

ニセアカシアの種子生産および休眠／非休眠種子の生産比率の違いと

それらに影響する要因～河畔林と海岸マツ林に着目して～

¹秋田県立大学大学院 ²秋田県立大学 ³Radboud University

○岡本健太¹ 松下通也² 井上みずき² Tamara Fitters³ 高田克彦² 蒔田明史²

1. はじめに

外来種の中には旺盛な繁殖力により植生の急激な変化を招き、自然環境のみならず人間活動へも大きな影響を与えるものがあり、それらは侵略的外来種と呼ばれる（日本生態学会 2002）。これまでも、侵略的外来種の駆除などの対策は行われているが（日本生態学会 2002）、駆除・管理していくためには、繁殖生態の理解が不可欠である。

北米原産のニセアカシア（*Robinia pseudoacacia* L.）は典型的な侵略的外来種である。根粒菌と共生するため貧栄養な土地でも生育し、幅広い環境に適応できる（Huntley 1990）ため、治山緑化や砂防などに利用され（Keresztesi 1988）、日本でも 1873 年の導入以来、全国各地に植栽されてきた（勝田・横山 1998）。しかし、近年、植栽地から逸出し、根萌芽の発生による旺盛な栄養繁殖により河畔林や海岸マツ林などで著しく分布を拡大している（高橋ら 2008、Jung et al 2009）。

ニセアカシアの分布拡大の重要な特性として栄養繁殖が注目されてきた（玉泉ら 1991、崎尾 2003）。しかし、新たな土地への定着は種子や植物体の一部が持ち込まれることによって生じる。ニセアカシアは、休眠する種子（休眠種子）と休眠しない種子（非休眠種子）という性質の異なるタイプの種子を生産するという特徴を持つ（高橋 2007）。休眠種子は物理的に傷がつかない限り休眠し続け、埋土種子集団を形成する（高橋ら 2008、Masaka et al. 2010）。一方、非休眠種子は傷がつかなくても速やかに発芽できる。ただし、実際に実生の定着が確認されたのは洪水後の河川敷のみであり（福田ら 2005）、また形成された埋土種子集団が洪水等により流出し発芽する可能性がないのかなど詳しい種子集団の動態についてはまだ十分に明らかにはされていない。また、種子による分布拡大については、河川域での研究がほとんどで、そのほかの立地での種子による分布拡大については大変情報が乏しい。

種子生産は攪乱の頻度や強度などの立地の違いやニセアカシアの生育環境などによって影響を受けると考えられるが、立地と種子による定着過程についても、これまで議論されてこなかった。

そこで、本研究では、ニセアカシアの主要な分布拡大地である河畔林と海岸マツ林における、種子繁殖の特性を比較するために、種子生産量と種子異型性の違いについて明らかにすることを目的とした。

2. 方法

調査対象地は、河畔林で 2 地域 4 集団（雄物川本流と支流の玉川で各 2 集団）、海岸マツ林で 2 地域 8 集団（秋田と能代で各 4 集団）とした。

(1) 種子生産量の違いとそれらに影響する要因

種子の生産効率（結果率と結実率）を明らかにするために、胸高直径 5 cm 以上のニセアカシア幹を各集団 7~10 本（計 114 本）選定し、2013 年 9 月に樹冠から 1 幹あたり 3~5 果

序を採取した。これらのサンプルから果序について小花痕数、さや数およびさや中の胚珠数および健全種子数を計数し、結果率（さや数/小花痕数×100 (%)）と結実率（健全種子数/胚珠数×100 (%)）を算出した。

土壌中の種子量（埋土種子密度）を明らかにするために、各集団4本のニセアカシア幹（計48本）を選定し、樹冠下4方位から、20 cm×20 cm×5 cmの土壌サンプル（計192サンプル）を2013年9月（種子の散布前）、11月（種子散布ピーク後）および2014年5月（越冬後）の3時期に採取し、埋土種子密度を算出した。

結果率、結実率および埋土種子密度に影響する要因を明らかにするために、森林タイプ（河畔林を基準）、集団のニセアカシアの胸高断面積合計、対象木の胸高直径、光条件、遺伝的多様性を説明変数として一般化線形混合モデル（GLMM）で解析し、小標本の補正をした赤池情報量基準（AICc）によりモデル選択を行った。集団のニセアカシアの胸高断面積合計は、対象のニセアカシア幹から半径15 m以内に生育するニセアカシアの幹の胸高断面積合計とし、光条件は、開地の光量（相対光量子束密度）を100%としたときに、果序の付いた枝直上の光量がどの程度であるかを示した値とした。遺伝的多様性はTamaraら（未発表）が同じ調査地で行ったDNA解析をもとに、Simpson's Dを算出し用いた。

(2) 休眠/非休眠種子の生産比率とそれに関係する要因

河畔林と海岸マツ林での、ニセアカシアの樹冠から採取した種子と土壌中の種子の非休眠種子の生産比率（吸水種子率）を明らかにするために、吸水実験を行った。樹冠から採取した種子については、森林タイプごとに4集団（計8集団）を対象とした。1集団で2~4幹（計24幹）を選定した。吸水実験では1反復あたり20粒を供し、1幹につき1~3反復とした。土壌中の種子については、上記の埋土種子密度の算出の際に取り出したすべての種子を吸水実験に供した。それらの種子を20°C定温の暗所に置き十分に水を与えた条件で、14日後まで種子の吸水状態を観察し、積算の吸水種子率を算出した。

非休眠種子の生産比率に対する森林タイプ間の差異を評価し、さらに地域間、集団間、幹間、反復間のばらつきをGLMMで解析した。また、対象木の胸高直径、樹齢、光条件、結実率、遺伝的多様性およびニセアカシア幹密度と非休眠種子の生産比率との関係を検討した。

3. 結果

(1) 種子生産量の違いとそれらに影響する要因

ほとんどの集団で種子が生産されており、結果率、結実率および埋土種子密度は海岸マツ林より河畔林の方が高かった（表1）。種子生産に影響する要因は、結果率に関しては、森林タイプのみが選択されたことから海岸マツ林で低いことは分かった。しかしその他の要因は選択されなかった（図1）。

表1 森林タイプ・集団別の結果率、結実率および埋土種子密度

森林タイプ	地域	集団	結果率 (%)	結実率 (%)	埋土種子密度(m ²)		
					Sep. 2013	Nov. 2013	May 2014
河畔林	玉川	Tm1	13.5	1.5	12.5	25.3	101.8
		Tm2	16.4	1.3	184.5	220.5	168.8
	雄物川	Om1	18.1	4.4	222	211.3	234.8
		Om2	22.6	3.6	89.3	73.5	108
	Mean*		17.7±1.7	2.7±0.5	127.1±36.3	132.7±35.3	153.4±33.0
海岸マツ林	秋田	Ak1	9.6	0	7.8	1.5	4.5
		Ak2	14.7	1.1	70.3	86	51.8
		Ak3	8.9	0.2	0	0	0
		Ak4	9.6	0.1	81.5	62.8	92.3
	能代	Ns1	9.7	0.3	44	17.3	29.8
		Ns2	16.5	1	134.8	150.3	122
		Ns3	9.3	0.3	4.8	1.5	0
		Ns4	10.8	0.8	118.8	50	48.8
Mean*		11.1±1.0	0.5±0.1	57.8±11.3	46.2±10.5	43.7±10.1	

*：平均±標準誤差

結実率に関しては、対象木の胸高直径、光条件および遺伝的多様性が正の影響を及ぼすことが分かった（図1）。埋土種子密度に関しては、海岸マツ林で低く、光条件および遺伝的多様性が正の影響を及ぼすことが分かった（図1）。

(2) 休眠／非休眠種子の生産比率とそれに関する要因

樹冠から採取した種子の吸水実験の経過観察より、ほとんどの母樹で、吸水した種子は吸水実験開始後、数日での速やかな吸水応答が認められた（図2）。また、積算の吸水種子率は最小で0.20、最大で1.00であり、幹によって違いが見られた（図2）。非休眠種子の生産比率は、河畔林での集団平均（±標準誤差）は0.46 ± 0.32（最小0.20、最大0.85）であったのに対して、海岸マツ林では平均0.72 ± 0.27（最小0.56、最大0.99）で、海岸マツ林の方がやや平均値が高いものの、その差は有意ではなかった（ $P=0.15$ 、図3）。また、非休眠種子の生産比率のばらつきは、地域間（分散；0.503）や地域内集団間（0.582）よりも集団内幹間（1.583）の方が大きかった。しかし、対象木の胸高直径、樹齢、光条件、結実率、遺伝的多様性および集団のニセアカシアの胸高断面積合計と非休眠種子の生産比率とは関係が見られず、どのような要因が非休眠種子の比率に関係するかは明白ではなかった。

土壌中に存在する種子では、どちらの森林タイプ、どの時期においても非休眠種子は2%以下であり、埋土種子のほとんどが休眠種子であることがわかった。

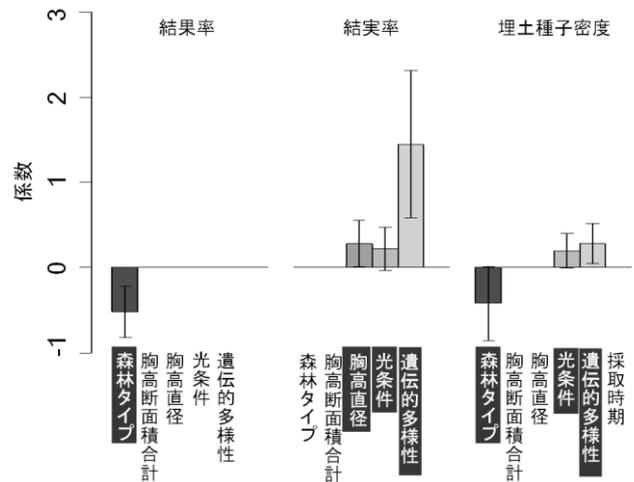


図1 種子生産量に影響する要因解析の結果

エラーバー：95%信頼区間

白抜字：モデル選択により選択された変数

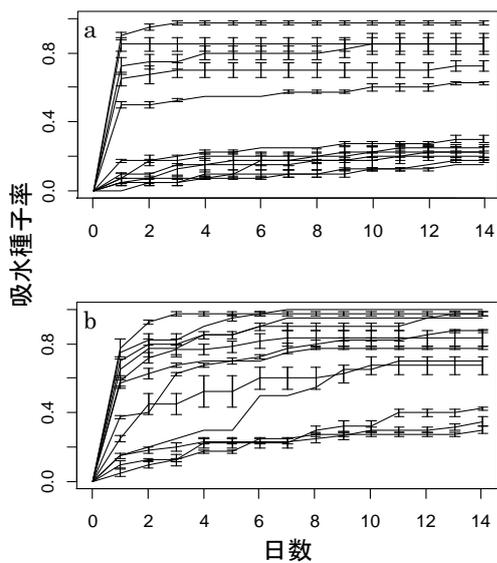


図2 幹別吸水種子率の時系列変化

エラーバー：標準誤差

a：河畔林、b：海岸マツ林

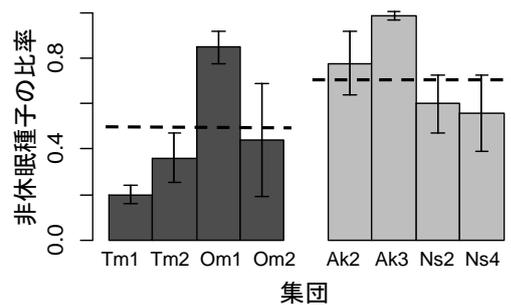


図3 森林タイプ・集団別の非休眠種子の比率

エラーバー：標準誤差

黒：河畔林、灰色：海岸マツ林

点線：森林タイプごとの平均値

4. 考察

ニセアカシアは旺盛な栄養繁殖により分布拡大するが、種子繁殖による分布拡大も無視できないことがこれまでも指摘されている（高橋 2007、高橋ら 2008、千葉・小山 2012）。本研究では、種子散布直後であっても土壤中に存在する種子のほとんどが休眠種子であることがわかり、実生発生は休眠種子が攪乱などによって休眠打破された結果生ずるものではないかと考えられる。それゆえ、ニセアカシアの種子による分布拡大には、種子が多く生産されることに加え、休眠が打破される条件が満たされることが重要であると考えられる。

埋土種子集団のサイズが大きいうえに、洪水等により広範囲にわたって自然攪乱が発生する河畔林では、広域にわたって種子発芽により新たな個体の加入が起こっている可能性がある。休眠打破された種子は速やかに吸水し、発芽すると考えられるために、実生発生が可能な時期に洪水が発生した場合には、根萌芽による栄養繁殖が開始される前にできる限り発芽実生の除去を行う必要があるだろう。

一方、海岸マツ林でも、種子生産量は河畔林よりも少ないものの、ほとんどの集団で埋土種子集団が形成されていた。河畔林のような大規模な自然攪乱は少ないと考えられるが、林道整備などによる人為攪乱の可能性は考えられる（蒔田ら 2009）。ただし、その場合実生の発生する場所・時間は限定的であると考えられ、そうした場所における実生更新を阻害することは河畔林よりは容易であろう。

いずれにせよ、ニセアカシア群落を管理するためには、それぞれの立地における栄養繁殖と種子繁殖の特性を十分理解したうえで、立地に合った管理手法の確立が必要である。

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
- 玉泉幸一郎, 飯島康夫, 八幡久 (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. 九州大学農学部演習林報告 64:13-28
- Huntley JC (1990) *Robinia pseudoacacia* L., Black locust. (eds.) Burns RM, Honkala BH Silvics of North America Vol. 2. Hardwoods. US Department of Agriculture, Forest Service, Agriculture Handbook 654. Washington DC, pp755-761
- Jung SC, Matsushita N, Wu BY, Kondo N, Shiraishi A, Hogetsu T (2009) Reproduction of a *Robinia pseudoacacia* population in a coastal *Pinus thunbergii* windbreak along the Kujukurihama Coast, Japan. Journal of Forest Research 14:101-110
- 勝田 柁, 横山敏孝 (1998) ハリエンジュ属. 勝田 柁, 森徳典, 横山敏孝(編) 日本の樹木種子(広葉樹編). 社団法人林木育種協会, 東京, pp207-210
- Keresztesi B (1988) The black locust. Unasylva 32:23-33
- 蒔田明史, 星崎和彦, 高田克彦, 三嶋賢太郎, 田村浩喜 (2009) 海岸マツ林に広がるニセアカシア—秋田県夕日の松原での研究例より. 崎尾均(編) ニセアカシアの生態学. 文一総合出版, 東京, pp145-159
- Masaka K, Yamada K, Koyama Y, Sato H, Kon H, Torita H (2010) Changes in size of soil seed bank in *Robinia pseudoacacia* L. (Leguminosae), an exotic tall tree species in Japan: Impacts of stand growth and apicultural utilization.

Forest Ecology and Management 260:780-786

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

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 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

千葉翔, 小山浩正 (2012) ニセアカシアの非休眠種子は更新に貢献するのか. 日本森林学会誌 94:261-268

日本生態学会編 (2002) 外来種ハンドブック. 地人書館, 東京