

産地試験の育種的意味と実験計画

島 山 末 吉

はじめに

一般に、自然集団（天然林）は拡散していくにつれ、だんだんと遺伝的に変化してくる。その変異は、系統変異、地理的変異、生態変異、分布変異、家系変異に分けられる。

系統変異とは、植物が東西南北に拡がっていく間に、遺伝的変異が累積し、分布が拡がった径路による変異である。地理的変異とは、緯度、高度などの地理的条件に対応した遺伝的変異である。生態変異とは、生育場所の温度、土壌、水分、日照などのいろいろな生態的環境にたいし、適応するように遺伝的に分化した変異である。これらは、いずれも自然集団における産地間の遺伝的な変異である。

このように豊富な遺伝変異をもつ天然林などの自然集団から利用や栽培目的に合った産地や個体群を選択するにあたって、まず、産地間の遺伝的变化について考えてみた。

ここでは、産地試験の役割、変異に影響する要因、変異の方向性、自然淘汰と機会的浮動、実験計画などに分けて述べる。

産地試験の役割

林木育種という産地とは、種子源を意味する用語である。この用語は、“天然の種子源”を意味し、育種関係者によって使われてきた。

また、産地試験とは、一般には特定の樹種について広い自然分布域内の各林分から種子を採取し、それを同一環境下で育て、林業上の重要形質や生理生態的特性等の評価を目的とした試験である。

このような産地試験は、古くから温帯に分布する50種以上の樹種について実施されてきた。最近、遺伝資源の評価、保全と関連して、熱帯に自生する樹種についても産地試験が盛んに進められている。

一般の産地試験は、ごく実践的、実用的な目的のため実施されている。例えば、自然に存在する遺伝変異を評価し、有用な遺伝子型を選ぶためや、造林事業や将来の育種事業に、利用するためのものである。

また、産地試験は、理論的な研究、例えば、進化の方向をさぐるためや、林木の諸特性と生育場所の環境条件との関連性を明かにするためにも実施される。

産地試験用の種子は、通常は母樹単位に集められている。これは、産地に起因した遺伝的な変異と同一林分内の個体間変異を同時に評価するためである。産地試験の結果は、産地間差異が個体間差異の数倍も大きいという報告が多い。したがって、産地の遺伝的特性を考慮しない

個体選抜の場合は、好ましくない集団（産地）を対象にした選抜になる危険性を含んでいる。もし、好ましくない集団（産地）から個体選抜したとすれば、それを自然分布域内の優良な他産地と同じ程度に育種するだけでも、数世代にもわたる強い選抜を繰り返さなければならないだろう。

樹種によっては、産地間の生長率が4倍もちがうことがある。林業上の主要形質や生理生態的な形質にも、生長率と同じような変異があると考えられる。このため、選抜による品種育成の場合は、個体選抜をはじめの前に、あらかじめ、産地間変異を確認する必要がある。とくに、外国樹種等の導入の際は、事前に、産地特性の評価が必要である。

産地間変異に影響する要因

産地間変異に影響する要因は、大まかに4つに分けられる。

第1は、樹種の天然分布域の広がりである。一般に、ヨーロッパアカマツやポンドローサマツのように、非常に広い分布域をもつ樹種の地理的変異は、カリフォルニア州に非常に小さい分布域（6ヶ所）をもつラジアタマツや我が国のカラマツよりも産地間の遺伝的変異が大きい。

第2は、樹種の分布域内の環境の多様性である。例えば、アメリカのスラッシュマツやレジノーサマツは、分布域内の気候的な変動が極めて小さく、その結果として、産地の環境条件と対応した産地間の遺伝的変異は小さい。北海道のトドマツは、大陸に広く分布する樹種と比較し、分布域が狭いにもかかわらず、日本海側と太平洋側の気候環境のちがいを反映した大きな産地間差異をしめしている。すなわち、分布域内の環境条件のちがいにもなう遺伝的差異と考えられる。

第3は、樹種の分布の不連続性、すなわち、地理的な隔離である。連続的に分布している樹種は、産地相互間の遺伝子の交換が容易に行われる。仮に、自然淘汰圧が、産地ごとに異なっても、産地相互が花粉や種子を交換し合えば、集団間の遺伝変異は大きくならない。しかし、山岳地帯に生育している樹種は、たとえ分布が連続的であっても、分集団である各山岳の林分が相互に、物理的に隔離されるから、山岳相互は不連続分布と同じことになる。したがって、2つの山岳の林分間には大きな遺伝的分化が生じていることが多い。

第4は、未知の要因としかいいようのないものである。例えば、レジノーサマツなどは、比較的広い分布域をもっているが、地理的な変異がほとんどない。一方、台湾アカマツは、分布域が相対的に狭いが比較的変異が大きい。しかし、この原因については、十分な説明ができない。

すなわち、集団の遺伝的分化は、その集団が個体数を増加し、その分布地域を広げていくにつれて大きくなっている。しかし、集団の遺伝的分化の原因は、上に述べた単一の要因のみでなく、いろいろな要因が、そして、それぞれ複合的に作用していると考えられる。

変異の方向性

(1) 北-南または寒-暖の方向性

産地試験は主に温帯性樹種について実施されてきたが、温帯性樹種の変異の方向性に共通的なものがある。

一般的には、北から南への変異である。同一樹種について南部と北部の種子源を比較すると、南部のものは

- a) 生長が早い
- b) 開葉が遅れる
- c) 春の晩霜害を受けやすい
- d) 秋の落葉が遅く、遅くまで生長する
- e) 冬期の厳しい寒さの害に対する抵抗性がない

といえる。

この傾向は北-南という問題より、寒暖にたいする反応と考えられる。例えば、アメリカ西部では、温暖な海岸地帯と寒冷な内陸部の産地間にも同じ傾向がある。このような傾向の発現には、検定地の環境も関係する。例えば、北アメリカやドイツでは、中部ヨーロッパ産のヨーロッパアカマツは、スカンジナビア半島産より優れた生長をしめすが、スウェーデンの中央部ではそうではない。それは、スウェーデンでは、中部ヨーロッパ産のヨーロッパアカマツは冬期に寒さの害を受けるからである。この他にも、このような事例が多い。そのため、すでにどこかで確認された傾向が、どこでも同じ傾向をしめすとはかぎらない。したがって、それぞれの地域に適應する産地の決定には、産地試験による事例の積み上げが最も確かな方法である。

(2) 乾-湿の方向性

乾燥した地方の林木と湿潤な地方の林木を同一箇所まで育て比較すると、湿潤な地方の林木は

- a) 生長が早い
- b) 種子がやや小型である
- c) 根系がやや浅く発達する
- d) 濃緑色の葉をもつ

といえる。

これは、アメリカに自生している樹種では、よく観察されていることである。しかし、本道では、蒸発量/降水量比と対応したトドマツの種子の大小にこのような方向性はない。

(3) 海拔高による方向性

高海拔地と低海拔地の林分間の遺伝変異は極めて大きい。海拔高の高さによる淘汰圧の強さは、山塊現象、すなわち山塊の大きさによって異なるが、平地の300~500kmの距離での変異と同様以上の変異が海拔高数100m程度のなかで起きている。

無方向の変異

一般に、乾燥と湿潤、北と南の変異は150kmから数100km離れた林分の場合とか、気候条件が著しく異なる林分間にみられる変異である。

分布域が狭い樹種の場合は、分布域内の気候的な変異も小さいから、地理的変異も小さい。ところが、ある林分からの種苗は近くの他の林分よりも10~15%も生長が早く、葉長もやや長く被害抵抗性が高いという事例もある。このような変異については、生育地の環境と遺伝的変異との関連性は全くわからない。カラマツの産地間変異がこの好例である。すなわち、カラマツの自然分布域は東西、南北の幅がそれぞれ200km以内である。ある2つの山岳からの種子は極めて生長が早い。そして落葉期や着花時期等にも著しい差異がある。しかし、これらの形質の変異と産地の気候要因との間には関連性はみられない。

アメリカのフロリダ半島北部に分布するスラシュマツもその例である。すなわち、遠隔地相互の産地よりも、10km程度しか離れていない近距離の産地間に極めて大きな変異がみられている。

このように、方向性のない産地間変異は、詳細に組み立てた産地試験でしばしば観察される。したがって、林木の育種を実施するにあたって、産地間変異の規則性に一定の法則をあてはめて、それぞれの林分の潜在的な遺伝的能力について予測することは難しい。

このように無方向な遺伝的変異や分化の要因としては、次のことが考えられる。

- ① 集団の遺伝的変異は、一般に生育地における冬期の気温、生育期間、生育期の気温、降水量、土壌型およびそれぞれの相互作用と強い関連性をもっている。したがって、要因相互の交互作用であれば林分間の変異は我々が抽出した単純な要因から予測できないことになる。
- ② 過去10,000年の中で、ある地方をとりあげると、多分、数次にわたる寒一暖、乾一湿などの変動の繰返しがあったと考えられる。そのうち、現在、観察できる形質の変異は、気候的な要因にたいする適応の結果として発達したかも知れないが、これは現在の気候要因でなく過去の気候要因かも知れない。したがって、現在の気候要因との関連性は説明できないことになる。
- ③ 無方向的な変異に関与する要因としては、機会的浮動 (Random drift) がある。この例として、アメリカに分布しているラリシナカラマツがあり、湿地帯などに集団が不連続に分布している。すなわち、機会的浮動は非常に小さな林分が、相互に隔離されて島状に分布している場合に起きる変異である。

品種と連続変異および不連続変異

連続的に分布している樹種の遺伝的変異は、たいていは、連続的な変異になりがちである。しかし、分布域にギャップがあり、特にその分布域内の気候要因がそのギャップと関連して大きく変化している場合などは、地域間の遺伝的変異は不連続的になり、隣接の林分相互間に遺伝的類似性がないことがある。

ヨーロッパアカマツはスウェーデンでは連続的な分布であるが、3種類の品種からなるといわれている。すなわち、北部、中部、南部の3品種というものである。3品種の平均植は大きくちがっているが、これらヨーロッパアカマツの林分を各80～160 kmの線で区分すると、連続的な変異、つまりクライン（Cline）となる。クラインという用語は勾配、あるいは連続的な遺伝変異をしめす集団を表すために用いられる。

品種という用語は遺伝的に変異がある集団あるいは系統について用いられる。生態型という用語は、それぞれが生育している環境に極めてよく適応して、形質間に著しい差異がある品種に用いられる。したがって、ある樹種の変動のパターンについて述べる場合には、変異が連続的であるか不連続であるか、また、ある特定環境に適応した変異であるのかどうかを明かにした上で、品種を表現することが望ましい。

自然淘汰と機会的浮動

多くの樹種は、北方産と南方産との間に変異がある。一般的には、北方に生育しているものはその寒冷な環境に、南方に生育しているものはその温暖な環境に適応した変異である。南方と北方とでは日長、冬期の気温、生育期間の長さ、夏期の気温、蒸発量/降水量比などの環境要因は異なっているものの、いずれの要因にたいする適応かを明確にするのは簡単でない。いかに複雑な統計的解析を行っても、これらの要因相互に関連性があれば要因の特定が難しい。

最も確実に要因を定義する方法として、同一の種子産地のものをそれぞれ寒冷な地域や、あるいは温暖な地域で行う生育試験がある。しかし、暖地産が寒冷地で寒さの害で枯死せず、暖地におけるのと同様の生長を維持する保証がない。したがって、遺伝的分化に影響をおよぼす諸要因を明かにするためには、人工気象室の中で、他の条件を一定にして、日長や温度を変えるなどの生育実験が必要となる。

気候環境に厳しい差異がない地域に生育している樹種については、地理的変異と自然淘汰との関連性はみられない。すなわち、地理的な変異は存在するが、生長などの諸形質と環境要因との関連性が非常に小さいからである。このような変異の原因には機会的浮動が考えられる。機会的浮動は最近の考え方では、集団間の遺伝的変異にたいして、自然淘汰より大きな役割を果たしていると考えられる。このような変異は、系統変異または分布変異と区分するのが難しい。

経験的には産地間に遺伝的変異が存在することは知っている。しかし、遺伝的な生長率の差、葉の大きさ、病虫害抵抗性など林木の発育をコントロールする内的な生理的機作や、自然淘汰に関する識見が十分に蓄積されていない。ある樹種は、産地間の生長差と原産地の生育期間の長さが極めて高い関連性をもつが他の樹種についてはその関連性が全くないこともある。

また、自然淘汰についての理論的な情報の不足は、ある樹種の地理的変異のパターンについての予測を困難にし、また、どのような環境要因が勾配的な変異をひき起こすかを明らかに出来ない理由でもある。そのため、現在でもいろいろな樹種について、非常に多くの経験的な知

識を蓄積するために産地試験が実施されているし、将来も未経験な樹種について産地試験が続けられることだろう。

産地試験の実験計画

古くは、自然分布域内の各地から、林分単位に、種子を収集し、それらを同一の場所で育成する方法の産地試験が実施されていた。最近では、各産地から母樹別に種子を採り、産地試験と半姉妹家系の次代検定を併行する方向がとられている。つまり、同一の試験に産地試験と半姉妹家系の次代検定を組み込んだ実験計画である。北海道において、我々が実施しているトドマツやウダイカンバの試験もその例である。すなわち、地理的変異とプラス木の次代検定の両試験を組み入れた実験計画であり、極めて効率的で、しかも技術的には重要な方法といえる。

初歩的な産地試験においては、対象となる樹種の全分布域にわたる標本抽出が必要である。一般的には、15～20の地方から集めた種子から育成した産地試験によっても変異の方向性を明らかに出来る。しかし、一般的な変異の方向に加えて、変異が連続的か不連続的か、造林用の種苗や将来の育種母材として、どの地域が最良の産地であるかなどを明らかにするためにはより詳細な産地試験が必要である。

分布域が狭い樹種については、20～30の地方から収集した材料で十分かもしれないが、分布域の広い樹種の場合は50以上もの地方の林分が抽出されるのが普通である。種子は1林分あたり、約10母樹以上から収集することが望ましい。これは理論的な研究にも最適であるが、実際的にも、産地選択と同時に個体選抜による育種効果をどれだけ上積み出来るかを知るために必要である。

種子産地の地理的な位置、海拔高、収集年月、収集方法などを記録しておくことは重要であるが、母樹の林齢、樹高、枝節性などは産地試験の結果を解析する段階では必ずしも重要ではない。重要なのは土壌型、その様相、自殖の可能性などである。

とくに、全分布域にわたって収集された種子による産地試験から得られる結果は、その樹種の遺伝情報や遺伝資源の保存の面からも、また、育種樹木園としても極めて重要な意味をもつと考えられる。

(副 場 長)