

【原著論文】

ブナ産地試験地の伐採後にみられた萌芽力の地理的変異

後藤 晋^{*,1}・高橋 誠²・大谷 雅人^{3,4}Geographic variation in coppicing ability of *Fagus crenata* after cutting trees
in a provenance testSusumu Goto^{*,1}, Makoto Takahashi², and Masato Ohtani^{3,4}

要旨：樹木の萌芽力（萌芽の発生のしやすさや萌芽枝の発生量）には樹種間差があり、一般に多雪地や崩壊地など攪乱が多い立地に生育する樹種の萌芽力が高い。しかし、萌芽力の種内変異に関する知見は少なく、攪乱の多い地域に由来する個体群の萌芽力が高いといった地理変異が存在するのかどうかはよく分かっていない。産地試験地では、異なる産地に由来する種苗を同一場所で育成して産地間比較を行うことにより、地理的変異を検証することができる。ブナでは全国各地に産地試験地が設定され、開葉フェノロジーや葉のサイズに産地間差があり、遺伝的に異なっていることが知られている。山梨県山中湖村に1991年に設定されたブナの産地試験地を2014年に皆伐したところ、翌年、一部の伐根から萌芽枝が出現した。そこで、産地間で比較した結果、ブナの萌芽力に地理的変異が認められ、萌芽枝の発生量と産地の積雪深に有意な正の関係が見出された。

キーワード：萌芽枝、薪炭林、ロジスティック回帰、積雪深、伐根

Abstract: Coppicing ability, defined as the amount of emerged adventitious shoots, varies among tree species. Species which frequently experience disturbances, such as heavy snowfall and landslides, generally show higher coppicing ability. Knowledges regarding within-species geographic variation of coppicing ability, i.e. whether populations disturbed frequently exhibit higher coppicing ability or not, is not fully unraveled. Provenance tests in which trees grown from seed sets collected from different geographic origins planted in a set of locations can examine whether variation in a targeted trait is genetically controlled and/or phenotypically variable. *Fagus crenata* provenance tests throughout Japan revealed that bud flush phenology and leaf size were different among seed sources and are probably genetically controlled. In 2014, we clearly cut trees planted in a *F. crenata* provenance test established in 1991 at Yamanakako, Yamanashi Prefecture, Japan. In the following year, the amount of adventitious shoots emerged on the stumps were investigated to compare the variation in coppicing ability between provenances. Geographic variation in the coppicing ability was detected in *F. crenata*. We found a significantly positive relationship between the amount of adventitious shoots and the snowfall depth of their provenances.

Keywords: adventitious shoot, coppice forest, logistic regression, snow depth, stump

* E-mail: gotos@uf.a.u-tokyo.ac.jp

¹ 東京大学大学院農学生命科学研究科附属演習林教育研究センター Education and Research Center, The University of Tokyo Forests, Graduate School of Agricultural and Life Sciences, 1-1-1 Yayoi, Bunkyo-ku, Tokyo 113-8657, Japan

² 森林総合研究所林木育種センター Forest Tree Breeding Center, Forestry and Forest Products Research Institute, 3809-1 Ishi, Juo, Hitachi, Ibaraki 319-1301, Japan

³ 森林総合研究所林木育種センター北海道育種場 Hokkaido Regional Breeding Office, Forest Tree Breeding Center, Forestry and Forest Products Research Institute, 561-1 Bunkyo-daimidorimachi, Ebetsu, Hokkaido 069-0836, Japan

⁴ 現所属 (Present address) : 兵庫県立大学自然・環境科学研究所 Institute of Natural and Environmental Sciences, University of Hyogo, 6 Yayoigaoka, Sanda, Hyogo 669-1546, Japan

はじめに

萌芽は自然攪乱あるいは伐採などの人為攪乱を受けた樹木種が根株や幹の休眠芽や形成層から新たに芽を生じる栄養繁殖、個体維持様式の一つであり、多くの樹木種でみられる(中静 2005)。高木種では、樹幹下部もしくは地際から萌芽枝が発生する個体の割合、あるいは発生した萌芽枝の数や乾燥重量(以下、これらをまとめて萌芽力と呼ぶ)には樹種間差があり、一般に豪雪地や崩壊地などの攪乱を伴う立地に生育する樹種の萌芽力が高い(Okubo 1992; 谷本 1993; 園山ら 1997)。同じ種内でも萌芽力は地形や環境の影響によって異なることが知られており、不安定な立地では萌芽しやすいことが指摘されている(酒井 1998; 久保ら 2001)。また、多雪地で幹折れの発生しやすい環境では、萌芽に依存した更新が頻繁に認められる(谷本 1993; 小野寺 2002)。

同じ属内でも種間で萌芽力は大きく異なることがあり、ブナ属ではブナ(*Fagus crenata*)に比べてイヌブナ(*F. japonica*)は複数幹からなる個体が多く、萌芽力が高いことが知られている(Ohkubo 1992)。一方、同じ種内でも萌芽力に地理的変異が存在するのかどうかについての知見は乏しい。アメリカブナ(*F. grandifolia*)では、根萌芽の有無に集団間差があり(Kitamura et al. 2000)、根萌芽する集団と根萌芽しない集団では遺伝的な系統が異なると示唆されている(Kitamura et al. 2001)。このように、地理変異を調べる場合、天然集団の特性調査とアロザイムやDNAなどの遺伝マーカーの解析を組み合わせるのが一つの方法である。

一方、産地試験地では、異なる複数の産地に由来する種苗を同一の環境で生育させて産地間比較を行うことにより、地理変異が存在するかどうかを知ることができる(Hufford and Mazor 2003)。ブナでは全国各地に産地試験地が設定されており、開芽フェノロジー(橋詰

ら 1996; 梶・高橋 1999)、葉サイズ(橋詰ら 1997)などの形質に産地間差があることが示されている。しかし、産地試験地を用いて、ブナの萌芽力に産地間差があるのかどうかについて、これまで検討されたことはない。

東京大学大学院農学生命科学研究科附属演習林富士癒しの森研究所(以下、富士癒しの森研究所)では、ブナ産地試験地を2014年11月に皆伐した結果、翌年、一部の伐根から萌芽枝が発生した。そこで、萌芽発生の有無、萌芽枝の乾燥重量を測定することにより、ブナの萌芽力に地理変異があるのかどうかについて検討を行った。

調査地と方法

調査地と対象個体

調査地は、山梨県山中湖村に位置する富士癒しの森研究所(東経 138° 52', 北緯 35° 24')のI林班2小班に設定されたブナ産地試験地(試験地番号 011; 東京大学大学院農学生命科学研究科附属演習林 2011)である。本試験地には11行×17列の方形で9産地(白井川、大平山、岩手、福井、芦生、秩父、山梨、天城、高千穂、矢部、八代)のブナ実生苗4年生苗187本が1991年に植栽された。これらは、橋詰ら(1996)の第一試験地と同じ材料であり、産地名は橋詰ら(1996)に従った。皆伐前である2014年9月に毎木調査した結果、9産地に由来する110個体が存在した。本研究では、本試験地を同年11月に皆伐した。また、伐根が伐採枝に覆われていて萌芽できなかった個体と伐根に伐採前から萌芽枝がついていた個体は解析から除外した。産地間差を検証するため、解析可能な個体数が3以下の産地は解析から除外した。その結果、6産地に由来する89個体が解析対象となった(表-1)。

表-1 本研究に供試したブナの産地の位置と積雪深と萌芽率

産地	北緯	東経	積雪深 (cm) §	個体数 ¶	萌芽率 (%)
八代	32.465°	131.005°	0	9 (3)	33.3
矢部	32.582°	131.112°	0	22 (4)	18.2
山梨	35.400°	138.878°	40	11 (7)	36.4
福井	36.126°	136.372°	180	12 (9)	75.0
大平山	42.660°	140.095°	240	22 (16)	72.7
白井川	42.680°	140.383°	140	13 (6)	46.2

§ 30年間(1981年~2010年)のメッシュ平年値図(気象庁ウェブサイト: <http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/view/atlas.html>)から算出した。

¶ 括弧内は萌芽した個体数。

産地については、緯度と経度の情報から、気象庁のデータベース「メッシュ平年値 2010 最深積雪 (年)」から各産地の 1981 ~ 2010 年の 30 年の最深積雪深 (以下、産地積雪深) の平年値を調べた。データベースによると、八代と矢部 (九州) の産地積雪深は 0 cm であったが、大平山 (北海道) のそれは 240 cm と大きな違いがあった (表-1)。

萌芽調査と統計解析

萌芽発生の有無や萌芽枝の発生本数には、個体の胸高直径 (谷本 1993 ; 高橋ら 2007) や伐根の高さ (遠国ら 2008) が影響するという報告がある。そこで、2015 年 7 月に、伐根の最大高 (図-1 ; 以下、伐根高とする) を測定するとともに、萌芽枝の有無を記録した (図-1)。さらに、発生した萌芽枝を全て収穫し、個体ごとに紙袋に入れて 60°C で 48 時間処理し、乾燥重量を求めた。

すべての統計解析には、R 3.1.2 (R Core Team 2014) を用いた。まず、萌芽の有無を応答変数として、各個体の胸高直径、伐根高、産地積雪深を説明変数とするロジスティック回帰を行った。応答変数は二項分布に従うと仮定し、連結関数は logit を用いた。次に、萌芽枝の乾燥重量を応答変数として、胸高直径、伐根高、産地積雪深を説明変数とする重回帰分析を行った。応答変数は正規分布に従うとし、連結関数には identity を用いた。R 3.1.2 の glm 関数を用いて、各説明変数の回帰係数の推定値とそれらの標準誤差 (S.E.: Standard Error)、統計量 (それぞれ z 値と t 値) と有意確率を求めた。

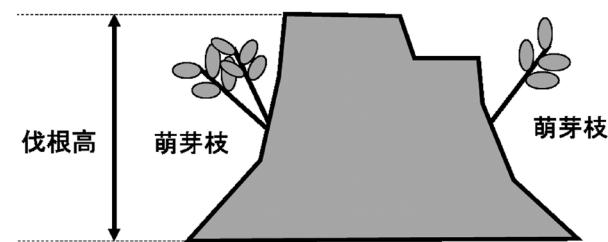


図-1 伐採した個体の伐根と萌芽枝の発生位置。発生した萌芽枝はすべて収穫し、乾燥重量を求めた。

結果

胸高直径は産地によって異なり、特に白井川が小さかったが (図-2)、産地積雪深との明瞭な関係はなく、有意な相関は認められなかった。また、伐根高については産地による明瞭な違いはなく (図-2)、産地積雪深

と伐根高についても有意な相関はなかった。

萌芽枝の発生は、産地や個体によって大きく異なった。例えば、同程度の胸高直径でも大平山産 (北海道) の個体ではしばしば萌芽の発生が見られたが、矢部産 (九州) の個体では萌芽がほとんど見られなかった (写真-1)。萌芽調査の結果、89 個体のうち 45 個体が萌芽しており、萌芽率 (調査個体あたりの萌芽発生個体の割合) は矢部の 18.2% から福井の 75.0% の範囲であった (表-1)。

1 個体あたりの萌芽枝の平均乾燥重量は、八代産 0.04 g、矢部産 0.10 g、山梨産 0.11 g、福井産 0.55 g、大平山産 0.85 g、白井川産 0.49 g の順であった。産地積雪深を X 軸、萌芽枝乾燥重量を Y 軸にプロットした結果、積雪深が大きい産地ほど、萌芽枝の乾燥重量が大きくなる直線的な関係が認められた (図-3)。

モデルを用いて解析をした結果、萌芽の有無に対して、

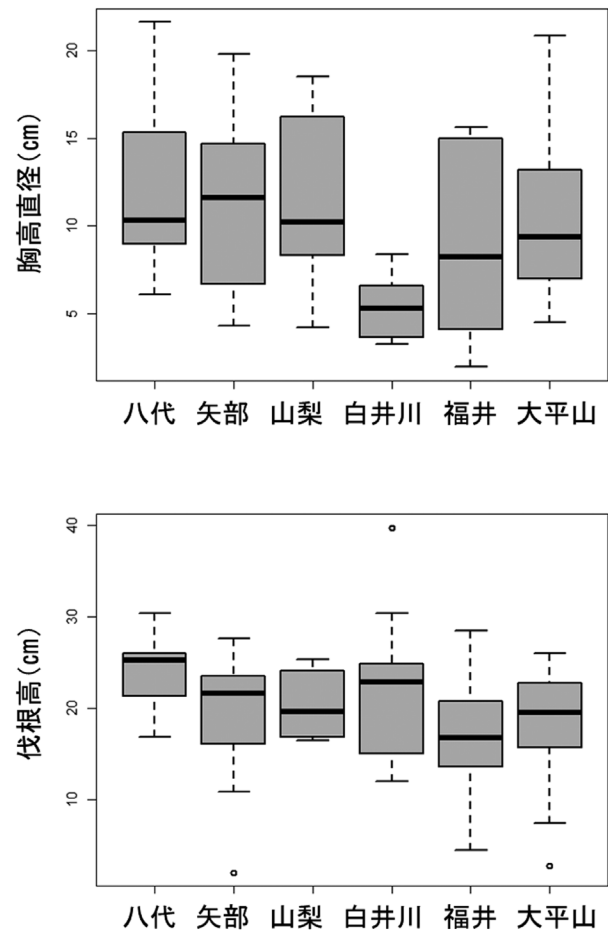


図-2 産地ごとにみた供試材料の胸高直径と伐根高の箱ひげ図。産地は左から右へ、積雪深が小さい方から大きい方へと並べた。



写真-1 大平山産（北海道、写真上）と矢部産（九州、写真下）の伐根。大平山産では萌芽枝が発生しているが、矢部産では萌芽枝の発生が見られない。

個体の胸高直径は5%水準で負、伐採高は5%水準で正、産地積雪深は1%水準で正の関係が認められた。一方、萌芽枝の乾燥重量に対して、個体の胸高直径と伐採高には有意な関係がなかったが、産地積雪深が大きいほど萌芽枝の乾燥重量が大きくなる有意な関係が認められた(表-2)。

考 察

本研究では、異なる産地から種子を集めて同一場所に植栽された後、伐採されたブナ産地試験地の萌芽状

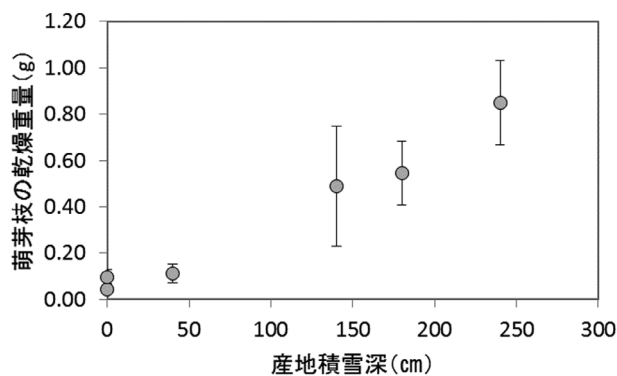


図-3 産地積雪深と萌芽乾燥重量の関係。産地積雪深は1981年から2010年の30年の平年値図(気象庁ウェブサイト: <http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etm/view/atlas.html>)から求めた。シンボル(○)は平均値、バーの長さは標準誤差を示す。

況を調べることで、ブナの萌芽力に地域差があるかどうかを検証することを考えた。産地間差を検証する前に、まず、各個体のサイズや伐根高が萌芽力に及ぼす影響について検討した。

最初に、萌芽力に影響を及ぼす可能性のある胸高直径の影響を検討した。本研究では個体の胸高直径が大きいほど、萌芽の発生割合は低かった。また、萌芽枝の乾燥重量と胸高直径に有意な関係は認められなかった(表-2)。ブナの場合、25年生で萌芽力が最大となることが指摘されている(紙谷1986)。本試験地の場合、4年生苗を植栽してから23年が経過しているため、樹齢(約27年)から考えれば、萌芽力が最大に近い状態でその評価を行っていると考えられる。高橋ら(1997)は伐採したケヤキについて、胸高直径が大きいほど萌芽力が高いと報告している。一方ブナの萌芽力は胸高直径20cm以上になると弱くなり、萌芽更新が稀になるという報告がある(前田1988)。このように萌芽力と胸高直径のような個体サイズの関係は樹種やその林分の特徴、攪乱の種類などによっても異なると考えられる。

次に、伐根高と萌芽力の関係を検討した。本研究では、伐根高が高いと萌芽が発生しやすいが、萌芽枝の発生

表-2 萌芽力に胸高直径、伐根高、産地積雪深が及ぼす影響

説明変数	萌芽の有無				萌芽枝の乾燥重量			
	推定値 (S.E.)	z 値	p 値		推定値 (S.E.)	t 値	p 値	
胸高直径	-0.128 (0.056)	0.056	0.021	*	-0.018 (0.025)	0.025	0.447	ns
伐根高	0.103 (0.045)	0.045	0.023	*	-0.005 (0.015)	0.014	0.753	ns
産地積雪深	0.010 (0.003)	0.003	<0.001	***	0.003 (0.001)	0.001	0.003	**

ns 有意差なし、* $p < 0.05$ 、** $p < 0.01$ 、*** $p < 0.001$ 。

量とは有意な関係がないという結果が得られた(表-2)。シナノキやオオバボダイジュでも、伐採高と萌芽枝の本数には正の関係が認められている(遠国ら 2008)。本試験地で見られたブナの萌芽は切り口の形成層付近からではなく、伐採面と地表の間の切り株側面部の潜伏芽から萌芽していた(図-1)。したがって、伐根高が高いと、萌芽枝が発生できる切り株側面部の表面積が多くなり、このために伐採高の高い個体で発生頻度が高くなったと考えられた。

最後に、萌芽力の産地間差を検討した。萌芽率は18.2%から75.0%であり、明らかな産地間差が認められた。本研究では、萌芽力に影響すると考えられた個体の胸高直径と伐根高を考慮したにもかかわらず、積雪深が大きい産地ほど萌芽が発生しやすく、萌芽枝の発生量も大きいという明瞭な関係が見出された(表-2、図-3)。ブナは、良好な生育環境では萌芽に依存しない実生更新を行うが、森林限界付近や多雪地、湿原の周囲などの攪乱が多い環境では萌芽更新を行うことがある(谷本 1993)。この性質を利用して、日本海側の豪雪地のブナでは「あがりこ」と呼ばれる萌芽更新を利用した薪炭林施業が行われてきた(中静 2005)。また、新潟県の豪雪地帯で二次林を繰り返して皆伐すると、ブナを主体とする林分が再生されることがある(紙谷 1968)。本研究の結果と既存研究の知見を合わせて考えると、萌芽力には地理変異が存在し、積雪深が大きい地域では、幹折れなどの傷害の頻度が高いため、被害からの再生修復のために、萌芽力の高い個体の比率が高くなっている可能性が考えられる。

本研究の結果は、1つの産地試験地の結果であり、他のブナ産地試験地でも同様の結果が得られるのかどうかは関心がもたれるところである。同属のアメリカブナでは根萌芽の有無に地理的変異があるが、萌芽力の獲得は厳しい環境に進化的に応答した結果ではないかと指摘されている(Kitamura et al. 2001)。ブナ属以外の樹種についても萌芽力に地域差があるのか、また、多雪地で萌芽力が高いという傾向が認められるのか、といった知見が集積されれば、樹木が萌芽力を獲得することの生態的・進化的意義への理解が深まると考えられる。

謝 辞

富士癒しの森研究所の教職員の皆さんと元職員の千島 茂氏にはブナ産地試験地の長年の管理をしていただくとともに、今回の皆伐や調査に快く協力をしていただ

いた。富士癒しの森研究所の斎藤暖生氏には、伐根からの萌芽枝発生を見つけていただき、発生量に産地間差があるのではないかと重要な指摘をいただいた。東邦大学の丸田恵美子、山崎淳也、田中千鶴、小林彩香、小宮英之、信州大学の安江 恒、シン・リトウ、長野県の小山泰弘、岡田充弘、富士癒しの森研究所の村瀬一隆、西山教雄の各氏にはブナ産地試験地の測定と伐採にご協力をいただいた。これらの方々に深く感謝を申し上げます。

引用文献

- 橋詰隼人・李 廷鎬・山本福壽 (1996) ブナの開芽期の産地および家系による差. 日本林学会誌 78: 363-368
- 橋詰隼人・李 廷鎬・山本福壽 (1997) ブナ造林木の葉形の産地間差異. 森林応用研究 6: 115-118
- Hufford KM, Mazer SJ (2003) Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of ecological restoration. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 147-155
- 梶 幹男・高橋康夫 (1999) 東京大学北海道演習林におけるブナ産地別フェノロジー—1998年の開葉期と晩霜害—. 日本森林学会北海道支部論文集 47: 54-57
- 紙谷智彦 (1986) 豪雪地帯におけるブナ二次林の再生過程に関する研究 (II) 主要構成樹種の伐り株の樹齢と萌芽能力との関係. 日本林学会誌 68: 127-134
- Kitamura K, Takatsu H, Hayashi K, Ohara M, Ohkawa T, Utech FH, Kawano S (2000) Demographic genetic analyses of the American beech (*Fagus grandifolia* Ehrh.). I. Genetic substructurings of northern populations with root suckers in Quebec and Pennsylvania. *Plant Species Biology* 15: 43-58
- Kitamura K, Kawano S (2001) Regional differentiation in genetic components for the American Beech, *Fagus grandifolia* Ehrh., in relation to geological history and mode of reproduction. *Journal of Plant Research* 114: 353-368
- 久保満佐子・島野光司・崎尾 均・大野 啓 (2001) 地形と萌芽の発生様式からみたカツラの萌芽特性. 日本林学会誌 83: 271-278
- 前田禎三 (1988) ブナの更新特性と天然更新技術に関する研究. 宇都宮大学演習林報告 46: 1-79
- 中静 透 (2005) 森のスケッチ. 東海大学出版会, 神奈川
- 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
- 小野寺弘道 (2002) 積雪挙動と広葉樹の分布特性. 梶本卓也・大丸裕武・杉田久志 編著, 雪山の生態学, 51–56. 東海大学出版会, 神奈川
- R Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.r-project.org/>.
- 酒井暁子 (1998) 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
- 園山 希・渡辺展之・渡辺 修・丹羽真一・久保田康裕 (1997) 針広混交林における林木種の萌芽特性と個体群動態. 日本生態学会誌 47: 2–29
- 高橋 誠・宗原慶恵・福田陽子・武津英太郎 (2007) ケヤキ断幹個体の萌芽反応—採種林造成時の断幹による樹型誘導の可能性の検討—. 関東森林研究 58: 87–90
- 谷本丈夫 (1993) 萌芽によるブナの個体維持機構と立地環境. 森林立地 35: 42–49
- 東京大学大学院農学生命科学研究科附属演習林富士癒しの森研究所 (2012) 富士癒しの森研究所第4期教育研究計画(2011年度(平成23年度)～2020年度(平成32年度)). 演習林(東大) 51: 397–429
- 遠国正樹・笠原久臣・木村徳志・清水目元一・高橋功一・中川雄治・後藤 晋 (2008) シナノキとオオバボダイジュにおける伐採前後の萌芽発生状況. 日本森林学会北海道支部論文集 56: 59–61