

## 1. はじめに

国土交通省は徳山ダムの完成を目途に流下能力を増加させるため平成 12 年度から揖斐川中流部で河道掘削工事を行った。この河道掘削工事により攪乱された立地からタコノアシ、ミゾコウジュ、カワジシャ、ミクリなどの希少植物が現れた。環境庁の絶滅危惧種に掲載されている、ユキノシタ科タコノアシ属タコノアシ（図 1）は、古来からの河川環境を反映する指標植物として絶滅危惧植物に認定された。よって、タコノアシが長期的に保全される環境を作ることは他の植物を長期的に保全することにつながる。タコノアシ群落は攪乱された裸地に出現し、遷移が進むにしたがって帰化植物など競争力の強い植物に占有され個体数が減少するが、新たに形成された裸地に侵入することにより復元する繁殖システムをもっている。

しかし、攪乱の少なくなってきた現在の河川では、十分な個体数が維持できず遺伝的多様性が失われやすい。遺伝的多様性が低い集団では、近交弱勢の発現、異系交配弱勢の発現、進化的適応能力の欠如、集団有効サイズの減少、不均一な姓比、人口学的変動、ボトルネック効果などの遺伝的障害が働くことが分かっている。つまり生物群集の保全のためには、遺伝的多様性、また遺伝子流動などの集団遺伝学的パラメータの調査が必要である。

そこで本研究では、河道掘削工事により出現したタコノアシを採集してアイソザイム分析を行った。集団ごとの遺伝子多様性、集団全体、集団内での遺伝子多様度、遺伝的分化の度合い、および集団間での遺伝的距離を求めることによりタコノアシの分化様式、遺伝子流動を明らかにする。タコノアシの生活史、

繁殖形態を調査し、実際にどの程度種子供給できるのかを明らかにし、どのように河道掘削工事を行うのが河岸植生の保全にとって有効的なのかを検討する。

## 2. タコノアシの遺伝的解析

### 2-1 材料と方法

本研究では、平成 12 年度～平成 14 年度に国土交通省が行った揖斐川中流部の河道環境の整備工事によって攪乱された立地に形成されたタコノアシ群落および野生群落から、それぞれ 30 個体ずつ採集した（P12, P13U, P13L, P13MR, P13UR, P14U, P14L, Wildness）。採集した個体は、それぞれ葉を 1 枚ずつ抽出し、電気泳動解析をおこなった。泳動終了後、17 酵素種の染色を行い、それぞれについて遺伝子型を決定し、それを用いて集団遺伝的解析を行った。



図 1. ユキノシタ科タコノアシ属  
タコノアシ (*Penthorum chinense Pursh*)

## 2 - 2 結果

多型遺伝子座の割合  $P$ ，遺伝子座あたりの対立遺伝子の平均  $A$ ，個体群内の遺伝子多様度  $H_I$ ，集団内の遺伝子多様度の期待値  $H_S$ ，集団全体の遺伝子多様度の期待値  $H_T$  はすべて昨年度より大きい値となった（表 1）。また，各個体群の部分集団内近交係数  $F_{IS}$  は 0.186 と小さい値を示した。個体数の減少した P12 では，固定指数  $F_{ST}$ ，全近交係数  $F_{IT}$  で大きな値が得られた。また遺伝子分化係数  $G_{ST}$  も表 2 に示す。

遺伝的距離  $D$  について，近隣結合法（NJ 法；Saitou and Nei, 1987）による系統樹を図 2 に示す。

表 1 . タコノアシ各群落の  $P$ ,  $A$ ,  $H_I$ ,  $H_S$ ,  $H_T$

個体群	$P$	$A$	$H_I$	$H_S$	$H_T$
P12	0.538	2.385	0.220	0.210	0.487
P13U	0.769	2.385	0.272	0.286	
P13L	0.923	2.615	0.282	0.286	
P14U	0.769	2.846	0.216	0.343	
P14L	0.692	2.538	0.233	0.334	
P13UR	0.692	2.154	0.224	0.383	
P13MR	0.846	2.385	0.328	0.413	

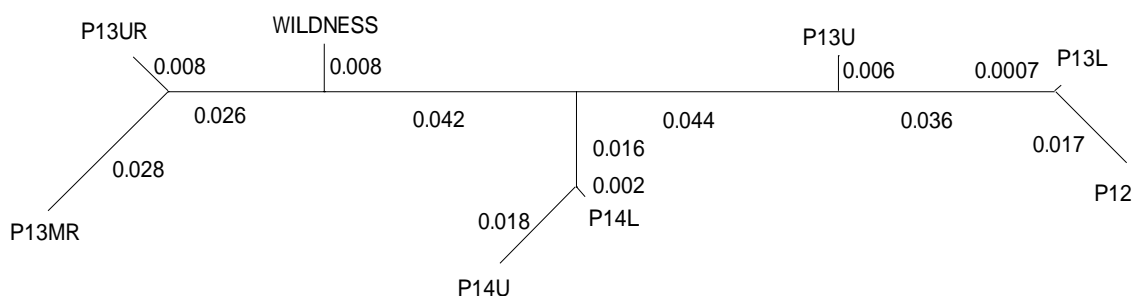
近交係数  $F$  値についてハーディ・ワインベルグ平衡との一致の程度について  $\chi^2$  検定をおこなった。その結果，全ての群落で酵素多型遺伝子座の有意差が認められた。これより，河道掘削工事により出現したタコノアシ群落は，部分集団内で任意交配が行われていると推測できる。

全集団が任意交配をおこなっているとしたときの平均ヘテロ接合頻度を表す  $H_T$  は 0.487 という値を得た。 $H_T$  という量は，すべての部分集団をいっしょにプールして，任意に交配させた場合のヘテロ接合性をあらわす。つまり，集団が分断化していなければ， $H_T$  と  $H_S$ （部分集団が任意交配をおこなっているとしたときの平均ヘテロ接合頻度を表す）の値に顕著な差がみられないこととなる。今回調査したタコノアシ群落では， $H_T$  と  $H_S$  の値に顕著な差がみられたため，タコノアシ群落では集団間分化が進んでいるものと考えられる。

また， $F_{ST}$  は 0.339 となり，非常に高度な分化が起きていることを示した。

集団の遺伝的分化の程度を比較するのに遺伝的距離という尺度がある。今回，調査したタコノアシ群落では，遺伝距離  $D$  は 0.010 ~ 0.108 と非常に大きな値を得た。また，河道掘削工事により復元したタコノアシ群落と野生群落の遺伝的多様性も異なっていることが明らかにされた。

今回対象とした埋土種子も，遺伝子の多様性が高いことが明らかになった。



## 2 - 3 考察

### 3. タコノアシの個体群生態

#### 3-1 開花・種子供給

平成 16 年 8 月 16 日から 10 月 12 日の間、タコノアシ 32 個体の開花・種子供給の様子を計測した。今回計測期間中に多くの台風が発生し、個体サイズの小さいものは、花序が流されてしまったり茎がおれてしまったり大きな被害を受けた。しかし、破損した多くの個体は再生し、少ない数だが結実した。

今回の計測で、タコノアシは 1 個体あたり約 1 万 5 千個の種子を生産することがわかった。しかし、たくさん種子が散布されてもその上に土が堆積したり、水際から離れてしまった種子は何らかの攪乱がない限り発芽することは難しい。

果実をつける場所による種子数の差はなかった。開花期と 1 個体あたりの種子数の関係を見てみると、開花時期が早いものほど種子生産量が多かった。

#### 3-2 ポリネーター

平成 16 年 8 月 2 日から 9 月 21 日の間、抽出したタコノアシの個体に訪れるポリネーターを調査した。1 回の計測は 10 分から 2 時間で、1 個体の開花数、訪花昆虫、訪花時間、滞在時間を調査した。

種子生産を健全な状態に保つ、すなわち他殖で遺伝子多様度を保つためにはポリネーターの存在は欠かせない。タコノアシの開花期にポリネーターを調査した結果、たくさんの昆虫が飛来していることが分かった。

季節と 1 個体 1 時間あたりのポリネーター滞在時間の関係を見てみると、開花中期が一番長かった。また、雨の日でも風が強くなければポリネーターは確認できた。逆に晴れていても風が強いとポリネーターの飛来回数は少なかった。

開花数が多くてもポリネーターは 1 つの花にしか滞在しないことが多かったため、ポリネーターにとって開花数は重要な選択要素になっていないのかもしれない。そうであれ

ば、開花数が少なくても、ポリネーターは飛来し、花粉を運んでくれるだろう。ポリネーターを失わないためには、周辺環境が重要な要因になってくる。

#### 3-3 自家和合性

抽出したタコノアシに袋かけをすることにより他家受粉を防ぎ、自家受粉のみを行うようにする。平成 16 年 8 月に 33 個体袋掛けを行った。結実を確認し平成 16 年 10 月に種子を採集する。1 個体につき 10 個の果実を無作為に抽出し、果実内に種子が生産されているかを調べた。

台風 22 号の影響で 7 個体だけの回収となった。5 個体は 10 個すべてに種子が生産されていたが、残りの 2 個体には 9 個と 6 個しか生産されていなかった。しかし、7 個体すべてに種子が生産されていたことよりタコノアシは自家和合性があるといえる。

#### 3-4 個体数推移

各群落でのタコノアシの個体数を計測した。地下茎が同じと思われる個体は、同一個体とみなしカウントした。結果を表 3 に示す。

各群落の個体数は、年々減少している。共通していえることは群落が出現してから 1 年目は個体数を維持している。しかし、2 年目には約 10 分の 1 になり、3 年目にはほぼ消滅してしまう。平成 12 年度掘削箇所群落では、春には 16 個の実生が確認された。しかし、成長が遅く、繁殖活動が行われずに死亡した。

集団の有効なサイズが分かれば、掘削面積などを広げるなど個体数維持の対策をとることができるが、少ないデータで推測することは危険である。しかし、2 年目には約 10 分の 1 になる個体数が平成 13 年度下流部掘

表 3. タコノアシ各個体群の個体数推移

観測年度	個体群								
	P12	P13U	P13L	P13MR	P13UR	P14U	P14L	P15	
H13	400								
H14	400	300	100	500	50				
H15	48	300	100	500	50	980	800		
H16	0	42	35	467	25	980	800	19	

削箇所群落では維持されていることから、500 という個体数は集団の有効なサイズの 1 つの目安となるのではないか。

### 3 - 5 発芽率

シャーレに蒸留水で浸した濾紙（東洋濾紙(株) #2）を敷き、1 個体につき 50 個の種子を散布した。種子は常に冠水状態に保ち、15 で 10 時間、20 で 14 時間の変温状態にし、光をあて、インキュベーターで保管した。実生は小さく、かたまって芽生えるため数えることが出来なかったため、個体別に発芽するかを調べた。全体の 52% で発芽が確認された。つまり、あまり適した条件でなくても約半分の個体は種子により子孫を残すことができるということになる。

### 3 - 6 自殖率

平成 15 年に得た葉（実生の親個体）と、実生を用い、電気泳動解析をおこなった。これにより得た酵素多型より自殖率を求めた。これまでタコノアシは自殖植物であるといわれてきたが、一番高い自殖率は、平成 12 年度掘削箇所でも 0.088 であった。ポリネーターの飛来も多数確認されたことより、タコノアシは他殖植物であると言える。しかし、各群落での近交係数は年々大きくなっている。

近交係数が大きくなるのは、自殖によってではなく、群落のサイズが小さくなっていることにより、他殖しても近親間の交配が起きているためと推測される。

表 4 . タコノアシの自殖率

遺伝子座	個体				
	P12	P13-1	P13-2	P14U-1	P14U-2
mdh-1	0.000	0.006	0.068	0.025	0.000
mdh-2	n	n	n	n	n
pgi-1	0.207	n	0.071	0.029	0.055
pgi-2	0.023	0.032	0.035	0.026	0.027
pgm	n	n	n	n	0.008
acp-1	0.200	0.000	n	n	0.098
acp-2	0.065	0.000	n	n	n
me	0.033	n	0.050	n	0.020
平均	0.088	0.009	0.056	0.027	0.035

nは検出されず

## 4 . まとめ

今回調査対象とした群落では、周辺環境が大変良好であったため、多くのポリネーターが飛来した。他殖をしているために高い遺伝子多様度が保たれていることが分かった。しかし、自然遷移のために個体数は減少し続けている。個体数の減少が著しい箇所では、水域と陸域の二極化が進み、エコトーン（移行帯）の面積が減少していた。水面 ±0 の条件がタコノアシの発芽に最も適しているため、発芽する確率が低いと考えられる。

タコノアシの個体数を維持する掘削方法としては、掘削面積を増やすことよりも、エコトーン面積を多く創出することが有効的といえる。掘削は、種子流下による生育範囲の拡大を期待し、上流側から行うことが望ましい。また、時間の経過とともに競争力の強い植物が占有してしまい、群落が消滅してしまうので 4 年間隔で攪乱をすることが望ましい。定期的な攪乱は、遺伝子多様度の維持や、複数の種の共存に効果が期待できる。

タコノアシは、これまで全国各地の河川改修工事の計画地で確認され、工事による影響を受ける可能性が高いとして、問題となっていた。しかし、タコノアシが生育している場所であれば、その土壌内には種、遺伝子多様度の高い埋土種子集団が形成されている。その種子が含まれた土壌を有効に利用すれば、植生回復に大きな期待が持てる。コンクリート護岸で河原を狭める、上流にダムを作る、河原にグラウンド、ゴルフ場、園芸植物の花畑を作るような工事であれば河岸植生に大きなダメージを与えるが、まきだした土壌を有効に利用すれば、河岸植生にプラスの影響を与えることも少なくない。河道掘削工事イコール自然破壊ではなく、工事の手法や、周辺の環境も考慮して行えば自然との共存も可能なのではないか。

指導教官 富永晃宏 教授  
増田理子 助教授