

## 植物集団間の自然交雑と隔離に関する受粉生物学的考察〔6〕

 - 2. 集団間の隔離の方法と精度 (その1)  
花粉流動と遺伝子流動の最長到達距離 -

生井 兵治\*

(キーワード) : 花粉流動, 遺伝子流動, 風媒受粉, 虫媒受粉, 自然交雑率

## 2. 集団間の隔離の方法と精度

集団間の自然交雑を防ぐための隔離の方法としては, ①集団の間を距離的に離す距離的隔離と, ②花粉媒介昆虫や風による花粉流動を大幅に防ぐ何らかの障壁を用いる物理的隔離とが主要なものであり, 採種栽培においてはいずれか一方または両方を組合せた隔離方法が必要に応じて用いられる。その他, ③採種圃の外縁に緩衝地帯を設ける受粉生物学的隔離の方法も併用される。

隔離の精度は, 集団間に生じる自然交雑率をいかに低く抑えるかという採種上の最重要課題である。したがって, 距離的隔離については集団間の隔離距離と集団間の自然交雑率との関係が追究されてきたが, 単に隔離距離だけではなく, 採種圃となる隔離集団ならびに他の集団の大きさ(栽培面積あるいは自生面積)が問題となる。複数の集団の大きさの差異と遺伝子流動の方向との関係は単純ではないが, 総じて遺伝子流動の大きさは大きな集団から小さな集団へという方向が逆方向よりも大きくなりやすい(Elstrand 2003)。

物理的隔離については, 小規模の場合には防水性の交配袋や目の細かい網枠が, 中規模の場合には網室が利用される。大規模の場合には集団間で風や花粉媒介昆虫の動きが妨げられるような何らかの物理的隔離すなわち, 大きな林のなかに点々と採種圃場を配置することや, 丈の高いイネ科やキク科などの植物を集団の周囲や間に障壁として植えることなどが行われている。

採種圃の外縁に緩衝地帯を設ける受粉生物学的隔離の方法としては, 採種圃場の外縁の何畦かを栽培するだけで収穫しない番外畦とすること, さ

らには集団間の開花期が同調しないように開花期をずらすなどの処置が施される。

そこで, 第2部では, (1)花粉流動と遺伝子流動の最長到達距離, (2)距離的隔離における隔離距離, (3)わが国の採種圃における集団間の自然交雑に関する実態調査の実例ならびに, (4)距離によらない隔離, という4つの章を設けた。すなわち, 初めに花粉流動と遺伝子流動の最長到達距離という問題を隔離の精度あるいは信頼度との関連で論じる。次に距離的隔離における隔離距離について, ある程度以上に栽培規模の大きい場合を中心に虫媒受粉植物と風媒受粉植物とに分けて, まず国際的な種子貿易に係る採種栽培における各種栽培植物ごとの採種マニュアルに基づく隔離距離を示し, 次にわが国の採種圃における集団間の自然交雑に関する実態調査の実例を示し, さらに距離によらない隔離について紹介する。なお, 遺伝子組換え植物(GM植物)の栽培実験指針についても論じたい。

## (1) 花粉流動と遺伝子流動の最長到達距離

Bateman (1947a,b,c)による風媒他家受粉に関する原著的研究によれば, トウモロコシの梗品種と風下の糯品種との間の自然交雑率が1%になる地点は15mであり, フダンソウ属の同種であるレッドビートと風下のフダンソウの間では隣接した個体の交雑率は10%で, 交雑率が1%の地点は9mであるが, いずれも交雑率が0%となる地点は明らかにできなかった。彼の一連の研究は小規模であるが, ダイコンなど虫媒受粉植物でも同様の結果である。したがって, 虫媒・風媒の別にかかわらず, 花粉流動と遺伝子流動の主要範囲は1~2mであり10~15mで交雑率は1%となるが, かなり離れても1%ほどの交雑率が認められ, 隔離距離をどれだけとれば混交率がゼロになるかを判

\* 元筑波大学農林学系 (Hyoji Namai)

断することは困難である。トウモロコシについては、集団間を500~800m離しても0.2%の自然交雑率であるという報告もある(Salamov 1940, Jones and Brooks 1950による)。

採種栽培では、集団間の自然交雑を防ぐことと異集団種子の機械的混入を防ぐことが最重要課題であるため、種々の栽培植物について花粉流動や遺伝子流動の研究や機械的混入を防ぐ手法の研究が早くから行われてきた。花粉流動や遺伝子流動の研究の多くは小集団に関する調査であるが、実際の圃場における流動距離は花粉源となる集団の大きさに強く依存しており、集団が大きいほど流動距離は長くなる(St. Amand *et al.* 2000)。いずれにしても、他殖性・自殖性や虫媒受粉・風媒受粉の如何にかかわらず、花粉流動や遺伝子流動の限界点を規定する要因は多岐にわたるため、標準的な最長到達距離を特定することは困難である。

そこで、ここでは1)花粉流動距離と遺伝子流動距離を規定する主要因、2)距離的隔離における隔離距離、3)花粉流動や遺伝子流動の限界点を規定する諸要因を論じてから、これまでに報告された事例をできるだけ多く紹介して、この問題の全貌を把握したい。

#### 1) 花粉流動距離と遺伝子流動距離を規定する主要因

生殖的隔離機構が働かず交雑可能な集団間の自然交雑による混交問題は、花粉流動による他家受粉で生じる遺伝子流動が直接的な原因である。花粉流動と遺伝子流動とを同時に調べた結果をみると、花粉源からの距離にともなう流動量の低下率は遺伝子流動で大きく、花粉流動距離が遺伝子流動距離よりも大きい場合が多い(Levin and Kerster 1974)。しかし、花粉流動距離は遺伝子流動距離を予測する有効な指標となる(Raybould and Gray 1993)。受粉様式は主に風媒と虫媒とに分けられるが、厳密には虫媒と風媒を同時に行う植物が多い。花粉流動と遺伝子流動の限界点は、花粉の発生源とその受容体となる両集団の開花期の同調程度や花器特性はもとより、気象、両集団の位置関係ならびに花粉媒介昆虫の種類と量などの外圍環境要因などによって大きく規定されるが、その根底には流体力学的な要因がある。

そこで、ここでは①風媒による花粉流動を規定

する流体力学的な3要因、②風媒による花粉流動を規定する外圍環境要因、③風媒による花粉流動を規定する植生的要因ならびに、④風媒ならびに虫媒による花粉流動を規定する受粉生物学的要因、という4つの項を設けて、風媒による花粉流動を中心に流体力学的要因、天候や気象などの外圍環境要因ならびに地形的要因や植生的要因との関係についてみてみよう。

#### ① 風媒による花粉流動を規定する流体力学的な3要因

風媒による花粉流動は、花粉源が一定であれば花粉の沈降速度ならびに気象条件、植生の状態あるいは建物などの有無や地形に規定される。すなわち、重力、風、上昇気流という流体力学的な3要因によって定まる(Tauber 1965, 1967)。花粉流動は、気象要因や地形その他の環境要因などによって大きく影響を受ける。

**重力:** 重力に基づく花粉の沈降速度は、小さくて軽い花粉の約2cm/秒から大きくて重い花粉の約50cm/秒の間である。重力による花粉流動は花から垂直方向の近傍に集中し、とくに風が弱く上昇気流も起きていない場合に生じる。

**風:** 流動距離を強く規定する風の流れは、土地の植生や地形などに左右され複雑である。空中花粉は風速と風向に強く依存し、幾筋かの乱気流に乗って運ばれることが多く、花卉や葉の上に重力で落下した花粉が再び空中花粉となることも多い。

**上昇気流:** 上昇気流は、気温が上昇した場所で生じ、上昇した空中花粉は風に乗って遠くにまで運ばれ、気温が低下し下降気流に乗れば落下する。

**流体力学的な3要因の動態:** 圃場に開花中の花から放出された花粉が空中花粉として風に乗れば、空中花粉濃度は風下に向かって地面に平行した位置が最も高いが、空中花粉は拡散する雲のように平面的に広がりながら地面や植物や建物などに落下し、一部が受粉花粉として機能する。一方、放出花粉が対流の上昇気流に乗れば、20~30分間も上昇すると当初は直径1~3kmであった対流は1~2kmも上空に巻き上げられ直径5~10kmに広がり、局地的な空中花粉として数時間は留まる。このときの上昇速度は0.5~1.5m/秒で、水平

方向の拡散速度は0.5~1.0m/秒である (Hardy and Ottersten 1968). このように、空中花粉の動態には重力、風、対流の3要因が大きく関与するが、花から空中に放出された花粉の多くは地表に近い高さで風に乗って運ばれる (Ludlam 1967).

**空中花粉の動態**：花粉が高い稔性を維持して寿命があるかぎり、花粉流動距離と遺伝子流動距離はより遠くにまで及ぶことになる。しかし、夜間には気温の低下によって下降気流が生じるため、この下降気流に乗った空中花粉は浮遊力の大きい小粒花粉を含めてすべてが夜間に落下するので、このような状況下の空中花粉は本来的には長命だとしても現実には1日しか受粉に供されない場合が多い (Stix and Grosse-Brauckmann 1970). したがって、基本的には空中花粉が受精力を保持した花粉流動距離の限界は、日中に風速5m/秒の風が3~6時間吹いたとして50~100kmである。上昇気流に乗った場合には、空中花粉は速やかに8~12km上空にまで達し、25~50m/秒の風に乗る数時間の間に花粉流動は数百kmにも及ぶことになる (Mandrioli *et al.* 1984). 関連して、生垣など植え込みと植え込みの間や建物と建物の間など各種構造物の間では、流体の法則にしたがって障壁の間が狭いほど風速が速くなる。生垣や木立ちの間隙を高速で通り抜けた風は、幾筋にも分岐して風速を弱めるため、ここで空中花粉は落下する。この種の研究は遅れているが、地形的・植生的構造物は場合によって花粉流動の量や距離を高める可能性があるので注意を要する。

## ② 風媒による花粉流動を規定する外圍環境要因

風媒による花粉流動を規定する上記の流体力学的な3要因以外の外圍環境要因には、天候、気象 (気温、日射、空気湿度など) と地形などがある。

**天候・気象**：花粉流動と天候や気象との関係では、強い雨の日や空気湿度の高い日には花粉流動は、晴天の日や空気湿度の低い日に比べて著しく減少し、流動距離の限界点も短い (Scott 1970). 風が吹き抜ける際の地表の状態と空中花粉が地表の物体や地面に付着する割合との間には密接な関係があり、湿った地表を流れる風は乾いた地表を流れる風に比べて空中花粉が排除されやすく花粉流動量を3~10倍も減少させる (Chamberlain and

Chadwick 1972). たとえば、穏やかな日の昼間の湖上では、空気が冷えているので下降気流が生じるため、空中花粉は湖面に落下してしまうという具合である。また、平坦な地表と凸凹の激しい地表とを比べると、空中花粉は後者の場合に排除されやすく、とくに丘陵地では風が植生などに接する割合が高いので、風が吹き抜けやすい窪地よりも排除されやすい (Dupont 1985). なお、天候や気象 (風を含む) は、花粉媒介昆虫の行動にも大きく影響し悪天候や強風は花粉流動を著しく減少させる (Faegri and Pijl 1979, Free 1993).

**地形**：風媒による花粉流動を規定する地形的要因には、風向に直角な丘、連なった丘陵あるいは傾斜地の断崖、溪谷などがある (Oke 1987). 風向に直角な丘では、その風下側に風速が弱まり花粉流動の少ない区域ができる。風向に直角に連なる丘陵または山並みでは、風の流れをまとめて上昇させるので、その風下側には風速が弱まり花粉流動のいっそう少ない区域ができる。傾斜地の断崖では、下ってきた風は渦巻きとなってすぐに下降するので、花粉流動の少ない区域は狭い範囲に限られる。この場合の風下に生じる渦流の強さは、傾斜地の角度と断崖の大きさによる。渦流がもっとも強くなるのは聳え立った断崖絶壁であり、こうした地形では風上からの風の流れが突然に広く深く拡大されるので、風下の渦巻く旋風の下側には風速が弱まる区域ができる。したがって、傾斜地の断崖絶壁では、風上に滞留していた空中花粉がたくさん落下する可能性が高く、とくに傾斜地の峰や絶壁の近くに花粉源が存在する場合には、風下にあたる絶壁の下方に高密度の花 pollen 流動が生じ、大量の花 pollen が落下することになる。溪谷とくに北から南に流れる深い溪谷では、穏やかな晴天の日には昼間は地表が暖められるため溪谷の両側に向けて逆旋風として上向きの風が吹き川面には風が下降するが、夜間には地表が冷えるため昼間とは逆の対流が生じることになる。したがって、昼間には溪谷に面した棚田や段々畑に植えられた花粉源から放出される空中花粉は、対流に乗って上昇したあと下降しながら濃縮され、溪谷添いの中心部に大量に落下する。したがって、隔離採種を行う場合はもちろんのこと、一般的な種子生産を行う場合でも、集団間の風媒による自

然交雑を防ごうとする際には、ここに示したような地形的要因を十分に考慮する必要がある。

③風媒による花粉流動を規定する植生的要因  
生垣や樹木などの植え込みは、花粉源から風下への花粉流動を2つの作用によって遮るので、花粉流動の物理的障壁として一定の効果がある。すなわち、風は生垣や樹木などの植え込みに当たれば上向きに流れの方向を変えたとともに、植え込みの合間をぬって濾過されるので、風下には花粉流動量の少ない区画が生じるからである。

この場合、植え込みの障壁としての効果は、丈の高さや幅や栽植密度によって異なり、丈が高く幅が広く栽植密度が緻密なほど大きい。ただし、植え込みの幅が狭いと、一度濾過されて葉や枝に付着した花粉が後に強風によって再び空中花粉となり植え込みの風下に飛散することがある。

幅の狭い植え込みでは、植え込みの高さの3~5倍の長さに相当する風下側が風上側の風速の30%以下となるのが一般的である(Kittridge 1948)。しかし、幅の広い植え込みでは、植え込みの高さの10~30倍もの長さに相当する風下側が花粉流動量の少ない区画となる(Gloyne 1954)。これは、地上1~数mの高さを流れてきた風が障壁となる植え込みにぶつかり乱気流となって舞い上がり、植え込みを越えて渦巻きながら徐々に下降して元通りの風の流れに戻るまでの間の距離が、風下側で花粉流動量の少ない区画となるからである。同様の現象は、建物や防風ネットなどの建造物でもみられ、風媒による花粉流動を規定する。

防風林については、とくに草が生い茂り低木が密生し、かつ丈の高い樹木が密に茂っている林は、風媒による花粉流動を防ぐ大きな効果を有し、樹木としては広葉樹が針葉樹よりも効果が大きく、このような樹林は隔離採種圃として活用されている。なお、空中花粉による花粉流動の遮蔽効果が高い樹林では、長期間にわたって林内の草木に大量の花粉を付着させることになる。したがって、遺伝子組換え植物を扱う場合には、隔離圃場としての林内に生息する草食性の昆虫などへの影響を考慮する必要がある。

④風媒ならびに虫媒による花粉流動を規定する受粉生物学的要因

いろいろな作物について隔離採種のために採種圃の周囲に草丈の高いトウモロコシやヒマワリなどを植えることが1940年代に多く試みられ、集団間を距離的に離すことと併用して採種圃の周囲に草丈の高い植物を何畦か植えることの効果を確認されたため、それ以来この方法はとくに小規模栽培で実用的方法として利用されている(Levin and Kerster 1974, Free 1993)。また、採種圃に植えられた同一品種の周縁部の何畦かを障壁とすることも隔離効果をあげることが知られている。これは、周縁部の何畦かに他集団からの花粉流動による自然交雑を起こさせて収穫しないというもので、主にトウモロコシなどの風媒受粉植物で基準化されている。

さらに、虫媒受粉植物について、たとえば異なるスイートクローバの採種圃の間に花粉媒介昆虫に好かれるセイヨウナタネを栽培すると、花粉媒介昆虫の訪花行動がセイヨウナタネを境にして分断されるため、スイートクローバの品種間に生じた自然交雑率は0.2%であったのに対して、セイヨウナタネを栽培しない場合には6%と高い値となる結果が得られている(Goplen *et al.* 1972)。

これらの方法の詳細は、後段の(3)「距離によらない隔離の方法」の章で具体的に紹介する。

なお、植物自身の受粉生物学的要因としては、花粉源では花粉生産量(厳密には花粉放出量)と花粉の寿命、種子親では雌蕊の形状や花器構造上の位置関係が重要である(生井 1989, 2002)。

2) いろいろな栽培植物の花粉流動距離と遺伝子流動距離

これまでに報告されている種々の栽培植物における花粉流動距離と遺伝子流動距離は、調査地の立地条件をはじめ供試材料や花粉源の大きさその他の諸要因がまちまちであるため、同一種を供試した調査でも流動距離が大きく異なる場合がほとんどである。しかし、全貌を把握するために虫媒受粉と風媒受粉とに分け、さらに他殖性と自殖性とに分けて整理すると、表8のとおりである。同表では、同一種について複数のデータがある場合には、西洋ナタネやトウモロコシなど一部の植物以外では最長距離のみを示すことを基本とした。

表8 主要栽培植物において確認されている花粉流動または遺伝子流動の到達距離

主な受粉様式	主な生殖様式	花粉流動または遺伝子流動の最長到達距離 (km)			
		~0.5	0.5~1.0	1.0~3.0	5.0~
虫媒	他殖性	アスパラガス (;>0.0015) アボカド (;>0.137) アルファルファ (;>0.441) (McCaslin <i>et al.</i> 2000) カブ (;>0.025) バラ (;>0.25) (Debener <i>et al.</i> 2003) メロン (;>0.0107), レッドクローバ (;>0.27)	グアノール (>0.973) スイートクローバ (;>0.9)	アルファルファ (;>1.6) 同上 (;>1.557) (St. Amand <i>et al.</i> 2000) カブ類 (;>1.6) キャベツ (2.0), キュウリ (;>1.6) スイートクローバ (1.6) ダイコン (;>1) (Klinger <i>et al.</i> 1991) ヒマワリ (;>1) (Arian and Rieseberg 1994)	ソバ (;>5.0) (Wang <i>et al.</i> 1992) ダイコン (>6.0) (Klinger <i>et al.</i> 1991) タマネギ (;>5.0) (Franklin 1970)
	自殖性	アマ (;>0.0015), エンドウ (;>0.2) オクラ (;>0.028) (Aken'Ova and Fatokun 1984) キバナルピナス (;>0.44) セイヨウナタネ (;>0.03) ソラマメ (;>0.4) ダイズ (;>0.015) (Nelson and Bernard 1979) トマト (;>0.03)	ジャガイモ (;>1.0) (Skogsmyr 1994) セイヨウナタネ (;>2.5) (Timmons <i>et al.</i> 1995) ソラマメ (;>1.1) (Pope and Bond 1975) ワタ (;>1.3)	セイヨウナタネ (;>4.0) (Thompson <i>et al.</i> 1999)	セイヨウナタネ (;>26) (Ramsay <i>et al.</i> 2003)
風媒	他殖性	アカマツ (;>0.325) (Lian <i>et al.</i> 2001) オーチャードグラス (>0.2; >0.002) チモン (;>0.2; >0.002) ハウレンソウ (;>0.274)	トウモロコシ (;>0.8) (Salamov 1940) 同上 (;>0.5) (Jones and Brooks 1950) ビート (>0.6) ペレニアルライグラス (;>0.9) (Griffiths 1950)	ビート (4.5) (Meier and Artschwager 1938)	スギ (;>10) (Moriguchi <i>et al.</i> 準備中) トウモロコシ (32; >0.2) (Luna <i>et al.</i> 2001)
	自殖性	イネ (0.11; 0.0432) (Song <i>et al.</i> 2003, 2004) コムギ (>0.10; >0.03) 同上 (;>0.4) (Smyth <i>et al.</i> 2002) ソルガム (0.4) (Hoshino <i>et al.</i> 1980)		コムギ (>1; 0.03) (Virmani and Edwards 1983, Waines and Hegde 2003)	

注1) 流動距離: 原則として, 報告中の最長距離を記載した。ただし, 遺伝子流動については断りがなければ種内の集団間についての値である。

注2) 表記の仕方: 植物名 (花粉流動の最長距離 (km); 遺伝子流動の最長距離 (km))。

注3) 植物名の右肩の\*印と\*\*印: 虫媒受粉と風媒受粉とを行うことが分かっている場合であり, 通常は\*\*印が一般的。

注4) 植物名の下線: 流動距離の大きく異なる複数のデータを示してある。

注5) 主要引用文献: 表中に記載がない場合は, EEA (2002), Free (1992), Hawthorn and Pollard (1954) などからの引用である。

なお, 実際栽培における大規模圃場のデータでも, 花粉流動, 遺伝子流動ともに最長距離は複数の調査地点中の最長距離であり, その地点でも花粉流動や遺伝子流動が少しは確認されている。この理由は, 花粉流動や遺伝子流動の大きさが急尖的分布を示し, 集団間における遺伝子流動の主要範囲から外れた地点でも1%以下または数%の自然交雑率が延々とみられるからである。したがって, いずれの場合も花粉流動や遺伝子流動が完全にゼロとなる絶対的な地点は確認されていない。

そこで, ここでは①文献的にみる遺伝子流動または花粉流動の到達距離ならびに, ②大規模栽培面積における広範な地点での花粉流動と遺伝子流動の実態調査の必要性, という2つの項を設けて, 輸入GMナタネ種子が輸送中に路傍にこぼれ落ちたような微小集団からの遺伝子流動の調査が必要

なことは言うまでもないが, 花粉源となる圃場が数10aとか数haと大きく花粉流動や遺伝子流動の到達距離の調査範囲を数kmから数10kmとするような大規模試験の必要性を強調したい。

#### ①文献的にみる遺伝子流動または花粉流動の到達距離

上述のとおり, 過去の文献的なデータには不確定要素が多いが, 表8に一覧として示したデータを概観する。なお, その前に, 集団間において自然交雑が起きる条件について整理しておこう。

集団間において自然交雑が起きる条件: 同一種内の集団間で自然交雑が起きるためには, ①集団間の物理的距離が花粉流動の到達距離内であり, ②両集団の開花期と開花時刻が同調し, ③花粉媒介者による集団間の花粉流動 (柱頭への受粉量の確保) が不可欠であり, ④集団間における花粉流

動(受粉)の方向や、⑤各個体の花器形質などの遺伝子型によって自然交雑率は異なり、⑥集団内に雄性不稔性個体が含まればこの集団を種子親とする自然交雑率は著しく高まる。さらに、異種の集団間では、上述の①～⑥に加えて、⑦受粉の様態(混合受粉や反復・追加受粉)、⑧各個体の旺盛さの低下(老花受粉や開花末期の花への受粉)、⑨環境条件(瘠せた乾燥土壌、高い空気湿度、比較的低温または高温など)などの条件が種間の生殖的隔離の強さを低下させ自然交雑率を高めることが多い(生井 1998)。なお、西洋ナタネの調査結果に基づく推計によれば、花粉源となる集団の花粉飛散力は、集団の面積が400m<sup>2</sup>の場合には40,000m<sup>2</sup>(4ha)の場合に比べて約3/4であるが、400m<sup>2</sup>以下では面積の減少にともなって急激に低下し主要な花粉流動距離はごく近傍に限られる(Crawford *et al.* 1999)。したがって、花粉流動の主要距離や限界点を調査する際には花粉源となる集団の大きさならびに流動距離の調査範囲が問題であり、過去の関連論文を読む際にもこのことを十分考慮する必要がある。しかし、過去の論文の多くは花粉源の面積も調査範囲も狭いため、表8に示すとおり花粉流動ならびに遺伝子流動の到達距離は500m以下の事例が圧倒的に多い。

**遺伝子流動の到達距離が数mと著しく短い事例：**遺伝子流動については、アスパラガスやアマの1.5mならびにオーチャードグラスやチモシーの2mなど到達距離が著しく短い事例がある。しかし、これらの値は小規模の調査結果であり、アマ以外は他殖性に属する植物である。したがって、これらのデータを各植物における遺伝子流動の普遍的な到達距離とすることはきわめて危険である。

**遺伝子流動の到達距離が数10mと短い事例：**遺伝子流動距離については、メロンの10m、ダイズの15m、カブの25m、オクラの28m、セイヨウナタネ(西洋ナタネ)とトマトの30m、コムギやイネの30～40mなどが短い事例である。これらのデータは、小規模栽培で調査地点も狭い範囲の結果である。しかも、遺伝子流動の到達距離は、種々のカブ類について1.6kmという事例があり、西洋ナタネでは2.5km以上(Timmons *et al.* 1995)、4.0km以上(Thompson *et al.* 1999)とか、

26km以上(Ramsay *et al.* 2003)という数十aから数ha以上の大規模試験の報告までである。また、コムギについては遺伝子流動が400m以上(Smyth *et al.* 2002)とか、花粉流動が1km以上(Waines and Hegde 2003)という報告がある。したがって、これら10～40mというデータも各植物の花粉流動や遺伝子流動の普遍的な到達距離とすることは危険であり、とくに西洋ナタネの30mと近縁のカブの25mという値は著しく非現実的である。

**遺伝子流動の到達距離が500m以下のその他の事例：**流動距離が500m以下のその他の植物としては、虫媒他殖性のアボカド、バラ、レッドクローバ、自動自家受粉を主とするが虫媒他家受粉も行う自殖性のエンドウ、キバナルピナス、ソラマメ、風媒他殖性のアカマツ、ハウレンソウ、風媒他家受粉も行う自殖性のソルガムなどの報告がある。これらの調査の多くもそれほど大規模栽培ではないが、花粉源からかなり離れた地点まで調査しており、その限りではデータとしてかなり信頼できる。ただし、花粉源を数ha以上の大きさで大規模試験をすれば、到達距離は遠くにまで及ぶはずである。

**遺伝子流動の到達距離が500m～1kmの事例：**遺伝子流動の到達距離が500m～1kmの植物については、スイートクローバ、トウモロコシ、ビート(サトウダイコン)、ペレニアルライグラスなどの報告がある。ただし、花粉流動については、トウモロコシでは発芽力をもった花粉が理論的には32kmにまで及び(Luna *et al.* 2001)、ビートでは実際に4.5kmにまで及ぶ(Meier and Artschwager 1938)という報告もある。

**遺伝子流動の到達距離が1～3kmの事例：**遺伝子流動の到達距離が1～3kmの植物には、虫媒他殖性のアルファルファ、カブ類、キュウリ、キャベツ、ダイコン、ヒマワリならびに、虫媒他家受粉も行う自殖性のジャガイモ、ワタなどがあり、花粉流動の到達距離が1～3kmの植物には風媒他家受粉も行う自殖性のコムギの報告があり、このコムギの遺伝子流動は300mである。

**遺伝子流動の到達距離が3～5kmの事例：**遺伝子流動の到達距離が3～5kmの植物については、虫媒自殖性で上述のセイヨウナタネや、風媒他殖

性で上述のビートなどがある。

遺伝子流動の到達距離が5km以上の事例：遺伝子流動の到達距離が5km以上の植物については、虫媒他殖性のソバ(>5km)、タマネギ(5km)、風媒他殖性のスギ(>10km)の報告がある。なお、数ha以上の大規模試験によれば、アカマツなどの針葉樹の花粉流動は250~380kmに及び(Tydesley 1973)、スギの遺伝子流動は10kmに及び(Moriguchi *et al.* 準備中)。

②大規模栽培における広範な地点での花粉流動と遺伝子流動の実態調査の必要性  
現状では、大規模栽培における広範な地点を対象とした集団間の花粉流動や遺伝子流動に関する研究例が少ないため、個々の栽培植物の花粉流動と遺伝子流動の詳細な実態は明らかでない。しかし、これまで見てきたとおり、花粉源となる集団が数ha以上と大きければ、受粉様式や生殖様式の如何にかかわらず、農業上あるいは生態系保全上の問題となり得る量の遺伝子流動が数百mから数km離れた集団間で生じる場合の多いことが強く示唆される。したがって、今後、花粉流動や遺伝子流動の実態解明に際しては、農家の圃場における実際栽培の実態に即した試験設計の基づいた調査研究を行う必要がある。

EEA(欧州環境庁)(2002)の報告書にみるトウモロコシの遺伝子流動距離：風媒受粉に関する詳細な研究例が少ないなかで、EEA(欧州環境庁)(2002)の報告書「GMOs:花粉流動による遺伝子流動の重大性」中のトウモロコシの花粉飛散に関するKleinらの研究は示唆に富む。花粉源の大きさを20m×20m(0.04ha)から200m×100m(2ha)まで種々の形状とした彼らの研究によれば、花粉源の大きさや形状によって花粉飛散の様相が大きく異なり、花粉源が大きいほど、かつ風下に対して幅広なほど花粉流動が遠くに及ぶ。なお、トウモロコシの集団間における花粉流動による自然交雑率は、境界面で25.4%ともっとも高く、200m地点では1.6%、500m地点で0.5%という事例や、10m地点で3.3%、200m地点で0.5%、600m地点で0.8%、800m地点で0.2%という事例がある(Salamov 1940)。そこで、EEAの報告書では、トウモロコシの隔離距離を200mとすれば雑種種子は1%以下となり純度99%の種子が得ら

れ、300mとすれば純度99.5%の種子が得られるとしている。しかし、有機栽培農家の自家採種圃場を想定すれば、上記の隔離距離では不十分である。なぜならば、一度だけでも他集団からの遺伝子流動が生じれば代を重ねることに移入遺伝子の遺伝子頻度が高まり遺伝子汚染が進行する可能性があり、毎年1%の自然交雑が生じただけでも農家の自家採種種子の遺伝子汚染はいっそう急速に進行する可能性が高いからである。

日本におけるトウモロコシの遺伝子流動研究：川島ら(2000, 2002)は、花粉源の大きさと調査地点の範囲が90m×40m(0.36ha)で風下50mまで、あるいは22m×18m(0.0396ha)で風下50mまでという試験設計で調査している。彼らの研究は小規模であり、Bateman(1947b,c)の原著的研究を超える結果は望めず、花粉源から約15m地点までは距離と交雑率との間に明瞭な負の回帰関係がみられ交雑率は急激に低下するが、50m離れても0.1%ほどの交雑率が観察されるという結果である。筆者は、国が遺伝子組換え植物の栽培実験基準の策定にあたって、このような小規模試験の結果を普遍的な基礎情報としないよう願っていた。2004年2月に策定された国の基準「第1種使用規程承認組換え作物栽培実験指針」は、トウモロコシとセイヨウナタネの隔離距離は600mとしたので一定の評価をしたいが、これで混交を完全に防げると考えるのは危険である。なお、ダイズは10m、イネは20mとなっているが、これで混交を完全に防げるとは思えない。

St. Amand *et al.*(2000)による他殖性虫媒受粉植物アルファルファの遺伝子流動距離：遺伝子流動に関する小規模試験の結果がいかにも過小評価となるかを示す事例として、St. Amand *et al.*(2000)による他殖性虫媒受粉植物であるアルファルファの研究も紹介しよう。ちなみに、米国におけるアルファルファの採種基準による隔離距離は、市販種子で50m、原原種で275mとなっている。彼らは、大花粉源として1,000m<sup>2</sup>余の採種圃と10,000~20,000m<sup>2</sup>余の採草地ならびに小花粉源として2m<sup>2</sup>の試験区について、1,000m先までの遺伝子流動の実態を各2地域で調査した。その結果、採種圃と採草地はいずれも大花粉源となり1,000m先でも22.2%という高い自然交雑率がみ

され、遺伝子流動はさらに遠方に及ぶことが確認された。一方、小さな花粉源からの遺伝子流動は数10m先まで急激に減少しゼロとなる場合が多く、ごく一部が200m先まで及んだ。

したがって、遺伝子流動の調査では花粉源の大きさと同時に調査範囲を広く取る必要があり、かつ諸要因の異なる調査地を複数設けて、複数年にわたって繰り返し調査することが基本となる。

なお、採種栽培の隔離距離を考える際には、単に花粉流動にともなう遺伝子流動による混交や機械的混入を問題にするだけでなく、空気伝染する植物病害の感染を防ぐことも考慮して、同種ならびに近縁種の栽培圃場あるいは自生地との距離を離す必要がある。また、連作すると採種圃に病害虫が蔓延することもある。さらに、栽培植物の種類によっては、採種圃における脱粒種子が埋土種子となり1~4年間の休眠後に発芽する。したがって、同一圃場において同一種の異品種や自然交雑可能な異種品種の採種栽培を行う場合には、前作からの脱粒種子の混入を防ぐために、種子休眠の程度に応じて1~5年間の間隔をあけて栽培する必要がある。この辺の事情については、(2)の「距離的隔離における隔離距離」の項で詳述する。

#### 引用文献

- Aken'Ova, M. E. and Fatokun, C. A. 1984. Outcrossing in okra (*Abelmoschus esculentus* (L.) Moench). *Beitrag zur Tropisch Landwirtschaft und Veterinaermedizin* 22:149 - 155.
- Arias, D. M. and Rieseberg, L. H. 1994. Gene flow between cultivated and wild sunflowers. *Theoretical and Applied Genetics* 89:655 - 660.
- Bateman, A. J. 1947a. Contamination of seed crops I. Insect pollination. *Journal of Genetics* 48:257 - 275.
- Bateman, A. J. 1947b. Contamination of seed crops II. Wind pollination. *Heredity* 1:235 - 246.
- Bateman, A. J. 1947c. Contamination of seed crops III. Relation with isolation distance. *Heredity* 1:303 - 336.
- Chamberlain, A. C. and Chadwick, R. C. 1972. Deposition of spores and other particles on vegetation and soil. *Annals of Applied Biology* 71:141 - 158.
- Crawford, J. W., Squire, G. and Burn, D. 1999. Modelling spread of herbicide resistance in oilseed rape. In Amijee, F., Gliddon, C. J. and Gray, A. J. (eds.) "Environmental Impact of Genetically Modified Crops" DETR Research Report 10:97 - 106.
- Debener, T., Dohn, A. and Mattiesch, L. 2003. Use of diploid self incompatible rose genotypes as a tool for gene flow analyses in roses. *Plant Breeding* 122:285 - 287.
- Dupont, L. M. 1985. Temperature and rainfall variation in a raised bog ecosystem: a palaeoecological and isotope-geological study. *Review of Palaeobotany and Palynology* 48:71 - 159.
- EEA (European Environment Agency) 2002. "Genetically Modified Organisms (GMOs): The significance of gene flow through pollen transfer" EEA, Copenhagen.
- Ellstrand, N. C. 2003. "Dangerous Liaisons? When Cultivated Plants Mate with Their Wild Relatives" Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.
- Faegri, K. and Pijl, L. van der 1979. "The Principles of Pollination Ecology 3rd Revised Edition" Pergamon Press, Oxford.
- Franklin, D. F. 1970. Problems in the production of vegetable seed. In "Report of 9<sup>th</sup> Pollination Congress: The Indispensable Pollinators" Arkansas Agricultural Experimental Station, Arkansas University. Miscellaneous Publication 127:112 - 141.
- Free, J. B. 1993. "Insect Pollination of Crops, 2ed edition" Academic Press, London.
- Gloyne, R. W. 1954. Some effects of shelter belts on local and microclimate. *Journal of Forestry* 27:85 - 95.
- Goplen, B. P., Cooke, D. A. and Pankiw, P. 1972. Effects of isolation distance on contamination in sweet clover. *Canadian Journal of Plant Science* 52:517 - 524.
- Griffiths, D. J. 1950. The liability of seed crops of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) to contamination by wind-borne pollen. *Journal of Agricultural Science* 40:19 - 38.
- Hardy, K. P. and Ottersten, H. 1968. Two scales of convection in the clear atmosphere. *Proceedings of International Conference on Cloud Physics, Toronto*. 534 - 538.
- Hawthorn, L. R. and Pollard, L. 1954. "Vegetable and Flower Seed Production" Blakiston, New York Toronto.
- Hoshino, T., Ujihara, K. and Shikata, S. 1980. Time and distance of pollen dispersal in grain sorghum. *Japanese Journal of Breeding* 30:246 - 250.
- Jones, D. M. and Brooks, J. S. 1950. Effectiveness of distance and border rows in preventing outcrossing in corn. *Oklahoma Agricultural Experimental Station Bulletin No. T-38*.
- 川島茂人・松尾和人・杜明遠・高橋裕一・米村正一郎・井上聡・酒井英光 2000. 環境影響評価のためのトウモロコシ花粉落下総数の予測手法. *日本花粉学会会誌* 46:103 - 114.
- 川島茂人・松尾和人・杜明遠・岡三徳・大同久明・高橋裕一・小林俊弘・井上聡・米村正一郎 2002. 花粉によるトウモロコシの交雑率とドナー花粉源距離との関係. *日本花粉学会会誌* 48:1 - 12.
- Kittridge, J. 1948. "Forest Influence" McGraw-Hill, New York.
- Klinger, T., Elam, D.R. and Ellstrand, N. C. 1991. Radish as a model system for the study of engineered gene escape rates via crop-weed mating. *Conservation Biology* 5:531 - 535.

- Levin, D. A. and Kerster, H. W. 1974. Gene flow in seed plants. *Evolutionary Biology* 7:139 - 200.
- Lian, C., Miwa, M. and Hogetsu, T. 2001. Outcrossing and paternity analysis of *Pinus densiflora* (Japanese red pine) by microsatellite polymorphism. *Heredity* 87:88 - 98.
- Ludlam, F. H. 1967. The circulation of air, water and particles in the troposphere. In Gregory, P. H. and Monteith, J. L. (eds.) "Airborne Microbes" Cambridge University Press, London. 1 - 17.
- Luna, V. S., Figueroa J. M., Baltazar M. B., Gomez R. L., Townsend, R. and Schoper, J. B. 2001. Maize pollen longevity and distance isolation requirements for effective pollen control. *Crop Science* 41:1551 - 1557.
- Mandrioli, P., Negrini, M. G., Cesari, G. and Morgan, G. 1984. Evidence for long range transport of biological and anthropogenic aerosol particles in the atmosphere. *Grana* 23:43 - 53.
- McCaslin, M., Fitzpatrick, S. and Reisen, P. 2000. "Summary of 2000 Alfalfa Gene Flow Study. Report to the Regulatory Affairs Committee of the North American Alfalfa Improvement Conference" (<http://naaic.org/Publications/pub-list.html>)
- Meier, F. C. and Artschwager, E. 1938. Airplane collection of sugar beet pollen. *Science* 88:507 - 508.
- Moriguchi, Y., Tani, N., Ito, S., Tanaka, K., Yomogida, H., Taira, H. and Tsumura, Y. (準備中) Factors affecting pollen contamination and self-fertilization in five *Cryptomeria japonica* D. Don seed orchards as revealed by analysis of microsatellite markers.
- 生井兵治 1989. IX. 遺伝資源の維持・増殖と開発・利用の技術. 松尾孝嶺 (監修) 「植物遺伝資源集 第1巻」. 講談社サイエンスフィク, 東京. 287 - 312.
- 生井兵治 1998. 植物の生殖的隔離を破るための理論的考察. 育種学最近の進歩. 40:63 - 66.
- 生井兵治 2002. 植物育種における受粉生物学の体系化. 育種学研究 4:167 - 176.
- Nelson, R. L. and Bernard, R. L. 1979. Pollen movement to male sterile soybeans in southern Illinois. *Soybean Genetics Newsletter* 6:100 - 103.
- Oke, T. R. 1987. "Boundary Layer Climates 2nd Edition" Methuen., London New York.
- Pope, M. and Bond, D. A. 1975. Influence of isolation distance on genetic contamination of field bean (*Vicia faba* L.) seed produced in small plots. *Journal of Agricultural Science* 85:509 - 513.
- Ramsay, G., Thompson, C. E. and Squire, G. R. 2003. Quantifying landscape-scale gene flow in oilseed rape. Final Report of DEFRA Project RG0216, DEFRA, London. 1 - 50.
- Raybould, A. F. and Gray, A. J. 1993. Genetically modified crops and hybridization with wild relatives: a UK perspective. *Journal of Applied Biology* 30:199 - 219.
- Salamov, A. B. 1940. About isolation in corn. *Sel.i.Sem.* 3. (Russian translation by Michel Atanasiev in 1949).
- Scott, R. K. 1970. The effect of weather on the concentration of pollen within sugar-beet seed crops. *Annals of Applied Biology* 66:119 - 127.
- Skogsmyr, I. 1994. Gene dispersal from transgenic potatoes to conspecifics: A field trial. *Theoretical and Applied Genetics* 88:770 - 774.
- Smyth, S., Khachatourians, G. and Phillips, P. 2002. Liabilities and economics of transgenic crops. *Nature Biotechnology* 20:537 - 541.
- Song, Z. P., Lu, B-R., and Chen, J. K. 2004. Pollen flow of cultivated rice measured under experimental conditions. *Biodiversity and Conservation* 13:579 - 590.
- Song, Z. P., Lu, B-R., Zhu, Y. G. and Chen, J. K. 2003. Gene flow from cultivated rice to the wild species *Oryza rufipogon* under experimental field conditions. *New Phytologist* 157:657 - 665.
- St. Amand, P. C., Skinner, D. Z. and Peadar, R. N. 2000. Risk of alfalfa transgene dissemination and scale-dependent effects. *Theoretical and Applied Genetics* 101:107 - 114.
- Stix, E. and Grosse-Brauckmann, G. 1970. Der Pollen und Sporengelalt der Luft und seine tagesund jahreszeitlichen unter mitteleuropäischen Verhältnissen. *Flora: Morphologie, Geobotanik, Oekophysiologie* 159:1 - 37.
- Tauber, H. 1965. Differential pollen dispersion and the interpretation of pollen diagrams. *Danmarks Geologiske Undersøgelse* 11(89):1 - 69.
- Tauber, H. 1967. Investigations of the mode of transfer of pollen I. Forested areas. *Review of Palaeobotany and Palynology* 3:277 - 286.
- Thompson, C. E., Squire, G., Mackay, G. R., Bradshaw, J. E., Crawford, J. and Ramsay, G. 1999. Regional patterns of gene flow and its consequence for GM oilseed rape. In Lutman, P. J. W. (ed.) "Gene Flow and Agricultural Relevance for Transgenic Crops" BCPC Symposium Proceedings No. 72:95 - 100.
- Timmons, A. M., O'Brien, E. T., Charters, Y. M., Dubbels, S. J. and Wilkinson, M. J. 1995. Assessing the risks of wind pollination from fields of genetically modified *Brassica napus* ssp. *oleifera*. *Euphytica* 85:417 - 423.
- Tydesley, J. B. 1973. Long range transmission of tree pollen to Shetland. I. Sampling and trajectories. *New Phytologist* 72:175 - 181.
- Virmani, S. S. and Edwards, I. B. 1983. Current status and future prospects for breeding hybrid rice and wheat. *Advances in Agronomy* 36:145 - 214.
- Waines, J. G. and Hegde, S. G. 2003. Intraspecific gene flow in bread wheat as affected by reproductive biology and pollination ecology of wheat flowers. *Crop Science* 43:451 - 463.
- Wang, Y., Ma, J., Zhang, L. and Rong X. 1992. A study of technology in maintaining the productive seed of buckwheat. *Proceedings of the 5th International Symposium on Buckwheat*. Taiyuan, China. 315 - 318.