

【解 説】

ニセアカシア河畔林の繁殖生態

黒河内 寛之^{*1}

はじめに

近年、河川の安定化や河川敷利用の減少に伴い、河川敷の樹林化が進行している。日本において、河川敷の樹林を形成する樹種の一つにニセアカシア (*Robinia pseudoacacia* L.) がある。

ニセアカシアは北米原産のマメ科木本植物で、幅広い環境に定着可能な上、初期成長も良好という特徴があり、世界各国で古くから木材資源や緑化樹として植栽されてきた (Keresztesi 1988)。日本でも、ニセアカシアは明治初期に導入 (上原 1959; 臼井 1993; 日本生態学会編 2002) されて以来 100 年以上もの分布の歴史があり、過去には治山事業の砂防樹や炭鉱跡地の緑化樹として利用されるなど、有用樹種として歓迎されていた (Maekawa and Nakagoshi 1997; 山田・真坂 2007)。現在でも、ニセアカシアは養蜂家が蜜源として利用する主要な樹種である上、木材資源としても用いられている (服部・鴨井 2006; 崎尾 2009)。しかしながら、過去の植栽地から逸出し、河川敷で樹林を形成するニセアカシアには問題も一方で指摘されている。例えば、河川敷の樹林は流木となったり、流路狭窄を引き起こしたりすることで洪水被害を増長する可能性があるため、河川の安全管理の観点から問題視されていて、河川敷のニセアカシア林(以下、ニセアカシア河畔林)もそのような問題を生じる原因となる可能性が懸念されている (千曲川河川事務所 2009; Tanaka and Yagisawa 2009)。また、外来樹木ニセアカシアの樹林形成は在来植生の生息域を奪う可能性があるため、在来生態系保全の観点からは、河川生態系における生物多様性低下などが危惧されている (Maekawa and Nakagoshi 1997)。

以上のように、ニセアカシア河畔林には有用樹種としての側面がある一方で、有害樹種としての側面もあるため適切な管理が求められる。現在のところ、管理が必要と判断されたニセアカシア河畔林では、伐採を主体に、除草剤の塗布や河床整備といったニセアカシア駆除を目

指した様々な管理が試みられている。しかし、多くの場合ニセアカシアの旺盛な繁殖力によりニセアカシア河畔林は回復しており駆除管理は成功していない。

効果的管理のためには、ニセアカシアの現状について科学的に理解することが不可欠で、ニセアカシアに関する多くの基礎研究が様々な観点からなされている (崎尾 2009)。ところが、林分スケールにおいてニセアカシア河畔林が形成されるプロセスや、一旦成立したニセアカシア河畔林が伐採等の攪乱を受けた後もその場所で維持される (回復する) プロセスといった「ニセアカシア河畔林の繁殖生態」について個体レベルで詳述した研究はほとんどなかった。これらのプロセスはニセアカシア河畔林を管理するための基礎データとして理解する必要があり、筆者らは分子生態学や年輪生態学の手法を用いて、これらの繁殖生態的特徴について研究してきた。

ニセアカシア河畔林の形成過程

河川中下流域にはニセアカシアの樹林が散見されるが、そこにニセアカシアの植林はほとんど行われぬ。そのため、河川中下流域に定着しているニセアカシアの起源は、河川上流部で砂防緑化などの目的で過去に植栽されたニセアカシアにあると推測される (Chang et al. 1998; 福田ら 2005; 高橋・皆川 2007)。加えて、ニセアカシアは野外では種子繁殖はほとんど行わず、水平根を通じた栄養繁殖をもっぱら行うと言われている (The forest service U.S. 1948; 玉泉ら 1991)。これらを考慮すると、ニセアカシア河畔林は、河川上流部から流れてきた種子が定着し、定着したニセアカシアが水平根を伸長させ、そこからの栄養繁殖で生じたラメットで分布を拡大することにより形成すると推測される。

一方で、ニセアカシアの土壌シードバンクはニセアカシアの近くに発達し (高橋ら 2008)、そこにある種子が自然条件下で発芽能を持つことも知られている (Masaka and

*E-mail: kurokochi@es.a.u-tokyo.ac.jp

¹くろこうち ひろゆき 東京大学大学院農学生命科学研究科

Yamada 2009)。これらの報告は、ニセアカシア河畔林の形成時には、林分レベルで種子繁殖も寄与する可能性があることを示唆している。

このように、ニセアカシアは種子繁殖と栄養繁殖の両方を行う樹種であるが、ニセアカシア河畔林の形成に際してそれらがどのように関わっているのかよくわかっていなかった。そこで、筆者らは長野県を流れる千曲川流域（長野県上田市～千曲市）に広がるニセアカシア河畔林内に複数の調査区を設置し、それらの林がどのような繁殖様式に依存して形成するのかについて、ニセアカシア特異的な核 SSR マーカー 7 座 (Lian and Hogetsu 2002 ; Mishima et al. 2009) を用いて個体レベルで解析した (H. Kurokochi and T. Hogetsu in preparation)。なお、千曲川にはニセアカシア河畔林が大規模に広がっており、2005 年には千曲川流域にある河川内自然植生面積約 2000ha のうち約 500ha をニセアカシアが占めるほどであった (千曲川河川事務所 2009)。

核 SSR マーカー 7 座を用いた際の個体識別能は 0.9999 以上と高く、異なる遺伝子型を十分に区別できた。筆者らが解析した調査区のジェネット分布の一例を図-1 に示す。この図から、同じジェネットに属するラメットはまとまって分布していること、異なるジェネットに由来するラメットはほとんど混在しないというジェネット分布の特徴が明らかとなった (図-1)。また、あるジェネットが距離の離れた複数の調査区にわたって分布することは無かった。これらは定着したニセアカシアが水平根由来のラメットを発生させ分布域を拡大したことを示している。

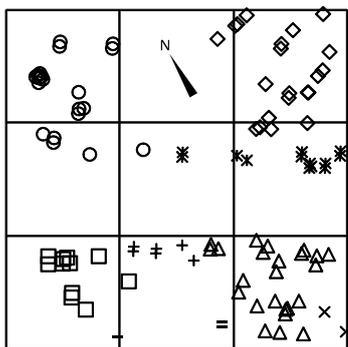


図-1 ジェネット分布の例

各シンボルはニセアカシアの立木位置。同じシンボルは同じ遺伝子型。格子は 10×10m。(Kurokochi et al. 2010 を一部改変)

核 SSR マーカー 7 座の多型データを基に、KINGROUP

ver. 2 (Konovalov et al. 2004) を用いてジェネット間の親子関係および (片親または両親が同じ) 兄弟関係を推定したところ、同一調査区内のジェネット間には多くの親子関係または兄弟関係が検出されたが、異なる調査区に分布するジェネット間ではほとんど検出されなかった (H. Kurokochi and T. Hogetsu in preparation)。これらは先に定着したニセアカシアから近傍に散布された種子が定着し、ニセアカシア河畔林を形成した可能性を示唆している。また、距離による隔離 (IBD) は検出されなかったが、調査区間の pairwise F_{ST} の値は何れの組合せにおいてもゼロより有意に大きく調査地間の遺伝的分化が検出された (H. Kurokochi and T. Hogetsu in preparation)。調査区レベルで種子繁殖が進行することにより、このような遺伝構造の特徴が生じたものと推測した。

以上の得られた遺伝情報を基に、ニセアカシア河畔林の形成は次のように進行すると考えた。[1]河川流域に広く分布するニセアカシアから種子が散布され、一部がニセアカシアの定着していなかった河川敷へ流れ着く。[2]流れ着いた幾つかの種子が、安定した場所で発芽し、定着する。[3]定着したニセアカシアは、水平根を伸長させ栄養繁殖由来の新たなラメットを発生させると同時に、種子を近傍に散布する。[4]散布された種子の一部が新たに定着し、栄養繁殖によりジェネットを拡大する。[5]その結果、河川敷には大きさの異なる複数のジェネットが排他的に分布するニセアカシア河畔林が形成する (H. Kurokochi and T. Hogetsu in preparation)。

ニセアカシア河畔林の同所的維持 (回復過程)

ニセアカシア河畔林を取り除くために様々な取り組みが行われているが、それらの林が十分に駆除できていないのは先述の通りである。ここでは、多くの管理場面で採用されているニセアカシア伐採の後に、新たにニセアカシア河畔林がどのように回復するのかについて明らかにしたことを中心に紹介する。

ニセアカシアの活発な栄養繁殖はよく知られており、例えば、伐採や倒木に伴い萌芽を発生させること (Boring and Swank 1984) や根萌芽を年々継続的に発生させること (玉泉ら 1991) があげられる。加えて、ニセアカシアは、野外でも種子繁殖を行っているようだ (H. Kurokochi and T. Hogetsu in preparation)。ニセアカシア伐採後短期間の個体群動態を追ったものはある (崎尾 2003 ; 小山ら 2005) が、伐採してから成林になるまでの長期間の回復過程を量的かつ実証的に明らかにした研究は無かった。そこで、筆者らは皆伐後の年数が異なるニセアカシア河畔林内と

皆伐されていないニセアカシア河畔林内に調査区を設置し、毎木調査、核 SSR マーカーを用いた個体識別や親子解析、地際部の年輪解析による樹齢決定を通じて、ニセアカシア河畔林の回復過程を実証した。なお、調査区は千曲川中流域（長野県上田市～千曲市）の河川敷に設置した。

伐採後の経過年数が異なる調査区における立木密度の比較から、ニセアカシア河畔林の立木数は伐採後年々減少することが推測された (Kurokochi et al. 2010)。年輪解析を行った調査区の樹齢分布の一例を図-2 に挙げる。伐採の有無により樹齢分布は大きく異なっており、伐採の行われた調査区では、伐採後直ちに定着したニセアカシアを中心に林分の回復が進むこと、伐採後数年以内に定着したニセアカシアは残存し林分の回復に寄与すること、伐採後 5 年もすると新たなニセアカシアの定着はほとんどなくなることが明らかとなった (図-2)。

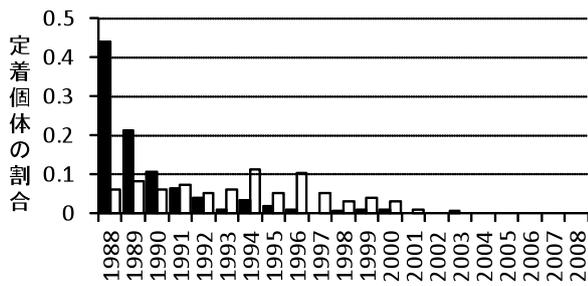


図-2 樹齢分布の例

黒いバーは、1988 年に皆伐された調査区の樹齢分布。白いバーは、伐採の行われていない調査区の樹齢分布。(Kurokochi et al. 2010 を一部改編)

核 SSR マーカーを用いて個体識別および親子解析を行ったところ、伐採後に切株や地下部が残された場所では栄養繁殖由来のニセアカシアを中心にニセアカシア河畔林の回復が進行するが、切株と共に地下部も取り除かれ砂礫が露わになった場所では兄弟関係を持つ種子繁殖由来のニセアカシアが林分の回復に寄与することが判明した (図-3)。伐採や間伐の後に、森林の回復が栄養繁殖由来の萌芽により迅速に進行することは様々な樹種で知られている (Negreiros-Castillo and Hall 2000 ; O'Hara et al. 2007)。また、一般に萌芽更新は種子更新に比べ高い純一次生産量を得られるメリットがある (Shure et al. 2006)。ニセアカシアも伐採後に栄養繁殖が可能な場合は、栄養繁殖により林分を回復するようである。一方、栄養繁殖が不可能な場合は、先述の高橋ら (2008) や Masaka and Yamada (2009) の埋土種子に関する研究報告を加味する

と、ニセアカシア河畔林の林床に形成された豊富なシードバンク (近傍から散布された種子が蓄積したため兄弟関係がある種子からなると推測される) から、発芽した種子が定着してニセアカシア河畔林を回復すると推測される。

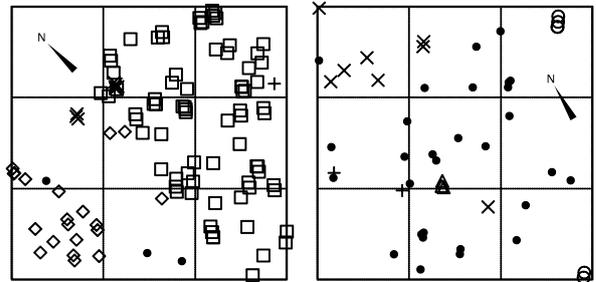


図-3 伐採跡地のジェネット分布の例

左図は、伐採後に切株や地下部が残されていた場所。右図は、伐採後に切株や地下部の多くが取り除かれていた場所。各シンボルはニセアカシアの立木位置。黒塗りの丸 (●) は種子由来のニセアカシアでそれぞれ異なる遺伝子型。それ以外の同じシンボルは同じ遺伝子型。格子は 5×5m。(Kurokochi et al. 2010 を一部改変)

以上の結果を考慮し、ニセアカシア河畔林伐採後の林分回復は次のように進行すると考えた。

1. 伐採後に切株や地下部が残される場合 : [1]伐採後直ちに、切株や根から大量の萌芽発生が起こる。[2]伐採後数年間は萌芽発生が起こるが、同時に自己間引きにより発生した萌芽の多くは枯死する。この時期までに定着したニセアカシアが中心となって林分回復が進行する。[3]伐採後 5 年もすると、萌芽発生は減少し、新たなニセアカシアの定着もほとんどなくなる。
2. 伐採後に切株や地下部が除去される場合 : [1]伐採後直ちに、埋土種子が一斉に発芽する。[2]伐採後数年以内に定着できたニセアカシアが中心となって林分回復が進行する。なお、定着したニセアカシアの多くは根萌芽による分布拡大ができない (大きなジェネットを形成しない)。[3]伐採後 5 年もたつと新たなニセアカシアの定着はほとんどなくなる。

最後に

現在、ニセアカシアは日本全国で幅広く分布が確認されている。ニセアカシア河畔林が成立および維持する際の繁殖生態的特徴を考慮すると、それらを取り除くことはほぼ不可能に近い。今後は、駆除とは別の観点からの

管理について知恵を出す必要があるのではないだろうか。

引用文献

- Boring LR, Swank WT (1984) The role of black locust (*Robinia pseudoacacia*) in forest succession. *Journal of Ecology* 72: 749-766
- Chang CS, Bongarten B, Hamrick J (1998) Genetic structure of natural populations of Black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) at Coweeta, North Carolina. *Journal of Plant Research* 111: 17-24
- 千曲川河川事務所 (2009) 河道内樹木の公募伐採について. 第25回千曲塾プログラム
- 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. *九州大学演習林報告* 64: 13-28
- 服部信・鴨井真 (2006) 公募による千曲川・犀川の河川内樹木伐採の試行. 北陸地方整備局, 管内事業研究会
- Keresztesi B (1988) The black locust. *Akademiai Kiadó, Budapest*
- Konovalov DA, Manning C, Henshaw MT (2004) KINGROUP: a program for pedigree relationship reconstruction and kin group assignments using genetic markers. *Mol Ecol Notes* 4: 779-782
- 小山泰弘, 神谷一成, 鈴木良一, 市原満, 片倉正行 (2005) 森林火災が発生したアカマツ林におけるニセアカシアの動態—被災2年半経過—. *中部森林研究* 53: 65-66
- Kurokochi H, Toyama K, Hogetsu T (2010) Regeneration of *Robinia pseudoacacia* riparian forests after clear-cutting along the Chikumagawa River in Japan. *Plant Ecology*. 210: 31-41
- Lian C, Hogetsu T (2002) Development of microsatellite markers in black locust (*Robinia pseudoacacia*) using a dual — suppression — PCR technique. *Molecular Ecology Notes* 2: 211-213
- Maekawa M, Nakagoshi N (1997) Riparian landscape changes over a period of 46 years, on the Azusa River in Central Japan. *Landscape and Urban Planning* 37: 37-43
- Masaka K, Yamada K. (2009) Variation in germination character of *Robinia pseudoacacia* L. (Leguminosae) seeds at individual tree level. *Journal of Forest Research* 14: 167-177
- Mishima K, Hirao T, Urano S, Watanabe A, Takata K. (2009) Isolation and characterization of microsatellite markers from *Robinia pseudoacacia* L. *Molecular Ecology Resources* 9: 850-852
- Negreros-Castillo P, Hall RB (2000) Sprouting capability of 17 tropical tree species after overstory removal in Quintana Roo, Mexico. *Forest Ecology and Management* 126: 399-403
- 日本生態学会編 (2002) 外来種ハンドブック. 地人書館, 東京
- O'Hara KL, Stancioiu PT, Spencer MA (2007) Understory stump sprout development under variable canopy density and leaf area in coast redwood. *Forest Ecology and Management* 244: 76-85
- 崎尾均 (2009) ニセアカシアの生態学. 文一総合出版, 東京
- 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
- Schneider S, Roessli D, Excoffier L (2000) Arlequin ver. 2.000: a software package for population genetics data analysis [user's manual]. University of Geneva, Genetics and Biometry Laboratory, Geneva, Switzerland. Available at <http://lgb.unige.ch/arlequin/software/2.000/manual/Arlequin.pdf>
- Shure DJ, Phillips DL, Bostick PE (2006) Gap size and succession in cutover southern Appalachian forests: an 18 year study of vegetation dynamics. *Plant Ecology* 185: 299-318
- 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
- 高橋俊守, 皆川朋子 (2007) 毎木調査と多時期植生図 GIS による侵略的外来種ハリエンジュの植生変遷解析. *水工学論文集* 51: 1261-1266
- Tanaka N, Yagisawa J (2009) Effects of tree characteristics and substrate condition on critical breaking moment of trees due to heavy flooding. *Landscape and Ecological Engineering* 5: 59-70
- The forest service U.S. (1948) Woody—plant seed manual. U.S. Government printing office, Washington, D.C.
- 上原敬二 (1959) 「樹木大図説Ⅱ」, 有明書房, 東京
- 臼井英次 (1993) アカシア—花降る木陰, *植物文化史* 157. 遺伝 47: 58
- 山田健四・真坂一彦 (2007) 北海道の旧産炭地における侵略的外来種ニセアカシアの分布現況とその歴史的背景. *保全生態学研究* 12: 94-102