

## 阿蘇東外輪山の半自然草原における植物群集の開花フェノロジーと種ごとの生活史特性の関係

横川昌史\*・宇野公子\*\*・井上雅仁\*\*\*・高橋佳孝\*\*\*\*

Relationship between flowering phenology of plant community and life history traits of plant species in a semi-natural grassland in the eastern somma of Aso, Kumamoto Prefecture, Japan.

Masashi Yokogawa, Kimiko Uno, Masahito Inoue and Yoshitaka Takahashi

### Abstract

To describe flowering phenology of plant community in a semi-natural grassland in the eastern somma of Aso, Kumamoto Prefecture, Japan, we conducted a route census of flowering plants during April to November, 2011 and 2012. In total, 55 families and 198 species of angiosperms other than Poaceae (Gramineae) and Cyperaceae showed flowering. The number of flowering species fluctuated seasonally with 2 peaks in mid-April and late August in 2011 and 1 peak in late-August in 2012. Flowering periods were long in the following order annual herbs, perennial herbs and perennial shrubs. In addition, flowering periods of exotic species were longer than those of native species. These results will be useful for vegetation management of semi-natural grassland and nature observation in research site.

キーワード：保全、帰化植物、開花フェノロジー、自然環境モニタリング、半自然草原

Key words: Conservation, Exotic plants, Flowering phenology, Nature monitoring, Semi-natural grassland

### 1. はじめに

植物の開花フェノロジーは、繁殖成功に直結する形質であると同時に送粉者や捕食者との相互作用や花形態の進化の点でも重要である (Elzinga et al., 2007). 特に送粉者との相互作用については多くの研究がなされてきたし (Yumoto, 1986; Bolmgren et al., 2003など), 高山生態系において気候変動による植物のフェノロジーの変化について多くの報告がある (Forrest

et al. 2010; 工藤・横須賀, 2012など). このように開花フェノロジーは生態学的な基礎情報として重要であるが、一方で保全活動や自然観察などの教育・普及活動の面でも重要であると考えられる。例えば、植物の開花・送粉・結実イベントは繁殖の成否を強く制限するため (Knigh et al., 2005など), 絶滅危惧植物の保全の基礎情報として開花フェノロジーは重要である。また、植物を対象とした自然観察を行う際は、いつどんな花が咲くかについて情報があればより効果的な観察会が可能になると考えられる。

- 
- \* 大阪市立自然史博物館, 〒546-0031 大阪市東住吉区長居公園1-23  
Osaka Museum of Natural History, Nagai Park 1-23, Higashi-Sumiyoshi-ku, Osaka, 546-0034, Japan.  
E-mail: yokogawa@mus-nh.city.osaka.jp
  - \*\* 奥阿蘇花咲盛協会, 〒869-1411 熊本県阿蘇郡南阿蘇村河陰5203-4  
Hanasakimori Assosiation, Kain, Minamiaso-mura, Aso-gun, Kumamoto, 869-1411, Japan
  - \*\*\* 島根県立三瓶自然館, 〒694-0003 島根県大田市三瓶町多根1121-8  
The Shimane Nature Museum of Mt. Sanbe (Sahimel), 1121-8, Tane, Sanbe-cho, Ohda, Shimane, 694-0003, Japan
  - \*\*\*\* 近畿中国四国農業研究センター, 〒694-0013 島根県大田市川合町吉永60  
NARO Western Region Research Center, Ohda, Shimane, 694-0013, Japan

本研究の調査地である熊本県阿蘇郡高森町にある花咲盛協会の所有地（以下、花咲盛と呼ぶ）には、多くの絶滅危惧種を含む半自然草原植生が維持されており、それらの保全活動と自然観察が行われている。上述のようにこれらの活動の基礎情報として、開花フェノロジー情報は非常に重要だと考えられるため、2011年から2012年にかけてルートセンサスによる開花フェノロジー調査を行った。

## 2. 方 法

### 調査地の概要

調査地である花咲盛は熊本県阿蘇郡高森町にあり、標高は約800 mである。多くの絶滅危惧植物が生育しているため詳細な位置情報は公表しない。調査地に最も近い気象観測所であるアメダス高森観測所（標高555 m）における1992年から2011年の20年間のデータを平均した年平均気温は13.4 °C、年降水量は2,386 mmである。阿蘇地方には採草・火入れ・放牧といった人為的な管理によって維持してきた半自然草原が広がっている（高橋, 2009）。土壤中の植物珪酸体や微粒炭の解析によって、阿蘇地方の草原は過去10,000年以上に渡って維持されてきたことが明らかにされており、その要因として人間の活動が考えられている（Miyabuchi・Sugiyama, 2012; Miyabuchi et al., 2012; Kawano et al., 2012）。広大な草原が長期間にわたり維持してきた結果、阿蘇地方はヒゴタイ (*Echinops setifer*)、キスマリ (*Viola orientalis*)、ヤツシロソウ (*Campanula glomerata* var. *dahurica*) といった大陸の温帯草原と共通する希少種の生育地となっており、多くの草原性絶滅危惧植物が生育するホットスポットとして知られている。しかしながら、近年の社会的情勢の変化に伴い、各地の半自然草原では採草・火入れ・放牧といった管理がされたことで、多くの草原性生物が絶滅の危機に瀕しており（藤井, 1999；高橋・中越, 1999；兼子ほか, 2009），阿蘇においても同様である（高橋, 2009）。

調査地である花咲盛は阿蘇の東外輪山に位置するが、高森町の東外輪山域は阿蘇の中でも特に植林によって草原が減少している地域である（瀬井, 2006）。花咲盛でもかつてスギ (*Cryptomeria japonica*) の植林が行われた。植林された年はよくわかっていないが、拡大造林期に植えられたと考えられ、1984年ごろに伐採された。その後、植林されることなく放棄され、落葉広葉樹林に遷移が進んだのち、現土地所有者が1997年に土地を購入した。土地購入後に樹林を伐採したところ、ハナシノブ (*Polemonium kiushianum*) をは

じめとした多くの絶滅危惧植物が再生し、阿蘇地域の中でも重要な草原性絶滅危惧植物のホットスポットであることがわかった。そのため、現在では絶滅危惧植物の保全を一つの大目的として土地所有者と花咲盛協会の会員やボランティアの支援によって草刈りや火入れが行われている。

### 開花フェノロジーの調査とデータ解析

2011年4月から11月および2012年の4月から11月の期間に1週間から2週間に一度、開花フェノロジーの調査を行った。ただし、調査者の都合により2週間以上調査間隔が空いた期間もあった。調査回数は2011年が19回、2012年が18回であった。花咲盛内の作業道沿いに長さ約200 mの調査ルートを設置し、作業道から両側3 m以内で開花している植物を記録した。調査ルートのうち、最初の170 mはスキ *Miscanthus sinensis* が優占する半自然草原で、最後の30 mは落葉広葉樹林の林床である。イネ科とカヤツリグサ科を除く被子植物の開花状況を記録し、落葉樹林の林冠で開花している高木種は調査対象から除外した。APG植物分類体系に基づいた維管束植物目録（邑田・米倉, 2012）に従い、出現した植物のリストを作成した。リスト作成の際には、環境省（2012）の第4次レッドリスト（[http://www.biodic.go.jp/rdb/r12012/redList2012\\_ikansoku.csv](http://www.biodic.go.jp/rdb/r12012/redList2012_ikansoku.csv); 2012年12月確認）、改訂・熊本県の保護上重要な野生動植物（熊本県, 2009）への掲載状況も確認した。

開花していた植物の記録から各種の開花期間（日）を算出した。また、宮脇（1994）および邑田・米倉（2012）に基づき各種の生活型（一・二年草、多年草、多年生木本）と帰化植物かどうかを確認した。開花期間が植物の生活型や帰化植物かどうかと関係があるか評価するために、種ごとの開花期間を目的変数、生活型および帰化植物かどうかを説明変数とし一般化線形モデル（Generalized Linear Model; 以下GLM）を用いたモデリングを行った。開花期間はポアソン分布に従うと仮定し、生活型と帰化植物かどうかについてそれぞれ別々のモデルを構築した。説明変数の効果について、赤池情報量規準（Akaike's Information Criterion; 以下AIC）を用いたモデル選択により評価した。また、3タイプの生活型間の違いについてAICを用いた多重比較を行った。すべての生活型のグループ分けの統計モデル、すなわち5つの統計モデルを構築し、最もAICの低いモデルを探査した。GLMの解析にはフリーewareのR ver. 2.14.0（R Development Core Team 2011）を用いた。なお、2012年は、セイタカアワダチソウ (*Solidago altissima*) やヒメジョオン (*Erigeron annuus*) など主要な帰化植物のデータが欠測であつ

たことに加え、6月から7月にかけて、調査ができなかつた期間が長く続いたため、これらの統計モデリングには2011年のデータのみを用いた。

### 3. 結果および考察

2011年から2012年の調査で開花が確認された植物は55科199種（亜種・変種・品種を含む）であった（表1）。出現した植物のうち、帰化植物が11種、環境省レッドリスト掲載種が16種、熊本県レッドデータブック掲載種が24種であった。ヒゴタイは絶滅危惧種であるが、本調査地においては植栽由来であるため注意が必要である。半自然草原では、多くの花が一年を通して開花し、送粉者との多様な相互作用系を形成することが知られている（Yamazaki and Kato, 2003; 中野・鷺谷, 2006）。本調査地においても多くの植物が開花していることは、送粉者をはじめとした多くの生物の生息・生育の基盤となっていると考えられる。

2011年は4月中旬に小さな開花のピークがあり、8月下旬に大きな開花のピークがあったが、2012年については春には開花のピークはなく、8月下旬の大きなピークだけであった（図1）。粗放に放牧された半自然草原（内藤・高橋, 2002）や落葉樹林と植林のモザイク状の森林の林床（横井ほか, 2008; 横井・大塚, 2011）、ハルニレ（*Ulmus davidiana var. japonica*）やカツラ（*Cercidiphyllum japonicum*）が優占する森林の林床（片岡ほか, 2009）では4-6月と、8月下旬の2回、開花ピークが確認されている。一方、高山帯（吉本・野上, 2009）や砂丘植物群落（西川・内藤, 2006）では開花種数のピークは夏季の一回のみであった。これらの違いは、半自然草原や落葉樹の林床では春植物をはじめとした早春に開花する植物が多いのに対して、高山や砂丘ではそのような植物が少ないためだと考えられる。本研究の調査地である花咲盛では、半自然草原と雑木林のモザイク状の環境であり、イチリンソウ（*Anemone nikoensis*）やニリンソウ（*Anemone flaccida*）、エンレイソウ（*Trillium apetalon*）といった典型的な春植物を含んでいたため、春に小さなピークがあったと考えられる。

出現した植物の開花フェノロジーおよび代表的な植物の写真を付図1に示した。各種の開花期間は1日から80日と大きな差が見られ（図2）、解析した種の35%は1回の調査でのみ開花が確認された。GLMによるモデル選択の結果、一・二年草、多年草、多年生木本の順に開花期間が長いことが明らかになった（図3）。多年生木本についてはサンプル数が少ないので判断が難しいが、一・二年草については、開花・結実の機会が1

回に限られるため開花した花は確実に結実させた方が適応的だと考えられる。そのため、開花期間が長いことで送粉の機会が増えるのかもしれない。また、花咲盛における帰化植物の種数は限られているため、まだ一般化はできないが在来植物よりも帰化植物で開花期間が長い傾向にあった（図4）。帰化植物の中には訪花昆虫に対する誘因性が強く、在来植物から送粉者を奪っている可能性が指摘されている（中野・鷺谷, 2006）。本調査地で個体数が多い帰化植物はヒメジョオンであるが、ヒメジョオンはハエ目やチョウ目の昆虫がよく訪花する（中野・鷺谷, 2006; 横川・安部 未公表）。ヒメジョオンの存在は、これらの昆虫に送粉を依存している植物の繁殖成功に負の影響を与えているかもしれない。

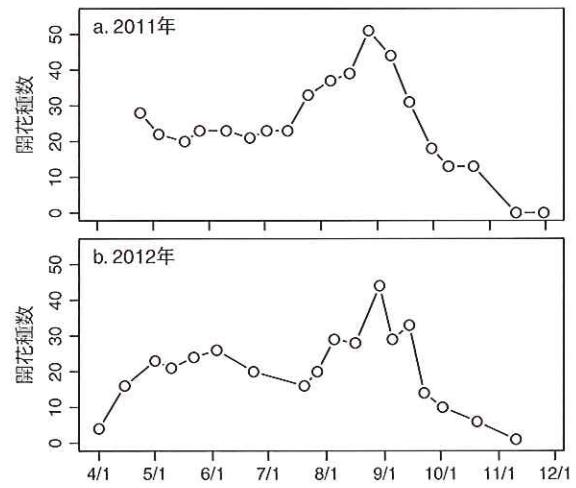


図1. 開花種数の季節変化。

### 4. まとめ

本研究によって、花咲盛の開花植物相と開花種数のパターンが明らかになった。また、開花フェノロジーと植物の生活史特性や帰化植物かどうかに関係があるという基礎的な知見も示すことができた。調査地である花咲盛は、絶滅危惧種の保全や自然観察の場として利用されており、その大部分は、草刈りや火入れによって維持されている半自然草原である。今回の開花フェノロジーのデータはこれらの応用的な利用を意識した植生管理にも活用できると考えられる。

### 引用文献

- Bolmgren K, Eriksson O, Linder HP (2003) Contrasting flowering phenology and species richness in abiotically and

表1. 調査で出現した対象植物のリスト。結実が確認された種も含んでいるため、付図1には掲載されていない種もある。「帰化」は帰化植物を、「植栽」は阿蘇に自生するものの本調査地では植栽に由来する種を、「環」は環境省(2012)の第4次レッドリスト([http://www.biodic.go.jp/rdb/r12012/redList2012\\_ikansoku.csv](http://www.biodic.go.jp/rdb/r12012/redList2012_ikansoku.csv); 2012年12月確認)の掲載種を、「熊」は改訂・熊本県の保護上重要な野生動植物(熊本県2009)の掲載種を示す。絶滅危惧カテゴリーについては、CRは絶滅危惧IA類を、ENは絶滅危惧IB類を、VUは絶滅危惧II類を、NTは準絶滅危惧を、DDは情報不足を意味する。

種名および学名 Japanese name and scientific name	種名および学名 Japanese name and scientific name
センリョウ科 Chloranthaceae	キジカクシ科 Asparagaceae
ヒトリシズカ <i>Chloranthus japonicus</i>	コバギボウシ <i>Hosta sieboldii</i> var. <i>sieboldii</i> f. <i>spathulata</i>
フタリシズカ <i>C. serratus</i>	ヤブラン <i>Liriope muscari</i>
ドクダミ科 Saururaceae	ナルコユリ <i>Polygonatum falcatum</i>
ドクダミ <i>Houttuynia cordata</i>	ミドリヨウラク <i>P. inflatum</i> (熊VU)
ハングショウ <i>Saururus chinensis</i> (熊NT)	ユキザサ <i>Smilacina japonica</i>
サトイモ科 Araceae	ツユクサ科 Commelinaceae
マイヅルテンナンショウ <i>Arisaema heterophyllum</i> (環VU・熊VU)	ツユクサ <i>Commelinina communis</i>
ヒヨシテンナンショウ <i>A. serratum</i> var. <i>mayebarae</i>	ケシ科 Papaveraceae
ヤマノイモ科 Dioscoreaceae	ジロボウエンゴサク <i>Corydalis decumbens</i>
オニドコロ <i>Dioscorea tokoro</i>	ムラサキケマン <i>C. incisa</i>
シュロソウ科 Melanthiaceae	ヤマエンゴサク <i>C. lineariloba</i>
シライソウ <i>Chionographis japonica</i>	キンポウゲ科 Ranunculaceae
ツクシショウジョウバカマ <i>Helonias breviscapa</i>	ミチノクフクジュソウ <i>Adonis multiflora</i> (環NT・熊VU)
エンレイソウ <i>Trillium apetalon</i>	ニリンソウ <i>Anemone flaccida</i>
シロバナエンレイソウ <i>T. tschonoskii</i>	イチリンソウ <i>A. nikoensis</i>
ホソバシュロソウ <i>Veratrum maackii</i>	オオバショウマ <i>Cimicifuga japonica</i>
イヌサフラン科 Colchicaceae	サランナショウマ <i>C. simplex</i>
ホウチャクソウ <i>Disporum sessile</i>	ウマノアシガタ <i>Ranunculus japonicus</i>
サルトリイバラ科 Smilacaceae	カラマツソウ <i>Thalictrum aquilegiifolium</i> var. <i>intermedium</i>
シオデ <i>Smilax riparia</i>	ボタン科 Paeoniaceae
ユリ科 Liliaceae	ベニバナヤマシャクヤク <i>Paeonia obovata</i> (環VU・熊CR)
ウバユリ <i>Cardiocrinum cordatum</i>	ユキノシタ科 Saxifragaceae
コオニユリ <i>Lilium leichtlinii</i> f. <i>pseudotigrinum</i>	チダケサシ <i>Astilbe microphylla</i>
ヤマホトギス <i>Tricyrtis macropoda</i>	テリハアカショウマ <i>A. thunbergii</i> var. <i>kiusiana</i>
ラン科 Orchidaceae	ネコノメソウ <i>Chrysosplenium grayanum</i>
エビネ <i>Calanthe discolor</i> (環NT・熊VU)	ヤマネコノメソウ <i>C. japonicum</i>
キンラン <i>Cephalanthera falcata</i> (環VU・熊VU)	ベンケイソウ科 Crassulaceae
サイハイラン <i>Cremastra appendiculata</i> var. <i>variabilis</i>	ベンケイソウ <i>Hylotelephium erythrostictum</i>
カキラン <i>Epipactis thunbergii</i> (熊NT)	キリンソウ <i>Phedimus aizoon</i> var. <i>floribundus</i>
クモキリソウ <i>Liparis kumokiri</i>	マメ科 Fabaceae
ツレサギソウ <i>Platanthera japonica</i> (熊NT)	ヤブマメ <i>Amphicarpaea bracteata</i> subsp. <i>edgeworthii</i> var. <i>japonica</i>
ヤマサギソウ <i>P. mandarinorum</i> subsp. <i>mandarinorum</i> var. <i>oreades</i> (熊CR)	カワラケツメイ <i>Chamaecrista nomame</i>
ヤマトキソウ <i>Pogonia minor</i> (熊VU)	ヌスピトハギ <i>Desmodium oxyphyllum</i> var. <i>japonicum</i>
ネジバナ <i>Spiranthes sinensis</i> var. <i>amoena</i>	ヤブハギ <i>D. podocarpum</i> subsp. <i>oxyphyllum</i> var. <i>mandshuricum</i>
アヤメ科 Iridaceae	ノアズキ <i>Dunbaria villosa</i>
ヒオウギ <i>Iris domestica</i>	ツルマメ <i>Glycine max</i> subsp. <i>soja</i>
ノハナショウブ <i>I. ensata</i> var. <i>spontanea</i>	ヤハズソウ <i>Kummerowia striata</i>
ニワゼキショウ <i>Sisyrinchium rosulatum</i> (帰化)	ヤマハギ <i>Lespedeza bicolor</i>
ススキノキ科 Xanthorrhoeaceae	メドハギ <i>L. cuneata</i>
ユウスゲ <i>Hemerocallis citrina</i> var. <i>vespertina</i>	ミヤコグサ <i>Lotus corniculatus</i> var. <i>japonicus</i>
ヤブカンゾウ <i>H. fulva</i> var. <i>kwanso</i>	クララ <i>Sophora flavescens</i>
ヒガンバナ科 Amaryllidaceae	シロツメクサ <i>Trifolium repens</i> (帰化)
ヤマラッキョウ <i>Allium thunbergii</i>	ツルフジバカマ <i>Vicia amoena</i>
キツネノカミソリ <i>Lycoris sanguinea</i>	クサフジ <i>V. cracca</i>

表1. 続き

種名および学名 Japanese name and scientific name	種名および学名 Japanese name and scientific name
バラ科 Rosaceae	タデ科 Polygonaceae
キンミズヒキ <i>Agrimonia pilosa</i> var. <i>viscidula</i>	タニソバ <i>Persicaria nepalensis</i>
ダイコンソウ <i>Geum japonicum</i>	アキノウナギツカミ <i>P. sagittata</i> var. <i>sibirica</i>
キジムシロ <i>Potentilla fragarioides</i> var. <i>major</i>	ママコナシリヌグイ <i>P. senticosa</i>
ミツバツチグリ <i>P. freyniana</i>	ナデシコ科 Caryophyllaceae
ヘビイチゴ <i>P. hebiichigo</i>	オランダミミナグサ <i>Cerastium glomeratum</i> (帰化)
テリハノイバラ <i>Rosa luciae</i>	カワラナデシコ <i>Dianthus superbus</i> var. <i>longicalycinus</i>
バライチゴ <i>Rubus illecebrosus</i>	オオヤマフスマ <i>Moehringia lateriflora</i>
ナガバモミジイチゴ <i>R. palmatus</i>	ナンバンハコベ <i>Silene baccifera</i>
ナワシロイチゴ <i>R. parvifolius</i>	フシグロ <i>S. firma</i>
フレモコウ <i>Sanguisorba officinalis</i>	フシグロセンノウ <i>S. miquelianana</i>
シモツケ <i>Spiraea japonica</i>	マツモトセンノウ <i>S. sieboldii</i> (環VU・熊VU)
ウリ科 Cucurbitaceae	ミドリハコベ <i>Stellaria neglecta</i>
カラスウリ <i>Trichosanthes cucumeroides</i>	アジサイ科 Hydrangeaceae
トウダイグサ科 Euphorbiaceae	クサアジサイ <i>Cardiandra alternifolia</i>
タカトウダイ <i>Euphorbia lasiocaula</i>	ヤマアジサイ <i>Hydrangea serrata</i>
ナツトウダイ <i>E. sieboldiana</i>	ツリフネソウ科 Balsaminaceae
スミレ科 Violaceae	ハガクレツリフネ <i>Impatiens hypophylla</i>
タチツボスミレ <i>Viola grypoceras</i>	ツリフネソウ <i>I. textorii</i>
サクラスミレ <i>V. hirtipes</i> (熊NT)	ハナシノブ科 Polemoniaceae
マルバスミレ <i>V. keiskei</i>	ハナシノブ <i>Polemonium kiusianum</i> (環CR・熊CR)
スミレ <i>V. mandshurica</i>	サクラソウ科 Primulaceae
キスミレ <i>V. orientalis</i> (熊NT)	オカトラノオ <i>Lysimachia clethroides</i>
アカネスミレ <i>V. phalacrocarpa</i>	コナスピ <i>L. japonica</i>
ツボスミレ <i>V. verecunda</i>	サクラソウ <i>Primula sieboldii</i> (環NT・熊VU)
オトギリソウ科 Hypericaceae	ツツジ科 Ericaceae
コウライトモエソウ <i>Hypericum ascyron</i> var. <i>longistylum</i> (環VU・熊VU)	イチヤクソウ <i>Pyrola japonica</i>
オトギリソウ <i>H. erectum</i>	アカネ科 Rubiaceae
ヒメオトギリ <i>H. japonicum</i>	ハシカグサ <i>Neanotis hirsuta</i> var. <i>hirsuta</i>
フウロソウ科 Geraniaceae	アカネ <i>Rubia argyi</i>
ゲンノショウコ <i>Geranium thunbergii</i>	リンドウ科 Gentianaceae
アカバナ科 Onagraceae	リンドウ <i>Gentiana scabra</i> var. <i>buergeri</i>
ミズタマソウ <i>Circae mollis</i>	フデリンドウ <i>G. zollingeri</i>
マツヨイグサ属の一種 <i>Oenothera</i> sp. (帰化)	ムラサキセンブリ <i>Swertia pseudochinensis</i> (環NT・熊NT)
アオイ科 Malvaceae	キヨウチクトウ科 Apocynaceae
カラスノゴマ <i>Corchoropsis crenata</i>	ガガイモ <i>Metaplexis japonica</i>
アブラナ科 Brassicaceae	カモメヅル属の一種 <i>Vincetoxicum</i> sp.
ヤマハタザオ <i>Arabis hirsuta</i>	ムラサキ科 Boraginaceae
タネツケバナ属の一種 <i>Cardamine</i> sp.	ハナイバナ <i>Bothriospermum zeylanicum</i>
タデ科 Polygonaceae	キュウリグサ <i>Trigonotis peduncularis</i>
ミヤマタニソバ <i>Persicaria debilis</i>	ヒルガオ科 Convolvulaceae
ヒメタデ <i>P. erectominor</i>	ヒルガオ <i>Calystegia pubescens</i>
ミズヒキ <i>P. filiformis</i>	ネナシカズラ <i>Cuscuta japonica</i>
オオイヌタデ <i>P. lapathifolia</i> var. <i>lapathifolia</i>	ナス科 Solanaceae
イヌタデ <i>P. longiseta</i>	イガホオズキ <i>Physalisstrum echinatum</i>

表1. 続き

種名 Japanese name	種名および学名 Japanese name and scientific name
ナス科 Solanaceae	キク科 Asteraceae
ヒヨドリジヨウゴ <i>Solanum lyratum</i>	シマカンギク <i>Chrysanthemum indicum</i>
オオバコ科 Plantaginaceae	ノアザミ <i>Cirsium japonicum</i>
タチイヌノフグリ <i>Veronica arvensis</i> (帰化)	ヒメアザミ <i>C. nipponicum</i> var. <i>nipponicum</i>
ヒロハトラノオ <i>V. ovata</i> subsp. <i>kiusiana</i> (環VU・熊EN)	ヤマアザミ <i>C. spicatum</i>
オオイヌノフグリ <i>V. persica</i> (帰化)	ツクシアザミ <i>C. suffultum</i>
ゴマノハグサ科 Scrophulariaceae	ヤクシソウ <i>Crepidiastrum denticulatum</i>
ゴマノハグサ <i>Scrophularia buergeriana</i> (環VU・熊VU)	ヒゴタイ <i>Echinops setifer</i> (植栽・環VU・熊EN)
シソ科 Lamiaceae	ヒメジョオン (帰化) <i>Erigeron annuus</i>
キランソウ <i>Ajuga decumbens</i>	サワヒヨドリ <i>Eupatorium lindleyanum</i> var. <i>lindleyanum</i>
クルマバナ <i>Clinopodium chinense</i> subsp. <i>grandiflorum</i>	ヒヨドリバナ <i>E. makinoi</i>
ヤマトウバナ <i>C. multicaule</i>	ハハコグサ <i>Gnaphalium affine</i>
カキドオシ <i>Glechoma hederacea</i>	キツネアザミ <i>Hemistepta lyrata</i>
ヤマハッカ <i>Isodon inflexus</i>	ニガナ <i>Ixeridium dentatum</i> subsp. <i>dentatum</i>
ヒキオコシ <i>I. japonicus</i>	オオジシバリ <i>Ixeris japonica</i>
ホトケノザ <i>Lamium amplexicaule</i>	アキノノゲシ <i>Lactuca indica</i>
キセワタ <i>Leonurus macranthus</i> (環VU・熊VU)	ハンカイソウ <i>Ligularia japonica</i>
ヒメジソ <i>Mosla dianthera</i>	サワギク <i>Nemosenecio nikoensis</i>
ヤマジソ <i>M. japonica</i> (環NT・熊DD)	フキ <i>Petasites japonicus</i>
ウツボグサ <i>Prunella vulgaris</i> subsp. <i>asiatica</i>	コウゾリナ <i>Picris hieracioides</i> subsp. <i>japonica</i>
タツナミソウ <i>Scutellaria indica</i>	セイタカラワダチソウ <i>Solidago altissima</i> (帰化)
サギゴケ科 Mazaceae	セイヨウタンポポ <i>Taraxacum officinale</i> (帰化)
ムラサキサギゴケ <i>Mazus miquelianus</i>	オカオグルマ <i>Tephrosia integrifolia</i>
ハエドクソウ科 Phrymaceae	スイカズラ科 Caprifoliaceae
ハエドクソウ <i>Phryma leptostachya</i> subsp. <i>asiatica</i>	スイカズラ <i>Lonicera japonica</i>
ハマウツボ科 Orobanchaceae	オミナエシ <i>Patrinia scabiosifolia</i>
ツクシソウガマ <i>Pedicularis refracta</i>	オトコエシ <i>P. villosa</i>
キツネノマゴ科 Acanthaceae	カノコソウ <i>Valeriana fauriei</i>
キツネノマゴ <i>Justicia procumbens</i> var. <i>procumbens</i>	
キキョウ科 Campanulaceae	
サイヨウシャジン <i>Adenophora triphylla</i>	
ホタルブクロ <i>Campanula punctata</i> var. <i>punctata</i>	
ツルニンジン <i>Codonopsis lanceolata</i>	
キキョウソウ <i>Triodanis perfoliata</i> (帰化)	
キク科 Asteraceae	
ヨモギ <i>Artemisia indica</i> var. <i>maximowiczii</i>	
シロヨメナ <i>Aster ageratoides</i> var. <i>ageratoides</i>	
ノコンギク <i>A. microcephalus</i> var. <i>ovatus</i>	
シラヤマギク <i>A. scaber</i>	
イナカギク <i>A. semiamplexicaulis</i>	
シオン <i>A. tataricus</i> (環VU・熊VU)	
ヨメナ <i>A. yomena</i>	
ヒレアザミ <i>Carduus crispus</i> subsp. <i>agrestis</i> (帰化)	
ヤブタバコ <i>Carpesium abrotanoides</i>	
ガンクビソウ <i>C. divaricatum</i>	

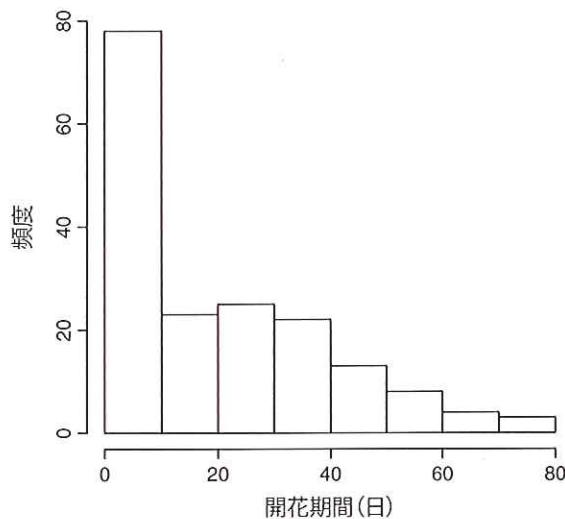


図2. 種ごとの開花期間の頻度分布。2011年のデータのみを用いた。

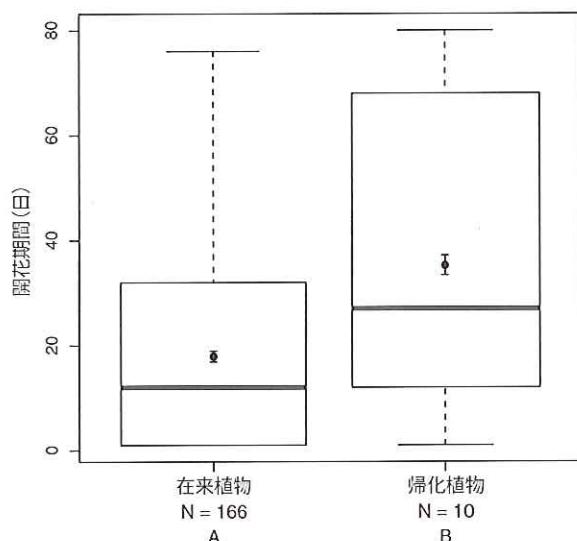


図4. 外来種と在来種の開花期間の違い。Nはサンプル数。異なるアルファベットの組み合わせは赤池情報量規準を用いた一般化線形モデルのモデル選択で差があったことを示している。一般化線形モデルによる予測値を黒丸で、標準偏差をエラーバーで示した。2011年のデータのみで解析した。

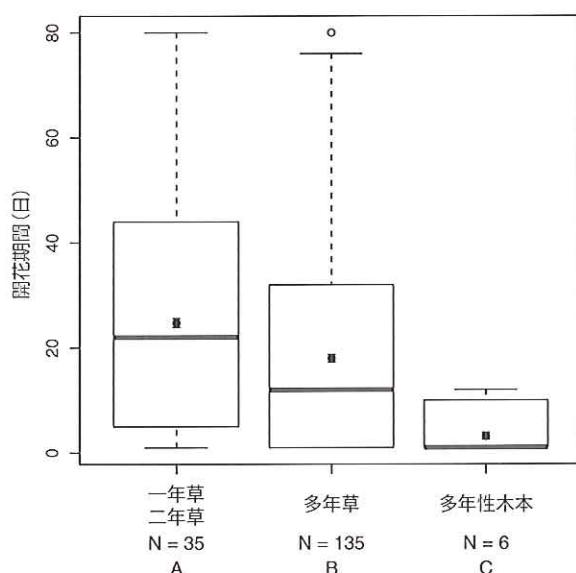


図3. 生活史特性ごとの開花期間の違い。Nはサンプル数。異なるアルファベットの組み合わせは赤池情報量規準を用いた一般化線形モデルのモデル選択で生活史特性間に差があったことを示している。一般化線形モデルによる予測値を黒丸で、標準偏差をエラーバーで示した。2011年のデータのみで解析した。

biotically pollinated angiosperms. *Evolution* 57(9): 2001-2011.  
Elzinga JA, Atlan A, Biere A, Gigord L, Weis AE, Bernasconi G (2007) Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 22(8): 432-439.  
Forrest J, Inouye DW, Thomson JD (2010) Flowering phenology in subalpine meadows: Does climate variation influence community co-flowering patterns? *Ecology* 91(2): 431-440.

藤井伸二 (1999) 絶滅危惧植物の生育環境に関する考察. 保全生態学研究 4 : 57-69.

兼子伸吾・太田陽子・白川勝信・井上雅仁・堤 道生・渡邊園子・佐久間智子・高橋佳孝 (2009) 中国5県のRDBを用いた絶滅危惧植物における生育環境の重要性評価の試み. 保全生態学研究 14 : 119-123.

片岡陽介・平尾 章・長野祐介・市野隆雄 (2009) 上高地徳沢における林床植物の開花フェノロジーと訪花昆虫. 信州大学環境科学年報 31 : 96-110.

Kawano T, Sasaki N, Hayashi T, Takahara H. (2012) Grassland and fire history since the late-glacial in northern part of Aso Caldera, central Kyusyu, Japan, inferred from phytolith and charcoal records. *Quaternary International* 254: 18-27.

Knight TM, Steets JA, Vamosi HC, Mazer SJ, Burd M, Campbell DR, Dudash MR, Johnston MO, Mitchell RJ, Ashman TL. (2005) Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 36: 467-497.

工藤 岳・横須賀邦子 (2012) 高山植物群落の開花フェノロジー構造の場所間変動と年変動：市民ボランティアによる高山生態系長期モニタリング調査. 保全生態学研究 17 : 49-62.

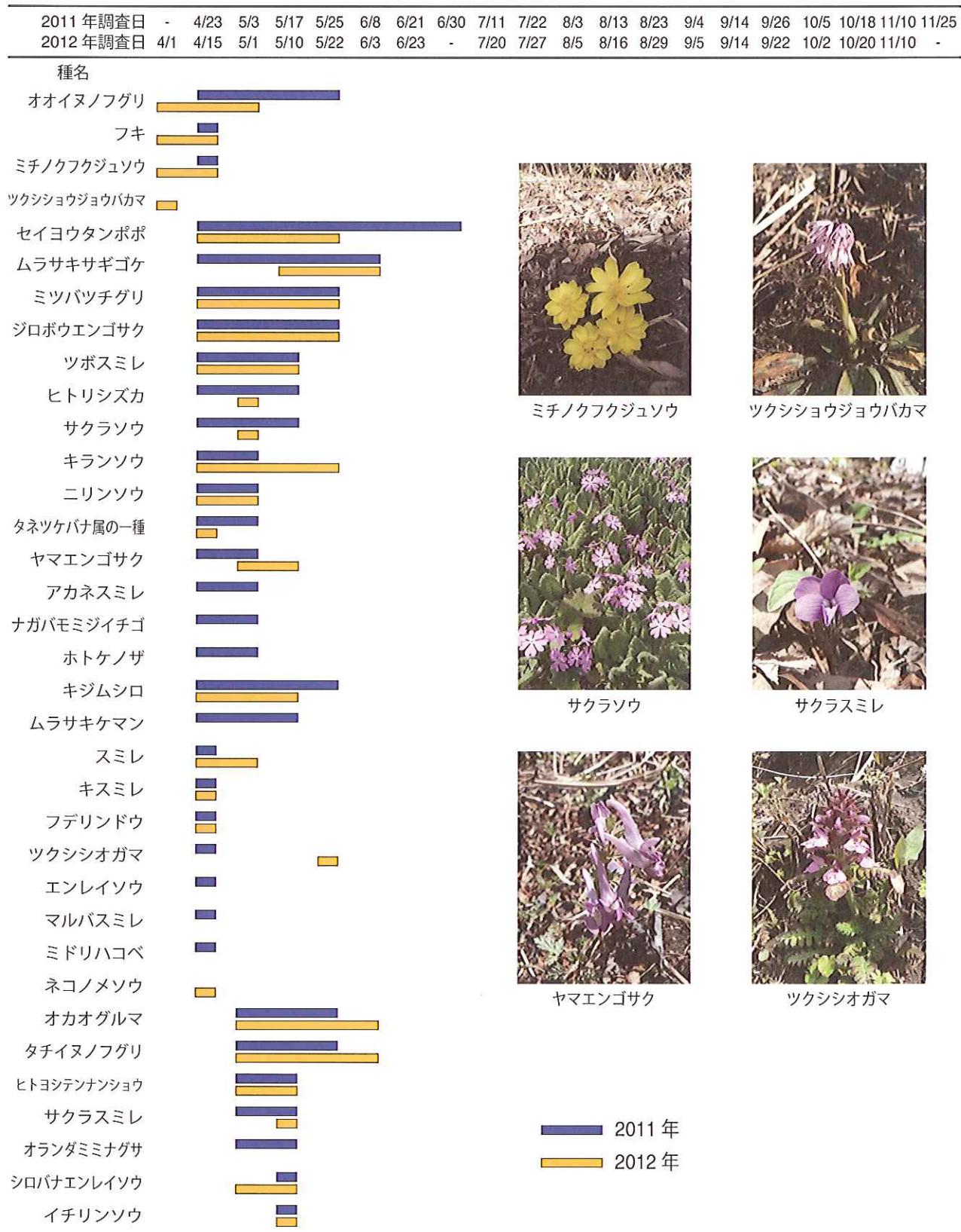
熊本県 (2009) 改訂・熊本県の保護上重要な野生動植物－レッドデータブックくまもと2009－. 熊本県環境生活部自然保護課, 熊本. 597pp.

Miyabuchi Y, Sugiyama S. (2012) Holocene vegetation history based on phytolith records in Asodani Valley, northern part of the Aso caldera, Japan. *Quaternary International* 254: 73-82.

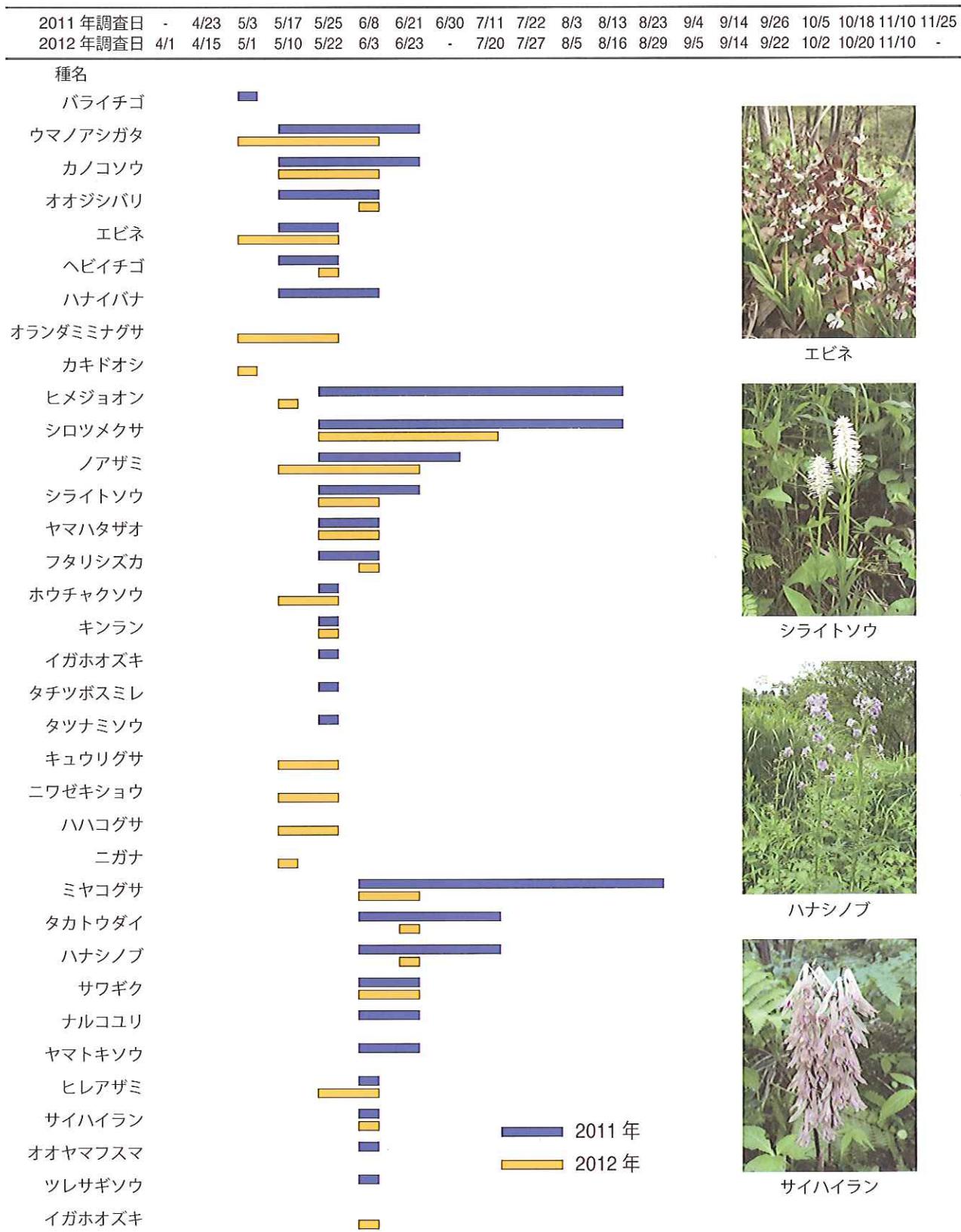
Miyabuchi Y, Sugiyama S, Nagaoka Y (2012) Vegetation and fire history during the last 30,000 years based on phytolith and macroscopic charcoal records in the eastern of Aso Volcano, Japan. *Quaternary International* 254: 28-35.

内藤和明・高橋佳孝 (2002) 三瓶山の半自然草地における生物

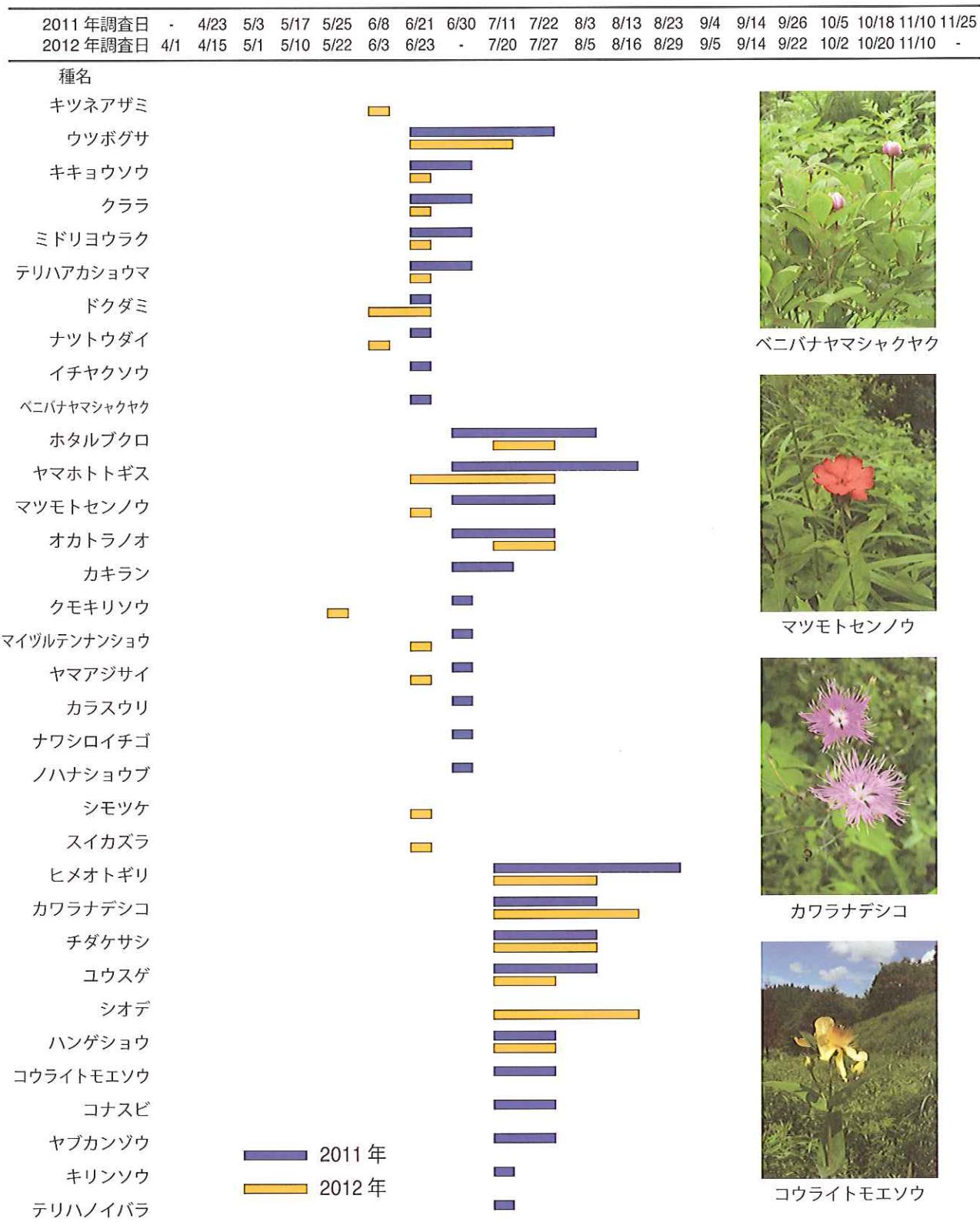
- 多様性保全. 日本草地学会誌 48(3): 277-282.
- 中野千賀・鶴谷いづみ (2006) サクラソウ自生地における送粉  
共生系. サクラソウの分子遺伝生態学—エコゲノム・プロジェ  
クトの黎明 (鶴谷いづみ著). p47-65. 東京大学出版会, 東京
- 宮脇 昭 (編) (1994) 日本植物便覧. 至文堂, 東京. 872pp.
- 邑田 仁・米倉浩司 (2012) 日本維管束植物目録. 北隆館, 東京.
- 西川洋子・内藤華子 (2006) 石狩浜砂丘植物群落における開花  
フェノロジー, 訪花昆虫, 結実率の関係. 北海道環境科学セ  
ンター所報 32: 72-80.
- R Development Core Team (2011) R: A language and  
environment for statistical computing. R Foundation for  
Statistical Computing, Vienna.
- 瀬井純雄(2006)阿蘇の草原植物の現状. 日本植物学会第70回(熊  
本) 大会公開シンポジウム「九州の植物が危ない」, p13-20
- 高橋佳孝 (2009) 種の保存と景観保全-阿蘇草原の維持・再生  
の取り組み. ランドスケープ研究 72(2): 394-398.
- 高橋佳孝・中越信和 (1999) ヒトがつくりあげた日本の草地.  
遺伝 53(10): 16-20.
- Yamazaki K, Makoto K (2003) Flowering phenology and  
anthophilous insect community in a grassland ecosystem at  
Mt. Yufu, western Japan. Contributions from the Biological  
Laboratory Kyoto University 29(3): 255-318.
- 横井 力・大塚孝一 (2011) 長野県環境保全研究所飯綱山舍自  
然観察路における林床植物のフェノロジー. 長野県環境保全  
研究所研究報告 7: 33-38.
- 横井智之・渡部彰布・香取郁夫・桜谷保之 (2008) 近畿大学奈  
良キャンパスにおける訪花昆虫群集の多様性. 近畿大学農學  
部紀要 41: 77-94.
- 吉本敦子・野上達也 (2009) 砂防新道の各種生帶における開花  
フェノロジーの比較. 石川県白山自然保護センター研究報告  
36: 13-20.
- Yumoto T (1986) The ecological pollination syndromes of  
insect-pollinated plants in an alpine meadow. Ecological  
Research 1(1): 83-95.



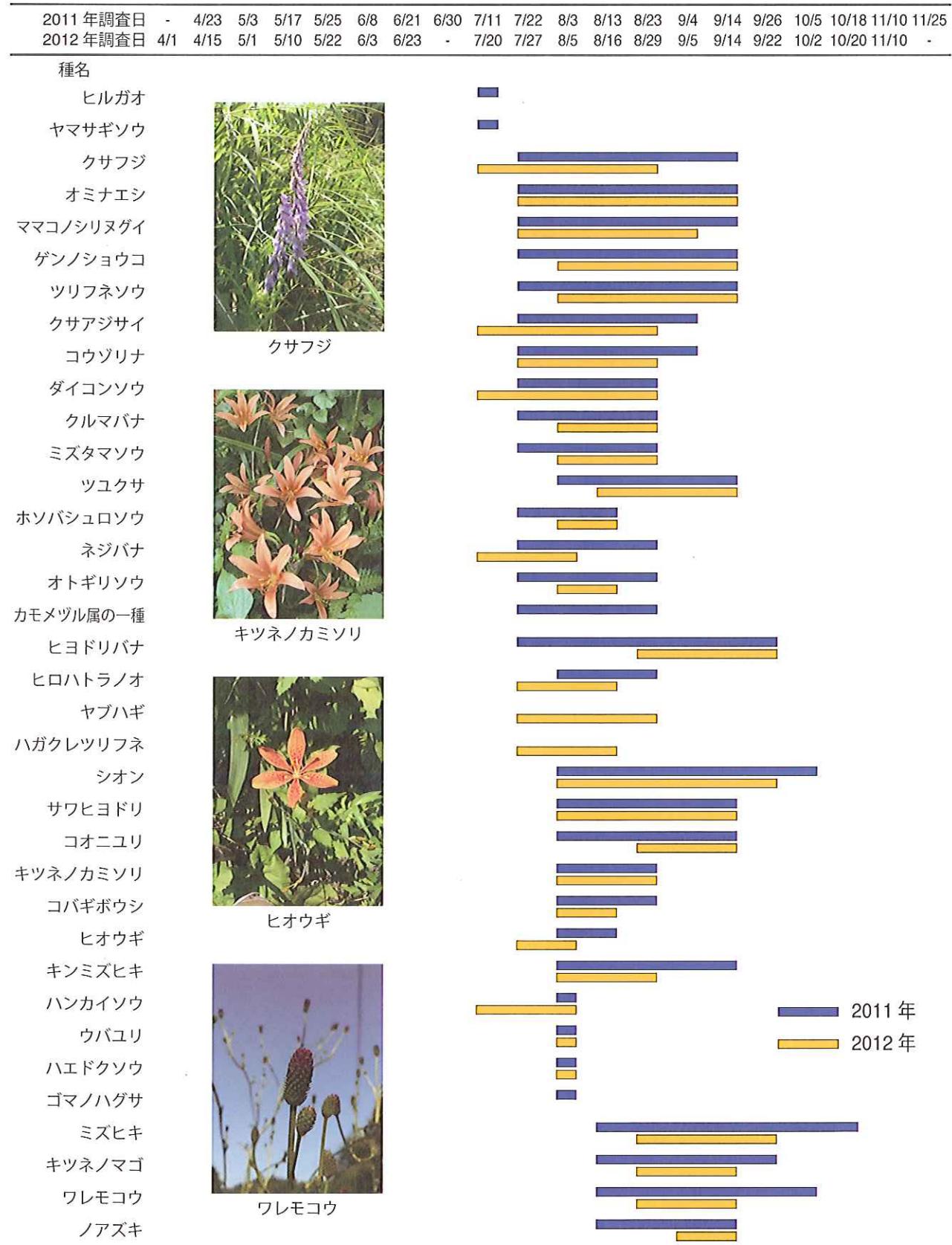
付図1. 花咲盛における植物の開花フェノロジーと代表的な植物。



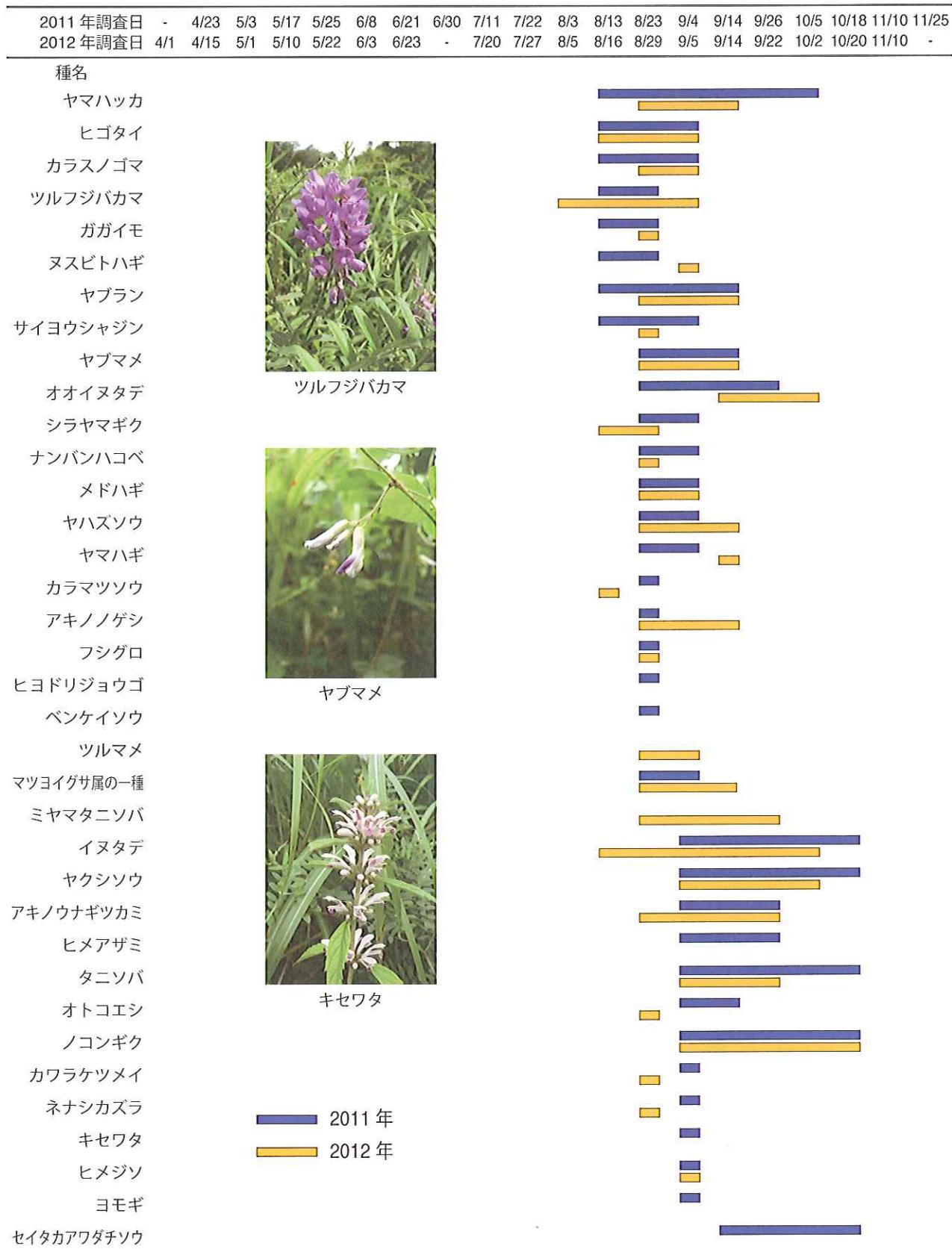
付図1. 花咲盛における植物の開花フェノロジーと代表的な植物（続き）。



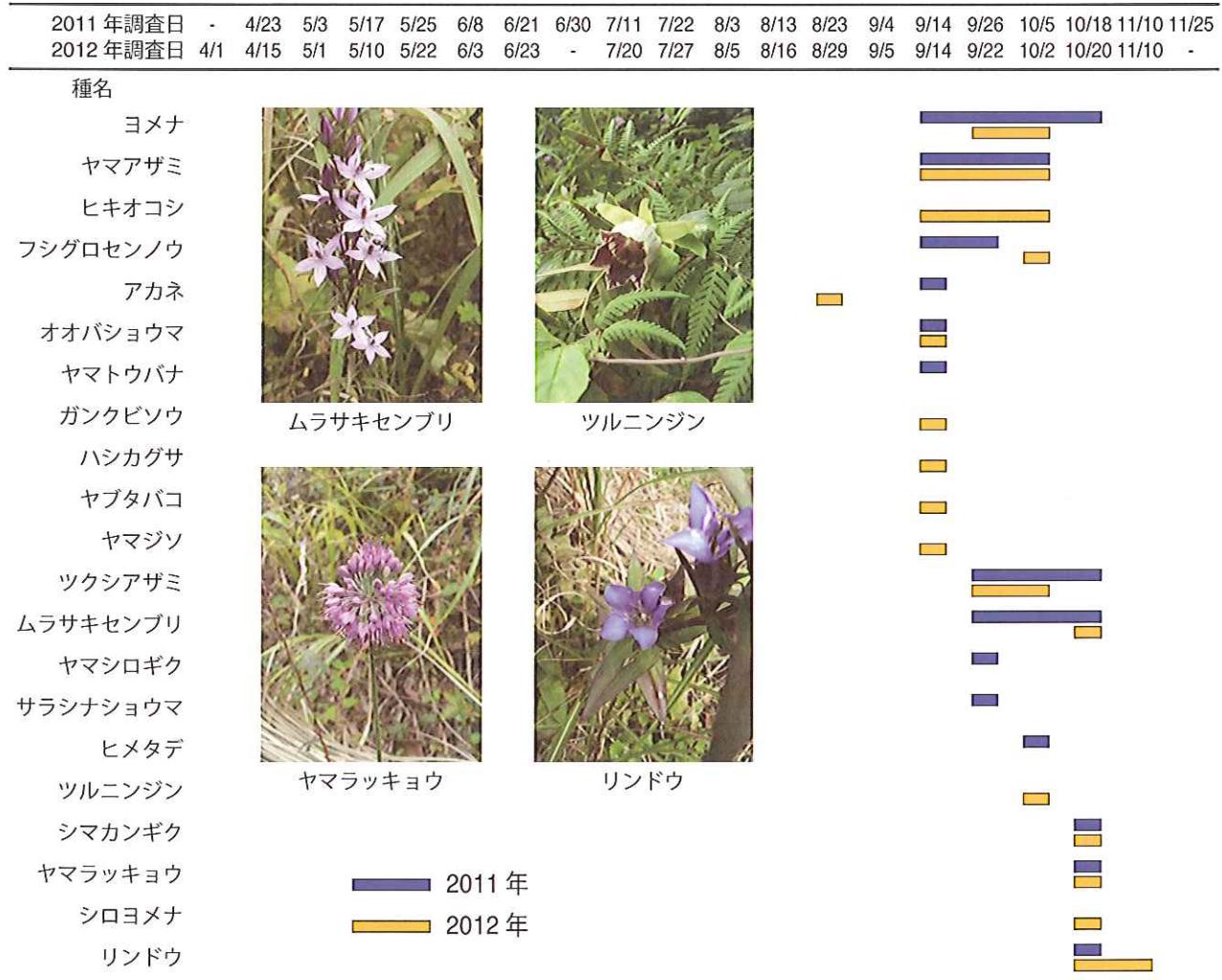
付図1. 花咲盛における植物の開花フェノロジーと代表的な植物（続き）。



付図1. 花咲盛における植物の開花フェノロジーと代表的な植物（続き）。



付図1. 花咲盛における植物の開花フェノロジーと代表的な植物（続き）。



付図1. 花咲盛における植物の開花フェノロジーと代表的な植物（続き）。