

北方針葉樹の着花に影響する要因の検討

森林総合研究所 林木育種センター北海道育種場 田村明・山田浩雄・福田陽子・矢野慶介・阿部正信・大城浩司

林木育種センター 生方正俊・佐藤新一・東北育種場 佐藤亜樹彦 北海道森林管理局 西岡直樹

はじめに

北海道の主要な造林樹種であるアカエゾマツ、トドマツ、グイマツ、カラマツは豊凶差が大きく、ほとんど着花が見られない年もあるため、造林用種子を安定的に確保することが難しい。ここ数年連続で凶作年が続き、とりわけカラマツおよびグイマツの種子は、在庫量が2011年の春播きをもって殆ど無い危機的な状況に陥っている。国有林にもこれらの種子を生産する採種園が設定されているが(表-1)、採種木の高木化、光環境の悪化等によって種子生産量が低下している。そのため、採種園で安定的に着花させるための新しい管理更新手法を開発する必要がある。一方、種子生産を安定的に行う方法の一つとして施設内採種園がある。施設内採種園では温度や水分、母樹の栄養状態が人工的に管理できるため安定的に種子生産ができる。実際にカナダのケベック州では施設内採種園で事業用のカラマツ種子を生産している。また、種苗の遺伝的な改良効果を最大限に利用する方法として、一般組合せ能力以外に特定組合せ能力が利用できるバイクロナル採種園がある。この採種園の場合、外部花粉の混入を防ぐ必要があり、施設内に設定するのが望ましい。このように、施設内採種園の造成技術の開発が急がれている。しかし、4樹種の着花に影響する要因について分かっていないことが多い。これらの要因が明らかになれば、着花促進技術だけでなく、施設内採種園造成技術の開発にも応用できると考えている。そして、精英樹の次世代化が加速し、種苗の遺伝的向上を図ることができると考えられる。

本研究では、国有林に設定された採種園の8年間の豊凶データを使って、これらの豊凶に影響する要因について検討したので報告する。

材料と方法

調査した採種園の2004~2011年までの豊凶等の概要を表-1に示した。各採種園について40個体の観察固定木を決め、表-2、表-3の基準に従って各固定木の着果を評価した後、全個体の平均値を求め、表-4の基準に従って各採種園の豊凶を判定した。なお、これらの採種園の着果調査は6月に行われているが、解析対象の針葉樹4種には未熟球果の落下はないことから、その年の着花量を正確に反映していると考え、そのまま着花量を示

す指標とした。

解析方法には、Partial Least Squares (PLS) 回帰分析を用いた。PLS回帰分析はデータをそのまま使わず潜在変数(スコア)を計算し、そのスコアへの回帰を行う点が重回帰分析と異なる。スコアを計算する際の重みは、説明変数(X)の線形関数と従属変数(Y)の間の共分散が最大になるようにスコアを抽出する手法である。サンプルサイズに比べて説明変数が多い場合や説明変数間の多重共線性が高い場合に有用とされている。従属変数には、各採種園における当年の着花量を用いた。ただし、着花量は以下に示すように5段階で指数化した後、対数変換した。これは、着花量がポアソン分布に近い頻度分布を示したためである。

豊：5、並上：4、並：3、並下：2、凶：1

次に説明変数には各採種園の立木密度、斜面傾斜角、緯度、経度、標高、過去最近4年間の着花量の対数値、過去2年間の月毎の平均気温、降水量、日照時間等の合計81個を使用した。月毎の平均気温、降水量、日照時間は各採種園に最寄りの場所にあるアメダスの観測データを使用した。測定単位の違いによる影響を無くするため、各説明変数の数値を標準化した。最適な潜在変数の数はFull cross validation法(CV法)で決定した。すなわち、サンプルをN個のグループに分割し、N-1個のグループを用いてモデルを構築し、残り1個のデータを用いてモデルの検証を行い、この手順をN回繰り返し、誤差の二乗和が最小となる潜在変数の数を決定した。回帰モデルの精度は、実測値と推定値との相関(R)を算出して確かめた。また各説明変数の回帰係数を算出し、当年の着花量に対する各説明変数の影響度を評価した。なお、PLS回帰分析の解析にはCAMO社のThe Unscrambler ver9.6を使用した。

結果

1) アカエゾマツ

最適潜在変数は3つであり、この回帰モデルによる相関は0.978で、着花量の推定値と実測値の一致度は非常に高いと言える。3~5月の春先の気温が低く、6~8月の気温が高いと翌年着花しやすい傾向にあった。また、6月の日照時間が長い程、翌年の着花量が多くなる傾向にあった。そして2年前の7月の降水量が多い程、着花量が多くなる傾向が見られた(図-1, 2, 3, 4)。

Akira TAMURA, Hiroo YAMADA, Yoko FUKUDA, Keisuke YANO, Masanobu ABE (Forest Tree Breeding Center, Hokkaido Regional Breeding Office, Forestry and Forest Products Research Institute, 561-1 Bunkyoudai-midorimachi, Ebetsu, Hokkaido 069-0815), Masatoshi UBUKATA, Shinich SATO (FTBC, FFPRI, 3809-1 Ishi, Hitachi, Ibaraki 319-1301), Akihiko SATO (FTBC, Tohoku Regional Breeding Office, FFPRI, 95 Takizawa aza osaki, Takizawa, Iwate 020-0173), Naoki NISHIOKA (Hokkaido Regional Forest Office, 3Jou, 4Choume, Miyanomori, Chuuou-ku, Sapporo, Hokkaido 064-8537), Examination of factors influencing flowering intensity of boreal conifers in Hokkaido breeding region.

表-1. 各採種園の概要と2004年～2011年までの豊凶

樹種	採種園名	住所	設定年	土壌型	立木密度(本/ha)	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011
アカエゾ	明治	網走市	昭和43～45年	Bd	221	並下	凶	豊	凶	凶	凶	凶	並
	奥春別	弟子屈町	昭和41～44年	Be	244	凶	並下	並下	凶	凶	凶	凶	並上
	相生	津別町	昭和40～44年	Bd, Be	227	-	凶	-	凶	凶	凶	凶	並上
	勝山	置戸町	昭和47年	Bd	465	並	並	並	凶	凶	凶	凶	並上
	清川	上川町	昭和40～45年	Bc	262	豊	凶	並	凶	並	凶	凶	並上
	由仁	由仁町	昭和40～46年	Bd	203	凶	凶	並下	凶	凶	凶	凶	並
カラマツ	上尾幌	標茶町	昭和37～38年	Bd	122	凶	並	並下	凶	凶	凶	凶	並下
	上足寄	足寄町	昭和39～40年	Bd	155	並下	豊	並下	凶	凶	凶	凶	並下
	勝山	置戸町	昭和35～37年	Bd	107	並	並	並下	凶	凶	凶	凶	並上
	雨紛	旭川市	昭和33～35年	Bd	119	並下	並上	豊	凶	並上	並下	並下	並
	新和	新冠町	昭和38～39年	Be	107	凶	凶	凶	凶	凶	凶	凶	凶
グイマツ	上尾幌	標茶町	昭和37～38年	Bd	122	凶	並	並下	凶	凶	凶	凶	並下
	雨紛	旭川市	昭和33～35年	Bd	119	並下	並上	豊	凶	並上	凶	並下	豊
	新和	新冠町	昭和38～39年	Be	107	凶	凶	凶	凶	凶	凶	凶	並
トドマツ	明治	網走市	昭和43～45年	Bd	306	並上	並下	凶	並上	凶	並下	凶	並
	岐阜	常呂町	昭和36～41年	Bd	189	豊	並上	並上	並上	並下	並	凶	並上
	陸別	陸別町	昭和37～40年	Bd	291	並上	豊	凶	並	並下	並下	凶	並上
	乙部	朝日町	昭和41～43年	-	266	豊	豊	並上	並	凶	並下	凶	並上
	塩狩	和寒町	昭和43～46年	Bd	411	並	並	並	並下	並	凶	並下	並
	雨紛	旭川市	昭和33～35年	Bd	225	並下	並下	並下	並下	並下	並下	並下	並上
	築別	栗山町	昭和36～40年	Bd	129	並	豊	凶	並下	並下	並下	並下	並上
	銀山	仁木町	昭和41年	Bd	224	並	並上	凶	並	凶	凶	並	並
	発足	共和町	昭和37～45年	Bd	232	並	豊	並下	並下	並上	凶	並	並下
	新和	新冠町	昭和42～43年	Be	215	並下	豊	並下	並	凶	凶	並	並下

注) 表中の「-」はデータが無いことを表わす。

表-2. アカエゾマツとトドマツの観察木の着果状況の判定基準

豊凶度	観察木の着果状況
5	樹冠全体の頂部から1/2の範囲以上に着果している。多くの枝に多数着果している。
4	樹冠全体の頂部から1/3の範囲に着果している。複数の枝に多数着果している。
3	樹冠全体の頂部から1/4の範囲に着果している。少数の枝に着果している。
2	樹冠全体にわずかに着果している。
1	全く着果が見られない。

表-3. カラマツとグイマツの観察木の着果状況の判定基準

豊凶度	観察木の着果状況
5	樹冠全体に濃く着果している。
4	樹冠全体に薄く着果している。多くの枝に多数着果している。
3	樹冠全体にまばらに着果している。数本の枝に多数着果している。
2	樹冠全体にわずかに着果している。数本の枝に少量着果している。
1	全く着果が見られない。

表-4. 採種園の豊凶の判定基準※

豊	4.5以上
並上	3.5以上～4.5未満
並	2.5以上～3.5未満
並下	1.5以上～2.5未満
凶	1.0～1.5未満

※観察木40個体の平均値で判定

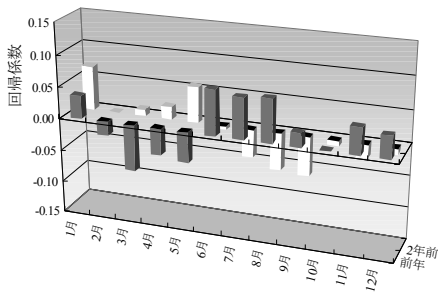


図-1. アカエゾマツの気温と着果量の関係

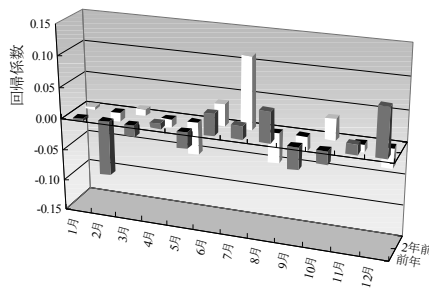


図-2. アカエゾマツの降水量と着果量の関係

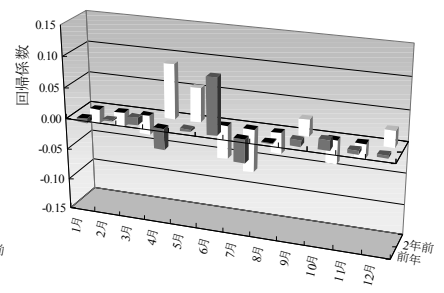


図-3. アカエゾマツの日照時間と着果量の関係

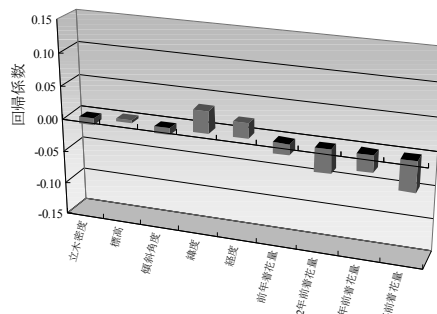


図-4. アカエゾマツの各種要因と着果量の関係

2) トマト

最適潜在変数は3つであり、この回帰モデルによる相関は0.703で、実測値との一致度は高かった。

開葉する5月頃に低温で降水量が少なく日照時間が多いと、翌年の着花量が多くなり、花芽の分化期と考えられる6~7月頃は気温が高くて日照時間が多い程、着花量が多い傾向にあった。また、前年3,4月の気温が低く、2年前の7月の降水量が多い程、着花量が多くなる傾向があった。そして豊作年の前年は着花量が少ない傾向にあった(図-5, 6, 7, 8)。

3) グイマツ

最適潜在変数は2つであり、この回帰モデルによる推定値と実測値との一致度は高かった($R=0.709$)。気温では3~4月の低温と6~9月の高温が翌年の着花量

に影響していた。降水量では2年前の7月の降水量が多いと着花量が多い傾向にあった。そして花芽の分化期に当たる6月に日照時間が長いと翌年の着花量が多かった(図-9, 10, 11, 12)。

4) カラマツ

最適潜在変数は3つであり、この回帰モデルによる推定値と実測値との一致度は最も低かった($R=0.585$)。開葉時期の5月頃の気温が低く、降水量が少ない程、翌年の着花量が多くなる傾向が伺われた。また花芽の分化期と考えられる6月頃は気温が高く、日照時間が長い程、翌年の着花量が多く、高温が7~9月頃まで続くと着花量が多くなる傾向も見られた。そして2年前の4~5月の気温が高くて降水量が少なく、日照時間が長い程、着花量が多かった(図-13, 14, 15, 16)。

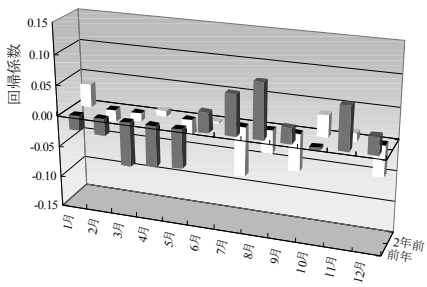


図-5. トマトの気温と着果量の関係

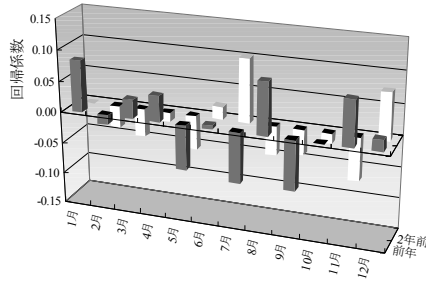


図-6. トマトの降水量と着果量の関係

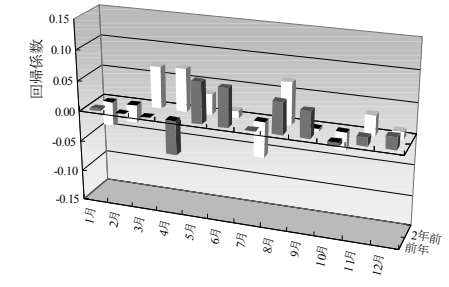


図-7. トマトの日照時間と着果量の関係

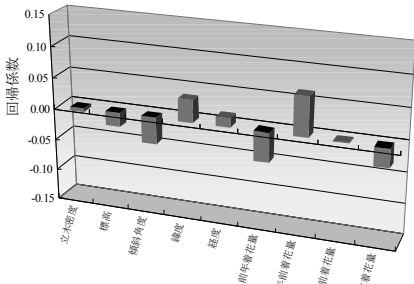


図-8. トマトの各種要因と着果量の関係

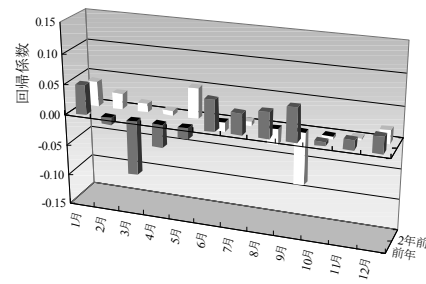


図-9. グイマツの気温と着果量の関係

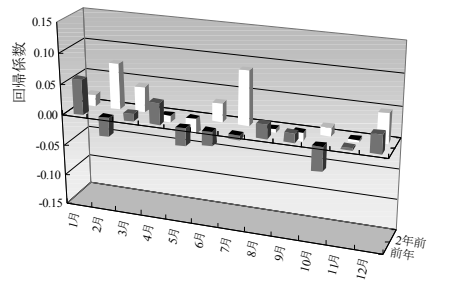


図-10. グイマツの降水量と着果量の関係

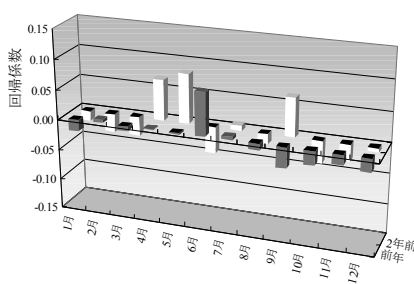


図-11. グイマツの日照時間と着果量の関係

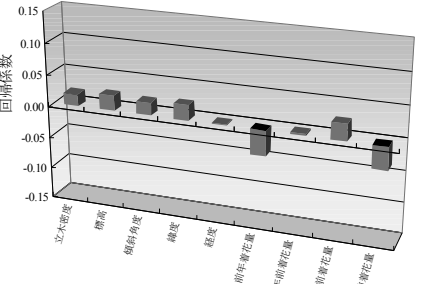


図-12. グイマツの各種要因と着果量の関係

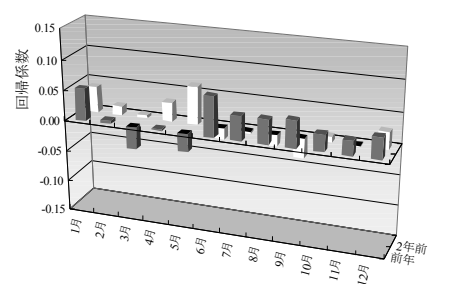


図-13. カラマツの気温と着果量の関係

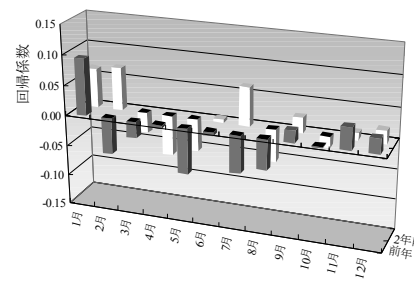


図-14. カラマツの降水量と着果量の関係

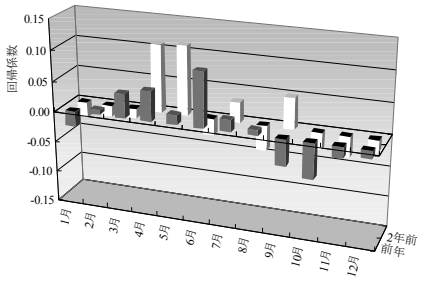


図-15. カラマツの日照時間と着果量の関係

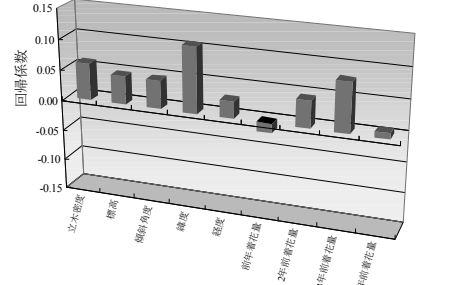


図-16. カラマツの各種要因と着果量の関係

考察

アブラナ科や小麦に数週間の冷温処理を施すと、春でなくても花が咲く。このような現象は、春化（バーナリゼーション）と言われている。シロイヌナズナ属のハクサンハタザオでは過去約6週間において、閾値温度を下回る低温の経験量が、花成を制御する *FLC* 遺伝子発現量を調節している(1)。今回の分析の結果では、どの樹種も春先2カ月程度の比較的長い期間、低温を経験することによって花成を誘導している可能性が伺われた。

北大低温研のグループは、北方林の生り年のメカニズムは開葉前後の低温と乾燥で増幅される光ストレスにより制御されていると考えている(3)。低温下では光ストレスが増強され、膜脂質であるリノレン酸の光酸化が加速される。このリノレン酸の合成は低温で誘導されるが、気温の上昇によってリノレン酸が分解され、その分解派生物質の中には花成の誘導能力を有する *KODA* などのような生長調整物質が含まれるため、着花しやすくなるとしている。今回の分析の結果では、4樹種ともに開葉前後に低温で、その後の花芽の分化期と考えられる時期に高温を経験すると翌年の着花量が多くなる傾向が見られた。ただし、2004年のトドマツの着花量は、2003年5月の気温が8年間の平均気温とほぼ同じ値であったにも関わらず豊作だった。降水量は例年の約半分と極端に少なかったことから、開葉前後の水分の欠乏でも花芽が誘導される可能性があることが示唆された。

6月の日照時間が長い程、翌年の着花量が多くなる傾向がどの樹種にも見られた。6月はどの樹種においても花芽の分化期に相当すると考えられ、日長を感知しながら、ある光強度を必要時間以上受けることによって花芽を分化している可能性がある。また、6月は青色光比率が高く、青色光で花成促進される植物もあることから、光強度以外に光質も花成反応に影響しているかもしれない。

2年前の気象条件は、春先の気温が高く、6～7月の降水量が多く、6月の日照時間が少ない程、着花量が多い傾向が見られた。これらの条件は、今回の分析結果から花成形成が促進しにくい条件にあり、むしろ葉芽を春先の早い時期から多く形成し、着花時に利用する光合成産物を蓄積しているのではないかと思われた。また、どの樹種でも豊作年の前年は着花量が少ない傾向にあったが、これも翌年の着花のための資源を温存するために必要なのではないだろうか。

今後の課題

今回の分析で花成の形成には気温、乾燥および光が重要であることが示唆された。特に開葉前後の気象要因が花芽の分化に大きく影響しており、内山らの研究成果(4)と同じような結果が得られた。ただし、今回の分析では、観測年がわずか8年であり、予測値と実測値が大きく異なる場合も見られた。観測データを増やすことによって解析

精度をさらに高めていく必要がある。

今回の知見は着花促進技術の確立だけでなく、施設内採種園造成技術の開発にも応用できる可能性があると考えている。実際に人工気象室などを利用して着花が促進したかどうかを組織・花成遺伝子の発現レベルでも実証していくことも重要である。一方、近縁な樹種ではジベレリン処理も有効であることが分かっている。例えば、同じモミ属である *Abies amabilis* では、開葉時期にホルモン処理（ジベレリン_{4/7}）と他の処理を併用することによって着花量が増えたことが報告されている(3)。また、環状剥皮処理やスコアリングも着花促進効果がある。実用化に向けて、これらの処理について様々なレベルで検証していく必要がある。

謝辞

着花調査を行うにあたり、採種園を管轄する森林管理署および北海道森林管理局指導普及課の皆様には、調査のご理解とご協力いただいた。皆様には、深く感謝申し上げます。

引用文献

- (1) 相川慎一郎・工藤洋（2011）季節を測る分子メカニズム，ゲノムが拓く生態学，文一総合出版，東京 375pp.
- (2) 原登志彦（2008）戦略的創造研究推進事業 CREST 研究領域「植物の機能と制御」研究課題「寒冷圏における光ストレスと北方林の再生・維持機構」研究終了報告：1-66.
- (3) Owens, J. N., Chandler, L. M., Bennett, J. S., Crowder, T. J. (2001) Cone enhancement in *Abies amabilis* using GA_{4/7}, fertilizer, girdling and tenting, *Forest Ecology and Management* 154 : 227-236.
- (4) 内山和子（2010）採種園における結実予測と着花促進．北海道の林木育種 53 : 17-20.