

ノヤギが排除された媒島における 外来木本種ギンネムの侵入過程

畑 憲 治 (東京都立大学理学研究科)
可 知 直 毅 (首都大学東京理工学研究科)
市 河 三 英 ((財)自然環境研究センター)

要 約

聳島列島媒島において、野生化したヤギ（ノヤギ）排除後に侵入した外来樹種ギンネムの出現パターンに対する、ギンネムの種子散布能力、ギンネムが侵入した環境における他種の出現パターンや環境要因との関係を明らかにした。島全体を含む地域的な空間スケールにおけるギンネムの出現は、ギンネムの種子散布様式の制限をうけ、侵入をうけた群落の構造や種組成には依存しなかった。一方で、個々のギンネム群落の拡大過程を反映する局所的な空間スケールにおけるギンネムの出現は、ギンネムの種子散布能力だけでなく、草本群落の構造や種組成によっても制限されていた。

I. はじめに

聳島列島媒島では、野生化したヤギ（以下ノヤギ）による食害によって、島の植生の大部分が消失した（日本野生生物研究センター、1992；清水、1993）。そこで、媒島の植生回復を目指して、東京都によりノヤギ排除事業が1994年から1999年にかけて実施された。ノヤギ排除後、裸地化した立地において草地植生が成立した一方で、一部の地域では、外来種であるギンネム *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit の侵入が見られる（畑ほか、2003；清水、2003）。

ギンネムは、中央アメリカ原産のマメ科の垂高木である（山村、2002）。ギンネムは、種子の散布力が小さいこと、耐陰性が比較的低いことから在来林分へ積極的に侵入することはないが、一旦純群落を形成すると、そのギンネム林は在来林分へ遷移しないと言われている（木村、1983；山村ほか、1999；吉田・岡、2000）。そのため、媒島におけるギンネムの侵入・定着は、その後の在来植生の復元に大きな影響を与える可能性がある。植生回復事業を進める上で、ノヤギ排除後のギンネムの侵入過程について定量的に評価することが主要である。

外来種の侵入の成功の有無は、結果的にその外来種の出現パターンに反映される。外来種の出現パターンは、その外来種の生活史特性や、侵入される環境の生物的、非生物的特性と深く関係しており、これらの関係は、空間スケールに依存して変化することが近年報告されている（例えばLevine and D'Antonio, 1999; Herben et al., 2004; Davies et al., 2005; Hamilton et al., 2005）。そのため、外来種の出現パターンから外来植物の侵入の成功を決定する要因を推測する場合、異なる空間スケールでの出現パターンを調べる必要がある。

媒島のノヤギの食害によって形成された攪乱跡地に侵入したギンネムの出現パターンは、空間スケールによって、異なる要因によって決定されていることが予想される。ギンネムの種子は、重力によって散布されるため、その散布範囲は最大10 m前後と比較的小さい（木村, 1983; 鈴木ほか, 2001）。そのため、ノヤギ排除後において、島全体を含む大きな空間スケールでは、ギンネムの出現パターンは、散布後の定着よりむしろ種子散布によって制限されることが予測される。一方で、種子供給の範囲内と考えられる、小さな空間スケールでは、ギンネムの出現パターンは、種子供給だけでなく、その散布後の定着の有無によっても制限される可能性がある。ギンネムの実生は、強く被陰された環境では生存できない（NRC, 1984）ため、林床の草本種との光などをめぐる競争が存在する場所では定着できないかもしれない。そのため、小さな空間スケールでは、ギンネムの出現パターンは、ギンネムの親木からの距離だけでなく、林床における優占する草本植生の構造や種組成、またはリターの蓄積量によっても影響されることが予測される。

これらの予測を検証するために、野生化ヤギ排除後3-5年経過した媒島において、異なる2つの空間スケールにおけるギンネムの出現パターンに対する、ギンネムの種子散布能力、侵入された環境における他種の出現パターンや環境要因との関係を明らかにした。

II. 調査地と方法

1. 地域的な空間スケールにおける出現パターン

媒島の中に92個の100 × 100mの格子を設置し、その中で代表的な植生において2002年6-10月に20 × 20mの調査区（Large-scale plot）を1箇所設置し、調査区内における出現種を記載した。92個の格子のうち、2つの格子では景観的に全く異なる植生が存在したため、各格子の中に調査区を2箇所設置した。各調査区において、草丈、リター層の厚さを測定した。

2. 局所的な空間スケールにおける出現パターン

ギンネムと草地群落の隣接する立地において、優占する草本種が異なる2つの調査区（5 × 15m）の調査区（Small-scale plot）を設置した。各調査区を75個の1 × 1mのサブコード

ラートに分割した（図1）。各サブコドラートにおいてギンネムの成木（高さ>1.3m）、稚樹（高さ0.3-1.3m）、実生（高さ<0.3m）、および出現した草本種を記載した。また、草本種の草丈、リター層の厚さを測定した。調査は2003年9-12月と2004年6月に実施した。

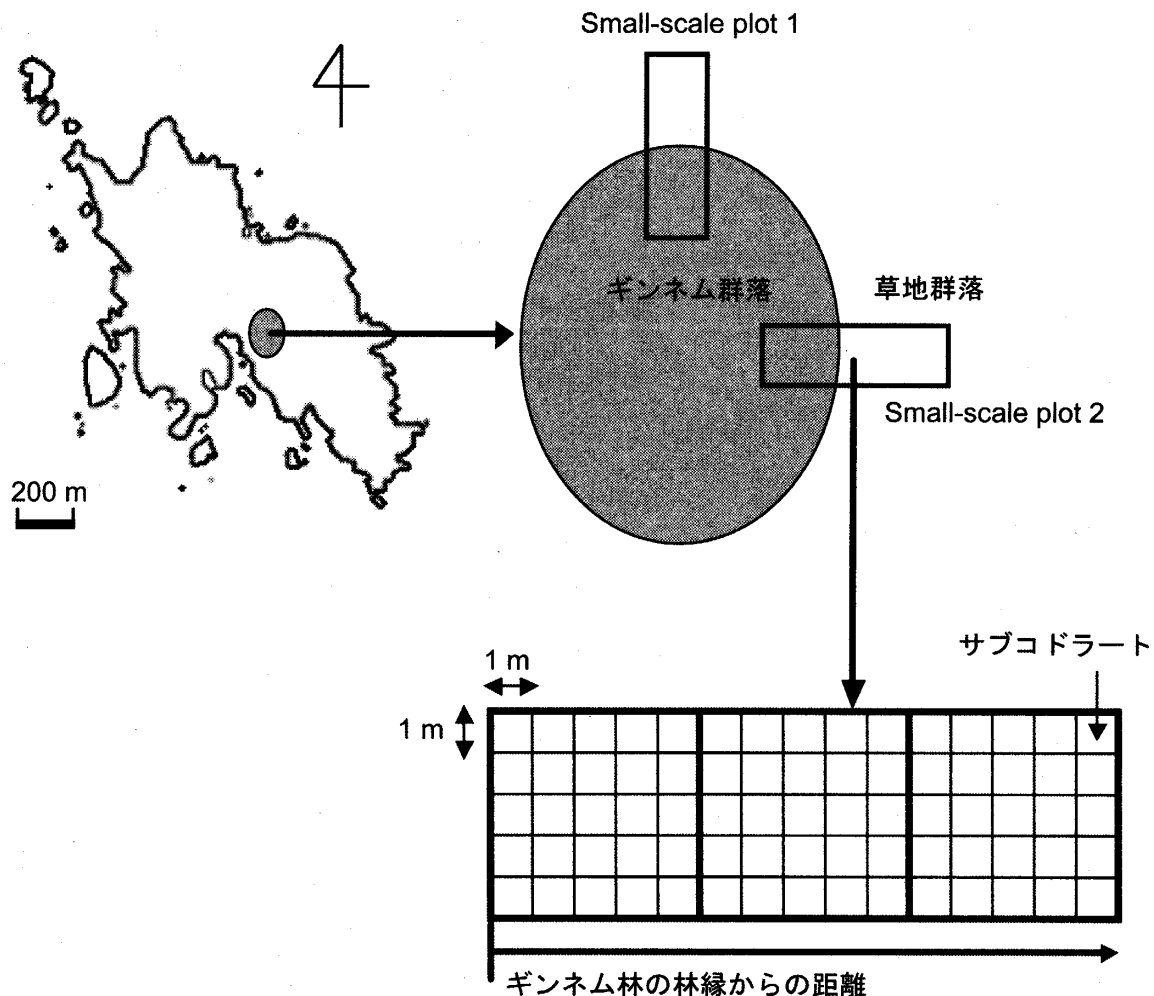


図1 媒島における Small-scale plot の位置とその構造

3. データ解析

全ての解析は、統計ソフト R2.2.0 (<http://www.r-project.org/>) を用いて行なった。地域的な空間スケールにおける、ギンネムと他種との出現パターンを明らかにするために、得られた調査区あたり出現種の在・不在データを用いて、Fisher の正確確率検定を行なった。ギンネムの出現と環境要因との関係を明らかにするために、調査区におけるギンネムの出現（在・不在）を目的変数、各環境要因（草丈、リター層の厚さ）を説明変数として、ロジスティック回帰分析を行なった。ロジスティック回帰分析は、注目する結果（本報告の場合ギンネムの出現）が、比率や2値データ（0 or 1、YES or NO）の形で得られるとき、

その結果を予測したり、結果にいたる要因を探索したりするのに適した手法である。地域的な空間スケールでは、ギンネムの種子供給源からの距離を定量的に評価することは困難であったため、説明変数に含めなかった。

局所的な空間スケールにおいて、異なるサイズのギンネム（成木、稚樹、実生）の間の出現パターンを明らかにするために、サブコドラートあたりの各サイズのギンネム個体の在・不在データを用いて、Fisherの正確確率検定を行なった。

異なるサイズのギンネムと優占する草本種との出現パターンを明らかにするために、サブコドラートあたりの各サイズのギンネムと優占する草本種である2種のスズメノヒエ属（シマスズメノヒエ *Paspalum dilatatum* Poir. とスズメノコビエ *P. scrobiculatum* L.）とコウライシバ *Zoysia tenuifolia* Wild. の在・不在データを用いて、Fisherの正確確率検定を行なった。2種のスズメノヒエ属（シマスズメノヒエとスズメノコビエ）の被度を区別することが出来なかったため、ひとまとめとして扱った。

ギンネムの出現と環境要因との関係を明らかにするために、サブコドラートあたりのギンネムの出現（在・不在）を目的変数、3つの環境要因（草丈、リター層の厚さ、ギンネム群落からの距離）を説明変数として、ロジスティック回帰分析を行なった。最もギンネム群落に近い5つのsub-plotから順に1、2、3...15という値をとるダミー変数を与え、これをギンネム群落からの距離と定義した。

Ⅲ. 結果

1. 地域的な空間スケールにおけるギンネムの出現パターン

94箇所における植生調査の結果、同定できなかった3種を含む72種の維管束植物が出現した（畑ほか、2003）。ギンネムが出現した調査区数（Large-scale plot）は、8調査区であった。ギンネムが出現したLarge-scale plotの分布は、島中央部に集中しており（図2）、この付近にはヤギ排除以前にギンネムの群落が存在していたことが報告されている（清水、1993）。ギンネムの出現とすべての他種の出現との間に有意な関係は見られなかった（すべてFisherの正確確率検定、 $p > 0.05$ ）。

リター層の厚さ、草丈を説明変数とするロジスティック回帰モデルでは、ギンネムの出現パターンを説明することはできなかった。全てのロジスティック回帰モデルにおいて、ギンネムの出現とLarge-scale plotのリター層の厚さ、草丈との間に有意な関係は見られなかった（表1）。

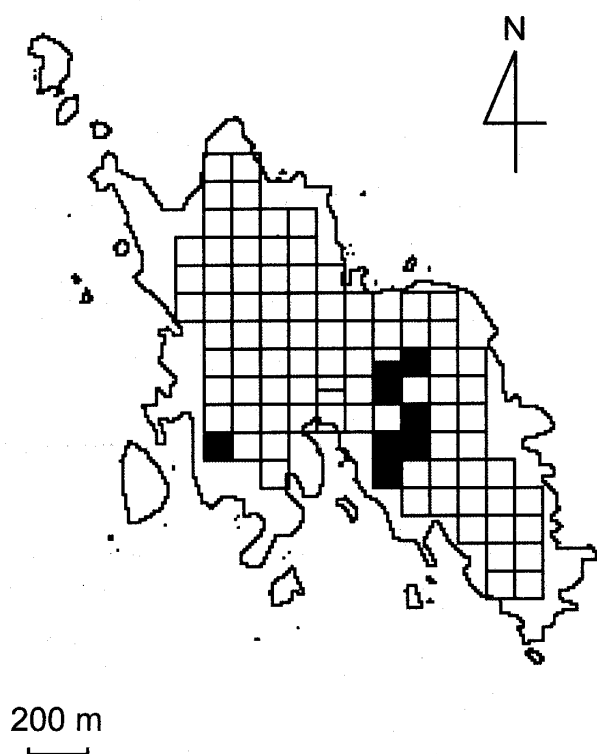


図2 Large-scale plotの調査に基づく媒島におけるギンネムの分布

黒塗りのメッシュがギンネムが出現した調査区を含むメッシュを示す。1つのメッシュ内に2つの群落が存在するメッシュは、メッシュ内で2箇所調査区を設置したメッシュを示す。

表1 Large-scale plotにおけるロジスティック回帰の結果

説明変数	回帰係数
リター層の厚さ	-0.17 n.s.
草丈	0.004 n.s.

各調査区におけるリター層の厚さ、草丈を説明変数、
ギンネムの有無を目的変数とする
n.s: not significant

2. 局所的な空間スケールにおけるギンネムの出現パターン

ギンネム群落の林縁部に設置した2つの調査区 (Small-scale plot) では、ギンネム以外の木本種は出現しなかった。Small-scale plot 1では、すべてのサブコドラートにおいて2種のスズメノヒエ属 (シマスズメノヒエとスズメノコビエ) が優占していた。一方で、Small-scale plot 2では、ギンネム群落側においてコウライシバが、草地側において2種のスズメノヒエ属 (シマスズメノヒエとスズメノコビエ) が優占していた。

2つのSmall-scale plotにおいて、2回の調査でギンネム成木、稚樹、実生は、それぞれが出現するサブコドラートに有意に偏って出現した（表2）。Small-scale plot 1において、全てのサイズにおいてギンネムの出現と優占種である2種のスズメノヒエ属との出現の間に有意な関係は見られなかった（表3a）。Small-scale plot 2において、ギンネムの稚樹、実生は、2種のスズメノヒエ属が出現しなかったサブコドラートに偏って出現した（表3b）。一方で、ギンネムの稚樹、実生は、コウライシバが出現したサブコドラートに偏って出現した。Small-scale plot 2において、コウライシバのみが出現したサブコドラート（24個）

表2 Small-scale plotにおける異なるサイズのギンネムの有無に対するFisherの正確確率検定の結果

2003年				2004年		
(a) Small-scale plot 1						
	成木	稚樹	実生	成木	稚樹	実生
成木		+++	+++		+++	+++
稚樹			+++			+++
実生						
(b) Small-scale plot 2						
	成木	稚樹	実生	成木	稚樹	実生
成木		n.s.	n.s.		n.s.	n.s.
稚樹			+++			+++
実生						

＋はそれぞれの対が有意に同じ場所に偏って出現したことを意味する
 +++: $p < 0.001$, n.s.: not significant

表3 Small-scale plotにおける異なるサイズのギンネムと優占する草本種の有無に対するFisherの正確確率検定の結果

2003年				2004年		
(a) Small-scale plot 1						
	ギンネム			ギンネム		
	成木	稚樹	実生	成木	稚樹	実生
スズメノヒエ属	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
(b) Small-scale plot 2						
	ギンネム			ギンネム		
	成木	稚樹	実生	成木	稚樹	実生
スズメノヒエ属	n.s.	--	---	n.s.	-	---
コウライシバ	n.s.	n.s.	+++	n.s.	+++	+++

＋はそれぞれの対が有意に同じ場所に偏って出現したことを、－は偏って出現しなかったことを意味する

+++ or ---: $p < 0.001$, --: $p < 0.01$, -: $p < 0.05$, n.s.: not significant

とスズメノヒエ属の2種のみが出現したサブコドラート（13個）の草丈を比較したところ、スズメノヒエ属の2種のみが出現したサブコドラートのほうが有意に大きかった（Mann-WhitneyのU-test、 $p < 0.001$ ）

Small-scale plot 1では、2003年9月の調査において、全てのサイズにおいてギンネムと出現と林縁部からの距離と間に有意な負の関係が見られた（表4a）。2004年6月において、ギンネムの稚樹、実生と林縁部からの距離と間に有意な負の関係が見られた。2回の調査において、ギンネムの稚樹、実生の出現とリター層の厚さとの間に有意な負の関係が見られた。

Small-scale plot 2では、2回の調査において、ギンネムの稚樹、実生の出現と林縁部からの距離と間に有意な正の関係が見られた（表4b）。ギンネムの成木の出現とリター層の厚さ、草丈との間に有意な関係は見られなかった。2回の調査において、ギンネムの稚樹、実生の出現とリター層の厚さ、草丈との間に有意な負の関係が見られた。

表4 Small-scale plotにおけるロジスティック回帰の結果

		2003年		2004年	
(a) Small-scale plot 1		回帰係数		回帰係数	
成木	リター層の厚さ	-0.38	*	-0.38	*
	草丈	-0.03	n.s.	-0.03	n.s.
	林縁からの距離	-0.25	**	-0.25	**
稚樹	リター層の厚さ	-0.39	**	-0.27	*
	草丈	0.04	n.s.	-0.14	**
	林縁からの距離	-1.02	**	-0.23	**
実生	リター層の厚さ	-0.70	**	-0.30	*
	草丈	-0.02	n.s.	-0.05	*
	林縁からの距離	-0.88	**	-0.23	**
(b) Small-scale plot 2		回帰係数		回帰係数	
成木	リター層の厚さ	-0.09	n.s.	0.09	n.s.
	草丈	-0.01	n.s.	0.00	n.s.
	林縁からの距離	-0.16	n.s.	-0.04	n.s.
稚樹	リター層の厚さ	-0.49	**	-0.60	***
	草丈	-0.14	**	-0.11	***
	林縁からの距離	-0.46	***	-0.04	***
実生	リター層の厚さ	-1.41	***	-1.11	***
	草丈	-0.39	***	-0.27	***
	林縁からの距離	-0.77	***	-0.69	***

各サブコドラートにおけるリター層の厚さ、草丈、ギンネム群落の林縁からの距離を説明変数、ギンネムの有無を目的変数とする

***: $p < 0.001$, **: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$, n.s.: not significant

IV. 考察

2002年におけるギンネムの分布はヤギ排除前に存在したギンネムが優占する林分の分布(清水, 1993)とおおよそ一致した。1990年において、島北東部における調査では、ギンネムの親個体は一部の地域においてしか出現せず、その場所においてもギンネムの実生はほとんど出現しなかった(清水、私信)。これは、ギンネムはヤギの嗜好性が高く、ヤギ排除前には、強い食圧がかかっていたためであると考えられる。2002年において、ギンネムが優占する林分におけるギンネムの大部分は、胸高直径5cm以下であった(畑、未発表)。これは、2002年に存在したギンネムの大部分が、ヤギ排除前に存在したギンネムの親木から散布された種子に由来することを示唆し、清水(2003)の考察とも一致する。ノヤギ排除後における媒島の土壌サンプルのデータによると、ギンネムが存在しない群落の土壌においてギンネムの種子は、まったく存在せず(Weerasinghe、私信)、これは、他の群落へのギンネムの種子散布およびその後の発芽の可能性が低いことを示唆する。Large-scale plotにおいてギンネムの出現と、他種の出現、草丈、リター層の厚さとの間に関係がなかったことは、島全体のような大きな空間スケールにおけるギンネムの出現パターンは、種子散布後の定着の阻害というよりむしろ、種子散布の制限によって決定されたことを示唆する。

一方で、2つのSmall-scale plotにおける結果は、局所的な空間スケールにおけるギンネムの出現パターンは、種子散布と林床植生の両方によって制限されたことを示した。Small-scale plotに存在するギンネムには、鞘跡などの種子生産の証拠が観察された。そのため、樹高1.3m以上のギンネムの大部分は、繁殖可能な個体であると考えられる。また、small-scale plot 2において、稚樹の大部分にも、鞘跡などの種子生産が存在したことが観察されている。異なるサイズにおけるギンネムの出現の間での正の関係(表2)は、種子散布の制限によって親木の周辺に種子が散布された結果であると考えられる。small-scale plot 2において、ギンネムの成木の出現と稚樹、実生の出現との間に有意な関係が見られなかったのは、ギンネムの成木が出現したサブコドラートが非常に少なかったことが原因であると考えられる。

林床植生の群集構造、種組成も、ギンネムの出現パターンに影響した。局所的な空間スケールにおける、ギンネムの出現とリター層の厚さとの負の関係(表4)は、リターの蓄積が、種子の発芽、実生の生残と成長の抑制によってギンネムの新たな加入を妨げる可能性を示唆する。一方、ギンネムの稚樹、実生の出現と草本種の草丈の関係における2つのSmall-scale plotにおける異なる結果は、優占する草本種の違いによるかもしれない。ギンネムの実生は、強く被陰された環境では生存できない(NRC, 1984)ため、林床の草本種

との光などをめぐる競争が存在する場所では定着できないかもしれない。スズメノヒエ属が優占する草本群落における草丈はコウライシバが優占する草本群落のそれよりが高く、このような場所ではギンネムの定着がより妨げられる可能性が考えられる。

本報告では、ノヤギ排除後のギンネムの侵入過程について、異なる空間スケールにギンネムの出現パターンから説明した。ギンネムの出現パターンは、(1) 地域的なスケールにおいて、侵入される群集の特性というよりむしろギンネムの種子散布力によって制限される、(2) 局所的なスケールでは、種子散布だけでなく、優占する草本群落の構造、種組成やリターの堆積量によっても制限されると結論できる。

現在、媒島では、ギンネムは、残存林への侵入はほとんど見られない。しかしながら、ノヤギ排除後成立したと考えられる草地群落が広く分布している（畑ほか、2003）。これらの草地群落は、潜在的にギンネムが侵入する可能性が高く、また、台風などによってギンネムの種子が偶発的に長距離散布される可能性もある（清水、2003）。現在媒島のギンネム林分の林床では、他の木本種の実生はほとんど存在せず（畑、未発表）、これはギンネムによる在来種の種子の発芽、実生の成長の抑制が原因かもしれない（畑・可知、2004）。そのため、この草地群落にギンネム林分が形成されると、その場所には在来木本種の定着が困難となることが予想され、これは、在来植生を回復する上で大きな障害となると考えられる。そのため、聶島列島に存在するギンネムには、駆除を含めた何らかの対策を講じる必要があると考えられる。

謝辞

本研究で実施した野外調査は、科学研究費補助金 基盤研究(B)(2)「小笠原の島嶼生態系における植生回復過程に関する研究」（課題番：15370013、代表者：可知直毅）および東京都小笠原支庁の委託により（財）自然環境研究センターが実施した「小笠原国立公園植生回復調査」の一環として行なった。また、データ解析の一部は、環境省地球環境研究総合推進費による「小笠原諸島における侵略外来植物の影響メカニズムの解明とその管理手法に関する研究」（代表者：大河内 勇）のサブテーマとして行なった。

本研究を進めるにあたり、財団法人自然環境研究センター、小笠原総合事務所国有林課、環境省自然保護局南関東地区自然保護事務所、東京都総務局小笠原支庁土木課自然公園係、小笠原自然文化研究所の皆様には様々な便宜を図っていただいた。駒澤大学文学部の清水善和氏には、ノヤギ排除前の媒島におけるギンネム林の毎木調査のデータを見せていただいた。東京大学総合研究博物館のUdayani Rose Weerasinghe氏には、ノヤギ排除後の媒島における埋土種子のデータを見せていただいた。東京都立大学理学研究科の市川百合子、

中村亮二、野島彰洋、松本考史、渡邊謙太、茨城大学理工学研究科の清水静也、田中厚志、富松元、自然環境研究センターの山本保々の各氏には現地調査の手伝いをしていただいた。山本保々氏には、出現種の同定をしていただいた。以上の方々にここに深く御礼申し上げます。

文 献

- Davies, K. F., Chesson, P., Harrison, S., Inouye, B. D., Melbourne, B. A. and Rice, K. J. (2005): Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native-exotic diversity relationship. *Ecology*, Vol. 86, pp 1602-1610.
- Hamilton, M. A., Murray, B. R., Cadotte, M. W., Hose, G. C., Baker, A. C., Harris, C. J. and Licari, D. (2005): Life-history correlates of plant invasiveness at regional and continental scales. *Ecology Letters*, Vol. 8, pp 1066-1074.
- 畑憲治・可知直毅・市河三英 (2003) : 小笠原諸島媒島におけるノヤギ排除後の植生変化. 小笠原研究年報、Vol. 26, pp. 39-48.
- 畑憲治・可知直毅 (2004) : 在来木本種ヒメツバキの定着に対する外来木本種ギンネムの影響. 小笠原研究年報、Vol. 27, pp. 75-85.
- Herben, T., Mandak, B., Bimova, K. and Munzbergova, Z. (2004): Invasibility and species richness of a community: a neutral model and a survey of published data. *Ecology*, Vol. 85, pp 3223-3233.
- 木村允 (1983) : 小笠原父島のギンネム林の動態. 「小笠原諸島におけるギンネム林と在来植生との遷移関係の解明」研究成果報告書, 文部省科学研究費補助金総合研究A.
- Levine, J. M. and D'Antonio, C. M. (1999): Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*, Vol. 87, pp 15-26.
- National Research Council (NRC) (1984): *Leucaena: Promising Forage and Tree Crop for the Tropics*. 2nd ed., Washington, D.C., National Academy Press. p. 100.
- 日本野生生物研究センター (1992) : 「小笠原諸島における山羊の異常繁殖による動植物への被害緊急調査報告書」、日本野生生物研究センター 東京.
- 清水善和 (1993) : 小笠原諸島聳島列島の植生－モクタチバナ型低木林の生態と野生化ヤギの食害による森林の後退現象. 駒沢地理、第29号、pp. 9-58.
- 清水善和 (2003) : 媒島来訪－ノヤギ排除後の植生変化と植生回復上の問題点. 小笠原研究年報、Vol. 26, pp. 49-60.
- 鈴木美津子・山村靖夫・須藤慎平・木村和喜夫・本間暁・高橋壮直・石田厚・中野隆志

畑・可知・市河：ノヤギが排除された媒島における外来木本種ギンネムの侵入過程

(2001)：小笠原諸島父島の二次林における外来樹種ギンネムの動態. 小笠原研究年報、Vol. 24, pp. 41-52.

山村靖夫・藤田和美・須藤慎平・木村和喜夫・本間暁・高橋壮直・石田厚・中野隆志・船越眞樹・木村允（2000）：小笠原におけるギンネム林の更新. 保全生態学研究、Vol.4, pp.152-166.

山村靖夫（2002）：ギンネム（ギンゴウカン）. 日本生態学会（編）『外来種ハンドブック』地人書館、pp. 206. 東京.

吉田圭一郎・岡 秀一（2000）：小笠原諸島母島においてギンネムの生物学的侵入が二次植生の遷移と種多様性に与える影響. 日本生態学会誌、Vol. 50, pp. 111-119.