



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	グイマツ雑種F1の育種と種苗生産技術に関する研究
Author(s)	来田, 和人
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(農学)
Dissertation Number	乙第7076号
Issue Date	2019-03-25
DOI	https://doi.org/10.14943/doctoral.r7076
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/74132
Type	doctoral thesis
File Information	Kazuhiro_Kita.pdf



グイマツ雑種 F_1 の育種と種苗生産技術に関する研究

北海道大学 大学院農学院

2019 年 3 月

来田和人

目次

第1章 序章

1) 北海道のカラマツ林業の歴史と精英樹の選抜	1
2) カラマツ交雑育種の取り組み	3
3) グイマツ雑種 F ₁ の種苗生産と課題	3
4) 研究の目的	5

第2章 31年生次代検定林におけるグイマツ雑種 F₁ の炭素貯留能力の評価

1) はじめに	7
2) 材料と方法	
2.1) 次代検定林と材質調査用試料の採取	8
2.2) 材密度の測定	9
2.3) 樹幹部の炭素貯留量の評価	9
2.4) 統計解析	10
3) 結果	
3.1) 樹高、胸高直径、AWD の遺伝的変異	12
3.2) 樹幹に貯留された炭素量の推定	13
4) 考察	15

第3章 DNA マーカーによるグイマツ雑種 F₁ 実生苗木の表現型雑種識別 方法の精度検証と改良

1) はじめに	27
2) 材料と方法	
2.1) 調査対象の採種園	28
2.2) 調査対象の苗木と表現型の測定	28
2.3) DNA 解析	29
2.4) 統計解析	29
2.5) 苗畑における判別方法の改良	30
3) 結果	
3.1) 雑種とグイマツの表現型変異	31
3.2) 表現型データによる雑種苗木の判別分析	31

3.3) 商用利用における改良法	31
4) 考察	
4.1) カラマツの種間交雑	32
4.2) 雑種判別に適した形質を抽出することに対する判別分析 の有効性	33
4.3) 商用苗畑における判別方法の改良	34
 第4章 グイマツ雑種 F ₁ 優良家系「クリーンラーチ」のコンテナ挿し木苗 育苗方法の開発	
1) はじめに	43
2) 材料と方法	
2.1) 育苗方法と試験設計	44
2.2) 調査方法および統計解析	45
3) 結果	
3.1) 挿し木台木の成長	46
3.2) 挿し木苗の成長	46
3.3) 挿し木苗の増殖率	47
4) 考察	
4.1) 挿し木台木育成に対するコンテナの有効性	48
4.2) 挿し木苗育成に対するコンテナの有効性	48
 第5章 グイマツ雑種 F ₁ を台木としたグイマツ接ぎ木方法の改良	
1) はじめに	59
2) 材料と方法	
2.1) 試験材料	60
2.2) 接ぎ木方法	61
2.3) 育苗方法	62
2.4) 調査方法と統計解析	62
3) 結果	
3.1) 接ぎ木苗の生存率	63
3.2) 接ぎ穂の伸長量	63
4) 考察	

4.1) 台木の種類と接ぎ木苗の生存率	63
4.2) 台木の種類と接ぎ木苗の成長	64
第6章 まとめと今後の課題	
1) ギイマツ雑種 F_1 利用をめぐる現状と研究成果の活用	72
2) 今後の課題と研究展開方向	73
謝辞	76
引用文献	78

第 1 章 序章

本論文は、カラマツ (*Larix kaempferi*) の欠点を克服するために取り組まれたグイマツ (*Larix gmelinii* var. *japonica*) とカラマツの交雑育種に関する研究であり、1950 年代後半から 1970 年頃までに選抜されたカラマツ精英樹、グイマツ精英樹、およびそれらの次世代種苗を研究材料としている。そこで、研究材料の歴史的な起源を明確にしておくことは育種を進めるうえで重要であり、両樹種の北海道への導入歴史から論じる。なお、本文中の学名は、Farjon (1990) による。

1.1) 北海道のカラマツ林業の歴史と精英樹の選抜

カラマツは、現在、北海道で最も新規植栽面積の多い樹種であるが、もともと北海道には天然分布しておらず、本州中央部を天然分布域とする落葉針葉樹である。北海道へのカラマツの導入は明治初めに遡る。明治 4 年、渡島半島南部の七飯勸業苗畑で試験的な植栽が始まり、明治 13 年には札幌円山養樹園で養苗が開始された（北海道山林史編纂委員会 1953）。そして明治 19 年には北海道庁が設立され、カラマツ造林が本格化した。その頃、天然分布域の長野県では、八ヶ岳、御岳山、金峰山、甲武信ヶ岳、浅間山の天然林からカラマツ種子を採取していた（長野県 1978）。当時、それらを起源とするカラマツ種苗が北海道に持ち込まれていたと考えられる。1890 年頃に長野県の中信地域、東信地域においてカラマツ苗木生産体系が確立され、北海道では 1900 年頃にカラマツ造林全盛の時代を迎える（浅田・佐藤 1981）。しかし、1910 年頃にはカラマツ一辺倒の造林を見直す機運が高まり、1920 年頃に郷土樹種であるトドマツ、エゾマツの苗木生産が可能となったことから造林樹種の主体がこれら常緑針葉樹に移った。

戦後、経済復興を目的とした拡大造林政策でカラマツの造林面積が増加し、1953 年の 41,309ha をピークに 2 万 ha 以上の造林が 1951 年から 1972 年まで 22 年間続いた（北海道水産林務部 各年版）。1943 年には道内でカラマツ種子の組織的な採取が始まっていたが、この膨大なカラマツ苗木需要を満たすため、長野県では、中信地域の波多村、山形村、東信地域の川上村に北海道向けカラマツ幼苗生産組合が設立され、1954 年から 1965 年ごろま

で苗木の半数以上は長野県から移入されていた（北海道林業経営協議会 1983、長野県 1978）。

日本において林木育種事業が開始されたのは 1956 年で、北海道でも林木育種事業を推進するため 1957 年に現在の北海道立総合研究機構・森林研究本部林業試験場の前身である岩見沢林務署光珠内事業所が開設された。北海道のカラマツ精英樹は、1955 年から 1961 年にかけて合計 270 クローンが選抜され、選抜された林分の多くは戦前に造林された 20～40 年生の人工林であった（林木育種センター北海道育種場 1998）。北海道へのカラマツ導入の歴史と考え合わせると、北海道で選抜されたカラマツ精英樹の多くは、昭和初頭に長野県から移入された種苗を起源とすると推察され、それらを対象にカラマツ育種が進められてきた。マイクロサテライト分析結果からの推定によると、北海道カラマツ精英樹は明治時代から苗木生産が盛んであった長野県川上村周辺の天然林を起源とするものが多い傾向にあったものの、天然分布域全体にその起源が散らばっていた（戸丸、私信）。

戦後、北海道における膨大なカラマツ人工林の造成は、当初、石炭採掘のための坑木生産が主な目的であった（浅田・佐藤 1981、坂東 2013）。しかし、カラマツは北海道にとって移入種であり、拡大造林初期では先枯れ病による被害として、梢端が本来の尖った円錐樹形にならないばかりか、そこから腐朽菌が侵入し衰退していった。さらに新植地では、カラマツは野鼠害が深刻で、その成林も危ぶまれる状況に陥った（横田 1968、小池 2008）。これらの弱点に加え、若齢木では幹材が乾燥によってねじれる事が多く、ヤニも多い事から加工方法も問題になった（坂東 2013）。

グイマツは、ダフリカカラマツを母種とする千島・樺太の地域亜種である。最終氷期には北海道に分布していたが、温暖化とともに北海道から絶滅し、分布域が樺太や千島列島まで後退した。グイマツの北海道本島への導入は江戸時代に遡り、色丹島から持ち帰ったグイマツが厚岸町の国泰寺と松前町の狩場神社に単木的に現存する。グイマツ精英樹は 1956 年から 1970 年に 82 クローンが全道各地から選抜された。これらの人工林の多くは林齢 26～44 年で、戦前、千島・樺太から入植者が持ち帰った種苗をもとに造成されたと推察される。1980 年代に行われた旧ソ連と北海道の経済交流事業において黒丸亮氏（当時・北海道立林業試験場）が持ち帰った樺太産グイマツを除き、戦後、新たなグイマツ資源の導入はない。

グイマツには、黄葉の早い樺太系と黄葉の遅い千島系があるとされ（佐藤他 1992）、成長、結実特性、落葉病抵抗性など林業上の優れた形質は千島系グイマツに多い傾向にある。クリーンラーチの母樹であるグイマツ精英樹「中標津 5 号」も千島系と考えられている。しかし、最近の葉緑体ゲノムの解析では両者を明確に区別することができず、（石塚 未発表）、グイマツ精英樹の起源については今後の更なる検討が必要となっている。

1.2) カラマツ交雑育種の取り組み

カラマツ属は北半球に広く分布し、亜種を含め 17 種に分類されている（Farjon 1990）。特にユーラシア大陸北東部に広く分布しており、ウラル山脈から東部にかけて、次のようなカラマツが分布している。シベリアカラマツ (*Larix sibirica*)、ダフリカカラマツ (*Larix gmelinii* var. *gmelinii*: syn. *L. dahurica*)、中国に分布するマンシュウカラマツ (*L. olgensis*) とホクシカラマツ (*L. principis-rupprechtii*)、千島・樺太にも分布するグイマツ (*L. gmelinii* var. *japonica*)、日本のカラマツ (*L. kaempferi*, syn. *L. leptolepis*) などが挙げられる（Abaimov et al. 2004）。また、ヨーロッパにはヨーロッパカラマツ (*L. decidua*)、北アメリカにはアメリカカラマツ (*L. laricina*) などが分布する（Farjon 1990）。カラマツ属では種間交雑が容易に起こり、ヨーロッパや北アメリカではヨーロッパカラマツと日本のカラマツの交雑育種を行い、成長とカラマツ先枯病抵抗性の改良を行っている（Pâques et al. 2013、Perron 2007）

北海道では、カラマツの欠点を克服するために、育種用に世界各地からカラマツ属樹木が集められ、東京大学北海道演習林（倉橋 1988）や林木育種センター北海道育種場、北海道立林業試験場などの機関が交雑育種に取り組んできた。その結果、千島樺太産のグイマツとカラマツを交配したグイマツ雑種 F₁（グイマツ×カラマツ）がカラマツに比べて初期成長、野鼠害抵抗性、樹幹の通直性そして材の強度に優れていることが明らかとなり（宮木 1990）、1980 年代から造林が始まった。

1.3) グイマツ雑種 F₁ の種苗生産と課題

グイマツ雑種 F₁ の種子は、グイマツ精英樹とカラマツ精英樹をランダムに混植した

採種園で、グイマツから球果を採取して生産される。北海道にはこのタイプの採種園が 1977 年までに 65ha が造成され、1980 年代から造林が始まった。(来田 2017)。2000 年代に入ると年間 300ha、実生苗木本数にして 80 万本程度の造林が行われるようになったが(北海道林業統計各年度版)、常に植栽希望量が供給量を上回っていた。2008 年にグイマツとカラマツの種間識別マーカーが開発されるまでは(Moriguchi et al. 2008)、正確に雑種率を求めることが難しかったので、2 年生苗木(播種翌年秋)の雑種率を 69%と仮定し、それを上限に苗長 25cm 以上、根元径 5mm 以上の苗木を雑種として苗木が出荷され、現在に至っている。しかし、グイマツとカラマツでは種子の豊凶が激しく(山田他 2013)、DNA 解析で雑種率が年によって変動することが明らかとなっており(Moriguchi et al. 2008)、雑種率の変動を考慮した選苗技術の開発が課題となっている。

樹木は木材を収穫するまでに数十年を要し、かつ世代間隔が長いと、農業の育種(西尾 2018)とは異なった独特の育種手法がとられている。グイマツ雑種採種園には精英樹が植栽されているが、見た目では選抜されただけであり、遺伝的な優秀さは確認されていない。採種園の種苗生産と並行して次代検定を行っている。つまり後付けで遺伝的な優劣を評価している。これは精英樹選抜の効果を早期に普及するための手法「集団選抜育種法」と呼ばれている(井出・白石 2012)。グイマツ雑種 F₁では、これまで 20 年生以下の次代検定林や採種園に造成した親クローンの検定結果に基づき評価を行い、幹の通直性や成長に劣る不良クローンを採種園から取り除き、遺伝的改良を進めてきた(大島・錦織 1994 大島・黒丸 1995)。しかしながら、次代検定林の林齢が若いことから、木材の利用径級に達した段階でグイマツ雑種 F₁の成長や材質の遺伝様式ならびに個々の次代家系の評価は未着手であり、若齢林における木部の特性評価が木材生産の向上に結びついているのか不明であった。また、グイマツ雑種 F₁は成長が早くかつ、材密度が高いことから炭素貯留能が高く、CO₂ 固定・貯留を介して地球温暖化の緩和に貢献できると期待されるが、育種による改良効果を具体的な数値で示すことができないでいた。

若齢検定林や親クローンの評価で不良クローンを除去する取り組みと並行して、特に幹の通直性に優れた全兄弟家系「中標津 5 号×胆振 1 号」の品種登録を行い(大島 1996)、組織培養による苗木生産を試みたが、枝性の発現やコストが実用化の障害であった(黒丸・佐藤 1987)。このため、

初期成長が優れた中標津 5 号を母樹とする半兄弟家系の採種園を造成する取り組みを進め（黒丸 2005）、挿し木による増殖法が開発された（黒丸・来田 2003、来田ら 2010）。挿し木による苗木生産は 2003 年に開始され、2005 年より植栽が始まった。技術的には 1 本の実生苗木を 7 倍にすることが可能であるが、苗木生産者の育苗施設や気象条件などの育苗環境の制限から 2 倍に留まっている現状にある。2016 年現在で、年間 12 万本の挿し木苗木が生産されているが、北海道庁が掲げる 2036 年の生産目標 280 万本とは隔たりが大きく、苗木生産量増産に向けた技術開発、生産体制の整備が求められている（北海道 2017）。

戦後、造成したカラマツ人工林が主伐期を迎え、今後、カラマツ人工林の更新面積が増えると考えられている。北海道庁はその値を 2036 年には 5900 ha/年となると試算している。そのうち 1770 ha は中標津 5 号を母樹とする炭素貯留量に優れたグイマツ雑種 F₁ 家系「クリーンラーチ」の挿し木苗を 280 万本植栽することとしている。残りの 4130 ha にはグイマツ雑種 F₁ およびカラマツ実生苗木を植栽することとしており、それに必要な実生苗木本数を 830 万本、採種園面積を 83 ha と試算している（北海道 2017）。現行の採種園の多くは 50 年以上が経過し、採種園の更新が必要となることから、大量の接ぎ木苗を育成する必要がある。グイマツ雑種採種園に植栽するグイマツクローンは、精英樹クローンの次代から個体選抜した第 2 世代精英樹（来田 2013）を用いることとしているが、グイマツの中には、従来用いられてきたカラマツ台木との和合性が悪いものもあり、グイマツ接ぎ木苗の大量増殖や接ぎ木苗の成長促進、結実開始齢の短縮化には新たな接ぎ木手法の開発が課題となっている。

1.4) 研究の目的

本研究では、以上の現状を踏まえ、グイマツ雑種 F₁ の改良や種苗生産を行う上での課題を解決し、グイマツ雑種 F₁ の更なる改良や需要を満たす種苗生産の技術開発に寄与することを目的としている。その課題とは、1) 次代家系の評価は若齢林に留まっており、木材の利用径級に達した次代家系の評価がなされていない、2) 雑種率は年変動するにも関わらず雑種率一定と仮定し、苗木の正確な雑種識別がなされていない、3) 苗木生産者の育苗環境の制約により挿し木苗の増殖率が著しく低くなっている、4) 採種園の更新時期が

迫り、接ぎ木苗木の需要は増加しているが、グイマツの中にはカラマツ台木との和合性が悪いクローンがあり、採種園造成の制限要因となっている、ことである。

本研究では、それらの課題に対して 1)利用径級に達した 31 年生次代検定林において成長、材質、炭素貯留能の遺伝様式を明らかにし、優良家系を選抜する、2)DNA の雑種識別に基づき雑種判定に有効な表現型系形質を明らかにし、精度の高い雑種判定方法を開発する、3) 挿し木苗の増殖率を高めるため、コンテナ容器を利用した挿し木台木と挿し木苗の育苗法を開発する、4)グイマツクローンの接ぎ木台木にグイマツ雑種 F_1 を使うことで接ぎ木苗の活着率、活着後の成長量を高める手法を開発する、ことを目的とした。

第2章 31年生次代検定林におけるグイマツ雑種 F₁ の炭素貯留能力の評価

1) はじめに

産業革命以降の人為的な影響により大気の温室効果ガスの濃度は上昇を続け、「温暖化対策なし」から「最大限行う」までの RCP シナリオによれば 21 世紀末の世界平均気温変化は、0.3~4.8℃の範囲、平均海面水位の上昇は 0.26~0.82 m の範囲となる可能性が高い (IPCC 2013)。IPCC5 次報告書 (IPCC 2014) では気候変動の緩和に対する森林の役割として、森林の新規造成、持続的可能な森林管理、森林伐採の削減、木造建築物など木質原料の利用による加工エネルギーの削減、化石燃料の木質バイオマスの代替利用を上げている。日本では、成熟したスギ (*Cryptomeria japonica*) やカラマツの人工林が増加し、伐採した木材の利用と伐採後の再造林が温暖化緩和策の重要な戦略となっている (林野庁 2015)。

カラマツは、成長の早さから日本の亜寒帯において最も重要な造林樹種の一つである。しかしながら北海道では、エゾヤチネズミ (*Clethrionomys rufocanus bedfordiae*) の食害を受けやすいこと、幹の通直性に劣るなど、造林樹種として欠点を持っている。そのため、それらの欠点を解決するためカラマツ属の様々な種、特に東アジアに分布する種の種間交雑種が北海道で作出、試験された (高橋他 1968、宮木 1990、大島・錦織 1994)。その結果、グイマツ (*Larix gmelinii* var. *japonica*) × カラマツ (*L. kaempferi*) の 1 代交雑種 (以下「グイマツ雑種 F₁」という) が初期成長、幹の通直性、野ネズミ抵抗性に優れ、造林樹種として適した特徴を持つことが明らかになり、2009 年現在、北海道で年間 70 万本のグイマツ雑種 F₁ が植栽されている。

樹幹に貯留された炭素量は、材の容積密度数と幹材積の二つのパラメータを使って求めることができる (田村他 2006)。カラマツの容積密度数は、同じく北海道の主要造林樹種であるトドマツ (*Abies sachalinensis*) やアカエゾマツ (*Picea glehnii*) よりも大きい (Fujiwara et al. 2007)。さらにグイマツの容積密度数はカラマツより大きく、グイマツ雑種 F₁ は中間的な値をとる (宮木 1990)。また、若齢期においてグイマツ雑種 F₁ の直径成長はカラマツと同じだが、樹高成長が優れているため (宮木 1990)、グイマツ雑種 F₁ の幹への炭素貯留能力は、カラマツより高いと期待される。

本研究では、グイマツ雑種 F₁ の炭素貯留能力をさらに高めるため、グイ

マツ雑種 F₁ の中でも炭素貯留能力に優れる家系を選抜することを目的とした。グイマツ雑種 F₁ を対象に選抜するもう一つの利点は、幹の通直性（宮木 1990）と材の強度（根井他 2005）が高い家系を同時に選抜できることにある。樹木の成長率は林齢の増加とともに低下し林分材積が飽和するため、長期的視点で見れば、大気中の二酸化炭素の増加を防ぐには、森林に炭素を貯留するより生産した材を効率的に使うことが有効である。

本研究では、炭素貯留能力の高いグイマツ雑種 F₁ 家系を選抜するために全兄弟家系からなる 31 年生次代検定林において樹高成長、直径成長、材密度の遺伝と環境の交互作用の有無とそれらの遺伝率を明らかにし、各家系の炭素貯留量を評価することを目的とした。

2) 材料と方法

2.1) 次代検定林と材質調査用試料の採取

北海道の訓子府町(北緯 43°46′、東経 143°41′、標高 230 m)、新冠町(北緯 42°26′、東経 142°26′、標高 120 m)、美唄市(北緯 43°16′、東経 141°51′、標高 250 m)に設けた計 3 か所のグイマツ雑種次代検定林で成長量調査を実施した。これらの次代検定林は、4 母樹と 6 花粉樹の不完全要因交配で設計され、訓子府、新冠、美唄検定林は、それぞれ、21 組合せ、21 組合せ、19 組合せの全兄弟家系が含まれている(表-2-1)。それぞれの検定林は 1974 年に、2 年生苗木を 2 回反復の乱塊法で造成された。それぞれの家系は、苗列間 2m×2m (2500 本/ha)、1 列 7 本の 3 列プロットで植栽されている。ただし、美唄検定林ではプロット間で列方向に苗間が 4m であるため、全体の立木密度は 1640 本/ha である。訓子府検定林では 15 年生時に 1 伐 2 残の列状間伐を、20 年生時と 24 年生時にそれぞれ 25%と 15%の定性間伐を実施した。新冠検定林では 9 年生時に 1 伐 2 残の列状間伐を、20 年生時と 28 年生時にそれぞれ 20 %の定性間伐を実施した。また、美唄検定林では 11 年時、20 年生時、24 年生時にそれぞれ 30 %、17 %と 28 %の定性間伐を実施した。

3 か所すべてのグイマツ雑種次代検定林において反復それぞれの隣にカラマツ精英樹の自然交配家系を植栽した。それらの母樹は、訓子府と新冠検定林が L1、L2、L3、L5、L6、美唄検定林が L2、L5、L6 でグイマツ雑種 F₁ 人工交配家系の花粉親と共通である。精英樹は成長、幹通直性、

樹冠形の表現型で選抜されているため、精英樹次代家系の選抜形質は改良されていると期待される。そこで本研究ではカラマツ精英樹の半兄弟家系を育種カラマツと呼び、グイマツ雑種 F_1 の対照とした。

31 年生時に胸高直径と樹高をそれぞれ輪尺と VertexII (Haglöf Sweden AB)を用いて測定した。材質調査用試料を、訓子府検定林で 19 年時に、美唄検定林で 29 年時に収集した。家系あたりの採取個体数は、訓子府検定林で 5~8 個体 (平均 6.1 個体)、美唄検定林で 1~6 個体 (平均 5.0 個体) で、検定林あたりの合計採取個体数は、それぞれ 128 個体、95 個体になる。試料は地上高 2 m で厚さ 40 mm の円板を採取した。新冠検定林からは採取しなかった。

2.2) 材密度の測定

採取した円板の上面から腐朽、節がない箇所、髄を含む半径方向に厚さ 2mm の試料片を採取した。ベンゼン - エタノール (2 : 1) 溶液に試料片を 1 週間浸し樹脂を取り除いた。その後、試料片を平衡含水率 12%まで乾燥した。材密度の情報は、軟 X 線電デンシトメトリー法を使って得た。材密度を測定するこの手法の詳細は、Fujimoto et al. (2006)に説明されている。

円板採取高に達した樹齢が立木によって異なるため、採取した試料の年輪数は、訓子府検定林で 13~16 年、美唄検定林で 24~27 年であった。樹齢が違ふことによる混乱を避けるため、樹皮から髄に向かって年輪を識別し、各サンプル木の齢を定めた (Vargas-Hernandez and Adams1992)。従って解析した年輪は訓子府検定林で 7~19 年生、美唄検定林で 7~28 年生であった。

髄から樹皮方向に向かって材密度の面積加重平均を(1)式により求めた (Hannrup and Ekberg 1988)。

$$AWD = \sum a_i \cdot d_i / \sum a_i \quad (1)$$

ここで AWD は、面積加重材密度、 a_i はそれぞれの年輪が完全な円と仮定したときの i 番目の年輪の断面積、 d_i は i 番目の年輪の材密度である。

2.3) 樹幹部の炭素貯留量の評価

単位面積当たりの樹幹に貯留された炭素量を次式を使って推定した。

$$C_{\text{stand}} = V_{\text{stand}} \times bd \times CW \quad (2)$$

ここで C_{stand} は単位面積当たりの樹幹に貯留された炭素量 (Cton/ha)、 V_{stand} は林分材積 (m^3/ha)、 bd は容積密度数 (kg/m^3)、 CW は材の炭素含有率である。単木材積は中島(1948)の式に従って胸高直径と樹高の測定値から求め、プロット毎の平均単木材積に立木密度を掛け合わせて林分材積を推定した。 CW の変異は、樹種や樹幹内で見られるものの非常に小さかったので 0.5 に固定した (田村他 2005)。

幹の炭素貯留量を推定するため、含水率を約 12% に調整した材の X 線デンストメトリー画像から求めた AWD を絶乾した材で求める bd に変換した。 bd は美唄検定林の試料を用いて水置換法により求め (Smith DM 1954)、 AWD と bd の関係は (3) 式で表された。

$$bd = 0.438 AWD + 0.231 \quad (n = 95, \quad R^2 = 0.6026, \quad p < 0.001) \quad (3)$$

この(2)式と(3)式を使って樹幹の炭素貯留量を推定した。

2.4) 統計解析

DBH と樹高測定値を(2)式のモデルに従って分散分析を行った (Wright 1976)。

$$Y_{ijkln} = \mu + S_i + R_{j(i)} + F_k + M_l + FM_{kl} + SF_{ik} + SM_{il} + SFM_{ikl} + RF_{jk} + RM_{jl} + RFM_{jkl} + \varepsilon_{ijkln} \quad (4)$$

ここで Y_{ijkln} は i 番目の検定林、 j 番目の反復、 k 番目の母樹、 l 番目の花粉樹そして、 n 番目の立木の測定値、 μ は全体の平均値、 S_i は検定林 i の固定効果、 $R_{j(i)}$ は分散 $\sigma^2_{r(s)}$ で表される検定林 i 内の反復 j の変量効果、 F_k は分散 σ^2_f で表される k 番目の母樹の変量効果、 M_l は分散 σ^2_m で示される l 番目の花粉樹の変量効果、 FM_{kl} は分散 σ^2_{fm} で表される k 番目の母樹と l 番目の花粉樹の交配家系の変量効果、 SF_{ik} は分散 σ^2_{sf} で表される i 番目の

検定林と k 番目の母樹の 交互作用で変量効果、 SM_{il} は分散 σ^2_{sm} で表される i 番目の検定林と l 番目の花粉樹の交互作用で変量効果、 SFM_{ikl} は分散 σ^2_{sfm} で表される i 番目の検定林と母樹 $k \times$ 花粉樹 l の交配家系の交互作用で変量効果、 RF_{jk} は分散 σ^2_{rk} で表される j 番目の反復と k 番目の母樹の交互作用で変量効果、 RM_{jl} は分散 σ^2_{rm} で表される j 番目の反復と l 番目の花粉樹の交互作用で変量効果、 RFM_{jkl} は分散 σ^2_{rfm} で表される j 番目の反復と母樹 $k \times$ 花粉樹 l の交配家系の交互作用で変量効果、そして ε_{ijkln} は分散 σ^2_e で表されるプロット内の誤差で変量効果である。

間伐材の本数が限られ、それぞれの反復で十分な材試料を採取できなかったため、 AWD 測定値の分散分析は、反復を考慮せず、(5)式のモデルに従って実施した。

$$Y_{ijkln} = \mu + S_i + F_k + M_l + FM_{kl} + SF_{ik} + SM_{il} + SFM_{ikl} + \varepsilon_{ijkln} \quad (5)$$

ここでそれぞれの変数は、(4)式と同じである。それぞれの形質の分散成分は SAS mixed procedure (version9.1)を使って計算した。

要因交配設計では遺伝分散成分、つまり相加遺伝分散と優性遺伝分散を求めることができる。エピスタシス効果や母性効果を見捨てる、近交係数がゼロであると仮定すると母樹と花粉樹に由来する分散成分から、(4)式に従い相加遺伝分散(σ^2_A)を求めることができる (Cotterill et al. 1987)。

$$\sigma^2_A = 2 (\sigma^2_f + \sigma^2_m) \quad (6)$$

また、優性遺伝分散(σ^2_D)を (7) 式で求めることができる。

$$\sigma^2_D = 4\sigma^2_{fm} \quad (7)$$

個体ベースのデータを用いた狭義の遺伝率を次式で求めた (Wright 1976)。

$$h^2 = 2 (\sigma^2_f + \sigma^2_m) / (\sigma^2_f + \sigma^2_m + \sigma^2_{fm} + \sigma^2_{sf} + \sigma^2_{sm} + \sigma^2_{sfm} + \sigma^2_{rfm} + \sigma^2_e) \quad (8)$$

狭義の遺伝率の標準誤差を Becker (1984) に従って求めた。

要因交配設計では優性分散(σ^2_D)を求めることができるので、表現型分散に対する遺伝分散の比、すなわち広義の遺伝率を(9式)で求めた (Zobel and Talbert J 1984)。

$$H^2 = (2 (\sigma^2_f + \sigma^2_m) + 4\sigma^2_{fm}) / (\sigma^2_f + \sigma^2_m + \sigma^2_{fm} + \sigma^2_{sf} + \sigma^2_{sm} + \sigma^2_{sfm} + \sigma^2_{rfm} + \sigma^2_e) \quad (9)$$

炭素貯留量に優れた家系を選抜するために林分炭素貯留量のプロット平均値を用いて(10)式、(11)式に従って分散分析を実施した。統計解析には SAS GLM プロシジャーを用いた。

$$Y_{ijkl} = \mu + S_i + R_{j(i)} + F_k + M_l + FM_{kl} + \varepsilon_{ijkl} \quad (\text{複数検定林}) \quad (10)$$

$$Y_{jkl} = \mu + R_j + F_k + M_l + FM_{kl} + \varepsilon_{jkl} \quad (\text{単一検定林}) \quad (11)$$

ここで Y_{ijkl} と Y_{jkl} は i 番目の検定林の j 番目のプロットの k 番目の母樹と l 番目の花粉樹プロット平均値、 μ は全体の平均である。 S_i 、 $R_{j(i)}$ と R_j 、 F_k と M_l はそれぞれ、 i 番目の検定林、検定林 i 内の反復 j 、 k 番目の母樹、そして l 番目の花粉樹の固定効果である。 FM_{kl} は k 番目の母樹と l 番目の花粉樹の交互作用で固定効果、 ε_{ijkl} と ε_{jkl} はプロット内の誤差である。母樹と花粉樹の交配組合せおよび検定林間には欠落家系があるので、母樹家系、花粉樹家系、全兄弟家系の最小二乗平均を SAS の GLM プロシジャーの LSMEANS ステートメントを使って求めた。家系間の多重比較を LSMEANS ステートメントの PDIFF オプションを使って行った。新冠検定林では材試料の採取を行わなかったため、訓子府検定林と美唄検定林の AWD 最小二乗平均を使って新冠検定林の林分炭素貯留量を推定した。

3) 結果

3.1) 樹高、胸高直径、AWD の遺伝的変異

訓子府検定林、新冠検定林、美唄検定林の 31 年生の林分密度は、それぞれ 896 本/ha、706 本/ha、460 本/ha であった (表-2-2)。美唄検定林の林分密度は、造成以来、他の検定林より低かった。その結果、31 年生の平均胸高直径は、美唄が最も大きく (27.4 cm)、ついで新冠検定林の 23.9 cm、

訓子府検定林の 21.4 cm であった（表－2－2）。胸高直径が最も大きい全兄弟の家系平均値は、検定林平均値に比べて訓子府検定林、新冠検定林、美唄検定林でそれぞれ 11.5 %、18.2 %、12.9 %大きかった。

31 年生の平均樹高で最も大きいのは、新冠検定林の 22.4 m で、次いで、訓子府検定林の 21.6 m、美唄検定林の 20.8 m であった。樹高が最も大きい全兄弟の家系平均値は、検定林平均値に比べて訓子府検定林、新冠検定林、美唄検定林でそれぞれ 9.3 %、7.1 %、11.1 %大きかった。

訓子府検定林と美唄検定林の晩材密度は、0.8 g/m³ 付近で林齢を通じて一定であった。早材密度は林齢の増加とともにわずかに減少し、両検定林で同林齢であれば同じ値を示した（図－2－1a）。一方で、早材幅と晩材幅は林齢とともに減少し、早材幅は同じ林齢であれば美唄検定林のほうが広がった（図－2－1b）。その結果、それぞれの年輪密度（RD）は美唄検定林よりも訓子府検定林で大きかった（図－2－1c）。美唄検定林の RD は 17 年生まで林齢とともに増加し、それ以降、一定となった。AWD の検定林平均値は、早材幅の違いから美唄検定林（0.516 g/cm³）よりも訓子府検定林（0.565 g/cm³）で高かった。AWD の全兄弟家系平均値は訓子府検定林で 0.523–0.637 g/cm³ 美唄検定林で 0.439–0.570 g/cm³ であった（表－2－2）。

検定林と母樹、検定林と花粉樹そして検定林と両親の胸高直径の交互作用の分散成分推定値はゼロであったが、検定林と母樹、検定林と花粉樹の AWD の交互作用は母樹や花粉樹の主効果と同程度の大きさであった（表－2－3）。狭義の遺伝率は胸高直径で 0.16、樹高で 0.20、AWD で 0.28 であった（表－2－3）。胸高直径や樹高の花粉樹に由来する相加遺伝分散は母樹に由来するそれよりも大きかったが、AWD では母樹、花粉樹で同程度であった。相加遺伝効果と優性遺伝効果の合計を表す広義の遺伝率は、胸高直径が 0.26、樹高が 0.40、AWD が 0.41 であった。

3.2) 樹幹に貯留された炭素量の推定

C_{stand} の検定林平均値と全兄弟家系平均値の範囲は、訓子府検定林で 85.2 Cton/ha と 47.2–116.9 Cton/ha、美唄検定林で 65.7 Cton/ha と 45.3–97.0 Cton/ha あった（表－2－4）。美唄検定林が訓子府検定林より低かったのは、低い林分立木密度と林分材積による。新冠検定林では材試料を採取しなかったため、訓子府検定林と美唄検定林の AWD の最小二乗平均を使って推定した

新冠検定林の C_{stand} は 84.0 Cton/ha であった。新冠検定林の全兄弟家系の C_{stand} の最大値と最小値は 121.4 Cton/ha と 52.5 Cton/ha であった。

全検定林の最小二乗平均と全兄弟家系最小二乗平均の範囲は、それぞれ 76.7 Cton/ha と 50.4–106.1 Cton/ha であった。最も C_{stand} の大きい全兄弟家系は、3 検定林全体のへ近より 38 %大きかった。 C_{stand} は、美唄検定林と 3 検定林込みにした場合で母樹と花粉樹間で、訓子府検定林では花粉樹間で有意な違いが認められた (表-2-5)。いずれの検定林でも母樹と花粉樹の交互作用は認められなかった。3 検定林を合わせた結果では、G3 と L2 が、母樹、花粉樹それぞれで最も高い C_{stand} の最小二乗平均を示した。G3 の C_{stand} は G1 より有意に高い値を示し、L2 の C_{stand} は L3、L4、L5、より有意に高い値を示した (表-2-4、最小二乗平均値の多重比較、 $p < 0.05$)。G3 と L2 の C_{stand} 値は、それぞれ 3 検定林全体の平均より 10 %、22 %高かった。

(8) 式に示された通り、 C_{stand} は林分材積と容積密度数の二つの要因で決まる。3 検定林の全兄弟家系の C_{stand} は林分材積と相関しているが (図-2-2a、 $r = 0.993$ 、 $p < 0.001$)、AWD とは関係なかった (図-2-2b、 $r = 0.055$ 、 $p = 0.811$)。樹木個体の成長は、林分材積が増加するにつれて競争効果によって制限される。しかし全兄弟家系の値に基づくと単木材積は林分材積と正の相関があった (図-2-2c、 $r = 0.643$ 、 $p = 0.02$)。この結果は、競争効果が 31 年生グイマツ雑種 F_1 林の林分材積を決定する要因ではないことを示していた。G1 家系の林分材積は、同程度の単木材積を示した他の家系よりも小さく、それは G1 家系の生存率が低いためであった。AWD は林分材積と相関がなく (Fig 2d、 $r = -0.056$ 、 $p = 0.809$)、AWD を低下させることなく成長と炭素貯留量に優れた家系を選抜できることが示された。

同じ検定林に植栽された自然交配の育種カラマツの DBH と樹高は、いずれの検定林でも大きい傾向があった。しかし、カラマツの AWD はグイマツ雑種 F_1 より小さかった (表-2-2、6)。カラマツの C_{stand} は、グイマツ雑種 F_1 より訓子府検定林と 3 検定林を合わせた場合で大きく、美唄検定林で小さかった。美唄検定林で育種カラマツの C_{stand} がグイマツ雑種 F_1 より AWD と生存率 (グイマツ雑種 F_1 28.1%、育種カラマツ 24.6%) が小さかったためであった。グイマツ雑種 F_1 の最も優れた母樹家系、花粉樹家系、全兄弟家系の C_{stand} は、それぞれ育種カラマツより 3 %、13 %、29 %大きかった。

た。

4) 考察

本研究では、高い炭素貯留能力を持つグイマツ雑種 F_1 家系を選抜するため 31 年生次代検定林を対象に成長と材密度の遺伝性を解析し、炭素貯留量を推定した。

対象とする形質に遺伝と環境の交互作用があれば、優良家系、不良家系の評価は、研究対象とする場所によって変わる。しかし、樹高と DBH には遺伝と環境の交互作用はなかった。この結果は、北海道の他のカラマツ次代検定林の研究と一致する（大島 1988）。しかしながら、カラマツの天然分布域に作られた次代検定林では遺伝と環境の交互作用が認められた（栗延他 1982）。樹木樹種の北海道における遺伝と環境の交互作用の理由のひとつは、積雪量の勾配に沿った遺伝的分化である（畠山 1981）。カラマツの本来の自然分布域は本州中央部であり、1800 年代後半に人為的に北海道に導入された（北海道山林史編纂委員会 1953）。そのため、まだ数世代しか積雪量勾配に沿った選択圧を受けていない。グイマツは最終氷期には北海道に分布していたが、最終氷期の終了とともに北海道から姿を消した（五十嵐・桑野 1981）。現在、グイマツはサハリンと千島列島南部に天然分布し、1800 年代後半に北海道に導入された（北海道山林史編纂委員会 1953）。両親樹種ともに北海道に導入されてからの期間が短いことが、遺伝と環境の交互作用を欠いている理由と推察される。

一方で、AWD には遺伝と環境の交互作用が観察された。(2) 式と(3)式に示されているように AWD は C_{stand} を決定する要因である。もし AWD が C_{stand} に強く影響しているなら、 C_{stand} に対する家系の評価は試験地によって変わる。しかしながら、 C_{stand} は林分材積と相関しており（図-2-2a）、AWD とは有意な相関が認められなかった（図-2-2b）。また、家系平均値のばらつきも AWD が林分材積よりも小さかった（表-2-2）。これらの結果は、AWD に遺伝と環境の交互作用が見られたが、そのことを考慮することなく林分炭素貯留能力に優れた家系、劣った家系を選抜できることを示している。

相加遺伝分散から求める狭義の遺伝率は DBH が 0.16、樹高が 0.20、AWD が 0.28 であった。これまでの研究でも成長形質よりも材密度で遺伝率が高

いことが報告されている (Zobel and van Buijtenen 1989、Zhang 1998)。本研究でも材密度の遺伝率は、成長形質の遺伝率よりも高かった。しかし、その値は他の針葉樹で評価された値よりも小さかった (Vargas-Hernandez and Adams 1991、Hannrup et al. 1998、Hylen 1999)。その理由として本研究では、おそらく遺伝と環境の交互作用が観察されたことがあげられる。

遺伝様式を明らかにすることは、育種戦略を決定するために重要である。樹高と DBH では花粉樹 (カラマツ) を起源とする相加遺伝分散成分が母樹 (グイマツ) を起源とするものより多かった。雑種カラマツに関する他の研究によると、グイマツ×カラマツ雑種では DBH で、カラマツ×グイマツ雑種では DBH と樹高でカラマツ起源の相加遺伝分散成分がグイマツ起源より多かった (市村他 2008)。つまり、グイマツよりカラマツの方が雑種家系の成長に強く影響しているようである。これらの結果は、雑種カラマツの成長形質を改良するためには花粉樹家系選抜が母樹家系選抜より有効であることを示唆している。一方で *AWD* の相加遺伝分散成分は、母樹と花粉樹で同程度であり、*AWD* の改良には母樹家系選抜と花粉樹家系は同程度の効果が期待できる。しかしながら、家系数が十分ではなく、遺伝率の標準誤差が大きい (特に *AWD* で大きい) ことからさらなる研究が必要である。

訓子府検定林では 31 年生林の炭素貯留量を推定するために 19 年生で採取した試料から得た *AWD* を使った。グイマツ雑種の材密度は樹齢とともに増加し、約 18 年生で飽和する (Fujimoto et al. 2006)。この樹齢は仮道管長から判断した未成熟材から成熟材に移行する樹齢に一致する (藤本他 2005)。19 年生と 28 年生の *AWD* の遺伝相関および表現型相関はともに 0.9 以上であった (Fujimoto et al. 2006)。したがって、*AWD* と炭素貯留量を評価する樹齢には大きな差はあるが、精度よく炭素貯留量を評価することは可能である。

31 年生グイマツ雑種 F_1 の 31 年生の 3 検定林の平均 C_{stand} は、79.7 Cton/ha であった。これは年間あたりに換算すると 2.47 Cton ha⁻¹year⁻¹ である。公表された林分幹材積と容積密度数から北海道の代表的な森林の年間 C_{stand} を計算すると北方針広混交林では 0.85 Cton/ha/year、60 年生トドマツ人工林では 1.14-1.69 Cton ha⁻¹year⁻¹、60 年生アカエゾマツ人工林では 0.80 Cton ha⁻¹year⁻¹、40 年生カラマツ人工林では 1.69-2.25 Cton ha⁻¹year⁻¹、100 年生ウダイカンバ 2 次林では 0.41 Cton ha⁻¹year⁻¹、ヤナギが優占する

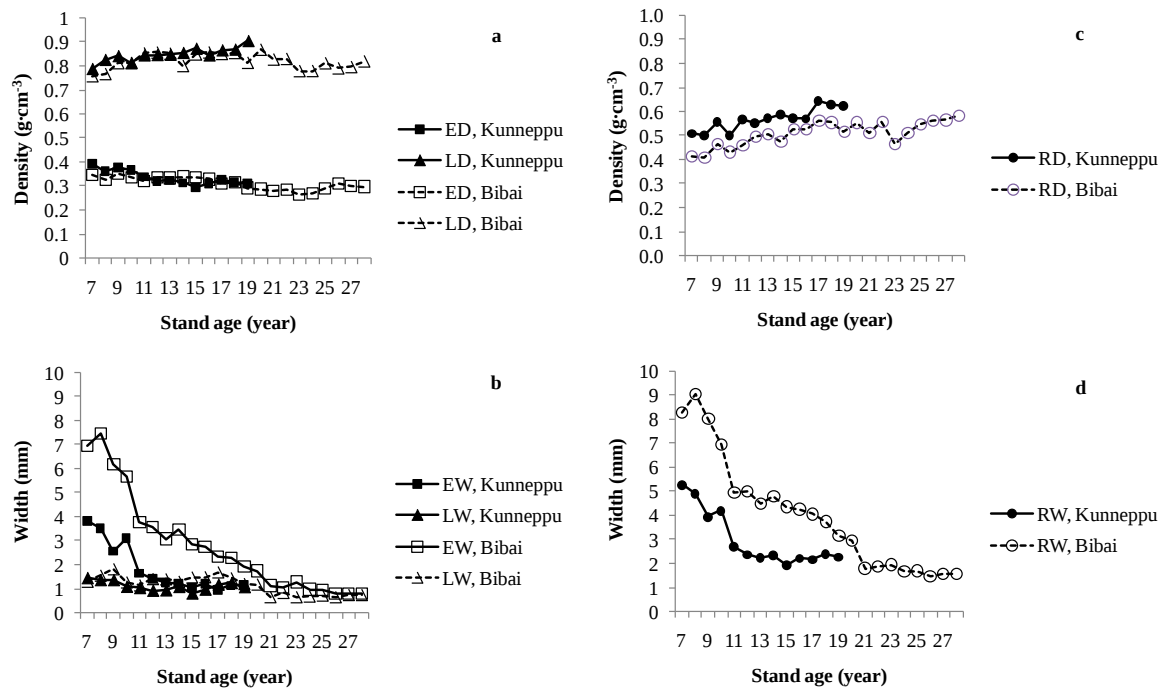
32 年生河畔林では $1.59 \text{ Cton ha}^{-1}\text{year}^{-1}$ となる。このように、北海道の代表的な森林と比べてグイマツ雑種 F_1 の炭素貯留量は、高い値を示した。

次の二つの視点から地球温暖化を防ぐための木材利用が提案されている。一つ目は、建築物や家具など長期にわたって炭素がその内部に維持される木材高度利用であり、二つ目は、持続可能な燃料として期待される木質バイオマス利用である（国立環境研究所他 2008）。対象樹種の育種戦略を考える上で、育種目標をこれら二つのいずれに定めるかは重要である。林分炭素貯留量は最も優れた母樹家系で $84.6 \text{ Cton ha}^{-1}$ 、花粉樹家系で $93.2 \text{ Cton ha}^{-1}$ 、全兄弟家系で $106.1 \text{ Cton ha}^{-1}$ で、年あたりに換算するとそれぞれ $2.72 \text{ Cton ha}^{-1}\text{year}^{-1}$ 、 $3.01 \text{ Cton ha}^{-1}\text{year}^{-1}$ 、 $3.42 \text{ Cton ha}^{-1}\text{year}^{-1}$ あった。これらの値は、育種カラマツに比べてそれぞれ 3%、13%、29% 高かった。北海道においてグイマツ雑種 F_1 より高い炭素貯留量は、短伐期施業でパルプ材生産を目的としたヤナギ(*Salix*)属 と ハコヤナギ(*Populus*)属の選抜クローンで報告されている。これらの年間バイオマス生産量は、ドロノキ (*Populus maximowiczii*) で 15 ton/ha/year （炭素換算 $7.5 \text{ Cton ha}^{-1}\text{year}^{-1}$ ）（千葉 1989）、エゾノキヌヤナギ (*Salix pet-susu*) で $17.5 \text{ Cton ha}^{-1}\text{year}^{-1}$ （炭素換算 $9.75 \text{ Cton ha}^{-1}\text{year}^{-1}$ ）（永田他 1995）であった。それゆえ、ヤナギ属 とハコヤナギ属は、二つ目の視点「持続可能な燃料」としての利用に著しい利点がある。一方、グイマツ雑種 F_1 は遺伝的に材の強度が高いため、一つ目の視点「建築物など長期にわたって炭素がその内部に維持される木材高度利用」に大きな利点がある。グイマツ雑種 F_1 の C_{stand} は林分材積、つまり炭素を貯留する木材の生産効率で決まり（図-2-2 (a))、AWD とは関係がなかった（図-2-2 (b)）。この結果は、炭素貯留能力と独立して AWD が高い家系を選抜できることを示している。言い換えるとグイマツ雑種 F_1 では炭素貯留と木材高度利用の両方を同時に改良できることを示している。

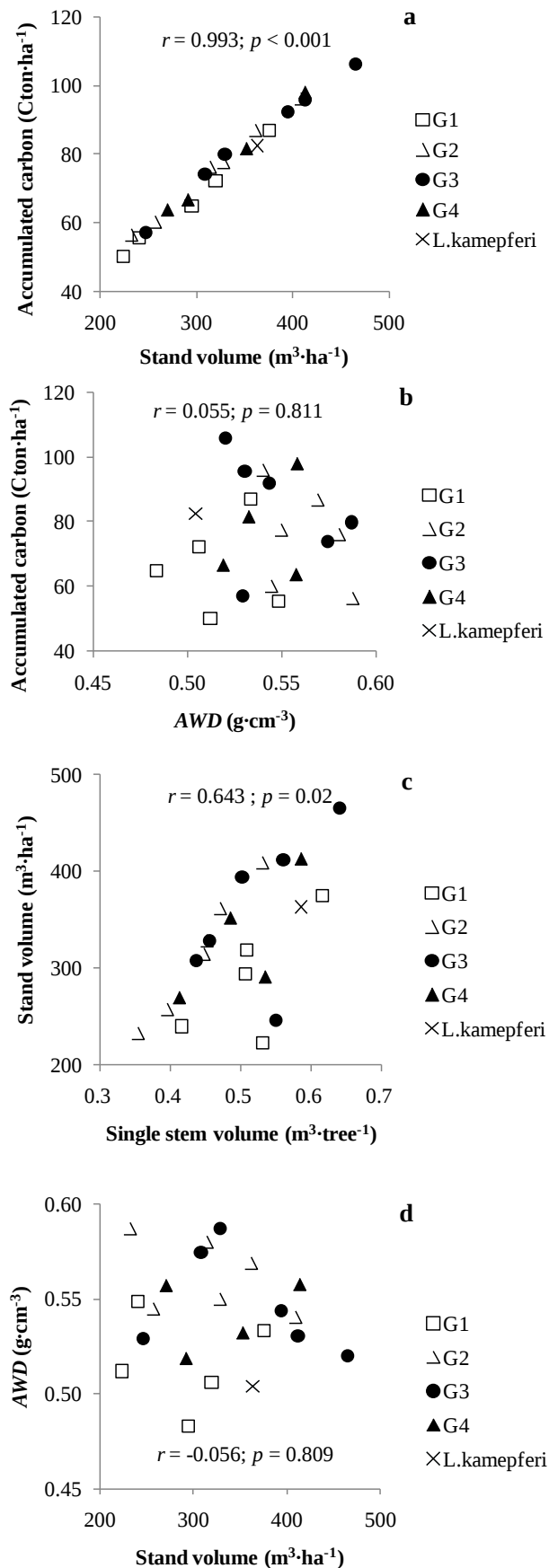
もし、競争効果により単木材積が林分材積と負の相関があるのなら、林分材積の高い家系を選抜することで、単木材積が低くなる可能性がある。このことは、収穫した材の利用率を低下させ、二つの視点と矛盾した結果となる。しかしながら 31 年生グイマツ雑種 F_1 では単木材積と林分材積には正の相関があり、競争効果は観察されなかった(図-2-2)。それゆえ、グイマツ雑種 F_1 において炭素貯留能力に優れた家系を選抜することは、単木材積の増

加、材の利用効率の向上につながる。

全兄弟家系の種子を生産するには人工交配が必要になり種子の生産コストが高くなる。それに比べて母系半兄弟家系の種子であれば自然交配が可能となり種子の生産コストが低くなる。そのため最も優れた母樹（G3）家系を選抜し、自然交配種子を使って実生苗木から挿し木することで G3 の半兄弟グイマツ雑種 F₁ 家系の苗木を生産することが効率的であり（黒丸・来田 2003）、G3 の単一クローン母樹と複数のカラマツクローンからなる採種園が造成されている（Moriguchi et al. 2008）。カラマツ属は世代間隔が長く植栽から開花結実するまで長期間を要する。また開花しても初期の種子生産量は少なく、挿し木増殖により選抜されたグイマツ雑種 F₁ の普及促進が期待される。



図－2－1 グイマツ雑種 F₁ の(a) 早材密度(ED)と晩材密度(LD)、(b) 早材年輪幅(EW)と晩材年輪幅(LW)、(c) 平均年輪材密度(RD)、(d) 年輪幅(RW)。黒は訓子府検定林、白は美唄検定林の値を表す。



図－2－2 (a) 林分材積と林分炭素貯留量、(b) 材密度 (AWD) と林分炭素貯留量、(c) 単木材積と林分材積、(d) 林分材積と材密度 (AWD) の関係

値は 31 年生検定林 3 ケ所の全兄弟家系の平均値である。ただし、AWD は訓子府と美唄の 2 つの検定林の平均値である。

表－2－1 3 検定林の交配ダイアグラム.

Females (<i>L. gmelinii</i> var <i>japonica</i>)	Males (<i>L. kaempferi</i>)					
	L1	L2	L3	L4	L5	L6
G1		○	○ ¹⁾	○	○	○ ¹⁾
G2	○	○	○	○	○	○
G3	○	○	○	○	○	○
G4		○	○	○	○	

¹⁾ missing crosses in the Bibai test site

表－2－2 樹高、胸高直径、単木幹材積、林分立木密度、林分材積、材密度（AWD）の検定林平均値（±標準偏差）と全兄弟家系平均値の最大値と最小値

Site	Trait	Age	Mean ($\pm$ S.D. ³⁾)	Full-sib family mean	
				Max. ⁴⁾	Min. ⁵⁾
Kunneppu	Tree height (m)	31	21.6 $\pm$ 2.5	23.6	18.9
	DBH ¹⁾ (cm)	31	21.4 $\pm$ 4.4	23.8	18.0
	Stem volume (m ³ ·tree ⁻¹)	31	0.393 $\pm$ 0.176	0.485	0.259
	Stand density (tree·ha ⁻¹)	31	896	1190	595
	Stand volume (m ³ ·ha ⁻¹)	31	352	548	194
	AWD ²⁾ (g·cm ⁻³)	19	0.565 $\pm$ 0.054	0.637	0.523
Nikappu	Tree height (m)	31	22.2 $\pm$ 2.1	23.8	18.9
	DBH ¹⁾ (cm)	31	23.9 $\pm$ 4.6	28.2	20.4
	Stem volume (m ³ ·tree ⁻¹)	31	0.490 $\pm$ 0.199	0.678	0.324
	Stand density (tree·ha ⁻¹)	31	706	1012	298
	Stand volume (m ³ /ha)	31	353	526	231
Bibai	Tree height (m)	31	20.8 $\pm$ 1.6	23.1	19.7
	DBH ¹⁾ (cm)	31	27.4 $\pm$ 3.9	30.6	24.0
	Stem volume (m ³ ·tree ⁻¹)	31	0.587 $\pm$ 0.179	0.811	0.452
	Stand density (tree·ha ⁻¹)	31	460	547	156
	Stand volume (m ³ ·ha ⁻¹)	31	276	443	207
	AWD ²⁾ (g·cm ⁻³)	28	0.516 $\pm$ 0.061	0.570	0.439

¹⁾ Diameter of breast height

²⁾ Area-weighted average wood density

³⁾ Standard deviation

⁴⁾ Maximal full-sib family mean of each trait

⁵⁾ Minimal full-sib family mean of each trait

表－2－3 3つの検定林データを用いた胸高直径と樹高、AWD 分散成分と
ただし、AWD は訓子府と美唄の二つの検定林のデータを用いた

Source	DBH		Tree height		AWD ³⁾	
	Variance component	Standard error	Variance component	Standard error	Variance component	Standard error
Replication (Site)	0.18	0.40	0.10	0.23		
Female	0.57	0.70	0.08	0.17	0.00020	0.00030
Male	0.95	0.77	0.34	0.30	0.00017	0.00024
Female×Male	0.44	0.42	0.20	0.15	0.00009	0.00011
Site×Female	0.00	-	0.00	-	0.00018	0.00020
Site×Male	0.00	-	0.00	-	0.00019	0.00018
Site×Female×Male	0.00	-	0.00	-	0.00000	-
Replication×Female (Site)	0.57	0.48	0.36	0.22	-	-
Replication×Male (Site)	0.00	-	0.21	0.14	-	-
Replication×Femal×Male (Site)	0.74	0.51	0.44	0.17	-	-
Residual	15.83	0.86	3.05	0.17	0.00183	0.00019
Narrow-sense heritability	0.16	0.26	0.20	0.27	0.28	0.43
(Female) ¹⁾	0.06		0.04		0.15	
(Male) ²⁾	0.10		0.17		0.13	
Broad-sense heritability	0.26		0.40		0.41	

¹⁾ Narrow-sense heritability derived from the female parents

²⁾ Narrow-sense heritability derived from the male parents

³⁾ Area-weighted average wood density

表－2－4 31 年生グイマツ雑種 F₁ の訓子府検定林、美唄検定林および 3
検定林の林分炭素貯蔵量（C_{stand}）の推定値

Site	Females (<i>L.gmelinii</i> var <i>japonica</i>)	Males (<i>L. kaempferi</i>)						LS mean
		L1	L2	L3	L4	L5	L6	
Kunneppu	G1		97.1	63.1	80.4	47.2	85.9	75.7 ^a
	G2	109.8	116.9	90.2	59.7	50.5	109.6	89.5 ^a
	G3	80.4	101.0	74.0	130.2	71.3	89.6	91.1 ^a
	G4		99.5	79.5	94.5	50.7		84.6 ^a
	LS mean	90.0 ^{ab}	103.6 ^a	76.7 ^{bc}	91.2 ^a	54.9 ^c	94.8 ^{ab}	85.2
Bibai	G1		66.9		61.2	57.5		59.2 ^{ab}
	G2	48.8	61.1	53.3	47.7	53.2	55.2	53.2 ^b
	G3	56.1	97.0	45.3	61.5	67.8	87.8	70.8 ^{ab}
	G4		73.4	58.5	73.8	57.3		65.7 ^a
	LS mean	52.6 ^c	74.6 ^a	54.5 ^{bc}	61.0 ^{bc}	59.0 ^{bc}	71.8 ^{ab}	62.2
Three sites ¹⁾	G1		72.4	50.4	65.1	55.6	86.9	66.0 ^b
	G2	87.0	96.2	76.3	60.2	56.5	77.7	75.6 ^{ab}
	G3	79.9	106.1	57.1	95.7	74.1	92.3	84.6 ^a
	G4		98.1	66.9	81.7	63.9		80.7 ^a
	LS mean	80.1 ^{ab}	93.2 ^a	63.4 ^{cd}	75.7 ^{bc}	62.3 ^d	85.6 ^{ab}	76.7

^{abcd} The same letters indicate no significant difference between the parents ($p>0.05$)

¹⁾Three sites include Kunneppu, Niikappu, and Bibai. C_{stand} values of Niikappu used for the three site means were estimated by using the LS means of the AWD in Kunneppu and Bibai sites because wood samples weren't harvested in Niikappu

表－2－5 訓子府検定林、美唄検定林、3 検定林における林分炭素貯蔵量
(Cstand) の 分散分析結果

Site	Source	DF	SS	MS	F value	P
Kunneppu	Replication	1	558	558	1.43	0.245
	Female	3	1439	480	1.23	0.324
	Male	5	11462	2292	5.89	0.002
	Female×Male	12	7353	613	1.57	0.179
	Error	20	7784	389		
Bibai	Replication	1	29	29	0.18	0.679
	Female	3	1687	562	3.49	0.039
	Male	5	2513	503	3.12	0.035
	Female×Male	10	1689	169	1.05	0.448
	Error	17	2739	161		
Three sites ¹⁾	Site	2	12243	6121	13.09	<.0001
	Replication (Site)	3	915	305	0.65	0.584
	Femal	3	4669	1556	3.33	0.023
	Male	5	16741	3348	7.16	<.0001
	Female × Male	12	7183	599	1.28	0.243
	Error	94	43949	468		

¹⁾)Three sites include Kunneppu, Niikappu, and Bibai. C_{stand} values of Niikappu used for the three site means were estimated by using the LS means of the AWD in Kunneppu and Bibai sites because wood samples weren't harvested in Niikappu

表－2－6 3 検定林におけるカラマツ自然交配家系の胸高直径、樹高、林分炭素貯留量の最小二乗平均

Trait		Kunneppu	Niikappu	Bibai	Three sites ²⁾
DBH	(cm)	21.4	25.2	29.4	24.5
Tree height	(m)	22.7	25.2	21.0	23.4
Stand volume	(m ³)	453	365	273	364
AWD ¹⁾	(g·cm ⁻³)	0.542		0.484	0.504
Accumulated carbon in stems per unit area (C_{stand})	(Cton·ha ⁻¹)	105.7		60.3	82.5

¹⁾ Area-weighted average wood density

²⁾ Three sites include Kunneppu, Niikappu, and Bibai. C_{stand} values of Niikappu used for the three site means were estimated by using the LS means of the AWD in Kunneppu and Bibai sites because wood samples weren't harvested in Niikappu

第3章 DNA マーカーによるグイマツ雑種 F₁ 実生苗木の表現型雑種識別 方法の精度検証と改良

1) はじめに

カラマツ属は北半球に広く分布し、簡単に雑種を形成する (Semerikov and Lascoux 2003)。成長形質に雑種強勢がしばしば観察され (Matyssek and Schulze 1987、Pâques 1992、Arcade et al. 1996、Baltunis et al. 1998)、カラマツ (*Larix*) 属の種間交雑育種がヨーロッパや北アメリカで盛んに行われている (Pâques 1989、Li and Wyckoff 1994、Perron 2008)。北海道では 1936 年に苗畑で雑種苗木が発見されて以来、カラマツ属の様々な種、特に東アジアに分布するカラマツ属で種間交配が研究されてきた (高橋他 1968、宮木 1990、大島・錦織 1994)。これらの研究からグイマツ (*Larix gmelinii* var. *japonica*) × カラマツ (*L. kaempferi*) の F₁ 雑種が初期成長の高さ、幹の通直性、野鼠の食害に対する抵抗性など望ましい形質を持つことが明らかとなった。現在では毎年約 300ha のグイマツ雑種 F₁ が植栽されている。グイマツ雑種 F₁ の自然交配種子を生産するために 2017 年までに 66.7ha の採種園が造成されている。これらの雑種採種園は、両親それぞれの複数クローンが植栽されており、種子は、グイマツクローンからのみ採取している。しかし、自然交配であるためグイマツは、グイマツ×カラマツの雑種種子だけではなく、グイマツ×グイマツ (GG) の種内交配種子も生産している。そのため苗木段階で、形態やフェノロジーにより雑種と GG に分けなければならない。

カラマツは本州中央部の固有種で、グイマツはサハリンや千島列島南部に分布する。種鱗の形や数といった球果の特徴は、この二種を分類するのに有効である。しかし、苗木には球果はなく、苗木にもみられる樹皮の色、頂芽形成日 (DBS)、黄葉日、苗高 (SH)、根元径 (RCD)、分枝数、分枝高 (高橋他 1968)、葉の脂肪酸成分 (Sato et al. 2008)、樹皮のジテルペン成分 (Sato et al. 2009) などの形質は連続的な変異を示す。

商用苗畑における表現型による現在の識別手法は、二つの時期で行われる。まず、1 年生時に苗高 (概ね 6cm 以上、生産者で異なる) で苗木を選苗する、そして 2 年生苗木の雑種率を一律 69 % と仮定し、2 年生時に苗長 30cm 以上、根元径 6 mm 以上 (北海道で定めた規格) で雑種苗木を選別し、全

苗木数の 69 %を出荷する。北海道山林種苗協同組合 2010)。ある年の雑種率が高く雑種率が 69 %を超えていても、苗木は出荷されず、逆に雑種率が低いとグイマツ雑種 F₁ として出荷された苗木にグイマツ苗木が混じる可能性がある。そのため、現在の雑種の識別方法の精度の検証とより精度の高い雑種の識別方法の開発が求められている。

近年になり、カラマツ属には信頼性の高い種識別分子マーカーが開発され、主に雑種採種園における雑種率の推定に使われている (Acheré et al. 2004、Gros-Louis et al. 2005、Moriguchi et al. 2008)。Pâques et al. (2006)は、ヨーロッパカラマツ (*L. decidua*) とカラマツの雑種苗木の識別に使える新たな表現型を探索するために分子マーカーを使った。分子マーカーは雑種苗木を正確に識別できる効率的で、強力な手法であるが、分子マーカーを雑種苗木の生産工程に使うにはコストと手間がかかりすぎるので現実的ではない。そこで本研究では、DNA マーカーを用いて現在の方法を検証し、サンプル調査により雑種率が確認された種子ロットにおいて効率的な表現型識別方法を提案した。

本章の目的は、(1)雑種と GG 苗木の形態、フェノロジーの違いを明らかにする、(2) 現在の雑種識別手法の精度を明らかにする、(3)統計手法を用いて識別に有効な形質を探索し、(4)改良型雑種識別方法を提案することにある。

2)材料と方法

2.1) 調査対象の採種園

研究は北海道訓子府町に位置する採種園(43° 45' N、143° 45' E、標高 200 m).で行った。採種園は 55.36 ha、20 ブロックからなり、11 ブロックがグイマツ雑種採種園である。本研究ではそのうちのひとブロック (3.04 ha) を対象とした。当ブロックではグイマツ (*Larix gmelinii* var. *japonica*) が 36 クローン 284 本 (樹齢 31 年生) と自然交配由来のカラマツ (*L. kaempferi*) 実生 78 本 (樹齢 22 年生) が植栽されている。平均樹高はグイマツが 18 m、カラマツが 16 m であった。

2.2) 調査対象の苗木と表現型の測定

2004 年と 2005 年に調査対象の雑種採種園ブロックにおいてグイマツ種

子を5クローン、1ラメート／クローンから採種した。2年間を通して3クローンは同じラメートから種子を集めたが、2クローンは、異なるラメートから種子を集めた（表-3-1）。．

集めた種子を採取翌年の5月に北海道立総合研究機構林業試験場の苗畑(43°28'N、141°85'E、標高50 m)に2反復の乱塊法でクローン別に播種した。播種当年の9月下旬に実生苗を小さなプラスチックタグと銅線を使ってマーキングし個体識別した。DNA解析用サンプル採取は翌年の成長に与える影響を最小限に抑えるため10月上旬に成長が停止した後、黄葉する前の1年生実生苗木から2-5枚の針葉のサンプリングを行った。採取した試料はDNA解析に供するまで-20℃の冷凍庫で保管した。翌年5月にプラスチックタグをつけたまま、同じ実験デザインで植え替えた。この時の苗木密度は36/m²であった。

苗長(SH)、根元径(RCD)、同時枝数(NSB)そして同時枝分岐高(HSB)を1、2年生苗木を対象に10月に測定した。また、2年生苗木では、1年時に伸長した主軸から分岐した枝の数(NBTP)を測定した。さらに1、2年生苗木を対象に主軸頂芽の形成日を1週1回測定した（表-3-2、図-3-1）。

2.3) DNA 解析

CTAB法(the cetyltrimethylammonium bromide method (Murray and Thompson 1980))によりDNAを抽出した。抽出数は、2004年産種子では家系当たり116~120個体(平均119.2個体)、2005年産種子では家系当たり30~120個体(平均55.2個体)であった。雑種苗木を識別するため、グイマツとカラマツで種間変異があり父性遺伝する葉緑体DNAの*II-TaqI*マーカー(Acheré et al. 2004)を用いた、PCR-RFLP法により葉緑体DNAの*rbcL*領域のDNA断片を*II*プライマーで増幅した後、制限酵素*TaqI*で消化した産物をアガロースゲル電気泳動にかけ、電気泳動パターンを観察・記録した(Moriguchi et al. 2008)。

2.4) 統計解析

雑種苗木と純粋なグイマツ苗木(GG苗木)形態形質、フェノロジー形質の違い、それらに与える家系や種子ロット(種子採取年)の影響を調べるた

め、個体単位のデータを使って次式により分散分析を行った。解析には SAS (version9.1) の GLM プロシジャーを用いた。

$$Y_{ijkl} = \mu + T_i + R(T)_{j(i)} + F_k + M_l + TF_{ik} + TM_{il} + RF_{jk} + RM_{jl} + FM_{kl} + \varepsilon_{ijkl}$$

ここで Y_{ijkl} は i 番目の種子ロット内の j 番目の反復 r の k 番目の種子親家系の l 番目の花粉親樹種の測定値、 μ は全体の平均 T_i は種子ロット i の固定効果、 $R(T)_{j(i)}$ は種子ロット i 内の反復 j の変量効果、 F_k は種子親家系 k の固定効果、 M_l は花粉親樹種 l の固定効果、 TF_{ik} は種子ロット i と種子親家系 k の交互作用で固定効果、 TM_{il} は種子ロット i と花粉親樹種 l の交互作用で固定効果、 RF_{jk} は反復 j と種子親家系 k の交互作用で固定効果、 RM_{jl} は反復 j と花粉親樹種 l の交互作用で固定効果、 FM_{kl} は種子親家系 k と花粉親樹種 l の交互作用で固定効果、そして ε_{ijkl} はプロット内誤差で変量効果である。

雑種識別に対する実生苗木の形態、フェノロジー形質の有効性を決定するために線形判別分析を行った。グループ (=花粉親樹種) 内の相対的な分散についてグループ間の最も高い自乗差を示した線形結合が判別関数を決定する。測定データに対するモデルの適合性は正準相関係数により判定される。ウィルクスのラムダが関数の判別能力を示し、群内変動と群間変動に対する群内変動の割合で定義される。0 から 1 までの値をとり、0 に近づくほど 2 群の差が大きくなる。各形質の相対的な重み付けは、標準化正準相関係数で決定される。解析には SAS software (9.1 版) の DISCRIM プロシジャーを用いた。

2.5) 苗畑における判別方法の改良

すべての形質を用いる判別分析を商用苗畑で使うには複雑すぎるため、判別分析を簡略化した改良方法を試した。DNA 解析から得られた雑種率をもとに、それぞれの種子ロットの選別強度を決めた。改良方法 I では、2004 年と 2005 年ともに標準化正準相関係数が高かった 2 年生苗木の RCD (RCD2) と 2 年生苗木の DBS (DBS2) の表現型を用いた (結果参照)。

苗畑で出荷のために雑種苗木を選別するのは 10 月中旬から下旬であるが

DBS2 の最適な測定時期はそれよりも早い 9 月下旬である。DBS2 を判別に用いることは可能であるが、識別作業が 2 回に分かれる。そこで、改良法 II では 2005 年に標準化正準相関係数が高かった 2 年生苗木の NSB2 を、DBS2 の代わりに用いた。さらに改良法 III では、苗木生産者の新たな負担となる DNA 解析の代わりに雑種苗木と GG 苗木で明瞭に分かれた形質 DBS2 から雑種率を推定し改良法 II と同じ RCD2 と NSB2 を用いて雑種識別を行った。改良法 I と II では種子ロットにより雑種率に合わせて形質それぞれの雑種基準を変更したが、改良法 III では、DNA 解析による雑種率の情報がないという前提であるので、雑種苗木の基準を DBS2 が 9 月 20 日以降、NSB2 が 5 本以上、RCD2 が 6mm 以上（結果参照）に固定し、DBS2 から推定した雑種率に合わせて RCD2 が大きい苗木から選び雑種苗木とした。改良法 III では雑種率を推定するため 9 月下旬に DBS2 を調べることになるが、識別作業そのものは 10 月中旬から下旬の 1 回となる。

3) 結果

3.1) 雑種とグイマツの表現型変異

2004 年種子ロットでは 565 本、2005 年種子ロットでは 274 本の苗木を調べた。葉緑体 DNA マーカーで調べた 1 年生秋の平均雑種率は 2004 年種子ロットが 23.2 %、2005 年種子ロットが 53.6 %であった（表-3-1）。種子親家系平均値の範囲は 2004 年種子ロットで 5.8~39.4 %、2005 年種子ロットで 20.0~81.0 %であった。2 年生苗木の雑種率は 1 年生苗木とほとんど同じであった。

DNA 解析で雑種と判定された苗木は、GG 苗木より RCD が大きく、SH と HSB が高く、NSB と NBTP が多く、そして DBS が遅かった（図-3-2）。測定対象としたすべての表現型形質で雑種と GG で有意な違いが認められた（補足資料の花粉親樹種 M）。ほとんどの形質で種子親家系（F）間、種子ロット（T）間で有意な違いが認められた。

3.2) 表現型データによる雑種苗木の判別分析

線形判別分析の正準相関は 2004 年種子ロットが 0.710、2005 年種子ロットが 0.815 であった（表-3-3）。ウィルクスのラムダは 2004 年種子ロットが 0.487、2005 年種子ロットが 0.322 であり、群（花粉親樹種）内のば

らつきよりも群間のばらつきが有意に大きく（2004 年種子ロット $F = 47.7$ 、 $p < 0.001$ 、2005 年種子ロット $F = 41.4$ 、 $p < 0.001$ ）これらの苗木に対する判別の能力は高いと示唆された。RCD2、1 年生苗木の DBS（DBS1）、DBS2 の標準化正準相関係数は両年ともに高かった。一方、1、2 年生苗木の HSB（HSB1、HSB2）、NSB2 は二つの種子ロットのうち一つで高かった。2004 年種子ロットで正しく判定された苗木個体の割合は 90.4 %であった。しかし、正しく判定された割合は雑種苗木では 83.7 %と低く、GG 苗木では 92.1 %と高かった。2005 年種子ロットで正しく判定された苗木個体の割合は全体で 89.9 %、雑種苗木と GG 苗木を別々にみても同様の値であった。

3.3) 商用利用における改良法

商用苗畑で現在、行われている方法で判定した場合、正しく判定する割合は、2004 年種子ロットで 72.7 %、2005 年種子ロットで 78.5 %であった（表 3-4）。2004 年種子ロットでは雑種率が低いため、従来方法で雑種と推定された苗木のうち半分以上が GG であった。DBS2 と RCD2 を使う改良方法 I では、まず、DNA 解析で判明した雑種苗木（真の雑種苗木）数を下回らないよう DBS2 が遅い苗木選別した（図 3-2）。その基準は 2004 年種子ロットでは 9 月 25 日以降、2005 年種子では 9 月 26 日以降の DBS2 であった。結果として両年とも数にして約 1.3 倍の苗木を選別し、そして真の雑種苗木の数と同じになるよう RCD2 が大きい苗を選んだ（2004 年種子ロット：5.8 mm 以上、2005 年種子ロット 8.7 mm 以上）。その結果、改良法 I で正しく苗木を選んだ割合は、両年ともに 88.2 %まで増加し、判別分析の精度と同様の値となった。

NSB2 と RSC2 を用いた改良法 II では、まず、NSB2 で選んだ。NSB2 の基準は真の雑種率の苗木数から決めた。その結果、NSB2 が 2004 年種子ロットでは 5 本以上、2005 年種子ロットでは 4 本以上の苗木を、数にして真の雑種な苗木の 1.2 倍以上の苗木を選び、次に真の雑種苗木の数と同じになるよう RCD2 が大きい苗木を選んだ（2004 年種子ロット：6.0 mm 以上、2005 年種子ロット 8.8 mm 以上）。その結果、改良法 II で正しく苗木を選んだ割合は、2004 年種子ロットで 81.7 %、2005 年種子ロットで 86.0 %であり、従来法に比べて 7.5~9.0%高くなった。

DBS2 から推定した雑種率は、2004 年種子ロットが 31.4 %で、DNA 解析で求めた雑種率 23.2%より過大評価となった。そのため、改良法 III では、DBS2 で推定した雑種率に合わせると RCD2 は 6 mm を下回ったので、6 mm 以上を基準に 23.7 % (120 本/509 本、表-3-4) の苗木を雑種とした。その結果、2004 年種子ロットでは改良法 III の基準は改良法と同じになり、正しく苗木を選んだ割合は 81.7 %であった。2005 年種子ロットでも改良法 III で正しく苗木を選んだ割合は 86.0 %と改良法 II と変わりなかったが (表-3-4)、DBS2 から推定した雑種率は 51.5%であり、DNA 解析で求めた雑種率 56.3 %より過小評価となった。このため、RCD2 の基準は、改良法 II の 8.8 mm よりやや厳しく 9.1 mm となり、真の雑種苗木を雑種と判定した本数は若干減少した。。

4) 考察

4.1) カラマツの種間交雑

カラマツ属の種間交雑採種園の雑種率は採種園や年によって異なる (Bergmann and Ruetz 1987、Häcker and Bergmann 1991、Scheepers et al. 2000、Pâques et al. 2006)。Ennos and Qian (1994)、Lewandowski et al. (1994)、そして Scheepers et al. (2000) によると雑種率に影響する主な二つの要因は、両親カラマツ種の花粉の量と開花期のずれである。本研究では 2004 年種子ロットと 2005 年種子ロットの雑種率はそれぞれ 23.2%と 53.6%であった。グイマツとカラマツの平均開花期間は約 7 日間で、暖かい年で 0~2 日、寒い年で 1~3 日、カラマツが遅くなるが、ほとんど同調している (倉橋他 1966)。一方、花粉量には、二つの種間で大きな差が観察された。2004 年にはグイマツが豊作、カラマツが凶作であり、2005 年は逆であった。したがって、両種の雑種率は、開花期のずれよりも相対的な花粉量に影響されたと考えられる。

4.2) 雑種判別に適した形質を抽出することに対する判別分析の有効性

本研究では、商用の苗木生産現場で従来の雑種判定方法に新たな形態、フェノロジー形質を判定基準に加えることで、判定制度を高めることを目的とした。線形判別分析では約 90 %の苗木を正しく判定できた。これらの値は、従来方法 (72.7~78.5 %) より高かった。

RDD2、DBS1、そして DBS2 が高い標準化正準相関係数を示し（表－3－3）、雑種苗木の判別に有効な変数であることが示唆された。1 年生苗木の RCD (RCD1)、1 年生苗木の SH (SH1)、HSB1、1 年生苗木の NSB (NSB1) そして HSB2 の平均値は、両種子ロットとも雑種苗木が GG 苗木よりも大きかったが、標準化正準相関係数は種子ロットによっては逆の方向（正の値または負の値）であった。したがって RCD1、SH1、HSB1、NSB1 そして HSB2 は雑種苗木の判別に適さないと考えられる。一方、2 年生苗木の苗高 (SH2)、NBTP の平均値は両種子ロットで雑種苗木が GG 苗木より大きいにも関わらず（図－3－2）、それらの標準化正準相関係数は負の値を示した。この結果は、もし SH2 が大きく、NBTP が多くても GG 苗木である可能性があることを示しており、正の高い標準化正準相関係数を示す RCD2、DBS1 そして DBS2 を確認すべきことを示している。

4.3) 商用苗畑における判別方法の改良

1 年生を含めた全ての形質を使う判別分析を商用苗畑の雑種苗木判定に使うのは現実的ではない。ゆえに、2 年生苗木の形質から有効な形質を選び、従来方法の改良を行った。現在の商用生産では SH1、SH2 そして RCD2 を雑種判定の基準に用いている。しかし判別分析により RCD2、DBS1 そして DBS2 が、より有効な形質であることが明らかになった。二つの種子ロットで安定して高い標準化正準相関係数を示した RCD2 と DBS2 を使った改良法 I は、線形判別分析の結果とほぼ同じ高い識別率を示した（二つの種子ロットともに 88.2 %）。頂芽形成時期の遺伝率は高いことが様々な種で報告されている（Karhu et al. 1996、Li et al. 1998、Howe et al. 2000、2003、Luquez et al. 2008）。頂芽形成時期（DBS）のように高い遺伝率を示す形質を雑種判定に使うことは、その精度を高めることに有効である。

しかしながら、DBS2 による最適な雑種判定時期は 9 月中旬から下旬であるのに対して商用苗畑での雑種判定、出荷時期は 10 月中旬から下旬である。両者には時期のずれがあり、商用苗畑での雑種判別に DBS2 を用いるのは可能であるが煩雑な作業となる。したがって、改良法 II では DBS2 の代わりに NSB2 を用いた。NSB2 は、2004 年種子ロット、2005 年種子ロットともに標準化正準相関係数が正の値であったが種子ロットによって大きさに違いがあった。そのため、改良法 II の判別精度は種子ロットによりばら

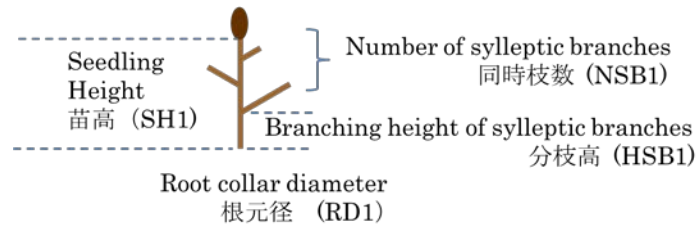
つきがあったものの従来方法より高い結果が得られた（表－3－4）。

表現型形質の量的値の分布は年によって変わるため（図－3－2）、表現型の絶対値を雑種判定の基準に用いるのは難しい。本研究で開発した改良法 I、II は雑種判定に有効であったが、種子ロットの雑種率が既知であることを前提にしている。つまり選抜強度（雑種判定の基準）が DNA 解析による雑種率に基づいて決められた。商用苗畑に改良法 I、II を適用するためには、雑種率をあらかじめ推定しておく必要がある。商用苗畑用種子には採種精選時に発芽鑑定が義務づけられていることから、その際に DNA マーカーによる解析を行い、雑種率を推定することは可能であるが、新たなコストが発生する。そのため、DNA 解析を前提としない改良法 III も試した。その方法では雑種苗木と GG 苗木で比較的明瞭に分かれた表現型 DBS2 で雑種率を推定したが、5－8%の推定誤差が生じた。しかし、識別精度の低下は認められず、9 月下旬に DBS2 で雑種率を推定し、10 月中旬から下旬に NSB2 と RCD2 で雑種を識別する改良法 III がコストの面からも有効であると考えられた。

北海道道庁では、有用形質を改良した第 2 世代精英樹の雑種採種園を造成する計画であり、同採種園から生産された苗木の雑種判定にも本研究で開発された改良方法の活用が期待される。

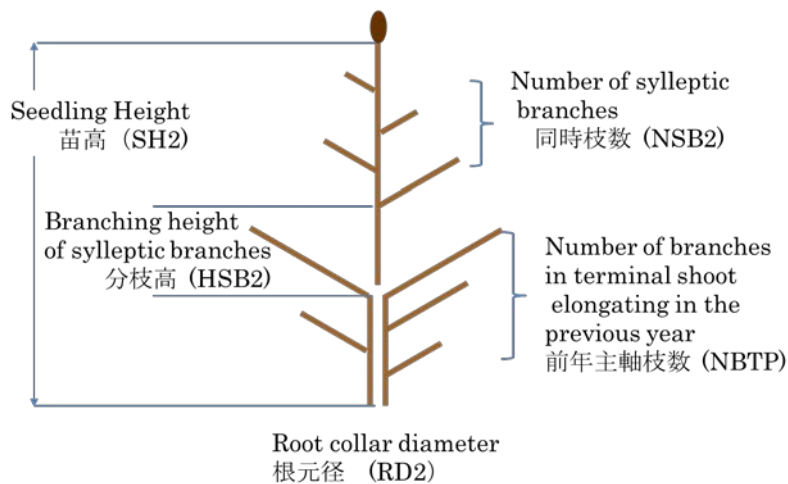
1 year old seedling

Day of terminal bud set
頂芽形成日 (DBS1)

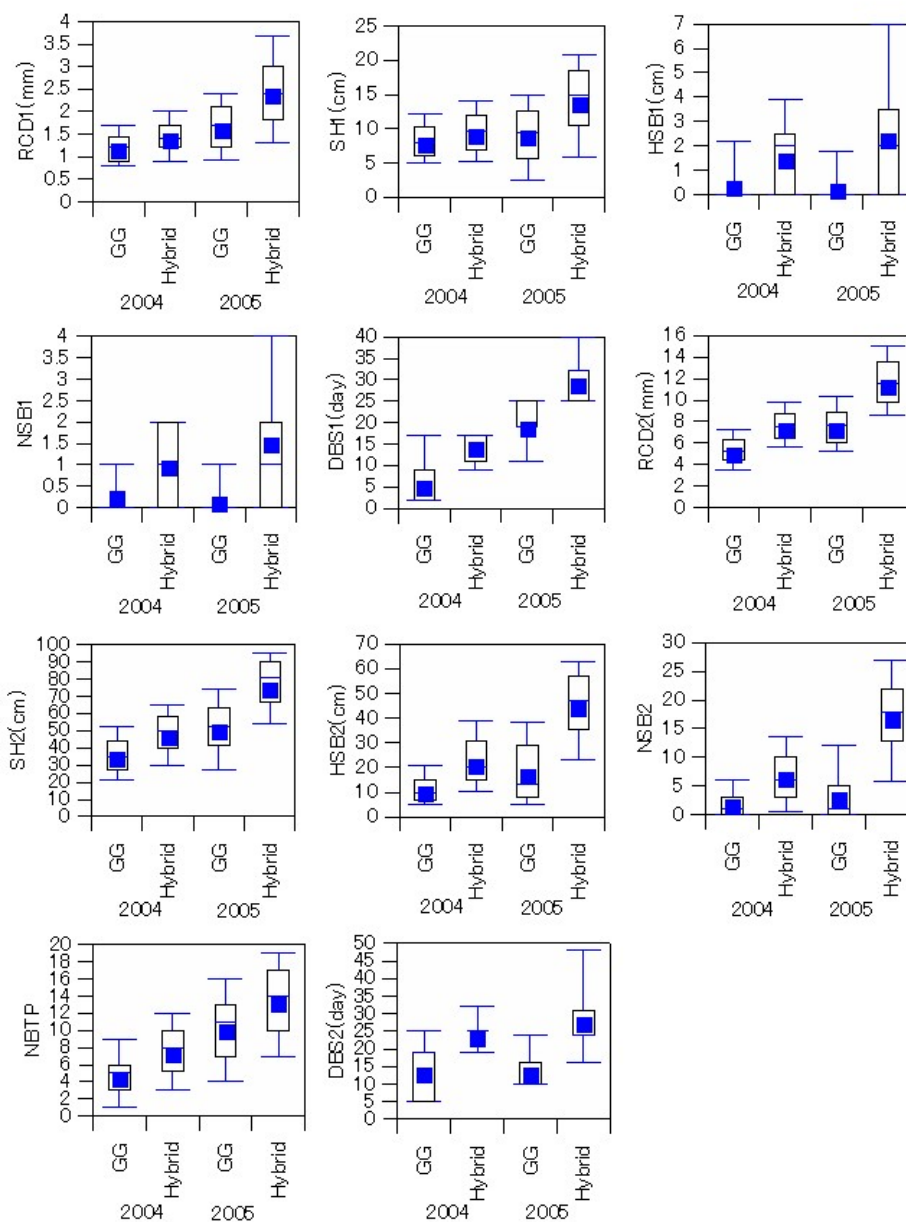


2 years old seedling

Day of terminal bud set
頂芽形成日 (DBS2)



図－3－1 1年生苗木（上）と2年生苗木(下)の測定した表現型形質



図－3－2 2004 年、2005 年に採取した種子から発芽したグイマツ雑種 F₁ とグイマツ実生苗木の表現型の箱ひげ図

雑種識別は、DNA 解析に基づいて行った。形質の略記号は表－3－2、図－3－1 に示した。中央値は箱中の横線で四分位範囲 (IQR) は箱で、極値 (四分位範囲の 1.5 倍) は四分位範囲の端から延びる垂線末端の横線で表した。

表－3－1 母樹別の調査本数と 1 年生、2 年生苗木の雑種率

Name of the mother tree ^a	Seed lot 2004			Seed lot 2005		
	No. of samples	Hybridization rate % (n) ^b		No. of sampling	Hybridization rate % (n) ^b	
		1-year-olds	2-year-olds		1-year-olds	2-year-olds
Kabaoka484	120	12.7 (118)	14.3 (105)	50	20.0 (50)	22.2 (36)
Nakashibetsu5	116	39.4 (109)	41.5 (94)	120	56.3 (119)	56.4 (110)
Nakashibetsu660	120	30.5 (118)	30.6 (111)	42	81.0 (42)	81.1 (37)
Rubeshibe28	120	5.8 (104)	6.0 (100)	30	46.7 (30)	51.9 (27)
Rumoi5	120	26.7 (116)	24.1 (108)	34	66.7 (33)	70.0 (30)
Total	596	23.2 (565)	23.2 (518)	276	53.6 (274)	56.3 (240)

^a Mother trees of Nakashibetsu 5, Nakashibetsu 660, and Rumoi 5 are same ramets between 2004 and 2005, but those of Kabaoka 484 and Rubeshibe 28 are different ramets between 2004 and 2005

^b Number of surviving and successfully DNA extracted seedlings

表－3－2 1年生苗木と2年生苗木の調査した形質

Trait		Abbreviation	Unit	Description of method
Growth	Seedling height at 1 year	SH1	cm	Ruler
	Seedling height at 2 years	SH2	cm	Ruler
	Root collar diameter of 1-year-old seedling	RCD1	mm	Digital caliper
	Root collar diameter of 2-year-old seedling	RCD2	mm	Digital caliper
Branch	Number of sylleptic branches of 1-year old seedling	NSB1	number	Counting of branches extending from a stem
	Number of sylleptic branches of 2-year old seedling	NSB2	number	Counting of branches extending from a stem
	Numbers of branches in terminal shoots elongating in the previous year	NBTP	number	Counting of branches extending from a stem
	Branching height of sylleptic branch of 1-year-old seedling	HSB1	cm	Ruler
	Branching height of sylleptic branch of 2-year-old seedling	HSB2	cm	Ruler
Phenology	Day of terminal bud set of 1-year-old seedling	DBS1	day	Observing bud setting once a week from early September
	Day of terminal bud set of 2-year-old seedling	DBS2	day	Observing bud setting once a week from early September

表－3－3 グイマツ雑種 F₁ とグイマツ苗木の成長、枝、フェノロジー形質
に関する線形判別分析の結果

	Seed sampling year	
	2004	2005
Standardized canonical discriminant function coefficients		
RCD1	-0.077	0.182
RCD2	0.628	0.575
SH1	-0.330	0.266
SH2	-0.439	-0.027
HSB1	0.689	-0.188
HSB2	0.553	-0.201
NSB1	-0.422	0.266
NSB2	0.019	0.844
NBTP	-0.101	-0.391
DBS1	0.602	0.378
DBS2	0.461	0.516
Canonical correlation	0.710	0.815
Wilks' lambda	0.487	0.322
F value	47.7 ^a	41.4 ^a

^a $p < 0.001$

表－3－4 5つの方法（線形判別分析、従来法、3つの改良法）で識別された苗木の本数

斜体の数値は、それぞれの方法により正しく識別された苗木の数で、DNA解析で正誤を確認した。

Method	Discrimination by phenotype	Seed lot 2004				Seed lot 2005			
		GG ^b	Hybrid ^c	Total	Correct discrimination (%)	GG	Hybrid	Total	Correct discrimination (%)
Discriminant analysis	GG	373	32	405	92.1	88	13	100	88.0
	Hybrid	17	87	104	83.7	10	117	128	91.4
	Total	390	119	509	90.4	98	130	228	89.9
Current method	GG	277	26	303	91.4	71	22	93	76.3
	Hybrid	113	93	206	45.1	27	108	135	80.0
	Total	390	119	509	72.7	98	130	228	78.5
Improved method I	GG	361	31	392	92.1	88	17	105	83.8
	Hybrid	29	88	117	75.2	10	113	123	91.9
	Total	390	119	509	88.2	98	130	228	88.2
Improved method II	GG	343	46	389	88.2	86	20	106	81.1
	Hybrid	47	73	120	60.8	12	110	122	90.2
	Total	390	119	509	81.7	98	130	228	86.0
Improved method III	GG	343	46	387	88.6	90	23	113	79.6
	Hybrid	47	73	120	60.8	9	106	115	92.2
	Total	390	119	509	81.7	99	129	228	86.0

^a Criteria for hybrids in improved method I are DBS2 $\geq$ September 25 and RCD2 $\geq$ 5.8 mm for seed lot 2004, and DBS2 $\geq$ September 16 and RCD2 $\geq$ 8.7 mm for seed lot 2005. Criteria for hybrids in improved method II are NSB2 $\geq$ 5 and RCD2 $\geq$ 6.0 mm for seed lot 2004, and NSB2 $\geq$ 4 and RCD $\geq$ 8.8 mm for seed lot 2005. Criteria for hybrids in improved method III are NSB2 $\geq$ 5 and RCD2 $\geq$ 6.0 mm for seed lot 2004, and NSB2 $\geq$ 5 and RCD $\geq$ 9.1 mm for seed lot 2005.

^b *L. gmelinii* var. *japonica* $\times$ *L. gmelinii* var. *japonica* seedling

^c *L. gmelinii* var. *japonica* $\times$ *L. kaempferi* seedling

付表－3－1 2004 年と 2005 年種子から発芽した苗木形質の分散分析の F 値

分散の要因を種子ロット (T) 種子ロット内の反復 R(T)、種子親母樹家系 (F)、花粉親樹種 (M)、種子ロットと種子親家系の交互作用 (T × F)、種子ロットと花粉親樹種の交互作用 (T × M)、反復と種子親家系の交互作用 (R × F)、反復と花粉親樹種の交互作用 (R × M)、そして種子親家系と花粉親樹種の交互作用 (F × M)である。

Source	d.f.	RCD1	SH1	HSB1	NSB1	DBS1	RCD2	SH2	HSB2	NSB2	NBTP	DBS2
T	1	322.06 ***	53.92 ***	10.19 **	1.05	788.34 ***	365.63 ***	266.53 ***	250.21 ***	42.65 ***	175.84 ***	11.78 ***
R(T)	1	0.58	0.97	0.19	0.04	0.29	0.4	0.26	0.05	7.04 **	2.91	15.78 ***
F	4	25.88 ***	9.31 ***	11 ***	6.52 ***	8.97 ***	4.99 ***	4.5 **	7.25 ***	2.08	7.06 ***	2.95 *
M	1	97.29 ***	61.83 ***	111.83 ***	109.98 ***	255.24 ***	333.01 ***	151.32 ***	317.94 ***	267.44 ***	32.97 ***	220.51 ***
T × F	4	9.6 ***	16.09 ***	3.7 **	3.44 **	7.03 ***	5.81 ***	9.03 ***	10.48 ***	4.7 ***	1.77	0.73
T × M	1	27.12 ***	11.97 ***	10.78 **	6.49 *	0	27.01 ***	11.83 ***	50.72 ***	17.3 ***	7.7 **	5.84 *
R × F	4	3.28 *	5.57 ***	1.44	0.69	3.34 *	1.41	0.55	1.03	0.41	0.77	2.29
R × M	1	1.36	3.27	0.02	0.05	0.2	6.15 *	0.24	1	0.51	1.19	0.07
F × M	4	3.17 *	1.05	6.72 ***	6.59 ***	0.46	3.45 **	1.22	3.52 **	1.9	0.66	0.7

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

第4章 グイマツ雑種 F₁ 優良家系「クリーンラーチ」のコンテナ挿し木育苗方法の開発

1) はじめに

グイマツ精英樹「中標津 5 号」とカラマツ精英樹の交配家系は、カラマツと比べて材密度が高いことから炭素固定能に優れる家系として選抜され (Kita et al. 2009)、2008 年に開催された北海道洞爺湖サミットで記念植樹されたことを機に、公募によりクリーンラーチ (以下、「CL」という) と名付けられた (岩田 2008)。また、CL は初期成長、野鼠害抵抗性、材強度に優れる (根井他 2005、Ryu et al. 2009) ことから低密度植栽、短伐期施業に適し、低コスト林業への貢献が期待されている。しかし、CL 採種園は 1996 年に造成されたが、グイマツ雑種 F₁ の需要量 200 万本／年を実生苗で満たす採種量はなく、挿し木により苗木生産が行われている (黒丸・来田 2003)。

カラマツ類は、苗齢の増加とともに挿し木の発根率が低下し、枝性が現れるため (Morgenstern et al. 1984、Peer and Greenwood 2001、黒丸・来田 2003)、CL 挿し木苗生産に使用する台木は 2 年生苗木のみとしている。現在、挿し木台木は圃場に播種して育成しており苗長が 20cm に達しないことから、採取できる挿し穂の数は 10~12 本／台木に留まり、増殖率を制限する一要因となっている。

挿し木はペーパーポットで行っているが、根巻きが発生するため、育苗途中で裸根にして圃場に移植する工程が不可欠となっており、移植時に裸根にすることで物理的損傷や乾燥ストレスを受け、成長が遅れる原因となっている。このため、5 月に挿し付け、8 月に移植し、移植から出荷までの期間を長くとするスケジュールが推奨されているが、育苗施設や挿し付けを行う人手の確保の問題から挿し付けが 1~3 か月遅れる生産者が多い。また融雪時、土壌の凍結融解による苗の倒伏を避けるため移植を春に遅らせることも多く、移植後の十分な生長期間を確保できていない。これらの理由から、2016 年現在、台木 1 本当たりの挿し木苗の得苗数は約 2 本に留まり、増殖率が大きく制限されている。

最近、日本で植栽が行われるようになったコンテナ苗は、リブやサイドスリットが施され根巻きが発生しない (梶本他 2016)。また、肥料、温度、水分を人為的に管理して苗木を育苗するため、圃場栽培に比べて成長のコン

トロールが可能である (Landis et al. 1989、 1992)。実際、カラマツにおいて、コンテナに直接播種することで、通常 2 年かかる育苗期間を 1 年に短縮できることが明らかとなっている (原山他 2016、来田・今 2016)。そのため、コンテナに CL 種子を直接播種することで、台木を大きくさせるとともに、コンテナに挿し付けて育苗することで根巻きが発生せず移植の必要がなくなると期待され、現在の挿し木方法の問題の解決につながる。そこで本研究では、1)コンテナ播種により育成した台木の挿し穂数増加効果、2)コンテナ挿し付けによる挿し木苗の根巻き防止効果および成長促進効果を明らかにすることを目的とした。

2) 材料と方法

2.1) 育苗方法と試験設計

北海道立総合研究機構林業試験場 (以下「林業試験場」) の温室 (北海道美唄市) において、コンテナで育苗した CL 苗木 50 本を挿し木台木として使用した。この挿し木台木の育苗方法は以下の通りである。2013 年 4 月 1 日にエタノールによる比重選を行い (今・来田 2014)、2℃の冷蔵庫で低温湿層処理を行った CL 種子を 2013 年 4 月 19 日にピートモスを培土としたサイドスリット付きコンテナ「HIKO-120SS」(BCC 社) に 1 セルあたり 2 粒播種した。1 セルで 2 粒発芽した場合、そのうち 1 個体を直ちにピンセットで抜き取った。播種から 9 月 1 日までは温室で育苗し、5 月 26 日までは気温が 13℃を下回らないよう加温した。灌水、施肥、越冬方法は、原山他 (2016) と同じである。播種翌年の 2014 年 4 月 18 日に径 15 cm、容量 2 L のポリポットに根鉢を崩さずに苗木を移植し挿し木台木として用いた (コンテナ播種台木)。使用した用土は、ピートモス 70 %、鹿沼土 30 %である。また、2013 年 5 月に林業試験場の圃場に播種し、1 年間育苗した後、裸根にして同サイズのポット、同じ組成の培土に移植した CL 苗木 50 本も挿し木台木として試験に用いた (圃場播種台木)。5 月 20 日まで気温 13℃を下回らないように送風式のボイラーで加温した。また、温室内の気温が 25℃を超えると上部の窓を開放し、5 月 20 日以降、側面の窓を常時開放した。このときの台木の本数密度は、32 本/m²である。

挿し木は、概ね 4 cm 以上の当年生シュート (長枝) を対象に 6 月 12 日、19 日に実施した。挿し付け直後は、温室内に不織布 2 枚、寒冷紗 1 枚で設

置したトンネル内で管理し温度、湿度を保った。またトンネル内の温度が30℃を超えるとトンネル被覆の上からミスト灌水を行い、温度の上昇を防いだ。挿し付け 10 日目から寒冷紗、不織布の順で 1 枚ずつ被覆をはずし、7 月 28 日には完全に被覆を外した。その他の挿し木方法は、黒丸・来田(2003)に従った。

本試験では、台木の種類、挿し付け容器、育苗場所を替えて 4 通りの処理を設けた(表-4-1)。従来の挿し木方法である圃場播種台木から得た穂をペーパーポット FS507 (日本甜菜製糖社製)に挿し、発根後の秋に野外で管理する方法を対照処理とした。処理 1 では挿し付け容器をサイドスリット付き 150cc コンテナ MT-150-40P (東北タチバナ社製)とした。対照と処理 1 は、9 月 1 日に野外に出し低温馴化を行った。続いて、挿し木台木にコンテナ苗を用い、得た穂をペーパーポットに挿した処理を処理 2、コンテナ MT-150-40P に挿した処理を処理 3 とした。秋の育苗場所はともに温室で、9 月 26 日から 10 月 27 日まで気温が 13℃以上になるように加温した。10 月 27 日より温室の最低気温を 10℃に設定して、低温順化を促進させ、11 月 10 日に 3℃に下げ、11 月 25 日に野外に出した。灌水は、トンネルを外す 7 月 28 日まで手動で数日に一回、それ以降、10 月末までスプリンクラーで 1 日 1~2 回、培土が十分に湿るまで実施した。台木の施肥は、成長を促進し挿し穂数を増やすためメーカーが樹木で標準とする 2 倍量の施肥を行い、挿し木の施肥は、発根後に標準量で施肥を行った。また 10 月に低温馴化を促すためにカリウムの割合が高い施肥を実施した(表-4-2)。冬期は、いずれの処理も挿し付け容器のまま野外の埋雪下で越冬させた。

挿し木翌年の 2015 年、コンテナに挿し木した処理 1、3 では 4 月の雪解け後、コンテナのまま野外の育苗台に移し育苗を継続した。コンテナトレイ数は、それぞれ 3 個と 1 個である。ペーパーポットに挿し木した対照と処理 2 では 4 月下旬に裸根にして圃場に移植した。苗木の密度は 36 本/m²とした。

2.2) 調査方法および統計解析

挿し付け時に台木の苗長、根元径、挿し穂数を全数測定し、台木主軸単位長さ当たりの挿し穂数(挿し穂数/苗長)を求めた。挿し付け当年 11 月に挿し木苗の苗長を、挿し付け翌年 10 月に苗長と根元径を、全数測定した。

また、挿し付け当年 9 月 8 日と 9 月 25 日にコンテナ各処理 2 容器、ペーパーポット各処理 1 容器を対象に頂芽形成の有無を調べた。そして挿し付け当年 11 月に挿し木容器の各列 1 本ずつ挿し木苗を無作為抽出し、最も長い一次根の長さを測定した後、80℃、72 時間で乾燥し、根と地上部の重さを測定し、TR 率（地上部乾燥重量／根乾燥重量）を求めた。なお、測定時には落葉が進んでいたもので、地上部は葉を除く非同化器官を対象とした。

統計解析は、台木の苗長、根元径、挿し穂数、挿し木苗の苗長、根元径について育苗方法（処理）を要因とする一元配置分散分析を行い、3 以上ある要因に有意な違いが認められたときは Tukey の多重比較を行った。挿し穂数／苗長、最大根長、根乾燥重量、TR 率では育苗方法（処理）を要因として Kruskal-Wallis の順位和検定を行った。統計解析には R(3.4.2 版)を用いた。

3) 結果

3.1) 挿し木台木の成長

挿し付けまでに圃場播種台木で 2 本枯死した。挿し付け時の平均苗長は、コンテナ播種台木が 32.2 ± 3.0 cm、圃場播種台木が 16.7 ± 3.9 cm で、台木育苗方法で有意に違いが認められ、コンテナ播種台木で大きかった（F 値=494.7、 $p < 0.001$ ）。また、挿し木可能な採穂数もコンテナ播種台木が 18.0 ± 3.8 本／台木、圃場播種台木が 10.2 ± 4.4 本／台木と有意に違いが認められ、コンテナ播種台木が多かった（F 値=85.9、 $p < 0.001$ ）。一方で、台木主軸単位長さ当たりの挿し穂数は、コンテナ播種台木が 0.56 ± 0.13 本/cm、圃場播種台木が 0.64 ± 0.26 本/cm と有意に違いが認められ、圃場播種台木が多かった（ $\chi^2 = 4.5$ 、 $p = 0.034$ ）。平均挿し穂長はコンテナ播種台木が 6.4 ± 1.4 cm、圃場播種台木が 5.4 ± 1.3 cm で有意に違いが認められたが（F 値=71.5、 $p < 0.001$ ）、平均挿し穂径は、それぞれ 1.06 ± 0.25 mm、 1.05 ± 0.24 mm で有意に違いは認められなかった（F 値=0.693、 $p = 0.406$ ）。

3.2) 挿し木苗の成長

挿し付け当年秋において、コンテナに挿し木した処理 1 と処理 3 の頂芽形成率がほぼ 100%に達したのは 9 月下旬であった。それに対して、ペーパーポットに挿し木した対照と処理 2 では、9 月初旬には頂芽形成率がほぼ

100%近くに達し、頂芽形成が早い傾向にあった（表－4－3）。挿し付け当年秋の生存率は、いずれの処理区でも 100 %に近かった（表－4－3）。同時期の平均苗長は、対照と処理 1 でともに 5.1 cm であったのに対して処理 2、処理 3 では、それぞれ 6.2 cm、6.8 cm であり（図－4－1）、挿し穂長の違いを反映した結果となった。根重には処理による違いがあり（ $\chi^2 = 16.2$ 、 $p = 0.001$ ）、平均値は大きいほうから処理 3、処理 2、処理 1、対照で、処理 3 は対照の 3.3 倍に増加した（図－4－2）。TR 率にも処理による違いがあり（ $\chi^2 = 9.6$ 、 $p = 0.022$ ）、処理 3 の TR 率が小さかった（図－4－2）。最長根長の平均値はペーパーポットの対照と処理 2 でそれぞれ 11.0 cm と 13.5 cm であった。これらの値は容器の深さ 7 cm に対してそれぞれ 1.6 倍、1.9 倍であり、根巻きが発生していた。一方、コンテナの処理 1 と処理 3 では最長根長の平均値はそれぞれ 9.6 cm、12.4 cm と容器の深さ 12 cm より短いかほぼ同じで、根巻きの発生が抑制されていた。

挿し付け当年秋から翌年秋までの生存率は、ペーパーポットよりコンテナで高く（対照 vs 処理 1、処理 2 vs 処理 3）、秋温室育苗より秋野外育苗で高い（処理 2 vs 対照、処理 3 vs 処理 1）傾向があった（表－4－3）。平均苗長の大きさには処理による違いがあり（図－4－3、Turkey の多重比較; $p < 0.05$ ）、コンテナに挿し木して圃場に移植しないことの成長促進効果（対照 vs 処理 1）、挿し付け当年秋まで温室で育苗し根系を発達させることが翌年の成長を促進する効果（対照と処理 2 の比較）が認められた。一方で、コンテナに挿し木した処理 1 と処理 3 の苗長には統計的に有意な違いはなかった（図－4－3）。平均根元径は処理 2 のみ大きかった（図－4－4、Turkey の多重比較; $p < 0.05$ ）。

3.3) 挿し木苗の増殖率

台木 1 本あたりの苗木本数の推移を図－4－5 に示した。対照では、移植後の成長が悪く得苗率（2 年目秋の生存個体で苗木規格を超える割合）が 43.5 %（表－4－3）と低く、台木 1 本当たりの得苗本数は 4.0 本に留まった。それに対して処理 2 では得苗本数が 10.2 本／台木と対照の 2.6 倍になりコンテナ播種台木を用いる効果、挿し付け当年秋まで温室育苗する効果が認められた。処理 3 の得苗本数は 7.5 本と対照の 1.9 倍になったが、得苗率は 45.5 %と処理 2 より低くかった。これは、苗長は苗木規格を満たしたが

根元径で規格を下回った苗木が 33.3 %あったためであった。

4) 考察

4.1) 挿し木台木育成に対するコンテナの有効性

台木の育苗を圃場からコンテナに変更することで、挿し穂の数が 1.8 倍になった。カラマツコンテナ苗を 1 年で育苗する方法（原山他 2016、来田・今 2016）を CL 挿し木台木に応用することで、台木主軸単位長さ当たりの挿し穂数は減少したが、台木の大きさが 1.9 倍になり、挿し穂の増加につながった。コンテナ播種台木が大きくなった理由として、播種から旺盛な伸長成長が終了する 9 月初旬まで温室で育苗し、朝夕の十分な灌水により乾燥ストレスが少なかったこと、日最低気温が 13℃以上、日最高気温が概ね 35℃以下の良好な温度環境であったこと（データ未提示）があげられる。台木の齢を高くしサイズを大きくすることでも長枝、すなわち挿し穂が増えるが、カラマツ類の場合には発根性の低下、枝性の出現が問題となる（Morgenstern et al. 1984、Peer and Greenwood 2001、黒丸・来田 2003）。コンテナ播種による台木育成は、圃場播種と同じ齢でもより多くの挿し穂を得られることに大きな利点がある。

4.2) 挿し木苗育成に対するコンテナの有効性

挿し付け当年秋の生存率はすべての処理で 100 %に近かったが、未発根苗でも枯死しないことがある。しかし、これまでの試験から未発根苗のほとんどは、翌春、開芽せず枯死することが観察されている。本研究では全苗木の掘り取り調査を実施していないが挿し付け当年秋から翌年秋の生存率が処理 2 を除き 90 %以上であったことから、挿し木苗の発根率は 90 %以上であったと推察され、本研究で新たに挿し木容器として用いたコンテナも高い発根率が得られることが示された。

根の乾燥重量は、秋の育苗場所が野外より温室で有意に大きかった。冷温帯の常緑樹木の地上部の成長・休眠（耐凍性獲得・解除）は気温や日長に応答する（Leinonen 1996、Ishizuka et al. 2015）。一方、根の成長は温度への依存が強く（Kaspart and Bland 1992）、地上部が成長を休止しても根は成長を継続する（佐藤 1987）。処理 2、処理 3 では、9 月末に頂芽が形成された後も 10 月末まで最低気温 13℃以上に加温し、日中は太陽光で暖めら

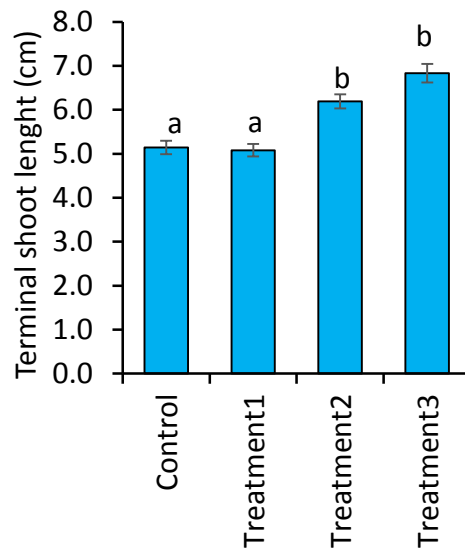
れたことにより根の成長が継続し、根系が発達したと考えられる。しかし、ペーパーポットに挿し木した処理 2 では、同じくペーパーポットに挿し木した対照より根の量が多いにも関わらず、圃場への移植後の生存率が低かった。対照は 9 月から野外に置き 2 か月以上かけて低温馴化を行った一方、処理 2 の低温馴化開始は 10 月 27 日からと遅れている。秋季の耐凍性獲得機構は主として気温に依存して徐々に進むことが知られている (Aitken and Hannerz 2001、Ishizuka et al. 2015)。処理 2 の短い順化期間が生存率の低さに影響したと考えられ (黒丸・来田 2003)、根系成長の持続と、越冬に向けた順化の間でトレードオフがあると推察された。その一方で、コンテナ容器に挿し木した処理 3 では、10 月末まで温室で育苗したにも関わらず、翌年の生存率は低下しなかった。その理由として 1) コンテナのサイドスリットや底面において根切りが行われ、根の状態が良好であった。2) 裸根にして移植しなかったことの 2 つが考えられる。

コンテナ挿し木育苗 (処理 3) では、根の成長が良好でかつ移植ストレスがないにも関わらず、ペーパーポットから圃場に移植した挿し木苗 (処理 2) と比べて、挿し付け翌年の苗長成長が変わらず、根元径が小さかった。樹木では生育密度が高くなると密度効果により直径成長が抑制される。圃場に移植した処理 2 の植栽密度は 36 本/m²であるが、コンテナで育苗を継続した処理 3 の同時期の苗木密度は、271 本/m² (コンテナ・セル密度 278 穴/m² × 挿し木当年生存率 97.5%) であり、密度効果によりコンテナ挿し木苗の根元径が小さくなったと考えられる。しかし、挿し木苗の育苗密度に着目すると、単位面積当たりの規格苗本数は、処理 2 では 20.6 本/m² (圃場移植密度 36 本 × 2 年目生存率 81.5 % × 得苗率 70.1 %)、処理 3 では 116.2 本/m² (コンテナセル密度 278 本 × 1 年目生存率 97.5 % × 2 年目生存率 94.3 % × 得苗率 45.5%) となり、コンテナ苗で成苗にする方法が優れていると考えられた。

本研究の翌年に実施したコンテナ挿し木試験では、挿し木翌年の施肥量を 2 倍にし、7 月以降に苗木密度を半分にしたところ秋の平均苗長が 37 cm、平均根元径が 4 mm、得苗率が 78.9 %に増加し、苗木の育苗密度を 2 分の 1 にしたにも関わらず単面積当たりの規格苗本数が 93.7 本/m²と処理 3 から大きく減少しなかった (来田 未発表)。グイマツ雑種 F₁ はカラマツより窒素付加に対する感受性が高く (Sugai et al. 投稿中)、CL 挿し木コンテナ苗

の挿し木翌年の成長は、苗木密度に加え、肥料の量に大きく影響を受けることが明らかとなり、苗木密度、施肥の管理により得苗率の向上が可能であると考えられた。

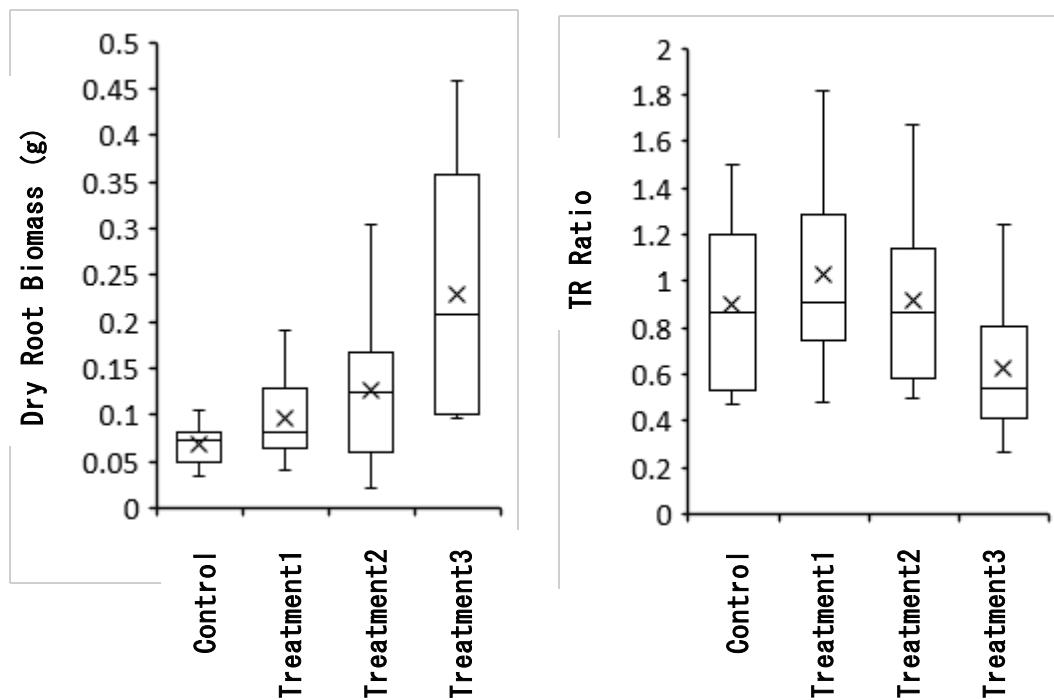
本研究の結論として、挿し木台木が小さい、挿し木苗の根が根巻きを起こし発達が悪い、育苗途中で裸根にして移植しなければならないという現在の挿し木方法の欠点は、挿し木台木や挿し木苗の育成にコンテナを用い、適切な生育密度や肥料管理を行うことで改善され、挿し木台木、挿し苗ともにコンテナで育苗する方法が台木 1 本当たりの挿し穂数や規格苗本数、ならびに単位面積当たり規格苗本数を増加させる最適な手法と考えられた。今後、この方法を苗木生産者に普及することで CL の苗木供給量増加に貢献すると期待される。



図－4－1 挿し木当年秋の処理別平均苗長

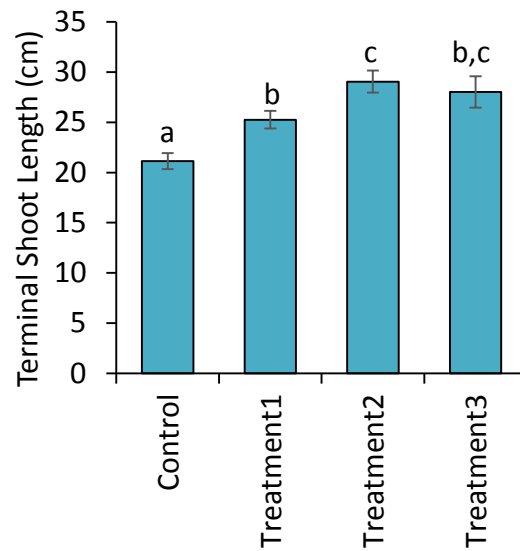
エラーバーは標準誤差

図中のアルファベットが異なる処理間において、5%の危険率で苗長が異なる。



図－4－2 挿し木当年秋における処理別の根乾燥重量と TR 率(地上部非同化器官乾燥重量／根乾燥重量)

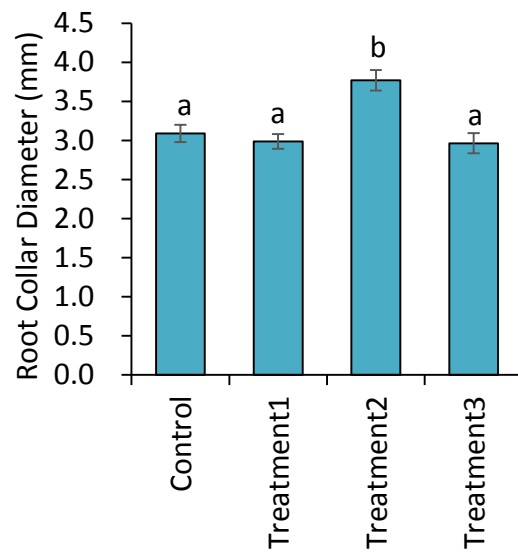
箱中の横線は中央値、×は平均値、箱の下端が第一四分位（25 %）、箱の上端が第三四分位（25 %）、ひげの両端が箱の長さの 1.5 倍内にある最大値および最小値を表す



図－4－3 挿し木翌年秋における処理別平均苗長

エラーバーは標準誤差

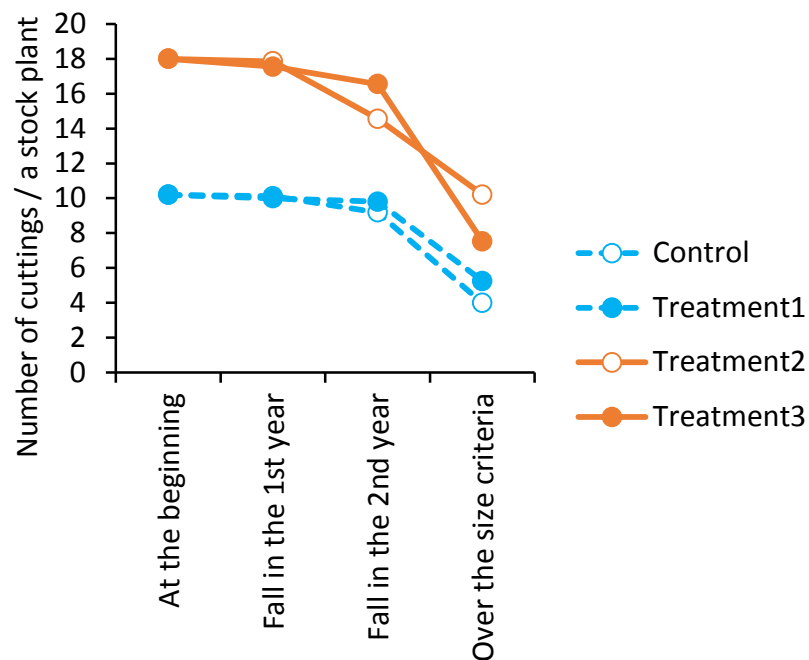
図中のアルファベットが異なる処理間において、5%の危険率で苗長が異なる。



図－4－4 挿し木翌年秋における処理別平均根元径

エラーバーは標準誤差

図中のアルファベットが異なる処理間において、5 %の危険率で根元径が異なる。



図－４－５ 挿し付け時から翌年秋のまでの台木 1 本あたりの挿し木苗木数の推移

処理の内容は表－４－１、本文を参照。北海道山林種苗協同組合による挿し木コンテナ苗の規格は、苗長 20 cm 以上、根元径 3 mm 以上

表－４－１ 挿し木苗の育苗方法とサンプル数

Year	Stage	Control	Treatment1	Treatment2	Treatment3
Previous year	stock plant nurse	nursary	nursary	conatainer	containaer
1st year	cutting container	paper pot	container	paper pot	container
	nurse in summer	green house	green house	green house	green house
	nurse in fall	outside	outside	green house	green house
2nd year	nurse from spring to fall	transplant in nursery	outside	transplant in nursery	outside
n	Number of cuttings	130	200	130	80
	Number of container	1	5	1	2

表－４－２ 台木、挿し木の施肥設計

Stage	Period		Control Treatment 2	Treatment 1 Treatment 2
Stock plant	1st year	April	OsmoS 8 g ^{*1}	same with control and Treatment 2
		May - June	Hypo ^{*2} 100 ppm	
Cutting	1st year	August - September	Hypo50 ppm	
		October	Uni 25 ppm ^{*3}	
	2nd year	April	Compost	OsmoS 4 g ^{*4}
		May - August		Hypo 50 ppm
		September - October		Uni 25 ppm

^{*1}8 g of Osmocoat Exact Standard (N:P:K=16:9:12, Hyponex) per 1 L of growing media

^{*2}Once a week, HyponexStandard (N:P:K=6:10:5) diluted to N with discription of concentration

^{*3}Once a week, Universol Violet (N:P:K=10:10:30, Hyponex) diluted to 25 ppm N concentration

^{*4}4 g of Osmocoat Exact Standard (N:P:K=16:9:12, Hyponex) per 1 L of growing media

表－４－３ 処理別の頂芽形成率、生存率および苗木規格を満たした割合

Period		Mesurment	Control	Treatment1	Treatment2	Treatment3
Current year at cutting	8-September	Ratio of terminal bud formation (%)	98.4	84.4	99.2	79.2
	25-September	Ratio of terminal bud formation (%)	100.0	100.0	98.4	100.0
	November	Survival rate (%)	99.2	98.0	99.2	97.5
Next year at cutting	Octorber	Survival rate (%)	90.8	98.0	81.5	94.3
		Ratio of cuttings over the criteria ^{*1}	43.5	53.5	70.1	45.5

^{*1} Criteria for contaiernaized cutting of Hokkaido tree nursery coporation it root collar diameter ≥ 3 mm and sapling height ≥ 20 cm

第5章 グイマツ雑種 F₁を台木としたグイマツ接ぎ木方法の改良

1) はじめに

挿し木と接ぎ木は樹木の無性繁殖の 2 つの代表的な方法である (Copes 1999、 Goldschmidt 2014、 van Nocker and Gardiner 2014)。しかし、いくつかの樹木では挿し木ができない、あるいは、できたとしても母樹の加齢により徐々に発根能力が低下する(例えば Pallardy 2008)。接ぎ木は、挿し木よりも成功することが多く、接ぎ木台木と接ぎ穂の適切な組み合わせにより良好な成長を示す(Copes 1980、 1999、 来田他 2013)。それゆえ、接ぎ木は、挿し木の発根性が劣る樹種における増殖方法として使われ (藤沢他 2012、 Pallardy 2008)、精英樹クローンの保存やクローン集植所の造成に用いられる (Goldschmidt 2014)。

北日本では 20 世紀初頭からカラマツ (*Larix kaempferi*) が炭鉱の坑木を利用目的として広く植栽されてきた (来田 2013、 Kita et al. 2009)。カラマツは北日本では自生種でなく、いくつかの非生物学的、生物学的ストレスを受ける (Koike 2009、 Ryu et al. 2009)。また材のねじれや樹脂が多く、材質の欠点もある (Kita et al. 2009)。そのため、北海道立総合研究機構林産試験場では新たな木材加工技術の開発に行うとともに、同林業試験場では林木育種に取り組み、カラマツ類の新たな雑種を開発した (Kita et al. 2009、 Kita 2013、 来田他 2018)。この雑種はグイマツ (*Larix gmelinii* var. *japonica*) を母樹、カラマツを花粉樹とする F₁ 交雑種 (*L. gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) で、グイマツ雑種 F₁ と呼ばれ、高い材密度を持つ他、野鼠食害やカラマツ先枯れ病など生物害に対して抵抗性を示し (Ryu et al. 2009、 来田他 2018)、大気汚染などの非生物学的ストレスに対する反応も調べられている (Agathokleous et al. 2017、 Wang et al. 2018)。

グイマツ雑種 F₁ の苗木需要量は大きく、今後、ますます増加すると予測されているが (北海道 2017、 2018)、供給量は採種園に植栽されている接ぎ木苗の本数に制限される。採種園における種子生産量を向上させるために、採種園ならびに採種園に接ぎ穂を供給するための採穂園の造成・維持管理が必要であるが、接ぎ木苗育苗の成否は、接ぎ木台木と接ぎ穂の和合性に影響される (Goldschmidt 2014)。

高い和合性は、接ぎ木台木と接ぎ穂が同じ種や同属内の別の種でよく見ら

れるが (Copes 1980、来田他 2014a)、採種園や採穂園において接ぎ木の失敗した事例がしばしば観察される。その原因として、接ぎ木台木と接ぎ穂の不和合性や不釣り合いな成長、つまり台勝ちもしくは台負け (図-5-1、Webber 1948、Goldschmidt 2014) により、接ぎ木台木と接ぎ穂の接合部は弱くなり、強風や積雪による物理的損傷に対する耐性が低いなることがあげられる。

グイマツ雑種 F_1 では接ぎ木によって増殖したグイマツ精英樹クローンが母樹として用いられる (来田 2013、石塚 2017)。グイマツは成長が遅く、接ぎ台木が台負けになるのを防ぐために、カラマツを台木として用いるが、グイマツの中にはカラマツ接ぎ木台木とは和合性の低いクローンがある (来田他 2014a)。この問題を解決し、接ぎ木苗の生産量を上げるためにグイマツ雑種 F_1 を接ぎ木台木として使う取り組みが行われている。これは、グイマツ雑種 F_1 の母樹と接ぎ穂が同じ種となり和合性が高くなることが期待でき、かつ、グイマツ雑種 F_1 の成長量はカラマツとほぼ同じであることから、台木と接ぎ穂の成長の不釣り合いを防ぐことができると期待されるからである。

本研究では、グイマツの接ぎ木台木としてグイマツ雑種 F_1 を用いた時の接ぎ木の和合性を接ぎ木苗の生存率と挿し穂の成長量を調べ、グイマツの接ぎ木台木としてグイマツ雑種 F_1 の適性を検証することを目的とした。

2) 材料と方法

2.1) 試験材料

三笠市のグイマツ遺伝試験評価林 (43.3°N、141.9°E、100 m a.s.l.) から接ぎ穂を採取した。この遺伝資源評価林は、二つの育種集団からなる。一つ目の集団 (集団 1) は、北海道において 1966 年~1970 年に選抜したグイマツ精英樹の種内人工交配の次代家系から造成された。人工交配は 1985 年に北海道立総合研究機構林業試験場のグイマツ精英樹クローン集植所において実施した。1990 年に人工交配種子をクローン集植所に隣接する苗畑に播種し、3 年生苗木を遺伝試験評価林に植栽した。2 つ目の集団 (集団 2) は 1988 年にロシアのサハリン南部で採取した種子から造成された。この種子を 1991 年、集団 1 と同じ苗畑に播種し、2 年生苗木を遺伝試験評価林に植栽した。

遺伝資源評価林のそれぞれの集団から選抜した優良個体を増殖保存するため、接ぎ木を 2013 年と 2014 年の 2 回実施した。選抜個体は、成長もしくは材質を基準に行った（来田 2013、石塚 2017）。2013 年接ぎ木試験には、集団 1 の 17 個体から 2013 年 2 月（23 年生）に採取した接ぎ穂を用いた（表-6-1）。これらの選抜個体の 18 年生時における個体の育種価に基づく遺伝獲得量は、丸太のヤング係数が 5.5 %、幹の通直性が 17.2 %、樹高 0.1 %、胸高直径 0 %であった。

2014 年接ぎ木試験には集団 2 の 19 個体から 2014 年 2 月（23 年生）に採取した接ぎ穂を用いた（表-6-1）。種子を採取した地域にカラマツが植栽され自然交配が起こっていた可能性があったので、葉緑体 DNA の解析により純粋なグイマツ個体を選び（Kita et al. 2014b）、接ぎ穂を採取した。2014 年接ぎ木試験の選抜個体の 20 年生時における個体の育種価に基づく遺伝獲得量は、樹高 20.4 %、胸高直径 38.9 %、幹の通直性 5.0 %、丸太のヤング係数が-4.5 %であった。

2012 年と 2013 年の 2 月に約 20 cm の挿し穂を樹冠の日当たりのよいところから採取した。採取した穂は直ちに林業試験場の地下の雪室に保存した。

3 年生のカラマツ苗木とグイマツ雑種 F₁ 苗木を挿し木台木として使用した。接ぎ木は、林業試験場の褐色森林土の苗畑で実施した。カラマツ台木には 2013 年接ぎ木試験では江部乙（滝川市）と道北地域の士別産種子由来の台木、2014 年接ぎ木試験では士別産種子由来の台木を用いた。グイマツ雑種 F₁ 台木には両年とも道東地域にある訓子府採種園産種子由来の台木を用いた。1 クローン当たりの平均（最小～最大）は 2013 年カラマツ台木、グイマツ雑種 F₁ 台木、2014 年カラマツ台木、グイマツ雑種 F₁ 台木それぞれで 7.1（4-15）、8.3（4-2）本、6.8（5-10）本、7.9（5-18）本である。

2.2) 接ぎ木方法

接ぎ木は、4 月下旬から 5 月上旬に日除けのために苗畑に設置した木製の小屋で行った。小屋上面は、寒冷紗 2 枚で覆い相対照度を 3～5 %にした。保管した枝を約 4 cm の接ぎ穂に切断し、割接ぎ法により接ぎ穂のした半分を台木に差し入れ接ぎ木した。接ぎ木台木の主軸 1～2 年生の部位で接ぎ木台木に下枝が残り、成長が継続するよう高さ約 25 cm の位置を接ぎ木部位とした。接ぎ木部位には、樹脂とラードを混合した木ロウを塗った後、ゴム

バンドで固定し、蒸散による乾燥を防止するためビニール袋で覆った（砂川 1994、来田他 2014a）。ただし完全に密閉しないようビニールの上端片側を 3 cm 程度切り取った。

2.3) 育苗方法

接ぎ穂を外部環境に慣らすため、接ぎ穂の葉芽が展開した時にビニール袋を取り除き、接ぎ穂のシュートが伸び始めた後に日除け資材を 3 か月ほどかけて徐々に取り除いた（砂川 1994）。冬季には苗畑に植栽いた状態で冬囲いを設置し、苗木を積雪から保護した。また接ぎ木から 2 年かけてすべての枝を取り除いた。

2.4) 調査方法と統計解析

2013 年と 2014 年秋における生存率（SR）を次式で求めた。

$$SR = \text{生存している接ぎ木苗本数} / \text{接ぎ木した本数} \times 100$$

2013 年と 2014 年の成長終了時に接ぎ穂から伸びた主軸の長さを測定した。

統計的な有意な危険率をすべての検定で 5 %とした。遺伝的な違いを取り除き、2 種類の接ぎ木台木の違いに関して頑健な結論を導けるよう、台木の種類それぞれのクローン毎の値の平均値を解析に用いた。この結果、台木の種類間の統計的な比較の n 数は、2013 年は 17、2014 年は 19 であった。

生存率データをボックス=コックス変換したが正規分布にならなかった。したがって生存率データが台木の種類で異なるか検定するためにクラスカル-ワリス検定を行い、スピアマンの順位相関によりグイマツ雑種 F₁ 台木とカラマツ台木の相関について検定した。伸長量データは、ボックス=コックス変換により正規分布に変換し、単純対比検定を行った（Agathokleous et al. 2016）。

データ処理と統計解析には MS EXCEL 2010（Microsoft ©）と STATISTICA v.10（StatSoft Inc. ©）を用いた。ただしスペアマンの順位相関には、R v.3.12（<https://www.R-project.org>）を用いた

3) 結果

3.1) 接ぎ木苗の生存率

2013 年接ぎ木試験の 1 年目におけるグイマツ接ぎ穂の生存率の中央値はカラマツ台木(E13Y1JL) で 93.3 %、グイマツ雑種 F₁ 台木(E13Y1HL)で 92.6 %であった (図 - 5 - 2)。2 年目はグイマツ接ぎ穂の生存率の中央値はカラマツ台木(E13Y2JL) で 83.3 %、グイマツ雑種 F₁ 台木(E13Y2HL)で 75.0 %であった。クローン間のばらつきを示す生存率の四分位範囲 (interquartile range: IQR) は、カラマツ台木では 1 年目、2 年目がそれぞれ 25 %、43 %、グイマツ雑種 F₁ 台木ではそれぞれで 50 %と 50 %であり、クローンによる違いが大きく、1 年目、2 年目の両年とも生存率に台木の種類による統計的に有意な違いが認められなかった。

2014 年接ぎ木試験におけるグイマツ接ぎ穂の 1 年目生存率の中央値はカラマツ台木(E14Y1JL) で 80.0%、グイマツ雑種 F₁ 台木(E14Y1HL)で 83.3 %であった。生存率の四分位範囲はカラマツ台木、グイマツ雑種 F₁ 台木それぞれで、29 %と 14 %であり、台木の種類による違い (3.0 %) よりも大きく、統計的に有意な違いが認められなかった (図 - 5 - 2)。

カラマツとグイマツ雑種 F₁ 間には 2013 年試験の 1 年目に有意な相関が認められたが(図 - 5 - 3 上、 $\rho = 0.603$ 、 $p = 0.010$)、2013 年試験の 2 年目(図 - 5 - 3 下、 $\rho = 0.452$ 、 $p = 0.069$)、2014 年試験には有意な関係が認められなかった(図 - 5 - 4、 $\rho = 0.089$ 、 $p = 0.717$)。

3.2) 接ぎ穂の伸長量

2013 年試験ではグイマツ接ぎ穂から伸長した主軸は、カラマツ台木に接ぎ木した時よりもグイマツ雑種 F₁ 台木に接ぎ木した時のほうが、1 年目 (129 %、 $F = 6.3$ 、 $p = 0.017$)、2 年目 (120 %、 $F = 7.4$ 、 $p = 0.010$)とも有意に長かった (図 - 5 - 5)。

2014 年試験ではグイマツ接ぎ穂から伸長した主軸は、カラマツ台木に接ぎ木した時よりもグイマツ雑種 F₁ 台木に接ぎ木した時のほうが、1 年目で 115 %長く (図 - 5 - 5)、有意な違いが認められた ($F = 8.8$ 、 $p < 0.010$)。

4) 考察

4.1) 台木の種類と接ぎ木苗の生存率

期待に反して、接ぎ木の生存率は接ぎ木台木の種類による違いが認めらな

かった。この原因は、台木の種類ごとにみたクローン平均値の四分位範囲が大きく（図-5-2）、台木の種類間よりもクローンの違いが大きいことと考えられた。また、生存率には 2013 年試験の 1 年目を除き、台木の種類間に相関がなかった（図-5-3、4）。図-5-3、4 を詳細にみると、台木の種類に関わらず、接ぎ穂自体の親和性により接ぎ木の生存率が高いクローン、低いクローンがある一方で、接ぎ木の生存率がカラマツ台木では高くグイマツ雑種 F₁ 台木には低いクローン、そして逆のパターンのクローンがあり、接ぎ穂のクローンと接ぎ木台木の樹種の遺伝的な相互関係に依存して結果が変わることを示唆している。生存率は伸長量には関係がなかったこととあわせ、クローン毎に適した台木タイプ（カラマツかグイマツ雑種 F₁）を選ぶことで接ぎ木苗木の高い生産性が期待できると考えられた。

4.2) 台木の種類と接ぎ木苗の成長

ラジアータマツ（*Pinus radiata*）（Copes 1980）や ベイマツ（*Pseudotsuga menziesii*）（Copes 1999）では台負け（Webber 1948）が報告されている。接ぎ木台木と接ぎ穂が生物学的に同じ種に属する種内接ぎ木はほとんど和合性がある。一方、同じ属ではあるが種の異なる種間接ぎ木はやや和合性が小さくなる（Goldschmidt 2014）。グイマツは成長が遅く、台負けを避けるため成長が優れたグイマツ選抜クローンの接ぎ木には同属内種間接ぎ木になるカラマツを台木として用いてきた。しかし、グイマツの中にはカラマツと和合性が低いクローンがある。一方で、グイマツ雑種 F₁ の遺伝子の半分はグイマツに由来するため、グイマツ雑種 F₁ をグイマツクローンの接ぎ木台木として用いると高い和合性が期待できる。そのため本研究ではグイマツ雑種 F₁ を台木として用いる試験を行った。さらにグイマツ雑種 F₁ は、カラマツ同様に高い成長量を示し（Kita et al. 2009）、台負けを避けるためにもグイマツ雑種 F₁ はグイマツクローンの台木として優れた特徴を持っている。本研究では 2 年間の結果であるが、台負けは観察されなかった。

通常、カラマツの接ぎ木期間は 2 年以上であるが、グイマツは成長が遅いため（Ryu et al. 2009）、グイマツの接ぎ木期間は 3 年以上を要する（砂川 1994）。本研究の結果では、カラマツ台木よりグイマツ雑種 F₁ 台木のほうが接ぎ穂から新たに伸びる主軸が長かった（図-5-5）。この結果は、グ

イマツ接ぎ木苗木の育苗期間を短くできることを意味し、グイマツ第 2 世代精英樹の次代検定林造成に必要な種子の早期生産にもつながる。

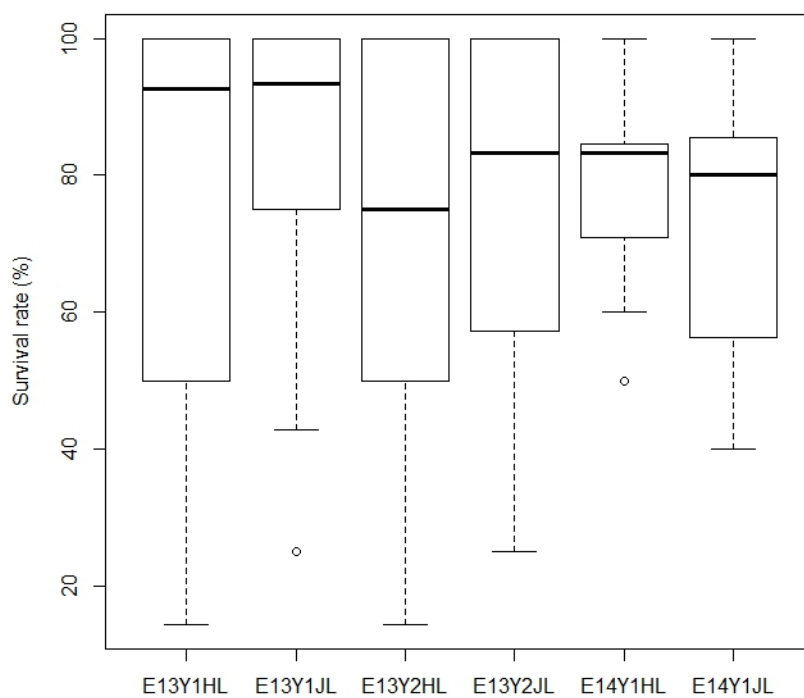
実用的な観点から言えば、成長が特に優れたグイマツ母樹「中標津 5 号」が特定母樹に指定され、その系統の苗木の造林量が今後、増大すると考えられる。本研究で明らかにした結果は、接ぎ木苗木の育苗期間を短くし早期の採種園造成に貢献すると期待される。



図－5－1 台木に対して接ぎ穂の成長が勝る台勝ちの例

台木はトドマツ (*Abies sachalinensis*)、接ぎ穂は「鬼肌」と呼ばれるトドマツの変種で、北海道中央部に分布する。接ぎ木の樹齢は約 50 年。

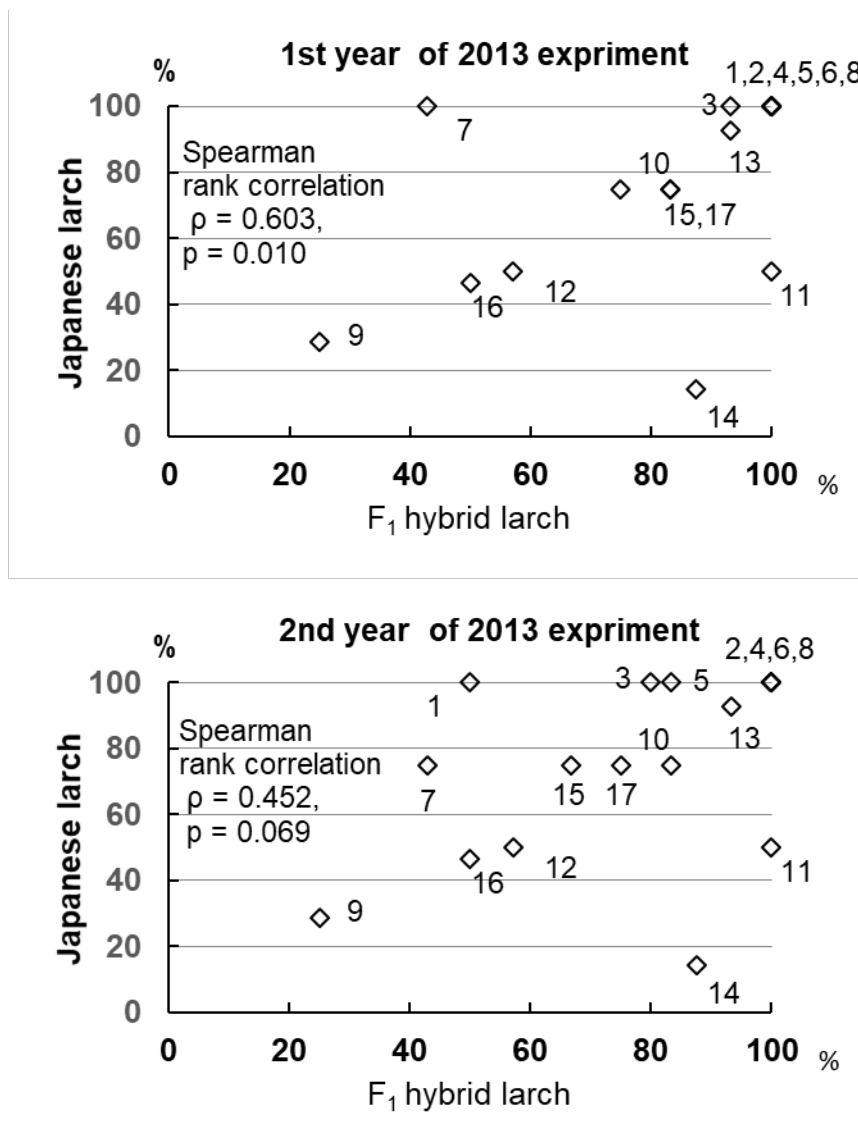
—



図－5－2 カラマツとグイマツ雑種 F_1 を台木にしたグイマツ接ぎ穂の2013年試験1年目と2年目および2014年1年目の生存率の箱ひげ図

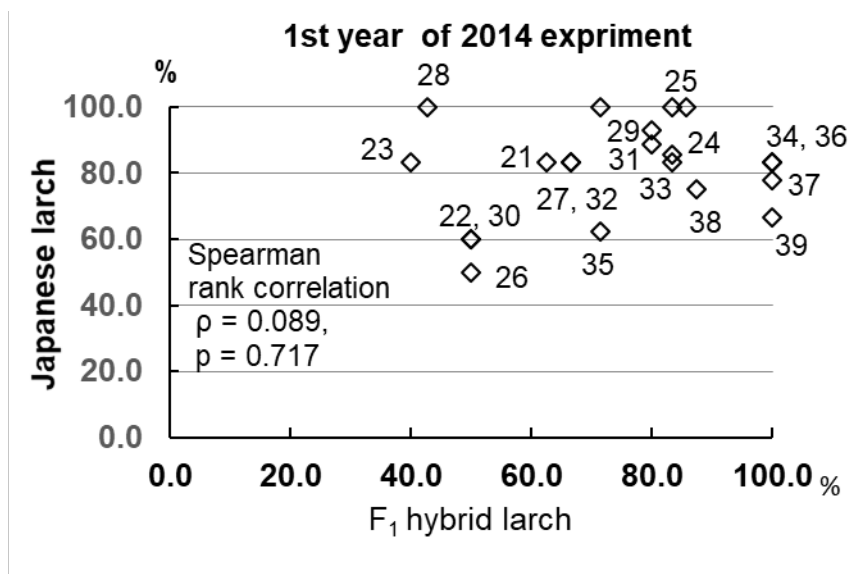
中央値は箱の中の太線、四分位範囲（IQR）を箱、極値（IQRの1.5倍）をIQRから延びる垂線末端の横、はずれ値を白丸で示した。

横時軸の記号：E13は2013年試験、E14は2014年試験、Y1は1年目、Y2は2年目、JLはカラマツ台木、HLはグイマツ雑種 F_1 台木を表している。



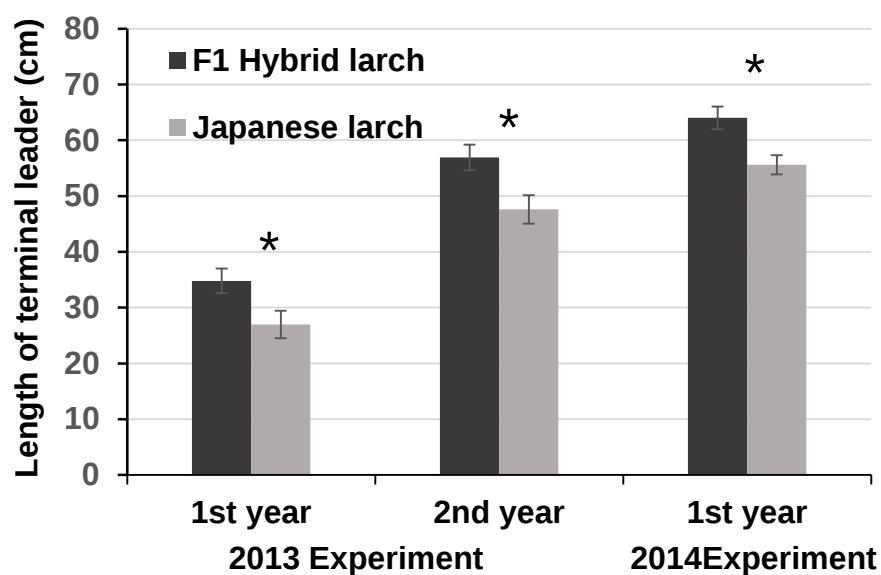
図－5－3 2013 年試験 1 年目、2 年目におけるグイマツ雑種 F₁ を接ぎ木台木にした場合とカラマツを接ぎ木台木にした場合の生存率の関係

ひし形マーク近くの 1～17 の数値は接ぎ穂を採取したグイマツクロー
ンの番号を示す（表 - 5－1 の“A/A”列を参照）。



図－5－4 2014 年試験 1 年目におけるグイマツ雑種 F₁ を接ぎ木台木にした場合とカラマツを接ぎ木台木にした場合の生存率の関係

ひし形マーク近くの 1～1 の数値は接ぎ穂を採取したグイマツクローンの番号を示す（表 - 5－1 の“A/A”列を参照）。



図－5－5 カラマツとグイマツ雑種 F_1 を台木にしたグイマツ接ぎ穂の2013年試験1年目と2年目および2014年1年目の伸長量の平均値 $\pm$ 標準誤差

標準誤差線の上の*は、カラマツ台木とグイマツ雑種 F_1 の間で単純対比検定により危険率5%で有意な違いが認められたことを示す。各処理、各年の値は、クローン毎の平均値を平均して求めた。クローン数（サンプル数）は、2013年試験では17、2014年試験は19であった。

表－５－１ ２０１３年と２０１４年接ぎ木試験に使用した接ぎ穂を採取したクローン番号とクローン毎の接ぎ木本数

2013				2014			
A/A ¹	Scions of Dahurian larch clone ²	Number of grafts		A/A ¹	Scions of Dahurian larch clone ²	Number of grafts	
		Japanese larch rootstock	F ₁ hybrid larch rootstock			Japanese larch rootstock	F ₁ hybrid larch rootstock
1	10A-1-4	4	4	21	So9-1-8	8	6
2	10A-15-6	7	4	22	So-1-4	6	5
3	10B-4-4	15	24	23	So3-1-6	5	6
4	10B-6-8	7	4	24	So27-2-7	6	7
5	10D-2-5	6	4	25	So1-2-6	6	6
6	17C-1-6	4	4	26	So14-2-4	6	6
7	18B-9-7	4	4	27	So14-3-9	6	6
8	18C-2-9	7	4	28	So5-4-7	7	6
9	7A-4-8	4	4	29	So17-4-5	10	14
10	7A-6-6	7	4	30	So10-4-6	8	10
11	10E-1-6	15	27	31	So2-2-4	10	9
12	18C-8-4	8	7	32	So5-3-9	6	6
13	18D-2-8	4	7	33	So5-4-9	6	18
14	21A-0-7	4	4	34	So8-2-5	6	6
15	7C-8-5	6	4	35	So14-2-9	7	8
16	7C-8-9	12	28	36	So9-2-8	6	6
17	7E-1-7	6	4	37	So5-4-6	5	9
18				38	So27-2-6	8	8
19				39	So1-2-4	7	9
Total		120	141	Total		129	151

¹A/A indicates the clone in Figs. 3.

²Clone abbreviations: the three parts of the abbreviation from left to right indicate the symbol of progeny, replication number, and number of individuals within a plot.

第 6 章 まとめと今後の課題

1) グイマツ雑種 F₁ 利用をめぐる現状と研究成果の活用

1956 年に日本の林木育種事業が開始され、まず精英樹が選抜された。それらを基本的な育種集団として林木育種研究が取り組まれてきた（井出・白石 2012）。北海道ではトドマツ 782 本、カラマツ 270 本、グイマツ 82 本、アカエゾマツ 322 本、その他針葉樹 306 本、広葉樹 346 本の精英樹が選抜されている（林木育種センター北海道育種場 1998）。本論文は、そのうち、カラマツとグイマツを対象とし、それらの交雑育種ならびに雑種種苗の生産方法に関する研究である。

林木育種事業と同時に開始された拡大造林政策により、北海道では年間 2 万 ha 以上のカラマツ林が造林された（北海道林業統計 各年度版）。それらのカラマツ林が今、成熟期を迎え（北海道 2018）、カラマツ類の更新面積が 2017 年現在の 4500 ha から 2036 年には 5900 ha に増加すると予測されている（北海道 2017）。まさに 60 年来、取り組んできた林木育種研究の成果を、育種苗として普及する好機である。第 2 章で対象とした次代検定林をはじめ（Kita et al. 2009）複数の検定林で精英樹個々の成長、材質に関する評価が進み（市村他 2008、2013）、現在の人工林よりも遺伝的に改良された種苗を供給することが可能となっている。また、遺伝的に改良された種苗の植栽により、現在の人工林よりどれだけ収量が増加するか、これらの結果から予測することもできる。そして、第 3 章の雑種識別方法（Kita et al. 2014）は、成長の悪いグイマツ苗木を取り除き、成長がよく材質の優れたグイマツ雑種 F₁ を確実に植栽することを可能にし、予測される収量の増加を保証する技術でもある。

グイマツ雑種 F₁ の成長量や炭素貯留量の評価と並行して利用期に入った材の評価も行ってきた。グイマツ雑種 F₁ 材のヤング係数は、丸太で 1.2～2.4 GPa で大きく（根井他 2005、来田他 2012）、集成材用ラミナでは 0.6～2.2 GPa 大きかった（根井他 2006、来田他 2012）。これらの材で歩留りよく作れる集成材は、カラマツ E95-F270、グイマツ雑種 F₁ で E105-F300 から E120-F330 であり、グイマツ雑種 F₁ ではカラマツより 1～2 等級上位の集成材が作れることが明らかとなった（根井他 2006）。これらの研究でも

家系別に評価しており、優良家系の選抜、選抜によるヤング係数の増加量を推測することが可能である。

一方で、植栽苗木の種子を供給するためには、124 ha の採種園が必要と試算されているが、現行の採種園は高齢化、高木化が進み、種子の生産機能が低下している（北海道 2017）。そのため、ほとんどの採種園で更新が必要であり、植栽する接ぎ木苗木が大量に、短期に求められている。第 5 章の成果（接ぎ穂のクローン特性に合わせて接ぎ木台木を適切に選択すれば、生存率と成長量を増加し、育苗期間が短縮する）は、採種園造成の短縮化に寄与すると期待される（Kita et al. 2018）。

林野庁は、京都議定書の第一約束期間における森林吸収源の目標の達成に向け、「森林の間伐等の実施の促進に関する特別措置法」を 2008 年に施行し、森林の間伐を促進してきた。この法律では、森林吸収源対策として既存の森林の適正な管理の役割を重視し、育種による成長促進効果を取り入れてこなかった。しかし、2013 年に新たな森林吸収減源として成長が特に優れた樹木による新規人工林を加えた内容に同法が改正延長され、成長が特に優れた樹木を特定母樹として指定する林木育種の成果を取り入れた法律となった。また、その苗木の普及を促進するためにこれまで都道府県に限定していた採種園の造成を民間に門戸が開放された。第 2 章の研究成果(Kita et al. 2009)により、北海道ではクリーンラーチの母樹であるグイマツ精英樹「中標津 5 号」が特定母樹に指定された。そして北海道庁は、クリーンラーチの採種園を 41 ha 整備する計画を樹立した（北海道 2017）。造成した採種園で種子が採種できるまでには約 10 年かかるが最初は採種量が少なく（黒丸他 2003）、実生苗木では年間 280 万本の需要量を満たすことができず、第 4 章で開発した挿し木コンテナ苗の育苗技術が、苗木供給量の増加に寄与すると期待されている（来田他 2019）。

2) 今後の課題と研究展開方向

グイマツ雑種 F_1 は、カラマツに比べて初期成長がよい、幹が通直である、材の強度が高い、野鼠食害やカラマツ先枯れ病に対する抵抗性が高いなど、カラマツに比べて利点が多い。しかし、その一方で欠点も指摘されている。例えば、ナラタケ病や大気中の無機環境の変化への感受性が高いことである（来田ら 2018）。

ナラタケ病は、広く林内に生息し、植栽したグイマツ雑種 F₁ 苗木に感染し、造林地の大きな死亡要因になっている（来田他 2010）。ナラタケは 1 種ではなくで、日本では 7 種の分類群が報告され、ナラタケの種によってトドマツ材やシラカンバ材に対する腐朽能力に差があることが報告されているが（車他 1995）、道内における各種の分布状況、グイマツ雑種 F₁ に対する病原性の違いについてまったくわかっていない。グイマツ雑種 F₁ は野鼠の食害に強く生存率が高い、幹が通直で除伐による不良木除去の必要性がない、木材の強度が高いことから、林業の低コスト化を推進するためグイマツ雑種 F₁ の低密度植栽が指向されている（黒丸 2005）。また最近、気候変動により台風の到来頻度が増加し、風倒木被害の発生が心配されており、低密度植栽は、風倒害に強い森林 (Koizumi et al. 2011、Shibuya et al. 2014) づくりに寄与すると期待されている。しかし、極端な低密度ではナラタケが発生すると成林しないことがあり（来田他 2010）、北海道におけるナラタケ各種の分布状況、グイマツ雑種 F₁ に対する病原性の違い、グイマツ母樹の系統や雑種系統間の抵抗性の遺伝的変異を明らかにしたうえで、グイマツ雑種 F₁ の造林戦略を構築する必要がある。

産業革命以降の先進国による工業化、最近の新興国の発展などにより二酸化炭素の増加、オゾンの増加、窒素降下物の増加など、大気は無機的環境が変化している。窒素沈着量の増加によりグイマツ雑種 F₁ にはリンと窒素の養分バランス変化を介した生理活性の低下を招き(菅井ら 2016)、細根生産量や根量割合の低下 (Fujita et al. 2018)、マグネシウムの弱度の欠乏傾向 (Mao et al. 2014)、材密度や縦圧縮強度の低下 (坂東 2017、Kim et al. 2012) がみられる。

CO₂ 濃度の影響を調べた研究では、貧栄養下でグイマツ雑種 F₁ では負の制御（生育 CO₂ 環境にかかわらず、生育時の CO₂ で測定すると同じような光合成速度を示す）が見られ、成長への影響は少なかったが(Watanabe et al. 2011)。褐色森林土壌では CO₂ 付加(500 ppmCO₂)により地上部／地下部 (T/R) 比が大きくなり、風害に遭いやすい形態に変化し(Watanabe et al. 2013)、栄養条件により CO₂ の影響が変わることが示唆されている。

高濃度オゾン暴露試験では、カラマツやグイマツには影響がなかったが、グイマツ雑種 F₁ では肥大成長がオゾンによって低下した。成長の速い F₁ では気孔コンダクタンス(通道性)が、カラマツに比べて大きくオゾンをより

多く吸収した結果と考えられる (Koike et al. 2012、Sugai et al. 2018)。また、窒素が十分に存在すると光合成が高まりオゾン吸収量の増加するため、グイマツ雑種 F₁ では窒素付加によりオゾン感受性が増加する複合作用が認められる (菅井他 2016)。一方で、高 CO₂ では気孔が閉鎖気味になるためオゾンの吸収が抑制されるため、オゾン付加を行った条件であっても高 CO₂ によって成長が抑制されない複合作用もあり (Wang et al. 2015)。今後、予想される大気の変化 (CO₂、オゾン、窒素降下物の増加) によりグイマツ雑種 F₁ がどうふるまうか予測しづらくなっており、継続的な調査、観察が必要である。

第2章で対象とした次代検定林のように、ここ10年で1960年代から1980年代に造成した検定林が伐期齢に近づき、第1世代精英樹の次代家系を最終産物に近い状態で精度よく評価できるようになり、クリーンラーチが選抜された。そして第2世代精英樹の選抜も開始された (来田 2013、田村他 2014)。幼若齢木と伐期に達した立木で有用形質の幼老相関が未確認であったことが、第2世代精英樹の選抜までに時間を要した理由としてあげられる。第1世代精英樹の次代検定の結果をみると10~15年生で成長の優劣は確定していること、材密度は年輪間で相関があり、30年前後の利用間伐期で選抜を1回するよりも10~15年生の選抜を複数回、繰り返したほうが単位時間当たりの遺伝獲得量が大きくなることが明らかになっている (Fujimoto et al. 2006)。今後は10年生程度で選抜を行い、選抜の世代間隔を短くし、育種の成果を速やかに普及すべきと考えている。

最近では DNA 分析から得られるゲノム情報を活用した植物の育種技術開発が進められている (Ishiguro et al. 2014、貴島 2018)。森林性樹木ではゲノム情報を利用した育種年限を短縮する研究に期待が寄せられており (河原 2007、高橋 2018)、スギにおいて約 3 万 5 千の遺伝子の情報を得え、分子育種の基盤が整備された (Mishima et al. 2018)。グイマツ雑種 F₁ での分子育種の取り組みはこれからの課題であるが、今後、ますます重要になると考えられるナラタケ病への抵抗性、高濃度オゾン耐性に関する育種手法として、技術開発が期待される。

謝辞

第 3 章の研究は文部科学賞の科学技術県研究費(19380093)の支援を受けて実施された。第 4 章の農研機構生物系特定産業技術研究支援センター「攻めの農林水産業の実現に向けた革新的技術緊急展開事業(うち産学の英知を結集した革新的な技術体系の確立)」「コンテナ苗を活用した低コスト再造林技術の実証研究」(2014~2015 年度)の助成を受け実施された。第 5 章の研究は、The Russian Foundation for Basic Research (Project No 15-04-03924)の支援を受け実施された。また田村明博士には、研究対象木の樹種同定のための DNA 解析を実施して頂いた。感謝申し上げます。

本研究の実施に当たり、共同研究者である黒丸亮博士 (2、3、4、5 章)、藤本高明博士 (2 章) 内山和子氏 (2、3 章)、安久津久氏 (2 章)、市村康裕氏 (3 章)、森口嘉成博士 (3 章) 津村義彦博士 (3 章) 今博計博士 (4、5 章)、石塚航博士 (4、5 章) には計画の立案からデータの収集、解析、論文の執筆など様々な場面で、ご指導、ご協力、ご支援頂いた。深く感謝いたします。

林木は植栽してから収穫するまで数十年を要する。林木の育種も同様に時間がかかるものである。北海道立総合研究機構林業試験場が 1957 年に岩見沢林務署光珠内事業所として開設されて以降、林木育種の営々とした取り組みがあつて初めて、本研究を実施でき、まとめることができた。これまで同場で林木育種の試験研究に取り組んできた方々全員の成果である。私が 1997 年に育種科に配属になる前から林木育種の試験研究に組み込まれていた初代育種科長の久保田康則氏をはじめ、畠山末吉博士、高橋幸男氏、大島紹郎氏、石倉信介氏、宮木雅美氏、梶勝次氏、佐藤俊彦氏、錦織正智氏、1997 年以降、一緒に林木育種の試験研究に取り組んできた黒丸亮博士、山田浩二氏、内山和子氏、市村康裕氏、今博計博士、石塚航博士、佐藤弘和博士、成田あゆ氏に感謝申し上げます。また、林木育種事業開始以降、60 年にわたり同事業の実施や採種園、検定林の造成維持管理にご尽力されてきた北海道水産林務部森林整備課の林木育種担当の職員の方々、北海道有林の職員方々に、人数が多くとても名前をあげきれませんが、この場を借りてお礼申し上げます。

北海道大学大学院農学研究科教授で、本博士論文の主査である小池孝良博士には、同職に就任以来、折につけ、ご指導いただき、いつまでも博士論文

を出さない私を辛抱強く待ってくださいました。深く感謝いたします。また副査である小泉章夫教授、貴島祐治教授、森林総合研究所北海道支所長の河原孝行博士にはお忙しいにも関わらず本論文を審査して頂き、完成させることができました。誠にありがとうございました。最後になりましたが、本博士論文の審査委員をお引き受けくださいました 浦木康光教授、佐野雄三教授、渋谷正人准教授、玉井裕准教授、荒川圭太准教授、宮本敏澄講師、齋藤秀之講師にお礼申し上げます。本博士論文への改作転載を認めくださった、Springer Verlag にもお礼を申し上げます。

引用文献

- Abaimov AP, Barzut VM, Berkutenko, AN, Buitink, J, Martinsson O, Milyutin LI, Polezhaev A, Putenikhin, VP, Takata K (2004) Seed collection and seed quality of *Larix* spp. from Russia : Initial phase on the Russian-Scandinavian larch project. Eurasian Journal of Forest Research, 4: 39-49
- Acheré V, Faivre-Rampant P, Pâques LE, Prat D (2004) Chloroplast and mitochondrial molecular tests identify European × Japanese larch hybrids. Theor Appl Genet 108:1643-1649
- Agathokleous E, CJ Saitanis, D Stamatelopoulos, AC Mouzaki-Paxinou, E Paoletti and W Manning (2016) Olive oil for dressing plant leaves so as to avoid O₃ injury. Water, Air & Soil Pollution 227:282, DOI 10.1007/s11270-016-2986-9
- Agathokleous E, A Vanderstock, K Kita and T Koike (2017) Stem and crown growth of Japanese larch and its hybrid F₁ grown in two soils and exposed to two free-air O₃ regimes. Environmental Science and Pollution Research 24: 6634-6647
- Aitken SN, Hannerz M (2001) Genecology and gene resource management strategies for conifer cold hardiness. In: Bigras FJ, Columbo SJ (Eds) Conifer cold hardiness, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands: 23-53.
- Arcade A, Faivre-Rampant P, Le Guerroué B, Pâques LE, Prat D (1996) Heterozygosity and hybrid performance in larch. Theor Appl Genet 93:1274-1281
- 浅田節夫・佐藤大七郎 (1981) カラマツ造林学、農林出版。東京
- 坂東忠明 (2013) カラマツの来た道。総北海(エコネットワーク販売)。札幌
- 坂東克起 (2017) グイマツ雑種 F₁への窒素付加が及ぼす材質への影響。平成 28 年度 北海道大学・農学部卒業論文
- Baltunis BS, Greenwood MS, Eysteinnsson T (1998) Hybrid vigor in *Larix*: growth of intra- and interspecific hybrids of *Larix decidua*, *L. laricina*, and *L. kaempferi* after 5 years. Silvae Genetica 47:288-293
- Becker WA (1984) Manual of quantitative genetics, 4th ed. Academic Enterprises, Pullman
- Bergmann F, Ruetz W (1987) Identifizierung von hybridlärchensaatgut aus

- samenplantagen mit hilfe eines isoenzym-markers. *Silvae Genetica* 36:102-105
- 車 柱榮・玉井 裕・宮本敏澄・五十嵐恒夫 (1995) トドマツ材とシラカンバ材に対する北海道産ナラタケ 5 種の腐朽能力および組織学的腐朽特性. 北海道大学農学部演習林研究報告 53: 235-244
- 千葉 茂 (1989) 北海ポプラ：ドロノキの新品種. 北海道の林木育種 32(1):1-4
- Copes DL (1980) Development of internal graft incompatibility symptoms in *Pinus radiata* D. DON. *New Zealand Journal of Forestry Science* 10: 367-380
- Copes DL (1999) Breeding Graft-compatible Douglas-fir Rootstocks (*Pseudotsuga menziesii* (MIRB.) FRANCO). *Silvae Genetica* 48: 3-4
- Cotterill PP, Dean CA, van Wyk G (1987) Additive and dominance genetic effects in *Pinus pinaster*, *P. radiata* and *P. elliottii* and some implications for breeding strategy. *Silvae Genetica* 36:221-232
- Ennos RA, Qian T (1994) Monitoring the output of a hybrid larch seed orchard using isozyme markers. *Forestry* 67:63-74
- Farjon A (1990) PINACEAE: Drawings and Descriptions of the Genera. Koelz Scientific Books. Königstein. 330p
- 藤本高明・安久津久・来田和人・内山和子・黒丸 亮・小田一幸 (2005) グイマツ雑種 F₁ における未成熟材から成熟材への移行齢の遺伝的変異. 木材学会誌 51: 85-91
- Fujimoto T, Kita K, Uchiyama K, Kuromaru M, Akutsu H, Oda K (2006) Age trends in the genetic parameters of wood density and the relationship with growth rates in hybrid larch (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) F₁. *J For Res* 11:157-163
- 藤澤義武・植田 守 (2012) 講座：林木育種の現場の ABC (1) クローン苗の養成技術 ―つぎ木―. 森林遺伝育種 1: 23-27
- Fujita S, Wang XN, Sugai T, Kita K, Koike T (2018) The effect of nitrogen loading under low and high phosphorus conditions on above and belowground growth of hybrid larch F₁ saplings. *iForest -geoscience and Forestry* 11:32-40 (on line journal)
- Fujiwara T, Yamashita K, Kuroda K (2007) Basic densities as a parameter for estimating the amount of carbon removal by forests and their variation. *Bull FFPRI* 6:215-226
- Goldschmidt EE (2014) Plant grafting: new mechanisms, evolutionary implications. *Frontiers in Plant Sci* 5: 727. doi.org/10.3389/fpls.2014.00727

- Gros-Louis MC, Bousquet J, Pâques LE, Isabel N (2005) Species-diagnostic markers in *Larix* spp. based on RAPDs and nuclear, cpDNA, and mtDNA gene sequences, and their phylogenetic implications. *Tree Genet Genomes* 1:50-63
- Häcker M, Bergmann F (1991) The proportion of hybrids in seed from a seed orchard composed of two species (*L. europaea* and *L. leptolepis*). *Ann For Sci* 48:631-640
- Hannrup B, Ekberg I (1988) Age-age correlations for tracheid length and wood density in *Pinus sylvestris*. *Can J For Res* 28:1373-1379
- Hannrup B, Wilhelmsson L, Danell Ö (1998) Time trends for genetic parameters of wood density and growth traits in *Pinus sylvestris* L. *Silvae Genet* 47:214-219
- 原山尚徳・来田和人・今 博計・石塚 航・飛田博順・宇都木玄 (2016) 異なる時期に植栽したカラマツコンテナ苗の生存率、成長および生理生態特性. *日本森林学会誌* 98 : 158-166
- 北海道山林種苗協同組合 (2010) 平成 22 年造林用苗木価格表. 北海道山林種苗協同組合, 札幌
- Howe GT, Aitken SN, Neale DB, Jermstad KD, Wheeler NC, Chen THH (2003) From genotype to phenotype: unraveling the complexities of cold adaptation in forest trees. *Can J Bot* 81:1247-1266
- Howe GT, Saruul P, Davis J, Chen THH (2000) Quantitative genetics of bud phenology, frost damage, and winter survival in an F₂ family of hybrid poplars. *Theor Appl Genet* 101:632-642
- 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. *北海道林業試験場報告* 19 : 1-91
- 北海道 (2017) 北海道採種園整備方針.
<http://www.pref.hokkaido.lg.jp/sr/srs/grp/hokkaidoseedplan.pdf>, 2018 年 12 月 4 日アクセス
- 北海道 (2018) 平成 29 年度北海道森づくり白書. 北海道水産林務部総務課企画グループ編、北海道、札幌
- 北海道林業経営協議会 (1983) 北海道山林史・戦後編. 北海道林業会館, 札幌, 1478p
- 北海道山林史編纂委員会 (1953) 北海道山林史. 北海道、札幌 1111p
- 北海道水産林務部 (各年版) 北海道林業統計、北海道水産林務部、札幌
- Hyllen G (1999) Age trends in genetic parameters of wood density in young Norway

- spruce. *Can J For Res* 29:135-143
- 市村康裕・来田和人・内山和子・黒丸亮 (2008) 31 年生グイマツ雑種 F1 における交配親としてのカラマツの遺伝特性. 北林支論 56: 51~53
- 市村康裕・来田和人・藤本高明・内山和子・松本和茂・黒丸亮 (2013) グイマツ雑種 F₁ とカラマツ次代検定林の成長と材質の変異. 北海道林業試験場報告 50: 7-15
- 井出雄二・白石 進 (2012) 森林遺伝育種学. 文永堂出版、東京、296p
- 五十嵐八枝子・熊野純男 (1981) 北海道における最終氷期の植生変遷. 第 4 紀研究 20: 129-141
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) (2013) Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, TF, Qin D, Plattner GK, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535 p.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) (2014) Climate Change 2014: Mitigation of Climate Change. Contribution of Working Group III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Edenhofer O, Pichs-Madruga R, Sokona Y, Farahani E, Kadner S, Seyboth K, Adler A, Baum I, Brunner S, Eickemeier P, Kriemann B, Savolainen J, Schlömer S, von Stechow C, Zwickel T, Minx JC(eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1435p.
- Ishiguro S, Ogasawara K, Fujino K, Sato Y, Kishima Y (2014) Low Temperature-Responsive Changes in the Anther Transcriptome's Repeat Sequences Are Indicative of Stress Sensitivity and Pollen Sterility in Rice Strains. *Plant Physiology* 164: 671–682
- Ishizuka W, Ono K, Hara T, 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. DOI: 10.1111/plb.12214
- 石塚 航 (2017) 北海道内のグイマツの遺伝資源情報. 北海道林業試験場研究報告 54: 23-29
- 岩田 聡 (2008) クリーンラーチ サミットで植樹される. 北海道の林木育種 51(1) :

12~14

- 梶本卓也・宇都木 玄・田中 博 (2016) 低コスト再造林の実現にコンテナ苗をどう活用するかー研究の現状と今後の課題ー. 日本森林学会誌 98: 135-138
- Kaspart TC, Bland WL (1992) Soil temperature and root growth. *Soil Science* 154: 290-299
- Karhu A, Hurme P, Karjalainen M, Karvonen P, Kärkkäinen K, Neale D, Savolainen O (1996) Do molecular markers reflect patterns of differentiation in adaptive traits of conifers? *Theor Appl Genet* 93:215-221
- 河原孝行 (2007) 分子技術と林木の遺伝・育種. 北海道の林木育種 50(1): 26-27
- Kim YS, Imori M, Watanabe M, Hatano R, Yi MJ, Koike T (2012) Simulated nitrogen inputs influence methane and nitrous oxide fluxes from a young larch plantation in northern Japan. *Atmospheric Environ* 46:36-44
- 貴島祐治 (2018) 遺伝子同定. 北柴大泰・西尾剛(編) 遺伝学の基礎 第2版: 95-104, 朝倉書店
- Kita K, Fujimoto T, Uchiyama K, Kuromaru M, Akutsu H (2009) Estimated amount of carbon accumulation of hybrid larch in three 31-year-old progeny test plantations. *Jour Wood Sci* 55: 425-434.
- 来田和人 (2013) グイマツ第2世代精英樹の選抜. 光珠内季報 167: 4-8
- 来田和人 (2017) 北海道の林木育種 60 年の成果と最近 10 年の動向. 北海道の林木育種 60(1): 28-33
- 来田和人・内山和子・市村康裕・黒丸亮 (2010) さし木苗木と実生苗木を植栽したグイマツ雑種 F₁ 低密度植栽実証林における幼齢期の成長と造林コスト. 北海道林業試験場研究報告 47: 1-13
- 来田和人・市村康裕・藤本高明・内山和子・黒丸 亮 (2012) 建築用材に適したカラマツ類の家系選抜. 北海道の林木育種 54 (2): 5-8
- 来田和人・今 博計・石塚 航・黒丸 亮 (2014) カラマツ台木とグイマツ雑種 F₁ 台木の違いがグイマツ接ぎ木の活着と成長に及ぼす影響. 北海道の林木育種 57(2): 6-9
- Kita K, Uchiyama K, Ichimura Y, Moriguchi Y, Tsumura Y and Kuromaru M. (2014) Verification of a phenotypic discrimination method for hybrid larch seedlings using DNA markers. *J For Res* 19:461-468
- 来田和人・今博計 (2016) カラマツ種子を発芽促進処理せずにコンテナに播くようになるか. 光珠内季報 178: 1-5

- Kita K, Kon H, Ishizuka W, Agathokleous E, Kuromaru M (2018) Survival rate and shoot growth of grafted Dahurian larch (*Larix gmelinii* var. *japonica*): a comparison between Japanese larch (*L. kaempferi*) and F₁ hybrid larch (*L. gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) rootstocks. *Silva Genetica* 67: 111 - 116
- 来田和人・菅井徹人・藤田早紀・小池孝良 (2018) グイマツ雑種 F₁ の環境ストレス応答と林木育種 7: 107-114
- 来田和人・今 博計・石塚 航・黒丸 亮 (2019) グイマツ雑種 F₁ 優良家系「クリーンラーチ」の挿し木コンテナ苗育苗技術の開発、森林遺伝育種 8 (印刷中)
- 小池孝良 (2008) 変動環境でのカラマツ類の成長応答. 北海道の林木育種 51 (1):1-6
- Koike T (2009) A trial of revegetation practices with larch species under changing environment. *Landscape and Ecol Eng* 5:97-98
- Koike T, Mao QZ, Inada N, Kawaguchi K, Hoshika Y, Kita K, Watanabe M (2012) Growth and photosynthetic responses of cuttings of a hybrid larch (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) to elevated ozone and/or carbon dioxide. *Asian Jour Atmospheric Environ* 6:104-110
- Koizumi A, Ikeda K, Sawata K, Hirai T (2011) Nondestructive measurement of cross-sectional shape of a tree trunk. *J Wood Sci* 57:276-281
- 国立環境研究所・京都大学・立命館大学・みずほ情報総研 (2008) 低炭素社会に向けた 12 の方策. 環境省戦略研究開発プロジェクト「低炭素社会の実現に向けた脱温暖化 2050 プロジェクト」
- 倉橋昭夫・佐々本忠兵衛・浜谷稔夫 (1966) 開花期と積算温度. 北海道の林木育種 9(2): 20-27
- 倉橋昭夫 (1988) カラマツ属の交雑育種に関する研究, 東大演習林報告 79 : 1-94
- 栗延 晋・金子富吉・大庭喜八郎 (1982) カラマツ精英樹の次代検定林の 5 生長期樹高による育種区の再区分についての解析例. 日林誌 64: 320-324
- 黒丸 亮 (2005) 儲かる林業への挑戦ーグイマツ雑種 F₁ ブランドさし木苗による用材生産戦略. 北方林業 57: 18-21
- 黒丸 亮・佐藤孝夫 (1987) 組織培養によるグイマツ雑種 F₁ の芽ばえから幼植物体再生. 日林誌 69: 355-358
- 黒丸 亮・来田和人 (2003) グイマツ雑種 F₁ の幼苗からのさし木増殖法. 北海道林業試験場研究報告. 40:41-63
- 黒丸 亮・大島紹郎・来田和人・内山和子 (2003) グイマツ雑種 F₁ 種苗のブランド化

- を目指した新採種園方式－列状植栽した単一クローン母樹産種子の品質と雑種率－. 北海道の林木育種 46(1): 5-8
- Landis TD, Tinus RW, McDonald SE, Barnett JP (1989) Seedling Nutrition and Irrigation, Vol. 4, The Container Tree Nursery Manual. Agric. Handbk. 674, Washington, DC: U.S.D.A., Forest Service, 119 p
- Landis TD, Tinus RW, McDonald SE, Barnett JP (1992) Atmospheric environment, Vol. 3, The Container Tree Nursery Manual. Agric. Handbk. 674, Washington, DC: U.S.D.A., Forest Service, 145 p
- Leinonen I. (1996) A simulation model for the annual frost hardiness and freeze damage of Scots pine. Ann Bot 78: 687-693.
- Lewandowski A, Nikkanen T, Burczyk J (1994) Production of hybrid seed in a seed orchard of two larch species, *Larix sibirica* and *Larix decidua*. Scand J For Res 9:214-217
- Li B, Howe GT, Wu R (1998) Developmental factors responsible for heterosis in aspen hybrids (*Populus tremuloides* × *P. tremula*). Tree Physiol 18:29-36
- Li B, Wyckoff GW (1994) Breeding strategies for *Larix decidua*, *L. leptolepis* and their hybrids in the United States. For Genet 1:65-72
- Luquez V, Hall D, Albrechtsen BR, Karlsson J, Ingvarsson P, Jansson S (2008) Natural phenological variation in aspen (*Populus tremula*): the SwAsp collection. Tree Genet Genomes 4:279-292
- 長野県 (1978) 信州からまつ造林百年の歩み. 長野県, 長野
- Mao QZ, Watanabe M, Makoto K, Kita K, Koike T (2014) High nitrogen deposition may enhance growth of the new hybrid larch F₁ growing at two phosphorus levels. Landscape Ecol Eng 10:1-8
- Matyssek R, Schulze ED (1987) Heterosis in hybrid larch (*Larix decidua* × *leptolepis*). II. Growth characteristics. Trees 1: 225-231
- Mishima K, Hirao T, Tsubomura M, Tamura M, Kurita M, Nose M, Hanaoka S, Takahashi M and Watanabe (2018) Identification of novel putative causative genes and genetic marker for male sterility in Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D.Don). BMC Genomics 19: 277, <https://doi.org/10.1186/s12864-018-4581-5>
- 宮木雅美 (1990) ハイブリッドカラマツの特性と改良. 北海道の林木育種 33(1): 7-12

- Morgenstern E, Nicholson JM, Park YS (1984) Clonal selection in *Larix laricina* L. Effects of age, clone, and season on rooting of cuttings. *Silvae Genetica* 33: 155-160
- Moriguchi Y, Kita K, Uchiyama K, Kuromaru M, Tsumura Y (2008) Enhanced hybridization rates in a *Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi* interspecific seed orchard with a single maternal clone revealed by cytoplasmic DNA markers. *Tree Genet Genomes* 4:637-645
- Murray M, Thompson WF (1980) Rapid isolation of high molecular weight plant DNA. *Nucleic Acids Res* 8: 4321-4325
- 永田義明・戸田邦男・舛甚知子 (1995) ヤナギ類木質バイオマスの短期生産. 日林北支論 43:203-205
- 中島広吉 (1948) 北海道立木関材積表. 文英堂、札幌
- 根井三貴・藤本高明・安久津久・来田和人 (2005) グイマツ雑種 F₁ の幹曲りとヤング係数の家系間差. 日林北支論 53: 12-14
- 根井三貴・藤本高明・安久津久・来田和人・内山和子・黒丸 亮(2006) グイマツ雑種 F₁ の実大材の強度性能. 日林北支論 54: 24-26
- 西尾 剛 (2018) 遺伝学の応用－植物育種の成果と可能性－. 北柴大泰・西尾剛(編) 遺伝学の基礎 第2版: 166-176、朝倉書店
- 大島紹郎 (1988) 育種カラマツの生長と樹幹の曲がり－精英樹次代検定から－. 光珠内季報 72: 1-5
- 大島紹郎 (1996) グイマツ雑種 F₁ の優良品種「グリーンム」の開発とその特性. 光珠内季報 101: 1-3
- 大島紹郎・錦織正智根(1994) グイマツ雑種 F₁ の幹曲りにおける家系間変異. 日林北支論 42: 37-39
- 大島紹郎・黒丸亮 (1995) グイマツ雑種 F₁ の材質における特性. 日本林学会大会論文論 106 : 297-298
- Pallardy SG (2008) Physiology of woody plants, 3rd edition. Amsterdam, Boston, Heidelberg: Elsevier
- Pâques LE (1989) A critical review of larch hybridization and its incidence on breeding strategies. *Ann For Sci* 46:141-153
- Pâques LE (1992) Performance of vegetatively propagated *Larix decidua*, *L. laricina* hybrids. *Ann For Sci* 49:63-74

- Pâques LE, Philippe G, Prat D (2006) Identification of European and Japanese larch and their interspecific hybrid with morphological markers: application to young seedlings. *Silvae Genetica* 55:123-134
- Pâques LE, Foffová E, Heinze B, Lelu-Walter MA, Liesebach M, Phillippe G (2013) Larches (*Larix* sp.). In: Paques (ed.) *Forest Tree Breeding in Europe*. Springer, Dordrecht. pp 13-122
- Peer KR and Greenwood MS (2001) Maturation, topophysis and other factors in relation to rooting in *Larix*. *Tree Physiol* 21: 267-272
- Perron M (2007) Larch tree improvement in Quebec by MRNF. *Larix 2007: International Symposium of the IUFRO Working Group S2.02.07*: 7-8
- Perron M (2008) A strategy for the second breeding cycle of *Larix x marschlinsii* in Québec, Canada including experiments to guide interspecific tree breeding programme. *Silvae Genetica* 57:282-290
- 林木育種センター北海道育種場 (1998) 精英樹一覧表. 林木育種センター北海道育種場、江別市
- 林野庁 (2015) 平成 26 年度林業白書. 農林水産省.
<http://www.rinya.maff.go.jp/j/kikaku/hakusyo/26hakusyo/index.html> (2018 年 12 月 30 日アクセス)
- Ryu K, Watanabe M, Shibata H, Takagi K, Nomura M, Koike T (2009) Ecophysiological responses of the larch species in northern Japan to environmental changes as a base of afforestation. *Landscape Ecol Eng* 5: 99-106
- 佐藤孝夫 (1987) 広葉樹苗の根の伸長の季節変化. 北海道林業試験場研究報告 25: 1-17
- 佐藤俊彦・黒丸 亮・大島紹郎(1992) グイマツにおける冬芽形成時期の変異. 103 回日林論: 315
- Sato M, Seki K, Kita K, Moriguchi Y, Yunoki K, Kofujita H, Ohnishi M (2008) Prominent differences in leaf fatty acid composition in the F1 hybrid compared with parent trees *Larix gmelinii* var. *japonica* and *L. kaempferi*. *Biosci Biotechnol Biochem* 72:2895-2902
- Sato M, Seki K, Kita K, Moriguchi Y, Hashimoto M, Yunoki K, Ohnishi M (2009) Comparative analysis of diterpene composition in the bark of the hybrid larch

- F1, *Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi* and their parent trees. J Wood Sci 55:32-40
- Scheepers D, Eloy MC, Briquet M (2000) Identification of larch species (*Larix decidua*, *Larix kaempferi* and *Larix* × *eurolepis*) and estimation of hybrid fraction in seed lots by RAPD fingerprints. Theor Appl Genet 100:71-74
- Semerikov V, Lascoux M (2003) Nuclear and cytoplasmic variation within and between Eurasian *Larix* (Pinaceae) species. Am J Bot 90:1113-1123
- Shibuya M, Koizumi A, Torita H (2014) Tree shape and resistance to uprooting - A simple model analysis. Eurasian J For Res 17-1: 11-17
- Smith DM (1954) Maximum moisture content method for determining specific gravity of small wood samples. US For Prod Lab Rep No. 2014
- 菅井徹人・渡部敏裕・来田和人・齋藤秀之・渋谷正人・小池孝良 (2016) ニホンカラマツとグイマツ雑種 F₁ の光合成能に対するオゾン暴露と硫酸アンモニウム付加の影響. 北方森林研究 64: 63-66
- Sugai T, Kam DG, Agathokleous E, Watanabe M, Kita K, Koike T (2018) Growth and photosynthetic response of two larches exposed to O₃ mixing ratios ranging from pre-industrial to near future. Photosynthetica 56: 901–910.
DOI: 10.1007/s11099-017-0747-7
- 砂川茂吉 (1994) 樹木のつぎ木 - 育種現場におけるつぎ木の実例 -. 北方林業叢書第 62 集、北方林業会、札幌
- 高橋 誠 (2018) 林木育種の次世代化に向けて. 森林遺伝育種 7: 154-155
- 高橋延清・柳沢聰雄・久保田泰則(1968) 雑種カラマツの生産と利用. 北海道林木育種協会、江別
- 田村 明・藤澤義武・飯塚和也・久保田正裕 (2005) スギ精英樹クローンにおける炭素含有率の樹幹内変動. 日林誌 87: 52-57
- 田村 明・栗延 晋・武津英太郎・飯塚和也 (2006) スギ精英樹クローンにおける炭素貯蔵量の選抜効果の試算.. 日林誌 88: 15-20
- 田村 明、山田浩雄、福田陽子、矢野慶介、竹田宜明、大城浩司、上野義人、植田 守、佐藤亜樹彦、湯浅 真、上田雄介、佐藤新一、織田春紀、黒丸 亮、来田和人、今博計 (2014) 北海道育種基本区における第 2 世代精英樹候補木と優良木の選抜一平成 25 年度の実施結果一. 森林総合研究所林木育種センター平成 26 年版報: 112-121
- van Nocker S and SE Gardiner (2014) Breeding better cultivars, faster:

- applications of new technologies for the rapid deployment of superior horticultural tree crops. *Horticulture Research* 1: 14022.
doi:10.1038/hortres.2014.22
- Vargas-Hernandez J, Adams WT (1991) Genetic variation of wood density components in young coastal Douglas-fir implications for tree breeding. *Can J For Res* 21:1801-1807
- Vargas-Hernandez J, Adams WT (1992) Age-age correlations and early selection for wood density in young coastal Douglas-fir. *For Sci* 38:467-478
- Wang XN, Qu LY, Mao QZ, Kawaguchi K, Watanabe M, Koyama A, Hoshika Y, Tamai Y, Koike T (2015) Ectomycorrhizal colonization and growth of the hybrid larch F_1 under elevated CO_2 and O_3 . *Environ Pollut* 197: 116-126
- Wang XN, Agathokleous E, Qu,LY, Fujita S, Watanabe M, Tamai Y, Mao QZ, Koyama A and Koike T (2018) Effects of simulated nitrogen deposition on ectomycorrhizae community structure in hybrid larch and its parents grown in volcanic ash soil: The role of phosphorous. *Sci Total Environ* 618: 905-915
- Watanabe M, Watanabe Y, Kitaoka S, Utsugi H, Kita K, Koike T (2011) Growth and photosynthetic traits of hybrid larch F_1 under elevated CO_2 concentration under low nutrient availability. *Tree Physiol* 31: 965-975
- Watanabe M, Mao Q, Novriyanti E, Kita K, Takagi K, Satoh F, Koike T (2013) Elevated CO_2 enhances the growth of hybrid larch F_1 (*Larix gmelinii* var. *japonica* $\times$ *L. kaempferi*) seedlings and changes its biomass allocation. *Trees* 27: 1647-1655
- Webber HJ (1948) Rootstocks: their character and reactions, pp. 69–16 in *The Citrus Industry*, Vol.2, edited by Batchelor L. L. and H. J. Webber, Berkeley, Univ California Press, CA
- Wright JW (1976) Introduction to forest genetics. Academic Press, London
- 山田浩雄・田村 明・福田陽子・矢野慶介・阿部正信・大城浩司 (2013) 北方針葉樹の採種園における着果母樹の出現状況と豊凶判断.. *北方森林研究* 61: 59-61
- 横田俊一(1968) カラマツ先枯病の発生に關与する病原菌の生態ならびに気象因子に關する研究. *日本林学会誌*. 50: 320-324.
- Zhang SY (1998) Effect of age on the variation, correlations and inheritance of selected wood characteristics in black spruce (*Picea mariana*). *Wood Sci Technol* 32:197-204
- Zobel B, Talbert J (1984) Applied forest tree improvement. John Wiley & Sons, New York
- Zobel B, van Buijtenen JP (1989) Wood variation. Its causes and control. Springer, Berlin