

2001 年度植物地理・分類学会招待講演 (要旨) 平 英彰：更新形態と遺伝的変異からみたスギの変遷

〒950-2181 新潟市五十嵐 2 の町 8050 新潟大学自然科学研究科

Hideaki Taira: A change of *Cryptomeria japonica* distribution from viewpoint of regeneration system and genetic diversity

Niigata University Graduate School of Science and Technology, Igarashi Nincho, Niigata 950-2181, Japan

Abstract

Cryptomeria japonica D. Don initially enraged during warm periods about 5 million years ago and expounded their growing sites through a chilly Quaternary period. *Cryptomeria japonica* have high adaptability in a growing environment and they propagate both laying and seedling. However they regenerate only laying in cool climates which limits their genetic diversity. *Cryptomeria japonica* which emerged during warm periods changed their regeneration system from seedlings to laying during the glacial epoch and they survived at suitable sites for growth. After the postglacial epoch, their regeneration system changed again from laying to seedling and have expounded their growing sites to the present day natural distribution.

Key words: *Cryptomeria*, distribution, laying, regeneration, seedling.

はじめに

スギ (*Cryptomeria japonica* D. Don) は、日本において青森県西津軽郡鰺ヶ沢から鹿児島県の屋久島まで広く天然分布している。また、その垂直分布は和歌山県浮島の海拔 0 m 地帯から、富山県北アルプス北部に位置する毛勝岳大明神尾根の標高 2,070 m まで達する。スギの化石は全国各地から発見されているが、最も古いものは、秋田県田沢湖の北方、檜内川の上流にある宮田村の中新世後期(530 年前)の地層からムカシブナなどの温帯性の植物とともに発掘されており、ミヤタスギと記載され、現存するスギと同じものとされている(植村 1981)。ミヤタスギと同年代のスギ化石は、岩手県田山、山形県赤倉などでも発見されており、古いスギ化石は東北地方に偏っている。東北以南から発掘されるスギ化石は、鮮新世-更新世の新しい地層からのものが多い。スギの化石はグリプトストロブス、メタセコイア、セコイア属などと一般には共産せず、第四紀になってメタセコイアなど第三紀要素と交代して日本で栄えたと考えられている(三木 1949)。比

較的温暖な時期に発生したスギは、どの様に第四紀の寒冷な氷河期を乗り越え現在の分布を確保したかは、興味深い問題である。ここでは、スギの更新形態や遺伝的変異からこれらの問題について考察したい。

スギの天然更新形態

立山地方に生育しているスギを調査すると、更新形態によって次の四つのタイプに区分できる。(Figs. 1, 2)

1. 実生-大径木：比較的明るいギャップ等に成立した実生が、そのまま孤立木として成長する。
2. 実生-伏条：林内の比較的暗い場所に成立した実生はゆっくりと成長するが、被圧のため形状比が小さくなり、雪や落枝などによって容易に倒伏する。倒伏した個体の幹から根が発達し、多くの枝が立ち上がり伏条個体になる。そして、それらの伏条になった個体は、さらに個体を増やしながらか大きな集団を形成する。
3. 伏条-大径木：被圧されている伏条個体が解放

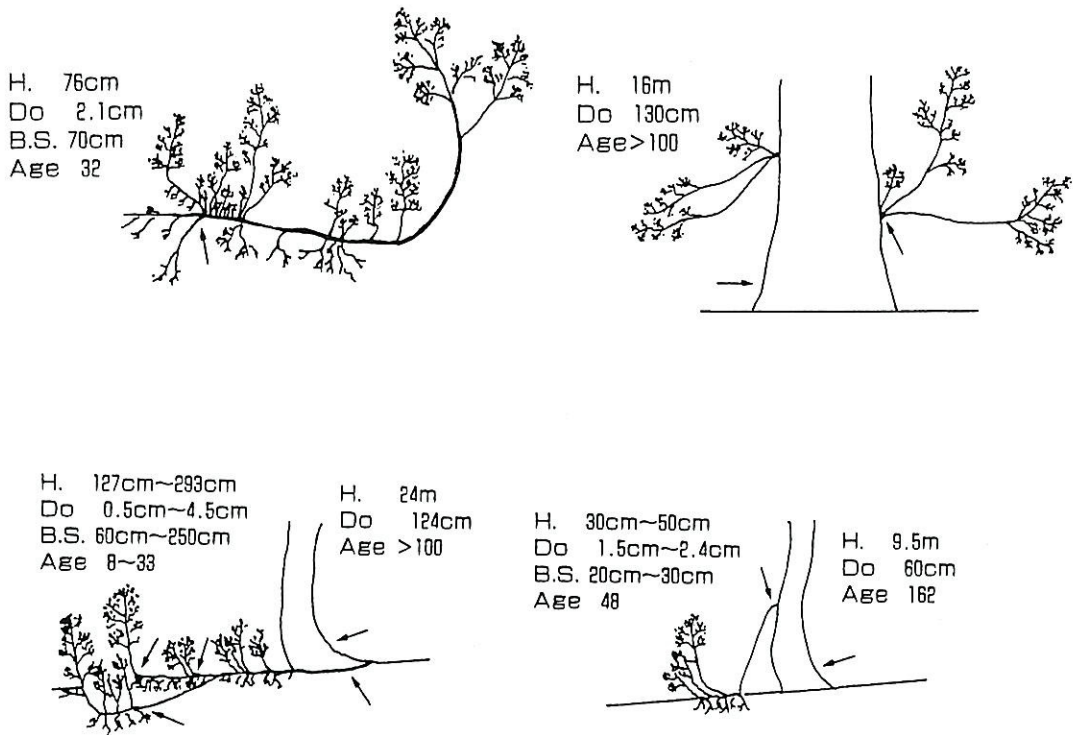


Fig. 1. Growth form of *Cryptomeria japonica* seeding and laying regenerated in the mixed forest.
H., Tree height; Do, Basal diameter; B.S., stem length; ↑, The point of counting annual rings.



Fig. 2. A laying of *Cryptomeria japonica*.

されると、伏条していた個体の何本かが立ち上がり、大径木へと成長する。残りの個体は伏条の状態ですべて生育していく。

4. 大径木一伏条：大径木の樹幹下部から発生した萌芽枝が自重または雪などの影響によって地面に接地し、そこから発芽して伏条個体になっていく。そして伏条個体はさらに大きな集団を形成していく。

これまで、太平洋側に分布するスギは、実生によってのみ更新し、日本海側に分布するスギは伏条によってのみ更新するとされ、日本海側に分布するスギは、スギの変種アシウスギとして区分されてきた(中井 1941)。しかし、立山地方に生育しているスギの天然更新から判断する限りでは、スギが実生更新するか伏条更新するかはその成育環境によって大きく影響を受ける。多くのスギはその成長過程において萌芽枝を発生する。しかし、林内が暗いと、発生した萌芽枝は枯死してしまうため、萌芽更新が認められない。太平洋側に分布するヤクスギとヤナセスギは、ほとんどが実生によって更新している。これは、ヤクスギ、ヤナセスギは常緑広葉樹と混交しているため、林内照度が低く萌芽枝が発生しないためと考えられる。また、ギャップ又は、伐根上に成立した実生は急速に成長して孤立木になるが、林内が暗いため林床に発生した実生はすべて枯死し、タテヤマスギで認められる実生一伏条形態にはならない。しかし、ヤクスギ、ヤナセスギと同じ太平洋側の宮城県牝鹿半島に分布しているマキノサキスギでは、樹幹下部から発生した萌芽枝が伏条更新している個体が観察される。したがって、ヤクスギにおいても光条件が良ければ、伏条によって更新することも可能と考えられるが、このことに関しては、実証的な検証が必要であろう。また、伏条更新の要因としては、必ずしも積雪が必要条件でない。スギ林内の照度が5%以上に保たれ、発生した萌芽の成長が続けば、その成長過程において自重が大きくなり、積雪がなくても地面に接地し伏条個体になる。

東芦見尾根に分布するスギの更新形態と遺伝的変異

富山県の北アルプス北部はスギの天然分布が非常に豊富で、海拔300 m付近から2,050 mまで連続的に分布している。猫又山の標高900 m, 1,200 m, 1,550 m, 1,750 m, 1,850 m, 2,050 m地点に分布するスギ林を調査すると、標高によってヘクタール当たりの成立本数に違いが認められないが、標高1,550 m以上においては、樹高10 m以下の小径木によって構成されている。また、根系が他の個体とつながりがある個体を伏条更新、つながりがないものを実生更新として区別すると、標高1,750 m以上

では、実生の割合が著しく少ない。標高900 m, 1,200 m, 1,550 m, 1,750 mの林分において、アイソザイムを用いて9酵素の遺伝子座の遺伝子型を調査すると、標高1,750 mの林分における遺伝的変異は著しく小さく、調査した全ての個体で、同じ遺伝子型を示し、この林分は、単一クローンで構成されていることを示唆した(Taira et al. 1997)。また、標高2,050 mの林分において、パーオキシターゼ酵素を用いて個体の変異を調査したところ、全ての個体は、同じアイソザイムバンドパターンを示し、標高2,050 mの林分も単一クローンで構成されていることを示唆した(平他 1993)。

1979年から13年間、東芦見尾根の標高750 m-2,050 m分布しているスギ林内に発生した実生の消長を調査すると、スギ稚樹の発生は1,750 m以上の標高では全く認められなかった。また、発生した実生が翌年まで生存できる限界は、標高1,660 mまでで、それ以上の標高においては、発生した実生のすべては翌年の春までには消滅した。このことから、現在の気象条件下では、標高1,660 m以上の標高においては、実生更新が困難で、伏条でのみ更新していると考えられる。種子は、風などによって飛散し、母樹よりも標高の高い立地に成立することができる。しかし、伏条の場合は、母樹の下方にしか更新できないことから、標高の高いところに成育地を拡大することはできない。したがって、現在北アルプス北部のスギ分布上限に成育しているスギは、過去に、地球が温暖化時期に森林限界が300 m-400 m上昇した時期(吉井・藤井 1981)に侵入し、その後の寒冷化によって取り残された遺存的な分布と考えられる。

遺伝的変異から見た二王子岳のスギ孤立林分の消長

新潟県飯豊連峰の二王子岳(標高1,420 m)の頂上付近にスギの孤立林分がある。この地帯は、日本で最も積雪の多い地帯に属し、最大積雪深は4 mを越すと考えられる。飯豊山系の福島県側には標高600 m前後にスギの天然分布が確認される。しかし、二王子岳周辺ではこの調査地の周辺にはスギの天然分布は認められない。このスギ林の成立過程を明らかにするために、3年間にわたって結実した種子の発芽率を調査した。そして、各個体の針葉を用いてAFLP(Amplified Fragment Length Polymorphism)法によるDNA分析を行った(Moriguchi et al. 2001)。

設定したプロット(24 m×24 m)内のスギの成育本数は88本、平均樹幹長は3.8 mで、多くの個体は、3 m-10 m程度地面を匍匐してから立ち上がっている。実生から発生したと考えられる稚樹は確認されず、採取した種子は、すべて発芽しなかった。

この林分は、5月上旬まで埋雪している。スギは風媒花であるが、大量の花粉が飛散している2月から4月上旬にこのスギ林が埋雪しているため、このスギ林では林分外との交配が行われず、また、消雪後林内の雌花が受粉可能になったとしても林内の空中花粉濃度が低く、かりに、雌花が受粉しても近親交配や自殖弱性の影響が強いため、種子形成されても全く発芽しないのであろう。

スギの根茎のつながりから、実生と伏条個体を区別すると18個のグループと26個の個体に区分された (Fig. 3)。しかし、AFLP法によるクローン解析を行うと、10個の遺伝的集団に区分され、孤立木も含めた小さな集団と57本の大きな集団によって形成されていた (Fig. 4)。AFLPのバンドの類似度を基に作成した類似度指数は、分布している

集団間の位置とよく一致した。これらの結果から、総合的にそのスギ林の成立過程を考察すると、過去の温暖期に、スギはこの地域に実生によって侵入してその分布地域を拡大した。そして、その時の遺伝的な変異は大きかったのであろう。しかし、その後の寒冷化と多雪化によって、スギの成育条件が悪化して多くの個体は雪害などで消滅し、個体数が減少した。また、他の集団との遺伝的交流がなくなり、林分内の遺伝的変異が小さくなった。そして、その過程で雪に強く伏条更新しやすいスギがその個体数を増やし、大きなジェネットを形成したと考えられる。その後、この調査林分を観察していると、大雪の年に雪害が発生し、消滅していく個体が多い。現在の気候条件が続けば、将来このスギ林では個体数の少ないジェネットは雪害によって淘汰され、標高

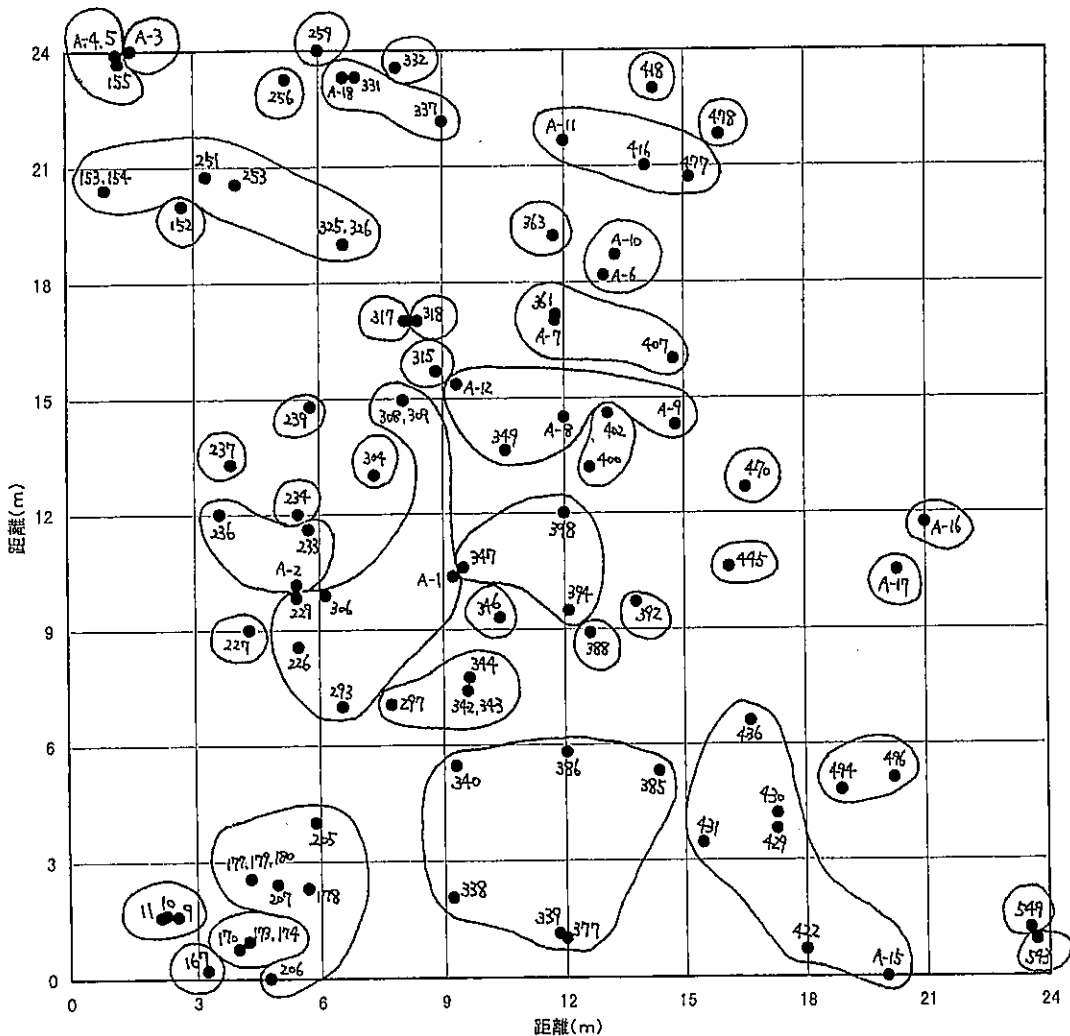


Fig. 3. Location of *Cryptomeria japonica* trees in the study plot.

Solid circles are the individual trees, and the sets of trees enclosed by lines show clones with interconnection roots.

1,750 m 以上の東芦見尾根に分布しているスギ林のように、単一クローンまたは少数クローンによって構成される林分へと移行していくであろう。

終わりに

塚田 (Tukada 1986) は日本列島における後氷期以降 1 万年間のスギ花粉分析の結果から、氷河期とそれ以降の以降におけるスギの分布地とその移動について論じている。花粉分析の結果から氷河期のスギの分布地は、太平洋側では静岡県伊豆周辺に、日本海側では琵琶湖周辺に有り、氷河期が終わるとともにスギは北上を開始して現在の分布地に至ったとしている。しかし、上限に分布しているスギの環境や、更新形態、雄花の生理的特性から考えると、塚田の説にはいくつかの問題が生じる。

スギ氷河期におけるスギの成育地について、塚田はスギの気候的な成育限界を最寒月の平均気温が 4-6°C、最暖月の平均気温は 24°C 以上とした。しかし、現在北アルプス北部の標高 2,000 m 地帯にスギが多く天然分布しており、その地帯の気候条件から推定すると、スギは最寒月の平均気温は -9.2°C、最暖月の平均気温は 10.2°C の地帯でも生存することが可能である。最も寒冷だったといわれているウルム氷河期でも、津軽半島以南の海岸地帯現在の標高 2,000 m 地帯よりも暖かく、積雪によってスギが寒さから保護されればスギの生存可能地があったと推定される (平 1985)。また、スギは、その成育地の環境によって繁殖形態を変化させ、寒冷な条件下では実生更新は行わず、伏条で更新する。スギの空中花粉は、7 月の平均気温と正の相関が高く、

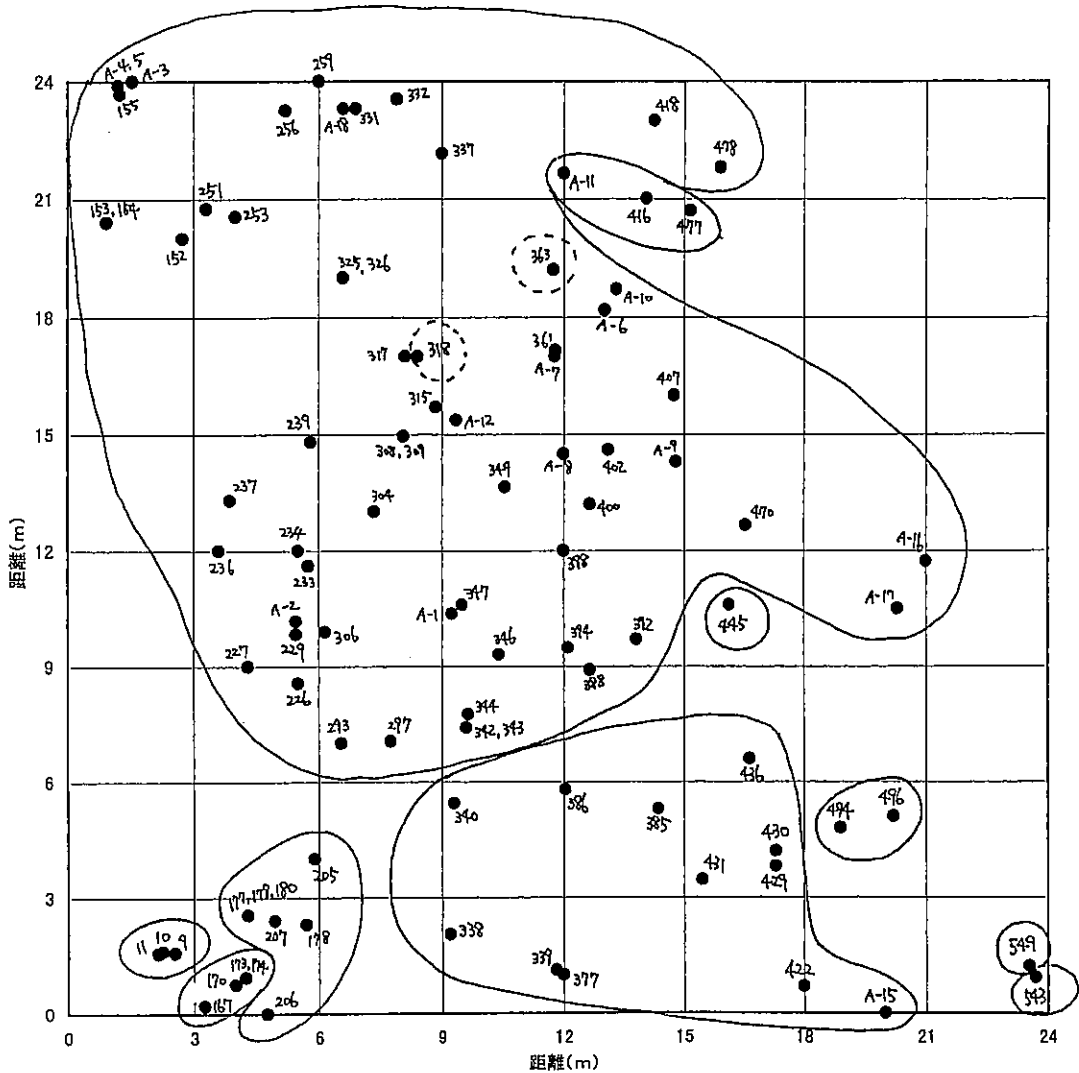


Fig. 4. Clonal structure of *Cryptomeria japonica* trees. Solid circles are the individual trees. The solid lines show AFLP analysis.

7月の平均気温が低いと翌年のスギ空中花粉飛散数は著しく少なくなる (Taira et al. 2000)。また、スギにジベレリン処理をしても、20°C以下で培養すると雄花が全く分化しなかった (Taira et al. 1998)。このことから、スギは気象条件が寒冷になると雄花の分化が少なくなり、スギが成育していても花粉分析でスギ花粉を検出できるほどの花粉を飛散しないと考えられる。したがって、花粉分析によるスギ花粉の検出とスギの天然分布は必ずしも一致しない。日本の場合は地形が複雑で、カナダや北ヨーロッパのように大氷河は発達せず、海岸近くは比較的温暖な地域が存在したと考えられる (井尻 1979)。氷河期の寒冷化に伴ってスギはその分布域を縮小し、伏条更新によってわずかな生存可能地に生きながらえた可能性が高い。そして、その後の温暖化に伴って、緯度の高い地帯では、スギは伏条更新から実生更新に繁殖形態を変化させ、その分布域を拡大していったと推定される。Tsumura and Ohba (1993) はアイソザイムによって全国に分布しているスギ天然林の遺伝的変異を分析し、スギの遺伝的変異は集団内では高いが、集団間では変異が少ないことを報告している。一般に樹木の場合は、その郷土に近いほど遺伝的な変異が高いと考えられている (Tsumura and Ohba 1992)。スギの郷土が何処であるか意見の分かれるところではあるが、最も古いスギ化石が発見されている東北地方のスギ天然林は、氷河期の寒冷化の影響で、遺伝的変異を著しく減少させたことが、全国に分布するスギ天然林間の遺伝的変異が小さくなった一つの原因であろう。

引用文献

井尻正二 (編). 1979. 大氷河時代. 227 pp. 東海大学出版会, 東京.
三木 茂. 1949. 遺体より見た邦産スギ科植物. 植物研究雑誌 **24** : 34-40.
Moriguchi, Y., Matumoto, A., Saito, M., Tsumura, Y. and Taira, H. 2001. DNA analysis of clonal structure of an old growth, isolated forest of *Cryptomeira japonica* in a snowy region. Can. J. For. Res. **31** : 377-383.

中井猛之進. 1941. 植物を学ぶものは一度は京大の芦生演習林を見るべし. 植物研究雑誌 **17** : 273-283.
平 英彰. 1985. 北アルプス北部におけるタテヤマスギの天然分布について. 森林立地 **27** (2) : 1-7.
Taira, H., Teranishi, H., and Kenda, Y. 1998. The formation of pollen in male flowers and yearly atmospheric pollen counts of *C. japonica* in the following year. Allergology International **47** : 297-302.
Taira, H., Teranishi, H. and Kenda, Y. 2000. Male flowering index can predict the annual airborne pollen counts of *Cryptomeria japonica* at different altitudes. Allergology International **49** : 175-181.
Taira, H., Tumura, Y., Tomaru, N. and Ohba, K. 1997. Regeneration system and genetic diversity of *C. japonica* growing at different altitude. Can. J. For. Res. **27** : 447-452.
平 英彰・津村義彦・大庭喜八郎. 1993. 猫又山の標高 2050 m 地点のスギ天然林の生育状況とアイソザイム分析. 日本林学会誌 **75** : 541-545.
Tsukad, M. 1986. Altitudinal and latitudinal migration of *Cryptomeria japonica* for the past 20000 years in Japan. Quat. Res. **26** : 135-152.
Tsumura, Y. and Ohba, K. 1992. Allozyme variation of five natural populations of *Cryptomeria japonica* in western Japan. Jpn. J. Genet. **67** : 299-308.
Tsumura, Y. and Ohba, K. 1993. Genetic structure of geographical marginal populations of *Cryptomeria japonica*. Can. J. For. Res. **23** : 859-863.
植村和彦. 1981. スギの先祖とその分布変遷. 遺伝 **35** : 74-79.
吉井亮一・藤井昭二. 1981. 立山, 弥陀ヶ原台地における湿原堆積物についての花粉分析 (予報). 植物地理分類研究 **29** : 40-50.
(Received October 31, 2001; accepted November 29, 2001)