

熱帯樹種の造林特性（26）

川又由行

オーストラリア産アカシア類（1）

1. はじめに

世界中には1,200～1,300種のアカシア属が分布し (Doran and Turnbull 1997), その内の900種以上が豪州原産である (Maslin and Mc Donald 1992)。アカシアはサハラ地帯を中心に生育するアフリカ産の二状複葉タイプと、豪州大陸を主に分布する葉状茎タイプに大きく2分類できる。アカシアは分布範囲も広く、多数の種を有する。しかし、現在の植物分類は形態学的な区分を基準としているため、正確な種数を把握するには至っていない。また、他の種と交配できないことを基準とした生物学的種の分類も進んではいない。アカシアはマメ科アカシア属であるが、その語源はギリシャ語の *Akis* 「鋭い、有棘」の意味から生まれた (Lebler 1981)。豪州ではアカシアは、黄金色の花を咲かせることからゴールデン・ワトル (Golden Wattle) と呼ばれる国花である (図1)。したがって、豪州の国章として、アカシアを中央に配置し、その両脇に豪州を代表する動物、エミューとカンガルーを描いている。このワットルとは、初期の移民時代にアカシアを建築材として塀 (Walls) や住居 (dwellings) に用いたことから、両者の合成語で wattling が wattle に変化したことが起源である (Lebler 1981)。豪州に分布するアカシアを「豪州産アカシア」と本文では記述する。

豪州はその国土面積の約1/3が年間雨量200mm以下の乾燥地域であるが、一方、北東部には年間雨量が3,000mmを越える多雨林地域も存在する。また、大陸南部 (WAの南西部, SA, VIC, NSWの南西部) は地中海性気候で冬雨林地帯であるため、WA南西部に分布するアカシアは硬葉タイプが多い (図2参照)。こうした幾多の環境下に生育するアカシアは、樹高形態も0.3mの低木 (*A. baueri*) から48mの高木 (*A. bakeri*) まで様々である。さらに、アカシアの寿命は10年未満の短命樹種も多いが、100年以上も生育する樹種 (*A. melanoxylon*, *A. aulocarpa*, *A. harpophylla*, *A. aneura*) もある (New 1984)。しかし、QLD南東部やNSW北部の多雨林地帯では *A. melanoxylon* は10年ほどで他の植生に遷移するため、亜熱帯の環境下では先駆種として役割を果たしていると考えられている。アカシアで最も広い分布範囲の種は *A. ligulata* で乾燥地を中心に生育するが、7年間で約2.5mと低木で成長も遅く、耐火性もなく短命で蟻の食害も受けやすい。それだけに同種は繁殖率に優れ、広範囲に分布する。次に分布範囲が広い種は、*A. victoriae* と *A. anuera* で、両種とも飼料木や食糧として用いられている (後述の飼料木

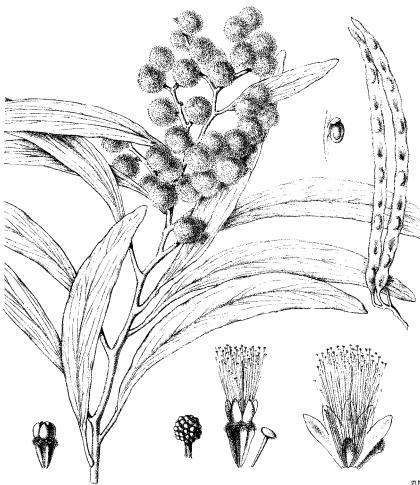


図 1 オーストラリアの国花 Golden Wattle (*A. pyrenantha*) (The Forest Flora of New South Weles より)

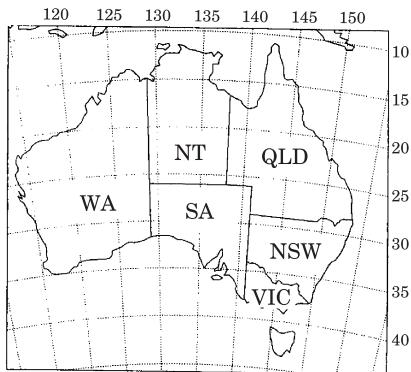


図 2 オーストラリアの州名

いる。しかし、アカシアは極めて特殊な環境下で生育していたと考えられ (Muller 1981), 山間部などのポケット状に残った多雨林樹種の中からアカシア種に進化したとの学説が現在では有力である (Kershaw 1991)。

大陸移動の過程で、豪州産アカシアが乾燥と低温に適応して葉柄を葉状茎に進化させた (Boland 1986)。主な葉状茎アカシアは種子の発芽後の数週間まで二状複葉の形態を

や食糧の項を参照)。豪州産アカシアはアフリカ産アカシアと比べ、用途の幅が広いのが特徴である。途上国ではアグロフォレストリーなどに薪炭材の生産や丸太、製材、パルプ材、タンニンの生産、香料、治山治水、土壤改良木など多目的樹種として利用され、生物多様性保全の観点からも大いに注目されている。加えて、東南アジアでは *A. mangium* と *A. aulococarpa* のハイブリット種を育成し建材等に活用されている。

2. アカシアの植物地理学とその分類

アカシアも含めたすべての豪州植物相の起源は湿潤熱帯といわれているが、白亜紀に豪州大陸は南極と共にゴンドワナ大陸から分離したため、植物も独自の進化を遂げた (Groves 1994)。豪州産の植物は、乾燥と寒気に適応するために自ずと樹木形態を変化させざるを得なかった。もちろん、アカシアは豪州だけでなく他の大陸でも熱帯半乾燥地を中心に生育しているが、豪州産アカシアは熱帯多雨林から温帶冬雨林まで幅広く分布している。豪州でこのアカシアの化石分析の結果、約 500 万年前の鮮新世の豪州化石からアカシアがユーカリとともに優占し始めたことが分かっているが、その以前の化石からは全くアカシアが発見されていないのは謎のままである。このことから植物分類学者の中には、豪州アカシアの多雨林起源説に疑問を抱いている人も

しているが、葉柄の葉状茎が発達すると二状複葉を落葉する（図3）。豪州産の二状複葉は *Botrycephalea* 亜属に類するが、これが葉状茎亜属のルーツとされ、二状複葉の進化は葉状茎の *Racemosea* 亜属を起源としている。これは季節変化の少ないギャップの下で先駆種がさらに進化したと考えられている（Pedley 1986）。すなわち、この葉状茎とは幹と葉の中間を支える葉柄であるが、いわば同化して“葉”に進化した。この葉状茎タイプのアカシアはインド洋のマダガスカルやマカレンス諸島及び太平洋上のニューカレドニア、ハワイなどの諸島で見られる。これは豪州大陸がインド洋と太平洋の一部の諸島と接していたため、葉状茎タイプのアカシアが残ったと考えられている。現在、地理的に豪州と分離するパプア・ニューギニアやインドネシアのワレス線の東部に、葉状茎のアカシアが分布するのは、約一万年前の氷河期に同じ大陸の植物相に属するためである。

また、Bell (1978) はアカシア種子を化学分析して種の分類を行った。この結果、多くのアフリカ産には神経毒を有することが分かり、これは動物に対する防御策であることを説明した。こうした種は一部のアフリカ産にもある。一方、豪州産アカシアは古いタイプで神経毒を有するアカシアが少ないことが分かった（第2報の Ky2 飼料木の項参照）。豪州産アカシアの特徴は何といっても葉状茎を有する樹種が多いことである。特に、*A. mangium* と *A. crassicarpa* などの多雨林産アカシアは、葉状茎の葉面積を大きくし、湿潤な多雨林に適応した。しかし、半乾燥地に分布する *A. holosericea* は、葉状茎の個葉の表面積の大きさは多雨林と変わらないが、個葉数を小さくし、葉の表面を薄い毛で覆い、強い日射を反射させるよう灰緑色に順応した。このようにアカシアは樹木形態を生育環境で変化させ、世界で最も分布範囲の広い木本属の一つとなったと考えられる。

3. アカシアの樹形形態

植物器官の中で、葉は二酸化炭素の吸収と水分を蒸散の機能を働かせる出入口であるため、環境の影響を受けやすい。乾燥した外気や強い日射の環境下では葉緑体を守るために、葉の細胞を重ねて厚くして硬質となり、葉面積を小さくして、冷却機能を高める必要がある。高い水ポテンシャルでは蒸散を増すため葉の断面積を高め水分を放出している。このような葉の形態は砂の付着や害虫防除の面からも役だった。この結果、豪州産の葉状茎は二状複葉と比べ高温と乾燥に適した進化形態である（Cambage 1924）。さ

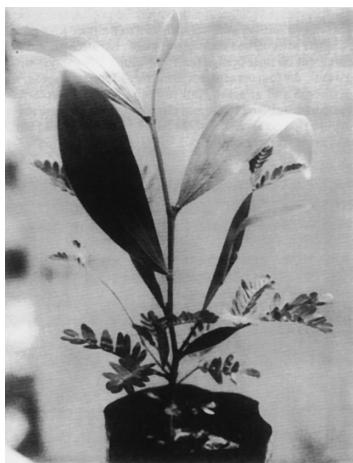


図 3 *A. mangium* の葉状茎と二状複葉

◎熱帯林業講座◎

らに、乾燥地では針のような細い葉状茎と多くの枝を持つ形態に進化している。一方、広い葉状茎は枝が少なく湿潤熱帯で生育する。つまり、葉状茎の幅と枝数との間には、ある種の関係が成り立っている。

豪州にも二状複葉タイプのアカシアも生育するが、多くは豪州東南部の湿潤で寒い地域に分布するため (Boland 1986), こうした防御策を必要としなかった。豪州産二状複葉の一部は、*A. pradoxa* と *A. pulchella* を除けば、アフリカ産と比較して、棘がなく、枝数も少ないとから、大型草食動物が生息していないためと推測されている (New 1984)。しかし、アフリカでは棘に關係なくアカシアの枝葉を食べる草食動物も多く、両者の関係には疑問が残る。

4. アカシアの生態・生理

世界で最も乾燥地の割合が多い豪州大陸は、国土の半分が年間雨量 300 mm 以下の地域で (Turbull 1997), ここには 108 種のアカシアが分布する (Maslin 1981)。アカシアは分布範囲も広大であるが、自然交配による近親交配を避けるため、近縁種は開花時期をずらしている。ポリネーターはハチや鳥類などで、それらの生活サイクルと開花期は一致している。また、多くのアカシア種子は表皮が硬質であるために埋土種子となるが、乾燥地では火災の発生や発芽が促進される。こうした乾燥地に生育するアカシアは、草原における火災により成り立っている。乾性植生の特徴は、火災で植生遷移する火災生態系であり、日本の森林とは全く異なる生態系である。特に、豪州の地中海性気候条件下では、火災後にアカシアが発芽して若返り、ついでユーカリ林へと植生遷移するのが普通である。また、数種のアカシアは火災後崩芽更新する。VIC, NSW などの州政府では防虫予防等のために定期的に森林火災を発生させ森林の健全な管理を図っている。こうした地域では火災生態学の上から森林火災が不可欠である。

多雨林地域に分布する木本植物は乾期に成長することはまれであるが、内陸部に生育する樹種は、一雨でも降ると成長を開始する。乾性アカシア種は葉の含有窒素量が多雨林種と比べて高く、乾燥下でも葉の水ボテンシャルも高い状態を保持し光合成速度を促進させる。一般的に乾性のアカシアとユーカリは、多雨林種と比べて葉重に対する面積の比率が低く（葉が厚い）、単位葉面積当たりの光合成速度は高くなる傾向にある（平均 $>13 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ ）。一方、多雨林産アカシアは乾性アカシアと比べ、単位面積あたりの光合成速度は低い（平均 $10-13 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ ）が、単木あたりでは、葉面積が大きいために、光合成生産は多くなる。また、乾性アカシアの水利用効率（純光合成速度/蒸散量）は多雨林産よりも高く、その効率範囲も樹種間で差が大きいのが特徴である。また、菌根の活着している植物は無いものよりも光合成速度が大きい (Allen 1981 a 1984 a)。乾燥地の土壤は窒素分が不足しているため、マメ科植物に共生する根粒菌は空気中の窒素から窒素固定を図り、アンモニアに還元する。窒素を体内に取り込むと落葉落枝として周囲の群落に還元されいろいろな生物界がそれを利用する。一般的にはアカシアはユーカリ以上に乾燥地に適応し、ユーカリは河川域の湿潤な地域に分布する (Turnbull

1997)。

5. 森林タイプ別のアカシア類の特徴

1) 密閉林

豪州東部地帯とタスマニア島 (QLD, NSW, TA), そして WA の南東部に閉鎖林が広がる。この地域は樹冠被覆率が 70% 以上の密閉林で年間雨量が、1,200–2,500 mm を有する。30 メートル以上の高木林で多種多様な樹種から森林が構成されている。ここには *A. aulacocarpa*, *A. bakeri*, *A. cincinnata*, *A. fasciculifera*, *A. hyلونoma*, *A. mangium*, *A. melanoxylon* などのアカシアが生育する (Turnbull 1997)。

2) オープン林

高木オープン林と低木オープン林の 2 つに区分できる (Turnbull 1997)。覆率は両区分とも 30–70% の範囲である。高木オープン林は年間雨量 1,000–1,500 mm で樹高 20 メートル以上の樹木で構成する。低木オープン林は年間雨量が 400–1,000 mm の地域に樹高が 2 メートル以上の森林で構成されている。一般的に高木林は土壤栄養素が高い地域では *Eucalyptus* 属が優占し、下層林に *A. dealbata*, *A. melanoxylon* 等のアカシアが生育する。*E. grandis* と *E. saligna* などのオープン林では火災に耐性がなく、一時期にアカシア林に優占した後、ユーカリ林に遷移する。*A. harpophylla* は比較的土壤の栄養素に富んだ QLD 南東部の粘土質に生育する。QLD と NT の熱帯乾燥地域では *A. aneura* と *A. shirleyi* が砂地に生育する。*A. cambagei* と *A. argyrodendrom* も同様な地域に生育するが、年間雨量が 450–650 mm の限られた地区で生育する。他国のオープン林と比較して植生遷移が非常に早いのが特徴である (Ovington and Pryor 1983)。

3) ウッドランド

豪州の南東部から東北部の広範囲 (QLD と NSW の内陸, WA と NT) にかけて、アカシアとユーカリのウッドランドが分布する。ここは被覆率が 10–30% であり、年間雨量が 400–1,000 mm の地域に *Allocasuarina*, *Callitris*, *Casuarina*, *Melaleuca* の属の樹木もこの地域に分布する。豪州北部の年間雨量 600 mm を越えるウッドランド地域にはユーカリが優占するが、400 mm 前後の乾燥地域でも、土壤栄養素に富む河川流域にはユーカリ林が生育している。しかし、600 mm の雨量以下ではアカシアが分布する。また、豪州東部の低木ウッドランドには *A. cambagei*, *A. excelsa*, *A. harpophylla*, *A. pendula* などのアカシアが生育する。一方、WA の北西部砂地にアカシアやユーカリの低木が草本類 (*Triodia* spp) とともに生育する。こうした地域は頻繁に火災が発生するが、この地域のユーカリ群落は耐火性に優れ、下層木のアカシアは火災で種子発芽や萌芽更新する階層群落が成り立っている。*A. aneura* は亜熱帯の乾燥・半乾燥地の低木ウッドランドで生育するが、北部の熱帯地域では *A. coriacea*, *A. cowleane*, *A. holosericea* が分布する。

4) 草地・灌木林

主にアカシアとユーカリが優占するが、*Chenopodiaceae* も生育する平均樹高 2 m 前

◎熱帯林業講座◎

後の地域を指す。また、地域的には *Banksia* と *Grevillea*, *Atriplex*, *Bassia*, *Maireana* の属も生育する。豪州の砂漠地に生育する *A. aneura* はウッドランドの生態と密接に関連しているが、被覆率が 10-30% で、年間雨量 150-200 mm の地域に見ることができる。土壤は北部の酸性土壤から南部のアルカリ土壤まで広がるが、一部には塩性土壤もあり、土壤タイプは様々である。WA では *A. grasbyi*, *A. linophylla*, *A. ramulosa*, *A. sclerosperma* の植生が見られるが、地形や土壤条件で植生タイプも異なる。東部内陸部のシンプソン砂漠には *A. cambagei* も分布するが、北部の NSW では *A. ligulata*, *A. tetragonophylla* が生育する。他のアカシアの高木優占樹種は *A. brachystachya*, *A. holosericea*, *A. kempeana*, *A. papyrocarpa*, *A. pendula*, *A. victoriae*, *A. xiphophylla* である。*A. aneura* は豪州で最も重要な飼料灌木であるが、これは分布範囲が広大であることが挙げられる。

〔参考文献〕 Allen, M.F., MacMahon, J.A. and Andersen, D.C. (1984 b) Reestablishment of endogonaceae on mount St Helens : Survival of residuals. *Mycologia*, 76, 1031-8. Allen, M.F. Sexton, J.C., Moore, T. S. Jr and Christensen, M. (1981 a) Influence of phosphate source on vesicular-arbuscular mycorrhizae of *Bouteloua gracilllis*. *New phytologist*, 87, 687-94. Bell, E.A (1978) Biochemical evidence of a former link between Australia and the Mascarene islands, *Nature*, 273 : 295-296. Boland, D.J. (1986) Selection of species and provenances for tree introduction. In *Multipurpose Australian Trees and Shrubs : Lesser-known Species for Fuelwood and Agroforestry*, (Turnbull, J.W., Ed). ACIAR Monograph No. 1. ACIAR : Canberra. Cambage, R.H. (1924) The evolution of the genus *Acacia*. *Proc. Pan-Pac. Sci. Congr.* 1 : 297-307. Groves, R.H. (1994) *Australian Vegetation*. 2nd ed. Cambridge University Press : Melbourne. Kershaw, A.P. (1991) The history of rainforest in Australia-evidence from pollen. Lebler, Beryle A. (1981) Wilder flowers of South-eastern Queensland, volume 2. Queensland department of primary industries, Queensland department of primary industries miscellaneous publication, Brisbane. Maslin, B.R. and McDonald, M.W. (1992) *Acacia thomsonii* (Leguminosae : Mimosoideae : Acacia section Juliflorae) a new species from the tropical dry zone of Australia. *Nuytsia*, 10 : 443-449. Muller, J. (1981) 'Fossil pollen of extant angiosperms' *Botanical Review (Lancaster)*, 47. pp. 1-142. New, T.R. (1984) *A Biology of Acacias*. Oxford University Press : Melbourne. Ovington, J.D. and Pryor, L.D. (1983) Temperate broadleaved evergreen forests of Australia. P73-101 Ovington ed. Amsterdam : Elsevier. Pedley, L. (1986) Derivation and dispersal of *Acacia* (Leguminosae), with particular reference to Australia, the recognition of *Senegalalia* and *Racosperma*. *Linnean society* 92, 219-54. Turnbull, F.W. (1997) *Australian vegetation, Australian trees and shrubs : species for land rehabilitation and farm planting in the tropics*, ACIAR Monograph No. 24, Canberra.