関西自然保護機構会誌 *26*（*2*）：*89－96, 2004*

汽水域の水生植物とその保全

島根大学汽水域研究センター　荒　木　　悟
島根大学汽水域研究センター　國　井　秀　伸

Water plants in brackish water zones and the conservation. Satoru Araki & Hidenobu Kunii（*Research Center for Coastal Lagoon Environments, Shimane University*）

汽水域と水生植物

河口および河川が流入する内湾に形成される汽水域の沿岸は，塩分や水位変動の影響のため，多くの植物にとっては厳しい生育環境である。しかし，塩分に耐性を持つ種の中には，汽水域沿岸に大規模な群落を形成するものがある。筆者らが研究活動をおこなっている島根県の中海，宍道湖と，両湖を結ぶ大橋川の沿岸の湿地には，ヨシ *Phragmites australis*，コウキヤガラ *Bolboschoenus maritimus*，オオクグ *Carex rugulosa* といった，抽水植物または湿生植物の群落がみられる（図1）。これらの種は，混生群落をつくっていることもあれば，1種だけの純群落を形成していることもある。どの種の群落ができるかは，その場所の土壌水分，泥・砂質，冠水頻度などの違いを反映しているようであるが，詳細は明らかではない。

抽水・湿生植物が繁茂する沿岸湿地は，甲殻類，巻貝類，また水鳥などの陸上動物が生息あるいは利用する，水域・陸域境界の特異な環境である。前述のオオクグ群落には，幼生は水生であるが成体が植生のある湿地で生活するクロベンケイガニが多数生息し，オオクグの種子などを餌としている。落葉や植物遺体の下などにヨコエビ類がみられ，ヨシとの混群落にはカヤネズミが営巣する（図2）。

しかし，通称「ヨシ原」と呼ばれる沿岸湿地の

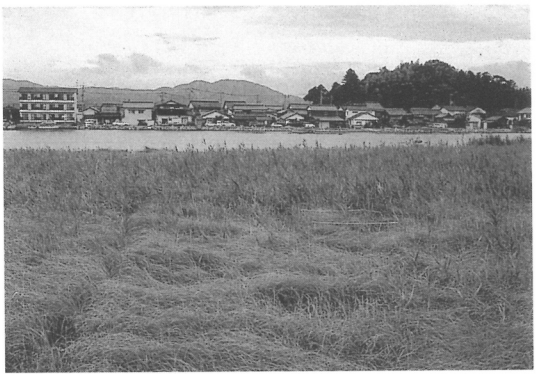




図1． 汽水域沿岸の湿地でみられる植物群落．
上：島根県大橋川河岸の湿生植物群落．手前はオオクグ純群落．奥の色の濃い領域はヨシ・オオクグ混群落．下：コウキヤガラ．

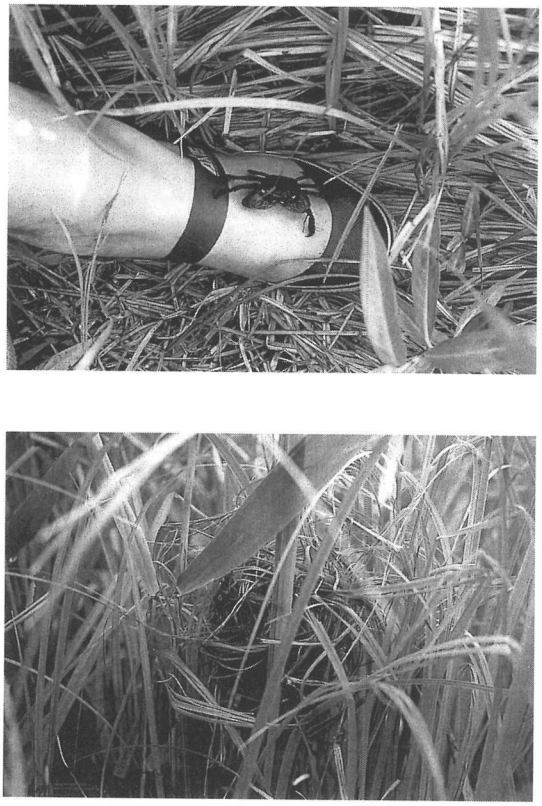


図2． 汽水域沿岸の植物群落でみられる動物．
上：植生のある湿地に巣穴を掘って生活するクロベンケイガニ．下：ヨシ，オオクグの葉で造られたカヤネズミの育児用の巣．

抽水・湿生植物群落は，河川改修，干拓，港湾整備等によって，埋め立て，あるいは開削され，現在，特に都市部周辺では稀な環境である。汽水域環境の保全を図る上で，これらの植物群落が本来どのように維持されているかを理解することは多くの示唆を与える。今年2月1日，大阪市立自然史博物館で催されたKONCセミナー「河川汽水域生態系のありよう　－淀川汽水域の自然再生に向けて－」において，そういった観点から，汽水域沿岸の抽水・湿生植物の繁殖生態，特にこれらの植物における種子繁殖とクローン成長の関係，および中海，宍道湖で試みられているヨシ原再生について紹介した。本稿ではその際の講演内容に概念的な説明を加えて解説する。

なお，沿岸湿地だけでなく，水中にも，コアマモ *Zostera japonica*，カワツルモ *Ruppia maritima*，リュウノヒゲモ *Potamogeton pectinatus*，イトクズモ *Zannichellia palustris* といった汽水性の沈水植物が生育し（國井，1995，2001），アマモ類の群落は，貝類，甲殻類，魚類などの動物群集の発達と関連するとみられる。ヨシ原と同様，浅い水域に広がる沈水植物群落も生態系の構成要素としては重要であるが，今回は抽水・湿生植物に的を絞って紹介する。

汽水域沿岸の抽水・湿生植物の繁殖

水辺や湿地に生育する被子植物には，大多数の種が，種子生産に加えて何らかのクローン成長をおこなうという特徴がある（Barrett *et al.*, 1993；Grace, 1993）。クローン成長は，地下茎伸長，塊茎形成などによって新たな植物体を形成する繁殖様式である（図3）。種子から成長した個体は花粉と胚珠の両方から半分ずつ遺伝情報を受け継ぐが，クローン成長に由来する植物体は元の株の遺伝情報をそっくり受け継ぐ。そのため，種子とクローン成長の二通りの繁殖方法が群落の存続にそれぞれどのように寄与しているかを調べる場合，（野外観察に加えて）群落を構成する植物体のタンパク質やDNAの遺伝的な組成の違いを調べる集団遺伝学的な方法が有効であることが多い（Barrett *et al.*, 1993）。近年，集団遺伝学的手法を含めた研究が広くおこなわれるようになり，淡水域の種には非常に詳しい研究が進んでいるものがある（eg. Eckert & Barrett, 1993；Eckert *et al.*, 1999；Dorken & Eckert, 2001）。汽水域を主な生育場所とする種については具体的な情報に乏しいが，その生態は淡水域の種と共通する部分が多いと考えられる。

淡水域の抽水・湿生植物では，個々の群落は主

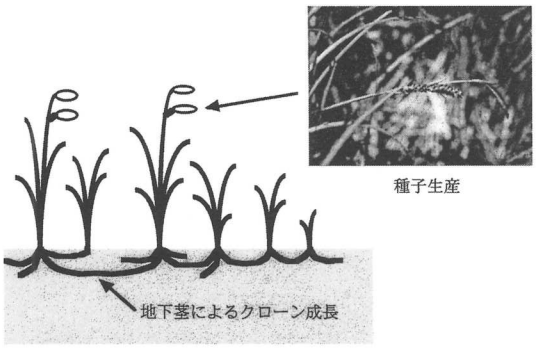


図3． 抽水・湿生植物によくみられる繁殖様式．水辺に生育する被子植物の多くは，種子生産に加えて何らかのクローン成長を行なう．

にクローン成長で維持されていると考えられるケースが多く知られている（Barrett *et al.*, 1993）。例えば，ヨシやガマなどは，クローン成長によって新たに形成する植物体の数よりもはるかに多数の種子を生産している。しかし，それらの種子のうち順調に発芽，定着していくものはごく一部で，成株に達するものの多くはクローン成長由来である。もともと一個の種子に由来し，クローン成長で増殖した植物体の一群はジェネット（genet）と呼ばれる。一方，ジェネットを構成する個々の植物体をラメット（ramet）と言う。一つのジェネットは，少ない場合は一株のラメットから，そして時には非常に多くの数のラメットからなる。種子からの定着が新たに生じない場合，もともと少数の種子から始まった群落や，競争力の弱いジェネットが消滅していった群落では，群落はごく少数のジェネットで構成されることになる。一方，種子からの定着が頻繁に生じる場合，群落は多数のジェネットを含む。発達したヨシ群落やガマ属の群落を対象に行なわれた最近の集団遺伝学的研究から，群落の見かけの大きさや種子生産量から想像されるよりもずっと少数のジェネットが群落を構成していることが示唆されている（Keller, 2000；Galeuchet *et al.*, 2002）。これらの結果は，群落の維持にはクローン成長が重要であることを示す。ただし，数株～数十株程度からなる小規模な個体群の場合は別として，一つの個体群が完全に単一のジェネットだけで占められるケースは多くはない（Barrett *et al.*, 1993）。

個々の群落の維持は種子繁殖よりも主にクローン成長でなされるという点は，汽水域沿岸を生育場所とする抽水・湿生の多年生植物にも共通すると考えられる。筆者らは，オオクグを対象に，純群落での種子生産量，発芽時期の土壌に含まれる種子数，発芽数，発芽後の実生の生存率などの調査を行ない，加えてタンパク質の遺伝的変異を利用した集団遺伝学的解析を実施している。その結果，オオクグは1平方メートルあたり7000～14000に達する多量の種子を生産するものの，種子は地下茎由来のラメットが密生する群落内では発芽しない性質をもつため，群落は通常，クローン成長で維持されていることが明らかになっている（荒木・國井，未発表）。

種子生産はふつうにみられるにも関わらず，抽水・湿生植物の群落の維持において種子繁殖よりもクローン成長が優越しやすい理由には，大きく分けると次の3つのケースがある。

（1）種子が群落が発達している環境とは異なる条件下で発芽する性質を持つ。

（2）水没に対する実生の耐性が低い。

（3）クローン成長由来のラメットとの競合に負ける。

前述のオオクグは（1）のケースで，種子は何らかの理由で裸地化，または地下茎由来のラメットの密度が特に低化した領域でのみ発芽するので，通常はクローン成長により群落が維持されている。水辺や湿地の植物では，昼夜の温度差がある程度以上大きい方が種子の発芽率が高いケースがある（eg. Ekstam & Forseby, 1999）。そのような種では，水中よりも湿地，あるいは，植生に覆わ

れた場所よりも裸地の方が昼夜の温度差が大きくなりやすいため，必ずしも群落の内部では種子はよく発芽しない。また，(2) のケースもかなり一般的と考えられる。水辺や湿地の植物であっても，実生が水没に弱いケースがある。波浪や水流の穏やかな所では，ヨシ群落はクローン成長によって水深１m 程度の水域まで広がっていくが（山内ほか，1999），発芽後まもない実生は水没に弱い（Armstrong *et al.*, 1999；Mauchamp *et al.*, 2001）。そのため，実生期に冠水しやすい湿地や水域のヨシ群落は実生が定着できず，クローン成長だけで存続する。また，地下茎から成長してくるラメットに比べれば，小さな種子から始まる実生は初期成長が遅く，光などをめぐる競合において不利である。筆者らが調査を行なっている島根県大橋川河岸の湿地のコウキヤガラ群落では，４月に地下茎由来のラメットと種子由来の実生が混在する。４月半ばには地下茎由来のラメットの高さは15～35㎝に達しているが，実生の方は1.5～3.1㎝程度である。この群落ではこの時期に１平方メートルあたり約900株の地下茎由来のラメットが伸長してきているため，実生が生えている地表付近はその影になり，地表の照度は40㎝の高さと比べると３分の１程になる（荒木・國井，未発表）。そのため，初期成長の遅い実生は，その後の成長においてさらに不利になると予想される。これは (3) のケースである。

それでは，種子はどのような場合に繁殖体として機能し得るだろうか。オオクグの場合，裸地，または地下茎由来のラメットの密度が特に低い領域で種子が発芽する。このことから，種子が，まだ群落が形成されていない湿地へ漂着した場合，または，何らかの理由で群落の一部が破壊されて裸地化，あるいは植物の密度が低下した場合に，発芽，成長していく可能性がある。オオクグの果実は，果胞と果実の間に空隙があるため，多くは水に浮く。降雨，増水時に果実が河川へ流れ出れば，離れた沿岸への分散が起こりうる。種子に比べれば，地下茎や植物体が掘り起こされて漂流し，流れ着いた先で定着するといったことは起こりにくいと想像され，移住，分散は，クローン成長よりも，主に種子によってなされると考えられる。同様のことが，ヨシなど，多数の小型の種子を生産する種にもあてはまると考えられる。

以上をまとめると，まず，汽水域沿岸の湿地に生育する抽水植物，湿生植物の多くは，種子生産に加え，何らかのクローン成長によって繁殖する。個々の群落の維持は，主にクローン成長によってなされているケースが多いと考えられる。一方，離れた湿地への分散，または，何らかの理由で群落の一部が消失した時の回復時には，主に種子が機能すると考えられる。

これらのことは，二つの点で，植物群落の保全と再生を考える際に重要である。一つは，群落の再生に種子を利用する方法を確立できればそのメリットは大きいということである。地下茎や塊茎などの器官を掘り起こして移植をおこなう方法は，

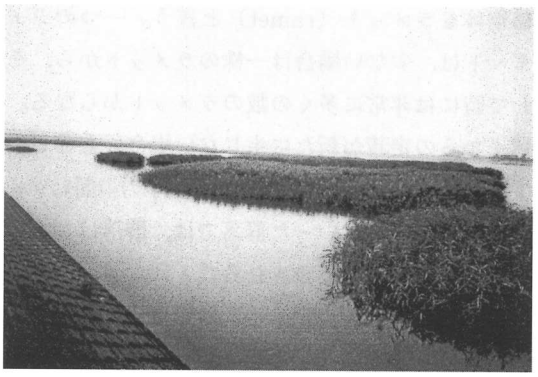


図４． 長良川河口域のヨシ群落．このように湿地の部分がなく水域だけで存続しているヨシ群落は，実生が定着できる環境を含まない．そのため，水位操作による水位上昇によっていったん群落が失われると，種子が流れてきても植生は回復しない．

多少とも元の群落を損傷する。しかし，もっぱらクローン成長で群落が維持されている種の場合，種子を採集しても元の群落には差し障りが無い。もう一つは，護岸化によって河岸に湿地がなく，水域中に限られて存続しているヨシ群落は，いったん何らかの理由で群落が失われると，種子が流れてきても実生が定着できる場所がないため，植生の回復は困難であるという点である（図４）。

中海・宍道湖におけるヨシ原再生の試みと課題

島根県の宍道湖西岸と，中海西岸の一部では，国土交通省とNPO法人との協力でヨシ原再生の事業が行われている。このうち，中海沿岸に位置する松江市大井町の湖岸では，2001年12月から2002年３月にかけて，既存の堤防の上に約200mにわたって覆砂してヨシを植え，ヨシが繁茂する湿地の再生を図る工事がおこなわれた。波による砂の流出を防ぐため，覆砂地の沖には木組みと石を用いた約20m長の消波堤が互いに15m程度の間隔をおいて５つ設置された。覆砂は，堤防から消波堤の基部にかけて約30分の１の勾配になるように行なわれ，覆砂面にヨシの苗が植えられた。用いられたヨシの苗は，近辺の農作地の水路沿いに生えていたヨシの地下茎を掘り出して得たものである。苗は波による侵食から守るため，竹製のポットに入れた状態で植えられた。長さ50㎝のこれらのポットには，地下茎がポットの外へ成長していくことを期待して，側面と底面に予め直径約10㎜の複数の穴が開けられていた（図５）。現在，植栽から２年が経過しているが，以下に，植栽実施後に生じた問題点と注目すべき点を紹介し，今後の検討課題を述べる。

図６（上）は，中海沿岸の植栽現場の，植栽から約１年半が経過した頃の様子である。ここでは水面よりもかなり高い部分から勾配ができるように覆砂を行なったため，造成した領域のうち湖岸

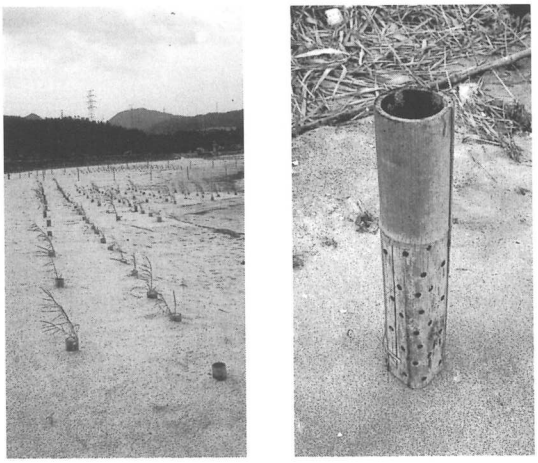


図５． 島根県中海西岸でのヨシ原再生事業．左：覆砂面に植栽されたヨシ（2002年７月）．右：ヨシ苗への波浪の影響を防ぐための竹製のポット．

に近い低い部分だけが湿地化し，標高の高い領域は湿地にならなかった。そのため，キク科等の荒れ地性植物が多数侵入した。植栽したヨシも残っているが，将来的にヨシ原と呼べる状態になっていくかどうか現時点ではわからない。一方，植栽面に勾配をつけなかった宍道湖西岸の植栽現場では，荒れ地性の植物の増加はみられていない（図６．下）。

植栽に際して用いられた竹製のポットには，ポットの外へも地下茎が伸長できるように複数の穴が開けられていたが，結果的にはクローン成長による拡大をかなり遅らせたとみられる。植栽したヨシから伸長した地下茎はポットの中でとぐろ状になる場合が多く，偶然，穴の方へ伸びた地下茎だけが，ポットの外で新たなラメットを形成した。

中海沿岸の植栽現場では，2003年になって，造成地のうち湿地化した低い部分に多数のヨシの実生が出現し，順調に成長した（図７）。植えられたヨシが2002年に生産した種子の一部が，この湿地化した場所に運ばれて発芽したとみられる。図７では，湿地化した部分の左側（水域側）に少し



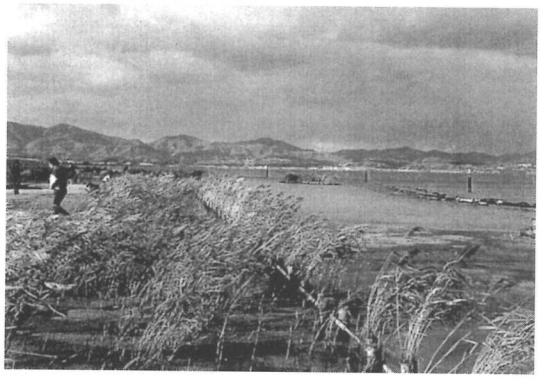


図6． 荒れ地性の植物の増加．上：図5と同じ場所の，2003年9月の様子．下：宍道湖西岸のヨシ植栽現場．中海の方は緩やかな斜面になるように覆砂を行なったため，低い領域だけが湿地化し，高い領域は地表が乾燥して荒れ地性の植物の増加がみられた．一方，宍道湖の植栽現場は平坦な領域が湿地化し，荒れ地性の植物はみられない．





図7． 植栽したヨシが生産した種子からの実生の定着．上：2003年7月．下：2003年8月．中海西岸のヨシ植栽現場のうち，標高の低い湿地化した部分に出現したヨシの実生．

盛り上がった領域が見える。これは，覆砂時にまきだした砂が，その後，波の作用で寄せられて盛り上がった部分である。この盛り上がりができたことで，結果的に，湿地化部分へ直接波がくるのが防がれるようになった。事業が行なわれた現場のすぐ南には元々のヨシ原があるが，そこでもヨシ原の内部よりも岸辺の方が数十cm盛り上がっており，このような地形が湿生植物にとって“自然の堤防”となっていると考えられる。

これらの点から，汽水域沿岸におけるヨシ原再生の検討課題として，次の3点が挙げられる。

（1）造成した領域全体を抽水・湿生植物の生育に適した環境にするにはどうするか？

効果的なヨシ原再生のためには，造成した領域を想定する植物種の生育に適した湿地環境にする必要がある。そのためには，植栽面の標高と，造成に使う泥・砂質の両方に注意が必要と考えられる。近隣に自然のヨシ原が残っていれば，その地の標高を参考にすることができる。また，粗い砂と細かい泥では水のはけやすさが異なり，標高だけでなく造成に用いる泥・砂にも留意する必要が

ある。

(2) 波浪への対処をどう考えるか？

中海沿岸のヨシ植栽現場では，波浪によるヨシへのダメージへの対処として竹製のポット，また砂の流出への対処として消波堤が用いられた。前述のようにポットにはデメリットもあるので，ポットのデザイン，使い方には工夫の余地がある。波の届かない部分ではポットは使わず直接植える，また，弱い波しか来ない所は，深いポット型ではなく短いリング型のものを用い，地表から上下10㎝程度の範囲だけを保護するいったことが考えられる。また，砂の流出を抑えるために設置された消波堤についても検討の余地がある。もともと，消波構造に相当する自然の地形が沿岸部にみられるような湖沼や河川の場合は別として，本来なだらかな地形が続いている場所に人工的な構造を造り出すことについては，見解が分かれるところである（図８）。自然再生の場面で造られる構造は，見た目にも周囲の環境に溶け込むものであるべきだろう。その地域の“本来の環境の復元”を目指す場合，消波構造を設置しないと砂が流出するような波当たりの強い所でヨシ原再生を計画することと自体が，不自然と言える。植生への波浪の影響も，湿地を造成する際に予め，前述した“自然の堤防”に相当する起伏をつけて対処できるのであれば，沖に人工的な構造を設置する必要はない。



図８． ヨシ植栽現場の沖に設置された消波堤．造成に使った砂が波で流出するのを抑えるため，覆砂地の沖には木組みと石を用いた消波堤が設置された．自然再生の場面でこのように人工的な構造物を設置することについては意見が分かれる．

(3) 種子を利用することは可能か？

ヨシのように多量の種子を生産し，発芽率も高い植物の場合，地下茎を掘り出して集めた苗を植えるよりも，何らかのやり方で種子を利用する方が利点がある。琵琶湖岸で例があるように，実生を圃場である程度の大きさまで育ててから植栽する方法があるが，この方法では植栽する面積と同等の圃場を必要とする。(1) で述べたように，ヨシの生育に適した湿地を創出することができれば，始めに地下茎から切除した苗を低い密度で植え，そのヨシが生産した種子が散布されて群落が形成されていくことを期待できる。また，種子による増殖のプロセスが入った方が，おそらく自然なヨシ原形成のプロセスに近いと考えられ，最終的にその場所の環境に見合った遺伝的性質を備えたジェネットが繁茂していくことが期待される。種子の利用は大きな検討課題であるが，そのためには生育に適した湿地を創出できることが前提条件である。

引用文献

Armstrong, J., Afreen-Zobayed, F., Blyth, S. & Armstrong, W. 1999. *Phragmites australis*: effects of shoot submergence on seedling growth and survival and radial oxygen loss from roots. Aquatic Botany, 64：275-289.

Barrett, S. C. H., Eckert, C. G. & Husbund, B. C. 1993. Evolutionary processes in aquatic plant populations. Aquatic Botany, 44：105-145.

Dorken, M. E. & Eckert, C. G. 2001. Severely reduced sexual reproduction in northern populations of a clonal plant, *Decodon ferticillatus* (Lythraceae). Journal of Ecology, 89：339-350.

Eckert, C. G. & Barrett, S. C. H. 1993. Clonal reproduction and patterns of genotypic diversity in *Decodon ferticillatus* (Lythraceae). American Journal of Botany, 80：1175-1182.

——, Dorken, M. E. & Mitchell, S. A. 1999. Loss of sex in clonal populations of a flowering plant, *Decodon ferticillatus* (Lythraceae). Evolution, 53：1079-1092.

Ekstam, B. & Forseby, A. 1999. Germination response of *Phragmites australis* and *Typha latifolia* to diurnal fluctuations in temperature. Seed Science Research, 9：157-163.

Galeuchet, D. J., Holderegger, R., Rutishauser, R. & Schneller, J. J. 2002. Isozyme diversity and reproduction of *Typha minima* populations on the upper River Rhine. Aquatic Botany, 74：19-32.

Grace, J. B. 1993. The adaptive significance of clonal reproduction in angiosperms: an aquatic perspective. Aquatic Botany, 44：159-180.

Keller, B. E. M. 2000. Genetic variation among and within populations of *Phragmites australis* in the Charles River watershed. Aquatic Botany, 66：195-208.

國井秀伸. 1995. 汽水域における水生植物の多様性について. 日本海水学会誌, 49：136-139.

——. 2001. 宍道湖・中海における水生絶滅危惧植物の分布. LAGUNA（汽水域研究）, 8：95-100.

Mauchamp, A., Blanch, S. & Grillas, P. 2001. Effects of submergence on the growth of *Phragmites australis*. Aquatic Botany, 69：147-164.

山内克典・足立孝・古屋康則. 1999. 長良川河口堰湛水域におけるヨシ原の変化.「長良川河口堰が自然環境に与えた影響」85：141-145. 日本自然保護協会, 東京.