



道総研

ISSN 0910-3945

北林試研報
Bull. Hokkaido
For. Res. Inst.

北海道林業試験場研究報告

第62号 (1)

**BULLETIN
OF THE
HOKKAIDO FORESTRY RESEARCH INSTITUTE**

No. 62 (1)

地方独立行政法人 北海道立総合研究機構
森林研究本部 林業試験場

美 唄 市 光 珠 内

令和 7 年 3 月

FORESTRY RESEARCH INSTITUTE
FOREST RESEARCH DEPARTMENT
HOKKAIDO RESEARCH ORGANIZATION
BIBAI, HOKKAIDO, JAPAN

March 2025

北海道林業試験場研究報告 第62号 (1)

目 次

石 塚 航 成 田 あ ゆ 今 博 計	カラマツ類次代検定林における初期成績とその安定性について……………	1
米 澤 美 咲 大 野 泰 之 滝 谷 美 香 渡 辺 一 郎 内 山 和 子 津 田 高 明 角 田 悠 生 蝦 名 益 仁 松 本 和 茂 石 塚 航	44年生トドマツ林分における水食い程度と心材含水率の実態解明および…… 心材含水率に対する遺伝・立地・外傷要因の影響	13
和 田 尚 之 内 田 葉 子 雲 野 明 大 井 和 佐 徳 田 佐和子	北海道における積雪を考慮したカシノナガキイムシ越冬可能性の推定……	29

Bulletin of the Hokkaido Forestry Research Institute

No.62 (1)

Contents

Growth performances at early stage and its stability in the progeny tests of <i>Larix</i> Wataru ISHIZUKA, Ayu NARITA, Hirokazu KON	1
Factors affecting wetwood and/or moisture content of heartwood of 44-year-old Sakhalin fir (<i>Abies sachalinensis</i>) stand, especially from the genetic, microtopographic, and injury-related perspectives Misaki YONEZAWA, Yasuyuki OHNO, Mika TAKIYA, Ichiro WATANABE, Kazuko UCHIYAMA, Takaaki TSUDA, Yuuki TSUNODA, Masuto EBINA, Kazushige MATSUMOTO, Wataru ISHIZUKA	13
Estimation of the hazard of overwinter survival of <i>Platypus quercivorus</i> considering snow depth in Hokkaido Hisayuki WADA, Yoko UCHIDA, Akira UNNO, Nagisa OI, Sawako TOKUDA	29

カラマツ類次代検定林における初期成績とその安定性について

石塚 航*・成田あゆ**・今 博計**

Growth performances at early stage and its stability in the progeny tests of *Larix*

Wataru ISHIZUKA*, Ayu NARITA**, Hirokazu KON**

要旨

優良種苗の拡充や改良に有効な早期選抜を推進するには、若齢時でも精度良く遺伝的特性を評価できる技術が求められる。複数環境下で遺伝的特性がどれだけ安定して発揮できるかを示す「変動性指標」が提唱されたことから、本研究において初期成績評価時に変動性指標を適用させて、優れた成績かつ高い安定性を示す系統・個体の選抜ができるか検討した。対象としたのは、2018年に北海道内3ヶ所に新規造成したカラマツ類次代検定林で、植栽後5年時の成長（樹高、胸高直径）を対象形質として、グイマツ雑種F₁家系（のべ16家系）とカラマツ家系（のべ12家系）の遺伝的特性を評価した。3ヶ所における初期成績に基づいて遺伝的に成長に秀でたグイマツ親1系統とカラマツ4系統を見出すことができたが、算出された変動性指標を同時に考慮すると、そのうち両種それぞれ1系統が、発揮される遺伝的特性の安定性の観点から選抜しないほうが良いようだった。変動性指標の適用は、着実な選抜を進める一つの有効なアプローチとなりうると考えられた。

キーワード：選抜育種、カラマツ類、変動性指標、育種価

はじめに

造林における優良種苗の活用はより良い林分への着実な誘導につながることから、わが国の「2050年カーボンニュートラルに伴うグリーン成長戦略」において推進する事項に取り上げられている（経済産業省 2021）。優良種苗の拡充や改良を進めていくためには、遺伝的に優れた個体や系統を見つけ出して選抜を図る林木の育種の取組みをより効率化・加速化させることが重要である。ここで、一般に優良な個体の選抜は次代検定の手続きの中で行われる。次代検定では、専用の試験地である“次代検定林”が設定され、候補となる系統の次代（子ども）を植栽して、統計学的手法によってその遺伝的特性が評価される（White et al. 2007）。したがって、育種の効率化・加速化を実現させるには、次代検定と選抜をより速やかに遂行するという“早期選抜”技術の確立が欠かせない。既に早期選抜に向けた研究は進みつつあり（Hiraoka et al. 2019）、いかに高い検定精度を若齢時において担保させら

れるかが早期選抜にとって重要な事項となっている。なお、選抜は、成長の良し悪しといった次代検定林での成績に基づいて行われる。また、選抜には、どの親が種子親として優れていたかを評価して、優れた親を選抜する考え方である「後方選抜」（backward selection）と、次代検定林を構成する次代そのものを評価し、次代集団の中から遺伝的に優れた個体を選抜する考え方である「前方選抜」（forward selection）の2タイプがある（高橋ら 2016）。早期選抜ではこのどちらも扱うことが可能であり、汎用的な技術である。

検定精度を高くするには、複数の次代検定林を用いた検定を実施するとともに、遺伝的特性（遺伝効果）を推定・評価する際のノイズとなる環境の効果をいかに小さく抑えるか、そして、それでも不可避な環境の効果をいかに考慮しながら遺伝効果を推定するかを考える必要がある（石塚ら 2024）。ここで、一般に測定形質（育種対象形質）の観測値を表す表現型（P）には、遺伝の効果（G）と環境の効果（E）、およびそれらの相互作用（G×E）があることが知られ、これは端的

* （地独）北海道立総合研究機構 Hokkaido Research Organization, Sapporo, Hokkaido 060-0819

** （地独）北海道立総合研究機構林業試験場 Forestry Research Institute, Hokkaido Research Organization, Bibai, Hokkaido 079-0198
[北海道林業試験場研究報告 第62号 令和7年3月, Bulletin of the Hokkaido Forestry Research Institute, No. 62, March, 2025]

には $P = G + E + G \times E$ の立式で表現される (鵜飼 2003)。それゆえ、上述した「環境の効果を考慮した遺伝効果推定」は、構築する遺伝モデルに $G \times E$ を組み込むことで対処することができ、これによって得られる遺伝効果 (G) に基づいて、遺伝的に優れた個体が選抜できるとされてきた。しかしながら、このアプローチには、 $G \times E$ の大きさが候補材料 (親系統や家系) によって変わりうるという前提が踏まえていない。それゆえ、たとえば大きな $G \times E$ をもつ系統がいた場合には、その系統がある一つの次代検定林において優れた遺伝的形質を示すことができたとしても、別の環境では他の系統に比べて十分な遺伝的能力を発揮できない可能性がある。したがって、高い検定精度での選抜に向けて、次代検定林の評価において「優れた成績」かどうかを評価するのに加えて、複数環境下で発揮される遺伝的特性の「安定性」についても評価できることが、より望ましいと考えられる。

これまでの、そのような遺伝的特性の「安定性」を客観的に示すことは困難であったが、統計学的解析技術 (計算手法) の発達により、近年、作物育種分野において一つの指標が提示された (Olivoto et al. 2019 ; Olivoto and Lúcio 2020)。提示されたのは、供試された環境によってどの程度、発現する遺伝的特性が変動するか (安定しないか) という “変動性指標” で、広く育種分野、森林関連分野での適用が可能であると期待され、実用例も報告されつつある (Alexandru et al. 2023 ; Liepe et al. 2024)。この指標を適用させられれば、「優れた成績」かつ「高い安定性」を示す系統の選抜も不可能ではないと考えられる。したがって、実効性のある早期選抜技術の確立を図っていく上で、検定精度を高めるための有用な

指標になると期待される。

そこで本研究では、北海道の主要造林樹種で、林木育種が精力的に取り組まれているカラマツ類 (ニホンカラマツ *Larix kaempferi* [以降、単にカラマツと表記] およびグイマツ雑種 F_1 *L. gmelinii \times L. kaempferi*) を対象に (たとえば、花岡ら 2017 ; 石塚ら 2019)、早期選抜技術の確立に向けた検討を進めることとした。具体的には、北海道内の異なる地域 3ヶ所に新規造成したカラマツ類次代検定林を対象試験地として、植栽後 5 年時の調査データをもとに下記について明らかにすることを研究目的とした: 1) 各試験地における初期成績の評価、2) 初期成績に対する変動性指標の適用可否、3) 成長性に優れ、変動性の少ない系統の選抜可能性。

材料と方法

1. 検定林概要と調査

初期成績の調査ならびに変動性指標の適用を実施する試験地として、2018年に新規造成したカラマツ類次代検定林 3ヶ所を選定した (表-1)。これらの試験地は道内 3 地域 (北見市、士別市、岩見沢市) の道有林内に造成し、育種事業では検定林番号を付して管理している。本研究では、この番号に沿って順に「検定林 G37」、「検定林 G38」、「検定林 G39」と呼ぶこととする。各試験地の面積は 0.77 ha から 1.00 ha と同一ではないが、どの試験地もその仕様 (図-1) は共通とした。すなわち、1つの次代検定林は 3つのブロック (BL1, BL2, BL3) で構成され、各ブロック内には 3列 $\times$ 4本の計 12本の苗木を植栽するプロットが配置される共通設計とした。その詳細は石塚ら (2019) に記載されたとおりである。これら試験地間

表-1 北海道内の 3ヶ所に造成したカラマツ類次代検定林の概要

検定林番号		検定林 G37	検定林 G38	検定林 G39
地域		北見	士別	岩見沢
所管		オホーツク東部	上川北部	空知
林小班		75林班32小班	311林班52小班	90林班54小班
(所在地)		(北見市若松)	(士別市温根別町)	(岩見沢市栗沢町西万字)
海拔高	(m)	200~230	180~210	400~430
試験地面積	(ha)	0.997	0.77	1.00
プロット面積	(ha)	0.6912	0.6048	0.456
検定苗植栽数	(本)	1720	1504	1132
プロット設定数		144	126	95
内	BL1	97	59	39
	BL2	30	45	27
	BL3	17	22	29

詳細は石塚ら (2019) にて記載

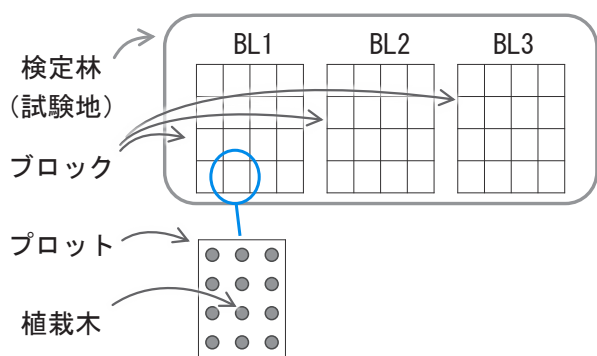


図-1 次代検定林の仕様（模式図）

概念的に、次代検定林内におけるブロックやプロット、植栽木の構造を示す。

には、地域の違いに対応した気候条件の違いのほか、現地実測により、土壌硬さや透水性、間隙率といった土壌物理性の違いも報告されている（佐藤・石塚 2020）。

本試験地に植栽した検定材料の一覧は表-2に示したとおりである。大きく3つの材料群、すなわち、主として人工交配によって得たグイマツ雑種F₁群、訓子府採種園産種子を用いたカラマツ群、および、対照として事業的に用いられている種苗等による一般群に分けられる。各群内の苗木はさらに、親が等しい子（次代）のまとまりを表す“家系”に分けられる。ここで、一般群においても便宜的に家系として管理することとし、G01~G16（グイマツ雑種F₁群）、L01~L12（カラマツ群）、C1~C5（一般群）の家系番号を付した（表-2）。

表-2 カラマツ類次代検定林へ植栽した検定材料一覧

供試材料群	家系番号	母樹記号	花粉親記号	家系情報	[]内はクローン名	採種年	播種年
グイマツ 雑種F ₁ 群	G-01	GA	LA	三笠遺伝A152×胆振1		2014	2015
	G-02	GA	LB	三笠遺伝A152×十勝35		2014	2015
	G-03	GA	LC	三笠遺伝A152×空知3		2014	2015
	G-04	GA		三笠遺伝A152×open		2014	2015
	G-05 [†]	GB	LA	中標津5×胆振1		2008	2015
	G-06	GB	LB	中標津5×十勝35		2008	2015
	G-07	GB	LC	中標津5×空知3		2008	2015
	G-08	GB		中標津5×open		2008	2015
	G-09	GB	LA	中標津5×胆振1		2004	2015
	G-10	GB	LB	中標津5×十勝35		2004	2015
	G-11	GC	LB	高山63×十勝35		2008	2015
	G-12	GC	LC	高山63×空知3		2008	2015
	G-13	GC		高山63×open		2008	2015
	G-14	GD	LB	高山64×十勝35		2008	2015
	G-15	GD	LC	高山64×空知3		2008	2015
	G-16	GD		高山64×open		2008	2015
カラマツ群	L-01	L01		訓10BL-64 (11-15)	[後志22]	2014	2015
	L-02	L02		訓5BL-2 (3-2)	[石狩16]	2014	2015
	L-03	L03		訓4BL-46 (31-25)	[空知9]	2014	2015
	L-04	L04		訓11BL-L15 (15-11)	[留萌4]	2014	2015
	L-05	L05		訓4BL-37 (49-29)	[留萌7]	2014	2015
	L-06	L06		訓3BL-22 (3-2)	[上川23]	2014	2015
	L-07	L07		訓9BL-L15 (74-31)	[幾寅10]	2014	2015
	L-08	L08		訓4BL-48 (1-3)	[十勝62]	2014	2015
	L-09	L09		訓4BL-32 (2-14)	[網走34]	2014	2015
	L-10	L10		訓4BL-36 (2-16)	[網走41]	2014	2015
	L-11	L11		訓9BL-G26 (64-33)	[中標津2]	2014	2015
	L-12	L12		訓11BL-L12 (27-7)	[根室8]	2014	2015
一般群	C-1	Lk		育種カラマツ		2014	2015
	C-2			普通カラマツ		2014	2015
	C-3			雑種F ₁		2014	2015
	C-4	Lg		グイマツ		2014	2015
	C-5 [†]			コンテナカラマツ		—	2016

[†]付きの検定材料については、データの集計・解析から除外。

これら計33家系は石塚ら（2019）の報告にあるとおり、林業試験場（美唄市）にて苗木まで育成し、2018年5月から6月にかけて各試験地へと植栽した。植栽にあたっては、設置した1つのプロットに1家系を植栽することとし、これらを検定苗（検定材料）として扱った。植栽においては、検定に供する苗木が林縁に配置されることによる成長性の違い、いわゆる林縁効果が生じないように、各ブロックの外周は検定用の苗木以外のカラマツ事業用苗木を植栽した。

植栽後は成長期に年2回の下刈り施業が行われた。活着や初期成長の追跡のため、植栽当年、植栽後2年時、3年時、5年時それぞれの秋に調査を行った。このうち、5年時調査では、まず植栽木すべてについて生残／死亡を確認した後、生残個体については、3 mもしくは5 mの測程にて1 cm単位で鉛直方向の自然高で樹高（H；cm）を測定した。同時に、デジタルノギスにて1 mm単位で胸高直径（DBH；mm）を測定した。その際、樹高が130 cmに満たない生残個体の場合にはDBHは欠損として扱った。

2. データ解析

植栽後5年時の調査データをもとに、全植栽木について生残／死亡、HとDBHを整理した。プロット、試験地、もしくは家系ごとに集計し、生残率の算出、もしくはHやDBHについてはその算術平均値を求めた。その際、有効な植栽数が確保できなかった家系（G-05；石塚ら 2019）および次代検定の趣旨にそぐわない一般群（C-5；表-2参照）は算出の対象から除いた。

続いて、HとDBHを対象として統計解析を行った。解析はR 4.4.1（R Core Team 2024）を用いて実施した。その際、苗木数の関係（石塚ら 2019）で1検定林のみにしか植栽されなかった家系（G-06、G-07、G-09、G-10、G-14、G-15；表-2および表-3参照）と、遺伝的特性を求めることが不適切な一般群の普通カラマツ（C-2；表-2参照）および雑種F₁（C-3；表-2参照）については統計解析の対象から除いた。

まず、同一試験地内の形質間相関（H vs. DBH）と、同一形質の試験地間相関（H vs. H、DBH vs. DBH）を求めた。その際、ボンフェローニ補正を行い、有意水準 $p < 0.0056$ を満たす組合せを、有意な相関があると判断した。

次に、解析の対象とするHとDBHそれぞれについて遺伝的特性の推定を行った。遺伝的特性の推定においては、共通の遺伝モデルに基づくものとし、変動性指標を提案したOlivoto et al. (2019) に従う遺伝×環境効果モデルを構築した。全3ヶ所の試験地における成績に基づいて“全体の遺伝的特性”を算出する場合のモデル構造は以下となる；

$$y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \tau_j + (\alpha\tau)_{ij} + \tau(y)_{jk} + \varepsilon_{ijk} \quad (\text{式1})$$

ここで y_{ijk} は j 番目試験地（検定林G37、検定林G38、検定林G39の順）の k 番目ブロック（ $k = 1, 2, 3$ ）における i 番目の家系における表現型形質の値を表す。 μ は全体平均、 α_i は i

番目の家系における遺伝効果、 τ_j は j 番目の試験地における環境効果、 $(\alpha\tau)_{ij}$ は j 番目試験地の i 番目家系における遺伝×環境の交互作用、 $\tau(y)_{jk}$ は j 番目の試験地の k 番目ブロックの効果、 ε_{ijk} は誤差（残差）である。

次に、試験地ごとでの遺伝的特性を算出する場合には遺伝×環境の交互作用がなくなり、モデル構造は以下となる；

$$y_{ijk} = \mu_j + \alpha_{ij} + \tau(y)_{jk} + \varepsilon_{ijk} \quad (\text{式2})$$

各パラメータの説明は式1と同じで、すべて j 番目試験地特有の値として推定される。

実際の解析ではまず、breedR パッケージ（Muñoz and Sanchez 2019）を用いた従前どおりの遺伝的特性を推定した（カラマツでの適用例；Chen et al. 2023）。解析ではアニマルモデルに従う最良線形不偏推定法（BLUP法；Best Linear Unbiased Prediction method）に基づき、分散共分散の推定は制限付き最尤推定法（REML法；Restricted Maximum Likelihood method）によった。式1を用いたモデルの遺伝効果として、親（系統）の育種価を得た。親の育種価は、親から子に遺伝すると期待される相加的な遺伝的特性で、モデルの変量効果に組み込んだ遺伝行列に交配組合せ（両親）の情報（表-2）を与えることで推定する。解析にかかる詳細は石塚ら（2021）に準ずる。モデルから出力された親の育種価は、樹種ごとに整理した。

続いて、測定形質がどの程度遺伝的な影響を受けるか評価する指標として、狭義の遺伝率（ h^2 ）を算出した。遺伝率は、遺伝モデルにおける分散（ V ）を用いて下記で表される；

$$h^2 = V_A / V_P \quad (\text{式3})$$

ここで V_A が相加遺伝分散、 V_P が表現型分散である。 V_P は相加遺伝分散や環境の効果による分散が含まれるため、対象形質の分散に及ぼす環境の影響が大きい場合には遺伝率は小さくなる関係がある。そこで、試験地ごとの遺伝的な影響の違いをみるため、式1に基づいて全体の遺伝率を、式2に基づいて試験地別の遺伝率を算出した。

次に、metan パッケージ（Olivoto et al. 2020）を用いた新たな遺伝的特性の推定を実施した。上記同様、BLUP法に基づくREML法での推定を行うこととし、式1に基づく線形混合モデルを構築した。遺伝効果は、育種価と全体平均の和で表現される「遺伝推定値」として得た。この値は推定方法にちなんで一般的に呼ばれるBLUP値（Olivoto et al. 2019など）として、本研究でも表すこととした。また、本研究において推定するBLUP値は全体の値と、 $G \times E$ 交互作用によって推定される試験地ごとの値とがある。これらは、解析単位となる各家系の算術平均とおおよそ類似した値をとるが、算術平均値には環境の影響等が含まれる一方でBLUP値では除外されて推定される。そこで、算術平均や各種のBLUP値を並べて出力し、比較した。

最後に、3ヶ所の試験地でどの程度遺伝的特性の発現がばらつくかという変動性指標を推定した。この値はWAASB

表ー3 各次代検定林内に設定したプロット数および植栽後5年時における生残率

家系 番号	設定プロット数（カッコはブロック内数）			生残率（％，カッコはブロック内数）			総計
	検定林G37	検定林G38	検定林G39	検定林G37	検定林G38	検定林G39	
G-01	6 (4/1/1)	4 (2/1/1)	4 (2/1/1)	85 (88/75/83)	65 (58/83/58)	73 (75/75/67)	76
G-02	7 (5/1/1)	6 (2/2/2)	6 (3/1/2)	61 (58/50/83)	74 (83/63/75)	69 (67/92/63)	68
G-03	7 (4/2/1)	3 (2/1/0)	7 (4/1/2)	62 (79/29/58)	72 (67/83/—)	67 (69/67/63)	66
G-04	8 (6/2/0)	3 (2/1/0)	8 (4/2/2)	67 (78/33/—)	61 (71/42/—)	75 (69/92/71)	69
G-06		3 (2/1/0)			81 (75/92/—)		81
G-07		2 (1/1/0)			75 (83/67/—)		75
G-08	3 (2/1/0)	3 (2/1/0)		86 (96/67/—)	83 (88/75/—)		85
G-09		3 (2/1/0)			86 (92/75/—)		86
G-10		2 (1/1/0)			58 (58/58/—)		58
G-11		6 (2/2/2)	4 (1/1/2)		75 (75/63/88)	77 (83/75/75)	76
G-12	5 (4/1/0)	3 (2/1/0)	3 (1/1/1)	93 (96/83/—)	69 (63/83/—)	69 (100/58/50)	80
G-13	6 (4/1/1)	4 (2/1/1)	3 (1/1/1)	68 (75/33/75)	79 (79/75/83)	64 (58/67/67)	71
G-14		4 (2/1/1)			71 (63/67/92)		71
G-15		3 (2/1/0)			83 (79/92/—)		83
G-16	3 (3/0/0)	3 (2/1/0)		97 (97/—/—)	78 (83/67/—)		88
L-01	5 (3/1/1)	5 (2/2/1)	4 (2/1/1)	65 (58/92/58)	85 (92/88/67)	56 (71/42/42)	70
L-02	5 (4/1/0)	3 (2/1/0)	3 (1/1/1)	85 (94/50/—)	81 (79/83/—)	89 (75/92/100)	85
L-03	5 (3/1/1)	5 (2/2/1)	7 (2/2/3)	77 (92/25/83)	92 (96/88/92)	69 (50/96/64)	78
L-04	8 (5/2/1)	6 (2/2/2)	5 (2/2/1)	69 (80/50/50)	86 (67/96/96)	55 (63/75/0)	71
L-05	8 (5/2/1)	5 (2/2/1)	4 (2/1/1)	73 (92/25/75)	88 (83/88/100)	63 (42/92/75)	75
L-06	6 (4/1/1)	5 (2/2/1)	4 (2/1/1)	74 (75/92/50)	87 (83/88/92)	83 (79/100/75)	81
L-07	4 (3/1/0)	3 (2/1/0)	2 (1/1/0)	92 (97/75/—)	89 (83/100/—)	54 (42/67/—)	82
L-08	6 (4/1/1)	3 (1/1/1)	3 (1/1/1)	69 (75/50/67)	72 (83/75/58)	69 (83/75/50)	70
L-09	6 (4/1/1)	5 (2/2/1)	4 (2/1/1)	88 (96/58/83)	70 (83/71/42)	58 (67/8/92)	73
L-10	5 (4/1/0)	5 (2/2/1)	3 (1/1/1)	18 (10/50/—)	83 (83/83/83)	78 (83/92/58)	57
L-11	8 (5/2/1)	4 (2/1/1)	3 (1/1/1)	81 (92/54/83)	88 (83/92/92)	78 (67/83/83)	82
L-12	4 (3/1/0)	3 (2/1/0)	3 (1/1/1)	77 (78/75/—)	89 (88/92/—)	78 (67/83/83)	81
C-1	5 (3/1/1)	5 (2/2/1)	3 (1/1/1)	65 (86/0/67)	87 (96/88/67)	44 (33/58/42)	69
C-2	5 (3/1/1)	5 (2/2/1)	3 (1/1/1)	78 (78/58/100)	88 (92/88/83)	72 (83/83/50)	81
C-3	8 (5/2/1)	7 (2/3/2)	4 (1/1/2)	79 (85/58/92)	82 (88/81/79)	79 (75/83/79)	80
C-4	5 (3/1/1)	5 (2/2/1)	5 (2/2/1)	63 (86/42/17)	87 (88/88/83)	87 (88/92/75)	79

ブロック内数における“—”は、当該ブロックに植栽がないことを示す。

(Weighted Average of Absolute Scores from the singular value decomposition of the matrix of BLUPs for the interaction effect between genotype and environment)と定義されており (Olivoto et al. 2019), 概要としては、育種価（試験地ごとに平均がほぼ0になる）の相対的な優劣が、試験地が変わることによってどれだけ変動するかを指標化(変動値の絶対値の加重平均)したものであり、値が0に近いほど、遺伝的特性が安定して発現していることを示す指標である。逆に、値が大きいくほど、試験地の環境によって遺伝的特性が強くみられたり、みられなかったりする傾向があることを示す。そのように変動性指

標が大きいく値を示す系統は、たとえある試験地における次代検定で優れた成績を示したと評価されても、別の環境下で同様な成績を期待できないリスクがあると示唆される。この点を議論するため、HとDBHのそれぞれにおいて、BLUP値と変動性指標の関係性を求めた。

結果

試験地とした3ヶ所の次代検定林へ植栽した検定苗の個体数は、検定林G37が1,720個体、検定林G38が1,504個体、検定林G39が1,132個体（計4,356個体）で、そのうち植栽後5

年時における生残個体数は、検定林G37が1,267個体、検定林G38が1,215個体、検定林G39が799個体（計3,281個体）だった。生残率は検定林G37が73%、検定林G38が80%、検定林G39が70%だった（図-2a）。ブロック単位でみると、検定林G37の2ブロック目における生残率（51%）が最も低かった。家系単位でみると、プロット数が限られる家系もあり一概に比較はできないが、家系によっては生残率60%弱の家系（G-10、L-10）がある一方、90%近い家系（G-16）もあった（表-3）。その他、1つのブロック内において生残率が0%を示した家系が2つみられた（L-04、C-1）。

樹高（H）、胸高直径（DBH）の平均はそれぞれ、検定林G37では536 cm、57.0 mm、検定林G38では394 cm、40.2 mm、検定林G39では293 cm、25.3 mmだった。両形質とも、検定林G37における成績が最も良く、また、検定林G37の1ブロック目が最も良い傾向があった（図-2b, c）。家系ごとの算術平均値の詳細は表-4および表-5に示したとおりであった。

同一試験地内の形質間相関は、3ヶ所すべてで補正後の有

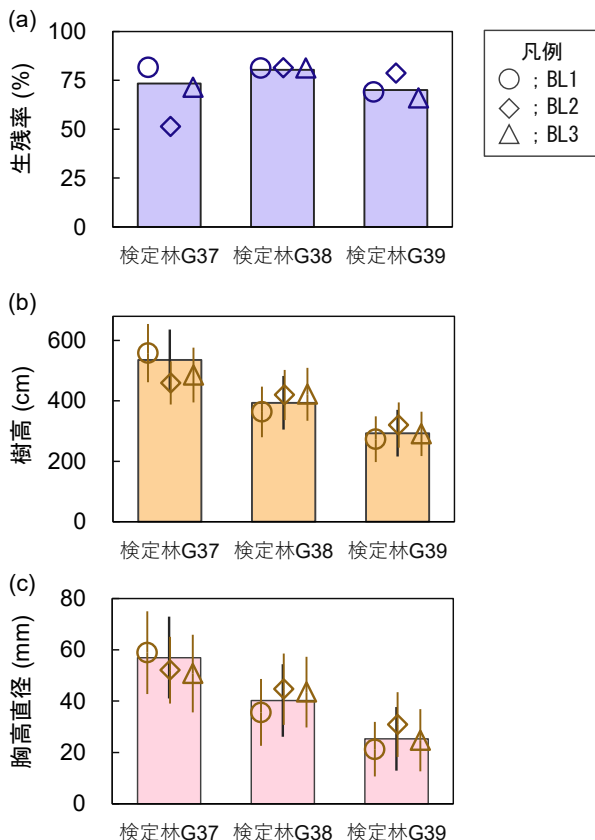


図-2 次代検定林間の測定形質の比較

植栽後5年時における生残率（a）、樹高（b）、および胸高直径（c）を検定林別に示す。棒グラフは試験地の算術平均値を示す。シンボルは試験地内のブロック（BL1, BL2, BL3）における算術平均値を示し、各ブロックとの対応は凡例に示すとおり。樹高と胸高直径のエラーバーは標準偏差を示す。

意水準（ $p < 0.0056$ ）を満たし、高い正の相関（ $r = 0.727 \sim 0.915$ ）が認められた（図-3 灰色マス）。同一形質の試験地間相関をみると、Hについては、正の相関傾向はあるものの、補正後の有意水準を満たすペアはなかった（図-3 黄色マス）。DBHについては、検定林G37と検定林G38および検定林G37と検定林G39の間において有意水準を満たす正の相関が認められ、とくに検定林G37と検定林G39の間の相関は高かった（ $r = 0.811$ ；図-3 桃色マス）。

遺伝的特性として推定した親（系統）の育種価を並べると図-4のとおりとなった。グイマツとカラマツの種間で比較すると、HとDBHともにグイマツはカラマツよりも明らかに低い育種価を示していた。グイマツ種内においては、対照となる「Lg」よりも高い育種価を示す親が3系統認められ、うち「GC」系統はHとDBHともに順位が1位だった。林分平均と育種価の比率からは、「GC」系統は「Lg」よりもH, DBHそれぞれ46%、133%形質が改良すると期待され、DBHでの改良の程度が大きかった。

カラマツ種内においては、対照となる「Lk」がDBHにおいて最も低い育種価を示した。Hでは最下位ではなかったものの、下から4番目の値を示した。また、「L09」系統はHとDBHともに順位が1位だった。上位の4系統は、順位の入れ替えはあったものの、HとDBHともに上位（1～4位）に位置していた。これら4系統は、「Lk」よりもH, DBHのそれぞれで平均15%、18%形質が改良すると期待された。

両形質の遺伝率をみると、全体でも試験地別でも、DBHのほうがHよりも高かったことがわかった（表-6）。試験地間で比較すると、検定林G37が最も高い遺伝率を示し、遺伝的特性が大きく発揮されていたことを意味した。検定林G38と検定林G39はおおよそ類似した遺伝率を示していた。

	検定林 G37	検定林 G38	検定林 G39
検定林G37	H vs D 0.727 <0.0001	H vs H 0.486 0.0159	H vs H 0.488 0.0212
検定林G38	D vs D 0.691 <0.0001	H vs D 0.906 <0.0001	H vs H 0.534 0.0087
検定林G39	D vs D 0.811 <0.0001	D vs D 0.502 0.0148	H vs D 0.915 <0.0001
			ペア形質 相関係数 (r) 危険率 (p)

図-3 同じ検定林内の形質間相関と同じ形質の検定林間相関

対戦表のうち、同じ検定林同士が対になる対角線のマス（灰色マス）は、同一検定林内の形質間相関の結果を表した。また、対角線より右上側のマス（黄色マス）は、樹高の検定林間相関の結果を、左下側のマス（桃色マス）は、胸高直径（ここではDと表す）の検定林間相関の結果を表した。また、ボンフェローニ補正後の有意水準（ $p < 0.0056$ ）を満たす組合せについては、太字で表した。

表－4 植栽後5年時の樹高 (cm) における家系別の平均値および遺伝推定値 (BLUP値)

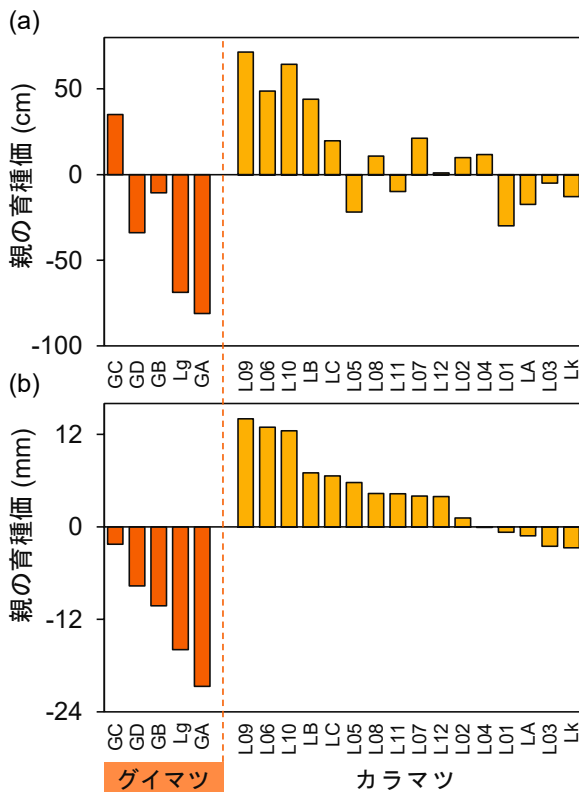
家系 番号	算術平均			BLUP値			
	検定林G37	検定林G38	検定林G39	検定林G37	検定林G38	検定林G39	全体
G-01	492 ± 88	347 ± 57	228 ± 51	493	348	237	382
G-02	510 ± 85	386 ± 100	266 ± 56	512	383	268	406
G-03	510 ± 79	342 ± 80	245 ± 64	510	346	249	392
G-04	517 ± 76	332 ± 63	260 ± 68	518	338	261	393
G-06	—	387 ± 92	—	—	—	—	—
G-07	—	389 ± 104	—	—	—	—	—
G-08	546 ± 123	355 ± 90	—	540	362	—	418
G-09	—	428 ± 59	—	—	—	—	—
G-10	—	479 ± 77	—	—	—	—	—
G-11	—	479 ± 87	326 ± 102	—	469	331	466
G-12	601 ± 98	447 ± 64	292 ± 105	595	434	307	456
G-13	546 ± 125	377 ± 104	309 ± 88	544	381	304	423
G-14	—	413 ± 76	—	—	—	—	—
G-15	—	358 ± 94	—	—	—	—	—
G-16	542 ± 122	350 ± 106	—	543	354	—	405
L-01	476 ± 81	397 ± 75	272 ± 82	486	392	273	408
L-02	578 ± 106	373 ± 79	299 ± 60	572	379	302	429
L-03	541 ± 113	370 ± 72	318 ± 64	541	376	313	422
L-04	562 ± 69	392 ± 84	313 ± 72	558	396	311	430
L-05	492 ± 108	409 ± 61	301 ± 88	501	403	298	413
L-06	564 ± 104	435 ± 77	322 ± 62	563	431	322	450
L-07	567 ± 95	398 ± 66	304 ± 67	563	397	312	436
L-08	534 ± 84	412 ± 77	314 ± 75	537	408	310	430
L-09	621 ± 89	421 ± 81	310 ± 71	611	424	317	462
L-10	559 ± 87	434 ± 73	346 ± 56	547	433	342	459
L-11	522 ± 83	375 ± 80	318 ± 60	524	379	308	419
L-12	548 ± 62	350 ± 81	326 ± 80	545	362	316	425
C-1	534 ± 99	395 ± 77	288 ± 65	537	393	293	417
C-2	503 ± 72	361 ± 90	310 ± 69	—	—	—	—
C-3	535 ± 95	405 ± 96	296 ± 75	—	—	—	—
C-4	464 ± 122	359 ± 96	282 ± 76	479	359	277	388

表中の“—”は、値がないことを示す。

表－5 植栽後5年時の胸高直径 (mm) における家系別の平均値および遺伝推定値 (BLUP値)

家系 番号	算術平均			BLUP値			
	検定林G37	検定林G38	検定林G39	検定林G37	検定林G38	検定林G39	全体
G-01	45.3 ± 11.6	31.1 ± 9.1	15.4 ± 7.6	45.9	31.1	15.8	34.1
G-02	45.3 ± 12.1	37.7 ± 14.3	18.7 ± 8.6	46.9	36.7	18.7	36.9
G-03	50.2 ± 11.6	29.4 ± 11.3	18.8 ± 8.0	50.4	31.0	18.6	36.7
G-04	47.9 ± 10.0	29.4 ± 9.2	19.1 ± 11.0	48.6	29.9	18.8	35.6
G-06	—	35.3 ± 14.3	—	—	—	—	—
G-07	—	36.9 ± 16.8	—	—	—	—	—
G-08	54.3 ± 19.1	31.0 ± 12.0	—	53.7	32.4	—	38.9
G-09	—	42.4 ± 9.5	—	—	—	—	—
G-10	—	48.9 ± 9.3	—	—	—	—	—
G-11	—	48.0 ± 12.5	28.3 ± 12.9	—	47.1	29.0	47.2
G-12	63.0 ± 11.8	46.5 ± 10.3	25.1 ± 11.5	62.5	44.8	27.0	46.8
G-13	51.8 ± 17.7	37.2 ± 14.3	24.9 ± 11.1	52.5	37.1	24.2	40.2
G-14	—	42.0 ± 14.2	—	—	—	—	—
G-15	—	33.8 ± 14.5	—	—	—	—	—
G-16	56.0 ± 19.7	34.2 ± 15.0	—	56.1	34.8	—	40.1
L-01	55.1 ± 13.0	44.0 ± 9.7	21.9 ± 11.3	55.4	43.0	23.3	43.4
L-02	62.2 ± 14.0	35.6 ± 12.6	29.0 ± 10.0	61.3	37.5	28.3	44.3
L-03	54.0 ± 12.8	38.0 ± 12.1	30.3 ± 12.9	54.8	38.5	29.2	42.5
L-04	60.9 ± 10.9	39.9 ± 13.1	26.4 ± 10.9	60.1	40.5	26.9	43.7
L-05	60.0 ± 21.1	48.1 ± 13.7	27.5 ± 13.2	60.3	46.9	28.4	46.5
L-06	65.5 ± 14.2	49.1 ± 13.8	31.4 ± 12.2	64.9	48.6	31.7	50.0
L-07	62.3 ± 14.4	42.4 ± 12.0	26.5 ± 11.0	61.6	42.1	28.7	45.6
L-08	60.9 ± 13.8	46.6 ± 13.7	25.2 ± 11.4	60.5	45.1	26.9	45.8
L-09	68.0 ± 11.2	46.7 ± 13.1	31.0 ± 12.4	67.0	47.0	31.1	50.5
L-10	65.7 ± 10.4	48.0 ± 13.6	32.5 ± 12.4	62.8	47.7	32.7	49.6
L-11	60.1 ± 12.7	40.6 ± 14.2	32.0 ± 12.5	60.0	41.3	30.7	45.8
L-12	64.1 ± 9.8	33.8 ± 12.6	33.5 ± 13.8	62.4	36.9	31.5	45.6
C-1	54.7 ± 15.7	42.7 ± 13.2	24.1 ± 9.5	55.5	41.7	25.3	42.4
C-2	55.1 ± 13.0	36.6 ± 13.5	28.8 ± 13.2	—	—	—	—
C-3	54.9 ± 13.0	40.7 ± 14.1	23.9 ± 12.7	—	—	—	—
C-4	45.2 ± 17.8	32.5 ± 15.2	23.0 ± 11.7	47.3	32.8	21.9	36.1

表中の“—”は、値がないことを示す。



図－4 各形質における親の育種価

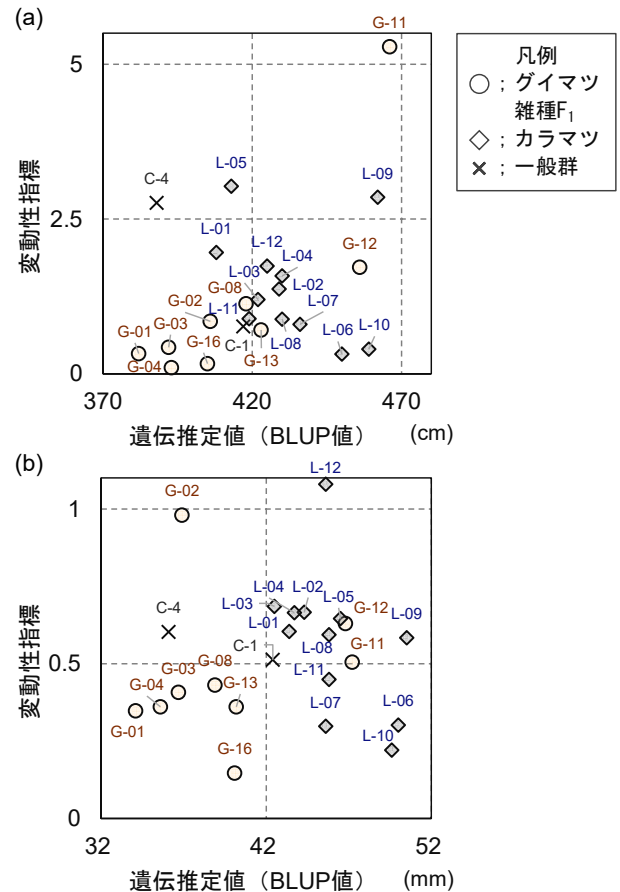
樹高 (a) と胸高直径 (b) それぞれで推定した親の育種価を、同一の並び順で示した。並び順は、樹種ごとに胸高直径の育種価が大きい順とした。なお、親の記号は表－2を参照のこと。表－2にて分類される供試材料群のうち、「ゲイマツ雑種F₁」については母親ゲイマツ (GA～GD) と花粉親カラマツ (LA～LC) それぞれに推定値が与えられている。

表－6 各形質における遺伝率

	H	DBH
全体	0.2927	0.8032
検定林G37	0.7142	0.9515
検定林G38	0.3497	0.4849
検定林G39	0.2192	0.4879

続いて、遺伝的特性として算出したBLUP値を、Hは表－4に、DBHは表－5にまとめた。G×E交互作用も加味して推定するBLUP値は、両形質ともにおいて、おおよそ算術平均値と対応した傾向を示していた。全体の育種価は、ほぼ、最も成績の良い検定林G37と次に成績の良い検定林G38 (図－2b, c参照) の間の値を取った。

HについてBLUP値と変動性指標の関係を可視化したところ (図－5a), 検定に供した家系のうち、G-11, L-05, L-09の3家系、および、対照のC-4が比較的高い変動性指標を示すことがわかった。うちG-11とL-09については、ゲイマツと



図－5 各形質における遺伝推定値 (BLUP値) と変動性指標の関係

樹高 (a) と胸高直径 (b) それぞれで推定した遺伝推定値 (BLUP値) と変動性指標を家系単位でプロットした。各点がそれぞれの家系の値で、種別は凡例に示したとおり。シンボルに付したアルファベットは家系番号を表す (表－2参照)。

カラマツそれぞれで最も高いBLUP値を示す家系だった。高いBLUP値と低い変動性指標を兼ね備えるゲイマツ雑種F₁家系はなかったが、カラマツではL-06, L-10の2家系が該当した。

DBHについても同様に可視化したところ (図－5b), G-02, L-12の2家系が比較的高い変動性指標を示すことがわかった。逆に、ゲイマツ雑種F₁家系の中ではG-16が抜きん出て低い変動性指標を示した。高いBLUP値と低い変動性指標を兼ね備えるゲイマツ雑種F₁家系はなかったが、カラマツではL-06, L-10の2家系が該当し、Hと同様の結果が示された。

考察

本研究では、北海道内3地域に造成したカラマツ類次代検定林を対象に、植栽後5年時の初期成績から遺伝的特性の評価を試みるとともに、新たに変動性指数を適用することで初期成績における安定性の評価を試みた。それぞれ、下記にて議論する。

1. 次代検定林における初期成績

これまでに造成された次代検定林では、定期調査の一環として初期の生残や成長が調べられたが、選抜齢（おおそ30年）に達するまでの個体情報・試験地の維持に資するためのデータとして主に活用されており、初期成績における遺伝的特性の報告は乏しい。カラマツ類においては、厳密に家系ごとの初期成績を比較したものはないものの、既往の報告において、グイマツ雑種 F_1 のひとつで、グイマツ中標津5号を母親として生産される「クリーンラーチ」と事業用カラマツ、グイマツ雑種 F_1 との比較を行った例がある（来田ら 2017）。この報告によれば、道内4ヶ所の植栽試験地における5年時の初期成績をクリーンラーチと事業用カラマツについて算出し、5年時の生残率は60%～80%の範囲にあること、樹高は2.6 m～5.2 mの範囲にあることが示された。本研究で対象とした3試験地（検定林G37、検定林G38、検定林G39）の林分平均でみると、生残率は70%～80%、樹高は293 cm～536 cmと類似した範囲にあった（図-2）。本試験地は、道内の地域間差として観察されうる成績の範囲にあると評価される。

生残率について試験地、ブロック、家系のそれぞれの単位でみたところ（図-2、表-3）、顕著な病虫獣害や気象害の被害を受けたものはとくになく、重大な懸念はみられなかった。ただし、局所的にやや低い生残率が示された部分もみられた。とくに検定林G37-BL2は生残率が51%と低かった。このブロックは他よりも土壌硬度が低い傾向があり（佐藤・石塚 2020）、開けた尾根の近くに設定されたブロックであることから、これらの土壌物理条件・立地条件が苗木の植栽初期の活着不良等の一要因となり、結果的に家系に関わらず生残率が低くなった可能性があった。その他、検定林G38や検定林G39では急激な葉の褐変を伴う枯損木が観察されており、ナラタケ病の罹患があった（和田ら、投稿中）。こういった局所的な枯損はあるものの、本研究で調査した植栽初期の段階であれば、まだ十分に検定に足る個体数は残っていることとなる。それゆえ、早期選抜の技術は、ある程度の枯損が不可避の次代検定林において、検定個体数の確保という点で大きな利点があると考えられる。

続いて、HとDBHの2形質より初期の成長成績を評価したところ、試験地間に明瞭な成績の違いがあることが明らかとなった。検定林G37は5年生時点において林分平均で樹高5 m、直径5 cmを超える成長を見せた一方で、検定林G39では検定林G37よりも樹高で2 m以上も低い成長を示していた。検定林G37＞検定林G38＞検定林G39の成長の順番は、当該地域（北見、士別、岩見沢）のカラマツの地位とよく整合しているようである（古家ら 2020）。また、本試験地の間隙率や飽和度といった土壌物理性を調べた報告からは、検定林G37は相対的に水はけが良い一方で、検定林G39は水はけが悪く水分過多な傾向が指摘される（佐藤・石塚 2020；一部、未発表データ）。成長の適・不適に関わる気象的な要因、立地

的な要因によって、上述のような成長差が観察されたものと考えられた。なお、次代検定林として捉える場合には、遺伝的特性が顕著に発揮されて遺伝的な優劣を評価しやすい林分が望ましく、評価する試験地の優先順位としては検定林G37が高いと評価される。

初期成績のデータを用いて、成長形質における遺伝的特性を抽出でき、親系統の育種価の大小の推定に成功した（図-4）のは画期的といえる。なかでも、カラマツ親において推定される育種価よりもグイマツ親において推定される育種価が明らかに低かった点は、成長性に劣るグイマツの特性を反映できている結果であり、種特性とよく整合すると考えられた。また、結果からは、親（系統）の育種価における上位系統が2形質間で共通していた点や、グイマツとカラマツの対照系統（「Lg」、「Lk」）が共通して下位に位置していた点が指摘できた。これは、両形質には各試験地間において高い相関が認められたこと（図-3）、および、両形質には一定以上の高い遺伝性が認められたこと（表-6）とも整合すると考えられ、若齢時において遺伝的特性が安定して推定できていることを示す傍証でもあったと考えられた。

一般に次代検定を複数の試験地で実施することによって、検定精度は高くなると考えられる（石塚ら 2024）。3ヶ所の初期成績から十分に遺伝的特性を推定できたと仮定すると、さらに以下を考察することができる。まず、とくにカラマツの胸高直径において顕著であったが、事業用として利用される対照系統が育種価において下位に位置したことからは、本研究で材料とした親の活用により、より優良な種苗の生産が可能になると考えられた。また、一貫して上位に位置した系統、具体的には、グイマツでいえば「GC」、カラマツでいえば「L09」「L06」「L10」「LB」の4系統については、優良系統の候補として選抜する（この場合は、優良な親を選ぶ後方選抜）ことが可能であると考えられた。検定精度については、今後の成長を追跡しながらさらなる知見を蓄積していく必要があるが、本研究で実施したような初期成績における検定を基に着実な早期選抜の実施が可能になると考えられた。

2. 初期成績にみられる安定性について

育種において、遺伝的に秀でた系統・家系を用いるだけではなく、複数の環境下で安定して遺伝的特性が発現することの重要性が指摘され、作物育種分野を中心に遺伝的特性の安定性／変動性の評価が提唱された（Olivoto et al. 2019; Olivoto and Lúcio 2020）。Olivotoらによって導入された変動性指標（WAASB）は、遺伝×環境交互作用（ $G \times E$ ）の大きさを数値化し、まだ知見は多くないものの林木分野でも適用できることが報告されている（Alexandru et al. 2023; Liepe et al. 2024）。たとえば、ルーマニアに3ヶ所設定した *Picea abies* の産地試験の解析からは、ヨーロッパ全域にわたる81産地のうち、地域外を含む12産地が、高い遺伝的パフォーマンスと高

い安定性を示すとして選抜候補になると報告された (Alexandru et al. 2023)。すなわち、有用な遺伝資源を新たに見出したという一知見である。ほかに、ドイツに3ヶ所設定した *Fagus sylvatica* の産地試験の解析からは、ヨーロッパ全域にわたる85産地のうち、西ドイツ中央山岳地域の中標高域を軸とした産地が高い安定性を示すことを報告した (Liepe et al. 2024)。すなわち、地元産種苗の有利性を知ることができたという一知見である。

本研究においても、3試験地における遺伝的特性から変動性指標が算出でき、適用可能性を示すことができた。算出した変動性指標と、環境との交互作用も加味した遺伝効果を示すBLUP値との間の関係性 (図-5) からは、遺伝的に秀でた形質を示すと推定された家系 (図中、遺伝推定値が大きい領域に位置する家系) のうち、異なる環境下でも安定して優れた遺伝的特性が発揮できると期待できる家系 (図中、変動性指標が小さい領域に位置する家系) の存在を見出すことができ、HとDBHともにL-06、L-10の2家系がこれに該当した。このカラマツ2家系については、高いBLUP値と低い変動性指標を兼ね備える優良な家系として、積極的に選抜して活用していくことが期待される。グイマツについては、高いBLUP値と低い変動性指標を兼ね備える家系は存在しなかったが、HとDBHともにG-16が低い変動性指標を示し、安定性の面で秀でた家系と評価できると考えられた。

一方で、BLUP値は高かったものの、変動性指標も高い家系の存在も指摘できた。HとDBHともにこれに該当したのがG-11、G-12、L-09、また、DBHのみで該当したのがL-12だった (図-5)。これらは、たとえある次代検定林において優れた成績を示したとしても、別の環境下で同様な成績を期待できないリスクがあり、選抜対象としないことが望まれる。前段の考察にて、初期成績の遺伝的特性からグイマツは「GC」、カラマツは「L09」「L06」「L10」「LB」系統が秀でていると指摘したが (参照: 図-3)、「GC」はG-11、G-12の2家系の親で、「L09」はL-09の親である (表-2)。したがって、たとえ成長形質において秀でた遺伝的特性を有していても、安定性の考慮から選抜しないほうが良い親がいることが示唆された。このことは、これまでの選抜体系に一石を投じる評価方法を提示する画期的な結果であると考えられた。早期選抜を考えるにあたって、複数の環境下でのばらつきの程度を考慮した選抜を実践するためには、本研究において適用させた変動性指標を導入し、BLUP値 (育種価) とともに評価軸とすることが有効であると考えられた。

林木の育種戦略へ本指標をどう導入していくかについては検証事例の蓄積を待って議論する必要があるものの、これから複数環境下に複数の次代検定林を新規造成することは、材料準備や造成コスト (人的な面を含む) の面から容易ではない。したがって、既存検定林を顧みて、過去の測定記録を丹念に解析することが有効になると思われる。他の地域・環境

下において、もしくは、他のカラマツ家系のセットにおいても、選抜の際に安定性評価を導入できるか、既存データを活用しながらさらなる知見の蓄積を図ることが望まれる。

まとめ

本研究において、初期成績をもとに遺伝的特性を評価するとともに、複数環境下における遺伝的特性の安定性についても評価し、遺伝効果と環境効果の交互作用の大小について可視化を図った。本研究で適用した指標は、林木において次の世代の優良個体の選抜を着実に進めるための有効なアプローチの一つとなりうると考えられた。すなわち、育種戦略の在り方の一つとして、①複数の環境下にて次代検定林を造成する、②若齢時の形質を選抜対象とする、③G×Eを組み込んだ遺伝モデルにより遺伝的特性を推定する、④遺伝的に優れた (高いBLUP値を示す) 系統・個体を選抜する、同時に、⑤遺伝的特性の安定性を考慮して環境によって値が変動するリスクが高い系統・個体は選抜から除く、というステップを踏むことが提言できる。なお、⑤遺伝的特性の安定性考慮については、現在進みつつある気候変動への適応策としても有効になると考えられる。安定性の高い系統の利用は、環境変化に対して頑強で、将来を通じて成長などが低下しにくい林分の誘導を可能にする (Liepe et al. 2024)。その観点でいえば、たとえ遺伝的に優れた表現型値が期待されなくても、安定性が高い系統を選抜するという育種戦略もありうる。その一方で、ある特異な環境にのみ反応するような系統を選ぶという別の評価軸もあるかもしれない。さらなる議論のためにも、知見や実践例の蓄積を期待したい。

謝辞

次代検定林の造成、維持、ならびに各種調査においては、北海道水産林務部林務局森林整備課、森林海洋環境局道有林課、オホーツク総合振興局東部森林室、上川総合振興局北部森林室、空知総合振興局森林室の職員に協力賜った。各種調査においては、北海道立総合研究機構林業試験場の職員の多大なる協力も賜った。この場を借りてお礼申し上げる。

引用文献

- Alexandru AM, Mihai G, Stoica E, and Curtu AL (2023) Multi-trait selection and stability in Norway spruce (*Picea abies*) provenance trials in Romania. *Forests*, 14: 456
- Chen S, Ishizuka W, Kuromaru M, and Goto S (2023) Spatial heterogeneity analysis for estimating breeding values of tree height in a hybrid larch progeny test plantation, *Journal of Forest Research*, 28: 305–311
- 古家直行・津山幾太郎・田中真哉・天野智将・山田健・宗岡寛子・猪俣雄太・佐々木尚三 (2020) 資源と需要のマッチングによる北海道人工林資源利用の保続・有効利用に

向けて. 北の森だより, 23: 8-9

花岡創・中田了五・矢野慶介・西岡直樹・田村明・今博計・石塚航・来田和人(2017)北海道育種基本区におけるカラマツ第二世代精英樹候補木の選抜－平成28年度の実施結果－. 平成29年版2017年報 森林総合研究所林木育種センター, <https://www.ffpri.affrc.go.jp/ftbc/business/issue/nenpou/2017/2017.html>(2024.10/21確認)

Hiraoka Y, Miura M, Fukatsu E, Iki T, Yamanobe T, Kurita M, ... Takahashi M (2019) Time trends of genetic parameters and genetic gains and optimum selection age for growth traits in sugi (*Cryptomeria japonica*) based on progeny tests conducted throughout Japan. *Journal of Forest Research*, 24: 303-312

石塚航・成田あゆ・今博計・佐藤弘和・黒丸亮・来田和人(2019)カラマツ類の苗木の成長動態と次代検定に向けた評価. 北海道林業試験場研究報告, 56: 1-13

石塚航・佐藤弘和・今博計・成田あゆ・花岡創・中田了五・福田陽子・黒沼幸樹・辻山善洋(2021)1986年造成のアカエゾマツ次代検定林における優良個体の選抜. 北海道林業試験場研究報告58: 61-69

石塚航・陳淑芬・後藤晋(2024)育種価の推定に向けた空間自己相関による立地効果の考慮. 森林遺伝育種, 13: 84-90

経済産業省(2021)2050年カーボンニュートラルに伴うグリーン成長戦略. <https://www.meti.go.jp/press/2021/06/20210618005/20210618005-3.pdf>(2024.10/21確認)

来田和人・今博計・石塚航・黒丸亮(2017)北海道内4か所に造成したクリーンラッチ植栽試験地における5年生までの成長. 北方森林研究, 65: 47-50

Liepe KJ, van der Maaten E, van der Maaten-Theunissen M, Kormann JM, Wolf H, and Liesebach M (2024) Ecotypic variation in multiple traits of European beech: selection of suitable provenances based on performance and stability. *European Journal of Forest Research*, 143: 831-845

Muñoz F, Sanchez L (2019) breedR: Statistical methods for forest genetic resources analysts. R package version 0.12-4

Olivoto T, Lúcio ADC, da Silva JA, Marchioro VS, de Souza VQ, and Jost E (2019) Mean performance and stability in multi-environment trials I: combining features of AMMI and BLUP techniques. *Agronomy Journal*, 111: 2949-2960

Olivoto T and Lúcio ADC (2020) metan: An R package for multi-environment trial analysis. *Methods in Ecology and Evolution*, 11: 783-789

R Core Team (2024) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing

佐藤弘和・石塚航(2020)土壌物理性から検定林の立地を俯瞰する. 北海道の林木育種, 63 (2): 25-30

高橋 誠・平岡裕一郎・武津英太郎・三浦真弘・田村 明(2016)

品種開発への前方選抜の導入. 森林遺伝育種, 5: 127-133

鶴飼保雄(2003)植物育種学 交雑から遺伝子組み換えまで. 東京大学出版会, 東京

White TL, Adams WT, and Neale DB (2007) *Forest Genetics*. CAB International, London, UK.

Summary

Early selection for the promotion of tree breeding requires assurance of testing accuracy at young ages, which can be achieved by evaluating genetic gain using multiple progeny tests. We attempted to determine whether the stability index, proposed to select superior clones and/or individuals with higher growth performance and higher stability in the progeny tests under such multiple environments, could be applied along with the evaluation of performance at young ages. Three serial progeny tests of *Larix* species established in Hokkaido at 2018 were used in this study, and genetically-based performance of growth traits, tree height and diameter at breast height, was evaluated for *L. gmelinii* × *L. kaempferi* hybrid F₁ family (totally 16 families) and *L. kaempferi* family (12 families). Based on growth performance at young ages for the three sites, we found one and four clones (plus trees) were genetically superior among *L. gmelinii* and *L. kaempferi*, respectively. However, considering the estimated stability index simultaneously, one clone from each of the two species should not be selected from the standpoint of stability. Consequently, applying stability index was considered to be as one of effective approaches to accelerate steady selection in tree breeding.

Key words

selection, *Larix* species, stability index, breeding value

44年生トドマツ林分における水食い程度と心材含水率の実態解明および 心材含水率に対する遺伝・立地・外傷要因の影響

米澤美咲*・大野泰之*・滝谷美香*・渡辺一郎*・内山和子*
津田高明*・角田悠生*・蝦名益仁*・松本和茂**・石塚 航***

Factors affecting wetwood and/or moisture content of heartwood of 44-year-old Sakhalin fir (*Abies sachalinensis*) stand, especially from the genetic, microtopographic, and injury-related perspectives

Misaki YONEZAWA*, Yasuyuki OHNO*, Mika TAKIYA*, Ichiro WATANABE*, Kazuko UCHIYAMA*,
Takaaki TSUDA*, Yuuki TSUNODA*, Masuto EBINA*, Kazushige MATSUMOTO**, Wataru ISHIZUKA***

要旨

トドマツの心材含水率が高くなる“水食い”は、建築材利用を推進する上でしばしば問題となるが、発生状況の把握や評価方法の確立は十分とは言えず、水食い形成に関わる要因についてもいまだ定説がない。そこで、豊頃町にある火山灰土壌に成林する44年生のトドマツ次代検定林において、水食い程度あるいは心材含水率の実態を調査し、その発生に関わる要因を、遺伝・立地環境・個体の外傷に着目し検討した。間伐木52個体について心材含水率と水食い材割合を測定したところ、それぞれ平均89.36% (39.51–193.43%)、12.42% (0.00–64.35%)であった。心材含水率の値をもって一律に水食い材と正常心材を区別することはできなかったが、心材含水率と水食い材割合は有意な正の相関を示し、特に心材含水率が124%を超えると、水食い材割合の増加が急激となった。間伐個体52本の胸高直径 (d) とFFTアナライザー測定による横打撃共振周波数 (f) から心材含水率を推定するための換算式 (推定精度 $r^2 = 0.58$) および適用可能な d の範囲を決定した ($22.5 \text{ cm} \leq d \leq 39.2 \text{ cm}$)。調査プロット内全立木 ($N = 229$) のうち、この範囲に含まれた147個体について心材含水率を推定した。この推定心材含水率にみられる遺伝的影響の大きさを知るため、空間的な偏りも加味した育種価を推定したところ、明瞭な空間構造は検出されず、一定程度遺伝の影響が存在していることが明らかとなった。次に、推定心材含水率を応答変数、立地要因として立木周囲の土壌条件 (含水率・硬度・カリウム含有量) と地形条件 (斜面相対位置・曲率・地形湿潤指数 (TWI; Topographic Wetness Index)), 外傷要因として落枝痕数・傷面積を説明変数とした一般化線形モデルによりモデル選択を行った。その結果、ベストモデルは候補要因のうち全カテゴリー (土壌・地形・外傷要因) より構成され、選択された変数は土壌含水率・TWI・傷面積だった。ベストモデルにおいて推定された係数から、土壌含水率の高い地点や湿潤度の高い地形では水食いリスクが高い傾向にあり、大きな外傷は水食いリスクを高めることがわかった。以上より、水食いには遺伝的影響とともに複合的な因子が関わっていることが示唆された。

キーワード: 水食い材, 心材含水率, 土壌, 空間解析, 遺伝解析

* (地独) 北海道立総合研究機構林業試験場 Forestry Research Institute, Hokkaido Research Organization, Bibai, Hokkaido 079–0198

** (地独) 北海道立総合研究機構林産試験場 Forest Products Institute, Hokkaido Research Organization, Asahikawa, Hokkaido 071–0198

*** (地独) 北海道立総合研究機構 Hokkaido Research Organization, Sapporo, Hokkaido 060–0819

[北海道林業試験場研究報告 第62号 令和7年3月, Bulletin of the Hokkaido Forestry Research Institute, No. 62, March, 2025]

はじめに

樹木の中には、心材に水分が集積する現象（wetwood）が生じる樹種や属があり（Lagerberg 1935；Coutts and Rishbeth 1977；Worrall and Parmeter 1982）、針葉樹ではモミ属（*Abies*）やツガ属（*Tsuga*）、スギ（*Cryptomeria japonica*）など、広葉樹ではハコヤナギ属（*Populus*）やニレ属（*Ulmus*）、トネリコ属（*Fraxinus*）、コナラ属（*Quercus*）などで報告されている（Ward and Pong 1980；Hartley et al 1961；中田 2014, 2018；矢沢ら 1963；Yazawa et al 1965；石井・深沢 1987；蕪木 1973 など）。wetwoodが生じる樹種のうちトドマツ（*Abies sachalinensis*）は、北海道の人工林面積の52%を占める主要造林樹種であり（北海道水産林務部 2024a）、製材需要も近年増加している。トドマツにおけるwetwoodは「水食い材」として知られており、水食い材によって製材品のロットでの含水率が不均一になることから、構造部材である柱や梁のような比較的断面の大きな製材品では、人工乾燥の所要時間の長期化や、乾燥不足などの発生リスクが高まることが課題となっている。このため、トドマツの乾燥製材としては、より乾燥が容易な羽柄材や集成材ラミナなどの比較的断面の小さな製品が主な生産品目となっている（中畠 2019）。ウッドショックやウクライナ侵攻などと関係したトドマツ建築材需要の急増（松本 2022, 2024）が見られた2022年においても依然として、トドマツの製材品に占める構造材の用途割合は約7%と低く（北海道水産林務部 2024b）、需要に対応しきれていない。この一因として、前述の水食いも影響していると考えられる。乾燥後の水食い材と非水食い材との間に強度の違いは認められず、水食い材であっても乾燥すれば同様の使用が可能であることから（吉本・信田 2001）、心材含水率のばらつきを把握することができれば、断面の大きな製材への利用拡大に大きく貢献できると考えられる。また、トドマツの水食いは冬季に樹幹が縦方向に割れる「凍裂」という現象の原因ともされている（石田 1963）。トドマツの凍裂は北海道全域で発生し、材の価値を著しく低下させることからしばしば育林上の問題となっている（松崎 2006；今川・真田 1996；井城・田村 2010）。

これまで水食い材の評価には、心材含水率を基準に水食い材と正常心材を規定する取り組みと、肉眼で水食いを区別する取り組みが行われてきた。前者では、正常な心材の含水率が30～50%であることより50%以上を水食い材とする研究（蕪木 1973）や、心材小片含水率の頻度分布から正常心材と水食い材を区別し、両ピーク中間の約120%を閾値とする研究（石井・深沢 1987）が挙げられる。客観的な判断基準ではあるが、正常心材と水食い材ピークの分離ができないケースもあり（石井・深沢 1987；飯塚ら 2000）、再現性の検証が不十分であることや、人工乾燥を伴うため評価環境を選び、多数のサンプルに対して適用しづらい点が課題である。後者で

は、木口面における材色を基準に肉眼で水食い材部を識別することを共通として、伐倒面における水食い材の有無を多数の林分にわたり調査した研究（松崎 2006）や心材に占める水食い材部の割合として水食い程度を評価した研究（飯塚ら 2000；井城ら 2010）が挙げられる。比較的簡便な方法であり、製材現場などにおける応用が見込まれるものの、水食い材部の判断ができるタイミングが冬季・伐倒直後などに限られることや、前提となる心材含水率との関連が十分でない点が課題である。いずれの方法も、評価の妥当性について検証が必要である。

トドマツの水食いおよび心材含水率には、遺伝的影響があることが報告されている（飯塚ら 2000；真田ら 1987, 1988；井城・田村 2010；井城ら 2010）。それゆえ、遺伝的な改良によって水食いのリスクを低減できる可能性があり、林木育種分野において『心材含水率を小さくすること』がトドマツの育種目標のひとつとして設定された。実際に、この取り組みによって優良な系統の選抜が実施されている。たとえば、石塚ら（2015）は、根釧地域における優良な系統を選抜し、選抜木から生産される苗木を用いて造成した林分では、従来の苗木を用いた林分よりも心材含水率の指標について1.9%の低減が期待されると報告している。また、育種材料を用いて心材含水率を評価するにあたり、FFTアナライザーによる横打撃共振周波数を用いた非破壊的な測定方法も開発が進められている（釜口ら 2000, 2001；井城・田村 2010）。しかし、汎用性がまだ十分に検証されていないことや、推定精度の向上が望まれる点が課題である。

トドマツの水食いに関係する立地環境としては、広域スケールよりも土壌条件や微地形といった局所スケールの要因がより影響を与えているとされる（石井・深沢 1987；片寄 1984；松崎 2006）。たとえば、道南を除く全道に渡る水食い発生調査を基にした研究では、林分ごとの水食い材出現率には、地域性や気象、標高、斜面方位といった広域スケールの要因との関係は認められず、地下水位の高い林分でより水食い材出現率が高かった（松崎 2006, 2007）。地下水位や透水性などの土壌条件が心材含水率に影響している可能性は、ほかの研究でも指摘されている（真田ら 1987；1988）。また、トドマツとスギでは、心材に含まれるカリウムの量と心材含水率に正の相関関係があることが知られている（中田 2018；石井・深沢 1987；石井ら 1984；富田ら 2004；古川 1964；西澤ら 2003）。そのうちスギ心材の高含水率化（いわゆる黒心や黒化現象と呼ばれる）については、炭酸カリウム集積がその要因であると報告されている（阿部ら 1994）。黒心は従来、土壌含水率が高い立地（谷筋や斜面下部）で出現しやすいと言われてきたが、土壌中カリウム含有量が高い立地では斜面上部であっても出現しやすいことが報告された（西澤ら 2003）。しかし、トドマツにおけるこれら立地要因の影響は未解明である。土壌要因以外には、折れた枝や折損部から心材内部へ

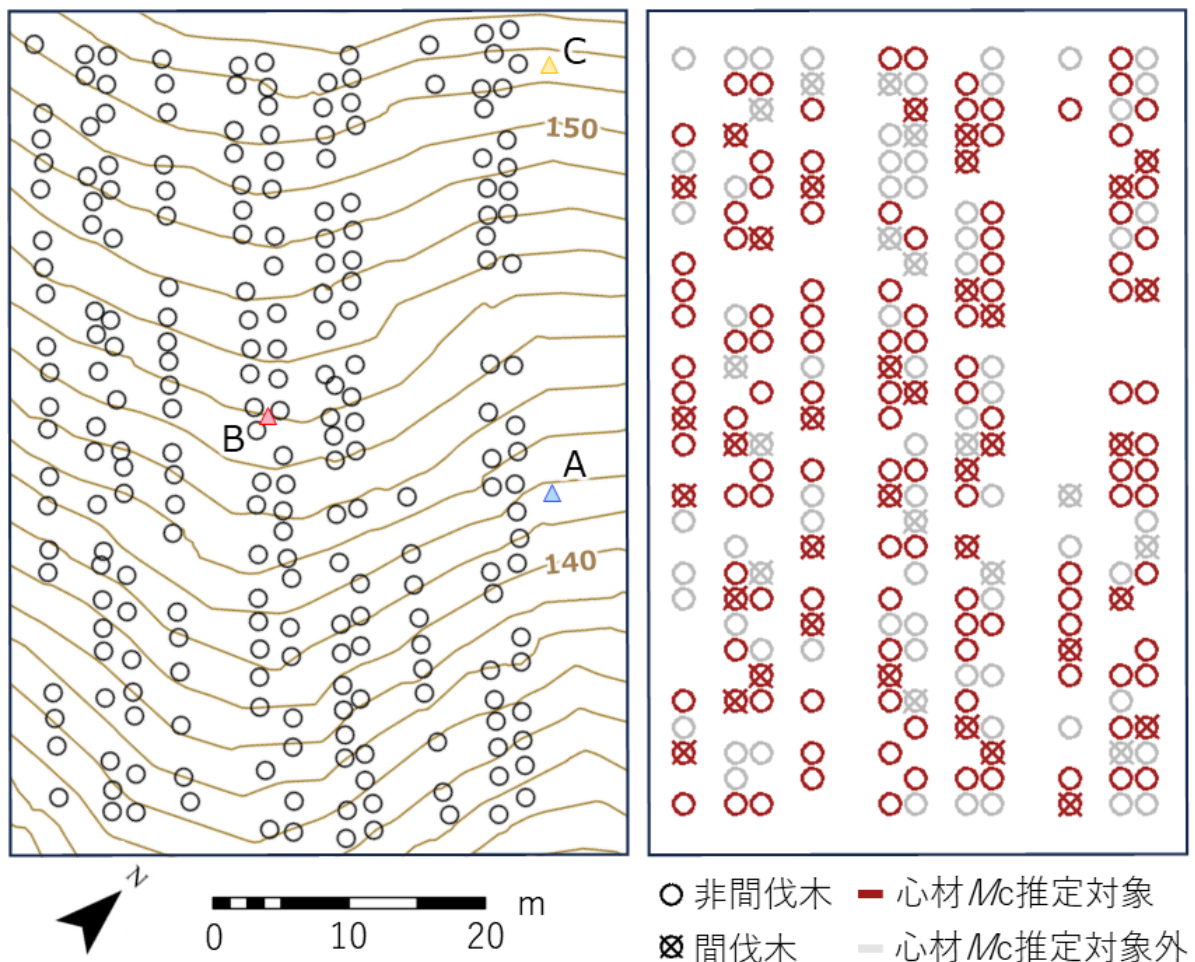
異常水分が浸透する「枝水食い」が生じるとの説があり（Lagerberg 1935；北村 1941；石田 1963），節・樹脂条・入り皮などの欠点とともに現れることも指摘されている（吉本・信田 2001）。このように，水食い材の発生には，土壌条件や地形条件が，あるいは立木の傷が影響している可能性がある。

以上のことから，トドマツの建築用材としての利用拡大が期待されている現在，将来的な水食い材の低減に向けて，一林分内での水食い出現実態の把握や，水食い材発生リスクを高める要因を検討することが重要になる。そこで本研究では，各立木の遺伝情報が判明しているトドマツ次代検定林のひとつにおいて，間伐木における水食い材の発生程度と心材含水率との関係を明らかにするとともに，FFTアナライザーを用いて心材含水率を非破壊推定し，推定心材含水率に対する遺伝要因と立地要因，外傷要因の影響を評価することを目的とした。

材料と方法

1. 検定林および調査プロット概要

調査地は，豊頃町にある道有林十勝管理区203林班80小班（北緯42.731度，東経143.491度）に位置するトドマツ準次代検定林A37内の一區画である（図－1左）。この検定林は，1980年に造成され，2023年には第二世代精英樹候補木選抜が完了している（石塚ら 2024a）。なお，“準”次代検定林とされるのは，両親が精英樹由来ではないためである。植栽木は，第一世代精英樹を母親系統とし選抜された原木から自然交配によって得られた検定苗，ならびに本試験地を有する地域などにおいて植栽当時用いられていた事業用苗から構成され，斜面上下方向に苗間1.8 mで植栽されている。配植は家系及び事業用苗ごとに10本×3列の30本をひとまとまりとしたプロット植栽である。植栽時は本数密度3,000本/haで，2023年



図－1 調査地概要

左：高精度測量した立木位置（計229本）と立地要因調査地点。図中の数字は0.5 mメッシュで測定した航空測量データから取得した標高を示す。右：間伐および解析対象の情報を含む立木位置（計229本）。地点A・Bにおいて土壌飽和透水係数と土壌硬度を測定し（付録図－1），地点Cにおいて土壌含水率の時系列変化を測定した（付録図－2）。 Mc ：乾重基準含水率。カラー版はホームページ参照。

までに2回の列状間伐が行われ、1列あるいは2列が伐採された。これまでの検定林A37全体の概況については石塚ら(2024a)による報告が詳しい。今回の調査地は、主尾根斜面横に派生する微尾根地形上の標高約135~153 mにおいて21家系プロットからなる長方形サイトで、調査開始時点で229本の生立木から構成されていた(図-1)。土壌タイプは、十勝地方のはば全域に分布する火山性土壌であるアロフェン質黒ボク土亜群の、淡色アロフェン質黒ボク土であり、表層の有機物含量は低く土色が淡い特徴がある(農研機構日本土壌インベントリー 2024; 橋本 2011)。現地での観察では、15 cmほどの深さに新規火山灰とみられる白い層がみられ、40 cmほどの深さから黄土色になる層もみられた(図-1; 地点B)。下層植生は少なく、一部斜面上側にササ属(*Sasa*)が生育する。また、本検定林では、事前調査によって残存させる樹木を決めたうえで、これまでの間伐列に対して斜めに交差する列での定量間伐(目標間伐率25%)が行われ、本調査プロットでは、2023年7月11日に52本が間伐された。

2. 現地調査

本試験地での調査は、立木が44年生となる2023年に実施し、5月11日から間伐が行われた7月11日までの間に行った。間伐前の調査では、全立木229本を対象に、GNSS受信機(R2, Trimble社)によって測位した基点より、レーザー距離計(TruPulse 360, LTI社)を用い、個体位置の緯度経度を取得した(図-1)。次に、心材含水率を非破壊推定するために、胸高直径(d : 単位cm)・横打撃共振周波数(f : 単位Hz)を6月に測定した。 d は直径巻き尺を用いて0.1 cm単位で測定した。 f 値は加速度分析器(FFTアナライザー SA-A1, リオン社)を用いて胸高(地表高約1.3 m)で測定した。各個体について、斜面方向に直交する2方向において、加速度計と打撃部が約120度となるように重量246 g、加振面φ2.3 cmのハンマーで振動を与えた。1か所につき2回の打撃を行い、波形データの平均値から f を計算した。測定者の技術・経験が計測データに影響を及ぼすため(基盤整備センター 2006)、同一の調査者が一貫して測定を行った。また、心材含水率に影響する候補要因のうち外傷要因として、落枝痕数と傷面積を5月に測定した。落枝痕数は、胸高位置を中心に高さ方向で5 cm幅の樹体周囲にあるものをカウントした。傷面積については、内樹皮まで到達するような傷のみを測定対象とし、地表高2 mまでの範囲にある傷の縦と横の長さを測定後、長方形に近似しその面積を求めた。さらに、心材含水率に影響する候補要因のうち土壌条件として、土壌含水率・土壌硬度・土壌カリウム含有量を全立木周囲で測定した。土壌調査の測定方法の詳細は「3. 分析方法(3) 解析対象木周囲の土壌分析」で述べる。

3. 分析方法

(1) 心材含水率・水食い材割合の測定

全立木229本のうち間伐木52本について、心材含水率および水食い材の割合を調査した(図-1)。水食い頻度は地表高0~4 mで最大となることから(蕪木 1973)、調査木は水食いの影響が最も大きいと考えられる1番玉(4 m材)を対象とした。

各調査木を対象に、地表高1.3 m・2.0 m・3.9 mから含水率測定用の4 cm厚円板を採取した。また、地表高1.3 mでは、水食い材割合測定用の1 cm厚円板も4 cm厚円板とずらして採取した。辺材や水食い材は凍結状態下では暗い鉛色を示し、通常的心材と肉眼で容易に識別できるため(石田 1963; 井城ら 2010)、水食い材割合測定用の円板は、チャックつきビニール袋で密閉した状態で測定まで冷凍保管した。4 cm厚円板は鋸断後速やかに色相の違いから心材と辺材を区別し、それぞれ6~12片の約4 cm角小片にナタで分割し、以下の式(1)に従い乾重基準含水率(Mc ; 単位%)を計算した。

$$Mc = \frac{W_g - W_0}{W_0} \times 100 \dots \dots \dots (1)$$

ここで W_g (g)は生材質量、 W_0 (g)は乾燥質量である。小片ごとの Mc を計算したほか、個体平均を算出する際には各円板の心辺材ごとに、すべての小片の合計値を用いて Mc を算出した。サイズが小さく、辺材部が極端に少ない円板に関しては、分割せず円板の含水率を心材の Mc として扱った。次に、冷凍した1 cm厚円板について心材部と水食い材部を肉眼で識別後マーキングし、スキャナーで断面を読み取り、Image J (Rasband 1997-2012)を用いて心材部に占める水食い材割合(%)を算出した。

(2) 心材含水率の非破壊推定

横打撃共振法では、FFTアナライザー測定による f と打撃部直径 d から得られる $1/df$ より心材含水率を推定する(釜口ら 2000, 2001; 井城・田村 2010)。横打撃共振法による心材含水率の推定では、推定精度に個体サイズおよび測定に用いたハンマーの質量が影響する(陶山ら 2012)。そこで、心材含水率の推定に用いる d の範囲を適正に決めるため、地表高1.3 mにおける、間伐木の円板で実測した心材含水率と各個体2か所で求めた $1/df$ の平均値との関係を d の範囲を変えながらそれぞれ回帰し、決定係数(r^2)を求めた。両者の関係の変化については結果で後述するが、先行研究(井城ら 2010)よりも r^2 が高くなる d の範囲は約23 cm以上であり、下記の換算式(2)を得た。最終的には、明らかに正しく推定が行えない d 最大個体を考慮して $22.5 \text{ cm} \leq d \leq 39.2 \text{ cm}$ の範囲にある個体($N = 147$)を対象に心材含水率(心材 Mc)を推定し、これを胸高位置における推定心材含水率とした(以降、単に推定心材含水率として表す)。

$$\text{心材 } Mc = 3.0137 \times \frac{1}{df} - 53.986 \cdots \cdots \cdots (2)$$

(3) 解析対象木周囲の土壌分析

事前検討の際、本調査地内でごく緩い尾根・沢地形であり比較的地形の異なる地点A・Bの両地点において、深度0～30 cmの飽和透水係数 (K_s ; 単位 cm sec^{-1}) と土壌硬度に有意な負の相関が認められ (付録図-1)、透水性が低い土壌ほど土壌硬度が高い傾向があるものと考えた。このため、本調査では測定が容易な土壌硬度を土壌の透水性の代替とし、深度0～30 cmにおける最大土壌硬度を透水性の低さの指標として用いた。

土壌含水率は、TDR水分計 (CS-650, Campbell) および土壌水分モニターレコーダ (SMLG-650-01, 株式会社 シーエス 特機) を用いて、誘電率から土壌の体積含水率 ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$) を推定した。5月に各トドマツ個体斜面下側の1か所、深さ30 cmで測定を行った。なお、深さ30 cmでは、時系列による土壌含水率の変化は少ないことが事前の検討により分かっている (付録図-2)。土壌硬度は、トドマツ個体斜面下側の1か所において6月に測定した。デジタル貫入式土壌硬度計 (DIK-5531, 大起理化工業) を用いて、土壌の深度別硬度プロファイルを1 cmごとに取得した。柄であるスピンドルは長さ60 cm、貫入させるための先端のコーンは頂角30度、底面積 2 cm^2 のものを使用し、深さ30 cmまでの土壌硬度として貫入抵抗値 (kPa) を1 cmごとに測定し、最大値を記録した。なお、本試験で用いたデジタル硬度計を含む貫入式土壌硬度計の使用評価では、人為的誤差の影響で測定限界付近のデータにばらつきが生じやすく、作業員個々の能力が測定結果に影響を与えるため (江波戸 2021)、深度0～30 cmの土壌硬度測定のために60 cmのスピンドルを用い、同じ調査者が一貫して測定を行った。土壌カリウム含有量測定のため、5月に各立木周囲3か所から、検土杖 (DIK-1640, 大起理化工業) を用いて深さ25～35 cmの土壌を採取し、イオンメーターによる測定まで封筒で風乾保管した。2024年1月に中山ら (2018) の手法に則り、小型カリウムイオンメーター (LaquaTwin B-731, HORIBA) による土壌カリウム含有量の簡易測定を行った。これは、フレイム式原子吸光光度計 (AA280FS, VARIAN) を用いた従来法による土壌の交換性K ($10^{-2} \text{gK}_2\text{O kg}^{-1}$) を小型カリウムイオンメーターで測定した K^+ 濃度 (mg L^{-1}) で回帰した手法であり、以下の(3)式で表される。

$$Y = \frac{X_1}{X_2} \times a + b \cdots \cdots \cdots (3)$$

ここでY: 従来法での交換性K ($10^{-2} \text{gK}_2\text{O kg}^{-1}$)、 X_1 : 簡易法での供試液測定値 (mg L^{-1})、 X_2 : 簡易法でのブランク値 (mg L^{-1})、a: 傾き、b: 切片である。Y ≥ 40のとき a = 57.1、b = -54.5、相関係数 r は0.990であり、Y < 40のとき a = 49.2、b = -43.0、相関係数 r は0.944である。今回測定した土壌はい

ずれもY < 40であったので、後者の傾きと切片を用いて計算した。測定では、風乾した2 mm以下の粒径の土壌10 gに、pH7.0に調整した 1.0 mol L^{-1} の酢酸アンモニウム溶液を20 mL加え、10分間振とう後、15分ほど静置した。上澄み液をイオンメーターセンサー部に滴下し、同量の脱塩水で2倍希釈し十分混合した状態で X_1 を測定した。供試液の測定ごとに 1.0 mol L^{-1} の酢酸アンモニウム溶液と等量の脱塩水の混合液を滴下し、測定直前のブランク値 (X_2) を測定した。得られた値を式(3)に当てはめ、各土壌サンプルの交換性Kを推定した。全立木周囲で測定した各土壌項目は、局所点を均し平滑化することを目的に、GISソフトを用いて自然近傍 (Natural Neighbor) 法による内挿補間を行い、1 mメッシュのラスターデータを取得し、個体周囲4 m以内の平均値として各個体にデータを与えた (図-2)。本解析には、空間解析ソフト ArcGIS Pro 3.1.2 (ESRI社, USA) のSpatial Analystを使用した。

(4) 解析対象木周囲の地形解析

心材含水率に影響する候補要因のうち地形条件として、斜面相対位置・曲率・地形湿潤指数 (TWI; Topographic Wetness Index) を取得した。地形条件は国土交通省国土地理院が管理する航空レーザー測量 (LiDAR; Light Detection and Ranging) データを利用した。LiDARはALS70 (ライカ社) を用い、点群密度約3点/ m^2 で取得された点群データである。この点群データより0.5 mメッシュの数値標高モデル (DEM; Digital Elevation Model) を作成した。作成したDEMより、調査プロット内229本の立木のうち、一番標高が高い個体が1、低い個体が0となるよう、個体ごとの調査区内での斜面相対位置を計算した。地形の凹凸を表す指標である曲率 (C) は、ArcGIS Proを用いて標準曲率として式(4)～(6)より算出した。

$$C = -2 (D + E) \times 100 \cdots \cdots \cdots (4)$$

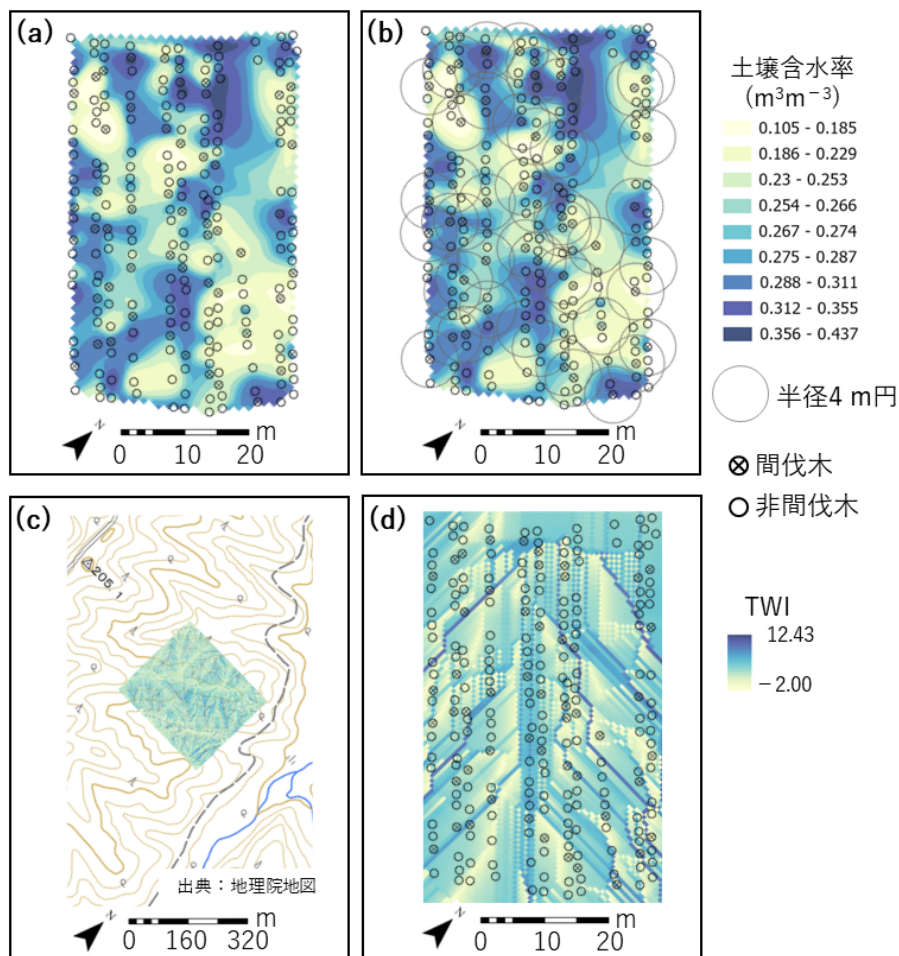
$$D = \frac{H_x - H}{d^2} \cdots \cdots \cdots (5)$$

$$E = \frac{H_y - H}{d^2} \cdots \cdots \cdots (6)$$

ここで、 H_x : 計算対象セルに水平方向で隣接するセルの標高の平均値 (m)、 H_y : 計算対象セルに斜面方向で隣接するセルの標高の平均値 (m)、H: 対象セルの標高 (m)、d: セルの一辺の距離 (m) である。斜面位置によって生じる土壌水分傾度の指標であるTWIも同様にArcGIS Proを用いて式(7)より算出した。

$$\text{TWI} = \ln \left(\frac{A_s}{\tan \beta} \right) \cdots \cdots \cdots (7)$$

ここで、 A_s : 単位幅当たりの上流域面積 ($\text{m}^2 \text{m}^{-1}$)、 β : 傾斜角度である。曲率・TWIは土壌要因と同様にして個体周囲4 m以内の平均値として各個体にデータを与えた (図-2)。



図ー2 立地要因取得の例

TWI ; Topographic Wetness Index (地形湿潤指数)

上：土壌要因のGIS演算（例：土壌含水率）。(a) 全立木地点で測定した土壌含水率を内挿補間し得られたラスターデータ。(b) 間伐対象木を例に、土壌含水率を個体周囲4 m以内平均として取得したイメージ図。

下：LiDARデータによる立地要因の取得（例：TWI）。(c) TWI作成の範囲。(d) 調査プロットにおけるTWI。なお、データ解析においては、個体周囲4 m以内の平均値を用いた。カラー版はホームページ参照。

4. データ解析

統計解析は全て、データ解析環境R 4.1.2 (R Core Team 2021) を用いた。

まず、実測心材含水率と水食い材割合の関係を評価するために、52本の間伐木で測定した水食い材割合を応答変数、心材含水率を説明変数に、単変量ロジスティック回帰分析を行った。次に、モデルの妥当性検証のために、McFaddenの擬似決定係数を求めた。また、回帰線の特徴を把握する目的で、応答変数に対して説明変数で2回微分をすることで得た、二次導関数が最大になる点および0となる変曲点における応答変数と説明変数の値を算出した。計算にはstatsパッケージを用いた。

心材と辺材で含水率に差があることを確認するために、全ての心材・辺材小片の含水率の平均値を求め、*t*検定を行った。また、樹体内の材含水率に高さによる違いがあるのか調べる

ために、心材・辺材ごとに地表高別に採取した小片の含水率に対して、採取高 (1.3 m・2.0 m・3.9 m) を要因としてTukeyの多重比較検定を行った。

心材含水率を推定した $22.5 \text{ cm} \leq d \leq 39.2 \text{ cm}$ の個体を対象に心材含水率に影響する要因について解析を行った。個体の推定心材含水率に対する遺伝的影響の大きさを調べるため、個々の植栽木が親から受け継いだ遺伝的能力を示す指標である育種価を推定した。育種価は期待値として統計モデルより推定する。その推定においては、個々の植栽木に親の系統情報を付与し、血縁関係によって構築されたまとまりごとに表現型（本研究では推定心材含水率）のばらつきを抽出することで、子がどれだけ親の遺伝的能力を受け継いで形質値を獲得したかを推定することができ、親ごとの遺伝的影響を評価することができる（武津 2021）。さらに、この推定の際に、空間的異質性が存在することを前提とした解析モデルを構築す

表－1 推定心材含水率に関わる解析に用いた各測定項目の要約統計量

測定項目	単位	間伐木 (N = 52)				全立木 (N = 229)				解析対象木 (N = 147)			
		平均	SD	最小値	最大値	平均	SD	最小値	最大値	平均	SD	最小値	最大値
材関連形質													
実測心材 M_c	(%)	89.36	34.52	39.51	193.43								
水食い材割合	(%)	12.42	14.50	0.00	64.35								
胸高直径	(cm)	24.92	4.60	14.00	35.80	24.37	5.50	9.40	41.90	27.44	3.44	22.50	39.20
推定心材 M_c	(%)									84.47	21.30	53.71	167.24
育種価 (推定心材 M_c)	(%)									-0.27	6.53	-12.89	22.31
土壌要因													
最大土壌硬度	(kPa)	1190	183	777	1625	1163	185	733	1625	1157	186	733	1535
土壌含水率	($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$)	0.26	0.03	0.19	0.32	0.26	0.03	0.14	0.37	0.26	0.03	0.14	0.33
土壌K含有量	($10^{-2} \text{gK}_2\text{O kg}^{-1}$)	6.26	2.05	3.15	11.53	5.94	2.00	2.49	12.95	5.92	1.89	2.49	12.95
地形要因													
TWI		2.85	0.42	2.17	3.77	2.94	0.42	1.99	4.02	2.94	0.44	1.99	4.02
曲率		1.31	1.87	-2.61	6.20	1.03	2.06	-3.63	6.77	1.01	2.11	-3.63	6.77
斜面相対位置		0.54	0.26	0.04	0.96	0.54	0.28	0.00	1.00	0.54	0.27	0.04	0.99
外傷要因													
落枝痕数		2.6	2.2	0	6	2.6	2.3	0	8	2.7	2.4	0	8
傷面積	(cm^2)	153	459	0	2600	206	496	0	3520	182	490	0	3520

SD：標準偏差， M_c ：乾重基準含水率，TWI：Topographic Wetness Index（地形湿潤指数）。各解析データセットの個体位置については図－1を参照。

ることによって、遺伝的影響とともに常にある程度の割合で存在する環境条件の空間的な偏りの影響も考慮することができ。具体的には、解析モデルにおいて構築する線形混合モデルの変量効果に分散共分散行列を指定し、ここに空間自己相関の効果として、一次自己回帰の相関行列を組み込む手順を踏む。これによって、空間自己相関の程度を知り、かつ空間的な偏りを考慮した育種価の推定が可能になる（高橋ら 2016；石塚ら 2024b, 2015）。このような利点があることから、本研究においても空間的な偏りを加味した解析モデルによって育種価の推定を行うこととした。解析は、アニマルモデルおよびAR（Autoregressive；自己回帰）モデルに従う最良線形不偏推定法（BLUP法；best linear unbiased prediction method）に基づき、分散共分散の推定には制限付き最尤推定法（REML法；restricted maximum likelihood）を採用した。なお、空間構造として方形型の行列構造が求められるため（石塚ら 2024b）、配植情報による行列に基づき、一部は高精度測定した立木位置を参考にxy座標を振り、空間構造として与えた（図－1）。推定にはbreedRパッケージを用いた（Muñoz and Sanchez 2019）。モデルの推定結果より、親（母親）と植栽個体（子）それぞれの育種価について整理した。また、同時に算出されるパラメータからは、①親から子へと遺伝的能力がどの程度受け継がれるかを示す指標である狭義の遺伝率（ h^2 ）、②観測された遺伝・空間のばらつきとそれ以外の残差のそれぞれでどの程度説明できるかを示す指標である分散共分散成分、ならびに、③等高線方向（行方向）と斜面上下方向（列方向）それぞれにどの程度空間的な偏りが生じているかを

示す指標である自己相関係数、の3つについても整理した。

また、解析対象木の心材含水率に対する立地および外傷要因の影響解析のために、応答変数を推定心材含水率、説明変数を土壌要因（土壌含水率・土壌硬度・土壌カリウム含有量）、地形要因（相対的斜面位置・曲率・TWI）、外傷要因（落枝痕数・傷面積）とした一般化線形モデル（GLM；generalized linear model）を構築し、モデル選択による変数選択の手続きを実施した。構築したモデルの確率分布は正規分布とし、リンク関数にはlogを用いた。変数選択は全ての変数を含めたフルモデルからの変数減数法により、赤池の情報量基準（AIC；Akaike's Information Criterion）を最も低くするモデルを採択した後、選ばれた変数に多重共線性がないことを確認し、ベストモデルとして決定した。また、妥当性確認のため、AICが次に低いモデルについても次点モデルとして結果を確認し、 ΔAIC を求めた。これらにはlmerTestパッケージを用いた。

結果

1. 測定項目の概要

心材含水率および影響因子として測定した項目の要約統計量を表－1に示す。間伐木の胸高位置の円板から得た実測心材含水率、目視による心材に占める水食い材割合の平均はそれぞれ89.36%（39.51－193.43%）、12.42%（0.00－64.35%）であった。

推定心材含水率の平均は84.47%であり、最小値53.71%から最大値167.24%と大きな幅があった。

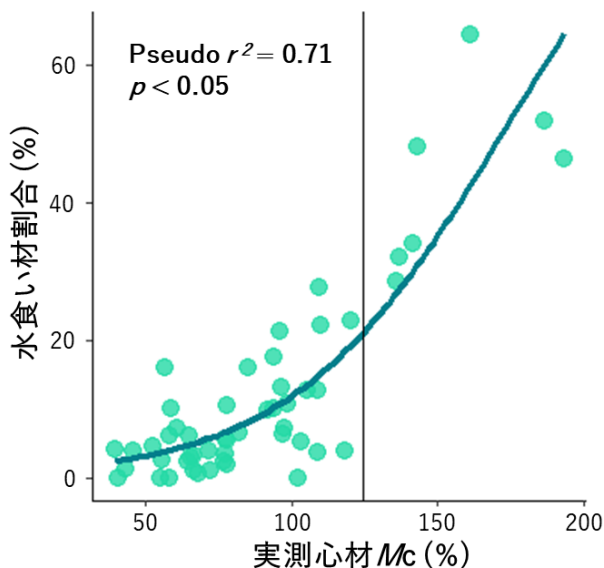


図-3 間伐木における実測心材含水率と水食い材割合の関係
Mc: 乾重基準含水率。図中の数字はMcFaddenの擬似決定係数 (Pseudo r^2) と有意確率 (p)。図中の縦線は、回帰式の接線の傾きの増加率が最大になる実測心材Mcの値を示す。カラー版はホームページ参照。

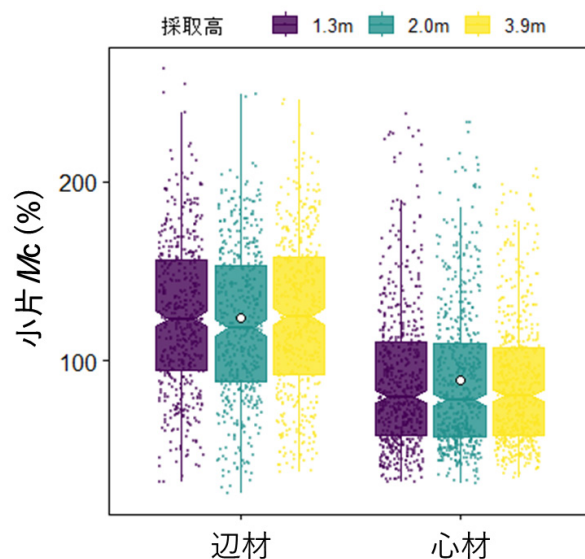


図-4 間伐木における3採取高別の辺材・心材小片含水率
Mc: 乾重基準含水率。箱の上端は3四分位点を、下端は1四分位点を示し、くびれ部分は中央値を示す。図中白丸は、全採取高込みの辺材・心材ごとの平均値を示す。カラー版はホームページ参照。

2. 心材含水率・水食い材割合

実測した心材含水率と水食い材割合には有意な正の相関があり、水食い材割合は心材含水率の増加に伴い、単調増加する傾向が認められた。また、回帰式の二階微分で得られた導関数の最大値を取る心材含水率の値は約124%であり、そのときの水食い材割合は約21%であった (図-3)。また、二階微分の値が0となる回帰線の変曲点における心材含水率、水食い材割合の値はそれぞれ約172%、50%であった。

地表高1.3 m、2.0 m、3.9 mにあたる3か所から採取した辺材小片と心材小片の含水率は、林分平均としてそれぞれ123.6 ± 42.9%、88.7 ± 39.5%であり、両者には有意な差があった (図-4; $p < 0.001$)。一方、両材部ともに各採取高間の含水率には有意差はみられなかった (図-4)。このため、このあとの解析では立木時の測定に適した高さである地表高1.3 m (胸高位置) における心材含水率の評価を行った。

間伐木の胸高位置において実測心材含水率と $1/df$ の関係を検討したところ、 d が小さな個体を除いていくと両者の相関係数がおおむね増加し、 d が約23 cm以上のデータセットにおいて先行研究 (井城ら 2010; $r^2 = 0.50$) 以上の精度が得られた (図-5; $r^2 = 0.58$, 付録図-3)。解析に供する個体の制限を最小限にすることを考えて、その際得られた換算式 (2) を用いて、対象となる $d \geq 22.5$ の個体 ($N = 148$) に対して心材含水率を推定したところ、 d 最大値を示す1個体において心材含水率が29.83%と、次に低い個体の53.71%よりも極端に小さな心材含水率を示し (表-1)、正しい推定が行えなかった。よって、本林分においては、 $1/df$ から適正に心材含水率を推定できる個体サイズは $22.5 \text{ cm} \leq d \leq 39.2 \text{ cm}$ の範囲であった。

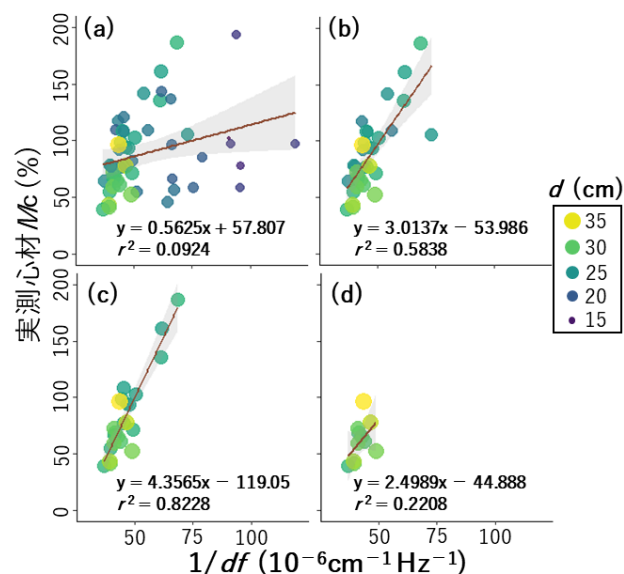


図-5 間伐木における $1/df$ と心材含水率の関係
Mc: 乾重基準含水率。(a) $14.0 \leq d \leq 35.8$ ($N = 52$), (b) $22.8 \leq d \leq 35.8$ ($N = 34$), (c) $26.1 \leq d \leq 35.8$ ($N = 23$), (d) $28.4 \leq d \leq 35.8$ ($N = 11$)。カラー版はホームページ参照。

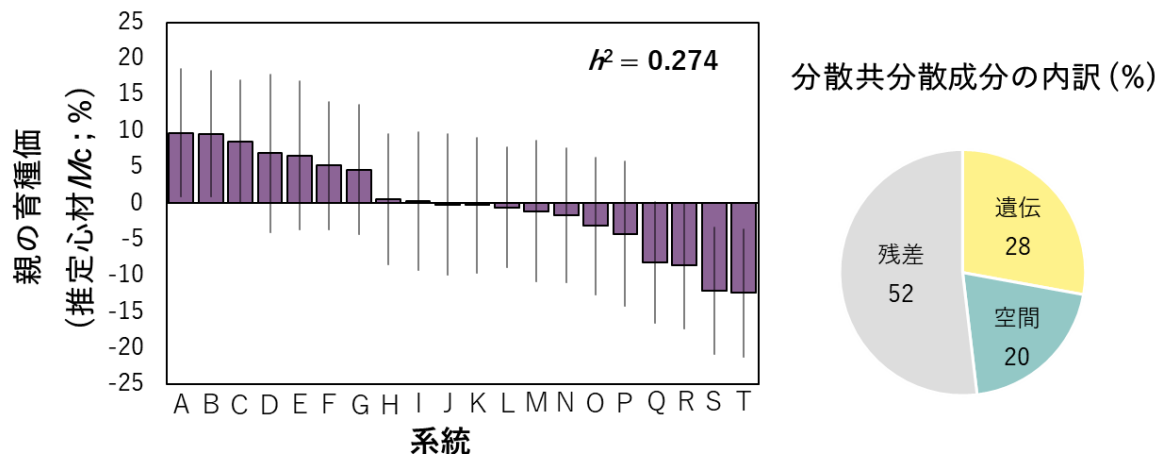
3. 心材含水率に対する遺伝・環境要因の寄与

推定心材含水率の育種価を求め、親ごとの値として整理した (図-6)。植栽木の推定心材含水率は母親の違いによって-10~+10%程度異なり、相対的に心材含水率が低い系統が存在した。遺伝率 (h^2) は0.274であった。遺伝、空間、残差の分散共分散成分はそれぞれ128.34 (28%), 93.32 (20%),

238.85 (52%) であった。観測された推定心材含水率のばらつきの約3割に遺伝的影響がみられ、そのほか、2割が空間的な偏りによって、約5割が残差として局所的な立地環境や個体差による要因などで説明できることがわかった（図－6）。自己相関係数は等高線方向と斜面上下方向でそれぞれ－0.8, 0.2で、等高線方向においてのみ強い負の相関がみられたことがわかった。

4. 心材含水率に対する土壌・地形・外傷要因の影響

一般化線形モデルの変数選択の結果、土壌含水率・TWI・傷面積がベストモデルの変数に選ばれ、次点モデルでは土壌カリウム含有量が追加選択された。また、ベストモデルと次点モデルの両方において傷面積が有意水準1%で効いており、土壌の湿潤度に関する変数である土壌含水率・TWIについては、有意水準5%の項目があったものの、モデル間で効果の確からしさの傾向が異なっていた（表－2；図－7）。なお、次点モデルの土壌カリウム含有量は、有意な変数ではなかった。



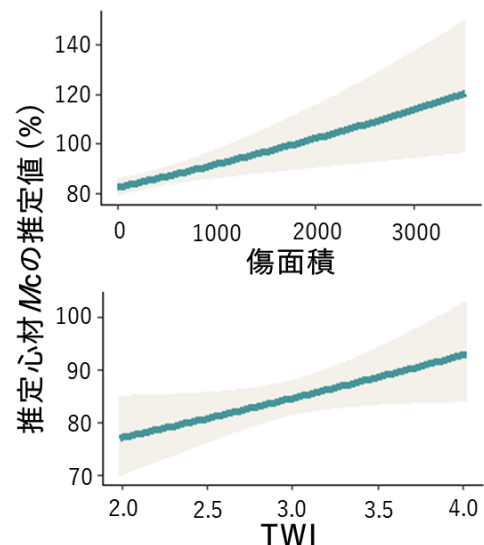
図－6 推定心材含水率に対する親の育種価とその算出に対する設定要因のばらつき

Mc；乾重基準含水率。左：空間効果を考慮して算出した、推定心材Mcに対する親の育種価。エラーバーは標準誤差を表す。図中には、狭義の遺伝率 (h^2) を示した。右：推定心材Mcのばらつきを構成する要因の割合（各種分散成分の割合）。カラー版はホームページ参照。

表－2 推定心材含水率を目的変数とした重回帰モデルの変数選択の結果

説明変数	ベストモデル			次点モデル		
	係数	誤差	p	係数	誤差	p
切片	3.85	0.21	0.000	3.93	0.22	0.000
土壌要因						
最大土壌硬度	-			-		
土壌含水率	1.15	0.60	0.058	1.21	0.60	0.045
土壌K含有量	-			-0.01	0.01	0.299
地形要因						
TWI	0.09	0.05	0.049	0.08	0.05	0.090
曲率	-			-		
斜面相対位置	-			-		
外傷要因						
落枝痕数	-			-		
傷面積	0.0001	0.0000	0.002	0.0001	0.0000	0.003
AIC	1312.85			1313.68		
ΔAIC	0			0.83		

TWI；Topographic Wetness Index（地形湿潤指数）。-；モデル選択時に除外された変数。ΔAIC；ベストモデルのAICより差2以内のAICをもつモデルを次点モデルとしたときの、両者モデルのAICの差。



図－7 ベストモデルにおいて有意であった変数より推定した心材含水率の変動

Mc；乾重基準含水率。表－2において選ばれたベストモデルから有意であった2変数の変動を基に推定心材Mcを推定した。ベストモデルに選択されたほかの説明変数は平均値で固定した。カラー版はホームページ参照。

考察

1. 心材に占める水食い材割合と心材含水率およびその評価

実測心材含水率の平均は89.36%であり、先行研究の77%, 78.7% (飯塚ら 2000; 井城ら 2010) よりも約10ポイント高くなった。また、心材に占める水食い材割合の平均は12.42%であり、先行研究の26%, 10.3% (飯塚ら 2000; 井城ら 2010) の範囲内にあった。心材含水率と水食い材割合には有意な正の相関があり、水食い材割合は心材含水率の増加に伴い緩やかに上昇し、心材含水率約124%以降から増加が急激になり、変曲点の約172%まで増加率が上昇した (図-3)。今回の心材含水率の最大値が約193% (表-1) であることから、ほとんどの範囲において心材含水率の増加に伴う水食い材割合の増加率が上昇し続けた。実測心材含水率と心材に占める水食い材割合の間に見られた有意な正の相関は井城ら (2010), 飯塚ら (2000) においても同様に認められており (それぞれ $r = 0.806$, $p < 0.01$; $r = 0.811$, $p < 0.01$)、心材含水率の多寡を持って水食い程度を評価することは妥当と判断された。また今回、心材小片含水率の頻度分布からは、正常心材と水食い材を分ける顕著な2ピークは検出されなかった (付録図-4)。これまで頻度分布など、心材含水率から水食い材の含水率を規定する試みでは、その値は50%以上や (蕪木 1973), 120%以上 (石井・深沢 1987) とされる例と、今回と同様、正常心材と水食い材を分ける明瞭な2ピークはみられていない例がある (飯塚ら 2000; 石井・深沢 1987)。これらのことから、心材含水率の頻度分布の特徴は調査対象のサンプル群間で大きく異なり、心材含水率から、一律に水食い材の含水率閾値を規定することは難しいと考えられる。しかし、水食い材割合は心材含水率の増加に伴い有意に増加し、両者の関係は明瞭であった。特に心材含水率約124%以上では水食い材割合が大きく増加した。一方で心材含水率約124%未満の場合は水食い材割合が心材含水率の変動によらず約21%未満の範囲で収まっており、軽度の水食いの判断は難しいとされていることと一致した (石田 1986)。そのため、水食い材割合の評価が可能となる心材含水率は、124%以上が目安となる。

本研究で観察された推定心材含水率の範囲は、本研究と同齢の44年生トドマツを対象に非破壊推定された心材含水率の値 (井城・田村 2010; 平均値78.7%, 最小値42.9%, 最大値146.7%) と同程度であった。他の先行研究でも、目視で判断された水食い材部の含水率は平均160%, 範囲が77~244%と大きな変異がある (飯塚ら 2000)。トドマツ生材含水率の一般的なパターンは正常な辺材部で100~200%, 心材部で30~50%を示す (蕪木 1973)、との報告があることから、本研究では妥当な範囲で心材含水率推定がされていたと考えられる。ただし、FFTアナライザーによる心材含水率の推定には、胸高直径約23 cmよりも小さい個体や約39 cmよりも大きい個体は適さなかった。小さな個体が測定に適さなかった理由

としては、FFT測定では対象物に加速度センサーを取り付けることで生じる接触共振を測定するが、小さな個体に打撃を与えた際、対象物全体が揺れることで、接触状態が影響を受け、正確な接触共振が測定できなかったと推察された。実際にFFTアナライザーを使用する上で、接触状況に影響を与えないよう、測定対象に対して十分に軽く小さな加速度センサーが推奨されている。また、振動計測は、対象物の支持状態により結果が異なることがある。加振ごとに支持条件が変化してしまうような場合には、計測データの精度や結果にも影響を与えることがあり (基盤整備センター 2006)、小さな個体を打撃した際のしなりが影響した可能性がある。大きすぎる個体が測定に適さなかった理由としては、低周波を加振するのに十分なエネルギーを今回使用した重量のハンマーで与えることが困難であった可能性がある。そのため、より重く大きなハンマーを用いることで測定が可能かもしれないが、打撃部への損傷が大きくなることに留意する必要がある。しかし、これまでFFTアナライザーを用いた心材含水率推定には推定精度の問題が指摘されていたが、個体サイズを限定し、対象物に適した重量のハンマーを用いることで、測定精度の向上が期待できることが示された。

2. 心材含水率への遺伝的影響および空間自己相関の影響

心材含水率にどの程度遺伝の影響が寄与するかは、遺伝率によって評価できる。これまでの報告から、心材含水率の遺伝率は0.27~0.56の範囲にあることが知られている (井城・田村 2010; 片寄ら 1992; Katayose et al 1992; 工藤ら 1993; Kadomatsu et al 1994)。本研究において得られた遺伝率 (h^2) は0.274で、既往報告の範囲内だったが、相対的に低い結果であった。本試験の植栽木は自然交配によって得られた個体を用いており、母親は自明だが父親は不明の血縁構造のため、片親に限られた情報だったことに起因した可能性、もしくは、遺伝率の算出方法の違いに起因した可能性がある。本報告では、近年一般的に使われている狭義の遺伝率 (子にて観察される遺伝分散より算出) を用いたものの、既往の報告では広義の遺伝率 (全遺伝分散より算出) を用いており、方法の違いがあった。今後、狭義の遺伝率での知見蓄積が求められるが、心材含水率には一定程度、親の違いによる遺伝の影響があることが確認された。横打撃共振法は心材含水率の低い個体群の選抜に向いていると報告されており (井城ら 2010; 井城・田村 2010)、今回の結果からも、遺伝的に心材含水率の低い系統の選抜や高い系統の除去といった、育種的手法により水食い程度を低減できる可能性が示唆された。

一方で、遺伝的影響と同時に推定した空間の影響からは、ばらつきの2割が空間の偏りに起因していることも明らかになった (図-6)。ただし、等高線方向に自己相関係数が-0.8の負の相関がみられ、斜面上下方向は0.2のわずかな正の相関となり、両者の符号が逆転していることから、明瞭な空間自

己相関を指摘することができないとみられた。等高線方向の強い負の相関は、間伐列が考慮されない解析上の仕様に起因した可能性があり、間伐や枯死により個体が存在しない行・列は自己相関係数の行列計算から省かれるため、列状間伐が入った場合には最大2列の間伐列の両端の個体が“隣接”個体として処理され、非類似性として検出されたことが推察される。

本モデル解析によって寄与度が推定された遺伝以外の要因のうち、空間の偏り、および、残差の一部については、立地条件によって説明できる可能性がある。残差にはそのほか個体差も含まれるが、これについても、個体ごとに異なる候補要因（外傷要因）によって説明できる可能性がある。次節では、別のモデルによる結果から、この点を検討する。

3. 心材含水率に対する立地要因と外傷要因の影響

推定心材含水率に対する土壌・地形・外傷を説明変数とした解析では、すべてのカテゴリーで変数が選択された（表-2）。そのなかでも立木の傷面積はベストモデル、次点モデルともに有意水準1%で選択されており、心材含水率に影響があるといえる（表-2；図-7）。外傷がきっかけとなり水食い材を形成する過程には、いくつかのメカニズムが提唱されている。たとえば、節などの開放部からガスが抜けることによる樹液の流入（氏家 1984）、傷害への反応としての無機物（特にカリウム）集積に伴う浸透圧の増加（Blanchard et al 1978；石井・深沢 1987）などが挙げられる。本研究の結果は、水食い材が外傷をきっかけとして形成されるというこれらの知見と一致している。なお、今回落枝痕数が変数選択されなかった一因として、大きな傷には、造材時に生じるような縦に長い形状のものが目立ったこと、水食い材は縦方向につながっている報告例が多いことから（吉本・信田 2001；井城ら 2008 など）、測定対象の5 cm幅からだけでは胸高部位の心材含水率に対する影響を十分に評価できなかった可能性がある。

ベストモデルと次点モデルで、土壌含水率かTWIのどちらが有意な変数になるか異なったものの、土壌中に水分が多い立地では、心材含水率が高くなりやすい傾向があった（表-2；図-7）。また、透水性の低さを示す指標である最大土壌硬度が選択されなかったことは、本試験地においては深さ30 cmまでには不透水層が存在せず、かつ火山灰土壌による水はけの良さから、局所スケールでの滞水の違いに対する透水性の寄与度が小さかったことが示唆される。土壌中の水分が降雨後長く留まるような場所に水食い材の発生が多いと言われていることから（石井・深沢 1987；松崎 2006；真田ら 1987；1988）、土壌の透水性と保水性のバランスの違いで、場所によって影響の大きな土壌パラメータは変化する可能性があるが、少なくとも土壌中の水分状態が水食いの発生に関わっている点はこれまでの研究の結果を支持した。

4. 結論と今後の課題

心材含水率の非破壊推定については、対象個体サイズを見極めることや、対象個体サイズに応じた質量のハンマーを使用することで、心材含水率の推定精度を向上させることが可能であると考えられた。心材含水率約124%以上では水食い材割合が心材含水率の増加に伴い大きく増加したことから、非破壊推定により心材含水率の高いトドマツを立木段階で選別することで、トドマツの製材品への水食い材の混入を軽減できることが期待される。

推定心材含水率に対する母親の違いによる遺伝的な影響が確認された。このため、遺伝的に心材含水率の低い系統を選択することや、心材含水率の高い系統を採種園から除去することにより、水食い材の発生程度を低減できる可能性がある。

推定心材含水率に対し立木の傷の影響が確認されたため、間伐などの施業の際には、立木に外傷を与えない方法をとることが、水食い材形成を防ぐために重要であると考えられる。また、推定心材含水率と土壌水分との関連も示唆されたことから、水食い発生リスクを低減するため、湿潤度の高い立地条件を避けることが重要である。

本研究は十勝の火山灰土壌における1事例であり、本研究結果の妥当性や適用幅については今後、異なる土壌タイプ・立地条件・水食い進行段階におけるトドマツ林分調査により検証が必要である。また、今回心材含水率に影響を与える要因が遺伝・土壌・地形・外傷から認められたが、各要因間の関連性や因果関係については、今後木材生理や解剖学的視点、分子遺伝などからのアプローチも踏まえてさらに検討する必要がある。

謝辞

間伐木の個体追跡にあたって、井原林産株式会社には多大な協力をいただいた。十勝総合振興局森林室職員には、調査地の設定や施業時期の調整に協力いただいた。また、寺澤和彦道総研フェローには、土壌分析の手ほどきをいただいた。北海航空株式会社には、LiDARデータを提供いただいた。菅野正人道総研フェローには、LiDARデータの前処理をしていただいた。森林総合研究所林木育種センター北海道育種場の中田了五博士には、研究遂行にあたって有益な助言をいただいた。フィールド調査・透水性試験実施および間伐木測定にあたり、北海道立総合研究機構林業試験場の職員・林産試験場の研究支援職員に協力を賜った。この場を借りてお礼申し上げます。

利益相反

なお、本論文に関して、開示すべき利益相反はない。

引用文献

- 阿部善作・小田一幸・松村順司（1994）スギ心材の黒変現象（第2報）原因物質の一つとして、炭酸水素カリウムの同定。木材学会誌 40: 1126-1130
- Blanchard R. O, Smith D, Shigo A. L, Safford L. O（1978）Effects of soil applied potassium on cation distribution around wounds in red maple. Can. J. For. Res. 8: 228-231
- Coutts M. P, Rishbeth J（1977）The formation of wetwood in Grand fir. Eur. J. For. Path 7: 13-22
- 江波戸宗大（2021）機種や作業者の相違を考慮した貫入式土壌硬度計の定量的な使用に向けた評価。土壌の物理性 149: 23-35
- 武津英太郎（2021）森林遺伝育種のデータ解析方法（実践編 3）BLUP法。森林遺伝育種 10: 49-53
- 古川 忠（1964）林木の幹に蓄積する無機養分元素の研究。日本森林学会誌 46（8）: 281-293
- Hartley C, Davidson R. W, Crandall B. S（1961）Wetwood, bacteria, and increased pH in trees. USDA For. Ser. FPL Report No. 2215, USDA For. Ser. For. Prod. Lab., Madison, WI
- 橋本均（2011）第58回日本ペドロロジー学会野外巡検 十勝地域の土壌と火山灰。ペドロジスト 55: 115-119
- 北海道水産林務部（2024a）令和4年度北海道林業統計。30pp. 北海道水産林務部, 札幌（<https://www.pref.hokkaido.lg.jp/sr/sum/kcs/rin-toukei/04rtk.html>）：アクセス日2024年7月25日）
- 北海道水産林務部（2024b）令和4年度人工乾燥材生産実態調査。3pp. 北海道水産林務部, 札幌（https://www.pref.hokkaido.lg.jp/sr/rrm/05_rinkin/research.html）：アクセス日2024年7月25日）
- 飯塚和也・織部雄一郎・生方正俊（2000）トドマツ精英樹クロンの生材含水率の変異。木材学会誌 46: 397-405
- 井城泰一・田村明・西岡直樹・阿部正信（2008）トドマツ精英樹等クロンにおける心材含水率の樹高方向の変動。北海道の林木育種 51: 5-8
- 井城泰一・田村明（2010）トドマツにおける水食い材および心材含水率に関する考察。林木の育種 237: 16-20
- 井城泰一・田村明・飯塚和也（2010）横打撃共振法によるトドマツの心材生材含水率の非破壊的評価。木材学会誌 56: 33-40
- 今川一志・真田勝（1996）北海道におけるトドマツの凍裂1984年の調査結果について。北方林業 48: 148-151
- 石田茂雄（1963）トドマツ樹幹の凍裂の発生機構、とくにその水喰材との関係について。北海道大学演習林研究報告 22（2）: 273-373
- 石田茂雄（1986）“トドマツの凍裂”。81-102pp. 北方林業会, 札幌
- 石井哲男・深沢和三（1987）トドマツ水食い材の水分移動に関する研究：樹液成分と壁孔閉鎖。北海道大学演習林研究報告 44: 1277-1305
- 石井哲男・深沢和三・氏家雅男（1984）無機成分からみたトドマツ水食い材の発生機構。日本木材学会北海道支部講演集 16: 73-76
- 石塚航・陳淑芬・後藤晋（2024b）育種価の推定に向けた空間自己相関による立地効果の考慮。森林遺伝育種 13: 84-90
- 石塚航・今博計・来田和人（2015）根釧地域におけるトドマツ第二世代精英樹の選抜。光珠内季報 176: 9-14
- 石塚航・成田あゆ・今博計・米澤美咲・来田和人・中田了五・加藤一隆・生方正俊・花岡創（2024a）北海道東部太平洋側地域におけるトドマツ優良個体の新規選抜。北海道林業試験場研究報告 61: 11-21
- 蕪木自輔（1973）トドマツ樹幹の生材含水量、とくにその水喰い材との関係について。東京農工大学演習林報告 10: 96-107
- Kadomatsu M, Kudoh H, Ujiie M（1994）Fundamental wood properties of clones grafted with plus-trees of *Abies sachalinensis* (I). -Using trees thinned from the seed orchard in Forest Tree Breeding Experimental Station, Hokkaido University-. Research Bulletin of the Hokkaido University Forests 51: 14-30
- 釜口明子・中尾哲也・小玉泰義（2000）横打撃共振法によるスギ立木の心材含水率非破壊的推定。木材学会誌 46: 13-19
- 釜口明子・中尾哲也・中井毅尚・田村明（2001）横打撃共振法によるスギ立木の心材含水率の測定 含水率計との比較および各品種の高さ方向の分布。木材学会誌 47: 235-241
- 片寄謙（1984）トドマツ精英樹クロンの特性：容積密度および含水率。日本林学会北海道支部講演集 33: 95-97
- 片寄謙・工藤弘・氏家雅男（1992）トドマツ精英樹よりつぎ木されたクロン間の材質の比較（I）。北海道大学演習林研究報告 49: 201-218
- Katayose T, Ujiie M, Kudoh H（1992）Clonal differences of some properties for wood quality of grafted plus-trees of *Abies sachalinensis*. Journal of the Japanese Forest Society 74: 426-430
- 桂真也・青木稔弥・吉野孝彦（2020）土の飽和透水試験。砂防学会誌 73（3）: 87-90
- 基盤整備センター（2006）応用短期課程モデル教材－振動実験及び振動解析を活用した機械設計秘術－。114: 79-142
- 北村義重（1941）水喰ひ材の性質に就いて。北海道林業試験場時報 27: 1-19
- 工藤弘・片寄謙・氏家雅男（1993）トドマツ精英樹よりつぎ木されたクロン間の材質の比較（II）－築別、塩狩、岐阜採種園からの間伐クロン間の性質－。北海道大学演習林研究報告 50: 179-205

- Lagerberg T (1935) Barrtradens vattved [in Swedish with English abstract]. *Sven. Skogsvardsfoeren. Tidskr.* 33: 177-264
- 松本和茂 (2022) 道産トドマツの建築材利用拡大に向けて：ウッドショックによる状況変化を踏まえて．北海道の林木育種 65 (2): 35-38
- 松本和茂 (2024) トドマツの建築材供給拡大に向けた取組．林産試だより 2024年 6月号 3
- 松崎智徳 (2006) トドマツの水食い材の発生要因．日本林学会北海道支部論文集 54: 21-23
- 松崎智徳 (2007) トドマツの水食い材．森林総合研究所北海道支所研究レポート 96: 1-4
- Muñoz F, Sanchez L (2019) breedR: Statistical methods for forest genetic resources analysts. R package version 0.12-4
- 中田了五 (2014) 樹木の wetwood 現象と定義．木材学会誌 60: 63-79
- 中田了五 (2018) 心材形成研究の最近の進捗 木材学会誌 64 (2): 45-58
- 中嶋哲則 (2019) トドマツ用途の現状と建材開発事例．ウッドエイジ 7月号: 4-6
- 中山秀貴・佐藤翔平・荒井義光・佐藤陸人 (2018) 小型カリウムイオンメーターによる土壌交換性カリウム含量簡易測定 の精度向上のための改良．日本土壌肥科学雑誌 89 (4): 311-316
- 農研機構日本土壌インベントリー (2024) 土壌図． (<https://soil-inventory.rad.naro.go.jp/explain/D6.html> : アクセス日 2024年 8月 6日)
- 西澤絵奈・玉泉幸一郎・保坂武宣 (2003) 斜面に生育するスギの心材色に及ぼす材中および土壌中のカリウム量の影響．日本森林学会誌 85 (3): 234-236
- R Core Team (2021) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing
- Rasband W. S, ImageJ, U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <http://rsb.info.nih.gov/ij/>, 1997-2012.
- 真田勝・高橋邦秀・片寄謙 (1987) トドマツ水食い材発生環境の解明 (I) - 採種園におけるトドマツの心材含水率と土壌 -. 日本森林学会誌 98: 187-188
- 真田勝・高橋邦秀・片寄謙 (1988) トドマツ水食い材発生環境の解明 (II) - 採種園土壌とトドマツ水食い材の分布 -. 日本林学会北海道支部論文集 36: 149-151
- 陶山大志・桐田龍一・物部英樹 (2012) 横打撃共振法における大径木の共振周波数の検出に及ぼすハンマー質量の影響 - スギとモミにおける調査例 -. 樹木医学研究 16 (4): 169-170
- 高橋誠・平岡裕一郎・武津英太郎・三浦真弘・田村明 (2016) 品種開発への前方選抜の導入．森林遺伝育種 5: 127-133
- 富田智・松永浩史・松村順司・小田一幸 (2004) スギ黒心材におけるカリウム分布．九州森林研究 57: 289-292
- 氏家雅男 (1984) 無機物からみたトドマツ水食い材発生の一考察．北方森林保全技術 48-49
- Ward J. C, Pong W. Y (1980) Wetwood in trees: A timber resource problem. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. PNW-112. 56 pp
- Worrall J. J, Parmeter J. R (1982) Formation and properties of wetwood in white fir. *Phytopathology* 72: 1209-1212
- 矢沢亀吉・石田茂雄・宮島寛 (1963) 広葉樹の多湿心材について (予報)．日本林学会北海道支部論文集 12: 33-35
- Yazawa K, Ishida S, Miyajima H (1965) On the wet-heartwood of some broad-leaved trees grown in Japan. I. *J. Jap. Wood Res. Soc.* 11 (3): 71-76
- 吉本昌朗・信田聡 (2001) トドマツ水食い材の観察と強度．東京大学農学部演習林報告 106: 91-139

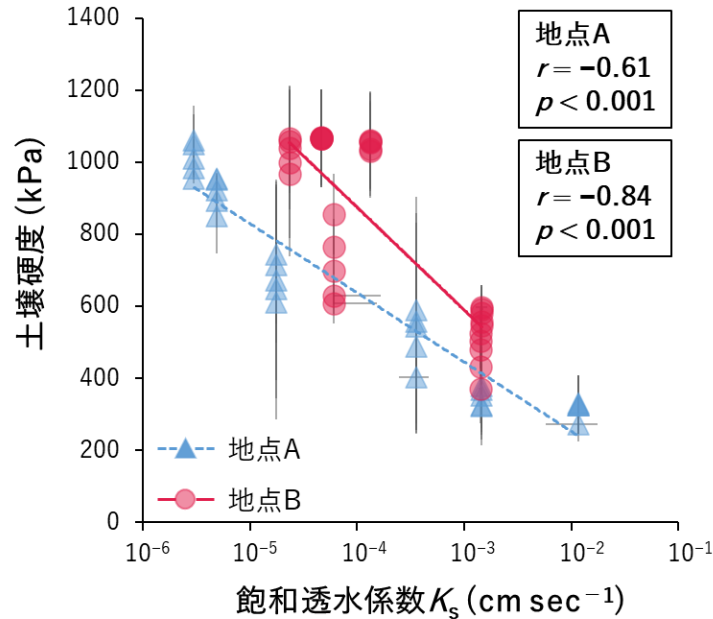
Summary

Wetwood, a phenomenon of water accumulation in heartwood, could be a problem when promoting the use of Sakhalin fir (*Abies sachalinensis*) as a building material, but evaluation methods on wetwood have not yet been established, and there is still no established consensus regarding the contribution of genetics, habitat environment, or tree damage to wetwood formation. Therefore, we investigated the degree of wetwood and moisture content of heartwood and examined the factors related to wetwood proportion and/or heartwood moisture content from the genetic, locational, and injury-related perspectives. In a 44-year-old Sakhalin fir progeny test on volcanic ash soil in Toyokoro, we first measured moisture content of heartwood and wetwood percentage in 52 thinned trees, averaging 89.36% (39.51-193.43%) and 12.42% (0.00-64.35%), respectively. Although it was not possible to distinguish between wetwood and normal heartwood uniformly based on heartwood moisture content, a significant positive correlation was observed between heartwood moisture content and the percentage of wetwood, with a particularly sharp increase in the percentage of wetwood when the heartwood moisture content exceeded 124%. Next, diameter (d) and resonance frequency (f) at breast height and injury-related traits (the number of fallen branches and scar areas) were measured for all the stand trees ($N = 229$) within the study site. Soil factors, such as water content, hardness, and potassium content, and topographic factors, such as the relative slope position, curvature, and TWI (Topographic Wetness Index), where individuals located were obtained from field survey and LiDAR data. By considering the individual size, we determined a conversion formula for estimating the moisture content of heartwood from d and f with higher accuracy than before ($r^2 = 0.58$), and determined the appropriate individual size of Sakhalin fir for this method. According to this appropriate range ($22.5 \text{ cm} \leq d \leq 39.2 \text{ cm}$), we non-destructively estimated moisture content of heartwood for total

147 tree individuals and took them into analysis. In the analysis, we first evaluated breeding values, which was an indicator of the genetic potential of the target trees, in order to understand how much genetic influence could be seen on the estimated moisture content of heartwood. When spatial bias was taken into consideration, not a clear spatial structure was detected. On the contrary, it was clear that there was a certain degree of genetic influence, leading the differences in estimated heartwood moisture content due to parent's difference. After verifying the validity of the data based on the characteristics of various location factors, the influence of candidate factors on estimated heartwood moisture content was evaluated using multiple regression analysis and variable selection. As a result, the variables selected in the best model were composed of all the major items among the candidate factors, and were soil moisture content, TWI, and scar area. The risk of wetwood formation tended to be higher in soil with higher moisture content and in more humid terrain, and with larger scar on individuals. This result suggested that a combination of multiple factors, including genetic influences, were involved in wetwood formation.

Key words

Wet wood, heartwood moisture content, soil, spatial analysis, genetic analysis



付録図－１ 地点A・Bでの深度0～30 cmにおける土壌飽和透水係数 (K_s) と土壌硬度の関係

地点A・Bの位置については図－1参照。縦のエラーバーは3回測定して取得した土壌硬度の誤差を、横のエラーバーは3回透水性試験を行い取得した飽和透水係数 (K_s) の誤差を示す。図中の数字はピアソンの積率相関係数 (r) と有意確率 (p)。カラー版はホームページ参照。

【図作成にかかる補足説明】

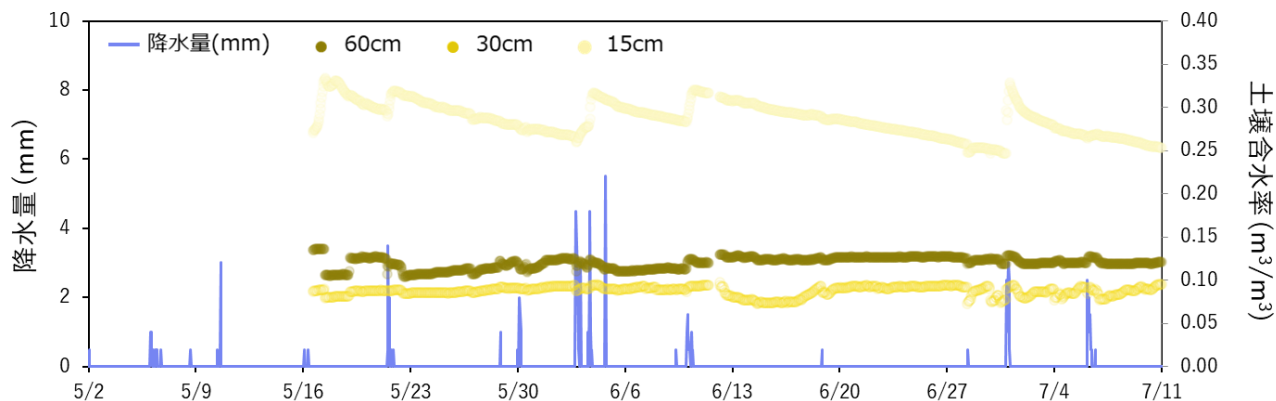
調査プロット内斜面中腹の微凹凸地形上2か所（図－1；地点A・B）において、土壌硬度測定と透水性試験のためのサンプル採取を行った。2023年6月に、本文中で記述した方法で土壌硬度を測定した。各地点で3回測定を行い、各深度の平均値を求め、1 cmごとの土壌硬度を取得した。また、5月に透水性試験のための土壌コアをステンレス試料円筒（DIK-1801、大起理化学工業）に採取した。各2地点において土壌断面を切り出し、表層有機物層を除いた5 cmごとの深さ60 cmまで計12サンプルの土壌コアを採取した。この際、連続する深度で土壌コアが採取できるよう、1サンプル取得後は土壌断面のごく近辺に水平面を切りだし、階段状に採取した。コア採取後は透水性試験開始まで室温で保管した。6月に土壌透水性試験器（DIK-4000、大起理化学工業）を用いて、土壌の飽和透水係数 K_s を測定した。土壌コア下部にキムワイプを添付後、蒸留水を張ったバットに24時間静置し、試料を飽和させた。飽和透水試験の方法には砂や砂質土など K_s が大きい場合に用いる定水位法と、シルトや細粒分など K_s が小さい場合に用いる変水位法があり、その K_s 値の境は 10^{-3} (cm sec^{-1}) が一般的である（桂ら 2020）。今回、どちらの方法が適切か即座に判断できない土壌コアサンプルについては、両方法で測定し、 $K_s \geq 10^{-3}$ であれば定水位法を、 $K_s \leq 10^{-3}$ であれば変水位法で得られた値を採用した。定水位法では、蒸留水で満たしたタンクに接続された試験器に、土壌試料と試料を通り抜けた水を受け止めるメスシリンダーを規定の方法で据え付け、一定時間給水を行った。給水を行った時間 (t_f ; 単位sec) と、排水された水の量 (Q ; 単位mL) を測定し、式 (8) により、 K_s を求めた。

$$K_s = \frac{Q}{AtHL} \dots \dots \dots (8)$$

ここで本試験器では、 A ：土壌試料の断面積 (19.6 cm^2)、 H ：水槽内の水位と水出口の高さの差 (6.8 cm)、 L ：試料の厚さ (5.1 cm) はそれぞれ一定である。変水位法では、土壌試料上部に専用の変水位目盛管を取り付け、洗浄瓶で蒸留水を供給し、水が測定開始位置から測定終了位置まで低下するのにかった時間 (t_f ; 単位sec) を測定することで、式 (9) により、 K_s を求めた。

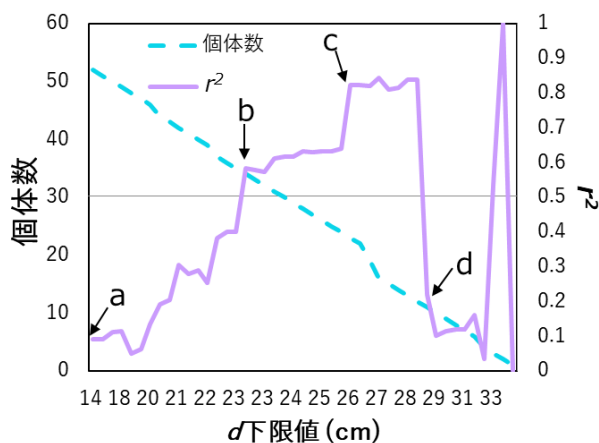
$$K_s = \frac{2.3aL}{At} \log \frac{h_1}{h_2} \dots \dots \dots (9)$$

ここで本試験器では、 A ：土壌試料の断面積 (19.6 cm^2)、 a ：変水位目盛管の断面積 (0.45 cm^2)、 L ：試料の厚さ (5.1 cm)、 h_1 ：測定開始位置から水出口までの高さ (17 cm)、 h_2 ：測定終了位置から水出口までの高さ (7 cm) はそれぞれ一定である。1サンプルにつき3回測定を行い、その平均値を各土壌サンプルの K_s とした。 K_s は深度約5 cmごとの測定であるため、深度1 cmごとに測定した土壌硬度との照合の際には、各土壌コアの値を該当する深度5 cm分の値として扱った。土壌硬度と飽和透水係数の相関関係を、ピアソンの積率相関関係によって求めた。



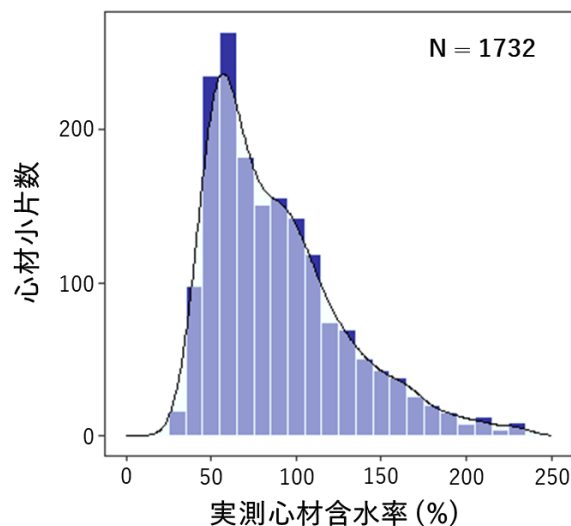
付録図－2 地点Cにおける土壌含水率の時系列変動とアメダス観測降水量

調査プロット内1か所（図－1：地点C）において土壌含水率の時系列変化を測定した。深さ15・30・60 cmに土壌含水率センサー（EC-5, METER）を設置し、データロガー（ZL6, METER）を用いて2023年5月17日より間伐日である7月11日までの土壌含水率（ $\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$ ）を1時間ごとに測定・記録した。また、全立木地点における土壌含水率を測定した5月23日より3週間前からの降水量をアメダスデータより入手し示した（地点：浦幌）。入手先：<https://www.data.jma.go.jp/risk/obsdl/index.php>。カラー版はホームページ参照。



付録図－3 間伐木における d 下限値の増加に伴う $1/df$ －心材含水率間の決定係数 r^2 の変化およびデータセットを構成する個体数

d ：胸高直径， f ：横打撃共振周波数。図中アルファベットは図－5に対応する。横線は井城ら（2010）における r^2 値。カラー版はホームページ参照。



付録図－4 心材小片における含水率のヒストグラム

間伐木52本の地表高1.3 m, 2.0 m, 3.9 mから得られた、心材小片計1732個を対象とした。網掛け部は確率密度曲線を示す。カラー版はホームページ参照。

北海道における積雪を考慮したカシノナガキクイムシ越冬可能性の推定

和田尚之*・内田葉子*・雲野 明*・大井和佐*・徳田佐和子**

Estimation of the hazard of overwinter survival of *Platypus quercivorus* considering snow depth in Hokkaido

Hisayuki WADA*, Yoko UCHIDA*, Akira UNNO*, Nagisa OI*, Sawako TOKUDA**

要旨

ブナ科樹木萎凋病（以下、ナラ枯れ）はカシノナガキクイムシ（以下、カシナガ）の媒介する病原菌によって引き起こされるミズナラなどの枯損被害である。北海道でも2023年に初めてナラ枯れが確認され、蔓延防止のために早急にナラ枯れ発生の危険性を評価する必要がある。寒冷地では、冬期の低温が樹幹内部で越冬するカシナガの生存率に大きく影響するため、本報では渡島半島を対象に樹幹内部の氷点下日数を気象データ（外気温及び積雪）から予測し、カシナガが越冬可能な地域を推定した。冬期の樹幹内部温度を計測した結果、地上高0 cmでは地上高40 cmよりも氷点下日数が有意に少なく地際付近が最も越冬に適していた。また、地上高0 cmの氷点下日数を外気温と積雪データからモデル化したところ、外気温氷点下日数と最大積雪深により 0.21 ± 5.06 日（平均±標準誤差）の精度で予測できた。このモデルからカシナガの越冬生存率を推定すると、江差町北部～知内町北部の沿岸部などで10%を超えていた。また、暖冬であった2023年度は、せたな町の沿岸部や亀田半島東部でも越冬可能性が高かったほか、2023年の被害地は越冬生存率が50%を超えており、実際に半数以上のカシナガが生存していた。このハザードマップを活用し、被害の早期予測と防除体制の整備を進め、被害の蔓延防止に向けて尽力する必要がある。

キーワード：カシノナガキクイムシ、ハザードマップ、ミズナラ、樹幹温度

はじめに

現在、ブナ科樹木萎凋病（通称、ナラ枯れ）が全国的に蔓延し、深刻な被害を引き起こしている。ナラ枯れはカシノナガキクイムシ（*Platypus quercivorus*、以下カシナガ）が媒介する病原菌（*Dryadomyces quercivorus*）によって引き起こされるナラ類やシイ・カシ類の枯死被害である（小林・上田2005、黒田2011）。カシナガのマスアタックに伴う道管の物理的破壊と孔道の伸長に伴う*D. quercivorus*の急速な感染拡大によって通水機能が阻害され、枯死に至ると考えられている（升屋・山岡2012）。被害木は紅葉前に葉が赤茶色に変色して萎凋・枯死し、地際部には穿入したカシナガが排出したフラスが堆積する。ナラ枯れの感受性には樹種間差があり、落葉性の

ナラ類、特にミズナラ（*Quercus crispula*）で感受性が高いことが知られている（小林・萩田2000、黒田2011）。北海道にはミズナラが多く分布し、家具材や床材、シイタケ栽培などの原木として利用されているほか、野生動物の餌資源としても重要な役割を果たしている。そのため、北海道でのナラ枯れ蔓延は林業・林産業のみならず森林生態系にも大きな影響を与える恐れがあり、その対策が重要である。

北海道では、青森県でのナラ枯れ被害地北上を受け、ナラ枯れ発生の懸念が高まったことから、被害監視体制を強化してきた。2020年からはカシナガの生息状況を把握するためのフェロモントラップ調査を北海道・北海道森林管理局・森林総合研究所北海道支所・道総研林業試験場の共同で松前半島を中心とした道南地域で毎年実施してきた。その結果、2020

* 北海道立総合研究機構林業試験場 Forestry Research Institute, Hokkaido Research Organization, Bibai, Hokkaido 079-0198

** 北海道立総合研究機構林業試験場道南支場 Forestry Research Institute Donan Station, Hokkaido Research Organization, Hakodate, Hokkaido 041-0801

[北海道林業試験場研究報告 第62号 令和7年3月, Bulletin of the Hokkaido Forestry Research Institute, No. 62, March, 2025]

年は5頭のカシナガが捕獲されたものの (Ozaki et al. 2021), 2021年及び2022年は捕獲頭数0であり, この間はナラ枯れ木も確認されていなかった。しかしながら, 2023年には17頭のカシナガが捕獲されるとともに, 松前町・福島町の5か所でナラ枯れ木が北海道内で初めて確認された (内田ら 印刷中)。北海道内でのナラ枯れの蔓延を防止するには, 被害初期段階での全被害木の確実な処理が必要である (尾崎2024)。そのためには, 被害木を見落とさないよう効率的な監視体制を構築する必要がある, 北海道内でのナラ枯れ被害の発生確率の高い地域を予測することが重要になる。

ナラ枯れの被害発生確率を評価するためには, 媒介昆虫であるカシナガが繁殖可能なハザードエリアを特定することが重要である。カシナガの繁殖に関係する要因としては, 冬期の気象条件が大きいと考えられる。カシナガは南方由来の昆虫であり, 基本的には終齢幼虫で越冬するものの温度依存的に成長を続けるため, 冬期の低温に適応できていない可能性が指摘されている (衣浦1994, 鎌田2002)。実際に, 本州の高標高域など寒冷な被害地では冬期の死亡率が高いことが分かっているほか (大橋2015, 中島・松浦2015, 江崎2008), 気温と幼虫の生存率を調べた先行研究では, 氷点下の環境で飼育することで幼虫の生存率が急激に低下することが示されている (江崎2008, 伊藤2024)。一方で, 積雪環境では雪の遮熱効果により樹幹内部の温度が外気温ほど下がらず, カシナガが越冬できる環境が増加する可能性が指摘されている (小泉ら2013)。新田ら (2023) は, ミズナラ立木の樹幹内温度はその部位よりも上に40 cm以上積雪があれば外気温の影響をほとんど受けなくなることを示している。樹幹内でも地面からの高さ (地上高) によって積雪による保温効果が発揮される期間が異なるため, 地上高によって樹幹内温度に差があると考えられる。特に, カシナガは地際付近に集中して穿入する傾向があるため (鎌田2002), 地際部の樹幹内温度の評価は重要である。樹幹内温度を外気温と積雪深, 地上高から推定することができれば, この情報をもとに, カシナガが侵入した場合にナラ枯れが蔓延する恐れのあるハザードエリアを明らかにできる可能性がある。

本研究では, 北海道内でのナラ枯れ蔓延防止に向けた被害

対策につなげるために, 気温と積雪をもとにミズナラの樹幹内温度を推定し, カシナガの越冬可能性をもとにしたナラ枯れハザードマップを作成した。カシナガの越冬可能性は伊藤 (2024) によって示されたデータをもとに, 日平均温度が氷点下となる日数 (以下, 氷点下日数) を利用してカシナガの生存率を予測することにより評価し, 2023年の被害木におけるカシナガの越冬生存率と比較することでハザードマップの精度を検証した。

材料・方法

1. 調査地

調査はナラ枯れの危険性の高い松前半島で実施した。2022年度 (2022年12月～2023年3月) は木古内町・松前町・上ノ国町の4か所で, 2023年度 (2023年12月～2024年3月) は2022年度の調査地に加えて, 松前町と上ノ国町の4か所を追加した合計8か所で実施した (表-1)。いずれの調査地もナラ類を含む広葉樹林を対象とし, 気温や積雪の勾配を設けるために標高の異なる調査地を選定した (海拔高度35 m～415 m, 表-1)。農研機構メッシュ農業気象データにおける各調査地を含む基準地域メッシュ (約1 km四方, 以下1 kmメッシュ) の氷点下日数 (日平均気温0度未満の日数) と最大積雪深の平年値 (1991年～2020年) はそれぞれ50日～94日, 75.5 cm～127 cmであった。

2. 樹幹内温度, 外気温, 積雪深の測定

樹幹内温度の測定は, 各調査地でミズナラまたはクリ1個体を対象に行った。いずれの個体も林冠を形成している個体とした。カシナガの越冬場所に近い心材部と辺材部の境界付近の温度を計測するために, 直径2.5 mmのドリルで樹幹に対して垂直に深さ5 cm～8 cm程度の穴をあけ, そこに温度センサー (おんどとりTR-52i, T & D社製) を挿入して樹幹内温度を計測した。地上高による違いを評価するため2022年度は地上高0 cm, 20 cm, 40 cmの3か所, 2023年度は地上高0 cm, 40 cmの2か所で樹幹内温度を測定し, 1個体につき樹幹の斜面上方と下方それぞれに温度センサーを設置した。温度は30分間隔で記録した。外気温は直射日光の当たらない

表-1 樹幹内温度測定地点の概況

調査地	市町村	緯度	経度	調査期間 (年度)	斜面方位	傾斜角 (°)	標高 (m)	平均氷点下 日数 (日)	平均最大 積雪深 (cm)	調査木
1	木古内	41° 42.4'	140° 22.7'	2022-2023	南西	40	50	94	110.5	クリ
2	上ノ国	41° 45.1'	140° 10.1'	2022-2023	南西	35	75	81	89.0	ミズナラ
3	松前	41° 33.1'	140° 01.6'	2022-2023	平坦地	0	35	72	75.5	ミズナラ
4	松前	41° 26.7'	140° 09.5'	2022-2023	北東	10	50	56	89.5	ミズナラ
5	上ノ国	41° 43.5'	140° 10.9'	2023	南東	30	300	96	122.5	ミズナラ
6	上ノ国	41° 44.8'	140° 05.7'	2023	南東	10	320	87	111.0	ミズナラ
7	松前	41° 34.1'	140° 02.2'	2023	東	25	415	94	127.0	ミズナラ
8	松前	41° 26.3'	140° 08.8'	2023	南	30	120	50	77.5	ミズナラ

平均氷点下日数と平均最大積雪深は農研機構メッシュ農業気象データを基に算出した。

場所の地上高1.2 m付近に設置した自然通風筒（RS1, Onset社）を用いて測定し、温度センサー（おんどとりTR-52i, T & D社製）によって30分間隔で記録した。樹幹内温度及び外気温は、測定データから日平均値を算出し、12月1日～3月31日までの氷点下日数を計算した。

積雪深は樹幹近くに設置した計測棒（スタッフ）を自動撮影カメラ（ハイクカムSP2, ハイク社製）で撮影することで測定した。計測棒は2022年度は斜面の上方と下方に1本ずつ、2023年度は中間付近に1本設置した。撮影は8時間毎に行い、1日に撮影した画像のうち、目盛りが判読できた最初の画像の積雪深をその日の積雪深とした。カメラ画像からでは、地際部の消雪日を正確に判断することができなかった。新田ら（2023）では、消雪とともに地際部の樹幹内温度が大きく日変動する結果となっていたことから、地際部の樹幹内温度の日変動が顕著になった日を消雪日とした。積雪データを基に、各地点の最大積雪深、連続積雪期間（積雪状態が連続していた最長日数）、合計積雪日数、積雪深40 cm以上の日数を算出した。

3. 樹幹内氷点下日数の推定

地上高ごとの樹幹内温度及び外気温の氷点下日数に違いがあるのか、一般化線形混合モデル（GLMM, パッケージ *lme4* (Bates et al. 2015)）により評価した。2022年度及び2023年度のデータを対象に、各測定データから算出した氷点下日数を目的変数、測定位置（樹幹内温度を測定した地上高（0 cm, 20 cm, 40 cm）及び外気温）を説明変数、誤差分布をポアソン分布、リンク関数を対数リンク関数としたモデルを作成した。また、温度の測定データは調査地ごとに対応のあるデータであるため、対応関係を表すために調査地及び調査年をランダム効果とした。尤度比検定により測定位置の有意な効果が認められた場合には、Tukey's HSD法により多重比較を行った。

地上高0 cmでの樹幹内氷点下日数について、GLMM（パッケージ *lme4* (Bates et al. 2015)）により外気温と積雪データから推定した。地上高0 cmの樹幹内氷点下日数を目的変数とし、切片を0、外気温の氷点下日数と積雪に関するパラメータ（最大積雪深、連続積雪期間、合計積雪日数、積雪深40 cm以上の日数）、それらの交互作用を説明変数、調査地点と調査年をランダム効果、誤差分布をポアソン分布、リンク関数を恒等リンク関数とした。積雪に関するパラメータは、互いに相関が強いので、モデルには1つのみを使用した。積雪パラメータごとに作成したGLMMについて総当たり法によりモデル選択し、すべての積雪パラメータのモデルの中で最も赤池情報量基準（AIC）が低かったモデルをベストモデルとして採用した。なお、選択されたモデルはVIF = 2.15であり、多重共線性がないことを確認している。いずれの解析にもR4.4.0（R Core Team 2024）を使用した。

4. ナラ枯れハザードマップの作製

地上高0 cmの樹幹内氷点下日数の推定結果をもとに、渡島半島全域の樹幹内氷点下日数を推定し、カシナガの越冬可能性からナラ枯れのハザードマップを図示した。氷点下日数の算出には農研機構メッシュ農業気象データの1 kmメッシュ気象データを使用し、11月1日から4月30日までを対象とした。これは、ハザードマップの範囲に樹幹内温度測定期間よりも長期間低温・積雪下にあると予想される高標高域を含むためである。気象データは2023年度の日平均気温と積雪深及び日平均気温の平年値（1991年～2020年）、1991年～2020年の日ごとの積雪深のデータを取得した。積雪に関するパラメータの平年値は年ごとに算出した値の1991年～2020年の平均値を用いた。取得したデータを基に、平年値と2023年度の地上高0 cmの樹幹内温度の氷点下日数を前項で求めた推定モデル式によって算出した。各氷点下日数とカシナガの越冬生存率の関係は伊藤（2024）のモデル式をもとに、以下の4段階に区分した。

氷点下日数30日以下：カシナガの越冬生存率50%以上
氷点下日数55日以下：カシナガの越冬生存率10%以上
氷点下日数80日以下：カシナガの越冬生存率1%以上
氷点下日数81日以上：カシナガの越冬生存率1%未満

同様に、取得データから外気温氷点下日数の平年値と2023年度の値も算出し、平年値と2023年度における外気温と地上高0 cmの樹幹内温度それぞれの推定結果を比較した。

5. カシナガ越冬状況の調査

ハザードマップによる予測結果検証のため、2023年のナラ枯れ被害木のカシナガ越冬状況を2024年4月中旬～5月中旬にかけて調査した。調査は被害木の見つかった5か所のうち、伐倒が可能であった4か所で行った（表-2）。各調査地での調査個体数は、Aでは株立ちの一部の幹のみが枯れている半枯れ木が2個体、Bでは3又の枯死木が1個体、Cでは枯死木が1個体、Dでは枯死木が2個体とカシナガの穿入後も生きていた穿入生存木が2個体であった。各被害木について、可能な限り地際に近い位置（地上高20 cm～30 cm）から厚さ5 cm～10 cmの円盤を採取し、内部のカシナガの生存状況を調べた。円盤の辺材部分を鉋やのみを用いて割材し、材内にいるカシナガ幼虫を採取した。採取した個体は活動が認められたものは生存、加温や刺激を加えても動きの見られなかった個体は死亡とした。採取時に鉋等によって損傷した個体は総数から除外した。カシナガの個体数は被害木ごとに集計し、生存率（生存個体 / （生存個体 + 死亡個体））を算出した。作成したハザードマップから調査木が含まれる1 kmメッシュの2023年度における外気温氷点下日数と樹幹内氷点下日数及び平年値の樹幹内氷点下日数を計算し、各個体のカシナガ生存率と比較した。

表-2 カシノナガキクイムシの越冬状況調査木

調査地	市町村	緯度	経度	DBH (cm)	状態	備考
A	松前	41° 26.6'	140° 06.2'	22.8 / 31.0	半枯れ	2又の株立ち、1株のみが枯損
A	松前	41° 26.6'	140° 06.2'	26.2 / 17.5	半枯れ	2又の株立ち、1株のみが枯損
B	松前	41° 26.6'	140° 07.8'	19.6 / 17.4 / 18.3	枯死	3又の株立ち
C	松前	41° 26.6'	140° 08.7'	42.8	枯死	
D	福島	41° 26.0'	140° 13.3'	30.5	枯死	
D	福島	41° 26.0'	140° 13.3'	37.9	枯死	
D	福島	41° 26.0'	140° 13.3'	29.2	穿入生存	
D	福島	41° 26.0'	140° 13.3'	20.1 / 22.7	穿入生存	2又の株立ち

調査個体データについては内田ら（印刷中）をもとに作成。株立ち個体については、各株の胸高直径（DBH）を併記してある。

結果

1. 測定位置別の氷点下日数

2022年度の測定位置別の氷点下日数の平均値は、地上高0 cmでは33.0日（最小-最大値：1-55日）、地上高20 cmでは63.6日（36-90日）、地上高40 cmでは76.9日（66-89日）であり地上高が高くなるにつれて氷点下日数が増えていた（図-1）。また、地上高0 cmの氷点下日数は外気温の60.8日（49-79日）の半分程度であった。2023年度においても地上高0 cm

の氷点下日数の平均が66.5日であったのに対し、40 cmでは73.9日、外気温は68.1日であり、地上高40 cmや外気温よりも氷点下日数が少なかった。統計的にも地上高0 cmは地上高20 cmや40 cm、外気温よりも有意に氷点下日数が少なく（表-3）、測定位置ごとの樹幹内氷点下日数を説明するモデルで推定された平均値では地上高0 cmで52日であり、地上高40 cm（73日）の約7割の日数であった（表-3）。また、地上高40 cmは外気温よりも有意に氷点下日数が多くなっていった。

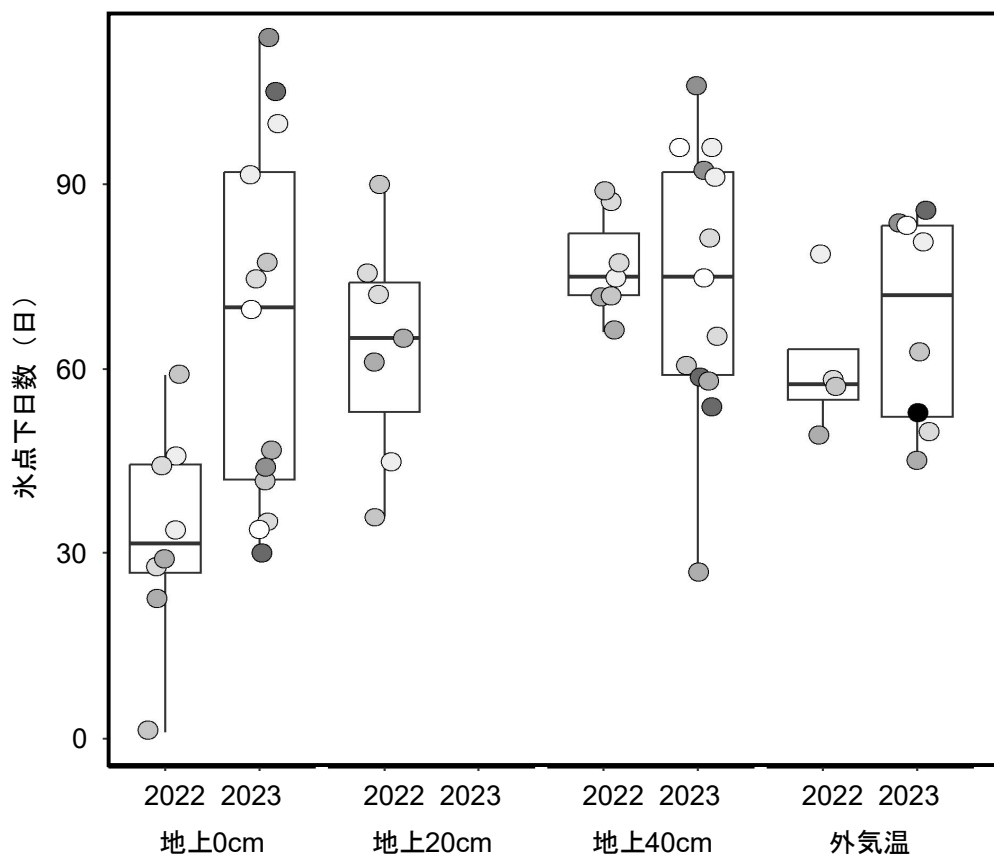


図-1 2022年度と2023年度の測定位置別の樹幹内氷点下日数
色の違いは調査地の違いを表す。

表－3 測定位置別の氷点下日数の比較結果

	係数 (±SE)	推定平均 氷点下日数
切片	3.944±0.085	
測定部位 (地上0cmを0とする)	0.000 a	52
地上20cm	0.332±0.061 bc	72
地上40cm	0.345±0.040 b	73
外気温	0.223±0.040 c	65

2年間での各調査地の測定位置間での氷点下日数を比較した一般化線形混合モデルの結果とモデルをもとにした各測定位置の平均氷点下日数の推定値。英字の違いは5%水準で有意差があることを示す。

2. 積雪深と樹幹内氷点下日数の関係

2年間の各調査地点の積雪データを見ると、最大積雪深は最小で18 cm、最大で190 cmと地点により大きなばらつきがあり、場所によっては計測期間（12月～3月）を通じて40 cm以上の積雪が一度も観測されなかった場所もあった（表－4）。また、積雪日数については、多い地点では111日と調査期間の大半が雪に覆われていた場所がある一方で、その半分程度しかない場所もあった。このデータをもとに、地上高0 cmの樹幹内温度氷点下日数を推定したところ、最大積雪深と外気温の氷点下日数を含むモデルが最もAICが低くなった（表－5）。このモデルによる地上高0 cmの氷点下日数の予測式は次のとおりである。

$$T_0 = 1.1399 \times T_{air} - 0.3321 \times S_{max}$$

T_0 ：地上高0 cmの氷点下日数， T_{air} ：外気温氷点下日数， S_{max} ：最大積雪深（cm）

表－4 積雪及び気温の調査結果概要

調査年度	地上0 cm氷点下 日数（日）	外気温氷点下 日数（日）	最大積雪深 （cm）	合計積雪日数 （日）	根雪期間 （日）	積雪深40 cm以上 日数（日）
2022	33.0 (1—59)	60.8 (49—79)	93.7 (36—190)	91.3 (79—111)	67.3 (44—111)	42.0 (0—106)
2023	66.5 (30—114)	68.1 (45—86)	60.6 (18—190)	83.5 (57—111)	47.4 (16—97)	17.9 (0—73)

調査年度ごとの各項目の平均値を示す。カッコ内は各年度の最大値と最小値である。

表－5 地上高0 cmの樹幹内氷点下日数推定モデル

モデル	AIC	ΔAIC
外気温氷点下日数＋最大積雪深	280.1	-
外気温氷点下日数×最大積雪深	281.7	1.63
外気温氷点下日数＋積雪深40 cm以上日数	283.9	3.79
外気温氷点下日数×積雪深40 cm以上日数	285.8	5.74
合計積雪日数	289.1	8.97
積雪深40 cm以上日数	290.5	10.46
外気温氷点下日数＋合計積雪日数	290.8	10.67
外気温氷点下日数	291.0	10.88

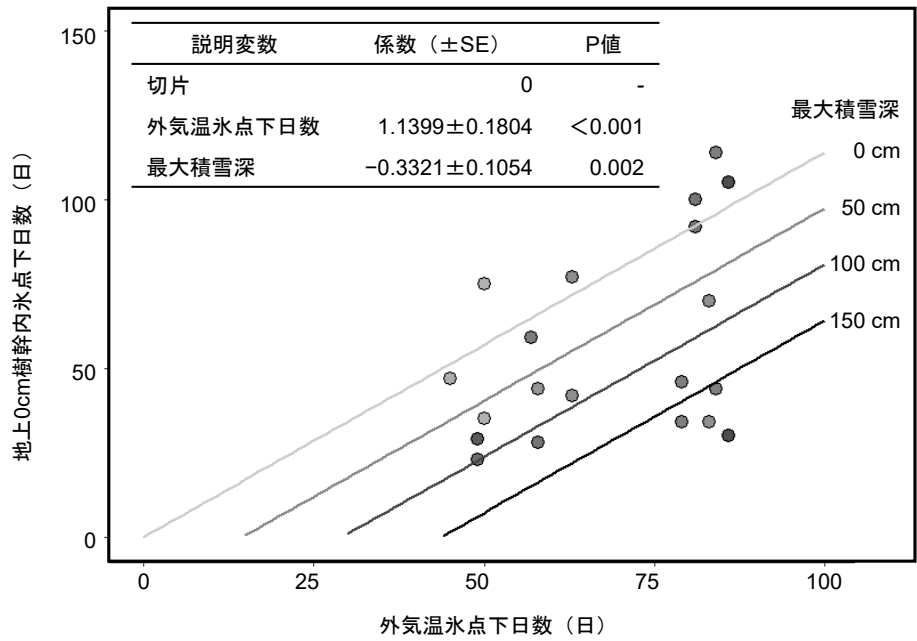
AICの小さい8モデルの結果を示す。

外気温の氷点下日数が増え、最大積雪深が少なくなるほど地上高0 cmの氷点下日数は増加すると予測された（図－2）。このモデルによる予測値と実測値の誤差は 0.21 ± 5.06 日（平均±標準誤差）であり、外気温の氷点下日数のみで予測したモデルの誤差（ 9.85 ± 5.52 日）よりも精度が高かった。

3. カシナガ越冬可能性の推定

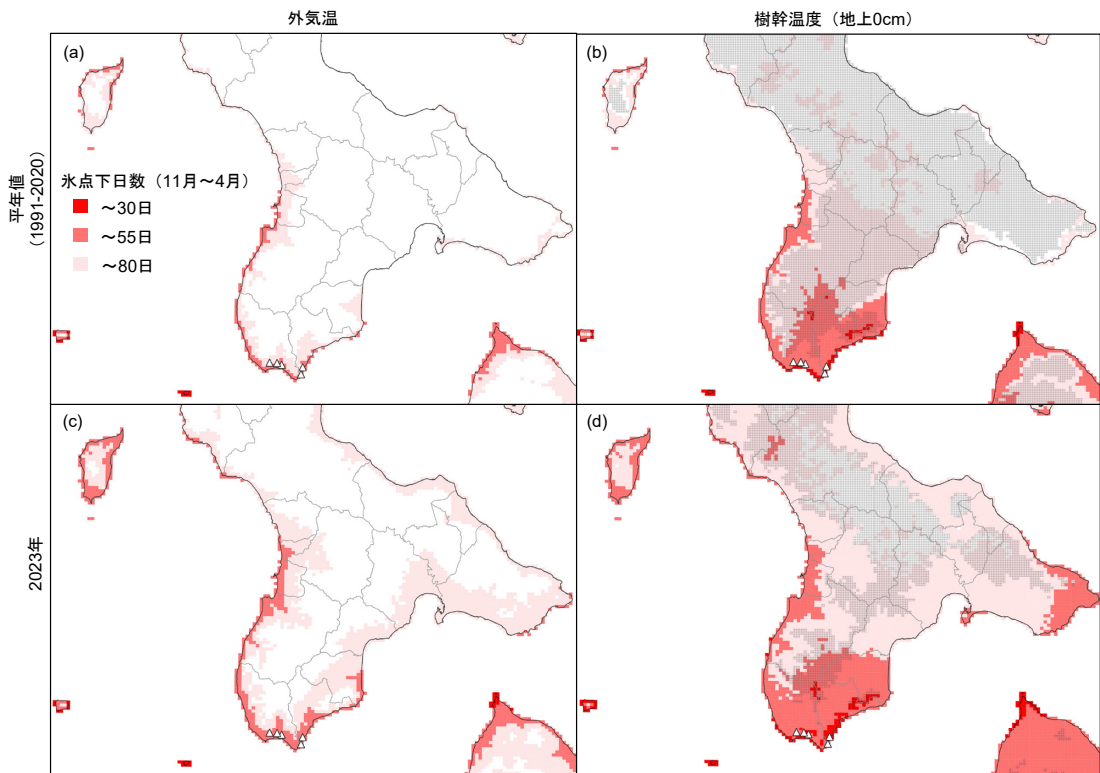
気象データ及び地上高0 cmの樹幹内氷点下日数推定モデルをもとに、1991年～2020年の平年値及び2023年度の気象データによってカシナガの越冬可能性を渡島半島でシミュレーションし、ハザードマップを作製した（図－3）。その結果、平年値、2023年度ともに外気温ではカシナガの生存率が50%以上となる氷点下日数30日以下の場所は渡島大島などの離島にしか存在しなかったが、樹幹内氷点下日数の予測値では沿岸部を中心に松前町～知内町の一部でもみられた。

地上高0 cmの樹幹内氷点下日数を見ると、カシナガの越冬生存率が10%以上となる氷点下日数55日以下の地点は、平年値では江差町北部～知内町北部の沿岸部に広がっているほか、大千軒岳南側の松前町・福島町の内陸部にも広がっていた。また、2023年度は、松前町・福島町・知内町のほぼ全域で氷点下日数55日以下となったほか、せたな町の沿岸部や、亀田半島東部にも氷点下日数55日以下の場所が点在していた。2023年度の氷点下日数55日以下の地点数は1,518メッシュに上り、平年における868メッシュの1.75倍に達していた。モデルでは、カシナガの生存率1%以上である氷点下日数80日以下の地点が松前半島の内陸部まで広域にみられた。



図－2 地上高0 cmの樹幹内氷点下日数と外気温・積雪の関係

各点は実測値であり，実線はベストモデルによる予測結果。実測値・予測結果の色の違いは最大積雪深の違いを示しており，色が濃いほど最大積雪深が深いことを示す。



図－3 渡島半島における外気温と地上高0 cmの樹幹内温度の氷点下日数推定結果に基づくハザードマップ

渡島半島における11月～4月の外気温氷点下日数 (a, c) と地上高0 cmの樹幹内氷点下日数の推定値 (b, d) を示す。(a, b) は平年値により，(c, d) は2023年度の数値により計算した結果である。各メッシュの色は濃い順に氷点下日数30日以下（カシナガ越冬生存率50％以上），氷点下日数55日以下（カシナガ越冬生存率10％以上），氷点下日数80日以下（カシナガ越冬生存率1％以上）であり，白抜きのメッシュは氷点下日数80日以上（カシナガ越冬生存率1％以下）である。(b, d) における灰色の網掛けのメッシュは気温または積雪深がモデルのレンジ外であった場所である。松前半島南部にある三角は2023年度のナラ枯れ被害地点を示す。カシナガ越冬生存率は伊藤（2024）による。

表－6 各被害木のカシナガキクイムシ越冬生存状況及び氷点下日数推定結果

調査地	状態	円盤採取高 (cm)	カシナガ越冬幼虫			外気温氷点下日数 (2023年度)	樹幹氷点下日数 (2023年度)	樹幹氷点下日数 (平年値)
			生存	死亡	生存率 (%)			
A	半枯れ	20~30	0	1	0.0	48 (17.1%)	33.1 (44.1%)	38.6 (32.4%)
A	半枯れ	20	0	11	0.0	48 (17.1%)	33.1 (44.1%)	38.6 (32.4%)
B	枯死	20~25	76	18	80.9	34 (42.1%)	30.0 (51.0%)	32.7 (44.9%)
C	枯死	10	50	44	53.2	39 (31.6%)	28.5 (54.4%)	31.2 (48.3%)
D	枯死	20	24	58	29.3	38 (33.6%)	31.4 (47.9%)	26.9 (57.9%)
D	枯死	20	29	0	100.0	38 (33.6%)	31.4 (47.9%)	26.9 (57.9%)
D	穿入生存	20	0	0	-	38 (33.6%)	31.4 (47.9%)	26.9 (57.9%)
D	穿入生存	20	0	0	-	38 (33.6%)	31.4 (47.9%)	26.9 (57.9%)

各個体の円盤採取高、カシナガの生存数及び死亡数と生存率、各調査地の含まれる1 kmメッシュの2023年度の外気温及び地上高0 cmの氷点下日数推定値、平年の地上高0 cmの氷点下日数推定値を示す。各氷点下日数のカッコ内は伊藤（2024）をもとに推定される当該氷点下日数でのカシナガ生存率。範囲の示してある円盤採取高は株によって採取高が異なっていたことを示す。

4. カシナガの越冬状況

調査地B～Dでは枯死木からカシナガの生存個体が確認され、調査地B及びCの平均生存率は80.9%と53.2%、調査地Dの枯死木では29.3%と100%であった（表－6）。一方、調査地Aの半枯れ木及び調査地Dの穿入生存木ではカシナガの孔道は確認できたものの、いずれの個体からも生存個体は確認されず、特に調査地Dの穿入生存木では死亡個体についても1頭も見つからなかった。

各調査地の2023年度の氷点下日数をみると、外気温では最も少ない調査地Bでも34日であった。地上高0 cmの樹幹内氷点下日数の推定値では、カシナガの生存率が50%を超えていた3地点（B, C, D）はそれぞれ30日、28.5日、31.4日であった。調査地Dは2023年度の推定値ではカシナガの生存率が50%以上となる氷点下日数30日より氷点下日数が多かったものの、平年値ではこの4地点の中で最も氷点下日数が少なく、26.9日であった。

考察

1. 樹幹内温度に対する積雪の影響

本研究では、気温データに加えて積雪データを用いることで、カシナガの穿入が集中する地際部の樹幹内部温度を精度よく推定することが可能となり、北海道においても地際部の樹幹内氷点下日数が30日以下（カシナガの越冬生存率50%以上）となる地点が存在することが示された。

現地測定による樹幹内部の氷点下日数は地上高0 cmが最も少なく、地上高40 cmと比べて7割程度しかなかった。今回の調査地では、最大積雪深の平均値が2022年は93.7 cm、2023年は60.6 cmであり、一部の場所では積雪が40 cmに一度も達しなかった（表－4）。そのため、全体として地上高0 cmに比べ40 cmでは積雪によって保温された期間が短く、40 cm程度でも積雪の影響が小さくなったと考えられる。一方で、このような寡雪環境でもカシナガの穿入が集中する地際部では氷点下日数が少なかった。このことは、カシナガの越冬可能

性を評価する際に積雪を考慮する必要性を強く支持する結果である。

地際部の樹幹内氷点下日数は、外気温に加えて最大積雪深で説明された。積雪による保温効果は積雪深が増えるほど大きくなるが、20 cmを超えると外気温の日変化による雪温の変動が大幅に減少する傾向がみられ（小島ら1971）、40 cmを超えると地際部の樹幹内温度も一定となる報告がある（新田ら2023）。そのため、地際部の氷点下日数を推定するには保温されている期間を代表するパラメータが重要と考えられる。本調査地では、積雪深が40 cmに満たない場所や異常高温により厳冬期に消雪してしまった場所が何カ所もあり、今回は、積雪により地際部が保温されている期間を代表するパラメータとして最大積雪深が採用されたと考えられる。

2. カシナガの越冬可能性

2023年に確認されたナラ枯れ木のうち、枯死木におけるカシナガの生存率はすべての地点で50%を超えていた（表－6）。既往研究から、越冬生存率には温度条件が重要であることが分かっている（江崎2008、伊藤2024）。今回の被害地では外気温の氷点下日数は34日～48日であり、伊藤（2024）をもとにするとカシナガは半数も越冬できない環境であった。しかし、地上高0 cmの樹幹内氷点下日数の推定結果は、調査地BとCにおいて30日以下と50%以上の越冬生存が可能な条件であり、積雪による保温効果がモデルにて適切に評価できていることを示している。調査地Dでは、2023年度の樹幹内氷点下日数推定値が31.4日とそれほど少なくなかった一方で、ミズナラ1個体では100%の生存率であった。この原因として、微地形の影響と農研機構メッシュ気象データの誤差が考えられる。積雪深は1 m～1 km程度のスケールの微地形によって大きく変化することが分かっている。しかし、農研機構メッシュ気象データによる積雪の推定には微地形が考慮されていない（小南ら2015）。加えて、農研機構メッシュ気象データの積雪データは積雪深の推定に課題が残っているこ

とも指摘されている（小南ら2015）。樹幹内氷点下日数の推定精度向上には積雪データの改良が必要と思われるが、樹幹内氷点下日数の推定結果及び実際の越冬状況において50%以上のカシナガの越冬生存がみられたことは、北海道内にカシナガの生存に適した環境が存在することを示す重要な結果である。

調査地Aの半枯れ木や調査地Dの穿入生存木ではカシナガの越冬が確認できなかった。これまでの研究から、穿入生存木では樹木側の抵抗によりカシナガの生存率が低いことが分かっている（小林・上田2005）。そのため、半枯れ木や穿入生存木では、ミズナラの抵抗反応により生存個体がいなかった可能性がある。また、調査地Aは全調査地点の中で最も氷点下日数の多い場所であった。気温は冬期の死亡率に加え、冬までの発達程度にも影響する。カシナガは越冬するためには終齢幼虫に達する必要があるが（衣浦1994）、調査地Aの円盤からは終齢幼虫の越冬場所である幼虫室（樹木の繊維方向に掘られた1cmほどの孔道）が確認できなかった。調査地Aにおいては、低温による発育不良も越冬幼虫がいなかった理由として考えられる。

3. ナラ枯れの危険性

本研究のハザードマップでは、現在ナラ枯れやカシナガの生息が確認されていない上ノ国町～江差町の沿岸部においても生存率が10%以上の地域が広く存在すると予想された（図-3）。江差町周辺は対馬暖流の影響で北海道では比較的温暖な気候である。植生もヒノキアスナロの北限であるなど（林1952）東北地方と類似している。そのため、ナラ枯れが蔓延している東北地方と同じような気候条件であり、カシナガの越冬可能性は十分にある。ナラ枯れの新規被害は前年被害木の周囲2km圏内に大半が発生するほか（小林・上田2005）、被害の最大拡大距離としては岐阜県で25.5km（大橋2008）、新潟県で28.5km（布川2007）といった報告がある。現状では上ノ国町や江差町は2023年の被害木からは40km以上離れており、直接カシナガが飛来し被害が発生する可能性は極めて低いと考えられる。ただし、このような場所でも被害材の持ち込み等により人為的にカシナガが持ち込まれた場合は、越冬・繁殖し、被害が拡大する恐れがある。事実、岩手県では2013年にこれまでの被害地から70km以上離れた場所で新たな被害が発生しており、この原因として東日本大震災後の復興資材等に紛れて移入してきた可能性が指摘されている（中村2016）。そのため、現在の被害地域から離れていても、カシナガの越冬が懸念される地域ではナラ材の利用の際には、被害地域からの材を持ち込まない、あるいはチップ化・薪化してカシナガが繁殖できない形で持ち込むなど、防疫の徹底に細心の注意を払う必要がある。

2023年度の樹幹内氷点下日数の予測結果では、カシナガの生存率が10%を超える地点が平年の1.75倍に及んでいたと予

想された。2023年度の冬（2023年12月～2024年2月）は全国的に記録的な高温であり、道南地域においても江差で1月の月平均気温が過去最高になるなど、冬期（12月～2月）の平均気温が平年よりも1℃以上高かった（気象庁2024）。現在の温暖化予測では、北日本日本海側における冬期の平均気温が21世紀末には20世紀末よりも1.8℃～5.2℃上昇するとされている（気象庁2020）。現状ではカシナガの越冬可能な環境は松前半島に限られているが、このまま温暖化が進めば亀田半島やより広域にカシナガの越冬可能な場所が拡大する可能性がある。そのため、一度北海道内にカシナガが定着すると、温暖化の進行とともにナラ枯れが北上し、対策が困難になると予想されることから、ナラ枯れの早期対策がより重要である。

今回の予測結果では、松前半島内陸部の高標高域にも越冬可能な環境が存在していた。越冬可能と評価された地点は外気温の氷点下日数が4か月に達するような寒冷な環境であったが、同時に最大積雪深が200cmを超える場所でもあった。多雪地帯では、雪の断熱効果で厳冬期でも地温がプラスに維持されるため（石井・佐藤2012）、今回の予測のように高標高域でもカシナガが越冬できる可能性はある。一方で、多雪環境であっても積雪深が少ない段階で冷え込む場合には地温が氷点下となり、その後の降雪によって氷点下で維持されることもある（小島1972）。この場合は今回の予測よりも氷点下日数が増えると推測される。高標高域等の多雪・低温環境での樹幹内氷点下日数を正確に予測するためには、データを拡充させて予測性能を向上させる必要がある。

4. まとめ

これまで、北海道では冬期の低温によって生存率が下がるため、ナラ枯れの被害拡大速度は遅いと考えられてきた。しかし、現在北海道で確認されている被害地域周辺では、平年でもカシナガの越冬生存率が50%以上と予測された。本州では、カシナガは1つの孔道から20頭～80頭の次世代の脱出があるとされている（西村ら2007）。江崎（2008）では本州のようなプラス気温の環境では越冬生存率はほぼ100%とされている。脱出数に対して越冬以外の要因の影響が少ないないとする、越冬生存率50%の地域では脱出数も約半分になると仮定でき、20頭～80頭の半数である10頭～40頭が脱出すると推定される。現在見つかっている北海道の被害木は穿入孔数が多くて20個程度である（内田ら 印刷中）。これをもとに今回の被害地周辺における被害木からの脱出数を計算すると、10頭～40頭/孔×20孔＝200頭～800頭もの次世代の脱出が起きると予想される。2023年と同程度の穿孔が起きるとみなすと、1つの穿入孔にはオスとメス1匹ずつ必要なので、単純計算で1本の被害木から新たに5～20本の被害木が発生する計算となる。実際には、越冬生存率が100%であった被害木も見つかっているため、さらに多くの被害が発生す

る可能性がある。2023年度は確認した全被害木を駆除しているが、もし見落としや駆除ができない個体が発生すると、幾何級数的に被害木が増加してナラ枯れの急拡大を招く恐れがある。そのため、北海道におけるナラ枯れの蔓延を防ぐためにも、ハザードマップをもとに、越冬可能性の高い地域で確実に駆除することが必要である。また、今回作成したハザードマップに加えて、カシナガの生息密度を評価・組み合わせることができれば、新規被害木の発生予測にも活用できる。カシナガのようなキクイムシ類の生息密度の評価には、トラップ調査や前年被害木の位置情報などが有効である (Fettig and Hilszczański 2015, Kondoh et al. 2013)。ナラ枯れ被害の予測や拡大防止のためにも、確実な被害木の検出やトラップによるモニタリングが重要となる。一方で、今回推定したハザードマップは気象条件のみに基づいているが、ナラ枯れの発生場所には周辺植生や地形も影響するとされている (Kondoh et al 2013)。そのため、被害状況の調査や高精度な植生情報の構築等により、より推定精度を高めるための研究を続ける必要がある。2023年度は北海道で初めて被害が確認されたほか、青森県の北端被害地の被害量が前年比20倍に拡大している (東北森林管理局 未発表)。北海道内でのナラ枯れ蔓延を防ぐために、今回作成したハザードマップ等を活用して早期に被害を予測し対策体制を整え、適切に対処できるよう万全を期して臨む必要がある。

謝辞

本研究は生物系特定産業技術研究支援センターのイノベーション創出強化研究推進事業 (体系的番号JPJ007097)「With/Post ナラ枯れ時代の広葉樹林管理戦略の構築」(課題番号04021C2)により実施した。本研究の立案・実施に対して、小野寺賢介博士に尽力いただいた。渡島総合振興局西部森林室及び北海道水産林務部林務局森林整備課には調査地の選定、提供に協力いただいた。松前町森林組合及び福島町森林組合にはカシナガ越冬調査のための伐倒作業を実施いただいた。また、国立研究開発法人森林研究・整備機構森林総合研究所北海道支所の尾崎研一博士、上田明良博士、小林卓也博士には円盤からのカシナガ採取に協力いただいたほか、モデルの開発にあたり貴重な意見をいただいた。記して謝意を表する。

引用文献

- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67: 1–48. doi: 10.18637/jss.v067.i01
- 江崎功二郎 (2008) ナラ集団枯損被害の抑制メカニズムの解明. 公立林業試験研究機関研究成果選集 5: 25–26
- Fetting CJ, Hilszczański J (2015) Management strategies for bark beetles in conifer forests. In: Vega F, Hofstetter R (eds) *Bark Beetles: Biology and Ecology of Native and Invasive Species*,

- 555–584, Academic Press, Elsevier, London
- 林 彌榮 (1952) 日本産重要樹種の天然分布 針葉樹第2報. 林業試験場研究報告 55: 1–251
- 石井吉之・佐藤大輔 (2012) 積雪底面融解量の場所による変化と流域平均量. 北海道大学地球物理学研究報告 75: 59–71
- 伊藤昌明 (2024) ナラ枯れ被害材の低温保管処理によるカシノナガキクイムシの越冬耐性調査. 令和5年度青森県産業技術センター林業研究所報告 20–24
- 鎌田直人 (2002) カシノナガキクイムシの生態. *森林科学* 35: 26–34
- 衣浦晴生 (1994) ナラ類の集団枯損とカシノナガキクイムシの生態. *林業と薬剤* 130: 11–20
- 気象庁 (2020) 日本の気候変動2020 大気と陸・海洋に関する観測・予測評価報告書 (詳細版). https://www.data.jma.go.jp/cpdinfo/ccj/2020/pdf/cc2020_shousai.pdf (2024年9月30日確認)
- 気象庁 (2024) 2023年～2024年の冬(12月～2月)の天候. <https://www.data.jma.go.jp/cpd/longfcst/seasonal/202402/202402s.html#:~:text=%E6%A6%82%E6%B3%81.%20%E5%86%AC%E5%9E%8B%E3%81%AE%E6%B0%97%E5%9C%A7%E9%85%8D> (2024年9月30日確認)
- 小林正秀・萩田 実 (2000) ナラ類集団枯損の発生経過とカシノナガキクイムシの捕獲. *森林応用研究* 9: 133–140
- 小林正秀・上田明良 (2005) カシノナガキクイムシとその共生菌が関与するブナ科樹木の萎凋枯死一発生被害要因の解明を目指して一. *日本森林学会誌* 87: 435–450
- 小泉匡平・鎌田直人・小池孝良 (2013) ナラ枯れとカシノナガキクイムシー北陸のナラ枯れ現場から一. *北方林業* 65: 52–55
- 小南靖弘・広田知良・井上 聡・大野宏之 (2015) メッシュ農業気象データのための積雪水量推定モデル. *雪氷* 77: 233–246
- Kondoh H, Yamanaka T, Saito S, Shoda-Kagaya E, Makino S (2013) Development of a hazard map for oak wilt disease in Japan. *Agricultural and Forest Entomology* 17: 205–213. doi: 10.1111/afe.12098
- 小島賢治・小林大二・小林俊一・秋田谷英次・成田英器・石川信敬 (1971) 札幌の平地積雪断面測定資料報告 昭和43～44年冬期. 低温科学物理篇資料集 28: 25–36
- 小島賢治 (1972) 札幌市の平地積雪の温度: 1963–64～1968–69年の積雪断面測定資料より. 低温科学物理篇資料集 29: 15–20
- 黒田慶子 (2011) ナラ枯れの発生原因と対策. *植物防疫* 65: 162–165
- 升屋勇人・山岡裕一 (2012) キクイムシの加害様式と随伴菌の病原性との関係. *日本森林学会誌* 94: 316–32

- 中島春樹・松浦嵩遠（2015）「ナラ枯れ」はその後どうなったのか？. 富山農林水産総合技術センター森林研究所研究レポート 10: 1-8
- 中村克典（2016）岩手県三陸地方で拡大しつつあるナラ枯れ被害. 樹木医学研究 20: 118-119
- 西村正史・松浦嵩遠・高島幸司・小林裕之（2007）ナラ類集団枯損を引き起こすカシノナガキクイムシの富山県における生態と防除. 富山県林業技術センター研究報告 20: 1-10
- 新田紀敏・和田尚之・小野寺賢介・内田葉子（2023）冬期間のミズナラ樹幹の温度分布—美瑛市光珠内での事例. 北方森林研究 71: 15-19
- 布川耕市（2007）新潟県におけるナラ類集団枯損被害の地域分布と拡大経過. 新潟県森林研究所研究報告 48: 21-32
- 大橋章博（2008）岐阜県におけるナラ類枯損被害の分布と拡大. 岐阜県森林研究所研究報告 37: 23-28
- 大橋章博（2015）冬期の気温がカシノナガキクイムシの発生に及ぼす影響. 中部森林研 63: 11-14
- 尾崎研一（2024）ナラ枯れの北海道への侵入と今後の防除への提言. 森林技術 984: 32-35
- Ozaki K, Ueda A, Tokuda S, Wada H, Kitajima H（2021）First report of an ambrosia beetle, *Platypus quercivorus*, vector of Japanese oak wilt, in Hokkaido, northern Japan. Journal of Forest Research 26: 152-154. doi: 10.1080/13416979.2020.1860453
- R Core Team（2024）. R: A Language and Environment for Statistical Computing
- 内田葉子・和田尚之・雲野明・徳田佐和子・升屋勇人・小林卓也・上田明良・尾崎研一（印刷中）北海道でのナラ枯れ初被害における被害木の特徴. 日本森林学会誌

Summary

Japanese oak wilt (JOW) is caused by *Platypus quercivorus*, the vector of pathogens, and becomes serious issue especially for *Quercus crispula*. In Hokkaido, JOW was confirmed for the first time in 2023, and the hazard of JOW needs to be urgently evaluated to prevent its spread. Because low temperature greatly affects the survival of *P. quercivorus* in cold regions, we aimed to visualize JOW hazard by predicting the inside temperature of tree trunk, where *P. quercivorus* larvae overwinter, from several meteorological data; air temperature and snow depth. As a result of measuring trunk inner temperature during winter, the number of days below zero at 0 cm above ground was significantly less than at 40 cm above ground, meaning most suitable position at root collar for overwinter. As a result of estimating the number of days below zero at 0 cm above ground from air temperature and snow cover data, it could be predicted with the accuracy of 0.21 ± 5.06 days (mean $\pm$ SE) from the number of days below zero of air temperature

and maximum snow depth. Calculating the JOW hazard from this prediction equation, the percentage of overwinter survival of *P. quercivorus* larvae was over 10% in coastal area from northern part of Esashi to northern part of Shiriuchi. In addition, warmer winter of 2023 resulted in high risk even in coastal area of Setana and Eastern part of Kameda Peninsula. The percentage of overwinter survival of *P. quercivorus* larvae was over 50% in damaged stand of JOW in 2023, and more than half of *P. quercivorus* larvae actually survived. It is necessary to utilize this hazard map, predict JOW damage areas early, establish control systems, and make efforts to prevent JOW damage spread in Hokkaido.

Key words

Platypus quercivorus, Hazard map, *Quercus crispula*, Trunk temperature

北海道林業試験場研究報告 No.62 (1)

発行年月	令和 7 年 3 月
編 集	林業試験場刊行物編集委員会
発 行	地方独立行政法人 北海道立総合研究機構 森林研究本部 林業試験場 〒079-0198 北海道美唄市光珠内町東山 TEL (0126) 63-4164 FAX (0126) 63-4166 ホームページ https://www.hro.or.jp/forest/research/fri/index.html
印 刷	株式会社 総北海 旭川市工業団地 2 条 1 丁目 1-23 TEL (0166) 36-5556
