

千曲川河川敷におけるニセアカシア林の動態

黒河内寛之

目次	<u>i – iii</u>
本研究の動機	<u>1 – 1</u>
第1章 序論	<u>2 – 7</u>
1.1 節 研究の背景	2 – 6
1.1.1 河川敷への樹木定着の進行	
1.1.2 ニセアカシアの利用	
1.1.3 ニセアカシアの問題点	
1.1.4 日本における河川敷のニセアカシア林	
1.1.5 着目した生態学的手法	
1.2 節 本研究の目的および目標	6 – 7
第2章 『ニセアカシア個体群の回復過程』の解明	<u>8 – 51</u>
2.1 節 序	8 – 8
2.2 節 調査区の設置およびその概要	8 – 9
2.3 節 材料および方法	9 – 13
2.3.1 現地調査	
2.3.2 年輪生態学的解析	
2.3.3 分子生態学的解析	
2.3.4 現地実験	
2.4 節 結果	13 – 17
2.4.1 毎木調査の結果	
2.4.2 年輪生態学的解析の結果	
2.4.3 ジェネット分布の結果	
2.4.4 現地実験の結果	
2.5 節 考察およびまとめ	17 – 21
2.5.1 毎木調査の考察	
2.5.2 年輪生態学的解析の考察	
2.5.3 分子生態学的解析の考察	
2.5.4 まとめ	
第2章の表	22 – 28
第2章の図	29 – 51
第3章 『ニセアカシア個体群の分布拡大過程』の解明	<u>52 – 63</u>
3.1 節 序	52 – 52
3.2 節 調査地の設置およびその概要	52 – 52

3.3 節 材料および方法	52-55
3.3.1 解析対象	
3.3.2 分子生態学的解析	
3.4 節 結果	55-57
3.4.1 個体識別	
3.4.2 母系分布	
3.4.3 集団遺伝構造	
3.4.4 親子兄弟関係	
3.5 節 考察およびまとめ	57-58
3.5.1 分子生態学的解析の考察	
3.5.2 まとめ	
第 3 章の表	59-61
第 3 章の図	62-63
第 4 章 『ニセアカシア林内への他樹種の定着過程』の解明	64-73
4.1 節 序	64-64
4.2 節 対象とした調査区	64-64
4.3 節 材料および方法	64-65
4.3.1 植生調査	
4.3.2 エノキとヌルデの樹齢解析	
4.3.3 エノキとヌルデの成長特性解析	
4.4 節 結果	65-66
4.4.1 植生調査の結果	
4.4.2 エノキとヌルデの樹齢分布	
4.4.3 エノキとヌルデの成長特性	
4.5 節 考察およびまとめ	66-68
4.5.1 植生調査の考察	
4.5.2 エノキの定着過程の考察	
4.5.3 ヌルデの定着過程の考察	
4.5.4 まとめ	
第 4 章の表	69-69
第 4 章の図	70-73
第 5 章 総合考察	74-77
5.1 節 序	74-74
5.2 節 ニセアカシア利用の可能性	74-75
5.3 節 ニセアカシアの持続的利用による管理	75-76

5.4 節 今後の課題	76-77
<u>謝辞</u>	<u>78-78</u>
<u>引用文献</u>	<u>79-86</u>
<u>参考写真</u>	<u>87-90</u>
<u>論文の内容の要旨</u>	<u>4ページ分</u>

本研究の動機

本論文は、河川敷に成立したニセアカシア林の適切な管理に向け、その繁殖特性と成長特性を調べたものである。まず、本研究を始めた動機について述べておきたい。

ニセアカシアは、導入後 100 年余りで日本各地の河川に分布域を広げた。しかも外来侵入種として様々な駆除の対象になりながら、依然として旺盛な繁殖を続けている。ニセアカシアとは、どのような樹木なのだろうか？春の千曲川で満開になっているニセアカシアの風景は、幼少な時分の思い出である。修士論文研究で長野県のいくつかの河川を上流から下流まで歩き回っていたときに、至る所で白い花をたわわにつけたニセアカシアに出会った。その個体数の多さや出現頻度の高さに魅入られ、千曲川を懐古し、この木の繁殖特性への興味が沸いたのを覚えている。さらに、文献調査や聞き取り調査をする過程で、千曲川でも駆除を意図した管理が進められているにも関わらずニセアカシアが河川敷から一向に除去できていないこと、また依然として様々な形で利用されていることを知った。そして、ニセアカシア林を管理するにあたり、駆除するのではなく、逆に本種が日本へ導入された当初に期待されていた生育良好という樹種特性に再び目を向けて、持続的利用を盛んにすることによる管理も可能ではないかと考えるようになった。これが本研究のそもそもの始まりである。

第1章 序論

1.1 節 研究の背景

1.1.1 河川敷への樹木定着の進行

有史以来、河川を含む一帯では、人が生活し、農業を行い、工業を発展させてきた。河川はその流域に豊富な水や養分を供給する一方で、台風や集中豪雨による水害や土砂災害をもたらす。それらの災害から、人の命や財産を守るために、流域ではダム建設や河川改修工事などが行われてきた。その結果、洪水や土石流などによる河川敷の大規模攪乱が起こりにくくなったが、一方で河川敷への樹木定着が加速しやすい状況となっている(太田・高橋 2001, Lytle and Poff 2004)。また、過去には中下流域の河川敷は畑や桑畑として活発に利用されていて、定着していたヤナギ属、エノキ、クヌギ等の水辺林構成樹木は薪炭材として利用されていた。しかし、エネルギー革命や高度経済成長に伴い河川敷利用は減少しており、河川敷の樹木定着の進行に拍車をかけている(柳澤ら 2006)。

これらの背景のもと、河川の上流域から下流域まで広範囲で樹木定着は進んでおり、それぞれの流域で特徴的な樹木群落が形成している(崎尾・山本 2003)。河川敷の樹林化は、洪水による攪乱で一斉林が形成される例も知られている(清水ら 2000, 清水・長田 2002)が、多くの場合は、攪乱の減少によって進行すると考えられている(表 1-1)。

表 1-1 河川敷の樹林化の進行過程(1→6)

	1	→	2	→	3
	河道内に地形変化 (比高差)の出現		洪水(大水)によって 比高の高い箇所に細粒土砂が堆積		パイオニア的植生(草本)の侵入
→	4	→	5	→	6
	比高+植生の効果で 細粒土砂堆積が加速		比高差の拡大と木本植物の侵入		冠水頻度の低下と 安定した樹林形成

(李ら 1998, 藤田ら 1998 を一部改編)

河川敷の樹林は、河道内の比高差拡大や流路の狭窄、さらには洪水時の流木化などの問題を引き起こすきっかけとなりうるため、防災上の観点から除去することが望まれている。一方で 20 世紀終わり頃から、河川管理をする上で、従来の機能面や経済性を重視した管理手法に加えて、治水および砂防施設周辺の自然環境や景観と言った生態的側面にも配慮した管理手法の必要性が叫ばれ、様々な研究が行われている(太田・高橋 2001)。河川を含む一帯には、攪乱に依存した水辺林のように独自の生態系が形成されている。水辺林は、水質の維持や水源の涵養をする機

能を持ち、さらに、水域と陸域の間にある移行帯でもあり、多くの動植物の生息場所やコリドー等としての機能も兼ね備えている(崎尾・山本 2003)。それらの役割を河川敷の樹林に託し、水辺域に本来備わっているこれらの生態的役割を、安定化した河川の管理へ取り込むための模索が続いている。

河川の防災管理を考えるにしても、生態系管理を考えるにしても、河川敷における樹木定着の生態的特徴を科学的根拠に基づいて理解することが重要である。例えば、貯水ダムによる流域の安定化は下流域の乾燥化を進め、ヤマナラシ属やヤナギ属を中心とした林の衰退を引き起こすこと(Rood and Heinze-Milne 1989)、自然攪乱の減少による砂礫地の減少がケショウヤナギの更新地の減少を引き起こすこと(田崎ら 2009)など、河川安定化と水辺林の関わりが断片的に幾つか報告されているが、より多くのケーススタディの蓄積が必要である。

1.1.2 ニセアカシアの利用

日本で河川敷の樹林化を担う主だった樹種の一つにニセアカシアがある。ニセアカシア(別名:ハリエンジュ、学名: *Robinia pseudoacacia*)は、北米原産のマメ科落葉高木である。根には根粒菌が共生しており、ニセアカシアはその根粒菌が固定した窒素を利用できるため、窒素養分が不足している土地にも定着が可能である(Chapman 1935)。また、ニセアカシアは遷移初期の樹種で生育には十分な光が必要である。ゆえにニセアカシアは、裸地、放置された牧草地、攪乱された道路沿い、山火事跡地などに良く定着する(Chapman 1935, Boring and Swank 1984)。さらに、ニセアカシアは種子繁殖と栄養繁殖の両方を行い、初期成長が非常に良好である(Boring and Swank 1984, Luken et al. 1991)。以上のような樹種特性を持つニセアカシアは、多くの環境に適応可能であったため、土木、鉱山、建築、砂防に用いる木材資源として、また並木、公園樹、蜜源樹などとして多くの国で植栽された(Keresztesi 1988)。

現在では、ヨーロッパ、東アジア、オーストラリア、ニュージーランドなど世界中で幅広く植林されていて(Cronk and Fuller 1995, Mehrhoff et al. 2003)、ニセアカシアの利用を目的とした研究が様々な観点から行われている。例えば、[a] ニセアカシアと共生する根粒菌の窒素固定能に着目し、ニセアカシアとヨーロッパクロマツ(*Pinus nigra*)を共に植林することが森林の修復に有効であることを提案した研究(Panagopoulos and Hatzistathis 1995)、[b] ニセアカシアの高い萌芽能に着目し、ニセアカシアが地中海沿岸の夏期に家畜の飼料として有用であることを示した研究(Papachristou and Paoanastasis 1994)、[c] ニセアカシアの高い環境適応能に着目し、ニセアカシアが鉱山跡地で、従来植えられていたポプラ(*Populus*)やヤナギ属(*Salix* spp.)よりもよく育ち、高いバイオマス生産があることを明らかにした研究(Holger et al. 2009)などがある。さらに、[d] ニセアカシアが有用な樹種であるため、より優れた形質を持つ個体をクローンで増やそうとし、その方法を確立させた研究(Redei et al. 2002)もある。また、[e] 森林面積の20%をニセアカシアが占めるハンガリーにおいて、ニセアカシアの開花フェノロジーと春の平均気温の間に関係があることを見だし、ニセアカシアが温暖化を捉えるための生物

指標になる可能性を指摘した研究(Walkovszky 1998), [f] ポーランドにおいて街路樹として植えられたニセアカシアが道路公害の生物指標として有効であることを示した研究(Samecka-Cymerman et al. 2009) などがある. 加えて, [g] ニセアカシアをパルプ材として利用する場合, 軟材の平均と比較して漂白後の収量が良いことを明らかにした研究(Francis et al. 2001) もある.

日本においても, 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 年以上の長い歴史があり, 過去には観賞用としてはもちろん, 炭鉱跡地の緑化樹や治山事業の砂防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). さらに, 現在でも河川敷のニセアカシアは, 養蜂家が蜜源として用いる主要な樹種であり(崎尾 2009), 一部の地域では薪や木材としての用途もある(服部・鴨井 2006, 崎尾 2009).

1.1.3 ニセアカシアの問題点

ニセアカシアは窒素固定能や栄養繁殖能に支えられた旺盛な繁殖力をもつため, 植栽地を逸脱し, その分布域をしばしば侵略的に拡大させる. そのため, ニセアカシアを過去に導入した国では, ニセアカシアは侵略的外来種であるという認識も近年高まっている(例えば, Maekawa and Nakagoshi 1997, 日本生態学会編 2002, 崎尾 2003).

一般的に外来種とは, 本来その種が自生していなかった場所へ, 偶然あるいは恣意的に導入された種であり(Grove and Burdon 1986, Hedgpeth 1993), その定着は環境の攪乱と密接なかわりがある. 例えば, 洪水で攪乱された河川敷や放置された道路周辺などに外来種は定着しやすい(Hobbs and Huenneke 1992, Parendes and Jones 2000). また, 多くの外来種は, 先駆的で, 初期成長が速く, 攪乱に適応している(Hobbs and Huenneke 1992, Meffe et al. 1997)ため, 一旦導入されると完全に排除することは難しい. そして, たった一種の外来種が導入されただけでも, 従来の種組成や生理的環境が変化してしまう(Vitousek and Walker 1989)など, 外来種の定着が群落や景観の多様性を減少させており, 自然保護の観点から種の絶滅などといった重大な問題を引き起こしている(Usher 1988, De Waal et al. 1994). 外来種の持つこれらの特徴はニセアカシアにも当てはまる. そして, 外来種ニセアカシアの侵略性が認められる(Holzner and Numata 1982)につれて, 本種の分布拡大が従来の生態系を変化させることへの懸念が高まっている. そのため近年では, ニセアカシアが大群落を形成することにより生態系へどのような影響が及ぶのかを評価した研究も各国で行われている. 例えば, [α] 放棄されたニセアカシア植栽地は時間が経っても, 在来種からなる群落とは種組成が異なったままであることを明らかにした研究(Vasilopoulos et al. 2007), [β] ニセアカシアの林床では在来植生の林床よりも, 窒素が無機化されやすい事を明らかにした研究(Castro-Diez et al. 2009), [γ] ニセアカシアの葉はリグニンの含有率が高く分解されにくいいため, 在来植生がニセアカシア林へ転換されることにより海域への葉由来の窒素供給が抑制される可能性を示唆した研究(Alonso et al. 2010), [δ] ニ

セアカシヤが温暖化の進行とともに分布域を拡大させる可能性があることを示唆した研究 (Kleinbauer et al. 2010) などがある。

日本でも、最近では野生化したニセアカシヤが多くの河川敷で広範囲に定着しており、そのうちの一部には問題もある (Maekawa and Nakagoshi 1997, 国土交通省 2001–2007, 崎尾 2009)。例えば、河川の安全管理の観点からは、洪水時の流木化、視界不良、不法投棄の温床などが懸念されており (千曲川河川事務所 2009, Tanaka and Yagisawa 2009)、また保全生態の観点からは、群落や景観スケールでの生物多様性の低下、在来種の圧迫などが危惧されている (Usher 1988, De Waal et al. 1994, Maekawa and Nakagoshi 1997)。

1.1.4 日本における河川敷のニセアカシヤ林

上述したように、ニセアカシヤには利用可能な有用な樹種としての側面と憂慮すべき問題ある樹種としての側面がある。そして、河川敷に定着したニセアカシヤに関してもこの二つの面が存在する。この両面を認識した上で、河川敷のニセアカシヤを効果的に管理するためには、その動態を科学的根拠に基づき理解することが必要である。

近年、植栽地から野生化したニセアカシヤの生態を解明するための研究が多方面から行われている。大きなスケールでのニセアカシヤの繁殖に関する研究としては、「GIS データや空中写真を用いる景観生態学的手法を用いた研究」がある。Maekawa and Nakagoshi (1997) は、梓川における 46 年間の空中写真の解析から、ニセアカシヤの分布域が拡大していて、将来的に景観多様性や種多様性が減少する可能性を示唆した。また、Song et al. (2005) は、ニセアカシヤが人間活動により攪乱を受けた道路脇や林縁などで主に定着していることを明らかにした。さらに、高橋・皆川 (2007) は、多摩川中流域で 1025 通りの植生変遷パターンから、ニセアカシヤがマルバヤハズソウ (*Kummerowia stipulacea*)–カワラノギク (*Aster kantoensis*) 群集が過去に発達していた場所に侵入し、定着するケースが多いことを明らかにした。

また、ニセアカシヤは、種子繁殖と栄養繁殖の双方によって個体群を拡大していくことが知られている。種子繁殖については、「種子の分布や生理活性に着目した種子生態学的手法を用いた研究」が、幾つか報告されている。高橋ら (2008) は、赤川における埋土種子の調査から、埋土種子の存在はニセアカシヤ林の林冠下以外にはほとんど見当たらない事を報告した。一方、福田ら (2005) は、荒川中流域の調査から、台風の攪乱後に形成された新たな堆積物上で実際に実生による発芽および定着が進行していることを確認した。さらに、Masaka et al. (2010) は、ニセアカシヤの埋土種子の量は、胸高断面積合計が大きくて養蜂が行われているニセアカシヤ林で多くなることを指摘した。

栄養繁殖に関しては、「ニセアカシヤ伐採後、萌芽発生がどのように進行するのかを短期間追跡した研究」が報告されている。Papanastasis et al. (1998) は、8 年にわたる繰り返し伐採試験の結果、定着後の経過年数が経つほど伐採後の萌芽枝の成長が良いことを報告した。また、崎尾 (2003) は、荒川上流でニセアカシヤを伐採し、伐採の翌年にはその切株から 1 株当たり 49.5

本の萌芽が発生し、水平根からの萌芽は土壌深 11cm 以内の浅いところから発生することを観察した。玉泉ら (1991) は、海岸クロマツ林内に生育するニセアカシアの水平根を追跡し、ニセアカシアの調査個体全 143 本のうち 142 本が根萌芽で繁殖していたことを突き止めた。Jung et al. (2009) も、海岸にあるニセアカシア林では、種子繁殖に比べ栄養繁殖による個体群の拡大が際立っていることを明らかにした。

一方で、河川敷に生育するニセアカシア個体群の種子繁殖と栄養繁殖の双方を、同時にしかも量的に把握した研究は少ない。通常、河川敷のニセアカシア林は駆除を意図した管理が試みられているが、ニセアカシアの旺盛な繁殖力により伐採後もニセアカシア林が回復していて、さらに、ニセアカシア林は駆除が追いつかないほど広範囲に分布している。そこでまずは、「河川敷のニセアカシア林は、皆伐による管理の後、どのように再生するのだろうか?」、「どのように河川敷のニセアカシア林は成立するのだろうか?」といったニセアカシアの繁殖に関わる課題の解決に取り組む必要がある。さらに、ニセアカシアは侵略性が指摘されているが、「ニセアカシア林では、ニセアカシアと他の樹種との共存は可能なのだろうか?」といった課題に対する実証的な事例研究は少なく蓄積が必要である。

1.1.5 着目した生態学的手法

これらの課題を解決するには、まず樹木の長年にわたる繁殖状況の変化を把握する必要、および種子繁殖と栄養繁殖の実態を推定する必要がある。樹木の長年にわたる繁殖状況の変化を把握するための手法としては、多年生木本植物に特有な年輪形成に着目した年輪生態学的手法が挙げられる。年輪生態学的手法によって、対象としている樹木が、いつ定着し、どのように成長してきたのかについて、年単位の正確なデータを得ることができる。例えば、この手法を用いることで、若い樹木群落の形成過程 (Copenheaver and Abrams 2003, Copenheaver et al. 2006) や 100 年以上の樹木群落の生態的特徴 (Abrams et al. 1998, Busby et al. 2009, Niklasson et al. 2010) が、実証的に明らかにされてきた。

また、種子繁殖と栄養繁殖の実態を推定するための手法としては、DNA の多型性の高い領域 (SSR 領域) に着目した分子生態学的手法がある。この手法を用いることで、様々な樹木の空間的な遺伝構造や分布様式が明らかにされてきていて (例えば, Streiff et al. 1998, Ueno et al. 2000, Sato et al. 2006), ニセアカシアでも分布に関する新たな知見が報告され始めた (練・宝月 2007, Jung et al. 2009)。分子生態学的手法は、土壌を掘り返すという労力をかけずに異なる遺伝子型を見分けられるため、量的なデータを得ることが可能である。さらに、種子が個体レベルおよび流域レベルでどのように分布したのかを明らかに出来る。

これらの手法をニセアカシアの繁殖生態研究に応用することにより、量的かつ実証的にニセアカシア林の動態を解明できるはずである。

1.2 節 本研究の目的および目標

本研究では、河川敷のニセアカシア林を適切に管理するために必要な基礎データとして、ニセアカシア林が伐採後どのように回復していくのか、ニセアカシア林の形成に際して栄養繁殖と種子繁殖がどのように関わっているのか、ニセアカシア林内へ他樹種は定着可能なのか、という点について明らかにすることを目的とした。そして、得られた各々のデータを基に、今まであまり積極的に行われてこなかった「河川敷のニセアカシア林の木材利用による管理」の可能性を提起することを目標とした。

第2章では、伐採時期が異なるニセアカシア林内に調査区を設置し、現地調査、年輪生態学的解析、分子生態学的解析、現地実験を行い、「ニセアカシア個体群の回復過程」を明らかにした。第3章では、第2章の調査区の一部と新たに設置した調査地のニセアカシアを対象に、葉緑体と核SSRマーカーによる分子生態学的解析を行い、「ニセアカシア個体群の分布拡大過程」を明らかにした。第4章では、第2章の調査区で植生調査を行い、定着数の多かったエノキとヌルデについて年輪生態学的解析を行い、「ニセアカシア林内への他樹種の定着過程」についての知見を得た。第5章では、第1章から第4章までを総括し、河川中下流域の河川敷へ定着したニセアカシア林を効果的に管理するための手段の一つとして、ニセアカシア林の持続的利用の可能性について述べるとともに、ニセアカシア林の利用および駆除のために解決が必要な観点について整理した。

第2章 『ニセアカシア個体群の回復過程』の解明

2.1 節 序

河川敷のニセアカシア林は河川の安全管理の観点から広く伐採が行われているが、伐採しても時間経過と共に林分が回復することが知られている。ニセアカシアの伐採後の回復を実証した研究例としては、伐採後短期間の個体群動態を追ったものはある(Papanastasis et al. 1998, 崎尾 2003, 小山ら 2005)が、伐採してから成林するまでの長期間の回復過程を実証的に明らかにした研究はほとんど無い。

河川敷へのニセアカシア個体群の分布拡大は、種子繁殖(福田ら 2005, 高橋ら 2008)と栄養繁殖(The forest servis U.S. 1948, 玉泉ら 1991, Jung et al. 2009)によって進行すると考えられるが、それぞれの繁殖様式にどの程度依存してニセアカシア林が形成され、また、伐採後に回復するのかは不明であった。

本章では、千曲川中流域の河川敷において、皆伐後の経過年数の異なるニセアカシア林内と皆伐されていないニセアカシア林内に調査区を設置し、[ア]毎木調査から、調査地間のニセアカシア林の違いを明らかにすること、[イ]地際部の年輪解析から、伐採後の長期間の回復過程を明らかにすること、[ウ]核 SSR マーカーによる個体識別から、ニセアカシアのジェネット分布の特徴を把握した上で、伐採後どのような繁殖様式に依存し回復したのかを明らかにすること、の3点を目的とした。

2.2 節 調査区の設置およびその概要

本研究では千曲川中流域を調査対象とした。千曲川は昔から流域に暮らす人々の生活と密接にかかわっており、千曲川の高水敷も有効に利用されてきた。例えば明治時代、高水敷は桑畑や畑として利用され、さらに高水敷に定着していたヤナギやクヌギなどの樹木は薪炭材として利用されていた。高度成長期以降になると桑畑や水田の一部は果樹園、グラウンド、公園などに変えられて利用されたが、一部は放棄されるようになった。同時に、エネルギー革命以降は河道内の樹木の利用は減少した(千曲川・犀川治水史研究会 2003)。このような河川敷利用の変化を背景に、ニセアカシアの河川敷への定着が年々増加しており、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ていた(千曲川河川事務所 2009)。大規模なニセアカシア林は、洪水による攪乱の影響が少ない高水敷、過去に桑畑や田畑として利用されていた河川敷、植生がもともと疎らであった河川敷などに発達していることが指摘されている(柳澤ら 2006, 千曲川・犀川治水史研究会 2003)。

千曲川流域は国土交通省北陸地方整備局千曲川河川事務所(以後、当局)の管轄下におかれてい

た。千曲川流域のニセアカシア林は、当局による伐採を主とした駆除が試みられていた。伐採の主目的は河川管理上の安全確保であるので、高木になったニセアカシア林が伐採の対象となることが多く、また一旦伐採されるとその後は問題が再び顕在化するまで放置されていた。そのため、千曲川流域には伐採時期の異なるニセアカシア林が分布していた。本研究では、千曲川流域で過去に皆伐の行われた場所(調査区 A, B, D, E, F)と皆伐の記録がない場所(調査区 C, G)に調査区を設置した(図 2-1)。各調査区の概要は、以下の通りであった。

調査区 A, B を、上田大橋の上流側の中州に形成されている大きな河川敷上に設置した。調査区の大きさはそれぞれ 30m×60m, 30m×30m である。2008 年に行った千曲川河川事務所戸倉出張所(以下、戸倉出張所)での聞き取りによると、調査区 A, B を含む一帯は 20 年ほど前にニセアカシア林の大規模な一斉皆伐が行われていた。また、1989 年の空中写真から、調査区 B を含むあたりでは何らかの攪乱があり、植生が無くなっていた(図 2-2)。

調査区 C を、大望橋の上流側の右岸に形成されている大きな河川敷上に設置した。調査区の大きさは 30m×30m である。2008 年の戸倉出張所での聞き取りによると、この付近では今までに大きなニセアカシア林の皆伐はされてはいないが、30 年以上前からニセアカシアが分布していた。空中写真から、調査地 C 付近の河川敷の地形に、1989 年以降は変化が見られないが、1974, 1980 年の両年は現在とは異なる地形であった(図 2-3)。

調査区 D1, D2, D3 を、坂城大橋付近の左岸に形成されている大きな河川敷上に設置した。調査区の大きさはそれぞれ 10m×10m, 4m×10m, 4m×10m である。戸倉出張所の記録から、坂城大橋の左岸のニセアカシア林は 2007 年に大規模な皆伐が行われていた。

調査区 Eb, Er を、万葉橋の上流側の右岸に形成されている大きな河川敷上に設置した。調査区の大きさはそれぞれ 10m×10m, 10m×12m である。戸倉出張所の記録から、万葉橋の右岸上流部のニセアカシア林は 2005 年に大規模な皆伐が行われていた。

調査区 F を、大正橋の下流側の左岸に形成されている大きな河川敷上に設置した。調査区の大きさは 20m×20m である。2008 年に聞いた現地の人の話によると、調査区 F 付近のニセアカシア林は土地整理のために 10 数年前に皆伐が行われていた。また、1989 年以降の空中写真から、調査区 F のあたりに大規模な地形変動は認められなかった(図 2-4)。

調査区 G を、平和橋の上流側の左岸に点在していた二つのニセアカシア個体群を含むように設置した。

2.3 節 材料および方法

2.3.1 現地調査

ニセアカシアの毎木調査は 2008 年に行った。

1) 立木位置の測定

調査区 A, B, C, F, G では, vertex compass (LS-25: GISupply, Camp Hill, PA, USA) を用いて, 胸高直径が 5cm 以上の全個体の立木位置を記録した. また, 高さ 1.3m 以下で幹が枝分かれています. 胸高直径が 5cm 以上の枝の位置も “幹” として記録した. 調査区 D1, D2, D3, Eb, Er では, 2m のポールを地面に並べて方形枠を作って全個体の立木位置を記録した.

2) 胸高直径 (DBH) の計測

調査区 A, B, C, F, G では, DBH が 5cm 以上の全個体を対象に, キャリパーを用いて 2 方向から DBH を計測し, その平均値を対象木の DBH とした. また, 高さ 1.3m 以下で枝分かれています. “幹” についてもその DBH を測定した.

3) 地際部直径 (DGH) の計測

調査区 D1, D2, D3 では, DGH (地際から 1cm 程度の場所の直径) をキャリパーで計測した.

4) 樹高の計測

調査区 A, B, C, F, G では, 各 DBH 階級 (5-10, 10-15, 15-20, 20-25, 25-30, 30-35, 35-cm) から 2-3 本を選んで, その樹高を測高ポールで計測した. 調査区 D, E では, 全ての立木の樹高を測高ポールで計測した.

2.3.2 年輪生態学的解析

1) 樹幹解析

樹幹解析は 2008 年から 2010 年に行った. また, 「1)-1 予備の解析」の円板試料の採取は 2010 年 4 月に行い, 「1)-2, 3 予備の解析」の円板試料の採取は 2008 年の現地調査後に行った.

1)-1 予備の解析

ニセアカシアは先端の樹形がフォークのように枝分かれています. そこで, 樹幹解析の際に末端の枝がどのように材積に関わるのか調べた.

まず, 調査区 F の近傍にあるニセアカシア立木を 4 本選んだ. 続いて, ニセアカシア立木を伐採し, 主幹 (地際から一番幹長が長い幹) の根元から 0.0m, 0.3m, 1.3m, 以降 2m 起きの部位から円板を採取した. また, 枝分かれています. 場所では, 枝分かれました基部の直径が 3cm 以上の場合は樹幹解析の対象とし, 枝分かれました基部から 1m ごとの円板を採取した. そして, 研究室にて採取した各円板の年輪界間を 2 方向から定規にて測定し, 得られたデータを元に, 各年の成長量 (= 材積), 各年の主幹の幹長 (= 樹高) を算出した. 材積はスマリアンの計算式に従った.

1) -2 樹幹解析用個体(標準木)の選抜

調査区 A, B, C, F では、各 DBH 階(5-10, 10-15, 15-20, 20-25, 25-30, 30-35, 35-
cm)から 2-3 本を選んで標準木とした。調査区 Eb, Er では、樹高の違いからランダムに数本ず
つ選んで標準木とした。

1) -3 標準木の樹幹解析

予備の解析と同様に、主幹の円板を採取した。採取した円板の年輪界間を計測し、得られたデ
ータを元に各年の主幹成長量と幹長を算出した。

2) 年輪解析

2) -1 地際部円板の採取

2008 年 11 月から 2009 年 3 月までに、調査区 A, B, C, F では DBH が 5cm 以上の全ての個体か
ら、調査区 E では全ての個体から地際部(0cm-30cm 程度)の円板を採取した。

2) -2 樹齢解析

研究室にて、採取した各円板の年輪界の数を数えて、各立木の樹齢を確定した。年輪界間が密
で判別が難しい場所では、実体顕微鏡を用いた。

2) -3 年輪解析

研究室にて、採取した各円板の年輪界間を定規にて計測した。計測は円板の髄から、1-10 年
目の年輪界までは各年輪界の幅を計測し、それ以降は 5 年ごとに計測し、最後に最外年輪界まで
の距離を計測した。また計測の際は、計測できる場合は年輪界間を 2 方向から計測し、枯死や腐
朽により計測できない場合は計測可能な場所から 2 か所以上選んで計測をし、それらの平均値を
解析には用いた。年輪界間が密で判別が難しい場所では、実体顕微鏡を用いた。

2.3.3 分子生態学的解析

1) 解析個体の採取

調査区 A, B, C, F, G では、胸高直径が 5cm 以上の全個体の形成層を鉋・鋸・剪定鋏を用いて
採取した。

調査区 D, E には、ニセアカシアが単独で定着していた場所と孫生えのように複数個体が密生
して定着していた場所があった。前者に定着していた個体は全てを対象とし、後者に定着してい
た複数個体は各場所から 1 個体を選んで、それぞれの個体の形成層を剪定鋏にて採取した。

採取した個体は、個別に封筒に入れたのち、シリカゲル入りのチャック付きポリエチレン袋に
入れて研究室で保管した。

2) DNA 抽出および増幅

改良 CTAB 法 (Zhou et al. 1999) にて、採取した各個体から DNA を抽出した。

ニセアカシア特異的な核 SSR マーカー 4 遺伝子座 (Rops02, Rops05, Rops06, Rops08) (Lian and Hogetsu 2002) を用いて PCR を行った。

PCR 産物は Hitachi SQ5500E analyzer (Hitachi, Tokyo, Japan) で泳動し、FRAGLYS ver. 3 (Hitachi) を用いて PCR 産物の遺伝子長を確定した。同一遺伝子座で、同じ長さの PCR 産物の場合、目視による読み間違いを防ぐため隣接させ再度泳動して確認した。

3) 識別能の確認

以下の式 (青木 2002) を用いて、それぞれの核 SSR マーカーが持つジェネットの識別能を確認した。

$$PD = 1 - \sum_{i=1}^n (p_i)^4 - \sum_{j>i}^n 4 \times (p_i \times p_j)^2$$

ただし、 p_i は i 番目の遺伝子長頻度、 p_j は j 番目の遺伝子長頻度、 n は遺伝子長の合計数を表す。

2.3.4 現地実験

1) 伐採実験

調査区 A, B, C, E, F に定着していた全個体は、年輪解析の為に 2009 年 3 月までに伐採した。

1) - 1 萌芽位置の追跡

2009 年 4 - 6 月に調査区 C, F の株からの萌芽の有無を確認した。

2010 年 1 - 3 月に調査区 C, F にて、株以外からの新出個体の立木位置を vertex compass を用いて測量した。さらに、株以外から新出した全個体の枝から DNA 抽出を行い、ニセアカシア特異的な核 SSR マーカーを用いて個体識別を行った。

1) - 2 サブプロット内の伐採調査

調査区 C, F 内にそれぞれ 10m × 10m のサブプロットを設置した。2010 年 4 月にサブプロット内に新出した 1 年生個体を伐採して調査した。その際、定着していた個体をその新出場所の違いから、「切株から発生した個体」、「切株から 20cm 以内の地面に定着していた個体」、「切株から 20cm 以上離れた地面に定着していた個体」の 3 つに分けて、立木位置、DGH、樹長を vertex compass、定規、2m 測高ポールを用いてそれぞれ記録した。さらに各個体の枝から DNA 抽出を行い、ニセアカシア特異的な核 SSR マーカーによる個体識別を行った。

2) 播種および植栽実験

2) -1 種子採取

調査区 A と調査区 B の間に定着していたニセアカシアから 6 個体選び、各母樹から豆の莢を採取し、研究室にて種子を取り出し、チャック付きポリエチレン袋に入れたのち冷蔵庫に保存した。

2) -2 種子発芽率の確認

ニセアカシアの種子には、休眠したものと休眠していないものがあることが報告されている。そして、休眠打破には熱湯処理や傷付けなどが有効なことが分かっている(例えば, Masaka and Yamada 2009)。そこで、播種実験の前に扱おうとしている種子の発芽率がどの程度か確認するための実験を行った。

実験処理は次の 2 つである。

処理 1: 鹿沼土(滅菌) + 千曲川河川敷の土(非滅菌)に、採取した種子をそのまま播種。

処理 2: 鹿沼土(滅菌) + 千曲川河川敷の土(非滅菌)に、95℃に 10 分浸しながら攪拌した種子を播種。

各母樹から各処理に 100 粒ずつ用いての確認を 3 反復した。播種後 100 日以上経過してから発芽する種子の存在も報告されている(Masaka and Yamada 2009)が、播種後 1 週間以内に発芽した個体の割合を持って発芽率の目安とした。

2) -3 現地への播種および植樹

2009 年 5-6 月に、発芽率の良かった母樹由来の種子を調査区 C, F とその近傍に 100 粒ずつ計 6 箇所播種した。播種の際、下層植生の除去はせずに直接林床に播種した。2010 年 4 月のサブプロット調査の時に、定着の有無を確認した。

発芽率確認実験で発芽させた個体のうち樹高が 10cm 程度に育ったニセアカシア幼樹を、2009 年 5-6 月に調査区 C, F とその近傍に 20 本ずつ計 8 箇所植樹した。植樹の際、根は土中に埋めるが A₀層は周りと同じように戻した。2010 年 4 月のサブプロット調査の時に、定着の有無を確認した。

2.4 節 結果

2.4.1 毎木調査の結果

毎木調査から、調査区 A, B, C, D, E, F, G には、それぞれ 204, 385, 139, 178, 106, 88, 53 個体の立木が確認された(表 2-1, 図 2-5)。調査区 A, B, C, F における DBH の分布から、調査区 A, C, F は 5-10cm にピークがあり、調査区 B は 0-5cm にピークがあった(図 2-6)。

DBH が 5cm 以上の個体に関してより詳しく解析すると、皆伐後の経過時間と緯度経度がほぼ同

じ調査区 A と調査区 B であった(図 2-2)が、樹高と胸高直径は調査区 A の方がより大きな個体が占めていた。また、伐採後の経過時間が 10 年ほど異なる調査区 B と調査区 F の間には、胸高直径の平均に有意差が見られなかった。さらに、皆伐があった調査区 A と伐採が無かった調査区 C の間には、胸高直径の平均に有意差が見られなかった(表 2-3)。調査区 D における樹高のピークは 1-2m にあり、個体によっては伐採後 1 年で 5-7m に達するものもあった(図 2-7a)。調査区 E における樹高のピークは、2-3m の低い場所と 5-8m の高い場所に分布していた(図 2-7a)。また、調査区 B, C, F の DBH が 5cm 未満の個体の樹高のピークは 1-4m にあった(図 2-7b)。

調査区 A, B, C, F における DBH と樹高の比較から、調査区 A, C の樹高は高く、調査区 D, F の樹高は低かった(図 2-8)。

調査区内の各立木を中心とした半径 r ($r=3, 4, 5, 6, 7\text{m}$) の円を考えて、その円内に定着していた立木本数を円の面積($r^2\pi$)で割った値[(立木本数)/($r^2\pi$)]を、円の中心の立木が持つ立木密度であると仮定した。立木密度と DBH との関係を計算した結果、調査区 A, C では相関が認められ緩やかな負の関係があったが、調査区 B, F, G では相関が認められなかった(表 2-4)。また、調査区 A, B, C, F, G を比較すると、調査区 B は高い立木密度を持つ個体が多かった(図 2-9)。

2.4.2 年輪生態学的解析の結果

1) 樹高成長および材積成長

1)-1 予備の解析

調査区 F の近傍から採取した 4 個体の樹幹解析から、立木全体の材積の年変動は主幹の材積の変動とほぼ一致していた(図 2-10 上段)。また、地際部直径と主幹の材積の間に正の相対成長関係が確認された(図 2-10 中段)。さらに、地際部成長と材積の間にも関係があり、例えば、材積成長の少なかった 2001 年の地際部の成長量も少なくなっていた(図 2-10 上段, 下段)。これらのことから、地際部の成長解析により、ニセアカシア立木全体の成長特性を把握できると考えた。

1)-2 標準木

標準木は、調査区 A, B, C, E, F から 19, 16, 10, 21, 7 本選んだ(図 2-5)。

各調査区の地際直径と主幹材積の間には高い正の相対成長関係が認められた(図 2-11)。さらに、地際部の各年の成長量と各年の材積成長量の間に見られる相対成長関係は、調査区内だけでなく、流域レベルでも高い正の相関関係をもっていた(図 2-12)。

調査区 A, B, F の成長が良い個体の樹高成長のピークは過ぎていた(図 2-13 上段)。各調査区の平均樹高成長から、定着初期の段階では、調査区 A, E, F と調査区 B, C が似ていた。時間経過とともに、調査区 C の樹高成長は調査区 A, F と似るようになった(図 2-13 下段)。

DBH または樹高と主幹材積の相対成長関係から、調査区 A, B, C, E, F では以下の関係式が導

かれた。

$$\text{調査区 A: } y = e^{-8.44} \times x_D^{2.29} \quad (r = 0.99)$$

$$\text{調査区 B: } y = e^{-8.63} \times x_D^{2.35} \quad (r = 0.95)$$

$$\text{調査区 C: } y = e^{-8.38} \times x_D^{2.22} \quad (r = 0.99)$$

$$\text{調査区 E: } y = e^{-10.72} \times x_H^{3.41} \quad (r = 0.95)$$

$$\text{調査区 F: } y = e^{-9.31} \times x_D^{2.70} \quad (r = 0.99)$$

ただし、 e は自然対数、 x_D は平均 DBH (cm)、 x_H は樹高 (m)、 y は主幹材積 (m^3) を表す。

これらの式をもとに、調査区 A, B, C, E, F の面積あたりの主幹材積を計算すると、それぞれ 119.5, 94.9, 122.6, 48.1, 103.3 (m^3/ha) であった(表 2-2)。

2) 樹齢分布および地際部成長

2)-1 樹齢分布

調査区 A, B, C, E, F において、それぞれ 204, 208, 107, 104, 69 個体の円板の樹齢解析を行い 181, 207, 98, 103, 68 個体の樹齢を明らかにした。ただし、幾つかの円板では材の腐朽や虫食いが激しく全ての年輪界を判別できなかつたため、そのような円板の個体の樹齢は数えられた年輪数以上として扱った(表 2-2)。伐採の行われた調査区 A, B, E, F では伐採後直ちに定着した個体が大部分を占めていた(図 2-14)。伐採の行われていなかった調査区 C では、ニセアカシアの定着時期に明確なピークが認められなかった(図 2-14, 調査区 C)。また、それぞれの調査区において、各樹齢階の個体は全域に分布していた(図 2-15)。

一方、調査区 A の一部分に、4 年生から 12 年生の若い個体が集中している場所があった(図 2-15, 調査区 A の下)。ここには、12 年生以上のニセアカシアの倒木があり、その個体が作ったギャップに新たな若い個体が定着していた。また、これら若い個体の 1 年目から 5 年目までの各年の地際部成長量は、調査区内の他の個体と比較して小さい傾向があった(図 2-16)。

2)-2 地際部の成長特性

年輪解析のデータを元に調査区 A, B, C, F にて、1-5 年目(階級 1)、6-10 年目(階級 2)、11-15 年目(階級 3)、15-20 年目(階級 4)、21-25 年目(階級 5)の地際部の年平均成長量を算出し、階級 n と階級 $n+1$ ($n=1, 2, 3, 4$)の間にある関係を求めたところ、調査区 C の階級 4-階級 5 の間の関係を除くいずれにおいても有意な相関関係が認められ、相関係数は 0.7-0.9 と有意な値であった(表 2-5)。

また、調査区 A, B, C, E, F にて、1 年目から 10 年目までの各年の地際部成長量を算出し、“ n ” 年目と “ $n+1$ ” 年目 ($n=1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9$ 。ただし、調査区 E は $n=1, 2$ のみ)の間にある関係を求めたところ、調査区 A, B, C, E, F のいずれでも有意な相関関係があった。特に、高木のニセアカシアからなる調査区 A, B, C, F では、 n が小さいうちの相関係数は 0.5-0.6 と低い値だったが、 n が大きくなると相関係数は 0.8-0.9 と高い値だった(表 2-6)。

2.4.3 ジェネット分布の結果

核 SSR マーカー4 座を用いた識別能は 0.999 以上あり,異なるクローンを十分に識別できた(表 2-7).

調査区 A, B, C, D, E, F, G には,それぞれ 22, 76, 13, 20, 9, 1, 3 遺伝子型が確認され(表 2-2), 定着していた個体の大部分は栄養繁殖に由来していた(図 2-17). さらに,同一遺伝子型のラメットは固まって分布していた(図 2-17). また,大きなジェネットが優占する場所がある一方で,道沿いや過去に植生が除去された場所には小さなジェネットがたくさん集まっていた(図 2-17, 調査区 B の中心から左下側, 調査区 C の右側, 調査区 D3).

調査区 B では 76 遺伝子型中, 14 遺伝子型は調査区内に複数のラメットがあり, 62 遺伝子型は調査区内に同一の遺伝子型を持つ個体が無かった. 前者の地際部の年輪解析は 144 個体で, 後者に関しては 46 個体で成功し, 前者と後者の 1 年目の DGH の平均は前者の方が有意に大きかった (welch 検定 $p < 0.01$, 図 2-18).

ラメットの数 が 20 以上のジェネットを対象に, 各立木が持つ立木密度を毎木調査の結果と同様に計算し, 立木密度と DBH の関係を求めた. すると, 皆伐跡地に定着したジェネットには立木密度と DBH との間に相関関係が認められなかったが, 皆伐の無かった調査区 C で最も個体数が多かったジェネットには立木密度と DBH との間に負の相関が認められた(表 2-8).

2.4.4 現地実験の結果

1) 伐採後の個体定着

1)-1 皆伐跡地の追跡調査

2009 年 4-6 月に切株からの萌芽有無の確認をしたところ, 調査区 C では 5 つの切株を除いた全ての切株から, 調査区 F では 2 つの切株を除いた全ての切株から萌芽があった.

2010 年 1-3 月に切株以外に定着していた新出個体の調査をしたところ, 調査区 C では 185 か所, 調査区 F では 62 か所で定着が確認された(図 2-19). さらに, ニセアカシア特異的な核 SSR マーカーを用いてこれらの新出個体の個体識別を行ったところ, 全ての個体がクローン繁殖由来であった(図 2-20).

1)-2 サブプロット内の追跡調査

発生していた萌芽の内, 地際部の皮層の葉緑素が鮮明な全ての個体を調査対象とした(表 2-9).

サブプロット C 内には, 萌芽を持つ切株, 萌芽を持たない切株, 根萌芽の発生場所がそれぞれ 15 個体, 6 個体, 22 か所あった. また, 萌芽がある場合の切株から発生していた個体の平均本

数は 3.73 本(1-9 本)で、切株の近傍 20cm 以内の水平根から根萌芽した個体の平均本数は 0.6 本(0-4 本)で、根萌芽の平均出現本数は 1.86 本(1-6 本)であった。さらに、サブプロット C において、伐採前のジェネット分布の境界面あたりでは、一部で異なる遺伝子型のラメットが混ざりような場所も確認された(図 2-21)。

一方、サブプロット F 内には、萌芽を持つ切株、萌芽を持たない切株、根萌芽の発生場所がそれぞれ 19 個体、3 個体、11 か所あった。また、萌芽がある場合の切株から発生していた個体の平均本数は 4.89 本(1-12 本)で、切株の近傍 20cm 以内の水平根から根萌芽した個体の平均本数は 1 本(0-5 本)で、根萌芽の平均出現本数は 1.27 本(1-4 本)であった。

各サブプロットにおいて、DGH と樹高の間には有意な相対成長関係が認められた(図 2-22)。また、サブプロット F では幾つかの個体の先端が折れていた(図 2-22, 右図の赤丸)。一つの原因として、アレチウリ (*Sicyos angulatus*) に一面を覆われたことが考えられた。2つのサブプロットの全個体の DGH の頻度分布に有意差はなく(Student の t 検定で有意差無し, $\alpha=0.05$)、それぞれ 1-2cm に分布のピークがあった(図 2-23, 上グラフ)。株萌芽、切株付近の根萌芽、根萌芽に分けてみると、DGH が大きい萌芽の大部分は株由来であった(図 2-23, 下グラフ)。調査区 A, B, C, D, E, F で行った年輪解析の結果に基づき、各調査区の定着 1 年目の DGH ヒストグラムを作ったところ、調査区 A, C, E, F ではピークが 1-2cm に、調査区 B, D ではピークが 0-1cm にあった(図 2-24)。サブプロット C, F と調査区 A の間に 1 年目の DGH の平均に差が無かった。また、調査区 C, E, F の間にも 1 年目の DGH の平均に差が無かった(表 2-10)。

2) 播種および植栽後の定着

処理 1 の発芽率は 0-6%で、処理 2 の発芽率は 12-76%であった(表 2-11)。この結果から、発芽率の良かった樹木 No. 6 と No. 8 の種子に 95°C-10 分攪拌の処理をしたものを現地へ播種した(図 2-25)。2010 年のサブプロットの調査時点で、播種した種子由来の個体定着は確認できなかった。また、植樹由来の個体は調査区 F 近傍の 1 か所で 2 個体(樹高 30cm, DGH 0.2cm と樹高 50cm, DGH 0.6cm)のみ定着していて、核 SSR マーカーによる個体識別からこれら 2 個体は明らかに植栽されたものであった。

2.5 節 考察およびまとめ

2.5.1 毎木調査の考察

DBH の計測結果から、DBH が 5cm 以上のニセアカシア個体の胸高断面積合計は 16-22 m²/ha であった(表 2-2)。過去にニセアカシアの植栽が行われた、秋田県小坂町の民有林や栃木県足尾町の足尾銅山の鉍煙害地において計測されたニセアカシア個体の胸高断面積合計は、それぞれ

16.6±9.9 m²/ha(田村ら 2007, ただし DBH が 10cm 以上の個体が調査対象), 10–27 m²/ha(谷本・金子 2004, ただし DBH が 5cm 以上の個体が調査対象)であった。これらから, 植栽地を逸脱し河川敷へ分布を拡大したニセアカシアの成長量は, 植栽地と同程度であろうと推測される。

一般に, 高密度の森林では種内競争による自己間引きが起こり, 個体数が時間経過とともに変化することが知られている。例えば, バンクスマツ (*Pinus banksiana*) の同齢単純林では, 自己間引きにより立木の空間配置は林分の発達に伴いランダム分布から一定間隔分布へ移行する (Kenkel 1988)。一方, 天然林でも, 優占木の空間配置様式が集中分布から一定間隔分布へと移行する (Moer 1993)。本研究の, 各調査区の皆伐記録と定着個体数の結果から, 伐採後 1 年目と 3 年目の若い林分における幹密度は 7000–30000 本/ha で, 伐採後 10 年以上たった林分における幹密度は 1000–5000 本/ha になっていた(表 2–1, 表 2–9)。伐採後のニセアカシア林の個体群動態の特徴として, 伐採後間もなくの大量の個体定着と迅速な自己間引きによる立木密度の調整が示唆される。

また, 成木のニセアカシアからなる調査区で各立木の立木密度を算出し, 立木密度と DBH の関係を解析した結果から, 立木密度と DBH の間には, 平均樹高の低い調査区 B や調査区 F では相関が無く, 平均樹高の高い調査区 A や調査区 C では負の相関があることが明らかになった(表 2–4, 図 2–9)。つまり, ニセアカシア林が成熟する過程の特徴として, 同一調査区内という空間的に極近い環境であっても, 立木密度に差が生じ, 林分の成熟の進行とともに密度効果の影響により, DBH 成長にも差が生じたと考えられる。

2.5.2 年輪生態学的解析の考察

伐採後, 大きな攪乱などで切株や根などの植物体を取り除かれなければ, 熱帯や温帯の広葉樹の一部では, 残された切株などから直ちに回復を開始することが知られている(例えば, Muller 1990)が, ニセアカシアもこれらの樹種同様に, 皆伐跡地では伐採の翌春から直ちに個体を発生させ, 皆伐後数年以内に発生した個体を中心に林を回復していた(図 2–14)。一方, 過去に伐採が行われた記録の無い調査区 C では 10 年以上にわたって新たな個体が発生し続けていた(図 2–14)。伐採が行われていない海岸のニセアカシア林で行われた調査によると, ニセアカシアは根萌芽を年々継続的に発生させることが報告されており(玉泉ら 1991), 調査区 C での状況と一致した。

調査区 A における現地調査および樹齢解析から, 調査区 A には 12 年生以上のニセアカシアの倒木があり, その付近には 4–12 年生の若い個体が集中して定着していることが明らかとなった(図 2–15)。ニセアカシアは, 伐採や倒木後には株萌芽や根萌芽を直ちに発生させる(Boring and Swank 1984, 岩井 1986, 玉泉ら 1991, Elliott et al. 1998, Iliev et al. 2005)ため, 調査区 A の倒木付近でも倒木により直ちに個体発生および定着が進行したものと考えられる。しかし, 倒木が原因で定着したこれらの若い個体の成長は調査区内の他個体と比較して良くはなく(図 2–16), 一本のニセアカシアが倒れた程度では林冠の閉じている割合が高く,

生育のための十分な光が得られなかったと推測される。

伐採後 10 年以上経過したニセアカシア林内には、若い個体定着が起きていなかった(図 2-14)。若い個体定着がなかった原因として、ニセアカシアの実生定着や萌芽発生自体が減少した可能性と、実生や萌芽個体が周囲にある高木の被陰効果で十分な光が得られず枯死してしまった可能性(Boring et al. 1981, Boring and Swank 1984)が考えられる。ここで、先述の調査区 A で見られた林冠が閉じていても倒木により新たな個体が定着できていたという事実を勘案すると、伐採後 10 年以上経過したニセアカシア林内に若い個体が定着出来なかった主な理由としては、萌芽発生自体が減少したことが推測される。

樹幹解析の結果から、河川敷におけるニセアカシアの樹高成長の特徴として、[1]ピークは大部分が 1 年目から 4 年目にあり、定着後 1-5 年の間に急激に樹高が高くなること、[2]定着後 15 年もすると樹高成長や材積成長が緩やかになること、の 2 点が検知された(表 2-2, 図 2-13)。また、地際部の年輪解析の結果から、河川敷におけるニセアカシアの肥大成長の特徴として、[1]定着後数年間は、前年の成長が良い個体が必ずしも翌年の成長が良くなるとは限らないこと、[2]定着後 5 年もすると、前年の成長の良い個体は翌年以降も成長が良くなること、の 2 点が判明した(表 2-5, 表 2-6)。

2.5.3 分子生態学的解析の考察

1) 伐採後に回復したニセアカシア林の個体識別

核 SSR マーカーを用いた個体識別の結果から、同一ジェネットは固まって分布することが明らかとなった(図 2-17)。これは、海岸のニセアカシア林を対象に行われた研究でも同様の傾向が認められる(Jung et al. 2009)ことから、ニセアカシアに一般的な分布特性であると推測される。

また、各ジェネットが占める面積は様々で、作業道内にはラメットが分布せず、作業道の近傍では面積の小さなジェネットが分布することが明らかになった(図 2-5, 図 2-17)。作業道表面は礫が露出しており、また作業道近傍は土壌が薄く 10cm も掘ると礫が現れた。一方で、面積が大きなジェネットが分布していた場所の土壌は 20cm 以上あった。玉泉ら (1991)は海岸でニセアカシア林の水平根を実際に掘り返して、水平根は土壌深 10cm 程度の場所に分布していることを明らかにしている。また、崎尾 (2003)は溪畔域でニセアカシアを伐採した後に生じた根萌芽は全て土壌深 11cm 以浅であることを報告している。これらのことから、ニセアカシアが河川敷で分布を広げる際に、十分な土壌があり水平根の伸長が可能な場所では栄養繁殖に依存し、十分な土壌のない場所では種子繁殖への依存が高くなったと推測される。

2) 伐採後の回復過程

個体識別の結果から、伐採後に定着した個体の大部分が栄養繁殖に由来することが明らかとなった(図 2-17)。さらに、個体識別の済んだ調査区を再び皆伐し、翌年に発生した個体を核 SSR マーカーで同定した結果について考察を行った。すると、伐採後放置した場所に定着していた個

体は全て栄養繁殖由来で、伐採前にジェネットが広く優占していた領域内には、伐採後同じ遺伝子型のラメットのみに定着することが明らかとなった(図 2-19, 図 2-20)。また、それらのラメットは切株と水平根に由来し、領域全域で発生することも明らかとなった(図 2-19, 図 2-20)。有性繁殖により、偶然同じ遺伝子型を持った種子が生じる可能性もあるが、偶然同じ遺伝子型をもった多くの種子が、偶然近くに落ち、発芽し、定着してジェネットを拡大したとは考えにくい。ため、同一遺伝子型のラメットは水平根による栄養繁殖に由来すると考えられる。既往の研究では、森林の伐採や林業における間伐の後に、熱帯や温帯において広葉樹の一部が萌芽により森林の回復を迅速に行うことが知られている(例えば、Negreros-Castillo and Hall 2000, Keim et al. 2006, O' Hara et al. 2007)。また、伐採後に萌芽で回復することは、種子による更新に比べて、高い純一次生産量を得られるメリットがあると報告されている(Shure et al. 2006)。よって、河川敷のニセアカシア林も、伐採後には、張り巡らされた水平根や残された切株からの栄養繁殖により迅速に林分が回復したと推測される。

一方、調査区 B には他の調査区に比べて多くの遺伝子型が観察され、それらの遺伝子型の多くはラメット数が 1 つしかなかった(表 2-2, 図 2-17)。約 20 年前の皆伐後に調査区 B を含む一帯の植生が除去されていた(図 2-2)ことから、調査区 B 付近にあった地上部と地下部を含むニセアカシアの大部分が、皆伐後に何らかの原因で消失したと推測される。さらに、調査区 B でラメット数が 1 つしかなかった遺伝子型の個体について、定着 1 年目の DGH を計測したところその値は 0.2-3cm(平均 0.74cm)で、切株や根からの栄養繁殖が明らかな個体の DGH と比較すると小さな値であった(図 2-18)。また、荒川で行われた観察では、種子由来の個体の 1 年目の DGH は 0.05-0.4cm 程度(平均 0.16cm)であり(崎尾 2009)、サブプロット F に植樹後に生き残った 2 個体の当年実生の DGH は 0.2cm と 0.6cm であった。以上を勘案すると、調査区 B でラメット数が 1 つしかなかった遺伝子型の個体の一部は皆伐後に種子発芽した個体であったと推測される。つまり、調査区 B では皆伐後のニセアカシア林の回復過程で、種子繁殖も行われていたと推測される。

2.5.4 まとめ

まず、河川敷のニセアカシア林伐採後の回復は次のように進行したと判断した。

I, 伐採後に切株や根の除去が行われなかった場合。

[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の発生が続き、同時に発生した萌芽の多くは自己間引きにより枯死する。また、樹高成長はこの間がもっとも盛んである。[3]伐採後 5 年ほどたつと、萌芽発生は減少し、新たな個体の定着はほとんどなくなる。[4]定着した個体は成長を続け、15 年程度で樹高の成長速度は横ばいになる。[5]密度効果により立木密度の低い場所では成長が促進され、高い場所では抑制され、林分内に成長差が生じるようになる。

II, 伐採後に切株や根の除去が行われた場合。

少しでも残された切株や根があり、それらが新たな個体の再生能力を保持していれば“ I ”と

同様な回復が進行する。植物体がほとんど除去されてしまった場合は、[1]伐採後数年以内に、種子由来の個体が一斉に発芽し定着する。[2]定着した個体は、水平根由来の個体をほとんど発生させず単木として成長する。[3]成長は“Ⅰ”と同じように進行するが、種子由来の個体の初期成長は萌芽由来の個体に比べて小さく抑えられる。

Ⅲ、伐採が行われない場合。

また、ニセアカシアは寿命の短い木である(Boring and Swank 1984)ため、人の手が加わらなくても河川敷のニセアカシア林は更新していると推測した。例えば、本章の調査区Cには30年以上前からニセアカシア林が広がっていたといわれるが、大きなジェネットが発達していたにも関わらず、最高樹齢は22年生の個体であった(図2-14, 図2-15)。このため、調査区Cでもニセアカシア林の更新が行われていた可能性があるとして解釈した。そこで、人為伐採が行われていない河川敷のニセアカシア林の更新過程を、伐採がされていなかった調査区Cと調査区Aの倒木周辺で見られた現象(図2-15, 図2-16, 図2-17)とを加味して、次のように推察した。

[1]ニセアカシアの成木が風や寿命などにより倒れる。[2]倒木により上記の伐採と似た状態となり、地際付近の水平根から大量の萌芽が直ちに発生する。[3]上記“Ⅰ”と同様に自己間引きが進行し、生き残った個体が年々成長するが、周囲にある高木の影響で十分な光が得られず、初期成長は皆伐跡地に比べて悪くなる。[4]定着後の時間経過とともに、皆伐地と同程度まで成長する。

表 2-1 毎木調査の結果(表 2-2 へ続く)

調査区名	調査面積 (ha)	全幹数 (本)	幹数		幹密度 (本/ha)	立木数			立木密度	
			DBH5cm 以上 (本)	DBH5cm 未満 (本)		DBH 全立木 (本)	DBH5cm 以上 (本)	DBH5cm 未満 (本)	DBH5cm 以上 (本/ha)	DBH 全立木 (本/ha)
上田大橋 A	0.180	211	207	4	1172	204	201	3	1117	1133
上田大橋 B	0.090	449	231	218	4989	385	208	177	2311	4278
大望橋 C	0.090	157	118	39	1744	139	107	32	1189	1544
坂城大橋 D	0.018	556	—	—	30889	178	—	—	—	9889
D1	0.010	276	—	—	27600	91	—	—	—	9100
D2	0.004	132	—	—	33000	43	—	—	—	10750
D3	0.004	148	—	—	37000	44	—	—	—	11000
万葉橋 E	0.022	184	—	—	8364	106	—	—	—	4818
Eb	0.010	98	—	—	9800	60	—	—	—	6000
Er	0.012	86	—	—	7167	46	—	—	—	3833
大正橋 F	0.040	90	71	19	2250	88	69	19	1725	2200
平和橋 G	2 パッチ	63	50	13	—	53	48	5	—	—
平和橋 Gf	1 パッチ	36	24	12	—	26	22	4	—	—
平和橋 Gn	1 パッチ	27	26	1	—	27	26	1	—	—

—:データ無し

表 2-2 毎木調査の続き，年輪解析，個体識別の結果

調査区名	樹高計測	樹高計測	平均樹高	平均樹高	平均 DBH	BA	主幹材積	採取円板	樹齢確定	一部未確定	DNA 解析個体	核
	DBH5cm 以上	DBH5cm 未満	DBH5cm 以上	DBH5cm 未満	DBH5cm 以上	DBH5cm 以上	DBH5cm 以上					
	(本)	(本)	(m)	(m)	(cm)	(m ² /ha)	(m ³ /ha)	(枚)	(本)	(本)	(本)	(タイプ)
上田大橋 A	37	0	10.65 (3.49)	—	13.03 (6.08)	18.69	119.5	204 (*1)	181	11	193	22
上田大橋 B	49	207	8.71 (1.74)	3.25 (1.34)	8.98 (3.15)	18.46	94.9	208 (*1)	207	8	287	76
大望橋 C	27	38	11.44 (3.57)	3.41 (0.93)	13.32 (6.23)	22.25	122.6	107 (*1)	98	17	104	13
坂城大橋 D	—	539	—	2.17 (1.02)	—	—	—	0 (*2)	344	—	183	20
D1	—	259	—	2.23 (0.97)	—	—	—	0 (*2)	64	0	102	1
D2	—	132	—	2.24 (0.96)	—	—	—	0 (*2)	132	0	40	4
D3	—	148	—	2.00 (1.13)	—	—	—	0 (*2)	148	0	41	15
万葉橋 E	—	182	—	4.14 (2.09)	—	—	48.1 (*5)	104 (*3)	103	0	178	9
Eb	—	96	—	4.54 (2.31)	—	—	76.2 (*5)	58 (*3)	58	0	95	7
Er	—	86	—	3.70 (1.73)	—	—	26.0 (*5)	46 (*3)	45	0	83	3
大正橋 F	20	14	11.34 (1.70)	1.76 (0.93)	9.96 (3.59)	15.65	103.3	69 (*1)	68	3	60	1
平和橋 G	11	13	12.16 (1.85)	3.12 (0.59)	14.97 (7.57)	—	—	0 (*4)	0	0	46	3

—:データ無し。(小数値):標準偏差。(*1):DBHが5cm以上の個体を対象。(*2):全て1年生。(*3):全立木を対象。(*4):伐採不可のため樹齢は未確定。
(*5):全木を対象。

表 2-3 調査区間の DBH 比較 (DBH が 5cm 以上の個体が対象)

	調査区 A (12.9)	調査区 B (8.8)	調査区 C (13.2)	調査区 F (9.9)	調査区 G (15.0)
調査区 A	/	*	—	*	*
調査区 B		/	*	—	*
調査区 C			/	*	—
調査区 F				/	*
調査区 G					/

welch の検定 ($\alpha=0.05$). *: DBH が有意に異なる. —: DBH に差がない. 調査区下の () 内は, 平均の DBH (cm).

表 2-4 調査区 A, B, C, F, G の立木密度と DBH 間の相関関係

	半径	3 m	4 m	5 m	6 m	7 m
調査地 A	R	-0.22	-0.27	-0.26	-0.27	-0.28
	p	0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
調査地 B	R	0.04	0.09	0.10	0.06	0.06
	p	0.346	0.060	0.033	0.178	0.185
調査地 C	R	-0.40	-0.38	-0.39	-0.39	-0.40
	p	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
調査地 F	R	0.02	-0.11	-0.16	-0.14	-0.13
	p	0.844	0.295	0.126	0.183	0.225
調査地 G	R	-0.14	-0.17	-0.16	-0.21	-0.26
	p	0.258	0.179	0.197	0.094	0.037

R: 半径 r の中の立木密度と DBH の間の相関係数. p: 立木密度と DBH の間に相関が認められない確率.

表 2-5 連続した樹齢階級間の成長量の相関関係

	樹齢階級	階級 1-階級 2	階級 2-階級 3	階級 3-階級 4	階級 4-階級 5
調査地 A	R	0.76	0.83	0.81	0.75
	N	156	141	131	87
	p	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
調査地 B	R	0.85	0.95	0.81	0.90
	N	191	186	174	89
	p	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
調査地 C	R	0.67	0.77	0.81	0.51
	N	76	68	35	7
	p	<0.001	<0.001	<0.001	0.243
調査地 F	R	0.86	0.93	—	—
	N	57	52	—	—
	p	<0.001	<0.001	—	—

R: 階級 n の地際部成長量 (m²) と階級 n+1 の地際部成長量 (m²) の間の相関係数. N: 計算した個体数. p: 階級 n の地際部成長量 (m²) と階級 n+1 の地際部成長量 (m²) の間に相関関係が認められない確率. —: データ無し.
 階級 1: 1-5 年生. 階級 2: 6-10 年生. 階級 3: 11-15 年生. 階級 4: 16-20 年生. 階級 5: 21-25 年生.

表 2-6 連続した樹齢間の成長量の相関関係

	樹齢	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10
調査地 A	R	0.56	0.60	0.51	0.74	0.88	0.86	0.92	0.88	0.90
	N	158	158	158	157	156	149	147	146	144
	p	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
調査地 B	R	0.50	0.63	0.76	0.89	0.90	0.91	0.96	0.91	0.95
	N	191	191	191	191	191	190	190	190	188
	p	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
調査地 C	R	0.58	0.75	0.72	0.76	0.76	0.74	0.80	0.83	0.75
	N	76	76	76	76	76	76	76	75	72
	p	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
調査地 E	R	0.81	0.924	—	—	—	—	—	—	—
	N	56	47	—	—	—	—	—	—	—
	p	<0.001	<0.001	—	—	—	—	—	—	—
調査地 F	R	0.58	0.84	0.79	0.82	0.80	0.83	0.96	0.93	0.94
	N	57	57	57	57	57	57	57	57	56
	p	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

R: n 年目の地際部成長量 (m²) と n+1 年目の地際部成長量 (m²) の間の相関係数. N: 計算した個体数. p: n 年目の地際部成長量 (m²) と n+1 年目の地際部成長量 (m²) の間に相関関係が認められない確率. —: データ無し.

表 2-7 核 SSR マーカー 4 座の多型性と識別能

	Rops02	Rops05	Rops06	Rops08	合計
k	14	14	13	8	49
He	0.790	0.857	0.762	0.558	0.741
Ho	0.752	0.699	0.825	0.627	0.725
PD	0.929	0.965	0.910	0.767	>0.999

k: アリール数. He: ヘテロ接合度(期待値). Ho: ヘテロ接合度(観察値). PD: 識別能.

表 2-8 ラメット数が 20 以上のジェネットの立木密度と DBH の間の相関関係

	半径	3 m	4 m	5 m	6 m	7 m
調査区 A-1	R	-0.22	-0.20	-0.18	-0.24	-0.19
	p	0.151	0.193	0.250	0.113	0.210
調査区 A-2	R	-0.16	-0.38	-0.18	-0.19	-0.11
	p	0.428	0.050	0.359	0.332	0.571
調査区 A-3	R	-0.13	0.04	0.00	0.03	0.01
	p	0.519	0.838	0.998	0.886	0.973
調査区 A-4	R	-0.22	-0.24	-0.20	-0.24	-0.15
	p	0.285	0.257	0.340	0.253	0.467
調査区 B-1	R	-0.15	-0.14	-0.15	-0.09	-0.13
	p	0.215	0.230	0.202	0.426	0.278
調査区 B-2	R	-0.12	-0.13	-0.11	-0.18	-0.10
	p	0.508	0.455	0.523	0.319	0.564
調査区 C-1	R	-0.16	-0.36	-0.31	-0.30	-0.25
	p	0.182	0.003	0.010	0.014	0.042
調査区 F-1	R	0.04	0.01	0.08	0.10	0.03
	p	0.730	0.909	0.522	0.436	0.813

R: 半径 r の中の立木密度と DBH の間の相関係数. p: 立木密度と DBH の間に相関が認められない確率.

表 2-9 サブプロットの毎木調査と個体識別の結果

調査区名	調査面積 (ha)	全幹数 (本)	幹密度 (本/ha)	立木 (本)	立木密度 (本/ha)	樹高計測 (本)	平均樹高 (m)	DNA 解析個体 (本)	核 (タイプ)
大正橋サブプロット	0.010	126	12600	30	3000	126	2.24(0.99)	30	1
大望橋サブプロット	0.010	106	10600	37	3700	106	2.34(1.00)	37	6

(数値): 標準偏差.

表 2-10 サブプロット C, F, 調査区 A, B, C, E, F における各調査区間の DGH の比較

	サブプロット C	サブプロット F	調査区 A	調査区 B	調査区 C	調査区 E	調査区 F
サブプロット C	/	—	—	*	*	*	*
サブプロット F		/	—	*	—	*	*
調査区 A			/	*	*	*	*
調査区 B				/	*	*	*
調査区 C					/	*	—
調査区 E						/	—
調査区 F							/

welch の検定 ($\alpha=0.05$). *: DGH が有意に異なる. —: DGH に差がない.

表 2-11 種子の発芽率 (%)

		樹木 No.					
	反復	No. 3	No. 5	No. 6	No. 7	No. 8	No. 9
処理 1	I	0	0	0	4	0	5
	II	0	0	0	3	15	0
	III	1	0	0	1	3	11
処理 2	I	15	12	31	30	50	28
	II	23	5	69	40	90	53
	III	40	19	23	13	88	40

処理 1: 鹿沼土:千曲川河川敷の土(=1:1)に, 採取した種子をそのまま播種. 処理 2: 鹿沼土:千曲川河川敷の土(=1:1)に, 95°Cの湯に 10 分浸して攪拌した種子を播種.

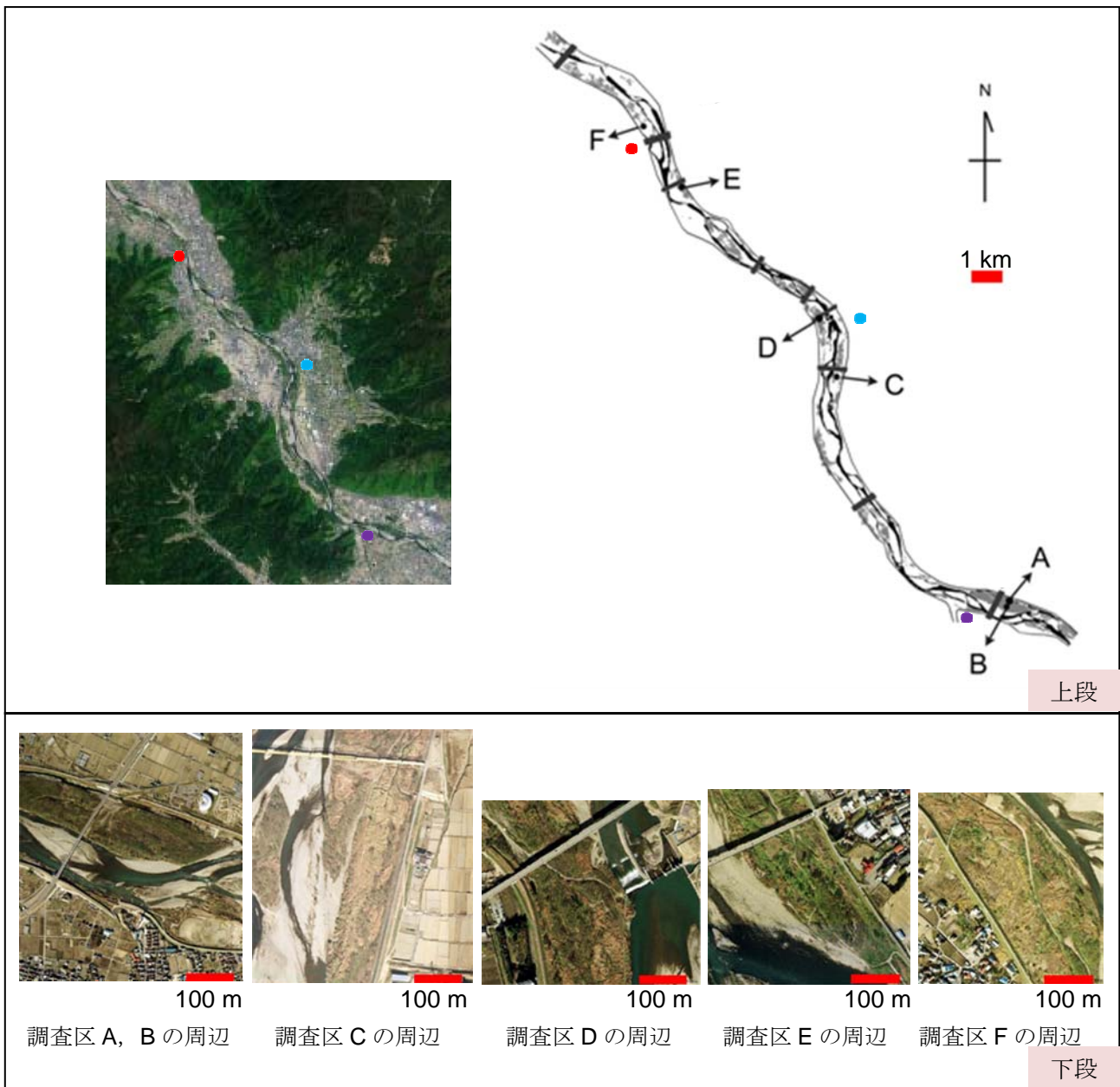


図 2-1 調査区一帯(上段)および調査区 A-F 周辺(下段)の空中写真

上段の調査区一帯の空中写真(左図)およびイラスト(右図)中の赤, 青, 紫の●は対応している. イラスト中の黒い蛇行した線は河川, 河川を横断する黒い短い線は橋, 河川敷中の灰色部分はニセアカシア林をそれぞれ表している.

(<http://map.yahoo.co.jp/pl?lat=36.38281890&lon=138.24479000&ac=20203&az=&sc=7> から引用)

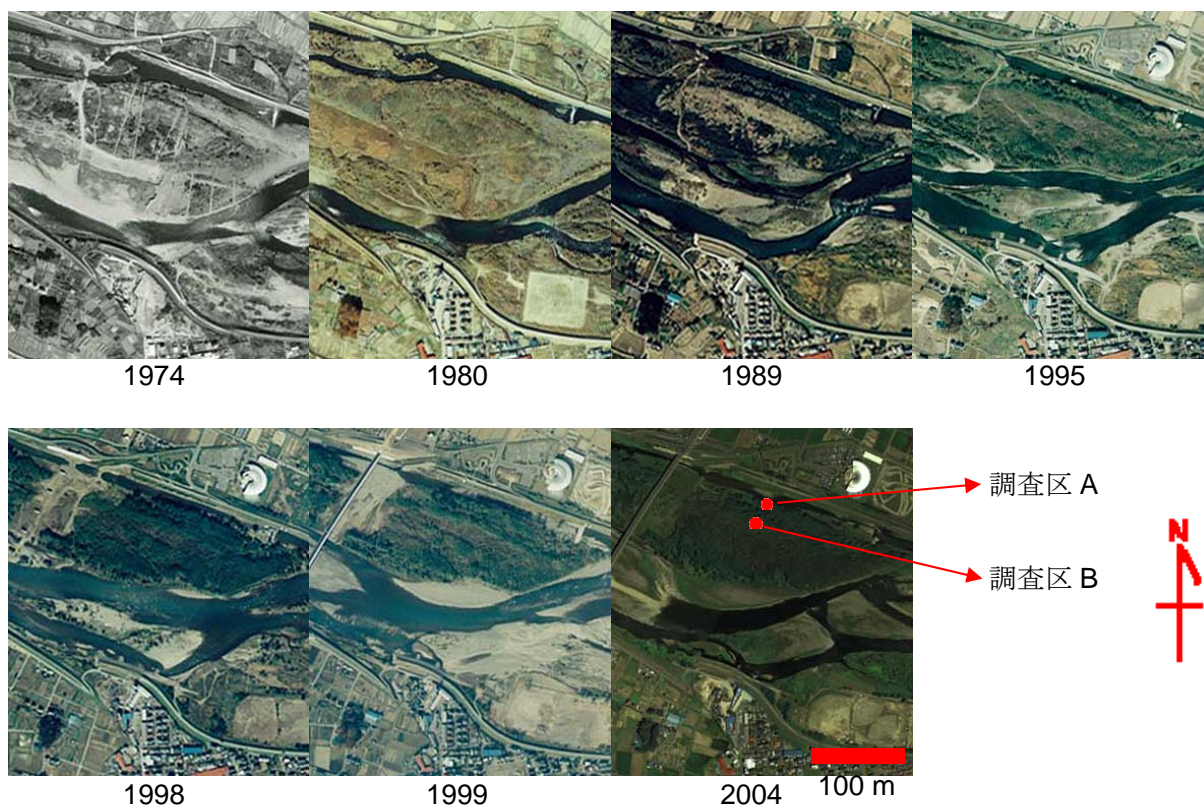


図 2-2 調査区 A, B とその周囲の空中写真(1974, 1980, 1989, 1995, 1998, 1999, 2004 年)

1989 年の空中写真から、調査区 B を含むあたりが何らかの攪乱を受け、土壌がむき出しになっている。2004 年の赤棒は 100m を表す。

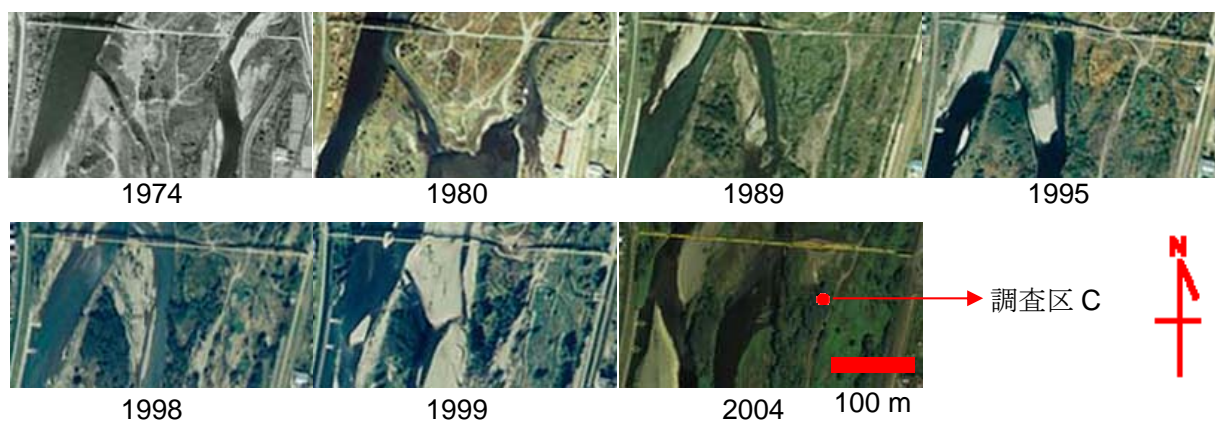


図 2-3 調査区 C とその周囲の空中写真(1974, 1980, 1989, 1995, 1998, 1999, 2004 年)

1980 年以降の空中写真から, 調査区 C は大きな攪乱を受けていなかった. 2004 年の赤棒は 100m を表す.

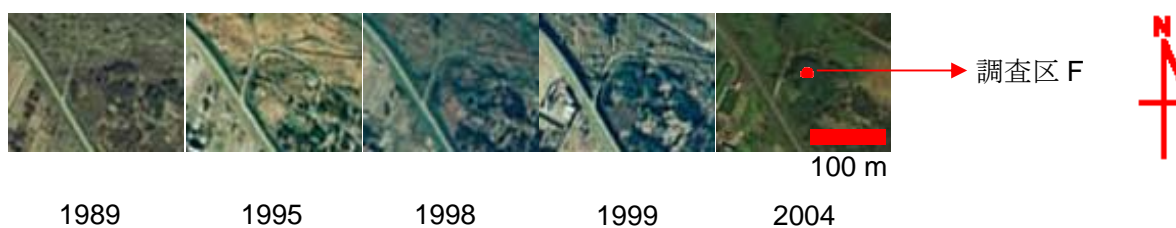


図 2-4 調査区 F とその周囲の空中写真(1989, 1995, 1998, 1999, 2004 年)

皆伐後に大きな攪乱は見られなかった. 調査区 F の南側にはアズノの果樹園が広がっていた. 2004 年の赤棒は 100m を表す.

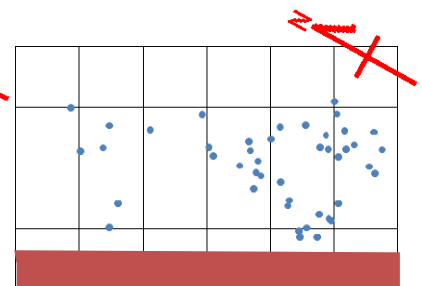
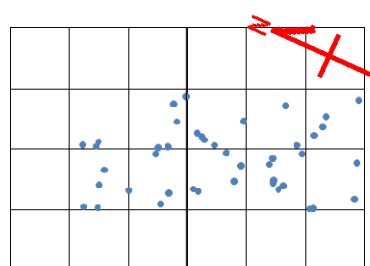
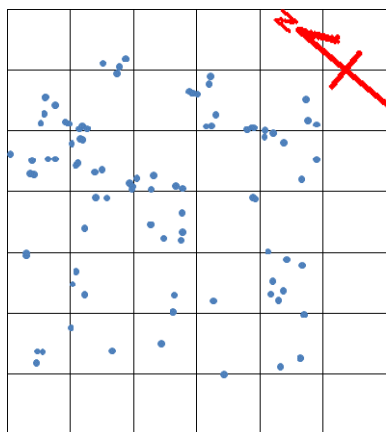
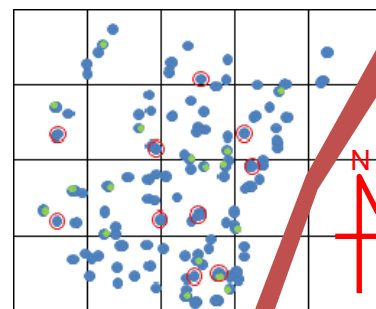
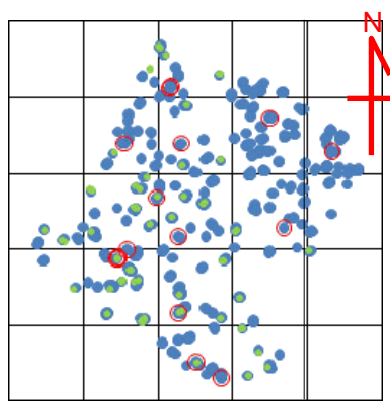
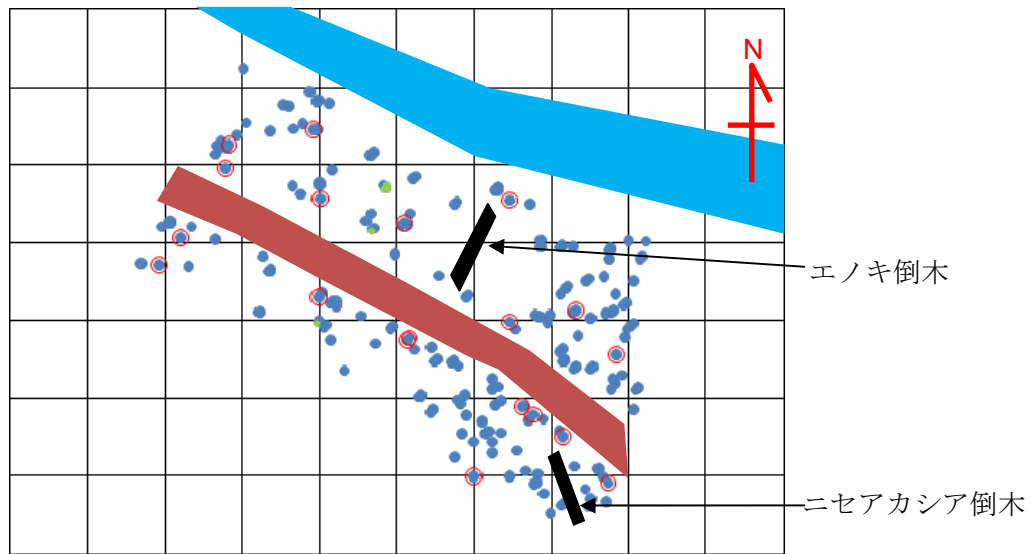
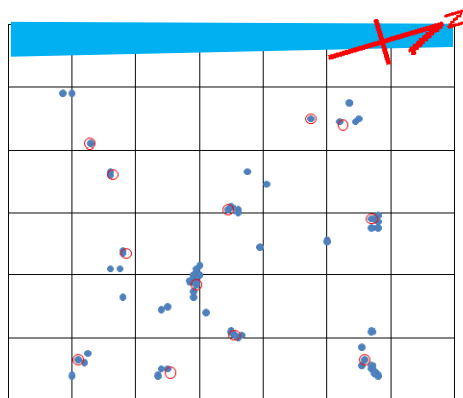
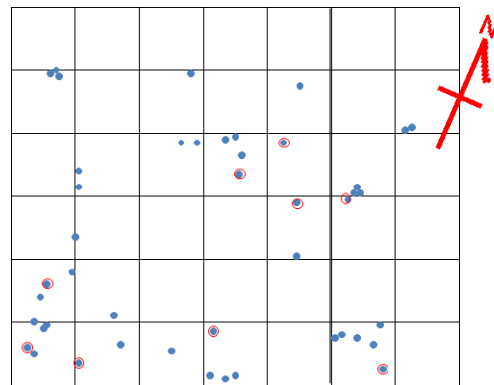


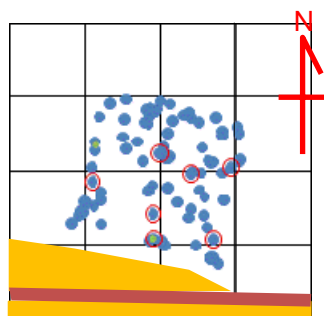
図 2-5 各調査地の立木位置(次ページに続く)



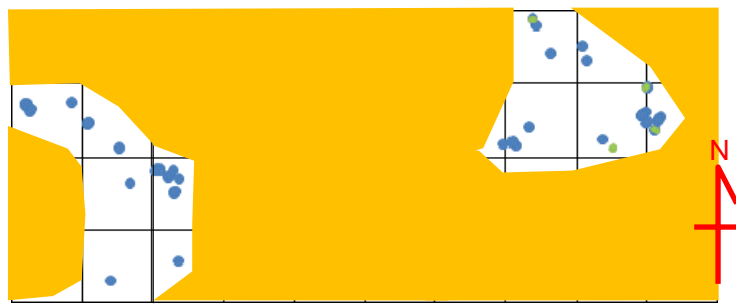
調査区 Eb
格子は 2m×2m



調査区 Er
格子は 2m×2m



調査区 F
格子は 10m×10m



調査区 G
格子は 10m×10m

図 2-5 各調査地の立木位置

調査区 A, B, C, F, G の青●は DBH が 5cm 以上の個体の立木位置, 緑●は DBH が 5cm 以上の枝の位置をそれぞれ表す. 調査区 D, E の青丸は全個体の立木位置を表す. 調査区 A, B, C, E, F の赤○は樹幹解析をした個体の立木位置を表す. 調査区 A, B, C, F, G の格子は 10m×10m で, 調査区 D, E の格子は 2m×2m である.

調査区 A, C, D3, F あるいは茶線は河川敷内に作られた作業道を表す. 調査区 A, Eb にある青線は河川を表す. 調査区 F, G にある黄色の場所はニセアカシア林が無く, 草本植物のみが広がっていた. 調査区 A には, 12 年生以上のニセアカシアと地際直径が 50cm 以上のエノキの倒木が観察された. 各調査区の白い部分はニセアカシア林が広がっていた.

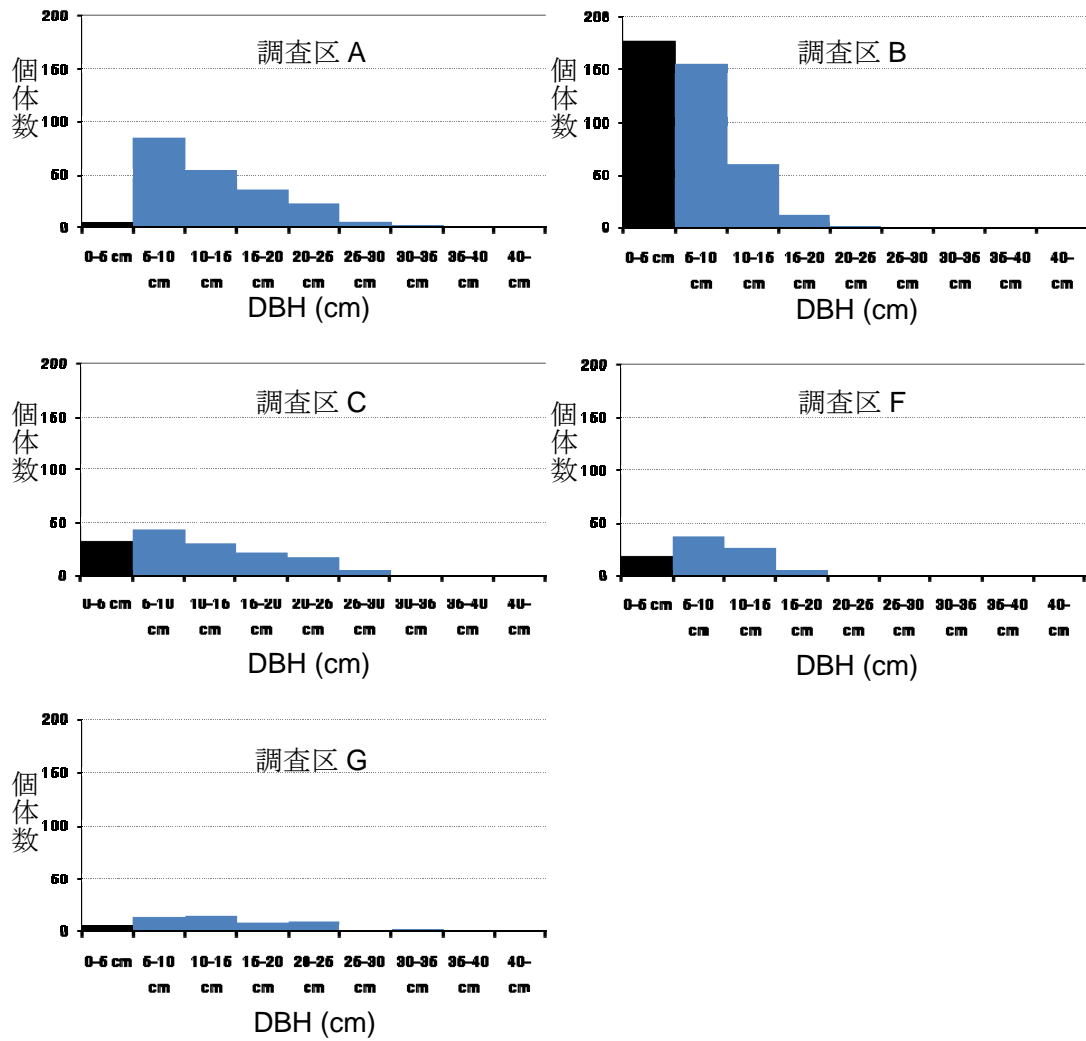


図 2-6 調査区 A, B, C, F, G の胸高直径分布

青で示した DBH が 5cm 以上の個体は、キャリパーを使って 0.1cm の精度で DBH を測定した。黒で示した個体は DBH が 5cm 未満で一括してまとめた。横軸は DBH 階級 (cm), 縦軸は個体数を表す。

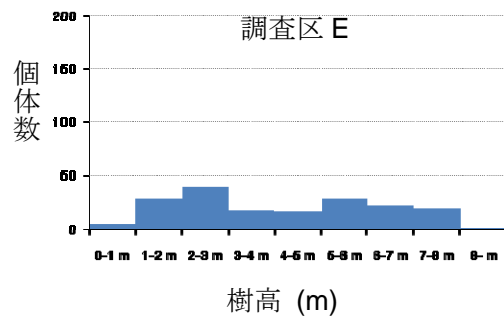
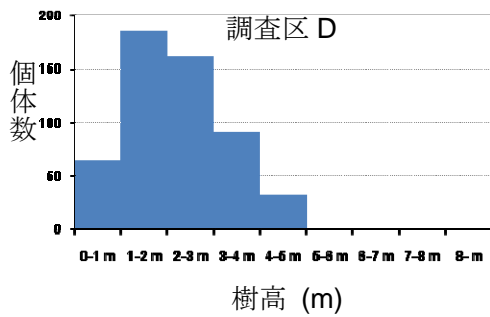


図 2-7a 調査区 D, E の樹高分布

調査区 D は 1 年前に、調査区 E は 3 年前に皆伐されていた。両調査区とも定着していた全てのニセアカシアの樹高を測定した。横軸は樹高階級 (m)、縦軸は個体数を表す。

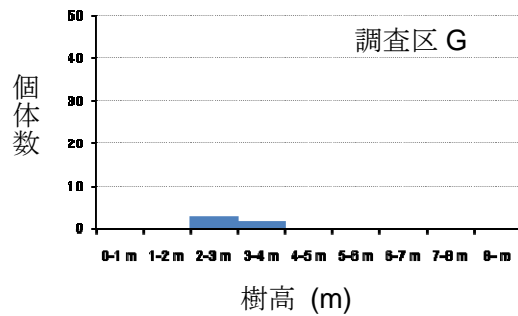
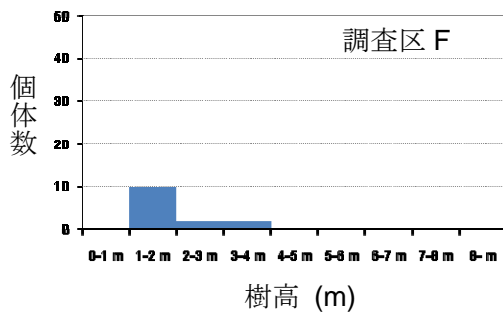
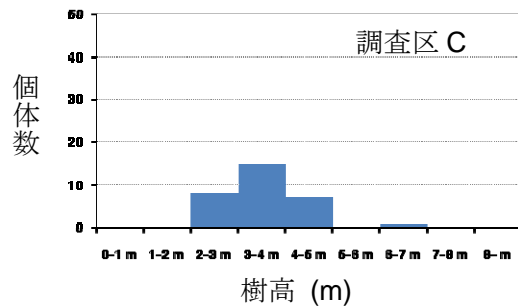
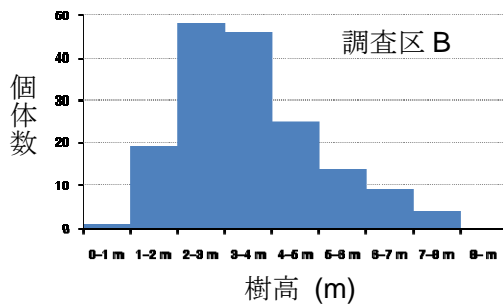


図 2-7b 調査区 B, C, F, G の DBH が 5cm 未満の個体の樹高分布

図 2-6 の黒で示された個体の樹高を測定した。横軸は樹高階級 (m)、縦軸は個体数を表す。

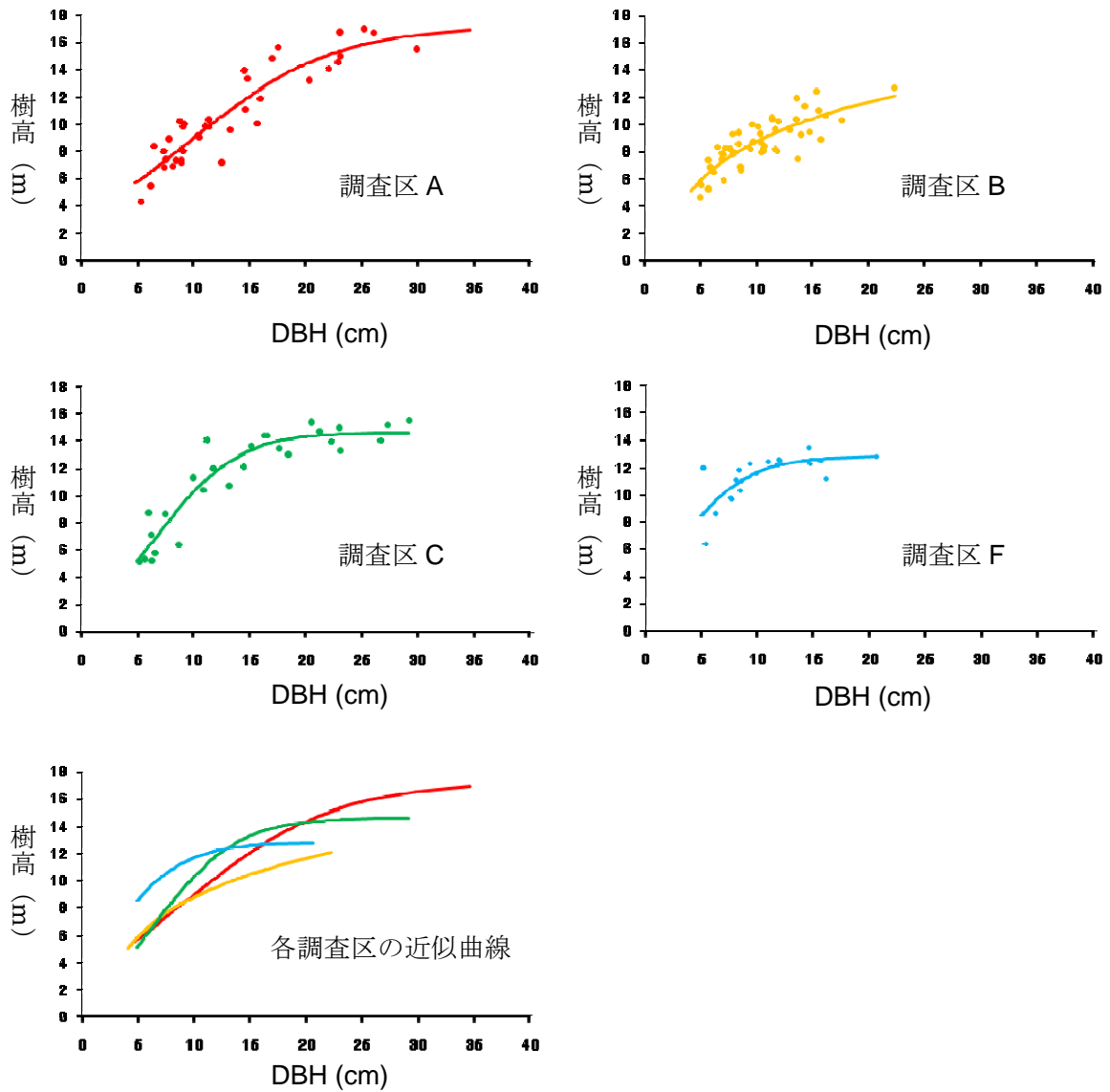


図 2-8 調査区 A, B, C, F の胸高直径と樹高の関係

曲線は差の 2 和が最も小さくなる式に当てはめ、調査区 A, C, F はロジスティック曲線、調査区 B は対数曲線を近似曲線として採用した。横軸は胸高直径 (cm)、縦軸は樹高 (m) を表す。赤、黄、緑、青はそれぞれ調査区 A, B, C, F と対応している。

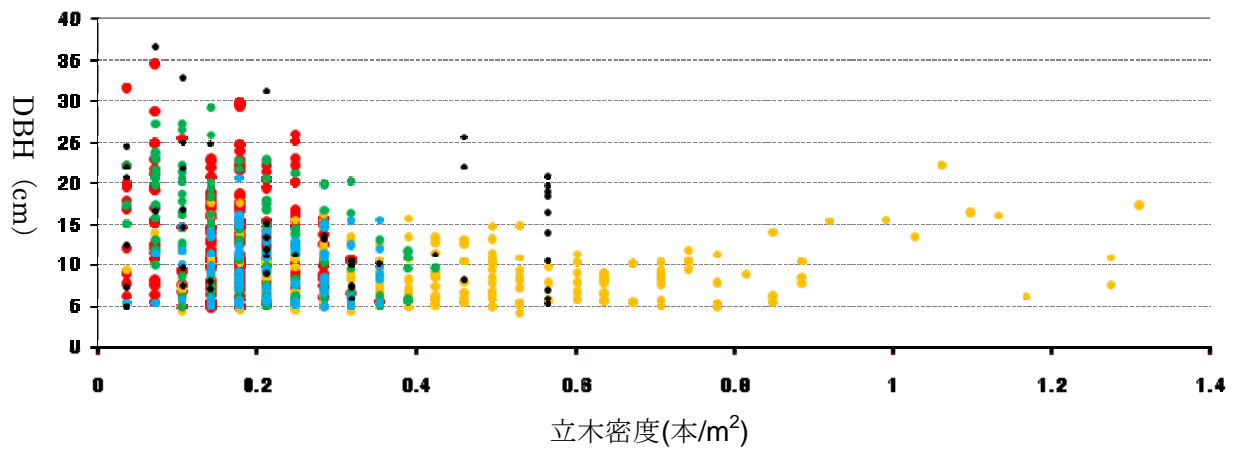


図 2-9 調査区 A, B, C, F, G の立木密度と DBH の関係

半径 3m の円を仮定した場合. 横軸は立木密度(本/m²), 縦軸は DBH(cm)を表す. 赤, 黄, 緑, 青, 黒はそれぞれ調査区 A, B, C, F, G と対応している.

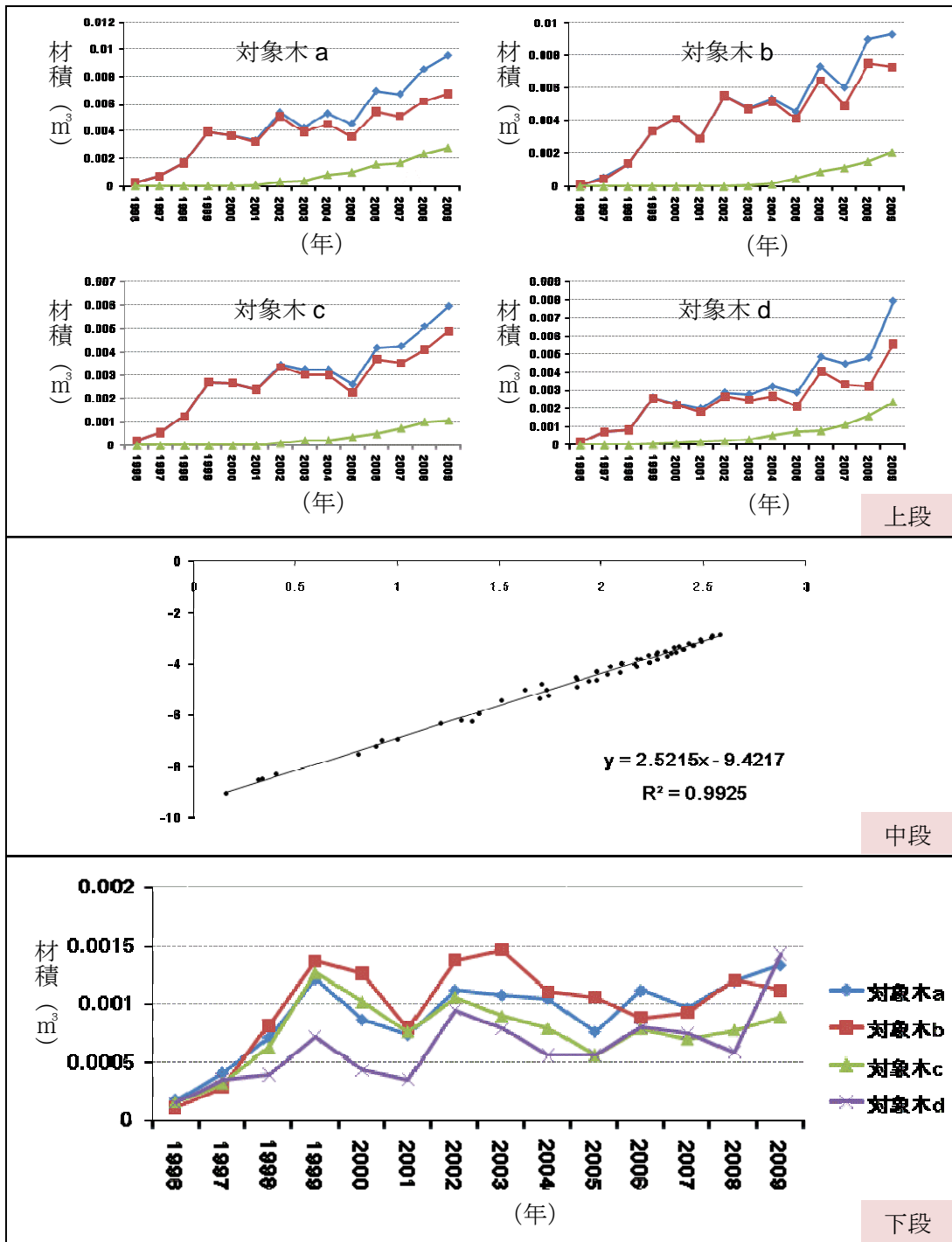


図 2-10 予備調査した対象木 4 本の、年毎の全体(青)・主幹(赤)・枝(緑)の材積成長量(上段)，
DGH と主幹材積間の相対成長関係(中段)，年毎の地際部の成長量(下段)

上段と下段の、横軸は 年 を表す。上段の縦軸は材積(m³)，下段の縦軸は地際部の成長量(m²)
をそれぞれ表す。中段は、横軸が DGH(cm) の自然対数，縦軸が主幹材積(m³) の自然対数を表す。

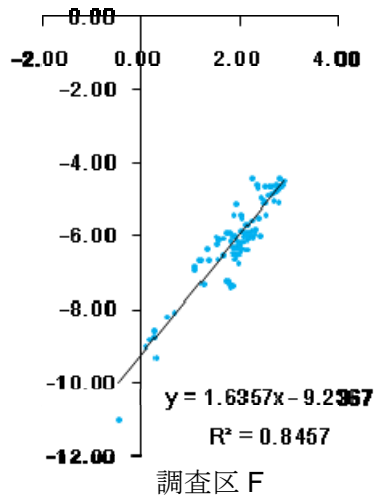
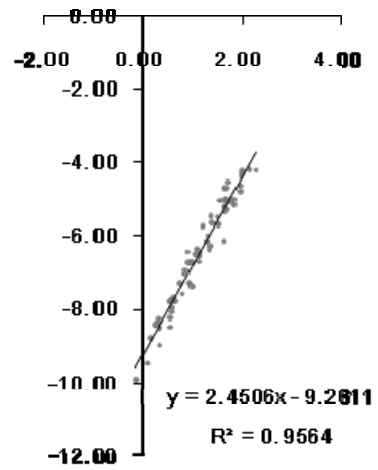
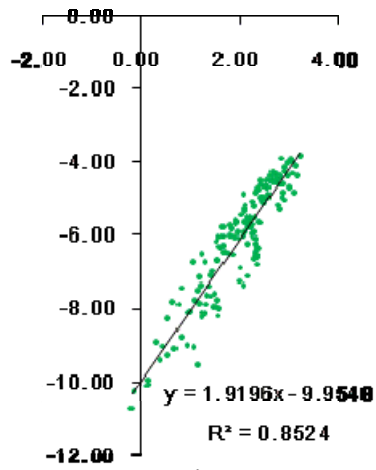
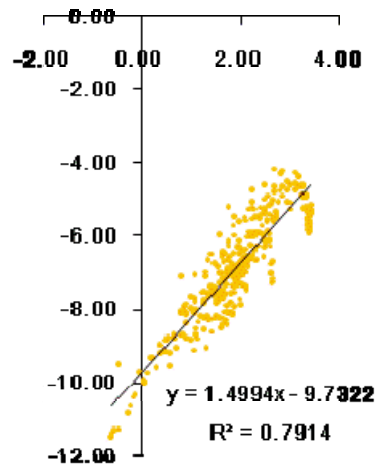
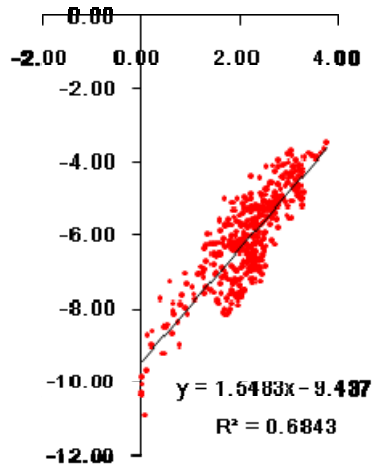


図 2-11 調査区 A, B, C, E, F の DGH と主幹材積の間の相対成長関係

横軸は DGH(cm) の自然対数, 縦軸は主幹材積 (m³) の自然対数を表す。

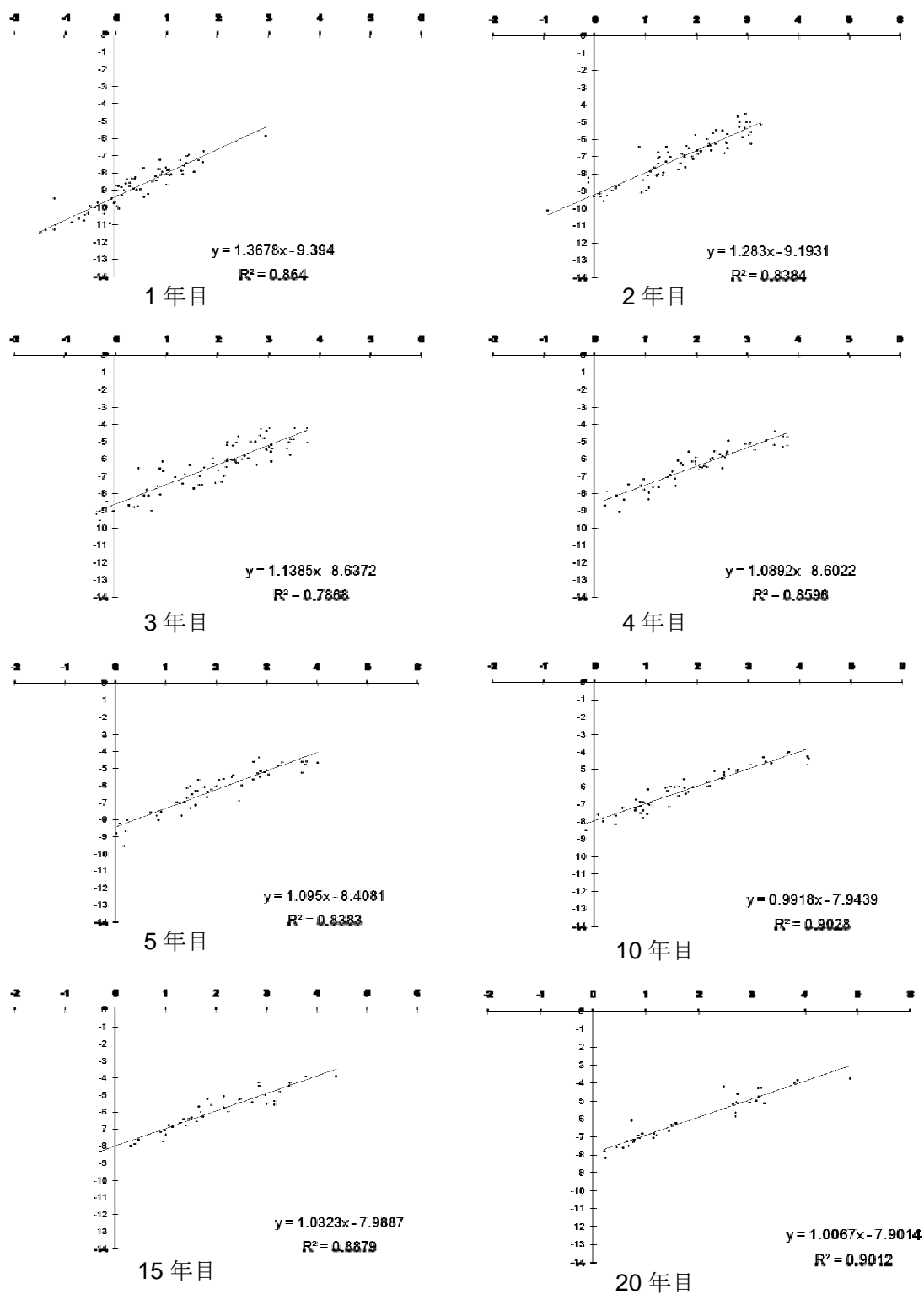


図 2-12 全樹幹解析木の n 年目の地際部成長量と主幹材積成長量との相対成長関係

横軸は各年の地際部成長量 (m²) の自然対数, 縦軸は各年の主幹材積 (m³) の自然対数を表す。

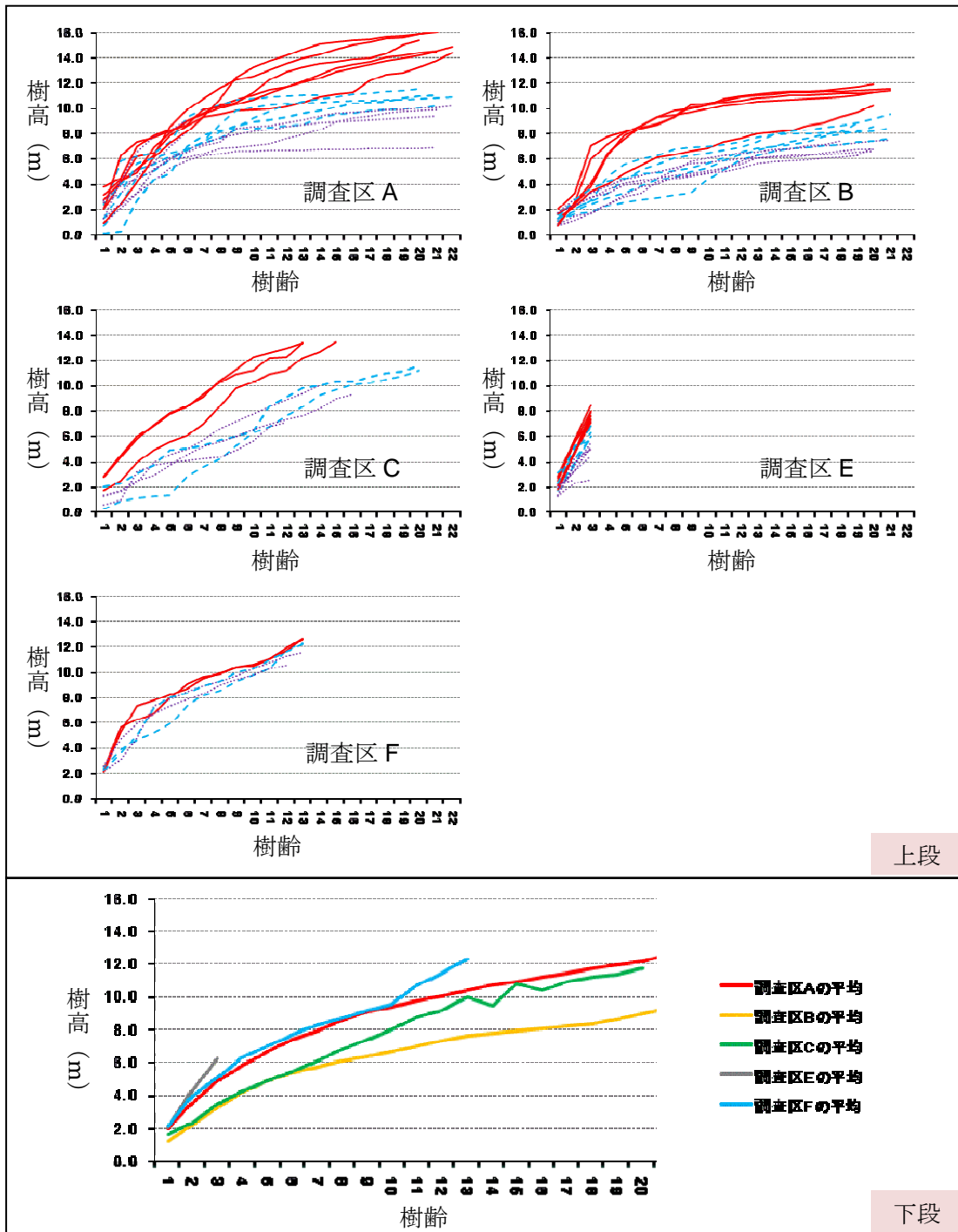


図 2-13 調査区 A, B, C, E, F の樹高成長曲線(上段), 各調査区の平均樹高成長曲線(下段)

横軸が樹齢, 縦軸が樹高(m)を表す。

上段は, 赤の実線は樹長成長が良かった上位 3 割, 青の破線は樹長成長が良かった中位 3 割, 紫の点線は樹長成長が悪かった下位 4 割を表す。

下段は, 各調査区の平均樹高を表す。全解析木の平均をとってあるため, 曲線が らかではない部分がある。

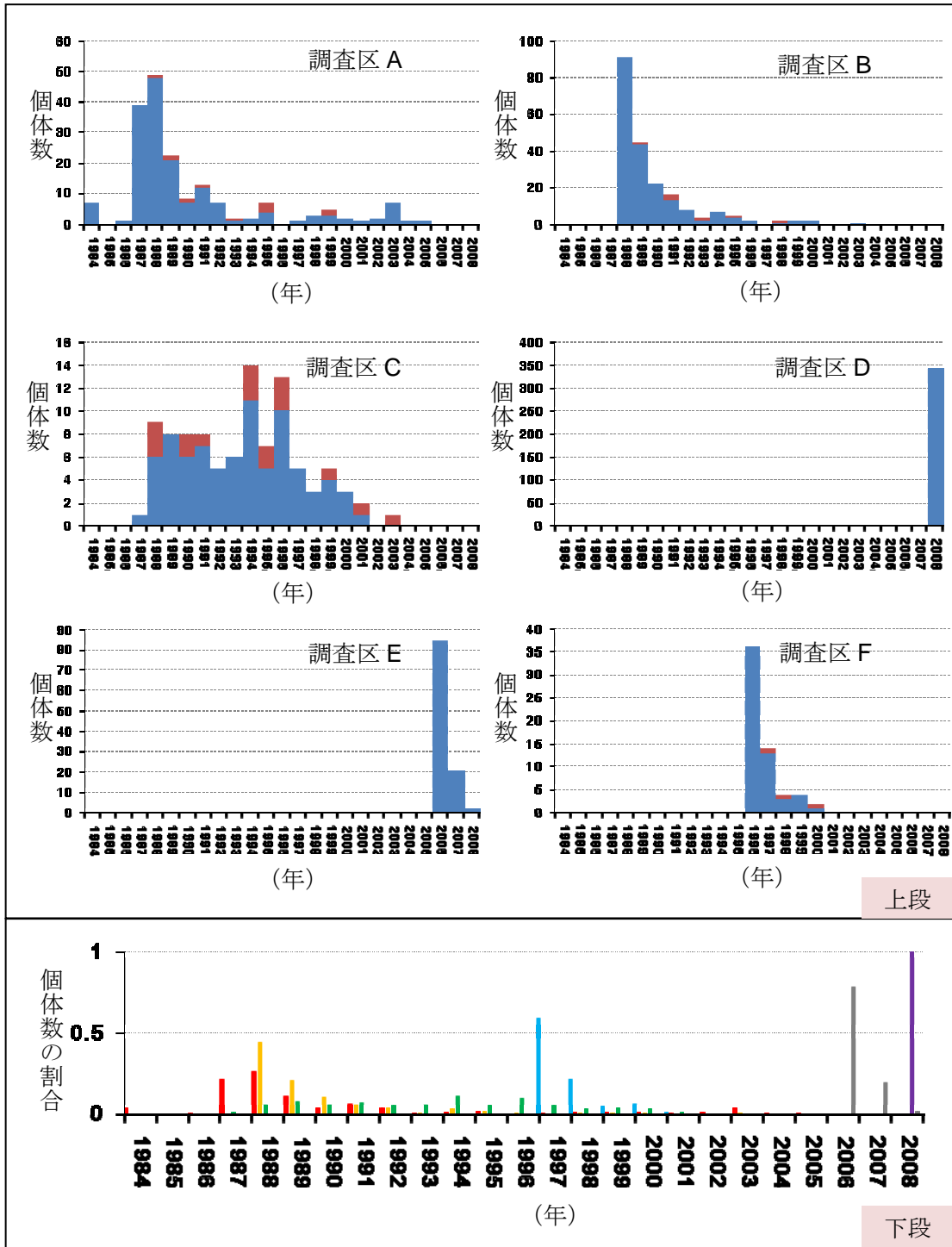


図 2-14 調査区 A, B, C, D, E, F の樹齢分布(上段), 各樹齢が占める割合(下段)

上段の、赤は樹齢が腐朽などで正確には確定できなかったため、数えられた年輪界の数を反している。青は樹齢が確定できた個体である。

下段の、赤、黄、緑、紫、灰、青はそれぞれ調査区 A, B, C, D, E, F と対応している。

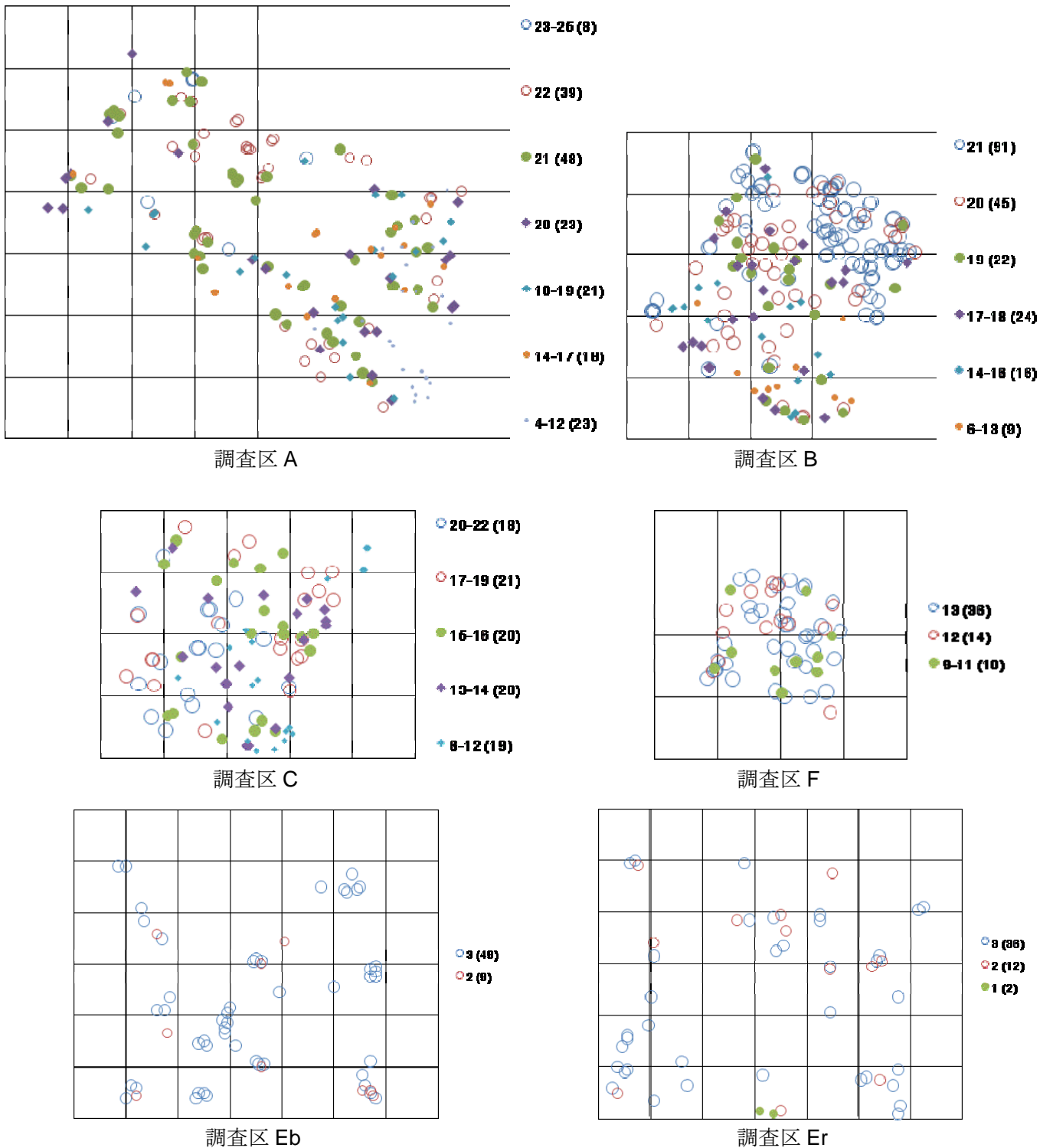


図 2-15 調査区 A, B, C, Eb, Er, F の樹齢階級別の立木位置図

各調査区の 例は樹齢階級を示し、その横の()内はその樹齢階級に属するニセアカシアの個体数を表す。調査区 A, B, C, F の格子は 10m×10m で、調査区 Eb, Er の格子は 2m×2m である。調査区の方角は、図 2-5 と同じ。

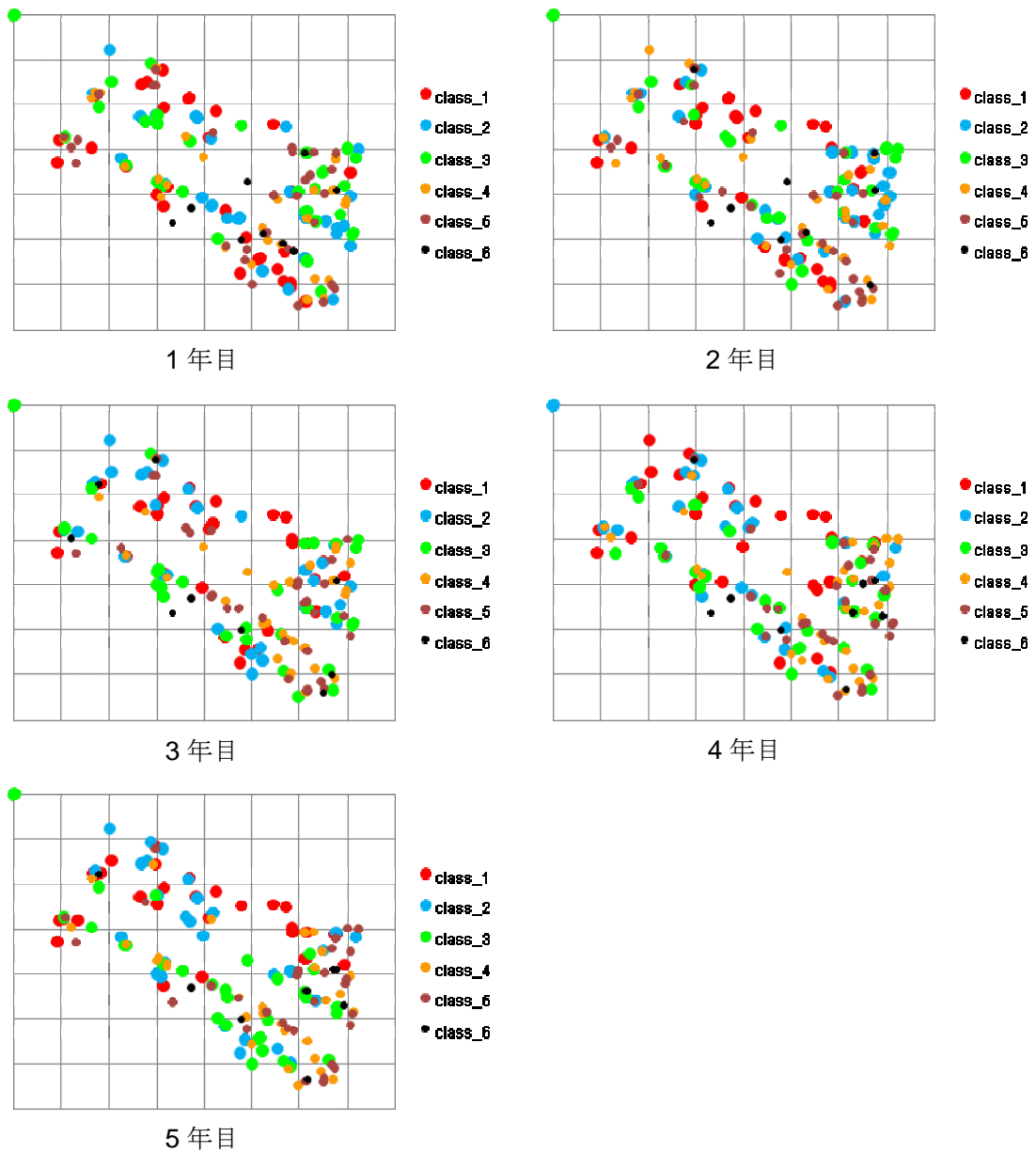


図 2-16 調査区 A における 1 年目から 5 年目までの各年の地際部成長量の分布

class 1 は成長の良かった上位 1 から 30 番目, class 2 は 31 から 60 番目, class 3 は 61 から 90 番目, class 4 は 91 から 120 番目, class 5 は 121 から 150 番目, class 6 は 150 番目以降の個体を表している。格子は 10m×10m である。調査区の方位は, 図 2-5 と同じ。

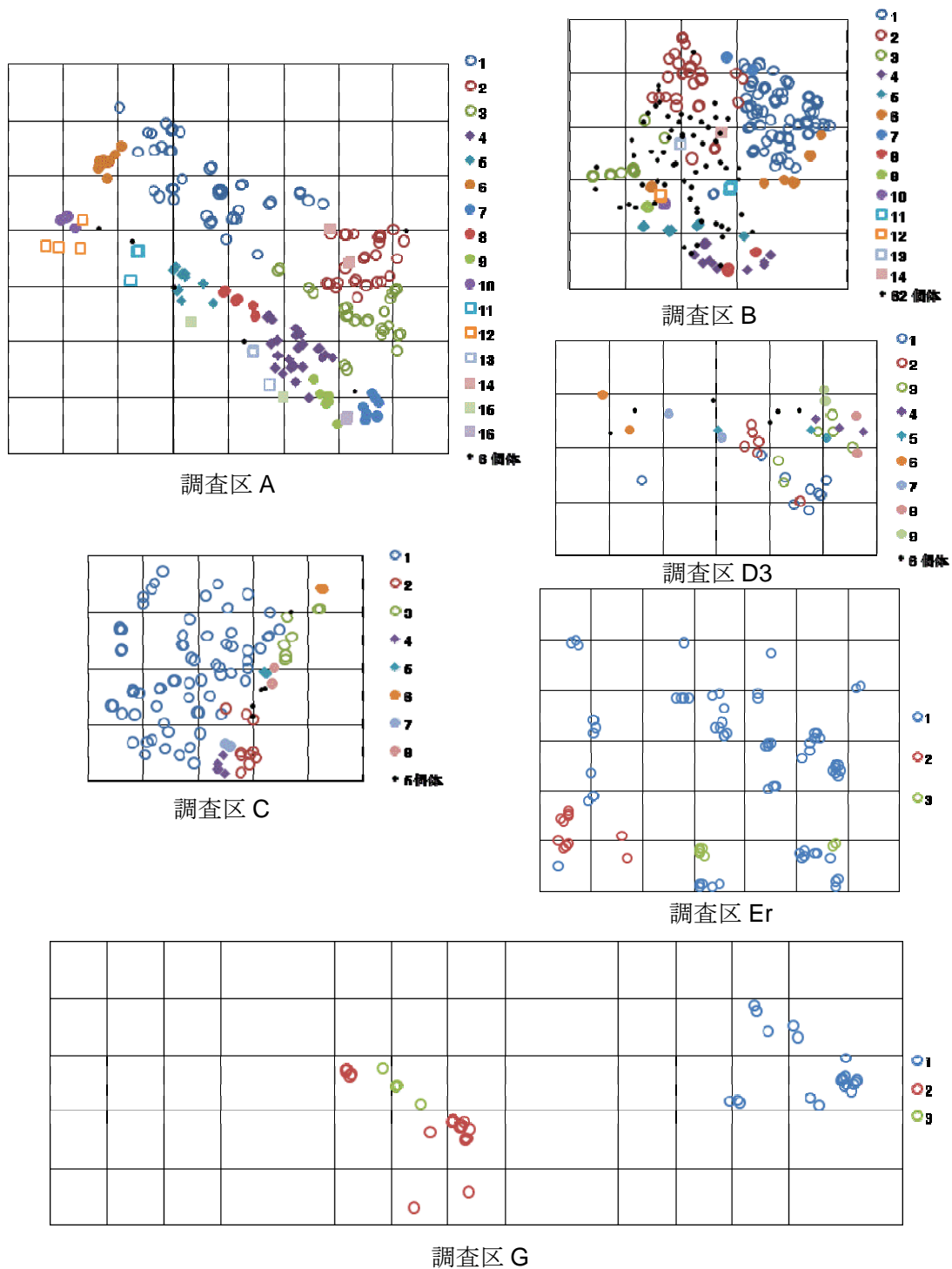


図 2-17 調査区 A, B, C, D3, Er, G のクローン分布

各調査区の例の数は、ラメットの数の多いジェネットからである。同一調査区内で、同じ色と形は同じ遺伝子型を表す。異なる調査区間で遺伝子型の重複はなかった。黒●で示した個体は、同一遺伝子型が一つしか確認されなかった遺伝子型を示している。調査区 A, B, C, G の格子は 10m×10m で、調査区 D3, Er 格子は 2m×2m である。調査区の方位は、図 2-5 と同じ。

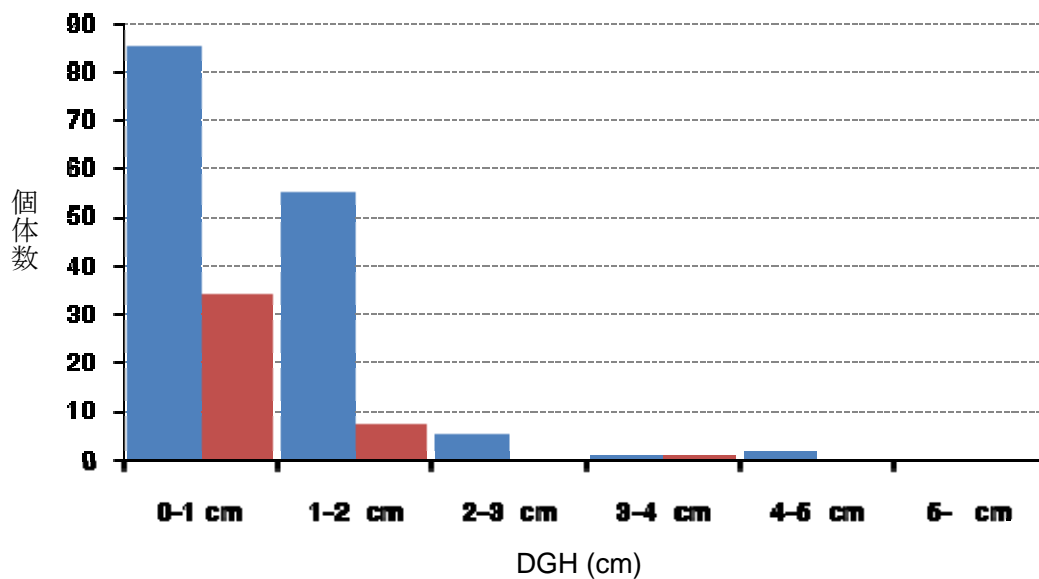


図 2-18 調査区 B で遺伝子型の複数あるものとなないものの定着 1 年目の DGH 分布

横軸は DGH 階級，縦軸は個体数を表す。青は，2 つ以上のラメットからなるジェネットに属する個体の定着 1 年目の DGH，赤は同一ラメットが 1 つしかなかった遺伝子型の個体の定着一年目の DGH を表す。

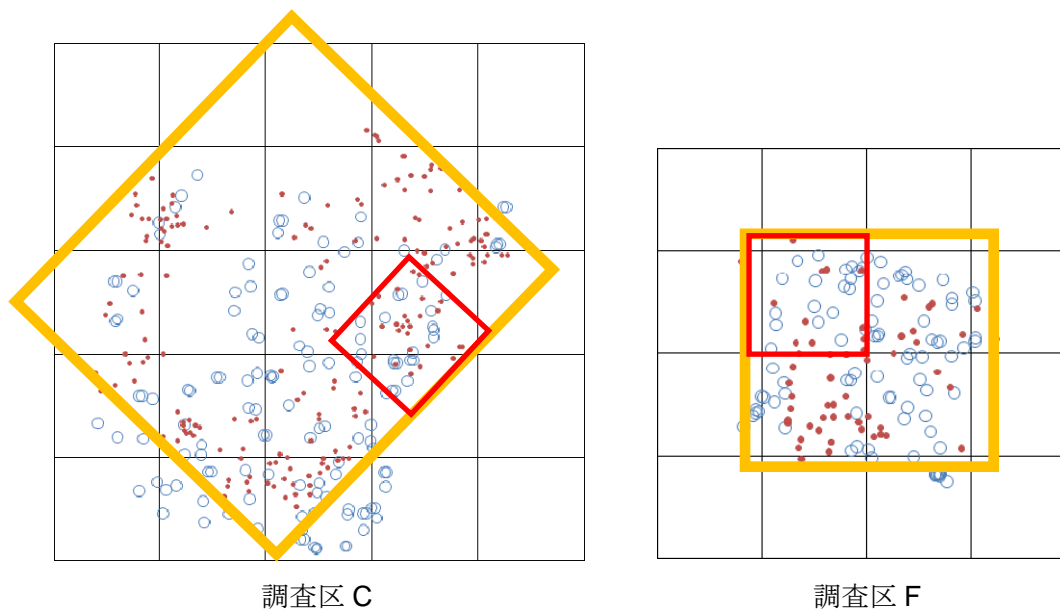
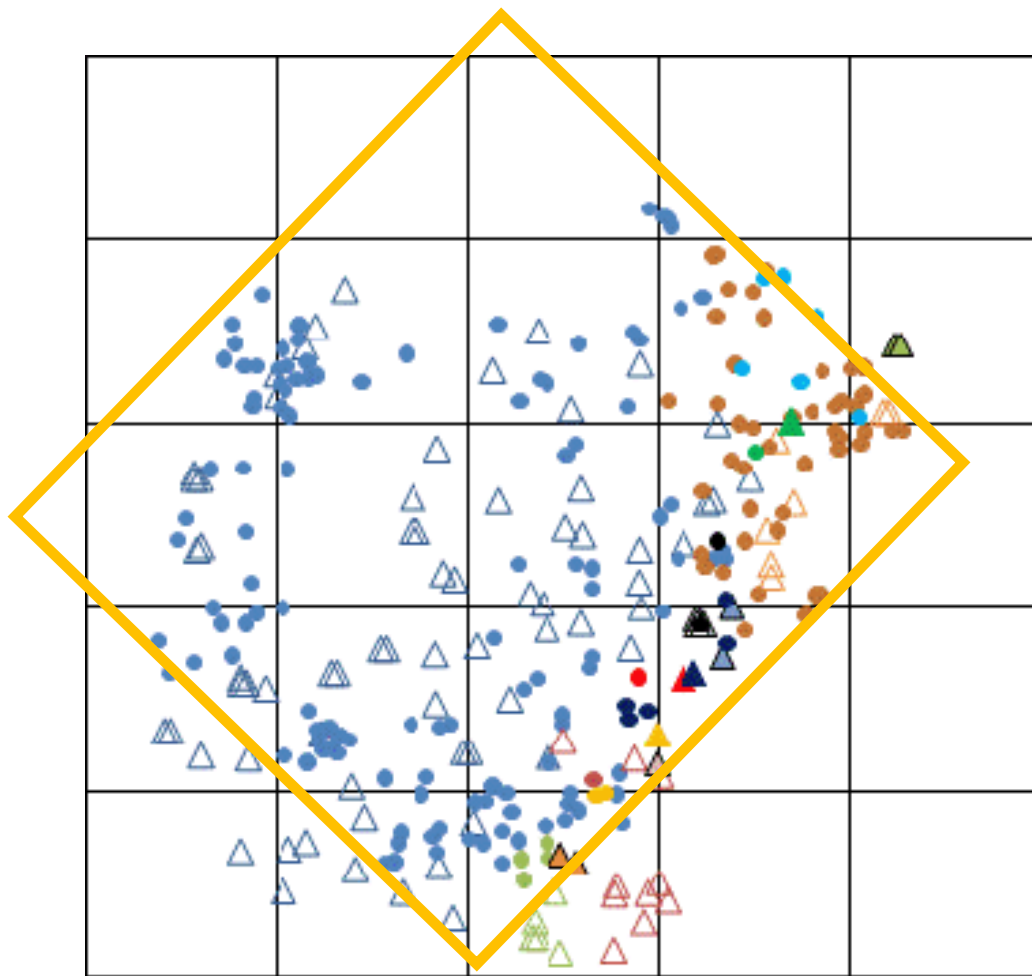


図 2-19 調査区 C, F で新たな根萌芽が発生した位置

青○は切株があった場所，赤●は根萌芽が発生した場所を表す。黄枠は根萌芽を調べた範囲を，赤枠はサブプロット設置場所をそれぞれ表す。格子は 10m×10m である。調査区の方角は，図 2-5 と同じ。



調査区 C

図 2-20 調査区 C の株萌芽と根萌芽の遺伝子型とその分布

○は株萌芽，●は根萌芽の発生した位置をそれぞれ表す。異なる色は異なる遺伝子型を表す。格子は 10m×10m である。黄枠は根萌芽を調べた範囲を表す。調査区の方位は，図 2-5 と同じ。

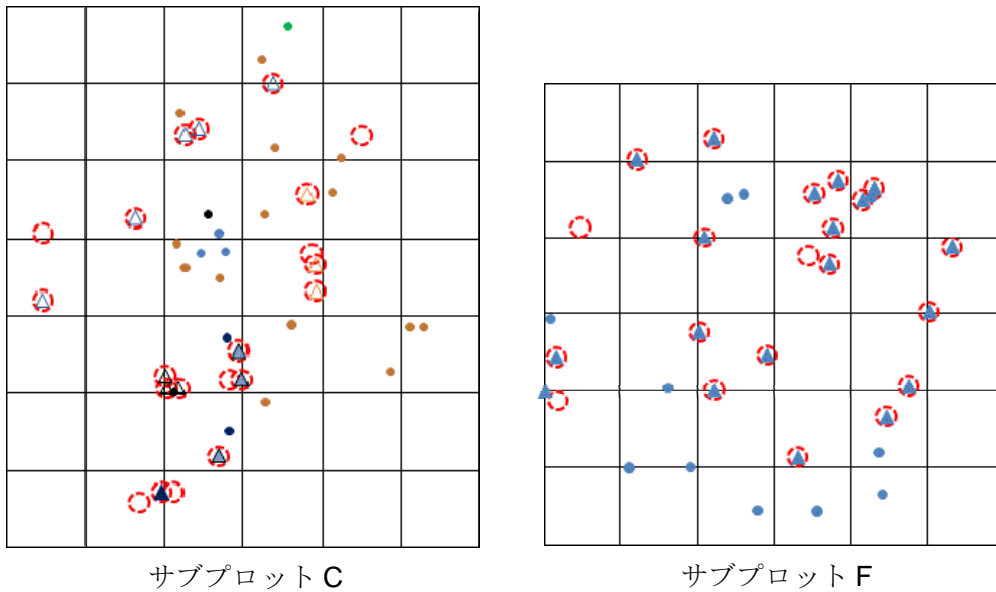


図 2-21 各サブプロットの株萌芽と根萌芽の分布およびその遺伝子型

破線の赤○は伐採前に立木があった場所を表す。(および)は株萌芽, ●は根萌芽の発生位置をそれぞれ表す。異なる色は, 異なる遺伝子型を表す。格子は 2m×2m である。

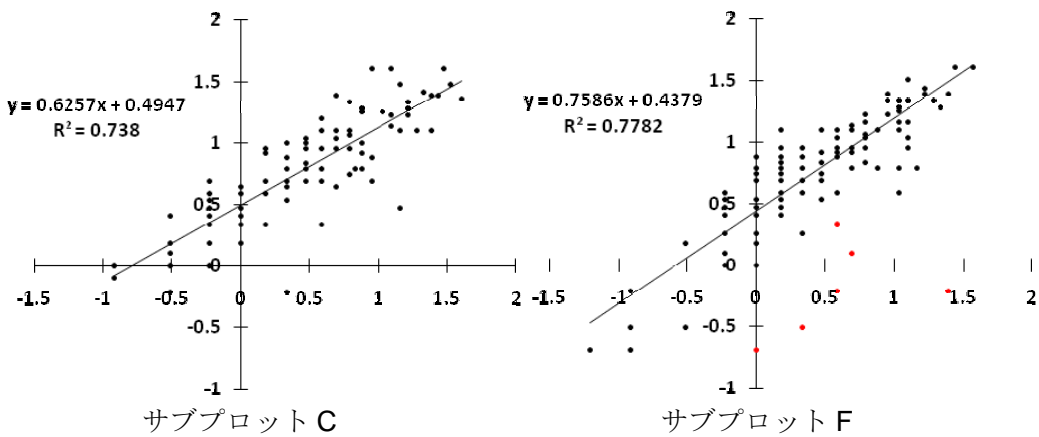


図 2-22 各サブプロットにおける萌芽の DGH と樹高の間の相対成長関係

横軸は DGH(cm) の自然対数, 縦軸は樹高(m) の自然対数を表す。サブプロット F の赤●は先端が明らかに折れていた個体で, 近似曲線の算出の際には除外した。

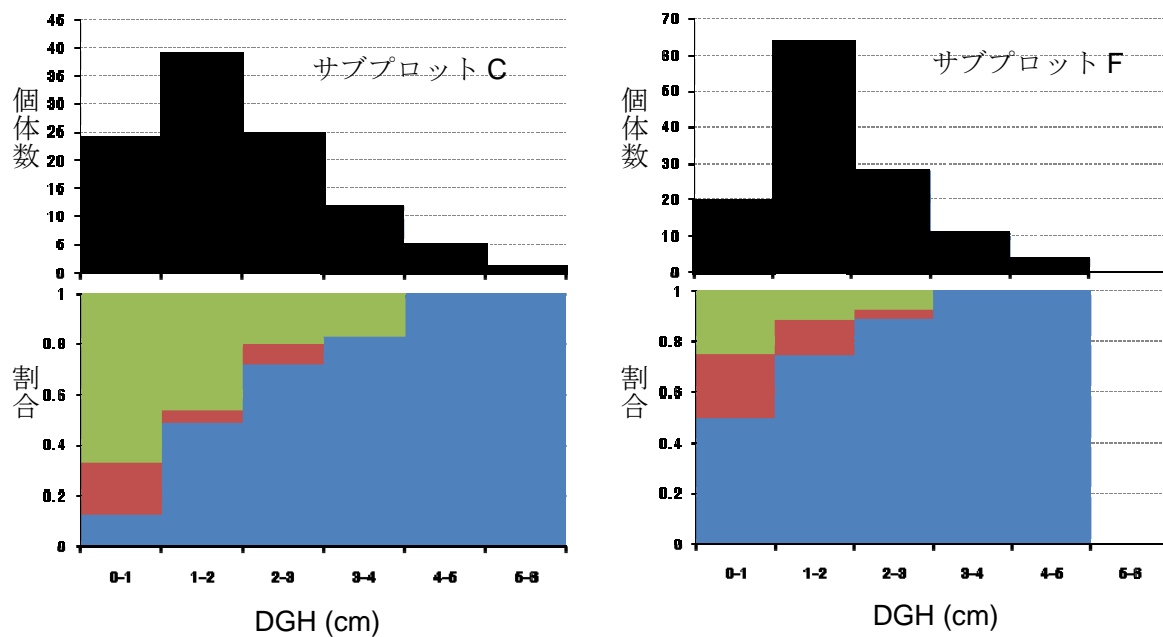


図 2-23 各サブプロットにおける DGH の分布(上グラフ)とその内訳(下グラフ)

横軸は DGH 階級 (cm), 縦軸は個体数(上グラフ)または割合(下グラフ)をそれぞれ表す. 下グラフの, 緑は切株から 20cm 以上離れた水平根由来の根萌芽, 赤は切株から 20cm 以内の水平根由来の根萌芽, 青は切株由来の萌芽, がそれぞれ占める割合を表す.

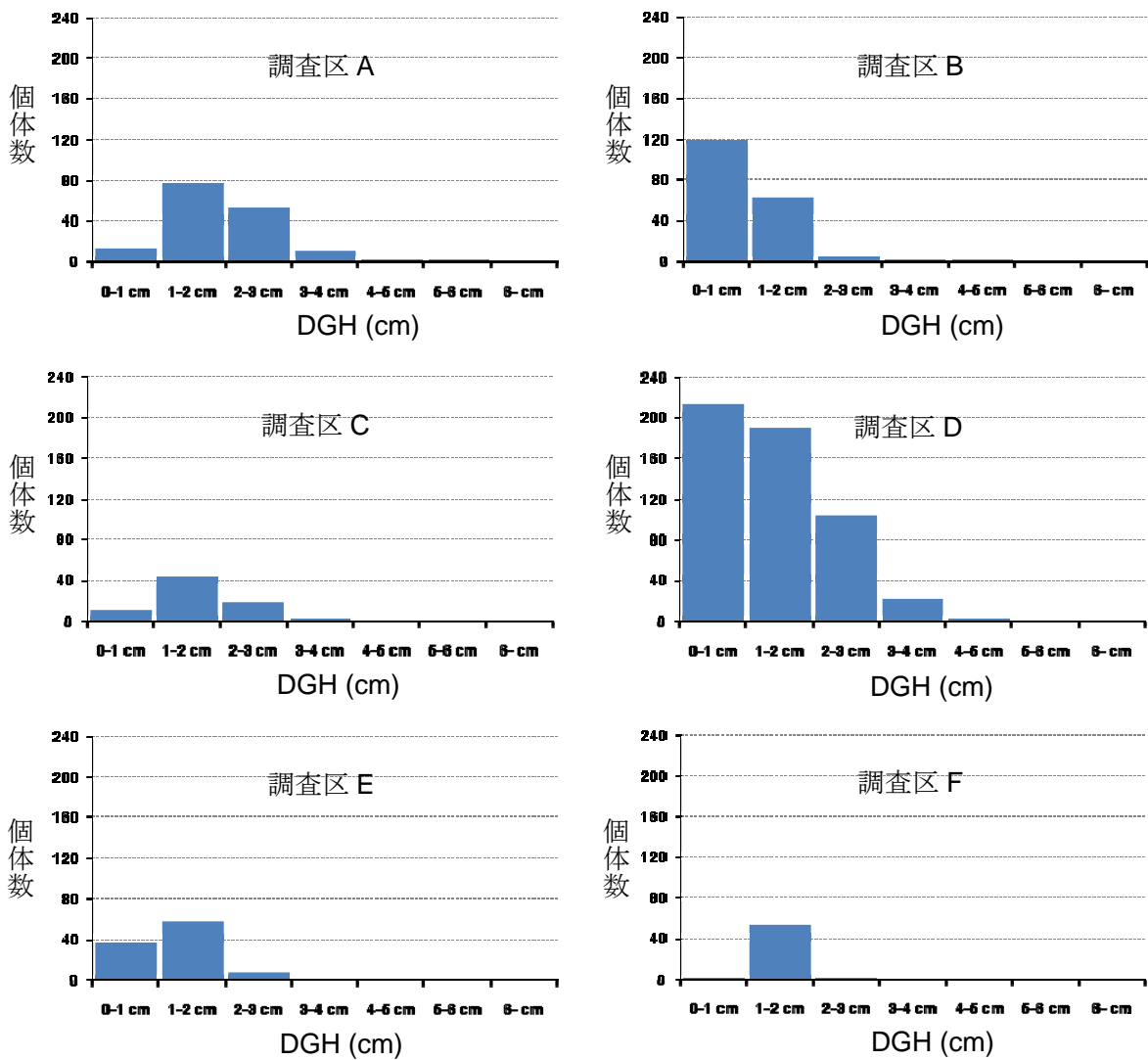


図 2-24 調査区 A, B, C, D, E, F の 1 年目の DGH の分布

横軸は DGH 階級 (cm), 縦軸は個体数をそれぞれ表す。

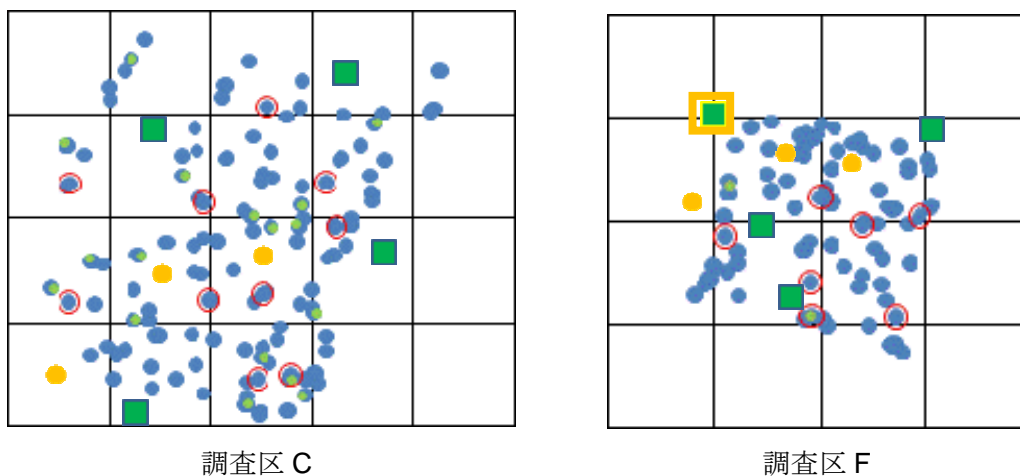


図 2-25 調査区 C, F における播種および植樹場所

緑 □ は植樹場所， ● の ● 播種場所をそれぞれ表す。また，植樹個体の定着が認められた場所は調査区 F の黄色で囲われた緑 □ (左上) の場所である。調査区 C, F の基図は図 2-5 と同じである。

第3章 『ニセアカシア個体群の分布拡大過程』の解明

3.1 節 序

河川中下流域の河川敷へ、ニセアカシアの植林はめったに行われない。そのため、現在河川中下流域に生息しているニセアカシアの起源は、河川上流やその周囲に砂防緑化などの目的で植栽された個体にあると推測される(Chang et al. 1998, 福田ら 2005, 高橋・皆川 2007)。さらに、野外では種子による繁殖はほとんど見られず、根萌芽による栄養繁殖がもつらであると言われている(The forest servis U.S. 1948, 玉泉ら 1991)。これらを考慮すると、中下流域の河川敷におけるニセアカシア林の形成過程は、河川上部から流れてきた種子が定着し、定着した個体が水平根を伸長させ、その水平根から栄養繁殖で生じた個体で分布を拡大する、と推測される。

一方、最近では休眠性を持たないニセアカシアの種子の存在が再認識され(Masaka and Yamada 2009)、更に、ニセアカシアの土壌シードバンクはニセアカシア林が無いところではほとんど発達していないことも確認されている(高橋ら 2008)。これらのことから、ニセアカシア林形成後の種子繁殖の可能性も考慮する必要がある。

現在までのところ、ニセアカシアの種子 布および種子の定着過程を追跡できた研究はほとんどなく、河川敷のニセアカシア林がラメットレベルでどのように形成されて広がっていったのかに関して実証的な 明はできていない。

本章では、第2章の研究結果を まえ、葉緑体 SSR マーカーによる母系解析と核 SSR マーカーによる多型解析を行い、ニセアカシア個体群が河川敷でどのように分布拡大をしたのか、遺伝的に明らかにすることを目的とした。

3.2 節 調査地の設置およびその概要

第2章で設置した上田大橋上流部の調査区A,Bと大望橋上流部の調査区Cの3か所の調査区(図2-1)に加え、 橋の河川敷に作られた作業道沿い約600m(以下、 橋ライン)と調査区Cの横を通る作業道沿い約600m(以下、大望橋ライン)を調査地とした。また、 橋周辺には、上田大橋周辺や大望橋周辺と同様に大規模なニセアカシア林が分布していた(図3-1)。

3.3 節 材料および方法

3.3.1 解析対象

調査区 A, B, C では, 第 2 章で 22, 76, 13 のジェノタイプが確認された. ジェノタイプが 1 ラメットしか確認されなかった個体はその 1 個体を解析のための試料(サンプル)とした. 同一ジェノタイプが複数のラメットで確認されていた場合, 各ジェネットから 2-5 ラメットを選んで, サンプルとした. さらに, 橋ラインと大望橋ラインでは, 2009 年に作業道の両脇にあるニセアカシア立木からランダムに 25 個体ずつ採取し, サンプルとした. その際, 採取場所は GPS を用いて記録した.

また, 第 2 章の播種実験のために, 調査区 A と調査区 B の間にあったニセアカシアから 6 個体の母樹(No. 3, 5, 6, 7, 8, 9)を選び, それぞれから種子を採取し発芽させた. 各母樹の種子から発芽した個体を 12 個体ずつ(計 72 個体)ランダムに選び, それに母樹(6 個体)を加えたものをサンプルとし, このサンプル全体を発芽個体群と名付け, 以後は他の調査地と同等に扱った(表 3-3).

橋ライン, 大望橋ライン, 発芽個体群からそれぞれ採取したサンプルは, 第 2 章と同様の方法で保管した.

3.3.2 分子生態学的解析

1) 母系解析

調査区 A, B, C と 橋ラインおよび大望橋ラインのサンプルを解析対象とした. 各サンプルから第 2 章と同様の方法で DNA 抽出し, ニセアカシアに特異的な葉緑体 SSR マーカー 5 遺伝子座 (Ropscp03, Ropscp04, Ropscp06, Ropscp07, Ropscp08) (Kimura et al. 投 中)を用いて PCR を行った. PCR 産物の遺伝子長は, 第 2 章と同様の手 により決定した.

母系解析は, 同じハプロタイプを持つサンプルは同じ母系に由来するものとして解析を進めた.

2) 集団遺伝解析および親子兄弟解析

2)-1 解析対象と DNA 抽出および増幅

調査区 A, B, C, 橋ライン, 大望橋ライン, 発芽個体群の全てを解析対象とした. ニセアカシアに特異的な核 SSR マーカーには, 第 2 章と同様の Rops05, Rops06, Rops08 (Lian and Hogetsu 2002)に RP109, RP200, RP206, RP01B (Mishima et al. 2009)を加えた, 計 7 遺伝子座を用いた. 各サンプルからの DNA 抽出, PCR, および PCR 産物の遺伝子長は, 第 2 章と同様の手 により決定した.

2)-2 集団遺伝解析

核 SSR マーカーの多型データを基に, 以下の手 で集 遺伝解析を行った. その際, 異なる全てのジェノタイプを解析のための基礎データとし, 重複があったジェノタイプは 1 つのジェノタイプとして扱った.

調査区 A, B, C, 橋ライン, 大望橋ライン, 発芽個体群のサンプルは, 全て千曲川流域から採取した試料であるため, 同一のグループに属していたと仮定して, 調査地内における遺伝的ばらつきと調査地間における遺伝的ばらつきが, 調査地全体の遺伝的ばらつきにそれぞれの程度していたのかを Arle uin 2.0 (Schneider et al. 2000) を用いた AMOVA で算出した. さらに, 異なる調査地間の F_{st} も同様に Arle uin 2.0 (Schneider et al. 2000) を用いて算出した.

2) -3 親子兄弟解析

上記の集 遺伝解析と同様の多型データを用いて, CERVUS 3.0.3 (Marshall et al. 1998) による 子 解析を試みた. 解析では, 単純排除 (simple exclusion) の考え方を基本として, 1 遺伝子座でも した場合は 子 () 関係が無いものとみなし, 5 つ以上の遺伝子座が確定した個体を解析対象とした. さらに, () が 1 つに決まらないときは LOD 値が大きい上位 2 個体を () とした.

上記の 下で, CERVUS 3.0.3 (Marshall et al. 1998) で実際に 子 がどの程度判別できるかを, 種子 とその子が明らかに分かっている発芽個体群 (母樹と発芽した個体) について, 以下の前提で解析した.

[処理 1]

- 1) 子 () に, 発芽個体群中の発芽した個体のみとし,
- 2) (断りが無い限り, 種子 と花 を区別していない) を, 発芽した個体以外の全調査地の個体として,
- 3) を す.

[処理 2]

- 1) 子 () に, 発芽個体群とし,
- 2) () を, 全調査地の個体として,
- 3) () を す.

また, 実際に花 がどの程度調査地内にあるのかを すために以下の処理を行った.

[処理 3]

- 1) 子 () に, 発芽個体群中の発芽した個体のみとし,
- 2) 1) 種子 を, 発芽個体群中の母樹とし,
- 2) 2) 花 を, 発芽した個体を除く全調査地の個体として,
- 3) 種子 および花 を す.

更に, 調査地全体の個体の 子 関係を推測するために以下の処理を行った.

[処理 4] (先に定着していた個体は複数のラメットを持つと仮定)

- 1) 子() に, 表 3-3 の調査区 A, B, C の n に挙げた 68 個体とし,
- 2) () を, 発芽個体群中の発芽した個体と子() 以外の全個体として,
- 3) () を す.

[処理 5]

- 1) 子() に, 処理 4 の () とし,
- 2) () にも, 処理 4 の () として,
- 3) () を す.

[処理 6]

- 1) 子() に, 発芽個体群中の発芽した個体以外の全個体とし,
- 2) () も, 発芽個体群中の発芽した個体以外の全個体として,
- 3) () を す.

処理 4 で, () と子() をこのように仮定した根拠は, (1) 第 2 章で調査区 B の 1 ラメットしか無いジェネットの 1 年目の DGH は栄養繁殖が明らかな個体の DGH に比べて有意に小さく, 皆伐後に種子由来で定着した可能性があること, (2) 野外では根萌芽による栄養繁殖がもつ らである(The forest servis U.S. 1948, 玉泉ら 1991)ので, 先に定着した個体は栄養繁殖により複数ラメットからなるジェネットを形成したと考えられることの 2 点に拠った.

更に, CERVUS 3.0.3 とは異なる解析ソフトである KINGROUP v2 (Konovalov et al. 2004)を用いて, () 関係を解析した. 解析では, 0.1%の有意水準で () 関係があると判断されたものを全て抽出した.

3.4 節 結果

3.4.1 個体識別

1) SSR マーカーの多型性

葉緑体 SSR マーカー 5 遺伝子座のアリール数は 2-6 本で, 平均 4 本であった(表 3-1).

核 SSR マーカー 7 遺伝子座の平均アリール数, 観察されたヘテロ接合度の平均, 期待されたヘテロ接合度の平均は, それぞれ 11.57, 0.71, 0.75 であった. また, これらを用いた識別能, 第 1 排除率, 第 2 排除率, 両 排除率は, それぞれ 0.99 以上, 0.98, 0.99 以上, 0.99 以上で

あった(表 3-2).

2) 個体識別

調査区 A, B, C, 橋ライン, 大望橋ラインで確認された葉緑体のハプロタイプはそれぞれ 4, 3, 2, 6, 5 タイプあり, 核のジェノタイプはそれぞれ 22, 72, 13, 22, 18 タイプあった(表 3-3). また, 発芽個体群の母樹のジェノタイプは 2 タイプ, 発芽した個体 72 個体中, ジェノタイプが確定できたのは 62 タイプで残りの 10 個体は DNA 抽出を失った(表 3-3).

同一ジェネット内における葉緑体のハプロタイプと核のジェノタイプは全て同じであった. そのため, 同一ジェネット内で葉緑体 DNA と核 DNA には, 突然変異が起きその変異が固定されていないものとした.

葉緑体のハプロタイプは全 9 タイプで一部のハプロタイプは調査地間で重複していた(表 3-3). 一方, 異なる調査地間で核のジェノタイプが重複していたのは, 調査区 C と大望橋ラインで 1 個体ずつのみ確認された. その重複を除いた場合の核のジェノタイプは, 全 210 タイプあった.

3.4.2 母系分布

調査区 A, B, C とも同一のハプロタイプは近い場所で確認され, 特に調査区 A ではまとまって分布していた(図 3-2). 橋ラインと大望橋ラインでは, 同一ハプロタイプが並んでいるところがある一方, 同一ハプロタイプの間にも他のハプロタイプが分布している場所もあった(図 3-2).

3.4.3 集団遺伝構造

調査地内における遺伝的ばらつきが全体の遺伝的ばらつきに占める割合が 93.8%で, 調査地間における遺伝的ばらつきが全体の遺伝的ばらつきに占める割合が 6.2%であった(表 3-4). 固定指数は 0.062 で有意に 0 より大きかった. また, 同様の解析を第 2 章の調査区 A, B, C, D, E, F を対象に 4 遺伝子座を用いて行くと, それぞれの占める割合は, 94.4%と 5.6%でほぼ同様の傾向であった(Kurokochi et al. 2010).

各調査地間の F_{st} 値は, 調査区 C と大望橋ラインおよび調査区 A と 橋ラインでは 5%で有意差が認められ, 他の組み合わせでは 1%で有意差が認められた(表 3-5).

3.4.4 親子兄弟関係

CERVUS 3.0.3 を用いて 親子 解析をした場合, 76%以上の確率で正確な 親子 を特定できた(表 3-6, 処理 1). また, 94%以上の確率で正確な 親子 を特定できた(表 3-6, 処理 2). 種子 を 使って解析をした場合, 種子 は 100%の確率で特定でき, 発芽個体の 90%以上は他家

受していた。花 が解析した全解析個体内に見つかったものは30%に満たなかった(表3-6, 処理3)。ジェネットが発達していない個体(68個体)の内, 61%が同一調査地内に がいるという結果であった(表3-6, 処理4)。また, ジェネットが発達していた個体(77個体)の内, 51%が同一調査地内に がいるという結果であった(表3-6, 処理5)。さらに, 全解析個体内, 17%は全調査地内に 子 の可能性のある個体が無く, 64%は同一の調査地内に 子 の可能性のある個体があった(表3-6, 処理6)。

KINSHIP を用いて有意水準0.1%で 関係を解析した結果, 発芽個体およびその種子 (合計76個体)の中で 関係がいずれかの調査地内にあると判断された個体は59個体あり, その内の57個体(96%)が明らかに 関係のある個体を正確に選 できていた(表3-7)。発芽個体群以外の 関係を KINSHIP で ったところ, 調査区A, Bでは64%が, 調査区Cでは54%が同じ調査区内に 関係のある個体の存在が認められた。(表3-7)。

3.5 節 考察およびまとめ

3.5.1 分子生態学的解析の考察

AMOVA の結果から, 本研究の調査地へ定着した個体の遺伝的な偏りは, 調査地間より調査地内の方が大きいことが明らかとなった(表3-4)。これは, 千曲川流域にあるニセアカシア種子集 から生じた種子がランダムに 布され, それらの種子を起源として本研究の調査地へのニセアカシア定着が始まった可能性を示唆している。

葉緑体 SSR マーカーによる母系解析の結果から, 9つの異なる母系が確認され, これらの母系由来の種子が流域レベルで 布されていたことが明らかとなった。さらに, 各調査区内で, 同じハプロタイプが近い距離に分布していることも明らかになった(図3-2)。ニセアカシア林の林床の方が, ニセアカシア林の無い場所に比べて多くのニセアカシアの埋土種子が存在することが報告されている(高橋 2008, Masaka et al. 2010)ことから, ニセアカシアの種子は風や流水で くに 布される一方, 重力による近傍への 布も盛んに行われていると推測される。また, 核 SSR マーカーによる多型解析の結果から, 調査区A, B, Cでは同一の調査区内に 子 関係の可能性のある個体の占める割合は約65%に上っていた(表3-6, 3-7)。以上の葉緑体の母系解析結果と核の 子 解析結果を考慮すると, 先に定着したニセアカシアが近傍に種子を 布し, その種子由来の新たな個体の発芽および定着の進行によりニセアカシア林が形成されたと推測される。

ニセアカシアは旺盛な繁殖力を持っており, 例えば, 種子定着したニセアカシアが数年もたつと種子を生産するようになること(田ら 1998), 定着後4年たった個体が栄養繁殖を行っていること(James AY and Cheryl 1992)が報告されている。本研究では, CERVUS を用いた 子 解析でラメット数の差から 子を分けて解析した結果, 61%が同一調査区内に が見つかり

(表 3-6, 処理 4), 間の 関係は 51%で見つかった(表 3-6, 処理 5). ニセアカシアは河川敷において,先に定着した幾つかの個体が水平根の伸長が可能なところでは栄養繁殖でジェネット拡大をするとともに,栄養繁殖ができない(あるいは間に合わない)ところでは,種子を 布し新たなジェネットを増やし,現在のニセアカシア林を形成したと推測される.

また,調査地間の F_{st} 値がいずれにおいても有意に 0 とは異なるが, AMOVA による流域レベルでの遺伝的なばらつきは小さかった(表 3-4, 3-5). その上, 発芽個体の 90%以上は他家由来であり, 7 割以上の花 は本研究の調査地内には無いことも明らかになった(表 3-6, 処理 3). これらを考慮すると, 1つの可能性として, 河川敷においてニセアカシアは種子 布を比較的近傍に行うことが多いが, 花 流動が活発に行われるため流域レベルでの遺伝的な偏りは小さく抑えられていたのかもしれない.

3.5.2 まとめ

以上全てを考慮し,千曲川河川敷におけるニセアカシア個体群の特徴,および分布拡大様式を,次のように推測した. [1]千曲川流域に広がる数種の母系から種子が 布され, その一部がニセアカシアの本来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]定着した個体は, 水平根を伸長し新たなラメットを栄養繁殖により発生させながらジェネットを拡大する. それと同時に, 種子をつけそれを近傍に 布する. [4]それら 布された種子の一部は, 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, 先に定着した大きなジェネットと後から定着した小さなジェネットが混在するニセアカシア林が形成される. また, 大きなジェネット間には いに 関係が無い場合が多いが, 小さなジェネットは大きなジェネットや他の小さなジェネットと 関係が認められる場合が多い.

野外においてニセアカシアは根萌芽による栄養繁殖がもつ らである(The forest servis U. S. 1948, 玉泉ら 1991)と言われているが, 実際には種子繁殖もニセアカシア林の形成に大きく関係していることを明らかにした.

表 3-1 ニセアカシア特異的な葉緑体 SSR マーカー5 座の多型性

Locus	k
Ropscp03	6
Ropscp04	3
Ropscp06	5
Ropscp07	4
Ropscp08	2
平均	4

k: アリール数

表 3-2 ニセアカシア特異的な核 SSR マーカー7 座の多型性

Locus	k	N	Hobs	Hexp	PIC	NE-1P	NE-2P	NE-PP	NE-I
Rops05	13	220	0.773	0.859	0.842	0.444	0.283	0.117	0.036
Rops06	10	212	0.792	0.766	0.727	0.631	0.453	0.270	0.093
Rops08	9	220	0.623	0.623	0.587	0.772	0.594	0.396	0.178
RP109	10	213	0.718	0.742	0.713	0.641	0.456	0.255	0.095
RP200	16	215	0.791	0.879	0.866	0.392	0.243	0.088	0.026
RP206	12	218	0.541	0.693	0.659	0.698	0.516	0.312	0.128
RP01B	11	211	0.749	0.684	0.663	0.694	0.502	0.283	0.121
合計	11.57	223	0.712	0.749	0.723	0.026	0.002	<0.001	<0.001

k: アリール数. N: 個体数. Hobs: ヘテロ接合度(観察値). Hexp: ヘテロ接合度(期待値). PIC: 多型 報含有値. NE-1P: 間違った第1 を選ぶ確率. NE-2P: 間違った第2 を選ぶ確率. NE-PP: 間違った両 を選ぶ確率. NE-I: 個体識別を間違える確率.

表 3-3 各調査地の多型解析結果

	解析個体	genotype	n	haplotype
調査区 A	60	22	5	$\alpha, \beta, \gamma,$
調査区 B	105	76	58	α, β, γ
調査区 C	36	13	5	α, β
橋ライン	25	22	22	$\alpha, \beta, \gamma, \delta, ,$
大望橋ライン	25	18	17 (*1)	$\alpha, \beta, \delta, ,$
発芽個体群	78	64	62	/
母樹 1	4	1	0	/
母樹 2	2	1	0	/
実生 1	48	38	38	/
実生 2	24	24	24	/

発芽個体群：母樹 1 と母樹 2 と実生 1 と実生 2 を合わせたもの。母樹 1：Tree No. 3, 5, 6, 9 (表 2-11)。母樹 2：Tree No. 7, 8 (表 2-11)。実生 1：母樹 1 由来の実生個体群 実生 2：母樹 2 由来の実生個体群。haplotype：全部で 9 タイプ($\alpha -$)が確認された。n：1 ジェネットに 1 ラメットしかなかったジェノタイプの数。*1：大望橋ラインの 1 個体と調査区 C の 1 個体のジェノタイプが一致していた。

表 3-4 集団間および集団内に占める遺伝的なばらつきの割合 (AMOVA の結果)

変動要因	df	分 成分	全分 に対する割合 (%)	固定指数
集 間	5	0.16	6.2	Fst 0.062 (*1)
集 内	440	2.36	93.8	

*1: $p < 0.01$

表 3-5 調査地間の Fst (上段が pairwise Fst, 下段が P value)

	調査区 A	調査区 B	調査区 C	橋ライン	大望橋ライン	発芽個体群
調査区 A	/	0.039	0.032	0.019	0.035	0.059
調査区 B	*	/	0.041	0.032	0.018	0.089
調査区 C	*	*	/	0.034	0.024	0.082
橋ライン	**	*	*	/	0.035	0.085
大望橋ライン	*	*	**	*	/	0.094
発芽個体群	*	*	*	*	*	/

*: $p < 0.01$. **: $p < 0.05$. (1000 permutations)

表 3-6 CERVUS を用いた調査地内外の親子・兄弟関係解析

	C	S	F	CP (CP/S)		
処理 1	72	62	10	47 (0.76)		
処理 2	74	64	10	60 (0.94)		
	C	S	F	CS (CS/S)	CF (CF/S)	FD (FD/S)
処理 3	72	62	10	62 (1.00)	56 (0.90)	18 (0.29)
	C	S	F	SS (SS/S)	OS (OS/S)	NS (NS/S)
処理 4	69	67	2	41 (0.61)	15 (0.22)	21 (0.31)
処理 5	80	77	2	39 (0.51)	27 (0.35)	22 (0.29)
処理 6	149	144	4	93 (0.65)	43 (0.30)	25 (0.17)

処理 1-処理 6 は, “3.3.2 分子生態学的解析, 2)-3 子 解析” に準ずる.

C: . S:解析できた個体. F: 解析できなかった個体. CP: 明らかに正しい ()を に挙げた. CS: 正しい種子 . CF: 他家受精. FD: 調査地内に あり. SS: 同一調査地内に (片) () あり. OS: 他の調査地内に(片) () あり. NS: 全ての調査地内に () なし.

表 3-7 KINGROUP を用いた, 親類関係解析

	N	AS	SS (SS/N)	OS	NS
調査区 A	22	17	14 (0.64)	7	5
調査区 B	72	52	46 (0.64)	10	20
調査区 C	13	9	7 (0.54)	4	4
橋ライン	22	12	7 (0.32)	7	10
大望橋ライン	17	6	2 (0.12)	6	11
発芽実生	76	59	57 (0.75)	13	17

N: 解析に用いたジェノタイプの数. AS: 何れかの調査地内に 関係のある個体がある. SS: 同一調査地内に 関係のある個体がある. OS: 他の調査地内に 関係のある個体がある. NS: 全ての調査地内に 関係のある個体がない.

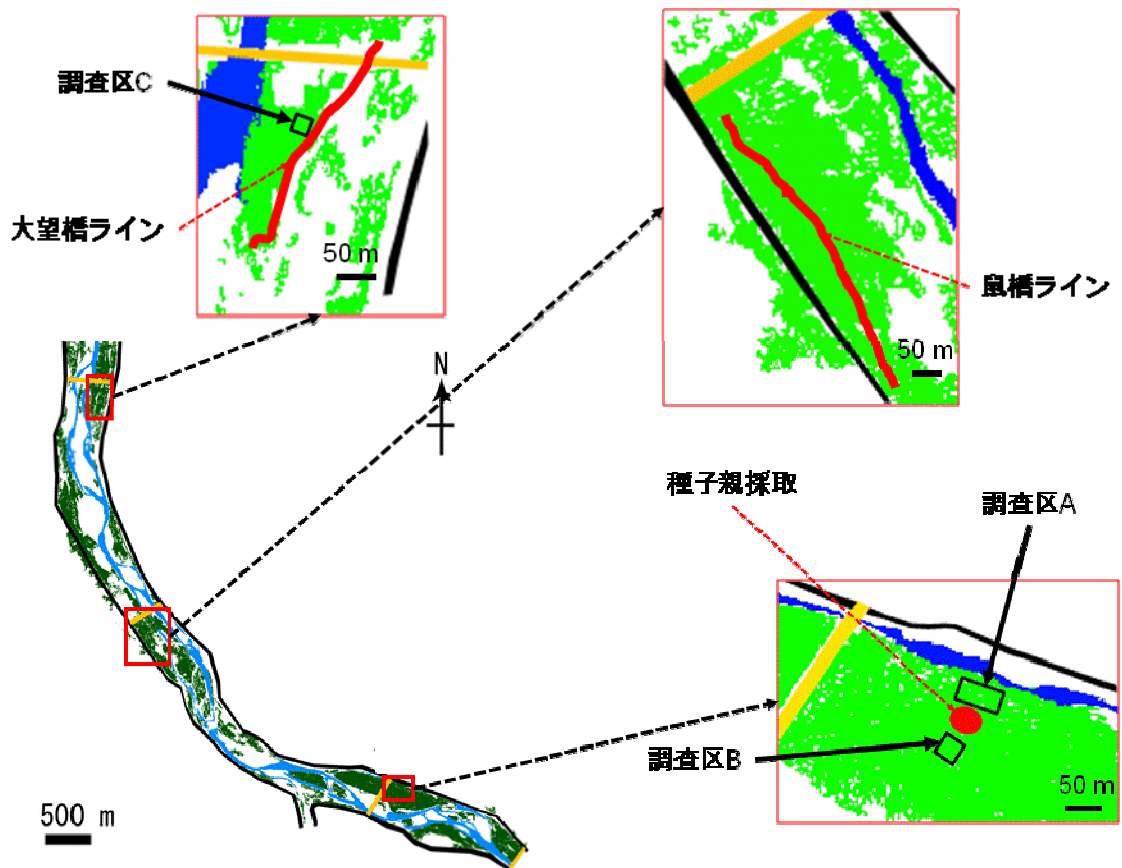


図 3-1 調査区，調査ライン，および種子の採取場所

緑はニセアカシア林，青は河川，黒は 防および道路，黄は橋，赤線は河川敷内にあった作業道をそれぞれ表す。

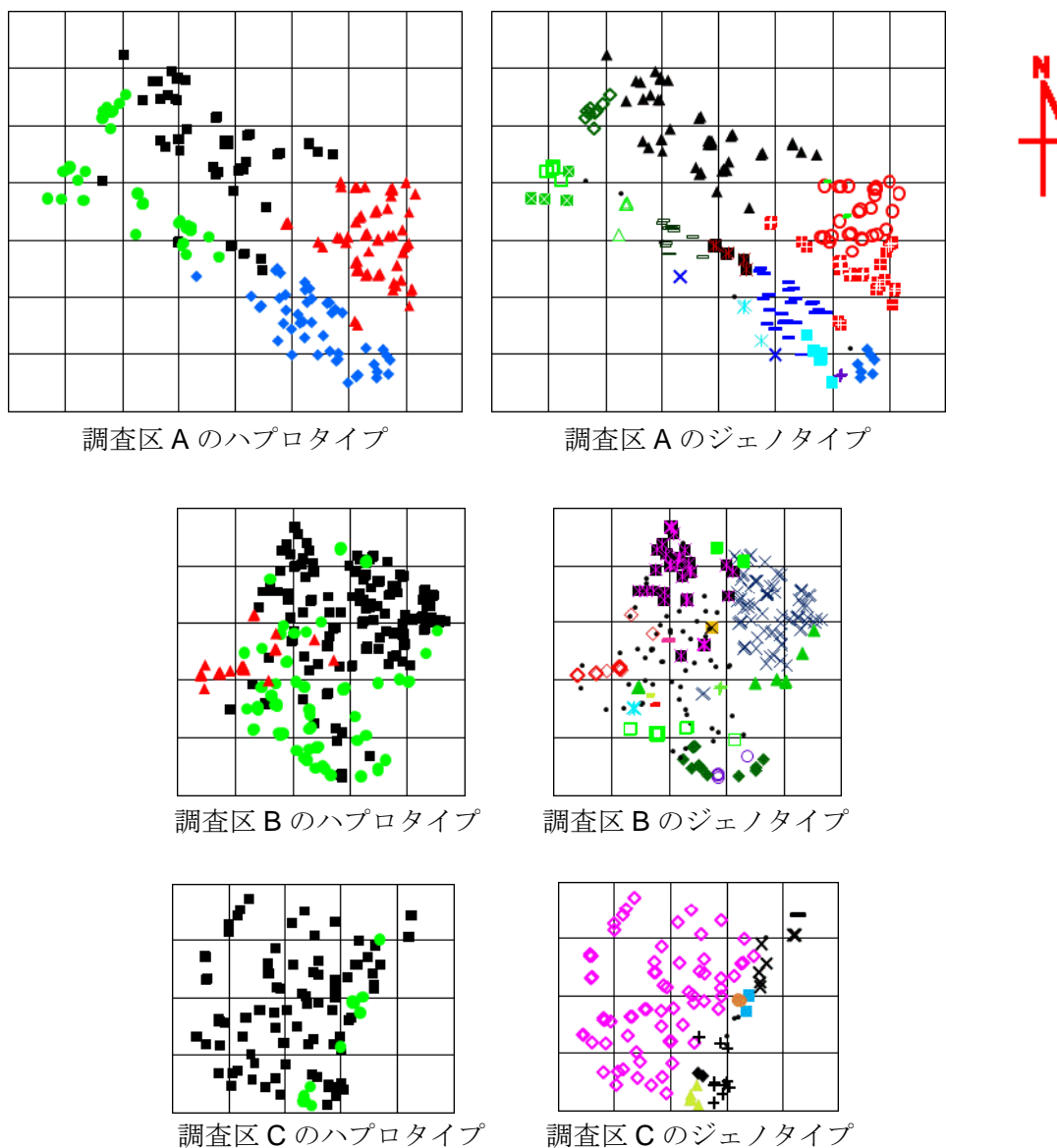


図 3-2 各調査区のジェネットおよび葉緑体ハプロタイプの分布

ハプロタイプ 同じシンボルの形と色は、同じハプロタイプを表す。

ジェノタイプ 同じシンボルの形と色は、同じジェノタイプを表す。

調査区 A, B, C の格子は 10m×10m である。方位は図 2-5 と同じ。

第4章 『ニセアカシア林内への他樹種の定着過程』の解明

4.1 節 序

野生化したニセアカシアのもたらす問題の一つに、本種の持つ旺盛な繁殖力による在来種の定着サイトの圧迫とそれに伴う生物多様性低下の可能性が挙げられる (Maekawa and Nakagoshi 1997). 実際、ニセアカシアについて、侵略的外来種という観点から論がなされる報告が近年増えている (日本生態学会編 2002, 福田ら 2005, Protopopova et al. 2006, 山田・真坂 2007, Mueller and Hellmann 2008). また現実には、ニセアカシア林の大部分はニセアカシアが独占している。しかしながら、ニセアカシアの優占する林内には、多かれ少なかれ他の樹種も定着している (国土交通省 2001-2007, 真坂・山田 2008). 河川敷のニセアカシア林内へ定着しているニセアカシア以外の樹木の定着過程を把握することは、ニセアカシア群落の生態をより正確に理解するための一 となる。

本章では、植生調査によりニセアカシア林内の他樹種の定着を確認した上で、定着個体数が多かったエノキとヌルデの定着過程を、年輪生態学的手法を軸とした解析で明らかにすることを目的とした。

4.2 節 対象とした調査区

第2章の調査区A-Gを植生調査の対象にした。

4.3 節 材料および方法

4.3.1 植生調査

各調査区で樹高(または樹長)が1.3m以上の全木本植物の種を同定し、その個体数を調査区ごとに記録した。

さらに、調査区Aと調査区Bでは、定着が確認できた全てのエノキとヌルデを調査対象とし、各個体の立木位置をニセアカシアと同様に vertex compass (LS-25: GISupply, Camp Hill, PA, USA), または2mのポールによる方形枠を用いて記録した。

4.3.2 エノキとヌルデの樹齢解析

2008年10月–2009年2月に、調査区Aと調査区Bで定着が確認できた全てのエノキとヌルデの地際部(1–10cm)から円板を採取し、研究室にて年輪界数を数えて各個体の樹齢を決定した。決定したエノキとヌルデの樹齢分布とニセアカシアの樹齢分布(図2–14, 調査区Aおよび調査区B)を比較した。

4.3.3 エノキとヌルデの成長特性解析

1) エノキの樹幹解析

各年の伸長成長を明らかにするために、調査区Bに定着していたエノキから2個体選び、それらの主幹、0, 0.3, 1.3, 2.3, 3.3, 4.3mの各部位から円板を採取し、ニセアカシアの樹幹解析と同様の解析を行った。

2) ヌルデの地際部直径と樹長

植生調査の際、ヌルデの地際部と幹長を定規と測高ポールにてそれぞれ計測した。

3) ヌルデの地下部の追跡

地際部採取の際、ヌルデの根を掘って追跡し、ラメット間のつながりを記録した。また、ヌルデ特異的な核SSRマーカー(Nur02, Nur03)(横山ら2008)を用いて、根のつながりの無かった個体群間の遺伝的な相違を確認した。核SSRマーカーによる多型解析には、根のつながりがあった個体群から6個体ずつを選び、キット(DNeasy Tissue Kit (50))を用いてDNA抽出を行い、ニセアカシアと同様の手法で解析した。

4.4 節 結果

4.4.1 植生調査の結果

植生調査の結果、調査区A–Gにはニセアカシア以外にも、エノキ、ヌルデ、イタチハギ、ヤナギsp(タチヤナギ)、ニワウルシ、テリハノイバラが定着していた(表4–1)。

4.4.2 エノキとヌルデの樹齢分布

エノキは、調査区A, Bにそれぞれ12, 6個体確認され、樹齢解析により調査区Aでは10個体、調査区Bでは5個体の樹齢を確定した。ヌルデは、調査区Bに229個体確認され、203個体の樹齢を確定した。エノキは1997年以前に定着したものしかなく、ヌルデは近年個体数を増やしていた(図4–1)。また、エノキとその周りに定着していたニセアカシアの樹齢階級は同程度であ

ったが、ヌルデにその傾向は認められなかった(図 4-2)。さらに、調査区 A の樹齢の高いエノキが多くあった場所には、地際直径 50cm 以上のエノキの倒木(腐朽が しく樹齢は不明)があった(図 2-5, 調査区 A)。

4.4.3 エノキとヌルデの成長特性

エノキにもヌルデにも、地際部直径と樹高の間には正の相対成長関係があり、特に、エノキとニセアカシアは似ていた(図 4-3)。また、樹幹解析からエノキの樹高が 1m に達するのには 2-3 年必要であった。一方、毎木調査からヌルデの樹高が 1m に達するのには 3-6 年必要であった(表 4-2)。

根の追跡から、調査区 B には 3 つのヌルデ個体群の存在が確認された。さらに、核 SSR マーカーによる個体識別を行ったところ、遺伝子座 Nur02 に多型性が認められ、これら 3 つの個体群は遺伝的に異なっていた。このように、調査区内の大部分のヌルデは栄養繁殖に由来していた(図 4-4)。

4.5 節 考察およびまとめ

4.5.1 植生調査の考察

調査区 E を除く全ての調査区で、1.3m 以上の樹高または幹長を持つニセアカシア以外の樹種の定着が確認された。また、それらの樹高や樹幹解析から調査区 A, B, F にあった樹木はニセアカシア林の皆伐後に定着していた(表 4-1)。これらのことから、ニセアカシア林の伐採後に人為的な植栽を行わなくても、他樹種が定着できることが分かった。

4.5.2 エノキの定着過程の考察

1) 分布拡大特性

エノキは流域に広く分布する樹種(国土交通省 2001-2007)で、実際に調査区 A には大きなエノキの倒木がある(図 2-5, 調査区 A)など、本調査区を含む一帯にはエノキの種子源があったと推測される。また、エノキの種子は 布されると一定期間の 状態を経験した後に発芽し、発芽したエノキの初期成長には一定量以上の光が必要なことが知られている(比 ら 2006)。ニセアカシア林内は なる環境であったため、本調査区内ではエノキの種子の休眠は打破されていたと推測される。さらに、樹幹解析の結果、エノキの樹齢はその周囲のニセアカシアの樹齢と同程度であり、調査区内に若いエノキ個体は無かった(図 4-1, 図 4-2)。以上を考慮すると、エノキはニセアカシア林の皆伐や倒木などで林冠が開け、生育に必要な光環境が整ったときに発芽し

た個体が定着できたと推測される。

2) 成長特性

エノキはニセアカシアと同じく高木になる上、成長も速い樹種である(上原 1959)。また、同一調査区内のエノキとニセアカシアの地際部直径と樹高との間にみられる相対成長関係は似ており(図 4-3)、エノキは樹高 1m になるのは 2-3 年程度(ニセアカシアは 1-3 年)であった。これらを考慮すると、初期成長の比較的速いエノキはニセアカシアとの光を巡る種間競争でも生き残れたと推測される。

4.5.3 ヌルデの定着過程の考察

1) 分布拡大特性

樹齢解析、水平根の追跡、および核 SSR マーカーによる個体識別の結果から、ニセアカシア林内のヌルデについて、樹齢は 1-12 年生で、若い個体の定着が年々増加していたこと(図 4-1)、ヌルデはエノキとは異なり周囲のニセアカシアの樹齢とは異なっていたこと(図 4-2)、遺伝的に異なる 3つのジェネットがあり、大部分のヌルデが水平根由来の萌芽であったこと(図 4-4)、の 3点が明らかとなった。

一般に、ヌルデの種子は 布型であるといわれ、その種子は埋土種子として 20 年以上も発芽能を保持している(小澤 1950)。そのため、種子 が近くに見当たらない環境でもヌルデが更新することがある(中村ら 2002)。また、Chung et al. (2000)は、アロ イムによる解析で、ヌルデのクローン分布は 1.4m-57.4m の距離に及ぶと報告している。

以上から、ヌルデのニセアカシア林内への定着は、[1]ニセアカシア林の林床で、偶然発芽した種子(埋土種子を含む)が定着し、[2]定着した個体が水平根を伸長させ、水平根から栄養繁殖によるラメットを発生させ、[3]発生したラメットが再び水平根を伸長させ、新しいラメットを発生させるという過程を年々繰り返しながら、ジェネットを拡大させたと推測される。

2) 成長特性

年輪解析と毎木調査の結果から、本研究で扱ったヌルデ個体群は幹長が 1m に達するのに 3-6 年、2m に達するのには 4 年以上が必要であることが分かった(表 4-2)。ヌルデは 陰性の高くない樹種で(上原 1959)、林内に植林しても時間経過とともに林縁へ追いやられる(小平 1995)。また、裸地におけるヌルデは良好な生育を見せることが知られており、法面緑化に用いられたヌルデは、発芽 1 年後には樹高が 1m 前後に成長し(小畑ら 2007)、成長の良い個体は 2 年で 2.5m に達する(田中・ 2008)。これらのことを考慮すると、被陰されたニセアカシア林内はヌルデの生育環境には適していなかったと推測される。そして、このような環境下に偶然定着できたヌルデの成長は、一般的にヌルデが繁 する光 の良い林縁や裸地などと比較して、抑制されていたと推測される。

4.5.4 まとめ

河川敷のニセアカシア林伐採後に、人為的な植栽をしなくても、ニセアカシア林内へ他樹種の定着が可能なが分かった。本章では更に、エノキとヌルデについてより詳しく解析を行った。そして、エノキはニセアカシア林が大きな攪乱を受けた時に定着の機会を得ていたと解釈した。一方、ヌルデは、本来は裸地や林縁などに定着する樹種であるため光環境の悪いニセアカシア林内には定着が難しいと考えられるが、水平根による栄養繁殖能が機能し個体数を維持できていたと推測した。

表 4-1 樹高または幹長が 1.3m 以上の樹木の定着(ただし、ニセアカシアを除く)

	樹種					
	エノキ	ヌルデ	イタチハギ	ヤナギ sp (タチヤナギ)	ニワウルシ	テリハノイバラ
調査区 A	12 (*1)	0	0	0	0	1
調査区 B	6 (*1)	229 (*1 *2)	1	0	0	0
調査区 C	1	0	0	1	0	0
調査区 D	0	0	0	0	1	0
調査区 E	0	0	0	0	0	0
調査区 F	0	0	0	0	0	2
調査区 G	1	0	0	1	0	0

*1: 定着過程の解析を行った樹種とその調査区. *2: 定着していた全個体.

表 4-2 ヌルデの樹齢毎の樹高分布

	樹高 (cm)							
	0-50	50-100	100-150	150-200	200-250	250-300	300-350	350-400
1年生	33	4	—	—	—	—	—	—
2年生	28	28	—	—	—	—	—	—
3年生	6	31	17	3	—	—	—	—
4年生	—	17	10	2	2	1	—	—
5年生	—	1	4	4	1	—	—	—
6年生	—	—	2	3	—	1	—	—
7年生	—	—	—	1	—	1	—	—
8年生	—	—	—	—	—	—	—	—
9年生	—	—	—	—	—	—	—	1
10年生	—	—	—	—	—	—	—	—
11年生	—	—	—	—	—	—	—	—
12年生	—	—	—	—	1	—	—	—

—: 無し

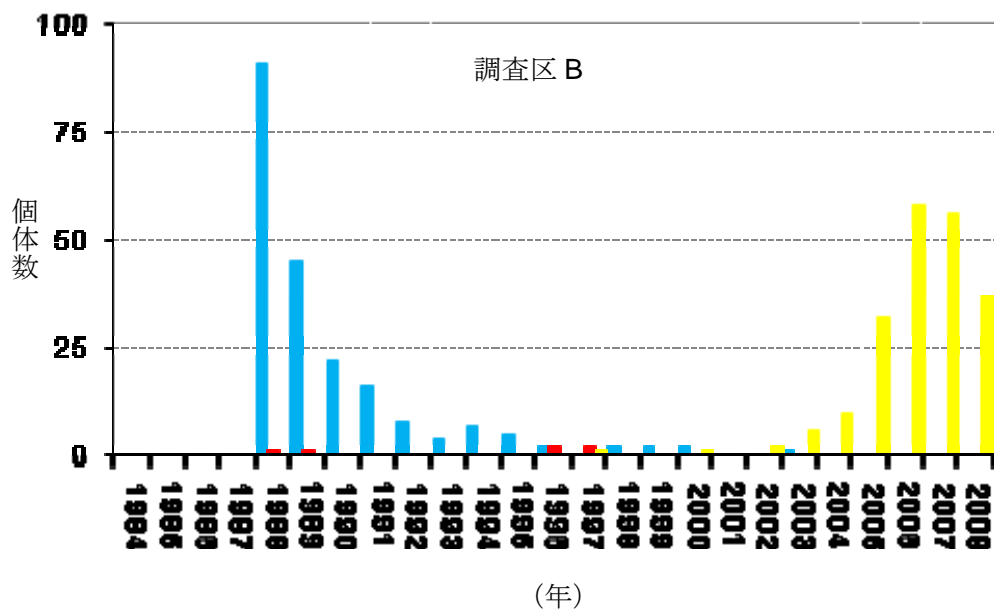
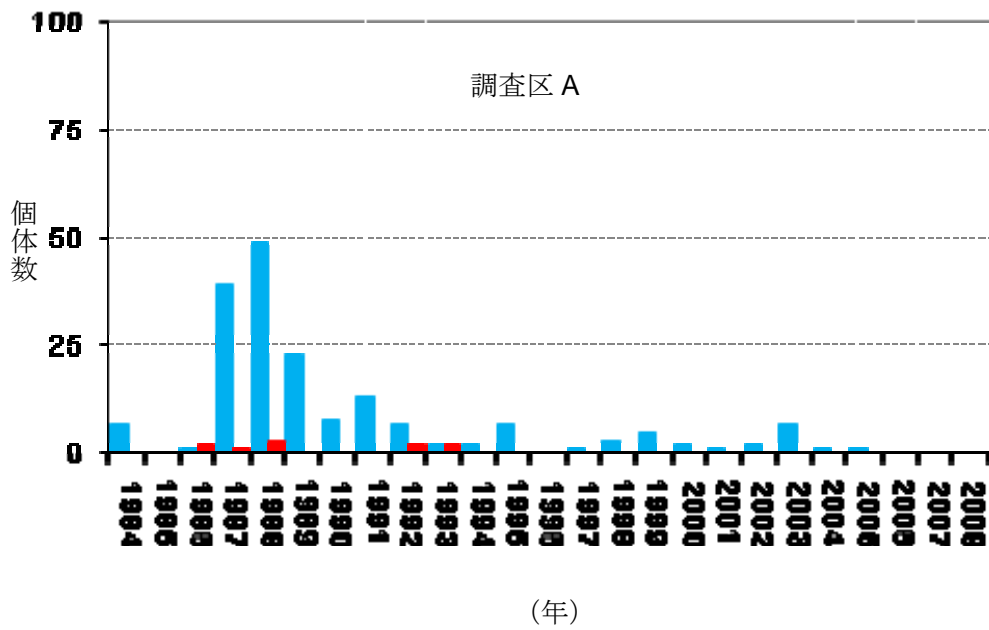


図 4-1 ニセアカシア，エノキ，ヌルデの年毎の定着個体数

青はニセアカシア，赤はエノキ，黄はヌルデを表す。横軸は年，縦軸は個体数を表す。

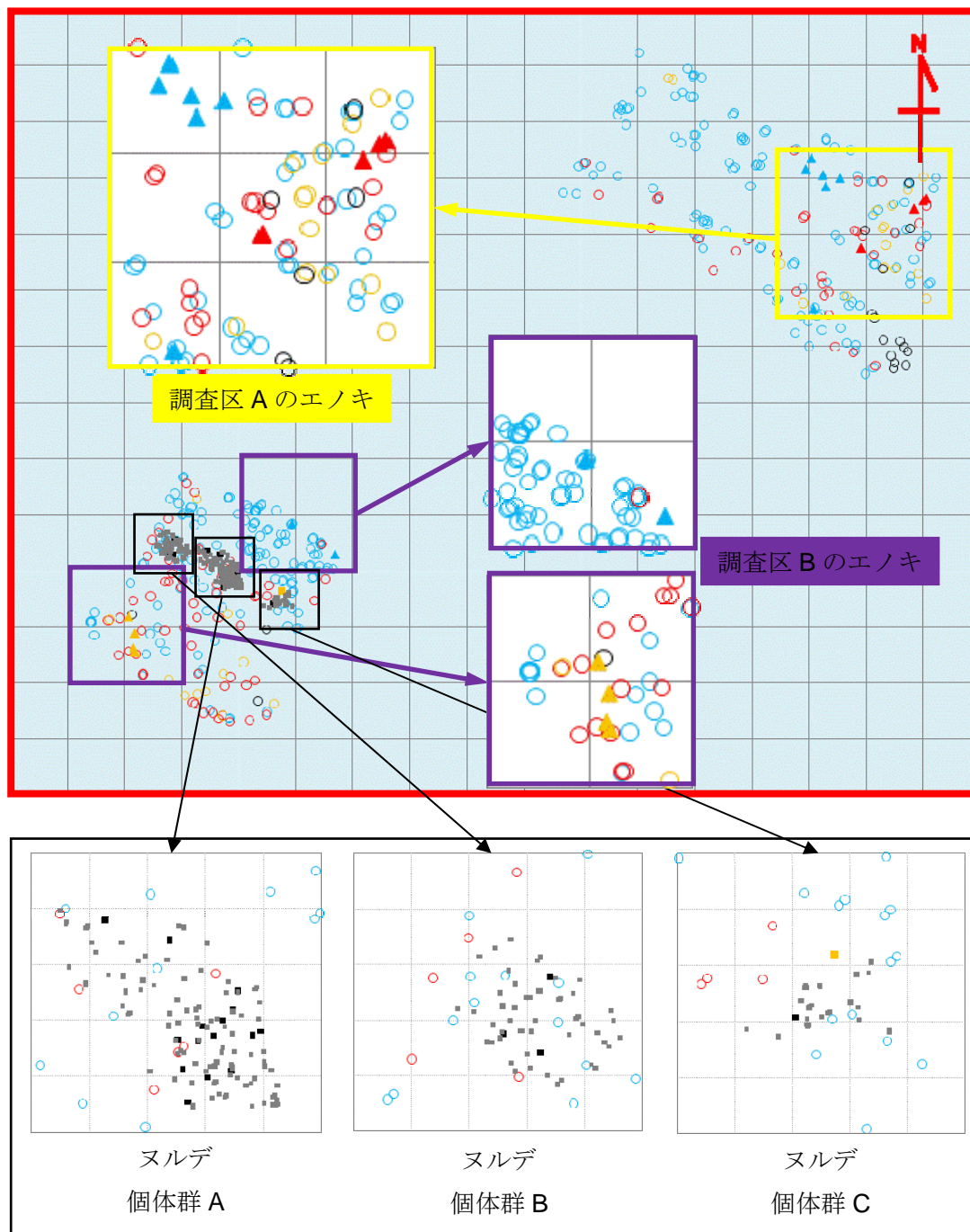


図 4-2 ニセアカシア，エノキ，ヌルデの樹齢階級毎の立木位置

赤枠で囲われた立木位置図は調査区 A, B の全体を表す。黄色と紫色の枠は樹齢の確定したエノキが分布していた場所を抽出してある。黒色の枠はヌルデの分布していた場所を抽出してある。○はニセアカシア，△はエノキ，□はヌルデの定着場所を表す。青は 20 年生以上，赤は 15-19 年生，黄は 10-14 年生，黒は 5-9 年生，灰は 1-4 年生の個体をそれぞれ表す。エノキの立木位置図の格子は 10m×10m，ヌルデの立木位置図の格子は 2m×2m である。

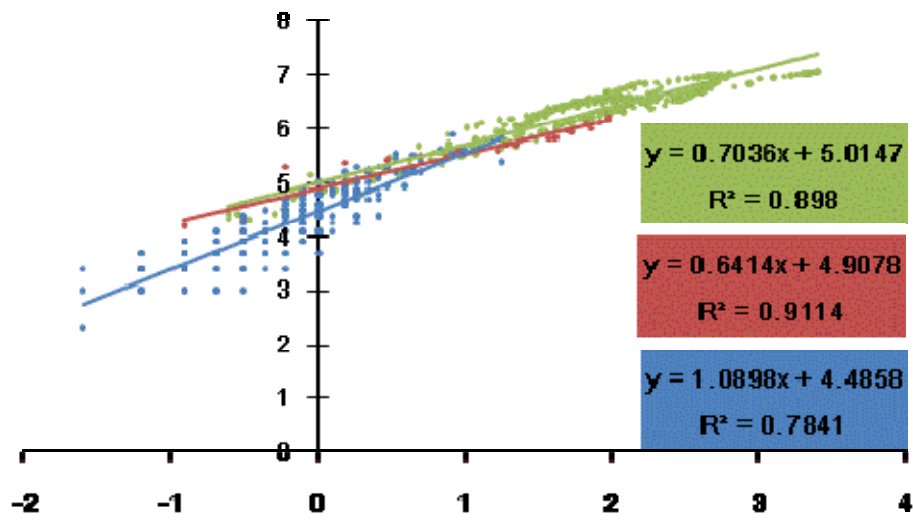
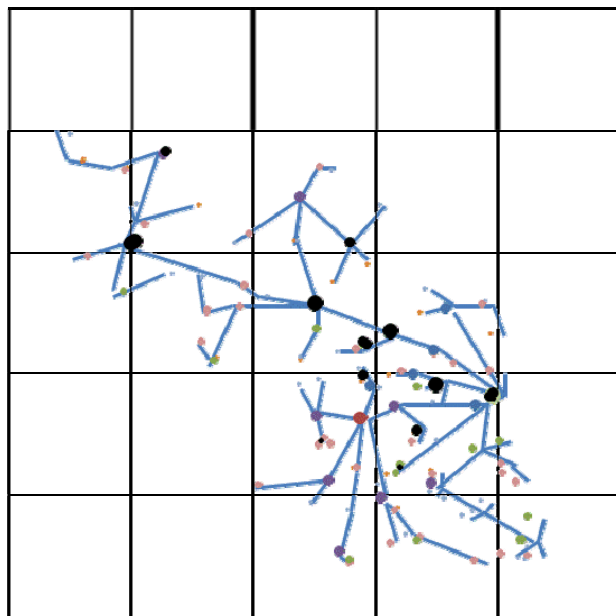
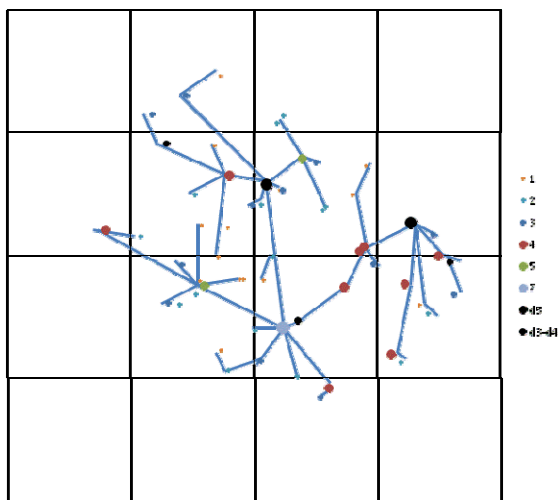


図 4-3 ニセアカシア, エノキ, ヌルデの DGH と幹長の相対成長関係

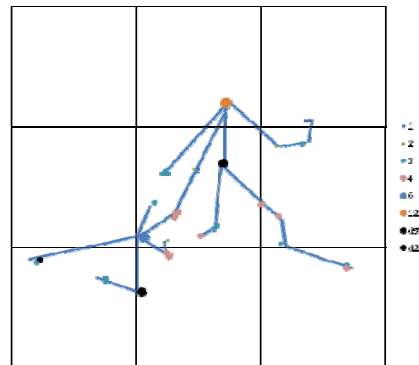
横軸は DGH (cm) の自然対数, 縦軸は樹長 (cm) の自然対数を表す. 緑がニセアカシア, 赤がエノキ, 青がヌルデを表す.



ヌルデ個体群 A



ヌルデ個体群 B



ヌルデ個体群 C

図 4-4 ヌルデのクローン分布

例は樹齢，枯死していた個体に関しては判別できた年数を“d”の後に反 させてある．青線はつながりのあった個体間を結んだだけで，実際に水平根があった場所とは異なる．格子は 2m×2m である．

第5章 総合考察

5.1 節 序

河川敷のニセアカシア林管理は、河川上流域と河川中下流域を分けて扱うことが必要であろう。河川上流域はアクセスが ではなく、人の手のほとんど加わっていない自然が多く残されていて、そこには固有の生態系が長年にわたって成立している(崎尾・山本 2003)。そのため上流域では、ニセアカシアを含む植物群落や生態系の特徴を科学的根拠に基づき把握し、保全生態の観点から管理することの重要性が高まると考える。一方、河川中下流域は有史以来、人間活動が活発に行われてきた場所で、ニセアカシアの大規模な分布も観察される。このような中下流域での管理は、上流域の管理と区別して考えるべきである。

本章では、第1章の研究背景、および第2章から第4章で明らかにしたニセアカシアの河川敷での繁殖特性に関するデータを基に、持続的利用を盛んにすることによる管理の可能性を考察し、今後の課題について整理した。

5.2 節 ニセアカシア利用の可能性

世界的なエネルギー価格の高 や地 温暖化問題の発生に伴い、世界中で化石 料に変わる新たなエネルギー資源の模索が続いている。特に、従来の枯 資源型の化石 料とは異なり、カーンニュートラルかつ再生可能なエネルギー資源であることから、木質系バイオマスが大きく期待されている(Casler et al. 2009, Gasol et al. 2010, Aravanopoulos 2010)。このような背景の下、海外では様々な樹種のバイオマス研究が行われている(例えば、Aravanopoulos 2010)。

そして、本研究で論ずるニセアカシアについても、成長が速いことや多様な環境に適応できることなどの特性(Boring and Swank 1984, Barrett et al. 1990)を生かし、そのバイオマスを有効活用するための研究が盛んに行われている。例えば、Klasnja and Kopitovic (1999) は、木質バイオマスとして期待されているヤナギ属(*Salix* spp.)とニセアカシアを比較し、ヤナギ属(*Salix* spp.)の方がバイオマスの生産は多いが、ニセアカシアの方がバイオマスの熱効率は良いことを示した。さらに、Gruenewald et al. (2007)は、鉱山跡地といった樹木の生育に相応しくない環境下で、ニセアカシアのバイオマス生産はポプラ(*Populus* spp.)やセイヨウキヌヤナギ(*Salix viminalis*)よりも多く、その上、ニセアカシアの傍らで農作物(*Medicago sativa*)を育てても、その農作物の収 量に影響を えなかったことを明らかにした。そして、ニセアカシアのバイオマスはアグロフォレストリーとして将来的に利用可能であることを示唆した。また、Aravanopoulos (2010)は、ニセアカシアの1年あたりのバイオマスの生産量は、ポプラ(*Populus* spp)やプラタナス(*Platanus* spp.)に比べたら低い、年間 2.90–8.98(t/ha)程度見込めること

を報告している。一方, Gasol et al. (2010)は, 木質バイオマスの実現可能性についての研究で, 短期間の繰り返し伐採が可能なニセアカシアのバイオマスの利用をもとに, 農家が生計を立てられるか計算をした。その結果, 従来農家が育てている小 などと比べたら からないため, ニセアカシアのバイオマス利用を進めるには の が必要であることを提案した。

既報研究をもとに日本における河川敷のニセアカシア林の活用方法を考えると, 特別な加工がいらぬ薪といった 料としての利用が であろう。本研究の第2章の結果から, ニセアカシア林は伐採後放置しても, 直ちに回復が始まって林分を再形成する過程が検証できたが, これにより, 河川敷のニセアカシア林は低コストで再生可能であることが分かる。さらに, 河川敷は車で 単にアクセスができ, 伐採したニセアカシアの 出も比較的 なたため, 低コストで利用できる。

また, 実際に千曲川河川事務所が2005年に実施したニセアカシア林の公 伐採では, 集を える応 があった。そして, その抽選者を対象にとられたアンケートでは, 応 動機の約8割が「材木がほしい」というものであり, 材木の利用目的について ねたところ約9割が「薪として使用」であった(服部・鴨井 2006)。このことから, 現在でもニセアカシアには薪としての 要がうかがえる。

ニセアカシアは他にも, 木材や加工材やパルプ材やバイオ 料への加工も考えられる。知名度はまだ高くないがニセアカシアを使ったフローリング材の利用(崎尾 2009), パルプ材としての利用のための研究(Francis et al. 2001), バイオ 料としての可能性のための研究(Balat 2010)が行われている。これらの利用に関しては, 現段階では問題点も多い(Francis et al. 2001, 崎尾 2009, Balat 2010)が, 研究自体がまだ 分なされていないため, よく分かっていないことも多く, 今後の改 が望まれる。

5.3節 ニセアカシアの持続的利用による管理

第2章の結果から, 伐採後にニセアカシア林は主に栄養繁殖で直ちに林分の回復を開始することが判明した。さらに, 第3章の結果から, ニセアカシアが数個体しか定着していなくても, それらの個体が起点となって栄養繁殖や種子繁殖を繰り返すことで, 今後その場所には広大なニセアカシア林が形成されることが分かった。これらの結果に加えて, 流域にはニセアカシアの種子源が広範囲に分布していることを考慮すると, 河川敷に定着した全てのニセアカシアを 滅することは, 現段階では不可能であると判断した。確かに, 上流域や中下流域の一部ではニセアカシアの定着が明らかに好ましくない場所もある。例えば, 一般人が 単に み込めないが定着したニセアカシアが流木化しそうな場所, または一般的に理 と考えられる水辺林(あるいは河川敷)を造成したい場所, あるいはニセアカシアが定着すると絶滅してしまう種がいる場所などが 予 される。そのような場所では, 局所的かつ継続的なニセアカシアを駆除するための管理が必要である。しかし, それ以外のほとんどのニセアカシア林に関しては, 駆除を目指した従来の管

理とは異なる観点からの管理を推 したい。

河川中下流域において、既にあるニセアカシア林が問題になるのは、ニセアカシアが高木になる上、寿命が比較的短く、 齢になった林では地下部が り流木化する可能性が高くなること(千曲川河川事務所 2009)が挙げられる。この問題は、河川敷に発達したニセアカシア林の持続的利用を積極的に行って、林の 齢化を防止することで 減できる。

第2章の結果から、河川敷のニセアカシアは、伐採後11–12年たつと樹高は10mに達し、10–15年もたつと樹高成長は緩やかになり材積の増加率も低下していた。また、ニセアカシア一斉林の1年目の成長量と、そのニセアカシア一斉林を皆伐した翌年に発生した萌芽個体の1年目の成長量とは同程度であった。よって、伐採後の林も今後 調に回復するであろうと予 した。

以上に加えて、定着20–30年程度で始まる根の腐朽(1987)による倒木の危 を回 した上で、効率よくニセアカシアのバイオマスを利用するには、伐採後10–15年程度の間隔を置いて皆伐を繰り返せばよいと考える。

また、河川敷のニセアカシア林は養蜂家が現在でも蜜源として依存する主要な樹種である(考写真1,右下)が、 齢になったニセアカシア林のハチ ツ生産量は低下する(Keresztesi 1977)ため、10–15年程度の間隔で伐採を繰り返すことは効率の良いハチ ツ生産のためにも有意であると推測する。

5.4 節 今後の課題

1) 萌芽能に関する研究

萌芽は、様々な樹種で発生することが知られている。伐採や倒木の 激により萌芽が発生することや 木が 傷を受けなくても自然に萌芽が発生する事が報告されている(例えば, Bellingham et al. 1994, Zimmerman et al. 1994, Myster and Malahy 2010, Franklin et al. 2010)。既報の研究の多くは、萌芽が発生するという現象に関して報告しているが、どのようにして萌芽が発生するのかという生理的なメカニズムについて明確な 明はまだできていない。

ニセアカシアに関して、伐採を繰り返すことで切株や根から発生する萌芽数減少や成長不良が起こることが報告されており(Papanastasis et al. 1998, 小山ら 2005, 崎尾 2009)、本研究でも伐採後1年目や3年目の若いニセアカシア林を伐採すると、一部で成熟した林の伐採時と比較して萌芽の発生が少なくなったり、アレチウリ(*S. angulatus*)にマウントされて生育が悪くなったりといった現象が観察された(考写真4)。河川敷にはニセアカシア以外にも多くの種が生育しており、中にはオオブタクサ(*Ambrosia trifida*)などのように生育が しく良い草本植物やアレチウリ(*S. angulatus*)のように大規模に繁 する草本性つる植物も定着している。そのような河川生態系の中では、成長の悪いニセアカシアの萌芽は他種との光を巡る競争に負けて更新できない可能性がある。

萌芽がどの程度、あるいはどのように地下部の貯蔵養分に依存していて、地下部の貯蔵養分は

どのように蓄積されていくのか,そして伐採により地下部の更新はどのように行われるのかが解明できれば,ニセアカシア林を効率よく管理できる.

2) 河川上流域における研究

原産国のアメリカでは,ニセアカシアは遷移初期の樹種で遷移の進行とともに他の樹種に取って代わられるといわれている(Boring and Swank 1984). 実際にニセアカシアの分布域が過去と比較して減少していることから,ニセアカシアは放って置けばよいという考え方もある(Von Holle et al. 2006). しかし一方で,ニセアカシアの植栽跡地には在来植生とは異なる植生が発達して元に戻っていないことも指摘されている(Vasilopoulos et al. 2007).

河川上流域ではニセアカシアと一 に他の多くの溪畔樹種が定着している. Boring and Swank (1984)が指摘するように,河川上流域では遷移の進行とともにニセアカシアと他樹種の種間競争が当に行われている可能性がある. 河川上流域は,人間活動がほとんど無く,手付かずの自然が多く残されている(崎尾・山本 2003). このような場所で,ニセアカシアがどのように定着し,どのように他樹種と関わっているのかを明らかにすることは,生物多様性やその保全の観点から重要なデータを提供できると考えられるが,現在までのところ種組成レベルでの報告が大部分を占めている. 第4章で明らかにしたように,ニセアカシア林内への他樹種の定着は実際に起こっていて,その定着 略は多様であることが推測される. そのため,より み込んだ繁殖生態に関する研究や現地実験が今後は必要であろう.

謝辞

本論文は 者が東 大学大学 農学生命科学研究科 森林科学 士課程に在 中の研究 成果をまとめたものである。同 森林植物学研究室 宝月 造 先生には指導 として 本研究の実施機会を えていただき、その 行に当たってご指導を いた。ここに深 の意を表 する。

同研究科生 システム学 森 管理学研究室 井出 二 先生，同研究科森林科学 造林学研究室 下 先生，同研究科森林科学 森林植物学研究室 下範 先 生，並びに，同研究科アジア生物資源環境研究センター 生物資源開発大部 練春 先 生には 査としてご 言を くとともに本論文の細部にわたりご指導を いた。ここに深 の意 を表する。

本研究の現地調査およびニセアカシアの樹幹解析では同 森林経理学研究室 山 に多くの手 けをしていただき、多くの有意 な 論ができた。ここに同 に対して深 の意を 表する。本研究の第 2 章のニセアカシア林の年輪解析では、国土交通省北陸地方整備局千曲川 河川事務所戸倉出張所 田光 にニセアカシア伐採を手配して くとともに、千曲川流域の 資料を いた。ここに同 に対して の意を表する。

同 先生をはじめ 森林植物学 研究室の各位，ならびに本 の各位には研 究 行にあたり、日頃より 適な研究環境を作っ て くとともに、有 な手 けをして いた。ここに の意を表する。

本研究の一部は日本学 興会 科学研究 金（特別研究 No. 20-6167）によった。

引用文献

- Abrams MD, Ruffner CM, DeMeo TE (1998) Dendroecology and species co—existence in an old—growth *Quercus Acer Tilia tatus* slope forest in the central Appalachians, USA. *Forest Ecology and Management*. 106: 9–18.
- Alonso A, Gonzalez—Munoz N, Castro—Diez P (2010) Comparison of leaf decomposition and macroinvertebrate colonization between exotic and native trees in a freshwater ecosystem. *Ecological Research*. 25: 647—653.
- 青木 (2002) DNA 定による法 学的個人識別の確率・ 計学的背景. *岩手 学* . 54: 81—94.
- Aravanopoulos FA (2010) Breeding of fast growing forest tree species for biomass production in Greece. *Biomass and Bioenergy*. 34: 1531–1537.
- Balat M (2010) Bio oil production from pyrolysis of black locust (*Robinia pseudoacacia*) wood. *Energy Exploration & Exploitation*. 28: 173–186.
- Barrett RP, Mebrahtu T, Hanover JW (1990) Black locust: A multi purpose tree species for temperate climates. Timber Press, Portland, OR.
- Bellingham PJ, Tanner EV, Healey JR (1994) Sprouting of Trees in Jamaican Montane Forests, after a Hurricane. *Journal of Ecology*. 82: 747—758.
- Boring LR, Swank WT (1984) The role of black locust (*Robinia pseudoacacia*) in forest succession. *Journal of Ecology*. 72: 749–766
- Boring LR, Monk CD, Swank WT (1981) Early regeneration of a clearcut southern Appalachian forest. *Ecology*. 62: 1244—1253.
- Busby PE, Canham CD, Motzkin G, Foster DR (2009) Forest response to chronic hurricane disturbance in coastal New England. *Journal of Vegetation Science*. 20: 487—497.
- Casler MD, Mitchell R, Richardson J, Zalesny RS (2009) Biofuels, Bioenergy, and Bioproducts from Sustainable Agricultural and Forest Crops. *Bioenergy Research*. 2: 77–78.
- Castro—Diez P, Gonzalez—Munoz N, Alonso A, Gallardo A, Poorter L (2009) Effects of exotic invasive trees on nitrogen cycling: a case study in Central Spain. *Biological Invasions*. 11: 1973—1986.
- 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.
- Chapman AG (1935) The effects of black locust on associated species with special reference to forest trees. *Ecological Monography*. 5: 37—60.
- 千曲川・犀川治水史研究会 (2003) 千曲川—世紀の流れ—明治 26 年測量図と今. 毎日新聞

．長野．

- 千曲川河川事務所 (2009) 河道内樹木の公伐採について. 第25回千曲プログラム.
- Chung MG, Chung JM, Chung MY, Epperson BK (2000) Spatial distribution of allozyme polymorphisms following clonal and sexual reproduction in populations of *Rhus javanica* (Anacardiaceae). *Heredity*. 84: 178–185.
- Copenheaver CA, Abrams MD (2003) Dendroecology in young stands: case studies from jack pine in northern lower Michigan. *Forest Ecology and Management*. 182: 247–257.
- Copenheaver CA, Pokorski EA, Currie JE, Abrams MD (2006) Causation of false ring formation in *Pinus banksiana*: A comparison of age, canopy class, climate and growth rate. *Forest Ecology and Management*. 236: 348–355.
- Cronk QCB, Fuller JL (1995) *Plant invaders: the threat to natural ecosystems*. Chapman and Hall, London.
- De Waal LC, Child LE, Wade PM, Brock JH (1994) *Ecology and management of invasive river side plants*. J. Wiley & Sons, Chichester.
- Elliott KJ, Boring LR, Swank WT (1998) Changes in vegetation structure and diversity after grass-to-forest succession in a Southern Appalachian watershed. *American Midland Naturalist*. 140: 219–232.
- Francis RC, Hausch DL, Granzow SG, Makkonen HP, Kamdem DP (2001) Fiber yield for fully bleached kraft pulps from black locust (*Robinia pseudoacacia*) and silver maple (*Acer saccharinum*). *Holz Als Roh Und Werkstoff*. 59: 49–52.
- Franklin DC, Gunton RM, Schatz J, Lawes MJ (2010) Resprouting responses of trees in a fire-prone tropical savanna following severe tornado damage. *Austral Ecology*. 35: 685–694.
- 藤田光一, 辺, 李, 原 (1998) 礫床河川の植生繁に及ぼす土砂堆積作用の重要度. 河道の水理と河川環境に関するシンポジウム論文. 4: 117–122
- 福田真由子, 崎尾均, 丸田子 (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*. 55: 387–395.
- Gasol CM, Brun F, Mosso A, Rieradevall J, Gabarrell (2010) Economic assessment and comparison of acacia energy crop with annual traditional crops in Southern Europe. *Energy Policy*. 38: 592–597.
- Grove RH, Burdon JJ (1986) *Ecology of Biological Invasions*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Gruenewald H, Brandt BKV, Schneider BU, Bens O, Kendzia G, Huttel RF (2007) Agroforestry systems for the production of woody biomass for energy transformation purposes. *Ecological Engineering*. 29: 319–328.
- 玉泉一, (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. 州大学 林報告. 64: 13-28.
- 服部 , 鴨井真 (2006) 公 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.
- Hedgpeth JW (1993) Foreign invaders. *Science*. 261: 34-35.
- 比 基紀, 石川 , (2006) 河川砂礫堆上の高燥立地への侵入・定着過程にかかわるアキニレ・エノキ・ムクノキの生態学的特性. *植生学会* . 23: 89-103.
- Hobbs RJ, Huenneke LF (1992) Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology*. 6: 324-337.
- Holger G, Christian B, Ansgar Q, Philipp G, Jorg E, Georg W (2009) *Robinia pseudoacacia* L.: A lesser known tree species for biomass production. *BioEnergy Research*. 2: 123-133.
- Holzner W, Numata M (1982) *Biology and Ecology of Weeds*. Dr W. Junk Publisher, The Hague.
- Iliev N, Iliev I, Park Y (2005) Black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) in Bulgaria. *Journal of Korean Forestry Society*. 94: 291-301.
- 岩井 寿 (1986) ニセアカシアの萌芽および成長に関する試験. 千葉県林業試験場報告. 20: 31-32.
- James AY, Cheryl GY. 1992. *Seed of woody plant in North America*. Dioscorides Press, Portland.
- Jung S, Matsushita N, Wu B, 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.
- 田 , 森 , 横山 (1998) 日本の樹木種子(広葉樹編). 林木育種 会, 東 (1987) 新 樹木根系図 . 文 新光 , 東
- Keim RF, Chambers JL, Hughes MS, Dimov LD, Conner WH, Shaffer GP, Gardiner ES, Day JW (2006) Long-term success of stump sprouts in high-graded baldcypress-water tupelo swamps in the Mississippi delta. *Forest Ecology and Management*. 234: 24-33.
- Kenkel NC (1988) Pattern of self-thinning in Jack pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology*. 69: 1017-1024.
- Keresztesi B (1988) *The black locust*. Akadgmiakiadg. Budapest.
- Keresztesi B (1977) *Robinia-pseudoacacia* -Basis of commercial honey production in Hungary. *Bee world*. 58: 144-150.
- Klasnja B, Kopitovic S (1999) Quality of wood of some willow and *Robinia* clones as fuelwood. *Drevarsky Vyskum*. 44: 9-18.
- Kleinbauer I, Dullinger S, Peterseil J, Essl F (2010) Climate change might drive the invasive tree *Robinia pseudoacacia* into nature reserves and endangered habitats. *Biological conservation* 143: 382-390.

- 小平 (1995) 埋立地の環境保全林における目標植生の成立. 日本林学会 . 77: 20–27.
- 国土交通省 (2001–2007) 河川環境データベース(河川水辺の国 調査).
<http://www3.river.go.jp/>
- Konovalov DA, Manning C, Henshaw MT (2004) KINGROUP: a program for pedigree relationship reconstruction and kin group assignments using genetic markers. *Molecular Ecology Notes*. 4: 779–782.
- 小山 , 谷一成, 木良一, 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.
- 李 , 藤田光一, 原 , 辺 , 山本 , 望月達 (1998) 礫床河川の樹林化に果たす洪水と細粒土砂流 の役割. *水工学論文集*. 42: 433–438.
- 練春 , 宝月 造 (2007) ニセアカシアの遺伝的構造—多摩川河川敷の場合—. *森林* . 781: 12–15.
- 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.
- Luken JO, Hinton AC, Baker DG (1991) Assessment of frequent cutting as a plant-community management technique in power-line corridors. *Environmental Management*. 15: 381–388.
- Lytle DA, Poff NL (2004) Adaptation to natural flow regimes. *Trends in Ecology & Evolution*. 19: 94–100.
- 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.
- Marshall TC, Slate J, Kruuk LEB, Pemberton JM (1998) Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular Ecology*. 7: 639–655.
- 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.
- 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.

- 真坂一 , 山田 (2008) ニセアカシア人工林における植物種多様性. 森林立地学会 . 50: 125–132.
- Matus G, Tothmeresz B, Papp M (2003) Restoration prospects of abandoned species-rich sandy grassland in Hungary. *Applied Vegetation Science*. 6: 169–178.
- Meffe GK, Carroll CR (1997) *Principles of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc. Pub., Sunderland, MA.
- Mehrhoff LJ, Silanger JA, Leicht SA, Mosher E (2003) IPANE: Invasive plant atlas of New England. Department of ecology and evolutionary biology, University of Connecticut, Storrs, CT, USA.
- 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.
- Moeur M (1993) Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. *Forest Science*. 39: 756–775.
- Mueller JM, Hellmann JJ (2008) An assessment of invasion risk from assisted migration. *Conservation Biology*. 22: 562–567.
- Muller RN (1990) Forest regeneration following harvest in the central hardwood forests of Kentucky: implications for succession. *Transactions of the Kentucky Academy of Science*. 51: 36–42.
- Myster RW, Malahy MP (2010) Tornado effects on damage, resprouting and spatial heterogeneity in the Cross Timbers ecotone of Oklahoma, USA. *Journal of Plant Ecology*. 3: 157–163.
- 中村 , 基子, , 谷 伸二, 藤治 , 森本 (2002) 埋土種子密度, 種数, 多様度指数—面積曲線による森林表土 き出し緑化の評価. 日本緑化工学会 . 28: 79–84.
- 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 . 東 .
- Niklasson M, Zin E, Zielonka T, Feijen M, Korczyk AF, Churski M, Samojlik T, Jedrzejska B, Gutowski JM, Brzeziecki B (2010) A 350-year tree-ring fire record from Bialowieza Primeval Forest, Poland: implications for Central European lowland fire history. *Journal of Ecology*. 98: 1319–1329.
- 小畑 , 中村 , 谷 伸二 (2007) 表土シードバンクを 付けに活用した施工事例(V) : 切土のり面における施工後4年の植生調査結果. 日本緑化工学会 . 32: 513–516.
- 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.
- 太田 隆一, 高橋 一 編 (2001) 溪流生態砂防学. 東 大学出 会. 東 .
- 小澤準二 (1950) 土中に埋もれた林木種子の発芽力. *林業試験集報*. 58: 25–43.
- Panagopoulos T, Hatzistathis A (1995) Early growth of *Pinus nigra* and *Robinia pseudoacacia* stands — contributions to soil genesis and landscape improvement on lignite spoils in ptolemaida. *Landscape and Urban Planning*. 32: 19–29.
- Papachristou TG, Papanastasis VP. (1994) Forage value of mediterranean deciduous woody fodder species and its implication to management of silvo–pastoral systems for goats. *Agroforestry Systems*. 27: 269–282.
- Papanastasis VP, Platis PD, Dini–Papanastasi O (1998) Effects of age and frequency of cutting on productivity of Mediterranean deciduous fodder tree and shrub plantations. *Forest Ecology and Management*. 110: 283–292.
- Parendes LA, Jones JA (2000) Role of light availability and dispersal in exotic plant invasion along roads and streams in the H. J. Andrew s Experimental Forest. Oregon. *Conservation biology*. 14: 64–75.
- Protopopova VV, Shevera MV, Mosyakin SL (2006) Deliberate and unintentional introduction of invasive weeds: A case study of the alien flora of Ukraine. *Euphytica*. 148: 17–33.
- Redei K, Osvath–Bujtas Z, Balla I (2002) Clonal approaches to growing black locust (*Robinia pseudoacacia*) in Hungary: a review. *Forestry*. 75: 547–552.
- Rood SB, S Heinze–Milne (1989) Abrupt downstream forest decline following river damming in southern Alberta. *Canadian Journal of Botany–Revue*. 67: 1744–1749.
- 崎尾均, 山本福 編 (2003) 水辺林の生態学. 東 大学出 会. 東 .
- 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*. 85: 355–358.
- 崎尾均 (2009) ニセアカシアの生態学. 文一総合出 . 東
- Samecka Cymerman A, Stankiewicz A, Kolon K, Kempers AJ (2009) Self organizing feature map (neural networks) as a tool to select the best indicator of road traffic pollution (soil, leaves or bark of *Robinia pseudoacacia* L.). *Environmental Pollution*. 157: 2061–2065.
- Sato T, Isagi Y, Sakio H, Osumi K, Goto S (2006) Effect of gene flow on spatial genetic structure in the riparian canopy tree *Cercidiphyllum japonicum* revealed by microsatellite analysis. *Heredity*. 96: 79–84.
- Schneider S, Roessli D, Excoffier L (2000) Arle uin ver. 2.000: A Software for Population
- 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.
- 清水 隆夫, 長田 洋 (2002) 礫床河川における河道内樹林地の洪水破断について. *河川学論文集*. 8: 301–306.
- 清水 隆夫, 小葉 重機, 田理 隆, 新 行, 岩崎工 (2000) 洪水攪乱によるハリエンジュの破断・再生と河道内樹林化について. *河川学に関する論文集*. 第6
- Song IJ, Hong SK, Kim HO, Byun B, Gin Y (2005) The pattern of landscape patches and invasion of naturalized plants in developed areas of urban Seoul. *Landscape and Urban Planning*. 70: 205–219.
- Streiff R, Labee T, Bacilieri R, Steinkellner H, Gloessl J, Kremer A (1998) Within-population genetic structure in *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. Assessed with isozymes and microsatellites. *Molecular Ecology* 7: 317–328.
- 高橋文, 小山 正, 高橋 隆 (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* 90: 1–5.
- 高橋 守, 皆川 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.
- 田村 隆, 金子 紀, 田明史 (2007) 小坂鉦山煙害地に造成された 50 年生のニセアカシア林の生育実態. *日本緑化工学会* 32: 432–439.
- 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.
- 田中 隆, 直樹 (2008) 森林表土の効率的な採取と利用による自然回復緑化. *日本緑化工学会* 34: 172–174.
- 谷本 隆, 金子範子 (2004) 栃木県足尾町民有林内に造成されたニセアカシア林の現状と今後の施業方の検討. *日本緑化工学会* 30: 151–156.
- 田崎 記, 安藤由 子, 石田 一, 丸山純 一, 内田 隆 (2009) 河川改修がケショウヤナギ (*Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts.) の更新地に及ぼす影響. *日緑工* 33: 33–36.
- The forest servis U. S. (1948) Woody-plantseed manual. U. S. Government printing office, Washington, D. C.
- 上原 二 (1959) 「樹木大図 Ⅱ」, 有明 隆, 東 隆.
- Ueno S, Tomaru N, Yoshimaru H, Manabe T, Yamamoto S (2000) Genetic structure of *Camellia japonica* L. in an old growth evergreen forest, Tsushima, Japan. *Molecular Ecology*. 9: 647–656.
- Usher MB (1988) Biological invasions of nature reserves: A search for generalizations. *Biological Conservation*. 44: 119–135.

- 臼井 次 (1993) アカシア—花降る木陰, 植物文化史 157. 遺伝 47:58.
- Vasilopoulos G, Tsiripidis L, Karagiannakidou V (2007) Do abandoned tree plantations resemble natural riparian forests? A case study from northeast Greece. *Botanica Helvetica*. 117: 125–142.
- Vitousek PM, Walker LR (1989) Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii: Plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecological Monograph*. 59: 247–265.
- Von Holle B, Joseph KA, Largay EF, Lohnes RG (2006) Facilitations between the introduced nitrogen-fixing tree, *Robinia pseudoacacia*, and nonnative plant species in the glacial outwash upland ecosystem of cape cod, MA. *Biodiversity and Conservation*. 15: 2197–2215.
- Walkovszky A (1998) Changes in phenology of the locust tree (*Robinia pseudoacacia* L) in Hungary. *International Journal of Biometeorology*. 41: 155–160.
- Webster CR, Nelson K, Wangen SR (2005) Stand dynamics of an insular population of an invasive tree, *Acer platanoides*. *Forest Ecology and Management*. 208: 85–99.
- 柳澤 隆, 岩 広, 豊田 史, 富所 隆 (2006) 空写真を用いた千曲川中流域における河道内植生の経年変化に関する研究. *応用測量論文集*. 17: 97–104.
- 山田 隆, 真坂一 (2007) 北海道の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.
- 横山 子, 横山 子, 下範 隆, 宝月 造 (2008) 先駆樹木ヌルデの複合マイクロサテライトマーカー: 作成と特徴. *日本森林学会大会発表データベース*. 119: 626
- Zhou Z, Miwa M, Hogetsu T (1999) Analysis of genetic structure of a *Suillus grevillei* population in a *Larix kaempferi* stand by polymorphism of inter-simple sequence repeat (ISSR). *New Phytologist*. 144: 55–63.
- Zimmerman JK, Everham EM, Waide RB, Lodge DJ, Taylor CM, Brokaw NVL (1994) Responses of tree species to hurricane winds in subtropical wet forest in Puerto-Rico — Implications for tropical tree life-histories. *Journal of Ecology*. 82: 911–922.

参考写真1



(左上 20100411 影・右上 20101106 影)

河川敷のマレット ルフ場へのニセアカシア利用.

(左下 20100626 影)

20年生以上のニセアカシアの林内での倒木.

(右中 20090523 影)

調査区 A 付近で満開のニセアカシア林.

(右下 20100626 影)

ニセアカシア林内に設置された採蜜用の

参考写真 2



(左上 20090917 影)

調査区 C 周辺のニセアカシア林内の全天空写真(影高 1.3m) .

(右上 20090917 影)

皆伐後の調査区 C の全天空写真(影高 1.3m) .

(左下 20100413 影)

調査区 D 周辺の 2 年生のニセアカシア萌芽林. 人物高は約 180cm.

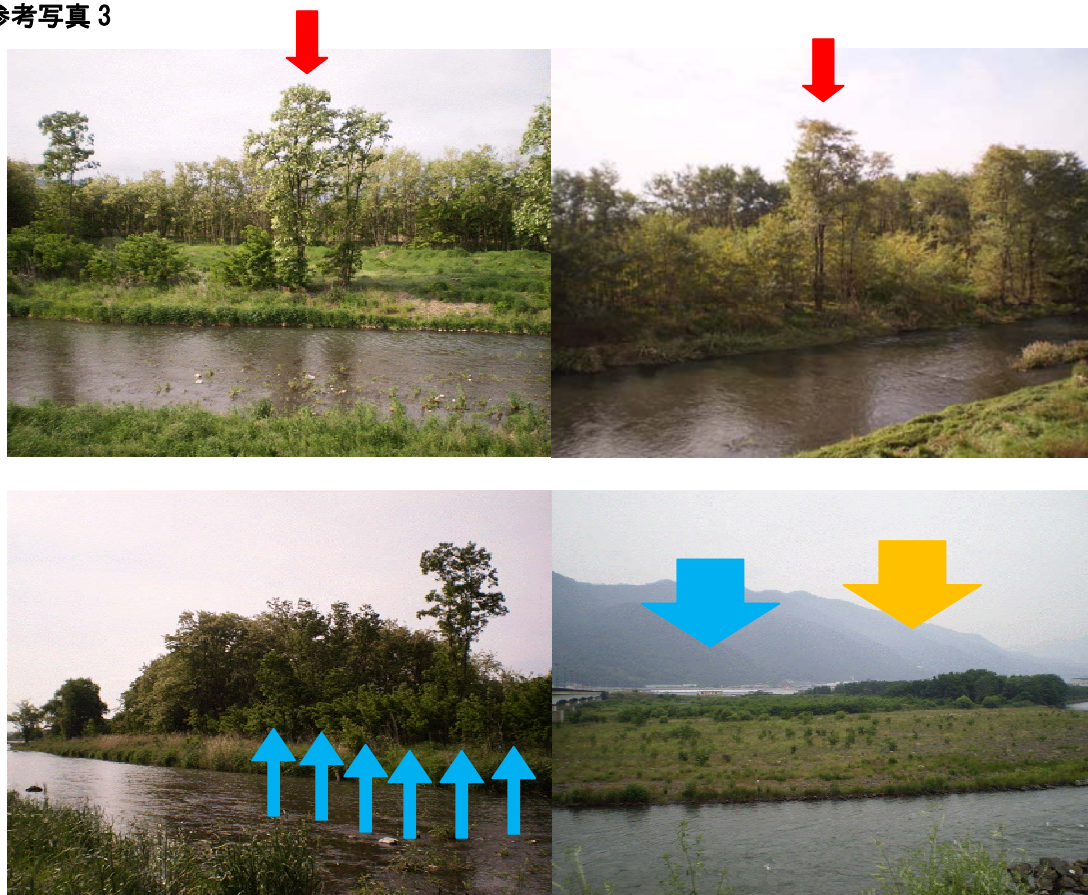
(右中 20090703 影)

調査区 F の伐採後 1 年目のニセアカシア萌芽林.

(右下 20100626 影)

サブプロット F の伐採後 1 年目のニセアカシア萌芽林.

参考写真 3



(左上 20090523 影)

調査区 A の皆伐後翌春の萌芽がまだ小さい状態。川の 緑の草原が広がっている場所が皆伐跡地。赤い は右上の写真と同じ木。河川の右岸から 影。

(右上 20101107 影)

調査区 A の皆伐後 2 年たった萌芽林。赤い は左上の写真と同じ木。河川の右岸から 影。

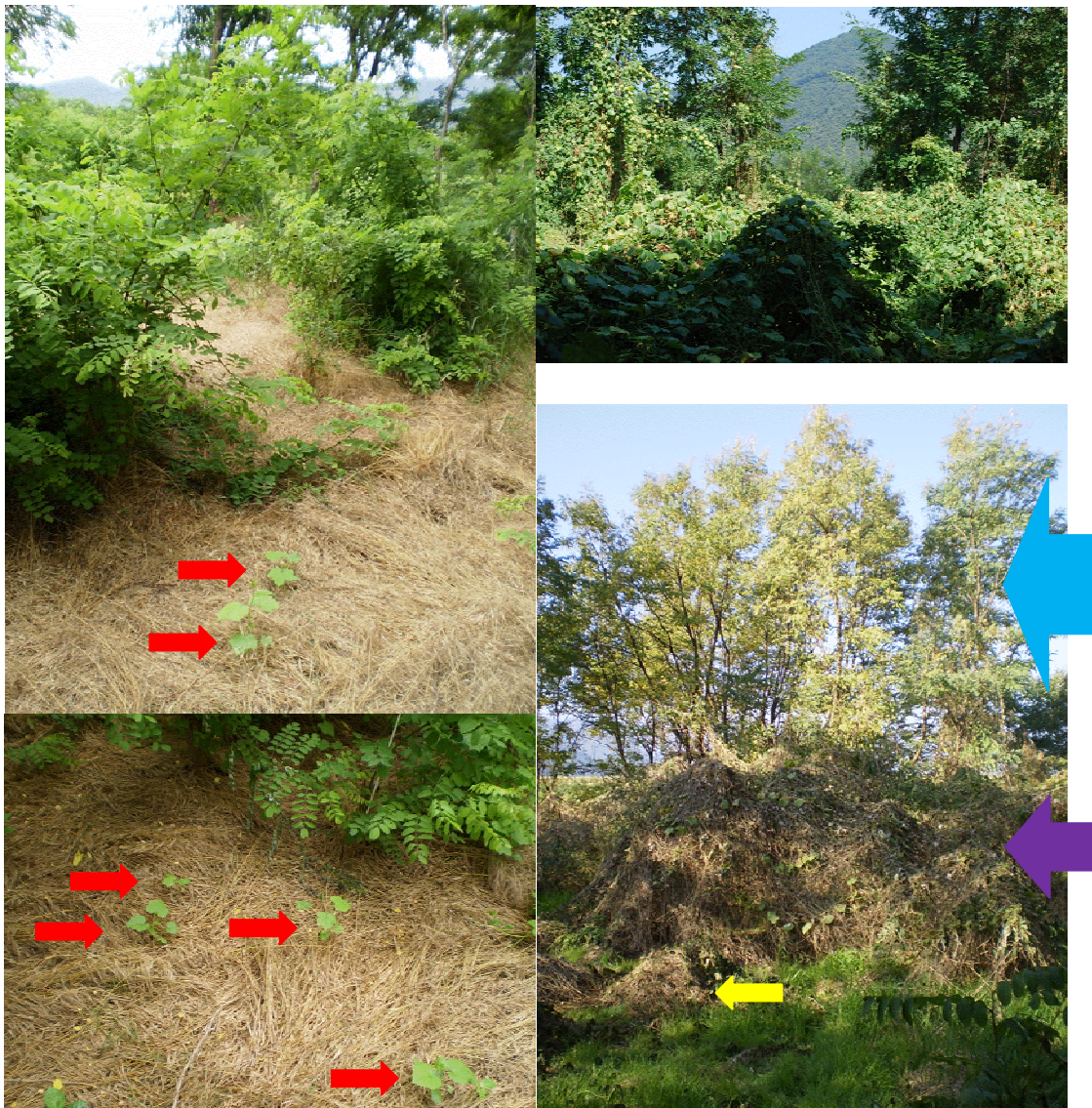
(左下 20090523 影)

上田大橋の周辺。手前の青い で示した一帯ではニセアカシア林が 2007 年度に伐採され、伐採後に除草 (ラウンドアップ) を使用し駆除を試みられていた。しかし、影時にはニセアカシアの 1 年生の萌芽林が形成されていた。河川の右岸から 影。

(右下 20100626 影)

上田大橋の周辺。青い は左下の写真と同じである。除草 使用後もニセアカシアの萌芽林が旺盛に生育していた。黄色い は調査区 A, B を設置した 20 年ほど前に皆伐の行われたニセアカシア林。河川の左岸から 影。

参考写真 4



(左上 20090703 影)

調査区 F の皆伐後の切株や水平根からの萌芽とアレチウリの実生. 赤い はアレチウリの実生.

(右上 20090917 影)

調査区 F のアレチウリにマウントされた 1 年目のニセアカシア萌芽林. 山になっている部分にはニセアカシアの萌芽がある.

(左下 20100626 影)

サブプロット F の伐採後の萌芽とアレチウリ. 赤い はアレチウリの実生.

(右下 20101106 影)

調査区 F のアレチウリに覆われた 1 年生および 2 年生の萌芽林と覆われていない林. 黄色の はサブプロット F の伐採後 1 年目の萌芽, 紫の は 2 年生の萌芽林, 青の は 15 年生のニセアカシア林