

【解 説】

アカマツの種子形成と充実に受粉の有無と花粉の質がおよぼす影響

岩 泉 正 和^{*1}

はじめに

マツをはじめとした多くの針葉樹において、「球果」は最も基本的な繁殖単位である。林木育種において、人工交配や採種園設計・管理、種苗生産等を効率的に進める上では、育種素材の種子生産性の変異やそれに関わる要因について理解することが重要である。アカマツのような球果を産出する樹木の個体内では、樹冠の上部や下部といった部位によって球果サイズや種子の充実率等が異なることが報告されている。個体の繁殖に投資できる資源量は限られており、それぞれの遺伝的特性または生育環境に応じて個体がどのように効率的に球果を着生・結実させ、種子生産をし、繁殖成功を維持・増加させているのかを理解することは、種の繁殖戦略の解明のためにも重要である。

球果あたりの種子の生産性の違いには、(1) 受粉の有無や (2) 受けた花粉の種別 (他家花粉 / 自家受粉) といった「受粉様式」が大きく影響すると考えられている。例えば、中井ら (1967) は、アカマツの受粉実験において、花粉を施さなかった球果ではほとんど種子が得られなかったことを報告している。多くの人工受粉実験の研究においても、自家受粉処理した球果は他家受粉や自然交配受粉した球果よりも種子の得られる量が著しく減少することが報告されている (野口・渡辺 1972; Owens et al. 2005; Owens and Fernando 2007 他)。その一方で、(3) 球果に投資できる資源量の大小により種子の生産性が影響を受けることも指摘されており、光環境の良好な (物質生産性の高い) 樹冠上部ほど球果あたりの生産種子数が多いという報告もある (斎藤・山本 1977; McGinley et al. 1990; Despland and Houle 1997; Debain et al. 2003 他)。しかしながら、種子の生産過程において、受粉様式と資源量のどちらの要因がどのプロセスに実際に影響するのかについては、これまで直接的な評価が行われてこなかった。

種子生産に関わる諸要因を明らかにする上では、種子の生産過程には大きく分けて (a) 種子の形成と (b) 形成した種子の充実、という 2 つのプロセスがあることに注視する必要がある。多くの樹木の場合、胚珠から形成された種子の中には充実種子のほか未充実種子 (しいな) も含まれており、前者が実質的な種子生産量となる。そして、(a) と (b) のそれぞれのプロセスの可否に、受粉様式の (1) と (2) の要因や (3) 資源量がそれぞれ影響していることが考えられる。しかしながらこれまで、上記のような諸要因が種子生産の 2 プロセスにおよぼす影響について、区別した詳細な評価は行われていない。

筆者らは、日本の代表的なマツ属樹種であるアカマツの着果パターン系の系統間変異やその要因の把握について取り組み、これまで、①着果数の少ない系統ほど樹冠上部への着果配分率が高い、②樹冠上部ほど球果サイズや種子の充実率が高い、という結果から、着果の少ない個体における樹冠上部への優先着果はより好条件で球果を

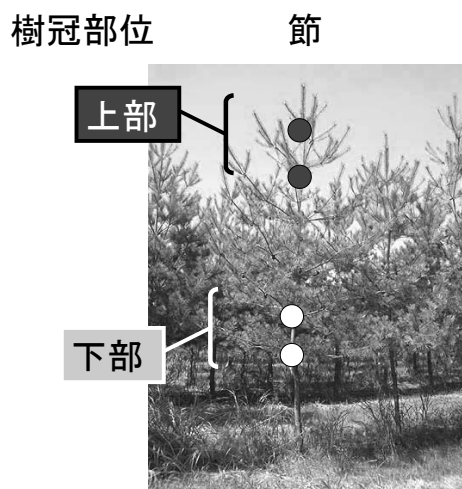


図-1 事件対象個体における樹幹部位の設定。Iwaizumi and Takahashi (2012) を一部改変。

* E-mail: ganchan@ffpri.affrc.go.jp

¹ いわいずみ まさかず 森林総合研究所林木育種センター関西育種場

産出するための個体の応答である可能性を示唆した (Iwaizumi et al. 2008)。この際、樹冠上部では受粉条件や光環境等、どのような着果条件が良好なのか? という疑問を生じていた。筆者らは以上の背景から、上記の検証も含め、樹冠の上部と下部の部位別に複数処理の人工受粉実験を行い、球果あたりの種子生産性におよぼす受粉様式と資源量 (樹冠部位) の影響を区別して詳細に評価した (Iwaizumi and Takahashi 2012)。今回はその結果について概略を紹介する。

人工受粉実験

実験は、林木育種センター (茨城県日立市) 構内に保存されているアカマツ精英樹の 11 系統 19 個体を対象に行った。2005 年 5 月上旬、各個体 6~7 節ある輪生枝のうち、下から 2 節を樹冠下部、上から 2 節を樹冠上部とした (図-1)。自家、他家および無受粉処理においては、各部位あたり 1~5 本の前年枝 (1~16 個の雌花を含む) を対象に交配袋を被せ、そのうち自家および他家受粉処理については、系統毎の開花時期に合わせて、花粉銃を用いて受粉を施した。無受粉処理は 19 個体のうち 5 個体について行い、交配袋を被せたが受粉を施さなかった。同部位の残りの 1~5 枝にはラベリングのみ施し、自然受粉処理とした。約 1 年半後の 2006 年 9 月下旬に、結実した球果数を枝毎に計数し、結果率を算出した。各枝から球果を 2 個ずつ採取し、計 477 球果を対象に、鱗片数 (マツでは 1 片に 2 つの胚珠をもつ) (Despland and Houle 1997 ; Goubitz et al. 2002 ほか) を計測し、実際に形成された種子数を計数するとともに、その中の充実種子数を軟 X 線解析装置 (SOFTEX) を用いて計数した。上記の計測数から、球果あたりの (a) 種子形成率 (胚珠数に対する形成種子数の割合。以下、形成率) および (b) 種子充実率 (形成種子数に対する充実種子数の割合。以下、充実率) を算出した。

結果と考察

受粉の有無の影響

結果率は、概ねどの処理・樹冠部位においても高い値を示し、無受粉処理においても、他の受粉処理よりはやや低い値を示したものの、半数以上の雌花が球果に成熟した。しかしながら、無受粉処理ではどの球果にも種子が全く形成されず、形成率は 0 であった (以上、図-2i、ii)。

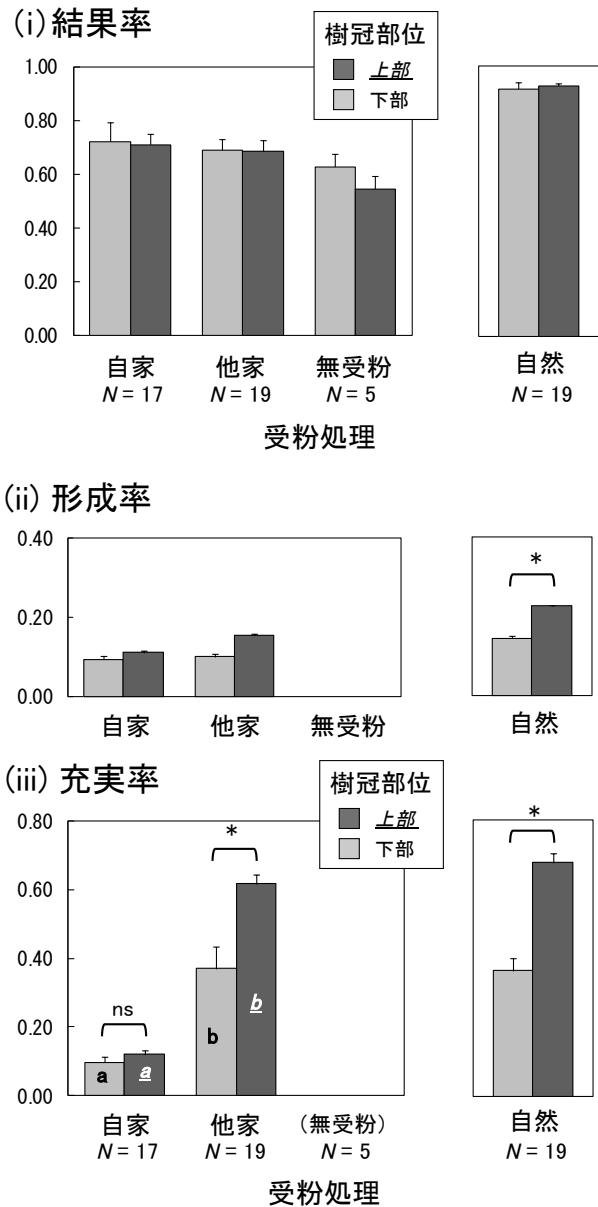


図-2 実験対象個体における受粉処理および樹冠部位別の (i) 結果率、(ii) 形成率および (iii) 充実率。逸脱度分析で有意であった要因におけるグループ間の有意差は、樹冠部位毎の受粉処理間差については異なるアルファベットで、受粉処理毎の樹冠部位間差についてはバー上部の*で示した ($P < 0.05$)。Iwaizumi and Takahashi (2012) を一部改変。

無受粉処理では、球果自体はある程度の割合で生産されるが、過去の報告と同様、その中に種子が形成されないことが明らかになった。すなわち、種子生産のプロセスのうち (a) 種子の形成には、受粉様式の要素のうち (1) 受粉の有無が大きく影響することが考えられた。解剖学

表-1 逸脱度分析に基づく、形成率および充実率における花粉の種別 (自家・他家) および樹冠部位 (上部・下部) 間差

要因 / 従属変数	形成率				充実率			
	df	Dev.	Resid.Dev.	P (type II)	df	Dev.	Resid.Dev.	P (type II)
残差	66	694.07			61	392.41		
系統	9	217.40	476.67	0.000 ***	9	30.76	361.65	0.001 **
花粉の種別	1	13.14	463.53	0.174 ns	1	271.69	89.95	0.000 ***
樹冠部位	1	28.64	434.88	0.050 ns	1	18.09	71.86	0.000 ***
系統 × 花粉の種別	9	50.11	384.77	0.587 ns	9	28.97	42.89	0.002 **
系統 × 樹冠部位	9	113.70	271.07	0.063 ns	9	7.10	35.79	0.700 ns
花粉の種別 × 樹冠部位	1	8.02	263.05	0.294 ns	1	6.58	29.21	0.020 *
系統 × 花粉の種別 × 樹冠部位	9	32.61	230.44	0.877 ns	8	3.42	25.79	0.930 ns

²χ²検定に基づく有意水準は以下のとおり。***: P < 0.001; **: P < 0.01; *: P < 0.05; ns: P > 0.05。

的分析 (Owens et al. 2005) によると、マツ属樹種では、受粉した花粉の受精は約 1 年後の翌年春に起こり、それと同時に外種皮が形成される一方で、内部の胚及び雌性配偶体の成熟 (種子の充実) はその後の時期 (初～盛夏) に開始する。対して、受粉しなかった胚珠は交配当年のうちに萎縮して枯死してしまう。自家・他家受粉処理間で形成率に顕著な差が見られなかったのは、種子形成 (厳密に言えば「種皮形成」) が、花粉の種別にかかわらず、受精が引き金となって起こるためであろうと考えられた。

花粉の種別の影響

花粉の種別 (自家・他家)、樹冠部位 (上部・下部) および系統を 3 要因として逸脱度分析 (一般化線型モデル (GLM) に基づく分散分析) を行ったところ、形成率には花粉種別間で有意な差が見られなかったものの、充実率には有意差が認められ、自家受粉処理では著しく充実率が低かった (表-1、図-2iii)。

以上のことから、(b) 種子の充実プロセスには、(2) 花粉の種別の違いが大きく影響している可能性が考えられた。種子の未充実の原因として、近親交配による劣勢致死遺伝子のホモ接合化 (Mergen et al. 1965; 中井ら 1967) や、胚組織 (雌雄の両配偶子からなる) と栄養器官である雌性配偶体 (雌親のみ由来の半数体組織) の間の自殖回避などを起因とした不親和 (Hagman and Mikkola 1963; Lindgren 1975; Owens et al. 2005) 等が指摘されている。これらの報告では、上記のような胚組織の枯死は種皮形成の後の時期に起こることが観察されていることから、未充実種子というものは文字通り、(a) 種皮は形成されたがその後 (b) 内部組織が充実できなかった種子であることが考えられた。

樹冠部位による違い

上記の逸脱度分析において、形成率では樹冠部位間に有意な差はみられなかったものの、充実率には有意差が検出された。また充実率では、有意な受粉様式と樹冠部位の交互作用効果が検出された (以上、表-1)。充実率の違いについて多重比較をしたところ、自家受粉処理では樹冠部位に関わらず低く、有意な差がみられなかった一方で、他家受粉処理では樹冠上部の充実率が有意に高かった。自然受粉処理では、形成率と充実率は樹冠上部で有意に高かった (以上、図-2ii, iii)。他家受粉処理では、花粉の種別を制御したにもかかわらず樹冠部位間で有意差が認められた。このことから、受粉様式以外の要因 (資源量等) も、種子の充実に対して

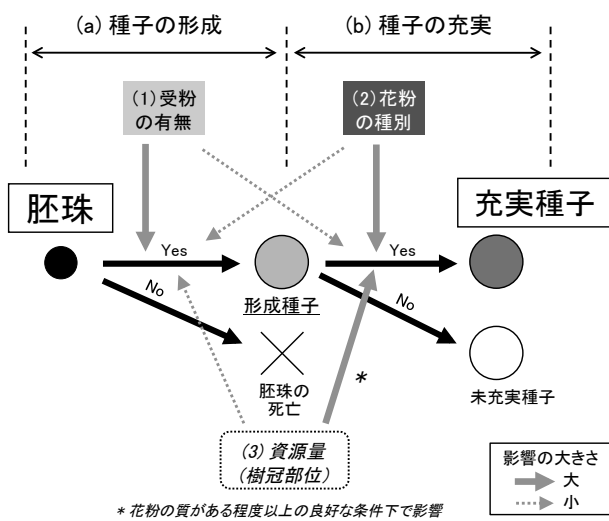


図-3 種子生産におけるプロセスとそれに影響する諸要因の関係図。Iwaizumi and Takahashi (2012) を一部改変。

少なからず影響していることが考えられる。その中でも特筆すべきは、花粉の種別によって樹冠部位間差の有無に違いを生じたことである。一因として、資源量の影響は花粉の質の不良な条件下（自家）では表れず、一定レベル以上の好条件下（他家および自然受粉）ではじめて影響するという可能性が考えられる。Goubitz et al. (2002) はマツ種子の結実プロセスをモデル化し、その中で、受粉様式が資源量よりも優先して影響することを示唆している。自然受粉ではどれくらいの割合以上で他家花粉が優占すると「好条件」となるのかは正確に検証していないが、種子の充実の良否には、① 花粉の種別（自家・他家）の相対的密度、② 受精後に生じる近交弱勢の程度に加え、③ 資源量等といった要因が段階的に影響しているのではないかと考えられる。

おわりに

今回、球果あたりの種子の生産性に関わる諸要因を詳細に理解する上で、種子生産における2つのプロセスに対して、受粉様式の2つの要素と資源量がおよぼす影響を、それぞれ区別して同時に評価することの重要性が指し示された。本研究では、3つの大きな知見として、
 ① 受粉の有無が、種子形成の可否に大きく影響する
 ② 受粉した花粉の種別が、種子の充実の可否に大きく影響する
 ③ 資源量も（花粉の質がある程度以上良好な条件下では）

種子の結実の良否により大きく影響することが明らかになった（図-3）。

アカマツをはじめ、日本の林木育種の分野では、精英樹や抵抗性個体をはじめとした育種素材の繁殖特性等の変異の把握が進められている。その一方で、その特性変異が存在することの生態学的・進化学的な要因についてはあまり明らかにされていない。本結果が、地球温暖化等の環境変動に対する将来の特性変異の応答の可能性を予測し、その変異の保全等を検討する上での、基礎的な知見となることが期待される。

引用文献

Debain S, Curt T, Lepart J, Prevosto B (2003) Reproductive variability in *Pinus sylvestris* in northern France: implications for invasion. *Journal of Vegetation Science* 14: 509–516

Despland E, Houle G (1997) Aspect influences cone abundance within the crown of *Pinus banksiana* Lamb. trees at the limit of the species distribution in northern Quebec (Canada). *Ecoscience* 4: 521–525

Goubitz S, Werger MJA, Shmida A, Ne'eman G (2002) Cone abortion in *Pinus halepensis*: the role of pollen quantity, tree size and cone abortion. *Oikos* 97: 125–133

Hagman M, Mikkola L (1963) Observations of cross-, self-, and interspecific pollinations in *Pinus peuce* Griseb. *Silvae Genetica* 12: 73–79

Iwaizumi MG, Ubukata M, Yamada H (2008) Within-crown cone production patterns dependent on cone productivities in *Pinus densiflora*: effects of vertically differential, pollination-related, cone-growing conditions. *Botany* 86: 576–586

Iwaizumi MG, Takahashi M (2012) Effects of pollen supply and quality on seed formation and maturation in *Pinus densiflora*. *Journal of Plant Research* 125: 517–525

Lindgren D (1975) The relationship between self-pollination, empty seeds and seeds originating from selfing as a consequence of polyembryony. *Studia forestalia Suecica* 126: 1–24

McGinley MA, Smith CC, Elliot PF, Higgins JJ (1990) Morphological constraints on seed mass in lodgepole pine. *Functional Ecology* 4: 183–192

Mergen F, Burley J, Furnival GM (1965) Embryo and seedling development in *Picea glauca* (Moench) Voss after self- and wind-pollination. *Silvae Genetica* 14: 188–194

- 中井勇・藤本博次・稲森幸雄・伊佐義朗・佐藤宗一(1967) マツ属の交雑育種に関する研究 (I) クロマツの種内交雑ならびに他のマツ類数種との種間交雑の可能性. 京都大学演習林報告 39: 125-143
- 野口常介・渡辺操 (1972) アカマツ精英樹クローンでの自家受粉によるタネの作り方. 日本林学会誌 54: 356-359
- Owens JN, Bennett J, L'Hirondelle S (2005) Pollination and cone morphology affect cone and seed production in lodgepole pine seed orchards. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 383-400
- Owens JN, Fernando DD (2007) Pollination and seed production in western white pine. *Canadian Journal of Forest Research* 37: 260-275
- 斎藤幹夫・山本千秋 (1977) アカマツ・クロマツの球果における有効鱗片の位置とタネの生産. 林業試験場研究報告 293: 89-103