

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

畠山末吉*

Genetical and Breeding Studies on the Regional Differences of Interprovenance Variation in *Abies sachalinensis* MAST.

Suekichi HATAKEYAMA*

目 次

緒 言	3
第 1 章 球果の形態および種子形質の産地間変異	5
第 1 節 球果型指数, 種子重および種子容積の変異	5
1) 材料と方法	5
2) 結果	7
(1) 球果型および種子形質の変異	7
(2) 球果型指数と種子形質との関係	10
(3) 種子形質の変異の遺伝性	11
第 2 節 球果型および種子形質の産地間変異と産地の気候因子との関係	13
1) 材料と方法	13
(1) 気候因子とその測定資料	13
(2) ステップワイズ重回帰分析	13
2) 結果	14
(1) 平均球果型指数および種子形質と産地の気候因子との相関解析	14
(2) 球果型指数と種子形質の産地間変動に影響をおよぼす気候因子	16
第 3 節 考 察	17
第 2 章 幼齡期における生長特性の産地間変異	19
第 1 節 材料と方法	19
第 2 節 結 果	21
1) 幼齡期の生長の変異	21
2) 秋伸びと開葉日の変異	26
3) 幼齡期の生長特性と球果型および種子形質との関係	30
4) 幼齡期の生長特性と産地の気候因子との関係	32

* 北海道立林業試験場 Hokkaido Forest Experiment Station, Bibai, Hokkaido 079 - 01

第3節 考察	37
1) 生長特性の産地間変異の地域性	37
2) 球果型と生長特性との関係	38
第3章 雪害抵抗性の産地間変異	39
第1節 クロウン林分の雪害と形態的形質	39
1) 材料と方法	39
2) 結果	41
(1) 雪害年の冬期の気象	41
(2) 雪害抵抗性の変異	41
(3) 形態的形質の変異	44
第2節 実生林分の雪害と形態的形質	44
1) 材料と方法	44
2) 結果	45
(1) 雪害抵抗性の変異	45
(2) 生長および形態的形質の変異	47
第3節 雪害抵抗性と形態的形質との関係	49
1) クロウンの雪害抵抗性と形態的形質	49
2) 実生木の雪害抵抗性と形態的形質	51
第4節 雪害抵抗性の産地間変異の地域性と産地の気候因子との関係	53
1) 雪害抵抗性と産地の気候因子との相関解析	54
2) 雪害抵抗性の産地間変動に影響をおよぼす気候因子	54
第5節 考察	57
1) 雪害抵抗性の産地間変異の地域性	57
2) 多雪環境にたいする形態的形質の適応	57
第4章 寒風害抵抗性の産地間変異	59
第1節 材料と方法	59
第2節 結果	61
1) 1967年の寒風害抵抗性の変異	61
2) 1974年の寒風害と累積枯死率の変異	63
3) 寒風害抵抗性と形態的形質との関係	64
4) 寒風害抵抗性の地域性と産地の気候因子との関係	65
第3節 考察	68
1) 寒風害抵抗性の産地間変異の地域性と淘汰要因	68
2) 寒風害抵抗性と生長との関係	69
第5章 暗色雪腐病抵抗性の産地間変異	70
第1節 材料と方法	70
第2節 結果	72
1) 暗色雪腐病抵抗性の変異	72
2) 暗色雪腐病抵抗性と形態的形質との関係	74
3) 暗色雪腐病抵抗性の産地間変異の地域性と産地の気候因子との関係	76
第3節 考察	79
結論	81
文献	83
Summary	87

緒 言

トドマツ (*Abies sachalinensis* MAST.) の分類学上の変種に関する研究 (宮部・工藤, 1932; 館脇・佐々木, 1936; 原田・柳沢, 1941; 佐藤・山口, 1942) はトドマツの造林上の実用形質の変異に関する研究の先鞭をつけた。とくに、アカトドマツ (*Abies sachalinensis* MAST.) とアオトドマツ (*Abies sachalinensis* MAST. var *mayriana* MIYABE et KUDO) の分類学上の根拠である球果の苞鱗の形状による球果型の区分 (原田・柳沢, 1964) は、各球果型の頻度分布の産地間変異や球果型の産地間変動と産地の環境要因との関連の研究に発展した。

柳沢 (1965) は本道の各産地の球果型の頻度分布を調べ、球果型の水平的・垂直的分布は地理的環境にともない連続的に変化する勾配変異であるとし、各球果型に指数をあたえ数量化し、産地や林分の平均球果型指数がしめす等値線によるトドマツ種苗の需給地域の区分を提唱した。

これはアカトドマツとアオトドマツの産地や林分における混交度をあらかず平均球果型指数は遺伝形質の指標であり、それぞれの産地や林分の後代家系群の造林上の実用形質と何らかの相関があるだろうとの考えによっている。

その後、林木育種事業と平行した育種研究の推進によって、トドマツの産地や林分の平均球果型指数と種子形質は後代家系群の生長特性と関連性が高く、地域的変異であるとの報告 (久保田, 1965; 玉利, 1966; 柳沢ら, 1966; 岡田ら, 1966) が続いた。また、本道の中央脊梁山系を境に温暖な道西部と寒冷な道東部に分けた場合、それぞれのトドマツに顕著な差異があるとの報告もおこなわれた (久保田, 1965; 岡田, 1966; 岡田・向出, 1969; 岡田ら, 1970; 畠山, 1970)。

しかし、上述の諸研究には、トドマツの平均球果型指数の等値線によって区分された地域内各林分の後代家系群の形質、たとえば、生長、樹形、適応性、諸害にたいする抵抗性などに共通性があるかどうかを検討したものが少ない。

それは、北海道のほぼ全域に自生しているトドマツの全遺伝変異を検討できるだけ十分な規模の標本数が抽出されていないこともあるだろう。また、林木の形質は産地の環境にたいし適応的な変異をしめすものが多い

(LANGLET, 1959; 山崎, 1959; ASTON and BRADSHAW, 1966; GRIFFIN, 1978; 堀田, 1974; 酒井, 1976) が、全ての形質にたいし、淘汰圧の影響が同じでないからだろう。したがって、形質ごとに変動のパターンが異なり、一定の傾向を見出せないことがあげられる (GOTHO, 1959 a, b; SQUILLACE, 1966 a, b; MORGENSTERN, 1969 a, b; GRIFFIN and CHING, 1977)。たとえば、適応上中立な遺伝子は、適応と関連がある遺伝子と強い相関がないとすれば、自然淘汰ではなく機会的変動をしめすだろう (菊地, 1979)。したがって、トドマツにおいても、生長形質の産地間変異が自然淘汰ではなく機会的変動と考えられる変動のパターンをしめすとの報告 (岡田・向出, 1973; OKADA et al., 1973) もみられる。

一般に、集団 (産地) 間の遺伝変異は集団の遺伝子頻度が変化することによってもたらされる。遺伝子頻度の変化は遺伝子の突然変異 (遺伝子の組換え)、自然淘汰、移住および機会的変動の作用によっておこる。産地間変動のパターンは作用した要因によってそれぞれ特徴的である (SQUILLACE, 1966)。自然淘汰は、この中で、作用が最も大きな要因と考えられる。しかし、分布域が広い樹種の産地間変異には各要因が複合的に作用すると考えられる (MORGENSTERN, 1969 b)。複合的に作用しあっている各要因は集団 (産地)、分集団 (産地内林分)、

半姉妹家系（自然受粉家系）などのような枝分れ型の標本抽出によって育成した後代家系の調査解析から推定される。また、区分された各レベルの遺伝的分化の程度を知ることによって、造林用種子の種子源、育種材料の選択方法およびその産地区分なども明らかになるだろう。

もし、変異が自然淘汰の作用であるとするれば、自然淘汰は集団がおかれている環境条件の情報の一つと考えられるから、淘汰をうけた集団の特性から、産地や生育地の生態的環境区分が可能になるだろう（戸田，1979）。

種子の需給地域を区分するためには、先ず遺伝的特性が同一と考えられる産地の拡がりを明らかにし（LINDQUIST, 1954）、ついで、それらの適応範囲を明らかにしなければならない。適応範囲の区分は生育環境の等質性の区分であるから、概念的には育種区と同じものである。すなわち、うえにのべた生態的環境の区分である。

本論文はトドマツ種子の需給地域区分を目的とし、うえにのべた諸点を明らかにするため、トドマツの球果型、種子形質、幼齢期の生長や冬期に発生する諸被害にたいする抵抗性などの重要形質の産地間変異および変異と産地の環境要因との関係などについて、1964年から1979年までの16年間におこなった研究を取り纏めたものである。

本研究を遂行するにあたり、北海道立林業試験場渡辺啓吾前場長および久保田泰則副場長には終始有益な指導と助言をいただいた。また、本論文を草するに際して北海道大学農学部の武藤憲由教授をはじめ津田周弥教授および宇井格生教授には終始、懇切な御指導と御助言を賜った。以上の各位にたいしては心から深甚な感謝を申し上げます。さらに、本研究の進行に際し、国立遺伝学研究所、名誉所員酒井寛一博士には平素から懇切な御教示と御激励を賜った。心から御礼を申し上げます。一方、北海道立林業試験場においては、藤谷光紀元主任、江州克弘、梶 勝次、大島紹郎、石倉信介の各研究員に試験林の調査、データの整理等に直接協力を仰いだ。また、資料の整理やデータの作成には高橋悦子氏からお世話をいただいた。これら各位ほか協力をいただいた方々にお礼を申し上げます。

最後に、暗色雪腐病菌の培養に関して御指導をいただいた当场、秋本正信研究員、試験林の設定、管理に御協力をいただいた道有林管理室の関係各位にたいし謝意を表す。なお、本論文は「北海道大学審査学位論文」である。

第1章 球果の形態および種子形質の

産地間変異

原田・柳沢(1946)はトドマツ球果を苞鱗の形状によって8類に分類し、その地理的分布を研究した。柳沢(1965)は球果型の頻度分布は地理的環境にともない連続的に変化する勾配変異であることを明らかにした。また、各球果型を数量化し、産地や林分の平均球果型指数の等値線によってトドマツ種子の需給地域を区分する考え方を提唱した。

本章では、トドマツの球果型指数や種子形質の産地間変異、各産地や林分の平均球果型指数、種子形質の産地間変動とそれぞれの産地における環境要因との関係を検討した。

第1節 球果型指数、種子重および種子容積の変異

1) 材料と方法

(1) 材料

母樹は主として天然生の精英樹である。種子産地が明らかな人工林から選抜した精英樹も供試した。

トドマツの結実の豊凶は年変動が大きい(高樋, 1950)。種子重などは結実の豊凶と平行的に変動する(倉橋・浜谷, 1975; 畠山・石倉, 1978)。したがって、対象産地間の結実の豊凶に大きな差があれば、種子形質はその影響を受けると考えられる。そのため、材料は各林分が相当に結実した1969年から1973年にわたる数年間をかけて収集した。

供試母樹の産地および林分の所在地は表-1 にしめた。産地区分は北海道林務部道有林管理室の組織である林務署単位とした。林分名はそれぞれの母樹の所在市町村名をあてた。

産地および林分の位置は図-1 のとおりである。破線で区分したAおよびB両地域は本道における冬期の気候区分をしめたものである(北海道の気候, 1973)。



図-1 トドマツの種子産地および林分の位置

Fig.1. Location of stands of Sakhalin fir collected for provenance tests and climatic limit in Hokkaido

..... 気候区分 Climatic limit in Hokkaido
● 林分の位置 Stand location

N : Nemuro, A : Akkeshi, U : Urakawa, Im : Iwamizawa,
K : Kitami, O : Okoppe, T : Tomakomai, Kt : Kutchan,
I : Ikeda, R : Rumoi, Ny : Nayoro, As : Asahikawa,
F : Furano,

(2) 調査方法

収集した材料をつぎの3項目について調査した。

i) 球果型 球果型の観察は柳沢 (1965) と同じ方法で主に球果の苞鱗の抽出状況によってつぎの8つの型に分類した。

アオトドマツ系統 (苞鱗の抽出が著しいもの)

A型—苞鱗の抽出がきわめて著しく抽出部の背反, 下垂がはなはだしく, 背反部が重なり合っつて苞鱗が球果の表面をほとんどおおっているもの。

B型—苞鱗抽出部が大きく完全に背反するもの。

C型—苞鱗抽出部は大きい背反の程度が少ないもの。

D型—苞鱗抽出部はやや小さく, 背反程度は著しいものと著しくないものが含まれる。

アカトドマツ系統 (苞鱗の抽出が少ないか, またはないもの)。

E型—苞鱗抽出部がごく小さく, 背反の程度がいろいろなものを含む。

F型—苞鱗抽出部がごく小さく, 背反が認められなく直上しているもの, または背反してもその程度が小さいもの。

G型—苞鱗の抽出部がきわめて小さく, 背反しないものが大部分であるが僅か背反するものもある。

H型—苞鱗の抽出が全く認められないもの。

分類した球果型は数量化してあつかうため, それぞれに1から8までの指数をあたえた。すなわち, アオトドマツ系統のAからD型には1から4の指数, アカトドマツ系統のEからH型には5から8の指数をあたえた。

ii) 種子重 母樹別に脱粒精選した種子から200粒ずつ無作為に2回抽出し, 重量をグラム単位に測定し, 2つの測定値の平均から1,000粒あたりの重さをもとめた。

iii) 種子容積 種子重を測定した同じサンプルの容積を100cc容積のメスシリンダーでcc単位に測定し, その平均値によって1,000ccあたりの容積をもとめた。

(3) 統計的方法

要因別の分散成分を直接的に比較するため STERN (1964) および SQUILLACE (1966) と同じ方法の枝分れ

表-1 トドマツの球果型および種子形質を調査した供試材料の産地区分, 林分の所在地と母樹数

Table 1. Provenance and number of mother trees sampled to survey cone type and seed characters in Sakhalin fir

産地 Provenance	林分 Stand	所在地 Location	母樹数 No. of mother trees
NEMURO	N - b	Nemuro	12
			12
AKKESHI	A - h	Hamanaka	12
	A - a	Akkeshi	24
IKEDA	I - h	Hobetsu	13
	I - c	Churui	4
	I - o	Onbetsu	15
URAKAWA	U - e	Erimo	32
	U - s	Samani	8
KITAMI	K - b	Bihoro	6
	K - o	Oketo	14
OKOPPE	O - ok	Okoppe	3
	O - om	Ohmu	9
NAYORO	Ny - b	Bifuka	4
	Ny - c	Nayoro	9
ASAHIKAWA	As - a	Aibetsu	21
	As - h	Higashikawa	4
TOMAKOMAI	T - y	Yubari	5
			9
IWAMIZAWA	Im - k	Kurisawa	3
	Im - n	Naie	3
RUMOI	R - t	Tomamae	12
			5
KUTCHAN	Kt	Kutchan	3
			3
Total			156

型の標本抽出をおこなった。分析のためつぎのモデル式をもちいた。

$$Y_{ijk} = \mu + p_i + s_{ij} + f_{ijk}$$

ここで Y_{ijk} は i 産地の j 林分における k 母樹の任意形質の測定値とする。 μ は総平均であり、 p_i は産地 i の効果、 s_{ij} は産地 i における林分 j の効果、 f_{ijk} は i 産地の j 林分における k 母樹の効果等をあらわすものとする。またこれらは全て母集団からの無作為標本であると仮定した (SNEDECOR and COCHRAN, 1967)。

分散分析における自由度および分散成分の推定方法は表-2 と表-3 にしめた。産地内林分数や林分内母樹数が一定でないから分散成分の係数は STEEL and TORRIE (1960) の方法によってもとめた。

分散成分の推定値から要因別変動の寄与率をもとめた。また、遺伝的要因の分散成分をもちい級内相関をもとめ遺伝的要因の寄与率 (KEMPTHORNE, 1957) を推定した。

表-2 トドマツの球果型指数の分散分析における自由度と分散成分の推定
Table 2. Degree of freedom (DF) and expected mean squares (EMS) in the analysis of variance for cone type index of Sakhalin fir

要因	Source of variation	DF	E (MS)
産地	Provenances	10	$\sigma_w^2 + 6.8558\sigma_s^2 + 12.5041\sigma_p^2$
産地内林分	Stands within provenances	9	$\sigma_w^2 + 7.3576\sigma_s^2$
林分内家系	Mother trees within stands	124	σ_w^2

表-3 トドマツの種子形質の分散分析における自由度と分散成分の推定
Table 3. Degrees of freedom (DF) and expected mean squares (EMS) in the analysis of variance for seed characters of Sakhalin fir

要因	Source of variation	DF	E (MS)
産地	Provenances	11	$\sigma_w^2 + 4.3369\sigma_s^2 + 8.3711\sigma_p^2$
産地内林分	Stands within provenances	8	$\sigma_w^2 + 5.0426\sigma_s^2$
林分内家系	Mother trees within stands	85	σ_w^2

2) 結果

(1) 球果型および種子形質の変異

球果型指数と種子形質の家系平均は表-4 に、産地および林分平均は表-5 にしめた。球果型指数の全平均は 4.33 である。これはアカトドマツとアオトドマツとの区分線上の指数である。母樹平均は 1.0 から 7.0 と大きな変動をしめた。球果型指数の林分平均は 2.0 から 6.0、産地平均は 2.0 から 5.2 の変動幅がある。

平均球果型指数が 5 以上でアカトドマツ系統に区分される産地は厚岸、池田、北見、浦河である。興部、名寄、旭川、岩見沢、留萌、倶知安はアオトドマツ系統である。苫小牧はこれらの中間である。

種子重 (1,000 粒当り) の全平均は 10.7 g である。母樹平均は 6.1 g から 17.1 g までの変動をしめた。林分平均は約 7 g から約 16 g、産地平均は約 7 g から約 14 g の変動をしめた。産地平均の最小値は最大値の 2 分

の1で産地間変異が著しい。

産地平均が10g以下と軽量の産地は根室、厚岸、浦河の3産地である。池田、北見、苫小牧の3産地も種子重が約10gと比較的軽量である。種子重が重い産地は留萌、名寄、岩見沢などで地域的には日本海側に位置している(図-1)。軽量の種子は容積も小さいから重さや大きさと容積重との関係はないと考えられる。

表-4 トドマツの球果型指数および種子形質の母樹平均
Table 4. Ranges, means, standard deviations (SD) and coefficients of variation (C. V.)
for cone type index and seed characters of Sakhalin fir

形質 Character	母樹数 No. of mother trees	単位 Unit	平均 Mean	範囲 Range	標準偏差 SD	変異係数 C. V.
球果型指数 Cone type index	144		4.33	1.00— 7.00	1.128	26.0
種子重 Seed weight (1000 grains)	105	gr	10.71	6.10—17.15	2.515	23.5
種子容積 Seed volume (1000 grains)	105	cc	33.59	20.00—52.63	7.520	22.4

表-5 トドマツの球果型および種子形質の産地および林分平均
Table 5. Provenance and stand means for the cone type index
and seed characters of Sakhalin fir

産地 Provenance	林分 Stand	球果型指数 Cone type index	種子重 Seed weight (g)	種子容積 Seed volume (cc)
NEMURO	N - b	—	6.95	23.7
		4.91	6.95	23.7
		5.33	8.07	27.0
AHHESHI	A - h	5.33	8.51	23.9
	A - a	5.12	8.21	26.0
IKEDA	I - h	4.85	10.84	32.9
		5.00	11.38	34.8
		4.93	9.89	32.0
URAKAWA	I - o	4.92	10.57	32.9
		4.92	10.47	28.3
		4.87	8.78	30.3
KITAMI	U - e	4.84	9.70	29.2
	U - s	6.00	11.70	38.3
OKOPPE	K - b	4.67	10.85	34.9
		5.00	10.86	35.8
		3.40	11.94	36.2
NAYORO	O - ok	3.75	10.74	35.4
	O - om	3.55	11.59	35.4
ASAHIKAWA	Ny - b	3.78	11.38	43.1
		4.08	15.67	43.6
		3.95	13.72	43.5
TOMAKOMAI	Ny - c	3.00	13.30	42.5
		4.20	10.08	30.4
		3.67	11.37	35.3
IWAMIZAWA	As - a	4.35	10.52	36.9
	As - h	4.35	10.52	36.9
RUMOI	T - y	3.67	12.03	35.2
		2.33	12.03	35.2
HUCHAN	Im - k	3.33	12.03	35.2
	Im - n	3.20	14.20	38.4
HUCHAN	R - t	3.20	14.20	38.4
		2.00	11.70	39.5
	Kt	2.00	11.70	39.5

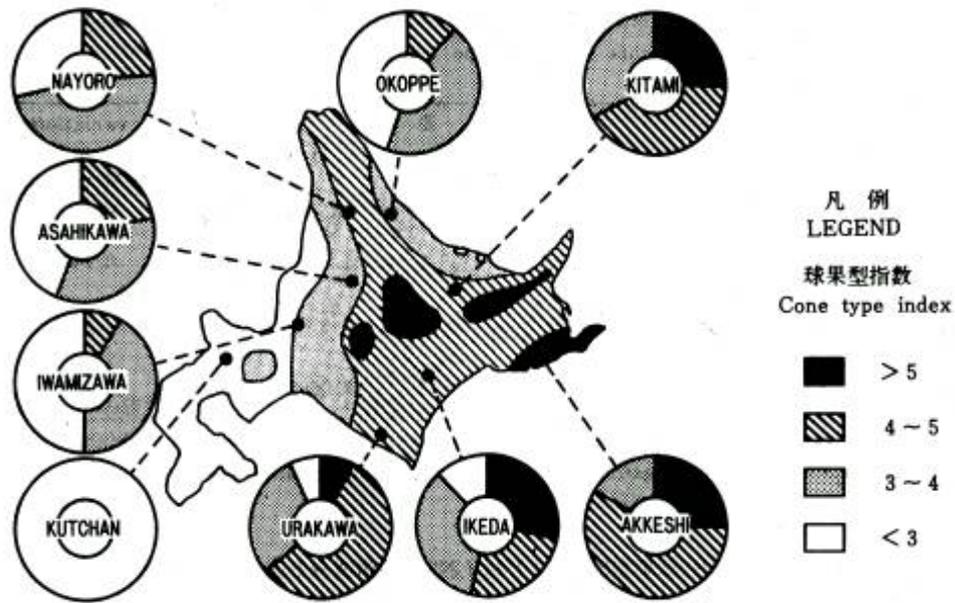


図-2 トドマツの平均球果型指数による地域区分 (柳沢, 1965) と球果型別の頻度分布の産地間変異
Fig.2. The pattern of provenance variation of cone type index and isograms drawn by YANAGISAWA (1965) to elucidate patterns of geographic variation in the cone type indices of Sakhalin fir

種子容積 (1000 粒当り) の全平均は 33.6cc である。母樹平均の最小は 20.0 cc, 最大が 52.6 cc で種子の大きさに 2 倍以上の差異がある。林分平均は約 24 cc から約 44 cc, 産地平均は約 24 cc から約 44 cc で変動幅は林分平均と同じである。産地平均の種子容積が 30 cc 以下と小粒な種子産地は, 根室と厚岸でそれぞれ約 24 cc と約 26 cc である。一方, 名寄, 倶知安, 留萌産の種子容積はいずれも 44 cc 以上で根室, 厚岸と比較し極めて大粒である (表-5)。

このように, 球果型指数, 種子重, 種子容積は産地, 林分, 母樹間変動が大きい。とりわけ, 産地間変動が大きい。

図-2 に柳沢 (1965) によるトドマツの産地と林分の平均球果型指数の等値線と, 表-5 の留萌 (3.30), 苫小牧 (4.35) をのぞく各産地の球果型指数別の頻度をパーセントでしめした。厚岸, 池田, 浦河, 北見など太平洋側やオホーツク海側中部以南の各産地は球果型指数が 5 以上で, いわゆるアカトドマツ系統に分類される個体の頻度が高い。たとえば, 厚岸, 池田, 北見, 浦河は球果型指数が 4~5 以上の母樹が 50% 以上出現した。一方, 興部, 名寄, 旭川, 岩見沢, 倶知安の各産地には, 球果型指数が 4 あるいは 5 の母樹はきわめて少ない。とくに, 倶知安は抽出母樹数も少ないが球果型指数 4 以上の母樹が抽出されなかった。この産地間差異を統計的に明らかにするため分散分析した。

球果型指数および種子重の両形質は産地間に 1% 水準, 産地内家系間に 5% 水準の統計的有意性が認められた (表-6)。種子容積は産地間にのみ 1% 水準の統計的有意性が認められたが, 林分間には統計的有意性が認められなかった。このように球果型指数, 種子形質とも産地間変動が大きいことが統計的にも明らかである。

分散成分の推定値 (表-7) によって全変動にしめる要因別変動の寄与率をもとめた (表-6)。各形質とも

表-6 トドマツ球果型指数および種子形質の分散 (MS) と要因別変動の寄与率 (V%)
 Table 6. Mean squares (MS) and percentages of total variance (V%) based upon variance components for cone type index and seed characters of Sakhalin fir

形質 Character	要因 Source of variation					
	産地 Provenances		林分 Stands		母樹 Mother trees	
	MS	V%	MS	V%	MS	V%
球果型指数 Cone type index	7.5050**	35.9	1.6503*	8.2	0.7492	55.9
種子重 Seed weight	23.9270**	26.7	10.3773*	21.3	3.3895	52.0
種子容積 Seed volume	237.6770**	41.4	37.0597	1.3	33.2408	57.3

*, **はそれぞれ 5%および 1%水準の統計的有意性をあらわす。

* and ** stand for statistical significance at the 5 and 1 percent level, respectively.

表-7 トドマツの球果型指数および種子形質の分散成分と遺伝的要因の寄与率
 Table 7. Components of variance and genetic intraclass correlation for cone type index and seed characters of Sakhalin fir

形質 Character	分散成分 Components of variance		遺伝的要因の寄与率 Genetic intraclass correlations	
	産地 Provenances	林分 Stands	$V_p / (V_p + V_s)$ (%)	$V_s / (V_p + V_s)$ (%)
	V_p	V_s		
球果型指数 Cone type index	0.4798	0.1102	81.3	18.7
種子重 Seed weight	1.7354	1.3857	55.6	44.4
種子容積 Seed volume	24.0293	0.7573	69.9	3.1

母樹間の寄与率が 50%以上で最も大きい。これは同一産地内の母樹間変動が大きいことをしめすものである。産地間の寄与率は球果型指数が約 36%、種子重が約 27%、種子容積が約 41%である。

遺伝的要因と考えられる産地および産地内林分の分散成分と、それぞれの級内相関をもとめ要因別の遺伝的寄与率とした (表-7)。球果型指数の産地間の遺伝的寄与率は 81%である。種子重のそれは約 56%、種子容積のそれは約 97%である。産地内林分間の寄与率は各形質ともきわめて小さい。このことは、これら 3 形質については産地選択の効果は大きい、産地内林分間の選択効果は小さいことをしめしている。また、図-2 から明らかのように、各産地の球果型の頻度分布に地理的環境の影響がみられる。種子形質も球果型と同様な傾向をもつようである。

(2) 球果型指数と種子形質との関係

久保田 (1965) は、アオトドマツ系統の頻度が高い林分産種子はアカトドマツ系統の頻度が高い林分産種子より重いとのべている。表-5 の産地別、林分別の平均球果型指数と種子重および種子容積との間にも同じ傾向をみることができる。

図-3 に林分の平均球果型指数と種子重 (1000 粒) との関係をしめた。両者間には、負の関係 ($r = -0.479$) が認められる。すなわち、林分の平均球果型指数が 4 以下の、いわゆるアオトドマツ系統の林分産種子は、11

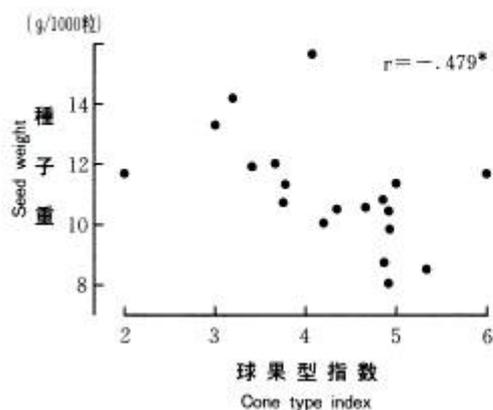


図-3 林分の平均球果型指数と種子重との関係

Fig.3. Relationship between stand means for cone type index and seed weight of Sakhalin fir

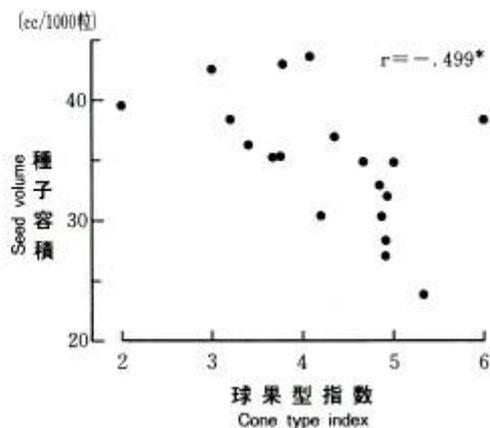


図-4 林分の平均球果型指数と種子容積との関係

Fig.4. Relationship between stand means for cone type index and seed volume of Sakhalin fir

g以上と重い。平均球果型指数が5以上の、アカトドマツ系統の林分産種子は、ほとんどが11g以下と軽い。しかし、平均球果型指数が5である各林分の平均種子重は8gから12gの変動があり、同じ球果型の林分産種子の重さにも大きな差異がある。

図-4には林分の平均球果型指数と種子容積との相関図をしめした。両者間には負の相関 ($r = -.499$) があり、種子重との間にみられたと同様に、アカトドマツ系統の林分産種子は小さく、アオトドマツ系統の林分産種子は大きい傾向がある。

球果型指数と種子重および種子容積との産地と林分平均の相関係数は表-8にしめした。球果型指数と種子重との間にはいずれも負の統計的に有意な関係がみられる。産地平均の相関係数 ($r = -.612$) は林分平均の相関係数 ($r = -.479$) より大きい。つまり、アオトドマツ系統の産地からの種子は重く、大きい、アカトドマツ系統の産地からの種子は軽く、小さいといえる。

表-8 球果型指数と種子形質との相関係数
Table 8. Correlation coefficients between cone type index and seed characters of Sakhalin fir

関係 Relationship	産地 Provenances	林分 Stands
種子重 Seed weight	-. 612*	-. 479*
種子容積 Seed volume	-. 541	-. 499*

* は5%水準の統計的有意性をあらわす。

* stands for statistical significance at the 5% level.

(3) 種子形質の変異の遺伝性

トドマツの種子形質は球果型に比較し、環境条件に影響されやすく、種子重や種子容積が約30%も変動する(倉橋・浜谷, 1975)といわれる。

ここでは、生育環境と樹齢を一定にし、種子形質にたいする環境変動の影響を最小にするため、各産地から選抜した母樹のツギキクローンを育成した。これらを同じ年に、北海道立林業試験場構内に植栽し、結実期を待って採種し、それぞれの生育地の母樹から採取した種子形質とを対比した。クローンの樹齢、生育環境ともほぼ一定であるから、クローンから採取した種子形質の変動はそれぞれ遺伝的特性をあらわすと考えられる。

図-5 は、美深、北見、池田、厚岸の4産地からの26母樹およびそれらのクローン(林齢14年)から採取した種子重の相関図である。両者の種子重間には高い正の相関($r = .752$)がみられる。この傾向は産地平均についても産地内の母樹についても同様である。

表-9 は母樹およびそのクローンから採取した種子重の分散と共分散分析表である。分散分析の結果、母樹およびクローンとも産地間に1%水準の統計的有意性が認められた。以上の結果から各母樹から採取した種子重の産地間変動は、母樹の生育環境の反映のみでなく遺伝的特性を表現しているといえよう。

表-10 には要因別に母樹とクローンの種子重間の相関係数をしめた。全体の相関係数(表現型相関)はさきの図にしめたとおり、 $r = .752$ と正の高い値をしめた。産地間の相関係数はさらに高い正の値($r = .872$)をしめた。また、産地内母樹間のそれは $r = .640$ と正の値をしめた。このように、母樹とクローンの種子重間の要因別の相関係数はいずれも高い正の値をしめた。

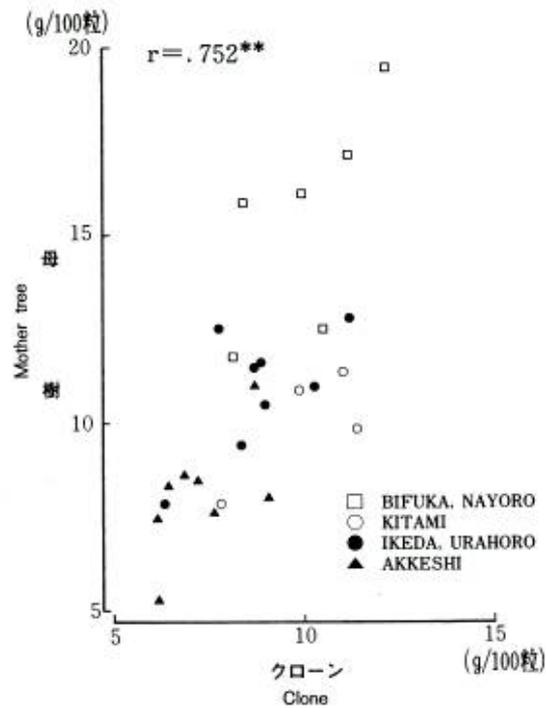


図-5 母樹とそのクローンから採取した種子重間の関係
Fig.5. Relationship between seed weights from parent and their clone

表-9 母樹およびそのクローンから採取した種子重の分散分析
Table.9. Results of analysis of variance for seed weight collected from parent tree in the native habitat and their clone

要因	DF	MS	
		母樹 Parents	クローン Clones
産地 Provenances	3	4455.38**	2189.52**
産地内母樹 Parent trees within provenances	22	414.29	372.80

**は1%水準の統計的有意性をあらわす。

**stands for statistical significance at the 1 percent level.

表-10 自生地の母樹とそれらのクローンから採取した種子重間の相関係数
Table 10. Correlation coefficients between seed weight collected from parent tree in the native habitat and their clone

要因	DF	相関係数 Correlation coefficient
産地 Provenances	3	0.872
産地内母樹 Parent trees within provenances	22	0.640
全体 Total (Phenotype)	25	0.752

したがって、各産地や林分の結実量が多く、しかも相互に類似している場合は、それぞれの産地、林分および母樹の種子重は、それぞれの遺伝的特性を表現していると考えられる。

第2節 球果型および種子形質の産地間変異と

産地の気候因子との関係

産地別に球果型指数別の頻度分布を図-2に示した。すでに明らかなように、平均球果型指数が5以上の産地は厚岸、池田、浦河、北見などで、これらは全て太平洋側やオホーツク海側中部以南に位置している。一方、日本海側およびオホーツク海側中部以北とその内陸につらなる各産地は球果型指数が小さく、球果型指数の頻度分布に地理的環境の影響がみられる。すなわち、表日本型と裏日本型気候の地域区分と両地域の球果型の頻度分布とは密接な関連があるようである。

これら3形質の産地間変動にたいする産地の気候因子の影響は相関解析とステップワイズ重回帰分析によって検討した。各気候因子の測定資料は表-11に示した。解析方法はつぎのとおりである。

1) 材料と方法

(1) 気候因子とその測定資料

気候因子の測定資料はそれぞれの母樹産地と最も近接した気象観測所の1958年から1978年までの気象測定資料である(北海道の気象, 1958~1978)。

- i) 生育期間 平均気温5°C以上の延日数を年平均であらわした。
- ii) 平均気温(4月~6月) 4月から6月までの日平均気温を摂氏であらわした。
- iii) 平均気温(11月~3月) 11月から3月までの日平均気温を摂氏であらわした。
- iv) 最深積雪 最深積雪の平均値をセンチメートル単位であらわした。
- v) 積雪初日 11月20日から起算した積雪10cm以上の日数を年平均であらわした。
- vi) 積雪日数 10cmおよび50cm以上の積雪期間の年平均を日単位であらわした。
- vii) 降水量 11月から3月までの総降雪量を降水量に換算した年平均をミリメートル単位であらわした。
- viii) 日照時間 11月から3月までの総日照時間の年平均を時間単位であらわした。

なお、各形質の産地間変動と気候因子との単純相関の計算は全産地(全地域)、A地域(太平洋側)およびB地域(日本海側)の両地域(図-1)の産地平均についておこなった。

(2) ステップワイズ重回帰分析

この目的は形質値の変動にたいする各気候因子の独立的な効果を推定することである。その方法は基本的には重回帰分析にもとづいている。すなわち、ある産地の形質値を予測するために、あたえられた産地の気候因子 X_1, X_2, \dots, X_m のうち、予想以上に効果が低い変数は削除していく方法である。たとえば、従属変数 Y (この場合、球果型指数とする)を説明するうえで有効と思われる独立変数(気候因子) X_1, X_2, \dots, X_m があるとき、しかも m の個数が多い場合は直ちに全変数による重回帰式を計算するのではなく、回帰にたいする寄与が最も大きい変数から一つずつ回帰式にとり入れていく。そのたびに、前の段階で回帰式に導入されている全変数を再検討する方法である。

新しい変数を入れたため、それまでに回帰式にとり入れられていた変数が有意性を失ったとき、その変数は回帰式からとり除かれる。この繰返しによって、受容される変数も除去される変数もなくなるまで続けられる。

表-11 産地に近接した観測所の気象測定資料

Table 11. Average meteorological data* for station's nearest to sampled provenances

産地 Provenance	生育期間	平均気温	平均気温	最深積雪	積雪初日**	積雪日数		降水量	日照時間
	Duration of growing season	Average April-June temperature	Average Nov-March temperature	Maximum deposit snow depth	Date that snow deposit begins	Period of snow cover		Precipitation (Nov-March)	Sum of insolation time (Nov-March)
	(days \geq 5°C)	(°C)	(°C)	(cm)	(\geq 10 cm)	(\geq 50 cm) (days)	(\geq 10 cm) (days)	(mm)	(hours)
NEMURO	207	7.7	-1.7	35.4	40	0.5	44.2	302.3	174.5
AKKESHI	200	8.6	-3.9	60.0	40	23.4	69.3	361.8	195.9
IKEDA	193	10.7	-4.9	49.3	25	11.0	68.3	227.4	189.7
URAKAWA	212	9.8	-0.6	25.8	40	0	32.7	258.4	163.7
KITAMI	193	10.5	-5.5	88.8	23	46.6	104.8	293.7	161.5
FURANO	196	10.6	-4.9	102.2	9	68.5	121.7	455.5	151.0
NAYORO	183	9.9	-5.9	121.9	3	98.7	127.0	457.5	133.4
BIFUKA	188	10.1	-3.4	161.4	3	110.0	128.7	685.7	132.0
OKOPPE	192	10.3	-4.8	121.9	10	79.3	121.9	440.5	112.0
IWAMIZAWA	203	11.4	-2.7	132.8	13	84.2	115.4	575.3	146.7
TOMAKOMAI	199	10.8	-4.3	109.8	11	58.4	121.9	458.5	161.0
RUMOI	203	10.7	-2.0	116.9	10	81.5	115.5	569.9	99.5
KUTCHAN	191	10.1	-3.5	206.7	5	109.6	123.9	957.6	106.3

* 北海道の気象 (1958~1978) によった。

Derived from Weather in Hokkaido (1958 - 1978) .

**11月20日を1とし、それから1日遅れるごとに1ずつ加算した。

Days from November 20th to the day of beginning of snow cover.

もし、独立変数間に強い相関がある場合は、その中で線型独立な変数のみが回帰式に入れられる。

本論文におけるステップワイズ重回帰分析は HITAC8000 シリーズの大型電子計算機でおこなった。

2) 結果

(1) 平均球果型指数および種子形質と産地の気候因子との相関解析

トドマツの球果型指数、種子重および容積と産地の気候因子との相関係数は表-12 にしめた。全地域における相関係数が球果型指数と統計的に有意な気候因子は、11月から3月までの平均気温、最深積雪、10cm および 50cm 以上の積雪日数、降水量などとともに負である。積雪初日のみは正の値をしめた。

種子重とは4月から6月までの平均気温、最深積雪、50cm 以上の積雪日数が正、積雪初日が負の統計的に有意な関係をしめた。

種子容積とは生育期間、積雪初日が負、11月から3月までの平均気温、最深積雪、50cm 以上の積雪日数が正の統計的に有意な関係をしめた。

全地域における相関係数が統計的に有意で、太平洋側および日本海側の両地域内の産地平均の相関係数も全地域のそれと同じ符号で、しかも 0.5 以上の高い値をしめず気候因子を形質別にしめすとつぎのとおりである。

球果型指数は積雪初日と正、種子重は積雪初日と負、種子容積は生育期間および積雪初日と負、最深積雪と

表-12 トドマツの母樹形質（球果型指数，種子重および容積）と産地における気候因子との相関係数
 Table 12. Correlation coefficients between climatic factors at the place of origin and parental characters of Sakhalin fir

気候因子 Climatic factor	形質 Parental character	全地域 Entire region	太平洋側 The Pacific coast	日本海側 The Japan Sea coast
生育期間 (5°C以上の日数) Duration of growing season (days \geq 5°C)	球果型指数 Cone type index	.192	-.429	.072
	種子重 Seed weight	-.551	-.560	-.679
	種子容積 Seed volume	-.770*	-.674	-.679
平均気温 (4月~6月) Average April-June temperature	球果型指数 Cone type index	-.288	-.532	.201
	種子重 Seed weight	.589*	.993**	-.339
	種子容積 Seed volume	.329	.974*	-.745
平均気温 (11月~3月) Average November-March temperature	球果型指数 Cone type index	-.822*	.742	-.787*
	種子重 Seed weight	.553	.457	-.032
	種子容積 Seed volume	.712*	.618	.293
最深積雪 Maximum snow depth	球果型指数 Cone type index	-.650*	-.006	-.240
	種子重 Seed weight	.794*	.808	.224
	種子容積 Seed volume	.742*	.908*	.656
積雪初日 (10 cm以上) Date that snow deposit beings (\geq 10 cm)	球果型指数 Cone type index	.748*	.753	.806*
	種子重 Seed weight	-.713*	-.494	-.428
	種子容積 Seed volume	-.754*	-.635	-.585
積雪日数 (50 cm以上) Period of snow cover (\geq 50 cm)	球果型指数 Cone type index	-.596*	.657	-.479
	種子重 Seed weight	.706*	.531	.289
	種子容積 Seed volume	.682*	.687	.421
積雪日数 (10 cm以上) Period of snow cover (\geq 10 cm)	球果型指数 Cone type index	-.872*	-.321	-.719
	種子重 Seed weight	.716*	.277	.547
	種子容積 Seed volume	.512	.332	.259
降水量 (11月~3月) Precipitation (Nov.-March)	球果型指数 Cone type index	-.873*	.892*	-.826*
	種子重 Seed weight	.379	-.580	-.001
	種子容積 Seed volume	.560	-.506	.213
日照時間 (11月~3月) Sum of insolation time (Nov.-March)	球果型指数 Cone type index	-.199	-.549	-.422
	種子重 Seed weight	-.363	-.541	.190
	種子容積 Seed volume	-.459	-.660	-.368

*, **はそれぞれ5%および1%水準の統計的有意性をあらわす。

* and ** stand for statistical significance at the 5 and 1 % level, respectively.

正の関係をしめしている。

ある形質と全地域および地域内産地の各相関係数が同じ符号で、しかも高い値をしめす気候因子はその形質の産地間変動に大きな影響をおよぼした淘汰要因と考えられる。したがって、球果型指数の産地間変動にたいし産地における積雪初日が正の方向、つまり球果型指数は積雪期が遅い産地ほど高い値であるから、寡雪地帯のトドマツはアカトドマツの方向に、多雪地帯のトドマツはアオトドマツの方向に選択されてきたと考えられる。

種子重および種子容積の両形質はともに積雪期とは正の関係がある。種子容積は、さらに生育期間、最深積雪などの気候因子とも高い相関関係をしめしている。つまり、多雪地帯を産地とするトドマツは大粒で重い方向に、寡雪地帯を産地とするトドマツは小粒で軽い方向に選択されてきたと考えられる。

しかし、産地の気候因子が種子形質にたいし直接的な選択を加えているのか、あるいは球果型にたいする選択が球果型と遺伝相関が高い種子形質に変化をもたらしたかについては後でのべる。いずれにしても、トドマツの球果型や種子形質の産地間変動は産地の気候因子と密接に関連していることが明らかである。

柳沢 (1965) は、球果型指数の地理的分布は産地の寒さの指数と高い相関関係があるが、産地の気候区分と球果型の頻度分布との間に一致しない地域があるとのべている。本研究では球果型指数の産地間変動は 10cm 以上の積雪日数、降水量 ($r = -.873$) などと高い相関関係があり、寒さの指数との関係よりも産地における冬期の気候因子との関係が密接であることが示唆された。

しかし、球果型や種子形質の産地間変動に、産地におけるどの気候因子が最も強い影響をおよぼしているかは、気候因子相互間に強い相関があるから、単純相関係数の直接的比較のみから推定できない。また、各気候因子が複合的に作用しているのか独立的作用であるかも明らかにできない。

(2) 球果型指数と種子形質の産地間変動に影響をおよぼす気候因子

ステップワイズ重回帰分析によって球果型指数および種子形質の産地の気候因子にたいする統計的に有意な偏回帰係数をもとめた。偏回帰係数、重相関係数、決定係数などは形質別に表-13 にしめた。

球果型指数の冬期の降水量、日照時間にたいする偏回帰係数は統計的有意性をしめた。球果型指数とこれら 2 気候因子との重相関係数は.934 であり、決定係数は.872 である (表-13)。これは産地の平均球果型指数の変動におよぼす 2 気候因子の影響の強さをしめすものである。決定係数から球果型指数の産地間変動の 87% はこれら 2 気候因子によって説明されることがわかる。

偏回帰係数は降水量が負、日照時間が正の統計的に有意な影響をおよぼしていることをしめしている。そして標準偏回帰係数の絶対値から明らかなように 2 気候因子の影響には大きな差異がない。

種子重と積雪初日、最深積雪との偏回帰係数は統計的有意性をしめたが、日照時間との偏回帰係数は統計的有意水準に達しなかった。種子重とこれら 3 気候因子との重相関係数は.890、決定係数は.793 である。種子重の産地間変動の約 80% はこれら 3 気候因子によって説明できることをあらわしている。偏回帰係数は積雪初日および日照時間が負、最深積雪が正である。標準偏回帰係数から明らかなように、これら 3 気候因子のうち、積雪初日の影響が最も強く、ついで最深積雪の影響が強い。

種子容積と 50cm 以上の積雪日数、日照時間との偏回帰係数は統計的有意性をしめた。種子容積とこれら 2 気候因子との重相関係数は.902、決定係数は.813 である。したがって、種子容積の産地間変動の約 81% はこれら 2 気候因子によって説明できる。偏回帰係数は 50cm 以上の積雪日数が正、日照時間が負の値をしめた。

以上の解析から明らかなように、球果型指数の産地間変動にたいし、降水量は負、日照時間は正の影響をおよぼしている。日照時間は冬期の晴天を意味するから降雪量が少なく、晴天が続く寡雪・土壌凍結地帯を産地と

表-13 ステップワイズ重回帰分析による球果型指数および種子形質にたいする
産地の気候因子の影響の検討

Table 13. Multiple correlation, partial and standard partial regression coefficients of
parental data (cone type and seed characters) of Sakhalin fir on the
entering variables of climatic factors at the place of origin in the stepwise
multiple regression analysis

形質 Character (Dependent variable)	気候因子 Climatic factor (Independent variable)	偏回帰係数 Partial regression coefficient	標準偏差 SD	標準偏回帰係数 Standard partial regression coef.	重相関係数 Multiple correlation	決定係数 Coefficient of determination
球果型指数 Cone type index	降水量 Precipitation (Nov.-March)	-0.0022**	±0.0008	-0.4686	0.934**	0.872
	日照時間 Sum of insolation time(Nov.-March)	0.0169**	±0.0052	0.5428		
種子重 Seed weight	積雪初日 Date that snow deposit begins(≥10 cm)	-0.1892**	±0.0576	-1.1625	0.890**	0.793
	最深積雪 Maximum snow depth	0.0355**	±0.0156	0.7993		
	日照時間 Sum of insolation time(Nov.-March)	-0.0323	±0.0196	-0.4334		
	積雪日数 Period of snow cover(≥50 cm)	0.2525*	±0.1374	0.4675		
種子容積 Seed volume	日照時間 Sum insolation time(Nov.-March)	-0.3620*	±0.1757	-0.5242	0.902**	0.813

*, ** はそれぞれ 5%および 1%水準の統計的有意性をあらわす。

*, ** stand for statistical significance at the 5 and 1 percent level, respectively.

するトドマツはアカトドマツ系統に、多雪地帯においてはアオトドマツ系統の方向に選択されていると考えられる。

種子重については積雪期が早く、冬期の日照時間が少なく、最深積雪が大きい、いわゆる多雪地帯のトドマツは、種子が重い方向に選択されていると考えられる。

種子容積については積雪期間が長く、冬期の日照時間が少ない多雪地帯のトドマツ種子は大粒の方向に選択されていると考えられる。

第3節 考察

生育環境が異なる道内の各産地および林分から母樹別に収集して、トドマツの球果型および種子形質の産地および産地内林分間の変動を調査した。産地や林分の平均球果型指数は厚岸、北見、池田、浦河など太平洋側およびオホーツク海側中部以南の産地や林分産のものが高い値をしめし、日本海側およびオホーツク海側中部以北とその内陸につらなる産地のものは低い値をしめす傾向がみられた。

一方、種子重や種子容積は球果型指数と逆に、太平洋側およびオホーツク海側中部以南からのものが小粒で軽い、日本海側およびオホーツク海側中部以北とその内陸につらなる地域からのものは大粒で重い傾向がみられる。

日本海側など裏日本型気候をしめす地域のトドマツは、平均球果型指数からみてアオトドマツ系統であるといえる。そして、それらの種子は大粒で重い。太平洋側など表日本型気候をしめす地域からのものはアカトドマツ系統が多く、その種子は小粒で軽いことが明らかになった。

また、球果型指数や種子形質の産地や林分間変動を調べると、産地間変動と母樹間変動はきわめて大きいが生産地内林分間変動はきわめて小さかった。これは同一産地内の各林分には、比較的類似した球果型の母樹が同じような割合で混交していると同時に、各林分にはいろいろな球果型の母樹が混在することをしめしている。

球果型や種子形質の産地間変動にたいする気候因子の影響については、各形質と産地の気候因子との単純相関およびステップワイズ重回帰分析によって検討した。球果型指数の産地間変動にたいしては、冬期の降水量と日照時間が、種子重にたいしては積雪の遅速、最深積雪、日照時間が、また種子容積にたいしては積雪期間、冬期の日照時間などの強い影響がみられた。つまり、トドマツの球果型や種子形質の産地間変動は、表日本型気候をしめす地域と裏日本型気候をしめす地域によって著しい差異があり、前者の地域にはアカトドマツ系統の頻度が高く、後者の地域にはアオトドマツ系統の頻度が高いことが明らかである。また、それぞれの地域内の各産地の球果型や種子形質の変動にたいしても、上記の各気候因子が強い影響をおよぼしていることが明らかである。

すなわち、トドマツの球果型や種子形質の産地間変動にたいし、冬期の気候因子が重要な役割をはたしている。また、各形質と産地の気候因子との重回帰式によって、各産地や林分の球果型指数や種子形質の等値線を相当高い精度でえがくことが可能であるといえる。

柳沢 (1965) はトドマツの球果型の頻度分布は、地理的環境にともなって連続的に変化する勾配変異であり、その頻度分布と寒さの指数とは高い関係にあることを明らかにした。しかし、寒さの指数による気候区分と、球果型の分布が一致しない地域があるとのべているが、これは、球果型の分布は寒さの指数に代表される環境因子よりも、冬期の降雪量や積雪期間などの気候因子の強い影響を受けているためと考えられる。

岡田 (1957) や久保田 (1965) は、本道の中央脊梁山系を中心に東西両地域に分けると、アオトドマツ系統は西側に、アカトドマツ系統は東側に多く分布していると報告している。しかし、本研究における球果型指数の産地間変動の調査によると、東西型の地域分布というより、むしろ表日本型と裏日本型気候の地域区分にしたがった分布であることが、各産地の平均球果型指数と産地の気候因子との関係から明らかである。たとえば、中央脊梁山系の東側のオホーツク海側中部以北に位置する興部、雄武産の平均球果型指数は、それぞれ 3.40 および 3.75 と道西部の苫小牧産の平均球果型指数より低い値をしめし、しかもアオトドマツ系統である。

ANTONOVICS and BRADSHOW (1970) によれば形質相互の相関係数が産地間と産地内個体間において高く、統計的有意水準に達する程であれば両形質は遺伝的関連性が高く、自然淘汰にたいする相関反応の証明であるという。球果型指数は種子重や種子容積と産地平均の相関係数が負の高い値をしめた。しかし、産地内母樹間の球果型指数と種子重や種子容積との形質間の相関係数は統計的有意水準に達しなかった。したがって、球果型指数と種子形質とは遺伝的関連性が低く、両形質は産地の気候因子の影響を受けて独立的に勾配変異をしめしていると考えられる。

第2章 幼齡期における生長特性の 産地間変異

トマツの幼齡期における生長特性や適応性などと関連が高い形質は産地間変異が大きいと報告されている(久保田・近久, 1964; 久保田, 1965; 玉利, 1966; 岡田ら, 1966; 岡田・向出, 1969; 畠山, 1970; 岡田ら, 1970; 畠山ら, 1979)。また, 林業上の主要形質は個体間変動が大きい(SAKAI and HATAKEYAMA, 1963)。

本章では, トマツの幼齡期における生長特性について, 集団(産地), 分集団(産地内林分)および半姉妹家系(自然受粉家系)の標本抽出によって枝分れ型の分散分析をおこない, 要因別の変動量を比較した。また, 各レベルにおける遺伝的分化の程度についても検討した。さらに, 幼齡期の生長特性と球果型指数や種子形質との関係および生長特性の産地間変動と産地の気候因子との関係についても検討した。

実験計画は, 産地試験と次代検定を組合せたもので多くの研究に採用されている方法である(STERN, 1964; 畠山・安達, 1968; WELLS and SWITZER, 1971)。

第1節 材料と方法

(1) 材 料

材料は球果型や種子形質を調査した同じ材料から育成した家系別苗木である(表-1)。まきつけは1974年5月に, 北海道立林業試験場(美唄市光珠内)苗畑に母樹別におこない, 苗畑では6年間育成した。

(2) 種子および育苗上の取扱い

脱粒した種子はまきつけまでの間, 乾燥剤とともにデシケーターに入れ0°C前後の温度で貯蔵した。種子は通常の方法で低温湿層処理し, 1974年5月に各家系, 約60g/m²ずつまきつけ, 2年間据置いた。第1回床替(2年生苗)は1976年5月, 第2回床替(4年生苗)は1978年5月におこない, 通算で6年間育苗した。まきつけと床替の翌年は据置いた。

まきつけから山出しまで原則として間引きや選苗をしなかったが, まきつけ床でとくに生立本数が多い家系については, 全本数の1/2~1/3を無作為に抽出し床替した。

(3) 苗齡の表示

本論文における苗齡の記号や略号はつぎのとおりとした。苗齡はSoci. Amer. Forester, Forestry Terminology (1958)にしたがい(A₁-B₁-B₂)の順に経過年数をあらわした。ただし, Aはまきつけ床, B₁は第1回床替床, B₂は第2回床替床における経過年数をあらわす。例えば, まきつけ床に2年, 第1回床替床に2年, 第2回床替床に2年据置いた6年生苗は(2-2-2)とあらわした。

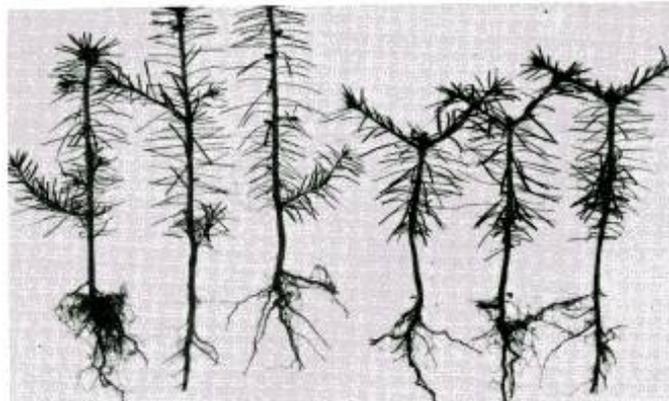
(4) 実験計画および供試本数

まきつけは各家系を1プロット(1.0m×0.5m)とする乱塊法, 2反復の実験計画でおこなった。第1回床替は, 各家系を1プロット(1.0m×1.0m)とする2反復の乱塊法の実験計画により, m²あたり81本ずつを方形植栽した。各家系の供試本数は162本ずつとした。第2回床替は第1回床替と同じ実験計画により, m²あたり36本ずつ各家系について144本ずつ床替した。

(5) 調査方法

調査形質はすべて肉眼でみられるものとした。調査時点でかならずしも経済的に重要な形質とかぎらないが、成木やそれに至る過程で主要形質と関連があると考えられる形質とした。調査は生長休止期におこなったが、開葉日のみは適期におこなった。葉長をのぞく各形質の調査は2年生、4年生および6年生について原則として1プロットあたりそれぞれ120, 81, 72本ずつとした。調査形質および調査方法はつぎのとおりである。

- i) 苗高 2年生、4年生および6年生苗の全苗高をセンチメートル単位で測定した。
- ii) 根元径 4年生と6年生苗について地上高1~2cmの根元径をミリメートル単位で測定した。
- iii) 当年伸長 4年生苗と6年生苗のそれぞれの主軸の伸長生長をセンチメートル単位で測定した。ただし、秋伸び部分は除外した。
- iv) 頂芽数 頂芽数は4年生苗の主軸に頂生する頂芽とその基部に側生する側芽の合計とした。秋伸び個体の側枝は頂芽数に含めた。
- v) 葉長 4年生苗について調査した。標本数は苗高や側枝数などが標準的なものを各プロットから5個体ずつ抽出し、最長の当年生側枝の中央部、約1.5cmの範囲内の全着生葉を摘葉(13~20葉)しそれらをミリメートル単位で測定した。
- vi) 秋伸び 2年生苗と4年生苗について調査した。秋伸びはその形態によって①頂芽が伸長生長したもの(Lammas shoots), ②頂芽の基部の側芽が伸長生長したもの(Proleptic shoots), ③側芽が伸長生長したもの(Sylleptic shoots)などに分類されている(KOZLOWSKI, 1966; RUDOLPH, 1964)。
2年生苗の秋伸びは①頂芽伸長型と②側芽伸長型に分類(写真-1)して形態別に調査した。①と②が同時に生じたものは①の頂芽伸長型に分類した。
4年生苗については形態別に分類せず、広義の秋伸び(Summer shoots)として調査した。秋伸びは各プロットにおけるそれぞれの本数をプロット内の全個体数で除し、パーセントであらわした。



頂芽伸長型
Lammas shoot

側芽伸長型
Proleptic shoot

写真-1 トドマツ2年生苗の頂芽伸長型と側芽伸長型の秋伸び
Photo.1. Lammas and proleptic shoot growth at an age of 2 years of seedling

vii) 開葉日 1回床替, 1年据置きの3年生苗について1977年5月から6月初旬まで調査した。開葉は頂芽の芽鱗が破れて針葉部分が3mm程度露出した状態とした。開葉日は5月1日から起算した開葉までの日数とした。そのプロット計をプロット内の調査個体数で除しプロット平均であらわした。

(6) 統計的方法

分散分析はプロット平均をもちい, 反復間の差を無視し STERN (1964), SQUILLANCE (1966) と同じ方法によりつぎのモデル式をもちいた。

$$Y_{ijkl} = \mu + P_i + s_{ij} + f_{ijk} + e_{ijkl}$$

ここで Y_{ijkl} はある形質のプロット平均, μ は実験の総平均, p_i は産地 i の効果, s_{ij} は産地 i における林分 j の効果, f_{ijk} は産地 i の林分 j における k 母樹の家系の効果であり, e_{ijkl} は誤差項で家系内変異や反復の効果であらわす (MORGENSTERN, 1969 a)。各プロット平均は母集団から任意抽出された標本であると仮定した (SNEDECOR and COCHRAN, 1967)。

分散分析における自由度および分散成分の推定方法は表-14 のとおりである。この実験における産地内林分数, 林分内家系数は一定でないから分散成分の係数は ANDERSON and BANCROFT (1952) によってもとめた。

分散成分の推定値から級内相関 (KEMPTHORNE, 1957) をもとめ, 要因別変動の寄与率および要因別の遺伝的寄与率をもとめた。分析の前にパーセントであらわされる数値は予め角度変換 ($\sin^{-1} \sqrt{\%}$) した。

表-14 トドマツの生長特性の分散分析における自由度と分散成分の推定
Table 14. Degrees of freedom (DF) and expected mean squares (EMS) in the analysis of variance for seedling characters of open-pollinated progenies of Sakhalin fir

要因 Source of variation	DF	E (MS)
産地 Provenances	12	$\sigma_e^2 + 2.150 \sigma_f^2 + 18,3715 \sigma_s^2 + 37.5295 \sigma_p^2$
産地内林分 Stands within provenances	9	$\sigma_e^2 + 1.999 \sigma_f^2 + 17.0890 \sigma_s^2$
林分内家系 Families within stands	101	$\sigma_e^2 + 1.999 \sigma_f^2$
誤差 Error	123	σ_e^2

第2節 結果

1) 幼齡期の生長の変異

環境条件が異なる各産地や林分から収集したトドマツの球果型や種子形質は生育地の環境条件に対応した変化を生じていた。それらの後代家系群の各形質もそれぞれの産地に特有な変化を生じていると考えられる。しかし, 変化の大きさとパターンは, 形質によって異なると考えられるので形質別に検討した。

表-15 各苗齢時のトドマツの生長および頂芽数などの家系平均
 Table 15. Ranges, means, standard deviations (SD) and coefficients of variation (C. V.) for tree height and diameter growth of Sakhalin fir

形質 Character	家系数 No. of families	単位 Unit	範囲 Range	平均 Mean	標準偏差 SD	変異係数 C. V. (%)
苗高 (2 - 0) Total height	123	cm	6.7-13.6	9.7	1.69	17.4
苗高 (2 - 2) Total height	123	cm	15.4-31.1	22.0	1.56	7.1
苗高 (2 - 2 - 2) Total height	123	cm	37.4-56.5	47.3	2.69	5.7
根元径 (2 - 2) Basal diameter	123	cm	0.53-0.88	0.63	0.037	5.7
根元径 (2 - 2 - 2) Basal diameter	123	cm	1.1- 1.4	1.25	0.043	3.4
当年伸長 (2 - 2) Current height growth	123	cm	6.9-14.9	10.26	1.00	9.7
当年伸長 (2 - 2 - 2) Current height growth	123	cm	12.3-20.4	16.96	1.445	8.5
頂芽数 No. of terminal buds	123	cm	4.5- 6.0	5.1	0.178	3.5
葉長 Leaf length	123	cm	1.57-3.02	2.09	0.075	3.6

(1) 苗 高

各苗齢時の家系平均の苗高は表-15 に産地および林分平均は表-16 にしめた。苗高の全平均は2年生が9.7cm, 4年生が22.0cm, 6年生が47.3cmである。家系平均は変動幅が最も大きい。2年生の産地および林分平均(表-16)の最小はともに7.47cm, 産地平均の最大は12.2cm, 林分平均の最大は13.47cmである。4年生苗高の産地および林分平均の最小は18.0cm(根室), 最大は26.7cm(倶知安)である。6年生苗高の産地および林分平均の最小はともに42.6cm(根室), 最大は56.7cm(倶知安)である。

産地平均の苗高が大きい産地は日本海側やオホーツク海側中部以北の多雪地帯に位置し, 苗高が低い産地群は太平洋側やオホーツク海側中部以南に位置している。この傾向は苗齢が若い2年生苗高で著しい。

苗齢別の苗高について産地, 産地内林分(林分)および林分内家系(家系)間差異を統計的に明らかにするため分散分析した(表-17)。2年生および4年生苗高の両形質は産地, 林分, 家系間の全ての要因間に統計的有意性が認められた。しかし, 6年生苗高は家系間にのみ統計的有意性が認められた。つまり, 苗齢の経過にともない産地や林分間変動が減少している。これを量的にたしかめるため全分散に定める要因別分散成分の寄与率をもとめた。各形質の要因別分散成分の推定値は表-17にしめた。

2年生苗高の要因別変動の寄与率は誤差が約57%で最も大きい。産地間変動の寄与率は約27%でこれについて大きい。しかし, 林分および家系間変動の寄与率はともに10%以下と小さい。つまり, 2年生苗高は産地間変動が大きく, 林分および林分内家系間変動が小さい。

4年生苗高の寄与率は誤差変動について家系間変動が大きい。産地間変動の寄与率は2年生苗高の場合の1/2以下である。6年生苗高の産地間変動の寄与率はさらに減少し, 僅か4.9%である。林分間変動の寄与率は苗齢と無関係に6~7%と変動が小さい。

表-16 トドマツの各苗齢における生長, 頂芽数, 葉長の産地および林分平均
 Table 16. Provenance and stand means for tree height, diameter, number of terminal buds and leaf length of Sakhalin fir

産地 Provenance	林分 Stand	苗高 Total height (cm)			根元径 Basal diameter (cm)		当年伸長 Current height growth(cm)		頂芽数 No. of terminal buds (2 - 2)	葉長 Leaf length (cm) (2 - 2)
		(2 - 0)	(2 - 2)	(2 - 2 - 2)	(2 - 2)	(2 - 2 - 2)	(2 - 2)	(2 - 2 - 2)		
NEMURO	N-b	8.33	18.0	42.6	.58	1.18	7.6	17.6	5.0	1.71
		8.33	18.0	42.6	.58	1.18	7.6	17.6	5.0	1.71
AKKESHI	A-h A-a	8.67	20.6	47.6	.59	1.16	9.4	16.6	5.2	1.86
		9.33	20.0	47.0	.64	1.19	8.9	18.3	5.2	1.76
		8.98	20.3	47.2	.61	1.18	9.2	17.4	5.2	1.81
IKEDA	I-h I-c I-o	8.64	22.6	48.5	.64	1.26	10.0	18.0	5.1	2.17
		9.35	19.7	43.4	.68	1.23	9.2	16.2	4.9	2.09
		8.11	20.7	45.6	.63	1.25	10.1	16.7	5.1	2.10
	Ob	8.79	21.7	46.9	.65	1.25	10.4	17.4	5.0	2.10
		7.47	19.9	47.5	.76	1.38	10.1	17.3	5.1	1.86
		7.47	19.9	47.5	.76	1.38	10.1	17.3	5.1	1.86
URAKAWA	U-e U-s U-a	10.60	22.8	50.0	.62	1.25	10.5	18.4	5.1	2.03
		9.47	19.7	45.5	.68	1.27	9.0	17.6	5.0	1.98
		9.45	23.1	48.8	.77	1.32	11.5	15.5	5.4	2.03
		9.91	22.4	48.7	.69	1.29	10.7	16.9	5.2	2.01
KITAMI	K-o	9.16	23.1	49.5	.63	1.31	11.1	17.3	5.2	2.13
		9.16	23.1	49.5	.63	1.31	11.1	17.3	5.2	2.13
OKOPPE	O-ok O-om	12.22	22.5	48.1	.59	1.33	10.0	17.4	5.1	2.45
		12.09	23.9	50.0	.59	1.27	11.4	17.8	5.1	2.38
		12.20	22.7	48.6	.59	1.32	10.3	17.5	5.1	2.40
NAYORO	Ny-c Ny-b	10.94	21.0	45.0	.58	1.25	9.1	16.6	4.8	2.30
		11.13	23.6	47.4	.60	1.26	11.3	16.9	5.0	2.38
		11.00	21.9	45.8	.59	1.26	9.8	16.7	4.9	2.34
TOMAKOMAI	T-y T-h	10.93	24.8	50.7	.75	1.28	12.9	15.9	5.5	2.09
		13.47	26.3	50.6	.72	1.34	11.6	15.3	5.4	2.16
		11.71	25.5	50.6	.74	1.31	12.2	15.6	5.4	2.12
IWAMIZAWA	Im-k Im-n	11.19	24.0	48.9	.71	1.26	11.4	16.4	5.0	2.51
		12.17	24.5	46.3	.68	1.27	11.4	14.5	5.0	2.32
		11.87	24.4	47.1	.69	1.27	11.4	15.0	5.0	2.41
RUMOI	R-t	10.34	21.7	47.7	.73	1.24	9.9	16.6	5.1	2.22
		10.34	21.7	47.7	.73	1.24	9.9	16.6	5.1	2.22
KUTCHAN	Kt	11.11	26.7	56.7	.80	1.41	13.6	18.1	5.1	3.02
		11.11	26.7	56.7	.80	1.41	13.6	18.1	5.1	3.02
HAKODATE	Ht	—	24.0	50.0	.71	1.29	10.7	17.5	5.2	2.36
		—	24.0	50.0	.71	1.29	10.7	17.5	5.2	2.36

要因別変動の寄与率から明らかなように、苗齢の経過とともに産地間変動は著しく減少した。つまり、幼齢期の初期生長は産地間変動が大きい、苗齢の経過とともに産地間変動が減少し、相対的に家系間変動が増大する傾向がみられる。

表-18 に各苗齢の苗高、根元径、当年伸長、頂芽数、葉長について要因別に遺伝的寄与率をしめした。この推定値によって、各形質の各レベルにおける遺伝的分化の程度を推定しようとした。

MORGENSTERN (1969 b) は遺伝的要因の寄与率の相互比較から変異についてつぎのように分類した。

① 産地間 (V_p) の遺伝的寄与率が林分 (V_s) や家系間 (V_f) のそれぞれより大きければ勾配変異と考える。

② 産地内林分間の遺伝的寄与率が産地および家系間のそれより大きければ生態変異と考える。

ここでは①の場合は MORGENSTERN (1969 b) にしたがって勾配変異としたが、②の場合は産地内林分間の生態的環境に差異があるといえない場合もあるので、淘汰と無関係な機会的変異と区別できない。また、家系間の遺伝的寄与率が最大であれば家系変異と考えた。このような考え方で各形質の変異を分類するとつぎのようになる。

表-17 各苗齢時におけるトドマツの生長および頂芽数の分散分析と要因別変動の寄与率 (V%)
Table 17. Mean squares (MS) and percentages of total variance (V%) based upon variance components for tree height and diameter growth of Sakhalin fir

形質 Character	要因 Source of variation							
	産地 Provenances		林分 Stands		家系 Families		誤差 Error	
	MS	V%	MS	V%	MS	V%	MS	V%
苗高 (2 - 0) Total height	30.6852**	26.8	4.6383*	6.1	1.9763*	9.8	1.4732	57.3
苗高 (2 - 2) Total height	75.4368*	12.1	22.6251*	7.0	10.7162**	31.4	4.8904	49.5
苗高 (2 - 2 - 2) Total height	92.8775	4.9	48.7821	6.1	25.4461**	24.3	14.5349	64.7
根元径 (2 - 2) Basal diameter	0.0502	12.8	0.0265**	26.9	0.0032	4.8	0.0028	55.5
根元径 (2 - 2 - 2) Basal diameter	0.0523*	21.8	0.0092*	5.9	0.0038	1.3	0.0037	71.0
当年伸長 (2 - 2) Current height growth	29.6003	12.1	11.3860**	11.3	3.8998	24.4	2.0171	52.2
当年伸長 (2 - 2 - 2) Current height growth	11.56	0	17.0579**	14.5	4.4682	2.9	4.1818	82.6
頂芽数 No. of terminal buds	0.3128	2.3	0.2148	3.9	0.1442	37.1	0.0623	56.7
葉長 Leaf length	1.0434**	49.0	0.0436	0	0.0448	30.5	0.0112	20.5

*, ** はそれぞれ 5%および 1%水準の統計的有意性をしめす。

分散成分が負のとき V%を 0 とした。

*, ** stand for statistical significance at the 5 and 1 % level, respectively

If variance component is negative, V % is listed as 0.

2年生苗高は勾配変異であるが4年生および6年生苗高は家系変異である。つまり、産地間の遺伝的寄与率は苗齢が2年から6年まで経過する間に62.9%から13.9%に減少したが、家系間の遺伝的寄与率は22.9%から68.9%に増加した。このような現象は、苗齢の経過につれ種子の栄養効果が薄れた場合にも遺伝子型と環境との交互作用の効果によってもおこるが、原因は明らかに出来なかった。

(2) 根元径

根元径の全平均は4年生が0.625cm、6年生が1.25cmである。4年生の産地平均の最小は0.58cm(根室)、最大は0.80cm(倶知安)である。6年生の産地平均の最小は1.18cm(根室)、最大は1.41cm(倶知安)である。

分散分析の結果、4年生の根元径は産地内林分間にのみ統計的有意性が認められた。6年生では産地間および産地内林分間に統計的有意性が認められた。要因別変動の寄与率は各苗齢について誤差変動が最大である。4年生では林分間の寄与率は26.9%、産地間のそれは林分間の2分の1以下である。しかし、6年生では産地間変動の寄与率はきわめて大きく、林分および家系間のそれはきわめて小さい。とくに、家系間変動の寄与率は僅か1.3%とほとんど零に近い。

このように、根元径は苗高とは逆に、苗齢の経過にともない産地や林分間変動の寄与率が増す傾向がみられる(表-17)。

遺伝的要因の寄与率は、4年生では、林分間が60.7%と最大であるから生態的変異、もしくは機会的変異と考えられる。6年生は産地間が75.5%で勾配変異と考えられる(表-18)。家系間変動の寄与率はいずれもきわめて小さい。

表-18 各苗齢時におけるトドマツの生長および頂芽数などの分散成分と遺伝的要因の寄与率
Table 18. Components of variance and genetic intraclass correlations for tree height and diameter growth of Sakhalin fir

形質 Character	分散成分 Components of variance			遺伝的要因の寄与率 Genetic intraclass correlation			
	産地 Provenances V_p	林分 Stands V_s	家系 Families V_f	V_p (%)	V_s (%)	V_f (%)	$\frac{V_s}{V_s + V_f}$ (%)
	苗高 (2 - 0) Total height	0.6877	0.1557	0.2516	62.9	14.2	22.9
苗高 (2-2) Total height	1.3718	0.6968	2.9130	27.5	13.9	58.6	18.8
苗高 (2 - 2 - 2) Total height	1.1063	1.3655	5.4583	13.9	17.2	68.9	20.0
根元径 (2 - 2) Basal diameter	0.0006	0.0013	0.0002	29.0	60.7	10.3	85.5
根元径 (2 - 2 - 2) Basal diameter	0.0011	0.0003	0.0001	75.5	20.5	4.0	83.9
当年伸長 (2 - 2) Current height growth	0.4666	0.4381	0.9414	25.3	23.7	50.9	31.7
当年伸長 (2 - 2 - 2) Current height growth	0	0.7367	0.1432	0	83.7	16.3	83.7
頂芽数 No. of terminal buds	0.0026	0.0041	0.0409	5.5	8.7	85.8	9.2
葉長 Leaf length	0.0268	0	0.0167	61.5	0	38.5	0

分散成分が負のときV%を0とした。

If variance component is negative, V% is listed as 0.

(3) 当年伸長

当年伸長の全平均は4年生が約10 cm、6年生が約17cmである。産地および林分平均の最大と最小はいずれも同じ値をしめした。4年生の産地平均の最大は13.6cm（倶知安）、最小は7.6cm（根室）である。6年生の産地平均の最大は18.1cm（倶知安）、最小は15.0cm（岩見沢）である（表-16）。

分散分析表（表-17）から明らかなように、各苗齢の当年伸長は産地内林分間にのみ統計的有意性が認められた。要因別変動の寄与率はいずれも誤差が大きい。とくに、6年生の当年伸長の誤差変動は82.6%ときわめて大きい。誤差変動は同一家系のプロット間差異をあらわすが、6年生のそれがとくに大きいのは、6月下旬におこなった根切りの影響と考えられる。

4年生の当年伸長の家系間変動の寄与率は24%である。産地および林分間の寄与率は家系間変動の寄与率の半分以下である。6年生の林分間変動の寄与率は約15%、産地間変動のそれは0%である。これは苗齢の経過にともない当年伸長の産地間変動が減少することをしめしている。この傾向は苗高における場合より顕著である。

遺伝的要因の寄与率は4年生では家系間が50.9%と最も大きく、家系間変動が著しい。しかし、6年生は林分間変動の寄与率が83.7%、産地間のそれが0%で生態変異、もしくは機会的変異と考えられた（表-18）。

(4) 頂芽数

頂芽数の全平均は5.1で家系平均は4.5から6.0まで変動した。産地および林分平均の変動幅はこれより小さい（表-16）。分散分析によれば家系間にのみ統計的有意性が認められる。要因別変動の寄与率は誤差変動について家系間変動（約37%）が大きく、産地および林分間の寄与率は小さい（表-17）。遺伝的要因の寄与率は家系間変動が著しい形質であることをしめしている（表-18）。

(5) 葉長

葉長の全平均は2.09 cm、家系平均は1.57cmから3.02cm、林分および産地平均は1.71cm（根室）から3.02cm（倶知安）まで変動し比較的産地間変動が大きい。葉長の産地平均は苗高と平行的な変動をしめし、日本海側を産地とするトドマツの葉長は長く、太平洋側を産地とするトドマツの葉長は短い傾向がある（表-16）。

分散分析表（表-17）から明らかなように、産地と家系間にのみ統計的有意性が認められた。要因別変動の寄与率は他形質と異なり産地間が最も大きく49%、ついで家系間が30%、誤差が約20%である。林分間変動の寄与率は0%である。

葉長の産地間変動の地理的分布をみると、日本海側およびオホーツク海側中部以北やその内陸につらなる産地からのトドマツは葉長が長く、太平洋側やオホーツク海側中部以南からのトドマツは葉長が短かく、葉長の産地間変動にたいし地理的環境の影響がみられる。

遺伝的要因の寄与率は産地間が61.5%と最も大きく、林分間のそれは0%である。したがって、葉長は勾配変異であり、産地選択の効果がきわめて大きい形質と考えられる。

2) 秋伸びと開葉日の変異

トドマツ苗の秋伸びと開葉日の産地、産地内林分、林分内家系間差異について形質別に調べた。表-19に2年生苗の形態別秋伸びと4年生苗の秋伸びおよび開葉日の家系平均とその範囲を、表-20には産地と林分平均をしめした。

(1) 頂芽伸長型の秋伸び

頂芽伸長型の秋伸び率の全平均は55%である。家系平均は3.5%から98.3%までの大きな変動をしめした。

産地平均と林分平均の最大と最小は同じ値で、産地平均の最小は31.0%（北見）、最大は92.8%（倶知安）である。倶知安、岩見沢、興部など日本海側やオホーツク海側中部以北産のものは高い値をしめした。一方、帯広、池田、浦河、北見など太平洋側やオホーツク海側中部以南産は低い値をしめし、産地間変動に地域的な偏りがみられる。

枝分れ型の分散分析によって、産地、産地内林分、林分内家系間差異を統計的にたしかめた（表-21）。要因別の分散成分の推定値は表-22にしめした。

分散分析の結果、産地、林分、家系間のいずれにも統計的有意性が認められた。要因別変動の寄与率は誤差が58.6%で最も大きい。ついで産地間変動、さらに家系間変動であり林分間変動の寄与率が最も小さい。

遺伝的要因の寄与率は産地間が45.3%、家系間が37.3%であり勾配変異と考えられる（表-22）。このように頂芽伸長型の秋伸び率は産地間変動が大きく、産地選択の効果が大きい形質といえる。

(2) 側芽伸長型の秋伸び

側芽伸長型の秋伸び苗は秋伸びしないものより枝条や葉量が増すから、翌年の生長には有利だろう。側芽伸長型の秋伸び率の全平均は約33%である。家系平均は1.7%から61.3%である。林分平均は5.7%から58.4%である。産地平均の変動幅は林分平均と同じである（表-20）。

側芽伸長型の秋伸び率が高い産地は頂芽伸長型の秋伸び率が低い帯広、池田、厚岸、浦河、留萌などである。分散分析表（表-21）から明らかのように、産地、林分、家系間のいずれにも統計的有意性が認められた。要因別変動の寄与率は誤差が最も大きく64.2%、産地間は25.3%である。林分間および家系間変動はきわめて小さい。遺伝的要因の寄与率は産地間が70.4%ときわめて大きく勾配変異と考えられる（表-22）。

(3) 4年生苗の秋伸び率

秋伸び苗の多くは、側芽伸長型であるから苗木の形が悪くなる。また、秋遅くまで生長するため寒さにたいする抵抗性が弱いなど、育苗上は好ましくない（柴草, 1976）。しかし、秋伸びは生長にとって環境条件がよい場合に発生し、据置き苗に多い（玉利, 1966）。

秋伸び率の全平均は23.2%である。家系平均の最小は2.5%、最大は62.3%である。林分平均と産地平均とは大きな差がない。産地平均は6.7%（根室、厚岸）から44.2%（名寄）と産地間変動が大きい。

表-19 トドマツの秋伸びの形質および開葉日の家系平均の範囲、平均、標準偏差および変異係数
Table 19. Ranges, means, standard deviations (SD) and coefficients of variation (C. V.) for percentages of seedlings with lammas, proleptic, summer shoot growth and date of bud burst of Sakhalin fir

形質 Character	家系数 No. of families	単位 Unit	範囲 Range	平均 Mean	標準偏差 SD	変異係数 C. V.
頂芽型秋伸び Lammas shoot (2 - yrs)	122	%	3.5-98.3	55.0	6.5	11.7
側芽型秋伸び Proleptic shoot (2 - yrs)	122	%	1.7-61.3	33.2	4.4	7.5
秋伸び Summer shoot (4 - yrs)	123	%	2.5-62.3	23.2	5.32	22.9
開葉日 Date of bud burst (4 - yrs)	123	day	24.7-33.6	28.5	0.658	2.31

表-20 トドマツの秋伸びの形態および開葉日の産地および林分平均

Table 20. Provenance and stand means for percentages of seedlings with lammas, proleptic, summer shoot growth and date of bud burst of Sakhalin fir

産地 Provenance	林分 Stand	頂芽型秋伸び Lammas (%)	側芽型秋伸び Proleptic (%)	秋伸び Summer (%)	開葉日 Date of bud burst (days)
NEMURO	N-b	<u>59.2</u>	<u>22.9</u>	<u>6.7</u>	<u>30.0</u>
		59.2	22.9	6.7	30.0
AKKESHI	A-h	50.7	39.3	6.8	30.4
	A-a	<u>61.3</u>	<u>30.3</u>	<u>6.7</u>	<u>31.0</u>
IKWDA	I-h I-c I-o	55.8	35.0	6.7	30.7
		50.5	45.2	11.8	27.2
		30.3	42.0	23.8	27.9
		<u>42.5</u>	<u>46.6</u>	<u>13.4</u>	<u>28.1</u>
OBIHIRO	Ob	<u>44.0</u>	<u>44.5</u>	<u>18.3</u>	<u>27.7</u>
		38.3	58.4	11.4	27.9
URAKAWA	U-e U-s	<u>38.3</u>	<u>58.4</u>	<u>11.4</u>	<u>27.9</u>
		38.3	58.4	11.4	27.9
KITAMI	K-o	50.5	23.4	16.3	28.6
		48.5	27.8	8.0	29.4
		40.7	<u>45.3</u>	<u>7.7</u>	<u>29.9</u>
OKOPPE	O-ok O-om	<u>45.7</u>	<u>37.6</u>	<u>10.6</u>	<u>29.3</u>
		31.0	52.6	14.2	26.9
NAYORO	Ny-c Ny-b	<u>31.0</u>	<u>52.6</u>	<u>14.2</u>	<u>26.9</u>
		31.0	52.6	14.2	26.9
TOMAKOMAI	T-y T-h	91.6	5.7	38.5	26.5
		<u>81.7</u>	<u>13.3</u>	<u>39.9</u>	<u>25.5</u>
		89.9	10.7	38.7	26.0
IWAMIZAWA	Im-k Im-n	54.3	32.7	46.6	25.9
		<u>72.3</u>	<u>23.3</u>	<u>39.8</u>	<u>25.5</u>
RUMOI	R-t	59.0	30.2	44.2	25.7
		59.0	30.2	44.2	25.7
KUTCHAN	Kt	49.2	37.2	10.1	29.4
		<u>76.9</u>	<u>15.6</u>	<u>11.4</u>	<u>28.4</u>
		58.9	29.4	10.6	28.9
HAKODATE	Hk	68.6	26.3	38.3	27.2
		<u>80.2</u>	<u>13.1</u>	<u>24.3</u>	<u>27.4</u>
HAKODATE	Hk	76.9	16.7	28.5	27.3
		76.9	16.7	28.5	27.3
KUTCHAN	Kt	51.8	36.4	15.0	26.7
		<u>51.8</u>	<u>36.4</u>	<u>15.0</u>	<u>26.7</u>
HAKODATE	Hk	92.8	6.2	40.4	27.2
		<u>92.8</u>	<u>6.2</u>	<u>40.4</u>	<u>27.2</u>
HAKODATE	Hk	—	—	22.3	26.9
		—	—	<u>22.3</u>	<u>26.9</u>

秋伸び率が高い産地は名寄、倶知安、興部、岩見沢などで、2年生苗の頂芽伸長型の秋伸び率と同じく、日本海側やオホーツク海側中部以北の各産地は高い値をしめし、地域的な偏りがみられる（表-20）。

分散分析の結果は産地、産地内林分、林分内家系間に統計的有意性が認められた（表-21）。要因別変動の寄与率は産地間が最も大きく43.2%、誤差が32.2%、家系間は21.7%である。林分間のそれは6.9%ときわめて小さい。つまり、秋伸び率は統計的にも産地間変動がきわめて大きく、林分間変動が小さいといえる。しかし、遺伝的要因の寄与率は家系間が55.0%と最も大きい、産地間のそれも33.0%である（表-22）。家系変異と考

表-21 トドマツの秋伸びの形態および開葉日の分散分析と要因別変動の寄与率（V%）

Table 21. Mean squares (MS) and percentages of total variance (V%) based upon variance components for percentages of seedlings with lammas, proleptic, summer shoot growth and date of bud burst of Sakhalin fir

形質 Character	要因 Source of variation							
	産地 Provenances		林分 Stands		家系 Families		誤差 Error	
	MS	V%	MS	V%	MS	V%	MS	V%
頂芽型秋伸び Lammas shoot	1685.25**	18.9	383.15*	7.2	161.56*	15.3	105.48	58.6
側芽型秋伸び Proleptic shoot	1185.38**	25.3	250.12*	7.9	111.39**	2.6	65.52	64.2
秋伸び Summer shoot	1346.58*	19.6	312.55*	6.9	151.86**	32.4	56.62	41.1
開葉日 Date of bud burst	47.5095**	43.2	3.4108	2.9	2.0425**	21.7	0.8669	32.2

*, **はそれぞれ5%および1%水準の統計的有意性をあらわす。

*, **stand for statistical significance at the 5 and 1 percent level, respectively.

表-22 トドマツの秋伸びの形態および開葉日の分散成分と遺伝的要因の寄与率

Table 22. Components of variance and genetic intraclass correlations for percentages of seedlings with lammas, proleptic, summer shoot growth and date of bud burst of Sakhalin fir

形質 Character	分散成分 Components of variance			遺伝的要因の寄与率 Genetic intraclass correlations			
	産地 Provenances	林分 Stands	家系 Families	V_p (%)	V_s (%)	V_f (%)	$\frac{V_s}{V_s+V_f}$ (%)
	V_p	V_s	V_f				
頂芽型秋伸び Lammas shoot	34.1393	12.9667	28.0536	45.3	17.4	37.3	31.6
側芽型秋伸び Proleptic shoot	25.7114	8.1178	2.6840	70.4	22.2	7.4	75.1
秋伸び Summer shoot	27.0490	9.4915	44.7255	33.3	11.7	55.0	17.5
開葉日 Date of bud burst	1.1699	0.0800	0.5880	63.6	4.5	31.9	11.9

えられるが産地選択の効果も大きい形質といえる。

(4) 開 葉 日

トマツの開葉の遅速は晩霜害の抵抗性と関係が深い(久保田・近久, 1964)といわれる。開葉日の全平均は28.5日である(表-19)。この数値は5月1日から起算したものであるから5月28日を意味する。家系平均は最も早いものが24.7日, 最も遅いものが33.6日でその差は約9日間である。産地平均と林分平均の間葉日には差がない。開葉日が最も早い産地は興部で26日, 最も遅いのは厚岸の30.7日で産地間差異は僅か5日間である(表-20)。開葉日の産地間変動には地域的な偏りがあり, 日本海側やオホーツク海側中部以北産が早く, 太平洋側やオホーツク海側中部以南産の開葉は遅い傾向がある。

3) 幼齡期の生長特性と球果型および種子形質との関係

後代家系群の幼齡期における生長特性とトマツの球果型および種子形質との関連性を明らかにするため, 産地および産地内林分間の2要因の相関係数をもとめた。表-23にそれらの相関係数をしめした。表の上段には産地間, 下段には産地内林分間の相関係数をしめした。

球果型指数と2年生の苗高, 4年生の苗高, 当年伸長, 葉長, 形態別の秋伸び率, 間葉日などとの相関係数は, 産地間, もしくは産地内林分間のいずれかが統計的に有意である。とくに, 苗齡が若いときの苗高との間には産地間, 産地内林分間とも負の高い関係がみられる。

すなわち, 球果型指数が小さいアオトマツ系統の産地や林分からの種苗は, 初期生長が旺盛であり, 球果型指数が大きいアカトマツ系統の産地や林分からの種苗は初期生長が劣る。しかし, 6年生苗高との相関係数は低く, 統計的にも有意性がない。このことから光珠内におけるトマツの伸長生長と球果型指数との関係は苗齡の経過にともない徐々に下降する傾向があるといえる。

産地や林分平均の葉長は球果型指数と密接な関係がある。すなわち, 産地間, 産地内林分間の相関係数はそれぞれ $r = -.906$, $r = -.838$ と高い負の値をしめしている。これは, 産地や林分の平均球果型指数がアオトマツ系統であれば, その後代家系群は葉長が長く, アカトマツ系統であれば葉長が短いことをしめしている。

表-23 球果型指数, 種子重および種子容積と苗木形質との相関係数
Table 23. Correlation coefficients between progeny character and parental character (Cone type, Seed)

形質 Character	苗高 Total height (2-0)	苗高 Total height (2-2)	当年伸長 Current height (2-2)	苗高 Total height (2-2-2)	根元径 Basal diameter (2-2)	側芽数 No. of lateral buds	葉長 Leaf length (2-2)	頂芽型 秋伸び Lammas shoot	側芽型 秋伸び Proleptic shoot	秋伸び Summer shoot (2-2)	開葉日 Date of bud burst (2-2)
球果型指数 Cone type index	-.628*	-.572	-.405	-.549	-.509	.406	-.906**	-.787**	.799**	-.707*	.075
種子重 Seed weight	-.679**	-.648**	-.498*	-.462	-.365	.280	-.838**	-.751**	.734**	-.613*	.564*
種子容積 Seed volume	.641*	.515	.399	.341	.352	-.200	.637*	.082	-.058	.644*	.275
	.564*	.390	.283	.273	.207	-.355	.600*	.075	-.069	.680**	-.789*
	.646*	.686*	.610	.513	.412	-.039	.732*	.103	-.075	.723*	.375
	.613*	.580*	.528*	.308	.253	-.225	.740**	.183	-.178	.743**	-.861**

*, **はそれぞれ5%および1%水準の統計的有意性をあらわす。

上段は産地, 下段は林分平均である。

*, ** stand for statistical significance at the 5 and 1 percent level, respectively.

Upper figure is provenance means, lower figure is stand means, respectively.

頂芽伸長型の秋伸び率は産地や林分の平均球果型指数と負の統計的に有意な高い相関をしめた。つまり、アオトドマツ系統の産地や林分からの後代家系群は頂芽伸長型の秋伸びが多く、アカトドマツ系統の産地や林分からの後代家系群の秋伸びは側芽伸長型が多いことをあらわしている。

4年生の秋伸び率は産地や林分の平均球果型指数とは負の統計的に有意な関係がある。つまり、アオトドマツ系統の産地や林分からの後代家系群は、2年生苗の頂芽伸長型の秋伸び率および4年生苗の秋伸び率が高い。アカトドマツ系統は2年生苗の側芽伸長型の秋伸び率が高いが、4年生苗の秋伸び率が低い。

種子形質の産地や林分平均とそれらの後代家系群の各形質との相関係数は表-23にしめた。苗木形質と種子重および種子容積との相関係数はともに、ほぼ同じ値をしめた。したがって、種子形質と苗木形質との関連性は種子重はのぞいて種子容積との関連性だけについて論議する。

種子容積と産地間および産地内林分間の両相関係数が統計的に有意な形質は2年生および4年生の苗高、葉長、4年生苗の秋伸び率である。種子容積と苗木の伸長生長とは正の関係をしめた。これはトドマツについて久保田(1965)、柳沢ら(1966)、倉橋、浜谷(1975)、藤谷ら(1976)などが報告した結果と同じである。しかし、種子容積と苗木の伸長生長との関係は苗齢の経過とともに徐々に下降し、球果型指数と苗木の伸長生長との関係にみられたと同じ傾向がみられる。葉長および4年生苗の秋伸び率は種子容積と正の関係をしめた。

以上の結果を大まかにのべるとつぎのとおりである。アオトドマツ系統の産地や林分産種子は大粒で重く、それらの後代家系群の幼齢期の伸長生長は旺盛である。また、葉長は長く、2年生苗では頂芽伸長型の秋伸びが多く、4年生の秋伸び率が高い。アカトドマツ系統の産地や林分産種子は小粒で軽く、それらの後代家系群の幼齢期における伸長生長は劣る。そして、それらは葉長が短く、2年生苗は側芽伸長型の秋伸びが多い。しかし、4年生苗の秋伸び率はアオトドマツ系統に比較して少ない傾向がある。

産地間の形質間相関は、形質相互の生理的あるいは遺伝的関連性をあらわす場合もあるが、両形質が遺伝的に独立であっても、両形質に同じ淘汰要因が作用した場合、両形質が淘汰の強さに応じた勾配変異をしめせば、産地間の形質間相関は高い値をしめす(ANTONOVICS and BRADSHOW, 1970)。一方、林分内家系間の相関は形質相互の生理的、遺伝的関連性をあらわしている。

そこで、球果型指数や種子重と苗木の伸長生長との遺伝相関をたしかめるため、球果型指数および種子重の母樹平均とその後代の2年生および6年生苗高との相関図をしめた。

図-6および図-7から明らかなように、2年生苗高の家系平均と球果型指数との間には負の低い関係($r = -.277$)がみられる。種子重との間には正の低い関係($r = .357$)がみられた。

図-8および図-9に球果型指数および種子重と6年生苗高との相関図をしめた。図から明らかなように、6年生苗高との相関係数は2年生苗高との関係より低い。

重い種子の後代家系は初期生長が優れているとの報告(藤谷ら, 1976)は、トドマツのほかにはダグラスファーやマリアナトウヒでも報告されている(MORGENSTERN, 1969 b ; GRIFFIN and CHING, 1977)。しかし、この試験であつかったトドマツ苗では苗齢の経過にともない、種子形質との関係が低くなっていく。したがって、種子形質と後代家系の伸長生長との関係は遺伝相関によると考えるよりも種子の栄養的効果とも考えられる。球果型指数と苗高との関係は種子重と苗高との関係ほど密接ではない。これは、久保田(1965)がのべたように、同一林分内の各母樹がしめす球果型とその後代家系群の初期生長との関連性は低いという結果と一致する。したがって、各母樹の球果型や種子形質とその後代家系との遺伝的関連性はきわめて低いと考えられる。

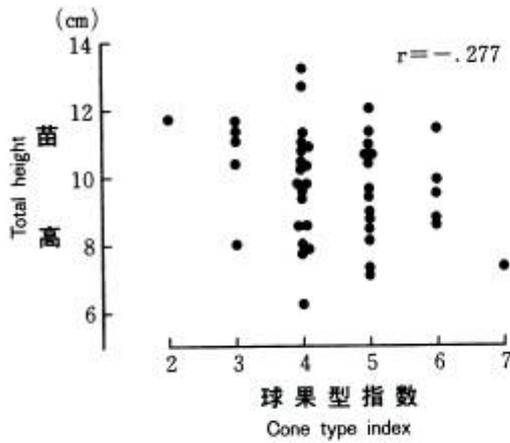


図-6 トドマツ 2年生苗の家系平均苗高と球果型指数との関係

Fig.6. Relationship between total height of seedling at an age of 2 years of single tree progenies and cone type index

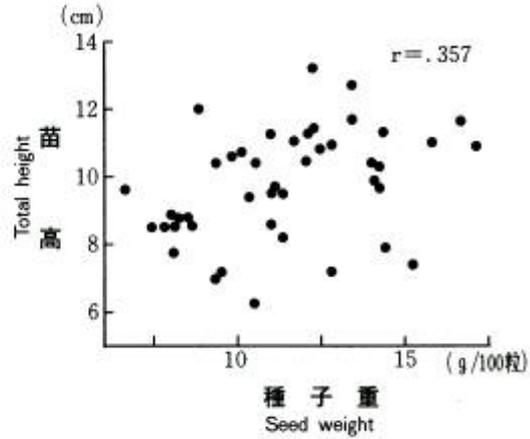


図-7 トドマツ 2年生苗の家系平均苗高と種子重との関係

Fig.7. Relationship between total height of seedling at an age of 2 years of single tree progenies and seed weight

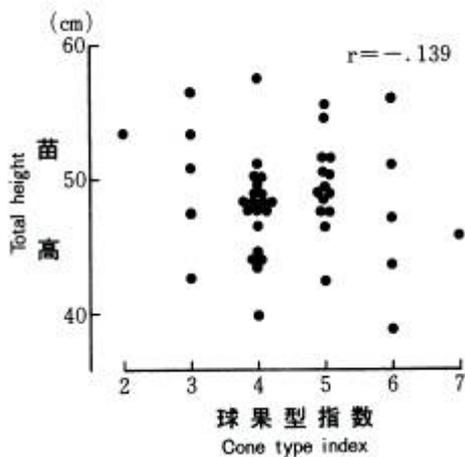


図-8 トドマツ 6年生苗の家系平均苗高と球果型指数との関係

Fig.8. Relationship between total height of seedling at an age of 6 years of single tree progenies and cone type index

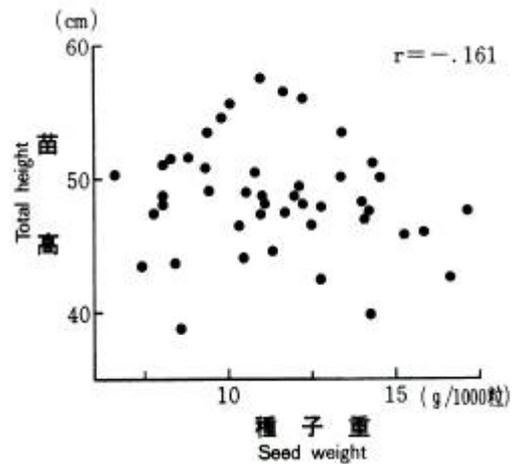


図-9 トドマツ 6年生苗の家系平均苗高と種子重との関係

Fig.9. Relationship between total height of seedling at an age of 6 years of single tree progenies and seed weight

4) 幼齢期の生長特性と産地の気候因子との関係

(1) 生長および葉長の産地間変動と産地の気候因子との相関解析

苗齢の経過につれ伸長生長の産地間差異が統計的有意性を失う傾向がみられた。また、産地間差異が統計的に有意でない形質もあった。しかし、2年生および4年生の苗高、6年生の根元径、葉長などの産地間変動は統計的有意性をしめした。これらの産地平均は日本海側やオホーツク海側中部以北とその内陸のものが高い。一方、太平洋側やオホーツク海側中部以南の各産地のものは低い。

表-24 トドマツの苗木形質と産地における気候因子との相関係数
 Table 24. Correlation coefficients between climatic factors at the place of origin and seedling characters of progeny in Sakhalin fir

気候因子 Climatic factor	形質 Character	全地域 Entire region	太平洋側 The Pacific coast	日本海側 The Japan Sea coast
平均気温 Average April-June temperature	苗高 (2 - 2) Total height	.609	.909*	.037
	当年伸長 (2 - 2) Current height	.641*	.933*	.028
	根元径 (2 - 2 - 2) Basal diameter	.556	.821*	-.361
	葉長 (2 - 2) Leaf length	.456	.990**	-.368
	苗高 (2 - 0) Total height	.718**	-.034	-.130
最深積雪 Maximum snow depth	苗高 (2 - 2) Total height	.765**	.421	.799*
	苗高 (2 - 2 - 2) Total height	.683*	.456	.831*
	当年伸長 (2 - 2) Current height	.687*	.392	.707
	根元径 (2 - 2 - 2) Basal diameter	.494	.171	.821*
	葉長 (2 - 2) Leaf length	.432	.409	.981**
	苗高 (2 - 0) Total height	-.705*	.360	.440
積雪初日 Date that snow deposit begins (≥10 cm)	苗高 (2 - 2) Total height	-.648*	-.606	-.517
	葉長 (2 - 2) Leaf length	-.848**	-.443	-.839*
	苗高 (2 - 0) Total height	.783**	.118	-.368
	苗高 (2 - 2) Total height	.667*	.507	.568
積雪日数 Period of snow cover (≥50 cm)	葉長 (2 - 2) Leaf length	.848**	.443	.839*
	苗高 (2 - 0) Total height	.718**	-.151	-.155
	苗高 (2 - 2) Total height	.628*	.449	.532
	葉長 (2 - 2) Leaf length	.742**	.487	.707
降水量 Precipitation (Nov.-March)	苗高 (2 - 0) Total height	.622*	.262	-.303
	苗高 (2 - 2) Total height	.691*	-.408	.776*
	苗高 (2 - 2 - 2) Total height	.685*	-.196	.833*
	当年伸長 (2 - 2) Current height	.629*	-.457	.746
	葉長 (2 - 2) Leaf length	.868**	-.647	.936**
	苗長 (2 - 2) Total height	-.710*	-.538	.484
	葉長 (2 - 2) Leaf length	-.765**	-.343	-.678

*, **はそれぞれ5%および1%水準の統計的有意性をあらわす。

次代-環境との関係は最小、一地域における相関係数が統計的に有意なものだけ表示した。

*, ** stand for statistical significance at the 5 and 1 percent level, respectively.

Progeny- environmental relationships in which significant correlation coefficients appear in at least one region are presented in this table.

産地間変異のこのような地域的偏りは産地の気候因子の影響によると考えられる。この検討のため各形質と産地の気候因子との関係を第1章、第2節の方法で解析した。しかし、すでにのべたように、産地間変異が統計的に有意な形質が少ないのでステップワイズ重回帰分析はおこなわなかった。

気候因子と形質との相関係数は表-24 にしめた。全気候因子のいずれとも有意な関係がない形質は、6年生苗の当年伸長、4年生および6年生苗の根元径、頂芽数など5形質である。

2年生苗高は全地域において最深積雪、積雪初日、10cm および50cm 以上の積雪日数、降水量、日照時間などの気候因子と統計的に有意な関係をしめた。

2年生および4年生苗高は多くの気候因子と高い関係をしめている。しかし、苗齢の経過にともない相関係数が低下し、統計的な有意水準に達しなくなるものが多い。これは、苗齢の経過とともに伸長生長にたいする母樹形質の効果が低下するためか、育苗地の環境条件に適応的な産地系統の伸長生長が促進されることによるかは明らかでない。

全地域における相関係数が有意で、しかも両地域における相関係数が高く、全地域の相関係数と同じ符号の気候因子を形質別にしめすとつぎのとおりである。

4年生苗高は最深積雪、積雪初日、50cm 以上の積雪日数の各気候因子と密接な関係がある。このうち積雪初日のみが負で、その他は正の関係をしめている。

葉長は50cm および10cm 以上の積雪日数とは正、積雪初日とは負の関係をしめている。これら3気候因子は葉長の産地間変動にたいし強い選択効果をおよぼしていると考えられる。

(2) 秋伸び率の産地間変異と産地の気候因子との相関解析

図-10 に2年生苗の形態別秋伸び率を産地別にしめた。頂芽伸長型の秋伸び率は日本海側やオホーツク海側中部以北およびその内陸につらなる地域の惧知安、岩見沢、名寄、興部などの産地が高く、太平洋側の各産地は低い。一方、側芽伸長型の秋伸び率は頂芽伸長型の秋伸び率が高い産地が低く、頂芽伸長型の秋伸び率が低い産地が高い値をしめている。

このように、秋伸び率の産地間変異には地域性があり、産地における気候因子との密接な関係が示唆される。

表-25 に2年生苗の形態別秋伸び率、4年生苗の秋伸び率および開葉日の産地平均と気候因子との相関係数をしめた。各形質と気候因子との関係は統計的に有意なものが多い。そのうち、全地域における相関係数が統計的に有意で、しかも両地域における相関係数も高い値をしめし、全地域における相関係数と同じ符号をしめす気候因子を形質別にのべるとつぎのとおりである。

頂芽伸長型の秋伸び率は冬期の降水量と正の関係をしめた。側芽伸長型の秋伸び率は冬期の降水量と負の関係をしめた(表-25)。つまり、頂芽伸長型の秋伸び率は冬期の降水量が多い地域の産地が高く、側芽伸長型の秋伸び率は冬期の降水量が少ない地域の産地に高いことをしめている。したがって、それぞれの秋伸びの産地間変異にたいして産地における11月から3月までの降水量が強い選択を加えてきたと考えられる。

図-11 は4年生苗の秋伸び率を産地別にしめたものである。図から明らかなように、秋伸び率が高い産地は日本海側およびオホーツク海側中部以北やその内陸の地域に多い。4年生苗の秋伸び率と全地域における相関係数が統計的に有意で、両地域における相関係数が0.5より大きく、しかも全地域のそれと同じ符号の気候因子は生育期間、積雪初日などである。すなわち、4年生苗の秋伸び率は生育期間が短く、積雪期が早く、しかも冬期の降水量が多い地域を産地とするトドマツに多い。したがって、いわゆる裏日本型気候をしめす地域を産地とするトドマツは4年生苗の秋伸び率が高く、表日本型気候をしめす地域を産地とするトドマツは秋伸び率が低い傾向が顕著である。

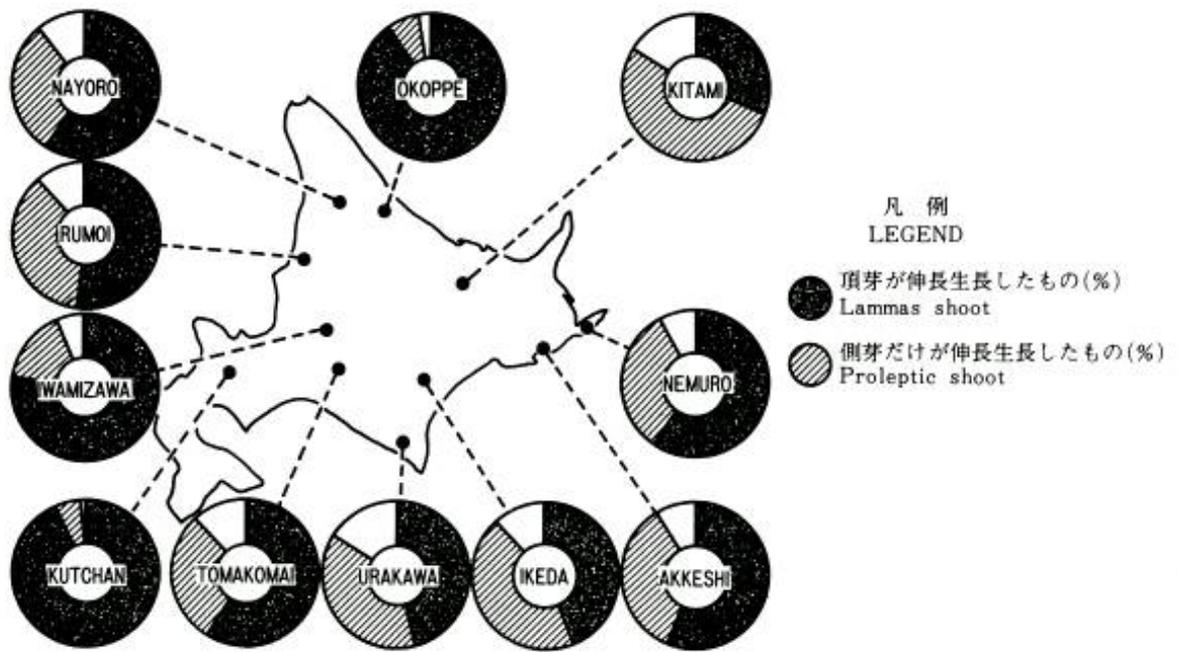


図-10 トドマツの形態別秋伸び率の産地間変異 (2年生苗)

Fig.10. The pattern of provenance variation in the percentages of seedlings with lammas and proleptic shoot growth at an age of 2 years in Sakhalin fir

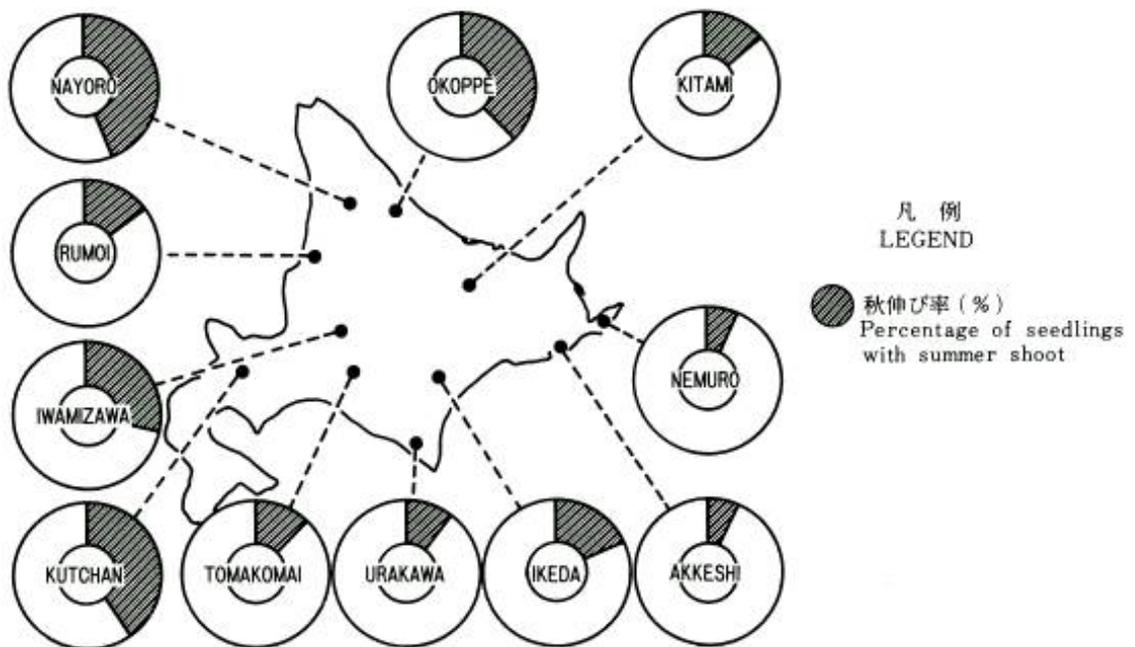


図-11 トドマツの4年生苗の秋伸び率の産地間変異

Fig.11. The pattern of provenance variation in the percentages of seedlings with summer shoot growth at an age of 4 years in Sakhalin fir

表-25 トドマツの苗木形質と産地における気候因子との相関係数
 Table 25. Correlation coefficients between climatic factors at the place of origin and seedling characters of progeny in Sakhalin fir

気候因子 Climatic factor	形質 Character	全地域 Entire region	太平洋側 The Pacific coast	日本海側 The Japan Sea coast
生育期間 Duration of growing season (days $\geq 5^{\circ}\text{C}$)	秋伸び (2 - 2) Summer	-.663*	-.649	-.656
	開葉日 Date of bud burst	.658*	.496	.649
平均気温 Average April-June temperature	頂芽型秋伸び (2-0) Lammas	-.105	-.929*	-.159
	秋伸び (2 - 2) Summer	.310	.916*	-.620
	開葉日 Date of bud burst	-.631*	-.851	-.833
平均気温 Average November-March temperature	頂芽型秋伸び (2 - 0) Lammas	.720*	-.470	.510
	側芽型秋伸び (2 - 0) Prolepsis	-.749	.530	-.639
	開葉日 Date of bud burst	.659*	-.555	.675
最深積雪 Maximum snow depth	側芽型秋伸び (2 - 0) Prolepsis	-.653*	.510	-.781
	秋伸び (2 - 2) Summer	.765*	.298	.648
	開葉日 Date of bud burst	-.593*	-.547	-.242
積雪初日 Date of snow deposit begins (≥ 10 cm)	秋伸び (2 - 2) Summer	-.788**	-.878*	-.718
	開葉日 Date of bud burst	.828**	.944*	.529
積雪日数 Period of snow cover (≥ 50 cm)	頂芽型秋伸び Lammas	.584*	-.582	.422
	側芽型秋伸び Prolepsis	-.591*	.485	-.485
	秋伸び Summer	.815*	.263	.765
	開葉日 Date of bud burst	-.712*	-.530	-.570
積雪日数 Period of snow cover (≥ 10 cm)	秋伸び Summer	.737*	.426	.712
	開葉日 Date of bud burst	-.765*	-.634	-.545
	頂芽型秋伸び Lammas	.720*	.470	.510
降水量 Precipitation (Nov.-March)	側芽型秋伸び Prolepsis	-.749*	-.530	-.638
	秋伸び Summer	.616*	.783	.472
	頂芽型秋伸び Lammas	-.580*	.225	-.270
日照時間 Sum of insolation time (Nov.-March)	側芽型秋伸び Prolepsis	.590*	.055	.163
	秋伸び Summer	-.676*	-.072	-.524
	開葉日 Date of bud burst	.667*	.429	.593

*, **はそれぞれ 5%および 1%水準の統計的有意性をあらわす。

次代-環境との関係は最小、一地域における相関係数が統計的に有意なものだけを表示した。

*, ** stand for statistical significance at the 5 and 1 percent level, respectively.

Progeny-environmental relationship in which significant correlation coefficients appear in at least one region are presented in this table.

開葉日の産地間変動も産地の気候因子と密接な関係をしめした。すなわち、裏日本型気候をしめす産地のトドマツは開葉が早く、表日本型気候をしめす産地のトドマツは開葉が遅い傾向がみられる。

複数の気候因子との相関係数が統計的に有意な4年生苗の秋伸び率および開葉日の両形質の産地間変動におよぼす産地の気候因子の影響については、ステップワイズ重回帰分析によって検討した。

4年生苗の秋伸び率との偏回帰係数は最深積雪(0.0786)および降水量(0.0797)が正、積雪初日(-0.7400)が負の影響をおよぼしている。標準偏回帰係数によれば積雪初日の影響が最も大きく、ついで降水量の影響が大きい。これら3気候因子によって、4年生苗の秋伸び率の産地間変動の約93%が説明できた。

開葉日との偏回帰係数は積雪初日(0.8728)が正、降水量(-0.0657)が負である。標準偏回帰係数によれば積雪初日の影響が降水量の2倍以上大きな影響をおよぼしている。これら2気候因子によって、開葉日の産地間変動の約95%が説明できる。

したがって、トドマツの秋伸び率、開葉日の産地間変動の地域性には冬期の気候因子が大きな影響をおよぼしているといえる。

第3節 考察

1) 生長特性の産地間変異の地域性

天然林を主とした道内各地の産地や林分から、母樹別に収集したトドマツ自然受粉家系の苗齢2年から6年までの生長特性について産地、産地内林分および林分内家系間の変動を調査した。

調査形質によって産地間変動が大きいものや林分あるいは家系間変動が大きいものもあり一定の傾向はなかった。しかし、2~3の形質を除いた各形質は産地間変動が大きい。とくに、苗齢が若い時の苗高、当年伸長、葉長、秋伸びなどは産地間変動が大きい。2年生や4年生の苗高、葉長などはいずれも俱知安、岩見沢、苫小牧、興部、名寄などの日本海側やオホーツク海側中部以北とその内陸につらなる地域産の生長が旺盛である。一方、根室、厚岸、池田、帯広、北見などの太平洋側やオホーツク海側中部以南の各産地のトドマツは伸長生長が劣る傾向がみられる。

トドマツの2年生苗の秋伸びに頂芽伸長型と側芽伸長型の2形態がみられた。この2形態の秋伸び率の産地間変動はきわめて大きく、頂芽伸長型の秋伸び率の産地平均は31.0%から92.8%、側芽伸長型の秋伸び率のそれは6.2%から58.4%までの大きな変動をしめした。一般に、俱知安、岩見沢、興部などの日本海側やオホーツク海側中部以北の各産地の後代家系群は頂芽伸長型の秋伸び率が高く、側芽伸長型の秋伸び率が低い。一方、帯広、池田、浦河、北見などの太平洋側やオホーツク海側中部以南の各産地の後代家系群は頂芽伸長型の秋伸び率が低く、側芽伸長型の秋伸び率が高い傾向がある。4年生苗の秋伸び率の産地平均は6.7%から44.2%と大きな変動をしめした。

側芽伸長型の秋伸び率が低い産地群は、頂芽伸長型の秋伸び率が高い産地群であり、地域的には、日本海側やオホーツク海側中部以北およびその内陸につらなる地域に位置している。4年生苗の秋伸び率が低い産地群は、太平洋側やオホーツク海側中部以南の地域に位置している。すなわち、各形質は裏日本型気候をしめす日本海側やオホーツク海側中部以北とその内陸につらなる地域と表日本型気候をしめす太平洋側およびオホーツク海側中部以南の地域間の差異が大きい。また、両地域内の各産地間変動はそれぞれの産地の環境に反応した勾配変異をしめすと考えられた。これは各形質の産地平均と産地の気候因子との相関解析からも明らかである。

しかし、苗高などの伸長生長は苗齡の経過とともに産地や林分間変動が減少し、家系間変動が増大する傾向がみられた。これは鮫島（1970）の報告にあるように、遺伝子型と環境との交互作用の効果によるものか、母樹形質の影響が薄れたためか明らかでない。しかし、幼齡期の伸長生長や葉長、秋伸び率、開葉日などは産地間変動が大きく、産地の気候因子と密接な関連をもつ勾配変異であるから、これらの形質については産地選択の効果が高いといえる。肥大生長や頂芽数などの各形質は産地間変動が小さく、この研究においては産地選択の効果が低い形質と考えられる。しかし、各形質の変動パターンは、抽出された地域の広がりや数とも関連するから、さらに供試産地を増やすことによって産地間変動が増大するかもしれない。また、遺伝子型と環境との交互作用が大きいとすれば、生育環境が異なる条件のもとでは、産地間変動のパターンが、この研究でえられた結果と異なったものになることも考えられる。したがって、トドマツの生長特性の産地間変動を明らかにするためには、さらに多くの産地数と、環境条件が異なる場所で経時的変化も含めた検討が必要であると考えられる。

本研究において明らかになった限りでは、トドマツの生長、二次生長率（秋伸び率）などの産地間変異は、本道の脊梁山系を境にした東西二分説にしたがう地域的変異（久保田，1965；岡田ら，1966；岡田・向出，1969；岡田ら，1970）とは考えられなく、むしろ、産地における冬期の気候因子と密接に関連した変異であり、日本海側と太平洋側の両地域が対称的である。

2) 球果型と生長特性との関係

柳沢（1965）は産地や林分がしめす平均球果型指数は、それぞれの産地や林分からの後代家系群の造林上の実用形質と関連性があるだろうと考えた。久保田（1965）、玉利（1966）、柳沢ら（1966）はアオトドマツ系統は生長がよく二次生長率も高いと報告している。

本章においても産地や林分の平均球果型指数との関係を検討した。アオトドマツ系統の球果型をしめす産地や林分からの後代家系群は、伸長生長が旺盛であると考えられる。とくに、頂芽伸長型の秋伸び率、4年生苗の秋伸び率はアオトドマツ系統の球果型をしめす産地や林分のものが高い値をしめた。つまり、アオトドマツ系統の産地や林分からのトドマツは初期の伸長生長、葉長、頂芽伸長型の秋伸び率、4年生の秋伸び率などの各形質がアカトドマツ系統の産地や林分からの後代家系群より優れている。

一方、アカトドマツ系統の産地や林分からの後代は、側芽伸長型の秋伸び率が高い傾向をしめた。しかし、林分内母樹の球果型とその後代家系との関連性は低い。つまり、球果型と伸長生長との遺伝的関連性は低いことをしめすものだろう。したがって、産地や林分の平均球果型指数と、それら後代家系群の伸長生長との相関関係は、遺伝的関連性によるものではなく、両形質にたいする淘汰の影響によるものと考えられる。しかし、トドマツの球果型を含めて、造林上の実用形質の中には、スギにおけるオモテスギとウラスギに代表されるスギ品種の分化に類した表日本型と裏日本型気候に対応した形態や機能の分化がおこなわれている可能性がうかがわれる。

第3章 雪害抵抗性の産地間変異

トドマツ造林木の雪害や雪害抵抗性についての研究は比較的最近のことである(鈴木, 1969; 藤原ら, 1970; 島山ら, 1979; 北海道林務部, 1980)。最近まで, トドマツは耐雪性樹種であり(高橋, 1971), 初冬のみぞれや初春の温帯性低気圧がもたらす異常降雪による局所的・偶発的被害と考えられていた。

しかし, 鈴木(1969)や北海道林務部(1980)などが多雪地帯のトドマツ人工林を調査し, かなり大規模な雪害が常習的に発生していることを明らかにした(また, 多雪地帯のトドマツ若齢造林地に顕著な被害をあたえるトドマツ枝枯病(YOKOTA et al., 1974)の誘因は雪圧害だろう(田村, 1976)との指摘もあって, トドマツの雪害が注目されるようになった。

トドマツの雪害抵抗性の産地間差異がきわめて顕著であることは, 筆者ら(1979)が精英樹クローンおよび自然受粉による実生家系の林分を調査し明らかにした。本節ではそれらを含め, 新たにクローンの雪害抵抗性と形態的形質との関係を検討した。実生林分は別の試験林を調査し, 雪害抵抗性の産地間変異や抵抗性と形態的形質との関係および抵抗性と産地の気候因子との関係について考察した。

第1節 クローン林分の雪害と形態的形質

1) 材料と方法

(1) 材 料

ツギキクローンの母樹は表-26 にしめした15産地の天然林から選抜した126個体の精英樹である。産地の区分は林務署単位である。

各産地を地図上にプロットしたのが図-12である。ツギキ苗は苗畑で3年間育苗した。1962年, クローン別, 無作為に北海道立林業試験場(美唄市光珠内)構内の平坦地に各3本ずつ列状に植栽した。クローンやラメート間の植栽距離はそれぞれ3mずつである。

(2) 調査方法

i) 雪 害 1977年5月に, その冬の雪害を各クローンの全ラメートについて調査した。雪害形態は四手井(1954)の分類にしたがい, 幹折れ, 枝抜け(樹幹の材部をえぐり落枝したもの, 写真-2), 枝折れ(写真-3)に区分した。

雪害率は雪害形態や雪害枝数を無視し, 全ラメートにたいする雪害ラメートの割合をクロ



図-12 トドマツの雪害試験に供したクローン産地の位置

Fig.12. Location of provenances of Sakhalin fir collected for testing snow damage in grafts
..... 気候区分 Climatic limit in Hokkaido
● 産地の位置 Provenance location

ーン別にパーセントであらわした。また、雪害木あたりの雪害枝数と雪害部地上高をそれぞれ本数単位およびセンチメートル単位に測定した。

ii) 輪生枝数、枝長および枝径調査枝階を雪害枝階の上部3枝階とした。輪生枝数は3枝階の輪生枝の総数を枝階数で除し、1枝階あたりの輪生枝であらわした。枝の太さは幹から約5cm外側の枝の直径とし、枝長とともにセンチメートル単位に測定し、1本あたりの平均値でしめした。枝の形状比はラメートの平均枝長を平均枝径で除した値である。無害木については雪害木と同じ形質を同じ要領で調査した。ただし、調査枝階の位置は雪害部地上高(1.2~2.0m)の土部の枝階とした。

(3) 統計的方法

パーセントであらわされる数値は分析のまえに、あらかじめ角度変換($\sin^{-1} \sqrt{\%+1}$)した。

表-26 トドマツクローンの産地および産地内母樹数
Table 26. Provenance and number of mother trees of grafts to survey snow damage of Sakhalin fir

産地 Provenance	所在地 Location	母樹数 No. of mother trees
AKKESHI	Akkeshi, Hmanaka	25
URAHORO	Urahoro, Onbetsu	9
IKEDA	Honbetsu	21
URAKAWA	Erimo, Samani	6
KITAMI	Oketo, Bihoro	10
FURANO	Furano	16
NAYORO	Nayoro	3
BIFUKA	Bifuka	5
OHMU	Ohmu	4
OKOPPE	Okoppe	3
TOMAKOMAI	Tomakomai, Yuhbari	9
TAKIKAWA	Tohbetsu	1
RUMOI	Tomamae	3
KUTCHAN	Kutchan	1
IWAMIZAWA	Iwamizawa, Kurisawa	10
Total		126



枝抜け

写真-2 トドマツクローンの雪害

Photo.2. Damage by snow for grafts of Sakhalin fir (Branch extracting by the snow crown)



枝折れ

写真-3 トドマツクローンの雪害

Photo.3. Damage by snow for grafts of Sakhalin fir (Branch breaking by the snow crown)

分散分析のデータはクローン平均をもちいた。分散分析の方法は表-27 のとおりおこなった。分散成分の係数は STEEL and TORRIE (1960) の方法でもとめた。また、分散成分の推定値から全変動にしめる要因別変動の寄与率をもとめた。

2) 結 果

(1) 雪害年の冬期の気象

1977年にみられた顕著な雪害は1976年の冬から1977年の春にかけての降雪量(降水量に換算した値をしめす)や積雪深と関連が深いと考えられた。美唄気象観測所の観測資料によって、1976年12月から1977年2月までの各月の降雪量および最深積雪を過去11年間の各月のそれぞれと対比した順位づけはつぎのとおりである。降水量は1976年12月が6位(184mm)、1977年1月が最大(219mm)、2月が5位(102mm)である。とくに、1月の降水量は平均値より84%も多い。積雪深は12月が6位(86cm)、1月が最高(155cm)、2月が2位(156cm)と、1~2月がとくに大きい値を記録した。このように例年より多い降水量や積雪量が雪害が発生した冬の気象を特徴づけている。

(2) 雪害抵抗性の変異

産地平均の雪害率は表-28にしめた。雪害がとくに多い産地は厚岸、浦幌および浦河でそれぞれの雪害率は54%、48%および40%である。このほかの産地の雪害率は池田の約30%、北見の約20%、名寄の約10%、富良野の約4%である。これ以外の8産地は無被害で雪害率の産地間変動がきわめて著しい。

表-26の産地区分は林務署単位であるが、産地相互の林分が近接、もしくは連続的である産地群をまとめて9地域とした。地域別に、各クローンの雪害率別の頻度分布をしめす(図-13)。上段には無被害の3産地、中段には中庸な被害を受けた産地、下段には最も雪害率が高い産地を配置した。雪害率が低い産地の頻度分布は0%の雪害率の頻度が高く、左高のL字型分布をしめしている。雪害率が高い産地の頻度分布は、雪害率が33%または66%のクローンの割合が少しずつ増してくるからL字型分布がくずれている。雪害率が最も高い厚岸は、雪害率66%のクローンの頻度が高い中高型分布である。このように、産地平均の雪害率が高い産地と低い産地とはクローンの雪害率別頻度分布にも顕著な相違がある。この産地間差異を統計的に明らかにするため分散分析した(表-27)。分散分析は、9地域区分と15産地区分についておこなったが、いずれも地域と産地間に1%水準の統計的有意性が認められた。しかし、地域区分の分散分析では地域内産地間の変動は統計的有意性が認められない。誤差分散である産地内クローン間の分散よりも小さい。そのため、要因別分散成分の推定は表-27にしたがい産地間と産地内クロー

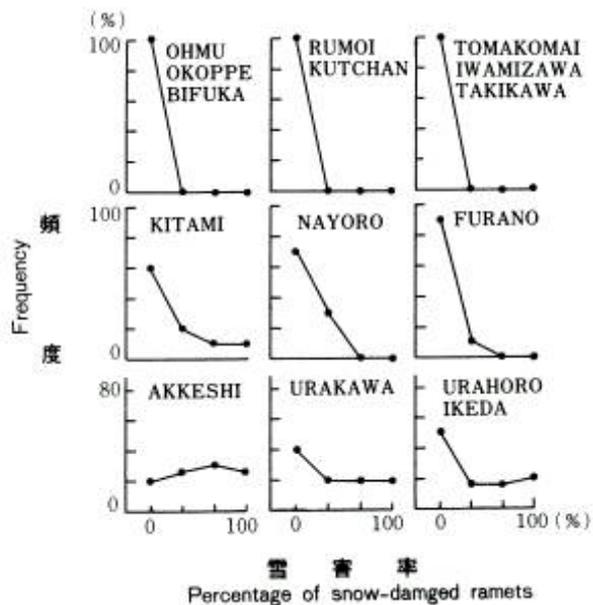


図-13 各産地のクローンの雪害率の頻度分布 (畠山ら, Frequency diagrams of percentage of snow-damaged ramets per clone in each provenance (HATAKEYAMA et al., 1979))

ン（誤差）の2要因についておこなった。

表-29 に分散成分の要因別推定値と全変動にたいする要因別変動の寄与率をしめした。誤差の寄与率は73.8%と大きい。産地間変動の寄与率は26.2%であるが、雪害抵抗性については産地選択の効果が高いことをしめすものである。

表-27 ツギキクロンの雪害率の分散分析

Table 27. Analysis of variance for percentages of snow-damaged ramets in Sakhalin fir

要因 Source of Variation	DF	MS	E (MS)
産地 Provenances	14	2695.9944**	$\sigma_c^2 + 7.9852\sigma_p^2$
地域 Regions	8	4493.8853**	
地域内産地 Provenances within regions	6	298.8060	
誤差 Error	111	587.8316	σ_c^2

**は1%水準の統計的有意性をあらわす。

**stands for statistical significance at the 1 percent level.

表-28 ツギキクロンの雪害率、雪害枝数、輪生枝数、枝長、枝径および枝の形状比の産地平均

Table 28. Provenance means for occurrence of snow-damaged ramets, number of damaged-branches per snow-damaged clone, number of branches per whorl, branch length (L), branch girth (G) and rate of branch length (L) to branch girth (G) in grafts of Sakhalin fir collected from fifteen provenances

産地 Provenance	雪害率 Snow-damaged ramets (%)	雪害枝数 No. of snow- damaged branches	輪生枝数 No. of branches per whorl	枝長 Branch length (cm)	枝径 Branch girth (cm)	枝の形状比 L/G
AKKESHI	53.6	3.3	6.2	186	3.07	60.8
URAHORO	47.8	2.3	5.6	197	2.96	63.2
IKEDA	28.8	1.9	5.6	197	3.06	65.4
URAKAWA	40.0	2.8	4.5	223	3.31	67.7
KITAMI	20.6	2.2	5.0	180	2.61	63.8
FURANO	4.4	2.5	4.9	198	2.66	71.9
NAYORO	11.1	1.0	5.6	143	2.28	62.9
BIFUKA	0.0	0	5.0	190	2.61	73.2
OHMU	0.0	0	4.4	156	2.47	63.2
OKOPPE	0.0	0	4.3	181	2.81	65.4
TOMAKOMAI	0.0	0	4.7	215	2.59	68.7
IWAMIZAWA	0.0	0	4.9	251	3.11	76.2
TAKIKAWA	0.0	0	4.5	131	2.40	55.6
RUMOI	0.0	0	5.1	229	3.18	72.7
KUTCHAN	0.0	0	3.4	248	3.55	72.5

表-29 ツギキクロンの雪害率および形態的形質の分散分析と要因別変動の寄与率 (V%)
 Table 29. Mean squares (MS) and percentages of total variance (V%) based upon variance components for the percentages of snow-damaged ramets and some other characters of Sakhalin fir

形質 Character	要因 Source of variation					
	産地 Provenances			クローン Clones		
	MS	E (MS)	V%	MS	E (MS)	V%
雪害率 Snow-damaged ramets	2695.99**	208.68	26.2	587.83	587.83	73.8
輪生枝数 Number of branches per whorl	3.3394**	0.3339	46.5	0.3842	0.3842	53.5
枝長 Branch length	5957.79**	544.40	62.8	918.91	918.91	37.2
枝径 Branch girth	0.8878**	0.0618	78.5	0.2250	0.2250	21.5
枝の形状比 L/G ratio	295.50**	21.36	23.0	71.31	71.31	77.0

**は1%水準の統計的有意性をあらわす。 **stands for statistical significance at the 1 percent level.

図-14には各産地の雪害率をしめしたが、雪害率が高い厚岸、浦幌、浦河、池田などの各産地は太平洋側に位置し無被害の倶知安、岩見沢、滝川、留萌、美深、雄武、興部などの各産地は日本海側やオホーツク海側中部以北に位置しており、雪害率の産地間変動に地理的環境の影響がみられる。

すでにのべたように、クローンの雪害形態は幹折れ、枝抜けおよび枝折れであった。雪害木全体にしめるそれぞれの割合は12%、22%および66%と枝の被害が約90%と圧倒的に多い。これはクローン林分の平均樹高は6.2mと高いこと、樹間距離が広く枝の枯上りが全くなく、枝条が旺盛に生長しているため、枝が雪の沈降圧をうけやすい形態であったためとおもわれる。雪害枝数のクローン平均は雪害木あたり1本から3.3本まで変動している(表-28)。雪害枝数は雪害率とともに雪害程度の一つの指標であるが、両者間には正の高い相関($r = .689$)が認められるので、雪害率は雪害程度を含む値と考えた。したがって、本論文では雪害枝数は無視し、雪害率のみによって雪害抵性を論議

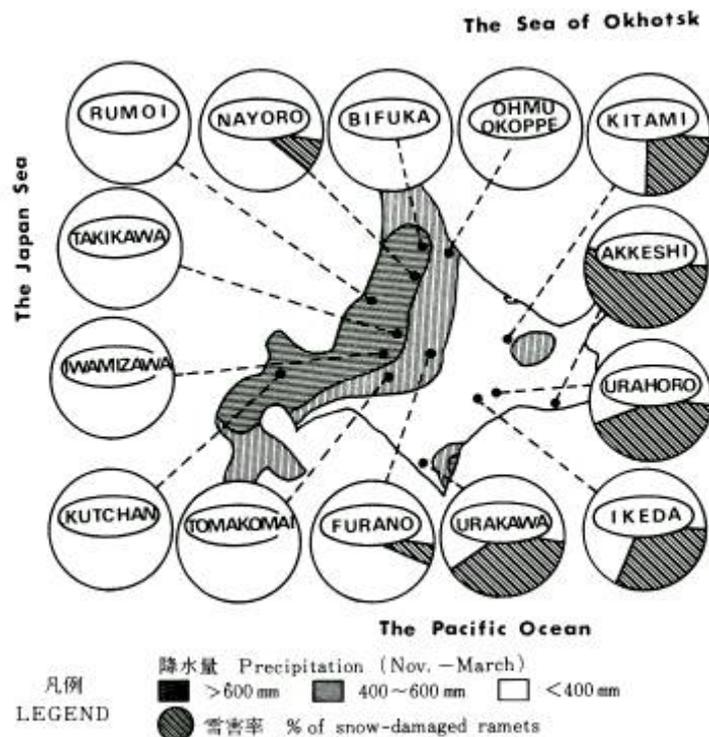


図-14 トドマツクローンの雪害率の産地間変異
 Fig.14. The pattern of provenance variation in the percentage of snow-damaged ramets of Sakhalin fir

した。

(3) 形態的形質の変異

輪生枝数、枝長、枝径および枝の形状比の産地平均は表-28 にしめた。輪生枝数の産地平均は 3.4 本から 6.2 本までの大きな変動をしめた。枝の長さは 131cm から 248 cm, 枝径は 2.28cm から 3.55cm, 枝の形状比は 55.6 から 76.2 までといずれの形質も産地間変動が大きい。この産地間差異を統計的に明らかにするため分散分析した。

分散分析の結果はすべての形質について産地間に 1%水準の統計的有意性が認められた(表-29)。各形質について要因別変動の分散成分を推定し、全変動にしめる要因別変動の寄与率をもとめた。誤差の寄与率は輪生枝数が約 53%で比較的大きな値をしめたが、枝径が約 21%, 枝長が約 37%と比較的小さい。産地間の寄与率は輪生枝数が約 47%, 枝径が約 79%, 枝長が約 63%, 枝の形状比が約 23%と産地間変動の寄与率が大きな値をしめし、各形質の産地間変動が大きいことをしめしている。

第 2 節 実生林分の雪害と形態的形質

精英樹の実生家系の林分を調査し、雪害形態と雪害抵抗性および形態的形質の産地間差異を明らかにするための試験をおこなった。

1) 材料と方法

(1) 材 料

材料は精英樹の自然受粉による実生家系である。母樹は主に天然林から選抜した精英樹で表-30 のとおりである。10 産地 36 母樹の中に、人工林から選抜されたものもあるがそれらは種子産地が明らかなものである。

まきつけは 1959 年春に、北海道立林業試験場(美唄市光珠内) 苗畑におこない、5 年間育苗した。1964 年春、5 年生の各家系を光珠内実験林(美唄市光珠内)に各家系を 1 プロットとする方形プロットに、3 反復の乱塊法によって 1.8m×1.8m 間隔に 64 本ずつ定植した。

(2) 調査方法

雪害の有無、樹高、胸高直径、節間長および形状比は特別な障害がない全個体について調査した。輪生枝数、枝長、枝径および樹冠形状比の調査は各プロットから 2 個体ずつ、各家系 6 個体ずつの標準木を伐倒しておこなった。標準木は各家系、各プロットの平均樹高を算出し、それと同じ樹高で樹冠の均整がとれたものとした。測

表-30 雪害調査に供した実生家系の産地および家系数
Table 30. Provenances and number of mother trees of open-pollinated progenies of Sakhalin fir collected to survey snow damage

産地 Provenance	所在地 Location	母樹数 No. of mother trees
AKKESHI	Hamanaka	5
IKEDA	Honbetsu	5
URAKAWA	Erimo	1
KITAMI	Oketo	3
OHMU	Ohmu	2
NAYORO	Nayoro	5
BIFUKA	Bifuka	8
FURANO	Furano	1
IWAMIZAWA	Kurisawa	3
HAKODATE	Kikonai	3
Total		36

定方法と時期はつぎのとおりである。

i) 雪害率 雪害形態は四手井 (1954) の分類にしたがった。ただし、根曲りは調査から除外したもので、雪害形態は幹折れ (写真-4, 写真-5) および枝折れの 2 形態のみであった。1977 年の雪害は同年 6 月に新雪害として調査したが、同時にそれ以前の雪害についても調査した。新雪害は単に雪害とし、それとそれ以前の雪害との和を累積雪害とした。これは同一個体にたいする反復回数ではなく、各プロットにおける雪害個体の累積値をあらわしている。雪害率および累積雪害率は、調査時の現存本数にたいするそれぞれの雪害本数の割合をパーセントであらわした。

ii) 樹高および胸高直径 樹高は 1974 年 (樹齢 16 年) と 1979 年 (樹齢 20 年) に、胸高直径は樹齢 20 年にセンチメートル単位で測定した。

iii) 節間長 1974 年から雪害前年までの 5 生長期の樹高生長をセンチメートル単位で測定し節間長とした。

iv) 形状比 樹齢 20 年の樹高を胸高直径で除した値とした。

v) 輪生枝数 伐倒した各家系 6 個体について樹頂から第 5 枝階までの総輪生枝本数を枝階数で除した値を輪生枝数とした。

vi) 枝の形状比 第 3 枝階から第 5 枝階の輪生枝の枝長と太さを、センチメートル単位で測定し、個体平均の枝長を枝径で除した値とした。

vii) 樹冠形状比 図-15 にしめすように、先ず樹頂から第 3 枝階までの幹長 (SL) および第 3 枝階の枝長 (BL) をセンチメートル単位で測定した。樹冠形状比は個体平均の (BL) / (SL) によってあらわした。この値は $\tan \alpha$ であり樹冠の形状を円錐形と仮定すれば α は樹冠の頂角の 1/2 をあらわす。

(3) 統計的方法

分散分析のデータはすべてプロット平均をもちいた。パーセントであらわされる数値はあらかじめ角度変換 ($\sin^{-1} \sqrt{\% + 1}$) して解析した。分散分析は表-31 にしめす形でおこなった。その他はすべてクローン林分と同じ方法で解析した。

2) 結果

(1) 雪害抵抗性の変異

雪害木全体にしめる幹折れおよび枝折れの割合は、それぞれ 71% と 29% であり幹折れが圧倒的に多い。1976 年以前の雪害のうち、雪害形態を判別できたのは幹折れのみであるから、累積雪害率にしめる幹折れの割合はさらに高いと考えられる。ただし、特定の雪害形態が特定の産地や家系に多いという傾向は認められなかった。

表-32 に雪害率と累積雪害率の産地平均をしめ

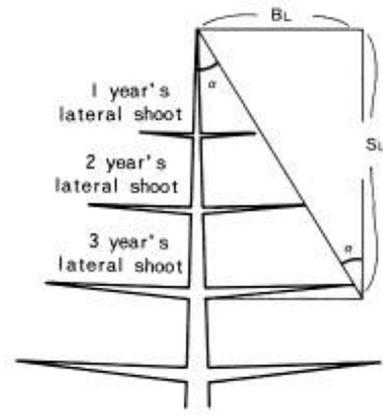


図-15 樹冠形状比 ($\tan \alpha$) の測定方法

Fig.15. A method of measurement of crown from index ($\tan \alpha$)

$$\tan \alpha = B_L / S_L$$

BL : 第 3 枝階の枝長

Length of 3 year's lateral shoot

SL : 樹頂から第 3 枝階までの幹長

Stem length from top to 3 year's lateral shoot

表-31 実生家系の雪害率の分散分析における自由度と分散成分の推定

Table 31. Degrees of freedom (DF) and expected mean squares (EMS) in the analysis of variance for snow damage in open-pollinated progenies of Sakhalin fir

要因 Source of variation	DF	E (MS)
反復 Replications	2	
産地 Provenances	9	$\sigma_e^2 + 3.0 \sigma_f^2 + 10.40 \sigma_p^2$
産地内家系 Families within provenances	26	$\sigma_e^2 + 3.0 \sigma_f^2$
誤差 Error	70	σ_e^2



写真-4 トドマツ実生家系の雪害 (幹折れ)

Photo.4. Damage by snow for single tree progenies in Sakhalin fir (Stem breaking by the snow crown)



写真-5 トドマツ実生家系の雪害 (幹折れ)

Photo.5. Damage by snow for single tree progenies in Sakhalin fir (Stem breaking by the snow crown)

した。雪害率は厚岸産が最も高く 8.4%、浦河の 6.0% がこれについている。このほか岩見沢、北見、池田なども雪害率が高い。名寄、富良野、函館の 3 産地は雪害率が低く、これら各産地間の差異は小さい。雪害率が最も低い産地は雄武で雪害率は 0.4% である。美深も 1.0% と低い。

累積雪害率が最も高い産地は雪害率と同様、厚岸 (18.2%) である。累積雪害率が 10% 以上の産地は厚岸のほか池田と北見である。他の 7 産地のうち、雄武をのぞく各産地の雪害率はすべて 6~8% である。雄武は累積雪害率が最も低く 2.9% である。

雪害率と累積雪害率との産地平均の相関係数は $r = .688$ で、正の統計的に有意な高い値をしめした。産地平均の雪害率は 0.4% から 8.4%、累積雪害率は 2.9% から 18.2% の変動があり、いずれも産地間変動が著しい (図-16)。

雪害率と累積雪害率の産地および家系間変動を統計的に明らかにするため分散分析した (表-33)。両形質とも産地間に 1% 水準の統計的有意性が認められたが、産地内家系間には統計的有意性が認められな

表-32 実生家系の雪害率および累積雪害率の産地平均

Table 32. Provenance means for percentages of snow-damaged trees in 1977 and cumulative percentages of snow-damaged trees in open-pollinated progenies of Sakhalin fir

産地 Provenance	雪害率 Percentage of snow-damaged trees in 1977 (%)	累積雪害率 Cumulative percentage of snow-damaged trees (%)
AKKESHI	8.4	18.2
IKEDA	3.6	15.2
URAKAWA	6.0	8.1
KITAMI	3.9	11.7
OHMU	0.4	2.9
NAYORO	2.4	6.7
BIFUKA	1.0	6.7
FURANO	2.2	8.1
IWAMIZAWA	5.2	6.2
HAKODATE	2.1	8.1

った。産地内家系間に統計的有意性が認められなかったのは、精英樹選抜において各産地内の精英樹が、生長と同時に、雪害抵抗性と関連性が高い形質についても同じ基準の強い選択がなされたためかもしれない。そのほかには、各プロットの環境条件を反映して、同一家系内のプロット間差異が大きいことによるものだろう。

要因別の分散成分の推定値によって、全変動にしめる要因別変動の寄与率をもとめた（表-33）。誤差の寄与率は両形質とも約 60%で各家系のプロット間変動が大きいことをしめしている。家系間の寄与率はいずれも 0%としたが分散成分の推定値は負であった。一方、産地間変動の寄与率は両形質とも 30%以上の値をしめた。このことはトドマツの雪害抵抗性については、産地選択の効果は大きいが生産地内家系の選択効果は全くないことをしめすものだろう。

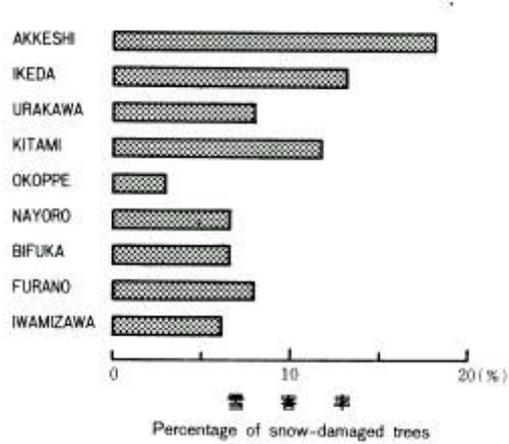


図-16 トドマツの累積雪害率の産地平均 (光珠内検定林, 19年生)
 Fig.16. Provenance means for cumulative percentage of snow-damaged trees in Sakhalin fir (Koshunai plantation, at an age of 19 years)

表-33 実生家系の雪害率の分散 (MS) と分散成分の要因別変動の寄与率 (V%)
 Table 33. Mean squares (MS) and percentages of total variance (V%) based upon variance components for the percentages of snow-damaged trees in the open-pollinated progenies of Sakhalin fir

形質 Character	要因 Source of variation					
	産地 Provenance		家系 Families		誤差 Error	
	MS	V%	MS	V%	MS	V%
雪害率 Percentage of snow-damaged trees in 1977	76.2277**	33.6	9.3357	0	12.1323	66.4
累積雪害率 Cumulative percentage of snow-damaged trees	233.8227**	31.2	33.9143	0	40.8975	68.8

**は 1%水準の統計的有意性をあらわす。分散成分が負の値をとった場合 V%は 0 と表示した。

**stands for statistical significance at the 1 percent level.

If variance component is negative, V% is listed as 0.

(2) 生長および形態的形質の変異

実生家系の生長および各形質の産地平均は表-34 にしめた。樹齢 16 年の平均樹高の変動は 248 cm から 289 cm である。樹齢 20 年のそれは 431cm から 543cm と産地平均樹高に 1 m以上の差異がある。胸高直径の産地平均は 7.2cm から 8.1cm, 節間長のそれは 119cm から 148cm までの変動があり産地平均の最小値にたいする最大値の比は樹高と同様、125%である。輪生枝数は 4.5 から 5.8 本の変動がある。形状比は 45.5 から 55.5, 枝の形状比は 58.4 から 66.5 で形状比の産地平均より大きな値をしめた。樹冠の尖度をあらわす樹冠形状比は 0.347 (19° 10') から 0.432 (23° 20') までの変動をしめし樹高, 節間長, 輪生枝数とともに産地間変動が大きい形質である。

表一34 トドマツの樹高，胸高直径，節間長，輪生枝数，幹の形状比，樹冠形状比および枝の形状比の産地平均

Table 34. Provenance means for tree height, DBH, between-whorl stem length, number of branches, rate of height to diameter (H/D), index of crown form and rate of branch length (L) to branch girth (G) in Sakhalin fir

産地 Provenance	樹高 Tree height		胸高直径 DBH (cm)	節間長 Between-whorl stem length (%)	輪生枝数 Number of branches	幹の形状比 H/D	樹冠形状比 Index of crown form	枝の形状比 L/G
	(16 - yrs) (cm)	(20 - yrs) (cm)						
AKKESHI	248	431.6	7.23	119	5.81	47.9	0.432	59.5
IKEDA	263	470.4	7.52	131	5.09	45.5	0.391	61.3
URAKAWA	280	519.3	8.02	145	5.27	54.5	0.426	60.1
KITAMI	254	458.1	7.33	127	5.37	46.7	0.419	58.4
OHMU	274	560.9	7.42	145	5.02	55.5	0.347	61.3
NAYORO	289	543.0	8.08	148	5.07	54.2	0.364	61.3
BIFUKA	272	496.9	7.78	141	4.49	50.6	0.390	60.3
FURANO	257	533.5	7.59	128	5.27	54.4	0.390	63.5
IWAMIZAWA	279	508.5	7.70	147	4.49	54.0	0.376	66.5
HAKODATE	285	514.1	7.84	147	4.62	49.8	0.423	65.5

これら各形質の分散分析表は表一35 にしめた。樹齢 16 および 20 年の樹高，輪生枝数は産地間に 1%水準の統計的有意性が，節間長と樹冠形状比は産地間に 5%水準の統計的有意性が認められた。しかし，胸高直径と枝の形状比は産地間に統計的有意性が認められなかった。

全変動に占める要因別変動の寄与率を表一35 にしめた。各形質とも誤差変動の寄与率が最も大きく約 58% から 99% である。これは各家系のプロット間差異が大きいことをしめすものである。

樹齢 16 年および樹齢 20 年の樹高，胸高直径，節間長，枝の形状比の産地内家系間変動の寄与率は 0% であるが，これらは分散成分の推定値が負の形質である。産地内家系間変動が最も大きい形質は樹冠形状比である。輪生枝数と形状比の家系間変動の寄与率も約 10% であるが，産地間および誤差変動の寄与率よりも比較的小さい。これは相対的に家系間変動が小さいことをあらわすものだが誤差変動，すなわち各家系のプロット間差異が大きいことも起因している。

産地間変動の寄与率は形質によって 1.1% から 32.4% まで変動している。寄与率が大きい形質は輪生枝数と形状比である。ついで樹齢 16 年の樹高と樹冠形状比の寄与率が大きい。産地間変動の寄与率が大きい形質は，産地間変動が大きいことをあらわしているから，このような形質は産地選択による育種効果が高いといえる。

表-35 トドマツの各形質の分散 (MS) と分散成分の要因別変動の寄与率 (V%)
 Table 35. Mean squares (MS) and percentages of total variance (V%) based upon variance components for tree height, DBH, between-whorl stem length, number of branches, rate of height to diameter (H/D), rate branch length (L) to branch girth (G) and index of crown form in Sakhalin fir

形質 Character	要因 Source of variation					
	産地 Provenances		家系 Families		誤差 Error	
	MS	V%	MS	V%	MS	V%
樹高 Tree height (16 - yrs)	2177.8**	18.2	546.1	0	658.0	81.8
樹高 Tree height (20 - yrs)	14135.0**	17.8	3584.0	0	4442.0	87.2
胸高直径 DBH (20 - yrs)	0.8960	5.5	0.4652	0	0.8472	94.5
節間長 Between-whorl stem length	0.1211*	13.0	0.0192	0	0.0481	87.0
輪生枝数 Number of branches per whorl	1.2378**	32.4	0.4111	10.0	0.2779	57.6
幹の形状比 H/D	85.7115**	29.1	19.5941	9.9	13.6032	61.0
枝の形状比 L/G	63.0741	1.1	42.5526	0	67.6558	98.9
樹冠形状比 Index of crown form	0.0076*	17.8	0.0034	17.9	0.0020	64.3

*, **はそれぞれ 5%および 1%水準の統計的有意性をあらわす。

*, ** stand for statistical significance at the 5 and 1 percent level, respectively.

第3節 雪害抵抗性と形態的形質との関係

クローンや実生家系の雪害抵抗性と関連性が高いと考えられる形態的形質は、産地間変動が著しい。ここでは各産地の雪害抵抗性と形態的形質との関係について検討した。

四手井 (1954) はスギ幼齢木の耐雪性の条件として、①形状比が大きい、②樹冠が鋭角で均整がとれている、③生長が早い、④樹幹長の割に枝が短い、などをあげている。

原 (1975) は同じくスギの耐雪性の条件として、①生長がよい、②長円錐形の樹冠でしかも均整がとれている、③枝は中太で短く枝角が大きい、④樹冠が疎である、⑤根元および樹幹が通直であるなどをあげているが、両者があげた耐雪性の条件には共通性があり、耐雪性と林木の形態との間には密接な関係があるだろうと考えられる。

1) クローンの雪害抵抗性と形態的形質

クローンの雪害率と輪生枝数との産地平均の相関図は図-17 にしめた。両者は統計的に有意なかなり高い正の関係 ($r = .637$) をしめた。産地平均の輪生枝数は約 3 本から約 6 本である。その最小値と最大値に対応して雪害率も最小と最大をしめている。輪生枝数が多い場合、樹冠への着雪が増えるから冠雪が多くなって雪圧の荷重が増し雪害を受ける機会が多いためと考えられる。しかし、輪生枝数が同じ産地間の雪害率にも差異があつて雪害率の産地間変動を輪生枝数との単純な関係だけで説明しきれない。

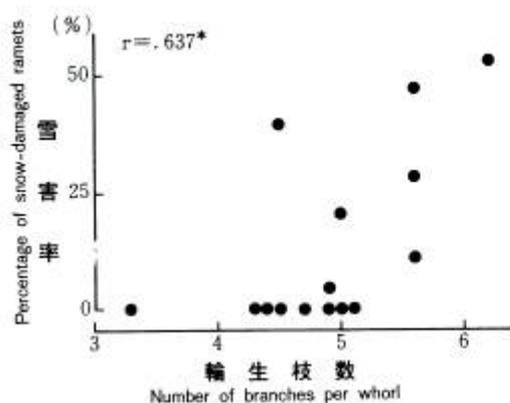


図-17 トドマツクローンの産地平均の雪害率と輪生枝数との関係

Fig.17. Relationship between provenance means for percentage of snow-damaged ramets and number of branches per whorl of Sakhalin fir

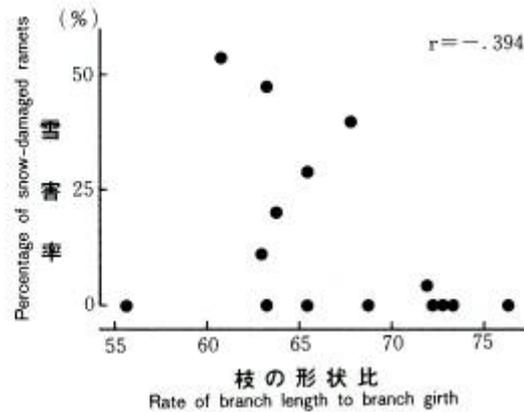


図-18 トドマツクローンの産地平均の雪害率と枝の形状比との関係

Fig.18. Relationship between provenance means for percentage of snow-damaged ramets and rate of branch length to branch girth of Sakhalin fir

雪害率と枝の形状比との相関図を図-18 にしめた。両者間には弱い負の関係があり、細長な枝条をもつトドマツは雪害抵抗性が高いことをしめている。

表-36 に雪害率と各形質との相関係数を要因別にしめた。相関係数は要因別の分散成分と共分散成分からもとめた。

全体は表現型相関である。輪生枝数や枝径とは弱い正の関係、枝の形状比とは負の関係が認められる。枝長とは関係が認められなかった。すなわち、輪生枝数が多く、枝太で、枝の形状比が大きいものは雪害をうけやすい傾向をしめている。

産地内クローン間の相関係数は母樹の栄養的な効果も含むだろうが形質間の遺伝相関をあらわすものである。この相関係数はほとんどが表現型相関より低い値である。つまり、雪害率と輪生枝数、枝長、枝径、枝の形状比などとの遺伝相関はきわめて弱いことをしめすものだろう。

産地間の相関係数は輪生枝数とは.983、枝の形状比とは-.866、枝径とは.709 とそれぞれ高い関係をしめた。枝長をのぞく3形質と雪害率との高い相関は、すでにのべたように、遺伝相関によるものではなく、雪害率と各形質の淘汰要因にたいする反応が勾配変異をしめたためと考えられる (ANTONOVICS and BRADSHAW, 1970) しかし、雪害抵

表-36 ツギキクローンの雪害率と形態的形質との要因別相関係数

Table 36. Correlation coefficients between percentage of snow-damaged ramets and some other characters of Sakhalin fir

要因 Source of variation	輪生枝数 Number of* branches	枝長 Branch length	枝径 Branch girth	枝の形状比 L/G**
産地 Provenances	.983	-.019	.709	-.866
産地内家系 Clones within provenances	.031	.096	.340	-.262
誤差 Error	.341	.061	.420	-.398

* : 輪生枝あたりの枝数の平均, ** : 枝の長さ と太さの比

* = Average number of branches per whorl

** = Rate of branch length (L) to branch girth (G)

抗性が高い産地のトドマツは輪生枝数が少なく、枝細で、しかも枝の形状比が大きいなどの形態的特徴をもつといえよう。

2) 実生木の雪害抵抗性と形態的形質

雪害率と樹高など7形質との産地および産地内家系間の相関係数を表-37に示した。7形質の中で産地間、産地内家系間の相関係数がともに統計的有意性を示した形質は樹冠形状比のみである。両形質間の正の相関は、雪害抵抗性（雪害率の逆数）は樹冠が長円錐形であるほど高いことを示し、産地および産地内家系間の2つの相関係数がともに統計的有意性を示したのは、自然淘汰にたいする相関反応の証明である（ANTONOVICS and BRADSHAW, 1970）。したがって、両形質は独立的であるとは考えられないから生理的あるいは遺伝的関連性が高いといえる。

産地間の相関係数が統計的に有意でない輪生枝数は産地内家系間では統計的な有意性を示している。これと同じ関係を示す形質は樹冠形状比である。つまり、雪害抵抗性が高い産地のトドマツは輪生枝数が少ない傾向がある。これら2形質のほかにも産地内家系間の相関が高く、統計的にも有意で雪害抵抗性と遺伝相関が高いと考えられる形質は樹高、節間長、枝の形状比などである（表-37）。

産地平均の雪害率と形態的形質との関係の1例として雪害率と節間長（図-19）、雪害率と樹冠形状比の相関図（図-20）を示した。雪害率と節間長との負の相関は抵抗性の産地は生長が良好であることを示す。雪害率と樹冠形状比との関係はすでに述べたとおりである。しかし、樹冠形状比が大きい産地の中にも低い雪害率の産地もあり、雪害抵抗性の産地間変異と単独形質との関係は単純には説明できない。

図-21、図-22には累積雪害率と節間長および樹冠形状比との関係を示した。累積雪害率は節間長と負の高い相関（ $r = -.789$ ）があり統計的に有意である。樹冠形状比との相関も正の高い値を示し（ $r = .690$ ）統計的にも有意である。

雪害率と形態的形質との相関係数が産地間、家系間とも高い値でそれらの符号が同じであれば両形質は遺伝的な関連性が高いと考えられる。そうであれば、雪害率と遺伝的関連性が高い形質は樹冠形状比と輪生枝数である。しかし、形態的形質相互間にも密接な関連があつて雪害抵抗性と形態的特徴との関係は単純にいいきれない。

表-37 実生家系の雪害率と形態的形質との要因別相関係数
Table 37. Correlation coefficients between percentage of snow-damaged trees and tree characters in open-pollinated progenies of Sakhalin fir

形質 Character	要因 Source of variation	樹高 Tree height	胸高直径 DBH	節間長 Between- whorl stem length	輪生枝数 Number of branches	幹の形状比 H/D	枝の形状比 L/G	樹冠形状比 Index of crown form
雪害率 Percentage of snow- damaged trees	産地 Provenances	-.271	-.177	-.357	.560	-.391	-.146	.681*
	産地内家系 Families/ provenances	-.362*	-.355	-.411	.452**	-.184	.517**	.420*

*, **は5%および1%水準の統計的有意性をあらわす。

*, ** stand for statistical significance at the 5 and 1 percent level, respectively.

表-38 に形質間の相関係数をしめした。輪生枝数と節間長とは高い負の関係がある。これは輪生枝数が多い産地ほど節間長が短く、輪生枝数が少ない産地は節間長が長い産地であることを意味する。したがって、単位幹長の輪生枝数の産地間差異はさらに著しいと考えられる。輪生枝数が多く生長が良好でない遺伝子型の産地は、枝階間がせまいから樹冠への着雪や凍結が起りやすく、冠雪による雪圧害をうけやすい樹型といえよう。

樹冠形状比は雪害率と正の相関をしめしたが、樹冠形状比が大きいほど樹冠の円錐形の先端が鈍角であることを意味する。四手井 (1954), 原 (1975) は鋭角な樹冠、つまり長円錐形の樹冠をもつものほど耐雪性が高いとのべているが、この結果はそれらと一致する特徴をしめした。

トドマツの樹冠型を円錐形と仮定すれば最も鋭角な産地の樹冠角は 38 度 ($19^\circ \times 2$), 鈍角な樹冠角は 46 度

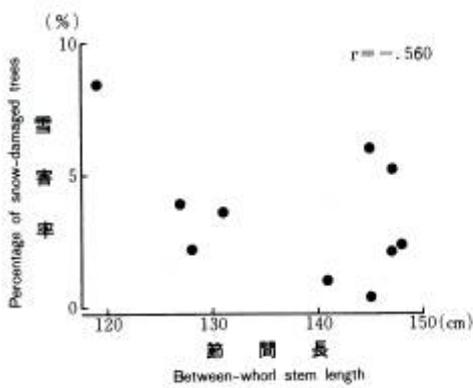


図-19 トドマツ実生家系の産地平均の雪害率と節間長との関係

Fig.19. Relationship between provenance means for percentage of snow-damaged trees and between-whorl stem length of Sakhalin fir

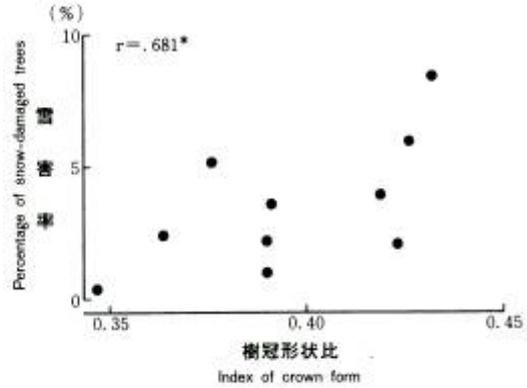


図-20 トドマツ実生家系の産地平均の雪害率と樹冠形状比との関係

Fig.20. Relationship between provenance means for percentage of snow-damaged trees and index of crown form of Sakhalin fir

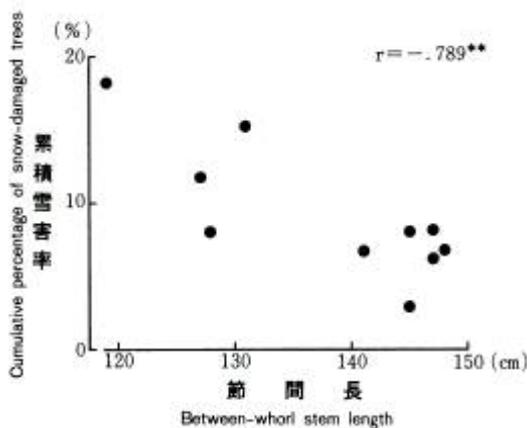


図-21 実生家系の産地平均の累積雪害率と節間長との関係

Fig.21. Relationship between provenance means for cumulative percentage of snow-damaged trees and between-whorl stem length of Sakhalin fir

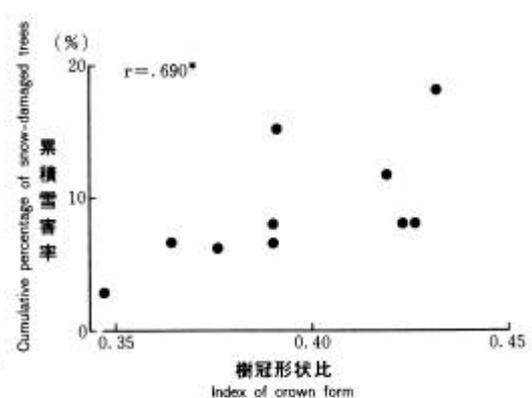


図-22 トドマツの実生家系の産地平均の累積雪害率と樹冠形状比との関係

Fig.22. Relationship between provenance means for cumulative percentage of snow-damaged trees and index of crown form of Sakhalin fir

(23°×2)である。この程度の差異が雪害率の多少に直接的な効果をもたらすかどうかは明らかでないが、有田(1967)によればクローネの広がり(樹冠角と関係する)は遺伝的であり、タテヤマスギと耐雪性との関係では枝張りが小さいものほど抵抗性が高いといわれる。しかし、重ねてのべてきたように、雪害率の産地間変動は節間長、輪生枝数、形状比、樹冠形状比と高い相関関係をしめしている。また、これら各形質相互間にも高い相関関係があることから明らかなように、雪害抵抗性にたいする各形質の相加的な効果に加えて、各形質の相乗的な効果が雪害抵抗性に大きな影響をおよぼしていると考えられる。

表-38 実生家系の産地および家系平均の形質間相関係数
Table 38. Correlation coefficients among percentage of snow-damaged trees and some other characters of Sakhalin fir

形質 Character	節間長 Between-whorl stem length	輪生枝数 No. of branches per whorl	幹の形状比 H/D	樹冠形状比 Index of crown form	枝の形状比 L/G	胸高直径 DBH
樹高 Tree height	.927** .886**	-.762** -.442**	.548 .266	-.373 -.205	.470 .333	.857** .702**
節間長 Between-whorl stem length		-.795** -.464**	.613 .355*	-.461 -.368*	.475 .338*	.772** .489**
輪生枝数 Number of branches per whorl			-.244 -.044	.396 .103	-.640 .072	-.547 .140
幹の形状比 H/D				-.538 .307	.344 .195	.497 .390*
樹冠形状比 Index of crown form					-.229 .094	-.130 -.310
枝の形状比 L/G						.318 .205

*, **はそれぞれ5%および1%水準の統計的有意性をあらわす。上段は産地平均、下段は家系平均である。

*, ** stand for statistical significance at the 5 and 1 percent level, respectively.

Upper figure = Provenance mean, Lower figure = Family mean.

第4節 雪害抵抗性の産地間変動の地域性と産地の気候因子との関係

クローネの雪害率を産地別に地図上にプロットした(図-14)。図から明らかなように、雪害をうけない産地は日本海側やオホーツク海側中部以北に、雪害率が高い産地は太平洋側やオホーツク海側中部以南に偏っていて、抵抗性の産地間変動に地理的な影響がみられる。すなわち、表日本型および裏日本型気候の地域区分と各産地の雪害抵抗性の地理的分布と一致性が高い。この関係を明らかにするため雪害率と産地の気候因子との関係を球果型と同じ方法で解析、検討した。

1) 雪害抵抗性と産地の気候因子との相関解析

(1) クロウン林分

クロウンの産地平均の雪害率と産地の気候因子との相関係数は表-39 にしめた。全地域における雪害率は積雪初日、積雪日数（10cm および 50cm 以上）、最深積雪および日照時間などの気候因子と統計的に有意な関係をしめた。このうち、10cm 以上の積雪日数、最深積雪、日照時間の 3 気候因子の両地域における相関係数の符号は全地域と等しく、しかも比較的高い値をしめている。このように、全地域や地域内産地の雪害率のいずれとも同じ符号で、しかも高い相関をしめす気候因子は、雪害率の産地間変動に影響をおよぼす淘汰要因と考えられる。

積雪日数、最深積雪は雪害率と負の関係にあるが、これは、積雪が早く、積雪深が大きい産地のトドマツは雪害抵抗性が高いことをしめす。日照時間との正の相関は冬期の日照が多い産地、すなわち降雪日が少ない寡雪地帯産のトドマツは抵抗性が低いことをしめている。

(2) 実生林分

実生家系の産地平均の雪害率と有意な相関をしめた気候因子は、全地域においては生育期間、積雪初日、10cm および 50cm 以上の積雪日数、日照時間でクロウンの場合とほぼ同じである（表-39）。累積雪害率とは日照時間のみが統計的有意性をしめた。

雪害率と全地域における相関係数が有意で、太平洋側および日本海側の両地域における相関係数が全地域のそれと同じ符号で、しかも 0.5 以上の値をしめす気候因子は生育期間のみである。

累積雪害率とは日照時間のみが統計的に有意な高い相関をしめた（表-39）。

しかし、全地域における雪害率との相関係数は積雪初日とは正、積雪日数（10cm 以上および 50cm 以上）とは負、日照時間とは正の関係をしめし、クロウンの雪害率の場合とほぼ同じ気候因子のみが高い相関をしめた。

クロウンと実生林分との雪害形態にはかなりの相違があるが、両林分における雪害抵抗性の産地間変動は、いずれも産地の気候因子と密接な関係が認められる。

このように、トドマツの雪害抵抗性の産地間変動は産地の各気候因子の強い影響を受けている。しかし、各気候因子相互間にも密接な関連があるから、どの気候因子が最も強い影響をおよぼしているかは単純相関の値のみから評価できない。

そこで、ステップワイズ重回帰分析をおこない強い影響をおよぼす気候因子を推定した。

2) 雪害抵抗性の産地間変動に影響をおよぼす気候因子

雪害抵抗性の産地間変動にどの気候因子が、どの様な影響をおよぼしているかを明らかにするためステップワイズ重回帰分析をした。各産地の雪害率の産地の気候因子にたいする偏回帰係数、標準偏回帰係数は表-40、表-41 にしめた。

表-40 に明らかなように、クロウンの雪害率の産地間変動に影響をおよぼす気候因子は最深積雪、降水量、積雪初日、生育期間である。この 4 気候因子と雪害率との重相関係数は 0.992、決定係数は 0.985 である（表-40）。つまり、クロウンの雪害率の産地間変動の約 98% はこれら 4 気候因子の影響によるといえる。そして、標準偏回帰係数の絶対値から最深積雪、降水量、積雪初日の影響が強いといえる。また、回帰係数の符号から積雪が遅く、降水量が少なく、積雪深も浅い、いわゆる寡雪地帯産のトドマツは雪害を受け易い。一方、積雪が早く、降水量が多く、積雪深が深い、いわゆる多雪地帯産のトドマツは雪害抵抗性が高いことが明らかである。

実生家系の産地平均の雪害率と気候因子との偏回帰係数、標準偏回帰係数は表-41 にしめた。積雪日数（

表-39 ツギキクローおよび実生家系の雪害率と産地における気候因子との相関係数
 Table 39. Correlation coefficients between climatic factors at the place of origin
 and the variation of snow damage in Sakhalin fir

気候因子	形質	全地域	太平洋側	日本海側
Climatic factor	Character	Entire region	The Pacific coast	The Japan Sea coast
生育期間	SDC	.401	.328	-.538
Duration of growing season (days $\geq 5^{\circ}\text{C}$)	SD	.666*	.532	.584
	CSD	.161	-.584	.026
平均気温	SDC	-.590*	-.622	-.397
Average April-June temperature	SD	-.358	-.993*	.741
	CSD	-.428	-.393	.088
平均気温	SDC	.169	.332	-.668*
Average November-March temperature	SD	-.423	.443	.391
	CSD	-.082	-.610	.042
最深積雪	SDC	-.777*	-.485	-.289
Maximum snow depth	SD	-.658	-.262	-.136
	CSD	-.618	.357	-.059
積雪初日	SDC	.932**	.634	-.484
Date that snow deposit begins (≥ 10 cm)	SD	.820**	.898	.435
	CSD	.664	-.052	-.288
積雪日数	SDC	-.839**	-.494	.082
Period of snow cover (≥ 50 cm)	SD	-.671*	-.202	-.159
	CSD	-.656	.262	.094
積雪日数	SDC	-.872**	-.521	-.408
Period of snow cover (≥ 10 cm)	SD	-.706*	-.388	-.639
	CSD	-.553	.376	.141
降水量	SDC	-.594*	-.901	-.323
Precipitation (Nov.-March)	SD	-.456	.789	.102
	CSD	-.543	.504	.623
日照時間	SDC	.792*	.622	.217
Sum of insolation time (Nov.-March)	SD	.806*	.393	.754
	CSD	.957**	.899	.888

SDC : クローンの雪害率 Percentage of snow-damaged ramets

SD : 実生家系の雪害率 Percentage of snow-damaged trees

CSD : 累積雪害率 Cumulative percentage of snow-damaged trees

*, **はそれぞれ 5%および 1%水準の統計的有意性をあらわす。

*, **stand for statistical significance at the 5 and 1 percent level, respectively.

10cm以上), 日照時間および積雪初日の3気候因子は統計的有意水準に達していた。この3気候因子と実生家系の雪害率の産地間変動との重相関係数は0.972, 決定係数は0.944であるから, これら3気候因子によって実生家系の雪害率の産地間変動の94%が説明されることがわかる。したがって, 実生家系の雪害抵抗性にたいしても産地の気候因子の影響がきわめて大きいといえる。標準偏回帰係数から3気候因子のうち, 積雪初日が正で, 最も強い影響をおよぼしており, 積雪日数が負でやや弱く, 日照時間は正の影響をおよぼしていることがわかる。したがって, 実生家系においても多雪地帯産のトマツは雪害抵抗性が高く, 寡雪地帯産のそれは抵抗性が低いことが明らかである。

表-40 ステップワイズ重回帰分析によるツギキクローン雪害率にたいする産地の気候因子の影響の検討

Table 40. Multiple correlation, partial and standard partial regression coefficients of snow-damage of Sakhalin fir on the entering variables of climatic factors at the place of origin in the stepwise multiple regression analysis

形質 Character (Dependent variable)	気候因子 Climatic factor (Independent Variable)	偏回帰係数 Partial regression coefficient	標準偏差 SD	標準偏回帰係数 Standard partial regression coef.	重相関係数 Multiple correlation coef.	決定係数 Coefficient of determination
クローンの雪害率 Percentage of snow-damaged ramets	最深積雪 Maximum snow depth	-0.6173**	± 0.1064	-1.8644	0.992**	0.985
	降水量 Precipitation (Nov.-March)	-0.1170**	± 0.0185	-1.4560		
	積雪初日 Date that snow deposit begins (≥10 cm)	1.4057**	± 0.1587	1.0980		
	生育期間 Duration of growing season (days ≥5°C)	-1.0754*	± 0.1462	-0.4931		

*, **はそれぞれ5%および1%水準の統計的有意性をあらわす。

*, **stand for statistical significance at the 5 and 1 percent level, respectively.

表-41 ステップワイズ重回帰分析による実生家系の雪害率にたいする産地の気候因子の影響の検討

Table 41. Multiple correlation, partial and standard partial regression coefficients of snow-damage in the open-pollinated progenies of Sakhalin fir on the entering variables of climatic factors at the place of origin in the stepwise multiple regression analysis

形質 Character (Dependent variable)	気候因子 Climatic factor (Independent variable)	偏回帰係数 Partial regression coefficient	標準偏差 SD	標準偏回帰係数 Standard partial regression coef.	重相関係数 Multiple correlation coef.	決定係数 Coefficient of determination
雪害率 Percentage of snow-damaged trees	積雪日数 Period of snow cover (≥10cm)	-0.0783*	± 0.0430	-0.8815	0.972**	0.944
	積雪初日 Date that snow deposit begins (≥10cm)	0.2856**	± 0.1148	1.1712		
	日照時間 Sum of insolation time (Nov.-March)	0.0763**	± 0.0387	0.5893		

*, **はそれぞれ5%および1%水準の統計的有意性をあらわす。

*, **stand for statistical significance at the 5 and 1 percent level, respectively.

第5節 考察

1) 雪害抵抗性の産地間変異の地域性

生育環境が異なる各地から収集した15産地のツギキクロンと10産地の実生苗から育成した林分における雪害抵抗性をしらべた。その結果、クロン林分において、雪害抵抗性が低いのは厚岸、浦河、浦幌、池田、北見産である。富良野や名寄もわずかに被害をうけていた。これに反し、美深、雄武、興部、苫小牧、岩見沢、滝川、留萌、倶知安は無被害であり抵抗性が高い産地である。

これを地域別にみると日本海側およびオホーツク海側中部以北とその内陸につらなる地域のトドマツは雪害を全く、またはきわめて軽微にしかうけないほど抵抗性が高い。それ以外の太平洋側およびオホーツク海側中部以南のものは、雪害率が50%をこえるものがあって雪害抵抗性が低く、両地域産のトドマツの雪害抵抗性には地域的な差異が認められる。すなわち、北海道のトドマツ天然林はその雪害抵抗性から2つの群に分けられると考えた。

各産地の雪害抵抗性と産地の気候とはきわめて関連性が高い。北海道の寒候期は北西季節風の最盛期である。この時期は表日本と裏日本の天気と同様、日本海側と太平洋側およびオホーツク海側では全く対称的である。日本海側は降雪量が多い裏日本型の気候である。オホーツク海側中部以北も日本海側と似た裏日本型の気候が多い。太平洋側とオホーツク海側中部以南は降雪量が少ない表日本型の気候である（北海道の気候、1973）。図-14から明らかなように、裏日本型気候の産地ほど雪害抵抗性が高い。逆に、太平洋側やオホーツク海側中部以南など表日本型の気候をしめす産地は雪害抵抗性が低い。これは明らかに冬期の気候因子がトドマツの雪害抵抗性に強い選択を加えてきたためと考えられる。

自然受粉の実生林分における雪害抵抗性の産地間変異もクロンの雪害抵抗性と同じ変動のパターンをしめた。また、この材料と独立に収集した種子から育成した林分の雪害抵抗性の産地間変異も、地域間差異が大きいことをしめた（畠山ら、1979）。

このように雪害抵抗性の産地間変動にたいし、産地の気候因子が強い影響をおよぼしていることは抵抗性の産地間変動と産地の気候因子との相関解析や、ステップワイズ重回帰分析によってたしかめられた。各気候因子の中では、産地の最深積雪や積雪日数などが雪害抵抗性の産地間変動にたいし、とくに強い影響をあたえていることが明らかであった。また、ステップワイズ重回帰分析によって回帰式に受容された小数の気候因子によって任意集団の雪害抵抗性が相当高い精度で推定出来ることも明らかになった。

2) 多雪環境にたいする形態的形質の適応

トドマツの雪害は冠雪や雪の沈降圧にともなうものであって、多雪地帯の植物はこの物理的な力に対応した生き方をよぎなくされる。そのため、これに対応して形態や機能を分化させている（高橋、1960；薄井、1961）。

実生家系の雪害抵抗性と形態的形質との関係を検討したが、雪害抵抗性と関連が深い節間長、輪生枝数、樹冠形状比（四手井、1954；原、1975）などの諸形質は雪害抵抗性と高い関係をしめた。したがって、トドマツにおいても雪害抵抗性に関連した形態的形質は裏日本型と表日本型に分化しているように考えられる。すなわち、雪害抵抗性が高い裏日本型気候の地域を産地とするトドマツの形態は節間長が長く輪生枝数が少なく、樹冠が鋭角を呈する傾向がみられた。これに反し、雪害抵抗性が低い表日本型気候の地域を産地とするトドマツは節間長が比較的短く輪生枝数が多く、樹冠が裏日本型気候の地域を産地とするものより角度が大きく冠雪や沈降圧をう

けやすい形態をもっている。

このような形態的形質の産地間変異は産地の気候因子と密接な関係（表-42）をしめしている。たとえば、雪害率と高い相関をしめた輪生枝数、樹冠形状比の産地平均は産地の気候因子とも統計的に有意な関係があるから、雪害抵抗性の向上に適応した各形質は生育地域の多雪性という自然環境の中で、おそらく長い年月の間の自然淘汰によって発達したものであろう。

したがって、多雪地帯にむけるべきトドマツ系統の育種のためには、裏日本型の気候をもつ多雪地帯において育種用の天然林を求めそれを雪害抵抗性に関する選抜試験のための種子源として活用することが肝要である。また地域と天然林を選べば造林用種苗の種子源として直接利用する可能性もあるであろう。

表-42 実生家系の各形質と産地における気候因子との相関係数
Table 42. Correlation coefficients between tree character of open-pollinated progenies at an age of 17 years and climatic factors at the place of origin

気候因子 Climatic factor	形質 Character	全地域 Entire region	太平洋側 The Pacific coast	日本海側 The Japan Sea coast
平均気温 Average April-June temperature	輪生枝数 No. of branches per whorl	-.735*	-.902	.137
	枝の形状比 Rate of L/G	.656	.209	.955*
積雪初日 Date that snow deposit begins (≥10 cm)	輪生枝数 No. of branches per whorl	.723*	.550	.004
	樹冠形状比 Index of crown form	.807*	.706	-.182
積雪日数 Period of snow cover (≥50 cm)	樹冠形状比 Index of crown form	-.691*	.145	.134
	枝の形状比 Rate of L/G	-.341	.582	-.919*
積雪日数 Period of snow cover (≥10 cm)	樹冠形状比 Index of crown form	-.699*	-.145	.117
	輪生枝数 No. of branches per whorl	-.486	.992*	-.629
降水量 Precipitation (Nov.-March)	樹高 Tree height	-.671*	-.613	.339
	節間長 Between-whorl stem length	-.719*	-.607	-.485
日照時間 Sum of insolation time (Nov.-March)	輪生枝数 No. of branches per whorl	.686*	.373	.383
	幹の形状比 Rate of H/D	-.718*	.481	-.173
	樹冠形状比 Index of crown form	.773*	-.206	.786

* は5%水準の統計的有意性をあらわす。

次代-環境の関係は最小、一地域における相関係数が統計的に有意なものだけ表示した。

* stands for statistical significance at the 5 percent level.

Progeny-environmental relationships in which significant correlation coefficients appear in at least one region are presented in this table.

第4章 寒風害抵抗性の産地間変異

寒風害は積雪量が少ない年に寡雪地帯の造林地に大きな被害をあたえることで知られている。この20数年間にも、しばしば大きな寒風害が発生した。たとえば、1956年から1958年には道東地方、1960年には道東および日高地方、1962年には苫小牧から日高地方および太平洋側一帯におよぶトドマツ造林地に顕著な被害をあたえ、大部分の被害造林地は改植を余儀なくされている(田村, 1965)。その後、1967年および1974年にも道東地方に寒風害が発生し、多数の造林地が改植されている。この被害は、苗木のみならず樹高が2m~3mに達する林木にもおよび、寡雪・土壌凍結地帯における最もきびしい被害の一つである。

これを反映して、寒さの害にたいする立地、気象条件、樹木の生理学的研究(今田・武藤, 1958, 1959; 酒井・山根, 1968; 栄花・酒井, 1972; 武藤, 1973)など数多くの研究が報告されている。最近では、トドマツの寒風害抵抗性の産地間変異(久保田, 1968)や耐凍性の産地間変異に関する研究もおこなわれるようになった(岡田ら, 1969; 栄花・酒井, 1972)。

筆者ら(1975)は、道有林各地から収集した精英樹の後代家系群について寒風害を調査し、トドマツの寒風害抵抗性の産地間差異を明らかにした。

本章ではその結果を含め、トドマツの寒風害抵抗性の産地間変動および抵抗性の産地間変動と産地の気候因子との関係を検討した。

第1節 材料と方法

(1) 材料

供試材料は清英樹の自然受粉による実生家系である。母樹は主として天然林から選抜した清英樹で表-34のとおりである。7産地、29母樹の中には人工林から選抜されたものもあるが、それらは種子産地が明らかかなものを供試した(表-34)。種子は1960年5月に、北海道立林業試験場(美唄市光珠内)苗畑に母樹別にまきつけ、5年間苗畑で育成した。1965年5月に、5年生苗を寡雪・土壌凍結地帯で寒風害が発生しやすい(酒井ら, 1969)道有林厚岸経営区33林班57小班(厚岸郡浜中町茶内)に家系別に植栽した。

実験計画は各家系を1プロットとする4反復の単純格子法とし、各プロットには列間1.8m、苗間1.5mとする2条植栽によって各40本ずつ割りつけた。家計あたりの総供試数は160本ずつとした。

表-43 寒風害試験に供した種子産地と家系数
Table 43. Seed provenances and number of families of Sakhalin fir collected to tests of desiccation damage in winter

産地 Provenance	所在地 Location	家系数 No. of families
AKKESHI	Hamanaka, Akkeshi	6
IKEDA	Honbetsu	6
URAKAWA	Erimo	4
KITAMI	Oketo	4
BIFUKA	Bifuka	3
IWAMIZAWA	Kurisawa	4
KUTCHAN	Kutchan	2
Total		29

(2) 調査方法

1966年の冬から1967年春にかけて道東地方の造林地は冬期の乾燥害,いわゆる,寒風害をうけた(酒井ら,1969)。1973年の冬から1974年春にも同じ症状の被害をうけた。この被害は,酒井(1966)の寒さの現象による分類にしたがえば寒風害である。被害調査および林木の形態的形質の調査はつぎのとおりおこなった。

1967年の寒風害は6月下旬に,試験林の反復1から3の全個体について樹高生長とともに調査した。被害程度はその症状によって4段階に区分し,それぞれ指数をあたえた。すなわち,健全な個体に指数1を完全に枯死した個体に指数4をあたえ,その間を段階に応じて2と3に区分した。

i) 被害度指数

被害度指数	症状	区分
1	健全	健全
2	枝葉の一部または大部分が赤褐変	微害
3	赤褐変した枝葉の上部の主軸が枯死	激害
4	枯死	枯死

ii) 枯死率(1967) 1967年(樹齢7年)の寒風害による枯死率は,被害前年の総本数にたいする被害度指数4の個体の割合をパーセントであらわした。

iii) 枯死率(1974) 1974年(樹齢15年)の寒風害による枯死率は,枯死前年の総本数にたいする枯死本数の割合をパーセントであらわした。累積枯死率は1966年秋の総本数にたいする両回の調査における枯死本数の合計の割合をパーセントであらわした。

iv) 樹高 1967年に寒風害を調査した全個体の前年秋の樹高をセンチメートル単位に測定した。

v) 当年伸長 枯死および主軸枯死個体をのぞく全個体について被害年(1967年)の伸長生長をセンチメートル単位で測定した。

(3) 統計的方法

分散分析にはプロット平均のデータをもちいた。枯死率などパーセントであらわされる数値はすべて角度変換($\sin^{-1} \sqrt{\% + 1}$)した。分散分析は実験計画とは別に表-44の形で乱塊法として解析した。被害度指数と樹高および当年伸長間の相関係数は,表-44の方法によって推定した要因別の分散成分と共分散成分から推定した。

表-44 寒風害の分散分析における自由度と分散成分の推定

Table 44. Degrees of freedom (DF) and expected mean squares (EMS) in the analysis of variance for desiccation damage in winter of Sakhalin fir

要因 Source of variation	DF	E (MS)
反復 Replications	2	
産地 Provenances	6	$\sigma_e^2 + 3.0\sigma_f^2 + 11.0\sigma_p^2$
産地内家系 Families within provenances	22	$\sigma_e^2 + 3.0\sigma_f^2$
誤差 Error	56	σ_e^2

第2節 結果

1) 1967年の寒風害抵抗性の変異

産地別に寒風害の平均被害度と枯死率の産地平均を表-45 にしめた。平均被害度は美深が 3.08 で最も高く、ついで、倶知安、岩見沢の値も高い。最も低いのは厚岸で、浦河と池田も平均被害度が 1.0 台で厚岸について低い。被害度 3 は激害、2 は微害であるから、平均被害度でいえば、美深産のトドマツなどは激害であり、厚岸などは健全ないし微害程度であるから産地間差異がきわめて大きいといえる。

寒風害の被害程度のもうひとつの指標である枯死率の産地平均は、2.8%から 30.9%まで変動している。枯死率は太平洋側の厚岸、浦河、池田が最も低く、それぞれ 2.8、4.3 および 7.9%である。北見の枯死率は 18.8% で中庸な値をしめしている。最も枯死率が高いのは倶知安で 30.9%、美深、岩見沢の枯死率もそれぞれ 28.4%と 26.1%と高い。

このように、平均被害度、および枯死率の産地間変動はきわめて顕著である。これらの産地間差異を統計的にたしかめるため分散分析した。分散分析表は表-46 にしめた。平均被害度、枯死率とも産地間に 1%水準の統計的有意性が認められた(表-46)が、産地内家系間には統計的有意性が認められなかった。

平均被害度と枯死率の全変動にしろる要因別変動の寄与率を各要因の分散成分をもちいて推定した。誤差の寄与率は、平均被害度が 24.5%、枯死率が 41.3%と比較的小さな値をしめしている。平均被害度と枯死率の産地内家系間の寄与率は、それぞれ 6.0%と 7.1%できわめて小さい。一方、産地間の寄与率は平均被害度が 69.5%、枯死率が 51.6%と各要因の中で最も高い。すなわち、1967年の測定では、トドマツの寒風害による被害度指数や枯死率の変動は、大部分がタネの産地に帰因するものであって、産地内家系間の変動はきわめて少ないといえる。

これを明らかにするため、さらに遺伝的変動要因と考えられる産地および産地内家系間の分散成分により級内相関 (KEMPTHORNE, 1957) を計算し、各要因の遺伝的寄与率とした。遺伝的寄与率は表-47 にしめたとおり、平均被害度と枯死率 (1967) は、産地の遺伝的寄与率が 92.0 および 87.9%ときわめて高い。すなわち、

表-45 寒風害の被害度と枯死率および樹高生長の産地平均
Table 45. Provenance means for desiccation damage in winter and height growth in open-pollinated progenies of Sakhalin fir

産地 Provenance	平均被害度 Degree of desiccation damage	枯死率 Mortality in 1967 (%)	枯死率 Mortality in 1974 (%)	累積枯死率 Cumulative mortality (%)	樹高 Tree height (cm)	当年伸長 Current height Growth (cm)
AKKESHI	1.68	2.8	6.6	32.8	43.8	12.4
IKEDA	1.95	7.9	11.9	42.7	40.6	11.5
URAKAWA	1.78	4.3	14.6	46.1	43.3	11.4
KITAMI	2.58	18.8	14.7	56.2	40.1	8.6
BIFUKA	3.08	28.4	22.7	69.8	42.2	11.8
IWAMIZAWA	2.88	26.1	32.2	70.3	47.3	7.1
KUTCHAN	3.06	30.9	10.9	60.1	48.1	6.4

幼齡期のトドマツの寒風害抵抗性の産地間変動はきわめて大きく、抵抗性について産地選択の効果が大きいことが明らかである。

産地別に寒風害の被害度指数別の百分率を図示した（図-23）。健全木の割合は道東や太平洋側の厚岸、池田および浦河産に多く、いずれの産地とも、80%以上と高い値をしめしている。北見産は健全木が約60%で、うえにのべた3産地について高い値をしめしている。一方、岩見沢、倶知安、旭川および美深産は健全木の割合が

表-46 寒風害の被害度と枯死率および樹高生長の分散分析と分散成分の要因別変動の寄与率 (V%)

Table 46. Mean squares (MS) and percentages of total variance (V%) based upon variance components for desiccation damage in winter and height growth in open-pollinated progenies of Sakhalin fir

形質 Character	要因 Source of variation					
	産地 Provenances		家系 Families		誤差 Error	
	MS	V%	MS	V%	MS	V%
平均被害度 Degree of desiccation damage	3.8488**	69.5	0.2027	6.0	0.1168	24.5
枯死率 Mortality (1967)	1375.3444**	51.6	136.3398	7.1	89.9828	41.3
枯死率 Mortality (1974)	205.6288**	16.9	75.4703	6.8	59.6069	76.3
累積枯死率 Cumulative mortality	999.1064**	34.2	142.2853	2.0	129.8091	63.8
樹高 Tree height	99.7236	10.1	63.3758**	52.1	12.3565	37.8
当年伸長 Current height growth	74.4557**	42.3	10.8252	10.7	6.4295	47.0

**は1%水準の統計的有意性をあらわす。

**stands for statistical significance at the 1 percent level.

表-47 寒風害の被害度、枯死率および樹高生長の要因別分散成分と遺伝的要因の寄与率

Table 47. Components of variance and genetic intraclass correlations for desiccation damage in winter and height growth of open-pollinated progenies in Sakhalin fir

形質 Character	分散成分 Variance component		遺伝的寄与率 Genetic contribution (Intraclass correlation)	
	産地 Provenances	家系 Families	$V_p / (V_p + V_f)$ (%)	$V_f / (V_p + V_f)$ (%)
	V_p	V_f		
平均被害度 Degree of desiccation damage	0.3313	0.0286	92.0	8.0
枯死率 Mortality (1967)	112.6367	15.4523	87.9	12.1
枯死率 Mortality (1974)	13.2743	5.2879	71.5	28.5
累積枯死率 Cumulative mortality	69.7110	4.1587	94.3	5.7
樹高 Tree height	3.3043	17.0064	16.3	83.7
当年伸長 Current height growth	5.7845	1.4652	79.8	20.2

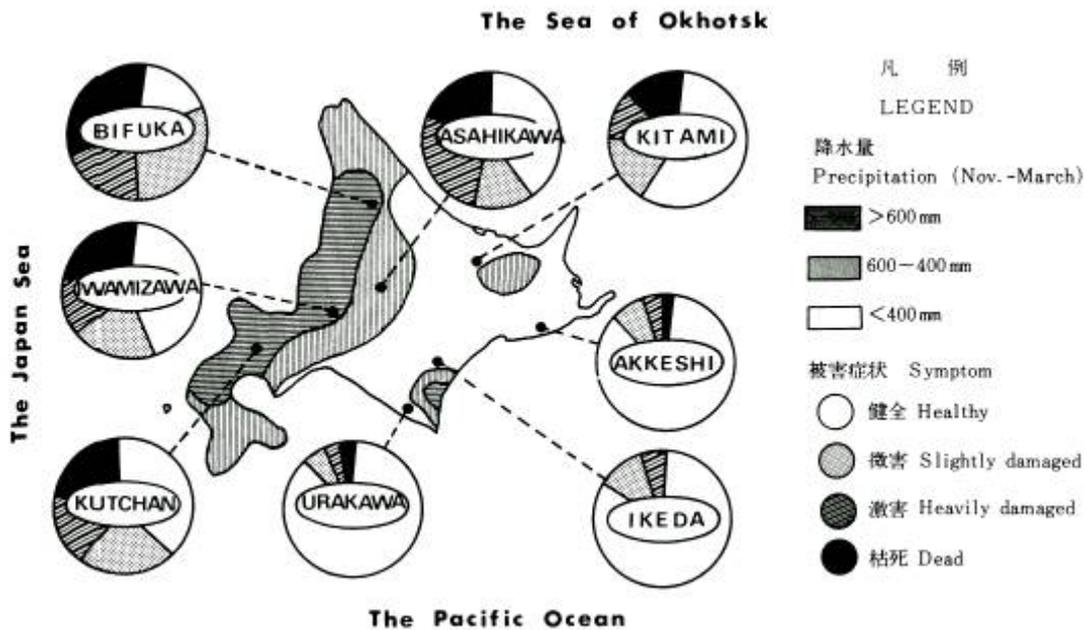


図-23 トドマツの寒風による被害率の産地間変異

Fig.23. The pattern of provenance variation in the degree of desiccation damage in winter Sakhalin fir

きわめて少ない。

寒風害の産地間変動がこれと同じ事例を，上記の試験林より1年前の1964年に厚岸に造成した試験林でも観察した。各産地は前記の試験林とほぼ同じであるが，材料は独立的に選ばれている。被害調査は前記の試験林と同じ時期に同じ要領で実施した（表-48）。

無被害率は厚岸，浦河および函館が90%以上でもっとも高い。興部，美深はもっとも低い。枯死率は興部，美深および岩見沢が高く，無被害率とは負の関係をしめた。寒風害抵抗性が高い産地群として，無被害率80%以上，枯死率4%以下のものをあげると厚岸，池田，北見，浦河および函館となる。このうち，函館はタネの産地が池田であるから，むしろ池田産とすべきものである。このように，1964年と1965年に独立的に収集した材料によって造成したトドマツ試験林の寒風害抵抗性の産地間変動は，全く同じ傾向をしめしている。そして，この変異は，丁度，雪害率の産地間変異（図-14）と正反対のパターンをしめしている。したがって，トドマツの寒風害抵抗性は雪害抵抗性と同様，裏日本型気候の地域を産地とするトドマツと，表日本型気候の地域を産地とするトドマツとの間に，明らかな差異があると考えられる。

2) 1974年の寒風害と累積枯死率の変異

1965年造成の前述の試験林が，1974年にふたたび寒風害をうけた。その枯死率と累積枯死率を産地別に表-45にしめた。枯死率の産地平均は6.6%から32.2%の大きな変動をしめた。しかし，1967年の産地平均の枯死率との相関は低い。これは，抵抗性が低い産地の個体は，1967年の被害によってすでにその多くが枯死したためと考えられる。累積枯死率は32.8%から70.3%までの大きな産地間変動をしめし，1967年の枯死率とは平行性が高い。美深，岩見沢，倶知安産のように，約70%もの個体が枯死するとすれば林分として成立することは困難であろう。これほどでない場合でも，枯死率が高ければ林冠閉鎖の遅延にともなって，著しく生長量が低

表-48 1964年造成の検定林における寒風害による枯死率および健全率の産地平均
 Table 48. Provenance means for percentage of dead seedlings by desiccation damage and that of healthy ones in winter of Sakhalin fir planted in 1964

産地 Provenance	調査個体数 No. of sampled seedlings	健全率 Healthy seedlings (%)	枯死率 Dead seedlings (%)
AKKESHI	71	95.8	2.8
URAKAWA	80	95.0	3.7
HAKODATE	157	97.3	2.6
KITAMI	162	91.3	2.5
IKEDA	201	85.3	3.6
KUTCHAN	84	83.3	7.1
IWAMIZAWA	82	80.5	17.1
BIFUKA	326	63.8	14.9
OKOPPE	78	60.2	25.6

下する原因ともなるだろう。

枯死率および累積枯死率の産地間差異を統計的にあきらかにするため分散分析した(表-46)。いずれも、産地間に1%水準の統計的有意性が認められたが、産地内家系間には有意水準に達しなかった。また、分散成分の推定値によって全変動にしめる要因別変動の寄与率をもとめた。誤差の寄与率は約76%で、1967年の寒風害のそれより大きな値をしめし、累積枯死率の寄与率も約64%で、誤差が最も高い値をしめした。産地内家系間の寄与率は各要因の中で最も小さく、枯死率が6.8%、累積枯死率が2.0%であった。累積雪害率の産地間の寄与率は34.2%で寒風害抵抗性の変動にしめる産地間変動の寄与が大きいことをあらわしている。遺伝的寄与率は表-47にしめしたが、累積枯死率については産地間が94.3%ときわめて大きい。以上の結果から、1齡級から2齡級におけるトドマツの寒風害抵抗性については、産地選択の効果が大きいことが明らかである。

3) 寒風害抵抗性と形態的形質との関係

1967年の被害時の樹高と被害後の当年伸長の産地平均は表-45にしめした。樹高の産地平均は40.1cmから48.1cmまであって、産地間変動が比較的大きい。当年伸長は6.4cmから12.4cmで樹高に比較して産地間変動が大きい。しかも、樹高の産地平均とは逆相関をしめしている($r = -.460$)。これらの産地間差異の統計的有意性をたしかめるため分散分析した。樹高は、産地内家系間に1%水準の統計的有意性が認められたが産地間には有意でなかった。当年伸長は、産地間が有意であったが産地内家系間には有意水準に達しなかった(表-46)。樹高とその翌年の当年伸長の統計的有意性が要因別に一致しないのは、各産地の寒風害抵抗性の高低の影響が両形質にたいし、独立的であるためと考えられる。

樹高の要因別変動の全変動にたいする寄与率をみると、誤差は37.8%、家系間のそれは52.1%と最も大きな値をしめしたが、産地間のそれは10.1%で最も低い値をしめした。

一般に、生長が旺盛な苗木は軟弱であり、秋伸び苗と同じように寒風害にたいして抵抗性が低いとされている。そのため、家系平均の被害度と被害前年の樹高との関係を図-24により検討した。

家系の平均樹高は45cmから65cmまでの変動がある。平均被害度は約1.0から2.6まで変動している。し

かし、家系平均でみる限り、両者の間には一定の関係がない。図中の黒く塗りつぶしたものは、日本海側やその内陸産の家系であり、白く塗りつぶしたものは、太平洋側を産地とする各家系である。図から明らかなように、各家系の平均被害度と樹高との間には、全地域においても産地内においても全く一定の傾向が認められない。

これらの関係を細かく検討するため、分散成分および共分散成分からもとめた相関係数を要因別に表-49 にしめた。

寒風害の被害度と樹高との表現型相関は 0.162 (図-24) ときわめて低い。産地間の相関は 0.661 で正の関係をしめた。これは、樹高生長が優れた産地系統は、寒風害をうけやすいことをしめすものである。産地内家系間の相関は -0.416 と負の関係をしめた。これは、産地間相関とは逆の関係をしめし、寒風害抵抗性が高い家系は樹高が大きいことをあらわしている。そして遺伝相関と考えられる。

環境相関は負である。これは、環境的な原因によって伸長生長が促進された家系群の寒風害抵抗性は、後天的に高まる傾向をしめしている。

寒風害の被害度と当年伸長との相関係数は全要因とも負である。つまり、寒風害に抵抗性が高い産地や家系は、遺伝的にもまた、環境的要因によっても当年伸長が優れていることをしめしている。これは、太平洋側を産地とするトドマツは寒風害に高い抵抗性をもっているから被害年の伸長生長が正常であったが、寒風害抵抗性が低い日本海側を産地とする各家系や産地群は、寒風害による枯死や主軸などに被害をうけない個体も、寒風害によって何らかの生理的な障害をうけ、被害後の伸長生長が低下したことによると考えられる。

4) 寒風害抵抗性の地域性と産地の気候因子との関係

寒風害の被害度指数ごとの百分率を各産地の位置図とともに産地別に図-23 にしめた。寒風害にたいする抵抗性は産地の遺伝的特性であり、そして、隣接する産地の抵抗性や感受性が類似し、抵抗性の産地間変動に地域的な偏りがみられる。このような産地間変動のパターンは、トドマツの寒風害抵抗性の産地間変異が地域の環

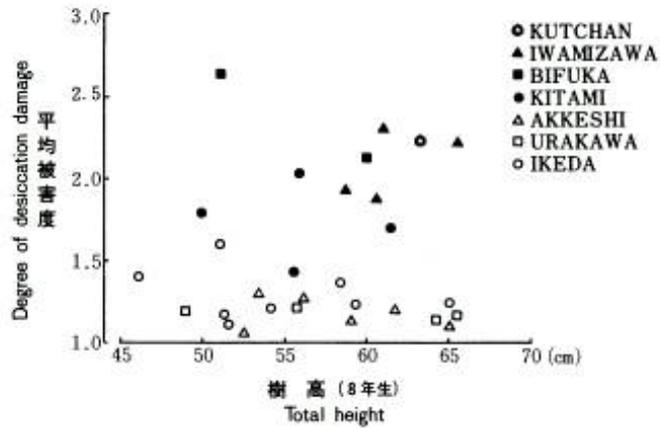


図-24 寒風害による被害度と被害時の家系平均樹高との関係

Fig.24. Relationship between degree of desiccation damage in winter and total height at an age of 8 years in single tree progenies

表-49 寒風害の被害度指数と樹高生長との要因別相関係数

Table 49. Correlation coefficients between degree of desiccation damage in winter and height growth of Sakhalin fir

要因 Source of variation	樹高 Tree height	当年生長 Current height growth
産地 Provenances	.661	-.958
産地内家系 Families within provenances	-.416	-.333
環境 Environment	-.389	-.749
表現型 Phenotype	.162	-.739

は寒風害に高い抵抗性をもっているから被害年の伸長生長が正常であったが、寒風害抵抗性が低い日本海側を産地とする各家系や産地群は、寒風害による枯死や主軸などに被害をうけない個体も、寒風害によって何らかの生理的な障害をうけ、被害後の伸長生長が低下したことによると考えられる。

境要因と関連した変動であることをしめしている。

表-50 には、トドマツの寒風害の平均被害度、枯死率および累積枯死率と気候因子との相関係数をしめた。平均被害度と統計的に有意な相関係数をしめず気候因子は最深積雪、積雪初日、積雪日数、降水量および日照時間である。これら各気候因子のうち、最も高い相関係数は積雪初日との負の関係である。このように、積雪が遅く、また、積雪深が浅い産地ほど、寒風害にたいする抵抗件が高いことが明らかである。

枯死率および累積枯死率と有意な関係をしめず気候因子は、降水量をのぞいて全て平均被害度と有意な関係をしめた気候因子である。つまり、産地の気候が多雪型であるほど寒風害をうけ易く、寡雪型であればあるほど高い抵抗性をしめすことがわかる。

表-50 寒風害の被害度および枯死率と産地における気候因子との相関係数
Table 50. Correlation coefficients between desiccation damage in winter of Sakhalin fir and climatic factors at the place of origin

気候因子 Climatic factor	平均被害度 Degree of desiccation damage	枯死率 Mortality	累積枯死率 Cumulative mortality
生育期間 Duration of growing season (days $\geq 5^{\circ}\text{C}$)	-.585	-.560	-.320
平均気温 Average April-June temperature	.527	.518	.673
平均気温 Average Nov.-March temperature	-.158	-.119	-.086
最深積雪 Maximum snow depth	.923**	.941**	.743*
積雪初日 Date that snow deposit begins (≥ 10 cm)	-.959**	-.960**	-.859**
積雪日数 Period of snow cover (≥ 10 cm)	.954**	.959**	.834**
積雪日数 Period of snow cover (≥ 50 cm)	.945**	.933**	.793*
降水量 Precipitation (Nov.-March)	.804*	.840**	.627
日照時間 Sum of insolation time (Nov.-March)	-.864**	-.891**	-.789*

*, **はそれぞれ 5%および 1%水準の統計的有意性をあらわす。

*, **stand for statistical significance at the 5 and 1 percent level, respectively.

図-25 には産地平均の枯死率と産地における積雪初日との関係を図示した。両者間には負のきわめて高い一次的な関係がみられる。

図-26 には寒風害による平均被害度と産地の積雪日数 (50cm 以上) との関係を図示した。両者間にも正のきわめて高い関係がみられた。

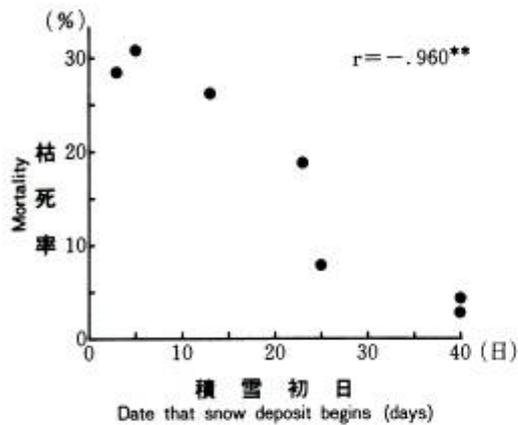


図-25 寒風害による枯死率の産地平均と産地の気候因子との関係

Fig.25. Relationship between provenance means for mortality by desiccation damage in winter and climatic factor at the place of origin

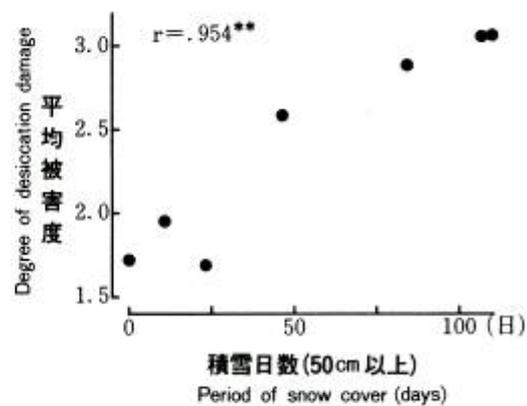


図-26 寒風害による被害度の産地平均と産地の気候因子との関係

Fig.26. Relationship between provenance means for degree of desiccation damage in winter and climatic factor at the place of origin

このように、寒風害による産地平均の枯死率や平均被害度の変動は産地の気候因子の強い影響をうけている。では、産地の気候因子のどれと、どのような関係にあるだろうか。ここで、前述の雪害抵抗性の場合と同様に、ステップワイズ重回帰分析をおこなった。寒風害抵抗性の指標形質として、平均被害度と1967年の枯死率をもちいた。

各産地の寒風害の平均被害度に影響をおよぼす気候因子は降水量、最深積雪および冬期の平均気温である(表-51)。標準偏回帰係数によって被害度指数にあてるそれらの強さと方向をみるとつぎのようになる。

最深積雪が深く、降水量が多い産地ほど被害度指数が高い。いかえると、多雪地の産地ほど寒風害にたいする抵抗性が低い産地であることをあらわしている。この重回帰式の被害度指数との重相関係数は0.988、決定係数は0.974である。このことは、決定係数から明らかなように、寒風害の被害度指数の産地間変動はうえにのべた3気候因子によって97%も説明できることをしめしている(表-51)。

枯死率と気候因子との偏回帰および標準偏回帰係数は表-51にしめた。統計的有意性をしめた偏回帰係数は積雪日数(50cm以上)、平均気温、日照時間であるが、標準偏回帰係数にみられるように、枯死率の産地間変動に強く影響する気候因子は、積雪日数(50cm以上)と日照時間である。積雪日数は正、日照時間は負の関係をしめしている。つまり、積雪日数が長期間で、日照時間が少ない多雪地の産地ほど寒風害による枯死率が高い。また、重相関係数は0.999、決定係数は0.999であるから、これら3気候因子によって、寒風害による枯死率の産地間変動の99%を説明できる。

以上の解析を通じ、太平洋側などの表日本型気候をしめす地域、つまり、寡雪地帯ほど寒風害にたいする抵抗性が高い産地であり、日本海側などの裏日本型気候をしめす多雪地帯を産地とするトドマツほど寒風害にたいする抵抗性が低いことが明らかになった。

表-51 ステップワイズ重回帰分析による寒風害にたいする産地の気候因子の影響の検討
 Table 51. Multiple correlation, partial and standard partial regression coefficients of desiccation damage in winter of open-pollinated progenies of Sakhalin fir on the entering variables of climatic factors at the place of origin in the stepwise multiple regression analysis

形質 Character (Dependent variable)	気候因子 Climatic factor (Independent variable)	偏回帰係数 Partial regression coefficient	標準偏差 SD	標準偏回帰係数 Standard partial regression coef.	重相関係数 Multiple correlation coef.	決定係数 Coefficient of determination
平均被害度 Degree of desiccation damage	降水量 Precipitation (Nov.-March)	0.0046** ± 0.0003		22.0138		
	最深積雪 Max. snow depth	0.276** ± 0.0013		2.8779	0.988**	0.974
	平均気温 Average Nov.-March temperature	-0.1379** ± 0.0144		-0.3541		
枯死率 Mortality	積雪日数 Period of snow cover (≥50cm)	0.1850** ± 0.0102		0.5540		
	平均気温 Average April-June temperature	2.1540** ± 0.3175		0.1577	0.999**	0.999
	日照時間 Sum of insolation time (Nov.-March)	-0.1710** ± 0.0112		-0.4499		

**は1%水準の統計的有意性をあらわす。

**stands for statistical significance at the 1 percent level.

第3節 考察

1) 寒風害抵抗性の産地間変異の地域性と淘汰要因

生育環境が異なる7産地から収集した各産地の寒風害抵抗性を調べた。寒風害にたいする抵抗性は、産地間変動が著しく、太平洋側を産地とする厚岸、浦河および池田など、表日本型気候をしめす地域のもが全般的に抵抗性が高い。一方、日本海側やそれにつらなる内陸の裏日本型気候をしめす地域の産地、たとえば、倶知安、岩見沢および美深は著しく抵抗性が低い。太平洋側と日本海側の両地域産のトドマツの間に寒風害抵抗性に著しい差異がみられるのは、日本海側は裏日本型気候特有の多雪地帯であるから、太平洋側の寡雪・土壤凍結地帯における乾燥性の寒さにたいして選択される機会が少なかったためと考えられる。それは、高い抵抗性をしめた厚岸、浦河などは北海道において雪が少ない寒さの厳しい、いわゆる、寡雪・土壤凍結地帯であり、比較的中庸な抵抗性をしめた北見は、オホーツク海側中部以南に位置し、いずれも表日本型気候をしめす地域であることから明らかである。

一方、抵抗性が低い倶知安、岩見沢、美深などは裏日本型の多雪地帯であり、これらの産地のトドマツは、幼齢期には、積雪によって冬期の厳しい寒さと乾燥から保護されており、乾燥性の寒さに選択される機会が少ない地域のものである。オホーツク海側中部以北に位置する興部産も、抵抗性が著しく低いが、この地帯も、日本海側と似た裏日本型気候であり、ほとんど連日の雪で降雪量が多い。

この研究では、供試産地を全道的に抽出できなかったが、寒風害抵抗性と延地における気候因子との相関解析や重回帰分析によって、今回供試できなかった産地の寒風害抵抗性についても、かなり高い精度で推定できることが明らかになった。したがって、この重回帰式によって各産地の寒風害抵抗性の域的分布を推定することが可能となった。

武藤・堀内 (1974) もスギの寒風害抵抗性の産地間変動は、表日本産と裏日本産とで著しく相違し、表日本産が著しく高い抵抗性をしめたと報告している。この原因として、裏日本産は多雪地帯であるため冬期の乾燥性の寒さにたいし選択されにくいことをあげている。つまり、産地の環境要因の選択効果であると結論し、トドマツの寒風害抵抗性の産地間変動に影響をおよぼした環境要因は気候因子であると考察している。

寒風害抵抗性以外の耐凍性や耐霜性の産地間変異の研究 (久保田・近久, 1964; 栄花ら, 1772; 鮫島・中村, 1973) においては、寒風害抵抗性におけるほど明らかな地域的変異をしめすとの報告はみあたらない。

久保田 (1968), 栄花ら (1972) は、寒風害抵抗性は東西二分説にしたがう産地間変異をしめすとのべている。しかし、すでにのべてきたように、太平洋側など表日本型気候の地域、すなわち、寡雪地帯ほど寒風害にたいする抵抗性が高いトドマツの産地であり、日本海側など裏日本型気候の地域の各産地は寒風害にたいする抵抗性が低いといえよう。

2) 寒風害抵抗性と生長との関係

一般に、生長旺盛な苗木は秋伸びしやすいため軟弱であり、寒風害や凍害にたいして感受性が高いと考えられている。そうであれば、寒風害抵抗性についての選択は、樹高生長などの生産形質の低下をまねくことになるだろう。しかし、すでにのべたとおり、寒風害抵抗性と被害時における樹高および被害後の伸長生長の家系平均はかならずしもそのような関係をしめさなかった。

寒風害抵抗性と被害後の伸長生長には正の関係がみられるから、抵抗性に関する家系選抜は、被害後の樹高生長の向上にも好ましい影響をあたえらる。ところが、産地間の被害度指数と樹高との相関は正の関係である。これは、寒風害抵抗性についての産地の選択が樹高生長の低下をまねくことを意味するわけだが、恐らくは、すでにのべたように、両形質が異なる方向に淘汰されたと考えられることのほかに、抵抗性産地である太平洋側およびオホーツク海側中部以南のトドマツは、比較的種子形質が小型、軽量であり、これが幼齢期のトドマツの生長に間接的な影響をおよぼしているとも考えられる。

結論的にいえば、太平洋側などの表日本型気候の地域、すなわち寡雪、土壤凍結地帯に成立しているトドマツ産地や林分と、さらに、そこから樹高生長がすぐれた個体を寒風害抵抗性として選抜し活用することは、抵抗性と生産形質の向上にきわめて有効と考えられる。

第5章 暗色雪腐病抵抗性の産地間変異

暗色雪腐病 (*Rhacodium therryanum*) は苗畑病害のなかで最も重要なものの一つである。とくに、根雪期間が80日以上にわたる多雪地帯を分布域とする(佐藤ら, 1960) トドマツの主要病害である。

一般に、積雪下の地表面は、ほぼ0°Cに保たれているが、暗く多湿であるため、暗色雪腐病菌が繁殖しやすい条件である(佐藤ら, 1960)。したがって、多雪地帯における植物は暗色雪腐病にたいして耐性をもつか、もしくは、この病原菌を回避して生育しなければ生存が難しいと思われる(酒井, 1976)。

佐保・高橋(1974)は、多雪地帯における針葉樹の分布を、暗色雪腐病にたいする樹種間の罹病性の差異との関連から論議しているほどである。このほかにも、暗色雪腐病がトドマツやエゾマツの天然生稚苗の消長を支配し、天然更新にも重要な関連をもつといわれている(遠藤, 1973a)。

一方、佐藤ら(1960)は日本海側を産地とする、ウラ系のスギは、太平洋側のおモチ系スギに比べて暗色雪腐病にたいする抵抗性が著しく高いことを明らかにした。また、畠山ら(1980)もトドマツの暗色雪腐病にたいする抵抗性の産地間差異が著しいことを報告した。両樹種の暗色雪腐病にたいする抵抗性の産地間変異には、産地の環境要因が重要な役割をはたしていると考えられる。

本章では、トドマツの暗色雪腐病抵抗性の産地間変異および抵抗性と産地の気候因子との関係を検討した。さらに、抵抗性と苗木の形態的形質との関係についても検討した。

第1節 材料と方法

(1) 材料

i) 供試苗木

母樹は、表-52 にしめした8産地の天然林から任意抽出した一部精英樹を含む15個体である。種子は自然受粉によるものであり、1976年5月に母樹別に北海道立林業試験場(美唄市光珠内)苗畑にまきつけた。1978年5月に、2年生苗を家系の平均苗高にプロット間差異が生じないように配慮し、3プロットに配分した。

実験計画は各家系を1プロット(1m×1m)とする3反復の乱塊法により、苗列間を11cm×11cmの方形とし、プロットあたり81本ずつ植栽した。各家系あたりの供試本数はそれぞれ243本ずつとした。

ii) 菌株とその培養

トドマツから分離した暗色雪腐病菌株をもちいた。菌はモミガラ5g、フスマ5g、

図-52 暗色雪腐接種試験に供した種子産地と家系数
Table 52. Seed provenances and number of families of Sakhalin fir collected for inoculation experiment with *Rhacodium*-snow blight

産地 Provenance	所在地 Location	家系数 No. of families
NEMURO	Nemuro	1
AKKESHI	Hamanaka	2
IKEDA	Honbetsu	3
URAKAWA	Erimo	3
KITAMI	Oketo	2
OKOPPE	Okoppe	2
IWAMIZAWA	Iwamizawa	1
KUTCHAN	Kutchan	1
Total		15

水 15cc の割合に混合した培養基に植え、ていねいに混ぜ合せて、容量 200cc の三角フラスコに各 25 g ずつ入れて 15°C に保った恒温器内で約 3 週間培養した。3 週間後に、菌は十分発育し培養基は暗色の菌糸でおおわれた状態になっていた。

(2) 接種方法および時期

接種はあらかじめ産地別、家系別に、床替しておいた苗本に、 m^2 あたり三角フラスコ 1 箇分 (25 g) の菌を 1978 年 11 月 29 日に接種した。その方法は、まず三角フラスコからとり出した培養基を細片とし、「フルイ」によって菌が苗床に均一に拡がるように散布した。その上に「フルイ」を使って土壌を薄く散布、沈圧し、菌が積雪前の風雨によって飛散、または流亡しないようにした。接種は各家系あたり 2 プロットとし、残り 1 プロットは越冬時における暗色雪腐病以外の諸被害をチェックするための対照区とした。積雪は接種の約 2 週間後 (12 月中旬) から始まり、完全消雪日は翌年の 4 月 16 日であった。

(3) 調査方法

罹病調査は接種した翌春、消雪直後の 4 月 21 日におこなった。罹病葉はいずれも灰色～灰汚色のフェルト状、あるいはクモの巣状の著しく発達した菌褥におおわれて腐敗し、うすねずみ色を呈していた。

被害調査は被害程度に応じてそれぞれつぎの指数をあたえ個別におこなった。無被害個体の指数を 1 とし完全枯死個体の指数を 5 とし、その間を段階に応じて 2 から 4 に区分した (写真-6)。調査は全個体についておこなった。罹病個体のうち指数 2 は針葉の一部間が僅か罹病した程度のもので、生育に全く影響がないと考えられるから、健全率は指数 1 と 2 の個体数、罹病率は指数 3、4 および 5 の個体数、枯死率は指数 5 の個体数の全個体数にたいするそれぞれのパーセントであらわした。

苗木の形質調査は接種直前の秋に苗高、当年伸長、根元径、枝長、側枝数、頂芽数および葉長についておこなった。調査方法は第 2 章、第 1 節の方法によった。

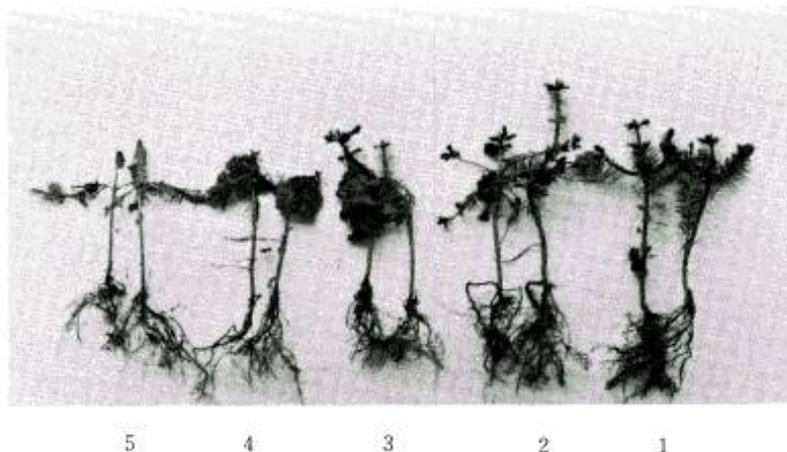


写真-6 暗色雪腐病接種試験における罹病度の区分

Photo.6. Classification of degree of infection by Rhacodium-snow blight in the inoculation experiment

1	無被害	Healthy
2	微 害	Slightly infected
3	中 害	Moderately infected
4	激 害	Heavily infected
5	枯 死	Dead

(4) 統計的方法

パーセントであらわされる数値は、予め角度変換 $(\sin^{-1} \sqrt{\%})$ し、分散分析はすべてプロット平均をもちいた。分散分析表は表-53の方法でおこない、要因別に分散成分を推定した。その他は前述の方法によった。

表-53 暗色雪腐病接種試験の分散分析における自由度と分散成分の推定
Table 53. Degrees of freedom (DF) and expected mean squares (EMS) in the analysis of variance of the inoculation experiment with Rhacodium-snow blight of Sakhalin fir

要因 Source of variation	DF	E (MS)
反復 Replications	$r - 1$	
産地 Provenances	$p_i - 1$	$\sigma_e^2 + 2\sigma_f^2 + 3.6571\sigma_s^2$
産地内家系 Families within provenances	$\sum_{j=1}^{p_i} m_j - p_i$	$\sigma_e^2 + 2\sigma_f^2$
誤差 Error	$(r - 1) \left(\sum_{j=1}^{p_i} m - 1 \right)$	σ_e^2

第2節 結果

1) 暗色雪腐病抵抗性の変異

暗色雪腐病によるトドマツ苗の健全率、罹病率および枯死率の産地平均を表-54にしめした。健全率の産地平均は0% (根室) から86% (倶知安)、罹病率は13.8% (倶知安) から100% (根室)、枯死率は1.5% (倶知安) から94.7% (根室) であり産地間変動がきわめて大きい。

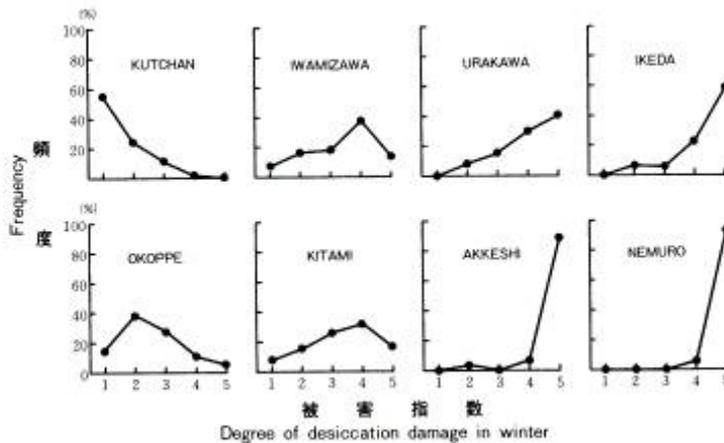


図-27 トドマツの暗色雪腐病による被害度指数別頻度分布

Fig.27. Frequency diagrams of damage degree index by Rhacodium-snow blight in open-pollinated progenies of Sakhalin fir

健全率、罹病率および枯死率の3つのパラメータは相互に高い相関がある。健全率は罹病率 ($r = -1.0$)、および枯死率 ($r = .840$) と高い負の相関関係をしめしている。そして、罹病率と枯死率とは ($r = .840$) と高い正の関係をしめしている。

供試した8産地について被害度指数階ごとの本数率を図-27にしめした。表-54で健全率が高かった倶知安の頻度分布は、図-27から明らかなように、指数1の頻度が60%近くで、左高または中高型の分布である。一方、健全率が低い根室、厚岸、池田の各産地は指数5の枯死苗

の頻度が高く、指数4から指数3の頻度が徐々に減少して、右高型の頻度分布である。このように、健全率が高い産地の被害度指数別の頻度分布に顕著な差異がある。

この差異を統計的に明らかにするため分散分析した。健全率、罹病率、枯死率について分散分析した結果を表一55に示した。健全率、罹病率、枯死率の各形質のいずれにも産地間に1%水準の統計的有意性が認められる。しかし、産地内家系間変異は枯死率をのぞいて統計的有意性が認められなかった。

分散成分の推定値によって全変動にしめる要因別変動の寄与率を推定した。健全率と罹病率の誤差の寄与率は10%以下と小さい。枯死率の誤差の寄与率は24.1%である。

健全率および罹病率の両形質の産地内家系間変動の寄与率は誤差の寄与率より小さい。これは産地内家系間変動がきわめて小さいことをしめしている。

産地間変動の寄与率はきわめて大きく健全率、罹病率はそれぞれ87.8%および83.5%である。枯死率のそれも51.4%と高い値をしめしている。このように、全変動にしめる要因別変動の寄与率からみて、暗色雪腐病にたいする抵抗性の変異は、ほとんど供試した苗木の産地に帰因するものであり、産地内家系間の変動が小さい。

表一54 暗色雪腐病接種試験における健全、罹病および枯死率の産地平均

Table 54. Provenance means for percentages of healthy, infected and dead seedlings in the inoculation experiment with Rhacodium-snow blight of Sakhalin fir

産地 Provenance	健全率 Healthy (%)	罹病率 Infected (%)	枯死率 Dead (%)
NEMURO	0	100.0	94.7
AKKESHI	2.2	97.8	90.5
IKEDA	4.0	96.0	60.4
URAKAWA	10.7	89.3	44.6
KITAMI	33.0	67.0	15.1
OKOPPE	57.3	42.7	5.0
IWAMIZAWA	29.2	70.8	14.3
KUTCHAN	86.2	13.8	1.5

表一55 暗色雪腐病接種試験における健全、罹病および枯死率の分散 (MS) と分散成分の要因別変動の寄与率 (V%)

Table 55. Mean squares (MS) and percentages of total variance (V%) based upon variance components for the percentages of healthy and dead seedlings in the inoculation experiment with Rhacodium-snow blight of Sakhalin fir

形質 Character	要因 Source of variation					
	産地 Provenances		家系 Families		誤差 Error	
	MS	V%	MS	V%	MS	V%
健全率 Healthy seedlings (%)	1546.92**	87.8	76.01	4.4	35.33	7.8
罹病率 Infected seedlings (%)	2301.83**	83.5	163.35	7.1	64.45	9.4
枯死率 Dead seedlings (%)	2585.82**	51.4	392.06*	24.5	128.94	24.1

*, **はそれぞれ5%および1%水準の統計的有意性をしめす。

*, **stand for statistical significance at 5 and 1 percent level, respectively.

表-56 暗色雪腐病接種試験における健全、罹病および枯死率の要因別分散成分と遺传的要因の寄与率

Table 56. Components of variance and genetic intraclass correlations for the percentages of healthy, infected and dead seedlings in the inoculation experiment with Rhacodium-snow blight of Sakhalin fir

形質 Character	分散成分 Variance component		遺传的寄与率 Genetic contribution (Intraclass correlation)	
	産地 Provenances	家系 Families	$V_p / (V_p + V_f)$ (%)	$V_f / (V_p + V_f)$ (%)
健全率 Healthy seedlings (%)	402.2061	20.3370	95.2	4.8
罹病率 Infected seedlings (%)	584.7363	49.4499	92.2	7.8
枯死率 Dead seedlings (%)	275.5603	131.5417	67.2	32.8

分散成分の推定値および遺传的要因の寄与率を表-56 にしめた。健全および罹病率の産地の遺传的寄与率はそれぞれ 95.2%および 92.2%ときわめて大きい。産地内家系間のそれは健全率が 4.8%、罹病率が 7.8%と小さい。これは暗色雪腐病抵抗性について産地内家系の選択効果が低いことをしめしている。

しかし、枯死率は産地間の寄与率が 67.2%、産地内家系間のそれが 32.8%であり、産地内家系の選択効果が高いことが示唆される。しかし、いずれも暗色雪腐病抵抗性については、産地の選択効果が高いことが明らかである。

2) 暗色雪腐病抵抗性と形態的形質との関係

表-57 に苗木形質の測定結果を産地別にしめた。表-58 に各形質の分散分析による産地および産地内家系間の統計的有意性の検定結果をしめた。産地間に統計的有意性が認められた形質は葉長のみである。苗木高、

表-57 暗色雪腐病接種試験に供した苗木形質の産地平均

Table 57. Provenance means of seedling characters used in the inoculation experiment with Rhacodium-snow blight in open-pollinated progenies of Sakhalin fir

産地 Provenance	苗木高 Total height (cm)	当年伸長 Current height growth (cm)	根元径 Basal diameter (cm)	側枝数 No. of lateral branches	枝長 Branch length (cm)	頂芽数 No. of terminal buds	葉長 Leaf length (cm)
NEMURO	12.4	4.45	0.40	2.05	5.0	4.05	1.61
AKKESHI	13.2	4.80	0.38	2.08	5.5	4.30	1.83
IKEDA	13.5	4.42	0.45	2.17	5.8	3.68	2.19
URAKAWA	15.7	3.90	0.43	2.35	5.2	3.78	2.01
KITAMI	15.4	4.40	0.46	2.50	5.7	3.95	2.14
OKOPPE	15.4	4.35	0.47	2.38	5.2	3.88	2.44
IWAMIZAWA	15.4	3.35	0.43	2.20	4.5	3.37	2.37
KUTCHAN	13.1	3.85	0.45	2.05	6.3	3.75	2.42

当年伸長，根元径，枝長，葉長などの各形質は家系間に統計的有意性が認められた。しかし，暗色雪腐病の罹病性の産地間変動と比較し，形態的形質は産地間変動は小さく，統計的に有意性をしめす形質が少ない。

暗色雪腐病による枯死率および健全率にたいする苗木形質の産地間および産地内家系間の相関係数は表-59 にしめた。表-59 をみると枯死率と，産地および産地内家系間の両相関係数が統計的有意性をしめた形

表-58 暗色雪腐病接種試験に供した苗木形質の産地間および産地内家系間の統計的有意差
Table 58. Table showing significance of differences between provenances and between families for seedling characters used in the inoculation experiment with Rhacodium-snow blight of Sakhalin fir

形質 Character	産地 Provenances	家系 Families
苗高 Total height	NS	**
当年伸長 Current height growth	NS	*
根元径 Basal diameter	NS	*
側枝数 No. of lateral branches	NS	NS
枝長 Branch length	NS	*
頂芽数 No. of terminal buds	NS	NS
葉長 Leaf length	**	*

NS は統計的に有意でないことをあらわす。

*, ** はそれぞれ 5%および 1%水準の統計的有意性をあらわす。

産地間差異は家系間の分散，家系間差異は誤差分散で検討した。

NS stands for statistical non-significant.

*, ** stand for statistical significance at the 5 and 1 percent level, respectively.

Differences between provenances were tested against the corresponding between families mean squares and between families against the error mean squares.

表-59 暗色雪腐病にたいする感受性と苗木形質との相関係数
Table 59. Correlation coefficients between susceptibility to Rhacodium-snow blight and seven seedling characters of Sakhalin fir

形質 Character	要因 Source of variation	苗高 Total height	当年伸長 Current height growth	根元径 Basal diameter	枝長 Branch length	側枝数 No. of lateral branches	頂芽数 No. of terminal buds	葉長 Leaf length
健全率 Healthy seedlings (%)	産地 Provenances	0.269	-0.450	0.686	0.195	0.387	-0.440	0.819**
	産地内家系 Families within provenances	0.478	0.214	0.666**	0.248	0.459	0.771**	0.623**
枯死率 Dead seedlings (%)	産地 provenances	-0.597	-0.450	-0.829	-0.195	-0.423	0.539	-0.923**
	産地内家系 Families within provenances	-0.471	-0.565	-0.255	-0.629**	-0.313	-0.659**	-0.652**

*, **はそれぞれ 5%および 1%水準の統計的有意性をしめす。

*, ** stand for statistical significance at the 5 and 1 percent level, respectively.

質は葉長のみである。根元径は、産地間の相関係数が負の統計的有意性をしめした。苗高は、統計的有意水準に達しなかったが産地間、家系間の両相関係数とも当年伸長と同じように負の比較的高い値をしめした。健全率と葉長との間の産地および産地内家系間の両相関係数とも統計的に有意な正の高い値をしめした。また、根元径は家系間相関が正の統計的に有意な高い値をしめしており、産地間はそれよりも高い値をしめしたが有意性はない。

暗色雪腐病抵抗性と葉長との関係は、葉長に関連した葉の組織的、あるいは生理的な原因が、耐病性を高めると考える以外に直接的な理由がみあたらない。苗高や直径生長は、旺盛であれば、雪圧による倒伏がおこりにくいいため、暗色雪腐病菌との接触の機会が減少し、結果的に暗色雪腐病にたいし抵抗性があるようにみられるのではないだろうか。しかし、抽出した苗木形質が暗色雪腐病抵抗性ととの関係を説明するうえで適切でないものが多いため、抵抗性と苗木の形態的形質との関連性を明らかにできなかったとも考えられる。

3) 暗色雪腐病抵抗性の産地間変異の地域性と産地の気候因子との関係

図-28には各産地の枯死率をしめしたが、枯死率が高い種子産地は根室、厚岸、池田、浦河など太平洋側に偏り、枯死率が低い産地の倶知安、岩見沢、興部などは日本海側やオホーツク海側中部以北に偏っていて、抵抗性の産地間変動に地理的な影響がみられる。すなわち、表日本型および裏日本型気候の地域区分と暗色雪腐病にたいする抵抗性の産地間変動とは一致性が高い。

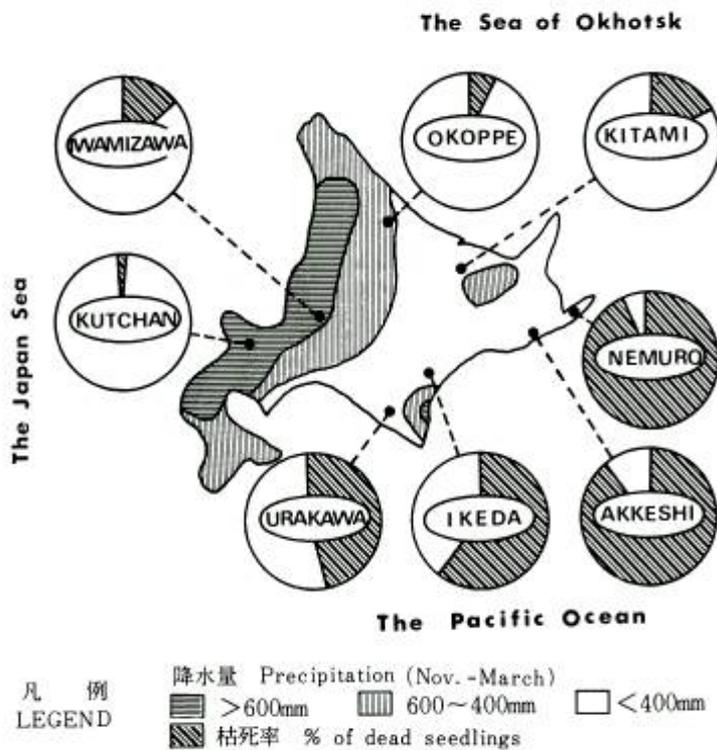


図-28 トドマツの暗色雪腐病による枯死率の産地間変

Fig.28. The pattern of provenance variation of susceptibility to Rhacodium-snow blight in open-pollinated progenies of Sakhalin fir

暗色雪腐病にたいする抵抗性の産地間変異が、このような地域分布をしめすのは、それなりの理由と時間的経過が必要であるが、最も大きな理由として冬期の気候因子が少なからぬ役割を演じていることが考えられる。この関係を明らかにするため、健全率および枯死率の産地平均と、産地の気候因子との相関係数を全地域、太平洋側、日本海側に分けて表-60にしめした。全地域では、生育期間と両平均気温をのぞいた6気候因子が健全率との間に統計的に有意な高い関係をしめした。枯死率とは、生育期間および冬期の平均気温を除く7気候因子が統計的に有意な相関関係をしめした。全地域で健全率、枯死率と統計的に有意な関係をしめした各気候因子のうち、太平洋側や日本海側の相関係数が全地域と同じ符号で、しかも高い値をしめす気候因子が多い。このような気候因子は、暗色雪腐病抵抗性の産地間変動にたいし重要な役割をはたしていると考えられる。

ステップワイズ重回帰分析によって、抵抗性の産地間変動に独立的な強い影響をおよぼす気候因子を明らかにした。健全率にたいしては最深積雪と日照時間の偏回帰係数がそれぞれ負と正の統計的に有意な値をしめした(表-61)。この2気候因子によって、暗色雪腐病抵抗性(健全率)の産地間変動の約92%が説明できることが決定係数から明らかである。また、標準偏回帰係数によって、両気候因子の暗色雪腐病抵抗性の産地間変動におよぼす影響の強さがほぼ同じであることも明らかである。

枯死率にたいしては、50cm以上の積雪日数、11月から3月までの平均気温、日照時間の偏回帰係数が統計的に有意性をしめした。とりわけ、日照時間と平均気温の強い選択効果が標準偏回帰係数から明らかである。これら3気候因子によって、暗色雪腐病の枯死率の産地間変動の約96%が説明できることが明らかである。日照時間

表-60 暗色雪腐病接種試験における健全および枯死率と産地における気候因子との相関係数
Table 60. Correlation coefficients between percentages of healthy and dead seedlings in the inoculation experiment with Rhacodium-snow blight in open-pollinated progenies of Sakhalin fir and climatic factors at the place of origin

気候因子 Climatic factor	形質 Character	全地域 Entire region	太平洋側 The Pacific coast	日本階側 The Japan Sea coast
平均気温 Average April-June temperature	枯死率 Dead seedlings (%)	-.758*	-.847	-.974*
	健全率 Healthy seedlings (%)	.913**	.664	.826
最深積雪 Maximum snow depth	枯死率 Dead seedlings (%)	-.719*	-.483	-.701
	健全率 Healthy seedlings (%)	-.887**	-.631	-.995*
積雪初日 Date that snow deposit begins (≥10 cm)	枯死率 Dead seedlings (%)	.889**	.692	.957
	健全率 Healthy seedlings (%)	.910**	.740	.807
積雪日数 Period of snow cover (≥50 cm)	枯死率 Dead seedlings (%)	-.840*	-.554	-.677
	健全率 Healthy seedlings (%)	.835*	.650	.943
積雪日数 Period of snow cover (≥10 cm)	枯死率 Dead seedlings (%)	-.841*	.509	-.990*
	健全率 Healthy seedlings (%)	.800*	.161	.743
降水量 Precipitation (Nov.-March)	枯死率 Dead seedlings (%)	-.612*	-.456	-.593
	健全率 Healthy seedlings (%)	-.918**	-.668	-.906
日照時間 Sum of insolation time (Nov.-March)	枯死率 Dead seedlings (%)	.859*	.651	.971*

*, **はそれぞれ5%および1%水準の統計的有意性をあらわす。

次代一環境の関数は最小、一地域における相関係数が統計的に有意なものだけを表示した。

*, ** stand for statistical significance at the 5 and 1 percent level, respectively.

Progeny-environmental relationships in which significant correlation coefficients appear in at least one region are presented in this table.

は冬期における晴天を意味するから枯死率と日照時間との正の関係は寡雪・土壤凍結地帯を産地とするトドマツは枯死率が高く、暗色雪腐病にたいする抵抗性が低いことをしめしている。

図-29 および図-30 に例として健全率の産地平均と、産地における最深積雪、50cm以上の積雪日数の両気候因子との相関図をしめした。両者間にはきわめて高い関係があり、暗色雪腐病抵抗性の産地間変動と産地の気候因子との関係が密接であることをしめしている。

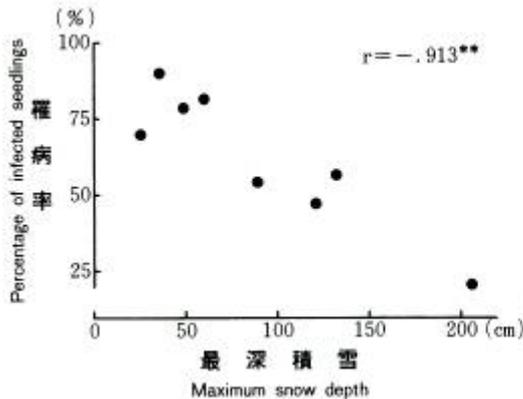


図-29 暗色雪腐病菌の接種によるトドマツ苗の罹病率の産地平均と産地における気候因子との関係

Fig.29. Relationship between provenance means for percentage of infected seedlings in the inoculation experiment with Rhacodium-snow blight of Sakhalin fir and maximum snow depth at the place of origin

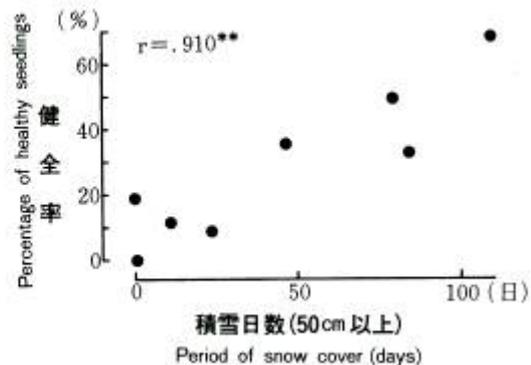


図-30 暗色雪腐病菌を接種したトドマツ苗の健全率の産地平均と産地における気候因子との関係

Fig.30. Relationship between provenance means for percentage of healthy seedlings in the inoculation experiment with Rhacodium-snow blight of Sakhalin fir and the period of snow cover at the place of origin

表-61 ステップワイズ重回帰分析による暗色雪腐病の感受性にたいする産地の気候因子の影響の検討

Table 61. Multiple correlation, partial and standard partial regression coefficients of susceptibility to Rhacodium-snow blight in the open-pollinated progenies of Sakhalin fir on the entering variables of climatic factors at the place of origin in the stepwise multiple regression analysis

形質 Character	気候因子 Climatic factor	偏回帰係数 Partial regression Coefficient	標準偏差 SD	標準偏回帰係数 Standard partial regression coef.	重相関係数 Multiple correlation	決定係数 Coefficient of determination
健全率 Healthy Seedlings (%)	最深積雪 Maximum snow depth	0.1814**	± 0.0848	0.4853	0.958**	0.918
	日照時間 Sum of insolation time (Nov.-March)	-0.3574**	± 0.1568	-0.1568		
枯死率 Dead seedlings (%)	積雪日数 Period of snow cover (≥50 cm)	-0.0157	± 0.1344	-0.0252	0.978**	0.958
	平均気温 March temperature	-11.0320**	± 2.7613	-0.4997		
	日照時間 Sum of insolation time (Nov.-March)	0.5170**	± 0.1567	0.6488		

**は1%水準の統計的有意性をあらわす。

** stands for statistical significance at the 1 percent level.

第3節 考察

生育環境が異なる各地から収集した8産地15家系のトドマツの暗色雪腐病抵抗性を調べた。種子産地を太平洋側およびオホーツク海側中部以南の地域と、日本海側およびオホーツク海側中部以北の地域に分けて、健全率や枯死率を調べた。根室、厚岸、浦河、北見など表日本型気候をしめす産地のトドマツは、全般的に罹病率や枯死率が高いのにたいし、裏日本型気候をしめす地域産のトドマツは罹病率や枯死率が低く、抵抗性が高い。

裏日本型気候をしめす地域産のトドマツは、表日本型気候をしめす地域産のそれより耐病性が高いのは、表日本型気候をしめす地域は寡雪・土壌凍結地帯であるから、裏日本型気候をしめす地域のトドマツのように、多雪条件下において暗色雪腐病に選択される機会が少なかったためと考えられる。

積雪下の地表面はほぼ0°Cに保たれ(高橋, 1960)、光の透過も少なく、暗く多湿という特殊な条件である。その上、排水不良な場所には長い間、水が停滞する。こうした積雪下の環境には雪腐病が発生しやすい(遠藤, 1973 b)。多雪地帯のトドマツは毎年、こうした環境下で何ヶ月も越冬するわけで雪腐病菌に耐性をもたないものは生存が難しい。

針葉樹の自然分布を、雪腐病の罹病性と関連し考察した論文(遠藤, 1973 a, b, 佐保・高橋, 1974)や雪腐病抵抗性の産地間差異をのべた論文もかなり多い。たとえば、佐藤ら(1960)はウラ系のスギはオモテ系のスギに比べて暗色雪腐病抵抗性が高いとのべている。本節におけるトドマツの暗色雪腐病抵抗性の産地間変異は佐藤ら(1960)のスギにおける暗色雪腐病抵抗性の産地間変異ときわめてよく一致しているといえる。

丸岡ら(1972)はアカエゾマツの種子や稚苗にたいする雪腐病の罹病率の産地や母樹間差異を調べた。その結果、罹病率の産地間差異は大きく道北産の罹病率が最も低く、道央産が最も高いとのべている。しかし、多雪地帯のアカエゾマツの耐病性が必ずしも高いという傾向は見出せなかったという。ただし、耐病性の地域間差異はかなり大きく母樹間差異も大きいから雪腐病の抵抗性育種の可能性が大きいとのべている。

トドマツの暗色雪腐病抵抗性の全変動にしめる要因別変動の寄与率は、ほとんど産地間差異に起因しており、産地内家系間の寄与率はきわめて小さいから、アカエゾマツの暗色雪腐病抵抗性と比較し産地選択の効果が大きいといえる。

暗色雪腐病抵抗性と苗木の形態的形質との関係について検討した。苗木形質の産地間変異が統計的有意性をしめさないのは、プロット間の苗高を一定にするための選苗が、産地間変異を減少させる方向の選択になったためかもしれない。

抵抗性(枯死率の逆数)と苗高および根元径は高い正の関係をしめしている。これは、生長が旺盛な苗木は、生理的な充実のほか、小型の苗木と比較し雪圧による倒伏に耐えるだろうから暗色雪腐病菌との接触の機会を回避することによると考えられる。抵抗性と葉長との関係については今後の研究にまたなければならない。

暗色雪腐病抵抗性の産地間変異におよぼす産地の気候因子の影響をステップワイズ重回帰分析によって検討した。たとえば、暗色雪腐病による枯死率の産地間変動の96%は産地における50cm以上の積雪日数、11月から3月までの平均気温および日照時間の3気候因子によって説明できることが明らかとなった。したがって、この重回帰式によって、任意の産地の暗色雪腐病抵抗性をかなり高い精度で推定できるし、この結果をもとにし暗色雪腐病抵抗性について検定する場合、抽出する産地の地域区分や産地数を決定できると考えられる。

以上の解析から、暗色雪腐病抵抗性は、各産地におけるトドマツの多雪環境にたいする適応的変化の結果、発達したものと考えられる。したがって、暗色雪腐病抵抗性個体の選抜は多雪地帯に成立している天然林を活用することが有効であると考えられる。また、地域によっては造林用種苗の種子源として直接利用することも効果的と考えられる。

トドマツは北海道に広く分布する樹種で、しかも、北海道における主要な造林樹種である。一般に、気候、土壌などの環境条件が異なる地方でそれぞれ長い世代にわたり更新、生育を繰り返す樹種は、その環境に適さない個体は淘汰され適応したものだけが残って集団をなしてくる。そのため、各産地系統がそれぞれ一定の遺伝性をもつようになる。

北海道の冬期は、本州における表日本型と裏日本型の天気と同様、日本海側と太平洋側では全く対称的である。つまり、日本海側やオホーツク海側中部以北とその内陸につらなる地帯は多雪であり、太平洋側やオホーツク海側中部以南は寡雪・土壌凍結地帯である。北海道におけるこのような環境条件の相違はトドマツの産地や林分間の遺伝的変異を生じさせる十分な条件であるといえよう。

本論文では、トドマツの冬期における諸被害にたいする抵抗性の産地間変異を明らかにし、それぞれの産地区分と適応範囲の区分を試みた。また、トドマツの球果型、種子形質、幼齢期の生長特性など造林上の主要形質の産地間変異についても道内の天然林 12 産地、22 林分から母樹別に収集した後代家系群を育成し、抵抗性と同様に研究した。結果の概要はつぎのとおりである。

1. 産地平均の球果型指数や球果型の頻度分布から、アカトドマツ系統に区分される産地は厚岸、池田、浦河、北見などで太平洋側やオホーツク海側中部以南に位置している。一方、アオトドマツ系統に区分される産地は興部、名寄、旭川、岩見沢、倶知安などで日本海側やオホーツク海側中部以北およびその内陸に位置している。

すなわち、球果型の頻度分布は表日本型と裏日本型気候の区分と密接な関係をしめし、その産地や林分間変動は冬期の気候因子に対応した勾配変異と考えられる。

2. 種子の重量や容積の産地間変異は著しい。種子が大粒で重い産地群はアオトドマツ系統の頻度が高い裏日本型気候をしめす地域に多い。小粒で軽い種子の産地群は表日本型気候をしめす地域に多い。種子形質の産地間変動にたいし、産地における気候因子、すなわち、積雪の始まる時期、最深積雪、冬期の日照時間などが強い影響をおよぼしている。

3. 産地平均の球果型指数と種子重および容積との関係は負である。つまり、産地や林分の球果型がアカトドマツ系統であるほど種子は小粒で軽く、アオトドマツ系統であるほど大粒で重い傾向がみられる。

4. 北海道立林業試験場苗畑で育苗した苗齢 2 年から 4 年までのトドマツの伸長生長は産地間変異が大きく、統計的にも有意である。しかし、6 年生の苗高は産地間、産地内林分間ともに統計的な有意性が認められなく、家系間差異のみが有意であった。

このように、苗齢の経過にともない伸長生長の産地間変異は小さくなる傾向がみられる。これは苗齢の経過とともに母樹の効果が弱まるためか、あるいは遺伝子型と環境との交互作用によるかは明らかでない。

5. 苗齢が若いときの苗高、葉長などの各形質はアオトドマツ系統の頻度が高い裏日本型気候をしめす地域の産地系統が大きく、アカトドマツ系統の頻度が高い表日本型気候をしめす地域の産地系統は小さく、地域間差異が大きい。

6. 頂芽伸長型と側芽伸長型の秋伸び率の産地間変動はきわめて大きい。頂芽伸長型の秋伸びは裏日本型気候をしめす地域の産地系統に多い。側芽伸長型の秋伸びは表日本型気候をしめす地域の産地系統に多い。4 年

生苗の秋伸び率の産地間変動は大きく、頂芽伸長型の秋伸びと同様、裏日本型気候をしめす地域の産地系統が高い値をしめた。

7. 球果型指数や種子形質と後代家系群の各形質とは産地間や産地内林分間では高い関係をしめすが、林分内母樹間では低い。球果型と種子形質と統計的に有意な関係をしめす後代家系群の形質は苗高などの伸長生長、葉長および秋伸び率などである。しかし、伸長生長との相関係数は苗齢の経過にともない下降した。

8. クロウンの雪害（枝抜け、枝折れ）抵抗性の産地間変異はきわめて著しい。たとえば、40%以上の本数が雪害をうけた産地は4産地であるが無被害の産地は8産地である。

太平洋側やオホーツク海側中部以南の表日本型気候をしめす地域の産地系統は雪害抵抗性が低いが、日本海側やオホーツク海側中部以北など、裏日本型気候をしめす地域の産地系統は抵抗性が高い。

雪害抵抗性の産地間変異と形態的形質とは高い相関関係があり、形態的形質と雪害抵抗性とは密接な関連性がある。たとえば、雪害率は輪生枝数とは正の高い相関があり、枝の太さや形状比との相関も高い。

9. 実生林分の雪害率の産地間変動もクロウン林分と同じパターンをしめた。つまり、厚岸、浦河、池田、北見など表日本型気候をしめす地域の産地系統は抵抗性が低く、裏日本型気候をしめす地域の産地系統は雪害抵抗性が高い。

10. 実生林分の各産地の雪害率と形態的形質との関係はきわめて高い。雪害をうけやすい産地の形態的形質は抵抗性の産地と比較して節間長が短く、輪生枝数が多く、樹冠の角度が大きい傾向が顕著である。

11. ステップワイズ重回帰分析によって、各産地の雪害抵抗性におよぼす産地の気候因子の影響を推定した。

クロウン林分の雪害抵抗性の産地間変動にたいしては4気候因子の強い影響がみられた。雪害率の産地間変動はこれら4気候因子によって約98%説明できることが明らかである。

実生林分の雪害率の産地間変動にたいしては3気候因子の強い影響がみられた。実生林分の雪害率の産地間変動の94%はこれら各気候因子によって説明できる。

したがって、雪害抵抗性の産地間変異は産地の気候因子の強い選択をうけて発達したものと考えられる。

12. 寒風害の被害を被害症状にしたがい指数をあてて個体別に調査した。被害度指数（寒風害抵抗性の逆数）が最も高い産地は美深、倶知安、岩見沢である。被害度指数が最も低いのは厚岸である。すなわち、美深は激害、厚岸は健全ないしは微害であって産地間変異はきわめて著しい。被害度指数や枯死率について分散分析し、分散成分の要因別変動の寄与率をみると、産地間の寄与率は誤差や産地内家系間のそれより大きく、それぞれ69.5%と51.6%である。

13. 寒風害による枯死率の産地間変動におよぼす気候因子の影響をステップワイズ重回帰分析で推定した。

枯死率の産地間変動に強い影響をおよぼす気候因子は積雪日数と日照時間である。つまり、積雪期間が長く、冬期に日照が少ない産地ほど高い枯死率をしめた。枯死率と2気候因子との重相関係数は0.999、決定係数は0.999である。

14. 暗色雪腐病菌を人工接種し抵抗性の産地間変異を調べた。健全率が高い産地は倶知安で、根室、厚岸などの健全率は低い。産地別の健全率は0%から86.2%ときわめて大きな変動をしめた。裏日本型気候をしめす地域からの産地系統は表日本型気候をしめす地域からの産地系統よりも健全率が高い。

15. 暗色雪腐病抵抗性の産地系統は伸長生長および肥大生長が旺盛で葉長が長い。

16. 暗色雪腐病抵抗性の産地間変動にたいし最深積雪と冬期の日照時間が強い影響をおよぼしている。すなわち、産地の積雪量が少なく、冬期の日照時間が多寡雪・土壌凍結地帯の産地系統は抵抗性が低い。暗色雪腐病抵抗性の産地間変動とこれら2気候因子との重相関係数は0.958, 決定係数は0.918である。

文 献

- ANDERSON, R. L. and T. A. BANCROFT 1952 Statistical theory in research. 399p
McGraw-Hill N. Y.
- ANTONOVICS, J. and A. D. BRADSHAW 1970 Evolution in closely adjacent plant populations.
VIII. Clinal patterns at mine boundary. *Heredity* 25 (3) : 349 - 362
- 有田 学 1977 スギにおける枝張りの遺伝的および生態的特性に関する研究. 岐阜大学農学部研究報告 25 :
1 - 46
- ASTON, J. L. and A. D. BRADSHAW 1966 Evolution in closely adjacent plant populations,
II. *Agrostis stolonifera* in martina habitats. *Heredity* 21 : 649 - 664
- 栄花 茂・岡田 滋・森 後人・向出弘正・酒井 昭 1972 トドマツの産地特性について——トドマツの産
地による耐凍性の差異——. 83回日林講 : 243 - 245
- ・酒井 昭 1972 トドマツ苗木の耐凍性変動におよぼす温度の影響. 日林誌 54 (2) : 412 - 417
- 遠藤克昭 1973 a 天然更新と病害——トドマツの発消長を中心として——. 北方林業 27 : 150 - 153
- 1973 b トドマツ天然稚苗の発消長を左右する要因 (III) 土壌凍結と暗色雪腐病菌
(*Rhacodium therryanum* THEUM.) による種子の発芽阻害. 日林誌 55 : 277 - 280
- 藤谷光紀・畠山末吉・大島紹郎 1976 トドマツ種子の大小の変異と苗木の生長. 光珠内季報 27 : 1 - 6
- 藤原滉一郎・小野寺弘道・鈴木義弘 1970 中川地方演習林のトドマツ雪害の事例. 日林北支講 19 : 127 - 129
- GOTOH, K. 1955 a Genetic analysis of varietal differentiation in cereals I. Statistical
differences found among local strains of the barley variety, "Hosogara No. 2.," . *Jap.
Jour. Genet.* 30 : 95 - 106
- 1955 b Genetic analysis of varietal differentiation in cereals. 11. Various growth
habitats in local strains of the barley, "Hosogara. No. 2.," . *Jap. Jour. Genet.* 30 :
197 - 205
- GRIFFIN, A. R. and K. K. CHING 1977 Geographic variation in Douglass-fir from the
coastal ranges of California I. Seed, seedling growth and hardiness characteristics.
Silvae Genet. 26 (5 - 6) : 149 - 157
- 1978 Geographic variation in Douglass-fir from the coastal ranges of California II.
Predictive values of a regression model for seedling growth variation. *Silvae Genet.*
27 (3 - 4) : 96 - 101
- 原 雅継 1975 スギ耐雪性の育種について. 昭和 49 年度北陸・山陰林木育種協議会資料 : 1 - 18
- 原田 泰・柳沢聰雄 1941 寒帯性樹種の品種改良試験 (第 1 報). 昭和 15 年度日本林学会春講演集 : 111 - 126
- ・——— 1946 トドマツの品種分類. 帝北林試報 (2) : 1 - 18

- 島山末吉・安達芳克 1968 北海道地方におけるウダイカンバの変異 1. 次代群の生長と産地環境との関係
 —— およびそのグループ分け. 北海道林業試験場報告 6 : 8 - 16
- 1970 産地ごとにみたトドマツ幼齡期の特性. 光珠内季報 4 : 8 - 16
- ・藤谷光紀・梶 勝次・久保田泰則 1975 トドマツの産地と寒害抵抗性. 86 回日林講 : 166 - 168
- ・大島紹郎 1977 人工庇陰下における生長の樹種と産地によるちがい. 88 回日林講 : 219 - 221
- ・石倉信介 1978 トドマツの豊凶にともなう自然交配種の自殖とその効果. 日林北支講 : 66 - 68
- ・江州克弘・石倉信介 1979 トドマツ雪害抵抗性の地理的変異. 北海道林業試験場報告 16 : 27 - 39
- ・石倉信介 1980 トドマツの産地と暗色雪腐病抵抗性. 91 回日林論 : 169 - 170
- 北海道林務部 1980 積雪環境とトドマツ造林木の雪害および枝枯病一道有林における調査例一. 業務資料
 3 : 1 - 49
- 堀田 満 1974 植物の分布と分化. 植物進化生物学Ⅲ 400p, 三省堂・東京
- JAIN, S. K. and A. D. BRADSHAW 1966 Evolutionary divergence among adjacent plant
 populations. 1. The evidence and its theoretical analysis. Heredity 21 : 407 - 441
- KEMPTHORNE, O. 1957 An introduction to genetic statistics. 545p Wiley N. Y.
- 菊地文雄 1979 イネ雑種集団の遺伝構成におよぼす環境の影響. 農技研報 D30 : 69 - 79
- 今田敬一・武藤憲由 1958 北海道主要造林樹種の凍害に関する研究(1), (2), (3). 北大演習林報 19(1) : 41 - 121
- ・—— 1959 北海道主要造林樹種の凍害に関する研究 (4) 土壤凍結の影響. 北大演習林報 20
 (2) : 393 - 404
- KOZLOWSKI, T. T. 1971 Growth and development of trees 1. 105 - 106, 185 - 230
 Academic press New York and London
- 久保田泰則・近久明男 1964 トドマツの開葉の変異について. 北海道林業試験場報告 3 : 16 - 26
- 1965 トドマツの地域性について. 76 回日林講 : 249 - 251
- 1968 トドマツの地域性について. (II) 寒さの害にたいする変異. 79 回日林講 : 163 - 164
- 倉橋昭夫・浜谷稔夫 1975 トドマツの変異—東京大学北海道演習林における諸調査—. 北海道の林木育種 18
 (1) : 1 - 16
- LANGLET, O. 1959 A cline or not cline : a question of Scots pine. Silvae Genet. 8 : 13 - 22
- LINDQUIST, B. (戸田良吉訳) 1954 スエーデンの実地林木育種. 215p 林木育種協会 東京
- 丸岡富次郎・栄花 茂・向出弘正 1972 アカエゾマツの地域性—種子および雪ぐされ病の地域変異—.
 日林北支講 21 : 159 - 161
- 松浦 堯・前田 満 1979 トドマツは産地系統によってエゾヤチネズミによる喰害量がちがう. 野ねずみ
 152 : 9 - 11
- 宮部金吾・工藤祐舜 1932 北海道主要樹木図譜. 125p 北海道庁
- MORGENSTERN, E. A. 1969 a Genetic variation in seedlings of *Picea mariana* I.
 Correlation with ecological factors. Silvae Genet. 18 : 151 - 161
- 1969 b Genetic variation in seedlings of *Picea mariana* II. Variation pattern.
 Silvae Genet. 18 : 161 - 167
- 武藤 惇・堀内孝雄 1974 スギ種子産地と寒害抵抗性. 日林誌 56 (6) : 210 - 215
- 武藤憲由 1973 トドマツの耐凍性物質. 北大演習林報 30 (1) : 1 - 32
- 永松土巳 1961 作物品種の分化に関する種生態学的研究 I 水稻旭系品種の分化様相に関する実験. 九州大
 学学芸学雑誌 19 (1) : 19 - 42

- 岡田幸郎 1957 アオトドとアカトド. 北方林業 9 : 94 - 95
- 岡田 滋 1966 トドマツ苗木の産地特性についての調査 (I) トドマツの子葉数の変異と産地間, 母樹間の相違について. 日林誌 48 (8) : 331 - 333
- ・成田一芳・柳沢聰雄 1966 トドマツ苗木の産地特性についての調査 (II) トドマツまきつけ苗における産地間の生長差異について. 日林誌 48 (2) : 440 - 444
- ・向出弘正 1969 トドマツ苗木の産地特性について (III) 苗高と二次生長発生率の産地間, 母樹間変動. 日林誌 51 (1) : 6 - 11
- ・酒井 昭・向出弘正 1970 トドマツ苗木の産地特性について (IV) 林分のちがいによる生育期間の差. 日林誌 52 (10) : 357 - 361
- ・向出弘正 1973 トドマツ苗木の産地特性について (VI) 林分のちがいによる各種形質の遺伝変異. 日林誌 55 (10) : 307 - 312
- OKADA, S., MUKAIDE, H. and A. SAKAI 1973 Genetic variation in Sakhalin-fir from different areas of Hokkaido. *Silvae Genet.* 22 (1 - 2) : 24 - 29
- RUDOLPH, T. D. 1964 Lammas growth and prolepsis in Jack pine in the Lake States. *Forest Sci. Monogr.* 6 : 1 - 70
- 佐保春芳・高橋郁雄 1974 トドマツとエゾマツの天然分布に係る菌類. 林業技術 388 : 6 - 8
- 酒井 昭 1966 林木の寒さの害に関する用語の使用法についての一提案. 日林誌 48 : 25 - 28
- ・山根玄一 1968 北海道における主要造林樹種の樹齢による耐凍性の差異. 79 回日林講 : 161 - 162
- ・岡田 滋・森 俊人 1969 開葉時のトドマツ, アカエゾマツ, エゾマツ苗木の耐凍性の比較. 18 回日林北支講 : 138 - 140
- ・渡辺富夫・山根玄一 1969 道東地方における冬の乾燥害. 日林誌 51 (5) : 111 - 117
- 1976 植物の積雪にたいする適応. 低温科学 34 : 47 - 76
- SAKAI, K. I. and S. HATAKEYAMA 1963 Estimation of genetic parameters in forest trees without raising progeny. *Silvae Genet.* 12 : 152 - 157
- 鮫島惇一郎 1970 トドマツ林造成における問題点 非農業生物と人間社会との関係に関する諸問題. 日本育種学会北海道談話会 : 49 - 54
- ・中村和子 1973 産地を異にしたトドマツの霜害抵抗性. 林業試北海道支場報 : 45 - 49
- 札幌管区气象台 1973 北海道の気候 (改訂版). 283p 日本気象協会北海道本部 札幌
- 佐藤邦彦・庄司次男・太田 昇 1960 針葉樹苗の雪腐病に関する研究 II 暗色雪腐病. 林試研報 124 : 22 - 95
- 佐藤義夫・山口千之助 1942 トドマツの品種問題について. 遺伝学雑誌 18 (2) : 71 - 74
- 柴草良悦 1976 トドマツの秋伸びについて. 北海道の林木育種 19 (2) : 17 - 20
- 柴田 勝 1976 アカマツ・クロマツおよびその種間雑種に関する遺伝育種学的研究. 王子育種研報告 4 : 1 - 84
- SNEDECOR, G. W. and W. C. COCHRAN 1967 *Statistical methods.* 6th ed., Ames, Iowa, Iowa State Univ. Press. 593p Iowa
- SQUILLACE, A. E. 1966 Geographic variation in Slash pine. *Forest Sci. Monogr.* 10 : 1 - 50
- STEEL, R. G. D. and J. H. TORRIE 1960 *Principals and procedures of statistics.* 481p McGraw-Hill N. Y.
- STERN, K. 1964 Preliminary estimates of the genetic structure of two sympatric populations of birch as determined by random effects and natural selection. *Proc. 9th Northeastern Tree Impr. Conf. Syracuse N. Y.* 25 - 34

- 鈴木 悟 1969 倶知安林務署管内の雪害と被害木の手入れについて. 18回北海道林業技術研究論文集 : 451 - 461
- 四手井綱英 1951 雪圧による林木の雪害. 林試報 73 : 1 - 89
- 高橋啓二 1960 植物分布と積雪. 森林立地 2 (1) : 19 - 23
- 1971 日本海側山地帯における森林の雪圧害. 林木の育種 65 : 6 - 10
- 高樋 勇 1950 トドマツの結実の豊凶と気象との関係について. 日林誌 32 (2) : 393 - 396
- 玉利長三郎 1966 トドマツの苗木における二次生長の変異. 77回日林講 : 264 - 267
- 田村良次 1976 造林木と雪. 林 289 : 5 - 8
- 田村安男 1965 トドマツ造林地の寒風害. 林 162 : 1 - 7
- 館脇 操・佐々木友吉 1936 北海道産裸子植物 (III) トドマツの分類. 北海道林業会報 397 : 19 - 22. 398 : 13 - 21
- 戸田良吉 1979 今日の林木育種. 231p 農林出版, 東京
- 薄井 宏 1961 ササ型林床優占種の植物社会学的研究 日本植物研究の造林学への応用. 宇都宮大学農学部 学術報告 11 : 1 - 35
- WELLS, O. O. and G. L. SWITZER 1971 Variation in rust resistance in Mississippi loblolly pine. South Forest : Tree Impr. Conf. Proc. 11th : 25 - 31
- 山崎 敬 1959 日本列島の植物分布. 自然科学と博物館 26 : 1 - 19
- 柳沢聰雄 1965 トドマツ球果の形態的変異とその地域性. 北海道の林木育種 8 (1) : 8 - 15
- ・岡田 滋・成田一芳, 1966 トドマツの地域性について 球果, 種子並びに苗木の成長と形態. 北海道の林木育種 9 (2) : 36 - 41
- YOKOTA, S., T. UOZUMI and S. MATSUZAKI 1974 Scleroderris canker of Todo-fir in Hokkaido, Northern Japan I. Present status of damage and features of infected plantations. Sonderdruck aus European Journal of Forest Pathology. 4 (2) : 65 - 74

Genetical and Breeding Studies on Regional Differences of Interprovenance Variation in *Abies sachalinensis* MAST.

Suekichi HATAKEYAMA

Summary

Sakhalin fir (*Abies sachalinensis* MAST.) is widely distributed throughout Hokkaido, the southern Kuriles and Sakhalin. It is the most important planted species for timber production in Hokkaido. Provenance tests of this species are important to identify the best existing populations for current seed collection and for selection and breeding of superior strains for future. Therefore, main purpose of this study was to determine the genetic variation among provenances and families, to ascertain selection forces responsible for variation pattern, and to delineate zones for seed collection and breeding.

For this purpose, this study was performed to determine the pattern of provenance variation of cone type, seed characters of parent, and to determine genetic variation of seedling characters, resistance to snow damage, desiccation damage in winter, and Rhacodium-snow blight (*Rhacodium therryanum*) to progenies Sakhalin fir, and to determine the causes of such variation where found.

I. Experimental methods and procedures

The experiment of this study consist of five parts. In Part I, cone types and seed characters were investigated. Mature cones were collected from 124 trees in 21 natural forests (Table 1, Fig. 1). On receipt, 5 cones were sampled from each mother tree to survey cone types on the basis of the shape of cone and bract-scales. All of the cones were classified into eight classes in accordance with the method of YANAGISAWA (1965), and given an index number for each.

These eight classes are divided into following two groups (by the shape of bract-scales).

Index number 1 to 4 : Cone with long exserted and reflexed greenish bract-scales ; Mayer Sakhalin fir (*Abies sachalinensis* MAST. var. *mayriana*).

Index number 5 to 8 : Bract-scales reddish brown ; those exserted with the parts not reflexed as in the case of the Mayer Sakhalin fir.

Seeds extracted from the cones were measured the weight and volume of 1000 seeds. In Part II, seedling characters of progenies were compared. One hundred and twenty-four individual-tree progenies of Sakhalin fir from 21 different provenances were grown in a replicated nursery test in Hokkaido Forest Experiment Station's Koshunai Research nursery, for six years (Table 15, Table 20). thirteen seedling characters were scored in the nursery. Percentages of seedlings with proleptic and lammas shoots in 2-year families were determined, separately, and percentage of seedlings with summer shoots in the 4 year families was determined, including those with shoot extension from both terminal and lateral buds.

In Part III, tolerance to snow damage was investigated using clones and open-pollinated progenies. The clone trial used for this test was established in 1962. Four-year-old grafts of 126 clones from 1 to 25 trees in 15 provenances were outplanted in Hokkaido Forest Experiment Station at Koshunai (Table 26, Fig.12). The open-pollinated progenies of 36 families from 1 to 8 trees in 10 provenances were outplanted to test tolerance to damage by snow (Table 30). A randomized complete block design with 64-tree plots and 3 replications was established in 1965. Data on snow damage were taken together with morphological characters of progenies in 1977.

In Part IV, desiccation damage in winter was investigated. All seedlings were raised from open-pollinated seeds. Seedlings of 29 families from 3 to 6 trees in 7 provenances were outplanted (Table 43) in the eastern part of the Pacific coast in Hokkaido. A randomized complete block design with 40-tree plots and 4 replications was established in 1965. Damage by desiccation in winter to each progeny was assessed in 1967 and 1974. In Part V, susceptibility for Rhacodium-snow blight was investigated. All seedlings raised from open pollinated seeds. Two-year-old seedlings from 15 trees in 8 provenances were transplanted (Table 52).

A randomized complete block design with 80-tree plots and 3 replications was established in early May 1978. Cultured Mycelium of Rhacodium-snow light was uniformly sprinkled on the seedling bed using a sieve in late November 1978. After one winter there, most of the seedlings were infected by Rhacodium-snow blight. Data were taken in the following spring. Analysis of variance by means of hierarchial sampling was employed. The variance components were calculated for among provenances, among stands within provenances and among mother trees within stands on the parental data (Table 2), and 13 characters of seedlings in the nursery (Table 3). Data on the resistance to snow damage, desiccation damage in winter and Rhacodium-snow blight to progenies were subjected to analyses of variance to determine the portions of variance associated with provenances, families within provenances and within families (Table 31, Table 44, Table 53).

The parental data gave informations on phenotypic variation associated with locality, while the progeny data, for the most part, gave information on extent of genetic variation associated with locality of seed source (SQUILLACE, 1966).

A remarkable difference in winter climate have been recognized between the regions along the Japan Sea coast and the Pacific coast in Hokkaido. Heavy and deep snow falls and relatively warm summers are characteristics in the Japan Sea coast and their inland. Few snow falls, cold winters and cool summers are characteristics in the Pacific coast in Hokkaido. In the eastern part of the Pacific coast in Hokkaido, wintertime drouths are rather common. The climatic factors used here were shown in Table 11.

The simple correlation analyses were employed to study relations with climatic factors at the place of origin. The HSAP systems of NBC Computer Centre were used for stepwise multiple regression analysis for each character on 9 climatic factors at the place of origin.

Provenance means were used as item in all correlation and regression analyses.

II. Variation in cone types and seed characters

Cone types at three levels of sampling differed greatly. Mother tree means of cone type varied from 1.0 to 7.0 (Table-4) . Most of variation associated with mother trees within stand, but provenances accounted for a considerable portion (35.9%) of it (Table 5) , since little of variation (8.2%) was associated with stands within provenances (Table 6) . Provenance means of cone type index varied from 2.0 to 5.12 (Table 5) . The largest cone type index of mother tree come from along the Japan Sea coast, on the northern part of the Okhotsk Sea coast and their inland in Hokkaido (Fig. 2) , where there is deep snow cover.

Variation in the seed weight was largest among mother trees which accounted for 52.0 percent of total variance ; smaller among provenances accounting for 26.7 percent, and smallest among stands accounting for 21.3 percent (Table 6) . A similar situation was observed on the variation in seed volume (Table 6) . The largest seed come from along the Japan Sea coast, on the northern part of the Okhotsk Sea coast and their inland. A similar situation was observed that provenance means for seed weight differed significantly even when grafts of clones from different provenances were grown on relatively uniform site in the Hokkaido Forest Experiment Station (Fig.5) .

The correlation between cone type index and seed weight based on a provenance mean was $-.612$, significant : the correlation for stand mean was $-.476$, also significant (Table 8) . Provenance mean for cone type index and seed character are strongly correlated with climatic factors at the place of origin (Table 12) .

To evaluate what climatic factors might be related to provenance variation for cone type index, 9 climatic factors were investigated. The multiple correlation coefficient was highly significant ($R=.934$) , showing that provenance variation for cone type index can be explained by the precipitation and sum of insolation time in winter (Table 13) .

Multiple correlation coefficient was also significant ($R=.890$) and showed that provenance variation for seed characters can be explained by the date that snow deposit begins, maximum snow depth and sum of insolation time in winter at the place of origin (Table 13) . From those results, it would be concluded that the largest seeds come from the regions or provenances with longer period of snow cover, deeper deposit snow and shorter insolation time in winter.

Most of the seedling characters studied in the nursery showed significant differences at four levels of sampling. Provenance variation was strong for 2-year height, 4-year height and leaf length, while it was relatively weak for basal diameter of 6-year seedlings and absent for the other characters including 6-year height growth (Table-17) . Stand variation was strong for basal diameters and current height growths. Family variation was strong for total heights, number of lateral buds and leaf length. Seedlings from along the Japan Sea coast and on the northern part of Okhotsk Sea coast were characterized by rapid 2-year, 4-year height growth and long leaves, while those from the Pacific coast were characterized by less height growth in youth and shorter leaves.

Significant positive correlation between total height in youth of seedlings and seed size for provenance

mean were observed, while those correlation declined associated with seedling ages. Those might be resulted that total height is influenced by seed size or seed source by environmental interaction.

Percentages of seedlings with lammas, proleptic and summer shoots showed strong provenance variation. Progenies from the Japan Sea coast, on the northern part of the Okhotsk Sea coast and their inland were characterized by early start of height growth, high percent of seedlings with lammas and summer shoots. As compared with the Pacific coast sources, those had lower percentage of seedlings with proleptic shoot.

III. Variation of snow damage

Variation in the percentage of snow-damaged trees was largest within families which accounted for 66.4 percent of total variances ; smaller among provenances (0.4 to 8.4 percent) accounting for 33.6 percent ; and smallest among families accounting for 0 percent (Table 23) . Significant difference was only associated with provenances (Table 33) . Provenance means display a distinctive clinal pattern much like that for the frequency distribution of cone type and height growth of seedlings in yourth. Progenies from along the Japan Sea coast and their inland were damaged less seriously, while those from along the Pacific coast were damaged seriously.

To evaluate what climatic factors might be related to the provenance variation of this damage, 9 climatic factors were investigated. Multiple correlation coefficient was significant ($R=.972$) and showed that provenance variation for snow damage can be explained by the period of snow cover, date that snow deposit begins, and sum of insolation time at the place of origin (Table 41) .

The correlation coefficient between percentage of snow damaged-trees and crown form on a provenance mean basis was 0.68, highly significant ; the correlation for families within provenance was 0.42, also significant (Table 37) . Significant positive correlation between percentage of snow-damaged trees and number of branches per whorl for families within provenance was observed, and also significant negative correlation between percentage of snow-damaged trees and between-whorl stem length was observed. These variation pattern probably resulted from regional gradients in distribution of snow fall.

IV. Variation of desiccation damage in winter

Variation in winter desiccation damage was largest among provenances (3 to 31 percent) which accounted for 51.6 percent of total variance ; smaller within families accounting for 41.3 percent ; and smallest among families accounting for 7.1 percent (Table 46) . Strong provenance variation exists for this damage, and the variation corresponds to the climatic pattern in winter at the place of origin (Table 45) .

Provenance means of mortality and cumulative mortality by desiccation damage in winter were higher the progenies from along the Japan Sea coast and northern part of the Okhotsk Sea coast than those from the Pacific coast and southern part of the Okhotsk Sea coast.

When all seed sources were considered, an increase in the period of snow cover at the place of origin was accompanied by an increase in the amount of desiccation damage in winter among progenies in the plantation (Table 50)

A multiple regression analysis evaluating the effect of the climatic factors on the provenance variation of desiccation damage in winter was carried out the same way as for snow damage to the progenies. The multiple correlation coefficient was significant ($R=.988$), and showed that most of the provenance variation for desiccation damage in winter can be explained by three climatic factors at the place of origin (Table 51). Standard partial regression coefficient revealed that the period of snow cover is the most important climatic factor at the place of origin (Table 51).

V. Variation of susceptibility to *Rhacodium* snow blight

The percentage of seedlings infected by this disease at three levels of sampling differed greatly. The variation was largest for among provenances (13.4 to 100 percent) which accounted for 83.5 percent of total variance. Variance was much smaller and not significant for families, 7.1 percent. Significant differences were only associated with provenances. Progenies from along the Pacific coast and the southern part of the Okhotsk Sea coast in Hokkaido, where there is little snow cover, were seriously infected. Progenies from along Japan Sea coast, on the northern part of the Okhotsk Sea coast and their inland, where there is deep snow cover, were damaged less seriously. This provenance variation pattern probably resulted from regional gradients in winter climate at the place of origin.

To evaluate what climatic factors might be related to the provenance variation to susceptibility to this disease, climatic factors at the place of origin were investigated. The multiple correlation coefficient was highly significant ($R=.958$), showing that most of the variation can be explained by the snow depth and sum of insolation time in winter at the place of origin (Table 61).

Progenies from along the Japan Sea coast, on the northern part of the Okhotsk Sea coast and their inland showed strong resistance to *Rhacodium*-snow blight more than those from along the Pacific coast. Damage by snow followed the same tendencies with the provenance variation of *Rhacodium*-snow blight. Progenies from along the Pacific coast and the southern part of the Okhotsk Sea coast showed more strong resistance to desiccation damage in winter than those from the other regions. Progenies in the provenances tolerant for snow damage showed also adaptable tree forms, quick growth in youth, sharp and uniform crown and thin branches (Table 37, Fig. 19, 20, 21, 22).

The strong regional differentiation of the most of the characters studied corresponds to the climatic variation pattern. It is also clear that the distribution of total geographic variation among sampling levels is not the same for all characters, but differences of the pattern of variations are sufficient to indicate that effects are not pleiotropic or even tightly linked.