

山地溪畔林における林床植生構成種
ネコノメソウ属 *Chrysosplenium* L. の種の共存機構

Mechanisms of coexistence in *Chrysosplenium* L. species:
understory plants in mountain riparian forest

2015.3

東京農工大学大学院

連合農学研究科

環境資源共生科学専攻

United Graduate School of Agricultural Science

Tokyo University of Agriculture and Technology

Department of Symbiotic Science of Environment and Natural Resources

深町 篤子

FUKAMACHI Atsuko

目次

第1章 序論	1
第2章 研究史	4
2.1 多種共存機構の研究史	4
2.2 ネコノメソウ属の研究史	5
第3章 日本におけるネコノメソウ属の種の分布	9
3.1 調査地概要	9
3.2 方法	9
3.2.1 地理分布データ収集	9
3.2.2 解析方法	10
3.3 結果	10
3.3.1 分布型とその特徴	10
3.3.2 分布型と出現する植生単位	12
3.3.3 分布型と系統関係	12
3.4 考察	13
3.4.1 分布型と出現する植生単位	13
3.4.2 分布型と系統関係	13
3.4.3 今後の課題	15
第4章 流域におけるネコノメソウ属の種の分布パターンと共存関係	27
4.1 調査地概要	27
4.2 方法	27
4.2.1 集水域スケールにおける分布パターンと生育立地	27
4.2.1.1 方法	27
4.2.1.1.1 分布調査	27
4.2.1.1.2 解析方法	28
4.2.1.2 結果	29
4.2.1.2.1 分布	29
4.2.1.2.2 生育立地	30
4.2.1.3 考察	30
4.2.2 林分スケールにおける生育立地	31
4.2.2.1 方法	31
4.2.2.1.1 調査	31
4.2.2.1.2 解析方法	32
4.2.2.2 結果	32
4.2.2.3 考察	33
4.2.2.3.1 地形タイプへの偏在性	33
4.2.2.3.2 地形タイプと林冠タイプの組み合わせへの偏在性	34

4.2.3	ネコノメソウ属の種間の分布の重なり	36
4.2.3.1	方法	36
4.2.3.2	結果	36
4.2.3.3	考察	36
4.3	まとめと展望	38
第5章	林分におけるネコノメソウ属の種の分布パターンと共存関係	57
5.1	調査地概要	57
5.2	方法	57
5.2.1	分布と立地環境	57
5.2.1.1	方法	57
5.2.1.1.1	調査方法	57
5.2.1.1.2	解析方法	59
5.2.1.2	結果	59
5.2.1.2.1	分布	59
5.2.1.2.2	パッチサイズ	60
5.2.1.2.3	立地選好性	60
5.2.1.3	考察	61
5.2.1.3.1	パッチサイズ	61
5.2.1.3.2	立地選択性	61
5.2.2	分布の重なり	64
5.2.2.1	方法	64
5.2.2.1.1	調査方法	64
5.2.2.1.2	解析方法	64
5.2.2.2	結果	65
5.2.2.3	考察	65
5.3	まとめと考察	67
第6章	ネコノメソウ属の5種の形質	82
6.1	方法	82
6.1.1	形質の計測と生活史の記録	82
6.1.2	解析方法	83
6.2	結果	83
6.2.1	形質の種間比較	83
6.2.2	形質間の関係性の種間比較	84
6.3	考察	84
第7章	総合考察	94
7.1	溪畔林林床におけるネコノメソウ属の種の共存関係	94
7.2	ネコノメソウ属5種の立地選好性	95

7.3 多種共存機構の諸説	97
7.4 保全にむけて	99
摘要	100
Summary and Conclusions	102
謝辞	104
引用文献	105
付図・付表	1

第1章 序論

どのように多種の共存が可能であるのか。多くの生態学者が問いを投げかけ、研究されてきた。もし私たちがこのメカニズムを理解できたら、私たちは多様性がどのように存在してきたのか、少し知ることができるだろう。本研究は、形態が類似した近縁の植物種で狭い範囲によく共存する種に焦点をあてた。複数のスケールから分布やハビタット、共存のパターンを明らかにし、どのように共存できているのかについて考察した。

今みることができる群集の種組成やパターンがどのような背景をもって形成されたのか、どのような機構で維持または変化しているのか、という問いへ答えていくことは、群集生態学における重要なテーマのひとつである。群集は、ある地域の生物相（種プール）から、非生物的環境と種間干渉からいくらかの種がふり落とされ、ある種群が集合することで認めることができる（Keddy 1992）。ふつう植物群集では1種より多くの種が含まれ、それが一時的なものではない（e.g. Wilson 2011）。このことは、生活空間の要求性の近い複数種は資源を競う結果、ある種は絶滅し、共存はできないという競争排除の原則（Hardin 1960）に反する。群集における多種共存機構の検討には、生物地理学的な広範な知見の集約とともに、個体群生態学的な詳細な知見の統合が必要になると考えられる。

種の分布パターンや共存関係に影響を及ぼす因子の相対的な重要性は観測を行うスケールによって変化しやすい。例えば、ある種の分布に影響を与えうる因子は、マクロスケールであれば気候が、メソスケールでは土地的条件が、ミクロスケールでは生物間相互作用が相対的に重要性が高い、などが考えられる。複数のスケールからの研究には、種多様性（Cowling et al. 1996）、種多様性と群落多様性（根本 2007）、種の分布パターンやハビタット（e.g. Sato & Takahashi 1996, 指村 2008）、外来植物の分布範囲と特性（Akasaka et al. 2012）などがあり、対象も多様である。Turner et al. (2001) は、ある生態学的現象を説明するために複数のスケールからのアプローチが重要であること、ある生態学的現象を観測できるスケールを特定することが重要であることを指摘している。また、Levin (1992) は、用いるスケールが明確であることが、多くの学問領域の統合だけでなく基礎研究と応用研究の統合にも重要であることを指摘している。

河川生態系は地形を単位としてスケールを定義しやすい（Frissell et al. 1986; 山本 2005; Melles et al. 2012）。すなわち、稜線によって囲まれる集水域、斜面の起伏からとらえられる尾根や谷といった地形、開析前線の下部域でよくみられるような土砂礫の浸食や堆積によって形成される微地形、落葉落枝の堆積地や細砂のパッチといった区分が行える。また、Melles et al. (2012) は、近年のGISの技術が河川生態系の理解と研究に、より大きいスケールを含めた複数のスケールを対象としたアプローチが可能となっていることを指摘している。さらに、地形を単位として植生との対応を検討することで、現在の地形でみられる環境と植生の対応関係を検討できるだけでなく、地形形成に関わる歴史的背景と植生の対応関係を考察することができる。菊池（2001）は、多くの地形と植生の関係を示した論文のレビューの中で、地形の形態的特性と変動的特性が植生に与える影響の見え方について様々なスケールから検討を加え、変動的特性が卓越する河食が及ぶ開析前線の下部域での多重的地形分類の有用性について言及している。すなわち、後氷期に地形形成作用が継続して作用している開析前線の下部域で、微地形単位を用いて地形形成に関わる表層物質の性格の理解につとめることは、植物群落の成り立ちのへの理解や個々

の植物種の生活様式の意義付けにつながることを指摘している。これらのことから、河川生態系でみられる植物群集を対象として研究することは、群集生態学で多く扱われるプランクトン群集や気候的極相林を対象として研究するよりも、多重的な地形分類と対応する群集のパターンを明らかにすることができ、歴史的な時間スケールのプロセスの推察が行えると考ええる。

溪畔林は河川源流域に成立する林分である。河川源流域には、遺存種が生育する例が知られており (Hampe & Arroyo 2002)、最終氷期以後の温暖化期に北上した種群のレフュジアのひとつとなったと考えられている (星野 1998)。現在見ることができる溪畔林の成立立地は、土砂礫の移動が激しい場であるために様々な地形がみられ、溪畔林や溪畔林構成種と地形の対応関係を検討した研究は多い。溪畔林では、林分と微地形との対応関係を示した研究 (Kikuchi 1968) や、溪畔林構成種の生活史特性と微地形との対応関係を明らかにした研究 (e.g. Hampe & Arroyo 2002, Kaneko et al. 1999, Wei et al. 2010) がある。また、溪畔林構成種の特性と微地形との対応関係から、各種の特性が様々な規模や頻度の攪乱に適応的であることが示唆された研究 (e.g. Sakio 1997, Sakio et al. 2002, 佐藤 1995) や、溪畔域特有の攪乱体制が多種の共存を可能としていることを示唆する研究 (e.g. Ann & Ohshima 1996, Kawanishi et al. 2006, Sakio et al. 2002, Suzuki et al. 2002) がある。さらには、溪畔林林床では微地形や土壌の状態に対応した生態群が存在することが指摘されている (前田・吉岡 1951, 川西ら 2004)。しかしながら、近縁で形態が類似した種の共存機構の解明を試みた研究は見つけられていない。近縁で形態が類似した種の共存機構について溪畔林で検討することは、共存に至るプロセスの検討を複数の地形スケールから行えるとともに、攪乱に適応的と考えられる生活史や種特性について進化的意義を考察することができる。

本研究では、第2章で多種共存機構とネコノメソウ属の種に関する研究史を記し、ネコノメソウ属を研究対象とする利点について言及した。また、第3章から第5章にかけて日本、流域、林分、局所スケールと範囲を狭めていくなかで (Fig.1)、それぞれのスケールで分布と生育環境、共存関係を示した。第3章では、日本のネコノメソウ属の種の都道府県単位の分布から分布類型を行い、分布型と出現する植生単位、分布型と系統の関係を示すことで、日本における対象種の分布の中心を明らかにした。第4章では、渡良瀬川上流域で対象種の分布と生育立地を明らかにし、共存関係の普遍性を支流域、二次集水域、林分と3つの単位から検討した。第5章では、林分内における対象種の分布と生育立地を明らかにし、なぜひとつの林分で複数種が共存できるのか検討した。第6章では、対象種間の形質の差異や形質への投資配分の差異について明らかにし、種ごとの適応的と考えられる立地を検討した。これらを踏まえ、第7章において、溪畔林林床におけるネコノメソウ属の種の共存機構、対象種の形質とハビタットとの対応関係について総合的に考察した。

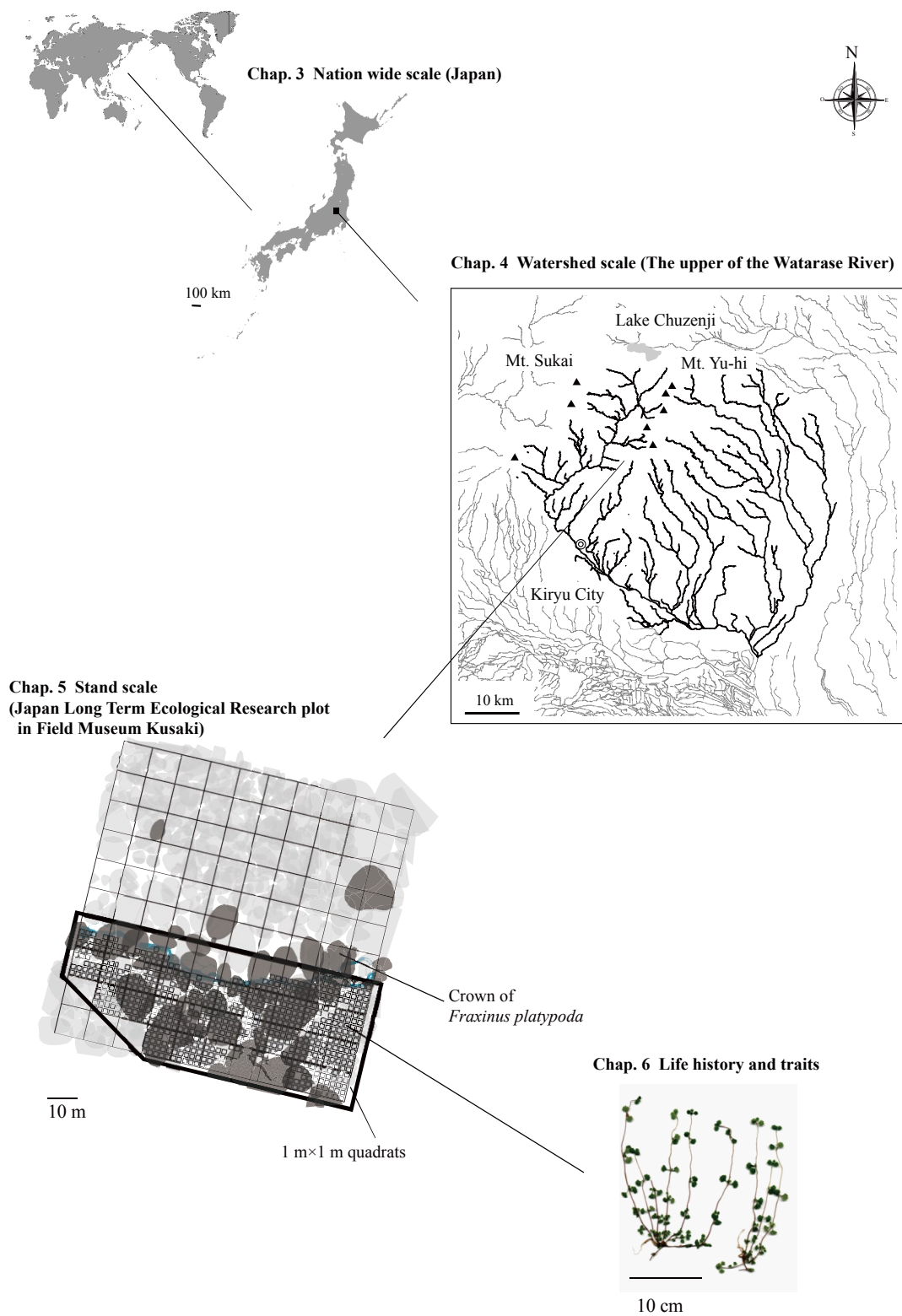


Fig. 1. Scales and/or sites in this thesis.

図1. 本研究における調査地とスケール.

第2章 研究史

2.1 多種共存機構の研究史

局所スケールにおいてどのように多種が共存できるのか、という問いは群集生態学における重要なテーマの一つであり、多くの説が唱えられ、まとめられてきた(e.g. Hardin 1960, Hutchinson 1961, Grubb 1977, Connell 1978, Wilson 1990, 2011). 生活空間の要求性の近い種は同じ空間で共存できないという競争排除の原則は、数理的に、また、実験的に示されてきた。しかし、自然界には成り立たないことの指摘が多かった。「競争排除則」を命名した論文である Hardin (1960) は、競争排除について、“Is it true?”と疑問を投げかけ、かつて共存していた類似したある二種について、一方の種が一方の種を排除したと十分に示すことは困難であると指摘している。また、ある共存関係が保たれていた場合に競争排除は生じていないとする仮説は、種間の生態の差異を見出すことで結論されてきたことを指摘している。その中で、競争関係の解釈の際に、どの程度似ていることが仮定されるべきか、競争排除は経過と結果のどちらを定義するのか考慮する必要があること、結論を出す際には循環論に陥る可能性があること等の課題についても言及された。一方で、どの程度類似していれば共存できないのか、ニッチェ類似限界 (MacArthur & Levins 1967) の定量化、ニッチェの重複度合いの定量化に関する研究もなされてきた。しかしながら、種間の生態の差異よりも物理的環境の重要性が着目されている研究も多い。海洋のプランクトン群集に着目した Hutchinson (1961) や、熱帯雨林、サンゴ礁の多様性に着目した Connell (1978) は、攪乱といった環境の変動が競争排除が生じることを減らし、ある限られた空間でも多種が共存できるようになることを指摘している。また、Silvertown & Law (1987) は、多くの緑色植物が光や水、養分といった同じ資源を必要とし、そして同じ群集に多種が共存しており、資源と空間をどのように多種が分けることができるのか、と、論文のタイトル“Do Plants Need Niches?”からも論議を与えた。一方で、Grubb (1977) は、とてもニッチェが類似している種間であっても、更新への要求性(更新ニッチェ)の差異が群集での多種共存に重要であることを指摘している。すなわち、攪乱や個体の老化などから生じるギャップができるタイミングや空間的位置、質と、そのギャップを埋めていく種の結実や繁殖子散布、発芽、定着、成長といった各生育段階での要求性の差異が重要であると言及した。

これまでに様々な多種共存機構を解釈する説が唱えられてきた。Hardin (1960) は、自然でみられる種が共存する例をすべて説明していくことが重要であると、また、Silvertown & Law (1987) は植物群集での共存関係をよく説明しうるメカニズムの組み合わせを示していくことが重要であると、言及した。Wilson (1990, 2011) は植物の多種共存機構について唱えられている説を 12 にまとめている。Wilson (2011) は、特にそれらの説を実証研究の有無や論理構成、経験から、「現実味がない」「重要である」「検証していくべき」の 3 つに区分した。「重要である」のカテゴリーには、 α ニッチェ分化、季節的・年間的な環境の変動(ストレージ効果)、植食動物等による捕食圧、攪乱、が含まれ、「検証していくべき」のカテゴリーには、分散力と干渉力のトレードオフ、集合、集団効果、が含まれた。

本研究では、山地溪畔林における林床構成種ネコノメソウ属の種を対象に、複数のスケールから共存機構として重要と考えられる説を検出した。

2.2 ネコノメソウ属の研究史

ユキノシタ科ネコノメソウ属 (*Saxifragaceae: Chrysosplenium*) は低地から山間部までの、陰湿地に生育する小型の疑似一年生草本である。北半球を中心に世界で約 60 種が記載されており (Maximowicz 1877, Franchet 1890, Hara 1957, Jintang & Ohba 2001, Soltis et al. 2001, Wakabayashi 2001), 2 種が南半球 (チリ) に分布する。中国 (Jintang & Ohba 2001) や台湾, 韓国, 日本 (Wakabayashi 2001) などの図鑑から集計すると, 東アジアには 8 割以上の種が分布している。日本では 18 種 16 変種 3 品種が知られており (米倉・梶田 2003), そのうち 12 種は日本固有種であり (Wakabayashi 2001), 固有変種も多い。Soltis et al. (2001) は, 分子遺伝学的な研究によってネコノメソウ属の起源は東アジアにあることを示唆している。

ネコノメソウ属の種は狭い範囲で同所的に生育する。ひとつの集水域や植生調査資料に複数種が記録されることや (e.g. 大野 1987, 川西ら 2004, 地職 2008), ひとつの標本内に複数種のネコノメソウ属が確認されることがある。また, この属の種の主要な識別点は, 葯や萼片, 種子表面の構造など, 開花期である春季にしか見られない微細な部分であり, 春季と夏季の形態の差異が大ききこともあり, 同定が難しい分類群として知られている (大場 1999)。小型の本属の種が共存することは, より同定を難しくしていると考えられる。

近縁種の共存機構を検討することは, ハビタットと対応するような各種のニッチェ分化から, それらの種がどのように適応的な形質をもつのかという進化的側面について考察することができる。さらに, 非常に形態が類似した近縁種を対象とすることは, 多種共存機構を説明するひとつの説である, すべての個体に同等性があるとする中立説のような仮定の不自然さを相対的に軽減することができ, 共存機構の解釈に非平衡状態における説を用いることを容易にする。これらのことから, ネコノメソウ属の種は多種共存機構について検討するのに好適な分類群と考えられる。

日本に生育するネコノメソウ属の種の地理分布情報は少ないながら, いくつかの文献に示されている。Hara (1957) はこの属の種を 17 列に分類し, それらの種の分布を記載している。Hara & Kanai (1959) は日本の草本を多く含めて顕花植物の分布を記載しており, その中にネコノメソウ属の種も含まれる。近年には新種, 新変種の記載 (e.g. Wakabayashi & Takahashi 1999) や分布地の見直し (Wakabayashi & Ohba 1995), 新産地の報告 (e.g. 地職 2008) がなされてきた。他にも, 植物目録やレッドデータブック, 地球規模生物多様性情報機構 (GBIF; Global Biodiversity Information Facility) などから情報を得ることができる。これらのデータを総合することで, ネコノメソウ属の種の現在わかっているマクロスケールの分布を示すことができる。

ネコノメソウ属の種がどの植生単位に出現するかについて焦点をあてた研究はない。1980 年代に出版された日本植生誌 (宮脇編 1981, 1982, 1983, 1984, 1985, 1986, 1987, 1988) などの植生調査資料は, 種が生育する気候域や土地的条件, 分布に関わる地史的背景と生態的情報など, 多量の情報をもつ。ネコノメソウ属の種の分布が記録された植生調査資料はいくつかある。東日本, 特に多摩川上流域では, 大野 (1981) や奥富ら (1987) は森林の植生調査から, 一つの林分で複数のネコノメソウ属の種を記録している。秩父荒川大山沢 (久保ら 2001), 渡良瀬川横川 (深町ら 2011) といったひとつの支流においても, ネコノメソウ属の複数種が記録されている。秩父荒川大山沢で川西ら (2004) はミクロスケール (10^0 - 10^1 m²) における共存種群と立地選好性の解析を行い, 論文に, ネコノメソウ属の種は類似した立地選好性と異なる選好性の両方をもつことを推察できる表を示している。このように, 広域で集積されている

植生調査資料から共存するスケールを知ることや生態的な情報を得ることができる。

ネコノメソウ属の種のいくつかの形質や生活史は記載、計測され、ハビタットとの関係性が検討されてきたが、ほとんどが属レベルの特徴を示すことにとどまっている。山地溪畔林に生育するこの属の種は疑似一年生草本であり、その栄養繁殖様式は溪畔林林床の環境に適応的と考えられてきた(大野 1987, 1996, 川西 2004)。大野(1987)は、地上で栄養繁殖し、ジェネットとラメットが比較的早く分離するような種(ネコノメソウ属の種を含む)の割合が、シオジ林でミズナラ林、ブナ林、ススキ草原より高いことを示した。また、シオジ林でみられるような多量のリターは種子繁殖に不利に働くことと、栄養繁殖がいくつかの種の個体群を維持してきていることを指摘している。また、大野(1996)は、ネコノメソウ属の種のこの形態は茎を直立させる支持器官のコストを減らし、水分に恵まれている立地環境は新しいシュートや効率よく光合成できる葉を次々に伸長させることを可能にしていると指摘した。川西(2004)はイワボタン *C. macrostemon* のシュートの長さや寿命、葉数、生活史を計測した。そして、この種が一年生草本とともに不安定立地に生育していることを指摘し、根を頻繁に形成してラメットの定着を容易にする特性は、植物体を損傷させたり埋めたりする攪乱がある溪畔林の林床において適応的であることを示唆した。

ネコノメソウ属の種の種子散布には水滴が重要と考えられている。Savile(1953)はネコノメソウ属の種が果実を上向きに裂開させることや水滴を垂らすことで種子が水平方向に約40 cm跳んだことなどを記録し、流路のそばや湿った崖の下、湿地林内に生育していることは水滴による散布に適応的であると記述した。また、Savile & Hayhoe(1977)は、大きい滴の方が重く、落下速度は大きく、より弾む力が高いことを計算し、雨滴を利用した散布様式は大きい滴を落としうる湿性林内で発達できたことを考察した。Nakanishi(2002)は水を雨滴散布種の開いた果実に滴下させる室内実験から、種子が水とともに果実からはじかれるか溢れるかする様子を記録した。野外観察も重ね、本属の種の種子の散布には雨滴が重要な役割をもつことを示唆した。さらに、種子表面には種間でやや異なる微細な突起があり

(Hara 1957, 加藤・清水1989)、中西(1994)は、この構造が流水による散布には重要である可能性を推察している。しかしながら、これらのネコノメソウ属の形質や生活史について、生態学的な視点で種間比較はされてこなかった。

また、近年、日本においてニホンジカ *Cervus nippon* が植生に与える影響が大きいことが、山地溪畔林を含めて様々な植生で示されてきた(大橋ら 2007, 2014, 田村 2007, 2009, 長谷川 2008, 吉川ら 2011, 崎尾ら 2013)。大橋ら(2007)はシカの高密度地域のひとつである奥多摩地域において、植生再調査によって1980年代から2000年代にかけての群集の種組成変化を明らかにしている。その中でもミヤマクマワラビーシオジ群集 *Dryopterido-Fraxinetum commemoralis* Suz.-Tok. 1949 では減少した種が多く、種の入替わり率が高かったものの、小型の草本種には増減のない種が多かったことを指摘した。また、出現したネコノメソウ属の種のうち、イワネコノメソウ *C. echinus* は出現頻度と優占度が減少した種と判定されたが、イワボタン、マルバネコノメソウ *C. ramosum*、ツルネコノメソウ *C. flagelliferum* は増減のない種として判定された。一方で長谷川(2008)は、栃木県のシカ食害が顕在化してからの植生の変化について、サワグルミ林やオオバヤナギヤナギ林において、地表を這う形で生育する小型草本のマルバネコノメソウやイワネコノメソウは増加した種として記述され、植生調査資料が示された。また、田村(2007)で示された植生調査資料では、イワボタンの出現回数と被度は防鹿柵内外ともに1994年から

2004 年にかけて減少しているか変化なしで差がみられず、崎尾ら（2013）では 1983 年から 2004 年までで明確な出現傾向が認められない種としてネコノメソウ属の種が記録されている。これらのことから、ネコノメソウ属の種の生育に著しい増加または減少どちらか一方の変化は生じていないと考えられ、調査対象とすることに問題はないと考えた。

さらに、ネコノメソウ属の種は、ヨーロッパやチベットでは山菜や薬草として知られている。ネコノメソウ属の種には薬学的な研究があり（森田ら 1968）、実験的に抗腫瘍活性の作用が認められる成分（Arisawa et al. 1992）、抗風邪ウィルス性の成分（Tsuchiya et al. 1985）や抗ガン作用が認められる成分（Lu et al. 2013）が抽出されるなど、薬用植物としての可能性がある植物のひとつである。このような植物がどれだけの小さいスケールに複数種で生育しうるのか検討することは、実学にかなうと考えられる。

以上から、ネコノメソウ属の種の多種共存機構について複数のスケールから研究することは、種生態学や群集生態学、進化生態学における基礎的な知見を蓄積すると考える。また、複数のスケールを用いた研究方法は、他の分類群や群集の共存機構に関する研究との比較を易しくし、多分野の研究にも寄与できると考える。

a)



b)



c)



d)



e)



Plate. Five *Chrysosplenium* species.

a) *C. album* var. *stamineum*

b) *C. pilosum* var. *sphaerospermum*

c) *C. echinus*

d) *C. macrostemon* var. *shiobarense*

e) *C. flagelliferum*

第3章 日本におけるネコノメソウ属の種の分布

本章では、日本におけるネコノメソウ属の種の分布の中心がどこにあるのか検討した。

対象種の分布情報を都道府県単位で収集し、分布パターンを類型化した。また、対象種が出現する植生単位の情報を収集し、生態的に適した気候域や土地的条件を検討し、分布型と系統関係、出現する植生単位と系統関係の関係性から分布と分化の中心について考察した。

3.1 調査地概要

範囲は島嶼部も含めた日本（N 24° 16' - 45° 33' , E 122° 56' - 153° 59' ）とし、単位は都道府県（ $n=47$ ）とした。

3.2 方法

3.2.1 地理分布データ収集

地理分布のデータの取得に、各都道府県や地域の植物誌や植物目録、レッドデータブック（RDB; Red Data Book）またはレッドリスト（RL; Red List）、分布情報のある文献を用いた。改訂版が刊行されている文献に関しては、より新しい情報を採用した。目視のみのデータと標本を伴う目視データを分けることがむずかしかった資料がいくつかあり、本研究では目視のみの場合も分布情報としてみなした。また、地球規模生物多様性情報機構（GBIF; Global Biodiversity Information Facility）で登録されている分布情報も利用した。GBIF は世界の生物多様性に関する情報を誰でも利用できる環境をつくるために 2001 年に発足した組織である（HP URL ; <http://www.gbif.org>/2014 年 11 月 10 日確認）。各生物の標本、化石、調査・観察情報等の登録された分布データを自由に閲覧、活用できるよう調整している。本研究では、GBIF に集積されている分布情報のうち、標本があるもので、緯度経度の位置情報が明らかなものを用いた（URL ; <http://www.gbif.org>/ 2014 年 11 月 10 日確認）。本章で用いた植物誌、植物目録、文献や RDB、GBIF 登録機関のリストは Appendix Table 3.1-3 に示す。なお、愛媛と香川は県や地域の植物目録は入手できなかったため、得られたデータは RDB、Hara & Kanai (1959)、GBIF に依った。このため、両県は解析には用いなかった。RDB、RL は、各都道府県がインターネットで公開している pdf ファイルやエクセルのデータをダウンロードしてネコノメソウ属の種のデータを抽出した。島嶼部も含む東京の RL では、4 つの地域ごとに種の絶滅の危険度が評価されており、本研究では種ごとに最も絶滅の危険度の高いカテゴリーを採用した。収集した分布情報の間に相違が見られた場合、複数の書籍や文献から検討して、信頼性が高いと思われる情報を採用した。

出現する植生単位のデータの取得には、日本植生誌（宮脇編 1981, 1982, 1983, 1984, 1985, 1986, 1987, 1988）の付表を用いた。植生調査が主に花の無い夏季に行われること、ネコノメソウ属の基準変種と変種、品種の分布が重なる傾向があることから、種レベルで集計を行った。

なお、種名は米倉・梶田（2003）、群集名は国際生態学センター（URL ; <http://www.jise.jp>/2014 年 10 月 6 日確認）に準拠した。

3.2.2 解析方法

対象種の分布と系統関係の関係性を検討するため、分布型の分類を行い、解析に用いる系統群を決めた。

分布の類型化

対象種間の分布の重なりを、都道府県単位の在・不在データをもとにファイ係数 (ϕ) によって定量化した。 ϕ 係数は以下の式から求めた。

$$\phi = \frac{ad-bc}{\sqrt{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}}$$

式中の a - d はそれぞれ都道府県数を表し、 a は 2 種がともに出現した数、 b と c はそれぞれどちらか一方の種が分布した数、 d は 2 種がともに出現しなかった数である。 ϕ 係数は 2 種がともに出現しなかった場合を評価し、2 種が排他的関係のときに負の値を返す。また、 ϕ 係数は 2 つの変数がともに 2 値のときのピアソンの積率相関係数と同義の名義尺度における相関係数である。

対象種間の ϕ 係数から群平均法 (group average method) によるクラスター分類を行い、ネコノメソウ属の種の地理分布型を示した。

解析には R 2.15.2 (R Development Core Team 2012)、パッケージ `vegan` を用いた。

系統関係

日本のネコノメソウ属の種の 18 種のうち 17 種は Soltis et al. (2001) によって系統関係が明らかにされている (Table 3.1, Appendix Fig.3.1)。互生と対生の葉の配置から認められる古くからおこなわれてきた二分法 (Franchet 1890) は、それぞれ *Alternifolia* と *Oppositifolia* の二分系統群に対応した。さらに対生の系統群の *Oppositifolia* では、分岐年代の古いものから、ネコノメソウ *C. grayanum* とヒメオオイワボタン *C. pseudofauriei* var. *nipponense* の母種を含む側系統群 (本研究において para-*Opp A* とした)、マルバネコノメソウ *C. ramosum* を含む側系統群 (para-*Opp B*)、チシマネコノメソウ *C. kamtschaticum* を含めたイワネコノメソウ *C. echinus* やイワボタン (広義) *C. macrostemon* からなる側系統群 (para-*Mac*)、シロバナネコノメソウ (広義) *C. album* やコガネコノメソウの母種 *C. pilosum* が含まれる単系統群 *Pilosa* が認められている。これらのうちの para-*Mac*、*Pilosa* は Hara (1957) の形態分類を支持した系統群であった。

以上の *Alternifolia* と *Oppositifolia* の 4 つ系統群の 5 系統群を解析対象とした。なお、Soltis et al. (2001) では示されていなかったトウノウネコノメ *C. pseudopilosum* は系統関係と地理分布、系統関係と出現する植生単位の関係性を検討する解析からは除いた。

3.3 結果

3.3.1 分布型とその特徴

対象種の分布の類型化の結果 (Fig.3.1)、最初の分割で、ネコノメソウやマルバネコノメソウ、ホクリクネコノメソウ *C. fauriei* といった東北日本や日本海側に分布するタイプと、イワボタン (広義)、シロバナネコノメソウ (広義) といった西日本太平洋側に主に分布するタイプに分けられた。次の分割で、

ネコノメソウやマルバネコノメソウのように東北日本に分布するタイプ、ホクリクネコノメソウのように日本海側に分布するタイプ、シロバナネコノメソウ（広義）のように西日本太平洋側に主に分布するタイプに分かれた。類似した分布パターンの種をもたない種で、分布の偏りが大きい種（以後、局所型 Local type の種）が一種の分布型となるまで分割を進めた結果（Fig.3.1 の垂線）、4 つの分布型の種群と局所型分布の 5 種に分類された。

日本に広域に分布する広域型（Broad type）の 2 種である、ヤマネコノメソウ *C. japonicum* は 44 の、ネコノメソウは 42 の都道府県に分布していた（Table 3.1, Fig.3.2, 3.3）。北方型（North type）の 3 種は、近畿、中国地方まで分布するが、主に中部以北に分布した。また、大陸との共通種（ソルネコノメソウ *C. flagelliferum*, マルバネコノメソウ）やカムチャッカ半島に分布する種（チシマネコノメソウ）が含まれ、いずれも固有種ではなかった。日本海型（Japan sea type）の 3 種は東北地方から中国地方の日本海側を中心に分布し、いずれも固有種であった。南西型（South-West type）の 5 種は、福島県以西を中心に四国、九州地方まで分布し、いずれも固有種または固有変種であった。類似した分布型の種をもたなかった局所型の 5 種は、北海道東部にのみ分布するエゾネコノメソウ *C. alternifolium* var. *sibiricum*, 東海地方に分布するトウノウネコノメ、フォッサ・マグナ地域を中心に太平洋側に分布するムカゴネコノメソウ *C. maximowiczii*, 四国・九州に分布が限られるツクシネコノメソウ *C. rhabdospermum*, 徳島県のみ分布するヒメオオイワボタンであった。

また、ネコノメソウ属の種は地域的な変種が多く認められており、変種記載の多い種は南西型のシロバナネコノメソウ *C. album* var. *album* とイワボタン *C. macrostemon* var. *macrostemon* であった（Table 3.1, Fig.3.2）。シロバナネコノメソウの変種は、東日本にハナネコノメ var. *stamineum*, 東海地方にキバナハナネコノメ var. *flavum*, 紀伊半島にキイハナネコノメ var. *nachiense* が分布する。また、イワボタンの変種は、分布が重なるニッコウネコノメ var. *shiobarense*, ヨゴレネコノメ var. *atranderum* や、紀伊半島に分布するキシウネコノメ var. *calicitrappa*, 九州に分布するサツマネコノメ var. *viridescens* が知られている。

局所型を除く 4 つの分布型が分布したのは、ネコノメソウ属の種が多く分布した長野県（13 種）、岐阜県（13 種）、岡山県（13 種）、福島県（12 種）、鳥取県（12 種）、福井県（11 種）などや、分布した種数は少なかった石川県（6 種）、新潟県（7 種）、広島県（7 種）など、15 県であった。3 つの分布型が分布したのは 18 都府県であり、そのうちの 14 は日本海型の分布を欠く太平洋側の栃木県（11 種）や静岡県（11 種）などであった。2 つの分布型が分布したのは北海道（6 種）を除くと主に九州の県であり、その重なりは広域型と南西型であった。1 つの分布型しか分布しない県はなかった。

環境省のレッドリスト（第 3・4 次；2007, 2012 URL；http://www.biodic.go.jp/rdb/rdb_f.html 2014 年 8 月 12 日確認）には、局所型のムカゴネコノメソウと南西型のシロバナネコノメソウの変種であるキバナハナネコノメが準絶滅危惧種に選定されていた。また、各都道府県の RDB や RL では、北方型の 3 種は分布西限にあたる中国地方で、日本海型の 3 種は分布東北限にあたる秋田県や長野県で、南西型の種は特に福島県で掲載されていた（Fig.3.2）。また、広域型であるネコノメソウであっても、大分県では生育地は点在して生育範囲は狭いこと、人里近くの水環境の悪化などから絶滅危惧 IB 類に選定されていた。局所型のトウノウネコノメは岐阜県で絶滅危惧 I 類に、ヒメオオイワボタンは徳島県で絶滅危惧 IA 類に選定されていた。

3.3.2 分布型と出現する植生単位

ネコノメソウ属の種が多く出現した植生単位は、冷温帯域に広がる森林植生のブナクラス *Fagetea crenatae* Miyawaki, Ohba et Murase 1964 や、冷涼な湧水辺・流水辺で小型草本が優占するヌマハコベータネツケバナクラス *Montio-Cardaminetea* Br.-Bl. et Tx. 1943 であった (Table 3.2). 他にも暖温帯域の日本海側の沿岸低湿地に成立するヤブツバキクラス *Camellietea japonicae* Miyawaki et Ohba 1963 のツリフネソウ・ハンノキ群集 *Impatienti-Alnetum japonicae* (Miyawaki et al. 1977) Ohno in Miyawaki 1985 (Appendix Table 3.4) から、冷温帯から亜寒帯域に広がる河畔林植生のオノエヤナギクラス *Salicetea sachalinensis* Ohba 1973 におけるオオバヤナギ・ドロノキ群集 *Toisuso-Populetum maximowiczii* Ohba 1974 などにも出現した。

いずれの分布型の種も出現したのはブナクラスであり、局所型以外の4タイプが出現したのはヌマハコベータネツケバナクラスだった。特にその下位単位は、ブナクラスでは、シオジーハルニレオーダー *Fraxino-Ulmetalia* Suz.-Tok. 1967 のサワグルミ群団 *Pterocaryion rhoifoliae* Miyawaki, Ohba et Murase 1964, ヌマハコベータネツケバナクラスでは、オオバセンキュウータネツケバナオーダー *Angelico genuflexae-Cardaminetalia* Ohba 1975 のオオバセンキュウータネツケバナ群団 *Angelico genuflexae-Cardaminion* Ohba 1975 であった (Appendix Table 3.4)。

分布の重なりが大きい北方型と広域型の種がともに出現したのがオノエヤナギクラス、ハンノキクラス *Alnetea japonicae* Miyawaki, K. Fujiwara et Mochizuki 1977 であった。一方で、北方型の種のみが出現したのはオニシモツケ・オオヨモギクラス *Filipendulo-Artemisietea montanae* Ohba 1973 であった。

分布の重なりが小さい北方型（ツルネコノメソウ）と南西型（イワボタン（広義））の種が出現したのがノイバラクラス *Rosetea multiflorae* Ohba, Miyawaki et Tx. 1973 であった。その下位単位は、トコロクズオーダー *Dioscoreo-Puerarietalia lobatae* Ohba 1973・ミヤマタタビーヤマブドウ群団 *Actinidio-Viticoignetiae* Miyawaki et al. 1968・キクバドコロ・ヤマブドウ群集 *Dioscoreo-Vitietum coignetiae* Miyawaki et al. 1968 とホザキナナカマド・ノリウツギ群集 *Sorbario sorbifoliae stellipilae-Hydrangeetum paniculatae* Ohba et Sugawara 1980 であり (Appendix Table 3.4), 報告された地域は北海道と中部であり、地理的には離れているが、ともに湿潤な立地の林縁部に成立する群集であった。

日本植生誌において記録がなかった日本のネコノメソウ属の4種は、局所分布型のムカゴネコノメや、近年に新たに掲載されたトウノウネコノメ (Wakabayashi & Takahashi 1999), ヒダボタン *Chrysosplenium nagasei* (Wakabayashi & Ohba 1995), ヒメオオイワボタン (Wakabayashi 1997) などであった。

3.3.3 分布型と系統関係

各分布型に系統群 *Alternifolia* と *para-Mac* は広く分布した (Fig. 3.4)。日本海型には *para-Mac* のみが分布した。北方型と南西型には3つ系統群がみられ、南西型には比較的分岐年代の新しい *Pilosa* が分布した。

ブナクラス・シオジーハルニレオーダーに分布した種数は他のクラスよりも多く、5つのすべての系統群が出現した (Appendix Table 3.4, Fig. 3.5) が、他のクラスでは *Pilosa* を欠いた。また、日本植生誌に記録されているネコノメソウ属の種のうち、固有種または固有変種はこの植生単位には全て出現していた。

3.4 考察

3.4.1 分布型と出現する植生単位

出現した植生単位から、ネコノメソウ属の種の分布の中心は気候的には冷温帯域にあり、暖温帯域から亜寒帯域までの幅があると考えられた。中でもサワグルミ群団（ブナクラス）の群集に記録されているネコノメソウ属の種数は多く（Appendix Table 3.4）、いずれの分布型の種群も構成種となっていたことから、冷温帯の河川上流域の山地溪畔林の林床が、ネコノメソウ属の種の分布適地として考えられた。

また、オオバセンキュウータネツケバナ群団（ヌマハコベータネツケバナクラス）でも異なる分布型の種がともに出現した。サワグルミ群団とオオバセンキュウータネツケバナ群団は溪流辺に成立することとで夏でも冷涼であり、中部以西であっても北方型の種の生育を可能にしたと考えられた。

また、ミヤマタタビーヤマブドウ群団（ノイバラクラス）では、地理分布の重なりが相対的に小さいと考えられる北方型と南西型の種（それぞれツルネコノメソウ、イワボタン（広義））が出現した。このことは、分布域は異なっても立地選好性の共通性が保たれていることを示すことのひとつの例と考えられた。

オノエヤナギクラス、ハンノキクラス、オニシモツケーオオヨモギクラスでは広域型と北方型の種のみが分布した。この広域型と北方型の種が出現した下位単位の群集が報告されている地域は中部以北であり（Table 3.1）、日本海型、南西型も分布する範囲であった。このことから、広域型、北方型の種群が日本海型、南西型の種群と異なる立地選好性をもつと考えられた。

3.4.2 分布型と系統関係

日本に広域に分布した広域型のネコノメソウとヤマネコノメソウの近縁種は世界でも広域に分布する種であった。両種はそれぞれ、系統群 *para-OppA*, *Alternifolia* に属し、*para-OppA* は *Oppositifolia* の中でも分岐年代が相対的に古い（Appendix Fig.3.1）。ネコノメソウは日本固有種であるが、最も近縁の種は東アジアに分布し、同じ系統群に属する種はヨーロッパやアメリカまで分布する（Soltis et al.2001; Appendix Fig.3.1）。ヤマネコノメソウは朝鮮半島や中国北東部にも分布し（Wakabayashi 2001）、系統的に近い種は局所型の日本では北海道に分布したエゾネコノメソウ、シベリアやアメリカ、ヨーロッパにも分布するエゾネコノメソウの母種であった。ネコノメソウが日本固有種として、ヤマネコノメソウが東アジアにのみ分布する種として認められるほどの分化がすすんだ時代まではわからないが、現在までに広域な分布を保持できるような生理的、生態機能を有するように変化をとげたと考えられた。また、両種が分布したブナクラス、ハンノキクラス、ネコノメソウが分布したオノエヤナギクラス、ヌマハコベータネツケバナクラス（Table 3.2）といった植生単位の地球規模での広がりを検討することで、種分化に重要と思われる環境を推察できると考える。

中部地方以北を中心に分布した北方型の3種（ツルネコノメソウ、マルバネコノメソウ、チシマネコノメソウ）はいずれも異なる系統群（それぞれ *Alternifolia*, *para-OppB*, *para-Mac*）に属し、いずれも日本固有種ではなかった。独自に分化していた3つの系統群が同じような分布型を示した要因として、冷涼な環境への類似した生理的、生態的な要求性と、共通した歴史的背景をもつ可能性が考えられた。ツルネコノメソウとマルバネコノメソウは中国北東部にも分布する種であり、チシマネコノメソウはサハ

リンやカムチャッカ半島まで分布する。また、ツルネコノメソウの最も近縁である種は南西型のタチネコノメソウ *C. tosaense* であり、チシマネコノメソウの近縁種は *Pilosa* とチシマネコノメソウを除く *para-Mac* との共通の祖先であり、その種は東北地方以南に分布する種として考えられる。これらのことから、両種は同じ系統群内の北方の種として分化が進んだ可能性が考えられる。また、北方型の種は冷温帯域の湿性林であるブナクラス・シオジ・ハルニレーオーダー以外にも、冷温帯域から亜寒帯域で見られる河畔林の群集の上級単位であるオノエヤナギクラスや、中部日本海側の溪畔林林縁にみられるミヤマシシウド・オオイタドリ群集や北海道の林縁、河辺などにみられるチシマアザミ・オオイタドリ群集の上級単位であるオニシモツケ・オオモギクラスにも特徴的に出現した (Table 3.2)。このことは、山地溪畔林が最終氷期以後の温暖化期に北上した種群のレフュジアとなった可能性 (星野 1998) を支持するものと考えられた。

星野 (1998) は、北海道のミズナラ林を特徴づける種群について、多くが中部以北型の分布パターンであること、その構成種の分布域がミズナラ林での高常在度出現地域よりも明らかに広いこと、日本固有種が少ないこと、北海道のミズナラ林の群落は大陸的な気候下に成立していることを指摘し、北海道のミズナラ林を特徴づける種群が南方では他の植生タイプで出現する可能性を示唆している。また、最終氷期最盛期には日本のミズナラ林は現在よりも低標高域や南で成立し、それ以降の温暖化期に構成種が北上または高標高域に分布を移動させる中で、ミズナラ林から後退する種の多くが草原や溪谷林に残存することができた、とする仮説を示した。本研究における北方型の3種が中部以北を中心に分布したこと、他の分布型の種と異なる植生単位に出現する傾向がみられたこと、日本固有種ではなかったことは、星野 (1998) における北海道のミズナラ林を特徴づける種群と類似した傾向としてみることができ、さらに前述したように、本研究における北方型の種はいずれも異なる系統群に属し、同じ系統群内の北方の種として分化が進んだ可能性が考えられた。また、山地溪畔林の群集で出現していた。これらのことは、最終氷期最盛期以後の温暖化期の種群の北上とその時に生じうるハビタットシフトによって、北方ではある種群の分布の重なりが保たれても、南方ほど種群の分布の重なりは小さくなる一方で、溪畔林が中部以北型の種の分布域を広く保った役割を担った可能性を示唆した星野 (1998) を支持する結果として考えられた。さらに本研究では、この変化が種分化にも重要な意味をもつ可能性があると考えられた。

日本海型の3種は、日本海側気候に適応、分化した可能性が考えられた。植物地理学で認識されている日本海要素の種群には太平洋側に近縁種をもつ種が多く、これらの種は、種ごとの分化程度の差はあるものの、日本海側と太平洋側でそれぞれ分化したものと考えられている。日本海側において特筆すべき環境条件が日本海形成後の冬季の多雪環境と考えられており、雪への適応的な形質獲得の解釈がなされてきた。本研究における日本海型の3種は全て *para-Mac* に属す種であり、日本固有種である。また、日本海型のボタンネコノメソウとヒダボタンは同じ日本海型のホクリクネコノメソウよりも南西型のイワボタン、イワネコノメソウと系統的距離が近い (Appendix Fig.3.1)。また、Hara (1957) は、ホクリクネコノメソウとイワボタンの形態が類似していることを指摘し、中部地方では日本海側と太平洋側に分布域が分かれるが、近畿地方では分布が重なるために識別が難しく、交雑種が存在することを記述している。これらのことと本研究における各分布型から、日本に分布していた *para-Mac* は、南西型の種群から日本海型のホクリクネコノメソウが種分化をとげた後に、さらに南西型から中国地方を中心に分

布する日本海型のボタンネコノメソウとヒダボタンが種分化した可能性が考えられた。また、日本海側と太平洋側の環境の差が大きくなったタイミングがどの分岐年代と対応するのかまでは本研究では言及できないが、相対的に *para-Mac* は *Pilosa* より分岐年代が古いことを考慮すると、日本海側気候への適応の仮説のもとでは、*Pilosa* において分化がすすんだのはその後ということになる。

日本の南西部太平洋側に分布した南西型と局所型のムカゴネコノメソウとツクシネコノメソウは、日本で独自に分化した種群として考えられた。すなわち、分岐年代の比較的新しい系統群 *Pilosa* が含まれたのは両分布型のみであり (Fig.3.4)、構成種はいずれも固有種または固有変種であった。また、南西型に含まれたシロバナネコノメソウ (広義) とイワボタン (広義) は日本で変種が多く報告されている。これらの種は、植物地理学で認識されている日本固有の種群との分布域の重なりがみられた。局所型の *Pilosa* の中では相対的に早くに分化したムカゴネコノメソウ (Appendix Fig.3.1) はフォッサ・マグナ地域を中心に分布し、現在のその分布域は南西型の種群と重なっている (Fig.3.2, 3.3)。この分布域の重なりは、過去に地理的隔離があって分化したものが、分散によって現在重なっているのか、地理的な隔離ではない生殖的な隔離や生態的な隔離によって分布域は重なったまま独自に分化が進んだのか、本研究からは不明である。しかしながら、植物地理学で知られているフォッサ・マグナ地域の種の地域固有性は顕著であることが知られており (高橋 1971, 前川 1949, 1977)、ムカゴネコノメソウは南西型の種群よりも、この地域の種群と類似した生理的、生態的な要求性や歴史的背景を有する可能性が考えられた。また、ほぼ固有種で構成される南西型の種群と局所型のツクシネコノメソウは、他の分布型の分布が少なかった紀伊、四国、九州地方に分布した。この地域は日本固有種が多いソハヤキ要素とよばれる種群が分布することが知られている (前川 1977)。このことから、南西型の種群と局所型のツクシネコノメソウは、よりソハヤキ要素と類似した生理的、生態的な要求性や歴史的背景をもつ可能性が考えられた。

南西型の種群が特徴的に出現した植生単位は山地溪畔林の群集の上級単位であるサワグルミ群団 (ブナクラス) であった (Appendix Table 3.4)。この植生単位ではネコノメソウ属の種は特に多く出現した。また、日本植生誌の植生調査資料に記録されているネコノメソウ属の種のうち、固有種または固有変種は全てが出現した。さらに、4つの分布型の種がいずれも出現し、本研究で用いた5つの系統群が全て出現した。南西部太平洋側に分布する種群にしかみられない系統群で、分岐年代の最も新しい系統群である *Pilosa* の種群が主に出現した植生単位でもあった。これらのことから、太平洋側の山地溪畔林がネコノメソウ属の生育地として重要な環境であるとともに、分化の中心となっている可能性が考えられた。

3.4.3 今後の課題

データ収集にあたってデータの偏りや不足がある場合がみられ、以下のような課題があると考えられた。

GBIF のデータは収蔵機関に近い地域に集中するような採集箇所の偏りがみられ、日本スケールでの都道府県よりも細かい単位での同等に扱えると考えられる分布情報の集計は難しかった。今後より多くの収蔵機関から標本の登録がすすむことがのぞまれた。また、環境省の RL で絶滅危惧種に指定されているキバナハナネコノメとムカゴネコノメソウ、近年に新種、新変種として記載されたヒダボタン *C. nagasei* 類 (Wakabayashi & Ohba 1995)、ヒメオオイワボタン (Wakabayashi 1997)、トウノウネコノメ、

ヤマシロネコノメ *C. pseudopilosum* var. *divaricatistylusum* (Wakabayashi & Takahashi 1999) は日本植生誌には記録されておらず、今後の出現する植生単位や共存種群の情報の蓄積が、これらの種の保全や管理を行っていくうえで重要と考えられた。さらに、近年に分布が見直されたホクリクネコノメ、ボタンネコノメソウ (Wakabayashi & Ohba 1995) は、分布が見直される前に記録されている植生単位や共存種群の再検討が必要と考えられた。

Table 3.1. List of *Chrysosplenium* species in Japan. See Appendix Fig.3.1 for phylogenetic tree modified the figure in Soltis et al. (2001) for phylogenetic relationsihps. No. Prefecture indicated that the number of distributed prefectures of the species. Distributional types was classified by cluster analysis see detail in sentences. Endemic indicated whether endemic or not in Japan , ●; Endemic species, ●var; Endemic variety species, ●f; Endemic forma species, ?; Not endemic species level but the variety or forma species may be endemic in Japan.

表 3.1. 日本のネコノメソウ属の種のリスト. 系統関係については付図 3.1 の Soltis et al. (2001) より編集した系統樹を参照. また, 種ごとに出現した都道府県数, クラスター分類による分布タイプ (本文参照), 日本固有種 (●; 固有, ●var; 固有変種, ●f; 固有品種, ?; 種は固有種ではないが, 変種または品種は固有種である可能性のあるもの), 備考を示す.

Clade	Sub clade	Species name	Variety name	Forma name	Japanese name	No. Prefecture species variety	Distributional type	Endemic	Remarks
<i>Oppositifolia</i>	<i>Pilosa</i>	<i>C. album</i>	<i>album</i>		シロハ [°] ナネコノメソウ	32 27	South-West	●	
			<i>flavum</i>		キハ [°] ナハナネコノメ	- 4		● var	
			<i>nachiense</i>		キイハナネコノメ	- 2		● var	
			<i>stamineum</i>		ハナネコノメ	- 21		● var	
		<i>C. maximowiczii</i>			ムカコ [°] ネコノメソウ	8 8	Local	●	Mainly Fossa Magna region
		<i>C. rhabdospermum</i>	<i>rhabdospermum</i>		ツクシネコノメソウ	10 9	Local	●	Shikoku, Kyushu
			<i>shikokianum</i>		トケ [°] ミツクシネコノメ	- 2		● var	
		<i>C. pilosum</i>	<i>sphaerospermum</i>		コカ [°] ネネコノメソウ	36 36	South-West	● var	
	para-Mac	<i>C. echinus</i>			イリネコノメソウ	26 26	South-West	●	
		<i>C. kiotense</i>			ホ [°] タンネコノメソウ	13 13	Japan sea	●	
		<i>C. nagasei</i>	<i>nagasei</i>		ヒタ [°] ホ [°] タン	10 8	Japan sea	●	
			<i>luteoflorum</i>		ヒメヒタ [°] ホ [°] タン	- 3		● var	
			<i>porphyranthes</i>		アカヒタ [°] ホ [°] タン	- 3		● var	
				<i>xanthandrum</i>	キンシヘ [°] ネコノメ	- -		● f	
		<i>C. macrostemon</i>	<i>macrostemon</i>		イリホ [°] タン	39 36	South-West	●	
			<i>atranderum</i>		ヨコ [°] レネコノメ	- 27		● var	
			<i>calicitrappa</i>		キシウネコノメ	- 3		● var	
			<i>shiobarense</i>		ニッコウネコノメ	- 26		● var	
			<i>viridescens</i>		サツマネコノメ	- 3		● var	
		<i>C. fauriei</i>	<i>fauriei</i>		ホクリカネコノメ	15 15	Japan sea	●	
				<i>ferruginiflorum</i>	サンインネコノメ	- -		● f	
		<i>C. kamtschaticum</i>	<i>kamtschaticum</i>		チシマネコノメソウ	25 24	North		
			<i>aomorense</i>		ミチノクネコノメ	- 13		? var	
				<i>tobishimense</i>	トビ [°] シマネコノメソウ	- -		? f	
	para-Opp B	<i>C. ramosum</i>			マルハ [°] ネコノメソウ	20 20	North		
	para-Opp A	<i>C. grayanum</i>			ネコノメソウ	42 42	Broad	●	
		<i>C. pseudofauriei</i>	<i>nipponense</i>		ヒメオオイリホ [°] タン	1 1	Local	● var	Tokushima Prefecture
<i>Alternifolia</i>	<i>Alternifolia</i>	<i>C. alternifolium</i>	<i>sibiricum</i>		エゾ [°] ネコノメソウ	1 1	Local		East of Hokkaido
		<i>C. japonicum</i>	<i>japonicum</i>		ヤマネコノメソウ	44 44	Broad		
			<i>tetrandrum</i>		ヨツシヘ [°] ヤマネコノメ	- 8		? var	
		<i>C. flagelliferum</i>			ツルネコノメソウ	32 32	North		
		<i>C. tosaense</i>			タチネコノメソウ	29 29	South-West	●	
Not presented in Soltis et al. 2001		<i>C. pseudopilosum</i>	<i>pseudopilosum</i>		トウノウネコノメ	3 2	Local	●	Tokai region
			<i>divaricatistylusum</i>		ヤマシロネコノメ	- 1		● var	

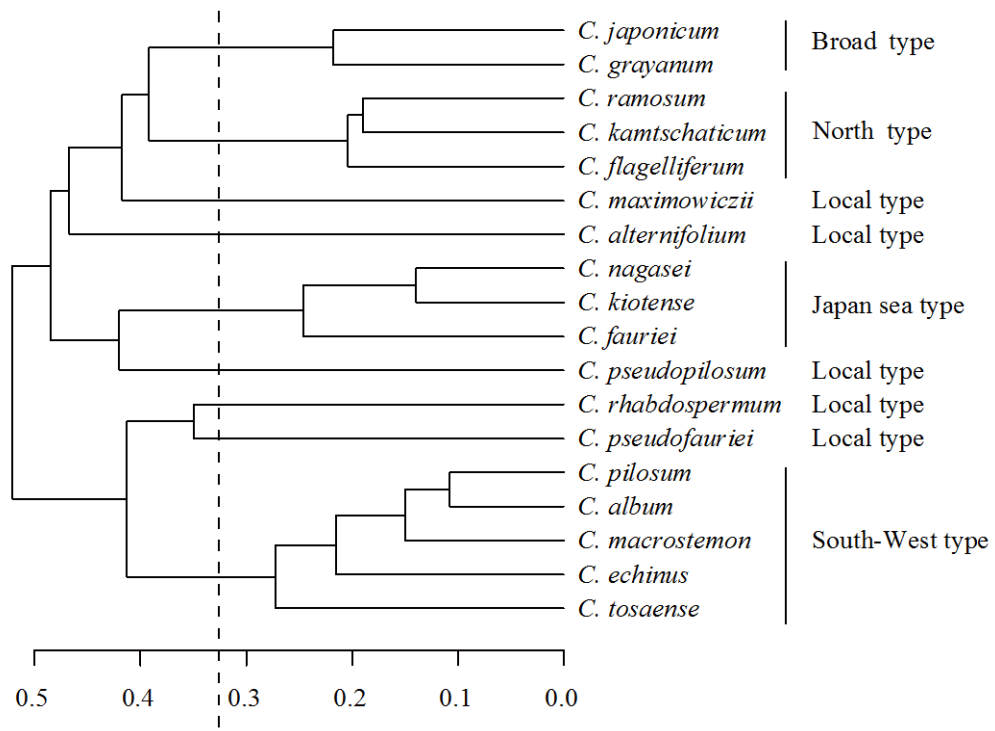


Fig. 3. 1. Classification of distributional pattern for *Chrysosplenium* species by unit of prefecture in Japan. In the case classified by the dotted line, four types (Broad / North / Japan sea / South-West type) and five species of Local type that didn't have similar distributional pattern ones were recognized.

図 3. 1. 日本に分布するネコノメソウ属の種の分布パターンの類型化. 図中の破線で分類した場合 4 タイプ (広域 Broad / 北方 North / 日本海 Japan sea / 南西 South – West type) と類似した分布パターンの種をもたない 5 種 (Local type) が認められる.

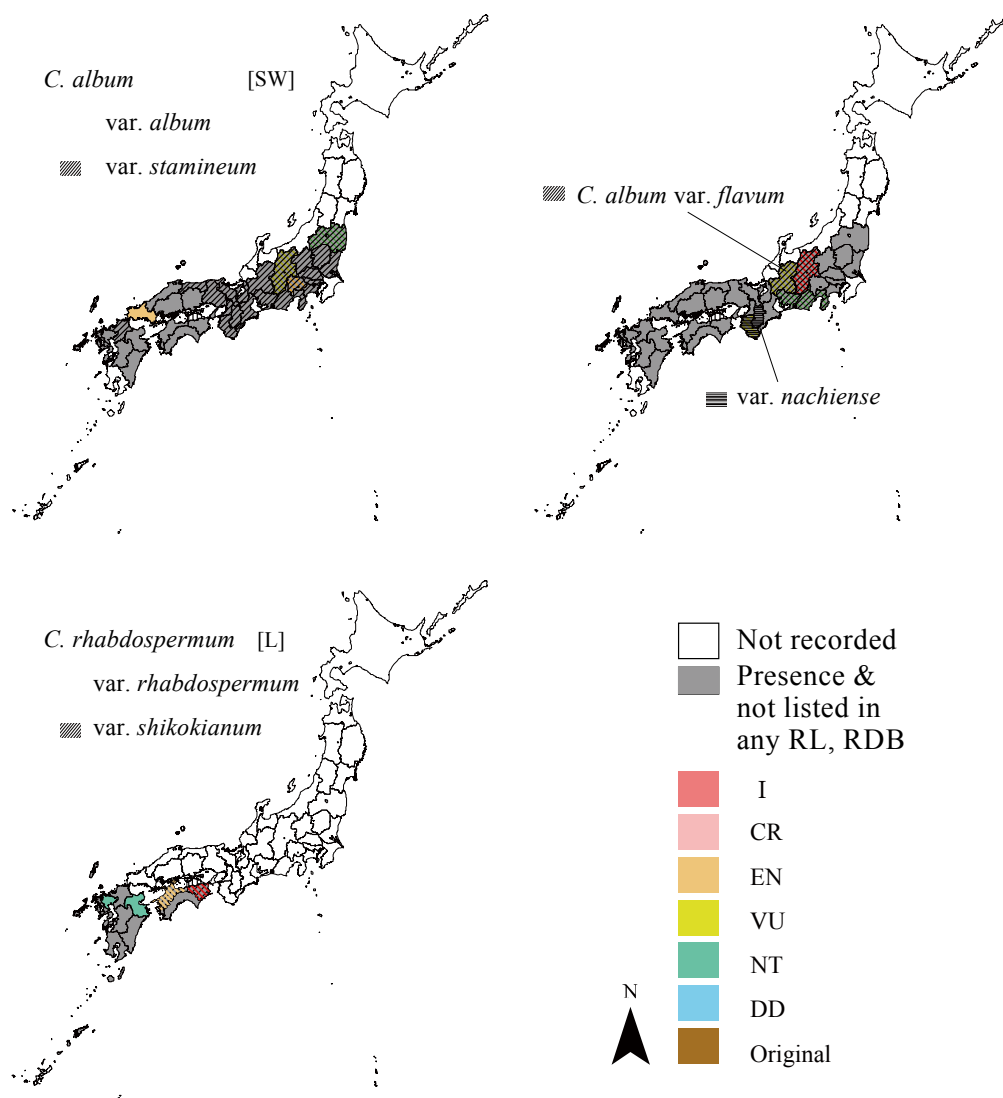


Fig. 3. 2. Geographic distribution of *Chrysosplenium* species in Japan by each prefecture. Legend with diagonal line presents distribution of variety and/or formula species. Gray presents the species presence in the prefecture. Color legend except gray presents the species that is listed as an endangered species or a rare species in the prefecture (I ; Critically Endangered + Endangered, CR; Critically Endangered, EN; Endangered, VU; Vulnerable, NT; Near Threatened, DD; Data Deficient, Original; Original in the prefecture). Abbreviations beside of species name indicates distributional pattern (B; Broad type, N; North type, J; Japan sea type, SW; South – West type, L; Local type).

図 3. 2. ネコノメソウ属の種の日本における都道府県別分布。灰色は種の分布を，斜線は変種，品種の分布を示し，白は不在を示す。灰色以外の凡例色は各都道府県で絶滅危惧種や希少種などにリストアップされていることを示す（I；絶滅危惧Ⅰ類，CR；絶滅危惧ⅠA類，EN；絶滅危惧ⅠB類，VU；絶滅危惧Ⅱ類，NT；準絶滅危惧種，DD；情報不足，Original；その県独自の評価）。種名の横の略記は分布型を示す（B；広域型，N；北方型，J；日本海型，SW；南西型，L；局所型）。

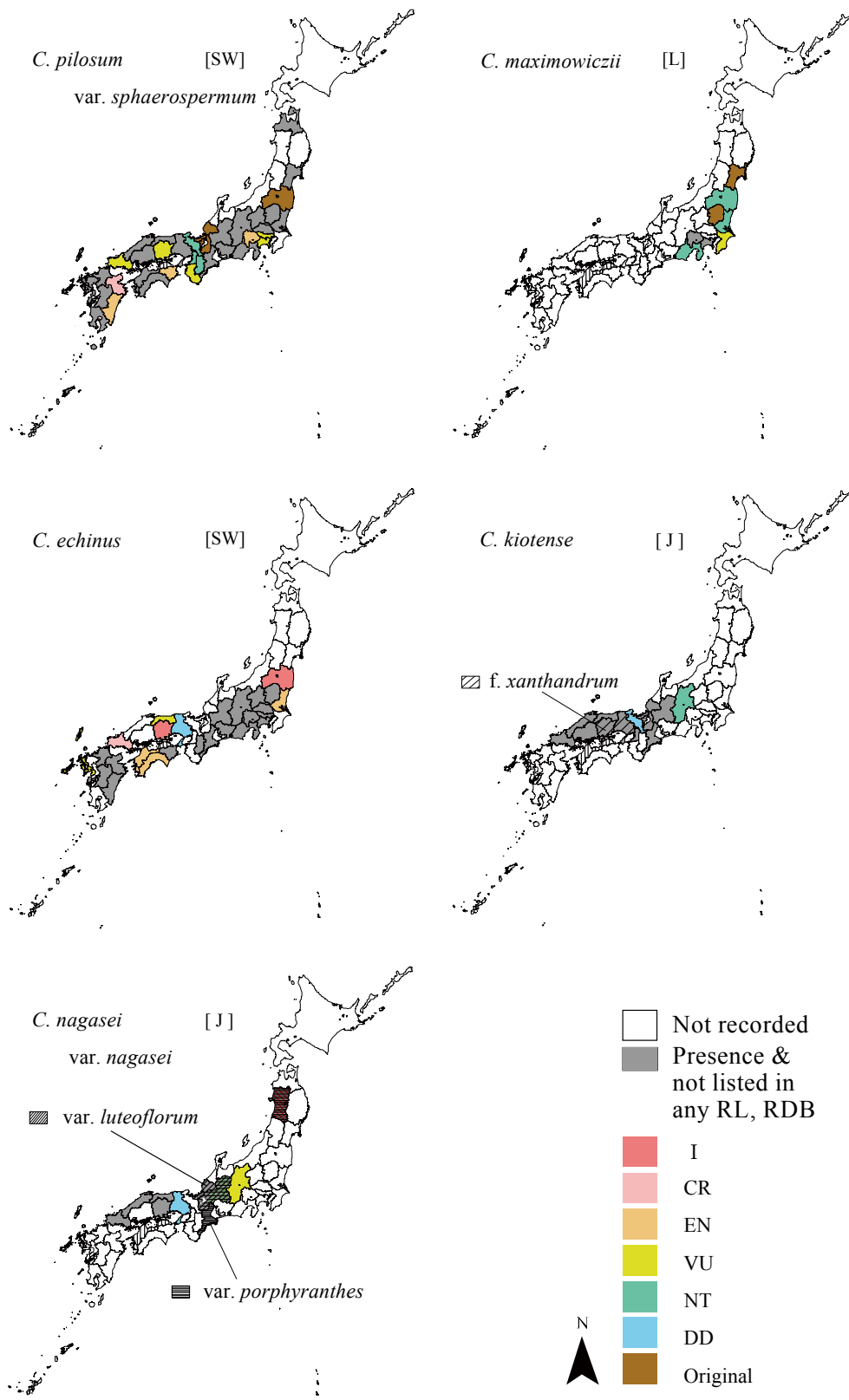


Fig. 3. 2. Continued.

図 3.2. 続き

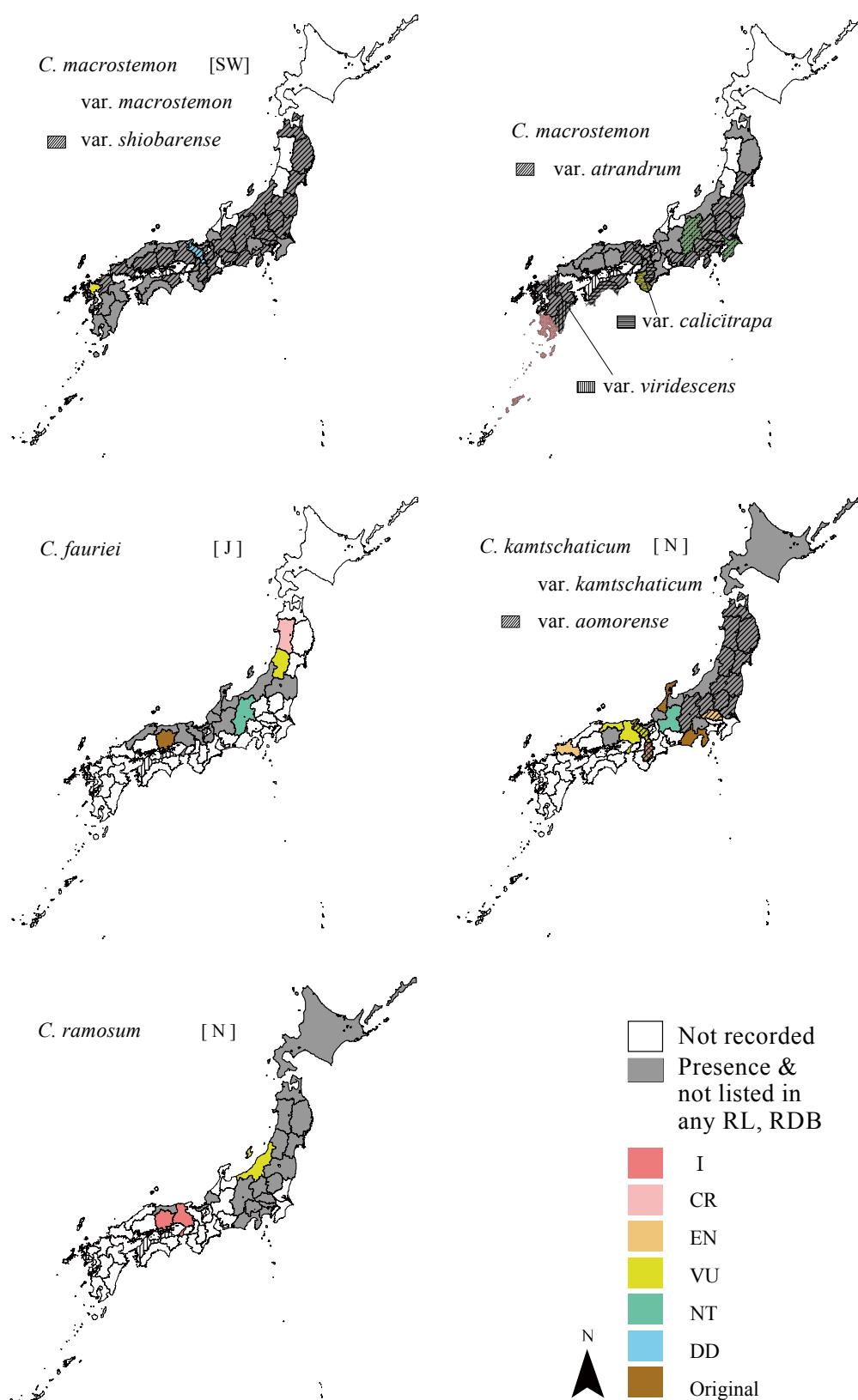


Fig. 3. 2. Continued.

図 3.2. 続き.

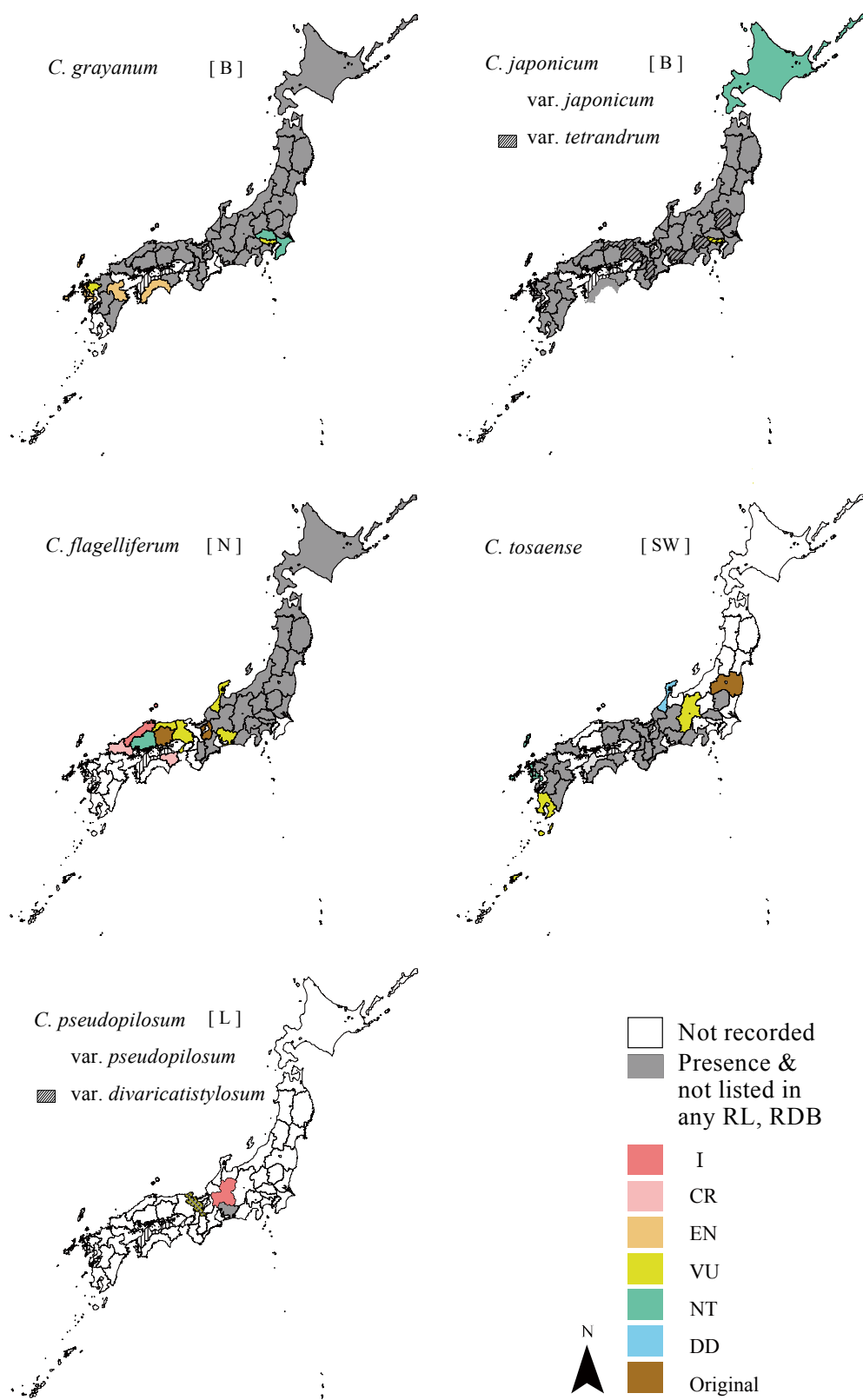


Fig. 3. 2. Continued.

図 3. 2. 続き.

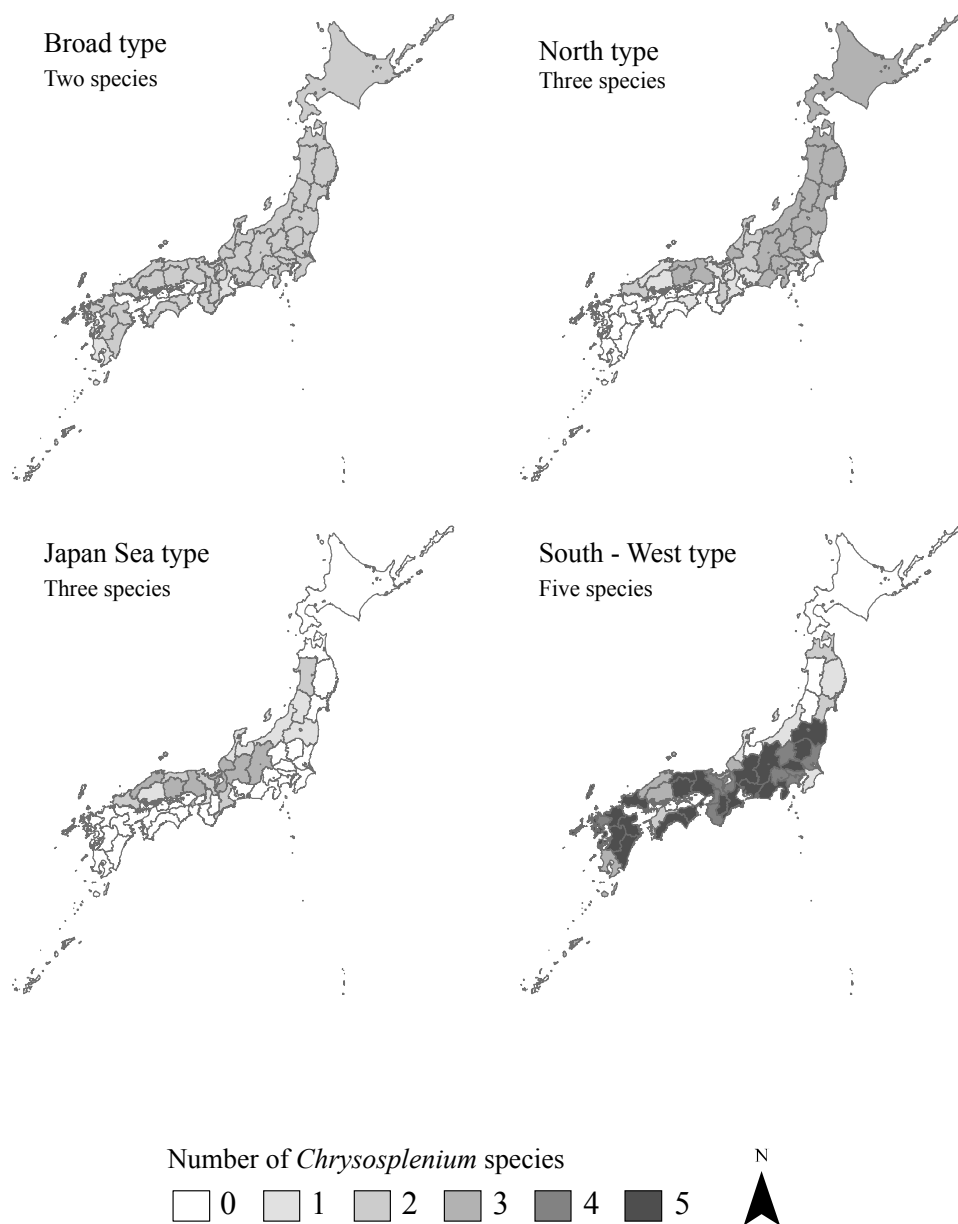


Fig. 3. 3. Distribution of number of *Chrysosplenium* species by each distributional type (only four types that classified by the line in Fig.3.2. Omitted the *Local* type that didn't have similar distributional pattern species) in Japan.

図 3.3. 日本におけるネコノメソウ属の種の分布タイプ別(図 3.2 で分けられた 4 タイプ. 局所型を除く)の種数分布図.

Table 3. 2. Distribution of *Chrysosplenium* species in each Class which is most upper vegetation unit.

表 3. 2. ネコノメソウ属の種の出現した最上級の植生単位であるクラス。

	Distributional type	Broad type		North type		Japan sea type		South - West type				Local type			Number of species	
		<i>C. japonicum</i>	<i>C. grayanum</i>	<i>C. kamtschaticum</i>	<i>C. flagelliferum</i>	<i>C. ramosum</i>	<i>C. kioense</i>	<i>C. fauriei</i>	<i>C. tosaense</i>	<i>C. echinus</i>	<i>C. sphaerospermum</i> var. <i>pilosum</i>	<i>C. macrostemon</i>	<i>C. album</i>	<i>C. alternifolium</i> var. <i>sibiricum</i>	<i>C. rhabdospermum</i>	
		ヤブネコノメソウ	ネコノメソウ	チシマネコノメソウ	ツルネコノメソウ	マリンネコノメソウ	ホノネコノメソウ	ホカリネコノメソウ	タチネコノメソウ	イワネコノメソウ	コホネコノメソウ	イワホネ	シロハネネコノメソウ	エネコノメソウ	ツリネコノメソウ	
	Region															
Camellietea japonicae Miyawaki et Ohba 1963	Chubu															
ヤブツバキクラス	中部,							●								1
Fagetea crenatae Miyawaki, Ohba et Murase 1964	All															
ブナクラス	北海道, 東北, 関東, 中部, 近畿, 中国, 四国, 九州	●	●		●	●	●	●	●	●	●	●	●		●	12
Alnetea japonicae Miyawaki, K. Fujiwara et Mochizuki 1977	Hokkaido, Tohoku, Kanto, Chubu															
ハンノキクラス	北海道, 東北, 関東, 中部	●	●		●											3
Salicetea sachalinensis Ohba 1973	Hokkaido, Tohoku, Chubu															
オノエヤナギクラス	北海道, 東北, 中部		●	●	●	●										4
Rosetea multiflorae Ohba, Miyawaki et Tx. 1973	Hokkaido, Chubu															
ノイバラクラス	北海道, 中部				●							●				2
Asplenietea rupestris Br.-Bl. 1934	Chugoku															
アオチャセンシダクラス	中国,								●							1
Montio-Cardaminetea Br.-Bl. et Tx. 1943	Kanto, Chugoku, Kinki, Chugoku, Shikoku															
ヌマハコヘータネツケバナクラス	関東, 中部, 近畿, 中国, 四国		●		●		●					●				4
Filipendulo-Artemisietea montanae Ohba 1973	Hokkaido, Chubu															
オニシモツケオオヨモギクラス	北海道, 中部			●	●	●										3
Artemisietea principis Miyawaki et Okuda 1972	Kanto															
ヨモギクラス	関東,						●									1
unknown	Kinki															
未定	近畿											●				1
	Number of occurrences in classes	2	4	2	6	3	3	2	2	1	1	4	1	0	1	

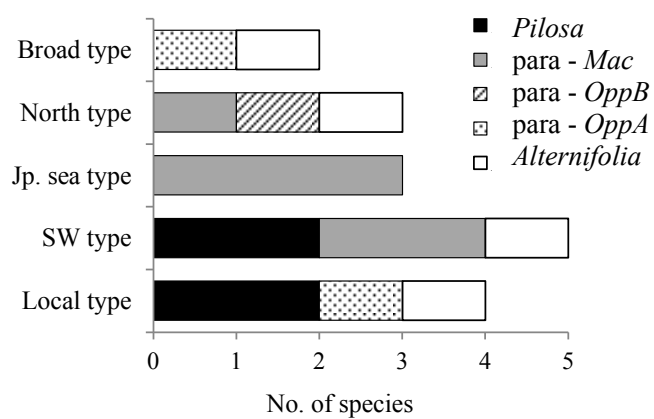


Fig. 3. 4. The number of *Chrysosplenium* species in each distributional type by clade.

図 3. 4. 各分布パターンにおけるネコノメソウ属の系統群別の種数.

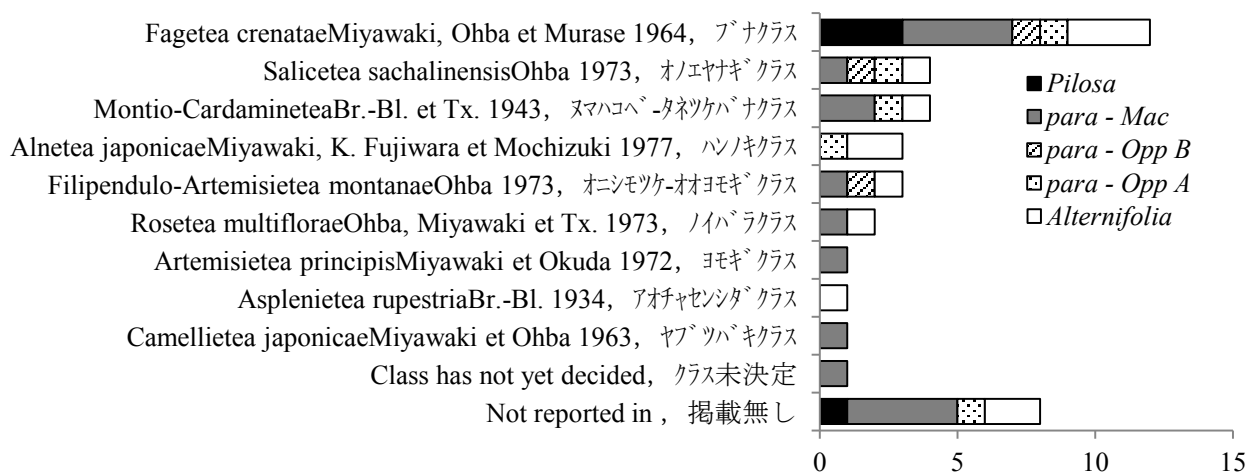


Fig. 3. 5. The number of *Chrysosplenium* species in each Class which is most upper vegetation unit by clade.

図 3. 5. 植生単位の最上級であるクラスごとのネコノメソウ属の系統群別種数

第4章 流域におけるネコノメソウ属の種の分布パターンと共存関係

本章では、流域スケールにおいてネコノメソウ属の種の分布パターンと生育立地を明らかにし、共存関係が保たれるスケールを検討した。

調査範囲は群馬県と栃木県にまたがる渡良瀬川の上流域とした (Fig.4.1)。この地域では、第3章における日本海型の地理分布パターンを示すネコノメソウ属の種以外の種の分布の重なりが大きい。特に、栃木県では広域型、北方型、南西型と分類された10種 (Fig.3.1, 3.3) の全てが分布し (栃木県自然環境調査研究会植物部会 2003)、群馬県ではタチネコノメソウ *C. tosaense* 以外の9種が分布する (群馬県高等学校教育研究会生物部会・群馬県植物誌改訂版編集委員会 1987)。本章では、この地域において、ネコノメソウ属の種の偏在する分布標高や流域特性、地形単位や林冠タイプを明らかにし、支流域、2次集水域、林分の3つのスケールの単位において分布の重なりを示し、渡良瀬川上流域全域での共存関係の普遍性について検討した。

4.1 調査地概要

調査対象河川である渡良瀬川 (Fig.4.1) は、帝釈山地の皇海山 (標高 2144 m) を水源とし、栃木県と群馬県を流下し、下流端で利根川に合流する流域面積が約 2621 km² の利根川水系の最大の支川である (国土交通省関東地方整備局 URL ; <http://www.ktr.mlit.go.jp/watarase/index.htm> 2010.12 参照)。その流域の中でも調査範囲は、本流西側では庚申川から鳥居川、東側は大芦川から旗川や桐生川までとした。

渡良瀬川本流の上流域東側に広がる足尾山地は、最高峰を夕日岳 (標高 1526 m) とし、表層地質は中古生代の堆積岩である (Fig.4.1)。足尾山地を南東へ流れる河谷は典型的な平行状の水系パターンを示すことが知られており、渡良瀬川本流に流れ込む支流の形成には約 300 万年前からの足尾山地の傾動隆起といった地史的背景の影響が大きいとされている (貝塚 1987; 鈴木 2000)。流域北部では沢入花崗岩や奥日光流紋岩が中生代白亜紀から古第三紀の頃に貫入し、この岩体の周囲に分布する上記の堆積岩に広く接触変成作用を与えている (野沢ら 1958)。また、本流の右岸側 (北西部) には皇海山や袈裟丸山 (標高 1878 m) といった第四紀の火山群が南北に連なる (中村ら 1992)。

調査地域に近接する気象観測所である桐生 (標高 87 m, 観測期間 1981 - 2010 年) における年平均気温は約 14.3℃、年降水量は約 1243.9 mm であり (気象庁 URL ; <http://www.jma.go.jp/jp/amedas/> 2014 年 11 月 20 日確認)、夏季降水量が多く冬季降水量が少ない太平洋側気候の特徴を有している (Fig.4.2)。

4.2 方法

4.2.1 集水域スケールにおける分布パターンと生育立地

4.2.1.1 方法

4.2.1.1.1 分布調査

2009 年 7 - 10 月、2010 年 4 - 10 月に渡良瀬川本流に流れ込む 23 の支流 (Table 4.1) でネコノメソウ属の分布調査を行った。踏査は、全支流のうち、アクセス可能でかつ最大でも流路幅が 4 m 程度の流路を対象に、両岸または片岸の幅約 10 m の範囲で行った。ネコノメソウ属の種の分布位置は GPS (GPSMAP60CSx, GARMIN Ltd.) で記録し、GPS を携帯していない時には周囲の地形や方位から位置

を特定し、地形図（縮尺 1:25000）上に種名と位置を記録した。踏査で得た情報をもとに、ネコノメソウ属の種の分布図を作成した。分布地点は合計で 236 地点となった（Fig.4.3）。

4.2.1.1.2 解析方法

GISを利用した環境条件の解析

各種の分布地点の温度条件と地表の安定性に関わる因子は、ArcGIS（ver.10.0）を用いて算出した。温度条件は多くの生物種の分布を決める要因として重要と考えられ、地表の安定性に関わる因子は地表の動きが活発な立地に適応的であると考えられているネコノメソウ属の種（川西ら2004）の分布を決める要因として重要と考えられたため、それぞれ本研究で用いた。

1) 温度条件

温度条件の算出には、気象庁（2002）の3次メッシュのデータの気温のデータ（観測期間1971 - 2000年）を利用した。このとき、気温の補正は各種の分布地点の標高をもとに逓減率 $-0.006^{\circ}\text{C} \cdot \text{m}^{-1}$ で行った。温度条件として温かさの指数（ $^{\circ}\text{C} \cdot \text{月}$ ）、最寒月最低気温（ $^{\circ}\text{C}$ ）を算出したが、いずれも標高と強い負の相関関係にあったため（ともに $r = -0.90, P < 0.001$ ）、種間の分布地点の気候因子の比較には標高のみを用いた。

2) 水系分布図の作成

ネコノメソウ属の分布を決める要因として重要と考えられる地表の安定性に関わる因子を水文解析により抽出するため、渡良瀬川の水系分布図を作成した。水系分布図の作成には、10 m DEM を用いた。このとき、各セルにおける標高と傾斜方位（8 方位）より各セルから最も急な降下傾斜となる近接セルへの流下方向を示すラスタ（流向ラスタ）と各セルへ累積する流量（各セルに流れ込むセルの数）を算出したラスタ（累積流量ラスタ）を発生させ、集水面積が 1 ha 以上（流れ込むセルの数が 100 個以上）となることを谷の条件とした。谷の次数は、この水系分布図をもとに、砂防調査・計画でよく用いられる Strahler（1952）の方法に従ってカウントした。この方法では、 n 次の谷どうしが合流したときは $(n + 1)$ 次の谷となるが、異なる次数の谷が合流したときは次数の大きい谷の値が採用される。また、 n 次谷の最下流端を流出点とした集水域が n 次集水域である。この方法を用いて対象地域の谷の次数を求めると、踏査した 23 の支流は 3-6 次集水域の範囲にあり（Table 4.1）、集水面積は 1.1-153.6 km^2 、流路総延長は 6.5-946.9 km の範囲であった。集水域の入れ子構造を生かした解析を行うため、各支流の集水域に含まれる、3 次集水域よりも次数がひとつ少ない 2 次集水域をもう一つの解析の単位に用いた。踏査し、ネコノメソウ属の種が分布した 2 次集水域は 45 個になり、集水面積は約 0.03-0.44 km^2 、流路総延長は約 0.2-2.5 km の範囲となった。

3) 地表の安定性に関わる因子

地表の安定性に影響を与える因子として、本研究では流域形状、地質に着目した。

流域形状を表現する指標としては、各種の分布地点における斜面傾斜に加え、水系分布図から導出される、分布地点から最近接の谷底地点（以下、最近接谷底）よりも上流の集水面積、最近接谷底におけ

る溪床勾配、分布地点から最近接谷底までの距離、最近接谷底より上流域の河川長の総和を集水面積で除した谷密度を用いた。斜面傾斜は表層崩壊の発生頻度と強く関係性があり、溪床勾配は土石流の流下または堆積に深く関連がある（松村ら1988; 塚本・小橋1991）。谷密度の値は山腹斜面における山崩れの発生頻度や規模の指標となる（細田・今里1979, 長谷川ら2009）。また、分布地点と最近接谷底までの距離は、出水、地滑り等の攪乱頻度の指標として用いた。

地質に関する指標としては、集水面積に含まれる各地質の面積割合（以下、集水域内地質）を用いた。地質は表層土の性質に大きく関わり、植物の生育に影響する。さらに、固結度や造岩鉱物の粒径などの違いから表層崩壊の頻度や規模の指標となりうる。渡良瀬川上流域の地質は大きく分けて、中生代の堆積岩、変成岩（ホルンフェルス）、花崗岩、火山岩が認められる（1/20万表層地質図; 新井1971; 阿久津・鈴木1974）。

生育立地の比較

全流域を踏査したわけではないため、解析に用いたデータは、ネコノメソウ属の種が確認された集水域の値に限った。このことで不在の条件を示せないが、以下の二つの理由から、在のデータのみの解析を行うこととした。一つ目はサンプリングデザインの問題であり、一つの集水域にかけた労力が同等ではなく、横川のように何度も記録できる機会が得られた支流域があるのに対し、思川のように一度しか行けなかった支流域があることである。二つ目は、踏査できた領域の狭さと現地での感覚から、実際には分布しているのに分布していなかった、とする誤った判定が、実際に分布していなかった場合を不在と判定できる場合よりも大きくなると考えたためである。

種間の生育立地の差の検定には Kruskal-Wallis 検定, Steel-Dwass の多重比較法による検定, Fisher の正確確率検定を用いた ($P < 0.05$)。各種検定には R 2.15.2 (R Development Core Team 2012) を用いた。

4.2.1.2 結果

4.2.1.2.1 分布

ネコノメソウ属の種が確認された地点は 236 で、種類は 7 種であった。各種の分布地点数は、ハナネコノメ *Chrysosplenium album* var. *stamineum* が 154 地点、コガネネコノメソウ *C. pilosum* var. *sphaerospermum* が 56 地点、イワネコノメソウ *C. echinus* が 142 地点、イワボタン（広義）*C. macrostemon* が 81 地点、チシマネコノメソウ *C. kamtschaticum* が 9 地点、ネコノメソウ *C. grayanum* が 3 地点、ツルネコノメソウ *C. flagelliferum* が 139 地点であった (Fig.4.4)。なおイワボタンについては、その変種であるニッコウネコノメ *C. macrostemon* var. *shiobarense* とヨゴレネコノメ *C. macrostemon* var. *atranderum* を開花期に確認しているが、夏季には同定が困難であったため、本章では広義のイワボタンとして記述した。第 5 章、第 6 章の調査地ではニッコウネコノメのみを確認しているため、変種名で記述している。

支流域スケールにおけるネコノメソウ属の種の分布をみると、調査地域で確認された 7 種すべてを確認できた支流はなかったが、巢上川、塔ノ沢、小黒川の 3 支流ではネコノメソウ以外の 6 種を記録した (Table 4.1)。ツルネコノメソウは花輪地区の沢以外の 22 の支流、イワボタンは神子内川、鳥居川以外の 21 の支流で分布が確認され、渡良瀬川上流域に広く分布していた。チシマネコノメソウは渡良瀬川本流の右岸から本流に直接合流する支流にのみ分布し、ネコノメソウは低標高の 3 地点のみで記録され

た.

4.2.1.2.2 生育立地

ネコノメソウ属の種の分布標高は 147-1487 m の範囲となり、最低標高にはイワボタンとネコノメソウが、最高標高にはチシマネコノメソウがそれぞれ分布した。チシマネコノメソウはより高標高域に分布し、他のネコノメソウ属の種とは分布標高が異なっていた (Fig.4.5, Steel-Dwass の方法による多重比較, $P < 0.05$)。ネコノメソウは低標高域に分布していたが、チシマネコノメソウ以外の 6 種には分布標高に有意差は認められなかった ($P > 0.05$)。

集水域内地質の平均面積割合では、ネコノメソウ属の種の分布地点 ($n = 236$) においては堆積岩地 (S) が最も高く、次に深成岩地 (P) が高かった。コガネネコノメソウは火山岩地 (V)、深成岩地が含まれる面積割合が低く、堆積岩地の面積割合がやや高い傾向であった。また、チシマネコノメソウは火山岩地の面積割合が高く、ネコノメソウは堆積岩地のみが集水域内地質となる立地に分布した (Fig.4.6)。

傾斜角度、分布地点と最近接谷底間の距離、溪床の傾斜角度にネコノメソウ属の種間の有意差は認められなかったが (Fig.4.7a, b, c)、ハナネコノメがチシマネコノメソウよりも谷密度の高い地点に分布する傾向は認められた (Fig.4.7d, $P < 0.05$)。

4.2.1.3 考察

分布と生育立地

本州東部に位置する渡良瀬川上流域では、ネコノメソウ属 7 種の分布が確認された。このうち、チシマネコノメソウとツルネコノメソウは北海道や本州東北部を中心に分布し、ハナネコノメ、コガネネコノメソウ、イワネコノメソウ、イワボタンは日本列島の太平洋側を中心に分布し、ネコノメソウは日本で全国的に分布する種であった (Hara 1957; Hara & Kanai 1959; Wakabayashi 2001)。分布地点数の多かったハナネコノメ、コガネネコノメソウ、イワネコノメソウ、イワボタン、ツルネコノメソウの 5 種は、分布した標高帯に差が認められなかった (Fig.4.5)。本研究における調査範囲での標高は温度因子を指標するととらえられ、渡良瀬川上流域ではこれら 5 種は出現する温度帯に差がないことが示された。

また本節のスケール ($10^4 - 10^8 \text{ m}^2$) では、上記の 5 種の分布地点における地質、傾斜角度、最近接谷底までの距離、溪床勾配、谷密度といった地表の安定性に関わる因子の値に差は認められなかった

(Fig.4.6, 4.7)。一般に造岩鉱物が粗粒である花崗岩地や固結度の低い火山岩地では表層崩壊の規模が大きくなりやすい一方で、中古生代の堆積岩地では岩石の固結度が高く風化しにくいために崩壊面積は小さくなりやすい (松村ら 1988; 塚本・小橋 1991)。また、傾斜角度が急で、最近接谷底から近く、溪床勾配が急で、谷密度が低いほど、地表の土砂礫が不安定で土石流や山崩れといった大規模攪乱が生じやすくなると考えられる。これらのことから、渡良瀬川上流域という流域スケールにおいて、ネコノメソウ属 5 種の生育立地は類似しており、その生育立地での生じる地表攪乱の規模や頻度も類似していることが示された。

チシマネコノメソウとネコノメソウは分布地点数が少なかった。チシマネコノメソウの分布地点は渡良瀬川本流の右岸から合流する支流の高標高域であった (Fig.4.4, 4.5)。チシマネコノメソウは本州東北地方から北海道、樺太、千島列島など、主に日本海側に分布し (Hara 1957)、本調査地域に出現した他

のネコノメソウ属の種よりも寒冷な地域に分布の中心がある。このため、より高標高域に分布が限られたと考えられた。また、本研究ではチシマネコノメソウが分布する地点には集水域内地質に火山岩地が多く含まれるという傾向 (Fig.4.6) や、谷密度が低い (Fig.4.7d) といった傾向もみられたが、これは火山岩地が右岸側の高標高域に広がるという本調査地域の地質の特性や、高標高域では谷の開析が進行していないために谷密度が低くなりやすいなど、因子を独立してとらえることができなかったために生じた結果として考えられた。

ネコノメソウは北海道から九州まで広域に分布する種であり、緯度に伴う温度勾配の影響は受けにくいと考えられる。一方で、渡良瀬川上流域での分布地点は、低標高域であり (Fig.4.5)、温量指数や最寒月最低気温はより高いと考えられる地点であった。栃木県自然環境調査研究会植物部会 (2003) に、渡良瀬川下流域に位置する栃木県足利市や佐野市、鹿沼市など標高 300 m 以下の地域におけるネコノメソウの分布資料が示されており、渡良瀬川流域においては低標高域を中心に生育していると考えられた。なお、関東ではクサヨシーハンノキ群落 *Phalaris arundinacea-Alnus japonica* community やハンノキヤチダモ群集 *Alno-Fraxinetum mandshuricae* Miyawaki ex Haneda et al. 1970 など、河川上流域よりも傾斜が緩く、より水流が遅い条件の湿地に成立する群落 (宮脇編 1986) の構成種として記録がある。このことから、ネコノメソウの低標高への分布の偏りは、地表が比較的安定した湿性の立地を好むという特性によるものと考えられる。

本調査地域での最も大きい地形的境界として、渡良瀬川本流と足尾山地の稜線が考えられるが、出現頻度の高かった 5 種に渡良瀬川本流と足尾山地を境界とするような分布の偏りは認められなかった。谷や稜線といった地形的な境界が分散の障壁とならなかった理由について検討するには、集水域間に分布する対象種の遺伝子構成を比較する研究が必要と考えられた。

4.2.2 林分スケールにおける生育立地

4.2.2.1 方法

4.2.2.1.1 調査

植生調査

植生調査は前節と同じ範囲で、渡良瀬川上流域とし (Fig.4.8)、ネコノメソウ属の種の在不在に関わらず行った。調査は溪畔林代表構成種であるシオジ *Fraxinus platypoda* やサワグルミ *Pterocarya rhoifolia*, ケヤキ *Zelkova serrata* が優占した 65 林分で行い、林分が成立していた微地形を記録した。微地形と林分の対応関係を検討する目的で、林分が複数の微地形にまたがって成立していた場合、その林分の辺縁部ではない微地形で、林分の成立や維持に最も重要と考えられた微地形上において植生調査を行った。また、このとき、傾斜角度や方位、地形断面形、観察された表層基質の状態、GPS (GPSMAP60CSx, GARMIN Ltd.) による調査地点の緯度・傾度を記録した。植生調査資料のデータ入力には井関智裕氏作成のプログラム (Releve 61, Releve 8) を使用した。現地調査は 2008-2013 年の 7-10 月に行った。

地形類型

地形の形成と維持に関わる因子 (水と重力) がネコノメソウ属の種の生育に強く影響すると考え、そ

の因子の相対的な大きさに着目し、田村（1996）、菊池（2001）を参考に現地で観察した微地形を3つに区分した（Table 4.2）。重力だけでなく水の力も強く働いて形成されたと考えられる地形タイプである氾濫原や沖積錐を Type I、強度の大きい地形形成作用は長く生じていないと考えられる地形タイプである土石流段丘や斜面下部を Type II、地形形成作用に水の営力がほとんど関わらずに重力が大きく作用したと考えられる崖錐斜面や崩壊斜面を Type III とした。Type I は主に谷底面に形成され、流路の痕跡がみられ、大礫の露出が目立つ。Type II はリターや土壌が流出するような冠水は長く生じておらず、基質は大礫の露出は少なく土壌質である。Type III は傾斜角度が比較的急で、大礫の露出が目立つ。

4.2.2.1.2 解析方法

林冠タイプの類型化

ネコノメソウ属の種と上層の種組成タイプとの関連性を検討するため、各スタンドの林冠の種組成をクラスター分析で分類した。クラスター分析では、各林冠種の各スタンドにおける優占度から Bray-Curtis の非類似度指数を算出し、Ward 法によって類型化した。

偏在性の解析

上述した地形タイプ、林冠タイプへのネコノメソウ属の種の偏在性の評価に ϕ 係数（第3章参照）を用いた。 ϕ 係数は-1-1の範囲をとり、ある種がある地形タイプまたは林冠タイプに偏って出現した場合の最大値は1となる。種の在/不在データから算出できることや偏在性がない場合に負の値で示されるなど、解釈しやすい利点がある。また、林冠タイプまたはネコノメソウ属の種の出現頻度を保つように、65回の重複なしの無作為抽出と ϕ 係数の算出を1000回行い、偏在性の偶然性を棄却できるのかどうか検討した（ランダムイゼーション検定、 $P < 0.05$ ）。

いずれの解析にも R2.15.2（R Development Core Team 2012）を用い、パッケージは *vegan* を用いた。

4.2.2.2 結果

植生調査の結果（Appendix Table 4.1）から、林冠構成種（高木層第1層）のうち、2スタンド以上出現したのは17種だった（Table 4.3）。林冠タイプはクラスター分析の結果3タイプにわかれた。すなわち、シオジが有意に多く出現したタイプ（出現頻度100%， ϕ 係数0.82，以下FP林）、サワグルミとオニイタヤ *Acer pictum* subsp. *pictum* f. *ambiguum* が有意に出現したタイプ（それぞれ、91.4%，0.88；28.6%，0.23，以下PR林）、ケヤキとオオバアサガラ *Pterostyrax hispida* が有意に出現したタイプ（それぞれ、73.3%，0.51；53.3%，0.34，以下ZS林）である。ZS林では上記の2種以外にもミズキ *Cornus controversa* やフサザクラ *Euptelea polyandra*、トチノキ *Aesculus turbinata*、ミズメ *Betula grossa* など、有意に偏りのある種がみられた。

林冠タイプと地形タイプには関連性がみられた（Table 4.4）。FP林はType I に多く成立し（ ϕ 係数0.34， $P < 0.01$ ），Type II には成立しなかった。PR林はType II に比較的多く成立した（0.25， $P < 0.05$ ）が、他の地形タイプにも成立した。ZS林はType III に多く成立した（0.34， $P < 0.01$ ）。なお、林冠タイプ間で、成立した標高、傾斜角度、調査面積、低木層（第1層・第2層）と草本層のそれぞれの高さと植被率の差はみられなかった（Steel-Dwass の方法による多重比較， $P < 0.05$ ）。

ネコノメソウ属 5 種は、いずれも地形 Type I に正の偏在性がみられた (Table 4.5, *C. pilosum* 以外 $P < 0.05$)。また、ネコノメソウ属 5 種は、いずれも Type III に有意な負の偏在性がみられた ($P < 0.05$)。Type II では、いずれの種も ϕ 係数の絶対値は小さく、有意な偏在性はみられなかった。

ネコノメソウ 5 種は、いずれも ZS 林に負の偏在性がみられた (Table 4.6, *C. pilosum* 以外 $P < 0.05$)。一方で、種ごとに有意な正の偏在性がみられた林冠タイプは異なり、ハナネコノメ、イワネコノメソウ、ツルネコノメソウは PR 林に、イワボタンは FP 林に多く出現した。

地形タイプへの偏在性 (Table 4.5) と林冠タイプへの偏在性 (Table 4.6) について ϕ 係数の絶対値の最大値を比較すると、イワネコノメソウは Type I への値 (0.41)、コガネネコノメソウ、ツルネコノメソウは地形 Type III への値 (それぞれ 0.27, 0.38)、ハナネコノメは ZS 林への値 (0.51)、イワボタンは FP 林への値 (0.28) が最大であった。

ネコノメソウ属 5 種はすべて Type I - FP 林に正の、Type III - ZS 林に負の偏在性がみられた (Fig. 4.9)。一方で、Type III - FR 林と Type III - PR 林への偏在性はやや不明瞭であった (Fig. 4.9)。いずれの地形でもよく成立した PR 林では、Type I の地形においてイワネコノメソウ、ハナネコノメ、ツルネコノメソウに、Type II の地形においてイワボタンとコガネネコノメソウに正の偏在性がみられた。

4.2.2.3 考察

4.2.2.3.1 地形タイプへの偏在性

ネコノメソウ属 5 種 (ハナネコノメ、コガネネコノメソウ、イワネコノメソウ、イワボタン、ツルネコノメソウ) はともに水の力と重力によって形成される Type I に偏在性がみられ、水の力が大きく作用しないで形成される Type III に分布しない傾向がみられた (Table 4.5)。

Type I は地形形成や維持に水の力が強く働いていると考えられる微地形である氾濫原や沖積錐を含む。この地形タイプは流路からの比高が低く、降雨時の冠水や地形上に新たな小流路の形成がされやすい場でもある。一方、5 種ともに負の偏在性がみられた Type III は地形形成の際に水の営力がほとんど関わらずに重力が主となって形成されたと考えられる崖錐斜面や崩壊斜面を含む。この地形タイプは流路からの比高が低い場合も高い場合もあり、基質が礫質であるために保水性は低いと考えられる。Type I に 5 種ともに偏在性がみられた理由は、Type III と比較して、以下のネコノメソウ属 5 種の共通の特性があるためと考えられた。すなわち、種子の散布に水滴・流水を利用し (Savile 1953 ; Nakanishi 2002)、生育適期中のシュートの順次伸長には十分な水分は重要と考えられる (大野 1987) といった特性である。

また、溪畔域では様々な頻度・強度の地表攪乱が発生する。土石流堆積地では、地形形成時の大規模な攪乱後にも生じる、表層堆積物の二次的な移動による浸食や堆積といった地表攪乱が植生の遷移に影響することが知られている (吉川・福嶋 1997)。川西 (2004) は、表層基質が動くことによってイワボタンのシュートが切れたり埋まったりしても、シュートや根の順次形成が続けられた様子を詳細に記録し、ネコノメソウ属の種の栄養繁殖様式は地表の動きが活発な立地に適応的であることを示唆している。本研究で 5 種ともに Type I に偏在性がみられたことは、前述の水分環境の最適さに加え、シュートを伸長させるネコノメソウ属の種の攪乱への適応的な特性によるものと考えられた。

Type II は、Type I、Type III と比較して強度の大きい地形形成作用が長く生じていないと考えられる土石流段丘や斜面下部を含む。流路からの距離や比高は Type I と Type III の中間的な範囲にあるものが多

く、ネコノメソウ属の種の流水による分散のチャンスは Type I と Type III の中間的な場であると考えられた。また、Type II の土壌質な基質は、他の地形タイプよりも保水性が高く、礫が動くことによる植物体への物理的な損傷は少ないと考えられ、このことは植物の生育にプラスに働くと考えられた。一方で、このような相対的に安定的な環境は、他種が優占しやすい場となり、被圧を受けるといったマイナスの面も考えられる。

林分内での種間関係の検討は今後の課題である。地形タイプ間で成立した林分の低木層や草本層の植被率に差はみられなかった。種組成の特徴について検討すると、Type II に成立した林分の草本層では、モミジガサ *Parasenecio delphinifolius* やヒナノウスツボ *Scrophularia duplicatoserrata*、トチバニンジン *Panax japonicus* など、茎を直立させる種で、地下茎の短い種や根茎を肥大させる種、キハダ *Phellodendron amurense* やヤマトアオダモ *Fraxinus longicuspis* といった木本実生の正の偏在性がみられた (Appendix Table 4.1)。しかしながら、これらの種の優占度は低く、群生することはなかった。さらには、植生調査ではシカの被害による草本層や低木層の植被率低下が激しいと考えられる林分があり、ネコノメソウ属の種と他の分類群の種との関係性の検討は、シカの影響を排除して全ての林分で検討することは難しいと考えられた。今後、シカと植生との関連性も視野に入れて、他の分類群の種との関連性について検討する機会を得たい。

4.2.2.3.2 地形タイプと林冠タイプの組み合わせへの偏在性

林冠タイプと地形タイプには明らかな関連性が見られ (Table 4.4)、林冠タイプとネコノメソウ属の種との対応関係には地形形成の営力の影響が、林分内で形成される環境の影響よりも卓越していると考えられた。

林冠タイプと地形タイプの関連性は、各林冠タイプにおける主要な種の生育立地や林分の成立立地に関する既往研究と矛盾しなかった。FP 林の主要な種であるシオジは旧流路や氾濫原 (Sakio 1997) が、PR 林の主要な種であるサワグルミは沢沿いの氾濫原、段丘、沖積錐、崖錐など (Kaneko & Kawano 2002, 佐藤 1995) が、ZS 林の主要な種であるケヤキは砂質または礫質で平坦な川岸や崖錐, stone river (Ohno 1983) が主な生育立地として知られている。

ネコノメソウ属 5 種の地形タイプへの偏在性 (Table 4.5) と林冠タイプへの偏在性 (Table 4.6) について ϕ 係数の絶対値の最大値を比較したとき、イワネコノメソウは地形 Type I へ、コガネネコノメソウ、ツルネコノメソウは地形 Type III への値が最大であった。地形タイプへの偏在性については前節で考察した。一方で、ハナネコノメは ZS 林への、イワボタンは地形 Type III と FP 林への ϕ 係数の絶対値が大きかった。ハナネコノメは 5 種のうち最も出現回数が多かった一方で、Type III (全 29 スタンド) に成立しやすい ZS 林 (全 15 スタンド) に出現しないことで、より集中性が高まり、 ϕ 係数の絶対値がより大きくなったと考えられた。イワボタンは、FP 林が成立しにくかった地形 Type III への負の偏在性があることに加えて、PR 林よりも FP 林が生育適地となる何らかの因子が存在する可能性が考えられた。

ネコノメソウ属 5 種は、いずれも Type I - FP 林に正の、Type III - ZS 林に有意な負の偏在性であった (Fig. 4.9)。Type I - FP 林への正の偏在性は、ネコノメソウ属の種は Type I が好適な立地で出現しやすい (Table 4.5) という事実と、FP 林が Type I で成立しやすい (Table 4.4) という事実の偏在性の一致が要因として大きいと考えられた。Type III - ZS 林への負の偏在性は、ネコノメソウ類が負の偏在性を示

した TypeIII (Table 4.5) に ZS 林がより多く成立する (Table 4.4) といった偏在性の不一致が要因として大きいと考えられた。

一方で、TypeIII-FR 林と TypeIII-PR 林への偏在性の傾向はやや不明瞭であった (Fig.4.9)。これは、流路からの距離、比高と表層基質の土壌の充填程度の違いが要因として考えられた。TypeIII-FR 林はほぼ流路からの距離、比高がともに 10 m 程度で成立し、表層基質は石礫が卓越するよりは、小礫とシルトの混合が表層を覆うような場合が多かった。また、TypeIII-PR 林は流路から 10m 程度の場合もあれば数十 m 離れている場合もあったが、石礫間は土壌が充填している場合が多かった。TypeIII-ZS 林は流路から 10m 程度の場合もあれば数十 m 離れている場合もあったが、表層基質は石礫が卓越して隙間が大きい場合が多かった。流路に近いほど水による分散のチャンスは得やすく、小型草本である本研究の対象種が定着するには土壌が必要と考えられ、TypeIII-ZS 林における表層基質の状態が制限要因となっている可能性が考えられた。

また、いずれの地形にも広く成立した PR 林 (Table 4.4) では、ネコノメソウ属の種の偏在性に差がみられた。すなわち、ハナネコノメ、イワネコノメソウ、ツルネコノメソウは Type I の地形に、コガネネコノメソウとイワボタンは Type II の地形に正の偏在性がみられた (Fig.4.9)。この差を生じさせた要因として、地形の安定性と、コガネネコノメソウとイワボタンの分布量が関係していると考えられた。サワグルミはシオジと比較して先駆的な性質を有し (木佐貫 1992)、その寿命は約 100 年 (佐藤 1995)、シオジの寿命は 300 年弱と考えられており (Sakio 1997)、Type I に成立したサワグルミ林は Type I に成立したシオジ林よりも安定期間が短い可能性が考えられた。また、Type II は強度の大きい地形形成作用が長く生じていないと考えられる地形タイプ (Table 4.2) であった。さらに、コガネネコノメソウとイワボタンは他の 3 種よりも出現頻度が低く、地形形成に関わる大規模な攪乱が生じた場合に、他の 3 種と同程度に分散、(再) 定着できる確率は低くなると考えられた。これらのことから、渡良瀬川上流域におけるコガネネコノメソウとイワボタンの分布には、地形形成後に 100 年以上の安定期間があるような場が重要である可能性が考えられた。

さらに、前述のような地形タイプ、すなわち物理的環境への偏在性の一致だけでなく、林内での相互作用も存在しうる。例えば、林内に供給される落葉などのリターや、上層構成種の開葉フェノロジーに伴う林内の光環境の変化があげられる。Xiong & Nilsson (1999) は、リターが植生に与える影響のメタ解析の中で、生態系のタイプや実験期間、緯度勾配等によって、リターが植物の発芽や定着、バイオマス等に与える影響の方向性や大きさには差があることをレビューし、リターの分解速度といった特性が、植生への影響を検討する場合の重要な因子となりうることを指摘している。大野 (1987) は、ネコノメソウ属の種を含め、草本を対象に種子重量や栄養繁殖能力、低照度での種子生産力といった繁殖生態を明らかにし、ある種がある特定の群落に出現することは、その群落内で形成されるリターや光といった特定の環境条件が、その種の個体群維持に関わる繁殖を許容していること、他の群落では許容されない場合があることに起因すると指摘している。さらに、落葉広葉樹林においては、上層構成種の開葉フェノロジーの差異が下層の植物の分布に影響することが、1ha スケール (Komiya et al. 2001)、日本スケール (蛭間・福島 2014) で示されている。また、上層木の開葉フェノロジーに伴う林床の光環境の変化が、林床植物の繁殖成功と関連があることが示されている (Kudo et al. 2008)。Kudo et al. (2008) は、春開花植物の春季における最大光合成速度が大きいこと、結実率が高いことを示し、雪解けから林冠閉

鎖までの短期間に、高い光合成能力によって成長・繁殖・貯蔵へ大きな投資を早く行える可能性を示唆した。ネコノメソウ属の種は、林冠閉鎖前である4月から5月前半にかけて虫媒花を咲かせ、結実することから、Kudo et al. (2008) によって示された春開花植物と類似する春季の適応がある可能性が考えられる。これらのことから、各林冠タイプでのリターの性質や林内照度の季節変化等を観測し、ネコノメソウ属の種の生育への影響を検討することで、地形形成作用の相対的な影響力の評価を行うことができると思われる。

4.2.3 ネコノメソウ属の種間の分布の重なり

4.2.3.1 方法

ネコノメソウ属の種間の分布の重なりについて、支流域スケールと2次集水域スケール、林分スケールにおいて、Sørensenの共通係数と ϕ 係数（第3章参照）を用いて評価した。分布調査では「在」の記録を行ったのみであるため、 ϕ 係数を用いた評価は林分スケールのみで行った。Sørensenの共通係数(QS)は以下の式から求めた。

$$QS = \frac{2a}{b+c}$$

a は2種がともに出現した集水域数またはスタンド数、 b と c はそれぞれどちらか一方の種が分布した集水域数またはスタンド数である。

4.2.3.2 結果

出現頻度は、いずれの種も支流域スケール($n=23$)よりも総数が多く面積は狭い集水域スケール($n=45$)において低くなった(Fig.4.10)。一方で、総数が多く面積が狭い林分スケール($n=65$)では、ハナネコノメとイワネコノメソウの出現頻度は高くなった。

植生調査で1回のみ出現したチシマネコノメソウ、1回も出現しなかったネコノメソウと他のネコノメソウ属の種との共通係数は小さくなった。ネコノメソウ属5種の分布の重なりは、いずれの組み合わせでも高かった(Fig.4.11)。林分スケールで出現頻度が高くなったハナネコノメとイワネコノメソウを含む組み合わせでは共通係数が上昇する組み合わせがみられた(ハナネコノメーイワネコノメソウ *alb-ech*, ハナネコノメーイワボタン *alb-mac*, ハナネコノメーツルネコノメソウ *alb-fla*, イワネコノメソウーイワボタン *ech-mac*, イワネコノメソウーツルネコノメソウ *ech-fla*)。また、林分スケールにおいて、ネコノメソウ属5種間の ϕ 係数は全て正の値であった(Table 4.7)が、ハナネコノメ(*alb*)とコガネネコノメソウ(*pil*)、コガネネコノメソウ(*pil*)とツルネコノメソウ(*fla*)の間では偶然性は棄却されなかった($P>0.05$)。

4.2.3.3 考察

空間スケール間の差

ハナネコノメとイワネコノメソウは、2次集水域スケール(約 $10^4 - 10^5 \text{ m}^2$)から林分(約 $10^1 - 10^2 \text{ m}^2$)スケールに、スケールを狭めてサンプル数を増やした(それぞれ $n=45$, $n=65$)にも関わらず、出現頻度が上昇した(Fig.4.10)。この要因として、分布調査の範囲が溪畔林の成立しない場まで含まれていて

広いこと、2次集水域スケールと林分スケールが入れ子関係ではないことに加え、溪畔林が成立するほど安定期間のあった立地に分布量の多いハナネコノメとイワネコノメソウはより集合しやすかった可能性が考えられた。

一方で、両種と同様に、支流域、2次集水域、林分スケールで出現回数が多かったツルネコノメソウの出現頻度は漸次低下した (Fig.4.10)。ツルネコノメソウは、前章における北方型分布の種であり、山地溪畔林の群集の上級単位である、サワグルミ群団 *Pterocaryion rhoifoliae* Miyawaki, Ohba et Murase 1964 (ブナクラス *Fagetea crenatae* Miyawaki, Ohba et Murase 1964) 以外の植生単位にも広く出現する (Table 3.2, Appendix Table 3.4)。特に、湧水辺植物群落のオオバセンキュウータネツケバナ群団 *Angelico genuflexae-Cardaminion* Ohba 1975 (ヌマハコベータネツケバナクラス *Montio-Cardaminetia* Br.-Bl. et Tx. 1943) のタカチホガラシーツルネコノメソウ群集 *Cardamino kiusianae-Chrysosplenietum flagelliferi* Nakamura in Miyawaki 1982 の標徴種及び区分種 (宮脇編 1982) であるように、林内のみに限らず流水辺も生育地の中心となる種である。また、第6章で後述するが、ツルネコノメソウは小さい種子を多産し、茎・葉・根の生長点が一点に集中する種である。この形態は、ある岩の隙間に種子が入り込み成長することで、その生長点は損傷を受けにくく、水流を被る場所であっても他のネコノメソウ属4種よりも流出しにくい可能性が考えられた。さらに、溪畔林が成立するほど安定期間のあった立地は他の種の成長も易しいと考えられ、ツルネコノメソウにとっては必ずしも好適な環境とはなりえない可能性も考えられた。

分布の重なり

ハナネコノメ、コガネネコノメソウ、イワネコノメソウ、イワボタン、ツルネコノメソウの5種の分布が重なる傾向は、「支流域 (約 $10^6 - 10^8 \text{ m}^2$)」、「2次集水域 (約 $10^4 - 10^5 \text{ m}^2$)」、「林分 ($10^1 - 10^2 \text{ m}^2$)」という3つの地形スケールで確認された。上記の5種と分布の重なりが小さかったチシマネコノメソウとネコノメソウは、分布地点数が少ないことや、温度域や地表の安定性といった生育立地が異なることが重なりのおささの要因として考えられた。

2次集水域スケールから林分スケールに範囲を狭めたのにも関わらず共通係数が上昇した組み合わせがあった (Fig. 4.11)。このことは、ハナネコノメとイワネコノメソウの出現頻度の上昇 (Fig. 4.10) のためと考えられた。一方で、林分スケールにおいて、コガネネコノメソウを含む組み合わせで共通係数は小さく (Fig.4.11)、 ϕ 係数で評価した共存関係は偶然性が棄却された場合とされない場合があった

(Table 4.7)。このことはコガネネコノメソウの出現頻度の低さに大きく要因が求められると考えられた。

林分スケールでのネコノメソウ属の種の共存関係は、多摩川上流域における大野 (1981)、奥富ら (1987) の山地溪畔林、ミヤマクマワラビーシオジ群集 *Dryopterido-Fraxinetum commemoralis* Suz.-Tok. 1949 の植生調査資料からもよみとれる。多摩川ではハナネコノメの常在度が低くマルバネコノメソウ *C. ramosum* が高頻度に出現するものの、同じ林分に複数のネコノメソウ属の種が共存する傾向がみられる。これらのことから、ある地形形成作用が働いた後の林分が成立するまでの安定期間があることが、山地溪畔林に生育するネコノメソウ属の種の定着には共通して重要である可能性が考えられた。

4.3 まとめと展望

本章では、渡良瀬川上流域において、ハナネコノメ、コガネネコノメソウ、イワネコノメソウ、イワボタン、ツルネコノメソウの5種の分布が重なる傾向は、「支流域 ($10^6 - 10^8 \text{ m}^2$)」、「2次集水域 ($10^4 - 10^5 \text{ m}^2$)」、「林分 ($10^1 - 10^2 \text{ m}^2$)」という3つのスケールで確認された。このことは、生育立地が類似していた5種は、渡良瀬川上流域の範囲で局所的な分布の集中や欠落がないことと、深町ら(2011)でみられたネコノメソウ属5種の分布の重なりが渡良瀬川上流域の広域でみられる普遍的な現象であることを示している。

しかしながら、河川生態系においては、リターや土砂礫の堆積地、岩の上のコケの被覆というような 10^0 m^2 スケールほどの環境構成要素が知られている (Frissell et al. 1986; 山本 2005)。また、表層堆積物の二次的な移動の結果起こる浸食や堆積といった地表攪乱が植生の遷移に影響することが知られており (吉川・福島 1997)、マイクロハビタットの創出や消失が高い頻度で生じていると考えられる。ネコノメソウ属の種の植物体の小ささやシュート伸長による栄養繁殖が活発であることを考慮すれば、生育に必要な環境はとても狭い範囲であることが推察できる。したがって、ネコノメソウ属の種の共存機構の解明には、本章のスケールよりもさらに小さいスケールにおいて共存関係を検討することが重要であると考えられた。

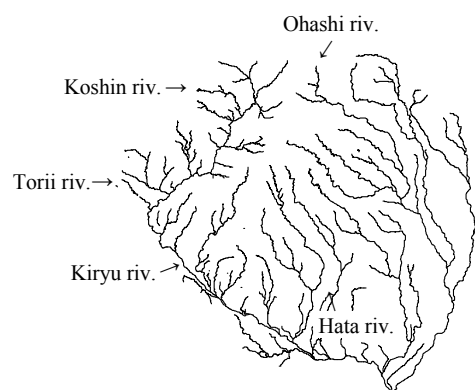
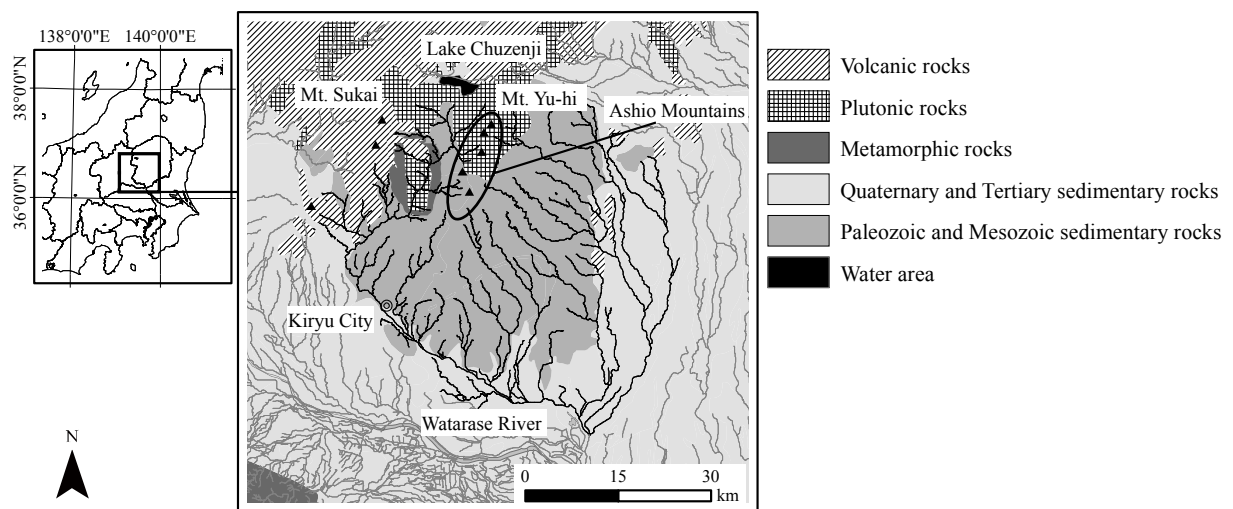


Fig. 4. 1. The location of surveyed region in the Watarase river basin and the subsurface geological map of the upper region.

図 4.1. 調査地とした渡良瀬川上流域の範囲と表層地質.

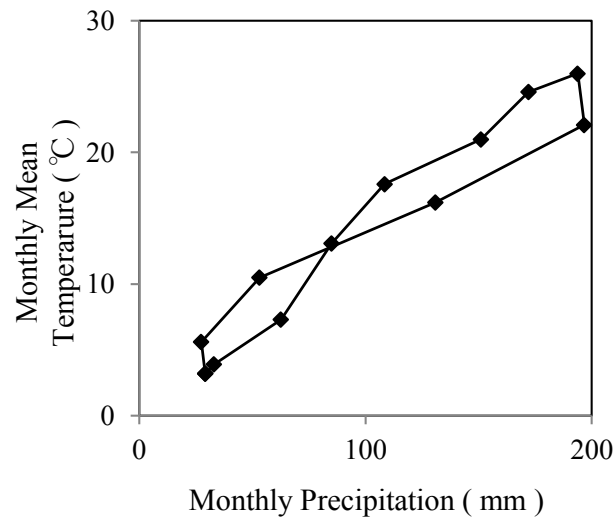


Fig. 4. 2. Hythergraph of AMeDAS (Automated Meteorological Data Acquisition System) in Kiryu (87 m a.s.l) for the years 1981 - 2010.

図 4.2. 桐生アメダス（87 m a.s.l, 観測期間 1981 - 2010 年）におけるハイサーグラフ.

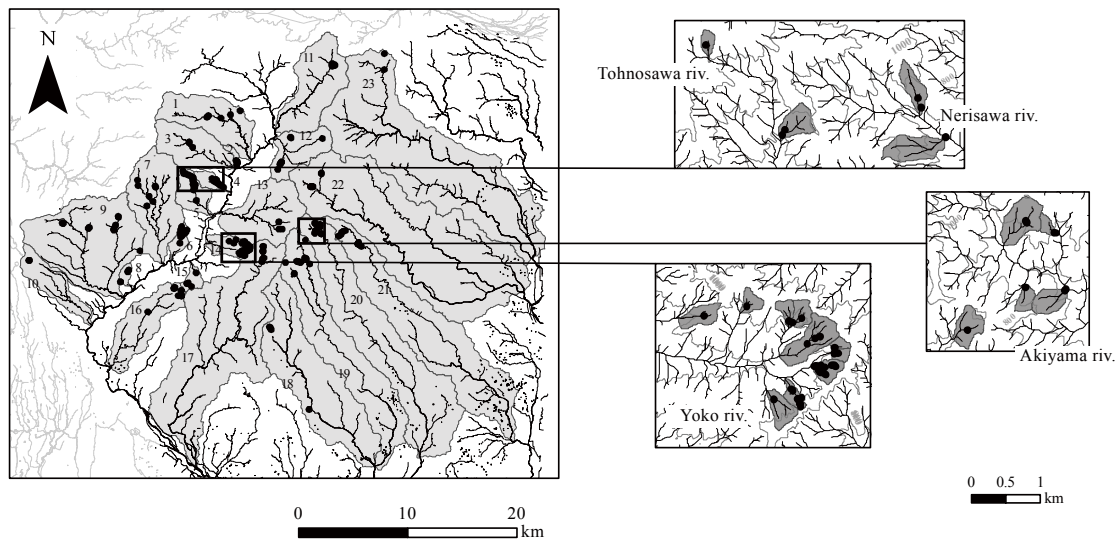


Fig. 4. 3. Distributional points of *Chrysosplenium* species ($n = 236$) and the unit of watershed. Left: watershed of branches ($n = 23$), right: examples of second-order watersheds in which *Chrysosplenium* species were observed ($n = 45$). See Table 1 for the No. of branches.

図 4. 3. ネコノメソウ属の分布地点と集水域の単位. 左は支流域スケール ($n = 23$), 右は 2 次集水域スケール ($n = 45$). 支流の No は Table 4.1 参照.

Table 4. 1. Distribution of *Chrysosplenium* species in the branches of the Watarase river.

表 4. 1. 渡良瀬川支流域におけるネコノメソウ属の種の分布.

	Branch No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	Number of presence branches
	Branch name																								
	支流名																								
	Right/Left bank of the Watarase riv.	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	
	Maximum number of valley order in each branch	5	3	5	4	5	4	6	4	6	5	5	6	6	4	5	5	6	6	6	6	6	6	6	
	Number of records	9	5	4	12	25	17	7	5	14	4	7	11	3	52	5	17	10	8	16	21	20	12	2	
<i>C. album</i> var. <i>stamineum</i>	ハナネコノメ	●	●	●	●	●	●	●	●	●			●	●	●	●	●	●		●	●	●	●	●	20
<i>C. pilosum</i> var. <i>sphaerospermum</i>	コガネネコノメソウ		●		●	●	●			●				●	●	●	●		●	●	●	●	●	●	14
<i>C. echinus</i>	イワネコノメソウ	●	●	●	●	●		●		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	20
<i>C. macrostemon</i>	イワボタン	●	●	●	●	●	●	●	●	●			●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	21
<i>C. kamtschaticum</i>	チシマネコノメソウ		●			●				●	●														4
<i>C. grayanum</i>	ネコノメソウ								●									●							2
<i>C. flagelliferum</i>	ツルネコノメソウ	●	●	●	●	●	●	●		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	22
Number of <i>Chrysosplenium</i> species	種数合計	4	6	4	5	6	4	4	3	6	3	2	4	5	5	5	5	4	3	5	5	5	5	5	

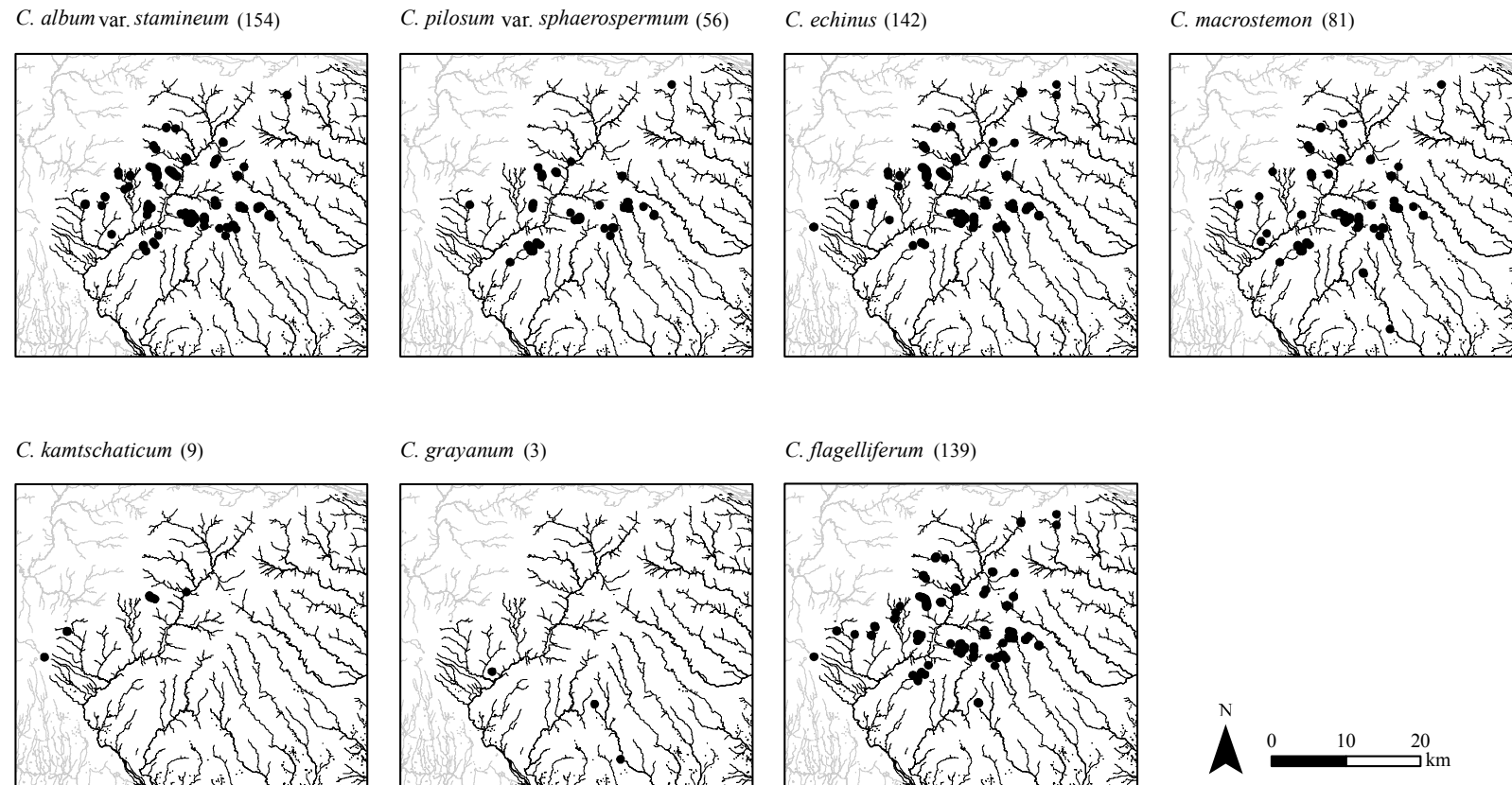


Fig. 4. 4. Distribution of *Chrysosplenium* species in the upper Watarase river basin. Each point shows the location of each species distributed. The parenthetic numbers indicate the number of distributional cells (10 m DEM).

図 4. 4. 渡良瀬川上流域におけるネコノメソウ属の種の分布. () は分布したセル数を示す.

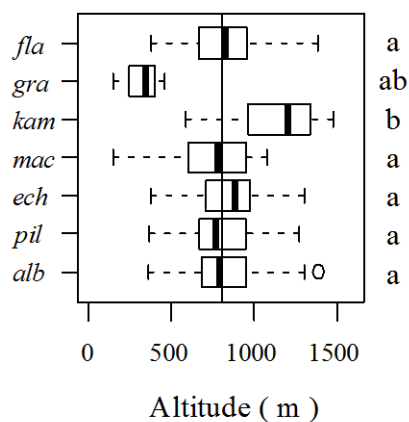


Fig. 4. 5. Comparison of the altitude among seven *Chrysosplenium* species distributed. Boxes represent 25 % and 75 % quartiles, whiskers represent extremes up to 1.5 of the interquartile range and circles further outliers. The line represents median of all data ($n = 236$). Differential alphabets among species show significant difference among the species (Steel-Dwass test, $P < 0.05$). Species abbreviations are, *alb*; *C. album* var. *stamineum*, *pil*; *C. pilosum* var. *sphaerospermum*, *ech*; *C. echinus*, *mac*; *C. macrostemon*, *kam*; *C. kamtschaticum*, *gra*; *C. grayanum*, *fla*; *C. flagelliferum*.

図 4. 5. ネコノメソウ属 7 種の分布標高比較. 箱は四分位値の範囲を示し, ひげは箱の四分位間の範囲の 1.5 倍の範囲のデータを示し, 丸は外れ値を示す. 図中真ん中の線は全データ ($n = 236$) の中央値を示す. 異なるアルファベットを示す種間には有意差があることを示す (Steel-Dwass test, $P < 0.05$). 種の略記号は, *alb*; ハナネコノメ, *pil*; コガネネコノメソウ, *ech*; イワネコノメソウ, *mac*; イワボタン, *kam*; チシマネコノメソウ, *gra*; ネコノメソウ, *fla*; ツルネコノメソウ.

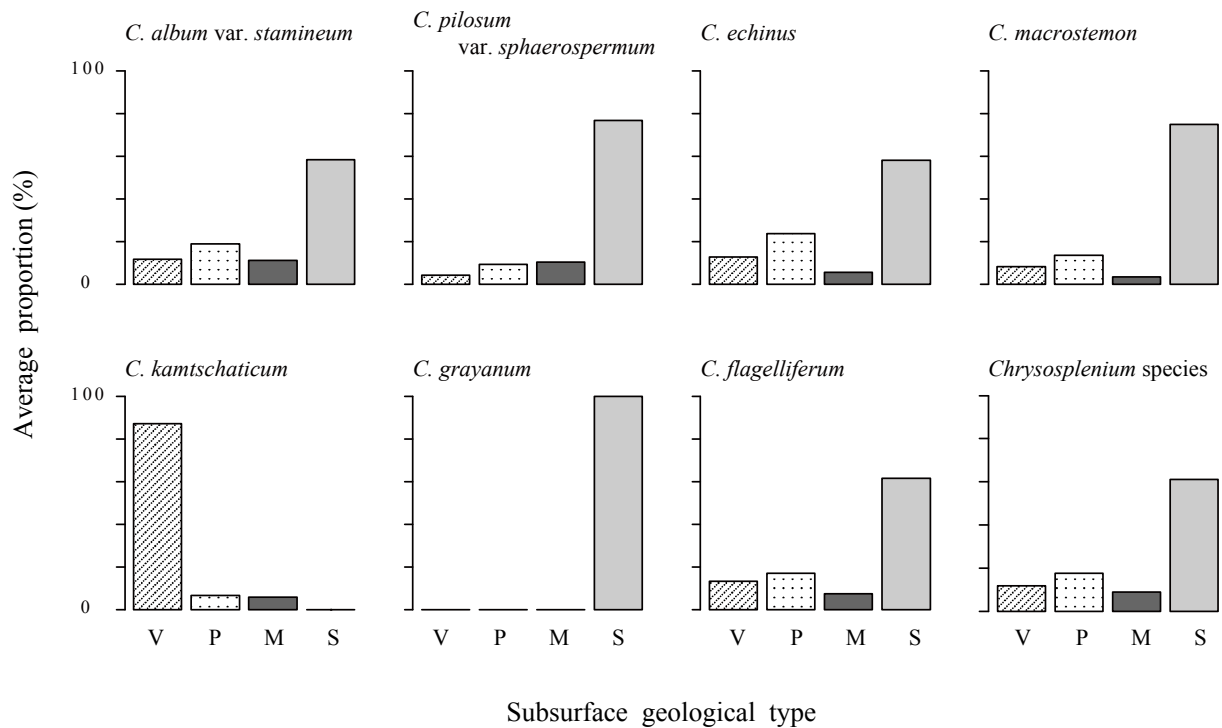


Fig. 4. 6. The average proportion of area of each subsurface geological type that was included in the watershed from each nearest point of a valley for each *Chrysosplenium* species distributed points. Subsurface geological type abbreviations are, V; Volcanic rocks, P; Plutonic rocks, M; Metamorphic rocks, S; Paleozoic and Mesozoic sedimentary rocks.

図 4. 6. ネコノメソウ属の種の分布地点から最近接の谷底地点より上方の集水域に含まれた表層地質の平均面積割合。標高地質の略は、V；火山岩，P；花崗岩，M；変成岩，S；中生代の堆積岩。

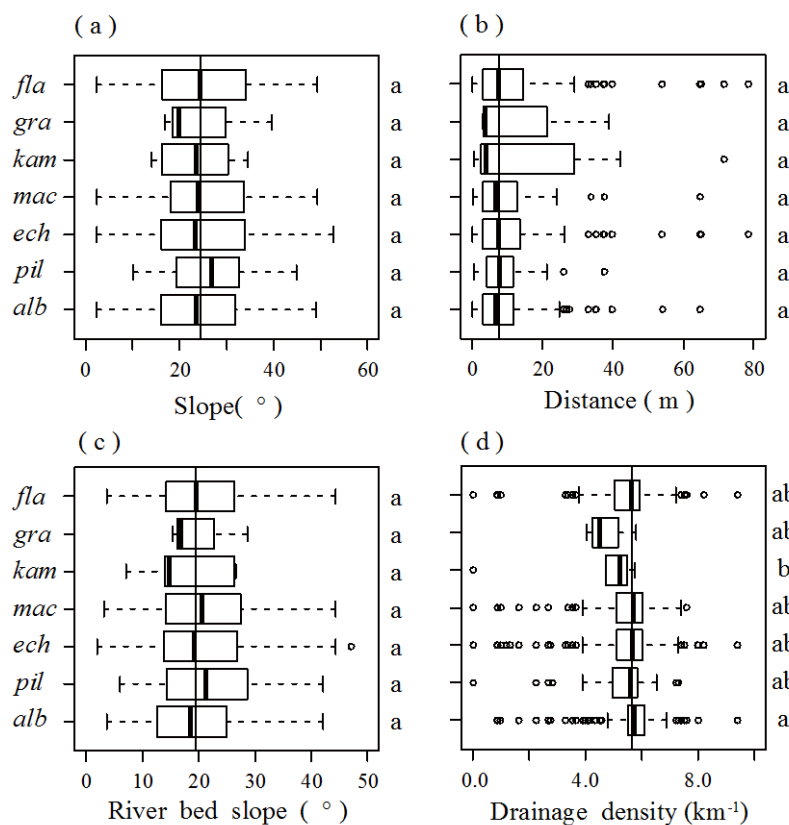


Fig.4.7. Comparison of the environment among seven *Chrysosplenium* species distributed point. The environmental variables are: (a) Slope (°), (b) Distance to the nearest valley (m), (c) River bed slope of the nearest valley (°), (d) Drainage density. Boxes represent 25 % and 75 % quartiles, whiskers represent extremes up to 1.5 of the interquartile range and circles further outliers. The line represent median of all data ($n = 236$). Differential alphabets among species show significant difference among the species (Steel-Dwass test, $P < 0.05$). See Fig.4.5 for the abbreviations of species.

図 4.7. ネコノメソウ属の種の分布地点における環境条件の比較. 環境条件: (a) 傾斜角度 (°), (b) 最近接の谷底までの距離 (m), (c) 最近接の谷底における溪床勾配 (°), (d) 谷密度. 箱は四分位値の範囲を示し, ひげは箱の四分位間の範囲の 1.5 倍の範囲のデータを示し, 丸は外れ値を示す. 図中真ん中の線は全データ ($n = 236$) の中央値を示す. 異なるアルファベットを示す種間には有意差があることを示す (Steel-Dwass の方法による多重比較, $P < 0.05$). 種の略記号は図 4.5 参照.

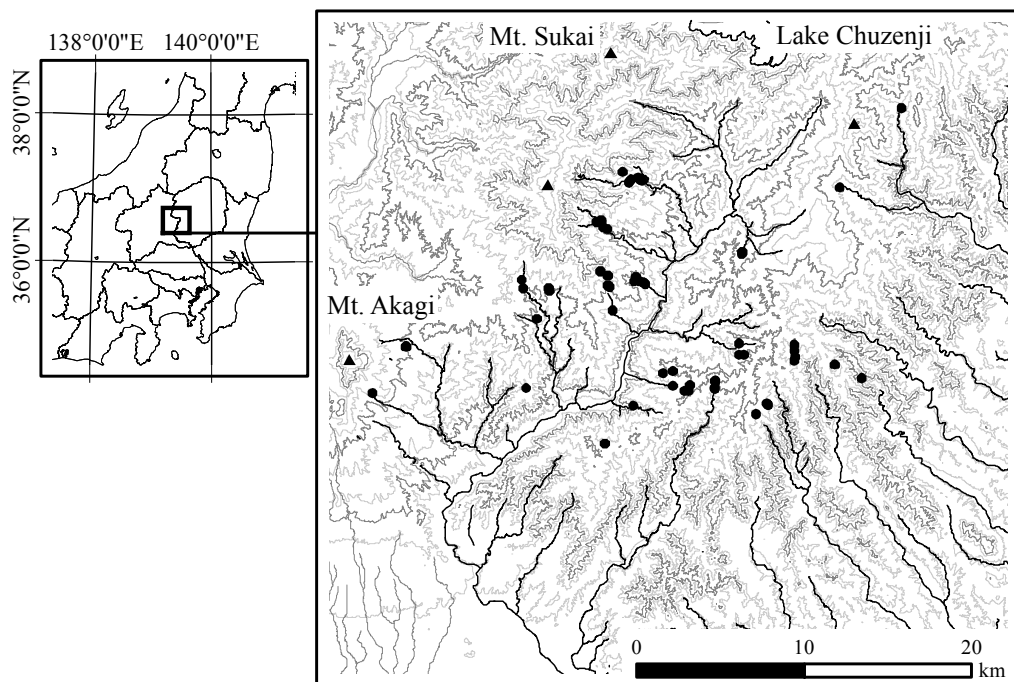


Fig. 4. 8. The points of vegetation survey in the upper Watarase river ($n = 65$).

図 4. 8. 渡良瀬川上流域における植生調査地点図 ($n = 65$).

Table 4. 2. Description and feature of each topography type. The values of altitude and slope angle are average and range. Differential alphabets among types show significant difference among the types (Steel-Dwass test, $P < 0.05$).

表 4. 2. 3 つの地形タイプの特徴。標高，傾斜，調査面積の値は平均値と範囲。異なるアルファベットをもつ地形間には有意な差があることを示す（Steel-Dwass の方法による多重比較， $P < 0.05$ ）。

Topography type No. of stands	Type I 24	Type II 12	Type III 29
Descriptions			
Key power to form the topography	Water and gravitation	Long time absence	Gravitation
Micro-topographical units	Flood plain, Alluvial fan	Valley-side slope, Foot slope, Terrace	Failure slope, Talus slope
Main surface substrate	Rock, gravel and sand	Sand and clay	Rock, gravel and sand
Cross section shape	Flat to convex	Flat to convex	Concave to convex
Features			
Altitude (m)	930.4 (597 - 1289) ^a	850.1 (579 - 1077) ^a	824.4 (377 - 1106) ^a
Slope angle (°)	15.1 (5 - 27) ^a	22.8 (5 - 40) ^{ab}	31.0 (15 - 40) ^b
Survey area (m ²)	187.3 (60 - 450) ^a	253.2 (100 - 750) ^a	260.1 (80 - 625) ^a
Height from active channel (m)	0-10	0-30	10-30
Distance from active channel (m)	0-20	0-40	10-

Table 4. 3. Frequency (%) and phi coefficient of the crown species in each crown type (FP; *Fraxinus platypoda*, PR; *Pterocarya rhoifolia*, ZS; *Zelkova serrata* dominant forest). Asterisks indicate the results of permutation test (*; $P < 0.05$, **; $P < 0.01$, ***; $P < 0.001$). The tree species of single occurrence was omitted.

表 4. 3. 各林冠タイプ (FP; シオジ優占林, PR; サワグルミ優占林, ZS; ケヤキ優占林) における各樹種の出現頻度 (%), ϕ 係数, アスタリスクはランダムイゼーションテストの結果 (*; $P < 0.05$, **; $P < 0.01$, ***; $P < 0.001$). 出現回数が 1 回の種は省略.

	Crown type no. of stands	FP			PR			ZS			No. of occurrences
		%	ϕ		%	ϕ		%	ϕ		
<i>Fraxinus platypoda</i>		100.0	0.82	***	14.3	-0.39	***	0.0	-0.37	***	20
<i>Pterocarya rhoifolia</i>		6.7	-0.48	***	91.4	0.88	***	0.0	-0.56	***	33
<i>Acer pictum</i> subsp. <i>pictum</i> f. <i>ambiguum</i>		13.3	-0.09		28.6	0.23	***	6.7	-0.18	***	13
<i>Zelkova serrata</i>		40.0	0.11		8.6	-0.52	***	73.3	0.51	***	20
<i>Pterostyrax hispida</i>		13.3	-0.16	***	20	-0.15		53.3	0.34	***	17
<i>Cornus controversa</i>		20.0	0.05		8.6	-0.24	***	33.3	0.24	*	11
<i>Cercidiphyllum japonicum</i>		6.7	-0.09		17.1	0.16		6.7	-0.09		8
<i>Wisteria floribunda</i>		6.7	-0.05		8.6	-0.03		13.3	0.08		6
<i>Euptelea polyandra</i>		0.0	-0.14		2.9	-0.15		20.0	0.32	*	4
<i>Aesculus turbinata</i>		6.7	0.01		2.9	-0.15		13.3	0.16	*	4
<i>Betula grossa</i>		0.0	-0.14		5.7	-0.02		13.3	0.16	*	4
<i>Padus grayana</i>		0.0	-0.14		5.7	-0.02		13.3	0.16	*	4
<i>Ulmus laciniata</i>		6.7	0.01		5.7	-0.02		6.7	0.01		4
<i>Carpinus japonica</i>		0.0	-0.12		2.9	-0.09		13.3	0.23	*	3
<i>Acer pictum</i> subsp. <i>savatieri</i>		0.0	-0.12		5.7	0.06		6.7	0.05		3
<i>Actinidia arguta</i>		6.7	0.05		2.9	-0.09		6.7	0.05		3
<i>Vitis coignetiae</i>		0.0	-0.10		5.7	0.17	***	0.0	-0.10		2

Table 4. 4. Crown type on each topography type. The values indicate frequency and phi coefficient respectively. Asterisks indicate the results of permutation test (*; $P < 0.05$, **; $P < 0.01$, ***; $P < 0.001$).

表 4. 4. 各地形タイプにおける林冠タイプ. 値はそれぞれ頻度, ϕ 係数. アスタリスクはランダム化テストの結果 (*; $P < 0.05$, **; $P < 0.01$, ***; $P < 0.001$).

Topography type no. of stands	Type I 24			Type II 12			Type III 29		
Crown type	%	ϕ		%	ϕ		%	ϕ	
FP	41.7	0.34	**	0.0	-0.10		17.2	-0.25	***
PR	50.0	-0.08		91.7	0.25	*	41.4	-0.12	
ZS	8.3	-0.23	*	8.3	-0.15		41.4	0.34	**

Table 4. 5. Habitat preferences of the five *Chrysosplenium* species for each topography type. The values indicate frequency and phi coefficient in each topography type, the number of occurrences. Asterisks indicate the results of permutation test (*; $P < 0.05$, **; $P < 0.01$, ***; $P < 0.001$).

表 4. 5. ネコノメソウ属 5 種の各地形タイプへの偏在性. 値はそれぞれ各地形タイプでの頻度と ϕ 係数, 全出現回数. アスタリスクはランダムイゼーションテストの結果 (*; $P < 0.05$, **; $P < 0.01$, ***; $P < 0.001$).

Topographic type no. of stands	Type I 24			Type II 12		Type III 29			No. of occurrences
	%	ϕ		%	ϕ	%	ϕ		
<i>C. album</i>	95.8	0.44	***	58.3	-0.11	51.7	-0.34	**	45
<i>C. pilosum</i>	20.8	0.15		25.0	0.15	3.4	-0.27	*	9
<i>C. echinus</i>	91.7	0.41	**	66.7	0.01	44.8	-0.40	***	43
<i>C. macrostemon</i>	50.0	0.23	*	41.7	0.06	20.7	-0.28	**	23
<i>C. flagelliferum</i>	75.0	0.35	**	58.3	0.06	31.0	-0.38	***	34

Table 4. 6. Habitat preferences of the five *Chrysosplenium* species for each crown type. The values indicate frequency and phi coefficient in each crown type, the number of occurrences. Asterisks indicate the results of permutation test (*; $P < 0.05$, **; $P < 0.01$, ***; $P < 0.001$).

表 4. 6. ネコノメソウ属 5 種の林冠タイプへの偏在性. 値はそれぞれ各林冠タイプでの頻度と ϕ 係数, 全出現回数. アスタリスクはランダムイゼーションテストの結果 (*; $P < 0.05$, **, $P < 0.01$, ***, $P < 0.001$).

Crown type no. of stands	FP		PR			ZS		No.of occurrences	
	%	15 φ	%	35 φ		%	15 φ		
<i>C. album</i>	80.0	0.13	82.9	0.32	**	26.7	-0.51	***	45
<i>C. pilosum</i>	20.0	0.10	14.3	0.01		6.7	-0.11		9
<i>C. echinus</i>	73.3	0.08	77.1	0.25	*	33.3	-0.38	**	43
<i>C. macrostemon</i>	60.0	0.28	34.3	-0.02		13.3	-0.25	*	23
<i>C. flagelliferum</i>	53.3	0.01	65.7	0.29	**	20	-0.35	**	34

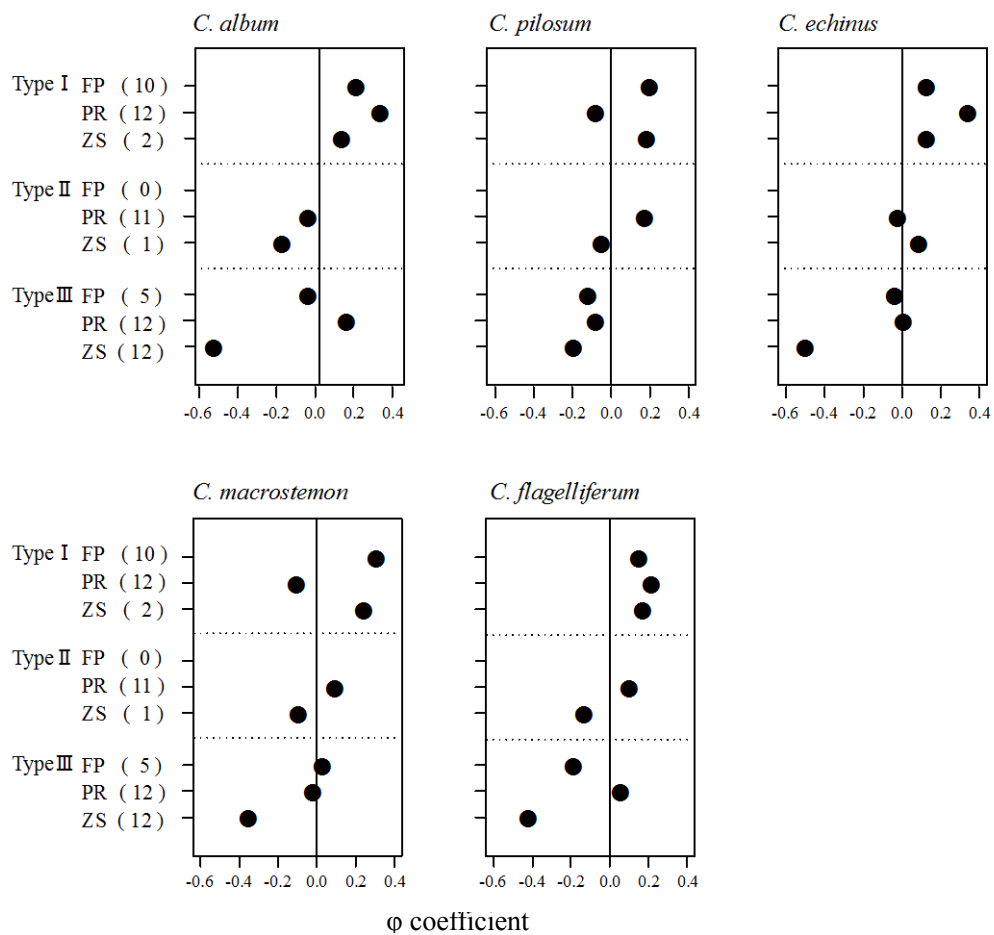


Fig.4. 9. Habitat preferences of five *Chrysosplenium* species among each combination of topography and crown type.

図 4. 9. ネコノメソウ属 5 種の地形タイプ・林冠タイプの各組み合わせにおける偏在性. () の中はスタンド数.

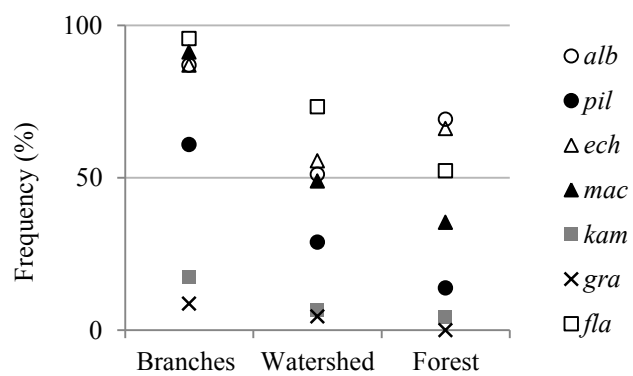


Fig.4. 10. Frequency of seven *Chrysosplenium* species in each spatial scale. See Fig.4.5 for the abbreviations of species.

図 4. 10. スケールごとのネコノメソウ属 7 種の出現頻度. 種名の略名は Fig.4.5 参照.

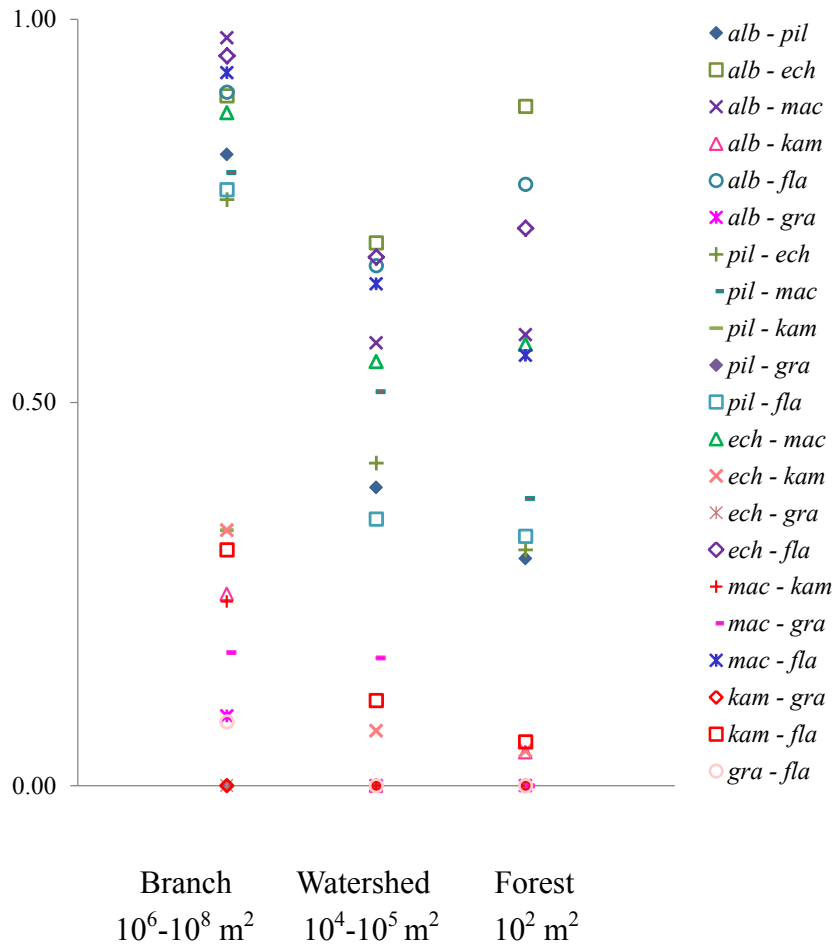


Fig. 4. 11. Distributional overlaps of five *Chrysosplenium* species on each grain size (Branch scale; $n = 23$, Watershed scale; $n = 45$, Forest scale; $n = 65$). The values indicate Sørensen index. See Fig. 4. 5 for the abbreviations of species.

図 4. 11. ネコノメソウ属 5 種の各スケールにおける分布の重なり (支流域スケール; $n = 23$, 集水域スケール; $n = 45$, 林分スケール; $n = 65$). 数値は Sørensen の共通係数. 種名の略記号は Fig. 4.5 参照.

Table 4. 7. Overlaps of five *Chrysosplenium* species distribution on the stand scale ($n = 65$). The values indicate phi coefficients. Asterisks indicate the results of permutation test (*; $P < 0.05$, **; $P < 0.01$, ***; $P < 0.001$). See Fig.4.5 for the abbreviations of species.

表 4. 7. 林分スケール ($n = 65$) におけるネコノメソウ属の種間の分布の重なり. 数値は ϕ 係数. アスタリスクはランダム化テストの結果 (*; $P < 0.05$, **; $P < 0.01$, ***; $P < 0.001$). 種名の略記は図 4. 5 参照.

	<i>alb</i>	<i>pil</i>	<i>ech</i>	<i>mac</i>
<i>pil</i>	0.17			
<i>ech</i>	0.65 ***	0.19 *		
<i>mac</i>	0.28 **	0.26 *	0.26 *	
<i>fla</i>	0.50 ***	0.20	0.36 **	0.26 *

第5章 林分におけるネコノメソウ属の種の分布パターンと共存関係

第4章において、ネコノメソウ属5種は水の営力が大きく関わる地形タイプに成立していたシオジ林によく出現し、分布が重なっていたことを示した。本章では、色々なタイプの微地形がみられるシオジ林内において、ミクロスケールのネコノメソウ属の種の分布パターンと生育立地、共存関係を明らかにした。また、スケールを狭める中である2種が共存できた最小単位を明らかにし、このスケールにおいて重要な共存機構について考察した。

5.1 調査地概要

調査は渡良瀬川の支流横川の源流に位置する長期生態学研究プロット(渡辺ら 2007; 36°32' N, 139°25' E, 950 m a.s.l, 1 ha)の斜面下部域と谷底面で行った(Fig. 5. 1, 面積約 $3.7 \times 10^3 \text{ m}^2$)。斜面下部域は、上方では粘土質で急傾斜である面があり、下方では緩傾斜で堆積性の面がある。基岩の露出が散見し、崖錐斜面もみられる。谷底面は南から合流する谷からもたらされた土砂礫の堆積帯と流路そばの氾濫原がみられる。この調査範囲では、ネコノメソウ属は前章で出現頻度の高かった5種が生育し、林冠優占種はシオジ *Fraxinus platypoda* である(深町ら 2011)。地質は秩父中古生層の堆積岩で、褐色森林土で覆われる。フィールドミュージアム(FM)草木気候観測地点(見晴し土場; 950 m a.s.l)の1997-2008年のデータによると、年平均気温は約9.0°C、月平均の最高気温は20.1°C(8月)、最低気温は-2.2°C(1月)であった。この期間の年平均降水量は1807 mmで、8、9月に多く、12-2月は少ない。冬期の積雪は30 cmに満たない(新井 1990)。

5.2 方法

5.2.1 分布と立地環境

5.2.1.1 方法

5.2.1.1.1 調査方法

調査対象種

第4章において林分スケールでも共存する傾向にあったネコノメソウ属5種(Plate, ハナネコノメ *Chrysosplenium album* var. *stamineum*, コガネネコノメソウ *C. pilosum* var. *sphaerospermum*, イワネコノメソウ *C. echinus*, ニッコウネコノメ (*Chrysosplenium macrostemon* var. *shiobarense*; イワボタンの変種), ツルネコノメソウ *C. flagelliferum*)を対象とした。なお、第4章においては、渡良瀬川上流域ではヨゴレネコノメ *C. macrostemon* var. *atrandrum* と思われる個体も確認していたために、両種をまとめて広義のイワボタンとして記述している。

微地形単位分類

対象種5種の分布とハビタットと微地形との対応関係を明らかにするために、調査地を6

つの微地形単位（斜面下部 Valley-side slope/麓部斜面 Foot slope/崩壊斜面 Landslide/崖錐斜面 Talus slope/沖積錐 Alluvial fan/氾濫原 Flood plain）に分類した（Fig. 5.2）. 分類の際には，田村（1996），菊池（2001）を参考にして傾斜変換線の位置，表層基質の状態，地形断面形（凹か凸か），流路からの比高を基準に用いた．それぞれの微地形単位の特徴は Table 5.1 に示した．斜面下部は麓部斜面と傾斜遷緩線を挟んで上方に位置し，傾斜角度は 6 つの微地形単位の中で最も急であり，流路からの距離も遠い．麓部斜面は緩傾斜であり，上方に位置する斜面下部からの土砂供給，堆積が生じている．崩壊斜面は，小規模であるが，地形の断面形が凹状であり，削剥作用が堆積作用よりも大きい地形である．崖錐斜面は，基岩の崩落，堆積によって生じた円錐形の巨礫の堆積地であり，その断面形は凸状で，谷底面に堆積している．沖積錐は，合流する谷からもたらされた土石流堆積地であり，土砂礫の混合物の堆積地となっており，地形の断面形は凸状で，多量の降雨のときには流路が形成される．氾濫原は恒常的な流水のある流路に最も近い微地形単位であり，傾斜角度は緩く，出水による攪乱を最も頻度高く受ける．

マイクロハビタット調査

5 種の分布とハビタット調査のために，722 の 1 m×1 m コドラートを 1 m 間隔に約 100 m×40 m の範囲に規則的に配置した（Fig. 5.1）．ネコノメソウ属の種のパッチサイズと根を伸長させていた基質（シルト／礫混じりのシルト／大礫／多種；Table 5.2），コドラート内の環境条件（傾斜角度，リター量，コケの被覆度，表層基質，倒木，雨滴浸食，4 月と 7 月の全天開空度）を記録した．パッチサイズは個体群サイズの指標として，対象種が伸ばしたシュートの広がり（長径と短径）を記録した．傾斜角度はクリノメーターを用いて計測した．巨礫や倒木，流路などで地表が凸凹の場合は計測していない．リター量は目視によって評価した（Table 5.3 a）．コケの被覆度は目視によって被度と厚みをそれぞれ 5 段階評価（1-5）と 6 段階評価（0-5）で記録した値（Table 5.3 b）を，足し合わせたものとした．表層基質は，長径約 80 cm 以上の石礫が卓越（以下，石礫卓越，R），長径約 20-80 cm の石礫間を土壌が充填（以下，石礫充填，G），長径約 20 cm 以下の石礫と土壌の混合（以下，土壌混合，S），の 3 段階で記録した（Table 5.3 c）．倒木は直径約 10cm 以上ほどの動きにくいと考えられたものの有無を記録し，土壌の局所的な安定性の指標とした．雨滴浸食痕は土壌の流亡のしやすさの指標として，その有無を記録した．これらの調査は 2009 年 8，9 月に調査を行った．また，同年に全天開空度（以下，開空度）を 10 m×10 m の格子点の 66 地点で 4 月（展葉前）と 7 月（展葉中）に計測した．4 月はまだ林冠の葉群は展葉しておらず，このときの開空度は尾根・谷地形の影響の指標とした．各格子点で 3 回，高さ約 1 m で Nikon COOLPIX 995 に Nikon Fisheye Converter FC-E8 を装着し，撮影した．解析では HemiView ver. 2.1（Delta-T）を用いて各写真における開空度を算出し，各格子点の平均を計算した．また，開空度の等量線を描き，各コドラートの値を得た．なお，リタートラップや作業道がある場所にはコドラートを設置しなかった．

5.2.1.1.2 解析方法

立地選好性

対象種の最適なハビタットを明らかにするため、在不在データを目的変数として決定木 (CT; Breiman et al. 1984) を構築した。CT はノンパラメトリックな手法で、生態学データの複雑なパターンを描くことができ、解釈を易しくする (Clartk & Pregibon 1992; De'ath & Fabricius 2000)。説明変数には、傾斜角度 (*slop*)、リター量 (*litt*)、コケの被覆度 (*moss*)、表層基質 (*subs*)、倒木 (*fatr*)、雨滴浸食痕 (*eros*)、4 月の開空度 (*can4*) と 7 月の開空度 (*can7*)、微地形単位 (*topo*) の 9 つを用いた。それぞれの変数について細かくは前項のミクロハビタット調査で記述した。

CT はデータをより均質にグループわけする分割によって構築されるため、制限が設けられていないことから、あてはめすぎが生じた大きすぎる樹形になってしまう。そのため、最適な決定木のサイズを選ぶために、100 回の交差確認法 (cross-validation; Breiman et al. 1984) を行い、あてはめすぎの部分を除いた。

CT は応答変数の出現確率を分割ごとに計算している。潜在的に生育可能と判別される出現確率の閾値を決めるために、閾値の決定やモデルの精度の評価に有用とされている

(Vayssières et al. 2000, Thuiller et al. 2003) ROC (Receiver Operating Characteristic ; 受信者操作特性) 曲線 (Hanley & McNeil 1982) を用いた。また、CT のパフォーマンスの評価のために、ROC 曲線の下部の領域の面積である AUC (Area Under the Curve) を算出した。AUC は 0.5-1.0 の値をとり、1 に近いほどモデルの当てはまりが良いことを示す (Zweig & Campbell 1993)。AUC の判定基準は、0.90-1.00=excellent ; 0.80-0.90=good ; 0.70-0.80=fair ; 0.60-0.70=poor ; 0.50-0.60=fail とされている (Swets 1988)。

また、各説明変数の相対的な重要度を表す分離貢献度 (DWS; Matsui et al. 2004) を算出した。DWS は分離後の親ノードと分離後の子ノードの尤離度の差の合計として定義づけられる (Matsui et al. 2004)。ひとつの CT で DWS が大きい環境変数ほど、その種にとって重要な環境要因であるといえる。なお、解析には R 2.15.2 (R Development Core Team 2012) において、パッケージ *tree*, *ROCK*, *PresenseAbsense* を用いた。

5.2.1.2 結果

5.2.1.2.1 分布

種ごとに分布パターンに特徴がみられた (Fig.5.3)。コガネネコノメソウは傾斜遷緩線に沿って分布した ($n=48$)。ハナネコノメはパッチ状に広く分布した ($n=118$)。イワネコノメソウは広く分布した ($n=467$)。ニッコウネコノメは麓部斜面と流路や流路跡のそばに分布した ($n=35$)。ツルネコノメソウは合流する谷の方から帯状に分布した ($n=53$)。

5.2.1.2.2 パッチサイズ

対象種の最も頻度の高いパッチサイズは $10^2 - 10^3 \text{ cm}^2$ であった (Fig.5.4). ハナネコノメは 10^2 cm^2 のサイズを下回る場合が多く、コガネネコノメソウとニッコウネコノメは 10^1 cm^2 以下のサイズはみられず、イワネコノメソウは変動幅が大きく、ツルネコノメソウはほとんど 10^3 cm^2 を上回らなかった.

5.2.1.2.3 立地選好性

対象種が根を伸長させた基質には差が見られた (Fig.5.5). ハナネコノメとイワネコノメソウはどのカテゴリーの基質にも根を伸長させていたが、コガネネコノメソウとニッコウネコノメは主に礫混じりのシルトに根を伸長させていた. ツルネコノメソウは石礫上に多く生育しており、コケの被覆がないか微少の場合でも、その石礫そのものにも根を伸長させていた.

対象種の在不在を応答変数として構築された CT の説明力の指標としての AUC は、いずれの種も Swets (1988) における fair の基準である 0.7 以上で、特にニッコウネコノメは excellent とされる 0.9 を上回った (Table 5.4). 対象種の分布を説明する変数の分離貢献度は、傾斜角度が高い場合が多かった.

ハナネコノメの分布を説明する変数で分離貢献度が高かったのは、傾斜角度 (29.8%) と 4 月の開空度 (19.1%) であった (Table 5.4). 4 月の開空度が 0.25 より小さいコドラートによく分布した (出現確率 0.78) 一方で、4 月の開空度が 0.25 より大きい場合でも、地形が崖錐、沖積錐、氾濫原の場合に出現確率は閾値 (0.19) よりも高かった (Fig.5.6; 0.21). また、残りの微地形単位で、雨滴浸食が生じており、傾斜が 31.5° 以下、リター量が 1.5 以下の立地において出現確率が高かった (0.57).

コガネネコノメソウの分布を説明する変数で分離貢献度が高かったのは、傾斜角度 (22.1%) とコケの被覆度 (31.3%) であり、開空度や微地形単位等も検出されたが、リター量は検出されなかった (Table 5.4). 好適なハビタットは、麓部斜面で出現確率が 0.12 であり (Fig.5.6), さらに麓部斜面と崩壊斜面における傾斜 25.5° 以下で、4 月の開空度が 0.3 以上、7 月の開空度が 0.1 以上 (出現確率 0.27) であった. また、残りの 4 つの微地形単位において、表層基質が土壌混合で、コケ量が 1.5 以上 3.5 以下のとき、または基質が石礫卓越・石礫充填の立地において、コケが 6.5 以上、傾斜が 16.5° より緩い時に出現確率は閾値 (0.09) を上回った (0.40).

イワネコノメソウの分布を説明する変数で分離貢献度が高かったのは、微地形単位 (28.0%) とリター量 (20.7%) であった (Table 5.4). 斜面下部以外の微地形単位であれば、出現確率の閾値 (0.68) を上回る出現確率であった (Fig.5.6; 0.73). 斜面下部以外の微地形単位において、表層基質が土壌充填・土壌混合で、リター量が 4.5 以下のとき、出現確率は 0.76 と高かった.

ニッコウネコノメの分布を説明する変数で分離貢献度が高かったのは、微地形単位 (37.8%)

と傾斜角度（28.0%）であり、開空度は検出されなかった（Table 5.4）。微地形が麓部斜面、沖積錐または氾濫原で、傾斜角度が 24.5° 以下、リター量が 3.5 以下のとき出現確率は 0.17 となった（Fig.5.6）。また、この 3 つの微地形単位において、傾斜角度が 24.5° 以上、表層基質が土壌混合で、雨滴侵食痕と倒木の無い場合に、出現確率は 0.15 となった。

ツルネコノメソウの分布を説明する変数で分離貢献度が高かったのは微地形単位であり（53.9%；Table 5.4）、開空度は検出されなかった。微地形単位は、崖錐、沖積錐または氾濫原であれば出現確率の閾値（0.10）を越えた（Fig.5.6; 0.17）。さらにコケの被覆度が 3.5 以上で、傾斜が 33.5° 以上のとき出現確率は 0.75 と高かった。あるいは、同じくコケの被覆度が 3.5 以上で、傾斜が 33.5° 以下の崖錐または氾濫原において、表層基質が石礫充填のとき、出現確率は 0.28 であった。

5.2.1.3 考察

5.2.1.3.1 パッチサイズ

対象種の最も頻度の高いパッチサイズは $10^2 - 10^3 \text{ cm}^2$ であった（Fig.5.4）ことから、このサイズが本調査地におけるネコノメソウ属の種の個体または個体群の占有空間サイズとして考えられ、コドラートサイズである $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$ では、複数のネコノメソウ属の種が共存できるサイズとして考えられた。相対的にツルネコノメソウのパッチサイズが小さかったこと（多くが 10^3 cm^2 以下）は、ツルネコノメソウはシュートを鉛直方向にも伸長させる性質があるために、水平的広がりを実測した本研究では相対的に小さく記録されたためと考えられた。

ネコノメソウ属の種は疑似一年生草本であり、シュート先端に越冬葉（娘個体；ラメット）を残して毎年植物体（母個体）を枯らせる生活史である（大野 1987, 川西 2004）。また、種子の雨滴散布距離は 1 m 程度（Nakanishi 2002）とされている。これらのことから、計測年のパッチサイズが大きくなったことの要因としては、個体のシュートの成長量が大きいだけでなく、計測したパッチの周辺に繁殖子が高密度に散布されていた可能性も考えられた。

5.2.1.3.2 立地選択性

対象種の分布を説明する環境因子として重要性が高かったのは傾斜角度だった（Table 5.4）。構築された決定木（Fig.5.6）をみると、ほとんどの場合、傾斜角度が緩いほど出現確率は高い傾向であった。この理由として、傾斜角度が急であるほど地表の基質は動きやすくなるため、対象種は基質ごと下方へ流出するか、根が浅いために植物体が流出しやすくなると考えられた。表層堆積物の二次的な移動が植生の遷移にも影響することが知られており（吉川・福嶋 1997）、本研究においてもネコノメソウ属の種の生育に重要と考えられる場合が多かった。

ハナネコノメの分布を説明する変数で重要性が高かったのは、傾斜角度と 4 月の開空度

であった (Table 5.4). 4 月の開空度は、まだ林冠の樹木が展葉していない時期のデータであることから、谷を挟む稜線や斜面といった、微地形単位よりも大きい地形単位の影響を反映する。4 月の開空度の低い (<0.25) 場合に出現確率が高かった (0.78, Fig.5.6) ことの理由は、4 月の開空度の低いコドラートが少ない (空間が狭い) こと (Appendix Fig.5.1) と、そこにハナネコノメが分布していたことによると考える。そのため、今後他の谷との比較や、4 月に暗い環境であっても開花結実を成功させているのかどうかといった検討が重要と考える。また、傾斜角度が緩いほど、コケの被覆度が高いほど、ハナネコノメの出現確率が高くなった (Fig.5.6) ことから、表層基質が動きにくく、相対的に安定した場が重要であると考えられた。

コガネネコノメソウの分布を説明する変数で重要性が高かったのは、傾斜角度とコケの被覆度であった (Table 5.4)。基質の安定期間が長いほどコケの被覆度は高くなると考えられ、コケの被覆度が高いほど出現確率が高かったことは、コガネネコノメソウがより基質の安定した場所が生育適地であることを示すものと考えられる。これは、4 月の開空度の相対重要性が検出されたことや傾斜角度が緩いほど出現確率が高い傾向と矛盾しない。また、リター量の重要性は検出されなかった (Table 5.4)。さらに、コガネネコノメソウは麓部斜面と傾斜遷緩線沿いに分布がみられた (Fig.5.3)。この位置は上方の斜面下部からの土砂礫が堆積する場であると考えられる。これらのことから、コガネネコノメソウは埋まるような攪乱には耐性があると考えられた。

イワネコノメソウは最も出現頻度が高く、調査地に広く分布した (Fig.5.3)。その分布を説明する変数で重要性が高かったのは、微地形単位とリター量だった (Table 5.4)。また、斜面下部では出現確率が低く、リター量の少ない場合に出現確率が高かった (Fig.5.6)。本調査地では斜面下部は、相対的に流路から遠くに位置 (Table 5.1) するために流水による散布はあまり期待できない。さらに、傾斜角度は比較的急である。これらのことから、出現頻度が高いイワネコノメソウであっても、斜面下部は分散制限や生育に負の影響を受ける確率が高いと考えられた。また、リターは、植物の発芽、定着、成長といった生育に大きな影響があることが知られており (Sydes & Grime 1981, Xiong & Nilsson 1999, 大野 1987)、多量であることで物理的に生育の阻害となったと考えられた。

ニッコウネコノメの分布を説明する変数で重要性が高かったのは、微地形単位と傾斜角度だった (Table 5.4)。ニッコウネコノメが分布した微地形単位である麓部斜面、沖積錐、氾濫原の表層基質は石礫卓越、石礫充填のコドラートが多かった (Appendix Fig.5.1) が、ニッコウネコノメは石礫充填と土壌混合のコドラートで出現確率が高く (Fig.5.6)、根を伸長させた基質は礫混じりのシルトにやや偏った (Fig.5.5)。出現頻度が低く、ミクروسケールの立地選択性がはっきりしていたことが高い AUC の値 (Table 5.4 ; 0.92) につながったと考えられた。また、分布がみられた流路跡のある場 (Fig.5.3) は、出水時の繁殖子の散布とその後に定着できた場であると考えられた。これらのことと、リターが少ないほど出現確率が高かった (Fig.5.6) ことを考慮すると、堆積性の攪乱よりは、根を伸長できる空間が

ある場での出水攪乱により適応的であると考えられた。

ツルネコノメソウの分布 (Fig.5.3) は、谷底面に形成されている沖積錐とそれに近い崖錐斜面、下方に位置する氾濫原に帯状にみられ、位置的に上方である崖錐上のツルネコノメソウからか、南から合流する谷からの水または土砂礫の移動によって繁殖子が供給され、分散した可能性が考えられた。また、その分布を説明する変数で最も重要性が高かったのは微地形単位であり、開空度は検出されなかった (Table 5.4) ことは、沖積錐や氾濫原の形成や維持に関わるより小規模な攪乱体制に適応的である可能性を示唆するものと考えられた。一方で、根を伸長させた基質が主に石礫上であったこと (Fig.5.5)、表層基質は石礫充填のコドラートで出現確率が高かったこと (Fig.5.6 ; 0.28)、コケの被覆度が高ければ傾斜角度が急であっても出現確率が高くなった (0.75) ことから、より局所的には、基盤の流出が生じにくい安定さが保持されている場が重要と考えられた。

以上から、本章でみられた対象種のハビタットは、複数のスケールの環境要因が複合的に影響して形成されていることが示唆された。すなわち、対象種のミクロハビタットには、春の開空度に影響を及ぼす尾根・谷といった地形スケールの環境、多量の土砂流出や崩落、堆積といった微地形形成に関わる過去のイベントと、特徴的な表層基質のタイプやコケの被覆度といった微地形スケールの環境、リターの集積や転石、倒木といったコドラートスケールでみられる環境の組み合わせから表現された。これらのスケールは相対的に、尾根・谷といった起伏は菊池 (2001) における地形の形態的特性として、それよりも小さなスケールの環境要因は地形の変動的特性としてとらえることができる。種の分布を説明する複数のスケールの環境要因の相対的な重要性は種間で異なり、開空度の相対的重要性が検出されなかったニッコウネコノメとツルネコノメソウ (Table 5.4) は、微地形単位の相対的重要性が最も高かった。このことは、より小さいスケールにおける立地の変動性に対して、この2種が残存または (再) 定着することに、より適応的である可能性を示すものと考えられた。しかしながら、第4章において、イワボタン (ニッコウネコノメの母種で他の変種も確認したため広義として扱った) の生育立地のひとつ (サワグルミ優占林が成立した、安定期間が長い地形タイプⅡに正の適合性) との矛盾があるようにみられる。このことについては第7章で総合考察することとする。

一方で、秩父大山沢において $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ - $3\text{ m} \times 3\text{ m}$ コドラートで調査された川西ら (2004) の結果と比較すると、ネコノメソウ属の種の微地形への偏在性は本章の結果と一致しない場合が多いと考えられ、その要因としてサンプリング間隔と大山沢との谷地形の差異があると考えられた。川西ら (2004) では、谷沿いに長さ約 100 m 以上の3つの調査プロットが設けられている。また、出現種の立地選好性を検討した微地形は6タイプ (土石流段丘/沖積錐/段丘崖/新規崩壊地/旧崩壊斜面/崖錐) に分類されており、記述されている堆積物の特徴や配置、安定性から、大山沢における土石流段丘は本調査地における麓部斜面と氾濫原に、段丘崖にあたる微地形タイプを本調査地では欠き、新規崩壊地は崩壊斜面に、旧崩壊斜面は斜面下部に近似する微地形タイプにあたると考えられた。また、川西ら (2004)

において、本章でも対象としたネコノメソウ属 4 種はともに新規崩壊地に偏って出現し ($P < 0.001$)、種ごとではさらに、ハナネコノメは段丘崖と崖錐に、コガネネコノメソウは段丘崖に、イワネコノメソウは土石流段丘と沖積錐に、ニッコウネコノメ (川西ら (2004) ではイワボタンとして記述されているが、筆者は現地でニッコウネコノメ (イワボタンの変種) として認識している。) は旧崩壊斜面に偏って出現し、各種これら以外の微地形タイプには出現しない ($P < 0.001$, イワネコノメソウの崖錐への出現のみ $P > 0.001$) 傾向であった。本章においてハビタットに開空度の重要性が検出され、安定的な立地に適応的と考えられたハナネコノメとコガネネコノメソウが、川西ら (2004) によって安定性が低いと判断された段丘崖に偏ったことは、解釈が矛盾する。また、ニッコウネコノメが本調査地における斜面下部にあたる微地形に分布したことは、本章の結果とは一致しない。これらの矛盾の要因として、本章では規則サンプリングによる狭い範囲での調査を行っており、空間相関の影響が強くあらわれていると考えられる。また、本調査地は谷底面が広く、河刻が顕著ではなく、大山沢における段丘崖と新規崩壊地にあたる空間を多く欠き、旧崩壊斜面が流路から離れているなど、微地形の配置にも差がみられる。これらのことから、同じサンプリングデザインでの他の谷との比較が今後の課題といえる。また、ネコノメソウ属の種の分布には微地形スケールよりも小さいスケールのハビタットがより重要である可能性が考えられ、より小さいスケールでのハビタットにどれほど一般性を見出すことができるのかに焦点をあてることで、生態的な差異がより明確にできると考える。

5.2.2 分布の重なり

5.2.2.1 方法

5.2.2.1.1 調査方法

対象種のある程度の個体密度があると判断できた 83 個のパッチで、0.3 m×0.3 m の方形区を設け、さらにその内側に 0.1 m × 0.1 m の方形区を設けて、個体識別できなかったハナネコノメ以外の対象種の個体数を数えた。方形区は前節の調査における 1 m×1 m のコドラートの内側に設けるようにした。方形区の配置場所の選定は、対象種が同所的に生育できる最小単位を明らかにするため、数種が非選好性を示した斜面下部 (Table 5.5 前節の結果より) を除く微地形単位を中心とした。調査は 2012 年 4 月に行った。

5.2.2.1.2 解析方法

722 個の 1 m×1 m, 83 個の 0.3 m×0.3 m, 0.1 m×0.1 m における在不在データをもとにファイ係数と Sørensen の共通係数 (QS) から対象種の共存関係を評価した。各種の出現頻度を保つように、重複なしの無作為抽出を、1 m×1 m では 722 ヶ所の抽出を 10000 回、0.3 m×0.3 m, 0.1 m×0.1 m では 83 ヶ所の抽出を 1000 回行い、共存関係の偶然性を棄却できるのかどうか検討した (ランダムイゼーション検定, $P < 0.05$)。

5.2.2.2 結果

1 m×1 m で共存関係にあった組み合わせも、0.3 m×0.3 m, 0.1 m×0.1 m で排他的となる組み合わせがほとんどであった。1 m×1 m で排他的であった組み合わせはハナネコノメーコガネネコノメソウ, コガネネコノメソウーツルネコノメソウであった (Table 5.6, $P < 0.05$)。また、最も多く共存した (QS が大きかった) 組み合わせはハナネコノメーイワネコノメソウ (*alb-ech*) であり (QS = 0.35), ハナネコノメーツルネコノメソウ (*alb-fla*; QS = 0.28), コガネネコノメソウーニッコウネコノメ (*pil-mac*; QS = 0.24) の組み合わせが続いた。この3組は ϕ 係数も高く (それぞれ 0.20, 0.22, 0.20: 共に不在となる場合も多い), 偶然性は棄却された ($P < 0.001$)。 ϕ 係数において偶然性が棄却された組み合わせは、他にコガネネコノメソウーニッコウネコノメ (*pil-mac*; $\phi = 0.20, P < 0.001$), イワネコノメソウーツルネコノメソウ (*ech-fla*; $\phi = 0.18, P < 0.001$), イワネコノメソウーニッコウネコノメ (*ech-mac*; $\phi = 0.10, P < 0.05$) があり, イワネコノメソウーニッコウネコノメ以外の5つの組み合わせは, Solti et al. (2001) における5つの系統群 (Appendix Fig.3.1) のうち, 異なる系統群に属す種どうしの組み合わせであった。0.3 m×0.3 m で偶然性が棄却される共存関係はハナネコノメーツルネコノメソウのみであり (*alb-fla*; $\phi = 0.31, P < 0.05$), 他の組み合わせは偶然であるか排他的関係であった。0.1 m×0.1 m では QS が 0 となる組み合わせが多く, 0 でなかった組み合わせでもハナネコノメーイワネコノメソウ (*alb-ech*; QS = 0.05, $P > 0.05$) 以外の組み合わせでは排他的関係であった ($P < 0.001$)。

5.2.2.3 考察

組み合わせごとの排他的になるスケールとその要因

1 m×1 m で排他的であった組み合わせ ($\phi < 0$ & $P < 0.05$) は, ハナネコノメーコガネネコノメソウ (*alb-pil*), コガネネコノメソウーツルネコノメソウ (*pil-fla*) であった (Table 5.6)。この排他的関係を生じさせた要因として, 1 m×1 m での異なる立地選好性をもつことが大きいと考えられた。前節より, コガネネコノメソウは麓部斜面と崩壊斜面で出現確率が残りの4つの微地形単位よりも高く (Fig.5.5), ハナネコノメとツルネコノメソウは崖錐斜面, 沖積錐, 氾濫原での出現確率が残りの3つの微地形単位よりも高かった (Fig.5.5)。また, 例えば, コガネネコノメソウは7月の開空度の重要性がみられた (Table 5.4) が, ハナネコノメとツルネコノメソウの生育には重要性がみられなかったこと, コガネネコノメソウの生育にリター量の重要性がみられなかった (Table 5.4) が, ハナネコノメはリター量が少ない方が好適であった (Fig. 5.5) こと, コガネネコノメソウは表層基質は土壌混合の場合が好適であった (Fig. 5.5) けれど, ツルネコノメソウは石礫充填の場合が好適であった (Fig. 5.5) ことなどだ。また, コガネネコノメソウは相対的にパッチサイズが大きく (Fig.5.4), 占有空間が広いために他のネコノメソウ属の種の侵入・定着を妨害する可能性も考えられる。しかしながら, パッチサイズの大きいイワネコノメソウやニッコウネコノメとは共存関係 (*ech-mac*, $\phi > 0$ & $P < 0.05$) にあったことから (Table 5.6), ある一種の空間の占有から

のみでは説明しきれなかった。

また、1 m×1 m で共存関係にあった組み合わせ（6 組、 $\phi > 0$ & $P < 0.05$ ）のうち、同じ系統群（Appendix Fig.3.1; Soltis et al.2001）に属す種の組み合わせはイワネコノメソウーニッコウネコノメ（*ech-mac*）の組み合わせのみで、他の組み合わせは全て異なる系統群に属す種どうしの組み合わせであった。また、排他的関係にあったコガネネコノメソウとハナネコノメは同じ系統群 *Pilosa* に属す（Soltis et al. 2001）ことから、前述したような立地選好性の差異がみられた要因として、もともとの空間の要求性がより近かった可能性や繁殖干渉といった種間干渉がより生じやすい関係性であった可能性も考えられた。

0.3 m×0.3 m では、1 m×1 m では偶然性が棄却できない（ $P > 0.05$ ）共存関係であったハナネコノメーニッコウネコノメ（*alb-mac*）、ニッコウネコノメーツルネコノメソウ（*mac-fla*）の組み合わせでも共通係数は 0 となり、排他的関係（ $\phi < 0$ & $P < 0.05$ ）となった（Table 5.6）。ニッコウネコノメ、ハナネコノメ、ツルネコノメソウは沖積錐と氾濫原で出現確率が高いといった（Fig.5.6）共通項があるものの、ニッコウネコノメは麓部斜面に、ハナネコノメ、ツルネコノメソウは崖錐斜面に選好性がみられた（Fig.5.6）。また、1 m×1 m でより内側の局所的な選好性として、ニッコウネコノメは礫混じりのシルトを中心に根を伸ばしていたのに対し、ハナネコノメは色々なタイプの基質にも根を伸ばし、ツルネコノメソウは大礫上に多く生育していた（Fig.5.5）。こうした局所的な立地選好性の違いが、排他的関係がみられるようになったひとつの要因と考えられた。また、ニッコウネコノメのパッチサイズが大きい（Fig.5.4）ことによって物理的に空間を占有し、他のネコノメソウ属の種の侵入・定着を妨害する可能性は、前の段落と同様に説明しきれなかった。すなわち、パッチサイズがともに大きいニッコウネコノメとコガネネコノメソウの組み合わせ（*pil-mac*）が 0.3 m×0.3 m でも排他的関係とならなかった（ $\phi = 0.37$, $P > 0.05$ ）ことから、物理的な空間占有はそれほど強固なものではないと考えられた。

また、0.3 m×0.3 m では、1 m×1 m では共存関係（ $\phi > 0$ & $P < 0.05$ ）であった組み合わせの中でも排他的関係（ $\phi < 0$ & $P < 0.05$ ）となった組み合わせがあった（Table 5.6; コガネネコノメソウーイワネコノメソウ（*pil-ech*）、イワネコノメソウーニッコウネコノメ（*ech-mac*）、イワネコノメソウーツルネコノメソウ（*ech-fla*））。これらの組み合わせも、前述したような 1 m×1 m より内側での局所的な選好性（Fig.5.5）の差異が要因として考えられた。また、1 m×1 m では共存関係であったことを考慮すると、種間干渉の影響がある可能性が考えられた。特に、イワネコノメソウとニッコウネコノメは同じ系統群 *para-Mac* に属し（Appendix Fig.3.1）、著者は交雑個体を確認しており、その交雑個体の花粉稔性や種子の発芽特性等のさらなる検討が必要と考えられた。一方で共通係数は 0 よりも大きかった要因は、イワネコノメソウの出現頻度が高かったことが大きいと考えられる。

0.1 m×0.1 m では、0.3 m×0.3 m では共存関係または偶然性が棄却できない組み合わせであったハナネコノメーツルネコノメソウ（*alb-fla*）、コガネネコノメソウーニッコウネコノメ（*pil-mac*）の組み合わせも、共通係数は 0 となり排他的関係となった（Table 5.6）。これ

は、 $0.1\text{ m} \times 0.1\text{ m}$ では一種の個体数密度が非常に高いことで、物理的に侵入・定着できる空間が残されていない可能性が考えられた（ハナネコノメは最高で 81 個体であった）。一方で、 $0.1\text{ m} \times 0.1\text{ m}$ では、ハナネコノメ・イワネコノメソウ（*alb-ech*）の組み合わせでは、 ϕ 係数は負の値であったが偶然性を棄却できなかった（Table 5.6, $\phi = -0.14$, $P > 0.05$ ）。ハナネコノメとイワネコノメソウは出現頻度がともに高く、ある $0.1\text{ m} \times 0.1\text{ m}$ という範囲にも繁殖子を侵入・定着させられる十分な個体群サイズを有し、調査地では偏りの少ない空間分布をしていたと考えられた。また、両種はパッチサイズは 10^2 cm^2 を下回る場合も多く

（Fig.5.4）、根を伸長させる基質の偏りは小さかった（Fig.5.5）。さらに、本研究で用いた最も小さい $0.1\text{ m} \times 0.1\text{ m}$ スケールでは、より小規模、高頻度で予測性の低い地表攪乱がこの空間全体を流出または埋没させやすい可能性が考えられる。これらのことから、本研究では $0.1\text{ m} \times 0.1\text{ m}$ スケールが、両種の個体群サイズと更新ニッチの類似性を仮定した上で、種の共存関係が確率論的な攪乱によって保たれている、という解釈を最も容易にするスケールであると考えられた。一方で、排他的関係がみられた 9 組では、 $0.1\text{ m} \times 0.1\text{ m}$ という範囲にさかんに繁殖子を侵入、定着させられるほどの個体群サイズを一方の種でももたなかったことと、このスケールはほぼ一種の占有面積となったために、他の対象種の侵入が困難となったことが要因として考えられた。

また、 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ の内側での同種の集合による種内干涉、ラメット間干涉が、ネコノメソウ属の種間干涉よりも生じやすかった可能性が推察できた。ネコノメソウ属の種の水滴による散布距離は大きくて約 1 m であったこと（Nakanishi 2002）や、匍匐したシュート伸長による栄養繁殖様式をもつこと（大野 1987, 川西 2004）から、母個体周辺に繁殖子が分散する密度は高いと考えられる。種内干涉による個体排除をどのように実証することが可能であるのかについては後の研究に預けたいが、理論的には、前述のような攪乱や立地選好性だけでなく、同種の集合も共存機構の重要な説のひとつとして考えられた。

5.3 まとめと考察

ネコノメソウ属 5 種の生育立地は、複数のスケールの環境要因が複合的に影響して形成されていることが示唆された。その環境要因は、菊池（2001）が言及した、地形の形態的特性と複数の地形の変動的特性として考えられた。対象種の分布を説明する重要性について、地形の変動的特性により大きい影響力を認められたのはニッコウネコノメとツルネコノメソウであり、残りの 3 種については地形の形態的特性の相対的な重要性も認められた。前者の 2 種がより変動的な環境に適応的な可能性が考えられたが、より大きいスケールである形態的特性が全く関わらないことは考えにくい。そのため、他の谷との比較や微地形の空間配置を考慮することによって、本研究でみられた対象種の生育立地に相対的に重要と考えられる地形の特性について考察を深められると考える。

対象種間の分布相関を検討したところ、 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ と $0.3\text{ m} \times 0.3\text{ m}$ での共存関係には、それぞれのスケールでの立地選好性の類似、より小さいスケールでの立地選好性の差異と同

種の集合，溪畔林林床において形成されている多様な環境が存在することが重要であることが示唆された． $0.3\text{ m}\times 0.3\text{ m}$ でも共存関係にある組み合わせ 1 組と偶然性が棄却できない組み合わせ 2 組の合計 3 組には対象の 5 種が全て含まれたことから，ある一種が物理的に空間を占有するために他種が侵入できないということは生じていなかった． $0.1\text{ m}\times 0.1\text{ m}$ ではともに個体群サイズが大きい種の組み合わせである 1 組が排他的関係とならなかったことから，周囲からの繁殖子の供給がこの 2 種の共存機構には重要である可能性が考えられた．

第 6 章において植物側の要求性の検討を目的として，対象種間の形質の差異とトレードオフから適応的な立地環境を考察し，第 7 章において本章の結果との整合性の検討を行う．

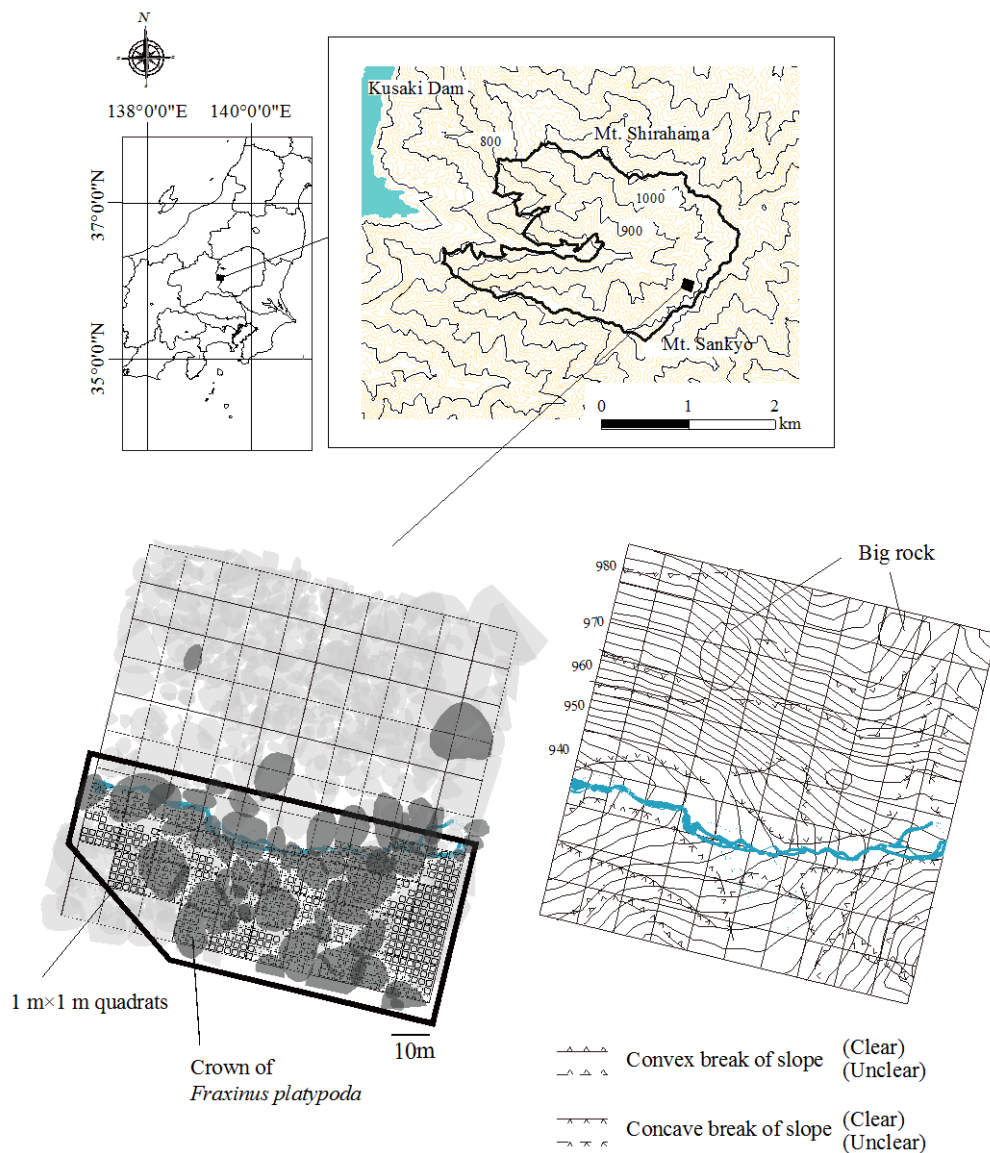


Fig. 5. 1. The location of the site in Japan (upper left) and Field Museum presented a thick line (upper right). Array of the quadrats in the Japanese Long Term Ecological Research Plot (under left, 722 of 1 m × 1 m) and counter map (Watanabe et al. unpubl.) with line of break of slope (under right).

図 5. 1. 調査地位置（左上）とフィールドミュージアム草木は太線で示した（右上）．長期生態学研究固定調査区におけるコドラート（722 個 1 m × 1 m）の配置（左下），等高線図（渡辺ら未発表）と傾斜変換線位置（右下）．

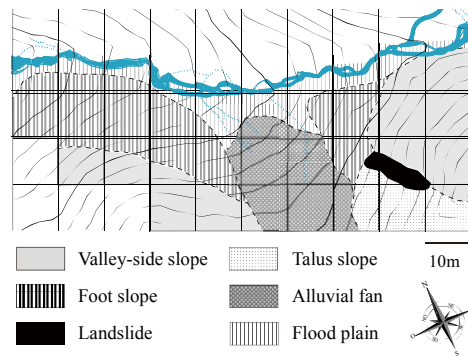


Fig.5. 2. Distribution of micro-topography units in the plot within the area of survey in this chapter.

図 5. 2. プロットにおける本章の調査範囲の微地形単位配置.

Table 5.1. Classification of micro-topography units and each characteristic in this research plot. See Fig. 5.2 for distribution of micro-topography units.

表 5. 1. 各微地形単位の分類とそれぞれの特徴. 微地形単位の位置は Fig. 5. 2 参照.

Micro-topography unit abbr.	Valley-side slope SS	Foot slope FS	Landslide LS	Talus slope TS	Alluvial fan AF	Flood plain FP
Key factors to form	Long time absense	Deposit from valley-side slope	Collapse	Collapse	Debris flow	Flood
Conditions of surface substrates	Erosive	Sedimentary	Erosive and Sedimentary	Sedimentary	Erosive and Sedimentary	Erosive
Cross section shape of the topography	Convex	Flat to convex	Concave	Convex	Convex	Flat
Height from active channel (m)	0-30	0-10	10-20	10-30	2-15	0-2
Distance from active channel (m)	0-40	0-20	20-30	20-40	5-40	0-10

Table 5.2. Categories and each definition of substrate which *Chrysosplenium* species rooted in.

表 5. 2. ネコノメソウ属の種が根を伸長させていた基質を記録した際のカテゴリーと定義.

Category	Definition
Silt	Rooted in soil which is mainly composed from clay and/or silt
Silt & gravel	Rooted in soil which is mainly composed from silt and/or gravel (> 2 mm)
Large gravel	<i>Chrysosplenium</i> 's shoots rode on gravel (> ca. 10 cm) and rooted in crack and/or moss.
Various	Rooted in more than above two categories and/or rooted in various substrate such as litter, moss, fallen trees.

Table 5. 3. Categories for recording the habitat condition of *Chrysosplenium* species in each quadrat.

(a) Litter mass. Overlapped: fallen litter overlapped so that cannot see soil easily by litter moving. Not overlapped: fallen litter didn't overlap so that can see soil easily by litter moving. (b) Degrees of moss cover. When analysis, add category of cover and thickness. (c) Surface substrate. Focused on size of dominate gravel.

表 5. 3. 各コドラートで記録したネコノメソウ属の種の生育環境のカテゴリー. (a) リター量. 重なっている (Overlapped) : リターをどかさないと土壌が見えない状態, 重なっていない (not overlapped) : 土壌が見える状態. (b) コケの被覆度. 解析のときは被度と厚さを足して用いた. (c) 表層基質. 卓越する礫サイズに着目した.

(a)

Category	Coverage (%)	Thickness
5	75-100	overlapped
4	50-75	overlapped
3	50-100	not overlapped
	25-50	overlapped
2	25-50	not overlapped
	0-25	overlapped
1	0-25	not overlapped

(b)

Category	Cover (%)	Category	Thickness
5	75-100	5	Fluffy > 5 cm
4	50-75	4	Fluffy 3-5 cm
3	25-50	3	Soft 1-3 cm
2	5-25	2	Light < 1 cm
1	0-5	1	Slight < 0.5 cm
		0	Slight can't find easily

(c)

Category and abbr. in CTs	Diameter of dominate gravel
Large boulder - dominated (R)	> ca. 80 cm
Small boulder - dominated (G)	20 - 80 cm
Mixture of gravel, silt & clay (S)	< ca. 20cm

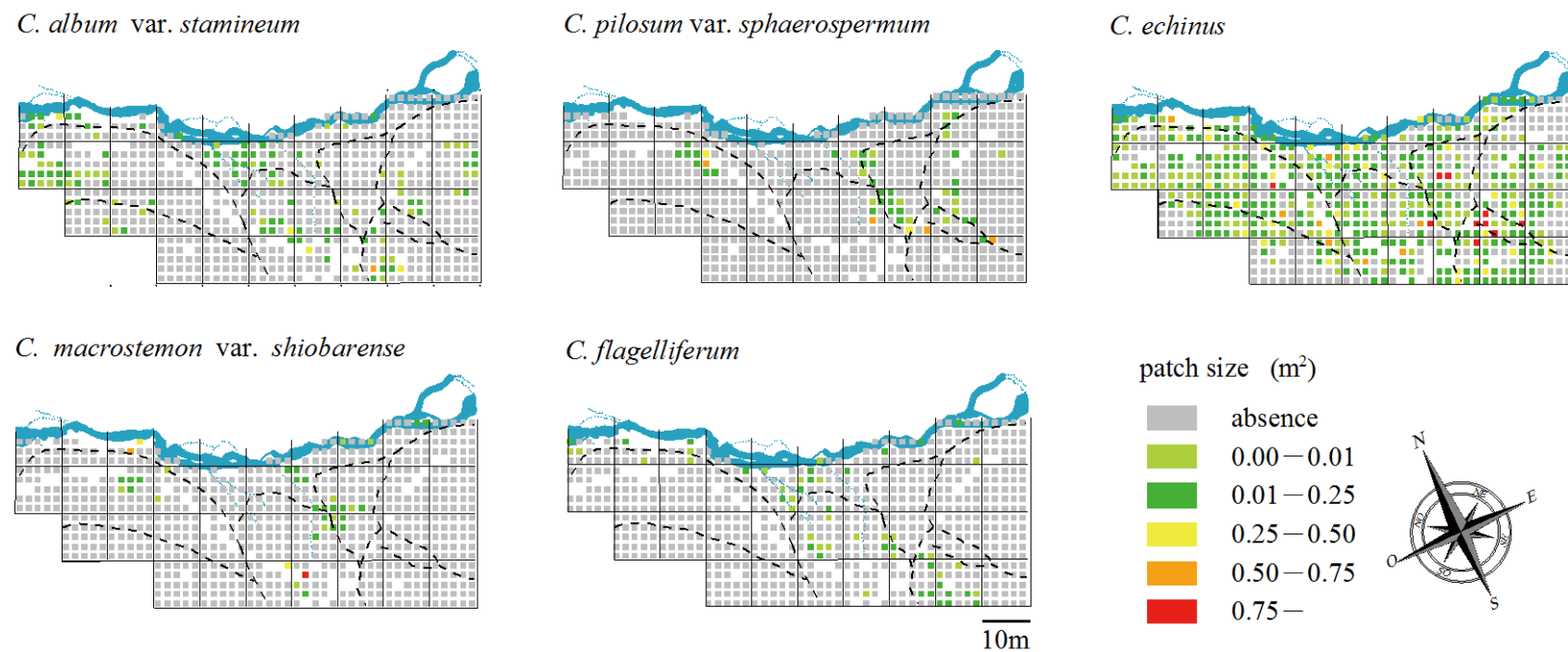


Fig. 5. 3. Distribution and patch size of the five *Chrysosplenium* species in the plot.

図 5. 3. ネコノメソウ属 5 種の分布とパッチサイズ.

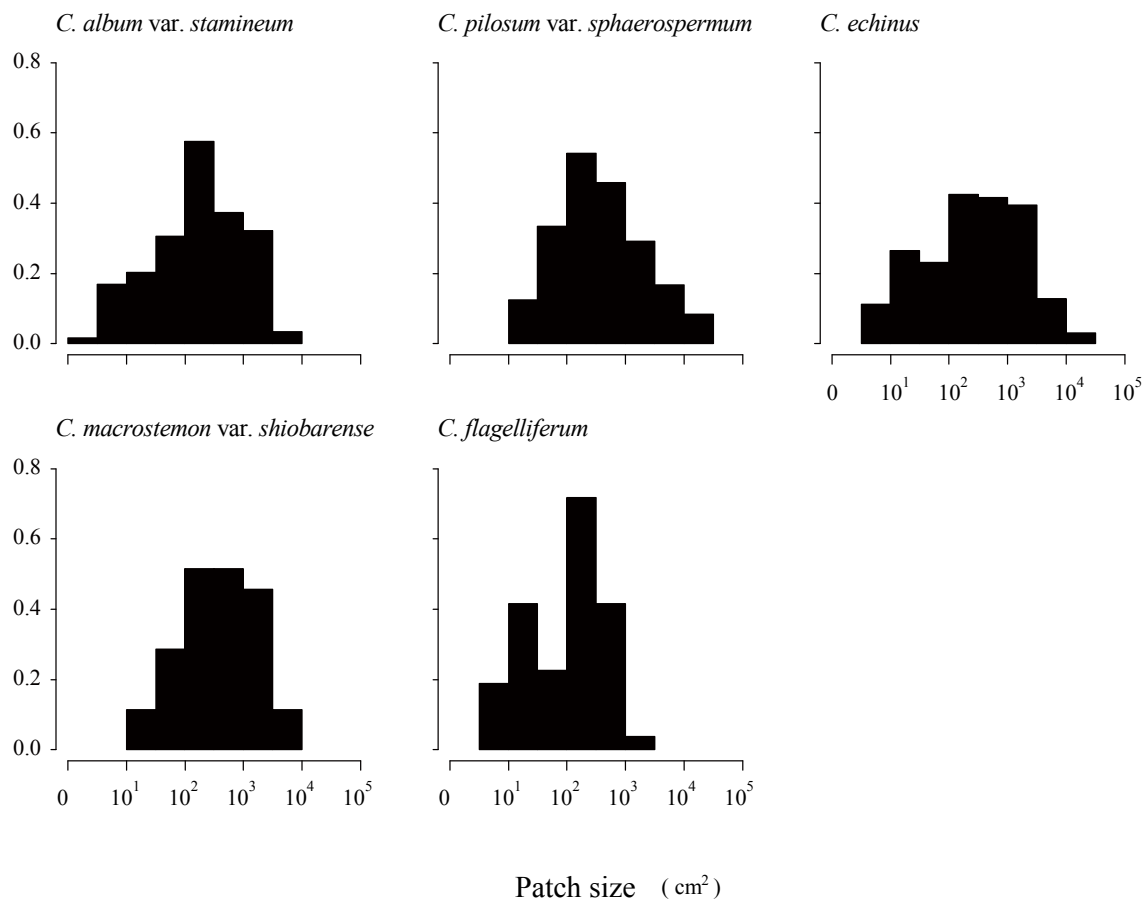


Fig. 5. 4. Histograms of patch size of the five species in the site.

図 5. 4. 対象種のサイトでのパッチサイズの手istogram.

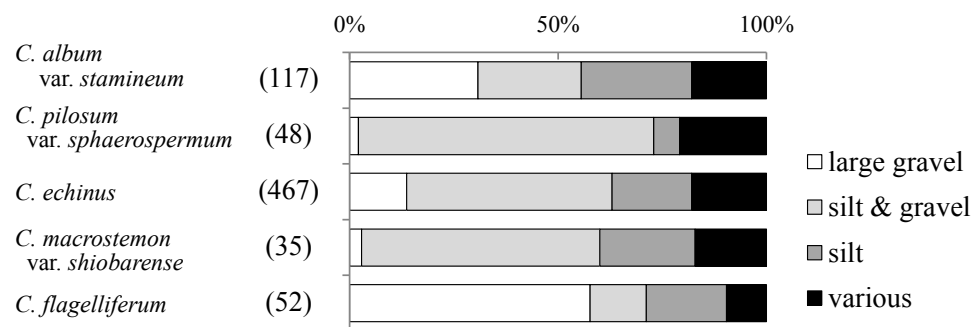
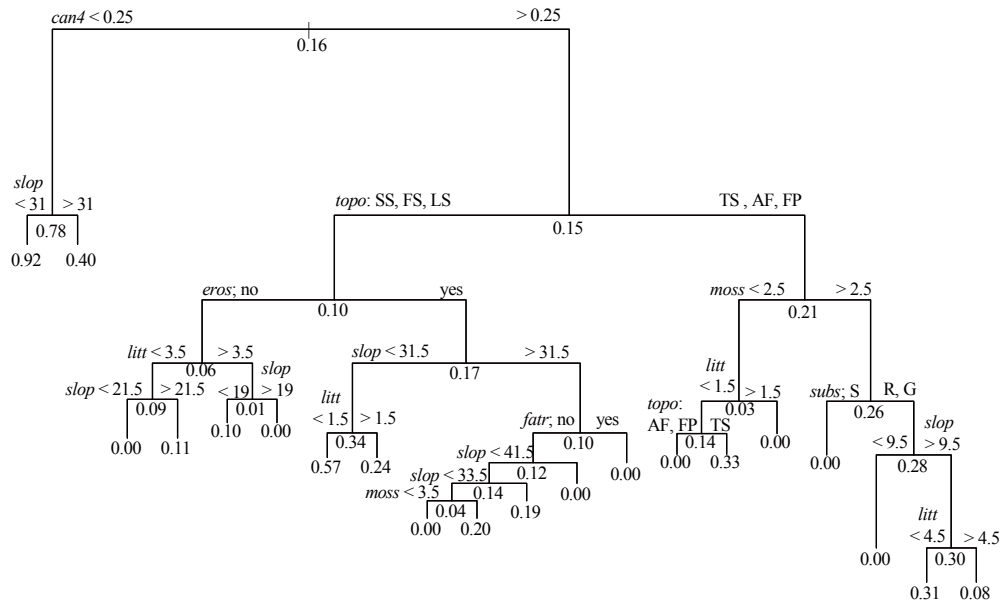


Fig. 5. 5. Surface substrate which target species had rooted. The parenthetic numbers indicate the number of quadrats recorded.

図 5. 5.対象種が根をのばしていた基質. カッコの中は対象種が記録されたコドラート数.

C. album var. *stamineum*



C. pilosum var. *sphaerospermum*

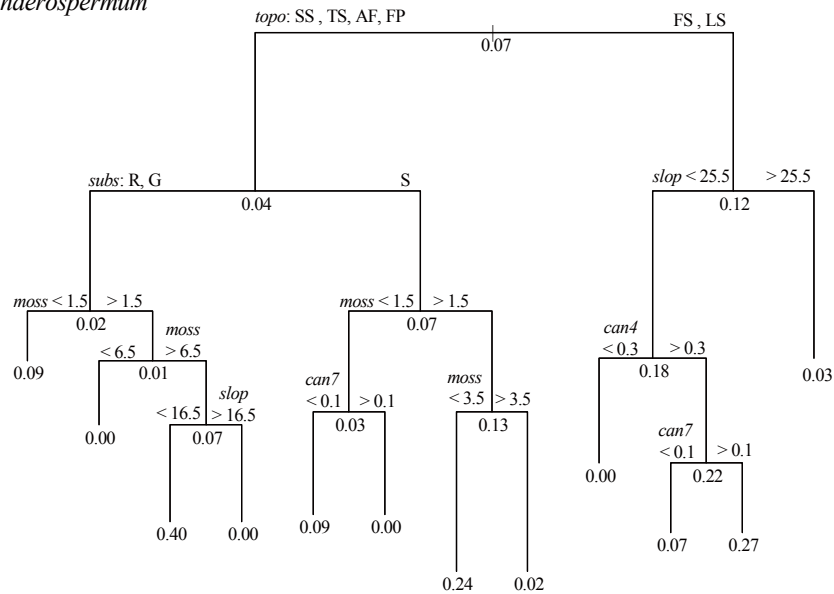
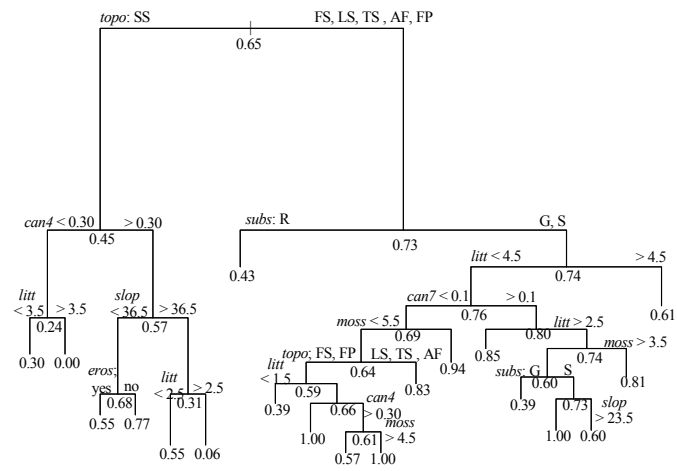


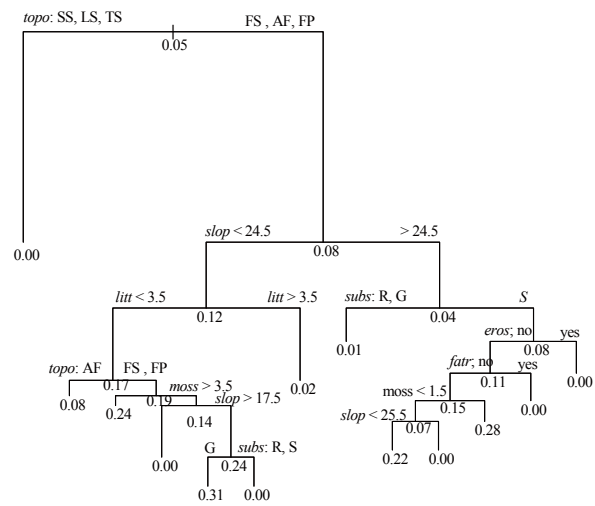
Fig. 5. 6. Classification trees for the five *Chrysosplenium* species. Values following each node indicate the probabilities of occurrence for each species. Abbreviations of explanatory variables are in Table 5.4. Categories of micro-topography (*topo*) is, SS; Valley-side slope, FS; Foot slope, LS; Landslide, TS; Talus slope, AF; Alluvial fan, FP; Flood plain, surface substrate (*subs*) is, R; Large boulder dominated, G; Small boulder dominated, S; Mixture of gravel, silt and clay.

図 5. 6. 対象種の分類樹. 各ノードの数値は対象種の出現確率. 説明変数の略記は Table 5.4 参照. 説明変数のうち, 微地形単位 *topo* の略記は, SS; 斜面下部, FS; 麓部斜面, LS; 崩壊地, TS; 崖錐斜面, AF; 沖積錐, FP; 氾濫原. 表層基質 *subs* の略記は, R; 長径が約 80 cm 以上の石礫が卓越, G; 長径が 20-80 cm ほどの石礫を土壌が充填, S; 長径が 20 cm 以下の石礫と土壌の混合.

C. echinus



C. macrostemon var. *shiobarense*



C. flagelliferum

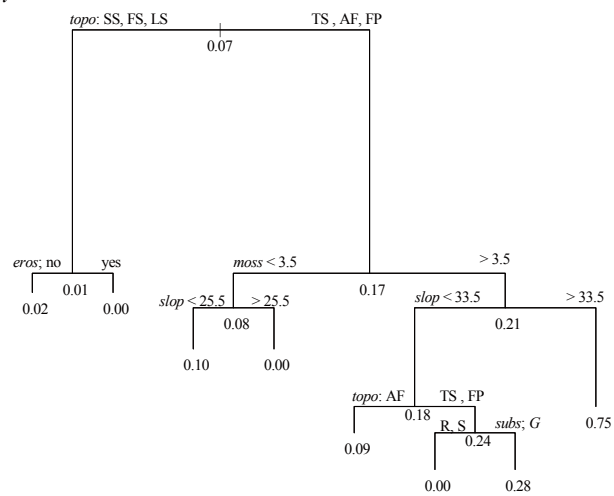


Fig. 5. 6. Continued.

図 5. 6. 続き.

Table 5. 4. The values presents the number of quadrats which *Chrysosplenium* species was presence, Cut-off points, value of AUC, Devience Weighted Scores (DWS; %) of each experimental variables for the Classification trees of five *Chrysosplenium* species. Higher values of DWS indicate more important environment variables for distribution of each species.

表 5. 4. ネコノメソウ属 5 種が出現したコードラート数と，在不在を応答変数としたときの決定木における出現確率の閾値，AUC の値，各説明変数の分離貢献度（DWS ; %）. DWS が高いほど各種の分布を説明するのに相対的重要性が高い変数といえる.

		<i>C. album</i> var. <i>stamineum</i>	<i>C. pilosum</i> var. <i>sphaerospermu</i>	<i>C. echinus</i>	<i>C. macrostemon</i> var. <i>shiobarens</i>	<i>C. flagelliferum</i>
Number of presence quadrats		118	48	467	35	53
Cut-off point		0.19	0.08	0.68	0.08	0.10
AUC		0.82	0.87	0.78	0.92	0.87
DWS of each explanation variables						
	abbr.					
Micro-topography	<i>topo</i>	10.8	13.3	28.0	37.8	53.9
Slope angle	<i>slop</i>	29.8	22.1	13.4	24.5	28.0
Litter mass	<i>litt</i>	13.1	0.0	20.7	12.1	0.0
Moss cover	<i>moss</i>	12.1	31.3	10.3	5.1	6.9
Surface substrate	<i>subs</i>	5.5	10.1	7.4	10.5	7.3
Soil erosion	<i>eros</i>	6.5	0.0	2.6	5.3	3.9
Fallen tree	<i>fatr</i>	3.1	0.0	0.0	4.6	0.0
Canopy openness						
April	<i>can4</i>	19.1	8.8	14.6	0.0	0.0
July	<i>can7</i>	0.0	14.4	3.0	0.0	0.0

Table 5. 5. Preference to micro-topography units of the five *Chrysosplenium* species. No.P indicates the number of presence quadrats in each micro-topography unit for five species. Positive and negative symbols indicate significant preference and not preference respectively (+ or - ; $P < 0.05$, ++ or --- ; $P < 0.01$, +++ or --- ; $P < 0.001$, n.s.; not significant) (Fisher's exact test).

表 5. 5. ネコノメソウ属 5 種の微地形単位への選好性. No. P は各微地形単位でネコノメソウ属の種が出現したコドラート数. 正負の記号は有意な偏りがあったことを示す (+ or - ; $P < 0.05$, ++ or --- ; $P < 0.01$, +++ or --- ; $P < 0.001$, n.s.; not significant) (Fisher の正確確率検定) .

	<i>C. album</i> var. <i>stamineum</i>			<i>C. pilosum</i> var. <i>sphaerospermum</i>			<i>C. echinus</i>			<i>C. macrostemon</i> var. <i>shiobarense</i>			<i>C. fragelliferum</i>			Micro-topography unit	
	No.P	%		No.P	%		No.P	%		No.P	%		No.P	%		No.	%
Valley-side slope	23	19.5	n.s.	12	25.0	n.s.	95	20.3	—	0	0.0	---	1	1.9	---	213	29.5
Foot slope	33	28.0	n.s.	23	47.9	n.s.	155	33.2	n.s.	15	42.9	n.s.	4	7.5	--	206	28.5
Landslide	1	0.8	n.s.	3	6.3	n.s.	12	2.6	n.s.	0	0.0	n.s.	0	0.0	n.s.	13	1.8
Talus slope	11	9.3	n.s.	1	2.1	n.s.	38	8.1	n.s.	0	0.0	n.s.	14	26.4	+++	56	7.8
Alluvial fan	20	16.9	n.s.	3	6.3	n.s.	78	16.7	n.s.	7	20.0	n.s.	12	22.6	n.s.	108	15.0
Flood plain	30	25.4	n.s.	6	12.5	n.s.	89	19.1	n.s.	13	37.1	+	22	41.5	++	126	17.5
Total	118	100.0		48	100.0		467	100.0		35	100.0		53	100.0		722	100.0

Table 5. 6. Relationships of coexistence among five *Chrysosplenium* species. The values show Sørensen's index (left) and phi coefficient (right) in ten combinations of two species. Species abbreviations are, *alb*; *C. album* var. *stamineum*, *pil*; *C. pilosum* var. *sphaerospermum*, *ech*; *C. echinus*, *mac*; *C. macrostemon* var. *shiobarense*, *fla*; *C. flagelliferum*. Coexist; $\phi > 0$ and not random in randomization test ($P < 0.05$), Not coexist; $\phi < 0$ and $P < 0.05$, By chance; $P > 0.05$.

表 5. 6. ネコノメソウ属 5 種の共存関係. 数値は, ある 2 種間の 10 通りの組み合わせにおける Sørensen の共通係数 (左) と ϕ 係数 (右). 種名の略記号は, *alb*; ハナネコノメ, *pil*; コガネネコノメソウ, *ech*; イワネコノメソウ, *mac*; ニッコウネコノメ, *fla*; ツルネコノメソウ. 「共存」; $\phi > 0$ でランダムイゼーションテストによって偶然性が棄却された場合 ($P < 0.05$), 「共存ではない」; $\phi > 0$ でランダムイゼーションテストによって偶然性が棄却された場合 ($P < 0.05$), 「偶然」は偶然性が棄却されなかった場合 ($P > 0.05$) とした.

		1 m \times 1 m <i>n</i> = 722		0.3 m \times 0.3 m <i>n</i> = 83		0.1 m \times 0.1 m <i>n</i> = 83
Coexist $\phi > 0$ & $P < 0.05$	<i>alb</i> - <i>ech</i>	(0.35, 0.20***)	<i>alb</i> - <i>fla</i>	(0.40, 0.31*)		
	<i>alb</i> - <i>fla</i>	(0.28, 0.22***)				
	<i>pil</i> - <i>ech</i>	(0.17, 0.16***)				
	<i>pil</i> - <i>mac</i>	(0.24, 0.20***)				
	<i>ech</i> - <i>mac</i>	(0.10, 0.10*)				
	<i>ech</i> - <i>fla</i>	(0.19, 0.18***)				
By chance $P > 0.05$	<i>alb</i> - <i>mac</i>	(0.07, -0.01)	<i>alb</i> - <i>ech</i>	(0.15, 0.06)	<i>alb</i> - <i>ech</i>	(0.05, -0.13)
	<i>mac</i> - <i>fla</i>	(0.07, 0.01)	<i>pil</i> - <i>mac</i>	(0.37, 0.22)		
Not coexist $\phi < 0$ & $P < 0.05$	<i>alb</i> - <i>pil</i>	(0.07, -0.03*)	<i>alb</i> - <i>pil</i>	(0.00, -0.16***)	<i>alb</i> - <i>pil</i>	(0.00, -0.11***)
	<i>pil</i> - <i>fla</i>	(0.04, -0.03*)	<i>alb</i> - <i>mac</i>	(0.00**, -0.16***)	<i>alb</i> - <i>mac</i>	(0.00, -0.12***)
			<i>pil</i> - <i>ech</i>	(0.15*, -0.27***)	<i>alb</i> - <i>fla</i>	(0.00, -0.11***)
			<i>pil</i> - <i>fla</i>	(0.00, -0.20***)	<i>pil</i> - <i>ech</i>	(0.00, -0.40***)
			<i>ech</i> - <i>mac</i>	(0.27, -0.33**)	<i>pil</i> - <i>mac</i>	(0.00, -0.20***)
			<i>ech</i> - <i>fla</i>	(0.14, -0.34**)	<i>pil</i> - <i>fla</i>	(0.00, -0.19***)
			<i>mac</i> - <i>fla</i>	(0.00, -0.31***)	<i>ech</i> - <i>mac</i>	(0.04, -0.37***)
					<i>ech</i> - <i>fla</i>	(0.00, -0.41***)
					<i>mac</i> - <i>fla</i>	(0.00, -0.21***)

第6章 ネコノメソウ属の5種の形質

本章では、第4章、第5章で最頻出のネコノメソウ属5種 (Plate, ハナネコノメ *Chrysosplenium album* var. *stamineum*, コガネネコノメソウ *C. pilosum* var. *sphaerospermum*, イワネコノメソウ *C. echinus*, ニッコウネコノメ *C. macrostemon* var. *shiobarense* (第4章では母種イワボタン), ツルネコノメソウ *C. flagelliferum*) を対象として、形質の差異について検討した。種として認識できる形態的な差異はすでに記載されてきているが、それらの差異が生態学的に適応的であると解釈できるのかどうかは、不明である種がほとんどである。対象種間の形質や投資配分の差、トレードオフの関係性の有無を明らかにすることで、種ごとの適応的と考えられる環境について考察した。

6.1 方法

6.1.1 形質の計測と生活史の記録

対象種の形質の計測はフィールドミュージアム草木 (FM 草木) 7, 8 林班 (Fig.6.1) で行った。計測は光合成や呼吸といった代謝の重要な器官である葉、水分・栄養分の分配や栄養繁殖器官として重要なシュート、植物体の支持や栄養繁殖における娘個体の定着と水分や栄養分獲得に重要な根、有性繁殖器官として重要な花と実を対象とし、形質の計測を行った。詳細な各計測項目と計測時期は Table 6.1 に示す。

葉の形質の計測項目は、葉面積、葉の厚み、葉の生重・乾燥重量、葉柄の長さである。サンプリング後できるだけ低温で新鮮な状態で持ち帰り、数日以内に計測を行った。葉面積の計測は、1 個体につき 1 枚の葉をサンプリングし、葉の写真を撮影したのち、photoshop を用いて白黒に二値化し、Image J 1.48v を用いて算出した。厚みの計測には外側標準マイクロメータを用いた。葉の乾燥重量は、80℃で 48 時間乾燥させた後に計測した。なお、ツルネコノメソウは他の 4 種とやや形態が異なり、根出葉とシュート上につける葉のサイズや厚みに違いが見られるが、本研究では光合成を行う上で重要と考えられる根出葉を対象とした。

匍匐茎であるシュートの計測項目は、太さ、最大伸長量、最大節間長である。シュートの太さはデジタルノギスを用いて、最大伸長量・最大節間長は伸長成長がほぼ停止する 8 月以降に折れ尺で計測した。なお、最大節間長は、ツルネコノメソウは互生であることや発根位置が集中的であるなど、他の 4 種と形態が異なり、同等に比較できないと考えられたため、本研究では用いなかった。

根の計測では、越冬直後の 4 月に丁寧に掘り起して抜き出し、根の長さを計測し、春季から夏季の成長期間には対象種のシュートから発根した期間を記録した。

果実と種子については、果茎 (花茎) の高さを計測し、果茎あたりの果実数、果実あたりの種子数をカウントした。なお、これらの測定には種子が十分成熟した未裂開の果実を用いた。なお成熟した未裂開の果実については、ネコノメソウ属の種は 1 花茎に複数の花を集散状につけ、成熟時期が果実ごとに少しずつれる傾向にあったことから、成熟して裂開して種子が散布される前の果実あたりの種子数を数えるために、成熟し裂開した果実を 1 つでももつ個体を対象とした。また、サイズは成熟種子の 50 個の長径、短径は PC マイクロスコープ SKM-3000-PC を用いて計測

し、重さは100粒重を計測した。

開花フェノロジーは、2012年3月24日から5月20日まで、FM 草本長期生態学研究プロットで、10の1 m×1 m 方形区と、12のネコノメソウ属の種のパッチで、10日に1度ほどの頻度で開花した花茎数、結実した花茎数を記録した。記録地点はプロットに生育するネコノメソウ属5種の各種の個体群密度が高いと考えられる地点とした。各種1地点（計5地点）については、2010年春季に試験的にインターバルカメラ（99分に1枚撮影）を4月13日から8月23日まで設置し、個体数が多いことを確認している地点である。また、微細な生育場所の違いによるフェノロジーの差をできる限り減らせるように、方形区はネコノメソウ属の種が数種含まれるように設置した。パッチは、あるネコノメソウ属の1種が優占する地点とし、面積はツルネコノメソウが優占する10 cm×10 cm からコガネネコノメソウが優占する50 cm×30 cm ほどであった。

成長に関わるシュート伸長と発根期間の記録については、FM 草本8林班の横川と支沢の合流部で行った。この地点は狭い範囲で長期生態学研究プロットと同じようにネコノメソウ属5種が生育しており、いずれもよく開花している様子を確認している。この地点では、10のネコノメソウ属の種のパッチにおいて、2013年6月から11月にかけて、各個体にラベリングし、葉や茎にペンキを付けて、2、3週間に1回ほどの頻度で記録した。各パッチ周辺に、割りばしに10cm刻みのラインを入れたものを土壌に10本垂直にさし、流出、折れて枯損、埋没といった攪乱の定量化を試みた。

6.1.2 解析方法

計測した各形質について種間で比較し（Steel-Dwass の多重比較法、 $P < 0.05$ ）、形質間の関係性について種間で比較した。

葉の含水率は、以下の式で求めた。

$$\frac{Wf - Wd}{Wf} \times 100$$

このとき、 Wf は葉の生重量（mg）、 Wd は葉の乾燥重量（mg）である。

LMA（Leaf mass per area; $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ ）は、葉の乾燥重量を葉の面積で除して算出した。花茎あたりの種子数は、花茎あたりの花数の平均値と果実あたりの種子数の平均値を乗じて算出した。

6.2 結果

6.2.1 形質の種間比較

Table 6.2 に各器官の計測項目の平均値と標準偏差、サンプル数、多重比較の結果を示した。

ネコノメソウ属の5種間を比較して、最もはっきりと差がみられたのは果実あたりの種子数と種子の短径であった。果実あたりの種子数が最も多かったのは、ツルネコノメソウ（ 34.4 ± 8.0 個）であり、ニッコウネコノメ、ハナネコノメが続いた。種子サイズは、コガネネコノメソウが大きく（長径1.62 mm×短径1.27 mm）、イワネコノメソウ、ニッコウネコノメが続いた。

また、シュート直径と最大シュート長も5種間に比較的はっきり差がみられた。シュート直径はニッコウネコノメが最も太く（ 2.02 ± 0.39 mm）、コガネネコノメソウ、イワネコノメソウが続いた。最大シュート長は、ニッコウネコノメが最も長く（ 23.8 ± 8.3 cm）、イワネコノメソウ、コ

ガネネコノメソウが続いた。

葉は、葉面積や厚みはハナネコノメが特に小さく、薄く、次にイワネコノメソウが小型であり、残りの3種が同程度のサイズであった。LMAはコガネネコノメソウが有意に高い以外に差はみられなかった。

越冬期の根の長さは有意な種間差がみられたのはハナネコノメとコガネネコノメソウのみであったが、ハナネコノメが短く、コガネネコノメソウとニッコウネコノメが長い傾向であった。

2012年における開花時期は、ハナネコノメ、イワネコノメソウ、ツルネコノメソウは4月初旬には咲き始め、中旬に開花個体数が多く、下旬には結実個体数が多かった。コガネネコノメソウ、ニッコウネコノメは4月中旬に咲き始め、5月の初旬に開花個体数が多く、中旬にはほとんどが結実個体となった。

シュート伸長のフェノロジーは、伸長の始まる時期以外は、種間の大きな差はみられなかった。2013年におけるシュート伸長は、ハナネコノメ、イワネコノメソウ、ツルネコノメソウは開花後の5月初旬には始まり、コガネネコノメソウ、ニッコウネコノメは5月中旬には始まった。6月には5種とも伸長させたシュートから細い密度の低い根をつけていた。また、5種ともシュート伸長は8月後半にはほぼ終えていた。この時期にはシュートの先端で越冬用のものと思われる密度の高い根をつけるようになった。また、この時期までに、いずれの割りばしも流出、折れて枯損、埋没等は生じるような地表攪乱は生じなかった。

6.2.2 形質間の関係性の種間比較

果実あたりの種子数と種子サイズの関係 (Fig.6.2, 左) は、ハナネコノメを除く4種には、果実あたりの種子数が多いほど種子サイズは小さく、果実あたりの種子数が少ないほど種子サイズは大きくなるという関係がみられた。また、果茎あたりの種子数と種子サイズの関係 (Fig.6.2, 右) をみると、ハナネコノメの種子数は一番少なく、ニッコウネコノメとツルネコノメソウの種子数の差は小さくなった。なお、Nakanishi (2002) で示されている雨滴散布種の種子重と種子数の関係性と本研究戸を比較すると (Appendix Fig.6.1), 本研究において計測したコガネネコノメソウの種子重と種子数 (pil_F) は、Nakanishi (2002) で示されたもの (pil_N) よりも重く、少なかった。

シュート直径と最大シュート長、最大節間長の関係 (Fig.6.3) は、シュート直径が小さいほど最大シュート長は短い傾向であった。しかし、シュート直径が太い種間には差がみられた (コガネネコノメソウとニッコウネコノメ; Table 6.2)。最大節間長とシュート直径の太さとの関係は明瞭ではなかった。

シュート長と果茎あたりの種子数の関係 (Fig. 6.4) は、ツルネコノメソウを除くと正の相関関係がみられた。

葉の形質と種子の形質の関連性は不明瞭であった。

6.3 考察

対象の5種間では、種子、シュート、葉への投資分配に差があると考えられた。

対象種間の果実あたりの種子数と種子サイズの関係性 (Fig.6.2 左)、果茎あたりの種子数と種

子サイズの関係性 (Fig.6.2 右) は、ハナネコノメを除くネコノメソウ属 4 種の間にはトレードオフの関係がみられた。ツルネコノメソウは果茎を数本出すのに対し、他の 4 種は 1 本である場合が多いことから、種子数の産量はツルネコノメソウが最も多いと考えられる。ツルネコノメソウは他の 4 種よりも種子重が軽く (Table 6.2)、種子表面の構造が微細であり (加藤・清水 1989)、1 つあたりの種子生産へのコストが小さく、数を多くできると考えられた。また、種間の種子重と果実あたりの種子数のトレードオフの関係性は、他の雨滴散布種にも示されており (Nakanishi 2002)、本研究における対象種にも同様の傾向がみられた (Appendix Fig.6.1)。このトレードオフの関係性は、一度の雨滴をいかに利用して散布を成功させるかといった適応戦略がある可能性が考えられ、果実の形状も考慮したさらなる検討が必要と考えられた。一方で、ハナネコノメは、種子数は少なく、種子サイズは小さく、種子重はツルネコノメソウの次に軽かった。このことから、ハナネコノメは他の 4 種よりも種子繁殖への投資配分が少ないと考えられ、栄養繁殖の比率が高い可能性が考えられた。しかしながら、ハナネコノメは、早春に白い萼片、赤い葯、濃い緑の葉のコントラストが他のネコノメソウ属の種よりも鮮やかな種である。このような花をつけることは、少ない花であってもポリネーターを誘引し、他家受粉の成功率を高めるような戦略を持ち合わせている可能性も推察された。

種子サイズと定着サイトとの関係性を検討する研究は多い。同属の種でも小さい種子を産する種の方が明るい環境下に生育すること (Salisbury 1974, Ankei 1982, Thompson & Hodgkinson 1998) や、大きな種子と小さな種子の種が、それぞれ堆積物粒径が粗い場と細かな場に定着する傾向がみられたこと (Niiyama 1990) などが知られている。また、小さい種子は相対的にリターが多い環境は定着に不利であること (大野 1987, 久保ら 2000)、小さな種子ほど耐乾性があり、必要な水分量が相対的に少なくなっていると考えられること (比嘉ら 2006) などが知られている。Grubb (1977) は、定着段階における、種子サイズによる好適な環境の違いが更新ニッチの分化を生じさせていると指摘している。ネコノメソウ属の種の種子による更新サイトの検討は今後の課題である。

Nakanishi (2002) は雨滴散布種の種子重と種子数が負の相関関係を示し、滴による散布を成功させるためには、種子を軽くしすぎても重くしすぎても適応的ではないことについて考察している。Fig.6.2 および Nakanishi (2002) のデータを含めた Appendix Fig.6.1 より、ネコノメソウ属の種を含め、雨滴散布種には種子重と種子数の負の相関関係が認められた。種子生産にかけられるコストを一定にした場合に生じるトレードオフとしてみることもできるが、Savile & Hayhoe (1977) によって雨滴散布種が林内での生育に適応的であると考察されたことや、Nakanishi (2002) も指摘するように植物体サイズが小さい種が多いことなどから、何らかの最適な果実の容積や種子重、種子数といった関係性を備えていると考えられた。

コガネネコノメソウの種子の種内変異の大きさ (Appendix Fig.6.1) は、倍数性によるものと推察された。本研究において計測したコガネネコノメソウの種子重と種子数 (pil_F) は、Nakanishi (2002) で示されたもの (pil_N) よりも重く、少なかった。この pil_F と pil_N の差は、イワネコノメソウの場合 (それぞれ本研究での値が ech_F , Nakanishi (2002) での値が ech_N) の差よりも大きかった。コガネネコノメソウは、Wakabayashi (2001) によってオオコガネネコノメソウ (Hara 1975; *C. pilosum* var. *fulvum*) と連続的であるために識別できないとされた種であり、倍数

性が知られている種である。渡良瀬川上流域に分布するコガネネコノメソウは、葉が大きいことや毛が密である様子から、今までオオコガネネコノメソウに識別されていた種であると考えられ、種子も重いタイプである可能性が考えられた。

対象種間のシュート直径と最大シュート長の関係性 (Fig.6.3 左) から、ニッコウネコノメはシュートの太さにも長さにも投資が大きく、コガネネコノメソウは相対的に太さへの投資が大きいと考えられた。また、イワネコノメソウはニッコウネコノメより最大シュート長は短く、シュート直径が細かった (Fig.6.3 左, Table 6.2, $P < 0.05$)。また、本研究では定量化できなかったが、イワネコノメソウは他のネコノメソウよりもシュートを分岐させる傾向があった。ニッコウネコノメよりもシュートの太さと最大シュート長への投資は小さかったけれど、常に不定根を伴うシュート形態であり、シュートが切れるような攪乱には適応的であり、母個体の近くに娘個体を形成することが推察できる。

また、コガネネコノメソウはイワネコノメソウとニッコウネコノメより最大シュート長は短い (Table 6.2, $P < 0.05$)、最大節間長に差はなかった ($P > 0.05$)。さらに、コガネネコノメソウは他のネコノメソウ属の種より LMA が高かった (Table 6.2, $P < 0.05$)。これらのことから、コガネネコノメソウは太いシュートで葉への投資配分を大きくすることを可能にしていると考えられた。

最大シュート長と果茎あたりの種子数にはツルネコノメソウを除いて正の相関関係がみられた (Fig.6.4)。ネコノメソウ属の種は擬似一年生草本であり、栄養繁殖がさかんな植物として知られている (大野 1987, 川西 2004)。秋季には、シュートの先端で密度の高い根を形成しはじめ、定着が無事できた場で越冬葉をつけて娘個体を形成し、母個体はその年のうちに枯死する。ニッコウネコノメは最大シュート長が最も長く、果茎あたりの種子数が多かった。次に最大シュート長が長く種子数が多いのがイワネコノメソウであり、コガネネコノメソウ、ハナネコノメと続いた。この関係性から、ニッコウネコノメ、イワネコノメソウは、乾燥といったストレスや攪乱といった不適な環境からより逃れやすい性質をもつと考えられた。このことは、コガネネコノメソウが大きな種子を少数産し、シュート直径や葉への投資が大きい形質が、安定した環境に適応的であると考えられることと矛盾しない。

また、葉面積やシュート長、シュート直径など、植物体サイズが比較的大きかったコガネネコノメソウとニッコウネコノメの開花は、他の3種よりも遅い傾向であった。これには、生長点の細胞分裂に有効な水や温度、光条件の検討も必要と考えられるが、早春にサイズを大きくするための組織形成に時間を要する可能性が考えられた。また、2種がハナネコノメ、イワネコノメソウとそれぞれ同じ系統群 (それぞれ *Pilosa*, *para-Mac*, Appendix Fig.3.1) に属することから、両種の開花期がずれることは、生殖的な隔離に寄与している可能性も考えられた。

越冬期の根の長さは、コガネネコノメソウとニッコウネコノメが長かったことは、越冬中のロゼットの流出を防ぐことと、開花期の花茎の支持や萼片や苞葉 (生物学的な花弁はもたないとされる) への投資、初夏に行うシュート伸長や大型の葉を形成する初期成長に重要と考えられた。ハナネコノメの越冬期の根が短かったことは、根を伸ばすごくわずかな表層土壌が動きにくい環境が重要である可能性が考えられた。しかしながら、溪畔林の林床には多様な基質があり、環境の不均一性はとても高いと考えられ、本研究ではサンプル数が少なかった課題が残った。

以上から対象種間の形質のトレードオフと投資配分をまとめ、適応的と考えられる立地について考察する。ハナネコノメは種子繁殖への投資配分が小さく、葉面積は小さく、シュート長、越冬期の根の長さは短く、形質の多くが5種の中で小型であった。栄養繁殖が卓越していると考えられること、シュート長が短いことは、地表が安定した局所的な立地に永続的に生育している可能性（川西基博 私信）を支持する結果として考えられ、根の短さは地表の安定部分がごく表層に必要であることを示すものとする。コガネネコノメソウは種子サイズ、シュート直径、葉、越冬期の根の長さなど、いずれも投資が大きかった。このことは、頻繁な攪乱を受ける場では植物体の損傷は損失が大きくなるために不適と考えられ、安定した立地により適応的と考えられた。また、越冬期の根が長かったことから、ハナネコノメよりも土壌が深くまで安定する場が生育に適していると考えられた。しかしながら、本調査地のコガネネコノメソウはオオコガネネコノメソウとして識別されてきた種であると考えられ、種内変異の幅を明らかにしていくことが種間差を明確にするために重要と考えられた。イワネコノメソウは、シュートの分岐への投資と種子重への投資が大きかったが、特出する形質がみられず、中間的な環境に適応的と考えられた。ニッコウネコノメは種子数とシュートへの投資が大きく、この特徴は乾燥や攪乱の影響を受ける立地からの逃避、好適な環境への早い定着に相対的に有利にはたらくと考えられた。ツルネコノメソウは小さい種子を多産することへの投資配分が大きかった。このことは、不安定な立地において、定着できない個体が多くても、その中でのわずかでも生存できる個体が残るために適応的と考えられた。また、ツルネコノメソウは根や花茎、葉、シュート等の生長点が一点に集中するため、この生長点が損傷を受けないような隙間を探索することに多量の種子生産は適応的と考えられた。これらのことから、ニッコウネコノメ、ツルネコノメソウ、イワネコノメソウ、コガネネコノメソウ、ハナネコノメの順に、頻度の高い不安定な立地に、残存、または侵入することに適応的である可能性が考えられた。

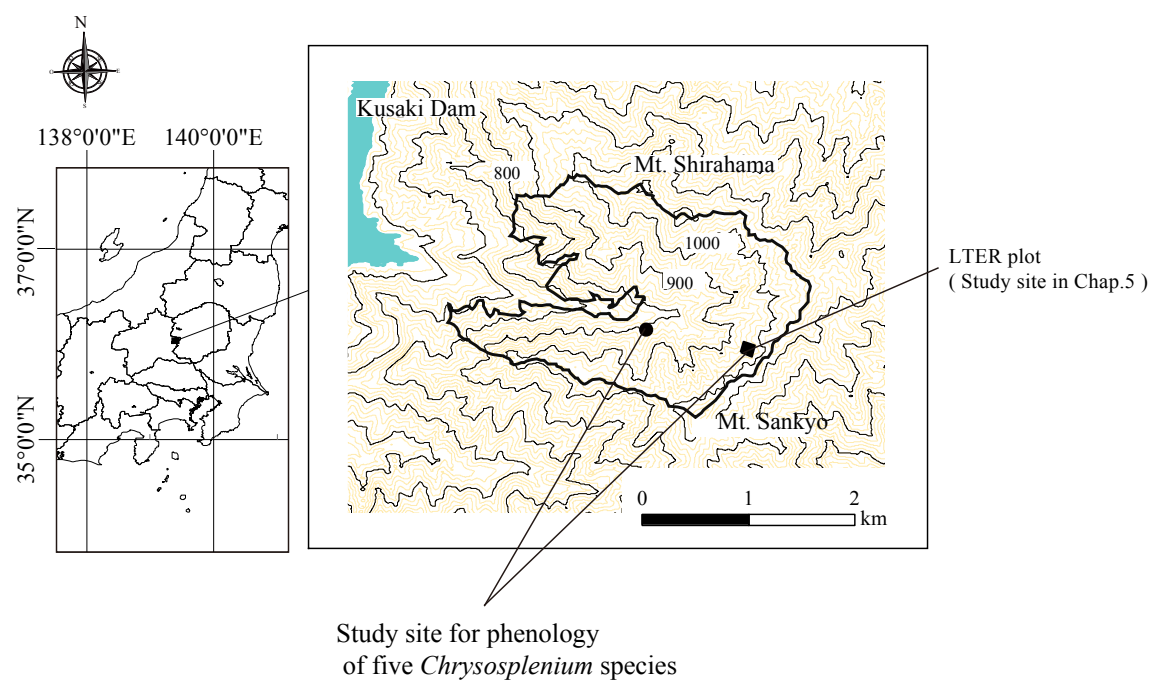


Fig. 6. 1. The location of study site.

図 6. 1. 調査地位置図.

Table 6.1. The items and season measured.

表 6. 1. 計測項目と計測した時期.

			units	date
Organs and region				
Leaf				
Area	葉の面積		mm ²	Aug., 2012
Thickness	葉の厚み		mm	
Mass	fresh	葉の生重量	mg	
	dry	葉の乾燥重量	mg	
Length of petiole	葉柄の長さ		mm	
Shoot				
Diameter	シュート直径		mm	Aug. & Sep., 2012
Max length in the season	最大シュート長		cm	Sep. & Oct., 2013
Length of the longest internode	最大節間長		cm	Aug., 2012, Sep., 2013, 2014
Root				
Length	根の長さ		cm	Apr. 2012
Fruits				
Height of peduncle	果茎(花径)の高さ		cm	May, 2013
Number of fruits per peduncle	果茎(花径)あたりの果実数			
Seed				
Number of seeds per fruit	果実あたりの種子数			May, 2013
Length of major axis	種子の長径		mm	
Length of minor axis	種子の短径		mm	
Weight	種子の重さ		mg・100seeds ⁻¹	
Lifehistory				
Reproduction				
Bud - Flower - Fruit	つぼみ-開花-結実			Mar. to May, 2012
Growth				
Extending of shoots and Roots	シュート伸長と発根期間			Jun. to Nov., 2013

Table 6. 2. Size and number of organs and/or region for five *Chrysosplenium* species. The values indicates mean, standard deviation and number of samples. Differential alphabets among species show significant difference among the species (Steel-Dwass test, $P < 0.05$).

表 6. 2. ネコノメソウ属 5 種の器官のサイズや数. 数値は平均, 標準偏差, サンプル数. アルファベットは多重比較の結果で, 異なるアルファベットをもつ種間には有意差が認められることを示す ($P < 0.05$).

Organs and region		units	<i>C. alvum</i> var. <i>stemineum</i>				<i>C. pilosum</i> var. <i>sphaerospermum</i>				<i>C. echinus</i>				<i>C. macrostemon</i> var. <i>shiobarense</i>				<i>C. flagelliferum</i>			
			mean	sd	n		mean	sd	n		mean	sd	n		mean	sd	n		mean	sd	n	
Leaf																						
Area		mm ²	32.6	14.6	17	a	525.0	160.5	20	b	232.4	131.0	20	c	655.9	325.7	14	b	599.9	279.6	22	b
Thickness		mm	0.36	0.08	17	a	0.62	0.07	20	b	0.48	0.08	21	c	0.51	0.08	15	c	0.52	0.13	22	c
Mass	fresh	mg	6.52	3.68	17	a	180.70	58.38	20	b	49.33	29.70	21	c	193.64	100.58	15	bd	124.98	80.42	22	d
	dry	mg	0.84	0.62	17	a	13.91	5.66	20	b	4.21	2.96	21	c	12.73	6.51	15	b	12.82	8.00	22	b
	water content	%	87.40	5.74	17	abc	92.46	1.11	20	c	92.19	2.40	21	bc	93.35	0.66	15	b	89.91	2.42	22	a
Length of petiole		mm	2.18	0.81	17	a	6.20	3.35	20	b	6.14	2.24	21	b	8.87	5.01	15	b	39.55	14.98	22	c
LMA		g•m ⁻²	24.27	12.05	17	ab	26.08	4.82	20	a	17.88	3.44	20	b	19.21	3.39	14	b	19.91	6.85	22	b
Shoot																						
Diameter		mm	0.84	0.22	50	a	2.01	0.34	36	b	1.32	0.32	65	c	2.02	0.39	42	b	0.97	0.21	44	d
Max length in the season		cm	9.4	5.6	35	a	13.1	6.0	28	ab	17.2	7.2	33	bc	23.8	8.3	30	d	6.9	3.6	32	a
Length of the longest internode		mm	2.6	1.2	45	a	4.2	1.7	46	b	4.3	1.7	63	b	4.7	1.7	55	b	-	-	-	-
Root																						
Length		cm	6.6	3.0	13	a	10.1	2.0	10	b	8.4	1.5	7	ab	10.3	5.6	14	ab	7.7	3.1	12	ab
Fruits																						
Height of peduncle		cm	2.6	0.9	30	a	6.1	1.7	33	b	4.5	1.1	28	c	7.1	1.9	5	b	5.8	1.8	22	bc
Number of fruits per peducle			1.8	0.8	34	a	4.9	1.6	27	b	6.1	2.2	31	bc	9.9	3.8	28	c	7.0	2.2	32	d
Seed																						
Number of seeds per fruit			19.0	5.1	30	a	9.9	4.3	25	b	14.1	2.2	28	c	24.5	6.8	28	d	34.4	8.0	31	e
Length of major axis		mm	1.16	0.08	50	a	1.62	0.31	50	bc	1.71	0.10	50	c	1.53	0.14	50	b	1.13	0.11	50	a
Length of minor axis		mm	0.83	0.08	50	a	1.27	0.23	50	b	1.03	0.08	50	c	0.90	0.08	50	d	0.67	0.07	50	e
Weight (100 seeds)		mg	5.54				10.78				13.43				8.89				4.13			

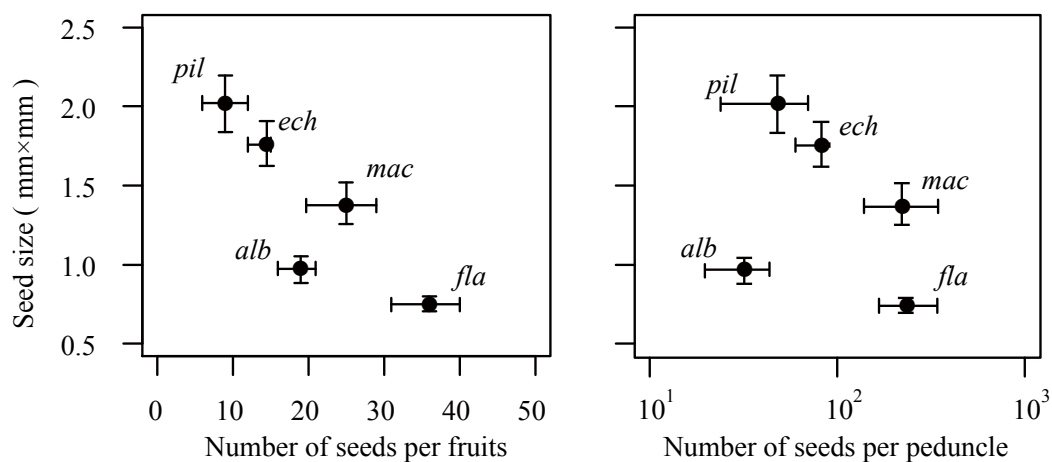


Fig. 6. 2. Relationship between number of seeds and seed size (major axis (mm)×minor axis (mm)). Horizontal axis is number of seeds, Left; per fruits, Right; per peduncle. Points and bars indicated median values and quartiles respectively. Species abbreviations are, *alb*; *C. album* var. *stamineum*, *pil*; *C. pilosum* var. *sphaerospermum*, *ech*; *C. echinus*, *mac*; *C. macrostemon* var. *shiobarense*, *fla*; *C. flagelliferum*.

図 6. 2. ネコノメソウ属 5 種の種子数と種子サイズ（長径 mm×短径 mm）の関係。横軸は、（左）果実あたりの種子数、（右）果茎あたりの種子数。点と棒はそれぞれ中央値と四分位値の範囲。種名の略記号は、*alb*; ハナネコノメ, *pil*; コガネネコノメソウ, *ech*; イワネコノメソウ, *mac*; ニッコウネコノメ, *fla*; ツルネコノメソウ。

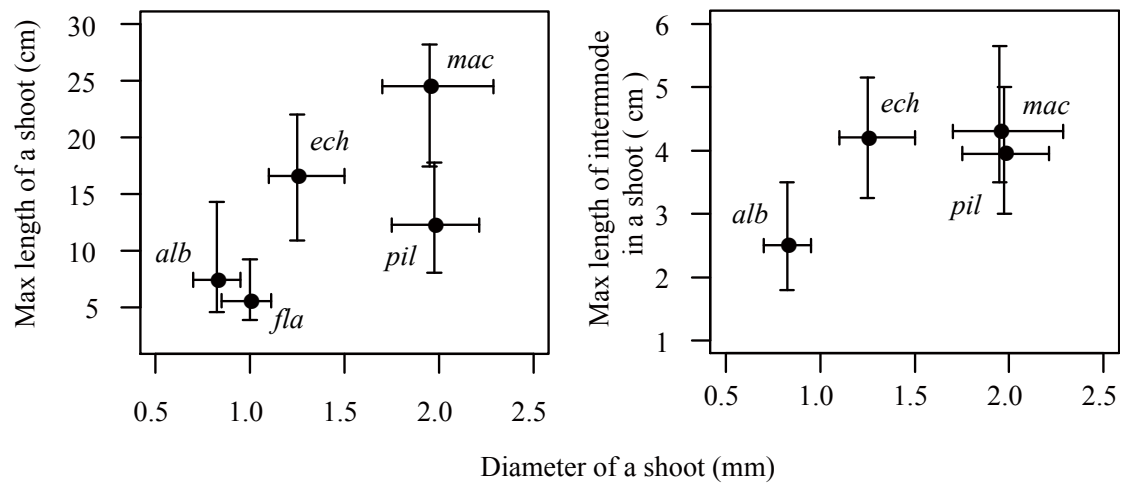


Fig. 6. 3. Relationship between diameter of a shoot and, Left; max length of a shoot, Right; max length of internode in a shoot. Points and bars indicated median values and quartiles respectively. See Fig.6.2 for the abbreviations of species.

図 6. 3. シュート直径と最大シュート長（左），シュート直径と最大節間長（右）の関係．点と棒はそれぞれ中央値と四分位値の範囲．種名の略記は図 6.2 参照．

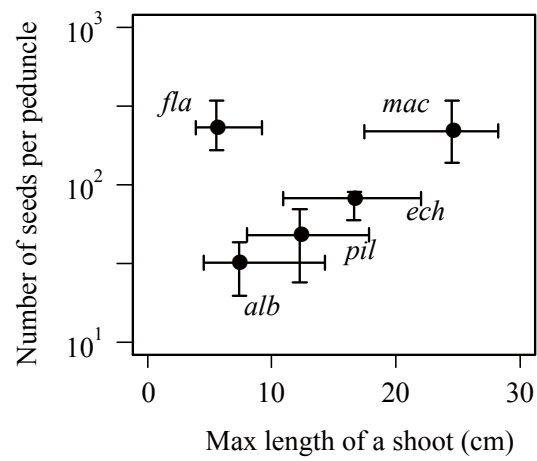


Fig. 6. 4. Relationship between max length of a shoot and number of seeds per peduncle. Points and bars indicated median values and quartiles respectively. See Fig. 6. 2 for the abbreviations of species.

図 6. 4. 最大シュート長と果茎あたりの種子数の関係。点と棒はそれぞれ中央値と四分位値の範囲。種名の略記は図 6. 2 参照。

第7章 総合考察

7.1 溪畔林林床におけるネコノメソウ属の種の共存関係

これまで、ネコノメソウ属の複数種の共存は、ひとつの集水域スケールや林分 (10^2 - 10^4 m²) スケールの植生調査資料から知ることができた。例えば、奥多摩多摩川上流域において、大野 (1981) や奥富ら (1987) の、秩父荒川大山沢において久保ら (2001) や川西ら (2004) の、渡良瀬川上流域横川における深町ら (2011) の植生調査資料に記録がある。本研究では、第3章、第4章を中心として、より広いスケールでの対象種の共存関係の普遍性の高さと立地選好性の類似性を示した。すなわち、第3章では、日本に分布するネコノメソウ属の種の分布類型から分布の重なる地域を示し、出現する植生単位や系統関係を検討した。第4章では、流域内における対象種の共存関係の普遍性を示した。

第3章において、日本に分布するネコノメソウ属の種の分布類型 (Fig.3.1) から認められた4つの分布型と局所型は、いずれもサワグルミ群団 (ブナクラス・シオジーハルニレオーダー) に出現することを既存資料から示し (Table 3.2)、分化の中心となっている可能性について考察した。第4章において調査対象地域とした渡良瀬川上流域では、3つの分布型 (広域型、北方型、南西型) が出現した。渡良瀬川上流域内に多く分布したネコノメソウ属5種には、分布標高 (Fig.4.5) や分布地の流域特性 (Fig. 4.6, 4.7) に差がなく、この5種は支流域 (約 10^6 - 10^8 m²)、2次集水域 (約 10^4 - 10^5 m²)、林分 (10^2 - 10^4 m²) スケールで分布が重なった。また、特に分布が重なった林分のタイプは、水の営力が強く働いて形成された地形に成立したシオジ優占林 (FP 林) であった (Fig.4.9, Table 4.7)。林分スケールでは北方型と南西型の2つの分布型が出現した。この2つの分布型の種が林分スケールでともに記録されることは、既存の東日本の山地溪畔林の植生調査資料 (大野 1981, 奥富ら 1987, 久保ら 2001, 川西ら 2004) から読み取ることができる。これらから、東日本の山地溪畔林においてみられる流域スケールのネコノメソウ属の複数種の分布の重なりには、林分スケールにおける環境に共通した立地選好性を有していたこととともに、この地域がネコノメソウ属の種の複数の分布型が重なる地域であったという背景も示すことができたといえる。

また、第5章においては、林分よりも小さいスケールではネコノメソウ属5種は1 m×1 m よりも小さいスケールで共存関係でなくなることを示した。ネコノメソウ属5種間の10の組み合わせ数のうち、1 m×1 m でみられた2組の、0.3 m×0.3 m でみられた7組の排他的関係 (Table 5.6, $\phi < 0$, $P < 0.05$) は、生殖干渉が存在する可能性と局所的な立地選好性の差意にあると考えられた。生殖干渉については、雑種と考えられる個体を確認しており、今後はその花粉稔性や種子の発芽可能性等の検討から、その影響があるのかどうか明らかにできると考える。局所的な立地選好性の差意は、1 m×1 m スケールでも根を伸ばす基質は多様に存在したこと、ネコノメソウ属の種のパッチサイズが1 m×1 m よりも小さい場合が多く、空間的なすみわけが可能なスケールであったことから、根拠のひとつとして考えられた。一方で、0.1 m × 0.1 m では、出現頻度の高いハナネコノメとイワネコノメソウの組み合わせ (*alb-ech*) 以外の9通りの組み合わせで排他的関係 ($\phi < 0$, $P < 0.05$) となったことと、各種のパッチサイズからも、空間的なすみわけは困難なスケールとして考えられた。また、この本研究におけるこの最小のスケールは、ハナネコノメとイワネコノメソウの個体群サイズと更新ニッチェが類似していると仮定した場合、小規模・高頻度の確率論的な地表攪乱現象によって、非平衡状態の共存関係が保たれていると解釈する

のが最も容易になるスケールであると考えられた。

これらのことから、ネコノメソウ属の種の共存には、日本スケールにおける分布の重なりと、流域 ($10^6 - 10^8 \text{ m}^2$)、支流域 ($10^4 - 10^5 \text{ m}^2$)、林分 ($10^1 - 10^2 \text{ m}^2$) スケールにおける共通した立地選好性、ミクロスケール (10^0 m^2) における環境の不均一性と同種の集合が重要と考えられた。また、いずれのスケールにおいても、環境の不均一性を生じさせる地形形成といった攪乱が重要な因子として考えられた。次節では、生物側の形質の差異やトレードオフから考えられた適応的な環境と実際の生育立地を比較し、整合性について検討する。

7.2 ネコノメソウ属 5 種の立地選好性

第 5 章では、ネコノメソウ属 5 種の $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$ スケールの生育立地を明らかにした。第 6 章では、ネコノメソウ属 5 種の間に形質のトレードオフと投資配分の差を示し、対象種の相対的に好適と考えられる環境について考察した。本節では対象種の立地選好性を両章から総合して考察する。

ハナネコノメは、第 6 章において、種子、シュート、根への投資が小さく、より栄養繁殖が卓越し、局所的に安定した立地が適応的と考えられた。第 5 章では、ハナネコノメの分布を説明した因子には、地形の形態的特性の指標とした 4 月の開空度の相対重要性が対象の他の 4 種よりも高く (Table 5.4)、出現確率は暗い方が (< 0.25) 高くなった (0.78 ; Fig.5.6)。また、傾斜角度が緩いほど、コケの被覆度が高いほど、ハナネコノメの出現確率が高くなった (Fig.5.6)。これらから、ハナネコノメの立地選好性は、表層基質が動きにくく、相対的に安定した場にあると考えられ、一度定着することで母個体周辺にラメットや種子散布を行うことで確実に子孫を残しやすいと考えられた。

コガネネコノメソウは、第 6 章では、種子サイズ、シュート直径、葉、越冬期の根の長さなど、いずれも一つの形質あたりへの投資を大きくしており、頻繁な攪乱を受ける場では植物体の損傷は損失がより大きくなるために不向きと考えられ、相対的に安定した立地が適応的と考えられた。第 5 章でのコガネネコノメソウの分布を説明した因子には、地形の形態的特性の指標とした 4 月の開空度の相対重要性が検出されており (Table 5.4)、明るい方により出現確率は高かった (0.22 ; Fig.5.6)。このことに加えて、本種は麓部斜面や傾斜変緩線に沿って分布し (Fig.5.3)、このような位置は上方の下部斜面からの表層基質が堆積する場と考えられた。また、コガネネコノメソウの分布を説明する因子の相対重要性は、コケの被覆度と傾斜角度が高く、リター量は低く (Table 5.4)、傾斜角度は緩いほど出現確率は高くなった

(Fig.5.6)。分布を説明する因子としてリター量の相対重要性がみられなかったことは、本種が傾斜変換線のそばに分布することからも考えられるような、堆積性の攪乱には耐性がある可能性が考えられた。一方で、傾斜角度とコケの被覆度の相対重要性が高かったことは、根を定着させる基質の移動には敏感で、耐性が低い可能性が考えられた。これらから、コガネネコノメソウはより安定した立地に選好性があると考えられた。しかしながら、本調査地におけるコガネネコノメソウはオオコガネネコノメソウとして識別されてきたサイズの種であると考えられ、種内変異の幅を明らかにしていくことも重要と考えられた。

イワネコノメソウは、第 6 章では、シュートの分岐への投資と種子重への投資が大きかったが、他には特出する形質はみられず、中間的な環境に適応的と考えられた。また、この中庸的な形質が、第 5 章における出現頻度の高さにつながった可能性が考えられた。すなわち、不安定な立地では細いシュート

で細い不定根を伴って随時伸長、分岐させ、切れたり埋まったりする攪乱に適応的であるのに対し、安定的な立地では重い種子を散布することでより確実に子孫を残すことができ、幅広い環境に適応できると考えられた。

ニッコウネコノメは、第6章では、種子数とシュートへの投資が大きく、乾燥や攪乱といった立地からの逃避、好適な環境への早い定着に相対的に有利と考えられた。第5章でのニッコウネコノメの分布を説明する因子には地形の形態的特性の指標とした4月の開空度の重要性はみられず、微地形単位と傾斜角度の相対重要性が高かった（Table 5.4）。本種が出現した微地形単位である麓部斜面、沖積錐、氾濫原の主な表層基質は石礫卓越や石礫充填である場合が多かった（Appendix Fig.5.1）けれど、根を伸長させた基質は礫混じりのシルトにやや偏っており（Fig.5.5）、リターが少ないほど出現確率は高くなった

（Fig.5.6）。また、流路跡に分布が多かったこと（Fig.5.3）を考慮すると、現在見ることができた分布は出水時の繁殖子の散布とその後に定着できた場であると考えられ、堆積性の攪乱よりは、根を伸長できる空間がある場での出水攪乱には適応的であると考えられた。

しかしながら、第4章でイワボタン（広義、*C. macrostemon*）は安定性のある地形タイプへの偏在性があることを示した一方で、第5章、第6章ではニッコウネコノメ *C. macrostemon* var. *shiobarense*（イワボタン（狭義）とは変種関係）は最も不安定な立地へ適応的であることを考察した。この矛盾は、渡良瀬川流域での種の分布量の少なさに起因するものと考えられる。すなわち、地形形成に関わる大規模攪乱後の侵入、定着には、分布量が少ないほど難しくなると考えられる。また、川西ら（2004）におけるイワボタンの分布した微地形単位は新規崩壊地と旧崩壊斜面（第5章における崩壊斜面と斜面下部）であった。この矛盾は、崩壊斜面と斜面下部の流路からの距離、サンプリング間隔に起因するものと考えられた。すなわち、第5章の調査地での崩壊斜面と斜面下部は流路と面する部分は無いかあっても少なく、分散のチャンスが低かった可能性が考えられる。また、狭い範囲での規則サンプリングであったため、微地形単位のサンプル数は少なく、ひとつの崩壊斜面とふたつの斜面下部での調査結果となった。イワボタン（広義）はネコノメソウ属の種の中でも変種を多くもつ種であり（Table 3.1）、変種の分布域は重なっており（Fig.3.2）、表現型可塑性は高い種であると考えられる。このことは、生育立地の幅が広い可能性を推察でき、第4章から第6章までの立地選好性の結果はそれぞれ確かなものであると考える。しかし、他の流域、他の林分での比較検討、流域や林分での分布量と形質との関係性、分布量と攪乱後の回復力の関係性などの検討は今後の課題といえる。

ツルネコノメソウは、第6章では、種子サイズを大きくするよりも小さい種子を多産することへの投資配分が大きく、相対的に不安定な立地に適応的と考えられた。第5章でのツルネコノメソウの分布を説明する因子には、ニッコウネコノメと同様に、地形の形態的特性の指標とした4月の開空度の重要性はみられず、微地形の相対重要性が高く、次に傾斜角度が続いた（Table 5.4）。また、他の4種は傾斜角度が急であれば出現確率は低かったが、本種は、コケの被覆度が高い条件下であれば傾斜角度が急であっても出現確率が高かった（0.75; Fig.5.6）。根を伸長させた基質が主に石礫上であったこと（Fig.5.5）、コドラートスケールにおいて表層基質は石礫充填の場で出現確率が高かったこと（Fig.5.6）から、本種は、根や花茎、葉、シュート等の生長点が損傷を受けないような隙間を探索することに多量の種子生産が適応的と考えられた。また、崖錐から沖積錐、氾濫原への帯状の分布（Fig.5.3）は、位置的に上方である崖錐上のツルネコノメソウか、南から合流する谷からの水または土砂礫の移動によって分散した可

能性が考えられた。

なお、崖錐斜面は第4章では地形タイプⅢに含まれ、対象の5種は非選好性を示した（Table 4.5）が、シオジ優占林が成立した地形タイプⅢ（TypeⅢ－FP林）ではその傾向は不明瞭であった（Fig.4.9）。また、第5章ではハナネコノメ、イワネコノメソウ、ツルネコノメソウは崖錐斜面（TS）に選好性がみられた（Fig.5.6）。この違いを生じさせる理由として、第5章における崖錐斜面は恒常的な流水のある流路からの距離は相対的に大きいものの（Table 5.1）、合流する谷に面するように谷底面に形成されていることと、ほとんどの範囲で石礫間の充填がみられた（Appendix Fig.5.1）ことが考えられた。すなわち、これらの環境が対象種の分散や定着、生育に適した環境を提供していたと考えられ、地形形成のイベントの性質と維持に関わる表層基質の状態だけでなく、形成される位置も重要であることが示唆される。

狭い範囲での同属の複数種の共存機構の研究に、ハコベ属 *Stellaria* (Ankei1982) やヤナギ属 *Salix* (e.g. Niiyama1990) などの研究がある。Ankei (1982) は、京都府草尾川に生育するハコベ属7種の生育立地や生活史、種子重や這う形での栄養繁殖特性などを明らかにし、立地選好性と繁殖特性の対応関係を示した。Ankei (1982) で示されたハコベ属7種ほどの種間差は、本研究におけるネコノメソウ属5種のシュート伸長期間や発根期間にはみとめられず、Ankei (1982) では人里が調査範囲に含まれていたことから本研究とは攪乱のタイプに差があるように思われる。しかし、近縁の小型草本の形質とハビタットの分化と攪乱が共存に重要であると結論されたことは、本研究ととても近い。例えば、一年生草本であり小種子を多く産するコハコベ *S. media* は人為攪乱の多い場で生育し、多年生草本で大きい種子を少なく産し、這う期間が長いサワハコベ *S. diversiflora* は、より攪乱頻度の低い立地に生育する傾向が示された。本研究では、例えば小種子を多産するツルネコノメソウがより不安定立地に、大種子を少産するコガネネコノメソウが安定的な立地に適応的と考えられる傾度がみられた。このような進化的な傾度があるのかどうか断言することや、このようなトレードオフのみで共存が可能となっていると言及することはできないが、近縁種での比較、または生態群内での比較研究の積み重ねによって、群集の維持機構についての考察を深めることができれば、それは非常に興味深いものとする。

また、Niiyama (1990) は、北海道空知川に生育するヤナギ属6種の種子散布時期や種子サイズ、定着地の土性等を明らかにし、種子散布時期の季節的な出水と土壌の不均質性、それに対応する各種の繁殖特性があることで、共存が可能になっていることを示した。本研究では、ネコノメソウ属5種のうちコガネネコノメソウとニッコウネコノメの開花結実時期が遅れたことを記録したが、出水や雪解け等の季節的な環境の変化と生活史との関係性については検討できていない。次節でも記述するが、種ごとの更新における要求性を示していくことは今後の課題である。

7.3 多種共存機構の諸説

多種共存機構の諸説は、様々な対象に対し、様々なスケールから唱えられてきた。Wilson (2011) によって、それらの説は実証研究の有無や論理構成、経験から12の説に分類、レビューされ、そのうちの4つが「重要である」説として、3つが「検証していくべき」説として、区分された。本研究では、「重要である」説のうち、「 α ニッチ分化」、「攪乱」が、「検証していくべき」説のうち「集合」が重要な機構として見出すことができた。

「 α ニッチ分化」は、第5章において1 m×1 m内に環境の不均一性を認めないと仮定した場合に、

ミクロハビタット分化を見出すことができたと考える。また、第6章では形質への投資配分の違いを示し、要求性の差異を考察した。「攪乱」は、現在みることができると地形から重要な物理的要因であることが示唆された。すなわち、第3章では谷地形の形成に関わった攪乱が、第4章では開析前線下部域の地形形成に関わった攪乱が、第5章では微地形形成とコドラートの環境形成に関わる攪乱が重要であったと考えられた。一方で、残りの2つの「重要である」説のうち、「季節的・年的な環境の変動（ストレージ効果）」、「植食動物等による捕食圧」は、本研究では検出できなかった。すなわち、季節的・年的な環境変動と生活史の種間差をとらえられるほどのデータ収集は幾年も行えていないことから、より長期的な研究としての今後の課題といえる。捕食圧の差は、渡良瀬川上流域だけでなくとも観察できておらず、現場からの感覚では、この差異を定量化して示すことは難しいのではないかと考える。

また、Wilson (2011) は、「攪乱」や「季節的・年的な環境の変動（ストレージ効果）」の説明の中で、種ごとの更新ニッチェを必要な要素として記述している。本研究では、ネコノメソウ属の種間の更新ニッチェの差異までは示しきれていない。このことから、厳密には Wilson (2011) で示された「攪乱」が多種共存を可能にしている、という説を示しきれたと断言はできない。本研究では一か年ではあるが、疑似一年生草本であるネコノメソウ属の種の生活史の記録を行った（第6章）。その結果は、ネコノメソウ属5種のうち、同じ系統群内での開花・結実期のずれが観察されたが、シュート成長、発根期間に差はみられなかった。また、第5章では根を伸ばす基質（定着場所）の記録を行い、やや差がみられた（Fig. 5.5）が、固着性の植物がどれほど選択的に根を伸ばしたのか、分散した場が偶然その基質であったのかについては本研究では言及できず、様々な粒径組成で実験的に成長率を測定するといった検討が必要だろう。さらには、種子の発芽条件や休眠性、寿命に関する研究は行えておらず、周辺植物の枯死や被食、攪乱等によってギャップが形成された場合に、種ごとのギャップを埋められる適応力は検討できていない。これらも今後の課題といえる。

また、「検証していくべき」とされた説のうち、「集合」は、以下の結果から重要と考えられた。すなわち、ネコノメソウ属5種のパッチサイズ（Fig. 5.4）から、1 m×1 m よりも小さいスケールで同種の集合が生じていることを示し、ネコノメソウ属5種の10通りの組み合わせのうち、7通りの組み合わせでは1 m×1 m での共存関係も認められた（Table 5.6）。決定木の結果（Fig. 5.6）から、1 m×1 m のコドラート内に環境の不均一性を認めないと仮定し、ネコノメソウ属の種間競争による排除が種内競争による排除を下回ると仮定することで、「集合」の説の重要性を見出すことができる。しかしながら、なんらかの形で、この集合への繁殖子の供給または集合内での存続機構が必要になる。このことを考えれば、「分散力と干渉力のトレードオフ」、「集団効果」が存在している可能性は十分に考えられた。特に、0.1 m×0.1 m でも排他的関係とならなかった（Table 5.6）ハナネコノメとイワネコノメソウ（*alb-ech*）はともに個体群サイズが大きい種であったことから、周囲からの繁殖子の供給が両種の共存機構を説明するのに重要な要素である可能性は考えられた。しかし、分散力と干渉力の定量化や、ある種のあるパッチの成長率が1より小さいこと等を示せるデータは持ち合わせておらず、後者の2つの説は、本研究では大事そうではある、という見解にとどめる。

これらのことから、本研究でネコノメソウ属の種の共存機構に特に重要である可能性を見出せた説は、「 α ニッチェ分化」、「攪乱」、「集合」であったと考える。スケールごとに考察すると、地形形成に関わる「攪乱」はいずれのスケールでも重要と考えられ、「 α ニッチェ分化」は林分スケール内で、「集合」

はコドラートスケール内で重要と考えられ、スケールによる相対的な重要性の差異を見出すこともできた。

7.4 保全にむけて

本研究から、ネコノメソウ属の複数種が共存する場合は、空間的に非常に複雑な環境であることが示された。すなわち、この環境の不均一性の高さは、地形の変動的作用が様々な規模や頻度で生じることの積み重ねによって形成されたことが、ネコノメソウ属の種の分布から示された。しかしながら、調査にあたって東日本の渓流域を歩く中で、大規模な林地転換等による山地斜面の全面的な地表攪拌や、人工構造物による谷際の人為影響のない地形の少なさについて危機感がある。地形形成のダイナミクスの中で生育、生息してきた多くの生物種の保全のためには、極力人為を加えずに自然の地形のダイナミクスにできる限り委ねていく方策が、経済的にも合理的であり、持続可能性が高いと考える。

ある集水域の針葉樹人工林では、ネコノメソウ属の種の分布を確認できない林とできる林があった。この違いを言及するには、人工林でのさらなる踏査や林班図、植生図からの状況の把握が必要であるが、著者は、林地転換時の改変規模の大きさによるものと推測している。上流部に広葉樹林が残っている、または地表攪拌が軽度で、林床にもともと生育していた種群が分布できる環境が残っていれば、その個体が繁殖子供給源となりえると考えられる。一方で、最上流部まで林地転換を行った場合や地表攪拌の規模が大きく、繁殖子供給源の集水域での絶滅を招いた場合、その集水域での人為に依らない再定着を人間の寿命の期間で見届けることは容易ではないと考える。今後の新たな林地転換の際には、ネコノメソウ属の種に限らず、地形的境界をもつ集水域単位での繁殖子供給源を残すことに意識を向ける必要があると考える。また、水源域での新たな大規模な土地改変は必要であるのかどうか、問いをもつことが必要な時代でもあると考える。

また、流域によっては、堰堤や橋梁等の大規模な人工構造物によって堆砂がすすんでいる場所や斜面域のコンクリートで固められた空間が広がり、上流域で自然地形を見つけることが難しい場合がある。ネコノメソウ属の種が分布、共存した場合は、多様な地表攪乱の積み重ねが形成した空間であった。このようなダイナミクスが見られる空間が直接的に破壊されることで、地形の変動的作用の強さや方向性がどのように改変されるかは不明であり、源流域に生育する種の分散や生育に重要であると考えられる水の枯渇が生じる可能性は否定できない。本研究では、山地溪畔林がネコノメソウ属の種にとって分布の中心であり、分化の中心である可能性も示唆した。また山地溪畔林は、日本固有の植物地理的な種群（ソハヤキ要素やフォッサ・マグナ要素、日本海要素等の種群）の生育地としても重要な森林であることが、既存資料の解析から認めることができる（未発表）。これらのことから、現代は一度の大規模な破壊がどれほどの時間的価値を損なう可能性があるのか熟考し、新たな造成には疑問を呈する必要がある時代にあると考える。しかしながら、今は新たな造成よりも、コンクリートの寿命を考慮してどのように維持、撤去していくのか、再造成する必要があるのか、今はもう必要ないのか等々、個々の人工構造物について検討していく必要があるのだろう。

摘要

1. 多種の共存機構の解明は、生態学における重要なテーマのひとつである。植物は多くの場合、一種ではなく多種で一時的ではなく共存する。古くから知られているニッチ分化や競争排除則が植物には成り立たないとする議論もあり、植物の多種共存機構の解明が生物種の多種共存機構の解明には重要である。形態が類似した近縁種を対象として分布や生育立地、共存機構の解明を試みることは、種生態学、群集生態学における基礎的知見を蓄積し、適応的と考えられる形質を比較することで進化生態学的な知見を蓄積できる。
2. 生態学的な事象は、観測するスケールが変化することで事象に影響を及ぼす因子の相対的な重要性も変化する。河川生態系では地形からの多重スケール区分が行いやすく、地形を用いたスケール区分は他の研究との比較検討を可能にし、多分野の研究に寄与できると考えられる。河川上流域に成立する溪畔林と微地形との対応関係の研究は多い。本研究では、溪畔林林床に生育するネコノメソウ属の種を対象に、複数の地形スケールから共存関係を明らかにし、植物の群集における多種共存機構に一考を加えることを目的とした。
3. ネコノメソウ属の種は、狭い範囲で複数種が同所的に生育する小型の疑似一年生草本である。識別点が春季の花の微細な部分である場合が多く、同定が難しいとされる分類群のひとつである。本研究では、この種群の分布、生育環境、共存関係に重要と考えられる因子について、日本、流域、林分、局所スケールといった多重の空間スケールから検討した。さらに、林分スケールでもよく共存したネコノメソウ属 5 種に焦点を絞り、形質や生活史の種間差とトレードオフを示すことで、適応的と考えられる立地環境について考察した。
4. 日本においてネコノメソウ属の種の分布の重なりが大きい環境は冷温帯の山地溪畔林であった。既往の資料収集から明らかにしたネコノメソウ属の種の都道府県単位の地理分布パターンは、大きく 5 タイプが認められた（広域型、北方型、日本海側、南西型、局所型）。山地溪畔林の群集の上級単位であるサワグルミ群団（ブナクラス・シオジーハルニレオーダー）ではネコノメソウ属の種の分布が多く記録されており、全ての地理分布タイプの種が出現した。さらに、分岐年代の新しい系統群 *Pilosa* の種群が主に出現したのはサワグルミ群団であった。これらのことから、サワグルミ群団はネコノメソウ属の種の分布と分化の中心と考えられた。
5. 渡良瀬川上流域では、ネコノメソウ属の種の分布を 7 種確認し、そのうちの 5 種（ハナネコノメ、コガネネコノメソウ、イワネコノメソウ、イワボタン、ツルネコノメソウ）の分布には、温度条件の指標とした標高に差は見られず、地表の安定性の指標とした流域特性（表層地質、傾斜角度、分布地点から最近接の谷底地点（以下、最近接谷底）よりも上流の集水面積、最近接谷底における溪床勾配、分布地点から最近接谷底までの距離、最近接谷底より上流域の河川長の総和を集水面積で除した谷密度）にも差はみられなかった。また、支流域スケール (10^6 - 10^8 m²)、2 次集水域スケール (10^4 - 10^5 m²) で他の 2 種（チシマネコノメソウ、ネコノメソウ）よりも分布が重なった。
6. 上記のネコノメソウ属 5 種は、ともに水の営力が大きくかかわって形成された地形（沖積錐や低位土石流段丘）に成立するシオジ優占林に偏在し、水の営力が直接的にはほとんど関わらないで

形成された地形（崖錐斜面や崩壊斜面）に成立するケヤキ優占林には偏在しなかった。また、この5種は林分スケールでも分布の重なりがみられ、排他的関係はみられなかった。

7. ネコノメソウ属5種が共存するひとつのシオジ林において、1 m×1 mの方形区調査を行い、ツリーモデルからマイクロハビタットを示した。対象種のマイクロハビタットには、春の全天開空度に影響を及ぼす尾根・谷といった地形スケールの環境、多量の土砂流出や崩落、堆積とその後の安定によって形成される微地形スケールの環境、リターの集積や転石、倒木といったコドラートスケールでみられる環境が、階層性をもって複合的に影響していることが示唆された。
8. ネコノメソウ属5種は、1 m×1 mでは排他的関係にならない組み合わせが多かった。0.3 m×0.3 m, 0.1 m×0.1 mのスケールで、多くの組み合わせが偶然性を棄却する排他的関係となったが、0.1 m×0.1 mのスケールでもハナネコノメとイワネコノメソウの共存関係は偶然性を棄却できなかった。スケールを狭めるほど排他的関係になった要因として、局所的な立地選好性の違いや、ある一種が占有する空間サイズとなること、種間干渉などが考えられた。また、スケールを狭めても排他的関係にならない要因として、種内干渉の大きさ、地表攪乱による優占種の排除と空きニッチの創出、十分な個体群サイズ、更新ニッチの類似性が考えられた。
9. ネコノメソウ属5種の間には、繁殖器官への資源分配様式に差がみられた。ハナネコノメは小さい種子を少産し、シュートは細く短かった。コガネネコノメソウはLMAが大きく、大きい種子を少産し、シュートは太かった。ニッコウネコノメは小さい種子を多産し、シュートは太く長かった。ツルネコノメソウは小さい種子を多産し、シュートは細く短かった。イワネコノメソウは多くの形質が中間的であった。これらのことから、ニッコウネコノメ、ツルネコノメソウ、イワネコノメソウ、コガネネコノメソウ、ハナネコノメの順に、頻度の高い不安定な立地に、残存、または（再）定着することに適応的である可能性が考えられた。
10. 現在みることができる山地溪畔林林床に生育するネコノメソウ属の種の共存には、現在の植生配置が決定された頃に形成されていた谷地形、下部谷壁斜面域での水の営力が関わる様々な種類・規模・頻度の地表攪乱、形成された微地形上で生じる多様な基質の移動といったより小規模高頻度な攪乱現象の積み重ねによって、形成・維持・消失する多様な環境が、ネコノメソウ属の種の共存が可能となる場を提供していると考えられた。また、ネコノメソウ属5種は、各形質への投資配分を少しずつ違えることで、種それぞれが適応的となるマイクロハビタットに同種で集合し、1 m×1 mというスケールでも共存を可能にする機構があることで、一つ林分にも共存できたと考えられた。

Summary and Conclusions

How is it possible for a number of species to coexist? Many community ecological researchers have questioned and examined. If we could understand this mechanism, we could know a little bit how diversity of community had maintained. This thesis focused on the phylogenetically related species which have similar growth form and coexist in a fine scale. It clarified their patterns of distribution, habitat conditions and coexistence from some scales, and discussed how they could have coexisted.

Ecological patterns and processes is a scale dependent. This thesis examined coexistence of *Chrysosplenium* species (Saxifragaceae) in National wide scale (Chap.3), Watershed scale (Chap.4), Stand and quadrat scale (Chap.5) and their Life history and traits (Chap.6). The studies of mountain riparian forests have been explored to relationships between topographies and vegetation, ecological groups or species. We can distinct some scales relatively easily by recognizing a unit of topographies.

In National wide scale (Chap.3), collection for distributional data was carried out in *Chrysosplenium* species in Japan from literatures. Classification of distributional patterns of *Chrysosplenium* species by unit of prefectures: Broad type, North type, Japan - Sea type, South - West type and Local type were recognized. All distributional types occurred in *Fagetea crenatae* Miyawaki, Ohba et Murase 1964, *Fraxino-Ulmetalia* Suz.-Tok. 1967, *Pterocaryion rhoifoliae* Miyawaki, Ohba et Murase 1964 which were the upper units of associations of mountain riparian forests. And species in younger clade *Pilosa* were occurred in the alliance. It was suggested that the center of distribution and diversification for genus of *Chrysosplenium* was *Pterocaryion rhoifoliae* Miyawaki, Ohba et Murase 1964.

In the watershed scale (Chap. 4), the study area was the upper Watarase river where seven *Chrysosplenium* species: Broad type, North type and South - West type were distributed. There were not differences in habitat among five *Chrysosplenium* species (*C. album* var. *stamineum*, *C. pilosum* var. *sphaerospermum*, *C. echinus*, *C. macrostemon* and *C. flagelliferum*) such as altitude, feature of watershed (slope, distane to nearest valley, river bed slope of the nearest valley and drainage density) calculated by GIS. The five *Chrysosplenium* species preferred to *Fraxinus platypoda* dominated stands established on the topography which was related with water power when formed, such as alluvial fan and lower terrace. Furthermore, the five species did not preferred to *Zelkova serrata* dominated stands established on the topography which was almost not related with water power when formed, such as talus slope and failure slope. Distributions of the five species were overlapped in branch scale (10^6 - 10^8 m², $n = 23$), second watershed scale (10^4 - 10^5 m², $n = 45$), stand scale (10^2 m², $n = 65$). But distributional patterns of two *Chrysosplenium* species (*C. kamtschaticum* and *C. grayanum*) were different from the five species although they distributed in the upper Watarase river.

In the stand scale (Chap. 5), the study carried at one *F. platypoda* forest where the five *Chrysosplenium* species had coexisted. To investigate their habitat characteristics in detail, we uniformly spaced 722 1 m² quadrats and collected data. Classification tree models and deviance weighted scores (DWS) were used to analyze habitat preferences. It was suggested their habitat were complex that were formed by combination of the environment conditions in more than one scale, such as topography, micro-topography, quadrat and more local scale.

Morphology of topography had affected spring canopy openness, for example valley had been darker than ridge. Micro-topographies had own history from event that had been formed them and maintained, and preferences to some micro-topographies were also recognized in each five species. Conditions of surface substrate in quadrat such as litter mass, moss cover, fallen trees and so on were also important for the *Chrysosplenium* species because they were very small plants. In addition, most of relationships among the five species were sympatric in 1 m². In smaller scale, 0.3 × 0.3 m², 0.1 × 0.1 m² ($n = 83$), the relationships became exclusive gradually although it was not become between *C. album* var. *stamineum* and *C. echinus*. The factor of exclusive relationships among species become clearer in the smaller quadrats may be local habitat segregation, become to the scale that one species dominate and interference among the species. The factor of exclusive relationships was not become clearer may be aggregation of same species, high frequency of disturbances that exclude some plants and make gaps, enough species pool and similarity of regeneration niche among the five species.

Focusing on their life histories and traits (Chap. 6), there were differences for allocation to organs among the five *Chrysosplenium* species. *C. album* var. *stamineum* had fewer and smaller seed, shorter and finer shoot. *C. pilosum* var. *sphaerospermum* had larger LMA leaf, fewer and larger seed, thicker shoot. *C. macrostemon* var. *shiobarense* had many and smaller seed, longer and thinner shoot. *C. flagelliferum* had many smaller seed, shorter and finer shoot. *C. echinus* had some intermediate traits among the five species. It may be suggested that the species order of adaptive unstable habitat for remaining and inverting was *C. macrostemon* var. *shiobarense*, *C. flagelliferum*, *C. echinus*, *C. pilosum* var. *sphaerospermum* and *C. album* var. *stamineum*.

In summary, the five *Chrysosplenium* species' distributions were overlap in the upper Watarase river in Japan, and their preferences to stands were corresponded with. And the five *Chrysosplenium* species' habitats in quadrat scale were slightly different and it was corresponded to the differentiations of their allocation to organs in point of view with habitat stability.

The mechanisms of coexistence in *Chrysosplenium* species in floor of mountain riparian forests were explained by similar distributional pattern in the genus level, and by disturbances in multiple scales, α -niche differentiation in species level and aggregation in same species. *Chrysosplenium* species's habitat was depicted in combinations of topographies, micro-topographies and various surface substrata which were formed by various disturbances in multiple scales. They had each preference to habitat and differentiated allocation for organs among them. Further, they aggregated in same species within 1 m², so it was easy to consider that interspecific interferences within the genus in 1 m² were might hardly occur than intraspecific. Relative importance of such explanations was different among scales.

謝辞

多くの方々の支えのもと、今日まで博士論文に励むことができました。

指導教官である星野義延博士には、疑問が絶えない私の質問に幅広い知見から常に多くの助言いただき、現地での自然の観方から論文執筆、考え方など、厳しくも優しくも多大にご指導いただいた。吉川正人博士には、私が煮詰まった時に優しくも鋭いご指摘をいつもいただき、多く研究生活を支えていただいた。福嶋司博士には常に激励をいただき、多くの貴重なご助言と資料をいただいた。副指導教官である戸田浩人博士、大久保達弘博士には研究の節々でご意見とご助言をいただき、自身を客観視するための機会を度々いただいた。学位論文審査の副査である佐藤達雄博士、西尾孝佳博士には審査会において貴重なご助言と激励をいただいた。渡辺直明助教には卒業論文作成時から厳しくも優しいご助言を多くいただいた。故菊池多賀夫博士には調査地まで足を運んでいただき、現地踏査の大事さ、研究者としての姿勢について、大きく影響を受けた。奥田重俊博士には、調査地以外の植生を知る機会を多くいただき、自身の浅学さの克服のための力を多くいただいた。千葉県立中央博物館の大野啓一博士には常に叱咤激励をいただき、植物に関する知見を与えていただいた。川西基博博士には研究の節々で現場感覚の思慮深いご助言を多くいただいた。赤坂宗光博士には解析のご助言とご提案、励ましの言葉を多くいただいた。比嘉基紀博士には調査、解析等々に幅広くご助言をいただき、度々視野を広めていただいた。大橋春香博士、中尾勝洋博士には、現地調査や解析でのご助言やディスカッションに多くの時間をいただき、最も近い先輩として常に研究生活を支えていただいた。渡良瀬川での現地調査は、吉田智弘博士、FM 草木の管理に携わる桑原繁氏、桑原誠氏、木下浩幸氏、金子稔氏、高草木洋子氏のサポートなしには行えなかった。蛭間啓博士には天龍川の調査の際に現地の情報を詳しく教えていただき、鮎川恵理博士にはコケの生態についてのご助言をいただき、尹鍾学博士には韓国のネコノメソウ属の情報を教えていただき、井関智裕氏には植物を多く教わり、植生調査資料の解析ソフトについてご助言をいただき、五味高志博士、猪俣雄太博士、梶並純一郎氏には GIS のサポートをしていただき、林雄太氏には運転のご指導をいただいた。同期生となった Xirepjanim Muhammad 氏には自身の研究生活を省みる機会を多くいただいた。崎尾均博士、久保満佐子博士、指村奈穂子博士には秩父大山沢溪畔林を、田村淳博士、中山博子氏には丹沢溪畔林や神奈川県植生を、石田真也博士には新潟県の湿地の植生を、吉田圭一郎博士、若松伸彦博士には地理や地形からのスケール感を、教えていただいた。亀井裕幸氏、宮崎卓氏、小池伸介博士、斎藤達也博士、同期生となった鈴木康平氏には節々で論文のご助言をいただき、清水晶子氏、石田祐子氏には励ましの言葉を多くいただいた。植生管理学研究室卒業生である、藤田卓博士、八木正徳氏、岩渕祐子博士、野田浩博士、本間秀和氏、根本真理博士、斉藤みづほ氏、長谷川奈美氏、鈴木晴美氏、板垣友規子氏、大津千晶氏、秋葉知律氏、熊谷拓朗氏、近藤一樹氏、今福寛子氏、上田夏希氏、市川晶子氏、田中美帆氏、広岡佐和子氏、崎尾萌氏には節々で温かいご助言と励ましをいただいた。また、現役修士学生である安西直輝氏、木村絵里氏、牧口陽介氏、増田知美氏、村上知帆氏、佐藤佑樹氏、田中伸悟氏、新倉夏美氏、松山美帆氏、李昇京氏には多く支えられた。ここには書ききれないほど、多くの植生管理学研究室の諸氏には支えられ、教えられてきた。多くの方々に多大に支えていただき、本論文を提出できるまでに至れたことに、心より感謝の意を表します。最後に、長く研究生活を支えていただいた父と母に、心より感謝の意を表します。

引用文献

- Akasaka, M., Takada, M., Kitagawa, R. & Igarashi, H. 2012. Invasive non-native species attributes and invasion extent: examining the importance of grain size. *Journal of Vegetation Science*, 23: 33-40.
- 阿久津純・鈴木陽雄 1974. 土地分類図（表層地質図－平面的分類図－）栃木県 20 万分の一. 経済企画庁総合開発局, 東京.
- Ankei, T. 1982. Habitat gradient and reproductive habits of the Seven *Stellaria* species in Japan. *Botanical Magazine*, 1037: 35-48.
- Ann, S. W. & Oshima, Y. 1996. Structure and regeneration of *Fraxinus spaethiana*-*Pterocarya rhoifolia* forests in unstable valleys in the Chichibu Mountains, central Japan. *Ecological Research*, 11: 363-370.
- 新井房夫 1971. 土地分類図（表層地質図-平面的分類図-）群馬県 20 万分の一. 経済企画庁総合開発局, 東京.
- 新井雅夫 1990. 演習林の樹木. 東京農工大学農学部演習林報告, 29: 1-18.
- Arisawa, M., Bai H., Shimizu, S., Koshimura, S., Tanaka, M., Sakai, T. & Morita, N. 1992. Isolation and identification of cytotoxic principle from *Chrysosplenium grayanum* Maxim. (Saxifragaceae) and its antitumor activities. *Chem. Pharm. Bull.*, 40: 3274-3276.
- Breiman, L., Friedman, J. H., Olshen, R. A. & Stone, C. J. 1984. Classification and regression trees. Chapman & Hall/CRC. Boca Raton, FL, US.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1310.
- Cowling, R. M., Rundel, P. W., Lamont, B. B., Arroyo, M. K. & Arianoutsou, M. 1996. Plant diversity in Mediterranean-climate regions. *Trend in Ecology & Evolution*, 11: 362-366.
- 地職 恵 2008. 岡山県新産のネコノメソウ属 2 種及び 88 年ぶりに確認されたニシノヤマタイミンガサ. 岡山県自然保護センター, 16: 63-66.
- Clark, L. A. & Pregibon, D. 1992. 樹形モデル. 「S と統計モデル データ科学の新しい波」(Chambers J. M. & Hastie T. J. 編, 柴田里程訳, 1994) . 391-436. 共立出版, 東京.
- De'ath, G. & Fabricius, K. E. 2000. Classification and regression trees: A powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology*, 81: 3178-3192.
- Franchet, M. A. 1890. Monographie du genre *Chrysosplenium* Tournfort. *Nouvelles archives du Muséum d'histoire naturelle publiés par les professeurs-administrateurs de cet établissement* iii. 2: 87-114. (in French with English summary)
- Frissell, C. A., Liss, W. J., Warren, C. E. & Hurley, M. D. 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification: Viewing streams in a water-shed context. *Environmental Management*, 10: 199-214.
- 深町篤子・星野義延・吉川正人・渡辺直明 2011. 東京農工大学フィールドミュージアム草木の長期生態学研究固定調査区における植生調査資料. *フィールドサイエンス*, 9: 31-45.
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52: 107-145.
- 群馬県高等学校教育研究会生物部会・群馬県植物誌改訂版編集委員会 1987. 群馬県植物誌改訂版. 群馬

県, 前橋.

- Hampe, A. & Arroyo, J. 2002. Recruitment and regeneration in populations of an endangered South Iberian Tertiary relict tree. *Biological Conservation*, 107: 263-271.
- Hanley, J. A. & McNeil, B. J. 1982. The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve. *Radiology*, 143: 29-36.
- Hara, H. 1957. Synopsis of the Genus *Chrysosplenium* L. (Saxifragaceae). *Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo. Sect. 3, Botany*, 6: 1-90.
- Hara, H. & Kanai, H. 1959. Distribution maps of flowering plants in Japan 2. Inoue book company, Tokyo.
- Hardin, G. 1960 The Competitive Exclusion Principle. *Science*, 131: 1292-1297.
- 長谷川順一 2008. 第1章 鹿の食害による植生の変化. 「栃木県の自然の変貌 自然の保全はこれでよいのか」, 41-139. 自刊, 宇都宮.
- 長谷川修一・山中 稔・三村 享・Ranjan K. Dahal・野々村敦子 2009. 谷密度を指標とした豪雨による斜面崩壊規模の推定について. 地盤工学会「降雨と地震に対する斜面崩壊機構と安定性評価に関するシンポジウム」発表論文集, 301-306.
- 比嘉基紀・石川慎吾・三宅 尚 2006. 河川砂礫上の高燥立地への侵入・定着過程にかかわるアキニレ・エノキ・ムクノキの生態学的特性. *植生学会誌*, 23: 89-103.
- 蛭間 啓・福嶋 司 2014. 東日本のブナ林に出現する広葉草本種の生育場所は少雪地と多雪地でなぜ異なるのか. *植生学会誌*, 31: 179-192.
- 細田 豊・今里 卓 1979. 斜面崩壊と水系網の構成との関係. 高知大学学術研究報告書, 28: 111-116.
- 星野義延 1998. 日本のミズナラ林の植物社会学的研究. 東京農工大学農学部学術報告, 32: 1-99.
- Hutchinson, G. E. 1961. The paradox of the plankton. *The American Naturalist*, 95: 137-145.
- Jintang, P. & Ohba, H. 2001. 14. *CHRYSOSPLENIUM* Linnaeus. *Flora of China*, 8: 346-358.
- Jones, M. M., Tuomisto, H., Clark, D.B. & Olivas, P. 2006. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology*, 94: 181-195.
- 貝塚爽平 1987. 関東の第四紀地殻変動. *地学雑誌*, 96: 223-240.
- Kaneko, Y., Takada, T. & Kawano, S. 1999. Population biology of *Aesculus turbinata* Blume: A demographic analysis using transition matrices on a natural population along a riparian environmental gradient. *Plant species biology*, 14: 47-68.
- Kaneko, Y. & Kawano, S. 2002. Demography and matrix analysis on a natural *Pterocharya rhoifolia* population developed along a mountain stream. *Journal of Plant Research*, 115: 341-354.
- 川西基博 2004. 河川源流域における林床植生の種組成分化に及ぼす地表変動の影響. 横浜国立大学 博士論文.
- 川西基博・崎尾 均・大野啓一 2004. 奥秩父大山沢のシオジサワグルミ林における林床植生の成立と地表攪乱. *植生学会誌*, 21: 15-26.
- Kawanishi, M., Sakio, H., Kubo, M., Shimano, K. & Ohno, K. 2006. Effect of micro-landforms on forest

vegetation differentiation and life-form diversity in the Chichibu Mountains, Kanto District, Japan.

Vegetation Science, 23: 13-24.

Kikuchi, T. 1968. Forest communities along the Oirase valley, Aomori prefecture. Ecological Review. 17: 87-94.

菊池多賀夫 2001. 地形植生誌. 東京大学出版会, 東京.

木佐貫博光・梶 幹男・鈴木和夫 1992. 秩父山地におけるシオジ林の林分構造と更新過程. 東大農学部演習林報告, 88: 15-32.

気象庁 2002. メッシュ気候値 2000 (CD-ROM) . (財) 気象業務支援センター, 東京.

加藤恵一・清水建美 1989. 日本産ネコノメソウ属植物の種子表面の微細構造と分類. 金沢大学理学部付属植物園年, 12: 13-23.

Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. Journal of Vegetation Science, 3: 157-164.

Komiyama, A., Kato, S. & Teranishi, M. 2001. Differential overstory leaf flushing contributes to the formation of a patchy understory. Journal of forest research, 6: 163-171

久保満佐子・島野光司・崎尾 均・大野啓一 2000. 溪畔域におけるカツラ実生の発生サイトと定着条件. 日林誌, 82: 349-354.

久保満佐子・島野光司・大野啓一・崎尾 均 2001. 秩父・大山沢溪畔林における高木性樹木の生育立地と植生単位への対応. 植生学会誌, 18: 75-85.

Kudo, G., Ida, T. Y. & Tani, T. 2008. Linkages between phenology, pollination, photosynthesis, and plant reproduction in deciduous forest understory plants. Ecology, 89: 321-331.

Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur Award Lecture. Ecology, 73: 1943-1967.

Lu, M. Y., Liao, ZX., Ji, LJ. & Sun, HF. 2013. Triterpenoids of *Chrysosplenium carnosum*. Fitoterapia, 85: 119-124.

Macarthur, R. & Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. The American Naturalist, 101: 377-385.

前田禎三・吉岡二郎 1951. 秩父山岳林植生の研究 (第2報) . 東大演習林報告, 39: 171-184.

前川文夫 1949. 日本植物区系の基礎としてのマキネシア. 植物研究雑誌, 24: 91-96.

前川文夫 1977. 日本の植物区系. 多摩川大学出版部, 東京.

Matsui, T., Yagihashi, T., Nakaya, T., Tanaka, N. & Taoda, H. 2004. Climatic controls on distribution of *Fagus crenata* in Japan. Journal of Vegetation Science 15: 57-66.

松村和樹・中筋章人・井上公夫 1988. 土砂災害調査マニュアル. 鹿島出版会, 東京.

Maximowicz, C. J. 1877. Diagnoses plantarum novarum asiaticarum script. Bulletin de l'Academie imperial des sciences de Saint-Petersbourg, 23: 340-350.

Melles, S. J., Jones, N. E. & Schmidt, B. 2012. Review of theoretical developments in stream ecology and their influence on stream classification and conservation planning. Freshwater Biology, 57: 415-434.

宮脇 昭編 1981. 日本植生誌九州. 至文堂, 東京.

宮脇 昭編 1982. 日本植生誌四国. 至文堂, 東京.

- 宮脇 昭編 1983. 日本植生誌中国. 至文堂, 東京.
- 宮脇 昭編 1984. 日本植生誌近畿. 至文堂, 東京.
- 宮脇 昭編 1985. 日本植生誌中部. 至文堂, 東京.
- 宮脇 昭編 1986. 日本植生誌関東. 至文堂, 東京.
- 宮脇 昭編 1987. 日本植生誌東北. 至文堂, 東京.
- 宮脇 昭編 1988. 日本植生誌北海道. 至文堂, 東京.
- 森田直賢・清水岑夫・竹崎孝行 1968. 薬用資源の研究 (第 30 報) *Chrysosplenium* 属植物の Flavonoids について ネコノメソウおよびツルネコノメソウのフラボノイド配糖体. 薬学雑誌, 88: 1277-1280.
- 中村洋一・増渕亮二・塩沢伸一・緒方和徳・青島睦治 1992. 袈裟丸火山の地質と岩石. 栃木県博報告, 10: 29-48.
- 根本真理 2007. 里山地域における植物の種多様性と群落多様性に関する研究. 東京農工大学大学院連合農学研究科, 博士論文.
- 中西弘樹 1994. 淡水散布. 「種子はひろがる」, 56-61. 平凡社, 東京.
- Nakanishi, H. 2002. Splash seed dispersal by raindrops. Ecological Research, 17: 663-671.
- Nakazawa, M., Wakabayashi, M., Ono, M. & Murata, J. 1997. Molecular phylogenetic analysis of *Chrysosplenium* (Saxifragaceae) in Japan. Journal of Plant Research, 110: 265-274.
- 新山 馨 1987. 石狩川に沿ったヤナギ科植物の分布と生育地の土壌の土性. 日本生態学会誌, 37: 163-174.
- 野沢 保・高橋 清・河田清雄 1958. 足尾南方の沢入花崗閃緑岩の性質の概略. 地質調査所月報, 9: 771-776.
- 大場秀章 1999. ユキノシタ科. 日本の野生植物 草本Ⅱ 離弁花類. (佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎・亘理俊次・富成忠夫編). 153-172. 平凡社, 東京.
- 大橋春香・星野義延・大野啓一 2007. 東京都奥多摩地域におけるニホンジカ (*Cervus nippon*) の生息密度増加に伴う植物群落の種組成変化. 植生学会誌, 24: 123-151.
- 大橋春香・星野義延・中山智絵・奥村忠誠・大津千晶 2014. ニホンジカ高密度化に対する脆弱性と RDB 掲載種からみた植物群落の保全危急性評価. 日本緑化工学会誌, 39: 512-520.
- Ohno, K. 1983. Pflanzensoziologische Untersuchungen über Japanische Flu ufer- und Schluchtwälder der Montanen Stufe. J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, Div. 2., 18: 235-286.
- 奥富 清・奥田重俊・辻 誠治・星野義延 1987. 東京都の植生. 東京都植生調査報告書別刷, 東京都.
- 大野啓一 1981. 奥多摩地方における群落の植物季節学的研究. 東京農工大学, 修士論文.
- 大野啓一 1987. 草本構成種の繁殖特性からみた植物群落の種組成. 東京大学農学系研究科博士論文.
- 大野啓一 1996. 夏緑林の草本の生活. 「ブナ林の自然誌」(原 正利 編), 113-156. 平凡社, 東京.
- Packer, J. G. 1963. The taxonomy of some North America species of *Chrysosplenium* L., section *Altenifolia* Franchet. Canadian Journal of Botany, 41: 85-103.
- R Development Core Team 2012. A language and environment for statistical computing. The R Foundation for

- Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.r-project.org/>
- Salisbury, E. 1974. Seed size and mass in relation to environment. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 186: 83-88.
- Sakio, H. 1997. Effect of natural disturbance on the regeneration of riparian forests in a Chichibu Mountains, central Japan. *Plant Ecology*, 132: 181-195.
- Sakio, H., Kubo, M., Shimano, K. & Ohno, K., 2002. Coexistence of three canopy tree species in a riparian forest in the Chichibu mountains, central Japan. *Folia Geobotanica*, 37: 45-61.
- 崎尾 均・久保満佐子・川西基博・比嘉基紀 2013. 特集「シカの採食圧による植生被害防除と回復」秩父山地におけるニホンジカの採食が林床植生に与える影響. *日本緑化工学会誌*, 39: 226-231.
- 指村奈穂子 2008. ユビソヤナギ (*Salix hukaoana*) の生育環境と分布特性に関する研究. 東京大学農学生命科学研究科 博士論文要旨.
- 佐藤 創 1995. 北海道南部のサウグルミ林の成立維持機構に関する研究. 北海道立林業試験場研究報告, 32: 55-96.
- Sato, T. & Takahashi, H. 1996. A quantitative comparison of distribution patterns in two species of *Gymnocarpium* from local to global scaling. *Acta Phytotax. Geobot.*, 47: 31-40.
- Savile, D.B.O. 1953. Splash-Cup Dispersal Mechanism in *Chrysosplenium* and *Mitella*. *Science*, 117: 250-251.
- Savie, D. B. O. & Hayhoe, H. N. 1977. The potential effect of drop size on efficiency of splash-cup and springboard dispersal devices. *Canadian Journal of Botany*, 56: 127-128.
- Silvertown, J. & Law, R. 1987. Do plants need niches? Some recent developments in plant community ecology. *Trend in Ecology & Evolution*, 2: 24-26.
- Soltis, D. E., Tago-Nakazawa, M., Xiang, Q., Kawano, S., Murata, J., Wakabayashi, M. & Hibschi-Jetter, C. 2001. Phylogenetic relationships and evolution in *Chrysosplenium* (Saxifragaceae) based on MATK sequence data. *American Journal of Botany*, 88: 883-893.
- Strahler, A. N. 1952. Hypsometric (area-altitude) analysis of erosional topography. *Geological Society of America Bulletin*, 63: 1117-1142.
- 鈴木毅彦 2000. 足尾山地と渡良瀬川—典型的な傾動山地. 「日本の地形 4 関東—伊豆小笠原」(貝塚爽平・小池一之・遠藤邦彦・山崎晴雄・鈴木毅彦編), 82-87. 東京大学出版会, 東京.
- Suzuki, W., Osumi, K., Masaki, T., Takahashi, K., Daimaru, H. & Hoshizaki, K. 2002. Disturbance regimes and community structures of a riparian and an adjacent terrace stand in the Kanumazawa Riparian Research Forest, northern Japan. *Forest Ecology and Management*, 157: 285-301.
- Swets, K. A. 1988. Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science*, 240: 1285-1293.
- Sydes, C. & Grime, J. P. 1981. Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. *Journal of Ecology*, 69: 237-262.
- 高橋秀男 1971. 神奈川県立博物館調査研究報告自然科学第 2 号フォッサ・マグナ要素の植物. 神奈川県立博物館, 横浜.
- 田村 淳 2007. ニホンジカの採食圧を受けてきた冷温帯自然林における採食圧排除後 10 年間の下層植

- 生の変化. 森林立地 49: 103-110.
- 田村 淳 2009. シカの採食により退行した冷温帯自然林における植生保護柵による林床植生の回復. 神奈川県自然環境保全センター報告, 7: 1-108.
- 田村俊和 1996. 微地形分類と地形発達—谷頭部斜面を中心に—. 「水文地形学」, (恩田裕一・奥西一夫・飯田智之・辻村真貴編著). 177-189. 古今書院, 東京.
- Thompson, K. & Hodkinson, D. 1998. Seed mass, habitat and life history: a re-analysis of Salisbury (1942, 1974). *New Phytologist*, 138: 163-167.
- Thuiller, W., Araujo, M. B. & Lavorel, S. 2003. Generalized model vs. classification tree analysis: Predicting spatial distributions of plant species at different scales. *Journal of Vegetation Science*, 14: 669-680.
- 栃木県自然環境調査研究会植物部会 2003. とちぎの植物 I. 栃木県林務部自然環境課, 宇都宮.
- Tsuchiya, Y., Shimizu, M., Hiyama, Y. Itoh, K., Hashimoto, Y. Nakayama, M., Horie, T. & Morita, N. 1985. Antiviral Activity of Natural occurring Flavonoids in Vitro. *Chem. Pharm. Bull.*, 33: 3881-3886.
- 塚本良則・小橋澄治 1991. 新砂防工学. 朝倉書房, 東京.
- Turner, M. G., Gardner, R. H. & O'Neill, R. V. 2001. 景観生態学 生態学からの新しい景観理論とその応用 (中越信和・原慶太郎監訳 2004). 文一総合出版, 東京.
- Vayssières, M. P., Plant, R. E. & Allen-Diaz, B. H. 2000. Classification trees: An alternative non-parametric approach for predicting species distributions. *Journal of Vegetation Science*, 11: 679-694.
- Wakabayashi, M. & Ohba, H. 1995. A Taxonomic Study of *Chrysosplenium fauriae* Group (Saxifragaceae), with Description of a New Species. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*, 46: 1-27.
- Wakabayashi, M. 1997. A New Variety of *Chrysosplenium pseudofauriei* (Saxifragaceae) from Japan, and its Morphological and Cytological Characteristics. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*, 48: 129-146.
- Wakabayashi, M. & Takahashi, H. 1999. A New Species of *Chrysosplenium* (Saxifragaceae) from Central Honshu, Japan. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*, 50: 1-11.
- Wakabayashi, M. 2001. *Chrysosplenium* L. Flora of Japan Vol. II b. (edited by Iwatsuki, K., Boufford, D. E. & Ohba, H.). 58-70. 講談社, 東京.
- 渡辺直明・桑原 誠・金子 稔・星野茂雄・桑原 繁・金子喜一郎 2007. フィールドミュージアム草木の長期生態学研究固定調査地における毎木調査資料. フィールドサイエンス, 6: 75-89.
- Wei, X. Z., Jiang, M. X., Huang, H. D., Yang, J. Y. & Yu, J. 2010. Relationships between environment and mountain riparian plant communities associated with two rare tertiary - relict tree species, *Euptelea pleiospermum* (Eupteleaceae) and *Cercidiphyllum japonicum* (Cercidiphyllaceae).
- Wilson, J. B. 1990. Mechanisms of species co-existence: twelve explanations for Hutchinson's paradox of the Plankton: evidence from New Zealand plant communities. *New Zealand Journal of Ecology*, 13: 17-42.
- Wilson, J. B. 2011. The twelve theories of co-existence in plant communities: the doubtful, the important and the unexplored. *Journal of Vegetation Ecology*, 22: 184-195.
- Xiong, S. & Nilsson, C. 1999. The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology*, 87: 984-994.
- Zweig, M. H. & Campbell, G. 1993. Receiver - operating characteristic (ROC) plots: A fundamental evaluation

tool in clinical medicine. *Clinical Chemistry*, 39: 561-577.

山本晃一 2005. 序論. 「自然的攪乱・人為的インパクトと河川生態系」(小倉紀雄・山本晃一編著). 1-14. 技報堂出版, 東京.

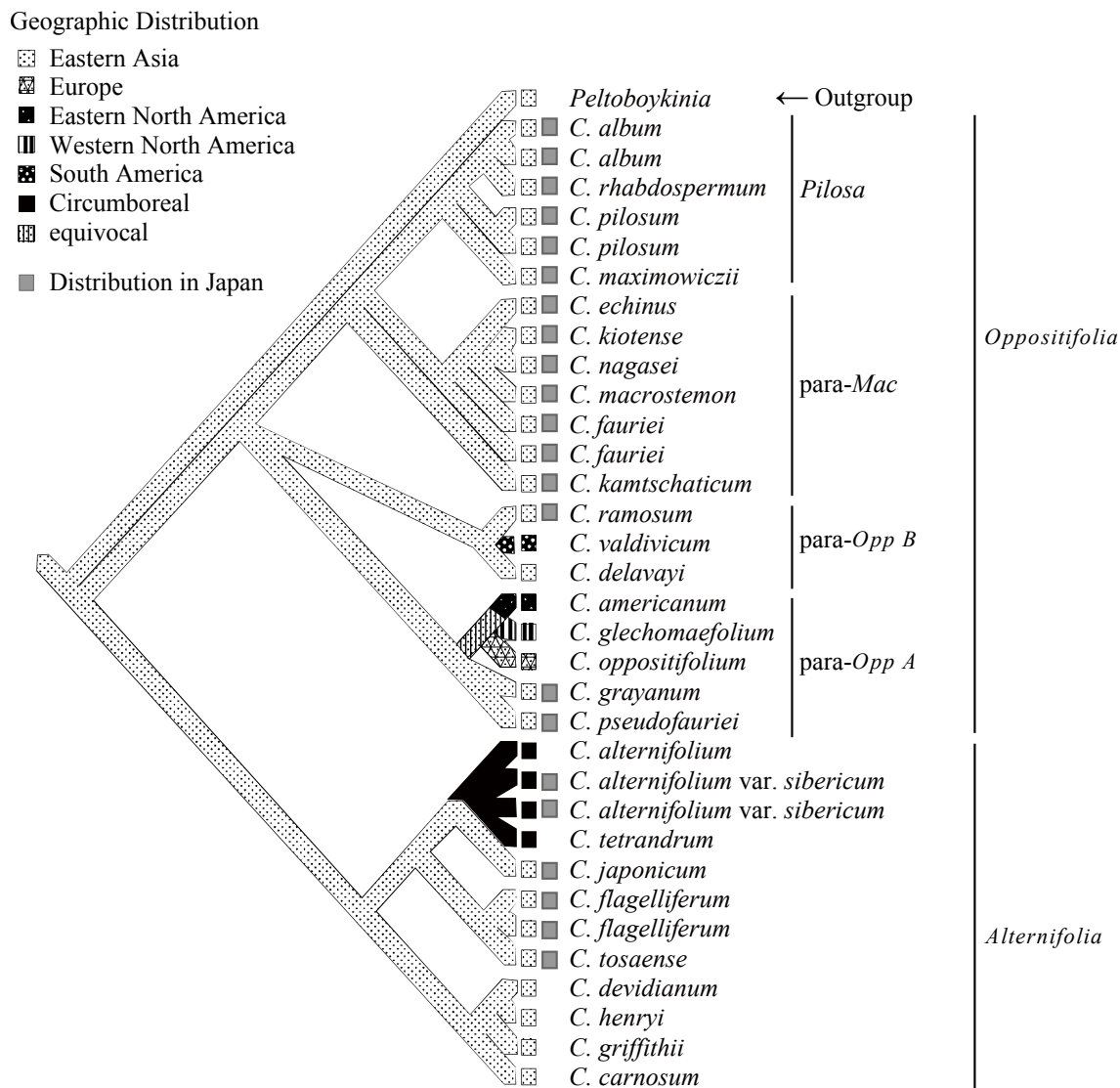
米倉浩司・梶田 忠 2003. BG Plants 和名ー学名インデックス (Ylist) . URL:

<http://bean.bio.chiba-u.jp/bgplants/index.html> (2011 年 7 月 17 日確認)

吉川正人・福島 司 (1997) 奥日光の亜高山帯域における土石流堆積上の遷移と堆積物の二次移動との関係. *植生学会誌* 14 : 91-104.

吉川正人・田中徳久・大野啓一 2011. ニホンジカによる日本の植生への影響ーシカ影響アンケート調査 (2009-2010) 結果ー. *植生情報*, 15: 9-96.

付図・付表



Appendix Fig. 3. 1. Phylogenetic relationship and geographic distribution of *Chrysosplenium* species in the world. Phylogenetic analysis (Soltis et al. 2001) revealed that two sections, *Alternifolia* and *Oppositifolia*, are monophyletic and large two sister clades, and series *Macrostemon* and *Pilosa* are each also monophyletic, as Hara (1957) suggested from morphology classification. para-Opp A, B are the names of the caldes only in this study that different classification from Hara (1957). Modified from Soltis et al. (2001).

付図 3. 1. 世界におけるネコノメソウ属の地理分布と系統関係. 形態分類 (Hara 1957) を支持した 2 大系統群として *Alternifolia* と *Oppositifolia* が認められ, *Oppositifolia* の系統群の中で para-Mac と *Pilosa* の系統群が認められた (Soltis et al. 2001). para-Opp A, B は Hara (1957) の分類と異なった種群の系統群に本研究で暫定的につけた名前である. ネコノメソウ属の系統関係を明らかにした Soltis et al (2001) Fig. 4 の一部改.

Appendix Table 3. 1. List of Inventories, documents in each prefecture and/or region.

付表 3. 1. 分布調査に用いた各都道府県または地域の植物誌, 植物目録, 文献のリスト.

-
- 合田勇太郎 2004. 北海道植物誌. 中西出版株式会社, 札幌.
- 岩手植物の会編 1970. 岩手県植物誌. 岩手植物の会, 仙台.
- 宮城植物の会編 2011. 宮城県維管束植物チェックリスト. 宮城県植物の会.
- 福島県植物誌編さん委員会 1987. 福島県植物誌. 福島県植物誌編さん委員会, いわき.
- 鈴木昌友 1970. 茨城の植物. 茨城新聞社, 水戸.
- 茨城県自然博物館維管束植物調査会 1998. 筑波山・霞ヶ浦の維管束植物. 「茨城県自然博物館第1次総合調査報告書ー筑波山・霞ヶ浦を中心とする県南部地域の自然ー(1994-96)」(ミュージアムパーク茨城県博物館編), 109-168. ミュージアムパーク茨城県自然博物館, 岩井.
- 茨城維管束植物調査会 2001. 茨城県央地域の維管束植物. 「茨城県自然博物館第2次総合調査報告書ー鶏足山塊・涸沼・県央海岸を中心とする県央地域の自然ー(1997-99)」(ミュージアムパーク茨城県博物館編), 125-209. ミュージアムパーク茨城県自然博物館, 岩井.
- 茨城維管束植物調査会 2004. 茨城県北東部地域の維管束植物. 「茨城県自然博物館第3次総合調査報告書ー阿武隈山地・県北部海岸を中心とした県北東部地域の自然ー(2000-02)」(ミュージアムパーク茨城県博物館編), 119-195. ミュージアムパーク茨城県自然博物館, 岩井.
- 茨城維管束植物調査会 2007. 茨城県北西地域の維管束植物. 「茨城県自然博物館第4次総合調査報告書ー八溝山地・久慈川を中心とする県北西地域の自然ー(2003-05)」(ミュージアムパーク茨城県博物館編), 113-186. ミュージアムパーク茨城県自然博物館, 岩井.
- 国府田誠一編 2011. 茨城県自然博物館総合調査報告書 茨城県西部および筑波山の維管束植物(2006-2008). ミュージアムパーク茨城県自然博物館, 坂東.
- 青木章彦・野口達也編 1996. 栃木県植物目録1996. 栃木県植物研究会, 宇都宮.
- 栃木県自然環境調査研究会植物部会編 2003. 栃木県自然環境基礎調査 とちぎの植物Ⅰ. 栃木県林務部自然環境課, 宇都宮.
- 栃木県自然環境調査研究会植物部会編 2003. 栃木県自然環境基礎調査 とちぎの植物Ⅱー栃木県自然環境基礎調査収集標本目録ー. 栃木県林務部自然環境課, 宇都宮.
- 長谷川順一 2001. 宇都宮市の植物 植物目録と生態写真. 自刊, 宇都宮.
- 群馬県高等学校教育研究会生物部会・群馬県植物誌改訂版編集委員会 1987. 群馬県植物誌 改訂版. 群馬県, 前橋.
- 群馬県植物誌編集委員会 1987. 群馬県植物誌. 群馬県高等学校教育研究会生物部会・群馬県生物教育委員会, 前橋.
- 佐鳥英雄・須藤志成幸・津久井芳雄 1981. 桐生市植物誌. 桐生市教育委員会, 桐生.
- 千葉県生物学会編 1975. 新版 千葉県植物誌. 井上書店, 東京.
- 財団法人千葉県史料研究財団編 2003. 千葉県の自然誌 別編4 千葉県植物誌. 財団法人千葉県史料研究財団, 千葉.
- 岩田豊太郎 1987. 秩父山系高等植物採目録. 自刊, 秩父.
- 伊藤 洋編 1988. 1998年度版埼玉県植物誌. 埼玉県教育委員会, 浦和.
- 久保満佐子・島野光司・大野啓一・崎尾 均 2001. 秩父・大山沢溪畔林における高木性樹木の生育立地と植生単位の対応. 植生学会誌, 18: 75-85.
- 川西基博・崎尾 均・大野啓一 2004. 奥秩父大山沢のシオジサワグルミ林における林床植生の成立と地表攪乱. 植生学会誌, 21: 15-26.
- 東京都高尾自然科学博物館 1976. 川苔山植物目録(中間報告), (追加). 東京都高尾自然科学博物館, 東京.
- 東京都高尾自然科学博物館 1984. 奥多摩植物目録. 東京都高尾自然科学博物館研究報告12. 東京都高尾自然科学博物館, 東京.
- 東京都高尾自然科学博物館 1989. 高尾山植物目録. 東京都高尾自然科学博物館, 東京.
- 東京都環境保全局 1998. 東京都の野生生物種目録. 5-40. 東京都環境保全局自然保護部, 東京.
- 林 弥栄・小山芳太郎・小林義雄・大河原利江・峯尾林太郎・飯田重良 1966. 高尾山天然林の生態ならびにフロアの研究. 林業試験場研究報告, 196: 1-167.
- 神奈川県植物誌調査会 1988. 神奈川県植物誌1988. 神奈川県立博物館, 横浜.
- 神奈川県植物誌調査会 編 2001. 神奈川県植物誌2001. 神奈川県立生命の星・地球博物館, 小田原.
- 植松春雄 1981. 山梨の植物誌. 井上書店, 東京.
- 杉本順一・近田文弘・斉木保久 1975. 4. 植物目録. 171-214. 南アルプス・奥大井地域学術調査報告書(静岡県自然保護協会編).
- 大原準之助 1971. 愛知県国有林の植物誌(愛知県植物目録). 名古屋営林局, 名古屋.
- 小林元男 2006. 北設楽の植物. 愛知県林業試験研究推進協議会, 新城.
- 小林元男 2002. 渥美半島の植物ー田原町・赤羽根町・渥美町ー. 東三林業振興会, 宝飯.
- 小林元男 2004. 宝飯の植物ー一宮町・豊川町・小坂井町・音羽町・御津町・蒲郡市ー. 東三河農林水産事務所, 豊橋.
-

Appendix Table 3. 1. Cotinued.

付表 3. 1. 続き.

-
- 清水建美監修 1997. 長野県植物誌. 信濃毎日新聞社, 長野.
- 岐阜県高等学校生物教育研究会編 1966. 岐阜県の植物目録. 389-407. 岐阜県の植物. 大衆書房出版部, 岐阜.
- 大田 弘・小路登一・長井真隆 1983. 富山県植物誌. 廣文堂, 富山.
- 石川県植生誌編纂委員会編 1997. 6. 石川県植物目録. 177-222. 石川の自然環境シリーズ 石川県植生誌. 石川県環境安全部自然保護課, 金沢.
- 福井市立郷土自然科学博物館 1973. 福井市立郷土自然科学博物館資料目録(2) 植物標本総合目録. 福井市立郷土自然科学博物館, 福井.
- 渡辺定路 1989. 福井県植物誌. 自刊.
- 渡辺定路 2003. 改訂増補 福井県植物誌. 株式会社福井新聞社, 福井.
- 北村四郎編 1968. 滋賀県植物誌. 保育社, 大阪.
- 福岡誠行・黒崎史平・高橋 晃編 2002. 兵庫県維管束植物4. 人と自然13, 131-184.
- 山本義則・小林禎樹 2014. 兵庫県で生育が確認されたレッドデータ植物のネコノメソウ属2種(ユキノシタ科). 兵庫の植物24, 1-4.
- 広島大学理学部附属宮島自然植物実験所・比婆科学教育振興会編 1997. 広島県植物誌. 中国新聞社, 広島.
- 岡 国夫ら編 1972. 山口県植物誌. 山口県植物誌刊行会, 山口.
- 鳥取県博物館資料データベース 維管束植物. URL: <http://digital-museum.pref.tottori.jp/contents/> (確認日2014/9/10).
- 杵村喜則 2005. 島根県の種子植物相. 島根県三瓶自然館研究報告, 3: 1-49.
- 岡山県生活環境部自然環境課編 2009. 岡山県野生生物目録2009. 岡山県生活環境部自然環境課, 岡山.
- 地職 恵 2008. 岡山県新産のネコノメソウ属2種及び88年ぶりに確認されたニシノヤマタイミンガサ. 岡山県自然保護センター, 16: 63-66.
- 地職 恵 2010. 岡山県新産のネコノメソウ属2種についてー続報ー. 岡山県自然保護センター研究報告, 17: 9-12.
- 地職 恵・高見祐一 2012. 岡山県におけるネコノメソウ属(その1)ー初記録のチシマネコノメソウとマルバネコノメソウの追加産地ー. 岡山県自然保護センター研究報告, 19: 13-21.
- 地職 恵 2012. 岡山県におけるネコノメソウ属(その2)ーヒダボタンの新産地ー. 岡山県自然保護センター研究報告, 19: 23-28.
- 阿倍近一 1990. 徳島県植物誌. 教育出版センター, 徳島.
- 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.
- 高知県・財団法人高知県牧野記念財団 2009. 高知県植物誌. 高知県・財団法人高知県牧野記念財団, 高知.
- 福岡県高等学校生物研究部会編 1975. 福岡県植物誌. 博洋社, 福岡.
- 外山三郎 1980. 長崎県植物誌. 長崎県生物学会, 長崎.
- 大分県植物誌刊行会 1989. 新版 大分県植物誌. 大分県植物誌刊行会, 別府.
- 荒金正憲 2006. 豊の国大分の植物誌 増補 大分の自然に生きる植物. 佐伯印刷株式会社, 別府.
- 初島住彦 1975. 琉球植物誌(追加・訂正版). 沖縄生物教育研究会, 那覇.
- 初島住彦 1991. 北琉球の植物. 朝日印刷書籍出版, 鹿児島.
- 上野雄規 1991. 北本州産高等植物チェックリスト. 東北植物研究会, 白石.
- 村田 源 1974. 近畿地方植物誌18. 兵庫生物, 6: 354-356.
- Wakabayashi M. & Ohba H. 1995. A taxonomic study of *Chrysosplenium fauriae* group (Saxifragaceae), with description of a new species. *Acta Phytotax. Geobot.* 46: 1-27.
- Wakabayashi M. 1997. A new variety of *Chrysosplenium pseudofauriei* (Saxifragaceae) from Japan, and its Morphological and cytological characteristics. *Acta Phytotax. Geobot.* 48: 129-146.
- Wakabayashi M. & Takahashi H. 1999. A new species of *Chrysosplenium* (Saxifragaceae) from central Honshu, Japan. *Acta Phytotax. Geobot.* 50: 1-11.
-

Appendix Table 3. 2. List of Red Data Books, Red Lists and/or Web pages in each prefecture for data collection.

付表 3. 2. 分布調査に用いた各都道府県のレッドデータブック、レッドリスト、および Web ページ。

環境省第3次レッドリスト2014/8/12確認
環境省第4次レッドリスト2014/8/12確認
北海道環境生活部編 2001. 北海道の希少野生生物 北海道レッドデータブック2001. 北海道. 札幌.
青森県自然保護課編 2010. 青森県の希少な野生生物 ー青森県レッドリスト (2010年改訂版) ー. 青森県. 青森.
秋田県生活環境部自然保護課 2014. 秋田県の絶滅のおそれのある野生生物 ー秋田県版レッドデータブック2014ー維管束植物. 秋田県生活環境部自然保護課. 秋田.
いわてレッドデータブック 2014. 岩手の希少な野生生物web版. http://www2.pref.iwate.jp/~hp0316/rdb/index.html 2014年8月12日 確認
宮城県環境生活部自然保護課編 2013. 宮城県の希少な野生動植物 宮城県レッドリスト2013年版. 宮城県環境生活部自然保護課. 仙台.
山形県野生植物調査研究会編 2004. レッドデータブックやまがた 絶滅危惧野生植物 (維管束植物). 山形県文化環境部環境保護課. 山形.
山形県レッドリスト (植物版) 2013. https://www.pref.yamagata.jp/kurashi/shizen/seibutsu/705001/yamagata_red_list2013.html 2014年9月9日確認
福島県生活環境部環境政策室編 2002. レッドデータブックふくしま ー福島県の絶滅のおそれのある野生生物ー (植物・昆虫・鳥類). 福島県生活環境部環境政策室. 福島.
新潟県環境企画課 2001. レッドデータブックにいがた ー新潟県の保護上重要な野生生物. 新潟県環境企画課. 新潟.
茨城県生活環境部環境政策課 2013. 茨城における絶滅のおそれにある野生生物 植物編 2012年改訂版 (茨城県版レッドデータブック). 茨城県生活環境部環境政策課. 水戸.
栃木県林務部自然環境課・栃木県立博物館編 2005. レッドデータブックとちぎー栃木県の保護上注目すべき地形・地質・野生動植物ー. 栃木県林務部自然環境課. 宇都宮.
栃木県環境森林部自然環境課 2011. 栃木県版レッドリスト: 栃木県の保護上注目すべき野生動植物・地形・地質 2011改訂版. 栃木県. 宇都宮.
群馬県環境森林部自然環境課 2012. 群馬県の絶滅のおそれのある野生生物 (群馬県レッドデータブック) 植物編2012年改訂版. 群馬県. 前橋.
財団法人 千葉県環境財団編 2004. 千葉県の重要な野生生物 千葉県レッドリスト (植物編) 2004年改訂版. 千葉県環境生活部自然保護課. 千葉.
千葉県レッドデータブック改訂委員会編 2009. 千葉県の保護上重要な野生生物 ー千葉県レッドデータブックー 植物・菌類編 2009年改訂版. 千葉県環境生活部自然保護課. 千葉.
埼玉県環境生活部自然保護課 1998. さいたまレッドデータブックー埼玉県希少野生生物調査報告書 植物編ー. 埼玉県環境生活部自然保護課. 浦和.
埼玉県環境部自然環境課編 2012. 埼玉県の気象野生生物 埼玉県レッドデータブック2011植物編. 埼玉県環境部自然環境課. さいたま.
東京都環境局自然環境部編 2013. 東京都の保護上重要な野生生物種 (本土部) ー東京都レッドリストー2010年版. 東京都環境局自然環境部. 東京.
東京都環境局自然環境部編 2011. 東京都の保護上重要な野生生物種 (島しょ部) ー東京都レッドリストー2011年版. 東京都環境局自然環境部. 東京.
高桑正敏・勝山輝男・木場英久 編 2006. 神奈川県レッドデータ生物調査報告書2006. 神奈川県立生命の星・地球博物館. 小田原.
山梨県レッドデータ 2005. 掲載種のリスト http://www.pref.yamanashi.jp/midori/29092660998.html 2014年8月18日確認
静岡県自然環境調査委員会 2004. まもりたい静岡県の野生生物ー県版レッドデータブックー. 羽衣出版. 静岡.
愛知県環境調査センター編 2009. 愛知県の絶滅のおそれのある野生生物 レッドデータブックあいち2009ー植物編ー. 愛知県環境部自然環境課. 名古屋.
長野県自然保護研究所・長野県環境自然保護課編 2002. 長野県版レッドデータブックー長野県の絶滅のおそれのある野生生物ー維管束植物編2002. 長野県環境自然保護課内 信州豊かな環境づくり県民会議. 長野.
長野県環境部自然保護課. 長野県環境保全研究所自然環境部 編2014. 長野県版レッドリスト: 長野県の絶滅のおそれのある野生動植物 2014植物編. 長野県環境部自然保護課・長野県環境保全研究所自然環境部. 長野.
岐阜県環境生活部自然環境保全課 2014. 岐阜県の絶滅のおそれのある野生生物 (植物編) 改訂版 -岐阜県レッドデータブック (植物編) 改訂版-. 環境生活部自然環境保全課. 岐阜.
富山県生活環境文化部自然保護課 2012. 富山県の絶滅のおそれのある野生生物ーレッドデータブックとやま2012ー. 富山県生活環境文化部自然保護課. 富山.

Appendix Table 3. 2. Continued.

付表 3. 2. 続き.

石川県環境部自然保護課 2010. 改訂・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（植物編）2010. 石川県環境部自然保護課, 金沢.
福井県福祉環境部自然保護課 2004. 福井県の絶滅のおそれのある野生植物2004 福井県レッドデータブック（植物編）. 福井県福祉環境部自然保護課, 福井.
滋賀県生きものの総合調査委員会 2006. 滋賀県で大切にすべき野生生物 滋賀県レッドデータブック2005年版. サンライズ出版,彦根.
滋賀県生きものの総合調査委員会 2011. 滋賀県で大切にすべき野生生物 滋賀県レッドデータブック2010年版. 滋賀県自然環境保全課, 大津.
三重県生物多様性調査検討委員会 2006. 三重県レッドデータブック2005植物・キノコ. 財団法人三重県環境保全事業団, 津.
京都府レッドデータブック URL: http://www.pref.kyoto.jp/kankyo/rdb/ 2014年8月18日確認
奈良県レッドデータブック策定委員会 2008. 大切にしたい奈良県の動植物ー奈良県版レッドデータブックー植物・昆虫類編. 奈良県農林部森林保全課, 奈良.
大阪生物多様性保全ネットワーク 2014. 大阪レッドリスト2014. 大阪府環境農林水産部みどり・都市環境室 みどり推進課, 大阪.
和歌山県環境生活部環境政策局 環境生活総務課自然環境教室 2012. 保全上重要なわかやまの自然ー和歌山県レッドデータブックー. 和歌山県環境生活部環境政策局 環境生活総務課自然環境教室, 和歌山.
和歌山県環境生活部環境生活総務課 2001. 保全上重要なわかやまの自然ー和歌山県レッドデータブックー. 和歌山県環境生活部環境生活総務課, 和歌山.
兵庫県民生活部環境局自然環境保全部 2003. 改定・兵庫の貴重な自然ー兵庫県版レッドデータブック 2003ー. 財団法人ひょうご環境創造協会, 神戸.
広島県ホームページ 生物多様性総合サイト〜広島県の生物多様性を知ろう！〜URL: https://www.pref.hiroshima.lg.jp/site/tayousei/j-j2-reddata2-index2.html 2014年8月19日確認
レッドデータブックやまぐち 山口県の絶滅のおそれのある野生生物. URL: http://eco.pref.yamaguchi.jp/rdb/index.html 2014年8月19日確認
鳥取県生物会編 2012. レッドデータブックとっとり 改訂版ー鳥取県の絶滅のおそれのある野生動植物ー. 鳥取県生活環境部公園自然課, 鳥取.
島根県環境生活部自然環境課2013. 改訂しまねレッドデータブック2013植物編〜島根県の絶滅のおそれのある野生生物〜. 島根県環境生活部自然環境課, 松江.
岡山県2003. 岡山県レッドデータブック2009ー絶滅のおそれのある野生生物ー. 岡山県生活環境部自然環境課, 岡山.
徳島県版レッドデータブック掲載種選定作業委員会2002. 徳島県の絶滅のおそれのある野生生物ー徳島県版レッドデータブックー第2刷. 徳島県環境生活部環境政策課, 徳島.
高知県林業振興・環境部環境共生課 2012. 〜高知県の絶滅のおそれのある野生植物〜高知県レッドリスト（植物編）2010年改訂版. 高知県林業振興・環境部環境共生課, 高知.
香川県希少野生生物保護対策検討会 2004. 香川県レッドデータブック 香川県の希少野生生物. 香川県環境森林部, 高松.
愛媛県貴重野生動植物検討委員会 2003. 愛媛県レッドデータブック 愛媛県の絶滅のおそれのある野生生物. 愛媛県県民環境部自然保護課, 松山.
福岡県自然環境課 2001.福岡県の希少野生生物ー福岡県レッドデータブック2001ー. 福岡県自然環境課, 福岡.
福岡県2011. 福岡県の希少野生生物 福岡県レッドデータブック2011ー植物群落・植物・哺乳類・鳥類ー, 福岡. レッドデータブックさが2010 植物編（エクセルファイルダウンロード2014年8月20日）
長崎県県民生活環境部自然保護課 2001. ながさきの希少な野生動植物. レッドデータブック 2001. 長崎県県民生活環境部自然保護課, 長崎.
長崎県2011. 長崎県レッドリスト〈2011〉長崎県県民生活環境部自然保護課, 長崎.
大分県自然環境学術調査会野生生物専門部会 2001. レッドデータブックおおいた. 大分県生活環境部生活環境課, 大分.
宮崎県2011. 宮崎県の保護上重要な野生生物 改訂宮崎県版レッドデータブック. 鉾脈社, 宮崎.
熊本県希少野生動物植物検討委員会 2009. 改訂・熊本県の保護上重要な野生動植物ーレッドデータブック くまもと 2009ー. 熊本県環境生活部自然保護課, 熊本.
鹿児島県環境生活部環境保護課 2003. 鹿児島県の絶滅のおそれのある野生動植物 植物編 鹿児島県レッドデータブック. 鹿児島県環境技術協会, 鹿児島.
沖縄県文化環境部自然保護課 2006. 改訂・沖縄県の絶滅のおそれのある野生生物（菌類編・植物編）ーレッドデータおきなわー. 沖縄県文化環境部自然保護課. 那覇.

Appendix Table 3. 3. List of Institution that registered specimens to GBIF (Global Biodiversity Information Facility) of *Chrysosplenium* species which were referred in this thesis.

付表 3. 3. 地球規模生物多様性情報機構（GBIF; Global Biodiversity Information Facility）経由で参照したネコノメソウ属の種の標本データを登録している機関のリスト.

Institution	Code
Angiospermatatophytina Collection of Saitama Museum of Natural History	SMNH
FKSE-Herbarium specimens of Faculty of Symbiotic Systems Science, Fukushima University, Japan	FKSE
Gunma Museum of Natural History, Vascular Plant Specimen	GMNHJ
Herbarium Specimens of Museum of Nature and Human Activities, Hyogo Prefecture, Japan	HYO
Herbarium Specimens of Tokushima Prefectural Museum, Japan	TKPM
Kochi Prefectural Makino Botanical Garden	MBK
Plant Specimen Database of Tama Forest Science Garden, Forestry and Forest Products Research Institute, Japan	FFPRI
Plant specimens deposited in Osaka Museum of Natural History, Japan.	OSA
Plant Specimens of Kurashiki Museum of Natural History	KURA
The Erysiphales Collection at the University Halle-Wittenberg	HAL
Vascular Plant Collection of Natural History Museum and Institute, Chiba	CBM
Vascular Plant Specimen Database of Kanagawa Prefectural Museum of Natural History	KPM
Vascular plant specimens of Akita Prefectural Museum	AKPM
Vascular Plants Collection of Sagami-hara City Museum	JSCM

Appendix Table 3. 4. Distribution of *Chrysosplenium* species in vegetation unit in Japan. Clade abbreviations are, P; *Pilosa*, M; para-*Mac*, Ob; para- *Opp B*, Oa; para-*Opp A*, A; *Alternifolia*. Distributional type abbreviations are, B; Broad, N; North, J; Japanese sea, SW; South – West, L; Local type (Fig.3.2). See Appendix Fig.3.2 for the region distinction of Japan.

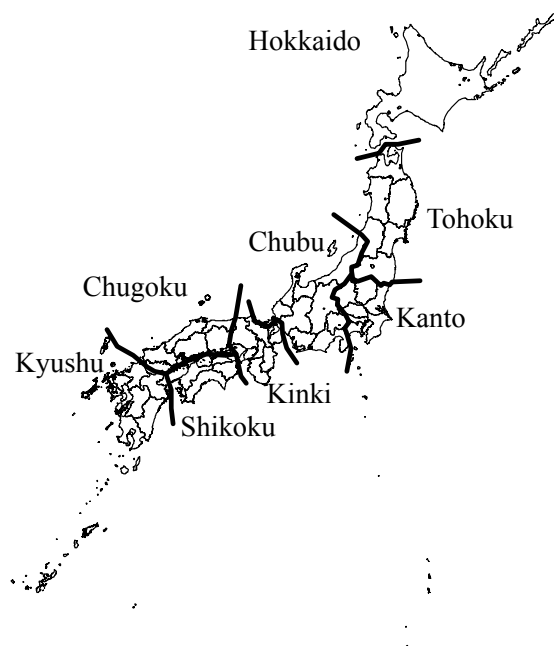
付表 3.4. 日本のネコノメソウ属の種の植生単位の分布. 系統群の略称は, P; *Pilosa*, M; para-*Mac*, Ob; para-*Opp B*, Oa; para-*Opp A*, A; *Alternifolia*. 分布パターンの略称は, B; Broad, N; North, J; Japanese sea, SW; South – West, L; Local type (Fig.3.2). 地域区分については付図 3.2 参照.

[illegible]

Appendix Table 3. 4. Cotinued.

付表 3. 4. 続き.

	Clade	P	P	P	M	M	M	M	M	Ob	Oa	A	A	A	A
	Distributional type	SW	L	SW	SW	J	SW	J	N	N	B	L	B	N	SW
		<i>C. album</i>	<i>C. rhodosperrum</i>	<i>C. pilosum</i> var. <i>sphaerospermum</i>	<i>C. echinus</i>	<i>C. kiotense</i>	<i>C. macrostemon</i>	<i>C. fauriei</i>	<i>C. kamtschaticum</i>	<i>C. ramosum</i>	<i>C. ergyuanum</i>	<i>C. alternifolium</i> var. <i>sibiricum</i>	<i>C. japonicum</i>	<i>C. flagelliferum</i>	<i>C. roseae</i>
		シロハナツバコノリ	ツバノネコノリ	コハネコノリ	イナコノリ	ホノネコノリ	イナツバ	ホノネコノリ	チマツバノリ	マハネコノリ	ネコノリ	エノネコノリ	ヤネコノリ	ツバネコノリ	ホネコノリ
Asplenietea rupestris Br.-Bl. 1934 アオチャセンシダノクラス															
Conandretalia ramondiodis Nakamura in Miyawaki 1982 イワタバコオーダー															
Conandron ramondiodis Nakamura in Miyawaki 1982 イワタバコ群団															
Saxifraga obtusocuneatae-Conandretum ramondiodis (Nakamura 1981) em Nakamura in Miyawaki 1982 ウチワダ・イモンシ・ソウ・イワタバコ群集	Chugoku 中国														●
Montio-Cardaminetea Br.-Bl. et Tx. 1943 ヌマハコベータネツケハノクラス															
Angelico genuflexae-Cardaminetalia Ohba 1975 オオハセンキュウータネツケハノオーダー															
Angelico genuflexae-Cardaminion Ohba 1975 オオハセンキュウータネツケハノ群団															
Amico-Caricetum podogynae Miyawaki et al. 1977 チョウシ・ギケータスキラン群集	Chugoku 中国					●									
Caricetum podogynae Ohba 1975 タスキラン群集	Chugoku 中国					●									
Cardamino kiusianae-Chrysosplenietum flagelliferi Nakamura in Miyawaki 1982 タカチホカラシ・ツルネコノリ群集	Shikoku 四国													●	
Acoretum graminei Ohba, Adachi et Maoka 1979 セキショウ群集	Chubu, Chugoku 中部, 中国						●				●				
Sedo subtilis-Caricetum curvicolis Nakamura in Miyawaki 1982 ヒメレンゲ・ナルコスゲ群集	Kanto, Chubu, Kinki 関東, 中部, 近畿						●							●	
Filipendulo-Artemisietea montanae Ohba 1973 オニシモツケ・オオヨモギノクラス															
Filipendulo-Artemisietalia montanae Ohba 1973 オニシモツケ・オオヨモギオーダー															
Artemisio-Polygonion sachalinensis Miyawaki et al. 1968 オオヨモギ・オオイタドリ群団															
Angelico-Polygonetum sachalinensis Suz.-Tok. et al. 1956 ミヤマシシウド・オオイタドリ群集	Chubu 中部								●						
Cirsio kamtschaticae-Polygonetum sachalinensis (Ohba 1973) Ohba et Sugawara 1982 チシマザサ・ミ・オオイタドリ群集	Hokkaido 北海道									●				●	
Artemisietea principis Miyawaki et Okuda 1972 ヨモギノクラス															
Artemisietalia principis Miyawaki et Okuda 1972 ヨモギオーダー															
Polygono filiformis-Houttuynion cordatae Ohba, Sugawara et Ohno 1978 ミズヒキ・タダミ群団															
Valeriano-Adenocauletum himalaici Murakami in Miyawaki 1983 ツルカノコウゲ・ノブキ群集	Kanto 関東					●									
Unknown 上級単位未定															
Weigelo-Ahnetalia firmae Ohba et Sugawara 1979 タニウツギ・ヤシダノオーダー															
Weigelion hortensis Horikawa et Sasaki 1959 タニウツギ群団															
Salico daiseniensis-Elaeagnetum umbellatae Horikawa et Sasaki 1959 em. Ohba et Sugawara 1979 タ・イセンヤナギ・アキグミ群集	Kinki 近畿						●								
unknown 上級単位未決定群落															
Carex maculata - Alnus japonica - Gesellschaft タチスゲ・ハンノキ群落	Kinki 近畿										●				
Hydrangea scandens - Euptelea polyandra - Gesellschaft ガクツバキ・フサザクラ群落	Kinki 近畿				●										
Philadelphus satsumi - Euptelea polyandra - Gesellschaft バ・イカツツギ・フサザクラ群落	Kinki, Chugoku 近畿, 中国					●									
Callicarpa mollis - Carpinus laxiflora - Gesellschaft ヤブムラサキ・アカシダ群落	Kinki 近畿													●	
Idesia polycarpa - Mallotus japonicus - Gesellschaft イイギリ・アカマダシ群落	Kinki 近畿						●								
Aconitum grosse - dentatum - Ligularia fischeri - Gesellschaft カワチダ・シ・オカラコ群落	Kinki 近畿													●	
Spiraea nervosa - Gesellschaft イブキシモツケ群落	Kinki 近畿						●								
Mitella acerrina - Elatostema umbellatum var. majus - Gesellschaft モミジ・チャルメルソウ・クハミソウ群落	Kinki 近畿					●									
Clinopodio multicaulis - Plectranthetum longitubi ヤマトウバナ・アキショウシ群集	Kinki 近畿						●								
Impatiens hypophylla - Angelica pubescens - Gesellschaft ハガ・クレツリフネ・シシウド群落	Kinki 近畿						●								
Nanocnide japonica - Mercurialis leiocarpa - Gesellschaft カテンソウ・ヤマアイ群落	Kinki 近畿						●								
Minulus nepalensis var. japonicus - Trigonotis brevipes - Gesellschaft ミゾオズメ・ミズタビラコ群落	Kinki, Chugoku, Shikoku 近畿, 中国, 四国						●				●				
Galium paradoxum - Pterocarya rhoifolia - Gesellschaft ミヤマムグラ・サワグルミ群落	Kyushu 九州		●				●								
Leucoscepttrum stellipilum var. tosaense - Fagus crenata - Gesellschaft オオマルハ・ナデンニソウ・ブナ群落	Kyushu 九州						●				●				
Abies homolepis - Gesellschaft ウラジ・ロモミ群落	Shikoku 四国						●								
Saxifraga cortusaeifolia - Conandron ramondioides - Gesellschaft シ・ン・シ・ソウ・イワタバコ群落	Shikoku 四国						●								
Weigela decora - Gesellschaft ニシキツギ群落	Shikoku 四国						●								
Angelica pubescens - Boehmeria tricuspis - Gesellschaft シシウド・アカソ群落	Chugoku 中国					●	●								
Acer aidzuense - Ulmus japonica - Gesellschaft カラコギ・カエデ・ハルニレ群落	Chubu 中部				●										
Phalaris arundinacea - Alnus japonica - Gesellschaft クサシ・ハンノキ群落	Kanto 関東											●			
Plectrantho hakusanensis - Boehmerietum tricuspidis ハクサンカメバ・ヒキオコ・アカソ群集	Chubu 中部					●									
Wisteria floribunda - Actinidia polygama - Gesellschaft フジ・マタビ群落	Kanto 関東											●			
Viola selkirkii - Carpesium triste - Gesellschaft ミヤマスミレ・ミヤマアザミ群落	Hokkaido 北海道								●						
Laportea bulbifera - Impatiens noliangere - Gesellschaft ムカゴ・イラクサ・キツリフネ群落	Hokkaido 北海道												●	●	
Saxifraga sachalinensis - Woodsia polystichoides - Gesellschaft ヤマハナソウ・イワデンタ群落	Hokkaido 北海道													●	
Number of associations and communities occurrence		7	6	8	11	16	33	6	7	11	20	5	7	21	9



Appendix Fig. 3. 2. Distinction of region in Japan that vegetation units were recorded by *Vegetation of Japan*.

付図 3. 2. 日本植生誌で植生単位が記録された日本の地域区分.

付表 4.1. 続き.

[illegible]

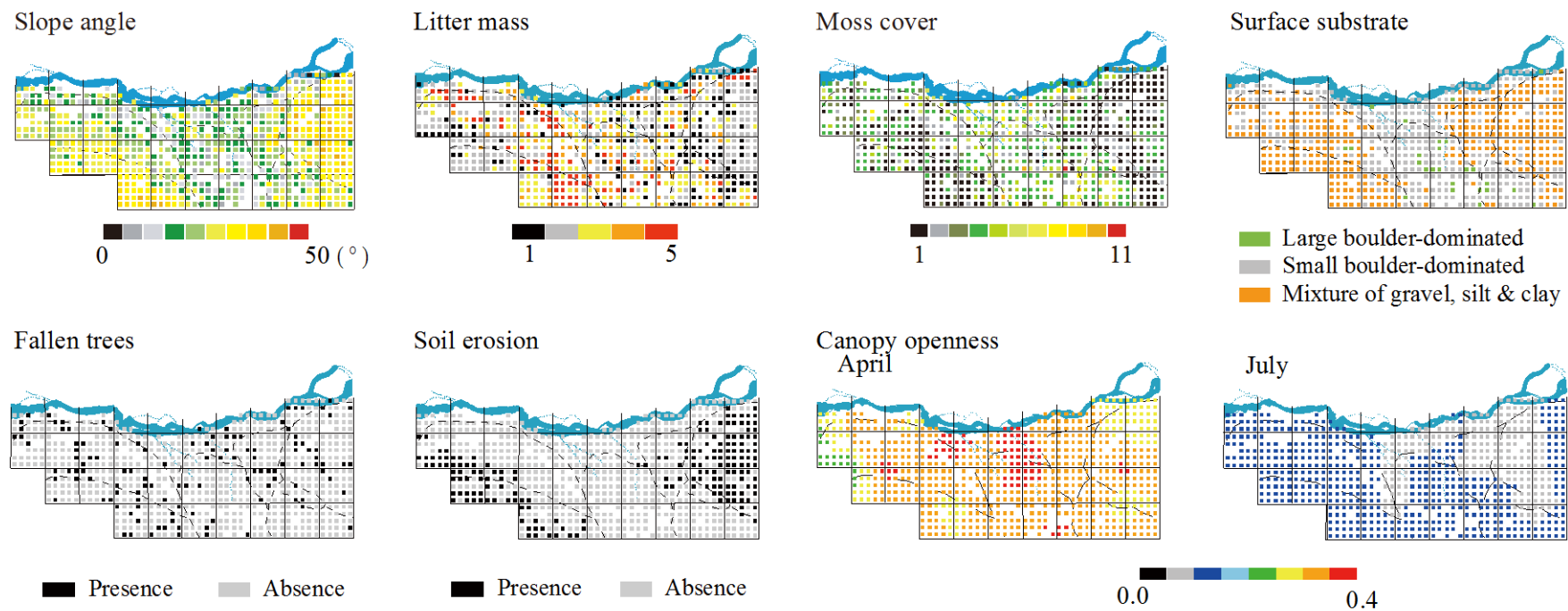
Appendix Table 4. 1. Continued.

付表 4.1. 続き.

[illegible]

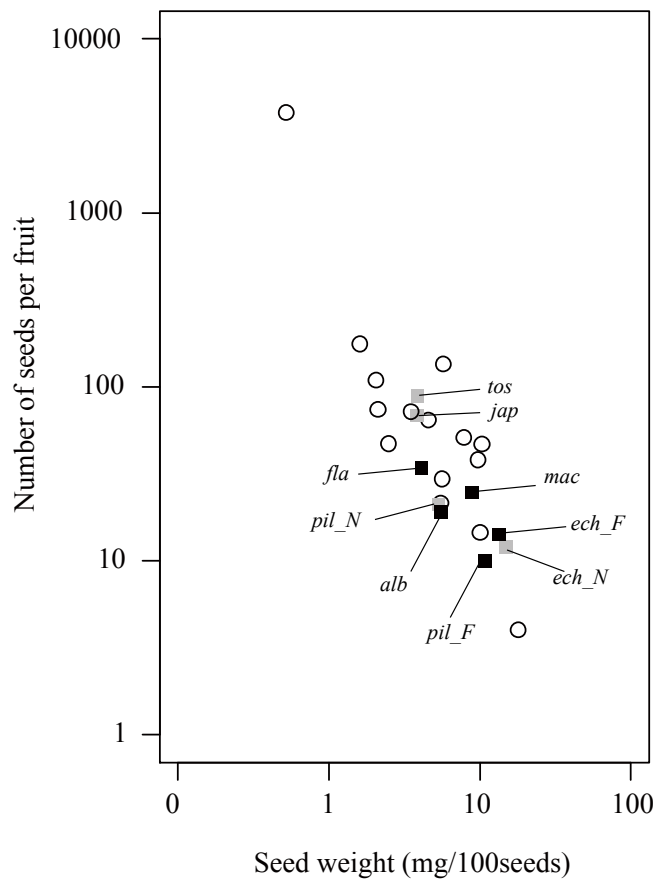
付表 4.1. 続き.

[illegible]



Appendix Fig. 5. 1. Environmental conditions on each quadrat.

付図 5. 1. 各コドラートにおける環境条件.



Appendix Fig. 6. 1. Relationship between seed weight (mg/100seeds) and number of seeds per fruits of raindrop-dispersed plants in 19 species (Nakanishi 2002 presented) and 5 species in this study. Species abbreviations for *Chrysosplenium* species are: *alb*; *C. album* var. *stamineum*, *pil*; *C. pilosum* var. *sphaerospermum*, *ech*; *C. echinus*, *mac*; *C. macrostemon*, *fla*; *C. flagelliferum*, *tos*; *C. tosaense*, *jap*; *C. japonicum*.

付図 6. 1. 雨滴散布種 19 種（Nakanishi 2002）と本研究対象 5 種の種子重と種子数の関係。
種の略記号はネコノメソウ属の種だけに付記している。 *alb*; ハナネコノメ, *pil*; コガネネコノメソウ, *ech*; イワネコノメソウ, *mac*; イワボタン, *fla*; ツルネコノメソウ, *tos*; タチネコノメソウ, *jap*; ヤマネコノメソウ。種の略記号横の *N* は Nakanishi (2002) のデータから引用, *F* は本研究におけるデータであることを示す。