

***Pinus thunbergii* Parl. × *P. massoniana* Lamb. F_1 および
戻し交雑種の樹齢11年生時における数種形質の発現について**

**Patterns of inheritance observed in several
morphological traits of F_1 and B_1 hybrids
of *Pinus thunbergii* Parl. × *P. massoniana*
Lamb. at the age of eleven years**

佐々木 研⁽¹⁾・大谷賢二⁽²⁾・山口和穂⁽³⁾・栗延 晋⁽⁴⁾

Migaku SASAKI, Kenji OHYA, Kazuo YAMAGUCHI,
and Susumu KURINOBU

要 旨 : マツ属の戻し交雑後代における形質発現についての知見を得るため、クロマツを母本 (P_1) とし、タイワンアカマツを父本 (P_2) とする F_1 を創出し、これを両親に戻し交雑した。両親およびこれら3つの雑種群 (計18家系) について、樹齢11年生木における幹、枝、針葉の形態的形質 (10項目) および10月における針葉色形質に関する発現様式を調べた。さらに、これら形質の測定値をもとにして、交雑家系の統計的特性分類を行った。胸高直径、幹材積、力枝の長さおよび太さに関しては、 F_1 は雑種強勢を示し、 $P_1 \times F_1$ は雑種弱勢 (近交弱勢) を示した。 F_1 および $P_1 \times F_1$ の P_1 に対する幹材積比は、それぞれ1.60倍、0.76倍となった。他の形質に関しては、戻し交雑種は、ほとんどの場合、戻し交雑した親に近寄る傾向を示した。葉色形質に関しては、各家系は、父性遺伝をした。また、特性分類に関しては、18家系は、形態的形質による判別分析によって分類し、これに葉色分析の結果を加えることによって、それぞれの交雑群に分類できた。

I は じ め に

筆者らは、アカマツとクロマツの精英樹に *Sylvestres* 亜節内の他の種がもつ有用な遺伝子を集積するため種間交雑を行い、その特性を調査してきた。そのなかで、*P. thunbergii* × *P. massoniana* F_1 (種苗法による登録品種の関東林育1号などが該当し、以下では和華松または単に F_1 という。) は、マツノザイセンチュウ病に対して抵抗性が強く^{4, 14, 16)}、初期成長が優れ^{2, 12, 16)}、種子稔性についてもこの亜節内における種間交雑では高い方に類別された^{11, 16)}。また、その針葉は、父本のタイワンアカマツ (*P. massoniana*) の葉緑体の影響により黄緑系の色を呈し、やや軟らかで細く、父本と同程度の長さになっていた^{12, 13)}。しかし、母本のクロマツが示すクローネ幅よりもかなり広くなる欠点があった¹²⁾。

このようなことから、母本に和華松のもっている有用な遺伝子を集積し、欠点形質を改良した雑種創出の可能性を検討するため、戻し交雑を行った。同時に、父本への戻し交雑も行った。

これまでに、筆者らは、これらの戻し交雑における種子稔性¹¹⁾、稚苗の外部形態、冬芽と本葉の呈色¹³⁾、マツノザイセンチュウに対する抵抗性^{4, 14)}、幼齢期の樹高成長、クローネ幅、および針葉の長さ、幅、呈色に関する両親への近寄り¹²⁾ について報告した。

(1) 林木育種センター東北育種場, (2)(3)(4) 林木育種センター

今回は、戻し交雑家系、対照の和華松およびその両親種の樹齢11年生時における幹、枝および針葉の形態的形質、および針葉色形質について調査した。また、これらの数値を基にして、形質の発現様式の模式化による特性評価と多変量解析による特性分類を行った。その結果、幹の形態的形質に関する雑種強勢と戻し交雑における親子交雑の弊害、枝および針葉の形態的形質に対する親の影響、針葉色における父性発現の様式、交雑家系の統計的分類の可能性など、いくつかの知見を得たので報告する。

II 材料と方法

調査材料は、Table 1 に示した5つの交雑群の18家系である。このうち、 B_1 の3家系は、すべて F_1 を創出する際に用いたクロマツの交雑母本と同じ母本に戻し交雑したもので、親子交雑に当たる。これらの材料は、1976年から3カ年にわたって受粉し、その貯蔵種子を1980年5月にまき付け、翌春に床替えした。その後、2カ年据え置いて、1984年4月に林木育種センター内の試験地に植栽したものである。植栽方法は、列間1.90m × 行間1.40mの間隔で2回反復とし、1反復区当りの植栽本数は各家系とも4～5本とした。調査時の樹齢は、11年生（1～3～7年生）である。

調査は、形態的形質および針葉色について、次の方法によって行った。幹については、樹高と胸高直径を計測して、アカマツ立木の幹材積式により個体ごとに材積を求めた（ $\log V = 1.863288 \cdot \log D + 1.004738 \cdot \log H - 4.249808$ 。ただし、 V ：立木幹材積(m^3)、 D ：胸高直径(cm)、 H ：樹高(m)）¹⁸⁾。枝の長さについては、力枝部に輪生する生き枝の全てについて測定し、針葉の長さについては、10月下旬におけるクローネ上部の陽光面に着生する1年生針葉を対象に1家系当たり80対について測定した。枝の太さについては、力枝で枝座の影響のなくなった、基部からおよそ10cm離れたところの直径を測定した。針葉については、針葉の中央部をニコン万能投影機により拡大し、1/20mm目盛りで太さを測定し、あわせて、同じ時期の気孔の列数、捻れ（回旋数。90°括弧で測定）および曲がり（無：1，弱：3，中：5，強：7の指数で4区分）を調査した。

また、針葉色については、明所で、1年生針葉（上記の針葉調査と同じ要領によって、10月中旬に1家系当たり80対を採取）の標準的な呈色を示す部分における葉色を日本園芸植物標準色票¹⁵⁾との色対比によって判定し、さらに、該当した色票を色彩色差計（ミノルタカメラK.K.，CR-200）によって測定し、明度(L)、色相および彩度の要素(a, b)の値を求めた。

統計的特性分類を行うに当たっては、多変量解析プログラム¹⁷⁾と統計解析パッケージプログラム利用の手引⁹⁾を使用した。

Table 1 調査家系の交雑組み合わせ
Cross combination of each family investigated

交雑組み合わせ群 Group of cross	家系番号 Index of family	交 雑 組 み 合 わ せ Cross combination
ク ロ マ ツ <i>P. thunbergii</i> P_1	1 北相馬 KITASOHEMA 2	2号 (精英樹クローン) clone of plus tree
	2 多 賀 TAGA 1	1号 (") clone of plus tree
	3 瑞 浪 MIZUNAMI 4	4号 (") clone of plus tree
クロマツ×和華松 <i>P. thunbergii</i> × F_1 (P_1 × F_1) B_1	4 クロマツ北相馬 2号× KITASOHEMA 2 ×	[クロマツ北相馬 2号×タイワンアカマツ] (関東林育 No.8) [KITASOHEMA 2× <i>P. massoniana</i>] KANTOHRINIKU No.8
	5 クロマツ多 賀 1号× TAGA 1 ×	[クロマツ多 賀 1号×タイワンアカマツ] (関東林育 No.3) [TAGA 1× <i>P. massoniana</i>] KANTOHRINIKU No.3
	6 クロマツ瑞 浪 4号× MIZUNAMI 4 ×	[クロマツ瑞 浪 4号 × タイワンアカマツ] (関東林育 No.5) [MIZUNAMI 4 × <i>P. massoniana</i>] KANTOHRINIKU No.5
和 華 松 <i>P. thunbergii</i> × <i>P. massoniana</i> (P_1 × P_2) F_1	7 クロマツ北相馬 2号×タイワンアカマツ (関東林育No.5, No.11および No.12の等量混合花粉) KITASOHEMA 2 × <i>P. massoniana</i> mixed pollen with KANTOHRINIKU No.5, No.11 and No.12	
	8 クロマツ多 賀 1号×タイワンアカマツ (") TAGA 1 × <i>P. massoniana</i> mixed pollen with KANTOHRINIKU No.5, No.11 and No.12	
	9 クロマツ瑞 浪 4号×タイワンアカマツ (") MIZUNAMI 4 × <i>P. massoniana</i> mixed pollen with KANTOHRINIKU No.5, No.11 and No.12	
タイワンアカマツ×和華松 <i>P. massoniana</i> × F_1 (P_2 × F_2) B_2	10 タイワンアカマツ (関東林育No.91) × [クロマツ瑞浪 4号×タイワンアカマツ] (関東林育No. 5) <i>P. massoniana</i> , KANTOHRINIKU No.91 × B_2 [MIZUNAMI 4× <i>P. massoniana</i>] KANTOHRINIKU No.5	
和華松×タイワンアカマツ F_1 × <i>P. massoniana</i> (F_1 × P_2) B_3	11 [クロマツ北相馬 2号×タイワンアカマツ] (関東林育No.6および No.7の混合) × タイワンアカマツ (関東林育No. 5) [KITASOHEMA 2 × <i>P. massoniana</i> , mixed pollen with KANTOHRINIKU No.6 and No.7] × <i>P. massoniana</i> , KANTOHRINIKU No.5	
	12 [クロマツ北相馬 2号×タイワンアカマツ] (関東林育No.7および No.9の混合) × タイワンアカマツ (関東林育No.11) [KITASOHEMA 2 × <i>P. massoniana</i> , mixed pollen with KANTOHRINIKU No.7 and No.9] × <i>P. massoniana</i> , KANTOHRINIKU No.11	
	13 [クロマツ北相馬 2号×タイワンアカマツ] (関東林育No.9) × タイワンアカマツ (関東林育No.12) [KITASOHEMA 2 × <i>P. massoniana</i> , pollen of KANTOHRINIKU No.9] × <i>P. massoniana</i> , KANTOHRINIKU No.12	
	14 [クロマツ多 賀 1号×タイワンアカマツ] (関東林育No.19) × タイワンアカマツ (関東林育No. 5) [TAGA 1 × <i>P. massoniana</i>] KANTOHRINIKU No.19 × <i>P. massoniana</i> , KANTOHRINIKU No.5	
	15 [クロマツ多 賀 1号×タイワンアカマツ] (関東林育No. 1) × タイワンアカマツ (関東林育No.11) [TAGA 1× <i>P. massoniana</i>] KANTOHRINIKU No.1 × <i>P. massoniana</i> , KANTOHRINIKU No.11	
	16 [クロマツ多 賀 1号×タイワンアカマツ] (") × タイワンアカマツ (関東林育No.12) [TAGA 1 × <i>P. massoniana</i>] KANTOHRINIKU No.1 × <i>P. massoniana</i> , KANTOHRINIKU No.12	
タイワンアカマツ <i>P. massoniana</i> P_2	17 タイワンアカマツ (関東林育No.91) × タイワンアカマツ (関東林育No.5, No.11および No.12の等量混合花粉) <i>P. massoniana</i> , KANTOHRINIKU No.19 × <i>P. massoniana</i> mixed pollen with KANTOHRINIKU No.5, No.11 and No.12	
	18 タイワンアカマツ (関東林育No.13) <i>P. massoniana</i> , KANTOHRINIKU No.13	自然受粉 wind pollination

注1) B_1 および B_2 群における交雑父本の名称は、当該 F_1 家系内から選択した個体の名称をあらわす。

2) B_3 群における交雑母本の名称は、当該 F_1 家系内から選択した個体の名称をあらわす。

Note 1) Male tree name of groups B_1 and B_2 show the individual name in F_2 family.

- 2) Female tree name of group B_3 show the individual name in F_1 family.

Ⅲ 結果および解析

形態的形質および針葉色の群別、家系別の調査結果は、Table 2のとおりとなった。これらの数値をもとにして、交雑家系の形質の発現様式と統計的特性分類に関して分析した。

1. 形質の発現様式

1) 生物測定的分析⁷⁾手法による各交雑群の形質の発現

P_1 群と P_2 群との隔たりが $-1 \sim +1$ となり、両親の平均が0となるように調整した式

$$\{A - (P_1 + P_2) / 2\} / \{|P_1 - P_2| / 2\}$$

ただし、Aは F_1 、 B_1 、 B_2 または B_3 家系の測定値で、

$|P_1 - P_2| > 0$ とする。

によって求めた。

Fig. 1に、交雑群ごとの形質の発現様式を示した。

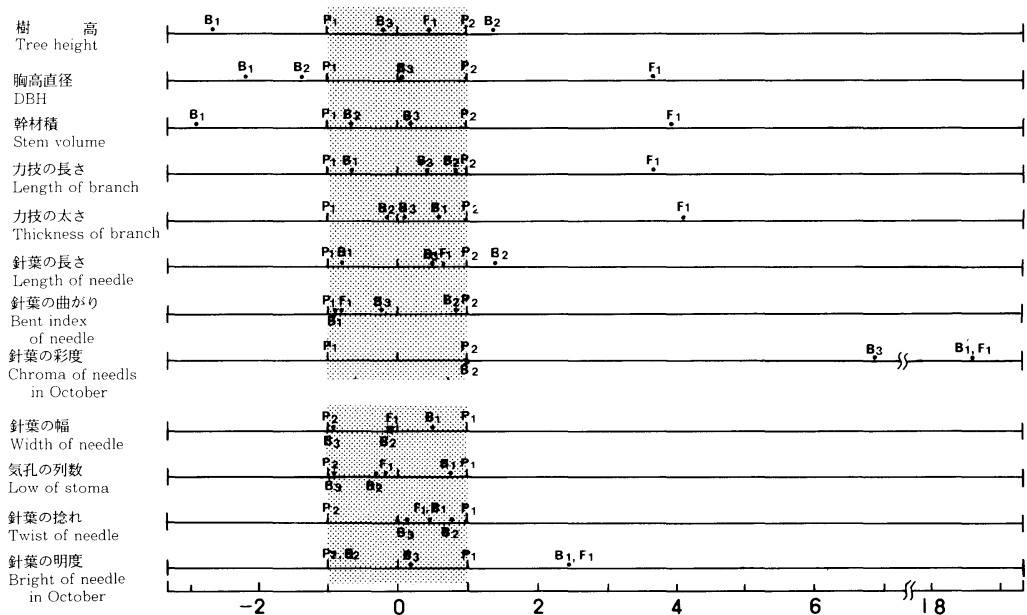


Fig. 1 生物測定的分析手法による各交雑群の形質の発現様式

Characterization of 12 traits of *Pinus thurberii* × *P. massoniana* F_1 , and back cross groups arranged by using the biometric analysis method

なお、図には、両親種の正負の符号の異なりによって、それぞれ上段と下段に分けて示した。

(1) 幹の形質…樹高では、 B_2 群は超優性を、 B_1 群は負超優性、他の群は部分優性を示した。また、胸高直径では、 F_1 群は超優性で、 B_3 群は部分優性を、 B_2 群と B_1 群は負超優性を示した。胸高直径における F_1 群と B_1 群との形質発現の隔たりは大きく現れた。幹材積も、胸高直径の場合とほぼ同じ傾向を示したが、 F_1 群と B_1 群との形質発現の隔たりは胸高直径の場合よりも大きくなった。交雑群間の幹材積における差は著しく、 F_1 群の P_1 群に対する幹材積比は1.60倍、 B_1 群のそれは0.76倍となった。

(2) 枝の形質…力枝の長さでは、 F_1 群は超優性で、 B_2 群と B_3 群は P_2 群に近寄る部分優性を、また B_1 群は P_1 群に近寄る部分優性を示した。また、力枝の太さでは、 F_1 群は超優性で、 B_1 群、 B_2 群および B_3 群は部分優性を示した。長さ太さは、戻し交雑を行うことによって F_1 群の値よりも小さくすることができた。

(3) 針葉の形質…針葉長では、 B_2 群は超優性で、 F_1 群と B_3 群は P_2 群に近寄る部分優性を、また B_1 群は P_1 群に近寄る部分優性を示した。また、針葉幅では、 B_1 群は P_1 群に近寄った部分優性、 F_1 群と B_2 群は平均親に近寄った部分優性、また B_3 群は P_2 群に近寄った部分優性を示した。気孔列の発現は、針葉の幅の場合とほぼ同じ傾向にあって、順位も同じとなった。

図中で、針葉の幅と気孔列数は、 P_1 群から P_2 群までの間において、近縁係数の値の変化にしたがったクラインを形成する傾向にある。

針葉の捻れでは、各雑種群は、部分優性を示した。この場合、Table 2 における家系間の差異は、群間の差異よりも大きく現れた。

針葉の曲がりでは、 B_2 群は P_2 群に近寄った部分優性を、また B_3 群、 F_1 群および B_1 群は両親の平均よりも小さい部分優性を示した。なかでも、後者の2つの群は、 P_1 群へのかなりの近寄りをみせた。

このように、針葉の長さを除く他の針葉形質の発現は、幹や枝の形質とは異なって、部分優性を示した。

(4) 針葉色…明度 (L 値) では、 B_1 群と F_1 群は、 P_1 群を超える明るさを呈した。また、 B_3 群は、両親の平均よりも僅かに明るさを増した。 B_2 群は、 P_2 群と同じ値の暗さを示した。

色相については、Table 2 によって、 P_2 群は、7.8GY (色相角 $131.3^\circ \sim 132.3^\circ$) で‘緑色’に識別された。また、 B_1 群、 B_2 および B_3 群は、 P_2 群の5.5GYと同じ (色相角 123.0°) か、または5.6GY (色相角 121.8°) で‘黄緑色’を呈した。このように、針葉色は父性遺伝をした。針葉色が父性遺伝することについては、筆者らの別に行った和華松の正逆戻し交雑種のうち、和華松×クロマツが‘緑色’を呈したことで確認されている^{12, 13)}。

また、彩度 ($\sqrt{a^2 + b^2}$) では、 B_1 群と F_1 群は最も鮮やかで、 B_3 群はそれに次ぐ鮮やかさを示した。 B_2 群は、 P_2 群と同じ彩度で穏やかになった。このように、いずれの雑種も P_2 群と同じか、またはそれよりも鮮やかな彩度を示した。

2) 判別分析による交雑家系の分類

交雑組合せの異なる5群からなる18家系について、判別分析¹⁷⁾をした。この判別分析は、判別関数の計算過程で群内に1家系だけが存する場合には計算ができないことになっている。このため、 B_2 群を B_3 群に包括して、 $B_2 + B_3$ 群として分析した。その結果は、Table 3のとおりとなった。表示方法は、幹形質、枝形質、針葉の長さ・幅などのように測定項目をくくり、行には真の交雑組合せ群、列には判別された交雑組合せ群の二元組合せ表によった。形質の評価方法は、表側 (行) の群内家系が、表頭 (列) のいずれのタイプに所属 (判別) するのかわかるようにする。

(1) 幹の形質…判別の結果をTable 3.1に示した。 B_1 群の家系は、最下位の B_1 タイプと $B_2 + B_3$ タイプに属した。 F_1 群の家系は、ともに最上位の F_1 タイプに属した。 $B_2 + B_3$ 群の家系は、すべてのタイプに分かれ、安定した交雑の効果をあげることが難しい交雑組合せであると思われた。

Table 2 形態的形質と針葉色質の調査結果
Result of morphological traits and needle color traits investigated

交雑組 み合わせ 群 Cross combi- nation	家系 番号 Index of family	形 態 的 形 質 Morphological traits										針 葉 色 形 質 needle color traits						
		幹 Trunk			枝 Branch		針 葉 Needle					針 葉			Needle			
		樹 高	胸 高 直 径	材 積	長 さ	太 さ	長 さ	幅	気孔 列数	捻 れ	曲がり 指 数	(明度)	L	色相	色相角	$\sqrt{a^2+a'^2}$ (彩度)	系統色名 ⁽⁶⁾	カラー コードNo. ⁽⁶⁾
		Tree height	DBH	Stem volume	Length	Thick- ness	Length	Width	Low of stoma	Twist	Bent index	Bright in Oct.	Hue in Oct.	H° Hue angle	Chroma in Oct.	Color name	Cord No. of color	
P_1	1	4.91	8.67	17.2	1.84	2.55	13.44	1.55	8.3	0.68	3.5	40.85	7.8GY	132.3	14.66	濁色系・暗緑	3716	
	2	4.77	8.37	14.6	1.76	2.33	14.65	1.49	8.7	0.65	3.6	40.85	"	132.3	14.66	"	"	
	3	5.11	9.10	18.9	1.96	2.82	14.78	1.55	7.3	0.63	3.3	39.90	"	131.3	27.70	清色系・暗緑	3707	
平均 Average		4.93	8.71	16.9	1.85	2.57	14.29	1.53	8.1	0.65	3.5	40.53		131.97	19.01	Dark green		
B_1	4	4.36	7.51	12.1	1.79	2.86	14.86	1.54	8.9	0.56	3.8	44.44	5.6GY	121.8	30.98	清色系・暗黄緑	3508	
	5	4.75	9.01	16.6	1.88	2.62	14.49	1.32	6.9	0.55	3.3	44.44	"	121.8	30.98	"	"	
	6	4.48	7.20	10.3	1.99	2.92	14.90	1.37	7.2	0.68	3.8	44.44	"	121.8	30.98	"	"	
平均 Average		4.53	7.91	13.0	1.89	2.80	14.75	1.41	7.7	0.60	3.6	44.44		121.80	30.98	Dark yellow green		
F_1	7	5.04	10.75	24.0	2.62	3.77	18.71	1.33	7.2	0.68	3.7	44.44	5.6GY	121.8	30.98	清色系・暗黄緑	3508	
	8	5.63	11.69	31.6	2.45	3.17	18.14	1.28	6.1	0.46	3.8	44.44	"	121.8	30.98	"	"	
	9	5.16	10.62	25.3	2.17	3.00	18.93	1.23	5.5	0.67	3.7	44.44	"	121.8	30.98	"	"	
平均 Average		5.28	11.02	27.0	2.41	3.31	18.59	1.28	6.3	0.60	3.7	44.44		121.80	30.98	Dark yellow green		
B_2 平均 Average		10	5.50	8.52	17.6	2.07	2.69	20.56	1.27	6.1	0.63	5.7	35.11	5.5GY	123.0	20.23	清色系・暗黄緑 Dark yellow green	3509
B_3	11	5.75	11.09	28.4	2.45	3.20	18.44	1.09	5.1	0.76	4.2	35.11	5.5GY	123.0	20.23	清色系・暗黄緑	3509	
	12	5.24	9.24	18.7	1.96	2.57	18.73	1.08	5.5	0.67	4.2	35.11	"	123.0	20.23	"	"	
	13	5.29	9.29	20.9	2.11	2.57	18.48	1.09	5.5	0.67	4.7	35.11	"	123.0	20.23	"	"	
	14	4.34	7.66	11.1	1.74	2.64	16.70	1.08	4.7	0.34	4.8	44.44	5.6GY	121.8	30.98	"	3508	
	15	4.94	8.46	15.8	1.93	2.73	18.38	1.07	5.6	0.48	3.9	35.11	5.5GY	123.0	20.23	"	3509	
	16	5.14	9.60	21.1	1.93	2.64	18.60	1.06	4.8	0.49	4.3	44.44	5.6GY	121.8	30.98	"	3508	
平均 Average		5.12	9.22	19.3	2.02	2.73	18.22	1.08	5.2	0.57	4.4	38.22		122.60	23.81	Dark yellow green		
$B_2 + B_3$ の平均 ($B_2 + B_3$) / 2		5.17	9.12	19.1	2.03	2.72	18.56	1.11	5.3	0.58	4.5	37.78		122.80	23.30			
P_2	17	5.28	9.34	20.2	2.24	2.91	19.99	1.09	4.9	0.56	5.8	35.11	5.5GY	123.0	20.23	清色系・暗黄緑	3509	
	18	5.54	10.05	21.8	1.94	2.80	19.04	1.05	5.3	0.37	6.1	35.11	"	123.0	20.23	"	"	
平均 Average		5.41	9.70	21.0	2.09	2.86	19.52	1.07	5.1	0.47	5.9	35.11		123.00	20.23	Dark yellow green		

Table 3.1 樹高・胸高直径および幹材積の3変数による
判別分析で分類された18家系の所属群

 Result of classification by using the discriminant analysis
on tree heigh, DBH and stem volume data of 18 families

交雑組 合せ群 Group of cross	家系 の数 Number of family with - in group	分類された所属群 (望ましい表現値の降順) Classified family (in the order of their desires)					判別率 % Clas- sified ratio
		F_1 タイプ°	P_2 タイプ°	B_2+B_3 タイプ°	P_1 タイプ°	B_1 タイプ°	
P_1 群	3			3	1,2		66.7
B_1 群	3			5		4,6	66.7
F_1 群	3	7,8,9					100.0
B_2+B_3 群	7	11	16	12,13	10,15	14	28.6
P_2 群	2		18	17			50.0

注 分類された所属群の数字は、家系番号を表す。以下の表でも同じ。
Note Numerals shows index of each family ware classified. in the following tables are omitted.

 Table 3.2 力枝の長さおよび太さの2変数による
判別分析で分類された18家系の所属群

 Result of classification by using the discriminant analysis on
length and thickness of largest spreading branch data of 18 families

交雑組 合せ群 Group of cross	家系 の数 Number of family with - in group	分類された所属群 (望ましい表現値の降順) Classified family (in the order of their desires)					判別率 % Clas- sified ratio
		P_1 タイプ°	B_1 タイプ°	B_2+B_3 タイプ°	P_1 タイプ°	F_1 タイプ°	
P_1 群	3	1,2	3				66.7
B_1 群	3	5			4,6		0.0
F_1 群	3				9	7,8	66.7
B_2+B_3 群	7	12,13 14,16		10,15		11	28.6
P_2 群	2		18		17		50.0

(2) 枝の形質…この形質は、林業的なサイドから考えると小さい値が望ましい。そのため、Table 3.2の表頭にはこの順位によって示した。

B_1 群の家系は、 P_1 タイプと P_2 タイプに属した。 F_1 群の家系は、最下位の F_1 タイプと1ランク勝る P_2 タイプに属した。 B_2+B_3 群の家系は、 P_1 タイプ、 B_2+B_3 タイプおよび F_1 タイプに分かれた。 B_2+B_3 群のうちの6家系は、 P_1 タイプまたは P_2 タイプへの近寄りを示した。

(3) 針葉の長さとの幅の形質…表頭の配列順位は、交雑により P_1 群に近い形質を期待するため、短くて、幅広いものから降順で示した。Table 3.3にあげたように、 B_1 群の家系は、 B_1 タイプと P_1 タイプに分かれた。 F_1 群と B_2+B_3 群の全家系は、すべてそれぞれの交雑群に相当する2つのタイプに属した。この形質は、 B_1 群は P_1 タイプに近寄り、また B_2+B_3 群は P_2 タイプへの顕著な近寄りを示した。

(4) 気孔の列数…Table 3.4に示したように、 B_1 群家系は、 P_1 タイプ、 B_1 タイプおよび F_1 タイプに分

Table 3.3 針葉の長さおよび幅の2変数による
判別分析で分類された18家系の所属群
Result of classification by using the discriminant analysis
on length and width of needle data of 18 families

交雑組 合せ群 Group of cross	家系 の数 Number of family with- in group	分類された所属群 (望ましい表現値の降順) Classified family (in the order of their desires)					判別率 % Clas- sified ratio
		P_1 タイプ°	B_1 タイプ°	F_1 タイプ°	B_2+B_3 タイプ°	P_2 タイプ°	
P_1 群	3	1,2,3					100.0
B_1 群	3	4	5,6				66.7
F_1 群	3			7,8,9			100.0
B_2+B_3 群	7				10,11,12, 13,14,15, 16		100.0
P_2 群	2					17,18	100.0

Table 3.4 気孔列数の1変数による判別分析で
分類された18家系の所属群
Result of classification by using the discriminant
analysis on low of stoma data of 18 families

交雑組 合せ群 Group of cross	家系 の数 Number of family with- in group	分類された所属群 Classified family					判別率 % Clas- sified ratio
		P_1 タイプ°	B_1 タイプ°	F_1 タイプ°	B_2+B_3 タイプ°	P_2 タイプ°	
P_1 群	3	1,2	3				66.7
B_1 群	3	4	6	5			33.3
F_1 群	3		7	8	9		33.3
B_2+B_3 群	7			10	12,13, 15	11,14, 16	42.9
P_2 群	2				18	17	50.0

かれた。 F_1 群家系は B_1 タイプ、 F_1 タイプおよび B_2+B_3 タイプに分かれた。また、 B_2+B_3 群家系は、 F_1 タイプ、 B_2+B_3 タイプおよび P_2 タイプに分かれた。この列数は、枝の形質と同様に、家系間差の幅をもちながら、 P_1 または P_2 への近寄りを見せた。また、列数は、針葉の幅と正の相関 ($r=0.935$ 。有意水準 1%) を示すものであった。

(5) 針葉の捻れと曲がりの形質…Table 3.5に示したように、 B_1 群家系は、 P_1 タイプと2ランク下の F_1 タイプに分かれた。 F_1 群家系は、すべて F_1 タイプに属した。 B_2+B_3 群の家系は、 F_1 タイプ、 B_2+B_3 タイプおよび P_2 タイプに分かれた。

以上のように、形態的な形質のなかで最も有効な判別は、針葉の長さおよび幅の2変数によるものであった。また、群内家系の判別は、Table 3.1～Table 3.6をとおして、 F_1 群が安定している。そして、戻し交雑群では、群ごと家系間に、ある変異幅を形成しながら、交雑組合せの母本または父本の割付け方向によって P_1 群または P_2 群に近寄る傾向を示した。

Table 3.5 針葉の捻れおよび曲がりの2変数による
判別分析で分類された18家系の所属群
Result of classification by using the discriminant analysis
on twist and bent index of needle data of 18 families

交雑組 合せ群 Group	家系 の数 Number of of family with- cross in group	分類された所属群 Classified family					判別率 % Clas- sified ratio
		P_1 タイフ°	B_1 タイフ°	F_1 タイフ°	B_2+B_3 タイフ°	P_2 タイフ°	
P_1 群	3	1,3	2				66.7
B_1 群	3	5		4,6			0.0
F_1 群	3			7,8,9			100.0
B_2+B_3 群	7			15	11,12,13, 14,16	10	71.4
P_2 群	2					17,18	100.0

Table 3.6 針葉色の3変数による判別分析で
分類された18家系の所属群
Result of classification by using the discriminant analysis
on brighth, hue angle and chroma of needle color data of 18 families

交雑組 合せ群 Group	家系 の数 Number of of family with- cross in group	分類された所属群 (望ましい表現値の降順) Classified family (in the order of their desires)					判別率 % Clas- sified ratio
		P_1 タイフ°	B_1 タイフ°	F_1 タイフ°	B_2+B_3 群	P_2 タイフ°	
P_1 群	3	1,2,3					100.0
B_1 群	3		4,5,6				100.0
F_1 群	3		7,8,9				0.0
B_2+B_3 群	7		14,16			10,11, 12,13 15	0.0
P_2 群	2					17,18	100.0

(6) 針葉色…明度、彩度および色相角による分析結果をTable 3.6に示した。 B_1 群と F_1 群の全家系は、 B_1 タイプに属した。しかし、 B_2+B_3 群の家系は B_1 タイプと P_2 タイプに分かれた。これらの判別結果を系統色名でみると、 P_1 群家系が‘暗緑色’に、また他の群の15家系は‘暗黄緑色’に識別されている。

2. 家系の統計的分類

1) 主成分分析による分類

主成分分析¹⁷⁾は、Table 4にあげた18家系の幹、枝および針葉の形態的形質に関する10形質(変数)の相関行列によって行った。

同表に、固有値、これに対応する固有ベクトルの値(Z_1 、 Z_2 および Z_3)とともに、因子負荷量、主成分の寄与率、 $\sqrt{\lambda_i}$ (Z_1 - Z_2 平面上における原点からの距離)の値を示す。累積寄与率は、2主成分で76.3%、3主成分で84.6%となった。

(1) 特性値の分類

特性値の分類は、因子負荷量によった。 Z_1 - Z_2 平面上にプロットするとFig. 2に示したように、4グループに分類された。これらのグループは、次のような交雑群間の特性値を意味するものと思われた。

① 1つ目のグループは、樹高、胸高直径、幹材積、および枝の長さで、幹と枝の大きさに関する特性値をあらわし、これらの値の大きい F_1 タイプ、反対に小さい P_1 と B_1 のタイプの特性値を示すものであった。② 2つ目のグループは、針葉の幅と気孔の列数で、先に述べたように、幅が広くて列数の多い P_1 タイプ、反対に狭くて少ない P_2 タイプの特性値を示すものであった。③ 3つ目のグループは、針葉の捻れで、群の特性よりも、特定の家系にみられる特性値を示すものであった。④最後のグループは、針葉の長さと曲がりで、長くて曲がりの大きい P_2 タイプと、反対に短くて曲がりの小さい P_1 タイプの特性値を示すものであった。

また、Fig. 2とTable 4の数値から、 $\sqrt{v_i}$ 値についてみた。その値が0.90以上となった特性は、第I象限の胸高直径、幹材積および枝の長さ、第II象限の針葉の幅と気孔の列数、および第IV象限の針葉の長さであった。したがって、これら6特性の情報、かなり説明されていることになる。また、 $\sqrt{v_i}$ 値が80%未満のものは、枝の太さと針葉の捻れの2特性であった。これら2つの特性は、他とはやや異なる特性で、3主成分をとおしての $\sqrt{v_i}$ 値は、おのおの0.950, 0.865となる。この特性の2主成分で説明されていない情報は、 $100 - 76.3 = 23.7\%$ であるが、分類に当たっては大きな影響がないと思われる。

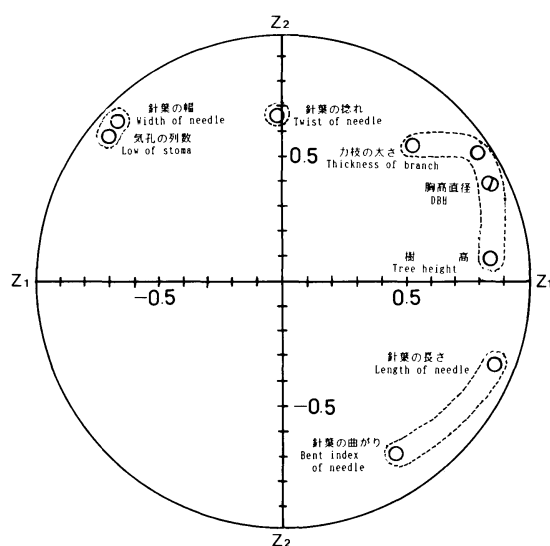


Fig. 2 二つの主成分の因子負荷量による分類
Classification of 10 morphological traits
by using factor loading on Z_1 and Z_2

(2) Z_1 , Z_2 の値(スコア)による家系の分類

Fig. 3は、 Z_1 - Z_2 平面上に、18家系、10変数を座標軸とする10次元空間の18家系の点を投影したものである。この場合、先に述べたように23.7%の情報のロスがある。散布状況は、一般に Z_1 , Z_2 は無相関であるため、円形や楕円形を示すが、ここでは特異な分集団を形成した。

第II象限に散布する家系番号の1, 2および3は、 P_1 群の家系であった。また、これらの家系と近接して散布する4, 5および6は、 B_1 群の家系であった。第IV象限の17と18は P_2 群の家系であり、また第I象限の7, 8および9は F_1 群の家系であった。他の第I, IIIおよびIV象限に散布する家系は、 $B_2 + B_3$ 群の家系であった。

2) 統計的分類に当たっての吟味

主成分分析による散布図内の家系分類をより客観的に行うため、主成分分析と同様の10形質を対象とする判別分析¹⁷⁾の結果を加えた。

Table 4 主成分の係数, 因子負荷量および寄与率
Eigen vectors, factor loadings and contributory ratio
of principal component of the correlation matrix

形 質 (変数) Traits (Variables)	主成分の係数 Eigen vectors			因子負荷量 Factor loadings		主成分の寄与率 Contributory ratio		
	Z_1	Z_2	Z_3	$r(Z_1, u_i)$	$r(Z_2, u_i)$	ν_i Z_1-Z_2	% Z_1-Z_3	$\sqrt{\nu_i}$ Z_1-Z_2
1. 樹 高 Tree height	0.383	0.058	- 0.447	0.854	0.095	73.81	90.32	0.8591
2. 胸 高 直 径 DBH	0.378	0.242	0.008	0.843	0.396	86.64	86.64	0.9308
3. 幹 材 積 Stem volume	0.384	0.239	- 0.081	0.855	0.390	88.33	88.88	0.9398
4. 力 枝 の 長 さ Length of branch	0.355	0.316	0.184	0.791	0.517	89.29	92.09	0.9449
5. 力 枝 の 太 さ Thickness of branch	0.241	0.336	0.615	0.537	0.549	58.98	90.22	0.7680
6. 針 葉 の 長 さ Length of needle	0.383	- 0.206	- 0.043	0.854	- 0.337	84.32	84.47	0.9182
7. 針 葉 の 幅 Width of needle	- 0.298	0.391	- 0.021	- 0.664	0.638	84.81	84.85	0.9210
8. 気 孔 の 列 数 Low of stoma	- 0.318	0.357	- 0.024	- 0.708	0.583	84.10	84.15	0.9170
9. 針 葉 の 捻 れ Twist of needle	- 0.008	0.407	- 0.610	- 0.019	0.664	44.17	74.90	0.6646
10. 針 葉 の 曲 が り Bent index of needle	0.204	- 0.424	- 0.082	0.455	- 0.693	68.64	69.19	0.8285
固有値 λ_k Eigenvalue	4.964	2.667	0.826					
寄与率 % Contributory ratio	49.64	26.67	8.26					
累積寄与率 % Accumulated contributory ratio	49.64	76.31	84.57					
$\sqrt{\lambda_k}$	2.228	1.633	0.909					

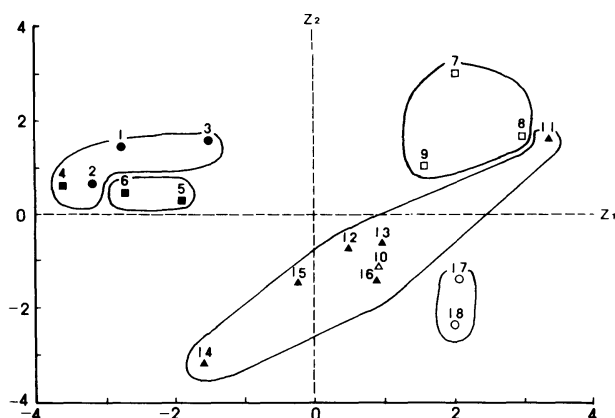


Fig. 3 主成分分析および性別分析による各家系の分類

Classification of 18 families by using the principal component analysis and the discriminant analysis

注 1,2,3,...18 : 家系番号
Notes Family number
I, II, ... V : 性別分析によって分類されたグループ数字
Group numeral classified by using Discriminant analysis
実践用 : 性別分析によって分類された家系群
Solid line Families classified by using the same analysis

Table 5 形態的形質10変数に基づく判別分析によって
分類された18家系の所属群
Result of classification by using the discriminant analysis
on the ten morphological data of 18 families

交雑組 合せ群 Group of cross	家系 の数 Number of family with- in group	分 類 さ れ た 所 属 群 Classified family					判別率 % Clas- sified ratio
		P_1 タイプ°	B_1 タイプ°	F_1 タイプ°	B_2+B_3 タイプ°	P_2 タイプ°	
P_1 群	3	1,2,3					100.0
B_1 群	3	4	5,6				66.7
F_1 群	3			7,8,9			100.0
B_2+B_3 群	7				10,11,12, 13,14,15 16		100.0
P_2 群	2					17,18	100.0

注 分類された所属群の数字は、家系番号を表す。

Note Numerals shows index of each family ware classified.

判別分析の結果は、Table 5 に示す 5つのグループに分かれた。判別分析に基づいてFig. 3 に実線で囲んで示した。その結果、① P_1 群の全家系と B_1 群の 1 家系、② B_1 群の残りの 2 家系、③ F_1 群の全家系、④ B_2 群家系と B_3 群の全家系、および⑤ P_2 群の全家系となった。

しかし、 B_1 群の家系 4（家系番号を示す。以下の表示も同じ）は、 P_1 タイプに属して分類ができなかった。また、この分類は、クラスター分析（最短距離法、最長距離法、群平均法、重心法、Median法、Ward法および可変法）¹⁷⁾ によってもできなかった。しかし、この P_1 群と B_1 群とは、Table 2 に示した系統色（色相）、または明度、彩度および色相角による判別分析（Table 3.6を参照）の結果を加えることによって、完全に分類することができた。

以上のように、5つの交雑群の家系分類は、判別分析によってかなりの可能性があり、さらに葉色を加味することによってその精度が高まる結果を得た。

III 考 察

1. 交雑による育種効果

1) 幹の形質に関する雑種強勢と親子交雑による近交弱勢

F_1 群では、生物測定学的分析⁷⁾ 手法によった場合の値（以下では、便宜的に‘片寄り’という）は、樹高が0.46、胸高直径が 3.67、また幹材積が 3.93であった。また、測定値によった場合の P_1 群に対する比はそれぞれ1.071, 1.265, 1.598で、また P_2 群との比は 0.976, 1.136, 1.286となって、胸高直径と幹材積において雑種強勢を示した。この雑種強勢の現象は、同じ種間の交雑組合せをした 3 家系（ P_2 の個体が異なる）の樹齢19年生における幹材積をみても P_1 群に対する比が2.210¹⁰⁾ となっていて、その樹齢でも優秀性を継続していた。

B_1 群の場合には、家系によって小さな変異がみられるものの、片寄りの値は、樹高、胸高直径および

幹材積の値がそれぞれ - 2.67, - 2.16, - 2.90となっていた。これらの測定値による P_1 群に対する比は、それぞれ0.919, 0.908, 0.769となった。 B_1 群は、 P_1 群と比べて樹高で - 8.1%, 胸高直径で - 9.2%, 幹材積で - 23.1%となり、かなり劣った。これに対して、 $B_2 + B_3$ 群の場合には、片寄りの値が 0.00, - 0.17, 0.07であった。測定値による P_1 群に対する比はそれぞれ1.049, 1.047, 1.130で、また P_2 群に対する比はそれぞれ0.965, 0.940, 0.910となった。このように、 $B_2 + B_3$ 群は、 P_1 群よりも上回ったが、 P_2 群よりも劣った。 B_1 群の雑種強勢現象の急激に減退した原因は、親子交雑によって、近縁係数が0.75と高まったためと推測される。

半田³⁾も、筆者らと同じ来歴をもつ交雑家系について、佐々木ら⁽¹⁾が設定した林木育種センター関西育種場の場内試験地、岡山および松江営林署管内の試験地での樹高、胸高直径および生存率の調査により、同様の近親交配の影響が認められたことを報告している。

これらのことから、戻し交雑によって収量を高めるためには、半田³⁾も述べているように親子交雑ではなくこれを異なる親への交雑を行うか、または $F_1 \times P_1$ のような逆交雑を試行する必要があると考える。この逆交雑への有効性は、筆者らの別に行った実験で得た結果からいえる⁽²⁾。

2) 枝・針葉の形質に対する両親の影響

(1) 枝の形質についても、 F_1 群は、力枝の長さ、太さとも雑種強勢を示した。また、戻し交雑による力枝の長さに関しては、 B_1 群は P_1 群への近寄りを、 B_2 群または B_3 群は P_2 群への近寄りを示した。しかし、力枝の太さに関しては、戻し交雑1代では、力枝の長さのように P_1 群または P_2 群に近寄せることはできなかった。期待する太さに育種するためには、反復戻し交雑によって確認する必要がある。

(2) 針葉の形質については、 B_2 群は長さで特異的に大きな値を示したが、他の交雑種は長さ、幅、気孔の列数、捻れおよび曲がりとも、 P_1 群と P_2 群の間にあった。しかも、ほとんどの家系で、 B_1 群は P_1 群への、また B_3 群は P_2 群への近寄りをする傾向にあった。針葉の長さの特異的な B_2 群は、他の調査項目で雑種強勢または P_2 群に近寄った部分優勢を示しているが、雑種強勢を生じた現象については対立遺伝子間のホモ化が進んだもの同士の交雑ではないと考えられることから、解釈が難しい。

3) 針葉色の発現

P_1 群の色相は7.8GYで‘緑色’を、他の群の色相は5.5GY～5.6GYで‘黄緑色’を呈し、2分された。このように、いずれの戻し交雑においても針葉色は、父性遺伝をした。

大庭⁵⁾は、正常なスギと黄金スギを用いて正逆交雑を行い、黄金スギの針葉色の発現が父性遺伝（原文ではPaternal transmissionとなっている）することを明らかにした。

また、マツ属における針葉色の父性遺伝については、Wagnerら⁽¹⁹⁾が *P. banksiana* で、Dongら⁽¹⁾が *P. contorta* $\times$ *P. banksiana* の正逆交雑で、また NealeとSederoff⁽⁸⁾が *P. taeda* で、そして近藤ら⁽⁶⁾が筆者らと同じ材料の *P. thunbergii*, *P. massoniana* および *P. thunbergii* $\times$ *P. massoniana* で、それぞれ葉緑体 DNA の遺伝様式に関する研究により明らかにした。

しかし、本報のように種間交雑に戻し交雑を加えて、クロマツとタイワンアカマツとの種間で生ずる、父性遺伝について立証した報告は、筆者らのまき付け当年生⁽¹³⁾ および樹齢5年生⁽¹²⁾ におけるものを除いては、他に見られない。

なお、本研究では色要素の明度、彩度において、 F_1 群、 B_1 群、および B_3 群における一部の家系は、両

親種のそれよりも際だって明るさを増し、または鮮やかさを増していた。また、これまで筆者らの長年の観察によると、タイワンアカマツの明度と彩度は、色相とはほとんど関係をもたずに、10月下旬以降翌春の2月中旬頃までにかけて徐々に鈍り、その後回復する。和華松においても父本の鈍りよりも小さな変化をする現象が認められている。これらのことから、それぞれの雑種の色発現に、ゲノム DNA 上のいくつかの同義遺伝子が関与し、さらに相乗的な働きのあることを想定している。このことについては、今後詳細な分析によって証明する必要があるだろう。

2. 交雑家系の統計的分類

P_1 家系と B_1 家系の完全な分類は、主成分分析、判別分析およびクラスター分析の3種の解析によっても不可能であった。このため、色相分析、または明度、彩度および色相角の3変数による判別分析の結果を加味することによって、緑色を呈する P_1 家系と黄緑色を呈する B_1 家系との分類が可能となった。また、 P_2 、 F_1 および $B_2 \cdot B_3$ 家系の分類は、主成分分析、クラスター分析および色相分析の3手法を組み合わせてもできなかったが、このことは形態的形質の10変数による判別分析だけで解消できた。

5つの交雑組合せ群内の18家系に関する統計的分類は、形態的形質に関する判別分析を行うのが有効ではあったが、これに色相分析、または明度、彩度および色相角の3変数による判別分析の結果を加えることによって、より容易となった。

判別分析の際に、針葉色を加えた13変数以上の場合には f_2 の自由度 ($n-g-q$, n : サンプル数, g : 群数, q : 変数の数) が「0」となる関係で、群内家系数のより多いことが望まれた面もあった。したがって、家系数が本報のように比較的少ない場合の統計的分類に当たっては、複数の分析手法の採用が必要であると判断された。

引用文献

- 1) Dong, J., Wagner, D. B., Yanchuk, A. D., Carlson, M. R., Magnussen, S., Wang X. - R., and Szmidt, A. E. : Paternal Chloroplast DNA Inheritance in *Pinus contorta* and *Pinus banksiana* ; Independence of Parental Species or Cross Direction, The Journal of Heredity **83**, 419 - 422, 1992
- 2) 古越隆信・佐々木 研 : 二葉松類の種間雑種とマツノダイセンチュウ抵抗性及び今後の研究の進め方, 関東林育年報**16**, 195~225, 1984
- 3) 半田孝俊・宮浦富保・加藤一隆・河村嘉一郎・山田浩雄・中田了五 : 和華松等雑種松の中国地方における生育状況, 103回日林論, 295 - 296, 1992
- 4) 石井克明・栗延 晋・古越隆信 : クロマツ×タイワンアカマツ雑種 F_1 , F_2 及び B_1 等のマツノダイセンチュウ抵抗性, 94回日林論, 245~246, 1983
- 5) Kihachiro Ohoba, Mitsuo Iwakawa, Yukio Okada, and Masafumi Murai : Paternal transmission of a plastid anomaly in some reciprocal crosses of *Cryptomeria japonica* D. Don. Silvae Genetica **20** (4), 101~107, 1971

- 6) 近藤禎二・津村義彦・河原孝行：マツ種間交雑における葉緑体DNAの遺伝様式，育種学雑誌43（別冊 1），136，1993
- 7) 松尾孝嶺：改訂増補育種学，106，392pp，1978
- 8) Neale D. B. and Sederoff, R. R. : Paternal inheritance of chloroplast DNA and maternal inheritance of mitochondrial DNA in loblolly pine, Theoretical and Applied Genetics 77, 212 - 216, 1989
- 9) 大谷義一・峠田 宏・森貞和仁・中村松三・大河内 勇・角田光利：統計解析パッケージプログラム利用の手引，未発表，28pp，1986
- 10) 大谷賢二・佐々木 研・生方正俊：和華松の樹齡10年生木と19年生木における外部形態的な総合特性，関東林育年報23，9～20，1991
- 11) 佐々木 研・古越隆信：二葉松類の戻し交雑と三種間交雑（Ⅰ）－種子稔性について－，91回日林論，207～208，1980
- 12) ———・———・千葉幸弘・河村嘉一郎・岡田 滋：和華松（クロマツ×タイワンアカマツ）の両親への戻し交雑効果，96回日林論，277～278，1985
- 13) ———・河村嘉一郎・古越隆信：二葉松類の戻し交雑と三種間交雑（Ⅱ）－戻し交雑稚苗の外部形態及び冬芽と本葉の呈色について－，92回日林論，275～276，1981
- 14) ———・———・田島正啓・古越隆信・岡田 滋・津田知明・小林玲爾・赤堀陽一：二葉松類の戻し交雑と三種間交雑（Ⅳ）－マツノザイセンチュウに対する抵抗性－，94回日林論，251～252，1983
- 15) 植物標準色票編集委員会：日本園芸植物標準色票，初版第2刷，6分冊，日本色彩研究所，1987
- 16) Takanobu FURUKOSHI and Migaku SASAKI : Interspecific Hybridization in pines in the Subsection *Sylvestres* Loud, Bulletin of The Forest Tree Breeding Institute No.3, 21～35, 1985
- 17) 田中 豊・垂水共之・脇本和晶：パソコン統計解析ハンドブックⅡ，多変量解析編，共立出版，403pp，1986
- 18) 東京営林局：立木材積表，103pp，35，1963
- 19) Wagner, D. B., Govindaraju, D. R., Yeatman, C. W., and Pitel, J. A. : Paternal Chloroplast DNA Inheritance in a Diallel Cross of Jack Pine (*Pinus banksiana* Lamb.) The Journal of Heredity 80 (6), 483 - 485, 1989

Patterns of inheritance observed in several morphological traits of F_1 and B_1 hybrids of *Pinus thunbergii* Parl. $\times$ *P. massoniana* Lamb. at the age of eleven years

**Migaku SASAKI, Kenji OHYA, Kazuo YAMAGUCHI,
and Susumu KURINOBU**

Summary

Ten morphological traits (including growth, branch and needle characteristics) were measured at the age of eleven years on the parent species (*P. thunbergii*, *P. massoniana*) and their four groups hybrids (F_1 , maternal back crosses, paternal back crosses, $F_1 \times P. massoniana$ (in total 18 families)).

F_1 showed hybrid vigor in growth and branch characteristics. The relative ratio of stem volume was 1.60 for F_1 versus *P. thunbergii*, while that of the maternal back cross was 0.76. This was probably due to the inbreeding depression resulted from parent-offspring mating.

A paternal transmission of needle color was clearly observed in every combination of mating. Multivariate discriminant analysis could classify 18 families into five distinct groups when needle color was included as a variable.