絶滅危惧植物タコノアシ個体群の維持にかかわる 放棄水田の環境特性

Environmental Characteristics of Abandoned Paddy Fields Contributing to the Persistence of the Population of a Threatened Plant Species *Penthorum chinense*

大黒 俊哉* 白戸 康人* 伊藤 一幸**
Toshiya OHKURO Yasuhito SHIRATO Kazuyuki ITOH

Abstract : We examined the factors contributing to the persistence of a threatened plant species *Penthorum chinense* population in abandoned paddy fields. We surveyed species composition and environmental conditions at paddy fields abandoned for 6 years, and seed bank of *P. chinense* at cultivated paddy fields neighboring to a *P. chinense* habitat. The stand groups were classified into three types, *Typha latifolia* type, *Solidago altissima* type and *Polygonum thunbergii* - *Leesia japonica* type at the second division of TWINSpan. *T. latifolia* type occurred at a flooded site, and the latter two types at wet sites without flooding. *P. chinense* occurred with high frequency and coverage at *T. latifolia* type. The result of canonical correspondence analysis suggested that the vegetation type at the surveyed site was affected by light and soil moisture condition, although the present distribution of *P. chinense* was controlled only by light condition. The results of the present study suggested that the persistence of *P. chinense* population at the surveyed site was affected by two factors as follows, (1) the formation of light and soil moisture condition appropriate to the germination of *P. chinense* immediately after abandonment, and (2) the changes of soil moisture into flooded conditions in the course of abandonment period.

Keywords: *Penthorum chinense*, abandoned paddy field, wetland, soil moisture, seed bank

キーワード: タコノアシ, 放棄水田, 湿地, 土壌水分, 埋土種子

1. はじめに

1970年代からはじまった米の生産調整政策は、全国各地に休耕田・放棄水田をもたらした。耕作放棄は、水田が本来もつ各種の土地保全機能の低下を引き起こし、土砂流出や洪水など自然災害の増加を招くとされている¹⁶⁾。しかし一方で、近年、休耕田・放棄水田が、鳥類・昆虫類・湿性植物など多くの絶滅危惧種の生息地を供給しているとの報告がなされるようになってきた^{5) 19) 21) 24)}。河川改修や湿地の埋め立て等による自然湿地の減少が進むなかで、休耕田・放棄水田は、湿地の生物多様性保全の観点から、代替生息地として位置づけられつつあり、具体的な管理手法の検討も進められている^{2) 15) 20) 25)}。

水田が放棄されると一般に、樹林化が進んだり、ススキやヨシのような大型多年草が優占するなどして、自然状態では良好な湿地環境が長期間維持されにくいことが多い²⁴⁾。一方、谷津田や山間部の棚田など、排水設備の設置や区画整理等、圃場整備事業の進んでいない地域の放棄水田では、多様な植生が形成されることがあるが、これは地形的あるいは水文学的な不均質性に起因すると考えられている^{21) 23)}。したがって、休耕田・放棄水田を生物生息空間として整備・保全する際には、保全対象生物の生態的特性とともに、休耕田・放棄水田に特有の立地特性を詳細に評価しておく必要がある²⁴⁾。

タコノアシ (*Penthorum chinense* Pursh.) は、東アジアに自生するユキノシタ科の多年生草本であり、泥質の河川沿いや沼沢地とともに、休耕田・放棄水田にも分布することが知られている^{9) 10)}。現在、河川改修や湿地の埋め立てなどにより生育地の減少が進むなか、レッドデータブックの絶滅危惧Ⅱ類にリストアップされており¹¹⁾、発芽・成長特性や散布特性など、保全のための基礎的知見が蓄積されつつある^{9) 12) 18) 25)}。しかし、これらの生態

的特性と休耕田・放棄水田の環境条件との関連については明らかになっていない。

そこで本研究では、放棄水田におけるタコノアシの分布および環境条件を調査し、タコノアシ個体群の維持に関わる放棄水田の環境特性を把握するとともに、休耕田・放棄水田においてタコノアシを保全するための指針を検討した。

2. 調査地および調査方法

(1) 調査地の概要

調査地は、茨城県つくば市北部、筑波稲敷台地の段丘面を開析して形成された、幅 100m 以下の細長い谷底平野 (谷津田) に位置する。土壌は、水田部では多湿黒ボク土、周辺では黒ボク土が分布する⁸⁾。同地区では排水不良の湿地が多く、また後継者不足も相まって耕作放棄が進み、現在は耕作水田、調整水田、放棄水田がモザイク状に分布している。

(2) タコノアシの現存分布域に関する調査

タコノアシの分布する水田を含む、放棄後 6 年を経過した約 3000 m² の水田を対象として、まず、光波測距儀 (測機社, SET2B) による微地形測量を行い、タコノアシの分布範囲および田面の微細な形状を把握するとともに、59 地点に 1m×1m の方形区を設置した。つぎに、方形区内の全出現種について草高および被度を測定した。同時に、方形区内の未分解植物遺体 (以下リター) の被度および厚さを測定した。さらに、環境要因として、各方形区について水深、相対光量子密度および土壌硬度を測定した。相対光量子密度は、光量子センサー (LI-COR 社, LI-189) を用い、葉冠上部に対する地表面付近の相対値 (%) を 5 反復で測定した。土壌硬度については、地表面が泥質であることを考慮し、ゴルフボール法による代かき土壌硬度⁴⁾ を 5 反復で測定した。

なお、上記調査は1998年6月中旬より8月下旬にかけて行った。また、水深については水位の変動を考慮し、9月下旬まで2週間に1回程度、計6回測定したが、調査期間中に大きな変動はなかったため、平均値を代表値とした。

得られたデータについては、TWINSPAN⁶⁾により群落タイプの区分を行ったうえで、直接傾度分析手法のひとつであるCanonical correspondence analysis (CCA)²⁰⁾等を用いて各種環境条件との関係を解析した。なお、上記の計算にはPC-ORD¹⁸⁾を用いた。

(3) タコノアシの潜在的分布域に関する調査

タコノアシ群落の潜在的な分布範囲を把握するため、埋土種子に関する調査を行った。1999年2月中旬に、上記調査区に隣接する、約4500㎡の一部休耕1年目の水田を含む耕作水田を対象に、ランダムに20地点を選定し、地図上に位置をプロットしたうえで、直径20cm・深さ10cmの土壌を採取した。採取した土壌は、25℃に設定したガラス温室内でサンプルごとに約1.5cmの厚さにまきだし、発芽した実生の種類および個体数を随時記録した。なお、本調査の目的がタコノアシ種子の分布の確認であることから、タコノアシの最適な発芽条件を考慮し¹⁹⁾、常に表面に水がにじむ程度まで灌水を行った。調査は1999年9月まで継続して行った。

3. 結果

(1) タコノアシの現存分布域

本調査区内には6筆の水田が含まれたが、畦畔が崩壊して境界の不明瞭な地点もみられた。微地形測定の結果、調査区内の比高は、上流から下流にかけて最大で40cm程度、一筆内での比高は最大で12cm程度であり、常時湛水状態にある場所もみられた。

59方形区について植生調査を行った結果、出現種数は50種で

図-1 TWINSPANによる分割過程と分割に使用された種(pseudospecies) 種名右側の数字は、被度階級を示す。1:<5%, 2:5-25%, 3:25-50%, 4:50-75%, 5:75%<。

あった。まず、群落タイプの特性を把握するため、全サンプルの被度データを用いてTWINSPANによる分類を行った。解析に際しては、被度を0%, 5%, 25%, 50%, 75%で区切り、1~5の階級値に変換した。

TWINSPANによる分割過程の結果を図1に示す。放棄後6年を経過した調査区内の植生は、第2分割まででおおよそ3つの群落タイプ(以下スタンド)、すなわち、ガマ・セリ・イ等を中心とするスタンド(2N)、セイタカアワダチソウを中心とするスタンド(2P)、アシカキ・ミゾソバ等が高被度で優占するスタンド(3N, 3P)に区分された。2Nおよび2Pではさらに、下位区分によりタコノアシを区分種とするスタンド(4P, 5P)が抽出された。タコノアシが最も高被度で出現したのは4Pであった。一方、3N, 3Pではタコノアシは全くみられなかった。

調査区内における各スタンドの分布状況を見ると、スタンドごとにある程度まとまったパッチを形成する傾向を示した。しかしこうしたパッチは、畦畔で区切られた圃場区画に対応するわけではなく、同一圃場内に複数のスタンドが混在するケースも多くみられた。また、4Pは樹林地に接する西側の圃場に特徴的に分布していた(図2)。

つぎに、TWINSPANで区分されたスタンドごとに、環境条件および群落構造を比較した。2Nのスタンドは、2Pや1Pよりも比高が低く(Kruskal-Wallis検定: $p<0.001$)、また水深が深

図-2 TWINSPANで区分されたスタンドの調査区内における分布

表-1 TWINSPANで区分されたスタンドごとの環境条件および群落構造(平均±標準偏差)

第2分割までの区分	2N(25) ^{*1}		2P(25)		1P(14)		p^{*2}
第3分割までの区分	4N(4)	4P(21)	5N(9)	5P(11)	3N(7)	3P(7)	
リター被度(%)	58.8 ± 29.5	6.5 ± 9.3	50.6 ± 33.8	37.7 ± 23.8	56.1 ± 31.4	83.6 ± 18.9	<0.001
リター厚さ(cm)	5.9 ± 4.9	5.4 ± 8.3	21.8 ± 12.8	14.8 ± 12.2	8.7 ± 4.8	8.6 ± 5.7	<0.05
比高 ^{*3} (cm)	3.8 ± 3.0	2.6 ± 2.0	5.9 ± 1.8	5.6 ± 3.6	5.4 ± 3.0	6.2 ± 4.4	>0.05
水深(cm)	1.6 ± 0.3	2.1 ± 1.4	0.1 ± 0.2	0.8 ± 1.0	0.5 ± 0.7	0.0 ± 0.0	<0.01
相対光量子密度(%)	3.6 ± 2.0	33.7 ± 22.7	5.6 ± 3.6	15.2 ± 14.2	4.9 ± 5.4	7.4 ± 5.8	<0.001
土壌硬度(cm)	1.8 ± 0.5	1.3 ± 0.8	1.8 ± 0.6	1.9 ± 0.6	2.1 ± 0.6	1.9 ± 0.3	>0.05
出現種数	7.0 ± 1.4	11.9 ± 2.8	7.2 ± 2.0	7.6 ± 2.3	5.6 ± 2.1	5.0 ± 0.6	<0.001
群落高(m)	2.4 ± 0.3	1.5 ± 0.3	1.7 ± 0.3	1.4 ± 0.2	1.7 ± 0.4	1.3 ± 0.3	<0.05
植被率(%)	93.8 ± 6.3	64.5 ± 19.6	93.9 ± 10.2	74.5 ± 14.4	87.1 ± 13.5	84.3 ± 19.7	<0.01
タコノアシ被度(%)	0.0 ± 0.0	18.4 ± 22.1	0.7 ± 1.1	5.0 ± 6.3	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	<0.01

*1:カッコ内の数字は、サンプル数を示す。*2:Kruskal-Wallis検定による有意確率。*3:1筆内での最低点からの相対高度を示す。

図-3 CCAによるサンプルおよび環境変数の1・2軸上のスコア
環境変数は、いずれかの軸で相関係数0.2以上のものを示した。WAT_DPT：水深、LGT_PFD：相対光量子密度、LTR_CVR：リター被度、REL_HGT：比高。

図-4 CCAによるタコノアシ出現サンプルの1・2軸上のスコア
環境変数は、図3参照。0～4の数字は被度階級を示す。1:<5%, 2:5-25%, 3:25-50%, 4:50-75%。

いことから（同 $p < 0.001$ ），最も湿性の立地と位置づけられた。一方，下位区分によるスタンド間を比較したところ，タコノアシを区分種とするスタンド（4P，5P）は，区分種としないスタンド（4N，5N）と比較して，リターの堆積量が少なく，相対光量子密度が大きくなる傾向を示した。また前者の群落構造は，後者よりも群落高や植被率が小さく，出現種数が多くなる傾向を示した（表1）。

つぎに，タコノアシの分布と環境条件相互の関係を定量的に把握するために，上記の被度データを用いてCCAによる解析を行った。環境変数には，各方形区におけるリター被度および厚さ，比高，水深，相対光量子密度，土壌硬度を用いた。種組成データから得られた全分散（total inertia）は4.92，1軸の固有値は0.47，2軸の固有値は0.34であった。また，種組成と環境要因の相関は，1軸で0.85，2軸で0.76であった。両軸についてMonte

Carlo testを行ったところ，固有値，種組成と環境要因の相関ともに有意な結果が得られた（ $p = 0.01$ ）。

図3は，TWINSpanで区分されたスタンドごとに，CCAによるサンプルおよび環境変数のスコアを1軸と2軸の座標平面上にプロットしたものである。サンプルは1軸上で，4Pがプラス側に，3N，3Pや4Nがマイナス側に分布した。また2軸上では，5Nがマイナス側に分布するのが特徴的であった。

環境変数との相関をみると，1軸で相関が高かったのは，リター被度（相関係数：-0.83），相対光量子密度（同：0.56），2軸では水深（同：0.75）であった。以上のことから，1軸は主として地表面の光環境を，2軸は水分環境を示す軸と解釈された。

図4は，図3と同じ座標平面上に，タコノアシの出現したサンプルをプロットしたものである。タコノアシの出現サンプルは，ほとんどが1軸上ではプラス側に位置したが，2軸上では明瞭な規則性は認められなかった。

（2）埋土種子の分布

埋土種子調査の結果，全出現種数は50種であり，そのほとんどが一年生の水田雑草であった。タコノアシは，サンプリングした20地点中19地点から発芽がみられた。個体密度は約16～500個体/㎡とばらつきはみられたものの，調査を行った耕作水田のほぼ全範囲に散布されていることが確認された。

4. 考察

（1）群落タイプの分布にかかわる放棄水田の立地条件

放棄水田の植生遷移は一般に，乾性および湿性の遷移系列に分かれるが，その方向は主として，斜面形態や湧水などの立地条件に基づく水分環境の差異によって規定される^{1) 16) 24)}。本研究の対象域では，排水不良の湿田が多く分布している。調査を行った放棄水田でも，ススキ等の優占するような乾性のスタンド¹⁶⁾はみられず，調査区全域が湿性の立地に含まれると判断された。しかし，調査区内の水分環境は一樣ではなく，微細な水分傾度の違いに応じて，異なる群落タイプが形成されていた。すなわち，常時湛水するような場所ではガマ・イ・セリ等を主体とするスタンド（2N）が，また地表面が露出して水がしみ出す程度の場所ではセイタカアワダチソウの優占するスタンド（2P）やアシカキ・ミゾソバの優占するスタンド（1P）が分布していた（表1）。

調査区の水田は，樹林地および用水路に囲まれている。所有者からの聞き取り調査によれば，樹林地と接する西側の縁辺部では，耕作時から湧水のために常に過湿な状態が維持されていたとのことであった。こうした場所では，現在も湛水状態になっており，ガマ・イ・セリの疎らなスタンド（4P）がみられた（図2）。このことから，湧水の存在は，調査区内の水分環境の差異をもたらす重要な要因のひとつと考えられた。

また，隣接する用水路の水位も高いため，増水時には用水路から水の流入もしばしば生じているとのことであった。耕作放棄によって水田内の栽培管理や畦畔・用水路などの維持管理が停止すると，畦の崩壊等が生じ¹⁴⁾，増水時には水の流入による表層の攪乱も引き起こされやすくなると考えられる。とくに本調査区のような未整備田の場合，その影響が顕著になる³⁾。

以上のことから，本調査区では，湧水という自然条件に加え，管理放棄による用水路からの水の流入という要因もあいまって，圃場内に微細な起伏が生じ，水分条件の異なるパッチが形成されたと推察される。

（2）タコノアシ個体群の維持にかかわる要因

タコノアシは，発芽における光要求性がきわめて高く，また変温条件が必要であることから，ギャップ検出機構をもつ攪乱依存種とされている²⁶⁾。調査区内のタコノアシは，ガマやセイタカアワダチソウが優占度を高め，リターが厚く堆積するスタンド

(4N, 5N, 5P) では分布が著しく抑制されていた。さらに、ミゾソバやアシカキが密生し、地表に匍匐枝の層を形成するようなスタンドでは、タコノアシの分布は認められなかった。これらの結果は、タコノアシの遷移初期種としての上記特性を裏づけるものであり、放棄水田においても、遷移の進行にともなうリターの堆積や光環境の悪化(表1, 図3, 図4)が、タコノアシの分布の制限と関連していることが示唆された。

一方、タコノアシの発芽に必要な環境条件として、上記の光条件とともに水分条件があげられている。すなわち、水位が地表面にあるような湿性条件で最も発芽しやすく、湛水状態になると発芽できないとされている¹⁸⁾。本調査区では、タコノアシの発芽に必要な光条件が確保されていると思われる地点の多くは、4Pのように湛水状態にあったことから(表1)、タコノアシの発芽のための適地(safe site)はほとんど残されていないと考えられる。現地の観察でも、4Pを含む調査区全域において、調査年に発芽したとみなされる種子繁殖個体は確認できなかった。すなわち、現在のタコノアシ個体群は、栄養繁殖個体のみによって維持されているものと考えられる。

このことはまた、現在の栄養繁殖個体が発生した時点では、調査区内の水田はまだ湛水状態にはなっていないことを示唆している。湿田は乾田に比べ、放棄後の土壌変化が緩慢であり¹³⁾¹⁷⁾、むしろ、土壌の固相率・ち密度や透水性が低下して、湿田化がさらに進む場合もある¹⁾。本調査区でも、当初はタコノアシの発芽に適した湿性条件であったのが、上述したように、湧水や用水路からの流入等の影響によって水分環境が変動し、湛水状態への変化を含む過湿化が進んだものと推察される。

(3) 休耕田・放棄水田におけるタコノアシの保全にむけて

近年の河川改修や湿地の埋め立て等によりタコノアシ本来の生育地が減少するなか、休耕田・放棄水田を活用した保全は重要な方策である。そこで最後に、休耕田・放棄水田においてタコノアシを保全するための指針を検討したい。日置(2002)⁷⁾は、生態系復元に際して、環境ポテンシャルによる生態系評価の重要性を指摘している。ここではそのうち、本調査結果と関連の深い種供給ポテンシャルと立地ポテンシャルの観点から考察する。

タコノアシの種子は水散布型であり、水流によって広範囲に散布されると考えられている⁹⁾¹⁸⁾。本調査において隣接する耕作水田の埋土種子を調査した結果、ほぼ全域から種子の分布が確認された。このことは、灌漑によって浅い止水域が形成される水田では田面全体に種子が散布されることを示唆している。すなわち、水田においては、全域でタコノアシの種子供給ポテンシャルが保証されると考えられる。

一方、土地の環境ポテンシャルについては、発芽・定着期と、栄養繁殖個体の成長期では、最適な立地条件が異なることが示唆された。発芽・定着期においては、湛水しない程度の湿性環境が最適とされる¹⁸⁾。本来の生育地である河川などでは、洪水等による不定期な攪乱に依存するが、水田の場合、とくに湿田であればこうした環境は容易に形成されるであろう。これに対し、栄養繁殖個体の成長期では、湛水状態に維持されることが望ましい。本調査区では、放置した状態でこうした立地環境に推移したと考えられるが、場所によっては、水管理や、草刈りによる競合種排除等の管理手法を適用していく必要があらう。その際、圃場単位で同一の管理を行うのではなく、湧水等の立地ポテンシャルの差異をふまえたうえで、ミクロハビタットを考慮したゾーニング等に基づいて管理手法を検討することが望まれる。

謝辞：本論文のとりまとめにあたり、農業環境技術研究所・池田浩明氏には、有益なご助言をいただいた。記して謝意を表する。なお本研究の実施にあたり、平成14年度科学研究費補助金基盤

研究(B)を使用した。

補注及び引用文献

- 1) 安西徹郎・松本直治(1988)：水田の休耕にともなう雑草の発生状況と土壌の変化：千葉県農試研報 29, 93-104
- 2) 浅見佳世・中尾昌弘・赤松弘治・田村和也(2001)：水生生物の保全を目的とした放棄水田の植生管理手法に関する事例研究：ランドスケープ研究 64(5), 571-576
- 3) 千野敦義・木村和弘・伊東正樹(1994)：山間急傾斜地水田の荒廃化と台風による農地災害：農業土木学会誌 62(4), 295-300
- 4) 土壌環境分析法編集委員会編(1997)：土壌環境分析法：博友社, 427pp
- 5) Fujioka, M., J.W. Armacost Jr, H. Yoshida and T. Maeda (2001)：Value of fallow farmlands as summer habitats for waterbirds in a Japanese rural area：Ecological Research 16, 555-567
- 6) Hill, M.O. (1979)：TWINSPAN, A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes：Cornell University Press, Ithaca, New York
- 7) 日置佳之(2002)：生態系復元における目標設定の考え方：ランドスケープ研究 65(4), 278-281
- 8) 茨城県(1982)：土地分類基本調査「土浦」：茨城県, 52pp
- 9) Ikeda, H. and K. Itoh (2001)：Germination and water dispersal of seeds from a threatened plant species *Penthorum chinense*：Ecological Research 16, 99-106
- 10) 岩槻邦男編著(1992)：滅びゆく日本の植物 50 種：築地書館, 212pp
- 11) 環境庁野生生物課編(2000)：改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物・植物 I (維管束植物)：自然環境研究センター, 662pp
- 12) 木村保夫・鈴木正幸・大野啓一・高久景一(1999)：タコノアシの生活史と異なる水分条件に対するその成長特性：水草研究会会報 66, 15-18
- 13) McCune, B. and M.J. Mefford (1999)：PC-ORD. Multivariate analysis for ecological data, version 4：MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA
- 14) 中川昭一郎編著(1993)：耕作放棄水田の実態と対策：農業土木事業協会, 161pp
- 15) 中本学・関岡裕明・下田路子・森本幸治(2002)：復田を組み入れた休耕田の植生管理：ランドスケープ研究 65(5), 585-590
- 16) 大黒俊哉・松尾和人・根本正之(1996)：山間地における放棄水田と畦畔のり面の植生動態：日本生態学会誌 46, 245-256
- 17) 太田健・谷山一郎・草場敬・森昭憲・荒谷博(1996)：耕作放棄棚田における土壌特性の経年変化：土壌の物理性 73, 3-10
- 18) 佐々木寧・岸良武志・前田敬・大石哲也(2001)：河川敷の絶滅危惧種タコノアシの発芽および成長特性とその保全手法に関する研究：環境生態研究 8(1), 1-9
- 19) Sato, N. and N. Maruyama (1996)：Foraging site preference of intermediate egrets *Egretta intermedia* during the breeding season in the eastern part of Kanto Plain, Japan：Journal of Yamashina Institute for Ornithology 28, 19-34
- 20) 関岡裕明・下田路子・中本学・水澤智・森本幸治(2000)：水生植物および湿性植物の保全を目的とした耕作放棄水田の植生管理：ランドスケープ研究 63(5), 491-494
- 21) 下田路子(1996)：放棄水田の植生と評価ー広島県の湿性放棄水田ー：植生学会誌 13, 37-50
- 22) Ter Braak, C.J.F. (1986)：Canonical correspondence analysis, A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis：Ecology 67, 69-77
- 23) 辻彰洋・唐崎千春・神松幸弘・山本敏哉・村山恵子・野崎健太郎(1999)：中池見湿地(福井県敦賀市)における水質環境と生物群集：陸学会誌 60, 201-213
- 24) 宇田川武俊編(2000)：農山漁村と生物多様性：家の光協会, 261pp
- 25) 山田晋・北川淑子・武内和彦(2002)：多摩丘陵の湿性休耕田における農的粗放管理：ランドスケープ研究 65(4), 290-293
- 26) 米村惣太郎・那須守・田澤龍三・逸見一郎・松原徹郎(2000)：絶滅危惧植物タコノアシ群落の保全に関する基礎的研究：日本緑化工学会誌 25(4), 317-320