

回帰分析法を用いたクロマツの充実種子率の検討

誌名	日本林學會誌 = Journal of the Japanese Forestry Society
ISSN	0021485X
著者	二井, 一禎 中井, 勇
巻/号	73巻3号
掲載ページ	p. 211-215
発行年月	1991年5月

短 報

回帰分析法を用いたクロマツの充実種子率の検討

二井一禎*・中井 勇*

FUTAI, Kazuyoshi, and NAKAI, Isamu : **Regression analysis for the estimation of a sound seed ratio in *Pinus thunbergii*** J. Jpn. For. Soc. 73 : 211~215, 1991
 The ratios of sound or empty seeds to the total seed can be used as easy indices for the estimation of the fertility between seed- and pollen-parents of *Pinus thunbergii* PARL. To estimate the seed fertility of each tree, simple regression analysis was applied for the relationship between the numbers of sound and total seeds. Cones with few seeds mostly have infertile seeds. However, with increasing numbers of seeds a near constant ratio of fertile (infertile) seeds were found in the cones from any given tree.

I. はじめに

林木に有用な形質を導入するために、交雑育種などによって変異の幅を広げ、それらを積極的に利用することが試みられている(3, 11, 12)。このような交雑育種の結果が、林業の現場に活かされるためには、交雑によって得られた種子が、安定的に供給される必要がある。したがって、個々の交雑育種の有効性を評価する場合、交雑能力が一つの重要な基準になる。マツ属でこの交雑能力を判定する場合、受粉した雌花のうち成熟球果まで発達するものの割合や、個々の球果の中に生産される充実種子の数が用いられる。

球果内に生産される種子には、中身の充実したいわゆる充実種子のほかに、中空のシイナが含まれることはよく知られている。このシイナは受粉翌年の受精時期以降に胚が崩壊した結果生じるものと考えられている(4, 7)。このような視点からすると、球果当たりの総種子数に占める充実種子数やシイナ数の割合は、胚発育に反映された交雑能力の一つの指標として用いることができる。もちろん、勝田(6)が指摘したように、交雑和合性は受粉の時点に始まる種子形成の全過程を通じて判断されねばならない。しかし、種子形成過程の中では、受精後の前胚形成時にシイナを生み出す不稔現象が、和合性決定において大きな役割を果たしていると考えられており(13)、充実(種子)率を交雑能力の一つの指標にすることには問題はなからう。ここでは、総種子数と充実種子数の関係に回帰分析を施すことにより、簡便に充実率を算出する方法を探ってみた。

なお、本研究を遂行するにあたり、有益な助言を賜った、京都大学農学部演習林の古野東洲助教授に感謝いたします。

II. 材料と方法

この調査に用いた材料は、京都大学農学部附属演習林上賀茂試験地に植栽されたクロマツが自然受粉により結実した球果である。調査にあたっては1球果ごとに充実種子とシイナに分けて、その数を調べ、それらの合計(=総種子数)を独立変数(x)とし、充実種子数やシイナ数を従属変数(それぞれ y_i , y_e)として、両者の関係を回帰分析した。なお、これらの調査は、1964年から1989年の間に随時行われた。分析にあたっては、まず、受粉環境の著しく異なる、2本のクロマツ母樹を用い、それぞれ30球果を対象として充実種子率の計算法について検討した。次に、そのうちの受粉環境が良好と考えられる、1母樹について、6年分の調査資料を用いて分析を行ったが、各年次ごとに用いられた球果数は、表-2に示した。

III. 結果と考察

1. 充実種子率の計算法について

マツ属の種子形成においては受粉に成功した胚珠だけが正常な大きさの種子にまで発育することが知られており、受粉環境のきわめて悪い場合には、1球果内に形成される種子数に大きな変異を伴う。また、受粉した胚珠のうち、雌性、雄性の配偶子に由来する劣性の対立致死遺伝子のいずれかがホモに対合した場合に

* 京都大学農学部 Fac. of Agric., Kyoto Univ., Kyoto 606

表-1. 2本のクロマツ母樹, G-16号木(左), S-2号木(右)から採取した球果の充実種子率とシイナ率

G-16						S-2					
番号	充実種子数	シイナ数	総種子数	充実種子率	シイナ率	番号	充実種子数	シイナ数	総種子数	充実種子率	シイナ率
1	1	9	10	10.0	90.0	1	19	17	36	52.8	47.2
2	48	7	55	87.3	12.7	2	33	35	68	48.5	51.5
3	54	14	68	79.4	20.6	3	31	21	52	59.6	40.4
4	49	3	52	94.2	5.8	4	33	25	58	56.9	43.1
5	53	8	61	86.9	13.1	5	50	26	76	65.8	34.2
6	72	7	79	91.1	8.9	6	30	17	47	63.8	36.2
7	67	10	77	87.0	13.0	7	18	22	40	45.0	55.0
8	58	2	60	96.7	3.3	8	39	25	64	60.9	39.1
9	39	2	41	95.1	4.9	9	36	25	61	59.0	41.0
10	1	6	7	14.3	85.7	10	29	22	51	56.9	43.1
11	62	6	68	91.2	8.8	11	20	17	37	54.1	45.9
12	49	3	52	94.2	5.8	12	39	17	56	69.6	30.4
13	72	12	84	85.7	14.3	13	28	23	51	54.9	45.1
14	70	4	74	94.6	5.4	14	26	32	58	44.8	55.2
15	58	2	60	96.7	3.3	15	29	18	47	61.7	38.3
16	0	7	7	0.0	100.0	16	40	16	56	71.4	28.6
17	67	4	71	94.4	5.6	17	27	25	52	51.9	48.1
18	63	2	65	96.9	3.1	18	29	28	57	50.9	49.1
19	0	3	3	0.0	100.0	19	26	18	44	59.1	40.9
20	76	1	77	98.7	1.3	20	34	23	57	59.6	40.4
21	58	6	64	90.6	9.4	21	15	25	40	37.5	62.5
22	0	6	6	0.0	100.0	22	31	25	56	55.4	44.6
23	59	6	65	90.8	9.2	23	40	20	60	66.7	33.3
24	57	8	65	87.7	12.3	24	25	18	43	58.1	41.9
25	54	10	64	84.4	15.6	25	33	21	54	61.1	38.9
26	0	13	13	0.0	100.0	26	17	4	21	81.0	19.0
27	0	11	11	0.0	100.0	27	34	28	62	54.8	45.2
28	44	8	52	84.6	15.4	28	30	22	52	57.7	42.3
29	54	10	64	84.4	15.6	29	30	17	47	63.8	36.2
30	48	6	54	88.9	11.1	30	33	15	48	68.8	31.3
平均値	44.4	6.5	51.0	70.2	29.8	平均値	30.1	21.5	51.7	58.4	41.6

は、胚は途中で崩壊しシイナになる。ここで、自家受粉をした場合、このような劣性致死遺伝子がホモに適合する機会は、他家受粉の場合に比べてはるかに大きく、自家受粉の割合に応じてシイナの割合が増えることが知られている(2, 5, 8)。したがって、受粉環境は総種子数に占める充実種子やシイナの割合にも大きく影響する。そこで、まず、受粉環境のまったく異なる、2本のクロマツ母樹を例にとって、総種子数と充実種子数、あるいはシイナ数の関係を調べてみた。2本の母樹のうち、S-2号木は他のクロマツから隔離された孤立木であったため、自家受粉率が高いことが予想された。一方、G-16号木は他のクロマツ個体とともに採種園に定植されているため自家受粉率はS-2号木に比べて低いと考えられる。表-1に、1964年にこれらの木からサンプルされた30球果のおのおのから得ら

れた資料を例にとって、総種子数、充実種子数、シイナ数、球果ごとの充実率(=充実種子数/総種子数×100)および、シイナ率(=シイナ数/総種子数×100)を示した。既往の方法でこの表から、これらの木の個体としての充実率を求めるなら、個々の球果当たりの充実率の平均値で代表させるか(方法A)、あるいは球果ごとの制約をはずして、その個体の総種子数と、充実種子数の比によって表示する方法(方法B)が考えられる。Aの方法で求めるとG-16号木、S-2号木の充実率はそれぞれ、70.2%、58.4%となり、Bの方法ではおのおの、87.2%、58.3%となる。Aの方法では、G-16号木のように、ほとんどシイナしか含まない球果があると、全体の平均値を下げるため、Bの方法で得られた充実率よりも低い値を示すことになる。かといってこれらのデータを除いたのでは、個体の属

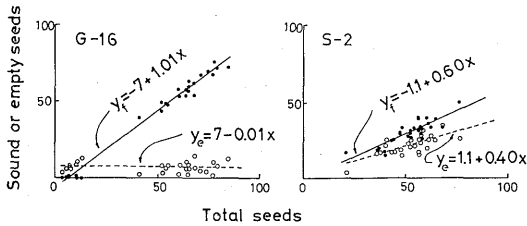


図-1. 球果当たり総種子数 (x) と充実種子数 (y_t), シイナ数 (y_e) の関係

性としての充実率の判定に偏りを持ち込むことになり問題がある。この点を考慮すると B の方法のほうがよいようにも思えるが、B の方法では球果間の充実率のばらつきに関する情報が得られない。しかし、大規模なサンプルを扱う育種の現場などでは B の方法に近い考えに基づいて個体ごとの充実率が算出されている (9, 10)。ここでは、個体全体としての充実率に関してより多くの情報を得るため、得られたデータを対象に回帰分析を試みてみる。

球果当たりの総種子数 (x) と、充実種子数 (y_t) の間の相関係数を求めると、G-16 号木では 0.991、S-2 号木では 0.850 といういずれも有意に高い値を示す。そこで、両変数の間の回帰式を求めると、

$$\text{前者に対しては, } y_t = -7 + 1.01x,$$

$$\text{後者に対しては, } y_t = -1.1 + 0.60x,$$

という式が得られた (図-1, 黒い丸で示す)。このように、両者の関係が一般に、

$$y_t = -a + bx \quad (\text{ただし, } a > 0)$$

で表せるなら、充実種子数 (y_t) は総種子数 (x) に対して一定の比率 (b : これを以後便宜的に回帰充実率とよぶことにする) で算出される潜在的な可能充実種子数から、定数 a で与えられるシイナ数 (y_e) を除いた数として理解できる。そこで、次に、この回帰式をシイナ数のほうから検討してみよう。シイナ数 (y_e) は、

$$y_t + y_e = x \text{ の関係から,}$$

$$y_e = a + (1 - b)x$$

と表せる。

つまり、この式はシイナには総種子数に対して一定の比率 ($1 - b$) で生じるものと、総種子数とは無関係に一定数 (a) 生じてくるものがあることを示唆している (ただし、上にあげた G-16 号木のように b の値が 1 に近い場合はシイナ数は事実上 a の値で決定される)。この点を確認するために表-1 のデータに基づき球果ごとの総種子数 (x) に対してシイナ数 (y_e) を

同じ図-1 上に白抜き丸でプロットした。G-16 号木の場合その回帰式は、

$$y_e = 7 - 0.01x$$

となる。したがって、この個体では、相関係数も -0.067 と低い値を示し、シイナ数が総種子数に関係なく平均値の周辺をばらつきをもって分布していることがわかる。つまり、この個体では総種子数が増加してもシイナ数は増加していない。一方、S-2 号木の場合シイナ数 (y_e) と総種子数 (x) の間の相関係数の値は 0.726 で、両者の関係は、

$$y_e = 1.1 + 0.40x$$

という回帰式で表せる。すなわち、この式は、S-2 号木の場合、総種子数の増加に応じて、その約 4 割がシイナになるとともに、総種子数に関係なく出現するシイナが、つねに少数存在するというを示している。

マツ属でのシイナ形成のメカニズムについては、上にも述べたように、受精時における、雌雄両配偶子に由来する劣性対立致死遺伝子のホモ接合による場合が大きいと考えられているが (2, 5, 8)、飛来する花粉と、1 球果内の胚珠には、おのおのに遺伝的な変異が含まれており、致死遺伝子がホモに対合する機会はまったく確率的なものと考えられる。つまり、総種子数の増加に応じて増加する、確率依存的なシイナ数、 $(b-1)x$ はこのような致死遺伝子の対合の結果として理解できよう。一方、上でも述べたように自家受粉の場合、他家受粉の場合に比べて致死遺伝子の対合の機会がはるかに多いので、飛来する花粉に占める自家花粉の割合が高ければ、それにに応じて充実率が低下することが予想される (2, 5, 8)。

この考えに従えば、孤立木で、そのため高い自家受粉率が想定される S-2 号木では、シイナ数は総種子数に応じて増加し、個体全体としての回帰充実率も、G-16 号木に比べて低くなるのがうまく説明できる。

一方、総種子数に関係なく、一律に生じるシイナの形成機構については明らかでないが、シイナ形成にはこれまで述べてきた、劣性致死遺伝子の、受精時におけるホモ対合によって生じるもの以外に、他のメカニズムによって生じるものがあることが知られており、樹齢や樹勢、雌性生殖器官への水分や養分の供給状態、病害虫に対する抵抗性などのような、胚の発育環境としての樹体の生理条件も種子形成 (すなわちシイナ形成) に影響すると考えられている (1)。

2. 充実率の年次変動

充実率の年次変動を調べるため、同一母樹(G-16号木)を対象に集められた6年分(1964~1966, 1976~1977, ならびに, 1989年)の資料を検討した。充実種子の比率を既往の二つの計算方法で求めるとともに, それぞれの年のデータに基づいて総種子数と充実種子数の関係を回帰分析して得た諸係数を表-2に表した。

この表から明らかなように既往の方法で求めた充実種子の率はこれらの二つの計算法の間で, また年度間で差が生じる。一方, ここで取り上げた回帰充実率(b)は, この木に関する限り6年分のデータの間で0.9から1.14と比較的似かよった値を示し, 統計的に有意の差がない。そのことは6年分のすべてのデータを同一座標上にプロットし, 回帰式を求めることによりさらに明らかになった(図-2)。つまり, このG-16号木の回帰充実率は年度間でほとんど差がなく, 恒常的であることを示しており, 既往の方法で求めた二つの充実率の年度間での変動(Aの方法では61~94%, Bの方法では72~94%)とは対照的である。勝田(6)は, クロマツ各個体の特性値としてみた場合, 球果当たりの充実種子数は年度間で変動するが, 総種子数に対する充実種子数の割合, つまりここでいう充実率はあまり変動せず, 個体に備わった属性であろうと述べている。しかし, 既往の方法で充実種子の比率を求め

表-2. クロマツ G-16 号木の充実種子率の年次変動

球果数	充実種子率		回帰係数		
	計算法 A	計算法 B	a	b	
1964	30	70.2	87.2	-7.0	1.01
1965	29	71.5	72.4	-10.3	0.90
1966	21	83.1	84.3	-8.9	0.98
1976	20	93.9	94.2	-15.5	1.14
1977	20	61.3	80.3	-11.9	1.05
1989	15	77.1	82.8	-10.7	1.00

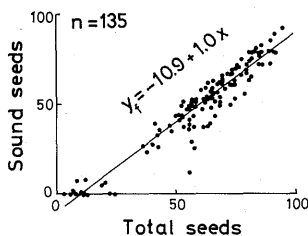


図-2. 6年分の資料に基づく, G-16号木の総種子数と充実種子数の関係

る限り, それは年度間で相当変動するであろうから, ここで求めた回帰充実率のような指標を用いることによって, はじめて勝田の指摘した“個体に備わった属性としての充実率”を検討することができよう。

同一母樹について経年的に種子生産性を調べた資料は, G-16号木以外にはない。しかし, G-6号木, G-13号木, G-15号木に関しては, 1965, 1966年の2年間の調査資料の利用が可能である。そこで, それらの個体の両年の回帰充実率を調べたところ, G-6号木については, 0.926, 1.020, G-13号木については, 0.853, 0.897, G-15号木については, 0.712, 0.732と, 各個体については両年の間でよく似た値が得られた。これらの個体はいずれもG-16号木と同じ採種園に定植されており, 受粉環境はG-16号木と大差はないと思われる。このように, 受粉環境さえよければ, ここで提唱した回帰充実率は個体ごとにかなり一定した値を示すものと考えられる。

IV. あとがき

球果当たりの総種子数と, 充実種子数やシナ数の関係に簡単な回帰分析法を適用することによって, それらの球果の母樹の属性としての種子稔性を評価することを試みた。この方法によれば, 個体の種子稔性の年次変動や, 種間交雑における和合性に対し, より妥当な評価基準を求めることができる。さらに, この分析法を適用することにより, 疾病や気象害が種子生産性に及ぼす影響をいっそう正確に把握することができよう。われわれは, 現在, この方法により, マツの材線虫病がマツ個体の種子生産能に及ぼす影響を調査中である。

引用文献

- (1) BISHIR, J., and NAMKOONG, G.: Unsound seeds in conifers: Estimation of numbers of lethal alleles and of magnitudes of effects associated with the maternal parent. *Silvae Genet.* 36: 180~185, 1987
- (2) BRAMLETT, D., and POPHAM, T.: Model relating unsound seed and embryonic lethal alleles in self-pollinated pines. *Silvae Genet.* 20: 192~193, 1971
- (3) 道明真理: 日本の松を守る—マツノザイセンチュウ対策の育種の推移。山林 1262: 44~49, 1989
- (4) HAGMAN, M., and MIKKOLA, L.: Observations on cross-, self-, and interspecific pollinations in *Pinus peuce* GRISEB. *Silvae Genet.* 12: 73~79, 1963
- (5) KANAZASHI, A., KANAZASHI, T., and YOKOYAMA,

- T. : The relationship between the proportion of self-pollination and that of selfed filled seeds in consideration of polyembryony and zygotic lethals in *Pinus densiflora*. J. Jpn. For. Soc. 72 : 277~285, 1990
- (6) 勝田 征 : クロマツとアカマツの自家受精. 演習林 (東大) 15 : 23~35, 1964
- (7) ——— : クロマツ, アカマツにおける落果と受粉. 東大演報 65 : 87~106, 1971
- (8) KOSKI, V. : Embryonic lethals of *Picea abies* and *Pinus silvestris*. Commun. Inst. For. Fenn. 75 : 1~30, 1971
- (9) 丸本順次・松尾正史 : クロマツとタイワンアカマツの交雑 F1 の球果及び種子に関する調査 (II). 38 回 日林関西支講 : 93~96, 1987
- (10) 野口常介・渡辺 操 : アカマツ精英樹クローンでの自家受粉によるタネのでき方. 日林誌 54 : 356~359, 1972
- (11) 佐々木研・古越隆信 : クロマツとタイワンアカマツ (*P. massoniana*) およびフクシュウマツ (*P. tabulaeformis*) の種間交雑. 87 回日林講 : 183~184, 1976
- (12) 柴田 勝 : アイグロマツにおけるススハガレ病抵抗性育種. 80 回日林講 : 215~217, 1969
- (13) ——— : 組合せ交配による 2, 3 の日本マツ類における稔性差異. 日林誌 52 : 178~185, 1970

(1990年7月2日受理)