

ニセアカシア休眠種子の変性の可能性とギャップ検知機構の解明

山形大学農学部 新田 馨平

1, はじめに

ニセアカシア(*Robinia pseudoacacia* L.)は北米原産のマメ科の落葉高木で、日本には緑化明治時代に緑化植物として導入されたが、近年は河畔域を中心に急速に拡大し、地域の生物多様性を減少させると指摘されている侵略的外来種である。近年のニセアカシアの研究は萌芽や根萌芽といった無性生殖に焦点を当てたものが多く、駆除法に関しても、いかに萌芽・根萌芽の発生を抑えるかという視点に偏りがちである。しかし、根萌芽は最長約60mまでしか確認されておらず、水平根が到達できるとは考えづらい中州での個体群の形成も観察されることから(高橋ら,2008)、広範囲の拡大には種子が関与している可能性が高い。

ニセアカシアの種子は、多くのマメ科植物同様、硬い不透水性の種皮を持つ硬皮休眠種子である。このような休眠状態にある種子は、種皮に傷がつくなどした際に発芽可能である。しかし、近年の研究で、ニセアカシアは種子異型性を示し、非休眠種子が群落の新規拡大に貢献する可能性が明らかになった(高橋,2007)。その一方で休眠種子は、ニセアカシア休眠種子は土壌シードバンクを形成するということが原産国だけでなく、日本でも確認されている(高橋ら,2008)。この土壌シードバンク中の埋土種子はニセアカシア林内の土壌に高密度で存在し、他の林分下にはほとんど存在しないことから、新規拡大ではなくギャップの形成に際して発芽し、個体群の修復と維持に貢献していると考えられる(高橋ら,2008)。しかし、ニセアカシアの埋土種子がギャップをどのようにして検知しているのかは調べられていない。

一般に、土壌シードバンクを形成する種は、植被の隙間であるギャップにのみ芽生えを出現させるといわれている。これはギャップの形成時に埋土種子が地表面に露出された際、植被下とは大きく異なる光や温度といった環境シグナルによって種子の休眠が打破され、発芽するためであると考えられる。ここからニセアカシアもこれらの光や変温・ヒートショックといったギャップ形成に伴う環境シグナルを検知して発芽している可能性は充分にあると考えられる。

小山ら(2007)はニセアカシア休眠種子に対して光条件を伴う変温試験・ヒートショック試験を行なっている。この試験の結果、光や変温・ヒートショックといった環境シグナルはニセアカシア休眠種子の休眠打破には寄与していなかった。したがってニセアカシア休眠種子は個体群維持の機能は持っておらず、福田ら(2005)が指摘するように河川の増水などによる物理的損傷によって休眠が打破され発芽すると考えられる。

しかし、ニセアカシア休眠種子の発芽がすべて物理的損傷によって生じると判断することは難しい。なぜなら福田ら(2005)の指摘は非休眠種子の存在を考慮していないからである。また小山ら(2007)がこの試験において用いた種子は、同じ休眠種子でも埋土種子ではなく樹上から採取した当年の休眠種子であった。埋土種子は、少なくとも1年以上は土壌中に待機していると考えられ、埋土期間中に土壌粒子による磨耗や微生物作用などによって休眠性が変化している可能性がある。

そこで本研究では、ニセアカシア埋土種子は、1)光や変温・ヒートショックといった環境シグナルに対する感受性を持っており、2)その感受性は埋土期間中に種子が変性することによって得られるという2つの仮説をたてた。この仮説を検証するためにニセアカシアの樹上採取種子と埋土種子を同時に実験に用いて、光条件を伴う変温試験とヒートショック試験を行ない、それぞれの試験においてその発芽反応を比較した。

2、研究方法

(1) 地表面温度・地中温度の測定

山形県鶴岡市を流れる赤川(流路延長70.4km, 流域面積856.7km²の一級河川)の河川敷に成立するニセアカシア林において、大ギャップを想定した林外の地表面温度と、埋土種子が存在する地中の温度を測定した。測定には一定間隔ごとに自動で付近の温度を計測することが出来るおんどとりJr.(アズワン株式会社)を用いた。地表面温度は計測間隔を1時間に設定したおんどとりJr.を地表面に露出させて、地中温度は5cmの深さに埋めて測定した。

なお、林外の測定地点では、地表面温度・地中温度ともに植被による影響をなくすため、適宜侵入したクズや草本類を除去して計測を続けた。

(2) 種子の採取方法

①埋土種子の採取

赤川河川敷ニセアカシア林において、前年の非休眠種子の発芽がほぼ終了し、当年種子の散布の直前である2008年7月25日と8月8日におこなった。各林分において、表層のリターを除去した上で土壌表層5cmの深さまでを土壌ごと採取した。採取した土壌サンプルを研究室に持ち帰り、ざるを用いて水洗しながら種子を分離した。分離した種子は、発芽実験に供するまで冷蔵庫(約2°C)で保管した。

②樹上採取種子の採取

樹上採取種子は、赤川河川敷に成立しているニセアカシアの樹上から2008年10月6日に鞘ごと採取した。採取した鞘は研究室に持ち帰り、虫害やカビ・奇形のもの以外を健全種子とみなして鞘から分離した。樹上採取種子には非休眠種子が混在しているが(高橋,2007)、非休眠種子は湿潤条件下におくと膨張し、目視でも識別可能である。そこで、これらの種子を1週間流水に浸漬し、膨張した種子を非休眠種子と判断して除去し、休眠種子のみを実験に用いた。

(3) 実験方法

すべての実験は1処理50粒5反復行なった。発芽観察は3枚重ねのろ紙を敷いたシャーレ上で1日~数日ごとに行い、ろ紙が乾燥しないように適宜水道水を補充した。なお、発芽は幼根の突出が見られたものとし、発芽した種子はその数を記録して取り除いた。

①変温試験

オキシドール(3w/v%)を用いて表面を消毒したと樹上採取種子と埋土種子をシャーレ上におき、恒温機TG-100-ADCT(株式会社日本医科器械製作所)を用いて昼夜の日格差を想定

した12時間ごとに30°C(明)/10°C(暗)の交代温度を与えて毎日発芽を観察した。処理温度は、地表面温度の測定結果(図1)から、日格差(=日最高地温-日最低地温)の平均値をもとに林内ではほとんど起こりえない格差として決定した。また対照処理として、20°C一定で昼夜の光環境のみを想定した12時間交代で明暗条件を与えたものを同様に観察した。どちらの処理もしばらく観察して発芽が見られなくなった段階で生存確認のために紙やすりで傷つけ処理を施し、20°C一定の条件下において観察を続けた。

②ヒートショック試験

変温試験同様オキシドール(3w/v%)を用いて表面を消毒したと樹上採取種子と埋土種子をそれぞれろ紙を敷いたシャーレ(直径 55mm)上におき、温風乾燥機 FC-612(ADVANTEC社製)を用いて40°C・50°C・60°Cの温度に1・6・24時間曝してヒートショック処理とした。処理温度は、地表面温度の測定結果(図1)から、自然条件において大ギャップで起こりうる温度条件を選択した。処理後、恒温機 IQ-820(大和科学株式会社)に移し、20°C一定条件で発芽を観察した。また、対照処理としてヒートショックを加えず、そのまま恒温機に入れ20°C一定の条件下に置いたもの(無処理)を同数用意した。しばらく観察して、発芽が見られなくなった段階で生存確認のために紙やすりで傷つけ処理を施し、再び20°C一定の条件に戻して発芽を観察した。

3. 結果及び考察

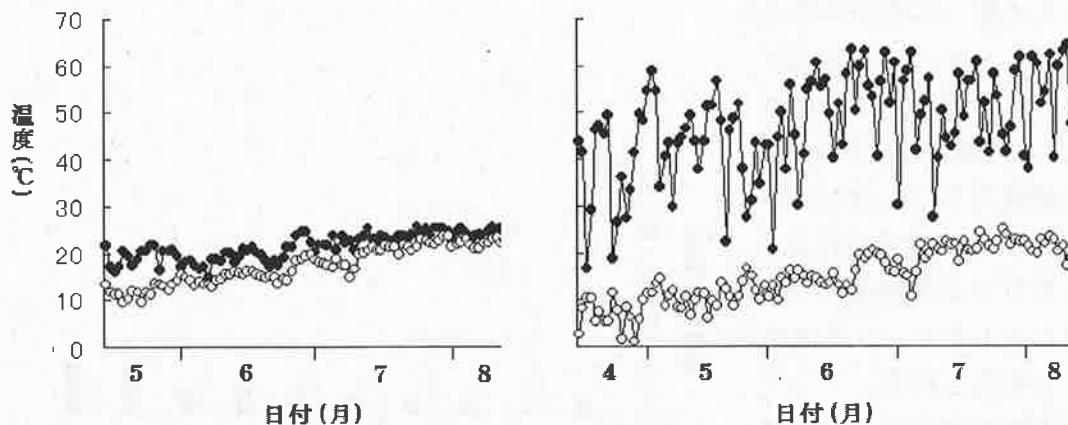


図 1.ニセアカシア林内の地中温度(左)と林外の地表面温度(右)

● : 日最高温度 ○ : 日最低温度

(1) ニセアカシア休眠種子のギャップ検知機構

本研究では、ニセアカシア休眠種子が埋土期間中に変性し、光や変温、ヒートショックといったギャップ形成に伴う環境シグナルに対する感受性を獲得するという仮説をたてた。

地表面温度と地中温度の測定の結果、林外の地表面温度は林内の地中温度に比較して、日変動が大きく、日最高温度も高くなっていることがわかった(図1)。ここから、ニセアカシア林内にギャップが形成され、種子が地表面に露出されると、種子が経験する温度条件は大きく変化すると考えられる。

しかし、埋土種子は交代温度を与えても樹上採取種子と同様にほとんど発芽しなかった(発芽率<5% 図2)。したがってニセアカシア埋土種子は、変温に対する感受性は持っていないと考えられる。また、実験中に明条件を与えても発芽していないことから、光もニセアカシア埋土種子の発芽には関与していないと考えられる。

しかし、ヒートショック試験において、埋土種子では温度条件によっては熱感受性を持ちうることを示唆された。40℃のヒートショックでは処理時間に関係なく無処理区と同様、ほとんど発芽は観察されなかった(発芽率<7% 図3)。その一方で50℃に24時間、あるいは60℃に6時間以上曝された場合は無処理区と比較して発芽率が高まる傾向が見られた。しかし、50℃や60℃といった温度は自然条件下では長くても6時間程度であり24時間もの間連続することはなかった(図1)。したがって自然条件において、ニセアカシア休眠種子の休眠打破にはヒートショックも関係していないと考えられる。

一方で樹上採取種子は、変温試験では一定温度・交代温度どちらの条件でも埋土種子よりも高い発芽率が観察された(一定温度 $7.2 \pm 1.8\%$ 、交代温度 $7.2 \pm 3.3\%$ 図2)。またヒートショック試験においても無処理で12%程度の発芽が観察されたことから、どちらの試験においても非休眠種子が休眠種子の中に混在していたと考えられる。したがって、2つの発芽試験における樹上採取種子の発芽反応すべてが休

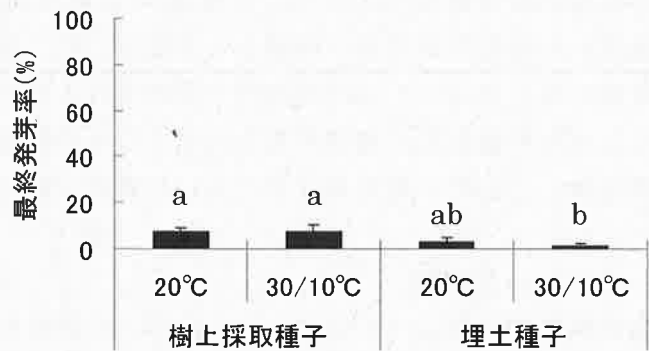


図 2. 変温試験の最終発芽率

樹上採取種子と埋土種子それぞれの処理別の最終発芽率(mean±SD)を示す。異なるアルファベットは有意に異なることを表す(Tukey-KramerHDS 検定 $p < 0.05$)。

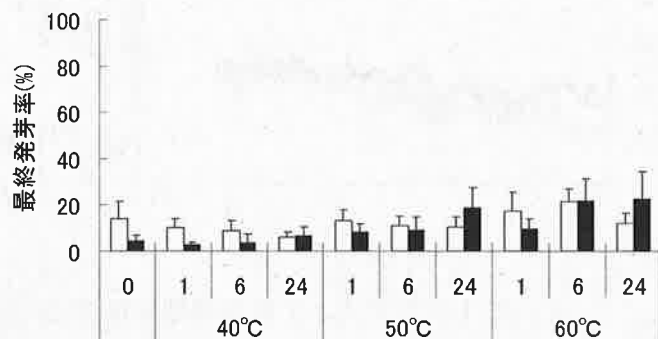


図 3. ヒートショック試験最終発芽率

□ : 樹上採取種子, ■ : 埋土種子の各処理別の最終発芽率を示す。縦棒は標準偏差を表す。三元配置分散分析で交互作用($p < 0.05$)が検出された。

眠種子の反応であると判断することは難しく、ニセアカシア休眠種子が埋土中に変性するという仮説に関しても更なる実験が必要である。

以上のように、今回の実験では提示した2つの仮説を支持する結果は得られなかった。しかし、傷つけ処理の結果、どちらの試験も60%以上の発芽率になったことから(図の提示なし)、発芽しなかった種子は休眠し続けていたと考えられる。したがってニセアカシア休眠種子は、福田ら(2005)の指摘と同様に、増水などの攪乱による物理的損傷によって休眠が打破され発芽すると結論される。またニセアカシアの休眠種子はニセアカシア林の林床に高密度で存在していることから(高橋ら,2008)、攪乱によって地表面に露出されるとともに受傷・発芽し、個体群の維持に貢献していると考えられる。

(2) ニセアカシアの駆除に向けて

現在行われているニセアカシアの駆除方法としては、伐採だけでなく、萌芽や根萌芽の抑制のための掘り起こしを同時に実施することが効果的であるといわれている。しかし、この方法は埋土種子の存在が考慮されておらず、駆除作業に埋土種子に傷がついて発芽し、再生してしまう可能性が高い。したがってニセアカシアを効率的に駆除するためには種子も考慮した駆除方法の考案が不可欠であると考えられる。

本研究の結果、ニセアカシア休眠種子は受傷によって発芽することが示唆された。またニセアカシアは植生遷移の初期に侵入定着する先駆樹種であることが知られているため、強光利用型の成長特性をもつと考えられる。したがってニセアカシアの種子の存在も考慮した駆除方法としては、本研究の結果と強光利用型であるという特性を利用した次のような方法が考えられる。

林冠が閉鎖されている時期に駆除するニセアカシア林の林床を強度に掘り起こして根萌芽を抑制すると同時に、埋土種子に積極的に傷をつけて発芽させる。強光利用型のニセアカシアは、暗い林内では発芽しても成長することはできず、ほとんどが枯死すると予想される。そして発生したニセアカシアの実生がほとんど枯死した後に母樹を伐採・抜根することによって、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。さらに河川敷の場合、種子が上流から供給されることを考慮し、駆除は河川の上流域から行うことが望ましいと思われる。

(3) 終わりに

本研究ではニセアカシア休眠種子は攪乱に伴って受傷することで発芽すると結論した。しかし、ニセアカシア休眠種子が自然条件において、どのようにして受傷し発芽に至るのかは明らかではない。この自然条件での受傷メカニズムを明らかにするためには、ニセアカシアの非休眠種子を分離した上で、地表攪乱を伴う人工的な処理によって実生が発生するかどうか、あるいは河川の増水など土砂とともに流されることで受傷が起こりうるかどうか、などを確認する必要がある。

また、埋土種子が50℃から60℃という高温に長時間曝されることによって休眠打破される傾向が観察されたことは無視できない重要な事実である。そのような高温が自然条件において24時間もの長時間続くことは考えづらいが、夏になると林外では50℃や60℃といった高い地表面温度が短時間ではあるが毎日のように観察された(図1)。すなわち、自然条件

のギャップ地表面では短時間の高温に何度も曝されることになる。今回の結果では明らかではないが、ニセアカシア休眠種子も短時間の高温が何度も起こることによって発芽がより促進される可能性は残る。この点については短時間のヒートショックの繰り返しによる発芽実験でその発芽反応を検証する必要がある。

さらに樹上採取種子の反応が小山ら(2007)の結果とは矛盾しており、さらに非休眠種子が含まれていた疑いがあることから種子変性の可能性を完全に否定することは出来ない。今後ニセアカシア休眠種子の生態に焦点を当てる際には、非休眠種子の個体ごとの生産動態を解明し、適切な分離法を考案することがその近道になると考えられる。

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.
- 小山浩正・高橋文・高橋教夫・佐藤ふたみ (2007) 変温条件とヒートショックがニセアカシア種子の休眠打破に与える影響. 東北森林科学会 第12回大会講演要旨集:67.
- 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.