

トドマツの風害抵抗性に関わる諸要因と地域間差異の検討

石塚 航*・阿部友幸*・蝦名益仁*・早坂一文*
成田あゆ*・今 博計*・長坂 有*・鳥田宏行*

Responsible factors and inter-provenance difference of *Abies sachalinensis* in wind-tolerance

Wataru ISHIZUKA*, Tomoyuki ABE*, Masuto EBINA*, Kazufumi HAYASAKA*, Ayu NARITA*,
Hirokazu KON*, Yu NAGASAKA*, and Hiroyuki TORITA*

要旨

トドマツの風倒被害率に由来地域の違いに起因する差異があったことを指摘した既報を受け、本研究ではトドマツ次代検定林での立木引き倒しの実証試験を実施して、風害抵抗性に関わる根張り抵抗モーメント (R)、ならびにRに関わる諸要因と地域間差異を検討した。Rはバイオマスや幹体積、胸高直径といった樹体サイズと高い相関関係にあった。由来地域のみではRをよく説明しなかったが、最適モデルを探索すると、胸高直径や形状比とともに由来地域がモデルの構成要素に含まれ、地域間差異の存在が本試験でも示唆された。さらなる検証は必要であるが、本試験では近隣地域由来がややRに秀でていることが示された。

キーワード：トドマツ、引き倒し試験、地域間差異、次代検定林、材質

はじめに

我が国はその自然条件から、気象災害が多い特徴がある(内閣府 2019)。国土のおよそ3分の2を占める森林において主たる気象災害として挙げられるのは台風やその他強風による森林風倒被害(以下、風害)で、森林の気象災害全体の3分の1を占めている(林野庁 2018)。さらに、人工林の多くが成熟期を迎え、資源蓄積量が大きくなっていることから、気象災害が森林に与えるインパクトも増大する傾向にあるといえる。林業資源の健全性の維持と、豊かな森林環境の保残のためにも、気象災害に対して頑健な人工林へいかに誘導していくかが喫緊の課題である。それには、造林にどのような種苗を用いるべきか、また、植栽樹種・種苗のどのような特性を改良すべきか、という林木育種戦略の検討や、植栽後にどのような施業を行い、どのような樹形・生育状態に誘導すべきか、という育林技術の検討をともに進めることが重要だと考えられる。

北海道における主要な造林樹種であるとともに、北海道全

域における天然林の主要構成種となるのがモミ属の常緑針葉樹トドマツ (*Abies sachalinensis*) である。これまでの研究からは、本樹種はその諸形質において明瞭な地域間の遺伝的変異、もしくは標高間の遺伝的変異があり、生育地への適応性とも関連していることがよく知られている(畠山 1981; 倉橋・濱谷 1981; 岡田 1983; Ishizuka & Goto 2012; Ishizuka *et al.* 2015)。そのため、種苗の由来地域とは離れた遠方への植栽など、本来の生育環境とは大きく異なる環境下へ植栽された場合には、一般的に植栽成績が悪くなる(黒丸 1989; 廣澤ら 2000; 石塚 2016)。そこで、林木育種事業では、このような本樹種の遺伝的特性を勘案した需給地域区分を設けるとともに、地域内で優良な系統(精英樹)の選抜と実際の造林のための種苗配布が実施されている(中田ら 2018)。なお、ここで述べる「由来地域」とは種子の産地を指し、とくに天然林産の場合には「自生地域」と同義である。本論文を含め、トドマツは必ずしも天然林産ではない種子が用いられていることを踏まえ、本論文では広義の「由来地域」を用語として使用することとする。

* 北海道立総合研究機構林業試験場 Forestry Research Institute, Hokkaido Research Organization, Bibai, Hokkaido 079-0198
[北海道林業試験場研究報告 第57号 令和2年3月, Bulletin of the Hokkaido Forestry Research Institute, No. 57, March, 2020]

2016年、北海道に複数の台風が襲来し、広域で風害が発生した。被害を受けた森林の中にトドマツの次代検定林（さまざまな系統を用いて遺伝的特性を調べる試験地）の1つが含まれていた。そこで被害実態を調べたところ、植栽木の由来地域によって風害の程度が異なり、試験地（函館市）から近隣の2産地（南・西産地）と最も遠方の産地（東端産地）に由来する個体の被害率が低かったことがわかった（石塚ら2019）。その理由として、石塚ら（2019）は2つの可能性を提示した。1つ目は、これまでに知られている地域適応が反映された結果であるという仮説である。植栽地への適応性には地域間の遺伝的変異があり、よく適応した地域・系統の個体ほど成長性に優れることから、その結果、健全性・頑健性も高く維持できて風害抵抗性が高くなっていったというものである。2つ目は、局所適応によって風害抵抗性そのものに遺伝的変異があったという仮説である。強風の発生頻度には地域間で違いがあり、被害率が低かった地域は強風発生頻度が高かったため、局所適応のメカニズムによっても被害の多寡を説明できるという仮説である。

本研究では、実証試験での上述の仮説の検証を試みることにした。トドマツの風害抵抗性に関わるパラメータの1つ、根返り抵抗モーメント（R）に着目し、この値がどのような要因と関連するか、またどのような地域間差異が認められるか検討した。実際の風害抵抗性には、Rのほかにも、風などの外力を受ける際の作用面積、形状や樹木固有の抵抗係数や、幹折れ抵抗力などの他のパラメータも関わっていると考えられる。そのため、風害抵抗性は複合的に評価される形質であることに留意しなければならないが、本研究では、風害抵抗性を決める主要な因子として、Rが指標になると考えた。そこで、設定から長期が経過した次代検定林を用いて立木引き倒し試験を実施し、由来地域が異なる材料を用いてRを実測することとした。

これまでの研究より、Rには樹体サイズや樹形が関与していることが知られている（Achim *et al.* 2005；鳥田ら 2010；渋谷ら 2011；Urata *et al.* 2012）。物理モデル式は省略するが、たとえば、樹木自身の樹冠の重量（枝葉バイオマス）が大きいほどRも大きくなり、樹木の経年成長に伴ってRは増加していく傾向がある。また、幹や樹冠の重心が低い場合でも樹体が安定することから、直径の成長は根返り抵抗性に正に、樹高の成長は根返り抵抗性に負にはたらき、樹木形状もRに関与する。そこで、Rに関連しうる形質として、樹体サイズや樹形の諸形質について測定した。

また、Rは根系による支持力とも密接に関わる。根系情報は測定が容易ではないことから直接収集できないが、根から樹幹を一つの支持体と想定すれば、支持体の強度・剛性は樹幹の材質によって推し量ることができよう。材質を表す形質の中でも、ヤング係数は材の強度・剛性と関連し、「針葉樹の構造用材の日本農林規格（JAS）」において、強度性能に関す

る等級付けをする際の指標として用いられている。しかも、ヤング係数の向上はトドマツにおける育種目標となりうることが指摘されており、家系間において遺伝的変異があると報告されている（飯塚 2002）。ただし、測定対象・測定手法は一律ではなく、幹曲がりヤング係数や丸太ヤング係数の直接測定や（小泉 2019）、ヤング係数や材強度と比例する形質の間接測定（井城ら 2006）が挙げられる。そこで本研究では、上述したサイズ・樹形関連形質と同様に、Rへ関連する候補形質として材強度を含めた材質諸形質も測定するとともに、それら材質形質間の関連性を評価するとともに、Rとの関連性についても調べることにした。

その他、立木レベルでRを評価する際には、林分内でも不均一な立地条件についても把握する必要があるだろう。たとえば、土壌の含水率が低くて締め固められたような立地条件の場合には、他の土壌よりも根返りの抵抗が増加し、Rにも影響するかもしれない。本研究ではこれを踏まえて、立木の諸形質を測定すると同時に、立木単位で立地条件についても測定した。

以上で述べたように、本研究において、風害抵抗性の指標としたRの立木引き倒し試験による実測と諸要因の測定を行った後に、Rとの関連性や地域間差異の有無の評価を行った。具体的に、本研究では以下の問いを設定した；①Rを説明するモデルはどのような要因で構成されるか？②Rやその構成要因にどのような地域間差異が推測されるか？③本結果から、風害抵抗性の地域間差異を説明する仮説は検証できるか？

材料と方法

1 試験地と材料

調査地は、全道の各地域より自然交配によって得られた苗が植栽されたトドマツ次代検定林A33とした。本次代検定林は1980年に全道各地ののべ9ヶ所に設定された大規模試験地（A30～A38；廣澤ら 2000）のうちの1つである。2016年の風害によって被害が発生した函館市のトドマツ次代検定林A30もこのうちの1つであった。A30とA33は、ほぼ同一セットの苗が植栽されているため、調査地は石塚ら（2019）において報告された仮説の実証試験に適している。A33は美唄市にあり、林業試の実験林に3反復を設定して植栽されている（北緯43.2803度、東経141.8785度、標高約200m）。ここには、トドマツ第一世代精英樹のほか、精英樹を選抜した林分や近隣林分由来する次代苗（すべて自然交配由来）が系統別で植栽されている。2019年の調査時には40年生林であったが、その後2回の定量間伐が実施された。なお、A33は離れた3林分を用いて3反復設定されているが、本調査はこのうち2反復目で実施した。調査した林分は南向きで、傾斜はなだらかで均一である。ここでは32年生時に材質試験のために植栽個体の一部の伐採がなされたほか、2018年の強風で一部風害が発生して

おり、林分の生立木密度は600~700本/ha程度であった。立地条件、立木引き倒し試験のための重機のアクセス、周囲の支障木の少なさ等を考慮して、試験の実施に最も適した林分であった。

ここから、植栽木の由来地域（母樹の系統）、個体の健全性と胸高直径を基準とした個体サイズ、立地条件、周囲木の状況、立木引き倒し試験の実行しやすさ等を総合的に判断しながら22個体を選定し、樹幹にラベル（931~952）を付与した。22個体の由来地域と母樹の情報については表-1の通りで、4つの由来地域に区分される。これらは、台風被害に地域間差異があることを報告した石塚ら（2019）による区分に沿っ

ている。また、現在のトドマツの需給区域（中田ら 2018）にも準じている。ただし、北域は需給区域においては「中部」の名称となっている。また、東南域については需給区域の「東部」を南北で2分割したうちの南側の地域を指す。

2 測定方法

選定した22個体について、立木引き倒し試験を実施するとともに、試験の前には、対象木の諸形質や立地条件の測定をした。測定したのは表-2のとおりで、根返り抵抗性に関連した1項目、樹体サイズ・樹形に関連した9項目、材質に関連した2項目、引き倒し試験実施時における立地条件に関

表-1 対象個体の由来情報

由来地域	n	母樹系統の内訳（カッコ内は検定林における配植番号）
西南域	6	岩見沢管理区 45 林班産-1（169）；1 個体 アポイ岳標高 250m 林分産-1（147）；5 個体
北域	5	名寄 10 号（59）；5 個体
東南域	6	池田管理区 112 林班産-1（127）；1 個体 池田管理区 112 林班産-2（128）；5 個体
根釧地域	5	厚岸管理区 37 林班産-1（104）；2 個体 別当賀 12 号（121）；3 個体

道有林管理区の名称は1970年代の採種当時における名称のままとしている。

表-2 測定した項目の一覧

大分類	中分類	供試数	項目	単位	項目説明
形質	抵抗力	22	R	kNm	根返り抵抗モーメント
			サイズ・	DBH	cm
	樹形	22	H	m	樹高
			CL	m/m	樹冠長率
			CA	m ²	樹冠面積
			H/D	m/cm	形状比
			ΔD	cm	D _{0.3m} - DBH（根張り指標）
			V	m ³	幹材積
	材質	22	W _t	kg	幹生重
			W _{all}	kg	個体全生重；バイオマス
P _d			mm	ピロディン陥入深（材密度指標）	
V _p			m/second	応力波伝播速度（材強度指標）	
材強度	7	E _s	GPa	幹曲がりヤング係数	
		E _{fr}	GPa	丸太ヤング係数	
	5	ρ	kg/m ³	材密度	
立地	土壌	22	NC ₅₀	回	貫入計 50cm 深までの所要貫入回数
	硬度				
	水分	22	GW	%	土壌含水率
	条件				

形質はすべて40年生トドマツを対象とした。2019年7、8月に全項目を測定した。

連した2項目を対象とした。また、このうち、サイズの小さい個体から大きい個体までを網羅するように選んだ7個体については、立木曲げ試験を実施して材強度に関連する1項目を測定した。さらに、このうち5個体では詳細な計測を行うこととし、材強度に関連する2項目を測定した。以下に、各項目の調査方法を記す。

立木引き倒し試験

2019年8月19日、20日に、対象としたトドマツ22本の立木引き倒し試験を実施した。引き倒し試験に先だって、引き倒す導線上の生立木を支障木として伐倒するとともに、倒木の除去を済ませている。試験ではまず、重機を用いて、ワイヤーを取りつけた対象個体に徐々に荷重をかけて引き倒し、その際の引倒し荷重を計測した。同時に、引倒し荷重が加わる作用点の高さと、そのときの立木の傾斜角度、および、斜面とワイヤーの傾斜角度についても計測し、これらから回転モーメントを求めた。引き倒し後には枝葉重と幹重 (W_k) を計測し、バイオマスとしてそれらを合算した個体全生重 (W_{all}) を算出した。枝葉と幹の生重を用いて、それぞれの回転モーメントについても求めるとともに、すべての回転モーメントの作用を考慮し、立木の根元に加わる回転モーメントを算出し、これを根返り抵抗モーメント (R) とした。

サイズ・樹形関連形質

2019年7月3日、8月7日、19日、20日に、40年生時の植栽木について、胸高直径 (DBH: 地上高1.3m位置における幹直径) と地上高0.3m位置における幹直径 ($D_{0.3m}$) を測定した。これらの差分 (ΔD) を算出し、根張りの程度を表す指標とした。樹冠下の4方向より、それぞれの方向における樹冠水平長 (幹からの長さ) を測定し、4点が頂点となるように描いた楕円の面積を算出し、これを樹冠面積 (CA) とした。対象木を引き倒した (後述) 後に、巻き尺を用いて樹高 (H) と枝下高を実測した。樹高と枝下高の差分より樹冠長を求め、樹高に対する割合として樹冠長率 (CL) を求めた。また、樹高と胸高直径の比より、形状比 (H/D) を求めた。さらに、細田ら (2010) が報告する、トドマツの胸高直径階別の材積推定式を用いて、樹高と胸高直径から幹体積 (V) を算出した。

材質関連形質

2019年8月7日と13日に、立木状態で非破壊的な材質関連形質を測定した。まず、木材試験器のピロディン Forest 6J (富士テック社) を用いて、辺材部の密度と関連する指標であるピロディン陥入深 (P_d) を測定した。木材の材密度は外部から加えた応力に対する応答の違いで評価できることから (Wang *et al.* 1999; 山下ら 2007)、この試験器により、ピン ($\Phi 2.6\text{mm}$) を一定のエネルギーで幹に対して水平に打ち込むことで、ピンが深く陥入するほど材密度が低い (材が柔らかい) というように、材密度の指標を得ることができる。各個体につき、地上高約1mの高さで4方向からの陥入深を記録し、その平均値を P_d として以降の解析に用いた。

続いて、材強度の指標となる、繊維方向における応力波伝播速度 (V_p) を調べた。Fakopp (エフティーエス社) を用いて、樹幹の地上高80cmと180cmに取り付けたセンサーの一方を打撃し、辺材部を経由した応力波がもう一方のセンサーへ到達するのに所要した時間を計測した。これを樹幹の4方向で繰り返し、平均値を速度へ変換して V_p とした。この値の2乗値は、以下のように動的ヤング率と比例関係にあることが知られる (名波ら 1992; 小泉 2019) :

$$V_p^2 = E_v / \rho_{sw}$$

ここで、 E_v は動的ヤング率を、 ρ_{sw} は応力波伝播経路である辺材部の密度を示す。一方、 V_p も動的ヤング率と相関関係にあり、実用上は V_p を形質値として用いることができる (井城ら 2006)。本研究では V_p を以降の解析に用いた。

立木曲げ試験

2019年8月7日、16日、19日に、日置ら (2018) にて報告される方法に則った立木曲げ試験を実施した。この立木曲げ試験では、樹幹に対して垂直に取り付けた加重棒 (長さ120cm) の先端に試験者の体重によって荷重をかけて、樹幹をわずかに湾曲させたときの、樹幹の曲げ変位を測定する。曲げ変位は荷重側と反対側に長さ (スパン) 1mの矢高ゲージを取り付け、その中央部に据え置いた変位計センサー (DTH-A-5, 共和電業) によって矢高の変位を測定することによって得られる。荷重の負荷と除荷による曲げ変位を連続的に測定し、荷重～変位関係が直線関係で得られたデータを採用した。ここから直線部分の傾きを求め、樹幹剛性 (P/δ) とした。樹幹剛性から、以下の式に則って幹曲がりヤング係数 (E_s) を求めることができる (日置ら 2018) :

$$E_s = P/\delta \times (s^2 L) / (2 \pi r^4)$$

ここで、 s は矢高ゲージのスパン、 L は負荷位置から樹幹中心までの水平距離、 r は矢高ゲージを測定する地上高 (120cm) における木部半径である。なお、木部半径は幹直径と樹皮の厚さを別途測定して算出した。なお、日置ら (2018) による方法は、現地での精度高い測定に適した改良版であり、各調査木の測定においては、毎回の測定後にノートパソコンを用いて測定データの良し悪しを確認する。その際には、測定データに風による樹木のわずかな揺れといったノイズの有無を確認し、ノイズが含まれないデータが得られるまで測定をやり直した。1個体につき斜面上下方向と平行方向の2方向から測定し、解析に用いた E_s は、2方向で算出した値の平均値とした。

丸太の動的ヤング係数

詳細計測の対象とした5個体については、引き倒し後に地上高0.3mから2.3m部の丸太を採取した。丸太の元口直径、末口直径、長さ、重量を測定し、これらから丸太の材密度 (ρ) を算出した。続いて、2019年8月28日に、FFTアナライザー

SA-A1 (リオン社) を用いて、丸太の元口を打撃した音を末口側で取音し、一次固有振動数 (f , 単位: Hz) を解析した。丸太の動的ヤング係数 (E_r) は以下の式で表される:

$$E_r = 4l^2 \times f^2 \times \rho$$

ここで、 l は丸太の長さである。この式に則って E_r を算出した。

立地条件

立木引き倒し試験の実施直前に、立地条件として土壌表層面における硬度と水分条件の測定をした。まず、動的貫入試験として、簡易貫入試験器を用い、重量 5 kg の落錘を 50 cm 自由落下させたときの回数とロッド (Φ 2 cm) の貫入深さを測定した。ここから、50 cm 貫入深に到達するまでの所要貫入数 (NC_{50}) を求め、地表から 50 cm までの土壌の硬さを示す指標を得た。測定は対象木全 22 本の根元付近で行った。

次に、TDR センサー長 30 cm の土壌水分計 TDR-341F (藤原製作所) を用い、地表から 30 cm 深までの土壌の平均体積含水率を測定した。測定は全対象木の根元付近の 3 ヶ所で行い、この平均値を土壌含水率 (GW) とした。

3 データ解析

以降のデータ解析は、R 3.6.1 (R Core Team 2018) を用いて実施した。

根返り抵抗モーメント (R) は樹体サイズ・樹形と関連する。そこで、9 項目測定したサイズ・樹形の形質のそれぞれがどの程度 R と関連しているかを相関解析によって調べた。その際、9 項目の形質間相関についても評価するため、総当たりでの相関解析とした。相関係数はピアソンの積率相関係数によって求めた。解析の際、多重検定を行っていることから、ボンフェローニ補正を行い、有意水準を $p < 0.00111$ に調整した。また、R は支持体の強度・剛性と関連する可能性がある。そこで、一部個体で測定した材強度にかかる形質 (E_r , E_r , ρ) と、それを代替しうる材質関連形質 (V_p) について、R との相関解析を行った。その際に、形質間相関を評価するため、総当たりでの相関解析とし、ボンフェローニ補正した有意水準 ($p < 0.005$) に沿って検証した。さらに、立地条件として測定した 2 項目間の関連についても、相関解析によって評価した。

続いて、R と樹体サイズ・樹形関連形質に、対象木の由来地域の違いが影響していたかを分散分析 (ANOVA) によって調べた。分析は以下のモデル構造に従った:

$$Y_{ij} = \mu + G_i + \varepsilon_{ij}$$

ここで、 Y_{ij} は由来地域 i における個体 j の測定値、 μ は全体平均、 G_i は由来地域 i の効果、 ε_{ij} は誤差である。

次に、モデル解析を実施して、R を説明するモデルがどのような要因で構成されるか調べた。同時に、決定した最適なモデルを構成する要素の中に由来地域の違いが含まれるかに

についても評価した。モデル解析ではまず、R を目的変数とした一般化線形モデルを構築し、以下の式で表す、何も説明変数を含まないヌルモデルを設定した:

$$R_{ij} = \exp(\mu) + \varepsilon_{ij}$$

モデルの誤差構造はガンマ分布、線形予測子は対数とした。一方、最適モデルは説明変数を含み、以下の式で表される:

$$R_{ij} = \exp(z_{ij}) + \varepsilon_{ij} \\ z_{ij} = a_1 \times X1_{ij} + a_2 \times X2_{ij} + a_3 \times X3_{ij} + \dots$$

ここで、 $X1_{ij}$, $X2_{ij}$, $X3_{ij}$ は説明変数で、それぞれ由来地域 i における個体 j の測定値を示し、 a_1 , a_2 , a_3 はそれぞれの説明変数が有する係数である。したがって、最適なモデルを探索する手続きでは、上式の z が含む最適な説明変数セットが決められれば良い。候補とした説明変数は、対象木 22 個体で取得した全項目 (サイズ・樹形関連形質、材質関連形質、立地条件; 表-2) と、由来地域、ならびに、サイズ・樹形関連形質や材質関連形質と由来地域との交互作用である。そこで、解析においては、変数選択を行った。しかしながら、候補変数が多く、かつ、変数間の強い相関関係によって多重共線性の存在が懸念されたため、全候補変数で一括の変数選択を行わず、まずは候補変数の絞り込みを行うこととした。絞り込みでは、前述した単相関の解析結果に加えて、MuMIn パッケージを用いた総当たり法によって、モデルに貢献しない (寄与しない) 変数を排除した。次に、候補変数すべてを含んだフルモデルを構築し、MASS パッケージを用いた変数減数法によって、最適な変数の組合せ、すなわち、最適な説明変数セットを決めた。変数減数法はモデルのあてはまりを評価する AIC を基準として行った。最も AIC を低くするモデルを最適モデルとし、このときの変数の組合せを最適な説明変数セットとして採用した。

続いて、最適モデルの評価を行った。モデルが含む各説明変数を除去した場合のモデルの AIC を求め、最適モデルとの間で AIC の差分 (Δ AIC) を算出して、変数の寄与を定量化した。同時に、尤度比検定についても行った。また、最適モデルによって最尤推定した係数を用いて、各個体の推定 R 値と、由来地域別の推定 R 値を求めた。前者は、実測した R 値とともに Q-Q プロットを用いて、推定値のあてはまりをみた。後者から、由来地域によってどの程度 R の差異があるか定量化した上で評価した。なお、地域別推定 R 値を求めるにあたって、その他の形質の値は由来地域別の平均値を用いた。

結果と考察

1 根返り抵抗モーメント等の測定結果

本試験によって測定した、根返り抵抗モーメント (R) を含む全測定項目の要約統計量を表-3 にまとめて示す。引き倒し試験により得られた R は平均 71.5 kNm で、10.6 kNm から

表-3 全測定項目の要約統計量

分類	項目	平均	標準偏差	最小値	最大値	Range
形質						
抵抗力	R (kNm)	71.5	47.6	10.6	223.2	10.6-223.2
サイズ・	DBH (cm)	28.8	6.5	16.4	44.0	16.4-44
樹形	H (m)	20.0	2.2	14.7	23.6	14.7-23.6
	CL (m/m)	0.42	0.10	0.20	0.62	0.2-0.62
	CA (m ²)	24.7	11.6	9.5	57.2	9.5-57.2
	H/D (m/m)	0.72	0.12	0.47	0.91	0.47-0.91
	ΔD (cm)	5.2	2.7	0.7	11.0	0.7-11
	V (m ³)	0.74	0.33	0.18	1.52	0.18-1.52
	W _t (kg)	505	232	130	1020	130-1020
	W _{all} (kg)	723	413	147	2098	147-2098
材質						
	P _d (mm)	27.5	2.2	22.8	31.3	22.8-31.3
	V _p (m/second)	4371	291	3766	4902	3766-4902
材強度						
	E _s (GPa)	7.71	1.46	4.77	9.57	4.77-9.57
	E _{fr} (GPa)	9.58	0.48	8.68	10.08	8.68-10.08
	ρ (kg/m ³)	757	73	654	881	654-881
立地						
土壌硬度	NC ₅₀ (回)	26.9	7.2	17.0	48.0	17-48
水分条件	GW (%)	19.8	4.2	13.4	29.2	13.4-29.2

223.2kNmまでと、個体によって大きく異なった(表-3)。最もRが小さかったのはラベル946の個体(由来地域:東南域,母樹系統:池田管理区112林班産-2)で、この個体は最もDBHならびにHが小さい個体だった。一方、最もRが大きかったのはラベル951の個体(由来地域:西南域,母樹系統:岩見沢管理区45林班産-1)で、この個体は最もDBHが大きい個体だった。Hは20.6mと平均程度で、林分の林冠を構成するものの最大ではなかった。そのため、H/Dは最も低い値だった。そのほか、CL, CA, ΔD, V, W_t, W_{all}が最も大きいという特徴があった。すなわち、この個体は、Hを除いてサイズ関連形質については最大値、もしくは最小値を有する特徴的な個体であった。この特徴は、林縁部を構成し、よく枝葉の発達した個体であったことに起因するとみられた。2番目にRが大きかった個体(ラベル934)もラベル951の個体に次いで樹体の大きな個体で、サイズを表現するDBH, V, W_{all}や、林冠の発達を示すCA, W_tが2番目に大きい特徴を有していた。

立地条件については、土壌表層部の硬度を表すNC₅₀、ならびに、水分条件を表すGWの平均(±標準偏差)が、それぞれ26.9(±7.2)回と19.8(±4.2)%だった(表-3)。2条件は互いに独立しており(相関係数 $r = -0.161$, $p = 0.474$)、締め固まって乾燥したような立地(およびその逆の立地)はなかった。極端な立地条件にある個体でRが測定されなかった

ことが確認できた。

2 根返り抵抗モーメントとの相関

Rとサイズ・樹形関連形質との相関関係をみると、調整後の有意水準を満たす有意な相関が、HとCLを除いて認められた(表-4)。このうちRと最も良い相関を示したのはW_{all}で、次にW_t, V, DBHが続いた。これら4形質は互いに高い相関関係にあり($r = 0.936 \sim 0.980$)、樹体が大きくなるほどRも大きくなることが示された。鳥田ら(2010)では、Rの経年変化を報告し、直径成長に応じて抵抗性が増大することを、本研究と同様に立木引き倒し試験を実施した深見ら(2011)の報告でも、引き倒しの最大抵抗モーメント(本研究で用いたRと類似の指標)は立木のDBHでよく説明できることを示しており、根返り抵抗の大小は樹体サイズと強く関連しているとまとめられた。

ΔDが大きい、すなわち、地際においてより大きな根張り形状になっている個体ほどRが大きい傾向も認められた(表-4)。ΔDはW_t, CAとの間に有意な相関を有しており(それぞれ $r = 0.902, 0.714$)、地上部、とくに樹冠の発達の程度と無関係ではない。幹直径の測定は、今回測定したサイズ・樹形関連形質の中では簡便で効率的、かつ正確に定量化できる手法であることから、個体別のRの大きさを評価するための簡易

表-4 根返り抵抗モーメント (R) とサイズ・樹形関連形質間の総当たり相関解析結果

形質	R	DBH	H	CL	CA	H/D	ΔD	V	W _t	W _{all}
R	—	<0.00001	0.01800	0.00116	<0.00001	<0.00001	<0.00001	<0.00001	<0.00001	<0.00001
DBH	0.918	—	0.00069	0.00007	0.00002	<0.00001	<0.00001	<0.00001	<0.00001	<0.00001
H	0.499	0.667	—	0.01073	0.18245	0.12192	0.00435	0.00011	0.00024	0.01575
CL	0.646	0.745	0.533	—	0.00110	0.00105	0.00016	0.00016	0.00014	0.00005
CA	0.830	0.780	0.295	0.648	—	0.00007	0.00019	0.00004	0.00002	<0.00001
H/D	-0.810	-0.903	-0.340	-0.650	-0.747	—	0.00016	<0.00001	<0.00001	<0.00001
ΔD	0.846	0.857	0.584	0.719	0.714	-0.720	—	<0.00001	<0.00001	<0.00001
V	0.926	0.979	0.731	0.720	0.764	-0.812	0.872	—	<0.00001	<0.00001
W _t	0.928	0.980	0.706	0.724	0.778	-0.829	0.902	0.994	—	<0.00001
W _{all}	0.962	0.946	0.508	0.753	0.854	-0.851	0.866	0.936	0.940	—

対戦表の左下がピアソンの積率相関係数 r で、形質Rの列において、Rと諸形質との相関において最も高い値を太字で示した。右上が確率 p で、ボンフェローニ補正により調整した有意水準 ($p < 0.00111 \approx 0.05 / 45$ を満たす場合に太字で示した)。

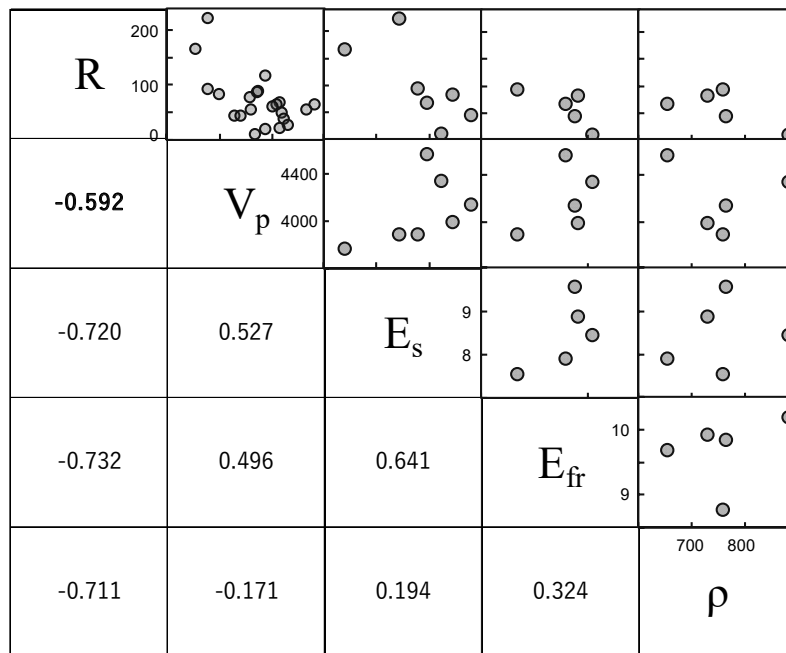


図-1 根返り抵抗と材質関連形質のペア図ならびに相関係数

R: 根返り抵抗モーメント, V_p : 応力波伝播速度, E_s : 幹曲がりヤング係数, E_{fr} : 丸太ヤング係数, ρ : 材密度
 なお、太字の相関係数は、全10ペアで調整した有意水準 ($p < 0.005 = 0.05 / 10$) を満たすことを示す。

指標として、DBHの他にΔDを用いるのも有効ではないかと考えられた。

続いて、Rと支持体の強度・剛性との関連を調べたところ、樹体のヤングと比例する V_p がRと負の相関 ($r = -0.592, p = 0.00367$) を示すことがわかった (図-1)。支持体の強度に秀でるほど根返り抵抗に劣るという解釈となるが、本傾向は予想とは一致していなかった。また、調査個体数が限られることもあって有意水準は満たさなかったものの、Rと E_s, E_{fr} ,

ρ との相関係数は $r < -0.7$ で、 V_p と同様にいずれも負の値だった (図-1)。

ただし、これらの材質関連形質は根で直接測定していないため、根の強度・剛性とRとの直接の因果関係までは言及できず、示唆にとどまる。あるいは、間接的な関係性を検出していた可能性も排除できない。トドマツの場合、同齢ならば樹体サイズの大きい個体ほど材強度に劣る傾向があるという (藤原拓哉, 私信)。本研究においても同様の傾向が V_p と W_{all} と

の間にみられた (V_p-W_{all} 間; $r = -0.576, p = 0.0050$)。 W_{all} はRと最も高い相関を示した形質である。形質間の関連を踏まえた評価が必要であるが、これについては、本研究のモデル解析においてなされており、後述する結果にて評価した(「4根返り抵抗モーメントのモデル評価」項を参照)。また一方で、本研究で扱った材部分の強度・剛性は、幹折れ抵抗力の大小に直接関連する可能性もある。今回の立木引き倒し試験ではすべて根返りとなり、幹折れ個体は生じなかったため、この点に関する評価は今後の課題である。示唆にはとどまるものの、本研究からは、Rに支持体強度が関連するという新たな可能性が示されたため、今後は、十分な個体数を用いて、より深く具体的な検証をすべきだと指摘できよう。ただし、大きな物理的、労力的制約が伴う実証試験の実施は容易でないことから、本研究結果等、順次データを加えつつ検証することが有効だろう。また同時に、林木育種においては、材強度の選抜・改良の際には幹で測定した V_p が対象形質として使われるが、その過程で間接的にRの小さい個体が選抜されることが懸念される。支持体強度とRとの関連は今後の検討課題だが、上記の議論を踏まえれば、育種においては、Rを直接の選抜対象形質にはしないものの、遺伝的にRが小さい特性を有する個体が選抜されないためには、樹体サイズが大きく、かつ、材強度にも劣らない個体を選抜する方針を実践していくことが有効だろう。

3 由来地域による違い

由来地域を固定効果としたANOVAの結果を表-5に示した。それによると、 $p < 0.05$ の有意水準で有意な由来地域の違いが認められたのは、Hの1形質のみであった。Rおよび、Rと高い相関を示したDBH、Vや W_t 、 W_{all} については、いずれも由来地域が異なることによる影響は見出されなかった。本結果からは、Rそれ自体には有意な由来地域の違いがみられな

表-5 由来地域を固定効果とした分散分析結果

分類	項目	df	MS	F-value	p-value
抵抗力	R	3	957	0.367	0.777
サイズ・樹形	DBH	3	20.97	0.437	0.729
	H	3	14.29	3.795	0.029
	CL	3	0.0122	1.172	0.348
	CA	3	13.72	0.084	0.968
	H/D	3	0.0020	0.116	0.950
	ΔD	3	5.329	0.662	0.586
	V	3	0.1114	0.955	0.435
	W_t	3	45516	0.782	0.519
	W_{all}	3	48936	0.245	0.864

dfは自由度 (degrees of freedom) を、MSは平均平方 (Mean Square value) を表す。

かったこと、また同時に、成長性に関する地域間差異は必ずしも一貫して見出せないことがわかった。一方で、試験対象地としたA33の3反復すべての生立木の30年時のデータを用いて解析した先行研究においては、用いた精英樹系統の由来地が植栽地から遠方になるほど成長性に劣るという傾向が見出されている(石塚, 2016)。成長性における先行研究との傾向の違いは、引き倒し試験における対象木の選定段階で不可避なバイアスに起因する可能性がある。対象木を選ぶ際には、由来地域のみならず、諸条件(前述)を考慮しながら、DBHがある階級に偏らないように選木を行った。そのため、とくにDBHや、DBHと強く相関するサイズ関連形質において、地域間差異がみられなかったのだと考えられる。本研究の対象木は、地域間差異という観点では、林分全体の傾向(石塚, 2016)より逸脱していた可能性があるが、その一方で、ある程度均一な材料を用いてRの評価ができていたとも言えよう。

4 根返り抵抗モーメントのモデル評価

Rを説明する最適モデルとして選ばれた変数は、由来地域、DBH、H/D、ならびにVと由来地域の交互作用項であった(表-6)。候補変数として検討したものの、材質関連形質と立地条件のすべての項目、および、材質関連形質と由来地域との交互作用項については最適モデルの構成要素には含まれなかった。選択された4変数はどの効果も有意だった(尤度比検定、 $p < 0.05$)。また、最適モデルと、何も変数をもたないヌルモデルとの間のAIC差 ($\Delta AIC = 54.13$; 表-6)を基準に、最適モデル内の各構成要素の ΔAIC の寄与率を求めると14.1~23.1%となった。どの構成要素も十分にモデルに寄与していることがうかがえ、最も寄与したのはDBHだったことがわかった。DBHは、Rとの相関解析においても強い関連性が示されており(表-4)、一貫していた。これらの結果より、得られた最適モデルの解釈として、1) DBHによってRがよく説明され、DBHが大きいほどRも大きいと推定されること、2) DBHとの関係で説明しきれない残差がH/Dや由来地域に関連する2変数で説明されること、という2点を指摘できる。

モデルのあてはまりの程度を評価するため、Q-Qプロットを描いたところ(図-2)、Rが小さい場合 ($R < 40$) と大きい場合 ($R > 110$) で良くあてはまっていること、ならびに、その間の区間においては、推定値と実測値1:1の直線から、若干ばらついていることが観察される。すなわち、最適モデルでは、極端なRをとる事例ほど良く推定できたことがうかがえた。

前項の解析結果からは、由来地域単独ではRを説明できないことが示されていたが(表-5)、モデル解析においては、他要因とともに由来地域の有意な効果が推定されている(表-6)。最適モデルは、Rをよく説明するDBHの効果などを重回帰の形で組み込んでいるために、結果として由来地域の効果をうまく浮き彫りにできたのではないかと考えられた。た

だし、由来地域はVとの交互作用も伴っており、それぞれの推定係数のみによってそれぞれの地域の特性を評価することは困難である。そこで、Rの最尤推定値を由来地域ごとに算出し、図-3に示した。実測したR値の算術平均よりも若干低い傾向にあるが、地域別の推定R値は47.2~77.1 kNmであった。なお、推定R値の高い順に由来地域を並べると、北域、西南域、東南域、根釧地域の順となった。北域は本試験地が含まれる需給区域の北に隣接する地域で、西南域は本試験地を含む地域で、東南域や根釧地域は本試験地から離れた距離の

地域であった。これらの結果より、トドマツの由来地域の違いによってRに差異が生じうること、近隣地域はややRに秀でうることを指摘することができる。

鳥田ら(2010)では、カラマツ林を対象に、本研究対象地のような中庸な立地における40年生時のRは50 kNmを超えないこと、一方、立地や植栽条件に優れる場合には40年生時に100 kNmを超えることを推定した。本結果が示したRもこれと大きくは乖離しておらず、由来地域間でみられる違いもこの範囲内にあった。

表-6 根返り抵抗モーメントを目的変数とした最適モデルの構造

選択変数	尤度比検定 <i>p</i> -value	変数除去後 AIC	Δ AIC	推定係数	SE
由来地域	0.0132	181.00	7.63		
西南域				-5.111	2.588
北域				-5.709	2.790
東南域				-5.693	2.546
根釧域				-5.814	2.626
DBH	0.0007	185.89	12.52	0.299	0.087
H/D	0.0085	181.23	7.86	3.986	1.507
V × 由来地域	0.0119	181.21	7.83		
西南域				-2.971	1.344
北域				-2.426	1.145
東南域				-2.373	1.443
根釧域				-2.145	1.463
最適モデル		AIC = 173.37	0		
ヌルモデル		AIC = 227.50	54.13		

SEは標準誤差 (Standard Error) を示す。 Δ AICは該当する変数を最適モデルから除したモデルと最適モデルとの間でのAIC値の差分で、その変数のモデルへの寄与の指標とした(本文参照)。また、表の最下段で示したヌルモデルの Δ AICは、何も変数セットを持たないヌルモデルそのもののAICと最適モデルのAICとの差分で、選択された最適モデル全体での改善の度合いを表す。

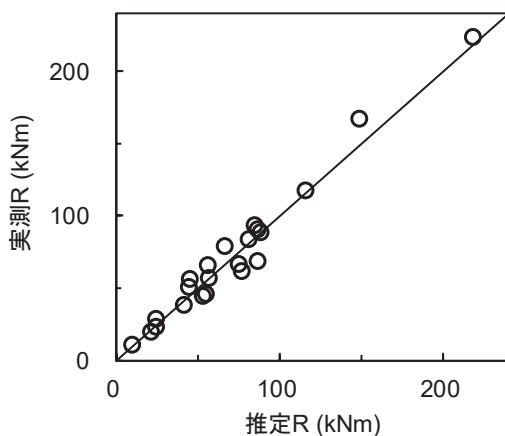


図-2 根返り抵抗モーメントにおけるQ-Qプロット

根返り抵抗モーメント (R) の実測値、ならびに最適モデルによって得られた最尤推定値との関係を示す。なお、図中の直線は1 : 1の関係で得られる線を示す。

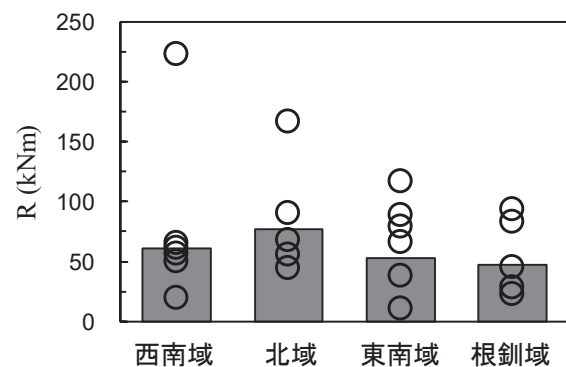


図-3 由来地域別の根返り抵抗モーメントの実測値とモデル推定値

縦軸が根返り抵抗モーメント (R) を示し、図中の丸印が実測値で、棒グラフが最適モデルによって得られた地域別の最尤推定値を示す。

5 風害抵抗性の地域間差に関する一考察

本研究の実証試験は西南地域に設定された次代検定林A33において実施し、推定したRは北域、西南域、東南域、根釧地域の順で高かった（図-3）。一方、道南地域に設定された次代検定林A30において風害調査を行った石塚ら（2019）は、健全率が南域、東端域（本研究における根釧地域と同一）、西域（本研究における西南域に相当）、東北域、東南域、北域の順に高いことを報告した。これらを踏まえ、石塚ら（2019）が提唱した、風害抵抗性の地域間差異を説明する次の2つの仮説：①由来地域ごとの植栽適性の違いが反映されている、②局所適応による風害抵抗性そのものの遺伝的変異による、について考察したい。

まず先に2つ目の仮説について、もし仮説のとおりに遺伝的変異のみで説明できるならば、試験地が異なっても地域の順位については共通の傾向が検出できると想定される。しかし、A30とA33の解析結果からは、根釧地域や北域の傾向に一貫性がなかったことが示されており、仮説のとおりではないことを表している。また、A30の解析結果からは、A30において植栽成績が優れなかった東端域（根釧地域）が健全率では高い傾向を示しており、1つ目の仮説のみでも説明できないことを表している（石塚ら 2019）。すなわち、これら2つの仮説の一方だけではなく、その両方が関わりながら風害抵抗性が発揮され、地域間差異がみられた可能性を指摘できる。本研究にて示した通り、Rは樹体サイズと密接な関わりがあったため、成長性に優れる産地のRは大きい傾向にあると推察できる。すなわち、植栽地によく適応した由来地域ほど成長・健全性が高いために頑健性も高いというメカニズムがあり、一方で、もともと有している地域特有の遺伝的変異によっても、地域間差異が生じうるという可能性を考察できる。

ただし、本論文の冒頭にて述べたとおり、実際の風害抵抗性にはRのほかにも複数因子が関わっている点は留意すべきである。R以外にも地域間差異がみられる可能性はあるため、さらなる検証を進め、本結果やA30で示された傾向（石塚ら 2019）と比較していくことが重要である。

以上、実証実験によってトドマツの風害抵抗性に関わる諸形質と変異の実態を調べた。計測した根返り抵抗モーメント（R）はあくまで風害抵抗性の一因子にすぎない点、また、用いた家系数、調べた個体数が限定的で遺伝的変異が本当に地域間差異なのか、家系間差異がどの程度あるかの厳密な分離ができない点等、本研究の限界はある。しかしながら、大規模な破壊的試験である立木引き倒し試験の物理的・労力的制約がある中で、使用した材料の由来地域に起因する変異が示唆されたことは貴重な成果である。Rは検討した諸形質の中でもDBHといった樹体サイズ関連形質やH/Dといった樹形関連形質が密接に関わっており、その残差の中に、遺伝的変異で説明できる部分があるという知見を得ることができた。

また、著者らの最新の研究からは、トドマツ立木の三次元形状を、地上レーザ測量を用いて取得した高解像度の三次元点群データより、ある程度の精度で推定できるようになった（蝦名ら, *in press*）。本研究には加えられなかったものの、三次元形状の情報は、根返り抵抗の関連要因の理解をさらに深めていく上で有益な、新しい視点を提供してくれるだろう。今後、こういった最新のリモートセンシング技術を活用しつつ、抵抗性の大小に関わる個体特性、遺伝的変異、および有用な系統を見出すことができれば、突発的な気象災害のリスクが高まると想定される今後に向けて、トドマツの施業体系や育種戦略、種苗の適切な配布区分の検討につなげていけるだろう。風害抵抗性の評価方法や、抵抗性関連因子の地域間差異をさらに検証していき、育種の改良といった将来への応用を試みていくことが重要である。

謝辞

試験実施や現地調査にあたり、今井健智、佐藤正一、山坂和義、熊谷正江、村井真弓、所ひとみ、南山真奈美、森谷明美、佐藤恵の各氏にご協力いただきました。この場を借りてお礼申し上げます。本研究はJSPS科研費16H02554、ならびに、（地独）北海道立総合研究機構重点研究費の援助を受けた。

引用文献

- Achim A, Ruel JC, Gardiner BA, Laflamme G and Meunier S (2005) Modelling the vulnerability of balsam fir forests to wind damage. *Forest Ecology and Management* 204: 35-50
- 蝦名益仁・石塚航・阿部友幸 (*in press*) 地上レーザ測量とボクセル解析を用いた40年生常緑針葉樹の三次元形状の推定. 森林計画学会誌
- 深見悠矢・北原曜・小野裕・藤堂千景・山瀬敬太郎 (2011) 土壌水分等の条件が異なる場合の立木引き倒し試験. *日本森林学会誌* 93: 8-13
- 畠山末吉 (1981) トドマツの産地間変異の地域性に関する遺伝育種学的研究. *北海道立林業試験場研究報告* 19: 1-87
- 日置絵里香・小泉章夫・佐々木義久・鳥田宏行 (2018) 改良した立木曲げ試験によって測定した造林木の樹幹ヤング率の検証. *木材学会誌* 64: 115-121
- 廣澤忠・佐々木啓二・渡辺弘二・井本正幸・黒丸亮 (2000) 多雪地帯におけるトドマツの産地による造林成績の違い. *北海道の林木育種* 43: 9-11
- 細田和男・光田靖・家原敏郎 (2010) 現行立木幹材積表と材積式による計算値との相違およびその修正方法. *森林計画学会誌* 44: 23-39
- 飯塚和也 (2002) 北海道における針葉樹造林木の材質変異および育種に関する基礎的研究. *林木育種センター研究報告* 18: 81-208
- 井城泰一・田村明・西岡直樹・阿部正信 (2006) トドマツ精

英樹等クローンの動的ヤング率における樹高方向の変動と立木非破壊評価. 木材学会誌 52: 344-351

Ishizuka W and Goto S (2012) Modeling intraspecific adaptation of *Abies sachalinensis* to local altitude and responses to global warming, based on a 36-year reciprocal transplant experiment. *Evolutionary Applications* 5: 229-244

Ishizuka W, Ono K, Hara T and Goto S (2015) Use of intraspecific variation in thermal responses for estimating an elevational cline in the timing of cold hardening in a sub-boreal conifer. *Plant Biology* 17: 177-185

石塚航 (2016) 長期移植試験が語る北方針葉樹トドマツの局所適応. 森林科学 78: 30-33

石塚航・今博計・来田和人 (2019) 台風被害にみられたトドマツの産地間差異. 日本森林学会誌 101: 82-87

小泉章夫 (2019) 針葉樹造林木の材質変異. 北海道の林木育種 62(1): 1-7

倉橋昭夫・濱谷稔夫 (1981) トドマツの垂直分布に伴う変異. 東京大学演習林報告 71: 101-151

黒丸亮 (1989) トドマツ育種種苗の需給地域区分の効果. 光珠内季報 76: 1-3

内閣府 (2019) 令和元年版防災白書. <http://www.bousai.go.jp/kaigirep/hakusho/r1.html>

中田了五・坂本庄生・西岡直樹・花岡創・来田和人・今博計・石塚航・黒丸亮 (2018) 次代検定林の成績によるトドマツ精英樹集団からの優良系統の選抜. 森林総合研究所研究報告 17: 155-174

名波直道・中村昇・有馬孝豊・大熊幹章 (1992) 応力波による立木の材質測定 (1) 測定方法と応力波の伝播経路. 木材学会誌, 38: 739-746

岡田滋 (1983) 北海道におけるトドマツ (*Abies sachalinensis* Mast.) の変異について. 林木育種場研究報告 1: 15-92

R Core Team (2018) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing

渋谷正人・浦田格・鳥田宏行・飯島隼人 (2011) 北海道中央部の針葉樹人工林における風倒被害と樹形. 森林立地 53: 53-59

鳥田宏行・渋谷正人・小泉章夫 (2010) カラマツ林の力学的解析による風害予測. 日本森林学会誌 92: 127-133

Urata T, Shibuya M, Koizumi A, Torita H and Cha J (2012) Both stem and crown affect tree resistance to uprooting. *Journal of Forest Research* 17: 65-71

林野庁 (2018) 森林・林業統計要覧 2017年版. 日本森林林業振興会

Wang T, Aitken S, Rozenberg P and Carlson M (1999) Selection for height growth and Pilodyn pin penetration in lodgepole pine: effects on growth traits, wood properties, and their relationships. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 434-445

山下香菜・岡田直紀・藤原健 (2007) ピロディンを用いた容積密度推定法とスギ生材丸太のクラス分けへの応用. 木材学会誌 53: 72-81

Summary

It has been said by our previous research that provenance of origin of this species was associated with the occurrence of wind damage. This research conducted the tree-pulling experiments using the progeny test stand of *Abies sachalinensis* and evaluated whether the wind tolerance was related to the candidate traits of tree size, shape, or wood property or soil conditions and showed inter-provenance difference. The critical turning moment (R) which expresses the wind tolerance was significantly correlated to the size-relating traits that was tree biomass, stem volume, and DBH (diameter at breast height). R was not significantly affected by the difference of provenance of origin. However, according to the modeling approach, the best-fit model estimating R contains the effect of the provenance of origin as interaction effects with DBH and H/D rates (tree shape parameter). This result indicated the existence of inter-provenance difference of this species. Although further validation is essential, this experiment revealed the superiority of local provenance in R.

Keywords

Abies sachalinensis, tree-pulling experiment, inter-provenance difference, progeny test, wood property