

台風と積雪がスギのクローン構造に与える影響

誌名	日本森林学会誌
ISSN	13498509
著者名	長島,崇史 木村,恵 津村,義彦 本間,航介 阿部,晴恵 崎尾,均
発行元	日本森林学会
巻/号	97巻1号
巻号補足	
掲載ページ	p. 19-24
発行年月	2015年2月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター

Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



台風と積雪がスギのクローン構造に与える影響

長島崇史¹・木村 恵^{2,4}・津村義彦^{2,5}・本間航介³・阿部晴恵³・崎尾 均^{*,3}

攪乱がスギ天然林のクローン構造に与える影響を明らかにするため、台風攪乱の被害地と被害を受けていない成熟林分にプロットを設置し、スギの空間分布やサイズ構造、クローン構造を調べた。高い個体識別能を示すマイクロサテライト (SSR) マーカー 8 遺伝子座を用いてスギのクローン構造を調べた結果、クローン構造は (a) 同程度の DBH の幹がまとまって分布するジェネット、(b) DBH の差が大きい幹が空間的な広がりを持って分布するジェネット、(c) 台風攪乱による根返り個体の枝が直立し、多数の小径幹が直線的に分布するジェネットの三つのパターンに分けられた。(a) と (b) は積雪によって稚樹や成木の枝が地面に接地し伏条によって生じたもの、また、(c) は、台風攪乱による根返り個体の枝が再生したものと考えられた。多雪地帯のスギ天然林において台風と積雪は多様なクローン構造を形成する要因の一つと考えられる。

キーワード：攪乱、クローナル成長、スギ、根返り、伏条

Takashi Nagashima,¹ Megumi K. Kimura,^{2,4} Yoshihiko Tsumura,^{2,5} Kosuke Homma,³ Harue Abe,³ Hitoshi Sakio^{*,3} (2015) The Effect of Typhoon Disturbance and Snow Pressure Stress on Clonal Structure of *Cryptomeria japonica*. J Jpn For Soc 97: 19-24

To determine the effect of disturbance on clonal structures of natural forest of *Cryptomeria japonica*, we have investigated spatial distribution and size structure of this species in two forests. We have set up two plots, the first one is disturbed by typhoon while another one is not affected by typhoon disturbance, and investigated the clonal structure using SSR markers. We found three types of clonal structure: (a) gathered and middle size ramets, (b) apart and different size ramets, and (c) many small ramets in line. The (a) and (b) are thought to be layering clones from withdrawn juvenile or bud by heavy snow pressure. The (c) were buds from an uprooted individual by typhoon disturbance. The result suggests that typhoon disturbance and snow pressure are one of the factors to form different clonal structures.

Key words: disturbance, clonal growth, *Cryptomeria japonica*, uprooted tree, layering

I. はじめに

多くの樹木は種子による有性繁殖とクローナル成長の両方を行うことが知られている。特に、攪乱やストレスの影響を強く受ける環境では、実生による更新だけでなく萌芽などのクローナル成長も個体群の維持に寄与していると考えられている (Putz *et al.* 1983 ; Koop 1987 ; Putz and Brokaw 1989 ; Sakai *et al.* 1995)。

萌芽をはじめとする樹木のクローナル成長には、損傷を受けたことが原因で発生するものと、はっきりとした損傷がなくても発生するものの2通りがある (酒井 1997)。攪乱によって発生するクローナル成長として、伊藤・荒上 (1993) は攪乱履歴の異なる二つの林分を比較して、ミズナラの萌芽が人為伐採によって発生していると考えられている。また、攪乱によって根返りを起こした幹から萌芽が発生するという報告もある。ニセアカシア、ミズナラ、*Castanea* 属、*Fagus* 属、*Carpinus* 属など、多くの樹木種で根

返りによってクローナル成長による幹の発生が促進されることが報告されている (蒔田ら 2009 ; 飛田ら 2009 ; Koop 1987)。一方でほとんど攪乱が無いにも関わらず生じるクローナル成長の例としては、Kubo *et al.* (2005) はカツラの萌芽と攪乱による樹体への損傷の関係を調べ、損傷の跡がない個体からも萌芽が発生していることを報告している。また、シウリザクラ、ヌルデ、ニワウルシ、ニセアカシアなどで、水平根から発生する根萌芽と呼ばれるクローナル成長が知られており (玉泉ら 1991 ; Ingo 1995 ; 小川ら 1999 ; Chung *et al.* 2000)、これは攪乱にかかわらず発生するクローナル成長と考えられる (玉泉ら 1991)。また、攪乱の規模によって発生するクローナル成長の形態や頻度は異なることが知られている。真坂ら (2010) は、ニセアカシアにおいてジェネットの分布を内陸の人工林跡地で調査し、海岸林における先行研究 (玉泉ら 1991 ; Jung *et al.* 2009 ; 蒔田ら 2009) との比較から、海岸林や河川では洪水によって萌芽が発生しやすく、攪乱頻度の違いがジェ

*連絡先著者 (Corresponding author) E-mail: sakio@agr.niigata-u.ac.jp

¹ 新潟大学大学院自然科学研究科 〒950-2181 新潟県新潟市西区五十嵐 2 の町 8050 (Graduate School of Science and Technology, Niigata University, 8050 Ikarashi-2-no-cho, Niigata, Niigata 950-2181, Japan)

² 独立行政法人森林総合研究所森林遺伝研究領域 〒305-8687 茨城県つくば市松の里 1 (Department of Forest Genetics, Forestry and Forest Products Research Institute, Tsukuba, Ibaraki 305-8687, Japan)

³ 新潟大学農学部附属フィールド科学教育センター佐渡ステーション 〒952-2206 新潟県佐渡市小田 94-2 (Sado Station, Field Center for Sustainable Agriculture and Forestry, Faculty of Agriculture, Niigata University, 94-2 Koda, Sado, Niigata 952-2206, Japan)

⁴ 現在：独立行政法人森林総合研究所林木育種センター 〒319-1301 茨城県日立市十王町伊師 3809-1 (Forest Tree Breeding Center, Forestry and Forest Products Research Institute, 3809-1 Ishi, Juo, Hitachi, Ibaraki 319-1301, Japan)

⁵ 現在：筑波大学生命環境系 〒305-8572 茨城県つくば市天王台 1-1-1 (Faculty of Life and Environmental Sciences, University of Tsukuba, 1-1-1 Tenoudai, Tsukuba, Ibaraki 305-8572, Japan)

(2014 年 7 月 28 日受付, 2014 年 12 月 3 日受理)

ネットの水平分布に影響している可能性を指摘している。よって、林分の攪乱履歴によって個体群のクローン構造も異なることが期待される。

温帯性の針葉樹であるスギ (*Cryptomeria japonica* D. Don) の天然林は、日本列島の鹿児島県の屋久島から青森県まで分布し (前田 1983), 多雪環境に適応したクローナル成長をすることが知られている (Taira *et al.* 1997; Moriguchi *et al.* 2004; Hirayama and Sakimoto 2008; Kimura *et al.* 2013)。平 (1994) は、積雪でスギの稚樹が匍匐したり、成木の枝が接地したりすることによって、接地した部分から根系が生じ、新たな幹となることを報告している。このようなクローナル成長は「伏条」と呼ばれる。伏条は毎年の積雪のような高頻度で小規模な攪乱によって発生するクローナル成長であると考えられる。その一方で、台風攪乱のように稀で大規模な攪乱の後、伏条とは異なるパターンのスギのクローナル成長がみられる可能性がある。大規模攪乱後の林分では、Koop (1987) がヨーロッパの広葉樹で示したように、台風攪乱で根返りを起こしたスギから生き残り幹の再生が生じることで、伏条とは異なる幹の空間分布やサイズ構造のパターンが生じると考えられる。

このように攪乱の履歴の異なる林分で、クローン構造を調べることはクローナル成長のパターンを知るうえで重要であるが、生理的に独立した幹のジェネット構造を直接的に観察することは難しい。森林内の樹木のクローン構造を調べる際には、DNA マーカーを用いることが効果的である (Suvanto and Latva-Karjanmaa 2005)。スギでは多数の DNA マーカーが開発されており (Moriguchi *et al.* 2003; Tani *et al.* 2004), マイクロサテライト (Simple Sequence Repeat, SSR) マーカーを用いることで、非常に高い精度で個体を識別することができる (Moriguchi *et al.* 2004; Hirayama and Sakimoto 2008; Kimura *et al.* 2013; 木村ら 2013)。そこで本研究では、台風攪乱跡地と被害を受けていない成熟した林分それぞれで、マイクロサテライトマーカーを用いたスギのクローン解析を行った。いずれの林分も毎年の積雪による攪乱は生じる地域である。二つの林分でクローン構造の違いを明らかにし、攪乱の規模と頻度がスギのクローン構造に与える影響について考察した。

II. 方 法

調査は、新潟県佐渡市大倉の新潟大学農学部附属フィールド科学教育センターの演習林 (北緯 $38^{\circ}13'11''$, 東経 $138^{\circ}45'32''$) で行った (図-1)。調査地周辺の地質は中新世初期の金北山層に属する安山岩溶岩である (新潟県 1977)。本研究地が位置する大佐渡山地には、天然生のスギが優占する森林やスギとブナの混交林がみられる。現地調査の結果、調査地 (後述の成熟林分プロット) におけるスギの相対胸高断面面積合計は 90.5% と高い優占度を示している。調査地から 14 km 離れた鷺崎の 2010 年から 2012 年の年平均気温は 13°C , 年降水量は約 2,010 mm である

(気象庁 2013)。熱通減率を $0.6^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$ とすると、標高 800~900 m の調査地の年平均気温は $7.9\sim 8.5^{\circ}\text{C}$ と推定される。現地踏査の結果、最大積雪深は 1 月から 3 月にかけて 3 m ほどである。また、標高 800~900 m の調査地の暖かさの指数を推定気温から求めると $60.9\sim 65.1^{\circ}\text{C}\cdot\text{月}$, 寒さの指数は $23.0\sim 26.0^{\circ}\text{C}\cdot\text{月}$ である。台風攪乱によるクローン構造への影響を評価するために、攪乱の履歴が異なる二つの林分にそれぞれ $50\text{ m}\times 50\text{ m}$ のプロットを設定した (図-1)。成熟林分プロット (標高 850~870 m) は台風攪乱の影響をあまり受けていないと考えられる林分で、2004 年にプロットを設置した。成熟林分プロットでは、1999 年以降台風による攪乱の影響を受けた記録は無い (本間 私信)。一方、攪乱林分プロット (標高 920~930 m) は 1999 年 9 月 24 日の台風 18 号によって強度の攪乱を受け、約 1 ha にわたり林冠木が一斉に根返りを起こした林分で、2011 年にプロットを設置した。

プロット内に生育する DBH (胸高直径) が 5 cm 以上のスギの幹を対象に幹の胸高周囲長を測定し、胸高直径を算出するとともに、測量によって幹の分布図を作成した。また根返りしながらも、枝が立ち上がって成長を続けている個体については、立ち上がった枝を一つの幹とみなして DBH と位置を記録した。全ての幹から葉を採取して DNA 解析の試料とし、解析を行った。ただし、それぞれの幹が明らかに同じ根返り木から発生しているものについては、針葉の採取は一つの根返り木から一つの幹を選んで行った。根返り木の腐朽度を 5 段階で記録した (Graham and Cromack 1982)。腐朽度が 1 と 2 の比較的新しい根返り木を 1999 年の台風で発生したものとみなし、根元から 130 cm の位置の周囲長を測定し、DBH を算出した。なお、本研究では主幹が接地している根返り個体が多くみられたが、接地した主幹からの発根の有無は確認していない。

採取した葉から改変 CTAB 法 (Tsumura *et al.* 1995) により DNA を抽出し、分析に供した。スギで開発されてい

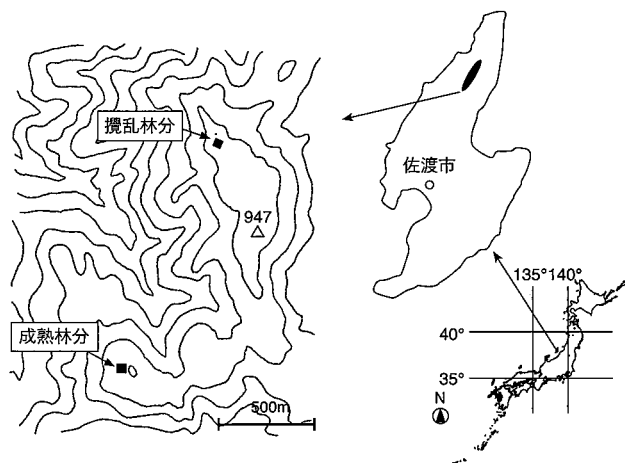


図-1. 調査地の位置

黒い矩形が成熟林分と攪乱林分の調査プロット位置を表す。等高線の間隔は 50 m である。

る核マイクロサテライト (Simple Sequence Repeat, SSR) マーカーから多型性が高く波形の明瞭な *Cjgssr0077*, *Cjs0333*, *CS1219*, *CS1525*, *CS1364*, *CS1579*, *CS2169*, *Cjs0520* の 8 遺伝子座 (Moriguchi *et al.* 2003; Tani *et al.* 2004) を選び、遺伝子型の決定に用いた。QIAGEN 社の Multiplex PCR Kit を用いて 8 遺伝子座を同時に 1 回の PCR で増幅した。PCR 条件は、キット付属のマイクロサテライトプロトコルに準じて、アニーリング温度は 57℃、サイクル数は 30 回とした。得られた PCR 産物を ABI 3100 Avant を用いて電気泳動した。サイズマーカーは LIZ 600 (ABI 社) を用いた。遺伝子型決定にはソフトウェア Genemapper ver 3.7 (ABI 社) を用いた。二つの集団それぞれにおいてジェネットレベルの遺伝子組成に基づいて計算される Pgen 値 (Parks and Werth 1993) を算出し集団の平均値を計算したところ、成熟林分プロットで $0.617 \pm 2.29 \times 10^{-9}$ 、攪乱林分プロットで $1.32 \pm 3.07 \times 10^{-9}$ であった。したがって、それぞれの集団で同一の遺伝子型が任意交配で偶然創出される確率は十分に小さいと見なし、8 座の SSR 遺伝子座がすべて一致する幹を一つのジェネットとした。複数の幹を持つジェネットに対して、同一ジェネットに属する幹の本数を算出した。また、調査対象とした全ての幹数 (N) に対する識別されたジェネット数 (G) の比 (G/N) を算出した。また、同一のジェネットに属する幹の最大水平距離について Wilcoxon の順位と検定を用いプロット間で比較した。全ての統計解析は R 3.0.2 (R Development Core Team 2013) を用いて行った。

III. 結 果

遺伝解析を行った全 149 幹でみられた 1 座当りの対立遺伝子数は 6 から 27、平均 15.8 であった (JSTAGE 電子付録付表-1)。成熟林分プロット、攪乱林分プロットでみられたジェネット数はそれぞれ 61 個体、32 個体であった (表-1)。このうち、複数幹が同じ遺伝子型を示しクローナル成長をしていると考えられたジェネットはそれぞれ、全体の 34.4%、28.1% であり、プロット間で有意な差がみられた (カイ二乗検定, $\chi^2 = 21.02$, $p = 1.04 \times 10^{-4}$) (表-1)。ジェネット当りの幹数は、成熟林分プロットと攪乱林分プロットではそれぞれ平均で 2.2 本、3.3 本、最大で 4 本、8 本で (図-2)、プロット間で有意な差はみられなかった (Wilcoxon の順位と検定, $p = 0.852$)。全幹数に対するジェネットの割合 (G/N) は成熟林分で 0.70、攪乱林分で 0.52 であった。

表-1. プロット内の全幹のクローン数, サイズ, 空間的広がり

調査プロット	N	G	単幹	複数幹	G/N	DBH (cm)		同一ジェネットに属する幹の最大水平距離 (m)		
						平均	最大	最大値	最小値	平均値 $\pm$ 標準偏差
成熟林分	87	61	40	21	0.70	61.0	150.2	9.4	0.8	3.4 ± 2.5
攪乱林分	62	32	23	9	0.52	40.8	152.0	13.5	1.0	5.8 ± 4.6

プロット内の全幹数 (N)、識別された全てのジェネットの数 (G)、全幹数に対するジェネット数の割合 (G/N)、DBH の平均値、最大値、同一ジェネットに属する幹間の最大水平距離を示す。同一ジェネットに属する幹間の最大水平距離は、一つのジェネットに属している幹同士の距離のうち最大のものであり、ジェネットの水平方向の広がりを意味する。プロット内全てのジェネットの間で最大値、最小値、平均値 $\pm$ 標準偏差を算出した。

全ての幹の DBH の頻度分布を図-3 に示す。DBH の平均値は、成熟林分で 61.0 cm、攪乱林分で 40.8 cm と成熟林分で大きな値を示した。成熟林分プロットは二山型の分布で、DBH 10~20 cm と 60~70 cm にモードがみられた。攪乱林分プロットも二山型の分布で、DBH 0~10 cm と 30~40 cm にモードがみられた。成熟林分では、ジェネット内の最大の幹以外の幹は 90 cm までの階級に均等にみられたが、攪乱林分ではその 75% が 0~10 cm の階級にみられた。ジェネットのクローン構造は、同一ジェネットに属する幹同士のサイズ構造に基づいて三つのパターンに分け

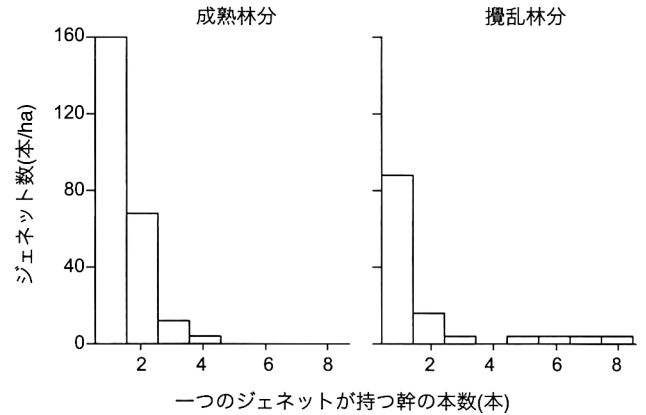


図-2. それぞれの調査プロットにおけるジェネット当りの幹の本数の頻度分布

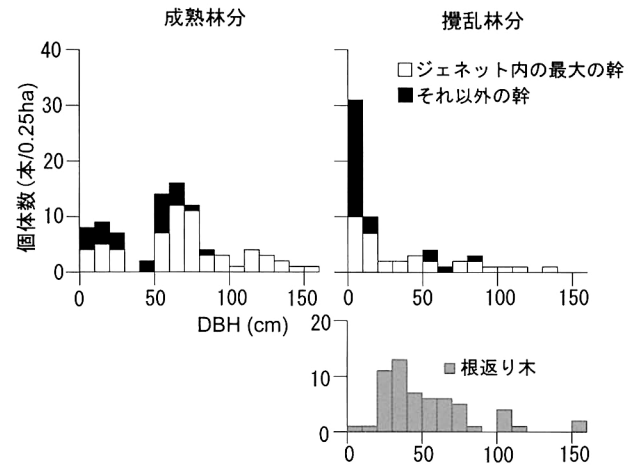


図-3. 調査プロットにおけるスギの幹の DBH 階分布

調査地内の生存幹のうち、ジェネット内で最大 DBH を持つ幹を白色、それ以外の幹を黒色で示す。また、攪乱林分でみられた根返り木のうち腐朽度が 1~2 のものを灰色で示す。

られた(図-4):すなわち, (a) 同程度のDBHの幹で構成される(幹同士のDBHの差が40 cm未満)ジェネット(例:成熟林分のジェネット番号, 6, 25, 26, 34, 35, 36, 37, 39, 41, 49; 攪乱林分, 13, 18), (b) DBHの差が大きい幹で構成される(ジェネット内において最大DBHと最小DBHの差が40 cm以上)ジェネット(例:成熟林分, 18, 23, 24, 31, 38, 42, 43, 52, 53, 58, 60; 攪乱林分, 20, 24, 30), (c) 多数の小径幹で構成される(全ての幹のDBHが20 cm未満)ジェネット(例:攪乱林分, 6, 7, 8)がみられた。同程度のDBHの幹で構成されるジェネット (a) は幹同士がパッチ状にまとまって分布し

ていたが, DBHの差が大きい幹で構成されるジェネット (b) は幹同士が比較的離れて分布していた(図-5)。多数の小径幹で構成されるジェネット (c) は攪乱林分プロットのみでみられ, 幹同士は直線的な分布をしていた(図-5)。同一のジェネットに属する幹の最大水平距離は成熟林分プロットで平均3.4 m, 最大9.4 m, 攪乱林分プロットで平均5.8 m, 最大13.5 mと攪乱林分プロットの方が大きい傾向がみられたが, その差は有意ではなかった(Wilcoxonの順位和検定, $p=0.158$)。

IV. 考 察

各プロットに生育する幹の最大サイズはどちらのプロットも150~160 cmの階級で, 攪乱林分プロットは台風攪乱を受ける前は成熟林分と同様の構造を持っていたと考えられる(表-1; 図-2)。攪乱林分プロットの直径階分布はL字型を示し, 最も小さい階級(DBH 10 cm未満)の幹数が多かったが, これは攪乱を受けて発生した萌芽幹や根返り個体の枝によるものであると考えられた(図-2)。また, 全幹数に対するジェネット数の割合(G/N)を比較すると, 攪乱林分ではよりクローンによる幹の割合が高い。攪乱を受けることでクローナル成長による幹の発生が促進されるという, 一般的な樹木の反応と考えられる(酒井 1997)。攪乱林分では, 有意ではないがジェネットの広がり(同一ジェネットに属する幹の最大水平距離)も大きい傾向がみられた。プロット内でみられたスギのクローン構造は,

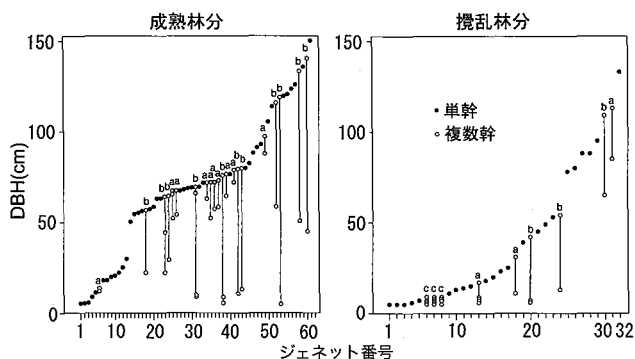


図-4. 各ジェネットに属する幹のDBH分布

黒丸は単独の幹を持つジェネットを, 白丸は複数の幹を持つジェネットを表す。アルファベット (a, b, c) はジェネットのパターンを表す。

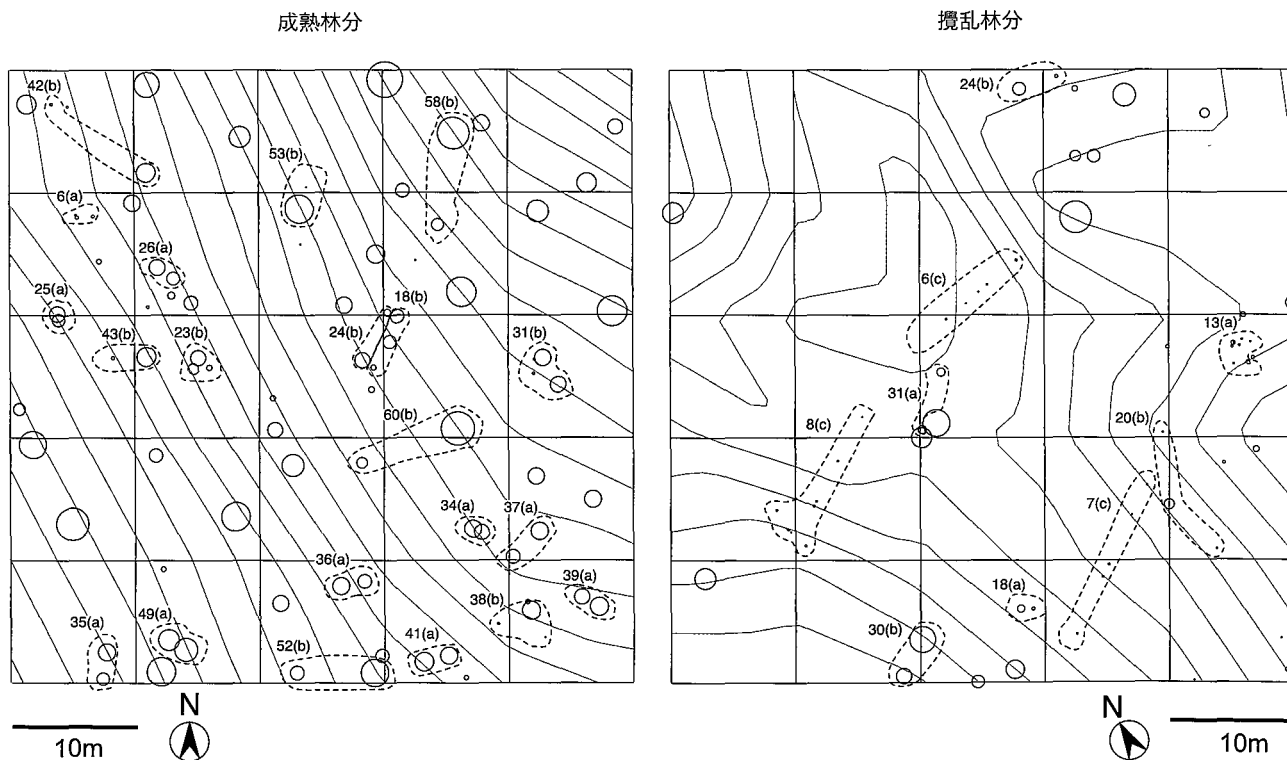


図-5. クローンの空間分布

丸の大きさはDBHを表す。破線で囲んだ幹は同じジェネットに属し, 近傍にジェネットの番号およびパターン (a, b, c) を記した。等高線の間隔は1 mである。

ジェネットの幹の分布とサイズから以下の三つのパターンに分けることができた(図-6)。(a) 同程度のDBHの幹がまとまって分布するジェネット, (b) DBHの差が大きい幹が空間的な広がりを持って分布するジェネット, (c) 多数の小径幹が直線的に分布するジェネット。

これまでの掘り取りやDNAマーカーによる調査によってスギの伏条のクローン構造が明らかにされてきた(荻野ら1978; 平1994; Moriguchi *et al.* 2001; Hirayama and Sakimoto 2008; Kimura *et al.* 2013)。平(1994)は、多雪地帯のスギの形態を観察し、枝が接地して伏条形態に変化することと、実生稚樹が雪圧のために成長できず、匍匐して複数の幹となることを報告しており、スギの伏条には稚樹の匍匐と成木の枝の発根の2通りの形態があると考えられる。本調査地の積雪深は3mほどであり、冬期に樹木は積雪の沈降力や移動圧の影響を強く受けると考えられる。平(1994)の報告でみられるような、稚樹時代に匍匐し樹形が固定した幹は、成長後は狭い範囲にクランプ状のジェネットを形成すると考えられる。本研究の成熟林分で多くみられた同程度のDBHの幹がまとまって分布するジェネット(パターン(a), 図-6(a))は、稚樹の段階で匍匐し成長したジェネットと考えられる。ヒノキアスナロにおいて、同様のクローナル成長のパターンが報告されている。橋本ら(1999)はヒノキアスナロの多型をアイソザイムで調べた結果、数本の幹で構成される成木クランプが存在するものの、成木と稚樹の両方が含まれるクランプがみられないことから、稚樹の段階で雪に押しつぶされ匍匐樹形となり、その中の数本の幹が成木まで達していると考えられている。このクローナル成長は複数の幹を持つことで、倒木や落枝などの将来的な攪乱に対する保険のような役割を果たしていると考えられる。

また、平(1994)はスギの成木の枝が積雪によって地面まで垂れ下がり、接地した部分から発根することを報告している。このようにして発生した幹は、斜面下方向に広が

りを持ち、大きな幹と小さな幹から構成されるジェネットになると考えられる。パターン(b)のジェネットは、幹が広がりを持ち、DBHの差が大きい幹から構成されていたことから、成木の枝や萌芽が雪圧によって接地することで発生したジェネットの可能性を示唆している(図-6(b))。このように成木の枝が接地して発生した伏条は、大きな幹から独立した根系を持つ小さな幹ができる。このクローナル成長は、ジェネットの寿命を延ばし、個体を拡大する役割を持っていると考えられる。あるいは、パターン(a)の複数の幹のジェネットにおいて、幹の生存率と成長速度が異なっていた結果、このようにサイズの違う幹を持つジェネットとなった可能性も考えられる。今後継続的な動態調査を行うことでクローン構造の成り立ちを明らかにできることが期待される。スギのクローン構造を解析したMoriguchi(2001)、Kimura *et al.*(2013)の先行研究の結果でも、本研究の結果と同様に、同程度のDBHの幹で構成されるジェネット(a)と、DBHの差が大きい幹で構成されるジェネット(b)がみられており、パターン(a)と(b)の両方のクローナル成長は、多雪地帯におけるスギで広く一般的にみられるクローン構造であると考えられる。

本研究ではこれらの伏条に加え、スギにおいても台風攪乱後の根返り木の枝からなるクローナル成長(パターン(c))を新たに確認することができた。パターン(c)のジェネットは、根返りによって倒伏したスギが生き残り、枝を成長させているものであるために、直線的な広がりを持つ多数の小径幹で構成されていた(図-6(c))。Negrelle(1995)は、ブラジルの多雨林において複数の樹種の古い根返り木の萌芽の状況を調べ、根返り木の約80%が萌芽を発生させており、その多くが非パイオニア種だったことを明らかにした。さらに、その萌芽は不定根を発生させ、長い年月の後に独立した根系を持つことを報告している。このように、根返りを起こした樹木が生き残ることで発生したクローン幹は将来的に独立した根系を持つ可能性がある(Koop 1987)。本研究では根返り木からの再生であるパターン(c)の幹について独立した根系を確認できていないが、既存研究事例から考えると攪乱林分のこれらのスギは将来的に独立していく可能性が考えられる。根返りからのクローナル成長は直線的な広がりを示すため、攪乱で損傷したジェネットの寿命を延ばすだけでなく、ジェネットの幹の分布を拡大する機会にもなると考えられる。また、攪乱後に定着した実生や攪乱に巻き込まれ損傷した前生稚樹よりも成長が早いことが期待されるため、ギャップの閉鎖に重要な役割を持っていると推察される(Negrelle 1995)。

本研究において、台風と積雪は、スギのクローン幹の空間分布やサイズ構造に異なる影響を与えることが明らかになった。樹種によってクローナル成長のパターンが異なる(Ohkubo 1992; 久保ら 2001; Nagamitsu *et al.* 2004; Hirayama and Sakimoto 2008; Jung *et al.* 2009)だけでなく、一つの樹種の中でも異なる攪乱要因に応じて多様なクロー

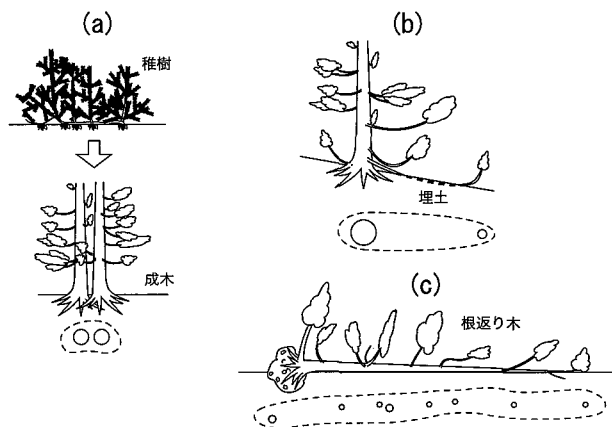


図-6. スギのクローン幹の模式図

丸は幹を鉛直投影したものを表し、破線はジェネットの範囲を表す。(a)は稚樹の時代に雪圧で匍匐し、株立ち樹形になった幹がそのまま成長したジェネット, (b)は成木の枝が雪圧で地面まで下がり接地してできた幹, (c)は根返り木の枝が生きて成長を続けているジェネットである。

ンのパターンがあることが示唆された。このように、クロナル成長のパターンの違いは攪乱からの再生スピードを変化させ、ひいては林分構造の差異を生み出しているものと考えられる。今後、ジェネット関係の明らかになった林分において、長期的な動態観察を行うことで、クロナル構造を継続的な変化と様々なクロナル成長パターンが持つ生態学的な意義を明らかにできるだろう。

本研究の調査でお世話になった新潟大学農学部附属フィールド科学教育センターの職員の方々と、遺伝解析に協力していただいた森林総合研究所の松本麻子博士、本研究の解析にあたって貴重な意見をいただいた森林総合研究所森林遺伝研究領域の方々に心より感謝申し上げる。

引用文献

- Chung MG, Chung JM, Chung MY, Epperson, BK (2000) Spatial distribution of allozyme polymorphisms following clonal and sexual reproduction in populations of *Rhus javanica* (Anacardiaceae). *Heredity* 84: 178-185
- Graham RL, Cromak JK (1982) Mass, nutrient content, and decay rate of dead boles in rain forests of olympic national park. *Can J For Res* 12: 511-521
- 玉泉幸一郎・飯島康夫・矢幡 久 (1991) 海岸クロマツ林内に生育するニセアカシアの根萌芽の分布とその形態的特徴. 九大演報 64: 13-28
- 橋本良二・山口礼子・佐藤典生 (1999) 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
- Hirayama K, Sakimoto M (2008) Clonal structure and diversity of *Cryptomeria japonica* along a slope in a cool-temperate, old-growth mixed forest in the snowy region of Japan. *Can J For Res* 38: 2804-2813
- Ingo K (1995) Clonal growth in *Ailanthus altissima* on a natural site in West Virginia. *J Veg Sci* 6: 853-856
- 伊藤 哲・荒上和利 (1993) 遷移段階の異なるモミ・ツガ・広葉樹混交林 2 林分の構造比較. 九大農芸誌 47: 195-202
- Jung S-C, Matsushita N, Wu B-Y, Kondo N, Shiraishi A, Hogetsu T (2009) Reproduction of a *Robinia pseudoacacia* population in a coastal *Pinus thunbergii* windbreak along the Kujukurihama Coast, Japan. *J For Res* 14: 101-110
- Kimura MK, Kabeya D, Saito T, Moriguchi Y, Uchiyama K, Migita C, Chiba Y, Tsumura Y (2013) Effects of genetic and environmental factors on clonal reproduction in old-growth natural populations of *Cryptomeria japonica*. *For Ecol Manage* 304: 10-19
- 木村 恵・中村千賀・林部直樹・小山泰弘・津村義彦 (2013) 戸隠神社奥社社叢林に生育するスギの遺伝的多様性と遺伝的特性. 日林誌 95: 173-181
- 気象庁 (2013) 過去の気象データ <http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn>
- Koop H (1987) Vegetative reproduction of trees in some European natural forests. *Vegetatio* 72: 103-110
- Kubo M, Sakio H, Shimano K, Ohno K (2005) Age structure and dynamics of *Cercidiphyllum japonicum* sprouts based on growth ring analysis. *For Ecol Manage* 213: 253-260
- 久保満佐子・島野光司・崎尾 均・大野啓一 (2001) 地形と萌芽の発生様式からみたカツラの萌芽特性. 日林誌 83: 271-278
- 前田禎三 (1983) 分布と資源. (スギのすべて. 坂口勝美監修, 全国林業改良普及協会). 10-11
- 蒔田明史・星崎和彦・高田克彦・三嶋賢太郎・田村浩喜 (2009) 海岸マツ林に広がるニセアカシア—秋田県夕日の松原での研究例より. (ニセアカシアの生態学. 崎尾 均編, 文一総合出版). 145-160
- 真坂一彦・山田健四・小野寺賢介・脇田陽一 (2010) ニセアカシア天然林の成立における実生更新とクロナル成長の貢献—北海道美瑛市の不成熟造林地での事例—. 北林試研報 47: 45-50
- Moriguchi Y, Matsumoto A, Saito M, Tsumura Y, Taira H (2001) DNA analysis of clonal structure of an old growth, isolated forest of *Cryptomeria japonica* in a snowy region. *Can J For Res* 31: 377-383
- Moriguchi Y, Iwata H, Ujino-Ihara T, Yoshimura K, Taira H, Tsumura Y (2003) Development and characterization of microsatellite markers for *Cryptomeria japonica* D. Don. *Theor Appl Genet* 106: 751-758
- Moriguchi Y, Taira H, Tani N, Tsumura Y (2004) Variation of paternal contribution in a seed orchard of *Cryptomeria japonica* determined using microsatellite markers. *Can J For Res* 34: 1683-1690
- Nagamitsu T, Ogawa M, Ishida K, Tanouchi H (2004) Clonal diversity, genetic structure, and mode of recruitment in a *Prunus sibirica* population established after volcanic eruptions. *Plant Ecol* 174: 1-10
- Negrelle RRB (1995) Sprouting after uprooting of canopy trees in the Atlantic rain forest of Brazil. *Biotropica* 27: 448-454
- 新潟県 (1977) 新潟県地質図
- 小川みふゆ・相場芳憲・渡辺直明 (1999) 根萌芽を発生するシウリザクラの根の形態学的・解剖学的特徴. 日林誌 81: 36-41
- 荻野和彦・守屋 均・堤 利夫 (1978) 芦生演習林のスギ伏条稚樹. 京大演報 50: 58-68
- Ohkubo T (1992) Structure and dynamics of Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) stools and sprouts in the regeneration of the natural forests. *Vegetatio* 101: 65-80
- Parks JC, Werth CR (1993) A study of spatial features of clones in a population of bracken fern, *Pteridium aquilinum* (Dennstaedtiaceae). *Am J Bot* 80: 537-544
- Putz FE, Brokaw NVL (1989) Sprouting of broken trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 70: 508-512
- Putz FE, Colly PD, Lu K, Montalvo A, Aiello A (1983) Uprooting and snapping of trees: structural determinants and ecological consequences. *Can J For Res* 13: 1011-1020
- R Development Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing
- 酒井暁子 (1997) 高木性樹木における萌芽の生態学的意味—生活史戦略としての萌芽特性—. 種生物学研究 21: 1-12
- Sakai A, Ohsawa T, Ohsawa M (1995) Adaptive significance of sprouting of *Euptelea polyandra*, a deciduous tree growing on steep slopes with shallow soil. *J Plant Res* 108: 377-386
- Suvanto LI, Latva-Karjanmaa TB (2005) Clone identification and clonal structure of the European aspen (*Populus tremula*). *Mol Ecol* 14: 2851-2860
- 平 英彰 (1994) タテヤマスギの更新形態について. 日林誌 76: 547-552
- Taira H, Tsumura Y, Tomaru N, Ohba K (1997) Regeneration system and genetic diversity of *C. japonica* growing at different altitudes. *Can J For Res* 27: 447-452
- Tani N, Takahashi T, Ujino-Ihara T, Iwata H, Yoshimaru H, Tsumura Y (2004) Development and characteristics of microsatellite markers for sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don) derived from microsatellite-enriched libraries. *Ann For Sci* 61: 569-575
- 飛田博順・宇都木玄・北村兼三 (2009) 台風攪乱を受けた落葉広葉樹林におけるササの反応と根返り木の生残率. 日林北支論 57: 77-79
- Tsumura Y, Yoshimura K, Tomaru N, Ohba K (1995) Molecular phylogeny of conifers using RFLP analysis of PCR-amplified specific chloroplast genes. *Theor Appl Genet* 91: 1222-1236