

## スギの受粉様式と種子の生産

古 越 隆 信  
(農林水産省関東林木育種場)

### ま え が き

スギ科 Taxodiaceae は地球上に 9 属 15 種あって、いずれも巨大かつ長寿の樹木で、現存する生物界で寿命および個体の大きさで最大といわれる *Sequoia* 属と *Sequoiadendron* 属が含まれているが、日本産のスギも現に樹齢 2,000 年、樹高 70m にも達するものが存在する。このように巨大かつ長寿を保つスギについて個体の生存と同種内の淘汰の関係をみると、他の短命植物に比べるとかなり自己淘汰の強い樹種であるといえる。この淘汰現象は地上の光量、炭酸ガス濃度、気温、または土壌条件など単に環境条件によるものだけでなく遺伝的な淘汰要因も考えられる。したがって林木では、この自然淘汰に貢献している遺伝子を無視して育種を進めることはできない。

ところで、スギの育種事業は集団選抜による育種法が用いられているが、その育種効果は、選抜された各精英樹クローンを遺伝子給源として採種園に植え込み、相互に自然交雑させるので、それぞれの精英樹がもっている有効遺伝子が相加的効果として現われてくるものである。この採種園における交配機構は、採種園に収容された全クローンが基本的には無作為に混合され、一部自殖を防ぐために同一ラメートを隣接させないように手直しはしているが、理論的には全クローンによって任意交配が行なわれているものとされている。しかし、このように林木の採種園が任意交配単位として遺伝的に安定した子供群を定常的に生産するには④遺伝様式、⑤集団の大きさ、⑥交配様式、⑦突然変異と移住、および⑧選択の 5 要因について一定の仮定が設けられなければならない (METTLER et al. 1969)。ここで④、⑤は使用クローンとその数によって一定であり、⑦も突然変異が正逆両方向に起り、また他からの花粉の侵入もないとすれば無視することができる。しかし⑥交配様式と⑧選択については、各クローン間の交配機会は均等であり、生殖力、生存力の差もほとんどなく、さらに選択力も無視できるとする前提が必要であるが、前述のように、自己淘汰に貢献する遺伝子の存在ないしは自殖による弱勢現象または花芽の分化能力の個体差などを考えると一概にこれらは無視することはできない。つまり、同一遺伝子給源から生じた子供集団でも受粉の行なわれ方によっては、組合せ毎の子供

数、生殖力、生存力などに差を生じ、想定される任意交配単位とはいちじるしく異なった集団を生ずることになる。

そこで本研究では、理論的な任意交配集団と実現された集団との歪をとりあげ、その歪の生ずる原因を追求してみた。なお、針葉樹の場合は、致死または半致死遺伝子を育成系統の中から完全に除去することはできないので、この遺伝子の存在と歪との関係についても考察を加えてみた。

### 1. 自然自殖率

スギは風媒花であり、他家受粉を主とする植物であるが、自然状態でも或る程度の自家受粉が行なわれている (WRIGHT, J. W. 1953, 大庭 他 1971)。この自殖率は、樹木の形態、地形および周囲の個体との相対的位置関係またはその集団の遺伝的純度などによっても異なってくる。表 1 は、各個体の遺伝子型がすべて異なると考えられる壮齢の人工林、樹冠を低く刈り込んだ採種園、および同一クローンまたは在来品種を列状に植えた林分と 3 種の受粉条件で自然自殖率を推定した結果である。

この推定には 2 つの方法を用いた。1 つは劣性ホモになった場合、肉眼で異常個体として確認できる *Xantha*, *Albino* などの主働遺伝子を標識として用いた方法である。自然受粉種子から育てた全個体数 (T) は異常個体数 (D) + 正常個体数 (N) であるとし、さらに (D) は自家受粉によって得られたもの ( $D_s$ ) と他家受粉から得られたもの ( $D_c$ ) の和とすると  $T = D_s + D_c + N$  となる。一方同一集団内でこの遺伝子をヘテロにもっている個体率を (H) とすれば、他家受粉から生ずる劣性ホモ個体の出現数は  $D_c = \frac{H}{4}(T - 4D_s)$  となる。したがって (R) は  $4(D_s / T)$  であるから、次式で表すことができる。

$$R = \frac{4(D/T) - H}{1 - H}$$

一方種子の内容充実率は自殖率と逆の関係があるといわれている (FRANKLIN 1971) ので、自然受粉種子の充実率 (W) はある率 (R) の自家受粉種子 (S) と他家受粉種子 (C) との和と考えられるので  $W = SR + C(1 - R)$  となり、これから自殖率 (R) を求めることができる。

表 1. 受粉条件の異なる林分の推定自殖率

受粉条件 (林分)	推定年	推定方法	供給クローン または在来品種	自殖率(%)
壮齡人工造林 樹高 21 ~ 33 m 胸高直径 24.6 ~ 59.6 cm		標識遺伝子 Xantha " Light green	実生群 "	≒ 0 ≒ 0
採種園 (樹高 2 ~ 3 m)	1970	" Xantha	富岡 2	19.8
	1973	" Xantha	郡山 2	18.8
	1974	" Albino	Cr-津久井102	22.1
	1974	" Xantha	阿部 2	32.6
単一クローンまたは 在来品種の列状 植栽林 (樹高 10 ~ 20 m)	1964	種子の内容充実率	さし木クローン群 (水戸)	53.8
	1965	"	ニホンバレ	69.4
	1966	"	ヤブクグリ	62.6
	1966	"	さし木クローン群 (山梨)	59.1

こうして得た表1の結果をみると壮齡実生林分では自殖率がほとんど0%であるのに、さし木クローン群では54~69%となり遺伝的純度が高い林分ほど自殖率が高くなっている。また、混合クローン群であっても、低く刈り込んだ採種園の場合は両者の中間にあり19~33%である。したがってスギは、隣接木の条件や樹冠の形状によっては自然自殖率がかなり高まる部分自殖植物であるといえる。

## 2. 採種園における花粉の有効飛散距離

わが国のスギ採種園では、球果の採取作業を容易にするために通常3~4mの高さで幹を切断するよう指導し

ている。このように低い採種木からどの程度花粉が飛散して受精するかを推定することは、自殖率を低くすることとあわせて採種木の配置や樹形を決定する上で重要な意味をもっている。

そこで、飛散花粉の受粉を確認するため、黄金スギを花粉親として用いた。この花粉が受精した場合はその子供苗の大部分は初生葉が黄色になるので、この原理を利用して花粉樹の周囲からとった種子をまき付ければ直ちに花粉の飛来を確認することができる (OHBA et al. 1971)。そこで、図1に示すように、黄金スギを中央の半径1mの範囲にまとめて数本植え込み、その周囲に放射状に受粉個体を植えて、黄金スギの花粉飛散を調査した。こ

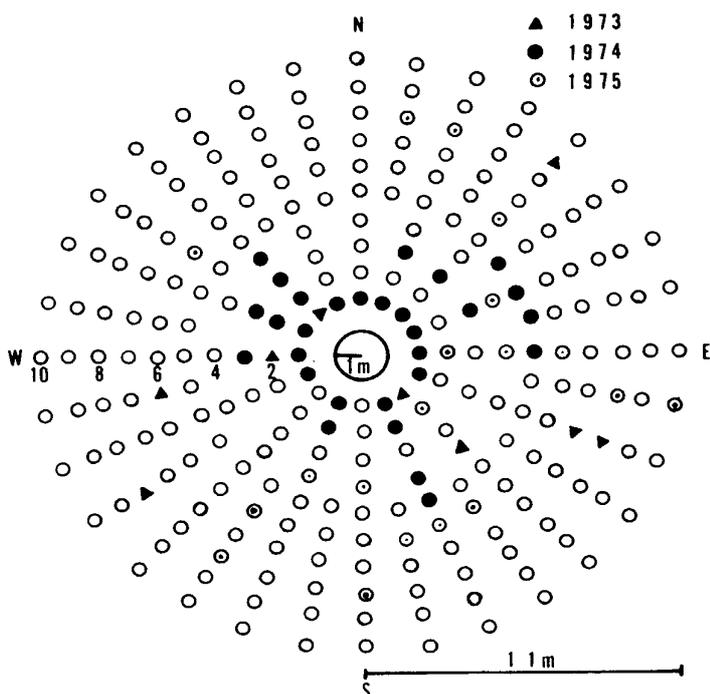
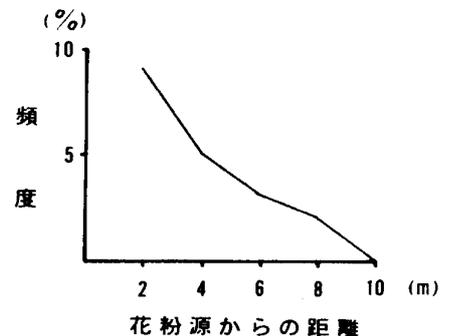


図1 花粉の有効飛散距離



各距離における全採取種子に対する黄金スギ種子の百分率 (1975年の実験)

の実験を3カ年行った結果は、図1に示すように黄金スギの花粉が到達し受精した個体の頻度が、花粉源に近いほど高く、10mも離れると著しく少なくなっている。したがって3m位の花粉樹の場合は、10m以内を有効飛散距離とするのが無難である。

### 3. 各形質に現われる自殖弱勢

同一クローンを用いて、自然状態で受粉した集団(W)と人工交配によって自家受粉させた集団(S)とを対比させ、実用上の形質に自殖弱勢がどの程度表われるかを調べてみた。この実験は1970~'74年の間に、毎年23~74クローンの受粉を行ない育苗して育てたもので5つの小実験からなっている。扱った形質は発芽力、生存力、樹高生長および異常個体の出現率である。

#### (1) 実地発芽率

5つの実験のうち、実際に苗畑にまき付けた種子の単位重量に対する発芽粒数を数えると表2のようになり、

表2. 1g当り発芽粒数

実験番号		II-3	II-4	II-5	平均
受粉様式	Self-P.(S)	16.4	11.7	11.8	13.3
	Wind-P.(W)	22.2	19.3	27.5	23.0
W/S比		1.35	1.65	2.33	1.73

明らかに自殖家系に比べ自然受粉家系の発芽率は高く、全平均で自殖より73%も高くなっている。単位重量当り粒数がほぼ等しいとすると明らかに自殖によって発芽力は低下していることになる。これは胚致死遺伝子が存在しているためである(横山 1977)。

#### (2) 生存力

発芽段階の個体数を100とし、その後、床替をへて山行き苗となり林地に植栽されて数年たって5年生になるまで、個体数の減少経過を追跡すると図2のようになる。

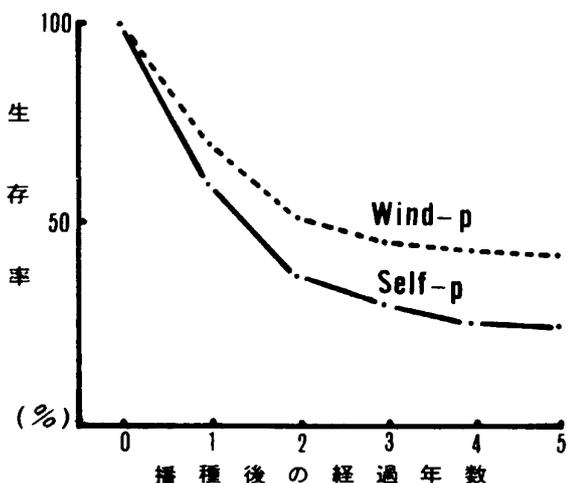


図2 受粉様式と生存率の変化

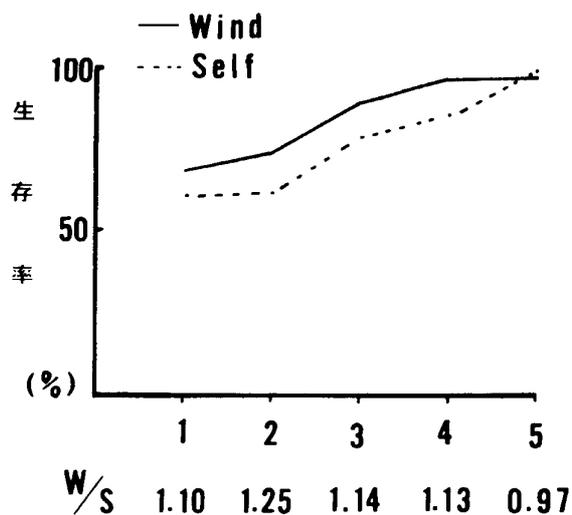


図3 各生長期における生存率とW/S

また、各生長期の自家受粉集団(S)と自然受粉集団(W)の生存率、及び両者の相対生存率(W/S)を示すと図3のようになる。これらを見ると5年生に達したときの自家受粉家系は、種子段階の個体数の24.9%しか存在しないが、自然受粉家系はそのほぼ2倍に当たる41.7%も生存在している。また各年の生存率は両家系とも若いうちは淘汰率が高いが年をへるに従って生存率が高くなる。さらに全体として自家受粉の生存率は自然受粉に比べて低いが、この差は2年生時で最高となり、その後差が小さくなり相対生存率は5年生でほとんど差がなくなるといえる。

#### (3) 樹高生長

受粉様式の異なる2つの家系に対応した樹高生長の経過を5つの実験を平均してみると図4のようになり、自家受粉と自然受粉集団の相対生長比W/Sは、1年生時1.38であったものが年をへるに従って増加し、5年生時には1.84となり自然受粉家系は自家受粉の2倍近い生長量となっている。

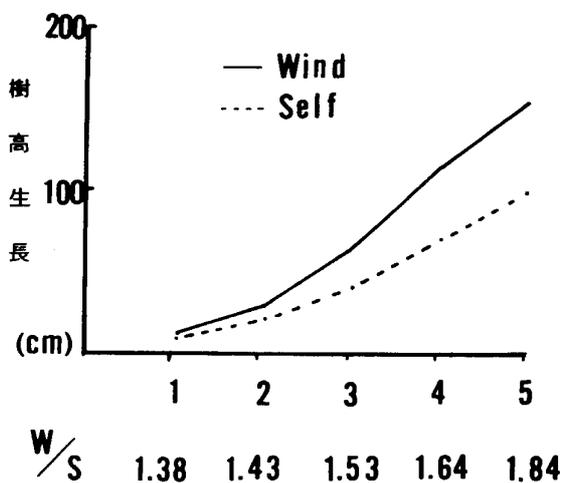


図4 苗齢別樹高生長とW/S

表 3. 樹高頻度分布における歪度

実験番号	受粉様式	1年生	2年生	3年生	4年生	5年生
II-1	Self	0.18	0.61	0.89	0.64	—
	Wind	0.05	0.29	0.34	0.12	—
II-2	Self	0.69	0.49	0.37	0.17	0.66
	Wind	0.68	0.40	-0.42	-0.47	0.01

なお、これら両集団の樹高階別頻度分布から、歪度を計算すると表3のようになり、各生長期とも自家受粉は自然受粉より歪度が大きく、苗長の低い階級に分布している個体の多いことを示している。

#### (4) 劣性ホモで表われる異常個体の出現率

スギには、劣性ホモとなって色素または形態的異常を示し、しかも致死または半致死となる遺伝子が多数確認されている (OHBA et al. 1971)。この発現率は表4のごとく、自然受粉より自家受粉の方が高率であることはいうまでもないが、これら遺伝子を保有している家系と保有していない家系との全個体数の平均生長を対比すると、表5に示すようにこれら遺伝子を保有している家系は、もたない家系に比べて生長が劣る傾向がある。

以上4つの項目について受粉様式との関係を整理してみると発芽力、生存力、および生長量において、何れも自殖弱勢が現われているが、中でも発芽力と生存力において弱勢の度合いが著しかった。このことは、スギは胚および発芽後の個体において致死的に働く遺伝子をかなり多く保有しているため、自殖によりこれら遺伝子が劣性ホモとなって現われるものと推定される。一方、生長を阻害する遺伝子もあるが、これらは集団としては下位個体が常に淘汰されているので集団平均として発芽力や生存力ほど顕著に表われていなかったものと思われる。また、白子、黄子、淡緑色苗などのように発芽直後に致死的に働く遺伝子をヘテロにもった個体の子孫はもたない個体の子孫に比べて生長のおとることは、これら遺伝子と生長を支配するポリジーン polygene との間は何らか

表 4. 異常個体の分離比 (異常個体数 / 全個体数)

実験番号	苗 齢	色素異常個体		形態異常個体	
		Self(%)	Wind(%)	Self(%)	Wind(%)
II-1	1	19.7	13.3	—	—
	2	5.9	8.3	16.4	4.9
II-4	1	4.1	2.1	—	—
II-5	1	5.5	0.2	—	—

表 5. 異常個体を分離した家系と  
分離しない家系の苗長のちがい

家系番号	受粉様式	異常個体を分離した家系		異常個体を分離しない家系	
		家 系 数	平均苗長(cm)	家 系 数	平均苗長(cm)
II-4	Self	10	18.0	19	22.6
	Wind	15	26.2	23	25.6
II-5	Self	7	8.2	16	8.9
	Wind	7	7.8	19	10.1

の関係があることを示唆している。

#### 4. 受粉様式と発芽力、生存力および生長

前節で自家受粉は自然受粉に比べて、発芽力、生存力および生長の3点で著しく劣悪化されていることを述べたが、自然受粉の場合には、その内容は自家受粉と他家受粉の混合集団であると考えられる。そこで本節ではこの2つの交配様式に他家交配を加え、さらに他家交配は単交配と多交配の2つに分け、それぞれ受粉様式の異なる家系の発芽力、生存力および生長を相対的に比較してみた。

##### (1) 材料と方法

樹齢5~10年生のクローン化された在来品種9に精英樹2を加えて、11クローンの自然受粉種子と6クローンの花粉を自殖を含まないようにし等量に混合して用いた多交配の種子とを採取した。この交配実験は1972年にあらかじめジベレリンで処理しておいた母本に1973年の春に受粉を行ない、秋に種子を採取したものである。これをまき付けて2年生まで発芽後の個体数の減少および生長を観察した。

##### (2) 実験結果

この交配の結果種子が得られたのは自家受粉(S)8、他家交配(C)40、多交配(C<sub>p</sub>)5、自然受粉(W)6であった。それぞれの受粉成功率はSが73%、Cが33%、C<sub>p</sub>が45%、Wが55%となり、自家受粉がもっとも高率であり、他家単交配がもっとも低くなった。しかし同じ人工交配でも多交配の場合の方が単交配より高かったが、両者とも自家受粉や自然受粉よりは下位に位していた。これは、人工交配技術が未だ自然受粉と同じ水準に達していないことを示している。一方、自家受粉は同一袋内に除雄しない枝を収容しただけであるから他の交配に比べ受粉し易かったものと思われる。したがって種子を得ることだけならば自家受粉でも容易なことである。これら受粉に成功した家系から受粉様式別に1球果当りの種子量を求めると受粉成功率とは逆に自家受粉がもっとも低い値となり、自家受粉0.72g、自然受粉0.75g、他家単交配の0.75g、多交配0.86gの順に重量が大きくなっている。多交配が単交配より高い値となっていることはクローンによって選択受精が行なわれたのではないかと思える。

さらに受粉に成功した家系について種子1g当り発芽率、成苗になってからの生存率(健全率)および1年生と2年生のときの苗長を調査し、その結果を受粉様式別に平均値として示すと図5のようになる。これをみると何れもSがもっとも低く、C<sub>p</sub>がもっとも高い値となっているが、その順序はS、W、C、C<sub>p</sub>となりどの形質でもこの順序は変らない。これは各組合せの自殖率と逆の相関になっている。このうち、最も自殖との差の大きか

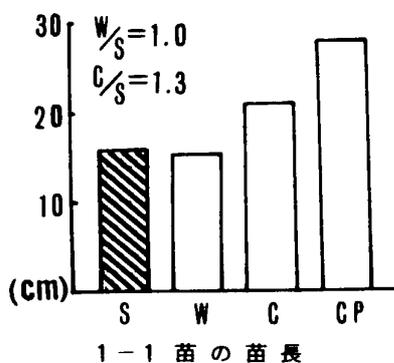
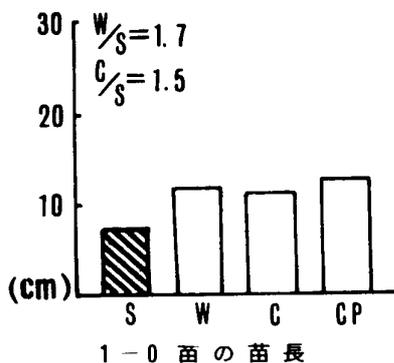
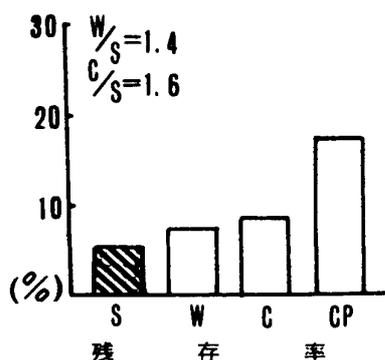
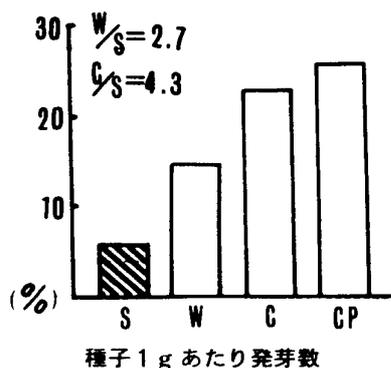


図5 交配様式別の発芽率, 生存率  
S: 自家受粉, C: 他家受粉, CP: 他家多交配  
W: 自家受粉.

ったのは、自家受粉との比較の場合と同様に発芽力である。苗木の生長は1年生の時点でSが目立って低い値であったが他の区では大差がなかった。しかし2年生になるとSは生存率が低く、小さな個体が淘汰されたため平均苗長は大きくなりSとWはほぼ同じになった。また4形質とも他家単交配(C)と他家多交配(C<sub>p</sub>)を比較すると前者より後者が優っているが、これはC<sub>p</sub>の中には多数の単交配が含まれていると想像され、このうち組合せ能力の高い家系の占める割合が高くなるため単交配よりは多交配の方が優っていたと推定される。このように組合せ能力の差も任意交配単位を歪める原因である。

### 5. 二面交配を任意交配のモデルとした場合の自殖家系の消長

二面交配で、種子の生産量を各組合せとも同じにするならば、n個の遺伝子型を用いて、n<sup>2</sup>の組合せをつくり、これをプールした集団は、任意交配集団とみなせる。この中にはn組の自家受粉を含むので、この集団は1/nの自殖率をもつことになる。通常林木を育苗する場合には、まき付床で発芽させ、これを適当に間引きして秋まで育て、その後この苗(1-0苗と呼ぶ)を1回または2回床替えして成苗とし、さらに選苗して山出し苗(1-1苗, 1-2苗または1-1-1苗と呼ぶ)として林地に植栽するという方法がとられる。このような過程をへた場合には、当然この集団に含まれる家系または個体に対する人為淘汰が加わるので、任意交配集団を構成する小集団(各組合せを指す)は不揃いとなり、集団全体が歪められる結果となる。

この人為淘汰を合理的に行なうための基礎として、まず自然淘汰の過程を追跡してみた。そのため3つの二面交配を行ない、これを任意交配のモデルとして、それぞれの家系または個体数を年を追って計測して3つの実験の平均値として示すと表6、および7のようになった。ただし実験Ⅲ-2は完全な二面交配設計ではなく、他の目的もあって意識的に他家単交配家系をすくなくしている。またこの実験は育苗過程における前述の人為的淘汰は行なわず、すべて自然の淘汰現象を観察したものである。

なお、ジベレリンを用いて花芽の分化を促進したが、花芽の分化能力や受粉能力にも予想外に大きな母本差があった。表6をみると交配計画数に対し、実行組数や種子の得られた組合せ数がかなり減少していることから、受粉することのできなかった家系もかなりあったことが伺える。

さらに発芽後の経過をみると家系数の減少率は低いが個体数の減少率は著しいことがわかる。また、この減少過程で自殖家系数または自殖個体率の変化みると、年をへるに従って減少し、種子の段階の相対自殖家系数を

表 6. まき付けから造林地に植栽されるまでの家系数の減少経過

家系番号	受粉様式	交配計画 組合せ数	交配実行 組合せ数	種子の得 られた組 合せ数	家 系 数		
					1-0 苗	1-1 苗	山出し苗
II-1	S	7	7	7	7	6	6
	C	42	32	32	31	31	37
	T (計)	49	39	39	38	37	37
	S/T	0.143	0.179	0.179	0.184	0.162	0.162
	相対自殖 家系指数*	-	-	(100)	102.8	90.5	90.5
II-3	S	11	8	8	5	4	4
	C	88	41	41	36	36	34
	T (計)	99	49	49	41	40	38
	S/T	0.111	0.163	0.163	0.122	0.100	0.105
	相対自殖 家系指数	-	-	(100)	74.9	61.3	64.4
II-4(1)	S	6	6	6	5	4	3
	C	30	21	19	19	19	18
	T (計)	36	27	25	24	23	21
	S/T	0.167	0.222	0.240	0.208	0.160	0.143
	相対自殖 家系指数	-	-	(100)	86.7	66.7	59.6

\* 種子の得られた組合せ数における S/T を 100 とし、その後の S/T の比で算出。

表 7. まき付けから造林地に植栽される  
までの個体数の減少経過

家系番号	受粉様式	まき付け 種子重量 (g)	苗 木 数 (本)		
			1-0 苗	1-0 苗	山出し面
III-1	S	22.8	275	147	58
	C	106.9	2,839	1,743	1,405
	T (計)	129.7	3,114	1,891	1,466
	S/T	0.176	0.088	0.078	0.040
	相対自殖 個体指数*	(100)	50.0	44.3	22.7
III-3	S	1.7	664	283	46
	C	11.7	5,747	4,827	1,882
	T (計)	13.4	6,411	5,110	1,928
	S/T	0.127	0.103	0.056	0.024
	相対自殖 個体指数	(100)	81.1	44.1	18.9
III-4(1)	S	50.2	222	113	4
	C	213.8	72,497	2,497	1,213
	T (計)	264.0	72,719	2,510	1,217
	S/T	0.190	0.083	0.045	0.003
	相対自殖 個体指数	(100)	43.5	23.7	1.6

100 とすれば、山出し時の相対自殖家系指数は 59.6 ~ 90.5 の割合に、また相対自殖個体指数は種子の時を 100 とすれば 1.6 ~ 22.7 に減少している。以上の結果は全く自然淘汰のみによる結果であるが、これに人為淘汰が加わると、さらにこの傾向は強まるものと思われる。

なお、この他に自殖家系率の低い多数の人工交配集団を含めて、家系と個体の減少過程を追跡し平均値を求めさらに普遍的な自殖生存率の変化をまとめると図 6 のようになる。これによると種子の段階の相対自殖指数を 100 とすれば 3 年後の山出し時には個体での相対生存率

は、その 14.4% に、また家系でのそれは 61.6% になる。従って種子の段階で自殖個体率 30% の場合には山出し時には 5% 以下の存在となり、5% であった場合には全く無視できるほど少数の自殖個体しか含まれないことになるので、採種園経営に当っては自殖率を 5% 程度に抑える必要がある。一方、家系率は採種園に収容したクローン数  $n$  の逆数  $1/n$  であるから通常 1 つの採種園には 25 ~ 49 クローンをを用いるので 2 ~ 4% 程度であり、山出し時はその 61.6% となるのでさらに小さな値となる。

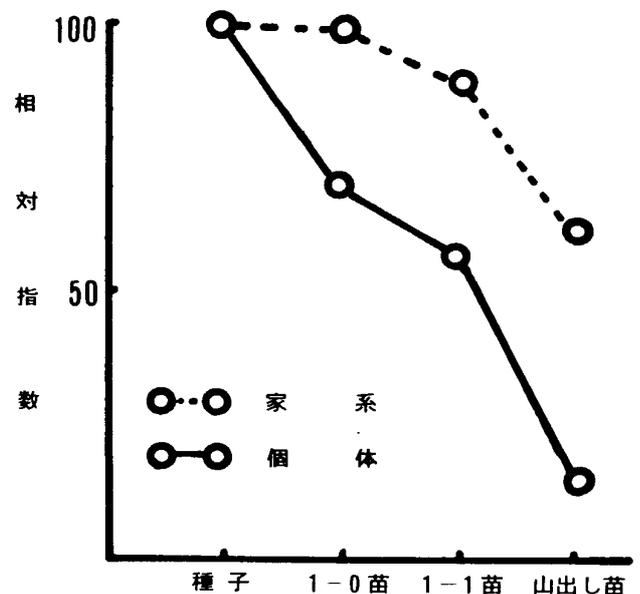


図 6 苗木の発育に伴う相対自殖家系指数および個体指数の減少経過

## 6. 遺伝的着花能力のクローン間差と任意交配集団の歪み

これまでの実験から、クローン間の花粉交換の不均一とクローンによる着花能力または稔性にも差があり、これが任意交配単位である採種園から生ずる子供集団において、この構成員である小家系間の種子生産量に著しい偏りを生ずることが確認された。なお、ここでは、着花能力の変動を実験的に確かめ、これが生産種子量の変動にどの程度ひびくかを推定してみた。

実験は1969年から1974年にかけて6カ年間に691クローンについて、化学的着花促進剤として通常用いられているジベレリンGA<sub>3</sub>の50ppm液に、枝の先端25cmを浸漬して着花させた。処理は原則として雄花芽分化期の7月と雌花芽分化期の8月と2回行なった。処理期間の平均樹齢は処理開始年が11年生で最後の処理年が16年生であった。なお、着花量の計測は長さ25cmの枝について雌花芽は個数を、また、雄花芽是一群の房数をそれぞれ算えた。その結果を示すと表8のようになる。

この表によると着花のピークは雌花が1973年（15年生時）であり、雄花が1971年（13年生時）であった。ただし、'74年の雌花芽数が激減しているのは、この年に限って8月の処理が行なわれなかったためである。ここで注目されることは、年によって雌雄花の豊凶が異なっている点である。'69年から'74年までの各年の雌花と雄花の量を対にして相関係数を出してみると-0.147, 0.068, 0.037, 0.105, 0.159, 0.514となり'74だけは1%水準

条件に近いほど均衡がとれているように見受けられる。また、各クローンの着花能力の遺伝的安定性をみるため、'70年から'74年までの5カ年間を通じて同一クローンが2カ年以上処理されたものが15組あるので、この相関係数をとってみると、雌花では7組、雄花では10組について有意な値が得られた。このようなことから、着花能力の年度間差は大きい、各クローンの着花能力は、かなり安定したものであるという結論になる。

なお、表8に示した各年の着花量について歪度、尖度をみると自然の着花条件では指数曲線となるが、ジベレリン処理の方は自然着花よりは正規型に近くなっている。

次に、表8のような花芽の着生量の変動をもった全クローンが任意交配をへて子供集団をつくるとき、各小家系の個体数がどのような変動を示すかをみた。まずここでは各クローンが相互に交配して種子をつくるとき、種子量は雌花量と雄花量の積とみなし、各組合せの種子量を代表する値としてある単位の雌花量と雄花量の積を1単位の種子として次式により算出した。

$$S = F(m \cdot f)$$

ただし S : 雌花1,000と雄花1,000個から生産される種子量を1単位とした種子生産量

f : 1,000個を1単位とした雌花数

m : 1,000個を1単位とした雄花数

f ≥ mとして雄花は雌花の単位数までを有効とした。

表8. GA処理による雌花および雄花の花芽分化数に関する実験結果およびその統計値

実 験 年		1969	1970	1971*	1972	1973	1974	Total
クローン数		119	86	197	51	102	136	(412)** 691
雌 花 芽	平均数	39.7	40.5	61.8 (8.0)	59.9	84.4	42.4	52.0
	S. D.	26.1	27.2	40.1 (7.6)	37.8	56.1	41.6	38.8
	C. V.	0.66	0.67	0.65 (0.95)	0.63	0.66	0.98	0.75
	歪 度	0.94	1.33	1.60 (2.89)	1.46	1.33	1.65	1.48
	尖 度	3.38	5.11	7.33 (11.19)	5.73	5.85	6.08	6.90
雄 花 房	平均数	66.7	97.7	137.7 (9.6)	93.9	103.4	89.6	97.9
	S. D.	29.9	45.8	76.6 (12.7)	48.3	52.8	59.1	58.7
	C. V.	0.45	0.47	0.56 (1.32)	0.51	0.51	0.72	0.60
	歪 度	0.75	0.47	0.56 (3.03)	1.20	0.49	0.95	1.06
	尖 度	3.88	0.98	2.88 (11.51)	4.24	3.07	3.56	4.43

\* ( )は自然着花。 \*\* 処理クローン数は412であるが、2回以上処理したのももあり、6ケ年の合計は691となる。

で有意な正相関が現われたが他は何れも無相関であった。ただしこの'74年は処理回数がすくなく自然状態に近い着花であった。一方、1971年の自然着花について同様に係数を算出すると $r=0.310$  (0.1%水準で有意,  $n=193$ )となった。これらのことから雌雄花のバランスは、自然

これは種子量を雌花量と雄花量との2次元双曲線として図に示すと図7のようになる。この図で明らかのように等高線は予想外に乱れていて、検定の結果も二次元正規分布には適合しない。これを家系数を縦軸にした頻度分布に直し、雌・雄花の分布と比較すると図8のよ

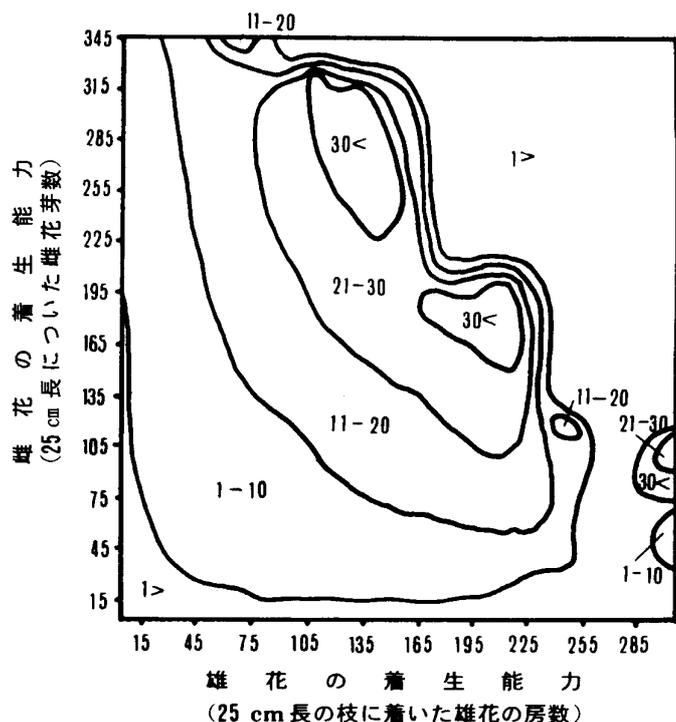


図7 全クローンの花芽の分化量からその総当り相互交配によって生ずる推定種子生産量の分布

注) 図中の数値は1つの雌花と1房の雄花とから生産される種子量を1単位とし、その1000単位を1として示した。

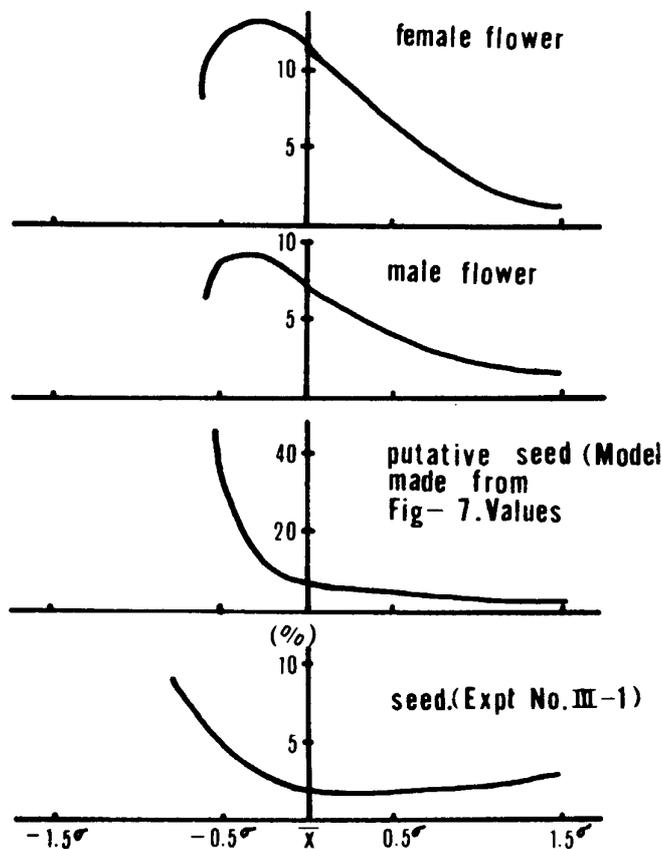


図8 各クローンの着花量とその二面交配によって得られた種子量の頻度分布のちがい。

うになるが、これを実際の二面交配実験 (Expt. No. III-1) と比較するため同図の下段に実験で得られた各家系の種子量の分布を示した。これを見ると種子量は花芽量とは全く異なった曲線を示している。また推定種子量と実験によって得た種子量とはほぼ同じ型となり、検定の結果も種子量の両曲線は Poisson 分布に適合した。このように両曲線がほぼ一致するところから S 推定値はほぼ合理的に算出されたものと考えられる。

以上の結果から、ジベレリン処理による花芽の分化能力はクローンによって大きな差があり、年度による差も大きい。この分化能力はかなり安定した遺伝的性質といえる。また、種子の生産量は、ある一定の条件を与えると雌花と雄花の量の相乗積で示され、Poisson 分布となって花芽の分化量のほぼ3倍の分散となるため、花芽量以上に歪が大きく、少数の家系に収斂してくる傾向がある。

### 7. ま と め

スギの育種では自然淘汰または自己間引きに關与しているような遺伝子を完全に除去することは不可能であるから採種園の経営に當っては、これら遺伝子の発現を抑制する対策が必要である。そのためには、自殖率を低くし、かつ近縁關係にある個体間の受粉を抑制しなければならない。

スギは多数の致死、半致死および障害遺伝子をヘテロでもっているが、これが自家受粉によって発現してくるので自殖率の高い家系では集団維持上著しく不利になる。前述の実験の結果からは自家受粉は種子の生産粒数にはほとんど影響しないが、発芽力、生存力および生長量では完全他殖が最高で、自然受粉、自家受粉の順に低下してくることが明らかになっている。これは自殖率が高くなるに従って致死または半致死遺伝子の発現量が多くなるので、生育が悪くなるものと思われる。そこで自殖率をもった集団を考えると、自殖個体の生存力が弱いことは、樹齡を重ねるに従って自殖個体が淘汰され、最終的には集団の大部分は他殖個体で占められることになる。この淘汰は育苗期間中に強く働くことは明らかで、種子段階で30%の自殖個体率でも、山出し苗の段階に達すれば5%以下の自殖個体率になる (図6)。しかしこのようなことは苗木の生産上は不経済であり、また例え5%であっても自殖個体が残っている点では、造林地の成績を著しく低下させることになる。そこで自殖率を低くするには、同一採種園に収容するクローン数を増加することと、同一クローンに所属するラメートをなるべく離しておくことが必要である。さらに、2、3節で明らかかなように、花粉の飛散距離が意外にせまく、しかも隣花交配による自殖率が20~30%もあることから、採種木の仕立て方も改善しなければならない。それには花粉の

飛散距離を拡大するため、樹高をなるべく高くする必要があり、断幹は雌花の着生する樹冠上部を除去することにより、雄花の着生する樹冠下部に雌花を着生させる結果となるので、隣花交配が促進される。この点から花粉樹を採種木とは別に採種園内に点在させるとか、または数クローンを寄せ植えするような方法が必要である。

次に、自殖率を低くする努力に加えて、採種園に使用した全クローンの遺伝子型を均等に次代の子供集団に寄与させるため、任意交配集団を構成する各小家系の個体数を均一にする努力も必要である。放置しておく、各クローンの花芽分化能力の差と雌花と雄花の量的なアンバランスが原因となって、各小家系の種子量に大きな変動を生じ、その結果集団を構成する個体は限られた小家系に偏ってしまう傾向がある。そこで、花粉の交換を均一にするための対策として、前述の花粉樹の配置や寄せ植えも有効であるが、花芽の分化能力の差を考えると極端に花芽分化能力の低いものや逆に極端に高いものは、採種園使用クローンから除外することも必要である。また、花粉飛散距離が10m以下であることも考慮し、受粉に必要な花粉を十分に散布できるようヨーロッパアカマツなどで試みられている Supplemental Mass-pollination (DENISON et al. 1975) と呼ばれる人為的な花粉散布技術も開発する必要がある。

なお、今後の問題としては組合せ能力の高い精英樹の選抜ということがある。現在のところ未解決の問題であるが、クローン相互の選択受粉の問題と致死、半致死または障害遺伝子の存在と遺伝荷重の問題、それに各小家系間の競争効果の問題などもさらに究明する必要がある。これらの現象をスギの受粉から幼齢林になるまでの自然淘汰に関係する遺伝的要因と考えれば、集団の構成がより適応度の高い少数家系によって占められることは宿命

であるとしなければならない。そうなると均等な個体間交配を採種園の交配様式のモデルとすることには無理があることになる。しかしすくなくとも今後の方針として組合せ能力の高い精英樹を再選抜することは、採種園に収容したクローンをすべて次代集団の遺伝効果に寄与させるための対策としては有効であろう。

## 参 考 文 献

- DENISON, N. P. & FRANKLIN, E. C. (1975). Pollen management. For. Comm. Bull. 54: 92—100. Seed Orchard, London.
- FRANKLIN, E. C. (1971). Estimates of natural selfing and inbreeding coefficients in loblolly pine. *Silvae Genet.* 20: 194—195.
- 古越隆信 (1978). スギ採種園の花粉管理に関する基礎的研究. 林試研報 300: 41—120.
- METTLER, L. E. & GREGG, Th. E. (1969). Population Genetics and Evolution. 集団遺伝学と進化 (吉川秀男, 広吉寿樹訳) 252pp. 現代遺伝学シリーズ6. 共立出版, 東京.
- 大庭喜八郎 他 (1971). アカマツの葉緑素変異苗の頻度による自然自殖率の推定および葉緑素変異苗の遺伝. 日林誌 53: 327—124.
- OHBA, K., IWAKAWA, M., OKADA, U. & MURAI, M. (1971). Paternal transmission of a plastid anomaly in some reciprocal cross of Sugi, *Cryptomeria japonica* D. DON. *Silvae Genet.* 20: 101—107.
- WRIGHT, J. W. (1953). Summary of tree breeding experiments by Northeastern Forest Experiment Station, 1947—1950. US Forest Serv. NS-Sta. Pap. 56: 47pp.
- 横山敏孝 (1977). スギの自殖不稔の主因. 日林誌 59: 389—390.

## 〔 討 論 〕

山口 時間があまりないのですけれど、少し延長しようと思います。それで今の講演の内容をお聞きしますと、受粉システムが後代に及ぼす影響ということを中心に話がありました。これで自然集団を遺伝的に解析するとき今の話は非常に役に立つような面というのが多いと思うのですが、御意見とか御質問とかありましたらお願いします。

森田 ちょっと分らなかったのですが、特定組み合わせ能力とか一般組み合わせ能力とかいうのを説明していただ

座長：山口 裕 文 (大阪府大農学部)

ますか。

古越 ここで説明するのは、ちょっとむずかしいのですが……。つまり、特定組み合わせ能力というのは、あるAという親とBという親を組み合わせた場合のみに雑種強勢の効果が現われてくるというもの……。生産能力が高いということですが、それからある親はどの親にかけ合せても非常に成長がいいという……。そういった効果が現れてくるかどうか——生育がいいとか悪いとか——といったものを一般組み合わせ能力といいます。ダイアグラム表が

あるとすぐわかるのですが……。そういうことでよろしゅうございますか。

**北元** 自殖系の個体は、そうでない場合と比べて消失率が大変大きいということですが、この場合は比較的若い生育段階のスギばかりを扱っておられる。それで良いのでしょうか。

**古越** 若い世代ばかりを扱っております。しかしスギは先程も申し上げましたように寿命が2000年からございますけど、そのうちの我々が使っている部分は、ほんの初期の100年足らずの段階です。従って実用上問題になるのはスギの寿命のうち極めて初期の段階だけです。だからその段階を追求する。またそれしかできない訳です。この若い段階の消失率をコントロールするのが、林業技術であるというふうに我々は考えている訳です。

**北元** その消失した場合ですけど、原因は何でしょうか。

**古越** 原因は大きく分けて二つあります。一つは色素異常とか形態異常とかいうもの。色素異常の中には完全致死遺伝子である *albino* とか *xanthophore* というものがあります。もう一つは生理的に遺伝弱勢を示すものです。いずれにしても自殖系においては、これらの遺伝子が劣性ホモであらわれているのだという事は言えるのじゃないかと思えます。

**北元** それに関連してですが、環境条件はあまり考慮されていないと考えてよろしいか。

**古越** 環境条件もございしますが、環境条件は一応イコールにコントロールして、その中で各交配様式を比較しております。

**森田** Marker gene を使って花粉の有効飛散距離だとか自然自殖率を判定するのは非常に魅力ある手法なのです。我々が自然のものを使っていると marker gene を選択するというのは非常に困難なのですが、例えば黄金スギだとか、使われたものはたまたまみつかった訳ですか。

**古越** たまたま見つかったと言いますかね……。そういう特殊な個体というのはいろいろな変異があり、その遺伝様式を調べようということで、正常なスギとの交配をやった訳です。そこで分離してくることが最初のきっかけです。そういう実験を繰り返して行くうちに、この形質は3:1に、あるいは1:1に出現しているという事があった訳です。

**森田** 特に放射線をかけるという事でなくて、交配することによって作り出したのですか。

**古越** それから普通は自殖を繰り返してゆきますね。植物にしても動物にしても近親交配を重ねて純系を作って、その純系をもとにして雑種を作ってゆく訳です。この場合、我々も最初は自殖を組み合わせて、というものを考えた訳です。ところがそれでは集団を維持できないという事が分ってきた訳です。その副産物として正常な形では

いるのだけれども、その中に劣性ヘテロの遺伝子を持っていたものが、たまたま現われてきた訳です。育種という目標があって、その過程の中で見つかったという事です。

**山口** 今の marker gene ですが、毛があるとかないとかで、よく分類されていますが、毛のあるなしも使える訳です。それから他に色素、例えば赤い色が出るとか出ないとかいうのを有効に見付け出し、それでやってゆけば外交配率というものは求めることができるでしょう。

**八田** 基本的な事ですが、樹高は5m位だということだったですけど、我々は風媒花の代表のように思っているスギの花粉が、せいぜい10m位の飛散距離だということですが、かなり木を縮めているような事が影響しているのではないか。他の針葉樹もスギのようでしょうか。

**古越** 花粉の形態を見てみますと、マツ類、モミ属、トウヒ属——これらは全部気嚢が付いています。遠くにまで飛ぶ形をしています。しかしヒノキとかスギの花粉は気嚢がない球状の形をしています。比重も違います。スギの方が高い。管の中に花粉を落してみても、そのスピードから花粉が落下する距離を算出した様な実験がありますけれど、それらを見ますと、トウヒ、ヨーロッパアカマツなどは数十キロから数百キロも飛散すると言われていています。しかし、スギの場合は花粉の形態とか比重とかいうものから言っても、小さいものでしょう。スギにも樹高が20~30mというものがありますが、我々が使っている3mとか5mの大きさのものは、5m以上はあまり飛んでゆかない——ただ垂直に落ちるだけというような事です。

**小川** 花粉のアレルギーの事でスギが問題になり、東大の病院でそういうのをやっている人がいます。大体春先にアレルギーの患者が増えるので、そのあたりを見ると、スギの生えていないところでもかなりそのような患者が出ています。それでスギの花粉も飛んでいるような気がするのですが、ただそういう花粉は中味がなくて受粉能力がないようなものかも知れませんが。

**古越** スギの場合は受粉能力は相当ありますが、そのようなものでも飛散するということはその通りだと思います。例えば突出したような地形にスギ林があった場合には風当りが非常に良いので、相当遠くの所まで飛んで行くという事は考えられます。私共がやっているのは、あくまでも平坦な場所で、樹高が5mとか3m位におさえた場合にどの位飛ぶかというだけであって、条件が変われば相当遠くまで飛んで行く可能性はあります。しかし、マツとかトウヒ、モミ属というもの程遠くは飛んで行かないという事は言えるのじゃないかと思うのです。

**萩原(靖)** 雄花がどの位あればよいとか、雌花がどの位あればよいとかいうお話がありましたが、どんな根拠で言われたのか。

**古越** 雌花がどれだけあったらよいのか、雄花がどれだけあったらよいかという事は、極めてむずかしい問題です。問題を単純化するために、まず30本のクローンが混合されていたとします。1つの枝に他の30本のクローンが全部交配するというような前提にたちますと、その間には少なくともその枝には30以上の雌花がなければならない訳です。しかもその30以上の雌花の中で、有効な胚珠の数はどの位かという事があります。胚珠の数というのは、一般に1つの球果に対して100以上あります。この胚珠が果鱗（種鱗）の中には2個ずつ入っています。その果鱗のうち、10～20個が有効だといわれています。その中の有効な胚珠が受精し、その受精したものなかで発芽種子数がどの位かという、スギは30%内外か、あ

るいはそれより低い。多くても50%を越えるような事はない。そこから換算し、球果の数がいくつあったら全部の交配の組み合わせができるか計算しますと、3.36という数字が出てきます。一方雄花はどの位あったらというのですが、これは幾房あったらということになるのです。これにはいろいろな実験の仕方もあります。しかし自然状態で正常に生えてる時に、雄花と雌花との比率がどの位あるか計算してみますと、大体3.07：3.33位になる訳です。従って雌花1個に対して雄花が1房という比率というのが、大体自然の摂理である。そこをもちまして有効な値とした訳です。

**山口** 他にないようでしたら、時間もないようですので、午前の部を終りにします。