

北海道におけるトドマツの耐凍性に 関する生態遺伝学的研究

栄 花 茂^①

Shigeru EIGA: Ecogenetical Study on the Freezing Resistance
of Saghalin Fir (*Abies sachalinensis* MAST.) in Hokkaido.

要 旨：本研究は、天然林産トドマツについて、32産地から選抜された447クローンの精英樹と33産地49林分からなる自然交雑の実生苗をもちいて、北海道におけるトドマツ天然林の水平的・垂直的な耐凍性の遺伝的変異を明らかにし、あわせてトドマツの種苗需給の区域と遺伝子保存のための基礎的資料を得るために行った。トドマツ冬芽の耐凍度は10月から5月まで段階的に増大し減少する。厳寒期の冬芽の耐凍度は最も低い地域のもので -35°C 、最も高い地域のもので -48°C であった。大雪山系の300~1,200mの異なる高度に生育するトドマツの耐凍度は高度が増すにつれて高まり、その分散は減少するが、高度400~500mではともに変動した。高度による耐凍度の高まりは、原産地の1,2月の平均気温と寒さの指数と高い相関が認められ、水平分布による耐凍度の産地間の差異は、原産地の経度と積算寒度によって説明される。北海道を多雪寒冷の北西部、多雪な西南部及び少雪寒冷の東部に3区分して、耐凍度と環境との関連を調べると、東部のものは地理・気象要因との相関が認められず、耐凍度の平均値は高く、その分散は著しく小さい。このことから、道東部のトドマツはすでに他の地域に比べて耐凍性の淘汰が強く働いた結果、耐凍性の高い集団になっていたと考えられる。トドマツの耐凍度の水平的分布はクラスター分析の結果、6地域に分けられた。すなわち、道東の内陸部を中心とする耐凍度の高い地域が楕円状に存在し、順次外側に拡がりながら耐凍度は低下し、西海岸に至る。この分布の様子は、北海道における積算寒度の等値線の分布パターンに著しく類似した。

目 次

I 緒 論	62
II 北海道の気象とトドマツの分布	63
1. 北海道の気象	63
2. トドマツの分布	65
III 材料と方法	65
1. 供試材料	65
1) つぎ木材料	68
2) 実生材料	68
3) 材料の供試数	73
2. 凍結実験の方法	73
3. 統計的処理の方法	75
IV 結 果	76
1. トドマツ冬芽の耐凍度と枝条原基の含水率の季節変化	76
2. トドマツ天然林の耐凍度の産地間変異	84
3. トドマツ天然林の林分間・母樹間の耐凍度の変異	90
4. トドマツ天然林の高度に伴う耐凍度の変異	91

1983年8月25日受理

(1) 北海道林木育種場

本論文は北海道大学理学博士号請求論文である。

5. トドマツの耐凍度と原自生地の気象因子との相関	94
6. 北海道におけるトドマツ耐凍性の地域区分	99
V 考 察	100
引 用 文 献	104
Summary	106

I 緒 論

地理的に広く分布する種では、多かれ少なかれ、種内に遺伝的な変異が生じて、それぞれの環境に適応している。生物集団の変異は、集団内変異と集団間変異に大きく分けられるが、酒井寛¹⁾は自然界における生物集団の遺伝変異をつぎの5つに分けた。すなわち、系統変異、地理変異、生態変異、分布変異および家系変異である。これらの遺伝変異は、集団内に遺伝的分化を起こさせるが、その変異は集団内の遺伝子頻度が増加することによってもたらされる。一般に、遺伝子頻度に変化を起こさせる原因は、遺伝子の突然変異、自然淘汰、移住および機会的浮動の作用である²⁾。集団内の遺伝子頻度の変化は、自然界において強い選抜がはたらくか、時間的または空間的な隔離が生じた場合または交配における遺伝子の組換えが生じたときに遺伝子頻度の変化が起こる。

生物はいくつかの形質について、それぞれの多様な変異を適当に組み合わせた適応の戦略で複雑な環境条件に対処していると思われるが、自然集団におけるその実態はあまり明らかではない。北海道に自生する針葉樹では、生育期の温度はみだされるので、冬期間における寒冷適応が重要な戦略となるであろう。

北海道の森林において、おおむね優占種であるトドマツ (*Abies sachalinensis* MAST.) の遺伝変異の研究は、分類学上の変種に関する研究、すなわち球果の苞鱗の形状によってアカトドマツ (*Abies sachalinensis* MAST.) とアオトドマツ (*A. sachalinensis* var. *mayriana*) に区分されたのがはじまりである^{3,4,5)}。アカトドマツとアオトドマツは本道において同所的に分布するが、その混交率は中央脊梁山脈を境にして道西部ではアオトドマツが、道東部ではアカトドマツが多い。山崎⁶⁾は南樺太と北海道における洪積世以降の花粉分析の結果から、北海道を東部と西部の2つにわけ、東部森林帯はトウヒ属がモミ属より多く、西部ではモミ属がトウヒ属より多いか、またはモミ属にブナ属を伴う森林であることを報告している。そして現在、道東部におけるアカトドマツの森林帯においては、エゾマツ (*Picea jezoensis* CARR.) との混交割合が高い。これらの結果から、山崎は南樺太と道東の森林変遷が類似しているが、西部ではそうした類似がみられないことから、両者の差は洪積世以降の気候変遷によるものと推定した。

その後のトドマツの遺伝変異の研究は、遺伝育種の立場から、球果型、種子、生長などに関する研究がなされ⁷⁻¹⁴⁾、さらに開葉と休眠¹⁵⁻¹⁸⁾、耐寒性と耐雪性^{14,16,19-21)}、および耐鼠食害性²²⁾、耐病性^{14,23)}の研究が続いて報告された。これらの報告は、いずれも形質の地理的変異を示すとともに、トドマツの単一の形質についての解析に終わっていた。しかし、畠山¹⁴⁾は単一形質ごとではあるが、トドマツの重要な実用的形質の変異と、それぞれの原自生地の環境要因との関係を詳細に解析して、北海道内のトドマツ自生地における環境条件の相違がトドマツ原自生地や林分間の遺伝的変異をおこさせるに十分大きいことを示した。

大雪山系におけるトドマツの高度に伴う、球果型、種子の形質、生長および植物季節学的性質の差は上記の水平分布の場合と同様に地理的変異を示した。ことに、1,000 m 以上の高地では種子発芽率の著しい

低下と矮性化がみられ、高地におけるトドマツの隔離が増大していることが示唆された²⁴⁾。トドマツの地方集団(産地)またはこれらが集まった地域集団内における苗木の生長形質の遺伝的変異は、環境への適応と関連のない機能的変動による変異も報告されている²⁵⁾。たがいに自由に交配を行いうるトドマツ集団の大きさは現在のところ未だ明らかでないが、たがいに 25 km 離れた林分間において、生長形質について明白な差が認められることから任意交配集団の大きさが推定できそうである。

トドマツの天然林集団の遺伝的変異は、これまで述べたように、酒井寛一¹⁾の提唱した遺伝変異の分類にしたがういくつかの変異が認められた。しかし、これらの多くは、トドマツの単一形質についての解析であって、トドマツの多様な適応戦略を解明するには、トドマツの複数の形質を総合した変異について、いくつかの環境因子との関連で解析することが必要である。植物の冬の寒さに対する適応戦略を理解するには、個体レベルでの生理的研究と集団内外の遺伝的性質の変動を環境との関連で解析する生態遺伝学的研究も必要である。トドマツの耐寒性に関する生理的研究は非常に多く報告されているが、耐寒性の生態遺伝学的研究は従来ほとんど行なわれていないし、また北海道に自生する樹種や外国においても、このような研究は非常にすくない。

本論文は、北海道におけるトドマツの耐寒性について原自生地環境と関連させながら、その遺伝的変異を明らかにするとともに、これら抵抗性形質と関連のある他の形質と組合せた複合形質を多変量解析法によって、北海道におけるトドマツの地域区分を試みた。あわせて、トドマツ種子の需給区分と林木の遺伝子資源保存のための基礎的資料をうるために一連の研究を取りまとめたものである。

本研究の遂行と本論文の取りまとめに当り、終始有益な御指導と御助言をいただき、また本論文の内容を御検討して頂いた北海道大学名誉教授酒井 昭氏(前同大低温科学研究所教授)および林業試験場北海道支場向出弘正遺伝育種研究室長に厚く謝意を表わします。本論文の内容を御検討して頂いた北海道大学教養部佐保 貴教授、同大低温科学研究所吉田静夫教授および同大農学部五十嵐恒夫助教授の各位に厚く謝意を表わします。本研究の遂行と本論文の取りまとめに際し、市村鉄雄北海道林木育種場長、黒川任之前同場長および片寄 麟同育種研究室長には平素から懇切な御教示と御激励を頂いた。ここに厚く御礼を申し上げます。本論文における電算機による数値解析は北海道林木育種場中戸川 仁技官に協力をいただいた。また、北海道林木育種場の職員には、苗木の養成、試験地の調査、凍結実験およびこれら資料の整理などについてお世話をいただいた。これら各位のほか、御協力をいただいた関係官林局署の方々に御礼を申し上げます。

なお、本論文は「北海道大学審査学位論文」である。

II 北海道の気象とトドマツの分布

1. 北海道の気象

北海道の気候帯は鈴木²⁶⁾と和田²⁷⁾によると、渡島半島の冷温帯とその他の地域の亜寒帯からなり、国内では最も寒く、降霜、降雪期間が長く、しかも年間を通して雨量が本州よりも比較的に少ないことが特徴である。北海道の気候の地域的なちがいは、冬期間の日本海側と太平洋側においてきわだっている。0°C 以下の日平均気温を積算した積算寒度 (F: Degree day) はよく冬の気象をあらわす因子として用いられている。また、積算寒度と土壌凍結深 (D: cm) との間には、 $D = \alpha \sqrt{F}$ の式が成立し、たがいに深い関連のあることが知られている²⁹⁾。1974 年 11 月～1975 年 1 月 16 日までの積算寒度の分布 (Fig. 1) のう

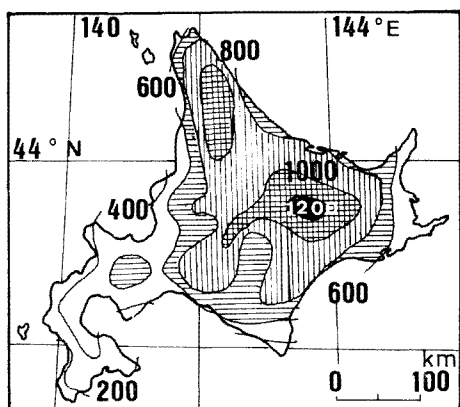


Fig. 1. 北海道の1974~1975における積算寒度(°C, 日)の分布²⁸⁾

Distribution of accumulated degree-days of daily mean temperature below 0°C in 1974-1975 in Hokkaido²⁸⁾.

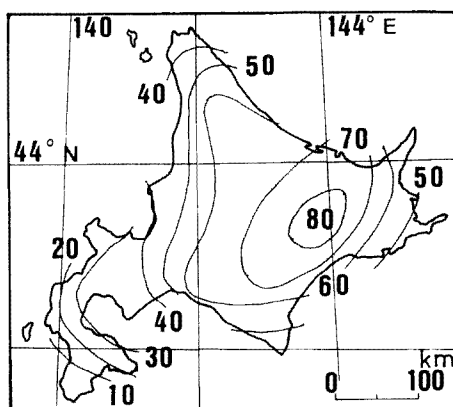


Fig. 2. 北海道の1974~1975における土壌凍結深(cm)の分布²⁸⁾

Distribution of maximum depths of ground freezing without snow cover in 1974-1975 in Hokkaido²⁸⁾.

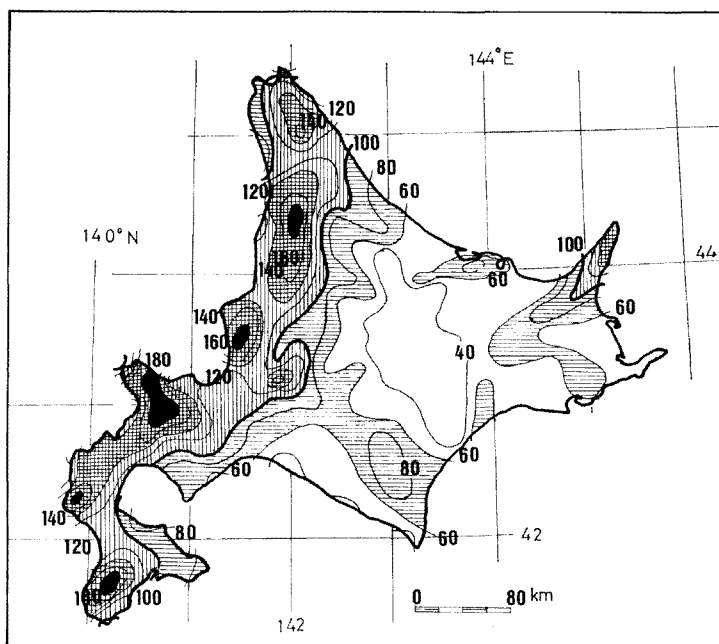


Fig. 3. 北海道における1月の降水量(mm)の分布(30年間の平均)³⁰⁾
Distribution of January precipitation in Hokkaido (The mean for the past 30 years)³⁰⁾.

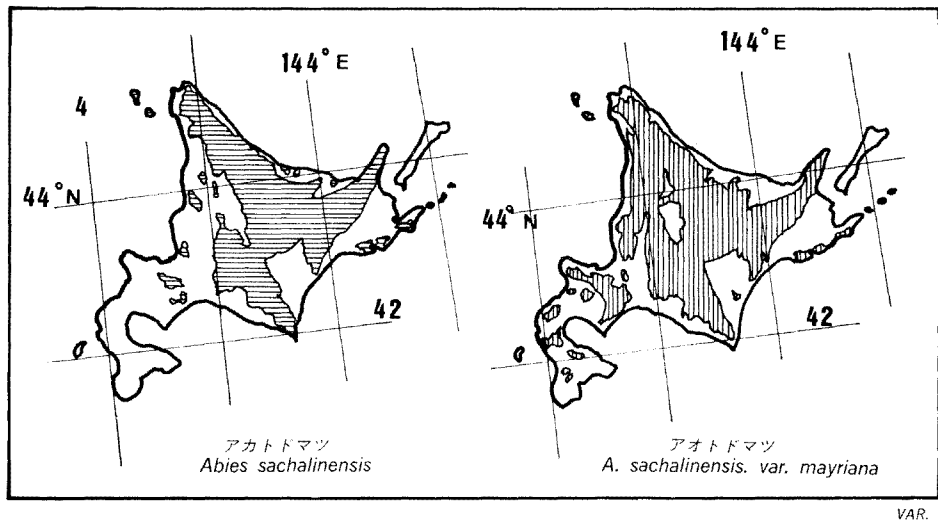


Fig. 4. 北海道におけるトドマツの天然分布⁸²⁾
Natural distribution of Saghalin fir in Hokkaido⁸²⁾.

ち⁸²⁾, 十勝を中心として積算寒度の高い低温地域があり, それは同年1月16日の土壤凍結深の深い地域 (Fig. 2) と対応している。Fig. 1, 2 に示すように, 十勝から北見地方にかけての積算寒度が大きく土壤凍結の深い地域が楕円状に存在し, この地域を中心として同心円的に全域に広がっているが, 名寄盆地を中心とする道北部にも積算寒度の大きい地域がみられる。道東部の清水, 新得地域には積算寒度の小さいところがある一方, この地域に隣接する日高・振内の地域は $800\sim 900^{\circ}\text{C}$ のやや大きい積算寒度を示した。また, 石狩から渡島半島にかけての積算寒度は 600°C 以下と小さいが, この地域にあって倶知安地域のみが 600°C 以上の積算寒度の大きい地域がみられた。冬期間の日本海側と太平洋側のもう一つの気象特徴は降雪量の大きなちがいである。このことを北海道における1月の降水量の分布でみると, Fig. 3 に示すように道西部は降水量が多く, 道東部は著しくすくない。西部と東部の降水量の境は北海道の中央を南北に走る脊梁山脈のやや西側の $80\sim 100\text{ mm}$ の等降水量域にある。

2. トドマツの分布

北海道の森林は過去からの気候や地理などの時間的経過のなかで形成されたものである。館脇⁸¹⁾は亜寒帯林と温帯林の間に移行帯として針広混交林帯が介在していることを, 北海道, 樺太, 東亜大陸, スカンジナビア半島の森林植生の研究から論証して, これを汎針広混交林帯として区画した。トドマツはこの汎針広混交林帯の樺太, 南千島および北海道に広く分布する。北海道におけるトドマツの自然分布の北限地は, 最北端の宗谷地方の北緯 $45^{\circ}32'$ であり, 南限は渡島半島の松前郡大沢地方北緯 $41^{\circ}30'$ である。なお, 大雪山系黒岳の海拔およそ $1,650\text{ m}$ がトドマツ自生地の高地である⁸²⁾。アカトドマツとアオトドマツは一般に混交するが, それらの分布は Fig. 4 に示す。

III 材料と方法

1. 供試材料

供試材料はつぎ木苗と実生苗の切枝を用いた。つぎ木苗は天然林を原自生地とする精英樹である。実生

Table 1. 供試材料の精英樹の原自生地と
Geographical and climatological data of provenances where

番号 No.	精英樹の産地 Provenances	クローン 数 No. of clone	緯 度 Lati- tude (°N)	経 度 Longi- tude (°E)	平 均 高 Eleva- tion (m)	年平均 ¹⁾ 気 温 Annual mean temp. (°C)	1・2月の気温 ¹⁾ Temp. Jan-Feb		
							平均気温 Mont- hly mean temp. (-°C)	最低気温 Mont- hly mini temp. (-°C)	温度較差 Temp. range (°C)
1	中頓別, 美深, 稚内 Nakatonbetsu, Bifuka	14	44.52	142.19	159	4.7	10.3	16.8	12.3
2	天塩, 遠別 Teshio, Enbetsu	6	44.51	141.59	93	5.8	8.6	16.0	12.6
3	下川, 興部(林), 雄武(林) Shimokawa, Okoppe, Ohmu	13	44.22	142.39	300	4.9	9.8	15.9	12.3
4	羽幌, 古丹別 Haboro, Kotanbetsu	22	44.19	141.54	103	6.2	7.1	9.3	7.6
5	士別, 名寄 Shibetsu, Nayoro	7	44.12	142.20	260	4.8	10.1	10.5	11.6
6	朝日 Asahi	12	44.06	142.39	330	5.3	9.9	16.1	12.4
7	佐呂間, 網走 Saroma, Abashiri	34	44.05	143.52	215	5.5	9.6	18.5	15.3
8	留萌(林), 達布, 深川 Rumoi, Tappu, Fukagawa	10	43.53	141.49	180	6.2	7.7	15.7	11.0
9	上川, 大雪, 滝の上 Kamikawa, Daisetsu, Takinoue	13	43.50	142.56	560	4.5	10.6	13.9	8.4
10	遠軽, 丸瀬布 Engaru, Maruseppu	10	43.53	143.26	390	4.7	10.3	15.9	12.3
11	留辺蘂 Rubeshibe	13	43.42	143.30	400	4.4	11.3	15.8	14.5
12	置戸, 北見(林) Oketo, Kitami	17	43.37	143.21	508	3.7	12.3	18.3	17.3
13	津別, 北見(林) Tsubetsu, Kitami	9	43.31	144.00	340	4.9	10.6	16.1	13.8
14	弟子屈, 標津, 清里 Teshikaga, Shibetsu, Kiyosato	14	43.33	144.22	220	4.6	10.0	15.7	11.8
15	陸別 Rikubetsu	26	43.29	143.34	460	3.6	12.3	19.7	17.7
16	本別, 上士幌 Honbetsu, Kamishihoro	22	43.26	143.23	630	2.9	13.4	17.3	13.5
17	足寄, 陸別 Ashoro, Rikubetsu	24	43.24	143.47	450	4.0	11.9	18.2	14.5
18	白糖, 阿寒, 池田(林) Shiranuka, Akan, Ikeda	26	43.18	143.53	545	3.4	12.5	14.8	14.5
19	新得, 清水 Shintoku, Shimizu	23	43.16	142.55	470	4.3	10.8	12.3	10.5
20	根室 Nemuro	7	43.15	145.29	40	5.8	7.2	8.7	7.0
21	厚岸(林), 釧路 Akkeshi, Kushiro	22	43.04	145.01	40	5.8	7.6	11.1	9.6
22	金山, 幾寅, 富良野 Kanayama, Ikutora, Furano	15	43.01	142.23	490	5.0	10.0	18.5	15.4
23	芦別, 上芦別, 岩見沢 Ashibetsu, Iwamizawa	10	43.20	142.11	283	6.4	7.8	12.1	11.6
24	夕張 Yuubari	17	43.00	142.05	320	6.3	8.2	14.8	13.4
25	振内, 苫小牧(林) Furenai, Tomakomai	16	42.52	142.20	290	6.4	8.1	14.4	14.2
26	日高, 静内, 新冠 Hidaka, Shimizu, Niikappu	7	42.50	142.30	680	4.6	9.9	13.9	12.0
27	札幌, 広島 Sapporo	9	42.59	141.32	110	6.8	7.0	11.7	7.8

これらの産地における気候因子

clones of plus trees were collected for testing.

極低温 Extreme temp. (-°C)	日照時間 Duration of sunshins (h)	年降水量 Annual mean precipitation (mm)	最深積雪 Max. snow depth (cm)	1月 最深積雪 Max. snow depth Jan. (cm)	積雪日数 No. of days snow cover (d)	霜日数 No. of days frost (d)	積算寒度 ²⁾ Accumulated degree-days temp. 0°C (°C)	温量指数 ³⁾	
								Warm index (°C)	Cold index (°C)
36.5	2,003	1,453	155	132	175	234	912	54	58
34.0	2,158	1,127	156	124	169	217	908	58	49
32.2	2,331	1,185	122	97	175	233	907	55	57
24.9	2,051	1,427	118	100	154	189	422	59	45
34.7	2,000	1,302	131	106	164	224	918	56	58
32.7	2,200	1,256	95	77	174	234	929	59	56
35.1	2,103	915	90	60	155	225	872	56	50
32.8	2,136	1,732	210	179	173	220	728	62	47
31.0	2,005	1,272	119	97	164	240	822	53	59
30.9	2,024	972	95	68	156	229	725	54	58
27.6	2,206	910	85	55	163	222	964	54	61
31.5	2,206	907	85	55	163	267	1,045	52	67
30.9	2,354	799	63	43	149	225	775	55	56
30.8	2,104	1,139	75	50	155	232	774	52	56
33.6	2,378	873	48	27	153	227	1,087	51	68
28.8	2,318	1,624	114	31	176	262	1,030	47	72
32.6	2,303	1,324	115	58	155	232	922	52	65
27.9	2,329	1,358	45	29	107	205	715	46	66
25.6	2,221	1,082	98	57	163	218	569	52	58
17.3	2,306	932	32	18	146	203	344	52	42
20.8	2,392	1,245	57	48	132	165	518	52	43
36.4	2,274	1,319	124	83	165	238	1,041	55	54
24.6	2,168	1,170	103	79	159	226	653	63	46
28.4	2,323	1,450	113	77	158	225	758	62	46
30.5	2,549	1,323	59	44	147	217	671	62	45
27.0	2,363	1,493	83	57	150	223	604	51	56
24.5	2,063	1,180	101	77	132	200	516	63	41

番号 No.	精英樹の産地 Provenances	クローン 数 No. of clone	緯 度 Latitude (°N)	経 度 Longitude (°E)	平 均 標 高 Eleva- tion (m)	年平均 ¹⁾ 気 温 Annual mean temp. (°C)	1・2月の気温 ¹⁾ Temp. Jan-Feb		
							平均気温 Mont- hly mean temp. (-°C)	最低気温 Mont- hly mini temp. (-°C)	温度較差 Temp. range (°C)
28	定山溪 Joozankei	6	42.59	141.16	310	6.3	7.1	10.9	9.2
29	岩内 Iwanai	6	43.10	140.30	210	7.6	4.7	6.9	6.9
30	倶知安 Kutchan	6	42.42	141.02	383	5.7	7.8	12.5	9.4
31	浦河, 浦河(林) Urakawa	9	42.11	142.35	200	6.5	6.1	6.0	6.4
32	檜山 Hiyama	12	41.55	140.13	60	9.4	2.3	9.4	10.3

(1) 増田 (1967) の方法で算出した。

Calculated by formula of Masuda (1967).

(3) 増田の方法で算出したものを吉良の式に代入して求めた。

Calculated according to Kira (1948) by summation of estimated monthly mean temperatures calculated by Masuda.

苗は天然林産の自然交雑種子によるものである。これらは、いずれも北海道林木育種場で養苗されたものである。

1) つぎ木材料

供試材料のうちつぎ木材料は 1955 年頃から北海道のほぼ全域におよぶ約 80 か所の天然林から選抜された精英樹³⁹⁾である。これら精英樹は選抜された市町村の区域を一つの産地とみなし、産地名はそこに所在する営林署または林務署名を用いた。ただし、精英樹の本数が 5 本未満の産地は近隣の同一流域で自然条件の類似した産地に含めた。また、同一産地内であっても、流域または自然条件の異なるものは分割するか、他の類似した産地に含めた。それぞれの産地には約 10 本以上の精英樹が含まれるように全地域を 32 産地に区分したが、産地によっては最も少くないところで 6 本、最も多いところで 34 本のところもあった。これら精英樹から採取された穂木が江別市西野幌の北海道林木育種場でつぎ木された。これらは 3～6 年間苗畑で育苗されたのち、同場のクローン集植所（緯度 43°03'N, 経度 141°32'E, 標高 40～50 m）に定植された。クローン集植所は 1961～1967 年の間に造成され、南北に走る野幌丘陵の東側緩傾斜地に位置する。凍結実験に用いたときのこれらの樹齢は 20～25 年を経過していた。そして樹高は 5～6 m に達していた。集植所には 1 クローンにつき 15 本の個体（ラメート）が列状に植えられており、このうち 1 クローンにつき 5 本以上が生存しているもののみを用いた。これら精英樹クローンの原自生地は Fig. 5 に、また原自生地の経緯度、標高および近隣の気象データは Table 1 に示した。高度に伴う耐凍性の変異を知るために、Table 1 の精英樹のうちから、大雪山系の旭岳を中心とする半径 50 km 内を原自生地とする 80 本の精英樹を用いた。それらの原自生地における気象データは Table 2 に示した。

2) 実生材料

供試した実生材料の種子は、1965 年頃から北海道のほぼ全域におよぶトドマツ天然林の遺伝子資源を保存する目的で採取されたもの³⁹⁾、およびトドマツ天然林の遺伝的変異の研究材料として 1967 と 1968 年に北海道林木育種場が採取したものを用いた。これらの種子産地は Table 3, Fig. 6 に示すように 33 産地からなり、このうち採取された母樹ごとに種苗の系統管理されたものは 13 産地である。他の 20 産地の

極低温 Extreme temp. (-°C)	日照時間 Duration of sunshins (h)	年降水量 Annual mean precipitation (mm)	最深積雪 Max. snow depth (cm)	1月 最深雪積 Max. snow depth Jan. (cm)	積雪日数 No. of days snow cover (d)	霜日数 No. of days frost (d)	積算寒度 ²⁾ Accumulated degree-days temp. 0°C (°C)	温量指数 ³⁾	
								Warm index (°C)	Cold index (°C)
22.5	2,185	1,427	120	98	163	222	690	59	44
15.6	2,226	1,137	130	111	148	215	194	63	32
23.5	1,958	1,830	174	105	183	236	690	56	47
15.1	2,243	1,240	23	21	137	211	178	55	31
22.2	2,327	1,605	80	64	144	208	204	76	23

(2) 石川・鈴木 (1964) の数値を利用した。

From Ishikawa and Suzuki (1964).

(4) その他の資料は農林水省・気象庁 (1978) と北海道の気象 (1964) によった。

Other data from Ministry of Agriculture, Forestry, and Fisheries and the Meteorological Agency (1978).

Table 2. 旭岳 (標高 2,291 m) を中心とする半径 50 km 以内を原自生地とする 80 精英樹クローンの標高別気象データ⁽¹⁾

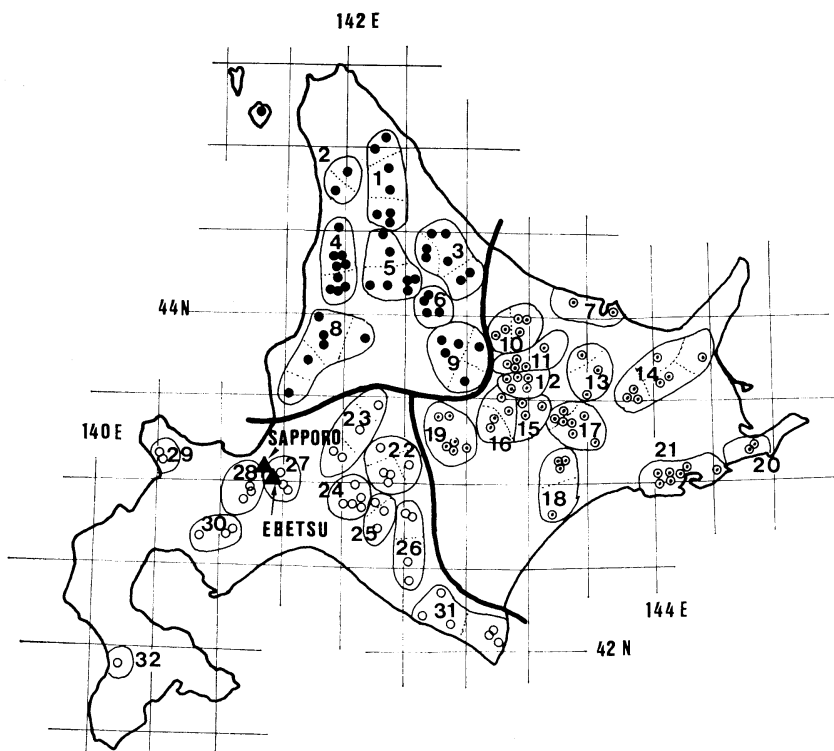
Climatological data of altitudinally stratified sites of origin of 80 clones of Saghalin fir located within 50 km of Mt. Ashai (2291 m altitude).

標高 (平均) Elevation (mean) (m)	クローン数 No. of clones	1・2月の 平均気温 Mean temp. Jan. & Feb. (°C)	年平均気温 Annual mean temp. (°C)	寒さの指数 Cold index (°C)
230—350 (311)	17	-10.2	5.0	56.6
351—450 (393)	11	-11.0	4.5	60.6
451—500 (476)	18	-11.4	4.3	61.7
501—600 (554)	20	-12.4	3.6	66.9
601—700 (654)	8	-13.2	2.8	70.5
701—800 (768)	6	-13.4	2.6	72.1

(1) 気象データは Table 1 の (1) とし (2) と同じ方法によって算出した。

Climatological data calculated in the same way as shown in Table 1.

採種母樹数は、多数混合して採種されているために不明である。母樹ごとに系統管理されている 13 産地のうち、知床、上川、富良野、弟子屈および檜山の 6 産地では、さらにそれらの産地内の 3～4 か所の林分から採種した。この場合、同一産地内の林分間の距離は最も遠いもので約 30 km、近いもので 5 km であった。これらの林分内における種子は、それぞれの林分内で 0.05～0.10 ha 程度の小面積を区画し、その区画内の母樹から採取した。なお、採種した母樹数はいずれの林分も 10 本程度であった。さらに、これら 6 産地のうち、上川と富良野のものは、天然林の高度に伴う遺伝変異の研究材料として採種したものである。上川のは大雪山系の赤岳 (標高 2,076 m)、富良野のものは十勝岳 (2,077 m) のそれぞれ北西斜面に、標高 600, 900, 1,200 m ごとに小面積を区画し、それらの区画内の母樹から採種した。これら標高ごとの原自生地における気象データは Table 4 に示した。Table 3 に示した材料のうち、カラフト産



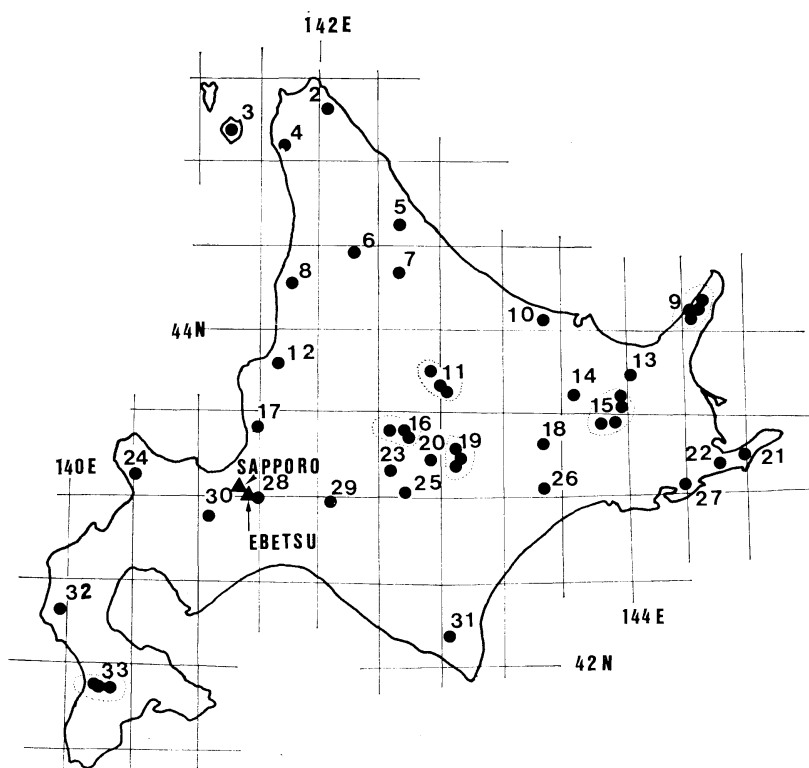
Notes : 1 ~ 32 : 産地の番号 Provenance number, 林分の位置 Stand location
 ● : 道北 Northern Hokkaido, ◐ : 道東 Eastern Hokkaido, ○ : 道南西 Southwestern Hokkaido

番号	産地	Provenances	番号	産地	Provenances
1	中頓別, 美深(林)	Nakatonbetsu, Bifuka.	17	足寄, 陸別	Ashoro, Rikubetsu.
2	天塩, 遠別	Teshio, Enbetsu.	18	白糠, 阿寒, 池田(林)	Shiranuka, Akan, Ikeda.
3	下川, 雄部(林), 遠武(林)	Shimokawa, Okoppe, Ohmu.	19	新得, 清水	Shintoku, Shimizu.
4	羽幌, 古丹別	Haboro, Kotanbetsu.	20	根室	Nemuro.
5	士別, 名寄	Shibetsu, Nayoro.	21	厚岸(林), 釧路	Akkeshi, Kushiro.
6	朝日	Asahi.	22	金山, 幾寅, 富良野	Kanayama, Ikutora, Furano.
7	佐呂間, 網走	Saroma, Abashiri.	23	芦別, 上芦別, 岩見沢	Ashibetsu, Kamiashibetsu, Iwamizawa.
8	留萌(林), 達布, 深川	Rumoi, Tappu, Fukagawa.	24	夕張	Yuubari.
9	上川, 大雪, 滝の上	Kamikawa, Daisetsu, Takinoue.	25	振内, 苫小牧(林)	Furenai, Tomakomai.
10	遠軽, 丸瀬布	Engaru, Maruseppu.	26	日高, 静内, 新冠	Hidaka, Shizunai, Niikappu.
11	留辺蘂	Rubeshibe.	27	札幌	Sapporo.
12	置戸, 北見(林)	Oketo, Kitami.	28	定山溪	Joozankei.
13	津別, 北見(林)	Tsubetsu, Kitami.	29	岩内	Iwanai.
14	弟子屈, 標津, 清里	Teshikaga, Shibetsu, Kiyosato.	30	倶知安	Kutchan.
15	陸別	Rikubetsu.	31	浦河, 浦河(林)	Urakawa.
16	本別, 上士幌	Honbetsu, Kamishihoro.	32	檜山	Hiyama.

Fig. 5. トドマツの供試つぎ木 (精英樹) の産地・林分の位置
 Location of provenances of Saghalin fir grafts (plus trees)
 used for the testing.

Table 3. 供試材料の実生苗の原産地
Provanances, stands, and mother trees of seedlings of open-pollinated
progenies collected for testing.

番号 No.	産地名 所在地 Provanances & Location	緯度 Latitude (°N)	経度 Longitude (°E)	標高 Elevation (m)	林分 No. of stands	母樹数 No. of mother trees	種子の管理 番号 Accession number
1	南カラフト ソ連 Nevelsk S. Sakhalin	46.45	141.00	—	1	—	A2749
2	浜頓別 浜頓別町上苗太路 Hamatonbetsu	45.23	142.03	40	1	10	A1797
3	利尻 稚内事(国) 222は Rishiri	45.14	141.15	170	1	—	A1332
4	天塩 天塩事(国) 171い Teshio	45.07	141.39	20	1	25	A1536
5	枝幸 枝幸事(国) 56い Esashi	44.40	142.38	300	1	—	A1357
6	美深 美深事(道) 228 Bihuka	44.29	142.17	200	1	—	A1364
7	下川 下川事(国) 23い Shimokawa	44.22	142.39	300	1	8	A1539
8	羽幌 羽幌事(国) 13は Haboro	44.18	141.47	120	1	21	A1538
9	知床 斜里事(国) 380に Shiretoko	44.11	145.11	200~320	4	37	A2724~27
10	佐呂間 佐呂間事(国) 90は Saroma	44.05	143.52	190	1	—	A1330
11	上川 上川事(国) 11ろ Kamikawa	43.54	143.01	600~1200	3	30	A1852~1853
12	留萌 留萌事(国) 44に68は Rumoi	43.50	141.40	300	1	10	A1799~81
13	清里 清里事(国) 85に Kiyosato	43.45	144.34	160	1	19	A1351
14	津別 津別事(国) 192い Tsubetsu	43.40	144.06	380	1	—	A1327
15	弟子屈 弟子屈事(国) 31い Teshikaga	43.34	144.30	200~300	4	40	A1720~23
16	富良野 富良野事(国) 127ろ Hurano	43.26	144.39	600~1200	3	21	A1854
17	厚田 札幌事(国) 212と Atsuta	43.26	141.30	240	1	—	A2191
18	足寄 足寄事(国) 61い Ashoro	43.21	143.50	240	1	—	A1328
19	清水 清水事(国) 170に Shimizu	43.19	143.07	840~880	4	39	A1716~18
20	新得 新得事(国) 93い Shintoku	43.16	142.55	300	1	13	A1353
21	根室 根室事(国) 11は Nemuro	43.14	145.30	40	1	—	A1356
22	厚床 根室市厚床 Attoko (国後島)	43.12 (44.10)	145.18 (145.40)	25	1	—	A2074, 2187
23	山部 東大浜, 西達布99へ Yamabe	43.12	142.36	400	1	—	A1358
24	岩内 岩内事(国) 176, 177 Iwanai	43.09	140.30	250	1	—	A2197
25	幾寅 幾寅事(国) 129い Ikutora	43.05	142.40	520	1	—	A1535
26	白糠 浦幌事(道) 103, 1061 Shiranuka	43.05	143.50	300	1	—	A2189
27	厚岸 厚岸事(道) 41 Akkeshi	43.04	145.01	100	1	—	A2188
28	野幌 札幌事(国) 48に Nopporo	43.01	141.31	90	1	—	A1324
29	大夕張 大夕張事(国) 394い Ohyubari	43.00	142.05	320	1	—	A1333
30	定山溪 定山溪事(国) 48ろ Joozankei	42.54	141.07	560	1	—	A2193
31	浦河 浦河事(道) 33, 34 Urakawa	42.11	142.57	300	1	—	A2190
32	東瀬棚 東瀬棚事(国) 241い Higashisetana	42.21	140.57	100	1	—	A2196
33	檜山 檜山事(国) 299 Hiyama	41.55	140.13	60~120	4	40	A1798, 1354



Note : 1 ~ 33 : 産地, 林分の番号

Provenance and stand number.

番号	産地	Provenances	番号	産地	Provenances
2	浜頓別	Hamatonbets.	18	足寄	Ashoro.
3	利尻	Rishiri.	19	清水	Shimizu.
4	天塩	Teshio.	20	新得	Shintoku.
5	枝幸	Esashi.	21	根室	Nemuro.
6	美深	Bihuka.	22	厚床	Attoko.
7	下川	Shimokawa.	23	山部	Yamabe.
8	羽幌	Haboro.	24	岩内	Iwanai.
9	知床	Shiretoko.	25	幾寅	Ikutora.
10	佐呂間	Saroma.	26	白糠	Shiranuka.
11	上川	Kamikawa.	27	厚岸	Akkeshi.
12	留萌	Rumoi.	28	野幌	Nopporo.
13	清里	Kiyosato.	29	大夕張	Ohyuubari.
14	津別	Tsubetsu.	30	定山溪	Joozankei.
15	弟子屈	Teshikaga.	31	浦河	Urakawa.
16	富良野	Hurano.	32	東瀬棚	Higashisetana.
17	厚田	Atsuta.	33	檜山	Hiyama.

Fig. 6. トドマツの供試自然交雑苗の採種地の分布

Location of stands of Saghalin fir where seeds were collected for testings of seedlings (Open-pollinated progenies).

Table 4. 2産地の標高別の6林分における気象データ⁽¹⁾
Geographical and climatic data of six seed collection
sites from two provenances.

産地 Provenances	林分 Stands	緯度 Latitude (°N)	経度 Longitude (°E)	標高 Elevation (m)	母樹数 No. of mother trees	1・2月の平均 気温(実測値) ⁽²⁾ Mean temp. of Jan. & Feb. (°C)	年平均 気温 Annual mean temp. (°C)	温 量 指 数 Index of warmth	
								Warmth index (°C)	Cold index (°C)
赤 岳 Mt. Akadake	I	43.54	142.45	600	10	-11.6(-9.7*)	3.8	49.9	64.1
	II	43.40	143.01	900	10	-13.7(-13.7**)	2.3	39.2	72.1
	III	43.40	143.00	1,200	10	-15.5(-14.7**)	0.5	29.6	83.8
十 勝 岳 Mt. Tokachi	I	43.26	142.36	600	7	-11.4(-10.1***)	4.1	52.1	63.4
	II	43.25	142.38	900	7	-13.3(-11.9***)	2.1	39.0	73.5
	III	43.25	142.39	1,200	7	-15.2(-14.4***)	0.3	29.3	83.5

(1) 気象データは Table 1 と同じ方法によった。

Climatic data calculated in the same way as shown in Table 1.

(2) *: 大雪営林署 (1966) によった⁽⁴¹⁾。

From Daisetsu Forestry office (1966)⁽⁴¹⁾.

** : 山田 (1978) によった⁽⁴²⁾。

From Yamada (1978)⁽⁴²⁾.

*** : 旭川営林局 (1955) によった⁽⁴³⁾。

From Asahigawa Regional Forestry office (1955)⁽⁴³⁾.

のトドマツは南カラフトのホムルスク附近で採種され、国立モスクワ植物園から寄贈されたものであり、厚床産のものは根室市厚床の造林地から採種された唯一の人工林産種子であるが、この造林地 (林齢 57 年) のトドマツ種子はクナシリで採種されたものである。

これらの種子は、1967～1971年に北海道林木育種場の苗畑で播種され、約5年間そこで養苗された。そして1973～1976年に同場のトドマツ産地試験地に定植された。トドマツ産地試験地はクロン集植所に隣接し、同一の環境条件とみされる。凍結実験に用いたときの樹齢は8～12年、樹高は1.5～2.0 mであった。なお、母樹間の耐凍性の比較試験には一部育苗箱にまき付した2年生苗を用いたものもある。これらの実生材料の球果、種子の形質および苗木の苗畑における生長、冬芽数、枝数、生長期間、冬芽のリン片数などの形質の産地および林分間の地理的変異は、すでに岡田⁹⁾ および岡田ら^{10,11,12)}によって報告されている。

3) 材料の供試数

つぎ木苗は1クロンにつき5本のラメートをもちいた。供試材料はラメートの南西側の樹冠中央部かその下部に位置する主要な枝で、しかも成熟した冬芽のついた当年枝をもちいた。1ラメートあたりの採取した枝数は、凍結の処理温度数に応じてきめた。すなわち、一時期の凍結実験には、通常3°～5°Cの温度間隔で3段階の処理温度を設定し、一処理温度には2袋のポリエチレン袋を使用する2反復によって行った。なお、1反復に各ラメートから1本、計5本の当年枝を用いた。実生苗の場合には、母樹ごとに系統管理されているものは20本の個体を、混合種子のものは40本の個体をそれぞれ無作為に抽出して当年枝を採取した。1本の苗木から採取した枝数は、ラメートのときと同じように凍結実験の処理温度数に応じてきめた。

2. 凍結実験の方法

供試材料は、10～15 cmの長さに切った切枝をポリエチレン袋に入れ、そのなかに少量の雪か氷片を入

Table 5. 冬芽の耐凍性の季節変化についての凍結実験の方法
Hardening method and freezing temperature used to test
seasonal changes in the cold hardiness of winter buds.

時 期 Season	ハードニング法 Hardening method	凍 結 温 度 Freezing temperature (°C)
1978 25 Sep.	0°C • 10 days*	- 3 - 5 - 8 -10 -15
7 Oct.	0°C • 10 days*	- 3 - 8 -13 -16 -15
18 Oct.	0°C • 10 days*	- 5 - 8 -13 -16 -19
21 Nov.	0°C • 10 days, 0°C→-10°C(1°C/day)**	-20 -25 -30 -35
16 Dec.	0°C→-20°C(1°C/day), -20°C • 20 days***	-33 -36 -39 -42
25 Dec.	0°C→-25°C(1°C/day), -25°C • 20 days	-36 -39 -42 -45
1979 24 Feb.	0°C→-25°C(1°C/day), -25°C • 20 days	-40 -43 -46
13 Mar.	0°C→-15°C(1°C/day), -15°C • 20 days	-34 -37 -40
1978 24 Apr.	0°C • 20 days	-10 -15 -20 -25
11 May	0°C • 20 days	- 4 - 8 -12 -16

*: 0°C で10日間ハードニング

Standing at 0°C for 10 days.

** : 0°C で10日間放置後, 0°C から -10°C まで1日に 1°C の速度で冷却

After standing at 0°C for 10 days, cooled to -10°C at 1°C/day.

*** : 0°C から -20°C まで1日に 1°C の速度で冷却したのち, -20°C で20日間ハードニング

Then cooled from 0°C to -20°C at 1°C/day, standing at -20°C for 20 days.

Table 6. 産地間の耐凍性変異にもちいた材料と凍結実験の方法
Hardening method and freezing temperatures used to test
provenance variation in the cold hardiness of plus trees
and open-pollinated progenies.

材 料 Materials	時 期 Season	供試数 ⁽¹⁾ No. of materials	ハードニング法 ⁽²⁾ Hardening method	凍 結 温 度 Freezing temperature (°C)
精英樹 クローン Plus trees	1972 18 Oct.	165 c	0°C • 10 days	-10 -15 -20
	1978 20 Oct.	102	0°C • 10 days	-10 -15 -20
	13 Nov.	314	0°C • 10 days, 0°C -15°C(1°C/day)	-18 -23 -28 -33
	1982 19 Feb.	452	0°C→-30°C(1°C/day), -30°C 10 days, -35°C 10 days	-38 -43 -48 -53
	12 Mar.	311	0°C→-15°C(1°C/day), -20°C 20 days	-30 -35 -40 -45
	1979 13 Apr.	296	0°C • 20 days, -5°C • 10 days	-10 -15 -20 -25
自然交雑 実生苗 Open- pollinated progenies	1981 27 Oct.	19 p	0°C 10 days, 0°C -10°C(1°C/day)	-20 -25 -30
	1979 20 Nov.	33	0°C -10°C(1°C/day), -10°C 10 days	-15 -20 -25 -30
	1980 17 Dec.	2	0°C -15°C(1°C/day), -15°C 10 days	-20 -25 -30 -35
	1981 20 Dec.	2	0°C -30°C(1°C/day), -30°C 10 days -35°C 10 days	-37 -40 -43 -46
	1979 19 Apr.	33	0°C • 20 days	-10 -15 -20 -25
	1981 23 Apr.	24	0°C • 20 days	- 5 -10 -15 -20

(1) C : つぎ木クローン数 Number of clones.

P : 産地数 Number of provenances

(2) Table 5 を参照 See Table 5.

Table 7. 被害区分と被害指数
Index number for freezing injury.

	被害症状 Symptom	被害指数 Index number
健全 Healthy		1
軽害 Slight injury	1部にかっ色の細胞 Partially dark brown	2
中害 Medium injury	1部に生きた細胞 Partially living tissue	3
重害 Heavy injury	全体にかっ色をおびる Wholly dark brownish	4
枯死 Dead		5

れ、できるかぎりそのなかの空気を除いてから 0°C の冷蔵庫に入れて冷却した。0°C に 2 時間放置したのち、2 時間に 5°C の速度で冷却しながら所定の温度に 16 時間おいた。所定の温度で凍結した材料は 2 時間に 5°C の速度で温度を上昇させ、0°C に達したのち 16~24 時間放置し、室温に移した。他方、これらと同一材料は、ポリエチレン袋のままで、採取時期ごとにハードニングの方法を変えて凍結実験を行った。その実験方法は Table 5 のとおりである。また、産地間の耐凍性の変異を知るために行った凍結実験のうち、季節ごとの供試材料の種類、供試数、ハードニング法および凍結処理の温度は Table 6 のとおりである。

温度は 0.25 mm 径の銅・コンスタンタン (cc) 熱電対を用いて測定した。熱電対はポリエチレン袋内の切枝の冬芽の枝条原基、芽の基部から 3~4 cm はなれた茎の部位に挿入した。また、ポリエチレン袋内の温度も同時に測定した。

融解した枝は生死を判定するため約 15°C の部屋に約 1 か月間ポリエチレン袋につめたまま放置した。被害は冬芽・針葉および茎について調べた。生死の判定は組織の褐変の程度を肉眼または実体顕微鏡下で観察して判定し、Table 7 に示した基準にしたがって 5 段階にわけた。冬芽の枝条原基の含水量の季節変化は 14 精英樹クローンをもちいて、異なる季節ごとに 7 回測定した。

3. 統計的処理の方法

凍結実験の結果は、処理した枝を Table 7 の被害区分にしたがい、クローン、母樹および林分ごとに被害指数 X を算出して数量化した ($X = \sum_{i=1}^5 x_i/n$, n は切枝数: クローンの n は 2 反復 $\times$ 5 本 = 10, 母樹の n は $2 \times 20 = 40$, 林分の n は $2 \times 40 = 80$ である)。産地、地域および季節による変動等の平均被害指数は、これらクローン、母樹等の被害指数の平均値である。クローンの生存割合は平均被害指数 2.5 以下のクローンを百分率で示した。統計処理は各時期における 3~4 回の凍結温度のうち、用いた全ての材料の平均被害指数が 2.0~3.0 の範囲を示した凍結温度の被害指数を用いた。統計的処理は被害指数 X を $\sqrt{X}$ に、百分率は $\sin^{-1} \sqrt{\%+1}$ に変換して行った。気象因子などの環境因子とトドマツの各器官の耐凍性資料を変量とする多変量解析は、奥野ら³⁹⁾の方法によった。なお、これらの解析は全ての変数を 10 のべき数で除すか乗じたものを用いた。

IV 結 果

1. トドマツ冬芽の耐凍度と枝条原基の含水率の季節変化

精英樹クロンの当年枝の芽の耐凍度の季節変化を Fig. 7 に示した。材料を採取後、ただちに2時間に5°Cの速度で冷却してもとめた冬芽の耐凍度（ノン・ハードニングによる凍結法）は、9月下旬には-5°Cであったが、その後段階的に耐凍度は増大し、11月下旬からは急速に高まり、2月中～下旬に最高値の-30°Cに達した。その後、3月から4月にかけて耐凍度は急速に低下して、4月中旬には-8°C～-5°Cとなり、5月上旬の開芽直前には-5°Cにも耐えなかった。材料を採取後に Table 5 に示した方法でハードニングしたのち耐凍度を測定したものでは、耐凍度は9月下旬に-10°Cであったが、その後段階的に高まり、12月下旬～2月には最高値の-43°Cに達した。3月以降の耐凍度は、ノン・ハードニングのときと同様に急速に低下したが、5月上旬の開芽直前には-7°C前後の耐凍度を示した。初秋から早春におけるハードニング前後の耐凍度の差は約5°Cであったが、11月から3月までの期間では、その差は15°C～20°Cにも達した。

枝条原基の生存温度と、その含水量とは、ほぼ平行した季節変化をした(Fig. 8)。10月中旬には-12°Cの耐凍度を示し約60%の含水率であったが、その後含水率の低下と耐凍度の高まりが続き、2月下旬には-40°Cの耐凍度、枝条原基の含水率は約40%であった。10月中旬から2月下旬における冬芽の生存最低温度と含水率との相関係数は高い統計的有意性 ($r=0.9006^{***}$) を示した。また、10%の含水率の低下は約10°Cの耐凍度を高める回帰式 ($\hat{Y} = -0.29 + 0.0162x$) が求められた (Fig. 9)。しかし、2月下旬 ($r=0.7057^{***}$) を除くほかの時期では、耐凍度と含水率との間に相関は認められなかった。

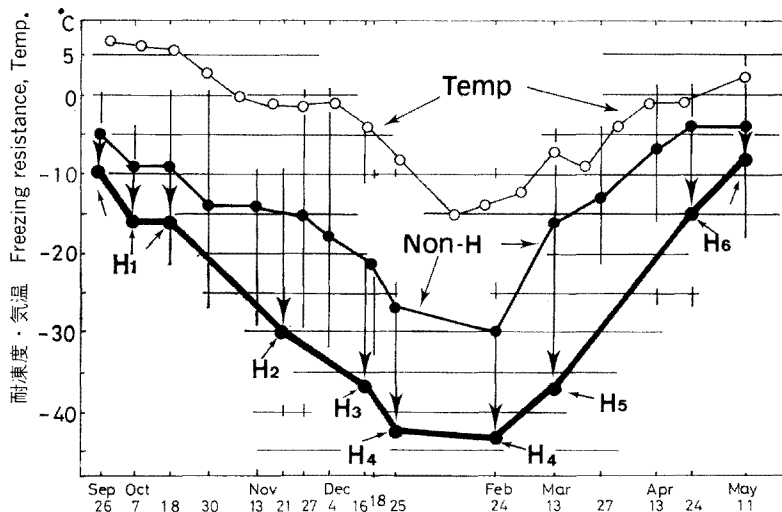


Fig. 7. トドマツ冬芽の耐凍度と平均旬最低気温の季節変化
Seasonal changes in the cold hardiness of winter buds
of Saghalin fir and decade minimum temperatures.

Note: Temp: 平均旬最低温度(江別) Mean decade minimum (Ebetsu).

Non-H: ノン・ハードニング Non-hardening.

H₁~H₆ ハードニング Hardening(see Table 5).

H₁: 0°C・10 days, H₂: 0°C・10 days, 0°C to -10°C・1°C/day.

H₃: 0°C to -20°C・1°C/day, -20°C・20 days.

H₄: 0°C to -25°C・1°C/day, -25°C・20 days.

H₅: 0°C to -15°C・1°C/day, -15°C・20 days. H₆: 0°C・20 days.

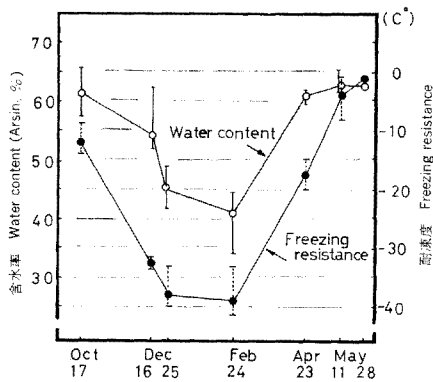


Fig. 8. トドマツ冬芽の耐凍度と枝条
原基の含水率の季節変動

Seasonal changes in the cold
hardiness of winter buds and
the water content of primord-
ial shoots of Saghalin fir.

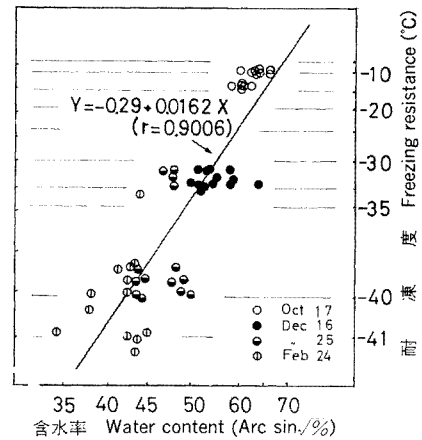


Fig. 9. トドマツ冬芽の耐凍度と枝条
原基の含水率との相関

Correlation between the cold
hardiness of winter buds and
the water content of primodial
shoots of Saghalin fir.

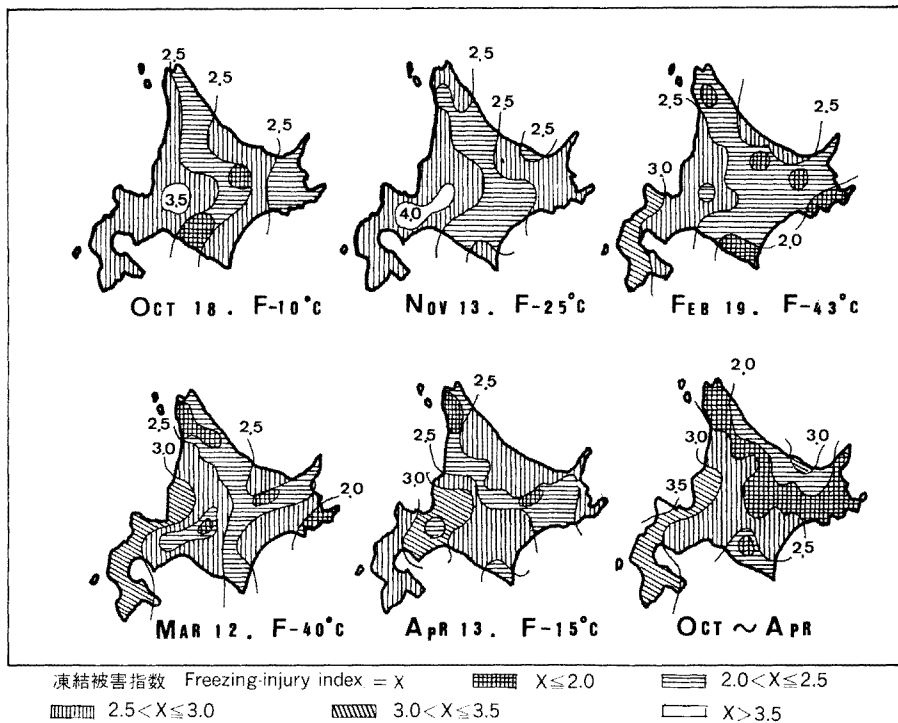


Fig. 10. トドマツ冬芽の平均被害指数の地域的な分布とその季節変化 (10~4月)

Regional distribution and seasonal changes in provenance means of
the freezing-injury index of winter buds of Saghalin fir.

Note: 1~5: 凍結被害指数 Freezing-injury index(X).

F-10°~F-43°C: 凍結温度 Freezing temp. (°C).

Table 8. つぎ木苗の冬芽の被害指数⁽¹⁾と生存ク
Freezing injury index of winter bud and percentage of

番号 No	精英樹の産地 Provenance	Oct. 1972, 1978 -10°C freezing			Nov. 1978 -23°C freezing		
		クローン 数 No. of clones	被害 指数 FII	生存ク ローン(%) % of surviving clones	クローン 数 No. of clones	被害 指数 FII	生存ク ローン(%) % of surviving clones
1	中頓別, 美深, 稚内 Nakatonbetsu, Bifuka	9	2.4	56	11	2.6	45
2	天塩, 遠別 Teshio, Enbetsu	4	3.0	67	5	2.4	40
3	下川, 興部(林), 雄武(林) Shimokawa, Okoppe, Ohmu	10	2.7	60	11	2.4	64
4	羽幌, 古丹別 Haboro, Kotanbetsu	15	2.7	55	16	2.9	25
5	士別, 名寄 Shibetsu, Nayoro	4	2.2	63	6	2.4	67
6	朝日 Asahi				9	2.4	67
7	佐呂間, 網走 Saroma, Abashiri	10	3.0	50	13	2.5	46
8	留萌(林), 達布, 深川 Rumoi, Tappu, Fukagawa				5	2.6	40
9	上川, 滝の上 Kamikawa, Daisetsu, Takinoue	8	2.2	68	11	2.2	73
10	遠軽, 丸瀬布 Engaru, Maruseppu				8	2.9	38
11	留辺蘂 Rubeshibe	7	2.0	73	7	3.0	43
12	置戸, 北見(林) Oketo, Kitami	5	2.1	60	13	2.9	30
13	津別, 北見(林) Tsubetsu, Kitami	7	2.9	50	8	2.7	50
14	弟子屈, 標津, 清里 Teshikaga, Shibetsu, Kiyosato	5	2.4	50	10	2.7	40
15	陸別 Rikubetsu				13	2.3	62
16	本別, 上士幌 Honbetsu, Kamishihoro	14	1.9	74	17	2.4	65
17	足寄, 陸別 Ashoro, Rikubetsu				14	2.3	57
18	白糠, 阿寒, 池田(林) Shiranuka, Akan, Ikeda	11	2.8	50	21	2.4	43
19	新得, 清水 Shintoku, Shimizu	10	2.9	50	6	2.6	50
20	根室 Nemuro	7	2.7	58	7	2.8	29
21	厚岸(林), 釧路 Akkeshi, Kushiro	14	2.3	54	14	2.6	50
22	金山, 幾寅, 富良野 Kanayama, Ikutora, Furano	8	3.1	44	9	2.7	67
23	芦別, 上芦別, 岩見沢 Ashibetsu, Iwamizawa	4	3.3	38	5	3.2	20
24	夕張 Yuubari	7	2.8	50	15	2.6	33
25	振内, 苫小牧(林) Furenai, Tomakomai	8	1.9	63	13	2.7	46
26	日高, 静内, 新冠 Hidaka, Shimizu, Niikappu	5	2.0	80	5	2.4	40
27	札幌, 広島 Sapporo	8	2.9	43	8	3.0	25
28	定山溪 Joozankei	6	2.9	50	6	3.2	0

ローンの割合⁽²⁾についての季節変化
surviving clones of grafts of plus trees.

Feb. 1982 -42°C freezing			Mar. 1979 -40°C freezing			Apr. 1979 -15°C freezing		
クローン 数 No. of clones	被 害 指 数 FII	生 存 ク ローン(%) % of surviving clones	クローン 数 No. of clones	被 害 指 数 FII	生 存 ク ローン(%) % of surviving clones	クローン 数 No. of clones	被 害 数 指 FII	生 存 ク ローン(%) % of surviving clones
14	2.5	71	12	2.2	75	11	2.8	36
6	1.8	83	5	2.0	80	4	1.9	100
11	2.6	64	9	2.0	89	11	2.8	55
22	2.8	50	15	2.7	60	15	2.5	53
7	2.8	57	4	2.8	75	5	1.9	80
10	2.5	60	4	3.3	50	10	2.7	50
34	2.7	41	13	2.6	54	13	2.7	54
10	2.9	50	5	3.4	40	4	3.6	25
13	2.2	69	12	3.0	42	11	2.2	73
10	1.9	90	8	2.7	63	8	2.6	63
13	2.5	62	7	2.4	71	7	2.7	43
17	2.3	71	9	1.6	89	12	2.9	58
8	1.9	88	9	2.1	89	8	2.5	63
14	2.4	57	11	2.4	64	10	2.3	50
26	2.3	69	14	2.3	71	13	1.9	77
22	2.5	64	16	2.3	75	16	2.7	44
24	2.2	75	14	2.6	64	14	2.3	79
26	2.5	58	20	2.5	55	20	2.6	50
23	2.7	57	10	2.7	50	6	3.1	50
7	1.8	86	7	1.9	71	7	2.7	57
22	1.9	91	14	2.6	71	13	2.4	69
15	2.9	30	8	2.6	75	9	2.8	67
10	2.3	60	6	1.7	67	5	3.5	20
17	2.8	41	16	2.8	56	16	3.0	31
16	2.1	81	13	2.8	54	13	3.0	31
7	2.0	86	5	2.7	60	5	2.7	60
9	3.0	22	9	2.2	78	8	2.6	63
6	2.8	33	6	2.3	50	5	3.1	20

番号 No.	精英樹の産地 Provenance	Oct. 1972, 1978 -10°C freezing			Nov. 1978 -23°C freezing		
		クローン 数 No. of clones	被害 指数 FII	生存ク ローン(%) % of surviving clones	クローン 数 No. of clones	被害 指数 FII	生存ク ローン(%) % of surviving clones
29	岩内 Iwanai				4	2.9	0
30	倶知安 Kutchan				6	3.2	17
31	浦河, 浦河(林) Urakawa	8	2.9	50	6	2.6	67
32	檜山 Hiyama	12	2.7	50	12	3.0	42
合計値, 平均値 Total or Mean		206	2.59	55	314	2.65	45

(1) 被害指数は FII と約す。
Freezing-injury index=FII

Table 9. つぎ苗の針葉と茎の被害指数⁽¹⁾と生存ク
Freezing-injury index of needles, stem and

番号 No.	精英樹の産地 Provenance	針 葉		
		Oct. 1972, 1978 -10°C freezing		
		クローン数 No. of clones	被害指数 FII	生存ク ローン(%) % of surviving clones
1	中頓別, 美深, 稚内 Nakatonbetsu, Bifuka	9	2.9	33
2	天塩, 遠別 Teshio, Enbetsu	4	3.0	50
3	下川, 興部(林), 雄武(林) Shimokawa, Okoppe, Ohmu	10	2.9	50
4	羽幌, 古丹別 Haboro, Kotanbetsu	15	3.0	45
5	士別, 名寄 Shibetsu, Nayoro	4	2.8	50
6	朝日 Asahi			
7	佐呂間, 網走 Saroma, Abashiri	10	3.1	50
8	留萌(林), 達布, 深川 Rumoi, Tappu, Fukagawa			
9	上川, 滝の上 Kamikawa, Daisetsu, Takinoue	8	2.7	54
10	遠軽, 丸瀬布 Engaru, Maruseppu			
11	留辺蘂 Rubeshibe	7	2.9	20

Feb. 1982 -42°C freezing			Mar. 1979 -40°C freezing			Apr. 1979 -15°C freezing		
クローン 数 No. of clones	被 害 指 数 FII	生 存 ク ローン(%) % of surviving clones	クローン 数 No. of clones	被 害 指 数 FII	生 存 ク ローン(%) % of surviving clones	クローン 数 No. of clones	被 害 指 数 FII	生 存 ク ローン(%) % of surviving clones
6	3.4	33	6	4.3	17	6	3.3	50
6	2.6	33	6	2.7	67	6	2.5	50
9	2.0	78	6	2.2	83	6	2.5	83
12	3.2	42	12	3.4	33	12	2.9	25
452	2.45	61	311	2.55	63	296	2.76	55

(2) 生存クローンの割合は FII が 2.5 以下のクローン率
Percentage of FII of clones under 2.5

クローンの割合⁽²⁾についての季節変化

percentagel of surviving clones of grafts of plus trees.

Needles			茎 Stems					
Apr. 1979 -15°C freezing			Oct. 1972, 1978 -10°C freezing			Apr. 1979 -15°C freezing		
クローン 数 No. of clones	被 害 指 数 FII	生 存 ク ローン(%) % of surviving clones	クローン 数 No. of clones	被 害 指 数 FII	生 存 ク ローン(%) % of surviving clones	クローン 数 No. of clones	被 害 指 数 FII	生 存 ク ローン(%) % of surviving clones
11	1.8	82	9	2.4	50	11	2.2	64
4	1.6	75	4	2.7	50	4	1.5	100
11	2.4	64	10	2.7	55	11	2.8	45
15	2.5	53	15	2.6	55	15	2.8	53
5	1.7	80	4	2.3	63	5	2.0	80
9	1.1	100				9	1.8	78
13	2.0	69	10	2.9	50	13	2.0	77
4	3.3	25				4	4.3	0
12	2.2	67	8	2.3	67	12	2.5	58
8	1.6	88				8	2.2	75
7	1.6	86	7	1.9	73	7	1.5	86

番号 No.	精 英 樹 の 産 地 Provenance	針 葉		
		Oct. 1972, 1978 -10°C freezing		
		クローン数 No. of clones	被 害 指 数 FII	生 存 ク ローン(%) % of surviving clones
12	置戸, 北見(林) Oketo, Kitami	5	2.7	60
13	津別, 北見(林) Tsubetsu, Kitami	7	3.1	38
14	弟子屈, 標津, 清里 Teshikaga, Shibetsu, Kiyosato	5	3.0	40
15	陸別 Rikubetsu			
16	本別, 上士幌 Honbetsu, Kamishihoro	14	2.4	59
17	足寄, 陸別 Ashoro, Rikubetsu			
18	白糠, 阿寒, 池田(林) Shiranuka, Akan, Ikeda	11	3.0	45
19	新得, 清水 Shintoku, Shimizu	10	3.1	45
20	根室 Nemuro	7	3.1	29
21	厚岸(林), 釧路 Akkeshi, Kushiro	13	2.4	64
22	金山, 幾寅, 富良野 Kanayama, Ikutora, Furano	8	3.1	25
23	芦別, 上芦別, 岩見沢 Ashibetsu, Iwamizawa	4	3.2	50
24	夕張 Yuubari	7	3.2	50
25	振内, 苫小牧(林) Furenai, Tomakomai	8	2.0	63
26	日高, 静内, 新冠 Hidaka, Shimizu, Niikappu	5	2.3	60
27	札幌, 広島 Sapporo	8	3.3	44
28	定山溪 Joozankei	6	3.8	42
29	岩内 Iwanai			
30	倶知安 Kutchan			
31	浦河, 浦河(林) Urakawa	6	3.5	38
32	檜山 Hiyama	12	3.7	25
		203	2.99	45

(1, 2) Table 8 を参照。
See Table 8.

Needles			茎					
Apr. 1979 -15°C freezing			Oct. 1972, 1978 -10°C freezing			Apr. 1979 -15°C freezing		
クローン 数 No. of clones	被 害 指 数 FII	生 存 ク ローン(%) % of surviving clones	クローン 数 No. of clones	被 害 指 数 FII	生 存 ク ローン(%) % of surviving clones	クローン 数 No. of clones	被 害 指 数 FII	生 存 ク ローン(%) % of surviving clones
12	2.4	50	5	2.2	60	12	2.8	50
8	3.1	38	7	2.9	50	8	3.3	38
10	1.5	80	5	2.6	50	10	2.2	70
12	2.0	75				12	2.5	58
14	2.7	57	14	1.9	76	14	2.5	57
15	2.5	60				15	2.7	40
20	1.8	14	5	2.8	50	20	2.2	60
6	2.7	67	10	3.0	50	6	2.6	67
7	1.6	86	7	2.5	58	7	1.8	86
13	1.8	77	13	2.0	70	13	1.8	85
9	2.9	30	8	3.1	44	9	3.4	44
5	3.0	40	4	3.2	38	5	3.9	20
15	2.8	60	7	3.0	50	15	2.7	53
13	2.1	69	8	1.5	88	13	2.7	54
5	3.3	40	5	1.7	80	5	3.9	20
8	2.1	75	8	3.0	44	8	2.1	75
5	2.9	60	6	3.5	31	5	3.4	20
6	3.3	33				6	3.6	33
6	2.1	67				6	2.3	67
6	1.7	83	6	2.8	50	6	1.7	83
12	2.6	50	12	2.5	59	12	2.6	50
306	2.24	65	197	2.54	57	306	2.52	58

2. トドマツ天然林の耐凍度の産地間変異

つぎ木苗の冬芽の産地ごとの凍結被害指数とクローンの生存割合を Table 8 に示した。産地の被害指数平均値を季節ごとに北海道の地図上の原自生地にプロットし、平均値を結ぶ等値線を Fig. 10 に示した。いずれの季節においても耐凍度の低い地域は、北海道をほぼ南北に走る脊梁山脈の西側、とくに日本海沿岸であったが、オホーツク海中部沿岸のものも低かった。耐凍度の高い地域は、一般に脊梁山脈の東側であるが、時期によってはさらに高い耐凍度を示す産地が散在した。これら被害指数の最も低い、耐凍度の高い地域は、とくに2月の厳寒期に顕著にあらわれた。すなわち、それらの地域は、道北では天塩、道東では留辺蘂・置戸・津別・陸別の一帯と根室・釧路地域、南西部では日高・浦河の地域であった。

つぎ木苗の針葉と茎の被害指数およびクローンの生存割合を Table 9 に示した。Fig. 11, 12 はこれら

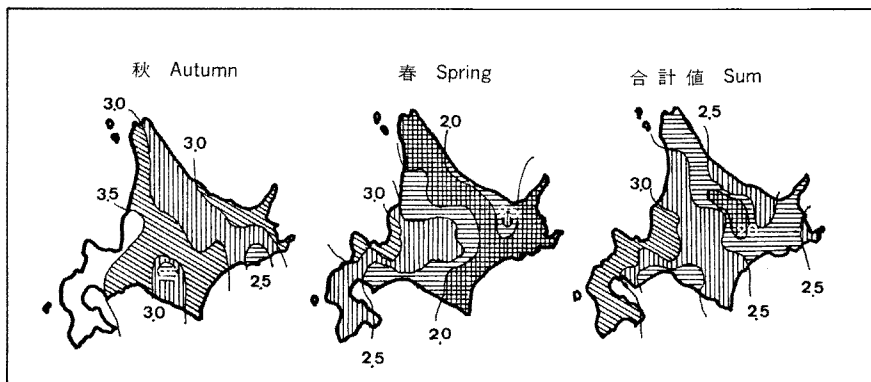


Fig. 11. トドマツ針葉の平均被害指数の地域的な分布とその季節変化
Regional distribution and seasonal changes in provenance means
of the freezing-injury index of needles of Saghalin fir.

Note: 1 ~ 5 : 凍結被害指数, Fig. 10 に同じ
Freezing-injury index shown in Fig. 10.

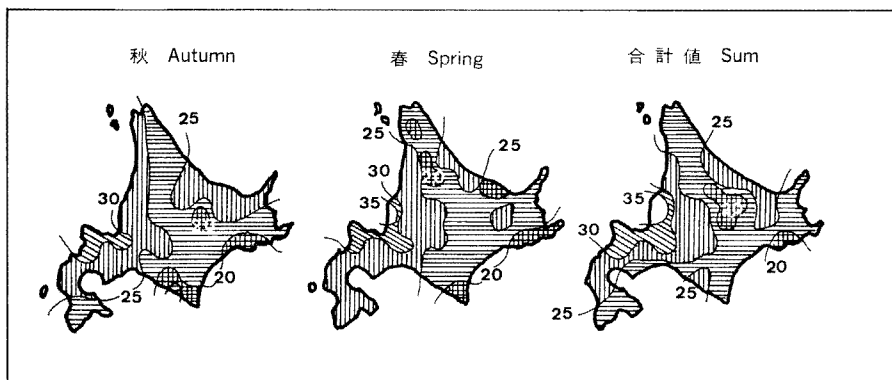


Fig. 12. トドマツ茎の平均被害指数の地域的な分布とその季節変化
Regional distribution and seasonal changes in provenance means
of the freezing-injury index of stems of Saghalin fir.

Note: 1 ~ 5 : 凍結被害指数, Fig. 10 に同じ
Freezing-injury index shown in Fig. 10.

Table 10. つぎ木苗の3器官の被害指数合計値から

求めた平均と分散及び生存率⁽¹⁾

Mean, variance, and percentage of surviving clones for freezing-injury index of winter buds, needles, and stems of grafts of plus trees.

番号 No.	精 英 樹 の 産 地 Provenances	凍 結 被 害 指 数 Freezing-injury index				
		供 試 延 クローン数 Total No. of clones	平均値 Mean	標準偏差 S. D	不偏分散 M. S	生存クロー ン ⁽¹⁾ (%) % of Surviving clones
1	中頓別, 美深, 稚内 Nakatonbetsu, Bifuka	124	2.47	±1.38	1.8920	56
2	天塩, 遠別 Teshio, Enbetsu	64	2.45	±1.25	1.5571	66
3	下川, 興部(林), 雄武(林) Shimokawa, Okoppe, Ohmu	124	2.65	±0.85	0.7198	59
4	羽幌, 古丹別 Haboro, Kotanbetsu	197	2.73	±1.16	1.3547	50
5	士別, 名寄 Shibetsu, Nayoro	56	2.35	±1.33	1.7782	66
6	朝日 Asahi	51	2.21	±1.17	1.3691	69
7	佐呂間, 網走 Saroma, Abashiri	159	2.66	±1.73	2.9795	52
8	留萌(林), 達布, 深川 Rumoi, Tappu, Fukagawa	32	3.22	±0.74	0.5425	34
9	上川, 滝の上 Kamikawa,Daisetsu,Takinoue	143	2.39	±1.45	2.0881	63
10	遠軽, 丸瀬布 Engaru, Maruseppu	50	2.28	±1.11	1.2405	70
11	留辺蘂 Rubeshibe	93	2.28	±1.21	1.4724	60
12	置戸, 北見(林) Oketo, Kitami	105	2.46	±1.27	1.6170	58
13	津別, 北見(林) Tsubetsu, Kitami	91	2.75	±1.60	2.5703	55
14	弟子屈, 標津, 清里 Teshikaga, Shibetsu, Kiyosato	95	2.38	±1.27	1.6052	56
15	陸別 Rikubetsu	90	2.22	±1.19	1.4045	69
16	本別, 上士幌 Honbetsu, Kamishihoro	201	2.25	±1.28	1.6369	65
17	足寄, 陸別 Ashoro, Rikubetsu	96	2.41	±1.11	1.2292	64
18	白糠, 阿寒, 池田(林) Shiranuka, Akan, Ikeda	181	2.51	±1.25	1.5679	54
19	新得, 清水 Shintoku, Shimizu	117	2.72	±1.83	3.3361	52
20	根室 Nemuro	97	2.45	±1.33	1.7556	58
21	厚岸(林), 釧路 Akkeshi, Kushiro	161	2.18	±1.25	1.5631	71
22	金山, 幾寅, 富良野 Kanayama, Ikutora, Furano	107	2.98	±1.72	2.9471	42
23	芦別, 上芦別, 岩見沢 Ashibetsu, Iwamizawa	60	2.99	±1.63	2.6721	42
24	夕張 Yuubari	136	2.84	±2.16	4.6814	47
25	振内, 苫小牧(林) Furenai, Tomakomai	105	2.36	±1.17	1.3696	60
26	日高, 静内, 新冠 Hidaka, Shizunai, Niikappu	47	2.54	±1.15	1.3217	60
27	札幌, 広島 Sapporo	98	2.78	±1.50	2.2360	50
28	定山溪 Joozankei	69	3.18	±1.36	1.8366	36
29	岩内 Iwanai	34	3.50	±1.40	1.9536	29
30	倶知安 Kutchan	36	2.72	±0.96	0.9297	53
31	浦河, 浦河(林) Urakawa	92	2.55	±1.53	2.3453	60
32	檜山 Hiyama	170	2.95	±1.36	1.8605	43
合計値と平均 Total or Mean		3,281	2.57	±1.39	1.9299	56

(1) Table 8 を参照。
See Table 8.

の被害指数を Fig. 10 と同じ方法で北海道の地図上にプロットしたものである。針葉と茎の耐凍度は冬芽の結果とはほぼ同ような傾向を示したが、冬芽にくらべて道南西部の太平洋沿岸で表日本的な気候を示す振内・静内および浦河の地域のもは高い耐凍度を示した。

これら精英樹のつぎ木苗の冬芽・針葉および茎の季節ごとの凍結による被害指数はほぼ同一の結果が得られたので、これらの平均値はそれぞれの産地の耐凍性をよくあらわす代表値になると考えられる。この値を用いて、北海道の全域におよぶ精英樹の耐凍度の地域的な分布状況を検討した。つぎ木苗のこれら3器官の凍結による被害指数の合計値を供試延クローン数で求めた平均値・不偏分散およびクロノンの生存率は Table 10 の通りである。また、被害指数の平均値と分散値を地図上にプロットした (Fig. 13)。Table 10 と Fig. 13 によれば、非常に耐凍度の低いトマツ精英樹が自生する地域は、日本海西部沿岸のとくに積丹半島と暑寒別岳山地であり、やや内陸部では定山溪地域である。耐凍度の非常に高いものの多い地域は、すでに各器官の季節変動でも見たように北海道を南北に走る脊梁山脈の一带と、これより東部の山岳地帯および東部太平洋沿岸の根室・釧路の地域であるが、最も耐凍度の高いところは太平洋沿岸の厚岸、内陸部の陸別であった。耐凍度の高い地域と低い地域の間には中間的な耐凍度を示す地域が存在する。またオホーツク海中部沿岸の雄武から網走間およびやや内陸の北見・津別地区にも中間的かやや耐凍度の低いところが見られた。

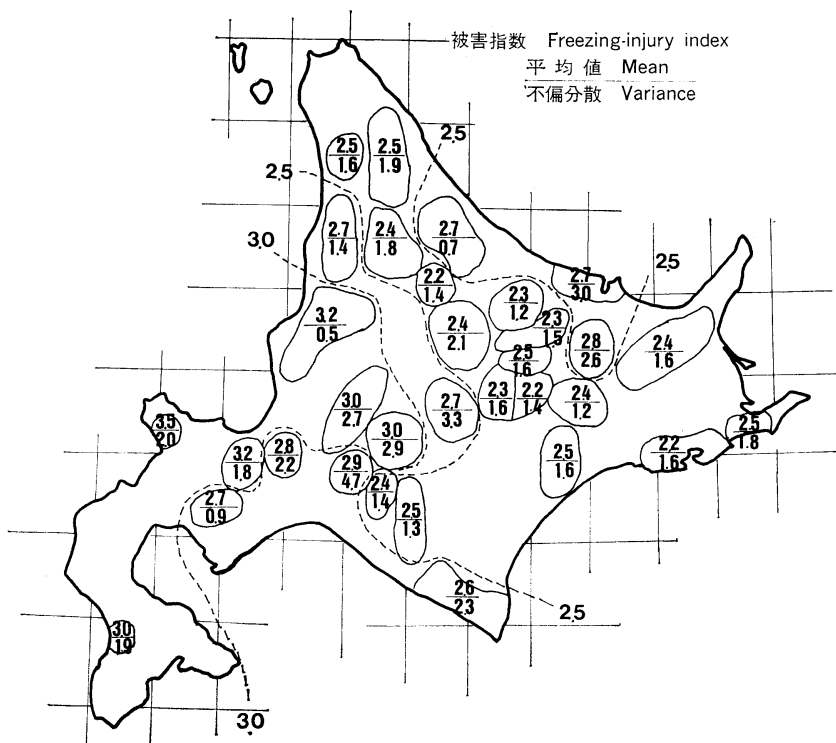


Fig. 13. 天然林産トマツ精英樹の耐凍度の分布

Distribution of the provenance means and variance of the freezing-injury index (see Table 10) of winter buds, needles, and stems of grafts of Saghalin fir.

Note: Plus trees selected in natural stands.

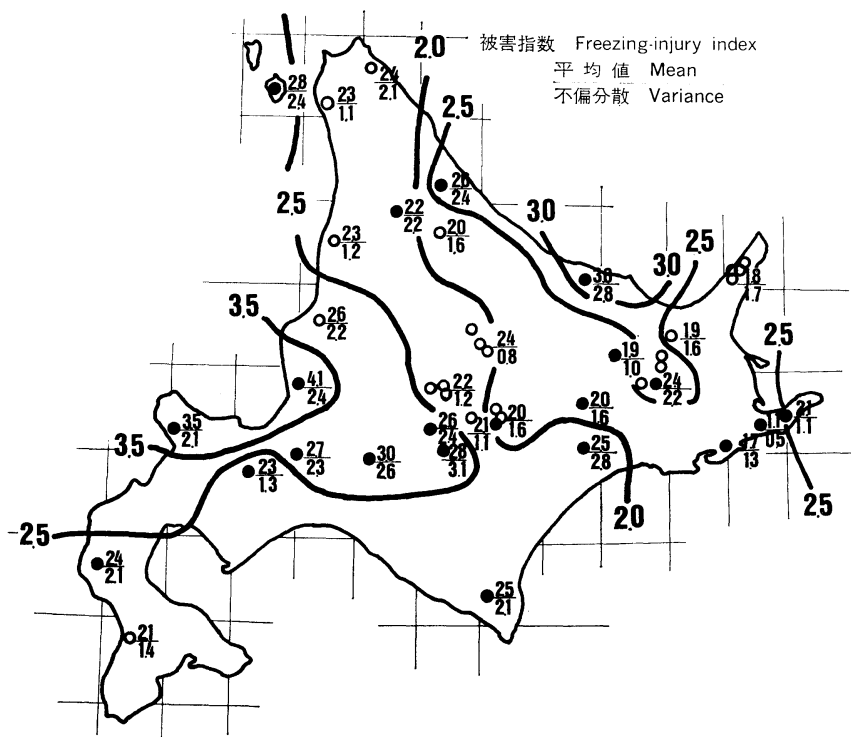


Fig. 14. 自然交雑トドマツ実生苗の耐凍度の分布

Distribution in the provenance means and variance of the freezing-injury index (see Table 10) of winter buds, needles and stems of seedlings of Saghali fir (open-pollinated progenies).

自然交雑の実生苗木について冬芽の耐凍度を Table 11 に示した。これは春・秋とも産地によって 1 ～ 5 回の凍結実験の結果を合計し、平均したものである。春と秋の合計値の平均値と不偏分散をつぎ苗木の場合と同じ方法で地図上にプロットした (Fig. 14)。これらの結果は Fig. 13 に示した精英樹クローン耐凍度の分布と著しく類似している。非常に耐凍度の高いトドマツが分布する地域の広さは、Fig. 13 に示した精英樹の場合よりも細分された。同じように非常に耐凍度の低い地域も細分された。Fig. 13 の精英樹と比較してさらに特徴的なのは、渡島半島のトドマツが積丹半島と区別されたことである。利尻島に自生するものは、耐凍性のきわめて低いものであり、対岸の宗谷地区のものとは著しく異なる。道東では白糠丘陵のものがその近隣のものより耐凍度は低かった。根釧地域では根室と厚岸間では耐凍度で差がみられたが、とくにこれらの中間地の厚床に造林されているものは供試材料の内でも耐凍度が高く、分散も小さかった。この造林地の種子はクナシリで採取されたもので、これまでに供試された道内の天然林産トドマツに較べて著しく耐凍度が高かった。また、南カラフトのホルムスク付近で採取された種子からのものも道内の最高の耐凍度を示すものとはほぼ同程度であった。

被害指数の不偏分散はそれぞれのトドマツの分布する産地内の耐凍度のバラツキの程度を示す。Table 10 と Fig. 13 および Table 11 と Fig. 14 から知れるように被害指数の平均値と不偏分散との間に高い相関関係がみられる。道西部では夕張と日高地域、オホーツク海沿岸では佐呂間地域において不偏分散が著

Table 11. 実生苗の冬芽の被害指数⁽¹⁾に
Provenance means of freezing-injury index of winter

番号 No.	産 地 Provenances	秋 Autumn			
		凍結の回数 No. of tests	母 樹 数 No. of mother trees	苗 木 数 No. of seedlings	被害指数 FII
1	南カラフト ソ連 Novelsk S. Sakhalin				
2	浜頓別 浜頓別町上苗太路 Hamatonbetsu	2	10	198	2,9
3	利 尻 稚内事(国) 222は Rishiri	3		131	2,6
4	天 塩 天塩事(国) 171い Teshio	2	25	450	2,5
5	枝 幸 枝幸事(国) 56い Esashi	4		87	2,1
6	美 深 美深事(道) 228 Bihuka	4		94	1,8
7	下 川 下川事(国) 23い Shimokawa	1	8	152	1,7
8	羽 幌 羽幌事(国) 13は Haboro	1	21	383	2,1
9	知 床 斜里事(国) 380に外 3 Shiretoko				
10	佐呂間 佐呂間事(国) 90は Saroma	4		100	2,6
11	上 川 上川事(国) 11ろ外 3 Kamikawa	1	30	600	2,6
12	留 萌 留萌事(国) 44に68は Rumoi	1	10	198	2,8
13	清 里 清里事(国) 85に Kiyosato	2	19	368	2,5
14	津 別 津別事(国) 192い Tsubetsu	4		94	2,2
15	弟子屈 弟子屈事(国) 31い外 3 Teshikaga	1	40	779	2,9
16	富良野 富良野事(国) 127ろ外 2 Hurano	1	20	400	2,5
17	厚 田 札幌事(国) 212と Atsuta	2		30	5,0
18	足 寄 足寄事(国) 61い Ashoro	3		60	2,1
19	清 水 清水事(国) 170に外 3 Shimizu	1	39	766	2,1
20	新 得 新得事(国) 93い Shintoku	1	13	260	2,8
21	根 室 根室事(国) 11は Nemuro	4		120	1,8
22	厚 床 根室市厚床(国後島) Attoko				
23	山 部 東大浜, 西達布99へ Yamabe	4		98	3,2
24	岩 内 岩内事(国) 176, 177 Iwanai	1		30	5,0
25	幾 寅 幾寅事(国) 129い Ikutora	4		96	2,9
26	白 糠 浦幌事(国) 103, 1061 Shiranuka	5		126	2,1
27	厚 岸 厚岸事(国) 41 Akkeshi	1		15	1,2
28	野 幌 札幌事(国) 48に Nopporo	5		84	2,5
29	大夕張 大夕張事(国) 394い Ohyubari	4		102	3,5
30	定山溪 定山溪事(国) 48ろ Joozankei	1		28	2,1
31	浦 河 浦河事(道) 33, 34 Urakawa	5		149	2,2
32	東瀬棚 東瀬棚事(国) 241い Higashisetana	1		22	2,4
33	檜 山 檜山事(国) 299ち, と, に Hiyama	1	40	796	2,3

(1) Table 8 を参照。
See Table 8.

ついでに秋と春の産地平均

buds of seedlings of open-pollinated progenies.

春 Spring				合 計 Total				
凍結の回数 No. of tests	母 樹 数 No. of mother trees	苗木数 No. of seedling	被害指数 FII	林 分 数 No. of stands	母 樹 数 No. of mother trees	苗木数 No. of seedlings	被害指数 FII	
							平 均 値 Mean	不偏分散 M. S
1		40	1.8	1		40	1.8	1.6865
1	10	200	1.9	1	10	398	2.4	2.1175
5		120	3.1	1		251	2.8	2.4278
2	15	288	2.0	1	25	738	2.3	1.1285
2		82	3.2	1		169	2.6	2.3914
2		80	2.7	1		174	2.2	2.2352
1	6	116	2.3	1	8	268	2.0	1.5796
1	16	312	2.5	1	21	695	2.3	1.2173
1	37	366	1.8	4	37	366	1.8	1.6624
2		68	3.5	1		168	3.0	2.7522
2	30	1,122	2.0	3	30	1,722	2.4	0.8446
1	9	182	2.3	1	10	380	2.6	2.2364
2	10	200	1.4	1	19	748	1.9	1.5839
2		74	1.8	1		168	2.0	1.0047
1	40	801	1.9	4	40	1,580	2.4	2.1949
2	21	766	2.0	3	21	1,166	2.2	1.2429
1		40	3.5	1		70	4.1	2.4141
1		40	2.2	1		100	2.1	1.6061
1	39	780	1.9	4	39	1,546	2.0	1.6015
1	13	358	1.4	1	13	522	2.1	1.1216
3		92	2.4	1		212	2.1	1.0679
1		32	1.1	1		32	1.1	0.4748
2		82	1.9	1		180	2.6	2.3978
1		42	2.6	1		72	3.5	2.1119
1		42	2.6	1		138	2.8	3.1227
2		90	3.9	1		216	2.5	2.8262
1		40	1.5	1		55	1.7	1.2613
3		122	2.9	1		206	2.7	2.3265
2		82	2.3	1		184	3.0	2.5508
2		40	2.2	1		68	2.3	1.3020
3		140	2.8	1		289	2.5	2.0890
1		40	2.5	1		62	2.4	2.0860
1	38	760	1.7	4	40	1,556	2.1	1.4259

Table 12. 自然交雑2年生苗の林分間、母樹間の被害指数の分散分析
 Analysis of variance for freezing injury index of winter buds of
 2-year-old seedlings from open-pollinated progenies.

産 地 Provenances	林 分 数 No. of stands	母 樹 数 No. of mother trees	分 散 の 要 因 Source of variation	
			林 分 Stands	母 樹 Mother trees
清 水 Shimizu	3	22	1.5141**	0.2220
弟 子 屈 Teshikaga	3	24	0.2010*	0.0367
檜 山 Hiyama	3	22	1.3690	0.5286*

*, **: 5, 1%で統計的有意。

Significance at the 5 and 1% levels, respectively.

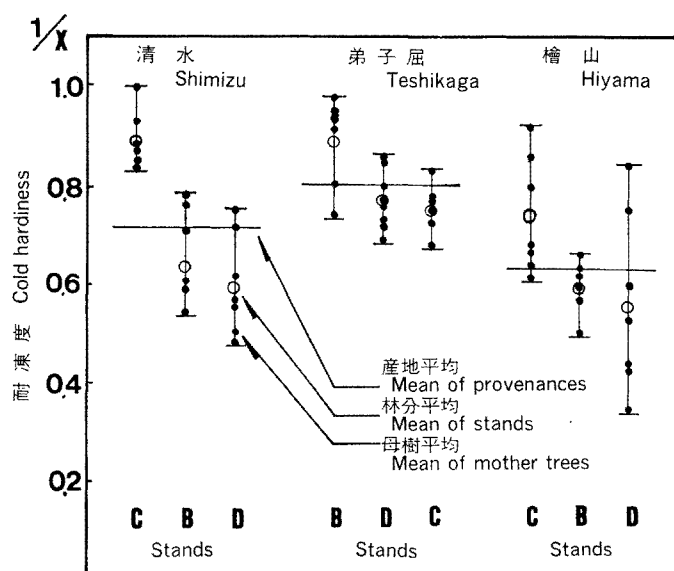


Fig. 15. 自然交雑の2年生苗の林分間、母樹間の耐凍度の変異
 Variation among provenances, stands, and mother trees in
 the cold hardness of winter buds of 2-year-old seedlings
 from open-pollinated progenies.

1/x : 耐凍度 (x は凍結被害指数)

Note : Cold hardness (X=Freezing-injury index).

しく高いことが、つぎ木苗と実生苗でも認められたが、いずれの地域のものも耐凍度は低かった。一方、耐凍度が高かった地域の不偏分散は低い。とくに著しく不偏分散の低くかったものは、耐凍度が最も高かった厚床のトドマツであり、強い耐凍性の自然淘汰が働いたことを示唆している。しかしながら、耐凍度が高いにもかかわらず分散も高い地域は存在しなかった。

3. トドマツ天然林の林分間、母樹間の耐凍度の変異

清水、弟子屈および檜山の3産地の2年生苗を用いて産地内の林分間・母樹間の耐凍度の変異を調べた (Table 12, Fig. 15)。清水と弟子屈産のもの被害指数は林分間に5%と1%の統計的有意差が認めら

Table 13. 自然交雑 12 年生苗の林分間，母樹間の被害指数の分散分析
Analysis of variance for freezing injury index of winter buds of 12-year-old from reproduction open-pollinated progenies.

産 地 Provenances	林 分 数 No. of stands	母 樹 数 No. of mother trees	分散の要因 Source of variation	
			林 分 Stands	母 樹 Mother trees
清 水 Shimizu	4	39	79.6360*	19.5918**
弟子屈 Teshikaga	4	40	84.5447*	25.4177**
檜 山 Hiyama	4	40	244.620***	11.3085*

*, **, *** : 5, 1, 0.1%で統計的有意。

Significant at the 5, 1, and 0.1% levels, vespectively.

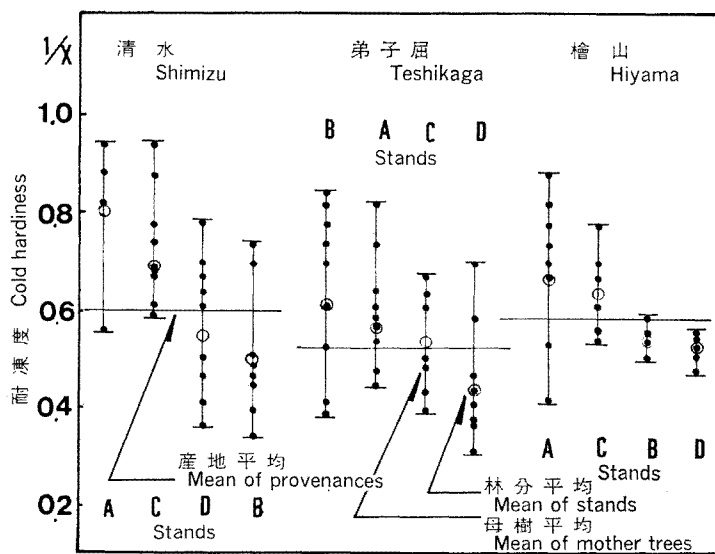


Fig. 16. 自然交雑の 12 年生苗の林分間，母樹間の耐凍度の変異
Variation among provenances, stands, and mother trees in the cold hardness of winter buds of 12-year-old reproduction from open-pollinated progeneies.

1/x : 耐凍度 (x は凍結被害指数)

Note : Cold hardness (X=Freezing-injury index).

れたが檜山のもは認められなかった。檜山のもは母樹間にのみ有意差がわずかに認められた。産地別試験地に植栽された 12 年生のものでは Table 13 と Fig. 16 に示すように、いずれの産地内においても林分間，母樹間においても有意差はわずかに認められた。とくに、檜山の産地内林分間には高い統計的に有意差が認められた。

4. トドマツ天然林の高度に伴う耐凍度の変異

耐凍性の高度に伴う変異を知るために、大雪山系の旭岳 (2,291 m) を中心とする半径 50 km 以内の標高 230~800 m に位置する天然林から選抜された精英樹 80 クローンを用いて凍結実験を行った。1982 年

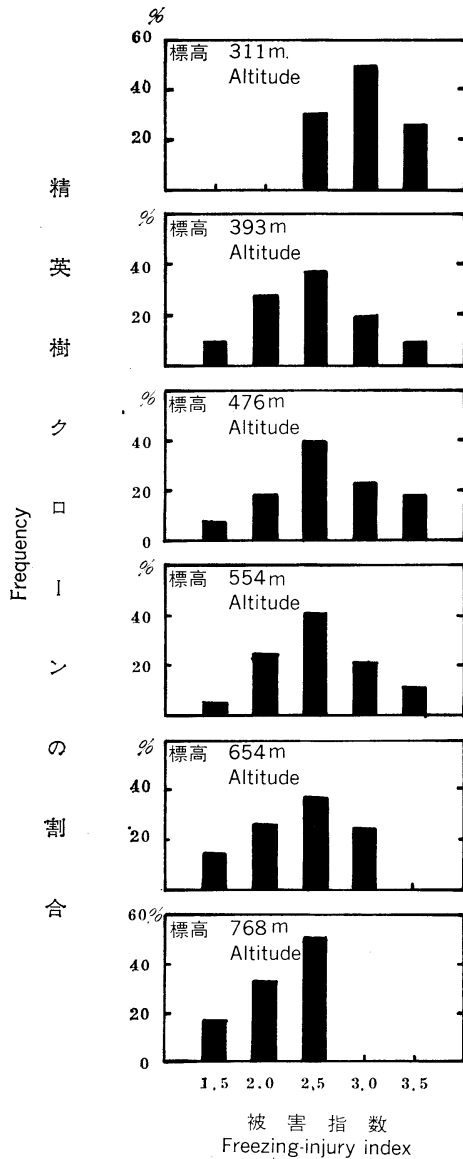


Fig. 17. 旭岳を囲む異なる高度の精英樹の冬芽の耐凍度の分布
Freezing-injury distribution of winter buds of grafts from plus trees growing at different altitudes around Mt. Asahi.

2月19日の厳寒期に切枝を採取した80クローンを -43°C で凍結したときの冬芽の被害指数と標高との関係を Fig. 17 に示した。標高311 mを原自生地とするものの75%のクローンは -43°C の凍結に耐えなかった。それらに対し、標高768 mのものはすべてのクローンが -43°C に耐えた。これらの標高間に自生するものは、ほぼ中間の耐凍度を示し、被害指数ごとのクローン割合は正規分布を示した。すなわち、高度をますにつれて耐凍度の低い個体が減少し、耐凍度の高い個体が多くなることを示している。被害指数の標高間、産地間の分散分析の結果、標高間にはのみ統計的に有意差が認められたが、産地間には認められなかった (Table 14)。この結果、天然林産精英樹の被害指数は標高に伴った明らかな勾配変異が認められたが、その分散は標高約400~500 mでは高く変動している (Fig. 18)。精英樹クローンの高度に伴う被害指数は精英樹の自生する標高、1、2月の平均気温および寒さの指数の間に高い相関が認められた (Table 15)。

中央高地の赤岳と十勝岳の天然林において、それぞれ600, 900, 1,200 mの標高に標準地を区画し、その区画内から7~10本の母樹を選定して球果を採取した。採取した球果と種子の形質およびこれら母樹からの種子で養苗した12年生苗の樹高等について Table 16 に示した。標高がますにつれて、球果は小さくなり、種子重量は減少する傾向がみられた。とくにこのような傾向は種子発芽率と苗高で顕著で、1,200 mの標高に自生するものでは他の高度のものよりも著しかった。このような性質を示した苗木では、産地間の耐凍度の差異はみられず、標高間と林分間に著しい差異が認められた (Table 17)。とくに、 -43°C の凍結に耐える母樹の割合は標高がますのに伴って増加した。すなわち、赤岳の1,200 mの標高のものは約60%の母樹が、十勝岳の同位

置のものは約40%の母樹が -43°C に耐えたが、標高600 mのものでは赤岳のものが約10%、十勝岳のものでは -43°C に耐える母樹がなかった (Fig. 19)。

Table 14. 精英樹クローンの高度に伴う被害指数の分散分析
Analysis of variance for freezing-injury index of
80 clones of plus trees within 50 km of Mt. Asahi.

要 因 Source of variance	自 由 度 D. F	平 方 和 M. S	分 散 比 F
標 高 Altitude	5	1.4916	2.0253*
産 地 Provenance	2	1.3603	1.8470
誤 差 Error	232	0.7365	

*: 5%の統計的有意。

Significant at the 5% level.

Table 15. 精英樹クローンの高度に伴う被害指数と気象因子との相関
Correlation coefficients among freezing-injury index, altitude
and climatic factors at the sites of origin of plus trees.

要 因 Source of variance	被 害 指 数 Freezing-injury index	1, 2月の平均気温 Mean temp. Jan. & Feb.	寒 さ の 指 数 Cold index
標 高 Altitude	-0.9592**	-0.9800**	0.9821**
被害指数 Freezing-injury index		0.9859**	-0.9909**

** : 1%の統計的有意。

Significant at the 1% level.

Table 16. 標高ごとの母樹及び自然交雑による球果, 種子と
それらの12年生の苗高 (平均値 $\pm\sigma$)
Traits of mother trees and their 12-year-old reproduction from
different altitudes on Mt. Akadake and Mt. Tokachi. (Mean $\pm\sigma$)

産地と標高 Provenances & altitude (m)	母樹数 No. of mother trees	球果の長径/ 短径 Length/ diameter of cones (cm)	1,000 粒当 種子重量 Seed weight 1,000/seeds (g)	1,000 粒当 種子容積 Seed volume 1,000/seeds (cc)	種子発芽率 Seed germination (%)	12 年生の苗高 Height 12-year-old reproduction (cm)
赤 岳 600 Mt. Akadake	10	2.7 $\pm$ 0.25	10.2 $\pm$ 1.7	32.9 $\pm$ 5.2	23.3 $\pm$ 11.8	185.8 $\pm$ 35.6
十勝岳 600 Mt. Tokachi	7	2.5 $\pm$ 0.19	10.3 $\pm$ 1.3	33.3 $\pm$ 3.8	45.6 $\pm$ 17.4	186.3 $\pm$ 44.4
赤 岳 900 Mt. Akadake	10	2.4 $\pm$ 0.09	10.1 $\pm$ 0.95	33.7 $\pm$ 3.7	28.3 $\pm$ 8.4	177.4 $\pm$ 36.6
十勝岳 900 Mt. Tokachi	7	2.3 $\pm$ 0.24	9.1 $\pm$ 2.1	33.0 $\pm$ 6.2	24.3 $\pm$ 12.4	186.4 $\pm$ 40.7
赤 岳 1,200 Mt. Akadake	10	2.0 $\pm$ 0.11	7.0 $\pm$ 1.3	28.8 $\pm$ 4.1	10.9 $\pm$ 9.9	154.4 $\pm$ 32.8
十勝岳 1,200 Mt. Tokachi	7	2.2 $\pm$ 0.27	8.9 $\pm$ 1.5	36.5 $\pm$ 6.5	9.0 $\pm$ 7.7	184.7 $\pm$ 35.6

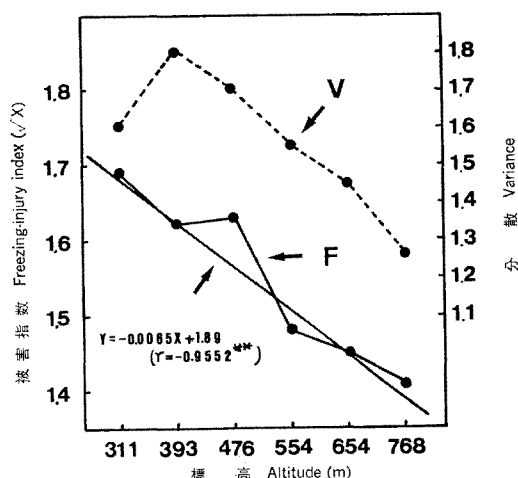


Fig. 18. 精英樹クローンの高度にともなう被害指数の平均値と分散の変動

Altitudinal variation of the freezing-injury index and its variance in grafts from plus trees growing at different altitudes.

Note: F: 凍結による平均被害指数 Freezing-injury index.
V: 同上の分散 Variance.

Table 17. 自然交雑による母樹家系の高度に伴う被害指数の分散分析
Analysis of variance for freezing-injury index of open-pollinated progenies from different altitudes on Mt. Akadake and Mt. Tokachi.

要因 Source of variances	時期別の凍結温度 Freezing temp.					
	Nov. 20, 1979 -20°C Freezing		Dec. 17, 1980 -20°C Freezing		Dec. 20, 1981 -40°C Freezing	
	D. F	M. S	D. F	M. S	D. F	M. S
産地 Provenance	1	0.0568	1	0.0350	1	0.6757
標高 Altitude	2	0.5688**	2	0.7185***	2	1.6500**
林分 Stand	5	0.2710**	5	0.2999***	5	0.9555*
誤差 Error	42	0.0619	39	0.0282	39	0.3138

*, **, ***: 5, 1, 0.1% で統計的有意。

Significant at the 5, 1, and 0.1% levels, respectively.

5. トドマツの耐凍度と原自生地の気象因子との相関

精英樹の原自生地における地理的・気象的因子と被害指数との間には高い相関が認められた (Table 18)。なお、相関分析は Table 10 に示した冬芽、針葉および茎の被害指数の合計値と、Table 1 に示した気象因子の数値を用いた。Table 18 から明らかのように、被害指数はいくつかの気象因子と高い相関があったが、とくに被害指数は精英樹の原自生地における経度と負の、年平均気温とは正の著しく高い相関が認められた。精英樹の所在地を示す経緯度のうち、経度は2月の積算寒度を除く北海道における多く

Table 18. 精英樹の原自生地における地理, 気象データと凍結被害指数との相関行列
Correlation coefficients among freezing-injury indexes and geographical and climatological data at the sites of plus trees in different areas of Hokkaido.

要 因	Factor	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)
(1) 経 度	Longitude	1								
(2) 年 平 均 気 温	Annual mean temp.	-.5974***	1							
(3) 1, 2 月 の 平 均 気 温	Mean temp. Jan. & Feb.	.5544***	-.9762***	1						
(4) 1, 2 月 の 日 照 時 間	Duration of sunshine Jan. & Feb.	.4614**	-.2223	.2357	1					
(5) 年 降 水 量	Annual mean precipitation	-.5342***	.2430	-.2758	.1969	1				
(6) 1 月 の 最 深 積 雪	Max. snow depth Jan.	-.9159***	.2837	-.2571	-.6988***	.4350*	1			
(7) 2 月 まで の 積 算 寒 度	Accumulated degree days temp. 0°C to Feb.	.2565	-.6311***	.7218***	.1122	-.3200	.1922	1		
(8) 暖 か さ の 指 数	Warmth index	-.7083***	-.9052***	-.8105***	-.2452	.2521	.3980*	-.3847*	1	
(9) 寒 さ の 指 数	Cold index	.4840**	-.9619***	.9841***	.1833	-.2106	-.1679	.7328***	-.7634***	1
(10) 全 地 域 の 被 害 指 数	FII of total area	-.6916***	.6899***	-.6588***	-.4345*	.3058	.4725**	-.4659**	-.6732***	-.6296***
(11) 北 部 の 被 害 指 数	FII of northern area	-.6239	.7281*	-.7159*	-.5132	.8197**	-.6048	-.8446**	.8361**	-.6705*
(12) 東 部 の 被 害 指 数	FII of eastern area	-.1629	.2677	-.1407	-.3497	-.2205	.3074	-.1556	.2658	-.2478
(13) 南 西 部 の 被 害 指 数	FII of south-western area	-.7729*	.5395	-.5465	-.5006	-.1561	.7160*	-.2623	.4737	-.4588

*, **, ***: 5, 1, 0.1% で統計的有意。

Significant at the 5, 1, and 0.1% levels, respectively.

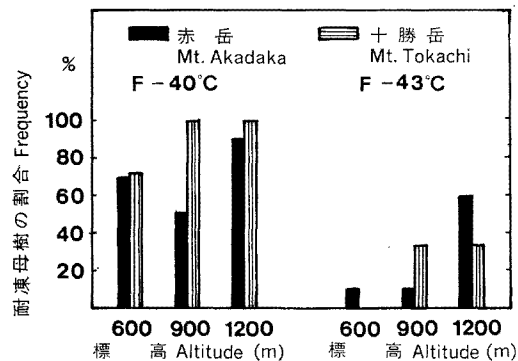


Fig. 19. 自然交雑の実生家系の標高の違いによる耐凍度の頻度

Hardiness frequency distribution of open-pollinated progenies from mother trees of different altitudes in two different provenances.

F-40°C, F-43°C: 凍結温度 -40°, -43°C

Note: Freezing temp -40° and -43°C.

の気象因子と深い関連があるが、とくに1月の最深積雪とは高い負の相関があつた。したがって、北海道におけるトドマツの耐凍性は、冬の寒さが厳しく年平均気温が低い道東部に分布するものほど高いことになる。

しかし、北海道の全域におよぶ精英樹のこのような耐凍性の地域変異は、それらの自生地を道北部、道東部および道南西部に区分 (Fig. 5を参照) したとき、地域による特徴がより一層大きくあらわれた。道北の精英樹の被害指数は原自生地の積算寒度と最も高い負の相関が、南西部のものは経度と負の相関が、1月の最深積雪とは正の相関が認められた。道東部のものは、これら全ての気象因子とは相関が認められなかった (Table 18)。そこで、被害指数である目的変数 ($\hat{Y}$) の値を最もよく予測または推定するための手法として、Table 18に用いた(1)~(9)の要因を変数 (x) とする重回帰分析をステップワイズ法で

Table 19. ステップワイズ重回帰分析による被害指数に対する精英樹の原自生地の地理・気象との関係

Multiple correlation and percentage of determination freezing-injury index of plus trees on the entering variables geographical and climatic factors at the sites of the plus trees in the stepwise multiple-regression analysis.

要 因 Factors	D. F	S. S	M. S	分 散 比 Variance ratio	重相関係数 Multiple correlation	寄与率(%) Percentage of determination
回 帰 Regression	2	163.24	81.62	14.57***		
残 差 Residuals	29	162.49	5.60		0.7079	50.12
全 体 Total	31	325.73				

***: 0.1% で統計的有意。

Significant at the 0.1% level.

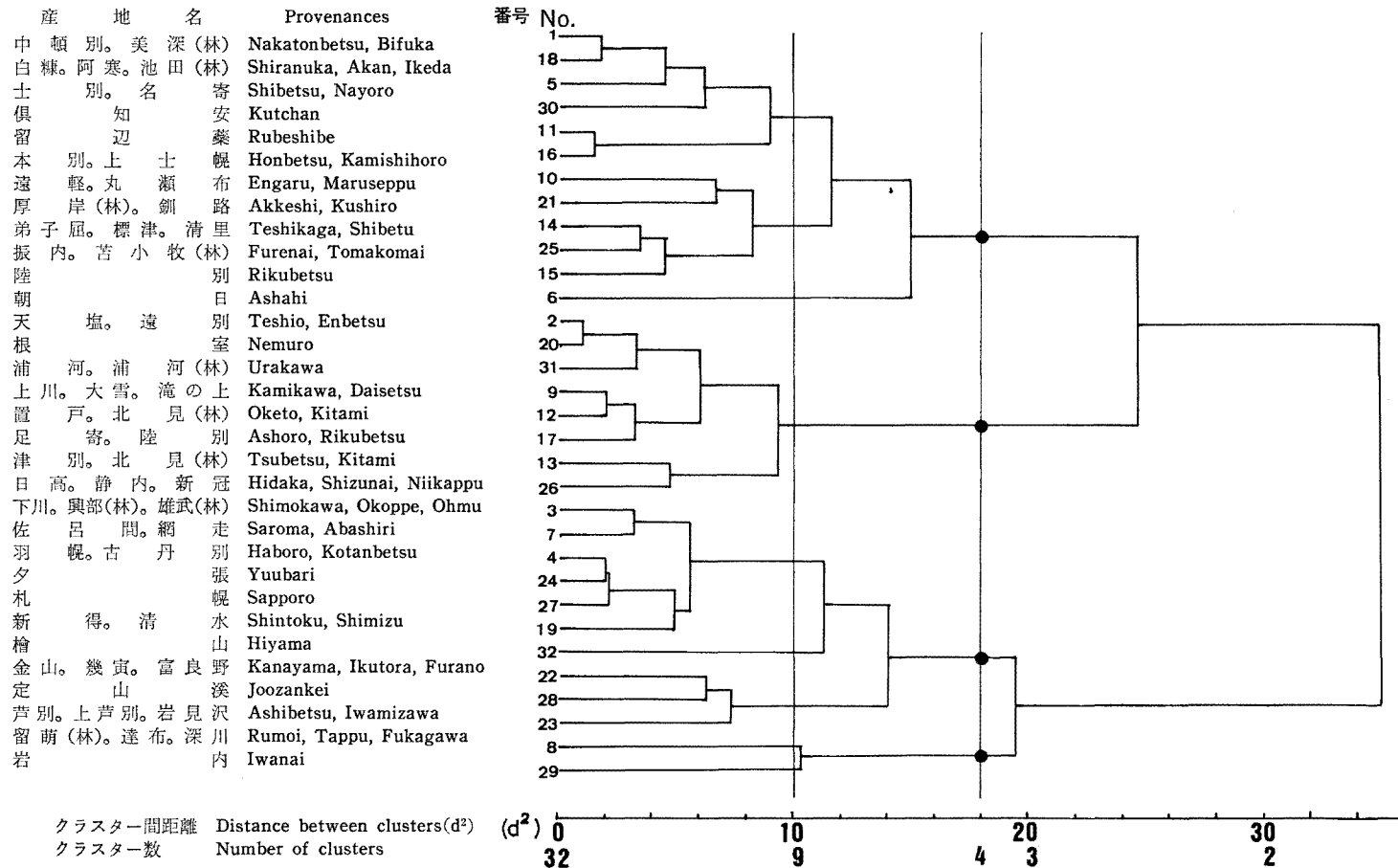


Fig. 20. 精英樹の被害指数を用いてクラスター分析されたトドマツ耐凍性の産地間の生態遺伝学的関連
Dendrogram showing the ecogenetical relationship of freezing resistance among 32 provenances of grafts from plus trees, which was obtained by a cluster analysis of the freezing-injury index.

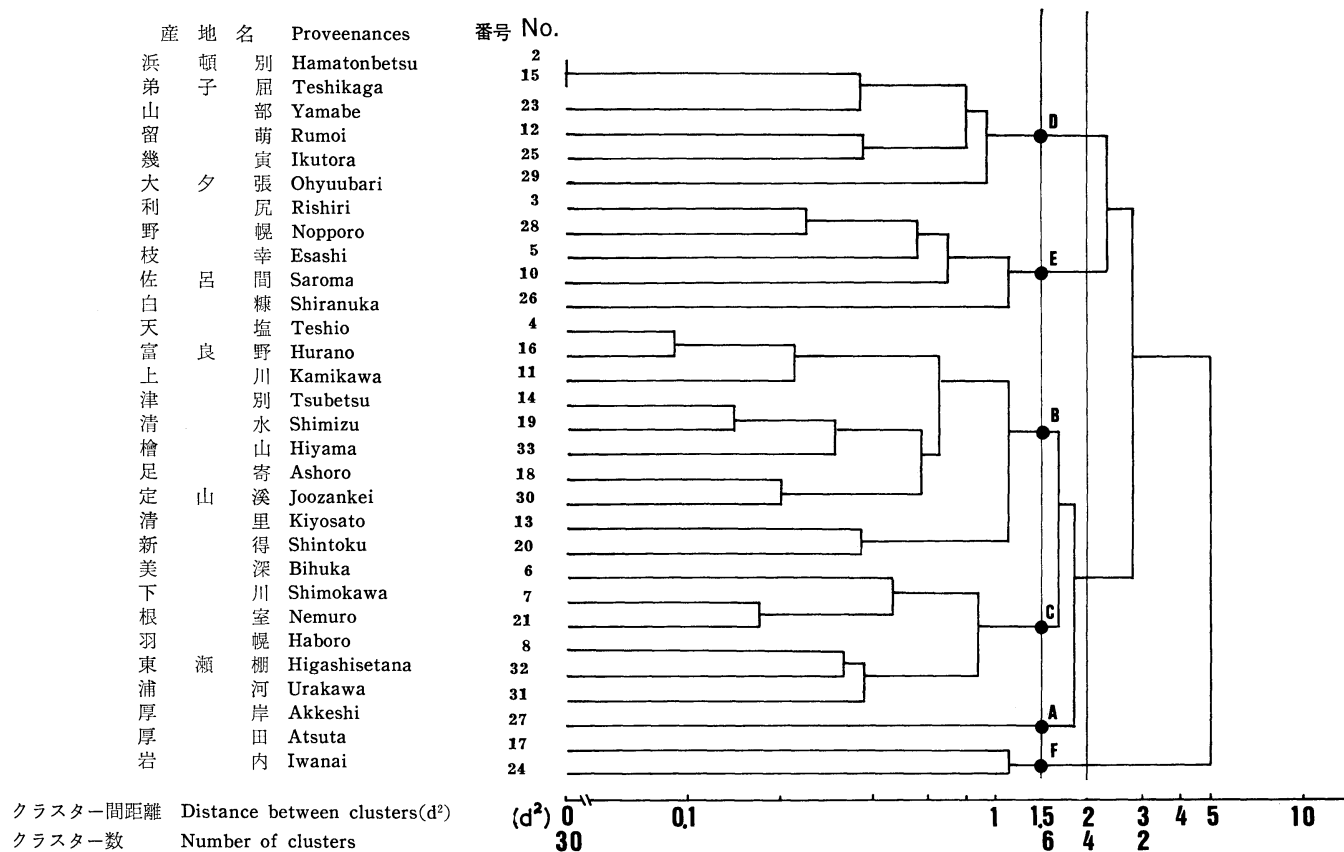


Fig. 21. 実生苗の被害指数を用いてクラスター分析されたトドマツ耐凍性の産地間の生態遺伝学的関連
Dendrogram showing the ecogenetical relationship of freezing resistance among 30 provenances of seedlings from open-pollinated progenies, which was obtained by a cluster analysis of the freezing-injury index.

Note : See Fig. 22 for A-F.

行った。その結果、経度 (x_1) と積算寒度 (x_2) の偏回帰係数から予測式 ($\hat{Y}$)

$$\hat{Y} = 245.34 - 15.19 x_1 - 0.046 x_2$$

が得られた。ただし、 x_1 と x_2 及び $\hat{Y}$ はそれぞれ 10 のベキ数で Table 18 の数値を除いた値を用いた。つぎに、この回帰式が $\hat{Y}$ を説明するのに役立つかな否かを知るために分散分析を行った (Table 19)。Table 19 の回帰による分散を残差分散と比較すると、その分散比は明らかに有意であったことから、回帰式は成立する。トドマツの被害指数は、重回帰分析によると経度と積算寒度のわずか 2 因子にのみ高い有意性が認められたが、単一相関では Table 18 に示したようにいくつかの因子で高い有意性が認められた。このことは互に重複する因子が含まれる事によるものと考えられる。寄与率の結果から、凍結による被害指数の産地間変動の 50% は、原自生地の経度と積算寒度によって説明されることがわかった。

6. 北海道におけるトドマツ耐凍性の地域区分

これまでに凍結による被害指数の平均値と分散を用いて産地間および産地内の変異について検討した。また、被害指数の地図上の等値線を用いて地域的な拡がりを検討した。これらの従来の方法は集団間の類似性および集団間の拡がりを知るためには不十分である。近年、集団間差異測定の理論化がすすみ、いく

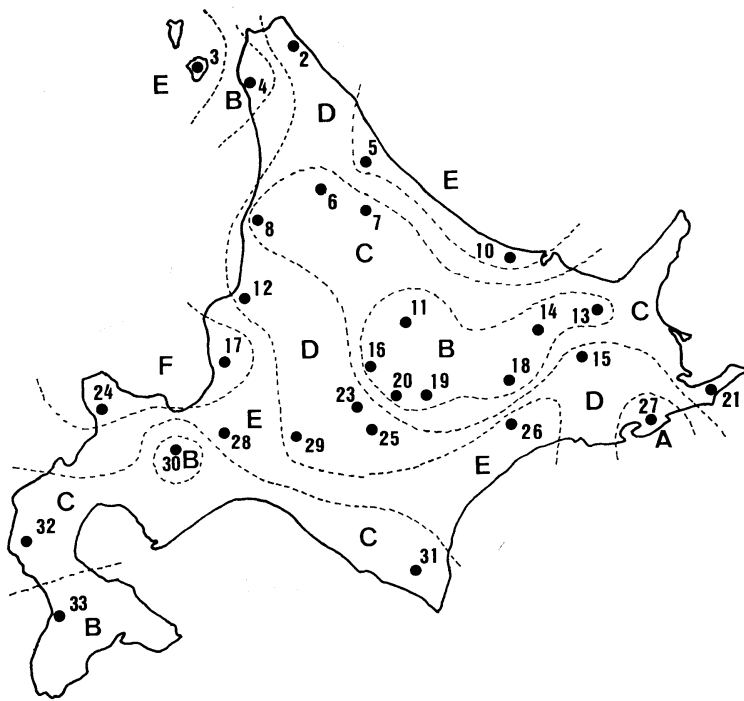


Fig. 22. 実生苗のクラスター分析によって分類された
トドマツの地域的な耐凍性の分布

Geographical distribution of freezing resistance of the seedlings,
which was obtained by a cluster analysis of the freezing-injury
index.

(1) 1~33: Table 3, Fig. 6 の林分の位置

Note: Numbers 1-33 are locations of the seed sources in Table 3 and Fig. 6.

(2) A~F: Fig. 21 に示した $d^2=1.5$ のクラスター間距離による地域 The letters
A-F are regions of distances between clusters ($d^2=1.5$) as shown in Fig. 21.

つかの多変量解析または数量化分類の技術が開発されるようになった^{39,40)}。集団内変異を考慮せずに、集団間変異だけを取り上げる場合、各集団はそれぞれ一つの分類単位となり、その平均値によって各集団は代表されることになる。

天然林から選抜された精英樹のつぎ木苗の耐凍性については、冬芽・針葉および茎のそれぞれの被害指数の産地平均を変数として、また自然交雑実生苗の耐凍性については、春と秋の被害指数の産地平均を変数として、最長法によるそれぞれのクラスター分析を行った。クラスター分析は「似たもの同志」をかたまり (Clustr) として集める方法である。つぎ木苗のクラスター分析は Fig. 20 のデンドログラムが示したように、クラスター間距離 (d^2) = 18 で 4 組のクラスターが分類された。さらに、 d^2 = 10 で 9 組のクラスターが分類された。実生苗についてもつぎ木苗と同じ手法によってクラスター分析 (Fig. 21) を行い、 d^2 = 1.5 で区分された 6 地域 (A~F) を地図にプロットした (Fig. 22)。

クラスター分析の結果はつぎ木苗と実生苗とはほぼ同じような傾向を示した。すなわち、耐凍性の非常に高いトドマツの存在する地域は、大雪山系から道東内陸部の山岳地帯であり、非常に耐凍性の低いトドマツの存在する地域は日本海沿岸の積丹半島と暑寒別岳山地であった。さらに、実生苗のクラスター間距離によって分類された等値線の分布は、耐凍性の非常に高い地域 (Fig. 22 の B 地区) を中心としてほぼ同心円状に外に拡がり、Fig. 1 と 2 に示した積算寒度と土壌凍結深の北海道における分布に極めて類似したパターンを示した。以上の結果から、耐凍性の北海道における地域区分は、冬芽、針葉および茎の 3 器官によればおよそ 4 地域に、春と秋の季節によれば 6 地域に分類され、これらは積算寒度の分布に対応した地域が区分された。

V 考 察

トドマツの針葉と茎は、厳寒期には -70°C 近くの凍結に耐えるが⁴⁴⁾、冬芽の枝条原基は冷却方法によって異なるが、 -40°C ~ -50°C までしか耐えない⁵⁸⁾。厳寒期のトドマツの芽の耐凍度は地域によって異なり、積丹半島と暑寒別岳山地のものは、耐凍度が低く -35°C に耐えるのが限度であったが、名寄盆地・陸別および根室・釧路地域のものは耐凍度が非常に高く -45°C ~ -48°C に耐えた。これらの耐凍度は、供試材料を採取後、約 15 cm の切枝の入ったポリエチレン袋のままで、1 日に 1°C の冷却速度で緩慢にハードニングした場合の結果である。これまで、トドマツの冬芽の耐凍度は、約 -30°C ~ -35°C 前後であり、厳寒期においては耐凍度の産地間差はすくないとされていた¹⁷⁾⁴⁵⁾。しかし、これらはノン・ハードニングによる凍結処理の方法であり、材料採取時の気象条件によって発現される耐凍度であるので、潜在的な耐凍度が発現しなかったものと考えられる。酒井 昭ら¹⁸⁾は、北海道大学演習林母子里の天然林から採取したトドマツの枝条原基を、1 日に 5°C ずつ温度を下げて耐凍度を調べ、枝条原基は -45°C ~ -50°C の凍結に耐えたが、 -55°C には耐えなかったことを報告している。おそらく、トドマツの枝条原基の凍結に耐える限界温度は -50°C 前後と考えられる。一方、アラスカ、シベリヤ内陸部に自生する *Picea glauca*, *P. mariana*, *Larix laricina*, および *L. sibirica* の枝条原基は -70°C までの凍結に耐えたことが報告されている⁴⁴⁾。しかし、中緯度の亜高山地域に自生するトドマツを始めとするモミ亜科の針葉樹は、気温が -55°C 以下にもさがるアラスカやシベリヤの厳寒地のものとちがいで、冬芽は -30°C ~ -50°C にしか耐えない⁴⁵⁾⁴⁷⁾。

従来、植物が氷点下の温度に生きられるのは、細胞外凍結によって凍結脱水に耐えるか、または過冷却

で凍結を回避する^{48),49),50)}, かのいずれかであると考えられている。しかし、モミ亜科の針葉樹の冬芽や花の原基では、それを構成する細胞はほとんど凍結に耐える能力をもたないが、ゆっくりと冷却される時には器官ぐるみで凍結脱水がすすみ、器官外凍結によって -30°C ~ -50°C までの凍結にも耐えることが報告されている^{46),47)}。トドマツの冬芽の耐凍性は初秋から段階的に高まり、それに平行して含水率の低下がみられた (Fig. 7, 8)。初秋から厳寒期にかけ、冬芽の耐凍度は急速に高まり、含水率は 50% を割るようになるが、とくに厳寒期には 35~45% にまで低下した。このように冬芽の枝条原基は強度の凍結と脱水に耐えて越冬している。

チャノキの耐凍性の育種において、いくつかの原種間の交雑の結果、次代の耐凍性は中央に集中分布し、両親よりも特別に高いものも、特別に低いものも現われなかった⁵¹⁾。池田ら⁵²⁾は、柑橘類の交雑実生の耐凍性を調べて、交雑親に同等かそれ以上の耐凍性をもった優性な実生が出現する可能性を示唆されたが、次代実生の耐凍性の頻度は連続的であった。耐凍性の形質は連続的に変化する量的形質と考えられ、かつ器官によって異なるが多数の微働遺伝子に支配されるポリジーン系支配と考えられる。また耐凍性の遺伝変異は、一般に量的遺伝の法則にしたがうものであり、特定の個体における主働遺伝子の作用よりは、個体の集まりである集団を対象とした遺伝的構成に支配されるものと考えられる。集団の遺伝的構成の変化は、自然界において強い選択が働くか、隔離または交配による遺伝子の組換え、機会的な浮動等の作用によって起こる。一般に、分布域の広い樹種の産地間変異にはそれぞれの要因が複合的に作用すると考えられる⁵³⁾。

武藤と堀内⁵⁴⁾は、生育環境の異なる 20 産地の、おもに天然林から集めたスギ (*Cryptomeria japonica*) の実生苗の寒害抵抗性を調べた。これら産地の 2 年生実生苗は寒害の常習地である茨城県鯉淵苗畑に定植され、被害が観察された。被害率は、屋久島産を別にすれば、雪の多い裏日本産のものは低く、表日本の雪の少ない寒冷地のものは一般に高い抵抗性を示した。このことは、裏日本では多雪地帯のために、表日本に比較し乾燥性の寒さに対して選択されにくいことを示すものと考えられる。トドマツの寒風害抵抗性の産地間変異の地域性は、畠山¹⁴⁾、山本⁵⁵⁾および岡田⁵⁶⁾によって報告されている。畠山¹⁴⁾は、トドマツの自然受粉による実生家系の寒風害抵抗性について、産地間変動が著しく大きく、太平洋側の厚岸、浦河および池田などの地域のもは全般的に高い抵抗性を示すことを報告した。一方、日本海側やそれにつながる内陸の裏日本型気候をしめす地域のもは抵抗性が低かった。太平洋側と日本海側の両地域のトドマツの間に、寒風害抵抗性に著しい差異がみられたのは、太平洋側の少雪、土壤凍結地帯における乾燥性の寒さに対して選択が強く働いたためと考えられる^{13),20)}。

一般に、自然淘汰は集団の適応に都合のよい形質の頻度を高める一方で、他の形質の頻度を低める場合が多い。また、ある形質の淘汰が他の形質の淘汰の方向と同じ場合もありうる。武藤と堀内⁵⁴⁾はスギの耐寒性に関連する形質として苗木の高さと、針葉型を調べたが、これらの間には関連が認められなかった。これまでのトドマツのいろいろな形質の地域性に関する研究^{8,14,24,56,58)}によれば、太平洋側のものは比較的球果・種子が小型・軽量であり、幼齡期の生長はかん慢であって、開芽期が遅く、その針葉は短く節間も短いことが知られている。それに対して、日本海側のものは、おおむねその反対の性質を示すが、他の地域ではさらにこれら 2 地域の間接的な性質や特徴的な形質を示すなど複雑な変異が存在し、単純ではない。これら形質は、それぞれの地域において互いに環境と他の形質とも関連し合って変化したものと考えられる。Fig. 23 はこれまでに報告されたトドマツの産地間の形質変異のうち、耐凍性^{16),17)}、耐寒風性^{55),56)},

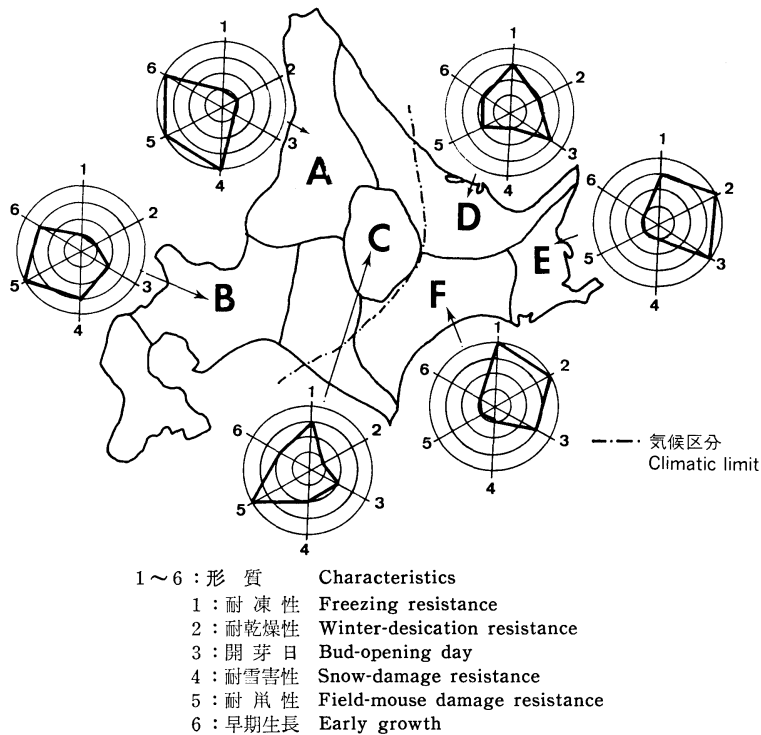


Fig. 23. トドマツ天然林における6種類の形質の地域特性を示すレーダチャート
Radar charts showing six characteristics of Saghalin fir for six area of Hokkaido.

A-F : 地域区分 Areas.

Note : A : 日本海北部斜面 North coast on the Japan Sea.
B : 日本海西南部斜面 Southwest coast on the Japan Sea.
C : 中央高地 Central highlands.
D : オホーツク海斜面 Northeast coast on the Okhotsk Sea.
E : 太平洋東部 East coast on the Pacific Ocean.
F : 太平洋南東部斜面 Southeast coast on the Pacific Ocean.

耐雪性¹⁴⁾、冬芽の開芽日⁵⁷⁾、耐鼠性²²⁾および苗木の幼齡期の生長⁹⁾¹⁰⁾についてレーダチャートによって地域ごとに示したものである。このレーダチャートでは中心から外に向うにつれて、抵抗性に関する形質は高いことを示し、冬芽の開芽日はより遅く、早期生長は高いことを4段階で示した。Fig. 23によれば、同じ方向に淘汰をうけたいくつもの形質が認められるが、同じ方向に淘汰をうけた複合した形質は地域によってそれぞれ異なる。すなわち、道東部のものは冬の低温に関連した形質が、道西南部のものは積雪に関連した形質がそれぞれ同じ方向に強く淘汰が働いたものと考えられる。中央高地とオホーツク海斜面のものは明確な方向性を示す複合した形質が認められなかった。

耐凍度の高い地域では、その分散値の大きい産地がみられなかったが、中程度の耐凍度を示す地域では、高い分散値を示した産地が認められた。自然淘汰によって強く選択された形質は環境条件、とくに気象因子に影響されて、その変異幅を小さくしたが、淘汰があまり強く働かないか、中立の場合の地域においては気象因子に影響されないために、その分散幅を大きくしたものと考えられる。この傾向は、高度に

に伴う耐凍度の増大のさいにも認められた。トドマツが優占種となっている 400~500 m の高度では、その耐凍度はあまり高くはなかったが、その分散値が大きかったことから、そこでは耐凍性の強い淘汰をうけないために幅広い変異を保有しているものと考えられる。倉橋²⁴⁾は、低標高産家系のトドマツは本来の生育地に近い環境下では良い生育を示すが、高い標高では生育がわるく、また高標高産の家系はいずれの標高の植栽地でも生育は良くなかったことを報告している。すなわち、中標高産のものは適応性が高く、おそらく遺伝的な変異性に富んでいるものと考えられる。また、高度に伴って、球果・種子は小型・軽量化し、樹高が低下するのは先に述べた通りであるが、とくに種子の発芽率の低下は 1,200 m 附近で著しかった。高度 1,200 m におけるトドマツの他の種との混交率は 15% 以下であり、受粉期の花粉の飛散濃度の低下が推察される。また、高度が高くなるにつれて生殖器官の發育、花粉の発芽も不十分であると推察されることから、不稔や自殖の割合が高くなることが推測される。これらの結果、種子の発芽率は高度が増すにつれて低下し、発芽後の著しい個体減少がおきるが、生きのこったものの耐凍性は著しく高いものと考えられる。他方、低標高地のトドマツほど凍結による被害指数は高く、その分散も高くなる傾向がみられたが、とくに標高約 311 m のものは約 393 m のものよりも分散が低かった。標高 230~340 m に自生していたトドマツは、230~1,100 m のことなる標高に植栽したところ、樹高と暗色雪腐病の抵抗性はどこの植栽地においても著しく高かった²⁴⁾。すなわち、トドマツは低地における適応性を高めるために、高地とは異なる多くの遺伝的変異を保有していると考えられる。そのために、低地における耐凍性の遺伝的多様性が低下したのと考えられる。

トドマツ天然林の多くの形質についての研究は、産地間に著しい地理的変異のあることを認めているが、その差異は自然淘汰によってもたらされたものと考えられる^{21,56)}。本研究において、耐凍性の産地間変異のうちの大部分は、経度と積算寒度のちがいで説明されたが、経度による変異は北海道の冬季の気候因子がそれらに関連して変化していることを反映しているものと解釈される。すなわち、供試材料の原自生地は、1月の最深積雪深、年平均気温および年降水量とは負の高い相関が認められたために、これら気象因子の代表値として経度が回帰式にとり入れられたものである。このような耐凍性と気象因子との関連は、北海道の全域において必ずしも認められなかった。それは、道東のトドマツでは、すでに自然淘汰が強く働いていて、耐凍性の選択がすすんでいたが、南部や西部の比較的寒さが厳しくないところでは耐凍性の淘汰があまりすすんでいなかったためと考えられる。北海道におけるトドマツ天然林の耐凍性の変異は、産地間や地域間のちがいが産地内の林分や母樹間よりも大きいことから、集団水準に働く選択作用によってもたらされ、その変異の種類は環境条件が一定の方向に変化するとき、特定の個体群が消失する場合に働く指向性選択⁵⁹⁾と考えられる。

トドマツのいろいろの地理的変異については、すでに多くの人々によって明らかにされてきた。また、外国においては造林樹種の地理的変異に関する研究が盛んに行われている⁶⁰⁾。これらの研究は、林業用種苗の需給区域の設定と森林の遺伝子保存のために、その種子源や地域区分および育種材料の選抜方法、保存方法などを明らかにするために行なわれている。トドマツ天然林の耐凍性の変異は、すでに述べたように、産地によって異なるだけでなく、高度によっても著しく異なる。また、産地間のクラスター分析によって耐凍性の異なる地域的な拡がりをも明らかにすることができた。これまでのトドマツの地理的変異に関する研究の供試材料は、多くても 20 産地程度からのものであり、北海道の全域にわたる形質変異の分布を知るためには不十分と思われる。本研究の供試材料はつぎ木と実生苗を合せて 64 産地におよぶが、重

複する同一林分を除くと47産地であった。また、同一産地内に複数の林分または母樹別に系統管理されたものが14産地あった。このような材料を用いて、トドマツの耐凍性を北海道の全域にわたって解析した結果、いくつかの産地を含む耐凍性の異なる6地域が区分された。このようにトドマツの形質について北海道の全域を連続的にとらえた研究はこれまでほとんど見られなかったことから、北海道におけるトドマツの林業技術の確立にとって新しい知見が得られたと考えられる。とくに、これらの知見は林業用種苗の需給区域の設定、森林の遺伝子保存にとって欠くことのできないものであり、かつ森林の環境区分を生物の抵抗性の形質を通して行うことによって林業活動の地域単位を示唆してくれるものと考えられる。

引用文献

- 1) 酒井寛一：生態遺伝学，生態学講座 26，共立出版，東京，108 pp，(1973)
- 2) 木村資生：集団遺伝学概論，培風館，東京，312 pp，(1960)
- 3) 宮部金吾・工藤祐舜：北海道主要樹木図譜，北海道庁，125 pp，(1932)
- 4) 館脇 操・佐々木友吉：北海道産裸子植物(Ⅲ) トドマツの分類，北海道林業会報 397，19～22，(1936)；同会報 398，13～21，(1936)
- 5) 原田 泰・柳沢聰雄：寒帯性樹種の品種改良試験(第1報)，昭和15年度日林春講演集，111～126，(1941)
- 6) 山崎次男：花粉分析法による南樺太及び北海道の森林並びに気候の変遷に関する研究，京大演報 21，1～79，(1951)
- 7) 柳沢聰雄：トドマツ球果の形態的変異とその地域性，北海道の林木育種，8(1)，8～15，(1951)
- 8) 久保田泰則：トドマツの地域性について，76回日林講，249～251，(1965)
- 9) 岡田 滋：トドマツ苗木の産地特性についての調査(Ⅰ) トドマツの子葉数の変異と産地間・母樹間の相違について，日林誌 48(8)，331～333，(1966)
- 10) ———・成田一芳・柳沢聰雄：トドマツ苗木の産地特性についての調査(Ⅱ) トドマツのまき苗における産地間の生長差異について，日林誌 48(2)，440～444，(1966)
- 11) ———・向出弘正：トドマツ苗木の産地特性について(Ⅲ) 苗高と二次生長発生率の産地間・母樹間変動，日林誌 51(1)，6～11，(1969)
- 12) ———・酒井 昭・向出弘正：トドマツ苗木の産地特性について(Ⅳ) 林分のちがいによる生育期間の差，日林誌 52(10)，357～361，(1970)
- 13) 畠山末吉：産地ごとにみたトドマツ幼齡期の特性，光珠内季報 4，8～16，(1970)
- 14) ———：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，道林試報 19，1～91，(1981)
- 15) 久保田泰則・近久明男：トドマツの開葉の変異について，道林試報 3，16～26，(1964)
- 16) 栄花 茂・岡田 滋・森 俊人・向出弘正・酒井 昭：トドマツの産地特性について トドマツの産地による耐凍性の差異，83回日林講，243～245，(1972)
- 17) ———・酒井 昭：トドマツ冬芽の耐凍性と休眠について，89回日林論，221～212，(1978)
- 18) 酒井 昭・栄花 茂：トドマツの冬芽の耐凍性，日林誌，65(12)，443～447，(1983)
- 19) 久保田泰則：トドマツの地域性について(Ⅱ) 寒さの害に対する変異，79回日林講，163～164，(1968)
- 20) 畠山末吉・藤谷光紀・梶 勝次・久保田泰則：トドマツの産地と寒害抵抗性，86回日林講，166～168，(1975)
- 21) ———・石倉信介・江州克弘：トドマツ雪害抵抗性の地理的変異，道林試報 16，27～39，(1979)
- 22) 松浦 堯・前田 満：トドマツは産地系統によってエゾヤナネズミによる喰害量がちがう，野ねずみ 152，9～11，(1979)

- 23) 森 俊人・栄花 茂: トドマツ精英樹の枝枯病の産地及びクローン間の差異, 日林北支講, 113~115, (1982)
- 24) 倉橋昭夫・濱谷稔夫: トドマツの垂直分布に伴う変異, 東大演報 **71**, 101~147, (1981)
- 25) 岡田 滋・向出弘正: トドマツ苗木の産地特性について(VI) 林分のちがいによる各種形質の遺伝変異, 日林誌 **55**(10), 307~312, (1973)
- 26) 鈴木秀夫: 日本の気候区分, 地理学評論 **35**, 205~211, (1962)
- 27) 和田清夫: 日本の気候, 東京堂, 東京, 225 pp, (1959)
- 28) 福田正己: 1974~1975 年冬における北海道の土壌凍結深分布と気候特性 12 回自然災害科学シンポジウム, 386~386, (1975)
- 29) NOGAMI, M., KOAZE, T. & FUKUDA, M.: Petiglacial environment in Japan. Present and Past, *Geojournal* **4**, 125-132, (1980)
- 30) 札幌管区気象台: 新版 北海道の気候, 北海道気象協会, 391 pp, (1964)
- 31) 館脇 操: 汎針広混林帯, 北方林業 **7**, 240~243, (1955); **8**, 7~9, 72~75, 120~123, 312~315, (1956); **9**, 47~53, (1957)
- 32) 林 弥栄: 日本産針葉樹の分類と分布, 農林出版, 東京, 202 pp, (1960)
- 33) 林野庁: 精英樹一覧表, 374 pp, (1970)
- 34) 増田久夫: 北海道任意地点の月平均気温推定法, 林試研報 **206**, 151~188, (1967)
- 35) 吉良竜夫: 日本の森林帯, 林業解説シリーズ 17, 林業技術協会, 36 pp, (1951)
- 36) 石川政幸・鈴木孝雄: 北海道における 1964~1965 年冬の最深凍結深の分布, 林試北支場年報, 238~248, (1964)
- 37) 農林省・気象庁: 農業気象 10 年報, 日本気象協会道本部, 札幌, 732 pp, (1964)
- 38) 北海道林木育種場: 北海道林木育種場年報, 55~59, (1980)
- 39) 奥野忠一, 芳賀敏郎・矢島敬二・奥野千恵子・橋本茂司・古河陽子: 統多変量解析法, 日科技連, 東京, 299 pp, (1980)
- 40) MORISHIMA, H.: Phenetic similarity and phylogenetic relationships among strains of *Oryza perennis*, estimated by methods of numerical taxonomy. *Evolution* **23**, 429-443, (1969)
- 41) 大雪営林署: 高寒地造林の進め方, 67 pp, (1966)
- 42) 山田知充: 大雪山における積雪期の気象観測資料(1977~1978), 低温科学, 物理篇 **36-37**, 11~24, (1978)
- 43) 旭川営林局: 石狩川源流原生林総合調査報告. 393 pp, (1955)
- 44) SAKAI, A.: Extraogen freezing of primordial shoots of winter buds of conifer. In plant cold hardiness and freezing stress. Vol 2. Academic press, N. Y. 694 pp, (1982 a)
- 45) ——— & OKADA, S.: Freezing resistance of conifers. *Silvae Genetica*, **20**, 53-100, (1971)
- 46) ———: Freezing tolerance of shoot and flower primordia of coniferus buds by extraogen freezing. *Plant & Physiol*, **23**(7), 1219-1227, (1982 b)
- 47) ———: Low temperature exotherms of winter buds of hardy conifers. *Plant & Cell*, **19**(8), 1439-1978, (1978)
- 48) KAKU, S. & IWAYA, M.: Low temperature exotherms in xylem evergreen and deciduous broad-leaved trees in Japan with reference to freezing resistance and distribution ranges. In plant cold hardiness and freezing stress, 227-239, Academic press. N. Y., (1978)
- 49) QUAMME, H. A. WEISER, C. J. & STUSHNOFF, C. S.: The mechanism of freezing injury in xylem of winter apple twigs. *Plant Physiol*, **51**, 273-277, (1973)
- 50) SAKAI, A.: Freezing tolerance of evergreen and deciduous broad-leaved trees in Japan with reference to tree regions. *Low Temp Sci*, **B36**, 1-19, (1978)
- 51) 鳥屋尾家弓: 茶樹における成葉の耐凍性の品種間差異とアッサム雑種の地域適応性, 茶業技術研究

- 45, 11~17, (1973)
- 52) 池田 勇・小林省蔵・中谷宗一: 1977年の寒波による被害からみたカンキツの耐寒性, 果樹試報 E 3, 49~65, (1980)
- 53) MORGENSTERN, E. A.: Genetic variation in seedlings of *Picea mariana* II. Variation pattern. *Silvae Genetica*, 18, 161-167, (1969)
- 54) 武藤 惇・堀内孝雄: スギ種子産地と寒害抵抗性, 日林誌 56(6), 210~215, (1974)
- 55) 山本和夫・栄花 茂・岡田 滋: 種子産地の積雪量によるトドマツ苗木の雪害抵抗性, 日林北支講。28, (1979)
- 56) 岡田 滋: 北海道におけるトドマツ (*Abies sachalinensis* MAST.) の変異について, 林育研報, 1, 15~92, (1983)
- 57) 栄花 茂・酒井 昭: トドマツ冬芽の開芽の遺伝変異, 日林誌, (1984, 印刷中)
- 58) OKADA, S, MUKAIDE, H. & SAKAI, A.: Genetic variation in Sakhalin-fir from different areas of Hokkaido. *Silvae Genetica*, 22, 24-29, (1973)
- 59) MATHER, K.: The genetical structure of populations. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, 7, 66-95, (1976)
- 60) WRIGHT, J. W.: Introduction to forest genetics. Academic Press. N. Y. 253-311, (1976)

**Ecogenetical Study on the Freezing Resistance of Saghalin
Fir (*Abies sachalinensis* MAST.) in Hokkaido**

Shigeru EIGA⁽¹⁾

Summary

Saghalin fir (*Abies sachalinensis* MAST.) is native to Hokkaido, the southern Kurils, and Sakhalin. It is one of the three most commonly planted conifers in Hokkaido, the northernmost main island of Japan.

Selective breeding aims to choose trees which are genetically superior. Selection of the best seed sources for planting is one of economic interest. In general, the most widely-distributed trees vary geographically. Provenance variations of Saghalin fir are important in identifying the best existing population for current seed-collection efforts and for the selection and breeding of superior strains.

Therefore, the main purpose of this study was to determine the genetic variation of freezing resistance among provenances so as to classify regions for seed collecting and gene conservation. Freezing resistance of the open-pollinated progenies of 33 provenances and ramets of 447 plus-trees from different altitudes and areas of Hokkaido were assessed. Results were as follows:

(1) Hokkaido Forest Tree Breeding Institute

1. Altitudinal variation of freezing resistance of winter buds increased with increasing altitude from 300 to 1,200 m. The increase in freezing resistance with altitude was always accompanied by a decrease in the variance. A significant correlation was observed between the resistance and altitude, the mean air temperature in winter, and the cold index at the collection sites of the materials.

2. Regional variations of freezing resistance were largest among provenances and smallest among stands and families. Provenance means of freezing resistance in Saghalin fir from eastern Hokkaido were higher than those from western Hokkaido.

3. A multiple-regression evaluating the effect of the climatic factors on the provenance variation of freezing resistance showed that the provenance variation can be explained by the degree-days of temperature below 0°C and the longitude of the sites. This provenance variation pattern probably resulted from the regional gradients in the winter climate at these sites.

4. The regional differentiation between provenances of Saghalin fir was analysed using cluster analysis; the 33 provenances were grouped into six distributional categories based on the freezing-injury index.

5. These results suggest that natural selection operating under influence of winter temperature gradients related to altitude and geography, is responsible for creating a hardier population.