区内の全個体数の推定値は11260個体、95%ベイズ信用区間は10610–11940個体と算出された。今回用いた個体数推定法は大規模な個体群の個体数を簡便に算出する方法として利用可能であると考えられた。

**キーワード:** 個体数推定, 絶滅危惧種, タチスズシロソウ, ベイズ統計, ベルトトランセクト法

## はじめに

タチスズシロソウ (*Arabidopsis kamchatica* ssp. *kawasakiana*) はアブラナ科越年生一年生の砂地性海浜植物のひとつである。日本の固有種で分布域も狭く、これまでに富山、静岡、愛知、三重、滋賀、京都、大阪、兵庫、愛媛、高知に分布していたという記録がある (藤井, 1994; 山口ほか, 2010; 藤井, 2012)。琵琶湖岸はタチスズシロソウが内陸の淡水湖に生育している例外的な地域である (滋賀県生きもの総合調査委員会, 2011)。タチスズシロソウは海岸部の開発や整備によって個体数・生育地が激減しており、環境省レッドリストの絶滅危惧IB類 (EN) に指定されている (日本のレッドデータ検索システム, URL: <http://www.jpnrd.com/> 2015.10参照)。

タチスズシロソウは、アブラナ科の多年草ハクサンハタザオ (*A. halleri* ssp. *gemmaifera*) と、ヨーロッパ産の近縁植物セイヨウミヤマハタザオ (*A. lyrata* ssp. *petraea*) が種間交雑し、さらにゲノムが倍数化することによって生じた複二倍体 (異質四倍体) であることが示されている (Shimizu et al., 2005; Shimizu-Inatsugi et al., 2009)。ハクサンハタザオは日本を含む東アジアに分布し、亜鉛やカドミウムを地上部に高濃度で蓄積する能力を持つ重金属集積植物の一種である (Kubota & Takenaka, 2003; 小杉・原田, 2015)。セイヨウミヤマハタザオは重金属集積性を持たず、その分布もヨーロッパに限られている。異質四倍体がどのようにして生じ、共存する両親のゲノムをどのように使い分けているのかを解明する研究の対象としてタチスズシロソウが用いられている (Akama et al., 2014; Wolf et al., 2014)。また、ハクサンハタザオとセイヨウミヤマハタザオはいずれも自家不和合性であるにもかかわらず、その交配で生じたタチスズシロソウは

自家受粉する (Sugisaka & Kudoh, 2008)。植物が進化する過程で生じる自家和合性の遺伝的背景を調べる際のモデル植物になりうると期待されている (Tsuchimatsu et al., 2012)。

このように、タチスズシロソウは近年植物科学的にも重要視されており、琵琶湖岸はその最大規模の自生地として注目を集めている。1990年代の報告では、琵琶湖のタチスズシロソウは一つ一つの個体群の規模が小さく、最大でも数メートル四方とされている (藤井, 1994)。しかし、2006年に滋賀県野洲市の約8000m<sup>2</sup>の砂浜で30000個体を超える国内最大規模の群生地が発見された (山口ほか, 2010)。野洲の群落で植物の個体数、個体密度と面積当たりの果実生産数などを調査し耕起履歴と相関させることにより、ビーチバレー会場としての砂浜の利用と絶滅危惧種の保全を両立させる提言がなされている。琵琶湖岸の植物の分布と個体数および植生を詳細に調査することにより、現状を把握するとともに個体群存続の可能性を評価し、保全の方法を模索する必要がある。

これまでに筆者らは琵琶湖岸で採集したタチスズシロソウの重金属集積性を調査し、親であるハクサンハタザオが持つ亜鉛耐性および集積性を受け継いでいることを明らかにした (Kosugi et al., 2016)。この調査の過程で、彦根市薩摩町と柳川町にまたがる琵琶湖岸の砂浜に、比較的規模の大きなタチスズシロソウ個体群を確認した。現在までに約500種の重金属集積植物 (hyperaccumulator) が全世界で報告されているが (Krämer, 2010)、このうち、汚染土壤にのみ生育する絶対的 (obligate) 集積植物、汚染土壤と非汚染土壤のどちらにも見られる植物を条件的 (facultative) 集積植物と呼んでいる (Pollard et al., 2014)。土壤中および植物体の金属濃度と、群落の大きさや密度などの植生を合わせて調査することで、重金属集積植物の性質や生態学上での意義

を明らかにする研究が進められている。

本研究では、タチスズシロソウの絶滅危惧種としての資源保全、および重金属集積植物としての特徴づけという2つの目的から、彦根市で見出された個体群の個体数調査を行った。ベルトトランセクトを設置して区画ごとの個体密度を求め、得られた数値をベイズモデルを用いて解析することにより、大規模な群落の個体数を簡便に算出する方法を考案した。

### 材料と方法

2015年4月18日に、これまでにタチスズシロソウの生育が報告されている彦根市内の数地点（藤井, 1994）で予備調査を行った。この際に確認した薩摩町・柳川町の湖岸緑地（北緯35度13分50秒，東経136度9分24秒，標高85m，電子国土Webシステム（Ver. 4）：<http://portal.cyberjapan.jp/site>

/mapuse/index.htmlを利用して算出）のタチスズシロソウ個体群の個体数を2015年5月14日に調査した。

当該地は滋賀県宮都市公園湖岸緑地の薩摩宇曾川地区内に位置し、湖岸線にして約300mのほぼ長方形の砂浜である（図1A）。区画の一部がゲートボール場として整備されているため、ここを除いた砂浜の区域で調査を行った。地域住民からの聞き取り調査から、この砂浜は柳川漁港の防波堤の設置に伴い、砂が堆積して成長したと考えられた。1974–1978年に撮影された航空写真（図1B）と、2007年以降（図1C）のものを比較した結果や、彦根付近では琵琶湖の沿岸流が北から南に流れていること（西嶋ほか, 1997）からもこのことは裏付けられた。

山口ら（2010）の調査法に倣い、幅2m，長さ15mから36mのベルトトランセクトを20m間隔で湖岸線と直角に計16本設定した（図2A）。ベル

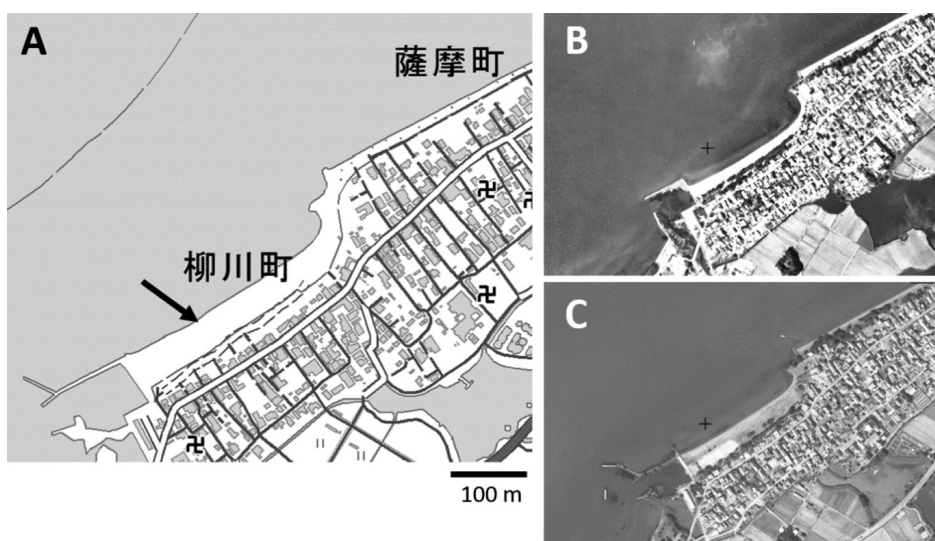


図1. タチスズシロソウ個体数調査地. A：彦根市薩摩町・柳川町にまたがる，矢印で示した砂浜で調査を行った. B：1974–1978年にかけて撮影された当該地の航空写真. C：2007年以降に撮影された当該地の航空写真. 地図データおよび航空写真はいずれも国土地理院の電子国土Webシステムから配信されたものを使用した。

トランセクトの内部に1m×2mの方形区をさらに設定し（図2B），それぞれの区画内のタチスズシロソウの個体数を目視で計測した。小さなロゼット葉として観察される植物は，本年の春に種子が発芽したものと考えられ，また，わずかに共存する他のアブラナ科植物との区別も困難なため，計測からは除外した（表1）。

本調査地におけるタチスズシロソウの分布および個体数についての解析に先立って，各方形区で見出された個体数の空間的自己相関の有無を調べた。距離の近い方形区のペアでは発見個体数が似ている，すなわち空間的な自己相関が存在する場合には，各方形区からのデータを互いに独立とみなすことはできないためである。空間的自己相関の指標としてMoranのI指数を計算した。MoranのI指数は-1から1の範囲を取り，空間的自己相関が高い場合には1に近づく。ここではそれぞ

れの方形区について縦横に隣接する4個の方形区との間で求めた距離行列を用いて，MoranのI指数を求めた。距離行列は各方形区の中心を基準として，実際の物理的な距離（短辺方向に1m，長辺方向に20m）に基づいて計算した。この計算にはR（2.15.1）のpackage spdep内の関数moran.testを用いた。

タチスズシロソウの分布および個体数について推定するため，本種の分布とベルトトランセクト調査の過程を状態空間モデルとして記述した。状態空間モデルは，現象の状態を記述する状態モデルと，その現象を観測する過程を記述する観測モデルからなり，野外におけるサンプリング調査データをモデル化する場合に一般的に用いられるモデル構造の一つである（Clark，2007）。状態やサンプリング過程を，調査地や調査方法の実態を反映して柔軟に記述できることが利点である。まず，状態モデルとして本調査におけるタチスズシロソウの分布をモデル化した。上記で個体数を調査した方形区を中心とする，長さ（湖岸に平行な方向）20m，幅（湖岸に直交する方向）1mの細長いメッシュで調査地を分割した。後述するように本調査地におけるタチスズシロソウ個体数には有意な空間的自己相関が認められたため，隣接するメッシュ間で個体数の期待値が似ていることを前提とした条件付き自己相関（conditional auto-regressive; CAR）モデル（深澤ほか，2009）で記述した。CARモデルでは，各地点に固有のランダム効果を仮定したうえで，隣り合った地点間のランダム効果の差が正規分布に従うと考える。このようなモデル構造は，隣接する区画で個体の密度が似ているものの，その要因が必ずしも特定されていないような状況をうまく表現することができる。このCARモデル中では，メッシュの辺を接する最大4個のメッシュとの空間的自己相関を考慮し，重み付けは全て等しいと仮定した。さらに，サンプ

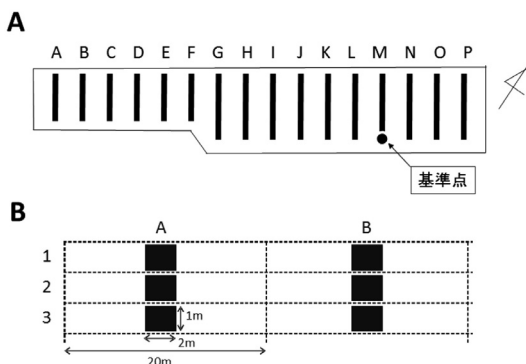


図2. 調査に用いた区画設定法。A：南側から順にA-Pの16本のベルトトランセクト（幅2m）を20m間隔で設定した。基準点は敷地内にあったすべり台とした。B：ベルトトランセクトを長さ1mで分割した方形区（黒塗りの矩形）を中心に，長さ20m幅1mのメッシュ（破線の矩形）を生成し，個体数推定の対象区域とした。方形区（1m×2m）は湖岸線に近いほうからナンバリングした。区画は模式図として示しており，実際のスケールとは異なる。

表 1. 各区画で計測された植物の個体数. A–F列の灰色で示した区画はゲートボール場として整備されているため計測を行わなかった.

| 区画番号 | A | B  | C | D | E | F | G | H | I  | J   | K  | L  | M  | N | O | P |   |
|------|---|----|---|---|---|---|---|---|----|-----|----|----|----|---|---|---|---|
| 1    | 0 | 0  | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0  | 0   | 0  | 0  | 0  | 0 | 0 | 0 |   |
| 2    | 0 | 0  | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0  | 0   | 0  | 0  | 0  | 0 | 0 | 0 |   |
| 3    | 0 | 2  | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0  | 0   | 0  | 0  | 2  | 0 | 0 | 0 |   |
| 4    | 0 | 0  | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0  | 0   | 1  | 0  | 2  | 0 | 0 | 0 |   |
| 5    | 0 | 0  | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1  | 1   | 0  | 1  | 3  | 0 | 0 | 0 |   |
| 6    | 0 | 2  | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2  | 3   | 2  | 14 | 0  | 0 | 0 | 0 |   |
| 7    | 0 | 1  | 4 | 0 | 0 | 0 | 2 | 3 | 4  | 11  | 5  | 7  | 3  | 0 | 0 | 0 |   |
| 8    | 0 | 2  | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 5  | 72  | 10 | 16 | 2  | 1 | 0 | 0 |   |
| 9    | 1 | 4  | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 14 | 122 | 31 | 10 | 1  | 1 | 0 | 0 |   |
| 10   | 0 | 12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 2  | 139 | 6  | 10 | 4  | 2 | 0 | 0 |   |
| 11   | 0 | 6  | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 4  | 88  | 6  | 8  | 1  | 2 | 0 | 0 |   |
| 12   | 0 | 3  | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2  | 75  | 10 | 0  | 1  | 0 | 0 | 0 |   |
| 13   | 0 | 1  | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2  | 10  | 49 | 2  | 4  | 1 | 0 | 0 |   |
| 14   | 0 | 0  | 5 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 9  | 5   | 20 | 9  | 2  | 0 | 0 | 0 |   |
| 15   | 0 | 0  | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1  | 2   | 21 | 21 | 0  | 5 | 0 | 0 |   |
| 16   |   |    |   |   |   |   |   | 0 | 0  | 6   | 5  | 18 | 37 | 1 | 3 | 0 | 0 |
| 17   |   |    |   |   |   |   |   | 0 | 1  | 0   | 8  | 28 | 9  | 6 | 0 | 0 | 0 |
| 18   |   |    |   |   |   |   |   | 0 | 0  | 0   | 14 | 17 | 12 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 19   |   |    |   |   |   |   |   | 0 | 0  | 1   | 3  | 2  | 5  | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 20   |   |    |   |   |   |   |   | 0 | 0  | 0   | 2  | 3  | 2  | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 21   |   |    |   |   |   |   |   | 0 | 0  | 0   | 1  | 0  | 2  | 1 | 0 | 0 | 0 |

リング過程を観測モデルとして記述した。本研究では、20m×1mのメッシュの中心部に位置する2m×1mの方形区内で観察された個体の数を数えたことから、発見個体数の期待値はメッシュ内個体数の1/10であるとし、さらに実際の観測値はその期待値からポアソン分布に従ってばらつくとした。モデルの概要をAppendix 1に示す。

以上の状態空間モデルと調査データを用い、各メッシュ内の個体数、およびそれらを合計した総個体数の事後分布（推定値の確率密度分布）を、WinBUGS 1.4.3 (Spiegelhalter et al., 2002) を用いたMarkov chain Monte Carlo (MCMC) 法によって推定した。本調査地におけるタチスズ

シロソウの密度について事前の知識はなかったことから、どのような密度でもありうることを推定の前提とするため、無情報事前分布として十分に幅の広い（メッシュあたり個体数の95%範囲を0–10<sup>85</sup>個体とする）対数正規分布を用いた。パラメータ（各メッシュ内の個体数、全体的な密度レベル、空間的自己相関の大きさ）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。MCMC計算の収束状況の判定するための基準として値  $\hat{R}$  (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

タチスズシロソウの開花は4月上旬から5月上旬である。調査日である5月14日には大部分の個体で結実が見られたが、まだ開花中の個体も存在した。一部の個体は既に結実枯死していたが、形態からタチスズシロソウと判別できれば個体数に計上した。各方形区 (1 m × 2 m) の本種個体数を表1に示す。各方形区の個体数は0–139となっており、平均3.76であった。

空間的自己相関の指標として計算したMoranのI指数の値は0.493であり、期待値−0.003より

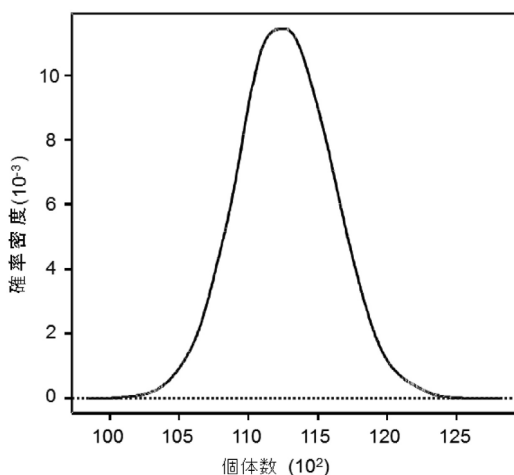


図3. ベイズ推定されたタチスズシロソウ個体数の事後分布。

も有意に大きく (moran.testによるpermutation test,  $p < 0.001$ ), 本調査地における本種の分布には明らかな空間的自己相関があることが示された。ベイズ推定におけるMCMCは良好に収束しており、全ての推定パラメータに関して  $\hat{R}$  値は1.1未満であった。推定された本調査地の全個体数は11260個体で、95%ベイズ信用区間は10610–11940個体であった (図3)。

## 考察

本調査地における本種の分布には明らかな空間的自己相関があることが示された。このことは、タチスズシロソウの種子は親個体の周辺に落下し発芽することが多いことが原因であるかもしれない。あるいは、本研究では調査を行わなかったものの、土壌の栄養塩類や水分含量などの無生物的環境条件や、競合するその他の植物種や土壌微生物の分布など生物的環境条件における異質性に起因する可能性も考えられる。

タチスズシロソウは、他の植物との競合に弱い攪乱依存種であると報告されている (山口ほか, 2010)。高島市海津・西浜・知内地区のタチスズシロソウ生育地の調査報告からも、背後に隣接する集落の人々によって適度な利用や立ち入りを受けることにより、背丈の高い雑草類の侵入と土壌の富栄養化が抑えられ、生育に適した環境が維持されていることが指摘されている (栗林ほか, 2008)。本研究の結果からも何らかの生物間相互作用の存在が示唆される。筆者らによる琵琶湖岸の他の生育地における調査でも、他種の植物が多く見られるような場所では観測数が少ない傾向があった (小杉ほか, 未発表)。琵琶湖岸線の長期的地形変動を1920年代から調査した結果から、東岸では湖岸線の位置が大きく変動していることが示されている (金子ほか, 2011)。野洲市におけ

る大規模個体群の発生には、砂浜の耕起が関与していた（山口ほか，2010）。図1に示した航空写真からも、彦根市薩摩町・柳川町の砂浜も、地形が年々変化している攪乱環境と推察された。

重金属集積植物の重金属耐性や集積性は、本来植物の生育に適さない、重金属濃度が高い土壌条件下において、重金属に耐性を持たない植物種より有利に生存する戦略の一つだと考えられている（Maestri et al., 2010）。今回の調査から判明したように、タチスズシロソウが攪乱環境、もしくは重金属濃度が高い土壌のいずれかで生育していることから、この説が支持された。筆者らは、琵琶湖岸の数か所でタチスズシロソウ個体群の調査を行い、生育地の土壌および植物に含まれる金属濃度を報告した（Kosugi et al., 2016）。高島市では、局所的に亜鉛濃度が高い土壌に植物が高密度で生育していた。これに反して、本研究の調査地では、土壌の金属濃度は低いが、攪乱環境のため他の植物との競合があまりない広い砂浜で大規模な個体群が成立していた。これらの結果から、タチスズシロソウは高い亜鉛耐性および集積性を示すものの、その生育土壌の重金属濃度は必ずしも高いとは限らず、本種は条件的亜鉛集積植物であると結論された。

今回用いた個体数推定法は大規模な群落の個体数を簡便に算出する方法として、個体数モニタリングの際に利用可能であると考えられた。最も基礎的な推定法である区画法では、個体数については推定値を得られるもののその推定誤差については評価が難しい。その誤差についても評価が可能であることは本研究の利点の一つである。他の利点としては、その拡張性の高さが挙げられる。本研究では個体数とその分布を記述するだけのモデルを用いたが、本推定方法の枠組みは他の環境条件が個体数に及ぼす影響を解析するモデルに容易に拡張することができる。絶滅危惧種あるいは有

害生物などの個体数を規定する要因を解析し、更にその結果にもとづいて分布を予測するなどの応用が考えられる。特に本種の分布や密度に関しては、上述の通り土壌中の重金属濃度との関係が議論されているところであり、その関係を解析・検証する上でも有用である。その場合においても、本推定法では状態空間モデルの枠組みを用いていることから、個体数計数地点と土壌重金属濃度測定地点が必ずしも一致していなくても構わないなどの柔軟性も持っている。

なお、本研究では1 m幅でのベルトトランセクト調査の調査区を事後的に方形区として切り取り、メッシュ中心として解析に用いたため、不自然に長いメッシュを解析の対象とした。より正確な推定のためには、調査地の中でより均質に分布するように方形区を設定するなどの工夫が考えられる。また、本研究ではメッシュ内における個体の分布様式として便宜的にランダム分布を仮定したが、より詳細な解析のためには集中分布などを前提としたモデルとの比較も有用であろう。

本研究で用いた観測データはタチスズシロソウの花期の終期に得たものであり、個体によっては既に結実枯死しているものが見られた。個体の識別が容易である4月の花期の最盛期や冬のロゼット葉の時期などに調査を行うことによって個体の推定や開花個体の割合などが明らかになると思われる。また、他の個体群も同様の方法で調査を行い、琵琶湖水圏におけるタチスズシロソウのメタ個体群の挙動を明らかにすることで、効果的な保全計画の構築にも役立てることができると考えられる。

## 謝辞

本調査にご協力いただいた、山本武氏（彦根市役所生活環境課）、犬丸仁志氏、沢田美由紀氏、

中川沙耶氏, 目片友貴氏 (滋賀県立大学環境科学部生物資源管理学科), 辻康介氏, 稗田真也氏, 山上繁政氏, 大倉健太氏 (滋賀県立大学環境科学部環境動態学専攻), 吉田貴徳博士, 川邊隆大博士, 辻野裕大氏 (京都産業大学総合生命科学部) に深謝いたします。

## 引用文献

- Akama, S., R. Shimizu-Inatsugi, K. K. Shimizu & J. Sese. 2014. Genome-wide quantification of homeolog expression ratio revealed nonstochastic gene regulation in synthetic allopolyploid *Arabidopsis*. *Nucleic Acids Research*, 42 : e46.
- Clark, J. S. 2007. Models for ecological data: an introduction. 617pp. Princeton University Press, Princeton.
- 藤井伸二. 1994. 琵琶湖岸の植物—海岸植物と原野の植物. 植物分類・地理, 45 : 45–66.
- . 2012. 水辺の植物. 「琵琶湖ハンドブック改訂版」(内藤正明監修), pp. 172–173. 滋賀県, 大津.
- 深澤圭太・石濱史子・小熊宏之・武田知己・田中信行・竹中明夫. 2009. 条件付自己回帰モデルによる空間自己相関を考慮した生物の分布データ解析. 日本生態学会誌, 59 : 171–186.
- Gelman, A., J. B. Carlin, H. S. Stern & D. B. Rubin. 2004. Bayesian data analysis (2nd ed.). 675pp. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton.
- 金子有子・東 善広・佐々木寧・辰巳 勝・橋本啓史・須川 恒・石川可奈子・芳賀裕樹・井上栄壮・西野麻知子. 2011. 湖岸生態系の保全・修復および管理に関する政策課題研究—湖岸地形と生物からみた琵琶湖岸の現状と変遷および保全の方向性—. 琵琶湖環境科学研究センター研究報告書, 7 : 113–149.
- 栗林 実・藤井伸二・野間直彦. 2008. 第 I 部 海津・西浜・知内地区周辺の特筆すべき植物とその生育地. 「『高島市海津・西浜・知内の水辺景観』保存活用事業報告書」, pp. 5–24. 高島市海津・西浜・知内地区文化的景観保存活用委員会, 高島.
- 小杉亜希・原田英美子. 2015. ハクサンハタザオ (*Arabidopsis halleri* ssp. *gemmifera*) およびその近縁植物の重金属集積性に関する研究. 作物研究, 60 : 1–12.
- Kosugi, A., C. Nishizawa, A. Kawabe & E. Harada. 2016. Zinc accumulation and vegetation ecology in the allotetraploid, *Arabidopsis kamchatica* ssp. *kawasakiana*. *Plant Biotechnology*, 33 : 33–37.
- Krämer, U. 2010. Metal hyperaccumulation in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 61 : 517–534.
- Kubota H. & C. Takenaka. 2003. *Arabis gemmifera* is a hyperaccumulator of Cd and Zn. *International Journal of Phytoremediation*, 5 : 197–201.
- Maestri E., M. Marmiroli, G. Visioli & N. Marmiroli. 2010. Metal tolerance and hyperaccumulation: Costs and trade-offs between traits and environment. *Environmental and Experimental Botany*, 68 : 1–13.
- 西嶋照毅・宇多高明・中辻崇浩. 1997. 湖岸植物の繁茂限界波高の算定—琵琶湖東岸を例として—. 海岸工学論文集, 44 : 1111–1115.
- Pollard, A. J., R. D. Reeves & A. J. Baker. 2014. Facultative hyperaccumulation of heavy metals and metalloids. *Plant Science*, 217–218 : 8–17.

滋賀県生きもの総合調査委員会. 2011. 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2010年版. 116pp. サンライズ出版, 彦根.

Shimizu, K. K., S. Fujii, K. Marhold, K. Watanabe & H. Kudoh. 2005. *Arabidopsis kamchatica* (Fisch. ex DC.) K. Shimizu & Kudoh and *A. kamchatica* subsp. *kawasakiana* (Makino) K. Shimizu & Kudoh, New Combinations. Acta Phytotaxonomica et Geobotanica, 56 : 163-172.

Shimizu-Inatsugi, R., J. Lihová, H. Iwanaga, H. Kudoh, K. Marhold, O. Savolainen, K. Watanabe, V. V. Yakubov & K. K. Shimizu. 2009. The allopolyploid *Arabidopsis kamchatica* originated from multiple individuals of *Arabidopsis lyrata* and *Arabidopsis halleri*. Molecular Ecology, 18 : 4024-4048.

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.

Sugisaka, J. & H. Kudoh. 2008. Breeding system of the annual Cruciferae, *Arabidopsis kamchatica* subsp. *kawasakiana*. Journal of Plant Research, 121 : 65-68.

Tsuchimatsu, T., P. Kaiser, C.-L. Yew, J. B. Bachelier & K. K. Shimizu. 2012. Recent loss of self-incompatibility by degradation of the male component in allotetraploid *Arabidopsis kamchatica*. PLoS Genetics, 8 : e1002838.

山口正樹・杉阪次郎・工藤 洋. 2010. 琵琶湖東岸における絶滅危惧植物タチスズシロソウ大群落の出現とその保全. 保全生態学研究, 15 : 111-119.

Wolf, D. E., J. A. Steets, G. J. Houliston & N. Takebayashi. 2014. Genome size variation and evolution in allotetraploid *Arabidopsis kamchatica* and its parents, *Arabidopsis lyrata* and *Arabidopsis halleri*. AoB Plants, 6 : plu025.

---

## Appendix

### Appendix 1. 解析に用いたWinBUGSコード

```
model{
#各メッシュの密度レベルを記述する状態モデル
#空間的自己相関をもつランダム効果re[i]を持つとした。
#平均的な密度レベルをcとした。
for (i in 1:N.mesh){
    log(mu[i]) <- re[i] + c

#サンプリング過程を記述する観測モデル
#メッシュ内個体数の1/10を期待値とする。
#ポアソン分布に従うと仮定した。
for (i in 1:N.mesh){
    num[i] ~ dpois(smu[i])
    smu[i] <- mu[i] * 0.1}

#ランダム効果re[i]が持つ空間的自己相関の記述
#Adj[], Num[]でメッシュの隣接関係を記述し,
#重み付けベクトルWeight[]の要素はすべて1とした。
#tauで自己相関の大きさを示す。
re[1:N.mesh] ~ car.normal(Adj[], Weight[], Num[], tau)

#事前分布として無情報事前分布を与えた。
tau ~ dgamma(0.01, 0.01)
c ~ dnorm(0, 0.01)}
```