

白山南竜ヶ馬場とその周辺におけるハクサンオオバコ個体群の現状

佐野 沙樹^{*1}・関根 万里菜^{*2}・中山 祐一郎^{*1}
柳生 敦志^{*3}・稲葉 弘之^{*4}・野上 達也^{*5}

^{*1}大阪府立大学大学院人間社会システム科学研究科, ^{*2}大阪府立大学現代システム科学域, ^{*3}白山雑草研究会,

^{*4}アルスコンサルタンツ株式会社, ^{*5}石川県白山自然保護センター (現: 石川県生活環境部自然環境課)

Current status of *Plantago hakusanensis* Koidz. populations on and around Minami-Ryugabamba, Mt. Hakusan

Saki SANO^{*1}, Marina SEKINE^{*2}, Yuichiro NAKAYAMA^{*1},
Atsushi YAGYU^{*3}, Hiroyuki INABA^{*4}, Tatsuya NOGAMI^{*5}

^{*1} Graduate School of Humanities and Sustainable System Sciences, Osaka Prefecture University

^{*2} College of Sustainable System Sciences, Osaka Prefecture University

^{*3} Mt. Hakusan Weed Research Group

^{*4} ARS Consultants Co. Ltd.

^{*5} Hakusan Nature Conservation Center, Ishikawa (Present address: Nature and environment Division,
Living and Environment Department, Ishikawa)

はじめに

白山の高山帯・亜高山帯には、本来生育していなかった海外産の植物や国内産の低地性植物が人為的に持ち込まれ、「白山の外来種」として認識されている(環境省中部地方環境事務所, 2013)。オオバコ *Plantago asiatica* L. は白山に侵入した国内外来種であり、南竜ヶ馬場(標高約2,080m)では、南竜山荘周辺と野営場の裸地化した場所や歩道に生育している(中山, 2006)。オオバコの近縁種であり石川県では絶滅危惧Ⅱ類に選定されているハクサンオオバコ *P. hakusanensis* Koidz. (石川県絶滅危惧植物調査会, 2020) は、人の立ち入りが制限された複数の湿原に分布するが、南竜ヶ馬場の野営場にも生育しており、野営場ではハクサンオオバコとオオバコの自然交雑個体が確認されている(中山・佐野, 2015)。

オオバコとの交雑によりハクサンオオバコが遺伝子汚染を受け、白山の生物多様性を減少させること

を危惧し、白山ではオオバコの分布調査や除去活動が実施されている(中山ほか, 2005; 環境省中部地方環境事務所, 2013)。しかしながら、保全対象であるハクサンオオバコについては、1970年代に南竜ヶ馬場で個体密度の調査が数回行われたのみであり(山田・里見, 1975; 辰巳・菅沼, 1978; 大野・里見, 1979)、個体群の現状は把握されていない。絶滅危惧種では、個体群に含まれる個体数、すなわち個体群サイズが減少すると絶滅リスクが高まるため、個体群サイズは保全のために重要な情報となる。また、保全のために有効な個体数を保持するために重要なのは生育地全体の面積ではなく、その中で生育適地の面積であるため(鷺谷・矢原, 1996)、生育適地の面積を知る必要がある。さらに、生育地の環境の違いは個体群の存続可能性に影響を及ぼすため、生育地の環境やそれを反映する植生の情報も保全のために必要となる。

そこで本研究では、白山の南竜ヶ馬場とその周辺において、ドローンによる画像撮影と現地調査に

よってハクサンオオバコの生育地の植生を明らかにし、ハクサンオオバコの生育地面積および個体群サイズを推定した。また、それぞれの生育地で採集した個体をDNA解析することによって、オオバコの侵入と雑種形成の現状を把握した。さらに、南竜ヶ馬場の野営場において、外来植物除去作業でオオバコまたは雑種と判断されて除去された個体についてもDNA解析を行い、あわせて葉の形態を計測して、葉の形態による種および雑種の識別が可能か検討した。これらを踏まえ、ハクサンオオバコの保全と生育地の管理について考察した。なお、個体の採集は環境省の許可を得て実施した。

調査方法

調査地

本研究では、南竜ヶ馬場およびその周辺にあり、規模の大きなハクサンオオバコの生育地である南竜庭園 (N)、柳谷 (Y)、野営場 (T) および曲山 (M) を調査対象とした (図 1)。このうち、曲山での生育の記録は、本研究がはじめてである。曲山では、三角点のある標高2,240mの山頂の南東約150m付近の岐阜県側の斜面に、ハクサンオオバコを含む群落を確認できた。南竜ヶ馬場にはこれらの他にも小規模な生育地が数箇所見られたが、個体数は調査せず、位置の記録と標本の採取を行った。なお、調査時には柳谷右岸の緩斜面の生育地を展望歩道、左岸にある野営場へ通じる歩道沿いの緩斜面の生育地を南竜歩道としてそれぞれ区別していたが、個体数推定のための統計解析の過程で1つの生育地 (柳谷 (Y)) として扱うことにした (図 1)。

植生図の作成と生育適地面積の算出

2016年8月23～25日と9月30日に、野営場を除く調査地にてドローン (PHANTOM3 PROFESSIONAL, DJI社) で上空から調査地を撮影するとともに、生育地を踏査し、存在する群落の型を目視で判断した。航空写真の画像データをPhotoScan (Agisoft社) およびArcGIS Drone2Map (Esri社) で解析して植生区分図を作成し、植生区分図と群落型の記録をもとにArcGIS (Esri社) で植生図を作成し、群落別の面積を算出した。曲山の群落は傾斜の急な斜面に存在するので、踏査時に測定した斜度をもとに面積を補正した。どの型の群落にハクサンオオバコが含まれているかを、踏査の記録や撮影した写真記録、および後述の調査枠の記録から総合的に判断

した。その後、ハクサンオオバコが含まれる群落を生育適地として面積を算出した。野営場については、環境省中部地方環境事務所 (2016) の植生図と群落型別の面積データから生育適地面積を算出した。

ハクサンオオバコを含む群落の植生調査とハクサンオオバコの個体群サイズの推定

2016年8月23～25日に、それぞれの調査地において、ハクサンオオバコ群落が存在している地点に1m×1mの調査枠を南竜庭園に15個、展望歩道に30個、南竜歩道に3個、曲山に9個、野営場に6個、合計63個設置した。調査枠は3つを連続して並べ、それを1つの調査区として扱った。

植生調査では、調査枠ごとに出現した植物種の在／不在、優占種、群落高を記録した。植生タイプと種群の分類を行うために、TWINSPAN (Two-Way Indicator Species Analysis) (Hill, 1979) を適用し、調査枠をグループ化した。その際、ハクサンオオバコと1つの調査区でのみ出現した種は解析から除外した。解析にはWinTWINSPAN version 2.3 (Hill & Šmilauer, 2005) を用いた。

ハクサンオオバコの個体密度推定のため、調査枠ごとにハクサンオオバコ個体を数えた。実生を除き、葉がロゼット状に輪生している地上部を1個体とみなして計測した。調査地ごとに密度が異なると仮定し、調査地を説明変数、調査枠ごとの個体数を応答変数、誤差構造に負の二項分布、リンク関数にlog関数を仮定した一般化線形モデルで各調査地の1m²あたりの個体数を推定した。またプロファイル尤度に基づく95%信頼区間を算出した。調査地ごとに推定した個体密度に生育適地面積を積算し、個体群サイズを算出した。計算にはR version 3.3.2 (R Development Core Team, 2016) を使用し、一般化線形モデルにはMASSパッケージ (Venables & Ripley, 2002) のglm.nb関数、プロファイル尤度による95%信頼区間の算出には同じくMASSパッケージのconfint関数を用いた。

ハクサンオオバコ生育地へのオオバコの侵入と雑種の分布の現状

遺伝子型による種同定を行うために、2016年8月23～25日に、南竜庭園で22個体、柳谷で30個体 (うち10個体は南竜歩道)、曲山で30個体、野営場で10個体、野営場のオオバコ2個体および南竜山荘周辺に生育する小規模なハクサンオオバコ群落から3個

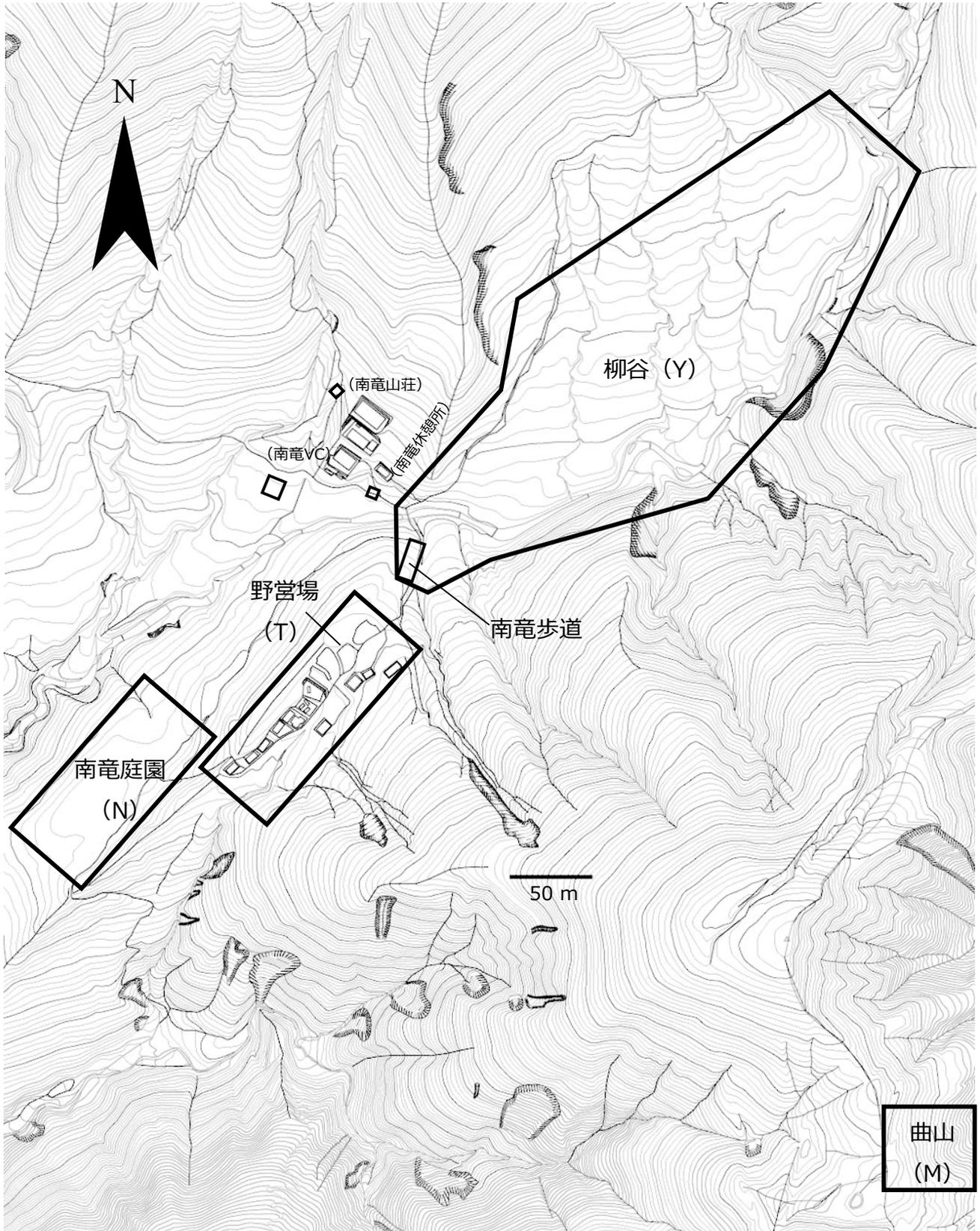


図1 南竜ヶ馬場周辺におけるハクサンオオバコの生育地

ハクサンオオバコ群落の含まれる生育地を枠で示す。そのうち調査対象とした生育地には生育地名を示す。柳谷から南竜歩道を覗いた生育地を展望歩道と呼ぶ。

体、合計87個体から葉を採取した。また、2016年8月17日および9月10日に実施された野営場の外来植物除去作業で除去された、形態的特徴からオオバコと同定された個体と、形態的特徴と生育環境の特性（人による踏圧が強く、裸地化の高い幕営スペース）から雑種と判断された個体のうち、99個体から葉を採取した。中山ほか（2008）の方法により、採取した葉からDNAを抽出し、PCR法による増幅産物のサイズの違いとPCR-RFLP法による断片長の違いを用いてオオバコ、ハクサンオオバコ、または雑種を識別した。

また、葉の形態による種同定が可能か検討するため、遺伝子型を決定した個体の葉について、葉身の長ささと幅を計測した。全186個体のうち、除去で採取した3個体は測定に適した葉がなかったため、計測しなかった。まず、典型的なハクサンオオバコの葉の形態を記述するため、個体密度測定の調査枠またはその周辺から採集され、DNA分析でハクサンオオバコと同定された個体を対象に、葉身の長ささと幅の関係を解析した。葉身の長さを応答変数、葉身の幅を固定効果の説明変数、モデルの切片と傾きに調査地によるランダム効果を仮定し、誤差構造に正規分布、リンク関数に恒等関数を仮定した一般化線形混合モデルにあてはめ、モデル選択を実施した。その結果をもとに95%信頼区間の値を用いた2本の回帰直線を「典型的なハクサンオオバコ」の指標とした。そして、形態的特徴と生育環境から雑種オオバコと判断して除去された99個体に、個体密度測定の際に採集した2個体のオオバコと南竜山荘周辺で採集した3個体のハクサンオオバコを加えて、葉身の長ささと幅との関係を示す散布図を作成し、遺伝子型による種および雑種の同定結果を反映させて、さらに「典型的なハクサンオオバコ」の指標となる回帰直線を重ねて表示することで、葉の形態による種同定を評価した。計算にはR version 3.3.2 (R Development Core Team, 2016) を使用し、一般化線形混合モデルにはlmerTestパッケージ (Kuznetsova et al., 2017) のlmer関数、モデル選択には同じくlmerTestパッケージのstep関数を用いた。

結 果

ハクサンオオバコの生育適地面積

それぞれの調査地の植生図から得られた植物群落ごとの面積を表1に示す。

南竜庭園では、ハクサンオオバコのほとんどがハ

クサンオオバコ群落とイワイチョウ群落に生育していたので、植生図のハクサンオオバコ群落とイワイチョウ群落をハクサンオオバコの生育適地とした。柳谷のうち展望歩道では、ハクサンオオバコはハクサンオオバコ群落のみに生育していたので、植生図のハクサンオオバコ群落をハクサンオオバコの生育適地とした。とくに増水時に浸水する谷沿いの場所には、高密度で面積の広い群落がみられた。柳谷のうち南竜歩道では、植生図では矮性低木群落とササ・低木群落を区分したが、この矮性低木群落にハクサンオオバコが大きな被度で生育していたため、南竜歩道の矮性低木群落をハクサンオオバコ生育適地として加えた（表1）。曲山では、ハクサンオオバコはハクサンオオバコ群落のみに生育していたので、植生図のハクサンオオバコ群落をハクサンオオバコの生育適地とした。

野営場を除く調査地のハクサンオオバコの生育適地の面積は、柳谷が3,212.5m²で、南竜庭園が2,483.0m²、曲山が488.0m²であった（表1）。

野営場では、環境省中部地方環境事務所（2016）に記載された植生図のハクサンオオバコ・イワイチョウ群落にほとんどのハクサンオオバコが生育していたため、植生図のハクサンオオバコ・イワイチョウ群落を生育適地とした。野営場全体の面積は8,389.1m²で、ハクサンオオバコの生育適地面積は219.2m²、生育地全体に対する生育適地の面積は2.6%であった（環境省中部地方環境事務所, 2016）。

ハクサンオオバコを含む群落の植生

63個の調査枠には25科39種の植物（未同定種を含む）が出現した。調査枠内の植生はTWINSPANによって7つの植生グループに分けられた（図2）。野営場の調査枠は第1分割で1つの植生グループA（指標種：ハクサンフウロ、ヒロハノコメススキ）に区分された。また曲山は第3分割で1つの植生グループG（指標種：ネバリノギラン、コメススキ、コバイケイソウ、ノガリヤス属）に区分された。植生グループF（指標種：ミヤマリンドウ、ヒロハノコメススキ）には展望歩道の調査枠のみが、植生グループB（指標種：エゾホソイ、チングルマ）には南竜庭園の調査枠のみが、それぞれ属した。第4分割で区分された植生グループC（指標種：シラネニンジン、ミノボロスゲ、ミツバノバイカオウレン）、第5分割で区分された植生グループD（指標種：タ

表1 ハクサンオオバコの生育適地の面積と個体密度にもとづく個体群サイズの推定値

植生図における群落区分	群落の面積 (m ²)			
	(太字はハクサンオオバコが生育する群落)			
	南竜庭園 (N)	柳谷 (Y)	曲山 (M) ²⁾	
ハクサンオオバコ群落	588.8	2,254.7	488.0	
イワイチョウ群落	1,894.1	197.7		
イネ科草本群落	65.3	10,071.3	3,119.4	
カヤツリグサ科群落	1,579.7	23,442.6	1,943.5	
クロマメノキ群落	500.7	484.6	22.1	
ササ・低木群落	9,432.8	48,710.0	2,191.0	
ユリ科草本群落		1,867.2		
矮性低木群落 ¹⁾		4,028.8	75.0	
		957.8		
建物・木道	99.1	332.9		
裸地	298.0	2,739.8	711.9	
水域	222.0	2,773.6		
合計	14,680.7	97,861.0	8,550.8	
ハクサンオオバコの生育適地の面積	2,483.0	3,212.5	488.0	
生育地全体に対する生育適地の面積割合 (%)	16.9	3.3	5.7	
ハクサンオオバコの個体密度 (個体数/m ²)				
	平均値	113.1	113.8	78.0
	95%信頼区間_下限	49.6	97.4	49.6
	95%信頼区間_上限	143.9	134.2	132.5
ハクサンオオバコの個体群サイズ				
	推定値	280,916	365,742	38,064
	95%信頼区間_下限	123,073	312,786	24,189
	95%信頼区間_上限	357,354	431,051	64,654

1) 柳谷では矮性低木群落をハクサンオオバコの生育する群落 (下段) とそれ以外 (上段) に分けて示した。

2) 斜度によって補正した面積。

カネヒカゲノカズラ、アオノツガザクラ、コバイケイソウ) と植生グループE (指標種: ハクサンボウフウ、イワカガミ) には展望歩道の調査枠と南竜歩道の調査枠が属した。

以上の結果から、ハクサンオオバコ個体群の属する植生は調査地ごとに異なることが分かった。また、南竜歩道と展望歩道は植生構造が類似しており (図2)、柳谷を挟んで隣接して位置しているため、個体群サイズ推定では1つの生育地 (柳谷) として扱うこととした。

ハクサンオオバコの個体群サイズ

ハクサンオオバコの調査枠 (1 m²) あたりの個体数 (個体密度) は0~235と大きくばらつき、標本平均は105.7で、標本分散は3,195.2であった。最小値と最大値はともに野営場から得られた。野営場を除いた場合の個体密度は5~217で、標本平均は108.0、標本分散は2431.6であった。南竜庭園のハク

サンオオバコ群落とイワイチョウ群落、柳谷のハクサンオオバコ群落と矮性低木群落でハクサンオオバコの個体密度に差はなかった (図3)。得られたデータの分布は、平均と分散が等しいポアソン分布を仮定するには明らかに過分散であった。

ポアソン分布を仮定した統計モデルで生じる過分散を解消するために、負の二項分布を仮定した統計モデルを用いて、生育地ごとの個体密度の平均と95%信頼区間を推定した (表1)。ハクサンオオバコの個体密度は曲山が最も小さく78.0であり、南竜庭園 (113.1) と柳谷 (113.8) はほぼ同じであった。

ハクサンオオバコの個体密度の推定値に生育適地の面積を掛けて算出したハクサンオオバコの個体群サイズの推定値 (95%信頼区間) は、南竜庭園では280,916 (123,073 ~ 357,354) 個体、柳谷では365,742 (312,786 ~ 431,051) 個体、曲山では38,064 (24,189 ~ 64,654) 個体となった (表1)。南竜庭園のハクサンオオバコの個体密度の推定値は柳谷と

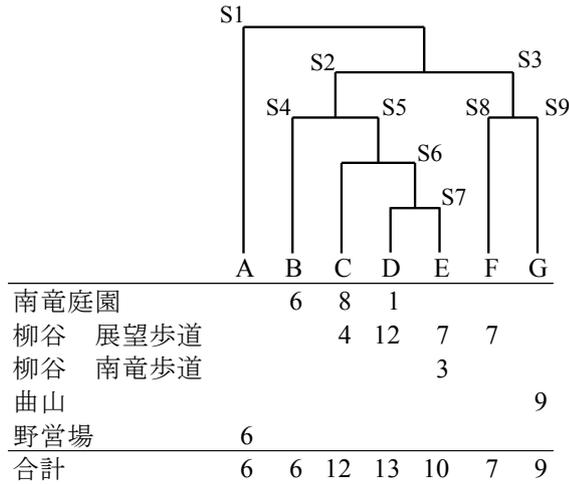


図2 ハクサンオオバコを含む調査枠のTWINSpanによる分割過程と調査枠の対応

数字は調査枠。図中の指標種S1～S9は下記のとおり。
 S1: ハクサンフウロ, ヒロハノコメススキ; S2: イワイチョウ, シラネニンジン, クロマメノキ, タカネヒカゲノカズラ; S3: ミヤマリンドウ; S4: エゾホソイ, チングルマ; S5: シラネニンジン, ミノボロスゲ, ミツバノバイカオウレン; S6: タカネヒカゲノカズラ, アオノツガザクラ, コバイケイソウ; S7: ハクサンボウフウ, イワカガミ; S8: ミヤマリンドウ, ヒロハノコメススキ; S9: ネバリノギラン, コメススキ, コバイケイソウ, ノガリヤス属

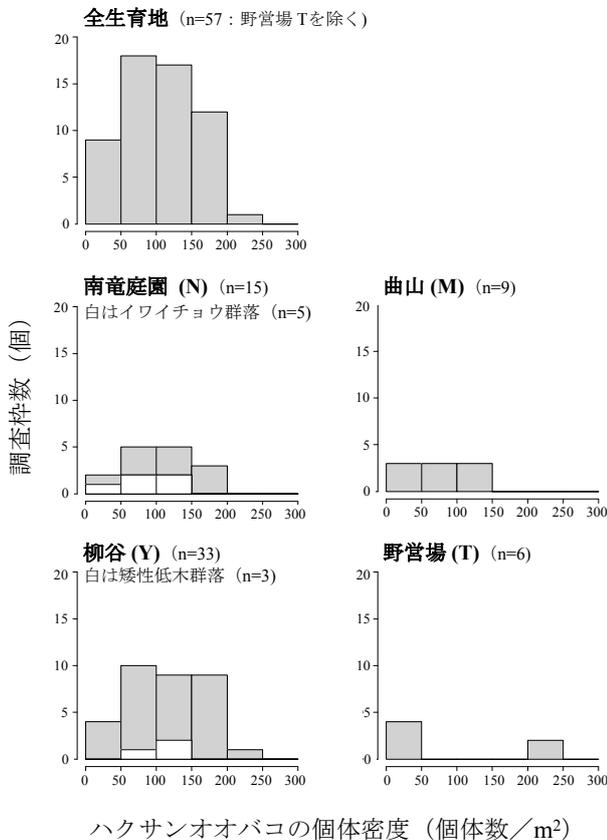


図3 個体密度の頻度分布図

nは各調査地の調査枠数。

ほぼ同じであったため、個体群サイズの推定値は生育適地面積に比例した値となった。一方、曲山はハクサンオオバコの個体密度と生育適地の面積が他の調査地と比べて小さいため、個体群サイズの推定値はほかの調査地の1割程度であった。

野営場では、個体密度は83.7個体/m²であり、ハクサンオオバコ・イワイチョウ群落に対応する群落の面積を生育適地として積算すると、個体群サイズは18,334.8個体と推定された。ただし、野営場では、負の二項分布を仮定した統計モデルでも過分散が解消されなかったため、信頼区間は推定していない。

DNA分析による種および雑種の同定

南竜庭園, 柳谷, 曲山, 野営場で採取したハクサンオオバコは、遺伝子型から全てハクサンオオバコと同定された。野営場でオオバコと判断して採取された2個体は遺伝子型からオオバコと同定された。形態的特徴と生育環境の特性から雑種またはオオバコと判断されて除去された個体から選んだ99個体のうち、遺伝子型から雑種と同定されたのは11個体で、オオバコと同定されたのは4個体であり、残りの84個体は全てハクサンオオバコと同定された(表2)。今回検出された雑種の遺伝子型は7タイプで、そのうち4タイプは今回はじめて検出された。2007年の調査では葉緑体遺伝子がオオバコ型の雑種が多かったが(中山・佐野, 2015), 今回の調査ではハクサ

表2 外来植物除去作業で除去された個体の遺伝子型

遺伝子マーカーとその型 ¹⁾			個体数 ²⁾
核遺伝子		葉緑体遺伝子	
SUC1	ITS		
h	h	h	84
a	a	a	4
x	x	h	2
h	a	h	1*
a	a	h	3*
a	h	h	1*
h	h	a	2
h	a	a	1*
a	h	a	1
合計			99

1) h: ハクサンオオバコ型, a: オオバコ型, x: 雑種型。
 2) *: 今回初めて検出された遺伝子型

ンオオバコ型の雑種が多くみられた。

ハクサンオオバコの葉の形態形質の記述とオオバコおよび雑種との比較

個体密度測定のための調査枠またはその周辺から採集し、DNA分析でハクサンオオバコと同定された個体を対象に、葉身の長さ（LL）と幅（LW）との関係を一般化線形混合モデルにあてはめて解析したところ、線形予測子（ $\beta_1 + \beta_2 * LL$ ）の傾き β_2 のみが生育地間でランダムに変動するとした統計モデルの予測が最も良いと判断された。線形予測子の傾きは LL/LW に対応するので、葉の形の指標と考えられ、この数値が大きいほど葉は細長く、小さいほど丸いことを示す。この統計モデルの切片と傾きの最尤推定値とその95%信頼区間の値を用いた回帰直線を図4に示した。葉の形は、曲山が最も細長く、南竜庭園と柳谷は曲山よりも丸く、野営場は曲山と違いはなかった。ほとんどの個体の測定値が95%信頼区間の値を用いた2本の回帰直線の間に含まれたことから（図4）、この回帰直線はハクサンオオバコの形態的特徴をよく示すものと考えられる。そこで、この回帰直線を、次に述べる雑種個体の判別において

比較対象となる「典型的なハクサンオオバコ」の指標とした。

「典型的なハクサンオオバコ」の指標となる回帰直線を、雑種またはオオバコと判断して除去した99個体、野営場で採取したオオバコ2個体と、南竜山荘周辺で採取したハクサンオオバコ3個体の葉身の幅と長さの関係を示す散布図に重ねた（図5）。すべてのオオバコ個体と雑種個体の多くが、回帰直線の下方に散布されていることから、雑種の多くは典型的なハクサンオオバコと比較して、より丸みを帯びた葉形であることが分かる。しかし、それらの多くは推定値の95%信頼区間を用いた2本の回帰直線の間に含まれた。また、12個体の雑種のうち、葉に毛のある個体とない個体は同数存在した。さらに、典型的なハクサンオオバコより丸みを帯びた葉形やより細長い葉形のハクサンオオバコが野営場にみられた。

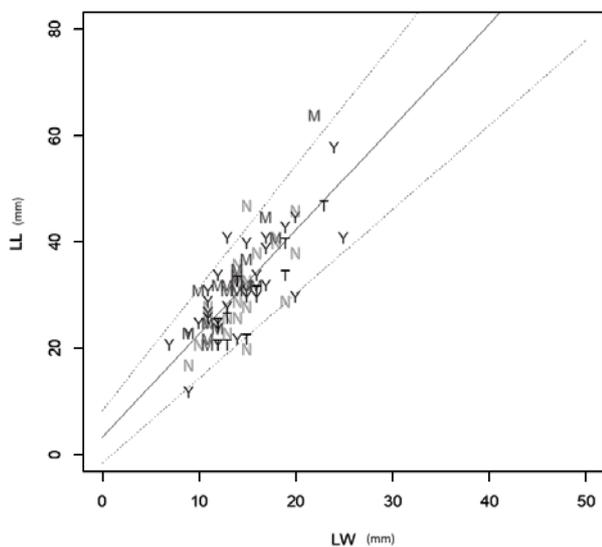


図4 ハクサンオオバコの葉身の幅（LW）と長さ（LL）の関係

N：南竜庭園，Y：柳谷，M：曲山，T：野営場。一般化線形混合モデルによる推定値を用いた回帰直線（実線）と推定値の95%信頼区間を用いた回帰直線（点線）を示した

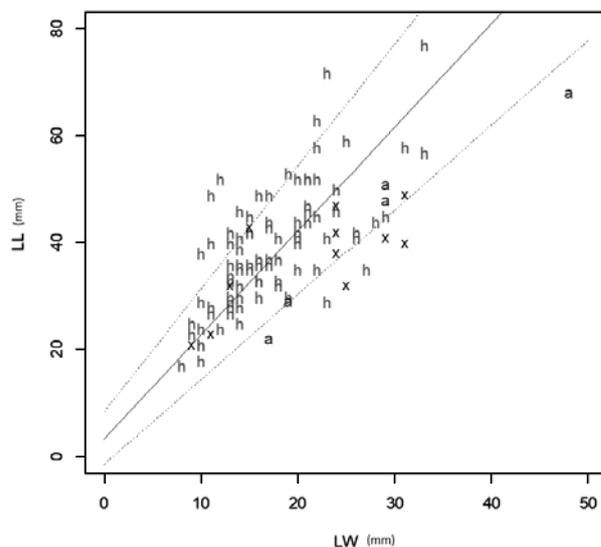


図5 外来植物除去作業において雑種オオバコと判断して除去された個体の葉身の幅（LW）長さ（LL）の関係

h：ハクサンオオバコ，a：オオバコ，x：雑種。個体密度推定の調査枠から採集された2個体のオオバコと南竜山荘周辺から採集された3個体のハクサンオオバコを含む。図4の回帰直線を「典型的なハクサンオオバコ」の指標として重ねて示した。

考 察

ハクサンオオバコの個体群サイズ

個体群サイズが減少すると、人口学的確率性が高まる、近交弱勢が生じやすくなる、弱有害突然変異遺伝子のゲノム蓄積が生じるなどの要因により、さらに個体数が減少し、絶滅リスクが高まる（佐藤ほか、2020）。動植物には一般に近交弱勢を回避し、短期間の適応度を保持するには50個体以上の、潜在的な進化の可能性を残すためには500～5,000個体の、単一遺伝子座の遺伝的多様性の維持には 10^5 ～ 10^6 個体の有効個体群サイズが必要とされている（Frankham et al., 2007）。本研究で推定されたハクサンオオバコの個体群サイズは 10^4 ～ 10^5 のオーダーであった（表1）。

有効個体群サイズは、植物では実際の個体数よりかなり小さくなることが多く（鷲谷・矢原、1996）、今回は個体の識別基準から、推定された個体群サイズを過大評価している可能性がある。また、有効個体群サイズを推定するための送粉や種子散布のパターンや、齢やサイズの構成などのデータが不足している。しかし、有効個体群サイズが今回の推定値より1桁少なかったとしても、十分な個体数の個体群が複数存在するので、南竜ヶ馬場およびその周辺でのハクサンオオバコの個体群サイズは絶滅を回避するのに十分な大きさであると評価できる。ただし、保全で重要なのは個体数そのものよりも遺伝的多様性の大きさであるため、今後はハクサンオオバコが十分な遺伝的多様性を保持しているか調査する必要がある。

ハクサンオオバコの生育適地面積

保全に有効な個体数の維持には、生育地の中の生育適地の面積が重要である（鷲谷・矢原、1996）。南竜庭園は、生育地全体に対する生育適地面積の割合が他の調査地よりも大きい（表1）。これは、ハクサンオオバコ群落に加えてイワイチョウ群落にもハクサンオオバコが生育しており、生育地全体にイワイチョウ群落が広がっていることによる。一方、柳谷では生育地全体の面積に対するハクサンオオバコの生育適地面積の割合が小さかった（表1）。これは、生育適地であるハクサンオオバコ群落が、カヤツリグサ群落やササ・低木群落に囲まれるようにして点在していることによる。そのため、柳谷ではチシマザサ群落の拡大などに伴ってハクサンオオバ

コの生育適地が小さくなり、個体数が減っていく可能性もある。

植生からみたハクサンオオバコの生育環境

生育環境を反映している植生は、生育地ごとに異なっており、とくに曲山はノガリヤス属やコメススキ、ネバリノギラン、コバイケイソウなどの存在によって他の調査地と区別される特異的な植生であった（図2）。南竜ヶ馬場のハクサンオオバコ群落は、植物社会学的にはショウジョウスゲイワイチョウ群落の亜群集とされている（菅沼ほか、1978）。同群集にはオオヒゲガリヤスとコメススキを識別種とするオオヒゲガリヤス亜群集があるが、これは融雪後にやや乾燥する場所に発達し、ハクサンオオバコ亜群集とは立地を分け合っている。曲山の生育地は斜度が19～27度の斜面であり、稜線の鞍部にあると考えられる積雪地からの融雪水が流れ下る谷筋や崩壊によってかく乱される礫地であった。このような環境はノガリヤス属の生育適地でもあり、またコバイケイソウの含まれる亜高山帯高茎草原の成立する立地でもある（米山、1995）。このような環境が、曲山に特異な植生を成立させていると考えられた。

ハクサンオオバコの保全と生育地の管理

南竜庭園、柳谷、曲山の生育地にみられるハクサンオオバコ個体群は、個体群サイズ、生育適地の面積および生育環境を反映する植生の観点から、それぞれ異なる特徴をもつと評価できる。また、DNA解析の結果からは、これらの生育地へのオオバコや雑種の侵入は確認されなかった。

野営場のハクサンオオバコ群落も、個体密度が全生育地での最小値と最大値である調査枠が含まれたことや、ヒロハノコメススキとハクサンフウロを区分種とする1つの植生グループに区分されたことから、特異的であるといえる。これは、野営場がササ草原を伐開してつくられた場所であり、ここに現存する植物は野営場の造成後に周囲から侵入した植物によって成立した代償植生である（石川県環境部環境保全課・石川県白山自然保護センター、1977）ことや、様々な植物が草刈りや踏みつけなどのかく乱に応じて生育している（中山、2006）ことを反映していると考えられる。

野営場にはオオバコが侵入しており、ハクサンオオバコとの自然雑種もみられた（表2）。雑種の遺伝子型は7タイプ検出され、そのうち4タイプは今

回の調査で初めて検出された。雑種後代の遺伝子型をもつ個体が複数あったことから、一度できた雑種が繁殖していることが示唆された。また、外来植物除去作業では、形態的特徴と生育環境の特徴から雑種もしくはオオバコと判断した個体を除去していたにもかかわらず、99個体のうちの84個体がDNA分析によってハクサンオオバコと同定された(表2)。これは、野営場には形態や生育地の特徴が雑種とよく似ているハクサンオオバコが生育していること、また雑種がハクサンオオバコと戻し交雑を続けることによって、今回用いた遺伝子マーカーでは区別できない遺伝子浸透の進んだ雑種後代が生育していることを示している。野営場に分布する雑種個体の周囲には、ハクサンオオバコが多数生育していることから、ハクサンオオバコとの戻し交雑が起こりやすい状態にあると考えられる。

戻し交雑を繰り返すと、形質がよりハクサンオオバコに似た雑種ができて(遺伝子浸透)、そのような個体が南竜庭園や柳谷に侵入する可能性も考えられる。したがって、今後は雑種の増加や浸透性交雑にも対処する必要があるが、そのためにオオバコや雑種オオバコをハクサンオオバコから区別して選択的に除去するのは、本調査における形態的形質の解析結果から考えると極めて難しい。

南竜ヶ馬場の野営場の植生が代償植生であることや、野営場を維持するために草刈り等が行われていることを考慮すると、雑種の形成や増殖を防ぐために、野営場の一部を造成時のような無植生の裸地として管理することを検討しても良いと思われる。ただし、このような管理を行うためには、周囲にハクサンオオバコの健全な個体群が維持されていることが前提となる。本研究によって、南竜庭園や柳谷、曲山に大きなハクサンオオバコの個体群が現存することが明らかとなった。さらにこれらの個体群の遺伝的多様性を調べることによって、南竜ヶ馬場におけるハクサンオオバコ個体群の保全に必要な管理法を検討できるようになると期待される。

謝 辞

本研究は「平成28年度白山生態系維持回復事業に係るハクサンオオバコ生育調査業務」の一環として実施しました。実施にあたり、環境省中部地方環境事務所および白山自然保護官事務所にご協力をいただきました。ここに心からの謝意を表します。

引用文献

- Frankhan, R., J. D. Ballou and D. A. Briscoe (2007) 西田陸監訳・高橋洋・山崎裕治・渡辺勝敏訳「保全遺伝学入門」. 文一総合出版, 東京, pp. 420-440.
- Hill M. O. (1979) TWINSpan – a FORMATION program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Cornell University, Ithaca New York.
- Hill M. O. and Šmilauer P. (2005) TWINSpan for Windows version 2.3 Centre for Ecology & Hydrology and University of South Bohemia, České Budějovice.
- 石川県環境部環境保全課・石川県白山自然保護センター (1977) 5. 帰化植物・人里植物の侵入. 「自然公園地域環境容量設定手法研究報告書—白山地域ケーススタディー—」, 石川県環境部環境保全課・石川県白山自然保護センター, pp. 92-93.
- 石川県絶滅危惧植物調査会 (2020) 石川県の絶滅のおそれのある野生生物 いしかわレッドデータブック2020<植物編>. 石川県生活環境部自然環境課, 金沢, p.274.
- 環境省中部地方環境事務所 (2013) 白山生態系維持回復事業が目指すこと. 国立公園718, 16-19.
- 環境省中部地方環境事務所 (2016) 平成27年度白山生態系維持回復事業に係る外来植物調査業務報告書.
- Kuznetsova A., Brockhoff P. B. and Christensen RHB (2017) “lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models”. *Journal of Statistical Software*, **82**(13), 1-26.
- 中山祐一郎 (2006) 白山での雑草問題を考えるために. *はくさん* **34**(3), 7-12.
- 中山祐一郎・野上達也・柳生敦志 (2005) 白山高山帯・亜高山帯における低地性植物の分布について (4) 高山帯および亜高山帯上部で新たに確認されたオオバコの分布. 石川県白山自然保護センター研究報告 **32**, 9-15.
- 中山祐一郎・野上達也・柳生敦志 (2008) 白山高山帯・亜高山帯における低地性植物の分布について (6) ‘雑種オオバコ’ と ‘外来タンポポ’ の分布. 石川県白山自然保護センター研究報告 **35**, 17-22.
- 中山祐一郎・佐野沙樹 (2015) ハクサンオオバコとオオバコの雑種について. *はくさん* **43**(1), 2-6.
- 大野政信・里見信生 (1979) 白山と立山におけるハクサンコザクラとハクサンオオバコの個体数の推移. 石川県白山自然保護センター研究報告 **5**, 33-44.
- R Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- 佐藤永・嶋田正和・竹門康弘・仲岡雅裕・村岡裕由 (2020) 生態系の保全と地球環境. 日本生態学会編. 「生態学入門 (第2版)」, 東京化学同人, 東京, pp. 227-263.
- 菅沼孝之・芳賀真理子・四手井栄一 (1978) 白山南竜ヶ馬場の高山草原植生. 石川県白山自然保護センター研究報告 **4**, 33-40.
- 辰巳博史・菅沼孝之 (1978) 白山南竜ヶ馬場のハクサンオオバコ群落について. 石川県白山自然保護センター研究

報告4, 41-46.

Venables W.N. and Ripley B.D. (2002) Modern Applied Statistical with S, Forth edition. Springer, New York.

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, pp.168-194.

山田和彦・里見信生 (1975) 白山と立山におけるハクサンオオバコの個体数. 石川県白山自然保護センター研究報告2, 47-54.

米山競一 (1995) 植生図凡例解説 (1)~(6). 石川県白山自然保護センター編「白山地域植生図説明書」, pp. 20-28.