

栃木県北部那須岳におけるハイマツのシュート成長と球果生産の年次変動

誌名	森林立地
ISSN	03888673
著者	砂押, 里佐 逢沢, 峰昭 大久保, 達弘
巻/号	56巻1号
掲載ページ	p. 55-61
発行年月	2014年6月

栃木県北部那須岳におけるハイマツのシュート成長と球果生産の年次変動

砂押里佐¹・逢沢峰昭^{*1}・大久保達弘¹

¹宇都宮大学農学部森林科学科

栃木県那須岳において、過去15年間(1998~2012年)のハイマツの年枝長と過去10年間(2002~2011年)の球果痕を調べ、シュート成長と球果生産の年変動について明らかにした。また、シュート成長と気温の関係、およびシュート成長と着果の関係について検討した。過去15年間のシュート成長は横ばい傾向にあった。シュート成長と気温の相関解析を行った結果、当年のシュート成長は前年7月の気温と高い正の相関($r = 0.77$, $p < 0.001$)があり、既往の研究結果同様に、ハイマツの伸長成長は前年夏季の気温によって規定されていると考えられた。過去10年間の球果痕を調べた結果、豊作は1回、凶作は3回であった。着果幹率は既往の本州中部山岳の値と比較して高かった。これは、本調査地のハイマツの生育標高が本州中部山岳と比較して低いため、厳しい気候条件が緩和され、ハイマツは種子繁殖により多くの資源を投資するためと推察された。球果生産を枝レベルで見ると、着果は前年のシュート成長がよいほど促進される傾向にあった。一方、幹サイズに着目すると、ハイマツの球果生産能力は地際直径に対して一山型分布をしており、樹齢と関係している可能性が示唆された。

キーワード：球果痕、年枝長、着果、ハイマツ、前年夏季の気温

Risa Sunaoshi, Mineaki Aizawa, Tatsuhiro Ohkubo : Inter-annual changes in shoot growth and cone production in the Japanese stone pine (*Pinus pumila*) at Mount Nasudake, northern Tochigi. Japanese Journal of Forest Environment 56:55-61, 2014.

We investigated inter-annual changes in shoot growth and cone production in the Japanese stone pine (*Pinus pumila*) by measuring the length of shoots every year for 15 years (1998-2012) and counting cone scars for 10 years (2002-2011) at Mount Nasudake, northern Tochigi. We also examined the relationship between inter-annual changes in shoot growth and temperature and between shoot growth and cone production. A trend test of the inter-annual change in shoot growth indicated that shoot growth almost leveled off. A correlation analysis showed that shoot growth in the current year was highly correlated with the July temperature in the preceding year, suggesting that shoot growth can be determined using the summer temperature in the preceding year, as reported previously. An examination of the cone scars showed that the past decade contained one mast year and two lean years and that the mean percentage of stems with cone scars was higher than that of pines at high elevations in central Honshu. The high number of cone scars may indicate that the pines at Mount Nasudake invest more resources in seed production because the harsh climate to which they have adapted is alleviated by the lower elevation at our study site. At the branch level, cone production may be promoted by more shoot growth in the preceding year. When we focused on the stem size, the number of cones produced showed a unimodal distribution along the diameter at the ground level, implying that cone production was related to tree age.

Key words : cone scar, length of shoot, masting, *Pinus pumila*, summer temperature in the preceding year

1. はじめに

ハイマツ(*Pinus pumila*)は、マツ科マツ属のゴヨウマツ類(Subgen. *Strobus*)の一種であり、北海道~本州中部の山岳地に広く分布し、高山の森林限界上部から山頂付近に優占分布する針葉樹である。樹高は1~2mであり、幹が匍匐して地表を這う矮性の形態をとることで、冬のあいだ積雪下に埋まり、極度の低温や乾燥から保護される(梶本, 2000)。そのため、高木の生育できないような高山の冬の低温、乾燥、強風といった過酷な環境下においても優占した群落を形成することができる(沖津, 2009)。

近年、高山生態系に対する気候変動の影響が懸念されており、今後100年でハイマツ群落の生育適域の面積が15~25%に減少する可能性が指摘されている(Horikawa *et al.*, 2009)。また、ハイマツ群落は高山の厳しい環境下で、生育環境との

微妙なバランスの上に形成されているため、温暖化によって積雪量が減少するなど、積雪期間が短縮された場合、土壤凍結や強風の緩和が伴わなければ、高山帯でのハイマツ群落の成立は困難となる可能性も指摘されている(丸田, 2009)。ハイマツの実は、様々な動物が餌として利用しており、結実量に関わらずほとんどの球果が持ち去られる(久米, 2009)。特にホシガラス(*Nucifraga caryocatactes*)は、ハイマツ種子の主要な散布者として、ハイマツと密接な関わりを持っている(久米, 2009)。したがって、気候変動にともなうハイマツ群落の衰退は、ハイマツと関係する高山生態系に深刻な影響を及ぼすことが予想され、定期的なモニタリングが必要と考えられる。

ハイマツのシュートは、1年に1節だけ伸長する単節型の伸長様式をとるため、節間の長さから年枝の成長量を20~30年さかのぼって計測できる(Sano *et al.*, 1977)。その成長

* 連絡・別刷請求先(Corresponding Author) : 〒321-8505 栃木県宇都宮市峰町350 宇都宮大学農学部森林科学科 : Department of Forest Science, Faculty of Agriculture, Utsunomiya University, 350 Mine, Utsunomiya, Tochigi, 321-8505, Japan
E-mail : aizawam@cc.utsunomiya-u.ac.jp

¹ Department of Forest Science, Faculty of Agriculture, Utsunomiya University

(2013年5月22日受付, 2013年10月25日受理)

量の年次変動は、全国各地の山岳間でおよそ同調する傾向があること、前年の夏の気温を顕著に反映することが知られている(Sano *et al.*, 1977; Takahashi, 2003)。そこで、気象観測資料の乏しい山岳地での気候変動に関するモニタリングデータとして、ハイマツが注目されている(尾関ら, 2011)。また、ハイマツの球果生産には豊凶があることが知られており(沖津・溝口, 1990)、過去の研究から、豊凶周期には地理的な同調性がある可能性が示唆されている(梶本, 1995)。しかし、豊凶周期や球果生産要因の研究は、ほとんどがハイマツの分布の中心である中部山岳域や北海道大雪山系を対象地としている(沖津, 1988; 沖津・溝口, 1990; Kajimoto, 1993; 中新田, 1995)。したがって、ハイマツの豊凶周期の地理的な同調性を検討するためには、様々な地域でのデータの蓄積が必要と考えられる。

栃木県北部の那須岳では大きなハイマツ群落が見られる。本州中部ではハイマツ帯はおよそ標高2,500 m以上に分布するが(沖津, 2009)、那須岳のハイマツ群落は標高1,800 mから分布しており(栃木県立博物館, 1985)、比較的低標高地のハイマツ群落といえる。低標高地のハイマツ群落は、気温上昇に対してより脆弱であると考えられる(Horikawa *et al.*, 2009)ことから、那須岳におけるハイマツの成長と球果生産に関わる基礎的知見の集積が必要と考えられた。

以上から本研究では、那須岳におけるハイマツのシュート成長の変動傾向と、球果生産の豊凶周期について明らかにするとともに、シュート成長と気温、およびシュート成長と球果生産の関係について検討することを目的とした。

2. 調査地および方法

2.1 調査地

栃木県北部に位置する那須岳は、三本槍岳(1,910 m)を最高峰とし、南北約25 km、東西約15 kmに広がる。本研究の調査地は、那須岳の三本槍岳と朝日岳(1,896 m)の鞍部に広がる清水平(北緯37°08′, 東経139°58′)の、標高1,820~1,870 mの緩やかな南斜面である。調査地(平均標高1,845 m)の気温を最寄りの栃木県那須観測所(北緯37°7.4′, 東経140°2.1′, 標高749 m)の1997~2011年の15年間の観測データを基に、気温の通減率0.55°C/100 m(吉野, 1986)を用いて推定した。調査地の年平均気温は3.5°C、暖かさの指数(WI)は33.8°C、寒さの指数(CI)は-52.1°Cである。調査地の地質は安山岩溶岩および火砕岩である(山元・伴, 1997)。土壌は主に乾性ポドゾル土壌であるが、調査地周囲では湿性ポドゾル土壌、乾性褐色森林土壌が隣接している(栃木県, 1996)。調査地の植生はハイマツが優占するハイマツ群落である。ここではパッチ状のハイマツがほぼ連続して一つのまとまった群落を形成している。植物社会学的にはハイマツ-コケモモ群集に属する(環境庁, 1981)。ハイマツ以外にも矮性化したナナカマド(*Sorbus commixta* var. *commixta*)、ナンゴクミネカエデ(*Acer australe*)、ハクサンシャクナゲ(*Rhododendron bracycarpum*)などがハイマツとともに低木林を形成している。林床にはオクヤマザサ(*Sasa cernua*)が繁茂し、コケモモ(*Vaccinium vi-*

tis-idaea)、マルバシモツケ(*Spiraea betulifolia* var. *betulifolia*)などがみられる。

2.2 ハイマツ幹の選定と各部位の測定

本調査では、ハイマツの幹について、1つの根元から出た地上部の全体を幹、幹内で最も良く伸びている枝を主幹、そこから分かれた枝を側枝と定義した。ハイマツは伏条更新をおこなうため、地上部で幹が分かれていても地下部でつながっている可能性がある(沖津・伊藤, 1983)。Tani *et al.* (1998)は南アルプスのハイマツ群落のクローン構造を調べ、個体内での最大距離は約12 mであることを報告している。よって、本研究では、一つのまとまった群落内において、幹同士を15 m以上離して選定し、同一個体の幹の選定を防いだ。調査範囲はおよそ500 m × 20 mである。また調査幹は、光条件の良い群落の林冠部を構成するハイマツ幹のうち、大きな損傷のない、健全で樹勢がよいものを選んだ。さらに、選定した調査幹について、主幹1枝、側枝1~2枝を選定した。主幹は過去15年分の年枝長を測定できるもの、側枝は球果痕を10年分測定できるものを選定した。本研究において選定した調査対象幹は27幹、枝は80枝である(表-1)。

選定した各枝をもつ幹の地際直径(D₀)と主幹長を測定した。地際直径は5.5 cm~15.1 cm(平均8.8 cm)、主幹長は2.0 m~5.0 m(平均3.0 m)であった。その後、芽鱗痕と芽鱗痕の間の長さを年枝長とし、当年枝からさかのぼり過去15年分(1998~2012年)の年枝長を測定した。なお、15年分の年枝を持たない側枝については、側枝の年枝長と側枝と主幹の分岐点から根元側の主幹の年枝長を併せて15年分測定した。各年の着果痕数を過去10年分(2002~2011年)について記録した。この際、中新田(1995)にならい、球果痕は成熟した2年果の痕(図-1)と思われるもののみを測定し、不明瞭あるいは極端に小さなものは除外した。

以上の調査は2012年7月上旬~9月中旬にかけて行った。

2.3 データ解析

2.3.1 球果の生産特性

ハイマツの球果の生産特性の指標として、各年における全調査幹当たりの着果痕をもつ幹の割合(以下、着果幹率)[中新田(1995)の着果率]、各年における全調査枝当たりの着果痕をもつ枝の割合(以下、着果枝率)を求めた。そして、着果幹率と着果枝率の10年間の平均値を計算した。また、幹当たりの着果痕数と枝当たりの着果痕数を求めた(表-1)。幹サイズと球果生産の関係を調べるため、地際直径階ごとの着果痕数、着果幹率(10年間の平均値)、幹当たり着果痕数、着果枝率、枝当たりの着果痕数を求めた(表-1)。地際直径階は最小階級を除いて、概ね調査幹数・枝数が同じになるように設定した。

ハイマツの豊凶について、過去10年間の総着果痕数と着果幹率は概ね変動パターンが類似していることから、10年間の総着果痕数の平均値(38.6)と標準偏差(23.3)を目安に、60個以上を「豊作年」、60個未満20個以上を「並作年」、20個未満を「凶作年」と定義し、年変動を調べた。

表-1. 調査したハイマツ幹の特性と地際直径(D₀) 階ごとの着果特性

Table. 1. Characteristics of stems of the Japanese stone pine (*Pinus pumila*) and cone production in each class of stem diameter at the ground surface (D₀).

直径階	D ₀ <7.0	7.0≤D ₀ <8.0	8.0≤D ₀ <9.0	9.0≤D ₀	全体
調査幹数	4	8	7	8	27
調査枝数	11	24	21	24	80
平均主幹長(m)	2.2	2.7	3.1	3.7	3.0**
平均年枝長(cm)	7.8	8.3	7.7	7.9	7.9**
着果痕数	42	104	152	88	368
着果幹率(%)*	42.5	52.5	67.1	55.0	55.6†
幹当たりの着果痕数	1.1	1.3	2.2	1.1	1.4**
着果枝率(%)*	23.6	27.9	42.4	25.8	30.5†
枝当たりの着果痕数	0.4	0.4	0.7	0.4	0.5**

*各直径階における10年間の平均値, **全体の値, †10年間の平均値

*averaged over the past 10 years in each D₀class, **overall value, † averaged over the past 10 years

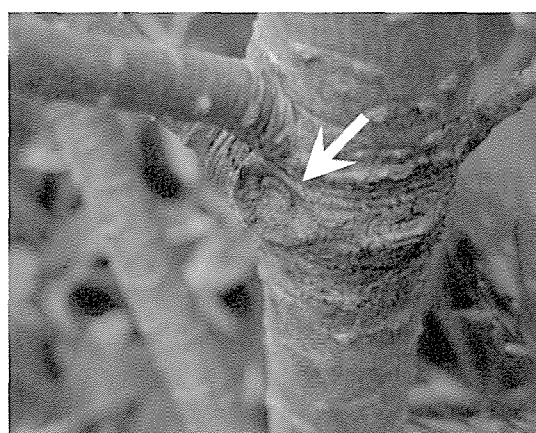


図-1. ハイマツの若枝の球果痕

Fig. 1. A cone scar on a young shoot of a Japanese stone pine (*Pinus pumila*) (arrow).

2.3.2 シュート成長の変動傾向

各幹の各年における平均年枝長を求めた。平均年枝長, および後述する平均年枝長と相関の高かった前年7月および7~8月の平均気温の年次変動傾向をMann-Kendall検定を用いて, 傾きについてはSen's slope推定法を用いてそれぞれ評価した。Mann-Kendall検定は, 水質データや気温の変動トレンドを検定するためによく使用される(徐ら, 2002), ノンパラメトリック検定である。外れ値の影響を受けにくく, 線形回帰分析と比較すると, より頑強(robust)であるとされる(小日向, 2011)。Sen's slope推定法は, Sen (1968)で開発された推定法で, Mann-Kendall検定と共によく用いられる傾きの推定法である。これらの解析はMAKESSENS ver1.0(Salmi et al., 2002)を使用した。また, 有意水準 α は, 0.01および0.05とし, 統計量の生じる両側確率を標準正規分布表より求

めた。

2.3.3 シュート成長と気温の関係

調査地から最寄りの栃木県那須気象観測所にて得られた, 1996~2012年(17年間)の月別平均気温データより, 当年の年枝長と前年の6~7月の月別平均気温および前年の暖かさの指数(WI)との年次変動の相関を, ピアソンの積率相関係数を用いて評価した。また, 特に夏季の気温においては, 6~7月, 7~8月, および6~8月の平均気温とも相関を調べた。なお, 気象観測所は本調査地から, 水平距離6.4~6.6 km, 標高差1,060~1,120 mの距離がある。しかし, 低地の気温とその近辺の高層気温の年次変動パターンには, 極めて高い正の相関があるとされる(沖津, 1988)。また, 調査地から最も近い茨城県館野の気象庁の高層気象データ(<http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/upper/index.php>)を用いて, 調査地(平均標高1,845 m)の1996~2012年(17年間)の各年の月別平均気温を推定した。その際, 名取(2005)の方法に従って, 21時の850 hPaと700 hPaの高度と月平均気温値から, 高度の上昇と気温の減少との間に直線関係を仮定して調査地の月別平均気温を推定した。そして, この推定値と栃木県那須気象観測所の月別平均気温値をピアソンの積率相関係数を用いて評価した結果, 極めて高い相関が得られた($r = 0.997$, $p < 0.0001$)。したがって, 本研究において, 低地の気象観測所の気温の変化パターンが山地のものと同調しているとみなした。

2.3.4 シュート成長と球果生産の関係

マツ属の長枝の先端の冬芽の中には, 未発達の状態ですべてシーズンのシュートが含まれている(例えば, Sacher, 1954)。そして, アカマツやクロマツでは9月中旬頃から冬芽の鱗片の上肢で花芽が分化し始める(橋詰, 1973)。したがって, 球果痕が形成される前年以前のシュート成長が球果生産に影

表-2. 着果の有無に対する一般化線形混合モデル(GLMMs)と赤池情報量基準(AIC)
Table. 2. Generalized linear mixed models (GLMMs) for presence or absence of cone production and the Akaike information criterion (AIC) obtained.

N	GLMM 構造	AIC	k*
80 枝×9 年	各枝の前年の年枝長	845.5	3
	各枝の前年を含む 5 年分の平均年枝長	847.6	3
	説明変数なし(切片)	848.3	2
27 幹×9 年	説明変数なし(切片)	329.5	2
	各幹の前年の年枝長	331.3	3
	各幹の前年を含む 5 年分の平均年枝長	331.3	3

*パラメーター数
*number of parameters

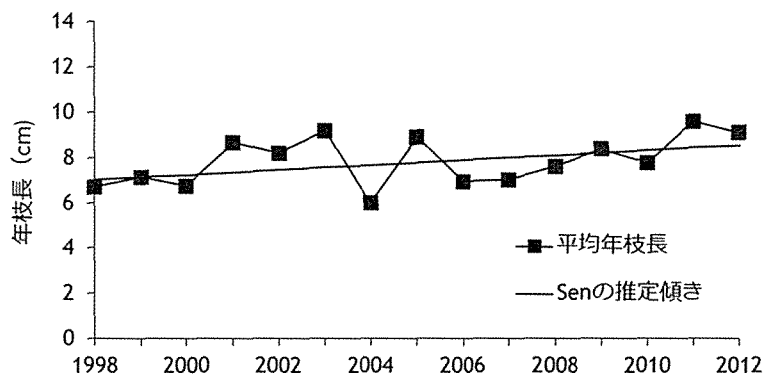


図-2. 過去15年間(1998~2012年)の年枝長の年次変動
Fig. 2. Inter-annual changes in shoot length over the past 15 years (1998-2012).

響を与えている可能性がある。そこで、各枝(枝レベル)および幹(幹レベル)の球果痕の有無を目的変数とし、球果痕が形成される前年、前年を含んだ5年間分の平均年枝長をそれぞれ説明変数として、一般化線形混合モデル(GLMM)を構築した。この際、前年年枝長と5年間の平均年枝長の間有意な相関が見られたことから、いずれか一方の年枝長をモデルに組み込み、総当たりの方法を用いて、赤池情報量基準(AIC)でモデル選択を行った(表-2)。GLMMの誤差分布は二項分布、リンク関数はlogit、ランダム効果は各個体とした。各年の違いは考慮せず、9年間(2003~2011年)のデータをプールして用いた。解析にはR ver. 2.15.2 (R Development Core Team, 2005)のglmmMLパッケージ中のglmmML関数を用いた。

3. 結果と考察

3.1 シュート成長の変動傾向と気温の影響

測定した27幹80枝における年枝長の平均値は7.9 ± 2.7 cm (0.5 cm~19.2 cm)であった。年枝長の年次変動を図-2に示した。近年のシュート成長の年次変動傾向を、Mann-Kendall検定とSen's slope推定法により評価した結果、有意な年次変動の増加あるいは減少傾向はみられなかった(Z = 1.88, p = 0.0602)。中央アルプスの千畳敷の1980~2009年のデータ(尾

関ら, 2011), および白山, 北アルプスの立山, 南アルプスの北岳の1991~2010年のデータにおいてハイマツのシュート成長の増加傾向が示唆されている(環境省自然局生物多様性センター, 2011)が、本研究ではその傾向は得られなかった。

シュート成長と月別平均気温の相関解析の結果、前年の7月の月平均気温においてのみ有意な相関がみられた($r = 0.77, p < 0.001$) (表-3)。また、夏季の平均気温については、前年7~8月と年枝長の相関係数が最も高かった($r = 0.70, p < 0.01$)。これは、マツ属の長枝の先端の冬芽の中には、次の年に伸長するシュートがすべて前年秋までに用意される性質から、当年のシュートの伸長量が前年の冬芽が形成されるまでの気象条件に依存するためと考えられる。これは環境の越年効果(carry-over effect) (Kozlowski, 1971)として知られているものである。これまでの報告でもハイマツの当年のシュート成長が前年の夏季の気温と高い正の相関があることが示されている(Sano *et al.*, 1977; Kajimoto, 1993; 尾関ら, 2011)。例えば、中央アルプスでは前年の6~7月(Kajimoto, 1993; 尾関ら, 2011)、南アルプス仙丈ヶ岳では前年の6~8月(沖津, 1988)の気温と高い相関がみられている。本研究の結果はこれらの研究結果と一致しており、那須岳においても、ハイマツのシュート成長には前年夏季の気温、特に

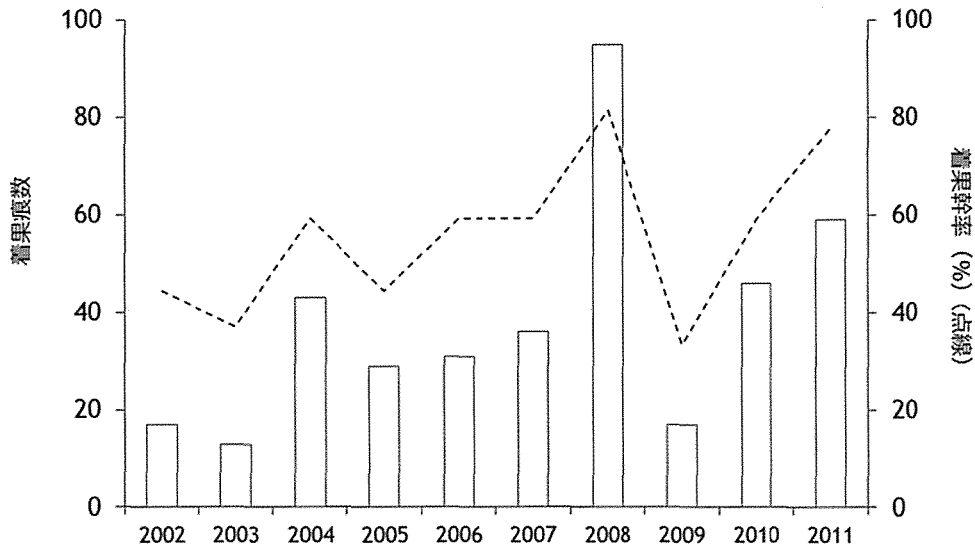


図-3. 過去10年間(2002~2011年)の着果痕数と着果幹率の年次変動

Fig. 3. Inter-annual changes in cone scars and the mean percentage of stems with cone scars found over the past 10 years (2002-2011).

7月が重要であることが示された。

3.2 ハイマツの球果生産の豊凶周期

10年間の総着果痕数は386個であり、年次変動についてみると、着果幹率は着果痕数の値とほぼ同じ変動パターンを示した(図-3)。着果痕数は2008年で突出して高い値を示した。ハイマツの球果の成熟には2年を要することから、2009年は豊作といえる。一方、着果痕数が20個以下と少ない2002年、2003年および2009年の翌年に当たる2003年、2004年および2010年は凶作年と判定された。これ以外はほとんど並作であった。木曾駒ヶ岳のハイマツの豊作の周期は3~4年(中新田, 1995)とされる。また、東北の湯森山、秋田駒ヶ岳では3~4年周期で凶作が来るが、それ以外の年では大部分の幹は球果生産を行っていた(Kajimoto *et al.*, 1998)。本研究では10年間のうち豊作は一度だけであったため、ハイマツの一般的な豊凶周期に関しては言及できないが、ほぼ毎年球果生産を行い、6年に一度程度の周期で凶作が来る可能性が示唆された。

本調査を行った27幹のうち、10年間で一つも球果痕をつけなかった幹はなく、調査した80枝のうち、10年間に一つでも球果痕をつけた枝は72枝で全体の90%を占めた。また、特に過去10年間の平均着果幹率は55.6%、最高着果幹率は81.5%(2009年)(図-3)と、南アルプスの仙丈ヶ岳(2,710~3,030 m)、御岳(2,490~3,010 m)、北アルプスの五色ヶ原(2,330~2,580 m)のハイマツの着果幹率の高くて50%程度(沖津・溝口, 1990)や、木曾駒ヶ岳の平均着果幹率の25.4%(中新田, 1995)と比較して著しく高かった。一方、比較的標高の低い東北地方の山岳(調査標高1,370~1,570 m)の着果幹率(湯森山では20~69%、秋田駒ヶ岳では13~93%)(Kajimoto *et al.*, 1998)と同程度であった。沖津・溝口(1990)は本州中部山岳のハイマツの球果生産について調べ、物質生産の点から充分な着果能力があるにもかかわらず、着果幹率が高々

50%程度と低い原因を考察した。そして、ハイマツは、通常、伏状更新し、現存する群落の維持だけならば、球果による種子繁殖は必ずしも重要でないため、球果生産をある程度の範囲内だけに抑え、多くの資源を伸長成長に費やすことで群落を維持する戦略をとっていることを挙げた(沖津・溝口, 1990)。また、中新田(1996)は、標高2,900 mのハイマツの球果生産量は、それ以下の標高に生育するハイマツの球果生産量の半分であることを指摘した。これらのことは、気候条件がより厳しい高標高域に生育するハイマツは、群落を維持するために、資源の多くを栄養繁殖に投資せざるを得ないことを示唆する。したがって、本調査地のハイマツは、生育標高が1,800 m程度と、本州中部山岳の高山と比較して低いいため気温が高く、厳しい気候条件が多少なりとも緩和されるため、種子繁殖により多くの資源を投資することができ、高い着果幹率を示している可能性がある。

3.3 枝および幹レベルでみたシュート成長と球果生産の関係

本研究のGLMM解析の結果、各枝における着果の有無をその枝の前年の年枝長で予測するモデルのAIC値が845.5と最も低く、最も予測のよいモデルと見なされた(表-2)。沖津・溝口(1990)は、ハイマツにおいて過去10~15年間の平均年枝長が大きい幹ほど着果幹の割合が高いことを示した。本研究では過去15年間の年枝長のデータしかないため、過去5年間の平均年枝長を用いたが、各枝の着果の有無は、過去5年間の平均年枝長より前年の年枝長を用いたほうがよい予測ができると判断された。また、このモデルにおける前年年枝長の係数(パラメーター)の最尤推定値は、0.0778と正であった。したがって、枝レベルで見た場合、着果は前年のシュート成長がよいほど促進されると考えられる。一方、各幹については、説明変数を組み込まないモデルのAIC値が329.5と最も低く、幹レベルでは、シュート成長が着果の有

表-3. 年枝長と前年の月別平均気温およびWIとの相関係数

Table. 3. Correlation coefficients between annual shoot growth and mean monthly temperature in the preceding year and between annual shoot growth and the warmth index (WI).

	平均気温						前年の WI
	前年	前年	前年	前年	前年	前年	
	6月	7月	8月	6~7月	7~8月	6~8月	
年枝長	0.03	0.77***	0.19	0.69**	0.70**	0.63*	0.27

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

無に及ぼす影響はないと判断された。これは、幹ごとの解析では、各枝の年枝長を平均化して解析しているため、枝レベルの解析では枝ごとに対応づけられていた、シュートの前年成長量と翌年の着果の有無といった対応関係がぼやけてしまったためと考えられる。

3.4 幹サイズと球果生産の関係

10年間の地際直径階ごとの着果痕率、幹当たりの着果痕数、着果枝率および枝当たりの着果痕数は、いずれも地際直径8.0~9.0 cmで高い値を示した(表-1)。中新田(1995)は、ハイマツの球果生産能力は地際直径2~4 cmでピークとなり、5 cm以上の幹は球果生産能力が落ちること指摘した。本研究においても、中新田(1995)とサイズのピークが異なるものも、同じ変化パターンがみられた。したがって、ハイマツの球果生産能力は幹サイズに依存しており、那須岳においては、地際直径8.0~9.0 cmのサイズをもつ幹が最も個体の球果生産に寄与していると考えられる。エゾマツの球果生産能力は、胸高直径・樹齢の増加に伴って増加するものの、ある直径・年齢に達すると最大に達し、その後遞減する傾向にある(佐藤, 1942)。ハイマツは栄養繁殖をするため、幹のサイズ・樹齢とその個体の樹齢は必ずしも対応しないが、ハイマツにみられたピークも樹齢と関係している可能性がある。本調査と中新田(1995)のピークを比較すると、本調査の平均地際直径は8.8 cm(5.5~15.1 cm)と、中新田(1995)の2.8 cm(最小0.7~最大12.8 cm)より大きかった。ハイマツの成長量には、気温のほかに積雪量(名取・松田, 1966)などが関係しており、厳しい条件下では成長は悪い。したがって、中新田の調査地の平均標高(2,770 m)と本調査地の平均標高(1,845 m)の標高差を考慮すると、気温や積雪量の違いにより、気象条件のより厳しい中新田の調査地においては、ピークとなるサイズがより小さい可能性が考えられる。

以上のように、那須岳のハイマツの当年生シュートの成長は前年7月の気温と高い正の相関がみられた。また、個々の枝レベルでみると、シュート成長の良い年の翌年は球果を着けやすい傾向にあった。したがって、今後の気候変動がハイマツ群落に何らかの影響を及ぼす可能性がある。より長期にわたるモニタリングが必要であろう。また、光合成産物や資源の転流・蓄積といった生理生態学的観点から、このような相関や傾向が生じる仕組みを明らかにしていく必要がある。

謝 辞

本研究において、林野庁塩那森林管理署より入林・調査許可をいただいた。現地調査に際して、宇都宮大学農学部森林科学科森林生態学・育林学研究室の中山ちさ氏をはじめ、山路貴大氏、福沢朋子氏、遠川千聡氏、佐藤里沙氏のご協力をいただいた。2名の査読者の方より大変有益なコメントをいただいた。以上の方々にこの場を借りて厚く御礼申し上げます。

引用文献

橋詰隼人 (1973) 針葉樹の花芽分化、花性分化とその調節に関する研究。鳥取大学農学部演習林報告7: 1-139.

Horikawa, M., Tsuyama, I., Matsui, T., Kominami, Y. and Tanaka, N. (2009) Assessing the potential impacts of climate change on the alpine habitat suitability of Japanese stone pine (*Pinus pumila*). *Landscape Ecology* 24:115-128.

Kajimoto, T. (1993) Shoot dynamics of *Pinus pumila* in relation to altitudinal and wind exposure gradients on the Kiso mountain range, central Japan. *Tree Physiology* 13:41-53.

梶本卓也 (1995) ハイマツの生態—とくに物質生産と更新過程について—. *日本生態学会誌* 45: 57-72.

梶本卓也 (2000) ハイマツ群落の成立と立地環境. (高山植物の自然史—お花畑の生態学, 工藤岳編, 238pp, 北海道大学図書刊行会, 札幌). 84-98.

Kajimoto, T., Onodera, H., Ikeda, S., Daimaru, H. and Seki, T. (1998) Seedling establishment of subalpine stone pine (*Pinus pumila*) by nutcracker (*Nucifraga*) seed dispersal on Mt. Yumori, northern Japan. *Arctic and Alpine Research* 30:408-417.

環境庁 (1981) 第2回自然環境保全基礎調査 5万分の1現存植生図(那須岳). http://203.138.185.154/data/50000veg/jpeg/veg50k_9_nasudake_02.jpg.

環境省自然局生物多様性センター (2011) 第22年度モニタリングサイト1000 高山帯報告書. http://www.biodic.go.jp/moni1000/findings/reports/pdf/h22_alpin%20zone.pdf.

小日向寿夫 (2011) 茨城県沿岸の水温の長期トレンド. 茨城県水産試験場研究報告42: 1-7.

Kozlowski, T.T. (1971) Growth and development of trees. Volume I: Seed germination, ontogeny and shoot growth. 443pp, Academic Press, New York.

久米 篤 (2009) ハイマツ群落. (高山植物学—高山環境と植物の総合科学—, 増沢武弘編, 共立出版, 東京). 348-359.

丸田恵美子 (2009) 高山の環境とハイマツ群落. (高山植物学—高山環境と植物の総合科学—, 増沢武弘編, 共立出版, 東京). 359-368.

中新田育子 (1995) 「球果痕」から復元したハイマツ球果の豊凶周期と生産様式. *日本生態学会誌* 45: 113-120.

中新田育子 (1996) 中部山岳におけるハイマツ帯の維持機構と成

- 帯構造. 東京大学大学院理学研究科博士論文. 118pp.
- 名取俊樹 (2005) 高山生態系の脆弱性評価と適応策に関する研究. (環境省地球環境研究総合推進費終了研究成果報告, 地球温暖化の高山・森林・農業生態系への影響・適応・脆弱性評価に関する研究 平成14年度～平成16年度, 環境省地球局研究調査室). 35-49. <http://www.env.go.jp/earth/suishinhi/wise/j/pdf/J04B1120.pdf>. (2013年10月22日閲覧).
- 名取 陽・松田行雄 (1966) 乗鞍岳のハイマツの樹令および幹の肥大生長. 日本生態学会誌16: 247-251.
- 沖津 進 (1988) ハイマツ年枝生長の地理変異. 日本生態学会誌 38: 177-183.
- 沖津 進 (2009) 分布. (高山植物学—高山環境と植物の総合科学—, 増沢武弘編, 共立出版, 東京). 335-348.
- 沖津 進・伊藤浩司 (1983) ハイマツ群落の動生態学的研究. 環境科学北海道大学大学院環境科学研究紀要 6: 151-184.
- 沖津 進・溝口智秋 (1990) ハイマツの球果生産と根元直径および伸長成長との関係. 日本生態学会誌40: 49-55.
- 尾関雅章・浜田 崇・飯島慈裕 (2011) 中央アルプス千畳敷におけるハイマツの年枝伸長量. 長野県環境保全研究所研究報告 7: 39-42.
- R Development Core Team (2005) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>. (2013年4月2日閲覧).
- Sacher, JA (1954) Structure and seasonal activity of the shoot apices of *Pinus lambertiana* and *Pinus ponderosa*. American Journal of Botany 41:749-759.
- Salmi, T., Määttä, A., Anttila, P., Ruoho-Airola, T. and Amnell, T. (2002) Detecting trends of annual values of atmospheric pollutants by the Mann-Kendall test and Sen's slope estimates-The excel template application MAKESENS. Finnish Meteorological Institute, Helsinki.
- Sano, Y., Matano, T. and Ujihara, T. (1977) Growth of *Pinus pumila* and climate fluctuation in Japan. Nature 266:159-161.
- 佐藤義夫 (1942) エゾマツ毬果の生産形質に関する二, 三の考察. 北海道帝國大學農學部研究報告12: 134-166.
- Sen, P.K. (1968) Estimates of the regression coefficient based on Kendall's tau. Journal of the American Statistical Association 63: 1379-1389.
- Takahashi, K. (2003) Effects of climatic conditions on shoot elongation of alpine dwarf pine (*Pinus pumila*) at its upper and lower altitudinal limits in central Japan. Arctic, Antarctic, and Alpine Research 35:1-7.
- Tani, N., Tomaru, N., Tsumura, Y., Araki, M. and Ohba, K. (1998) Genetic structure within a Japanese stone pine (*Pinus pumila* Regel) population on Mt. Aino-dake in central Honshu, Japan. Journal of Plant Research 111:7-15.
- 栃木県 (1996) 土地分類基本調査「那須岳」. <http://nrb-www.mlit.go.jp/kokjo/tochimizu/F3/ZOOMA/0914/index.html>. (2013年4月2日閲覧).
- 栃木県立博物館 (1985) とちぎの高山植物. 栃木県立博物館, 宇都宮.
- 山元孝広・伴 雅雄 (1997) 那須火山地質図. 通商産業省工業技術院地質調査所. <http://riodb02.ibase.aist.go.jp/db099/index.html>. (2013年4月2日閲覧).
- 吉野正敏 (1986) 新版小気候. 308pp. 地人書館, 東京.
- 徐 宗学・竹内邦良・石平 博 (2002) 日本の平均気温・降水量時系列におけるジャンプ及びトレンドに関する研究. 水工学論文集46: 121-126.