

京都府貴船川における絶滅危惧植物キブネダイオウの保全研究

要旨

1. はじめに
2. 貴船川におけるキブネダイオウの分布
3. キブネダイオウと帰化植物種エゾノギシギシとの交雑
4. 繁殖特性
5. 貴船川の水質
6. 貴船川におけるキブネダイオウの保全

謝辞

参考文献

京都大学 総合人間学部

瀬戸口浩彰

要旨

京都府貴船川に分布する絶滅危惧植物キブネダイオウは、環境省により最も絶滅リスクが高い植物 I-A 類に指定されている。本研究ではこの植物の現状、繁殖・生育特性を把握するとともに、この植物の分布エリアを取り巻く自然環境と人為的環境を把握して、将来的に渡って維持する施策を提唱することを目的にして行った。キブネダイオウは貴船川最上流部から賀茂川の志久呂橋付近にまで 465 個体が分布していた。このうちの 88.6%は貴船川のわずか約 3 km の区間の川岸に集中していた。この生育地には近縁な帰化植物種であるエゾノギシギシが生育しており、外部形態と DNA 塩基配列の解析結果に基づくと、両種間で双方向性の雑種形成が行われていることが明らかになった。この雑種の花粉稔性は低く、果実形成はほとんど正常に行われていなかった。平均的なサイズのキブネダイオウは1年間に約 850 個の種子を生産するとともに、根茎の上部に複数のシュートを形成する。貴船川で1年間に散布される種子数は 39 万個以上と見積もられることから、大部分の種子は発芽後に枯死するか埋土種子バンクに蓄積されると考えられる。また種子は光発芽の性質を持っていた。貴船川は頻繁に洪水による氾濫を起こす河川であり、キブネダイオウはこのような洪水による植生の攪乱を前提に生育している植物であると推定された。昭和 10 年の洪水被害後に大規模な河川改修を行った結果として洪水被害は無くなったが、このことが競合する植物の侵入を招いたと考えられる。昭和初期から始まった川床はキブネダイオウの分布域と重なっており、水質の悪化には関与するが、これまでに指摘された個体数減少の大きな要因になっているとは言えず、むしろエゾノギシギシに代表される競合植物の侵入が最も憂慮される。生育に適した環境条件を整え、競合植物を選択的に排除することによって、貴船川での川床の営業と稀少植物の維持は両立が可能である。

1. はじめに

キブネダイオウ (*Rumex nepalensis* Sprenger var. *andrianus* (Makino) Kitamura) はタデ科ギンギン属 *Rumex* に属する川辺に生える多年草であり、ネパール・中国等に生息する *Rumex nepalensis* の変種とされている。茎は1m以上にもなり、葉は卵状楕円形で裏面に短毛がある。花期は5~6月で、花は円錐花序状につく(図1・1 - a、b)。ギンギン属 *Rumex* は2輪に配列する6枚の花被片と6本の雄蕊、3本の房状の柱頭を持つことで特徴づけられ、果期には三稜形をした瘦果を3枚の内花被片が包む。キブネダイオウではこの3枚の内花被片の縁に先端がかぎ状に曲がった棘状突起が発達し、中央部に瘤体が形成されないことが種としての特徴である。

この植物は京都府京都市の貴船川で採集された標本に基づいて、1906年に牧野富太郎¹⁾によって日本固有新種 キブネダイオウ: *Rumex andrianus* Makinoとして発表された。その後1956年に北村²⁾がアジア大陸の *R. nepalensis* Sprengerと同種であると判断し、この判断にあたって「中国大陸の種が貴船川という非常に限られた場所に隔離分布することが不自然であり、先端がかぎ状に曲がった花被片が僧侶の衣に付着して移入した帰化植物かも知れない」と推測した。キブネダイオウが帰化植物であるとする見解が時おり図鑑類で記載されているのはこの北村(1956)に基づくようである。その後北村(1975)³⁾は、貴船の植物体は大陸のものに比べて大型であることに基づいて中国大陸の種の変種: *Rumex nepalensis* Sprenger var. *andrianus* (Makino) Kitamuraに変更した。この間に岡山県 備中町 磐窟溪でも鍾乳洞から流れ出る河川沿いに自然植生が見つかり、日本における分布地は2カ所になった。なお、京都市では貴船川の他にも清滝川や大原・雲ヶ畑等の河川で分布が報告されているが、いずれも群落と呼べる個体数ではなく、その由来が人為的なものである可能性がある。

日本植物分類学会(1993年)⁴⁾によると、京都市内で唯一の自生地である貴船川における個体数減少の直接原因は観光であると指摘されてた。貴船川における自生地は、河原の上を板で覆ってそこで懐石料理を享する「川床(かわどこ)」の営業が盛んであり、下流の鴨川における「床」と同様に京都の夏期の観光収益に大きく貢献している。昭和初期から始まった貴船川での「川床」の設置個所は増加の一途を辿り、今では夏期になると山間の細い道路を大型バスが頻繁に行き交うようになっている。キブネダイオウの自生地はまさにこの「川床」の営業地域と重なっており、自生地が直接的に消失する共に料理旅館からの排水流入による水質の悪化(下水は埋設されていない)に伴う富栄養化で川原の植生は大きく変化している。

こうした自生地環境の変化からキブネダイオウは貴船川で個体数を減らし続け、1993年に日本植物分類学会が発行したレッドデータブックの調査時には貴船川にお

いてキブネダイオウは1個体も見つからずに絶滅したものと報告された⁴⁾。その後2000年に環境庁(現:環境省)自然保護局から発行されたレッドデータブック⁵⁾の調査時には、貴船川におけるキブネダイオウは再確認されたものの個体数が少なく、最も絶滅の恐れの高いランク:I-A類(絶滅のおそれが最も高い種:放置すれば10年後あるいは3世代の長い方の期間において、絶滅確率が50%以上)に指定された。研究代表者も5年前に京都に異動して貴船川で植物野外実習を行うようになったが、この際にキブネダイオウを約50個体ほど発見した。しかし一方で北米原産の帰化植物エゾノギシギシ*Rumex obtusifolius* L. が同所的に生育しており、キブネダイオウとエゾノギシギシの中間的な形態を呈する個体が多く見つかった(図1・1 - c, d)。同様のエゾノギシギシとの雑種形成の可能性は、もう一つの自生地である岡山県備中町でも確認された。このようにキブネダイオウは観光による自生地の減少のみならず、外来生物による遺伝子汚染の危険にも晒されている。

京都において観光は重要な基幹産業であり、貴船川を観光利用することには重要な意義がある。こうした河川利用とキブネダイオウのような希少生物の保護を両立することは、国土面積が狭く河川を様々な目的で利用する頻度が高いわが国に置いては避けがたいテーマである。貴船川におけるキブネダイオウの保全は、わが国が抱えるこうした課題を象徴する一般的な課題であると考えられる。

また人間活動に伴う外来生物と固有生物の間の交雑・遺伝子汚染は最近クローズアップされてきた問題であり、キブネダイオウの保全研究はこうした今日的な課題を含んでいるといえよう。

本研究ではキブネダイオウの植物種としての特性を正確に把握して、その保全対策のための礎を築くこと、ならびに貴船川の観光利用と保護との両立をすすめる施策について検討した。

絶滅危惧植物について研究するにあたっては、生存個体数とその分布の把握が一次情報として最も重要である。本研究では貴船川から鴨川に至るまでの川岸に於いてキブネダイオウの分布を調査した。また、これにあたっては交雑を

図1・1

起こしていると思われるエゾノギンギシ、ならびにこれら2種の間での推定交雑種の分布も調査した。

続いてこの3者間の交雑の有無について、外部形態とDNA塩基配列の解析によって確認するとともに、花粉稔性や結実率についても調べた。

さらに絶滅危惧植物の繁殖特性を調べることは次世代の個体数回復を図る上で重要である。これについては個体サイズや形成種子数の関係について調査するとともに、種子発芽特性について調べた。

また、貴船川という京都でも独特の歴史と意義をもつ河川流域が研究対象であるため、特に川と地域を取り巻く歴史的背景と変遷を調べることも行った。貴船は日本書紀

にその名前が登場するように、794年の平安京遷都の頃に水神を祀る貴船神社が建立され、貴船の集落は昔から現在に至るまで貴船神社の氏子によって構成されている。かつては林業で生計を立てる家が多かったのだが、現在では料理旅館など飲食店を経営する家が大多数で、中でも夏季の川床は観光を代表する商品となっている。現在の貴船にとって、貴船神社と川床を中心とした観光業は地域経済の基盤であり、そのような点から貴船川は重要な観光資源であると言える。キブネダイオウの自生地はこのような特色をもつ河川流域であり、その保全はこのような人的要素との関係を考慮して進められなければならない。

本研究では以上の項目について調べることによって、貴船川に於いてキブネダイオウを維持するために施策について提言することを目的とした。

2. 貴船川におけるキブネダイオウの分布

2. 1 序論

貴船川は京都府京都市左京区を流れる、桂川の4次支流である。京都市左京区鞍馬北境の芹生峠南麓を源として、滝谷川・阿蔵谷川・ザラ谷川等の支流を集めながら南流する。府道361号上黒田貴船線沿いに貴船の山間集落を流れ下り、叡山電鉄鞍馬線貴船口駅の北で鞍馬川右岸に注ぐ。一級河川貴船川の始点は京都市左京区鞍馬本町国有林にある奥の院橋であり、ここから合流地点までの距離は3.03kmである。源流から合流点までの距離は約5kmで、流域面積は約7.5k m²である(京都市、1985)⁶⁾。

貴船川と合流した鞍馬川は南流しながらさらに市原川と合流し、叡山電鉄鞍馬線市原駅付近で進路を西に変えて賀茂川(下流で鴨川)に注ぐ。賀茂川は下賀茂神社の南側で北西から南流してくる高野川の右岸と合流して鴨川となり、

図2・1

そのまま京都市内を南下する。これらの河川の配置を図2・1に示した。

キブネダイオウの分布はこれまで漠然と「貴船川」とされてきたが、具体的にどの範囲に分布するのかは明確にされてこなかった。特に本種は川沿いに生育するので、その果実は河川水によって下流へ運ばれることが想定され、種子供給がある下流のどこまで分布を持つかは調べる必要がある。

本研究では図2に示した貴船川とその他の鴨川水系においてキブネダイオウの分布を調べた。またギシギシ属の他種の分布についても調査対象に加えた。

2. 2 材料と方法

鴨川水系にはキブネダイオウ、エゾノギシギシ、ナガバギシギシ、ならびに推定交雑種、合計4種類のギシギシ属植物が分布する。これらの分布と個体数について、平成

14年5月から6月、平成15年5月から6月に行った。この時期に調査期間を設定したのは、花茎が伸長して開花・結実をするので、植物の同定を行い易いからである。ただし川床の営業区間については5月以降に河原を暗渠化して営業が始まるので、平成15年11月にロゼットになっている個体を対象にして調査した。なお、貴船川や賀茂川では場所により川岸から入ることも川を遡上・下ることもできなかった（砂防ダムの存在などによる）、そのような区間は調査の対象外とした。

開花結実個体については内花被片と葉の外部形態の組み合わせで植物種名を同定した。一方で11月に行ったロゼットの個体については、葉の形態でナガバギシギシとその他は区別できるものの（実際にはナガバギシギシは川床営業区間に分布しなかった）、残りの植物種間では判別が困難であった。そこで全ての個体から葉の断片を採集してDNAを全ての個体毎に抽出し、第3章にある方法でDNA塩基配列を解析して種名を同定した。

2. 3 結果と考察

キブネダイオウの分布を確認することが出来た最上流部は貴船川本流と滝谷川が合流する付近、ならびに阿蔵谷川を数百メートル遡上した箇所であった。これよりも上流部に存在することは十分に考えられたが、砂防ダムがあつて調べることが出来なかった。分布の最下流は個体レベルでは賀茂川の志久呂橋付近にまで散在して分布していた。確認できたキブネダイオウの総個体数は465個体であった。このうちの大多数：88.6%（412個体）は貴船川の貴船口まで（鞍馬川との合流地点よりも上流側）わずかに約3 kmの区間の川岸に集中していた。各調査区間におけるキブネダイオウ、エゾノギシギシ、推定交雑種、ナガバギシギシの分布を図2・2に示した。また、その具体的個体数と、各区域集団におけるキブネダイオウの構成比率を表1に示した。

各地点におけるギシギシ属各種の構成比率で注目されるのは、キブネダイオ

图2·2

表2・1

ウは上流側に多く、下流では割合が低下している点である。表2・1にあるように調査対象区域を上流から4区間に大別すると、区間内のキブネダイオウの構成比率は上流側から順番に 65.5%、57.0%、44.4%、24.8%と低下の一途を辿る。キブネダイオウは貴船川と岡山県の磐窟溪の2カ所でしか知られていないが、両方の場所ともに冷涼な溪流であることを鑑みると、キブネダイオウが上流側に多い理由としては、冷涼な環境での水辺が生育に適していることが考えられる。この生育特性については今後栽培実験による検証が必要である。

これとは反対にエゾノギシギシの数は下流になるにつれて増えていく傾向がみられる

(図2・2)。これはエゾノギシギシの生育環境として下流側の環境要因が比較的適していることを反映していると考えられる。これはキブネダイオウと対照的であり、比較研究が必要である。

一方の推定交雑種は、貴船川に全体的に多く出現することがわかる。調査区間中で最も推定交雑種の割合が高かったのは、貴船川最上流部(貴船川・滝谷川合流地点下流側)で、ギシギシ属の総個体数の約40%(42個体中の17個体)を占めた。逆に最下流部の賀茂川(関電洛北発電所～志久呂橋間)においては少なくとも約6%(71個体中の4個体)であった。最上流部ではキブネダイオウとエゾノギシギシの個体数比が21:4であるのに対して最下流部では15:39である。この事実は、キブネダイオウとエゾノギシギシの間の雑種個体形成が双方向性のものであったとしても、必ずしも対等な双方向性ではないことを示唆していると考えられる。すなわち集団中にキブネダイオウが多いことが雑種形成に有利であることを示唆しており、風媒花であることを考慮すると、キブネダイオウが雌親、エゾノギシギシが花粉親であることを推測させる。

3. キブネダイオウと帰化植物種エゾノギシギシとの交雑

3. 1 序論

前述のように貴船ではキブネダイオウ(*Rumex nepalensis* Sprenger var. *andrianus* (Makino) Kitamura)以外のギシギシ属植物としてエゾノギシギシ(*Rumex obtusifolius* L.)とその中間的な形態をもつ植物が生育する。形態が両者の中間的であることから両種間の交雑に由来するものと推測される。その個体数は第二章にあるように下流の賀茂川も含めると218個体にも及ぶ。

推定交雑種の両親種の1種であると推測したエゾノギシギシはヨーロッパ原産の帰化植物であり、現在では沖縄を除く日本全国にみられる。繁殖力が強く農地を荒らす強害雑草として知られている。またドイツにおいてはギシギシ(*Rumex crispus* L.)との自然交雑種が確認されている⁷⁾。

エゾノギシギシや推定交雑種の個体増加はキブネダイオウの生息地域を脅かし、絶滅に拍車をかける可能性がある。また、キブネダイオウとエゾノギシギシの交配が進み、キブネダイオウが推定交雑種と戻し交雑を起こした場合には、外部形態上はキブネダイオウでも、その遺伝子組成にエゾノギシギシのものが混ざった交雑個体が形成される状況＝浸透性交雑を起こしかねない。この場合にはキブネダイオウの遺伝子上の種

固有性が失われる危険がある。

この3者を区別する最も顕著な外部形態は、果期における内花被片の形態である。そこで本研究では、多くの個体をもとにして果実を包む内花被の形態について把握した。続いて内花被片がキブネダイオウ・エゾノギシギシとの中間形を示している推定交雑種が、真に両者の交雑に由来する個体か確認するために DNA マーカーを用いて調べた。葉緑体 DNA はミトコンドリア DNA と共に母性遺伝でありその塩基配列は母親個体と同じである。また核 DNA については両性遺伝であり、単純な F1 雑種であればその塩基配列は母親個体・父親個体の塩基配列が混ざり合ったものとなる。そこでキブネダイオウ・エゾノギシギシ・推定交雑種の葉緑体 DNA と核 DNA の塩基配列を解析することで、推定交雑種としたものが真に両者の交雑種であるかを調べることができる。

また推定交雑種の稔性を確認するために、花粉稔性と結実率についても3者で比較してみた。交雑由来の個体で染色体数が奇数である場合には正常な減数分裂を行うことが出来ずに花粉が稔性を持たないことが想定される。この場合には花粉の大きさが不均一であり、花粉内部に細胞質が乏しく、外被だけが形成される場合もある。このような減少が起こっている場合には胚嚢の形成も同様に正常に起こらず、結果として種子が形成されない。この場合には推定交雑個体が両親種よりきわめて低い値をもつことが予想される。

3. 2 材料と方法

外部形態:2002年の6月末から7月末にかけての1ヶ月間で、キブネダイオウ、エゾノギシギシ、推定交雑種の3種類の植物について、貴船川沿いの自生集団から成熟した果実を内花被片ごと採取して FAA で固定し保存した。形態比較の対象は内花被片の縁の棘状突起の形態、ならびに内花被片の中央部の瘤体の有無である。

花粉形態:2002年の5月末から6月末にかけての1ヶ月間で、キブネダイオウ、エゾノギシギシ、推定交雑種の3種類の植物について、貴船川沿いの自生集団から開花中の花をそれぞれ8-10個体から採取した。

スライドガラスの上で葯を割り、花粉をスライドガラス上に散らせた後に、コットンブルー染色液で10分間ほど染色して光学顕微鏡で観察した。花粉に細胞質が入っている場合には青色に染まるが、花粉外殻だけで細胞質が入っていない不稔花粉は染色されない。それぞれの個体別に、100個の花粉を対象に正常・不稔の別を数えた。個体

によっては花粉数が 100 個に満たない場合もあったがそのまま計測した。

結実率:2001 年 7 月～8 月に貴船川流域において茶色く変色した成熟花被片を持つキブネダイオウの内花被片をその外部形態から判別して採集した。同様のことをエゾノギシギシと推定交雑個体についても行い、キブネダイオウでは 25 個体から、エゾノギシギシでは 18 個体分から、および推定交雑個体では 37 個体から果実を内花被片ごと採集した。これらの花被を個体毎に 50 個について果実が入っているかを実体顕微鏡を用いて調べた。ギシギシ属植物の果実は瘦果であるので、薄い果皮の内側に種子が入っている場合には果皮を押しでも硬い。このことを基準として、各果実ごとの種子の有無を調べた。

DNA 塩基配列の決定:2001 年夏期(6～8 月)に貴船川流域と岡山県磐窟溪において地上部が相互に十分離れたところに生育していたキブネダイオウ(貴船産 12 個体 磐窟溪産 11 個体)および貴船のエゾノギシギシ 11 個体、両者の推定交雑種 21 個体の葉を採取した。採集にあたっては採取時に果実を被う内花被片の外部形態から判別した後に、さらに実体顕微鏡でも内花被片を観察して確認した。

上記の 45 個体の DNA を CTAB 法⁸⁾を用いて抽出した。クロロフォルム・イソアミルアルコールでタンパク質を除去した後、イソプロパノールで DNA を沈殿させ、TE100 μ l で溶解し、Gene Clean II (Bio 101, CA, USA) で精製した。精製後の DNA は TE に溶解して保存した。

その後各遺伝子間領域を各々のプライマーを用いてサーマルサイクラーで PCR 増幅した。増幅を行った対象は、核 DNA の 18S ribosomal DNA 領域の約 1744bp と、葉緑体 DNA 上の *trnL* (UAA) 3' exon - *trnF* (GAA) 遺伝子間領域の約 400bp である。前者については GenBank などのデータベースに登録されているタデ科植物の 18S ribosomal DNA 領域の塩基配列を参考にして独自にプライマーを設計した。PCR に用いたのは 5'側が 25f プライマー(塩基配列は 5'- CTGGTTGATCCTGCCAG -3') および 3'側が 1769r プライマー(塩基配列は 5'- TTGTTCAAAGGCATCCAC -3') である。後者の領域については Taberlet *et al.* (1991)⁹⁾ の e プライマーと f プライマーを用いた。

PCR 反応を終えた後目的の領域が増幅されているかを確認するために、反応液(増幅済み DNA)を泳動用色素と混ぜ、0.5% アガロースゲルを用いて TAE Buffer 中で電気泳動を行った。その後ゲルをエチジウムブロマイドで染色し、紫外線照射に

より DNA バンドを検出した。そしてバンドの有無・サイズマーカー (λ DNA *Hind III* digest) と比較した DNA の大きさにより、目的の領域が増幅されていることを確認した。PCR 産物の精製はゲル濾過クロマトグラフィー¹⁰⁾によって行った。

このようにして得られた 2 つの領域間の DNA を対象にして、上記の PCR で用いたプライマーならびに 18S ribosomal DNA については 2 つのインターナルプライマー: 530f (5'- CTGGTTGATCCTGCCAG -3') と 1433r (5'- TTGTTCCAAAGGC ATCCAC -3') を用いて cycle sequence を行った。

Sequence 反応には The Big Dye deoxy terminator cycle sequencing kit (Perkin elmer, CA, U.S.A.) を常法で用いて精製した。塩基配列の解析は ABI Model 3100 自動塩基解析装置 (Applied Biosystems, CA, U.S.A.) で行った。

塩基配列データは Auto Assembler (Applied Biosystems, CA, U.S.A.) プログラムによって編集を行い、塩基配列波形を参照にしながら必要に応じて、塩基の挿入・欠失を加えることを手作業により行った。

3. 3 結果と考察

外部形態: 果期の内花被片の形態を図3・1に示す。キブネダイオウ (a) の 3 枚の花被片は常に瘤体 (grain) が無く、辺縁には先が鉤状に曲がった棘状突起が発達していた。一方のエゾノギシギシ (b) は花被片のサイズがキブネダイオウに比べて小さく、3 枚の花被片のうちの 1 枚に瘤体が形成される。棘状

図3. 1

突起は数が比較的少なく、先は曲がることなく常に伸びていた。両種の間間的な形態である植物体から採取した内花被片をcとdに示した。これらは個体間と個体内の両方において形態の変異が大きく、花被片の大きさや棘状突起の形態、ならびに瘤体の有無は様々であった。図3・1-c、dには同一個体から採取した花被片を示す。cは花被片が比較的大型のものであるが、花被片全体の輪郭や棘状突起の数はキブネダイオウに似ている。棘状突起はキブネダイオウのように先が鈎型に曲がっているものとエゾノギシギシのように直線状に伸びているものが混在していた。また、3枚の花被片のうちの1枚には瘤体が形成されていた。これはエゾノギシギシと同じ形態形質である。しかし瘤体の大きさはエゾノギシギシよりも小型であった。dに示した花被片はcに比べて小型である。棘状突起は直線的に伸びており、この形質はエゾノギシギシと同じである。しかし3枚の花被片にはいずれにも瘤体が無く、この形質はキブネダイオウと同じであった。

このように花被片が示す形態は推定交雑個体がキブネダイオウとエゾノギシギシの中間型であり、両種の交雑由来の雑種であることが示唆された。

花粉形態:キブネダイオウ、エゾノギシギシ、推定交雑種の花粉をコットンブルーで染色した結果を図3・2と表3・1に示した。キブネダイオウとエゾノギシギシの花粉は均一な大きさであり、殆ど全ての花粉で染色された。染色性のある花粉は全体の約98%を占めていた(図3・2-a、b;表3・1)。

図3・2

これに対して推定交雑種では花粉の大きさが不均一であり、小型である花粉や輪郭がいびつな花粉が見られた。また染色性が無く、花粉外殻だけの花粉も混在していた(図3・2 -c)。正常な花粉の割合は約 24%であり、キブネダイオウやエゾノギシギシに比較して著しく低いことが判った(表3・1)。

以上のことから、内花被片の形態において交雑していると推定された個体は、正常な減数分裂が行われにくい状態にあり、その原因は両種間の交雑であると判断される。本研究では染色体数を確認するには至っていないが、交雑の結果として染色体数が奇数になるなどの原因が考えられる。今後染色体数の確認や核型の解析が必要である。

結実率: 調査の結果を表3・2に示す。キブネダイオウでは 24 個体から果実を回収した。その総果実数は 1110 個であり、このうち種子形成が進んでいたのは 90.2%にあたる 1001 個であった。調べた 24 個体のうち 2 個体の結実率が種子形成率の標準偏差から大きくはずれていた。2個体のうちの 2 個体は 48.0%と 54.0%であった(データは省く)。それらの個体を除いた 22 個体分の平均結実率は、およそ 91.9%であった。キブネダイオウは送粉様式が風媒であるが、

表3・1

表3・2

これだけの種子形成能力があることは、自生地において送粉が支障なく行われていることを示唆していると思われる。

エゾノギシギシ 18 個体分の総果実数 900 個のうち種子形成が進んでいたのはおよそ 76.9%にあたる 692 個であった。結実率 34.0%、14.0%の 2 個体が 18 個体の結実率の標準偏差から大きくはずれており、それらを除いた結実率は 83.5%であった(データは省く)。

推定交雑個体では 1797 個の花被のうち果実となっていたのも少なく、結実していたのは 19 個であった。結実率は 1.06%であり、1 個体あたりの結実数は 0~4 個であった。なお、キブネダイオウ・エゾノギシギシともに内花被片の大きさに関わらず種子形成が見られた。しかし推定交雑個体においては比較的大きな花被(例えば図4におけるc)だけに種子形成が確認できたが、その中でも種子形成率は 4%以下であり、極めて小型で未発達の果実が入っていること、あるいは未発達の果実の存在も確認できないことが多かった。

以上のことから推定交雑種は、花粉の稔性と同様に種子形成においても稔性が著しく低下していることが判った。おそらく胚嚢形成における減数分裂が正常に行われないことが原因であると思われる。

また、キブネダイオウとエゾノギシギシにおいて種子形成率が悪い個体(種子形成率が標準偏差から著しく外れる個体)が2個体ずつ存在した。この原因としては風媒花であるために生育場所によっては(例えば群落から外れて単独で離れて生育している場合など)花粉の授受が上手く行われなかったことが想定されるが、一方で浸透性交雑を起こしているために生殖能力を低下させている可能性もあり、分子的手法を併用した検定が必要である。

キブネダイオウ、エゾノギシギシ、推定交雑種の塩基配列解析

葉緑体 DNA の遺伝子間領域 *trnL(UAA)5' exon-trnF(GAA)* については、エゾノギシギシ 11 個体において全て同一の塩基配列であり、またキブネダイオウにおいても京都貴船の全 12 個体と岡山磐窟溪の全 11 個体は同一の塩基配列であった。エゾノギシギシの塩基配列では 5'側から 130bp 付近で連続した 4 塩基分の欠損がみられた(キブネダイオウでは AGAC の塩基が挿入されていた)。それ以外のおよそ 400 塩基の配列は同一であり、両種の塩基配列の相同性は 99.0%であった。推定交雑種 21 個体ではキブネダイオウと同じ塩基配列を持つものが 15 個体、エゾノギシギシと同じ塩基配列のものが 6 個体であった。

核 DNA の 18SrDNA 領域についても貴船産キブネダイオウ・岡山県磐窟溪産の 23 個体は全て同一の塩基配列であった。エゾノギシギシでは 11 個体全てにおいて塩基

配列が同じであったが、5'側から 1700bp 付近でキブネダイオウに対して 1 塩基の塩基置換が見られた(キブネダイオウで G、エゾノギシギシで A)。推定交雑種 21 個体では全ての個体が同一の塩基配列を持ち、キブネダイオウとエゾノギシギシの間で塩基置換が起きている同一サイトに両親種の塩基種(A と G)が共存している結果が得られた(図3・3)。

以上の結果から、形態から雑種であると推測してきた植物体は、間違いなくキブネダイオウとエゾノギシギシの間の交雑個体であることが明らかになった。葉緑体 DNA 遺伝様式は母系遺伝であるが、交雑個体 21 個体のうち 15 個体でキブネダイオウ、6 個体でエゾノギシギシと同一の塩基配列を持っていたことは、この雑種形成が両方向に起きていることを示唆している。そしての雑種個体は種子形成能はほとんど無く、正常な花粉形成能力も両親種に比べて著しく悪く、24%ほどであることが明らかになった。

問題はこの 24%を占めるコットンブルー染色性をもつ花粉が、キブネダイオウに戻し交雑を起こす可能性である。戻し交配が繰り返されることになると、形態上はキブネダイオウと区別が付かない交雑個体が形成される恐れがある。酵素多型などの核遺伝子のマーカーを使用した詳細な解析が必要である。

図3・3

4. 繁殖特性

4. 1 序論

絶滅に瀕した植物の復元を図るうえにおいて、その個体群動態を把握することは重要である。地上部で形成する種子数と、その種子の発芽特性の把握は次世代の個体更新を図るうえで必要である。多くの植物では散布した種子の多くが土壌中に蓄積されて、これが埋土種子バンク(seed bank)を形成する。特に水辺に生育する植物の場合には、増水や河川の氾濫などで植生が攪乱された後に、こうした埋土種子バンクから実生個体が生育してくる。この際には土壌中に蓄えられた種子が、裸地になった土壌表面に現れて光を感受することによって発芽が促進される。これは光発芽と呼ばれ、種皮表面にある光受容タンパク質であるファイトクロームの作用である。キブネダイオウは河川沿いに生育する典型的な植物であり、同様な発芽特性を持つことが想定される。

またキブネダイオウは多年草であり、地上部で種子を形成するとともに地下部でも根茎は肥大成長を続ける。一般に多年草植物の多くは根茎が水平方向に伸長して、節から植物体地上部(ラメット)を形成する¹¹⁾。同じ水辺に生育する植物には、この根茎で増殖をする植物も多く知られ、種子による有性生殖とともに根茎による栄養繁殖も含めた繁殖の特性を把握することが必要となる。

そこで本研究では、個体サイズと形成種子数との相関を調べて、平均的なサイズのキブネダイオウが1年間に形成する種子の量を見積もった。また、根茎の観察を行って、根茎によるクローン繁殖の可能性について検討した。

ギンギシ属のいくつかの種の種子は光発芽特性を示すことが知られている^{12, 13, 14)}。そこで種子の光発芽特性について確認するために、赤色光と遠赤色光照射による光発芽促進・抑制効果を調べて、ファイトクローム支配による光発芽特性について検討した。

4. 2 材料と方法

個体サイズと形成種子数の測定:2002年6月中旬に貴船奥の宮周辺の河原において調査を行った。果実間を被う内花被片の形態に基づいてキブネダイオウを識別して、

巻き尺で植物体高を mm 単位で測定した。さらに花序の段数を数えた。測定した個体は実験室に持ち帰り、全ての果実を内花被片ごと外した。果実(内花被片を含む)100個の質量を計測した後に、全ての果実の質量を測定して、果実数の概算を求めた。

地下根茎の形態と分枝:2002 年6月下旬に貴船と岡山県磐窟溪において地上部がほぼ枯死したキブネダイオウの根茎を掘り取って、形態の観察を行った。

種子発芽特性:発芽実験は、ろ紙を敷いたシャーレにキブネダイオウの種子を50粒並べて播種し、シャーレをアルミニウム箔で包んで光を遮断した状態で、72 時間吸水させた。この後に光条件や温度を調整して発芽実験を行った。発芽は幼根の出現で判断した。光は赤色光と近赤外光の2種類の光を照射して発芽率に及ぼす影響をみた。この実験で利用した光源は、20W 赤色蛍光ランプ (東芝、光周性制御用 FL20S・Re-66)と20W 近赤外蛍光ランプ(東芝、光周性制御用 L20S・Fr-74)である。これらは660nmをピークとする赤色光域と、740nmをピークとする近赤外光域の光を主に発生させる優れた特性をもつ(東芝照明事業部技術資料 1976)。これらの蛍光ランプを実験装置に取り付けて光源として使用した。光量子数は赤色光が約 $30.0 \mu \text{ mol/m}^2/\text{sec}$ 、近赤外光が約 $2.0 \mu \text{ mol/m}^2/\text{sec}$ であった。

種子は約4ヶ月間、室温で保存したものを実験に用いた。ろ紙の上で72時間種子に吸水させたのち、シャーレ4個に赤色光を5分間照射し、そのうち1つをアルミニウム箔で二重に包み、残りに引き続き近赤外光を5分間照射した。この操作を繰り返し、照射ごとにシャーレを1個ずつアルミニウム箔で包んだ。これらとは別に近赤外光のみを照射し続けたもの、光照射しないもの(暗所対照)を用意した。すなわち、赤色光照射、近赤外光照射をそれぞれ R、Fr で示すと、R、R-Fr、R-Fr-R、R-Fr-R-Fr、Fr、Fr-R-Fr、Fr-R-Fr-R、暗所対照の8パターンを実験した。これらの光照射はシャーレの蓋を取って行った。光照射後、シャーレはアルミニウム箔で包んだ。温度は約 10°C ~ 18°C の室温で行った。発芽率は光照射開始から7日後に求めた。

4. 3. 結果と考察

個体サイズと形成種子数の測定:65 個体のキブネダイオウで測定を行った。植物体高と形成種子数の相関を図4・1に示した。この2変数の間の回帰直線を求めたところ $y = 1.7409X - 1513.4$ が得られた。相関係数は0.604であったので、弱い相関があると評価された。

図4・1

平均的なキブネダイオウの個体サイズは 1360mm (約 1m36cm) であり、このサイズにおける形成種子数は約 853 個である。この形成種子数の平均値の標準偏差は±679 であり、データとしてかなりばらつきが大きいことが示唆されている。なお、結実個体の最大値は 1965mm、最小サイズは 592mm、結実数の最大値は 2649 個、最小値は 60 個であった。

この数値を利用すると、例えば貴船川と賀茂川におけるキブネダイオウの総個体数は 465 個体であるので、水系全体では1年間あたりに 396,645 個の種子が供給されていることになる。現存するキブネダイオウの個体数は、毎年供給される種子の僅かに 0.12% である。従って、形成される種子の 99.8% は個体形成に関与せずに埋土種子バンクになるか、発芽したとしても死滅しているものとする。実際にはキブネダイオウは多年草であるので、これ以上の数値の種子が無駄になっているか埋土種子バンクに付加されているものと思われる。

地下根茎の形態と分枝: 種子散布が終わった6月下旬のキブネダイオウは地上部が枯死して、川下に向かってなぎ倒されている(図4・2 - a)。川辺の個体は全てこのように倒れているので、種子散布においては川の流れ=水散布が関わっているように推

測された。根茎には前年度の茎が離脱した跡が残ってお

図4・2

(abc)

図4・2

(de)

り(図8-b、c)、根茎上部から毎年に地上部が更新されている様子がみられる。キブネダイオウの根茎は基本的に「横方向」の伸長と「縦方向」の伸長が見られる(図8-c、d)。ただし「横方向」の根茎の節間は大変に詰まっており、短い長さ

の間にいくつものシュートを形成する(図8-e)。このシュートは次年度の地上茎に成長するものである。一方で「縦方向」に伸長する根茎はシュートを形成しないので、ここに資源を蓄積する機能があると思われる。

以上のことから、キブネダイオウは地下茎の節間から次年度のシュートを多く形成するが、水平方向に長く伸長してラメットを形成するのではなく、肥大成長を続ける根茎で繋がりながらラメットを近傍に出芽させることが判った。なお、観察に用いた根茎は地上茎よりも太く、密な構造をしていた。どの程度の成長年数を経ているのか、今後の研究が必要である。

種子発芽特性:ファイトクロームで制御されている種子発芽の場合には、赤色光照射が発芽促進を、遠赤色光照射が発芽抑制をすることが一般に知られている。繰り返し照射を行った場合でも、最後にどの種類の光を照射したかによって発芽率が決まるといった可逆的な性質をもつ。本研究ではキブネダイオウの種子は赤色光を単独で照射した場合に 32.7%の発芽率が得られ、遠赤色光単独照射の場合の発芽率(8%)に比べて高かった。遠赤色光を最後に照射した場合には、発芽率はいずれも 10%以下であったのに対して、最後に赤色光照射を行った場合には発芽率は 10%から 38%の間であった。赤色光照射は遠赤色光照射よりも発芽が促進される傾向があると言える。しかし発芽率が 40%未満と低いうえに、Fr→R の照射では 10%の発芽率しかないなど、実験の再現性や数値の安定性に疑問が残る結果となった。なお、暗所に放置した対照実験では発芽率は 0%であった。従って、キブネダイオウの発芽にあたって光が必要であることは確かであると思われる。

5. 貴船川の水質

5. 1 序論

貴船川におけるキブネダイオウの個体数減少には、「旅館や民家からの排水による水質の悪化、土壌中の窒素の増加が原因である」との見解が出されたことがある(日本植物分類学会、1993)。ただしこの見解には科学的な根拠が無く、成育地における川床の営業と個体数減少と短絡的に結びつけたものであると推定される。本研究におけるキブネダイオウの分布調査(第2章)では、キブネダイオウは川床営業区間の下流側でも多数が生育していることが明らかになっており、水質の悪化がキブネダイオウの生

育に関連も持たないことは確実であろう。しかし水の富栄養化が植生の変化を招いていることは事実であり、将来的にキブネダイオウの生育に影響を及ぼすことは懸念される。また、水質の悪化はむしろ貴船地区の観光業にとって大きなマイナス要因でもあり、地域として取り組まなければならない重要課題である。

貴船川地区には下水管が埋設されていないために、貴船地区の旅館や民家では生活排水を処理することが出来ない。そのために排水は貴船川に流さざるを得ず、観光客が多い夏期においては川底の「ぬめり」の発生などの水質悪化が生じている、これは川面を利用した川床の営業にも悪影響を与えかねない問題であり、貴船地区では京都市に下水管の埋設や浄化槽の設置などの対策を働きかけてきた。しかし、現在までのところは行政による対応は取られていない。

京都市内を流れる河川の水質は、京都市環境局環境保全部が定期的に測定している。しかし貴船川は検査の対象外とされており、データが全くないのが現状である。そこで本研究では貴船川における川床設置区間を挟んだ上流側と下流側で水質の調査を毎月行った。サンプリングは京都市が下流の賀茂川や鴨川で水質調査を行う日の同時刻帯とし、解析は京都市の水質データを分析している同じ研究所において、同じ担当者に同じ手法で解析を依頼した。

5. 2 材料と方法

京都市環境局からの委託で鴨川の水質調査を行っている京都市左京区の財団法人 体質研究会 血液研究所に水質の分析を依頼した。調査日時については京都市の調査と同じ日になるようにした(4/23、5/22、6/19、7/23、8/23、9/19、10/17、11/20)。調査日時の条件は前日に晴れていれば、多少の小雨でも行うという条件の下で、午後2時から5時までの間に川の流心にてポリ容器、ウインクラー瓶に直接にサンプリングした。

測定項目は pH、溶存酸素(DO)、生物化学的酸素要求量(BOD)、全窒素、全燐、硝酸態窒素、亜硝酸態窒素、アンモニア性窒素、リン酸態リンの合計9項目であり、それぞれ JIS K 0102(1998) 12.1、JIS K 0102(1998) 32.1、JIS K 0102(1998) 21 及び 32.1、JIS K 0102(1998) 45.2、JIS K 0102(1998) 46.3.1、上水試験方法 IV-2 12.3、JIS K 0102(1998) 43.1.1、JIS K 0102(1998) 42.1 及び 42.2、JIS K 0102(1998) 46.1.1 の方法に準拠して行った。なお、pH 及び DO は現地測定ではなく実験室での測定し、DO の固定は採水後 1 時程度で行った。

5. 3 結果と考察

水質調査の結果の中で、川床営業エリアの上流と下流で著しい変化を呈したのは全リン量のみであった(図5・1- a)。これは年間を通して下流の数値が高いが、特に川床営業が盛んになる7月から9月にかけて多くなっている。おそらく洗剤による数値上昇であると思われる。全窒素量についても年間を通して下流側の数値が高くなっており、特に9月で高い数値を呈している。しかし夏期において著しい増加は見られていない(図5・1- b)。その他の BOD や pH、溶存酸素量などの項目については目立った差違は見られなかった(図5・1- c, d; 表5・1)。

以上の結果から貴船川の水質は、貴船地区の集落を通過することでリン酸や窒素量に増加が見られ、特に川床の最盛期である7月から9月にかけて全リン酸量に著しい増加が起きていることが明らかになった。この数値は京都市環境局が把握している下流側の数値と比較してみる必要がある(この情報が市から開示されるのは1年後である)。京都市環境局のご厚意により教えて頂いた非公示の結果によると、2002 年夏期における貴船川の水質は川床営業エリアを通過することによって出町柳における鴨川の水質に匹敵しているようである。

図5・1

表5·1

6. 貴船川におけるキブネダイオウの保全

貴船地区の歴史はそのまま洪水の歴史であると言えるほどに、貴船の人々は水害に悩まされてきた。昭和の前半だけで見ても昭和10年・26年・34年とほぼ10年に一回は水害が起きている。護岸工事等が進められた時代でもこれほどであることから、それ以前の被害の頻度はさらに多かったと想像される。貴船川について歴史的な記録に残っている洪水は4回のみであるが、貴船川の下流にあたる鴨川に関しては水害の記録が豊富に残されており、平均して8年に一度の頻度で水害が発生している¹⁵⁾。そして、鴨川の上流に位置し、これよりも狭く急流である貴船川ではおそらく鴨川よりもかなり高い頻度で水害が起こっていたのではないかと推察できる。

数多く起こった貴船川の水害の中でもとりわけ大きな意味を持つのが、昭和10年(1935年)6月29日の大水害であると言えよう。この水害は京都市街においても鴨川にかかる橋がほとんど流失してしまうほどの甚大な被害を出すに至ったが、貴船地区における被害状況も同様であった。当時の新聞記事によると全戸数22軒のうち14軒が流出したとあり¹⁶⁾、また、崩れ出た土砂によって補給路が寸断されてしまったために救援物資を鞍馬山側から迂回して運ばなければならないほどであった。

この水害が大きな意味を持つと位置付ける理由は、この前後で貴船川の形が大きく変化したことにある。そしてこの水害からの復旧以来、水害に遭うことはあっても貴船川の形は現在に至るまでほとんど変わっていない。昭和10年水害以前の貴船川は、ごく一部の川床営業区域を除いてすべて堰堤のない急な流れであったため、川の流路が変わりやすかった。そのため、増水した際に大きな石が上流から流されてくるのが極めて日常的な出来事であった

また、以前の川底の形はV字型をしており、現在よりも深いところを流れていた。護岸工事等の河川改修がなされた現在においては、川底が平らになっている個所が多く、床几を置くのに適した河川形態を成している。さらに、現在の府道361号上黒田貴船

線に相当する道路は、この水害以前には川とほぼ同じ高さに道があり、ルートも現在とは若干異なっていた。この河川断面形態の水害前後の相違を図6・1に示す。

この復旧工事の中で見逃すことのできないことが、堰を築く際に用いられた工法である。自然石を積み上げて作る「崩れ石積み工法」によって作られた堰が大小あわせて6ヶ所ほど存在する(図6・2)。自然景観を維持できる施工法の採用を貴船地区が要望し、これを当時の京都府が取り入れて完成させた構築物である。コンクリートを使用しているが、直線的に堰を切らずに自然を模して凹凸のある形態にした上に自然石を配置した、近自然河川工法である。近自然河川工法は、近年においてこそ注目を集めるようになってきているものの、

図6・1

現在から60年以上も前の時期にこの工法が用いられたことは、貴船の人々の自然に対する意識が当時から非常に高く、またそれを採用・施工した行政の景観に対する意識も高かったことを示していると言えよう。また、崩れ石積み工法を採用した堰では、自然石の隙間に植物が生育しやすく、キブネダイオウも多くの個体が確認された。

こうして堰が築かれ川の中に平坦な部分が増加したことは、急流を緩やかなものにして水害の脅威を減少させたばかりでなく、結果的に川床の営業範囲拡大にも寄与することとなった。川床を営業する店舗が増え、その範囲が拡大するのはこの水害の起こった昭和10年よりもさらに年代を経た時期であるため、河川改修が川床の営業範囲

拡大を意図して行われたわけではない。しかし、川床の営業が可能な河川形態に切り替えられたという点で、この水害とその後の復旧事業は川床営業の変遷の中で重要な意味を持つことになる。

図6・2

6. 3 川床の歴史と現在

貴船における川床の起源は定かでないが、大正時代に当時営業していた旅館で貴船川の中に床几を置くスタイルの接客が始められたと伝わっている。ただし、床几の上で料理を食べることはまだ行われていなかったようである。その後、昭和4年に鞍馬電鉄(現在の叡山電鉄鞍馬線)が開通し、さらに府立植物園前と貴船を結ぶバス路線も開通するなど、京都市内からの交通が整備され、それに伴って貴船地区を訪れる観光客数は大幅に増加した。川床の上で料理を食べるようになったのはこの頃からで、床几の台数も若干増加したとされている。貴船地区全体としての床几の台数は、昭和10年の時点で51台であったことが当時の申請書類から確認できる¹⁷⁾。

この申請書類の図面から、この当時の川床営業は床几を1台あるいは2台ずつバラバラに置く形で行われていたことがわかる。当時は大きな石のないところを選んで床几を置く必要があったため、このように1・2台ごとバラバラにおく形態であったとのことである。床几のサイズは、縦横 1.91m×0.91m、高さが 0.45mであった。現在使われているものより重かったため、持ち運びには苦労が伴ったようである。そのため、急な増水に対応しやすいように床几のサイズは小さく運びやすいものへと変化していった。現在の床几は、縦 1.82m×横 0.91mで脚のないものが主に使われている。また、川床を営業していた店舗は全部で4軒あり、いずれも貴船神社の周辺に位置していた

川床の営業期間は早い年で6月の半ばから始まり、9月10日には終了していた。年によってばらつきがあるものの、日数にして70～80日程度であった^{17, 18, 19)}。

第二次世界大戦中は川床の営業を中止しており、終戦後、営業が再開されたのは昭和26・7年ごろであるらしい。この時期から朝鮮戦争(昭和25年)による好景気を背景にして、昭和28年あたりを境に床几の数が増え始めたとのことである。さらに、貴船地区全体として林業から観光業への移行が進み、昭和40年ごろまでの間に店舗数・床几台数ともに激増することになる。それとともに、川床の営業区間が従来の位置から上下に延長されることとなった(舌勇治氏・鳥居正彦氏による)。

昭和40年以降に関しては京都府への申請データが現存しており、それによると、昭和40年の時点で15軒が川床の営業をしており、その後も緩やかに増えながら推移した。現在の川床営業範囲がこの時期までにほぼ確定していたことになる。また、占有

許可面積のデータからも、昭和40年の時点で貴船全体として観光業への移行がほぼ完了していたことがうかがえる(京都府土木事務所所有資料に基づく)。占有許可日数に関しては、昭和50年代以降は6月から9月の4ヶ月間(約120日)で固定されてきたようである。

川床の営業形態にも変化が見られるようになったのが昭和40年から50年代にかけてのことであり、かつては前述のように床几を1, 2台ずつ置いていたのに対し、足場を組んで板を並べる形へと変化する。現在では、河川を管理する京都府京都土木事務所に営業を申請する際の図面でも床几ではなくて板(すのこ)と表記されている。また、店舗や道路から川床へ出るための通路が整備されたり日除けが設置されたりするなど、現在の営業スタイルが確立される。

川床の営業は河川を一時的に占有することになるので、料理旅館や飲食店を総括する貴船観光会が年度ごとに各店の専有面積をまとめて一括して京都府京都土木事務所に申請している。以前は床几や板の総面積を申請して、これに対して占有料金が課金されていた。しかし近年では日差しを和らげるために葦簀などを屋根状にして覆うことも行っているため、この面積についても申請と課金がなされている。前述のように貴船川は洪水を起こしやすい河川であることには変わりが無く、増水時に水の流れを阻害する仮設物があるのは望ましい状態ではない。河川を管理する行政側では、川床の歴史的経緯を考慮して、特例的に営業許可を出している(京都府京都土木事務所による)。増水時には仮設物を撤去することを前提にしており、板はすぐに撤去することが出来る構造になっている。

川床の営業形態が確立され、その知名度も上がって活況を呈するようになる中で、問題点も浮上してきた。貴船川の水質の悪化である。その一例として、河鹿やゴリの姿が見えなくなったことや以前に比べて川の中の石にぬめりが目立つようになったことなどが挙げられる。本報告所の第5章においても、川床営業区間の上流側と下流側ではリン酸態リンが著しく増加していることが確認されている(図5・1)。貴船地区には未だに下水道が敷設されておらず、し尿は汲み取り式で処理されているものの、生活排水は貴船川に流して処理しているのが現状である。このため、貴船地区の旅館・料理店等で構成される貴船観光会では洗剤の指定や排水時間等に関する規定を定め、それ以外にも様々な形で貴船川の美化に努めている。上下水道の整備に関しては以前から貴船地区の住民が再三にわたり行政(京都市)に要望しているものの、有効な回答はなかなか得ることができなかった。上水道については、平成10年に地域水道早期設置に関する要望書が採択され、敷設されることが決定した。しかし下水道に関し

ではその敷設にむけた明確なプランは定まっておらず、現在、行政からの回答待ちの状態である。また、貴船神社においては試験的に浄化槽を導入するなど、生活排水の処理に関する問題意識は高いが、その方向性などは京都市の対応を待たねばならず不透明な部分が多いのが実情である。

6. 4 キブネダイオウの保全と川床の両立に関する考察

貴船川の形態の変化とそれに伴う川床営業範囲の拡大に関しては既に述べてきたが、貴船川に自生する絶滅危惧植物キブネダイオウの生育との関係について考察を進める。

まずキブネダイオウの生活史についてである。キブネダイオウの開花期は5月から6月にかけてであり、結実して種子を作った後は地上部が枯死する。そのため、この期間は地上から姿を消すが、その後8月頃に地上部が復活してロゼット状に葉を開き、そのまま冬を越す。春になり気温が上昇してくると茎を伸ばし始めて、その高さは1mを超えるほどになり、そして再び開化期を迎え種子を作るというサイクルをもつ(図6・3)。

図6・3

先にも述べたように、貴船川における川床の営業形態は、足のついた床几を置く形から足場を組んで板をその上に並べる形へと変遷を見せてきた。昭和初期の配置では川の中のいたる所に空きスペースがあるのに対し、近年の配置では川を完全に覆って暗渠化している。この場合にはキブネダイオウの生育する空間がなくなり、成育個体は構造物により遮光されることになる。また貴船川での川床の営業期間は従来6月1日から始まっていたが、ここ数年では5月1日からと早期化の傾向にある。さらに、5月からの営業が始まった平成12年からの3ヶ年について貴船全体での月別床几台数のデータを見ると、営業のピークである7月・8月は場所的に飽和状態であるためか、台数の年度による差は小さいものとなっている(図6・4)。従来からの営業期間であった6月と9月についても、同様にその差は僅かである。しかし5月についてはこの3ヶ年だけで見ても明らかな増加傾向にあり、平成12年には520台であったものが2年後の平成14年には808台と実に288台(面積にして477㎡)も増えている。このような増加傾向は、時期的にキブネダイオウの開化期が重なるだけに、川床営業区域内に分布する個体への生育への影響が懸念されるところである。

図6・4

一方で、本研究では川床の営業を行っている範囲においてキブネダイオウ118個体の生育を確認することが出来た。これらが開花・結実を行っているかは確認できなかった。

たが、いずれにしてもこれだけの数の個体が定着していることは注目される。崩れ石積み工法を適用した堰の部分や川岸などの部位では開花・結実も可能であり、実際にキブネダイオウが多く生育している。

キブネダイオウは、埋土種子という特徴のある繁殖様式をとると考えられている。これは水辺に生息する植物によく見られる繁殖様式であり、河川の氾濫を前提としたものである。キブネダイオウはかつて貴船川沿いでは絶滅したと報告されたが⁴⁾、その後自生していることが確認され現在に至っている。このように1個体も見つからなかったのも埋土種子という繁殖様式に起因するものであるかもしれない。

かつての貴船川が頻繁に洪水を繰り返す河流の変化しやすい「暴れ川」であったことは前述の通りである。このような条件では埋土種子という繁殖様式が非常に有利に作用し、そのことはキブネダイオウが貴船川沿いで生息し続けてきた理由と無縁ではないであろう。しかし昭和10年水害からの復旧工事で貴船川の形態が変わり、河流の安定によって大規模な水害が起こりにくくなったため、キブネダイオウの生育にとって埋土種子であることがあまり有利に作用しなくなってしまったと考えられる。河川改修の結果としての貴船川の安定は貴船地区の住民のみならず、治水・治山・砂防等で貴船に関わるすべての人々にとって多大なる恩恵をもたらしたが、皮肉なことに、キブネダイオウの生育にはマイナスの作用としてはたらいたと思われる。

以上の検証から、キブネダイオウの保全に向けた今後の指針を考察したい。

まず、キブネダイオウの埋土種子という河川の氾濫を前提とした繁殖様式についてである。一般に河原に自生する植物は、繰り返される洪水にともなう植生の攪乱に対して適応した生育特性をもつ。洪水によって裸地が形成されたときに、埋土種子がいち早く発芽して群落を形成するのである。しかし、このような植物は安定した植生環境のなかでは他の植物との競合に弱いことが多い。治水施策によって洪水が起きにくくなった現在の貴船川においては、競合する他の植物を人為的に除去する(選択的な除草)が必要である。特に注意すべき植物は、キブネダイオウと種間雑種を形成することが本研究で明らかになったエゾノギシギシである。交雑種についてもキブネダイオウと同じ生態的ニッチを占めること、ならびに僅かながらも正常な花粉を形成する可能性があるので、浸透性交雑の可能性を取り除くためにも除去が必要である。また、場合によっては重機を使用して、河原の土砂をかき混ぜることによって人為的攪乱を起こすことも有効であるかも知れない。

次に川床の営業形態に関してである。キブネダイオウの総個体数の大多数:88.6%(412個体)は貴船川の貴船口まで(鞍馬川との合流地点よりも上流側)わずか約3 km

の区間の川岸に集中しており、川床の営業エリアはちょうどその中央に位置する。川床営業区域に生育するキブネダイオウの数は118個体であり、全体の25.3%に相当する。この数値の評価は別にして、キブネダイオウは川床以外のエリアにも多く生育していることから、その個体数減少を川床の営業に直結させて捉える考え方(例えば日本植物分類学会、1993)は適切ではないと考える。川床営業範囲に生息するキブネダイオウの個体は、崩れ石積みの堰堤や、あるいは店舗間にあつて床几を並べることのない部分に主に見られる。現在の川床は河原全体を覆って暗渠化する営業形態でありながら、118個体のキブネダイオウが営業エリア内で生育できているのは、崩れ石積み工法などの近自然河川工法を先人が選択した恩恵であると理解するべきであろう。希少な自生地を守る意味でも、今後現状よりも川床の営業規模が拡大されることは望ましくないと考える。川床の営業期間についても考慮すべき点があり、5月の営業が懸念される。キブネダイオウの生活史の中でまさに開花・結実期にあたる時期だけに、来客数を把握しながら必要最低限の規模で営業をすることが適切である。現状では増加傾向にあるため、この点は注意が必要である。

このことに関連して、貴船川に過度の負担をかけない、即ち川床の営業に頼りきらない貴船の観光業の形を築いていくことも重要であると考えられる。現状では、貴船の観光業は川床の営業に相当に依存しており、繁忙期と閑散期の格差が激しいのが特徴である。このことは旅館・飲食店経営においても、従業員や施設設備を効率よく活用できないこと、すなわち経営の非効率化に繋がっていると思われる。しかし、叡山電鉄鞍馬線の貴船口駅における月ごとの乗降客数を調べてみると、意外なことに紅葉シーズンに重なる11月が最も多くなっている(図6・5)。これは貴船の観光業のあり方を考える上で非常に示唆

に富んだデータであり、この秋期の観光客数をいかにして売上に結びつけるかが自然への負荷の分散にも繋がるであろう。そうして年間を通した収益が改善することができれば、夏期における集中的な河川利用が軽減され、貴船川の環境改善とキブネダイオウの生育を考慮した川床の営業が可能になるであろう。

図6・5

水質に関しては、下水道の敷設あるいは浄化槽の設置をめぐる地域全体としての方向性をまとめ上げることが重要になるであろう。仮に下水道の埋設工事を行うとなると、貴船地区の道路を大々的に掘り起こす工事となり、同時に貴船の集落の景観をつくり変えることも考えられる、これは川床以外にも多くの観光客を取り込めるような観光地作りにもつながる可能性を秘めると同時に、観光客が期待する貴船のイメージを壊して観光資産としての価値を下落させる危険もある。こうした土木事業は貴船の景観にも大きく影響するので、観光地としての集客力を落とさないように慎重に行われるべきである。貴船を訪れる観光客が求めるものが「自然美」であるならば、観光業とキブネダイオウの生育に適した環境の構築とは両立が可能なはずである。

謝辞

本研究においては多くの方々のご協力を頂きました。

ふじや代表取締役の藤谷宏徳様、右源太代表取締役の鳥居宏行様、貴船茶屋の藤谷哲也様、貴船神社責任役員の舌勇治様、右源太前代表取締役の鳥居正彦様、貴船神社宮司の高井和大様には貴船の歴史・伝承・現状に関する貴重なお話をさせていただき、データや資料を多数提供していただきました。

京都府京都土木事務所管理課長の山崎隆様と河川砂防課第二係長の安田勝様には、貴船川の管理や川床の許可申請に関して、重要なデータや資料を提供していただき、また貴重なお話を聞かせていただきました。

叡山電鉄株式会社鉄道部営業課の垣内金次様には、貴船口駅の乗降客数のデータ

を提供して頂きました。

そのほかの資料の収集に関しては、京都府立総合資料館および京都府立図書館の方々に大変お世話になりました。

また京都市環境局環境保全部環境指導課では、公開前の河川水質データについて提供をいただきました。

以上のご協力・ご指導頂いた方々に心よりお礼申し上げます。

また末筆ながら、本研究を資金面から援助して頂きました河川環境管理財団にお礼申し上げます。今後は研究の不十分な部分を詰めていくとともに、保全活動に地道に行動をとってまいります。

参考文献

- 1) Makino, T. (1906): Observations on the flora of Japan. Botanical Magazine, Tokyo. 20, pp.1~12.
- 2) 北村四郎 (1956): ヒマラヤ植物雑談, 植物分類・地理 16, pp. 194~195.
- 3) Kitamura, S. (1975): Short reports of Japanese dicotyledons 2, Acta Phytotaxonomica et Geobotanica 26, pp. 140~143.
- 4) 日本植物分類学会(1993): レッドデータブック, 農村文化社, 東京.
- 5) 環境庁自然保護局野生生物課 (2000): 改訂・日本の絶滅の恐れのある野生生物 -レッドデータブック- 第8巻 植物 I, 財団法人自然環境研究センター, 東京.
- 6) 京都市 (1985): 史料 京都の歴史 第8巻, 京都市左京区.
- 7) Ziburski A., Kadereit J. W. & Leins P. (1986): Quantitative aspects of hybridization in mixed populations of *Rumex obtusifolius* L. and *R. crispus* L. (Polygonaceae). Flora 178, pp. 233~242.
- 8) Hasebe, M. and Iwatsuki, K. (1990): *Adiantum capillusveneris* chloroplast DNA clone bank: as useful heterologous probes in the systematics of the leptosporangiate ferns. American Fern Journal 80, pp. 20~25.
- 9) Taberlet P., Gielly L., Pautou G. and Bouvet J. (1991): Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA, Plant Molecular Biology 17, pp. 1105~1109.
- 10) Miikeda, O. and Yukawa, T. (2001): ゲルろ過クロマトグラフィによるDNAの簡便

- な精製方法, Bunrui 1, pp. 79~82.
- 11) Silvertown, J.W. (1987): Introduction to plant population ecology, Longman, London.
 - 12) Takaki M., Kendrick R. E. and Dietrich S.M.C. (1981): Interaction of light and temperature of the germination of *Rumex obtusifolius* L. *Planta* 152, pp. 209~214.
 - 13) Takaki M., Heeringa G. H., Cone J. W. and Kendrick R. E. (1985): Analysis of the effect of light and temperature on the fluence response curves for germination of *Rumex obtusifolius*, *Plant Physiology* 77, pp. 731~734.
 - 14) Hand D. J., Craig G., Takaki M. and Kendrick R. E. (1982): Interaction of light and temperature on seed germination of *Rumex obtusifolius* L. *Planta* 156, 457~460.
 - 15) 京都市 (1936): 京都市水害誌.
 - 16) 大阪朝日新聞(1935): 大阪朝日新聞大阪本社版1935年7月2日
 - 17) 京都府 (1935): 国有土地水面使用.
 - 18) 京都府 (1936): 国有土地水面使用.
 - 19) 京都府 (1937): 国有土地水面使用.

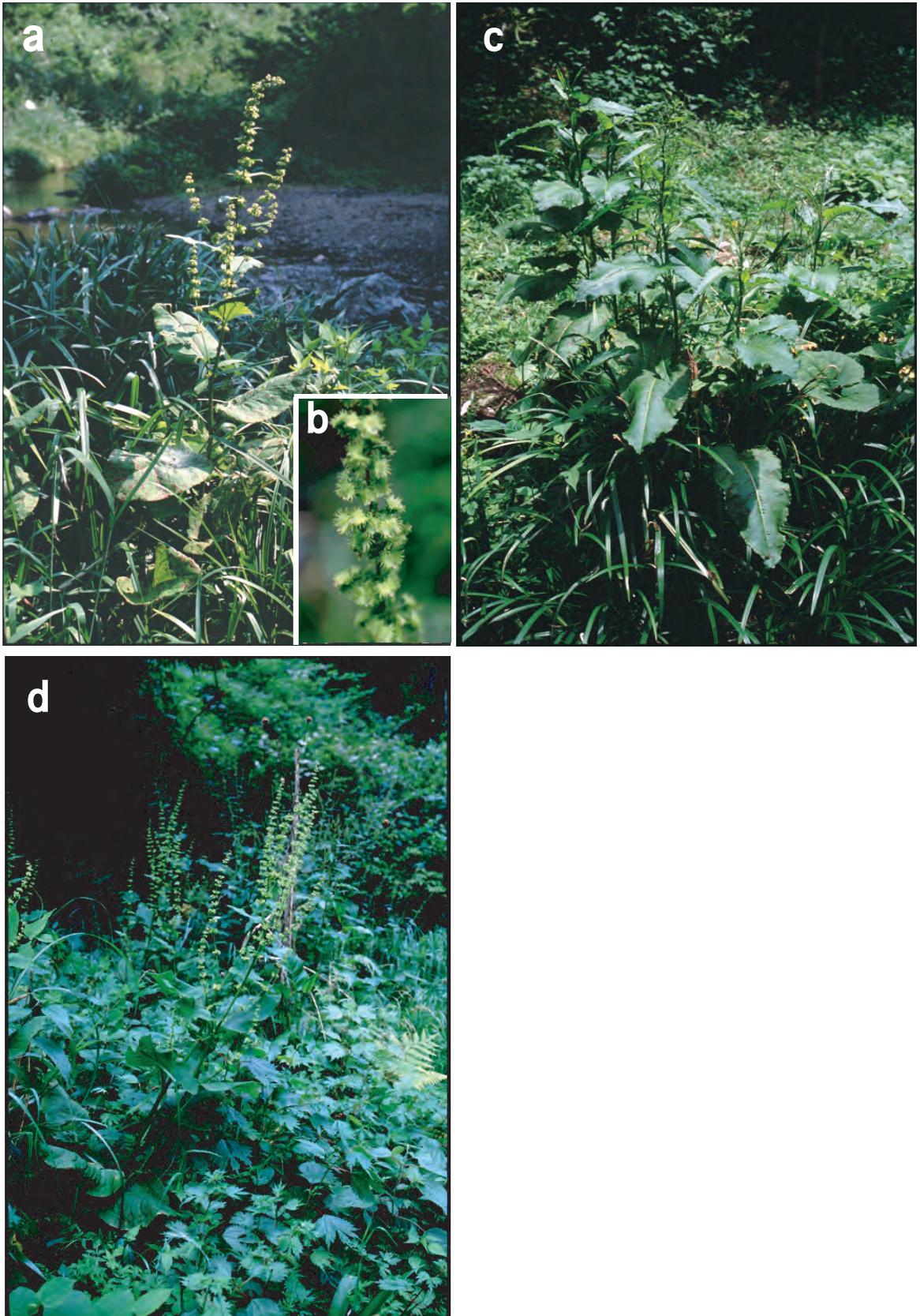


図1・1. キブネダイオウ, エゾノギシギシ, 推定交雑個体の植物体.
a,b: キブネダイオウ; c: エゾノギシギシ; d: 推定
交雑個体.



図 2・1. 貴船川を含む鴨川水系の位置関係.
 矢印の間が貴船川である.

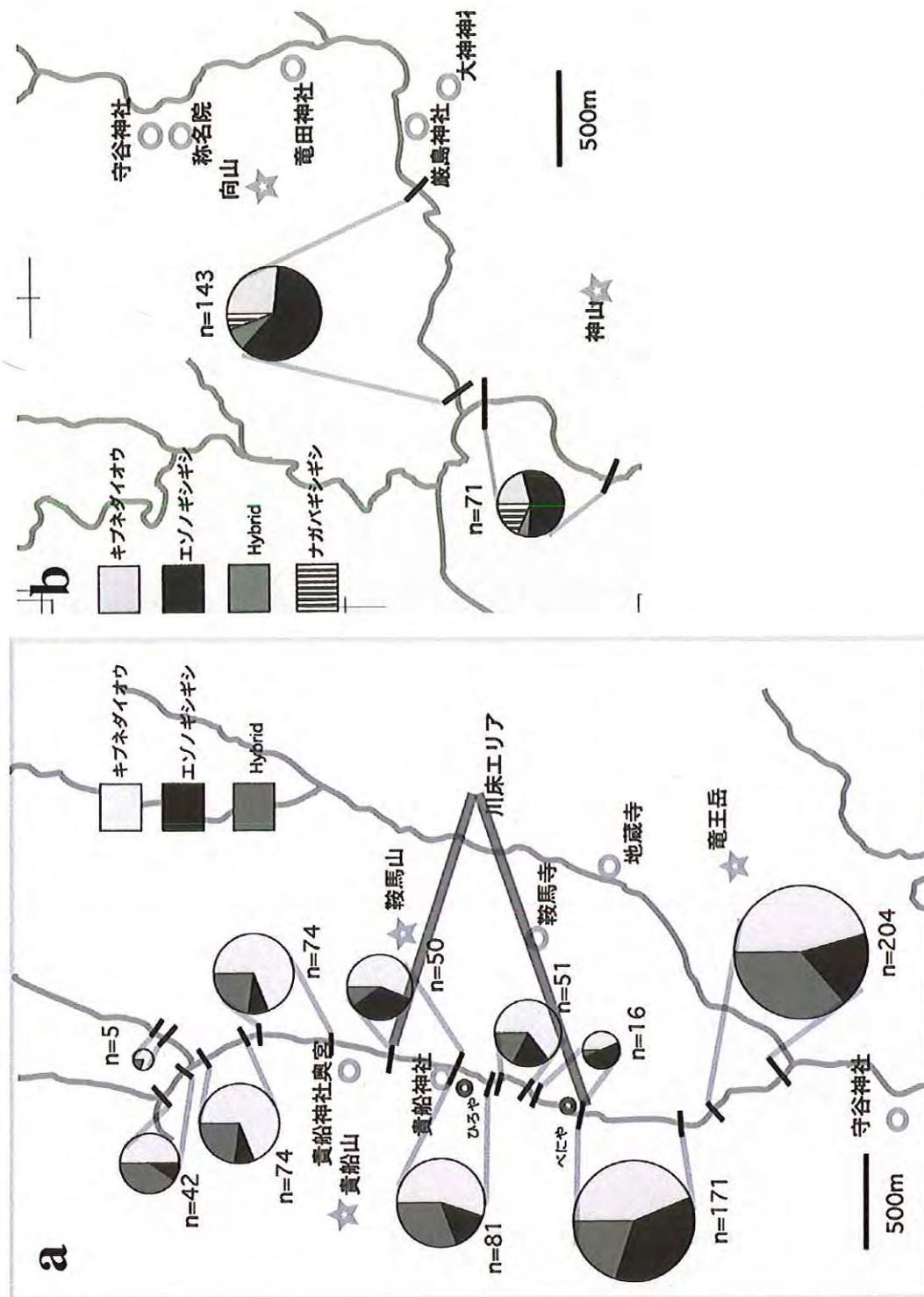


図2・2 貴船川と賀茂川におけるキブネダイオウ、エゾノギシギシ、その推定交雑種、ならびにナガバギシギシの分布。a. 貴船川における分布。b. 鞍馬川・賀茂川における分布。

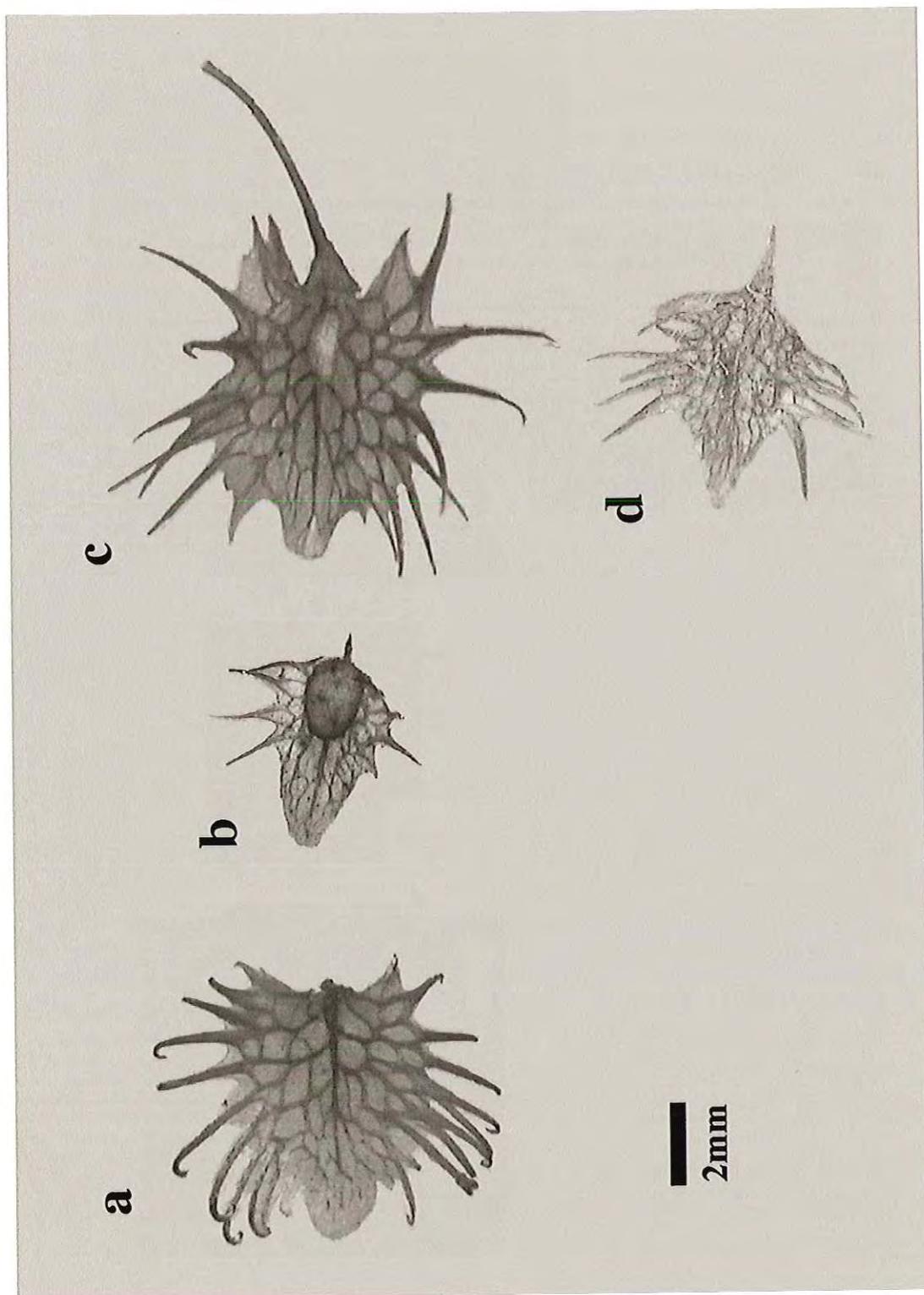


図3・1. 貴船川に生育する3種類のギシギシ属植物の果期における内花被片.
a: キブネダイオウ; b: エゾノギシギシ; c,d: 推定交雑種

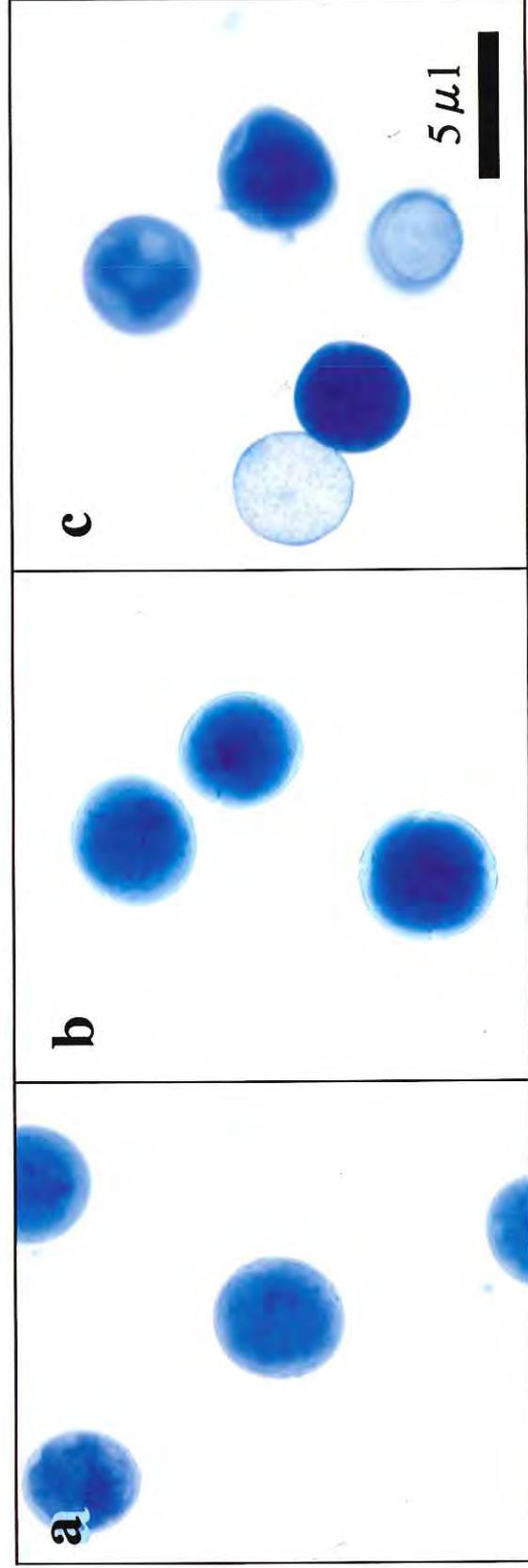


図3・2. コットンブルーで染色したギンギシ属3種の花粉.
a: キブネダイオウ; b: エゾノギンギシ; c: 推定交雑種

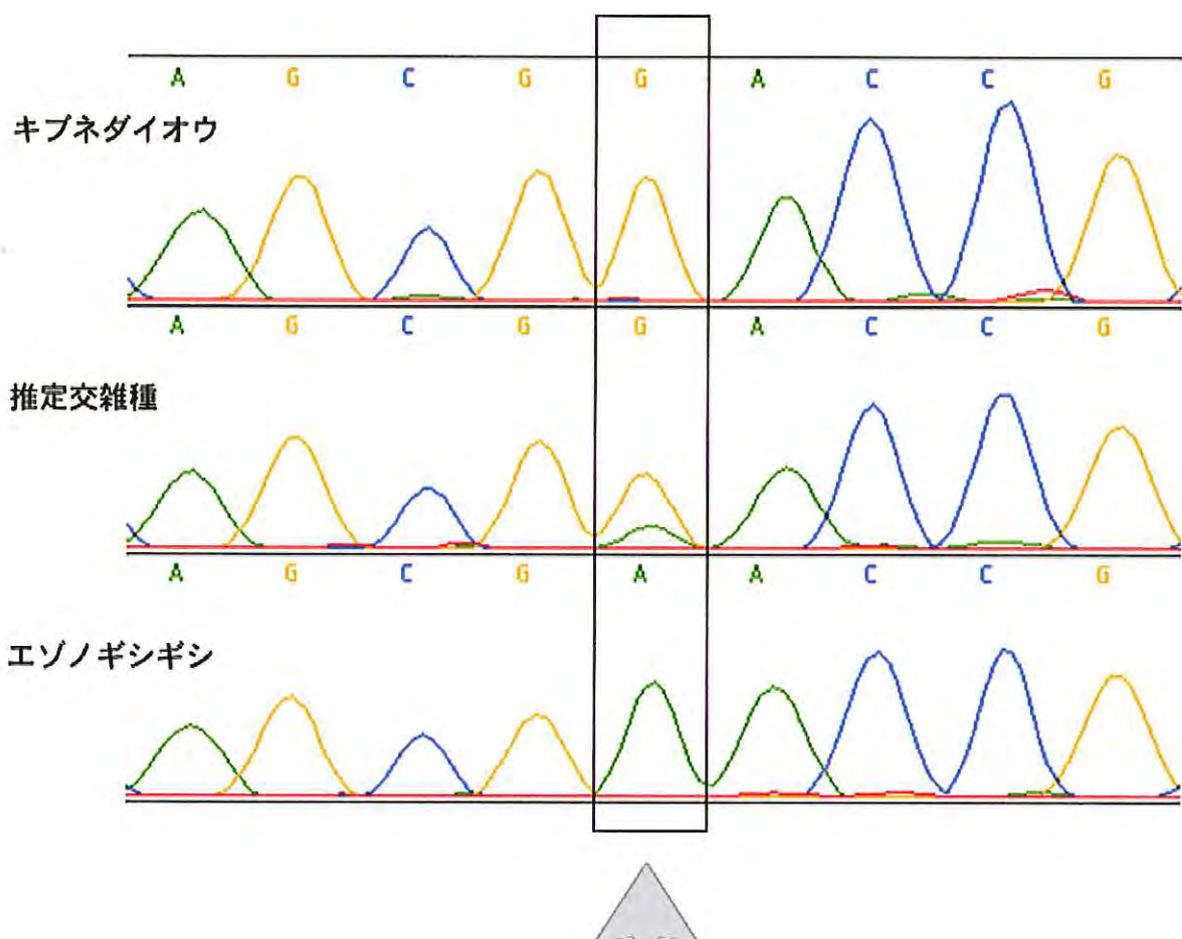


図3・3. キブネダイオウ，エゾノギシギシならびに推定交雑種における核DNA上の18S ribosomal DNAの塩基配列上の相違.

DNA塩基配列解析装置の波形データをそのまま編集した.
5'末端から約1711 bpの位置における塩基配列を枠で囲った.

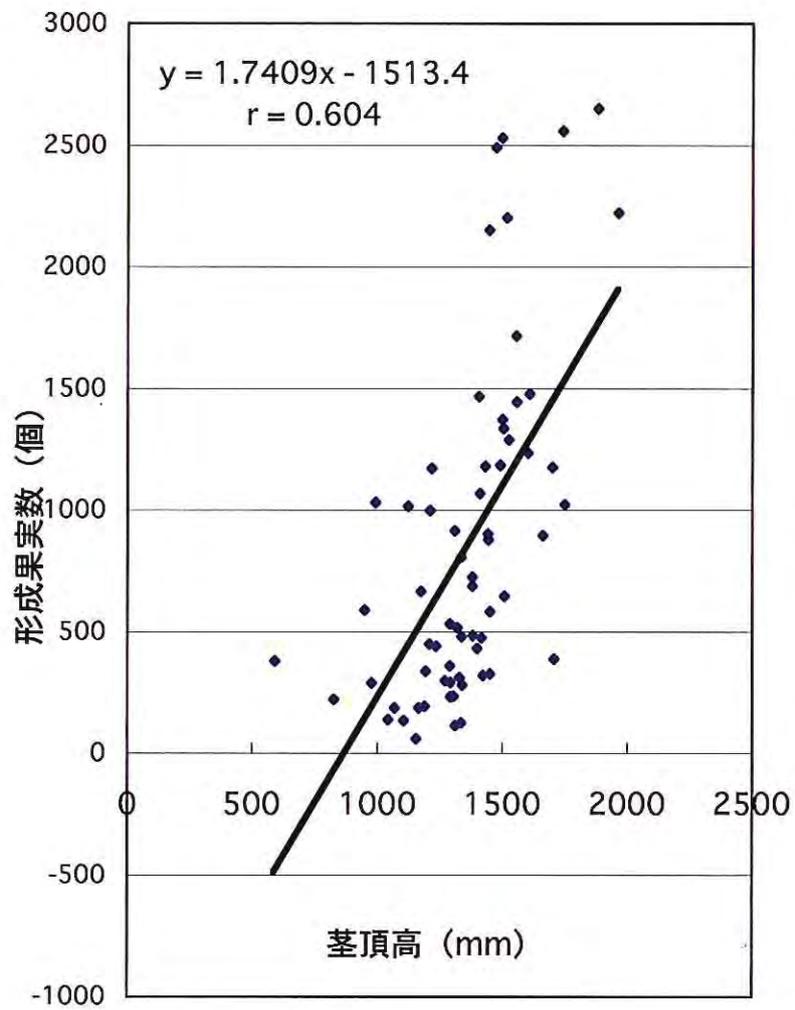


図4・1. キブネダイオウにおける植物体高と形成果実数との相関.
r は相関係数.

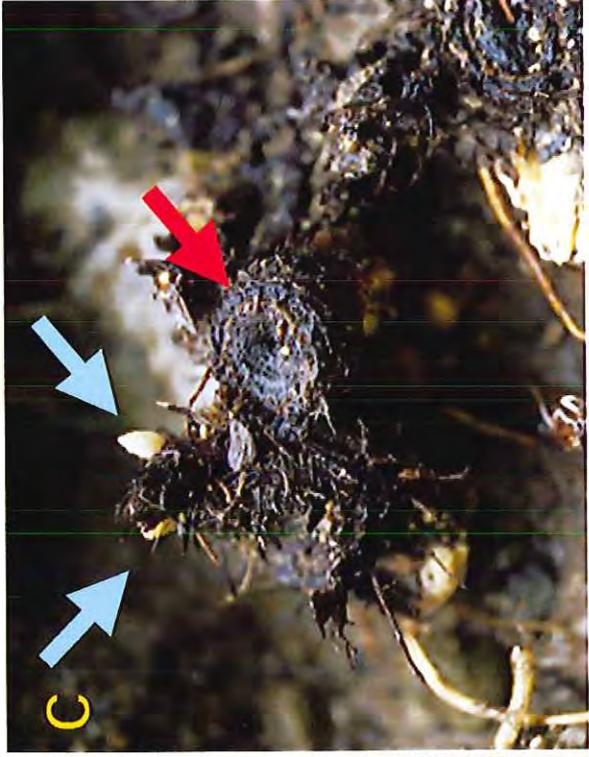


図4・2. 種子散布が終わった時期の
キブネダイオウの植物体と根茎。

- a. 種子散布が終わって地上部が枯れ、下流側に向けて倒れている様子。
- b. 土砂を5cmほど除去した際の根茎の露出部。
- c. bの部分拡大。赤の矢印は前年の地上茎の痕跡で、白色の矢印は次年度に成長するシュート。

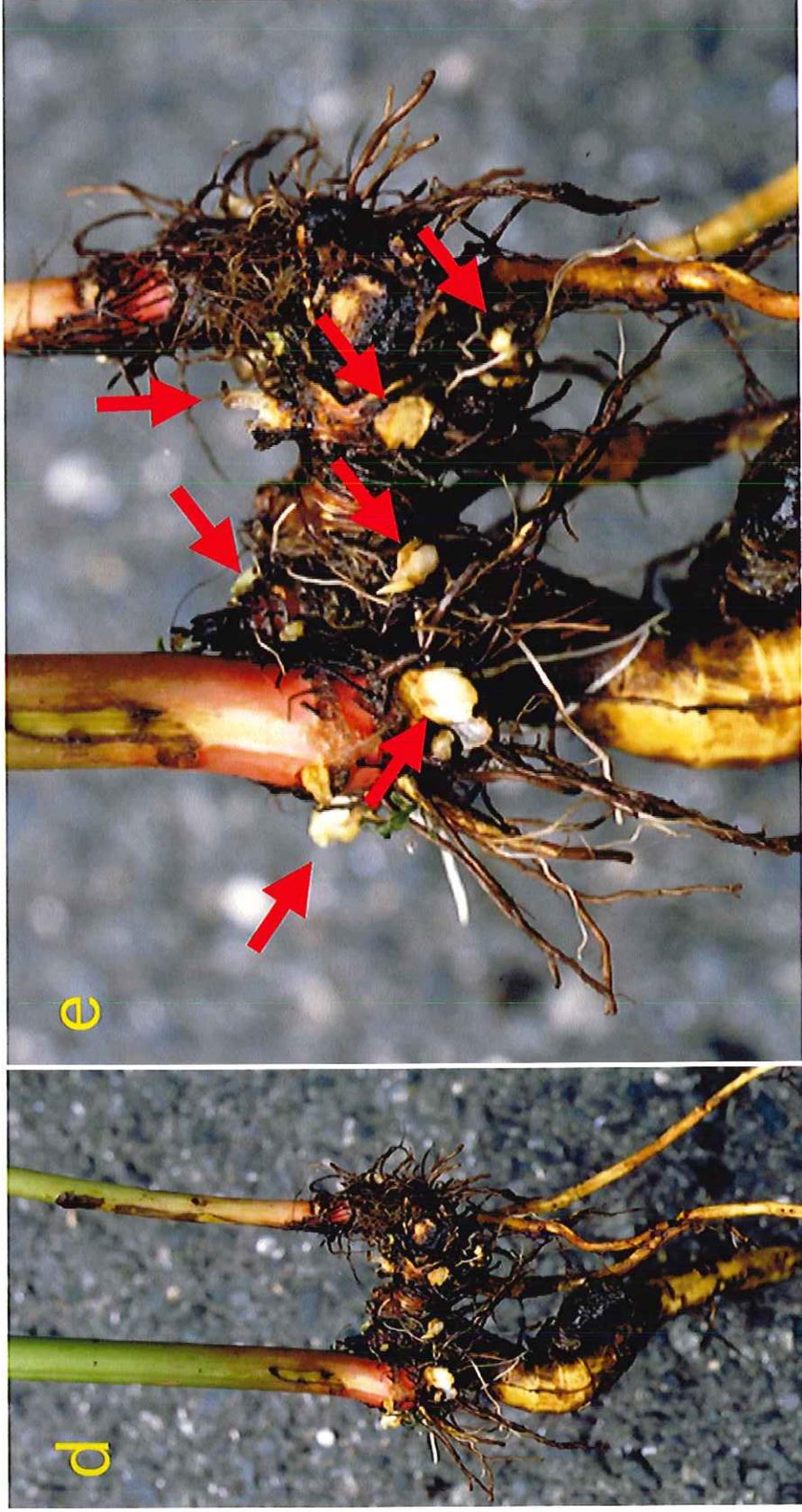


図4・2. 種子散布が終わった時期のキブネダイオウの植物体と根茎。
d,e: キブネダイオウの根茎（6月下旬）. dはcの部分拡大を示す. 矢印は次年度に展開するシュートを示す.

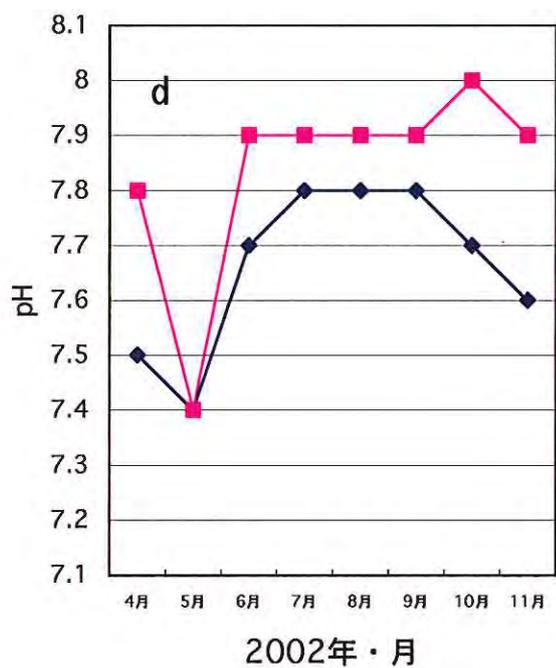
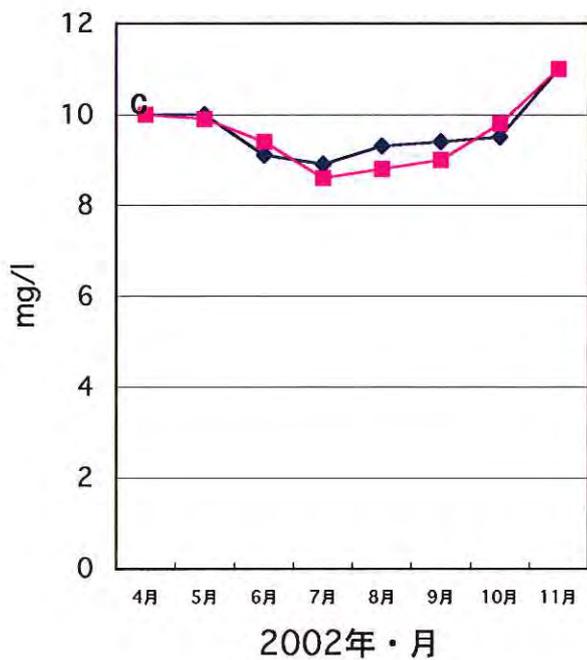
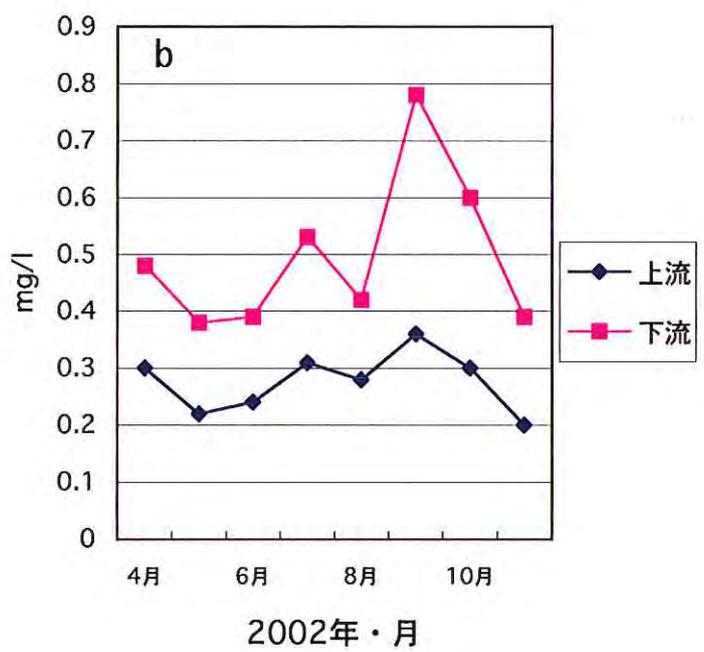
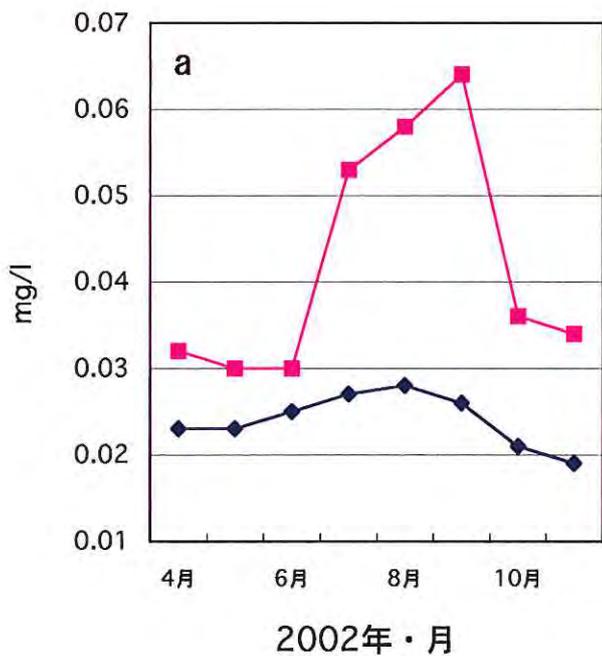
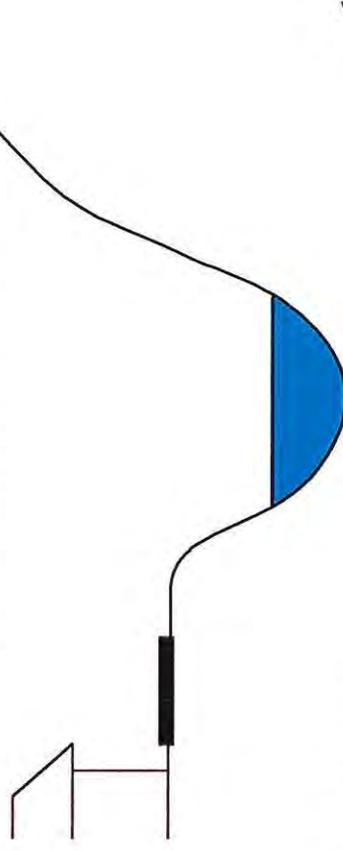


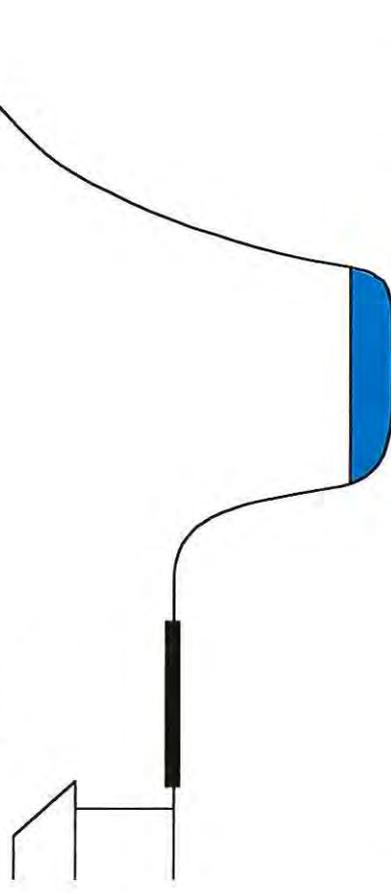
図5・1. 貴船川の川床営業区間の上流側と下流側における水質の月別推移。 a. 全リン量, b. 全窒素量, c. BOD, d. pH

図6・1. 貴船川における河川断面の変化

A. 昭和10年の大水害以前の断面図



B. 現在の断面図

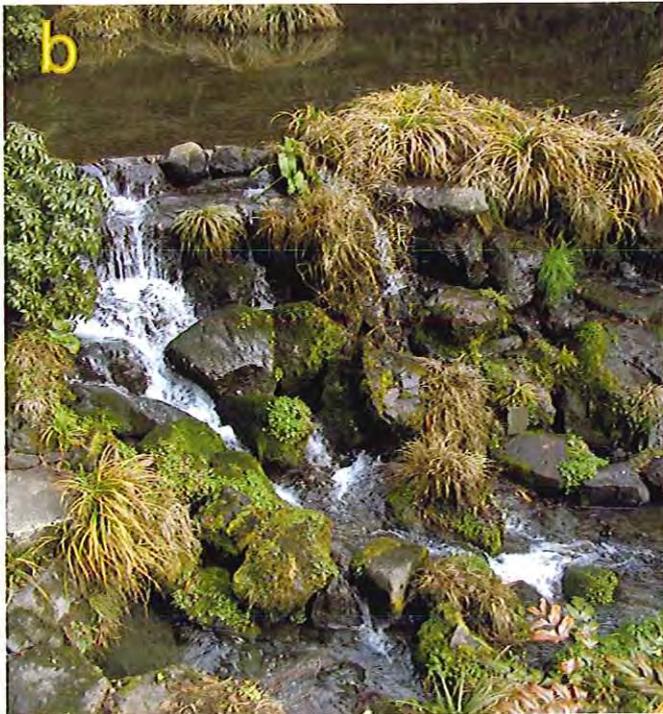


水害後、護岸工事がなされ川幅が広がるとともに川底も平らに改修された。道路の高さがA図に比べて高くなっている。

図6・2. 現在の貴船川に見られる崩れ石積み工法で施工された堰.



a. ひろや南側の堰全景.



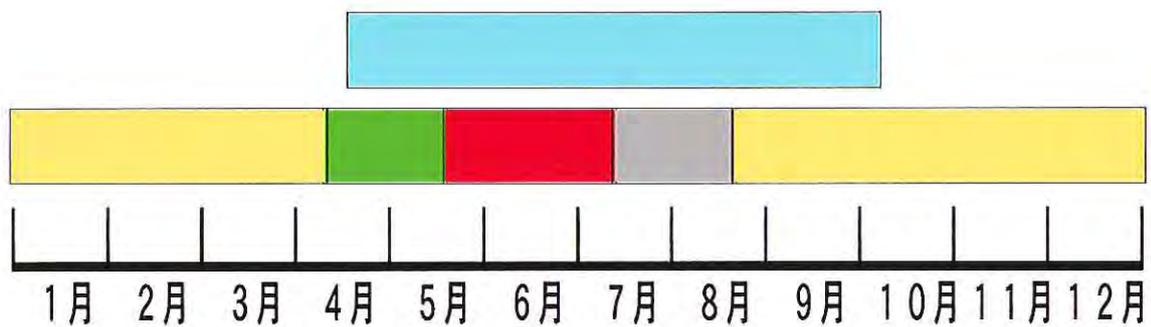
b. 崩れ石積み工法で施工された堰に植物が生育する様子.



c. 通常の施工法による堰.

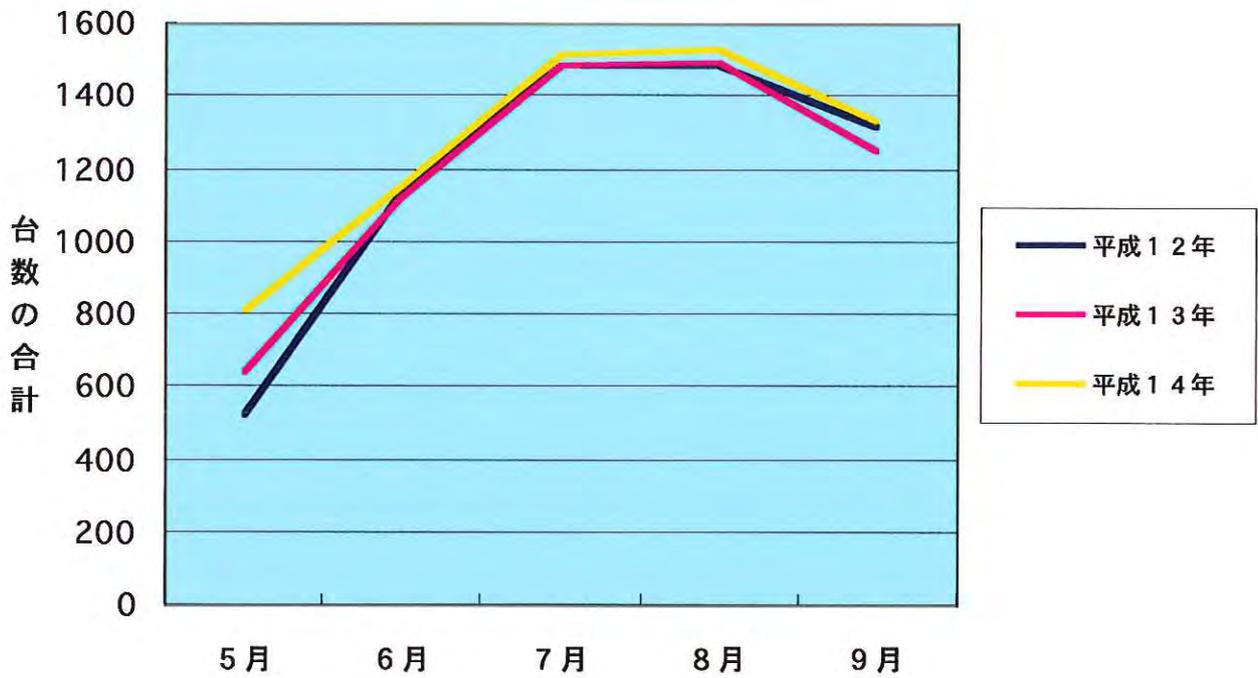
図6・3. キブネダイオウの生活史

1年間の各時期におけるキブネダイオウの生育段階を時間軸に重ねて示した。
また、平成14年の川床営業期間（設置および撤去期間を含む）を併せて示した。



-  ロゼット状（栄養成長）の期間
-  開花・結実の期間
-  地上部が枯死する期間
-  地上部を伸長させる（生殖成長）期間
-  平成14年の川床営業期間（設置と撤去の期間を含む）

図 6・4. 川床営業時期における床几台数の月ごとの変化 (2000-2002).



5月からの川床営業が開始された平成12年から、平成14年にかけての3ヶ年についてグラフを作成した。

図6・5. 叡山電鉄鞍馬線貴船口駅における月別乗降客数の変化 (1997.4-2002.9)

貴船口駅における月別の乗降客数を平成9年度から平成14年度 (但し9月まで) の各年度ごとにグラフに示した。

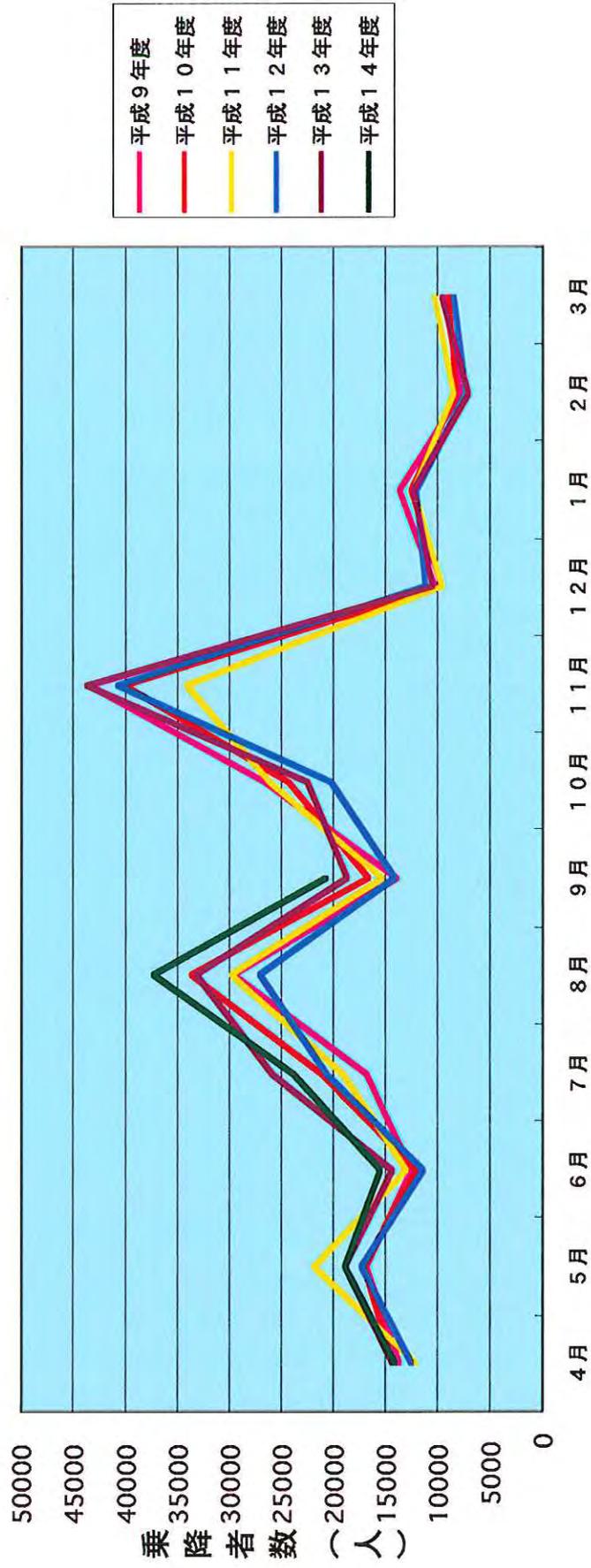


表2・1. 貴船川と賀茂川におけるキブネダイオウとその他のギシギシ属植物の分布.

区間	個体数				集団内でのキブネダイオウの割合	区間内でのキブネダイオウの割合*
	キブネダイオウ	エソノギシ	ナガバギシ	推定雑種		
貴船川 川床営業箇所より上流側						
貴船川・滝谷川合流地点下流側	21	4	0	17	50%	
阿蔵谷川	4	0	0	1	80%	65.5% (127/194)
貴船川・阿蔵谷川合流地点下流側・1	51	6	0	17	69%	
貴船川・阿蔵谷川合流地点下流側・2	51	6	0	17	69%	
貴船川 川床営業区間						
「ひろ文」～鈴鹿谷	28	17	0	5	56%	
鈴鹿谷～鞍馬寺西門	50	13	0	28	55%	57% (118/208)
鞍馬寺西門～「河鹿」まで	33	9	0	9	65%	
「河鹿」下流側～「べにや」	7	8	0	1	44%	
貴船川 川床営業区間より下流側						
「べにや」下流側～「橙橋」	74	61	0	34	43%	44.4% (167/376)
「赤橋」～貴船口	93	37	0	74	46%	
賀茂川						
殿島神社下流～関電洛北発電所上流	38	86	8	11	27%	24.8% (53/214)
関電洛北発電所～志久呂橋	15	39	13	4	21%	
合計	465	286	21	218	47%	

*括弧内は、キブネダイオウの個体数/ギシギシ属植物総個体数 を示す.

表3・1. キブネダイオウ, エゾノギシギシ, ならびに推定交雑種における正常な花粉の割合*.

計測個体	キブネダイオウ			推定交雑種			エゾノギシギシ		
	計測数	正常な花粉 数	正常な花粉 の割合 (%)	計測数	正常な花粉 数	正常な花粉 の割合 (%)	計測数	正常な花粉 数	正常な花粉 の割合 (%)
1	100	99	99	100	33	33	100	100	100
2	42	41	97	100	37	37	100	100	100
3	100	99	99	100	23	23	100	95	95
4	100	100	100	100	20	20	100	97	97
5	100	98	98	100	6	6	100	99	99
6	100	100	100	100	36	36	100	100	100
7	76	76	100	100	15	15	100	88	88
8	100	98	98	100	24	24	100	99	99
9	100	97	97				67	67	100
10	100	100	100				100	99	99
平均±標準偏差			98.80±18.08	24.25±19.68			97.7±18.08		

*花粉コットンブルー染色によって, 染色性があること (=細胞質がある) を正常花粉であることの基準とした.

表3・2. キブネダイオウ, エゾノギシギシ, ならびに推定交雑種における種子形成数の割合.

	キブネダイオウ	エゾノギシギシ	推定交雑種
種子形成数の割合 (%) ± 標準偏差	90.2 ± 14.1	80.6 ± 18.0	1.06 ± 1.50
(検定個体数・検定総果実数)	(24・1110)	(18・900)	(38・1797)

表5・1. 川床営業区間の上流側と下流側の水質の月別推移(2002年).

a. BOD

BOD	上流	下流
4月	<0.5	<0.5
5月	<0.5	<0.5
6月	<0.5	<0.5
7月	<0.5	<0.5
8月	<0.5	<0.5
9月	<0.5	<0.5
10月	<0.5	<0.5
11月	<0.5	<0.5

d. アンモニア性窒素濃度 (mg/l)

アンモニア性窒素	上流	下流
4月	<0.01	<0.01
5月	<0.01	<0.01
6月	<0.01	0.01
7月	0.01	0.01
8月	<0.01	0.01
9月	<0.01	0.01
10月	<0.01	<0.01
11月		

b. 硝酸性窒素濃度 (mg/l)

硝酸性窒素	上流	下流
4月	0.25	0.44
5月	0.19	0.34
6月	0.25	0.41
7月	0.28	0.46
8月	0.23	0.29
9月	0.32	0.61
10月	0.29	0.56
11月	0.2	0.35

e. リン酸態燐濃度 (mg/l)

リン酸態燐	上流	下流
4月	0.02	0.025
5月	0.02	0.024
6月	0.023	0.025
7月	0.024	0.043
8月	0.022	0.048
9月	0.024	0.049
10月	0.02	0.031
11月	0.018	0.03

c. 亜硝酸性窒素濃度 (mg/l)

亜硝酸性窒素	上流	下流
4月	<0.01	<0.01
5月	<0.01	<0.01
6月	<0.01	<0.01
7月	<0.01	<0.01
8月	<0.01	<0.01
9月	<0.01	<0.01
10月	<0.01	<0.01
11月		