

アカマツの生存率，樹高及び胸高直径における近交弱勢の影響

金山 央子⁽¹⁾・宮浦 富保⁽²⁾

Eiko KANAYAMA⁽¹⁾ and Tomiyasu MIYAUURA⁽²⁾

Inbreeding Depression in Survival, Tree Height, and Diameter at Breast Height of *Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC.

要旨：近親交配による弱勢は，多くの他殖性生物でみられる現象である。しかし，ある程度の近親交配は，有用遺伝子を蓄積するために有効な方法の一つである。そこで，アカマツにおける近親交配が，その程度によって生存率，樹高，胸高直径にどのような影響を与えるかを調査した。その結果，近交係数0.75では，これらの形質に近交弱勢の影響が顕著にみられた。一方，近交係数0.125の比較的近交度の低い集団においては近交弱勢の影響が顕著に現れず，近交係数0の集団との間に有意差がみられなかった。アカマツの育種では，半兄弟間交配などの比較的近交度の低い人工交配を組み込むことによって，近親交配による悪影響をあまり受けずに有用な遺伝子の蓄積を効率よく行うことが可能であると考えられる。

1 はじめに

近親交配による弱勢は，多くの他殖性生物でみられる現象である。体長や重量などの量的形質は，近交係数が増大するにつれ減少する傾向にあることが知られている²⁾。樹木においても，近親交配の程度が高くなると，種子の稔性，苗高あるいは樹高，生存率などに近交弱勢の効果が現れることが報告されている^{1)3)~5), 8)~10),12)}。そのため，樹高や直径などの実用的な形質について近親交配による影響の程度を明らかにすることは，林木の育種を進める上で重要であると思われる。しかし，自殖以外の様々な近親交配が，成長，生存率などに及ぼす影響を，年次を追って調査した例はあまり多くない⁵⁾。また，アカマツを対象とした報告は未だにない。

野口⁴⁾は，アカマツにおける近親交配の影響を解明することを目的として，1977年~1979年にかけて近親の程度が異なる様々な人工交配を行い，それらの種子の充実率等を調査し，充実率ならびに1球果あたりの充実粒数と近交係数との間に負の相関がみられたことを報告している。これらの交配苗木を用いて，東北育種場内に試験地が設定されている。本研究は，この試験地の調査結果に基づき，近親交配の程度がアカマツの成長等に及ぼす影響につ

(1) 林木育種センター東北育種場

〒020-0173 岩手県岩手郡滝沢村滝沢字大崎95番内

Tohoku Regional Breeding Office, Forest Tree Breeding Center

95, Oosaki, Takizawa, Iwate 020-0173 Japan

(2) 林木育種センター

〒319-1301 茨城県多賀郡十王町伊師3809-1

Forest Tree Breeding Center

3809-1 Ishi, Juo, Taga, Ibaraki 319-1301 Japan

いて吟味した。

2 材料と方法

調査を行った試験地は、上記のアカマツ人工交配家系の苗木を用いて、1985年に東北育種場に植栽されたものである。試験地は3ブロックの乱塊法で設計されており、1プロットあたりの植栽本数は11~66本である。供試集団の交配様式ならびに交配の規模を図1ならびに表1.に示す。供試集団の交配親は、一関1号、一関6号、岩手101号、岩手102号、岩手103号、大船渡5号、大間2号、乙供2号、久慈102号、三本木3号、三本木5号、白石10号、仙台3号の13精英樹であり、それぞれの交配様式において、任意に交配親を選び、人工交配を行なった。一部の交配組み合わせにおいて、得られた苗木の本数に過不足が生じたため、プロット内本数や反復数は組み合わせごとに異なっている。植栽時の立木密度は3445本/haであったが、1999年現在2953本/haになっている。なお、1999年までの間、当試験地では間伐、除伐等の施業は行われていない。

生存率、樹高ならびに胸高直径と近交係数との関係を回帰分析した。解析にはSAS version 6.12⁶⁾⁷⁾のREGプロシジャを使用した。試験地内の個体を近親交配の程度(近交係数)によって5つの集団に分け、その集団ごとの平均値を解析に用いた。その際、集団内での家系間差、反復の誤差を無視できるものと仮定した。回帰分析では、集団ごとの試験地平均値が以下の線形回帰モデルであらわされると仮定した。

$$Y_i = \beta_0 + \beta_1 x_i + \varepsilon_i$$

Y_i は集団*i*における平均値、 β_0 は近親交配の効果が0の時の集団*i*の平均値、 β_1 は近親交配の効果、 x_i は近交係数、 ε_i は集団*i*における誤差をあらわす。

交配は1977年から1979年の3年間にわたって行われ、苗畑での養苗の後、1985年に一斉に苗木が植栽されている⁴⁾。そのため、調査データの解析にあたっては樹齢を用いず、植栽年次を1年次とする林齢を用いた。樹高、生存率の調査は、1987年から1990年(3~6年次)、1992年(8年次)、1999年(15年次)の6回行った。胸高直径に関する調査は、1992年(8年次)と1998年(14年次)の2回行った。

それぞれの近交係数の集団間に差がみられるかどうかを確認するため、有意差の検定を行った。検定は、年次ならびにプロット(家系、反復)ごとに分けた集団の平均値を用いて、最小二乗推定法に基づき分散分析を行った。

表1. 供試集団の交配様式と植栽規模

交配様式	プロット内 本数	反復数	家系数	近交係数
異系間交配F ₁	22	3	2	0
異系間交配F ₂	22	3	1	0
自殖S ₁	22	1~3	3	0.5
自殖S ₂	44~66	2	2	0.75
自殖S ₁ 兄弟間交配	33~44	1~3	3	0.5
自殖S ₁ 異系間交配	11~44	1~2	5	0
もどし交配	22	2	12	0.25
半兄弟間交配	22	3	3	0.125
全兄弟間交配	22	2~3	4	0.25

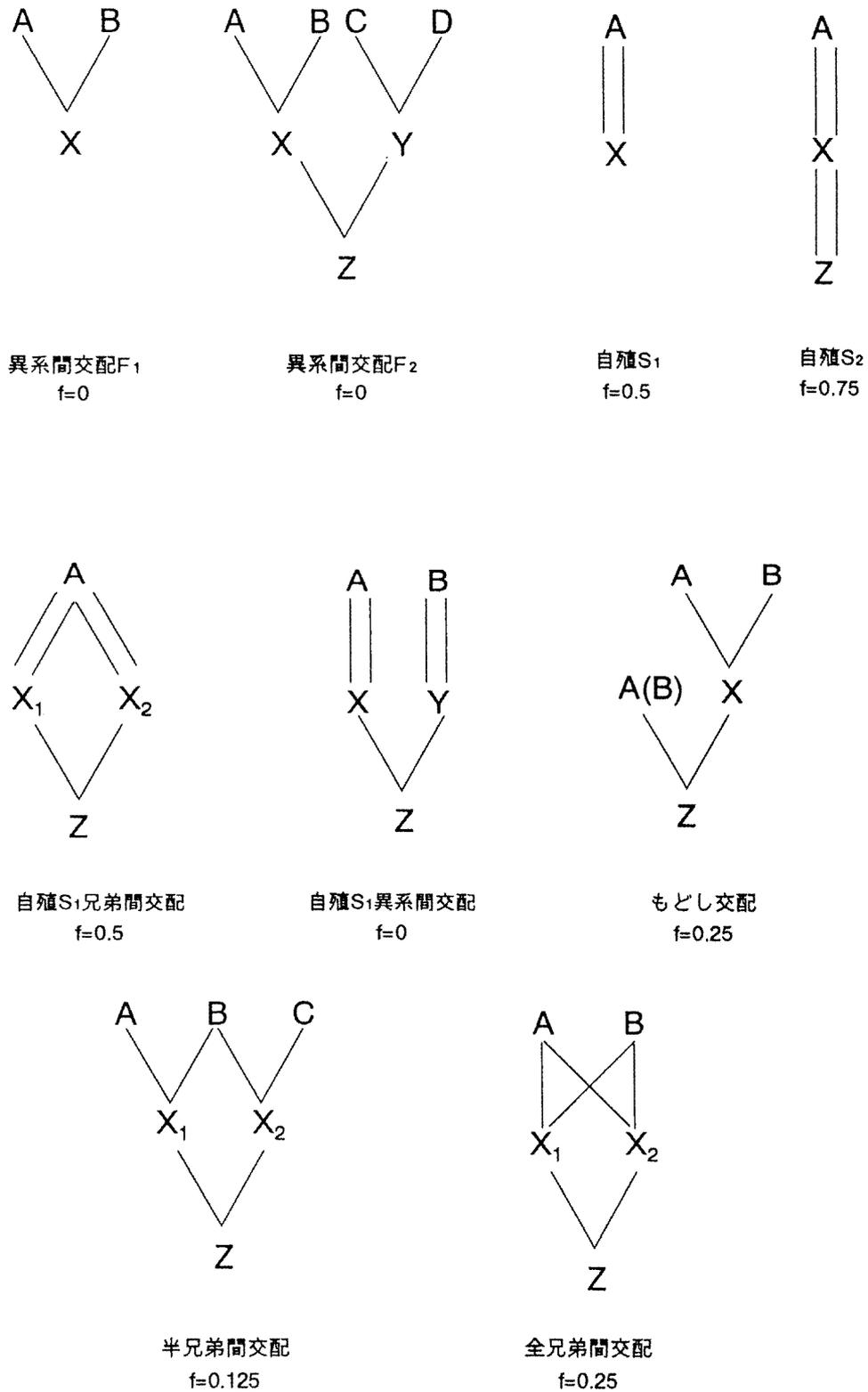


図1. 供試集団の交配様式と近交係数 f

さらに、近交係数ごとに区分した集団の平均値間の差については Duncan の多重比較を行った¹⁰⁾。具体的な解析には河崎（未発表）のプログラムを用いた。

3 結 果

3. 1 樹 高

植栽3年次から15年次までの平均樹高の年次変化を図2に示した。いずれの年次においても、近交係数0.75の集団の樹高が最も低かった。近親交配の程度が高くなるにつれ樹高が低くなる傾向があるが、近交係数0から0.5までの集団における樹高には大きな差がなく、近交係数0.75の集団のみ他と比較して低い傾向にあった。15年次では、近交係数0の集団と0.125~0.5の集団の平均樹高の差が70cm未満であったのに対し、近交係数0の集団と0.75の集団との差は約2mになっている。

図3は、図2と同じデータについて、縦軸に平均樹高、横軸に近交係数を取り、その関係を測定年次ごとに示したグラフである。いずれの年次も回帰直線は右下がりとなり、近交の度合いが高まるにつれて樹高が低くなる傾向がみられた。6年次、8年次と15年次については5%水準で有意な相関(-0.901, -0.923および-0.923)が認められたが、3~5年次における樹高と近交係数との相関係数は有意ではなかった。それぞれの近交係数の集団間での有意差検定の結果を表2に示した。近交係数0.75の集団と他の集団ではそれぞれ1%水準で有意な差がみられた。また、近交係数0の集団と0.25~0.75の集団では1%水準で有意な差がみられた。しかし、他の集団間では有意な差がみられなかった。

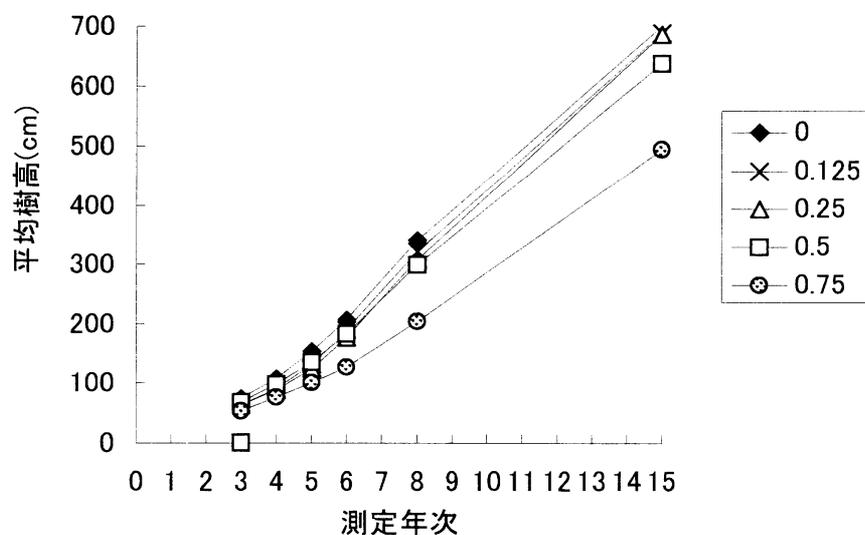


図2. 平均樹高の年次変化

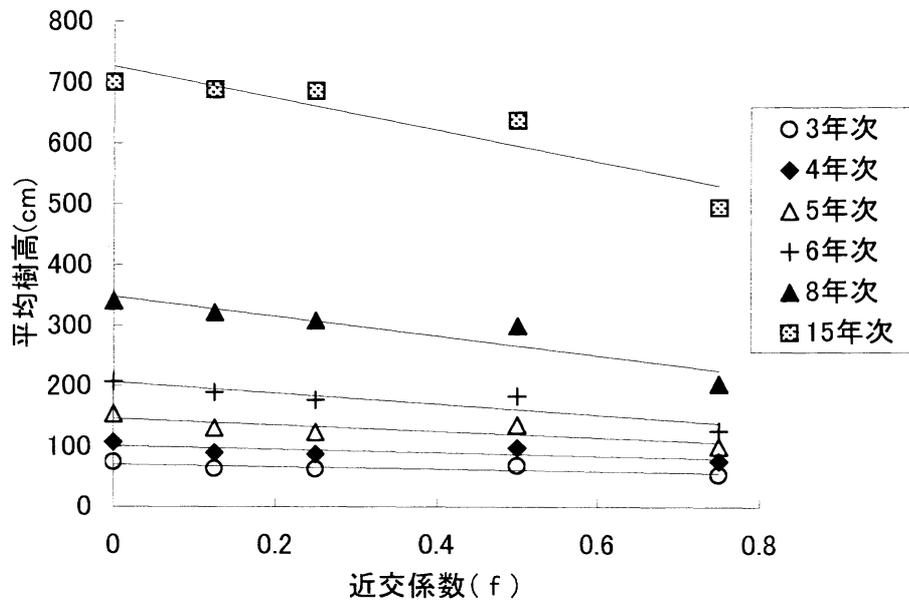


図3. 平均樹高と近交係数との関係

表2. 各調査形質における, 集団間の有意差検定の結果

樹高					
	0.75	0.5	0.25	0.125	0
0	**	**	**	ns	-
0.125	**	ns	ns	-	
0.25	**	ns	-		
0.5	**	-			
0.75	-				

胸高直径					
	0.75	0.5	0.25	0.125	0
0	**	ns	ns	ns	-
0.125	**	ns	ns	-	
0.25	**	ns	-		
0.5	**	-			
0.75	-				

生存率					
	0.75	0.5	0.25	0.125	0
0	**	ns	ns	ns	-
0.125	**	**	ns	-	
0.25	**	**	-		
0.5	**	-			
0.75	-				

※ 検定には, Duncan の多重比較検定を行った。

※ 表の縦軸,横軸はそれぞれの集団の近交係数, 交点に位置する値が2つの集団の平均値間の差についての検定結果を表す。

凡例: * 5%水準で有意。 ** 1%水準で有意。

3.2 胸高直径

8年次と15年次における平均胸高直径と近交係数との関係を図4に示した。両年次とも回帰直線は右下がりとなり、近交の程度が高くなるにつれて胸高直径が小さくなる傾向がみられた。相関係数は両年次とも5%水準で有意であった(-0.940および-0.926)。それぞれの近交係数の集団間での有意差検定の結果を表2に示した。近交係数0.75の集団と他の集団ではそれぞれ1%水準で有意な差がみられたが、他の集団間では有意な差がみられなかった。

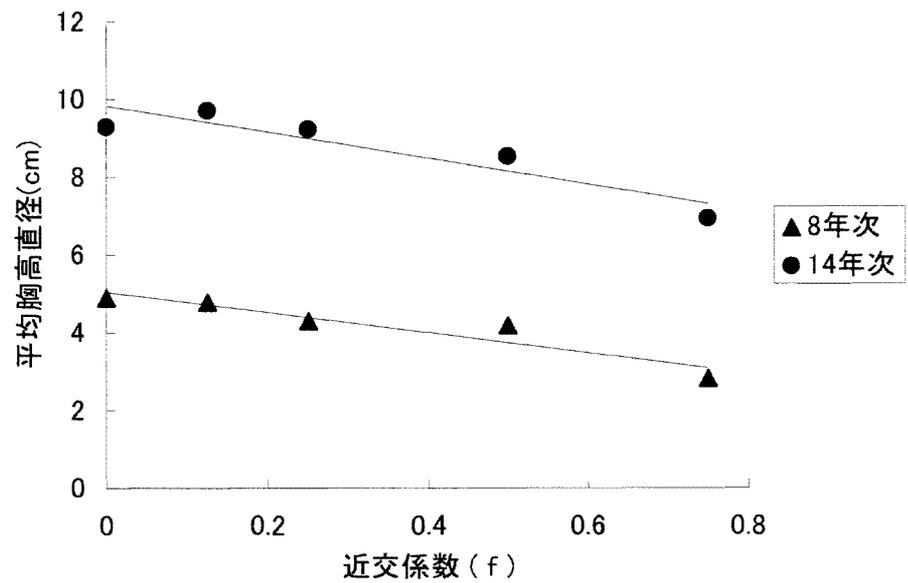


図4. 平均胸高直径と近交係数との関係

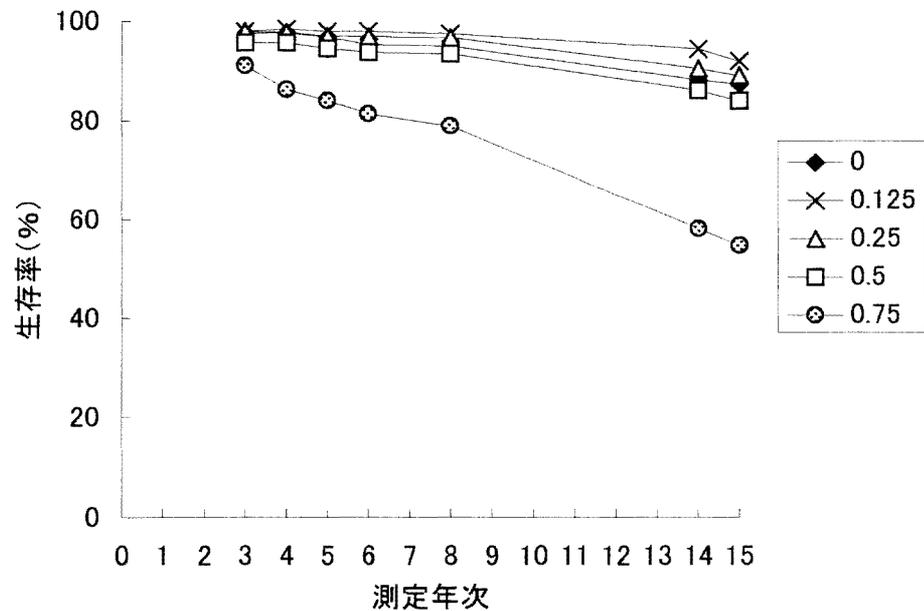


図5. 生存率の年次変化

3.3 生存率

植栽3年次から15年次までの生存率の年次変化を図5に示した。いずれの年次においても、近交係数0.75の集団の生存率が最も低かった。年次を追うごとに、近交係数0.5以下の集団と0.75の集団との差は開き、特に近交係数0.75の集団の生存率は15年次に55%まで落ち込んでいる。

図6は、図5と同じデータについて、縦軸に生存率、横軸に近交係数を取り、その関係を測定年次ごとに示したグラフである。いずれの年次も回帰直線は右下がりとなり、近交の程度が高まるにつれて生存率が低くなる傾向がみられた。しかし、近交係数0の集団の15年次の生存率は、近交係数0.125および0.25の集団の生存率よりも小さかった。生存率と近交係数との相関係数は、最初の測定年次である3年次でのみ、5%水準で有意であった(-0.905)。それぞれの近交係数の集団間での有意差検定の結果を表2に示した。近交係数0.75の集団と他の集団ではそれぞれ1%水準で有意な差がみられ、近交係数0.5と0.125、近交係数0.5と0.25の集団間にも1%水準で有意な差がみられた。しかし、他の集団間には有意な差がみられなかった。

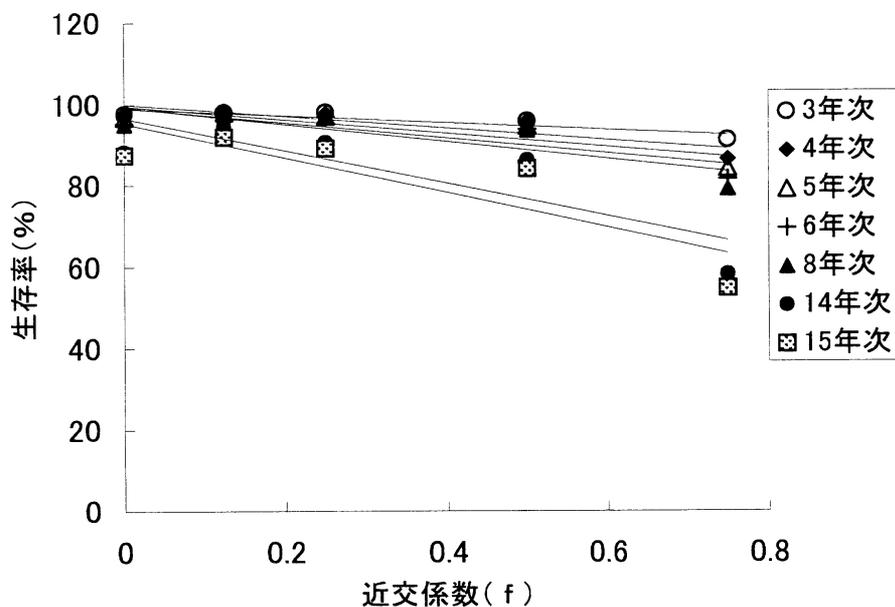


図6. 生存率と近交係数との関係

4 考 察

樹高、胸高直径、生存率のいずれにおいても、近交係数0.75の集団と他の集団との間に1%水準で有意な差がみられたが、近交係数0と0.125の集団間には有意な差がみられなかった(表2)。野口は、1球果あたりの充実粒数が近交係数の増加に伴って直線的に減少し、その相関係数はいずれも1%水準で有意であったと報告している⁴⁾。このことから、種子生産の段階における死亡によって、ホモ化した有害劣性遺伝子がある程度除去されたために、近交係数0.125の集団で、樹高あるいは生存率と近交係数との間に有意な相関係数が認められなかった可能性が考えられる。さらに樹高では、近交係数0.125~0.5の集団間のいずれにも有意な差がみられず、胸高直径では、近交

係数0.75を除く全ての集団間のいずれにおいても有意な差がみられなかった(表2)。このことより、樹高等の成長形質では、種子生産時の死亡による有害劣性遺伝子の除去が、近親交配の程度に応じて増加したことで、近交係数0.125~0.5の集団に顕著な差がみられなくなったものと推定される。

生存率と近交係数との関係において、近交係数0の集団で生存率が低下する現象がみられた。近交係数0の集団の成長量が大いことから(図2~4)、成長に伴う混み合い効果が働くことによって、自然間引きが他の集団より早く起こったものと考えられる。また近交係数毎に分けた集団間の有意差検定より、生存率では、近交係数0.75の集団と他の全ての集団間に有意な差がみられ、さらに近交係数0.5の集団と、0以外の全ての集団間に有意な差がみられたが、他の集団間には有意な差がみられなかった。このことより、近交係数0.5以上に達すると、種子生産段階で生き残った個体であっても、その後近親交配の影響によって死亡する可能性があると考えられる。

植栽後3年次から6年次における樹高と近交係数との相関係数が有意でないことから、若齢期には樹高と近親交配の程度との関係が不明瞭であり、若齢期に樹高を尺度とした間引きを行っても、近親交配苗を完全に除去することは困難であると考えられる。

近親交配による樹高成長の抑制並びに生存率の低下は、近交係数0.125の集団では顕著には現れないと判断される。アカマツの育種では、半兄弟間交配などの比較的近交度の低い人工交配を組み込むことによって、近親交配による悪影響をあまり受けずに有用な遺伝子の蓄積を効率よく行うことが可能であると考えられる。

引用文献

- 1) GEBUREK, TH. (1986) Some results of inbreeding depression in Serbian spruce (*Picea omorika* (PANIC.) PUNK.) *Silvae Genet.* 35: 169-171.
- 2) Lynch, M. and Walsh B. (1998) *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*. Sinauer Associates, Massachusetts, 980pp.
- 3) 野口常介・渡辺 操 (1972) アカマツ精英樹クローンでの自家受粉によるタネのでき方, *日林誌*, 54: 356~359.
- 4) 野口常介 (1982) アカマツにおける交配様式と球果及び種子のできかた, *日林東北支誌* 34: 139~141.
- 5) 齊藤幹夫・中島 清・明石孝輝・勝田 柁 (1986) クロマツの近親交配に関する研究 15年間の生存率, 樹高および直径における近交弱勢, *林試研報* 339: 23~36.
- 6) SAS (1988) *SAS/STAT User's Guide*, Release 6.03 Edition. 1028pp, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.
- 7) SAS (1996) *SAS/STAT Software: Changes and Enhancements through Release 6.11*. 1106pp, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.
- 8) SNIEZKO, R.A. and ZOBEL, B.J. (1988) Seedling height and diameter variation of various degrees of inbred and outcross progenies of loblolly pine. *Silvae Genet.* 37:50-60.
- 9) SORENCEN, F. C. and MILES, R.S. (1982) Inbreeding depression in height, height growth and survival of Douglas-fir, ponderosa pine and noble fir at 10 years of age. *For. Sci.* 28: 283-292.
- 10) TAJIMA, M. (1990) Inbreeding depression in height, diameter, volume and survival of sugi *Cryptomeria japonica*, to 15 years of age. *J. Jpn. For. Soc.* 72: 230-233.
- 11) 米澤勝衛・佐々木義之・今西 茂・藤井宏一(1988) *生物統計学*. 211pp, 朝倉書店, 東京.
- 12) WOODS, J.H. and HEAMAN, J.C. (1988) Effect of different inbreeding levels on filled seed production in Douglas-fir. *Can. J. For. Res.* 19: 54-59.

Inbreeding Depression in Survival, Tree Height, and Diameter at Breast Height of *Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC.

Eiko KANAYAMA⁽¹⁾ and Tomiyasu MIYAURA⁽²⁾

Summary : Inbreeding is known to bring about the depression in allogamous plants such as forest trees. We examined the effect of inbreeding on tree height, diameter at breast height (DBH) and survival rate using inbreeding progenies of *Pinus densiflora* plus-trees. Although the inbreeding depression were shown in the progenies of inbreeding coefficient 0.75, there were not marked effects of inbreeding depression in the progenies of inbreeding coefficient below 0.5 for the all three traits. Considering these results, low level inbreeding, such as crossing between half sibs, will be effective for *Pinus densiflora* to accumulate favorable genes without severe effect of inbreeding depression.

(1) Tohoku Regional Breeding Office, Forest Tree Breeding Center
95, Oosaki, Takizawa, Iwate 020-0173 Japan

(2) Forest Tree Breeding Center
3809-1 Ishi, Juo, Taga, Ibaraki 319-1301 Japan