遺伝解析と流況分析を用いた ヤナギ類の侵入・定着機構の解明

ELUCIDATION OF THE INVASION AND FIXATION MECHANISM OF SALIX SPECIES BY GENETIC AND FLOW REGIME ANALYSIS

池田茂¹・對馬育夫²・片桐浩司³・大石哲也⁴・萱場祐一⁵

Shigeru IKEDA, Ikuo TSUSHIMA, Koji KATAGIRI, Tetsuya OISHI and Yuichi KAYABA

¹正会員 工修 土木研究所 水環境研究グループ (〒305-8516 茨城県つくば市南原1番地6)

²非会員 工博 土木研究所 水質チーム (〒305-8516 茨城県つくば市南原1番地6)

³非会員 農博 土木研究所 河川生態チーム (〒305-8516 茨城県つくば市南原1番地6)

⁴正会員 工博 土木研究所 自然共生研究センター (〒501-6021 岐阜県各務原市川島笠田町無番地)

⁵正会員 工博 土木研究所 河川生態チーム (〒305-8516 茨城県つくば市南原1番地6)

In recent years, the excessive growth of trees such as *Salix* species after river channel excavation has posed negative effects on flood control and the river ecosystem, creating another challenge for river management. In this study, we investigated how *Salix chaenomeloides* may invade and take root in the Ibi River by conducting genetic and flow regime analysis, based on data and information accumulated for ten years after the excavation and research on the current conditions of vegetation in the river channel. The study found that fast flow velocity due to high water levels in the river may allow *Salix chaenomeloides* at farther upstream points to travel to excavation points.

Key Words: *Salix species, invasion mechanism, genetic analysis, flow regime analysis*

1. はじめに

全国の数多くの河川で、河道内でヤナギ類などが過剰に繁茂した樹林化が進行している。樹林化は、河積の減少による洪水時の流下能力の低下など治水上及び礫河原の減少や河道内の氾濫原の占有による生物多様性への悪影響など環境上から課題となっている。このような中、数多くの直轄河川では、流下能力の確保のため及び河川環境の再生、保全のため河道掘削や樹木伐開が行われている。河道掘削後、裸地や礫河原の状態であったものが、時間が経過すると、ヤナギ類など樹木の過剰な再繁茂が目立つところが存在する。しかし、河道掘削後、ヤナギ類がどこからどのように掘削箇所へ侵入・定着するのかについては十分に明らかにされていない¹⁾。

ヤナギ類の特性として、軽量で綿毛の種子を持つことで風や流水(河川)を通じて広域散布を実現し、水分の存在など好適な生育地に到達すると素早く発芽し生長する^{2,3)}。反面、ヤナギ類の種子は短い寿命(2週間ほどは高い発芽率を有する)である²⁾。ヤナギ類は、生長が早いだけでなく樹齢2~3年で生殖を開始する²⁾。

掘削箇所において、供給源となる上流区間から河川を経由して冠水により、ヤナギ類の種子が侵入・定着することが想定される^{4,5)}。流水散布は河川の流れによって行われるため、移動している小型で軽量のヤナギ類の種子それ自体を目視や遠隔計測機器により追跡することは難しい^{3,4)}。また、ヤナギ類の特定は一般的に葉や樹皮で行われるため、流下して侵入・定着した種子を即座に特定することは難しい⁴⁾。一方、遺伝解析は、遺伝的多様性や遺伝的距離を明らかにし、生物種の空間的な交流及び個体の侵入起源について推定することが可能である⁶⁾。

そこで、本研究は、河道掘削後、ヤナギ類がどこからどのように掘削箇所へ侵入・定着するのかについて解明するものである。高水敷の切り下げ等河道掘削を実施した木曽川水系揖斐川をケーススタディとして、河道掘削後概ね10年間に着目し風向・流況・地形・植生資料解析、ヤナギ類の現地調査・葉採取等を行った。種子の侵入・定着時の流況に着目し、掘削箇所及びその上流区間について遺伝解析を行いヤナギ類の遺伝的多様性を個体間や地区間で比較検討した。種子の風散布を考慮し揖斐川東側の長良川、木曽川、及び地域間での遺伝子型の相違を把握するため霞ヶ浦について遺伝解析を行った(図-1)。

図-1 総括位置と風向図

図-2 揖斐川の河床勾配と河川縦断位置図

図-3 万石の年最大流量と掘削年度
(万石の河道整備流量3,900m³/s : H14. 7月洪水対応)

図-4 万石観測所の時刻水位ハイドログラフ
(上 : H13~19, 下 : H18~24)

2. 研究の方法

(1) 調査地の概要

調査地の揖斐川は、幹川流路延長121km、流域面積1,840km²の一級河川である。平成（以下、Hと略称する。）14年7月洪水では万石観測所（KP40.6km）において昭和50年8月の観測史上最高に迫る水位を記録した。掘削区間は、KP32～38kmに位置し、セグメント2-2に区分される。H13,17,18年度、高水敷を切り下げる河道掘削が行われた。3地区（図-1）の掘削高はH1～11年の万石観測所の水位データから得られた渴水位、低水位、平水位、豊水位の平均をもとに設定された。3地区の掘削完了工期は共通して年度末3月であった。河道掘削前のジャヤナギ-アカメヤナギ群落（高木林）の分布から、揖斐川KP50km地点、根尾川KP2km地点までを調査区間とした。この区間には床固等河川横断構造物が5箇所が存在した（図-1、図-2）。また、ヤナギ類の種子散布時期は揖斐川の実態を踏まえて4/1から6/30とした。H13～24年の期間、調査地に近い大垣観測所の4～6月期に最も多かった風向は西北西であった。西を加えると4～6月期の月別で92, 92, 75%であり、調査地の揖斐川を右岸から左岸へ横断する風向が卓越した。風上に相当する揖斐川右岸側の大垣市は、市街地と農地が混在しておりヤナギ類の繁茂は確認できなかった。岐阜観測所の4～6月期においては、北西、西北西、西からの風向が卓越した（図-1）。

(2) 資料解析

資料解析には、水文水質データベース、河川水辺の国勢調査、定期縦横断測量、気象庁関係資料を用いた。H13～24年の期間、万石観測所の年最大流量は、H14年7月が最も大きかった（図-3）。また、掘削区間は大きな流入支川がなく、堤間幅が400m程度、低水路幅が200m程度からなる川幅が根尾川合流点付近から連続している。このため、万石観測所のH13～24年4～6月期の時刻水位ハイドログラフを河道掘削、河川水辺の国勢調査の実施年を勘案して二期に分けて作成した（図-4）。H16,18,22,23,24年4～6月期に水防団待機水位に達する洪水が発

生した（図-4）。H13～24年の期間で、H18年4～6月期の平均水位が最も高かった（表-1）。ヤナギ類の種子散布時期に着目し、H1～11年の平均の渴水位、低水位、平水位、豊水位から、H13～24年4～6月期の3地区への冠水状況を推定した。3地区から上流区間までの中間に位置する万石観測所について、マンニング式を用いて河川の流速を算出し、ヤナギ類の種子が3地区まで到達することができる上流区間の範囲を推定した。

H14,17,20,25年度の定期縦横断測量から、3地区の堆積形状、個体の位置、河床勾配を把握した。H14,19,24年の河川水辺の国勢調査の植生図から、揖斐川及び長良川、木曽川について、ジャヤナギ-アカメヤナギ群落の河川縦断方向の分布を把握した。植生図と3地区の掘削範囲を重ね合わせて植物群落別の地被面積を把握した。

表-1 万石の4～6月期の各年平均水位比較表
(H13～24年：T. P. m)

	4～6月期平均		4～6月期平均	
平成13年	4.32	平成19年	4.07	
平成14年	4.25	平成20年	4.34	
平成15年	4.47	平成21年	4.07	
平成16年	4.68	平成22年	4.51	
平成17年	4.18	平成23年	4.59	
平成18年	4.75	平成24年	4.60	

表-2 個体の侵入・定着年とサンプル数 (n=92)

調査地	距離標 (km)	侵入・定着年** (カッコ内の数字はサンプル数を示す)				サンプル 数	
		～H10	H11～15	H16～20	H21～		
揖斐川 (上流区 間)	No.9	1.4*	H4(1), H7(1)		H16(1), H17(2)	5	
	No.8	49.9	H6(1), H8(3)	H11(1)	H16(1)	H21(1)	7
	No.7	48.3		H11(1), H15(1)	H16(1)		3
	No.6	45.7	H10(1)	H14(1)	H18(1)		3
	No.5	44.2		H14(1)	H20(2)		3
	No.4	39.7	H3(1),H4(1),H7(2)				4
	No.3	39.7	H8(2), H10(1)	H11(2)			5
	No.2	37.2	H6(2), H8(1)	H15(1)	H16(1)		5
	No.1	34.2	H9(1)	H11(1)	H18(1), H19(2)		5
小計		18	9	12	1	40	
揖斐川 (掘削区 間)	A地区	36.8		H14(1), H15(2)	H16(3), H20(1)	H21(2), H22(1)	10
	B地区	32.6			H18(5), H20(1)	H21(1), H22(1)	8
	C地区	36.4			H19(3)	H21(1), H22(2)	6
小計			3	13	8	24	
木曽川	56.0	H8(3), H9(2)	H11(3), H15(1)				9
長良川	50.4				H20(1)	H23(1)	2
	48.3				H18(2), H19(3)	H21(3)	8
霞ヶ浦							9
総サンプル数						92	

*No.9は根尾川に設置。距離標は根尾川のものを示す。

**アカメヤナギの侵入・定着年については年輪調査によって判定した。

(3) 現地調査

現地調査は、H26年9～12月、H27年4～5月に実施した。揖斐川の調査区間に広く分布しているアカメヤナギを調査対象とした。掘削された3地区では、掘削域の中央部となるよう、A地区はKP36.8km側線、B地区はKP32.6km側線、C地区はKP36.4km側線をそれぞれ調査対象とした(図-1)。上流区間では、河道掘削前から存在し繁殖可能な個体²⁾に焦点をあて、ジャヤナギ-アカメヤナギ群落(高木林)の河川縦断方向の分布、5箇所の床固の位置を勘案して、9つの調査地区を選定した(図-1、図-2)。長良川、木曽川では、アカメヤナギの高木林が繁茂する最上流地点である長良川KP48.3～50.4km付近、木曽川KP56.0km付近を調査地区とした(図-1)。また、霞ヶ浦では、中岸18.5km、左岸22.6km、恋瀬川流入部の3つの調査地区を選定した(図-1)。

揖斐川で64(12地区)及び長良川で10(1地区)、木曽川で9(1地区)、霞ヶ浦で9(3地区)の計92サンプルのアカメヤナギの葉を採取(表-2)し、後述する遺伝解析でそれぞれの近縁性を比較した。また、霞ヶ浦を除く調査地区の48個体について、年輪(樹齢)、胸高直径、樹高を計測し、各変量間の関連性について相関分析を行った。各調査地区では、アカメヤナギの侵入・定着時期と繁茂状況を把握した。また、種子散布の状況、河川

表-3 本研究で用いたプライマー⁷⁾

Locus	Primer sequences (5'-3')	Repeat motif	Predicted product size (bp)	Accession No.
SB24-F	ACTTCAATCTCTCTGT	[TG] ₂ AG[TG] ₃ AG[TG] ₃	167	AF442691
SB24-R	ATTCT CTATTTATGGGTGGT CGATC			
SB88-F	TATTGCTTTGATGGCG	[ACCGCC] ₃ ACCGC	110	AF442698
SB88-R	ACTGC CAGCAACGGAAATAG CAACAG			
SB201-F	CCTCTTTTCTATTGT	[CT] ₄ CC[CT] ₃ [CA] ₂₂	212	AF442706
SB201-R	GGTCT GGCATGTATTTTACT CCAAC			

へ落下した種子の挙動と流下状況を調査した。

(4) 遺伝解析

アカメヤナギの遺伝子流動性を把握するため、SSR(Simple Sequence Repeat)を用いた遺伝子多型解析を行った。SSRは生態遺伝学的研究に最も広く用いられている手法であり、個体群内に生育する各個体識別が可能である。採取した92サンプルの葉から抽出されたDNAを用い、PCR増幅(TaKaRa PCR Amplification Kitを使用)を行った。PCR増幅にはBakerら⁷⁾が近縁種で設計したプライマーを用いた(表-3)。増幅産物を濃度が均一になるようにそれぞれ混合し、3130 Genetic Analyzer(Applied Biosystems社製)を用いてキャピラリー電気泳動を行い、それぞれの増幅産物の塩基長を決定した。各アカメヤナギのDNAから得られた遺伝子型データから、各地区の遺伝的関係を明らかにするため、GenAlExを用い地区間の遺伝的距離に基づいた主座標分析を行った⁸⁾。また、GeneClass⁹⁾を用いて、Paetkauら¹⁰⁾の方法により各サンプルが由来する地区の推定を行った。クラスター分析にはエクセル統計を用い、クラスター間の距離計算にはユークリッド距離、クラスター間の結合にはワード法を採用した。

3. 結果

(1) ヤナギ類の河川縦断方向の分布

植生図から、揖斐川上流区間は、長良川(KP48.3～56km)及び木曽川(KP56.0～70km)よりジャヤナギ-アカメヤナギ群落(高木林)の地被面積が大きかった(図-5)。また、現地調査から、揖斐川上流区間ではアカメヤナギの高木林を確認したが、長良川及び木曽川の葉採取した箇所より上流では、アカメヤナギの高木林は確認できなかった。

(2) 個体の侵入・定着時期と繁茂状況

48個体について、年輪(樹齢)と胸高直径、樹高との相関分析を行った結果、年輪(樹齢)と胸高直径($r=0.92$, $p<0.001$)、年輪(樹齢)と樹高($r=0.86$, $p<0.001$)には、それぞれ有意な正の相関が認められた。

年輪（樹齢）と胸高直径、樹高との相関関係が高いことから、A,B,C地区それぞれで掘削域全体を俯瞰するよう胸高直径、樹高を確認したが、A地区はKP36.8km側線の下流側でH14,15,16年に、B地区は陸域全域でH18年に、C地区は陸域でH19年にそれぞれ侵入・定着したと考えられる個体が優占していることを確認した（図-6）。

また、個体数は少ないが、H20,21,22年に侵入・定着した個体を確認した。A地区では、河道掘削後、本川流路側へ陸域が形成され、当該箇所へ侵入・定着した個体を確認した。これらの個体は、本川流路と平行した方向に細く帯状に分布していた（図-6）。B,C地区では、散的に分布している個体を確認した（図-7）。

(3) 種子散布の状況

万石観測所の水位がT.P.4.5～5.0mの下、揖斐川上流区間から掘削区間にかけて行った現地調査から、ヤナギ類の種子が流下していることは確認できたが追跡することはできなかった(写真-1)。河川の流れが分断、滞留する

図-5 ジャヤナギーアカメヤナギ群落（高木林）の河川縦断分布状況（黒 H14、赤 H19、青 H24）

図-6 3地区（掘削域全域）における平成24年の植生面積（池田ほか(2015)からの引用）

図-7 植生断面模式図(C地区)

など連続性が阻害される区間は確認できなかった。水際沿いの種子の侵入・定着状況を観察したが(写真-1)、ヤナギ類の種子を即座に特定することは困難であった。

(4) 河川水位と種子の流下速度

万石観測所について、H20年度測量断面、粗度係数0.027、河床勾配1/1,526（図-2）という条件でマニング式を用いて算出した河川の流速から、種子が上流区間から流下する速度と水位の関係を把握した。万石観測所のH13～24年4～6月期の平均水位の分布範囲は、T.P.3.91～5.01mであった。また、H1～11年の平均の渇水位は、T.P.3.94mであった。これらより、H13～24年の種子散布時期において種子が到達したとき万石観測所の平均的な流下速度・水位の範囲は、0.9m/s（T.P.4.0m）～1.3m/s（T.P.5.0m）と推測された（図-8）。

(5) 遺伝解析

揖斐川及び長良川、木曽川、霞ヶ浦の全92サンプルの主座標分析の結果から、採取したアカメヤナギは、揖斐川、長良川、木曽川に属するもの、及び霞ヶ浦に属するものに大別された（図-9）。

揖斐川の64サンプルを用いたクラスター分析のデンドログラムでは、cut-level20で切断することで、掘削された3地区を含むKP40km下流の個体が多いグループ1～3（45個体）、及びB地区とKP45km上流の個体が多いグループ4（19個体）に大別された（図-10）。グループ1～3それぞれには、掘削された3地区とKP40km下流の個体が多く含まれた。グループ1のB地区の1個体（H18侵入・定着）及びグループ3のC地区の2個体（H22侵入・定着）がKP45km上流の個体と遺伝的に近かった。グループ4には、B地区とKP45km上流の個体が多く含まれた。特に、B地区の1個体（H18侵入・定着）はKP45km上流の個体と遺伝的に近かった（図-10）。

4. 考察

(1) アカメヤナギの空間分布と遺伝的多様性

a) 揖斐川、長良川、木曽川と霞ヶ浦

大垣、岐阜観測所の風向は、H13～24年4～6月期にお

写真-1 種子の（右側が上流）流下（左）と河岸集積（右）

図-8 万石観測所の時刻水位（左軸）と流速（右軸）

図-9 主座標分析

いて、風上の揖斐川から風下の長良川、木曽川へ向かう方向が卓越した（図-1）。H8～12年4～6月期の風向も同様の傾向であった。長良川、木曽川の個体は、揖斐川上流区間KP50km付近と根尾川（No.7,8,9）の調査地区から東南東に位置していた（図-1）。現地調査から、No.7,8,9の個体は、長良川、木曽川の個体の母樹となりうる樹齢²⁾であった（表-2）。また、長良川、木曽川の葉採取箇所の上流には、アカメヤナギの高木林は確認できなかった。このため、揖斐川上流区間KP50km付近と根尾川（No.7,8,9）の調査地区から、種子が風散布により風下に位置する長良川、木曽川へ侵入・定着し、遺伝的に近い傾向となった（図-9）と考えられる。

b) 揖斐川（上流区間と掘削区間）

A,B,C地区に侵入・定着した年の2～3年前の樹齢を有する上流区間及び掘削区間の個体が繁殖可能となることを勘案した遺伝的関係性（H14,15,16に侵入・定着したA地区の個体はB,C地区の個体にとって母樹となる等²⁾）について、A,B,C地区それぞれの個体は、KP40km下流に位置する繁殖可能な個体と遺伝的に近い傾向にあった

図-10 揖斐川のアカメヤナギ遺伝子のデンドログラム

（図-10）。種子がA,B,C地区へ侵入・定着する上流の範囲について、KP40km下流の範囲では種子の流水距離が相対的に短いため、A,B,C地区への侵入・定着が冠水により高頻度で起こったことから、A,B,C地区はKP40km下流（概ね10km圏内）に位置する繁殖可能な個体と遺伝的に近い傾向となったと考えられる。このときA,B,C地区への種子の侵入・定着年がH14～22年と広く分散していたこと（図-10）を勘案して、平均的な流下速度である0.9～1.3m/s（図-8）を採用すると、概ね10km上流に位置する箇所からA,B,C地区まで（約10km間）の種子の到達時間は、2～3時間程度と考えられる（図-11）。

現地調査から、A,B,C地区の陸域で優占しており掘削完了工期と同年に侵入・定着した個体等（A地区はH14とH15,16、B地区はH18、C地区はH19侵入・定着）と、H20,21,22年に侵入・定着した個体は空間的な距離に近い（図-7）ものの、遺伝的に近い顕著な傾向は検出されなかった（図-10中の①、②）。なお、A地区の個体3,6は根系を共有した栄養繁殖（クローン）であった。

(2) 種子散布時期の小洪水がアカメヤナギの侵入・定着に及ぼす影響

A,B,C地区へ侵入・定着した年の内、H15,16,18,22年4

図-11 万石の水位・流速に着目したアカメヤナギ種子の(起点)からの到達推定範囲比較図

～6月期にT.P.6.5mに達する小洪水が発生した(図-8)。4期間の内、H18年4～6月期の平均水位が最も高かった(表-1)。万石の水位がT.P.6.5mのとき流速は1.8m/sであり、この流速を採用すると概ね20km上流に位置する箇所からB地区までの種子の到達時間は、3時間程度と考えられる(図-11)。H18年4～6月期でT.P.6.5m以上となる時間帯は、35時間(4/11～13)、11時間(5/11)、12時間(6/15～16)の3回で計58時間であった(図-8)。万石の水位がT.P.5.0mのとき流速は1.3m/sであり、この流速を採用すると概ね15km上流に位置する箇所からC地区までの種子の到達時間は、3時間程度と考えられる。H22年4～6月期でT.P.5.0m以上となる時間は、7回で計322時間であった(図-8)。これらの時間は、種子散布時期の平均的な流速・水位時、概ね10km圏内に位置する上流の箇所からA,B,C地区まで頻度高く到達する状態と時間距離的に同等であった。このため、上流区間からA,B,C地区までの種子の到達時間から判断すると、小洪水時、KP45km上流の箇所からC地区(H22侵入・定着)、B地区(H18侵入・定着)へそれぞれ到達することが可能と考えられる(図-11)。また、H18年にB地区へ侵入・定着した5個体は、No.8からA地区まで広い範囲に位置する繁殖可能な個体²⁾それぞれと遺伝的に近かった(図-10, 図-11)。以上のことから、河川の流速は低水路内の水位が高いほど速くなり、より上流側遠距離に位置する種子が冠水により掘削箇所へ到達することができる可能性が本研究から示唆された。本研究では万石に着目した簡易な方法で種子の到達範囲や時間を推定したが、今後は上流地区と掘削地区との各地区間それぞれの河川の流速や流下時間は数値解析等を用いて算定する必要がある。

5. まとめ

アカメヤナギの種子の侵入・定着時の流況及び遺伝解析の結果を総合的に解析し、河道掘削後、アカメヤナギがどこからどのように掘削箇所へ侵入・定着するのかについて明らかにした。その結果、河川の流速は低水路内の水位が高いほど速くなり、より上流側遠距離に位置する種子が冠水により掘削箇所へ到達することができる可能性が本研究から示唆された。掘削箇所に新たに成立したアカメヤナギの群落は、主に種子による有性繁殖によって形成されたものであることが示唆された。

今後、ヤナギ類の植生分布や流況、風向などからみた上流区間等周辺流域との関係性を反映した河川整備計画、河川維持管理計画の策定が重要と考える。

謝辞：遺伝解析では、森林総合研究所菊地賢氏に多大なるご協力・助言を頂いた。本研究のとりまとめでは、早稲田大学関根正人教授にご助言を頂いた。貴重なデータを国土交通省木曽川上流河川事務所よりご提供頂いた。資料整理では、水圏科学コンサルタント賀上裕二氏にご協力頂いた。ここに記して謝意を表します。

参考文献

- 1) 尾花まき子, 内田考洋, 辻本哲郎, 知花武佳: 砂礫洲水際への植物種子と土砂堆積過程に関する実験的検討, 河川技術論文集, Vol20, pp.187-192, 2014.
- 2) 崎尾均・山本福壽編: 水辺林の生態学, 東京大学出版会, 2002
- 3) 戸澤宗孝, 木村恵, 上野直人, 加納研一, 清和研二: 河畔性ヤナギ科樹木の種子散布における綿毛の定着適地検出機能 東北大学センター報告19, 2003.
- 4) 林田寿文, 小山康吉, 横山洋, 佐藤圭: 北海道内におけるヤナギ種子の流量と時間的な変化, 河川技術論文集, Vol17, pp.215-220, 2011.
- 5) 池田茂, 片桐浩司, 大石哲也, 原田守啓, 萱場祐一: 河道掘削後の河川氾濫原の変化過程に関する考察, 河川技術論文集, Vol21, pp.247-252, 2015.
- 6) 崎尾均編: ニセアカシアの生態学 外来樹の歴史・利用・生態とその管理, 文一総合出版, P185-198.
- 7) Barker JHA, Pahlisch A, Trybush S, Edwards KJ, Karp A.: Microsatellite markers for diverse *Salix* species. *Molecular Ecology Notes* 3: 4-6, 2003.
- 8) Peakall, R. and Smouse P., E.: GENEALLEX6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6:288-295, 2006.
- 9) Piry S, Alapetite A, Cornuet, J.-M., Paetkau D, Baudouin, L., Estoup, A.: GeneClass2: A Software for Genetic Assignment and First-Generation Migrant Detection. *Journal of Heredity* 95:536-539, 2004.
- 10) Paetkau, D., Calvert, W., Stirling, I. and Strobeck, C.: Microsatellite analysis of population structure in Canadian polar bears, *Molecular Ecology*, 4, 347-354, 1995.

(2015. 9. 30 受付)