学位論文

本州産希少トウヒ属樹木の保全に関する研究

勝木俊雄

2012 年 2 月

目次

序章　3

１．本州のトウヒ属の特徴

２．ヤツガタケトウヒとヒメバラモミ

３．本研究の目的

第一章　本州産トウヒ属の分類

第一節　各分類群の関係と同定　7

１．はじめに

２．材料と方法

３．結果

４．考察

第二節　種内変異と多様性　14

１．はじめに

２．材料と方法

３．結果

４．考察

第二章　ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの分布

第一節　分布地の概況と個体数　45

１．はじめに

２．材料と方法

３．結果

４．考察

第二節　分布地の環境要因と植生　58

１．はじめに

２．材料と方法

３．結果

４．考察

第三章　ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの保全
第一節　八ヶ岳におけるヤツガタケトウヒの天然更新　92
１．はじめに
２．材料と方法
３．結果
４．考察
第二節　ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの保全活動とその評価　102
１．はじめに
２．保全に関わる制度・活動
３．保全への効果
４．保全への提言
おわりに　120
謝辞　120
引用文献　121

序章

１．本州のトウヒ属の特徴

マツ科トウヒ属(*Picea* A. Dietr.)は、34 種が北半球の温帯から亜寒帯に広く分布する常緑針葉樹である(Farjon 1990)。ヨーロッパのドイツトウヒ(*P. abies* (L.) Karst.)や北米のカナダトウヒ(*P. glauca* (Moench) Voss)など、北方林においてトウヒ属樹木は重要な森林構成種であり、木材資源としてもきわめて利用価値が高い。日本においても北海道ではエゾマツ(*P. jezoensis* (Siebold & Zucc.) Carrière var. *jezoensis*)とアカエゾマツ(*P. glehnii* (F. Schmidt) Mast.)は道内に広く分布し、地域を代表する針葉樹であるとともに主要な林業樹種とされている。しかし、本州・四国・九州におけるトウヒ属の分布状況はまったく異なっている。現在、本州にはエゾマツの変種のトウヒ(*P. jezoensis* var. *hondoensis* (Mayr) Rehder)とアカエゾマツを含め、イラモミ(マツハダ; *P. alcoquiana* (Veitch ex Lindl.) Carrière)、ヤツガタケトウヒ(*P. koyamae* Shiras.)、ヒメバラモミ(*P. maximowiczii* Regel)、ハリモミ(バラモミ; *P. torano* Koehne)の合計 6 種のトウヒ属樹木が分布する(林 1960a, 清水 1992, Yamazaki 1992)。また、四国・九州にはハリモミだけが分布している。この 6 種の中でトウヒが含まれるエゾマツ変種グループはカムチャッカ半島からサハリン・沿海州・北海道・朝鮮半島まで広く分布し、アカエゾマツも南サハリンから北海道・本州の早地峰山まで分布する(Farjon 1990, Aizawa et al. 2007)。一方、他の 4 種は日本だけに分布し、ヤツガタケトウヒ・ヒメバラモミ・イラモミの 3 種の分布は本州中部の山岳地に限定されている。

しかし、これら本州のトウヒ属はもともと現在の分布地だけに限定されていたのではない。現生種と化石種の異同の議論はあるものの、最終氷期には東北から中部地方にかけてヤツガタケトウヒと考えられる化石の産出が報告されている(南木 1987, 相馬・辻 1987, Suzuki 1991, Kobayashi et al. 2000)。また、ヒメバラモミの化石も東北から近畿にかけて広く産出している(南木 1987, 相馬・辻 1987)。九州からもおよそ 9 万年前のヒメバラモミの木材が確認されている(Matsumae & Itoh 1996)。花粉分析によると、およそ 2 万年前の最終氷期の日本列島において、トウヒ類は重要な森林構成種のひとつであった(相馬・辻 1987)が、約 1 万年前以降の温暖化によって北海道を除く地域では急速に衰退したと考えられている(Tsukada 1983, 野手ら 1998)。

２．ヤツガタケトウヒとヒメバラモミ

本州のトウヒ類はすでに述べたように個体数が少ないため、山梨県山中湖のハリモミと岩手県早地峰山のアカエゾマツの集団が国の天然記念物に指定され、集団が保全対象とされているほか、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミは国、あるいは世界の絶滅危惧種としてリストされ(Farjon & Page 1999, 環境庁自然保護局野生生物課 2000)、種としての保全が求められている。また、両種はともに胸高直径 80cm を超える大木に成長し(林 1960a)、良質の木質資源となる可能性をもつ。したがって、木材生産のための潜在的な遺伝資源としても保全することは必要である。

白沢・小山(1913)によってヤツガタケトウヒとヒメバラモミが八ヶ岳に自生することが報告された時代から、両種とも個体数が少なく希少な種であることが指摘されていた(Wilson 1916)。その後、林(1960a)によって詳細な分布地が報告され、さらに山崎(1970)、林(1971)、勝木・清藤(1999) 、田中(1999)、逢沢ら(2002)などによって新たな産地が報告されている。その結果、現在確認されている自生地は、両種とも秩父山地西部から八ヶ岳南部・南アルプス北西部にかけて点在していることが明らかになりつつあるが、正確な現況は把握されていない。また、両種の生育地はほぼ同じで、土壌が発達せず礫が多い石灰岩地や溶岩流など岩塊急斜面に見られる場合が多い(清水 1992, 野手ら 1999)が、どのような環境が好適な更新立地となるのか、詳細は明らかではない。

一方、本州のトウヒ属の分類について、林(1960a)はイラモミの変種として「シラネマツハダ」(*P. bicolor* var. *reflexa* Shiras. & Koyama)と、ヒメバラモミの変種として「アズサバラモミ」(*P. maximowiczii* var. *sinanensis* Hayashi)、ヤツガタケトウヒの近縁種として「ヒメマツハダ」(*P. shirasawae* Hayashi)を認めている。「ヒメマツハダ」はヤツガタケトウヒの変種(*P. koyamae* var. *acicularis* (Shiras. & Koyama) T. Shimizu)とする見解もあり(清水 1992)、自生地の長野県では清水(1992)の分類体系が用いられている(長野県自然保護研究所 2002)ことが多い。しかし、こうした分類体系は各個体の形態的特徴から判断されたものであり、集団遺伝学的に妥当な野生分類群であるのか、疑問視される場合もある(Yamazaki 1992)。保全の観点からは地域変異を考慮するべきなので、変種など地域変異に基づく種内分類群が保全単位として取り扱われることに問題はない。しかし、科学的な根拠に乏しい分類群を用いて不要な混乱を招くことは避けなければならない。実際に不適切な同定に従った報告(遠山ら 1993)も見られ、文献によって分布情報に違いが見られる。したがって、本州のトウヒ属の分類群については詳細な再検討が必要である。

ヤツガタケトウヒとヒメバラモミに対する 2000 年頃までの保全対策としては、八ヶ岳

の西岳国有林カラマツ沢のヤツガタケトウヒ林における事例が知られている。発見当初はカラマツ沢に近いフウキ沢にあったヤツガタケトウヒの老齢林が知られていたが、1959年の伊勢湾台風で大きな被害を受け、多くの成木が倒れた(平出 1979, 1981)。そこで、まだ母樹サイズの個体が多く残されていたカラマツ沢で保全対策がとられることとなったと思われる。カラマツ沢のヤツガタケトウヒ林は、1967年に学術参考保護林、1987年に林木遺伝資源保存林として再設定されている(技術開発室 1989)。2002年現在このカラマツ沢には、胸高直径50cm・樹高20mを超すヤツガタケトウヒがおよそ100個体ある(勝木・島田 2003)。

その一方、近年までヤツガタケトウヒとヒメバラモミの自生地に関する保全対策としては、南アルプスの自生地の一部が国立公園の特別保護地区など、別目的の保護林として扱われている程度であり、2種に対する積極的な保全対策はなかった。しかし、1989年に日本の植物のレッドデータブックが公表され(我が国における保護上重要や植物種及び群落に関する研究委委員会種分科会 1989)、絶滅危惧種が注目されるようになった。さらに1996年に政府は「森林資源に関する基本計画」を改訂し、林野庁も生物多様性の保全に取り組みはじめた(藤森ら 1999)。ヤツガタケトウヒとヒメバラモミについては、中部森林管理局が中心となって、新たな保全対策がおこなわれている。ただし、これらの活動はそれぞれ個別におこなわれている。より効果的に種の保全を進めるためには、以前からおこなわれている保全活動も含め、現在おこなわれている保全活動について、効果の検証が必要である。

３．本研究の目的と概要

ヤツガタケトウヒとヒメバラモミは生物多様性の観点だけではなく、木材生産のための遺伝資源としても、保全する必要がある種である。そこで本研究は、より効果的に2種の保全を進めるため必要な基礎情報を明らかにし､保全指針を示すことを目的とした｡また、2種は最終氷期以降の日本列島の温暖化によって衰退してきた樹種である。一方、近年の温暖化によって森林は大きな影響を受けることが予想されており、生育適地を失うことで絶滅が危惧される種もあげられている(田中 2010)｡ヤツガタケトウヒとヒメバラモミを保全するための研究は、こうした温暖化対策の研究のひとつとしても重要であると考えられる。

まず、保全に必要な情報としてヤツガタケトウヒとヒメバラモミの分類について検討し

た。近縁種を含む種内分類群について混乱があることは、保全活動をおこなう上で大きな障害となる。そこで、保全する対象を明らかにするため、本研究ではこれらの種の分類について再検討をおこなった。さらに、種を効果的に保全するためには、遺伝的変異を考慮した上で対策を進めることが望まれる。そこでアイソザイムおよび核 SSR マーカーを用いてこれらの種の遺伝的変異を明らかにした。

また、絶滅危惧種を保全するためには、基礎的情報として分布状況と減少要因を明らかにすることが必要である。ヤツガタケトウヒとヒメバラモミは氷河期の遺存植物と考えられているので、もっとも重要な減少要因は気象環境と考えられる。そこで、本研究では 2 種の詳細な分布状況と立地条件を調査し、より正確な分布状況、及び生育に最適な環境を明らかにした。

さらに、これらの結果から 2 種に対する効果的な保全対策について検討した。まず現地保全においてもっとも優先されるべき天然更新を促進させる保全技術について検証した。また、現地外保全を含むさまざまな保全活動に対しては、詳細を明らかにし、その効果について検証した。これらの検証により、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの保全に対する今後の指針を示した。

第一章．本州産トウヒ属の分類

第一節．各分類群の関係と同定

１．はじめに

種の保全を検討するためには、まず対象となる種が何処にどのように生育しているのかを明らかにすることが必要である。しかしながら、本州産のトウヒ属についてはこの点がきわめて曖昧であった。その大きな原因として、本州産トウヒ属樹木の分類体系が混乱していることに加え、その影響で正確な同定方法が確立していないことが考えられる。本州産のトウヒ属の中で、エゾマツ節(sect. *Casicta*)のエゾマツの変種とされるトウヒは針葉が扁平であることなど明瞭な特徴をもつので、他種と明確に区別される。しかし、バラモミ節(sect. *Picea*)の種は分類体系そのものに混乱が見られる。表１－１に日本海周辺に分布するバラモミ節の主な分類体系を示した。本州産のバラモミ節についてみると、Farjon(1990)は 5 種に 3 変種を加えた 8 分類群を認めている。しかし、Farjon(1990)がイラモミの変種とした「ヒメマツハダ」について、Yamazaki(1995)は林(1960a)と同様に独立種、清水(1992)はヤツガタケトウヒの変種としており見解が異なる。また、Farjon(1990)と清水(1992)は「アズサバラモミ」をヒメバラモミの変種としているが、Yamazaki(1995)は「アズサバラモミ」を分類群としては認めていない。保全研究の前提として、こうした分類体系を整理する必要がある。

ところで、「ヒメマツハダ」とはどのような分類群であろうか。そもそもヤツガタケトウヒは 1911 年に八ヶ岳西岳フウキ沢から小山光男が採取した標本をもとに白沢保美によって 1913 年に発表された(白沢・小山 1913)。しかし同じ論文中で 1911 年に八ヶ岳西岳ナギ沢から小山によって採取された標本から「ヒメマツハダ」(*P. bicolor* var. *acicularis* Shiras. & Koyama)が発表されている。この記載において、ヤツガタケトウヒの球果長は一寸二分乃至二寸(36-61mm)、球果幅は八九分(24-27mm)、「ヒメマツハダ」の球果長は二寸乃至三寸三分(61-100mm)、球果幅は七八分(21-24mm)と述べられている。白沢は「ヒメマツハダ」をイラモミの変種と考えたが、残念ながらヤツガタケトウヒとの関係についてはまったく触れていない。現在、八ヶ岳西岳のカラマツ沢の遺伝資源保存林ではこのふたつの分類群が混在するとされている(斎藤 1957, 技術開発室 1989)。白沢・小山(1913)はヤツガタケトウヒの一年生枝は無毛、ヒメマツハダは有毛と記述しているが、清水(1979)によるとタイプ標本はともに一年生枝は有毛であり、球果の大きさ以外には違いは見つからず、生育地では典型的な形態をもつ個体のほか、中間的あるいは両者の特徴をあわせも

つ個体も多く見られるとされる。そのため林(1960a)は、「ヒメマツハダ」はイラモミと異なる種(*P. shirasawae* Hayashi)であって、中間的な個体はヤツガタケトウヒとの間に生じた雑種と考えた。一方、林(1960a)によるとヤツガタケトウヒは球果長 40-100mm、球果幅 20-25mm、「ヒメマツハダ」は球果長 80-120mm、球果幅 25-40mm と記述されており、白沢・小山の原記載と異なる。また Shimizu(1989)は、「ヒメマツハダ」をヤツガタケトウヒと球果の形状以外に大きな違いはない変種(*P. koyamae* var. *acicularis* (Shiras. & Koyama) T.Shimizu)として分類した。しかし、こうした分類は現代の生物学的種の概念から考えると不適切である可能性がある。野生生物の分類群に対しては、たとえ形態に違いがみられても、その変異が連続的であって任意に交配している個体群内変異であるならばひとつの分類群と考えるべきである(馬渡 1994)。

同様に「アズサバラモミ」も疑問視されている分類群である。Hayashi(1960b)は秩父山系の長野県川上村梓山にある個体を、ヒメバラモミの変種の「アズサバラモミ」(*P. maximowiczii* var. *senanensis* Hayashi)として発表した。ヒメバラモミの球果長は 25-45mm であることに対し、「アズサバラモミ」の球果長は 70-90mm で明らかに区別されるものと記述している。「アズサバラモミ」のタイプ標本が採取された個体は現在川上村の天然記念物に指定されている。しかしこの個体のほかに、確実な「アズサバラモミ」とされる個体は知られていない。林(1960a)は梓山以外にも長野県伊那市下戸台民有林に分布すると記述しているが、戸台における「アズサバラモミ」の現状は不明である。したがって、「アズサバラモミ」は単なる個体変異である可能性がある。その一方、ヒメバラモミの分布地の中で梓山は東端であり、地域変異としての種内分類群とすることも考えられる。

そこで、分類体系に問題がある「ヒメマツハダ」と「アズサバラモミ」について、同定においてもっとも顕著な特徴とされる球果の形状を用いて検討し、分類体系を再検討した。さらにこの結果をもとに、本州産トウヒ類に対する球果および当年枝の形態的特徴に基づく正確な同定技術を確立することを目的とした。

２．材料と方法

ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの球果の変異を調べるために、ヤツガタケトウヒ(含む「ヒメマツハダ」)83 母樹、ヒメバラモミ(含む「アズサバラモミ」)26 母樹から 1993-2007 年に球果を採取した。なお、球果の形状を正確に測定するために、地表に落ちている球果は用いずに、樹上で採取した球果のみを分析の対象とした。また採取母樹・採取年ごとに

異なるケースとして扱い、1ケースあたり30個以上の球果を採取したものだけを分析対象とした。この結果、ヤツガタケトウヒは119ケース(球果総数12,110個)、ヒメバラモミは29ケース(球果総数6,752個)を分析対象とした。採取した球果は乾燥すると種鱗が開いて球果幅が大きくなるので、可能な限り乾燥前にmm単位で球果長と球果幅を測定した。

分類群の分析の前に、球果のサイズは、遺伝的な個体差による変異のほか、同じ個体でも環境による変異があることが想定される。そこで、4ヶ年以上で採取することができた11母樹のヤツガタケトウヒ（含む「ヒメマツハダ」)、計45ケースについて、同じ母樹の球果長に生産年間で差があるか、また同じ生産年の球果長に母樹間で差が生じるか、一元配置分散分析によって検定した。

カラマツ沢のヤツガタケトウヒ集団は学術参考林に指定された際に、1965年に調査がおこなわれ、ヤツガタケトウヒと「ヒメマツハダ」の識別がおこなわれている。そこで、1995年に球果が採取された21母樹(「ヤツガタケトウヒ」9個体・「ヒメマツハダ」12個体)について球果のサイズに差があるか、サイズ幅を比較するとともに、平均球果長について t 検定をおこなった。これらの結果を踏まえ、119ケースの球果長と球果幅の平均長と標準偏差を求め、白沢・小山(1913)および林(1960a)が記載している球果のサイズと比較し、ヤツガタケトウヒと「ヒメマツハダ」の関係について検討した。

ヒメバラモミと「アズサバラモミ」についても同様に、各ケースの球果長と球果幅の平均長と標準偏差を求め、林(1960a)が記載している球果のサイズと比較するとともに、平均球果長について t 検定をおこない、2分類群の関係について考察した。

さらに正確な同定手法を確立するため、多産地の複数個体に対して球果および種鱗と当年枝を詳細に観察し、確実な同定が可能な形質について検討した。これらの結果から、日本産トウヒ属の分類体系を再考するとともに、正確な検索表を構築した。

３．結果

３－１．球果の個体間・年間変異

ヤツガタケトウヒ 11 個体の球果長について生産年によって差があるか一元配置分散分析で検定したところ、1個体を除き、残りの10個体ではいずれも有意に($P<0.01$)差があった(表１－２)。また、各生産年の母樹間で球果長に差があるかを同様に検定したところ、1993、1995、1997、2001、2002、2005 年のすべての生産年でいずれも有意に($P<0.01$)差があった。これらのことから、ヤツガタケトウヒの球果長には個体差、および同じ個体

でも生産年によって変異があることが示された。

３－２．ヤツガタケトウヒと「ヒメマツハダ」の球果

カラマツ沢で 1965 年に識別されたヤツガタケトウヒと「ヒメマツハダ」についてみると、ヤツガタケトウヒ 9 個体の平均球果長は 58-82mm、「ヒメマツハダ」12 個体の平均球果長は 56-83mm であった。個々の個体間では平均球果長の差がみられたが、ヤツガタケトウヒ 11 ケースと「ヒメマツハダ」19 ケースの間で平均球果長について Welch の手法により t 検定をおこなったところ、有意な($P<0.05$)差があることは示されなかった。また各分類群間での平均値を求めると、ヤツガタケトウヒは 70.0mm、「ヒメマツハダ」は 65.3mm であり、白沢・小山(1913)と林(1960a)が示しているヤツガタケトウヒよりも「ヒメマツハダ」は球果長が長いという記載とは異なる結果であった。

ヤツガタケトウヒ(含む「ヒメマツハダ」)119 ケースの平均球果長と幅を求めたところ、各ケースの平均長は 39-83mm(個々の球果の最大 105mm; 最小 23mm)、平均幅は 18-28mm(最大 35mm; 最小 11mm)であった(図１－２)。各ケースの球果サイズは連続しており、ヤツガタケトウヒと「ヒメマツハダ」に 2 分される変異とは認められなかった。一方、白沢・小山(1913)が示した「ヒメマツハダ」（球果長 61-100mm; 球果幅 21-24mm）、および林(1960a)のヤツガタケトウヒ（球果長 40-100mm; 球果幅 20-25mm）の球果サイズの範囲は、今回測定された 119 ケースにどちらも含まれていた。しかし、白沢・小山(1913)が示したヤツガタケトウヒの球果サイズ（球果長 36-61mm; 球果幅 24-27mm）については、平均球果長と平均球果幅ともに条件を満たす測定ケースはわずか 1 ケースであった。林(1960a)の「ヒメマツハダ」の球果サイズ（球果長 80-120mm; 球果幅 26-40mm）については、平均球果長と平均球果幅ともに条件を満たす測定ケースはひとつもなかった。ただし、測定したひとつひとつの球果を対象にすると、測定した 12,110 個中、白沢・小山(1913)のヤツガタケトウヒに 238 個(1.9%)、林(1960a)の「ヒメマツハダ」に 438 個(3.6%)の球果が条件を満たした。

３－３．ヒメバラモミと「アズサバラモミ」の球果

測定したヒメバラモミ（含む「アズサバラモミ」）の各ケースの平均長は 35-71 mm(最大 101mm; 最小 18mm)、平均幅は 15-20mm(最大 24mm; 最小 10mm)であった(図１－３)。この測定結果は、白沢・小山の球果長 45-70mm、幅 15-21mm という記載に一致した。しかし、林(1960a)が記載したヒメバラモミ(球果長 24-45mm; 球果幅 13-15mm)とは部分的に一致するものの、「アズサバラモミ」(球果長 70-90mm; 球果幅 22-32mm)の条件を満た

す測定ケースはなかった。ただし、測定した個別の球果を対象にすると、測定した 6,750 個中、林(1960a)の「アズサバラモミ」は 6 個(0.1%)が条件を満たした。なお、平均球果長が 55mm を超える大きなサイズの球果は「アズサバラモミ」を含む梓山産が、7 ケース中 6 ケースと多かった。しかし南アルプスの釜無山で採取された個体にも球果長 69.5±4.4mm と林(1960a)が記載した「アズサバラモミ」に近似するサイズがあった。その一方、梓山産の個体でも 42.7±5.6mm と比較的小さな「ヒメバラモミ」サイズの個体が見られた。梓山の 10 ケースと他地域の 19 ケースの間で平均球果長について Welch の手法により t 検定をおこなったところ、P = 0.0878493 と有意水準 5%で差があることは示されなかった。

３－４．形態による識別方法

多産地の複数個体に対して球果と種鱗、当年枝を詳細に観察し、林(1960)や清水(1992)の検索表と比較したところ、表１－３のように本州産トウヒ属の種は形態によって明確に識別可能であることが確認できた。なお、球果については通常の屋外において観察した場合、球果は乾燥して開いている状態が多い(図１－４)。開いた状態でから閉じた球果幅を測定することは困難であり、同定には球果長を用いることが適切であると考えられた。種鱗についてみると(図１－５)、トウヒは林(1960)や清水(1992)が指摘しているように楕円形で先端が波曲する点で明らかに区別された。イラモミの種鱗は倒卵形でヤツガタケトウヒによく似ているが、林(1960)の記述のように先端が反曲しないものはなく、清水(1992)の記述のように先端が波曲し反り返っており、他種と区別された。ヒメバラモミとヤツガタケトウヒ、ハリモミの種鱗は先端が波曲することがない点は共通するが、種鱗長がそれぞれ 14-18mm、14-20mm、20-25mm とハリモミは種鱗のサイズで区別される(林 1960)ことが確認された。ヒメバラモミとヤツガタケトウヒの種鱗はそれぞれ広倒卵形と倒卵形であり、場合によって区別は困難な場合もあるが球果サイズ(図１－２,３)と組み合わせれば識別可能であった。さらに、当年枝についてみると(図１－６)、針葉が枝につく角度、針葉の彎曲度、当年枝の有毛性、葉枕基部の突起などによって識別可能であった。ヤツガタケトウヒは当年枝が有毛である(清水 1992)点に加え、葉枕基部の枝の先端側に突起が明瞭にあることでイラモミと明確に区別された(図１－６)。なお、林(1960)は葉の長さや葉枕の高さに違いがあると記述しているが、カラマツ沢で「ヤツガタケトウヒ」と「ヒメマツハダ」と表示されている個体の当年枝を観察したところ、いずれの形態もふたつの区分にまたがる変異幅があり、明瞭な違いを確認することはできなかった。同様にヒメバラモミと「アズサバラモミ」のタイプ木の当年枝を観察したところ、「アズサバラモミ」のタイ

プの針葉は林(1960)や清水(1992)が記述しているように 12mm を超える長さをもっていたが、多産地の球果長が短いヒメバラモミにも 12mm を超える針葉を持つ個体が確認され、明瞭な違いを確認することはできなかった。

４．考察

４－１．ヤツガタケトウヒと「ヒメマツハダ」

ヤツガタケトウヒと「ヒメマツハダ」は、球果の形質からふたつの分類群に区別されなかった(図１－２)。森林総合研究所多摩森林科学園に所蔵されている林弥栄が採取した「ヒメマツハダ」の標本を見ると、記載されている球果長 80mm 以上で、球果幅 26mm 以上の球果も存在するが、それ以下の球果も数多く混在しており、本研究で採取された球果と同じ変異をもっていると考えられる。したがって、林(1960a)は本来ひとつの分類群として扱うべきヤツガタケトウヒを、極端なサイズの球果で区分したに過ぎないと考えられる。また同様に白沢・小山(1913)のヤツガタケトウヒについても、極端なサイズの球果で区分したに過ぎないと考えられる。

林(1960a)は球果の形状のほか、針葉の長さや当年枝の枝や有毛性などに違いがあると記述しているが、本研究における観察ではその違いは確認することは出来なかった。ヤツガタケトウヒと「ヒメマツハダ」は混在して時には交雑する(林 1969)とも指摘されており、集団遺伝学的にはひとつの交配可能な集団の中の個体変異として考えるべきである。命名規約上は極端な形態をもつ個体は異なる分類群として認められるので、こうした個体変異について品種(form)として区別することも考えられる。しかし個体変異の区分は、生物学的種概念もとづく野生植物に対する分類単位として不適であり、混乱をまねくことから用いるべきではないと考えられる。国のレッドデータブックの初版(我が国における保護上重要な植物種及び群落に関する研究委員会種分科会 1989)でもヤツガタケトウヒと「ヒメマツハダ」は別分類群として扱われており、ヤツガタケトウヒの個体数情報が過小評価される原因となっている。

以上のことから、野生植物としてのヤツガタケトウヒと「ヒメマツハダ」はひとつの分類群として扱うべきである。白沢・小山(1913)はヤツガタケトウヒを種として、「ヒメマツハダ」はイラモミの変種として記載されているので、命名規約上、ヤツガタケトウヒの学名が優先される。和名も同様に考えるべきで、今後「ヒメマツハダ」はヤツガタケトウヒの異名として扱うことが適切である。

４－２．ヒメバラモミと「アズサバラモミ」

ヒメバラモミと「アズサバラモミ」も球果の形質からふたつの分類群に区別されなかった（図１－３）。ただし、「アズサバラモミ」がある長野県川上村梓山に球果サイズが大きい個体が集中する傾向が見られた。したがって、単に球果サイズによって「アズサバラモミ」を区分するのではなく、梓山地区の個体群を地域変異として区分することも考えられる。しかし、その場合でも個々のケースで見ると梓山にも球果サイズが小さな個体が存在し、球果サイズだけでヒメバラモミと「アズサバラモミ」は明確に区分されるものではない。球果以外の針葉長でも明確に区分できない。形態から識別する野生植物の分類体系の中では、ヒメバラモミと「アズサバラモミ」はひとつの分類群として扱うことが適切だと考えられる。なお、地域変異として扱いは第二節の遺伝的変異の分析結果も考慮して判断するべきである。

４－３．本州産トウヒ属の検索表

イラモミの変種とされるシラネマツハダについても、「ヒメマツハダ」と同様に野生植物の分類群としては不適切であることが示されている(Aizawa & Kaji 2006)。さらに、林(1960a)はオゼトウヒ(*Picea jezoensis* var. *hondoensis* f. *ozeensis*)やミドリイラモミ(*P bicolor* f. *chlorocarpa*)という下位分類群を認めているが、集団遺伝学的な解析において、尾瀬産のトウヒは区別するべき分類群としては示されておらず(Aizawa et al. 2007)、イラモミもひとつの分類群として示されている(Aizawa et al. 2008)。これらのことから、本州産のトウヒ属は 6 種に分類し、トウヒとエゾマツを変種して区別する以外、下位分類群は認めず、合計 7 分類群とすることが適切であると考えられた。7 分類群に対しては、種鱗を含む球果と当年枝の形態によって明瞭に識別することが可能であり、林(1960a)の識別方法から、球果長や一年生枝の有毛性や種鱗の反曲性などを修正した検索表(表１－３)を使うことを提案する。

第二節．種内変異と多様性

１．はじめに

第一節で示したように、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミはそれぞれひとつの分類群として扱うことが適切である。しかし、形態から識別できなくとも、遺伝的に明瞭な区別がある可能性が考えられる。これまで多くの植物でひとつの分類群内に遺伝的な変異があることが示されており、遺伝的変異に基づく遺伝子流動の実態が明らかにされつつある。遺伝的な交流が減少し、異なる環境下で長期間の世代交代を繰り返してきた集団間では、環境への適応度が遺伝子レベルで異なる場合があることが指摘されている(小山ら 2007)。こうした集団の個体間で交配をおこなうと、環境への適応度が低下する危険性が考えられている。したがって、樹木の種を保全する場合、もっとも理想的な保全手法は自生の個体をその自生地で繁殖・増加させることである。しかし、種あるいは集団の効果的な保全を考えると、こうした理想的な現地保全だけでは限界がある。自生地での集団の維持が困難である場合、個体の移動・移植をともなう保全手法も検討する必要が生じる。その場合、集団間の遺伝的な関係を明らかにした上で、もっとも遺伝的な攪乱が少ない手法をとることが望まれる。したがって、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの保全を考えるうえで、遺伝的に区別される構造をもっているのか明らかにする必要がある。

一方、本来他殖性である種の集団が分断化・小集団化して他集団との遺伝的な交流がなくなった場合、遺伝的な多様性が減少し、近交弱性が高まる危険性が指摘されている(石田 1994)。多くのトウヒ属の種の固定指数は低く、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミも他殖性の樹木であると考えられる。しかし、トウヒ属でも種あるいは集団によっては高い固定指数を示すことが報告されている。種あるいは集団の保全を考える上でこうした遺伝的な多様性および固定指数について明らかし、遺伝的な健全性について検討する必要がある。

そこで、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの各集団内の遺伝的な多様性と固定指数、および集団間の遺伝的な関係について、アロザイムと核 SSR(Simple Sequence Repeat)マーカーを用いて分析した。

２．材料と方法

２－１．分析試料

ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの遺伝的変異の解析のために、以下の材料を 2000-2005 年に採取した(表１－４；図１－７)。ヤツガタケトウヒのアイソザイム分析に

対しては、八ヶ岳西岳のカラマツ沢とフウキ沢、および南アルプスの大平と天主岩の 4 集団から試料を採取した。ヤツガタケトウヒの SSR 分析に対しては、八ヶ岳の 4 集団、南アルプスの 5 集団から試料を採取した。ヒメバラモミの SSR 分析に対しては、秩父の 2 集団、南アルプスの 9 集団から試料を採取した。いずれも 1 集団あたりおよそ 30 個体から枝を採取し、研究室に輸送後は-80℃の冷凍庫に保管した。

梓山のヒメバラモミは、分布の東限である秩父山域の集団で、ふたつの小集団から構成されており、本研究においてはじめて確認された。梓山には天然記念物に指定されている「アズサバラモミ」1 個体があるが、本研究ではこの「アズサバラモミ」も含めてひとつの自生集団として分析した(第二章参照)。野辺山のヒメバラモミは、田中(1999)によって報告された長野県南牧村と川上村の境の西川沿いある二ツ山集団を中心とするものである。ただし南牧村の農家に植栽されているヒメバラモミ並木はこの西川沿いから移植されたと伝えられている。そこで本研究では植栽されたヒメバラモミも加え、野辺山集団として解析した。

八ヶ岳のヤツガタケトウヒは、4 集団を解析の対象とした。西岳のカラマツ沢集団とフウキ沢集団は 1911 年にヤツガタケトウヒが発見されて以来、最も知られている集団である。いずれもヤツガタケトウヒと「ヒメマツハダ」が混在するとされていた(技術開発室 1989)が、前節の結果に従いヤツガタケトウヒとして分析した。天女山はおよそ 50 個体がカラマツ人工林中に残されている集団であり、本研究においてはじめて確認された。千枚岩も古くから知られている集団であるが、現在、周囲はカラマツあるいはカラマツ沢由来のヤツガタケトウヒ植林地に囲まれており、それぞれ 100m ほど離れた 3 小集団に分割されている。なお、八ヶ岳山域のヒメバラモミは二ツ山集団を除くと母樹サイズは合計 26 個体が確認されているが、いずれも 4 個体以下の小集団あるいは孤立木であり、集団として解析可能な個体数に満たなかった。そこで、計 27 個体を STRUCTURE による解析のみに用いた。

南アルプスの大平は林(1971)、勝木・清藤(1999)などで報告されている集団で、牧場跡地のカラマツ人工林中にヤツガタケトウヒとヒメバラモミが点在している。現在、この個体群をふくむ地域は山梨県によって学術参考林として保護対象になっている(長池 私信)。戸台川はヤツガタケトウヒとヒメバラモミの最大の集団が残されていると考えられる産地である。河川沿いにおよそ 5km、その両側にそれぞれ 1km の幅にわたってヤツガタケトウヒとヒメバラモミが残されている。そのため、小集団として谷底部の藪沢と上にごり沢

の集団を両樹種の分析対象とするとともに、左岸斜面の南アルプススーパー林道ぞいの個体群を北沢峠の集団として分析対象とした。尾勝谷は戸台川の南側の谷にある集団で、丸山谷は三峰川の支流である丸山谷の石灰岩地にみられる集団である。いずれもヤツガタケトウヒは個体数が少ないので分析対象とはせず、ヒメバラモミのみ分析対象とした。風巻峠と巫女淵は三峰川の上流域にある集団である。同様にヤツガタケトウヒは個体数が少ないので分析対象とはせず、ヒメバラモミのみ分析対象とした。巫女淵は林道が通る左岸の対岸である右岸側の崖錐にヤツガタケトウヒとヒメバラモミの集団がよく観察されている（野手 1999)。しかし危険であることから、林道沿いの稚樹のみから採取した。豊口山はヒメバラモミの南限とされる産地で、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの集団を分析対象とした。天主岩はヤツガタケトウヒの南限の集団である。

２－２．アロザイム分析

酵素の抽出とポリアクリルアミドゲルによる電気泳動の方法は津村ら(1990)および Tsumura & Ohba (1993)にしたがった。まず、当年枝の針葉 100mg と 80mg の polyvinyl-polypyrrolidone を液体窒素で冷やしながら乳鉢ですりつぶし、1ml の抽出液(100 mM Tris-HCl pH 7.5, 23.4% glycerol, 0.6% tween 80, 1.2 mM dithiothreitol, 0.6 mM NAD, 0.5 mM NADP, 0.5% 2-mercaptoethanol, 0.08% albumin)を加え、その上澄みを抽出液として用いた。この抽出液に対し、以下の 8 酵素の染色をおこなった。ジアホラーゼ (Dia, EC 1.6.4.3.)とフマラーゼ (Fm, EC 4.2.1.2.)、グリセリン酸脱水素酵素 (G2dh, EC 1.1.1.29.)、グルタミン酸脱水素酵素(Gdh, EC 1.4.1.2.)、アスパラギン酸アミノ転移酵素(Got, EC 2.6.1.1.)、ホスホグルコムターゼ(Pgm, EC 2.7.5.1.)、シキミ酸脱水素酵素(Shdh, EC 1.1.1.25.)、UDP グルコースピロホスホリラーゼ(Ugpp, EC 2.7.7.9.)である。Ugpp の染色については Harris & Hopkinson (1976)の手法に従い、残りの 7 酵素の染色は津村ら(1990)と Tsumura & Ohba (1993)の手法にしたがった。染色したゲルを用いて遺伝子型を決定したのち、ゲルは乾燥して保管した。

各集団の遺伝的多様性については、多型遺伝子座の割合 (P; 95%レベル) 、遺伝子座あたりの平均対立遺伝子数(Na)、対立遺伝子の有効数 (Ne; Kimura & Crow 1964)、 ヘテロ接合体率の観察値(Ho)、ヘテロ接合体率の期待値(He; Nei 1978, Nei & Roychoudhury 1974)を計算した。固定指数(F_{IS}; Wright 1951)は分集団内で交配によって合体する 2 個の配偶子間の相関であり、ハーディーワインバーグの平衡からのずれを見るための指標である。集団間の遺伝的関係を示す指標として、遺伝子分化係数(G_{ST}; Nei 1973, Nei & Chesser

1983)を計算した。これらの指標を求める計算は GENESTRUT (Constantine et al. 1994) および DISPAN(Ota 1993)を用いた。遺伝子分化係数(G_{ST})について、他の本州に分布する針葉樹の値と比較することにより、ヤツガタケトウヒの集団間の遺伝的変異について検討した。

２－３．SSR 分析

DNA は当年枝の針葉 200mg から DNeasy Plant Mini Kit (QIAGEN)を用いて抽出した。プライマーについては Pfeiffer et al. (1997)と Rajora et al. (2001)、Hodgetts et al. (2001)が開発したものから 18 マーカーを選択し、数サンプルのヤツガタケトウヒとヒメバラモミに対して試みた。この中から 2 種に対して共優性と判断された計 7 マーカー(表１－５)を利用した。7 マーカーのうち、SpAGC1 と SpAGD1、SpAGG3、UAPgAC/AT6、UAPgAG150 については、各プライマーによって両種とも 2 個以下の増幅が見られ、それぞれひとつの遺伝子座とした。UAPgCA91 については 3 個以下の増幅が見られ、ふたつの遺伝子座があると考えられた。ヒメバラモミはふたつの遺伝子座の区別が明瞭でなかったので解析には用いなかった。ヤツガタケトウヒは増幅長が異なることからふたつの遺伝子座の区別が明瞭であったが、片方の遺伝子座は不安定な増幅であったので、ひとつの遺伝子座だけを解析に用いた。UAPgCT144 については、ヤツガタケトウヒで明瞭な増幅が見られない個体が多かったので、ヒメバラモミの解析だけに用いた。

PCR は GeneAmp® 9600 PCR System (Applied Biosystems, PE Corp., Foster City, CA. USA)を用い、20 ng の DNA を含む 10 μL サンプル溶液と 0.1 mM の dNTP、PCR buffer (200 mM Tris-HCl, 500 mM KCl)、2.0 mM の $MgCl_2$、0.27 U Taq ポリメラーゼ、0.2 μM の各プライマーの反応溶液でおこなった。PCR の反応条件と反応時間は以下のようにした。サイクル前の熱変性は 94℃で 5 分、熱変性は 94℃で 45 秒、アニーリングは各プライマーの最適温度で 45 秒、伸長反応は 72℃で 45 秒、最後の伸長反応は 72℃で 10 分とし、熱変性からアニーリング、伸長反応は 35 サイクルを繰り返した。蛍光標識ラベルされた PCR 増幅産物をキャピラリ式電気泳動システム(ABI 310 Genetic Analyzer; Applied Biosystems)にて泳動し、DNA 増幅物のサイズをフラグメント解析ソフト (Genotyper software ver. 2.0；Applied Biosystems)によって解析し、遺伝子型を決定した。

ヤツガタケトウヒとヒメバラモミ各集団内の遺伝的多様性を評価するため、遺伝子座あたりの平均対立遺伝子数(Na)、対立遺伝子の有効数(Ne)、allelic richness(Rs)、希少な(<5%)遺伝子数(Nr)、集団に特有な遺伝子数(Np)、ヘテロ接合体率の観察値 (Ho)、ヘテロ

接合体率の期待値(He)などの指標を求めた。さらに、集団内の固定指数(Fis)について求めた。種としての遺伝的多様性については、ヘテロ接合体率の観察値(Ho)、分集団内の平均遺伝子多様度(Hs)、全集団の遺伝子多様度(Ht)、分集団間の平均遺伝子多様度(Dst)、遺伝子分化係数(Gst)、標準遺伝子分化係数(G'st)、適正分化係数(D; Jost 2008)、stepwise mutation modelによる遺伝子分化係数(Rst; Slatkin 1995)、分集団間の固定指数(Fst)、分集団内の固定指数(Fis)を求めた。これらの指標の計算はGENESTRUTおよびDISPANを用いて計算した。

また、各集団間の遺伝的な関係について検討するため、各集団間の遺伝距離(Da)をNei & Chesser(1983)にしたがって推定し、1,000回のブートストラップをもとに近隣結合法により集団の樹形樹を作成した。これらの計算はPowerMaker (Liu & Muse 2004)、およびFSTAT 2.9.3.2 (Goudet 2001)を用いて計算した。さらに、遺伝的なグループ構造を検討するため、ベイズ推定に基づくSTRUCTURE version 2.2 (Falush et al. 2007)を用いて解析した。STRUCTUREは区分数(K; 1-20)ごとに1,000回のマルコフ連鎖モンテカルロ法を20回おこない、その結果から最適なグループ区分数を推定し(Evanno et al. 2005)、分析した各個体の推定グループを示した。

こうして得られた指標および解析結果を用い、他の本州に分布する針葉樹の値と比較することにより、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの遺伝的な多様性および、集団間の遺伝的な関係について検討した。

３．結果

３－１．ヤツガタケトウヒのアロザイム分析

ヤツガタケトウヒ4集団計119個体に対するアロザイム分析の結果、DiaとGotは2遺伝子座、他の6酵素種からは1遺伝子座が確認され、8酵素種から合計10座の共優性の推定遺伝子が確認された。95%レベルでは、4座(Dia-2, G2d, Pgm, Shdh)が多型となり、1座(Dia-1)がきわめて小さな変異がある単型、5座(Fm, Gdh, Got-1, Got-2, Ugpp)はまったく変異のない単型であった。表１－６に各集団の遺伝的多様性の指標を示した。多型遺伝子座の割合(P)と遺伝子座あたりの平均遺伝子数(Na)は4集団間で明らかな差が見られなかったが、3集団(フウキ沢，大平，天主岩)はほぼ同程度のヘテロ接合体率期待値(He=0.185-0.196)を示したことに対し、カラマツ沢集団のヘテロ接合体率は小さかった(He=0.136)。また対立遺伝子の有効数(Ne)とヘテロ接合体率観察値(Ho)においてもカラマ

ツ沢集団だけが低い傾向が見られた。さらに、多型であった遺伝子座から推定した固定指数(Fis)は、大平の Pgm でのみ有意(P<0.05)に大きかったが、各集団の平均では-0.095 – 0.075 と 0 から有意な差は見られなかった。遺伝子分化係数(Gst)は 0.067 と計算された。

３－２．ヤツガタケトウヒの SSR 分析

ヤツガタケトウヒ 9 集団の合計 265 個体に対し、6 遺伝子座(SpAGC1, SpAGD1, SpAGG3, UAPgAC/AT6, UAPgAG150, UAPgCA91)の遺伝子型について解析したところ、98%以上の遺伝子型を決定した。UAPgAC/AT6 はすべての集団で単型であったが、残りの 5 座は 1 集団以上で多型であった。

それぞれの集団の遺伝的変異の指標を表１－７に示した。八ヶ岳の 4 集団の遺伝子座あたりの平均対立遺伝子数(Na)は、4.2-4.6 であり、南アルプスの 5 集団の 5.6-9.0 より低かった。その他の指標についても、ヘテロ接合体率を除く、対立遺伝子の有効数(Ne)、allelic richness (Rs)、希少な遺伝子数(Nr)、集団に特有な遺伝子数(Np)はいずれも同様に、八ヶ岳の集団は南アルプスの集団より低かった。また、南アルプスの集団内では南限の集団である天主岩の指標(Na = 5.6; Ne = 2.7; Rs = 5.5; Nr =2.8)がいずれも最も低かった。

八ヶ岳の 4 集団のヘテロ接合率（Ho = 0.269 - 0.585; He = 0.341 - 0.502)は南アルプスの 5 集団の値(Ho = 0.439 - 0.588; He = 0.524 - 0.596)より明らかに低い値ではなかったが、天女山(Ho = 0.275; He = 0.393)とカラマツ沢(Ho = 0.269; He = 0.341)は明らかに他の集団と比較してヘテロ接合率が低かった。対立遺伝子の有効数(Ne)も天女山(1.8)とカラマツ沢(1.8)は最も低い値であり、この 2 集団の遺伝的な多様性が低いことが示された。

9 集団の固定指数について、単型の集団が多かった UAPgAG150 を除く 4 座を用いて計算したところ、5 集団で有意(P<0.05)に高い値を示した。特に八ヶ岳の天女山(0.354)とカラマツ沢(0.315)で高い値を示したが、南アルプスの上にごり沢(0.263)と豊口山(0.181)でも有意に高い値であり、これらの集団では近親交配が進んでいることが示唆された。

ヤツガタケトウヒの集団間の遺伝的多様性の指標を表１－９に示した。遺伝子分化係数(Gst)は 0.188 で、標準遺伝子分化係数(G'st)は 0.410、適正分化係数(D)は 0.274、stepwise mutation model による遺伝子分化係数(Rst)は 0.173、分集団間の固定指数(Fst)は 0.209、分集団内の固定指数(Fis)は 0.101 で、Fis は有意(P<0.05)に 0 から高い値ではなかった。

各集団間の遺伝距離を求めたところ、最小は 0.058(大平–上にごり沢)、最大は 0.510(天女山–千枚岩)であった。これらの遺伝距離と地理的な距離との間には、明確な相関は認められなかった。この遺伝距離をもとに近隣結合法により集団の無根樹形樹を作成したとこ

ろ（図１－８）、天女山とフウキ沢、大平と上にごり沢の間では高い(>80%)ブートストラップ確率を示したが、他のクラスターでは高いブートストラップ確率はみられず、集団間に明確な系統関係をもつ遺伝的な構造があることは示されなかった。

STRUCTURE の解析をおこなったところ、最適なグループ数 K は 8 と推定された。個体ごとのグループ推定した結果を図１－１０に示した。八ヶ岳の 4 集団と南アルプスの藪沢と天主岩の合計 6 集団では、90%以上の高い確率でグループ推定された個体が 30%以上あった。特に八ヶ岳の天女山とカラマツ沢、フウキ沢では集団の 60%以上の個体が、同じグループに高い確率で推定されていた。またこれらの集団の優占する推定グループはそれぞれ異なり、集団間で保有する遺伝子に違いがあることが示された。

３－３．ヒメバラモミの SSR 分析

ヒメバラモミ 11 集団の合計 303 個体に対して、6 遺伝子座（SpAGC1, SpAGD1, SpAGG3, UAPgAC/AT6, UAPgAG150, UAPgCT144)の遺伝子型について分析したところ、98%以上の遺伝子型を決定した。UAPgAC/AT6 はすべての集団で単型であったが、残りの 5 座は 1 集団以上で多型であった。

それぞれの集団内の遺伝的多様性の指標を表１－８に示した。11 集団の遺伝子座あたりの平均対立遺伝子数(Na)は、5.8-11.2 であったが、北限の梓山(5.8)と南限の豊口山(7.0)で低い傾向が見られた。その他の指標についても、ヘテロ接合体率を除く、対立遺伝子の有効数(Ne)、allelic richness (Rs)、希少な遺伝子数(Nr)、集団に特有な遺伝子数(Np)はいずれも同様に、北限の梓山と南限の豊口山で低い傾向が見られた。

梓山集団のヘテロ接合率（Ho = 0.415; He = 0.524）はその他の集団の値(Ho = 0.600 – 0.823; He = 0.617 - 0.742)よりやや低い値を示したが、豊口山(Ho = 0.623; He = 0.617)はその他の集団と比較して低い値は示さなかった。

11 集団の固定指数について、単型の集団が多かった UAPgAG150 を除く 4 座を用いて求めたところ、梓山(0.208)と藪沢(0.179)、丸山谷(0.117)の 3 集団で有意(P<0.05)に高い値を示し、これらの集団で近親交配が進んでいることが示唆された。

ヒメバラモミの集団間の遺伝的多様性を示す指標を表１－９に示した。遺伝子分化係数(Gst)は 0.049 で、標準遺伝子分化係数(G'st)は 0.164、適正分化係数(D)は 0.115、stepwise mutation model による遺伝子分化係数(Rst)は 0.090、分集団間の固定指数(Fst)は 0.052、分集団内の固定指数(Fis)は 0.095 であり、Fis は有意(P<0.05)に 0 から高い値ではなかった。

各集団の遺伝距離を求めたところ、最小は 0.082 (藪沢–上にごり沢)、最大は 0.367(梓山–野辺山)の間であった。これらの遺伝距離と地理的な距離との間には、明確な相関は認められなかった。この遺伝距離をもとに近隣結合法により集団の無根樹形樹を作成したところ（図１－９)、高い（>80%）ブートストラップ確率をもつクラスターは認められず、集団間の明確な遺伝的な系統関係は示されなかった。

STRUCTURE による解析をおこなったところ､最適なグループ数 K は 5 と推定された。個体ごとに推定したグループ分け結果を図１－１１に示した。秩父の梓山と野辺山では、90%以上の高い確率でグループ推定された個体がそれぞれ 73%と 48%であったが、他の集団では高い確率でグループ推定された個体は 12%以下と低かった。また梓山と野辺山で推定されたグループはそれぞれ小集団に対応する 2 グループに分かれた。

４．考察

４－１．ヤツガタケトウヒの遺伝的変異と多様性

アロザイムの分析の結果(表１－６)、3 集団(フウキ沢、大平、天主岩)の Ne (1.23-1.25) と He(0.185-0.196)は 195 種の長命の木本種の値(Ne=1.32, He=0.173; Hamrick & Godt 1992)と大きく変わらないことが示された。本州に分布する針葉樹と比較しても、スギ(*Cryptomeria japonica*; Ne=1.33, He=0.189; Tomaru et al. 1994) やヒノキ(*Chamaecyparis obtuse*; Ne=1.33, He=0.193; Uchida et al. 1997)、ゴヨウマツ(*Pinus pumila*; Ne=1.38, He=0.225; Tani et al. 1996)の値とヤツガタケトウヒ 3 集団の値に大きな差は認められない。オオシラビソ(*Abies mariesii*; Ne=1.08, He=0.054; Suyama et al. 1997)よりも大きい値であった。一方、カラマツ沢集団の多様性(Ne=1.16, He=0.136)は他の集団と比較すると低かった。核 SSR の分析結果からも、八ヶ岳の 4 集団と天主岩の遺伝的多様性が南アルプスの中心部の集団より低く、特に八ヶ岳のカラマツ沢と天女山の集団は極めて集団内の多様性が他集団よりも低いことが示された（表１－７)。これらの結果、ヤツガタケトウヒの分布の中心部の集団では、他樹種と変わらない程度の集団内の遺伝的多様性が保たれているが、分布の端の分断化・小集団化した集団である天女山やカラマツ沢などでは遺伝的多様性が低下していると考えられた。

一方、集団内の固定指数(Fis)についてみると、アイソザイムの分析結果からは固定指数に有意な差は見られなかったが、核 SSR の分析結果からはカラマツ沢と天女山を含む 4 集団で有意に高く（表１－７)、これらの集団で近親交配が進んでいることが示唆された。

トウヒ類では、イラモミ(0.018; Aizawa et al. 2008)や *P. asperata* (0.005; Luo et al. 2005)、*P. breweriana* (0.003; Ledig et al. 2005)、*P. mariana* (−0.025; Gamache et al. 2003, 0.02; Perry & Bousquet 2001)、*P. rubens* (0.021; Rajora et al. 2000)のように有意に高くない固定指数が示されている事例が多く、ヤツガタケトウヒも種としての Fis は 0.101 と有意に高くない値を示しており、本来は他殖性の樹木であると考えられる。しかし、*P. chihuahuana* (0.185; Ledig et al. 1997)や *P. glauca* (0.226; Rajora et al. 2005)、*P. sitchensis* (0.17; Gapare et al. 2005)のように有意に高い固定指数を示す例も報告されている。これらの高い固定指数はトウヒ類でも近親交配が進む可能性があることを示している。高い固定指数を示した天女山とカラマツ沢の集団は、分断化して近縁の個体間のみで交配し、近親交配が進むとともに遺伝的な多様性が低下したと推定される。

一方、分布の中心と考えられる戸台川の上にごり沢集団で固定指数が高いことは、ヤツガタケトウヒはどのような集団でも固定指数が高くなる可能性があることを示している。戸台川はヤツガタケトウヒのもっとも広い産地であるが、上にごり沢集団は河川の氾濫によってできた沖積錐上に一斉更新した小集団であり、少数の母樹に由来していると推測される。少数の個体が分集団を形成した場合、分集団の固定指数は高くなると考えられる(根井 1990)。

集団間の遺伝的多様性の指標についてみると、アイソザイムによる集団間の遺伝的変異 G_{ST} の値(0.067)は、195 種の長命の樹木の値(Hamrick & Godt 1992) (0.084)よりもやや低い値であった。日本の針葉樹のスギ(0.034; Tomaru et al. 1994)、ヒノキ(0.030; Uchida et al. 1997)、ゴヨウマツ(0.170; Tani et al. 1996)、オオシラビソ(0.144; Suyama et al. 1997)の G_{ST} の値と比較すると、北海道を除く日本列島に広く分布する前者の 2 種と、中部から北日本に点在する後者の 2 種との中間的な値であった。また、核 SSR による集団間の遺伝的多様性を示す指標(F_{ST}, 0.209; R_{ST}, 0.173; G'_{ST}, 0.410; D, 0.274)は、日本の針葉樹のスギ(F_{ST}, 0.028; R_{ST}, 0.032; G'_{ST}, 0.125; Takahashi et al. 2005)やヒノキ (F_{ST}, 0.039; G_{ST}, 0.040; G'_{ST}, 0.188; Matsumoto et al. 2010)、イラモミ (F_{ST}, 0.071; G'_{ST}, 0.164; Aizawa et al. 2008)、エゾマツ(F_{ST}, 0.101; Aizawa et al. 2009)などと比較すると、いずれも高い値であった。ヤツガタケトウヒは、分析した集団間が最長でも 60km にも満たない狭い分布範囲にも関わらず、集団間の分化が進んでいると考えられる。

ただし、各集団間の遺伝的距離に基づく樹形図を見ると、南アルプスの分布の中心部の集団間での遺伝的距離は短い一方、分布の端の集団間での遺伝的距離が長いことが示され

た。さらに STRUCTURE の分析結果からも、南アルプスの分布の中心部と比較すると、八ヶ岳の 4 集団や南限の天主岩では集団内の多様性が低い反面、集団間の遺伝的な違いが大きい。これらの結果は、ヤツガタケトウヒのすべての集団間で分化が進んでいるのではなく、主に分布の端の集団で分化が進んでいることを示している。こうした分布の端の集団では、分断化によって集団間の遺伝子交流が減少し、遺伝的な多様性が低下するとともに、近縁の個体間との交配を繰り返すことで分化が進んだと考えられる。

なお、SSR の分析結果ではカラマツ沢集団の固定指数(Fis)は 0 より有意に正の値であった。もし、ヤツガタケトウヒと「ヒメマツハダ」が異なる分類群でありそれぞれ交配しないとすると、ランダムな交配の仮説のもと固定指数(Fis)はワーランド効果により 0 より有意に正の値となる(Crow & Kimura 1970)。しかし、前節において、「ヒメマツハダ」はヤツガタケトウヒと区別するべきではないと結論づけた。実際、アロザイムや核 SSR の分析結果もふたつの異なる分類群が混在していることを示しておらず、また、STRUCTURE も遺伝的に異なるグループはカラマツ沢集団に存在しないことを示している。したがって、カラマツ沢集団で固定指数が高い理由は、異なる集団が混在するからではなく、近親交配が進んだ結果であると考えられる。

４－２．ヒメバラモミの遺伝的変異と多様性

ヒメバラモミの集団内の遺伝的多様性に対する核 SSR の分析結果（表１－８）、分布の端の梓山(Na, 5.8; He, 0524)や豊口山(Na, 7.0; He, 0.617)の集団の遺伝的多様性は、南アルプスの中心部の集団(Na, 8.6-11.2; He, 0.664-0.742)より低い傾向が見られた。しかしこれらの値は、ヤツガタケトウヒ(Na, 4.2-9.0; He, 0.341-0.596)と比較すると高く、多くの集団で集団内の遺伝的多様性は保たれていると考えられた。一方、梓山と豊口山で多様性が低いことは、ヒメバラモミもヤツガタケトウヒと同様に分布の端の分断化・小集団化した集団で遺伝的多様性が低下していることを示していると考えられた。

集団内の固定指数(Fis)についてみると、核 SSR の分析結果から梓山と藪沢、丸山谷の 3 集団で有意に高く（表１－8)、これらの集団で近親交配が進んでいることが示唆された。ヒメバラモミの種としての Fis は 0.095 と有意に高くなく、ヤツガタケトウヒと同様に他殖性の樹木であると考えられるが、これらの集団では少数の個体間で交配することで固定指数が高くなったことが示唆される。いずれの集団でも分集団の個体数は 100 個体以下と少なく(第 2 章参照)、交配可能な個体の数は限定されている。特に梓山の集団は分断化・小数化した東限の集団であり、集団内の遺伝的な多様性ももっとも低い。この集団では、

少数化に加え、他集団との遺伝子流動が絶たれたことから、近縁の個体間のみで交配し、多様性が低くなるとともに固定指数が高くなったと考えられる。

次に集団間の遺伝的多様性の指標についてみると、核 SSR による集団間の遺伝的変異の値(F_{ST}, 0.052; R_{ST}, 0.090; G'_{ST}, 0.164; D, 0.115)は、いずれもヤツガタケトウヒと比較すると低い値である。しかし、スギやヒノキ、イラモミ、エゾマツなどと比較しても明らかに低い値ではない。分析した集団がもっとも離れた梓山-豊口山間でも 70km ほどでの狭い範囲であることを考慮すると、分布範囲に応じて集団間の分化が進んでいると考えられる。

各集団間の遺伝的距離に基づく樹形図において、ヤツガタケトウヒと同様に、分布の中心部の南アルプスの集団間では遺伝的分化は進んでいない一方、分布の端の集団での分化が進んでいることが示された。さらに STRUCTURE の分析結果からも、南アルプスの中央部と比較すると、梓山や野辺山、南限の豊口山では集団あるいは分集団間の遺伝的な違いが大きい反面、集団内の多様性は低い傾向が見られる。ヒメバラモミもヤツガタケトウヒと同様に、分布の端の集団では、分断化によって集団間の遺伝子交流が減少し、遺伝的な多様性が低下するとともに、近親交配を繰り返すことで分化が進んだと考えられる。

なお、前節において、「アズサバラモミ」は形態によってヒメバラモミと区別するべきではないと結論づけた。球果長から判断されるヒメバラモミと「アズサバラモミ」タイプが混在する梓山の集団は、STRUCTURE の解析結果からも小集団ごとにまとまっており(図１－１１)、形態によって区別するべきではないことが再確認された。一方、核 SSR を用いた集団間の遺伝距離を分析したところ、梓山集団はヒメバラモミの中で野辺山や豊口山の集団と同様に比較的分化が進んだ集団であることが示された(図１－９)。しかし、これは分断化された隔離集団において個体数が減少したびん首効果によるものであり、集団間の遺伝距離が過大評価されていると考えられる。野辺山や豊口山の集団と比較しても梓山集団だけを明瞭に区分するべき結果は示されておらず、梓山集団だけを地理的変異分類群として扱うべきではないと考えられた。

表１－１．日本海周辺に分布するトウヒ節 (Sect. *Picea*) に対するFarjon(1990)とShimizu(1992)、Yamazaki(1995)の分類体系.
Table 1-1. Classification of Sect. *Picea* around the Japan Sea, in Farjon(1990), Shimizu(1992) and Yamazaki (1995).

Farjon (1990)	Shimizu(1992)	Yamazaki (1995)	Type locality	Japanese name
P. alcoquiana (Veitch ex Lindl.) Carrière "*alcockiana*" §	*P. alcoquiana* (Veitch ex Lindl.) Carrière "*alcockiana*" §	*P. alcoquiana* (Veitch ex Lindl.) Carrière "*alcockiana*" §	Yamanashi, Japan	イラモミ・マツハダ
P. alcoquiana var. *acicularis* (Shiras. & Koyama) Fitschen	*P. koyamae* var. *acicularis* (Shiras. & Koyama) T.Shimizu	*P. shirasawae* Hayashi	Nagano, Japan	ヒメマツハダ
P. alcoquiana var. *reflexa* (Shiras. & Koyama) Fitschen	*P. alcoquiana* var. *reflexa* (Shiras. & Koyama) Fitschen	*P. alcoquiana* var. *reflexa* (Shiras. & Koyama) Fitschen	Nagano, Japan	シラネマツハダ
P. glehnii (F. Schmidt) Mast.	*P. glehnii* (F. Schmidt) Mast.	*P. glehnii* (F. Schmidt) Mast.	Sachalin, Russia	アカエゾマツ
P. koraiensis Nakai	No description	No description	Hamkyongpuk-do, North Korea	チョウセンハリモミ
P. koraiensis var. *pungsanensis* (Uyeki ex Nakai) Schmidt-Vogt ex Farjon	No description	No description	Ryangkang-do, North Korea	ホウザンハリモミ
P. koyamai Shiras.	*P. koyamae* Shiras.	*P. koyamae* Shiras.	Nagano, Japan	ヤツガタケトウヒ
P. maximowiczii Regel ex Mast.	*P. maximowiczii* Regel	*P. maximowiczii* Regel ex Carrière	Yamanashi §§, Japan	ヒメバラモミ
P. maximowiczii var. *senanensis* Hayashi	*P. maximowiczii* var. *senanensis* Hayashi	Described as an individual variation	Nagano, Japan	アズサバラモミ
P. obovata Ledeb.	No description	No description	Altay, Russia	シベリアトウヒ
P. torano (K.Koch) Koehne §§§	*P. torano* (K.Koch) Koehne §§§	*P. polita* (Sieb. & Zucc.) Carrière §§§	Tokyo §§§§, Japan	ハリモミ・バラモミ

§ 日本ではしばしば*P. bicolor* Maxim.も用いられる. Often called as *P. bicolor* Maxim. in Japan.

§§ 長野の間違いと考えられる. Considered to be an error in Nagano.

§§§ すべてSieboldによって採取された標本をもとに記載されている. Also named for a specimen collected by Siebold.

§§§§ 植栽木から採取された. Collected from cultivated tree.

表１－２. ヤツガタケトウヒにおける各母樹・採取年の球果の平均長と、各母樹および各採取年の球果長平均と分析球果数、一元配置分散分析のP値.

Table 1-2. The average of corn length, analysed corn number and P value of the one-factor analysis of variance between mother tree or product year for the corn length in *Picea koyamae* .

Mother tree	Average length of each pruduct year						Total average	Total corn number	P#
	1993	1995	1997	2001	2002	2005			
P-046		83.5	75.4	76.6	79.1	61.2	74.0	609	<0.01
YD006		69.8	71.5	72.8			71.0	295	0.107
YD008	69.7	65.1	61.7	62.4	77.4	67.0	64.7	933	<0.01
YD009	42.7	39.3	41.1		46.6		42.9	690	<0.01
YD469		62.5	58.7	57.6	61.6		60.3	498	<0.01
YH058		48.0	46.7		57.2	57.1	52.4	387	<0.01
YH209	65.8	72.9	70.6			64.4	69.0	211	<0.01
YH296	41.3	49.0	49.4		50.6		49.2	373	<0.01
YH304	48.2	56.5	54.6				54.0	177	<0.01
YH357	39.9	49.7	44.1				44.0	196	<0.01
YH359	51.0	61.8	61.3		68.9	69.3	63.5	425	<0.01
Total average	51.3	60.5	56.9	67.7	59.1	64.0	59.3		
Total corn number	368	1,013	1,512	386	1,023	492		4,794	
P#	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01			

The P value of the one-factor analysis of variance.

表１－３．本研究に基づく日本産トウヒ属の検索表

A1．針葉の横断面は扁平，２面のみ白色の気孔条がある．種鱗は長さ10～12mm，楕円形で先端が波曲する．当年枝は無毛で黄褐色．

B1．球果長は40～80mm，北海道以北に分布する．・・・・・・・・・・・・・エゾマツ

B2．球果長は32～66mm，本州に分布する．・・・・・・・・・・・・・・・・・・トウヒ

A2．針葉の横断面は菱形，４面ともに白色の気孔条がある．種鱗は長さ14～28mm，倒卵形で先端は全縁あるいは波曲する．

B3．当年枝は有毛で赤褐色．針葉の先端は尖らない．

C1．種鱗の先端はふつう全縁だがやや波曲するものもある．球果長は45～85mm，北海道以北に分布する．・・・・・・・・・・・・・・・・・・アカエゾマツ

C2．種鱗の先端は全縁．球果長は40～84mm，葉枕の基部は枝先方向に突き出る．本州に分布する．・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ヤツガタケトウヒ

B4．当年枝はふつう無毛で黄褐色．針葉の先端は尖る．

C3．種鱗の先端はふつう波曲し、反り返るものもある．針葉は枝に沿ってつき、枝を握っても刺さらない．葉枕の基部は枝先方向に突き出ない．球果長は50～100mm．本州に分布する．・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・イラモミ

C4．種鱗の先端は全縁．針葉は枝に対してほぼ垂直につき、枝を握ると刺さる．

D1．球果長は70～120mm，本州・四国・九州に分布する．針葉は長さ15～25mmで彎曲する．・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ハリモミ

D2．球果長は36～72mm，本州に分布する．針葉は長さ6～20mmで彎曲しない．・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ヒメバラモミ

表１－４. 本研究で分析したヤツガタケトウヒとヒメバラモミの集団の山域と産地、標高および地質タイプ.

Table 2-1. Mountains and habitat of populations of *Picea koyamae* (PK) and *P. maximowiczii* (PM) at sites where samples were collected in this study.

Mountains	Habitat	PK*	PM**	Population	集団名	Altitude(m)	Geological type
Chichibu	Azusayama		○	Azusayama	梓山	1350	gravel
	Nobeyama		○	Nobeyama	野辺山	1300	gravel
Yatsugatake	Tennyo-san	○	△	Tennyo-san	天女山	1750	andeside
	Nishi-dake	◎		Karamatsu-sawa	カラマツ沢	1700	andeside
		◎		Fuki-sawa	フーキ沢	1850	andeside
		○	△	Senmai-iwa	千枚岩	1700	andeside
Akaishi	Ohdaira	◎	○	Ohdaira	大平	1600	phyllite
	Todai-gawa	○	○	Yabu-sawa	藪沢	1400	sandstone
		○	○	Kaminigori-sawa	上にごり沢	1200	lime stone
			○	Kirazawa-toge	北沢峠	1550	lime stone
	Okchi-dani		○	Okchi-dani	尾勝谷	1350	lime stone
	Maruyama-dani		○	Maruyama-dani	丸山谷	1450	lime stone
	Mibu-gawa		○	Kazamaki-toge	風巻峠	1800	lime stone
			○	Mikobuchi	巫女淵	1300	lime stone
	Toyoguchi-yama	○	○	Toyoguchi-yama	豊口山	1800	lime stone
	Tenshu-iwa	◎		Tenshu-iwa	天主岩	1750	lime stone

*○:Analyzed for SSR; ◎: Analayzed for allozymeand SSR
**○: Analayzed for SSR about population; △: Analayzed for SSR about individual.

表１－５. 本研究で用いたマイクロサテライトのユニットとヤツガタケトウヒとヒメバラモミで見られた遺伝子数と遺伝子のサイズ.

Table 1-5. Microsatellite DNA loci used and the number and size of alleles detected at each microsatellite DNA locus in *Picea koyamae* (PK) and *P. maximowiczii* (PM).

Locus name*	Repeat unit	Total number of alleles		Allele size range (bp)
		PK	PM	
SpAGC1	$(TC)_5TT(TC)_{10}$	7	22	66 - 173
SpAGD1	$(AG)_{25}$	33	34	109 - 211
SpAGG3	$(GA)_{24}$	17	17	101 - 148
UAPgAC/AT6	$(AC)_{10}(AT)_7$	1	1	98-117
UAPgAG150	$(AG)_{19}$	3	7	132 - 144
UAPgCA91	$(CA)_{20}$	10	-	114 - 142
UAPgCT144	$(CT)_{18}$	-	5	130 - 138

*: SpAGC1, SpAGD1 and SpAGG3 are from Pfeiffer et al. (1997); UAPgAC/AT6, UAPgAG150, UAPgCA91and UAPgCT144 are from Hodgetts et al. (2001).

表１－６. ヤツガタケトウヒ4集団のアロザイム遺伝子10座を用いた遺伝的多様性.
Table 1-6. Number of alleles, hererozygosity and fixation indices within 4 populations of *Picea koyamae* based on 10 allozyme loci.

Population	SN	P(%)	Na	Ne	Ho	He(SE)	Fis
Yatsugatake mountains area							
Fuki-sawa	31	40	1.5	1.25	0.21	0.196(0.076)	-0.095
Karamatsu-sawa	25	40	1.4	1.16	0.13	0.136(0.062)	-0.004
Akaishi mountains area							
Ohdaira	32	40	1.5	1.23	0.15	0.185(0.072)	0.075
Tenshi-iwa	31	40	1.5	1.24	0.18	0.196(0.076)	0.065

SN, sample number; P, percentage of polymorphic loci at a 95% criterion; Na, number of alleles per locus; Ne, effective number of alleles per locus; Ho, average observed heterozygosity; He, average expected heterozygosity; Fis, Fixation indices (*P<0.05).

表１－７. ヤツガタケトウヒ9集団のSSR遺伝子5座を用いた遺伝的多様性.

Table 1-7. Number of alleles, hererozygosity and Fixation indices within 9 populations of Picea koyamae based on 5 SSR loci.

Population	SN	Na	Ne	Rs	Nr	Np	Ho	He	Fis
Yatsugatake mountains area									
Tennyo-san	32	4.6	1.8	4.4	2.8	0.0	0.275	0.393	0.354*
Karamatsu-sawa	32	4.4	1.8	4.2	2.6	0.4	0.269	0.341	0.315*
Fuki-sawa	31	4.2	2.7	4.1	1.4	0.0	0.585	0.484	-0.188*
Senmai-iwa	32	4.4	2.4	4.3	1.4	0.2	0.431	0.502	0.117*
Akaishi mountains area									
Ohdaira	32	9.0	4.3	8.7	5.0	1.0	0.588	0.596	0.038
Yabusawa	32	6.4	2.8	6.2	3.4	0.4	0.550	0.551	0.048
Kaminigori-sawa	28	7.8	4.1	7.8	2.8	0.2	0.443	0.573	0.263*
Toyoguchi-yama	31	6.6	3.7	6.4	3.0	0.8	0.439	0.524	0.181*
Tenshu-iwa	31	5.6	2.7	5.5	2.8	0.8	0.560	0.561	-0.002

SN, sample number; Na, number of alleles per locus; Ne, effective number of alleles per locus; Rs, allelic richness (based on 28 samples); Nr, number of rare alleles (<5%) per locus; Np, number of private alleles per locus; Ho, average observed hererozygosity; He, average expected hererozygosity; Fis, Fixation indices (*P<0.05).

表１－８. ヒメバラモミ11集団のSSR遺伝子5座を用いた遺伝的多様性.

Table 1-8. Number of alleles, hererozygosity and Fixation indices within 11 populations of *Picea maximowiczii* based on 5 SSR loci.

Population	SN	Na	Ne	Rs	Nr	Np	Ho	He	Fis
Chichibu mountains area									
Azusayama	26	5.8	2.7	5.7	2.8	0.0	0.415	0.524	0.208*
Nobeyama	25	8.6	4.8	8.5	4.2	1.8	0.600	0.658	0.072
Akaishi mountains area									
Ohdaira	32	11.2	6.6	10.2	6.0	0.2	0.792	0.679	0.068
Yabusawa	25	10.4	7.0	10.3	4.0	0.2	0.600	0.742	0.179*
Kaminigori-sawa	32	10.6	6.3	9.8	5.8	0.4	0.785	0.685	0.084
Kitazawa-toge	26	9.2	6.4	9.1	3.2	0.0	0.646	0.683	0.074
Okachi-dani	31	10.6	6.7	9.9	4.8	0.2	0.823	0.688	0.013
Maruyama-dani	26	9.4	5.3	9.2	4.0	0.2	0.600	0.665	0.117*
Kazamaki-toge	26	9.2	5.4	9.0	4.4	0.0	0.608	0.664	0.095
Mikobuchi	25	8.6	5.1	8.5	3.6	0.2	0.623	0.677	0.063
Toyoguchi-yama	29	7.0	4.0	6.8	2.0	0.0	0.623	0.617	0.113

SN, sample number; Na, number of alleles per locus; Ne, effective number of alleles per locus; Rs, allelic richness (based on 24 samples); Nr, number of rare alleles (<5%) per locus; Np, number of private alleles per locus; Ho, average observed hererozygosity; He, average expected hererozygosity; Fis, Fixation indices (*P<0.05).

表１－９. ヤツガタケトウヒとヒメバラモミのSSR遺伝子5座を用いた集団間の遺伝的多様性.

Table 1-9. Levels of genetic differentiation among populations of *Picea koyamae* and *P. maximowiczii* .

sp.	Ho	Hs	Ht	Dst	Gst	G'st	D	Rst	Fst	Fis
P. koyamae	0.460	0.512	0.631	0.119	0.188	0.410	0.274	0.173	0.209	0.102
P. maximowiczii	0.610	0.676	0.710	0.035	0.049	0.164	0.115	0.090	0.052	0.095

Ho, average observed hererozygosity; Hs, average gene diversities within populations; Ht, the total population gene diversity; Dst, average gene diversities among populations; Gst, relative extent of gene differentiation among populations; G'st, standardized genetic differentiation among populations; D, actual differentiation; Rst, gene differentiation index among populations; Fst, Fixation index among population; Fis, Fixation index within population.

図１－１．日本海周辺のバラモミ節の分布. 種名はFarjon(1990)による.
Fig. 1-1. Distribution of Sect. Picea species around the Japan Sea.
The species names are followed by description of Farjon (1990).

図１－２．ヤツガタケトウヒにおける各母樹・生産年の球果の長さと幅の平均値と標準偏差．白丸が平均値、交差線が標準偏差を示す．実線の枠は白澤（1913）、破線の枠は林（1960）の記述によるヤツガタケトウヒと「ヒメマツハダ」のサイズ．
Fig.1-2. The average and standard deviation of length and width of corns for each product year of each individual in *Picea koyamae*. White circles indicate the average and lines indicate the standard deviation. The oval flames shows the described extent by Shirasawa (1913) and Hayashi (1960).

図１－３．ヒメバラモミにおける各母樹・生産年の球果の長さと幅の平均値と標準偏差. 丸が平均値、交差線が標準偏差を示す. 赤丸は梓山のタイプ木の球果データ．実線の枠は林（1960）の記述によるヒメバラモミとアズサバラモミのサイズ.

Fig 1-3. The average and standard deviation of length and width of corns for each product year of each individual in *Picea maximowiczii*. White circles indicate the average and lines indicate the standard deviation. Black squares shows the datas of corns collected from the type tree in Ausayama. The oval flames shows the described extent by Hayashi (1960).

図１－４．本州産トウヒ類の球果 . a: トウヒ ; b: ヒメバラモミ ; c: ヤツガタケトウヒ ; d: イラモミ ; e: ハリモミ .

Fig.1-4. Corns of *Picea* spp. in Honshu island. a: *P. jezoensis* var. *hondoensis*; b: *P. maximowiczii*; c: *P. koyamae*; d: *P. alcoquiana*; e: *P. torano*.

図１－５．本州産トウヒ類の種鱗 . a: トウヒ ; b: ヒメバラモミ ; c: ヤツガタケトウヒ ; d: イラモミ ; e: ハリモミ .

Fig.1-5. Scales of *Picea* spp. in Honshu island. a: *P. jezoensis* var. *hondoensis*; b: *P. maximowiczii*; c: *P. koyamae*; d: *P. alcoquiana*; e: *P. torano*.

図１－６．本州産トウヒ類の当年枝 . a: トウヒ ; b: ヒメバラモミ ; c: ヤツガタケトウヒ ; d: イラモミ ; e: ハリモミ .

Fig.1-6. Twigs of *Picea* spp. in Honshu island. a: *P. jezoensis* var. *hondoensis*; b: *P. maximowiczii*; c: *P. koyamae*; d: *P. alcoquiana*; e: *P. torano*.

図１－７. 本研究で分析をおこなったヤツガタケトウヒとヒメバラモミの位置と産地名.
Fig. 1-7. Locations and names of habitats of *Picea koyamae* and *P. maximowiczii* analyzed in this study.

図１－８．遺伝距離（DA）に基づくヤツガタケトウヒ 9 集団の無根樹形樹．ネットワークの側枝の数値はその枝のブートストラップ確率（1,000 回）を表す．また 500 回以上のみを表示した．

Fig. 1-8. Dendrogram for nine populations of *Picea koyamae* from neighbor-joining analysis based on pairwise DA distance. The figure in the phylogenetic tree presents bootstrap probability based on 1,000 replicates, and only the values greater than 500 are shown.

図１－９．遺伝距離（DA）に基づくヒメバラモミ 11 集団の無根樹形樹．ブートストラップ確率（1,000 回）は、500 回以上の側枝が無かった．

Fig. 1-9. Dendrogram for eleven populations of *Picea maximowiczii* from neighbor-joining analysis based on pairwise DA distance. The bootstrap probability based on 1,000 replicates are less than 500.

図 1－１０．　ヤツガタケトウヒ 9 集団 281 個体に対するグルーピング推定の結果 . 各個体は K (=8) の部分に分割された垂直線で表されている .

Fig. 1-10. Summary plot of estimates of Q for *Picea koyamae*. Each individual is represented by a single vertical line broken into K (=8) segments, with lengths proportional to each of the K inferred clusters.

図１－１１．　ヒメバラモミ 13 集団 330 個体に対するグルーピング推定の結果 . 各個体は K (=5) の部分に分割された垂直線で表されている .

Fig. 1-11. Summary plot of estimates of Q for *Picea maximowiczii*. Each individual is represented by a single vertical line broken into K (=5) segments, with lengths proportional to each of the K inferred clusters.

第二章　ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの分布

第一節　分布地の概況と個体数

１．はじめに

環境庁(環境庁自然保護局野生生物課 2000)によると、ヤツガタケトウヒは成熟個体が1,000程度であることからD基準(個体数が1,000個体未満)に従い絶滅危惧II類(VU)、ヒメバラモミは総計約200個体で平均減少率は約30%であることからACD基準(平均減少率で減少したときの、25年後の個体数が250個体未満)に従い絶滅危惧IB類(EN)と区分されている。日本のレッドデータブックは、得られる限りの情報から絶滅確率を数量的に計算し、絶滅リスクを評価するものである(矢原 2002)。したがって得られた情報が不正確であれば間違った評価をおこなう危険性がある。正確な絶滅確率を推定するためには、個体数がどのように変動したか、そして現在何個体が生存しているか、それらはどのような年令(あるいはサイズ)の個体から構成されているか、年令(あるいはサイズ)ごとの繁殖力(子どもの数の期待値)はどのくらいか、繁殖力にはどのような密度効果がはたらくか、などについての情報が一般には必要とされる(Akçakaya et al. 1997)。ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの生育地の大部分は八ヶ岳から南アルプスの標高1,000mを超える山岳地であり、林(1960a)によって自生地の概要が報告されているほかには、正確な分布状況は明らかにされていない。環境庁自然保護局野生生物課(2000)における確認された2次メッシュセル(緯度5'×経度7'30")数は、ヤツガタケトウヒで1セル、ヒメバラモミで10セルに過ぎず、「ヒメマツハダ」との混乱も解消されていない。

より正確な絶滅確率を示し、適切な保全対策を検討するためには、もっとも基本的な情報として、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの現在の詳細な分布状況を明らかにする必要がある。そこで、実際に生育地を踏査し、現在確認することが可能な個体の位置を明らかにした。また、確認できた集団単位での母樹数から現在の母樹数の推定をおこなうとともに、現在の生育地における更新状況を調査することで繁殖力の現況について検討した。なお、本章では第一章の結果から、「ヒメマツハダ」および「アズサバラモミ」はそれぞれヤツガタケトウヒとヒメバラモミの個体レベルでの変異であると考え、区別しない。

２．材料と方法

２－１．分布確認調査

ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの現在の分布状況については、2003-2008年に調査対

象エリア(東経 138°00'- 139°00'・北緯 35°20'- 36°10'; 図２－１)を実際に踏査して得られた個体情報を用いた。踏査は、林(1960a)や山崎(1970)などの報告を参考にし、車道あるいは歩道があり、現地に到達することが可能な産地を中心におこなった。また、ヒメバラモミは富士山がタイプ標本の産地とされており、富士山で再発見されたとの記述もある(倉田 1968)が、その後の確実な情報はないことから誤認と考られ(林 1969)、本研究の踏査対象産地から除いた。

踏査では、前章の結果をもとに枝葉や球果を直接観察することによって各個体の同定をおこなった。確認された個体は GPS によって位置(緯度・経度)と胸高直径を測定した。集団の正確な大きさ(個体数と面積)を把握するため、確認された個体の周囲 100m 程度は可能な限り目測で他の個体が存在しないか確認し、存在した場合はさらに測定を継続した。ただし、崖や河川などによって到達することが危険あるいは困難な場所については、目測のみで測定はおこなわなかった。また、分析対象は自生個体に限ることとした。そのため、植栽された記録がある個体、あるいは民家や神社など人為影響が強い土地にある個体は植栽木と考え、今回の分析対象から除いた。

２－２．個体数と集団の大きさ

種あるいは集団の大きさを示す指標として、個体数はきわめて重要である。ただし 100 年を越す長命の樹木の場合、世代が異なる老齢の母樹と当年生の実生とを同様に扱うべきではない。開花・結実をおこない、繁殖に寄与している個体の数がもっとも適切な種や集団の大きさを示す指標であると考えられる。しかし第三章で詳述するように、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミは毎年同様に開花するものではなく、開花してもその期間は短いため、開花・結実状態を確認することは難しく、その個体が繁殖に寄与しているか判定することはきわめて困難である。樹木の開花・結実は個体サイズに影響されると考えられるので、踏査において球果の有無を確認し、開花が確認された個体の胸高直径を分析することによって、繁殖に寄与する可能性が高い母樹サイズの胸高直径を定めた。開花・結実が確認された最小の胸高直径はヤツガタケトウヒが 16.6cm、ヒメバラモミが 12.6cm であった。ただしいずれの種も、胸高直径 20cm 以下で開花する個体は少なく、胸高直径が 20cm を超えると開花が確認された個体が多かった。そこで、2 種ともに胸高直径が 20cm より大きな個体を繁殖に寄与する可能性が高い個体、つまり母樹サイズの個体とした。

こうして定めた母樹サイズ個体の位置を分析し、これらの個体が形成する集団と産地を特定した。原則として母樹サイズの個体が 2 個体以上 100m 以内に存在する個体群をひと

つの集団とみなし、100m 以内に母樹サイズの個体が確認できない場合は孤立木とした。ただし、若木サイズの個体が多数ある場合や、計測個体以外に母樹サイズの個体を多数目視した場合、ひとつの産地に複数個体がない場合などは、確認された母樹サイズの個体が 1 個体でも便宜上集団として扱った。さらに、確認個体の分布範囲を参考として、若木サイズや目視だけの個体も含め、1km 以内に個体が連続している個体群は、産地としてまとめた。なお、個体間が 1km 以上離れ、その間に明らかに個体が分布しないと考えられる場合は、異なる産地とした。こうして得られたそれぞれの集団の母樹サイズの測定個体数をもとに各産地の個体数を集計し、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの現在の個体数について検討した。なお、危険であるため正確な母樹サイズ個体数の測定が十分にできなかった集団については、目測によって個体数の推定をおこなった。

２－３．集団のサイズ構成と更新状況

ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの繁殖力の現況を明らかにするため、それぞれの種の確認された自生地から代表的な集団を選択し、比較的母樹密度が高いと考えられた地点を調査地とし、群落構造について調査をおこなった。ヤツガタケトウヒは 13 集団から 14 調査地、ヒメバラモミは 14 集団から 18 調査地を対象とした。なおこれらにはヤツガタケトウヒとヒメバラモミが同所的に出現する調査地が 6 箇所含まれており、合計 26 調査地となっている。また同じ集団内にふたつの調査地を設定した場合もあった。ひとつの調査地は原則として連続する 4 区画の 10×10m の方形区を設定し、合計 400m^{2}を調査面積とした。ただし地形が急峻で 400m^{2}の調査面積が得られない場合や明らかにひとつの集団内で立地条件が異なる場合などは、400m^{2}以下の調査面積とし、同じ集団であっても異なる調査地として扱った。

各方形区において出現するヤツガタケトウヒおよびヒメバラモミすべての個体の胸高直径および樹高を測定し、稚樹・実生については、茎の芽鱗痕から樹齢を推定した。母樹サイズ個体(胸高直径 20cm 以上)、若木サイズ個体(胸高直径 0.1-20cm)、稚樹サイズ個体(樹高 1.3m 未満, 樹齢 10 年以上)、実生サイズ(樹齢 10 年未満)の各サイズごとに、個体の密度を求めた。ただし母樹サイズ個体の密度は 400m^{2}の調査面積では不正確であると考えられたため、それぞれの集団の母樹サイズ個体数と地図から計測した面積から、母樹サイズ個体の密度を推定した。これらの結果から各集団の更新状況について検討した。

３．結果

３－１．産地の概況

現地調査の結果、調査対象エリアの合計 8,000 の三次メッシュセルのうち、およそ 19% の 1,560 セルを踏査し(図２－１)、母樹サイズのヤツガタケトウヒ 433 個体、ヒメバラモミ 261 個体を測定した。測定された個体位置の緯度を求めたところ、ヤツガタケトウヒが出現した北限は 35°58’27”、南限は 35°28’08”であり、ヒメバラモミが出現した北限は 35°57’53”、南限は 35°30’41”であった(図２－２,３)。これらの個体に対し、ヤツガタケトウヒは 33 集団、ヒメバラモミは 38 集団に区分した(表２－１)。またヤツガタケトウヒは横尾山・八ヶ岳・大武川・大平・釜無山・戸台川・丸山谷・奥三峰川・豊口山・栂村山・天主岩の 11 産地にまとめた。ヒメバラモミは梓山・川上・八ヶ岳・大武川・大平・釜無山・戸台川・丸山谷・奥三峰川・豊口山・除山の 11 産地にまとめた。

A) 梓山(図２－３a)

長野県川上村の梓山集落の千曲川上流から埼玉県境にかけて、梓山 A、梓山 B、梓白岩、弁慶岩のヒメバラモミの 4 集団が確認された。梓白岩と弁慶岩はチャートからなる岩塊地の尾根にあるイラモミ集団中に少数のヒメバラモミが混在していた。梓山 A と梓山 B はいずれも河岸段丘上にアカマツやミズナラなどと混生していた。合計 22 本のヒメバラモミが確認されたが、梓白岩と弁慶岩の西側斜面は調査が不十分で、周囲にさらに分布している可能性があると考えられた。そこで、梓白岩と梓山 A は 2km 以上離れているがひとつの産地としてまとめた。

B) 川上(図２－３b)

長野県川上村の「原」集落近くの二次林中に母樹サイズのヒメバラモミ 2 個体に加え、若木 3 個体を確認した。植栽されたカラマツも混生しており植栽の可能性も考えられるが、自生と思われるウラジロモミやミズナラも混生していることからヒメバラモミは自生個体と判断した。周辺に連続する集団は確認されないので、独立した産地とした。

C) 横尾山(図２－３b)

長野県川上村と山梨県北杜市の県境にあたる横尾山の山頂近くでヤツガタケトウヒ 1 個体のみ確認された。横尾山山頂周辺はイラモミが多数生育しており、その中にまだ紛れている可能性もあるが、逢沢ら(2002)の報告を含め数回にわたる踏査でも他には確認されていない。そこで、1 個体のみで 1 集団、1 産地とした。

D) 八ヶ岳(図２－３b,c,d)

長野県川上村・南牧村・富士見町と山梨県北杜市にまたがる八ヶ岳南部から南東部に広

がる斜面で、ヤツガタケトウヒは美し森 A、美し森 B、天女山 A、天女山 B、権現岳 A、権現岳 B、権現岳 C、観音平、キッカケ沢、カラマツ沢、フウキ沢、千枚岩の 12 集団、ヒメバラモミは二ツ山、天女山 A、権現岳 D、甲六川、ロウバ沢、フウキ沢下、千枚岩の 6 集団を確認した。ロウバ沢は孤立木であるが周囲に稚樹が多数見られたため集団扱いとした。このうちヤツガタケトウヒのカラマツ沢集団は母樹数が 135 個体、天女山 A は 62 個体と比較的大きな集団が確認されたが、ヒメバラモミは最大でも二ツ山で 7 個体が確認されただけで、1-2 個体が点在した孤立木が多いことが特徴的であった。また、周囲の大部分はカラマツ人工林となっており、カラマツ人工林に未確認の個体が散在している可能性がある。したがって、間隔が 1km 以上離れている場合もあるが、ヤツガタケトウヒもヒメバラモミも連続していると考え、ひとつの大きな広がりをもつ産地とした。

E) 大武川（図２－３e）

山梨県北杜市白州町の大武川集落南側から雨乞岳北側の尾根沿いの二次林中に大武川 A、大武川 B、大武川 C の 3 集団を確認した。大武川 A はヒメバラモミ 3 個体、大武川 B はヤツガタケトウヒ 3 個体とヒメバラモミ 4 個体、大武川 C はヤツガタケトウヒ 2 個体とヒメバラモミ 4 個体といずれも母樹サイズの個体数は少なく、他にも孤立木が散在している。2 個体以上が 100m 以内に存在する場合を集団としたが、八ヶ岳と同様に連続しているひとつの産地とした。なお、南の雨乞岳から大平にかけてはほとんど未踏査であり、大平と産地が連続する可能性があるが、現状では 3km 以上の未確認エリアがあるので別産地とした。また、西の釜無山とは釜無川で明瞭に分断されているために別産地とした。

F) 大平（図２－３e）

山梨県北杜市白州町の大平地区にヤツガタケトウヒ 20 個体、ヒメバラモミ 33 個体の集団が確認された。なお、この大平 A 集団から北に 800m ほど離れた位置にヒメバラモミが 1 個体あるが、周囲に若木が多く見られたことから大平 B 集団とした。大平地区は昭和初期に牧場として利用され、大部分は現在カラマツ人工林となっている。ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの多くはこうした植栽されたカラマツに混生しているが、周囲の二次林にも点在することから植栽ではなく自生と判断した。北側の大武川、釜無山、南側および西側の戸台川の産地との間の大部分は未踏査エリアであり、連続してひとつの産地となる可能性がある。しかしいずれの産地とも 3km 以上の未確認エリアがあるので別産地とした。また戸台川との間には白岩岳から鋸岳にかけての標高 2,000m を超える尾根で明瞭に分断されている。

G) 釜無山(図２－３e)

長野県富士見町の釜無山の東側斜面の天然林中にヤツガタケトウヒ 2 個体とヒメバラモミ 1 個体の釜無山 A、ヤツガタケトウヒ 12 個体とヒメバラモミ 1 個体の釜無山 B、ヒメバラモミ 7 個体の釜無山 C 集団を確認した。ただし釜無山 A 集団の南側は急傾斜な崖となっているため、すべての個体の測定ができなかった。釜無山から白岩岳にかけての東斜面は遠方からの目視で多くの個体があることを確認しており、大平や戸台川と産地が連続する可能性があるが、3km 以上の未確認エリアがあるので別産地とした。

H) 戸台川(図２－３e,f)

長野県伊那市長谷の戸台川上流を中心とした産地で、ヤツガタケトウヒは白岩岳、上濁り沢、藪沢の 3 集団、ヒメバラモミは大久保谷、岩谷沢、幕岩東、下濁り沢、上濁り沢、藪沢、塩沢、尾勝谷 A、尾勝谷 B の 9 集団が確認された。大部分の個体は自然度が高い天然林中にあった。下濁沢は若木が存在するだけであるが、調査の便宜上集団扱いとした。谷底の広い堆積地にある藪沢と上濁り沢集団を除くと、いずれの集団も急傾斜の斜面あるいは崖に生育しているので､集団の正確な個体数を測定することは不可能であった｡また、測定個体以外にも多くの個体があることを踏査ルートから目視で確認しているが、危険であるため測定は不可能であった。そこでやや集団間の距離があるものの、戸台川の岩屋沢と幕岩東、下濁沢、上濁沢を中心に、その上流の藪沢、北側の白岩岳と大久保沢、南側の塩沢と尾勝谷 A、尾勝谷 B を、連続しているひとつの産地とした。

I) 丸山谷

長野県伊那市長谷の三峰川の支流にあたる丸山谷南沢の天然林でヤツガタケトウヒ 1 個体、ヒメバラモミ 27 個体の集団を確認した。ただし、確認個体以外にも数多くの個体が目視されているが、急傾斜な斜面あるいは崖に位置しているので、集団の正確な個体数を測定することは不可能であった。北側の戸台川とは標高 2,000m を超える地蔵岳の尾根によって明瞭に区分される。南側の奥三峰川の東風巻谷との間はほぼ未踏査なのでひとつの産地となる可能性はあるが、3km ほど未確認のエリアがあるので、別産地とした。

J) 奥三峰川

長野県伊那市長谷の三峰川の支流になる小瀬戸谷、東風巻谷、三峰川本流の巫女淵から風巻峠東側の主に右岸側に東風巻谷、巫女淵、巫女淵東、風巻峠の集団を確認した。多くの個体は天然林中にあった。ただし、確認個体以外にも数多くの個体が見られたが、急傾斜な斜面あるいは崖に位置しているので、集団の正確な個体数を測定することは不可能で

あった。また巫女淵から巫女淵東、風巻峠の間は孤立木あるいは若木が点在し、風巻峠と東風巻谷の間にも目視できる個体があることからひとつの産地とした。また小瀬戸谷は母樹サイズの個体は確認できなかったが多数の若木が確認できたことから、奥三峰川の産地に含めた。

K) 豊口山

長野県大鹿村の豊口山南斜面の天然林にヤツガタケトウヒ 25 個体とヒメバラモミ 29 個体の集団を確認した。ヒメバラモミが多い集団西側は比較的緩斜面であるためヒメバラモミはほぼ正確に測定できた。しかし、多くのヤツガタケトウヒを目測で確認している東側では、急傾斜な斜面あるいは崖であったため集団の正確な個体数を測定することは不可能であった。

L) 除山

除山南側の旧小渋温泉の北側斜面の二次林でヒメバラモミの若木 3 個体を確認した。本研究で発見されたヒメバラモミの南限個体である。豊口山南側の小渋川の支流である小河内沢から除山にかけて遠方よりトウヒ類が存在することは目視で確認しているが、危険であるため踏査することは出来なかった。このため、豊口山から除山はひとつの産地にまとめられる可能性もあるが、3km 以上の未確認エリアがあるため独立した産地とした。

M) 栂村山

長野県大鹿村の栂村山の山頂から 600m ほど北側の尾根沿いの天然林にヤツガタケトウヒの母樹サイズ 1 個体、若木 1 個体を確認した。1 回のみの踏査で未踏査エリアが多く、天主岩と連続するする可能性があるが、4km 以上離れているので、1 個体のみで 1 集団、1 産地とした。

N) 天主岩

長野県大鹿村の青木川上流の天主岩の天然林でヤツガタケトウヒ 14 個体の天主岩 A 集団を確認した。またこの集団から 300m ほど離れた位置で 3 個体確認し、天主岩 B 集団とした。天主岩 A の西側は崖となっており数多くのヤツガタケトウヒが見られたが、集団の正確な個体数を測定することは不可能であった。

３－２．集団のサイズ構成と更新状況

ヤツガタケトウヒが出現する 13 集団、14 調査地について調べたところ、母樹サイズの個体数は 2-135 個体、集団の面積は 0.5-12ha であり、母樹密度は 2-18 本/ha であった(表２－２)。なお、大平 A は同じ集団内の異なる地点で調査区を設定した。ほぼすべての調

査地において、枠外もふくめると実生、稚樹、若木サイズの個体が確認できたが、その密度は調査地間で大きく異なった。母樹密度が高い集団では実生の密度も高い傾向が見られたが､天女山Aのように母樹密度が高いにもかかわらずまったく実生がない集団もあった。一方、実生密度と稚樹密度がともに高い(>1,000 個体/ha)集団は見られなかった。また実生は天女山Aと上濁沢で、稚樹は天女山Aと天女山B、千枚岩、上濁沢で、若木は天女山Bでは確認できなかった。また多くの調査地ではコケ型林床であったが、天女山Aと大平Bではササ型林床であった。

ヒメバラモミが出現する14集団、18調査地について調べたところ、母樹サイズの個体数は1-33個体(確認個体)、集団の面積は0.5-36haであり、母樹密度は1-28本/haであった(表２－３)。なお、梓山Aと大平A、東風巻谷、豊口山は同じ集団内の異なる地点で調査区を設定した。ほぼすべての調査地において、枠外もふくめると実生、稚樹、若木サイズの個体が確認できたが、その密度は調査地間で大きく異なった。稚樹は千枚岩Bで、若木はロウバ沢と下濁沢では確認できなかった。また実生密度と母樹密度の間にはヤツガタケトウヒほど明瞭な関係は見られず、ロウバ沢のように1個体しか母樹がない場合でも実生数が極めて多い場合もあった。一方、ヤツガタケトウヒと同様に実生密度と稚樹密度がともに高い(>1,000 個体/ha)集団は見られなかった。また多くの調査地ではコケ型林床であったが、大平Bと豊口山Bではササ型林床、下濁沢と奥三峰川Aでは河岸の石礫地の林床であった。

４．考察

４－１．産地の現況

林(1960a)が記述した産地のうち、長野県伊那市・大鹿村境の笹山および入山ではヤツガタケトウヒとヒメバラモミはともに確認することが出来なかったが、他のすべての産地では分布を再確認した。笹山(標高 2,141m, 図２－３g)については山頂および西斜面のみの踏査であり、踏査エリアで2種は確認されなかった。しかし笹山の東側の巫女淵では2種が確認されており、笹山東斜面に2種が存在する可能性が高いと考えられる。遠方からトウヒ類が存在することは目視されている。入山(標高 2,186m, 図２－３g)については、南斜面の踏査だけで確認されなかった。山頂は未踏査だが、山頂部は分布可能標高の2,000mを超えることから分布しないと考えられる。笹山と同様に巫女淵に面する入山北東斜面に2種が存在する可能性が高いと考えられた。いずれの分布地も到達が極めて困難な場所で

あり、分布地の再確認は今後の課題である。なお、林(1960a)が産地としたなかで、長野県富士見町の立沢のヤツガタケトウヒと長野県川上村の御所平のヒメバラモミは、神社の境内などにあり、植栽木と考えた。長野県下諏訪町の霧ヶ峰ではヒメバラモミは確認されず、イラモミの誤認と考えられた。

一方、林(1960a)が記述しなかったヤツガタケトウヒの南限である天主岩(山崎 1970)や、山梨県北杜市大平(勝木・清藤 1999)や清里(田中 1999)、横尾山(逢沢ら 2002)などの産地ではすべて本研究の踏査でも確認された。さらに長野県川上村や、山梨県北杜市大武川、長野県大鹿村除山などでは新たな集団を発見した。特に長野県川上村梓山のヒメバラモミ(「アズサバラモミ」)は、八ヶ岳の自生地から 10km 以上も離れており、やや不自然な分布と考えられていたが、上流に 14 個体の集団が確認されるとともに、中間の長野県南牧村野辺山や川上村原に自生と考えられる個体が確認され、八ヶ岳の集団との連続性が示された。また除山ではヒメバラモミの新たな南限地が確認された。なお、遠山ら(1993)が記述した清里におけるヒメバラモミは確認することが出来ず、この産地情報は誤認と考えられた。

本研究の結果は、林(1960a)の報告によるヤツガタケトウヒ(含む「ヒメマツハダ」)分布地の北限 36°00'、南限 35°35'、ヒメバラモミの北限 36°05'、南限 35°30'と比較すると、ヤツガタケトウヒの南限は林(1960a)が報告しなかった天主岩が含まれているため 7'の差が見られ、ヒメバラモミの北限は誤認と考えられる霧ヶ峰が含まれているために 7'の差が見られたが、その他の緯度では 2'以内である。したがって本研究の踏査結果は、完全な踏査ではないものの、林(1960a)が報告した産地の詳細な現状を明らかにしている上、新しい産地や個体単位の位置の情報が含まれており、より精度の高い分布情報が示されていると考えられた。

山梨県北杜市白州町と長野県富士見町の境となる釜無川上流域では、大武川と大平、釜無山の 3 産地が確認された。このエリアは未踏査部分が多く、今後も多くの集団が発見され、ひとつの産地として連続する可能性が高いと思われる。同様に、戸台川と奥三峰川についても未踏査部分が多く残されており、今後も多くの集団が発見されることが予想される。こうした未確認エリアの集団を確認することはヤツガタケトウヒとヒメバラモミの現存個体数を明らかにする上で今後の大きな課題であると考えられた。

４－２．集団の大きさ

八ヶ岳のカラマツ沢のヤツガタケトウヒ集団では 135 個体が確認されたが、他のヤツガ

タケトウヒとヒメバラモミの集団はいずれも 70 個体以下であり、多くは 30 個体以下であった(表２－１)。南アルプスの戸台川など比較的天然林が多く残されている産地においても、数 ha 内に数十個体がまとまっている小集団が多く見られることは、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミは自然状態でもこうした集団構造をもっていると考えられる。一方、北アメリカで連続した大きな集団を形成する *P. glauca* では 180 個体以下の集団では更新に悪影響があることが示唆されている(O'Connell 2006)。北方林におけるトウヒ属樹木は 100 個体、場合によっては 1,000 個体を超えるような大きな集団を形成する種が多く、実際ヤツガタケトウヒと同じエリアに分布するトウヒを含め、北海道に分布するエゾマツやアカエゾマツでは 100 個体を超える集団がふつうに観察される。こうした種と比較すると、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミは 100 個体以下の少数個体の集団を形成していることが大きな特徴と考えられる。

本研究で集団として認識した個体群は、およそ 100m 間隔内で連続したものとした。同じ風媒花の針葉樹であるウラジロモミ(*Abies homolepis* Siebold & Zucc.)の天然林で得られた種子の花粉親を調べた研究では、30m 以内の近縁にある個体が花粉供給源となる割合が高く、100m 以上離れた花粉親とも交配することが報告されており(金指 2005)、この程度のエリアの個体間では一定の遺伝子流動は起こると考えられる。また、同じトウヒ属の *Picea glauca* では、母樹から 50、100、200、300m と離れると散布される種子は 7、4、0.1、0.1%と減少する(Nienstaedt & Zasada 1990)。これらの樹種とヤツガタケトウヒとヒメバラモミとが同様の花粉と種子の散布パターンを示すとすると、本研究で示した「集団」内の個体間では高い頻度で花粉散布および種子散布を通じての遺伝子流動が起こっていると考えられる。その反面、およそ 600m 離れた八ヶ岳のカラマツ沢とフウキ沢のヤツガタケトウヒ集団間において、遺伝子に断絶していると考えられる例も前節で示されており、こうした遠距離での交配頻度は稀であることが推測される。一方、「産地」間では、最低でも 1,000m 離れており、花粉や種子による遺伝子流動はさらに稀であると考えられる。

４－３．母樹数の推定

測定した母樹サイズの個体数は、ヤツガタケトウヒが 433 個体、ヒメバラモミが 261 個体であった。このうち、秩父・八ヶ岳山域では、未確認の集団、孤立木がまだ残されていることが予想されるが、各集団の母樹数はほぼ正確に調査されており、大規模な未確認集団がある可能性は低いと考えられる。そこで、秩父・八ヶ岳山域における推定母樹数は、測定したヤツガタケトウヒ 312 個体、ヒメバラモミ 58 個体に対し、2 倍程度のヤツガタ

ケトウヒ 500 個体、ヒメバラモミ 100 個体とした。

一方、南アルプス山域では、産地の大部分の地形が急峻であるために正確な集団の個体数が確認できず、未確認の集団も数多く残されていると考えられる。したがって、正確な個体数を推定することはきわめて困難である。ただし、2 種ともに 100 個体を超える大規模な未確認集団が数多く存在する可能性はきわめて低いと考えられる。そこで、ヤツガタケトウヒの推定母樹数について、戸台川は 300、それ以外の 8 産地の個体数を 100 とし、合計 1,100 個体を推定母樹数とした。ヒメバラモミの推定母樹数についても同様に戸台川は 600、奥三峰川は 300、それら以外の 6 産地の個体数は 100 とし、合計 1,500 個体を推定母樹数とした。

これらのことから、推定母樹数を合計すると、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミはいずれも 1,600 個体となった。環境庁(環境庁自然保護局野生生物課 2000)によると、ヤツガタケトウヒは成熟個体数が 1,000 程度、ヒメバラモミは総計約 200 個体とされているが、ヒメバラモミは測定数だけでもこの数値を上回っている。その後 2007 年に環境省では新たなレッドデータブックのリストを HP で公開(http://www.biodic.go.jp/rdb/rdb_top.html)しているが、ヤツガタケトウヒは絶滅危惧 IB 類(EN)、ヒメバラモミは絶滅危惧 II 類(VU)と変更されている。しかし本研究で得られた推定個体数から判断すると、D 基準では IB 類(EN, 個体数が 250 個体未満)にも II 類(VU, 個体数が 1,000 個体未満)にも該当しない。ACD 基準を適用するためには平均減少率を用いる必要があるが、IB 類(EN, 平均減少率で減少したときの、25 年後の個体数が 250 個体未満)に該当するとは考えられない。ヤツガタケトウヒとヒメバラモミはともに最大樹齢 100 年を超える長命の樹木であり、多くの集団が存在し、その多くが近い将来伐採などによって消失するおそれはないことから、25 年後に現在の 20%以下まで個体数を減少する危険は低い。2 種はともに II 類(VU, 平均減少率で減少したときの、100 年後の個体数が 1,000 個体未満)と判断するべきと考えられる。

４－４．更新状況

表２－２、２－３によって、多くのヤツガタケトウヒとヒメバラモミの集団で実生や稚樹が確認された。特に、カラマツ沢と塩沢では、それぞれヤツガタケトウヒとヒメバラモミの実生が高い密度で発芽していることが観察された。ヒメバラモミでは明瞭でなかったが、ヤツガタケトウヒでは母樹密度と実生密度との間に相関が見られたことは、実生が見られた集団で開花・結実・発芽に深刻な障害が無いことを示している。2 種ともに、環境条件が整えば天然下種による更新は不可能ではないと考えられた。

しかし、こうした実生が多い調査区画内で稚樹・若木サイズの個体も見られるところは少なく、ヤツガタケトウヒでは釜無山と天主岩、ヒメバラモミでは梓山 A2 と幕岩東、丸山谷にすぎなかった。実生と稚樹がともに比較的高い密度(>100 個体/ha)で観察されたヤツガタケトウヒの天主岩やヒメバラモミのロウバ沢、下濁沢、丸山谷などの樹冠率は 65%以下であることから、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミはともに耐陰性が低く、樹冠下での更新が困難であることが示唆される。

稚樹・若木の生存に必要と考えられる明るい光環境は攪乱によってできるギャップ形成によってもたらされる。すべてのサイズが見られる調査区は、梓山 A2 を除くといずれも石灰岩の崖錐にあり、落石や小規模な斜面崩壊など小規模な攪乱が多発している。また梓山 A2 も河岸段丘の崖錐にあり、小規模な攪乱が多発している点で共通する立地条件となっている。400m^{2}程度の狭い調査区画内で母樹から実生までのサイズが生存するためには、小規模な攪乱が頻発する環境が必要なのであろう。したがって、小規模な攪乱が多発する南アルプスの石灰岩地に生育しているヤツガタケトウヒとヒメバラモミの集団は、今後も天然更新によって集団が存続することが予想される。

一方、その他の調査地ではサイズ構成が偏っていた(表２－２,３)。こうした調査地では、調査地全体を含む比較的大きな攪乱によって更新したと考えられる。フウキ沢のヤツガタケトウヒは台風によって(平出 1979)、上濁沢と下濁沢、藪沢、奥三峰川のヒメバラモミは土石流によって攪乱された後に更新している(明石 2006)。また、八ヶ岳のヤツガタケトウヒとヒメバラモミの生育地の大部分は火山噴出物による攪乱があった場所であるとともに、近年では山火事や伐採といった人為的な攪乱の影響を受けている。こうした大きな攪乱が起こる森林においてヤツガタケトウヒとヒメバラモミは、攪乱直後に侵入・定着すると考えられる。したがって、2 種の天然更新には、比較的大規模な攪乱が起こりやすく、かつ周囲に種子を供給できる複数集団が存在することが可能な立地が最適と考えられる。南アルプス地域では天主岩のように個体数が少ない集団では減少していくことも予想されるが、戸台川や奥三峰川のように、個体数が多く石灰岩の崖錐も含め更新が可能な立地環境が広く残されており、今後も一定の個体数は維持されると考えられた。

反対に、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミは安定した森林の中での更新が困難だと考えられる。カラマツ人工林などの森林が今後も維持されるのであれば、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミは天然更新する可能性はきわめて低く、集団が縮小・消失していくことが予想される。したがって、八ヶ岳・秩父山域において、梓山 A2 のヒメバラモミのような例

外はあるが、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミは天然更新をせず、今後数十年の間は減少していくと考えられた。比較的個体数が多いカラマツ沢のヤツガタケトウヒ集団もこのままでは集団が縮小し、やがて消失する恐れがある。さらに八ヶ岳・秩父山域のヒメバラモミは総母樹数が 100 個体以下ときわめて少ないうえ、多くが孤立しており、天然更新はまったく期待できない。このまま放置すると、更新することなく地域絶滅するおそれがきわめて高い状態にあると考えられた。

第二節　分布地の環境要因と植生

１．はじめに

ヤツガタケトウヒとヒメバラモミは前節で示したように、中部山岳地域の限られたエリアのみに出現する。化石記録からは両種ともに本州の広い範囲から報告されており(南木 1987, 相馬･辻 1987 ほか)、現在のように遺存的に分布している要因を明らかにすることは、種の保全をおこなうためにはきわめて重要である。

ヤツガタケトウヒとヒメバラモミが出現する中部山岳地域は、チョウセンゴヨウに代表される北東アジア大陸の森林との共通種が出現することが大きな特徴である(沖津・百原 1997)。世界的に見ると多くのトウヒ類は年平均気温が 5℃以下で比較的低温で乾燥した地域に分布しており(Farjon 1990)、2 種の分布も、「大陸的」な中部山岳地域の気候環境に強く結びついていると考えられる。

また、中国南部に分布しヤツガタケトウヒに近縁と考えられる *P. crassifolia* Komarov(Ran et al. 2006)や北米大陸最南部に分布する *P. chihuahuana* Martinez など低緯度地域に遺存的に分布するトウヒ属樹種は石灰岩地に分布する場合が多いことが知られている(Farjon 1990)。前節で示したようにヤツガタケトウヒとヒメバラモミも南アルプス地域では石灰岩地に多く出現しており(清水 1992；野手ら 1999)、石灰岩の存在が現在の分布に大きく影響していると考えられる。

現在、国内の気候環境や地質分類は三次メッシュセル(緯度 30”×経度 45”)を単位として数値化されている(気象庁 2002；国土地理院 1979)。本節では、前節で明らかにしたヤツガタケトウヒとヒメバラモミの現在の三次メッシュレベルの生育地の情報を用い、気候環境と表層地質を中心に生育地の特性を検討し、2 種が現在分布する可能性が高い地域(推定分布地)の抽出を試みた。三次メッシュは総務省(旧総務庁)が定めた「統計に用いる標準地域メッシュおよび標準地域メッシュレコード」に従って設定されたもので、標準(基準)地域メッシュとも呼ばれ、2 次メッシュ区画(日本測地系による二万五千分の一地図区画に相当)を緯線方向及び経線方向に十等分してできる区域である。

また気候環境と表層地質に加え、現在の植生は植物の更新に大きな影響を与える環境要因と考えられる。ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの生育地は、石灰岩という特殊な立地に特殊な群落として発達していることが想定される。ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの生育地が特殊な群落であるならば、植生が 2 種の分布地の指標となるとともに、2 種だけではなく群落単位で保全する必要も考えられる。そこで、ヤツガタケトウヒとヒメバラモ

ミの生育地の植生の現況を調べ、両種がどのようなタイプの群落に生育するか明らかにした。

２．材料と方法

２－１．出現メッシュと出現標高

ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの現在の分布状況については、前節と同様に2003-2008年に調査対象エリア(東経 138°00'- 139°00'; 北緯 35°20'- 36°10;図２－１)を実際に踏査して得られた個体情報を用いた。踏査では、枝葉あるいは球果を直接観察することによって各個体の種について同定をおこなった。確認された個体は GPS によって位置(緯度・経度)と標高を測定し，三次メッシュセルごとに出現確認セルを特定した。なお、分析対象はすべてのサイズの自生個体とし、植栽された記録がある個体，あるいは民家や神社など人為影響が強い土地にある個体は植栽木と考え、今回の分析対象から除いた。また、標高は分布地のきわめて重要な要素と考えられるので、観測個体ごとの標高を求め、その出現範囲について検討した。

２－２．出現メッシュの気候環境

メッシュ気候値 2000(気象庁 2002)から 1971-2000 年の 30 年間における月別の平均気温および降水量、最深積雪(12-3 月)の平均値を調査対象エリアの気候の特徴を示す要素として用いた。メッシュ気候値としては 1953-1982 年のデータセットもあるが、メッシュ気候値 2000 と比較すると精度が低く(気象庁 2002)、最深積雪は調査対象とする地域の一部について算出されていない。そこで、今回の分析ではメッシュ気候値 2000 を用いた。ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの分布が確認された三次メッシュセルについて、種ごとに月別の平均気温および降水量、最深積雪それぞれの平均値と最大値、最小値を求めた。なお、メッシュ気候値では、各セルの標高が気候値に大きく影響している。そこで実際にヤツガタケトウヒとヒメバラモミ個体が確認された地点の標高と、メッシュ気候値で用いられている三次メッシュセルの標高とを比較し、補正が必要か検討した。次に出現確認セルの気候特性について検討するため、東経 138°00'- 139°00' 間の合計 26,127 個の三次メッシュセル(図２－１)について、暖かさの指数(吉良 1948)と夏期(5-9 月)降水量、冬季(12-3 月)降水量、年最深積雪を求め、2 種の出現確認セルと、地域全域のセルとを比較した。

ヤツガタケトウヒとヒメバラモミは最終氷期にはもっと広く分布していたが、現在の分布域は縮小しつつある(南木 1987)。したがって、現在の分布域と同じ気候特性をもつ区域

は、他の地域に比べ生存に適していると考えられる。そこで、2 種が分布している可能性が高い地域を簡便に推定するため、全国の三次メッシュセルに対して、各月の平均気温および降水量、最深積雪ごとに出現確認セルの最大値と最小値間に適合しているか判定し、すべての気候値について適合したセルを気候適合セルとした。こうして樹種ごとに気候適合セルを抽出し、各樹種が分布しうる地域および現在分布している可能性が高い地域、つまり気候要素からの推定分布地を示した。

２－３．出現メッシュの表層地質

出現確認セルと表層地質の関係を検討するため、国土交通省が提供する国土数値情報の土地分類メッシュ(国土地理院 1979)より、地形分類・表層地質のデータ(G05-54M)を用いた。国土数値情報では三次メッシュ単位で全国の表層地質が区分されており、出現確認セルの表層地質の概要を簡便に把握することが可能である。踏査された気候適合セルの範囲内において、各表層地質の分類区分ごとにヤツガタケトウヒとヒメバラモミの出現確認セルと未確認セルの数について、フィッシャーの正確確率検定を用い、表層地質によって出現頻度に有意な差があるか検討した。

分布に強く影響していると考えられる石灰岩との関係については以下の方法で詳しく検討した。国土数値情報の土地分類メッシュは三次メッシュ単位の情報であり、より細かな部分の石灰岩の有無は判別されない。そこで、5 万分の 1 表層地質図(中部建設協会 1984；埼玉県 1977；山梨県 1991)を用いて、踏査された気候適合セルについて石灰岩の有るセルと無いセルに区分した。さらに国土数値情報の地質区分ごとに分け、出現確認セルと未確認セルの数について、フィッシャーの正確確率検定を用い、出現頻度に有意な差があるか検討した。5 万分の 1 表層地質図は調査対象エリアすべてで作成されておらず、総合的な表層地質との関係を分析することができないため、石灰岩との関係の分析のみに用いた。

なお、調査対象エリア(図２－１)は、南西に位置する南アルプス北西部と北東に位置する秩父山地はともに主としてチャートや石灰岩など中生代の堆積岩からなる。このうち南アルプス地域は狭い間隔の等高線が示すとおり、急峻な斜面が多く、崩壊地や岩壁が多い。両者はフォッサマグナ地域の地層によって分断され、八ヶ岳火山はその間にできた火山である。

２－４．分布メッシュの推定

分布地と同じ気候特性をもち、かつ有意に出現する頻度が高いと考えられる表層地質をもつ三次メッシュセルが、現在ヤツガタケトウヒとヒメバラモミが分布している可能性が

最も高い地域、つまり推定分布地であると考えられる。そこで、これらの分析の結果から三次メッシュセルごとにヤツガタケトウヒとヒメバラモミの推定分布地を特定した。

２－５．生育地の植生

ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの生育環境を知るひとつの指標として、植生の群落タイプも重要であると考えられる。そこで、それぞれの種が確認された集団から比較的母樹密度が高いと考えられた地点を選択し、植生調査をおこなった。植生調査地は、前節で密度を調査した調査地と同じであり、ヤツガタケトウヒは 14 調査地、ヒメバラモミは 18 調査地を対象とした。ひとつの調査地は原則として連続する 4 区画の 10×10m の方形区とし、合計 400m^{2}を調査面積とした。ただし地形が急峻で 400m^{2}の調査面積が得られない場合や明らかにひとつの集団内で立地条件が異なる場合などは、400m^{2}以下の調査面積とし、同じ集団であっても異なる調査地として扱っている。

各方形区において出現するすべての維管束植物について、階層ごとにその最大高と被度を計測した。なお、樹高 1.3m 以上の木本個体についてはすべての個体の胸高直径および樹高を測定した。これらの結果から各調査地の植生タイプを簡便に判断するため、調査地ごとに胸高断面積合計を集計し、胸高断面積合計がもっとも多い優占種について検討した。次に出現種の特殊性を検討するため、100^{2}m の調査区画ごとの石灰岩植物および希少種の出現種数を求めた。石灰岩植物と希少種は長野県植物誌編纂委員会(1997)の記載に従って判断した。なお、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミはともに希少種であるが集計する種の対象からは除いた。

３．結果

３－１．出現メッシュと出現標高

前節において、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミを確認した三次メッシュセルはそれぞれ 55 セルと 77 セルであった(図２－３)。また、2 種いずれかが出現した 88 セルのうち、43%にあたる 38 セルで 2 種がともに出現した。また、ヤツガタケトウヒが出現した標高は 1,102-2,028m、ヒメバラモミが出現した標高は 1,094-1,918m であった(図２－４)。

３－２．出現メッシュの気候環境

確認個体が含まれるメッシュ気候値の三次メッシュセルの標高値と、確認個体の分布位置の実際の標高を比較すると、ヤツガタケトウヒは-330~287m(標準偏差 96m)、ヒメバラモミは-338~217m(標準偏差 123m)の差が見られた。メッシュ気候値 2000 で用いられてい

る気温減率 0.6℃で換算すると、気温差はヤツガタケトウヒで-2.0-1.3℃(標準偏差 0.6℃)、ヒメバラモミで-2.0-1.7℃(標準偏差 0.7℃)の差であった。

2 種が出現したセルの月平均気温と降水量・最深積雪を求めたところ、ヤツガタケトウヒ出現確認セルの平均値は月平均気温が-6.2 - 17.9℃・年平均 5.8℃、ヒメバラモミでは月平均気温が-6.0 - 18.0℃・年平均 5.9℃であった(図２－５)。降水量は、ヤツガタケトウヒが月平均 43 - 248mm・年間 1,635mm、ヒメバラモミが月平均 46- 252mm・年間 1,676mm であった。12-3 月の最深積雪は、ヤツガタケトウヒが月最深積雪 14-33cm、ヒメバラモミが月最深積雪 14-33cm であった。

次に東経 138°00'-139°00' 間の三次メッシュセルの暖かさの指数と年最深積雪、夏季降水量、冬季降水量は 3-151℃・month、0-377cm、487-2,125mm、101-1,427mm であることに対し、ヤツガタケトウヒ出現確認セルは 37-61℃・month、26-39cm、767-1,228mm、213-402mm、ヒメバラモミ出現確認セルは 37-62℃・month、26-39cm、808-1,241mm、215-402mm であった。東経 138°-139°の地域全体のセルに対するヤツガタケトウヒとヒメバラモミ出現確認セルの各気候値範囲の適合割合は暖かさの指数が 19 %と 21%、年最深積雪がともに 15%、夏季降水量が 61%と 53%、冬季降水量が 25%と 27%であり、年最深積雪がもっとも適合割合が低かった。このうち、適合割合が低かった暖かさの指数と年最深積雪の分布について図２－６に示した。

2 種が確認された区域の気候値の最大値と最小値を用い、全国の三次メッシュセルに対して月別の平均気温と降水量・最深積雪のすべての気候値がその範囲に適合しているか判定した結果、ヤツガタケトウヒは 376 セル、ヒメバラモミは 351 セルが抽出された。抽出されたセルはすべて本州中部の実際に 2 種が確認されたセルの近辺だけに位置していた(図２－７)。八ヶ岳北西部および八ヶ岳東部、南アルプス北東部に実際の分布が未確認のセルが多く見られるが、大部分は分布が確認されたセルから 5km 以内に位置していた。なお、気候適合セルのうち踏査された三次メッシュセルは、ヤツガタケトウヒで 56%の 213 セル、ヒメバラモミで 58%の 207 セルであり、いずれもおよそ 6 割であった。

３－３．出現メッシュの表層地質

踏査された気候適合セルについて、国土数値情報による表層地質区分を照合した結果、泥岩や石灰岩、各岩石の互層、火山灰などとなった(表２－４)。各岩石の互層とは、砂岩や泥岩・礫岩・珪岩質岩石などの互層の区分である(国土地理院 1994)。フィッシャーの正確確率検定をおこなった結果、ヤツガタケトウヒの出現確認セルでは、各岩石の互層にお

いて有意に(p<0.05)高頻度で出現し、火山灰において有意に(p<0.05)低頻度で出現した。ヒメバラモミの出現確認セルでは、石灰岩と各岩石の互層において有意に(p<0.05)高頻度で出現し、火山灰において有意に(p<0.05)低頻度で出現した。ただし、低頻度であった火山灰を含む火山性岩石において、ヤツガタケトウヒは 20 セル、ヒメバラモミは 17 セルに出現した。特に火山砕屑物では有意差は見られなかったが、ヤツガタケトウヒで 0.40、ヒメバラモミで 0.50 と高い出現率であった。

5 万分 1 地質図により、踏査された気候適合セルについて石灰岩の有無を調べたところ、2 種の出現確認セルのうち、ヤツガタケトウヒでは 22 セル、ヒメバラモミでは 35 セルで石灰岩があると判定された(表２－５)。いずれも国土数値情報による石灰岩区分セルの数を倍以上も上回った。これは国土数値情報による表層地質区分で泥岩あるいは各岩石の互層と区分されたセルの中にも石灰岩があるセルが存在したためである。一方、国土数値情報で石灰岩と区分されたセルのうち 3 セルは 5 万分 1 地質図では石灰岩が存在せず、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミも出現しなかった。フィッシャーの確率検定をおこなった結果、石灰岩があるセルは、2 種が有意に(p<0.01)高頻度で出現した。国土数値情報の表層地質区分でも、石灰岩と区分されたセルは有意に(p<0.05)高頻度で出現し、ヤツガタケトウヒの出現率は 0.47、ヒメバラモミは 0.80 ともっとも出現率が高かった。

一方、出現確認セルのうち、ヤツガタケトウヒでは 58%にあたる 32 セル、ヒメバラモミでは 53%にあたる 41 セルは、石灰岩がないセルであり、いずれも有意に低頻度(p<0.05)で出現することが示された。

３－４．分布メッシュの推定

これらの結果から、石灰岩がある気候適合セルにおいて、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの分布している可能性がもっとも高いと考えられた。そこで、石灰岩については国土数値情報による表層地質で石灰岩と区分されたセルを推定分布地として抽出した。ただし、国土数値情報で石灰岩とされながらも 5 万分 1 地質図では石灰岩がなかった 3 セルは推定分布地から除外した。この結果、ヤツガタケトウヒは 33 セル、ヒメバラモミは 34 セルが推定分布地として示された(図２－８)。分布確認セルと併せた現在の分布域としては、ヤツガタケトウヒでは 24 セルが加わり合計 76 セル、ヒメバラモミでは 18 セルが加わり合計 92 セルが示された。

３－５．生育地の植生

植生調査の結果、ヤツガタケトウヒ出現調査地の胸高断面積合計(BA)の第一優占種は、

カラマツ(*Larix kaempferi*, 天然林・人工林を含む)、ヤツガタケトウヒ、コメツガ(*Tsuga diversifolia*)、ゴヨウマツ(*Pinus parviflora* var. *parviflora*)、ヒメバラモミ、クロベ(*Thuja standishii*)といずれも針葉樹であった(図２－９)。ヒメバラモミ出現調査地の BA の優占種は、1 調査地のみミズナラ(*Quercus mongolica* var. *grosseserrata*)であったが、他はカラマツ(天然林・人工林を含む)、ヒメバラモミ、クロベ、ウラジロモミ(*Abies homolepis*)とやはり針葉樹であった(図２－１０)。また、石灰岩地の優占種はヤツガタケトウヒ出現調査地も含め、ヒメバラモミとクロベに限定された。

植生調査地で、希少植物および石灰岩植物の出現数について集計したところ、希少植物は平均 0.8(0.0-2.9)種/100m^{2}であり、石灰岩植物は平均 0.7(0.0-3.6)種/100m^{2}であった(表２－６)。いずれも石灰岩が存在する調査地で高い値(希少植物平均 1.7 種; 石灰岩植物平均 1.3 種)を示し、特に釜無山と丸山谷、天主岩 A においていずれも高い値(希少植物 2.8-3.6 種; 石灰岩植物 2.8-2.9 種)を示した。一方、八ヶ岳の石灰岩がない調査地においても最大 1.5 種/100m^{2}と石灰岩植物が確認された。

４．考察

４－１．分布確認地

林(1960a)の報告によると、ヤツガタケトウヒの標高は 1,400-2,100m、ヒメバラモミの標高は 1,100-2,000m とされている。本研究の結果(図２－４)と比較すると、ヤツガタケトウヒがより低い標高(最低 1,102m)に出現しているが、おおよそ林(1960a)の見解と一致した。一方、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミは標高 1,500m 以上の亜高山帯下部に生育する種とされる見解がある(倉田 1968; 植松 1987)。しかし、図２－４で示されているようにヤツガタケトウヒとヒメバラモミが出現した標高は約 1,100-2,000m と幅広く、特に南アルプスの戸台川では標高 1,100-1,500m にも連続的に出現した。したがって、植松(1987)が低標高のヒメバラモミとして特別視した標高 700-1,350m の分布域にも、自生個体が含まれていると考えられた。

４－２．分布地の気候環境

ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの出現確認セルの気候は、本州中部の中では比較的冷涼で夏・冬ともに雨量が少なく、積雪も少ない気候であることが示された(図２－５,６)。ただし、典型的な大陸気候の年間降水量は 800mm 以下(FAO Forestry Department、2001)とされることに対し、2 種の出現確認セルは夏期の降水量だけでも 700mm を超えて明ら

かに多く、典型的な大陸気候であるとはいえない。また野上・大場(1991)による樹種ごとの暖かさの指数と比較すると、2 種の出現確認セルは 37-62℃・month とほぼウラジロモミの分布範囲(38-66℃・month)と重なり、亜高山帯から山地帯に区分される。確認した標高の分析からも示されたように、2 種は亜高山帯から山地帯に幅広く分布する種であることが改めて示された。

もっとも特徴的な気候要因は、出現確認セルが 2 種とも 26-39cm となる最大積雪深であった(図２－５)。同じトウヒ属樹木のエゾマツとアカエゾマツは積雪中で罹病する暗色雪腐病に弱いことが知られており(程・五十嵐 1990)、深い積雪深はヤツガタケトウヒとヒメバラモミの分布を制限している要因のひとつであることが示唆される。また、積雪深がおよそ 30cm 以下では土壌凍結が進むと考えられており(竹内 1980)、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの競合種に影響を与えている可能性が示唆される。

2 種の気候適合セルとして抽出されたエリアはいずれも出現したセルと近接していた(図２－７)。したがって、距離的な関係からも、抽出された気候適合セルでは 2 種が出現する可能性が高いと判断された。気候適合セルは、実際に分布するセルの月別の平均気温と降水量・最深積雪の要素から算出したもので、気候が類似したセルが効率的に抽出されており、潜在的な分布範囲を推定する有効な方法であると考えられた。

４－３．分布地の表層地質

表層地質の分析では、石灰岩とヤツガタケトウヒとヒメバラモミの出現確認セルとの間に高い関係があることが示された(表２－４,５)。前節でも示したように、南アルプスの戸台川や三峰川の石灰岩の崖錐おいて両種の稚樹が更新していることが指摘されており(野手ら 1999)、石灰岩地が両種の重要な生育地となっていることが改めて示された。ただし、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミは、周囲にまったく石灰岩がない地域からも化石が報告されていること、現在でも八ヶ岳のような石灰岩がない火山に分布することから、石灰岩に特有の種ではないと考えられる。2 種は、競合種が優占することが少ない石灰岩地を避難所のひとつとして利用しているのであろう。また、石灰岩地は急峻な岩礫地で伐採・植林がおこなわれていない場合が多いため、残されやすい生育地となっていると考えられた。こうした理由から結果として、現在のヤツガタケトウヒとヒメバラモミの生育地の中で、群落を維持するために最適な環境が、南アルプスの石灰岩地帯となっていると考えられた。

一方石灰岩がないセルにも、ヤツガタケトウヒは 30 セル、ヒメバラモミは 39 セルと半数以上出現している(表－２)。非石灰岩の中でも火山性岩石は 2 種が分布する重要な表層

地質であり、ヤツガタケトウヒの出現確認セルのうち 38%が八ヶ岳の火山性岩石である(表２－４)。セル数が少ないので有意な(P<0.05)差はないものの、火山砕石物における出現率は、ヤツガタケトウヒで 0.40、ヒメバラモミで 0.50 と平均より高い値を示している。したがって、石灰岩地と同様に火山性の岩礫地も両種が分布する主要な表層地質のひとつと考えられる。ただし前節で示したように、現在の八ヶ岳山域では 2 種が更新している場所はきわめて少ない。八ヶ岳山域におけるヤツガタケトウヒとヒメバラモミは、過去には火山性の岩礫地などが火山活動や山火事・伐採などによって裸地化することで更新していたと推測される。特に八ヶ岳では、現在でも完全に土壌に被われていない岩塊地が部分的に見られる。しかし、現在の八ヶ岳山域ではカラマツの造林地が大規模に広がっているため、立地環境に制限されているのではなく、人為的影響のため 2 種が減少し、出現率が低下したことが示唆される。

４－４．推定分布地

気候要因と表層地質の分析結果から、両種の分布の可能性がもっとも高い推定分布地として、ヤツガタケトウヒで 33 セル、ヒメバラモミで 34 セルを抽出した(図２－８)。ただし、踏査した推定分布セルにおいて、ヤツガタケトウヒの出現率は 0.47、ヒメバラモミは 0.80 であり、すべてのセルに出現しているわけではない(表２－５)。地形が複雑に入り組んでいる場合、実際に生育が可能な立地がそのセル内を大きく占めているとは限らない。また、セル内の大部分がカラマツ植林地となっている場合もあり、過去に自生していたが伐採や植林などによって失われた可能性もある。

しかし、踏査が完全ではなかったことを考慮すると、現在分布が確認されていない踏査済みセルでも今後に 2 種が確認される可能性は残されている。したがって、踏査済みで 2 種が確認されなかったセルも推定分布地とした。こうして作成された推定分布地は南アルプスに集中し、将来的にも 2 種が存続する可能性が高い適地が示されていると考えられた。一方、八ヶ岳・秩父地域は前節で天然更新は期待できず消失する危険性が示されており、将来も個体群が持続する可能性が高い適地としては、除外するべきであろう。

４－５．分布地の植生

ヤツガタケトウヒとヒメバラモミが出現する森林のタイプは、カラマツやクロベなど針葉樹が優占するものであることが示された(表２－６,図２－９,１０)。八ヶ岳のロウバ沢だけはミズナラが優占していたが、この調査地は伐採後に成立した二次林で、本来はウラジロモミなどが優占する針葉樹林であったと思われる。また、常に随伴して出現する種はな

く、2 種は特定の群落タイプだけに出現する種ではないと考えられた。出現種はアカマツやミズナラのような山地帯上部の種から、ダケカンバやシラベのような亜高山帯の種まで含んであり、山地帯上部から亜高山帯に分布することが、出現標高や温量指数の分析結果と同様に示された。なお、ミズナラやコメツガ、ハリギリなどは比較的耐陰性が高く、遷移後期種と考えられている(谷本 1990)。しかし、前節で示したようにヤツガタケトウヒとヒメバラモミはカラマツやアカマツ、ダケカンバなどと同様に遷移初期に侵入する先駆種であり、長命であるために成熟した森林で遷移後期種と混在して群落を形成していると考えられる。

亜高山帯から山地帯上部にかけての針葉樹林は、乾燥した尾根や岩角地などに成立することが知られている。出現種から判断すると、亜高山帯ではカラマツ群落やシノブカグマーコメツガ群落(中村 1985)、山地帯上部ではカニコウモリーウラジロモミ群集(村上 1985)などが、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミが出現した調査地に該当すると考えられる。こうした多様なタイプの群落にヤツガタケトウヒとヒメバラモミが出現していることは 2 種の生育環境が多様であることを示している。もっとも、すべての調査地において各群落の表徴種など記載と必ずしも一致するものではなかった。特に石灰岩地のクロベーヒメバラモミが優占する調査地はこれまで植物社会学的には未記載の群落であると考えられ、今後さらに調査を進める必要がある。

石灰岩植物と希少種の出現種数を見ると、南アルプスの石灰岩地ではこれらの種が比較的多く出現したが、どちらも最大でも 3-4 種/100^{2}m ときわめて高い値とはならなかった。一方、石灰岩がある調査区でも石灰岩植物と希少種がまったく出現しなかった調査区も存在した。ヤツガタケトウヒとヒメバラモミは常に特殊な植物群と群落を形成するのではなく、これらの地域で普遍的な植物とも群落を形成している。つまり、更新適地としての石灰岩地に生育することが多いことから、結果として石灰岩植物や希少種と同所的に出現すると考えられる。

以上のことから、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミはともに本州中部の標高 1,100-2,100m の比較的冷涼で夏冬ともに雨量・積雪が少ない気候で、石灰岩や火山性の石礫地を母岩とする針葉樹林を中心に分布していることが明らかとなった。今後は出現確認地に加え、推定分布地を用いることで、新たな産地の確認が効率的におこなわれ、より正確な個体数が明らかにされるともに、推定分布地における 2 種の保全対策が進展することが期待される。三次メッシュセルの解析からは、南アルプスの戸台川と奥三峰川などに最

適な環境をもつ地域が抽出され、これらの地域では今後も自生地は持続することが期待された。その一方、八ヶ岳・秩父山域などでは天然更新を期待できず、集団が減少・消失する恐れが高いことが、あらためて示された。なお、本研究では分布に影響している要素として、積雪深の重要性が示唆された。ただし、制限要因として特定するためには、ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの生育・更新環境について詳細に検討する必要があり、今後に残された課題である。第三章ではヤツガタケトウヒの更新環境について、おもに光環境の違いの効果の点から検討する。

表２－１. 本研究で確認されたヤツガタケトウヒとヒメバラモミの母樹数*と産地・集団
Table 2-1. Mature trree* numbers confirmed in this study, habitats and populations of *Picea koyamae* (PK) and *P. maximowiczii* (PM).

Habitat	産地	Population	集団	Mature tree number	
				PK	PM
Chichibu Mountains area 秩父山域					
Azusayama	梓山	Azysa-shiraiwa	梓白岩		1
		Benkei-iwa	弁慶岩		5
		Azusayama-A	梓山A		14
		Azusayama-B	梓山B		2
Kawakami	川上	Hara	原		3
Yokoo-yama	横尾山	Yokoo-yama	横尾山	1	
Yatsugatake Mountains area 八ヶ岳山域					
yatsu-ga-take	八ヶ岳	Futatsu-yama	二ツ山		7
		Utsukusi-mori-A	美し森A	4	
		Utsukusi-mori-B	美し森B	4	1
		Tennyo-san-A	天女山A	62	2
		Tennyo-san-B	天女山B	11	
		Gongen-dake-A	権現岳A	3	
		Gongen-dake-B	権現岳B	4	
		Gongen-dake-C	権現岳C	7	
		Gongen-dake-D	権現岳D		4
		kannon-daira	観音平	3	
		Koroku-gawa	甲六川		2
		Roba-sawa	ロウバ沢		1
		Kikkake-sawa	キッカケ沢	8	
		Karamatsu-sawa	カラマツ沢	135	
		Fuki-sawa	フウキ沢	15	
		Fuki-sawa-shita	フウキ沢下		2
		Senmai-iwa-AB	千枚岩AB	42	2
		Isolated tree	孤立木	13	12
Akaishi Mountains area 南アルプス山域					
Ohmukawa	大武川	Ohmukawa-A	大武川A		3
		Ohmukawa-B	大武川B	3	4
		Ohmukawa-C	大武川C	2	4
		Isolated tree	孤立木		2
Ohdaira	大平	Ohdaira-A	大平A	20	33
		Ohdaira-B	大平B		1
Kamanshi-yama	釜無山	Kamanshi-yama-A	釜無山A	2 +	1 +
		Kamanshi-yama-B	釜無山B	12	1
		Kamanshi-yama-C	釜無山C		7
		Isolated tree	孤立木	2	
Todai-gawa	戸台川	Shiraiwa-dani	白岩岳	3 +	
		Ohkubo-dani	大久保谷	+	2 +
		Iwaya-zawa	岩屋沢		3 +
		Maku-iwa-higashi	幕岩東	1 +	21 +
		Shimo-nigori-sawa	下濁り沢		0
		Kami-nigori-sawa	上濁り沢	9	4
		Yabu-sawa	藪沢	17	10
		Shio-sawa	塩沢		8 +
		Okachi-dani-A	尾勝谷A		4 +
		Okachi-dani-B	尾勝谷B		3 +
		Isolated tree	孤立木		4
Maruyama-dani	丸山谷	Maruyama-dani	丸山谷	1 +	27 +
		Isolated tree	孤立木		1
Oku-Mibu-kawa	奥三峰川	Higashi-kazamaki	東風巻	1 +	11 +
		Kazamaki-touge	風巻峠	3 +	12 +
		Oku-Mibu-kawa	奥三峰川		0
		Mikobuchi-higashi	巫女淵東		2 +
		Mikobuchi	巫女淵		1 +
		Isolated tree	孤立木	1	4
Toyoguchi-yama	豊口山	Toyoguchi-yama	豊口山	25 +	29 +
		Isolated tree	孤立木	1	1
Nozoki-yama	除山	Nozoki-yama	除山		0
Tsugamura-yama	栂村山	Tsugamura-yama	栂村山	1	
Tenshu-iwa	天主岩	Tenshu-iwa-A	天主岩A	14 +	
		Tenshu-iwa-B	天主岩B	3	

*; Mature tree, DBH is over 20 cm.
+; Because the topography of the stand was dangerous, all number of population were not counted

表２－２．ヤツガタケトウヒの13集団における林床と集団サイズおよび密度
Table 2. Stand type, population size of *Picea koyamae* and density of each age stage in 13 populations

Population / plot	Coverage of canopy (%)	Type of forest floor	Population size of *P. koyamae**			Density of *P. koyamae* (ha^{-1})**		
			Mature tree number	Areal size (ha)	Mature tree density (ha^{-1})	Seedling	Sapling	Young tree
Yatsugatake Mountains area								
Tennyo-san-A	45	sasa	62	4.4	14	-	-	+
Tennyo-san-B	70	moss	11	1.2	9	+	-	-
Karamatsu-sawa	95	moss	135	11.5	12	8200	+	+
Fuki-sawa	95	moss	15	2.1	7	+	1075	2550
Senmai-iwa-1	90	moss	42	4.4	10	550	-	175
Akaishi Mountains area								
Kamanshi-yama	25	moss	2	0.5	4	75	25	75
Ohdaira-A1	90	moss	20	12.0	2	+	+	+
Ohdaira-A2	85	sasa				+	50	+
Yabu-sawa	95	moss	17	2.5	7	50	+	75
Kaminigori-sawa	85	moss	9	0.5	18	-	-	175
Higashi-kazamaki-1	70	moss	2	0.6	3	25	25	+
Kazamaki-touge	80	moss	10 - 20	6.0	2 - 4	+	+	+
Toyoguchi-yama-1	75	moss	50 - 80	8.3	6 - 11	325	+	+
Tenshu-iwa-A	60	moss	30 - 50	1.5	20 - 33	325	450	150

* Population size was estimated from direct observation; mature trees, DBH is over 20 cm.

** Density was estimated from a plot count (400 m^2); Seedlings, agies is under about ten years old; saplings, height is under 1.3 m; young trees, DBH is under 20 cm; +, absent inside observed quadrate, but present in the population; -, absent inside and outside observed quadrate.

表２－３．ヒメバラモミの14集団における林床と集団サイズおよび密度

Table 2. Stand type, population size of *Picea maximowiczii* and density of each age stage in 14 populations

Population / plot	Coverage of canopy (%)	Type of forest floor	Population size of *P. maximowiczii**			Density of *P. maximowiczii* (ha^{-1})**		
			Mature tree number	Areal size (ha)	Mature tree density (ha^{-1})	Seedling	Sapling	Young tree
Chichibu Mountains area								
Azusayama-A1	80	moss	14	0.5	28	+	+	+
Azusayama-A2	95	moss				225	100	50
Yatsugatake Mountains area								
Roba-sawa	65	moss	1	-	-	> 1250	875	0
Senmai-iwa-2	85	moss	1	-	-	-	-	525
Akaishi Mountains area								
Ohdaira-A1	90	moss	33	12.0	3	+	+	+
Ohdaira-A2	85	sasa				+	750	150
Ohdaira-B	60	moss	1	-	-	+	3650	50
Maku-iwa-higashi	80	moss	30 - 40	2.6	10 - 13	200	225	200
Shimo-nigori-sawa	10	(riverbed)	-	-	-	100	500	-
Kami-nigori-sawa	85	moss	4	0.6	7	-	50	650
Shio-sawa	95	moss	20 - 30	0.5	40 - 60	950	50	+
Maruyama-dani	60	moss	60 - 80	4.4	14 - 18	225	250	300
Higashi-kazamaki-1	70	moss	40 - 60	2.0	20 - 30	175	+	+
Higashi-kazamaki-2	85	moss				150	+	+
Kazamaki-touge	80	moss	50 - 100	32.0	2 - 3	+	+	25
Oku-mibugawa	10	(riverbed)	-	-	-	+	100	100
Toyoguchi-yama-A1	75	moss	40 - 60	36.0	1 - 2	+	+	+
Toyoguchi-yama-A2	90	sasa				425	+	+

* Population size was estimated from direct observation; mature trees, DBH is over 20 cm.

** Density was estimated from a plot count (400 m^2); Seedlings, agies is under about ten years old; saplings, height is under 1.3 m; young trees, DBH is under 20 cm; +, absent inside observed quadrate, but present in the population; -, absent inside and outside observed quadrate.

表２－４　踏査された気候適合セルにおける表層地質とヤツガタケトウヒとヒメバラモミのセル数と出現率

Table 2-4 Number and proportion of climatically suitable, surveyed cells that contained *Picea koyamae* and *P. maximowiczii* by surface geology.

地質区分	表層地質	ヤツガタケトウヒ			ヒメバラモミ		
		気候適合セル数	出現セル数	出現率	気候適合セル数	出現セル数	出現率
未固結堆積物	礫・砂	1	0	0.00	7	3	0.43
	泥・砂・礫	1	0	0.00	1	0	0.00
半固結－固結堆積物	泥岩	26	6	0.23	34	11	0.32
	珪岩質岩石	1	0	0.00	1	0	0.00
	各岩石の互層	44	18	0.41^{+}	56	28	0.50^{+}
	石灰岩	22	9	0.41	23	16	0.70^{++}
火山性岩石	火山灰	41	4	0.10^{-}	31	5	0.16^{-}
	火山砕屑物	5	2	0.40	4	2	0.50
	安山岩質岩石	61	16	0.26	37	12	0.32
深成岩類	花崗岩質岩石	2	0	0.00	2	0	0.00
変成岩類	黒色片岩	5	0	0.00	6	0	0.00
	緑色片岩	4	0	0.00	5	0	0.00
総計		213	55	0.26	207	77	0.37

$^{+}$:P<0.05で有意に高頻度； $^{++}$:P<0.01で有意に高頻度； $^{-}$:P<0.05で有意に低頻度

表２－５　踏査された気候適合セルにおける石灰岩の有無および表層地質とヤツガタケトウヒとヒメバラモミのセル数と出現率

Table 2-5. Number and proportion of climatically suitable, surveyed cells that contained *Picea koyamae* and *P. maximowiczii* by surface geology and presence/absence of limestone.

石灰岩	表層地質	ヤツガタケトウヒ			ヒメバラモミ		
		気候適合セル数	出現セル数	出現率	気候適合セル数	出現セル数	出現率
あり	泥岩	14	6	0.43	17	9	0.53
	各岩石の互層	17	8	0.47^{++}	21	11	0.52
	石灰岩	19	9	0.47^{+}	20	16	0.80^{++}
	その他				1	0	0.00
	小計	51	23	0.45^{++}	60	36	0.60^{++}
なし	泥岩	12		0.00^{-}	17	2	0.12^{-}
	各岩石の互層	27	10	0.37	35	17	0.49
	石灰岩	3	0	0.00	3	0	0.00
	その他	121	22	0.18^{-}	98	22	0.22^{--}
	小計	163	32	0.20^{--}	153	41	0.27^{--}
総計		213	55	0.26	212	77	0.36

$^{+}$:P<0.05で有意に高頻度； $^{++}$:P<0.01で有意に高頻度； $^{-}$:P<0.05で有意に低頻度；
$^{--}$:P<0.01で有意に低頻度

表２－６．ヤツガタケトウヒ(PK)とヒメバラモミ(PM)が出現した植生調査地における位置と調査面積、優占種、希少植物数(種数/100m^2)、石灰岩植物数(種数/100m^2)、石灰岩の有無.

Table 2-6. The location and survey area, dominant species, absence of limestone, density of limestone plants (species number/100m^2), density of threaatened plants (species number/100m^2).

Population	Latitude	Longitude	Altitude	Area	PK	PM	Dominant species	Limestone	Limestone plants	Rare platnts
Chichibu Mountains area 秩父山域										
梓山A2	35.5743	138.4143	1370	200		+	Picea maximowiczii		-	-
梓山A1	35.5742	138.4144	1360	200		+	Picea maximowiczii		-	-
Yatsugatake Mountains area 八ヶ岳山域										
千枚岩1	35.5724	138.1840	1700	400	+		Larix kaempferi (planted)		-	0.3
千枚岩2	35.5710	138.1848	1670	400		+	Larix kaempferi (planted)		-	-
フーキ沢	35.5638	138.1924	1850	400	+		Larix kaempferi (planted)		-	0.3
カラマツ沢	35.5619	138.1922	1690	400	+		Picea koyamae		-	0.3
天女山B	35.5610	138.2355	1730	400	+		Tsuga diversifolia		1.0	-
天女山A	35.5557	138.2344	1740	400	+		Picea koyamae		1.0	0.3
ローバ沢	35.5520	138.1943	1590	400		+	Quercus mongolica		1.5	0.5
Akaishi Mountains area 南アルプス山域										
釜無山	35.5046	138.1157	1800	400	+		Pinus parviflora	+	3.3	2.8
大平B	35.4845	138.1254	1330	200		+	Picea maximowiczii		-	-
大平A1	35.4821	138.1243	1570	400	+	+	Larix kaempferi (planted)		-	-
大平A2	35.4818	138.1246	1590	400	+	+	Larix kaempferi (planted)		-	-
幕岩東	35.4619	138.1013	1270	400		+	Picea maximowiczii	+	0.8	-
下濁沢	35.4606	138.1038	1170	100		+	Pinus densiflora		1.0	2.0
上濁沢	35.4559	138.1051	1200	400	+	+	Larix kaempferi		-	1.0
藪沢	35.4528	138.1210	1410	400	+		Larix kaempferi		-	0.5
塩沢	35.4510	138.0946	1390	400		+	Picea maximowiczii	+	1.3	1.5
丸山谷	35.4127	138.0853	1460	400		+	Picea maximowiczii	+	2.8	2.8
東風巻谷2	35.3930	138.0846	1720	400		+	Picea maximowiczii	+	-	-
東風巻谷1	35.3927	138.0846	1690	400	+	+	Picea maximowiczii	+	0.3	0.3
風巻峠	35.3808	138.0931	1540	400	+	+	Picea maximowiczii	+	2.3	0.3
奥三峰川	35.3714	138.0907	1390	100		+	Larix kaempferi		2.0	1.0
豊口山1	35.3243	138.0714	1790	400	+	+	Thuja standishii	+	1.0	1.5
豊口山2	35.3237	138.0657	1760	400		+	Abies homolepis		-	0.5
天主岩A	35.2810	138.0223	1620	400	+		Thuja standishii	+	3.6	2.9

図２－１　本州における調査対象エリアの位置と踏査されたセル（灰色部）
Fig.2-1 Study area in Honshu Island and surveyed cells (gray squares).

図2－2. 本研究で確認されたヤツガタケトウヒとヒメバラモミの位置と産地．背景地図等データは国土地理院の電子国土 Web システムから配信された．

Fig. 2-2. The location and locatity of *Picea koyamae* and *P. maximowiczii* confirmed in this study. Red big circle, Mature tree of *P. koyamae*; Yellow big circle, Mature tree of *P. maximowiczii*; Red small circle, Young tree of *P. koyamae*; Yellow small circle, Young tree of *P. maximowiczii*; Green squares, map number in Fig. 2-3; Blue circle and name, Locatity. The background map was delivered by Digital Japan Web System of Geographical information Authority of Japan.

図2－3a. 本研究で確認されたヤツガタケトウヒとヒメバラモミの位置、 産地と集団 . 背景地図等データは国土地理院の電子国土 Web システムから配信された .

Fig. 2-3a. The location and locatity of *Picea koyamae* and *P. maximowiczii* confirmed in this study. Red big circle, Mature tree of *P. koyamae*; Yellow big circle, Mature tree of *P. maximowiczii*; Red small circle, Young tree of *P. koyamae*; Yellow small circle, Young tree of *P. maximowiczii*; Red triangle, Planted tree of *P, koyamae*; Yellow triangle, Planted tree of *P, maximowiczii*. Blue circle and name, Locatity; Orage circle and name, population. The background map was delivered by Digital Japan Web System of Geographical information Authority of Japan.

図2－3b. 本研究で確認されたヤツガタケトウヒとヒメバラモミの位置、 産地と集団 . 背景地図等データは国土地理院の電子国土 Web システムから配信された .

Fig. 2-3b. The location and locatity of *Picea koyamae* and *P. maximowiczii* confirmed in this study. Red big circle, Mature tree of *P. koyamae*; Yellow big circle, Mature tree of *P. maximowiczii*; Red small circle, Young tree of *P. koyamae*; Yellow small circle, Young tree of *P. maximowiczii*; Red triangle, Planted tree of *P, koyamae*; Yellow triangle, Planted tree of *P, maximowiczii*. Blue circle and name, Locatity; Orage circle and name, population. The background map was delivered by Digital Japan Web System of Geographical information Authority of Japan.

図2－3c. 本研究で確認されたヤツガタケトウヒとヒメバラモミの位置、 産地と集団．背景地図等データは国土地理院の電子国土 Web システムから配信された．

Fig. 2-3c. The location and locatity of *Picea koyamae* and *P. maximowiczii* confirmed in this study. Red big circle, Mature tree of *P. koyamae*; Yellow big circle, Mature tree of *P. maximowiczii*; Red small circle, Young tree of *P. koyamae*; Yellow small circle, Young tree of *P. maximowiczii*; Red triangle, Planted tree of *P, koyamae*; Yellow triangle, Planted tree of *P, maximowiczii*. Blue circle and name, Locatity; Orage circle and name, population. The background map was delivered by Digital Japan Web System of Geographical information Authority of Japan.

図2－3d. 本研究で確認されたヤツガタケトウヒとヒメバラモミの位置、 産地と集団．背景地図等データは国土地理院の電子国土 Web システムから配信された．

Fig. 2-3d. The location and locatity of *Picea koyamae* and *P. maximowiczii* confirmed in this study. Red big circle, Mature tree of *P. koyamae*; Yellow big circle, Mature tree of *P. maximowiczii*; Red small circle, Young tree of *P. koyamae*; Yellow small circle, Young tree of *P. maximowiczii*; Red triangle, Planted tree of *P, koyamae*; Yellow triangle, Planted tree of *P, maximowiczii*. Blue circle and name, Locatity; Orage circle and name, population. The background map was delivered by Digital Japan Web System of Geographical information Authority of Japan.

図2－3e. 本研究で確認されたヤツガタケトウヒとヒメバラモミの位置、 産地と集団．背景地図等データは国土地理院の電子国土 Web システムから配信された．

Fig. 2-3e. The location and locatity of *Picea koyamae* and *P. maximowiczii* confirmed in this study. Red big circle, Mature tree of *P. koyamae*; Yellow big circle, Mature tree of *P. maximowiczii*; Red small circle, Young tree of *P. koyamae*; Yellow small circle, Young tree of *P. maximowiczii*; Red triangle, Planted tree of *P, koyamae*; Yellow triangle, Planted tree of *P, maximowiczii*. Blue circle and name, Locatity; Orage circle and name, population. The background map was delivered by Digital Japan Web System of Geographical information Authority of Japan.

図2－3f. 本研究で確認されたヤツガタケトウヒとヒメバラモミの位置、 産地と集団．背景地図等データは国土地理院の電子国土 Web システムから配信された．

Fig. 2-3f. The location and locatity of *Picea koyamae* and *P. maximowiczii* confirmed in this study. Red big circle, Mature tree of *P. koyamae*; Yellow big circle, Mature tree of *P. maximowiczii*; Red small circle, Young tree of *P. koyamae*; Yellow small circle, Young tree of *P. maximowiczii*; Red triangle, Planted tree of *P, koyamae*; Yellow triangle, Planted tree of *P, maximowiczii*. Blue circle and name, Locatity; Orage circle and name, population. The background map was delivered by Digital Japan Web System of Geographical information Authority of Japan.

図2－3g. 本研究で確認されたヤツガタケトウヒとヒメバラモミの位置、 産地と集団．背景地図等データは国土地理院の電子国土 Web システムから配信された．

Fig. 2-3g. The location and locatity of *Picea koyamae* and *P. maximowiczi*i confirmed in this study. Red big circle, Mature tree of *P. koyamae*; Yellow big circle, Mature tree of *P. maximowiczii*; Red small circle, Young tree of *P. koyamae*; Yellow small circle, Young tree of *P. maximowiczii*; Red triangle, Planted tree of *P, koyamae*; Yellow triangle, Planted tree of *P, maximowiczii*. Blue circle and name, Locatity; Orage circle and name, population. The background map was delivered by Digital Japan Web System of Geographical information Authority of Japan.

図2－3h. 本研究で確認されたヤツガタケトウヒとヒメバラモミの位置、 産地と集団．背景地図等データは国土地理院の電子国土 Web システムから配信された．

Fig. 2-3h. The location and locatity of *Picea koyamae* and *P. maximowiczii* confirmed in this study. Red big circle, Mature tree of *P. koyamae*; Yellow big circle, Mature tree of *P. maximowiczii*; Red small circle, Young tree of *P. koyamae*; Yellow small circle, Young tree of *P. maximowiczii*; Red triangle, Planted tree of *P, koyamae*; Yellow triangle, Planted tree of *P, maximowiczii*. Blue circle and name, Locatity; Orage circle and name, population. The background map was delivered by Digital Japan Web System of Geographical information Authority of Japan.

図２－４　確認されたヤツガタケトウヒとヒメバラモミの個体位置の標高と緯度
Fig.2-4. The altitude and latitude of confirmed individuals of *Picea koyamae* and *P. maximowiczii.*

図2－5. ヤツガタケトウヒとヒメバラモミが出現した三次メッシュセルの月平均気温と月降水量・月最大積雪深の平均値と範囲（最大値・最小値）

Fig.2-5. Monthly mean temperature, precipitation and maximum snow depth in third order mesh cells in which *Picea koyamae* and *P. maximowiczii* were confirmed.

図２－６　東経138º00'～139º00'域における全体（×点）とヤツガタケトウヒ・ヒメバラモミ出現メッシュセル（〇点）の温かさの指数（WI）と年最深積雪
Fig.2-6. Warmth index and annual maximum snow depth of all mesh cells (crosss) between E138º00' to E139º00' and cells containing *Picea koyamae* and *P. maximowiczii* (circles).

図２－７．ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの気候適合セル（灰色部）と出現セル（黒点）

Fig. 2-7. Cells with climatic conditions suitable for *Picea koyamae* and *P. maximowiczii* (gray squares) and cells in which the species were actually present (black dots).

図２－８．ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの気候と地質から抽出された推定分布地セル（灰色部）と出現セル（黒点）

Fig. 2-8. Estimated suitable site of *Picea koyamae* and *P. maximowiczii* based on climatic conditions and surface geology (gray squares) and cells in which the species were actually present (black dots).

図2－9. ヤツガタケトウヒ出現地における主な出現種の胸高断面積（BA）合計と優占種
Fig. 2-9. Basal area density (BA) of major spesies and dominant species in stands with Picea Koyamae

図2－10. ヒメバラモミ出現地における主な出現種の胸高断面積（BA）合計と優占種
Fig. 2-10. Basal area density (BA) of major spesies and dominant species in stands with Picea maximowiczii.