

スギ採種園の花粉管理に関する基礎的研究

古 越 隆 信⁽¹⁾Takanobu FURUKOSHI: Studies on Pollen Control in
a Seed Orchard of SUGI, *Cryptomeria japonica* D. DON

要 旨: 黄金スギを標識遺伝子として花粉の有効飛散距離を推定したところ、樹高3mの採種木では半径10mの範囲まで花粉の飛散を確認したが、頻度の高いのは5mまででそれ以降は急激に減少した。肉眼的に識別できる主動遺伝子の分離比と種子の発芽率とを用いて自然自殖率を推定した。その結果伐期に近い実生林分ではほとんど無視できるほど低かったが、列状に植栽した10年生のクロン集植園では60~70%という高い値がでた。一方多数のクロンで構成された採種園でも自殖率は20~30%であり、その多くは隣花交配によるものと推定された。自家受粉と自然受粉の比較から自殖弱勢を示す形質とその度合いを5年生まで観察したところ、種子の生産量には差がなかったが、発芽率、生存率、樹高生長の3形質には著しい自殖弱勢が現れた。また採種園に収容された各クロンの後代への寄与率をみるため、任意交配単位のモデルとして二面交配によって得られた家系群を用い、各家系の個体数の消長を種子の発芽から山地に植栽されるまで追跡した。その結果任意交配単位を構成する各家系の個体数に著しい変動のあることが明らかになった。その原因は自殖家系における致死個体の増加とクロンによる花芽分化能力のちがいおよび雌・雄花の量的不均衡などであることを立証した。これらの知見にもとづいて、他殖率を高め、各家系の個体数の均一化を指向した採種園管理技術について考察した。

目 次

ま え が き	43
I 自然自殖率と花粉の有効飛散距離	46
1. 受粉条件の異なる林分における自然自殖率	46
1) 方法と結果	46
2) ま と め	50
2. 採種園における花粉の有効な飛散距離	50
1) 方法と結果	50
2) ま と め	51
3. 結 論	51
II 自然受粉家系と人工自殖家系との比較による形質別自殖弱勢度の推定	51
1. 材 料 と 方 法	51
2. 各実験の経過と結果	53
1) 受粉および育苗	53
2) 実 地 発 芽 率	53
3) 異常個体の種類とその出現率	54
4) 苗木の生長と生存率	55
3. 考 察	57
1) 発芽力および生存力	57
2) 樹 高 生 長	59

3) 個体数の消長	59
III 任意交配集団に含まれる自殖家系の消長と集団全体の生育に及ぼす自殖率の影響	63
1. 材 料 と 方 法	63
1) 稔性, 発芽率, 生長量, 生存率についての交配様式間の比較 (C/S, C/W 比)	63
2) 組み合わせ能力の検定	64
3) 自然自殖率の推定	64
4) 色素異常個体の出現率	64
2. 人工交配実験の経過とその結果	64
1) 自殖を含む二面交配 (実験 III-1, 2, 3, 4)	66
2) 2つ以上の交配様式を含んだ不規則な交配 (実験 III-5, 6, 7, 8)	77
3) 交配様式の異なる家系の造林地における成績 (実験 III-9 (1), (2), (3), (4), (5))	83
3. 考 察	85
1) 種子の稔性	85
2) 種子の発芽率	85
3) 生 長 量	85
4) 苗木の生存率	88
5) 遺伝的異常個体の発現	88
6) 自然自殖率	89
7) 特定組み合わせ能力と自殖	89
8) 自殖家系率および自殖苗木本数率の消長	92
IV クロウンの遺伝的着花能力の差と集団を構成する各家系の個体数の変動	94
1. 材 料 と 方 法	94
2. 結 果	95
3. 考 察	96
1) クロウンによる着花能力の年度間差とその安定性	96
2) 有効着花量	96
3) 着花量の階級別クロウンの頻度分布	98
4) 雌・雄花着生のクロウン差が子供集団の偏りに及ぼす影響	99
4. ま と め	101
V 総 合 考 察	101
1. 採種園における自然自殖率	101
2. 自殖家系と自然受粉家系との比較による自殖弱勢現象の推定	102
3. 任意交配モデルにおける自殖家系の消長	102
4. 採種園における受粉管理上の問題	104
1) 園外からの花粉の混入	105
2) 各クロウン相互の交配機会の均等化	105
3) 自然自殖の防止	106
5. 致死または半致死遺伝子の存在意義	107
引 用 文 献	107
Summary	113

ま え が き

林木では一般に集団選抜による育種法が用いられ、その育種効果は採種園から生産される種子群のもつ遺伝的能力によってきまる。この能力は、遺伝子給源として採種園に植え込まれた各精英樹クローンがそれぞれ相互に交配した結果、各有効遺伝子の相加的効果として現れてくるものである。しかし、同一遺伝子給源から生じた子供集団でも受粉の行われ方によって、その効果は異なるので、交配がもっとも効果的に行われるためには、園内花粉の適切な受粉管理が必要である。この管理技術は、花芽の分化促進にはじまり、受粉から結実に至る広範な課題を含むものであるが、本研究では、その基礎となる採種園内の花粉の動態、自殖率、自殖種子の発芽力、採種園産種子から生産された苗木に含まれる自殖苗の発育にともなう減少率およびクローンによる遺伝的着花能力のちがいを研究対象とした。

ところでスギについて個体の生存力と淘汰との関係をみると、スギ (*Cryptomeria japonica* D. Don) はかなり自己淘汰の強い種であるといえる。スギ科 (Taxodiaceae) は地球上に 9 属 15 種あって、そのほとんどが北半球に分布し、いずれも巨大かつ長寿の植物である。これらの属には、現存する生物界で寿命および個体の大きさにおいて最大といわれる *Sequoia* 属と *Sequoiadendron* 属が含まれているが、日本のスギも現に樹齢約 2,000 年、樹高 70 m にも達するものが存在する（日本老樹名木天然記念樹、帝国森林会編著、1962）。

このように長寿を保つ植物は、同一世代内でも他の生物にはみられない同系個体間の競争が激烈であると考えられる。すなわち、その個体の占有する空間の大きさを考えると、最終的に長寿を全うする個体の陰には、無数の犠牲が存在しなければならない。したがってスギは天然更新の場合には同一世代の個体間で合理的な淘汰が行われているはずである。それだけに被淘汰個体の量は他の短命な植物に比べると著しく大きくなる。この淘汰現象から、スギの林業を考えると、われわれは 2,000 年にもおよぶスギの生涯のうち、ほんの初期の時代といえる 100 年未満の年代を用いて林業を営んでいることになる。またこの淘汰量は初期の段階ほど大きいと考えられるので、もっとも淘汰の激しい時代がスギの栽培期間に相当する。したがって林業には環境要因を考慮して行われる適正な個体数の制御技術として間引き、床替、または育林技術上の植栽密度、除伐、間伐などがある。しかしスギの自然淘汰現象は、単に地上の光量や炭酸ガス濃度、温度または地下の水分や栄養状態のような環境条件だけで適正な淘汰が行われているとは限らず、そこには遺伝的に個体の生存能力を支配する要因の働きもあるはずである。この点から、一定の育苗基準による選苗などは育苗段階での淘汰技術であり、また劣勢木を除く下層間伐法も遺伝的な淘汰技術の一つと考えなければならない。ところでこの遺伝的淘汰は、直接育種技術を行行使する上にも重要な要素であり、人工交配による育種集団が自然受粉集団より生存能力において劣ることがあってはならない。したがって、林木の育種過程において自然淘汰に貢献している遺伝子を見捨てることはできず相当量の淘汰を前提として、集団が維持されるべきである。本研究ではこの問題を林木集団に課せられた宿命と考え、これに対する育種操作上の対策を考究した。

次に、採種園で自然受粉によって、次代の個体群を生産する場合には、自然状態とは異なった交雑が当然行われることになるが、この場合の集団遺伝学上の問題についても追求する必要がある。そこで次のように交配様式と家系淘汰による任意交配集団の歪みとをとりあげた。まず、現在の林木育種における遺伝子の供給源は、採種園を構成するクローン群であるから、採種園から生産される次代の遺伝子プー

ルは、全クローンによってほぼ任意交配が行われ、遺伝子型とは無関係に交配が行われる集団とされている。すなわち、最終的な育種効果は、これらクローンからなる任意交配単位 (Panmictic unit: WRIGHT, S.¹²⁰⁾) 内の遺伝子の能力と頻度によってその集団の生産能力は規定される。ただし、この任意交配単位は本来 WRIGHT, S.¹²⁰⁾ がある隔離集団か、または半ば隔離した集団でその中の各個体が、遺伝子型とは無関係に同じ交配機会を有し、等しい生殖力をもった子孫を生ずる個体群にあてた Panmictic unit という述語の訳⁶⁹⁾である。しかし、ここでは一部の用例 (IUFRO Joint Meet., Section 3: Inbreeding and Coancestry. 1979, Unpublished Pap.) も参考にして、任意交配の度合は完全でないが採種園の全構成クローンが完全な任意相互交配を行って等しい生殖力をもつ子供集団を生ずるものとして一つの採種園の種子生産機構を任意交配単位と呼ぶことにする。ところで、林木の採種園がそれぞれ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し得るものであるとするには、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つの要因についてある仮定が設けられなければならない (METTLER & GREGG⁶⁹⁾)。これらの要因を林木の採種園の場合にあてはめて考えてみると、④は樹種によって決まり、⑤は構成クローン数によって決まる。また、⑦については、突然変異の起こり方が正逆方向に等しく、また他からの花粉の侵入もなく、全体としては遺伝子度数に変化がないとすれば、いずれも無視することができよう。ところで⑥、⑧についてはほぼ任意交配が行われ、各遺伝子型の生殖力、生存度の差はほとんどなく、さらに選択力も無視できるとする前提が必要である。しかし、これらは果して無視できるものであるかどうか改めて検討してみる必要がある。

まず、交配様式については、スギの採種園における自然受粉家系を自殖+他殖の集団、つまり部分自殖と考え、これが子供集団の生産力に関係する生存力や量的形質において、モデルとして考えられる完全な任意交配単位とどの程度の差異を示すか検討する必要がある。現在、わが国で造成されている林木の採種園で考えられている交配様式は、選抜木×選抜木 (混合花粉) であるから、その育種効果すなわち遺伝獲得量 ($4G$) は $4G = Ih^2$ (ただし I は選抜差、 h^2 は遺伝率) で示される。しかし現実には花粉側は、[(選抜木の中の異個体混合花粉)+(選抜木自身の花粉)]+(選抜木以外の混入花粉) のように3部からなり、この遺伝獲得量は $4G = [4g_1 \cdot R_1 + 4g_2 \cdot R_2] + 4g_3(1 - R_1 - R_2)$ となる ($4g_1$, $4g_2$, $4g_3$ はそれぞれ選抜木の中の異個体、選抜木自身および無選木を花粉親とした場合の遺伝獲得量、 R_1 は園内花粉による他殖率、 R_2 は自殖率)。 $4g_2$ は自殖弱勢によって負に働き、 $4g_3$ は $4g_1$ の1/2となる。 $4g_2$ および $4g_3$ の比率が高くなるにしたがって $4G$ は減少することになる。また $4g_2$ により自殖率が高くなると、生産種子の近交係数が高くなり将来世代に対し悪影響が考えられる。そこで、自殖に関する研究として、①採種園における自然自殖率を推定すること、②採種園産の苗木集団に自殖率がどの程度影響しているかを推定し、これを最少限にとどめるための採種園の設計および台木の仕立て方を考究すること、③任意交配によってつくられた苗木集団の中に含まれる自殖個体が集団の生長にともなって、どのような消長過程をたどるかを追跡することの3点があげられる。また $4g_3$ に関係する園外からの花粉の侵入については、花粉の有効な飛散距離がどの程度であるかを測定しておかなければならない。

次に選択に関する問題としては、当然交配様式のちがいによる種子の生産力や生存力に及ぼす影響があげられるが、この他にも任意交配単位を著しく歪める要因、つまり任意交配の程度を低下させる要因として注目されるものに各遺伝子型の花芽生産能力の差がある。スギは本来自然状態では、比較的若い時代に着花しはじめ、老齢になるほど多量に着花するので、その種子生産期間は長く、全生涯を通じての生産

量は個体間には大差はないとも考えられる。しかし幼齡期の着花は個体により差があり、かつ、幼齡個体の子供苗は幼齡期から球果がつきやすい（中村・茅野⁷³⁾）といわれているところから、ある一定年代を考えるとクローンによる差はかなり大きいとみるべきである。さらに採種園では、つぎ木後4・5年の段階からジベレリン処理によって強制的に着花させるが、この場合はクローンによる雌・雄花の着花性に著しい差がある。さらに、雌性または雄性不稔を示し、交雑不和合となる現象も考えられる。これらの現象は、交雑に関与する親の配偶体の組み合わせ頻度にも著しい差を生ずる結果となる。

本研究では、これらの諸点を可能な範囲で究明するため筆者が過去に行ったスギの交配試験*および着花促進試験の結果を分類整理し、次のような4つの花粉管理上の具体的な研究課題を設定した。

1. 採種園における花粉の有効な飛散距離と自然自殖率を推定する。
2. 同一母体から生じた自然受粉家系と人工自殖家系との比較から本質的な自殖弱勢効果を実証する。
3. 与えられた全クローンの任意交配のモデルとして二面交配実験から得た集団を用い、その集団における自殖家系および自殖個体の消長を追跡する。
4. 各クローンの花芽の着生能力のちがいが、どの程度任意交配単位としての種子生産量に歪みを生じせしめるかを推定する。

なお、本研究で取り扱った資料は、1964年から1969年にかけて山梨県林業試験場で行った実験および1971年から1976年の間に関東林木育種場で行った実験からなっている。

注) この論文においては樹齡および交配様式について頻出する記号、略号は次のように定めた。

樹齡: Soci. Amer. Forester の Forestry Terminology (1958) に従って (A1-B1-B2)-B3 の順に経過年数を表すことにした。ただし A はまき付け床, B1 は第1回床替床, B2 は第2回床替床, B3 は造林地としてそれぞれの経過年数を示す。

(例) 1回床替で2年間据え置きした3年生苗を造林し、さらにその後2年経過したものは、(1-2)-2と表す。

交配様式: 大きくは次のように3つに分類したが、必要に応じて他家交配はさらに2つに分けた。

S; 自家受粉 (または自殖)

W; 自然受粉

C; 他家交配 (または他殖)

Cr; 他家多交配

Cs; 他家単交配

なお、この研究をすすめるにあたり、農林省林業試験場造林部長 戸田良吉博士、九州林木育種場原種課長 大庭喜八郎博士および米国太平洋西北部林業試験場 Roy R. SILEN 博士には終始有益な助言と指導をいただいた。また本論文を草するに際して資料の解析や表現法については九州大学農学部宮島 寛教授をはじめ片山 平教授、西沢正久教授および須崎民雄博士から懇切なるご指導と助言を賜った。以上の各位に対しては心から謝意を表する次第である。さらに、農林省林業試験場の遺伝育種第三研究室長 勝田 桓博士および同遺伝育種第一研究室 明石孝輝技官には資料の分析法や文献入手などの点で貴重など指導をうけた。一方、関東林木育種場においては、滝本陸夫前場長および柿沼 衛現場長ほか場員各位には理解あるご協力をいただいた。とくに佐々木 研育種専門官をはじめ原種課の佐々木常夫、長坂寿俊、

* ただし、実験Ⅱ-1は筆者の前任者、百瀬行男氏の交配した種子を引きついで育苗したものである。

半田孝俊, 田淵和夫, 菊地利喜夫, 大谷賢二および糸屋吉彦の各技官には, 常日ごろからこのテーマに対する討議に参加していただき, 貴重な示唆をうけるとともに資料の解析にも直接協力を仰いだ。また, 資料の整理やデータの作成には法師人和子, 野村みつ江の両氏から献身的なお世話をいただいた。これら公私にわたり多大のお力添えを願った各位に対してはここに記して心からお礼を申しあげる。

また, 本研究に用いた材料のうち, 関東林木育種場における交配母樹ならびに自殖種子の一部は, 筆者の前任者 百瀬行男前原種課長をはじめ当時の原種課の方々の努力により育成されたものである。これら先輩各位のご努力に対し深甚なる謝意を表する次第である。

I 自然自殖率と花粉の有効飛散距離

自然条件のもとで着花年齢に達した個体の間で有性生殖が行われる場合に, 現在地上に繁栄している生物集団は, その生態系内での適応上もっとも有利な型で繁殖が行われているものと考えるのは当然で, スギも例外でないはずである。しかし, 人為的に採種木を仕立てた場合, 自然条件下とは異なった交配が行われる機会が多くなる。とくに採種園として限られたクローンを1か所に集植した上で樹高を低く刈り込み, しかも若齢の段階で強制的に着花させるという不自然な状態では, 自然条件下の交配とははなはだしく異なったものになると考えなければならない。さらにこのことは自然自殖率に大きく影響する。そこで, スギの採種園において, どの程度の自然自殖率があるかという問題を, 花粉の有効飛散距離に関する実験*も含めて推定した。

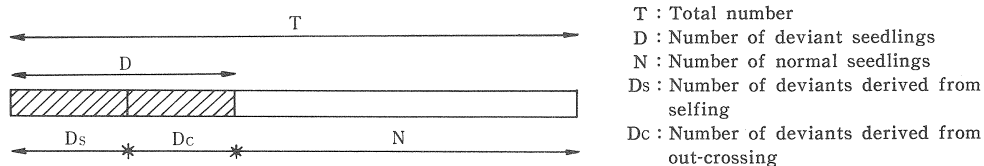
1. 受粉条件の異なる林分における自然自殖率

1) 方法と結果

① 主働遺伝子の頻度を用いた場合

スギで3:1の分離比で異常個体が現れるといわれている遺伝子に白子, 黄子および初生葉の淡緑色苗がある(大庭ら^{76)~78)89)~89)})。これら色素異常の出現する家系を用いて, 自然受粉集団に現れる色素異常個体の比率から, 自殖率の推定を試みた。まず人工交配による自家受粉と自然受粉の種子とを対応させて得た家系において, 自殖ではほぼ3:1に分離した家系を選び出し, これと対応する自然受粉集団に出現した異常個体の比率を用いて自殖率を推定した。この推定は他家受粉によって生ずる劣性ホモ個体の量を見無視すれば, 単純に(自然受粉集団での出現率)÷(自家受粉集団での出現率), または4×異常個体率で算出できるが, スギの場合は自然集団におけるこれら遺伝子の保有率がかなり高いことから, これを見無視することはできない。そこで他家受粉によって出現する異常個体の数を推定し, これを全異常個体数から差し引いて自殖から生じた異常個体の数を算出するという方法をとった。

すなわち, 自然受粉から得られた家系内の個体の総数(T)を異常個体数(D)+正常個体数(N)とし, さらにDは自家受粉から得られたもの(Ds)と他家受粉から得られたもの(Dc)からなるとすると



* 本実験は, 大庭喜八郎博士の設計により, 百瀬行男氏が試験地を造成したものであるが, これを筆者が引きつぎ, とりまとめたものである。

$$T = D + N = D_s + D_c + N$$

となる。ここで、この供試クローン集団、すなわち同一採種園に収容されたクローンのうち、ヘテロでこの遺伝子をもっている比率を 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、他家受粉個体数 $(T - 4D_s)$ の $H/4$ 倍となる。すなわち $D_c = \frac{H}{4}(T - 4D_s)$ の式で表される。

よって

$$T = D_s + \frac{H}{4}(T - 4D_s) + N$$

となり $N = T - D$ であるから

$$\begin{aligned} T &= D_s + \frac{T \cdot H}{4} - D_s \cdot H + T - D \\ 4D &= 4D_s + T \cdot H - 4D_s \cdot H \\ \frac{4D}{T} &= \frac{4D_s}{T} + H - \frac{4D_s}{T} \cdot H \\ &= \frac{4D_s}{T}(1 - H) + H \end{aligned}$$

自殖率を R とすると

$$\begin{aligned} R &= \frac{4D_s}{T} \\ \therefore R &= \frac{4(D/T) - H}{1 - H} \end{aligned}$$

となる。この式は、遺伝子頻度を (P) とし、異常個体率を (F) とした大庭らの式⁷⁹⁾と同じ結果となる。なお、この式ではそれぞれの表現型が、完全に 3:1 に分離するものとして計算されるので、個体数の計測が正確でなければならない。しかし、この実験では、直接野外にまき付け、発芽期間中に 1~2 回の観察で数えられた個体数を合計したものであるから、観察前に消失したり、または発芽おくれで見落されたものもあると考えなければならない。さらに不発芽粒の中にも、このような劣性ホモの個体が多く含まれていたことも考えられるので、結果としては実際の値より低く出るとみるべきである。しかも、 $D \geq D_s$ という条件を満足しなければ、自殖率は負値となり不合理となる。そこで、各クローンを雌親とした集団で自殖と自然受粉の両家系を同時に同じ条件で育苗した集団を用い、自殖の分離比が χ^2 検定によって 3:1 の分離比に適合したクローンのみを用いてその自然受粉集団から自殖率を推定した。

この推定値の算出には 6 つの資料を用いた。そのうち 4 つは採種木の樹高を 2~3 m に断幹して低く育て、現行の採種園に近い条件で交配したものである。まず第 1 番目は、II にかかげる実験 II-1 の資料から自殖で黄子が 3:1 に分離したと認められる富岡 2 号を選んだ。この実験に用いた 29 クローンのうち自殖のあるものは 28 クローンであるが、そのうち異常苗の観察記録があるのは 23 クローンである。このうち、3 本以上黄子を観察したのは 5 クローンであった。したがって $H = 5/23$ とし、富岡 2 号の自然受粉苗における黄子の比率 $D/T = 7/75$ から、 $R = 0.198$ を算出した。また同じく II にかかげる 1973 年の実験 II-4 から同様に黄子の分離比から $H = 11/47$ を算出し、自殖で 3:1 の分離比に適合した郡山 2 号を選び、このクローンから得られた自然受粉苗の黄子の比率 $D/T = 19/201$ から $R = 0.188$ を算出した。また 3 番目と 4 番目の推定は実験 II-5 から前の 2 例と同様に 23 クローンについて 1974 年に自殖と自然受粉の家系を対にしてつくり、いずれも翌年、野外にまき付けて色素異常個体の分離比をみた。これは、前 2 者に比べるとかなり正確に異常個体が計測されたが、やはり 3:1 の分離比に適合する家系はすくな

Table 1. 標識遺伝子を用いた自然自殖率の推定
Estimation on the ratio of natural self-fertilization
from frequency of marker genes

Polli- nation year	Kind of gene	Frequency of heterozygous (H)	Name of clones	Self-		Wind- D/T	Rate of natural self-fertilization $R = \frac{4(D/T) - H}{1 - H}$
				Normal	Deviant		
1970	Xantha	5/23=0.217	Tomioka 2	26	6	7/75=0.093	0.198
1973	Xantha	11/47=0.234	Koriyama 2	125	30	19/201=0.095	0.188
1974	Albino	2/23=0.086	Cr-Tukui 102	22	7	35/512=0.072	0.221
1974	Xantha	2/23=0.086	Abe 2	99	26	29/302=0.096	0.326
1973	Xantha	3/20=0.150	Mean value of 20 matured trees at natural stand			0.005	$\div 0$ Negative value
1973	Light green seedlings	7/20=0.350				0.003	$\div 0$ Negative value

かった。この実験の自殖家系では、白子は2クローンに、また黄子も2クローンにそれぞれ3本以上の個体が確認された。したがって白子も黄子も $H=2/23$ となる。このうち χ^2 検定で3:1の分離比に適合したのは、白子はCr-津久井102号、黄子は安部2号であった。そこで、この2つの自然受粉家系の分離比から白子は $D/T=35/512$ 、黄子は $D/T=29/302$ とそれぞれ異常個体の比率を算出し、自殖率を推定すると白子で $R=0.221$ 、黄子で $R=0.326$ となる。

さらに、第5番目と6番目の推定は壮齢に達した人工造林地における自然自殖率をみるため、水戸営林署管内で選出された精英樹4本とその周囲にある個体のなかからそれぞれ4本ずつ16個体を選び、合計20本の個体から自然受粉によって得られた種子をまき付け、色素異常苗の出現を観察した。まずこれら20本の母樹は、1972年に幹の下部にジベレリンの顆粒を埋め込んで、あらかじめ花芽の分化を促しておき、翌年種子を採取した。これを1974年に通常の方法で苗畑に箱まきした。自殖率の算出には20本の平均値を用いた。この母樹の大きさは、樹高21~33m、胸高直径24.6~59.6cmという伐期に達した壮齢林分である。この結果では黄子は $H=3/20$ 、 $D/T=0.0047$ 、また淡緑苗は $H=7/20$ 、 $D/T=0.0026$ となり、 R はいずれも負値となった。

このように算出した自然自殖率をまとめてTable 1とした。これらの値をみると採種園のように2~3mの低い母樹を用いて行った'70、'73および'74年の実験では20~30%という高い値がでた。しかし、壮齢木の実験ではいずれも負値がでた。これは、自殖がほとんど行われていないことを示している。

② 種子の発芽率を用いた場合

FRANKLIN²⁶⁾ は、 $[(C-W)/(C-S)] \times 100$ (ただし、 C は他家受粉、 W は自然受粉、 S は自家受粉によって得たそれぞれの種子の充実率) という式から、テラダマツで自然自殖率を算出している。この式で内容充実率を用いた根拠は、勝田⁵⁰⁾ が自然自殖率の算出には種子の充実率をもっとも適した値であることを発見したとして、この値を用いている(勝田の原報では自然受粉と自家受粉の差が顕著にあらわれるのは充実率であるということは報告しているが、とくに自然自殖率の算定にはふれていない)。ここでは内容充実率の代りに実験Ⅲ-3およびⅢ-5の資料(Ⅲ参照)から、まき付け量に対する実地発芽率を用いて同

様な値を算出した。この実験では得られた種子の粒数は数えられていないが、重量が記録されているので、種子 1g 当たりの粒数をほぼ同じ（通常スギは 300 粒内外であるが実際にはかなりの変動がある）と仮定して 1g 当たり実地発芽数を算出し、これを充実率の代用値とした。

なお、ここで FRANKLIN の式に用いられている内容充実率の代用値として、実地発芽率を利用することの妥当性について検討してみると次のようになる。本来 1g 当たり実地発芽数は交配家系ごとに次式のようにして得られたものである。

$$\frac{\text{全実地発芽粒数}}{\text{全種子重量(g)}} = 1\text{g 当り実地発芽数}$$

したがって実地発芽率を (G) とし、種子 1g に含まれている充実粒数を (S_F)、シイナ粒数を (S_E) とすると、内容充実率との関係は次のようになり、G は 1 より小さい値であるから内容充実率を用いた場合より小さな値となる。

$$\frac{S_F \times G}{S_F + S_E} \leq \left(\frac{S_F}{S_F + S_E} \right) \dots\dots\dots \text{内容充実率}$$

しかし、この両方の値がほぼ平行して増減するものとすれば、1g 当たり実地発芽率をもって、自然自殖率を近似的に算出してもよいと考えられる。従ってこの値を用いて III で扱っている C/S, W/S の指数から推定自殖率 (R) を次のように算出することができる。

$$W = S \cdot R + C(1 - R)$$

$$W/S = R + C/S(1 - R)$$

$$R = \left(\frac{C/S - W/S}{C/S - 1} \right)$$

なおこの式は変形すると FRANKLIN の式と一致する。そこで、この式からまず III でのべる実験 III-3 の茨城県水戸市で行った交配実験から、全平均値を用いて自然自殖率を算出すると 53.8% となる。またこの実験で混合花粉を用いた交配と自殖および自然受粉が 1 組になっているニホンバレとヤブクグリについて自殖率を算出すると、それぞれ 69.4% と 62.6% になった。さらに場所の異なる山梨県下 3 か所にある単一系統を列状に植えた母樹園で行った交配実験 III-5 での自殖率は 59.1% となる。これら茨城県および山梨県での実験結果から自殖率は 60% 内外の値となった。この両県下の実験に使われた母樹は、さし木苗を 2 列または 3 列に植栽した 10 年生内外の林分であり、クローネは完全に閉鎖している。そのため、クローン内個体間、つまりラメート間での自殖がかなり行われたものと思われる。

Table 2. 単一クローンまたは在来品種が列状に植えられている
林分の自然自殖率の推定
Estimation of the ratios of natural self-pollination at some plantations
which are arranged for a saplings of single clone or variety

Locality	Ibaraki, Mito (Expt. No. III-3)			Yamanashi (III-5)
Pollination type	Pooled population of all families	Cultivar NIHONBARE	Cultivar YABUKUGURI	Pooled population of all families
Cross-	24.8	53.9	26.1	27.9
Self-	5.3	8.1	3.1	9.8
Wind-	14.3	22.1	11.7	19.2
Ratios of natural selfing (%)	53.8	69.4	62.6	59.1

2) ま と め

これら 2 種類の実験を通して、採種園と同じ方法で幹を低く刈り込んだ林分、同一クローンを列状に植えて自然型に仕立てた幼齢林、つまり自然型に仕立てた採種園やクローン集植所のような林分、および採種林のような樹高の高い壮齢実生林分の 3 つについて自殖率を推定した。3 林分の推定方法は一定していないが、結果としては壮齢林分では 0%、採種園では 19~33%、クローン集植所では 54~69% となり、壮齢の実生林分ではほとんど自殖が行われないのに対し、同一クローンをまとめて植えた 10~15 年生林分では、70% にも達する高い自殖率となっている。したがってスギの場合は、隣接木の条件によって自然自殖率がかなり高まる可能性がある部分自殖植物といえよう。

2. 採種園における花粉の有効な飛散距離

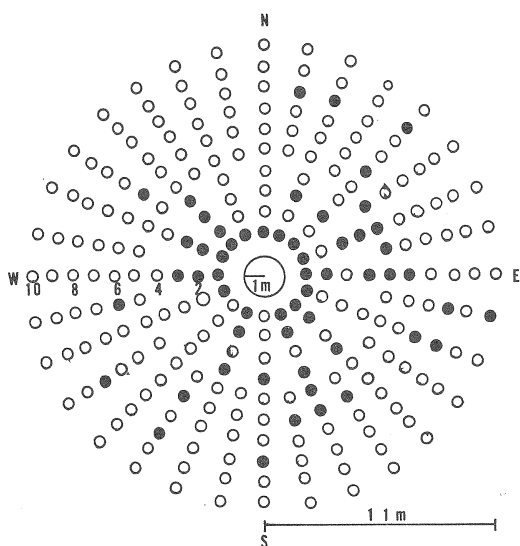


Fig. 1 花粉の有効飛散距離の測定

黒丸は1973~1975年の間に黄金スギ花粉の受精を確認した採種木

Effective distance of pollen dispersal.

The black circles were denoted situations of saplings which produces the fertilized seed with Wogon pollen during 1973 to 1975.

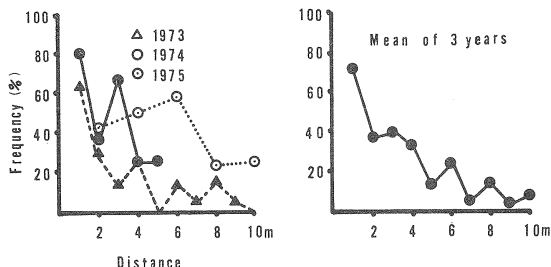


Fig. 2 花粉源からの距離と黄金スギ種子の生産頻度

Frequency of the Wogon seedlings by distance from source of pollen.

わが国のスギ採種園は、球果採取作業を容易にするため通常 2~3 m の高さで幹を切断するよう指導している。このような低い採種木の集団でどの程度花粉が飛散して受精するかを推定することは、採種園における自殖率を低くするためにも重要な意味がある。

1) 方法と結果

1970 年に 関東林木育種場構内の 平坦地で、Fig. 1 に示したように中央に黄金スギを半径 2 m の円内にまとめて植え、これを花粉源とし、その周囲に受粉個体として精英樹 2 クローンのさし木苗 250 本を放射状に混合して植え込んだ。なお、この円形の試験地は半径 11 m であり、東側は樹高 8~10 m、南面と北面はいずれも 5~6 m のスギ林でかまれている。ただし西側だけは開放されていた。したがって、周囲の条件は風当たりがすくなく花粉の飛散距離は、通常の採種園よりはやや小さいと考えられる。

また、この試験木の大きさは、1972 年の測定では樹高は 2.0~2.5 m であり、花粉源の黄金スギはこれより約 1 m 高くなっていた。このような試験地で植栽木が十分に開花結実する樹齢に達するのを待ってジベレリン処理によって着花させ、周囲木の受粉個体から種子を採取した。第 1 回は

1972年の7月にジベレリン 100 ppm を葉面散布し、1973年の10月に球果を採取した。この種子を翌1974年の春受粉個体ごとにまき付け、6月上・中・下旬の3回、発芽した幼苗を観察して黄金スギの出現を記録した。その後このような実験を1973年～1975年と1974年～1976年の2回にわたって繰り返し、都合3か年の花粉飛散距離を調べた。その結果は Fig. 1, 2 に示すように、花粉が到達し受精した個体の位置は3か年とも花粉源から10 m 未満の距離であり、その量は花粉源に近いほど多く、5 m をこえると急速に少なくなっている。この際、花粉源として用いた黄金スギからも球果をとって種子をまいたが、その苗木のうち黄金スギの出現率は28%であった。したがって自殖率は28%弱となる(大庭ら⁸¹⁾、によると黄金花粉の受精による黄金苗の出現率は100%弱の値となっているので、ここでも28%弱とした)。

2) ま と め

以上の実験結果からは、樹高3 m 位の花粉源からの有効飛散距離は10 m 以内であり、受精の頻度からみると5 m 内外とみるのが妥当である。また、本試験とほぼ同じ方法で採種園の花粉飛散を調べた山手¹²²⁾の報告でも主風方向によって多少のちがいはあるが、有効飛散距離は9 m 内外と結論している。これらは予想外に小さな数値である。

一方、マツやトウヒの花粉飛散距離については WRIGHT, J. W.¹¹⁷⁾, LANGNER⁶⁶⁾ が報告しているように数百 m から数 km にも及ぶ推定値がある。もちろんこの推定は自然着花での報告で採種園のものではないが、スギの場合は自然着花の場合でも花粉の形態から考えてマツ属に比べるとかなり小さい距離となることが予想される。また、山腹斜面や突出した地形の場合、または採種木の樹高を高くした場合にはこの距離が伸びることも考えられるが、実用上は安全率をみて10 m 以内を有効飛散距離とするのが無難であろう。

3. 結 論

スギは、単一のさし木クローンを隣接させて植え、しかも樹高が5～6 m で互いにクローネが接近している状態では50～70% もの高い自殖が行われるということがわかった。しかし、樹高が21～33 m という実生の壮齡林分ではほとんど自殖率は無視してもよいと考えられる。ところで、現在わが国で造成されている採種園は、樹高を2～3 m におさえクローネが接触しない程度の間隔をとっているが、このような採種木では、すくなくともこの実験結果からは20～30% の自殖が行われていると推定される。また、花粉の有効な飛散距離はおおむね5 m までと推定されるので、採種園においては、4 m または5 m 間隔で方形植えした場合、主として隣接する個体間のみで花粉の交換が行われているとみなされる。したがって1列こえて受粉することはあってもその頻度は極めて低いと考えられる。

II 自然受粉家系と人工自殖家系の比較による 形質別自殖弱勢度の推定

受粉様式の異なる集団を比較する場合に重要なことは、自然状態で受粉が行われた家系に比べて、自家受粉家系がどのような形質で遺伝的な違いを示すかということである。しかし、この差はクローンにより、また年度により大きな差があるので、ここでは、筆者が過去に行った実験を整理し、人工自殖と自然受粉の両家系を対応させ、一般的に現れる基本的形質の自殖弱勢を比較検討した。

1. 材 料 と 方 法

関東林木育種場において、スギ精英樹クローンおよび在来品種を用いて人工受粉による自殖家系を、年

々、数十家系ずつ育成した。この交配は 1967 年から、1975 手まで 8 か年間にわたって行われたものであるが、そのうち本研究では記録の確実な 5 か年の交配集団を用いた。これらの交配は大部分が、採種園または採種園とはほぼ同じ高さに仕立てられた 2~3 m の台木を用い、自家受粉と同時に自然受粉の家系も育成したものである。これらの家系はいずれも 1 クローン当たり 2 本のラメートを選び、同一クローンに属するラメートは自然自殖を防ぐため、すくなくとも 10 m 以上離すようにして花芽を分化させた。花芽の分化促進には市販のジベレリン (GA₃) を用いて 50 ppm の水溶液を 2 回散布した。そして、1 本は自然状態で受粉させ、他の 1 本は雄花と雌花の両方の花がついている枝を同じ交配袋に収容し自家受粉させた。

これらの種子は、毎年秋に採取し、とくに精選せず低温で貯蔵した後、翌年の春、通常の方法で野外にまき付けた。ただし、競争を緩和し、個体数の記録を便利にするため、列状にまき付けた。なお、まき付けは原則として得られた種子のすべてをまいたが、年によっては、無作為にその一部を抽出してまき付けた場合もある。まき付け後は、発芽本数を 1~2 週間おきに数え、同時に色素または形態の異常を観察記録した。さらに秋には総本数を数えるとともに苗長を測定した。この間、間引きは全く行わなかった。

2 年目は床替を行い、秋には枯損苗数と苗長を測定した。その際、生存している個体は原則としてすべて床替することにしたが、とくに数量の多いものは無作為に全本数の 3 分の 1 から、2 分の 1 を抽出して床替した。1 回床替後の取り扱いは年によって一定せず、そのまま据え置いたものから 2 回床替して据え置いたもの、または山出したものなどがある。これらの材料を一覧表にして示すと Table 3 のようになり、全部で 5 回の交配資料が得られた。なお、観察年数は実験によって異なるが、最高は 5 年生まで

Table 3. 自家受粉と自然受粉を比較した実験の一覧表
The experiment list of controlled self- and wind-pollinations

Experiment No.	Pollination year	Yearly procedure							
		'69	'70	'71	'72	'73	'74	'75	'76
II-1	1970	Gb	P	S Od Eg	Tp Od Eg	Tp Eg	Rb Eg	Rb	Rb
II-2	1971		Gb	P	S Eg	Tp Eg	Rb Eg	Rb Eg	Rb Eg
II-3	1972			Gb	P	S Eg	Tp Eg	Tp Eg	Rb
II-4	1973				Gb	P	S Eg Od	Tp Eg	Tp
II-5	1974					Gb	P	S Eg Od	Tp

注) Gb: ジベレリン処理, Rb: 据置き, P: 受粉, Eg: 樹高測定, S: まき付け, Od: 異常個体の観察, Tp: 床替

Note) Gb: Gibberelin treatment, Rb: Retained in bed, P: Pollination, Eg: Estimation of growth on tree height, S: Sowing, Od: Observation of deviants, Tp: Transplanting.

の資料が得られた。

2. 各実験の経過と結果

この実験は、7 かにわたって行った 5 つの小実験からなっている。しかし、同一のクローンから、自家受粉と自然受粉の家系を育成した点では共通しているが、観察項目は年によって異なっている。そこで、それぞれの実験について、その経過とその間の苗木の取り扱いを年次を追って示すと Table 3 のようになる。これによると、いずれも受粉、採種、まき付け、床替の順序で育苗し、その後は 1, 2 回の床替のち植栽間隔を 30~50 cm としてそのまま据え置いた。原則として苗長の測定は毎年行ったが、II-5 のように苗齢の低いもので 1 回の測定値しかないものから II-2 のように 5 回も測定値があるものもある。また発芽後の色素または形態の異常苗についての観察は実験 II-1, II-4, II-5 の 3 つの実験についてのみ行った。

1) 受粉および育苗

各実験年度によって取り扱ったクローン数は異なり、II-5 のように 23 クローンしかない場合から II-3 のように 74 クローンもある場合もある。この交配の成功率は Table 4 に示すように全部のクローンで成功したものもあるが、大部分は、自家受粉か自然受粉かのいずれかに、欠失したものがあつた。また受粉様式による交配成功率を比較すると、全クローン数 205 のうち自家受粉は 193 家系で、また自然受粉は 176 家系でそれぞれ種子を得ることに成功しているので、わずかに自殖の方が成功率は高かった。また、まき付け後苗木を得ることのできたクローンは自家受粉家系では 176、自然受粉家系では 175 となり、ほとんど差がない。したがって、同一クローンから自家、自然両受粉を対応させて家系を得ることができたものはさらにすくなくなり、Table 4 に () で示したように種子の段階では 152、苗木の段階では 144 となっている。そこで次項からは量的形質の比較には、これら対応のある家系のみを用いて分析を進めることにした。

2) 実地発芽率

得られた種子に対する厳密な品質鑑定は行っていない。この実験期間中、はじめの 2 つの実験、II-1, II-2 では発芽本数は記録されているが、まき付け種子量の記録がない。しかし、それに続いて行った II-3, II-4 および II-5 にはまき付け種子量の記録があるので、種子 1g 当たり実地発芽数を算定するこ

Table 4. 各実験に用いられた家系数一覧表
Number of families carried out self- and wind-pollination
in each experiment

Expt. No.	Number of clones used for pollination	Number of families produced seed		Number of families obtained seedlings	
		Self-	Wind-	Self-	Wind-
II-1	29	28	17 (16)	23	16 (16)
II-2	28	28	19 (19)	28	19 (19)
II-3	74	67	74 (55)	61	74 (50)
II-4	51	47	43 (39)	41	43 (36)
II-5	23	23	23 (23)	23	23 (23)

注) () は自家受粉と自然受粉の家系を対にして得たクローンの数

Note) () showing the numbers of clones from which be able to create paired population from self- and wind-pollination.

とができた。これらの結果を各実験ごとに交配様式別に平均値で示すと Table 5 のようになり、また総平均でも自家受粉家系の 13.3% に対し自然受粉家系は 23.0% となるので 2 倍近い値が得られた。この差は各実験とも危険率 0.1% で有意であった。

3) 異常個体の種類とその出現率

この観察は実験 II-1, II-4 および II-5 の 3 つについて行った。観察した異常苗は色素異常では白子、

Table 5. 1 g 当り 発 芽 粒 数
Mean number of germinations per one gr. seeds

Expt. No.		II-3	II-4	II-5	Means of all experiments
Pollination type	Self-	16.4	11.7	11.8	13.3
	Wind-	22.2	19.3	27.5	23.0
W/S ratio		1.35	1.65	2.33	1.73

Table 6. 異常個体の分離比 (異常個体数/全個体数)
Segregation ratios of deviants (Number of deviants/
No. of total seedlings)

Expt. No.	Age of seedlings	Chlorotic deviant		Morphological deviant	
		Self-	Wind-	Self-	Wind-
II-1	One	365/1,855	156/1,174	—	—
	Two	42/707	51/614	116/707	30/614
II-4	One	155/3,814	163/7,666	—	—
II-5	One	90/1,629	10/4,714	—	—

Table 7. 白子、黄子および淡緑色苗の分離比
Segregation of chlorotic deviants

Experiment No.	Pollination types	Kind of chlorotic deviants					
		Albino		Xantha		Light green seedling	
		(A) Ratio	(B) Number	(A) Ratio	(B) Number	(A) Ratio	(B) Number
II-1	S	1/23	0	5/23	1	21/23	5
	W	0/17	—	4/17	—	1/17	—
II-4	S	1/47	0	11/47	1		
	W	0/43	—	12/43	—		
II-5	S	2/23	1	2/23	1	9/23	0
	W	0/23	—	0/23	—	1/23	—

注) (A) は異常個体を分離した家系率, (B) は個体の分離比が 3:1 に適合した家系。

Note) (A) are the ratios of number of families segregated deviant, and (B) are number of families fit to 3:1 segregation ratio.

黄子, 淡緑色苗のように, すでに分離比が確認されているものを主としたがその他, 白色や黄色がキメラ状に現れたものなど色素の点で著しく異常と認められるものも記録した。また形態上の異常苗は, 主として矮性苗であったが, 一部には, 針葉が著しく太いものや短いものも含まれていた。これら苗木の出現率を色素異常と形態異常にわけて一括して示すと Table 6 のようになった。

このうち, 子葉の色素異常個体の出現家系率を白子, 黄子および淡緑色苗について, それぞれの出現家系率と自殖によって 3:1 の分離比に適合した家系数とを示すと Table 7 のようになった。この表に示すように 3:1 に分離した家系数は極めて少数であり, 大部分は理論値の 10 分の 1 程度の出現率であった。また実験 II-1 の淡緑色苗には 3:1 に適合した家系数が 5 つもあったが, これは後の調査で多数の黄子が含まれていることがわかったので, I の自殖率の計算からは除外した。Table 1 に示した自殖率の算出にはこの表の II-1, II-4 の黄子と II-5 の白子と黄子の出現率を用いた。なお, II-1 については (1-1) 苗の段階でも異常個体の出現を調べたが, 前記の色素異常はほとんど消滅し, 一部淡緑苗の中に正常色にもどったものがあった。また矮性苗の出現率は高く, 28 家系のうち半数以上に矮性苗型のものが含まれていた。その大部分は自家受粉家系であった。

次に (1-1) 苗まで個体ごとに追跡して調査した実験 II-4 と II-5 について, 遺伝的異常個体 すなわち白子, 黄子および淡緑色苗の 3 つのうちいずれかの遺伝子をもっていると認められたクローンと認められなかったクローンとにわけて, それぞれの自殖または自然受粉家系の (1-1) 苗で苗長を比較してみた。この結果は Table 8 に示すように自家受粉の場合は両実験とも明らかにこれらの遺伝子をもったものはもたない家系より生長が劣っていた。しかし自然受粉の場合は II-5 では同じ傾向が現れたが, II-4 では逆の値となった。しかし II-4 の差は小さく, 統計的にも有意ではない。

4) 苗木の生長と生存率

自家受粉と自然受粉が対になっている家系について実験ごとに交配様式別の生存率と苗長の平均値を算出して示すと Table 9 および Table 10 のようになる。

この交配様式間の差の T 検定では, 苗長は 15 組のうち 14 組までは危険率 0.1 または 0.5% というかなり高水準であった。ただし 1 組は有意でなかった。しかし, ここでは一応すべて有意な差が得られたものとして両交配様式間の差を比率で示すため, W/S 比を算出した。この結果は例外なく自然受粉家系は自家受粉家系より勝っていて 1.0 以上の値となっていた。また苗齢との関係では年齢を重ねるに従ってそ

Table 8. 異常個体を保有した家系と保有しない家系の苗長のちがい
Differences in tree height between families with and without deviants

Expt. No.	Pollination type	Family with deviant		Family without deviant	
		No. of families	Mean height (cm)	No. of families	Mean height (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

注) II-4 の自然受粉を除いては 5% 水準で有意差があった。

Note) Significance at 5% level in both experiment excepting II-4 wind-.

Table 9. 苗齡ごとの生存率とそのS/W比
Survival ratios of seedlings in each stage and their S/W

Years after germination			1	2	3	4	5
Seedling age			(1-0)	(1-1)	(1-1-1)	(1-1-2)	(1-1-3)
Experiment number	II-1	Self-	76.18	84.92	81.83	83.66	—
		Wind-	90.77	82.17	83.20	98.56	—
		W/S	1.19	0.97	1.02	1.18	—
	II-2	Self-	—	67.61	76.18	86.77	98.83
		Wind-	—	79.72	94.51	93.59	96.00
		W/S	—	1.13	1.24	1.08	0.97
	II-3	Self-	—	53.07	76.10	—	—
		Wind-	—	60.08	89.20	—	—
		W/S	—	1.18	1.17	—	—
	II-4	Self-	60.00	42.70	—	—	—
		Wind-	64.00	72.60	—	—	—
		W/S	1.07	1.70	—	—	—
	II-5	Self-	50.00	—	—	—	—
		Wind-	52.00	—	—	—	—
		W/S	1.04	—	—	—	—
Means of W/S			1.10	1.25	1.14	1.13	0.97

Table 10. 各苗齡別樹高生長とそのW/S比
Tree height in each stage (cm) and their W/S ratios

Years after germination			1	2	3	4	5
Seedling age			(1-0)	(1-1)	(1-1-1)	(1-1-2)	(1-1-3)
Experiment number	II-1	Self-	7.32	20.83	44.40	77.10	—
		Wind-	9.72	30.49	67.56	131.12	—
		W/S	1.33	1.46	1.52	1.70	—
	II-2	Self-	8.93	23.00	37.11	62.98	96.90
		Wind-	14.74	34.96	61.09	99.32	153.55
		W/S	1.65	1.52	1.65	1.58	1.84
	II-3	Self-	14.80	17.50	38.60	—	—
		Wind-	20.10	24.60	54.70	—	—
		W/S	1.36	1.41	1.42	—	—
	II-4	Self-	10.20	19.70	—	—	—
		Wind-	13.80	25.80	—	—	—
		W/S	1.35	1.31	—	—	—
	II-5	Self-	9.10	—	—	—	—
		Wind-	10.80	—	—	—	—
		W/S	1.19	—	—	—	—
Means of W/S			1.38	1.43	1.53	1.64	1.84

の差が大きくなった。一方生存率 (Table 9) についても、13 組のうち 4 組には有意差がなかったが他は 1% または 5% 水準で有意差があったので、これもすべて有意差が得られたものとして W/S 比を算出した。その結果 2 例を除いて 11 例で 1.0 以上の値が算出された。また苗齢との関係では (1-1) 苗の段階で W/S 比は最高となったがその後この比は小さくなる傾向があった。

3. 考 察

林木の自殖弱勢を比較するための実験として、自然受粉家系 (W) と自家受粉家系 (S) との単純な比較がマツ類をはじめ、主要樹種について古くから行われてきた。すでに 1940 年には LANGLET⁶⁵⁾ がトウヒ属について自家受粉家系と自然受粉家系の比較を行って自家受粉家系の生存力が著しく弱いことを確認している。その後 1950 年以降は、広く多くの樹種についてこの種の実験が行われている。主なものをあげると、*Pinus monticola* (BARNER, et al.²⁾), *P. sylvestris* (FORSHELL¹⁷⁾), *P. taeda* (FRANKLIN²¹⁾~²³⁾), *P. resinosa* (FOWLER¹⁹⁾~²⁰⁾), *P. elliotii* (MERGEN⁷¹⁾), *P. thunbergii* (斎藤ほか⁸⁹⁾), *P. ponderosa* (SORENSEN, et al.¹⁰²⁾), *Picea abies* (LANGNER⁶⁶⁾), *Dieckert*¹¹⁾), *Picea glauca* (KING, et al.⁵⁶⁾), *Larix decidua* (DIECKERT¹¹⁾), *Pseudotsuga menziesii* (SORENSEN¹⁰⁰⁾~¹⁰²⁾) および *Betula pendula* and *B. pubescens* (STERN¹⁰⁶⁾) などの樹種についての報告がある。これら実験の多くは、種子の内容充実率、発芽力、苗木または成木の生長量において、自殖が林木の生育にとって有害なものであることを示している。

わが国のスギについては、もっとも古い実験として、1932 年に行われたスギの人工交配があげられるが、これは野原が 30 年生の生育状況を '63 年にとりまとめ、自殖の樹高は他殖の半分ほどで極めて自殖弱勢が顕著であると報告している (NOHARA⁷⁵⁾)。この自殖弱勢現象は生存のために、マイナスの働きをもつ遺伝子の劣性ホモによるものと推定されるが、本研究で扱っている自家受粉対自然受粉の比較では、たとえ雌親は同じ遺伝子型であっても、自然自殖率は場所の自然受粉条件によってその子供群の遺伝子とその頻度は異なってくるので、自殖弱勢現象を解明するには不十分である。また現実の採種園を考えるとそこから生産される種苗はいわゆる自然受粉と呼ばれるものであるが、その中には同じ個体のクローネ内または同一クローンに所属するラメート間の受粉による自殖とクローン間の他家受粉とが混合していることになる。したがって、自家受粉と自然受粉の比較は完全な自家受粉集団と他家受粉に自家受粉がある割合で混合した集団との比較ということになる。

ここでは、現行の採種園という特殊な交雑環境の中で受精した種子を他の交配様式と比較するために、厳密な人工交配による自殖家系をもとにして、採種園で生産される自然受粉家系の評価値を算出した。すなわち、自殖 (S) をもとにして自然受粉 (W) の評価値を出すため、W/S 比をもって論議をすすめることにした。したがって W/S 比は、自殖弱勢の度合の逆数であり、この値が大きいくほど、自殖によるマイナスの効果が大きいことになる。ここにあげた実験から得られた資料は、まき付け種子量に対する実地発芽率、自然状態における樹高生長量および枯損率であるが各形質別の値は Table 5, Table 9 および Table 10 に示されている。次に、これらの形質値における自家受粉と自然受粉との差から、現実の採種園における自殖率が次代の林木集団にどのように影響するかを考察してみる。

1) 発芽力および生存力

交配によって得られた種子の品質に関する記録はすべての実験で省略されているので、胚致死遺伝子に関する検討はできないが、実験 II-3, II-4 および II-5 では、まき付け量と発芽個体数が詳しく記録されているので、まき付け種子重に対する発芽本数率を算出することができた。この値をまとめた Table 5

によると W/S は 1.35 から 2.33 となる。この値は種子の豊凶があるので、年により大きく変わるものと思われるが、平均 1.73 で自家受粉より自然受粉の方が著しく発芽率が高くなっていることがわかる。この差は純正種子を得てから、この中に含まれるシイナ、不発芽粒および発芽力の微弱な種子などの混合比率の総合評価値として得られたものであり、自家受粉がいかに実地発芽力において劣っているかを示すものである。

次に生存率を苗齢別にまとめた Table 9 によると年によってそれぞれ苗木の取り扱いが異なり、また気象害の異常発生などもあるので、実験によっては例外もあるが、5つの実験を通して次のことがいえる。(1-0) 苗の場合は発生してから秋までの消失を示すものであるから、比較的両者の間の差はすくないが、越冬させ、床替後 (1-1) 苗の消失率の差は大きく、W/S は平均 1.25 となる。しかし、その後の消失は年とともに減少し、(1-1)-2, (1-1)-3 苗に至っては、ほとんど両者の差がなくなってくる。つまり、2年目がピークとなり、樹齢が高くなると自家受粉・自然受粉とも個体数が安定してくる。ただし、これらの苗木は苗畑で比較的密植し、環境条件が緩和されているので実際の林地に植栽された場合とは異なるのではないかと考えられる。

さらに発芽本数に対する個体数の減少を5つの実験のうち、II-5を除き、すくなくとも (1-1) 苗までの資料が得られた4つの実験の平均値をもって、各苗齢の枯損を累積して残存個体数を示すと Fig. 3 のようになる。これによると、発芽総本数に対し全く人為的な淘汰を行わず発芽個体すべてを育苗した場合には、5年生に達したとき自家受粉が 24.9% の生存率に対して自然受粉では 41.7% も生存している。一方両者の淘汰率の比をとってみると $75/58=1.29$ となり、自家受粉は自然受粉より 30% も多く淘汰されている。この生存力を支配する要因としては、すでに劣性致死遺伝子として、子葉の色素について白子、黄子および淡緑色苗の3遺伝子が確認されているが、この他遺伝様式の未確認なものでも、色彩上または形態上異常と思われるものは、大部分の家系にみられた。この異常個体の出現比率をみると、その中には環境による異常形態もかなり多く含まれていると思われる。単一遺伝子による色素異常形質は実験 (II-1)

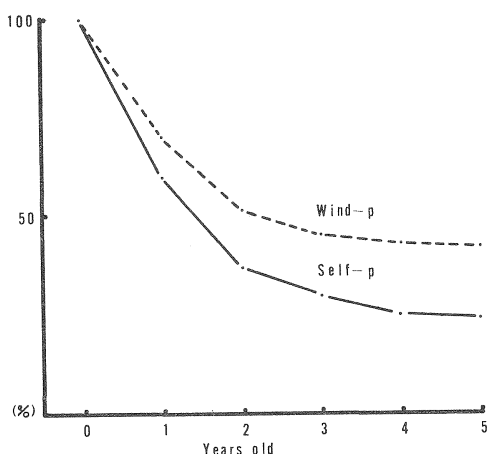


Fig. 3 自家受粉と自然受粉家系の個体数の減少経過図

Schematic representation of average decrease in the individuals of self- and wind-pollination.

では全個体数に対し自家受粉で 19%, 自然受粉で 13% もあり もっとも高率であったがその他の実験では 10% 以下であった。また形態異常は 1 例だけであるが、実験 (II-1) で、自家受粉家系には 17%, 自然受粉には 5% ほどでている (Table 6)。これは多少の形態上の差はあったが大半は矮性苗であった。このような異常個体率と枯損率を比べてみると、最も枯損率の高かった時期、つまり (1-0) 苗から (1-1) 苗に生長するまでの枯損本数は Table 9 から受粉様式別に平均値を出すと自家受粉で 37.9, 自然受粉で 26.4 となる。この値に比べると異常個体の出現率の方が小さいので、これを直ちに致死または半致死遺伝子の働きとすることはできないが、異常個体数も枯損率も自家受粉が自然受粉より大きいという点では一致

しているので、外見上異常を示す遺伝子が致死または、半致死としてある程度作用しているのではないかと考えられる。

2) 樹高生長

まず前述の異常個体の出現と樹高生長の関係をみるため、子葉にあらわれる白子・黄子および淡緑色苗の3つについてだけ調査した実験Ⅱ-4、Ⅱ-5で、この3形質の出現した家系と全く出現しない家系の苗長をTable 8で比較してみる。この表によるとこれら3形質の出現した家系では、まき付けから1生長期を経過するまでの苗長生長が、3つの異常形質の出現しなかった家系より小さくなっている。このことは、致死遺伝子が劣性ホモになった個体は消滅してしまうので直接苗木集団の平均生長には関与しないが、このような異常個体を分離しやすいクローンは苗長を小さくする何らかの劣悪遺伝子をより多く集積しているものと考えられる。

次にここにあげた5つの実験から得た苗木の樹高を樹齢ごとにまとめて整理し、平均値とそのW/S比を示したのがTable 10である。この平均値は同じクローンで自家受粉と自然受粉が対応している家系のみを用いて算出したものであり、15組の平均値の差は実験Ⅱ-5の(1-0)苗を除いてすべて危険率は5%以下の水準で有意である。一部の例外を除いて全体としてW/S比は発芽直後は小さいが、年とともに大きくなっている。5つの実験の平均値で年ごとのW/S比をみると4年生まではほぼ0.1ずつ、また5年生では0.2上昇している。このことは、自殖による弱勢効果が年とともに顕著にあらわれてくることを示すものである。また、家系間競争のない状態でそれぞれの生長経過を比較するため両家系の樹高の生長経過を4または5生長期にわたって資料が得られた実験(Ⅱ-1)および(Ⅱ-2)について、母本となったクローンごとに示すとFig. 4およびFig. 5のようになる。これをみると、例外なく自家受粉家系は自然受粉家系より下位にあり、その差は年とともに広がっている。さらにこの生長曲線はクローンによって著しく差があり、ある家系の自家受粉は、他の家系の自然受粉よりはるかに生長のよい例がある。同図に全体の幅を示したが、この幅は自家受粉と自然受粉がオーバーラップしている。したがって、母本の選抜によっては自家受粉でもかなり生育の良いものもあるが、同じ遺伝子型を母本とする場合は自家受粉が自然受粉よりも常に生育は悪いことになる。

3) 個体数の消長

実験Ⅱ-1およびⅡ-2について、自家受粉および自然受粉家系の5か年間の樹高階別の頻度分布からFig. 6およびFig. 7を作成した。これは、それぞれの実験に用いた供試クローンをもって、採種園を構成し、これから自家受粉および自然受粉による苗木が、Ⅱ-1では1,855本:1,174本、Ⅱ-2では1,729本:2,044本の割合で得られ、これを造林したと想定し、全家系をプールして樹高階別に頻度分布をつくったことになる。もちろん、ここでは選苗による淘汰もなく、また家系間の競争による淘汰もないものと仮定した集団である。これを見ると、まき付け床における1年生苗では、平均値、モード、レンジとも自然受粉の方が大きく、歪度は自然受粉の方が小さい。しかもこれらの値の両家系間差は年とともに増大しとくに両家系の平均値差とモードの位置の差が大きく開いてくる。またレンジを示す変異係数は自家受粉、自然受粉とも年とともに拡大している。一方この集団における自家受粉家系の個体数は4～5年生になると著しく減少し、4年生で実験Ⅱ-1では全本数の28%、Ⅱ-2では29%に減少している。したがって自然受粉が相当部分を占める結果となる。このように自家受粉と自然受粉がほぼ等量に混合された集団でも、その集団に対する自家受粉の寄与率は年とともにすくなくなり、4～5年生に達すると70%以上が自然

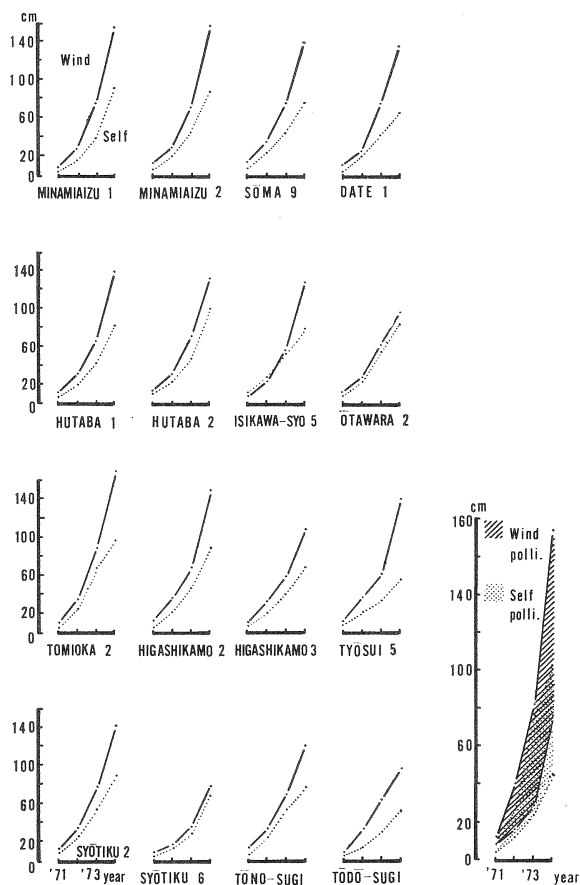


Fig. 4 自家受粉と自然受粉家系の樹高生長
の比較 (実験 II-1)

The comparisons of height growth between self- and wind-pollinated progenies (Expt. No. II-1).

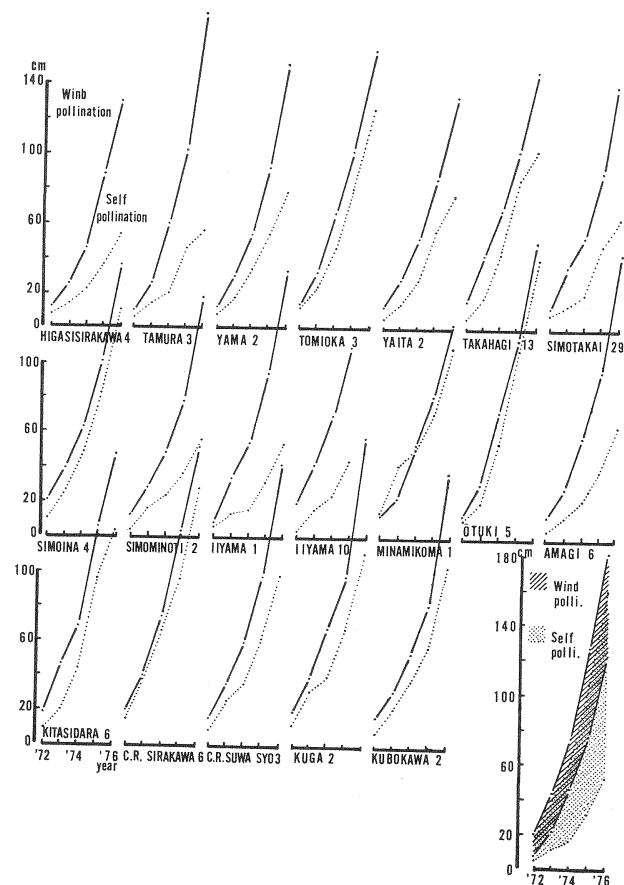


Fig. 5 自家受粉と自然受粉家系の樹高生長
の比較 (実験 II-2)

The comparisons of height growth between self- and wind-pollinated progenies (Expt. No. II-2).

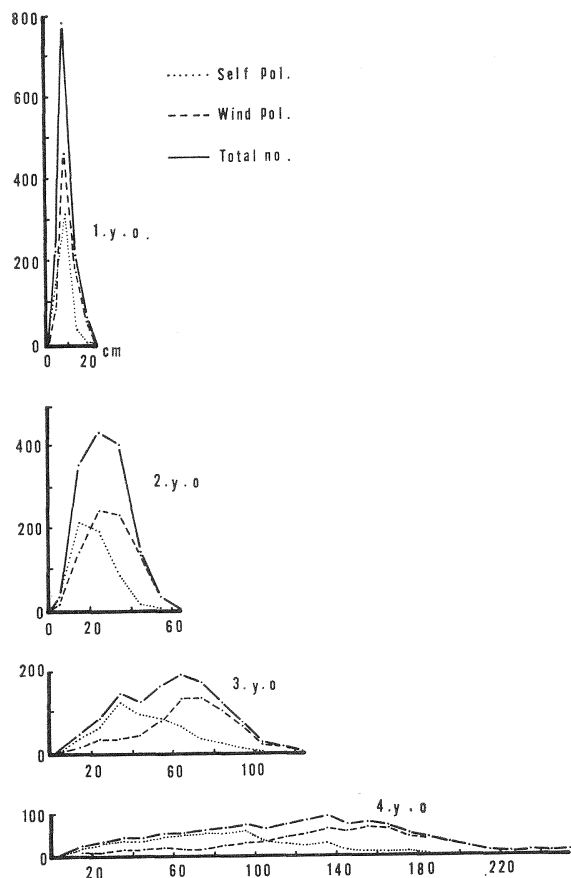


Fig. 6 苗齡別, 自家受粉および自然受粉家系の苗長頻度分布 (実験 II-1)

Frequency distributions of height in self- and wind-pollinated progenies in each age (Expt. No. II-1).

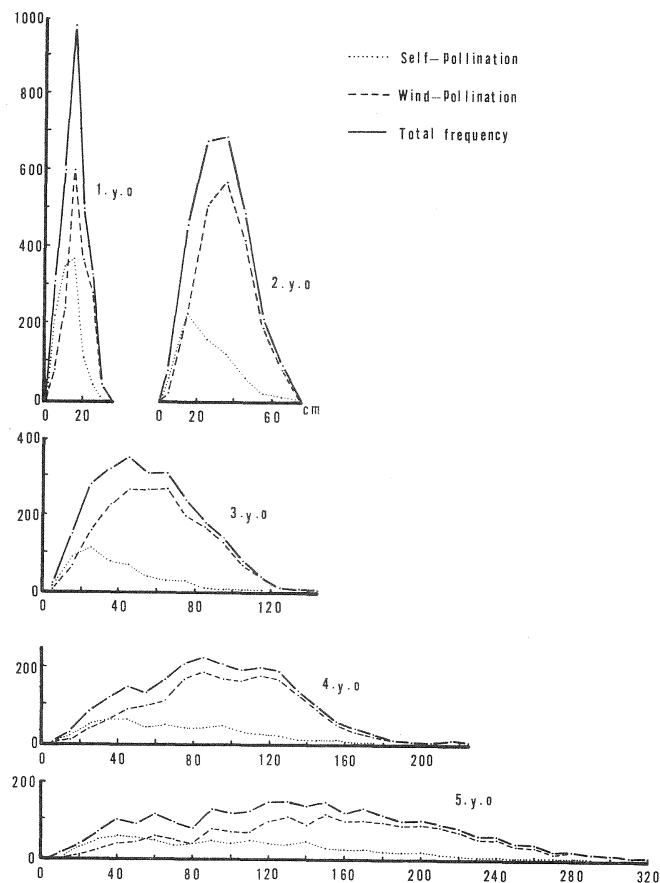


Fig. 7 苗齡別, 自家受粉および自然受粉家系の苗長頻度分布 (実験 II-2)

Frequency distributions of height in self- and wind-pollinated progenies in each age (Expt. No. II-2).

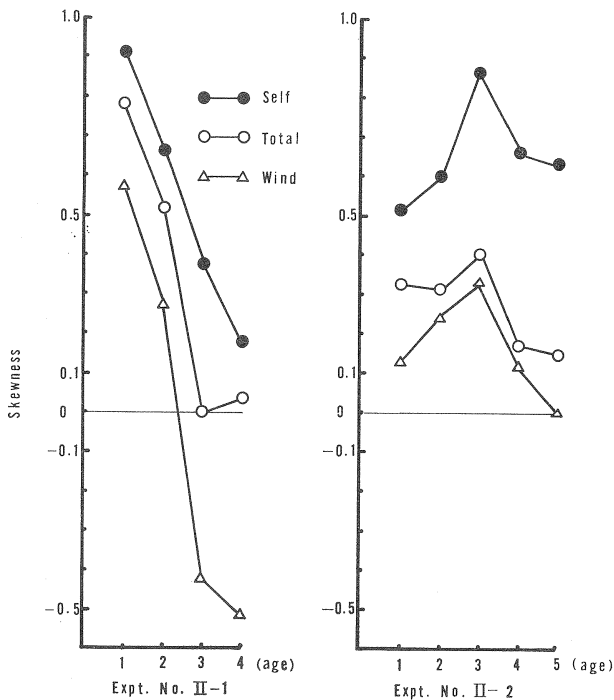


Fig. 8 樹高の頻度分布における歪度 (g_1) の減少経過

Representation of the decrease in population skewness (g_1) on the height growth.

左傾の度合が弱まるといえる。その度合は自然受粉の方が強く、歪度は0かまたは負値となるが、自家受粉はすくなくとも5年生までは負値になっていない。この現象は、常に自家受粉は自然受粉より左に傾き、モードの位置が平均値より小さいことを示し、大庭ら⁸⁴⁾が推定したように、スギには樹高生長を抑制する複数の遺伝子が存在し、自殖によってこれら遺伝子のホモ接合体の頻度が高くなるという推定を裏づける結果となっている。なお、このように自家受粉が下位の階級を占めることはさきののべた個体数の減少と育苗過程の人為的淘汰とをあわせて考えると、4～5年になった集団における自家受粉家系の寄与率は極めて低くなるものと考えられる。通常の育苗では2～3年生までに間引き選苗が行われるので、この際 Fig. 6, 7 に示す分布のすくなくとも下位3分の1は間引きや選苗によって除去されるので、4～5年生になるとほとんど自家受粉家系は消滅するものと推測される。しかしここで注目すべきことは、自家受粉家系に所属する個体でも Fig. 5 および Fig. 6 にみられるように、上位階級にランクされた個体群はそのまま、他の自然受粉家系の個体と同様に上位に分布し、下位の階級が年とともに減少してゆくのに、上位階級の減少率は自然受粉と大差がなく、生存力がかなり高いことである。このことは、自殖によって得られた個体の中にも自然受粉集団の平均値以上のものが存在することを示すものである。しかしここで供試した35家系のうち、最高の級に含まれるものは例外なく自然受粉家系であり、自家受粉家系には自然受粉の最高個体をしのぐものは皆無である。したがって、スギの場合には自殖あるいは同系交配を続けて自殖弱勢をもたらす劣悪遺伝子群を除去してしまわない限り、自家受精作物や近交弱勢を示さない他家受精作物で用いられているような純系淘汰法を用いることは困難であろう。

受粉家系から出た個体によって占められることになる。さらに、両者の歪度を算出すると、全体として自家受粉は左に強く傾いて大きな正値が得られるが、自然受粉はその傾きが弱く自家受粉より小さい値となっている。この値が年とともにどのように変化するかを Fig. 8 に示すと2つの実験とも自然受粉は自家受粉より小さい値となっている。また II-1 では、両交配型とも年とともにほぼ平行して歪度の値が減少しているのに、II-2 は自家受粉・自然受粉とも途中で一度上昇し、その後減少の経過をたどっている。これは、この床替苗畑が著しい寒風害をうけたので、上位階級の個体がより多く枯損したためである。かくして、両実験は必ずしも同じ経過をたどってはいないが、2つの実験とも樹齢が高くなるに従って、自家受粉・自然受粉とも

III 任意交配集団に含まれる自殖家系の消長と 集団全体の生育に及ぼす自殖率の影響

自殖家系は自然受粉家系に比べると発芽率、生存率および生長量の点でそれぞれ程度の差はあるが、かなり劣悪化されていることを前節で述べた。そこで、本節では完全自殖である人工交配による自殖集団をもとにして、自殖を含むと推定される自然受粉、単交配および多交配による他家交配など、自殖率の異なる集団の比較から各形質値について、集団全体に対する自殖率の影響をしらべた。前述のように林木の採種園は、なるべく二面交配に近い組み合わせの種子を生産し、各組み合わせの寄与率をなるべく均一にするように設計されたものであるが、実際には採種園の立地条件や採種木の仕立て方などから、必ずしも等量の単交配の集合体とはならず、また、交配様式によって淘汰率も異なってくるので、生産される種子量は仮想された二面交配によって生ずるものとは一致しないことが予想される。そこで、次のべる9つの実験結果を整理し、その集団の生育能力と自殖率との関係について2, 3の考察を加えてみた。

1. 材料と方法

交配母樹は、関東林木育種場内に植栽されている在来品種または精英樹クローンが主であるが、この他に山梨県林業試験場の西原苗畑、徳間採種園、および御坂試験地の交配材料も含まれている。

これらの交配で得られた種子は脱種したあと大部分の実験ではその全量を通常の方法で野外にまき付けた。また、その後は原則として間引きは行っていない。また、床替も発芽してから翌年春まで生存した個体はすべて移植した。その間に苗長測定と色素異常個体の観察を行った。これら各実験の組み合わせ数は、はなはだしく異なり、しかも測定項目もさまざまであったが、得られた資料は原則として次の4項目についてとりまとめた。

1) 稔性、発芽率、生長量、生存率についての交配様式間の比較(W/S, C/S比)

各交配実験ごとに、得られた家系はすべてプールして任意交配によって得た集団とみなし、その自殖率は家系数または苗木数の比率で示した。そして自殖率の異なる各集団において自殖家系の占める位置とその消長をみた。

ここで扱っている資料は交配様式の種類が実験によって異なっているので、これを相対的に比較するため、交配様式によってすべての家系を前述の(S), (W), (C)の3つに分類し、あくまでもその自殖家系をもとにして、他の交配様式から得た家系との形質値の比をもって評価値とすることにした。したがって、ここで用いた指数はW/SおよびC/Sとなり、自殖弱勢度の逆数となっている。ただし、自然受粉はその交配に用いたすべての母本と不特定の父本との交配によって得られた値の平均値であり、他家交配はその交配に供したクローン間の他家単交配を平均した $Cs = \sum x_{ij}/n$ (n は組み合わせ数, x_{ij} は i 個体を雌親とし, j 個体を雄親とした家系の値, ただし $i \neq j$) と同じく各供試クローンに特定複数の父本から花粉をとり、これを混合して交配したものを平均した値 $Cp = \sum c_i/m$ (m は供試母本数, c_i は i 個体を雌親とし, m 個の雄親の花粉を混合して交配した家系の値) とである。したがって、ここで算出する評価値はいずれも資料数が一定していない。そのため、各交配様式別の評価値は、それぞれの様式に所属する家系数をくり返し数とし大きさの等しくない母数模型として分析した。ただし、ここでは一組の交配家系をすべてプールした1つの集団を想定し、採種園における自然受粉集団としているので、当然次の前提が入っている。

① 交配不能な組み合わせは、着花性の強弱および稔性などの関係で、自然状態でも人工交配と同じように受精が行われないであろう。

② 自然状態でまき付けた場合と同じように個体間競争は行われるが、家系間の競争は、考えられていない。

2) 組み合わせ能力の検定

ここでは全交配組み合わせの中から分析の可能な範囲の組み合わせを抽出して検定を行った。なお特定組み合わせの分散のうち、自殖家系がどの程度影響しているかをみるため、YATES¹²³⁾の完全ダイヤレル分析による特定組み合わせの分散と GRIFFING³⁶⁾の自殖を除いた分析による特定組み合わせの分散とを比較して特定組み合わせ能力に占める自殖の影響をみた。

3) 自然自殖率の推定

ここで取り扱った実験の中には、自家受粉、他家交配および自然受粉の3つの交配型を含むものがあるがその資料数ははなはだしく異なっている。しかし、ここではすべての平均値で有意差が得られたものとし、この平均値をもって各交配型の発芽率とみなせば、自然自殖率を C/S, C/W の指数から算定することができる。そこで、ここにあげた実験のうち他家交配、自然受粉、自家受粉の3交配様式で 1g 当たりの実地発芽率が信頼できる値として得られたとみなされる実験について、それぞれの交配が行われた母樹園の自然自殖率を算出した。

4) 色素異常個体の出現率

一部の実験では II と同様に白子、黄子および淡緑色苗など単一劣性遺伝子によって 3:1 に分離し、かつ外見上確認できる色素異常個体を観察し、この出現率を理論値と比べてみた。しかし、この実験ではまき付け床が野外であり発芽率も低く、観察回数も 1~2 回であったため、観察前に消失したり、観察後発芽した個体は計数に含まれていない可能性がある。したがって、異常個体数は実際の値よりかなり低く、分離比も小さくなる。しかし、これらの遺伝子を保有する家系率についてはかなり信頼度の高い資料が得られたと思われる。

2. 人工交配実験の経過とその結果

この実験は Table 11 に示すように 1964 年から 1974 年にかけて 11 か年にわたって実施したものであり、この中にはさまざまな交配様式が含まれている。各実験を大別すると、①二面交配、②2つ以上の交配様式を含んだ不規則な交配および③交配様式の異なる家系を植栽した造林地の生育調査の3つにわけられる。その内訳は二面交配 4、不規則な交配 4、それに造林地調査をまとめたもの 1 を含めて 9 つの資料からなっている。このうち、①の実験ではすべて二面交配を基本型として実行した。しかし、全部の組み合わせで完全に種子が得られたものではなく、完全な二面交配にはならなかった。この原因は大部分の交配が行われた関東林木育種場付近は凍害の常しゅう地帯であり、しばしば花芽が被害をうけた(笹沼⁹²⁾)ことと、クローンによってジベレリン効果の差がはなはだしかったことなどである。したがって全体の稔性が低く欠落家系が続出する結果となった。また Table 11 の(2)に示すその他の交配は2種類以上の交配を含むものであり、この組み合わせには自家受粉はもちろん自然受粉家系も含まれ、他家交配には単交配と多交配の2種類が含まれている。

次にこの実験は年により、交配の組み合わせと測定項目が異なっているので、実験経過を組み合わせ数、自殖率、結果率、発芽率、苗木の生長および生存率などの項目について述べるとともに前項に示した

Table 11. 人工交配実験の内訳
The lists of experiments on control pollination

Expt. No.	Pollination year	Material	Pollination type			Test field & location
			Self-	Wind-	Cross-	
(1) Diallel cross						
III-1	1973	Plus tree	7	—	31	Nursery of Kanto Forest Tree Breeding Sta.
III-2	1973	Common tree seedling	22	—	436	do.
III-3	1973	Local cultivar, cutting	8	6	45	do.
III-4(1)	1973	Plus tree	6	—	21	do.
III-4(2)	1974	Plus tree	4	—	24	do.
(2) Irregular cross pattern						
III-5	1964 to 1966	Plus tree, local cultivar & variety. Cutting & seedling	5	8	119	Nursery of Yamanashi Prefectural Forest Expt. Sta. and plantation of Morimura Co. Ltd. in Yamanashi Pref.
III-6	1967	Plus tree & local cultivar. Cutting & seedling	13	18	82	Nursery of Yamanashi P. F. E. Sta. & plantation in Minobusan, Yamanashi Pref.
III-7	1968	Plus tree, local cult. & variety. Cutting & seedling	18	14	93	Nursery of Yamanashi P. F. E. Sta., Misaka, Tomizawa & green house.
III-8	1974	Two selected populations	Wind- and poly-cross			Nursery of Kanto F. T. B. Sta.
(3) Performance at plantations						
III-9(1)	1967	Local cult. & plus tree	—	13	16	Kasama Forest District
III-9(2)	1964	Local cultivar	—	7	6	Mito Forest District
III-9(3)	1967	Local cultivar	—	3	26	Daigo Forest District
III-9(4)	1967	Local cultivar	—	8	26	Kanto Forest Tree Breed. Sta.

Table 12. 交配家系数, 種子重量, まき付け床の苗木数および (1-1) 苗の本数についての自殖比率 (実験 III-1)

The rate of selfing in total number of pollinated families
(Expt. No. III-1)

Item	Total number	Number of selfing	Rate of selfing
Number of pollinated families	38	7	0.184
Seed weight (g)	123.0	22.8	0.185
Number of seedling on seed-bed	3,144	275	0.088
Number of (1-1) seedling	1,800	157	0.078

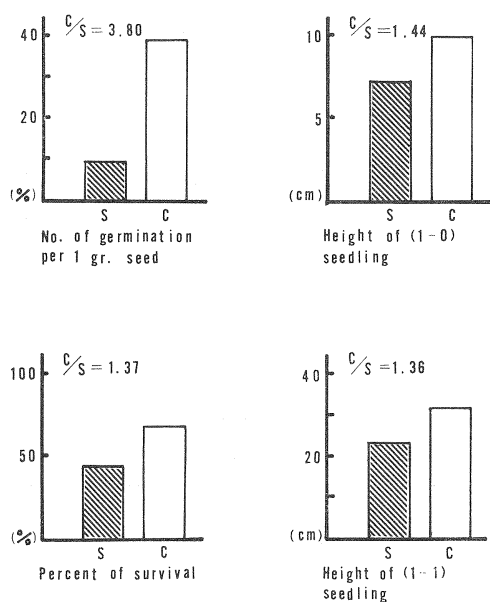


Fig. 9 交配様式別の発芽率, 生存率および苗長 (実験 III-1)

Histograms of seed germination, survival of seedlings and height growth of each pollination type (Expt. No. III-1).

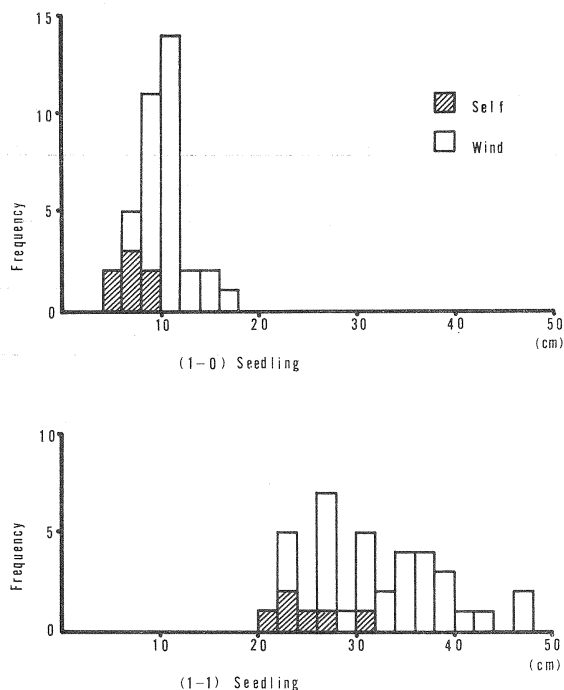


Fig. 10 苗長階別頻度分布 (実験 III-1)
Frequency distribution of height growth (Expt. No. III-1).

4項目についてとりまとめると次のようになる。

1) 自殖を含む二面交配 (実験 III-1, 2, 3, 4)

(1) 実験 III-1 (自家受粉, 他家単交配)

1971年に7つの精英樹を選び, さし木により交配母本を育成し, 1973年に二面交配を行った。その翌年には得られた種子の全量を野外にまき付けた。その後'74年の秋には(1-0)苗の苗長を, また'76年春には(1-1)苗の苗長をそれぞれ測定した。さらに'74年6月には, 色素異常苗の発生を観察した。またこの資料からまき付け床における得苗本数と(1-1)苗の得苗本数とから残存率を算出した。

① 実験結果

これらの結果を図示すると Fig. 9 のようになる。

(a) 交配組み合わせと自殖率: この交配で8クローンの二面交配を計画したが, そのうち1クローンは全く花粉が得られなかったため, 実際に交配することができたのは8(♀)×7(♂)=56の組み合わせであった。そのうち種子が得られたのは38組み合わせでその中には7つの自殖が含まれている。この組み合わせをすべてプールして1つの集団とした場合の自殖の比率は, 種子の重量では20%弱であり, (1-1)苗の本数では10%弱となる (Table 12)。

(b) 発芽率および苗木の生長: 種子1g当たりの発芽本数をもってそれぞれの家系の発芽率を算出し, これを交配様式別に平均すると自殖家系はわずかに10.6%であるのに, 他殖家系は40.5%で4

倍近い値となった。苗長は（1-0）苗より（1-1）苗の方が家系間差は小さくなっているが、やはり他家交配家系が優れている。次に生長量の推移をみるため、各家系の平均苗長の頻度をとって図化し、自殖家系を斜線で示すと Fig. 10 のようになる。なお、交配様式による差は（1-0）、（1-1）苗とも 1% 水準で有意であった。これによると自殖家系は、いずれも下位に分布し、この傾向は 1, 2 生長期とも同じである。

（c）生存率：床替時の生存率は Fig. 9 に示したように自殖家系が 41.7% であるのに対し、他家家系は 70.1% となり、他家交配家系の方がかなり高い値（1% 水準で有意）を示した。

② 結果の分析

（a）組み合わせ能力：ここで扱った発芽率と生存率とは欠測値が多かったため、有意差を合理的に検出することはできなかった。また（1-0）苗の苗長にも有意差がなかった。しかし（1-1）苗の苗長からは、南那須 1 号と下呂 3 号の 2 つを雄親とした組み合わせを除くと組み合わせ能力の有意差を検出することができた。ここでは、2 つのブロックにわけて資料が得られたので、まず、それぞれについて有意差を検定し、さらに両者を合計した値から特定組み合わせ能力の検定を行った。この場合欠測値は中村⁷⁴⁾の方法で補ない、YATES¹²³⁾ または GRIFFING³⁶⁾ の方法で分散分析を行った。その結果は Table 13 のようになったが、完全な二面交配としての分析では、Table 13 の（1）に示すように特定組み合わせ能力（SCA）および一般的正逆の差にそれぞれ 0.1% または 1% で有意差があった。しかし、特定組み合わせ能力には自殖区が 4 家系あるので、これを除いて Table 13 の（2）のように分析すると有意な差がなくなった。これは自殖弱勢による効果を取り除いたためであろう。

（b）C/S 比：この集団の C/S 比は種子重量では 4.39 であったが、本数では（1-0）苗で 13.50 となった。また発芽率は 3.80、生存率は 1.37 となり、苗長は（1-0）苗で 1.44、（1-1）苗で 1.36 となる。これらの値からいずれも他家交配家系は自家交配家系より優れていることを示している。

（c）色素異常個体の出現率：色素異常個体は 3 家系にでていたが、このうち 1 家系は自家受粉であ

Table 13. 二面交配分散分析表, (1-1) 苗
Analysis of variance of diallel cross (1-1 seedling height)

Factor	S	df	V	F
(1) . Analysis of complete diallel table				
G. C. A. (General combining ability)	11.32	3	3.773	2.963
S. C. A. (Specific combining ability)	66.05	6	11.008	29.887***
G. R. (Average maternal effect of each line)	65.27	3	21.757	75.023**
S. R. (Variation in the reciprocal differences not ascribable to G. R.)	3.00	3	1.00	0.605
Total	145.65	15		
(2) Analysis of variance without self-crossing				
G. C. A.	58.00	3	19.333	0.850
S. C. A.	24.13	2	12.063	0.530
Reciprocal	136.54	6	22.756	
Total	218.67	11		

Note) Significant level ** at 1% and *** at 0.1%.

り、他の 2 家系は他家受粉であった。白子は南那須 1 号の自殖で 7 本中 2 本、また下呂 12 号×高萩 16 号は 79 本中 1 本現れた。なお、黄子は碓氷 3 号×東加茂 10 号に 54 本のうち 1 本みられた。

(2) 実験 III-2 (自家受粉, 他家単交配)

関東地方北部の実生林分 3 か所からそれぞれ 40 本の母樹を無作為に抽出し、合計 120 の個体から、つぎ木によってクローンを養成した。これらは 1970 年に母樹を選び同年つぎ木し、翌 1971 年に鉢植えて交配母本とした。その後 1973 年に林分別に各クローン間の交配を試みた。このうち一部分は完全な二面交配となっている。'74 年には交配組み合わせごとに野外にまき付けた。その際、交配によって得られた種子 3,443 g のうち約半量に当たる 1,847 g をまき付けた。さらに翌 '75 年には床替し、'76 年はそのま据え置いた。発芽した苗木はとくに選択することなく、50 本内外を無作為に抽出し、これを 2 つのブロックにわけて床替した。その後 (1-2) 苗になり 山出し可能な苗齢に達したところで生長量および残存率を調査した。その間にまき付け床では一定間隔ごとに帯状に機械的間引きを行い、また試験林を造成する必要があったので、明らかに床替に耐え得ないとみなされるものは除去した。

① 実験結果

(a) 組み合わせ数と自殖率：交配の結果、実際に得られたクローン数および交配に用いられた雌親および雄親数を林分ごとに示すと Table 14 のような結果となった。また、Table 15 には自殖率を算出しておいたが、これによると自殖家系率は 5% となり、(1-0) 苗の苗長から算出した自殖弱勢の度合いは水戸、なこその 2 林分には強く、原町の林分には弱くていた。

(b) 苗木の生長：この 3 つの集団で行った交配の結果をプールして、それぞれ 38(♀)×9(♂)、27(♀)×6(♂) および 25(♀)×7(♂) の任意交配が行われた集団とみなし、全家系を合成して (1-1) 苗の苗長について頻度分布をつくると Fig. 11 のようになる。この結果も実験 III-1 と同様な一定の前提条件を与えるならば、それぞれの林分ごとに採種園をつくった場合に相当する。この図から樹高の頻度分布をみると自殖家系集団はいずれも下位に位している。また、母林分によって全体の平均値、分散とも大きく

Table 14. 交 配 実 験 の 結 果
Results of pollination experiment

Stand of ortet	Number of tested clones	Number of female parents	Number of pollinators	Total number of combinations	Number of self-combinations
MITO	38	38	9	189	9
NAKOSO	27	27	6	129	6
HARANOMACHI	25	25	7	109	7

Table 15. 樹 高 生 長 に お け る 自 殖 弱 勢 度
Self-depression on tree height of seedlings

Stand	Number of families : Self/(Self + Cross)	Mean height of 1-0 seedling : Self/(Self + Cross) = D	Self-depression (1-D)
MITO	9/189=0.048	20.0/25.2=0.79	0.21
NAKOSO	6/129=0.047	21.2/27.9=0.76	0.24
HARANOMACHI	7/109=0.064	28.0/29.3=0.96	0.04

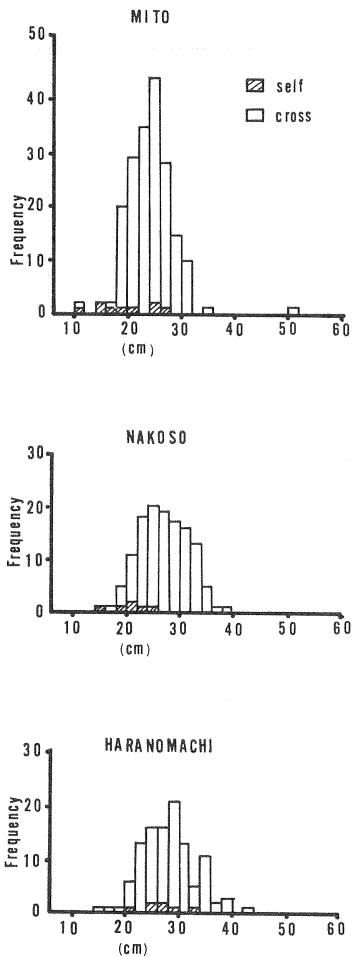


Fig. 11 苗長階別頻度分布(実験 III-2)
Frequency distribution of height growth
(Expt. No. III-2).

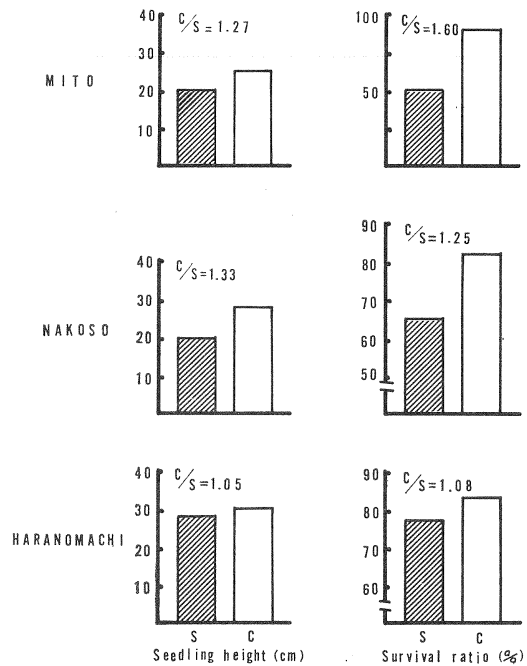


Fig. 12 交配様式別, 苗長, 生存率および
C/S 比(実験 III-2)

Differences in seedlings height and survival ratios between self- and cross-pollination (1-1 seedlings) and their C/S ratios (Expt. No. III-2).

異なっているが、水戸、なこそその2林分は自殖家系は下位の階級に集中しているのに原町の林分では自殖が中位の階級に集まる傾向があった。なお、苗長の交配様式間の差は、水戸では1%, なこそは0.1%でそれぞれ有意差があったが、原町には有意差がなかった。

(c) 生存率: 3林分の床替床における1年間の生存率は Fig. 12 のようになる。全平均としては80~90%となり、ほぼ同じ程度であるが、自殖の生存率は水戸、なこそその51, 67%に比べて原町は83%でやや高くなっている。そのため、他家交配との差が前2者では大きくなったが、全体として山出し時の苗木数の減少率は最も大きい集団でも18.9%の減少にすぎない。なお、交配様式間の統計的検定結果では、水戸は0.1%, なこそは5%でそれぞれ交配様式間に有意差があったが、原町では有意差がなかった。

② 結果の分析

(a) 組み合わせ能力: 前と同様に完全な二面交配となっている組み合わせの部分抽出して残存率と(1-2) 苗の苗長について水戸と原町の2林分で一般組み合わせ能力を計算すると Table 16 のようになる。これによると水戸の(1-2) 苗の苗長のみが有意にだが他の3例は有意でなかった。しかし、4例とも自殖を除くことにより誤差分散が小さくなり、 F の値は大きくなっている。

Table 16. 1-2 苗の苗長および生存率に関する二面交配分析
Analysis of variance of diallel table on 1-2 seedling height
and survival ratio

Character	Survival ratio				Seedling height			
Factor	With self-families		Without self-families		With self-families		Without self-families	
	m. s.	F	m. s.	F	m. s.	F	m. s.	F
(1) MITO stand								
(a) G. C. A.	$n=4$ 55.42	0.165	$n=4$ 139.24	1.246	$n=4$ 16.625	0.661	$n=4$ 15.935	4.320*
(b) S. C. A.	$n=10$ 336.87	—	$n=5$ 20.04	0.179	$n=10$ 22.125	—	$n=5$ 6.990	1.895
(c) G. R.	$n=4$ 112.92	1.102	$n=10$ 111.745	—	$n=4$ 5.009	1.783	$n=10$ 3.689	—
(d) S. R.	$n=6$ 110.95	—			$n=6$ 2.509	—		
(2) HARANOMACHI stand								
(a) G. C. A.	$n=3$ 696.85	2.569	$n=3$ 617.49	4.559	$n=3$ 7.756	0.314	$n=3$ 35.388	0.929
(b) S. C. A.	$n=6$ 271.27	—	$n=2$ 282.92	2.089	$n=6$ 24.741	—	$n=2$ 8.310	0.2183
(c) G. R.	$n=3$ 164.20	1.540	$n=6$ 135.43	—	$n=3$ 49.683	1.877	$n=6$ 38.074	—
(d) S. R.	$n=3$ 106.66	—			$n=3$ 26.465	—		

Note) * Significant level at 5%.

(b) C/S 比：林分によって家系数は、109, 128, 189 と大きなちがいはあるが、平均値から算出した生長量と生存率の C/S 比をとると、Fig. 12 に示すように母体を選んだ林分によって差がみられる。自殖弱勢度の著しいのは水戸であり、ほとんど弱勢を示さないのが原町である。

(c) 色素異常個体：3 林分のまき付け床で、色素異常個体の有無を発芽開始後 2 週間たった時点で調査した。このときは異常個体出現の有無を調べるのが目的であったため、発芽総数は数えていないが、まき付け種子粒数は各組み合わせとも 15,000 粒内外であり、実地発芽本数は 2,000～3,000 本であったので、およその出現率は推定できる。確認された主な色素異常個体は、子葉と初生葉にわけて示すと、次のような 7 種になった。

I (子葉) — ① 白子, ② 黄子, ③ 淡緑苗, ④ 白緑苗

II (初生葉) — ① 白色苗, ② 黄色苗, ③ 淡緑色苗

これら各林分で交配様式別に異常個体を保有する家系数と平均出現数とを示すと Table 17 のようになる。全発芽数は数えていないが、ほぼまき付け種子数は同じであるからこの値をもって、出現頻度とみなせば、出現頻度は家系数では 3 林分とも自殖より他家交配の方がやや高い値を示したが全体としては大差ない。また、出現本数を交配様式別に平均してみると、なこそは自家受粉が他家交配の 10 倍にもなっているが、原町では大差がなく、水戸は逆に他家交配の方が多くなっている。

Table 17. 異常個体を分離した家系率および異常個体の分離した家系と分離しない家系の苗長比較

Rate of families with deviant and comparison on height growth between with and without deviant

Stand	Pollination type	No. of produced families	Rate of families with deviants	Average No. of deviants per one family			Mean height	
				Σx	$\bar{x}$ mean	C/S	With deviant (cm)	Without deviant (cm)
MITO	S	9	0.4	7	0.8	2.1	21.0	19.2
	C	180	0.5	308	1.7		25.8	25.0
NAKOSO	S	6	0.7	31	5.2	0.1	20.6	22.5
	C	122	0.8	66	0.5		28.0	28.2
HARANOMACHI	S	7	0.4	4	0.6	0.7	31.3	25.5
	C	102	0.6	38	0.4		28.0	29.7

次に、(1-1) 苗の苗長を異常個体の出現した家系の平均苗長と出現しない家系の平均苗長とを比較すると同じく Table 17 に示したような結果となり、この実験に関する限り各林分ともほとんど差がない。これは、床替時点で山行きに耐えないと思われるものを除去したため、生長を抑制する劣悪遺伝子がホモになった個体は (1-0) 苗の段階で除去されたためであろう。

(3) 実験 III-3 (自家受粉, 他家単交配, 多交配, 自然受粉)

この実験は二面交配の他に、それぞれの母樹の花粉を等量ずつ混合して受粉させた多交配と自然受粉の家系とが含まれている。この交配は、樹齢 5～10 年生の 9 つの在来品種に精英樹 2 クローンを加え合計 11 のクローンを組み合わせて交配したものである。これらの母樹は 1972 年の 7 月にジベレリン処理を行い、'73 年の 3 月に受粉を行った。

① 実験結果

(a) 交配組み合わせと自殖率：計画された二面交配、多交配および自然受粉のすべてを満たすべく努力したが、ウラセバル、サンブスギ、ヤブクグリおよびクマスギは花芽の分化が不十分であり、とくに雄花の着生がすくなく、花粉親としてはほとんど使用できなかった。中でもウラセバルには、花芽がほとんどつかず、自殖さえもつくりができなかった。また、那珂 6 号と飯山 10 号の 2 クローンは雌花がつかず、雌親としては使用できなかった。この交配で多交配に用いた花粉は、ニホンバレ、クモトオシ、アヤスギ、ホンナスギ、那珂 6 号、飯山 10 号の花粉が多量に得られたので、これを等量ずつ混合したものである。その結果、全部で 60 家系の種子が得られたが、その内訳は自家受粉 8、他家単交配 40、多交配 5、自然受粉 6 となっている。したがって多交配と自然受粉とに自殖が入っていないとすれば全体の自殖家系率は $8/59=0.14$ となる。

(b) 1 球果当たり種子重および発芽率：1 球果当たりの得られた純正種子の平均重量は自家受粉 0.72 g、自然受粉 0.75 g、他家単交配 0.75 g、多交配 0.86 g の順に重量が大きくなっているが、中でも多交配だけが著しく大きくなっている。しかし他の 3 つには大差がなかった。この交配によって得た種子は 1974 年に通常の方法ですべて野外にまき付けた。この結果から 1 g 当たり発芽粒数を自家受粉、他家交配、自然受粉別に求めると Fig. 13 のようになり、交配様式の差は 5% 水準で有意差があった。この図

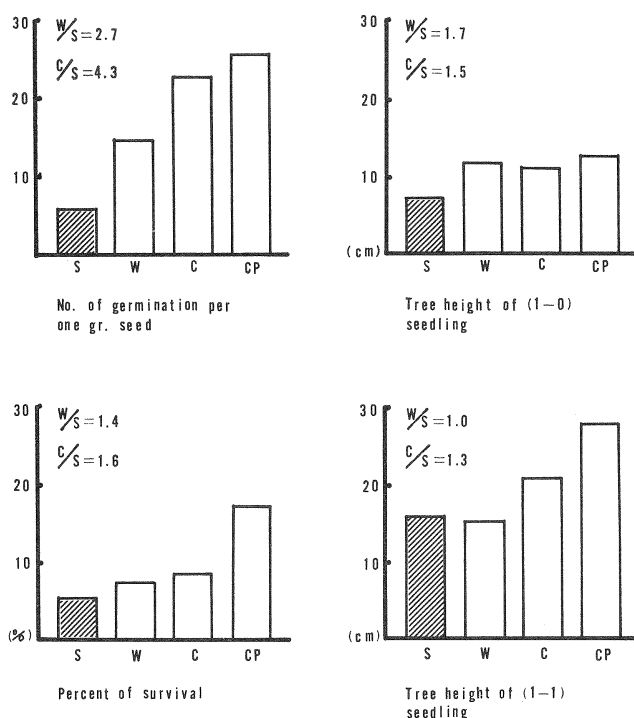


Fig. 13 交配様式別，発芽率，生存率および苗長
(実験 III-3)

Difference in germination, percentage of survival
and seedling height (Expt. No. III-3).

別に平均値を算出し，同じく Fig. 13 に示した。これによると健全苗は自殖家系では全平均の半分にも達しない低い値であったのに対し，多交配は著しく健全率が高かった。しかし，個々の組み合わせをみると，組み合わせによっては他家交配でも著しく低い値を示すものがあつた。

(d) 苗木の生長：発芽した苗木はすべて間引きすることなく生長させ，翌春まで据え置いて 1975 年の 4 月に床替した。そして，'74 年の 10 月には (1-0) の苗の苗長を，また '76 年 4 月に (1-1) 苗の苗長をそれぞれ測定した。その結果を発芽数同様にまとめると Fig. 13 のようになった。

この図をみると自殖と他家交配の差は，前項の発芽力では著しく大きく現れたが，苗長ではそれほど大きくない。しかし，(1-0) 苗の W/S 比は 1.7 となりやや大きな値がでている。なお平均値としては他家単交配より他家多交配の方が苗長は大きかった。さらに，これら各交配様式別に，苗長別本数頻度を百分率で図示し，平均値，分散および歪度を計算すると Fig. 14 に示すようになり，(1-0) 苗から (1-1) 苗になり平均値が大きくなるに従って，変異係数，歪度も大きくなっている。そのうち変異係数は，いずれの交配様式も (1-0) 苗で 0.34~0.40 の範囲であつたものが (1-1) 苗ではほぼ 0.1 ずつ同じ程度に大きくなっている。また，歪度は (1-0) 苗から (1-1) 苗になるとやはりいずれの交配様式も大きくなり，その順位も変わらない。しかし，自家受粉は他の 3 交配様式とはかけ離れて左に傾く傾向が強くなっている。頻度分布を規定するこれらの数値からみて発芽直後の苗長は，交配様式によって大きな差はないが，床替後も自殖家系はなお左に傾いていたのに自然受粉と他家交配は比較的その傾きが右に移動し，正規分布に

からわかるように自家受粉は著しく低く，自然受粉，他家単交配，多交配の順に高くなっている。

(c) 生存率：生存率は発芽本数をもとにして，その後の生存本数をもって算定すべきであるが，この実験では，正確な生存率の算定ができなかった。そこで 1975 年の 5 月に，前年の秋から翌年の春に至るまでの被害程度を記録し，これによって生存能力の比較にかえた。たまたまこの年の春は厳しい寒波が関東地方をおそつた年であり，平年発生する凍害の他に寒風による被害も発生し，苗畑にあつた苗木はもちろんのこと，植栽木も大きな被害をうけたので，その被害程度をこの実験で扱つた苗木について調査した。この資料から，全く被害をうけなかつた苗木の本数率を出し，交配様式

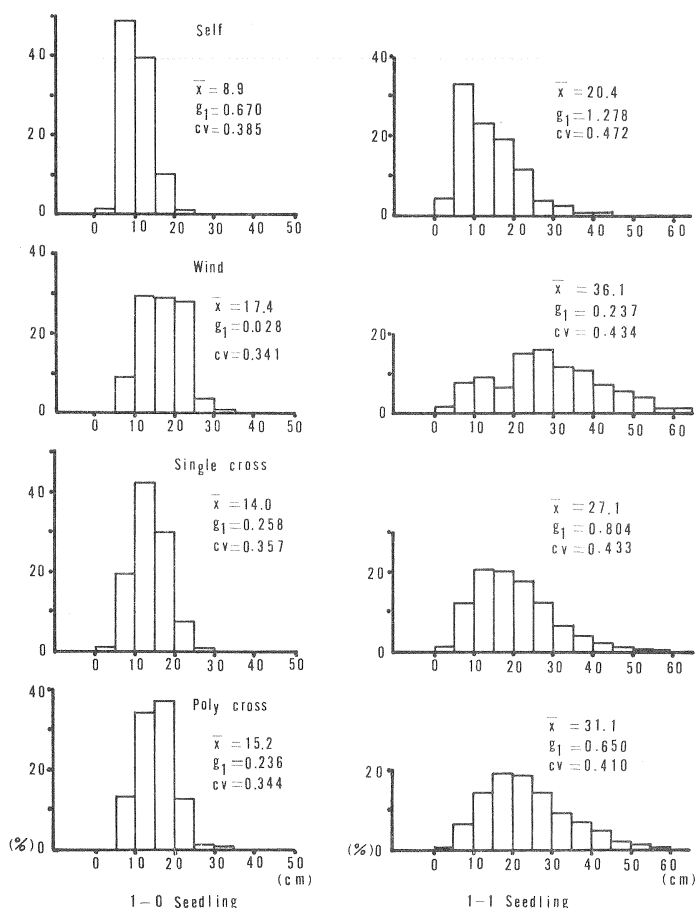


Fig. 14 交配様式別 (1-0) および (1-1) 苗の苗長頻度分布 (実験 III-3)

Frequency distribution of four pollination types in seedling height of 1-0 and 1-1 (Expt. No. III-3).

近くなっている。

② 結果の分析

(a) 組み合わせ能力：生長量に対する組み合わせ能力を前の実験と同様に 4×4 の完全な二面交配となっている部分の数値だけを用いて算出した。この実験は繰り返しを2つとることができたので、HAY-MAN⁴⁸⁾ の分析方法を用い、繰り返し間の差をもって、4つの要因について有意差を求めた。その結果は、Table 18 の (1) のように (1-0) の苗の苗長から算出した一般組み合わせ能力 (GCA)、特定組み合わせ能力 (SCA) および一般的な正逆の差には有意差があったが、特定組み合わせの正逆差には有意差がなかった。さらにこの中から自家受粉を除いて分析した結果は Table 18 の (2) のようになり (1-0) では SCA が有意になっている。なお、(1-1) 苗の苗長に対する分散分析ではアヤスギの自家受粉が欠けているので、(1-0) 苗と同様に分析することはできなかったが、自殖を除いて分析すると Table 18 の (3) のようになる。ここでは GCA は 5% 水準で有意差があったが、SCA には有意差がない。この2つの結果では必ずしも予想通り自殖を除くことにより、SCA の分散を小さくすることにならなかった。

Table 18. 二面交配の分散分析表
Analysis of variance of diallel tables

	df	S	m. s.	F
(1) 1-0 seedling height with self-families				
(a) G. C. A.	3	81.155	27.052	46.843**
(b) S. C. A.	6	82.418	13.736	52.427***
(c) G. R.	3	29.125	9.708	64.707**
(d) S. R.	3	2.953	0.984	1.037
Total	15	195.651		
(2) 1-0 seedling height without self-families				
(a) G. C. A.	3	39.913	13.204	0.0195
(b) S. C. A.	2	1,353.577	676.788	125.215**
Reciprocal	6	32.430	5.405	—
Total	11	1,425.620		
(3) 1-1 seedling height without self-families				
(a) G. C. A.	3	375.593	125.198	7.645*
(b) S. C. A.	2	32.752	16.376	0.975
Reciprocal	6	100.765	16.794	
Total	11	501.110		

Note) Significant level at 5% *, at 1% ** and at 0.1% ***.

(b) 自然自殖率：種子 1g 当たりの発芽数を発芽率とみなし、ニホンバレ、クモトオシ、アヤスギについて前述の式で自殖率を算出した。ここでは 1g 当たり発芽粒数を自家受粉と他家交配および自然受粉にわけて、それぞれプールして平均値を出し、その C/S, W/S から自殖率を出してみた。まず、C/S, W/S を算出すると、次のように 4.3, 2.7 という数値が得られる。

	家系数	平均発芽率	
自家受粉 (S)	8	5.3	C/S = 4.3
他家多交配 (C _P)	5	24.8	
他家単交配 (C _s)	40	22.9	W/S = 2.7
自然受粉 (W)	6	14.3	

この値を用いて、前述の式 $R = (C/S - W/S) / (C/S - 1)$ により、交配時の母本の自然自殖率 R を算出すると同一家系を団状に植えてあるため 54% と高い値になった（詳細は I 参照）。

(c) 色素異常個体の出現率：まき付け床における色素または形態異常を調べたところ 5 種類の異常個体が確認された。これら異常個体の出現数を全発芽数で除して出現率を求め、この値と各家系の 1g 当たり発芽本数および (1-0), (1-1) 苗の苗長との相関係数 ($n=53$) を求めると次のようになり、すべて負

	相関係数	有意水準
1g 当たり発芽本数	- 0.2811	5%
1-0 苗の平均苗長	- 0.3276	1%
1-1 苗の平均苗長	- 0.1718	有意差なし

Table 19. 交配様式別の異常個体を分離した家系頻度
Frequency of families segregated deviant in each pollination type

Pollination type	Number of families / No. of all segregated deviant / No. of all families	Ratios of families segregated deviant
Self- (S)	3 / 8	0.375
Single cross- (Cs)	19 / 43	0.441
Poly-cross (Cp)	2 / 9	0.222
(Cs+Cp)	21 / 52	0.403
Wind- (W)	2 / 9	0.222

の相関係数が得られ、(1-1) 苗の平均苗長を除いて有意であった。この結果から、異常個体の出現率が高い家系は、発芽力も苗木の生長も抑制されるということになる。

また、この出現家系頻度 (Table 19) は、自家受粉も他家単交配もほとんど差がなく、いずれも 40% ほどの家系にでているが、母本または父本によっては極めて頻度の高いものがあった。さらに自然受粉および他家多交配の場合は自家受粉や他家単交配よりすくなく、20% 強の家系にでていたが、これらも母本によっては、はなはだしく頻度の高いものがあった。

(4) 実験 III-4 (自家受粉, 他家単交配)

この実験は、1973 年と '74 年の 2 か年にわたって交配した自殖と 2 クローン間の他家単交配とが含まれている二面交配であり、交配の記録は比較的確実である。いずれも交配の前年に鉢植えにした母本をジベレリンで処理して花芽を分化させ、その年の 11 月には温室に移して 1 月に開花させ交配した。交配母本は 6 つの精英樹クローンのつぎ木 3 年生苗を用いた。

① 交配結果

(a) 1973 年の交配 (実験 III-4 (1)) : この交配では西川 3 号のラメートはいずれも花芽の分化がすくなく、自家受粉だけは可能であったが他のクローンとの交配はできなかった。実施した交配組み合わせは自家受粉が 6, 他家交配が 21 で計 27 組み合わせである。しかし、この組み合わせのうち実際に種子のとれたのは自殖 6, 他家単交配 19 の 25 であった。したがって、この自殖家系率は 0.24 である。球果の単位重量当たり得られた種子の重量比は、自家受粉で 14.8%, 他家単交配では 8.9% で自殖の方がはるかに多かった。これを '74 年 4 月に野外にまき付け、発芽本数を記録するとともに種子 1g 当たり発芽本数を算出した。またこの年の 11 月にはまき付け床における苗長を測定した。さらに第 1 回床替苗の生長は '74 年の春に測定した。なお '74 年の秋に本数の多い 17 家系 (自家受粉 3, 他家受粉 14) を用いて野外で越冬させて苗木の健全率をみた。これは翌年 5 月に開葉しはじめた時点で全く被害のないものの比率をもって健全率とした。

(b) 1974 年の交配 (実験 III-4 (2)) : 2 回目の交配は、前年と全く同じ方法で (♀) 4 × (♂) 7 = 28 の組み合わせをつくった。この内訳は自殖が 4, 他家交配が 24 となっている。したがって自殖家系率は 0.14 となった。この交配はすべての組み合わせで種子を得ることができた。得られた種子の全量を '75 年の 3 月 26 日に通常の方法で野外にまき付け、翌 '76 年には床替した。その間に交配した球果の健全率、球果重に対する精選種子重の比および種子 1g 当たり発芽本数などを記録するとともに、まき付け床における (1-0) 苗の苗長を '76 年の 4 月に測定した。

Table 20. 二 面 交 配 分 散 分 析 表
Diallel cross analysis of variance

(1) 1973-Experiment [Expt. No. III-4 (1)]

Factor	df	S	m. s.	F
(Seed weight/cone wt. inversed in arcsin, %)				
(a) G. C. A.	3	37.51	12.51	7.723*
(b) S. C. A.	6	9.72	1.62	
(c) G. R.	3	64.65	21.55	10.361*
(d) S. R.	3	6.22	2.08	
Total	15	118.10		

(Mean height of 1-0 seedlings)

(a) G. C. A. - a	3	18.41	6.14	19.81*
(b) S. C. A. - b 1	1	66.67	66.67	444.47*
- b 2	3	10.86	3.62	20.11*
- b 3	2	3.34	1.67	13.92
- b	6	80.87	13.48	89.87**
(c) G. R. - c	3	42.78	14.26	203.78**
- d	3	6.02	2.01	8.04
- t	15	148.08		
- bt	15	2.80		
Total	30			

(Mean height of 1-1 seedlings)

(a) G. C. A.	3	56.985	18.995	3.892 ^{ns} .
(b) S. C. A.	2	9.760	4.880	
Total	5	66.745		

(2) 1974-Experiment [Expt. No. III-4 (2)]

Factor	df	S	m. s.	F
(Seed wt./cone wt. %, inversed in arcsin, %)				
(a) G. C. A.	3	16.57	5.53	0.4679 ^{ns} .
(b) S. C. A.	2	0.02	0.01	0.0009
Error	6	70.87	11.82	
Total	11	87.46		

(Mean height of 1-0 seedlings)

(a) G. C. A.	3	9.153	3.0503	0.4483 ^{ns} .
(b) S. C. A.	6	40.828	6.8048	
(c) G. R.	3	21.483	7.1608	6.3891**
(d) S. R.	3	3.358	1.1192	
Total	15	74.822		

② 結果の分析

(a) C/S 比: この2か年にわたる交配の結果を自家受粉および他家交配にわけて平均値を算出して C/S 比をとり, Fig. 15 に示した。これによると種子の発芽力を示すまき付け種子 1g 当たりの発芽本数は, 他家交配の平均が自家受粉の平均の 4.1, 4.2 倍となるが, 苗長では 0.9, 1.3, 1.4 倍で発芽率に比べると大きくない。また, 健全率は 1.6 となり他家交配の方が高くなっている。

(b) 組み合わせ能力: この2つの交配で得られたそれぞれの形質について組み合わせ能力を算出し, 表に示すと Table 20 のようになる。これによると 実験 III-4 (1) は, 球果重に対する種子重の比は GCA に, また (1-0) 苗の苗長では GCA と SCA にそれぞれ有意差があったが, (1-1) 苗の苗長では差がなかった。また実験 III-4 (2) はいずれ

の形質にも GCA, SCA とともに有意差が検出されなかった。ただし, (1-0) 苗の一般的正逆の差には有意差があった。

2) 2つ以上の交配様式を含んだ不規則な交配 (実験 III-5, 6, 7, 8)

ここに示す交配実験はいずれも一定の様式に従わず, 不規則な組み合わせで実行されたものであるが, この中に2つ以上の交配様式が含まれているので, 様式間の差を比較することができた。

(1) 実験 III-5 (自家受粉, 他家単交配, 自然受粉)

① 交配の経過

この交配は 1964 年から '66 年までの3か年にわたって, 山梨県林業試験場において実行したものであり, 交配の場所は, 富士吉田市内の西原苗畑, 同苗畑の温室, 御坂試験地および徳間採穂園の4か所である。交配の主目的は, 発根の極めて旺盛なクローンと発根力に乏しいクローンとの交配により発根力に関する遺伝的資料を得ようとするものであったが, 同時に在来品種も含めて, 可能な限り多くの組み合わせをつくった。交配は, 前年の7, 8月に2回 200 ppm のジベレリン溶液を散布して花芽を分化させておき, 1月下旬に除雄と袋かけを行い, 同時に温室で切枝から花粉を採集した。受粉は2月中旬(富沢町)から3月上旬(富士吉田市)にわたって行った。また, '64, '65の両年度の交配は予備実験として実行したものであり, 家系数も少なかったので得られた種子の一部は受粉技術の適格性を判断するため, 翌年の

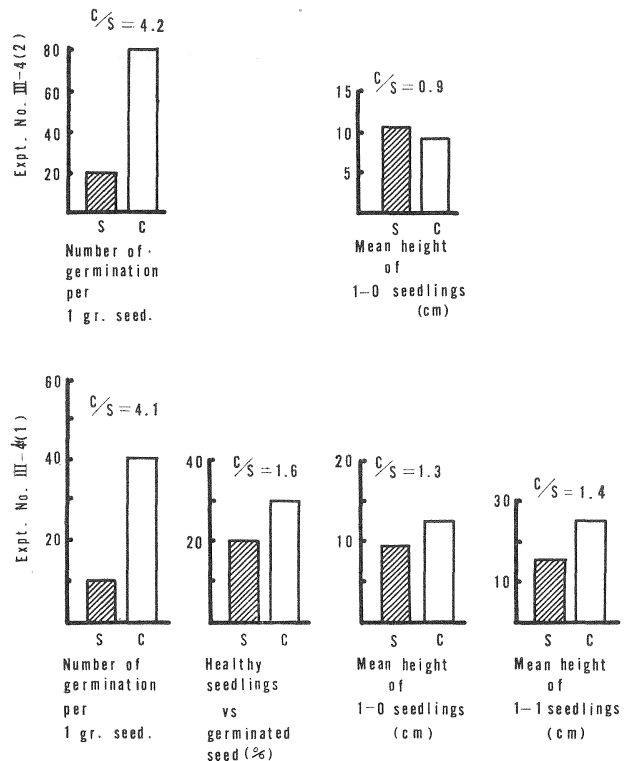


Fig. 15 交配様式別, 種子の発芽率, 苗木の健全率および苗長 (実験 III-4)

Differences in germination of seed, the rate of healthy seedlings and height growth of seedlings (Expt. No. III-4).

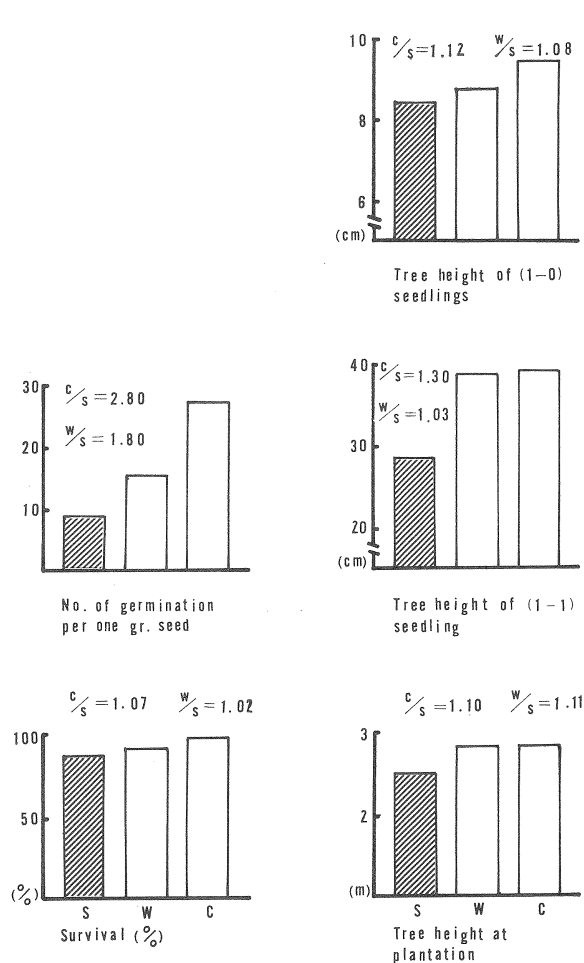


Fig. 16 交配様式別、種子の発芽率、苗木の生存率と生長および造林地での生長 (実験 III-5)

Differences in germination, percentage of survival, seedling height and height growth in plantation (Expt. No. III-5).

なる。

(b) 種子 1g 当たりの実地発芽率：この実験には、自家受粉、自然受粉、他家交配の 3 様式が含まれているので、それぞれの交配様式から得られた 1g 当たりの実地発芽率を比較してみると Fig. 16 のようになる。これによると他家交配がもっとも高く自家受粉の 2.8 倍にも達していた。しかしいずれも平均値間に有意差はなかった (25% 水準)。

交配様式	S	C	W
発芽率 (%)	9.8	27.9	17.2
	$C/S=2.8$	$W/S=1.8$	

(c) 苗木の生長：(1-0) 苗の苗長は他家交配がもっともよく、続いて自然受粉、自家受粉の順であっ

春まき付け、発芽能力を確認した。その他の種子は低温、乾燥状態に貯蔵して '66 年交配の種子と同時にまき付けた。したがってこれらの古い種子は、1g 当たり発芽数の分析からは除外した。しかし、苗長のような生長形質については、'64, '65 両年度のものも含めて検討した。

まき付けは富士吉田市の西原苗畑で行ったが、ここは高寒冷地であり冬季に寒害をうけるため、一冬は防寒被覆して越冬させておき、翌 '68 年には、富沢町の切久保苗畑に移して床替した。その間に (1-0) 苗、(1-1) 苗の苗長をそれぞれ測定した。さらに '69 年には、一家系 10 本以上あったものを 49 家系選んで山地植栽を行った。この結果は、実験 III-9 の資料に含めてある。

② 実験結果

各形質について交配様式別に平均値を図示すると Fig. 16 のようになる。

(a) 交配組み合わせと自殖率：実際に種子が得られその後の実験に供した家系統数は、自家受粉 5, 自然受粉 9, 他家交配 119 で合計 133 家系あり、全体の自殖家系統率は低く、種子の得られたもののみの家系統率は $5/115=0.04$ と

たが、(1-1) 苗になると他家交配と自然受粉との差はほとんどなかった。しかし、自家受粉は他家交配、自然受粉に比べてかなり低い値となっていた。したがって苗長の C/S 比は、(1-0) 苗で 1.12, (1-1) 苗で 1.32 と上っているが、C/W の比は、1.03 から 1.08 となりほとんど差がなかった。また、(1-1) 苗の地際直径は、C/S=1.06, C/W=1.04 となっていた。

(d) 残存率：まき付け床における得苗本数、(1-1) 苗の得苗本数および一家系当たりの平均本数とも著しい差があり、(1-0) 苗では自家受粉が 89 本であったのに対し自然受粉は 443 本もあった。しかし、これらの家系の 1 年後における生存率は、自家受粉、他家交配、自然受粉の 3 交配様式間には大差なく、90%以上が生存している。

(e) 自然自殖率：この交配から得た種子の交配様式別実地発芽率から自然自殖率を算出すると 59.1 % (I 参照) となる。この交配は大部分が樹高 3~5 m の在来品種のラメートを 1 m × 2 m の間隔で列状に植え込んだ林分で行ったため、とくに高い値が得られたものと思われる。

(f) 造林直後の樹高生長：(1-1) 苗の段階で 10 本以上あった家系を山出したところ自家受粉は 2, 他家交配は 36, 自然受粉は 11 の家系が実際に造林された。この造林地で 1 生長期を経過したもののについて樹高を測定したところ C/S, W/S 比は 1.03, 1.04 となり育苗期間中に比べると、交配様式間の差がほとんどなくなっている (Fig. 16)。

(2) 実験 III-6 (自家受粉, 他家単交配, 自然受粉)

① 交配経過

III-5 にひきついて、1967 年に精英樹クローン、在来品種および地域性実生系統を含めて、人工交配を行った。交配方法も III-5 とほぼ同じであったが、袋かけは 2 月上旬で前年より 1~2 週間おそかった。交配の組み合わせは、25 のクローンまたは在来品種を用いて不規則な 5 組の交配組み合わせで実施した。

② 交配結果

全組み合わせ数は 111 であったが、実際に発芽種子の得られたのは 93 であ

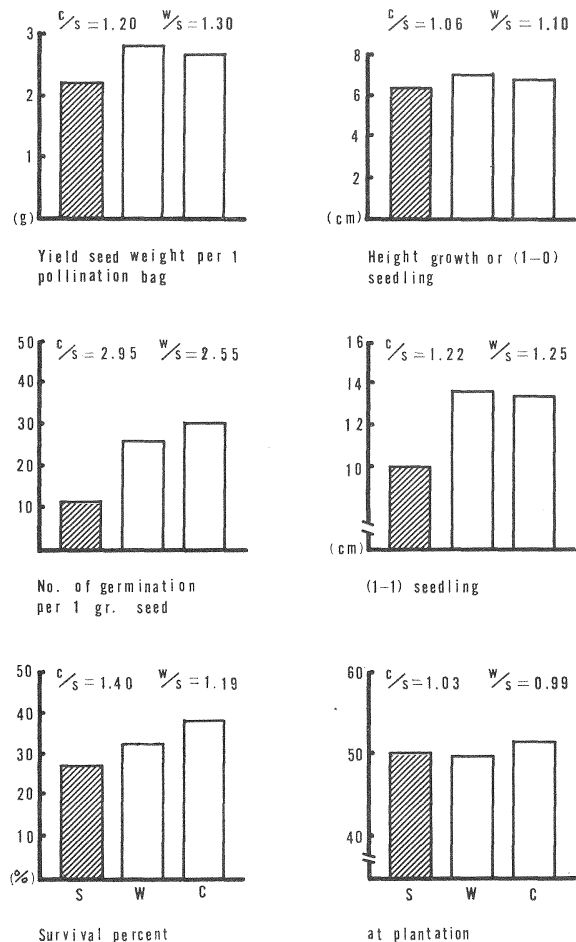


Fig. 17 交配様式別、1 交配袋当り 種子の収量、発芽率、生存率、苗長および造林地での樹高生長 (実験 III-6)

Differences in yield seed amount per one pollination bag, germination, percentage of survival and height growth of seedlings and saplings (Expt. No. III-6).

た。111の内訳は自殖13, 自然受粉17, 他家交配81となっている。

この5つの組を一括して, 1袋当たり種子の収量, 種子1g当たり発芽本数, 床替後の生存率および(1-0)苗, (1-1)苗の苗長および造林地の生長をとりまとめ自家受粉, 自然受粉, 他家交配の3交配型にまとめると Fig. 17 のようになる。

③ 結果の分析

(a) 1交配袋当たり種子の収量: 1交配袋に収容した雌花数は18~102個でかなり不揃いであったが, 平均して約60個である。この交配袋1つ当たりの種子の収量は, 自家受粉がもっともすくなく2.1gであるのに対し, 自然受粉は2.7g, 他家交配は2.6gとなっている。したがってこの実験では, 1袋当たりの種子の生産量も, ほぼ同数の雌花を用いたと仮定すれば, 雌花の成熟率も自家受粉は, 他家交配, 自然受粉に比べて劣ることになる。しかし, 統計的な有意差はなかった。

(b) 種子1g当たり発芽率: 5つの交配組をまとめてみると Fig. 17 に示すように自家受粉の10.6本に対し自然受粉では27.0本, 他家交配では30.2本となった(有意水準は10%)。この平均値を比べると自家受粉では著しく発芽率が低く, これに対し自然受粉, 他家交配は自家受粉の2~3倍にもなっている。なお, この値から自然自殖率を算出すると20.5%となり, 前の実験より著しく低くなっている。これは25の交配母本のうち9つは採種園内にあるクローンを用い, また5つは実生集団を用いたのでⅡの植栽方式による自殖率の検討からは除外した。

(c) 家系数, 本数の消長と生存率: 発芽総本数を記録していないので, まき付け床における生存率はわからないが, (1-0)苗から(1-1)苗の得苗に至る間の生存率は的確にとらえることができた。これを見ると, 家系も本数もその減少率は Fig. 17 に示したように交配によってかなり差があり, とくに自殖家系の減少が著しく, 他家交配の減少率がもっとも低かった。また, 自然受粉はその中間にあった。

(3) 実験Ⅲ-7(自家受粉, 他家単交配および自然受粉)

① 交配経過

この交配は実験Ⅲ-5, 6と同様に山梨県林業試験場において, 1968年に実行したものである。交配の方法は, 前述の2つの実験と全く同じであるが, 内容は4つの小実験からなっていて交配の場所も4か所に分かれている。そのうち3か所が野外であり, 1か所が温室である。交配に関する記録は, 受粉した球果のうち成熟した球果の比率と1球果当たり得られた種子の重量とがある。しかし, その後のまき付けから得苗に至る記録は, まき付け場所やその他の育苗条件が一定していないので交配様式の比較には不適当であると判断し, ここでは交配から種子を得るまでの資料を検討するだけにとどめた。

② 結果の分析

(a) 成熟球果率: 4か所の交配環境における成熟球果率を交配様式別にまとめると Table 21 のよう

Table 21. 受粉球果に対する成熟球果の比率
Ratios of (No. of matured cone per No. of pollinated strobilus)

Pollination type	(1) Outdoor	(2) Outdoor	(3) Outdoor	(4) Green house	Mean value of all experiments
Self-	0.684	0.345	0.532	0.718	0.568
Wind-	0.660	0.787	0.824	0.372	0.661
Cross-	0.479	0.388	0.589	0.590	0.507

Table 22. 1 球果あたり得られた種子の重量
Weight of yield seed per one cone

Pollination type	(1) Outdoor	(2) Outdoor	(3) Outdoor	(4) Green house	Mean value of all experiments
Self-	0.089	0.017	0.013	0.457	0.144
Wind-	0.068	0.035	0.031	0.330	0.116
Cross-	0.073	0.033	0.032	0.370	0.127
Mean of each place	0.077	0.028	0.025	0.386	0.129

になる。場所、交配様式とも大差はないがいずれも全球果の2分の1程度の成熟率しか得られなかった。交配様式別に求めた順位は場所により異なるが、温室内では自然受粉が自家受粉や他家交配に比べて著しく低くなっている。これは、わずか54 m²ほどの小さな温室で、浮遊花粉がすくないため、十分な受粉が行われなかったことによるものと思われる。この点はむしろ人工交配を行うには、コンタミネーションを防ぐのに好適な条件といえる。

(b) 1 球果当たりの種子量：交配袋ごとに得られた種子の重量を成熟球果数で除し、1 球果当たりの平均種子量を算出して、交配様式別にまた場所別に示すと Table 22 のようになった。これによると交配様式では3様式とも平均して0.1 g から0.15 g ほどの種子が得られたが、自然受粉がもっともすくなく、自家受粉がもっとも多くなっている。これは交配様式間に有意差はなかった。しかし、場所による差は大きく、とくに野外の交配と温室内の交配を比べると前者が0.01 ~0.09 g であるのに後者は0.33~0.46 g となっているので温室内では野外の10倍もの種子が得られたことになる。

(4) 実験 III-8 (多交配と温室内の自然受粉)

この交配は、近縁係数の高い複数の雄親花粉を混合して複数の雌親に交配した団体交配と温室内の自然受粉との比較である。

① 交配の経過

関東林木育種場において、3つの精英樹から自殖家系苗を養成し、(1-0) 苗の段階でそれぞれ300~500本の各家系集団から、大苗50本、小苗50本を選び2つのグループに分け分断選択 (disruptive selection: METTLER *et al.*, 吉川らの訳⁶⁹⁾による)を行った。この時、黄子や白子はすでに消滅していたが、形態的な変異個体や冬季に淡い緑色を示す個体は

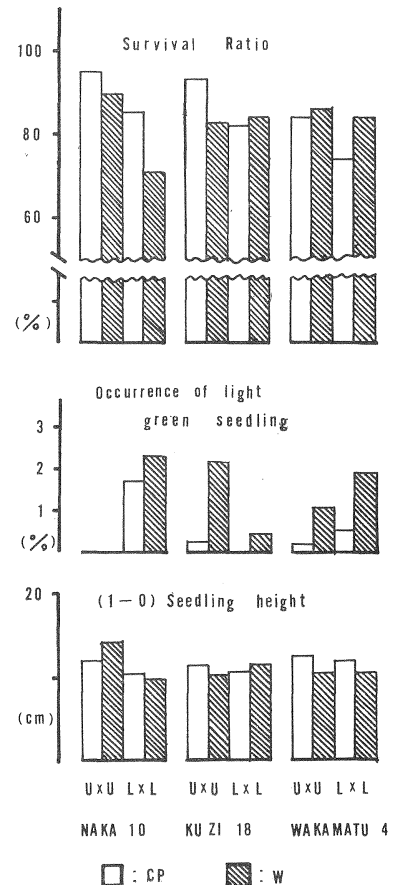


Fig. 18 大苗グループ (U) と小苗グループ (L) との交配組合せにおける生存率、異常個体の出現率および苗木の生長 (実験 III-8)
Differences in survival percentage, occurrence of deviant and seedling height among families of poly-cross by bigger seedling group (U) and smaller one (L) (Expt. No. III-8).

含まれていた。その後、各グループの中で、着花量の多い個体を 6～10 本選び個体ごとに花粉を採取し、これを等量ずつ混合して人工受粉を行った。また同時に袋をかけなかった枝はそのままの状態です自然受粉させた。この交配は 1974 年春にビニールハウス内で行い、同年秋 10 月にそれぞれ球果を採取して種子を得た。この種子を '75 年春に 3 回繰り返して野外にまき付けた。発芽したものは 1 生長期を経過したその年の秋に苗長を測定した。また同時に生存率と色素異常個体率も調べた。この結果をまとめて Fig. 18 とした。

② 結果の分析

(a) 生存率：まき付け床における生存率は Fig. 18 に示すように多交配（この場合は自殖も含む）と自然受粉の間に大差はないが、大苗と大苗の組み合わせは、小苗と小苗の組み合わせより生存率が高かった。この差は多交配の場合がとくに明瞭で 1%水準で有意差があった。しかし、自然受粉の場合は有意差がなかった。

(b) 色素異常個体の出現率：まき付け後、3 週間たってから、白子、黄子、淡緑色苗の発生頻度を調べたところ、久慈 1 号の小苗グループで 6 家系中 2 家系に白子、黄子を保有している家系があったが、その他にはなかった。しかし、淡緑色苗の遺伝子は 3 家系群とも保有していた。またその発生率は大苗グループより小苗グループに多かった。さらに各グループの交配様式間の頻度を比較すると、人工交配よりも、自然受粉の方が例外なく頻度は高くなっていた。このことは、人工交配より自然受粉の方が自殖率が高かったと推定される。すなわち、人工交配における自殖率は $1/6 \sim 1/10$ であるが自然受粉ではビニールハウス内に同一クローンを列状に植栽してあったのでクローン間の自然受粉はほとんどなく、同一個体のクローン内の受粉がかなり多かったと推定される。この淡緑遺伝子は 3 家系群とも保有しているので、3:1 の分離比にあてはめると混合花粉による交配では、優性ホモとヘテロの比率は 1:2 であるから 3 つの親の遺伝子が相同ならば混合花粉の交配をプールすると出現率は $(1/3)^3$ となる。また、自然受粉でも完全な任意交配が行われたとするとこの出現率はやはり $1/9$ であるが、大部分が自殖だとすると $1/6$ となる。しかし、いずれも両理論値の $1/10$ 程度の値しか得られていなかった。これも野外にまき付けたため、正確な値が得られなかったものと考えられる。また、3 例中 2 例でこの遺伝子をヘテロにもっている個体が小苗のグループに多かったということは、この遺伝子が苗木の生長抑制に何らかの関係をもっていると考えられる。

(c) 苗木の生長：1 生長期経過した苗長の測定結果は、Fig. 18 に示すように多交配の場合は、例外なく大苗同士の交配が小苗同士の組み合わせより大きくなっていたが、自然受粉の場合は必ずしも母本の大きさとは関係があるといえなかった（いずれも有意差はない）。それぞれの家系の自殖率は $1/6$ から $1/10$ であるが、生長量と自殖率の関係も一定の傾向がなかった。

(d) 自然自殖率：自殖率を $1/6 \sim 1/10$ に定めて交配した多交配よりも自然受粉の方に、淡緑色苗の出現頻度が高いということと、わずかではあるが苗長の平均値も自然受粉の方が小さくなっているところを見ると、自然受粉の自殖率は、人工交配より高く、すくなくとも理論値の $6 \sim 10$ 分の 1 よりかなり高いと推定される。このことは交配様式とは別に自殖率の高い条件で行われる自然受粉は自家受粉と同じく生長の悪い苗木を多く生産するということの証明にもなる。またこのように、無風状態におけるスギの花粉飛散は非常に範囲がせまいので、ビニールハウスのような密室内に収容された個体間で、任意交配を試みすることは困難である。

3) 交配様式の異なる家系の造林地における成績（実験 III-9（1），（2），（3），（4），（5））

現在のところ、実際の林地において、交配様式の異なる家系集団を比較植栽した例はすくないが、関東林木育種場が設定した次のべる4つの林分には2つ以上の交配様式の家系が入っている。また2)にのべた実験のうちIII-5の苗木を植栽した実験林の資料があるので、これを加えて5つの林分で交配様式別に生長量を比較した。

（1）樹高生長および生存率の測定結果

これらの全林分の樹高と生存率を植栽後5年目に測定したがIII-9（3）では1，3および4年目にも測定している（Table 23）。なお、各試験地の造成経過と測定結果とを要約すると次のようになる。

① 実験 III-9（1） 笠間営林署，櫛平国有林，（1-1）-5年生

この試験林は7つの在来品種と13の精英樹クローンを用いて不規則な交配を行い、各家系を交配様式別に植栽したものである。これらの家系はいずれも（1-1）苗を用いて1家系45本を単位として3回繰り返して1970年に植栽した。その後、試験林を設定してから5年目の'74年に樹高および生存率を測定し

Table 23. 造林地における交配様式別樹高および生存率の比較
Comparisons among pollination type on tree height
and survival ratio at plantation

Expt. No. (name)	Sapling age	Pollination type	No. of families	Years after planting	Mean tree height (cm)	Survival ratio (%)
III-9 (1) (KASAMA)	(1-1)-5	Wind-	13	5	224.1	76.0
		Cross-	15	5	227.1	77.7
		Cp	1	5	218.9	83.0
III-9 (2) (MITO)	(1-1)-5	Wind-	7	5	171.5	52.9
		Cross-	6	5	176.6	39.0
III-9 (3) (DAIGO)	(1-1-2)-1	Wind-	3	1	53.5	94.0
		Cross-	26	1	51.9	97.4
	(1-1-2)-3	Wind-	3	3	150.7	79.0
		Cross-	26	3	134.3	81.0
	(1-1-2)-4	Wind-	3	4	209.5	74.0
		Cross-	26	4	188.2	83.7
	(1-1-2)-5	Wind-	3	5	269.5	74.7
		Cross-	26	5	242.0	79.8
III-9 (4) (K. F. T. B. S.)	(1-1-2)-5	Self-	8	5	313.1	32.8
		Cross-	26	5	404.1	46.6
III-9 (5) (YAMANASHI)	(1-1)-5	Self-	2	5	251.0	—
		Wind-	11	5	272.7	—
		Cross-	36	5	268.8	—

注) K. F. T. B. は関東林木育種場の実験林であり、YAMANASHI は実験 III-5 の交配によって得られた苗木を用いた試験地である。

Note) K. F. T. B. is Experimental field at Kanto Forest Tree Breeding Station in Ibaraki Pref.
YAMANASHI Experimental plantation was planted by seedling derived from pollination of Expt. No. III-5.

たが、その結果は Table 23 のようになり、樹高、生存率とも他家単交配の平均が自然受粉や他家多交配よりやや高くなっている。しかし、ほとんど有意差は認められない。

② 実験 III-9 (2) 水戸営林署小山入国有林, (1-1)-5 年生

7つの在来品種にクモトオンを花粉親として交配し、これと対照に各品種の自然受粉家系をつくって育苗したものである。この (1-1) 苗を 1967 年 3 月に山出しし、繰り返しは 1 回から多いものは 8 回も設けてある。交配様式によって、家系をわけ、それぞれ平均値を求めると Table 23 のようになり、生長量ではわずかに他家交配が自然受粉に勝っているが、生存率は逆に他家交配が自然受粉よりおとっている。生長量には有意差はないが生存率は 5% 水準で有意であった。

③ 実験 III-9 (3) 大子営林署上田代国有林, (1-1-2)-5 年生

在来品種を用い 7 つの雌親と 8 つの雄親を用いて 26 の他家単交配と 3 つの自然受粉の家系をつくり、(1-1-2) 年生の苗木を 1972 年に林地に植栽した。繰り返しは 1 回または 2 回とってある。また各プロットの本数も 54 本を一応の基準としたが、中には著しく本数のすくないものもあった。植栽後は、植栽当年の秋に第 1 回の調査を行い、その後は 3 年生になった '74 年から、5 年になった '76 年まで 3 回樹高と生存率を測定した。その結果は Table 23 に示したように樹高生長は自然受粉より他家交配の方がやや小さいが、生存率は自然受粉より他家交配の方が高くなっている。またこれらの自然受粉と他家交配の差はいずれも統計的検定の結果は有意差が認められなかった。このように樹齢が高くなると自然受粉と他家交配との差はほとんどなくなっている。

④ 実験 III-9 (4) 関東林木育種場内実験林, (1-1-2)-5 年生

この実験林は在来品種間交雑による後代を保存するために設けられたものであり、14 の雌親に 8 つの雄親を組み合わせ交配し、自殖の 8 家系と他家単交配の 26 家系をつくり、1968 年に種子をまいて (1-1-2) 苗を育成した。この苗木を用いて、'72 年 4 月には 8 本ずつ 2 回繰り返しの試験地を設けた。この地方は、凍害の常しゅう地帯であるため、枯損がはなはだしく、大部分の家系はそれぞれ約半数の個体が枯死した。これらの家系が 5 年生に達した '76 年 9 月に樹高および生存率を調べた結果は Table 23 のようになった。これによると、樹齢としては 9 年生となっているが、自家受粉と他家交配とを比較すると依然として著しい差があった。

⑤ 実験 III-9 (5) 富沢町の造林地, (1-1)-5 年生

この試験地は、1969 年に実験 III-5 で得られた苗木を山梨県富沢町石合にある森村産業の社有林内に植栽し、その後 5 年生に達した '73 年に樹高を測定したものである。その結果、樹高生長は自然受粉がもっともよく、他家交配、自家受粉の順に低下しているが、 $C/S=1.07$, $W/S=1.09$ で、他家交配、自然受粉とも自家受粉より、7~9% 生長がよい。しかし他家交配と自然受粉との差は小さく、有意差は認められなかった。

(2) 結果の分析

以上の 5 林分について、自家受粉、自然受粉および他家交配の値をまとめ、 C/S , C/W (S 家系のない場合に W 家系を代用値として用いた) の比として、樹齢別に整理すると Table 24 のようになるが、 C/W は樹高生長、生存率ともほとんど差がないのに比べ、 C/S は 1 例だけではあるがかなり大きな値となり、樹高、生存率とも自然受粉は自家受粉に比べて 30~40% も上回っている。つまり自然受粉と他家交配の差は造林後はほとんどなくなるのに自家受粉と他家交配の差は、造林後 5 年たっても苗畑時代と同じ程度

の格差があり、自殖弱勢の効果が著しい。しかしやがて自殖家系は消滅してゆくことを示している。

3. 考 察

前項でのべた9つの実験では、それぞれ取り扱った形質が異なっているので、この中から共通の形質を取り出し、交配様式間のちがいを相対的に比べてみると次のようになる。

1) 種子の稔性

種子の稔性に関するデータは実験Ⅲ-4では①球果の重量に対する精選種子重、Ⅲ-6では②交配1袋当たり精選種子重、またⅢ-7では③交配した雌花の成熟率と④1球果当たりの精選種子重がそれぞれ調査されている。

このうち①と②は、種子の稔性との結びつきはうすいと考えられるが一応の参考になる。しかし、この値でみる限り自殖と他殖との差はあまりないといえよう。③と④については、前の2形質に比べるとかなり種子生産との関係は深いと思われるが、この2つの形質では、自殖が他の交配様式に比べてやや劣っている。しかし、①、②、③、④ともC/S、W/Sの指数をまとめるとTable 25のようになり、実験によってまちまちであり、中には自殖の2.5倍にもなるものもあるが、概して差はないといえよう。この点について SORESEN, *et al.*¹⁰³⁾ も球果当たり種子粒数は交配様式間に差がないことを *Abies procera* で認めている。このように、交配様式と種子の稔性との関係は、自家受粉、他家交配、自然受粉の間には大差がなく、むしろ交配の環境条件によるちがいの方が大きいと判断すべきである。とくに実験Ⅲ-7に示したように温室内での交配は自殖、他家交配を問わず野外の10倍にも達することがある。

2) 種子の発芽率

Ⅲの実験では種子が得られた家系については、すべて純正種子1g当たりの実地発芽数だけで各家系の種子の品質判定を行っている。したがって、内容充実率は全く不明であり、とくに胚致死に関しては検討することができなかった。しかし、この発芽数は各家系のシイナ率に加えて、発芽過程における生物的、または機械的な発芽阻害要因も含めた実用的な値として、家系間の発芽能力の差を比較することができる。この関係の資料が得られた実験Ⅲ-1、Ⅲ-3、Ⅲ-4、Ⅲ-5およびⅢ-6から、交配様式別に整理してみるとTable 26のようになる。

これによると自然受粉と他家交配はすくなくとも自家受粉の2倍以上で、多いものは4倍もの値を示している。この点から、自家受粉は自然受粉や他家交配に比べて著しく発芽能力が低下することを明瞭に示している。すでに自殖種子の発芽力の低下についてスギでは松田⁷⁰⁾と横山¹²⁴⁾が、また *Pseudotsuga menziesii* では ORR-EWING⁸⁶⁾ がそれぞれ胚発達過程とくに前胚発育過程で自殖種子の胚が崩壊することを確認している。さらに SARVAS⁹⁰⁾⁹¹⁾、KOSKI⁶⁰⁾⁶¹⁾、MERGEN⁷¹⁾ および LINDGREN⁶⁷⁾⁶⁸⁾ らはスギ以外の針葉樹について胚致死遺伝子の存在に言及し、中にはその数を推定しているものもある。これらの報告と対照してスギにおいても同様の胚致死遺伝子が存在するものと推定される。

3) 生 長 量

すべての実験で得られた樹高生長のC/S比をまとめてみるとTable 27のようになる。またこの表で自殖家系のない実験については、自家受粉を含むと考えられる自然受粉を自殖のかわりに代用してC/W比を示した。さらにⅡでW/S比の平均値を苗齢ごとに得ているので、念のためこの値(ⅡのTable 10の値)を用いて $(C/W) \times (W/S) = C/S$ を算出するとこのTable 27に()で示した数値となる。しかしこの推定値と実測値とを対応させると必ずしも一致しないので、C/W、C/Sの値はかなり変動のある

Table 24. 造林後の C/S および C/W 比
C/S and C/W indexes after planting on experimental field

Name of plantation	Age of plantation	5 (1-1-2)-1	6 (1-1)-4	7 (1-1)-5 or (1-1-2)-3	8 (1-1-2)-4	9 (1-1-2)-5
(Index on tree height)						
(1) KASAMA	C/S	—	—	—	—	—
	C/W	—	—	1.013	—	—
(2) MITO	C/S	—	—	—	—	—
	C/W	—	—	1.030	—	—
(3) DAIGO	C/S	—	—	—	—	—
	C/W	0.974	—	0.891	0.898	0.897
(4) K. F. T. B. S.	C/S	—	—	—	—	1.291
	C/W	—	—	—	—	—
(5) YAMANASHI	C/S	—	—	1.073	—	—
	C/W	—	—	1.093	—	—
(Index on survival ratio)						
(1) KASAHARA	C/S	—	—	—	—	—
	C/W	—	—	1.022	—	—
(2) MITO	C/S	—	—	—	—	—
	C/W	—	—	0.737	—	—
(3) DAIGO	C/S	—	—	—	—	—
	C/W	1.036	—	1.025	1.131	1.068
(4) K. F. T. B. S.	C/S	—	—	—	—	1.421
	C/W	—	—	—	—	—

Table 25. 種子の生産に関する形質の W/S および C/S 比
Indices, W/S and C/S in relation to seed production

Item	Seed weight vs. cone weight		Seed weight per one pollination bag	No. of matured cones vs. No. of pollinated strobilus				Seed weight (g) per one cone			
Expt. No.	III-4		III-6	III-7				III-7			
	(1)	(2)		(1)	(2)	(3)	(4)	(1)	(2)	(3)	(4)
(Index)											
W/S	—	—	—	1.0	2.3	1.6	0.5	0.8	2.1	2.4	0.7
C/S	0.6	1.0	1.1	0.7	1.1	1.1	0.8	0.8	1.9	2.5	0.8

Table 26. 種子の発芽力に関する W/S および C/S 比
Indices, W/S and C/S on germination energy of seed

Experiment No.	III-1	III-3	III-4		III-5	III-6
(Index)						
W/S	—	2.7	—	—	1.8	2.6
C/S	3.8	4.3	4.1	4.2	2.8	3.0

Table 27. 樹高生長に関する C/S および C/W 比
Indices, C/S and C/W on tree height

	Index	Experiment Number											
		III-1	III-2			III-3	III-4		III-5	III-6	III-9		
			(1)	(2)	(3)		(1)	(2)			(1)	(2)	(3)
Elapsed years after germination	1 C/S	1.47	1.27	1.33	1.05	1.50	1.30	0.90	1.12	1.00	—	—	—
	C/W	—	—	—	—	0.91 (1.26)	—	—	1.05 (1.45)	0.97 (1.34)	—	—	—
	2 C/S	1.36	1.78	1.22	1.07	1.30	1.40	—	1.32	1.22	—	—	—
	C/W	—	—	—	—	1.36 (1.94)	—	—	1.00 (1.43)	0.97 (1.39)	—	—	—
	3 C/S	—	—	—	—	—	—	—	—	1.03	—	—	—
	C/W	—	—	—	—	—	—	—	—	1.04 (1.59)	—	—	—
	5 C/S	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	C/W	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.97 (1.59)
	7 C/S	—	—	—	—	—	—	—	1.07	—	—	—	—
	C/W	—	—	—	—	—	—	—	0.99 (1.82)	—	1.01 (1.86)	1.03 (1.90)	0.89 (1.64)
	8 C/S	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	C/W	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.90 (1.66)
	9 C/S	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.90 (1.67)

注) () 内の値は Table 10 の W/S 比から $(C/W) \times (W/S) = C/S$ として算出した値Note) Value () were calculated C/S from W/S which were shown in Table 10 as following measure :
 $(C/W) \times (W/S) = C/S$ Table 28. 苗木の發育段階別の生存率に関する C/S および C/W 比
Indices, C/S and C/W on survival ratios in the different
stage of development

Years old	1 (1-0)					2 (1-1)				5 (1-1-2)-1	7 (1-1)-5			8 (1-1-2)-4	9 (1-1-2)-5	
	III-1	III-2	III-4 (1)*	III-6	III-7	III-2 (1)	III-2 (2)	III-2 (3)	III-3*	III-9 (3)	III-9 (1)	III-9 (2)	III-9 (3)	III-9 (3)	III-9 (3)	III-9 (4)
C/S	1.4	1.4	1.6	1.1	1.4	1.8	1.2	1.1	1.4	—	—	—	—	—	—	1.4
W/S	—	—	—	1.0	1.2	—	—	—	2.7	—	—	—	—	—	—	—
C/W	—	—	—	1.1	1.3	—	—	—	—	1.0	1.0	0.7	1.0	1.1	1.1	—

注) *: 苗木の健全率をもって生存率の代用とした。

Note) *: Substituted index the healthy seedling ratios for survival one.

ものと考えられるが、すくなくとも 1.0 以下にならないことがわかる。なお、C/W の値は、実験 III-9 に示したように造林地では 1.0 以下が多くなってくるが、造林地の段階までくると自然受粉の中に含まれる自殖は、かなり減少してくるため、他家交配と自然受粉との差がなくなるものと推定される。このことは、実験 III-1 および III-2 で自家受粉と他家交配の混合集団の中で自家受粉がかなり下位の階級に集中していることを考えると容易に想像できることである。

4) 苗木の生存率

8つの実験を通して C/S をまとめてみると、Table 28 のようになり、ほとんどが 1.0~2.0 の間にあり、2.0 以上になるものはないが平均すると 1.38 となる。これに対し W/S は 3 例 だけであるが 1.0, 1.2, 2.7 となり、1 例だけやや大きい値がでているが、他の 2 例は C/S より小さい値となっている。また、C/S 比の得られなかった他の実験では、念のため C/W の比をとってみるとほとんどが 1.0 内外の値となった。しかし、8 例中 1.0 以下のものは 1 例に過ぎないところから、やはり自殖の全く入っていない他家交配の方が自然受粉より生存率は高いといえる。このように他家交配の生存率は自家受粉より平均 37% も高くなり、しかも造林後 5 年生ぐらまでこの比率は変わらない。このことは、II の苗畑での実験で苗齢を重ねるに従って残存本数が安定してくるという結果とは異なった傾向を示し、また、SORENSEN, *et al.*¹⁰³⁾ が *Abies procera* について苗畑で行った実験で生存率は交配様式のちがいによる差がないという報告とも異なる。このちがいは苗畑という比較的温和な気象条件での実験に比べて、ここで行った実験結果が造林地という厳しい環境下で行われたために、このように樹齢が高くなっても自殖家系は生存本数が著く減少するという結果になったものと思われる。したがって造林地では年々の枯損率を累積して考えると、集団として他家交配や自然受粉に比べて自家受粉の生存率は極めて低くなるものと推定されよう。この原因の多くは、寒さの害であったが、この中には凍害、寒風害および両者の複合被害もあった、実験の III-3, III-4 では、家系によってははっきりと寒さ枯れの被害差が出ている。この他、病虫害やその他の環境条件による被害も考えられるがここにあげた実験では確かめられていない。いずれにしても自殖に由来する家系は、生存に不利な劣性遺伝子のホモ化により生存率が低下したと考えられる。

5) 遺伝的異常個体の発現

生存を支配する遺伝的な要因の一つとして致死または半致死遺伝子がある。ここでは実験 III-1, III-2, III-3 および III-8 において、交配家系ごとの色素または形態異常個体出現の有無を調べた。ここで観察した形質のうち大部分は単一遺伝子が劣性ホモとなって発現する形質であり、しかもこれらは致死遺伝子であることが大庭ら^{76)78)82)~85)}によって確認されている。実験 III-1 は発芽開始後 1 か月も経過したため、それ以前に消失し確認されなかった組み合わせがあり、出現家系がわずか 3 家系しかなかった。しかし、他の 3 つの実験では、すくなくとも 30% 以上の家系に現れている。なお、III-2 からは母本を抽出した原林分によって差があり、また III-2, III-3 の結果からは、母本、父本によっても差があることが認められる。さらにこの種の遺伝子の出現家系率を受粉様式別にだしてみると、III-2, III-3 とも自家受粉より他家交配の方にわずかながら多くなっているが、これは統計的には有意でなく両者の間に差があるとはいえなかった。また個体の出現頻度を III-2 から、各家系の発芽本数をほぼ一定とみなし、家系の平均出現本数を比較すると、1 林分では自家受粉が他家交配より著しく多くなっていたが、他の 2 林分では逆に自家受粉より他家交配がわずかに多くなっていた。また自然受粉と他家交配の比較では III-2 でも全く同じ傾向であったが、III-8 では自然受粉の方が自殖率が高いため出現頻度は高くなっていた。ここに現れた異常形質をすべて独立した単一劣性遺伝子とした場合、理論的には自家受粉家系の方が他家交配家系より劣性ホモ個体の出現頻度が高くなる。すなわち、単一致死遺伝子についてその頻度を q とすると交配親に劣性ホモは存在しないので自家交配の場合は $P^2 + 2Pq$ (ただし $P = 1 - q$) の中に $1/2 Pq$ の劣性ホモが、また他家交配の場合は $P^4 + 4P^3q + 4P^2q^2$ の中に P^2q^2 の劣性ホモがそれぞれ出現することになる。したがって全体に占める劣性ホモの比率は自家交配では $q/2(1+q)$ 、他家交配では $[q/(1+q)]^2$ となり、 $0 < q < 1$ で

あるから、他家交配の方が小さくなり出現頻度は自家交配>他家交配となる。この理論値と一致したのはⅢ-2の1林分の個体比率だけで、他の例は家系率、個体率とも自殖と他殖の間に大差がなかった。この結果をみると、ここで観察された異常形質は、大庭らの確認したものの他は必ずしも単一の劣性遺伝子によるものとはいえず、胚致死遺伝子も含めて相同性や上位性が明らかにされなければ、すべての異常形質をコミにし、交配様式と結びつけて論じることが困難である。

次に、Ⅲ-2においてこれら異常個体の出現した家系と出現しなかった家系の(1-1)苗の平均苗長を自家受粉、他家交配別に算出して比較すると1林分の自然受粉を除いて、他の5例はすべて異常個体の出現した家系は出現しない家系に比べてわずかに苗長が小さくなっている。また一方、実験Ⅲ-3では、実際に発芽本数が数えられ、出現本数比率がでているので、その頻度と発芽力および苗長との相関係数をとってみると1g当たりの発芽本数と(1-0)苗の苗長とは明らかに負の相関があったが、(1-1)苗になると相関がなくなっていた。なお、Ⅲ-8では1団の苗木集団の中で淡緑苗の遺伝子をヘテロの型で保有している個体は大苗グループより小苗グループに多いことも確認されている。ここで発芽本数と相関のあることは当然であるが、(1-0)苗の苗長とも相関関係のある点には注目すべきである。

6) 自然自殖率

ここで扱った交配母樹は、すべて同じ系統を1箇所に集植し、同一クローンが集団となっている林分であり、その樹高は2~6mであった。そのため、1g当たり発芽数を用いて前述の式から算出した自然自殖率はほとんどが50%以上で中には70%近い値もあり、いずれも著しく高い値を示した。また温室内の交配では、実験Ⅲ-8からかなり高率の自殖が行われ、このような密室内では自然受粉にはほとんど他家交配が含まれないということを示している。

7) 特定組み合わせ能力と自殖

供試家系の二面交配から得られた種子をプールした集団は、現在の採種園設計において想定されている任意交配単位から生ずる集団を人為的につくり出したものと考えられる。Ⅲでは、この人為的につくり出した集団のサンプルとして二面交配を行った集団のうち、ほぼ合理的な値が得られた部分を抽出して一般および特定組み合わせ能力を推定した。しかし、欠失家系が多く、従来の YATES¹²³⁾, GRIFFING⁸⁶⁾, HAYMAN⁴³⁾⁴⁴⁾らの方法で組み合わせ能力を算出するにはかなり無理があった。近年大型電算機を用いて不規則な交配組み合わせを分析する SCHAFER ら⁹⁵⁾のプログラムも開発されているが、ここで扱った程度の試料で組み合わせ能力を算出するには各家系の個体数がすくないので、合理的な分析を行うには試料数を飛躍的に大きくする必要があった。したがってここでは交配様式との関係において、次の2つの問題を提起し一応実験結果を対応させてみるだけにとどめた。

① 組み合わせによって稔性や発芽率に大きな差が出た場合には、これら形質に対する特定組み合わせ能力の推定値も著しく大きくなる。そのため特定組み合わせ能力が大きい場合には、各組み合わせ家系の次代の生産に関与する個体数が不揃いになり、次代の混合家系はある家系に片寄りゆがんだ集団となる。そこで2, 3の計算方法を用いて特定組み合わせ能力の推定値も出したが、必ずしもこのことを裏付ける結果は得られなかった。しかし、発芽率についてはC/S比がかなり大きくなっていることから自殖が任意交配単位を構成する各家系の苗木数を著しく不揃いにすることは明らかである。

② 特定組み合わせ能力の分析では、通常 n^2 個の組み合わせを用いるがこの中には n 個の自殖の値が含まれる。この場合に自殖弱勢が強く働けば特定組み合わせ能力に大きく影響しているはずである。この

点を確かめる方法として、二面交配において n^2 を用いた分析と n の自殖家系を除いた分析とが対応して、しかも繰り返しのある実験資料を選び、2つの分析方法を比較してみた。これによると自殖を除くことにより特定組み合わせの分散を小さくした例としては6例のうち実験Ⅲ-1の(1-1)苗の苗長の例があった。

この特定組み合わせの分散について HAYMAN⁴⁸⁾ は、さらにこの分散を次のように l , l_r , l_{rs} の3つの成分にわけた分析方法を提案している。ここで、 l は平均優性偏差、 l_r は r 番目の親に帰せられる優性偏差、また、 l_{rs} は r 番目の母親と s 番目の父親の交配集団 y_{rs} とその相反交配集団 y_{sr} の和の優性偏差のうち l , l_r 以外の偏差によるものとし、このうち l_r では、 y_{rr} が次式のように示されていて

$$l_r = \frac{\sum (y_{r.} + y_{.r} - ny_{rr})^2}{n(n-2)} - \frac{(2y_{..} - ny_{.})^2}{n^2(n-2)}$$

ただし、 $y_{r.}$ は第1反復における r 番目の母親と他のすべての父親と交配した家系を合計したもの。

$y_{.r}$ は第2反復における同上の値

$2y_{..}$ は全家系の合計値の2倍

$y_{.} = \sum_{r=1}^n y_{rr}$ (自殖家系の合計)

特定組み合わせの成分に対する自殖の役割りを消去している。しかし、純系でないスギクローンの場合には、 y_{rr} の変動には自殖弱勢による効果が著しく現れると考えられるので、各組み合わせの優性偏差に加

Table 29. 樹高についての二面交配表
Diallel table of tree height (cm)

(1) Experiment No. III-2

Female parent No.	Male parent No.		3	11	12	18	23
	Reprication						
3	I		21.0	21.9	25.5	25.3	24.8
	II		26.1	21.5	26.0	31.9	22.0
11	I		17.4	15.2	26.7	16.0	27.0
	II		23.7	15.2	26.0	28.1	15.4
12	I		25.9	25.8	21.4	23.5	30.6
	II		23.7	25.8	10.7	25.4	21.7
18	I		24.3	28.4	24.8	16.4	17.7
	II		26.7	26.2	28.0	13.7	26.5
23	I		25.5	19.4	23.9	20.1	22.1
	II		15.8	22.2	20.2	21.2	17.2

(2) Experiment No. III-3

Male parent name		NIHONBARE	KUMOTŌSI	AYASUGI	HONNASUGI
Female parent name	Reprication				
NIHONBARE	I	8.2	14.0	13.5	12.5
	II	9.0	14.7	13.2	13.0
KUMOTŌSI	I	11.6	9.3	10.8	13.0
	II	12.1	9.7	9.8	9.2
AYASUGI	I	11.3	8.6	5.1	9.8
	II	11.7	10.0	5.0	7.1
HONNASUGI	I	8.0	9.2	7.3	6.1
	II	8.6	8.6	7.1	6.5

Table 30. 二 面 交 配 の 分 散 分 析 表

Analysis of variances of diallel tables

(1) Experiment No. III-2 (Tree height)

Factor	S	df	m. s.	F
a (G. C. A.)	79.77	4	19.94	0.529
b 1 (<i>l</i>)	279.66	1	279.66	17.644
b 2 (<i>lr</i>)	152.71	4	38.18	2.120
b 3 (<i>lrs</i>)	56.91	5	11.38	1.986
b (S. C. A.)	489.28	10	48.93	4.196*
c (G. R.)	39.96	4	9.99	2.930
d (S. R.)	30.17	6	5.03	0.214
t	639.18	24		
B				
Ba	150.88	4	37.72	
Bb1	15.85	1	15.85	
Bb2	72.05	4	18.01	
Bb3	28.65	5	5.73	
Bb	116.55	10	(11.66)	
Bc	13.64	4	3.41	
Bd	140.82	6	23.47	
Bt	421.89	24		

(2) Experiment No. III-3

a	81.16	3	27.05	46.64**
b 1	57.04	1	57.04	211.26*
b 2	24.16	3	8.05	36.59**
b 3	1.22	2	0.61	1.97
b	82.42	6	13.74	52.85**
c	29.12	3	9.71	64.73**
d	2.95	3	0.98	1.03
t	195.65	15		
B				
Ba	1.73	3	0.58	
Bb1	0.27	1	0.27	
Bb2	0.67	3	0.22	
Bb3	0.62	2	0.31	
Bb	1.56	6	(0.26)	
Bc	0.45	3	0.15	
Bd	2.85	3	0.95	
Bt	6.59	15		

Note) *: Significant level at 5% and **: at 1%.

Table 31. 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
Decrease of number of families from sowing to out-planting

Expt. No.	Pollination type	No. of expected combinations	No. of carried out pollination	No. of families obtained seed	Number of families		
					1-0 seedlings	1-1 seedlings	Usable plants for out-planting
(1) Diallel cross							
III-1	S	7	7	7	7	6	6
	C	49	32	32	31	31	31
	T	56	39	39	38	37	37
	(Total) S / T	0.143	0.179	0.179	0.184	0.162	0.162
	Index	—	—	(100)	102.8	90.5	90.5
III-3	S	11	8	8	5	4	4
	C	88	41	41	36	36	34
	T	99	49	49	41	40	38
	S / T	0.111	0.163	0.163	0.122	0.100	0.105
	Index	—	—	(100)	74.9	61.3	64.4
III-4(1)	S	6	6	6	5	4	3
	C	30	21	19	19	19	18
	T	36	27	25	24	23	21
	S / T	0.167	0.222	0.240	0.208	0.160	0.143
	Index	—	—	(100)	86.7	66.7	59.6
(2) Irregular mating design include self- and cross-pollinations							
III-6	S	—	5	4	5	5	2
	C	—	119	101	101	99	83
	T	—	124	105	106	104	85
	S / T	—	0.040	0.038	0.047	0.048	0.024
	Index	—	—	(100)	123.7	126.3	63.2
III-7	S	—	13	13	13	7	1
	C	—	90	90	82	50	25
	T	—	103	103	95	57	26
	S / T	—	0.126	0.126	0.136	0.123	0.038
	Index	—	—	(100)	107.6	97.6	30.2
Average index				(100)	99.2	88.5	61.6

えて自殖弱勢による偏差も加えられるべきである。参考までにこの方法で、実験 III-2(1)、および III-3 の (1-0) 苗の苗長に関する資料のうち完全な二面交配となっている Table 29 (1), (2) の部分を用いて分散を計算するとそれぞれ Table 30 (1), (2) のようになる。これによると l_r が III-2 (1) では必ずしも大きくはないが、III-3 では 1% で有意な値を示している。

8) 自殖家系数および自殖苗木本数率の消長

実験 III-1, III-3 および III-4 (1) は二面交配を計画し、その結果から山行き苗木となるまでの家系数お

Table 32. 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
Decrease of number of individuals in each family from sowing to out-planting

Expt. No.	Pollination type	Sown seed weight (g)	Number of seedlings		
			1-0 seedlings	1-1 seedlings	Usable plants for out-plantation
(1) Diallel cross					
III-1	S	22.8	275	147	58
	C	106.9	2,839	1,743	1,405
	T	129.7	3,114	1,891	1,466
	S/T	0.176	0.088	0.078	0.040
	Index	(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	13.4	6,411	5,110	1,928
	S/T	0.127	0.103	0.056	0.024
	Index	(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	264.0	72,719	2,510	1,217
	S/T	0.190	0.083	0.045	0.003
	Index	(100)	43.5	23.7	1.6
(2) Irregular mating design self- and cross-pollination					
III-6	S	17.1	444	416	—
	C	376.4	10,848	9,662	—
	T	393.5	11,292	10,078	—
	S/T	0.044	0.039	0.041	—
	Index	(100)	88.6	93.2	—
III-7	S	28.0	264	61	—
	C	384.1	4,209	1,011	—
	T	412.1	4,473	1,072	—
	S/T	0.068	0.059	0.057	—
	Index	(100)	86.8	83.8	—
Average index		(100)	70.0	57.8	14.4

よび各家系の苗木数が記録されているので、この資料から Table 31, 32 に示すように交配様式別の家系統数、種子量および苗木本数を取りまとめた。また実験 III-5, III-6 は二面交配にはなっていないが、自殖を含んだ単交配の集団であるから同じく、自殖を含んだ一団の交配家系集団とみなして、参考までに種子量と苗木数を苗齢ごとにまとめた。これによると、二面交配においては計画組み合わせより実行組み合わせの方に自殖組み合わせの比率が高くなっているが、これは十分に交配用の花芽が得られなかったものについて、実験者が意識的に隣接する雄花を同じ交配袋に収容して自殖の組み合わせを優先的につ

くったためである。ここで種子が得られた家系は自由交配の場合にも同じように種子が得られたと仮定して、その後の育苗過程における自家受粉と他家交配の家系数および苗木本数の消長をみるため、それぞれ自殖比率を出し、この値の変化をみた。まず家系数については種子の得られた家系数の比率を 100 とし、(1-0) 苗、(1-1) 苗および山出し後の各家系数を指数で示した。また、個体数の消長をみるためには生産種子の重量による自殖比率を 100 と同じく (1-0) 苗、(1-1) 苗および選苗後の苗木数の 3 段階にして自殖個体率を指数で示した。これによると自殖家系数は、ほとんど変わらないものもあり、大部分は山行き苗になっても 60~90% が残っている。しかし、Ⅲ-7 のようにはなはだしく不良な環境（富士山北麓、標高 800 m）で育苗した場合は家系数も 30% に減少する。これに対して自殖個体の減少率は著しく、自殖種子率を 100 とすると平均して (1-0) 苗では 70.0%、(1-1) 苗では 57.8% であるが選苗を行うと 14.4% に低下する。この選苗後の自殖個体率には、かなり大きな差があり、高いものは 22.7% であるが、中には 1.6% となりほとんど山行き苗の段階では、自殖苗がなくなってしまった集団もある。この実験では、育苗期間中、それぞれの家系を別々にして育苗したので家系淘汰は起こらなかったが実用的には全家系の混合種子をまくので家系淘汰があり、自殖苗の比率はさらに低くなるものと推定される。

IV クローンの遺伝的着花能力の差と集団を構成する 各家系の個体数の変動

これまでのべた実験から、現在造成されている採種園では隣花交配によって自殖率が高められているのでクローン間の花粉交換が不均一になっていることと、クローンの組み合わせ間に稔性の差があり、家系間の生産種子量に著しい偏りを生ずることを確認した。しかし、この他にもこの偏りを生ぜしめる原因として見逃せないものに各クローンの着花能力の差がある。この点を明らかにするため、ジベレリン処理による着花能力のクローン間差から次の分析を行った。

1. 材料と方法

1969 年から '74 年まで 6 か年間にわたって、関東林木育種場が保有している 900 余りのスギクローンのうち、412 クローンについて、ジベレリン処理による着花能力のちがいを調べた。この実験の主目的は各クローンの着花能力を判定し、極めて着花量のすくないクローンを採種園からとり除くことであったが、ここでは着花量の変動からクローンの着花能力の差がそれぞれのクローンを組み合わせて交配した場合に種子生産量をどの程度不均一にするかを検討してみた。この資料は円筒高台型に仕立てられた採種園で、長さ 25 cm の枝を 1 クローン当たり 10~15 本選び、50 ppm のジベレリン溶液に枝全体を浸漬して、花芽の分化を促進し、着花量を計測したものである。この母樹は '69 年現在、植栽後 9~13 年経過しているので平均 11 年生である。したがって採種園ならば本格的な種子の生産期に入る年齢である。ジベレリン処理の時期は原則として 7 月に 1 回、8 月に 1 回であったが、年により多少前後している。着花量の計測は、雌花は花芽数を、また雄花は房状に着生した 1 群の雄花を単位として、それぞれ 25 cm 長の枝についているものを数えた。また、この対照とした無処理の枝には、通常ほとんど自然着花はみられなかったが、1971 年には比較的自然的着花が多かったので、処理個体についている同じ条件の枝を選び、25 cm 長の枝についている雌花数と雄花の房数を数えた。この測定値にもとづいて、412 クローンを 1 群として着花能力別クローン頻度の分析から、ジベレリン処理による花芽の分化量がどのような歪みをもっているかを検討した。あわせて雌花と雄花では多少この歪みが異なることから、両者の相関関係についても検討し

た。さらに、着花量に歪みのある集団で、クローン相互の間で交配が行われた場合に生ずる子供集団の模型をつくり、実際の二面交配集団と比較した。

2. 結 果

まず、6 年間の実験結果をそれぞれ、年度別にまとめ、処理月日とその年の気候因子（4 月の平均気温および 1 月から 7 月までの積算温度）を示すと Table 33 のようになる。

また、各年の処理クローン数および全クローンの雌花の数と雄花の房数とを平均値で示すと Table 34

Table 33. 各実験年における GA 処理の記録
The date of GA-treatment and temperature record in each year

Year		1969	1970	1971	1972	1973	1974
Date of treatment	1st	Middle of July	6 to 18th, July	28th, July	18 to 20th, July	9 to 11th, July	23 to 26th, July
	2nd	Early August (obscurity)	10th, August	12th, August	28th, July to 1st, August	25th July to 3rd, August	Untreatment
Mean temperature of April (°C)		13.2	12.5	12.7	12.9	14.4	12.1
Accumulate temperature January to July		2,809.7	2,631.4	2,708.1	2,899.0	2,819.0	2,870.7

Table 34. 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

Statistical values; arithmetic mean, standard deviation, coefficient of variance, skewness and kurtosis on number of female strobilus and male flower clusters in the case of GA-treatment
(1 unit=20 strobilus or clusters)

Experiment year		1969	1970	1971*	1972	1973	1974	Total
No. of clones		119	86	197	51	102	136	[412]** 691
Strobilus of female flower	Mean number	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
	Skewness (g1)	0.94	1.33	1.60 (2.89)	1.46	1.33	1.65	1.48
	Kuriosis (g2)	3.38	5.11	7.33 (11.19)	5.73	5.85	6.08	6.90
Cluster of male flower	Mean number	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
	Skewness (g1)	0.75	0.47	0.56 (3.03)	1.20	0.49	0.95	1.06
	Kuriosis (g2)	3.88	2.98	2.88 (11.51)	4.24	3.07	3.56	4.43

注) * () 内の数値は自然着花を示す。

** [412] 処理クローン数は 412 であるが中には 2 回以上同じクローンを用いたものもあるため 6 年間の合計は 691 となる。

Note) * () are that of natural flowering.

** [412] Number of treated clones during six years was 412, but some clones were treated in twice or more in different years.

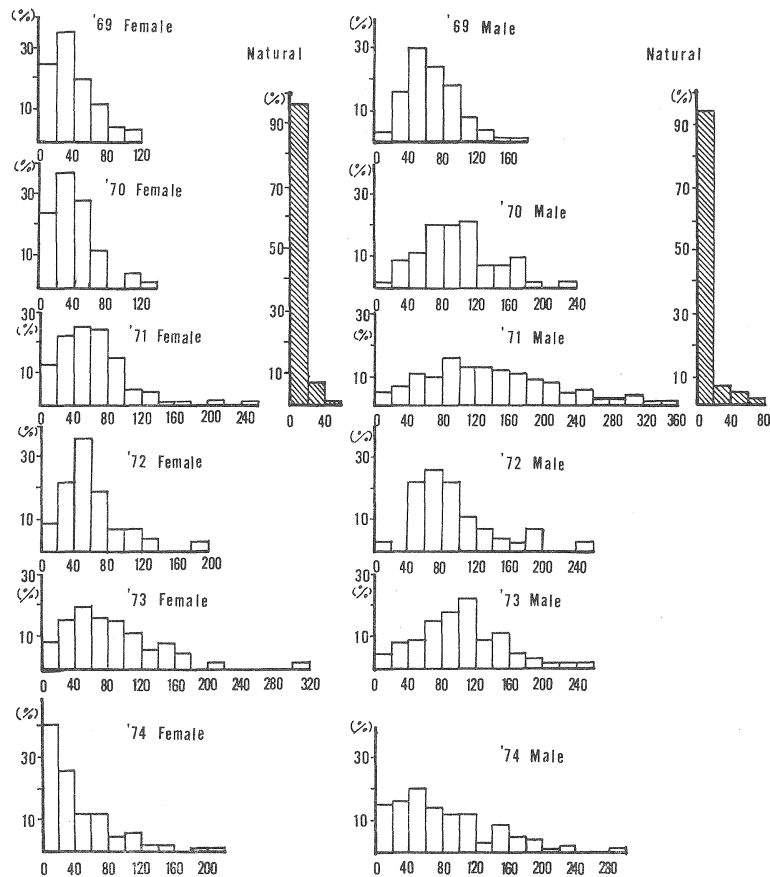


Fig. 19 1969 年から 1974 年の間の各実験年におけるクローン別
着花量の頻度分布
Clone frequency distributions of female flower bud and
cluster of male flower in each year during 1969 to 1974.

のようになる。さらに各年の処理クローンをすべて同じ集団に属するものとみなし、雌花数は 20 個、雄花は 20 房を単位として階級分類し、各階級のクローン数を百分率で示し、分布の特性を表す統計値および分布図をそれぞれ Table 34 および Fig. 19 に示した。なお、百分率の統計分析はすべてアークサインに転換した値を用いた。

3. 考 察

1) クローンによる着花能力の年度間差とその安定性

Table 34 によると平均年齢 11~16 年の 6 か年にわたって毎年処理したことになるが、着花量のピークは雌花が 1973 年 (15 年生) であり、雄花が 1971 年 (13 年生) である。ただし、'74 年の雌花の着生量が前年に比べて激減しているのは、Table 33 に記載したようにこの年に限って雌花の分化期である 8 月にジベレリン処理が行われなかったためである。

本来スギは他の針葉樹と同様に年により種子の豊凶差がかなりあるものとされているが、ここでも年による豊凶差は明らかに現れている。'74 年の雌花を除くと概して樹齢が高くなるほど、着花量は増加して

いるといえる。しかし、ここでは採種木として仕立てたものでなく円筒型の採種木に仕立てたため、人為的に不自然な仕立て方となり、樹齢との関係はそれほどはっきりしていない。また、ここで注目されることは年による豊凶差が雌・雄花で異なっている点である。これは植物本来の生殖上からは不都合なことであるので、この点をさらに詳しくみるため、各クロンの雌・雄花量を対にした相関係数を1969年から1974年まで年次別に算出してみた。その結果は、 $-0.147, 0.068, 0.037, 0.105, 0.159, 0.514$ （1%水準で有意）となり1974年以外はすべて無相関であった。すなわち、雌花の分化期である8月にジベレリン処理を行わなかった1974年だけは1%水準で有意な値がでている。また、1971年の自然着花について同様に係数を算出すると $r=0.310$ （自由度 $n=193$ ）となり、0.1%水準で有意な値となった。このことから雌・雄花のバランスは、自然条件に近いほど均衡がとれているように見受けられる。

次にこの着花量は年によって変動があるので、各クロンのもつ着花能力は遺伝的に固定したものであるかどうかを確かめるため、この実験に用いた処理クロンのうち、1970年から1974年までの5か年間の共通クロンを抽出し、その着花量の年度間相関係数をとってみた。この相関係数については、すでに筆者ら³⁰⁾によって報告されているが、これによると15組の年度間の組み合わせのうち、5%以下の水準で有意差のあったのは雌花では7組、雄花では10組あった。さらに2か年にわたって処理されたクロンについて順位一致性係数を取りこの関係を調べてみたが、やはり同じ結果となり一致性が高かった。このことから、年度による着花量の差は、はなはだしく大きい、各クロ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。

2) 有効着花量

ジベレリン処理による着花量はTable 35に示したようにクロンによって大きな開きがあるが、このうちどの程度までの着花量が全クロンが任意交配単位として機能するために必要かという問題について、今のところ的確な結論を出すほどの資料はない。しかし、ごく大ざっぱな推定値を出すため、仮にある採種園に収容された各クロンがほぼ同数の着花枝と雌花量を持ち、各枝の雌花に全クロンの花粉が交配されると仮定してみる。そうすると30クロンをもって構成された採種園ならば、雌花の有効な胚珠の数が30個以上なければならない。すなわち、1つの球果から得られた発芽能力のある種子数が有効な胚珠数となるが、スギは上田¹¹²⁾によると球果1個当たり得られる種子数は50~60粒である。また、Ⅲの人工交配実験ではTable 22に示したように交配様式による差はほとんどなく、平均して0.129gであるから、上田と同様に粒数を1g当たり250粒として算出すると上田の示した値の約半分まで30粒内外となる。そこでこの発芽率を30%とすると発芽能力のある有効種子を生ずる胚珠は1つの雌花に9個という結果になる。したがって30クロンを収容した採種園では1枝当たり3.3個以上の雌花が必要であるといえる。

次に、雄花の房数について、その必要数を推定することは極めて困難な問題である。これには人工交配

Table 35. 15 cm 長の枝についた花芽数のレンジ
Range of flower amount bearing on one twig of 15 cm length

Year	1969	1970	1971	1972	1973	1974
No. of female flower strobilus	1-118	0-167	0-243	10-305	3-214	0-220
No. of clusters of male flower	0-178	9-223	0-413	17-243	7-313	1-300

Table 36. 任意交配のために有効な花芽数を有するクローンの百分率

Percentage of clones which have effective amount of flowers
for random mating

(%)

Year	1969	1970	1971	1972	1973	1974	Mean
Female flower	57.1	57.0	77.7	80.4	88.2	48.8	68.0
Male flower	93.3	96.5	95.4	98.0	95.1	79.4	93.0

における有効花粉量という実験値もあり、たとえば岩川⁴⁶⁾によると REMPE は *Quercus pedunculata* で柱頭の表面積 1 mm^2 当たり 9.5 の花粉粒がかかれば柱頭の面積から考えて十分受精の可能性があるという。しかし、単にこのような実験値から有効な数値を推定することは困難である。そこで、一つの試みとしてスギが自然に着花した場合の雌花数と雄花の房数との比を、1971 年の資料からとってみると 3.73 個対 3.07 房となりやや雌花数の方が大きい値となっているが、これを雌花 1 個に対し雄花は 1 房の比率とみなせば、すくなくとも 1 枝当たりの雌花が 3.3 個以上必要ならば雄花は 3.3 房以上必要であるということになる。しかし、実際にはこの数は最少値を示すものであるから、恐らくこの 10 倍くらいが有効な値となろう。この点については、実際の採種園において、採種木の整枝・せん定技術ともあわせて今後さらに研究を進めなければならない問題であると思われる。ここでは一応雌花 3.3 個、雄花 3.3 房という数値に安全率をみて、その 10 倍量の 30 個と 30 房を最少限必要な数とし、ちなみに各年度の有効着花クローン率を算出すると Table 36 のようになる。これによると有効な着花能力をもつクローンの比率は雌花 68%, 雄花 93% となり、雌花の方が十分な着花量をもつクローンの比率は低いことになる。

3) 着花量の階級別クローン頻度分布

Fig. 19 で明らかなように、着花量の階級別にクローン頻度をとるといずれも正規分布からはやや左側に傾いた分布型を示している。しかし、自然着花はほとんど指数曲線型の分布を示しジベレリン処理の場合とは著しく異なっている。また、ジベレリン処理の場合は自然着花に比べると正規型に近くはなっているがやはり左傾している。この分布型も雌花と雄花では異なり、雌花は雄花に比べると例外なく歪度の値が大きくなり(+)側への歪みが大きい。これは処理枝が刈り込まれた円筒型の合木から上方に伸長した徒長枝を選んだので、雄花よりも雌花がつきやすい状態にあったと考えられる。つまり着花しやすい状態にある場合には正規型に近くなり、着花しにくい状態では自然着花の場合と同様に指数型の分布に近くなるといえる。なお、着花量の均一化という観点からは、尖度と変異係数についても注目しなければならないが、尖度もやはり歪度と同じ傾向であり、変異係数も雄花より雌花の方が大きくなっている。

次に、この 6 年間のジベレリン処理の結果をプールした分布を正規分布として理論値を算出し、 χ^2 検定によりその適合度を検定すると次のような値となり、いずれも正規分布とみなしてよいことになる。

$$\text{♀} \quad \nu=31, \quad \chi^2=19.8918, \quad 0.90>P>0.80$$

$$\text{♂} \quad \nu=23, \quad \chi^2=19.6823, \quad 0.90>P>0.50$$

なお、この分布型を Pearson の基本 7 型分布曲線⁴⁷⁾にあてはめると、Pearson 型の判別式の値 σ が雌花では $1<\sigma=2.1192<\infty$ となり IV 型 (非対称片尾)、雄花では $\sigma=-12.2166<0$ となり I 型 (非対称両切) となる。この結果からも花芽の着生能力は雌花より雄花の方が望ましい着生量の分布を示しているといえる。

本来採種園の生産種子に全クローンが、まんべんなく寄与するには、雌花と雄花がある比率でバランスを保ち、かつ各クローンの着花量も均一である必要がある。そのためには、採種木を花芽の着生しやすい状態に保ち、なるべく着花量は変異の小さい分布型にする必要がある。この点では、現在行われている採種木の仕立て方には問題があり、とくに樹高をなるべく低くするために断幹を行なっていることは、雌花の着生しやすい枝を切除し、雄花の着生しやすい下枝の量をはなはだしく多くする。その結果、雌花に比べて雄花の量が過多になっているといえよう。したがって、今後は低木仕立ての方法を改め自然型に近い仕立て方を考えるべきである。また、ジベレリン処理は、雄花芽の分化期が雌花芽の分化期より約1か月早い（橋詰⁴⁵⁾）ということを考慮して、雌花芽の分化を重視した処理時期にかえるような対策も必要であろう。

4) 雌・雄花着生のクローン差が子供集団の偏りに及ぼす影響

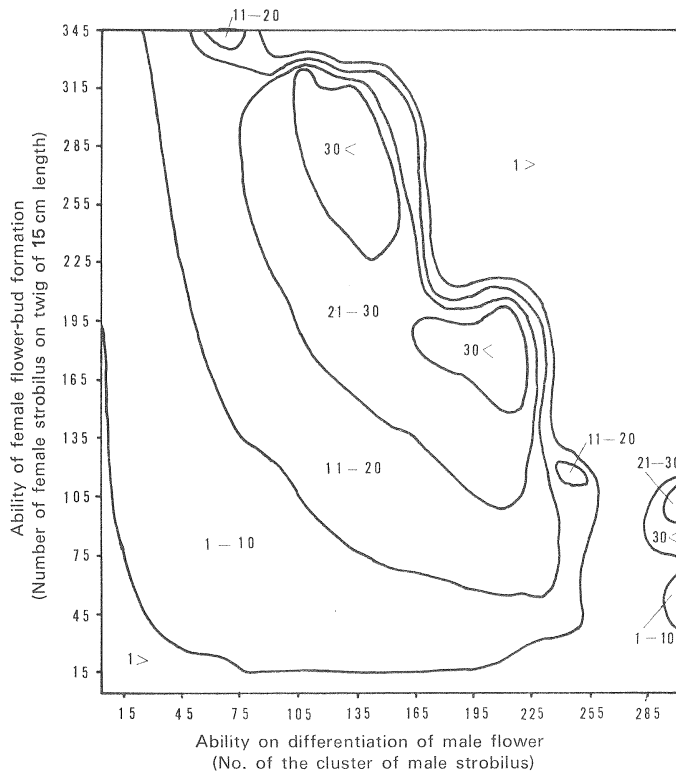


Fig. 20 412クローンの花芽の分化量からその総当り相反交配によって生ずる各家系の推定種子生産量の分布，図中の数値は1つの雌花芽と1房の雄花とから生産される種子量を1単位とし，その1,000単位を1として示した。Frequency distribution map on yield seed amount in each family produced from reciprocal diallel cross among 412 clones, showing model population was calculated with products from the number of female flower bud times that of male flower cluster. The denoted numbers on map are showing 1,000 units which mean a seed volume produced from one cone that was pollinated with one male cluster.

クローンによって着花量に著しいちがひがある場合、ほとんど着花しないクローンや異常に多く着花するクローンは、採種園から生産される種子全体の遺伝的構成を歪める結果となる。前項では、雌・雄花は着生量のクローン頻度は左側への歪みは大きい、ほぼ正規型をなすことがわかった。そこで、このような分布をもつ雌花と雄花が交配して接合子をつくるとき、各組み合わせの接合子の量を代表する値としてある単位量の雌花とある単位量の雄花の交配によってできる種子量を 1 単位とし、生産される各家系の種子量の頻度分布を推定してみた。この単位は各クローンの着花量から単純にその雌花数と雄花の房数を掛け合わせて種子の生産量として次式で算出した。この場合雄花の房数は

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

ただし S : 雌花 1,000 個と雄花 1,000 個とから生産される種子量を 1 単位とした生産種子量

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

$$f \geq m$$

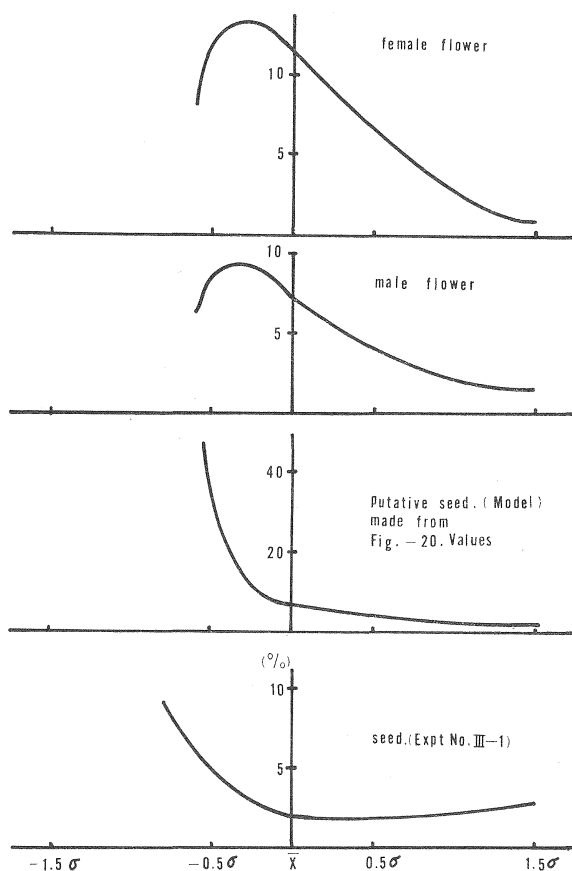


Fig. 21 各クローンの花芽の着生量とその二面交配によって得られた各家系の種子量との頻度分布のちがひ

The difference in distribution of probability measured between number of flowers in each clone and yield seed volume in each family.

交配する雌花の数までを有効とし、それ以上は無効とした。この値を s , f , m の立方格子にして示したのが Fig. 20 である。この s の分布を検討すると平均値、標準偏差、歪度および尖度はそれぞれ $\bar{x}=13.26$, $\sigma=18.65$, $g_1=1.86$, $g_2=6.57$ となるが、この分布は正規分布とみなされない。そこでさらに s の分布を雌花量と雄花量の二次元正規分布とみなし、Fig. 20 の各家系当たり種子量とこの二次元の確率分布の式から算出した $F(f \cdot m)$ の値との適合度を検定してみた。この分布は $\sigma_f=6.53$, $\sigma_m=4.05$, $\rho=0.5$ (f の m 相関係数) となり $P < 0.001$ で不適合となり二次元正規分布にも適合しないという結果になった。そこでさらに Poisson の分布への適合度を検定したところ、 $0.50 < P < 0.80$ となり、この分布に適することになった。

次に雌・雄花の分布と Fig. 20 の種子量の分布を比較すると Fig. 21 のようになり、それぞれ花芽量は正規分布を、また種子量は Poisson 分布を示している。これをさらに二面交配で欠失のすくなかった実験 III-1 の種子生産量の分布を同

のようにこの図に示すとやはり算出種子量と同じ型となる。

4. ま と め

IVの結果を要約すると次のようになる。まず、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かなり大きな差があり、また年度による豊凶差も大きい。しかし、この能力は年度に関係なくほぼ順位が一定しているところから、かなり安定した遺伝的性質といえる。また、着花量のヒストグラムの分布型をみると、着花しやすい条件では正規型に近く、着花しにくい条件では指数分布型に近くなる。雌・雄花の着生量のバランスは、自然状態では適正に保たれているはずだが、採種木の整枝・せん定はこのバランスをくずし、とくに現在行われている断幹による低木仕立ては雄花に比べて雌花の着生量をいちじるしく減少させている。さらに、各クローンの着花量の差も、クローンの組み合わせによる生産種子量の偏りを大きくする要因であり、生産種子量の分散は雌・雄花の着花量の分散のほぼ3倍にも達する。このことは、生産された種子量の家系分布に大きく影響し、花芽の分布からつくったモデルも実際の二面交配の結果もPoisson分布に近い型となる。

次に自然状態で存在する任意交配集団では各家系ごとの個体頻度がある組み合わせに集中し全体としてある程度の偏りをもつことは、スギの生存上は望ましい方向に淘汰が行われているもので、むしろ当然のこととも考えられる。しかし、クローンの着花能力のちがいによって生ずる偏りは自然淘汰以前の問題であり必ずしも望ましい淘汰とは考えられない。なお、現在の林木育種事業で用いられている採種園方式による種子生産は、自然着花とは著しく異なった条件下で花芽を分化させる、いわば不自然な着花であることを考えると、この能力差を自然淘汰現象とみることはできない。すくなくとも種子の生産まではバランスのとれた任意交配集団に近づける努力が必要である。

V 総 合 考 察

ある林木集団において、その生産力を規定するものは、その集団に含まれる有効遺伝子型とその頻度とである。したがって採種園をわれわれの林業生産上の目的に向かって可能な限り有利に働かせるには、その生産種子から得た次代の遺伝子型とその頻度を、より生産性の高いものにするような交配が、自動的に行われなければならない。本研究では、自家受粉と他家交配の本質的な生産力のちがいをもとに、自然受粉によって生産された種子および苗木の中に占める生産性の低い自殖個体率が集団全体の生産力にどのように影響するかを問題としてとりあげた。そこでこの結果にもとづいて採種園における花粉管理上の問題点を5項目にまとめ総合的に考察を加えてみると次のようになる。

1. 採種園における自然自殖率

スギの壮齢高木林ではその自殖率はほとんど0に近いのに、同一クロンを集植した幼齢林分では、60%内外の自家受精が行われていた。また同一クローンに属するラメートを人為的に隔離して混合植栽した採種園でも、樹高を3~4mに抑えた場合で20~30%の樹冠内自家受精のあることがわかった。この自然自殖率を、スギで直接比較検討できる過去の研究資料は見当たらないが、わが国のアカマツでは天然生林における大庭ら⁷⁸⁾の研究がある。この報告によると、白子、黄子および淡緑色苗を単一遺伝子の劣性ホモにより出現するものとして、これら変異個体の発生率から、自然条件下では自殖率が5%以下であると断定している。しかし、孤立木ではクロマツで40%(大庭ら⁷⁹⁾)、*Pinus nigra*で100%(JOHNSON⁴⁸⁾)といったかなり高い値も報告されている。なお、花粉の形態がスギによく似ているヒノキについて、宮島の研究⁷²⁾に

よると、さし木品種であるナンゴウヒの造林地で個体ごとの発芽率を調べたところ、実生のヒノキ林に隣接したものの発芽率が高いことから、林分の遺伝的純度が低いものほど発芽率が高いと結論している。このことは林分の受粉条件によって自殖率が異なることを意味する。このように母樹の受粉条件によっては、自殖率が高くなることもあるが、通常実生の壮齡林分では、I の推定からほとんど無視してもよいほど小さいものであると考えられる。一方、すでにクローンが接触している程度に生長した林分で同一クローンに所属するラメートを幾列も並べて植栽し、しかもジベレリンによって花芽分化を促進させたような条件では、その受粉条件を考えた場合、前のナンゴウヒの例が示すように自殖のチャンスがかなり高くなることは当然であろう。

さらに採種園の自然自殖率は、 n 個のクローンをもって構成された採種園の場合、完全な任意交配が行われれば、 $1/n$ の自殖が含まれることになる。したがって、クローンの数が多くなれば当然自殖率は低くなるはずであり、 $n > 4$ の場合には 25% 以下にならない。しかし、I および III で推定したようにかなり多くのクローンを収容した場合にも 20~30% の値がでているところを見ると、自家受粉の大部分は隣花交配によって生ずるものと考えられる。また採種園での花粉の有効な飛散距離は予想外に小さく、I の実験例では 10 m 未満であった。したがって同一クローンのラメートを 1 列または 2 列離すように設計された採種園では、ラメート間の交配はほとんどない考えるべきである。この結果からもかなり多量の隣花交配が行われていると推定することができる。本来、針葉樹の自然着花は、佐藤⁹⁸⁾がマツで指摘しているように、壮齡木に達した場合は、常に雌花はクローン上部に、雄花はクローン下部に着生し、それぞれがいわば住みわけている。しかし採種園の場合は、人為的に断幹し、雌花が着生すべきクローンの上層部分を切除してしまうので、雌花と雄花が同じ位置に混在することになり、隣接交配を促す結果となっている。

2. 自殖家系と自然受粉家系との比較による自殖弱勢現象の推定

採種園の条件で同一クローンから自家受粉と自然受粉の両集団をつくり、これを比較した結果からわかったことを要約すると次のようになる。まず、種子の生産量においては両交配様式間に大差はないが実地発芽率では、自然受粉は自家受粉の 1.4 倍から 2.3 倍になり、平均で 1.7 倍にもなる。また苗木の生存能力は発芽後 1~4 年生で自然受粉は自家受粉より 10~20% 高いが、5 年以上になるとこの差は小さくなり、やがてほとんど差がなくなる。さらに樹高生長は年とともに両者の差が大きくなり W/S 比は、発芽後の 1~5 年間の測定では、1.38, 1.43, 1.53, 1.64, 1.84 と 2~4 年生の間では年々ほぼ 0.1 ずつ増加し、5 年生では 0.2 増加している。また樹高階別頻度分布をとってみるとその歪度は自家受粉と自然受粉で大きなちがいがあり、自家受粉は (+) 側、つまり左傾して平均植よりモードが小さくなるが、自然受粉の方は自家受粉よりも (-) 側に傾く。しかし両集団とも、年とともに歪度の値は (+) から (-) の方向に近づく傾向がある。このことは、生長を抑圧する劣悪遺伝子が、自然受粉より自家受粉の方に多く集積されているが、これら遺伝子を保有する個体が年とともに消滅してゆくため (+) から (-) の方向に近づくものと考えられる。

3. 任意交配モデルにおける自殖家系の消長

II および III の自家受粉と自然受粉または自家受粉と他家交配の比較において、自家受粉家系は自然受粉または他家交配家系に比べて、生産される種子量には大差がないが、生産された種子の実地発芽率および生存率において著しく大きな差のあることがわかった。また生長の点でも自家受粉がもっとも劣り、自

然受粉, 他家交配の順に生長がよくなって来る。また育苗期間中の自家受粉家系の個体消滅率も高く, とくに選苗の際にはなほだしく個体数が減少するという傾向が目だつ。したがって一定の遺伝子型をもって構成された採種園から生産された種子の育種効果を高める手段は, 自殖個体の比率をいかに低くするかという努力にあるといっても過言ではない。しかし他家交配と自然受粉の差は, 育苗期間中は発芽力, 生存率および生長の点で自然受粉が他家交配に劣る傾向があるが, この差は山行き後は小さくなり, 造林後数年たつと生長の点ではほとんど差がなくなる。これは, 自然受粉に含まれる自家受粉が山行きまでに大部分が消滅してしまうためと考えられる。したがって自然受粉家系は自殖率があまり高くない場合には, 山行き以後は他家交配家系に収斂してくると推定される。この点を, 実数によって整理してみるため, IIIの交配結果を実験ごと

にプールして1組の任意交配によって得られた次代とみなし, それぞれの次代集団における自家受粉家系の消長を, 発芽から山出しまで追跡してみた。これをもとに, 採種園から生産される種子に含まれる自殖家系数または個体数が山行き時点でどの程度残るか推定した。まず III の 3, 8) でまとめた各家系の S/T 比 (総家系数または総個体数 (T) と自殖家系のみ家系数または個体数 (S) との比) を種子から山出し

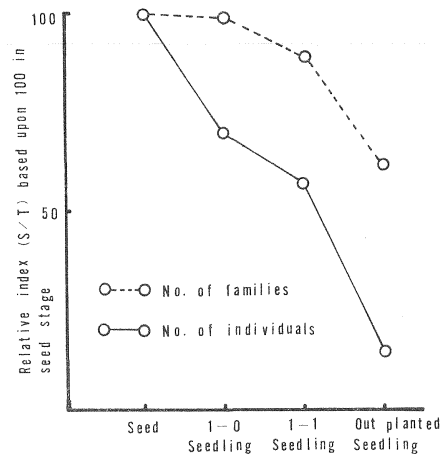


Fig. 22 苗木の發育に伴う自殖家系数および個体数の減少経過

Decrease in number of families and individuals belong to self-pollination according to the development of seedlings.

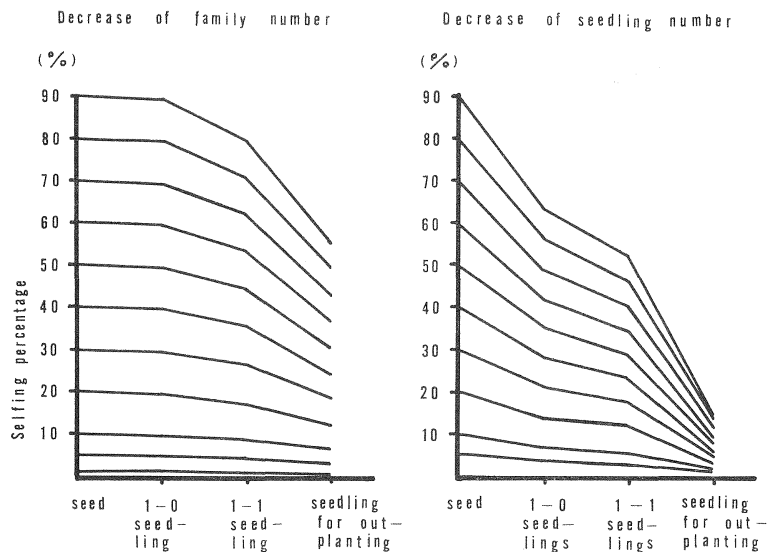


Fig. 23 自殖率の異なる各集団における自殖家系数および個体数の減少経過

Decrease in percentage of selfed families and seedlings at each growth stage from seed to out-planting.

苗に至る各段階ごとに平均してみると、Fig. 22 のような経過をたどって減少する。すなわちこの図によると 61.6% の自殖家系が山行き苗の段階まで生存している。しかしこの値は、家系内個体数の大きさによってちがってくることは当然であり、ここではあくまでも本研究で扱った程度の大きさ、つまり 1 家系当たり種子量にして 50 g 未満で大部分が 10~30 g の集団における結果である。また自殖個体数は、最初(全家系数) $\times (1/n \times \text{各家系の平均個体数})$ 、(n はクローン数) が含まれることになるが、山行き時点ではこのわずかに 14.4% しか生存していない。しかしこの値は、 S_d (種子の量) $\times G$ (発芽率) $\times R_1$ (1-0 苗の生存率) $\times R_2$ (1-1 苗の生存率) $\times S$ (選苗による淘汰率) の累積値であるから、 G 、 R_1 、 R_2 、 S は各集団が一定の値をとるとすると、 S_d の段階における S/T 比によって山行き苗の自殖率を定めることができる。この関係を明らかにするため、種子の段階での自殖率から山行き苗までの自殖家系数および個体数の消長を Fig. 22 の S/T 比を用いて算出し、図示すると Fig. 23 のようになる。これによると 30% 以下の自殖率の場合個体率は 5% 以下となり、5% 以下の自殖率では 0 に近くなる。いいかえれば少数の個体をもつ家系は当然消滅してしまうことになる。

本来任意交配集団における種子から山出し苗に至る間の家系数および個体数の自殖比率は、理論的にはその採種園に収容されるクローン数によって定まる。したがって採種園産種子の自殖率は採種園の自殖家系数を $1/n$ とした場合、生産される種子量の比率も $1/n$ となるので、クローン数から Fig. 23 によって山行き時の自殖率が推定できる。ところが、前項で現行の低木仕立ての採種園では、自然受粉の行われた場合ラメート間の交配はほとんどなく、生産される自殖種子の大部分は隣花交配によるものであり、その率は 20~30% であるという結論になっている。したがって、自殖種子率は使用クローン数だけではきまらず、個々の採種園の樹齢、植栽間隔、採種木の高さ、地形などの条件によってきまるものである。かりに、I の実験で得た結果から自殖率を 30% 以下(胚致死を考慮すると、種子の重量比はこれ以下になる)とした場合、Fig. 23 から山行き時点の苗木本数率は 4.3% 以下となるので、これに家系淘汰が働けば無視できるほど小さな値となる。

4. 採種園における受粉管理上の問題

これまでのにべた実験結果からスギは 3 つの交配様式を比較すると、種子の内容充実率およびその後の発芽、生存、生長について、他家交配がもっとも好結果を示し、自家受粉がもっとも悪い結果を示すことが明らかになった。さらに自然受粉は、この両者の中間に位し、その度合は自殖率によって左右されることも確認した。この自然受粉を人工交配により完全な他家交配に近い水準にまでもってゆくことが、採種園の経営上極めて重要な要素であるが、そのためには、採種園における受粉管理上の諸問題を究明し、それぞれ適切な解決策が講じられなければならない。近年、採種園の受粉管理について FRANKLIN²⁵⁾、KOSKI⁶³⁾ および DENISON *et al.*¹⁰⁾ などは、Pollen Management という概念を規定し、その一部門としてマツの採種園における受粉管理に言及し、各クローン間の花粉交換の促進、園外からの花粉の混入防止、自然自殖の防止、必要な花粉の人工補充などについて、過去の研究を整理している。また、大庭ら⁸⁴⁾は彼らの一連の研究によって、劣性ホモとなって異常個体を生ずる多数の遺伝子を確認し、これらの遺伝子の遺伝様式を解明するとともに視覚上確認できない多くの劣悪遺伝子がかくしもたれていることを想定し、これら遺伝子の直接効果、多面発現効果および上位性効果を考慮して、集団の平均苗高を低くするいくつかの劣悪な劣性遺伝子がホモ型になって、小集団として混在していることを示唆している。この点から採種園の遺伝的管理に言及し、精英樹の遺伝的組成、劣悪遺伝子の存在する理由、および採種園方式を反復した場合

の近親交配の障害の3部にわけて、それぞれ問題を整理している。一方現在の採種園で考えられているように、確率論的に多数の選抜クローンを混合し、任意交配により各家系がほぼ等量の種子を生産するという前提を設けるには、さらに多くの生理学的ないしは遺伝学的諸問題を追究する必要がある。これらの観点から、スギの採種管理についての問題を整理し、現在考えられる有効な対策を次に列挙してみる。

1) 園外からの花粉の混入

採種園では、種子採取の便宜を考慮して、通常はかなり低い採種木が仕立てられているが、風媒植物であるスギは、空中花粉によって受粉が行われるため、採種園の樹高が低ければ低いほど空気の流れから考えて、園外からの花粉の侵入が多くなり、前にのべたように、採種園産種子の遺伝的能力を低下させることになる。その対策としては、自然状態における森林の花粉動態を考慮して次の点に留意する必要がある。

① 採種園に収容されたクローンの花粉生産能力を再検討し、着花性の旺盛なクローンを多く収容するよう体質改善を行う。または有効な着花技術を行使して園内産花粉の濃度を高める。Ⅲの調査では、ジベレリン処理による花粉の分化量がクローンによって著しく差のあることが明らかになっているが、異常に着花量の多いものは好ましくないとしても、すくなくとも10年生の採種園においてジベレリンで処理してもほとんど着花しないようなクローンは当然取り除き、他のクローンに置きかえるべきである(FURUKOSHI³²⁾)。

② 周囲の林分から同種の無選抜木を除去するとともに侵入花粉をシャ断するため周辺部に異樹種を植栽し、侵入花粉の防除帯を設けるのも一つの方法である。この点に関しては、岩川⁴⁶⁾がWRIGHT, J. W.¹¹⁷⁾の理論値をもとにしたマツ類での推定値を紹介している。これによると花粉源から300フィート離れば、その花粉濃度は1%以下になるとしているが、スギはこれよりはかなり低い値となると考えられる。Ⅰでのべたように、スギは有効な花粉の飛散距離が極めて短く10m程度であるということ考慮に入れると、園外からの侵入花粉は、それほど大きな問題ではなく、近接林地にある無選抜の個体が花粉源とならないように周囲から除去する程度の努力で十分であろう(FURUKOSHI³²⁾)。

2) 各クローン相互の交配機会の均等化

これは、生産される種子の遺伝的多様性を増大するとともに、選抜個体はすべての遺伝子型を次代の生産集団に寄与させるため、極めて重要である。またこのことは、次のべる自殖率を低下させるばかりでなく、生産種子の内容充実率や発芽率の向上など種子の質的向上にも役立つ。ここでまず問題にしなければならないのは、Ⅳで論議した使用クロンの着花能力のちがいによる交配機会の不均一である。スギの採種園で、ジベレリン処理によって着花させた場合に全体として異常に着花の多いクローンより着花の極めて少ないクローンの方が頻度は高いという結果になっている。そこでここでは、次の対策を講ずる必要がある。

① 花芽の分化能力のいちじるしくおとっているクローンを除去する。

② 着花量が異常に多いクローンは何等かの生理的あるいは遺伝的な障害があることも考えられるのでこれも除去する。

③ 雌花の着花量を増大するため、断幹による整枝は極力さけ、可能な範囲で樹高を高くする。

④ クローン数になるべく多くするとともに花粉の飛散距離が短いことも考慮して、各クローンの隣接組み合わせ頻度の均一化をはかる。現在わが国で用いられているクローン配置法(戸田¹¹⁰⁾)は、クローン検定を同時に行うために一応はランダムに配置し、その後で隣接組み合わせ頻度を等しくするように手直しするという方法をとっている。しかし、採種園の経営上からは、隣接組み合わせ頻度を機械的に均一に

する方法をとるべきである。

3) 自然自殖の防止

I および III での推定値からは、大径高木の一斉実生林では自然自殖率は無視できるほど小さいのに、各クローンのラメートを混合した採種園では隣花交配によって 20~30% の自殖があるという結果がでている。しかし、一方自殖種子はシイナ率が高く、発芽率が低いことや発芽後山出しまでの消滅率が高いことなどから他殖種子と混合して育苗した場合、選苗をへて山出しされる集団における自殖個体率は問題にならないほどの低率になると推定された。したがって、自殖種子の林分生産への寄与は極めて小さいことになるが、育苗上は得苗率を著しく低下させられるので重大な障害となる。そのため、次の諸点を採種園経営上考慮して、極力自殖率を低くしなければならない。

① 隣接する採種木のクローネを接触させないようにし、常に園内を空気が流通できるようにしておくこと。

② 樹高は採種上可能な範囲でなるべく高くすることがのぞましいが、これは採種園の経営上経費高となり不都合である。そこで場合によっては樹高の高い花粉用の母樹を園内に点在させるか、または採種園の周囲に点生させるような方法もとるべきである。

③ 自殖の大部分は隣花交配によるものと推定されたが、そうになると、かなり高い樹高にして強風の渦流にさらすか、または受粉時に強風をうけるような地形を選んで採種園を設定するような方法もとらなければならない。しかしこの場合は採種園の経営とは相いれない条件となるので、通常の採種園では、数クローンのラメートを 1 本ずつまとめて、寄せ植える方法も効果があると考えられる。なお、技術的に可能ならば同一台木に多数のクローンを高つぎするのも一つの方法である。

④ 人工交配はもっとも確実な方法であるが、種子の生産コストとの兼ね合いから必ずしも有効な方法ではない。しかし、袋かけを行わない方法として、Supplemental Mass-Pollination, Mass artificial pollination, Mass-control pollination, または Hand pollination などと呼ばれる手段が、DENISON⁹⁾10), FRANKLIN²⁷⁾28), VAN DER SYDE¹¹⁸⁾, WAKELEY, *et al.*¹¹⁴⁾ および HADDERS⁹⁷⁾~39)41) によって紹介されているが、この種の交配法は、スギにも十分適用できると考えられる。この方法は、III でも明らかにしたように他家多交配の種子が発芽率の点でかなり優れていることから、その効果は大きいはずである。さらに、スギは温室内に水さしして開花させることにより、自然開花よりかなり早い時期に花粉をとることができるので、あらかじめ花粉を採取しておき、これをほぼ等量混合し、散粉機で散布することは容易で、しかも低コストで実行できることである。なおこの場合必要とあらば、増量剤を用いるのも一つの方法である (CALLAHAM⁷⁾, WRIGHT, J. W.¹¹⁹⁾)。

⑤ 人為的な花粉の人工散布については今後の問題として実際にどの程度散布花粉が受精するかを確かめる必要がある。SILEN⁹⁶⁾98) は花粉の生産量の高い採種園では散布花粉による受粉より隣花交配の機会が高率になると指摘している (本稿に対するコメントとして筆者によせられた私信でものべている、1977年 5 月)。なお、将来の問題として、スギに対する除雄方法も研究する必要がある。

以上、採種園の受粉管理に当って、他殖率を高めかつ全使用クローンの受粉が均等に行われるようにするための対策を掲げた。これらの対策によって本研究で明らかにした、任意交配集団が山出しの段階で一部の交配組み合わせだけに偏ることと、自殖率が予想外に高くなることなど、育種事業遂行上の難点は、大方解決するものと思われる。

5. 致死または半致死遺伝子の存在意義

採種園産種子に混入している自殖種子について Koski⁵⁹⁾⁶⁰⁾⁶²⁾⁶³⁾ は種子の充実率低下への影響を強調し、胚致死遺伝子によるシイナ率の増大を認めている。また、大庭ら⁸⁴⁾は、劣性ホモの状態で生長に悪影響を及ぼす遺伝子の存在を示唆している。本研究でも、自家受粉が種子の発芽力に及ぼす影響が極めて大きいことを確認し、また自殖集団における樹高分布の歪みから、大庭らと同様に山出し段階までの苗木の生長を抑制する遺伝子が存在し、これが自家受粉家系に劣性ホモで現われることも確認している。さらに、まき付け床に現れる色素または形態異常の致死遺伝子について、この遺伝子をもつ家系全体の平均生長量が、もたない家系より低いことから、これら致死遺伝子をヘテロにもつ個体はその次代に対し何等かの生育上不都合な遺伝的作用をもつものと考えられる。いずれにしても自家受粉によって生じた個体は、山出し後は集団全体に対する比率が極めて小さくなることから林業生産を直接左右するとはいえないが、少なくとも苗木の生産には、大きな無駄を強いることになる。この他に山出し後の生育を左右する優性型の遺伝子もあり、しかもこれがいくつかのタイプにわかれることから、何個かの遺伝子が独立に、または相加的効果として現れるものと思われる。この種の異常個体は、大部分が苗畑の段階に現れるので、選苗の際淘汰されるものが多い。ただし、4～5年生になって現れるものも確認されている(古越ら³⁴⁾)ので、これは直接林業生産に悪影響を及ぼすことになる。しかしこれとて、全体に占める自殖の割合からみるとさほど大きな影響はないものと思われる。このような致死または半致死遺伝子は、自殖に限らず他家交配でも劣性ホモとなって致死個体が出現する。自殖がほとんどないと推定されるヨーロッパアカマツなど多くの樹種の壮齡林でも自然受粉で色素異常個体が発生することは Eiche¹⁵⁾などの報告にみられるし、またⅢでのべたようにスギの他家交配でも多くの例がある。したがって、スギの種子生産において、致死または半致死遺伝子を完全に除去することは困難であるが、本研究の結果でみる限り採種園の経営上は他殖率を高めるような手段を講ずれば林業的にみてこれら遺伝子の存在はそれ程大きな障害でないと考えられる。

なお遺伝荷重の問題は Dobzhansky¹⁴⁾によって *Drosophila* で実証され、また主要林木についても Dieckert¹¹⁾, Fowler¹⁸⁾¹⁹⁾, Koski⁶⁰⁾, Koski *et al.*⁶²⁾にもこれに近い概念が提起されている。すなわちこれら生育上望ましくない遺伝子の存在は一時的には、集団全体のある形質の平均値を低くすることはあるけれども、林木の全生涯を通じては淘汰圧が強いので年とともに生育上不都合な遺伝子型は消滅してゆくものと考えられる。本研究では遺伝荷重にまでは言及するだけの資料はなかったが、自殖個体の生存率が著しく低いことも考えると今後スギについてもこの種の研究を進める必要があると思われる。

引用文献

- 1) ANDERSSON, E. : Pollen and seed setting studies of an asyndetic spruce and normal spruces. Svensk Papperstidning, 50, 4~7, (1947)
- 2) BARNER, B. V., BINGHAM, R. T. and SQUILLACE, A. E. : Selective fertilization in *Pinus monticola* Gougl. II. Results of additional tests. Silvae Genet. 11 : 103~111, (1962)
- 3) ————— : Self- and cross-pollination of western white Pine—A comparison of height growth of progeny. Intermountain Forest & Range Expt. Sta., US Forest Serv., Res. Note. INT-22, 3 pp., (1964)
- 4) BINGHAM, R. T. and SQUILLACE, A. E. : Self-compatibility and effects of self-fertility in western white pine. For. Sci., 1 : 121~129, (1955)
- 5) ————— : Possibilities for improvement of western white pine by inbreeding. US

- Forest Serv. Res. Pap. Intermountain Forest & Range Expt. Sta., INT-114, 18 pp, (1973)
- 6) BRAMLETT, D. L. and POPHAM, T. W. : Model relating unsound seed and embryonic lethal alleles in self-pollinated pines. *Silvae Genet.* **20** : 192~193, (1971)
 - 7) CALLAHAM, R. Z. : Hybridizing pines with diluted pollen. Proc. 8th Southern Conf. of Forest Tree Improvement, Macon : 110~111, (1966)
 - 8) DENISON, N. P. : The development and review of tree breeding in the Republic South Africa.—Working Group on Tropical and subtropical species. Sec. 22, IUFRO Gainesville, Fla. : 14~20, (1971)
 - 9) ————— : A review of aspects of tree breeding in the Republic of South Africa. In selection and Breeding to improve some tropical conifers. **2** : 277~284, (1973)
 - 10) ————— and FRANKLIN, E. C. : Pollen management. For. Comm. Bull. **54** : 92~100, Seed Orchards, London, (1975)
 - 11) DIECKERT, H. : Selbststerilität und Selbst-fertilität bei *Picea abies* KARST. und *Larix decidua* MILL. Diss. Forstl. Georg-August-Univ. Göttingen, Hann. Münden, (1962)
 - 12) ————— : Gefahren und Möglichkeiten der Insucht bei Waldbäumen, Forst und Horzwirt, **19** : 190~193, (1964)
 - 13) ————— : Einige Untersuchungen zur Selbststerilität und inzucht bei Fichte und Lärche. *Silvae Genet.* **13** : 77~86, (1964)
 - 14) DOBZHANSKY, TH. : How do the genetic load affect the fitness of their carriers in *Drosophila* population? *Amer. Naturalist*, **98** : 154~166, (1964)
 - 15) EICHE, V. : Spontaneous chlorophyll mutation in scots pine. Meddelanden Från Statens Skogsforskningsinstitut, **45**(13), 69 pp, (1955)
 - 16) FAULKNER, R. : Seed orchards. For. Comm. Bull. **54**, 149 pp, (1975)
 - 17) FORSHELL, C. P. : The development of cones and seeds in the case of self- and cross-pollination in *Pinus sylvestris* L. Meddelanden Från Statens Skogsforskningsinstitut **43**(10), 42 pp, (1953)
 - 18) FOWLER, D. P. : Pre-germination against a deleterious mutant in red pine. *For. Sci.* **10** : 335~336, (1964)
 - 19) ————— : Effects of inbreeding in red pine, *Pinus resinosa* Ait. *Silvae Genet.* **13** : 170~177, (1964)
 - 20) ————— : Effects of inbreeding in red pine, *Pinus resinosa* Ait. III Factors affecting natural selfing. *Silvae Genet.* **14** : 37~45, (1965)
 - 21) FRANKLIN, E. C. : Inbreeding depression in metrical traits of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) as a result of self-pollination. Techn. Rep. 40, School of Forest Resources, North Carolina State Univ, (1969)
 - 22) ————— : Mutant forms by self-pollination of loblolly pine. *J. Heredity* **60** : 315~320, (1969)
 - 23) ————— : Survey of mutant forms and inbreeding depression in species of the family *Pinaceae*. Southeast Forest Expt. Sta. US Forest Serv. Res. Pap. SE-61, 21 pp, (1970)
 - 24) ————— and RITCHIE, G. A. : Phenology of cone and shoot development of noble fir and some associated true firs. *For. Sci.* **16** : 356~364, (1970)
 - 25) ————— : Pollen management in southern seed orchards. Proc. 11th Conf. Forest Tree Improv., 218~223, (1971)
 - 26) ————— : Estimates of frequency of natural selfing and the inbreeding coefficients in loblolly pine. *Silvae Genet.* **20** : 194~195, (1971)

- 27) FRANKLIN, E. C. : Estimating frequency of natural selfing based on segregating mutant forms. *Silvae Genet.* **20** : 193~194, (1971)
- 28) ————— : Genetic load in loblolly pine. *Amer. Naturalist*, **106** : 262~265, (1972)
- 29) 古越隆信 : 林木の人工交配に関する研究 (II) 温湯処理によるオバナの洗浄, *日林誌*, **49** : 334~336, (1967)
- 30) —————・長坂寿俊・田淵和夫 : スギ自殖家系にみられる樹高階別頻度分布と遺伝的異常個体の出現, 85回日林講, 179~181, (1974)
- 31) —————・————— : スギ精英樹のクローンによる着花性のちがひ, 27回日林関支講, (1975)
- 32) FURUKOSHI, T. : Is there an inverse correlation between sexual and asexual reproduction in *Cryptomeria japonica*? *New Zealand Jour. Forestry Sci.* **4** : 426~432, (1974)
- 33) ————— : Investigations on natural self-pollination in a seed orchard of *Cryptomeria japonica* D. DON. Proc. 3rd Conf. on Forest Breeding. Canberra (in press), (1977)
- 34) 古越隆信・田淵和夫 : スギの遺伝的異常個体の出現とその消長, 51年関育年報 (印刷中), (1977)
- 35) GRIFFING, J. B. : Analysis of quantitative gene action by constant parent regression and related techniques. *Genetics*, **35** : 303~321, (1950)
- 36) ————— : A generalized treatment of the use of diallel cross in quantitative inheritance. *Heredity*, **10** : 31~50, (1956)
- 37) HADDERS, G. : Artificiell pollinering i skogsfröplantager (Supplemental mass-pollination in forest tree seed orchard). Institutet för Skogsförbättring 1968/69, Nr. 7, (1969)
- 38) ————— : Pollineringssituationen i tallplantager (The situation of pollination in seed orchards of *Pinus silvestris*). Institutet för skogsförbättring, Årsbok 1971, 111~139, (1971)
- 39) ————— : Kontroll av inkrosningen i en tallplantage (The checking of the incrossing percentage in a seed orchard of *Pinus silvestris*). Institutet för skogsförbättring, Årsbok 1972, 120~139, (1972)
- 40) ————— and Koski, V. : Probability of inbreeding in seed orchards. *For. Comm. Bull.* **54** : 108~117, (1975)
- 41) ————— : Försök med styrd pollinering; tallplantager. Institutet för Förskogsförbättring, Årsbok 1975, 48~73, (1975)
- 42) HAGMAN, M. and MIKKOLA, L. : Observation on cross-, self- and interspecific pollination in *Pinus peuce* Griseb. *Silvae Genet.* **12** : 73~79, (1963)
- 43) HAYMAN, B. I. : The analysis of variance of diallel table. *Biometrika*, **10** : 235~244, (1954)
- 44) ————— : The theory of analysis of diallel cross. I & II, *Genetics*, **39** : 789~809, (1954)
- 45) 橋詰隼人 : 針葉樹の花芽分化, 花性分化とその調節に関する研究, 鳥取大演報(7), 139 pp., (1973)
- 46) 岩川盈夫 : 花粉に関する二, 三の問題, 育林学新説 (中村教授還暦記念事業会編) 241 pp., 朝倉書店, 東京, (1955)
- 47) 石川栄助 : 新統計学, 426 pp., 槇書店, 東京, (1971)
- 48) JOHNSON, A. G. : Albinism in the Austrian pine. *J. Hered.* **39** : 9~10, (1948)
- 49) 勝田 桓・佐藤大七郎 : クロマツの球果の発達, *日林誌*, **46** : 166~170, (1964)
- 50) ————— : クロマツとアカマツの自家受精, 東大, 演習林, **15** : 23~35, (1964)
- 51) ————— : ふたたびクロマツ, アカマツの自家受精したときのタネのできかたについて, 東大, 演習林, **16** : 35~41, (1966)
- 52) KATSUTA, M. : Cone development of *Pinus thunbergii* PARL. in response to chilling and day length. Proc. IUFRO Working Group on Repro. Forest Tree. Finland, (1970)
- 53) KELLISON, R. C. : Seed orchard management. proc. 11th South. Conf. Forest Tree Improv. 166~172, (1971)

- 54) KEMPTHORNE, O. : The theoretical values of correlations between relatives in random mating populations. *Genetics*, **40** : 153~167, (1955)
- 55) 木村資生 : 集団遺伝学概論, 312 pp., 培風館, 東京, (1960)
- 56) KING, J. P., JEFFERS, R. M. and NIENSTAEDT, H. : Effects of varying proportions of self pollen on seed yield, seed quality and seedling development in *Picea glauca* Proc. IUFRO Sec. 22, Working Group on Sexual Reprod. of forest Trees, Varparanta, (1970)
- 57) Koski, V. : The role of the size of pollen grains in the cross-breeding of anemophilous forest trees. *Luonnon tutkija*, **72** : 127~131, (1968)
- 58) ——— : A study on pollen dispersal as a mechanism of geneflow in conifers. *Metsätiet Tutkimslait. Julk.* **70**(4) : 1~78, (1970)
- 59) ——— : Embryonic lethals of *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. *Comm. Inst. For. Fenn.* **75**(3), 30 pp., (1971)
- 60) ——— : On self-pollination, genetic load, and subsequent inbreeding in some conifers. *Metsätiet Tutkimslait Julk* **75**(3) : 1~3, (1973)
- 61) ——— : On self-pollination, Genetic load and subsequent inbreeding in some conifers. *Metsätiet Tutkimslait. Julk.* **78**(10) : 1~42, (1973)
- 62) ——— and MALMIAARA, E. : The role of self-fertilization in marginal population of *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. *Proc. of IUFRO Meet. Stockholm*, 155~166, (1974)
- 63) ——— : Natural pollination in seed orchards with special reference to pines. *For. Comm. Bull.* **54** : 83~91, (1975)
- 64) KRAUS, J. F. and SQUILLACE, A. E. : Selfing vs. out-crossing under artificial conditions in *Pinus elliotii* Engelm. *Silvae Genet.* **13** : 72~76, (1964)
- 65) LANGLET, O. : The development of spruces from seed after self-pollination and after free wind-pollination. *Meddelanden Från Statens Skogsforskningsinstitut*, 32, 22 pp., (1940)
- 66) LANGNER, W. : A Mendelian segregation in aurea-forms of *Picea abies* (L) KARST, as a means of establishing fertilization relationships in a forest stands. *Silvae Genet.* **2** : 49~51, (1953)
- 67) LINDGREN, D. : Aspects on suitable number of clones in a seed orchard. *Proc. Joint IUFRO Meet. S. 02.04.1~3. Stockholm, Sess. V* : 293~305, (1974)
- 68) ——— : The relationship between self-fertilization, empty seeds and seeds originating from selfing as a consequence of polyembryony. *Studia Forestalia Suecica Nr.* 126, 24 pp., (1975)
- 69) METTLER, L. E. and GREGG, TH. E. : Population genetics and evolution. 集団遺伝学と進化 (吉川秀男, 広吉寿樹訳) 252 pp., 現代遺伝学シリーズ 6, 共立出版, 東京, (1969)
- 70) 松田 清 : スギの不稔性に関する基礎的研究 (Ⅱ) — 自殖による不稔種子の形成について — 86 回日林講, 149~150, (1975)
- 71) MERGEN, F. : Self-fertilization in slash pine reduces height growth. *US Forest Serv. Southeast Forest Exp. Sta. Res. Note* 67, 2 pp., (1954)
- 72) 宮島 寛 : ヒノキ栄養系の育成に関する基礎研究, 九大演報 (34), v+164, (1962)
- 73) 中村賢太郎・茅野 弘 : スギ母樹の年齢が子苗の開花結実並その生長に及ぼす影響, 第 1 回報告, 東大演報 (25), 1~18, (1937)
- 74) 中村直彦 : 組合せ能力の推定, 育雑 **3** (2) : 23~28, (1953)
- 75) NOHARA, Y. : On the growth of artificial hybrids of Sugi, *Cryptomeria japonica*. *Proc. of World Consult. on Forest Genet. and Tree Improv.* 63-2b-7, (1963)
- 76) 大庭喜八郎他 6 : 林木の変異に関する研究 (Ⅲ) クマスギと他のさし木スギ系統間の交雑親和性,

- F₁ 幼苗の生長およびクマスギで検出された2個の単一劣性遺伝子について, 日林誌, **49**: 361~367, (1967)
- 77) 大庭喜八郎・村井正文: イワオスギの自殖および他殖実生における葉緑素変異苗の発生と苗高生長について, 日林誌, **51**: 118~124, (1969)
- 78) —————: スギの白子苗および淡緑色苗を生ずる劣性遺伝子, 日林誌, **53**: 177~180, (1971)
- 79) —————他3: 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**: 327~333, (1971)
- 80) —————: クモトオンから分離した矮性苗の遺伝, 82回日林講, 136~138, (1971)
- 81) OHBA, K., IWAKAWA, M., OKADA, U. and MURAI, M.: Paternal transmission of a plastid anomaly in some reciprocal cross of Sugi, *Cryptomeria japonica* D. DON. *Silvae Genet.* **20**: 101~107, (1971)
- 82) 大庭喜八郎: クロマツの黄子苗を生ずる劣性遺伝子および自然自殖率の推定, 日林誌, **54**: 28~29, (1972)
- 83) —————: メアサ, キリシマメアサおよびアオスギのミドリスギ劣性遺伝子, 日林誌, **54**: 1~5, (1972)
- 84) —————・百瀬行男・前田武彦: スギ精英樹からの異常苗の分離, 林試研報, 250, 53~76, (1973)
- 85) OHBA, K.: Qualitative genetics in forest tree species. *Proc. of IUFRO Meeting, Stockholm*, 59~68, (1974)
- 86) ORR-EWING, A. L.: A cytological study of the effects of self-pollination on *Pseudotsuga menziesii* (MIRB.) FRANCO. *Silvae Genet.* **6**: 179~185, (1957)
- 87) —————: Inbreeding to the S₂ generation in Douglas-fir. 2nd FAO World Consult. on Forest Tree Breed. *Proc.* **2**: 913~928, (1969)
- 88) PLYM FORSHELL, C.: The development of cones and seeds in the case of self- and cross-pollination in *P. silvestris* L. *Meddeland, Statens Skogsforskn. Inst.*, **43**(10): 1~42, (1953)
- 89) 斎藤幹夫・岩川盈夫・渡辺 操: クロマツの近親交配における球果・タネおよび苗木のできかた, 林試研報, 255, 31~46, (1973)
- 90) SARVAS, R.: Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus sylvestris*. *Communicat. Inst. For. Fenn.* **53**(4) 198 pp., (1962)
- 91) —————: Investigation on the flowering and seed crop of *Picea abies*. *Commnicat. Inst. For. Fenn.* **67**(5): 1~84, (1968)
- 92) 笹沼たつ・田淵和夫: 1973~'74年冬季における苗畑のスギの寒害, 日林誌, **57** (7): 235~238, (1975)
- 93) 佐藤敬二: マツに関する基礎造林学的研究 第2報, 結実性の遺伝並苗木の性現象, 東大演報(20), 1~20, (1934)
- 94) 佐藤大七郎・郷 正士・勝田 柁: クロマツ, アカマツの自家受粉, マツ属における交雑育種に関する研究 (中村賢太郎編), 29~30, (1961)
- 95) SCHAFFER, H. E. and USANIS, R. A.: General least squares analysis of diallel experiments—A computer program—DIALL. *Genet. Dept., North Carolina Univ. Res. Rep.* **1**. 61 pp., (1969)
- 96) SILEN, R. R.: Pollen dispersal conditions for Douglas fir. *J. For.* **60**: 790~795, (1962)
- 97) —————: Effect of altitude on factors of pollen contamination of Douglas fir seed orchard. *J. For.* **61**: 281~283, (1963)
- 98) ————— and KEANE, G.: Cooling a Douglas fir seed orchard to avoid pollen contamination. *Res. Pap. Pacific Northwest Exp. Sta. PNW-101*, (1969)

- 99) SORENSEN, F. C. : Linkage between marker genes and embryonic lethal factors may cause disturbed segregation ratios. *Silvae Genet.* **16** : 132~134, (1967)
- 100) ————— : Embryonic genetic load in coastal Douglas Fir, *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*. *Amr. Naturalist* **103** : 389~398, (1969)
- 101) ————— : Estimate of self-fertility in coastal Douglas fir from inbreeding studies. *Silvae Genet.* **20** : 115~120, (1971)
- 102) ————— and MILES, R. S. : Self-pollination effects on Douglas fir and Ponderosa pine seeds and seedlings. *Silvae Genet.* **23** : 135~138, (1974)
- 103) —————, FRANKLIN, J. F. and WOOLLARD, R. : Self-pollination effects on seed and seedling traits in Noble fir. *For. Sci.* **22** : 115~159, (1976)
- 104) SQUILLACE, A. E. and KRAUS, J. F. : The degree of natural selfing in slash pine as estimated from albino frequencies. *Silvae Genet.* **12** : 45~50, (1963)
- 105) ————— and ————— : Effects of inbreeding on seed yield, germination, rate of germination, and seedling growth in slash pine. *Proc. For. Genet. Workshop*, 59~63, (1963)
- 106) STERN, K. : Versuch über die Selbststerilität bei der Birke. *Silvae Genet.* **12** : 80~82, (1963)
- 107) ————— and ROCHE, L. : Genetics of forest ecosystems. 300 pp. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg and New York, (1974)
- 108) 田淵和夫・古越隆信 : スギ精英樹の劣性遺伝子の出現, 47年林木育種研究発表講演集, 林木育種協会, 76~79, (1972)
- 109) 戸田良吉 : 林木の育種, 107 pp, 朝倉書店, 東京, (1953)
- 110) ————— : 林木の育種技術解説 (V), 林木の育種 (5), 10~11, (1958)
- 111) TODA, R. : Note on the Japanese State Government forest tree breeding project. *Forest Tree Breeding in the World*. (ed. by R. TODA) Yamatoya Ltd. 161~169. Tokyo, (1974)
- 112) 上田弘一郎 : スギの開花結実, スギの研究 (佐藤弥太郎編) : 63~73, 養賢堂, 東京, (1950)
- 113) VAN DER SYDE, H. A. : Some aspects of hand pollination in seed orchards in South Africa. *For. in S. A.* **12** : 67~73. (Abstr.), (1971)
- 114) WAKELEY, P. C., WELLS, O. O. and CAMPBELL, T. E. : Mass production of short leaf $\times$ slash pine hybrids by pollinating unbagged female flowers. *Proc. 2nd Genet. Working of Sci. Amr. For. and 7th Lake States Forest Tree Improv. Conf. Res. Pap. North Cent. For. Exp. Sta. NC-6* : 78~79, (1966)
- 115) WERNER, M. : Location, establishment and management of seed orchards. *For. Comm. Bull.* **54** : 49~57. *Seed Orchard* (ed. by R. FAULKNER), (1975)
- 116) WRIGHT, J. W. : Pollen dispersion of some forest trees. *Northeastern Forest Exp. Sta. Res. Pap.* **46** : 1~42, (1952)
- 117) ————— : Summary of tree breeding experiments by the Northeastern Forest Experiment Station. 1947~1950. *US Forest Serv. NS-Sta. Pap.* **56**, 47 pp, (1953)
- 118) ————— : Genetics of forest tree improvement. 399 pp. *FAO, Rome*, (1962)
- 119) ————— : Introduction to forest genetics. *Academic Press, Inc.* 463 pp. New York, (1976)
- 120) WRIGHT, S. : Population structure in evolution. *Proc. Amer. Phil. Soc.* **93** : 471~478 (cited from METTLER, L. E. *et al.* 1971), (1949)
- 121) ————— : The genetic structure of populations. *Ann. Eugen.* **15** : 323~354. (Cited from METTLER *et al.* 1971), (1951)
- 122) 山手広太 : スギ採種園における花粉の有効飛散距離の推定, 九州林育年報 (昭和 49) : 90~94,

(1974)

123) YATES, F. : The analysis of data from all possible reciprocal crosses between a set of parental lines. *Heredity* 1 : 287~301, (1947)

124) 横山敏孝 : スギの自殖不稔の主因, 日林誌, 59 : 389~390, (1977)

**Studies on Pollen Control in a Seed Orchard of
Cryptomeria japonica D. DON**

Takanobu FURUKOSHI⁽¹⁾

Summary

In the last two decades there has been a decided trend toward the increased use of phenotypically superior tree or stand as seed sources. Most current *Cryptomeria* planting programs in Japan have gradually become based on seed collected from seed orchard of plus trees. The essential work of establishing seed orchards is now almost completed in this country. Although many ecological and genetic problems associated with seed orchards are still to be solved, the field techniques of establishing and tending them through their initial stages have been completed.

In the next stage, only minor improvement is expected from improving the genetic constitution of seed orchards by eliminating inferior clones. Major improvements will come from research on genetic problems. Experiment on natural pollination in seed orchards is a most important problem that will be carried out separately on one of several parallel lines. These include pollen control problems such as controlling rate of natural self-pollination in seed orchards, differential growth among families derived from seed of different pollination types, and variations in proportion of self-pollination families represented in a wind-pollination population.

In the forest tree population genotype numbers, the factors which regulate adaptability as a basis of productivity are fitness of each genotype and its frequency in the population. The number of genotypes represented in the seed orchard in the outcome of artificial selection by an index of growth rate on each individual. There, however, is the possibility to include higher frequency of a genotype of poor adaptability depending upon unsuitable pollination type, after recombination of genes has taken place and a new genotype is bred. Therefore, in order that a seed orchard may achieve the objective of forest management, the pollination types which may elevate the genotype of high adaptability and its frequency in the panmictic unit should be enhanced automatically in the seed orchard. In this study, the author divided the pollination types into self-, cross- and wind-pollination mixed self- and cross-pollen, and discussed the differences in survival among those types. Another purpose is to study the influence of various proportions of selfed seeds or seedlings on the whole population. Adapta-

Received August 25, 1977

(1) Silviculture Division

bility in this paper is defined as the overall general category which includes evaluation of seed production, germination energy, survival ratio of nursery seedlings and of saplings after plantation. Effect of competition among families is entirely disregarded over the whole period. Consequently, the result are somewhat different from that of seedlings derived from an actual seed orchard. However, as it is clear in the other wild population where competitive power of the families from self-pollination are weaker than that from cross-pollination, the deleterious effect of inbreeding depression of offsprings from seed orchard as here presumed is the maximum. Hence, in practice adaptability would be underestimated by these results.

1. Experimental methods and procedures

The experiment of this study consist of 4 parts. In Part I, the pollen dispersion in a seed orchard of *Cryptomeria* was investigated and the effective distance of pollen flight was estimated through 3 year's. From these results, it was revealed that the degree of selfing results both from pollination between ramets and geitonogamy within crown. In Part II, through five experiments in the five-year families from self- and natural-pollination were produced and their practical characters were compared. In Part III, from results of a set of 8 pollinations including two or more pollination types, it was assumed that each population is a mixed unit that has a given number of families. On this supposition, an examination was made of the process accounting for loss of individuals belong to each pollination type, through the stages from seed yield to selection for outplanting of seedlings. In addition, studies made compared growth difference of progeny for several years after planting in forest conditions. In the particular study in which a diallel cross was undertaken, whole families obtained from respective experiment were pooled. The pooled populations were assumed to be a panmictic unit produce from the seed orchard established with the same clones. In this population, the fall-off in number of families or individuals due to selfing were estimated in each stage. In Part IV, estimation was made of skewness of a 412-clone population for flowering ability as one of the causes of great variance of number of each family included in a panmictic unit. In addition, an assumed population calculated from number of male and female flower buds was compared with one from control pollination.

2. Ratio of natural self-pollination in a seed orchard

In a middle-aged forest of *Cryptomeria*, the selfing percentage was close to zero. In a young stand planted composed of many of the same ramets, selfing percentage reached 60 to 70. In a seed orchard of 3~4 meter height, where ramets belonging to the same clone are artificially isolated, and different clones were mixed, it was found that there was 20 to 30 per cent of self-pollination within a single crown (Table 1, 2). Although I could not find previous research records in which natural self-pollination rate is directly compared in different stands, there is research work underway on natural forest of Japanese red pine. According to OHBA *et al.* (1971), albino, xantha and light green seedling appear from recessive homozygous of single gene at segregation ratios of less than 5 per cent under natural conditions. However, in the crown of a solitary tree, a 40 per cent rate was reported for Japanese black pine (OHBA *et al.*, 1971) and 100 per cent for *Pinus nigra* (JOHNSON, A. G., 1948). Concerning Hinoki cypress for which morphological feature of pollen is quite similar to *Cryptomeria*, MIYAJIMA (1962) investigated germination percentage of individuals in a plantation of a cutting cultivar named

Nangōhi. He concluded for individuals located adjacent to a Hinoki stand of seedlings, that the lower the genetical purity stand, the more the cone bearing and the higher the germination percentage. This suggests that self-pollination percentage differs primarily on self-pollination conditions in a stand. From this array of observations, the rate of selfing becomes higher under some pollination conditions than in the middle-aged forest tree planted with seedlings where self-pollination rate is negligible. In stands which many ramets belong to the same clone, the chance of self-pollination occurs frequently as the case of the above-mentioned Nangōhi cultivar. Self-pollination is especially high in cases in which the mother trees are planted in high stands when given ramets are planted in several lines. Another reason concerns the case in which flower bud differentiation induced with gibberellin solution, because the treatment brings an unbalanced flowering of male and female. Concerning the natural pollination of a seed orchard, if perfect random mating takes place in the case of seed orchard composed of n clones, self-pollination is expressed by the ratio $1/n$. As a consequence, if geitonogamy does not occur, the higher the number of clones, the rarer the rate of self-pollination. In the case of $n=4$, the rate should be 25 per cent. However, as estimated in Part I and Part III, in spite of sampling a considerable number of clones, observed values were much greater than 30 per cent, so that majority of selfing is considered the outcome of geitonogamy.

The effective distance of pollen dispersion in *Cryptomeria* seed orchard is unusually short. It is less than 10 meter as estimated in Part I (Fig. 1, 2). Crossing between ramets of same clone is almost absent in seed orchard designed so that the ramets of same clone are separated 1 or 2 strips. From this observation, it is concluded that geitonogamy occurs easily in an orchard. As Sato (1934) points out, some saplings bear only male flowers and some only female ones, but after attaining the adult-age, the female flowers were born always high in the crown and male ones lower in the same tree, so that both have habitat segregation. In the case of a seed orchard, however, the vigorous sprouts bearing much female flower-buds are removed by man. Both flowers of male and female are mixed at same position, which accelerate the geitonogamy with orchard age.

3. Inbreeding depression on several characters observed in comparing control self-pollination with natural pollination

Paired populations from self- and wind-pollination were created from the same clones under the similar conditions of seed orchard. Germination results are summarized as follows: the field germination percentage of seed derived from wind-pollination is 1.7 times higher (range; 1.35~2.33) as compared with 1.00 for self-pollination. The survival ratio of seedlings from wind-pollination is higher by 10 to 20 per cent than self-pollination during 1 to 4 years after germination. However, the difference becomes slight and almost none after 5 years in the nursery conditions (see Table 5). For one thing, of the performance, the environmental stress in the nursery was more mild than those of field plantation. The difference in height growth between both progenies became larger with time, and the ratios of W/S (means wind-/self-) were calculated 1.38, 1.43, 1.53, 1.64 and 1.84 respectively, as measured for 1 to 5 years after germination (Table 10). Such ratios increased by ca. 0.1 every year from 1 to 4, but it increased by 0.2 at the 5th year. Pollination types strongly influenced frequency distribution of individual plant height. There was a great difference in skewness (g_1) between self- and

wind-pollination (Fig. 6, 7). Distribution of individual plant height from self-pollination changed from (+) to (-) through time (Fig. 8). Pairing of deleterious genes that suppress the growth of seedlings are more frequent in self- than wind-pollination, but such genes apparently diminished year by year. The frequency of visible deviants in self- population was higher than wind-pollinated ones, so this made us suspect that frequency of pairing of deleterious genes including invisible ones in selfed population were higher comparing with that derived from wind-pollination (Table 7).

4. Fitness of self-families and individuals within a panmictic population

In comparisons of self- and wind-progenies, and self-, wind- and cross-progenies in Part II and Part III respectively, it was found that self-progenies, compared with wind- and cross-progenies, shows little difference in the quantity of seed produced, but shows considerable lower capacity in field germination per cent and survival ratio. In respect to growth, self-progenies is the least among three pollination types and became higher with self-, wind- and cross-pollination in order. The reduction in ratio of individuals from selfing was greatest in the nursery, particularly at the time of selection for out-planting. Therefore, in order to enhance breeding effect of seed produced in the seed orchard of a given genotype, attention must be paid to lower the selfed individual percentage. Wind- was inferior to cross- in respect to survival ratio and growth. The difference, however, became gradually smaller after out-planting. Together, these observations suggest that selfed families which were included within wind-pollinated ones, were nearly eliminated naturally at the time of out-planting. Therefore, it was concluded that if the rate of self-pollination was not too high within a population, wind-pollination families are almost converted to pure, fully out-crossed families after out-planting. In order to probe deeply into this observation, the author assumed the set of diallel cross experiment in Part III as one population from a random mating, and researched the process of decrease in selfed families or individuals included in the putative population during the stage from seed to sapling after out-planting. From this data, the author estimated how much self-progenies remain at the stage of out-planting. The ratio S/T (self- vs. self- + cross-) described in Part III (Table 31, 32), were averaged in each age from the stage of seed to the seedlings as illustrated in Fig. 22. According to this diagram, self-families make up to exist of 60 per cent of the population until the stage of out-planting. However, selfed individuals survived only 14.4 per cent at out-planting. Since this percentage is the accumulated value of S_d (quantity of seed) $\times$ G (germination percentage) $\times$ R_1 (survival ratio of 1-0 seedlings) $\times$ R_2 (survival ratio of 1-1 seedlings) $\times$ S (selection rate of seedlings at out-planting), if those values, G , R_1 , R_2 and S are constant, the rate of selfed seedlings at out-planting is determined by the S/T ratio at the stage of S_d . In order to represent this relation, decreased selfing percentage of families and individuals are shown in Fig. 23 divided into four stages from the yield seed quantity to number of seedlings for out-planting. According to this diagram, if selfing percentage is less than 30 per cent at the seed stage, individual percentage of selfing at out-planting is less than 5 per cent, and if selfing percentage is less than 5 per cent, the selfed individual is close to zero. But the decrease ratios on number of families are limited to family size having 20 g seed of each (about 5,000 grains), so that the families having few individuals is naturally diminished on the way.

In a panmictic population, theoretical frequency of self-pollination is determined by the number of planted clones in a seed orchard. If so, since selfed families in the seed orchard is $1/n$ (n : number of clones of seed orchard) of total families, the ratio on quantity of seed produced coincides with $1/n$ of total. The rate of selfed families or individuals can be obtained from total number of clones by referring to Fig. 23. In Part II, it was concluded that in established seed orchards with some parent trees which were artificially controlled to a height growth of 2 to 3 meter, there is almost no crossing between different ramets of the same clone, and most selfed seeds are produced by geitonogamy, and ratios are over 30 per cent. As a consequence, the rate of self-pollination is not determined by the number of clones. The ratio may instead be determined by several conditions of pollination i. e. tree age, space of planting, height of seed-tree, location of orchard, and topography. If the ratio of self-pollination is less than 30 per cent (ratio on seed weight may be less than 30 per cent, if embryonic lethal genes are considered) based on the results of the experiment of Part I, the ratio of number of selfed-to-total seedlings at the stage of out-planting should be less than 4.3 per cent as indicated in Fig. 23, and moreover, if there is competition among families, the ratio may drop to a negligible value.

5. Pollen management for a seed orchard

The results of various pollination experiment stated in this report clarify that characteristics concerning fertility, germination of seed, survival, and growth of seedlings are best in cross-pollination and worst in self-pollination. Natural wind-pollination is intermediate, suggesting that this intermediary is the result of self-pollination. A quite essential element for seed orchard management is to upgrade pollen management to achieve nearly that of controlled cross-pollination. For this purpose, various problems on pollen management should be studied and the appropriate solution should be taken respectively.

In recent years, concerning pollination control in a seed orchard, FRANKLIN, E. C. (1971) and DENISON, N. P. (1975) provided the conception of pollen management. Then as a part of the conceptions, they discussed the pollination control in a pine seed orchard and summarized past research on promotion of exchange of pollen among clones, prevention of contamination by foreign pollen, avoidance of self-pollination and supplemental mass-pollination. OHBA, K. *et al.* (1973) classified seven kinds of mutant forms in *Cryptomeria*, thought to be the result of recessive genes being held in mother clones heterozygously. They also clarified the hereditary nature of those genes in a series of studies. Moreover, they assumed that many deleterious genes which can not be recognized visibly are concealed, and many small subpopulations which some recessive deleterious genes suppress seedling growth are held in the population. From this point, the paper referred to genetic management in a *Cryptomeria* seed orchard and listed the practical problems divided them into three parts as, genetic structure of plus tree, the reason why deleteriousness exist, and hindrance of inbreeding in successive generation.

Theoretically in an ideal wind-pollinated seed orchard, crosses among clones planted in a seed orchard are equally compatible and produced seedlings to make a panmictic unit. In practice, the best conditions are seldom realized, and the frequency of self-pollination within the crown of the same tree is often high, leading to irregularity of seed production among combination of clones. From this point of view, the problems concerning seed orchard management in *Cryptomeria* are arrayed. Effective countermeasures which are considered at present

are discussed as follows :

1) Isolation from the pollen of surrounding unselected trees.

In the seed orchard, fairly low seed-trees are usually cultivated to promote convenient collection of cones. This measure is a weak point. In the case of *Cryptomeria* which is an anemophilous plant, pollination is carried out by air flow. Much foreign pollen contaminates the lower seed orchard. Attention should be paid to the following points concerning pollen flow in the natural conditions.

(a) Productivity of pollen of each clone planted in a seed orchard should be reconsidered to change some weak flowering clones for others having vigorous flowering ability (see Fig. 19, 21). But extreme prolific ones in young stage are not always desirable for this purpose, because it is considered that they make a great variance in genetic share of each genotype included into panmictic unit (Fig. 20). Clones that have not flowered by ten years of age using GA treatment should be eliminated from the orchard. Moreover the density of seed orchard pollen is enhanced by applying effective GA treatment, girdling on stem and fertilization.

(b) As another step, surrounding unselected individuals of the same species should be removed from neighboring stands. Trees of different species should be planted around the seed orchard to make a control zone for interception of stray foreign pollen.

However, as above mentioned in Part I, if effective pollen dispersion is limited to quite shorter distance, foreign pollen flight is an unimportant problem. For such species one needs only remove the unselected trees from the surroundings.

2) Equalization of crossing frequency among clones is important to assure equal contribution of all selected genotypes to the next generation, and to upgrade genetic gains of improved seeds. This should also help to improve percentage of filled seed or germination, by lowering rate of selfing. For this purpose the following measures are required :

(a) Clones of both poor or extreme flowering must be replaced by other suitable clones (FURUKOSHI, T. 1974).

(b) Balance of flower production between male and female is required in all clones of seed orchard. So seed trees should be grown as tall as possible by reducing the practice of artificial hedging.

(c) Because effective distance of pollen dispersion is quite short, pollen exchange is mostly between adjoining trees. Therefore, spacing must not be too wide and ramets of the same clone kept more than 10 meter apart at least.

(d) In *Cryptomeria* seed orchard, the position of ramets within an area can be randomly assigned, but in practice the randomization has usually been modified in order to satisfy restrictions on the proximity of ramets of the same clone. In addition to the above modification, it is more important that chance of planting in adjacent positions among clones should be made uniform in a seed orchard, in order to make equal to crossing frequency among clones.

3) Prevention of spontaneous self-fertilization

From the estimated ratios of natural selfing in Part I and Part II, it is concluded that the ratio in the matured forest as high as 10 to 20 meter tall is so small as to be negligible. However, when many ramets of same clone are planted in strip or mass, selfing attains as high a ratio as 60 to 70 per cent. Even in the seed orchard where the ramets of improved clone were separately planted away from same ones, there is 20 to 30 per cent of natural selfing by geitonogamy. This however, is of small concern, because selfed seed have low per-

centage of filled seed, and also have low germination percentage and high proportion of loss in the nursery bed. When they are grown with out-crossing seedlings as a population, the ratio of selfed individuals in the population through selection of seedlings for out-planting is low enough to be negligible. As a consequence, the contribution of selfed seed to forest production is considered quite minor compared with the viewpoint of nursery management where it is a great hindrance because the loss of seedlings for out-planting results in decreased nursery production. For this reason, selfing ratio in a seed orchard should be lowered as much as possible, taking consideration of the following points for seed orchard management.

(a) Crowns of neighboring tree must be open, and the air flow in the seed orchard well ventilated.

(b) In some cases, an effective measure is to provide tall pollen trees scattered in or around the seed orchard in order to promote out-crossing.

(c) Minimize or prohibit the self-pollination through geitonogamy. Ideally seed orchard should be established on a site exposed to strong wind during pollination, or the entire seed orchard should be as high as possible. Management of seed orchard often does not permit these measures. A suggested practice is to plant several ramets of different clones into one pit to grow as a bunch at ordinary seed orchard spacing. Another possibility is to make multiple grafting on one stump with scions of different clones.

(d) Although artificial crossing with bagging is a positive way, it is not usually economic. Recently, control cross methods without bagging were introduced by DENISON, N. P. (1971), FRANKLIN, E. C. (1971), VAN DER SYDE, H. A. (1971) and HADDERS, G. (1975). They are referred to as supplemental mass-pollination, mass-artificial pollination or mass control pollination. Such cross methods are considered of potential use for *Cryptomeria* seed orchards. As mentioned in Part III experiments, there is general agreement that poly-cross is excellent in germination and survival ratios. Therefore, its effectiveness ought to be high in the management of *Cryptomeria* seed orchards. Furthermore, it may be easy work, since pollen can be collected earlier than natural flowering by water culture in a green house. Such early-collected pollen is mixed in equal quantity per clone and is sprayed by sprayer at natural pollination time. Cost may be very low. If necessary, it is possible to dilute pollen with some extender.

(e) On the supplemental mass-pollination, there is an important problem which should be solved in advance of practice. This does not solve the problem of geitonogamy, since the amount of pollen that could be artificially used is very small compared with the amount produced in a good seed orchard (comment from Dr. ROY R. SILEN, Forest service USDA.). In this point, the rate of fertilization with supplemental pollen should be clarified, and also the application of castration method should be studied in the near future.

In this section, the author listed the countermeasures when crosses among clones planted in seed orchard are equally compatible and natural self-fertilization occurs at insignificant rates for pollination management of seed orchard. The problematic points for tree breeding as clarified in this study are considered to be almost solved by the measures above mentioned.

6. Genetical load by existence of lethal and semi-lethal genes

Concerning an inbreeding due to self-pollination of seeds produced in conifer trees, the fact that the proportion of empty seeds is higher after self-pollination showed that genetic factors are the important reason for the origin of empty seeds by several authors in different

species (ORR-EWING, A. L. 1957, and SORENSEN, F. 1969 in *Pseudotsuga*, HAGMAN, M. *et al.* 1963 in *Pinus*, and KOSKI, V. 1971 in *Picea*). KOSKI, V. (1975) has stressed the influence on decrease of filled seed ratio and showed many of empty seeds were the result of embryonic lethal genes. OHBA, K. *et al.* (1973) suggested that in many *Cryptomeria* clones, height frequency distribution of 1-1 seedlings from selfing is skewed toward a plus value. There are several recessive genes in homozygous state which have a reducing effect on the seedling growth. Their examination also confirmed that rate of selfing has much influence on seed germination per cent. Also some recessive genes suppress growth of plants due to plus skewness of selfed population.

With lethal genes such as chlorotic or morphological deviant, mean height growth of whole progenies from mother tree heterozygous for the recessive genes was lower than that of whole ones without such deviants. Mother trees with lethal gene as heterozygous are considered to have additively accumulated many recessive genes which deteriorate plant growth in the process of its genetic evolution through selfing or inbreeding. Since loss of selfed progenies from sowing to out-planting is remarkable as shown in Fig. 23, ratio of number of selfed vs. whole individuals derived from random mating becomes quite small at the stage of out-planting. Therefore, selfed seedlings do not directly influenced forest production. Moreover, there is the dwarf type gene which influences height growth of seedling. Such genes appear independently or have additive effect. This type of deviant occurs mostly in the nursery and most of them are discarded at the time of out-planting. But some genes suddenly appear at the stage of sapling after out-planting (not published yet) which have an adverse influence on forest production directly. These, however, may be of slight influence. Chlorotic and morphological deviants may also result from not only selfing, but out-crossing among several mother trees, these being heterozygotes of such genes. In the case of natural regeneration, it is supposed that its lethal genes are perhaps useful for genetic selection of their population and helps the control of proper number of the population. Eventually, it is, in a sense, genetic load and it helps the coordinating function to prevent increase of inbreeding coefficient of its population concerning generation.

In a seed orchard of *Cryptomeria*, it is difficult to remove completely those lethal or semi-lethal genes. In practice it is considered enough to make an effort to enhance the ratio of out-crossing in a seed orchard.