【原著論文】

房総丘陵のヒメコマツにおける集団サイズが近親交配を通じて実生苗サイズとマツ材線虫病抵抗性に及ぼす影響

軽込　勉[*,1]・久本　洋子[1]・米道　学[1]・山田　利博[2]・後藤　晋[3]

Effects of population size on plant size and pinewood-nematode resistance of seedling of *Pinus parviflora* var. *parviflora* distributed in Boso Hills via inbreeding

Tsutomu Karukome[*,1], Yoko Hisamoto[1], Takashi Yonemichi[1], Toshihiro Yamada[2], Susumu Goto[3]

要旨：針葉樹における自殖由来の実生苗は、近交弱勢の影響により、生存率や成長が他殖由来の実生苗よりも劣ることが多い。しかし、自殖しても実生苗の生存率や成長が他殖とほとんど変わらない個体群も存在する。本研究では自殖率が高いことで知られる房総丘陵のヒメコマツについて、個体群サイズの異なる2個体群を対象とした。SSRマーカーで天然生の実生苗の交配様式を明らかにした上で交配様式と個体の大きさおよびマツ材線虫病抵抗性との関係を調べた結果、サイズが比較的大きな個体群では、他殖に比べて自殖由来の実生苗は小さく、マツ材線虫病抵抗性は低かった。一方、サイズが小さな個体群では、個体の大きさや材線虫病抵抗性に対して、交配様式は有意な影響を与えていなかった。以上の結果から、小さな個体群の天然生種子を用いて種苗生産した場合、育苗の過程で自殖苗が除かれない可能性があり、遺伝的多様性の保全の観点からは問題があると考えられた。
キーワード：近交弱勢、交配様式、マイクロサテライト、ボトルネック、保全

Abstract: Selfed seedlings in conifer tend to exhibit lower survival rate and/or lower growth than outcrossed seedlings. Nevertheless, survival and growth of progeny derived from self-fertilization were similar to those of outcrossing in several populations. In Boso hills, the proportion of self-fertilization of *Pinus parviflora* populations is known to be high. Two（small and relatively large）populations were used in this study. Mating system of these populations was estimated by simple sequence repeat（SSR）markers. Then, we investigated the relationship between mating system and individual size or resistance against pinewood nematode. We found that selfed progeny exhibited poor growth and the lower resistance rather than outcrossed progeny in the relatively large-size population. In contrast, no significant effects of mating system on individual size and the resistance were detected in the small-size population. When seedlings are produced by seeds collected from a natural forest in a small-size population, selfed progeny will not be excluded through the seedling-production process. Therefore, use of seeds from a small-size population may be problematic, in the point of view of conservation in genetic diversity.
Keywords: bottleneck, conservation, inbreeding depression, mating system, microsatellite

* E-mail: karukome@uf.a.u-tokyo.ac.jp
1 東京大学大学院農学生命科学研究科附属演習林千葉演習林　The University of Tokyo Chiba Forest，Graduate School of Agricultural and Life Sciences，The University of Tokyo，770，Amatsu , Kamogawa, Chiba 299-5503，Japan
2 東京大学大学院農学生命科学研究科附属演習林秩父演習林　The University of Tokyo Chichibu Forest，Graduate School of Agricultural and Life Sciences，The University of Tokyo，1-1-49, Hinoda-machi, Chichibu, Saitama 368-0034, Japan
3 東京大学大学院農学生命科学研究科附属演習林教育研究センター　Education and Research Center，The University of Tokyo Forests，Graduate School of Agricultural and Life Sciences，The University of Tokyo，1-1-1，Yayoi，Bunkyo-Ku，Tokyo113-8657，Japan
2016 年 6 月 22 日受付、2016 年 11 月 26 日受理

はじめに

針葉樹では自家不和合性が働かないため、交配後に近交弱勢が強く働き、大部分の自殖胚は発達過程で死亡する（横山 1977 ; Savolainen et al. 1992 ; Kärkkäinen and Savolainen 1993）。稚樹段階まで生存したとしても、成長や活性が低く初期で枯死するものが多い（Husband and Schemske 1996）。また、ストレスに対する抵抗性が低下することもある（Keller and Waller 2002）。しかし、自殖であっても、他殖と同等の種子の充実率や実生苗の成長を示す場合もある。例えばトドマツでは、一般には顕著な近交弱勢が認められるが（門松ら 1979）、一部の個体群や家系では、自殖由来でも他殖由来同様に健全に成長する（生方ら 2000）。過去にこれらの個体群が急激な縮小（ボトルネック）を経験したことによって、近交弱勢を引き起こす遺伝変異が取り除かれる方向に変化し、自殖可能となる例がいくつか知られている（Vogl et al. 2002）。しかし、どのような樹種、個体群、家系で近交弱勢が働かなくなるかはよく分かっていない。

千葉県の房総丘陵には、ヒメコマツ（*Pinus parviflora* var. *parviflora*）が天然分布している（倉田 1958 ; 尾崎ら 2005）。この集団は最も近隣の集団から約 80km 離れており、最終氷期に広域的に分布していたヒメコマツが後氷期に局所的に遺存して隔離されている状態だと考えられている。房総丘陵におけるヒメコマツの現存個体数は、マツ材線虫病の影響などにより、1970 年代に比べ 2 割以下まで急激に減少している（尾崎ら 2005 ; 千葉県環境部自然保護課 2015）。ヒメコマツはマツ材線虫病に対して、クロマツよりは抵抗性があるものの、アカマツに比べると、抵抗性が弱いことが指摘されている（米道ら 2015a）。現在、これらのヒメコマツの保全と再生復元に向けて、マツ材線虫病対策も考慮に入れた対策が求められており、天然木の種子から生産された実生苗へのマツノザイセンチュウ接種検定による抵抗性の向上などが検討されている（米道ら 2014）。しかし、近交弱勢が生じていれば、成長や活性の低下を通じて、ヒメコマツのマツ材線虫病抵抗性が低下する可能性もある。

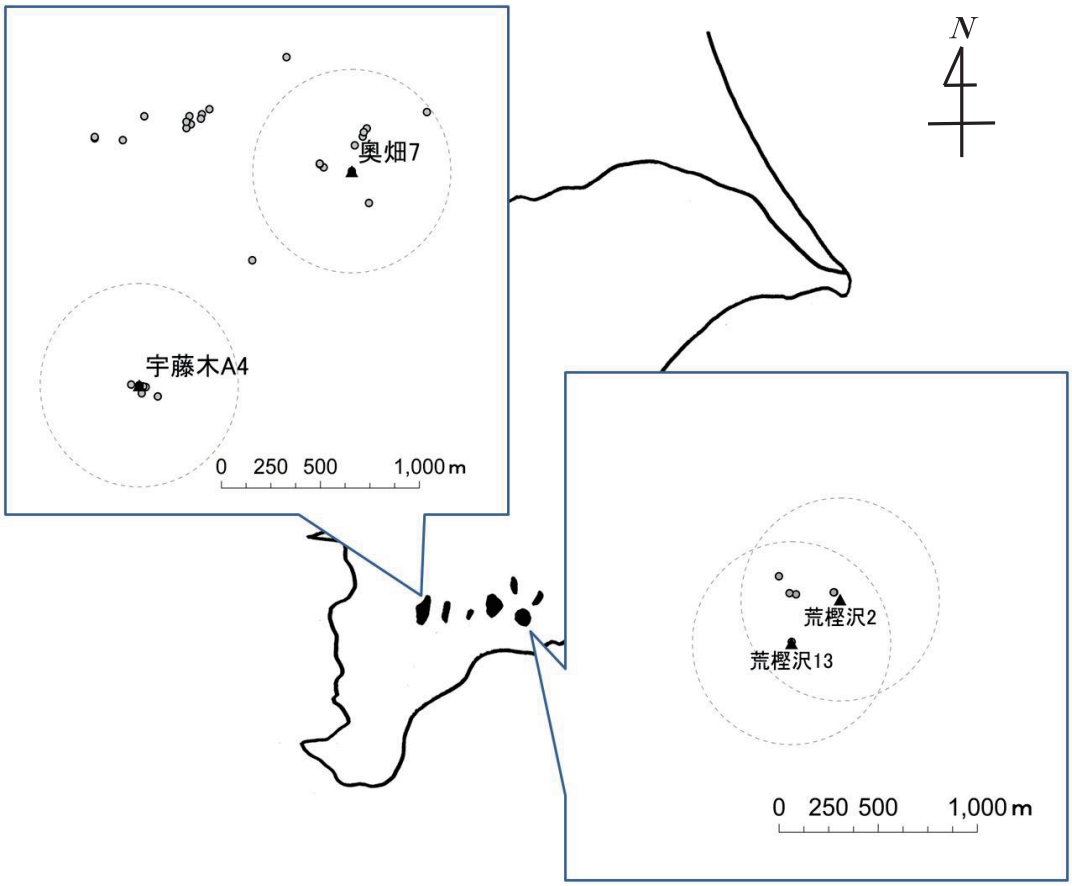
房総丘陵のヒメコマツの交配実態については、天然木産種子の自殖率が SSR（Simple sequence repeat）マーカーで調べられており、自殖率が約 70% であることが示されている（Iwasaki et al. 2013 ; 礒辺ら 2016）。針葉樹で報告されている自殖率はアカマツ（*Pinus densiflora*）で約 5%（大庭ら 1971）、グラウカトウヒ（*Picea glauca*）で約 6%（O'Connell et al. 2006）であり、世界の針葉樹のクローン採種園の交配実態に関する総説（森口ら 2005）でも自殖率は 5% 程度と報告されていることから考えると、これは非常に高い値である。

現在、房総半島のヒメコマツは 7 つの小個体群にわかれて分布しており、それぞれの個体数は大きく異なっている。そこで本研究では、個体数の大きく異なる 2 個体群を対象に、それぞれ天然木から種子を採取して圃場で実生苗を育成し、個体サイズを測定した。また、マツノザイセンチュウの接種検定を行い、各実生苗のマツ材線虫病抵抗性（接種後の生死）を判定した。さらに、SSR マーカーを用いて父性解析を行い、自殖と他殖の判別を行った。最後に、実生苗の個体サイズ、マツ材線虫病抵抗性と交配様式（自殖もしくは他殖）の関係を検討した。

材料と方法

調査対象としたのは、個体群サイズが 8 本と小さい荒樫沢個体群（千葉県鴨川市）の天然木 2 個体（荒樫沢 2 と荒樫沢 13）と個体群サイズが 32 本と比較的大きい清和個体群（千葉県君津市）の天然木 2 個体（宇藤木 A4、奥畑 7）の天然木産種子である。2 つの個体群は約 10 km 離れて分布しており、標高はいずれも約 250 m、各個体群は約 2.5 × 2.5 km の範囲内に集中して生存している。この範囲における成木の個体密度は、清和個体群で 5.1 本 /ha、荒樫沢個体群で 1.3 本 /ha である。父性解析を行うために、各母樹を中心にした半径 500 m に生存する個体を父親候補として針葉をサンプリングした。父親候補は荒樫沢 2 が 7 個体、荒樫沢 13 が 7 個体、宇藤木 A4 が 5 個体、奥畑 7 が 9 個体であった（図−1）。

自然交配で生じた種子を採取し、2005 年に播種して育苗した 9 年生の実生苗を用いた。育苗は、千葉県君津市の千葉演習林札郷作業所で行った。各実生苗の交配様式は、SSR マーカー 4 遺伝子座を用いた父性解析で判定した。父性解析は、母樹から半径 500 m 以内の成木を父親候補とする単純排除法（Dow and Ashley 1996）を用い、自殖と他殖を判別した。実生苗および成木個体から採取した生葉はシリカゲルで乾燥保存し、DNeasy Plant Mini Kit（Qiagen）により全 DNA を抽出した。核 DNA の SSR 解析には、Iwasaki et al.（2013）が用いた 4 対のマーカー、Pis0198、PisATG0012、Pis0235、RPS127 を用いた。ただし、Pis0198 は増幅が悪かったため、GeneBank に登録されていた塩基配列をもとにして、オンラインで利用できるフリーソフト Primer 3（http://primer3.ut.ee）



図−1　母樹と周辺のヒメコマツ成木の位置。黒三角は各母樹を、白丸は周辺の個体を、点線（-----）は母樹を中心とした半径 500 m の範囲を示す。

を用いて新たなプライマー（Pis0198m）を設計した。新たに設計したプライマーの配列は、フォワード側が 5'-TGTGGATTAGACGCCTAGGT-3'、リバース側が 5'-GGTGAAGCTTATGATGACGCT-3' である。

PCR 反応は Type-it Microsatellite Kit（Qiagen 社）を用い、反応条件は付属されたキットの標準条件に従った。ただし、アニーリング温度は 57℃、サイクル数は 30 回とした。得られた PCR 産物を Genetic Analyzer 3130（Applied Biosystems）を用いてフラグメント解析した。増幅断片のサイズから GeneMapper ver.4.1（Applied Biosystems）を用いて、各個体の遺伝子型を決定した。また、マーカーの多型性と父性排斥率を計算するため、全父親候補木 24 個体に加えて房総丘陵の成木 34 個体を加えた計 58 個体を同様に解析した。マーカーの多型性と父性排斥率の計算は、CERVUS ver. 3.0（Marshall et al. 1998）を用いた。使用した 4 マーカーのアレル数は 9 ～ 12、ヘテロ接合度の観察値（H_O）は 0.672 ～ 0.879、ヘテロ接合度の期待値（H_E）は 0.803 ～ 0.855、近交係数は -0.028 ～ 0.118 であった。また、4 遺伝子座をすべて用いたときの父性排斥率は 0.988 で、各母樹の父親候補が 5 ～ 9 個体であったことから十分なマーカーの多型性があると判断した（表−1）。

表−1　使用した 4 遺伝子座のアレル数、ヘテロ接合度、近交係数

遺伝子座	N_A	H_O	H_E	F_{IS}
Pis0198m	12	0.879	0.842	-0.028
RPS127	9	0.690	0.803	0.071
Pis0012	11	0.672	0.855	0.118
Pis0235	12	0.879	0.840	-0.029
平均	11	0.780	0.835	0.033

成木 58 個体の遺伝子型を用いて計算した。N_A：アレル数、H_O：ヘテロ接合度の観察値、H_E：ヘテロ接合度の期待値、F_{IS}：近交係数。父性排斥率は 4 座の組合せで 0.988 である。

実生苗の個体サイズは、2014 年 7 月上旬に地際径と苗高を測定した。マツ材線虫病抵抗性を判定するため、2014 年 7 月下旬、実生苗 1 本当たり 10,000 頭のマツノザイセンチュウを剥皮接種した。供試したマツノザイセンチュウは、糸状菌（*Botrytis cinerea*）を蔓延させた PDA 平板培地をもちいて 7 日間程度増殖させた強病原性アイソレート Ka-4（Kosaka et al. 2001）である。2014 年 12 月上旬、各実生苗の生存と枯死を判別した。

統計解析は、全て R ver 3.1.2（R Core Team 2014）を用いた。まず、応答変数を地際径もしくは苗高、説明変数の固定効果を交配様式（自殖もしくは他殖）とし、ランダム効果を母樹とする一般化線形混合モデルを構築した。応答変数は正規分布に従うとして、R の lmerTest パッケージの lmer 関数を用いた。次に、応答変数を実生苗の生死、説明変数を交配様式、ランダム変数を母樹とする一般化線形混合モデルを個体群ごとに構築した。応答変数は二項分布に従うとして、R の glmmML パッケージの glmmML 関数を用いた。実生苗の生死は、線虫接種後の実生苗の生存率に対応しており、生存率が高いほどマツ材線虫病抵抗性が高いと判断した（全国森林病虫獣害防除協会 1997）。

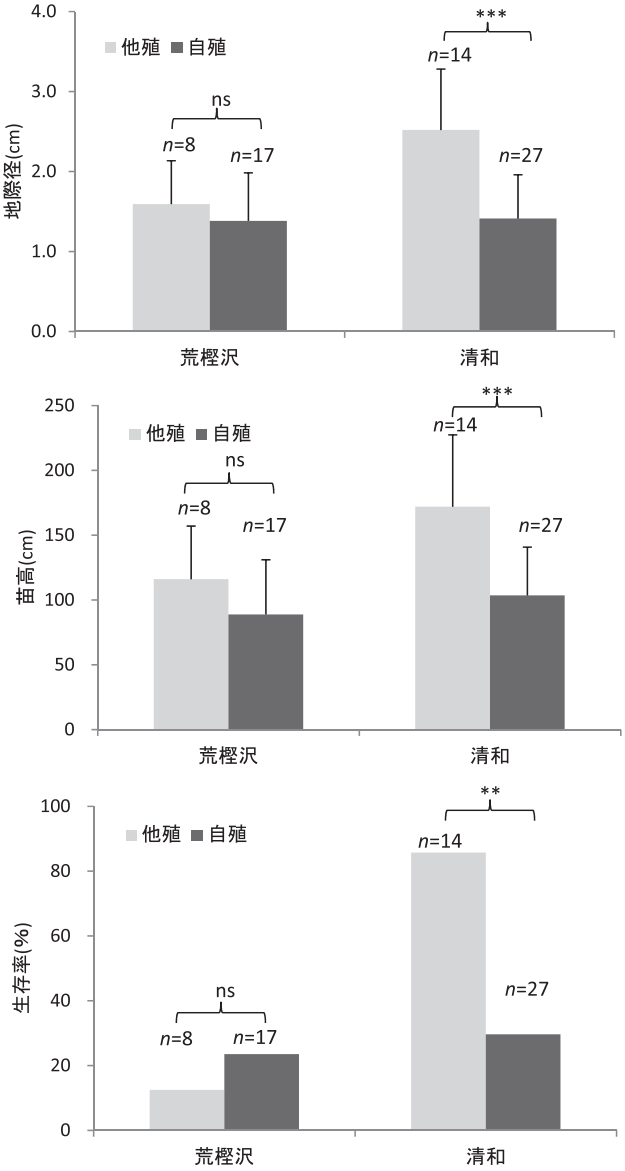
結　果

単純排除法による各母樹の交配様式を表−2 に示した。清和個体群では、奥畑 7 の自殖率が 95% と高く、宇藤木 A4 のそれが 38% であった。荒樫沢個体群では、荒樫沢 13 の自殖率が 72% と高く、荒樫沢 2 のそれが 57% であった。

個体群別の交配様式と地際径、苗高、生存率の関係を図−2 に示した。地際径と苗高の平均値は、他殖由来の方が自殖由来よりも大きい傾向にあったが、その差は個体群により異なった。

マツノザイセンチュウ接種後の生存率（生存数 / 接種数）は、清和個体群では他殖由来が 34%（14/41）に対して、自殖由来が 66%（27/41）であった。荒樫沢個体群では他殖由来が 32%（8/21）に対して、自殖由来が 68%（17/21）であった。

一般化線形混合モデルを用いて、交配様式が地際径、苗高、接種後の生存率に対して及ぼす効果を個体群ごとに検討した結果、清和個体群では、交配様式は有意



図−2　個体群ごとにみた交配様式による地際径、苗高、生存率。棒グラフの高さは平均値、バーの長さは標準偏差を示す。統計解析の結果については、表−3 を参照。

表−2　単純排除法による各母樹の父性解析の結果

個体群	母樹	サンプル数（本）	他殖（本）	自殖（本）	自殖率（%）
清和	奥畑 7	20	1	19	95
清和	宇藤木 A4	21	13	8	38
荒樫沢	荒樫沢 13	18	5	13	72
荒樫沢	荒樫沢 2	7	3	4	57

な影響があり、自殖由来の方が他殖由来よりも個体サイズが小さく、生存率が低いという関係が認められた（表－3）。一方、荒樫沢個体群では、いずれの応答変数についても交配様式による有意な違いは認められなかった。

表－3　個体群別にみた交配様式が個体サイズや生存率に及ぼす影響

個体群	地際径（正規）	苗高（正規）	生存（二項）
清和	-1.11***	-68.4***	-2.66**
荒樫沢	-0.24ns	-27.2ns	0.77ns

一般化線形混合モデルにおける推定値を示した。括弧内に応答変数の分布形を示した。母樹をランダム効果とした。ns 有意差なし、*5% 水準、**1% 水準、***0.1% 水準で有意差あり。

考　察

針葉樹では自殖すると近交弱勢により、実生苗の生存率や成長がしばしば低下する（Kärkkäinen and Savolainen 1993；Husband and Schemske 1996）。本研究でも、全体としては自殖由来の方が他殖由来よりも実生苗の個体サイズが小さく、接種後の生存率も低かった（表－3）。接種後の生存率が低下するメカニズムは分かっていないが、本研究では、近交弱勢の影響により個体サイズや樹勢などが衰え、間接的に接種生存率が低下したと考えた。

近交弱勢の影響は個体群によって異なった。個体数が比較的多い清和個体群では、自殖由来の方が他殖由来に比べて個体サイズが小さく、マツ材線虫病に対する抵抗性が有意に低かった。一方、個体数が顕著に少ない荒樫沢個体群では、交配様式の影響は有意ではなかった（表－3）。

奥畑 7 では、自殖が 19 個体なのに対し、他殖は 1 個体であり、自殖と他殖のサンプル数に大きな偏りがあった。個体数が多い清和個体群の奥畑 7 の自殖率が高かった理由としては、母樹周囲の近隣個体数の少なさが原因だと考えられる。500 m 以内では奥畑 7 が最も多かったが、母樹の周囲 100 m 以内に限定すると、荒樫沢 2 が 2 個体、荒樫沢 13 が 2 個体、宇藤木 A4 が 5 個体、奥畑 7 が 1 個体であった。マツの場合、大多数の花粉親が母樹の近隣に集中することはよく知られており（Lian et al. 2001；倉本ら 2004）、奥畑 7 の近隣に他個体がほとんど存在しなかったことが高い自殖率に結びついたと考えられる。

北米のカリフォルニア地方に隔離分布するラジアータマツ天然個体群では高い自殖率が認められるが、これは過去にこれらの個体群が急激なボトルネックを経験したことによって、近交弱勢を引き起こす遺伝変異が取り除かれる方向に変化したためと推察されている（Vogl et al. 2002）。房総半島のヒメコマツ個体群においても、ラジアータマツと同様の現象が起こり、高い自殖率が維持されている可能性がある（礒辺ら 2016）。現在、個体群サイズが小さい荒樫沢個体群では、清和個体群に比べて強度のボトルネックを経験したために、近交弱勢の影響が小さくなっているのかもしれない。

小個体群で近交弱勢の影響が顕著でなくなるメカニズムとしては、ボトルネックによる近交弱勢を引き起こす遺伝変異の取り除きのほかに、遺伝的浮動によって個体のパフォーマンスを低下させる遺伝子が固定されることが挙げられている（Keller and Waller 2002）。本研究の結果のうち、他殖由来の実生苗に着目し、個体群間で比較すると、荒樫沢個体群の方がやや樹高や地際径が小さい（図－2）。したがって、この考察も十分成り立つと考えられる。

現在、房総丘陵のヒメコマツでは遺伝子保全のために、天然木から種子を採取、育苗して系統保存を行うとともに、将来の復元を目的として、マツ材線虫病抵抗性を持つヒメコマツ実生苗の作出を試みている（米道ら 2014）。通常の針葉樹の種苗生産では、仮に自殖が生じたとしても、近交弱勢の影響で初期の段階で取り除かれるため、自殖苗の混入が問題となることは少ない。Tang and Ide（1998）は、ヒノキの種子、1 年生、2 年生、3 年生実生苗のヘテロ接合度と近交係数をアロザイム 8 酵素種で調査し、育苗過程において近親交配に由来する実生苗が床替え前に除去されることを指摘した。しかし、トドマツの 8 家系で完全ダイアレル交配を行った生方ら（2000）は、トドマツ分布南限に近い我虫個体群の 2 母樹では自殖家系と他殖家系で成長差がないことを指摘している。本研究の荒樫沢個体群では、個体サイズや生存率が自殖由来と他殖由来で有意差が認められなかった。さらに、荒樫沢 13 については自殖率が非常に高いにもかかわらず、毎年、充実種子が得られることが指摘されている（米道ら 2015b）。

以上の結果から、房総のヒメコマツでは個体群によって近交弱勢の程度が異なる可能性があり、特に荒樫沢個体群では、育苗過程では自殖苗が取り除かれない可能性が示唆された。房総のヒメコマツの保全や持続的な再生を考えれば、自殖苗を系統保存や再生復元に用いることは望ましくないと考えられる。したがって、特に荒樫沢個体群においては、これまで試されてきた人工

交配による他殖の促進（池田ら 2005；米道ら 2015a）などの対策が必要となると思われる。

このように、房総丘陵のヒメコマツは、近交弱勢の強弱がどのように進化するかといった進化生態学的な研究の材料としても適していると考えられる。ただし、本研究では、個体群、家系、個体数がそれぞれ非常に限定的であったために、得られた結果について、個体群、家系、個体の数を増やして再現性を確認する必要がある。また、自然交配の場合、他殖と自殖のサンプル数を揃えることは難しいことから、人工交配によって、実験的に交配様式の影響を検証するアプローチも有効だと考えられる。

謝　辞

本研究を行うに当たり、宇都宮大学逢沢峰昭准教授、千葉県南部林業事務所礒辺山河氏にはマーカーと DNA を提供いただいた。また、千葉県農林総合研究センター森林研究所の遠藤良太主任上席研究員、小森谷あかね上席研究員には父性解析用の試料を提供いただいた。千葉県立中央博物館の尾崎煙雄主任上席研究員には天然木の案内をいただいた。ミャンマー国の Thwe Thwe Win 博士には DNA の抽出と分析にご協力をいただいた。東京大学大学院農学生命科学研究科生圏システム学専攻の井出雄二教授、齊籐陽子助教、東京大学アジア生物環境資源研究センターの練春蘭准教授にはシーケンサーの使用について適切なご助言をいただいた。東京大学千葉演習林の鈴木祐紀、里見重成、梁瀬桐子の各氏には種子採取にご協力いただいた。編集委員長、匿名の 2 名の査読者には大変参考になるご指摘をいただき、原稿を改善することができた。ここに記して深く感謝する。なお本研究は、（公社）ゴルフ緑化促進会、JSPS 科研費 26925007 および 15K14749 の助成を受けて行われた。

引用文献

千葉県環境生活部自然保護課（2015）千葉県ヒメコマツ回復計画 改訂版．千葉

Dow BD, Ashley MV（1996）Microsatellite analysis of seed dispersal and parentage of saplings in bur oak, *Quercus macrocarpa*. Molecular Ecology 5: 615–627

Husband BC, Schmske DW（1996）Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. Evolution 50: 54–70

池田裕行・藤平量郎・遠藤良太・佐瀬　正・尾崎煙雄（2005）房総丘陵におけるヒメコマツの保全ー人工交配による種子の稔性向上ー．林木の育種「特別号」: 10–13

礒辺山河・逢沢峰昭・久本洋子・軽込　勉・齋藤央嗣・中山ちさ・遠藤良太・後藤　晋・大久保達弘（2016）地域絶滅の危惧される関東地方のヒメコマツの遺伝的多様性と交配様式．日本森林学会誌 98: 65–73

Iwasaki T, Sase T, Takeda S, Ohsawa AT, Ozaki K, Tani N, Ikeda H, Suzuki M, Endo R, Tohei K, Watano Y（2013）Extensive selfing in an endangered population of *Pinus parviflora* var. *parviflora*（Pinaceae）in the Boso Hills, Japan. Tree Genetics and Genomes 9: 693–705

門松昌彦・工藤　弘・野田真人・夏目俊二・菅野高穂（1997）トドマツの自殖苗の 14 年間の樹高成長．日本林学会誌 79: 119–122

Kärkkäinen K, Savolainen O（1993）The degree of early inbreeding depression determines the selfing rate at the seed stage: model and results from *Pinus sylvestris*（Scots pine）. Heredity 71: 160–168

Keller LF, Waller DM（2002）Inbreeding effects in wild populations. Trends in Ecology and Evolution 17: 230–241

Kosaka H, Aikawa T, Ogura N, Tabata K, Kiyohara T（2001）Pine wilt disease caused by the pine wood nematode: the induced resistance of pine trees by the avirulent isolates of nematode. European Journal of Plant Pathology. 107: 667–675

倉本哲嗣・佐々木峰子・岡村政則・平岡裕一郎・柏木　学・井上祐二郎・藤澤義武（2004）花粉親が異なる田辺クー 54 自然交配家系におけるマツ材線虫病進展経過の比較．九州森林研究 57: 228– 229

倉田　悟（1958）千葉県内における温帯性植物の分布．千葉県植物誌 149－154

Lian C, Miwa M, Hogetsu T（2001）Outcrossing and paternity analysis of *Pinus densiflora*（Japanese red pine）by microsatellite polymorphism. Heredity 87: 88–98

Marshall TC, Slate J, Kruuk LEB, Pemberton JM（1998）Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. Molecular Ecology 7: 639–655

森口喜成・後藤　晋・高橋　誠（2005）分子マーカー情報に基づく採種園の遺伝管理．日本林学会誌 87: 161–169

大庭喜八郎・岩川盈夫・岡田幸郎・村井正文（1971）

アカマツの葉緑素変異苗の発生ひん度による自然自殖率の推定および葉緑素変異苗の遺伝．日本林学会誌 53: 327–333

O'Connell LM, Mosseler A, Rajora OP（2006）Impacts of forest fragmentation on the mating system and genetic diversity of white spruce（*Picea glauca*）at the landscape level. Heredity 97: 418–426

R Core Team（2014）R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. http://www.R-project.org/.

Savolainen O, Kärkkäinen K, Kuittinen H（1992）Estimating numbers of embryonic lethals in conifers. Heredity 89: 308–314

Tang DQ, Ide Y（1998）Detection of genetic variation among seed and seedlings of *Chamaecyparis obtusa* using allozyme markers. Journal of Forest Research 3: 35–38

生方正俊・河野耕蔵・板鼻直栄（2000）トドマツ精英樹人工交配家系の初期成長における遺伝パラメータの推定．林木育種センター研究報告 17: 135–151

Vogl C, Karhu A, Moran G, Savolainen O（2002）High resolution analysis of mating systems: inbreeding in natural populations of *Pinus radiata*. Journal of Evolutionary Biology. 15: 433–439

横山敏孝（1977）スギの自殖不稔の主因．日本林学会誌 59: 389–390

米道　学・塚越剛史・里見重成・軽込　勉・久本洋子・後藤　晋・山田利博（2014）東京大学千葉演習林におけるヒメコマツの現状とマツ材線虫病抵抗性．森林遺伝育種 3: 185–188

米道　学・鈴木祐紀・塚越剛史・里見重成・軽込　勉・久本洋子・後藤　晋・山田利博（2015a）人工交配による強制他殖がヒメコマツ実生苗のマツ材線虫病抵抗性に及ぼす影響．森林遺伝育種 4: 101–104

米道　学・久本洋子・鈴木祐紀・軽込　勉・塚越剛史・里見重成・梁瀬桐子・後藤　晋・山田利博（2015b）2010 - 2014 年に採取された千葉演習林産天然生ヒメコマツの球果当たり種子数と水沈種子率．演習林（東大）58: 1–7

全国森林病虫獣害防除協会（1997）松くい虫（マツ材線虫）－沿革と最近の研究－．全国森林病虫獣害防除協会，東京