

ニセアカシア種子における休眠と非休眠の生産比率

— 個体による違いと河川周辺における分布状況 —

山形大学農学部 ○千葉 翔 小山浩正 高橋教夫

1 はじめに

ニセアカシア (*Robinia pseudoacacia* L.) は河川域を中心に分布を拡大しているマメ科の侵略的外来種で、在来植物の生育場所を奪うことが危惧されている。このような背景から、有効な駆除・管理方法の考案が求められているが、そのためには繁殖生態をよく理解することが不可欠である。

これまでの研究は、水平根から恒常的に発生する根萌芽や、切り株から発生する萌芽に焦点を当てており (玉泉ら 1991; 崎尾 2003)、駆除・管理方法についても無性繁殖を考慮したものが提案されてきた。しかし、河川域での急速な拡大には、種子繁殖による侵入・定着も寄与している可能性がある (福田ら 2005; 高橋ら 2008)。なぜなら、水平根では侵入できない中州にまで個体群が形成されており (高橋ら 2008)、増水後に子葉がついた実生も確認 (福田ら 2005) されているからである。茨による流水散布が報告されているので (前河・中越 1996)、これにより中州へ侵入した可能性がある。これに加え、これまで知られていた休眠種子だけでなく、直ちに発芽可能な非休眠種子も生産していることが明らかになった (高橋 2007)。こうした性質は種子異型性と考えられる (高橋 2007)。

種子異型性とは、単独の母植物が休眠性などの異なる複数タイプの種子や果実を生産することである (Venable 1985)。この性質を有すると指摘した高橋 (2007) は、ニセアカシアが生産する 2 タイプ種子の役割について、休眠種子は土壌シードバンクを形成し、個体群の再生・維持機構として機能しており、非休眠種子は新規拡大に貢献している可能性があるとして述べている。これらの知見から、今後は種子繁殖を考慮した駆除方法の考案が急務の検討課題であり (高橋 2007; 高橋ら 2008)、休眠種子と非休眠種子の両者に応じた対策が求められる。

しかし、休眠と非休眠種子の生産比率については定量化がされておらず、また、それが個体群間あるいは個体間で異なるのかどうかについても確かめられた例はない。種子異型性を示す種では、個体群によって休眠と非休眠種子の生産比率が異なり (Venable et al. 1995; Tremblay et al. 1996; Mandak and Pysek 1999)、さらには個体間でも異なることが知られている (Venable et al. 1995)。このことから、ニセアカシアにおいても個体間でその比率が異なる可能性がある。もし、生産比率に個体差があり、かつ、それが年間で変動しないとすれば、休眠 (または非休眠) 種子を生産しやすい個体があると考えられる。

また、ニセアカシアの休眠種子は、裂開した茨から種子単独で母樹下に落下し、非休眠種子は茨に内包されて流水により遠距離に運ばれると言われている (小山・

高橋 2009)。このことから、非休眠種子を生産しやすい個体の方がより多くの種子を下流へと流水散布すると考えられる。したがって、非休眠種子の生産比率が遺伝的な形質であるとするれば、下流ほど非休眠種子を生産しやすい個体が多く分布するはずである。しかし、もしこのような分布を示したとしても、下流ほど若齢な林分が多いと言われているため（高橋ら 2008）、若い個体ほど非休眠種子を生産しやすいとも考えられる。

以上のことから、本研究では 1) 休眠と非休眠種子の生産比率に個体差があるのか。2) それは年間で変動するか。3) 非休眠種子を生産しやすい個体は、河川の上流部と下流部のどちらに多いか。4) 個体サイズに応じて休眠（または非休眠）種子の生産しやすさは変わるかを明らかにすることを目的とする。

2 方法

(1) 調査地概要と選定個体

調査対象地は、山形県庄内地方を流れる赤川（流域面積：856.7 k m²、流路延長：70.4 k mの一級河川）の河川敷である。調査個体は、河口から 15 k m遡上した地点から、26 k m地点までの区間に生育しているニセアカシア 30 個体を 2008 年の 9 月に選定した（図 1）。同じ個体からの種子採取を避けるために、水平根の伸長を考慮し、個体間の距離は最低でも 30 m 離れた。選定の基準は、個体別の吸水実験が可能にまで十分に結実しているものとした。このとき、GPSMAP60CS x（GARMIN）を用いて個体の位置も記録した。そして GPSMAP60CS x に付属しているマップソース日本詳細道路地図を使用し、個体ごとに河口からの距離を算出した。その後、河口からの距離と非休眠種子の生産しやすさの相関関係を調べた。

(2) 個体別種子採取調査

個体別の吸水実験を行うために、選定した 30 個体から 2008 年 10 月 24 日と 26 日に種子を採取した。採取には高枝切バサミ（岸本農工具製作所）とカーボンポール（竹谷商事社）を用い、地上から 5~15 m の範囲にある莢を採取し、個体ごとに袋分けして研究室に持ち帰った。その後、虫害やカビ・奇形のもの以外を健全種子とみなして莢から分離し、個体別に吸水実験に使う種子を確保した。

また、休眠と非休眠種子の生産比率が年間で変動するかを調べるために、同様の方法で 2009 年 10 月 24 日に種子を採取した。ただし、2009 年に行われた駆除作業により、2008 年の対象個体のうち 13 個体が伐採されたため、残存した 17 個体から採取した。

(3) 個体別吸水実験

個体ごとに休眠と非休眠種子の生産比率を調べるために、室温条件（平均 5.5℃）で吸水実験を行った。直径 9 c m のペトリ皿の上に種子を 100 粒ずつ配置し、適宜水道水を補充した。反復は 1 個体につき 3 回である。観察は原則として毎日行い、水を吸って膨張した種子を吸水種子とし、吸水した種子はその数を記録してピンセットで取り除いた。実験開始から 14 日目までに吸水したもの

を非休眠種子、吸水しなかったものを休眠種子として、個体ごとに下記の式から非休眠種子の割合を算出した。

$$\text{非休眠種子} / (\text{休眠種子} + \text{非休眠種子}) \times 100 = \text{非休眠種子の割合} (\%)$$

14日目までとした理由は、ニセアカシア種子の吸水は長期に及び、吸水実験開始から100日以上経過してから吸水する種子があるため、休眠と非休眠種子を分離する時期を決める必要があると考えたからである。そこで、30個体の170日目の非休眠種子の割合との相関係数を、実験開始0日目から算出した。そして相関係数 r が 0.99 以上になり、かつ、回帰直線の傾き a が 0.99 以上になる14日目を分離時期とした。

また、2009年10月24日に採取した種子についても、同様の実験方法で個体ごとに非休眠種子の割合を算出した。そしてその割合の順位について、両年の相関関係を調べた。

(4) 個体サイズ調査

個体サイズに休眠（または非休眠）種子の生産しやすさが応じているかを調べるために、2008年に選定した30個体の樹高と胸高直径を2009年3月に測定した。樹高の測定にはフォレストバーテックスⅢを使用し、0.1m単位まで測定した。胸高直径の測定には直径割メジャーを使用した。測定した値から個体ごとに D^2H を算出し、個体サイズの指標とした。そして D^2H と2008年度の非休眠種子の割合の相関関係を調べた。 D^2H と2009年度の非休眠種子の割合の相関関係については、個体サイズの測定を予定していた2009年の12月に全ての個体が駆除されたため、検証することができなかった。

3 結果及び考察

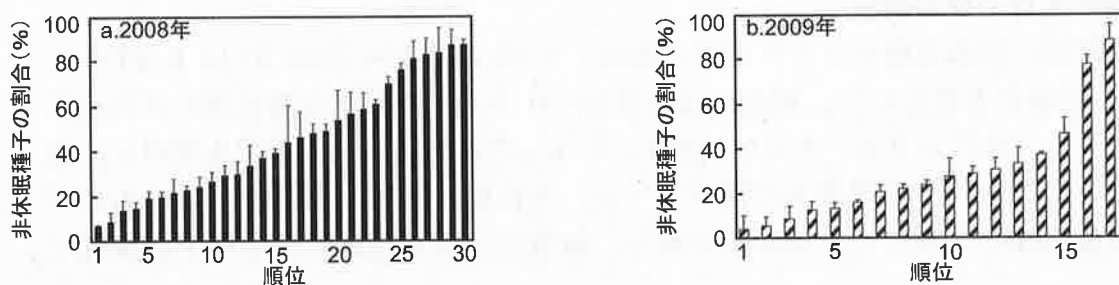


図 1. 個体別の非休眠種子の割合

a は 2008 年度、b は 2009 年度対象個体である。細い縦棒は非休眠種子の割合の標準偏差を示す。

(1) 非休眠種子を生産する意義

選定した全ての個体が休眠と非休眠種子を生産していた（図 1）。ニセアカシアは種子異型性を示すことが示唆されていたが（高橋 2007）、個体レベルでの検証はなされていなかったため、本研究の結果は、この種が種子異型性を有することをより強く支持した。また、休眠種子は開いた莢から種子単独で散布され、非休眠種子は莢に内包されて散布されやすいと言われている（小山・高橋 2009）。莢は水に浮くことが確認されているため（前河・中越 1996）、休眠種子は母樹下に

落下し、非休眠種子は流水により遠距離に運ばれる可能性がある（小山・高橋 2009）。

以上のことから、休眠種子は母樹下に散布され、土壌シードバンクを形成し（高橋ら 2008）、上層の母植物が攪乱等によって消失後、その置き換わりとして機能していると考えられる（高橋 2007；高橋ら 2008）。一方非休眠種子は、流水により遠距離に散布され、新たな立地に侵入して直ちに発芽し、個体群を形成すると考えられる（高橋 2007）。すなわち、2 タイプの種子を生産することで、既存群落の維持と新規拡大の両者を可能にしていると考えられる（小山・高橋 2009）。

さらに、非休眠種子の割合は個体間で有意に異なり（One-way ANOVA, $p < 0.01$ ；図 1）、その割合の順位は 2008 年と 2009 年で有意な正の相関があったことから（Spearman $r = 0.85$, $p < 0.01$ ；図 2）、個体によって休眠種子を生産しやすい個体と、非休眠種子を生産しやすい個体があることが示唆された。したがって、個体ごとに群落の維持と分布の拡大に掛ける比重が異なると推察される。つまり、休眠種子を生産しやすい個体は、更新適地に侵入する機会は少ないが、その分多くの休眠種子を土壌中に蓄積させ、確実に既存群落を維持していると考えられる。

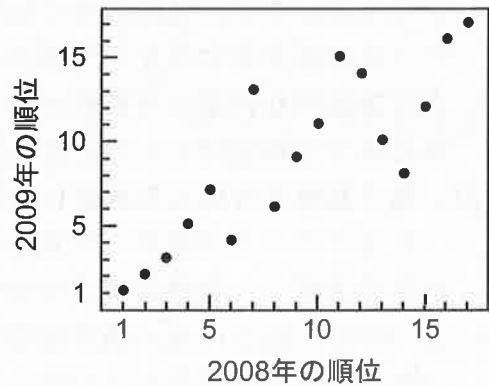


図 2. 両年の非休眠種子の割合の順位

逆に非休眠種子を生産しやすい個体は、ほとんどの種子が流水散布により遠方に運ばれ、新たな立地に侵入できる機会が多いと考えられる。このように、休眠種子を生産しやすい個体や、非休眠種子を生産しやすい個体があることが、急速に分布を拡大した要因の 1 つである可能性がある。

(2) 急速な分布拡大のシナリオ

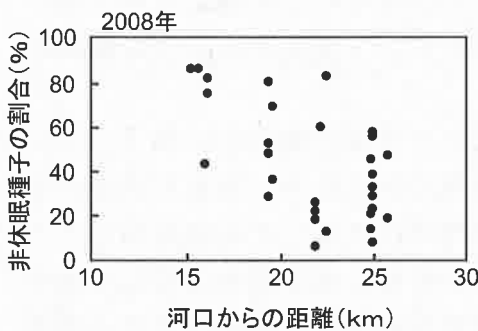


図 3. 河口からの距離と非休眠種子の割合

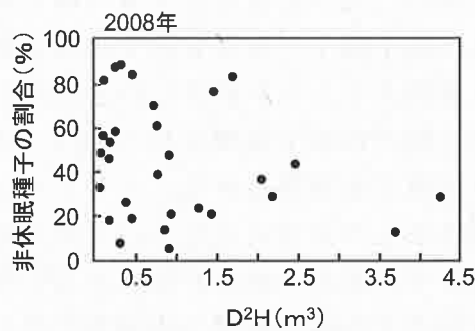


図 4. 個体サイズと非休眠種子の割合

河口からの距離と非休眠種子の割合の関係については、上流部は非休眠種子の割合が高い個体もあれば低い個体もあった（図 3）。そして非休眠種子を生産しやすい個体は下流ほど多い傾向があった（ $r = -0.59$, $p < 0.001$ ；図 3）。このような分布を示した理由として、下流ほど樹高の低い若齢な林分が多いことが指摘されているため（高橋ら 2008）、サイズの小さい個体ほど非休眠種子を生産しやすい

いと考えられたが、そのような結果は得られなかった ($r = -0.27$, $p > 0.05$; 図4)。したがって、下流ほど非休眠種子を生産しやすい個体が多い理由として、以下のシナリオが考えられる。調査対象地の赤川では、上流から下流へと分布を拡大した可能性が指摘されている(高橋ら 2008)。上流に休眠種子を生産しやすい個体と非休眠種子を生産しやすい個体があった場合、後者の方が下流へと拡大する機会が多いと考えられる。これが正しいとすれば、現在下流に分布している大部分の個体は、非休眠種子を生産しやすい個体の子孫である可能性がある。そして本研究から、非休眠種子の割合は個体特有の性質であることが示唆されたので(図3)、非休眠種子の生産比率が遺伝的な形質であったため、下流ほど非休眠種子を生産しやすい個体が多く分布していると考えられる。Silvertown (1984) は、マメ科の種子異型性を示す種において、休眠(または非休眠)種子の生産しやすさは遺伝的な性質の可能性があると一般化している。それゆえに、このような過程を経て分布を拡大したと推察される。

(3) 種子繁殖を考慮した駆除について

ニセアカシアの駆除・管理方法については、現在、水平根や切り株からの萌芽再生を考慮した重機による伐採や抜根が実践されている(外来種影響・対策研究会 2009)。確かに高い萌芽抑制効果が得られているが、ほとんどの試験区で子葉つきの実生が確認されている。したがって、今後は無性繁殖を考慮するだけでなく、種子繁殖も考慮した駆除・管理を行う必要がある(高橋 2007; 高橋ら 2008)。本研究の結果から、下流ほど非休眠種子を生産しやすい個体が多い傾向があった(図5)。実際に、ニセアカシア林分下にある埋土種子数は下流ほど少ないことが指摘されている(高橋ほか 2008)。それゆえに、下流では、重機による伐採や抜根を行い、その結果土壌を攪乱しても、埋土種子からの再生はあまり問題ないと考えられる。しかし、下流を伐採しても上流の林分から種子が供給されるので、上流から順次駆除することが理想的である(崎尾 2003; 高橋ら 2008; 小山・高橋 2009)。だが上流には大量の埋土種子が蓄積しているため、重機による土壌の攪乱は埋土種子の発芽を促す恐れがある。したがって、上流は次のような駆除作業を展開することが望ましいと言える。

地上部の伐採や抜根を行う前に、小型の重機などで土壌を攪乱し、埋土している休眠種子を発芽させる。ニセアカシアは先駆樹種であるため、強光利用型の成長特性をもつと考えられる。それゆえに、暗い林内では発芽しても成長することができず、多くの実生が枯死すると予想される。その後、地上部を伐採して水平根を除去すれば、萌芽や根萌芽だけでなく、種子からの再生も抑制できると考えられる。しかし、全ての埋土種子を発芽させるために必要な土壌の攪乱強度や深度はわからないため、この駆除方法を確立するためには、小型の重機による土壌攪乱試験や、埋土種子の深度分布調査を行う必要がある。

4 引用文献

福田真由子・崎尾 均・丸田恵美子 (2005) 荒川中流域における外来樹木ハリエンジュ (*Robinia pseudoacacia* L.) の初期定着過程. 日本生態学会誌 55: 387-395

外来種影響・対策研究会 (2009) 河川における外来種対策の考え方とその事例【改定版】— 主な侵略的外来種の影響と対策 —. 財団法人リバーフロントセンター, 東京

玉泉幸一郎・飯島康夫・矢幡 久 (1991) 海岸クロマツ林内に生育するニセアカシアの根萌芽の分布とその形態的特徴. 九州大学演習林研究報告 64: 13-28

小山浩正・高橋 文 (2009) 河川敷におけるニセアカシアの分布拡大に果たす種子の役割. (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, 東京, pp99-112

前河正昭・中越信和 (1996) 長野県伏川の砂防植栽とその周辺における植物動態. 日本林学会論文集 107: 441-444

Mandak B and Pysek P (1999) Effects of plant density and nutrient levels on fruit polymorphism in *Atriplex sagittata*. *Oecologia* 119: 63-72

崎尾 均 (2003) ニセアカシア (*Robinia pseudoacacia* L.) は溪畔域から除去可能か? 日本林学会誌 85: 355-358

Silvertown JW (1984) Phenotypic variety in seed germination behavior: The ontogeny and evolution of somatic polymorphism in seeds. *A Nat* 124: 1-16

高橋 文 (2007) ニセアカシアの分布拡大と種子の役割—種子異型性とその意義—. 森林技術学会誌 781: 8-11

高橋 文・小山浩正・高橋教夫 (2008) 赤川流域におけるニセアカシア (*Robinia pseudoacacia* L.) の分布拡大と埋土種子の役割. 日本森林学会誌 90: 1-5

Tremblay MF, Mauffette Y and Bergeron Y (1996) Germination responses of northern Red maple (*Acer rubrum*) populations. *For Sci* 42 (2): 154-159

Venable DL (1985) The evolutionary ecology of seed heteromorphism. *A Nat* 126: 577-595

Venable DL, Dyreson E and Morales E (1995) Population dynamic consequences and evolution of seed traits of *Heterosperma pinnatum* (Asteraceae). *Am J Bot* 82: 410-420