

篤林家による精英樹交配家系からの優良個体の選抜 (Ⅲ) — 壮齡期のスギ検定林における成長及び通直性の遺伝率の推定値 —

栗延 晋⁽¹⁾・千吉良 治⁽¹⁾

Susumu KURINOBU⁽¹⁾ and Osamu CHIGIRA⁽¹⁾

Second-Generation Plus Tree Selection by Local Foresters in Controlled Pollinated Progenies of the First-Generation Plus Trees of Sugi (*Cryptomeria japonica*) (Ⅲ)

— Estimates of genetic parameters on growth and form traits in three genetic tests at 30 years of age —

要旨：30年生前後の3箇所のスギ遺伝試験林における胸高直径、幹曲り及び根元曲りの調査結果を分析して、各形質の狭義の遺伝率を推定するとともに、それぞれの形質に及ぼす母樹、花粉親の影響を確めた。解析の対象とした遺伝試験林には、それぞれ43(♀)×7(♂)、14×11及び12×6クローンの精英樹を用いた要因交配による人工交配家系が用いられている。壮齡期のスギ検定林における狭義の遺伝率は、成長、形態形質ともに0.2をやや下回る程度と推定された。相加的遺伝分散に関しては、胸高直径では母樹の寄与が大きく、幹曲りや根元曲りでは母樹とともに花粉親の寄与も認められる例があった。また、各形質とも非相加的遺伝分散の割合はきわめて小さいと推定された。さらに、検定林によってかなり異なるものの、胸高直径、幹曲り及び根元曲り相互間には正の相関関係が認められた。

1 はじめに

林木育種センター九州育種場では、各地の篤林家の協力を得てスギ遺伝試験林での優良木の選抜を進めている。選抜の対象にした遺伝試験林は、30年生前後の壮齡林分であることと両親が明らかな交配家系が用いられていることを条件としている¹⁾。これら2つの条件は優良木を選抜し利用する面から設定した基準ではあるが、これらを満たした遺伝試験林から推定される遺伝率は、収穫時の遺伝獲得量を予測して検定の進め方を検討する際の基礎情報としても重要である。

スギの壮齡林分における遺伝率に関しては、自然受粉家系を用いた試験地からの報告はあるものの²⁾、相加的遺伝分散や母樹・花粉親の影響を正確に把握できる人工交配家系を用いた試験地から推定した事例はこれまで無い。テードマツでは、林齢26年までの時系列データを解析して、12年生までは非相加的遺伝分散の割合が大きいものの、その後、相加的遺伝分散の割合が著しく増加するとの報告がある³⁾。我が国でも、トドマツの交配家系を用いた試

(1) 林木育種センター九州育種場

〒861-1102 熊本県菊池郡西合志町大字須屋2320

Kyushu Regional Breeding Office, Forest Tree Breeding Center
2320, Suya, Nishigoshi, Kikuchi, Kumamoto 861-1102 Japan

験では、5年生時には明瞭であった特定組み合わせ能力に10年目では有意差が無くなり、一般組み合わせ能力の割合が高まったことが報告されている^{13, 14)}。

この報告では、先の30年生前後の遺伝試験林3箇所における調査結果を解析して、胸高直径、幹曲り及び根元曲りの遺伝率を推定し、壮齢期における相加的遺伝分散はどう変化したのかを検討した。

2 材料と方法

この報告に用いた3箇所の遺伝試験林の概要を表1に示す。いずれも1970年前後に設定され、調査時の林齢は28年～30年である。交配家系は、2反復の乱魁法の設計で組合せ毎に5×5の正方形プロットに植栽された。各プロットの左右は、斜面の下部から上部に向かって設置された3列の立地修正区に挟まれている。この立地修正区には、熊本署5号では交配家系を混植したが、他の2検定林では自然受粉家系が混合植栽されている。

表1. 遺伝率推定に用いた3箇所の遺伝試験林の概要

検定林名	林齢	設定	所在地	交配様式	組合せ数	反復	植付本数
熊本署5号	30	1969	熊本市金峰山国有林89な	精43×7	185	2	5,633
九熊9号	28	1971	佐賀県七山村滝山国有林119へ	精11×6, 3×5	70	2	4,600
九熊10号	29	1971	宮崎県国富町茶臼山国有林172ち	精12×6	56	2	4,484

注) 林齢は、調査時の年齢を表わす。熊本署5号と九熊9号は1998年に調査。九熊10号は1999年に調査。

いずれの遺伝試験林でも精英樹の人工交配苗を植栽しているが、交配に用いたクローン数は一定でない。熊本署5号では雌雄合わせて50クローンが使用されたのに対して、九熊9号と九熊10号では、それぞれ25及び18クローンであった。これらのうち、一部のクローンは雌雄の両方に用いられているが、全体的には要因交配と見なして差し支えない交配様式である。なお、いずれの遺伝試験林においても、植栽された組合せ数は雌雄のクローン数の積よりも少ないことから明らかなように、当初から多数の欠落組み合わせが存在した(表1)。

熊本署5号と九熊9号では1998年、九熊10号では1999年に、胸高直径、幹曲り及び根元曲りの全数調査を実施した(表1)。熊本署5号と九熊10号では間伐が実施されていたので、植付本数に対する調査本数の割合はそれぞれ50%及び65%であった。一方、九熊9号では間伐が実施されていなかったため、調査本数は植付本数に対して88%の高率であった。胸高直径はcm単位で計測したが、幹曲りと根元曲りについては通常の5段階評価(5:通直, 1:大きな曲り)に加えて、きわめて通直な個体に6を与える6段階評価法を用いた。

いずれの遺伝試験林の交配様式も要因交配と見なして、(1)式の線型モデルで分散共分散分析を行なった⁶⁾。

$$y_{ijkl} = \mu + r_i + f_j + m_k + c_{jk} + rc_{ijk} + \varepsilon_{ijkl} \quad \text{—— (1)}$$

ここに、 y_{ijkl} 、 μ は、それぞれ、個体の測定値、集団の平均を表わし、 r_i 、 f_j 、 m_k 、 c_{jk} 、 rc_{ijk} 、 ε_{ijkl} は、反復、母樹、花粉親、母樹×花粉親、反復×組合せの各効果と反復内個体偏差を表わす。なお、交配家系だけが用いられている熊本署5号では全ての個体データを解析に用いたが、他の2つの遺伝試験林では立地修正区に使用された自然受粉家系の調査データは解析の対象から外した。また、当初の反復数は2回であるが、地形条件に応じて各遺伝試験林を4区分(熊本署5号、九熊9号)あるいは5区分(九熊10号)した反復区と見なして解析を行なった。

胸高直径, 幹曲り及び根元曲りの狭義の遺伝率 (h^2) は, 以下の(2)式を用いて推定した³⁾。

$$h^2 = 2 \cdot (\sigma_i^2 + \sigma_m^2) / (\sigma_i^2 + \sigma_m^2 + \sigma_{fm}^2 + \sigma_{rc}^2 + \sigma_w^2) \text{ ——— (2)}$$

ここに, σ_i^2 , σ_m^2 , σ_{fm}^2 , σ_{rc}^2 及び σ_w^2 は, それぞれ, (1)のモデルで分散分析して推定される母樹, 花粉親, 母樹×花粉親, 反復×組合せ, 個体偏差の各分散成分を表わす。この式では, 母樹の分散成分と花粉親のその和を2倍した値を相加的遺伝分散と見なした。なお, この遺伝率の標準誤差は, 追録に述べた方法で近似値を算出した。形質 x と y との表現型相関 ($r_{p(xy)}$) は, (3)式を用いて計算した³⁾。

$$r_{p(xy)} = \text{cov}_p(x, y) / \sqrt{\sigma_{px}^2 \cdot \sigma_{py}^2} \text{ ——— (3)}$$

ここに, $\text{cov}_p(x, y)$ は表現型共分散で, 形質 x と y の共分散分析から得られる母樹, 花粉親, 母樹×花粉親, 反復×組合せ, 個体偏差の各共分散成分の和: $\text{cov}_p(x, y) = \text{cov}_i(x, y) + \text{cov}_m(x, y) + \text{cov}_{fm}(x, y) + \text{cov}_{rc}(x, y) + \text{cov}_w(x, y)$ である。また, σ_p^2 は表現型分散で, 式(2)の分母の部分に相当する。一方, 遺伝相関 ($r_{g(xy)}$) は, 次の(4)式を用いて推定した³⁾。

$$r_{g(xy)} = \text{cov}_g(x, y) / \sqrt{\sigma_{gx}^2 \cdot \sigma_{gy}^2} \text{ ——— (4)}$$

ここに, $\text{cov}_g(x, y)$ は形質 x と y の遺伝共分散で, 母樹, 花粉親の共分散成分の和: $\text{cov}_g(x, y) = \text{cov}_i(x, y) + \text{cov}_m(x, y)$ として算出した。また, σ_g^2 は遺伝分散で, $\sigma_g^2 = \sigma_i^2 + \sigma_m^2$ で表わされ, (2)式の分子の $1/2$ に相当する。(4)式の遺伝分散と共分散は, 相加的遺伝分散と共分散のそれぞれ $1/2$ となるが, 計算上相殺されるので2倍していない。

3 結 果

3箇所の遺伝試験林における各形質の平均値と標準偏差を表2に示した。解析に用いた個体数は, 全ての個体が人工交配家系である熊本署5号では現存本数とほぼ一致した。一方, 九熊9号及び九熊10号では, 立地修正区に用いられた自然受粉家系を解析の対象から除いたため, 解析に用いた個体数は現存本数の60%弱であった。

3箇所の遺伝試験林の中では, 熊本署5号が成長及び形態ともに最も良好であった(表2)。これは, この検定林がほぼ一様な緩斜面に設定されたことに加えて, 間伐による最も強い淘汰を経ているためと思われる。したがって, 各形質の平均値は最も高いにもかかわらず, その標準偏差は最も小さく, 検定林内の変異は少ない。一方, 他の2箇所の検定林では, 平均値はやや低いものの標準偏差は大きい傾向がある。これは, 間伐がなされていなかったり(九熊9号), 間伐率が低かったこと(九熊10号)にもよるが, 同時にこれらの検定林の一部が明らかに成長の劣る山腹上部に及んでいるためとも考えられる。

3箇所の遺伝試験林における胸高直径, 幹曲り及び根元曲りに関する分散分析の結果を表3に示す。母数効果と

表2. 3箇所の遺伝試験林における各形質の平均値と標準偏差

検定林名	植付本数	現存本数	解析本数	樹高(m)	胸高直径(cm)	幹曲り	根元曲り
熊本署5号	5,633	2,815	2814	[17]	20.1 (3.3)	3.97 (0.80)	4.13 (0.70)
九熊9号	4,600	4,046	2327	[13]	16.2 (4.2)	3.38 (1.01)	3.30 (0.87)
九熊10号	4,484	2,929	1665	15.0	18.3 (4.4)	3.07 (1.07)	3.28 (1.05)

注) [] で示した樹高は推定値を示す。胸高直径, 幹曲り, 根元曲りの平均値の右側に () 書きで付け加えた値は, 標準偏差を表わす。

表 3. 3 箇所の遺伝試験林における胸高直径、幹曲り及び根元曲りの分散分析表

a) 熊本署5号									
変動因	自由度	胸高直径	幹曲り	根元曲り	分 散 成 分				
反復	3	65.387	8.558	1.066					
母樹	44	64.970	3.582	1.999	$\sigma_w^2 +$	8.26 $\sigma_{rc}^2 +$	18.41	$\sigma_{fm}^2 +$	59.36 σ_f^2
花粉親	6	106.086	15.896	8.105	$\sigma_w^2 +$	10.11 $\sigma_{rc}^2 +$	21.71	$\sigma_{fm}^2 +$	322.86 σ_m^2
母樹×花粉	133	13.802	0.732	0.604	$\sigma_w^2 +$	6.62 $\sigma_{rc}^2 +$	13.59	σ_{fm}^2	
反復×系統	367	11.949	0.538	0.468	$\sigma_w^2 +$	3.96 σ_{rc}^2			
プロット内	2260	9.145	0.541	0.444	σ_w^2				

b) 九熊9号									
変動因	自由度	胸高直径	幹曲り	根元曲り	分 散 成 分				
反復	3	1365.153	1.564	20.769					
母樹	12	254.722	10.821	5.831	$\sigma_w^2 +$	19.78 $\sigma_{rc}^2 +$	36.11	$\sigma_{fm}^2 +$	157.36 σ_f^2
花粉親	9	30.841	7.096	6.934	$\sigma_w^2 +$	18.90 $\sigma_{rc}^2 +$	34.72	$\sigma_{fm}^2 +$	198.24 σ_m^2
母樹×花粉	46	58.324	5.533	1.814	$\sigma_w^2 +$	18.08 $\sigma_{rc}^2 +$	31.76	σ_{fm}^2	
反復×系統	63	59.350	4.102	2.581	$\sigma_w^2 +$	15.63 σ_{rc}^2			
プロット内	2193	12.202	0.750	0.606	σ_w^2				

c) 九熊10号									
変動因	自由度	胸高直径	幹曲り	根元曲り	分 散 成 分				
反復	4	852.979	10.000	19.600					
母樹	10	194.719	17.731	17.948	$\sigma_w^2 +$	15.47 $\sigma_{rc}^2 +$	30.52	$\sigma_{fm}^2 +$	142.92 σ_f^2
花粉親	5	191.702	8.649	7.508	$\sigma_w^2 +$	15.06 $\sigma_{rc}^2 +$	30.10	$\sigma_{fm}^2 +$	257.31 σ_m^2
母樹×花粉	40	54.464	3.197	3.050	$\sigma_w^2 +$	14.58 $\sigma_{rc}^2 +$	28.21	σ_{fm}^2	
反復×系統	71	45.369	2.540	2.546	$\sigma_w^2 +$	10.88 σ_{rc}^2			
プロット内	1534	13.611	0.882	0.805	σ_w^2				

注) 分散分析表の形質別に記載した数値は、平均平方を表わす。

みなした反復について分散分析の結果を検討すると、熊本署5号の胸高直径と根元曲りの反復の平均平方は、他の2箇所のそれに比べて著しく小さい。このことは、先に述べたように熊本署5号が均一な緩斜面に設定されているため検定林内の地形条件に大きな違いが見られなかったことによると考えられる。同時に、これらの形質は幹曲りに比べて土地条件に左右され易いためとも推測される。

この分散分析表の各分散成分の係数に関しては、熊本署5号の反復×組合せの分散成分(σ_{rc}^2)や母樹×花粉親の分散成分(σ_{fm}^2)の係数が他の2箇所のそれに比べて小さい。これは、熊本署5号の場合、立地修正区のみに植栽された交配家系のデータも含めて解析したので、平均的には家系当りの本数が少なくなったためと考えられる。

表4に各遺伝試験林における形質別の分散推定値と(2)式を用いて計算した遺伝率を示す。表から明らかなように、母樹の分散成分推定値は、花粉親の推定値に比べてほぼ同等か大きいことが認められた。この傾向は、胸高直径においては全ての検定林について言えるが、幹曲りや根元曲りに関しては検定林によって多少異なる結果となった。すなわち、九熊10号では両形質ともに母樹の分散推定値がきわだって大きい結果となったのに対して、熊本署5号の幹曲りと根元曲りや九熊9号の根元曲りでは、母樹と花粉親の分散推定値がほぼ同程度であった。

これら母樹と花粉親の分散推定値について、それぞれの標準誤差を用いて検定を行なったところ、母樹の推定値のみに有意差が認められた(表4)。このことから、全般的には、壮齢期の形質発現には交配母樹の影響が大きいものと見なされる。母樹とほぼ同じ大きさの花粉親の分散成分が推定された熊本署5号の幹曲り、根元曲りや九熊9

号の根元曲りでも、花粉親に有意差は認められていない。これは、いずれの検定林でも交配に用いた花粉親の数が少なかったため、検定に用いた標準誤差が相対的に大きくなったことも原因の一つと推測される。

優性効果等の非相加的遺伝分散を反映した組み合わせ効果（母樹×花粉親）が小さかったことも、3箇所の遺伝試験林の分析結果に共通する特徴である。表4に示したとおり、ほとんどの母樹×花粉親の分散推定値は、母樹や花粉親の推定値に比べて小さく、それぞれの標準誤差で検定すると全ての形質について有意差は認められない。このことから、母樹×花粉親で表わされる非相加的遺伝分散はきわめて小さいものと推測される。

表4. 3箇所の遺伝試験林における形質別の遺伝率と分散推定値

検定林名	分散成分	胸高直径		幹曲り		根元曲り	
熊本署5号	遺伝率	0.2043	(0.0479)	0.2885	(0.0743)	0.1807	(0.0533)
	母樹	0.8427 **	(0.2315)	0.0469 **	(0.0128)	0.0226 **	(0.0072)
	花粉親	0.2783	(0.1645)	0.0466	(0.0246)	0.0230	(0.0126)
	母樹×花粉	-0.0025	(0.1649)	0.0145	(0.0082)	0.0088	(0.0069)
	反復×系統	0.7081 *	(0.2326)	-0.0009	(0.0108)	0.0062	(0.0093)
	プロット内	9.1454 **	(0.2719)	0.5410 **	(0.0161)	0.4438 **	(0.0132)
九熊9号	遺伝率	0.1342	(0.0762)	0.0720	(0.0668)	0.1359	(0.0542)
	母樹	1.2229 *	(0.6179)	0.0305	(0.0272)	0.0251	(0.0143)
	花粉親	-0.1472	(0.0934)	0.0066	(0.0165)	0.0258	(0.0151)
	母樹×花粉	-0.2645	(0.5331)	0.0285	(0.0442)	-0.0339	(0.0202)
	反復×系統	3.0156 **	(0.6663)	0.2144 **	(0.0461)	0.1264 **	(0.0290)
	プロット内	12.2023 **	(0.3683)	0.7500 **	(0.0226)	0.6058 **	(0.0183)
九熊10号	遺伝率	0.1662	(0.0734)	0.2097	(0.0858)	0.2224	(0.0909)
	母樹	0.9642	(0.5635)	0.1007 *	(0.0509)	0.1033 *	(0.0515)
	花粉親	0.5284	(0.4013)	0.0209	(0.0182)	0.0171	(0.0158)
	母樹×花粉	-0.0609	(0.5522)	0.0033	(0.0318)	-0.0032	(0.0310)
	反復×系統	2.9194 **	(0.6918)	0.1524 **	(0.0388)	0.1601 **	(0.0388)
	プロット内	13.6112 **	(0.4912)	0.8822 **	(0.0318)	0.8050 **	(0.0291)

注) () 書きの数値は標準誤差を表わす。

その他、試験誤差と見なされる反復×系統に関しては、九熊9号や九熊10号では全ての形質について1%水準の有意差が認められたのに対して、熊本署5号では胸高直径に5%水準の有意差が認められたにとどまる。このことは、九熊9号や九熊10号は検定林内の地形が複雑であったのに対して、熊本署5号は均一な斜面に設定されたためこの種の試験誤差が比較的小さかったことによると推測される。

各形質の遺伝率については、検定林間及び形質間で相互に比較できるように表4の結果を図示した(図1)。3つの形質の遺伝率は検定林によって異なり、特に一定の傾向は見出せない。胸高直径の遺伝率は、0.13から0.20の範囲となり、他の形質に比べると比較的安定している。根元曲りの遺伝率も、ほぼ同じ範囲の0.13から0.22と計算されたが、変化のパターンは胸高直径と多少異なる。一方、幹曲りの遺伝率は、熊本署5号や九熊本10号では0.2以上と推定されたのに対して九熊9号では0.1以下の値となり、検定林による違いが著しい。

3つの検定林間で遺伝率を比較すると、その推定値には各検定林の試験誤差が影響していることが伺われる。すなわち、試験誤差が小さい熊本署5号では、遺伝率が比較的高く、その標準誤差も他の2箇所に比べて小さい。九

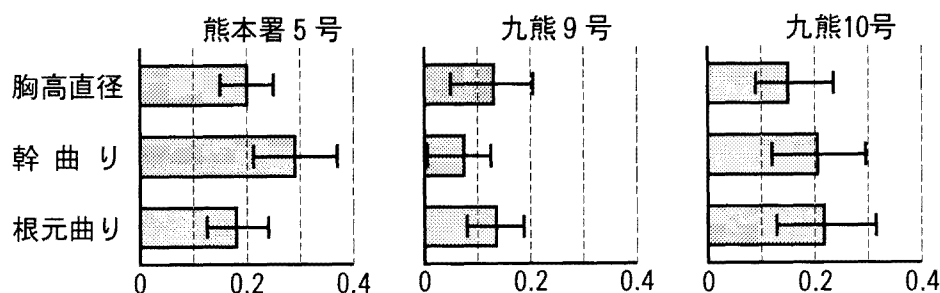


図 1. 3 箇所の遺伝試験林における胸高直径，幹曲り及び根元曲りの遺伝率と標準誤差

表 5. 3 箇所の遺伝試験林における各形質相互間の相関関係

検定林 形質	熊本署 5号			九熊 9号			九熊 10号		
	胸高 直径	幹曲り	根曲り	胸高 直径	幹曲り	根曲り	胸高 直径	幹曲り	根曲り
胸高直径	1.000	0.173	0.259	1.000	0.300	0.099	1.000	0.433	0.399
幹曲り	0.184	1.000	0.439	0.550	1.000	0.113	0.729	1.000	0.697
根元曲り	0.374	0.754	1.000	0.036	0.070	1.000	0.915	0.987	1.000

注) 各相関行列の対角上側は表現型相関係数，下側は遺伝相関係数を示す。

熊10号の遺伝率は，各形質とも比較的高いものの標準誤差も大きい。一方，九熊9号の遺伝率はいずれも低く，かつそれぞれの標準誤差も相対的には大きい。

各検定林における3形質相互間の相関関係を表5に示した。表から明らかなように，いずれの検定林でも，3つの形質相互間には正の相関関係が認められた。ただし，その相関関係は，九熊10号では比較的高いが，熊本署5号のそれはかなり低く，九熊9号ではほとんど無いと見なせる。また，表現型相関がある程度高い場合（0.2以上）には，遺伝相関はそれを上回る値を示す傾向が認められた。

4 考 察

壮齢期における各形質の遺伝率は，収穫時の遺伝獲得量を予測する際に必要な情報である。多くの場合，収穫に先立って選抜が行われるので，収穫時の遺伝獲得量は間接選抜による選抜効果とみなして予測できる。この間接選抜による効果は，選抜時及び収穫時の遺伝率とともに両時期の遺伝相関に左右される⁵⁾。ほとんどの精英樹は壮齢林から選抜されているので，この報告で推定した遺伝率は選抜時の遺伝率と言える。しかも，この遺伝率は，林冠が閉鎖してある程度の年数が経過した条件下で推定されるので，収穫時の遺伝率に近くかつ両時期の遺伝相関も高いと考えられる。したがって，選抜時と収穫時の遺伝率に大きな変化がなく，かつ両時期の遺伝相関が1.0に近いと見なせば，収穫時の遺伝獲得量は，通常の予測式（＝選抜差×選抜時の遺伝率）を用いて推定することも可能である。このようなことから，今回推定した遺伝率について，その特徴をこれまでのスギの遺伝率に関する報告と比較しながら考察する。

壮齡期の林分における各形質の狭義の遺伝率は、0.07～0.28の範囲と推定された。各検定林の試験精度を考慮して標準誤差の逆数を用いた加重平均を算出すると、胸高直径、幹曲り、根元曲りの遺伝率は、それぞれ0.174, 0.185, 0.173となり、各形質ともほぼ同程度の値である。これらの推定値は、比較的多数のスギ精英樹を交配に用いた試験地における7年あるいは10年目の推定値^{10,14)}と比べて、幹曲りや根元曲りでやや高い傾向があるものの、大きく変わるものではなかった。スギの成長形質の遺伝率は、5年及び20年前後にピークが出現し、その後は漸減すると言われている^{1,2)}。これに類似する傾向は、テーダマツでも認められている²⁾。したがって、7～10年目と30年前後の壮齡期の遺伝率がほぼ同程度となったのは、この事例では明らかでないが20年前後のピーク時を挟むそれぞれの時期に推定した値がほぼ一致したためではないかと推測される。

この遺伝率の計算に用いた相加的遺伝分散に関しては、胸高直径では母樹の影響が大きいものに対して、幹曲りや根元曲りでは花粉親が母樹とほぼ同等に寄与している事例もあった。前述したスギ精英樹の交配苗を用いた試験地における10年目の報告でも、同様の結果が得られている¹⁵⁾。また、8年生前後の *P. pinaster*, *P. radiata*, *P. elliotii*, それぞれの要因交配による試験地を解析した事例でも、胸高直径の相加的遺伝分散に関しては *P. pinaster*と *P. elliotii* で母樹の影響が大きいことを報告している⁴⁾。これらのことから、胸高直径については母樹の違いが強く影響するものと推測される。一方、幹曲りや根元曲りでは、試験地の立地条件等によっては母樹だけでなく花粉親の影響も無視できない場合があると言える。以上のことから、次代検定の大半は精英樹クローンの母樹別自然受粉家系を用いて進められているので、検定系統の特性をかなり正確に評価できる可能性が高いことを示唆している。ただし、母樹別自然受粉家系を用いた検定データから相加的遺伝分散を推定する場合には、寄与の大きい母樹分散を4倍して算出するので、遺伝率は過大推定になる恐れもあると考えられる。

この事例では、各検定林の全ての形質を通じて相加的遺伝分散が非相加的遺伝分散よりも大きい傾向を示した。このことは、テーダマツの事例で報告されているように²⁾、スギも林齢の増加に伴い相加的遺伝分散の割合が高まるためであろうと推測される。すなわち、テーダマツについては、林齢26年までの時系列データを解析して、12年生までは非相加的遺伝分散の割合が大きいものの、その後、相加的遺伝分散が著しく増加することが報告されている。これに類似した事例としては、トドマツにおいて5年次には顕著であった特定組み合わせ能力が10年次においては相対的に小さくなり、一般組み合わせ能力に有意差が認められるようになった例があげられる^{13,14)}。スギについても、分析の対象とした集団は異なるものの、苗木や幼齡期には非相加的遺伝分散の割合が高い^{1,7)}のに対して、10年次には相加的遺伝分散が相対的に大きいことが報告されている¹⁵⁾。これらのことから、林齢の増加に伴って相加的遺伝分散の割合が高まる傾向は、多くの樹種に共通して認められる現象ではないかと推測される。

林齢の増加に伴い相加的遺伝分散が増大し非相加的遺伝分散は相対的に減少する現象は、現行の集団選抜育種における個体選抜の時期を選定する際に考慮すべき重要な因子の1つであると考えられる。すなわち、初代の精英樹の大半は壮齡期以降に選抜されており、このことは相加的遺伝分散が卓越する時期に個体選抜が行われたことを意味するので、相加的に作用する遺伝子の集積には有効であったと判断される。そして、これから進められるであろう第2世代の精英樹選抜にあたっては、林齢の増加に伴う相加的遺伝分散の変化をより正確に把握して適切な時期を選択する必要があると思われる。

検定林によって程度は異なるものの、胸高直径、幹曲り、根元曲りの相互間には正の相関関係が認められた。この傾向は、前述の *P. pinaster*, *P. radiata*, *P. elliotii* の樹高や胸高直径と通直性との間にも認められている⁴⁾。したがって、成長の良い系統ほど形態的にも良好である傾向は、いくつかの針葉樹に共通する特徴かも知れない。

このことは、成長とともに形態的にも優れた個体が比較的容易に選抜できることを示唆したものである。

5 ま と め

今回の分析によって明らかになった点をまとめると、以下の通りである。①壮齢期のスギ検定林における狭義の遺伝率は、成長、形態形質ともに0.2をやや下回る程度と推定された。②相加的遺伝分散に関しては、胸高直径では母樹の寄与が大きく、幹曲りや根元曲りでは母樹とともに花粉親の寄与も認められる例があった。③各形質とも非相加的遺伝分散の割合はきわめて小さいと推定された。④検定林によってかなり異なるものの、胸高直径、幹曲り及び根元曲り相互間には正の相関関係が認められた。

引用文献

- 1) 明石孝輝・戸田忠雄・西村慶二：スギ苗木の高さと根元直径についての遺伝子分散と優性分散の分割，日林誌54(1)，12～16，1972
- 2) Balocchi C.E., Bridgewater F.E., Zobel B.J. and Jahromi S.: Age trends in genetic parameters for tree height in a non selected population of loblolly pine. For. Sci. vol.39 No. 2, 231- 251, 1993
- 3) Becker W.A.: Manual of quantitative genetics. 4th Edition, Academic Enterprises, 186pp, Pulluman, Washington. 1984
- 4) Cotterill P.P., Dean C.A. and van Wyr G.: Additive and dominance genetic effects in *Pinus pinaster*, *P. radiata* and *P. elliottii* and some implications for breeding strategy. Silvae Genetica 36, 221-232, 1987
- 5) Falconer, D.S.: Introduction to quantitative genetics Second edition, Longman Scientific & Technical, Essex, UK. 340pp. 1981
- 6) Harvey W. A.: Least squares analysis of data with unequal subclass numbers. U.S. Dept. of Agric. Res. 157pp. Reprinted. 1979
- 7) 河崎久男・栗延 晋：スギモデル実生採種林の2集団の3年次樹高データの解析，林育研報9，83～92，1991
- 8) 栗延 晋：半兄弟家系を用いて遺伝率を効率的に推定するための調査設計，日林誌73(6)，457～459，1991
- 9) 栗延 晋・千吉良治・田中文浩：篤林家によるスギ精英樹交配家系からの優良個体の選抜（Ⅰ）－その進め方ならびにアンケート調査と選木の結果－，林木の育種「特別号」'99，36～38，1999
- 10) 宮浦富保・栗延 晋・蓬田英俊：スギモデル実生採種林における樹高の遺伝分散の経年変化，103回日林論，299～300，1992
- 11) Osborne R. and Patterson W.S.B.: On the sampling variance of heritability estimates derived from variance analysis. Proc. R. Edinb. Sect. B 64, 456-461, 1952
- 12) 外山三郎：特別講演「林木の遺伝育種研究60年を振り返って」，第3回林木遺伝育種セミナー「スギ遺伝育種の今日と明日」，4～8，1996
- 13) 生方正俊・河野耕蔵・奥山和彦・板鼻直栄：トドマツ精英樹交配家系の初期成長における組合せ能力の推定，104回日林論，421～422，1993
- 14) 生方正俊・河野耕蔵・板鼻直栄：精英樹交配家系を用いたトドマツの組合せ能力の推定－試験地設定10年目の成長形質の解析－，108回日林論，口頭発表，1997
- 15) 蓬田英俊・栗延 晋・半田孝俊：10年生のスギ交配検定林における成長と樹幹形質の遺伝分散の推定，44回日林関東支論，95～96，1993

Second-Generation Plus Tree Selection by Local Foresters in Controlled Pollinated Progenies of the First-Generation Plus Trees of Sugi (*Cryptomeria japonica*) (Ⅲ)

— Estimates of genetic parameters on growth and form traits in three genetic
tests at around 30 years of age —

Susumu KURINOBU ⁽¹⁾ and Osamu CHIGIRA ⁽¹⁾

Summary : Additive and dominance genetic variances were estimated for growth and form traits measured at around 30 years in three controlled-pollinated progeny trials of *Cryptomeria japonica*. The three progeny trials involved factorial mating with 43×7, 14×11, and 12 female×6 male parents, respectively.

Narrow sense heritabilities on d.b.h., stem straightness and crookendness of bottom stem were almost the same size and they were slightly less than 0.20 on the weighted averages of their standard errors. In case of additive genetic variance on d.b.h., maternal variance was more prominent in the three trials, whereas this trend was not consistent on other traits where paternal variance was sometimes nearly the same size as those of maternal variance. This suggests that the breeding values which were estimated by open pollinated progeny tests would be sufficiently accurate to rank genetic qualities of plus trees at least on d.b.h. Non additive genetic variances were estimated much smaller than additive genetic variance on all traits as reported on Loblolly pine. This indicates that the first-generation plus tree selection might have been successful in accumulating additive genes, because most of the selection had been practiced at around 30 years of age. Genetic correlations among the three traits were all positive in the three trials, even though the magnitudes were different between the trials. This suggests that the second generation plus tree selection could be conducted relatively easy by weighting their growth performances as well as their form traits.

(1) Kyushu Regional Breeding Office, Forest Tree Breeding Center
2320, Suya, Nishigoshi, Kikuchi, Kumamoto 861-1102 Japan

追 録

要因交配による交配家系の分散分析表から 推定される遺伝率の標準誤差の算出法

1 はじめに

遺伝率は、改良の対象とする形質の遺伝的な支配の程度を表わす尺度として、広く用いられている。林木の育種試験では、類似した材料を用いて同じ形質の遺伝率を算出しても、その推定値が大きく異なる場合も希ではない。この原因としては、標本に用いた家系や家系数が違ふこと、並びにそれぞれの検定林における試験精度が異なることによる。遺伝率の標準誤差を算出しておけば、これを用いて個々の遺伝率の信頼度を評価して、合理的な結論を導くことが容易になる。

遺伝率の標準誤差は、遺伝率の計算に用いた家系の交配様式によって異なる。自然受粉家系から算出された遺伝率の標準誤差についてはすでに報告されているが⁸⁾、要因交配家系から算出される遺伝率の標準誤差については、おおまかな方法しか示されていない³⁾。そこで、本報告で用いた標準誤差の算出方法をここにとりまとめた。

2 遺伝率の標準誤差の算出法

要因交配による人工交配家系を乱魁法の設計で植栽した試験地から得た調査結果を解析する分散分析表は、付表1の通りである。この分散分析表から算出する母樹と花粉親の寄与を平均した遺伝率は、以下の式(1)で表わされる。

$$h^2 = 2 \cdot (\sigma_f^2 + \sigma_m^2) / (\sigma_f^2 + \sigma_m^2 + \sigma_{fm}^2 + \sigma_{rc}^2 + \sigma_w^2) \quad (1)$$

式(1)の遺伝率は、分子を $G = 2 \cdot (\sigma_f^2 + \sigma_m^2)$ 、分母を $P = \sigma_f^2 + \sigma_m^2 + \sigma_{fm}^2 + \sigma_{rc}^2 + \sigma_w^2$ とする比率となり、その分散は以下の式(2)で表わせる¹⁰⁾。

$$\begin{aligned} \text{Var}(h^2) &= \text{Var}(G/P) \\ &= \{P^2 \cdot \text{Var}(G) + G^2 \cdot \text{Var}(P) - 2PG \cdot \text{cov}(P, G)\} / P^4 \quad (2) \end{aligned}$$

遺伝率の標準誤差は、式(2)で計算される遺伝率の分散の平方根として求められる。

式(2)の $\text{Var}(G)$ 、 $\text{Var}(P)$ 、 $\text{cov}(P, G)$ は、それぞれ、相加的遺伝分散、表現型分散の分散および両者の共

付表1. 要因交配による人工交配家系の分散分析表

変動因	自由度	平均平方	分散成分
反復	r-1	MS(r)	
母樹	f-1	MS(f)	$\sigma_w^2 + n \sigma_{rc}^2 + rn \sigma_{fm}^2 + mrn \sigma_f^2$
花粉親	m-1	MS(m)	$\sigma_w^2 + n \sigma_{rc}^2 + rn \sigma_{fm}^2 + frn \sigma_m^2$
母樹×花粉	(f-1)(m-1)	MS(fm)	$\sigma_w^2 + n \sigma_{rc}^2 + rn \sigma_{fm}^2$
反復×系統	(r-1)(fm-1)	MS(rc)	$\sigma_w^2 + n \sigma_{rc}^2$
プロット内	rfm(n-1)	MS(w)	σ_w^2

分散を表わす。これらの分散と共分散は、付表 1 の各分散要素の分散共分散として、以下のように書き表される。

$$\begin{aligned} \text{Var} (G) &= \text{cov} [2 \cdot (\sigma_f^2 + \sigma_m^2), 2 \cdot (\sigma_f^2 + \sigma_m^2)] \\ &= 2^2 \{ \text{Var} (\sigma_f^2) + \text{Var} (\sigma_m^2) + 2 \text{cov} (\sigma_f^2, \sigma_m^2) \} \end{aligned} \quad (3)$$

$$\begin{aligned} \text{Var} (P) &= \text{cov} [\sigma_f^2 + \sigma_m^2 + \sigma_{fm}^2 + \sigma_{rc}^2 + \sigma_w^2, \sigma_f^2 + \sigma_m^2 + \sigma_{fm}^2 + \sigma_{rc}^2 + \sigma_w^2] \\ &= \text{Var} (\sigma_f^2) + \text{Var} (\sigma_m^2) + \text{Var} (\sigma_{fm}^2) + \text{Var} (\sigma_{rc}^2) + \text{Var} (\sigma_w^2) \\ &\quad + 2 \text{cov} (\sigma_f^2, \sigma_m^2) + 2 \text{cov} (\sigma_f^2, \sigma_{fm}^2) \\ &\quad + 2 \text{cov} (\sigma_{fm}^2, \sigma_{rc}^2) + 2 \text{cov} (\sigma_{rc}^2, \sigma_w^2) \end{aligned} \quad (4)$$

$$\begin{aligned} \text{cov}(P, G) &= \text{cov} [2 \cdot (\sigma_f^2 + \sigma_m^2), \sigma_f^2 + \sigma_m^2 + \sigma_{fm}^2 + \sigma_{rc}^2 + \sigma_w^2] \\ &= 2 \text{Var} (\sigma_f^2) + \text{Var} (\sigma_m^2) + 4 \text{cov} (\sigma_f^2, \sigma_m^2) \\ &\quad + 2 \text{cov} (\sigma_f^2, \sigma_{fm}^2) + 2 \text{cov} (\sigma_m^2, \sigma_{fm}^2) \end{aligned} \quad (5)$$

なお、上の式では、各分散要素相互間の共分散のうち、0 となるものは含めていない。この各分散要素相互間の共分散の分散共分散は、付表 1 の変動因相互間の共分散が 0 となるとの仮定にもとづいて、分散成分相互間の共分散を展開して誘導したものである（付表 2）。分散成分相互間の全ての共分散は、結果的には各分散成分の分散として表現できる。

付表 2. 各分散相互間の分散共分散

分散	σ_f^2	σ_m^2	σ_{fm}^2	σ_{rc}^2	σ_w^2
σ_f^2	$\text{Var}(\sigma_f^2)$	$-(2/fm)\text{Var}(\sigma_{fm}^2)$ $+(2/fmr^2)\text{Var}(\sigma_{rc}^2)$ $-(2/fmr^2n)\text{Var}(\sigma_w^2)$	$-(1/m)\text{Var}(\sigma_{fm}^2)$ $+(1/mr^2)\text{Var}(\sigma_{rc}^2)$ $-(1/mr^2n)\text{Var}(\sigma_w^2)$	0	0
σ_m^2	—	$\text{Var}(\sigma_m^2)$	$-(1/f)\text{Var}(\sigma_{fm}^2)$ $+(1/fr^2)\text{Var}(\sigma_{rc}^2)$ $-(1/fr^2n)\text{Var}(\sigma_w^2)$	0	0
σ_{fm}^2	—	—	$\text{Var}(\sigma_{fm}^2)$	$-(1/n)\text{Var}(\sigma_{rc}^2)$ $+(1/m)\text{Var}(\sigma_w^2)$	0
σ_{rc}^2	—	—	—	$\text{Var}(\sigma_{rc}^2)$	$-(1/n)\text{Var}(\sigma_w^2)$
σ_w^2	—	—	—	—	$\text{Var}(\sigma_w^2)$

注) 対角の要素は、分散の分散を表わす。各分散相互間の共分散： $\text{cov} (\sigma_x^2, \sigma_y^2)$ は、対角を挟んで対称となるので、対角の右上のみを表示した。

3 遺伝率の標準誤差の算出例

遺伝率の標準誤差は、以下の手順によって算出する。

- ① 分散分析を行なった際に同時に算出した各分散の分散を用いて、付表 2 の分散相互間の共分散を算出する。
- ② 式(3)、式(4)及び式(5)に付表 2 の分散共分散を代入して、それぞれ、 $\text{Var} (G)$ 、 $\text{Var} (P)$ 、 $\text{cov} (P, G)$ を求める。
- ③ 式(2)に、 $\text{Var} (G)$ 、 $\text{Var} (P)$ 、 $\text{cov} (P, G)$ を代入して、遺伝率の分散を計算する。遺伝率の標準誤差は、その標準誤差となる。

ただし、ここに示した手順はデータが揃った場合に用いる方法であり、本報告で分析したようにデータが不揃いな場合は、反復当り本数 (n)、反復数 (r)、母樹数 (f)、花粉親数 (m) の近似的な値を算出する必要がある。この報告では、付表 1 の母樹と花粉親の各分散成分に係る係数 (本報告の表 3 に示した分散分析表の分散成分に係る係数) から n, r, f, m の近似値を求めて、遺伝率の標準誤差の計算に用いた。

n, r, f, m の近似値を算出する方法は以下の通りである。各分散成分に係る係数は、n, r, f, m の積の形をとるので、各係数は対数変換した後、以下に示す行列式によって $\ln(n)$, $\ln(r)$, $\ln(f)$, $\ln(m)$ を推定し、再度、その推定値を変換して n, r, f, m の近似値を算出した。

変動因	In (係数)	n	r	m	f	推定値
MS (f)	$\ln(n)$	1	0	0	0	
MS (f)	$\ln(nr)$	1	1	0	0	$\ln(n)$
MS (f)	$\ln(nrm)$	1	1	1	0	$\ln(r)$
MS (m)	$\ln(n)$	1	0	0	0	$\ln(m)$
MS (m)	$\ln(nr)$	1	1	0	0	$\ln(f)$
MS (m)	$\ln(nrf)$	1	1	0	1	

各検定林について n, r, f, m の近似値を算出した結果を付表 3 に示す。母樹数、花粉親数の近似値は、いずれも実際の数値より小さい。これは、多数の欠測組み合わせがあったためと考えられる。また、反復に関しては、再分割したにもかかわらず、設定時の反復数である 2 に近い値となっている。

付表 3. 3 箇所の遺伝試験林における反復当り本数、反復数、母樹数、花粉親数の近似値

検定林名	記号	熊本署 5 号	九熊 9 号	九熊 10 号
母樹数	f	16.15	5.60	8.49
花粉親数	m	2.19	4.44	4.72
反復数	r	2.97	1.83	1.99
反復当り本数	n	9.14	5.60	15.26