

侵入性外来樹木トウネズミモチの生理・形態特性に関する研究

神戸大学大学院農学研究科

原 千夏

はじめに

近年は都市部の森林において周辺からの外来種の侵入・定着が全国的に問題となっている(岩崎・石井 2007). 木本の外来種では, トウネズミモチ (*Ligustrum lucidum* Ait.)が神戸市などの都市林へ逸出し, 急速に分布拡大する事例が多数報告されている(橋本ほか 2005;伊藤・藤原 2007). トウネズミモチは, 中国原産のモクセイ科イボタノキ属の常緑広葉樹であり, 明治初期に導入された外来種である(吉永・亀山 2001). 森林では照葉樹である本種の優占によって林内の光環境が悪化し, 在来植物の種多様性の低下を起こすことが懸念されている(橋本ほか 2005). また, 日本ではトウネズミモチの近縁の在来種であるネズミモチ (*Ligustrum japonicum* Thunb.)との競合が懸念されている(大杉・石井 2009).

トウネズミモチは様々な環境で定着・成長することから, 様々な環境に対する高い適応・順化能力を有すると考えられる. 新たな環境における生物の適応や順化を可能にするのが可塑性であり, 可塑性は種レベルの適応的可塑性 (Adaptive plasticity) と個体レベルの表現型可塑性 (Phenotypic plasticity) に大別される (Ghalambor et al., 2007). 種レベルの適応的可塑性は種としての適応能力を表し, 外来種と在来種で比較した研究では, 外来種のほうが在来種よりも適応的可塑性が高いことで様々な環境の土地に定着し, 分布拡大することができると考えられている (Funk 2008). 一方, 個体レベルの表現型可塑性は個体の順化能力を表し, 長寿で固着性という特徴を持つ樹木が, 変化する様々な環境で生育するために重要な形質であるといえる (Valladares 2007).

本研究では, トウネズミモチの光環境に対する種および個体レベルの可塑性を在来種ネズミモチと比較した. トウネズミモチの生理・形態的可塑性が高ければ, 様々な環境への侵入を可能にする一要因となりうる. そこで, 結果をもとにトウネズミモチの侵入・定着にかかわる要因や, ネズミモチとの競合について考察した.

調査地

様々な光環境で生育する両種の個体を調査対象とするため, 3箇所から試料を採取した(表1). 兵庫県神戸市の神戸大学の六甲台第二キャンパスおよび鶴甲第一キャンパス (34°43'N 135°14'E) では, トウネズミモチ6個体およびネズミモチ4個体を供試木とした. 兵庫県西宮市の西宮神社 (34°44'N, 135°20'E) では, 社叢林内の暗い環境に生育するトウネズミモチ1個体を供試木とした. 神戸市北区の自然公園であるキーナの森 (34°43'N, 135°05'E) では, 15年生の法面緑地の明るい環境に植栽されたネズミモチ3個体を供試木とした. ネズミモチは本来, 常緑樹林の林床など暗い環境を好む樹種であるが, 本研究ではトウネズミモチと同程度の明るさにおける葉の生

理・形態特性を比較するため、明るい環境に植栽されたネズミモチを調査対象に含めた。

研究方法

調査は季節変動や開花・結実の影響をなるべく受けないようにするため、完全に開花・結実を終えた期間(トウネズミモチは9~11月, ネズミモチは8~11月)に行った。異なる光環境に生育するトウネズミモチ及びネズミモチの生理特性・形態特性の違いを明らかにするため、各調査地において様々な光環境から両種の成木を数個体選んだ。(表1)。

選んだ個体について、各個体の樹冠外側および樹冠内部に位置する葉群(それぞれ陽葉および陰葉)をサンプル枝(長さ約30cm)として1本ずつ採取した。サンプル枝の光環境を評価するため、魚眼レンズを装着した小型カメラ(THETA, RICOH Co. Ltd.)により全天写真を撮影した。撮影した写真はGap Light Analyzer(Ver2.0, Simon Frazer University)を用いて解析し、開空度(Canopy Openness, %)を求めた。

採取したサンプル枝をすぐに水切りして暗処理し十分に吸水させた後、携帯型光合成蒸散測定装置(Li-6400, Li-Cor Inc.)を用いて当年葉の光合成速度(A , $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)を測定した。測定した A の平均値を Licor 社のアプリケーションソフト(Light Response Curve LI-COR Application Note #105, Li-Cor Inc.)に入力して最大光合成速度(A_{max} , $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)を推定した。

また、サンプル枝から光合成測定を行った葉を含む5枚の当年葉を採取し、スキャナー(CanoScan LiDE220, Canon)で画像化した。スキャン画像を用いて葉面積(cm^2)を画像処理ソフトImageJ(Ver1.50, National Institute of Health, USA)で測定し、平均値を求めた。その後、葉を65°Cで48時間以上乾燥させて葉乾重(g)を測定し、比葉重(LMA, $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)を求めた。

葉乾重を測定したのち、主な葉脈を取り除いた葉を乳鉢・乳棒を用いて細かく均一に粉砕した。粉砕した葉5枚分の粉末から約0.5mgをサンプルとして錫カプセルに量りとり、元素分析計FLASH2000(Thermo scientific)を用いて分析した。得られた窒素含量(N , %)の値にLMAを乗じて、葉面積あたり窒素量(N_{area} , $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)を求めた。

クロロフィルの抽出は、N, N-ジメチルホルムアミド(DMF)抽出法により行い、663.8nm, 646.8nmの波長での吸光度を分光光度計(UV-1601, Shimadzu Corp.)を用いて測定した。その後 Porra et al. の方法(1989)により葉面積あたりのクロロフィル a および b の合計量(Chl_{area} , $\mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$)を求めた。

測定した生理・形態特性の種レベルの可塑性を評価するため、開空度の対数に対する各測定値の対数の変化を直線回帰し、回帰直線の傾きを種の適応的可塑性(adaptive plasticity)の指標(P_A)とした。 P_A は光環境に対する種の適応能力を表す。 P_A について、相対光量を独立変数とした回帰分析を行い、光環境の変化に対して有意な傾向が見られるかどうか検討した。また、トウネズミモチ・ネズミモチの両方に回帰分析にて有意な傾向が見られた($P < 0.05$)変数については、可塑性の樹種間差を明らかにするため、樹種を主要因とし共分散分析を行った。ここで有意な交互作用(樹種×開空度)が得られれば、二種の回帰直線の傾き(P_A)が異なることを示す(Niinemets et al. 2003)。

また、個体内における生理・形態特性の可塑性を評価するため、開空度に対する各形質の割合の比を個体の表現型可塑性 (phenotypic plasticity) の指標 (P_p) とした。 P_p は個体の光順化能力を表す。

$$P_p = \frac{(\ln T_{\text{sun}} - \ln T_{\text{shade}})}{(\ln O_{\text{sun}} - \ln O_{\text{shade}})} \quad (\text{式 4})$$

ここで、 T_{sun} 、 T_{shade} は陽葉、陰葉の形質、 O_{sun} 、 O_{shade} は陽葉、陰葉の開空度であり、 P_p は両者を両対数グラフにプロットした際の傾きであるため、測定単位の異なる形質間で可塑性を比較できる。 P_p については、 t 検定により平均値の種間比較を行った。

結果

①光環境

サンプル枝の開空度は、トウネズミモチで 2.21~51.20%、ネズミモチで 4.58~59.68%であった(表 1)。

②生理・形態測定

トウネズミモチとネズミモチの LMA 、 Chl_{area} 、 N_{area} 、 A_{max} に関する P_p については、種間差はなかった ($LMA: t=-1.54$, $P=0.15$, $Chl_{\text{area}}: t=-0.39$, $P=0.71$, $N_{\text{area}}: t=-0.057$, $P=0.96$, $A_{\text{max}}: t=0.060$, $P=0.95$)。ただし、トウネズミモチとキーナの森で採取したネズミモチの A_{max} に関する P_p を比較すると、トウネズミモチのほうがネズミモチよりも高かった ($t=-3.67$, $P<0.05$)。

測定した開空度の範囲内において、 LMA は開空度が高くなるにつれて大きくなり、トウネズミモチのほうがネズミモチよりも大きな変異 (P_A) を示した (図 1, $F=11.98$, $P<0.01$)。トウネズミモチの Chl_{area} は開空度と相関がなかった ($R^2=0.00084$, $P=0.867$) が、ネズミモチの Chl_{area} は開空度が高くなるにつれて低くなった。また、トウネズミモチの N_{area} および A_{max} は、開空度が高くなるにつれて高くなったが、ネズミモチでは開空度との相関はなかった ($N_{\text{area}}: R^2=0.031$, $P=0.55$, $A_{\text{max}}: R^2=0.20$, $P=0.11$)。神戸大学で採取したネズミモチ (開空度 4.58~42.50%) に限定した場合、 A_{max} は開空度と正の相関を示し、開空度に対する変異 (P_A) はトウネズミモチと同程度であった ($F=0.075$, $P=0.79$)。一方、キーナの森のネズミモチ (開空度 12.8~59.68%) では、 A_{max} と開空度に相関はみられなかった ($A_{\text{max}}: R^2=0.171$, $P=0.416$)。

考察

本研究では、侵入種であるトウネズミモチと同属の在来種であるネズミモチに個体レベルの表現型可塑性の差はみられなかった。しかし、この結果は植栽されたネズミモチ個体も含めたものであり、キーナの森のネズミモチの A_{max} に関する P_p はトウネズミモチと比べて低かったことから、ネズミモチは明るい環境に対する個体レベルの順化能力が低いと考えられる。

種レベルの適応的可塑性は、環境の変化に対する種の適応度に影響する (Funk 2008)。トウネズミモチは、様々な葉の機能形質 (LMA , N_{area} , A_{max}) において、ネズミモチよりも高い P_A を示したことから、同属の在来種よりも高い適応的可塑性を有することが示唆された。通常、葉面積あた

りの Chl 量は、陽葉で高い値を示すが(Pallardy 2010), ネズミモチの Chl_{area} に関する P_A は、開空度が高い葉ほど低かった。葉面積あたりの N 量も同様に陽葉で通常高くなるが、ネズミモチでは開空度に対して変異しなかった。これらは、ネズミモチが本来自生している環境よりも明るい場所に植栽されたことによる葉の機能低下である可能性が高い。キーナの森に植栽されたネズミモチでは、開空度に応じた A_{max} の変異がみられず、葉が明順化できていないことが示唆された。キーナの森の植栽個体を除いた解析の結果、ネズミモチが自生する光環境の範囲内では、トウネズミモチと同等の A_{max} に関する P_A を示したことから、ネズミモチは自生する生育環境においてはトウネズミモチと同等の適応的可塑性を有することが示唆された。

トウネズミモチとネズミモチは近縁種であることから、トウネズミモチが日本の都市林に侵入した場合に競合が懸念されてきた。一方で、トウネズミモチは林縁部などの明るい環境によく侵入する陽樹的な性質をもち(吉永・亀山 2001; Aragón et al. 2003), ネズミモチは林内の暗い環境を好む陰樹的な性質をもつことから、両種は光環境に関する主要なニッチが異なる可能性も示唆された(大杉・石井 2009)。本研究において、トウネズミモチはネズミモチが通常生育する範囲よりも明るい環境において高い光合成速度を示し、生理的・形態的に適応していた。このことから、トウネズミモチは特に明環境に侵入した場合に急速に成長する恐れがあり、在来種の生育面積を圧迫したり、光を遮ったりすることで後続の樹種が成長できなくなるといった被害が予測されるため、明るい林縁部などに侵入した場合は早期に除去する必要があるといえる。さらに、暗環境においてもネズミモチと同等の可塑性を示したことから、林内などの暗環境に侵入した場合、同属のネズミモチと競合する可能性がある。以上のように、トウネズミモチはネズミモチよりも幅広い光環境に対して適応できる高い形態・生理的可塑性を有することから、林縁から林内まで様々な場所における侵入、定着、分布拡大に注意する必要がある。

引用文献

- Aragón, R. and Groom, M. (2003) Invasion by *Ligustrum lucidum* (Oleaceae) in NW Argentina: early stage characteristics in different habitat types, *Revista de Biología Tropical*, 51(1):59-7
- Funk, J. L. (2008) Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment, *Journal of Ecology*, 96:1162-1173
- Ghalambor C. K., Mckay J. K., Carroll D. N., Reznick D. N. (2007) Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments, *Functional Ecology*, 21:394-407
- 橋本佳延・服部保・石田弘明・戸井可名子(2005)国内における外来樹木トウネズミモチの野外逸出, *ランドスケープ研究*, 68(5):713-716
- 伊藤千恵・藤原一繪(2007)都市域森林群落における外来種トウネズミモチ *Ligustrum lucidum* Ait. の分布と生態的特性—在来種ネズミモチ *Ligustrum japonicum* Thunb. と比較して—, *保全生態学研究*, 12:143-150

岩崎絢子・石井弘明(2007)兵庫県, 西宮神社における侵入種シュロの伐倒除去—社叢林の積極的植生管理と費用対効果—, 景観生態学, 12(1):35-43

Niinemets, Ü. , Valladares, F. , Ceulemans, R. (2003) Leaf-level phenotypic variability and plasticity of invasive *Rhododendron ponticum* and non-invasive *Ilex aquifolium* co-occurring at two contrasting European sites, Plant, Cell & Environment, 26:941-956

大杉祥広・石井弘明(2009)光環境に対するネズミモチとトウネズミモチの葉と枝の生理・形態的反応の違い, 日本緑化工学会誌, 35(1):45-50

Pallady S. G. (2010) Physiology of Woody Plants

Porra, R. J. , Thompson W. A. , and Kriedman P. E. (1989) Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy, Biochimica et Biophysica Acta 975:384-394

Valladares, F. , Gianoli, E. , Gómez, J. M. (2007) Ecological limits to plant phenotypic plasticity, New Phytologist, 176(4):749-763

吉永知恵美・亀山章(2001)都市におけるトウネズミモチ (*Ligustrum lucidum* Ait.)の分布拡大の実態, 日本緑化工学会誌, 27(1):44-49

表 1 供試木の樹高および開空度.

調査地	樹種	個体数	樹高(m)	開空度(%)	
				陽葉	陰葉
神戸大学	トウネズミモチ	6	3.22~9.04	10.55~51.20	2.21~19.35
	ネズミモチ	4	3.22~6.53	12.32~23.00	4.58~12.28
キーナの森	ネズミモチ	3	2.17~2.35	48.43~59.68	12.81~24.50
西宮神社	トウネズミモチ	1	5.83	20.63	2.21

G: 神戸大学構内, N: 西宮神社社叢, K: キーナの森

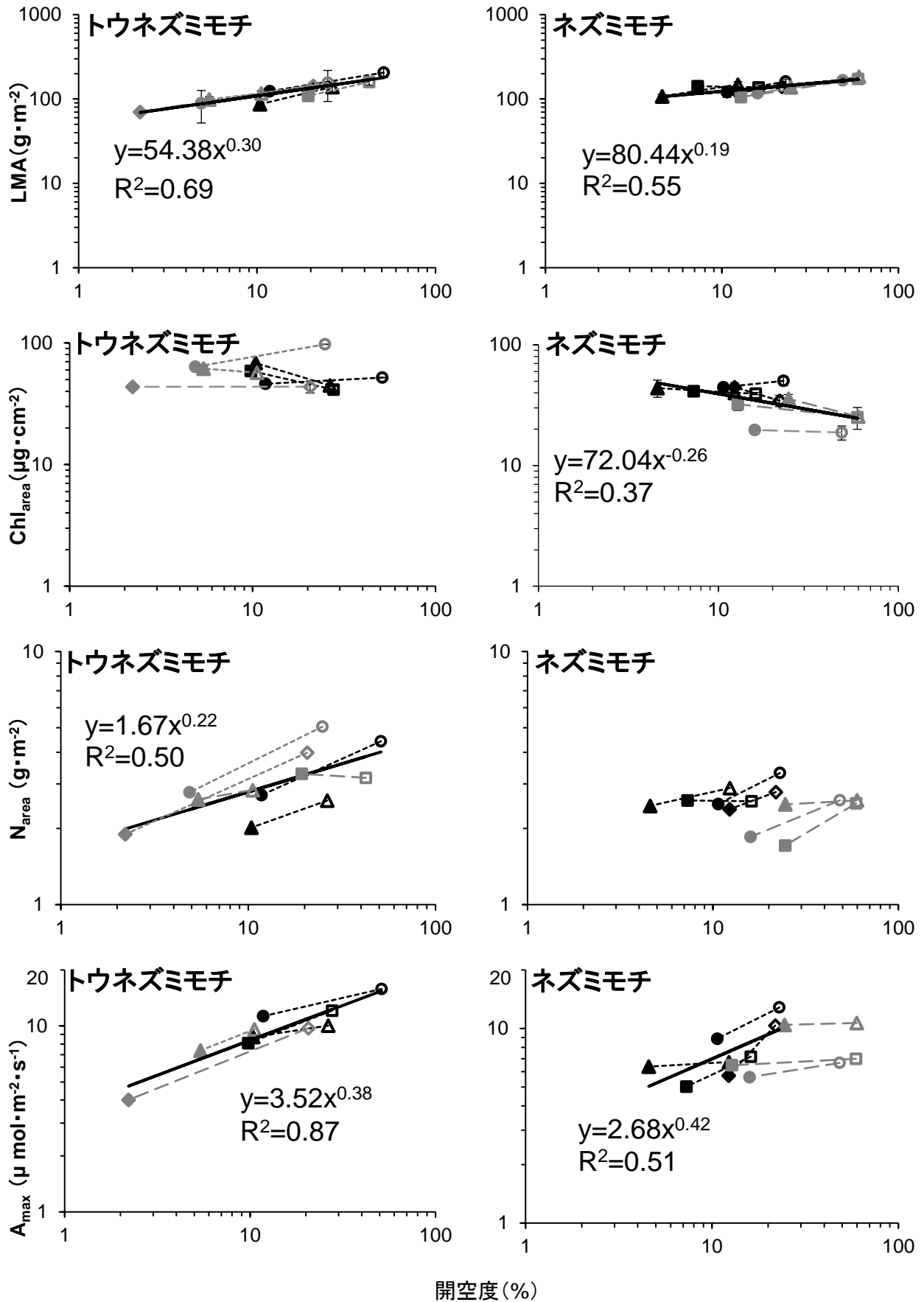


図1 トウネズミモチおよびネズミモチの開空度と比葉重(LMA), クロロフィル濃度(Chl_{area}), 窒素濃度(N_{area})および最大光合成速度(A_{max})の関係。エラーバーは1標準偏差を示す。実線は、回帰分析で有意であった回帰直線(P<0.05, ネズミモチのA_{max}は神戸学内の個体のみ)。記号の形と色は個体を表し、点線は同じ個体内の陽葉(白抜記号)と陰葉(塗りつぶし記号)を結ぶ。