

小面積で分断化したブナ林の取扱い

— ブナ林の断片化がブナ集団の遺伝的多様性と繁殖に及ぼす影響 —

小山泰弘、清水香代、岡田充弘*

長野県内のブナ分布を精査したところ、ブナの分布域とされる温量指数 45 から 85 の地域では降水量が少なくてもブナが分布し、県内の概ね標高 1,000m~1,500mの区域が、本来はブナの分布域と考えられた。ブナの孤立林の種子発芽率は、豊作年では大集団と同程度だったが、並作では種子も少なく発芽率も低かった。さらにブナ林集団としての遺伝的な多様性も低下しており、種子採取源として不適だった。ブナ孤立林の一つである松本市牛伏寺ブナ林で種子生産状況を詳しく調べたところ、豊作年でも並作年でも種子生産に貢献している成木がごく一部だったことから、子世代の遺伝的多様性はさらに低下することが危惧された。そこで、種子による増殖だけでなく挿し木による増殖も試みたが、挿し木増殖は壮齢大径木では不可能で、増殖可能な個体は若齢の小径木に限られていた。上記の結果から、壮齢の大径木のみが残る孤立ブナ林では、種子採取も挿し木増殖も難しく、将来の保全に向けて課題が残された。

キーワード：ブナ、小集団、遺伝的多様性、発芽率、挿し木増殖

1 はじめに

長野県では、災害の防止や生物多様性の保全などの多様な森林づくりを進めるため、民有林における広葉樹林の比率を高め、針葉樹と広葉樹の面積比を現在の 6:4 から 4:6 に変えることを長期の目標としている（長野県 2010）。

このために、針葉樹林を間伐して広葉樹を導入する針広混交林化（小山・山内 2011）や、針葉樹林の伐採後に広葉樹林へ誘導する広葉樹林化なども検討され（小山ら 2013）、次世代の森林を整備するための「更新の手引き」（長野県 2015）として整理されている。「更新の手引き」では、広葉樹林化を進めるためには、天然更新だけでなく人工植栽も必要とされるが、日本に自生する樹木には地理的変異が存在しており（津村・陶山 2015）、これを無視した植栽を行うことでブナに生育障害が起きる事例が報告されている（小山 2013）。スギやヒノキなどの主要造林樹種となっている針葉樹 8 種については林業種苗法により種苗の配布区域が制限され、区域外への植林が出来なくなっているが、この配布区域は遺伝的な地理的変異とも一致していること（津村・陶山 2015）を考えると、種苗の配布区域について制限がない広葉樹についても

遺伝的な傾向に配慮した植栽を検討すべきである（森林総研 2011）。

ブナのように地理的変異による成長への影響が確認されている樹種（小山 2013）では、十分に環境影響などを考慮して植栽しなければならないが、長野県内のブナの分布を見ると、日本海側では群落として卓越するものの、太平洋側ではまとまった分布域が少なく孤立している場合も多い（小山ら 2002）。また長野県に限らず、太平洋側のブナ林では、種子の発芽率が低い（Maruta ら 1997 など）ことや、成木での昆虫被害を受けること（例えば越地 2002）などで、次世代の更新が難しいとの指摘がある。さらに小面積で分布している場合、個体数の減少や周辺ブナ林との距離が離れるため、特定の母樹に依存した交配や自家受粉の影響で、遺伝的多様性が低下して個体群の維持が難しくなる危険があることから、林分面積が小さくなることの悪影響を示唆する報告（深町ら 1996）もある。しかし、木本植物が長寿命であるために、個体群の実態は把握されていない。

一方で、孤立して分断化したブナは、地域でも数少ない自然資源として保護する動きもあり、長野県のレッドリスト植物群落編（長野県 2014）

* 木曽地方事務所

でも、佐久穂町の茂来山や松本市の牛伏寺などが希少群落に指定されている。また、松本市の牛伏寺や青木村の滝山連峰などは、市町村の天然記念物指定を受けているが、現状の森林をそのまま維持することにとどまり、次の世代を見据えた保全策の提案はされていない。

そこで本研究では、地理的変異が明瞭であるとともに、遺伝的な研究の蓄積も多く、孤立林分も認められるブナを材料として、分断化した場合に発生する次の世代への影響について、種子生産等の繁殖生態を調査するとともに、遺伝的な影響を調査することで、ブナだけでなく林分が分断化した森林の保全に向けた取扱い方法を模索することを目的とした。

このために、本報告では、以下の構成により研究を行った。

まず、既存研究(小山ら 2002)で報告されていた長野県内のブナ林の分布状況を精査し、本研究の対象とする分断化した小面積ブナ林の探索を行うことで、ブナの分布域を精査し、本来の分布域の推定を試みた(2章)。

次に、小面積ブナ林と大面積に分布するブナ林で、種子生産状況を比較調査し、分断化の影響を調べた(3章)。

さらに、小面積ブナ林の遺伝的多様性が低下しているかどうかを検証するため、小面積ブナ林でDNAのサンプルを採取し、既存の研究で用いられた長野県周辺の大面積ブナ林のDNAと比較検証した(4章)。

3章及び4章で行った検証結果を詳細に解析するため、松本市の天然記念物に指定された牛伏寺のブナ林を事例として林分構造と種子生産に関しての詳細な分析を行い、小面積で分断化したブナ林の実態を把握した(5章)。

また、小面積で分断化したブナ林では、個体数が少なくなっているため、健全な種子生産が出来なくなった場合が考えられる。こうした場合でも小面積のブナ林を維持する必要があることから、実生以外の増殖方法として挿し木による増殖を試みた(6章)。

以上の結果を整理して、小面積で分断化して

しまったブナ林の取扱いについて整理するとともに、今後の課題について整理した(7章)。

なお本報告は、名古屋大学の戸丸信弘教授を研究代表者として、2013~2015年度に名古屋大学、信州大学、石川県林業試験場、千葉県中央博物館との共同研究で実施した「ブナ林の断片化がブナ集団の遺伝的多様性と繁殖に及ぼす影響(日本学術振興会科研費 25292087)」の助成を受けたものである。本研究における成果の一部は、長野県地理学会(小山 2016b)、日本遺伝育種学会(稲永ら 2014、小山ら 2016)、中部森林学会(小山・井田 2013、清水ら 2016)で発表したほか、学術誌等へ投稿した(Inanaga ら 2016、小山ら 2014、小山 2016a)。

2 ブナ孤立林分の実態調査

2.1 背景と目的

長野県では、県下全域にブナの分布が確認されている（小山ら 2002）ものの、大面積のブナ林は日本海側と南アルプス周辺で認められるだけで、他の地域では点在していることが多い。これまでの研究（小山 2013）により、ブナ苗木の成長には地理的影響があり、日本海側と太平洋側相互での苗木の移動は避けることが望ましい（小山 2013）。また、天然記念物等の地域固有の個体群を保全するためには、地域固有の遺伝的系統を理解して、その地域に特有の遺伝子を保全していくことが必要であると判断されている（Frankham ら 2002）。このように考えると、成長影響が発現するような区分（小山 2013）は避けなければならないが、天然記念物等の保全に際しては、少なくとも地域個体群の歴史的経緯に配慮した母系遺伝の系統である葉緑体ハプロタイプの区分（Fujii ら 2002、小山 2011、Koyama ら 2012）に従うことが求められる。とはいえ、葉緑体ハプロタイプの分布域は広いと、理想的にはそれぞれの集団ごとに保全することが望ましい。もし仮に個体数が少ない場合は、隣接集団も考慮する必要があるが、既存の情報（小山ら 2002）でブナの確認事例が少ない長野

県の中部から東部にかけての地域では、隣接ブナ林が異なるハプロタイプに属する可能性もあるため、個体数が少ない集団の保全を行うためにもブナの確認事例を増やす必要がある。そこで、本章では、今までブナの分布情報が少なかった長野県中部から東部を中心として、ブナの追加調査を行った。

2.2 ブナ孤立林分の抽出

長野県内のブナ林については、市町村誌等の書誌情報ならびに現地踏査などで得られた 214 箇所の分布情報を元に、分布図が作成されている（小山ら 2002）。この分布図では、214 箇所の分布情報に加えて、植生図等の解析結果から県内におけるブナの分布が網羅されており、単木の情報も含まれている。しかし、その後の調査で新たなブナ林が確認されるなど、単木や小集団で分布しているもの全てを網羅しているとはいえない。加えて、ブナは元来県内に広く分布する種であるため、特に単木や小集団で残っているブナがあったとしても詳細な分布情報として残すことは少なく、まだまだ発見されていない箇所も多いと考えられる。

こうした情報については、これまで研究者だけが情報の蓄積を行っていたが、インターネッ

表 2-1 今回新たに確認したブナ孤立個体群

地点名	市町村名	標高(m)	緯度(°)	経度(°)	温量指数	成立本数(本)
権現山	伊那市	1,650	35.81	137.89	57.1	100未満
葛窪		1,020	35.89	138.30	76.9	4
小六神明社	富士見町	1,050	35.90	138.28	74.8	1
乙事諏訪社		1,040	35.91	138.27	75.1	11
乙事諏訪社跡		980	35.91	138.26	79.6	5
瀬神社	茅野市	925	36.02	138.12	81.0	1
松原湖	小海町	1,150	36.01	138.45	66.7	50未満
長倉神社	軽井沢町	940	36.35	138.60	70.3	19
冠着山	千曲市	1,200	36.47	138.11	77.4	12
長者山	長野市	1,100	36.54	137.92	71.1	44
虫倉山		1,350	36.65	138.02	65.3	100未満

トが普及し、ブログなどで個人が情報を提供するサービスが普及することで、山行記録などがインターネット上に残されるようになってともに、デジタルカメラやスマートフォンが普及したことで、写真での記録も増えている。これにより、単なる文字情報だけでなく、確認した樹木や周辺植生の写真もインターネット上で閲覧可能となったことから、情報の検索を行うことで、これまで未確認となっていた地域でブナがあるという情報も得られるようになった。

そこで、既往の調査(小山ら 2002)において、ブナが集団で生育している事例が少ない、東信地域、諏訪地域、長野市西山地域等ブナの確認情報が少ない地域を対象とした。調査箇所の検索にあたっては、ブナの分布域の中でも標高が低い山地帯下部に位置する標高 1,000m前後の山岳を主要な検索対象とした。

検索によってブナと思われる個体が確認できた場合には、現地調査を行い、現地でブナを確認した場合は、位置をハンディGPS (Garmin社製 E-Trek20-J)で位置情報を記録するとともに、確認位置周辺を広く踏査して、分布域を把握するとともに、樹高 2m以上の成立個体数を調査した。

2.3 調査結果

今回の調査で、表 2-1 に示した 11 箇所ではブナを新たに確認できた。それぞれの調査地で成立個体数の把握につとめたが、権現山、松原湖、虫倉山の 3 箇所については、分布域の把握は出来たものの全域の成立個体数の調査が困難だったこともあり、成立本数は推定とした。ブナが確認できた場所は、社寺林 6 箇所(富士見町 4 箇所、茅野市、軽井沢町)、集落に近く薪炭利用が盛んに行われていた里山 4 箇所(長野市 2 箇所、小海町、千曲市)、集落からは離れており、薪炭利用の痕跡が認められない奥山 1 箇所(伊那市)だった。なお、里山に見られた 4 箇所のうち、小海町の松原湖では松原城があったとされる区域内で、千曲市の冠着山でも祠の脇にブナ大木が残されていたことから、社寺林的な要

素も兼ね備えていた。なお、松原湖、長者山、虫倉山、冠着山では尾根を中心にブナが分布しており、長者山や虫倉山ではやせ尾根に多かった。また冠着山を除く 3 箇所では萌芽とみられる株立ち個体が目立った。一方、冠着山では株立ち個体は無かったが、胸高直径 5~30cmほどの小径木が中心で、40cmを超える大径木は山頂の 1 個体のみだった。一方、社寺林と奥山では直径 40 cm以上の単木がほとんどで株立ち個体はほとんどなかった。

また、11 箇所のうち 9 箇所では、実生稚樹の発生を確認したが、瀬神社と冠着山では実生稚樹が見られなかった。今回全ての調査地で、殻斗が落ちていたことから、結実はしていると思われたが、実生稚樹が発生していた 9 箇所でも幼樹が多く生育していたのは富士見町の乙事諏訪社のみで、他では幼樹が少なく、更新が確実に進んでいるかどうかは判断できなかった。

2.4 考察

ブナは、厚い土壌が堆積する斜面下部を好み、やせ尾根などでは優占しにくいとされている(中静 2009)。今回の調査でブナが確認された社寺林は斜面中下部で、ブナの生育に適した肥沃な土壌が発達した場所だったことから、ブナの適地に残された林分と判断できた。

一方、里山で確認出来た 4 箇所は、ブナの適地ではない尾根を中心にブナが成立しており、長者山と虫倉山ではやせ尾根に集中していた。今回調査した里山は、いずれも集落の裏山で、やせ尾根にブナが集中分布していた長者山と虫倉山の斜面部に広がる広葉樹林は、ミズナラやコナラなどを中心とした萌芽由来の株立ち個体が目立ったことから、薪炭林としての利用が盛んだったと推定された。長者山や虫倉山で見られたようにブナも萌芽更新することが知られている(紙谷 1993)ものの、ブナが萌芽更新出来るのは直径 20cm以下の小径木で(紙谷 1993)、50cmを超えるとほぼ萌芽更新出来ない(中静ら 2000)。長者山や虫倉山に見られるミズナラやコナラは、50cm以上の大径木でも萌芽する(紙谷

1993)ことと比較するとブナの萌芽力は非常に低いといえる。

ブナの本来の適地は斜面下部といわれている(中静 2009)が、今回調査した里山4箇所のうち、適地にブナが点在していたのは松原湖のみで、他の地域ではブナがほとんど認められなかった。ミズナラやコナラに比べて、萌芽力が低いブナは、薪炭林施業などで伐採されると、萌芽しにくい上に、仮に萌芽したとしても初期成長が遅く(小山ら 2002)、ミズナラやコナラに被圧されてしまう可能性が高い。しかし、土壌条件の悪い尾根部では、ミズナラやコナラの成長が悪く被圧されにくいことに加えて、ブナの直径成長も遅いため、萌芽が難しくなる太さに成長するまでには時間がかかり、ある程度の時間が経過しても萌芽しやすい環境が残される。こうしたことから、本来の適地ではない尾根部で、萌芽により生きながらえたブナが現在まで残されてきたのではないかと思われた。

今回の結果から、人為的に保護される可能性が高い社寺林ではブナの適地にブナが残り、薪炭林施業で萌芽が多くなる里山では、ブナの適地ではない尾根部でもブナが残されていた。このことから、今回調査を行った山地帯下部の標高1,000m付近ではブナが広く分布していた可能性が推定された。ブナが広く分布する日本海側の多雪地域では、尾根から沢筋まで全山ブナが優占しているという場所もあり(小山ら 2002)、ブナが肥沃な土壤だけに成立しているわけではない。今回の結果は、ブナの分布が少ないとされていた寡雪地域であっても、日本海側の多雪地域と同様に広範にブナが分布していた可能性を示唆している。

また残されていた場所が社寺林や伐採を免れたやせ尾根などに限られているとすると、ブナの分布を制限していた要件として、降水量などの気象要因以上に人為的な影響が大きいと判断できた。

これらのことから、長野県内では、ブナの分布域とされる標高1,000~1,500mの地域で、現在ブナが見られないとしてもこれは人為的な影

響で、以前はブナが広く分布していたと推察された。

2.5 2章のまとめ

これまでの知見(小山ら 2002)に加えて、過去に確認出来なかった分布域でもブナの成立が確認出来たことから、長野県内では標高1,000~1,500mと言われる山地帯上部においてはほぼ全域でブナが分布していたことが明らかとなった。

加えて、過去の調査(小山ら 2002)では、市町村誌等の文献情報をもとに、現地踏査を繰り返していたが、インターネットの普及にあわせて、ブログ等による個人からの情報が急速に増加し、踏査時の記録や現地で撮影した写真情報が公開されている。今回、こうした個人が投稿したインターネット情報をもとに現地踏査を行い、新たな分布を確認することが出来た。加えて、今回ブナが見つかった場所と類似環境にあるものの、ブログ等の記載でブナの文字が認められなかった区域の踏査も行ったが、ブナは見ることが出来なかった。しかし、ブナの記載がありながら近縁種のイヌブナしか確認出来ず誤認されているケースも認められたことから、インターネット情報だけに頼ることは危険であるといえる。

今後も、様々な情報を用いながら、分布域の精度向上に努めていく必要がある。

3 小面積ブナ林の種子生産実態

3.1 はじめに

県内のブナ林には、前章の調査によりこれまでの知見(小山ら 2002)以上に、県の中南部を中心に、ブナの孤立林分が多く残されていることが明らかとなった。

風散布により受粉されるブナは、自家受粉が出来ないため、他種の花粉との交配が必要となる。ただしブナの花粉が受粉出来る飛散距離は、平均 79m 程度(Oddou-Muratorio ら 2010)で、最長でも 700m(Hanaoka ら 2007)と短い。このため、小面積で孤立したブナ林では外部花粉の流入が期待しにくく、仮に受粉できたとしても同一林分内での自家受粉や近縁個体との交配になる可能性が高くなるため、健全な種子が生産されず、発芽率の低下によって天然更新が困難になることが予測される。

そこで本章では、小面積の孤立ブナ林と連続した大面積のブナ林で、豊作年と並作年に種子を採取し両者の発芽率を比較した。この結果から小面積で孤立したブナ林の影響を検討し、小面積のブナ林で天然更新が可能であるかどうかの検証を行った。

3.2 調査地及び調査方法

調査は、長野県の中部以北で全県的にブナの豊作が確認された 2011 年と、ブナの結実が認められ、並作となった 2015 年の 2 回行った。調査地は、ブナの成立本数の大小と孤立の有無によって区分し、表 3-1 に示した孤立林分 3 箇所、集団内林分 4 箇所とした。孤立林分は、ブナの成立本数が 100 本以下の牛伏寺、100~500 本程度が成立する樋代大神社、500 本以上のブナは成立するものの周辺は広域的にカラマツ人工林に囲まれている大洞の 3 箇所とした。一方の集団内林分についてもブナ個体数が非常に多い鍋倉山、カヤの平、柄山と、ブナ林が多い長野県北部地域の飯山市にあるものの、集団としてはブナが 100 本以下と少なく、ブナの飛散最長距離といわれる 700m(Hanaoka ら 2007)以内にはブナは認められない真宗寺の 4 箇所を選定した。

ブナ種子の採取は、ブナ林の樹冠下に開口部面積 0.5 m²のシードトラップを設置して、開花期から 11 月中旬まで定期的に内容物を収集し、内容物中のブナ種子を探した上で、充実種子のみを発芽試験に供した。種子の採取は、信州大学教育学部が中心となって行い、当学部で選別した充実種子のみを発芽試験に供した。なお、牛伏寺に設置したトラップのうち、2011 年の 4 基及び 2015 年の 12 基については当所で設置し内容物全てを収集した。信州大学教育学部で設置した牛伏寺の一部を除くシードトラップは、林分内の同一箇所を設置しており、2011 年と 2015 年の種子採取地は同じである。なお、当所で設置した牛伏寺のシードトラップ(2011 年 4 基、2015 年 12 基)については、0.2ha の同一林分内ではあるが、トラップの設置位置は異なっている。

ブナの発芽試験は、42 日間の低温湿層処理後に 20℃で 28 日間行う常法、または還元法による(農林省林業試験場 1969)が、常法の場合はカビの発生により腐敗種子が非常に多くなることが課題だった。ブナ種子は、低温湿層処理中に発根すること(広木・松原 1982、小山ら 2002)や、ヨーロッパブナ(*Fagus sylvatica*)では、5℃で発芽試験を実施している(横山 1999)ことから今回は、カビの発生が抑制できる可能性が高い 5℃の冷蔵庫に種子を保管しながら発芽を行う発芽試験(以下、冷蔵発芽試験)を試みた。冷蔵発芽試験では、9 cm のシャーレに十分に湿らせた濾紙を敷いた上に間隔を空けて種子を並べ、乾燥防止のためパラフィルムで封印後、5℃冷蔵庫内に静置して、発芽状況を調査した。

豊作年の 2011 年産種子は、2011 年 11 月 11 日より 2012 年 3 月 30 日までの 140 日間、並作年となった 2015 年産の種子は、2015 年 10 月 22 日より 2016 年 4 月 12 日までの 173 日間試験を行った。2011 年産の試験では、低温状態のまま発芽しない個体がある可能性を考えて、3 月 12 日から 3 月 30 日までの 18 日間に、常法での発芽試験を行い、冷蔵試験の効果を検証したが、常法期間における発芽率が少なかったことから、

2015年産の種子は、常法での試験は行わず、全て冷蔵発芽試験とした。

今回の発芽試験では、林木種子の検査細則(農林層林業試験場 1969)に準じ「幼根が屈地性を示し、タネの長径よりも長くなった状態」を発芽とした。

3.3 結果

2011年産種子と2015年産種子の発芽率を表3-2に示す。

豊作年となった2011年は、落下した種子のうち、虫害および中身の無いシイナを除くトラップあたりの充実種子数は、孤立林分で若干少ない傾向が観察されたが、一定量は確保されていた。

種子の発芽率は、充実種子がほとんど落下しなかった真宗寺と牛伏寺を除いて60%以上の発芽率となった。充実種子がほとんど落下しなかった真宗寺を除く6箇所の発芽率を見ると、すべての調査地で50%を上回り、トラップごとの発芽率には試験地間の有意差はなく(Schefféの多重比較検定、有意水準5%)、ブナ林の豊作年における一般的な発芽率(横山 1999)と同程度だった。

また、豊作年の2011年に行った冷蔵発芽試験と、その後に行った常法での発芽試験を比較したところ、冷蔵発芽試験後に行った常法の発芽試験において、新たに発芽する個体は5%以下と少なかった(表3-3)。さらに、低温での発芽試験ではカビによる腐敗は見られなかったが、常法では試験開始4日目からカビが発生し、10日目からは毎回濾紙を交換し、種子を水洗しなければカビの繁殖を抑制出来ず、水洗をしてもカビが拡大したため腐敗してしまう種子も認められた。

一方、並作年となった2015年産種子は、ブナの成木が数百個体以上ある鍋倉山、柄山、大洞では60%を上回り、豊作年とほぼ同等の発芽率を示したが、カヤの平では21%と低かった。一方でブナの成木が少なく孤立している牛伏寺、樋代大神社では、ほとんど発芽せず、孤立林分

では真宗寺のみ33%の発芽が認められた。

今回の結果を集団サイズと豊凶に分けて、落下した充実種子のと発芽率との関係で見たところ、図3-1のように、充実種子数が50個/m²を上回っている場合には、集団サイズや作柄に関わらず高い発芽率だったが、これを下回るケースでは発芽率が大きく低下していた。

豊作年に100個/m²以上の充実種子が生産されていた大集団では、並作年でも50個/m²以上の種子が落下していたが、小集団では豊作年でも充実種子は50個/m²程度にとどまり、大集団に比べれば少なかった。さらに、並作年では充実種子が非常に少なく、発芽率も低下していた。

3.4 考察

豊作年においては、孤立小集団でもブナの種子発芽能力が維持されていた背景には、図3-1にみられるように孤立小集団におけるブナの充実種子は、大集団の並作と同程度の50個/m²以上が落下したことが上げられる。ブナの結実に関しては、個体差があり、毎年のように結実する個体から、豊作年のみしか結実しない個体がある(武田 1992)。すなわち豊作年では、孤立小集団であっても、林分内のほぼすべての成木が結実する可能性が高く、集団内での交配機会が増えることが推測できる。

そのため、豊作年であれば成木本数が少ない孤立した社寺林であっても交配が成功しやすいと考えられ、成木が11本しか認められない富士見町の乙事諏訪社のような林分でも、後継樹が育つ可能性がある。ブナは40年生頃から本格的に結実を開始する(横山 1988)ものの、300年程度と言われる寿命を迎えることから、孤立小集団でも、子孫を残すことは不可能ではないことを意味する。しかし、ブナの豊凶周期は不規則な上に長く(中静 2009)、初期成長も遅い(小山ら 2002)ことを考えると、ブナ孤立林分における後継樹の育成は、非常に難しい。

特に、作柄が低下するほど開花個体が減るといふブナの特性を考えると、孤立林分において豊作年以外の充実種子生産量が少ない原因は、

開花個体の減少による集団内個体からの花粉量の不足による交配の失敗や、近親交配による種子形成の失敗などが影響していると考えられた。また、集団としては小さいものの、並作年にも一定の発芽が得られた真宗寺の結果から、これまで最長と言われた700m(Hanaokaら2007)の花粉飛散距離を超えて外部からの花粉流動が起きていることも考えられたが、同年の大規模ブナ林に比べて発芽率が低いことを考えると、林分が孤立することで種子生産に大きな影響が発生していると判断できた。

なお、今回実施した5℃の冷蔵環境下で行ったブナの冷蔵発芽試験は、常法の発芽試験とは異なり、カビの発生が抑えられることで、腐敗による種子の発芽低下が起きないことに加えて、

常法の発芽がほとんど無かったことを考えると、ブナの発芽試験方法として最適であると判断できた。

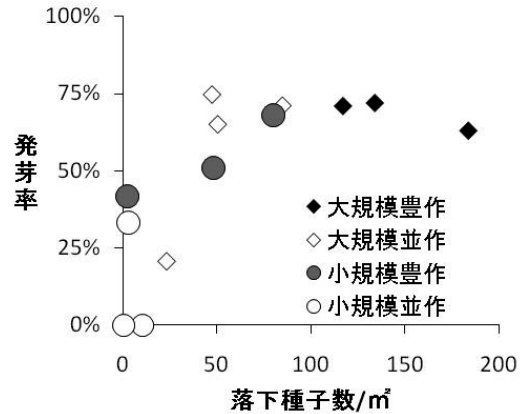


図 3-1 集団規模と作柄の違いによる充実種子数と発芽率の関係

表 3-1 種子発芽試験を行った調査地の概要

地点名	市町村名	標高(m)	緯度(°)	経度(°)	雨量指数	成立本数(本)	集団規模	孤立林分
牛伏寺	松本市	1,000	36.15	138.00	80.3	100未満	小規模	○
樋代大神社	長野市	1,200	36.33	138.03	65.2	100~500		○
大洞	上田市	1,300	36.50	138.31	55.2	500以上	大規模	○
カヤの平	木島平村	1,470	36.50	138.50	52.3			
真宗寺		310	36.58	138.40	95.7	100未満	小規模	
柄山	飯山市	520	36.98	138.45	86.2	500以上	大規模	
鍋倉山		970	36.97	138.38	66.1			

表 3-2 種子発芽試験結果

調査地名	シードトラップ数(基)	2015年産(並作)種子			2011年産(豊作)種子		
		トラップ当り充実種子数(個)	充実種子播種数(個)	発芽率(%)	トラップ当り充実種子数(個)	充実種子播種数(個)	発芽率(%)
牛伏寺	12(9)*	10.5	126	0	48.2	434	51
樋代大神社	5	0.6	3	0	80.0	400	68
大洞	5	50.4	252	65	117.4	587	71
カヤの平	7	23.3	163	21	134.3	940	72
真宗寺	5	3.0	15	33	2.4	12	42
柄山	5	47.4	237	75	340.2	1,701	66
鍋倉山	4	84.8	339	71	184.0	736	63

* 牛伏寺のシードトラップ数は2015年は12基、2011年は9基である

表 3-3 2011年産種子の冷蔵貯蔵と常法での発芽率での比較

調査地名	シードトラップ数	充実種子数(個)		発芽率(平均±標準偏差)(%)		
		トラップあたり(平均±標準偏差)	全供試数	冷蔵期間(126日)	常法期間(18日)	全期間(144日)
牛伏寺	9	48±31	434	50±29	0±1	51±30
樋代大神社	5	80±42	400	68±10	1±1	68±11
大洞	5	117±20	587	68±17	3±2	71±18
カヤの平	7	134±53	940	68±7	4±2	72±7
真宗寺	5	6±3	12	42±1	0±0	42±1
柄山	5	340±77	1701	66±17	0±1	66±17
鍋倉山	4	184±72	736	60±8	3±1	63±7

4 遺伝的多様性の検証

4.1 目的

前章において、ブナの小组団では、大集団と比較して充実種子の生産量が少なく、充実種子の生産が少ない並作以下の作柄では発芽率も低下するため、更新が難しいことが示唆された。

ブナには日本海側と太平洋側との間で葉面積(萩原 1977)をはじめとする形態的な変異や、遺伝的変異(Hiraoka & Tomaru 2009 など)も認められ、両者の種苗を相互に植栽すると成長影響が認められる(小山 2013)など、地理的変異が大きい。日本海と太平洋にまたがる長野県周辺における遺伝的変異を見ると、両親の系統を受け継ぐ核ゲノムでは日本海側と太平洋側の間に連続的な変異があり、2つの系統の中間にあたる系統の集団が存在している(小山 2013)。一方、母系遺伝する葉緑体ゲノムでは、日本海側の1系統と、太平洋側の3系統が県内に分布し、それぞれが地理的に分化している(小山 2013)。

実際、長野県内のブナは、県北部と南部の一部でブナ群落が認められるものの、それ以外の

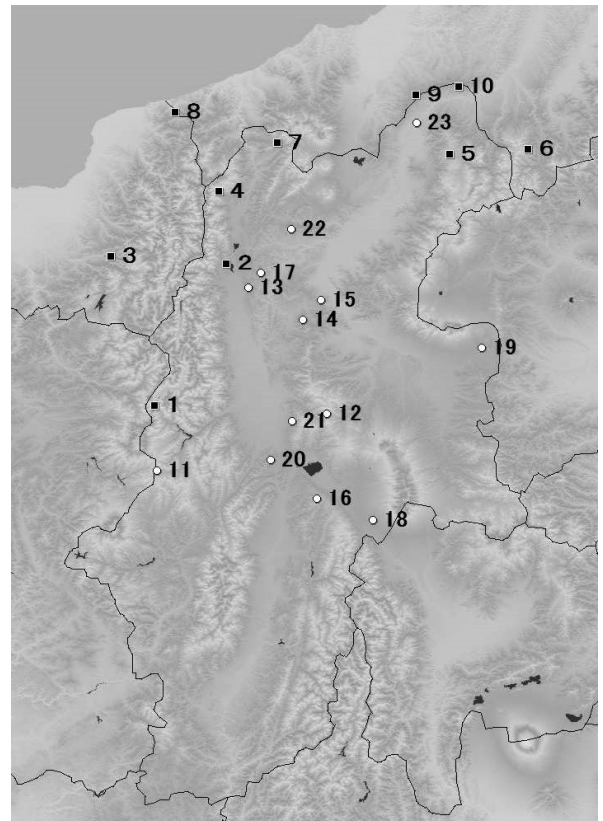


図 4-1 サンプル採取位置

●は大集団、○は小集団、番号は表 4-1 に示す

表 4-1 調査地の概要

番号	区分	地点名	環境	周辺植生	n	北緯	東経	標高(m)
1	大集団	安房峠	奥山	天然林	34	36.21	137.60	1,500
2		小熊山		一部人工林	16	36.56	137.82	1,270
3		立山		天然林	30	36.58	137.47	1,150
4		白馬岳		27	36.75	137.80	1,300	
5		カヤの平		一部人工林	30	36.84	138.50	1,450
6		湯沢		27	36.85	138.88	800	
7		小谷		33	36.87	137.97	1,170	
8		朝日		天然林	20	36.93	137.69	380
9		鍋倉山		30	36.99	138.40	1,100	
10		野々海		30	37.00	138.52	820	
11	小集団	野麦峠	奥山	人工林	33	36.04	137.61	1,520
12		扉峠	22	36.18	138.12	1,600		
13		南鷹狩山	里山	人工林	31	36.50	137.89	1,120
14		四阿屋山	奥山	人工林	30	36.42	138.05	1,370
15		冠着山	薪炭林	12	36.47	138.11	1,200	
16		守屋山	里山	人工林	15	35.97	138.09	1,630
17		長者山	人工林	34	36.54	137.92	1,100	
18		富士見	社寺林	集落	21	35.92	138.27	1,050
19		長倉神社	社寺林	集落	14	36.35	138.60	940
20		霧訪山	奥山	人工林	27	36.06	137.95	1,300
21		牛伏寺	社寺林	人工林	79	36.17	138.02	1,010
22		虫倉山	里山	薪炭林	31	36.65	138.02	1,360
23		真宗寺	社寺林	集落	46	36.92	138.40	300

地域では点在した林分や単木など、集団サイズが小さくなっているところが多く（小山ら 2002）、2 章でも紹介したような孤立林がある。孤立林分では、前章で示したように並作年になると健全種子数が少なく発芽率の低下が認められ、生息地が分断化した影響が考えられる。生息地が分断して断片化することで、遺伝的な多様性が低下した事例は能登半島のブナで確認されている（Kitamura ら 2008）ほか、同じブナ属のヨーロッパブナ（*Fagus sylvatica*）で、近親交配の増加と遺伝的多様性の減少が確認されている（Jump and Penuelas 2006）。

そこで本章では、長野県内のブナ小集団における遺伝的多様性が低下しているかどうかを、長野県を含む本州中央部の大集団と比較して検証することとした。なお本研究は、名古屋大学農学部生物環境科学科との共同研究で実施したもので、遺伝子解析については名古屋大学が担当した。

4.2 調査地と調査方法

調査は、長野県内の小集団 13 箇所と、長野県を含む本州中部にある大面積ブナ林 10 箇所とした（図 4-1、表 4-1）。対象は、個体数が 100 未満である小集団（長野県内 13 集団）と、個体数が 500 以上である大集団（長野県及び周辺を含む 10 集団）に区分した。なお、小集団については、既知のブナ林と数百 m 以上離れた集団のみを対象とした。また小集団については、周辺環境と立地の関係から奥山、里山、社寺林の 3 種類の環境で区分した（表 4-1）。奥山は、カラマツ等の大面積人工林の間にあり、集落から離れた集団を示し、里山は集落裏手の里山に位置し、薪炭林等の影響で株立ち個体が多い集団、社寺林は文字通り集落近くの社寺林内に残された集団とした。なお、牛伏寺は立地は里山に位置するが、他の社寺林と同様に、江戸時代以前から周囲に森林がない環境で、古くから隔離されてきたと推定される（牛伏寺誌 2013）ことと、社寺の境内地であることから社寺林に含めた。

集団内の遺伝的影響を調べるため、樹高 1.3m

以上のブナ個体を対象として、30 個体以上から遺伝解析用の葉を採取したが、30 個体に満たない小集団では、葉の採取が可能な全個体を対象とした。採取した葉を共同研究者である名古屋大学に送付し、DNA の抽出を行うとともに、ブナ及びヨーロッパブナで開発された核マイクロサテライトマーカー 7 遺伝子座を使用して、遺伝子型を決定した。

決定された遺伝子座の遺伝型データをもとに、集団の遺伝的多様性の指標となる集団の遺伝的多様性の指標となるアレリックリッチネス (AR) (El Mousaidik and Petit 1996)、及びヘテロ接合度の期待値 (H_e) を算出した。一般に AR 及び H_e の数字が少ないほど遺伝的多様性が低下していることを示している。ただし、AR と H_e の数字は絶対値ではないため、異なる方法で行われた結果での比較は出来ない。

4.3 結果

今回の調査結果を表 4-2 に示す。集団毎の AR は小集団では 6.097 - 7.568（平均 6.855）、大集団では 6.527 - 7.523（平均 7.230）と小集団で低い値を示し、小集団と大集団との間に有意な差が見られた ($P < 0.05$)。 H_e は小集団では 0.782 - 0.853（全体 0.813）、大集団では 0.806 - 0.847（全体 0.827）であり、小集団で低い値を示したが、小集団と大集団との間で有意な差は見られなかった。

大集団と小集団で有意差が見られた AR について、小集団の環境別にその傾向を調べたところ、図 4-2 にあるように大集団と奥山小集団では大きな違いは感じられなかったが、里山小集団及び社寺林ではこれらの集団よりも AR が低下しており、小集団と大集団との間で見られた差は、里山小集団と社寺林による影響と判断出来た。

4.4 考察

今回調査を行った小集団では、ブナ林が小さくなることで遺伝的多様性の指標である AR が減少していたことから、小集団の遺伝的多様性

は大集団に比べて低く、ブナ林の断片化の影響が確認された。加えて、同じ小集団でも里山の小集団や社寺林のように集落に近いところで残されたブナ林は、奥山の小集団に比べて低くなっており、集落に近い分断化したブナ林は、ARの低下による影響が危惧される。とはいえ、もう1つの遺伝的多様性の指標である He については、小集団と大集団の間で差が認められなかった。

He は、小集団化によって集団サイズが減少し、その状態が数世代継続することで遺伝的浮動と近親交配が促進されることで、数値が減少する。一方で AR は、頻度が 1%以下でしか見られない稀な対立遺伝子（レアアレル）が消失してしまうことなどでも影響される（Tsuda、2005）。つまり AR は、世代交代の期間が短くても小集団化による影響を受けやすく、He よりも遺伝的多様性が減少しやすい（Nei ら 1975）。

従って今回、AR では小集団化による遺伝的多様性の影響が観察された一方で、He では差が見られなかったのは、対象集団は小集団化からの世代経過が短いことが影響していると考えられる。実際、野麦峠や扉峠などの奥山小集団と、里山小集団のうち長者山や南鷹狩山は、周囲がカラマツまたはアカマツの人工林となっており、戦後の拡大造林（1950- 1970 年頃）時にブナ林を伐採してそのまま放置したものか、植栽したものの不成績になった場所が小集団化していると考えられる。こうした集団では、林冠を構成するブナについては世代交代が行われていない可能性が高く、カラマツ等を植栽する前の大集団だった時代の遺伝的多様性を維持した状態で生存していた結果、小集団でありながら AR が減少していなかったと思われる。一方で、江戸時代以前から周囲に集落が存在するなど、長期にわたってブナが孤立していた社寺林集団では、この間に一定の世代交代が進んだと推察され、AR が減少したものと判断出来た。中でも牛伏寺と真宗寺では AR の値だけでなく He の値も減少しており、これらの 2 集団は調査地の中で、最も遺伝的多様性が減少していた。

このように、伐採等によりブナ林が小集団化すると、世代交代を繰り返すごとに遺伝的多様性が低下していくことが明らかとなった。特に、何世代も孤立した状態が続いた社寺林は、遺伝的多様性の低下は顕著で、近親交配等の影響で健全な森林の保全に影響を及ぼす可能性が高まっていると思われた。

表 4-2 集団の遺伝的多様性調査結果

大集団(成木500個体以上)

番号	地点名	n	AR	He
	平均	27.7	7.230	0.828
1	安房峠	34	7.131	0.813
2	小熊山	16	7.325	0.847
3	立山	30	7.341	0.835
4	白馬岳	27	7.188	0.821
5	カヤの平	30	7.173	0.816
6	湯沢	27	7.523	0.840
7	小谷	33	7.275	0.839
8	朝日	20	6.527	0.806
9	鍋倉山	30	7.050	0.816
10	野々海	30	7.770	0.842

小集団(成木100個体以下)

番号	地点名	n	AR	He
	平均	30.4	6.855	0.827
11	野麦峠	33	7.146	0.825
12	扉峠	22	7.510	0.853
13	南鷹狩山	31	6.359	0.802
14	四阿屋山	30	7.568	0.834
15	冠着山	12	6.410	0.818
16	守屋山	15	6.918	0.810
17	長者山	34	7.171	0.829
18	富士見	21	6.838	0.842
19	長倉神社	14	6.097	0.806
20	霧訪山	27	7.553	0.847
21	牛伏寺	79	6.077	0.784
22	虫倉山	31	7.123	0.825
23	真宗寺	46	6.344	0.782

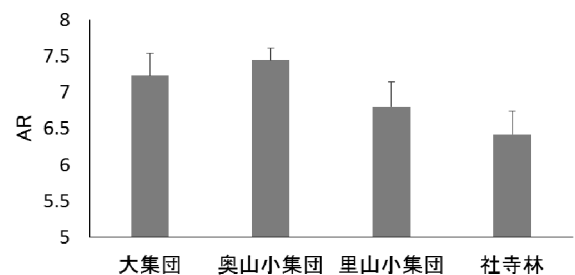


図 4-2 集団サイズ別のアレリックリッチネス

5 小面積ブナ林の実態

5.1 目的

前章までの調査で、小集団化した孤立ブナ林では、健全種子の生産量が低下し、豊作年を除けば発芽率も低くなることに加えて、遺伝的多様性も低下していることが明らかとなった。小集団の中でも社寺林では、分断化した期間が長いことで、遺伝的多様性がより低下していることがわかった。しかし、こうした小集団のブナ林の中には、植物群落として希少であるとして長野県のレッドリストに掲載されている場合や、地域の希少な自然遺産として、天然記念物等の指定を受けている場合がある。

天然記念物等の保護や希少群落の保全に関して、現在はほとんど講じられていないが、遺伝的多様性の低下や後継樹となる種子の発芽が低下しているとすると、林分の更新を含めた維持を行うためには、将来的に何らかの方策を考える必要も出てくる。

このためには、現状の正確な認識が必要であると判断し、長野県のレッドリスト植物群落編（長野県 2014）に記載され、市の天然記念物に指定されている松本市の牛伏寺を事例として、小面積ブナ林の林分構造、豊作年である 2011 年の実生稚樹の家系把握、2015 年の並作年における林分内での種子の散布状況について整理し、小面積ブナ林の更新実態を明らかにした。なお、実生稚樹の家系把握は名古屋大学大学院生命農学研究科との共同研究として行い、種子の採取から実生稚樹の育成までを当所で実施し、育成した実生稚樹の遺伝子解析については名古屋大学大学院で担当した。

5.2 調査地の概要

調査地とした牛伏寺は、長野県中部の松本市東南部の標高 1,000m の付近に位置し、約 50ha ある寺有地の一角の約 0.2ha にブナが認められる。牛伏寺周辺の森林は、江戸時代末期の 1860 年頃の濫伐と山林火災により荒廃していた（牛伏川砂防工事沿革史 1935）ことから、150 年以上にわたり周囲にブナが存在していなかったこ

とがわかっている。実際、1884 年（明治 18 年）から 1918 年（大正 7 年）にかけて、荒廃山林の復旧のために大規模な砂防工事が行われており、当時の写真（牛伏川砂防工事沿革史 1935）を見ても森林の痕跡が認められない。

このブナ林は、環境省が行った第 3 回自然環境保全基礎調査（環境省 1988）において、初めて報告された。当地のブナは、松本市街地に近く低標高に位置しており、松本平に残る唯一のブナ林であることなどから、長野県レッドリスト植物群落編に掲載されているほか、平成 27 年 7 月には松本市の特別天然記念物に指定されているが、全域の詳細な調査はほとんど行われてこなかった。

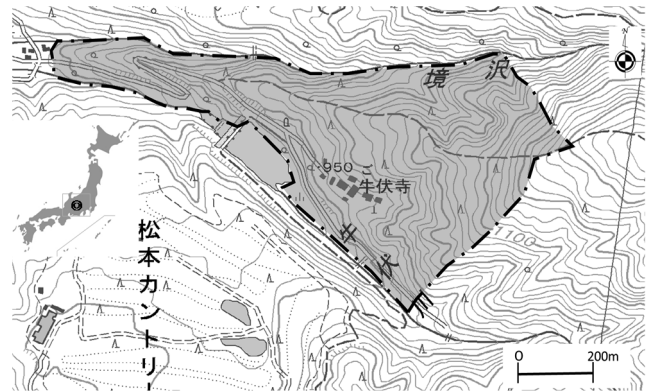


図 5-1 調査地である牛伏寺の寺有地(枠内)

5.3 牛伏寺ブナ林の林分構造

5.3.1 調査方法

林分構造調査は、牛伏寺の寺有地及び周辺の境沢流域と牛伏川流域を対象に（図 5-1）、樹高 1.2m 以上で生育しているブナの全個体を探索し、当該個体の樹高及び胸高直径を測定するとともに、立木の成立位置を計測した。なお、樹高 1.2m 地点で複数幹となっているものは、株立ちとして処理した。なお立木の成立位置は、ハンディ GPS (Garmin 社製 E-Trek20-J) で記録した。また、ブナ林内で上層林冠を構成していたアカマツが、2012 年春の雪害によって 2 本が折損倒伏したことから、当該アカマツの年輪測定を行い、ブナ林の樹齢推定とした。

5.3.2 結果

寺有地全体で確認できたブナは、50 ha の寺

有地の中で伽藍が立ち並ぶ建物周辺に限られていた。区域内で認められたブナは、87株 106 個体だったが、4株 6 個体（4株）のみが離れていた（図 5-2）。区域周辺の踏査も行ったが、既に報告がある場所（小山ら 2002）以外では見つからなかった。

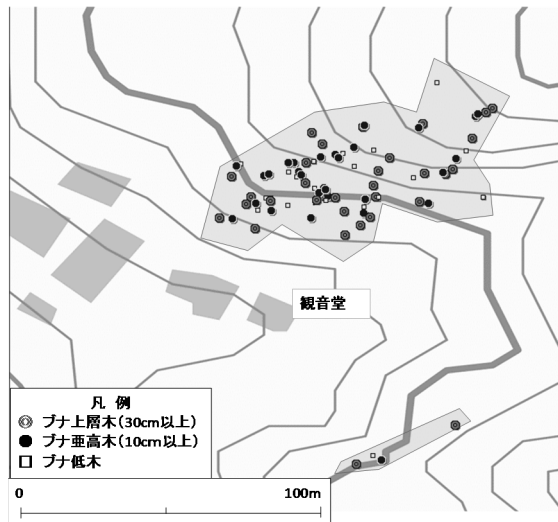


図 5-2 牛伏寺のブナ分布（樹高 1.2m 以上）

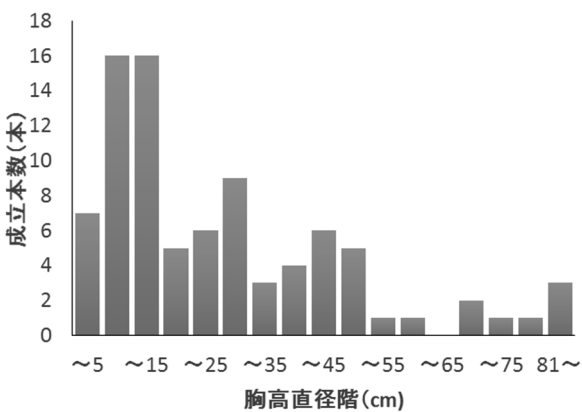


図 5-3 牛伏寺ブナの胸高直径階分布

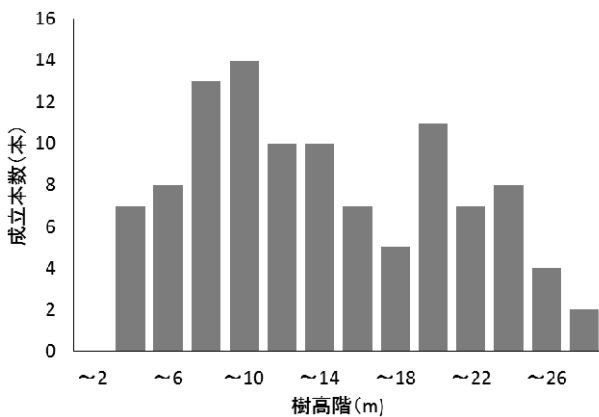


図 5-4 牛伏寺ブナの樹高階分布

ブナの胸高直径階分布を見ると、5~15 cmが多かったものの、25~30 cm、40~50 cmの直径階級においても小さなピークがみられた。65 cm以上の階級でもほぼ連続的にブナが確認されており、全体としては小径木の多いL字型の分布ながら複数のピークを示す特異な形態をとっていた（図 5-3）。この傾向は樹高階分布（図 5-4）でも同様で、多段林型を呈しており、樹高 20m 以上の個体が林冠木を形成していた。

また、ブナに混交するアカマツの樹齢測定を行ったところ、芯抜け等により、根元年輪は確かめられなかったが、一部が芯抜けした地上高 5.3m の位置でも 196 本の年輪が認められた。

5.3.3 考察

牛伏寺のブナは、200 年以上にわたって当地に残されているものの、寺有地に成立する 106 個体以外には、個体が認められない孤立個体群だった。しかし、豊作年には発芽が確認され（表 3-2）、翌春には現地で実生個体も観察された（牛伏寺 2013）ことや、胸高直径階や樹高階に複数のピークがあることから、過去にも複数回にわたって更新が繰り返されていたと考えれば、当地のブナ林は将来にわたって維持出来る可能性があると考えられる。

しかし、現存する 106 個体のうち、樹高 20m 以上となる林冠木は、21 個体しか認められず、全個体の 80%にあたる 85 個体は下層木だったことから、今回の試験で発芽した種子や実生個体は少数の上層木由来と考えられた。

5.4 牛伏寺のブナにおける花粉交配実態

5.4.1 はじめに

牛伏寺に成立するブナの毎木調査結果から、林冠到達木が少なく、少数母樹によって実生稚樹が生産されている可能性が考えられたため、2011 年に採取した種子を育苗し、実生稚樹として生育することができた個体を用いて、親子関係を調査することとした。

5.4.2 材料及び方法

親世代の対象木（以下親個体）は、牛伏寺境内に成立する樹高 2m 以上の 104 個体から葉試

料を採集した。なお、2 個体については、サンプルの採取及び抽出に失敗したが、直径 5cm 以下の低木で、開花齢に達していないと判断し追実験を行わなかった。林分内には株立ち個体も存在していたが、別個体である可能性もあることから、株立ち個体についても幹ごとにサンプルを採取し、DNA 解析の結果同一クローンであると判明した場合は、親子解析ではこれを除いた。

子世代の対象木（子個体）は、3 章の実験で用いた種子をプランターで育苗させ、2 成長期を経過させた実生稚樹（平均苗高 23cm）からランダムに 100 個体を子個体として選定し、葉試料を採集した。

親個体 104 本、子個体 100 個体のあわせて 204 の葉試料から、改変 C T A B 法により DNA を抽出し、ブナを含むブナ属の遺伝子解析のために開発されたマイクロサテライト 9 座を PCR 増幅し、電気泳動により遺伝子座を特定させた。特定された遺伝子は、CERVUS ver. 3.0.3 (Kalinowski ら 2007) により解析した。親候補として萌芽によるクローンの重複を除いた牛伏寺成木のほか、近隣からの花粉飛散の可能性を考慮し、既往の研究(小山 2011)で解析を行ったブナの木権現（牛伏寺より東 2km : 2 個体）、二ツ山（牛伏寺より東 5.5km : 6 個体）の抽出済み DNA も親候補として使用した。

5.4.3 親子解析結果

調査した親個体 104 本のうち、14 個体は株立ち由来のクローンだったことから、90 個体を親候補として、親子解析に供した。

実生稚樹 100 個体の両親として、表 5-1 のとおり、100 個体の全てで片親が特定でき、94 個体は両親とも特定できた。つまり、牛伏寺のブナ実生はすべて 0.2ha の牛伏寺境内に成立する親から生まれた個体で、鳥や獣などが遠隔地から運びこんだものは認められず、すべて重力散布による繁殖と考えられた。

両親の組み合わせから、牛伏寺にある 104 個体のうち、親個体として選択されたのは 12 個体だった。しかし、100 個体の子個体について、

両親の個体数割合を調べると、96 個体は片親が No. 671 に由来しており、子個体のほぼすべてが単一個体を片親に持っていた。さらに No. 671 が片親で、もう片方が No. 648、No. 674、No. 679 の 3 個体となっている子個体は 74 個体も確認された。これら 4 個体以外の遺伝子由来の子個体は、No. 686 と No. 700 の両親から生まれた 1 個体にとどまっており、特定親のみが繁殖に関与していた。

表 5-1 牛伏寺の子個体の両親

親個体の 立木番号	子個体 確認数	
671	648	24
671	649	1
671	654	2
671	664	4
671	674	22
671	679	28
671	689	7
671	718	1
671	731	1
674	686	1
679	689	2
686	700	1
671	不明	6
合計		100

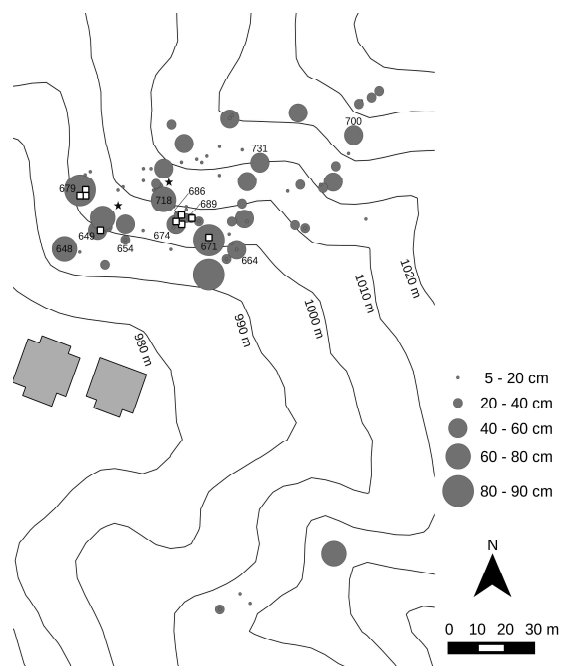


図 5-5 2011 年産の種子採取位置とブナ立木との関係

この原因として、種子採取を行ったシードトラップの位置が関係している可能性が考えられたため、トラップの設置位置と立木との関係を確認したところ、図 5-5 のとおりトラップは No. 671、No. 674、No. 679 の樹冠下にあった。

しかし、No. 671、No. 674、No. 679 の立木間の距離はいずれも 50m あり、両者の間にブナ立木が複数認められることから、近接距離同士での交配に偏っているとはいえなかった。

なお、No. 671 は樹高 26.7m、胸高直径 82cm と群落内でも樹高・直径ともに最大級の個体であり、No. 679 は胸高直径 88cm、No. 674 も胸高直径 51cm と林分内での大径個体が種子生産に貢献していた。

また、100 個体の子個体のうち 94 個体は両親を特定することが出来たが、6 個体は片親が特定できなかった。この 6 個体の遺伝子型と、牛伏寺の近隣にあるブナの木権現及び二ツ山に生育しているブナとは遺伝子型が一致しなかったことから、さらに遠隔地からの花粉が流入していると推定された。

5.4.4 考察

今回の実験では、両親の形質を受け継ぐ核 DNA のマイクロサテライトマーカーによる解析のみであるため、今回の解析結果だけでは親個体の特定が出来たとしてもどちらが父親で、どちらが母親であるかは不明ではある。しかし、豊作年に行った今回の親子鑑定の結果でも、牛伏寺のブナは少数の特定個体のみ由来した実生稚樹だったことから、牛伏寺のブナの遺伝的多様性は、現在の成木よりも稚樹世代でさらに落ち込むことが予測出来る。

加えて、主要な親として貢献していた 3 個体のうち 2 個体は胸高直径で 80cm を超える林分内でも最大級の個体だったことから、高樹齢である可能性が高く、林分内のアカマツの樹齢が 200 年以上であったことを考えると、近い将来寿命を迎えても不思議ではなく、今後も安定した種子生産が継続出来るのか疑問が残る。

一方で、個体数は少ないものの、5.5km 以上離れた遠隔地から花粉の流入があり、実生稚樹

の生育に貢献していたことは、遠隔地のブナを合わせて保全していくことで、周辺ブナ林からかなり離れて孤立している牛伏寺のブナであっても外部花粉による遺伝的多様性が高まる可能性は残されている。

しかし本事例のように成木が減少し、孤立しているブナ林では、豊作年であっても種子生産に貢献している母樹が限定され、林分全体での次世代以降の遺伝的多様性が低下する危険性が高い。

前章において、分断された期間が長い社寺林の遺伝的多様性が低下していたことは、こうした事実を反映していると考えられる。少ない母樹由来であっても実生が形成されることは、2 章で調べた乙事諏訪社で幼樹が多く認められたことと一致しているが、乙事諏訪社で認められた幼樹の遺伝的多様性は、牛伏寺の実生稚樹以上に低くなっている可能性が高く、孤立林のブナを保全するためには、遺伝的多様性も考慮した後継樹の育成を検討する必要がある。

5.5 林分全体での種子生産実態

5.5.1 はじめに

5.4 項では、ブナ稚樹の両親が特定親に限定された原因として、シードトラップの設置位置が限られたことに原因がある可能性が考えられた。ブナ種子は重力落下し、樹冠下に落ちることが多く、シードトラップの設置位置に偏りがあると、母親が偏る可能性は高い。今回の調査では、両親由来の核 DNA マイクロサテライトマーカーでの解析だったため、シードトラップ設置位置に左右されない父親由来の個体がどのように分散しているのかはわからなかった。

これを解消するため、林分内全域を網羅するように、ブナ成木の樹冠下にシードトラップを設置して種子生産実態を調査した。

5.5.2 調査の方法

調査は、ブナが並作年となった 2015 年に実施した。信州大学教育学部が設置している固定のシードトラップ位置を避けて、ブナ分布域全体を網羅出来るように 12 基のシードトラップを

設置した。信州大学教育学部で設置している5基のシードトラップはブナが開花する春先から、種子の落下が完了する秋の終わりまで設置しているが、12基のシードトラップは、種子の落下が始まる直前の10月9日から、種子が完全に落下し終わった12月2日まで設置し、毎月1回の間隔でシードトラップ内容物を回収し、落下種子数と健全種子数を調査した。

同様の調査は、信州大学教育学部が管理する5基のシードトラップでも実施し、17基を合わせて牛伏寺全体での種子生産実態を整理した。

5.5.3 結果と考察

シードトラップの落下状況(図5-6)を見ると、種子が落下したのは、図5-5に示した2011

年のシードトラップ周辺に限定されており、2011年にシードトラップを設置しなかったエリアでは、健全種子がほとんど生産されていなかった。

このことから、牛伏寺のブナ林では、特定個体以外は種子生産に貢献していない可能性が示唆され、4章で示されたように成木段階で、すでに遺伝的多様性が低下しているとすれば、子世代ではさらにその傾向が強くなることが予測されるため、牛伏寺のブナを保全していくためには他の手法も検討しなければならないと思われる。

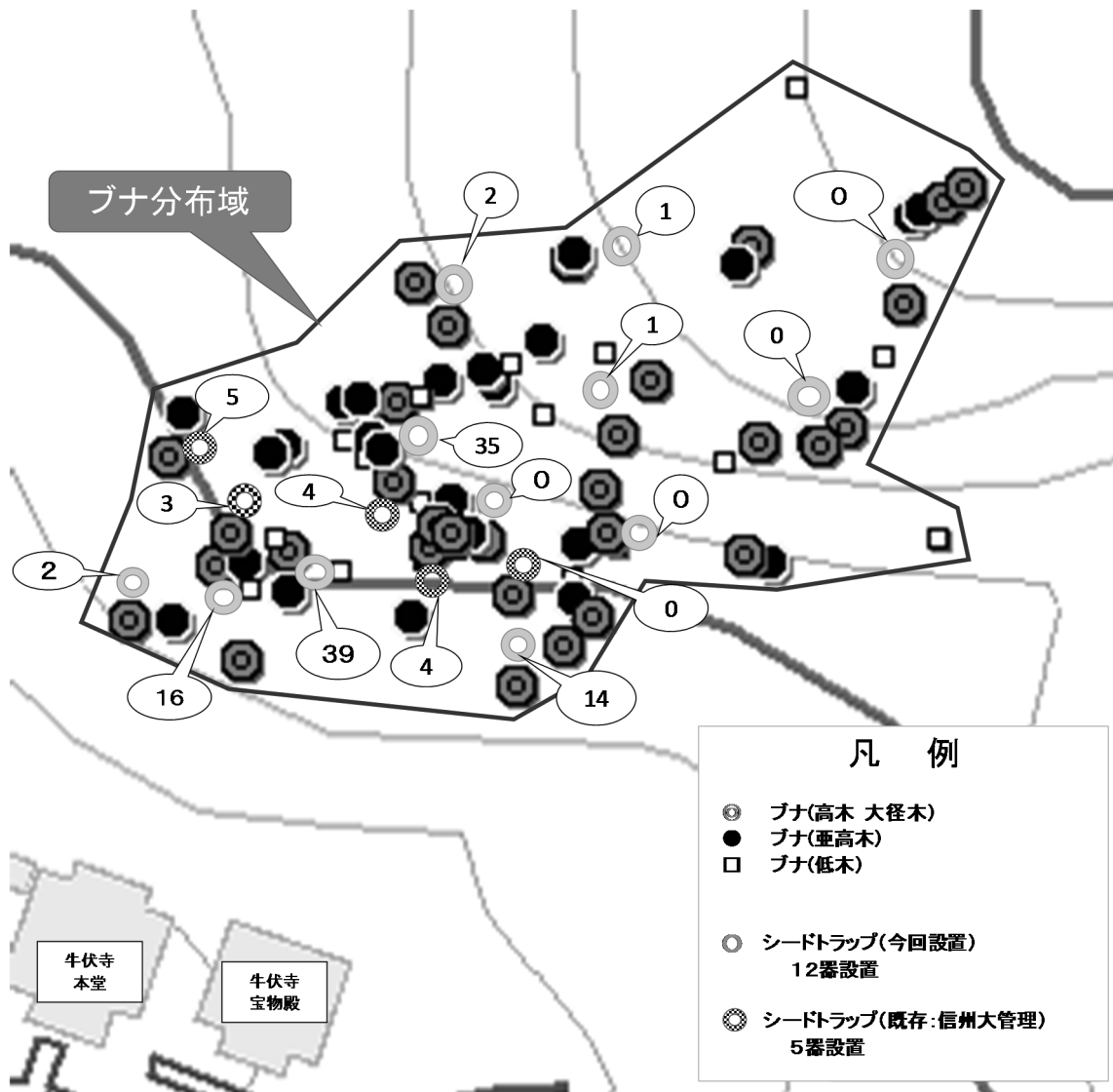


図5-6 2015年に設置したシードトラップの落下状況(吹出しの数字は健全種子数)

6 挿し木による増殖試験

6.1 目的

これまでの結果、孤立ブナ林では、孤立している時間が長い里山ブナ林や社寺林で遺伝的多様性が低下し(4章)、牛伏寺では、子世代の親が限られて現世代以上に子世代の種子親として機能している個体が限定されるため、親世代に対して子世代ではさらに遺伝的多様性が低下していた。こうした森林を保全するためには、遺伝的多様性を維持することが必要で、外部種苗を導入するなどして、遺伝的多様性を高めることも必要となるが、遺伝的に異なる系統の種苗を導入すると、成長等への影響が発生する可能性があり(小山 2013)、安易に導入することは出来ない。

そこで、こうした中で、遺伝的多様性を維持するためには、実生個体だけでなく、現有個体を維持することも必要で、クローン増殖も検討する必要がある。ブナの挿し木増殖については高齢個体での成功率が10%以下とされている(橋詰 1979、福島 2003)中で、40%の成功を収めたとする報告があった(渡邊ら 2009)ことから、この手法を用いて挿し木増殖を試みた。

6.2 材料及び方法

材料は、遺伝的多様性の低下が著しい(4、5章)松本市牛伏寺で採取した。挿し木増殖に用いる挿し穂は、高齢ブナの挿し木が成功したとする渡邊ら(2009)の方法により、2012年、2014年、2015年の3ヶ年にわたり林冠に到達している大径木に登り、陽樹冠の枝を6月上旬に採取した。挿し穂の採取木は、各年3個体としたが、うち1本(牛伏寺1)は固定木とした。なお、固定木は、毎年開花結実をしていた。また、2015年に採取した3個体のうち1個体は、林冠に達していない樹高13m、直径18.7cmの若齢個体を選択し、高齢個体との比較検討を行った(表6-1)。高齢個体は陽樹冠のみで採取したが、若齢個体は、樹冠の上部と下部の2箇所採取した。採取した枝は、採取直後から切り口を水に漬けてポリ袋で密閉し、クーラーボックスで保

冷して現地から当所へ運搬し、当所で荒穂の調整を行った。荒穂は、芽鱗痕直下約1cmの前年枝の部位で楔形に切り返し、流水に24時間浸漬した。その後、100ppmのオキシベロン液剤(バイエルクロップサイエンス社、インドール酪酸0.4%)40倍水溶液に24時間浸漬し発根促進処理とした。挿し床は、ガラス室内に鹿沼土(細粒)を約15cmの深さで充填し軽く転圧した。

穂木は、挿し床に誘導孔を開けた後、穂木の1/4程度差し込んで根元を軽く押さえつけて安定させた後、遮光率10%の不織布を二重にして密閉した。さらに、室内の温度上昇と挿し床の乾燥を防止するため、挿し床の上部に遮光率20%の白寒冷紗を設置した。散水は、挿し付け直後から日中30分~1時間おきに45~60秒のミスト灌水装置による自動散水とした。

調査は、挿し付け当年の11~12月に掘り取り、挿し穂長、発根やカルス形成の有無について行うとともに、翌春に開葉の有無について確認した。発根は、穂木からの発根が5本以上と未満で分類し調査した。

表 6-1. 採穂母樹状況

母樹名	樹齢区分	樹高 (m)	DBH (cm)	実施年		
				2012	2014	2015
牛伏寺1		26.7	82	○	○	○
牛伏寺2		23.1	45	○	○	
牛伏寺3	高齢ブナ	18.7	43.1	○		
牛伏寺4		23.7	47.9		○	
牛伏寺5		23.9	47.2			○
牛伏寺6	若齢ブナ	13.0	18.7			○

6.3 結果

表6-2に示したとおり、大径木の牛伏寺1~5では、一部に発根したものはあったが、翌春に開葉したものはなく、さし木増殖は出来なかった。

一方で、若齢ブナでは穂木の27.2%が翌春に開葉し、一定の成果が認められた。このブナは、陽樹冠に到達していないブナであったが、樹冠

の上部と下部での発根状況には違いがなかった (t 検定、図 6-1)。

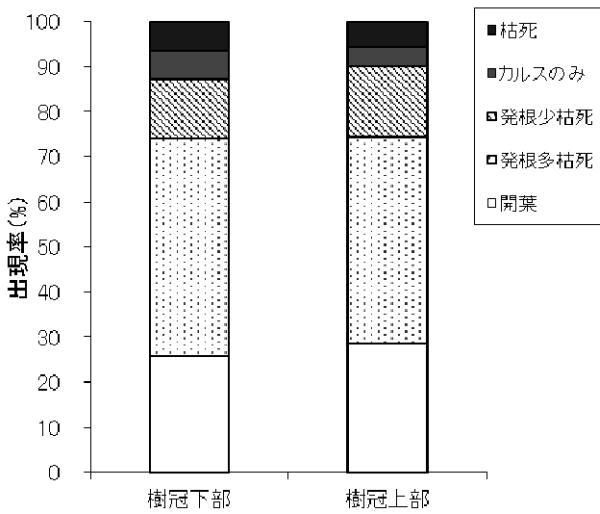


図 6-1 若齢ブナの挿し木増殖結果

6.4 考察

遺伝的多様性が低下している孤立ブナ林で挿し木増殖を3年間にわたって試みたが、高齢個体での挿し木増殖は成功せず、渡邊ら(2009)が報告した40.4%に届かないばかりか、100年生を超えるような高齢木でも5~7%は成功する(橋詰1979、福島2003)とした結果とは異なった。ブナの挿し木は若齢ほど有効であるとされるが、

推定樹齢230年生のブナでも7%は成功しており(橋詰1979)、推定樹齢200年(牛伏寺誌2013)とされる牛伏寺のブナが発根しなかったことは、樹齢による影響とは考えられないことから、5章で確認したように直径30cm以上の成木が30本程度しか残っていなかったことから、発根可能個体が少なくなってしまった可能性が考えられた。

一方で若齢個体は、1個体だけの試験であるため解析が充分とはいえないものの、27%の個体が翌春に開葉し、挿し木増殖が成功した。これは、30年生ブナで35%が成功した(橋詰1979)とする結果と近似しており、若齢個体であれば挿し木増殖が出来る可能性が考えられた。

さらに若齢個体では、林冠到達木ではないにもかかわらず、樹冠位置による成功率の差はなく、挿し穂の採取は陽樹冠が望ましい(渡邊ら2009)とした結果とは一致せず、被陰環境下でも若齢個体の挿し木増殖は出来る可能性が見いだされた。

さらに挿し木当年に発根だけはできた個体を観察すると、挿し穂の短い個体で発根している雰囲気を感じたことから、発根率を高める手法として知られるマイクロカッティング(斉藤ら2012など)などの方法も検討する必要がある。

表 6-2 挿し木試験結果

調査年	母樹名	挿し付け本数	開葉		発根			枯死		
			率 (%)	本数	率 (%)	発根数多 (本) (※1)	発根数少 (本) (※2)	率 (%)	カルス形成のみ (本)	カルス形成無 (本)
2012	牛伏寺1 (固定木)	220	0	0	0.0	0	0	100.0	11	209
	牛伏寺2	119	0	0	19.3	0	23	80.7	21	75
	牛伏寺3	127	0	0	0.0	0	0	100.0	24	103
2014	牛伏寺1	361	0	0	1.1	0	4	98.9	105	252
	牛伏寺2	365	0	0	1.1	0	4	98.9	52	309
	牛伏寺4	88	0	0	60.2	24	29	39.8	11	24
2015	牛伏寺1	70	0	0	30.0	6	15	70.0	14	35
	牛伏寺5	67	0	0	9.0	0	6	91.0	21	40
	牛伏寺6 樹冠上部	70	28.6	20	61.4	32	11	10.0	3	4
	牛伏寺6 樹冠下部	31	25.8	8	61.3	15	4	12.9	2	2

※1 発根多：穂木からの発根が5本以上のものとする

※2 発根少：穂木からの発根が5本未満のものとする

7 まとめ

長野県でも、生物多様性の保全などの面から、広葉樹に対する関心は高く、広葉樹林の保全も検討されている。大面積で分布している広葉樹林であれば、その保全は難しいことではないが、分布域が限定されている種では保全方法を慎重に検討する必要がある（例えば Tamaki ら 2008）、隔離分布している場合などでは、遺伝的多様性に配慮して種子産地を選択するなどの配慮も必要となる（津村・岩田 2006）。そこで今回、冷温帯を代表する樹種であるブナを事例として、小面積で分断化した場合の影響を検討した。

ブナは、全国的には広く分布するものの、長野県内の分布状況（小山ら 2002）を見ると、過去の伐採等によって小面積でしか残っていない地域も認められ、天然記念物等に指定されている林分もある。こうした小面積で残されたブナを保全していくための基礎資料として、種子生産の面と遺伝的多様性の面で検討した。

本研究の中では、小面積で分断化されたブナ林の検索にも取り組み、過去に調査されたブナの分布（小山ら 2002）に加えて、個人がインターネットに掲載した記録を参考に現地調査を行うことで、新たに 11 箇所（箇所）のブナ林が確認され既往の研究と合わせることで、県内の概ね標高 1,000m～1,500m の区域にあたる、温量指数 45～85 の範囲では、降雪量に関わらずブナが分布していた地域であったと判断できた。

特にこれまでブナが少ないとされていた諏訪地域や佐久地域、長野西山地域でもブナが点在していたことは、今後ブナを保全していく上で重要な情報と考えられる。

こうした結果を受けて、ブナが小面積で分断化した影響を考えるため、次世代の種子生産に注目して、種子発芽率を調べたところ、豊作年では大集団と同程度の発芽率があるが、並作以下では種子生産量も非常に少なくなり発芽率も低かった。この結果は、分断化され

た小集団では、数年に一度と言われる豊作年でなければ、健全な種子が生産できず、分断化した小面積ブナ林では、種子による苗木生産が難しいと思われた。

そればかりか、小集団のブナで遺伝的多様性の低下が認められ、小集団の一つである牛伏寺の調査により、親世代に比べて子世代の遺伝的多様性が更に低下していることは、生物多様性の保全を考える上でも大きな課題であるといえた。

幸い、牛伏寺で行った調査で、6 km を超えると推定される長距離での外部花粉が混入していたことは、遺伝的多様性の低下に一定の歯止めがかかる可能性も認められた。ただし、外部花粉が混入した実生個体の数は少ないため、遺伝的多様性が高まる可能性は低いと考えられた。それに加えて、地域を越えたブナの種苗を育成すると、成長影響が発生してしまう（小山 2013）事例があることを考えると、発芽して実生稚樹として発生できたとしても、将来にわたって健全な成長が期待出来る保証がなく、世代を経るごとに遺伝的多様性が落ち続けることが危惧された。

こうした背景を踏まえて、種子による増殖だけでなく挿し木による増殖も試みたが、壮齢の大径木では挿し木は出来ず、挿し木が可能な個体は若齢の小径木に限られていた。

上記の結果から、大径木のみが残る孤立ブナ林では種子採取も挿し木増殖も難しく、どのように現有個体を残しながら、次世代への更新の方向性を見極めることは難しく、天然記念物等の保全を行う上での課題のみがクローズアップされる結果となり、将来にわたって適切な対策を検討していくための研究をさらに推進していくことが必要であるものの、その道はかなり厳しいと思われた。

なお本文の執筆及びとりまとめは小山が担当し、7 章のみ清水が執筆した。

謝辞

本研究の実施にあたり、科研費の研究代表

者として、本県での研究にも多大なる協力をいただいた名古屋大学大学院生命農学研究科の戸丸信弘教授及び、名古屋大学大学院(当時)の稲永路子博士、名古屋大学農学部(当時)の福田僚祐氏、科研費の共同研究者として協力いただいた信州大学教育学部の井田秀行准教授をはじめ、調査に協力をいただいた市川真由美氏、折橋睦子氏、杉山要氏、仙石鐵也氏、村上やよい氏、降旗香代子氏をはじめとする多くの皆様にご協力をいただきましたので、この場を借りて感謝申し上げます。

引用文献

- El Mousadik A. and Petit R. J. (1996) High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree [*Argania spinosa* (L.) Skeels] endemic to Morocco. *Theoretical and Applied Genetics*, 92, 832-839.
- Fujii N., Tomaru N., Okumura K., Koike T., Mikami T., Ueda K. (2002) Chloroplast DNA phylogeography of *Fagus crenata* (Fagaceae). *Plant Syst Evol* 23:21-33.
- Frankham, R., Ballou, J.D., Briscoe, D.A. (2002) *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge.
- 深町加津枝・奥敬一・笹岡達男・横張真(1996) 近畿地方のブナ林の残存形態に関する考察. *ランドスケープ研究* 59: 101-104.
- 福島勉(2003) 有用広葉樹のさし木増殖(II) —ブナとケヤキのさし木増殖— . 島根県林業技術センター研究報告 54: 1-6
- 牛伏寺誌編纂委員会(2013) 牛伏寺誌自然編、牛伏寺誌刊行会、松本.
- 萩原信介 (1977) ブナに見られる葉面積のクラインについて. *種生物学研究* 1:39-51.
- Hanaoka S., Yuzuhara J., Aska Y., Tomaru N., Tsumura Y., Kakubari Y., Mukai Y. (2007) Pollen-mediated gene flow in a small, fragmented natural population of *Fagus crenata*. *Can J Bot.* 85:404-413.
- Hiraoka K. & Tomaru N. (2009) Genetic divergence in nuclear genomes between populations of *Fagus crenata* along the Japan Sea and Pacific sides of Japan. *Journal of Plant Research* 122: 269-282.
- 橋詰隼人 (1979) ブナとクヌギのさし木による増殖. 90回日本林学会論文集: 301-303
- 広木詔三・松原輝男(1982)ブナ科植物の生態学的研究Ⅲ. 種子—実生期の比較生態学的研究. *日生態会誌* 32: 227~240.
- 稲永路子・小山泰弘・井田秀行・岡田充弘・中西敦史・高橋誠・戸丸信弘 (2014) 長野県のブナ孤立小集団において検出された長距離花粉散布. *森林遺伝育種学会第3回大会*. 43.
- M. Inanaga, Y. Koyama, H. Ida, M. Okada, A. Nakanishi, M. Takahashi, N. Tomaru (2016) Pollen dispersal patterns and population persistence in a small isolated population of *Fagus crenata*. *Tree Genetics and Genomes* 12(4). 69.
- Jump A. S. and Peñuelas J. (2006) Genetic effects of chronic habitat fragmentation in a wind-pollinated tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103, 8096-8100.
- Kalinowski ST, Taper ML, Marshall TC (2007) Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Mol Ecol* 16:1099-1106
- 紙谷智彦 (1993) 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.
- 環境庁(1988) 第3回自然環境保全基礎調査 特定植物群落調査報告書 追加調査 追跡調査(長野県)、環境庁、162-173.

- Kitamura K, Kobayashi M, Kodani J, Yada Y (2008) Genetic diversity of small isolated remnant beech (*Fagus crenata*) populations in the Noto peninsula. *Ann Rep Interdiscip Res Inst Environ Sci* 27:23-33
- 越地正 (2002) 丹沢山地におけるブナハバチ大発生経過とブナの被害実態. 神奈川県自然環境保全センター研究報告 29. 27-34.
- 小山泰弘・岡田充弘・古川仁 (2002) ブナを主体とした広葉樹人工林の初期管理技術の開発—冷温帯地域における広葉樹林施業技術の確立—. 長野県林業総合センター研究報告 16、1-22.
- 小山泰弘・山内仁人 (2011) 針広混交林造成に向けた更新技術の開発. 長野県林業総合センター研究報告 25. 29-44.
- 小山泰弘 (2011) 長野県におけるブナ人工林の地理的変異とその影響—健全な広葉樹林整備のための地域集団における遺伝的多様性の研究—. 長野県林業総合センター研究報告 25. 45-64.
- Koyama Y., Takahashi M, Murauchi Y, Fukatsu E., Watanabe A. & Tomaru N. (2012) Japanese beech (*Fagus crenata*) plantations established from seedlings of non-native genetic lineages. *Journal of Forest Research* 17:116-120.
- 小山泰弘 (2013) ブナの保全単位の設定に関する保全遺伝学的研究. 長野県林業総合センター研究報告 27. 45-106.
- 小山泰弘・近藤道治・岡田充弘・大矢信次郎 (2013) 針広混交林の育成に向けた下層広葉樹の育成管理技術—広葉樹林化のための更新予測及び誘導技術の開発—. 長野県林業総合センター研究報告 27. 25-44.
- 小山泰弘・井田秀行 (2013) ブナ孤立林分における豊作年の発芽率. 中部森林研究 61:71-72.
- 小山泰弘・仙石鐵也・井田秀行・岡田充弘 (2014) 松本市牛伏寺に残る小面積ブナ林. 信州大学教育学部志賀自然教育研究施設業績集 51. 1-6.
- 小山泰弘 (2016a) ブナの保全単位の設定に関する保全遺伝学的研究. 森林遺伝育種 5. 5-10.
- 小山泰弘 (2016b) 長野県の寺社に残るブナ林の実態. 長野県地理 35. 19-26.
- 小山泰弘・清水香代・小谷二郎・中島春樹・井田秀行・戸丸信弘 (2016) ブナにおける種子発芽速度の地理的変異. 森林遺伝育種学会第5回大会. 7.
- Maruta E., Kamitani T., Okabe M. & Ide Y. (1997) Desiccation-tolerance of *Fagus crenata* Blume seeds from localities of different snowfall regime in central Japan. *Journal of Forest Research* 2: 45-50.
- 長野県 (2010) 長野県森林づくり指針. 長野県、89pp.
- 長野県 (2014) 長野県レッドリスト植物群落編、<http://www.pref.nagano.lg.jp/shizenhogo/kurashi/shizen/hogo/kaite/shokubutsu/documents/rl20gunnraku.pdf>
- 長野県林務部 (2015) 皆伐施業後の森林を確実に育てるために ~皆伐施業後の更新の手引き~. 長野県林務部 46PP.
- 中静透・井崎淳平・松井淳・長池卓男 (2000) 「あがりこ」ブナ林の成因について. 日本林学会誌 82. 171-178.
- 中静透 (2009) ブナ (日本樹木誌編集委員会編、日本樹木誌 1、日本林業調査会、760pp) 577-590.
- Nei M., Maruyama T. and Chakraborty R. (1975) The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*, 1-10.
- 農林省林業試験場 (1969) 林木種子の検査方法細則. 29pp.
- Oddou-Muratorio S., Bontemps A. Klein K.E., Chybicki I., Vendramin G.G. & Suyama Y. (2010) Comparison of direct

- and indirect genetic methods for estimating seed and pollen dispersal in *Fagus sylvatica* and *Fagus crenata*. *Forest Ecology and Management* 259: 2151-2159.
- 斉藤雅一・粟生剛・杉本小夜・三本潔・神実 (2012) 雄性不稔(無花粉)スギと和歌山県スギ精英樹の人工交配. 和歌山県農林水産技術センター研究報告 13. 81-88.
- 清水香代・岡田充弘・小山泰弘 (2016) 孤立ブナ林における齢級の違いによる挿し木発根性の違いについて. 第6回中部森林学会. 214.
- 森林総合研究所 (2011) 広葉樹の種苗の移動に関する遺伝的ガイドライン. 森林総合研究所. 20PP.
- 武田宏 (1992) 野々海ブナ林における7年間のブナの結実評価. 日本林学会誌 74. 55-59.
- Tamaki I, Setsuko S, Tomaru N (2008) Genetic variation and differentiation in populations of a threatened tree, *Magnolia stellata*: factors influencing the level of within-population genetic variation. *Heredity* 100: 415-423
- Tsuda Y. and Ide Y. (2005) Wide - range analysis of genetic structure of *Betula maximowicziana*, a long - lived pioneer tree species and noble hardwood in the cool temperate zone of Japan. *Molecular Ecology*, 14, 3929-3941.
- 津村義彦・陶山佳久編 (2015) 地図でわかる樹木の種苗移動ガイドライン. 文一総合出版社. 170PP.
- 津村義彦・岩田洋佳 (2006) 遺伝的データを用いた緑化のガイドラインとそれに基づく三宅島の緑化計画. (亀山章監修 生物多様性緑化ハンドブック. 地人書館. 324pp.) 77-89.
- 牛伏川砂防工事沿革史編纂会 (1935) 牛伏川砂防工事沿革史. 牛伏川砂防堰堤期成同盟会、松本.
- 横山敏孝 (1988) ブナ属. 「日本の樹木種子 広葉樹編」(勝田 柁・森徳典・横山敏孝著)、pp. 57-63、林木育種協会、東京
- 渡邊次郎・小澤創・宮本尚子・壽田智久・蛭田利秀・今井辰雄・高橋誠 (2009) 高齢なブナのさし木増殖、日本森林学会誌 91、344-347.