

エゾマツ交配園における着花状況 —6年間の雄花序及び雌花序の着花数について—

北海道育種場 育種課 加藤一隆

1 はじめに

エゾマツ (*Picea jezoensis* var. *jezoensis*) は、渡島半島以外の北海道、千島列島、樺太、シベリア東部及びカムチャッカに分布し、北海道の針葉樹林の主要樹種である。材は広範囲に利用できるため林業上重要な樹種であるが、資源量は減少傾向にある。今までに道内から 148 個体の第一世代精英樹が選抜されており、エゾマツの造林に対する期待は今でも高い。

このような事情を反映して、東大北海道演習林内にも採種園が造成され (坂上ら 2018)、今後種子生産が開始されること、またエゾマツ造林の実用化に向けた技術開発 (後藤 2014) も行われ育苗技術も改善されたことから今後エゾマツの採種源に対する需要が増すと考えられるが、採種園から遺伝的な価値の高い種子を生産するためには、母樹の着花習性を明らかにして生産される種苗が病虫害や気象害に対して一定の遺伝的変異を保有するようにすることが重要であるといわれている (Burczyk and Chalupka 1997、Sivacioglu et al. 2010)。しかしながら、エゾマツの着花習性に関する具体的な報告がない状況である。

林木育種センター北海道育種場は、60 クローンをランダム配置した交配園を造成しており、造成から 20 年以上経過し着花もかなりみられるようになっている。そこで、6 年間個体ごとの雄花及び雌花の花序数を調査し、エゾマツの包括的な着花習性とクローン特性を明らかにした。

2 材料と方法

2.1. 調査地及び調査内容

調査は北海道育種場内のエゾマツ交配園で行った。この交配園は 1999 年に造成され、当初は第 1 世代精英樹 60 クローン、285 本で構成されていたが、その後の枯損により 2019 年の段階ではクローン数に変化はないものの 262 本に減少し、各クローンの個体数は 1

～10 となっている。2023 年秋における供試木の平均胸高直径は 13.4 ± 4.5 cm (平均±標準偏差) であった。

調査は 2019 年から 2024 年のそれぞれの 5 月上旬から中旬にかけて全個体の雄花と雌花の花序数を数えた。

2.2. データ解析

得られたデータを用いて、まず各年次の雄花と雌花の総花序数を計算し、年次変動をグラフで表した。次に、クローンごとに各年次の雄花と雌花の個体あたり平均花序数を計算し、この結果を基に年次、クローン、年次とクローンの交互作用で二元配置の分散分析を行うとともに、クローン平均値を利用してクローン反復率 (H^2) を以下のように計算した。

$$H^2 = \sigma_c^2 / (\sigma_c^2 + \sigma_e^2)$$

ここで σ_c^2 はクローンの分散成分、 σ_e^2 は誤差の分散成分である。また、花序数が個体特性またはクローン特性を反映しているのかどうか明らかにするため個体ごとの年次相関及びクローンごとの年次相関を計算した。

3 結果及び考察

3.1. 総花序数の年次変動

図 1 に、雄花と雌花の総花序数の年次変動を示したが、両花序とも 6 年間着花が皆無の年はみられなかった。したがって、エゾマツでは毎年少量ではあっても着花が見られると考えられる。一方、両花序とも 2019 年から 2022 年にかけて隔年で豊凶を繰り返す傾向がみられたが、2023 年の雄花序数は前年よりも増加する傾向を示し、2024 年にはさらに増加し、雌花序数とは相違する傾向を示した。したがって、雌花序では隔年で豊凶を繰り返す傾向があると考えられる。一方、雄花序では必ずしも隔年で豊凶を繰り返すわけではない可能性もあり、豊凶パターンを把握するには今後さらなるデータの蓄積が必要と考えられる。

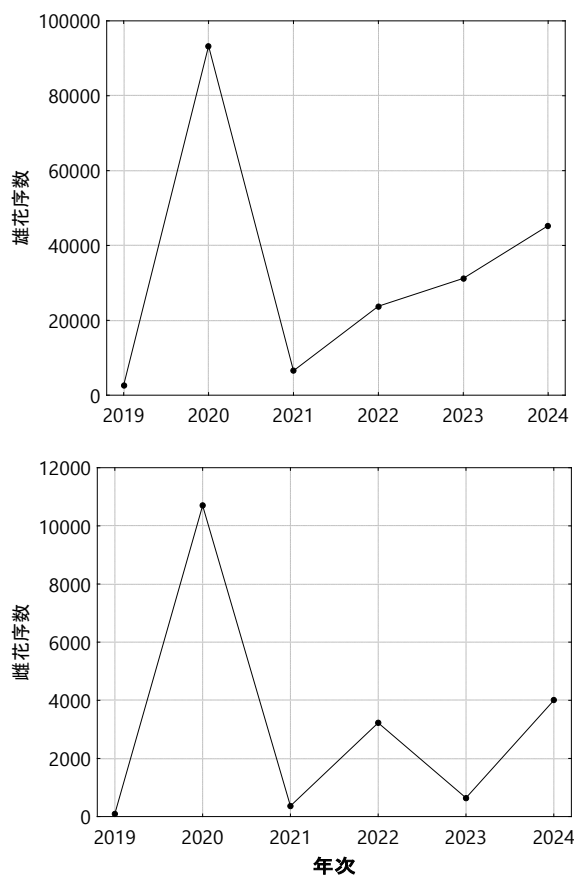


図 1. 各花序における総数の年次変動

3.2. 年次ごとのクローンあたり花序数

図 2 及び 3 では、クローンごとの各年次における雄花 (図 2) と雌花 (図 3) の平均花序数を示した。雄花序数については、60 クローンのうち 48 クローンで各クローン最低でも 1 個体で毎年着花が確認され、特に阿寒 103、日高 1 及び日高 105 は 2020～2024 年にかけて個体あたり 100 以上であり、雄花序の着花性が高いクローンといえる。一方、日高 5 では、2 年間だけ雄花序が確認されず、着花性が低いクローンとみなせる。一方、雌花序数については、8 クローンにおいてのみ毎年着花が確認された。特に苦小牧 14 は 2 年間 100 以上であり、雌花序が多く着花しやすいクローンであるといえる。また、阿寒 101 や津別 103 では 1 年のみ、阿寒 104 ではいずれの年も雌花は確認されず、雌花着花性が極めて低いクローンであるといえる。

3.3. 分散分析及び広義の遺伝率

表 1 では、雄花序及び雌花序ごとに分散分析を行っ

た結果を示した。図 2 及び 3 から推察されるように、両花序とも年次間及びクローン間で有意差がみられた。スギの雄花序数 (玉城・栗延 2012)、アカエゾマツの雌花序数 (内山ら 2005)、ヨーロッパトウヒの両花序数 (Nikkanen and Ruotsalainen 2000) でも有意差がみられたことが報告されており、造林対象樹種では一般的な現象であると考えられる。また、今回の結果では両花序とも年次とクローンの間に交互作用がみられた。表 1 からわかるように、雄花序では全体的に花序数が少ない 2021 年において花序数が多く形成されたクローン (阿寒 103 や日高 105) があり、また津別 104 のように年次ごとの豊凶が他のクローンに比べて安定していた。同様に、雌花序でも苦小牧 1 や夕張 104 のように全体的に不作の年であった 2021 年や 2023 年に多くの花序を形成する、一般的な作柄から外れた傾向を示すクローンもあり、このような結果が有意な交互作用の要因になったと考えられる。花序数における年次とクローンの交互作用に関する報告では、アカエゾマツの雌花序数に関する結果では有意差がないこと (内山ら 2005)、スコッチパインでは雄花序数に関しては有意差がなかったが雌花序数では有意差がみられたこと (Burezyk and Chalupka 1996)、さらにスギでは雄花序数に関して有意差があったこと (増田ら 1993) が報告されている。このように花序数における年次とクローンに関する交互作用の結果は、樹種によって様々であり、それぞれの樹種の特性によるところが大きいのかかもしれない。

クローン反復率は、雄花序では比較的高い値を示したが、雌花序数ではやや低い値となった。Nikkanen and Ruotsalainen (2000) は、ヨーロッパトウヒの採種園において 10 年間雄花と雌花の花序数を調査し、毎年クローン反復率を計算した結果、その平均がそれぞれ 0.38 及び 0.37 であったことを報告している。一方、Sivacioglu et al. (2010) は、スコッチパインの採種園における着花調査において、3 年間における年次ごとの雄花序数のクローン反復率は 0.27～0.59 (平均 0.40)、雌花序数では 0.18～0.19 (平均 0.19) であったことを報告しており、今回の結果と同じように雌花序数ではやや低い値を示した。これらの報告と比較すると、今回の結果は雄花序数では 2 つの報告と同程度

表 1. 各花序の分散分析の結果及びクローン反復率

要因	自由度	平方和	平均平方	F	h ²
年次	5	16062676	3212535	70.6**	
クローン	59	21423549	363111	8.0**	0.37
年次×クローン	295	24066254	81581	1.8**	
誤差	1211	55072856	45477		

要因	自由度	平方和	平均平方	F	h ²
年次	5	273780	54756	108.7**	
クローン	59	242522	4111	8.2**	0.23
年次×クローン	295	430408	1459	2.9**	
誤差	1211	609769	504		

**, $P < 0.01$

の値を示しており、クローン反復率として一般的に得られる値なのであろう。

Sivacioglu et al. (2010) は、雌花序においてクローン反復率が低くなったことについて言及していないが、Bilir et al. (2006) はスコッチパインの採種園で両性の花序数を調査してクローン反復率を計算した場合、雌花序の遺伝率の方が低くなったことを報告するとともに、その原因として雌花序の方が環境の変異を受けやすくクローンごとの着花量が大きく変動するからであると指摘している。今回の結果では、年次とクローンの交互作用では雌花序の方がF値は高い値を示しており、環境の変化をより受けやすいのかもしれない。このことで反復率が低くなったことは十分あり得るだろう。

3.4. 花序数の年次相関

表2では、雄花序同士、雌花序同士及び雌雄花序間におけるクローンごとの年次相関を示した。雄花序同士の相関では、2019年と2021年との対応を除いて有意な相関がみられた。一方、雌花序でも多くの場合において有意な相関となったものの、2021年次と他のすべての年次との相関において有意差がみられなかった。今回の結果では、2021年次の花序数は図1からわかる

ように非常に少なく、サンプル数の少ないことで相関の低さに結びついたのかもしれない。一方、ヨーロッパパトウヒ (Nikkanen and Ruotsalainen 2000, Kjaer 1996)、カナダトウヒ (Schoen et. al 1986)、及びヨーロッパクロマツ (Matziris 1993) に関する報告では、花序数が多かった年次間でも同性の間で相関が低いことが報告されている。Nikkanen and Ruotsalainen (2000) は、気象要因に対する反応時間がクローンごとに異なり1年目で反応し着花するクローンと2年目で反応し着花するクローンがあり、このことが相関性に低さの原因となったと示唆している。したがって、エゾマツの着花習性は、一般的な作柄から外れたクローンが散見されるものの、クローン間の同調性は高い樹種であるといえるかもしれない。雌雄花序間の相関に関しては、同一の年次では、2023年次を除き相関がみられた。一方異なる年次間同士では、花序数が多かった年次同士では有意な正の相関がみられたが、花序数が比較的少なかった2019年次、2021年次及び2023年次との対応において有意でない場合もみられ、同性花序同士間の場合よりも相関は低い傾向にあった。Nikkanen and Ruotsalainen (2000) 及び Schoen et. Al (1986) も、ヨーロッパパトウヒ及びカナダトウヒのそれぞれで雌雄花序間の相関に関して同一年次において

表 2. 年次ごとの相関表

	2020 雄花序	2021 雄花序	2022 雄花序	2023 雄花序	2024 雄花序	2019 雌花序	2020 雌花序	2021 雌花序	2022 雌花序	2023 雌花序	2024 雌花序
2019 雄花序	0.6**	0.17	0.40**	0.44**	0.46**	0.52**	0.29**	0.12	0.48**	0.34**	0.60**
2020 雄花序		0.36**	0.69**	0.65**	0.7**	0.33**	0.38**	0.19	0.55**	0.33**	0.61**
2021 雄花序			0.59**	0.58**	0.50**	-0.11	-0.19	0.27**	0.13	0.01	0.13
2022 雄花序				0.69**	0.83**	0.17	0.09	0.25	0.45**	0.28*	0.50**
2023 雄花序					0.61**	0.11	0.07	0.29*	0.30*	0.22	0.40**
2024 雄花序						0.33**	0.22	0.09	0.51**	0.45**	0.62**
2019 雌花序							0.64**	0.07	0.67**	0.67**	0.76**
2020 雌花序								-0.02	0.53**	0.51**	0.61**
2021 雌花序									0.21	0.16	0.11
2022 雌花序										0.6**	0.84**
2023 雌花序											0.67**

*, $P<0.05$;**, $P<0.01$

ほとんどの場合において有意な相関が得られたことを報告している。一方、Kang and Lindgren (1998) はニホンアカマツ、ニホンクロマツ、チョウセンゴヨウの3樹種において雌雄花序数を調査した結果、どの樹種でも雌雄花序数間の相関は低かったことを報告している。このような樹種ごとに相違する点について、Nikkanen and Ruotsalainen(2000)は、樹種ごとに互いの花序に対する栄養の配分が異なるのではないかと指摘し、トウヒ属ではこのような配分が比較的均等になされることを示唆している。今回の結果では、各年次において雄花序または雌花序しか付けないクローンも確認されたが、全体として両花序を形成するクローンが多いためこのような結果となったのであろう。

相違する年次間同士の相関性に関して、Hannerz et. Al (2002) は、コントロールマツの着花調査において相関がなかったことを報告し、このことから雌雄の着花という形質はお互い独立した形質であるとみなされると示唆している。今回の結果では、花序数が多い年次間では高い相関が認められたため、両形質が独立した形質というわけではないものと考えられたが、花序数が少ない年次では、着花した個体数も少ないことでサンプルサイズが少ないことや前述したように一般的な作柄から外れたクローンの影響も受けたことで低い相関となったと考えられる。

4 おわりに

今回の結果から、エゾマツの着花特性として、年次

変動があり、特に雌花序では隔年で豊凶がみられること、またクローン間でも豊凶差があることがわかった。また、雄花序はクローンごとの同調性が比較的高く、一方雌花序はクローンごとのある程度同調性はあるものの、同調しないクローンもあった。

5 引用文献

- Burczyk J and Chalupka W (1997) Flowering and cone production variability and its effect on parental balance in a Scots pine clonal seed orchard. *Annales des Sciences Forestières*, 54, 129-144
- Fries A (1994) Development of flowering and the effect of pruning in a clonal seed orchard of lodgepole pine. *Canadian Journal of Forest Research*, 24, 71-76
- Hannerz M, Aitken SN, Ericsson T and Ying CC (2002) Inheritance of strobili production and genetic correlation with growth in lodgepole pine. *Journal of Forest Genetics*, 8, 323-329
- Kang KS and Lindgren D (1998) Fertility variation and its effect on the relatedness of seeds in *Pinus densiflora*, *Pinus thenbergii* and *Pinus koraiensis* clonal seed orchards. *Silvae genetica*, 47, 197-201
- 後藤 晋 (2014) 北海道固有の森林資源再生を目指したエゾマツの早出し健全苗生産システムの確立. 森

- 林遺伝育種 (3), 133-135
- Kjær ED (1996) Estimation of effective population number in a *Picea abies* (Karst.) seed orchard based on flower assessment. Scandinavian Journal of Forest Research, 11, 1-4
- 増田勝巳・小平哲夫・明石孝輝 (1993) 千葉県におけるスギ精英樹雄花量の遺伝的変動. 千葉県林業試験場研究報告 (7), 1-10
- Matziris D (1993) Variation in cone production in a clonal seed orchard of black pine. Silvae genetica, 42, 136-141
- Bilir N, Prescher F, Ayan S and Lindgren D (2006) Growth characters and number of strobili in clonal seed orchards of *Pinus sylvestris*. Euphytica, 152, 293-301
- Nikkanen T and Ruotsalainen S (2000) Variation in flowering abundance and its impact on the genetic diversity of the seed crop in a Norway spruce seed orchard. Silva Fennica, 34, 205-222
- 坂上大翼・木村徳志・福岡哲・後藤晋 (2018) 東京大学北海道演習林におけるエゾマツ採種園の造成－エゾマツ更新問題再考－. 北海道の林木育種, 61(1), 15-22.
- Schoen DJ, Denti D and Stewart SC (1986) Strobilus production in a clonal white spruce seed orchard: evidence for unbalanced mating. Silvae Genetica, 35, 201- 205
- Sivacioglu A, Ayan S and Çelik DA (2009) Clonal variation in growth, flowering and cone production in a seed orchard of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Turkey. African Journal of Biotechnology, 8 (17), pp. 4084-4093
- 玉城聡・栗延晋 (2012) 花粉の少ないスギ品種をクローンおよび実生で 普及した場合における雄花減少量の予測. 森林総合研究所研究報告, No. 4 (No. 425), 197 -205
- 内山和子・来田和人・黒丸亮 (2005) アカエゾマツ採種園における結実と気象の関係. 第 116 回日本森林学会発表データベース