

マツ属の種間交雑からみた種の類縁関係と F₁雑種の生育状況について

中井 勇・光枝 和夫・大畠 誠一

Affinity Relationships Based on the Interspecific Hybridization
in the Genus *Pinus* and Natures on the Growth of the Hybrids.

Isamu NAKAI, Kazuo MITSUEDA and Sei-ichi OOHATA

要 旨

本論文はマツ属の種間交雑の可能性から、種間での生殖的隔離と地理的隔離を考慮して類縁関係を再検討し、さらに、近年わが国におけるマツ枯れ被害対策と関連して、創出されたF₁雑種の抵抗性やその生育状況について論議した。

1. 種間交雑はマツ属の分類学上の亜節内では成功例が多く、亜節間での成功例は僅かで、種の生殖的隔離と分類学上の位置付けはほぼ符合した。しかし、同じ亜節内において交雑の失敗例があり、地理的な隔離等を考慮するといくつかの種群に区分することが可能であった。*Sylvestres* 亜節は、アメリカ東部に分布する種とヨーロッパ地域に分布する一部の種群、地中海沿岸地域に分布する晩成球果種群、東アジア地域に分布する種群および *P. merkusii* (1種) の4グループに細分できた。*Australes* では、成熟球果が閉果(晩成球果)の種群と開果の種群に区分され、*Contortae* では地理的に隔離する2種群、さらに *Oocarpae* ではメキシコ地域とアメリカ西部地域の2種群に区分できる。これらの区分は種分化と密接に関係するものと理解された。

2. 上賀茂試験地で創出された雑種は、*P. thunbergii* を雌性親とした種間で8種、*P. densiflora* との種間で1種、*P. taeda* × *P. rigida* の両面交雑の2種、*P. virginiana* との種間で1種、*P. muricata* との種間で2種の合計14種である。これらの雑種の中でマツ枯れ被害に対する抵抗性種と考えられるものは、*P. taeda* × *P. rigida* の両面交雑種及び *P. virginiana* × *P. clausa* があげられる。わが国の在来種との間では *P. thunbergii* × *P. tabulaeformis* が抵抗性を示しており今後の生育が期待される。

は じ め に

わが国におけるマツ枯れ被害は年々拡大し、駆除・防除が施されることなく白木化した枯れ木の林立する山林がよく目につく。一方では、寺社あるいは公園などで単木を対象として徹底した防除・駆除が施され実効があげられている。しかし、単木防衛では林分の存続が見込めず、こうした状態が続く限りわが国の山林からマツの姿が消え、照葉樹などの広葉樹林へと変貌するであろうことが推測される。

マツ属は北半球に100余種が広く分布生育している。これらの種の中にはマツ枯れに対する感受性種や抵抗性種がある。わが国のマツ枯れの現状を踏まえて、外国産の抵抗性種を導入育成す

る提案もあるが、現存する種は長い種分化の過程で獲得したそれぞれの郷土があり、異郷土での生育を強いる導入育成には大きな危険を覚悟しなければならない。こうした背景から、わが国在来種の中からマツ枯れに対する抵抗性個体あるいは集団を選抜する方法や、すでにマツ枯れに対して抵抗性種とされている外国産マツの遺伝子導入を試みる方法など育種学的に新しい種の創出が試みられている。

京都大学農学部附属演習林上賀茂試験地では1960年頃から、マツ属の交雑育種研究に取り組み、主として種間における交雑の可能性について30余年間続けてきている。研究開始当時は今日にみられるほどのマツ枯れ被害は発生しておらず、ヘテロシスの利用や種の類縁関係を明らかにすることを目的としていた。

マツ枯れ対策の一つとして、抵抗性種の遺伝子を導入する方法は単にその種との種間交雑を行えば容易に目的とする種が創出されるものではない。筆者らはすでに硬松類を対象とした種間交雑の可能性や種の類縁関係について検討を加え^{7-12,37)}、創出された雑種の生育状況³⁸⁻⁴¹⁾やマツノザイセンチュウ (*Bursaphelenchus xylophilus* HOPE) 接種実験⁴²⁻⁴⁶⁾を行い、マツ枯れの抵抗性について調査検討してきた。

本報告はこれまでに明らかにされた種間交雑の可能性と種の類縁関係、さらに現時点における雑種の生育状況についてとりまとめた。本論に先立ち前上賀茂試験地主任であった古野東洲助教授をはじめ、本研究に多大な協力を得た上賀茂試験地の藤本博次技官、ならびに上賀茂・徳山試験地歴代の教職員の方々に厚くお礼申しあげたい。

硬松類の種間交雑の可能性と雑種の生育状況

マツ属の交雑育種では種間における交雑の可能性について検討する必要がある。すでに、多くの研究者らによって試みられた種間交雑の結果⁷⁻³⁴⁾は、少なくとも分類学上の節間での交雑は不可能であり、亜節間での交雑も大部分が不可能であるが、同じ亜節内においても交雑の不可能な種間が存在することが明らかにされている。こうした現象は種間での生殖的隔離を基準とした種の再分類を検討する必要性を示唆するものである。この項では硬松類を対象とした種間118組み合わせ交雑の可能性と創出された雑種の生育状況について検討した。

1. 種間交雑の可能性

本研究は上賀茂試験地において行われ、用いた雌性親は硬松類の *Sylvestres* 5種, *Australes* 3種, *Contortae* 2種, *Oocarpae* 1種の4亜節11種である。雄性親は分類上かけ離れた軟松類から *Strobi*, *Gerardianae*, *Pineae*の各亜節から1種ずつ、硬松類の *Sylvestres* 12種, *Australes* 6種, *Contortae* 4種, *Oocarpae* 3種の7亜節29種である (図-1参照)。交雑は従来の方法によったが、種ごとの開花時期の遅速から、目的とする種の受粉時期に花粉の得られない種では前年に採取貯蔵したものをを用いた。これらの花粉は90%以上の稔性であり、受精能力は十分であった。交雑の可能性についての判定は、生産された種子量や、それらから得られる苗木の形態的特性 (樹脂道や下表皮層数、あるいは葉束内の針葉数などの質的形質) を両親の特性と対比させ、特に雄性親の形質が雑種苗木に発現していることをメルクマールとした。

これまでに行った種間交雑の組み合わせとその可能性についての結果を各雌性親 (種を単位として) ごとに整理して図-1に示した。交雑実験はこれらの種間すべての組み合わせではなく、任意に組み合わせた118通りで、この結果は単年度だけでなく数年間繰り返し行ったものである。

Subsection	Pollen parents	STROBI	GERARDIANAE	PINEA	SYLVESTRES												AUSTRALES					CONTORTAE				OOCARPAE				Total	
Seed parents		<i>P. excelsa</i>	<i>P. bungeana</i>	<i>P. pinex</i>	<i>P. pinaster</i>	<i>P. halepensis</i>	<i>P. sylvestris</i>	<i>P. densiflora</i>	<i>P. thunbergii</i>	<i>P. massoniana</i>	<i>P. luchuensis</i>	<i>P. taiwanensis</i>	<i>P. hwangshanensis</i>	<i>P. tabulaeformis</i>	<i>P. yunnanensis</i>	<i>P. khasya</i>	<i>P. merkusii</i>	<i>P. palustris</i>	<i>P. taeda</i>	<i>P. echinata</i>	<i>P. rigida</i>	<i>P. pungens</i>	<i>P. elliptii</i>	<i>P. banksiana</i>	<i>P. contorta</i>	<i>P. virginiana</i>	<i>P. clausa</i>	<i>P. radiata</i>	<i>P. muricata</i>	<i>P. patula</i>	
SYLVESTRES	<i>P. pinaster</i>																														6
	<i>P. densiflora</i>																														10
	<i>P. thunbergii</i>	X	X	X	X	X	X											X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	28
	<i>P. massoniana</i>				X	X	X							X		X		X	X	X	X		X	X	X		X	X			16
	<i>P. tabulaeformis</i>				X		X	X	X										X					X							6
AUSTRALES	<i>P. taeda</i>				X		X	X	X															X							6
	<i>P. rigida</i>				X		X	X	X															X							6
	<i>P. pungens</i>					X		X																X				X	X		5
CONTORTAE	<i>P. banksiana</i>				X		X	X	X	X									X	X											6
	<i>P. virginiana</i>				X	X	X	X	X					X					X		X			X	X				X		14
OOCARPAE	<i>P. muricata</i>				X	X	X	X	X					X					X					X	X	X	X	X	X	X	15
Total		1	1	1	9	6	3	9	10	9	1	3	1	5	1	2	1	1	9	3	7	4	1	10	4	3	3	4	4	2	118

Fig. 1. Crossability in interspecific pollinations

Marks ●: Success, ▲: putative hybrids, ×: failure

Sylvestres 亜節

P. pinaster を雌性親とした種間交雑は、同じ亜節の *P. densiflora*, *P. thunbergii*, *P. massoniana*, *P. luchuensis* と他の亜節に属する *P. taeda* の6組み合わせであるが、いずれの場合にも失敗している。着果率はかなり高かったが、雌性親はマツノシンマグラメイガ (*Dioryctria splendidella* H.-S.) の被害が甚だしく⁴⁷⁾、球果にもその被害がおよび種子形成が十分でなかった。Shaw¹⁾, Pilger⁵¹⁾ や石井⁵⁾ らは形態的なちがいから *P. pinaster* を *Sylvestres* 亜節から *Insignis*, *Radiata* 亜節に組み替えることを提案している。したがって、同じ亜節内の種間において交雑が難しいものと考えられる。

P. densiflora を雌性親とした種間交雑は、同じ亜節の *P. pinaster*, *P. halepensis*, *P. thunbergii*, *P. massoniana*, *P. taiwanensis*, *P. tabulaeformis* と他の亜節の *P. taeda*, *P. echinata*, *P. rigida*, *P. banksiana* の10組み合わせである。これらの組み合わせの中で *P. thunbergii* との種間で成功し、未検定ではあるが同じ亜節の3種間 (*P. massoniana*, *P. taiwanensis*, *P. tabulaeformis*) では雑種と推定される個体が生産された。その他の *P. pinaster* や *P. halepensis* との組み合わせでは失敗している。このことは先にもふれたようにこれらの種は分類上同じ亜節に位置付けることが難しいのかも知れない。他の亜節に属する種間ではいずれも失敗しており、明らかに生殖的隔離状況にあるものと考えられる。

P. thunbergii を雌性親とした種間交雑は、本種と異なる亜節の種間3種、同じ亜節内の種間12種、異なる3亜節13種の合計28通りの組み合わせについて検討した。交雑に成功した種間は雌性親と同じ亜節に属する *P. densiflora*, *P. massoniana*, *P. luchuensis*, *P. taiwanensis*, *P. tabulaeformis*, *P. khasya*, *P. yunnanensis*, *P. hwangshanensis* であったが、*P. pinaster*, *P. halepensis*, *P. sylvestris*, *P. merkusii* では失敗している。他の節間あるいは亜節間における種

間交雑はすべて失敗しており、形態的特性による分類と生殖的隔離の関係が比較的符合する傾向にあった。ただし、*P. thunbergii* と同じ亜節に属する種の内、*P. pinaster* や *P. halepensis* はすでに述べた通りであるが、*P. sylvestris* では筆者らは失敗している（成功例^{20,21)}）。この種は広大な地域に分布しており、かなりの種内変異が見られ、本実験で用いた種はヨーロッパ産のもので、*P. thunbergii* とは地理的に隔離状態にあることから生殖的隔離が存在しているものと理解される。また、地理的に雌性親とほぼ近い地域に分布する *P. merkusii* との間で失敗している。この種とほとんど同じ地域に分布する *P. khasya* との間では成功している。この両種は標高差によって明らかに棲み分けがみられ、両者間での交雑は難しいとされていることから、*P. merkusii* は *Sylvestres* 亜節に属せず、他の新しい亜節に位置付けることが示唆される。

P. massoniana を雌性親とした種間交雑は、本種と同じ亜節で7種、異なる亜節9種の組み合わせについて交雑が行われた。成功した組み合わせはなく、推定雑種（未検定）は同じ亜節内の *P. densiflora* と *P. thunbergii* であった。本種はマツモグリカイガラムシ（*Matsucoccus matsumurae* KUWANA）⁴²⁾ の加害が著しく、ほぼ10年生頃から幹枝の上端部分が垂れる症状となる。交雑に用いた雌花の落果はあまり多くないが、未成熟果の多い傾向にある。このことが不成功の要因となっている可能性が高い。

P. tabulaeformis を雌性親とした種間交雑は、同じ亜節内の4種と他の亜節2種であるが、いずれの場合にも不成功に終わっている。本種は中国に分布しているが、その変種は多く、導入育成している個体には雌雄花の形態が明らかに異なるものもある。本実験ではこれら数個体を雌性親として用いたが、すべて失敗しており、本来的（遺伝的）に異種間での交雑による種子稔性が劣るように考えられる。

Australes 亜節

P. taeda を雌性親とした種間交雑は、同じ亜節で1種、異なる亜節から5種の組み合わせを試みた。交雑に成功した組み合わせは同じ亜節内の *P. rigida* のみであり、他の組み合わせはすべて失敗しており、生殖隔離が明らかに示されている。

P. rigida を雌性親とした種間交雑は、同じ亜節で1種、異なる亜節から5種の組み合わせが試みられた。成功した組み合わせは *P. taeda* のみであった。この組み合わせ交雑はすでにアメリカや韓国において成功しており、特に韓国では朝鮮動乱後の国土復興に大きく寄与しているものである。

P. pungens を雌性親とした組み合わせは、異なる亜節内の5種について試みたが、すべての交雑において失敗した。同じ亜節内の種との組み合わせ交雑は行われていないが、種内交雑では球果の発達や種子形成などは自然交雑のものと大きな差はみられず、受精能力が十分なことから考えると種間における生殖的隔離は明らかに存在している。

Contortae 亜節

P. banksiana を雌性親とした種間交雑は、異なる亜節から6組み合わせが行われた。その結果はすべて失敗に終わっている。本種を用いた種間交雑において *P. pungens* と同様に種間における生殖的隔離が存在している。

P. virginiana を雌性親とした種間交雑は、同じ亜節内から3種、異なる亜節内から11種の組み合わせ交雑が行われた。同じ亜節内の *P. clausa* との間で成功したが、*P. banksiana* 間で失敗した。他の亜節間では *Australes* に属する *P. rigida* 間で未検定ではあるが僅かな苗木が生産された。残る10組み合わせではすべて失敗している。

Oocarpae 亜節

P. muricata を雌性親とし、同じ亜節から2種、異なる亜節内から13種の組み合わせ交雑を行

った。成功した組み合わせは本種と異なる亜節 *Australes* に属する *P. rigida* と *P. pungens* との種間であり、生殖的に隔離していないことが注目される。

以上のように、118の組み合わせ交雑を行った結果、成功率は12.4%と極めて低く、同じ亜節内での成功率は *P. thunbergii* を雌性親とした場合に28.6%、同様に *P. taeda* 16.3%、*P. rigida* 16.3%、*P. muricata* 13.3%、*P. densiflora* 10.0%、*P. virginiana* 7.1%であった。

2. 創出された雑種の生育状況

本研究においてマツ属の種間交雑から創出され、雑種検定を終えたものは14種である。雑種検定に関してはすでに報告^{7,8,11,12,34,37,39)}しているので省略し、ここでは雑種の生育経過と現時点での大きさおよびマツ枯れ被害などに関連して検討した。

P. thunbergii × *P. massoniana* 雑種

この雑種は1960年に京都大学上賀茂試験地においてわが国で最初に創出したものである。本雑種は我が国におけるマツ枯れ被害の侵攻に伴って、マツ枯れ対策種として注目されはじめ、各研究機関において創出されるとともに、マツ枯れに対する種々な実験が繰り返行われた。上賀茂試験地における生育経過は、10年生時の生存木(172本)に対して、15年生時には2.4%(168本)、20年生時には32.6%(116本)、29年生の現在では77.9%(38本)減少している。この本数減少はマツ枯れ被害によるものであって、実に78%の被害を受けている。雄性親の *P. massoniana* はマツモグリカイガラムシによる加害⁴²⁾によって幹・枝などが下垂・湾曲する被害が著しく、雑種の枯損経過はこの被害が一次的に発生し、二次的に衰弱した樹体にマツノマダラカミキリの加害と同時にマツノザイセンチュウによる病状を促進したことによるものであり⁴⁴⁾、マツ枯れ対策種となり得ないものと思われる。

現在生育している個体はマツモグリカイガラムシの加害による被害が少なく、この虫害に対して感受性個体が淘汰されたのかも知れないが、おおむね順調に生育している。残存する個体の平均胸高直径は 17.1 ± 5.4 cm、平均樹高は 14.4 ± 2.6 m (20年生時の大きさは平均胸高直径11.9 cm、平均樹高12.5 m)で、雄性親の *P. massoniana* とあまり変わらない生育(20年生時の大きさは平均胸高直径12.3 cm、平均樹高12.0 m)を続けている。雌性親の *P. thunbergii* はすでにマツ枯れ被害によって全滅しているが、20年生時の大きさ(平均胸高直径8.2 cm、平均樹高9.8 m)と比較すると、雑種の方が優れる傾向にあった。山口県の徳山市に所在する京都大学徳山試験地では、本雑種を1970年にha当たり2,935本植栽したが、1990年には1,851本/ha、1995年には400本/ha(1991年の台風被害448本/ha)であり、雌性親は(1990年1,024本/ha、1991年の台風被害149本/ha、1995年376本/ha)1990年以後のマツ枯れ被害によって約57%が枯損し、雄性親は(1990年1,671本/ha、1991年の台風被害448本/ha、1995年522本/ha)マツモグリカイガラムシなどによって約57%が減少している。現在の雑種個体の大きさは平均胸高直径で 15.4 ± 6.1 cm(同年齢の雌性親の自然交雑種 12.2 ± 4.5 cm、同年齢の雄性親の自然交雑種 19.0 ± 5.3 cm)、平均樹高は 11.4 ± 2.5 m(同年齢の雌性親の自然交雑種 10.5 ± 1.7 m、同年齢の雄性親の自然交雑種 13.9 ± 2.3 m)で、胸高断面積合計は $8.53 \text{ m}^2/\text{ha}$ (雑種)、 $16.68 \text{ m}^2/\text{ha}$ (雌性親)、 $4.98 \text{ m}^2/\text{ha}$ (雄性親)となっており、雑種は雌性親の約半分、雄性親の約倍の値を示している。

P. thunbergii × *P. densiflora* 正逆交雑種

両種ともわが国に分布し、*P. thunbergii* は海岸部に、*P. densiflora* は内陸部に広がり、自然交雑種(中間タイプ)が多い。この雑種は近年のマツ枯れ被害により大部分枯損した。20年生時の生存は *P. thunbergii* では植栽木の67.6%、雑種は65.9%、*P. densiflora* は95.1%であり、雑種は雌性親に近い被害を受けている。もともと *P. thunbergii* はマツ枯れに対して感受性種であ

り、雑種にもその影響が反映しているものと考えられた。1995年現在、*P. thunbergii*を雌性親とした雑種1個体が生存しているに過ぎず、胸高直径31.3cm、樹高15mであり、*P. densiflora*を雌性親とした雑種は1964年の植栽木1個体が生存しており、胸高直径26.8cm、樹高13.2mである。1985年実生の*P. thunbergii*×*P. densiflora*雑種は1989年に植栽し、現在50本が生育しているが、マツ枯れ被害が僅かに発生している状況にある。

P. thunbergii×*P. luchuensis* 雑種

雄性親の*P. luchuensis*は京都市の野外での生育は極めて悪く、数年経っても樹高が2m程度しか成長していない。この生育の悪さは気象害や土地条件が郷土と異なることによるのもであろう。創出された雑種は1973年に80本植栽したが、1995年現在の生存は4本であり、植栽木のほぼ95%がマツ枯れによって枯損している。この雑種はマツモグリカイガラムシの被害を受け易い性質がある。残存する最大個体は胸高直径26cm、樹高14.5mとなっているが、17年生時点では雌性親の成長に比べてやや劣っており、虫害などの被害から良い生育は望めない状況にある。

P. thunbergii×*P. tabulaeformis* 雑種

導入育成している*P. tabulaeformis*はかなりの個体変異が見られる。例年の交雑にはそれらの中から生育良好な1個体を雄性親とした。この雑種はマツモグリカイガラムシに対して抵抗性を有し、古野ら⁴²⁾の調査では25%の微害に留まっており、マツ枯れ被害が比較的少ないことから、マツ枯れ対策種として有望である。とくに葉色がわが国のクロマツと大きく変わらないことから海岸林には最適種と考えられる。現在63本が生育し、近年のマツ枯れによる被害は数%に留まり、生育中の雑種の大きさの平均胸高直径は 8.4 ± 3.0 cm、樹高は 5.7 ± 1.4 mである。

P. thunbergii×*P. khasya* 雑種

雄性親は東南アジアのフィリピンを原産とする種であり、京都では冬季の寒さにより野外での生育が困難な種である。1976年に交雑し、1981年に植栽したこの雑種は1葉束内に3と2針葉をほぼ半数発現する特性³⁷⁾(両親の中間的性質)を獲得し、マツモグリカイガラムシに対して極めて感受性で、1989年には植栽木の90%が被害を受けた。現在12本(植栽木の13%)がかろうじて生存しているが、その内2個体は被害が軽微で、その大きさは胸高直径23.3cm、樹高10.6mである。この雑種は耐凍性実験の結果³⁹⁾、京都市の野外での生育が可能な性質(*P. thunbergii*)を獲得しているが、マツモグリカイガラムシによる加害やマツ枯れ被害によって全滅する可能性が高い。

P. thunbergii×*P. taiwanensis* 雑種

雄性親の*P. taiwanensis*は形態的に*P. luchuensis*と*P. massoniana*の中間タイプの性質がある。創出された雑種はマツモグリカイガラムシに対して感受性である。現在生育している個体は10本で、平均の胸高直径は 3.8 ± 1.3 cm、平均樹高は 3.0 ± 0.8 mであるが、マツ枯れ被害に侵されており、*P. thunbergii*×*P. massoniana*雑種同様にマツ枯れ対策種とならないものと考えられる。

P. thunbergii×*P. yunnanensis* 雑種

雄性親は中国の雲南省に原産する種で、幼時にグラスステージとなる特性がある。1989年交雑した結果、比較的容易に成功し、雄性親の特性、幼時におけるグラスステージを受け継ぎ、葉長が雌性親より長い中間を表現している¹²⁾。1993年に200本余り植栽したが、植栽後の枯損が激しく、現在14本が生存している状況にある。それらの個体の樹高成長はほとんど差がなくほぼ1mであり今後の生育が期待されるものの、マツ枯れ被害には*P. yunnanensis*が抵抗性種でないことからみるとあまり大きな期待はできないであろう。

P. thunbergii × *P. hwagshanensis* 雑種

雄性親は中国東部の北緯25度から30度付近に多くのマツと混在分布している。導入育成しているこの種（雄性親）はマツモグリカイガラムシに対して感受性である。1989年の雑種実生は1992年に植栽され、1995年4月現在25本が生育（平均の胸高直径 1.1 ± 0.4 cm, 樹高 1.1 ± 0.3 m）している。現段階ではマツ枯れ被害やマツモグリカイガラムシの加害による被害は発生しておらず、今後の生育が期待される雑種である。

P. rigida × *P. taeda* 正逆交雑種

本雑種の雌・雄性親は共に北アメリカの東部地域を原産とする種で、*P. rigida* は北緯35度から50度近くに、*P. taeda* は北緯28度から40度近くまで広く分布しており、両種の分布域が重なることは稀である。*P. taeda* は1950年代に早成樹の育成を図ったわが国の林業施策により、各地で小規模的に植栽された種であるが、地上部の成長に対して地下部の成長が悪く、風倒被害が続出した。さらに現存する個体（林分）の利用に関して材内樹脂の多さから、その価値が半減し、この種の取り扱いについての問題が提示され、改植する方向での検討がなされているが、本種はマツ枯れに対して極めて強い抵抗性を発揮することから緑化樹として見直されつつある。一方、*P. rigida* は *P. taeda* より北に分布しており、*P. taeda* より耐寒性種で、マツ枯れに対して抵抗性種である。

この両種は生殖的に隔離状況になく、交雑は比較的容易であるが、*P. taeda* を雌性親とした組み合わせでは、その稔性がやや低下する傾向にある。

P. rigida を雌性親とした場合、雑種は雌性親の特性である幹萌芽、球果が閉果のまま樹上に留まるなどの性質を獲得している。この雑種の成長は、20年生時において、両親の自然交雑種に比べてよく（*P. rigida* の自然交雑種：平均胸高直径8.2 cm, 樹高7.7 m, *P. taeda* の自然交雑種：同様に11.2 cm, 9.0 m, 雑種13.7 cm, 9.8 m）雑種強勢を示した。生育本数は20年生時で、*P. rigida* 43本、*P. taeda* 66本、雑種66本であったが、1995年4月現在（29年生）では20年生時の生存木に対して、雑種は38%、*P. rigida* は18%、*P. taeda* は21%に減少した。この減少は被圧によるものと考えられ、マツ枯れによる被害は皆無であった。現在の雑種の大きさは、平均胸高直径 18.6 ± 5.4 cm, 樹高 14.3 ± 1.9 m になっている。さらに、小林分として造成した雑種の成長は、平均胸高直径 12.7 ± 3.7 cm, 樹高 13.2 ± 1.6 m であり、胸高断面積合計は $38.2 \text{ m}^2/\text{ha}$ 、推定幹材積は $261.3 \text{ m}^3/\text{ha}$ となっている。

一方、逆交雑種の *P. taeda* × *P. rigida* 雑種は、雄性親の性質である晩成球果を獲得し、樹上に長年留まる性質がみられ、幹萌芽の特性も獲得している。現在3本が生育し、最大の胸高直径は38 cm, 樹高は16.0 m になっている。

この両雑種はマツ枯れ被害に対して強い抵抗性を発揮しており、材生産を目的とする林業には利用面（樹脂が多い）からみて余り期待できないが、緑化樹としての利用には最適種と考えられる。まだ、本雑種の耐凍性についての実験結果³⁹⁾ から、耐寒性を獲得しており、厳しい気象条件下での生育が可能なおことから寒い地域での利用が期待できる雑種である。

P. virginiana × *P. clausa* 雑種

両種は同じ亜節に位置付けられ、北アメリカ東部のフロリダ半島に分布する *P. clausa* とサウスカロライナ州の北部からペンシルバニア州の南部まで分布する *P. virginiana* は地理的に遠く離れた位置関係にある。にも拘わらず、両種の組み合わせ交雑は比較的容易に成功した。1984年に植栽したこの雑種の枯損は少なく、現在18本が順調に生育している。1995年4月現在の大きさは、平均の胸高直径は 9.3 ± 2.5 cm, 樹高は 7.0 ± 1.4 m であり、雄性親の成長と比べると雑種が優れている。*P. clausa* は実生からの育成が困難であり（原因は不明）、用いた雄性親は接ぎ木

(*P. thunbergii* を台木) によって育成したものである。そのため *P. clausa* の生育経過は明らかでないが、その意味では雑種強勢が表現されているものと考えられる。また、この両親や雑種はマツ枯れ被害は皆無で、期待されるが、幹の通直性に欠ける点では問題が残る。ただし、緑化樹としての利用に期待できる。

P. muricata × *P. rigida* 雑種

亜節の異なる種間における組み合わせ交雑で成功した 1 例である。*P. muricata* は *Oocarpae* に属し、*P. rigida* は *Australes* に属している。前者は北アメリカの西部の狭い地域（北緯34～42度）に、後者は東部の比較的広い地域（北緯35～45度）に分布し、緯度でみる限り大きな違いはないが、東西の気象条件にはかなりの違いが見られる⁵⁰⁾。雌性親とした *P. muricata* はマツノシンマグラメイガによる加害⁴⁷⁾が著しく、導入育成の困難な種で、さらに、マツ枯れ被害にも極めて感受性である。一方、*P. rigida* は先に指摘したようにマツ枯れ被害に対して抵抗性種である。1983年に植栽した雑種は15年生現在の平均胸高直径は 8.2 ± 4.1 cm、樹高は 5.3 ± 2.2 m に達している。マツ枯れ被害は現在のところ発生しておらず、さらにマツノシンマグラメイガの被害も見あたらない。その意味では耐虫害性種の創出に成功したものと考えられる。

P. muricata × *P. pungens* 雑種

この雑種は前項と同様の雌性親に、北アメリカの東部（北緯35～41度）のやや内陸部に分布する *P. pungens* を雄性親とした組み合わせ交雑の結果得られたものである。*P. pungens* は *P. rigida* と同様 *Australes* 亜節に属する種であり、亜節間交雑に成功した 1 例である。雄性親の生育はあまり良くないが、マツ枯れやその他の虫害に対して抵抗性種である。1983年に植栽した雑種は現在32本が生育している。個体の大きさは、平均胸高直径が 10.7 ± 3.2 cm、樹高は 7.0 ± 1.6 m で、成長は旺盛である。前項での雑種と同様にマツノシンマグラメイガの加害による被害は発生しておらず、耐虫害性種と考えられ、今後の生育が期待される雑種である。

その他の推定雑種

上記の雑種はすでに雑種検定を終えたものであるが、それ以外に *P. densiflora* を雌性親とした × *P. massoniana*, × *P. taiwanensis*, × *P. tabulaeformis*, *P. massoniana* を雌性親とした × *P. densiflora*, × *P. thunbergii*, *P. tabulaeformis* × *P. densiflora*, *P. virginiana* × *P. rigida* の推定雑種がある。これらの推定雑種は交雑種である可能性が高く今後の生育経過が期待される。

検 討

マツ属は Shaw¹⁾, Bailey²⁾, Dallimore³⁾, Mirov⁴⁾, 石井⁵⁾, Critchfield and Little⁶⁾ など多くの研究者によって、針葉内の葉身部分に発現する維管束数をメルクマールとして、Haploxyton (軟松類) と Diploxyton (硬松類) に大別されている。さらに、他の形質から幾つかの節、亜節に分け、Mirov⁴⁾ はマツ属を105種とし、軟松類32種と硬松類73種に位置付けている。また、Critchfield and Little⁶⁾ はマツ属を 3 亜属、5 節、15 亜節に分け、軟・硬松類に分けると前者は 6 亜節、33種、後者では 9 亜節、62種としている。マツ属の分布は大部分北半球を占めるが、*Pinus merkusii* が唯一赤道を越えて分布している⁶⁾。大陸ごとにみるとアメリカ大陸の東部地域には19種、西部地域には13種、メキシコ中南米地域には34種、北ユーラシア大陸には 3 種、地中海沿岸地域には12種、アジア地域には24種が分布している。これらの分布は種分化と関係深く、分布域ごとの種間はほぼ同じ系統群からで形成されているようである⁴⁸⁻⁵⁰⁾。

こうした分類学上の種の位置づけと分布域を踏まえて、種間での生殖的隔離を問題として、種の類縁関係について検討した。

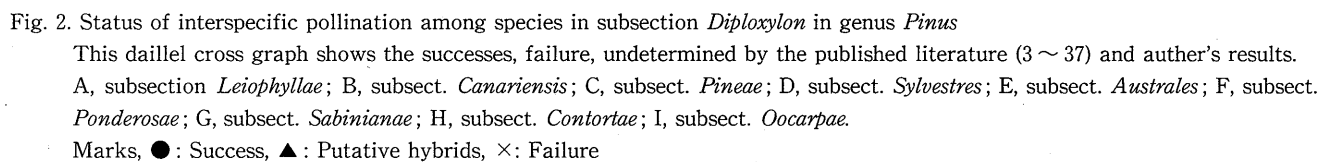
これまでに硬松類を対象として行われた種間交雑の結果を総括すると図-2のとおりである(図では交雑に成功した報告を優先して示した)。種の分類は Critchfield ら⁶⁾が整理したものを採用した。このダイアレルクロスは Righter²⁹⁾ら多くの研究者による結果¹³⁻³³⁾と本実験によって明らかにされたもので、雌性親は9節62種、雄性親は8節50種を用い、292の組み合わせ交雑の結果が示されている。交雑に成功した組み合わせは、その内97組み合わせの33.2%で、171組み合わせの58.6%が失敗し、未検定のものは24組み合わせの7.0%である。交雑に成功した組み合わせは、亜節内の種間では、*Canariensis* 1, *Sylvestres* 42, *Australes* 23, *Ponderosae* 13, *Sabinianae* 1, *Contortae* 2, *Oocarpae* 6の組み合わせであり、亜節間では、*Australes*と*Sylvestres*, *Contortae*, *Oocarpae*それぞれ1組み合わせ、*Ponderosae*と*Sabinianae*で1組み合わせ、*Sabinianae*と*Ponderosae*で3組み合わせ、*Oocarpae*と*Australes*で2組み合わせの計9組み合わせの3.1%であった。

1. 生殖的隔離からみた種間の類縁関係

種間交雑での組み合わせ数の少ない亜節 (*Leiophyllae*, *Canariensis*, *Pineae*)を除く他の亜節を対象として雌性親単位での成功例の多かったものについてみると、*Sylvestres* 亜節内では、*P. nigra*を雌性親とした組み合わせの成功率は77.8%(全組み合わせ数9)、以下同様に *P. densiflora* 83.3%(12), *P. thunbergii* 80.0%(15)であった。失敗率についてみると、*P. resinosa*を雌性親とした組み合わせ100%(9)、雄性親とした組み合わせ66.7%(6)、以下同様に *P. pinaster* 83.3%(6)、50.0%(6)、*P. sylvestris* 75.0%(12)、42.9%(7)、*P. massoniana* 71.4%(7)、62.5%(8)、*P. tabulaeformis* 72.7%(11)、50.0%(6)であった。さらに、雄性親としてのみ用いた組み合わせの失敗率は、*P. halepensis* 66.7%(6)、*P. densiflora* 62.5%(8)、*P. thunbergii* 62.5%(8)、*P. massoniana* 62.5%(8)、*P. tabulaeformis* 50.0%(6)、*P. yunnanensis* 66.7%(6)などは50%以上であった。

これらの結果から、種ごとの交雑の和合性についてみると、*P. resinosa*は×*P. nigra*と×*P. densiflora*との2例で成功しているが、他の種間では生殖的に隔離されている。ただし、×*P. densiflora*については再確認が必要と考えられる。

*P. nigra*における正逆交雑の成功例は×*P. mugo*, ×*P. sylvestris*, ×*P. densiflora*, ×*P. thunbergii*などでみられ、正交雑では×*P. resinosa*, ×*P. taiwanensis*で成功している。しかし、雌性親がヨーロッパ地域に分布していることを考慮すると、東南アジア地域に分布する種との交雑の成功例については再確認する必要がある。*P. pinaster*では×*P. halepensis*との間のみ成功しており、他の種間では生殖的に隔離状況にあるものと考えられる。*P. sylvestris*での正逆交雑で成功した例は、×*P. nigra*のみで、正交雑では×*P. mugo*, ×*P. pinaster*で成功しているが、他の種間では生殖的に隔離されているようである。ただし、ここで、×*P. pinaster*との間の成功については再確認する必要がある。*P. densiflora*では*P. thunbergii*との間で正逆交雑に成功しているが、正交雑の×*P. pinaster*や×*P. halepensis*との間での不和合は種の形態的差異からみて妥当な結果である。*P. thunbergii*についてみると、×*P. mugo*, ×*P. nigra*, ×*P. sylvestris*などで成功例はあるが、再確認が必要と考えられる。生殖的には本種と同じ地域に分布する種との間では隔離状況にないが、例外的に*P. merkusii*との間には隔離状況にあった。*P. massoniana*では×*P. densiflora*や×*P. thunbergii*との間で未検定ではあるが成功の可能性が示唆され、×*P. pinaster*や×*P. halepensis*との間では生殖的に隔離されている。ただし、他の種間、とくに*P. tabulaeformis*, *P. khasya*などでの生殖的隔離に関しては再確認を必要とするだろう。*P. tabulaeformis*についてみると、×*P. taiwanensis*, ×*P. luchuensis*や×*P. khasya*との間で成功し



ているが、雌性親と同じ地域に分布する種との不成功に関しては再確認が必要である。生殖的隔離は *P. pinaster*, *P. halepensis*, *P. resinosa*, *P. nigra* でみられている。*P. mugo* では *P. nigra* との間で成功しており、 $\times P. densiflora$, $\times P. thunbergii$ などとの間では明らかに生殖的隔離が存在するものと考えられる。*P. halepensis* では $\times P. pinaster$, $\times P. burtia$, $\times P. nigra$ で成功しているが、*P. nigra* との間の成功については再確認が必要であろう。*P. burutia* は $\times P. halepensis$ との間で成功しており同じ仲間と考えられる。*P. taiwanensis* は *P. massoniana* との間で生殖的に隔離されておらず、雄性親はもともと *P. luchuensis* と *P. massoniana* との中間的な特性があること、さらに、地理的分布からも生殖的に隔離されていないことが考えられる。

以上のように、他の亜節の種間とは生殖的に明らかに隔離されており、ここに挙げた種は *Sylvestres* 亜節として種が位置付けられていることの妥当性は支持できる。ただし、亜節内に関して、とりわけ *P. pinaster*, *P. halepensis*, *P. burtia* などの種は他の亜節への位置付けが考えられたように、本結果でもそれが支持できる。さらに、*P. merkusii* は実験例は乏しいが、少なくとも *P. thunbergii* との間での生殖的隔離の存在が明らかなことから、この亜節内での再編成を考える必要性が示唆された。

Australes 亜節内についてみると、組み合わせ数は少ないが成功率は高く、*P. palustris* では100%(全組み合わせ数3)、以下同様に *P. taeda* では80.0%(5)、*P. echinata* では85.7%(7)、*P. rigida* では80.0%(5)で、*P. elliottii*, *P. caribaea* 2組み合わせ、*P. pungens* 1組み合わせが成功している。*Australes* 亜節に属する種は北アメリカの東部地域に比較的集団を形成して分布することから生殖的に隔離しない同系統の種群と考えられる。他の亜節に属する種間における成功例は、*P. echinata* $\times$ *P. nigra*, *P. rigida* $\times$ *P. radiata*, *P. elliottii* $\times$ *P. clausa* である。この結果において、少なくとも *P. echinata* $\times$ *P. nigra* は失敗と考えるべきであろう。後者の2例はその逆交雑がなされていないことから再確認が必要である。

Ponderosae 亜節内の組み合わせ数も少ないが、*P. ponderosa*, *P. washoensis*, *P. jeffreyi*, *P. engelmannii*, *P. montezumae* では幾つかの組み合わせで成功している。*P. durangensis* のみ *P. jeffreyi* との組み合わせで失敗している。この亜節に属する種は北アメリカの西部地域に分布しているため生殖的に隔離されていないものと考えられる。他の亜節との組み合わせでは *P. jeffreyi* $\times$ *P. coulteri* で成功した1例がある。この組み合わせでの逆交雑において成功していることから生殖的に隔離されていないものと判断される。しかしその他の亜節に属する種間での組み合わせはすべて失敗しており、生殖的に隔離されているものと考えられる。

Sabinianae 亜節内では *P. torreyana* $\times$ *P. sabiniana* で成功しているが、*P. sabiniana* $\times$ *P. coulteri*, *P. torreyana* $\times$ *P. coulteri* で失敗している。他の組み合わせでは未検定雑種が3種得られている。このことから、これらの種間では生殖的に隔離していないものと考えるのが妥当かも知れない。他の亜節に属する種間で交雑が成功した組み合わせは、*P. coulteri* $\times$ *P. ponderosa*, $\times P. washoensis$, $\times P. jeffreyi$ の3組み合わせである。これらの組み合わせ中で、 $\times P. jeffreyi$ との間では交雑の可能性が高く、生殖的に隔離していないものと考えられる。

Contortae 亜節内の組み合わせ数も少ないが、*P. contorta* と *P. banksiana*, *P. virginiana* と *P. clausa* で成功している。ただし、*P. virginiana* $\times$ *P. banksiana* と $\times P. contorta$ では失敗しており、生殖的に隔離しているものと考えられる。他の亜節に属する種間では明らかに生殖的隔離が存在するようである。

Oocarpae 亜節内の組み合わせでは、*P. attenuata* $\times$ *P. radiata*, $\times P. muricata$, *P. muricata* $\times$ *P. radiata*, $\times P. attenuata$, *P. patula* $\times$ *P. radiata*, $\times P. greggii$ が交雑に成功し、*P. attenuata* $\times$ *P. patula*, *P. muricata* $\times$ *P. patula* で失敗している。この結果から推察する限り *P. patula* と *P.*

*greggii*はこの亜節から分離して考える方がよいのかも知れない。他の亜節に属する種間では、*P. muricata* × *P. rigida*, × *P. pungens*で成功している。この事実は *P. muricata* を *Australes* 亜節へ編入させることが可能なのかも知れない。

2. 地理的隔離からみた種間の類縁関係

前項では生殖的隔離からみた種の類縁関係について検討してきたが、その結果は種の地理的隔離と共通するものと考えられる。大島⁴⁸⁾はマツ属の種分化を地理的分布から亜節の位置付けについて検討し、同所的に分布する種群は近縁系統であるとしている。多種を擁する *Sylvestres* 亜節についてみると、北アメリカに分布する *P. resinosa* はヨーロッパ地域に分布する *P. mugo* や *P. nigra* とグループを形成し、地中海沿岸地域に分布する *P. pinaster*, *P. halepensis*, *P. burtia* など一つのグループを、*P. sylvestris* に関しては広大な地域に分布し、変種が多く、しかも生殖的適合性にばらつきがみられることから、この種の変種を整理する方向での検討が必要かも知れない。さらに東南アジア地域に分布する種群が一つのグループを形成する。ただし、東南アジア地域に分布する *P. merkusii* はどのグループに属するかは明らかでなく今後の検討課題である。*Australes* に属する種は北アメリカ東部の比較的偏った地域に分布していることから問題はみられないが、ただ *Oocarpae* に属する *P. muricata* との関係が問題となる。種の分化については諸説あるが、*P. muricata* は北アメリカ西部地域の極限られた狭い地域に現存している (*P. radiata* も同様である)。大陸の東西に分布する種間で生殖的に隔離していない事実は、種分化の過程で、その起源が同一の系統にあったものと推測される。マツ属は、その起源が北半球大陸の北部にあり、氷河期の訪れによって南下し、間氷期に再び北方に向かって分化したと考えると、ここで問題とした *P. muricata* や *P. rigida*, *P. pungens* などは、例えば、メキシコ地域まで南下した種が東西に分かれて北へと分化拡大したと考えることも可能である。アジア地域に分布する *P. koraiensis* SIEB. & ZUCC. や *P. armandi* FRANCH. が北アメリカ西部地域に分布する *P. lambertiana* DOUGL. との間で交雑が可能のように地史的側面からのアプローチが必要であろう。

以上のような結果に基づいて硬松類を細分類したのが表-1である。分類の基本は Critchfield ら⁹⁾ によるが、ここでは、亜節内の種のグループ化を試みた。

まず、*Sylvestres* 亜節における種の類縁関係は、アメリカ北部に分布する種とヨーロッパに分布する種との間には生殖的に隔離されておらず (グループ I)、地中海沿岸を原産とする晩成・半晩成球果種群はグループ II を形成し、アジア地域に分布する種群が今一つのグループ III を形成する。ただし、ユーラシア大陸に広く分布する *P. sylvestris* には変異が大きく、アジア東部に分布する種とヨーロッパ地域に分布する種ではかなりの違いがみられる。したがって、ヨーロッパ地域に分布する本種は本来ヨーロッパ地域に原産する種との間で生殖的に隔離されておらず、同様にアジア地域に分布する種は本来アジア地域を原産とする種との間で生殖的に隔離されていないことが考えられる。さらに、アジア東南部に分布する *P. merkusii* は生殖的に隔離状況にあり、さらなるグループ IV の形成が考えられる。これは化石で出土したマツで、現在消滅している種、例えば、オオミツバマツ (*P. trifolia* MIKI⁵²⁾) など同一のグループなのかも知れない。*Australes* は、晩成球果種群と非晩成球果種群の2グループに、また、*Contortae* では地理的隔離からみて2グループに、さらに、*Oocarpae* ではメキシコ地域とアメリカ西部地域に分けた2グループに整理することが考えられる。アメリカの東西に分かれて分布する種、*P. muricata*, *P. rigida*, *P. pungens* は分類大系の中で、亜節の異なる種であるが、生殖的に隔離されなかった。このことは、種の進化、分化の過程で同一の系統であったことが推測される。これらの種は晩成球果となる性質を有しており、Shaw¹⁾ が考察したようにより進化した形質とするならば、その

Table 1. Classification of hard-pine according to reproductive and geographic isolation
(The groups in this table arranged to based Critchfield's Classification⁶⁾)

Subgenus	Section	Subsection	Group	Species
<i>Pinus</i>	<i>Ternatae</i>	<i>Leiophyllae</i>		<i>P. leiophylla</i> SCHIEDE & DEPPE
		<i>Canarienses</i>		<i>P. canariensis</i> C. SMITH
		<i>Pineae</i>		<i>P. pinea</i> L.
<i>Pinus</i>	<i>Sylvestres</i>		I	<i>P. resinosa</i> AIT.
				<i>P. nigra</i> ARNOLD
				<i>P. mugo</i> TURRA
			II	<i>P. pinaster</i> AIT.
				<i>P. brutia</i> TEN.
			III	<i>P. thunbergiana</i> FRANCO (<i>P. thunbergii</i> PARL.)
				<i>P. densiflora</i> SIEB. & ZUCC.
				<i>P. taiwanensis</i> HAYATA
				<i>P. hwangshanensis</i> HSIA
				<i>P. yunnanensis</i> FRANCH
			IV	<i>P. merkusii</i> JUNGH. & de VRIESE
	<i>Australes</i>		I	<i>P. palustris</i> MILL.
				<i>P. echinata</i> MILL.
				<i>P. elliotii</i> ENGELM.
				<i>P. occidentalis</i> SW.
			II	<i>P. rigida</i> MILL.
				<i>P. pungens</i> LAMB.
	<i>Ponderosae</i>			<i>P. ponderosa</i> LAWS.
				<i>P. jeffreyi</i> GREV. & BALF.
				<i>P. durangensis</i> MARTINEZ
				<i>P. montezumae</i> LAMB.
				<i>P. michoacana</i> MARTINEZ
				<i>P. douglasiana</i> MARTINEZ
				<i>P. lawsonii</i> ROEHL
	<i>Sabinianae</i>			<i>P. sabiniana</i> DOUGL
				<i>P. torreyana</i> PARRY
	<i>Contortae</i>		I	<i>P. banksiana</i> LAMB.
			II	<i>P. virginiana</i> MILL.
	<i>Oocarpae</i>		I	<i>P. radiata</i> D. DON
				<i>P. attenuata</i> LEMM.
			II	<i>P. greggii</i> ENGELM.
				<i>P. patula</i> SCHIEDE & DEPPE
				<i>P. lumholtzii</i> ROBIN. & FERN.
				<i>P. roxburghii</i> SARG.
				<i>P. tropicalis</i> MORELET
				<i>P. heldreichii</i> CHRIST
				<i>P. sylvestris</i> L.
				<i>P. halepensis</i> MILL.
				<i>P. massoniana</i> LAMB.
				<i>P. luchuensis</i> MAYR
				<i>P. tabulaeformis</i> CARR.
				<i>P. insularis</i> ENDL. (<i>P. khasya</i>)
				<i>P. taeda</i> L.
				<i>P. glabra</i> WALT.
				<i>P. caribaea</i> MORELET
				<i>P. cubensis</i> GRISEB.
				<i>P. serotina</i> MICHX.
				<i>P. washoensis</i> MAS. & STOCKL
				<i>P. engelmannii</i> CARR.
				<i>P. cooperi</i> C. E. BLANCO
				<i>P. hartwegii</i> LINDL
				<i>P. pseudostrobus</i> LINDL
				<i>P. teocote</i> SCHIEDE & DEPPE
				<i>P. coulteri</i> D. DON
				<i>P. contorta</i> DOUGL
				<i>P. clausa</i> VASEY
				<i>P. muricata</i> D. DON
				<i>P. oocarpa</i> SCHIEDE
				<i>P. pringlei</i> SHAW

起源が同じグループとしてとらえることもできる。

近年わが国において猛威をふるっているマツ枯れ被害に対する抵抗性育種は大きな課題の一つである。抵抗性育種は選抜育種（集団，あるいは個体選抜）の他に交雑育種がある。交雑育種ではマツ枯れに対する抵抗性種の遺伝子を導入する試みで，創出された雑種が強い抵抗性を発揮することが望まれる。しかしながら，本研究において明らかにされたように，創出された雑種の性質は，マツノザイセンチュウに対して抵抗性を発揮しても，他の虫害（マツモグリカイガラム

シ)などによる被害に対して感受性であることが結果として生じ、いわゆる生物害に対する抵抗性育種遂行の難しさが浮き彫りにされる結果となった。しかし、育種学上からみるマツ枯れ対策種は、種ごとの郷土を考慮する限り、在来種をベースとした同じ仲間間での抵抗性種の創出が不可欠であるが、創出された雑種には多くの問題点があり、林業的な利用が困難であることが明らかになった。しかし、緑化を主眼に置くならば外国産種間で耐寒性を備えた雑種の利用は期待できるものと考ええる。

お わ り に

硬松類を対象とした種の類縁関係を生殖的隔離面から検討してきた。その結果大部分の種では分類大系にそった細分が生殖的隔離と符合するものであった。本稿で提案した亜節内の種のグループ化、*Sylvestres* 亜節 4, *Austroales* 亜節 2, *Contortae* 亜節 2, *Oocarpae* 亜節 2 は生殖的隔離等に基づいたものであるが、今後さらにマツ属の系統分化、地史的検討や DNA 解析などによる種の細分化に関する研究が進むに従って種の位置づけの変更が考えられる。交雑育種では、まず種の近縁種を多くの種間から検索する必要があるが、これまでの種間交雑の結果から検討した亜節内の種の位置づけは今後の交雑育種を行う上で有効な情報と考える。

マツ枯れ対策に関して、マツ枯れに対する抵抗遺伝子が明らかにされていない現状では抵抗性育種研究の発展は難しく、この点に関しては今後の大きな研究課題であり、マツ枯れのメカニズムをより明確にするとともに、マツ枯れ抵抗遺伝子などの究明や、これに伴う効果的な手法によってマツ枯れ対策種が創出されることを強く期待したい。

引 用 文 献

- 1) SHAW, G. R. (1914) The genus *Pinus*. 96pp, Riverside Press, Cambridge.
- 2) BAILY, L. H. (1948) The cultivated conifers in north America. 37 ~ 77pp, Maxmillan Co., New York.
- 3) DALLIMORE, W. and JACSON, A.B. (1923) A handbook of coniferae. 357 ~ 369pp, Edward Arnold & Co., London
- 4) MIROV, N. T. (1967) The genus *Pinus*. Ronald Press Company, New York
- 5) 石井盛次 (1952) マツ属の分類的研究. 高知大研報, 自然科学 2. 2分冊, 1 ~ 25.
- 6) CRITCHFIELD, W. B. & LITTLE, E. L. Jr. (1966) Geographic distribution of the pines of the world. Misc. Publ. 991, U. S. D. A. For. Serv., Washington, D. C.
- 7) 中井 勇・藤本博次・稲森幸雄 (1976) マツ属の交雑育種に関する研究(II) クロマツ×アカマツ他数種の種間交雑における受精過程について. 京大演報 48, 31~45.
- 8) ———・藤本博次・真鍋逸平・赤井龍男 (1982) クロマツ×カーシャマツ雑種について. 日林誌 64, 359~361.
- 9) ——— (1986) 硬松類の種間交雑の可能性. 日林誌 68, 406~416.
- 10) ——— (1987) クロマツ・アカマツの近縁種について. 日林誌 69, 215~257.
- 11) ——— (1988) ムリカータマツとブンゲンス, リギダマツとの種間雑種. 日林誌 70, 227~230.
- 12) ——— (1993) クロマツ×ウンナンマツの交雑の可能性と雑種の形態的特性. 日林誌 75, 342~345.
- 13) AHN, K. Y. (1963) Studies on interspecific hybridization in the subgenus *diploxylon* of genus *pinus*. Res. Rep. I.F.G. 3, 29 ~ 43
- 14) CRITCHFIELD, W.B. (1962) Hybridization of southern pines in California. For. Gen. Workshop Proc. Forest Tree Impr. Com. 22 Macon Ga. 1 ~ 9.
- 15) CRITCHFIELD, W. B. (1963) The Austrian × Red pine hybrid. Silvae Genet. 12, 187 ~ 192.

- 16) ——— (1966) Crossability and relationships of the California big-cone pines. U. S. Forest Serv. Res. Paper Nc-6 N. Central Forest Exp. Sta. St. Paul. Minn. 36 ~ 44.
- 17) ——— (1967) Crossability and relationships of closed-cone pines. *Silvae Genet.* **16**. 87 ~ 97.
- 18) ——— (1975) Interspecific hybridization in *Pinus*. 14th Meet. in Canada, Tree Improv. Assoc. Part 2. 99 ~ 105.
- 19) ——— (1977) Hybridization of foxtail and brisltle-cone pines. *Mofrono* **24**. 193 ~ 212.
- 20) 古越隆信・佐々木 研 (1979) *Sylvestres* 亜節内の種間交雑に関する研究(I) 交雑能力. 90回日林論 231 ~ 232.
- 21) FURUKOSHI, T. and Sasaki, M. (1985) Interspecific hybridization in *Pinus* in the subsection *Sylvestres* Loud. Bull. Trees. Breed. Inst. **3**. 21 ~ 35.
- 22) HSUAN, K. & LITTLE, E. L. Jr. (1961) Needle characteristics of hybrid pine. *Silvae Genet.* **10**. 125 ~ 160.
- 23) HYUN, S. K. (1956) Forest tree breeding work in Korea. Institute paper, Institute of Forest Genetics. No. 1. 1 ~ 18.
- 24) ——— (1976) Interspecific hybridization in pine with the special reference to *Pinus rigida* × *taeda*. *Silvae Genet.* **25**. 118 ~ 191.
- 25) LIDDICOET, A. R. and Righter, F. I. (1960) Trees of Eddy arboretum. 44pp., U. S. Department of Agriculture, Washington, D. C.
- 26) MORGEN, F. (1959) Genetic variation needle characteristics of Slash pine and some of its hybrids. *Silvae Genet.* **7**. 1 ~ 9.
- 27) ——— (1959) Applicability of the distribution of stomaters to verity pine hybrids. *Silvae Genet.* **8**. 107 ~ 109.
- 28) MORRIS, R. W., CRITCHFIELD, W. B., and Fowler, D. P. (1980) The putatyive Austrian×red pine hybrid — A test of paternity based an allelic variation at enzymespefying loci. *Silvae Genet.* **29**. 93 ~ 100.
- 29) RIGHTER, F. I. and DUFFIELD, J. W. (1951) Interspecific hybrids in pines. *J. Hered.* **42**. 75 ~ 80.
- 30) 佐々木 研・古越隆信 (1975) マツ属 *Sylvestres* 亜節の種間交雑. 関東林木育種場年報 **11**. 107~129.
- 31) SNYDER, E. B. (1957) Investigations on the intermediate type between the Austrian and the Scots pine. *Silvae Genet.* **6**. 12 ~ 19.
- 32) WRIGHT, J. W. and GABRIEL, W. J. (1958) Species hybridization in the hard pine, series *Sylvestres*. *Silvae Genet.* **7**. 109 ~ 115.
- 33) ZAVARIN, E., CRITCHFIELD, W. B. and SNAJBK, K. (1969) Turpentine composition of *Pinus contorta* × *Pinus banksiana* hybrids and hybrid derivatives. *Can. J. Bot.* **47**. 1443 ~ 1453.
- 34) NAKAI Isamu (1990) The Hybrids of *Pinus virginiana* × *Pinus clausa*. 日林誌 **72**. 335 ~ 338.
- 35) 中井 勇・大島誠一・真鍋逸平・藤本博次・加藤景生・赤井龍男 (1983) マツ属の開花に関する研究(I) クロマツとアカマツの開花について. 京大演集報 **16**. 94~100.
- 36) ———・———・藤本博次・加藤景生 (1987) マツ属の開花に関する研究(II) 外国産マツ属の開花期. 京大演集報 **17**. 82~91.
- 37) ———・中根勇雄 (1992) クロマツ×カーシャマツ雑種にみられる針葉数の発現. 林木の育種 **165**. 1 ~ 3.
- 38) ———・古野東洲 (1987) クロマツ×タイワンアカマツ F₁雑種の生育について. 日林関西支講 **38**. 89 ~ 92.
- 39) ———・大島誠一 (1990) マツ属 F₁雑種にみられる耐凍性の獲得について. 日林関西支講 **41**. 43~46.
- 40) ———・牧瀬明弘・秋田 豊 (1993) 徳山試験地におけるクロマツ×タイワンアカマツ F₁雑種の成長について. 京大演集報 **25**. 44~51.
- 41) ———・吉村健次郎・吉田義和・落合幹男・野村安子 (1981) 徳山試験地におけるクロマツ×タイワンアカマツ F₁雑種の形態と生育状況. 京大演報 **53**. 66~75.
- 42) 古野東洲・中井 勇 (1988) 外国産マツ属の虫害に関する研究 第9報 マツモグリカイガラムシの寄生による樹体湾曲. 京大演報 **60**. 18~32.
- 43) 中井 勇・福重博正・古野東洲 (1990) クロマツ×タイワンアカマツ雑種にみられるマツ材線虫抵抗性.

京大演集報 20. 19~25.

- 44) 古野東洲・中井 勇 (1991) マツ属 9 F_1 雑種にみられる虫害について. 第102回林論. 47.
- 45) ———・曾根晃一 (1976) マツバノタマバエによるクロマツ×タイワンアカマツ F_1 の被害. 日林関西支講 27. 298~301.
- 46) ———・二井一禎 (1984) マツノザイセンチュウを接種したクロマツ×タイワンアカマツ (F_1) の生育について. 日林論 95. 447~478.
- 47) ———・岡本憲和・四手井綱英 (1963) 外国産マツ属の虫害に関する研究 第1報 マツノシンマダラメイガについて. 京大演報 34. 107~125.
- 48) 大畠誠一 (1979) マツ属の分布と生理的特性. 北方林業 31. 11~16.
- 49) ——— (1993) マツ属における種分化と地理分布の研究 — 亜節の位置づけ. 京大演報 65. 36~49.
- 50) ——— (1993) マツ属の分布と温度環境. 京大演報 65. 21~35.
- 51) PILGER, R. (1926) Genus *Pinus*. In Die natürlichen Pflanzenfamilien. Vol. XIII. Gymnospermae. Ed. by Engler and K. Prantl. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- 52) 三木 茂 (1953) メタセコイア. 日本鮎物趣味の会. 京都

Résumé

This paper dealt with the interspecific hybridization, new classification of some subsections of the hard pines based on the possibility of them, and natures on the growth of the hybrids were examined for damage of nematode and margaroid scale in Kamigamo Experimental Station at Kyoto City.

1. The hybrids obtained from the interspecific hybridizations were mainly restricted to the combinations of species in intra-subsection, though many combinations failed in them. This result means correspondence with the reproductive isolation among species and taxonomical classification in the subgenus *Pinus*. Taking account for the results of reproductive isolation and morphological characters, some subsections were divided into groups or series of species as shown in Table 1. In subsect. *Sylvestres*, pines are divided four groups, namely, pine species of Eastern America and Europe (Group I), serotinous cone species of Mediterranean region (Group II), pines of Eastern Asia (Group III) and *P. merkusii* of southeastern Asia (Group IV). Pines of subsect. *Australes* are divided into two groups of serotinous cone (Group I) and non-serotinous cone species (Group II). Pines of subsect. *Contortae* are divided into two groups of Northern (Group I) and Southern region (Group II). Pines of subsect. *Oocarpae* are divided into two groups of Mexico (Group I) and Western America (Group II). These subdivision of pine groups may show the new speciation in them.

2. By the interspecific hybridization at Kamigamo Experimental Station, 14 hybrids as shown in figure 1 were obtained. The resistance for damage by nematode, *Byrsaphelenchus xylophilus*, and margaroid scale, *Matsucoccus matsumurae*, were examined in young trees in these hybrids. Three hybrids of *P. taeda* × *P. rigida*, *P. rigida* × *P. taeda* and *P. virginiana* × *P. clausa* showed the resistance in them. One hybrid of the native pine, *P. thunbergii* × *P. tabulaeformis*, have the same nature to the nematode. It may be expected for breeding species in Japan, especially for the coastal forests.