

## トドマツの垂直分布に伴う変異

Variation of Morphological Characters and Growth Response of  
Saghalien Fir (*Abies sachalinensis*) in Different Altitudes

倉橋昭夫\*, 濱谷稔夫\*\*

Akio KURAHASHI\* and Toshio HAMAYA\*\*

## 目 次

まえがき	102	I-3-3. まとめ	124
I. 標高別母樹集団及び次代の形質変異	102	II. 相互移植における各標高産次代家系の 反応	124
I-1. 調査地, 材料及び方法	103	II-1. 植栽地, 材料及び方法	125
I-1-1. 調査地の概況	103	II-1-1. 植栽地の概況	125
I-1-2. 1973年産球果及び種子とそ の次代苗	105	II-1-2. 供試苗と調査方法	126
a) 採種木	105	a) 供試苗の大きさ	126
b) 球果, 種子の測定と処理	105	b) 調査方法	126
c) 苗の育成と測定	105	II-2. 結 果	127
I-1-3. 採種木の球果及び種子の 1973~'79年7年間の継続調査	106	II-2-1. 植物季節学的諸形質	127
I-1-4. 1977及び'79年の追加調査	106	II-2-2. 頂芽不開じょ个体率	130
I-2. 結 果	107	II-2-3. 3病害の罹病个体率	131
I-2-1. 球果及び種子の諸形質	107	II-2-4. 衰弱・枯死率	133
a) 1973年産球果及び種子の諸形質の標 高変異	107	II-2-5. 苗高生長	135
b) 各調査地点における着果量と球果及 び種子性状の年別変化	109	II-3. 考 察	135
c) 追加調査地点の球果長, 種子1000粒 重及び種子充実率	114	II-3-1. まとめ — 各標高産次代家 系に見られる諸形質の遺伝性 —	135
I-2-2. 次代苗の諸形質	115	II-3-2. 調査山域におけるトドマツ 自生集団の造林学的並びに森林生態遺伝 学的特性	138
I-3. 考 察	119	II-3-3. 垂直的種苗供給区域区分	140
I-3-1. 母樹集団の球果及び種子の 諸形質	119	摘 要	141
I-3-2. 次代苗の諸形質	121	引用文献	143
		Summary	145
		写真説明	147

\* 東京大学農学部北海道演習林

University Forest in Hokkaido, Faculty of Agriculture, University of Tokyo.

\*\* 東京大学農学部林学科

Department of Forestry, Faculty of Agriculture, University of Tokyo.

## ま え が き

トドマツの諸形質の地理的分布に伴う変異は、多くの調査研究によってかなり明らかにされ、それに基づいて北海道内の種子供給区域の割付けのための基礎的情報が蓄積されてきた。一方、同一地域内の標高<sup>2,3,11,12,19)</sup>や林分が異なる場合の変異については若干の報告例を数えるにすぎない。しかし、標高に伴う変異、特にその生態遺伝的性格の究明は、遺伝子資源保存林設定に際しての標高別配置や面積配分あるいは天然林からの採種や供給許容範囲等を考えるに当って欠くことのできないものである。

このような観点から、東京大学北海道演習林では、管内の各標高におけるトドマツ自生木の球果、種子及び次代家系苗の各種形質の変異、またこれら形質と結実豊凶との関係について、1973年以来継続的に調査研究を行ってきた<sup>11, 12)</sup>。

この研究の結果に基づいて本報では、前半(才I部)において標高別の母樹集団の球果及び種子並びに苗畑での次代家系苗の諸形質の変異について、また後半(才II部)において林内6箇所の標高に試験植栽された1973年産種子次代家系苗の生育比較について、それぞれ述べる。

本報で述べる内容は、1973年から1980年にかけて8年間の研究によって得られたものであるが、特に才II部の内容についてはさらに今後の生育経過を加えた検討が必要である。

本研究の一部は、昭和53~55年度文部省科学研究費(一般研究B「針葉樹の休眠調節機構に関する生理学的研究」)並びに昭和52~54年度農林水産省特別試験研究費(「天然林の生態遺伝的管理技術開発に関する研究」)によって行われた。

本研究を行うにあたり、前北海道演習林長高橋延清名誉教授と現北海道演習林長畑野健一教授には終始御指導とごべんたつを仰ぎ、また、柴田前講師及び高橋郁雄教官からそれぞれ専門の立場での貴重な御教示をいただいた。材料の整理調整、育苗及び直接調査には佐々木忠兵衛、小笠原繁男、高橋康夫、寺井礼子、野沢千代子の各氏、そして試験地の設定、手入及び種子採取の各作業においては造林・種苗掛、そのほか多くの職員の御協力を得た。

また、本稿作成に当っては北海道天然林の生態遺伝的研究グループのメンバー各位、特に酒井寛一博士からは現地や討論会の席において懇切な御指導を仰ぐことができた。これらの方々に対して心からお礼を申しあげる。

### I. 標高別母樹集団及び次代の形質変異

この研究は1973年に始められ、その結果の一部はすでに報告されている<sup>8, 11, 12)</sup>。球果、種子及び次代苗の諸形質の調査は、主として1973年に選定した調査対象木及びそれから得られた次代苗について行われた。また、1977年と'79年には上記のほかに若干の調査木が追加された。

## I-1. 調査地, 材料及び方法

### I-1-1. 調査地の概況

道央の空知川中流々域の一部を占める当演習林の林域は、標高約(200~)300mまでの汎針広混交林帯域と、それから上方森林限界(1200m前後)までのトドマツ, エゾマツの優占する亜高山針葉樹林帯域とに大別され、森林限界以上は徐々に大麓山々頂(1459.5m)の高山帯へと移行する。これらのすべて、すなわちほぼ全域にトドマツの自生が見られるが、600~700mから下部のトドマツ=オシダ群集においては優占し、上部のエゾマツ=チシマザサ群集では少なくなる<sup>10)</sup>。1973年に、この中にI~Xの10個の調査地点が選ばれた(図-1)。表-1に、これら各調査地点の林況を調査地点の周辺林分における針葉樹3種の立木構成の資料(1972年以降、当演習林調査樹による)を以て示した。

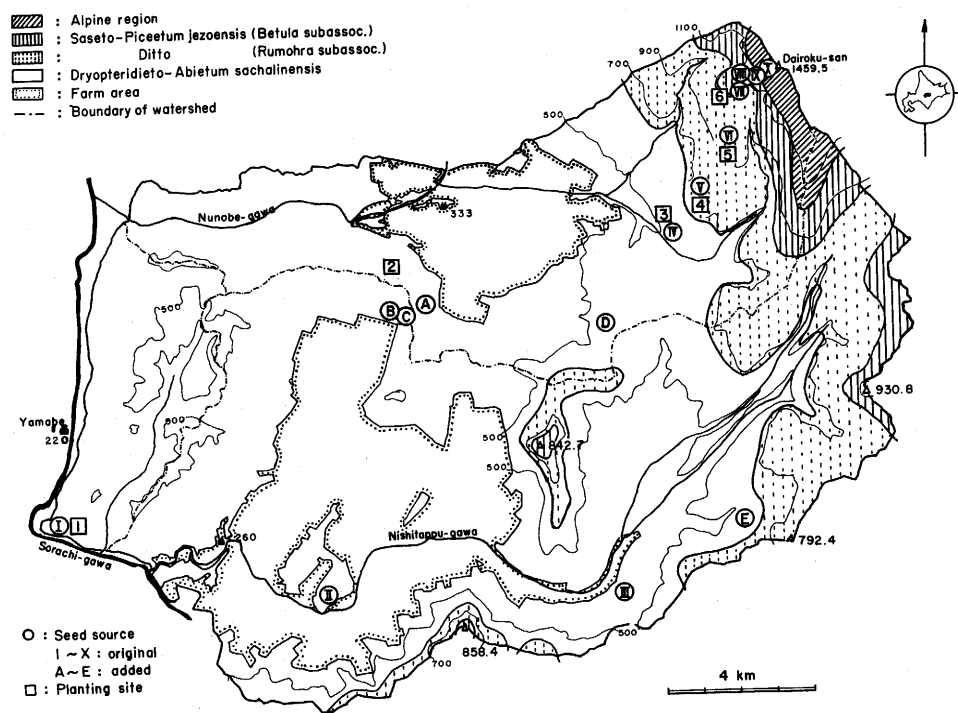


図-1. 調査地点および植栽地の位置図

Fig. 1. Seed sources and planting sites

群集名は加藤(1952)による。

Associations after KATO (1952).

表-1. 調査木の生育地標高と生育状況及び周辺の林況  
 —— 針葉樹3種と広葉樹の立木構成 ——

Table 1. Altitude and growth condition of sample trees and surrounding stands  
 —— Stand composition of three conifer species and hardwoods ——

調査地点 Seed source	標高 Altitude (m)	調査木 <sup>1)</sup> Sample trees		中・大径木 <sup>2)</sup> 本数/ha Number of trees of medium and large diameter in the surrounding stands/ha			
		樹高 Height (m)	胸高直径 DBH (cm)	トドマツ	エゾマツ	アカエゾマツ	広葉樹 Hardwoods
				<i>Abies sachalinensis</i>	<i>Picea jezoensis</i>	<i>Picea glehnii</i>	
I	230	23~26	45~52	185	5	0	(255)
II	340	23~28	42~68	98	0	0	94
A	400	—	26~64	143	0	1	80
III	420	29~32	48~67	126	7	0	40
B	420	—	32~50	77	0	0	86
C	450	—	20~46	136	0	0	56
IV	530	15~18	31~45	74	42	0	42
D	580	—	28~64	30	47	0	95
E	600	—	22~58	57	66	0	48
V	750	14~16	33~54	86	67	0	46
VI	940	16~18	37~61	14	44	0	24
VII	1100	5~15	13~34	15	4	85	20
VIII	1200	8~12	23~29	25	7	40	50
IX	1250	9~10	19~20	0	0	(50)	(175)
X	1350	6	18	0	0	(250)	(50)

注 1) 調査木はI~X地点5本ずつ、但しIXは2、Xは1本。A~E地点のそれは表-5に示す。

2) 本表は調査樹の資料に基づいて作成した。

a) 中・大径木：胸高直径 >26cm。

b) ( )は小径木：胸高直径6~24cm。

N. B. 1) Five sample trees are selected in each seed source, with the exception of IX (2) and X (1). A~E shown in Table 5.

2) This table is based on the data from the Management Section.

a) Trees of diameter larger than 26cm.

b) Trees of smaller diameter (24~6cm) shown in the parentheses of the table.

調査地点のうち、Iは演習林の西南隅空知川沿いに、IIとIIIが演習林の南部長辺区域を占める西達布川(空知川支流)流域に、そしてIV以下は大麓山のほぼ一様な西南斜面におよそ200mの標高差を以て、それぞれ位置している。I、II、IIIは約8kmの等距離で演習林の南縁に平行な一直線上に並び、IVはIIIの真北10kmの位置にある。便宜上これらのうちIをII及びIIIに併せてN(西達布)区、IV~XをD(大麓山)区と総称することもある。また、IIとIIIは当演習林の採種林に指定されていたが、そのうちIIIは1979年10月の台風によって、構成木の大部分を失った。図-1の(A~E)は、1977年と1979年に追加調査した地点を示す。

### I-1-2. 1973年産球果及び種子とその次代苗

本研究才I部の主要材料として用いられたのは、1973年産の球果及び種子とその育成苗である。これらの苗が才II部の標高別の試験植栽にも用いられている。

#### a) 調査木

I～Xの各地点の広さは最大径が約200mを超えないものとし、1973年にその中の上・中層木より5本ずつ（ただし、IVでは2本、Xでは1本）を調査木として選んだ。調査木の樹高、胸高直径の幅は表-1に併せ示した。

#### b) 球果，種子の測定と処理

1973年は豊作年に当たったが、調査木の球果はなるべく全数を採取記録した。調査木ごとに平均的な形状の球果20個を選び、球果の形質測定にはそのうちの12個をあてた。上の20個の球果から外形の完全な種子をすべて取出し、1000粒当りの重量と容積を求め、充実率（切断法による）は1調査木当たり100粒ずつによって求めた。

#### c) 苗の育成と測定

は種育苗は、すべて当演習林山部苗畑（標高230m）で行った。種子は気乾状態で保存し、は種前約50日間雪中に埋蔵後、1974年5月4日に1家系平均23.0（8.0～39.2）gずつを60g/m<sup>2</sup>の密度で2反復でまいた。

発芽当年：播種床の各プロットにつき発芽後に枯死した苗も含む最終の総発芽本数を数え、それによって、圃場発芽率、枯死率及び発芽所要日数（最終発芽本数に対する発芽比率10%及び50%の逆算日数）を算出した。また各プロット内に10cm×10cmの調査枠を設け、枠内の全苗について苗高、子葉数その他の観察測定を行った。枠内の本数は平均16（0～37）本であったが、5本に満たない場合は枠外の近くの苗で補充した。2反復の平均をもって各家系の値とした。なお、大多数の実生は子葉を展開してから更に幼茎（上胚軸）の伸長生長に移るが、若干は幼芽のままで止る。

2年生時（発芽翌年）：調査枠内の据置苗を対象に、開芽期（頂芽のりん片がほころび新葉の先端が姿をのぞかせた時点）、冬芽形成期（苗茎の伸長生長が停止し頂芽が肉眼で認められた時点。この芽はこの後淡緑色から黒紫色に変化しながら大きくなる）及び土用芽形成開始期（一旦生長を停止した茎頂から土用芽の確認された時点）について調べた。開芽期は4月30日を、また冬芽形成期及び土用芽形成開始期は5月30日をそれぞれの調査開始日（0点）とし、前者は3、4日間隔、後者は4～6日間隔で観察を行って開始日より数えた日数で示した。開芽期より冬芽形成期までの日数をその苗の生育期間とした。1974年秋から'75年秋に至る期間の苗の枯死率は、調査枠内の枯死数から求めた。苗高、頂芽数の調査は9月下旬に行った。

3年生時：1976年5月に家系当たり441本（147本×3反復）を目標として2年生苗の床替を行った。43家系中41家系は少くとも200本以上の苗数があったが、IVの1家系は36本、Xの家

系は1本の得苗しかなかった。床替に当っては努めて選苗を避けた。同年8月下旬、上記のうち家系当り150本(50本×3反復)を対象として床替後の枯死率と土用芽形成個体率を調べた。

4年生時：前年床替苗を据置いて2年生時と同じ要領で開芽期、冬芽形成期及び土用芽形成開始期を調べた。また、苗高(頂芽中心芽から作られた土用芽の長さを含めたものと含めないものの2通りを測定した。頂生側芽からの土用芽伸長量を加えなかったのは、翌年主軸となるのはほとんど中心芽からの伸長に限られるからである)、根元径、頂芽数、土用芽となった頂芽数とその個体率及び複梢個体数の調査を10月上旬に行った。調査の際にトドマツノハダニ(*Oligonychus ununguis* JACOBI)の被害程度が家系によって顕著に違うことを観察したので、特に針葉の赤褐変ないし脱落の激しい苗の比率を求めた。以上の調査は各家系90本(30本×3反復)について行ったが、枯死率だけは前年と同じ本数を調べた。

5年生時：1978年6月28～30日に、据置苗の細根発生の促進と土用芽の抑制を目的に根切りを行った。苗高と土用芽形成個体の調査は、前年と同じ本数を調べた。

なお、本報での苗齢表示は、は種後1年間を経たものを1年生苗とし、翌2年目を経たものを2年生苗とした。また2年生の生育を完了しない途中のものについては2年生時と表示した。

#### I-1-3. 採種木の球果及び種子の1973～'79年7年間の継続調査

トドマツは年による豊凶の差が著しい。そこで、着果量や得られた球果と種子の形質の年による変動の傾向を明らかにしておくために、1973年選定の調査木について、1979年までの7年間調査測定を続けた。

着果調査は、毎年9月上旬の収穫期になるべく全数を採取記録したが、着果の多い場合には一定の部分を数えて残りを推定する方法を取った。ただし、IIIでは1974年から、またIとIIでは'78年から、双眼鏡によって概数を調べる方法を取った。なお、5月～6月に雄花着花程度も観察した。

調査木1本当り20～30個の球果を選び、1973年のそれに準じた方法で種子を取り出し測定を行った。ただし、1977年産に限って種子充実率は600粒によって求めた。また、同年産球果の一部につき、球果当りのりん片数と種子形成数を調べた。

#### I-1-4. 1977及び'79年の追加調査

前記調査地点には、N区とD区の間にあたる地域のものが欠けているので、それを埋めることを主な目的とした追加調査が1977年及び'79年に行われた。これら追加調査地点をA～Eの記号で図-1に併せて示した。なお、これらの地点はいずれも伐採中の林分内に選ばれたので、各地点の採種個体数を出来る限り多くした。

1979年には、標高400～600mの間の地点で合計79本の伐採木から採果した。さらに、異なる年の材料による比較であることを考慮して、調査木を追加してIVでは9本、VII～Xでは40本の個体からそれぞれ木登りによって採果した。

採種年は2か年にまたがっているが、各調査地点における作柄は、いずれも並以上あるいは豊作であった。

球果は収穫期に採取され、1調査木当たり20~30個が調べられた。球果と種子の取り扱いは前述の方法から特に変わっていない。

調査項目として球果長、種子1000粒重及び種子の充実率(200粒=100粒×2反復)を重点的に調べた。

## I-2. 結 果

### I-2-1. 球果及び種子の諸形質

#### a) 1973年産球果及び種子の諸形質の標高変異

調査地点別球果と種子の諸形質の比較ならびにそれらと標高との相関を表-2に示し、当年苗の枯死率も併せ示した。

球果：球果型の分類は柳沢<sup>27)</sup>に従い、かつこれを指数に置き換えて、地点間の比較を行った(A~D=1~4がアオトド、そしてE~H=5~8がアカトドの系統を表わす)<sup>16)</sup>。各地点の指数平均値をみると最小が3.8、最大が5.2であり、全調査木の平均で4.4という値は隣接の富良野(40本調査)、金山(7本)両地区<sup>27)</sup>の4.9及び5.0よりやや小さい(富良野市山部町芦別岳の標高700~800m地点での調査では5.5)。従って、演習林を含む空知川中流域では、場所によって存立する林分の球果型に相当の変異のあることが推定されるが、演習林区域内ではアオトドとアカトドとがほぼ同率に混生する林分が多いといえよう。球果型指数と標高との間には明らかな相関はない( $r=0.044$ )。標高400~500mを境としてその上下で平均指数が異なる点は、大雪山(旭岳~天人峽)における調査結果<sup>27)</sup>と一致する。Ⅶ及びⅧにおける値がやや小さいが、1979年にⅧを中心に26本の球果型を調べたところ、本調査のⅥ及びⅨに近い平均4.7という値を示した。

調査木1本当たりの着果数は、Ⅰ(230m)、Ⅱ~Ⅳ(340~530m)、Ⅴ~Ⅷ(750~1200m)及びⅨ以上(1250m~)の4標高階の間で差があり、標高との相関も低くないが、500m辺りを中心として上下両方向に減少する傾向を指摘することができる。一般に採種木1本当たり200~500個の着果があると並作以上の結実状態と評定されるが、Ⅱ~Ⅳがこれに相当している。

球果の長さ及び直径の全調査木43本の平均は6.9cmと2.5cmである。因みに柳沢<sup>27)</sup>の全道と樺太を対象とする調査(標高700m以下の380本)で得た値は6.6cm及び2.4cmであった。地点間の平均球果長の差は最大2.9(7.4~5.5)cmでかなり大きい。そしてN区ではその差は小さいが、標高500m以上のD区では標高の増加に伴って短くなる明らかな傾向が認められる( $r=-0.516$ \*\*)。一方、球果直径はその標高に伴う減少の度合いが長さの場合に比べて遥かに小さく、ほとんど変化がないといってよい。従って、形状比(長さ/直径)も長さのそれに近い変化を示す( $r$

表-2. 調査地点別球果と種子の諸形質の比較ならびにそれらと標高との相関

Table 2. Comparison of various characters of cones and seeds from every seed source and correlation between their characters and altitudes of sample trees

調査地点 Seed source	球果 Cones				種子 Seeds				当年苗枯死率 Mortality of 1-yr.-old seedlings (%)				
	型指数 Type index	1本当り数 Number /tree	重量 Weight (g)	長さ Length (cm)	直径 Diameter (cm)	形状比 Length /diameter	1000粒 1000 grains	重量 Weight (g)		容積 Volume (cc)	充実率 Percentage of full seeds	発芽率 Germination percentage for 10%	発芽所要日数 No. of days to 50%
I	3.8	98	22.4	7.2	2.5	2.89	11.3	31	58.4	42.9	30	56	1.4
II	3.8	228	24.6	7.4	2.6	2.83	13.3	40	54.0	44.0	41	58	6.8
III	4.2	254	25.8	7.4	2.4	3.05	12.3	37	67.0	41.3	59	85	1.1
IV	5.0	278	21.6	7.1	2.4	2.95	11.8	34	48.8	33.2	34	68	0.7
V	5.2	160	18.9	6.8	2.4	2.78	9.6	33	17.0	15.0	43	75	1.0
VI	4.8	76	18.4	6.8	2.5	2.76	9.3	33	29.6	20.2	33	78	1.9
VII	3.8	132	15.0	6.5	2.3	2.79	8.2	30	46.0	26.7	44	86	1.9
VIII	4.0	70	18.3	6.4	2.4	2.66	7.9	29	29.0	19.4	36	63	0.7
IX	5.0	25	15.2	6.1	2.4	2.58	6.9	25	20.5	5.8	40	69	0
X	5.0	20	19.0	5.5	2.4	2.27	9.0	34	13.0	0	-	-	-
平均 <sup>1)</sup> Mean	4.3	162	21.6	6.9	2.5	2.84	10.4	33	43.8	30.3	40	71	1.9
相関係数 n=40 <sup>1)</sup>	0.044	-0.423**	-0.482**	-0.516**	-0.303	-0.456**	-0.697**	-0.383*	-0.502**	-0.570**	-0.035	0.118	-0.211
Correlation n=25 <sup>2)</sup> coefficient	-0.416*	-0.559**	-0.645**	-0.374	-0.104	-0.447*	-0.634**	-0.374	-0.094	-0.245	0.062	0.028	-0.091

注 1) I~VIIIの調査木40本に基づく。  
2) D区(IV~VIII)の25本に基づく。  
\*, \*\* : 5%および1%水準で有意。  
\*and \*\* : Significant at 5% and 1% level.

N.B. 1) On the basis of 40 sample trees in I~VIII.  
2) On the basis of 25 sample trees in IV~VIII.



$= -0.456^{**}$ )。換言すれば標高の高いところほど短くてずんぐりした球果を産する。柳沢<sup>27)</sup>も大雪山旭岳において、同様な形状比通減の傾向を認めた。

種子：重量及び容積は球果と同様の標高に伴う減少傾向を示す。

1000粒当りの重量は、N区では多少の変動を示すもののいずれも11g以上である。D区ではこれを下回って標高に伴う軽量化の傾向が著しい( $r = -0.697^{**}$ )。1000粒当りの容積も重量とほとんど同じ変動を示すが、その度合がやや小さい( $r = -0.383^*$ )。例えばⅣ(530m)対Ⅷ(1200m)の減少率は重量で33%、容積では13%である。充実率からも類推されるが、この事実は高標高地ほど種子の外形はできていてもシナおよび未発達胚の種子が多いことを示している。

種子充実率の地点別平均値は、ⅣとⅤを境にして上部ではやや高めのⅦを除き10~30%で、その間には不連続に減少している。当然のことながら各地点の充実率と発芽率は、相互に極めて密接な対応を示している。大雪山、富良野両地域産の発芽率検定結果例でも、標高600m以上ではその値が急に小さくなっている<sup>19)</sup>。

10%時及び50%時の発芽所要日数の各地点平均は、それぞれ30~59日及び56~86日という大きい変異幅を示す。しかも標高との間にほとんど相関がない(10%時： $r = 0.035$ ，50%時： $r = 0.118$ )。

発芽当年の秋までの枯死率は、6.8%のⅡを除き、いずれも2%以下で非常に低く、標高との相関も少ない( $r = -0.211$ )。

#### b) 各調査地点における着果量と球果及び種子性状の年別変化

図一2に、調査地点ごとの着果数、球果長、球果直径、種子1000粒重及び充実率の年別変化を示した。また、表一3に各年のこれら形質と標高との相関係数を示した。

年ごとの各形質の標高に伴う変異の傾向は、着果数を除いて基本的には1973年のそれと大きく異なっていない。

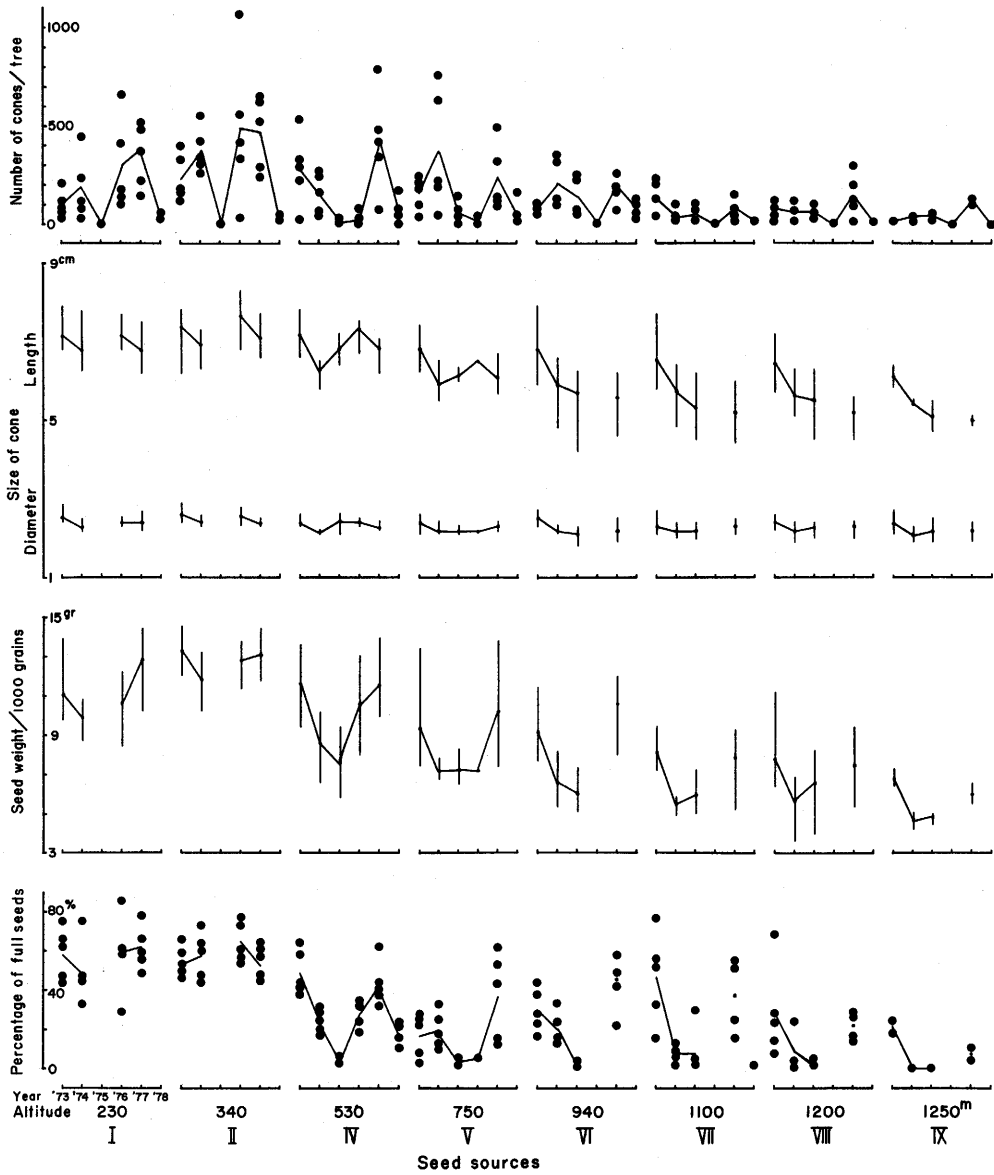
着果数と標高との関係：各地点特に低標高での着果数は個体間でかなりばらつきが大きい、それと標高との関係も年によってかなり異なっており、三つの傾向群に大別される。

(A) 1973、'74及び'77年。全地点においてかなりの結実が認められるが、着果数は概して低地で多く高地で少ない。従って、標高との間に負の相関が認められる( $-0.378^* \sim -0.622^{**}$ )。

(B) 1975と'78年。両年の間で若干違っているが、標高500m強を境に下部では着果皆無ないし少であるのに、それより上部で多少とも着果が認められる。特に1975年には標高との間で正の相関を示す。

(C) 1976年。(B)とは逆に低標高の下部にのみ着果があり、標高との間に負の相関を示すが、上部では皆無である。

なお、図示していないが、1979年は各地点とも作柄は最良で、典型的な(A)の年に属する。



図一 2. 各調査地点における球果および種子性状の年別変化

Fig. 2. Yearly variation of characters of cones and seeds from every source

以上7か年のうち3か年は、標高500mと700mの間あたりを境にしてその上下で異なる着果傾向を示すといえる。そして、この境目にあたるIVとV両地点では、年によって僅少のこともあるが、7年間連続して着果を記録したことになる。この部分が上・下両標高階における変異の接点に当るのか、あるいは何らかの原因によってその上、下とは着果傾向を異にする標高幅

表-3. 5年間の球果及び種子の諸形質と標高との相関係数

Table 3. Correlation coefficients between various characters of cones and seeds and altitudes of mother trees for 5 years

年 Year	着果数 No. of cones per tree	球果長 Cone length	球果直径 Cone diameter	種子1000粒重 Weight of 1000 seed grains	充実率 Percentage of full seeds
1973	-0.378*	-0.533**	-0.325*	-0.739**	-0.491**
74	-0.425**	-0.652**	-0.393*	-0.861**	-0.839**
75	0.477**	-0.641**	-0.170	-0.423*	0.173
76	-0.595**	-0.274	-0.255	-0.361	-0.781**
77	-0.622**	-0.841**	-0.378*	-0.797**	-0.656**

\*, \*\*: 5%および1%水準で有意。

\* and \*\*: Significant at 5% and 1% level.

200mばかりの狭いゾーンが存在するのか、興味ある問題である。

当演習林の林域は、図-1に示す通り大きく分けて三つの流域からなるが、標高500~700m以下においてはこれら流域の間では結実豊凶の大きな差異は見出されない。なお、本調査で、雌花芽を形成しながら外因的な理由で球果の発育に至らなかった例は、わずかに1978年にⅧ以上の各地点で春の低温障害によるものが観察されたのみで、他には取上げるほどの大きな被害は認められなかった。

雄花着花状況も上記着果数とほぼ同じ傾向を示した。標高の低いⅠ~Ⅲでの着果年の雄花は、1973, '77及び'79年に僅かに多いほかは年の間の差があまり顕著でなかった。しかし、標高の高い特にⅦ~Ⅹの着果年の雄花は、1973, '77及び'79年が多く、1974, '75両年はやや少ないように観察された。

球果の長さ及び直径と標高との関係：球果長と標高とはいずれの年も負の相関を示し、1976年を除いた他の年では危険率1%の水準で有意である。すなわち、1973年にみられた球果長の標高差に対する減少の傾向は、いずれの年でもほぼ同様に認められる。ただ、その程度が年によって異なり、また各標高における年による変動にも違いがある。

図-2によれば、ⅠからⅤまでの各地点で1973年産より'74年産が、また1976年産より'77年産の球果長が小さい。更にⅥ~Ⅸの各地点では1973年から'75年まで短くなる一方である。

このような球果長の変動を着果数のそれと対比すると（着果皆無の年があって比較が難しいが）、球果長は結実豊凶とほぼ逆の関係にあることがわかる。すなわち、概して着果の多い年に球果長は小さくなる傾向があり、またある程度の着果を示す年が続いても年々小さくなっている。更に、球果長の回復には下部標高階では1回の凶作で十分であるが、上部標高階ではもっと長い休養期間を必要とすることも示唆されている。

球果直径と標高との相関は、いずれの年においても球果長のそれに比べてはるかに小さく、また、各標高での年による変化も少ない。

1000粒重及び充実率と標高との関係：各年の両形質と標高とは、1975年の充実率を除いていずれも負の相関を示している。また、図-2に見られるようにこの両者の標高別・年別のグラフは、互いに非常によく似ている。

充実率と標高との間にも、着果数の場合と同じ年別傾向群が認められる。すなわち、

(A) 1973, '74及び'77年。いずれの年もかなり高い負の相関 ( $-0.491^{**}$  ~  $-0.839^{**}$ ) を示し、その値も着果数のそれに比して大きい。3年間を通じて I, II 及び III (1973年のみ調査、図示しなかった) の大多数の個体が40%以上の充実率を示し、これら各地点での平均の充実率は50~60%にもなる。それより上部では、40%以上の値を示す個体がしだいに減少して平均値も低くなる。1974年のIV以上の各地点 (Vを除く) の値が1973, '77両年に比べて概して低いのは、雄花着花量の差に帰因するものと思われる。

(B) 1975と'78年。1978年の充実率は、IVとVIIについてしか調べられていないが、IVでは18 (10~24)%, VIIでは2%であった。両年の各地点における平均充実率は、上記(A)群中でも充実率の低い1974年のIVの24 (19~30)%, VIIの9 (3~11)%よりも更に低い。

(C) 1976年。下部標高では(A)の年の充実率の傾向と基本的に変らない。

6年間の各地点の充実率をみると、I, IIでは着果の多かった4年間はかなり安定した値を示している。これに対して、IV以上の地点では、林分内及び年による変動が大きく、かつ標高の増加に伴って次第にその値を減ずる。

球果当りの種子形成数：すでに述べたように、標高による結実豊凶の傾向、言い替えると種子生産性の標高変異を比較するには、着果数や種子充実率のほかに球果当りの種子形成数もまた重要な要素となる。

表-4には、IVとVIII以上の地点における1977年産球果と種子の性状についての比較を示した。ここで、不完全りん片とはもともと種子の形にまで発育しうる胚珠を持たなかった種りん(sterile scale) のことである。また不完全種子とは、その表面に顕著なしわがあるか、外から見ても明らかに胚が形成されていないと判るもので、外観の完全なシイナとは明らかに区別され、球果の両端特に先端に集中して認められる。全りん片数を  $a$ 、充実粒から不完全粒までを含む全種子数を  $b$  とするとき、不完全りん片率(%)は式  $c = \frac{2a-b}{2a} \times 100$  によって求められる。

図-2でも示されたことであるが、表-4によると1200m以上の産は球果そのものの長さが明らかに短く、またそれに伴って概してりん片数も少ない。このため、当然のことながら球果当りの種子粒数が少なくなるが、そのうえ不完全りん片の比率も高い。従って、高標高では全般に種子の歩止りが低くなるが(表-4に示す歩止りは風選によるものではないため全般に高めに示されている)、これにはシイナ率の高さ、逆に充実率の低さもまた大きく影響している。

表一4. 高・低の標高におけるトドマツの球果と種子の比較

Table 4. Comparison of characters of cones and seeds among the sources at low and high altitudes

標高 Alt. (m)	個体番号 Tree No.	球果 <sup>1)</sup> Cones		りん片数 <sup>1)</sup> Number of scales per cone		1球果当りの種子数 <sup>1)</sup> Number of seed grains per cone			種子歩止 <sup>2)</sup> Yield ratio of seeds (%)			
		着果数 Number	長さ Length (cm)	直径 Diameter (cm)	全数(a) Whole number	不完全りん片率 <sup>3)</sup> (c) Percentage of sterile scales	充実 Full	シイナ Empty		虫害 by insect	不完全 Abortive	Total
530	A <sup>4)</sup> 17	790	6.7	2.3	185	8.2	171.8	109.9	2.9	55.0	339.6	17.5
	A-18	80	6.1	2.1	142	9.0	82.3	134.1	2.4	38.7	257.5	12.9
	A-19	480	7.0	2.3	195	8.4	157.2	144.7	9.5	46.6	358.0	12.4
	Mean		6.6	2.2	174	8.4	137.1	129.6	4.9	46.8	318.4	14.3
	Ratio (%)						43.1	40.7	1.5	14.7	100	
1200	A-35	200	4.8	2.2	149	17.8	30.5	153.5	11.8	49.2	245.0	8.1
	A-36	300	5.3	2.4	157	14.3	60.0	158.0	12.6	38.4	269.0	11.1
	A-38	100	5.1	2.3	156	8.7	61.4	172.8	9.4	41.2	284.8	10.5
	A-39	130	4.6	2.0	164	19.1	35.4	186.3	1.7	42.0	265.4	9.7
	Mean		5.0	2.2	157	15.0	46.8	167.7	8.9	42.7	266.1	9.9
	Ratio (%)						17.6	63.0	3.3	16.1	100	
1250	A-40	100	4.6	1.9	140	12.6	23.1	172.5	1.6	47.6	244.8	10.5
	A-41	130	4.7	2.3	159	16.6	14.8	198.2	7.0	45.0	265.0	6.3
1350	A-42	90	3.7	2.1	137	22.6	4.5	149.2	0.5	57.8	212.0	9.8
350	B <sup>4)</sup> 18	325	8.4	2.5	217	7.4	86.1	261.6	0.8	53.2	401.7	14.3
230	B-19	228	7.3	2.1	187	12.2	16.0	261.4	0	50.8	328.2	13.7

注 1) 各個体当り球果10個の平均値。

2) 採取時(9月12, 13日)における球果重量に対する種子重量の割合, 30球果の平均。

3) 不完全りん片率  $c = (2a-b)/2a \times 100$ 。

4) A: 調査地I-Xを通しての調査木の一連番号。B: 比較のための孤立木。

N. B. 1) Means of 10 cones from every mother tree.

2) Ratio of weight of seeds to 30 cones at the time of harvesting (Sept. 12 and 13).

3) Percentage of sterile scales:  $c = (2a-b)/2a \times 100$ .

4) A: Marks of seed trees examined, to each of which one of continuous numerals from 1 to 43 is given.

B: Marks of isolated trees used for comparison.

ところで、高標高ではトドマツの個体密度そのものが低い。従って花粉密度が低く受粉の機会も少ないはずである。そしてこれが種子充実率が低いことの主な原因と考えられる。種子形成に関するこのような推定の可否を確かめるため、低地で2本の孤立木(B-18は周囲約200m以内に、B-19は約100m以内に単木がなく、またともに林分からは約1km離れている)について同様に調べた結果を表-4に示す。

これによると、B-18及びB-19の不完全りん片率はそれぞれ7.4、12.2%、不完全種子の割合は13.2(53.2/401.7)及び15.5(50.8/328.2)%{(A-40~42の値は19.4(47.6/244.8), 17.0(45.0/265.0), 27.3(57.8/212.0)%}である。また充実種子の率は21.4(86.1/401.7)と4.9(16.0/328.2)%であった。これらをⅣ及びⅦ~Ⅹでの値と対比すると、現象的には次のようにいえるであろう。すなわち、(i)不完全りん片率は、B-19を例外として、ほぼ高標高で高く低標高で低い。(ii)不完全種子の割合は、Ⅹ地点を除くと、ほとんど標高による差異が認められない。(iii)充実種子の率はⅣと他のⅦ~Ⅹ及びB-18(この調査木でやや高すぎる嫌があるが)、B-19との間に顕著な差異を示す。しかし、(iv)充実率とシイナ率との和はほとんどの場合(Ⅹを除く)80%前後かそれをやや上回る値を示す。

これらを併せ考えると、上部標高でみられる不完全りん片率の高さは、受粉機会の僅少による可能性も完全には否定できないが、むしろ高標高に生育する個体に特徴的な傾向 — 例えば厳しい環境条件(温度など)が球花末端部で花葉上の胚珠形成の阻止に働く — として把握すべきであろう。これに対して、種子充実率は受粉機会の多少や花粉の稔性を主因としての変動を示しているといえそうである。

#### c) 追加調査地点の球果長、種子1000粒重及び種子充実率

追加調査地点のうちA、Dの2地点は布部川流域(D区)、また、B、C、Eの3地点は西達布川流域(N区)に属する。ただ、AとB及びCとは流域は異なっているが、分水嶺を挟んで約1kmの距離に存在している。

表-5には、球果長、種子1000粒重並びに種子充実率について、それぞれ調査地点別の平均値及び標準偏差を示した。

3形質の平均値について、A~Eの5地点とⅣ及びⅦ~Ⅹを比較してみると、5地点の値は共におおよそⅣのその近くに位置している。そして、Ⅶでの充実率を除けば、いずれもⅦ~Ⅹの各項よりは大きい。その中でも、DとEの球果長は下部地点の値よりも小さく、標高の増加に伴う漸減の傾向がみられる。また、A、B、C各地点の種子充実率も明白な差を以て上部のⅣ、D、Eのそれより大きい。特に前3地点では40%以下の値を示す個体はわずか2本しか見出されなかった。ただ、種子1000粒重だけは、Ⅳを含むこれら6地点の標高との間に一定の関係を示さない。

しかし、以上の結果は、これらの形質の標高に対する変異の傾向について前項で述べたとこ

表-5. 標高別球果長, 種子1000粒重及び充実率

Table 5. Variations of cone length, seed weight and percentage of full seeds along the altitude gradient

調査地点 Seed source	標高 Altitude (m)	個体数 No. of trees	球果長 (cm) Cone length		種子1000粒種 (g) Weight of 1000 seed grains		充 実 率 Percentage of full seeds	
			平均	標準偏差	平均	標準偏差	平均	標準偏差
			Mean	Standard deviation	Mean	Standard deviation	Mean	Standard deviation
A	400	26	6.35	0.92	9.83	2.21	62.2	12.08
B	420	17	6.55	0.64	9.57	1.87	66.3	12.37
C	450	16	7.00	0.73	10.76	2.17	67.6	10.77
IV	530	9	6.69	0.53	9.89	1.42	54.5	12.25
D	580	20	6.30	0.43	8.80	2.43	51.0	18.71
E	600*	22	6.02	0.75	10.13	1.91	45.4	17.44
VII	1100	4	6.00	0.65	7.95	1.00	52.0	9.59
VIII	1200	16	5.12	0.72	5.14	1.30	33.2	13.34
IX	1250	16	4.94	0.73	4.76	1.30	33.9	15.26
X	1350	4	5.00	0.29	3.20	1.50	12.0	9.59

注 採種年：\* 1977年, 他は1979年。

N.B. Trees asterisked were investigated in 1977, and the others in 1979.

ろと基本的には変っていない。

この追加調査によって, 球果長, 種子1000粒重及び充実率の3形質は布部川, 西達布川両流域に位置する各地点でそれぞれの標高に応じて一定の傾向の変異を示すが, 特に両流域の間で何らかの差を生じるまでに至っていないと言える。当演習林内のこの両流域及び空知川流域のそれぞれに自生するトマツ集団の間には, 針葉形態においても顕著な違いは見られない<sup>8)</sup>。

#### I-2-2. 次代苗の諸形質

次代苗の諸形質の調査地点別平均値及びそれらの標高との相関係数を表-6に示した。そのうち, 子葉数平均は各調査地点とも4.0~4.2という極めて狭い範囲内にあり, 従って標高との相関も認められない ( $r=0.130$ )。

頂芽数は2, 4年生ともにV (750m) で最も多い。それより下方では差も少なく標高との相関も見られないが, 上方では標高に伴って減少しVII以上では特に少なくなっている ( $r=-0.511^{**}$ ,  $-0.548^{**}$ : 前が2年生時, 後が4年生時, 以下これに準ずる)。

4年生苗で複しょう(梢)のものは, VII以上の高標高地で明らかにその出現度合が高い。最も高い比率を示したのは, VIIのA-32の家系 (17.8%) であった。複梢の数は2本のものが多く, それ以上の数のものは極めて少なかった。

苗高は, 1, 2年生ともにIIから上方へ常に減少の傾向を示し, 標高との相関も高い。この傾向は苗高のやや低いIVを除けば4年生並びに5年生でも変わらない ( $r=-0.581^{**}$ ,  $-0.647^{**}$ ,  $-0.676^{**}$ ,  $-0.683^{**}$ )。また頂芽(中心芽)が二次伸長をした個体は平均で4年生に1.5%, そ

表-6. 調査地点別次代苗の諸形質の変異 (平均値及び標準偏差) ならびにそれと標高との相関

Table 6. Variations (means and standard deviations) of several characters of progeny seedlings from the seed sources and correlation between these characters and the altitudes

調査地点 Seed source	子葉数 No. of cotyledons	頂芽数 No. of terminal buds		苗高 Height (cm)			根元径 Diameter (mm)	個体率 Percentage of seedlings							
		2-yr.- old	4-yr.- old	1-yr.- old	2-yr.- old	4-yr.- old		5-yr.- old	枯死 Dead	ハダニ被害 Damaged by spider mite	複梢 With furcate top				
								2-yr.- old	3-yr.- old	4-yr.- old	4-yr.- old	4-yr.- old	4-yr.- old	4-yr.- old	
I	4.0	2.3	4.6±0.73	2.7	7.3	20.6±3.70	6.8±1.22	9.7	3.8	8.1	1.3	0.4			
II	4.1	2.3	4.9±0.78	2.8	8.3	25.6 <sup>2)</sup> ±4.41	7.4±1.31	12.1	2.5	5.1	4.4	0			
III	4.1	2.0	4.7±0.72	2.6	7.2	22.6±4.41	7.1±1.43	16.6	2.5	5.9	0.9	0.4			
IV	4.0	2.2	4.6±0.72	2.4	7.0	20.5±3.55	7.0±1.26	9.2	1.9	4.9	5.3	0.7			
V	4.2	2.5	5.0±0.73	2.5	7.0	22.1±4.21	7.6±1.30	19.9	3.0	4.9	3.9	1.8			
VI	4.1	2.3	4.7±0.77	2.3	6.9	20.8 <sup>2)</sup> ±3.99	7.4±1.35	10.6	3.0	5.1	6.5	1.1			
VII	4.0	1.7	4.0±0.71	2.0	5.2	15.7±3.32	6.6±1.33	8.9	2.7	6.5	2.7	10.4			
VIII	4.2	1.6	3.9±0.70	1.9	4.9	15.0±2.92	6.6±1.32	22.8	2.8	4.9	4.7	7.5			
IX	4.1	1.7	3.9±0.71	2.0	5.0	16.0±3.95	6.9±1.52	12.5	2.0	3.0	7.0	5.0			
平均 <sup>1)</sup> Mean	4.1	2.1	4.6±0.73	2.4	6.7	20.4±3.82	7.1±1.32	13.7	2.8	5.7	3.7	2.8			
相関係数 Correlation coefficient	0.130 0.089	-0.511** -0.579**	-0.548** -0.633**	-0.581** -0.509**	-0.647** -0.616**	-0.676** -0.651**	-0.211 -0.356	0.200 0.201	-0.030 0.143	-0.113 0.091	0.189 0.089	0.666** 0.621**			

A



B

調査地点 Seed source	個体率 Percentage of seedlings										土用芽の数：頂芽数 No. of Lammas shoots : No. of terminal buds					
	開芽期(日) Bud opening (days)		冬芽形成期(日) Terminal bud formation (days)		土用芽形成開始期(日) Beginning of Lammas shoot formation (days)		生育期間(日) Duration of growth (days)		土用芽形成 Forming Lammas shoots			土用芽形成(頂芽) Forming Lammas shoot (from terminal bud)				
	2nd yr. (1975)	4th yr. (1977)	2nd yr. (1975)	4th yr. (1977)	2nd yr. (1975)	4th yr. (1977)	2nd yr. (1975)	4th yr. (1977)	1st yr. <sup>3)</sup> (1974)	2nd yr. (1975)		3rd yr. (1976)	4th yr. (1977)	5th yr. (1978)	4-yr.-old	5-yr.-old
I	12.4	25.0	36.5	41.5	50.4	61.5	55.1	47.5	99.0	36.6	14.4	43.1	20.2	0.9	2.0	1.3 : 4.6
II	12.7	27.3	36.1	41.9	48.2	61.5	54.4	45.6	97.2	46.0	16.1	49.5	17.6	3.8	0.9	1.5 : 4.9
III	11.6	25.6	33.9	40.5	50.1	61.9	53.3	45.9	92.3	42.8	11.2	56.9	15.6	3.5	1.8	1.7 : 4.7
IV	11.6	25.3	31.0	39.7	49.1	62.1	50.4	45.4	95.6	37.7	7.2	26.0	16.6	0.4	0.9	0.7 : 4.6
V	12.0	25.7	30.1	41.1	46.2	63.3	49.0	46.4	98.0	75.0	4.8	27.6	8.4	0.7	1.8	0.8 : 5.0
VI	11.6	25.8	31.5	39.7	46.2	63.6	51.0	44.8	94.8	47.9	3.1	14.7	6.9	0.4	0.4	0.4 : 4.7
VII	12.7	25.8	26.0	39.2	49.7	60.2	44.3	44.5	81.7	14.4	1.7	19.3	2.7	2.0	0	0.4 : 4.0
VIII	11.8	25.1	25.4	39.7	49.6	59.4	44.6	45.6	61.8	12.0	0.3	6.9	1.6	0.4	0.2	0.2 : 3.9
IX	12.3	26.0	29.2	37.6	52.9	60.4	47.9	42.6	89.7	30.0	0.4	13.8	3.6	0	0	0.3 : 3.9
平均 <sup>1)</sup> Mean	12.1	25.7	31.3	40.4	48.7	61.7	50.3	45.7	90.1	39.0	7.3	30.5	11.2	1.5	1.0	0.9 : 4.6
相関係数 n=40 <sup>4)</sup>	-0.071	-0.108	-0.771**	-0.431**	-0.088	-0.413**	-0.763	-0.338*	-0.674**	-0.316	-0.752**	-0.679**	-0.649**	-0.287	-0.792**	
Correlation coefficient n=25 <sup>4)</sup>	0.246	0.014	-0.586**	-0.156	0.135	-0.537**	-0.601**	-0.144	-0.729**	-0.536**	-0.628**	-0.500**	-0.619**	0.170	-0.355	

注 1) I ~ VIIIの調査木40本の次代苗による平均。

2) 頂芽の土用芽生長量を含む苗高がいずれも表示値より0.1cm大きい。

3) 子葉以上の幼芽の伸長を続ける個体の率(本文参照)。

4) 表-2 参照。

\* \*\* : 5% および 1% 水準で有意。

N. B. 1) Means of progenies of 40 sample trees in I ~ VIII.

2) The growth of Lammas shoots 0.1cm is added to these values respectively.

3) The ratio of seedlings whose plumules continue the growth after the development of cotyledons.

4) Cf. Table 2.

\* and \*\* : Significant at 5% and 1% level.

して5年生に1.0%しか見られなかったので、その土用芽生長量1~10(平均約5)cmを加えてもこの傾向にはほとんど影響を与えない。なお、頂生側芽の二次伸長をした個体の比率は上の場合より大きく、苗の伸長量や形態にも影響を及ぼすが(後述)、苗高の測定には加えていない。

4年生時の根元径は、高標高地でやや細い程度で、苗高に比べてあまり標高との相関はない( $r=0.211$ )。Ⅳ対Ⅷの減少率が、4年生苗高では27%であるのに対し、根元径では僅か6%である。高標高地の苗は苗高の割に根元が太く、ずんぐりした形に見える。

2年生時の枯死は、1年生秋から2年生に至る冬季間の凍上と倒伏によるものが多い。地点別の最低と最高は、8.9%(Ⅶ)と22.8%(Ⅷ)であり、特に標高による一定の傾向は認められない。

床替本数に対する枯死率は、若干他よりも高いⅠを除くと、3年生時に1.9~3.0%、4年生時で4.9~6.5%の範囲にあり、その差は非常に小さい。従って標高との相関もほとんどない( $r=-0.030, -0.113$ )。ただ枯死率としては通常の床替に比べて多少高めであるが、これは床替時に全く選苗が行われていないことと関係があろう。

トマツノハダニの被害は8月頃から目立ち始め、寄生密度が高くて被害の大きい苗は翌年の生長にもかなりの影響を受けるようである。しかし、調査地点間で有意差は認められず、標高との相関もない( $r=-0.189$ )。ただ、Ⅱ、Ⅳ及びⅧでは家系によって0~15%の変異があり、家系間に明らかな差を示した。

植物季節学的4形質について、2及び4年生時の変異幅をそれぞれ暦の月・日に直すと開芽期は5月12~13日と5月25~27日、冬芽形成期は6月25日~7月7日と7月9~12日、そして土用芽伸長開始期は7月16~20日と7月19日~8月3日になり、また生育期間は44~55日及び(43~)45~48日間である。

開芽はそれ以前の気象条件にも左右されるが、一般に2年生時の方が4年生時よりも約2週間早い。調査地点間の差は精々2~3日で、同一育苗地では全地点産の家系はほぼ一斉に開芽するとみなされ、従って標高との相関はほとんどない( $r=-0.071, -0.108$ )。Ⅱの平均開芽期は両苗齢共に最も遅い方であるが(4年生時の家系による変異幅25.1~31.0)、その中でも特に遅い家系があり、この家系は冬芽形成期も最も遅い。冬芽形成期は、2年生時には平均で地点間に最大12日の差があり、また高標高地産家系ほどその苗が早く冬芽を形成する( $r=-0.771^{**}$ )。しかし4年生時にはそれが4日間に縮まって標高との相関も低くなっている( $r=-0.431^{**}$ )。上のような開芽・冬芽形成両期の関係を反映して、生育期間についても冬芽形成期と同様の傾向が指摘される( $r=-0.763^{**}, -0.338^*$ )。

土用芽伸長開始期は、両苗齢共に地点間の差は4~6日であまり大きくないが、4年生時の方が10~17日間遅く始め、また僅かながら低・中標高地産家系の開始期が遅い( $r=-0.008, -0.413^{**}$ )。

発芽当年の実生は、通常ほとんどのものが子葉展開後に幼芽を伸長させる。ところが、少数の実生は子葉展開だけの状態で留まり、Ⅶ(1100m)以上の家系に特にその割合が多い(表-6で幼芽伸長実生を土用芽形成個体に分類したのは本報のみの便宜的措置である)。2年生時に初めて真の土用芽の形成が見られるが、前年の幼芽伸長実生と同様Ⅶより上部でやはりその率が著しく少ない。3年生時には春に床替が行われ、また5年生時には根切りが行われたため、その傾向はよく似ている。3~5年生時を通じてN区はいずれも土用芽形成個体率が高く、D区では高標高地の家系ほど概してその率が低い。こうして2年生時を除いて標高との間にかなり高い負の相関を示す( $r = -0.674^{**}, -0.316, -0.752^{**}, -0.679^{**}, -0.649^{**}$ )。しかし、4、5年生時の頂芽(中心芽)だけで見ると、0~3.8%、0~2.0%で意外にその二次伸長をする個体が少ない。

4年生時に二次伸長をする芽は、土用芽形成個体率の高い地点の家系ほどその数が多い。また、4年生時における11形質について分散分析を行ったが(表-7)、枯死率とハダニ被害率を除くいずれの形質も標高間で1%レベルの有意差を示した。

### I-3. 考 察

前節に述べた結果のうち、特にⅨ~Ⅹの3本を除く全40本の調査木とD区大麓山山腹(Ⅳ~Ⅷ)の25本を対象にした場合の球果、種子及び次代苗の各形質と標高との相関係数をそれぞれ表-2及び6に示した。

これらの結果を総合して、下に述べる諸点が指摘できるが、それらは岡田・向出<sup>19)</sup>が大雪山及び富良野の2地域で調べた種子や苗の諸形質の標高に伴う変異の傾向と部分的に近似している。ただ、岡田・向出<sup>19)</sup>は600m以下の標高での調査を行っていないので、その部分の比較はできない。

#### I-3-1. 母樹集団の球果及び種子の諸形質

1) 球果及び種子形質のうち、着果数、球果長、球果形状比並びに種子の1000粒重、充実率及び発芽率は、標高との間にかなり高い負の相関を示すが、球果直径はその相関が低い。そして、標高500~700m辺りを境としてその上下でこれらの形質の変異の傾向が異なる。すなわち、下部ではその変異幅が小さいが、上部では多くの形質が標高が高くなるにつれてその値を減じている。

2) 上記各形質の標高に伴う変異のグラフのうちあるものは、年によって多少の変動を示す。しかし、標高との相関の低い球果直径はその変動も少ない。

3) 調査木当りの年による着果数の変異の幅は概して低標高地で広く高標高地で狭い。しかし、その多少すなわち豊凶は標高500~700mあたりを境とした上下二つの標高階において年によってそれぞれ異なった現われ方を示す<sup>12)</sup>。この差が遺伝的なものか否かを確める目的で、接

表-7. 4年生苗の諸形質の分散分析

Table 7. Analysis of variance of various characters of seedlings at the age of 4 years

要因 Source	自由度 df	頂芽数 No. of terminal buds	苗高 Height	根元径 Diameter	開芽期 Bud opening	冬芽形成期 Terminal bud formation	土用芽形成開始期 Beginning of Lammas shoot formation
標高 Altitude	7	2.56**	183.69**	2.23**	7.48**	14.79**	220.33**
反復 Replicate	2	0.00	0.35	1.16	0.64	10.73*	95.85
誤差 E	110	0.08	6.25	0.50	1.72	2.54	31.95

生育期間 Duration of growth	個体率 Percentage of seedlings			
	枯死 Dead	ハダニ被害 Damaged by spider mite	土用芽形成 Forming Lammas shoots	複梢 With furcate top
13.28**	19.59	56.40	4671.66**	235.53**
6.18	85.82**	205.31**	1725.28*	11.15
2.96	26.00	42.03	359.93	19.05

\*, \*\*: 5%および1%水準で有意。

\* and \*\*: Significant at 5% and 1% level.

木による検定が1976年から苗畑において進行中である。

4) トドマツ天然木集団の平均種子充実率は、標高500~600mあたりを境としてその下部では、作柄が並作以上豊作の年で50~60%の高い値を示し、40%以下を示す個体は数が少ない。それより上部では40%以下を示す個体が増えて平均値も低くなる。天然林林分における種子充実率の最高値は、60~70%程度であろう。

5) あるトドマツ天然林林分が50~60%の種子充実率を示すためには、表-1から推定すると、着花結実に必要な大きさの個体、すなわち中・大径木をha当り50~70本程度保有することがその条件の一つとなるであろう。ただし、同じ条件下においても更にha当り40~50本のエゾマツ、アカエゾマツを混生している林分では、充実率が低下する。標高500~600m以上では、トドマツの個体は減少し、孤立状または不連続な小群状にエゾマツまたはアカエゾマツと混生する。また、上部では雄花のつきかたにも年による変動が大きいようである。従って、高標高地ほど花粉密度は低く、またその林分内の変動も大きいと想定される。これらのことが、高標高地ほど種子充実率が不連続的に低くなり年による変動が大きくなる主な原因であると考えら

れる。

以上に示されたように、トドマツはその垂直分布の上部にいくほど着果量が少ないばかりでなく、年々に生産される種子諸形質の変動も大きい。このことは、上部ほど生産される苗の性状にも変動が大きいことを意味している。

例えば、図-2に示す通り、標高940~1100m以上の地点では、1974年産種子の充実率が前年に比べて著しく悪くなっている。また、この種子の圃場発芽率と得られた苗の4年生時の苗高及び枯死率を調べた結果(図-3)によると、1974年産は前年と比べて940m以上のものの発芽率が低く4年生時の枯死率が高い。苗高も1100m以上の産が以下に比べて不連続的に低くなっている。このような状況が相俟って1974年産種子からの得苗は標高940~1100m以上のもので極端に悪い。

1974年産種子と得られた苗の1100m以上の高標高地でのこの劣悪さは、先に述べた通り1974年の高標高地における雄花のつきが前年に比べて悪く、従って自殖が多かったであろうことに起因しているように思われる。それ故、自生木集団の変異を調べるに当っては、各年の雄花着花密度や結実豊凶の度合をも把握しておく必要がある。例えば1973年は、この地域の低標高から高標高地まで連続的に着花及び結実の良好な年であった。

#### I-3-2. 次代苗の諸形質

次代苗諸形質のうち、1及び2年生時の苗高は球果長や種子重量と似た傾向を示し、標高の増加に伴って漸減する。4及び5年生時にも同じ傾向が続いているが、その減少度合は異なる標高階(I, II, III~VI, VII以上)の間でやや段階的になる。高標高地ほどシイナ率が高いので、表-2に示された種子重の値がそのまま標高差に伴う種子重の差異を現わしているものではないが、容積においても示される通り高標高地ほど1000粒当りの値が小さくなる傾向が見られる。

ところで、林木の育苗初期の苗高生長が種子の重さと密接な関連を示すことはしばしば経験されることである。とすれば上記の苗高変異は、単に各標高階に対応する種子の重さの差を反映しているにすぎないのかもしれない。もちろん、種子重の変異が生態的 epharmonic なものではなく遺伝的変異(クライン)である可能性もあり、この場合には対応がより複雑になるが、いずれにしても苗高生長の変異が標高に伴う真に遺伝的な差異に依るものか否かを明らかにするには、相互交配あるいは相互移殖試験などの手続きが必要であろう。また、高・低標高産個体の接木クローンを同一環境下で栽培した比較からも間接的に知ることができる。

本研究では、これら三法についてそれぞれ試験及び実験を行った。結果のうち相互移殖については才II部に詳しく述べられるが、他の二つについてはここで簡単にふれておく(いずれもさらに資料を蓄積して改めて報告する予定である)。

交配実験では、低標高地としてIV(530m, 以下この地点およびその母樹群を530で示す)ま

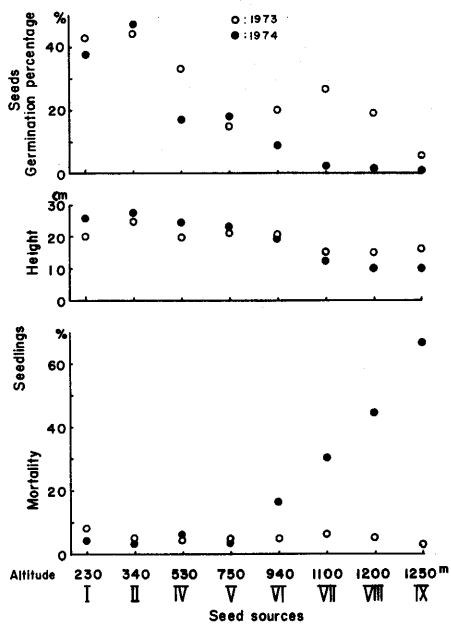


図-3. 1973, '74両年産種子の発芽率と4年生時の苗高および枯死率

Fig. 3. Germination percentage of the seed lots obtained in 1973 and '74 and height and mortality of seedlings at the age of 4 years

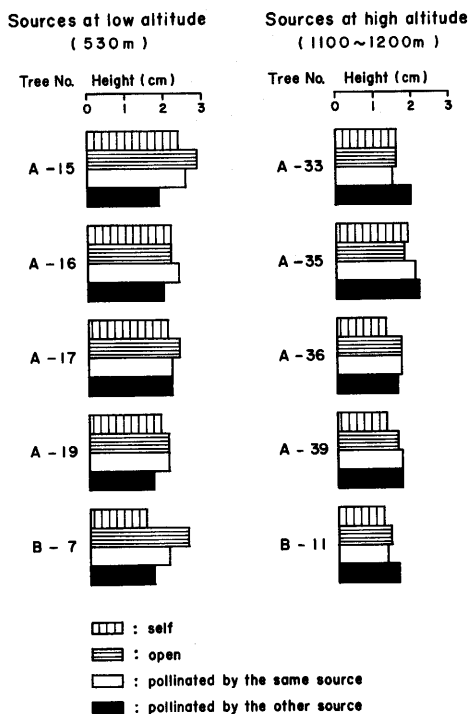


図-4. 低および高標高地間の交雑次代苗の生長 —1年生苗の苗高—

Fig. 4. Growth of the offsprings produced by intercrossing between two sources at high and low altitudes —Height of 1-year-old seedlings—

た高標高地としてVII~VIII (1100~1200m, 1100で示す) の2個所で5本ずつの交配木を選び、1979年春それぞれに自殖、開放(自然)受粉、530近隣木3個体の混合花粉による受粉及び1100近隣木3個体の混合花粉(ただしうち2個体は1978年産の貯蔵花粉)による受粉、の4通りの交配処理を行った。

1980年春に、上の交配で得られた種子を各交配家系につき平均16 (0.4~42)g ずつ2反復で山部苗畑内の床には種した(密度約60g/m<sup>2</sup>)。そして同年秋に1年生苗家系当り平均27 (3~30)本の苗高を調査した。その結果を図-4に、また分散分析表を表-8に示す。両地点とも交配処理間に5%または1%の水準の有意差が認められた。

530母樹の次代家系では、ほとんど同じ値のA-17のものを除き、530×1100が530×530よりも常に苗高で劣っている。一方、1100×530は1100×1100よりも優れているか、少なくとも同程度である。530及び1100母樹間の交雑F<sub>1</sub>家系がそれぞれの地点の近隣木との交雑家系とは異なる苗高生長を示すという上記のような結果は、それらに花粉親の影響がかなり強く働いていることを示すものである。従って、前節でみたような標高に伴う次代家系間の苗高生長の差異が、

表-8. 1年生苗高に関する分散分析

Table 8. Analysis of variance of seedling height at the end of the first growth season

## (1) Alt. 530 m

要因 Source	自由度 (df)	平均平方 (MS)	F
交配木間 Seed tree	4	0.17	3.40*
交配処理間 Crossing	3	0.30	6.00**
誤差 Error	12	0.05	

## (2) Alt. 1100~1200 m

交配木間 Seed tree	4	0.21	10.50**
交配処理間 Crossing	3	0.11	5.50*
誤差 Error	12	0.02	

## (3) Both

標高間 Altitude	1	2.70	38.57**
交配処理間 Crossing	3	0.26	3.71*
標高×交配処理 Altitude × Crossing	3	0.15	2.14
誤差 Error	32	0.07	

\*,\*\* : 5%および1%水準で有意。

\* and \*\* : Significant at 5% and 1% level.

種子重の差のみによる結果ではなく、遺伝性の違いに基づくものである可能性も小さくない。  
(なお今後の観察に待つ必要がある。)

接木クローンの比較植栽も530, 1100両地点の個体について行われたが、5年間の平均伸長量をみると、530産51.7cmに対して1100産35.0cmと、後者の生長が劣っている。従って、ここでも相互交配試験におけると同様、標高に伴う変異の遺伝性であることが明らかにされる。

植物季節学的諸形質のうち、冬芽形成期は特に2年生時に標高と高い相関を示し、1100m辺りから上方のものが格段に早い傾向を示す。土用芽形成開始期は4年生時でのみ標高との相関を示し、1100m辺り以上で若干早くなっている。しかし土用芽形成個体率では、2年生時を除く各苗齢で標高との高い相関を示し、また前二者の場合より若干標高が下って500~900m辺りを境にした上下で格差が大きい。

なお、Ⅶ(1100m)以上の高標高産の家系の苗は、全般に短かめで色の濃い針葉を有し、し

かも土用芽を作るものが少なく苗形もずんぐりしているので、外観的にも判然と区別される。生態型として確立しつつある形質のように思われるので観察を続けている。参考までに代表的な調査地点の次代苗の写真を示す(写真11~16)。また、トドマツ苗の複梢はこれまであまり調査例のない形質であるが、特に高標高地産苗にその出現割合が多く注目される。

### I-3-3. まとめ

以上述べたところから明らかなように、本調査山域におけるトドマツの自生木集団は、その球果、種子及び次代家系苗(1~5年生)の多くの形質(41形質中25)の変動において標高と高い相関を示す(表-2, 6)。ただ、その相関が必ずしも標高傾度に合わせて連続的なものではなく、むしろ約500ないし700m及び1100mを境とする三つ(低標高域を200又は300mで上・下に分けるときは四つ)の標高階の間で多少とも不連続的な変動を示すものである。初めにも述べたが、当演習林におけるトドマツの垂直分布及びそれに伴う森林群落あるいは林相のvarietyは、これら3(又は4)標高階の境と相当によく一致している。このうち、200ないし300mから500ないし700mまでの標高域が亜寒帯(亜高山)針葉樹林のトドマツ=オンダ群集域で、トドマツの蓄積も最も多いところである。標高域700~1100mは同じ針葉樹林帯ながらトドマツの割合が少なくなったエゾマツ=チシマザサ群集の成立するところである。更に1200m以上は高山帯となり、トドマツは数も少なく樹型もわい小化している。本調査山腹の形質変動の不連続性を示す標高域境界のうち特に700mの上下あたりは山腹斜面の傾斜や微地形分布が不連続的に変化するところで、それに応じて気温、積雪、風速などの気象要素にも同様に顕著な不連続性が見られるところである<sup>7)</sup>。従って、標高との間に高い相関を示す形質の変異はまず地形及び気象要素の垂直的変動と、そしてさらには森林群落の垂直的分布と極めてよく対応していると言えよう。上部標高地には、その厳しい環境に適応して、生長がおそく発育もひかえ目な遺伝子型ができ上がったものと思われる。

一方、最下部の200~300m以下は汎針広混交林帯に当り、本報の調査地点のうちI及びIIがその領域に属する。特にIはほとんどの形質でそれより高標高のものより低めの値を示す。その理由として、この地点が他とは流域が異なること、その林分が人工造林地と相接するために何らかの遺伝的汚染ないし攪乱を受けているであろうこと、さらに恐らくこの標高はトドマツ生育適地の下(南)限に近い所に当り生長が(上部に比べて)劣るであろうこと、などが考えられる。

## II. 相互移植における各標高産次代家系の反応

才I部では、そのは種育苗が低標高の山部苗畑で行われた各標高産次代家系についての生長や枯死率が論じられた。しかし、これでは各供試材料が環境条件に対して有する反応能力の一



側面又は一面的投影像のみをなぞっている嫌いがある。この疑念に対する究明手段として、本研究では更に、才I部の研究に用いられた家系群を相互の標高に行きわたるように分配植栽し、それらが各標高でどのように生育し、また適応しうるかを調べた。得られた結果はトドマツの種苗供給区域区分に標高変異要素を導入するために必要な基礎的情報を与えてくれるものと期待される。

本報では、これらの苗の1976年秋植栽以来4年間の生育状態を調べた結果について述べる。

## II-1. 植栽地、材料及び方法

### II-1-1. 植栽地の概況

植栽地1~6の位置を前掲図-1にあわせ示した。これらの標高は、それぞれ1:230, 2:410, 3:530, 4:730, 5:930及び6:1100mである。そのうち1は見本林内の空地に、2は天然林の小面積皆伐跡地内に、また3~6は、IV~VIIの各調査地点に近在する前山標高別植栽試験地（〔3020〕~〔3023〕<sup>7,9,23)</sup>、面積各1.5ha、1959年設定）内にそれぞれ設けられた。いずれの植栽地も植栽面には上木がなかった。なお、本山腹では1972~'75の3年間に通年の気象観測が行われている。いま、そのうちこの植栽試験と関係が深いと思われる年平均気温と積雪深の値を表-9に再掲する。

表-9. 標高別の気象データ

Table 9. Temperatures and snow depths at various altitudes

観測地 Plot	標高 Altitude (m)	年平均気温 Annual mean temperature (°C)	積雪深 Depth of snow (cm)			
			1974		1975	
			Feb. 1	Apr. 18	Feb. 21	Apr. 21
山 部 Yamabe	230	6.3	42	0	54	0
麓 郷 Rokugo	330	5.6	44	0	60	0
前山一区〔3020〕 Maeyama I	530	5.9	112	93	140	100
“ 二区〔3021〕 Maeyama II	730	4.4	123	130	160	130
“ 三区〔3022〕 Maeyama III	930	0.1	248	155	200	215
“ 四区〔3023〕 Maeyama IV	1100	-0.2	280	200	210	250

注 1) 文献7)参照

2) 年平均風速 (m/sec) I : 0.7, III : 3.2。

N. B. 1) After the literature 7).

2) Annual mean of wind velocity I : 0.7, III : 3.2 m/sec.

各植栽地の面積は、0.1ha (50m×10m=0.05haの2反復)、植栽本数は400本(40家系、家系あたり5本ずつ2反復の10本)である。

## II-1-2. 供試苗と調査方法

### a) 供試苗の大きさ

供試苗は1973年産種子から山部苗畑において育成されたもので、は種後3年目の1976年4月26日に予めジフィーポット(10cm×8cm丸型)に移植してから、同年9月3~24日に3年生苗として定植された。ジフィーポット苗の秋植は、前年1975年10月16日に2年生苗について試みたところ非常に高い活着率を示したので(表-15)、本植栽においてもこれを採用した。植栽時の大きさを表-10に示した。なお、後記の事態によってIでは1978年4月24日に同じ育苗経過の苗54本が補植されている。

表-10. 相互植栽用供試3年生苗の大きさ

Table 10. Sizes of seedlings used for reciprocal planting test at the age of 3 years

(Measured Aug. 16, 1976)

調査地点 Seed source	苗高 Height (cm)	根元径 Diameter (mm)
I	14.2	2.6
II	15.4	2.7
III	14.5	3.1
IV	13.6	2.5
V	12.8	2.9
VI	12.9	2.8
VII	9.5	2.2
VIII	9.0	2.4

注) 家系当り20本、各調査地点5家系ずつの平均。  
N.B. Means of 20 seedlings from each family and  
5 families from each source.

### b) 調査方法

調査は、植栽苗全数を対象とし、植物季節学的諸形質と病害のほかは毎年9月から10月の間に行った。

開芽期、冬芽形成期及び生育期間：定植翌年の1977年春から苗畑の場合と同じ方法によって観察した。開芽期は5月30日より7月4日まで、冬芽形成期は7月4日より8月22日まで、それぞれ7日間隔で観察記録し、両者とも4月30日(0点)より起算した日数で表した。生育期

間は開芽期から冬芽形成期までの日数を以って示された。

土用芽形成：1980年秋に苗の頂生側芽が土用芽を生じているか否かを調べた。なお、他の部位の芽にはほとんど二次伸長が見られなかった。

頂芽の不開じょ：晩霜害又は不明の他の原因によって、頂芽全数が正常に開かなかった個体（1個でも伸びているものは除く）が少なくなかったので、1977、'78両年にその状況を調べた。これらの中には、梢端がすでに枯れているものもあった。また、その多くは下方の側芽の伸びだしや下枝の立上りによって複梢になっている。

病害：調査は、1978年6月27日と'79年6月30日に行い、病害の判定は当演習林高橋郁雄教官に依頼した。同一植栽苗上に2種以上の病害が見出された場合は、いずれにも罹病個体として記録した。

衰弱、枯死：針葉が黄色に変色しているとか、著しい幹・枝枯れを起しているものを衰弱個体とし、調査時既に明らかに枯れているもののみ枯死とした。

苗高：調査は下刈時のかま傷等による人為的な被害木と枯死木を測定対象から除いた。

調査地点別の値は、それぞれ5家系の平均値である。また、上記各形質の個体率は植栽本数に対する百分率を以って表わした。

## II-2. 結果

### II-2-1. 植物季節学的諸形質

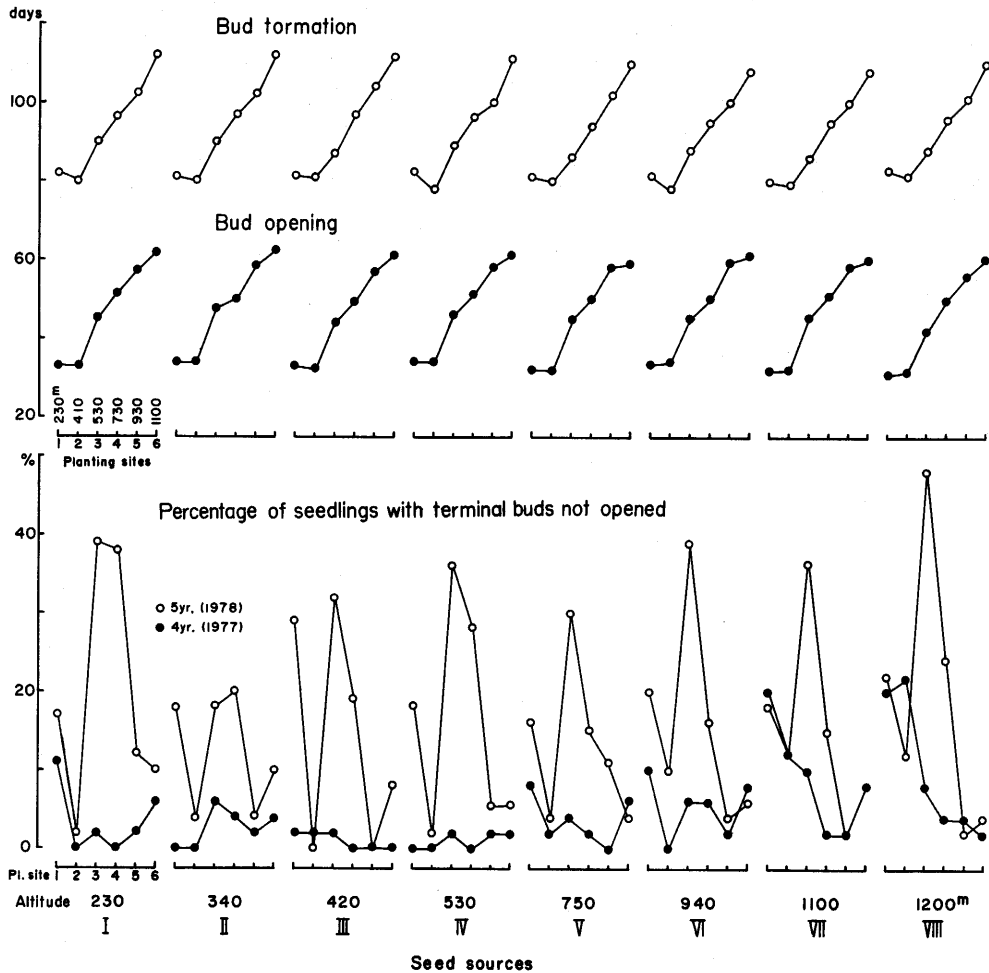
図-5に、植栽苗の4年生時の開芽期及び冬芽形成期と4及び5年生時の頂芽不開じょ個体率を調査地点別そしてその中で植栽地ごとに整理して示した。また、表-11に植物季節学的諸形質及び頂芽不開じょ個体に関する分散分析の結果を示した。

表-11によると、開芽期、冬芽形成期及び生育期間にはともに調査地点間及び植栽地間で1%危険率の有意差が認められ、特に植栽地間でそれが顕著である。

一方、図-5によると、開芽期と冬芽形成期の各植栽地に対する変化のグラフは、調査地点間でほとんど差がなく、平行である。従って、各植栽地では全家系が僅かな日数の差で（差の最大は3でのII対VIIIの6日）開芽および冬芽形成を行ない、かつ植栽地の標高が高くなるにつれてほぼ一様に遅くなる。

調査地点ごとに6植栽地の値を平均してみると、開芽期の最も早いのがVIIIの45.2、最も遅いのがIIの47.7、冬芽形成期のそれがVIIの91.3とIの93.8、また生育期間のそれがVIの44.6とIIIの47.8になり、いずれもその差は僅か2、3日である。このような小さい差異は、最も早いもの・最も遅いものに当る調査地点の組合せは異なるが、苗畑4年生の時と変わらない。

逆に植栽地ごとに全家系の平均をとると、開芽期では最も早いのが1及び2の32.6及び32.8（6月2日）、最も遅いのが6の60.8（6月30日）となり、冬芽形成期でも同じ植栽地組合せで



図一五. 調査地点別次代苗の開芽期, 冬芽形成期および頂芽不開じょ個体率の植栽地による変異

Fig. 5. Times of bud opening and terminal bud formation and the percentage of seedlings with terminal buds not opened, of every seed source at every planting site

注) 開芽期及び冬芽形成期は4月30日から数えた日数で示される。

N. B. The times of bud opening and terminal bud formation are represented by the numbers of days counted from Apr. 30 till the opening of buds in the spring and the formation of new terminal buds in the autumn, respectively.

2の79.9(7月19日, 1は81.5) 対6の110.1(8月18日) となって, 両形質ともに700~900 mの標高差に対して1か月近い開きを示した。このように開芽期と冬芽形成期の両グラフがほぼ平行していることから判るように, 各家系の生育期間はどの植栽地でも大体似た値を示し(多くは45~50), 最短(VIの5とVの3での41日)と最長(VIIIの1での52日)の差は約10日である。

以上要するに, 供試家系はその母樹自生地の標高が違ってても植栽地が同じなら3形質のいず

表—11. 植物季節学的形質および頂芽不開じょ個体率の分散分析

Table 11. Analysis of variance of various characters in phenology and growth

要 因 Source	自由度 (df)	平 方 和 (S S)	平均平方 (M S)	F
開 芽 期 Bud opening (4-year-old)				
調査地点 Seed source	7	13.97	2.00	6.45**
植 栽 地 Planting site	5	2981.32	596.26	1923.42**
誤 差 E	35	11.01	0.31	
冬芽形成期 Bud formation (4-year-old)				
調査地点 Seed source	7	19.45	2.78	6.32**
植 栽 地 Planting site	5	2691.35	538.27	1223.34**
誤 差 E	35	15.53	0.44	
生育期間 Duration of growth (4-year-old)				
調査地点 Seed source	7	29.11	4.16	6.02**
植 栽 地 Planting site	5	106.81	21.36	30.96**
誤 差 E	35	23.98	0.69	
土用芽形成個体率 Percentage of seedlings forming Lammas shoots (7-year-old)				
調査地点 Seed source	7	187.10	26.73	4.21**
植 栽 地 Planting site	5	237.90	47.58	7.49**
誤 差 E	35	222.31	6.35	
頂芽不開じょ個体率 Percentage of seedlings with terminal buds not opened (5-year-old)				
調査地点 Seed source	7	232.92	33.27	0.97
植 栽 地 Planting site	5	5548.67	1109.73	32.47**
誤 差 E	35	1196.33	34.18	

\*,\*\* : 5%および1%水準で有意。

\*and\*\* : Significant at 5% and 1% level.

れについてもほとんど同時的反応を示すといえる。

表—12に各植栽地における調査地点ごとの土用芽形成個体率を示した。分散分析の結果(表—11)によると、この形質には調査地点間及び植栽地間共に1%の危険率で有意差が認められる。

土用芽形成個体率と植栽地標高との関係はあまり明瞭ではない。たゞ標高の最も高い6ではI以外の調査地点の家系はいずれも土用芽が皆無であり、植栽地別の平均で最少値を示す。3では、すべての調査地点の家系にその個体が認められ、植栽地平均も最高を示している。逆に

表—12. 調査地点・植栽地間土用芽形成個体率(%)の変動 (7年生苗)

Table 12. Variation of the percentage of 7-year-old seedlings forming Lammas shoots

植 栽 地 Plantig site	調 査 地 点 Seed source								平均(A) Mean
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	
1	2.0	6.0	2.0	4.0	6.0	0	0	0	2.5
2	6.0	0	2.6	2.6	2.0	2.0	0	0	1.9
3	11.0	6.0	2.0	16.0	6.0	8.0	6.6	4.6	7.5
4	10.6	2.0	0	6.0	0	2.6	0	0	2.7
5	10.0	8.0	6.0	2.6	4.0	0	4.0	0	4.3
6	4.0	0	0	0	0	0	0	0	0.5
平均(B) Mean	7.3	3.7	2.1	5.2	3.0	2.1	1.8	0.8	3.3

Iにはすべての植栽地で土用芽の形成をみる。しかし、調査地点間では、概して高標高のものが低い同個体率を示し、このような傾向は苗畑においても見られた。

このように、土用芽形成の傾向は母樹自生地によって異なるが、次代苗の生育場所の環境条件によっても影響を受けるようである。

#### II—2—2. 頂芽不開じょ個体率

頂芽不開じょ個体率は、全植栽地の苗を合わせて植栽翌年(1977)には僅か4.6%であったが、1978年にはそれが15.8%に増加している。

1978年の頂芽不開じょ個体率の分散分析(表—11)によると、植栽地間には1%の危険率で有意差があるが、調査地点間には差が認められない。

図—5によると、1977年にVII, VIII産の家系のみが低標高植栽地においてやゝ高い不開じょ個体率を示すのが目立っている。ついで1978年には、全調査地点産が1, 3及び4の植栽地において高い個体率を示している。同年の頂芽不開じょ個体率の植栽地別平均を求めると、最低が5の5.6%に対して最高が3の34.8%となり、その間に約30%の差がみられる。また、植栽地5, 6の個体率は、3, 4のそれよりも低い。このような植栽地間の著しい個体率の差はあまり標高とは関係なく、むしろ晩霜害の有無・程度によって生じたものと思われる。事実、頂芽不開じょは局地的に晩霜害の発生しやすい地形のところに集中して表われている。

一方、調査地点間でほとんど有意差が認められないのは晩霜害と密接な関係のある開芽期が、前述のように調査地点間で僅かな日数の差しか示さないことから考えても当然の結果である。ただ、植栽地3において、IIがやゝ低い値を示しているが、この家系の開芽が全般に遅いことが僅かながら影響しているかもしれない。

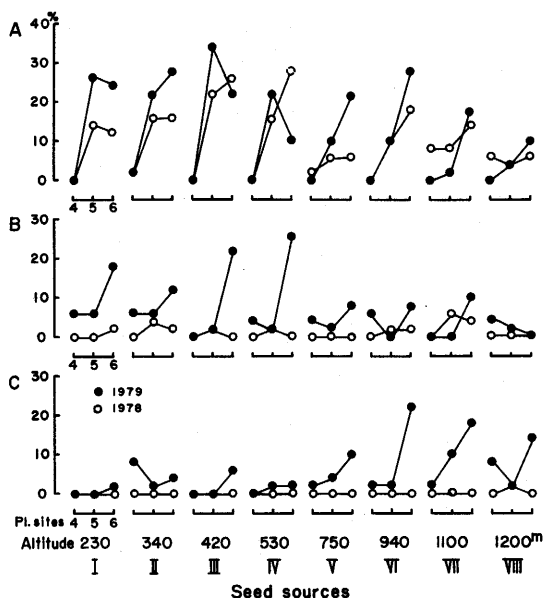
上述のように、頂芽不開じょはその大部分が春先の、主として開芽前後の、晩霜害によるも

のと推定されるが、晩霜が降りない他の植栽地においても、頂芽の開かない個体が5.6~7.0%程度認められる。従って、それ以外の時期の寒・凍害あるいは他の原因による開芽阻害についても調べる必要がある。

### II-2-3. 3病害の罹病個体率

定植後初めての越冬及びそれに続く生育期間を経た1977年秋の観察によると、大半の個体の生育状態は外観的には極めて健全であった。そして、諸種の病害の病徴を呈する個体も全く見られなかった。しかし、2回越冬後の1978年にはスクレロデリス枝枯病を初めとする各種病害の罹病個体が特に高標高の5と6において多数観察された。

この調査では、トドマツ幼齢植栽木の重要病害のうち、いずれかの植栽地において発生の見られたスクレロデリス枝枯病(病原菌: *Scleroderris lagerbergii*)、トドマツがんしゅ病(*Trichoscyphella calycina*)及び暗色雪腐病(*Rhacodium therryanum*)をその対象とした<sup>24)</sup>。てんぐ巣病(*Melampsorella caryophyllacearum*)も観察されたが、上部3箇所の植栽地において僅かに1.1%の罹病個体率しか認められなかった。また、これまでの観察経過では、下部3箇所



図—6. 各調査地点産苗の高標高植栽地における主要病害罹病個体率

Fig. 6. Percentage of seedlings attacked by three important diseases in every seed source at planting sites of high altitude

A: スクレロデリス枝枯病 *Scleroderris* dieback  
 B: トドマツがんしゅ病 *Trichoscyphella* canker  
 C: 暗色雪腐病 *Rhacodium* snow blight

4, 5, 6: 植栽地標高各730, 930, 1100m。  
 Planting sites at the altitude of 730, 930 and 1100m, respectively.

の植栽地でこれら4病の罹病木がほとんど見出されていないので、上部3箇所を重点的に調べた。

図一6に、1978, '79両年の調査地点別・植栽地別の3病罹病個体率を示し、また表一13に、1979年の同分散分析の結果を示した。これによると、3病害共に植栽地間で1%危険率の有意差を示したが、調査地点間では有意差が認められなかった。

表一13. 6年生苗の3病害罹病率の分散分析

Table 13. Analysis of variance in the incidence rate of 6-year-old seedlings

要 因 Source	自由度 (df)	平方和 (SS)	平均平方 (MS)	F
<b>枝枯病罹病率</b> <i>Scleroderris dieback</i>				
調査地点 Seed source	7	545.17	77.88	1.82
植栽地 Planting site	2	2071.00	1035.50	16.15**
誤差 E	14	598.33	42.74	
<b>がんしゅ病罹病率</b> <i>Trichoscyphella canker</i>				
調査地点 Seed source	7	213.16	30.45	1.14
植栽地 Planting site	2	526.33	263.17	6.60**
誤差 E	14	372.34	26.60	
<b>暗色雪腐病罹病率</b> <i>Rhacodium snow blight</i>				
調査地点 Seed source	7	246.50	35.21	1.60
植栽地 Planting site	2	261.33	130.67	5.94**
誤差 E	14	308.00	22.00	

\*,\*\* : 5%および1%水準で有意。

\*and\*\* : Significant at 5% and 1% level.

1979年の調査結果から植栽地別の平均値を求めると、枝枯病は4では0.3%と皆無に近いが、それより上部では激増して6では22.5%にも達する。がんしゅ病と暗色雪腐病はともに5までは約3%と低いが、6において両者ともに急増して約10%になる。要するに、3病害とも概して900m以上の高標高で高い罹病個体率を示すという明白な傾向が認められる。

これに対して母樹集団の自生地、すなわち調査地点ごとの比較では、枝枯病にはI~VI産の、またがんしゅ病にはI~IV産の家系が、それぞれ上方のそれに比べてやゝ高い罹病個体率を示している。暗色雪腐病には、逆に上方のVI~VII産家系の罹病個体率が高い。高標高地産のものが暗色雪腐病に弱い傾向は、1980年春の苗畑で1977年産種子から得られた2年生苗についても観察されている。

このように、3病とも、標高900m以上の厳しい条件下の植栽地で発生の度合いが高いが、そ



の場合でも700~900mを境としてその上下に自生する母樹の次代家系の間で罹病々種に明らかな違いを示す。これらの病害に対する主要な発生誘因として、よく冬期及び融雪期の寒害ないし積雪害が指摘されるが、本山域においても、表-9に示したように気温、積雪深などの気象要素<sup>7)</sup>がこの標高階の上下でかなり急激に変化して病害発生との間に顕著な対応を示している。

さらにその翌年の1980年には、6においても前年にあれほど激増した病害がほとんど見られなくなった。このように環境条件の厳しい高標高の植栽地においても、年によって病害の発生消長にかなりの変動がみられるので、調査地点ごとの罹病性の傾向については、さらに今後の経過を踏まえて検討する必要があるだろう。

なお、本調査では各病独立にそれぞれの罹病個体率を求めた。しかし実際には、すでに述べたように、2種類以上に複合罹病している個体が特に6で多数観察された。その内訳をみると、罹病個体総数159(うち枝枯病57本、暗色雪腐病32本、がんしゅ病30本、てんぐす病2本)のうち、枝枯病とがんしゅ病の複合罹病木が25本、枝枯病と暗色雪腐病のそれが8本、その他の組合せが5本あり、全罹病木の23.9%を占めている。

#### II-2-4. 衰弱・枯死率

図-7の上段に、調査地点別家系群ごとの各植栽地における5(植栽2年目)、7年生時の枯

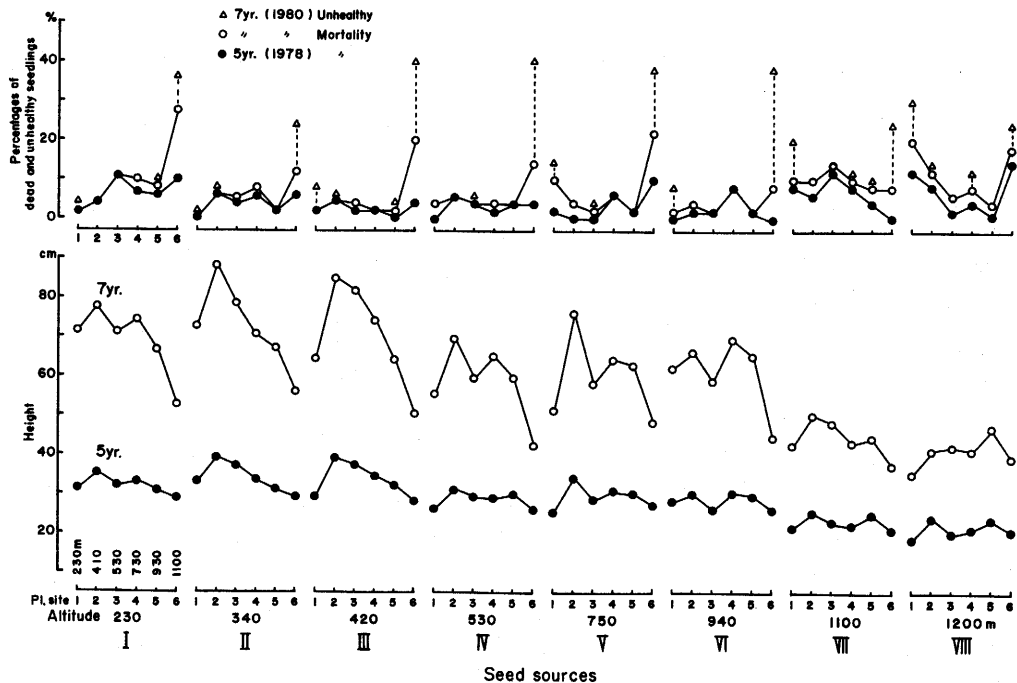


図-7. 各調査地点産次代苗木の植栽地による樹高、枯死率および衰弱率の変化

Fig. 7. Height at the age of 5 and 7 years and the percentages of dead and unhealthy seedlings of every seed source at every planting site

死亡率と7年生時の衰弱個体率を、また下段に5, 7年生時の苗高を示した。

植栽翌年の1977年秋の枯死率は、他の植栽地の4%以下に対し、1のみが13.3%と目立って高い値を示した。1において枯死率が高かったのは、同年の春先に予期しない雪どけ水の停滞があったためと思われる。そこでこの植栽地だけに、翌1978年4月補植を行ったが、補植苗と当初植栽苗との間にあまり生長の差がないので、その後の調査やデータ処理では両者を区別せずに扱っている。

2回越冬後の1978年秋における植栽地ごとの枯死率は、最小が5の2.8%、最大が6の6.0%であった。しかし、3回越冬後の1979年秋になると、6の枯死率が急に増大して12.5%になっている。

図-7に示された1980年秋の衰弱率と枯死率を植栽地別に平均すると、1:5.0, 6.3%, 2:0.8, 6.3%, 3:0.5, 6.3%, 4:0.8, 7.0%, 5:0.8, 4.0%, そして6:16.8, 16.3%となり、両値ともに6において急に高くなっている。

同じく1980年秋の衰弱率及び枯死率について分散分析を行うと(表-14)、両者ともに植栽地間で1%危険率の有意差が認められるが、調査地点間では差が認められない。

表-14. 7年生苗の諸形質の分散分析

Table 14. Analysis of variance in various characters of 7-year-old seedlings

要因 Source	自由度 (df)	平方和 (SS)	平均平方 (MS)	F
苗 高 Height				
調査地点 Seed source	7	5621.61	803.09	28.38**
植栽地 Planting site	5	2415.01	483.00	17.07**
誤差 E	35	990.38	28.30	
枯 死 率 Mortality				
調査地点 Seed source	7	298.67	42.67	2.21
植栽地 Planting site	5	748.67	149.73	7.76**
誤差 E	35	675.33	19.30	
衰 弱 率 Percentage of unhealthy seedlings				
調査地点 Seed source	7	74.34	10.62	0.68
植栽地 Planting site	5	1659.67	331.93	21.29**
誤差 E	35	545.66	15.59	

\*,\*\* : 5%および1%水準で有意。

\*and\*\* : Significant at 5% and 1% level.

しかし、各植栽地に対する両者のグラフ（図一七）は、調査地点群によってその形が異っている。Ⅰ～Ⅵ産苗には6で枯死率の急上昇がみられる。一方、ⅦとⅧ産の苗はいずれの植栽地においてもその標高とあまり関係なくやや高い値を示している。また、Ⅰは3以上の植栽地において他の地点のものより枯死率が高い。

6で特に衰弱・枯死率の高くなっているのは、前記病害の程度と密接に関係する平行現象と思われる。しかし、1979年に相当高率の主として枝枯病罹病個体が認められた5で1980年の枯死率が比較的低いのは、衰弱・枯死に至る原因として積雪その他の気象要素による傷害も深く関与し、両植栽地におけるそれらの差が形として現われたものであろう。

### Ⅱ-2-5. 苗高生長

図一七によると、植栽地の標高による同一調査地点家系の苗高生長の差は5年生から7年生へ次第に顕著になってくる。ただ、1での苗高がほとんどの場合2や3に比して低いのは、上述の原因（雪どけ水の停滞やその後の晩霜害と乾燥害）によるものと思われる。また、いくつかの調査地点産家系が3において他に劣る生長を示すのは、Ⅱ-2-2で示されたような植栽環境の差によるものであろう。7年生苗高の分散分析結果（表一14）によれば、調査地点間、植栽地間ともに1%の危険率で有意差が認められる。

いま、7年生時苗高の、調査地点別及び植栽地別平均をとると、それぞれⅠ及び1から順に、69.1, 72.2, 69.7, 59.0, 60.2, 60.9, 44.3 及び 40.9と、57.0, 69.6, 62.1, 62.9, 59.5 及び 46.3(cm)となる。

後者の変動は植栽地環境（主に標高）傾度との対応を、また前者のそれは調査地点環境傾度との対応を表すものと考えられるが、1を除くほとんどの植栽地で標高が高くなると苗高生長が悪くなる傾向が指摘される。一方、調査地点間では、Ⅰ～Ⅲ(約70cm)、Ⅳ～Ⅵ(約60cm)、Ⅶ～Ⅷ(約40cm)と三つの標高階によってほぼ段階的に苗高を減じている。ここで見られる標高段階差のうち、下部・中部両標高階の境界線の設定は球果・種子などの場合とは若干異なっている。すなわち、後者においてはそれぞれがⅣとⅤの間にあるのに対し、ここではそれがⅢとⅣの間で認められる。

さらに、各調査地点産苗の植栽地標高に対する苗高生長反応をみると、1000m以上のⅦ、Ⅷ産のものは1でも6でもあまり大きな差を示さないが、Ⅰ～Ⅵ産は特に下部調査地点産ほど高標高植栽地で急激に苗高が低くなっている。換言すれば、低標高産家系は、本来の生育地のそれに近い環境条件下では良い生育を示すが高標高の厳しい条件下では敏感に反応して生育が落ち、一方、高標高産の家系はいずれの標高の植栽地でも苗高生長が良くない。

## Ⅱ-3. 考 察

### Ⅱ-3-1. まとめ — 各標高産次代家系に見られる諸形質の遺伝性 —

第I部で明らかにされた球果・種子等の諸形質の標高傾度に伴う変異は、母樹集団(P世代)のものであって、その遺伝性についてはまだ何も判っていない。むしろ球果長など多くの形質の変異は多分に生態的 epharmonic であると思われるが、この推定の適否は、相互植栽された次代家系(F<sub>1</sub>)の成熟を待って初めて確かめられる。一方、これら次代家系自体の観察計測資料からその季節学的形質、耐病性、生長または植栽環境に対する生育適応性等の遺伝性に関して幾つかの新しい知見が得られる。

1) 植物季節学的形質 トドマツの開芽期と冬芽形成期は、みごとともいえるほど現植栽地の標高のみと対応し、*Quercus rubra* L.<sup>15)</sup>の場合と異なって、母樹集団からの影響、つまりその標高傾度からの影響をほとんど受けていない。その結果(冬芽形成期に対してはむしろ、その原因として)、生育期間も調査地点及び植栽地の標高に係りなくほぼ一定である。僅かに土用芽形成の違いによって、その多い低標高産家系の生育期間が多少長くなるようである。これは同属の *Abies concolor* GORD.<sup>11)</sup> や *A. alba* MILL.<sup>13)</sup> と異なる点である。

一方、両形質の地理的変異については道内各地産家系を用いて調べられているが、同一植栽地での変異幅はせいぜい1週間程度(4日及び8日)である<sup>18)</sup>。

これら両形質のうち開芽が主として温度によって決定されることは、トドマツも他の多くの樹種と同じである。しかし、上記の事実は、開芽を左右する温度条件では、トドマツの地理別・標高別産地あるいは集団間にほとんど(遺伝的な)差がないことを示している。特に開芽期の早遅は、晩霜害回避との関連で、トドマツ造林の成否を左右する重要々因と考えられているが、今後産地間・集団間に早遅の差を求めることはあまり得策ではないかも知れない。むしろ天然林におけるトドマツ稚苗・樹の習性に従った生態的取扱いにその対策を求むべきであろう。道東検定林においても産地間・系統間に判然とした耐霜性の差が見出されていないという<sup>22)</sup>。

2) 病害 苗齢6年(1979年)までの観察に限れば、調べられた3種の主要病害の発生が見られるのは、標高700又は800mを越す両植栽地においてのみである。3種のうち、枝枯病とがんしゅ病に対しては、明らかに高標高産家系の方が低標高産に比べて抵抗性が高いといえる。一方、暗色雪腐病に対してはむしろ前者の方の罹病率が高い。このような罹病性の開きを生じる原因としては、まず病原菌の分布ないし生息密度の差が、次いで自然淘汰による集団間の抵抗性の差が挙げられよう。事実、上述の罹病性の程度における高・低両標高域の境界は700mあたり(病種によって多少の上下はあるが)に見出され、これは母樹の球果・種子諸形質の変異における中部・低部両標高階の境界と一致し、更には本山域におけるトドマツ=オシダ群集・エゾマツ=チシマザサ群集間の境界とも一致する。この両群集の分布がトドマツ及びエゾマツに深刻な害を与える病原菌の分布の差によって左右されるという見方もある<sup>21)</sup>。

一方、標高930mのVI(及び5)の近くの裸地と林内に1975年秋に植栽された同じ次代家系の越冬5回後7年生時の生育状態を比べると(表-15)、陽光の少ない林内の苗は、生長は悪い

表—15. 高標高地(930m)の裸地・林内での各調査地点産苗の生育比較

Table 15. Growth of 7-year-old seedlings on open place and under forest at the altitude of 930m

調査地点 Seed source	裸地 Open site		林内 Under forest	
	枯死率 Mortality (%)	苗高 Height (cm)	枯死率 Mortality (%)	苗高 Height (cm)
I	6.3	48.3	0.0	32.7
IV	0.0	51.6	0.0	29.9
V	12.5	64.3	0.0	34.0
VI	25.0	61.2	6.3	33.5
VII	12.5	45.2	0.0	28.4
VIII	6.3	38.0	0.0	24.7
平均 Mean	10.4	51.4	1.1	30.5

注 1) 植栽年月日：1975年10月16日，植栽本数：調査地点当り16本（2家系×8本）の2年生苗。

2) 活着率：越冬1回後の1976年8月の調査ではほとんどすべての苗が活着していた。

ただし，Vは裸地で94%，VIは裸地88，林内94%の活着率を示した。

3) 枯死率，苗高：越冬5回後の1980年8月調査。

N.B. 1) 16 two-year-old seedlings from each seed source (8 seedlings from each of 2 families) were planted on Oct. 16, 1975.

2) In August 1976, almost all seedlings were alive, except 6% of V on the open site, and 12% and 6% of IV on the open site and under forest, respectively.

3) Mortality and seedling height were measured in August 1980.

が，各種病害の罹病苗は全く見られず，従って枯死率も全体で僅か1.1%であった。これに対する裸地での生育状況は，上述のそれに近いものであった。このように同じ高標高の植栽地においても，上木の存在する林内と開放されている裸地とでは病害の出かたや枯死率に顕著な差があり，耐霜性の場合と同じ配慮の必要を感じさせる。もちろん，高標高植栽地ほど，苗高が小さく枝葉が地表面に近いための樹病学的な負担も大きいと考えられる。従って病害抵抗性については，なお今後の推移を見守らねばならない。

3) 生長 苗齢7年生までの伸長生長によって，次代家系の（母樹）産地は表面上三つの標高階にまとめられる。そのうち上部標高階の家系は，どの植栽地をとっても，中・下部標高階産家系のほとんどすべての植栽地に対して生長が及ばない。中部標高階のものは，低標高植栽地で下部標高階のものに顕著な差をつけられている。このような標高階ごとの次代家系の生長の差は，標高に伴って変動する環境条件下での淘汰ないし適応を経て，母樹（集団）間に成立した変異に基づくものと考えられる。もちろん，5，7年生の段階ではまだ標高傾度と相関の高い種子重の影響もありえよう。7年生時のグラフ（図—7）から，各次代家系群はそれぞれの産地の標高一むしろそれと相関する種子重—に対応した生長を，それと同じ標高ないしそれ以

下の植栽地では示すことができるが、それより高い標高の植栽地になるほど生長が低下する、と読み取れないこともない。しかし、5年生から7年生に至るグラフの開き方の違いは、上記の差がもはや種子重の変動のみによるものではないことを強く示唆している。

一方、生育期間がほとんど同じでありながら、生長量にこのように大きな開きを生じるのは、トドマツの伸長生長速度が標高傾度と相関する外界要因、おそらく温度（有効積算温度）によって左右されるためであると考えられる。

なお、高標高産家系がいずれの植栽地でも常に他の家系より高い枯死率を示している。おそらくこれは、森林限界以上の高標高地では個体密度が著しく低く、しかも激甚な気温差や強い山風などの厳しい環境条件によって生殖的な隔離状態におかれるため、自殖が起っているからであろう。事実これらの家系の苗の多くは生長が遅く根も貧弱である。ただ、ⅣとⅧの7年生次代苗の根系を比べると、TR率では余り差はないが、後者の細根が概して少ないようである。この点は、山岳岩屑の立地条件に対する適応の結果として生じたものと推定される。

#### II-3-2. 調査山域におけるトドマツ自生集団の造林学的並びに森林生態遺伝学的特性

上に述べられたところに基づき当演習林山域におけるトドマツ自生木集団の特性を造林学的でない森林生態遺伝学的見地から整理すると、以下の通りである。

1) 230m から1200m までの約1000m の標高差の間に自生するトドマツのうち、少なくとも初期生長の最も旺盛である次代家系を産する集団は、標高域300~400m のものである。これより下方の230m に産するものは生長がやゝ劣り、本山域ではトドマツ垂直分布下限を外れる位置にあることを推定させる。

2) 標高域300~400m からの家系は、標高200~500又は700m の植栽地においては初期生長が早くかつ枯死率も低い。従って生長の点から見れば、この母樹生育地と植栽地組合せのものが最も有利である。参考までに、同一山域で1959年に設定された標高別試験地<sup>9, 23)</sup>でのトドマツの生育状態について最近の観察結果を表-16に示した。ここに用いたトドマツ家系群も西達布川流域標高300~400m 辺りの母樹から得られたものであるが、標高700~900m の間を境に上部の試験地での生存率は低く、成林の見込みがない。

3) 1000m 以上の標高域からの次代家系は、苗齢7年の現時点までの観察による限り、生長が他に比べて著しく劣り枯死率も高いので、一般造林用に供するには不適当な材料である。ただし、高標高地における止むを得ない造林に供する場合などでは、一部の病害に対する抵抗性の高さによって評定される可能性もある。

4) 造林、特に苗の生長の見地からすれば、低標高(300~400m)産の種苗をそれより高標高の事業的植栽地において使用することにはほとんど懸念がない。逆に高標高産家系を低標高地に用いることは明らかに不利である。

5) 既述(I-3-3)のように、母樹集団の諸形質から、500m前後の標高の集団(Ⅳ)は、

表—16. 標高別植栽試験地におけるトドマツの生育情況

Table 16. Growth of *Abies sachalinensis* in the experimental plantations on the same mountain slope

	植栽後 After planting	各試験地の標高 Altitude of fields (m)			
		530	730	930	1100
樹高 Height (m)	10 yrs.*	3.4	3.0	2.6	1.6
生存率 Percentage of survival	5 yrs.*	87	84	74	68
	10 yrs.*	84	79	47	56
	19 yrs.**	75	73	10	8
生育健全度 Growth-healthiness	19 yrs.**	a	a	b	c

注 1) 植栽：1959年。5及び10年目（\*印）のデータは既発表資料<sup>9, 23)</sup>による。

2) \*\*: 1977年7月18日調査。

生育健全度の表示

a : 健全で正常又は旺盛な生育。

b : 近年衰弱が目立ち明らかに健全性が劣る。

c : 生育不良。

N.B. 1) Planted in 1959. The data in the lines with single asterisks are cited from the published data<sup>9, 23)</sup>.

2) \*\*: Observed on July 18, 1977.

The growth-healthiness is expressed in three classes as follows,

a : Showing good health and ordinary or vigorous growth.

b : Decreasing growth and healthiness recently.

c : Showing poor or unhealthy growth.

下部標高階集団に所属するものと想定されていた。しかし、次代家系の生長によれば、これは中部標高階の集団（V, VI）に近いものとみなされる。換言すれば、IVは山腹林地への造林用種苗供給源としては、下部標高階集団（II, III）に劣り、生長に関してはII, IIIよりはV, VIに近い潜在的能力、あるいは遺伝的性能を有するものと想定される。IV集団における球果、種子等の諸形質と次代家系の苗高生長との間のこのような傾向の違いは、次のような推論を許すであろう。すなわち、前者は標高階に伴う環境要因の差に対する母樹集団の直接的な反応の結果である。一方後者は、II及びIIIとIV～VIとがそれぞれ異なる流域あるいは山腹を占めかつ遺伝的に異なる別個の集団に属する可能性を示す。更に具体的に言えば、前各項で標高域300～400m産としたものは西達布川流域（の低部標高階）を占める集団である。これに対して500～900mの標高域産としたものは布部川流域大麓山斜面の中部標高階を占める別の集団であると考えられる。これより上部の標高域に分布する集団は同一山腹上ながら森林限界附近以上を占め、やはり遺伝的に中部標高階集団とは異なる集団になりつつあるといえる。

6) 前項における指摘にもかかわらず、トドマツ母樹の各形質の標高に伴う変異は、当演習

林山域の森林植生区分に非常によく対応して現れる。そしてこの区分は次代家系の初期生長の良否とも比較的良好に対応している。従って、森林植生区分あるいはその境界線は、造林用種苗の適用（供給）可能標高区分を示す指標としての役割を持ちうる。

### II-3-3. 垂直的種苗供給区域区分

トドマツの造林的または育種的な形質の地理分布に伴う変異については、北海道内の育種関係諸機関や研究者の組織的な調査研究によって最近かなり明らかにされ、中央せきりょう（脊梁）山脈の西側と東側とで相当に違いのある形質も知られている<sup>4,5,17,18</sup>。標高との関係も生理及び形態的形質については大分究明されている<sup>2,3,11,12,19</sup>。しかし、標高別に採種し育成した苗を相互の標高に配植した一種の産地試験は、本研究を以てこう矢とするであろう。

造林用種苗の供給区域区分は、樹種によって異なるが、まず大きく気候帯または森林帯に順拠し、さらにその中で細かく地理的な区域区分を行うのが普通である。第二次大戦後世界各国で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のは<sup>25</sup>、その基礎的資料を得んがためである。さらにいくつかの樹種では、この地理的區域区分の中に垂直分布に伴う変異の情報も取入れられている<sup>6,14</sup>。とくにドイツ連邦共和国ではこの方面の研究が早くから実施され、その成果は林業種苗法の基礎として役立ってきた<sup>20</sup>。

トドマツについては、これまで気候区<sup>26</sup>あるいは球果型指数<sup>16</sup>の分布に基づいて作られた種子供給区域区分<sup>27</sup>はあるが、産地試験あるいは生育適合性ないし生長能力検定の結果に基づいたものはない。まして垂直分布に伴うこれらの性質の変異を考慮して作られたものはなく、また参照すべき研究例もなかった。

造林用種苗についての供給区域区分を行う目的は、第一にその苗の健全に生育しうる、第二にその苗がよい生長従って高い生産性を示しうる、範囲あるいは限界を設定することにある。そのうちで、自生地の標高に伴う次代家系の生長ないし生育適合性の変異については、唯一の研究例として本報の上述の結果 — 流域間の差という若干異質な問題もはらんでいるが — が参考になるであろう。そのような観点から、前節（II-3-2）に述べた内容を母樹産地標高対植栽地標高の関係でまとめて示したのが表-17である。

表-17に要約される事柄は、トドマツの採種林の設定あるいは植栽地の選定に当って、予想された通りあるいはそれ以上に、標高の問題が大きな重みを持つことを示している。しかも、前節でも述べたように、植物季節学的形質の標高傾度に対して示す反応から、トドマツの耐霜性が、単に遺伝学的あるいは植物生理学的な問題として処理されるのではなく、この樹種の生態的特性 — 落葉広葉樹等の上層木の庇護の下にのみ侵入しうる遷移系列後段に位置する陰樹である — もあわせ考えて解決さるべきであることが理解される。



表一17. 母樹生育地及び植栽地の標高と次代家系の生育反応

Table 17. Relationship between the altitudes of seed sources and planting sites, and the growth-response of progenies

母樹生育地 標高階 Altitude ranges of seed sources (m)	原標高階での 初期生長 Growth in the early stage at the original altitude	植栽地標高に対す る生長反応 Growth response to the altitude gradient of planting sites	枯死率10%以下の 植栽地標高範囲 Altitude ranges of planting sites showing mortality less than 10% (m)
230	やや速い Somewhat fast	やや敏感 Somewhat sensitive	200~400
340~420	速い Fast	敏感 Sensitive	200~900
530~940	中間 Medium	中間 Medium	200~900
1100~1200	遅い Slow	鈍感 Insensitive	全体に枯死率高し High mortality everywhere

## 摘 要

トドマツの育種区すなわち種苗供給区域区分ならびに遺伝子資源保存林設定などにとって、その垂直的変異に関する情報は必要欠くことのできないものである。本研究は、北海道内においてもこのような情報の得られる数少ないフィールドの一つである東京大学北海道演習林、特にその大麓山西南斜面において、このような見地から行われたものであり、調査研究はなお続行中である。本報告は、そのうち特に1973~'80年の8年間に、汎針広混交林帯域（標高200~300 m以下）から樹木限界（1350m）附近までの間に自生するトドマツについて、標高別（230, 340, 420, 530, 750, 940, 1100, 1200, 1250及び1350m）母樹集団ごとの球果、種子及び次代苗の形質変異を調べ、さらに相互移植（230, 410, 530, 730, 930 及び1100m）された各標高産次代家系の生育及び適応性を比較検討した結果をまとめたものである。

以下の諸点が明らかにされた。

## 1. 標高別母樹集団と次代苗の形質変異について

1) 本調査山域におけるトドマツ自生木集団は、その球果、種子及び苗畑養成中の次代家系苗（1~5年生）の多くの形質の変異において（41形質中25）標高と高い負の相関を示す（表一2, 6）。

2) 球果及び種子形質の標高に伴う変異のうち、着果数、球果長、種子1000粒重及び発芽率は、年によって多少の変動を示す。しかし、標高との相関の低い球果直径はその変動も少ない。

年による着果数の変動幅は、概して低標高で広く高標高で狭い。また、その多少すなわち豊凶は、標高500~700m 辺りを境とした上下二つの標高域において年によってそれぞれ異った現われ方を示す。

3) 次代苗諸形質のうち、苗高は球果長や種子重量と似た変動傾向を示し、標高の増加に伴って漸減する。この変異が単に種子の重さに帰因する生態的epharmonicなものかあるいは遺伝的なものかを明らかにするため、低標高地(530m)と高標高地(1100~1200m)の母樹の間で相互交配実験を行った結果、次代苗の苗高変異は母樹群の遺伝的影響下にあるものように推定された。

4) 本調査山域における上記球果、種子及び次代苗の標高に伴う変異は、必ずしも標高傾度に合わせて連続的なものではなく、標高500~700m 及び1100m を境とする三つの標高階で多少とも不連続的な変異である。このような不連続性を示す標高域境界のうち、特に700 mあたりは地形要素及び気象要素にも同様に顕著な不連続性が見られるところである。従って、標高との間に高い相関を示す形質の変異はまず地形・気象要素の垂直変動と対応し、さらにそれによって支配される森林群落の垂直分布(標高300 mから500~700m までが亜寒帯針葉樹林のトドマツ=オシダ群集、そして700 mから1100m までがエゾマツ=チシマザサ群集の成立するところであり、更に1100m 以上は高山帯となる)とも極めてよく対応している。

## 2. 各標高産次代家系の造林学的ないし森林生態遺伝学的特性について

5) 相互移植試験の結果は、植物季節学的形質、特に開芽期と冬芽形成期が、母樹自生地の標高に関係なく同一植栽地ではほぼ同じであることを示している。すなわち、次代苗の生育期間はいずれの植栽地においてもほぼ一定である。

6) 母樹生育地標高と植栽地の標高における関係を見ると(図-7および表-17)、前項の事実にもかかわらず、予想通りあるいはそれ以上に、トドマツの採種地並びに造林対象地の選定に当って標高の問題が大きな重みを持つといえる。

(a) 230 mから1200m まで約1000m の標高差の間に自生するトドマツのうち、少なくとも初期生長の最も旺盛である次代家系を産する集団は、標高域300~400m のものである。この標高域からの家系は、標高200m から500又は700 m までの植栽地においては初期生長が早くかつ枯死率も低い。従って生長の点から見れば、この母樹生育地と植栽地の組合せが最も有利である。

(b) 300 m より下方の230 m 地点に産するものは生長がやや劣り、本山域では垂直分布域の下限に近い位置にあることを推定させる。

(c) 1000m 以上の標高域からの次代家系は、7年生時までの観察による限り、生長が他に比べて著しく劣り枯死率も高い。つまり、一般造林用に供するにはきわめて不適当な材料である。

(d) 造林とくに苗の生長の見地からすれば、低標高(300~400m)産の種苗をそれより上方及び下方の事業的植栽地の範囲において使用することにはほとんど懸念がない。逆に高標高産

家系を低標高地に用いることは明らかに不利である。

7) トドマツ自生木の各形質の標高に伴う変異は、当演習林山域の森林群落区分に非常によく対応して現われる。そしてこの区分は上記の通り次代家系の初期生長の良否とも比較的良好に対応している。従って、森林群落区分あるいはその境界線は造林用種苗の供給許容標高区域を示す指標としての役割を持つ。

8) 以上で明らかのように、トドマツ種苗供給区域の区分を行うには、地理的変異のみでなく垂直分布に伴う変異をも考慮に入れる必要がある。その標高域として道央部では、(下)—500ないし700m—(中)—1100m—(上)の三標高階に区分するのが実際的であろう。

9) 5)と6)の事実は、トドマツはその植物季節学的反応の遺伝的均一性にもかかわらず、その他の能力の違いによって標高の異なる母樹集団の間に造林的価値の大きな差を生じること示している。それ故ここで付言すれば遺伝子資源保存の目的のためには、現状では低標高から高標高域にわたって広くその保存林を設定することが必要と考えられる。特に繰返される伐採によって著しく減少しつつある低標高域の天然林の確実な保存は急を要する問題であろう。

## 引用文献

- 1) HAMRICK, J. L. : Variation and selection in western montane species. II. Variation within and between populations of white fir on an elevational transect. *Theoret. & Appl. Genet.* 47 : 27~34, 1976.
- 2) 畠山末吉 : トドマツの産地による発芽と生長の光反応. 昭和45道林研発論集, 152~160, 1971.
- 3) ——— : トドマツ幼苗の庇覆効果. 昭年46道林研発論集. 313~319, 1972.
- 4) ———・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. 日林講86 : 166~168, 1975.
- 5) ———・江州克弘・石倉信介 : トドマツの雪害抵抗性の地理的変異. 北林試報16 : 27~39, 1979.
- 6) 畑野健一・佐藤大七郎・岩川盈夫 : 諸外国の林業種苗政策. 83pp., 日本林業技術協会, 東京, 1960.
- 7) 北海道演習林 : 大麓山(前山)標高別試験地における気象観測—1972~1975年の観測結果と若干の考察—. 東大“演習林” 21 : 22~47, 1977.
- 8) 北海道天然林の生態遺伝的研究グループ(代表高橋延清) : 天然林の生態遺伝的管理技術開発に関する研究. 昭和54年度詳細報告書, 391pp., 1980.
- 9) 岩本巳一郎・柴田前・今野進 : 標高別造林試験地の成績—その1. 10年経過の生長—. 日林北支講22 : 76~80, 1973.
- 10) 加藤亮助 : 北海道演習林の森林植生. 東大演報43 : 1~18, 1952.
- 11) 倉橋昭夫・濱谷稔夫 : トドマツの変異—東京大学北海道演習林における諸調査—. 北海道の林木育種18—1 : 6~10, 1975.
- 12) ———・小笠原繁男・佐々木忠兵衛・高橋康夫・濱谷稔夫 : 標高に伴うトドマツの着花・果量と種子性状の変化. 日林北支講28 : 125~128, 1979.
- 13) LEHOTSKY, L. : [The silver fir (*Abies alba* MILL.) from sites differing in height above sea level] (1975) (refer. to Pl. Br. Abstr. 856, 1976).

- 14) LINDQUIST, B.: Genetics in Swedish forestry practice. 22~72, *Chronica Botanica*, Waltham, 1948.
- 15) MCGEE, C. E.: Elevation of seed sources and planting sites affects phenology and development of red oak seedlings. *For. Sci.* 20: 160~164, 1974.
- 16) 岡田幸郎: アオトドとアカトド. *北方林業* 9: 94~95, 1957.
- 17) 岡田滋・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: 6~11, 1969.
- 18) ———・酒井昭・向出弘正: 全上 (V) トドマツ苗木の産地による生育期間の差. *日林誌* 52: 357~361, 1970.
- 19) ———・向出弘正: トドマツの地域性—トドマツの垂直的分布変異—. *日林北支講* 26: 132~135, 1977.
- 20) ROHMEDER, E.: Die Bedeutung der Samenherkunft für die Forstwirtschaft im Hochgebirge. In SCHMIDT-VOGT, H. ed.: *Forstsamengewinnung und Pflanzenanzucht für das Hochgebirge*. 17~35, BLV, München, 1964.
- 21) 佐保春芳・高橋郁雄: エゾマツとトドマツの天然分布に関与する菌類. *林業技術* 388: 6~8, 1974.
- 22) 鮫島惇一郎・中村和子: 産地を異にしたトドマツの霜害抵抗性. 1974林試北支年報, 45~49, 1975.
- 23) 柴田前・岩本巳一郎: 標高別造林試験地の成績—その2. 10年までの被害経過—. *日林北支講* 22: 80~85, 1973.
- 24) 高橋郁雄: 高寒冷地における主要造林木の病害発生経過—ストロブマツとトドマツの植栽後3年間の経過—. *日林北支講* 25: 67~69, 1976.
- 25) WRIGHT, J. W.: *Introduction to Forest Genetics*. 253~311, Academic Press, New York, 1976.
- 26) 山内俊枝: 改著実用造林学, エゾマツ, トドマツ篇. 101~103, 養賢堂, 東京, 1948.
- 27) 柳澤聡雄: 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: 8~25, 1965.

(1981年5月28日受理)

Variation of morphological characters and growth response of  
Saghalien fir (*Abies sachalinensis*) in different altitudes

### Summary

Saghalien fir (*Abies sachalinensis* (FR. SCHM.) MASTERS), distributed in Hokkaido, the South Kuriles and Saghalien as a dominant tree species of the Pan-mixed forests (in TATEWAKI's sense) and of the subboreal coniferous forests, covers a wide altitude range from the sea level up to about 1650m over the forest and tree limits in Hokkaido. But researches on the variation of its characters along the altitudinal gradient were very rare so far in contrast to those on the geographical and regional variations. Thus a series of studies on the altitudinal variation have been carried on by the present authors and colleagues in the Tokyo University Forest in Hokkaido since 1973.

Ten sample plots numbered I ~ X were set as seed sources in natural stands at representative altitudes respectively in the University Forest area (cf. Fig. 1 and Table 1). Five large- or medium-sized trees chosen as the representatives of each plot supplied with cones, but two and one for IX and X respectively. Twenty cones per tree were used for study. These cones, the seed grains extracted from them and the offspring seedlings raised from these seeds in the nursery at lower altitude were examined about their morphological and/or phenological characters.

Among these offsprings, a certain number of seedlings from each seed source, which had been grown in JIFFY's pots from the beginning (April) of the third growth season, were planted out in the end (September) of the same season at six sites of different altitudes, that is, 1:230 m, 2:410m, 3:530 m, 4:730m, 5:930 m and 6:1100 m. Since then they have been examined upon their phenological and silvicultural response to the environmental conditions of the sites varying with the altitudinal gradient.

The main parts of the results obtained hitherto are summarized as follows.

1. Variation of the characters of the sample trees and their offspring seedlings along the altitudinal gradient

(i) Within the area of study, the sample trees in the natural populations of Saghalien fir express high correlation, mostly negative, with the altitudinal gradient in many of the characters (twenty five among forty one) of the cones, seeds and offspring seedlings in the nursery (cf. Tables 2 and 6).

(ii) Among the characters of cones and seeds, the number of cones per tree, the length of cones, the weight of 1000 seed grains, and the germination percentage vary more or less with years of crop. The cone crop shows different yearly variation between two seed source groups, at higher and lower altitudes, divided by the belt of altitude about 500 ~ 700 m. And the yearly variation itself is generally wide among the lower group while narrow among the higher group.

(iii) The height growth of the offspring seedlings decreases with the rise of seed source altitudes, as shown in the length of cones and the weight of seed grains. The results of reciprocal crossings between the sample trees chosen from one seed source of the lower group (530 m)

and another of the higher group (1100 ~ 1200 m) suggest that the variation of height growth of the offspring seedlings along the altitudinal gradient is not epharmonic (determined through the variation of seed weight) but rather genetical.

(iv) The variation of the above-mentioned characters is not simply or continuously correlated with the altitudinal gradient, but is somewhat stepped at two altitude lines or belts, about 500~700m and 1100m. These altitude lines or belts coincide nearly with the changing point of the topography or slope of the main mountain, those of some climatic factors on it, e.g., constant occurrence of temperature inversion at 500~700m, and probably as the result of these the boundaries of different types of plant communities, viz., from the lowest, forests of Pan-mixed forest zone – [ca. 300m] – Saghalien fir-dominant communities (*Dryopteridieto-Abietum sachalinensis*)\* – [500~700m] – Yezo spruce-dominant communities (*Saseto-Piceetum jezoensis*)\* – [ca. 1100~1200m (forest limit)] – Alpine zone (the tree limit at 1350m). (Among these communities those asterisked are classified into the boreal forests.)

## 2. Silvicultural response of the offspring seedlings to planting sites at different altitudes

(v) In each of the planting sites, the seedlings from every seed source show good simultaneity with very small disparities of four or five days at most in both phenological phenomena, bud opening in spring and formation of terminal buds in late summer. Moreover, the time lags of each of these phenomena from any planting site to the next above represent nearly the same number of days, 4~11 days, for all the seed sources at the same altitude belts. The total lags from the earliest sites to the latest show more remarkable convergence to about 30 days. As easily understood from these two facts, the offspring seedlings of all seed sources are nearly equal in the length of growth period at every planting site (cf. Fig. 5).

(vi) In spite of such a remarkable uniformity of growth period, the height growth in early stage of the offspring seedlings varies much with combinations of seed sources and planting sites (cf. Fig. 7 and Table 17).

The offspring seedlings from the seed sources at lower altitudes, II and III but exclusive of I, manifest as good height growth as expected when planted within the same altitude range, but decrease in it as the altitudes of the planting sites are elevated. On the other hand, the height growth of those from two sources at highest altitudes, i.e., VII and VIII, does not vary so much with the planting sites and is inferior to the worst of the former group in every case. Those from the middle, IV ~ VI, are intermediate between the above two groups. The offspring seedlings with good height growth also generally express high resistance to various fungal diseases and tolerance to severe climatic conditions, and consequently are characterized by low mortality. Thus, on the basis of the variation of the height growth and the resistance or tolerance along the altitudinal gradient, the seed sources in the area of study are grouped into three in accordance with the three altitude zones divided by two altitude lines or belts of 500 ~ 700m and 1100m, which are pointed out above with concern to the morphological characters of cones, seeds and seedlings.

(vii) These facts suggest that these altitude lines or belts may be utilized as a measure for zoning seed sources of Saghalien fir in other mountain areas. Actually the fittest sources for its afforestation should be looked out in the zone, from about 300m to 500 or 700m, occupied by Saghalien fir-dominant communities at least in the central region of Hokkaido. On the

contrary, the populations from high altitudes should neither be used as seed sources for afforestation at lower altitudes nor at the same altitudes, only by taking advantage of easiness of seed collecting.

In short, the altitudinal gradient bears a very important part in the silviculture or improvement of Saghalien fir as a criterion for selecting seed sources and determining planting sites of their offspring seedlings.

### 写真説明

#### Explanation of photographs

1~10: 調査地点及び周辺の林分。

Outer views of the stands at and around respective seed sources.

1: I (alt. 230m). (Jun. 30, 1976)

2: II ( " 340m). ( " )

3: III ( " 420m). ( " )

4: IV ( " 530m). (Jun. 6, 1979)

5: V ( " 750m). (Sept. 10, 1975)

6: VI ( " 940m). ( " )

7: VIII ( " 1200m). ( " )

8: X ( " 1350m). ( " )

9: VII ( " 1100m)から見た森林限界以上の大麓山上部。VIII~Xを含む。

A view of the vegetation above the forest limit of Mt. Dairoku, where VIII, IX and X are set, seen from VII (1100m). (Jun. 2, 1980)

10: III (左下方) 周辺の森林。遠景は大麓山及び十勝山系諸峯。

III (in the lower left). Mt. Dairoku and other peaks of Mts. Tokachi seen in the distance. (Jun. 30, 1976)

11~16: 各調査地点産1年生苗の状況 (播種当年秋)。

1-year-old seedlings of respective seed sources at the nursery (in the autumn of the year of germination). (Sept. 13, 1974)

11: I. 12: IV. 13: V. 14: VI. 15: VII. 16: VIII.

17~18: 苗畑3年生時の暗色雪腐病罹病状況 (播種3年目の春)。

Difference in injury upon 3-year-old seedlings by *Rhacodium* snow blight at the nursery (in the 3rd. spring from the germination) (May 7, 1970)

17: IV産家系—健全。Progenies from IV—healthy.

18: VIII " —激害。Progenies from VIII—severely damaged.

19~20: 植栽地での7年生時の生育状況。

Growth appearance of 7-year-old seedlings in planting sites. (Jun. 2, 1980)

19: 植栽地5 (alt. 930m). Planting site 5.

20: " 6 ( " 1100m). 苗高は低く, 枯死消滅が著しい。

Planting site 6; showing poor height growth and high mortality.

