

上高地梓川流域に侵入した外来植物の分布と生活史特性

1. はじめに
 2. 外来植物の分布に対する環境条件の影響
 2. 1 調査方法
 2. 2 統計解析
 2. 3 結果
 2. 4 考察
 3. 外来植物エゾノギシギシと近縁在来種ノダイオウの種間交雑
 3. 1 調査方法
 3. 2 結果
 3. 2. 1 分布特性
 3. 2. 2 形態特性
 3. 2. 3 種子と花粉の発芽特性
 3. 3 考察
 4. おわりに
- 参考文献

要旨

上高地の外来植物の広域把握のために、81個の1.25 m²の調査地を設定した。環境条件として、林冠の開空率、土壤水分、養分、リターの厚さなどを測定した。外来植物は9種確認された。そして、どのような環境条件に外来植物が分布しやすいかを解析した結果、明るくリター層の薄い人為的な道路脇に侵入しやすいことが分かった。今後は、設定した永久調査区において、植生の経年変化を調べることで、外来植物の分布拡大を明らかにする。

次に、ギシギシ属の外来植物エゾノギシギシと近縁在来種ノダイオウ、および2種の雑種について分布特性と形態特性を調べた。分布特性は乾湿傾度、人為～自然環境、形態的な特性としては、茎高、種子サイズ、個葉の大きさや赤色斑点の有無、葉脈上の毛の有無、根生葉の有無などを調べた。推定雑種個体は形態的にはエゾノギシギシとノダイオウの中間的な形質を示すことが多かった。また、分布域も、エゾノギシギシが乾燥地、ノダイオウが湿地に分布し、雑種個体は中間的な場所に多く見られた。また、雑種個体の花粉と種子の稔性は低かったため、ほとんどの雑種個体はF1と判断された。今度は遺伝子解析によって、浸透交雑が生じているのかどうかを解明する。

以上の結果から、山岳観光地である上高地の植生は既に外来植物の侵入によって変化しつつあることが明らかとなった。

1. はじめに

上高地は日本を代表する長野県の山岳観光地である。上高地は梓川や大正池を中心として、その周囲の豊かで美しい自然は多くの人を魅了し、年間200万人もの観光客が上高地を訪れる。特に梓川に架けられた河童橋から見る穂高連峰は美しく、上高地のシンボルとも言える光景である。上高地では自然を守るためにマイカー規制をし、観光客はバスに乗り換えて行かなければいけないものの、観光シーズンにはバスが列をなし、大渋滞するほどである。また、上高地の周囲の檜穂高連峰はその急峻な地形から、梓川の支流では土石流が多く発生する。そのため、防災のために多くの車両が入り、砂防工事を行っている。このように多くの人や車両とともに、本来、その場所にはないはずの外来植物の種子が上高地に入らない訳はない。しかしながら、今まで上高地において、外来植物の本格的な調査は未だにほとんどなされていないのが現状である。

通常、ある一つの植物群落の生態系は多くの種から成り立っている。そして、その中では複雑な種間関係が長い時間をかけて成立し進化してきた。安定した種間関係によって、安定した種組成が保たれるため、群落の構造も安定し、そして群落レベルでの物質生産量や分解量などの機能的な面でも安定する。しかし明治以降、地球レベルでのヒトやモノの移動にともない、本来その地域にはないはずの外来植物が増加してきた。外来植物は生態系の中の固有の種間関係を変化させ、そして最終的には、その生態系の機能や構造にも影響するだろう。

そこで、この研究では、日本を代表する山岳観光地の上高地において、外来植物の分布の現状把握と、外来植物がなぜ分布を拡大できるのか、その要因を解明することを目的とする。得られた結果は、脆弱な山岳地域の保全を考える上で重要な知見をもたらすはずである。

この研究では、上高地の中心を流れる梓川流域において、そこに侵入した外来植物の分布の現状把握と分布拡大メカニズムを検討する。この研究は二つの面から外来種の問題を調べる。まず、外来植物が現在、どれだけ侵入しているのか、そしてどのような環境に多く分布しているのかを解明するために、広域的に植生調査を行い、環境条件との関係から外来植物の分布特性を解明する。次に、ある外来植物をモデルにして、その外来植物とその近縁の在来植物による交雑について調べる。これらの二つの調査から、広域的な調査と、また、種レベルでの詳細な調査を行い、山岳観光地の上高地における外来種の問題を明らかにしていく。

2. 外来植物の分布に対する環境条件の影響

2.1 調査方法

調査は長野県上高地の梓川の右岸において行った。この調査は梓川流域に侵入した外来植物を調べるため、次の2種類の調査を行った。まず、(1)どのような環境条件が外来植物の侵入を促進させるのかを明らかにするための調査を行い、(2)次に外来種と近年在来種の間での雑種形成について調査を行った。それぞれについて、調査方法を述べる。

(1) 大正池から徳沢までの梓川の右岸側に $0.5 \times 1.25 \text{ m}^2$ の調査区を合計 81 個設置した (図 1)。このうち、60 箇所は林道脇に設置した。調査区には木製杭を用いて、設定した。また外来植物の侵入を長期的にモニタリングするために、GPS を用いて、位置を記録した。人為環境がどのように外来種の侵入に影響するかを調べるために、調査区は林道脇と林道から 10m くらい林内に入った場所に設置した。それぞれの調査地では $0.5 \times 0.5 \text{ m}^2$ の方形枠を用いて、その中に存在している維管束植物の被度 (%) を測定した。すなわち、 $0.5 \times 0.5 \text{ m}^2$ の方形枠内で調査を 5 回行い、 $0.5 \times 1.25 \text{ m}^2$ の調査区内の植生を調べた。

各調査区内の環境条件を調べるため、魚眼コンバーターをつけたデジタルカメラによって開空率を調べた。撮影は高さ 1.5m で行った。撮影は $0.5 \times 1.25 \text{ m}^2$ の調査区で一枚である。撮影した写真は全天写真解析ソフトで読み込み、開空率を求めた。

各 $0.5 \times 0.5 \text{ m}^2$ の方形枠で表面土壌を土壌 (直径 0.5 cm 以下)、小石 (直径 0.5~2.0 cm)、礫 (直径 2cm 以上) に区分し、その被度を目測で測定した。土壌表面の落葉層 (リター層) の厚さを定規で測定した。これはその方形枠の平均的なところで一箇所のみ測定した。さらに、土壌水分と養分を調べるために、 $0.5 \times 1.25 \text{ m}^2$ の調査区の中の一箇所から土壌を採取した。土壌の採取は 81 箇所の調査区全て、同じ日に行った。採取した土壌は紙封筒に入れ、さらに、水分の蒸発を防ぐためにすぐにビニール袋に入れた。採取した土壌はすぐに研究室に持ち帰り、質重量を測定した。そして、 100°C で 3 日間乾燥機に入れ、絶乾重量を測定した。重量含水率 (%) は次の式によって求めた。

$$\text{重量含水率(\%)} =$$

ただし、W と D は、それぞれ湿重と乾重である。

土壌水分の測定後、一部の土壌試料から蒸留水によって土壌養分を抽出した。抽出液の pH を測定した後に、Merck 社 (ドイツ) の reflectometer を用いて、 NO_3^- 、 NH_4^+ 、 PO_4^- 、K の濃度を測定した。測定した NO_3^- 、 NH_4^+ 、 PO_4^- の値は $\text{NO}_3\text{-N}$ 、 $\text{NH}_4\text{-N}$ 、 P_2O_5 に変換した。

2.2 統計解析

各調査区でのそれぞれの種の被度は相対被度に変換した。そして環境条件がどのように種構成に影響しているかを明らかにするために、canonical correspondence analysis によって分析を行った。環境データとしては、ハビタット (道路、自然植生)、開空率、土壌水分重量含水率、土壌 pH、 $\text{NO}_3\text{-N}$ 、 $\text{NH}_4\text{-N}$ 、 P_2O_5 、K 濃度である。

2.3 結果

81 箇所の調査区において、全部で 135 種の植物種が観察された (表 1-1)。このうち、外来種は 9 種であった。アレチマツヨイグサ、イヌムギ、エゾノギシギシ、オオカニツリ、コウリタンポポ、シロツメクサ、セイヨウタンポポ、マツヨイグサ、ムラサキツメクサである。このうち、エゾノギシギシとシロツメクサが他の外来種よりも多くの調査区で見られた。また、外来植物はアレチマツヨイグサを除いて、全て道路脇の調査区で見られた。アレチマツヨイグサは自然植生で見られたものの、それは林内ではなく、焼岳の麓の植生が未発達のかかなり乾燥した場所で見られた。

種構成が環境条件とどのように関係しているかを明らかにするために、CCA 分析を行った。その結果、種構成は道路脇と自然植生で大きく分かれていることが確認された (図 2)。また、自然植生は軸 1 の値が道路脇の植生よりも高い傾向が見られた。軸 1 の値が高いほど、リターの厚さが厚く、土壌の含水率が高く、土壌表面が土壌粒子によって覆われ、そして開空率が低い傾向が見られた (表 1-2)。つまり、軸 1 の値が高いほど、森林内部の環境であることを示している。また、逆に道路環境は開空率が高く明るく、土壌はアルカリ性であり、そして小石や礫によって覆われていることを示している。また、軸 2 は開空率とリターと正の相関を示した。外来植物は軸 1 の値が高い傾向が見られた。つまり道路環境に出現していたことを、良く反映した結果であった。

2. 4 考察

環境条件に応じて、植物種の分布が異なっていることが明らかになった。とくに外来植物は道路脇に分布していた。多くの研究で、道路などの人為環境によって外来植物が増加していることが報告されている (Parendes & Jones 2000; Buckley et al. 2003; Gelbard & Belnap 2003; Watkins et al. 2003; Vila et al. 2007; Takahashi & Miyajima 2010)。CCA 分析から、道路環境は自然環境よりも明るく、土壌表面も礫や小石が多く、また落葉層は薄かった。植物の生長には光が必要であるが、出現した外来植物が道路脇のような明るい環境に分布していたことを考慮すると、暗い環境には適応していないと考えられる。また、リター層は種子の発芽定着に影響する要因として知られている。特に小サイズの種子ほどリターによって発芽が阻害されやすい。最近、Ordonez et al. (2010) は文献調査から 4473 種の SLA、莖高、そして種子サイズを比較し、外来種の種子サイズは在来種よりも 26%ほど低いことを明らかにした。このことから、外来植物はリターによって発芽が阻害されやすいため、道路脇のような環境は発芽に適しているのだろう。

この調査では、1. 25m² の固定調査区を大正池から徳沢にかけて、道路脇と自然植生にランダムに 81 箇所設置した。これは、どのような環境に、どれだけの外来植物が分布しているのかを把握し、そして将来的にどのくらいの速度で外来植物が侵入してくるのかを明らかにするためである。出現した外来植物は 9 種のみであり、決して多いとは言えない。しかし、これは上高地に外来種が 9 種しか分布していないことを意味しているわけではない。野溝 (2009) は上高地大正池から横尾までの区間で 1999 年から 2009 年にかけて 46 種の外来植物を観察している。彼の調査手法は、この研究で用いた区画法ではなく、歩きながら観察された外来植物を記録していく方法であり、この研究とは調査手法が異なる。どのような外来植物が分布しているかの把握のためには、野溝

(2009)の方法が適しているかもしれない。この研究で採用した固定調査区による方法は、調査区内部にしか出現した植物しか記録しないため、上高地全体の外来植物の種数については、どうしても過小評価になるだろう。しかし、固定調査区による方法は外来植物の被度の経年変化を正確に調べることができる長所がある。したがって、上高地における外来植物の把握と経年調査のためには、固定調査区による方法と歩きながらの種名みのリストアップなどを組み合わせて行うのがいいかもしれない。

外来植物の侵入成功にはいくつかの仮説がある。代表的なものとしては、diversity-resistance 仮説と resource-enrichment 仮説がある。在来種と外来種のニッチが同じな場合、在来種が多い環境には外来種が侵入できないというものであり (Kennedy et al. 2002)、後者はたとえ外来種が資源によって制限されていても、攪乱後のように資源の増加があると外来種が侵入できるという仮説である (Davis et al. 2000)。これら二つの仮説は相反するものではない。また、enemy-release 仮説では外来種は新しい環境には天敵がいらないために防御に資源を回す必要がなく、その分、生長を高めることができるために、新しい環境で競争が強く、分布を拡大できるという仮説である (Elton 1958; DeWalt et al. 2004)。しかしながら、外来植物が在来種よりも競争力が強いとは必ずしも当てはまらないことが多い (Vila et al. 2003; DeWalt et al. 2004; Feng et al. 2007)。道路という環境は光資源の増加をもたらすため、resource-enrichment 仮説を支持する。一方、道路脇では植物の個体間で競争が生じるほどの高密度状態ではないために、必ずしも競争力が重要とは言えない。したがって、資源の増大や発芽の機会の増加が外来種の分布を促進させるのだろう。

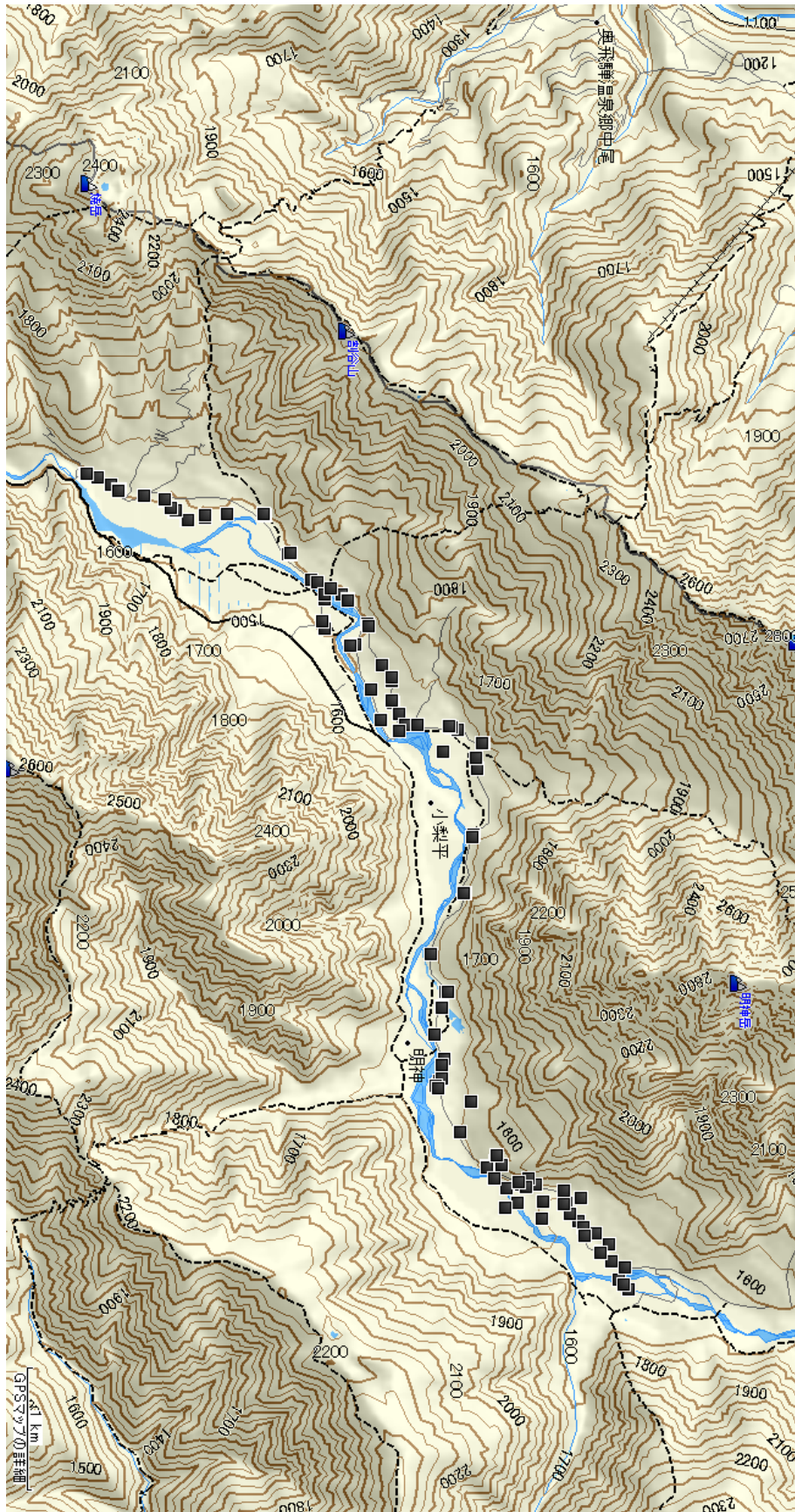


図 1-1. 調査区 (■) の位置.

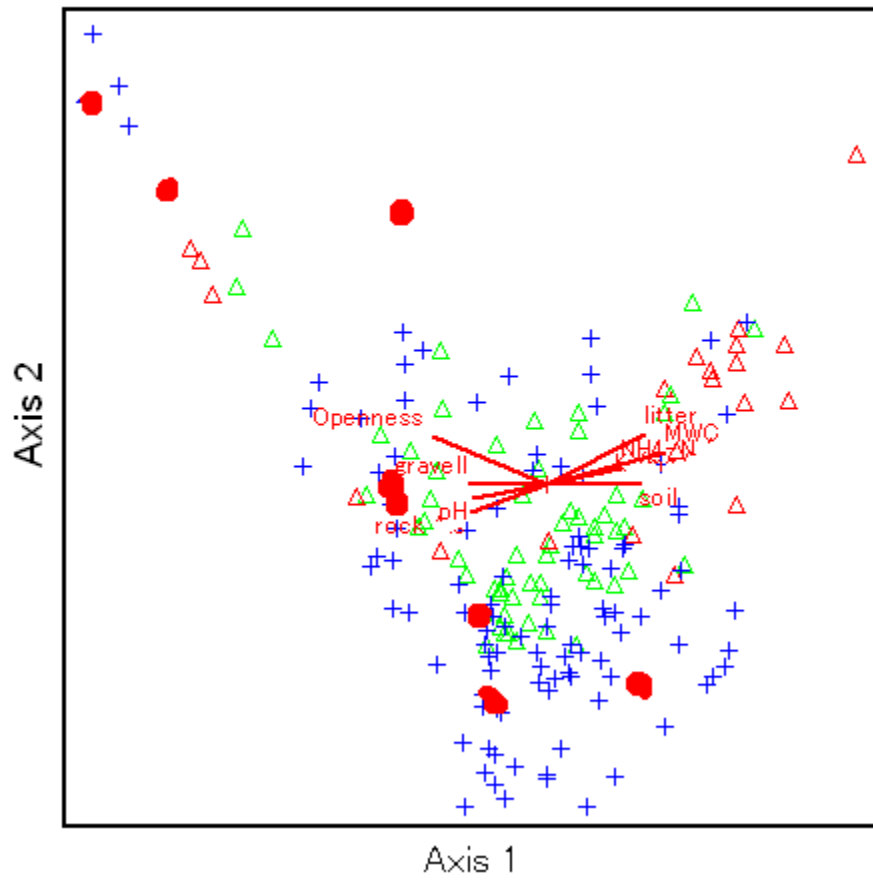


図 1-2. CCA による調査区と植物種の類型. 赤の三角は自然植生の調査区, 緑の三角は道路脇の調査区, 青のプラスは在来植物種, 赤の丸は外来植物種を表す.

表 1-1. 81 箇所の調査区に出現した植物種. 道路脇と自然植生に設置された調査区はそれぞれ 60 箇所と 21 箇所である.

外来種	種名	出現プロット数	
		道路	自然植生
	アキノキリンソウ	1	
	アズマヤマアザミ	1	
0	アレチマツヨイグサ	1	1
	イタドリ	27	5
	イチゲフウロ	1	
	イチゴツナギ	2	
	イトスゲ	1	
	イヌコリヤナギ	5	
	イヌトウバナ	6	
0	イヌムギ	2	
	イネ科 sp 1	2	
	イネ科 sp 2	1	
	イネ科 sp 3	2	
	イブキセリモドキ	1	
	イボタノキ		1
	イラクサ	4	
	イワアカバナ	1	
	イワキンバイ	1	
	イワツメクサ	1	
	ウシノケグサ	1	
	ウツボグサ	1	
	エゾイラクサ	1	
0	エゾノギシギシ	12	
	エゾムラサキ	1	
0	オオカニツリ	1	
	オオカワスゲ		
	オオガンクビソウ	1	
	オオバコ	48	
	オオカワスゲ		1
	オカノカンスゲ		1
	オシダ	1	
	オタカラコウ	1	
	オトギリソウ	1	
	オニアザミ	7	1

	オニシモツケ	3	
	オノエヤナギ	3	
	オヤマボクチ	1	
	ガマズミ	1	
	カメバヒキオコシ	2	
	カヤツリグサ科 sp 1	1	1
	カラスノエンドウ	1	
	カラフトダイコンソウ	15	
	カラマツ	1	2
	カラマツソウ	7	1
	キオン	2	
	キツネノボタン	2	
	キツリフネ	13	1
	キバナノコマノツメ	9	1
	キンミズヒキ	1	
	クガイソウ	1	
	クサイ	6	
	クサソテツ	2	
	クサボタン	6	
	クマイザサ	24	14
	クマイチゴ	2	
	クルマバソウ	10	2
	クロクモソウ	1	
	グンナイフウロ	1	
	ケキツリフネ	1	
	ゲンノショウコ	1	
	コウシンヤマハッカ	1	
	コウゾリナ	1	
0	コウリントンポポ	1	
	ゴマナ	12	
	コミヤマカタバミ	1	
	サワギク	6	
	サンリンソウ	3	
	シナノキンバイ	1	
	シモツケソウ	1	1
	シラカンバ	1	
	シラネセンキュウ	1	
0	シロツメクサ	14	
	シロバナノヘビイチゴ	5	

	スゲ sp 1	1	
	ススキ	8	4
	スズメウリ	6	
	スズメノカタビラ	5	
	スズメノヒエ	1	
	ズダヤクシュ	5	
0	セイヨウタンポポ	3	
	ダケカンバ	3	
	タテヤマアザミ	1	
	チモシー	1	
	ツリガネニンジン	1	
	ツルウメモドキ	1	
	ドジョウツナギ	1	
	トモエソウ	1	
	ニイタカスゲ		1
	ノガリヤス	2	
	ノコンギク	9	
	ノダイオウ	1	
	ノブキ	2	
	ハクサンオミナエシ	1	
	ハクサンフウロ	9	
	バラ科 sp 1	2	
	ハルジオオン	1	
	ハルニレ	1	
	ハンゴンソウ	1	
	ヒメクワガタ	1	
	ヒメジオオン	4	
	ヒメノガリヤス		2
	ヒメヘビイチゴ	3	
	フキ	12	3
	ベニバナイチヤクソウ	1	
0	マツヨイグサ	1	
	マルバタケブキ	5	
	ミズナラ	1	
	ミソガワソウ	4	1
	ミゾソバ	13	2
	ミツバオウレン	1	
	ミヤマカタバミ	1	
	ミヤマスマレ	1	

	ミヤマナミキ	4	2
	ミヤマニガイチゴ	3	1
	ミヤマニワトコ	4	
	ムカゴイラクサ	1	
	ムラサキキケマン	2	
0	ムラサキツメクサ	1	
	ヤクシソウ	1	
	ヤマカモジグサ	1	
	ヤマキツネノボタン	1	
	ヤマゼリ	1	1
	ヤマニガナ	2	
	ヤマヌカボ	1	
	ヤマハタザオ	1	
	ヤマハハコ	5	3
	ヤマブキシヨウマ	1	
	ヤマホタルブクロ	1	
	ユキザサ	2	1
	ヨツバヒヨドリ	3	
	ヨブスマソウ	2	1
	ヨモギ	38	
	ラシヨウモンカズラ	3	
	ルイヨウシヨウマ	3	
	レンプクソウ	4	

表2. Canonical coefficients と intra-set correlation coefficients.

Original Variable	Canonical coefficients		Correlation correlations	
	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2
litter	0.228	0.388	0.707	0.45
soil	1.061	-2.19	0.673	-0.006
gravell	0.748	-1.2	-0.558	0.001
rock	0.438	-0.965	-0.551	-0.246
soil water	0.463	0.349	0.852	0.279
K	0.008	-0.106	0.494	0.013
P ₂ O ₅	-0.079	-0.087	0.292	-0.036
NO ₃ -N	-0.146	-0.224	0.345	-0.047
NH ₄ -N	0.058	0.106	0.533	0.135
pH	-0.024	-0.129	-0.536	-0.12
Openness	-0.326	0.332	-0.818	0.427

3. 外来植物エゾノギシギシと近縁在来種ノダイオウの種間交雑

3. 1 調査方法

大正池から徳沢までの範囲で、外来種エゾノギシギシとその近縁の在来種ノダイオウ、および両種の雑種の分布と個体数を調べた。種の判別は形態形質に基づいて行なった。用いた形態形質は、葉脈上の毛の有無、花被の刺の有無、葉の赤みの斑点の有無である。エゾノギシギシは葉脈上に毛と花被に刺があり、また葉に赤みの斑点もある。それに対し、ノダイオウにはそれらはない。遊歩道や林道沿いを歩きながら、3種の分布を調べた。個体の分布は1箇所あたり、1個体から数十個体の範囲で分布していたが、目視でおよその個体数を推定した。また、分布している場所が自然環境なのか、あるいは道路などの人為的な環境なのかについても記録した。分布している場所の土壌水分の状態も湿地から乾燥地の間で区分した。

3種の分布特性と形態的な特性をより詳細に調べるために、3種が多く分布していた場所に調査地を設定した。具体的には上高地温泉ホテル前と明神館西側と南側の3箇所である。大正池から徳沢にかけての分布調査では、種同定は花皮の刺の有無、葉脈上の毛の有無、そして葉の赤色斑点の有無で総合的に判断した。しかし、上高地温泉ホテル前と明神館付近では花皮の刺の有無だけで判断した。

3種の個体の分布を地図上に記録した。そして各個体の分布地を湿地から乾燥地で区分した。また湿地の水際からの距離も各個体についても、個体位置を記録した地図から測定した。さらに各個体の光環境を測定するために、魚眼コンバーターを付けたデジタルカメラによって、その個体の真上で全天写真を撮影した。撮影した全天写真は画像解析ソフトによって、開空率を計算した。

いくつかの形態形質についても調べた。2010年8月に茎の高さ、葉の長辺と短辺の長さ、葉脈上の毛の有無、根生葉の有無、葉の赤色斑点の有無について調べた。

花粉の稔性を調べるために、2010年8月に3種から花粉を採取した。それを実験室に持ち帰り、寒天培地で発芽するかどうかをテストした。用いた花粉の数はエゾノギシギシ 1428、ノダイオウ 795、雑種 756 である。種子の発芽能力を調べるために、3種の種子を2009年9月に採取した。春化处理をするため、採取後、4℃の恒温室に保管した。そして2010年9月に発芽テストを行った。水分条件の発芽に対する影響を調べるため、シャーレを用いて水分は3条件設定した。シャーレには濾紙を敷き、1) 種子が完全に冠水する状態、2) 種子が水に浸かる程度の状態、3) 水を含んだ濾紙の状態である。3種の種子を100粒ずつ播種し、二週間ほど観察して発芽率を求めた。それぞれの種について、発芽テストは2回行った。また、2008年に採集した種子を用いて、その種子サイズも計測した。

3. 2 結果

3. 2. 1 分布特性

大正池から徳沢にかけて、梓川沿いにエゾノギシギシ約1370個体、ノダイオウ約280個体、両

種の交雑種約 50 個体が観察された (図 2-1)。3 種の分布には偏りが見られ、大正池から小梨平までの遊歩道沿い、明神、徳沢付近に多く見られた。とくに雑種はウエストーン碑近くの上高地温泉ホテル前と明神館付近で多く観察された。また上高地温泉ホテル前と明神館付近では雑種の他にも親種のエゾノギシギシとノダイオウも分布していた。

分布している環境について調べたところ、ほとんどのノダイオウは自然環境に分布していたのに対して、エゾノギシギシは道路脇などの人為環境に分布していた (図 2-2)。雑種は自然環境と人為環境の両方に分布していた。また、水分環境についてみると、ノダイオウは冠水した池のような環境か、冠水していない湿地に分布していた (図 2-3)。それに対してエゾノギシギシは乾燥した立地か草地に分布していた。雑種は両種の間で、湿地から乾燥した立地まで幅広く分布していた。

3 種が多く分布していた上高地温泉ホテル前と明神館付近でさらに詳細な分布調査を行った。ここでも大正池-徳沢間と同様の結果が得られた (図 2-4)。ノダイオウは冠水した池 (水中) か湿地に多く見られたのに対して、エゾノギシギシは乾燥地や草地に多く見られた。また、雑種はノダイオウと同じ分布傾向を示し、ほとんどの個体が冠水した池 (水中) か湿地に多く見られた。水際からの距離でも同じで、ノダイオウと雑種よりもエゾノギシギシはより水際から遠いところに分布している傾向が見られた (図 2-5)。ただし、明神館付近ではエゾノギシギシは水際にも多かったため、二極的な分布傾向が見られた。

各個体の分布している場所の開空率を全天写真で測定したところ、ノダイオウは雑種やエゾノギシギシよりも開空率が低い傾向が見られた (図 2-6)。しかし、それでも平均値ではノダイオウも 30% を超えているため、3 種はいずれも明るい場所に分布していると言える。

3. 2. 2 形態特性

3 種を花皮の刺の有無で区別したが、葉脈上の毛の有無、葉の赤色斑点の有無、そして根生葉の有無とよく対応していた。ノダイオウは葉脈に毛がなく、エゾノギシギシと雑種のほとんどは毛があった (表 2-1)。葉の赤色斑点と根生葉もほとんどのノダイオウの個体はなかったが、エゾノギシギシと雑種はあった (表 2-2、2-3)。したがって、花皮の刺の有無による種同定は効果的であることがわかった。

ノダイオウはエゾノギシギシよりも茎高が高かった (図 2-7)。雑種の茎高はノダイオウとエゾノギシギシの間でであった。ノダイオウはエゾノギシギシよりも個葉の面積が大きかった (図 2-8、2-9)。雑種の個葉面積はノダイオウとエゾノギシギシの間でであった。種子サイズもノダイオウがもっとも大きく、エゾノギシギシがもっとも小さく、そして雑種は間であった (図 2-10)。ノダイオウとエゾノギシギシの茎高は水際からの距離が離れるにしたがい、減少する傾向が見られた (図 2-11、2-12)。

3. 2. 3 種子と花粉の発芽特性

エゾノギシギシの種子は水分条件に関わらず、69~78% の高い発芽率を示した (表 2-4)。それに対し、ノダイオウは水分が多い条件では 74~79% と高い発芽率を示したが、濾紙が水を含む程

度の低い水分量では発芽率が 34%と急減した。一方、雑種は水分条件に関わらず、発芽率が 10%以下と低い値を示した。

花粉の発芽率も種子の発芽率と同様の結果を示した。エゾノギシギシの花粉の発芽率は 46%、ノダイオウは 36%であったのに対して、雑種の花粉の発芽率はわずか 3%であった。

3. 3 考察

雑種は分布特性も形態特性も親種である外来種エゾノギシギシとその近縁在来種ノダイオウの中関係を示した。すなわち、エゾノギシギシは乾燥地、ノダイオウは湿地、そして推定雑種は乾燥地から湿地まで分布していた。形態形質も茎高、葉面積、種子サイズなど、雑種は全ての形質で中間的であった。エゾノギシギシとノダイオウはそれぞれ単独で分布することもあったが、雑種の近くには必ず親種 2 種が分布していた。さらに雑種の花粉の稔性はわずか 3%程度であり、種子の発芽率も数%程度であった。これらのことから、この推定雑種はエゾノギシギシとノダイオウの F1 であるトガマダイオウと考えられる (Himi et al. 1999、2000)。

水際からの距離が離れるにしたがい、エゾノギシギシとノダイオウの茎高が低下したのは、乾燥ストレスによるものと考えられる。一方、雑種は水際からの距離と茎高は正の相関が見られたが、これは乾燥したところで生長が高くなることを意味してはいない。ノダイオウは水の中でも茎高が低下していないが、エゾノギシギシでは水中には分布しておらず、水際までしかなかった。これはエゾノギシギシは湿地には適応していないためである。エゾノギシギシの種子も土壤水分含量が高いと、種子の寿命が短くなることが報告されている(馬久地 1982)。一方、雑種は水際にしか分布しておらず、水中では茎高が低下していた。これは雑種は親種 2 種の両方の形質を備えており、ノダイオウよりは乾燥に適しているが、ノダイオウほど湿地に適していないことが示唆される。

観察された花粉の稔性や種子の発芽率から雑種 F1 同士から F2 の発生は極めて少ないと考えられる。しかしながら、F2 の発生がないことは必ずしも否定されるものではない。少なからず、雑種の種子にも発芽能力があるからである。また、Williams (1971) はエゾノギシギシとナガバギシギシの種間交雑を研究し、種間雑種とナガバギシギシとの間で戻し交配を観察している。すなわち、エゾノギシギシとノダイオウの間でも、このように浸透交雑が生じている可能性がある。つまり、F1 雑種個体の胚珠に親種の正常な花粉が付着することで戻し交配第一世代が生まれるのである。野村(2010)は京都においてエゾノギシギシと近縁在来種キブネダイオウとの間で戻し交配によって浸透交雑が生じていることを遺伝子解析から明らかにしている。したがって、今後は遺伝子解析によって、エゾノギシギシとノダイオウの間での遺伝子汚染を調べる必要があるだろう。

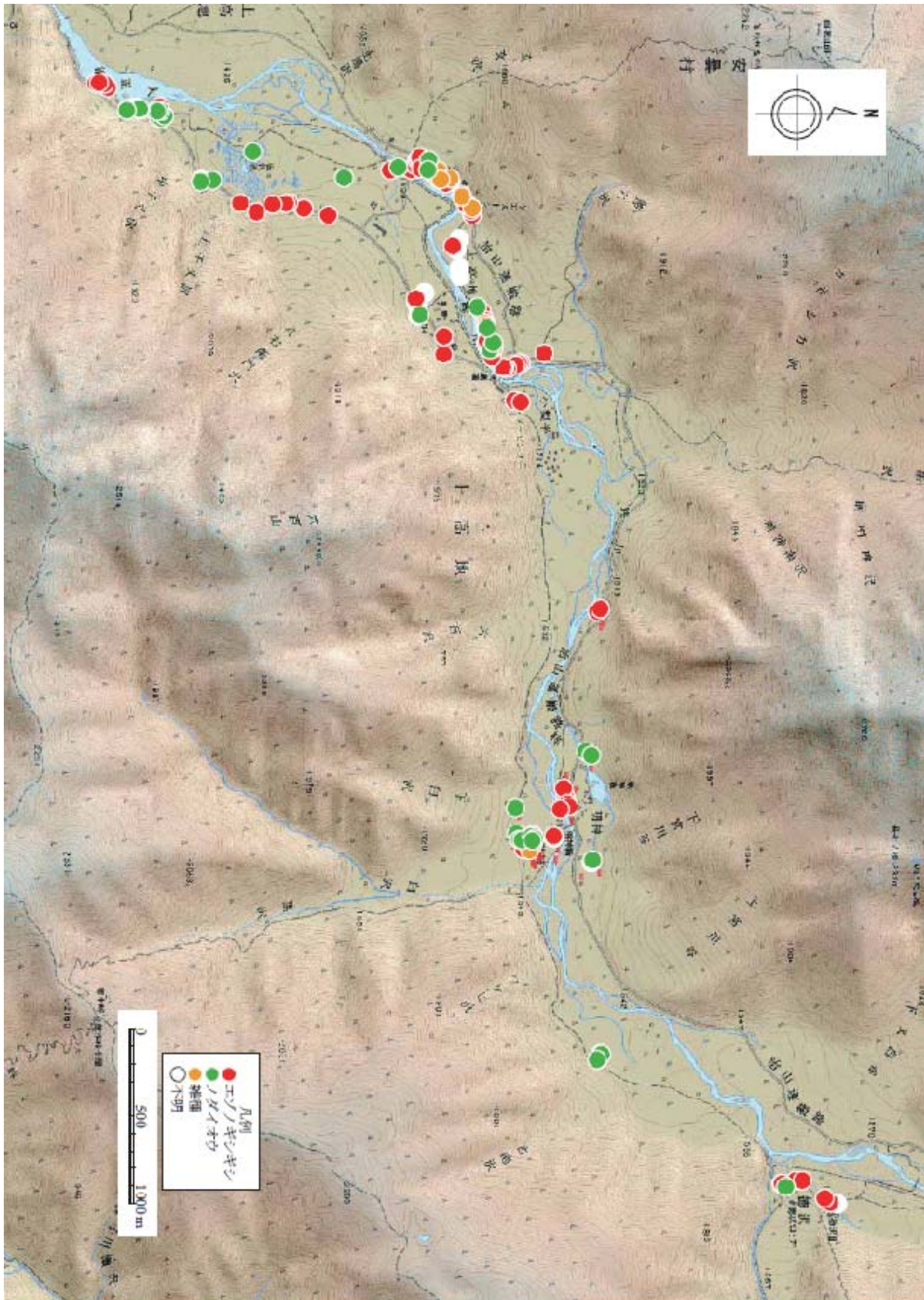


図 2-1. エゾノギシギシ (赤丸), ノダイオウ (緑丸), 雑種 (橙色丸) の群落の位置. 白丸は種が判別不明だった群落である.

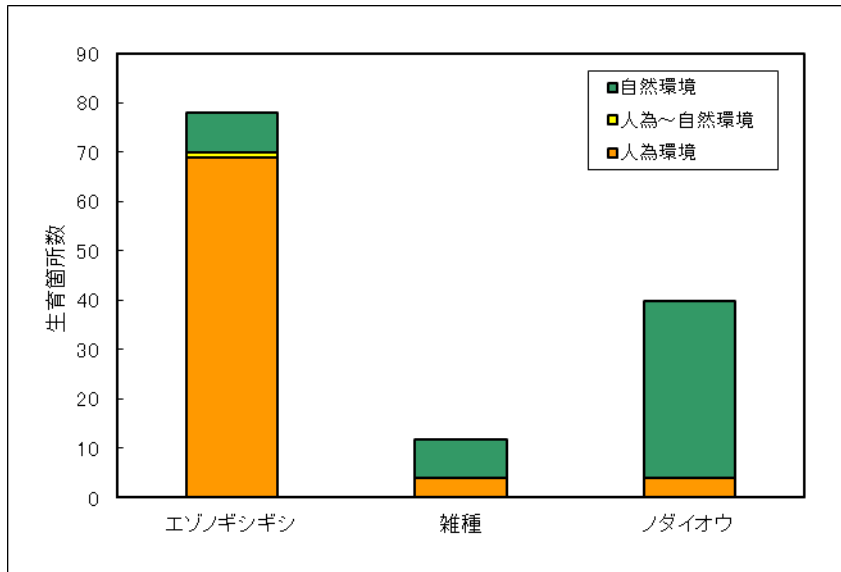


図 2-2. 大正池から徳沢までの 3 種の分布地.

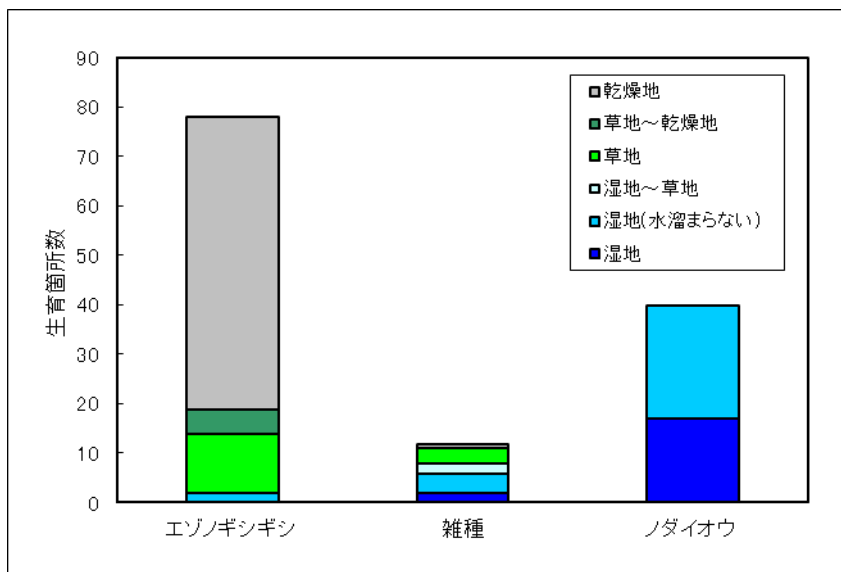


図 2-3. 大正池から徳沢までの 3 種の分布地.

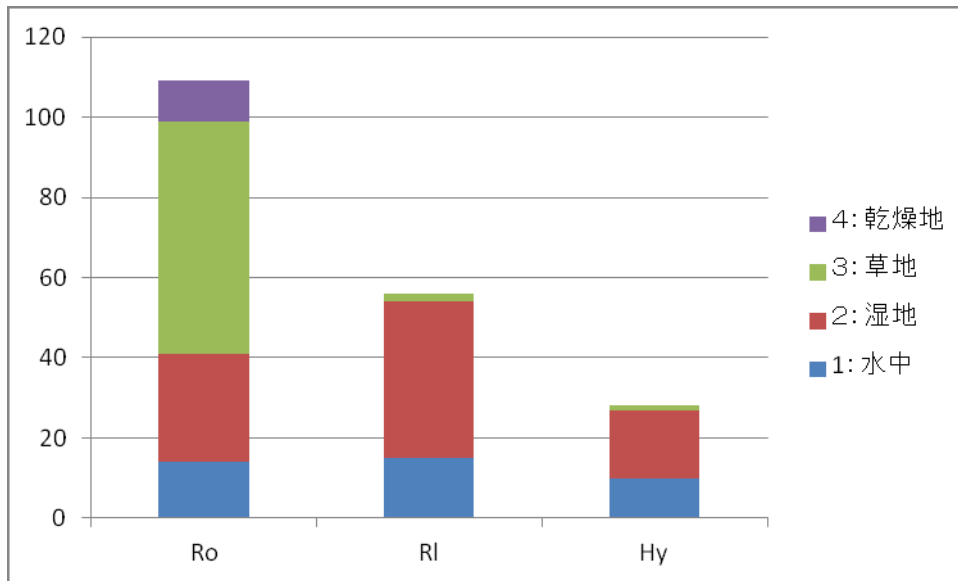


図 2-4. 3 種の分布地. RI: ノダイオウ, Ro: エゾノギシギシ, Hy: 雑種.

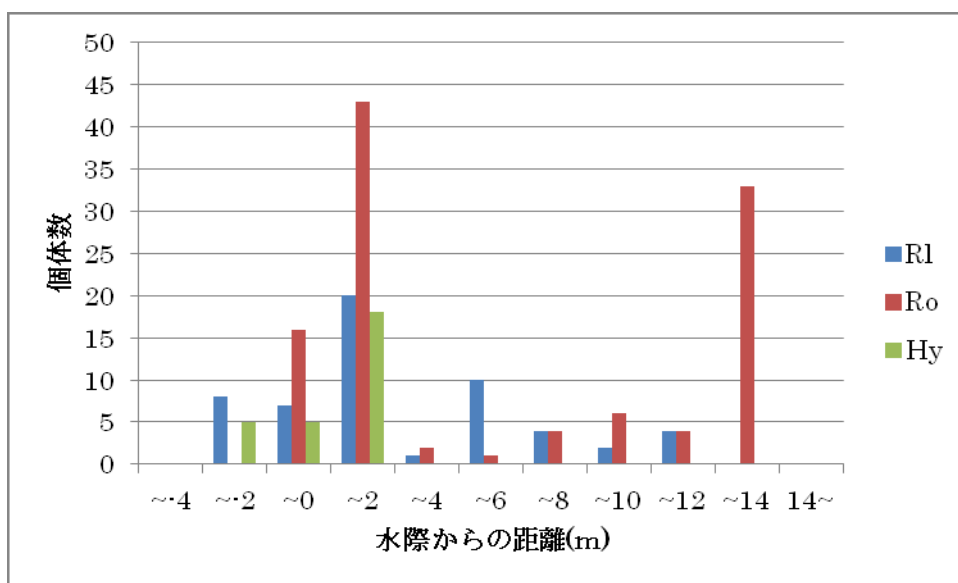


図 2-5. 3 種の水際からの距離. RI: ノダイオウ, Ro: エゾノギシギシ, Hy: 雑種.

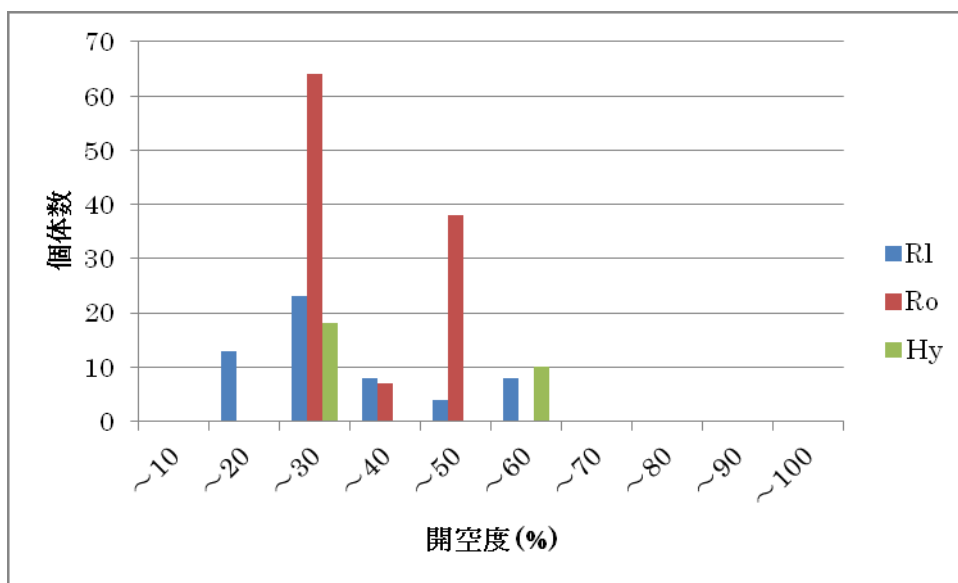


図 2-6. 3 種の分布している開空度. Rl: ノダイオウ, Ro: エゾノギシギシ, Hy: 雑種

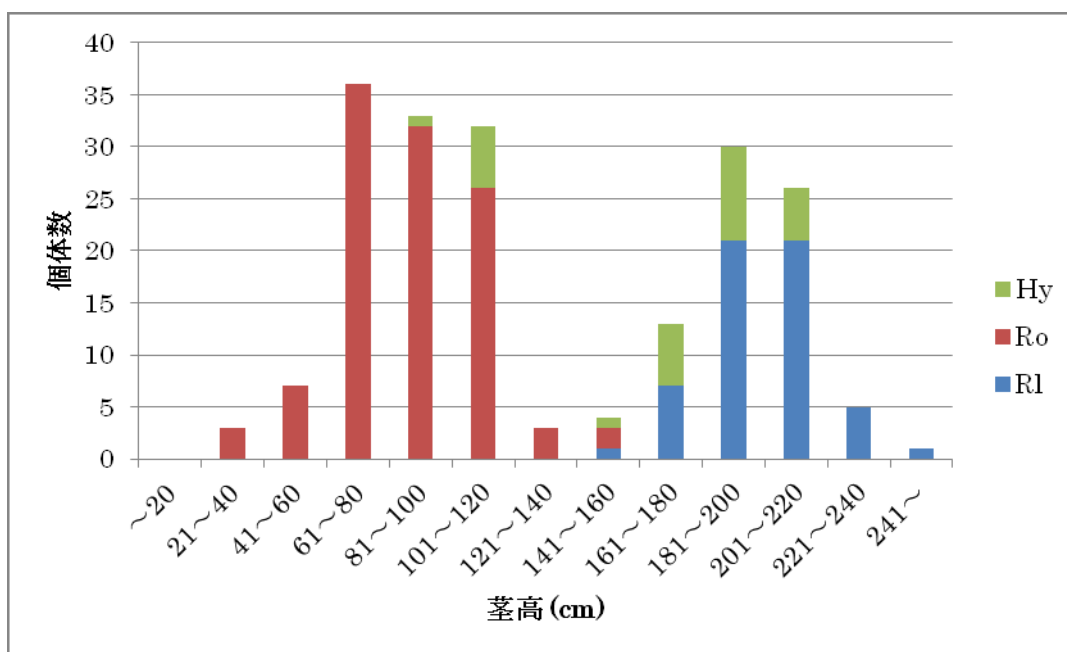


図 2-7. 3 種の茎高の頻度分布. Rl: ノダイオウ, Ro: エゾノギシギシ, Hy: 雑種

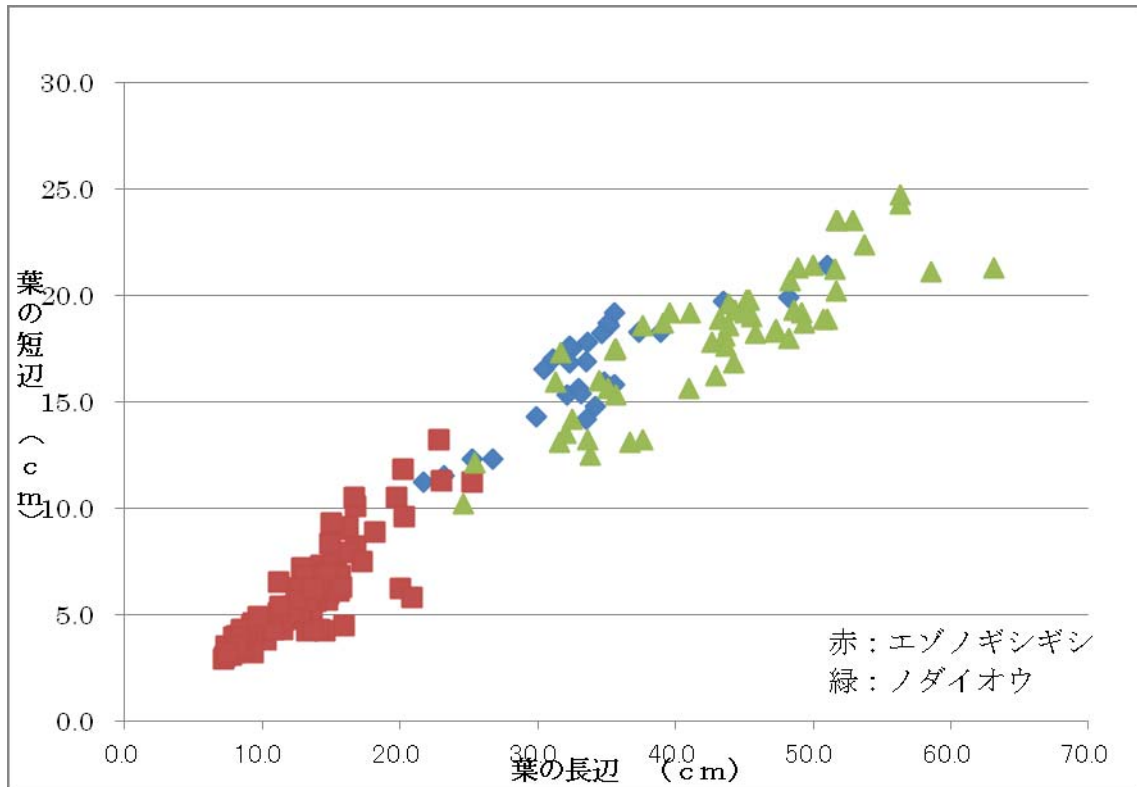


図2-8. 3種の葉の長辺と短辺の関係. RI: ノダイオウ, Ro: エゾノギシギシ, Hy: 雑種

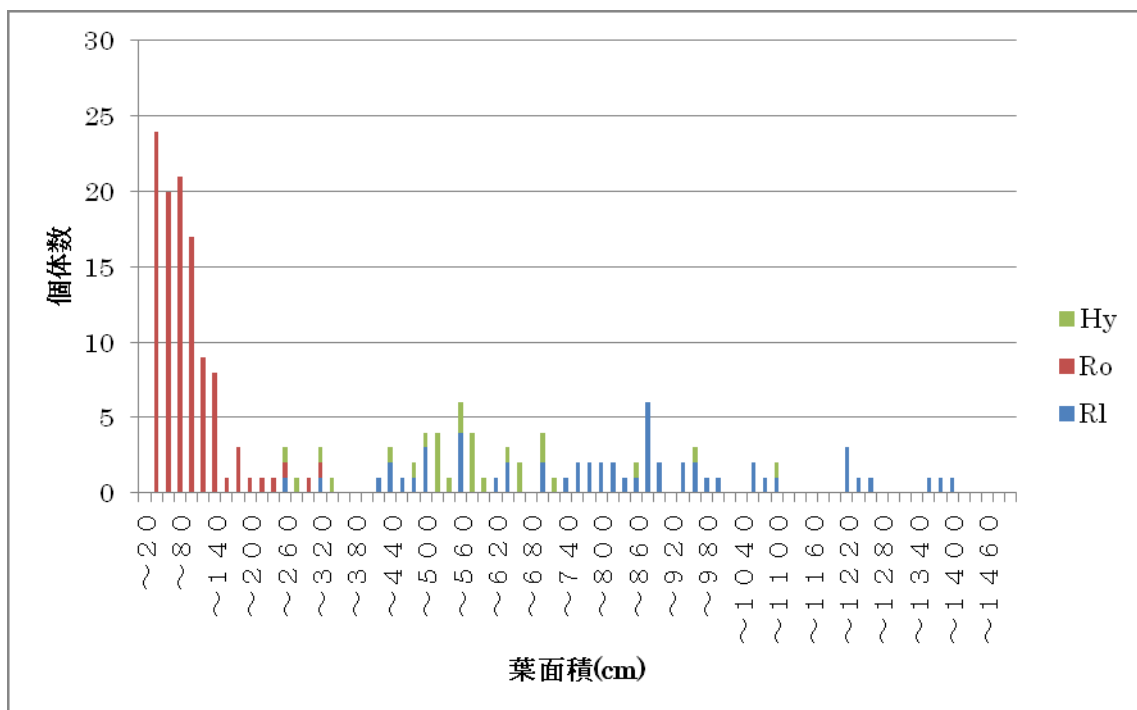


図2-9. 3種の葉面積の頻度分布. RI: ノダイオウ, Ro: エゾノギシギシ, Hy: 雑種

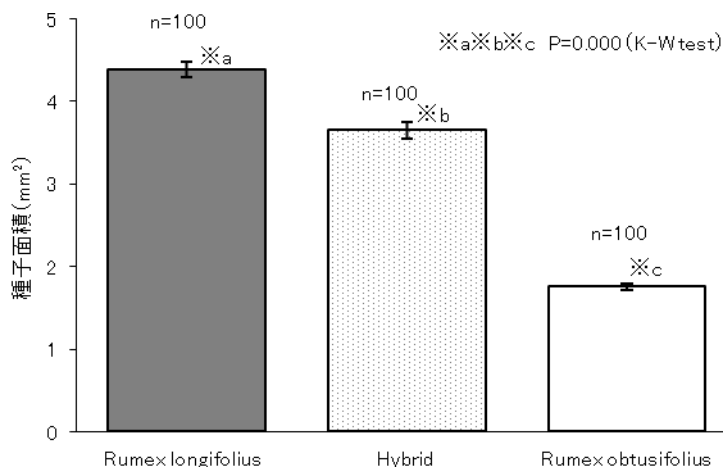


図 2-10. 3 種の種子表面積 (片面) の頻度分布. Rumex longifolius: ノダイオウ, Rumex obtusifolius: エゾノギシギシ, Hybrid: 雑種

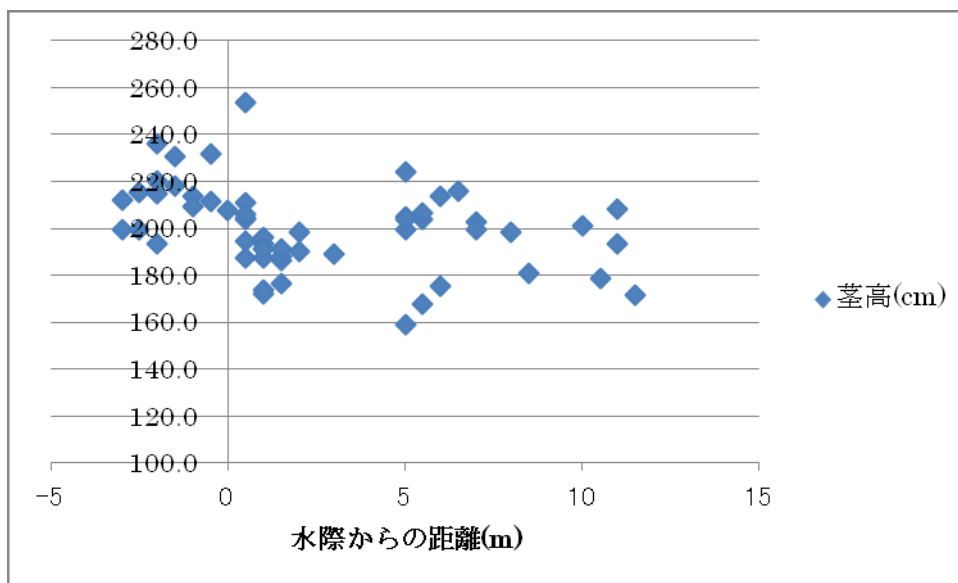


図 2-11. ノダイオウの茎高と水際からの距離との関係. 相関係数: -0.3457 (低い負の相関).

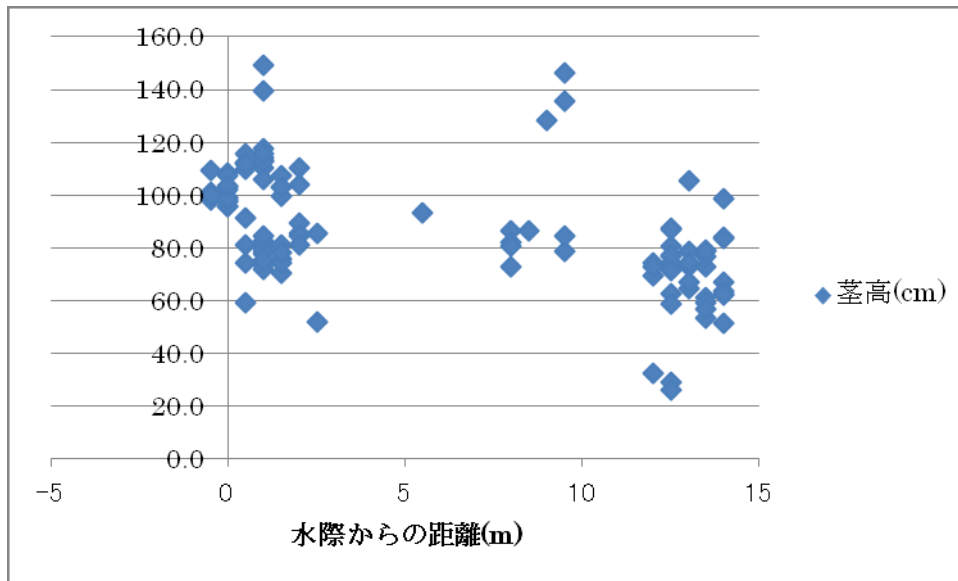


図 2-12. エゾノギシギシの茎高と水際からの距離との関係. 相関係数 : 0.51515(負の相関).

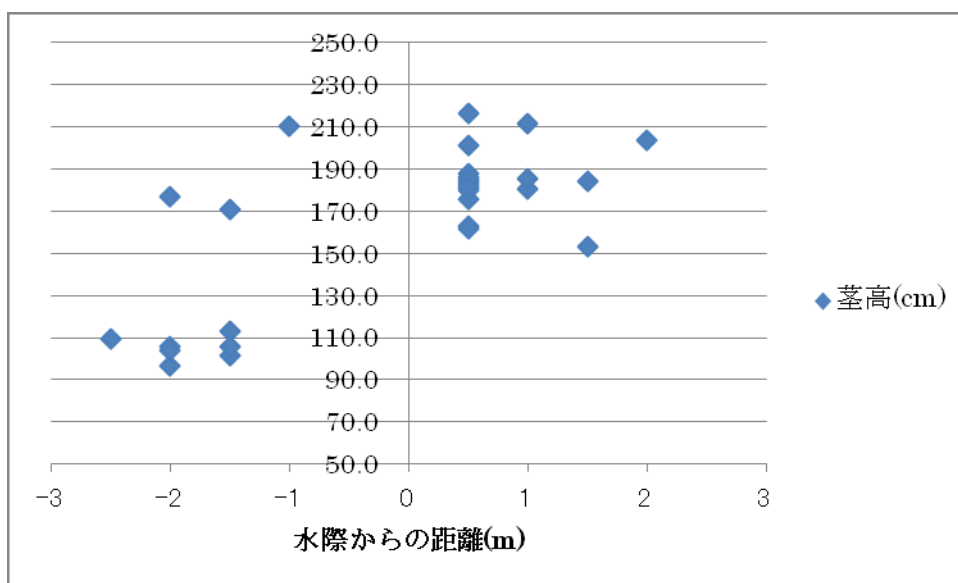


図 2-13. 雑種の茎高と水際からの距離との関係. 相関係数 : 0.733348(高い正の相関).

表 2-1. 3種の葉脈の毛の有無の頻度. RI: ノダイオウ, Ro: エゾノギンギシ, Hy: 雑種.

観察値	RI	Ro	Hy	合計
毛:無	56	1	0	57
毛:有	0	108	28	136
合計	56	109	28	193

表 2-2. 3種の葉の赤色斑点の有無の頻度. RI: ノダイオウ, Ro: エゾノギンギシ, Hy: 雑種.

観察値	RI	Ro	Hy	合計
色:無	41	2	0	43
色:有	15	107	28	150
合計	56	109	28	193

表 2-3. 3種の根生葉の有無の頻度. RI: ノダイオウ, Ro: エゾノギンギシ, Hy: 雑種.

観察値	RI	Ro	Hy	合計
根生葉:無	9	109	24	142
根生葉:有	47	0	4	51
合計	56	109	28	193

表 2-4. 水分条件に対する 3種の種子の発芽テストの結果. RI: ノダイオウ, Ro: エゾノギンギシ, Hy: 雑種.

発芽試験	1回目	2回目	合計	発芽率
Ro/full	67	70	137	0.685
Ro/half	77	78	155	0.775
Ro/little	76	70	146	0.73
RI/full	77	81	158	0.79
RI/half	69	78	147	0.735
RI/little	32	36	68	0.34
Hy/full	8	5	13	0.065
Hy/half	7	8	15	0.075
Hy/little	0	1	1	0.005

Full:完全に冠水

Half:種子がつかれる程度

Little:濾紙が水を含む程度

表 2-5. 3 種の花粉の発芽テストの結果. RI: ノダイオウ, Ro: エゾノギシギシ, Hy: 雑種.

Ro	664	発芽率
	1428	0.464986
RI	287	発芽率
	795	0.361006
Hy	23	発芽率
	756	0.030423

4. おわりに

名勝地として名高い上高地は、毎年多くの観光客が訪れる。その数は約 150 万人とも言われている。そのため、観光客のための施設も多い。一方で、上高地は周囲を急峻な山々で囲まれているため、土石流などが発生しやすく、防災のための工事も多い。そのため、観光客や工事車両などともなって、外来植物物の種子が運び込まれるリスクもある。今回の結果から、外来植物が人為的な環境により多く分布していたことから、過度の開発はさらに外来植物の侵入を促進すると考えられる。また、見かけ上、在来種でも、近縁種の外来植物が侵入している場合、その遺伝子が在来植物に入り込んでいる可能性があることも分かった。したがって、美しい上高地を保全していくためには、何らかの手立てが必要なかもしれない。

参考文献

- Buckley, D. S., Crow, T. R., Nauertz, E. A., and Schulz, K. E. 2003. Influence of skid trails and haul roads on understory plant richness and composition in managed forest landscapes in Upper Michigan, USA. *Forest Ecology and Management* 175:509-520.
- Davis, M. A., Grime, J. P., and Thompson, K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88:528-534.
- DeWalt, S. J., Denslow, J. S., and Hamrick, J. L. 2004. Biomass allocation, growth, and photosynthesis of genotypes from native and introduced ranges of the tropical shrub *Clidemia hirta*. *Oecologia* 138:521-531.
- Elton, C. S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London, UK.
- Himi, H., Iwatsubo, Y. & Naruhashi, N. 1999. Chromosome numbers of 11 species in Japanese *Rumex* subg. *Rumex* (Polygonaceae). *Journal of Phytogeography and Taxonomy* 47:121-130.
- Himi, H., Iwatsubo, Y. & Naruhashi, N. 2000. Chromosome numbers of five natural hybrids in Japanese *Rumex* subg. *Rumex* (Polygonaceae). *Journal of Phytogeography and Taxonomy* 48:19-24.
- Ordóñez, A., Wright, I. J., and Olff, H. 2010. Functional differences between native and alien species: a global-scale comparison. *Functional Ecology* 24:1353-1361.
- Feng, Y., Wang, J., and Sang, W. 2007. Biomass allocation, morphology and photosynthesis of invasive and noninvasive exotic species grown at four irradiance levels. *Acta Oecologia* 31:40-47.
- Gelbard, J. L. and Belnap, J. 2003. Roads as conduits for exotic plant invasions in a semiarid landscape. *Conservation Biology* 17:420-432.
- Kennedy, T., Naeem, S., Howe, K. M., Knops, J. M. H., Tilman, D., and Reich, P. 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417:636-638.
- 馬久地隆行. 1982. 人工草地におけるエゾノギシギシの発芽・定着場所について. *東北大学農研報* 33:93-98.
- 野村尚史. 2010. 環境の変化がまねく移入と交雑. (種生物学会 編) *外来生物の生態学*. 文一総合出版. 東京, pp 247-271.
- 野溝美憲. 2009. 第6回上高地談話会資料. 信州大学 山岳科学総合研究所.
- Parendes, L. A. and Jones, J. A. 2000. Role of light availability and dispersal in exotic plant invasion along roads and streams in the H.J. Andrews Experimental Forest, Oregon. *Conservation Biology* 14:64-75.
- Takahashi, K. and Miyajima, Y. 2010. Effects of roads on alpine and subalpine plant species distribution along an altitudinal gradient on Mount Norikura, central Japan. *Journal of Plant Research* 123:741-749.
- Vila, M., Gomez, A., and Maron, J. L. 2003. Are alien plants more competitive than their native conspecifics? A test using *Hypericum perforatum* L. *Oecologia* 137:211-215.
- Watkins, R. Z., Chen, J., Pickens, J., and Brosnokske, K. D. 2003. Effects of forest roads on understory plants in a managed hardwood landscape. *Conservation Biology* 17:411-419.
- Williams, J. T. 1971. Seed polymorphism and germination II. The role of hybridization in the germination polymorphism of *Rumex crispus* and *R. obtusifolius*. *Weed Research* 11:12-21.