

# 産地標高の異なる接ぎ木トドマツの若齢時の着花実態と外部刺激の効果検証

石塚 航\*

## Flowering patterns in young grafting trees of *Abies sachalinensis* derived from different altitude and effects of external stimuli

Wataru ISHIZUKA\*

### 要旨

トドマツは苗木需要が大きく安定的な種子生産が必要なため、着花促進を図る外部刺激の実用化が期待される。本種は自生産地の標高勾配に沿って繁殖特性の変異が知られることから、本研究では、変異が期待される3由来産地（低標高、高標高、低標高と高標高の交雑個体）の若齢の接ぎ木個体を材料に、着花応答における変異をのべ8年の着花観察より、また、外部刺激としてガードリング処理を実施し、その効果を翌年の着花観察より検証した。雌花着花は接ぎ木翌年から認められたが、全期間を通じて着花率は低く（2022年～2025年期間着花率、平均22%）、由来産地間差はなかった。一方、雄花はいずれの年も着花率が高く（同、平均79%）、高標高由来ほど着花率が高い変異があった。統計モデルにより評価したところ、ガードリング処理は雌花の着花には効果がなかったが、雄花の着花量を向上させる傾向があった。もともと雌花着花が稀だったことに起因した可能性はあるが、本試験で行ったガードリング処理は、若齢段階での種子生産に向けた適用は困難とみられた。効果的な処理時期や齢についてさらなる検討が必要である。

キーワード：種内変異、ガードリング、接ぎ木、雄花、トドマツ

### はじめに

人工林資源の多くが充実し、木材としての利用適期を迎える中、人工林資源の循環利用を促進させて資源の量的・質的向上を図る取り組みがますます重要になっている。そのためにも、優良な種苗の安定供給によって、着実な森林づくりを推進していくことが求められる。種苗の安定供給の実現には、優良な種子の安定生産が欠かせないことから、採種園での着実な種子生産がその成否を左右するといえる。北海道では2017年に策定した「北海道採種園整備方針」と「北海道採種園整備計画」を2022年に改定するとともに、計画に沿って順次、採種園の整備・更新を一つ一つ進めており（北海道水産林務部林務局森林整備課 2022a；2022b）、2017年以降、北海道西南部地域向けの種苗生産を担うトドマツ採種園や（石塚ら 2018；石塚 2022）、北海道全域向けのカラマツ類採種園において（石塚・今 2023）、新規造成や補植・整備等が行われている。直近では、北海道東部地域向けのトドマツ採種園を

新規造成し（石塚2023a）、根釧地域向けの採種園の新規造成にも着手したところである（2026年現在）。

優良な種子の安定供給を実現していくためには、これらに加えて、採種園に導入したそれぞれの採種木から確実な種子生産がなされるように、さらなる取り組みを推進していかねばならない。樹木には、一般に豊凶現象と呼ばれる、年による着花量の顕著な違いが認められる。本州の主要造林木であるスギではジベレリンの施用による花芽誘導が可能であるため問題となっていないが（藤澤 2015；倉本・藤澤 2013）、トドマツ等の北方系の主要造林木では実用的なジベレリンの効果が認められないため、豊凶によらずに着花・結実を図る別の手法が求められる。花芽誘導を図る外部刺激は実用的な手法として開発されており、具体的な手法として、養分・水分通道を妨げることを目的とした幹への環状剥皮や枝へのスコアリング（刃物等を用いて着花させたい枝を傷つける手法）、幹へのガードリング（刃物等を用いて主幹を傷つける手法）がある（Bonnet-Masimbert 1982；藤澤 2015；Owens 2001；

\* 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63号 令和8年3月, Bulletin of the Hokkaido Forestry Research Institute, No. 63, March, 2026]

田村ら 2015)。北海道では、カラマツ類において実際に採種園で環状剥皮の取り組みが行われた一方（今ら2019；内山ら2007）、上述したような新規造成が進むトドマツ採種園においては、実用的な取り組みはない。今後のトドマツ種子生産の主力を担う採種園はまだ若齢なため、個体への負荷（ストレス）の大きさを鑑みると、環状剥皮以外での手法確立が求められる。同時に、梢端部に雌花を着花させる本種の繁殖特性からは、枝単位ではなく幹を対象とした外部刺激を与えることが必要のため、幹ガードリング（以降、ガードリング）が候補手法になると考えられる。

トドマツは同時に、種内における遺伝的変異が顕著で、由来産地によって大きく特性が変わることが古くより知られる種でもある（畠山 1981；倉橋・濱谷 1981）。とくに標高の違いは、季節性などの生育環境に大きな差異を生み出しやすいため、本種は自生する標高域それぞれにおいて適応的な変異を蓄積していることが報告されており、標高勾配に沿って連続的に変化する形質も明らかにされている（Ishizuka and Goto 2012；Ishizuka et al. 2015；石塚 2023b）。繁殖特性は、そのような由来産地標高間で明瞭な遺伝的変異が観察できる形質の一つとして報告されている（Hisamoto and Goto 2017；倉橋・濱谷 1981；倉橋ら 1992）。倉橋ら（1992）は、接ぎ木した個体を同じ環境下にて生育したところ、高標高に由来する個体ほど早い齢で着花が認められることを明らかにした。また、Hisamoto and Goto（2017）は、標高間相互交配試験地において球果生産数を調べ、高標高由来の次代（子ども）は低標高由来の次代よりも球果生産数が多く、低標高と高標高の標高間で交雑させた次代は低標高由来と同等もしくはやや多い程度となり、交配による複雑な影響もあるが繁殖量は遺伝する量的形質であることを明らかにした。したがって、本種の着花特性をよく理解し、活用していくためには、変異が期待される様々な遺伝子型の材料を扱っていくことが肝要である。

そこで本研究では、トドマツの安定的な種子生産の実現に向けて、1）若齢時の接ぎ木個体の雌花と雄花それぞれの着花率は由来産地によって異なるか、および、2）ガードリング処理の実施によって雌花と雄花それぞれの着花率は向上するか、に着目し、本種においてみられる繁殖特性の由来産地標高による変異と、花芽誘導を図る外部刺激の効果について検証することとした。研究材料には、由来産地標高が異なり、着花量に変異があると期待される接ぎ木個体を用い、若齢時における着花特性をのべ8年にわたって観察するとともに、外部刺激の一つとしてガードリング処理を実施し、処理翌年の着花応答について詳しく調査した。

## 材料と方法

### 1. 供試材料とガードリング処理

接ぎ木は2017年春に北海道立総合研究機構林業試験場（以降、林業試）の苗畑（N 43.288°, E 141.853°）にて、通常の

接ぎ木プロトコルにより実施した。まず、採種木として、東京大学北海道演習林に生育する13個体を選定し、同年冬にあらかじめ接ぎ木に用いる接ぎ穂（枝の先端部）を収集しておいた。採種木とした13個体の内訳は表-1に示すとおりで、同演習林内の低標高（標高約500 m）に自生する天然生個体（A15, A16, A17）より接ぎ木増殖し、同演習林樹木園（標高230 m, N 43.221°, E 142.382°）にて生育する5個体、高標高（標高約1,200 m）に自生する天然生個体（A35, A36, A39）より接ぎ木増殖し、樹木園にて生育する6個体、高標高自生個体と低標高自生個体の間で1979年に人工交配し、1986年に同演習林試験地（標高220 m, N 43.217°, E 142.391°）へ植栽された標高間交雑個体（Hisamoto and Goto 2017；倉橋・濱谷 1981）のうち2個体（P236, P336）を対象とした。このうちP236の母樹は高標高由来のA33個体、P336の母樹は同じく高標高由来のA39個体である。人工交配では低標高由来複数個体の混合花粉を用いたために両個体の花粉親は不明だが、花粉親由来の遺伝子型を調べた先行研究では、花粉親は別個体であることがわかっている（Goto et al. 2017）。本研究では以降、交配に用いた母樹と花粉親の標高型に基づき、標高間交雑個体を「高×低」と表す。これら13個体はいずれも繁殖段階に達しており、接ぎ穂の採集が行われる2017年までに樹冠に着花が観察されていた（石塚、観察）。

接ぎ木後に接ぎ穂が癒合し、翌年に健全に開葉した全活着個体（142個体）を本研究の対象とし（表-1；2018年活着数）、生育を継続させた。2021年まで5成長期を林業試苗畑にて育成した後、健全個体（124個体）を三笠市に所在する試験地（N 43.237°, E 141.846°）に移植し、生育を継続させた（表-1；2022年移植数）。その際、個体間での被陰が起らないよう、十分に個体間隔を離した（苗列間2 m）。

2024年春に生存個体より27個体を選木したうえでガードリング処理を行った。選木基準は、前年に着花が認められず、かつ雪害等もなく、健全に主幹が伸長していることとした（図-1a）。採種木の由来産地ごとに個体数が均等になるようにし、低標高由来、高×低標高、高標高由来の3群それぞれで9個体ずつ選木した。なお、選木の際、13個体ある採種木の重複については考慮しなかった。ガードリング処理は3時期で実施することとし、それぞれの由来産地で選木した9個体について、3個体ずつ、各時期の処理に供することとした。

ガードリング処理は、個体の主幹上部、輪生枝の節間に施すが、たいいてこの個体は2021年成長期における主幹の伸長が良く、この年に形成された節間が大きかったため、ガードリング処理はこの部分において施すこととし、処理部より上部の輪生枝数に顕著な個体差が生じないようにした。ガードリングは小刀で形成層をらせん状に5周切り込む形で行った（図-1b）。これにより養分・水分の通道が阻害されるため、翌年には切り込み部分においてわずかな肥大化が認められる（図-1c）。一方で、致命的な生理ストレスや障害を受けるこ

表-1 研究で用いたトドマツ接ぎ木個体の内訳と植栽後の着花状況

採穂木の 由来産地	採穂木	2018年 活着数	2022年 移植数	期間内着花個体数 (2022~2025年に少なくと も1回開花観察)	
				雌花	雄花
低標高	A15-5	10	8	1	1
	A15-9	10	7	5	3
	A16-14	12	9	0	5
	A17-2	10	10	3	8
	A17-3	9	8	1	6
高×低	P236	21	20	10	15
	P336	19	17	3	15
高標高	A35-10	6	5	0	5
	A35-13	9	7	0	7
	A36-2	8	8	0	8
	A36-4	11	9	5	9
	A39-5	6	5	0	5
	A39-9	11	11	4	11
全体		142	124	32	98



図-1 試験に供したトドマツ接ぎ木個体

a) 2024年時の個体の様子。b) 幹（主軸）に傷をつけるガードリング処理の実施部位。2024年の処理実施時に撮影。c) ガードリング処理翌年の様子。2025年夏期に撮影。d) 幹の梢端部に着花するトドマツ雌花。e) トドマツ雌花。f) トドマツ雄花。側枝の裏側に着花する。

とはなく、実際に、本処理が直接の原因とみられる枯損は認められなかった。

3時期に分けて実施したガードリング処理のうち、1回目は側枝主軸より展開するシュートが展開しきるタイミングで開始することとし、2024年5月26日に実施した。2回目はその約10日後、6月6日に実施し、3回目はさらに10日後の6月16日に実施した。3回目実施の際、まだシュート先端には冬芽が形成されていない状態だった。本研究では、便宜的に1、2、3回目の実施をそれぞれ「早い」「中間」「遅い」として定義することとする。

## 2. トドマツにおける開花特性

トドマツの場合、雌花と雄花は樹冠において別々の位置に着生する特性がある。雌花は梢端部の1年生枝に上向きに着生し、雌花がそのまま成熟して球果へと変わる(図-1d, e)。花が大きいので、若齢時には多くの場合、側枝に1花~数花で着生する傾向がある。一方、雄花は樹冠の下部、力枝として伸長した側枝の先端部分で日当たりの良い1年生枝に、下向きに着生する(図-1f)。着花する場合には、たいてい、シュートの裏側に密生するように雄花が観察され、多い時には半分を超える側枝に雄花着花が観察される。なお、春の開葉前に開花した雄花は、花粉の放出後に脱落するため、初夏以降の枝には花芽の痕のみが残る。

## 3. 着花状況と個体サイズ調査

生残個体すべてを対象に着花状況の確認を行った。調査期間は、雌花については接ぎ木の翌年である2018年より、雄花については2020年より、ともにガードリング処理の翌年である2025年までとし、期間中の調査は毎年実施することとした。林業試苗畑において育成していた2018年から2021年の4年間は、各年の初夏に、雌花着花個体と雄花着花個体の数を採穂木の単位で調べた。試験地に移植した後の2022年から2025年の4年間は、同じく初夏において、個体別に雌花と雄花それぞれの有無を調べた。ただし、2023年の雄花着花有無は未測定だった。

2024年と2025年については、着花量の評価として着花スコアを個体別に記録した。着花スコアは、着花なしのスコア「0」、半分以下の側枝でのみ雄花着花が観察され、着花が少ない~中程度として判定される着花スコア「1」、および半分を超える側枝に雄花着花が観察され、着花が多いとして判定される着花スコア「2」の3段階とした。2025年調査では、参考値として、ガードリングした位置よりも上部の枝における着花かどうかについても記録した。

また2024年、2025年については、個体サイズを表すパラメータとして自然高での樹高を測定した。

## 4. 統計解析

各年の着花観察データについては、着花した接ぎ木個体数を採穂木の単位で集計し、期首の生残数を母数とした着花率(%)を求めた。個体追跡ができていない2022年移植以降のデータについては、植栽した個体単位で、成長、着花有無、雄花スコア(2024年以降)データを整備するとともに、雌花および雄花それぞれについて、2022年から2025年の期間内に少なくとも一度でも着花が観察されたかどうかを個体単位で集計し、全集計対象個体を母数とした着花率(%)を求め、これを2022~2025期間着花率として定義した。これらについて、R ver. 4.5.2 (R Core Team 2025)を用いて、以降の統計解析に供した。

着花に対する由来産地の影響について、まず、各年の雌花および雄花着花率が由来産地の違いによって差があるかどうかを調べた。検定には分散分析(ANOVA)の枠組みを用いたが、着花有無の二値データを扱うことから、説明変数に由来産地を組み込み、リンク関数を“logit”とした一般化線形モデルの逸脱度分析を実施した(Manning 2007)。上述の通り定義した2022~2025期間雌花着花率、2022~2025期間雄花着花率についても同様の分析を行った。

次に、2024年および2025年の着花に対して、候補因子の影響解析を行った。2024年雌花着花と雄花着花のそれぞれについて、由来産地、対象個体の当年樹高、および前年の雌花着花有無を説明変数に、着花有無の二値を目的変数に組み込んだ一般化線形モデルを構築した。その際、0値が多い本データの特性を鑑みてプロビットモデルを適用した(Torres-Reyna 2014)。なお、それぞれの由来産地はいくつかの採穂木から構成されていることから、採穂木の違いをランダム効果として、一般化線形混合モデル向けのプロビットモデル(Salinas Ruiz et al. 2023)も構築を試みたが、収束しなかったため採用しなかった。

ガードリング処理の影響を検証する2025年雌花着花および雄花着花については、由来産地、対象個体の当年樹高、ガードリング処理有無と処理時期、およびそれらの交互作用項を説明変数に、着花有無の二値を目的変数に組み込んだプロビットモデルを構築した。前年着花有無はガードリング処理の選木時に「前年に着花が認められないこと」として考慮し、偏りが生じていたために変数には組み込まないこととした。解析過程では処理時期を除去した変数選択も行い、変数選択前後の2モデル間のモデル比較により、適切なモデルを採択した。比較はAICにより行った。なお、そもそもガードリング処理個体に着花が認められなかった場合には、ガードリング処理有無や処理時期の影響は調べられないことから、解析に供することはできなかった。

最後に、2025年の雄花着花スコアに対して、同様に、由来産地、対象個体の当年樹高、ガードリング処理有無と処理時期、およびそれらの交互作用項を説明変数に組み込んだモデ

ルを構築し、変数選択も経たうえで各変数の影響を調べた。ここで、着花スコアは順序変数となっているため、モデルは順序プロビットモデルを適用させた (Torres-Reyna 2014)。その際、基準切片の設定は着花スコア 0、由来産地を低標高とした。

## 結果

### 1. トドマツ接ぎ木個体の着花実態

雌花について、接ぎ木翌年である2018年から2025年まで8年間の着花推移を図-2に、また、移植後の2022~2025年期間内着花個体数を表-1に示した。接ぎ木翌年に、高×低および高標高由来の接ぎ木個体において全体で3個体とわずかながら雌花着花が認められた。2019年には着花がなかったものの、2020年以降は着花が継続的に観察された。2023年は高×低由来において平均37%の着花率となり、観察期間中で最

も高い着花率だった。逸脱度分析の結果、この2023年は由来産地の違いによって着花率に有意な違いがあった ( $p < 0.05$ ; 図-2)。着花率の有意な違いは2022年においても検出された ( $p < 0.05$ ; 図-2) この年は、低標高、高標高由来のみが着花し、平均着花率はそれぞれ3%と6%だった。

雄花について、2020年から2025年における着花推移を図-3に、2022~2025年期間内着花個体数を表-1に示した。調査を行った5カ年のいずれの年も着花が認められ、平均着花率が最も高かったのは高標高で一貫していた。また、年別で着花率が高い由来産地の順は、2024年を除く4カ年で高標高、高×低、低標高の順に揃っていた。高標高由来では、採穂木単位でみると、接ぎ木個体すべてで着花が観察された場合も多くみられた。逸脱度分析の結果、いずれの年でも、由来産地の違いによる着花率の有意な違いが認められた ( $p < 0.001$ ; 図-3)。

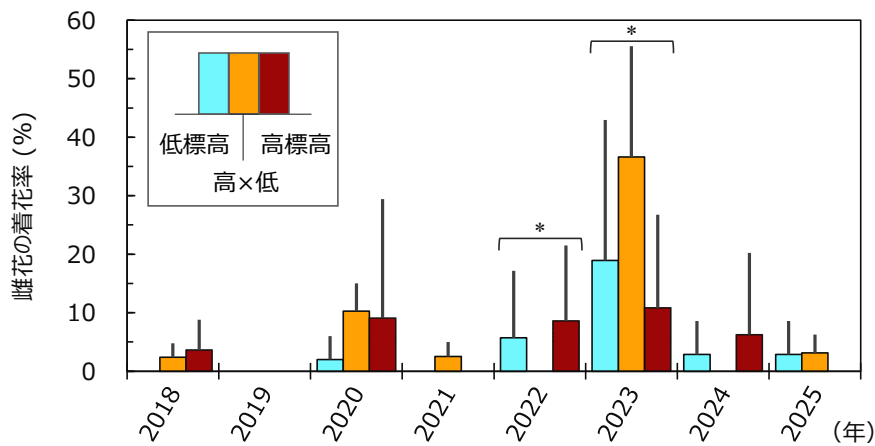


図-2 接ぎ木翌年以降の雌花着花率の推移

凡例に示した由来産地別に、採穂木あたり着花率平均値を、標準偏差 (エラーバー) とともに示す。上部に付したアスタリスクは、逸脱度分析の結果、当該年において由来産地間に違いがみられたことを示す。\*:  $p < 0.05$

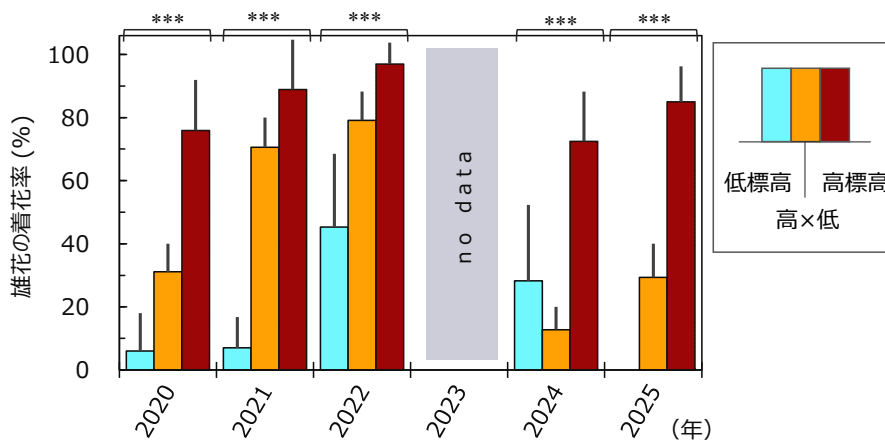


図-3 2020年~2022年ならびに2024年~2025年における雄花着花率の推移

凡例に示した由来産地別に、採穂木あたり着花率平均値を、標準偏差 (エラーバー) とともに示す。上部に付したアスタリスクは、逸脱度分析の結果、当該年において由来産地間に違いがみられたことを示す。\*\*\*:  $p < 0.001$

雌花（図-2）と雄花（図-3）とを比較すると、どの由来産地標高でも雄花の着花率のほうが常に高い傾向があった。2022～2025期間着花率（図-4）においても同様に、雄花着花率合のほうが雌花着花率よりも高かった（全体平均：雌花22%，雄花79%）。高標高由来では調査した全個体において、期間中の雄花着花が認められたため、2022～2025期間雄花着花率は100%だった（表-1参照）。逸脱度分析の結果、2022～2025期間雌花着花率においては由来産地の違いが認められなかったが（ $p = 0.286$ ）、2022～2025期間雄花着花率において

有意な違いが認められ（ $p < 0.001$ ）、高い順に高標高、高×低、低標高となった。

2. 着花に及ぼす各因子の影響

2025年における調査対象個体の個体数、樹高、雌花および雄花の着花状況を表-2に示した。ガードリング処理した個体の中に雌花着花が観察された個体はみられなかったものの、雄花着花が観察された個体がみられた。雄花着花スコアの分布によれば（表-3）、着花したガードリング処理個体は着花

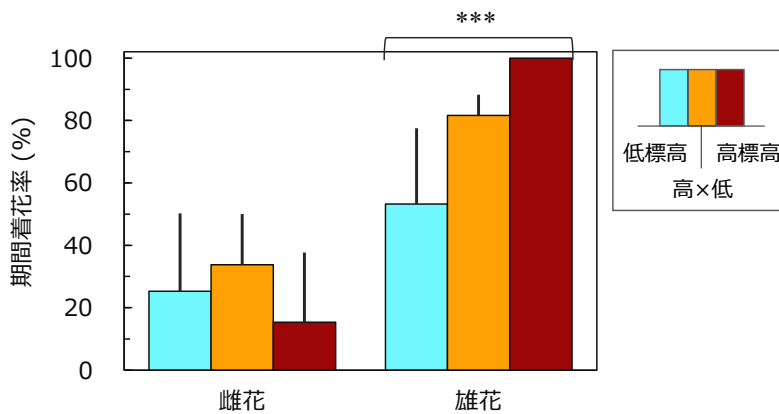


図-4 試験地移植後の2022～2025年期間着花率

雌花と雄花それぞれについて、設定期間中に少なくとも一度の着花がみられた個体の割合を期間着花率として由来産地別に示す。エラーバーは標準偏差。上部に付したアスタリスクは、逸脱度分析の結果、由来産地間に違いがみられたことを示す。\*\*\*:  $p < 0.001$

表-2 2025年におけるトドマツ接ぎ木個体の概況

採穂木の由来産地	採穂木	調査個体数	樹高	雌花着花個体数	雄花着花個体数
低標高	A15-5	7	169 ± 28	0	0
	A15-9	6	166 ± 11	0	0
	A16-14	8	178 ± 33	0	0
	A17-2	7	111 ± 42	0	0
	A17-3	7	134 ± 69	1	0
高×低	P236	16	146 ± 40	1	1
	P336	15	115 ± 32	0	6
高標高	A35-10	4	77 ± 13	0	4
	A35-13	3	80 ± 49	0	2
	A36-2	4	85 ± 13	0	3
	A36-4	6	86 ± 16	0	3
	A39-5	5	66 ± 13	0	3
	A39-9	7	92 ± 32	0	3
全体		95	125 ± 47	2	25

量としてスコア1, スコア2をとともに含んでいたが, 由来産地および処理時期によるばらつきがあるようだった。なお, 着花枝位置の記録もとったが, スコア1であればガードリング位置よりも下部の枝で, スコア2であれば下部と上部の枝で着花する傾向となっており, 着花位置の推移は開花スコアに包含されていた。

モデル解析の結果, 2024年の雌花着花応答に対して有意な影響を与えた因子はなかった(表-4)。雄花着花応答に対しては, 由来産地内の因子, および樹高が有意に影響を与えたことがわかった(表-4)。樹高は負の影響を示した。

ガードリング処理を行った2025年のモデル解析では, 処理群の中に雌花着花がみられなかったため, 雌花においてはガ

ードリング処理に関する変数は入れずに解析した。解析の結果, どの因子も有意な影響を与えていなかった(表-5)。一方, 雄花においては, 変数選択によってガードリング処理時期の効果は除去され, ガードリング処理有無のみのモデルが採択されたものの, ガードリング処理有無自体は有意な影響は与えていないようだった。由来産地内の高標高のみが雄花着花率を高める傾向があるようだった ( $0.05 < p < 0.1$ )。

雄花の着花スコアについての解析からは, 変数選択でガードリング処理時期の効果は除去されてガードリング処理有無のみのモデルが採択された(表-6)。ガードリング処理の実施は着花スコアを増加させる傾向があるようだった ( $0.05 < p < 0.1$ )。

表-3 トドマツ接ぎ木個体へのガードリング処理翌年における雄花着花スコア

採穂木の由来産地	ガードリング処理×時期	対象数	着花スコア		
			0	1	2
低標高	無処理	26	26	0	0
	処理 早い	3	3	0	0
	中間	3	3	0	0
	遅い	3	3	0	0
高×低	無処理	22	16	3	3
	処理 早い	3	2	1	0
	中間	3	2	0	1
	遅い	3	2	1	0
高標高	無処理	21	5	9	7
	処理 早い	3	0	1	2
	中間	3	1	0	2
	遅い	3	0	1	2

着花スコアは, 0:着花なし, 1:着花少ない~中程度(半分以下の側枝で雄花の着生を観察), 2:着花多い(半分を超える側枝に雄花の着生を観察)

表-4 2024年着花有無に対する各因子の影響

	採穂木の由来産地			当年樹高	前年雌花着花
	低標高	高×低	高標高		
2024年雌花	-1.835 (1.253)	-1.196 (0.752)	-5.890 (4.539×10 <sup>2</sup> )	-0.065 (0.931)	0.096 (0.621)
2024年雄花	1.573* (0.668)	0.737 (0.591)	1.782*** (0.471)	-1.746*** (0.525)	-0.234 (0.375)

プロビットモデルによる推定係数を示し, カッコ内の数値は標準誤差。灰色塗りの因子は, \*:  $p < 0.05$ , \*\*\*:  $p < 0.001$ であることを示す。

表-5 2025年着花有無に対する各因子の影響

	採穂木の由来産地			当年樹高	ガードリング 処理	ガードリング 処理時期
	低標高	高×低	高標高			
2025年 雌花	-0.480 (1.094)	-0.631 (1.035)	-5.326 (7.665×10 <sup>2</sup> )	-1.063 (0.849)		[not analyzed]
2025年 雄花	-5.259 (2.596×10 <sup>2</sup> )	-0.089 (0.859)	0.998 (*) (0.570)	-0.488 (0.698)	0.569 (0.499)	[not selected]

プロビットモデルによる推定係数を示し、カッコ内の数値は標準誤差。灰色塗りの因子は、(\*)：0.05 < p < 0.1であることを示す。

表-6 2025年雄花着花スコアに対するモデル推定結果

基準切片	着花スコア		穂木の由来産地			当年樹高	ガードリング 処理	ガードリング 処理時期
	1	2	低標高	高×低	高標高			
	-5.402 (17.189)	3.509 (10.502)	4.342 (10.503)	0 (10.475)	3.657 (10.480)	4.497 (0.652)	-0.663 (0.439)	0.744 (*) (0.439)

順序変数として定義される雄花着花スコア (0, 1, 2 ; 表-2 参照) を目的変数とした順序プロビットモデルによる推定係数を示し、カッコ内の数値は標準誤差。基準切片は着花スコア 0, 由来産地を低標高に設定した。灰色塗りの因子は、(\*)：0.05 < p < 0.1であることを示す。

## 考察

### 1. 着花の実態と標高間変異

すでに繁殖に達した個体を採穂木として接ぎ木した場合、接ぎ木クローンは一般的に若齢でも着花することが知られており、同様のことがトドマツでも報告されているため(倉橋ら 1992), 早い段階から繁殖特性を調べられる。本研究において、接ぎ木翌年の育成初期段階からのべ8年間の着花観察を続けたところ、わずかではあるが接ぎ木翌年に雌花の着生がみられ、その後も継続的に雌花を着生する個体が認められた(図-2)。雌花は1年生枝に着生するため、採穂木から接ぎ穂を採取する際に花芽を含んでいたのではなく、接ぎ木後に伸長した新たなシュート(枝)において花芽分化し、着花したものと考えられる。ただし、齢を重ねるごとに着花率が単調増加していくような傾向は認められず、調査最終年においても少数の着花個体が観察される程度にとどまっていたことは、まだ接ぎ木個体のサイズが小さかったためと考えられる(高標高由来で樹高1 m未満、低標高由来でも2 m未満)。

その中で、雌花については、由来産地標高による着花率の違いは明瞭ではなく、年によるばらつきも大きかった。期間で集約した場合でも由来産地標高の違いは認められなかった(図-4)。これまでの報告において、トドマツは標高に沿った局所適応を示し(Ishizuka and Goto 2012; Ishizuka et al. 2015), 高標高を由来とするトドマツ集団において繁殖へ高い資源投資をする傾向が示唆されている(Hisamoto and Goto

2017; 倉橋・濱谷 1981; 倉橋ら 1992)。しかしながら、本研究で扱った若齢時の雌花着花応答では、高標高ほど繁殖への投資が多いという仮説は支持されなかった。

一方、雄花の着生は一貫した傾向を認めることができ、調査した5カ年すべてで常に高標高由来が高い着花率を示し(図-3), 期間で集約した場合でも同一の結果となった(図-4)。これらの結果から、雄花着花応答には標高間での遺伝的変異が顕著に表れ、高標高由来の個体ほど若齢時においてより高い割合で、より高頻度に着花することがわかった。このことはすなわち、前述した高標高型の繁殖特性と矛盾なく、仮説を支持すると考えられた。なお、接ぎ木後の育成初期段階である2018年、2019年の雄花着花データがないが、これは、雄花が梢端部には着生しない特性があるためである。すなわち、育成初期段階は接ぎ穂から伸長したシュートが梢端部のみにしかないと、そもそも雄花が着花しえない(石塚、観察)。着生可能な枝が構成されて以降、恒常的に標高間の繁殖特性の違いがみられるものと推察された。

上述のような雌花・雄花間の着花応答の違いは、1つの花に投資する資源量の違いに起因している可能性がある。雄花は花サイズが小さく、かつ、花粉散布後に脱落するものの、雌花は花サイズが大きく、開花後には球果へと変わるためにさらに伸長・肥大が進み、球果内で種子の成熟もあるため、雌花のほうが資源を必要とする。そのため、資源制約によって着花抑制がはたらいっていると考えられる(資源制約仮説: Kelly 1994)。実際、雌花の着花率は雄花よりも低かった。こ

れによって、遺伝的変異が隠蔽（マスク）されている可能性があり、この点は、個体サイズが大きくなってから（資源量が増加してから）追加検証が必要な点と指摘できる。

一方で、本研究では、ある年の着花応答に対して影響を与えるような資源制約の有無については解析できている。もしも、緩やかな資源制約があり、個体サイズが小さいほど着花できない、もしくは、前年に雌花が着生していた個体は翌年に着花できないといったことがあれば、2024年、2025年の統計モデルにおいて、当年樹高および前年雌花着花の変数によって検出できたが、結果からは、これらは仮説の通りにはなっていないかった（表-4, 5, 6）。各個体の諸条件のばらつきで制約や解除が見込めるような緩やかな資源制約ではなく、若齢時は一律に雌花着花を抑制するような厳しい資源制約がはたらいていたものと考えられた。

## 2. ガードリング処理の雌花への効果

3 由来産地×3時期×3処理個体という実験設計でガードリング処理を実施したが、処理個体の中に雌花の着生は観察されず、ガードリング処理の雌花誘導の効果は認められなかった。ただし、当該年に生存した全95個体中、雌花着花したのは2個体で、全体としてわずかな着花率（2%）だった。このことから、もともと花芽分化抑制（着花抑制）が強く働いていて（Kelly 1994）、外部刺激による花芽分化促進（着花促進）シグナルがあったとしても、それが効かなかった可能性があると考えられた。

着花抑制を克服できないという可能性は拭えないものの、そもそも本処理はトドマツの雌花着花には影響を及ぼさない、もしくは、本研究における処理時期がトドマツの雌花着花にとって不適時期であったという可能性についても考えられる。処理翌年には、処理個体の切り込み部分において主幹の肥大化が目視で確認できたことから（図-1c）、これは切り込んだことで養分の通道障害が起こっていた傍証としてとらえることができた。すなわち、処理によって養分・水分の通道を阻害するという本来目的は達成できていたと考えられる。一方で、処理全個体が翌年も健全に生育し、顕在化した生理ストレスや障害はなかったことから、本処理が処理個体への着花促進シグナルとして寄与するには、効果が弱すぎる可能性があると考えられた。

また、本処理は、対象個体のシュートの展開状態に応じて実施し、側枝主軸より展開するシュートが展開しきるタイミングを見計らって、5月下旬に初回の処理を実施した。その後、2回目、3回目をそれぞれ6月上旬、6月中旬に実施した（図-1b）。枝を対象として、ガードリングと同様の傷つけ処理を行い、外部刺激を与える枝スコアリングの手法では、効果持続期間は2週間程度という（来田、私信）。本種では、花芽分化に関わる重要なフェーズを5月から6月末の、当年シュート展開後に迎えると想定している（橋詰 1973; 橋詰・

今井 1966）。実際にトドマツの解剖学的に経時観察した例では、7月においてすでに当年の冬芽を観察することができ、花芽形成済みであったという（種子田、私信）。これは7月～8月に花芽分化がみられるという他の針葉樹での報告例と一致する（橋詰 1973; 橋詰・今井 1966）。本研究では、ある程度の時期の幅をもって処理を実施したため、花芽分化へと働きかける適期の処理はできたと考えている。

以上のことから、雌花着花に対して本研究のガードリング処理効果は認められず、たとえば刺激の量や頻度を増やした追試など、実用的な処理方法の再検討が望ましいとまとめられた。具体的には、本研究で5周するとして実施した切り込みの回数を増やす、もしくは、3時期の処理を別個体で実施していたが、同一個体に時期別に複数回の処理を施す、といった場合の着花応答を調べるのが今後の課題である。

## 3. ガードリング処理の雄花への効果

雄花に対して解析したところ、着花応答および着花スコアの両モデルでガードリング処理有無の効果が選択され、このうち、着花スコアについては、処理することによって値が大きくなる傾向が認められた（表-6）。したがって、ガードリング処理は、劇的な効果ではないものの、雄花の着花促進にはたらきかける（着花スコア0から1へ）、もしくは、着生枝の数を増やす（着花スコア1から2へ）効果があると解釈できた。

実際のスコア分布（表-3）からは、高標高由来の接ぎ木クローン個体の群において、ガードリング処理した個体で着花スコア2の頻度が高い（処理9個体中6個体）ことが読み取れる。各群の処理個体数の制約ゆえ、由来産地とガードリング処理との間の交互作用については本研究の解析対象としなかったが、表-3からは由来産地によって処理の効果に差異があり、より繁殖に投資している高標高型において処理効果が表れやすいという可能性が示唆された。外部刺激の効果を調べた先行研究では、カラマツ属グイマツにおいて、ジベレリンを併用した枝スコアリングの場合に一定の効果がみられたものの、その大きさは遺伝子型によって異なっていたことが報告されている（田村ら 2015）。先行研究と同様に、トドマツでも、その種内変異の中で処理効果に遺伝的な差異が生じていてもおかしくはないだろう。今後の試験によってより深く検証していく必要がある。

## 4. まとめ

若齢の接ぎ木クローン個体を対象として着花応答を観察したところ、各年でわずかながら雌花の着花がみられたが、圧倒的に雄花の着花率のほうが高かった。その着花率の高い雄花においてのみ、遺伝的変異や外部刺激効果が認められ、高標高由来のトドマツほど若齢時の雄花着花率が高く、また、ガードリング処理はトドマツ雄花の着花量を向上させる傾向が

あった。遺伝子発現動態の解明といったさらなる着花メカニズム理解に向けた研究には、雄花を対象とすることで若齢時からでも検証できる可能性がある。

一方、実用上は種子を生産する雌花の誘導を図りたいが、外部刺激の一つとして実施したガードリング処理はそれに対する効果がなかったため、若齢段階での種子生産に向けた適用は困難であるとまとめられる。ただし、本結果は、個体サイズが小さい若齢段階での雌花着花の稀少さに起因する可能性もある。数年を経て、雌花着花率・量が増加するのを待たうえて、効果的な処理時期や齢などについて再試験を試み、さらなる検討を行う必要がある。

## 謝辞

研究遂行にあたって、東京大学大学院農学生命科学研究科・後藤晋博士ならびに森林総合研究所北海道支所・北村系子博士には有益な助言ならびに試験協力を賜りました。試験材料の作出、維持や植栽には、北海道立総合研究機構林業試験場職員、ならびに東京大学北海道演習林職員のご協力を賜りました。ここに記して感謝します。本研究はJSPS科研費(23H02248)の援助を一部受けた。

## 利益相反

開示すべき利益相反はない。

## 引用文献

- Bonnet-Masimbert M (1982) Effect of growth regulators, girdling, and mulching on flowering of young European and Japanese larches under field conditions. *Canadian Journal of Forest Research*, 12, 270–279.
- 藤澤義武 (2015) 講座：林木育種の現場のABC (10) 採種園(管理), *森林遺伝育種*, 4, 77–81
- Goto S, Kajiya-Kanegae H, Ishizuka W, Kitamura K, Ueno S, Hisamoto Y, Hisamoto Y, Kudoh H, Yasugi M, Nagano AJ, and Iwata H (2017) Genetic mapping of local adaptation along the altitudinal gradient in *Abies sachalinensis*, *Tree Genetics & Genomes*, 13, 104, doi:10.1007/s11295-017-1191-3.
- 橋詰隼人 (1973) 針葉樹の花芽分化、花性分化とその調節に関する研究, *鳥取大学農学部演習林報告*, 7, 1–139
- 橋詰隼人・今井元政 (1966) カラマツの花芽の発育経過について, *日本林学会誌*, 48, 425–435
- 畠山末吉 (1981) トドマツの産地間変異の地域性に関する遺伝育種学的研究, *北海道林業試験場研究報告*, 19, 1–87
- 北海道水産林務部林務局森林整備課 (2022a) 北海道採種園整備方針, <https://www.pref.hokkaido.lg.jp/sr/srs/new23/syubyou01.html> (2025.11/21確認)
- 北海道水産林務部林務局森林整備課 (2022b) 北海道採種園整備計画, <https://www.pref.hokkaido.lg.jp/sr/srs/new23/>

[syubyou01.html](https://www.pref.hokkaido.lg.jp/sr/srs/new23/syubyou01.html) (2025.11/21確認)

- Hisamoto Y and Goto S (2017) Genetic control of altitudinal variation on female reproduction in *Abies sachalinensis* revealed by a crossing experiment, *Journal of Forest Research*, 22, 195–198
- 石塚航 (2022) 採種園の補植設計：北海道松前町大沢トドマツ採種園造成後の枯損と補植用の配植について, *北海道林業試験場研究報告*, 59, 25–39
- 石塚航 (2023a) 成長・材質特性に優れたトドマツを選抜し、普及を進めています, *グリーントピックス*, 66, 4
- 石塚航 (2023b) 樹木の遺伝的な適応の実態を知る, *森林技術*, 976, 8–11
- Ishizuka W and Goto S (2012) Modeling intraspecific adaptation of *Abies sachalinensis* to local altitude and responses to global warming, based on a 36-year reciprocal transplant experiment, *Evolutionary Applications*, 5, 229–244
- Ishizuka W, Ono K, Hara T, and Goto S (2015) Use of intraspecific variation in thermal responses for estimating an elevational cline in the timing of cold hardening in a sub-boreal conifer, *Plant Biology*, 17, 177–185
- 石塚航・今博計・黒沼幸樹・中田了五 (2018) 第2世代精英樹等を用いた採種園設計：北海道松前町大沢トドマツ採種園造成の事例から, *北海道林業試験場研究報告*, 55, 23–41.
- 石塚航・今博計 (2023) 改良型雑種採種園方式を用いたカラマツ類雑種採種園の配植設計, *北海道林業試験場研究報告*, 60, 21–28
- Kelly D (1994) The evolutionary ecology of mast seeding, *Trends in ecology & evolution*, 9, 465–470
- 今博計・石塚航・成田あゆ・来田和人 (2019) カラマツ種苗の安定供給のための技術開発—北海道での普及の取り組み—, *北海道の林木育種*, 62, 6–11
- 倉橋昭夫・濱谷稔夫 (1981) トドマツの垂直分布に伴う変異, *東京大学農学部演習林報告*, 71, 101–151
- 倉橋昭夫・小笠原繁男・井口和信・濱谷稔夫 (1992) 高標高および低標高産トドマツ接木クローンの成長と着花, *日本森林学会大会学術講演集*, 103, 289–290
- 倉本哲嗣・藤澤義武 (2013) 講座：林木育種の現場のABC (5) 人工交配技術—スギ—, *森林遺伝育種*, 2, 154–157
- Manning C (2007) Logistic regression (with R), *Changes*, 4, 1–15
- Owens JN, Chandler LM, Bennett JS, and Crowder TJ (2001) Cone enhancement in *Abies amabilis* using GA<sub>475</sub>, fertilizer, girdling and tenting, *Forest Ecology and Management*, 154, 227–236
- R Core Team (2024) R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing
- 田村明・織田春紀・福田陽子・矢野慶介・玉城聡・山田浩雄 (2015) グイマツにおける着花促進処理のスクリーニン

グ, 北方森林研究, 63, 33-36

Salinas Ruíz J, Montesinos López OA, Hernández Ramírez G, and Crossa Hiriart J (2023) Generalized linear mixed models for proportions and percentages, In: Generalized Linear Mixed Models with Applications in Agriculture and Biology, Springer International Publishing, 209-278

Torres-Reyna O (2014) Logit, probit and multinomial logit models in R, Princeton University, <https://www.princeton.edu/~otorres/LogitR101.pdf> (2025.11/21確認)

内山和子・黒丸亮・来田和人 (2007) グイマツクローンの着花量に対する光条件と環状剥皮の影響, 北海道林業試験場研究報告, 44, 119-127

### Summary

Seedlings of *Abies sachalinensis* are in high demand, necessitating stable seed production. Practical application of external stimuli to promote flowering is expected for stable seed production. Because *Abies sachalinensis* has been known to exhibit intraspecific variation in reproductive characteristics along altitudinal gradient, this study examined young grafting trees derived from three provenances where candidate variations are expected (low altitude, high altitude, hybrid between high and low). We examined flowering over a total of eight years to demonstrate consequences of variation in flowering responses, and evaluated the effects of external stimuli by observing flowering in the year following girdling treatment. Female flowering was observed from the next year of grafting, but flowering rates were low throughout the period (the average proportion of flowering individuals during 2022-2025 was 22%), without significant differences between provenances. Male flowering rates, on the other hand, were high in all years (proportion 2022-2025; 79%), with variation toward higher flowering rates for clones derived from higher elevations. Based on the results of statistical models, girdling treatment had no effect on female flowering, but tended to increase the amount of male flowering. While it remains possible that these results were due to the fact that female flowers were rare, girdling treatment used in this study appears to be difficult to apply for promoting seed production at a young stage. Further research is needed to evaluate the effective treatment time and/or age.

### Key words

intraspecific variation, girdling, grafting, male flower, *Abies sachalinensis*