

# ブナにみられる葉面積のクラインについて

萩原 信介

(国立科学博物館附属自然教育園)

## はじめに

ブナ *Fagus crenata* は九州の高隈山から北海道の黒松内に至る日本列島に広い分布を持っているが、現在までに、*Fagus crenata* Blume (1850), *F. undulata* (Bl.) Buerger et Miq. (1867) コハブナ, *F. crenata* var. *grandifolia* Nakai (1928) オオバブナ等の記載が行われている。これらは、葉の大きさによって区別されるものであり、地理的には *F. crenata* が日本全土に分布し、*F. undulata* は表日本側、*F. crenata* var. *grandifolia* は北陸地域から北海道までの日本海側に分布することが述べられている。しかしながら個体の内的条件や外部環境により著しい変動がみられる葉の形態による区別であり、少数の標本から記載されたために三者の境界は、分布、形態ともに不明確なものであった。

本報告は葉の形質の各種変異の解析を地域集団を基準として行い、集積されたほとんどの腊葉標本を分析することによって、日本列島全域の変異傾向を明かにしようとするものである。

一方、遠山 (1960) がオモテスギ、ウラスギについて、また河野他 (1968) がマイヅルソウで指摘したように、日本列島にまたがる地理的変異が存在することが従来より知られていたが、ブナにも同様の変異が予想される。この傾向は日本列島の温帯林に広範な分布域をもつ種ではかなり普遍的な現象であり、その背景には、過去から受けついできた、日本列島の温帯地域の特質があると考えるのが妥当であろう。

ブナは温帯極相林の優占種であり、他の温帯林構成要素となっている種も、その生活環をブナ林との共存関係の中に種の分化をくりかえし存続せざるを得なかったはずである。この点でブナに見られる変異は重要であり、この変異を形成し得た環境圧との因果関係を追究することは意義があると考えられる。

上述の日本列島にみられる地理的変異の中で、外部形態上最も顕著な傾向は落葉性の樹木あるいは草本の西南日本から東北日本への大葉化現象であり、この報告も主に葉の面積を指標にして研究されたものである。

## 個体内及び地域集団変異の分析

葉形について南北と表日本、裏日本の双方の変異を含

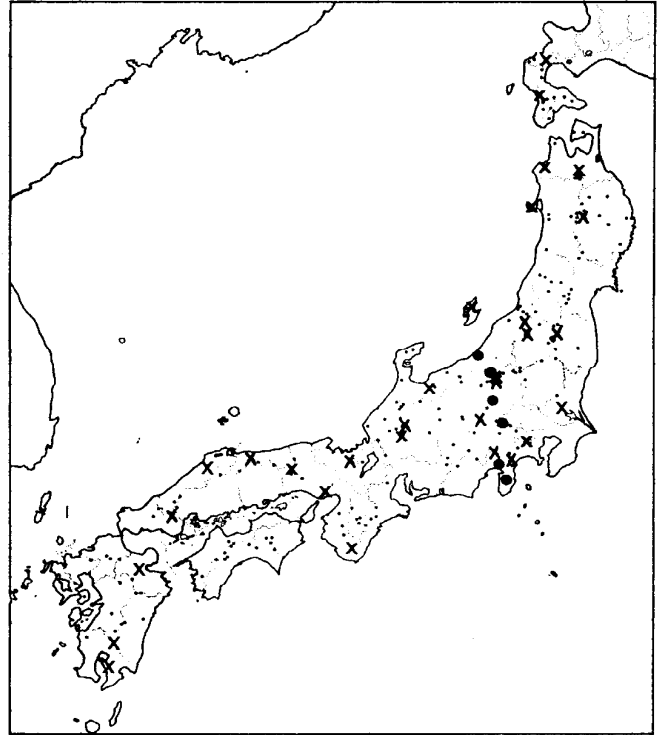


図1 調査地域集団位置図

- は南より北へ天城山、愛鷹山、秩父、霧積山、苗場山、米山の6地域集団で、これらの集団では個体内、地域集団内および地域集団間の変異の分析が行われた。
- ×は地域集団間の変異のみが調査された。
- ・は用いられた標本の産地を示す。

むと予想される日本中部を縦断する線上にあたる天城山、愛鷹山、奥秩父、霧積山、苗場山、米山の6地域を調査地に選定した(図1)。

試料採取は着果木に限り、その中でも若令木、老令木は省いた。1個体内でどの部位の葉を代表値とするかが問題であるが、腊葉標本を利用することを加味し、最頂端部葉の当年枝上の最大面積葉を測定の対象としたが、後述する個体内変異、落葉法による調査で代表値としての妥当性が確められた。

個体内、集団内、集団間に予想される変異の幅から多量の葉を測定しなければならぬため葉面積は葉身長  $L$  と最大葉幅長  $W$  (図2) の積をもって近似させた。葉形の変異がかなりあるにもかかわらず  $L \times W$  の値は葉面積との間に  $r=0.99$  の高い相関係数が得られた(図3)。

表1 個体内における諸形質の変異

HEIGHT m	A	B	C	D	E	F	G	H	I				J	K	L	M			N	
	N	W×L (cm <sup>2</sup> )	C.V.	L (cm)	W (cm)	L/W	L.V.	W×L /L.V.	No of Leaves				S.L. mm	S.L.A. a cm <sup>2</sup> /d wg	S.D.	R.L.I.(%)			F.	
									a	b	c	d	Total				a	b	Shade	
				<6 mm	40-60mm	70-80mm											Sun			
TOP 27.5	36	20.9	7.4	5.83	3.66	1.59	10.3	2.03	4	6	7	17	49.1	96	100	100	—	—	—	++
27.0	23	24.1	14.3	6.15	3.85	1.60	10.7	2.25	4	6	7	17	45.1	77	96	—	—	—	—	++
25.5	27	28.3	8.4	6.80	4.16	1.63	10.8	2.62	4	5	7	16	49.1	115	83	83	33	33	33	++
23.5	10	31.2	10.0	7.09	4.38	1.62	10.9	2.86	4	5	6	15	51.1	126	69	70	30	30	30	+
21.5	22	29.7	12.2	6.91	4.33	1.60	11.0	2.70	4	5	6	15	38.5	148	61	61	29	29	29	+
19.5	15	31.0	9.4	7.28	4.32	1.68	11.4	2.72	4	5	6	15	46.1	182	48	58	25	25	25	—
17.5	17	33.8	9.2	7.51	4.51	1.67	11.4	2.96	4	5	—	(15)	22.9	182	43	25	12	12	12	—
15.5	6	35.1	9.7	7.71	4.54	1.70	12.0	3.02	4	—	6	(15)	38.7	—	—	23	10	10	10	—
13.5	10	36.2	10.9	7.85	4.61	1.71	11.8	3.07	4	5	—	(15)	29.0	214	35	13	8	8	8	—
BOTTOM 11.5	9	36.1	17.2	7.80	4.63	1.68	11.5	3.14	3	4	6	(13)	43.0	229	39	13	8	8	8	—

すべての形質は連続的に変化し、多数の個体で同様の傾向が得られている。

A: 1 shoot 中の最大面積葉数 B: 葉面積 C: 葉面積の変動係数 D: 葉長 E: 最大葉幅長 F: 形状比 G: 葉脈数 H: B/G  
 I: 1 shoot 中の葉数 a. 6 mm 以下の shoots b. 40 mm~60 mm の shoots c. 70 mm±~80 mm の shoots d. a+b+c J: shoots の平均長  
 K: specific leaf area (乾重量当りの葉面積) L: 気孔密度 M: 相対照度 a. 直射日光が当たる場合 b. 直射日光が当たらない場合  
 N: 結果の程度

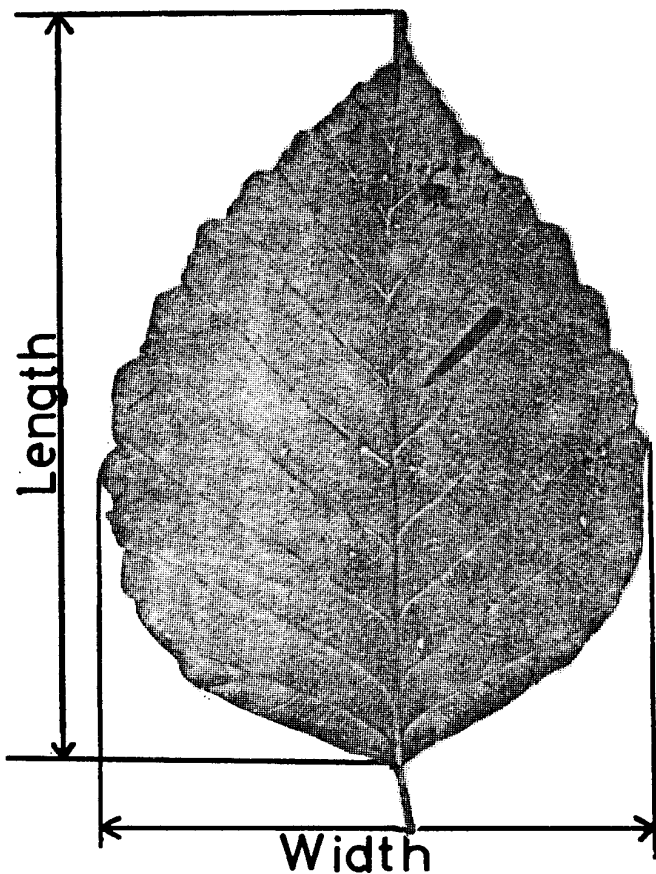


図2 葉長と最大葉幅長の測定部位

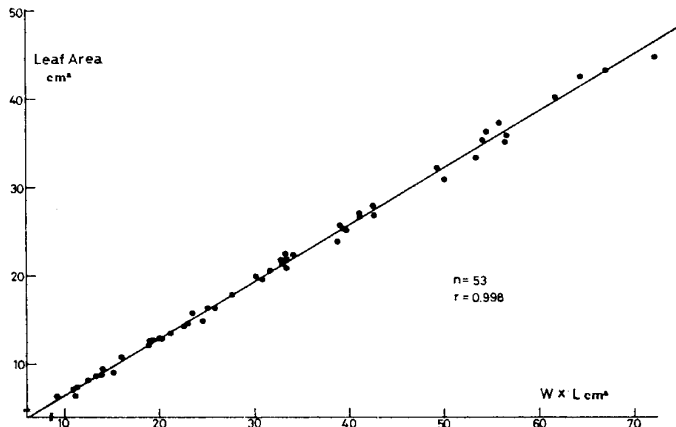


図3 葉面積と葉長×葉幅長の相関図

葉面積計で測定された面積と葉長×葉幅長の値との間には、葉形の変異にもかかわらず非常に高い相関が得られた。同一個体はもとより日本各地から採集された個体でも同じ結果が得られる。

**個体内変異**

供試個体はすべてが大径木であり個体内での著しい変異が予想されるため、各調査地域の数個体でクローネの梢端部より基部まで層別に葉の形質を比較した。

葉身長、葉幅長、側脈数、当年枝の長さ、当年枝上の葉数、specific leaf area (葉の厚さ)、気孔密度等は葉面積の増加に正比例、あるいは反比例し、6地域とも同じ傾向を示した(表1)。これらの諸形質の変異は照度と密

接な関係にあることを Wyllie (1951), Hansen (1959), Jakson (1967), 川又他 (1972) らが報告しているが、ここでも同じ傾向が認められ、すべての変異は相対照度と高い相関があることが認められた。葉面積の変動係数をみると連続的な傾向はみられず、個体内でどの部位の葉を比較しても構わないわけだが、標準偏差は梢端部葉が最も小さく、採取葉数が最も少なくて統計的処理が可能である。さらに梢端部は常にほぼ100%の照度が保証されていることから、個体内変異で最も大きな要因となる照度による変動が省かれることになる。

以上の結果より梢端部葉を採取部位とすることに決定したが、1個体内に着く全葉の代表値として適当であるかをさらに検討してみた。

隣接して個体が生育していない単木状、あるいは他の樹種と混生するような供試木を選定し、地上4方向に適当な間隔をとり50cm×50cmのleaf trapを設け(図4)その中に落下した供試木の落葉の面積を測定することによって全葉面積の頻度分布図を作成した(図5)。供試個体からの距離と落葉密度を示したものが図6であるが、クローネの外周より外に出ると急激に小さくなり、供試木の樹高だけ離れると1㎡当り100枚程度に落ちることがわかった。このことから純林状のブナ林においても隣接個体との距離が20m~30mあれば、目的とする個体の根元で落葉を適当な枚数採取することにより他の個体の落葉が混入することをほとんど無視できることがわかった。

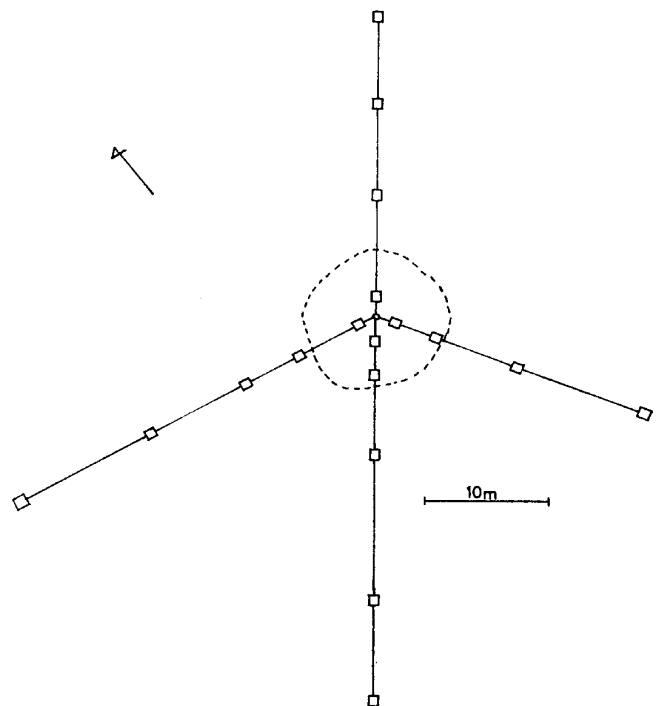


図4 葉落採取位置図

根元より等高線に垂直方向と水平方向に50cm×50cmの枠を設け、そこに落葉したすべての葉について測定する。破線は樹冠の外周を示す。

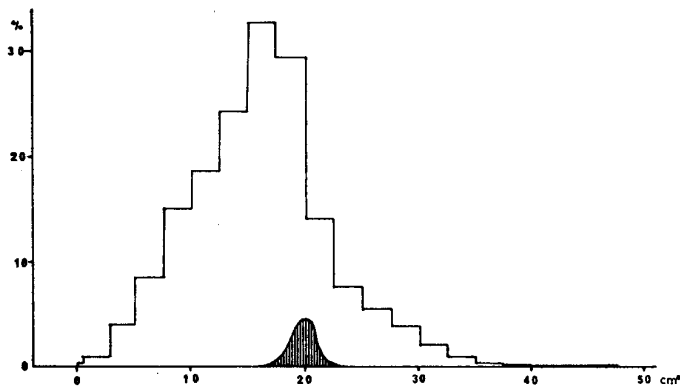


図5 個体葉面積頻度分布図

落葉法により作成した1個体の葉面積の頻度分布と梢端部葉(最大面積葉)の葉面積頻度分布を示す。双方とも正規分布とみなせるが平均値には一定の比率でずれがみられる。すべての調査はこの梢端部葉によって個体を代表させた。

上記の方法で推定された全葉面積の頻度分布と梢端部の shoot 中の最大面積葉の頻度分布を比較すると、双方とも正規分布となり、平均値では梢端部葉平均値と個体平均値を各調査地域で比較すると両者の間には0.81~0.99の高い相関があることが認められた。また各調査地全体の相関係数も0.97の値が得られたが、各地域集団との間には傾きのずれが一定の方向に認められる。しかし比較的単木的な供試木のみが得られた秩父の集団では全体の傾きとほとんど一致しているところから、他の地域集団では外周に設置した leaf trap の中に、小葉個体では隣接した大葉個体、あるいは若令木の陰葉が、反対に大葉個体では小葉個体の混入があったために傾度の違いが生じたと考えられる(図7)。ここでも梢端部葉を個体の代表値として用いることの妥当性が各地域集団で確認されると同時に、簡便な落葉法によっても、隣接個体の影響や採取葉数さえ考慮すれば梢端部葉の推定が可能であることが判明した。

6調査地域以外では一部落葉法も併用して調査を行った。

**樹令による変異**

樹令にともなう葉形や大きさの変異が多く樹種で知られているが、中井(1928)は *F. crenata* var. *grandifolia* の若令木の葉は特に大型であると指摘している。しかしながら今回は樹令50~60年以上の着果木を扱ったために、若令木での比較はできなかった。

大径木の樹令を測定することは困難なために、かなら

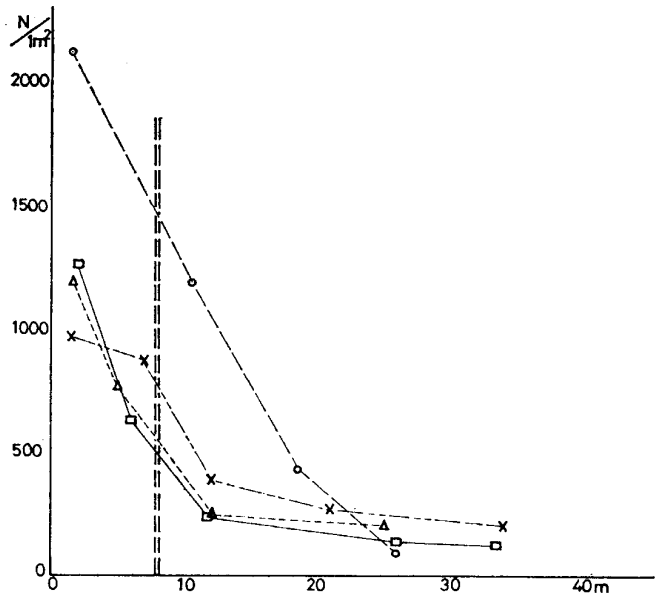


図6 落葉の堆積密度

根元より4方向に採取された落葉密度は樹冠の外縁(破線)をはずれると急激に小さくなり、樹高(28m)分まで遠ざかると全葉数(約50万枚)の1%以下になる。

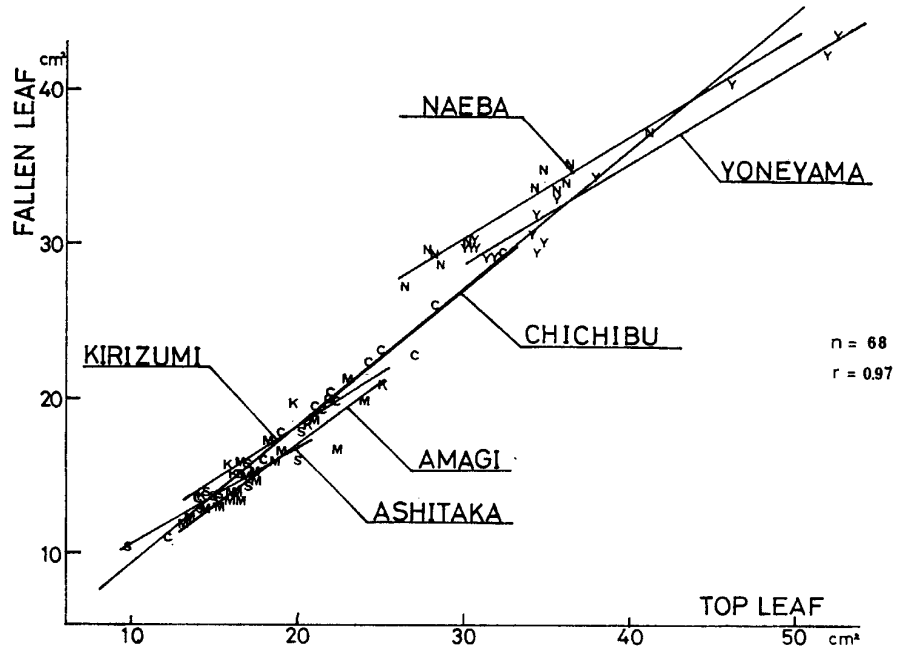


図7 落葉と梢端部葉の関係

全体の回帰直線と各集団での回帰直線では小葉個体で大きく、大葉個体で小さくなる傾向のため一致しないが隣接個体の影響の全くなかった秩父では同一線上に重なっている。

ずしも立地条件により直線的関係は得られないが、代替値としてDBHと葉面積の変動を比較した。図8に示すように各調査地とも一定の傾向はみられなかった。

**年度による変異**

同一個体の葉が年度により変動しても変化の方向が個体により任意であれば、地域集団全体としてはどの年度に測定が行われてもかまわないであろう。ところがブナは果実の豊作、凶作の差が顕著であり、日本全土を通して

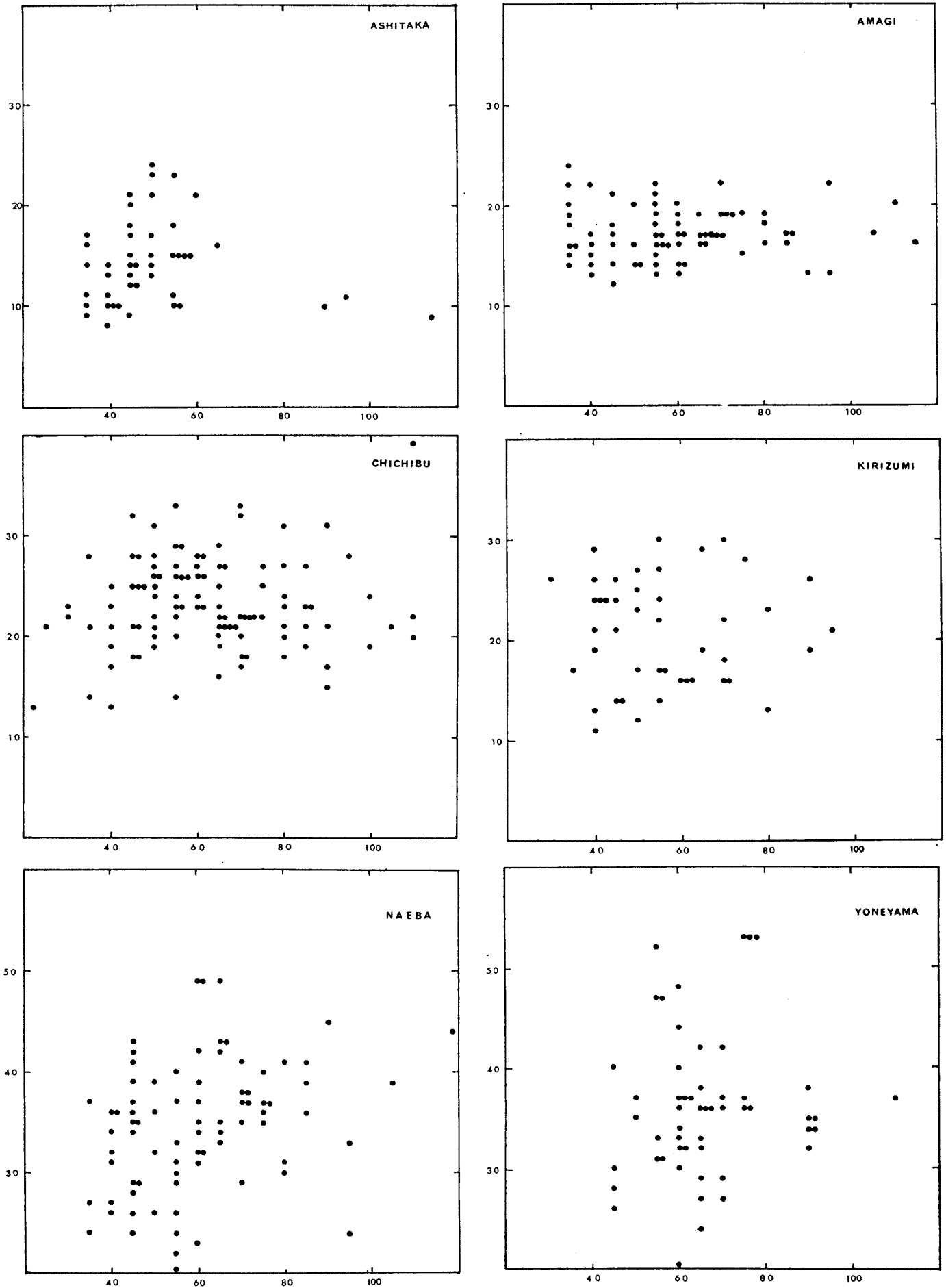


図8 胸高直径と葉面積の関係  
横軸に胸高直径 (cm) 縦軸に葉面積 (cm<sup>2</sup>) が示されている。

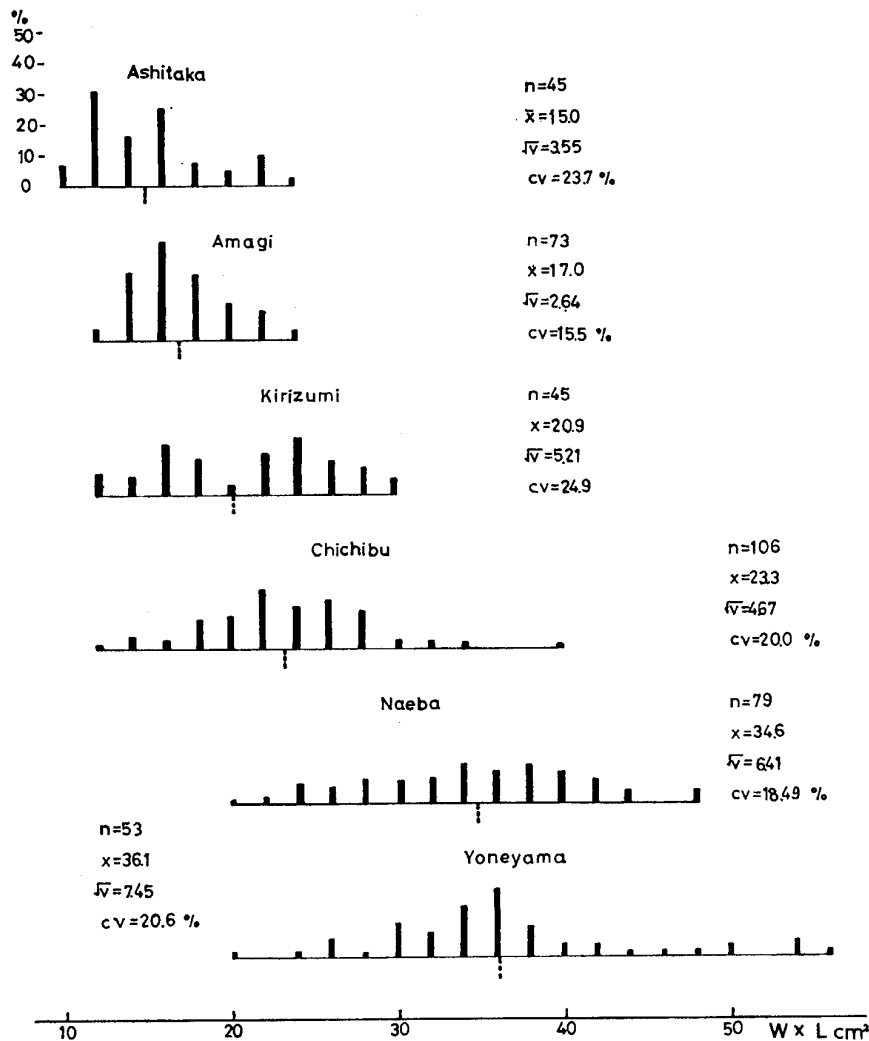


図9 地域集団間の変異

愛鷹山と天城山、秩父と霧積山は地理的に入れ替っているが、変異は重なり合って連続的に変化している。平均値の検定では苗場山と米山間以外はすべて独立した集団と認められる。

も豊凶の年が一致している特質があり、これに伴う葉の変動が予想された。

各地域集団で数本の個体を追跡調査したところ、天城山と秩父では明かに有意差を示す個体が見られたが集団全体に共通する傾向として認めるまでには至らなかった。しかし渡辺他(1960)がヤマザクラで認めたように形状比やその他の形質の変異は確かに認められ、さらに詳細な継続調査が必要と思われる。

#### 立地による変異

海拔高度、傾斜度、方位、地形(尾根、山腹、沢など)、風衝度、土壌型が葉の形質に及ぼす影響を調査したが、海拔高度、傾斜度、方位については一定の傾向はみられなかった。

地形との対応においてはすべての地域集団において、沢から尾根への一定の傾向が認められ、風衝度もこれに準ずる傾向が認められた。

土壌型は大政(1951)の褐色森林土の範疇で乾性、適潤性、湿性の3 type に大別した。しかし調査地によっ

ては未熟土、埋没土、黒色土壌があったものや、多雪地特有のBB(w)型土壌等の出現により、褐色森林土と同じ分類基準で分けることはやや困難であった。

各地域集団ともに乾性土壌から湿性土壌に移行するに従って葉面積の増大が認められた。

以上葉面積の増減に影響を与えると推定される要因を取りあげ、それぞれ葉の大きさとの関係を調べたが、どの要因も単独に働くものではなく、相互に密接に関連したものである。これらの要素のそれぞれが実際どの程度葉の大きさの決定に寄与するものかを知るためには、更に多くの資料を用いた多次元解析の手法によるか、phytotronによる実験が必要であろう。しかしながら各地域集団で得られた結果から、立地環境と葉面積の間には明かに一定の関係があることが認められた。

#### 地域集団間の比較

選定された6地域集団をそれぞれ統計的意味での母集団とみなし各集団でランダムサンプリングを行うための標本数を決定した。平均値の許容誤差を10%以下とし、その危険率を5%以下におさえるに十分な標本数を用いた。

また1個体の平均値を求めるためにも同様の基準を用いて測定葉数を決定し

た。その結果供試個体数は401個体、葉数は約25,000枚であった。図9に示すように、霧積山を除く地域集団では葉面積はほぼ正規分布を示し、愛鷹山が最も小さく平均値で15.0 cm<sup>2</sup>であり、最も大きい米山集団では36.1 cm<sup>2</sup>であった。

霧積山については平均値の左右に山があり、変動係数においても最も大きく一つの集団として取扱うことは統計的にやや難点がある。この地域は浅間山の火山灰のためにできたと思われる埋没土、未熟土壌上に生育している個体が多く、この影響が変異幅を異常に大きくしていると推定されるがここでは詳細にはふれない。

6地域集団の平均値の差を検定すると苗場と米山間以外はすべて有意差が認められた。つまり表日本の各集団はそれぞれ異なった集団と認められるが、裏日本の集団は同一母集団とすることが可能であることが考えられる。

地理的には最も中間地域になる霧積集団がやや異質なために秩父より平均値で低い値を示していることが影響しているかもしれないが、秩父と苗場の間に平均値で最

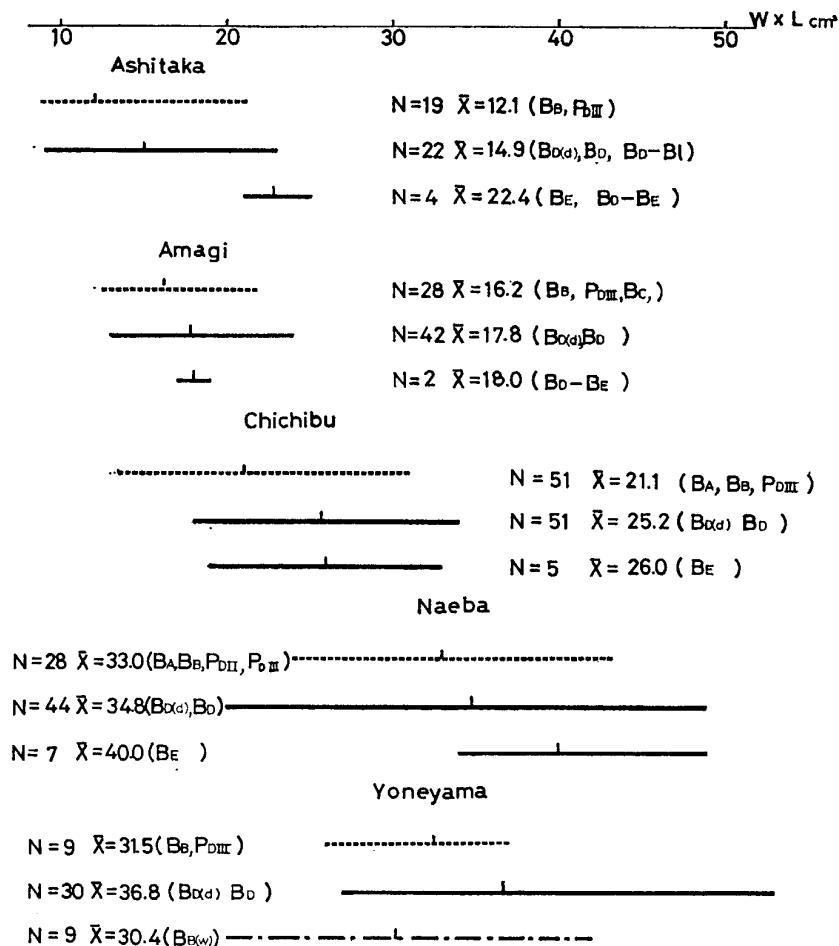


図10 土壌型別による地域集団の比較

乾性土壌 (B<sub>A</sub>, B<sub>B</sub>, B<sub>C</sub>, P<sub>III</sub>, P<sub>III</sub>), 適潤性土壌 B<sub>D</sub>, B<sub>D(α)</sub>, および湿性土壌 (B<sub>E</sub>) のどの type を比較しても連続的な変異が認められる。

も大きな差が存在していることは、表日本から裏日本への連続的な変異がこの地域でやや不連続になっていることを示している。しかし変異の分布型を見る限りでは、表日本から裏日本への変異は連続的な cline であると示す方が適当であろう。

各地域集団でみられた立地環境別の比較は試料数の点では、それぞれの属性で統一されていないが、一つの属性に関して6地域集団で比較した場合でも、上述されたコミにしてランダムサンプリングした結果と同様の傾向を示した。図10に土壌型別の比較を示した。

以上の個体内、地域集団内の変異の分析から導かれることは、主として光環境に対応する個体内レベルでの連続的な変異と、地形、土壌、風衝度等の立地条件に対応する集団内レベルの連続的な変異は各地域集団で同様の傾向をもっているという事である。さらに6地域集団間の変異は両者のレベルの変異を内包しつつ、その上に認められるものであることが明らかになった。

### 日本列島にみられる葉形の地理的変異

中部日本で得られた6地域集団の結果をさらに日本列島に拡大するため、主として前述の落葉法により30地域

集団で調査を行った。この結果は表2の通りであり西南日本から東北日本への葉面積の増大が認められる。

標本数が不十分なためさらに腊葉標本を用いた。この場合、個体内の変異や樹令等による変異を考慮して、果実をつけている、あるいは果柄の付着が過去に認められる標本のみを選び、そのうちで果柄を葉腋にもつすべての葉を測定した。産地としては193地点、用いられた標本数は368点、測定葉は1,337枚であった(図1参照)。

使われた標本は以下の標本庫あるいは個人所有のものである。

北海道大学農学部応用植物学教室 (SAPA)

望月陸夫 (秋田県大館市)

岩手大学農学部造林学教室

岩手大学教養部生物学教室

東北大学理学部附属植物園 (TUS)

信州大学教養部生物学教室

茨城大学教養部生物学教室

金沢大学理学部植物学教室

牧野標本館 (MAK)

東大理学部植物学教室 (TI)

国立科学博物館 (TNS)

東大農学部森林植物学教室 (TOFO)

京大理学部植物学教室 (KYO)

大阪市立自然史博物館

広島大学理学部生物学教室

山口県立博物館

鹿児島大学農学部造林学教室 (KAG)

得られた値は各地域でとりまとめさらに1/20万の地形図々幅中の平均値をとった(図11)。各図幅の平均産地数は3.5、標本数は6.7、供試葉数は24であったが、図幅内で産地が1地点しか得られなかった岩手県(一関)、三重県(伊勢)、高知県(宇和島)、愛媛県(松山)、大分県(中津)、熊本県(八代)の各図幅は、今後の調査を特に必要とする地域である。

腊葉標本より得られた各図幅内の値と、現地調査が行われた各地域集団から得られた値との関係を見ると図12に示すように直線関係にあり相関係数は0.96であった。この結果は、果実を葉腋にもつ葉と限定して用いることの妥当性、また標本採取が比較的ランダムに行われていることを示しており、腊葉標本によって日本列島全体の変異を推定できることの可能性を示している。

なお、数多くの標本を採集、保存して来られた諸先輩、閲覧を許可された各標本庫の諸先生方にふかく感謝の意

表2 日本列島における地域集団の変異

番号	調査地名	個体数	葉面積 (cm <sup>2</sup> )
1	北海道黒松内	5	44.1
2	〃 乙部	6	42.6
3	青森県鯉ヶ沢	3	35.4
4	〃 八甲田山	6	40.0
5	秋田県男鹿	8	33.4
6	岩手県雫石	1	43.2
7	新潟県佐渡	7	30.1
8	〃 村松	8	36.3
9	〃 土井	4	34.6
10	〃 河内川	10	24.2
11	福島県沼尻	3	33.8
12	富山県立山	3	33.9
13	群馬県三国峠	5	36.3
14	茨城県筑波山	4	16.8
15	長野県長尾山	2	18.9
16	岐阜県石徹白	2	30.9
17	〃 白山	5	31.4
18	鳥取県大山	7	33.5
19	島根県三瓶山	3	19.8
20	京都府芦生	4	28.0
21	東京都高尾山	9	18.4
22	兵庫県音水	2	20.0
23	〃 六甲山	3	16.8
24	山梨県富士山	17	16.8
25	神奈川県駒ヶ岳	4	13.9
26	山口県平家岳	15	23.1
27	大分県由布院	2	19.5
28	和歌山県大杉谷	2	15.1
29	鹿児島県霧島山	3	13.1
30	〃 高隈山	4	14.7

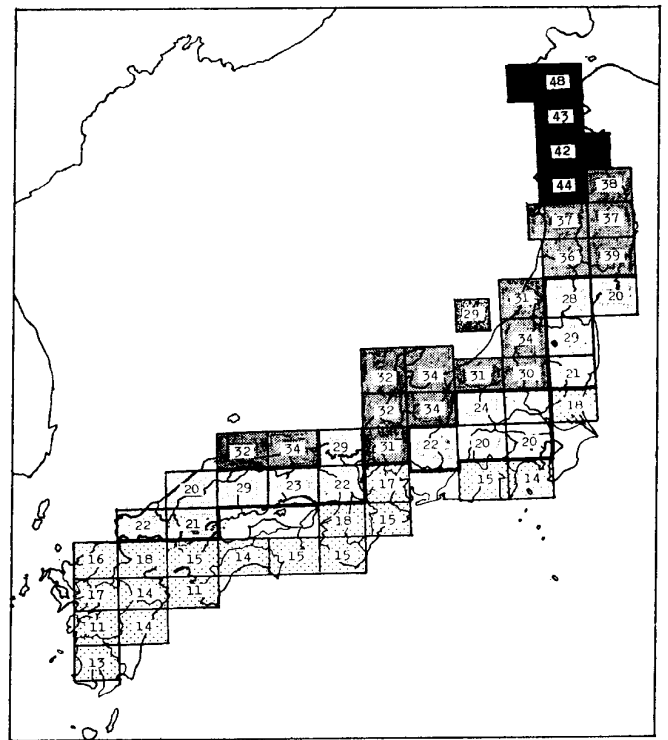


図11 日本列島における葉面積の変異

地域集団の調査値と果実をつけた腊葉標本から得られた値とを1/20万の図幅中で平均した葉面積 (cm<sup>2</sup>) の値が示されている。

西南日本より東北日本への cline が明かに認められる。図幅中<宇都宮>は未調査区である。

を表したいと存じます。

### 調査結果の検討及び考察

個体内変異, 地域集団内変異を内包した葉面積の地理的変異は図11に示された通りであり, 西南日本より東北日本への cline が明瞭に認められる。

地域集団の解析の際に明かにされたように葉面積は環境立地によく対応して非常に大きな変異を示している。しかしここで認められる日本列島にまたがる変異は局所的なレベルの環境に対応するとは考えられず, さらに広い地域に存在する環境傾度に対応するものと考えられる。認められた変異は南北の傾斜をもつ変異と背稜山脈をはさんだ東西の変異が複合された cline と考えられそうである。

まず南から北への環境傾度を持ち, 植物に影響を与える要素としては温度があげられる。Blackman (1956) は, ヒマワリ *Helianthus annuus* やサンショウモ *Salvinia*

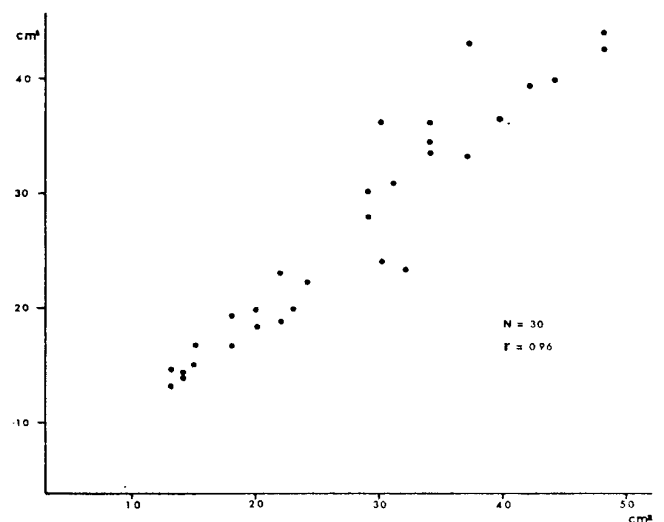


図12 地域集団と腊葉標本葉面積との関係

果実柄をもつ葉に限り測定された腊葉標本からの値と現地調査で得られた値は高い相関を示す。縦軸には地域集団の葉面積, 横軸には腊葉標本から得られた値を1/20万の図幅中で平均した値を示す。

natans が他の条件を一定にしたとき, 単葉面積は温度に反比例し, 葉数が正比例することを報告している。また Dorland(1947) はサガリトウガラシ *Capsicum annuum* var. longum で, Camns (1952) はタバコ *Nicotiana tabacum* のいくつかの品種で同様の結果を得ている。一



方、哺乳類においては、Bergmann (1847) の法則があり、Alpatov (1929) はミツバチ *Apis mellife*, Misra & Reeve (1964), Stalker & Carson (1947, 1948, 1949) は *Drosophila subobscura* において、地域集団と温度との間には負の相関があることを認めている。

堀川 (1972), 渡辺 (1938), 田中 (1887), 吉良 (1949) の垂直分布資料から推定するとブナの生育範囲は平均気温で  $3.5^{\circ}\text{C} \sim 12.0^{\circ}\text{C}$  の間にある。ところが実際には南日本では高海拔の山塊がないために下限付近にのみ分布しており、逆に北日本では、下限が、太平洋側では仙台付近で、日本海側では鳥海山付近で海面下に没してしまっている。すなわち南より北への温度の傾きが存在していることがわかる。

実際に求められた生育地の平均気温は、まず、田中 (1887) 渡辺 (1938), 堀川 (1972), および各地域の植物誌等の資料を参考にし、標本が実際に採集されたと考えられる地点の標高を (各1/20万の図幅内で) 平均し、日本気候図 (気象庁編 1970) から得た年平均気温の海面補正值に0.55の気温低減率によって採集地の年平均気温を推定した。各図幅内の最高値は<和歌山>の  $11.6^{\circ}\text{C}$ , 最低値は<八戸>の  $5.6^{\circ}\text{C}$  であった。ここで得られた値を見ると、北緯  $38^{\circ}$  線付近までは、ほぼ  $10^{\circ}\text{C} \sim 11^{\circ}\text{C}$  の間で変動しているが、以北になると緯度が増すごとに平均気温は降下してくる。葉面積との関係は図13に示すように負の相関が認められる。

南から北への変異に加えて表日本から裏日への変異が一方で顕著である。両地域における環境の差を作り出しているのは降水量の季節的変動である。特に植物地理的な立場からは冬期の降雪の違いが重要な要素であるとする報告が多くなされている (前田 1951, 正宗 1952, 鈴木時夫 1952, 四手井 1956, 鈴木貞雄 1959, 薄井 1958, 高橋 1960, 岩月 1960)。

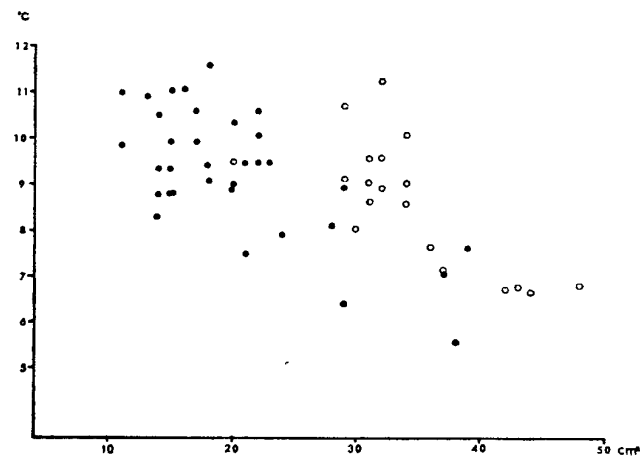


図13 平均気温と葉面積の関係

生育地の標高から算出した年平均気温と葉面積との間には負の相関がみられる。表日本側は●, 裏日本側は○で示してあるが、裏日本側の集団は回帰直線より上部に集中する傾向が認められる。

鈴木英夫 (1962) は、年間を通して、毎日の降水分布図を作り、裏日本地域, 亜裏日本地域, 表日本地域の3型を降水頻度により区別しているが量的基準は示されていない。また鈴木時夫他 (1972) は、日本列島の腹背性が温雨図の型によって対立的に表現される点を指摘し、1月と8月とを結ぶ直線がX軸と交叉する角度を右まわりにはかり、この角度を日本海指数と呼んだ。この指数を西日本地域において適用し、表日本側のブナ-スズタケ群集と裏日本側のブナ-チシマザサ群集は  $90^{\circ}$  の線で分割されることを示した。

日本気候図 (気象庁編 1972) から日本全土の日本海指数を算出するにあたり、北陸地方を中心とした1月の降水量, 及び四国, 紀伊半島部の8月の降水量が極端に多く、生物に与える影響を考慮し、剰余降水量にと考え、それぞれ200mmと300mmの上限を設けた。これによると表と裏の腹背性は明瞭に示されており (図14), ミヤコザサ線 (鈴木貞雄 1959) はほぼ  $90^{\circ}$  線に一致し、佐々木 (1965) のブナ林の群集分類ともよく一致する。また上記の鈴木英夫が示した亜裏日本地域もよく数値に置きかえられているが一部四国山地と紀伊山地々域は1月の降水日数が10~15日もあり亜裏日本地域気候を示すが、降水量が少ないために十分に表現されなかった。

日本海指数と葉面積との関係は図15の通りであるが、岩手, 秋田以北の集団は直線上から全く離れてしまい、

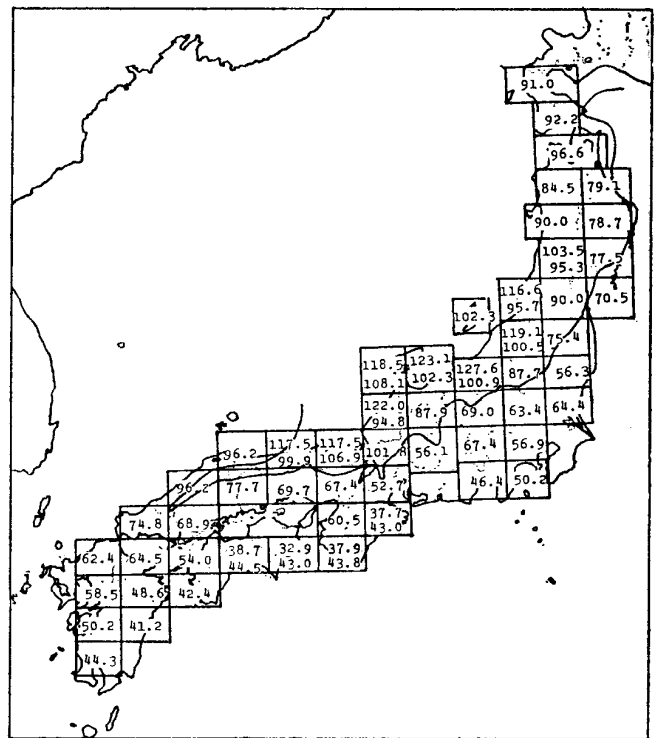


図14 ブナ分布域における日本海指数

日本海指数 (鈴木時夫1972) を日本列島に適用することによりすべての地域が数値によって表現できる。図幅内の一部は降水量に上限をつけたときの数値である。実線は、ミヤコザサ線 (鈴木貞雄1959) に一部追加したものであるが  $90^{\circ}$  線とよく一致している。

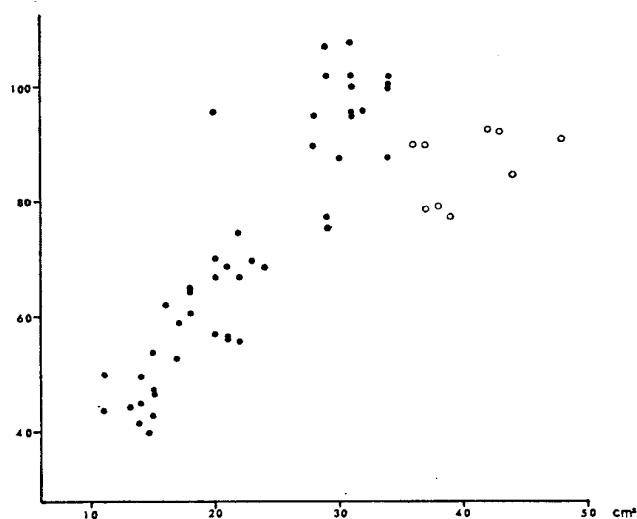


図15 日本海指数と葉面積の関係

○で示した北緯 38° 以上の集団は直線上から少し離れているが●で示した以南の集団では日本海指数と高い相関がみられる。

縦軸は一部改変された日本海指数 (度), 横軸は葉面積 (cm<sup>2</sup>) を示す。

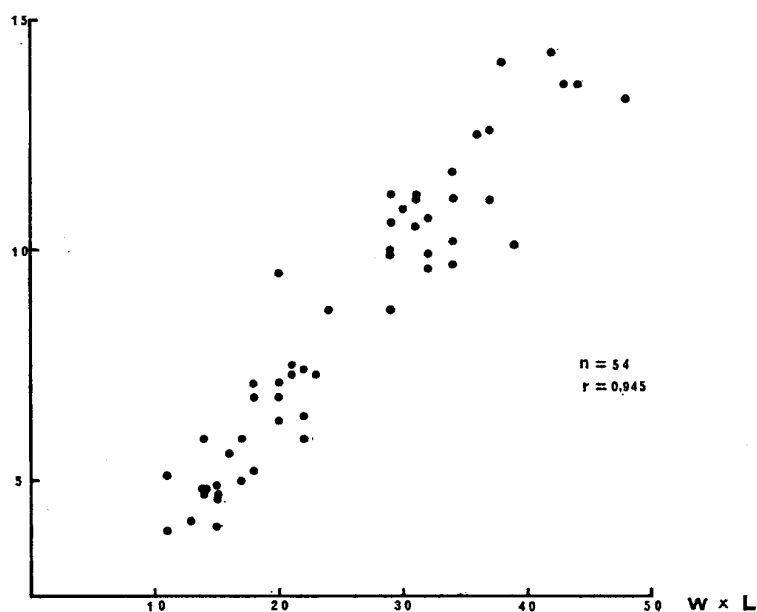


図16 環境傾度指数と葉面積との関係

改変され日本海指数と生育地の年平均気温によって作られた日本列島の環境傾度を示す指数 (縦軸) と葉面積 (横軸) の間には非常に高い相関が得られ, 密接な関係が存在することを示唆している。

他の強い要因が働いていることがわかる。しかし 38° 線以南の地域では高い正の相関が認められる。

ここで前述した負の相関が認められた生育地の年平均気温を分母に置き, 改変された日本海指数を分子に置くことにより, 気候を主体にした日本列島における一つの環境傾度指数ができる。各図幅ごとに算出された指数値と葉面積の関係は図16に示すように, ほぼ一直線上のり相関係数は0.95であった。この r 値は腊葉標本によ

て得られた不十分な値のバラツキを考慮すると非常に高いものといえる。

今ここで用いられた指数は日本列島における生育地の環境条件に, 乾湿の季節変動と年平均気温の二つの要素を組入れたものであるが, 実際にブナの生活環とどのような適応関係が存在するのであろうか。黒崎他 (1972), 黒崎 (1974) らは土壌水分の季節変化を問題としたが十分な結論は得られていない。

野本 (1964) は日本各地のブナ林で, 気温, 照度, 日長等に差があるとしながらも, 純生産量には差がないと推定しているが, Mooney & Billings (1961) がマルバギンギシ *Oxyria digyna* の自然集団には外部形態とともに温度に対する光合成速度, 呼吸速度に cline があることを認めた報告からすると, ブナにも同様の生理的 cline が期待できる。一方, 丸山 (1971) は地域集団内での単葉の光合成速度には生育高度による差はないと述べている。また野本 (1964) は leaf area index に地域差がないことも認めているが, 単葉の葉面積に著しい cline があるところからすると, 葉数が逆比例の関係にあることになる。つまり西南日本では面積の小さい葉を多数つける集団があり, 東北日本では大葉を少数つける集団が存在することになる。これらの情報は葉面積の cline の適応的意味を解析する上に物質経済的側面が無視できないことを示している。

ブナで認められた cline と同じ傾向を示す種は数多く観察されるが, マイツルソウ (河野他 1968), ツクバネソウ (原 1969), ハナイカダ (山中 1970), トリガタハンショウヅル (戸部 1975), フタバアオイ (遠藤他 1976) 等が発表されている。これらの種に共通して言えることは, 西南日本に南下するにしたがって地域集団が小さくなり, 変異も不連続になってくることである。

河野他 (1968) は第 4 紀とそれに続く後氷期における migration の結果としている。さらに堀田 (1974) は, 広範な分類群にみられる現象であることから, 気候的な環境条件によって成立した変異型であることを示唆しながら, それぞれの種固有の生殖隔離による変異の固定が複雑さを増大しているとしている。

では, ブナにおいてより連続性が保たれているのは何故であろうか。ブナは温帯林に普遍的に生育する優占種であるために地域的な隔離を受ける機会が他の microhabitat にのみ適応できるような林床植物と比較して圧倒的に少なく, 過去のいくたびかの気候変動に伴う北上と南下による影響を種内 level の変異として内包するにとどめることができた。この変動の間には第三紀起原の多くの種は絶滅, 分化し, ある種群は冬期の乾燥に適応できず, 日本海側に適応し, ある種群は表と裏に固

有の形態をもった種に分化し、またある種群はさらに小さな集団へと分化したと考えられないだろうか。第4紀の大半を通して支配的であったとされる裏日本型気候と表日本型気候(鈴木 1962)の影響さらに南北の大きな気温の差異の影響を受けたのは、主に現在の暖帯林上部から亜高山帯中部に生育する種群であった。その中でも中心となった温帯林の優占種であるブナは、より強い影響を受け、前述したような密接な適応変異を種の中に成立させ、現在に至るまでそれを維持してきたと考えられる。

今後はさまざまな分類群で変異の比較分析を行う一方、種的生活環を生態的、生理的手法を用いて分析し、それを取りまく外部環境と種固有の遺伝的性質との間に存在する適応関係を見出し、気候型という漠然とした環境圧と変異の必然性を追究していくべきであろう。

## 文 献

- Alpatov, W. W. 1929. *Quart. Rev. Biol.* **4**: 99  
 Bergmann, C. 1848. *New Phytol.* **47**: 153  
 Blackman, G. E. 1956. *The growth of leaves* p. 144  
 Milthorpe, F. L. (Ed.) London  
 Blume, C. L. 1850. *Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat.* **1**: 309  
 Camus, G. C. & Went, F. W. 1952. *Amer. J. Bot.* **39**: 521  
 Dorland, R. E. & Went, F. W. 1947. *Amer. J. Bot.* **34**: 393  
 遠藤他. 1976. *植研* **51**: 209  
 Hansen, H. C. 1959. *Physiol. Plant.* **12**: 545  
 堀田 満. 1974. 植物の分布と分化, 植物の進化生物学 第Ⅲ巻, 282-288. 三省堂, 東京  
 堀川好夫. 1972. 日本植物分布図譜 1巻 37  
 Gakken Co. Ltd. Tokyo  
 Iwatsuki, Z. 1960. *J. Hattori Bot. Lab.* **22**: 15  
 Jakson, L. W. 1967. *Ecology* **48**: 498  
 川又泰子他. 1972. 新潟大学農学部紀要 **6**: 11  
 Kawano, et al. 1968. *Bot. Mag. Tokyo* **81**: 473

- 吉良龍夫. 1949. 林業解説シリーズ Vol. 17: 42 日本林業技術協会, 東京  
 黒崎史平・福岡誠行. 1972. 頌栄短期大学紀要 **4**: 15  
 黒崎史平. 1974. *植物分類地理* **26**: 89  
 前田禎三. 1951. *演習林(東京大学)* **8**: 21  
 Maruyama, K. 1971. *Mem. Fac. Agr. Niigata Univ.* **9**: 85  
 正宗巖敬. 1952. *植物生態学報* **2**: 129  
 Miquel, F. A. G. 1867. *Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat.* **III**: 194.  
 Misra, R.K. & Reeve, E.C.R. 1964. *Genetical Research* **5**: 32  
 Mooney, H. A. & Billings, W. D. 1961. *Ecol. Monograph* **31**: 1  
 中井猛之進. 1928. *植雑* **42**: 17  
 Nomoto N. 1964. *Jap. J. Bot.* **18**: 385  
 大政正隆. 1951. *林野土壤調査報告* **1**: 1  
 佐々木好行. 1970. *Vegetatio* **20**: 214  
 Stalker, H. D. & Carson, H. L. 1947. *Evolution* **1**: 237  
 Stalker, H. D. & Carson, H. L. 1948. *Evolution* **2**: 295  
 Stalker, H. D. & Carson, H. L. 1949. *Evolution* **3**: 330  
 四手井綱英. 1956. *日林誌* **38**: 356  
 Suzuki, H. 1962. *Jap. J. of Geology and Geography* **33**: 221  
 鈴木貞雄. 1959. 広島大学生物学会誌 **10**: 26  
 鈴木時夫. 1952. 東亜の森林植生 古今書院  
 ——他. 1972. 日本生態学会誌 **20**: 252  
 田中 壤. 1887. 校正日本森林帯調査報告  
 高橋啓二. 1960. *森林立地* **2**: 19  
 戸部 博. 1975. *植研* **50**: 272  
 遠山富太郎. 1960. 島根農科大学研究報告 **8**: 141  
 薄井 宏. 1958. *日林誌* **40**: 331  
 渡辺光太郎他. 1960. 京都大学演習林研究報告 **36**: 76  
 渡辺福寿. 1938. ぶな林の研究 東京  
 Wylie, R. B. 1951. *Amer. J. Bot.* **38**: 355  
 山崎 敬. 1959. *自然科学と博物館* **21**: 1  
 山中二男. 1970. *植研* **45**: 309

## 〔討 論〕

司 会 : 林 一 彦 (富山大学, 現在は大阪学院大)

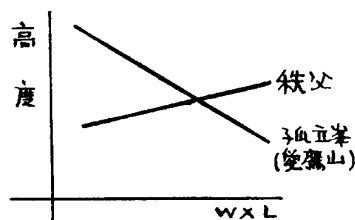
林: 今の萩原さんの話題提供は、ブナの葉に西南日本から東北日本、北海道にかけての葉面積の増大がみられ、これは気候、土壌タイプ、光、などによる連続的な変異であって、環境適応の産物であろう。というお話であったかと思えます。これらの点について討論していただきたいと思えます。

葉面積については、24日夜の河野さんを囲んで、マイズルソウの仕事を書く会合の場でも問題になり、葉面積の大きいもの、あるいは葉面積の小さいものにおける

変異の幅の大小というものを、どのように考えるかということに関して、討論が集中したわけだが、そのことも考えあわせて、発言していただけたらよいのではないかと思います。

紺野: 一つの山で上から下までというような場合の変異はどのようになるのだろうか。

萩原: 図のように愛鷹山とか、米山など孤立峰では、高くなるに従って葉が小さくなるという現象がみられる。しかしこれはたんに海拔高度の増大にともなう気候の低



下による差を表わしているか、というところはいかないのではないかと思う。地形、土壌型、風衝度等の環境傾度による葉面積のふれ幅というのが非常に

大きいので、まあ、孤立峰の場合はこういった傾向がでてくるわけですが。秩父山塊のような大山塊などの場合は、逆の傾向になってくる。この場合でも、土壌タイプ別に比較しなければ、この傾向はでなかった。しかしこの傾向は秩父だけにみられたもので、苗場山、霧積山、天城山では孤立峰ではないが比較的単純な山塊であるためか、秩父のような傾向はみられなかった。

**鈴木：**データをとる場合、一番大きい葉をとったといわれたが、その大きい葉というのは一枚だけが特に大きいのか、それとも、だいたい平均くらいの大きさで、そのうちの一番大きなものという意味なのか。

**萩原：**



図の×印の葉の中からとった。一枚だけ極端に大きいということはない。

**阪本：**花の形質であるとか、果実、種子などについてはクライナルな変異はみとめられなかったのか。

**萩原：**仕事をはじめの最初にいろいろな形質をみた。腊葉標本でみたかぎり穀斗や種子はまったく差がないと判断したが、天城～米山の種子を採取し生育実験を行なった間接的データからはラインがありそうだ。この結果はまだまとまっていない。花はみていない。葉形の形状比(L/W)もやったがこれは予期に反して差はなかった。

**黒崎：**葉形に差がないといっても厚くなるとか、もっと他の形質の変化はなかったのか。

**萩原：**葉面積あたりの乾重をとってみた所、差がなかった。したがって厚さも差がないのだろうと判断した。しかし大葉化によって厚くならないのも一つの変化かも知れない。

**森田：**陰葉やシュートに出るような大きな葉と、裏日本型の大きな葉の間に、細胞の大きさや柵状組織などのアナトミカルなちがいはなかったのか。

**萩原：**表日本のブナで、一本の樹の葉の裏の表皮細胞の大きさをみた所、上の方の葉(陽葉)を100とすると、下の方の陰葉では160ぐらいである。地理的変異に関してだが、側脈数に差がない所から、細胞数が一定、つまり個々の細胞の大きさに差があるのではないかと予測した。しかし少数の頂端部葉で見ただけであるが、細胞の大きさや気孔の密度には差が認められなかった。

**寺尾：**私の場合も同じようなことをやってみた。私の場

合はスミレ属でしかも異なった二種での比較だが表日本と裏日本で細胞の大きさや、葉面積あたりの重量などの差はなかった。

**八田：**1個体から何枚ぐらいサンプリングしているのか。

**萩原：**あらかじめ個体内、集団内のばらつきを測定しないと必要な標本数は決定できない。表日本の葉の小さい所では20本のシュート、つまり20枚もとればよいが、裏日本たとえば苗場あたりだと50本(50枚)くらい取らないと、どうしてもばらつきが大きくなる。

**Q：**一本の木の全葉面積は。

**萩原：**落葉法によると、樹高28m、クローネ面積113㎡の木で787㎡になり、LAIは7.0になった。このLAIの値は全国ほぼ等しいとの野本の報告がある。葉形によらず、一定の値をとっているようである。

**八田：**葉が波をうつかうたないか、あるいはテリがあるかどうかといったことについてお聞きしたい。

**萩原：**波をうつかうたないか、ということだが、個体によってかなりちがう。風衝地のものや、衰弱した木のものは比較的よく波うつ。地理的な変異のようなものはないと思う。テリがあるかないかということも、それほど差があるとは思われなかった。土壌による差について付け加えておくと、たとえば岩の上などは土壌タイプからいうとBAという一番乾燥したものになるわけで、そういう所では葉が小さくなっている場合が多い。

**黒崎：**土壌の湿った所では大きくなるということはないのか。

**萩原：**その辺のことになるとよくわからない。たとえば、極小地域でみると、先程述べたようなことがある。しかし地理的な変異とどの程度結びついているかということになるとわからない。またたとえば九州でちいさくなるといっても、九州ではほとんど風衝地にあるのではないかと、といわれればたしかにそうでその辺はまだこれからの問題だ。

**増沢：**たしかにデータをみていると北に行くほど大きくなっている。そして萩原さんの主張だと、それが温度と降水量の配分との関係と一致している。というわけですが、たしか化石などでは、北海道からもでてきていると思ったのだが。

**萩原：**化石の方はいろいろ種類があり、第3紀の終り頃からでてくる。いつごろのものになるのかちょっとわからないが、たとえば塩原あたりのものだと現在の塩原あたりのものとだいたい同じような大きさである。三浦層群の中新世からの化石も現在の南関東のものによく似ている。北海道からは十勝や日高から花粉化石は報告されていたと思います。第4紀にはほとんどなくて、後氷期になって渡島半島に再び出現していたと思います。

**増沢：**それと、北海道の黒松内で分布がきっぱりと切れ

ているわけだが、ふつう分布の境界付近というと、いろいろの型、たとえば矮性化したものなどが現われてだんだんなくなっていく場合が多いのではないかと思うのだが、ブナの場合は葉がずっときれいに大きくなっていきながらすっぱりと切れる形でなくなっていることを、どう考えておられるのか。もう一つは、温度が寒冷になれば葉が大きくなるというふうに、温度との対応をいわれたのだが、なぜそうなるかを具体的に話していただきたい。

**萩原：**まず分布の問題だが、温量指数でいうと、もっと北まで分布していてもよいわけだが、実際にはこの黒松内で切れている。釧路に果実をつけるまでになったブナがあるが、これは植林である。この説明として、海進と海退という氷河期の中で、ここが海であったので一つの分布の切れ目になりやすかった、という説明が一つ可能かと思われるが、もう一つは周水河地形の分布が、この辺まで知られているので、そうしたものと関係で後氷期になって北進してきたブナの分布が広がらなかったのではないかと考えられる。温度との関係ですが、たんに物理的な現象ではなく可塑性と遺伝子が複雑にからみあってできあがった結果だと思います。重要な点であり、実験可能な材料でさらに追究したい。

**堀田：**まず、日本海指数と平均気温とを合わせた値と、葉面積の相関が非常に高い。これは何か特別の意味があるのだろう。もう一つは北の方の分布の限界の問題だが、低温の影響や氷河時代の影響ということで説明しようとするのはたぶん無理だろう。たとえば、同じブナでも、ヨーロッパのものは氷河がとけてから分布を拡げていったわけで、その時の速度を考えてみると、ウルム氷期が終ってからずっと止まっていたという理解は想像できないことになる。もっと分布を拡げる能力はもっているのだと思う。あとの紺野さんの話の中でも出てくるのかも知れないが、酒井（昭）さん等の仕事の中で、いろんな

樹木の耐凍性がのっている表があるが、この中のブナをみると、 $-25\sim-27^{\circ}\text{C}$ という値になっている。しかし、たぶん黒松内より北まで分布している樹種というのは、大部分、耐凍度が $-30$ 度までいっているものだ。このあたりの差がきいているのではないかという気がする。

一番ききたかったのは、日本海指数と葉の広さだけ、あるいは、平均気温と葉の広さだけの相関というふうにとると、どのようになってくるかということだ。

**萩原：**相関関係がなりたたない。ばらばらというほどでもないのだが、特に北陸地方のものがずれて直線回帰に乗らない。また、日本海指数というのはクライモグラフの1月の点と8月の点を結んだ直線の横軸（雨量）に対する角度をそのまま使ってあるわけだから、これが植物の生育にとってどのようにきいているかを説明するのはちょっと無理だと思う。ですから一応このような相関があったということで、なにかありそうだとということだけ指摘しておく。日本海指数の中味というものをもうすこし分解して、実際に植物の生育にどのようにきいているのかということ进行分析していけばすこしはわかってくるかもしれないと思っている。

**鈴木：**茨城でみると、筑波山の葉はあきらかに、小さい。それから今度は、茨城と福島の間の花園あたりにいくと、裏日本ほど大きくはないが、かなり大きくなっているのをみている。また八田さんがおられる箱根あたりでも筑波と同じような小さい型である。だから、同じ表側でも、箱根から筑波くらいまで小型のものがあって、茨城、福島の県境くらいまでいくとずっと大きくなってきているというあたり、もうすこし、こまかくやっていただけたら、もっとすっきりするのではないかという気がするのだが。

**萩原：**落葉法を用いれば、ある程度植物がわかる人になら依頼も可能ですし、資料の不足している地方をおぎないたい。