

ケヤキの開葉フェノロジーのクローン間変異と遺伝性

矢野慶介・高橋 誠・岩泉正和・宮本尚子 (森林総研林育セ)・

山田 浩雄 (森林総研林育セ関西)

要旨：本研究では、有用広葉樹の一つであるケヤキを対象に、17産地に由来する177クローンを用いて、開葉フェノロジーのクローン間および産地間での変異の把握とその遺伝性について検討した。ケヤキの開葉フェノロジーの遺伝率は比較的高く、試験地1においては0.74~0.77、試験地2では0.55~0.62という高い値を示した。また開葉に要した積算温度は年次間で異なり、暖冬だった年の方が高い傾向であった。産地間差は有意であったが($p < 0.001$)、産地内でのばらつきも大きく、また、年平均気温といった産地の環境条件などとの間に一定の関係は認められなかった。

キーワード：ケヤキ、開葉フェノロジー、遺伝率、産地間差

I はじめに

樹木の開葉時期には地理的変異が見られることがブナなどのいくつかの樹種で報告されている(1, 3, 6)。このような地理的変異が見られるのは、それぞれの地域個体群の生育環境への適応を反映しているからであると考えられる。開葉時期は晩霜害の回避や光合成可能期間など、各個体の生活史を特徴づける上で重要な形質であり(3, 6, 10)、このような形質の種内変異を把握することは重要であると考えられる。また、近年、他の地域の種苗を使用することなどにより、広域での種苗の人為的移動に伴って、元来その地域の集団が保持していない遺伝子が混入する遺伝子攪乱に対する懸念が高まっている(10)。そのため、広葉樹造林に用いる種苗のあり方を検討する観点からも、生育環境への適応を反映した形質における地理的変異を調べることは重要であると考えられる。

ケヤキは、日本では青森県の下北半島から鹿児島県北部までの広い地域に天然分布する。材は建築材や家具材、器具材などとして利用され、高値で取引されている。近年、広葉樹造林に対する関心が高まっているが、ケヤキも有用広葉樹の一つとして関心を集めている。現在、林木育種センターでは、主に育種素材の確保を目的としてケヤキ遺伝資源の収集・保存を行っており、保存した遺伝資源については特性評価を行っているが、その

一環として開葉時期の調査を行っている。

本研究では、ケヤキにおける開葉フェノロジーのクローン間および産地間の変異の把握、遺伝性の推定、および産地の環境条件と開葉時期との関係を明らかにすることを目的とした。

II 材料と方法

調査は、つぎ木により増殖、保存されているケヤキの177クローン779個体を対象に行った。これらのクローンは、福島県・新潟県から静岡県にかけての17産地から収集されたものであり、クローン増殖後、茨城県内に所在する2箇所の遺伝資源保存園に定植した(以後P1、P2とする)。

P1は茨城県日立市の林木育種センター構内に位置し、1995~1997年にかけて12産地から収集された93クローンを植栽した。各クローンは列状に植栽され、反復は設けていない。調査は2002年と2006年に1クローンあたり3ラメートを用いて実施した。P2は茨城県城里町に位置し、1997~2001年にかけて9産地から収集された90クローンを植栽された。各クローンは列状植栽で2回反復となっている。調査は2004年、2005年、2007年に行った。ほとんどのクローンについて1クローン1反復あたり3ラメートを用いて実施した。調査に用いたクローン数は、2003年は78クローン、2004年は84クローン、2007年は82クローンである。毎年、4月4日ごろから調査を開始し、

Keisuke YANO, Makoto TAKAHASHI, Masakazu IWAIZUMI, Naoko MIYAMOTO (Forest Tree Breeding Center, Hitachi, Ibaraki 319-1301), and Hiroo YAMADA (Kansai Regional Breeding Office, Forest Tree Breeding Center, Shouou, Okayama 709-4335)

Variation of bud-flush phenology among clones and its heritability in *Zelkova serrata*.

開葉の終わる5月上旬まで2~4日間隔で調査した。

今回の研究では開葉日の調査を行った。開葉日は調査対象個体の冬芽が開き、芽鱗の隙間から葉が見えるようになった日とした。冬芽が1つでも開葉した時点で開葉したものとした。調査地、調査年ごとに、最初の個体が開葉した日を基準とし、その日から各個体が開葉する日までの経過日数を算出し、これを各個体の開葉指数とした。例えば、ある年の調査にて4月7日に最初の個体の開葉が確認された場合、4月10日に開葉した個体の開葉指数は3、4月20日に開葉した個体の開葉指数は13である。

得られた開葉指数を用いて、統計解析パッケージソフトSASのglmプロシージャを用いて分散分析を行った。分散分析はP1、P2にてそれぞれ以下の線形模型を仮定した。

P1:

$$y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_{i(j)} + \varepsilon_{ij}$$

y_{ij} はi産地のjクローンの測定値、 μ は全体の平均、 α_i はi産地の効果、 $\beta_{i(j)}$ はi産地でのjクローンの効果、 ε_{ij} は誤差である。

P2:

$$y_{ijk} = \mu + \alpha_j + \beta_{j(k)} + \gamma_i + \alpha \gamma_{ij} + \beta \gamma_{ij(k)} + \varepsilon_{ijk}$$

y_{ijk} はi反復でのj産地のkクローンの測定値、 μ は全体の平均、 α_j はj産地の効果、 $\beta_{j(k)}$ はj産地でのkクローンの効果、 γ_i はi反復の効果、 $\alpha \gamma_{ij}$ はi反復とj産地の交互作用、 $\beta \gamma_{ij(k)}$ はi反復とj産地でのkクローンの交互作用、 ε_{ijk} は誤差である。

得られた分散成分から遺伝率を算出した。遺伝率はP1、P2にてそれぞれ以下の式で算出した。

P1:

$$\text{広義の遺伝率} = (\sigma_p^2 + \sigma_{p(i)}^2) / (\sigma_p^2 + \sigma_{p(i)}^2 + \sigma_e^2)$$

P2:

$$\text{広義の遺伝率} = (\sigma_p^2 + \sigma_{p(i)}^2) / (\sigma_p^2 + \sigma_{p(i)}^2 + \sigma_{b * p}^2 + \sigma_{b * p(i)}^2 + \sigma_e^2)$$

σ_p^2 は産地の分散成分、 $\sigma_{p(i)}^2$ は産地内でのクローンの分散成分、 $\sigma_{b * p}^2$ は反復と産地の交互作用の分散成分、 $\sigma_{b * p(i)}^2$ は反復と産地内でのクローンの交互作用の分散成分、 σ_e^2 は誤差分散の分散成分である。

P1では調査地付近で観測された気温データを用いて、1月1日から開葉日までの積算温度を算出した。5分ごとに測定した気温から日平均気温を算出

し、気温が特定の閾値を上回った日の日平均気温とその閾値との差の積算値を積算温度とした。気温の閾値には、0℃、5℃、10℃を用い、3種類の積算温度を算出した。なお、2006年1月6日から2月16日にかけて、機器の故障により気温データが取れなかったため、最寄りの日立市のアメダスデータを参考に、2002年1月と2月の場内の気温とアメダスデータから最も相関が高くなるような一次変換式を算出し、この期間のデータを推定した。この変換式の相関係数は $r=0.99$ であった。

また、同一クローンの年次間での開葉の早晚性を違いを明らかにするために、開葉指数の年次間での相関係数を求めた。さらに、産地の環境条件などと開葉の早晚性の関係を調べるため、産地の平均開葉日を算出し、その産地の環境条件などを反映する指標との相関係数を求めた。環境条件の指標としては、年平均気温、暖かさ指数(WI)、寒さ指数(CI)、年降水量および積雪深を用いた。産地の環境条件を反映する指標にはメッシュ気候値(φ)のデータを用いた。また、産地の地理的な位置の指標として北緯を用いた。

III 結果と考察

P1、P2における年次別クローン別開葉日を図-1、2に示す。P1での開葉日は、2002年は4月2日から5月2日、2006年は4月13日から5月11日であった。また、全てのクローンにおいて、気温が高かった2002年の方が早く開葉する傾向が見られた。P2での開葉日は、2003年は4月7日から4月30日、2004年は4月11日から5月2日、2007年は4月6日から5月10日であった。

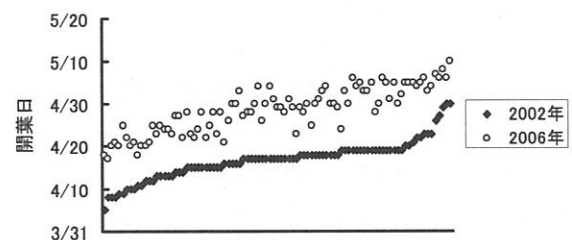


図-1. P1での年度別クローン平均開葉日
(2002年度の開葉が早い順に表示)

開葉指数に基づき行った分散分析の結果を表-1、表-2 に示す。開葉日に基づいた遺伝率は P1 では 2002 年では 0.77、2006 年では 0.74、P2 では 2003 年では 0.56、2004 年では 0.55、2007 年では 0.62 であった。P1 では 0.7 以上の高い値を示したが、反復がないため試験地内の環境分散が分離されていおらず、P1 での結果については遺伝率が過大評価されている可能性を考慮する必要がある。反復が設定さ

れている P2 では遺伝率は 0.5 以上の値を示し、比較的高い値を示した。これらのことからケヤキの開葉時期は個体間で異なり、また遺伝的な要因の影響が大きいことが示唆された。また、年次間での開葉指数の相関係数は、P1 では 0.849(2002 年と 2006 年)、P2 では 0.923(2004 年と 2005 年)、0.857(2004 年と 2007 年)、0.877(2005 年と 2007 年)であった。開葉指数の年次相関がいずれも高い値を示したことから、開葉の早いクローンは毎年早く開葉し、遅いクローンは毎年遅い傾向であることが明らかになった。

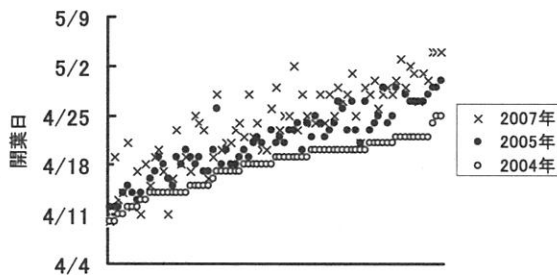


図-2. P2 での年度別クローン平均開葉日 (2004 年度の開葉が早い順に表示)

表-1. P1 での年度別開葉指数の分散分析表

	2002年					
	自由度	平均平方	分散比	p	分散成分	平均平方の期待値
産地	11	147.8	26.62	<.0001	4.91	$20.907\sigma_p^2 + 2.8314\sigma_{p(i)}^2 + \sigma_e^2$
産地(クローン)	82	44.2	7.96	<.0001	14.02	$2.7563\sigma_{p(i)}^2 + \sigma_e^2$
誤差	163	5.6			5.55	

	2006年					
	自由度	平均平方	分散比	p	分散成分	平均平方の期待値
産地	11	82.4	21.17	<.0001	2.63	$20.976\sigma_p^2 + 2.8368\sigma_{p(i)}^2 + \sigma_e^2$
産地(クローン)	82	26.3	6.75	<.0001	8.25	$2.7138\sigma_{p(i)}^2 + \sigma_e^2$
誤差	163	3.9			3.89	

表-2. P2 での年度別開葉指数の分散分析表

	2004年					
	自由度	平均平方	分散比	p	分散成分	平均平方の期待値
反復	1	11.7	2.13	0.1458	-	
産地	8	232.8	42.34	<.0001	3.25	$48.677\sigma_p^2 + 5.9444\sigma_{p(i)}^2 + 24.338\sigma_{b*o}^2 + 2.9733\sigma_{b*o(i)}^2 + \sigma_e^2$
産地(クローン)	69	55.5	10.09	<.0001	7.34	$5.9876\sigma_{p(i)}^2 + 2.9938\sigma_{b*o(i)}^2 + \sigma_e^2$
ブロック*産地	8	30.9	5.61	<.0001	0.80	$24.338\sigma_{b*o}^2 + 2.9722\sigma_{b*o(i)}^2 + \sigma_e^2$
ブロック*産地(クローン)	69	11.5	2.09	<.0001	2.00	$2.9938\sigma_{b*o(i)}^2 + \sigma_e^2$
誤差	311	5.5			5.50	

	2005年					
	自由度	平均平方	分散比	p	分散成分	平均平方の期待値
反復	1	282.7	36.80	<.0001	-	
産地	8	441.2	57.44	<.0001	5.25	$51.795\sigma_p^2 + 5.8966\sigma_{p(i)}^2 + 25.898\sigma_{b*o}^2 + 2.9483\sigma_{b*o(i)}^2 + \sigma_e^2$
産地(クローン)	75	94.5	12.30	<.0001	12.69	$5.9446\sigma_{p(i)}^2 + 2.9723\sigma_{b*o(i)}^2 + \sigma_e^2$
ブロック*産地	8	94.8	12.33	<.0001	2.92	$25.898\sigma_{b*o}^2 + 2.9483\sigma_{b*o(i)}^2 + \sigma_e^2$
ブロック*産地(クローン)	75	19.1	2.49	<.0001	3.84	$2.9723\sigma_{b*o(i)}^2 + \sigma_e^2$
誤差	332	7.7			7.68	

	2007年					
	自由度	平均平方	分散比	p	分散成分	平均平方の期待値
反復	1	146.5	11.14	0.0009	-	
産地	8	624.9	47.54	<.0001	9.19	$48.85\sigma_p^2 + 5.7378\sigma_{p(i)}^2 + 24.425\sigma_{b*o}^2 + 2.8873\sigma_{b*o(i)}^2 + \sigma_e^2$
産地(クローン)	73	137.6	10.47	<.0001	19.85	$5.792\sigma_{p(i)}^2 + 2.937\sigma_{b*o(i)}^2 + \sigma_e^2$
ブロック*産地	8	61.8	4.7	<.0001	1.62	$24.207\sigma_{b*o}^2 + 2.8859\sigma_{b*o(i)}^2 + \sigma_e^2$
ブロック*産地(クローン)	71	22.6	1.72	<.0001	3.23	$2.9354\sigma_{b*o(i)}^2 + \sigma_e^2$
誤差	315	13.1			13.1	

が影響することが報告されている(2, 7)。気温の高かった 2002 年の方が開葉まで必要な積算温度が多かったことから、2002 年については低温期間が十分でなく、発育を開始するまでの温度の積算が多く必要であった可能

性が考えられた。低温と休眠打破の関係に関する見解としていくつかの説が報告されているが、ケヤキの開葉に必要な条件については今後もデータを積み重ねて検討する必要がある。

P1、P2における産地毎の平均開葉日を図-4、図-5に示す。いずれの試験地でも平均開葉日に産地間で有意な差が見られ、開葉日の産地平均は1週間程度の差が見られた。一方で、産地内でのクローン分散と産地間での分散を比較すると、産地内でのクローン分散の方が大きい値を示した(表-1、表-2)。P1、P2での産地の平均開葉日とその産地の環境条件などの指標とした産地の気温などの相関係数を表-3に示す。いずれの試験地においても、平均開葉日の産地平均値と産地の平均気温などの環境条件などの指標とした数値との相関は見られなかった。開葉時期に産地間差は産地間での異なる環境への適応を反映していると考えられ、開葉時期は造林に用いる種苗のあり方を検討する上で必要な情報であると考えられる。しかしながら、今回産地の環境条件などを反映する指標として用いたメッシュ気候

値では、産地の環境条件と開葉時期の関係を説明することができなかった。北緯も同様であった。開葉時期は降霜時期と関連があると考えられるが、今回用いた指標は降霜時期を反映していない可能性も考えられる。また、今回の調査に用いたケヤキは関東地方およびその周辺の比較的狭い範囲から収集した個体であることから、ケヤキの開葉時期と産地の関係を把握するためにはさらに広い範囲の産地を用いて検討する必要があると考えられる。

以上のことから、ケヤキの開葉の早晚性は遺伝的に強く支配されていることが示唆された。一方で、開葉に必要な平均気温の累積値は、同一クローンであっても年次間で異なる値を示した。また、いずれの試験地においても産地間で有意な差が認められたが、産地内でのばらつきが大きく、産地の気温などの環境条件との一定の関係は認められなかった。

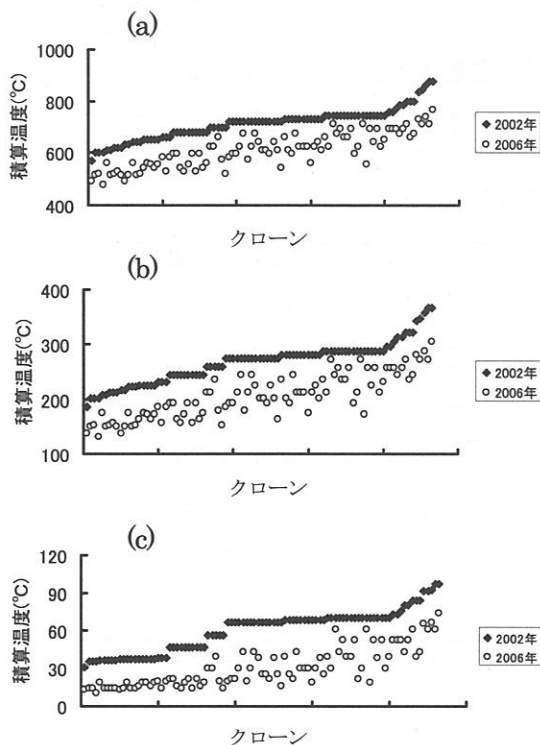


図-3. P1でのクローン別開葉日までの積算温度(a)0°C以上の積算値(b)5°C以上の積算値(c)10°C以上の積算値

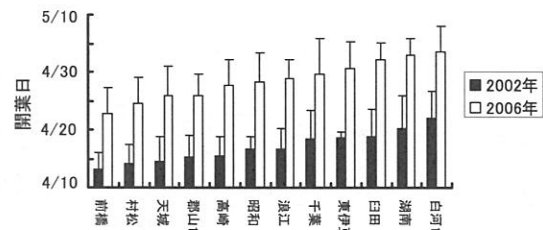


図-4. P1での開葉日の産地平均と標準偏差

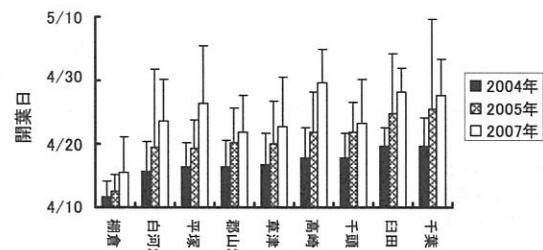


図-5. P2での開葉日の産地平均と標準偏差

表-3. 産地別平均開葉指数と産地の環境条件など指標とした値との相関係数

気象条件	試験地および年度				
	P1		P2		
	2002年	2006年	2004年	2005年	2007年
北緯	0.05	-0.10	-0.48	-0.55	-0.36
年平均気温	-0.24	-0.18	0.22	0.20	0.21
WI	-0.22	-0.21	0.25	0.22	0.23
CI	-0.26	-0.12	0.14	0.14	0.16
年降水量	-0.13	0.17	0.07	0.07	-0.10
積雪深	0.06	0.01	-0.33	-0.41	-0.21

引用文献

- (1) 橋詰隼人・李延鏞・山本福壽 (1996) ブナの開芽期の産地および家系による差異. 日林誌 78 : 363-368
- (2) 金指達郎・横山敏孝 (2002) スギ雄花の休眠打破と開花に要する温度条件. 日本花粉学会誌 48 : 95-102
- (3) KADOMATSU, M. (1997) Difference in phenology of *Quercus* collected from northeastern China, eastern Hokkaido and western Honshu. Research bulletin of Hokkaido university forests 54, vol.2,188-201
- (4) 気象庁 (1996) 気象庁観測平年値. 気象業務支援センター
- (5) 小池孝良 (1987) 落葉広葉樹の開葉と紅葉の仕方. 北方林業 39 : 322-325
- (6) KRIEBEL, H.B., BAGLEY, W.T., DENEKE, F.J., FUNSCH, R.W., ROTH, P., JOKELA, J.J., MERRITT, C., WRIGHT, J.W., and WILLIAMS, R.D. (1976) Geographic variation in *Quercus rubra* in north central united state plantation. *Silvae Genetica* 25,118-122
- (7) PERRY, T. O. (1971) Dormancy of trees in winter. *Science* 171 : 29-36
- (8) SEIWA, K (1999) Ontogenetic changes in leaf phenology of *Ulmus davidiana* var. *japonica*, a deciduous broad-leaved tree. *Tree Physiology* 19, 793-797
- (9) 平英彰・寺西秀豊・剣田幸子 (1994) スギ雄花の開花特性を利用したスギ花粉飛散開始日の予測について. 日林誌 76 : 126-131
- (10) 吉丸博志 (2004) 広葉樹植林における遺伝子攪乱—地域性消失の危惧—. 林業技術 748 : 3-7

