

# 河畔性ヤナギ科樹木の種子散布における綿毛の定着適地検出機能

戸澤 宗孝・木村 恵・上野 直人・加納 研一・清和 研二

Function of the pappus to detect the safe-site in riparian willows

Munetaka Tozawa, Megumi Kimura, Naoto Ueno, Ken-ichi Kanou, Kenji Seiwa

キーワード：種子散布，定着適地，綿毛，河畔性ヤナギ科樹木，風散布，水散布，指向的散布

## 1. はじめに

種子散布は子孫を空間的に分散させるだけでなく実生定着後の生存過程にも大きく関わり、植物の生活場所選択にとって重要な生活史の一過程である (Janzen 1970, Harper 1977, van der Pijl 1982, Howe and Smallwood 1982, Clark et al. 1999, Nathan and Muller-Landau 2000)。種子は様々な方法で散布され、散布媒介者の種類によって、動物散布、風散布、水散布、自力散布に分けられる (Howe and Smallwood 1982)。これらの中でも風散布は、特に温帯・亜寒帯地方では多くの種で見られており一般的な種子散布方法である (van der Pijl 1982)。風散布種子は翼や冠毛、綿毛などを発達させ効率的に風を利用して種子を散布する。特に攪乱に依存した先駆樹種にとっては多数の小種子を広範囲に分散させることによって攪乱地に侵入する機会を増やすことが出来るため有利な散布方法であると考えられている (Howe and Smallwood 1982)。

ヤナギ科樹木はリターや植生が除去された攪乱直後の裸地にいち早く侵入する先駆樹種である (Niiyama 1990)。ヤナギが綿毛に包まれた小さな種子を持つのは、風を効率的に利用してより広範囲に種子を分散し、定着適地の発見頻度を上げるためであると考えられている (Karrenberg et al. 2002)。さらに、河畔性のヤナギ科樹木にとっては、それらの種子発芽や実生の定着が成功するかどうかは地表攪乱だけでなく水分の豊富さにも大きく依存する (McLeod and McPherson 1973, Niiyama 1990)。したがって、河畔性のヤナギは春先の雪解けや梅雨時などの増水で形成された水分環境の良好な攪乱地、すなわち、川岸に集中して実生が見られることが報告されている (McLeod and McPherson 1973, Robertson and Augspurger 1999)。もし河畔性のヤナギの種子を包む綿毛が、定着適地への到達頻度(確率)を上げるために機能しているとすれば、綿毛は種子の散布距離を広げるだけでなく、種子の発芽や実生の定着に必要な水分の豊富な場所(セーフサイト)に種子を運ぶ機能があると推測される。

本研究では河畔性のヤナギであるオノエヤナギとイヌコリヤナギの種子を用いて、綿毛に包まれた種子が水分の豊富な場所(セーフサイト)に選択的に散布されるかどうかの検証を試みた。まず、(1)綿毛に包まれることによって水分の

豊富な場所に到達できるかどうかを見るために、乾燥した砂・湿った砂・水の3段階の条件を、野外および室内に設置し種子散布実験を行った。また、(2)水分の豊富な場所が種子発芽に適しているかを調べるために、発芽実験を行った。さらに(3)水に散布された種子は綿毛からはずれて水中に沈むのか、又は綿毛に包まれたまま岸辺の土壌のあるセーフサイトに浮かんだまま運ばれるのかを調べるための実験を室内で行った。

## 2. 材料と方法

### 1) 材 料

オノエヤナギ (*Salix sachalinensis* Fr. Schm.)、イヌコリヤナギ (*S. integra* Thumb.) は北海道から四国まで分布し主に河畔に見られる先駆樹種である。両種とも雌雄異株性樹木で、雌雄ともに虫媒の尾状花序をつける。オノエヤナギは主に河岸に近い河畔林に分布する落葉高木で、イヌコリヤナギは河岸から少し離れた河畔林に主に生育するが内陸部の斜面下部などにも分布する落葉低木である。オノエヤナギでは5月中旬頃に、イヌコリヤナギでは6月上旬頃に成熟した果実が裂開して疎水性の白い綿毛に包まれた種子を散布する。

### 2) 種子の定着適地(セーフサイト)選択

野外観察：野外の河畔林において、親木から自然に離れ散布された種子が水分の多いところで選択的にトラップされ移動を停止するかを調べるために、種子を散布中のオノエヤナギ3個体の樹冠下に乾燥した砂・湿った砂・水を入れた直径9.0cmのシャーレ各5個ずつを台の上にランダムに並べ、それぞれのシャーレにトラップされた種子数を計測した。乾燥した砂は、天気の良い日に屋外で数日間乾燥させた砂を用いた。また、湿った砂としては乾燥した砂100ccに対し水30ccを混ぜたものを用いた。実験は宮城県を流れる江合川支流軍沢の河畔林(北緯38° 20′, 東経140° 45′, 標高約400m)で2001年5月25日, 27日, 30日の3日間行い、9:00~18:00の9時間トラップを設置した。本河畔林はオノエヤナギとイヌコリヤナギが最も優占しており、他にタチヤナギ (*S. subfragilis* Anders.)、ネコヤナギ (*S. gracilistyla* Miq.)、ユビソヤナギ (*S. hukaoana* Kimura.) などの河畔性ヤナギ科樹木が生育していた。実験を行った3日間はオノエヤナギが主に種子散布をしていた。

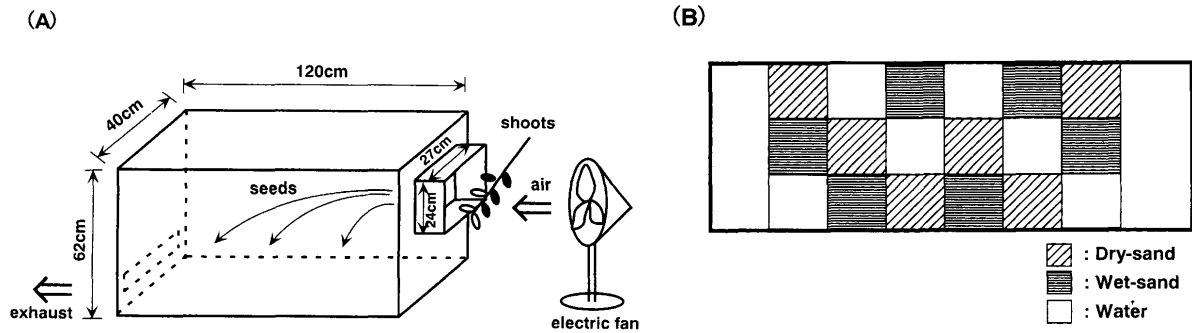


Fig. 1 The equipment for experiment of seed trapping (A). An example of the arrangement of dry sand, wet sand and water treatments in the equipment (randomized block design) (B). Seeds were blown off into the equipment by electric fan. After seeds were trapped, number of seeds trapped in each treatment was counted.

室内実験：室内に箱型の実験装置 (Fig. 1A) を設置し、それを用いてオノエヤナギとイヌコリヤナギの散布された種子が水分の多い場所で選択的にトラップされるのかを定量的に調べた。装置内には、乾燥した砂・湿った砂・水を入れた12.5×12.5×3.5cmのプラスチックケースをそれぞれ6個ずつ用意し、3列にランダムに並べた (Fig. 1B)。試験の前日に、種子散布を開始している個体をそれぞれ5個体選び成熟花序のついている1年生枝を採取した。室内で一晩風乾後、種子が散布される直前の花序がついている1年生枝2～3本を送風口に置き、うちわで5～6回送風して種子を装置内に飛ばした。1年生枝30本分の種子を装置内に飛ばした後、装置内で舞い上がっている種子が落ち着くのを待ってから、扇風機で装置内に送風した。1回の送風は30秒間行い、再び舞い上がった種子が落ち着くのを待つために1分間の間隔をあけて3回の送風を行った。すべての種子が落ち着いたのを確認して、乾燥した砂・湿った砂・水それぞれにトラップされた種子数を調べた。水にトラップされた種子数は直接数えたが、乾燥した砂、湿った砂にトラップされた種子は直接数えるのは困難であったため、十分な水を与え発芽した実生数を数えた。水を与えてから2日後および3日後に発芽した実生数を数え、さらに1週間後に遅れて発芽した実生が無いことを確認した。乾燥した砂、湿った砂にトラップされた種子数は実生数に発芽率の逆数を掛け算して推定した。発芽率は発芽実験における湿った砂の発芽率の値を用いた。2003年5月13日にイヌコリヤナギの種子を、5月23日にオノエヤナギの種子を用いて試験を行った。試験はそれぞれ5回反復して行った。イヌコリヤナギの1年生枝は宮城県鳴子町を流れる江合川の河畔林 (北緯38°44′, 東経140°43′, 標高約140m) から、またオノエヤナギの1年生枝は江合川支流軍沢の河畔林から採取した。

### 3) 発芽実験

種子が散布されたマイクロサイトの水分環境と種子発芽率の関係を調べるために、乾燥した砂・湿った砂・水を入れたシャーレ (直径9.0cm) にオノエヤナギとイヌコリヤナギの種子を綿毛からはずして各50粒ずつ播種して発芽率を調べた。二つの樹種ともにそれぞれの処理を5回反復した。種子の散布場所選択試験では、水にトラップされた種子の多くは

綿毛に包まれた状態で水面に浮いていることが観察された (see result; Photo. 1)。また、野外でも比較的緩やかな川では同様のことが観察された。これらの種子は疎水性の綿毛に包まれているために吸水が遅れ、発芽が遅れることが考えられる。そこで、綿毛に包まれた種子と綿毛に包まれていない種子の発芽速度の違いを調べるために、水を入れたシャーレを10個用意し、それぞれ5個ずつにオノエヤナギまたはイヌコリヤナギの種子を綿毛に包まれた状態で20粒ずつ水面に浮かべて播種した。発芽実験は2003年5月23日に開始し、明条件で20℃16時間、暗条件で10℃8時間の条件で管理しながら、発芽種子数を24時間ごとに7日間計測した。双葉が確認できた時点を種子発芽とした。実験に用いた種子は江合川の河畔から採取した。

### 4) データ解析

野外実験でトラップされた種子数のトラップの処理タイプ間 (Trap-type) の比較およびトラップを設置した個体間 (nested in Tree) の比較は、トラップを設置した3日間の時間的推移を考慮して反復測定分散分析 (repeated-measures ANOVA) を用いて解析した。また、野外実験で各シャーレに最終的にトラップされた種子数の処理タイプ間の比較、および室内実験でトラップされた種子数の処理タイプ間の比較は一元配置分散分析 (one-way ANOVA) を用いて行い、さらにTurkey-Kramer testを用いてどの処理タイプ間で差があるかを検定した。トラップされた種子数は処理タイプ間の等分散性を得るためlog変換した値を用いた。綿毛に包まれた種子と綿毛からはずした種子の発芽速度の比較は時間的推移を考慮して反復測定分散分析 (repeated-measures ANOVA) を用いて解析した。発芽速度はarcsin変換した値を用いた。

## 3 結果

### 1) 種子の定着適地 (セーフサイト) 選択

野外観察：トラップされた種子数はトラップの処理タイプ間で有意に異なった (Table 1)。水で最も多く、次いで湿った砂で、乾いた砂にはほとんどトラップされなかった (Fig. 2; Turkey-Kramer test after one-way ANOVA:  $F = 126.5$ ,  $P < 0.0001$ )。

Table 1 Results of repeated-measures ANOVA of seeds trapped (log transformed) by the three different types of traps with different water conditions in the field.

	df	F	P
Between-subject terms			
Trap-type	2	475.0	<0.0001
Tree [Trap-type]	6	12.5	<0.0001
Within-subject terms			
Time	2	39.4	<0.0001
Time × Trap-type	4	3.7	0.0085
Time × Tree [Trap-type]	12	1.1	0.3648

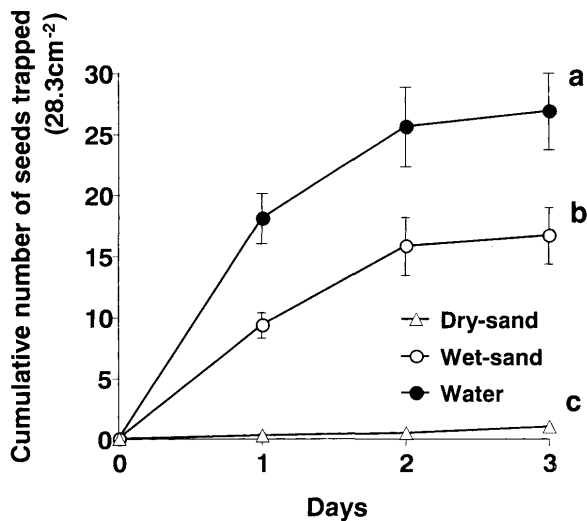


Fig. 2 Changes in cumulative number of seeds trapped per petri dish ( $n=15$ ), which was filled with dry sand, wet sand and water. The mean ( $\pm$ SE) value was obtained by replicates in each treatment in the field.

室内実験：オノエヤナギ・イヌコリヤナギ両種ともに、トラップされた種子数はトラップの処理タイプ間で有意に異なり (one-way ANOVA: オノエヤナギ,  $F=143.0$ ,  $P<0.0001$ ; イヌコリヤナギ,  $F=57.5$ ,  $P<0.0001$ ), 乾燥した砂にトラップされた種子数は湿った砂および水にトラップされた種子数に比べ有意に少なかった (Fig. 3A)。また、オノエヤナギ、イヌコリヤナギの種子ともに水にトラップされた種子の多くは綿毛に包まれた状態で水面に浮いているのが観察された (Photo. 1)。

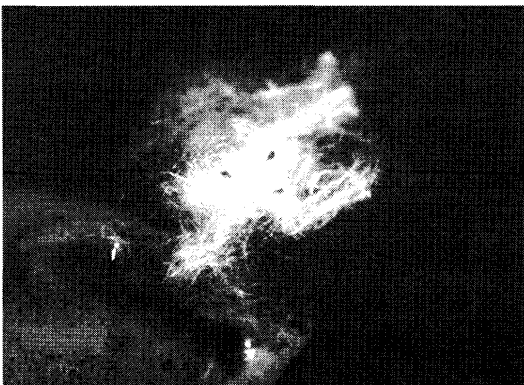
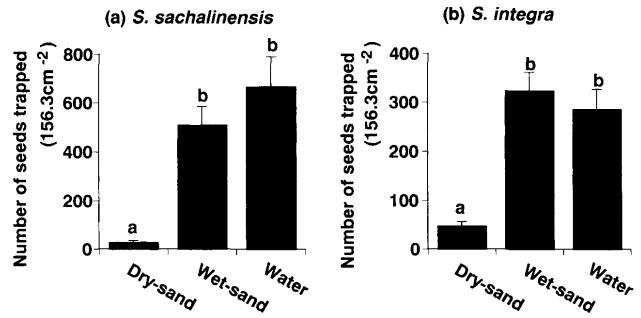


Photo. 1 Floating seeds with pappus

(A) Number of seeds trapped



(B) Percentage of germination

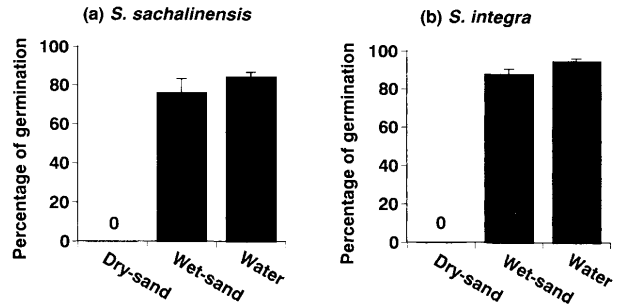


Fig. 3 Number of seeds trapped (A) and percentage of germination (B) in the three different water condition (dry sand, wet sand and water) in *S. sachalinensis* (a) and *S. integra* (b). Percentages of germinations in the dry sands were zero percents in both species.

## 2) 発芽実験

播種から7日後の平均発芽率は、オノエヤナギ・イヌコリヤナギ両種とも乾燥した砂では0%だったが、湿った砂ではそれぞれ76.0%・88.0%で、水ではそれぞれ84.4%・94.8%と高くなった (Fig. 3B)。

播種から7日後の綿毛に包まれた種子の発芽率はオノエヤナギで91.1%、イヌコリヤナギで91.6%であり、綿毛を取ったものと有意な差はなかった (Table 2)。しかし、両種ともにTime×Seed-typeの交互作用が見られ、発芽速度が綿毛の有無で異なることが示された (Table 2)。これは、綿毛に包まれた種子の発芽速度が、綿毛からはずした種子に比べてオノエヤナギでは播種3~4日目まで、イヌコリヤナギでは5~6日目まで遅い傾向 (Fig. 4) を反映していると考えられる。

Table 2 Results of repeated-measures ANOVAs for germination patterns between the seeds with and without pappus of *S. sachalinensis* and *S. integra*.

	<i>S. sachalinensis</i>			<i>S. integra</i>		
	df	F	P	df	F	P
Between-subject terms						
Seed-type	1	0.8	0.4036	1	4.1	0.0785
Within-subject terms						
Time	6	18.5	<0.0001	6	154.3	<0.0001
Time × Seed-type	6	4.8	0.0007	6	2.5	0.0358

## 4. 考 察

本研究によりオノエヤナギおよびイヌコリヤナギの種子は、綿毛に包まれて散布されることで、乾燥している場所を避け、

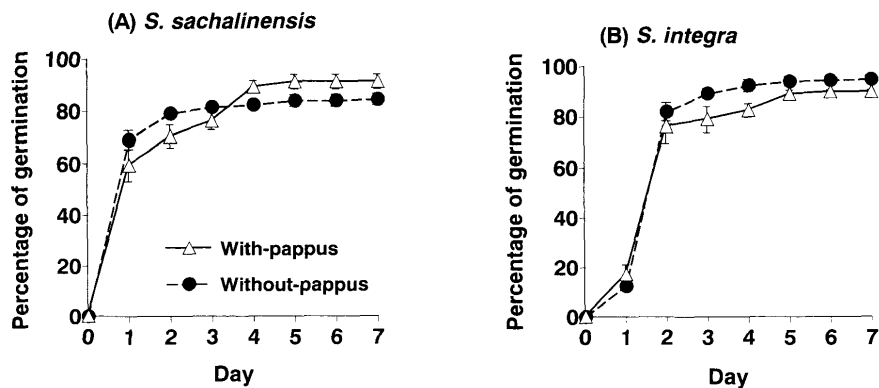


Fig. 4 Germination patterns of seeds with and without pappus in *S. sachalinensis* (A) and *S. integra* (B)

種子の発芽や実生の定着に適している湿った場所に散布される確率が高くなることが明らかになった。つまり、種子を包む綿毛はこれまで言われているように散布距離を伸ばし攪乱場所の発見頻度を増すだけでなく、種子発芽に有利な水分の豊富な場所へ誘導する機能があることが示された。

野外観察および室内実験双方において、オノエヤナギ・イヌコリヤナギ両種の種子は乾燥した砂にはほとんどトラップされなかった。乾燥した砂に綿毛に包まれた状態で着地した種子は、送風のたびに綿毛とともに再び舞い上がり移動することが観察された。しかし、湿った砂や水に一旦着地すると、綿毛が湿り送風によってもそこから再び移動することはなかった。また発芽実験によって、オノエヤナギ・イヌコリヤナギ両種とも発芽には高い水分要求量があることがわかった。これらの事実は、オノエヤナギ・イヌコリヤナギ両種の種子の綿毛は種子発芽に不適な乾燥した場所を回避し、水分の豊富な発芽に好適な場所を選択する機能をもつことを強く示唆している。

野外観察、室内実験ともに湿った砂と同様に水にも多くの種子がトラップされた。両種の種子は、池や湖沼や河川などに種子が散布されても、極めて浅い所であれば、散布された種子は発芽し定着できるだろう。しかし、数 cm 以上の水深の所に散布されれば、たとえ発芽できたとしても定着することは難しいと考えられる。しかし、今回の種子の定着適地（セーフサイト）選択試験において水にトラップされた種子の多くは綿毛に包まれた状態で水面に浮いていた（Photo. 1）。また、発芽実験においても綿毛に包まれて水面に浮いている種子は、綿毛からはずした種子に比べ発芽が遅くなった（Fig. 4）。これは綿毛に包まれていることで種子の吸水が遅れたためであると考えられ、一旦水面に散布された種子が岸にたどり着くまでに発芽してしまうのを防いでいるものと考えられる。野外においても河川の流れの緩やかな場所や河川脇の水溜りでたくさんの種子が綿毛に包まれた状態で浮いているのが観察された。これらの種子はその後、風や波により岸まで水面を移動し定着するものと考えられる。オノエヤナギ・イヌコリヤナギ両種においては綿毛に包まれた種子が

水面に散布され、さらに水に浮いて2次散布されることで、種子を発芽やその後の実生定着に好適な川岸に誘導しているのではないかと考えられる。同様に他の河畔性のヤナギにおいても、川岸の水際に沿って実生が見られることが報告されており（McLeod and McPherson 1973, Robertson and Augspurger 1999）、このような散布過程を通じて実生の定着が図られていることが推測される。このようにオノエヤナギ・イヌコリヤナギなどの河畔性のヤナギは、親木からの風による1次散布（primary dispersal）のみならず、さらに水上を漂流することによる2次散布（secondary dispersal）によって最終的な種子の定着場所が決定するものと言える。このような散布過程は、種子がまず風散布され次いで動物散布されるという多くの樹木の散布様式に似ている（Nathan and Muller-Landau 2000, Vander Wall and Joyner 1998）。今回の河畔性のヤナギ科樹木では、特に2次散布が種子の定着場所の決定に大きく影響することを示しているといえよう。

Howe and Smallwood (1982) は種子散布の主な有利性として以下の3つを挙げている。(1) 親木周辺に多い種特異的な捕食者や菌類から逃れる（空間的逃避仮説, Escape hypothesis), (2) 攪乱の生じた場所に侵入する（移住仮説, Colonization hypothesis), (3) 種子発芽・実生定着に好適な場所に方向性をもって散布される（指向性仮説, Direct dispersal hypothesis)。オノエヤナギ・イヌコリヤナギ両種の種子は小さく綿毛に包まれることにより、風を利用してより広範囲に種子を散布して攪乱地の発見頻度を増すばかりか、乾燥した場所をころがって避けるか、または水面に浮いて2次散布されることにより種子の発芽や実生の定着に好適な湿った場所に散布される確率を増すという散布の指向性を持つことが示された。すなわち、この両種の種子散布は、移住仮説のみならず指向性仮説にも適合するものと言える。このような指向性仮説は鳥類（Howe and Estabrook 1977, Vander Wall and Balada 1977, Thompson and Willson 1978, Wenny and Levey 1998）やアリ（Handel 1978, Culver and Beattie 1978, 1980, Davidson and Morton 1981a, b, Smallwood 1982）といった動物散布種や水散布

種 (Schneider and Sharitz 1988, Johansson and Nilsson 1993, Edwards et al. 1994, Merritt and Wohl 2002) において主に議論されてきた。しかし、本研究では風散布種で指向性仮説が成立することをはじめて明らかにした。

## 謝 辞

本研究を進めるにあたり、東北大学大学院農学研究科生物共生科学研究室の陶山佳久助教授をはじめ、丸山薫氏、山崎実希氏、寺原幹生氏、ならびに東北大学大学院農学研究科資源動物群制御科学研究室の前川華子氏には野外サンプリングから実験に至るまで多大なご援助およびご助言を頂きました。また、実験を進める際、東北大学大学院農学研究科附属複合生態フィールド教育研究センターの技官、事務の皆様には様々なご援助を頂きました。以上の方々から心から感謝申し上げます。

## 引用文献

- Clark, J. S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E. and HilleRisLambers, J. (1999), *Ecology*, 80, 1475–1494
- Culver, D. C. and Beattie, A. J. (1978), *Journal of Ecology*, 66, 53–72
- Culver, D. C. and Beattie, A. J. (1980), *American Journal of Botany*, 67, 710–714
- Davidson, D. W. and Morton, S. R. (1981a), *Science*, 213, 1259–1261
- Davidson, D. W. and Morton, S. R. (1981b), *Oecologia*, 50, 357–366
- Edwards, A. L., Wyatt, R. and Sharitz, R. R. (1994), *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 121, 160–169
- Handel, S. N. (1978), *Evolution*, 32, 151–163
- Harper, J. L. (1977), *Population biology of plants*. Academic Press, London, UK.
- Howe, H. F. and Estabrook, G. F. (1977), *American Naturalist*, 111, 817–832
- Howe, H. F. and Smallwood, J. (1982), *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 201–228
- Janzen, D. H. (1970), *American Naturalist*, 104, 501–528
- Johansson, M. E. and Nilsson, C. (1993), *Journal of Ecology*, 81, 81–91
- Karrenberg, S., Edwards, P. J. and Kollmann, J. (2002), *Freshwater Biology*, 47, 733–748
- McLeod, K. W. and McPherson, J. K. (1973), *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 100, 102–110
- Merritt, D. M. and Wohl, E. E. (2002), *Ecological Applications*, 12, 1071–1087
- Nathan, R. and Muller-Landau, C. H. (2000), *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 278–285
- Niiyama, K. (1990), *Ecological Research*, 5, 317–331
- Robertson, K. M. and Augspurger, C. K. (1999), *Journal of Ecology*, 87, 1052–1063
- Schneider, R. L. and Sharitz, R. R. (1988), *Ecology*, 69, 1055–1063
- Smallwood, J. (1982), *Ecology*, 63, 135–146
- Thompson, J. N. and Willson, M. F. (1978), *Science*, 200, 1161–1163
- van der Pijil, L. (1982), *Principles of dispersal in higher plants*. Third edition. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Vander Wall, S. B. and Balada, R. P. (1977), *Ecological Monographs*, 47, 89–111
- Vander Wall, S. B. and Joyner, J. W. (1998), *American Midland Naturalist*, 139, 365–373
- Wenny, D. G. and Levey, D. J. (1998), *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 95, 6204–6207