

## 論 文

## アイソザイム変異によるヒバの伏条繁殖クランプの出現と更新パターンの検討

橋本良二<sup>\*1</sup>・山口礼子<sup>2,3</sup>・佐藤典生<sup>2,4</sup>

橋本良二・山口礼子・佐藤典生：アイソザイム変異によるヒバの伏条繁殖クランプの出現と更新パターンの検討 日林誌 81:169~177, 1999 岩手県鶯宿地方のミズナラ-ヒバ林におけるヒバ稚樹の伏条繁殖クランプの出現状態とその更新パターンについて、アイソザイム変異をもとに検討した。変異分析は5酵素種6遺伝子座によりなされ、全サンプルを通じて66種類のMLG (multilocus genotype)を得た。尾根部の稚樹のMLGグループでは、同一MLGの稚樹がランダム分布するグループと集中分布するグループがあった。斜面部では、同一MLGの稚樹が集中分布するグループがほとんどすべてであり、伏条繁殖クランプが分布の単位になっていると考えた。斜面部の立木についても、同一MLGの立木が数本ずつまとまって分布するグループが多かった。しかし、同一MLGの立木と稚樹の間には、明らかな分布重なり合いは認められなかった。これらの結果から、斜面部林分でのヒバの更新には伏条繁殖クランプが大きく関与したことは明らかで、更新過程ではクランプ内のごく小数の稚樹が立木へと成長し残りはすべて枯死するパターンが多かったと考えた。

キーワード：アイソザイム分析, 更新パターン, ヒバ稚樹, 伏条繁殖クランプ

Hashimoto, R., Yamaguchi, R., and Satou, N.: Studies on occurrence of layering clumps and regeneration pattern of *Thujaopsis dolabrata* var. *hondai* by isozyme variations. J. Jpn. For. Soc. 81: 169~177, 1999 Occurrence of layering clumps and regeneration pattern of hiba (*Thujaopsis dolabrata* var. *hondai*) in a *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* and *T. dolabrata* var. *hondai* forest was investigated on the basis of isozyme variations. Six isozyme loci encoding five enzyme systems were used to obtain a total of 66 multilocus genotypes (MLG) throughout the whole samples of saplings and stand trees. The distributional pattern of saplings or stand trees in each MLG group was analyzed. In the ridge site, a part of the MLG groups showed random distribution while the remaining groups exhibited aggregated distribution. In the slope site, almost all MLG groups showed aggregated distribution which suggests that layering clumps exist as distributional unit. A number of MLG groups of stand trees in the slope site also manifested aggregated distribution. However, the distributional overlap between saplings and stand trees of the same MLG was unclear. It is certain that layering clumps had contributed to the regeneration of hiba in the stand. In such layering clumps, a small number of saplings would have developed into stand trees and the remaining usually would withered and died.

Key words: isozyme analysis, layering clump, regeneration pattern, *Thujaopsis* sapling

## I. はじめに

ヒノキアスナロ (*Thujaopsis dolabrata* Sieb. et Zucc. var. *hondai* Makino) は、わが国の林業分野では昔からヒバと呼ばれている。青森営林局管内の森林植生を精査した村井 (1951) は、ヒバ-ネズコ群叢の分類細別のなかで、ヒバあるいはヒバとネズコがブナ-ミズナラ林に混入する林分が津軽・下北半島や奥羽山脈周辺を中心に最も広く分布するとしている。このタイプの林分では、林床にヒバ稚樹が多数見られるのが普通であり (杉田, 1993b; Hashimoto and Shirahata, 1995), ヒバの天然更新の適地が多いとしている。

ヒバでは、小径木や稚樹の下枝がしばしば下垂あるいは匍匐し、枝の接地部分や埋土部分から発根する。これらの枝 (伏条) は、しばしば栄養的に独立する (伏条稚樹)。ヒバ稚樹が群生するところでは、かなりの稚樹がこのような伏条繁殖によってもたらされていると考えられている

(藤島, 1926; 山内, 1936; 内海ら, 1996)。林床の稚樹のうち伏条稚樹がどれくらいを占め、それらが更新にどう関与するかは、ヒバ林を取り扱ううえで重要である。

伏条稚樹であるかどうかは、地下部の連繋状態で確かめることができる (糸屋, 1989; 橋本・石井, 1990)。しかし、古い伏条稚樹では、地下部が腐朽し親稚樹との連繋が断たれるため、伏条稚樹と判断できなくなってしまう。他方、実生稚樹においても、匍匐するようになると、埋土幹からの発根にともない本来の根系を脱落により失ってしまう、実生稚樹と判断できない場合が出てくる (藤島, 1926)。近年、アイソザイムの遺伝変異の面から、樹木個体群の栄養繁殖について研究がなされている (北村ら, 1992; 平ら, 1993)。ある一つの親稚樹のもとで起こる伏条繁殖は、単一クローンで構成される稚樹クランプ (伏条繁殖クランプ) をつくる。このことから、あるプロット内に分布する全稚樹のアイソザイム変異を解析することにより、伏条繁殖がどこでどの程度起こったのかを知ることが

\* 連絡・別刷請求先 (Corresponding author)

<sup>1</sup> 岩手大学農学部 (020-8550 盛岡市上田 3-18-8)

Faculty of Agriculture, Iwate University, 3-18-8 Ueda, Morioka 020-8550, Japan.

<sup>2</sup> 岩手大学農学研究科 Grad. School of Agric. Sci., Iwate Univ., Morioka 020-8550

<sup>3</sup> 現勤務先: (株)ネクサス NEXUS Inc., Morioka 020-0885

<sup>4</sup> 現勤務先: 山形県西村山農林事務所 Nishimurayama Agri. For. Off., Yamagata Pref., Nishimurayama 991-0003

できるし、伏条繁殖クランプの出現状態についてもおおよそ検討できる。アイソザイム変異を用いた解析方法は、アイソザイムマーカーのほとんどが共優性マーカーであり、分析も容易であるため、クローン判別の一つの方法として有効である。

ヒバの伏条繁殖には、斜面における積雪の物理的作用が関与していると古くから指摘されている（高村, 1935; 山内, 1936）。実際、長い伏条が斜面部でよく見られることから、伏条繁殖は尾根部に比べ斜面部で活発に起きていると予想される。これに対し、ヒバの芽生えは尾根部で数多く発生し長く生存することは確かである（山口ら, 1996）、古くから実生稚樹は尾根部で相対的に多いと考えられている（藤島, 1926; 山内, 1936）。このように、稚樹をもたらす繁殖様式は、場所により大きく異なっている可能性がある。

伏条繁殖クランプが攪乱にともないどのような成長反応を示すかについては、不明な点が多い。あるクランプから数本以上の立木が生じる場合もあれば、まったく生じない場合もあるであろう。また、あるクランプで一部の稚樹が立木へと成長するとして、他の稚樹はすべて枯死する場合もあれば、引き続き稚樹として残る場合も考えられる。

本研究の目的は、アイソザイム変異を用いたクローン判別の手法により、ヒバ稚樹の伏条繁殖クランプの出現状態と伏条繁殖クランプによる更新パターンについて検討する点にある。岩手県鶯宿地方のミズナラ-ヒバ天然生林の尾根部と斜面部に生育するヒバ稚樹を対象として、同一遺伝子型をもつ稚樹の分布より伏条繁殖クランプの出現状態について検討し、場所による繁殖様式のちがいを考察した。さらに、斜面部において、同一遺伝子型をもつ立木の分布状態や同一遺伝子型をもつ立木と稚樹との分布重なり合いを調べ、伏条繁殖クランプによる更新パターンについて考察した。

## II. 調査および実験方法

### 1. 調査方法

#### 1) 調査地

調査地は、盛岡市の西約40 km、雫石盆地から奥羽山脈への移行帯に位置し、鶯宿川の支流赤沢川の上流域にあたり、岩手大学農学部附属御明神演習林の所管となっている（図-1）。調査地の標高は360~400 mで、調査地から約5 km離れた演習林庁舎前（標高240 m）での1977年から1985年の気象観測結果によると、年平均気温9.2°C、年平均降水量1,662 mmであり、暖かさの示数79°C・月、寒さの示数-25°C・月であった。調査地の最深積雪深は、1991年から1996年の観測で70~120 cmであった。

調査地一帯の森林は、旧藩時代に厳重な管制下にあったとされているが、幕末から明治時代にかけて強度の伐採が行われたようである（杉田, 1993 a）。明治末に盛岡高等農林学校の演習林に編入され、以来大規模な伐採はないと見られるが、施業の沿革を伝える古い資料は残されていない。

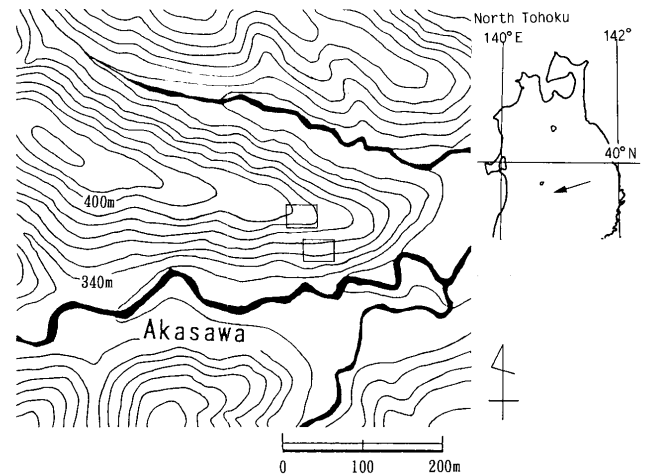


図-1. 調査地位置と調査区

Location of study site and study plots.

The two squares show location of Plots A and B, established in ridge and slope, respectively.

い。

#### 2) 立木と稚樹の調査

尾根部と斜面中部に調査区 A, B (40×30 m) を設けた（図-1）。調査区 A はほぼ平坦であり、調査区 B は斜面傾斜角 26°であった。調査区内の樹高 ( $h$ ) 2 m 以上の立木について、種名を記し胸高直径と樹高を測定した。ヒバでは、樹高 2 m 以上の枯死木についても同様の調査を行った。樹高 2 m 未満のものについては、ヒバのほかにヒメアオキやハイヌガヤなどがそれぞれ数カ所にまもって見られたが、1カ所当りの広がり方は 1 m<sup>2</sup> 以下であった。林床にはヒバの芽生えが観察されたが（山口ら, 1996）、本研究ではこれら芽生えを除く樹高 2 m 未満のものをヒバ稚樹とし調査の対象とした。

調査区 A, B の中央部に調査区 A-1 (12×12 m), B-1 (16×20 m) を設け、調査区内に分布するヒバ稚樹の地際位置を調べた。調査区 B では、調査区 B-1 をその中央に含むようにさらに調査区 B-2 (24×28 m) を設け、調査区内に分布するヒバ立木 ( $h \geq 4$  m) の地際位置を調べた。以上の調査は、1994年4月から1997年12月の期間に行い、並行して以下に述べる試料採取や分析などを行った。

### 2. 実験および解析方法

#### 1) 試料の採取と実験方法

アイソザイム分析の試料は、調査区 A-1, B-1 のすべての稚樹、調査区 B-2 のすべての立木 ( $h \geq 4$  m) から、1本当たり生重で約 10 g の当年生葉を成長休止期に採取した。採取した葉は、ビニール袋に入れ密封し、実験に供するまで -20°C の冷凍庫に保存した。

アイソザイム分析は、電気泳動法により行った。稚樹あるいは立木 1 サンプル当たり、約 100 mg を分析試料とした。試料を乳鉢に入れ液体窒素を注ぎ磨砕し、抽出用緩衝液（白石, 1987）1.2 ml とポリクラール AT 100 mg を加

えホモジネートし、粗抽出液を得た。粗抽出液は温度を1°Cに保ち15,000 rpmで40分間遠心分離し、上清液を電気泳動にかけた。電気泳動は、ポリアクリルアミドゲル(濃縮ゲル3.75%, 分離ゲル7.5%)を用いた垂直平板法を採用し、温度を4°Cに設定し12.3 mA/cm<sup>2</sup>の下で180分間行った。

分析した酵素は、アルコール脱水素酵素 (ADH), ソルビトール脱水素酵素 (SoDH), シキミ酸脱水素酵素 (ShDH), 6-ホスホグルコン酸脱水素酵素 (6 PGD), グルコース-6-リン酸脱水素酵素 (G 6 PD), グルタミン酸脱水素酵素 (GDH), ジアホラーゼ (DIA), パーオキシダーゼ (POD), テトラゾリウム酸化酵素 (TZO), ホスホグルコムターゼ (PGM), ロイシニアミノペプチターゼ (LAP) およびホスホグルコースイソメラーゼ (PGI) の12酵素種であった(表-2)。バンドの検出は、既往の方法(津村ら, 1990)にしたがった。

## 2) MLG グループ

全サンプル(試料葉を採取した稚樹と立木の全体)を通してバンドパターンに変異の認められる酵素種を探し出した。そして、遺伝子支配によると見られるバンドパターンから遺伝子座を推定し、遺伝子型を定めた。サンプル(1本の稚樹あるいは立木)ごとに、全推定遺伝子座を通じた遺伝子型の組み合わせを得た。この遺伝子型の組み合わせは、多数の遺伝子座における遺伝子型をセットにしたもので、Multilocus genotypeと呼ばれる(Okuizumi, 1993)。ここでは、これをMLGと表記し、同じMLGをもつ稚樹あるいは立木の集まりをMLGグループとし、それぞれのグループに識別番号(MLGC)を与えた。MLGグループの分布状態をもとに、伏条繁殖クランプの出現状況や伏条繁殖クランプによる更新パターンについて検討を行った。

同一MLGの稚樹がクランプを形成していたとしても、それが伏条繁殖クランプであるとは限らない。そこで、調査区B-1において同じMLGの稚樹からなるクランプのなかから大きさ数m<sup>2</sup>のものを任意に12個を選び、地下部の連繋状態を調べた。

## 3) MLGグループに関する解析

アイソザイム分析を行った調査区(A-1, B-1およびB-2)におけるMLGグループの出現密度( $d$ )および各MLGグループの稚樹数(または立木数)に関するSimpson指数( $C$ )とShannon-Wiener関数( $H'$ )を以下の式で求めた(伊藤・宮田, 1977)。 $C$ は優占グループへの集中性の尺度、 $H'$ はグループ間での均等性の尺度である。ここで、 $S$ は出現するMLGグループ数、 $N$ は総稚樹数(または総立木数)である。 $n_i$ は*i*番目のMLGグループの稚樹数(または立木数)であり、 $p_i$ は*i*番目のMLGグループの相対優占度に相当する。

$$d = S/\log N, \quad (1)$$

$$C = \sum p_i^2 \quad (p_i = n_i/N), \quad (2)$$

$$H' = \sum p_i \log p_i. \quad (3)$$

調査区A-1, B-1で各MLGグループの稚樹がどのように分布しているかを、 $m^*-m$ 法(Iwao, 1968)で解析した。 $m^*/m$ は、ランダム分布では1, 集中分布では1より大きな値、一様分布では1より小さな値をとる。調査区B-2内の立木と稚樹について、同一MLGの立木と稚樹との分布重なり合いを検討した。調査区全体を単位区画に分割し、MLGグループごとに各区画における立木と稚樹の出現の有無を調べ、次式で与えられる比率( $R$ )で分布重なり合いの程度を評価した。

$$R = N_w / (N_s + N_t - N_w)$$

ここで、 $N_t$ ,  $N_s$ は、それぞれ立木と稚樹の出現区画数、 $N_w$ は両者が出現する区画数である。

## III. 結 果

### 1. 立木構成と稚樹密度

調査区A, Bとも、林冠の上層はミズナラが占めその平均樹高は20m前後であり、林冠の中・下層はヒバとミズナラ以外の落葉広葉樹が占めていた。両調査区の立木構成と稚樹密度を表-1に示す。両調査区とも、4m以上の立木の本数密度は2,000本ha<sup>-1</sup>前後、BAは50m<sup>2</sup>ha<sup>-1</sup>以上であり、高い密度と蓄積をもっていた。ヒバの占める割合は、本数密度で70~80%, BAで50~60%であり、調査区Aで幾分高かった。落葉広葉樹については、両調査区において本数密度、BAともにミズナラで最も高く、次いでホオノキ、アカシデ、アオハダであった。4m未満の立木(2≤ $h$ <4m)の本数密度は、両調査区とも低く、その大部分はヒバであった。ヒバ枯死木( $h$ ≥2m)の本数密度は、両調査区とも200本ha<sup>-1</sup>を超え、調査区Bで高かった。ヒバ稚樹の本数密度は、両調査区とも20,000本ha<sup>-1</sup>以上であり、調査区Bで幾分高かった。

### 2. アイソザイム分析と推定遺伝子座

分析に用いた12酵素種のうち、ADH, SoDHおよびTZOの3酵素ではバンドはまったく見られなかった。PGIではバンドは見られたが、活性が低くしばしば不鮮明な場合があった。一方、G 6 PD, GDHおよびPGMでは、活性の高いバンドが検出されたが、バンドパターンに変異が認められなかった。残りのShDH, 6 PGD, DIA, PODおよびLAPの5酵素種では、変異をともなう活性の高いバンドが検出され、合計六つの遺伝子座が推定された(図-2, 表-2)。

ShDHでは、Rf 40付近に3通りのバンドパターンが現れた。1本のバンドのみのものはホモ接合体、2本のバンドからなるものはヘテロ接合体(モノマー型)を示すと考え、遺伝子座(*Shd-1*)を定め遺伝子型を決めた。Rf 45付近にも、一つの遺伝子座(*Shd-2*)が推定されたが、活性の高いバンドが得られない場合があったので、本研究では取り上げなかった。

6 PGDではRf 36とRf 42, DIAではRf 42, PODではRf 39そしてLAPではRf 54付近に、それぞれ3種類のバンドパターンが現れた。それぞれ1本のバンドのみの

表-1. 調査区 A, B の立木構成とヒバ稚樹の密度

Composition of stand trees and density of *T. dolabrata* var. *hondai* saplings in Plots A and B.

Tree species	Plot A		Plot B	
	Density (Nos. ha <sup>-1</sup> )	Basal area (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	Density (Nos. ha <sup>-1</sup> )	Basal area (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )
Canopy trees ( $h \geq 4$ m)				
<i>T. dolabrata</i> var. <i>hondai</i>	1592	33.2	1400	31.4
<i>Q. mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	83	9.6	158	13.3
Other broad-leaved species	283	8.3	467	12.8
	Total 1958	51.1	2025	57.5
Under-canopy trees ( $2 \leq h < 4$ m)				
<i>T. dolabrata</i> var. <i>hondai</i>	83		42	
Other broad-leaved species	17		8	
Dead trees ( $h \geq 2$ m)				
<i>T. dolabrata</i> var. <i>hondai</i>	208		325	
Saplings ( $h < 2$ m)				
<i>T. dolabrata</i> var. <i>hondai</i>	20050		23990	

Plots A and B were located in ridge and slope, respectively.

表-2. 分析酵素種および検出されたアイソザイム遺伝子座と対立遺伝子

Enzymes analyzed and isozyme loci detected and their alleles.

Enzyme				
ECRC	Name	Abbrev.	Locus	Alleles
1. 1. 1. 1	Alcohol dehydrogenase	ADH	*	
1. 1. 1.14	Sorbitol dehydrogenase	SoDH	*	
1. 1. 1.25	Shikimate dehydrogenase	ShDH	<i>Shd-1</i>	<i>Shd-1<sup>a</sup></i> , <i>Shd-1<sup>b</sup></i>
1. 1. 1.44	6-Phosphogluconate dehydrogenase	6 PGD	<i>6Pg-1</i> <i>6Pg-2</i>	<i>6Pg-1<sup>a</sup></i> , <i>6Pg-1<sup>b</sup></i> <i>6Pg-2<sup>a</sup></i> , <i>6Pg-2<sup>b</sup></i>
1. 1. 1.49	Glucose-6-phosphate dehydrogenase	G 6 PD	**	
1. 4. 1. 2	Glutamate dehydrogenase	GDH	**	
1. 6. 4. 3	Diaphorase	DIA	<i>Dia-1</i>	<i>Dia-1<sup>a</sup></i> , <i>Dia-1<sup>b</sup></i>
1.11. 1. 7	Peroxidase	POD	<i>Pod</i>	<i>Pod<sup>a</sup></i> , <i>Pod<sup>b</sup></i>
1.15. 1. 1	Tetrazolium oxidase	TZO	*	
2. 7. 5. 1	Phosphoglucomutase	PGM	**	
3. 4.11. 1	Leucine aminopeptidase	LAP	<i>Lap-2</i>	<i>Lap-2<sup>a</sup></i> , <i>Lap-2<sup>b</sup></i>
5. 3. 1. 9	Phosphoglucose isomerase	PGI	***	

\* Bands were not detected, \*\* Variation of band pattern was not observed among the samples, \*\*\* Band pattern was often unclear. ECRC denotes enzyme commission reference code.

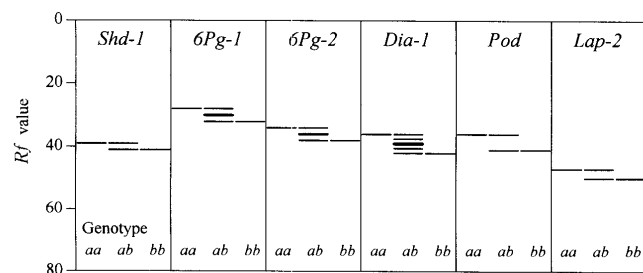


図-2. 5 酵素種 6 遺伝子座におけるバンドパターンと遺伝子型

Banding patterns for 6 loci of 5 enzyme systems and their genotypes.

*Rf* is the migration distance relative to the bromophenol blue front.

ものと 2 本以上のバンドからなるものがあり、前者はホモ接合体、後者はヘテロ接合体を示すと考え、各遺伝子座 (*6Pg-1*, *6Pg-2*, *Dia-1*, *Pod* および *Lap-2*) について遺伝子型を決めた。ヘテロ接合体は、*6PG-1* と *6PG-2* ではダイマー型、*Dia-1* ではテトラマー型、*Pod* と *Lap-2* ではモノマー型であった。DIA では *Rf* 51 付近にも一つの遺伝子座 (*Dia-2*) が推定されたが、活性の高いバンドが得られない場合があったので、本研究では取り上げなかった。LAP でも *Rf* 51 付近に一つの遺伝子座 (*Lap-1*) が推定されたが、バンドが込み合い識別できない場合があったので、本研究では取り上げなかった。

### 3. MLG グループ

#### 1) 3 調査区における出現状況

調査区 A-1, B-1 の稚樹および B-2 の立木からの全サンプルを通じて、合計 66 種類の MLG が認められた (表-3)。調査区 A-1 ではサンプルした稚樹数 500 に対し 34 種

表-3. 調査区 A-1, B-1 および B-2 に出現した *MLG* グループとその構成数*MLG* groups and their corresponding number of saplings or stand trees in Plots A-1, B-1, and B-2.

<i>MLGC</i>	Locus						Plot		
	<i>Shd-1</i>	<i>6Pg-1</i>	<i>6Pg-2</i> (Alleles)	<i>Dia-1</i>	<i>Pod</i>	<i>Lap-2</i>	A-1 (Saplings)	B-1 (Saplings)	B-2 (Trees)
1	aa	aa	aa	aa	aa	aa		2	
2	aa	aa	aa	aa	aa	ab	10		
3	aa	aa	aa	ab	aa	ab		7	
4	aa	aa	aa	ab	ab	aa	29		
5	aa	aa	aa	bb	aa	bb	27		
6	aa	aa	aa	bb	bb	aa		2	
7	aa	aa	ab	aa	aa	aa	8	154	4
8	aa	aa	ab	aa	aa	ab		45	2
9	aa	aa	ab	aa	ab	aa	11		
10	aa	aa	ab	aa	ab	ab	25	14	1
11	aa	aa	ab	ab	aa	aa	19	27	4
12	aa	aa	ab	ab	aa	ab	15	114	10
13	aa	aa	ab	ab	ab	aa		22	6
14	aa	aa	ab	ab	ab	ab		8	7
15	aa	aa	ab	bb	aa	aa			1
16	aa	aa	ab	bb	aa	ab		7	5
17	aa	aa	ab	bb	ab	aa		74	6
18	aa	aa	bb	aa	aa	aa		8	
19	aa	aa	bb	aa	ab	aa	6	8	
20	aa	ab	aa	aa	aa	aa			1
21	aa	ab	aa	aa	aa	ab	23	3	
22	aa	ab	aa	ab	aa	ab		6	1
23	aa	ab	aa	ab	ab	aa	45	4	
24	aa	ab	aa	ab	ab	ab			2
25	aa	ab	aa	bb	aa	ab			1
26	aa	ab	aa	bb	ab	ab			3
27	aa	ab	ab	aa	aa	ab	10		
28	aa	ab	ab	aa	aa	bb	10		
29	aa	ab	ab	aa	ab	aa		8	
30	aa	ab	ab	ab	aa	aa			1
31	aa	ab	ab	ab	aa	ab		52	3
32	aa	ab	ab	ab	bb	aa		6	
33	aa	ab	ab	bb	aa	aa	14	32	1
34	aa	ab	bb	aa	aa	aa	10		
35	aa	bb	ab	aa	aa	ab	1		
36	ab	aa	aa	aa	aa	aa	13		
37	ab	aa	aa	aa	ab	aa	10		
38	ab	aa	aa	ab	aa	ab	2	6	3
39	ab	aa	ab	aa	aa	aa	14	10	
40	ab	aa	ab	ab	aa	aa			5
41	ab	aa	ab	ab	aa	ab	6	179	2
42	ab	aa	ab	ab	ab	aa	17	14	1
43	ab	aa	ab	ab	ab	ab	13	23	
44	ab	aa	ab	bb	aa	aa			2
45	ab	aa	ab	bb	ab	aa			2
46	ab	aa	bb	aa	aa	ab		4	
47	ab	ab	aa	aa	aa	aa	13		
48	ab	ab	aa	aa	ab	aa	7		
49	ab	ab	aa	ab	ab	ab		4	6
50	ab	ab	aa	bb	aa	aa		2	
51	ab	ab	ab	aa	aa	aa		9	
52	ab	ab	ab	aa	ab	aa			1
53	ab	ab	ab	ab	aa	aa	9		4
54	ab	ab	ab	ab	aa	ab			1
55	ab	ab	ab	ab	ab	aa		2	
56	ab	ab	ab	ab	ab	ab		167	1
57	ab	ab	ab	bb	ab	aa	6	3	
58	ab	ab	ab	bb	ab	ab	4		
59	bb	aa	aa	ab	aa	aa	15		
60	bb	aa	aa	ab	aa	ab	8		
61	bb	aa	aa	ab	ab	aa		2	
62	bb	aa	ab	ab	aa	aa	48	7	
63	bb	aa	ab	ab	ab	aa	27		
64	bb	aa	bb	aa	aa	aa		1	
65	bb	ab	aa	aa	aa	aa	9		
66	bb	ab	ab	ab	aa	aa	16		
Total							500	1036	87

*MLGC* denotes multilocus genotype code assigned to each *MLG* group.

表-4. 調査区 A-1, B-1 および B-2 における *MLG* グループの出現密度, Simpson 示数および Shannon-Wiener 関数

Occurrence density (*d*), Simpson's index (*C*) and Shannon-Wiener's index (*H'*) of multilocus genotypic groups in Plots A-1, B-1, and B-2.

Plot	Area (m <sup>2</sup> )	Sample size	Multilocus genotypic groups ( <i>MLG</i> )			
			Number of groups	Density ( <i>d</i> )	Simpson index ( <i>C</i> )	Shannon-Wiener index ( <i>H'</i> )
A-1	144	500	34	5.5	0.045	3.30
B-1	320	1036	36	5.2	0.103	2.68
B-2	672	87	29	6.5	0.055	3.10

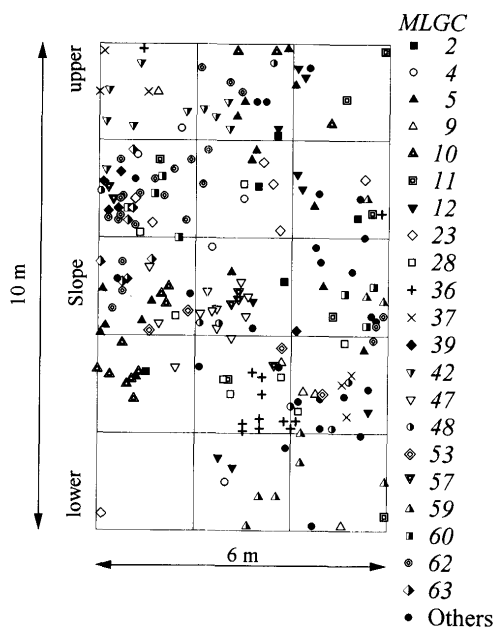


図-3. 調査区 A-1 の一部区域における稚樹の *MLG* グループの分布図  
Distribution of *MLG* groups for saplings in a part of Plot A-1.  
*MLGC* denotes multilocus genotype code assigned to each *MLG* group.

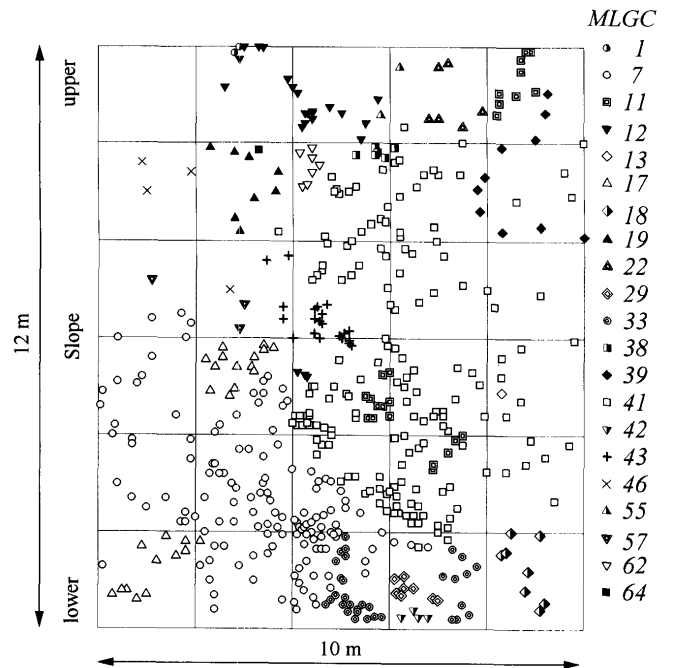


図-4. 調査区 B-1 の一部区域における稚樹の *MLG* グループの分布図  
Distribution of *MLG* groups for saplings in a part of Plot B-1.  
*MLGC* denotes multilocus genotype code assigned to each *MLG* group.

類, 調査区 B-1 ではサンプルした稚樹数 1,036 に対し 36 種類, 調査区 B-2 ではサンプルした立木数 87 に対し 29 種類の *MLG* が出現した。*MLG* グループの出現密度 (*d*) は, 調査区 B-2 が調査区 A-1, B-1 に比べ明らかに高く, A-1 と B-1 では A-1 でわずかに高かった (表-4)。Simpson 示数 (*C*) は, B-1 で大きく A-1 で小さかった。Shannon-Wiener 示数 (*H'*) は, *C* と対照的に調査区 A-1 で大きく B-1 で小さかった。これら *C* と *H'* に関する結果は, 各 *MLG* グループの稚樹数 (または立木数) に関して, 調査区 B-1 では優占グループへの集中性が, 調査区 A-1 ではグループ間での均等性が他の調査区と比較し認められることを示す。

2) 尾根部と斜面部の稚樹

調査区 A-1, B-1 における稚樹の *MLG* グループの分布状態について, それぞれ一部区域を例に示したのが図-3, 4 である。調査区 A-1 では, 小さなクランプを形成する *MLG* グループが多数あった (*MLGC*10, 36, 47, 62 など)。しかし, クランプを形成せずランダム型と見られる分布を示す *MLG* グループもかなりあった (*MLGC*2, 11, 28, 48 など)。これに対し, 調査区 B-1 では, 構成数の少ないいくつかの *MLG* グループを除けば, ほぼすべての *MLG* グループがクランプを形成し, その大きさは 1 m<sup>2</sup> 以下のものから数十 m<sup>2</sup> に及ぶものまで様々であった。

調査区 A-1, B-1 における稚樹の *MLG* グループについて, 各グループを *m\** と *m* との関係でプロットしたが, 図-5 である。調査区 A-1 では, *m\*/m* が明らかに 1 より大きい *MLG* グループと比較的 1 に近い *MLG* グループとがあった。これは, 前者の *MLG* グループでは同一 *MLG* の稚樹は集中分布しており, 後者の *MLG* グループでは同一 *MLG* の稚樹はランダムに分布していることを示す (Iwao, 1968)。なお, 前者の *MLG* グループの *m\*/m* は 2~3 の範囲のものがほとんどであった。調査区 B-1 では, 構成稚樹数の少ないいくつかの *MLG* グループを除けば, ほぼすべての *MLG* グループで *m\*/m* は 3 以上であり 4 を超えるものも多かった。全 *MLG* グ

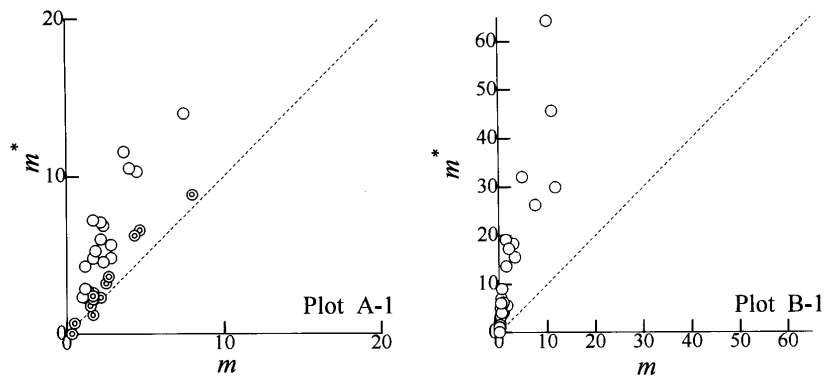


図-5. 調査区 A-1, B-1 における稚樹の MLG グループの  $m^*$ - $m$  関係  
Relationship between  $m^*$  and  $m$  of MLG groups for saplings in Plots A-1 and B-1.

Quadrat size is 4×4 m. Broken lines show  $m^*/m=1$ . In Plot A-1 groups of  $m^*/m \geq 1.5$  and  $m^*/m < 1.5$  are plotted by open and double open circles, respectively.

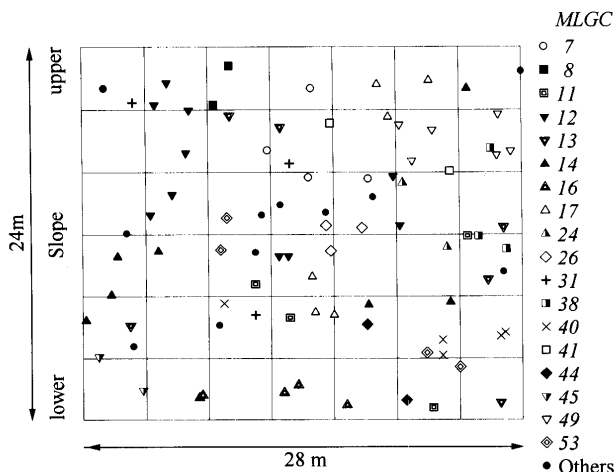


図-6. 調査区 B-2 における立木の MLG グループの分布図  
Distribution of MLG groups for stand trees in Plot B-2.

ループを通じて、 $m^*$  と  $m$  との関係は 1 本の直線でよく近似されるようであった。これらの結果は、調査区 B-1 では、ほぼすべての MLG グループに共通して、同一 MLG の稚樹が強く集中分布していることを示す。

調査区 B-1 で稚樹地下部の調査を行った 12 クランプ (各クランプは同一 MLG の稚樹からなる) のうち、伏条繁殖クランプと判定できたものは、図-4 の MLGC11, 17, 18, 33, 43 のクランプ (MLGC11 では中央部右下, MLGC17 では中央部左下のクランプ) を含む 8 クランプであった。図-4 の MLGC17, 19 のクランプ (MLGC17 では左下のクランプ) を含む残り 4 クランプでは、それぞれ埋土幹の腐朽により伏条の確認が困難であったが、埋土幹の伸長方向などから伏条繁殖クランプの可能性が高かった。

表-5. 調査区 B-1 に出現する同一 MLG の立木と稚樹との分布重なり合い

Distributional overlap of stand trees and saplings belonging to the same MLG group in Plot B-1.

MLG group	Number of quadrats <sup>a</sup>			Ratio <sup>b</sup> (R)
	Trees ( $N_t$ )	Saplings ( $N_s$ )	Saplings and Trees ( $N_w$ )	
1) 17	4	3	2	0.40
2) 11, 13	2	4	1	0.2
3) 8	1	5	1	0.2
4) 12	5	9	2	0.17
5) 31	2	5	1	0.17
6) 56	1	6	1	0.17
7) 7	3	7	1	0.11
8) 40	2	9	1	0.1
9) 14	3	2	0	0
10) 48	2	2	0	0
11) 41	1	2	0	0
12) 22	1	1	0	0
13) 24, 26, 39, 52	2	0	0	0
14) 20, 25, 30, 43	1	0	0	0
15) 10, 42	0	3	0	0
16) 18, 33, 37, 38, 45 50 54, 56, 60	0	2	0	0
17) 1, 3, 6, 16, 19, 21 23, 29, 32, 49, 61 63	1	0	0	0

<sup>a</sup> Number of quadrats in which sapling(s) and/or stand tree(s) occur. Quadrat size is 4×4 m. <sup>b</sup> Ratio (R), given by  $N_w/(N_s + N_t - N_w)$ , shows degree of the distributional overlap.

3) 斜面部における立木と稚樹

図-6 は、調査区 B-2 における立木の MLG グループの分布図である。全 MLG グループ数 29 のうち、構成立木数 1 の MLG グループは 11 であった (表-3)。構成立木数 2 以上の MLG グループでは、ランダム型と見られる分布を示す MLG グループ (MLGC11, 13 など) もあつ

たが、数本ずつまとまって分布する *MLG* グループ (*MLGC16*, *17*, *26*, *49* など) の方がむしろ多かった。

表-5 は、調査区 B-1 における立木と稚樹について *MLG* グループごとに同一 *MLG* の立木と稚樹との分布重なり合いを解析した結果である。この調査区においては立木では 33 の *MLG* グループが、稚樹では 24 の *MLG* グループが出現したが、立木にも稚樹にも出現した *MLG* グループの数は 13 であった。13 グループのうち 9 グループで分布の重なり合い (同じ *MLG* の立木と稚樹がともに分布する区画が少なくとも一つある) があつた。しかし、これらグループの *R* の値は、*MLGC17* を除けばすべて 0.2 以下であり、低かつた。

#### IV. 考 察

##### 1. 尾根部と斜面部における伏条繁殖クランプ

調査地一帯では、百数十年前に大規模な森林伐採が行われたとされている (杉田, 1993 a)。高橋・橋本 (1996) は、本調査林分の落葉広葉樹とヒバの小中径木のかなりの部分は 120~130 年前の強度の伐採を契機に更新したとしている。そして、この更新過程のある時期にヒバの伏条繁殖が活発に起こったのではないかと考察している (橋本・高橋, 1998)。

斜面部の調査区 B-1 の稚樹では、各 *MLG* グループは他の *MLG* グループと重なり合うことなく、様々な大きさのクランプを形成していた (図-4, 5)。これら同一 *MLG* の稚樹からなるクランプのうち、大きさ数  $m^2$  程度あるいはそれ以下の小クランプは、一部の小クランプで行った地下部調査の結果から、伏条繁殖クランプと考えられる。同一 *MLG* の稚樹からなる数十  $m^2$  以上の大クランプ (例えば図-3 の *MLGC7*, *41*) も出現したが、これらについても、同一 *MLG* の稚樹からなる小クランプと同様、他の *MLG* グループとの分布重なり合いはほとんどなかつた。また、これら大クランプには、稚樹の込み具合から伏条繁殖によりもたらされたと見られる小クランプがいくつか含まれていた。したがって、これら大クランプがそれぞれ単一クローンの伏条繁殖クランプかどうかはともかくも、少なくともその形成には伏条繁殖が大きく関与している。

このように、斜面部では伏条繁殖クランプが分布の単位となっており、稚樹の大部分は伏条繁殖によりもたらされたと考えられる。調査区 B-1 で *C* が大きく、*H'* が小さかつたのは (表-4)、伏条繁殖が活発に起こったことをよく反映している。藤島 (1926) は、青森県津軽半島内真部地方のヒバ施業林において斜面部で稚樹の地下部調査を行い、約 70% は伏条稚樹であつたとしている。山内 (1936) も、ヒバ施業林において同様の調査を行い、ほぼ同じ結果を得ている。

尾根部の調査区 A-1 の稚樹では、*MLG* グループの分布状態は斜面部の調査区 B-1 の稚樹のそれと比べ、いくつかの点で異なつていた (図-3, 5)。まず、ランダム型の

分布を示す *MLG* グループが相当数あつた。そして、クランプを形成する *MLG* グループでも、クランプの大きさは調査区 B-1 に比べ全体に明らかに小さく、クランプ内もそれほど込み合っていなかつた。さらに、異なる *MLG* グループの間でクランプどうしあるいは稚樹どうしが重なり合っていた。これらの結果は、尾根部では伏条繁殖は斜面部ほど活発には起こつてはいないことを示す。山口ら (1996) は、ヒバの芽生えは斜面部に比べ尾根部に多く発生し、寿命も長いとしている。山内 (1936) も、実生稚樹は尾根部に多いと述べている。したがって、尾根部では、実生の定着が斜面部に比べ容易に行われたと考えられる。

伏条になりやすい長い匍匐枝は、実際に傾斜地でよく観察される。傾斜地では、しばしば伏条稚樹が斜面下方に向かって順次発生し、伏条繁殖クランプを形成する (高村, 1935; 橋本・石井, 1990)。傾斜要因が伏条繁殖を促す機構については十分解明されていないが (高村, 1935; 山内, 1936)、地形的には尾根部は概して平坦であり、このことが伏条繁殖を起りにくくしているとみられる。その代わり、尾根部では上述のように斜面部に比べ多くの実生稚樹がもたらされる。したがって、尾根部と斜面部では、実生による稚樹の供給と伏条繁殖による稚樹の供給は相互に補完し合っている。落葉広葉樹とヒバの混交する森林地帯で、尾根から沢の至るところで高密度の稚樹が出現するのは、このような相互補完関係によるところが大きいと考えられる。

##### 2. 伏条繁殖クランプによる更新パターン

調査区 B-2 では、同一 *MLG* の立木が数本ずつまとまって分布する傾向が強かつた (図-6)。これは、ヒバの更新に伏条繁殖クランプが大きく関与したことを示す。その際、更新パターンの一つとして、伏条繁殖クランプ内の一部の稚樹が立木へと発達し、他のものは成長停滞のまま引き続き稚樹として残るパターンが考えられる。しかし、同一 *MLG* の立木と稚樹の間には、明らかな分布重なり合いは認められなかつたことから (表-5)、立木に至らなかつた稚樹については成長途上ですべて枯死したと見られる。したがって、伏条クランプの一部が立木へと成長し、残りはすべて枯死する更新パターンが多かつたと考えられる。調査区 B-2 で *d* が大きかつたのは (表-4)、同一 *MLG* の稚樹が発達過程で多数枯死したためである。ちなみに、ヒバの更新した林分は枯死木の多いことで知られ (松川, 1935; 長谷川, 1949)、調査区 B の枯死木 ( $h \geq 2$  m) 本数は 325 本  $ha^{-1}$  であり (表-1)、樹高 6 m 以下が大部分を占めていた。

ヒバ施業林では、伐採前からあつた伏条繁殖クランプが、伐採による光環境の変化が小さかつたことなどが原因で、伐採後とくに目立つた樹高成長を示さないことがよくある (藤島, 1926; 白石, 1950)。このような場合、伏条繁殖クランプをつくる稚樹では、主軸の上方成長に対し一次枝の側方成長が優勢になり、伏条繁殖しやすくなる (藤



島, 1926; 高村, 1935)。こうして起こる伏条繁殖の繰り返しは、伏条繁殖クランプの拡大をもたらす。調査区 B-1 における同一 MLG の稚樹からなる大クランプ (例えば 図-4 の MLGC7, 4I) は、もしそれがクローンだとすれば、伏条繁殖の繰り返しにより形成されたのであろう。このような大クランプが以後の攪乱で大きく成長を促された場合、同一 MLG の立木がかなり広い範囲で出現することになる。プロット B-2 の MLGC12, 16 などが、もし単一クローンからなるとすれば、これに該当する可能性がある (図-6)。

同一 MLG の立木がまとまって分布していたことから、攪乱を契機に伏条繁殖クランプによる更新が促されるのは確かである。しかし、同一 MLG の稚樹からなる大クランプの存在は、攪乱が一方で伏条繁殖クランプの拡大をもたらすことを示唆していると見られる。1 回あるいは数回の攪乱を経てなお林床にとどまり、長期にわたり拡大を続ける大きな伏条繁殖クランプの存在が、ヒバ林地帯における高密度の稚樹の出現をもたらす一因ではないかと考えられる。

本研究を行うにあたり、農林水産省林野庁林木育種センター東北育種場の河野耕蔵氏 (現在同センター) からアイソザイム実験法の手ほどきを賜った。論文作成では、同センター東北育種場の高橋 誠氏には遺伝変異関連で、農林水産省森林総合研究所東北支所の杉田久志博士には更新機構の面で閲読していただき、有益なご教示を賜った。ここに、深く謝意を表す。

### 引用文献

- 藤島信太郎 (1926) ひば林ノ更新ニ就テ. 林学会雑誌 36: 58-66.
- 長谷川正之 (1949) ヒバ単層林に及ぼす散状択伐及び孔状帯状併用作業の成長効果に就て. 第 1 回林業試験場青森支場林業試験研究発表会記録: 29-39.
- 橋本良二・石井謙次 (1990) 広葉樹-ヒバ林のギャップにおけるヒバ稚樹の成長発達様式. 日林論 101: 441-442.
- Hashimoto, R. and Shirahata, M. (1995) Comparative study of leaf carbon gain in saplings of *Thujaopsis dolabrata* var. *hondai* and *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* in a cool-temperate deciduous forest. Ecol. Res. 10: 53-64.
- 橋本良二・高橋清隆 (1998) 岩手県鶯宿地方のミズナラ-ヒバ林におけるヒバ稚樹の出現パターンと伏条繁殖. 日林誌 80: 189-195.
- 伊藤秀三・宮田逸夫 (1977) 群落の種多様性. (植物生態学講座 2. 群落の組成と構造. 伊藤秀三編, 332 pp, 朝倉書店, 東京). 76-111.
- 糸屋吉彦 (1989) ヒバ伏条稚樹の形態特性. 日林東北支誌 41: 120-122.
- Iwao, S. (1968) A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. Res. Popul. Ecol. 10: 1-20.
- 北村系子・奥泉久人・関 剛・新山 馨・白石 進 (1992) アイソザイムによるブナ・イヌブナ個体群の繁殖様式の検討. 日生態会誌 42: 61-69.
- 松川恭佐 (1935) ヒバ天然林を構成する樹木群並其他の植物群の成立及構造に関する研究. 日林誌 17: 342-368.
- 村井三郎 (1951) 青森営林局管内森林植生の概要(V). 青森林友 29: 2-13.
- Okuizumi, H. (1993) Clone analysis of collected sugi-cutting cultivars of the Kyushu Region by the multilocus genotypes of twelve isozyme loci. J. Jpn. For. Soc. 75: 293-302.
- 白石 明 (1950) 孔状及び帯状伐採面内に於けるヒバ稚樹成長に関する一考察. 日林誌 32: 268-273.
- 白石 進 (1987) アイソザイム分析法—その実際と林木遺伝育種研究への利用—(2). 林木の育種 143: 34-38.
- 杉田久志 (1993 a) ヒバ林の成立過程(I)攪乱の歴史. 日林誌 72: 100-107.
- 杉田久志 (1993 b) ヒバ林の成立過程(II)更新パターン. 日林誌 75: 201-207.
- 平 英彰・津村義彦・大庭喜八郎 (1993) 猫又山の標高 2,050 m 地点のスギ天然林の生育状況とアイソザイム分析. 日林誌 75: 541-545.
- 高橋清隆・橋本良二 (1996) ミズナラ-ヒバ天然生林の林冠構造と構成種の更新・成長特性. 岩手大演報 27: 61-76.
- 高村邦太郎 (1935) 内真部営林署管内に於けるヒバ林の成立に就いて. 青森林友 238: 1-32.
- 津村義彦・戸丸信宏・陶山佳久・モハマド ナイム・大庭喜八郎 (1990) アイソザイム実験法. 筑大演報 6: 63-95.
- 内海洋太・渋谷正人・矢島 崇 (1996) ヒノキアスナロ稚樹の側枝の枝展開パターンの変化と葉量分布. 日林誌 78: 457-460.
- 山口礼子・佐藤典生・橋本良二 (1996) 鶯宿地方に分布するヒバ自然集団の遺伝変異の解析. 岩手大演報 27: 13-28.
- 山内倭文夫 (1936) ヒバ伏条の成立に関する実験. 日林誌 18: 723-749.

(1998 年 12 月 9 日受付, 1999 年 5 月 6 日受理)