関西自然保護機構会報 21（2）：133－140, 1999

ヨシ原の分断・孤立化とシロバナサクラタデの受粉・種子生産

筑波大学生物科学　西　廣　　淳*
筑波大学環境科学　友　部　恭　子
筑波大学生物科学　鷲　谷　いづみ

EFFECTS OF REED-BED FRAGMENTATION ON POLLINATION AND SEED SET OF A DISTYLOUS SPECIES, *PERSICARIA JAPONICA*

Jun Nishihiro, Kyoko Tomobe and Izumi Washitani
Institute of Biological Sciences, University of Tsukuba

はじめに

水域と陸域の生態系をつなぐ推移帯は，本来，極めて高い生物多様性を誇る場所の一つである（Lachavanne 1997）。ヨシ原は水辺の推移帯を構成する代表的な植物群落であり，多様な動植物の生息・生育場所となっている。しかしヨシ原の植生は，近年，水辺の開発，水質の悪化，乾燥化などのために急速に失われつつあり（我が国における保護上重要な植物種および植物群落研究委員会 1996），かつては広い面積を占めていたヨシ原も分断化されて面積を減じたり，他のヨシ原から空間的に隔てられて孤立化するなどの現象が生じている。それに応じてヨシ原を生育場所とする植物の個体群も孤立してしまい，一つ一つの個体群の大きさ（個体群サイズ；個体数を意味する）が減少している。

そのように個体群サイズが減少すると，確率論的なメカニズムによる絶滅の危険性が増加するだけでなく，種子生産の低下（Bawa 1990；Lamont *et al.* 1993；Aizen & Feinsinger 1994；Ågren 1996；Groom 1998；Morgan 1999）や他殖率の低下（Jennersten 1988；Menges 1991）などの決定論的メカニズムによる絶滅の危険性が増大することが考えられる（Shaffer & Samson 1985；Wilcox & Murphy 1985；鷲谷・矢原 1996）。しかしヨシ原の分断・孤立化に伴う植物の繁殖上の問題点については，これまで十分に検討されたことがない。そこで本研究では，霞ヶ浦におけるヨシ原を象徴する植物とも言えるシロバナサクラタデについて，ヨシ原の分断・孤立化が受粉や種子生産に及ぼす影響を分析した研究を紹介する。霞ヶ浦周辺にかつては広範囲にわたって存在していたヨシ原は，現在では湖周辺の土地利用の変化や湖岸堤の工事などによって面積を著しく減じ，また分断・孤立化している（富田 1999）。シロバナサクラタデはヨシ原と強く結びついて生育する植物であり，霞ヶ浦では残存するヨシ原の中にのみ生育している。

二型花柱性植物シロバナサクラタデ

シロバナサクラタデ（写真 1）はタデ科の多年生草本である。地下茎によって盛んに栄養成長を行うため，野生個体群では多数の地上茎からなるクローンパッチをつくって生育する。クローンは

関西自然保護機構業績　第 237 号
＊現所属：建設省土木研究所環境部



写真1　シロバナサクラタデ（花序）.



写真2　シロバナサクラタデの長花柱型と短花柱型の花.

遺伝的な意味での個体であり，保全を考える上では基本的な単位となる。

シロバナサクラタデの直径5 mmほどの白色の花は，異型花柱性の繁殖様式を示す（平塚・中尾 1996）。異型花柱性は25科の植物の一部でみられ，送粉動物（多くの場合は昆虫）を利用したクローン間の送粉による他殖を促進することを主要な選択圧として進化したと考えられている（鷲谷 1992）。異型花柱性には二型花柱性と三型花柱性とがあるが，シロバナサクラタデは二型花柱性である（写真2）。二型花柱性植物の野生個体群中には，柱頭が高い位置，葯が低い位置にある長花柱型のクローンと，それとちょうど逆の位置に柱頭と葯をもつ短花柱型のクローンがあり，これらはおよそ1：1の比率で含まれる。種子生産のためには異なる花型のクローンからの花粉を受粉する必要があり，シロバナサクラタデでも，自家受粉や花型が共通する他クローンからの受粉では，ほとんど種子が生産されないことが確かめられている（Nishihiro & Washitani 1998a）。

二型花柱性植物では個体群の半数の個体としか交配が可能でないため，異型花柱性以外の自家不和合性をもつ植物（個体群内の大抵の他個体が交配相手となり得る）と比べて，個体群の分断・孤立化による繁殖成功への負の影響を受け易いことが予測される（Levin 1975；Wyatt & Hellwig 1979；Ågren 1996；Nishihiro & Washitani 1998b）。

結実率に対するヨシ原の分断化の影響

霞ケ浦では，右岸（西岸から南岸）に比較的多くのヨシ原が残存している。霞ケ浦右岸の新利根川から小野川河口部にかけての約25 kmの範囲に分布する25のヨシ原（空間的に連続したヨシ群落を一つのヨシ原とした）において，そこに生育するシロバナサクラタデについて，結実率に対するヨシ原の分断化の影響を調べる調査・実験を1995年と1996年に行った（図1）。

離れたヨシ原に生育するシロバナサクラタデの間でも，希に起こる花粉輸送や種子分散を通して遺伝的交流があると考えられるため，霞ケ浦全体のシロバナサクラタデ集団がメタ個体群，それぞれのヨシ原に生育する集団は局所個体群に相当すると考えられる。ここでは一つのヨシ原に含まれるシロバナサクラタデの局所個体群を一つの「個体群」とよぶ。

生育場所のヨシ原の面積（120～17,935 m^2）やシロバナサクラタデのクローン数（1～53クローン）は個体群ごとに大きく異なり，ヨシ原の面積とクローン数の間には有意な正の相関が認められた（$n = 25, r = 0.43, P < 0.05$）。また長花柱型

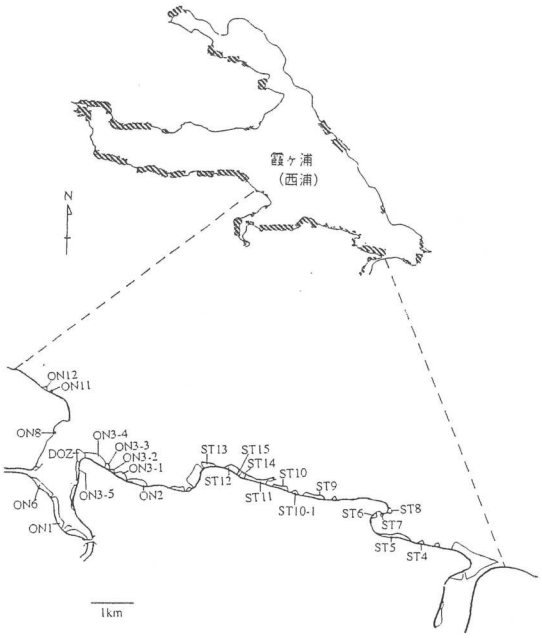


図1　調査対象とした25のシロバナサクラタデ個体群. 湖岸線に沿った約25 kmの範囲に断続的に分布しているヨシ原に生育するシロバナサクラタデを調査の対象とした. 霞ヶ浦の地図（上段）で，斜線を付した部分はヨシ原が分布していることを示す.（西廣ほか1998より改図）.

クローン数と短花柱型クローン数の偏りを$|L-S|/(L+S)$として算出される指標によって評価した（Lは長花柱型クローン数，Sは短花柱型クローン数を示す）ところ，個体群あたりのクローン数と花型の偏りの指標値との間には有意な負の相関がみられた（$n = 25, r = -0.45, P < 0.05$）。

調査対象とした個体群では，膜翅目21種，双翅目26種，鱗翅目10種，鞘翅目1種の昆虫の訪花が確認された。特に頻繁に訪花が認められた昆虫は，ハナアブ（写真3），ヒメハラナガツチバチ，およびミドリキンバエであった。開花の中期には，どの個体群においても比較的頻繁にこれらの昆虫の訪花が確認された。

結実率は開花数あたりの結実数として花序ごとに求め，クローンあたりの平均値および個体群あたりの平均値を算出した。なおシロバナサクラタデの花は胚珠を一つだけもっているので，結実率は花あたりの種子生産に一致する。



写真3　シロバナサクラタデに訪花したハナアブ.

測定の結果，個体群あたりの平均結実率は0から26%まで大きく変動し，個体数が特に小さい（2以下），あるいは花型の偏りが著しい（指標値が0.5以上）個体群では，調査年を通して結実率が特に低いという傾向がみられた（図2）。また個体群あたりの結実率と，個体群のクローン数との間には有意な正の相関がみられ（1995年には$n = 23, r = 0.59, P < 0.01$, 1996年には$n = 25, r = 0.54, P < 0.01$），花型の偏りとの間には有意な負の相関がみられた（1995年には$n = 23, r = -0.64, P < 0.001$, 1996年には$n = 25, r = -0.70, P < 0.001$）。

以上のことから，面積が小さいヨシ原では，そこに生育するシロバナサクラタデの個体群サイズが小さくなると同時に花型の偏りも著しくなり，結実率が低下し，著しい場合には種子生産が全くみられなることが明らかにされた。

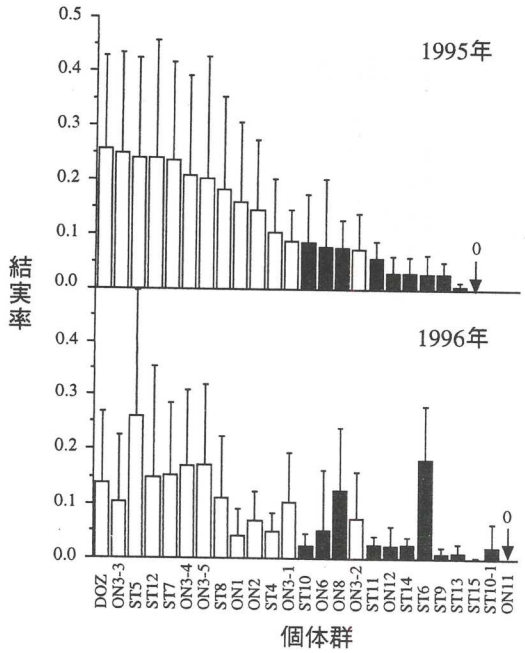


図2　1995年と1996年におけるシロバナサクラタデ個体群の平均結実率．黒いバーはクローン数が2以下，あるいは花型の偏りが0.5以上の個体群，白いバーはそれ以外の個体群における平均結実率，エラーバーは標準偏差を表す．(西廣ほか1998より改図)．

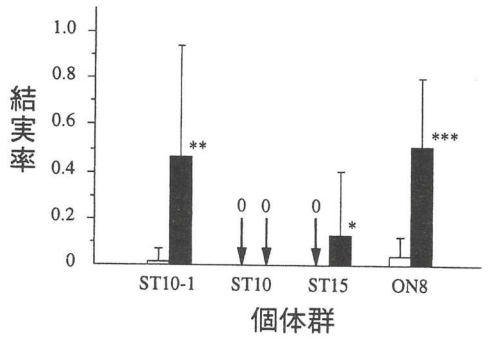


図3　1クローンのみからなる「個体群」における放任受粉後と花粉添加処理後の結実率．白いバーは放任受粉，黒いバーは花粉添加後の結実率の平均値（各クローン$n = 15$），エラーバーは標準偏差を示す．ST10とST10-1は長花柱型のみ，ST15とON8は短花柱型のみ存在する個体群である．結実率を逆正弦変換した後，t検定を行った．$*P < 0.05$, $**P < 0.01$, $***P < 0.001$．(西廣ほか1998より改図)．

花粉添加の効果

和合性のある花粉を人工的に添加した花の結実率と，同じ日に開花した無処理の対照放任受粉花の結実率を比較することによって，和合性のある花粉の供給不足によって結実が制限されている可能性とその程度を明らかにすることができる。そこで，調査対象とした個体群の中から1クローンのみからなる4個体群を選び，花粉添加実験を行った。

対象とした4個体群では，放任受粉での結実率は低かったが，花粉添加処理により3個体群で結実率が有意に向上した（図3)。したがって分断・孤立化したヨシ原に生育するシロバナサクラタデ個体群における結実の低下は，和合性のある花粉の供給が不足したことによって生じていたことが示唆される。このことは，次に紹介する個体群内のクローンの広がりや配置（個体群の空間構造）が受粉と結実にあたえる影響を解析した研究によっても支持された。

個体群の空間構造と受粉・種子生産

シロバナサクラタデの結実に対する個体群の空間構造の影響を詳しく分析するために，霞ヶ浦周辺の比較的大きなヨシ原に生育する2つの個体群を対象に，柱頭に付着した花粉の分析および結実率の測定を行った（Nishihiro & Washitani 1998b)。シロバナサクラタデは，多くの二型花柱性植物と同様に生産する花粉のサイズ（直径）が花型によって異なるため，柱頭に付着した花粉が由来した花型を，花粉の大きさを測定することによって判断できる。またシロバナサクラタデでは，異なる花型で生産された花粉を一粒でも受粉すれば，種子生産に有効な受粉をしたものとして

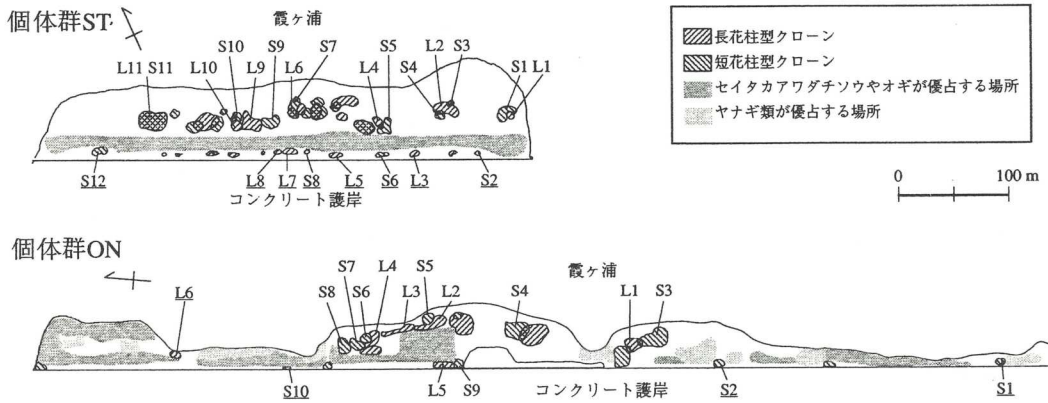


図4 調査対象とした2つのヨシ原内の個体群（個体群STと個体群ON）のクローンマップ．斜線のある範囲はシロバナサクラタデのクローンを示す（詳細は図中の凡例を参照）．L1, S1などの標識は受粉と結実率を調査したクローンであることを示し，下線のある標識を付したクローンは他のクローンから空間的に孤立したクローンであることを意味する．(Nishihiro & Washitani 1998bより改図)．

評価できることが人工受粉実験によって明らかにされている（Nishihiro & Washitani 1998a）。したがって柱頭上の花粉の大きさを調べることによって結実に有効な受粉を評価できる。

調査対象とした2つのヨシ原では，コンクリート護岸に沿って存在する比高の高い場所（セイタカアワダチソウやオギが優占する）やヤナギ類が優占する場所にはシロバナサクラタデが分布せず，これらの存在によって個体群の中でも空間的に孤立して分布するクローンと，他のクローンと密集したパッチを形成しているクローンとが認められた（図4）。

開花中期に柱頭を採集し，付着した花粉を分析した結果，空間的に孤立したクローンでは受粉成功度（和合性のある花粉を一粒以上受粉した花の花序あたりの割合）が著しく低かった（図5）。またこれらのクローンでは結実率も低かった（図6）。さらにいくつかのクローンについて花粉添加実験を行った結果，孤立したクローンでも花粉添加さえすれば結実率は有意に向上し，孤立していないクローンと同等になることが示された（図7）。

同じ個体群の中でさえ，他のクローンから空間

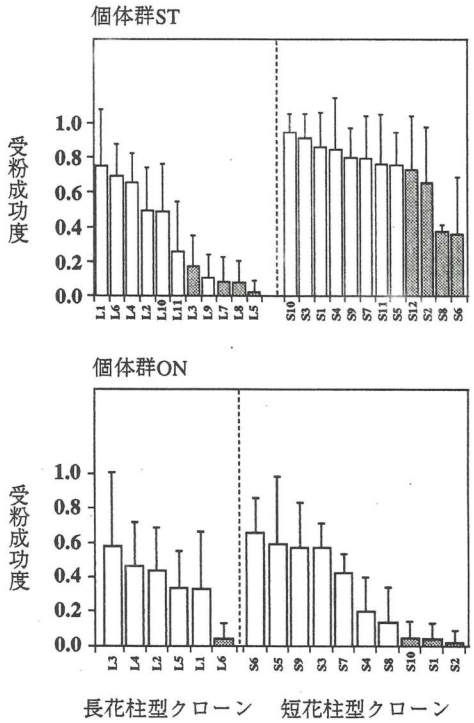


図5 受粉成功度（異型花由来の花粉を一粒以上受粉した花の花序あたりの割合）のクローン毎の平均と標準偏差．影をつけたバーは他のクローンから空間的に孤立したクローンであることを意味する．個体群の名前，クローンの標識は図4に対応する．(Nishihiro & Washitani 1998bより改図)．

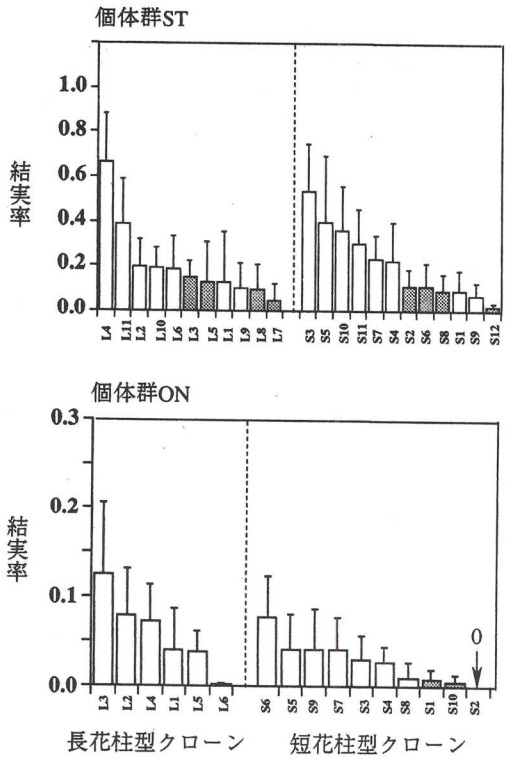


図6 結実率のクローン毎の平均と標準偏差. 影をつけたバーは他のクローンから空間的に孤立したクローンであることを意味する. 個体群の名前, クローンの標識は図4に対応する. 個体群によって縦軸の値が異なる. (Nishihiro & Washitani 1998b より改図).

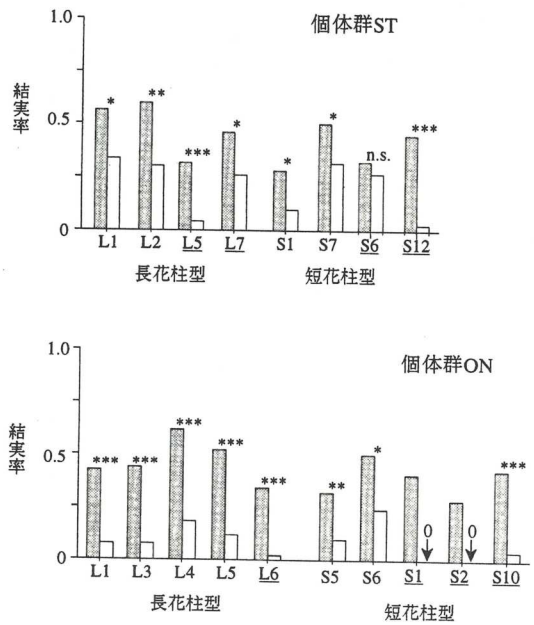


図7 花粉添加をした花(影付のバー)と放任処理の花における結実率. クローンの標識は図4に対応し, 下線を付したものは他のクローンから空間的に孤立したクローンであることを意味する. アスタリスクは処理の効果をG検定で調べた有意水準を示す; n.s. $P < 0.05$, $*P < 0.05$, $**P < 0.01$, $***P < 0.001$. (Nishihiro & Washitani 1998b より改図).

的に孤立したクローンでは, 和合性のある花粉の供給が不十分であることにより結実が制限されていたことが明らかになった。シロバナサクラタデが種子生産に有効な花粉を受粉するためには, 異なる花型のクローンと近接して分布する必要があるといえる。

このことはシロバナサクラタデの主な訪花昆虫がハナアブ類であることと深く関わっていると考えられる。一般に, ハナアブ類は花間の移動距離が短く, パッチを形成する植物ではパッチ内の移動が優先する (Sih & Baltus 1987 や Groom 1998 を参照)。シロバナサクラタデはクローンパッチを形成する植物である。したがって空間的に孤立したクローンでは, クローン内の受粉 (自家受粉) は行われても, 結実に必要な異なる花型のクローンからの花粉を受粉し難いものと推測される。分断・孤立化したヨシ原に生育するシロバナサクラタデにおける結実率の低下も, 同様な原因, すなわち異型クローンからの花粉供給の制限によるものであることが強く示唆される。

まとめ

ヨシ原は多くの湿地性植物の生育場所となっているため, 生物多様性の保全上, 極めて重要な場所といえる。たとえば霞ケ浦周辺では例外的に大規模に残されている桜川村の「妙岐の鼻」におけ

る約52 haのヨシ原には，277種の維管束植物が確認され（路川ほか 1993，路川・前田 1994），これらにはレッドリスト掲載種も4種含まれている（日本植物分類学会絶滅危惧植物問題専門第一委員会 1997 に基づく）。これらの植物が自立して個体群を維持するためには種子による更新が不可欠である。したがって種子生産が不十分な場合には，その原因を明らかにし，それに応じた適切な保全策を講じる必要がある。

ここで紹介した研究では，生育場所であるヨシ原のサイズの縮小に伴い，和合性のある花粉の供給不足によってシロバナサクラタデの種子生産の低下が生じていることが示唆された。シロバナサクラタデは今のところレッドリストには登録されてはいない。しかし，生育場所であるヨシ原の喪失や分断・孤立化が進行すれば，種子による更新が十分に行えなくなり，絶滅が心配される状態になることも考えられる。シロバナサクラタデが健全な種子生産を達成できる環境を保全するためには，現在残されているヨシ原を種の供給源として維持するとともに，複数のクローンが近接して生育できるような大きな広がりをもったヨシ原を復元することが必要である。またメタ個体群レベルの遺伝的多様性の維持のためには，ヨシ原どうしの空間的な近さにも配慮することが必要である。

現在，霞ケ浦では市民運動や建設省の事業として，ヨシ原を含めた植生帯の復元が取り組まれている（飯島 1999；富田 1999）。復元されたヨシ原に生育するシロバナサクラタデの結実率は，そのヨシ原の健全性の指標の一つともなるだろう。

謝　辞

ここで紹介した研究は主として環境庁地球環境推進費「野生生物の絶滅プロセスに関する研究」の補助によって実施されたものだが，一部，ダム水源地整備センターのダム水源地生態会議森林生態系委員会の活動に含まれる。

引用文献

飯島博. 1999. 湖と森と人を結ぶ霞ヶ浦アサザプロジェクト. よみがえれアサザ咲く水辺～霞ヶ浦からの挑戦. 鷲谷いづみ・飯島博（編）. 文一総合出版, 東京.

富田和久. 1999. 霞ヶ浦の環境対策の現状. よみがえれアサザ咲く水辺～霞ヶ浦からの挑戦. 鷲谷いづみ・飯島博（編）. 文一総合出版, 東京.

西廣淳・友部恭子・鷲谷いづみ. 1998. シロバナサクラタデの種子生産に対するヨシ原の分断化の影響. 保全生態学研究. 3: 97－110.

日本植物分類学会絶滅危惧植物問題専門第一委員会. 1997. 植物版レッドリスト. 環境庁自然保護局野生生物課, 東京.

平塚明・中尾良. 1996. シロバナサクラタデは異型花柱性種である. 植物研究雑誌. 71: 98－104.

路川宗夫・西廣淳・前田修. 1992. 霞ヶ浦湖岸妙義の鼻の植物相. 筑波の環境研究. 14: 71－78.

路川宗夫・前田修. 1993. 妙岐の鼻湿原の植生. 筑波の環境研究, 15: 67－83.

我が国における保護上重要な植物種および植物群落研究委員会植物群落分科会. 1996. 植物群落レッドデータ・ブック.（財）日本自然保護協会・（財）世界自然保護基金日本委員会, 東京.

鷲谷いづみ. 1992. 異型花柱性植物の種子繁殖と送粉. 昆虫を誘い寄せる戦略～植物の繁殖と共生. 井上健・湯本貴和（編）. 平凡社, 東京.

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, 東京.

Ågren, J. 1996. Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. Ecology, 77: 1779－

1790.

Aizen, M. A. & Feinsinger, P. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reprodustion in a Chaco dry forest, Argentina. Ecology, 75 : 330－351.

Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. Annual Review of Ecology and Systematics, 21 : 399－422.

Groom, M. J. 1998. Allee effects limit population viability of an annual plant. American Naturalist, 151 : 487－496.

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

Lachavanne, J. 1997. Why study biodiversity in land-inland water ecotones? In Biodiveersity in Land-Inland Water Ecotones. (eds) J. Lachavanne and R. Juge. UNESCO and Parthenon Publishing Group.

Lamont, B. B., Klinkhamer, P. G. L. & Witkowski, E. T. F. 1993. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii* - a demonstration of the Allee effect. Oecologia, 94 : 446－450.

Levin, D. A. 1975. Spatial segregation of pins and thrums in populations of *Hedyotis nigricans*. Evolution, 28 : 648－655.

Menges, E. S. 1991. Seed germination percentage increases with population size in a fragmented prairie species. Conservation Biology, 5 : 158－164.

Morgan, J. W. 1999. Effects of population size on seed production and germination in an endangered, fragmented grassland plant. Conservation Biology, 13 : 266－273.

Nishihiro, J. & Washitani, I. 1998a. Patterns and consequences of self-pollen deposition on stigmas in heterostylous *Persicaria japonica* (Polygonaceae). American Journal of Botany, 85 : 352－359.

Nishihiro, J. & Washitani, I. 1998b. Effect of population spatial structure on pollination and seed set of a clonal distylous plant, *Persicaria japonica* (Polygonaceae). Journal of Plant Research, 111 : 547－556.

Shaffer, M. L. & Samson, F. B. 1985. Population size and extinction : a note on determining critical population size. American Naturalist, 125 : 144－152.

Sih, A. and Baltus, M. -S. 1987. Patch size, pollinator behavior, and pollinator limitation in catnip. Ecology, 68 : 1679－1690.

Wilcox, B. A. & Murphy, D. D. 1985. Conservation strategy : the effects of fragmentation on extinction. American Naturalist, 125 : 879－887.

Wyatt, R. & Hellwig, R. L. 1979. Factors determining fruit set in heterostylous bluets, *Houstonia caerulea* (Rubiaceae). Systematic Botany, 4 : 103－114.