

第5章 個体群再生に必要な生態学的情報の把握

はじめに

本章では、個体群再生の材料となる土壌シードバンクの時空間分布や、異なる水位条件における定着後の成長様式、再生される個体群における花型頻度など、アサザの個体群再生の実践に先立って必要となる各生活史段階における基礎的な生態学的知見を得ることを目的とした調査・野外実験をおこなった。

残存する土壌シードバンクの時空間分布

前章までの結果から、個体群消滅後も湖岸に残存する土壌シードバンクは、個体群サイズの回復（第3章、Takagawa et al. 2005）および、失われた遺伝的多様性の部分的な回復（第4章、Takagawa et al. 2006）において有効である可能が示された。霞ヶ浦のアサザ個体群全体の再生のためには、近年個体群が消滅した他の湖岸（図2-1）においても、残存する土壌シードバンクを活用した個体群再生を実施することが重要であると考えられる。

しかし、土壌シードバンクから出現する実生の局所的な密度は、その湖岸における過去の個体群の有無や種子生産量、その湖岸で発芽適地となる微環境の分布などに大きく左右されるはずである。また、土壌シードバンクの永続性は、一般的には数年から数十年とされるものの、植物種や休眠中の環境によって大きく異なる（Baskin & Baskin 1998）。そして多くの場合、地上からの種子供給がない限り、土壌中の生存種子数は時間の経過とともに指数関数的に減少する（Roberts & Feast 1973; Weinhold & van der Valk 1989; Pywell et al. 2002）。

本章では、霞ヶ浦で近年局所個体群が消滅したすべての湖岸（図2-1）において、土壌シードバンクを活用した個体群再生の可能性を検討することを目的に、それらの湖

岸での実生発生数を調査した。さらに、実生の継続的な出現が確認されている古渡地区の湖岸（西廣ほか 2001）において、実生出現密度の経年変化を調べた。

定着後の成長に水位条件が及ぼす影響

第3章の結果からは、アサザの実生定着には春先の水位低下をもたらす湖の季節的
水位変動が必要であるもの、セーフサイトの条件である「冠水の影響が少なく、明る
い環境」を土木工学的手法で用意することで現在の水位管理下でも実生定着を実現さ
せることが可能であることが検証された（第3章、Takagawa et al. 2005）。

しかし、過去の霞ヶ浦本来の水位変動パターンの下では非冠水条件での定着の後に
夏の多雨によって徐々に水位が上昇し、定着個体は浮葉型に移行することが可能であ
ったと考えられるが、現在の水位管理の下ではそのような水位上昇はほとんど期待で
きない。そのことが定着後の栄養成長に及ぼす影響を評価することを目的に、水位が
制御・調整可能な実験池において、異なる水位条件の下でのアサザの成長を比較した。

再生される個体群における花型の頻度

すでに述べたとおり、アサザは異型花柱性という有性繁殖システムを有しているた
め（Ornduff 1966）、再生される個体群における複数花型の有無や花型の頻度は、自
発的な種子生産の実現に大きな影響を及ぼす。第4章の遺伝解析を用いた研究の結果
からは、消滅したアサザ個体群の再生の材料となる土壌シードバンクは、ごく少数の
親間の交配に由来し、しかも等花柱花ジェネット（丸井・鷲谷 1993）の自殖子孫が
優占していることが示唆された（Takagawa et al. 2006）。

極端なボトルネックを経験した個体群では、創始者効果によって偶然的に花型比が
大きく偏ったり、特定の花型が個体群から失われるおそれがある（Eckert & Barrett
1992; Eckert et al. 1996）。さらに、個体群の縮小にともなう有害遺伝子の固定やポリ

ネーション不足による花粉流動の制限などにより、等花柱花での自殖が不利でない、あるいは有利となる状況では、等花柱花の優占により異型花柱性が崩壊する可能性が多くの理論的・実証的研究から示唆されている (Darwin 1877; Baker 1966; Ornduff 1970; Barrett 1979; Charlesworth & Charlesworth 1979; Washitani 1996)。

土壌シードバンクから再生されたアサザ個体群における、等花柱花ジェネットの優占に伴う個体群の自殖率の増加・近交弱勢の影響や、異型花柱性という繁殖システムの崩壊の危険性を予測する上では、土壌シードバンク由来の個体の花型頻度を把握するとともに、アサザの異型花柱性の遺伝様式を解明することが必要である。

サクラソウ属やヒメムラサキ属、タデ属、アカネ科などにみられる異型花柱性植物の花型は、多くの場合、短花柱型がヘテロ (Ss)、長花柱型がホモ (ss) の表現型となる1遺伝子座2対立遺伝子座支配モデルにあてはまることが示唆されている (Ornduff 1979; Barrett 1992)。また、Dowrick (1956) はサクラソウ属の *Primula obconica* をもちいた交配実験から、異型花柱性は花柱の長さ、葯の長さ、柱頭および花粉の和合性、という3つの要素を支配する3遺伝子座が強く連鎖したスーパーゼーンによって支配されているとするモデルを提唱している。そのモデルにおいては、等花柱花は稀に生じる組み替え体であるとされる。しかし、アサザをはじめとするアサザ属における異型花柱性の遺伝様式は明らかにされていない。

そこで、第4章で記述した人工受粉実験で得られた3花型 (長・短・等花柱花) の自殖子孫を開花させ、花型の分離比を調べることで、アサザの異型花柱性の遺伝様式を検討した。そして、実際に個体群再生事業の材料となる土壌シードバンク由来の個体を開花させ、再生される個体群における花型比や次世代以降の花型比の変化について検討した。

方法

残存する土壌シードバンクの時空間分布

土壌シードバンクから出現した実生発生数の調査は、最近になって（1996～2001年）局所個体群が消滅した霞ヶ浦の湖岸19ヶ所のうち、江戸崎入の湖岸（鳩崎・古渡）を含む17ヶ所の地点においておこなった。2001年の発芽のピークに当たる5月上旬に、それぞれの湖岸において過去に個体群が存在した地点を中心に、水際に沿って周囲500mの範囲を踏査し、確認されたアサザの実生数を記録した。

また、土壌シードバンクから出現する実生の発生数の時間経過にともなう減少パターンを把握するため、1998年まで複数花型（長花柱花・等花柱花）からなる局所個体群が存在していた古渡地区の湖岸において、2001年から2005年（2002年は除く）にかけて春期の実生の出現状況と生残について調査をおこなった。ヨシ原の水際に沿って0.3×0.3mの方形区を2～5m間隔で10もしくは20個設置し、実生の発生時期にあたる3月下旬から7月にかけて2週間に1度の頻度で各方形区内の実生数を記録した。出現した実生はすべてマーキングを施して個体識別し、その生残を追跡した。なお、この湖岸では1999年と2000年にも同様の方法で調査が行われており（西廣ほか 2001）、そのデータも含めて各年の累積発芽数を比較した。

定着後の成長に水位条件が及ぼす影響

実験は茨城県美浦村にある国土交通省の実験池で行った。この人工池（40×60m）の内側には緩やかな傾斜地形（1：40）が霞ヶ浦の湖底に由来する砂によって造成されている。実験池の水は霞ヶ浦からポンプで供給されており、制御装置によって適宜排水されることで常に水位が一定に保たれている。

実験に先立って、2001年の11月に霞ヶ浦麻生町のアサザ個体群から種子を採取し、2ヶ月の冷湿処理を施した後に翌年5月に温室内で発芽させて、本葉が2から3枚展葉し

た段階まで成長させた。実験池での実験は2002年6月から開始した。アサザの実生45個体をそれぞれプラスチックポット（直径25cm、高さ25cm）に植え付け、実験池の水深5cmの場所にポットごと移植した。1ヶ月後にそれらの個体が定着ステージ（本葉5～7枚）まで成長したところで、水位条件の異なる3つの比高（水面からそれぞれ+5、-5、-15cm）の場所に15個体ずつ個体を移植した。なお実験中は各個体の周辺1mの植物をすべて抜き取って十分な光利用性を確保した。

植え替えから2ヶ月が経過した9月下旬にすべての個体を回収し、葉数、走出枝の合計長、各シュートの根元直径の合計を測定した。さらに各器官（有性繁殖器官、葉、葉柄、走出枝、根）に分けて、80℃で2日間乾燥させた後に器官ごとのバイオマスを測定した。水位条件による各測定項目への影響は、Tukey法を用いて多重比較をおこなった。

再生される個体群における花型の頻度

2005年の6月から、実験圃場（茨城県つくば市国土技術政策総合研究所内）においてアサザの花型調査をおこなった。材料には第4章の受粉実験で得られた各花型（長花柱花×2ジェネット、短花柱花×5ジェネット、等花柱花×1ジェネット）の自殖子孫と、江戸崎入りの湖岸3地点（鳩崎・古渡・稲荷鼻）から採取した土壌シードバンクに由来する個体を用いた。それぞれの個体をプラスチックポット（直径15cm、高さ12cm）に植え付けた後、コンテナ（70×100×高さ30cm）内に水を満たして冠水状態で栽培し、開花した個体の花型を記録した。なお、土壌シードバンク由来の個体については、記録された各花型の頻度を、採取地点ごと、および第4章の遺伝解析から推定された同じペアの親を共有する同一血縁グループ（家系）ごとに比較した。

結果と考察

残存する土壌シードバンクの時空間分布

1996年から2001年までに個体群が消滅した湖岸17地点における実生の出現数を調査した結果、個体群消滅前に複数花型が確認されていた鳩崎と古渡においては、2001年の時点で3000以上の実生を確認することができたが、それ以外の調査地では湖岸に出現する実生はほとんど確認されなかった（表5-1）。

また、古渡地区における実生発生数の経年変化を調査した結果、個体群が消滅した翌年の1999年には43.4個体/m²であったのに対して、2005年には1.1/m²にまで減少した（図5-1）。1999年からの経過年数(t)を独立変数として実生密度(d)への指数回帰分析をおこなったところ、弱いながらも有意な関係（ $d = 86.40 e^{-0.63 t}$, $R^2 = 0.64$, $P = 0.055$ ）が認められ（図5-1）、出現実生数は1.10年で半減していると推定された。

また発生した実生は過去の調査における結果（Marui 1993; 西廣ほか 2001）と同様に、すべて定着に至る前に消滅していた。

鳩崎および古渡では個体群の消滅直前まで高い種子生産が確認されており（西廣ほか 2001）、それが発生実生数にも反映されたと考えられる。この2ヶ所以外で実生の発生数が極端に低かった理由として、個体群の消滅直前には単一の花型しか残存していなかったために種子生産量が十分でなかった（西廣ほか 2001）ことや、発芽が可能な湖岸植生帯が浸食により完全に失われたり極端に縮小した状態で残存していたことが考えられる。

いずれにせよ、すでに再生事業が実施されている鳩崎地区以外の湖岸における土壌シードバンクからの実生の出現は非常に限られたものであり、古渡地区においても現在実生の出現が確認される範囲の面積がおよそ200m²ほどであることを考慮すると、2006年以降の出現実生数は100個体以下となる可能性が高い。そのため、これらの湖岸では、第3章で示されたようなセーフサイトとなる環境の回復による実生定着の促

進という手法ではなく、春先に湖岸で発生した実生を死亡前に回収し、非野外条件で栽培して確実に系統保存することが、遺伝的多様性をこれ以上消失させないために必須であると考えられる。

ただし、本研究ではあくまで湖岸に出現する実生を対象として調査をおこなったため、アサザの種子の発芽が抑制される水中や土壌中 (Smits et al. 1990a; Nishihiro et al. 2004a) には、過去に生産された生存力のある種子が残存している可能性も否定できない。そのため、実生の系統保存と平行して、土壌中の種子密度の直接的な把握のための調査や、種子の永続性の正確な予測のための野外実験なども実施する必要があるだろう。

定着後の成長に水位条件が及ぼす影響

実験開始から2ヶ月後の定着個体の成長は、定着個体が非冠水条件にある+5cm区では、冠水条件の-5cm区や-15cm区と比較して、葉数、走出枝の長さ、根元直径の合計値、バイオマスなどの、栄養成長に関わるすべての測定値が有意に低くなっていた (表5-2)。+5cm区でのバイオマスは冠水条件の十分の一程度であったが、特に走出枝の伸長がほとんど見られず (表5-2)、そのバイオマスは平均7mg (± 15 mg SD) と、冠水条件の数百分の一程度 (-5cm区、 2.7 ± 1.4 g; -15cm区、 3.3 ± 2.3 g) であった (図5-2)。また、冠水条件にある-5cm区と-15cm区においては実験期間中にそれぞれ3個体の開花が確認されが、+5cm区ではまったく開花はみられなかった (図5-2)。

以上の結果から、アサザは非冠水条件でも陸生型として生育できるものの、その栄養成長は強く抑制され、走出枝伸長によるクローン成長はほとんど行えないことが明らかとなった。非冠水条件下で開花が見られなかったのは、開花に必要なサイズまで十分に成長できなかったことによるかもしれない。

以上の結果から、定着後の成長、走出枝伸長によるクローン成長と浮葉化には、冠

水条件下での生育が必須であることが示された。現在の霞ヶ浦の水位条件において第3章で述べた手法により実生定着を実現した場合には、定着後のクローン成長や浮葉化をもたらすための新たな管理が必要となるだろう。

再生される個体群における花型の頻度

開花実験の結果、長花柱花、短花柱花、等花柱花の自殖に由来するそれぞれ1個体、5個体、16個体が開花した（表5-3）。短花柱花の自殖子孫からは長花柱花・短花柱花が確認された（表5-3）。等花柱花の自殖子孫16個体からは、12個体の等花柱花ジェネットと2個体の長花柱花ジェネット、および開花したすべての花の柱頭が欠如した奇形を示すジェネット2個体が認められた（表5-3）。

また、土壌シードバンクに由来する個体からは、長花柱花および等花柱花のみが確認され、等花柱花ジェネットの割合が多かった（表5-4）。遺伝解析から推定された同一両親を共有する血縁グループごとと比較してみると、VIを除くすべてのグループで等花柱花ジェネットが確認された。

各花型の自殖子孫の開花実験では、アサザの異型花柱性の遺伝様式を統計的に検証可能なほどの十分な開花個体数が得られなかった。しかし、ここで得られた結果は、これまで提唱されている一般的な異型花柱性の遺伝様式（短花柱型がヘテロで長花柱型が劣性ホモ、Ornduff 1979; Barret 1992）と矛盾はない。

等花柱花の自殖子孫については、スーパージーンモデル（Dowrick 1956）の下での期待値（長：短：等花柱花 = 1：0：2）よりも多くの等花柱花子孫が確認された。今回の実験の結果からは等花柱花を生じさせる詳細な遺伝的基盤の検討は不可能であるものの、この結果は等花柱花の自殖からは多くの等花柱花ジェネットが生じることを示唆するものである。なお、柱頭を欠く奇形のジェネットが確認されたが、これは自殖にともなう近交弱勢の影響かもしれない。

第4章からシードバンク由来の個体は等花柱花ジェネットの自殖子孫が優占的であることが示唆されていた。ここでの開花実験の結果は、等花柱花の自殖子孫において等花柱花ジェネットが卓越する事を裏付けるものであった。さらに、遺伝解析によって推定された血縁家系のうちほとんどすべての家系で等花柱花ジェネットが認められたが、このことはこれらの血縁家系はすべて等花柱花の自殖、もしくは等花柱花ジェネットを片親に持つ交配に由来する家系であることを強く示唆している。以上のことからシードバンクから再生される個体群は1世代目ですでに等花柱花ジェネットが優占的となることが強く示唆され、その後の世代における異型花柱性の崩壊が懸念される。

再生される個体群における異型花柱性の崩壊の可能性を正確に予測するためには、まず異型花柱性の遺伝様式を明確にする必要があり、異型花柱性の存続性に影響を及ぼす近交弱勢や頻度依存選択、花粉制限、有性繁殖と栄養繁殖の相対的重要度などの効果 (Charlesworth & Charlesworth 1979; Barrett 1992; Eckert & Barrett 1992; Washitani et al. 1994; Wang et al. 2005) についても検討する必要がある。そして、異型花柱性の崩壊を回避するための管理対策を実施することも必要である。異型花柱性は一般的に頻度依存選択により短花柱花 (Ss) と長花柱花 (ss) が等頻度で維持されており、有性対立遺伝子Sは劣性対立遺伝子sに比べて遺伝子頻度が低いために確率的に個体群から消滅しやすいと推測されている (Eckert & Barrett 1992; Wang et al. 2005)。そのため、有性ヘテロ (Ss) の表現型であると示唆される短花柱型のジェネットを系統保存によって優先的に確保しておくことが重要である。

表5-1 霞ヶ浦において1996年から2001までに消滅した主な局所個体群と、近接する湖岸で確認された実生数。「花型」は過去に個体群で確認された花型（L; 長花柱花, S; 短花柱花, H; 等花柱花）を示す。「植生帯」は調査範囲にアサザの発芽場所となる植生帯（ヨシ原）が残存しているかどうかを示す。「実生数」は個体群が存在した範囲を中心に周囲500mの湖岸の水際で2001年5月上旬に確認された実生数を示す。

地区名	花型	消滅年	植生帯	実生数
境島	L	1999	有	13
古渡	LH	1999	有	3740
鳩崎	LSH	1999	有	3370
石田	L	2000	有	8
崎浜	L	2001	有	64
荒宿	S	2000	有	8
中	不明	'97-'00	無	0
札	不明	'97-'00	無	0
井の埒	S	'97-'00	無	0
横須賀	S	2001	有	2
根三田	L	'97-'00	有	0
川迎	L	'97-'00	有	0
一本松	不明	'97-'00	有	0
真崎	不明	'97-'00	有	0
息栖	S	2000	有	0
門脇	不明	'97-'00	有	0
賀村	不明	'97-'00	有	0

表5-2 異なる水位条件におけるアサザの定着後の成長。数字は各処理区の平均値（±標準偏差）を示し、異なるアルファベットは多重比較（Tukey-Kramer法）により有意（ $P < 0.05$ ）に異なっていたことを示す。 F 値および P 値は一元分散分析による解析結果の値を示す。

	+5cm区	-5cm区	-15cm区	F	P
葉数	8.00±6.09 ^a	28.60±9.69 ^b	39.46±15.04 ^b	28.624	<0.0001
走出枝長(cm)	1.79±2.94 ^a	296.14±101.73 ^b	404.09±291.10 ^b	17.094	<0.0001
根元直径(mm)	9.64±7.99 ^a	101.46±33.66 ^b	88.28±38.41 ^b	36.271	<0.0001
バイオマス(g)	1.16±1.15 ^a	9.88±3.25 ^b	14.00±6.70 ^b	17.094	<0.0001

表5・3 各花型ジェネットの自殖子孫における花型頻度。

自殖親の花型	実験個体数	開花個体数	子孫の花型			
			長花柱花	短花柱花	等花柱花	柱頭無し
長花柱花	9	1	1	0	0	0
短花柱花	15	5	2	3	0	0
等花柱花	31	16	2	0	12	2

表5-4 土壌シードバンクから出現した個体の花型頻度。江戸崎入りのヨシ原3ヶ所から採取した地点ごとの花型頻度と、遺伝解析から推定した血縁家系ごと（グループ I～VI、それぞれ第4章のものに対応）の花型頻度をあわせて示す。

	開花個体数	長花柱花	短花柱花	等花柱花
採取地点別				
鳩崎	8	3	0	5
古渡	15	5	0	10
稻荷鼻	13	0	0	13
血縁家系別				
I	24	3	0	21
II	5	1	0	4
III	3	2	0	1
V	3	1	0	2
VI	1	1	0	0
合計	36	8	0	28

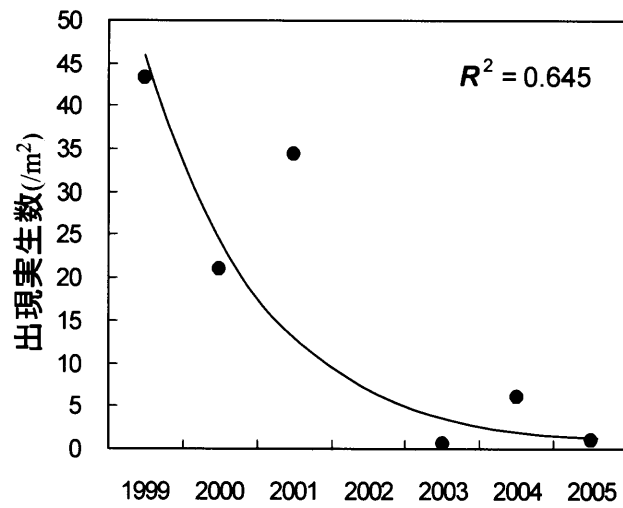


図5-1 古渡地区のヨシ原の水際における土壌シードバンク由来の実生の出現密度の経年変化。図には、調査年の出現実生数に対する指数回帰曲線と、その R^2 値をあわせて示した。なお、1999年および2000年の値は西廣ほか(2001)の値をもちいた。2002年は調査を行っていない。

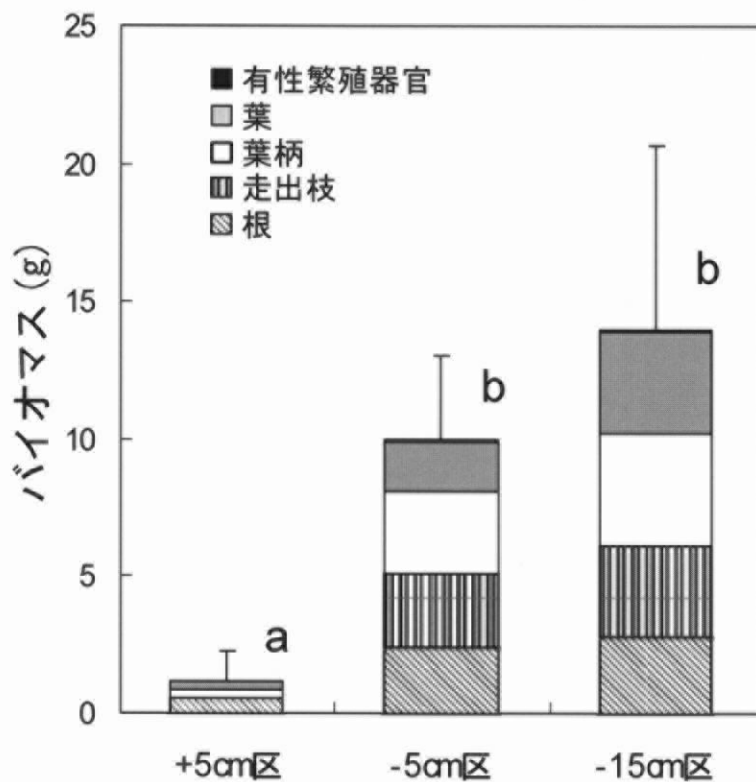


図5-2 異なる水位条件におけるアサザの定着後の成長。野外実験池の3水位条件（比高が水面より+5、-5、-15cm）に定着ステージの個体を移植し、2ヶ月後に株を回収して器官ごとのバイオマスを測定した。処理による差の有意性（ $P < 0.05$ ）はTukey-Kramer法により検定し、異なるアルファベットは有意に異なることを示す。

第6章 順応的管理による個体群再生の試み

はじめに

個体群サイズが縮小した状態で残存している絶滅危惧植物の多くは、さまざまな確率論的・決定論的要因が絶滅を加速しあう「絶滅の渦」に巻き込まれている可能性が高い(第1章、Menges 1991; Lande 1993, 1994; Groom 1998; Young & Clarke 2000)。そのため、それらの種の絶滅を回避するためには、早急に個体群サイズの回復のためにとりくみを実践する必要がある。自生地において個体数を回復させるためには、発芽、実生定着、成長、開花、種子生産といった有性繁殖のプロセスにおける制限段階を個体群統計学的な調査によって解明し、その生活史段階の環境要求性を解明・保障する「生活史補完アプローチ」ともいえる手法が有効である (Schemske et al. 1994; Heywood & Iriondo 2003)。

しかし、積極的な再生が必要なほどに衰退した絶滅危惧種の個体群においては、本来の環境条件が多くの場合すでに損なわれているため、注目する生活史段階における種の環境要求性を十分に理解することが困難である。そのような状況では、関連する先行研究をふまえてその時点で最良の仮説を設定し、それを検証する科学的実験として再生事業をおこなう「順応的管理」の手法が有効である (Pavlik 1994; Washitani 2001; Heywood & Iriondo 2003)。

すでに第2章で述べたとおり、アサザは現在日本において絶滅の危機に瀕している。茨城県の霞ヶ浦のアサザ個体群は、我が国におけるこの種の保全上最も重要な個体群であり、流域生態系の保全・再生を目的とした市民活動「アサザプロジェクト (鷲谷・飯島 1996)」の象徴種ともなっていた。しかし、1996年から個体群が急速に衰退し (西廣ほか 2001)、2000年までに局所個体群数は14に、残存個体数はわずか19個体にまで減少した (Uesugi et al. 2005)。このようなアサザの急激な衰退がきっかけとなっ

て、霞ヶ浦では2000年からアサザ個体群の再生を含む湖岸植生帯の再生事業が国土交通省により開始され（西廣・鷲谷 2003; Nishihiro et al. 2006）、NPOや・流域市民・小学校・研究者との協働の下で再生のとりくみが進められている（第2章）。

本章では、この湖岸植生帯再生事業のうち、土壌シードバンクからのアサザ個体群の再生を目的とした事業が実施されている鳩崎地区において、事業と一体のものとして実施した研究ならびに再生のとりくみの成果についてまとめる。

順応的管理による事業の進め方

順応的管理とは、生態系や生物種などの不確実性を伴う対象に対して行う事業を「仮説を検証する科学的実験」として位置づけて実施し、その結果から新たな知識を得るとともに結果にもとづき事業を順応的に改善する管理手法である（Holling 1978; Walters 1986; Comiskey et al. 2000; Schreiber et al. 2004）。また順応的管理は、その一連の流れの中で「なす事で学ぶ（learning by doing）」ことにより、管理の順応化と知識の蓄積・利害関係者間の合意形成を図ることを重視した、新たな公的システム管理の手法である。順応的管理による事業は以下にあげるようなプロセス、すなわち、明確な目標の設定、仮説にもとづく事業計画の立案、事業の実施、モニタリング、仮説の検証、新たな管理計画へのフィードバックという、一連のサイクル的過程にそって進められる。

本研究では、アサザの生活史における制限段階の検証とその補完を目的とした管理を、そのようなサイクルにそった科学的実験として多様な主体との協働のもとに実践し、必要な計画立案・モニタリング・評価をおこなった。本章では、2001年から2003年にかけておこなった管理をサイクル1、その評価にもとづいて2004年から新たに実施した管理をサイクル2として記述した。

順応的管理 サイクル1

目標の設定と事業内容の選定

すでに第2章で述べたとおり、この鳩崎地区の湖岸には1998年まで複数花型からなる個体群が存在し、個体群の消滅後も湖岸に永続的土壌シードバンクが残存している（西廣ほか 2001）。しかし、そこから出現する実生はすべて定着に至る前に死亡しており、「実生定着」の段階が生活史において強く制限された段階であることが示唆されている（第5章、西廣ほか 2001）。そこで、「実生定着適地の環境条件の解明とその回復」を目的とした管理を実施した（表6-1）。

アサザの発芽・実生定着のための「セーフサイト (Harper 1977)」は、その発芽特性と、水位操作が行われる以前の霞ヶ浦の水位変動パターンから、春先の季節的な水位低下により湖岸に露出する裸地的環境であると推測されている（鷲谷 1994）。この仮説の検証には湖の水位変動パターンの回復が必要であるが、それには治水・利水を含めた利害関係者間の合意形成が必要であり、現在の体制では相当な時間を要する。そのため本章では、アサザの実生定着を実現する手段として、以下の2つのアプローチを採用した。

まず、(1) セーフサイトと推測される「冠水や波浪の影響が少なく、明るい裸地的環境」の条件を土木工学的手法により湖岸に整備することで、実生定着の実現を図るアプローチを採用した。なお著者はこれと平行して、湖岸のより多様な微環境の下での実生定着を小規模な範囲(0.09m²×55方形区)で検討する野外実験も実施したが(第3章)、このアプローチは「霞ヶ浦の湖岸植生帯の保全に係わる検討会」を通じて計画され、消滅した局所個体群の再生を目的とした国土交通省の公共事業として湖岸線約300mにわたる広い範囲(約5,000 m²)を対象に実施されたものである(図6-1)。また、第3章では主にアサザの実生発生から定着までの段階を詳細に追跡したが、ここでは定着段階以降のモニタリングをおこない、セーフサイトに関する仮説の検証と、

定着後の成長への効果の評価をおこなった。なお、定着後の成長については、水位条件が及ぼす影響を検証する栽培実験も別の場所で平行して実施した（第5章）

次に、(2) 湖岸で出現した実生の一部を採取して圃場環境で栽培し（以下、「実生のレスキュー」と呼ぶ）、実生定着を実現するとともに系統保存株として維持するアプローチも同時に採用した。順応的管理においては予測の不確実性の程度を認識し、それに対応することが求められる（Walters & Holling 1990; Prato 2005）。特に絶滅危惧種の保全・再生事業においては、不測の事態による絶滅を避けることが不可欠である。そのため、不確実性の最も低い方法としてこのようなアプローチを採用した。この実生のレスキューは、NPO（NPO法人アサザ基金）の活動の一環として地元の小学校（旧江戸崎町立鳩崎小学校）と共同で実施し、小学校のトンボ池を系統保存場所として利用するとともに、事前授業や観察会、小学生によるモニタリングなどを組み合わせて実施することで、環境学習としての効果も目的に含めて進められている（後藤・鷺谷 2003）。本章では、このとりくみによる個体群再生への寄与という点から生態学的な評価をおこなった。

方法

(1) 実生定着セーフサイトとなる環境の整備

湖岸に実生定着セーフサイトとなる場を用意する公共事業は2002年2月から開始された。浸食が進んでいるヨシ原の湖側に緩やかな勾配（1:30）の人工湖岸が砂により造成され、ヨシ原の前面に粗朶を用いた消波構造物が設置された。さらに、波浪の影響がより緩和される場を用意することを目的に、造成された人工湖岸の湖側の一部を板柵によって囲んだ区画（8×20m）が3ヶ所設けられた（図6-1）。

著者は、事業地内で出現したアサザの実生が定着した後の時期にあたる2002年の9月から、2004年5月にかけて1-2ヶ月に1度の頻度で再生事業地内の生存個体数を継続

的に記録した。また、特にアサザの実生定着が多く確認された板柵で囲まれた区画については、バイオマスと強い相関のある葉数 ($R^2 = 0.900$, $n = 50$) を各個体について記録した。なお調査期間中クローン成長によって個体識別が困難になった場合は、株のまとまりを「パッチ」として生残・葉数を記録した。そのため、残存個体数については過小評価の可能性はある。

次に、冠水パターンや光条件が定着個体の成長に与える影響を明らかにすることを目的に、2002年の9月に、板柵で囲まれた3つの区画のうち生育個体数の最も多かった1つにおいて、板柵内を25cm間隔のグリッドに区切り、各個体が隣接する格子点において比高と地表面付近における光利用性（散乱光条件下での相対光量子密度、Washitani & Tang 1991）を測定し、葉数との関係を解析した。2003年の6月にも、格子間隔を50cmに変更して3つの板柵内すべての個体について上述した方法で比高と光利用性を測定し、葉数との関係を解析した。

また、2003年から2004年にかけての事業地内でのアサザの発芽数の経年変化を次の方法で調査した。発芽時期にあたる4月から6月末の期間において、2週間に1度の頻度で事業地内をくまなく踏査し、発見した実生すべてにマーキングを施して発芽総数を記録した。造成された人工湖岸では時間の経過とともに抽水植物が優占し、光利用性の低下による発芽数の低下が懸念されたため、2004年の発芽時期である5月初旬に板柵で囲まれた区画の50cmグリッドの格子点上において地表付近の相対光量子密度を測定した。

(2) 実生のレスキューと系統保存

湖岸に出現するアサザの実生のレスキューは、2001年の春に実施した。事業の開始に先立ち、NPOの協力のもとに地元小学校に実生レスキューの必要性・緊急性を説明し、小学生にアサザの生活史や実生定着が失敗している現状に関する授業・野外観察

を行った。その後5月上旬に、NPO職員、国土交通省職員、小学校の教員および生徒と共に湖岸で出現する実生を探索し、発見した実生を土ごと注意深く採取してプラスチックポット（直径8cm、高さ8cm）に植え付けた。それらの実生は小学校に持ち帰った後、ベランダに設置したプランター内で飽和水分条件の非冠水下で一ヶ月間栽培した。その後、2001年に校庭の隅に造成されたトンボ池（40m²、水深40cm）の水深約5cmの条件の場所に、生存していた40個体を生徒たちと共に移植した。移植後は月に1度の頻度で各個体の生存と葉数を記録した。

結果および考察

(1) 実生定着セーフサイトとなる環境の整備

2002年9月には、再生事業地において合計267個体の定着個体が確認された。これらの多くは造成された人工湖岸のうちでも湖水位より比高の高い裸地的な場所で確認された（図6-2）。また、板柵で囲まれた波浪の弱い区画における定着個体の密度は0.30個体/m²（計152個体）と、板柵外の0.04個体/m²（計115個体）に比較して高かった（図6-1）。

板柵で囲まれた区画は波浪が最も軽減される条件であり、管理水位より数センチ比高が高く造成されている。この条件は、第3章の実験でも高い定着率が認められた「冠水の影響が少ない裸地的環境」と一致し、そのような場がアサザの発芽・定着セーフサイトであることが検証された。なお、人工湖岸の造成に用いられた砂は工業的に洗浄・生成されたものであり、この砂にはアサザの種子は含まれていないと思われる。確認された定着個体は、隣接する湖岸の地表やリターに蓄積された種子が施工後の冠水によってその場に再分散されたものに由来すると考えられる。

しかし、定着個体数は徐々に減少し、板柵の内側に生育する残存個体数は2002年11月に102個体、2003年9月には96個体、2004年5月には65個体となり（図6-3）、葉数も

2003年5月には合計2972枚であったが2004年5月には1167枚まで減少した（図6-4）。板柵で囲まれた区画以外の場所で生育する個体についても、2003年9月には21個体まで減少し、2004年5月にはすべての個体が消滅した。環境要因と定着個体の体サイズの関係の解析の結果、個体の展葉範囲内において明るいマイクロサイトがあるほど、または比高が低く冠水しやすいマイクロサイトがあるほど、葉数が多い傾向がみられた（表6-2）。しかし、裸地的であった板柵内は次第にヨシやヒメガマ・イなどの抽水植物やそのリターに覆われ、相対光量子密度は2003年の6月には平均37.7%（±21.3% SD）に、2004年の5月には多年性抽水植物の出芽直後にもかかわらず平均20.9%（±16.3% SD）にまで低下した。

現在の水位管理下では季節的な水位変動がみられないため、定着個体は非冠水条件で陸生型（Tsuchiya 1988）として生育していたが、異なる水位条件での成長を比較した実験（第5章）からは、それらの個体は栄養成長や走出枝伸長が強く抑制されていることが示唆された（図5-2）。それに加えて抽水植物の優占により裸地的な環境が次第に消失したことで、定着後の個体サイズや生存数の低下が生じたと考えられる。

また、土壌シードバンクから出現する実生数は、2003年には計46個体に減少し、2004年には事業区内において実生の出現を確認できなくなった。

これは上で述べたとおり抽水植物の優占により発芽定着適地である裸地的環境が消失したことに加え、過去に生産された永続的土壌シードバンクが枯渇しつつあること（第5章）が原因であると考えられる。

（2）実生のレスキューと系統保存

春先に小学生とともに湖岸から回収して6月にトンボ池に移植した40個体のうち、17個体が8月中旬まで生存した。生存個体の葉数は、移植時には 2.6 ± 0.7 枚（平均±標準偏差）であったが、6、7、8月にはそれぞれ 3.1 ± 1.1 、 5.3 ± 1.9 、 27.8 ± 19.9 枚と増

加し、それ以降はさかんな展葉により目視による個体識別は不可能となった。

トンボ池での実生の定着率は、野外条件で人為的に回復したセーフサイトにおける定着率（第3章）と比較すると低い値であったが、これは小学生による踏みつけや、トンボ池が立木に囲まれているため光条件が十分でなかったことに起因するかもしれない。しかし、現状の霞ヶ浦個体群の残存個体数を考慮すると、今後の再生事業に十分寄与できる数の定着個体が確保されたといえる。

順応的管理 サイクル2

目標の設定と事業内容の選定

事業の結果、アサザの実生定着が野外条件において実現したが、しだいに定着個体の成長不良・個体数減少、新たな発芽・定着の減少などの問題が顕在化した。ここで再び生活史段階ごとの現状について検討し（表6-1）、生活史において最も制限されている段階であると推測された「定着後の栄養成長」の促進を目的とした新たな管理を開始した。2003年11月と2004年6月に再生事業に関わる関係者間での会議を実施し、アサザの現状の説明と新たな事業計画の検討をおこなった。

第5章の実験からは、アサザの定着後の栄養成長には冠水条件下での生育が必要であることが強く示唆された。夏の多雨による水位上昇を伴う霞ヶ浦本来の水位変動パターン（Nishihiro et al. 2004b）のもとでは、定着後に冠水条件となる機会にめぐまれたと推測されるが、現状において湖の水位変動パターンを回復し、それを検証することは困難である。そのため、代替案として以下の2つのアプローチを採用した。

まず、(1) 実生定着が実現した場の消波構造物を一部除去して地形変化を促すことで、野外条件で浮葉型での成長を図る方法を採用した。事業地内に造成された人工湖岸は波浪の浸食作用によって浅い水域を伴う緩勾配地形となっているが、多くの定着個体が生育する板柵で囲まれた区画については地盤が管理水位より数センチ高い比高

でほぼ一定に造成されており、板柵の外側と比べて湖側で最大30cm高くなっていた。この事実にもとづき、「板柵の一部を除去することで波浪による地形の浸食を促し、浮葉型での生育が可能な範囲まで比高を低下させることが可能である」という仮説を設定した。板柵除去による地形の変化やアサザへの影響の正確な予測は困難であると思われるため、現存する個体の系統保存を行うとともに、いくつかの異なる板柵除去方法を試みることにした。

また、より確実性の高い方法で浮葉型での生育を実現する方法として、(2) 系統保存株を栽培条件下で浮葉型にした後に湖に直接移植するアプローチも採用した。小学生が2001年に湖岸から回収した個体を材料に用いて、小学校・NPOと共同で実施した。その際、アサザについての事前事業・移植後の観察会をあわせておこなうことで、環境学習の場として機能することも目的として計画した。本章ではアサザの再生状況についてのみ評価をおこなった。

方法

(1) 消波構造物除去による地形変化の促進

板柵除去の管理に先立って、2004年の6月に葉数6枚以下のサイズの小さい個体を回収し、国土技術政策総合研究所（茨城県つくば市）の実験水路で系統保存株として栽培・維持した。またアサザの越冬前の2003年11月にも同様の作業を実施し、計53の個体を系統保存した。

板柵の除去は2004年の7月中旬に、NPO・行政（国土交通省 霞ヶ浦河川事務所）と共同で実施した。板柵の除去方法については、(A) 板柵の側面に水中ドリルで穴（φ5cm、20cm間隔）を開ける、(B) 特定の範囲の板柵を上部のみ除去する (C) 特定範囲の板柵をすべて除去する、という3段階の方法を実施した。また、定着個体の光利用性を改善するため、各個体の周囲1mの抽水植物の刈り取りを月に1度の頻度で実施

した。

アサザの生育範囲が不均一であることにより、十分な反復の設定や処理のランダムサイズが不可能であった。そのため、管理の実施前後の比高変化とそれに伴うアサザの個体数・個体サイズ・展葉範囲の変化をモニタリング・比較することでその効果を検討した。

(2) 系統保存株の湖への移植

系統保存株の湖への移植は、NPOのコーディネートのもと、国土交通省、小学校の教員と生徒（6年生と3年生。6年生は3年前に実生のレスキューに参加）と共同で実施した。事前にアサザの現状と実生レスキューや湖への移植の意義についての授業・野外観察会を実施し、湖への移植に備えてトンボ池からラメットを採取してプラスチックポット（直径18cm、高さ15cm）に植え替え、ポリバケツ（直径54cm、高さ70cm）を用いて水深50cmの条件で浮葉型として栽培した。

湖への移植は2004年6月末に実施した。粗朶の消波構造物で囲まれたヨシ原の水際の水深30～50cmの範囲に、汀線と平行に3列に2m間隔で計69ラメットを移植した。

移植後から2005年9月まで、各個体の生存、葉数、花型を記録した。2004年8月以降は個体識別が困難になったため、展葉範囲をマッピングし、その面積に葉密度の推定値（枚/m², n=35）を積算することで葉数を算出した。開花ピークにあたる9月に開花数とその花型比を記録した。なお2005年の開花数は単位面積あたりの推定密度から算出した。また、2004年10月に各花型から30ずつランダムに花を選んでマーキングをほどこし、1ヶ月後に回収して果実あたりの種子数をカウントした。

結果および考察

(1) 消波構造物除去による地形変化の促進

消波構造物の部分的除去管理から一年が経過した2005年7月における地形変化は限定的であった。板柵に穴を開けた部分では、顕著な比高の低下は見られなかった。板柵を部分的に除去した箇所では最大11cm、板柵をすべて除去した箇所では最大31cmの比高低下が生じたものの、その範囲は板柵の湖側の縁からそれぞれ1m以内、2m以内の範囲に限定されており、比高の変化が生じた範囲に生育する個体は3個体のみであった（図6-5）。これら3個体のうち2個体は、波による植物体の損傷が観察された後に消滅した。残り1個体については部分的に浮葉型での生育を実現したものの、展葉範囲は板柵の内部に限定されており、湖側への展葉は認められなかった。全体として、定着個体の体サイズの低下は周辺の抽水植物の継続的な刈り取り管理によって改善されたものの（図6-4）、生存個体数は管理開始後も漸減が続いた（図6-3）。

以上のとおり、消波構造物の除去という手法では定着個体の浮葉型での生育を十分実現することができなかった。たとえ浸食作用により基盤の比高が低下したとしても、水位が一定のもとではその過程で波の影響が長期にわたり直接アサザの定着個体にも及ぶため、定着個体の消滅や板柵外への展葉の制限が生じたと考えられる。

(2) 系統保存株の湖への移植

湖に移植した69個体は移植1ヶ月後には個体識別が不可能なほどに多くの葉を展葉し、合計葉数は2004年9月には推定8,001枚（118.6m²）、2005年9月には209,976枚（724.6m²）に増加した（図6-6）。また、7月から10月末にかけては開花が認められ（写真6-1）、開花ピークにおける一日間での開花数は2004年では1,681、2005年では推定31,364であった。長花柱花、短花柱花、等花柱花すべての花型が確認されたものの、その花数の比率は2004年では81：13：6、2005年では88：10：2と長花柱花に偏って

いた。また種子生産も確認され、果実あたりの種子数は長花柱花で 32.1 ± 10.6 （平均±標準偏差）、短花柱花で 42.6 ± 17.7 、等花柱花で 27.7 ± 15.7 であった。また、移植翌年の2005年4月から6月にかけて再生事業地内をくまなく踏査したところ、この場所の水際約60mの範囲でのみ実生の出現が認められ、合計で127個体の実生が確認された。

以上の結果から、冠水下で浮葉型として生育することは、定着後の十分な栄養成長のために必要な条件であることが実証された。また、前章の開花実験の結果からは、再生される個体群における等花柱花型の優占が示唆されていたものの（第5章）、すべての花型が確認され、その種子生産は、日本で唯一複数花型のみられる霞ヶ浦麻生の個体群での種子生産（1994～2002年までの5回の調査で、果実あたりおよそ10から20粒、西廣ほか2001; 高川未発表データ）と比較しても遜色のないものであった。そして、翌年における実生の出現からは、新たな種子の供給により発芽の生活史段階も部分的に回復したことが示唆された。

事業の成果と今後の課題

生活史補完アプローチを順応的管理の下で実施したこのとりくみによって、実生定着や定着後の成長といった各生活史段階の環境要求性を検証するとともに、それらの生活史段階を補完することができた。これまで多くの絶滅危惧種の回復計画にみられる不備として、認識されている衰退要因や不足している生態学的情報に対して、実施する調査や管理・モニタリングの内容が一致していないことや (Brigham et al. 2002; Lawler et al. 2002; Schultz & Gerber 2002)、新たに得られた知見がその後の管理内容にほとんど反映されていないこと (Harvey et al. 2002) などが指摘されてきた。本事業では仮説検証のための科学的実験として順応的に個体群再生の管理を実施したことで、事業の計画・実施・モニタリング・評価といったプロセスの一貫性を確保し、環境要求性の検証とその補完が両立できたと考えられる。

また、実生定着と定着後の栄養成長が促進されたことで、開花や種子生産・発芽などの他の段階も部分的に回復された。このことは、実生定着とその後の栄養成長という2つの生活史段階が、現在の霞ヶ浦のアサザの個体群動態において主な制限段階となっていることを強く示唆するものである。実生のレスキューや湖への定着個体の移植といった人為的な働きかけも、不確実性への対処や特定の生活史段階の補完という点から、個体群再生の上で重要な役割を果たしたと思われる。

しかし、実生のレスキューなどの人為の関与が大きい方法ではアサザの生活史を補完・完結することができたものの、地形や波浪・光条件の操作による方法のみでは生活史を完結するには至らなかった。本章で明らかとなった生活史の2つの制限段階における水位への環境要求性、すなわち発芽・定着には水位低下が、定着後の成長には水位の上昇が必要であるという要求性は、春に最も低くその後徐々に上昇するという霞ヶ浦本来の水位変動パターンにうまく一致している。このことは、アサザにとって湖の季節的水位変動パターンは生活史を通じて重要な生態的プロセスであり、人為の関与によらず自立的に存続可能な個体群を再生するには霞ヶ浦本来の水位変動パターンの回復が必要である事を強く示唆している。

今後、湖水位の管理方針も含めた具体的な個体群再生計画を提案していくためには、水位条件に応じた個体群動態の反応や個体群の存続可能性を十分記述できる予測モデルの構築が必要であろう。一方で、湖岸に残存する土壌シードバンクは、すでに地上部個体群から失われた遺伝的多様性を保有していることが明らかになっているもの(第4章)、その数は急激に減少していることが示唆されることから(第5章)、水位変動パターンの回復を待たずに、実生のレスキューや移植など人為により有性繁殖プロセスを補助する活動も継続して行うことが重要である。そのためには、多様な主体の協力のもとで順応的管理により事業を進め、個体群の再生と必要な生態学的知見の蓄積を平行しておこなうことが重要であろう。

表6-1 霞ヶ浦・鳥崎地区におけるアサザ個体群の生活史段階ごとの現状（○：野外で確認される、×：確認されない）と、制限要因に関する仮説、および実施した管理の概要。なお、この管理は順応的管理の手順に準じて実施し、2001年から2003年にかけておこなった管理をサイクル1、その事業の評価を受けて2004年から新たに実施した管理をサイクル2として記述した。

生活史段階	現状	制限要因の仮説	管理の概要
サイクル 1			
発芽	○	・残存する土壌シードバンクから出現	
実生定着	×	・実生はすべて定着に失敗 ・フサイト（冠水の影響が少ない裸地）が消失した？（第3章）	①土木工学的手法で湖岸にセーフサイトの環境を整備 ②実生を採取して圃場条件で生育させる
定着後の成長	×	・確認されない	
種子生産	×	・確認されない	
サイクル 2			
発芽	○	・発芽数減少	・土壌シードバンクが枯渇？ ・抽水植物の優占により発芽セーフサイトが減少？
実生定着	○	・新たな定着個体数減少	・抽水植物の優占により定着セーフサイトが減少？
定着後の成長	×	・定着個体は陸型で生育 ・生残数・体サイズ漸減	①消波構造物を一部除去して、比高の低下を促す ②株を浮葉型として栽培した後、湖に移植する
種子生産	×	・確認されない	

表6-2 環境要因が定着個体の体サイズに与える影響。各個体の展葉範囲に隣接する格子上の比高 (cm 平均値、最低値) と相対光量子密度 (平均値、最大値) を独立変数として、葉数 (対数変換値) に対する単回帰を行った。

	β	$std\beta$	R^2	F
2002年9月 (n = 40)				
比高	-0.119	-0.516	0.266	14.13***
比高 (最低値)	-0.109	-0.555	0.308	17.327***
相対光量子密度	0.815	0.165	0.027	1.069
相対光量子密度 (最大値)	1.404	0.365	0.133	5.854*
2003年6月 (n = 76)				
比高	-0.039	0.023	0.037	2.86
比高 (最低値)	-0.061	-0.317	0.1	8.262***
相対光量子密度	0.006	0.204	0.042	3.221
相対光量子密度 (最大値)	0.011	0.356	0.127	10.747**

β ; 偏回帰係数、 $std\beta$; 標準偏回帰係数

*** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$

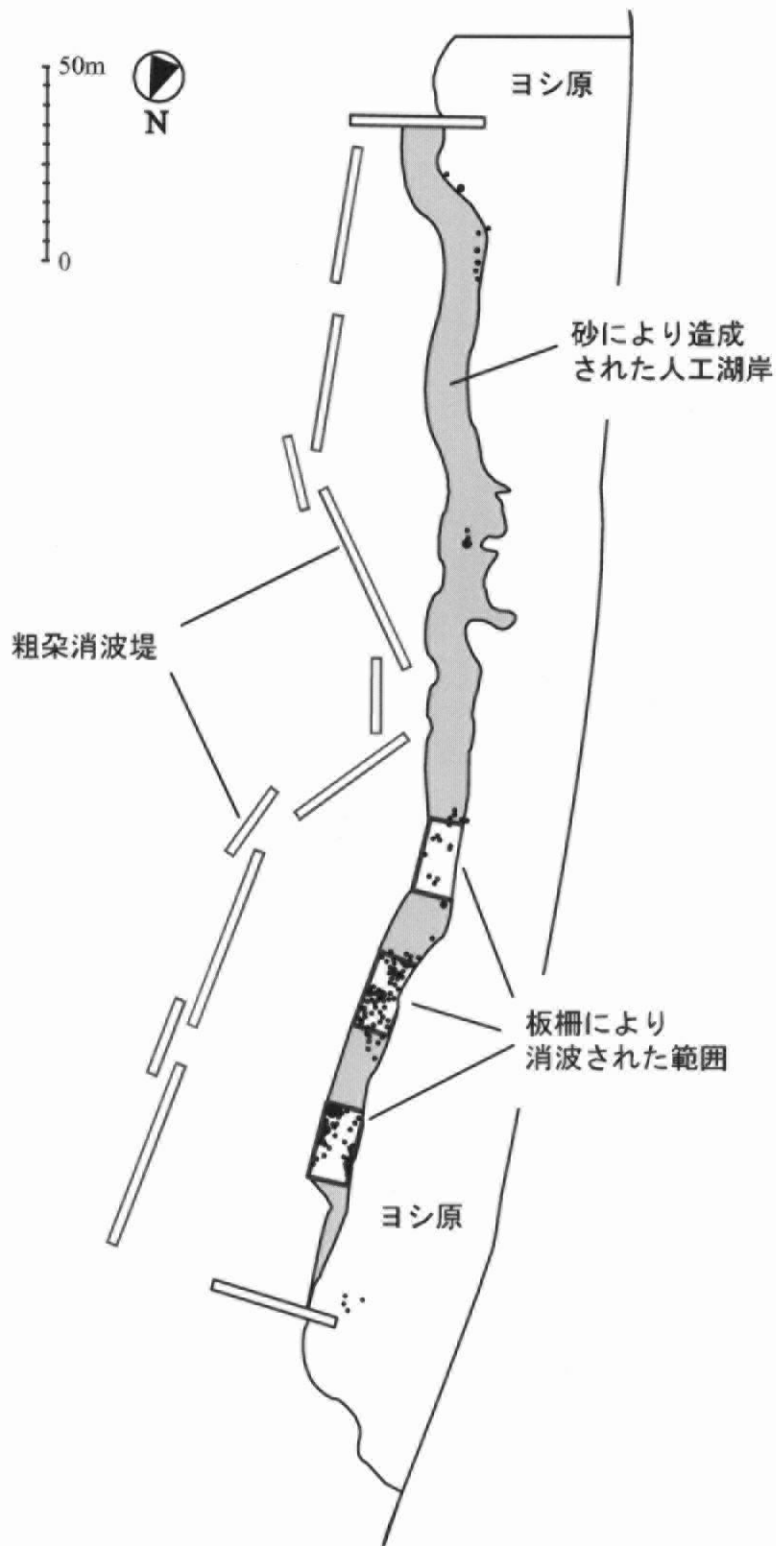


図6-1 鳩崎再生事業地の概念図。2002年にヨシ原の湖側に、粗朶を用いた消波構造物が設置され、砂によって緩やかな勾配の湖岸地形が造成された。板柵によって波浪がさらに軽減される場が3ヶ所に整備された。なお、地図上の黒い点は、2002年11月にアサザの定着個体が確認された位置を示す。

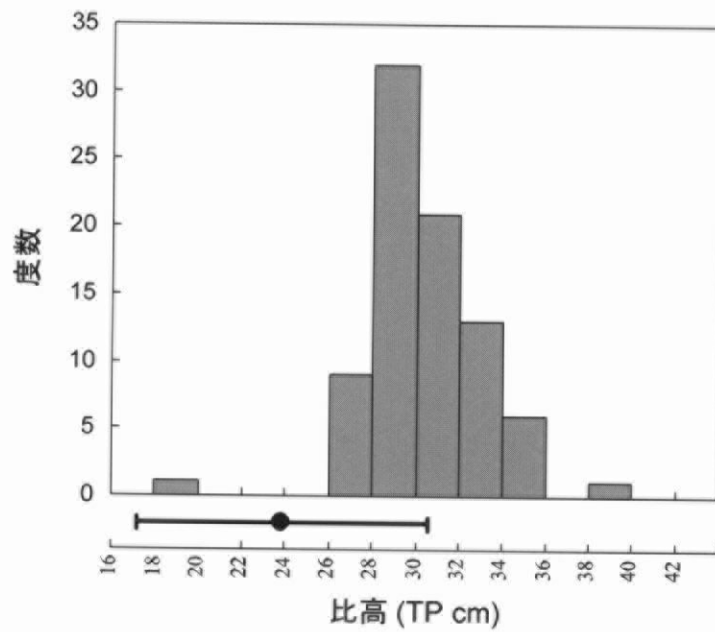


図6-2 再生事業地内の定着個体（2002年）の生育する比高の頻度分布と、霞ヶ浦の水位（TP cm、2002年4-10月）の平均値（±標準偏差）。なお、湖の管理目標水位はTP26cmである。

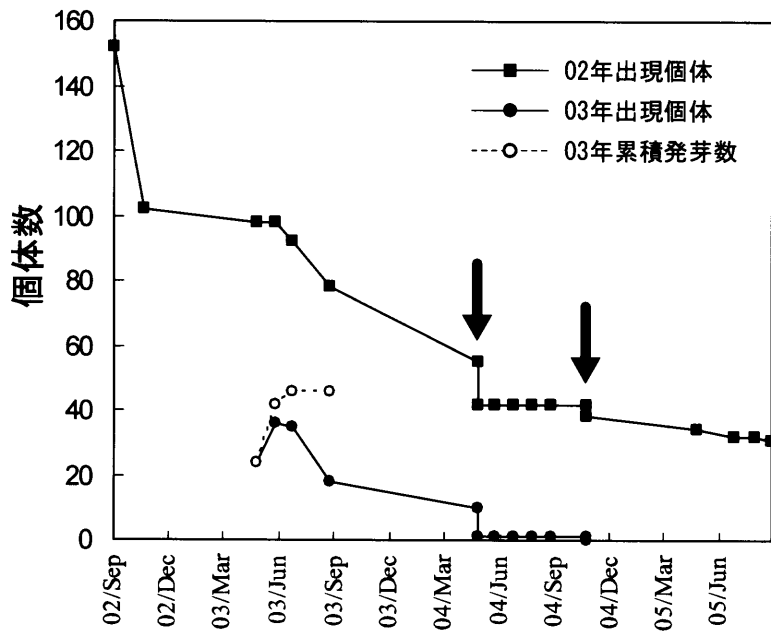


図6-3 再生事業地における板柵で囲まれた区画に生育するアサザの現存個体数の推移。2004年6月から継続的な抽水植物の刈り取り管理を開始し、7月に板柵の部分的除去を実施した。矢印は系統保存のための個体採取による個体数減少を示す。

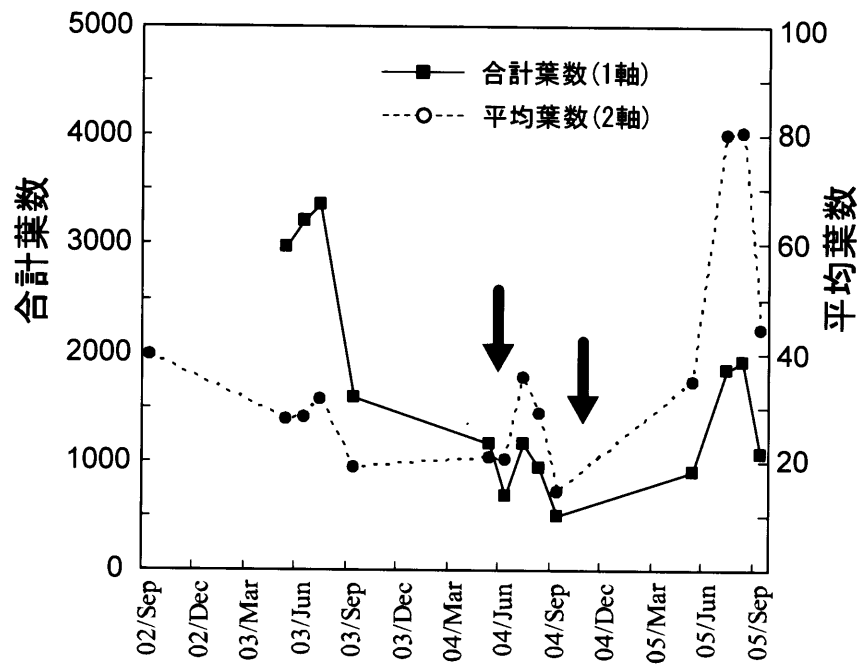
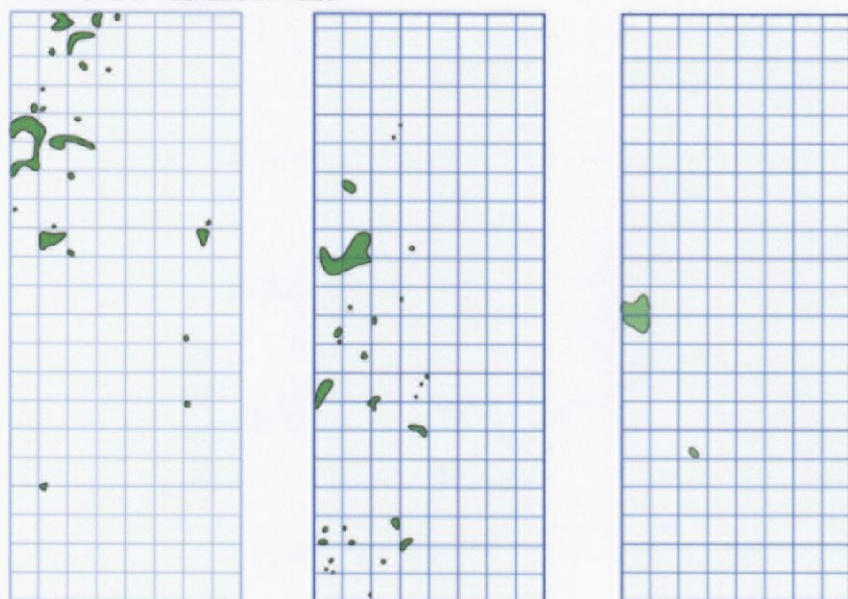


図6-4 再生事業地における板柵に囲まれた区画に生育するアサザの定着個体の合計葉数および平均葉数の推移。展葉により個体識別が不可能な場合は、複数個体からなるパッチとして葉数を記録した。2004年6月から継続的に周辺の抽水植物の刈り取りを実施した。矢印は系統保存のための個体の回収を行った時期を示す。

2004年7月（板柵除去前）



2005年7月（除去一年後）

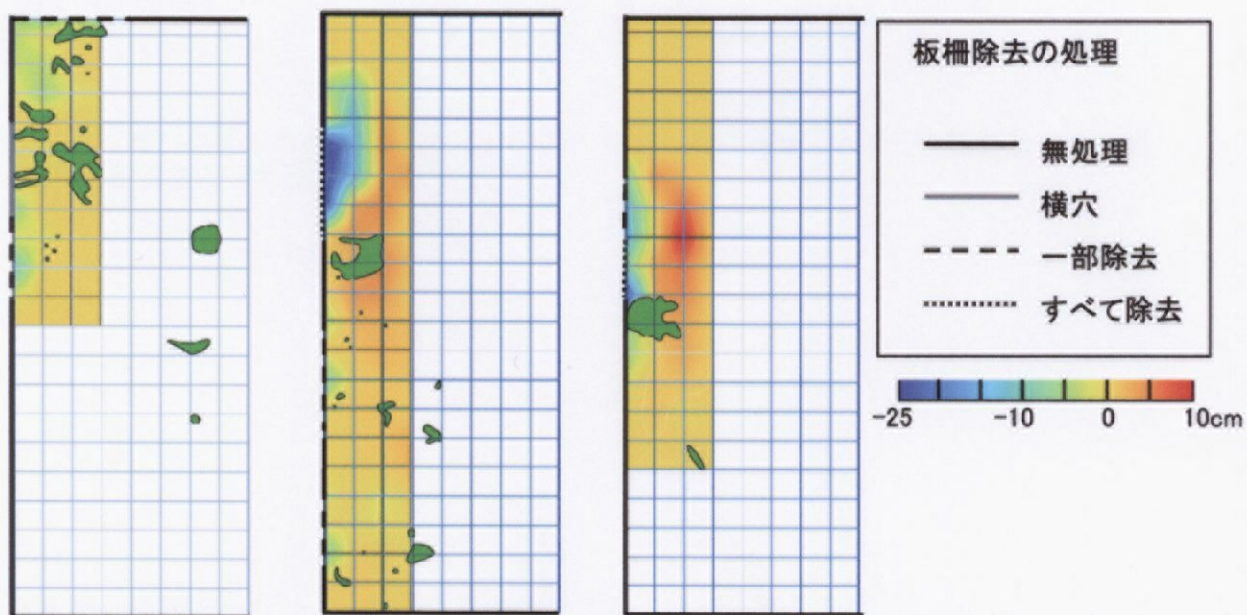


図6-5 消波構造物（板柵）の除去による比高変化と、アサザの展葉範囲の変化。なお、板柵の除去は2004年7月上旬に実施し、以下の3つの方法、A：横穴（板柵の側面に水中ドリルで複数の穴（ $\phi 5\text{cm}$ 、 20cm 間隔）を開ける）、B：一部除去（特定の範囲の板柵を部分的に除去する）、C：すべて除去（特定範囲の板柵をすべて除去する）、によって実施した。板柵内の比高は 1m グリッドの格子点で測定し、その変化はバイリニア法で補完して描写した。

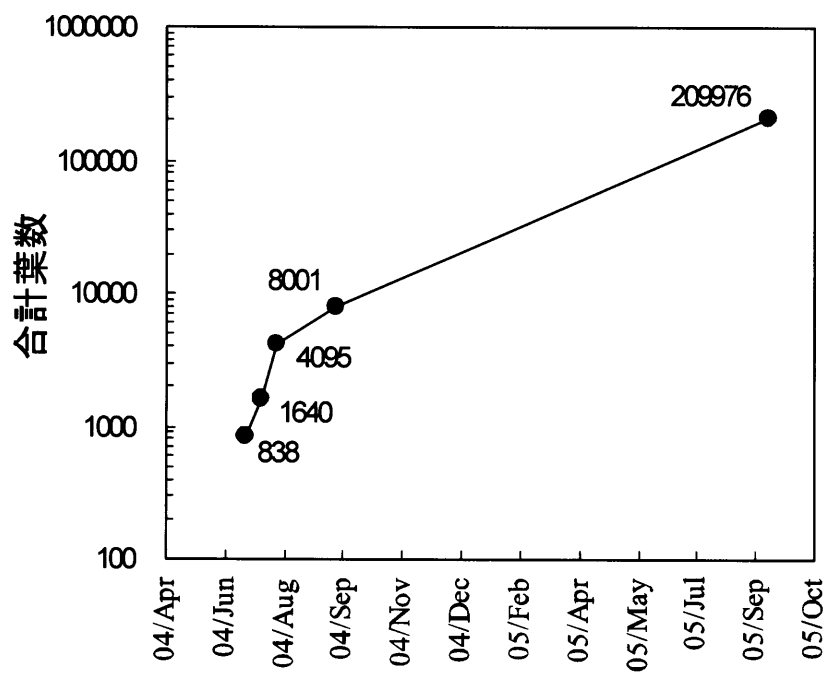


図6-6 湖へ移植した定着個体の合計葉数の推移。2004年9月以降の合計葉数は、展葉面積と葉密度の平均値から推定した。



写真6-1 湖への移植2年後の開花期（2005年9月）における定着個体の様子。

第7章 総合考察

現在膨大な数の種が絶滅の危機に瀕しており (IUCN 2004)、その保全のために各国でさまざまな絶滅危惧種の個体群再生事業が行われつつある (DEH 2005; Environment Canada 2005; JNCC 2005; USFWS 2005)。しかし、これまでのところそれらの事業の多くが十分な成果をあげていないことが指摘されてきた (Pavrick 1994; Primack 2002; Male & Bean 2005)。本研究は、霞ヶ浦で実施されている絶滅危惧植物アサザの個体群再生のとりくみと連携し、土壌シードバンクからの個体群再生に必要な生態・遺伝学的要因を解明するとともに、個体群再生に有効な手法や手順を実践的、順応的に検討した。

その結果、アサザの生活史の制限段階における環境要求性を解明するとともに、有性繁殖のプロセスを人為的補助手段により補完することで、部分的に個体群を再生することに成功した。また、本研究を通じて、絶滅危惧植物の個体群サイズと遺伝的多様性の回復の材料としての土壌シードバンクの有効性や、このような再生の実践における順応的なとりくみの有効性、個体群の再生における遺伝的要因の重要性が明らかにされた。

順応的な生活史補完アプローチの有効性

本研究では、アサザの個体群再生に「生活史補完アプローチ」を採用することで、生活史における制限段階とその環境要求性を解明し (第3章・第6章)、それを補完することで個体群サイズを回復させることに成功した (第6章)。そして、対象種の生態学的知見が不十分なもとで生活史補完アプローチによる再生をすすめる上では、仮説検証実験として再生を順応的に実践する手法が有効であることが示された (第3章、第6章)。

本研究では、霞ヶ浦のアサザ個体群の生活史において強い制限段階となっていた実

生定着のプロセスに必要な条件を解明するとともにそれを部分的に回復することができた。これまで行われてきた絶滅危惧植物の個体群再生・再導入の事業では、発芽や実生定着といった実生更新の実現に失敗した事業が多く報告されている (e.g. Primack 1996; van der Valk et al. 1999; Yetka & Galatowitsch 1999; Turnbull et al. 2000)。本研究の結果からは、それらの絶滅危惧植物の個体群再生にも、室内での発芽実験により対象種の発芽特性を把握し、それにもとづき発芽・実生定着セーフサイトを推測し、その仮説を検証する実験として順応的に再生を実践するなかでセーフサイトを解明・回復する、という一連の手順が有効である可能性が示唆される。

また本研究では、「実生定着」と「定着後の栄養成長」というアサザの生活史における2つの制限段階の環境要求性の検証をつうじて、アサザの有性繁殖プロセスの完結には、霞ヶ浦本来の「季節的水位変動パターン」という生態学的プロセスが重要であることが強く示唆された。植物の実生更新には、しばしば洪水や水位変動 (van der Valk & Davis 1978; Keddy & Reznicek 1986; Moore et al. 1989)、火事 (Holmgren et al. 2000; Quintana-Ascencio et al. 2003)、伝統的な植生管理 (Oostermeijer et al. 1994a; Bissels et al. 2004)、倒木 (Christy & Mack 1984; Callaway 1995) といった特定の生態学的プロセスが必要である。本研究の結果は、生活史における制限段階の環境要求性を詳細に検証することが、その種に重要な生態学的プロセスの解明にも寄与することを示唆している。そのような生態学的プロセスの検証には、研究者だけでは通常困難なスケールでの環境要因の制御・調整が必要となる。個体群再生のための事業が仮説検証実験として順応的に実施されていれば、それは生態系レベルでの大規模実験の機会としての意義も大きい (Walters & Holling 1990; Schreiber et al. 2004)。

そのような実験により検証された生態的プロセスは、その絶滅危惧植物が生育する生態系全体にとっても鍵となる重要な要因である可能性がある。なぜなら、絶滅危惧種はしばしば劣化・消滅した生態的プロセスに最も敏感に反応しているからである

(Noss 1990; Lambeck 1997; Hegland et al. 2001)。本研究からアサザの個体群動態には「水位の季節的変動パターン」が重要であることが示唆されたが、近年の研究からは、それは湖岸植生帯全体にとっても重要な生態学的プロセスであることが指摘されている (Budelsky & Galatowitsch 2000; Casanova & Brock 2000; Baldwin et al. 2001)。実際に霞ヶ浦においても、霞ヶ浦本来の春先の季節的水位低下が、アサザをはじめとする多くの湿地性植物・水生植物の実生更新にとって重要であることが明らかにされている (Nishihiro et al. 2004a, b)。絶滅危惧種の生活史における制限段階の環境要求性の詳細な検証は、生態系全体の保全に必要な知見の蓄積にも資すると考えられる。

ただし、仮説検証実験としての再生事業を実施する際には、不測の事態による個体群の絶滅を避けるため、最低限の基礎生態学的情報の収集や事前実験が特に重要である (第5章)。一方で、絶滅を回避するための事業の緊急性についても十分認識すべきであろう。順応的管理が採用されている生態系再生事業の多くは、開始から10年以上経過した現在でも計画段階にとどまっている (CROGEE 2003; Regional Ecosystem Office 2005; USDI 2005)。絶滅危惧種の保全のためには、絶滅が回避可能な期間に事業を実施し、本研究で実施したような頻繁で詳細な事業評価と管理内容の改善をおこなうことが肝心である。

土壌シードバンクの有効性

本研究の結果から、発芽・実生定着の環境要求性を適切に理解し、そのような環境を管理によって回復することで、残存する土壌シードバンクを用いて個体群サイズの回復 (第3章・第6章) や、失われた遺伝的多様性の部分的な回復 (第3章) が可能であることが示された。これまで土壌シードバンクは、特定の絶滅危惧植物の個体群サイズ (Aparicio & Guisande 1997; Fischer & Matthies 1998; Rowland & Maun

2001) や遺伝的多様性 (McCue & Holtsford 1998; Mahy et al. 1999) を回復する材料としてその有効性が指摘されてきたが、本研究はそのことを実証した数少ない事例である。湿地生態系では多くの植物が絶滅危惧種となっているが (環境庁 2000; Cronk & Fennessy 2001)、攪乱の卓越する湿地生態系では永続的シードバンクを形成する種が多いことから (Grime et al. 1981; Middleton 1999)、土壌シードバンクはそれらの種の個体群再生の材料としても有用である可能性が高い。

これまで絶滅危惧種の「残存個体群の保全」においては、遺伝子流動の頻度や遺伝的系譜の異なる保全単位 (Evolutionary Significant Unit) に配慮した管理の必要性が強調されてきた (Moritz 1994, 2000)。しかし、実際に行われている個体群の再生・再導入の分野では、「外交配弱勢が生じない範囲で可能な限り多様な遺伝子型を導入する」という方針が一般的であり、対象種本来の遺伝構造や進化的プロセスについてはほとんど配慮されてこなかった (Lesica & Allendorf 1999; Frankham et al. 2002; Perrow & Davy 2002)。生物多様性の保全という目標にかなった個体群再生を実施するためには、個体群の消滅後もその場に土壌シードバンクが残存している場合には、安易な個体の導入は避け、対象種の進化的プロセスへの影響を最小限にとどめることが可能な方策として、土壌シードバンクを最大限活用した再生をおこなうべきだろう。

土壌シードバンクの活用にあたっては、発芽や実生定着、その後の成長に必要な環境条件を詳細に検証するとともに、そのような条件を備えた「セーフサイト」を維持する生態的プロセスを解明することが重要であることが本研究から明らかとなった (第3章・第6章)。土壌シードバンクはその空間不均一性が非常に高いことや (Thompson 1986; Shimono et al. 2006)、種や環境によって永続性が大きく異なること (Baskin & Baskin 1998)、永続的シードバンクであっても生存力のある種子数は徐々に減少していくこと (Roberts & Feast 1973; Pywell et al. 2002) が知られている。本研究の結果からも、個体群再生の事業において土壌シードバンクを最大限活

用するためには、事前にその空間分布や永続性について十分把握した上で事業の実施箇所や実施時期、利用方法を選定することが重要であることが示された（第5章）。

個体群再生における遺伝的要因の重要性

本研究では、個体群再生における土壌シードバンクの有効性が示された一方で、遺伝的側面からみた課題も明らかとなった。マイクロサテライトマーカーを用いた遺伝解析の結果から、残存する土壌シードバンクは個体群の消滅直前に残存したごく少数の親間の交配に由来し、単一ジェネットの自殖子孫が特に優占していたことが明らかとなった（第4章）。さらに栽培実験による土壌シードバンク由来の実生の適応度成分の実測と自殖・他殖子孫との比較から、土壌シードバンクに由来する個体は過去の個体群ボトルネックの影響により、近交弱勢による適応度の低下が生じていることが明らかとなった（第4章）。

これまで衰退・縮小した絶滅危惧植物の個体群の存続性には、遺伝的要因よりもむしろ環境変動要因や人口統計学的変動要因による影響が重要であるとされてきた（Lande 1988; 1993）。個体数の縮小した野外個体群における適応度の低下は近年多く報告されているものの（e.g. Oostermeijer et al. 1994b; Fischer & Matthies 1998; Luijuten et al. 2000; Schmidt & Jensen 2000; Paschke et al. 2002）、それが近交弱勢や有害突然変異の固定による影響であることを実証した研究は非常に少なかった（Heschel & Paige 1995; Vergeer et al. 2003）。さらに、絶滅危惧種の保全という観点からは、それら適応度の低下した小さい個体群の「再生」が重要であるにも関わらず、その際に過去の個体群ボトルネックがもたらす遺伝的要因が及ぼす影響の重要性はほとんど検証されてこなかった（Oostermeijer 2000）。本研究の結果は、極端に衰退した個体群を再生する際には、近交弱勢などの遺伝的要因による影響を十分に考慮することが重要である事を強く示すものである。このことは残存する土壌シードバン

クから個体群を再生する場合に限ったことではなく、種子生産や実生定着が強く制限された状況で少数の成熟個体のみが残存しているような多くの多年性・他殖性の絶滅危惧植物の個体群（e.g. Oostermeijer 1994a; Friar et al. 2000; Luijten et al. 2000; Endels et al. 2004; Bissels et al. 2004）を再生する際にも同様に当てはまるものと考えられる。

さらに、第4章の遺伝解析と第5章の開花実験の結果からは、残存する土壌シードバンクに由来する個体の多くは異型花柱性の突然変異体である等花柱花ジェネットが優占しており、今後再生される個体群においてもその傾向が持続する可能性が示唆された。このことは、極端に衰退した個体群を再生する際には、遺伝的ボトルネックに起因する近交弱勢や有害遺伝子の固定などの影響だけでなく、遺伝的に支配された繁殖様式への影響についても評価し、必要な対策を講じることが重要であることを示唆している。

アサザ個体群再生への寄与と今後の課題

霞ヶ浦のアサザ個体群は1996年からの急速な衰退によって絶滅の危険性が非常に高い状態にあったが（西廣ほか2001; Uesugi et al. 2005）、本研究によって、限定的ではあるもののアサザの個体群サイズと遺伝的多様性双方を回復することに成功し、霞ヶ浦の個体群の保全に十分寄与する成果を得ることができた。さらにこの研究を通じて、「春先に低くその後上昇する」という霞ヶ浦本来の水位変動パターンが、アサザの生活史を通じて重要な生態学的プロセスであり、自立的に存続可能な個体群の再生にはその回復が不可欠であることが強く示唆された。

今後、湖水位の管理方針も含めた本格的な個体群再生計画を提案していくためには、水位条件に応じた個体群動態の反応や個体群の存続可能性を十分記述できる予測モデルの構築が欠かせない。そのためには、第3章で行ったような統計解析に耐えうる実

験的デザインで事業を実施する事により、各生活史段階の要求性を満たす環境条件のレンジを理解し、異なる管理への個体群の反応を正確に予測するための知見を得ることが重要であると考えられる。

存続可能なアサザ個体群を再生するうえで特に考慮されるべきことは遺伝的側面である。本研究の結果からは、残存する土壌シードバンクから個体群を再生することで失われた遺伝的多様性を部分的に回復することはできたものの、ボトルネック効果による遺伝的多様性の低下や強い近交弱勢の影響が明らかとなった（第4章）。残存する土壌シードバンクが保有する遺伝的多様性を確保し、過去の個体群ボトルネックによる近交弱勢や有害遺伝子の固定の影響を最小限にするためにも、実生のレスキューや系統保存、湖への株の移植などの方法で有性繁殖のプロセスを促すことが重要である。その際には、頻度の低い希少な対立遺伝子を保有する個体や、適法受粉に由来すると思われる個体を優占的に個体群の再生に活用することが重要であろう。本来の遺伝構造を攪乱しないと思われる同一湖盆内の個体から花粉添加や株の導入をおこなうことで人為的に遺伝子流動を促進することも、個体群の存続性や遺伝的な健全性を維持回復するためには重要であると思われる。また、本研究の結果からは、再生される個体群における等花柱花ジェネットの優占が示唆され、異型花柱性の崩壊の危険性が示された（第4章・第5章）。今後はそのような危険性に備えて短花柱型のジェネットを系統保存などにより確保するとともに、異型花柱性の遺伝様式や異型花柱性の存続に影響を及ぼす要因についてより詳細に検証することが必要である。

本研究の調査対象地をはじめとする多くの湖岸ではシードバンクから出現する実生は既にほとんど枯渇していた（第5章）。しかし、アサザの発芽が抑制される水中や土壌深層には、過去に個体群が健全であった頃に生産され、遺伝的多様性を保持している種子が永続的シードバンクとして残存しているかもしれない。早急にそれらの存在や空間分布を詳細に把握ことが重要であり、わずかでもそのような種子が残存して

いる場合には、それらを積極的に個体群再生に活用すべきである。また、土壌シードバンクの動態はアサザの個体群の存続性や遺伝的な多様性の保持において重要な要因であることが示唆された。土壌シードバンクの空間分布や異なる環境条件のもとでの永続性について、十分な予測が可能なモデルを構築するのに必要な知見を得るための野外調査や操作実験を実施することも今後の課題である。

今後も、個体群の再生のとりくみと密接に連携しながら、個体群統計学的・遺伝学的知見にもとづき順応的に再生の実践をすすめ、それを通じて持続可能な個体群の再生に必要な知見を蓄積していくことが不可欠である。

謝辞

本研究をおこなうにあたり、東京大学農学生命科学研究科の鷲谷いづみ教授には、霞ヶ浦におけるアサザの研究に携わる機会をいただいたことにはじまり、研究の計画、遂行、論文のとりまとめまで、終始丁寧なご指導と多大なご助言をいただきました。先生のご指導なくしては、本研究を完遂することはできませんでした。ここに記して厚く御礼申し上げます。東京大学農学生命科学研究科の武内和彦教授、井出雄二教授、加藤和弘助教授、津村義彦客員教授には、そのご専門から示唆に富むご指摘を数多く頂きました。ここに記して厚く御礼申し上げるとともに、ご指摘いただいた点については今後の研究においてさらに取り組んでいきたいと思えます。

東京大学農学生命科学研究科保全生態学研究室の西廣淳助手には、本研究全般にわたり終始ご丁寧なご指導と数多くの有益なご助言をいただいたほか、霞ヶ浦をはじめとする日本の自然への深い愛情と、生物多様性の保全に臨む真摯な姿勢を教えてくださいました。ここに記して心からの感謝の意を表します。

京都大学大学院農学研究科生態情報開発学研究室の上杉龍士博士には、マイクロサテライトマーカーを用いた遺伝解析実験においてご丁寧な指導をいただいたほか、野外実験、研究の計画やデータ解析、論文の取りまとめにおいて多くのご助言ご助力をいただきました。環境計画株式会社の丸井英幹氏には、過去のアサザの状況について多くの情報を頂いたほか、研究の構想につながる多くのご助言をいただきました。東京大学農学生命科学研究科保全生態学研究室の後藤章氏には、野外実験やアサザの保全に関わる活動において多大なご助力をいただくとともに、論文の取りまとめにあたり適切なお助言と暖かい励ましの言葉をいただきました。ここに記して厚く御礼申し上げます。

国土交通省霞ヶ浦河川事務所には、アサザ個体群の再生事業地や木原野外実験池での研究をおこなう機会を提供していただいたほか、現地でのアサザの保全活動にご協

力いただくとともに、霞ヶ浦の水位データやアサザの系統保存株の栽培場所などを提供していただきました。水資源機構霞ヶ浦開発総合管理所には、受粉実験に用いた株の栽培場所を提供して頂いたほか、株の育成・管理にも多大なご協力をいただきました。独立行政法人国土技術政策総合研究所には、系統保存株の栽培のための実験水路と開花実験のための圃場を提供いただきました。ここに記して感謝の意を表します。

国立環境研究所の石濱史子博士、下野綾子博士、そして東京大学農学生命科学研究科保全生態学研究室の角谷拓氏、本城正憲博士、石井潤博士、高橋一秋博士、柴山弓季博士、村中孝司博士をはじめとする保全生態学研究室の方々には、研究を進めるにあたり数多くの適切なお助言と、暖かい励ましをいただきました。独立行政法人森林総合研究所ゲノム解析研究室の皆様には、遺伝解析実験やデータ解析をおこなう上で多くのお助言とご助力をいただきました。飯島博氏、矢野徳也氏、川口浩範氏をはじめとするNPO法人アサザ基金の職員の方々には、多様な主体との協働の下に本研究の成果をアサザの個体群再生に還元するという、本研究の基盤ともなるさまざまな貴重な機会を提供していただいたほか、アサザの保全に関わる多くの活動にご協力いただくとともに、霞ヶ浦の生態系の保全に対する情熱を伝えて頂きました。茨城県江戸崎町立鳩崎小学校の先生と生徒の方々には、5年間にわたり現地のアサザの保全の実践にご協力頂きました。川口建設の川口明氏とそのご家族には、宿泊先と温かい家庭料理を提供して頂いたほか、多くの励ましの言葉をいただき、野外調査にあたってさまざまな形でご助力いただきました。また、武藤征支氏をはじめとする茨城県江戸崎町・麻生町、千葉県小見川町の漁師の方々には、過去のアサザの分布や現在の状況に関するさまざまな有益な情報をいただきました。ここに記して厚く御礼申し上げます。

本研究は、このような多くの方々のご協力、ご助言、激励に支えられて遂行できたものです。この場をお借りして、改めて厚くお礼申し上げます。

摘要

近年、世界中で多くの植物種が絶滅の危機に瀕しており、その個体群再生の実践に寄与する保全生態学的知見の蓄積および具体的な技術や管理手法の確立が求められている。本研究は、霞ヶ浦において市民・行政・研究者の協働によって実施されている絶滅危惧植物アサザの個体群再生のとりくみと連携し、土壌シードバンクからの個体群再生に必要な生態・遺伝学的要因を解明するとともに、実践を通じて個体群再生に有効な手法や手順を検討したものである。

第1章では、研究の背景となる絶滅危惧種の個体群の保全と再生に関わる保全生態・遺伝学的知見を整理した。

絶滅危惧植物の多くが個体群サイズの縮小した状態で残存しており、それらはさまざまな決定論的・確率論的要因が互いに絶滅を加速しあう「絶滅の渦」に巻き込まれている。個体群を再生して絶滅を回避するためには、個体群の存続に影響を及ぼす個体群統計学的要因と遺伝的要因の双方を理解することが欠かせない。絶滅危惧種の保全・再生は緊急性が高い一方で不確実性が高いため、現段階での最良の知見にもとづき実践を進め、それを通じて知見を蓄積していく順応的管理が有効であると思われる。また、絶滅危惧植物の個体群とその遺伝的多様性の再生の材料としては、地上個体群の消滅後も残存している可能性のある土壌シードバンクが有用であると期待される。

第2章では研究対象種のアサザの生態と、保全上の観点から日本における現状を整理した。

アサザは、かつては日本各地の湖沼やため池に広く分布していた多年性浮葉植物である。しかし、近年急速に衰退し、2003年の時点で確認された個体群数は全国でわずか67、その個体数は61ジェネットにすぎない。霞ヶ浦の個体群は、比較的多くのジェ

ネットが残存し、有性繁殖に必要な長花柱花・短花柱花の両花型が全国で唯一確認される個体群である。しかし、この個体群も湖の水位操作が強化された1996年頃から急激な衰退が進行し、2000年までに局所個体群数は34から14に、残存クローン数は19にまで減少した。霞ヶ浦南西岸の江戸崎町「鳩崎地区」の湖岸には、かつて複数花型からなるアサザ個体群が存在していたが、1998年に消滅した。その後も土壌シードバンク（土壌中の生存種子集団）から実生が出現しているが、これらはすべて定着に失敗している。個体群の絶滅を回避し、その遺伝的多様性を維持するには、有性繁殖に関わる各生活史段階の環境要求性を明らかにし、その条件を保障することで個体数の回復を促す必要がある。その際、遺伝的な現状を把握し、遺伝的側面も配慮した再生計画を立案することがのぞまれる。

第3章では、土壌シードバンクからの個体群の再生の前提となる、アサザのセーフサイトの環境条件を小規模な再生実験によって検討した結果について述べた。

アサザの発芽と実生定着に必要な「セーフサイト」は、アサザの発芽特性と霞ヶ浦の過去の水位変動パターンから、「春先の季節的水位低下で湖岸に露出する裸地的環境」であると推測されている。2002年に鳩崎地区の湖岸において、この仮説を検証しつつ実際に実生更新を促す目的で小規模な再生実験を実施した。現在の湖岸では利水を目的とした水位操作により春先の水位低下が生じないため、仮説上のセーフサイトの条件を含むように波浪条件や冠水頻度、光条件の変異幅を人為的に拡張し、導入した実生の生存と成長を比較することで仮説を検証した。その結果、実生の生存には冠水期間と光条件の両方が強く影響し、調査期間中の冠水期間が30%以下、相対光量子密度が50%以上の環境でのみ、75%以上の実生が定着した。このことは、アサザのセーフサイトは春先の水位低下で出現する裸地的環境であるという仮説を支持するものであり、自然の実生更新のためには過去の季節的水位変動パターンの回復が重要であ

ることが示唆された。また実験を通じて計136個体を定着させることに成功し、個体群再生の材料としての土壌シードバンクの有効性が強く示唆された。

第4章では、土壌シードバンクから再生される実生集団における近交弱勢の影響を、遺伝解析と栽培実験によって検討した結果について述べた。

前章の結果により実生の定着を促進することができたが、残存するシードバンクの大半が個体群消滅直前に残存した個体により生産されたものであれば、最後まで残存していた等花柱花ジェネットの自殖子孫が優占している可能性が高い。そこで、2003年に土壌シードバンクから出現した実生（n=190）を湖岸3ヶ所（鳩崎・古渡・稻荷鼻）から採取し、(1) 受粉実験により作成した自殖および他殖由来の子孫を対照として、それらの実生の生活史初期段階における適応度成分を定量的に評価し、(2) 遺伝マーカーを用いた解析によりシードバンクを生産した親個体の数や交配時の自殖・近親交配の程度を推定することで、再生される個体群における近交弱勢の影響を評価した。

遺伝解析の結果からは、実生集団はわずか2から8個体の親に由来し、2つの集団において等花柱花ジェネットの自殖に由来する実生が圧倒的に優占（古渡86.8%、稻荷鼻94.7%）していることが判明した。しかし、地上部個体群からすでに失われている対立遺伝子をもつ実生も59個体（全体の31%）確認された。主に自殖由来と考えられるそれらの実生のバイオマスや相対成長率などの適応度成分は、自殖子孫と同程度であった。このことから、縮小した個体群の再生にあたっては過去の個体群ボトルネックに起因する遺伝的影響を十分に考慮することの重要性が示された。

第5章では、アサザの個体群再生の実践に先だって必要な各生活史段階における基礎的な生態学的知見を得るための研究について記した。

残存する土壌シードバンクは、個体群サイズ（第3章）や遺伝的多様性（第4章）の

回復の材料として有効であることが示された。局所個体群が近年消滅した湖内の他の湖岸におけるシードバンクを活用した再生の可能性を、各地点の湖岸における実生発生密度とその経年変化を調査することで検討した。湖岸での実生発生密度は2ヶ所（鳩崎・古渡）を除いて極めて低かった。また、鳩崎での実生発生密度は個体群消滅直後の1999年の43.4個体/m²から2005年には1.1個体/m²まで指数関数的に減少した。古渡においても今後出現する実生数は100個体以下となる可能性が大きく、すでに再生事業が行われている鳩崎以外の場所では、遺伝的多様性を保存するために実生を採取して系統保存することの重要性が示唆された。

現在の水位条件でも実生定着を促すことができるものの（第3章）、定着後には季節的な水位上昇が生じない。水位条件が定着後の成長に及ぼす影響を評価するため、野外実験池での栽培実験により異なる水位条件における定着個体の成長を比較した。その結果、非冠水条件では走出枝伸長や成長が強く抑制された。定着後の栄養成長には冠水条件での生育が必須であることが示された。

霞ヶ浦における残存シードバンクは等花柱花の自殖子孫が優占的であり（第4章）、次世代以降における等花柱花の優占が懸念される。栽培実験により各花型の自殖子孫とシードバンク由来の個体の花型比を調査した。シードバンク由来の個体での等花柱花個体の優占が認められた。このことから再生される個体群における異型花柱性の崩壊が懸念される。

第6章では、霞ヶ浦の湖岸植生帯緊急保全対策事業の一環として2000年から鳩崎地区の湖岸で実施されているアサザ個体群の再生事業において、仮説検証のための科学的実験と位置付けて事業を実施する「順応的管理」を適用することで、アサザ個体群の再生・維持に必要な科学的知見を蓄積しつつ個体群の再生をすすめた研究の成果をまとめた。

実生定着セーフサイトとして推測される「波浪や冠水の影響の少ない裸地的環境」が、湖岸200mの範囲に土木工学的に整備された。一方で、事業の不確実性に備えて実生の系統保存がおこなわれた。2002年には267個体の定着個体が確認されたが、定着後の水位上昇が生じないことや抽水植物の優占による裸地的環境の消失により、2年後には生存数は65個体まで減少した。

第5章で得られた知見にもとづいて、(1)適度な波浪により定着個体が生育する場の比高の低下を促す処理および、(2)系統保存株の湖への移植という手法により、冠水条件での定着後の定着を実現する新たな管理を2004年から実施した。その結果、(1)の手法では地形変化は限定的であり浮葉型での生育を実現できなかったが、(2)の手法では、すべての個体が生残して開花に十分なサイズまで成長し、種子生産とともに近隣の湖岸での実生の出現が確認された。

生活補完アプローチを順応的管理の下で実施したことで、アサザの各生活史段階の環境要求性に関する知見が得られ、一部ではあるが実生更新を実現させることができた。しかし、自立的に有性繁殖が可能な個体群の再生には、霞ヶ浦本来の水位変動パターンの回復をまたなくてはならない。

第7章では本研究から得られた絶滅危惧植物の個体群再生に寄与する知見を総合的に整理した。

本研究では、アサザの生活史の各段階における制限要因と生活史全体の環境要求性を解明するとともに、有性繁殖のプロセスを人為的補助手段により補完することで、部分的に個体群を再生することに成功した。また、本研究を通じて、絶滅危惧植物の個体群サイズと遺伝的多様性の回復の材料としての土壌シードバンクの有効性や、このような再生の実践における順応的なたりくみの有効性、個体群の再生における遺伝的要因の重要性が明らかにされた。

引用文献

- Adams VM, Marsh DM, Knox JS (2005) Importance of the seed bank for population viability and population monitoring in a threatened wetland herb. *Biological Conservation*, **124**, 425-436
- Aparicio A, Guisande R (1997) Replenishment of the endangered *Echinospartum algibicum* (Genisteae, Fabaceae) from the soil seed bank. *Biological Conservation*, **81**, 267-273
- Baker HG (1966) The evolution, functioning, and breakdown of heteromorphic incompatibility systems- I. the Plumbaginaceae. *Evolution*, **20**, 349-368
- Baldwin AH, Egnatovich MS, Clarke E (2001) Hydrologic change and vegetation of tidal freshwater marshes: field, greenhouse, and seed-bank experiments. *Wetlands*, **21**, 519-531
- Balloux F (2004) Heterozygote excess in small populations and the heterozygote-excess effective population size. *Evolution*, **58**, 1891-1900
- Barrett SC (1992) *Evolution and function of heterostyly: monographs on theoretical and applied genetics*. Springer Verlag, Berlin
- Barrett SC, Kohn JR (1991) Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: implications for conservation. In: *Genetics and conservation of rare plants* (eds. Falk DA, Holsinger KE), pp 3-30. Oxford University Press, New York
- Barrett SCH (1979) Evolutionary breakdown of tristylly in *Eichhornia crassipes* (Mart) solms (water hyacinth). *Evolution*, **33**, 499-510
- Baskin CC, Baskin JM (1998) *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press, London
- Bataillon TM, David JL, Schoen DJ (1996) Neutral genetic markers and conservation genetics: simulated germplasm collections. *Genetics*, **144**, 409-417
- Bissels S, Hölzel N, Otte A (2004) Population structure of the threatened perennial *Serratula tinctoria* in relation to vegetation and management. *Applied Vegetation Science*, **7**, 267-274
- Block WM, Franklin AB, Ward JP, Ganey JL, White GC (2001) Design and implementation of monitoring studies to evaluate the success of ecological restoration on wildlife. *Restoration Ecology*, **9**, 293-303

- Brigham CA, Power AG, Hunter A (2002) Evaluating the internal consistency of recovery plans for federally endangered species. *Ecological Applications*, 12, 648-654
- Brock TCM, Arts GHP, Goossen ILM, Rutenfrans AHM (1983a) Structure and annual biomass production of *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze (Menyanthaceae) [Aquatic plants]. *Aquatic Botany*, 17, 167-188
- Brock TCM, Bongaerts MCM, Heijnen GJMA, Heijthuijsen JHFG (1983b) Nitrogen and phosphorus accumulation and cycling by *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze (Menyanthaceae) [Aquatic plants taken from water samples]. *Aquatic Botany*, 17, 189-214
- Brock TCM, van der Velde G (1996) Aquatic macroinvertebrate community structure of a *Nymphoides peltata*-dominated and macrophyte-free site in an oxbow lake. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, 30, 151-163
- Brown SC, Bedford BL (1997) Restoration of wetland vegetation with transplanted wetland soil: an experimental study. *Wetlands*, 17, 424-437
- BSEP (Black Sea Environment Programme) (1997) *Black Sea Red Data Book*. Available from <http://www.lefo.ro/iwlearn/bsein/redbook/index.htm> <accessed December 2005>
- Budelsky RA, Galatowitsch SM (2000) Effects of water regime and competition on the establishment of a native sedge in restored wetlands. *Journal of Applied Ecology*, 37, 971-985
- Cabin RJ (1996) Genetic comparisons of seed bank and seedling populations of a perennial desert mustard, *Lesquerella fendleri*. *Evolution*, 50, 1830-1841
- Callaway RM (1995) Positive interactions among plants. *Botanical Review*, 61, 306-349
- Casanova MT, Brock MA (2000) How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? *Plant Ecology*, 147, 237-250
- Charlesworth B, Charlesworth D (1979) Maintenance and breakdown of distyly. *American Naturalist*, 114, 499-513
- Charlesworth D, Charlesworth B (1987) Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 237-268
- Christy EJ, Mack RN (1984) Variation in demography of juvenile *Tsuga*

- heterophylla* across the substratum mosaic. *Journal of Ecology*, 72, 75-91
- Clark JAC, Hoekstra JM, Boersma PD (2003) Improving U.S. Endangered Species Act recovery plans: Key findings and recommendations of the SCB recovery plan project. *Conservation Biology*, 16, 1510-1519
- Cohen D (1966) Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology*, 12, 119-129
- Cohen D (1967) Optimizing reproduction in a randomly varying environment when a correlation may exist between the conditions at the time a choice has to be made and the subsequent outcome. *Journal of Theoretical Biology*, 16, 1-14
- Comiskey JA, Dallmeier F, Alonso A (2000) Framework for assessment and monitoring of biodiversity. In: *Encyclopedia of biodiversity* (ed. Levin S), pp 63-73. Academic Press, London
- Cook CDK (1990) Seed dispersal of *Nymphoides peltata* (S.G. Gmelin) O. Kuntze (Menyanthaceae). *Aquatic Botany*, 37, 325-340
- Coops H, van der Velde G (1995) Seed dispersal, germination and seedling growth of six helophyte species in relation to water-level zonation. *Freshwater Biology*, 34, 13-20
- Coops H, van der Velde G (1996) Impact of hydrodynamic changes on the zonation of helophytes. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, 30, 165-173
- Cornuet JM, Luikart G (1996) Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics*, 144, 2001-2014
- Costanza R, d'Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill RV, Paruelo J, Raskin RG, Sutton P, van den Belt M (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, 253-260
- Courchamp F, Clutton-Brock T, Grenfell B (1999) Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 405-410
- CROGEE (Committee on Restoration of the Greater Everglades Ecosystem) (2003) *Adaptive monitoring and assessment for the Comprehensive Everglades Restoration Plan*. National Academic Press, Washington D.C.
- Cronk JK, Fennessy MS (2001) *Wetland plants: biology and ecology*. Lewis Publishers, New York

- Darwin C (1877) *The different forms of flowers on plants of the same species*. John Murray, London
- DeAngelis DL, Gross LJ, Huston MA, Wolff WF, Fleming DM, Comiskey EJ, Sylvester SM (1998) Landscape modeling for everglades ecosystem restoration. *Ecosystems*, 1, 64-75
- DEH (Department of the Environment and Heritage, Australian Government) (2005) *Environment Protection and Biodiversity Conservation Act 1999*. Available from <http://www.deh.gov.au/epbc/index.html/> <accessed December 2005>
- DeMauro MM (1994) Development and implementation of a recovery program for the federal threatened Lakeside daisy (*Hymenoxys acaulis* var. *glabra*). In: *Restoration of endangered species: conceptual issues, planning, and implementation*, pp 298-321. Cambridge University Press, New York
- Doak DF, Thomson D, Jules ES (2002) Population viability analysis for plants: understanding the demographic consequences of seed bank for population health. In: *Population viability analysis* (eds. Beissinger SB, McCullough DR), pp 312-337. The University of Chicago Press, London
- Dowrick VP (1956) Heterostyly and homostyly in *Primula obconica*. *Heredity*, 10, 219-236
- Dudash MR (1990) Relative fitness of selfed and outcrossed progeny in a self-compatible, protandrous species, *Sabatia angularis* L. (Gentianaceae) : a comparison in three environments. *Evolution*, 44, 1129-1139
- Eckert CG, Barrett SCH (1992) Stochastic loss of style morphs from populations of tristylous *Lythrum salicaria* and *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Evolution*, 46, 1014-1029
- Eckert CG, Barrett SCH (1994) Post-pollination mechanisms and the maintenance of outcrossing in self-compatible, tristylous, *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Heredity*, 72, 396-411
- Eckert CG, Manicacci D, Barrett SCH (1996) Genetic drift and founder effect in native versus introduced populations of an invading plant, *Lythrum salicaria* (Lythraceae). *Evolution*, 50, 1512-1519
- Endels P, Jacquemyn H, Brys R, Hermy M (2004) Impact of management and habitat on demographic traits of *Primula vulgaris* in an agricultural landscape. *Applied Vegetation Science*, 7, 171-182

- Environment Canada, Government of Canada (2005) *Species At Risk Act: public registry*. Available from <http://www.sararegistry.gc.ca/> <accessed December 2005>
- Fischer M, Matthies D (1998) Experimental demography of the rare *Gentianella germanica*: seed bank formation and microsite effects on seedling establishment. *Ecography*, **21**, 269-278
- Frankham R (1995a) Effective population size/adult population size ratios in wildlife: review. *Genetical Research*, **66**, 95-107
- Frankham R (1995b) Inbreeding and extinction: a threshold effect. *Conservation Biology*, **9**, 792-799
- Frankham R, Ballou JD, Briscoe DA (2002) *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University Press, Cambridge
- Franklin IR (1980) Evolutionary change in small populations. In: *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective* (eds. Soulé ME, Wilcox BA), pp 135-150. Sinauer Associates, Sunderland
- Friar EA, Ladoux T, Roalson EH, Robichaux RH (2000) Microsatellite analysis of a population crash and bottleneck in the Mauna Kea silversword, *Argyroxiphium sandwicense* ssp. *sandwicense* (Asteraceae), and its implications for reintroduction. *Molecular Ecology*, **9**, 2027-2034
- Galatowitsch SM, van der Valk AG (1996) The vegetation of restored and natural prairie wetlands. *Ecological Applications*, **6**, 102-112
- Gaston KJ (1991) The magnitude of global insect species richness. *Conservation Biology*, **5**, 283-296
- Gilpin ME, Soulé ME (1980) Minimum viable populations: processes of species extinction. In: *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective* (ed. Soulé ME, Wilcox BA), pp 19-34. Sinauer, Sunderland
- Goodnight KF, Queller DC (1999) Computer software for performing likelihood tests of pedigree relationship using genetic markers. *Molecular Ecology*, **8**, 1231-1234
- Goudet J (2001) *FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (ver 2.9.3)*. Available from <http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm> <accessed December 2005>
- Gray AN (2000) Adaptive ecosystem management in the Pacific Northwest: a case

- study from Coastal Oregon. *Conservation Ecology*, 4, 6. [online]
- Griffith AB, Forseth IN (2003) Establishment and reproduction of *Aeschynomene virginica* (L.) (Fabaceae) a rare, annual, wetland species in relation to vegetation removal and water level. *Plant Ecology*, 167, 117-125
- Grime JP, Mason G, Curtis AV, Rodman J, Band SR, Mowforth MAG, Neaal AM, Shaw S (1981) A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology*, 69, 1017-1059
- Groom MJ (1998) Allee effects limit population viability of an annual plant. *American Naturalist*, 151, 487-496
- Grosse W (1996) Pressurised ventilation in floating-leaved aquatic macrophytes. *Aquatic Botany*, 54, 137-150
- Grosse W, Mevi-Schuetz J (1987) A beneficial gas transport system in *Nymphoides peltata*. *American Journal of Botany*, 74, 947-952
- Grubb PJ (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52, 107-145
- Glück H (1924) *Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. IV. Untergetauchte und Schwimmblattflora*. Gustav Fischer, Jenap.
- Hanski I, Gaggiotti OE (2004) *Ecology, genetics and evolution of metapopulations*. Academic Press, London
- Hanski I, Moilanen A, Gyllenberg M (1996) Minimum viable metapopulation size. *American Naturalist*, 147, 527-541
- Harper JL (1977) *Population biology of plants*. Academic Press, London
- Harvey E, Hoekstra JM, O'Connor RJ, Fagan WF (2002) Recovery plan revisions: progress or due process? *Ecological Applications*, 12, 682-689
- Hawksworth DL (1991) *The biodiversity of microorganisms and invertebrates: its role in sustainable agriculture*. CAB International, Wallingford
- HCB NASB (Herbarium of the Central Botanical Gardens of the NAS of Belarus) (2004) *Red Data Book of Republic of Belarus*. Available from <http://hbc.bas-net.by/plantae/> <accessed December 2005>
- Hegland SJ, van Leeuwen M, Oostermeijer JGB (2001) Population structure of *Salvia pratensis* in relation to vegetation and management of Dutch dry floodplain grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 38, 1277-1289

- Heschel MS, Paige KN (1995) Inbreeding depression, environmental stress, and population size variation in scarlet gilia (*Ipomopsis aggregata*). *Conservation Biology*, **9**, 126-133
- Heywood VH, Iriondo JM (2003) Plant conservation: old problems, new perspectives. *Biological Conservation*, **113**, 321-335
- Hill WG, Robertson A (1966) The effect of linkage on limits to artificial selection. *Genetical Research*, **8**, 269-294
- Hoekstra JM, Clark JA, Fagan WF, Boersma PD (2002) A comprehensive review of Endangered Species Act recovery plans. *Ecological Applications*, **12**, 630-640
- Hoffman AA, Parsons PA (1997) *Extreme environmental change and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge
- Holling CS (1978) *Adaptive environmental assessment and management*. John Wiley & Sons, New York
- Holmgren M, Segura AM, Fuentes ER (2000) Limiting mechanisms in the regeneration of the *Chilean matorral*: experiments on seedling establishment in burned and cleared mesic sites. *Plant Ecology*, **147**, 49-57
- Holub J, Procházka F (2000) Red list of vascular plants of the Czech Republic -2000. *Preslia*, **72**, 187-230
- Hufford KM, Mazer SJ (2003) Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of ecological restoration. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**, 147-155
- Husband BC, Schemske DW (1996) Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. *Evolution*, **50**, 54-70
- Imrie BC, Kirkman CJ, Ross DR (1971) Computer simulation of a sporophytic self-incompatible breeding system. *Australian Journal of Biological Sciences*, **25**, 343-349
- Innes J, Hay R, Flux I, Bradfield P, Speed H, Jansen P (1999) Successful recovery of North Island kokako *Callaeas cinerea wilsoni* populations, by adaptive management. *Biological Conservation*, **87**, 201-214
- ISSG (Invasive Species Specialist Group, IUCN) (2005) *Global invasive species database*. Available from <http://www.issg.org/database/> <accessed December 2005>

- IUCN (International Union for the Conservation of Nature and Natural Resource) (2004) *IUCN red list of threatened species*, Gland, Switzerland.
- JNCC (Joint Nature Conservation Committee) (2005) *UK Biodiversity Action Plan*. Available from <http://www.ukbap.org.uk/> <accessed December 2005>
- Jordan RA, Hartman JM (1995) Safe sites and the regeneration of *Clethra alnifolia* L. (Clethraceae) in wetland forests of central New Jersey. *American Midland Naturalist*, **133**, 112-123
- Kalish S, McPeck MA (1992) Demography of an age-structured annual: resampled projection matrices, elasticity analysis, and seed bank effects. *Ecology*, **73**, 1082-1093
- Keddy PA, Reznicek AA (1986) Greatlakes vegetation dynamics: the role of fluctuating water levels and buried seeds. *Journal of Great Lakes Research*, **12**, 25-36
- Keller LF, Waller DM (2002) Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 230-241
- Kirkpatrick M, Jarne P (2000) The effects of a bottleneck on inbreeding depression and the genetic load. *American Naturalist*, **155**, 154-167
- Koch M, Huthmann M, Bernhardt KG (2003) *Cardamine amara* L. (Brassicaceae) in dynamic habitats: genetic composition and diversity of seed bank and established populations. *Basic and Applied Ecology*, **4**, 339-348
- Konovalov DA, Manning C, Henshaw MT (2004) KINGROUP: a program for pedigree relationship reconstruction and kin group assignments using genetic markers. *Molecular Ecology Notes*, **4**, 779-782
- Lambeck RJ (1997) Focal species: a multi-species umbrella for nature conservation. *Conservation Biology*, **11**, 849-856
- Lande R (1988) Genetics and demography in biological conservation. *Science*, **241**, 1455-1460
- Lande R (1993) Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *American Naturalist*, **142**, 911-927
- Lande R (1994) Risk of population extinction from fixation of new deleterious mutations. *Evolution*, **48**, 1460-1469
- Lande R (1995) Mutation and conservation. *Conservation Biology*, **9**, 782-791

- Lande R, Schamske DW, Schultz ST (1994) High inbreeding depression, selective interference among loci, and the threshold selfing rate for purging recessive lethal mutations. *Evolution*, **48**, 965-978
- Lande R, Shannon S (1996) The role of genetic variation in adaptation and population persistence in a changing environment. *Evolution*, **50**, 434-437
- Latvian Environment Data Centre (2000) *Biodiversity in Latvia*. Available from <http://enrin.grida.no/biodiv/biodiv/national/latvia/index.htm> <accessed December 2005>
- Lawler JJ, Campbell SP, Guerry AD, Kolozsvary MB, O'Connor RJ, Seward LCN (2002) The scope and treatment of threats in endangered species recovery plans. *Ecological Applications*, **12**, 663-667
- Lenssen JP, Dolle GE, Blom CWPM (1998) The effect of flooding in the recruitment of reed marsh and tall forb plant species. *Plant Ecology*, **139**, 13-23
- Lesica P, Allendorf FW (1999) Ecological genetics and the restoration of plant communities: mix or match? *Restoration Ecology*, **7**, 42-50
- Levin DA (1990) The seed bank as a source of genetic novelty in plants. *American Naturalist*, **135**, 563-572
- Liu GH, Zhou J, Huang DS, Li W (2004) Spatial and temporal dynamics of a restored population of *Oryza rufipogon* in Huli Marsh, South China. *Restoration Ecology*, **12**, 456-463
- Luijten SH, Dierick A, Gerard J, Oostermeijer JGB, Raijmann LEL, den Nijs HCM (2000) Population size, genetic variation, and reproductive success in a rapidly declining, self-incompatible perennial (*Arnica montana*) in The Netherlands. *Conservation Biology*, **14**, 1776-1787
- Lynch M (1991) The genetic interaction of inbreeding depression and outbreeding depression. *Evolution*, **45**, 622-629
- Lynch M, Conery J, Burger R (1995) Mutation accumulation and extinction of small populations. *American Naturalist*, **146**, 489-518
- Madsen C (1986) Wetland restoration: a pilot project. *Journal of Soil and Water Conservation*, **41**, 159-160
- Madsen T, Shine R, Olsson M, Wittzell H (1999) Restoration of an inbred adder population. *Nature*, **402**, 34-35

- Mahy G, Vekemans X, Jacquemart AL (1999) Patterns of allozymic variation within *Calluna vulgaris* populations at seed bank and adult stages. *Heredity*, 82, 432-440
- Male TD, Bean MJ (2005) Measuring progress in US endangered species conservation. *Ecology Letters*, 8, 986-992
- Marion L, Paillisson JM (2003) A mass balance assessment of the contribution of floating-leaved macrophytes in nutrient stocks in an eutrophic macrophyte-dominated lake. *Aquatic Botany*, 75, 249-260
- Marshall DL, Ellstrand NC (1986) Sexual selection in *Raphanus sativus*: experimental data on nonrandom fertilization, maternal choice, and consequences of multiple paternity. *American Naturalist*, 127, 446-461
- Marshall TC, Slate J, Kruuk LEB, Pemberton JM (1998) Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular Ecology*, 7, 639-655
- Marui, H. (1993) *Conservation biology of Nymphoides peltata (Gmel.) O. Kuntze in Lake Kasumigaura*. master's thesis, Tsukuba University.
- McCue KA, Holtsford TP (1998) Seed bank influences on genetic diversity in the rare annual *Clarkia springvillensis* (Onagraceae). *American Journal of Botany*, 85, 30-36
- MEA (Millennium Ecosystem Assessment) (2005) *Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis*. World Resource Institute, Washington
- Meagher S (1999) Genetic diversity and *Capillaria hepatica* (Nematoda) prevalence in Michigan deer mouse populations. *Evolution*, 53, 1318-1324
- Menges ES (1991) The application of minimum viable population theory to plants. In: *Genetics and conservation of rare plants* (eds. Falk DA, Holsinger KE), pp 45-61. Oxford University Press, New York
- Menges ES (2000) Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 51-56
- Middleton B (1999) *Wetland restoration: flood pulsing and disturbance dynamics*. John Wiley & Sons, New York
- Middleton BA (1995) Seed banks and species richness potential of coal slurry ponds reclaimed as wetland. *Restoration Ecology*, 3, 311-318
- Miller PS, Hedrick PW (2001) Purging of inbreeding depression and fitness decline

in bottlenecked populations of *Drosophila melanogaster*. *Journal of Evolutionary Biology*, **14**, 595-601

Moore DRJ, Keddy PA (1988) Effects of water depth gradient on the germination of lakeshore plants. *Canadian Journal of Botany*, **66**, 548-552

Moore DRJ, Keddy PA, Gaudet CL, Wisheu IC (1989) Conservation of wetlands: do infertile wetlands deserve a higher priority? *Biological Conservation*, **47**, 203-218

Moritz C (1994) Defining evolutionarily significant units for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**, 373-375

Moritz C (2002) Strategies to protect biological diversity and the evolutionary processes that sustain it. *Systematic Biology*, **51**, 238-254

Moser M, Prentice C, Frazier S (1996) *A global overview of wetland loss and degradation. Technical session B of the 6th Ramsar COP*. Wetlands International, Brisbane

Murray MG, Thompson WF (1980) Rapid isolation of high molecular-weight plant DNA. *Nucleic Acids Research*, **8**, 4321-4325

Nei M, Maruyama T, Chakraborty R (1975) The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*, **29**, 1-10

Newman D, Pilson D (1997) Increased probability of extinction due to decreased genetic effective population size: experimental populations of *Clarkia pulchella*. *Evolution*, **51**, 354-362

Nishihiro J, Nishihiro MA, Washitani I (2006) Assessing the potential for recovery of lakeshore vegetation: species richness of sediment propagule banks. *Ecological Research*, *in press*.

Nishihiro J, Araki S, Fujiwara N, Washitani I (2004a) Germination characteristics of lakeshore plants under an artificially stabilized water regime. *Aquatic Botany*, **79**, 333-343

Nishihiro J, Miyawaki S, Fujiwara N, Washitani I (2004b) Regeneration failure of lakeshore plants under an artificially altered water regime. *Ecological Research*, **19**, 613-623

Noss RF (1990) Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology*, **4**, 355-364

Oostermeijer JGB (2000) Population viability analysis of the rare *Gentiana*

- pneumonanthe*: the importance of genetics, demography and reproductive biology. In: *Genetics, demography and viability of fragmented populations* (eds. Young AG, Clarke GM), pp 313-334. Cambridge University Press, Cambridge
- Oostermeijer JGB, Luijten SH, den Nijs JCM (2003) Integrating demographic and genetic approaches in plant conservation. *Biological Conservation*, **113**, 389-398
- Oostermeijer JGB, van't Veer R, den Nijs JCM (1994a) Population structure of the rare, long-lived perennial *Gentiana pneumonanthe* in relation to vegetation and management in the Netherlands. *Journal of Applied Ecology*, **31**, 428-438
- Oostermeijer JGB, van Eijck MW, den Nijs JCM (1994b) Offspring fitness in relation to population size and genetic variation in the rare perennial plant species *Gentiana pneumonanthe* (Gentianaceae). *Oecologia*, **97**, 289-296
- Ornduff R (1966) The origin of dioecism from heterostyly in *Nymphoides* (Menyanthaceae). *Evolution*, **20**, 309-314
- Ornduff R (1970) The breakdown of trimorphic incompatibility in *Oxalis* section Corniculatae. *Evolution*, **26**, 52-65
- Ornduff R (1979) The genetics of heterostyly in *Hypericum aegypticum*. *Heredity*, **42**, 271-272
- Paschke M, Abs C, Schmid B (2002) Relationship between population size, allozyme variation, and plant performance in the narrow endemic *Cochlearia bavarica*. *Conservation Genetics*, **3**, 131-144
- Patten DT, Harpman DA, Voita MI, Randle TJ (2001) A managed flood on the Colorado River: background, objectives, design, and implementation. *Ecological Applications*, **11**, 635-643
- Pavlik BM (1994) Demographic monitoring and the recovery of endangered plants. In: *Restoration of endangered species: conceptual issues, planning and implementation* (eds. Bowles ML, Whelan CJ), pp 322-350. Cambridge University Press, New York
- Pavlik BM, Nickrent DL, Howald AM (1993) The recovery of an endangered plant .1. Creating a new population of *Amsinckia grandiflora*. *Conservation Biology*, **7**, 510-526

- Perrow MR, Davy AJ (2002) *Handbook of ecological restoration: principles of restoration*. Cambridge University Press, Cambridge
- Petit RJ, El Mousadik A, Pons O (1998) Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation Biology*, **12**, 844-855
- Pimm SL, Sutherland WJ (1998) *Conservation science and action*. Blackwell, London
- Piry S, Luikart G, Cornuet JM (1999) BOTTLENECK: A computer program for detecting recent reductions in the effective population size using allele frequency data. *Journal of Heredity*, **90**, 502-503
- Prato T (2005) Accounting for uncertainty in making species protection decisions. *Conservation Biology*, **19**, 806-814
- Presciuttini S, Toni C, Tempestini E, Verdiani S, Casarino L, Spinetti I, De Stefano F, Domenici R, Bailey-Wilson JE (2002) Inferring relationships between pairs of individuals from locus heterozygosities. *BMC Genetics*, **3**
- Primack RB (1996) Lesson from ecological theory: dispersal, establishment, and population structure. In: *Restoring diversity: strategies for reintroduction of endangered plants* (eds. Falk DA, Miller CI, Olwell M), pp 209-233. Island Press, Washington, D.C.
- Primack RB (2002) *Essentials of conservation biology*. Sinauer, Sunderland
- Pywell RF, Pakeman RJ, Allchin EA, Bourn NAD, Warman EA, Warler KJ (2002) The potential for lowland heath regeneration following plantation removal. *Biological Conservation*, **108**, 247-258
- Quintana-Ascencio PF, Menges ES, Weekley CW (2003) A fire-explicit population viability analysis of *Hypericum cumulicola* in Florida rosemary scrub. *Conservation Biology*, **17**, 433-449
- Raymond M, Rousset F (1995) Genepop (version 1.2) - population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity*, **86**, 248-249
- Rea N, Ganf GG (1994) The role of sexual reproduction and water regime in shaping the distribution patterns of clonal emergent aquatic plants. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **45**, 1469-1479
- Reed DH (2005) Relationship between population size and fitness. *Conservation Biology*, **19**, 563-568

- Reed DH, Hobbs GR (2004) The relationship between population size and temporal variability in population size. *Animal Conservation*, 7, 1-8
- Reed DH, O'Grady JJ, Brook BW, Ballou JD, Frankham R (2003) Estimates of minimum viable population sizes for vertebrates and factors influencing those estimates. *Biological Conservation*, 113, 23-34
- Regional Ecosystem Office (2005) *Northwest Forest Plan*. Available from <http://www.reo.gov/> <accessed December 2005>
- Reinartz JA, Les DH (1994) Bottleneck-induced dissolution of self-incompatibility and breeding system consequences in *Aster furcatus* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 81, 446-455
- Roberts HA, Feast PM (1973) Emergence and longevity of seeds of annual weeds in cultivated and undisturbed soil. *Journal of Applied Ecology*, 10, 133-143
- Rowland J, Maun MA (2001) Restoration ecology of an endangered plant species: establishment of new populations of *Cirsium pitcheri*. *Restoration Ecology*, 9, 60-70
- Saltonstall K (2002) Cryptic invasion by a non-native genotype of the common reed, *Phragmites australis*, into North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99, 2445-2449
- Schemske DW, Husband BC, Ruckelshaus MH, Goodwillie G, Parker IM, Bishop JG (1994) Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*, 75, 584-606
- Schmidt K, Jensen K (2000) Genetic structure and AFLP variation of remnant populations in the rare plant *Pedicularis palustris* (Scrophulariaceae) and its relation to population size and reproductive components. *American Journal of Botany*, 87, 678-689
- Schneider R (1994) The role of hydrologic regime in maintaining rare plant communities of New York's coastal plain pondshore. *Biological Conservation*, 68, 253-260
- Schoen DJ, Brown AHD (1993) Conservation of allelic richness in wild crop relatives is aided by assessment of genetic markers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 90, 10623-10627
- Schreiber ESG, Bearlin AR, Nicol SJ, Todd CR (2004) Adaptive management: a synthesis of current understanding and effective application. *Ecological*

- Management and Restoration*, 5, 177-182
- Schultz CB, Gerber LR (2002) Are recovery plans improving with practice? *Ecological Applications*, 12, 641-647
- Shaffer ML (1981) Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience*, 31, 131-134
- Shimono A, Ueno S, Tsumura Y, Washitani I (2006) Spatial genetic structure links between soil seed banks and above-ground populations of *Primula modesta* in subalpine grassland. *Journal of Ecology*. in press
- Sinclair A, Catling PM (2003) Restoration of *Hydrastis canadensis* by transplanting with disturbance simulation: results of one growing season. *Restoration Ecology*, 11, 217-222
- Sinkevičienė Z (1999) Vandeninės plaumuonės (*Nymphoides peltata* (S. G. Gmelin) O. Kuntze) bei jos bendrijų paplitimas ir būklė Lietuvoje [Distribution and state of *Nymphoides peltata* (S. G. Gmelin) O. Kuntze and its communities in Lithuania]. *Botanica Lithuanica*, 5, 219-226.
- Sivarajan VV, Joseph KT (1993) The genus *Nymphoides seguier* (Menyanthaceae) in India. *Aquatic Botany*, 45, 145-170
- Smith SM, McCormick PV, Leeds JA, Garrett PB (2002) Constraints of seed bank species composition and water depth for restoring vegetation in the Florida Everglades, U.S.A. *Restoration Ecology*, 10, 138-145
- Smits AJM, van Avesaath PH, van der Velde G (1990a) Germination requirements and seed banks of some nymphaeid macrophytes: *Nymphaea alba* L., *Nuphar lutea* (L.) Sm. and *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze. *Freshwater Biology*, 24, 315-326
- Smits AJM, Laan P, Thier RH, van der Velde G (1990b) Root aerenchyma, oxygen leakage patterns and alcoholic fermentation ability of the roots of some nymphaeid and isoetid macrophytes in relation to the sediment type of their habitat. *Aquatic Botany*, 38, 3-18
- Smits AJM, van Ruremonde R, van der Velde G (1989) Seed dispersal of three nymphaeid macrophytes. *Aquatic Botany*, 35, 167-180
- Soulé ME (1980) The threshold for survival: maintaining fitness and evolutionary potential. In: *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective* (ed. Soulé ME, Wilcox BA), pp 151-170. Sinauer, Sunderland
- Stankey GH, Bormann BT, Ryan C, Shindler B, Sturtevant V, Clark RN, Philpot C

- (2003) Adaptive management and the Northwest Forest Plan: rhetoric and reality. *Journal of Forestry*, 101, 40-46
- Stem C, Margoluis R, Salafsky N, Brown M (2005) Monitoring and evaluation in conservation: a review of trends and approaches. *Conservation Biology*, 19, 295-309
- Takagawa S, Washitani I, Uesugi R, Tsumura Y (2006) Influence of inbreeding depression on a lake population of *Nymphoides peltata* after restoration from the soil seed bank. *Conservation Genetics*, in press
- Takagawa S, Nishihiro J, Washitani I (2005) Safe sites for establishment of *Nymphoides peltata* seedlings for recovering the population from the soil seed bank. *Ecological Research*, 20, 661-667
- Tallmon DA, Luikart G, Waples RS (2004) The alluring simplicity and complex reality of genetic rescue. *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 489-496
- Tear TH, Scott JM, Hayward PH, Griffith B (1995) Recovery plans and the Endangered Species Act - Are criticisms supported by data? *Conservation Biology*, 9, 182-195
- Thompson K (1986) Small-scale heterogeneity in the seed bank of an acidic grassland. *Journal of Ecology*, 74, 733-738
- Thompson K, Grime JP (1979) Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 67, 893-921
- Tsuchiya T (1988) Comparative studies on the morphology and leaf life span of floating and emerged leaves of *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze. *Aquatic Botany*, 29, 381-386
- Tsuchiya T, Nohara S, Iwakuma T (1990) Net primary production of *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze growing on sandy sediment at Edosaki-iri Bay in Lake Kasumigaura, Japan. *American Journal of Botany*, 51, 307-312
- Turesson G (1922) The species and the variety as ecological units. *Hereditas*, 3, 100-113
- Turnbull LA, Crawley MJ, Rees M (2000) Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos*, 88, 225-238
- Uesugi R, Goka K, Nishihiro J, Washitani I (2004) Allozyme polymorphism and conservation of the Lake Kasumigaura population of *Nymphoides peltata*. *Aquatic Botany*, 79, 203-210

- Uesugi R, Tani N, Goka K, Nishihiro J, Tsumura Y, Washitani I (2005) Isolation and characterization of highly polymorphic microsatellites in the aquatic plant, *Nymphoides peltata* (Menyanthaceae). *Molecular Ecology Notes*, 5, 343-345
- UNEP (United Nations Environment Programme) (2005) *Convention on Biological Diversity*. Available from <http://www.biodiv.org/> <accessed December 2005>
- USDI (U.S. Department of the Interior) (2005) *Glen Canyon Dam Adaptive Management Program*. Available from <http://www.usbr.gov/uc/rm/amp/index.html>. <accessed December 2005>
- USFWS (U.S. Fish & Wildlife Service) (2005) *The Endangered Species Program*. Available from <http://www.fws.gov/endangered/> <accessed December 2005>
- van der Valk AG, Bremholm TL, Gordon E (1999) The restoration of sedge meadows: seed viability, seed germination requirements, and seedling growth of *Carex* species. *Wetlands*, 19, 756-764
- van der Valk AG, Pederson RL, Davis CB (1992) Restoration and creation of freshwater wetlands using seed banks. *Wetlands Ecology and Management*, 1, 191-197
- van der Velde G (1981) A project on Nymphaeid-dominated systems. *Hydrobiological Bulletin*, 15, 185-189
- van der Velde G, Giesen TG, van der Heijden L (1979) Structure, biomass and seasonal changes in biomass of *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze (Menyanthaceae), a preliminary study. *Aquatic Botany*, 7, 279-300
- van der Velde G, van der Heijden LA (1981) The floral biology and seed production of *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze (Menyanthaceae). *Aquatic Botany*, 10, 261-293
- van der Velde G, van der Heijden LA, van Grunsven PAJ, Bexkens PMM (1982) Initial decomposition of *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze (Menyanthaceae), as studied by the leaf-marking method. *Hydrobiological Bulletin*, 16, 51-60
- Vergeer P, Rengelink R, Copal A, Ouborg NJ (2003) The interacting effects of genetic variation, habitat quality and population size on performance of *Succisa pratensis*. *Journal of Ecology*, 91, 18-26

- Vivian-Smith G, Handel SN (1996) Freshwater wetland restoration of an abandoned sand mine: seed bank recruitment dynamics and plant colonization. *Wetlands*, **16**, 185-196
- von Blanckenhagen B, Poschlod P (2005) Restoration of calcareous grasslands: the role of the soil seed bank and seed dispersal for recolonization processes. *Biotechnologie, Agronomie, Societe et Environnement*, **9**, 143-149
- Walker LR, Powell EA (1999) Regeneration of the Mauna Kea silversword *Argyroxiphium sandwicense* (Asteraceae) in Hawaii. *Biological Conservation*, **89**, 61-70
- Walters C, Josh K, Stevens LE, Gold B (2000) Ecosystem modeling for evaluation of adaptive management policies in the Grand Canyon. *Conservation Ecology*, **4**, 1. [online]
- Walters CJ (1986) *Adaptive management of renewable resources*. Macmillan, New York
- Walters CJ, Holling CS (1990) Large-scale management experiments and learning by doing. *Ecology*, **71**, 2060-2068
- Wang Y, Wang QF, Guo YH, Barrett SCH (2005) Reproductive consequences of interactions between clonal growth and sexual reproduction in *Nymphoides peltata*: a distylous aquatic plant. *New Phytologist*, **165**, 329-335
- Washitani I (1996) Predicted genetic consequences of strong fertility selection due to pollinator loss in an isolated population of *Primula sieboldii*. *Conservation Biology*, **10**, 59-64
- Washitani I (2001) Plant conservation ecology for management and restoration of riparian habitats of lowland Japan. *Population Ecology*, **43**, 189-195
- Washitani I, Osawa R, Namai H, Niwa M (1994) Patterns of female fertility in heterostylous *Primula sieboldii* under severe pollinator limitation. *Journal of Ecology*, **82**, 571-579
- Washitani I, Tang Y (1991) Microsite variation in light availability and seedling growth of *Quercus serrata* in a temperate pine forest. *Ecological Research*, **6**, 305-316
- Weinhold CE, van der Valk AG (1989) The impact of duration of drainage on the seed banks of northern prairie wetlands. *Canadian Journal of Botany*, **67**, 1878-1888

- Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, **38**, 1358-1370
- WCMC (World Conservation Monitoring Centre, UNEP) (1992) *Global biodiversity: status of the earth's living resources*. World Conservation Monitoring Centre, London
- Weisner SEB, Ekstam B (1993) Influence of germination time on juvenile performance of *Phragmites australis* on temporarily exposed bottoms: implications for the colonization of lake beds. *Aquatic Botany*, **45**, 107-118
- Whitlock MC (2000) Fixation of new alleles and the extinction of small populations: drift load, beneficial alleles, and sexual selection. *Evolution*, **54**, 1855-1861
- Wilcove DS, McMillan M, Winston KC (1993) What exactly is an endangered species? an analysis of the U.S. Endangered Species List: 1985-1991. *Conservation Biology*, **7**, 87-93
- Woinarski JCZ, Fisher A (1999) The Australian Endangered Species Protection Act 1992. *Conservation Biology*, **13**, 959-962
- Yetka LA, Galatowitsch SM (1999) Factors affecting revegetation of *Carex lacustris* and *Carex stricta* from rhizomes. *Restoration Ecology*, **7**, 162-171
- Young AG, Clarke GM (2000) *Genetics, demography, and viability of fragmented populations*. Cambridge University Press, Cambridge

愛知県高等学校生物教育研究会 (1971) 「愛知の植物」愛知県高等学校生物教育研究会、名古屋

阿部近一 (1990) 「徳島県植物誌」教育出版センター、徳島

伊藤洋 (1998) 「埼玉県植物誌」埼玉県教育委員会、埼玉

宇井縫藏 (1929) 「紀州植物誌」高橋南隘社、大阪

上杉龍士 (2004) 「絶滅危惧植物アサザの遺伝的多様性」学位論文、東京大学

大滝末男・石戸忠 (1980) 「日本水生植物図鑑」北隆社、東京

太田弘・小路登一・長井真隆 (1983) 「富山県植物誌」廣文堂、富山

奥山春季 (1964) 「原色日本野外植物図譜」誠文堂新光社、

- 神奈川県植物誌調査会（1988）「神奈川県植物誌」神奈川県立博物館、神奈川県環境庁（2000）「改訂：日本の絶滅のおそれのある野生生物 - 8 植物 I（維管束植物）」自然環境研究センター、東京
- 城所隆（1992）「イチモンジセセリ你的生活史と発生動態」植物防疫、46:361-366
- 岐阜県の植物刊行会（1966）「岐阜県の植物」矢崎正治、岐阜
- 北村四郎（1968）「滋賀県植物誌」保育社、東京
- 黒川喬雄（1939）「伊賀植物目録:顕花植物並高等陰花植物之部」
- 熊本記念植物採取会（1969）「熊本県植物誌」長崎書店、熊本
- 群馬県高等学校教育研究会生物部会（1987）「群馬県植物誌」群馬県、前橋
- 後藤章・鷺谷いづみ「自然再生事業と学校ビオトープ」pp212-228（鷺谷いづみ・草刈秀紀（編）「自然再生事業：生物多様性の回復をめざして」築地書館、東京）
- 斉藤慧（1987）「福島植物誌」福島県植物誌編さん委員会、福島
- 里見信生（1983）「石川県植物誌」石川県、石川
- 杉本順一（1975）「静岡県植物誌」第一法規出版、東京
- 鈴木順一（1965）「長野県植物総目録」
- 鈴木昌友（1979）「茨城県の植物」茨城新聞社、
- 諏訪の自然誌・植物編編集委員会（1981）「諏訪の自然誌」諏訪教育会、長野
- 外山三郎（1980）「長崎県植物誌」長崎県生物学会、長崎
- 千葉県生物学会（1975）「千葉県植物誌」井上書店、東京
- 中村正雄（1925）「新潟県天産誌」神谷岩次郎、新潟
- 西廣淳・川口浩範・飯島博・藤原宣夫・鷺谷いづみ（2001）「霞ヶ浦におけるアサザ個体群の衰退と種子による繁殖の現状」応用生態工学、4:39-48
- 西廣淳・鷺谷いづみ（2003）「自然再生事業を支える科学」pp166-186（鷺谷いづみ・草刈秀紀（編）「自然再生事業：生物多様性の回復をめざして」築地書館、東京）
- 橋本千春・守谷憲（1968）「栃木県植物目録」栃木県植物同好会・栃木県植物誌編纂委員会、
- 馬場胤義（1964）「佐賀県生物誌 植物編：シダ植物 種子植物」佐賀県理科教育協会、鹿島市

- 林健二郎・高橋祐・繁村利幸（2002）「湖岸や海岸に生育している水辺植生帯に作用する波力と消波機能の評価法に関する研究」海岸工学論文集、49:721-725
- 檜山庫三（1965）「武蔵野の植物」井上書店、東京
- 福岡県高等学校生物研究部会（1975）「福岡県植物誌」博洋社、福岡
- 紅谷進二（1971）「兵庫県植物目録」六月社書房、大阪
- 堀勝（1962）「大阪府植物誌」大阪府植物誌刊行会、大阪
- 丸井英幹・鷺谷いづみ（1993）「霞ヶ浦におけるアサザの異型花柱性と種子繁殖」種生物学研究、17:59-63
- 三重県生物調査委員会（1951）「三重県産生物目録」三重
- 水沢栄一（1940）「宮城県植物目録」啓明社、宮城
- 南谷忠志（1992）「宮崎県における溜池の水生植物(1)」宮高理会誌、
- 村井定充・瀬川経郎・井上幸三・村井三郎・小水内長太郎・笹村祥二・猪苗代正憲・中村心一・安本広静（1971）「岩手県植物誌」岩手植物の会、岩手
- 村松七郎（1932）「秋田県植物誌」秋田県師範学校、秋田
- 山中二男（1978）「高知県の植生と植物相」林野弘済会高知支部、高知
- 山本四郎（1978）「愛媛県産植物の種類」愛媛植物研究会、今治市
- 山本義光（1953）「大分県植物誌」大分プリント社、大分
- 結城嘉美（1992）「山形県の植物誌」「山形県の植物誌」刊行委員会、山形
- 鷺谷いづみ・飯島博（1996）「よみがえれアサザ咲く水辺—霞ヶ浦からの挑戦」文一総合出版、東京
- 鷺谷いづみ（1999）「生物保全の生態学」共立出版、東京
- 鷺谷いづみ（1994）「絶滅危惧植物の繁殖／種子生態」科学、64:617-624.