

カラマツ精英樹の次代検定 に関する研究

栗 延 晋⁽¹⁾

Susumu KURINOBU : A Methodological Study on the Analysis
of Progeny Trial Plantations of Japanese Larch

要 旨 : 本論文では、カラマツ精英樹次代検定林 12 カ所における 5 年目の調査結果を用いて、林木の次代検定一般に普遍的に活用できる系統的な解析を試みた。まず、遺伝と環境の交互作用 (GE 交互作用) にもとづいて、生育条件の類似した 3 つの群に検定林を分類した。次に、各群ごとに検定林と家系の効果を仮定した線型モデルを解いて、おのおのの精英樹の修正平均値を求めた。さらに、各精英樹の樹高・胸高直径・枝張り・生存率の修正平均値を集約する選抜指数を計算して、精英樹の総合的な評価を行なった。そして、精英樹の平均と対照との比較から精英樹選抜の効果を求めるとともに、次代検定による選抜効果を推定した。

12 カ所の検定林は、群馬から長野県中部に分布する A 地域、福島県中西部の B 地域、A、B 地域の中間に分布する C 地域に分けられ、全体では家系分散とほぼ同じ大きさであった樹高・胸高直径の GE 交互作用分散が、各地域内では 30~90% に減少した。そして、この 3 つの地域では、A、C、B 地域の順に生長休止期 (11~3 月) の降水量が少ない傾向が認められ、この要因に対してほぼ半数の精英樹が異なった生長反応を示すことが、カラマツの GE 交互作用の主な原因であることを確かめた。さらに解析の結果から、複数検定林の情報によって精英樹の修正平均値を正確に推定するためには、GE 交互作用を低くとどめた検定林の群別が必要であり、選抜指数を有効に活用するためには、各形質とも精度の高い推定値を得ることが重要であることが明らかになった。そして、この事例から推定した精英樹選抜・次代検定による選抜効果は、樹高で 4% および 7~9% であった。

目 次

I 緒 言	3
1. は じ め に	3
2. 研 究 史	4
II 検 定 林	7
III 次代検定と GE 交互作用	7
1. 各形質の GE 交互作用	8
1) 解 析 の 方 法	8
2) 結 果 と 考 察	10
2. 共通家系の樹高生長にもとづく検定林の区分	13
1) 解 析 の 方 法	13
2) 結 果 と 考 察	14
3. 検定林の区分結果の検討	16
1) 次代検定による育種効果の推定方法	16
2) 共通家系の樹高生長による地域区分の検討	18

1983年 8 月 5 日受理

(1) 関東林木育種場

本論文は九州大学農学博士号請求論文である。

3) 供試全家系の情報にもとづく育種効果の推定	18
4) 供試全家系の情報にもとづく地域区分の検討	20
IV 次代検定の方法	22
1. 気象因子と検定林の区分との関係	22
1) 解析の方法	22
2) 結果と考察	24
2. 精英樹家系の修正平均値を推定する方法	25
1) 修正平均値の推定方法	25
2) 適用結果	27
3. カラマツ精英樹の地域適応性	28
1) 解析の方法	28
2) 結果	28
3) 考察	30
4. 選抜指数による精英樹の総合評価	30
1) 選抜指数の計算方法	30
2) 相対的経済効果の求め方	31
3) 表現型・家系分散と相関	33
4) 地域別の選抜指数	34
V 育種効果	36
1. 精英樹選抜による育種効果	37
1) 方法	38
2) 結果	39
3) 考察	39
2. 次代検定による育種効果	41
1) 育種効果の推定方法	41
2) 結果と考察	41
VI 総合考察	44
1. 線型モデル	44
2. GE交互作用分散の大きさ	45
3. GE交互作用への対応	46
4. 選抜指数	48
5. 相加的遺伝分散と育種効果の推定	48
6. 育種効果	49
7. 次代検定	51
1) 選抜に伴う遺伝変異の減少とその対処	51
2) 次代検定の情報の活用方法	52
謝辞	54
引用文献	54
Summary	58

I 緒 言

1. は じ め に

我が国の精英樹選抜育種事業は、1957 年以来、全国規模で行なわれた 精英樹原木の選抜にはじまり、それらのクローンによる 採種園の造成、さらには採種園種子を用いた 次代検定林の設定と事業が進められ、現在では、相当量の情報が次代検定林から得られつつある。この次代検定の情報は、今まで進められてきた事業の成果を評価することと、今後の進め方を検討するためには不可欠のものである。それにもかかわらず、現在までのところ、我が国では、この情報の総合的な解析、および結果のとりまとめについては、林木の次代検定に以下に述べる問題点があることから、十分な研究は行なわれていない。

林木の次代検定が、農作物のそれと大きく異なる点は、長期を要することとともに、検定が一般造林地を利用して行なわれることである。一般造林地での次代検定は、伐採更新面積・立地条件等の検定用地の制約があるので、家系間比較ができる程度の精度で情報を得るためには、1カ所での供試家系数を少なくせざるを得ない。したがって、1 検定林では 20~50 家系を供試した、いわゆる 小規模分散的な 次代検定の方法をとっているのが実情である。

一方、集団選抜による育種効果は、①相加的遺伝分散の大きさ、②選抜差、③選抜の確からしさ、の 3 つの要因によって決まる。このうち①については、人為的に拡大できる余地はきわめて少ないが、できるだけ大きい状態で利用することが望ましい。また、②に関しては、次代検定の対象とするクローン数によって制約されるが、できるだけ多数の家系を比較することによって、大きくすることができる。そして、③はおおのの形質の遺伝的支配の強弱に左右されるが、多数の情報を集約することによって、精度の向上が期待できる。

したがって、林木の選抜育種を進める上で、効果的な次代検定を行なうには、複数検定林からの調査結果にもとづいて、供試された全家系の比較ができる解析方法を用いなければならない。この方法は、②の選抜差を大きくとるために必要であるとともに、③の検定精度を高める上からも有効である。

ただし、この方法を用いる際には、各家系の生育反応が類似した検定林に、あらかじめ分類しておく必要がある。なぜなら、各検定林の環境は相当異なるとともに、精英樹間の遺伝変異（特に環境適応性）も少なくないと考えられるので、それぞれの検定林の各家系の調査結果には、検定環境と検定材料との特定の組合せによって起こる遺伝と環境の交互作用（以下、GE 交互作用と呼ぶ）が含まれていると予想されるからである。大きい GE 交互作用は、各検定林での系統順位がちがう現象としてあらわれ、系統の相対的評価を困難にするとともに、選抜の効果を著しく損なう。この現象は、環境適応性の異なる系統を、ちがう環境下で比較した場合に認められると解釈されており、次代検定の際には、GE 交互作用を低くとどめた検定林の区分、すなわち、生育環境が似通った検定林に類別することによって、対処することになる。検定林の適切な区分は、解析の対象とする検定林を通じて共通に推定される①の相加的遺伝分散を大きく保つうえでも、③の検定精度を高めるためにも必要である。

さらに、より現実的には、各家系について得られるいくつかの形質の情報（複数形質の選抜情報）を、どうまとめて家系の評価を行ない検定の際に活用するか、また、GE 交互作用の原因をどう解明して育種事業に役立てるか、という問題がある。この 2 つは、前述した検定林の区分、区分された複数検定林の総合解析の次に対象となる問題とみなせるが、選抜育種を着実に進めるためには、きわめて重要である。

本論文では、カラマツ精英樹を用いた12か所の検定林での調査結果に対して、先にあげた4つの問題点、(1) G E交互作用にもとづく検定林の区分(Ⅲ-1, 2, 3), (2) その原因の解明(Ⅳ-1, 3), (3) 複数検定林の総合とりまとめ(Ⅳ-2), (4) 複数形質の総合評価(Ⅳ-4)について、いくつかの解析方法を適用して解決をはかるとともに、初期の育種効果の推定を行なった(V-1, 2)。

これらの問題に適用する基本的な解析方法を明らかにしておくことは、林木の選抜育種事業における初段階の育種効果を確実にするだけでなく、解析の結果は、長期的なこの事業を合理的に進めるための基礎情報として非常に大切である。

2. 研 究 史

ここでは、次代検定に直接関連する①育種試験の解析、②G E交互作用、③育種効果の推定について、これまでの研究を紹介する。

林木の育種試験は主に野外で行なわれ、解析の対象となる情報を得るまでには長期を要するので、個体レベルでの観測値(本数)が不揃いになるのはもとより、災害等により供試系統に欠測値が生ずることもまれではない。さらに、通常の次代検定では、前述したように検定林の用地・検定材料(精英樹後代家系)の生産量等の制約も加わるので、ほとんどの場合、家系と検定林に2元分類した検定情報は多くの欠測値を伴う Unbalanced data となる。したがって、利用できる情報の実態を考慮すると、通常の分散分析では不十分な場合が多く、次に述べるような線型モデルの考え方による解析方法を用いた例が多い。

戸田⁵⁶⁾は、スギの樹高と胸高直径の遺伝力を推定する際に、試験地間および試験地内の地力差を除く目的で線型モデルの手法を用いている。一方、HENDERSON²²⁾は、Unbalanced data である家畜の育種情報から、分散成分を推定する方法(HENDERSON's Method 1, 2, 3)を明らかにした。最近では、林木でも、この方法によって1試験地あるいは複数試験地の情報から遺伝分散・G E交互作用分散を推定した事例が多い^{24) 41) 20) 43) 47)}。さらに、情報の実態にあわせてより複雑な線型モデルを仮定し、分散成分の推定を行なった報告もみられる^{31) 32) 41) 42) 61)}。また、WILCOX and MILLER⁶¹⁾、REHFELDT⁴²⁾は、それぞれ複数の産地試験地から得た情報を解析する際に、いくつかの欠測値を持つ産地も含めて、各産地の最小2乗推定値を求めている。

林木の自然集団を地理・環境上から区分して、産地とみなせば、それぞれはおおのこの環境による淘汰を経ていることから、現在、生育する場所では一応、適した集団と考えられる。ただし、各産地の適応範囲がどこまでであるかは、試験の結果によらなければ明らかにできない。林木の産地試験は、造林により適した産地を選ぶとともに、先に述べた適応範囲を明らかにすることを目的として行なわれており、すでに多くの樹種について、産地の適応範囲のちがいによって生ずるG E交互作用が確認されてきている。

早くから産地試験を始めたヨーロッパでは、1930年代、ヨーロッパアカマツ、カラマツ等について、試験地と緯度、標高が離れた産地系統の生長は劣ることが明らかにされ、いわゆる種子産地問題として論じられた^{27) 87)}。KING²³⁾によると、アメリカでもこうした事例はLoblolly pine, Short leaf pine⁶⁰⁾ Ponderosa pine, Jeffrey pine⁷⁾について確認され、その原因は、先の2樹種については緯度、後のものは標高のちがいによると報告している。また、WRIGHT⁶²⁾は、この産地の緯度のちがいにもとづく適応範囲の相違はJack pine, Eastern white pine, Red pineにも見られると述べるとともに、種子の流通にあたっては、このことを十分配慮する必要があることを指摘している。

さらに、選抜育種を行なうにあたっては、このG E交互作用が遺伝変異量の推定に偏りをもたらすとともに、選抜は適応性に関する遺伝変異を減少させる可能性があるため、G E交互作用を配慮した解析および選抜方法についての検討がなされてきた。LIBBY¹⁸⁾は、次代検定林あるいは実生採種園を造るにあたって、G E交互作用による選抜の偏りを防ぐために、造林地の環境を代表する場所を選定することが重要であると述べた。NAMKOONG 他³⁰⁾は、選抜による育種効果を推定する際に、遺伝分散とG E交互作用分散とを分離する必要があると指摘した。OWING³⁹⁾は、Loblolly pine の次代検定の情報によってこのことを確かめ、G E交互作用を無視して育種効果の推定を行なうと、100% も過大推定になることを明らかにするとともに、選抜を効率的に行なうには、各家系3か所で検定する必要があると結論した。また、SHELBOURNE⁴⁷⁾は、農作物の育種ではG E交互作用に対して、①これを小さくとどめる環境の層化、②広域適応系統の育成の2つの方法がとられていることを紹介した。さらにBURDON⁴⁾は、②の目的に地域間の遺伝相関¹¹⁾が利用できることを示すとともに、SHELBOURNE⁴⁷⁾は、その方法を Radiata pine の次代検定に適用した事例を報告している。

選抜育種では、表現型にもとづいて遺伝的素質の優れた材料を選抜することが目的となる。選抜の目安となる表現型値は、選抜の方法によって変わり、個体選抜の場合には個体測定値がそのまま用いられ、次代検定の場合には検定林あるいは複数検定林で得られる後代の平均が選抜の対象である親の表現型値となる。したがって、育種効果を推定する際に用いる選抜差および遺伝率は、それぞれの選抜の際に使われる表現型から得られるものと合致していなければならない。また、選抜集団の後代は広い範囲にわたって造



Fig. 1 現在の育種区および検定林の位置

Location of progeny trial plantations.

凡例 :-----: 育種区界 Boundary of breeding regions.

Legend: 都県界 Prefectural boundary.

○ : 検定林 (Table.1 参照) Progeny trial plantations. (Table 1.)

林されるため、1検定林から推定する遺伝分散のうちG E交互作用分散に相当する部分の効果は期待できないので、遺伝分散からは除いておく必要がある。

NAMKOONG 他³⁰⁾は、先に述べた点について、それまでの育種効果の推定に関する報告を検討するとともに、いくつかの選抜方法をとった場合の育種効果を推定する公式を明らかにした。この方法を用いて、CAMPBELL⁸⁾は Douglas fir について、RINK and THOR⁴³⁾は Virginia pine で、また REHFELDT⁴²⁾は Ponderosa pine について、それぞれの産地試験地の林分あるいは家系の平均値と個体の測定値にもとづく選抜を行なった場合に見込まれる育種効果を推定した。同様に、SQUILLACE 他⁴⁹⁾はオランダの Scotch pine の次代検定結果から、採種林の選択、検定林の採種園への転換、家系選抜によるクローン採種園の造成と、3通りの処置をとった場合の育種効果を推定している。さらに、OWINO³⁹⁾は、Loblolly pine について、SHELBOUNE and LOW⁴⁷⁾は Radiata pine で、それぞれ次代検定の情報にもとづいて家系選抜を行なった際に見込まれる育種効果を推定しているが、その方法は先述の NAMKOONG 他³⁰⁾のものとほぼ同じである。

Table 1. カラマツ精英樹次代検定林の所在地と環境
Japanese Larch progeny trial plantations analyzed

検定林番号 Plantation Number	検定林名 Name of plantation	所 在 地 Location	設定年月 Year & month established	供試家系数 Number of families tested	標 高 Altitude (m)
1	M 14	福島県南会津郡伊南村 Fukushima pref. Minamiaizu-gun, Ina-mura	1973 Oct.	31	1000
2	M 15	福島県耶麻郡猪苗代町 Fukushima pref. Yama-gun, Inawashiro-machi	1973 Oct.	31	1220
3	M 16	福島県耶麻郡北塩原村 Fukushima pref. Yama-gun, Kitashiobara-mura	1973 Oct.	31	1100
4	M 17	群馬県利根郡昭和村 Gunma pref. Tone-gun, Showa-mura	1974 Apr.	31	1050
5	M 27	福島県福島市町庭坂 Fukushima pref. Fukushima-shi, Machiniwasaka	1974 Oct.	25	840
6	M 32	栃木県日光市丹勢山 Tochigi pref. Nikko-shi, Tanzema	1975 Apr.	24	1100
7	M 33	福島県岩瀬郡天栄村 Fukushima pref. Iwase-gun, Tenei-mura	1975 May	24	740
8	M 34	群馬県吾妻郡吾妻町 Gunma pref. Agatsuma-gun, Agatsuma-machi	1975 Apr.	24	940
9	M 35	群馬県吾妻郡嬬恋村 Gunma pref. Agatsuma-gun, Tsumagoi-mura	1975 Jun	24	1150
10	N 11	長野県小県郡長門町 Nagano pref. Chiisagata-gun, Nagato-machi	1974 Apr.	31	1300
11	N 14	長野県下伊那郡大鹿村 Nagano pref. Shimoina-gun, Ohshika-mura	1974 Jun	31	1400
12	N 17	長野県上水内郡戸隠村 Nagano pref. Kamiminochi-gun, Togakushi-mura	1974 Nov.	24	1300

II 検 定 林

本論文では、福島・栃木・群馬・長野の各県下の国有林に設定された12か所の次代検定林を解析の対象とした（Fig. 1, Table 1）。これらの検定林で使用している精英樹家系は、すべて関東林木育種場、長野事業場の精英樹のつき木クローンによる採種園からクローン別に採取した自然受粉による半兄弟家系で、各精英樹クローンの採種木は3ないし4本である。

それぞれの検定林では、24から31の精英樹家系を供試しており、1プロット50本、3反復の乱塊法による設計である。プロットは斜面の傾斜方向に平行な1～2本の列状で、反復は一樣な斜面の上中下部に原則として配置し、反復内の家系間変動に地力のちがいによる影響が含まれないように設定されている。

この12検定林で用いられた精英樹家系数は、あわせて59である（Table 2）。そのうち6家系は、すべての検定林で使用されている（以下、共通家系と呼ぶ）。この共通家系は、1971年に採種して、2か年にわたり継続的に播種・養苗したものである。また、各検定林には、選抜集団（精英樹群）と無選抜集団との比較を行なう目的で、それぞれの設定営林署で一般造林に用いる苗（以下、対照と呼ぶ）を植栽している。

各検定林では、設定当年および5生長期毎に定期的な調査を実施している。本論文では、5年次の定期調査によって得られた樹高、胸高直径、枝張りおよび生存率の4形質について解析を行なった。5年次の樹高、胸高直径、枝張りは原則として全数調査である。ただし、一部の検定林の枝張りの調査は、半数の個体を測定した標本調査である。樹高および枝張りは0.1 m単位、胸高直径は0.1 cm単位で計測を行ない、これからプロット平均値を求めて、解析に用いた。

また、8か所の検定林では、設定地の厳しい環境と遠距離輸送による精英樹系統苗の損傷によって、植栽後の活着が思わしくなかったため、同一苗齢・同一系統苗の補植を行なっている。そこで、生存率は、補植後あるいは設定当年の調査後の本数に対する5生長期を経過した時点での生存本数の割合として、プロットごとに算出し、アークサイン変換した値を用いた。

III 次代検定とGE交互作用

林木の次代検定は気候あるいは土壌条件等、きわめて多様な環境のもとで実施されており、検定木に与える影響は、場所によりさまざまである。同時に、検定の対象となる精英樹の選抜地の環境も多様であり、それぞれの場所で精英樹となり得た原因も一樣ではないと考えられる。したがって、各検定林での精英樹家系の生長反応は、おのおのの精英樹の環境に対する適応性のちがいを反映して、場所ごとにちがった結果をもたらすものと予想される。

この精英樹家系の環境適応性のちがいは、各検定林における家系の生長を、場所と家系の各効果であらわした際、その2つの効果で説明できない部分、すなわちGE交互作用として残る。次代検定では、複数検定林の情報から、できるだけ多くの精英樹の評価を一律に行なうことが望ましいが、異質な環境をもつ検定林まで加えることは、先のGE交互作用を大きくし、検定精度の低下につながるため避ける必要がある。したがって、複数検定林の情報をあわせて次代検定を行なう際には、解析の対象とする検定林間でのくらのGE交互作用が存在するのか、そして、これが無視できない大きさである場合、どのように各検定林を区分することが望ましいかを確かめておかなければならない。

Table 2. カラマツ精英樹家系の
Plus tree progenies tested

家系番号 Seedlot number	精 英 樹 名 Plus tree name	供 試 回 数 Number of tested locations	検 定 林 Progeny trial plantation											
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
2930	Ueda 8	2								○				○
2932	Ueda 101	8		○			○		○	○	○	○	○	○
2033	Ueda 102	8	○	○	○	○		○			○	○	○	
2935	Iwamurata 2	4	○	○	○	○								
2937	Iwamurata 4	1				○								
2938	Iwamurata 5	4	○		○	○						○		
2941	Iwamurata 8	7			○		○	○			○	○	○	○
2942	Iwamurata 9	12	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
2944	Iwamurata 12	4				○				○		○	○	
2946	Iwamurata 20	7	○		○			○	○		○	○	○	
2947	Iwamurata 26	1			○									
2948	Iwamurata 29	1		○										
2949	Iwamurata 30	1							○					
2950	Iwamurata 32	4	○	○	○	○								
2954	Iwamurata 39	7					○		○	○	○	○	○	○
2955	Iwamurata 44	5	○	○	○	○						○		
2957	Usuda 1	4	○	○	○	○								
2959	Usuda 3	1										○		
2961	Usuda 5	12	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
2962	Usuda 6	5	○	○			○			○			○	
3030	Kusatsu 1	4							○		○	○	○	
3034	Kusatsu 5	10	○	○	○	○		○		○	○	○	○	○
3035	Kusatsu 6	12	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
3043	Kusatsu 14	6	○	○	○			○		○			○	
3050	Nakanozyo 1	7					○	○	○	○	○		○	○
3051	Nakanozyo 2	2	○		○									
3062	Minamisaku 3	9	○	○	○	○			○		○	○	○	○
3063	Minamisaku 4	4	○	○	○	○								
3064	Minamisaku 5	12	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
3065	Minamisaku 6	9		○			○	○	○	○	○	○	○	○

注) 検定林番号は Table 1 のものと同じ。

Note : The numbers for the progeny trial-plantations are the same as in Table 1.

本章では、まず、樹高、胸高直径、枝張りおよび生存率のそれぞれに、どの程度の交互作用が認められるかを確かめた(Ⅲ-1)。次に、この交互作用を小さくおさえることを目的に、検定林の区分を行なった(Ⅲ-2)。そして、その区分にもとづいて、地域別・地域組合せ別に次代検定を行なって見込まれる育種効果を推定し、比較を行なうことにより、地域区分の必要性を検討した(Ⅲ-3)。

1. 各形質の GE 交互作用

1) 解析の方法

それぞれの検定林の設計が乱塊法で、各精英樹家系がいくつかの検定林で供試されている場合には、おのおのの検定林での精英樹家系のプロット平均値： y_{ijk} は、次の線型モデルであらわせる。

12 検 定 林 での 使 用 状 況
at each plantation

家 系 番 号 Seedlot number	精 英 樹 名 Plus tree name	供 試 回 数 Number of tested locations	検 定 林 Progeny trial plantation											
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
3068	Minamisaku 9	2		○		○								
3069	Minamisaku10	1	○											
3071	Minamisaku12	5	○	○	○	○						○		
3073	Minamisaku14	6	○	○	○	○						○	○	
3074	Minamisaku15	12	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
3077	Minamisaku18	12	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
3081	Minamisaku22	1				○								
3083	Minamisaku25	4					○		○	○			○	
3086	Minamisaku28	11	○	○		○	○	○	○	○	○	○	○	○
3087	Minamisaku29	4	○		○	○						○		
3088	Minamisaku30	11	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
3091	Shochiku 2	10	○	○			○	○	○	○	○	○	○	○
3093	Kitasaku 2	1											○	
3094	Kitasaku 4	11	○	○	○	○	○	○	○	○		○	○	○
3095	Kitasaku 5	6					○	○		○	○	○	○	
3097	Hanishina 1	1										○		
3098	(Ken)Suwa 1	5				○	○			○	○			○
3100	Minamiaizu 1	10			○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
3108	Minamitsuru1	4	○	○			○	○						
3110	Yoshida 1	1			○									
3111	Yoshida 2	3		○	○	○								
3112	Yoshida 3	1		○										
3118	Yoshida 9	6				○		○	○		○		○	○
3120	Yoshida 11	5	○	○	○	○						○		
3121	Yoshida 12	2					○	○						
3124	Yoshida 15	1							○					
3125	Yoshida 16	9	○	○	○	○	○			○		○	○	○
3126	Yoshida 17	9	○		○		○	○	○		○	○	○	○
3128	Yoshida 19	4					○	○	○					○
	Commercial check	(12)	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○

○ ; 供試カ所を示す。

○ ; shows the plus-tree progenies tested at the location.

$$y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \gamma_{ij} + \nu_{jk} + \varepsilon_{ijk} \quad \dots\dots\dots(3-1)$$

y_{ijk} : j 検定林 k 反復での i 家系のプロット平均値, μ : 母集団の平均, α_i : i 家系の効果, β_j : j 検定林の効果, γ_{ij} : i 家系と j 検定林の交互作用, ν_{jk} : j 検定林 k 反復の効果, ε_{ijk} : 誤差。

このうち, 検定林および検定林内反復の効果を母数, 他の効果はすべて変量とみなした。平方和の分割と期待成分の推定は, 複数検定林の情報を同時にとく分散分析 (段階 1 : 1 ~ 4) と検定林を個別に分散分析してあわせた結果 (段階 2 : 5 ~ 7) とを併用して行なった (Table 3)。

段階 1 の分散分析には, Unbalanced data の解析に適している HENDERSON's Method 3 (HENDERSON²²⁾) を使った。この分散分析には, それぞれの検定林での各家系のプロット平均値から反復の効果を除いて,

Table 3. 12検定林で供試されている全部の家系のプロット平均値による分散分析表
 Combined analysis of variance for four traits of all progenies
 grown in 12 plantations (based on plot mean)

変 動 因 Source	樹 高 Height	胸高直径 Diameter	枝 張 り Crown width	生 存 率 Survival ratio	期 待 成 分 Expected components
1 $R(\alpha, \beta, \gamma/\mu)$	188.448	304.563	76.150	26.441	$968.92 V(F) + 908.97 V(S)$ $+ 990.00 V(FS) + 330 V(E)$
2 $R(\alpha, \gamma/\mu, \beta)$	40.159	66.239	15.413	6.863	$957.00 V(F)$ $+ 957.00 V(FS) + 319 V(E)$
3 $R(\gamma/\mu, \alpha, \beta)$	21.338	34.975	9.587	5.187	$783.00 V(FS) + 261 V(E)$
4 SSE	24.116	43.296	12.897	9.182	[662 V(E')]
5 家 系 Family	40.159	66.239	15.413	6.863	$957 V(F') + 319 V(E)$
6 反 復 Block	10.432	22.849	5.091	2.254	$662 V(B) + 24 V(E)$
7 誤 差 Error	24.116	43.296	12.897	9.182	638 V(E)

注) 1 から 4 行までの計算は SEARLE and HENDERSON⁴⁵⁾ の方法による。5 から 7 行の平方和は通常の分散分析を個々の検定林で行ない変動因別に合計したものである。

Note: Columns 1 to 4 see SEARLE and HENDERSON⁴⁵⁾, columns 5 to 7 are obtained by summing 12 ANOVA performed separately.

分散成分の推定値は Table 4 に示した。

Variance components are shown in Table 4.

副次級内にくり返し測定値を含む二元分類データ（家系×検定林）としたものをを用いた。この段階1の二元分類データは、各精英樹家系の検定林での供試回数がまちまちであるため、非常に多くの欠測値を含んでいる（Table 2）。もし、通常の分散分析を行なおうとすれば、共通家系のわずかな情報しか利用できないので、分散の推定値には、標本抽出による大きな誤差を伴うことになる。その点、HENDERSON's Method 3は、供試されているすべての家系の情報を利用することになるので、分散の推定値に、この種の誤差を伴う危険性は少ない。段階2では、それぞれの検定林で、プロット平均値を用いた通常の分散分析を行なって分割した平方和と期待成分を、3つの変動因（家系・反復・誤差）別に合計した。

分散の推定は、まず、段階2の誤差分散： $V(E)$ と検定林単位での家系分散： $V(F')$ について行なった。次に、段階1では、事前に反復の効果を除いたプロット平均値で計算を行なっている関係上、4行目から推定する誤差分散： $V(E')$ では過少推定となる。そこで、段階2の誤差分散： $V(E)$ を使って、2・3行目に含まれる家系分散： $V(F)$ とGE交互作用分散： $V(FS)$ の推定を行なった（Table 3）。

なお、樹高、胸高直径、枝張りについては、プロット平均値をそのまま計算した。生存率は、その平方根をアークサイン変換した値を計算に用いた。

2) 結果と考察

4つの形質について、変動因別に分割した平方和と、それぞれに含まれる期待成分はTable 3のとおりである。この分散分析表から、家系と検定林の交互作用を検定したところ、いずれの形質にも1%水準の有意差が認められた。

Table 3 では、検定林の効果を除いた平方和（2行目）は、検定林毎に計算した家系間平方和の合計（5行目）と一致する。そして、この2つの平方和の期待成分の間にも等号が成り立つことから、 $V(F') =$

Table 4 12検定林の情報をこみにして推定される分散成分
Variance componets estimated from the combined data of 12 plantations

分散成分 Variance componets	形質 Trait	樹高 Height	胸高直径 Diameter	枝張り Crown width	生存率 Survival ratio
家系分散 (複数検定林) Family variance (combined estimate)	V(F)	.0147	.0246	.0039	.0006
家系分散 (個別検定林) Family variance (plantation mean)	V(F')	.0294	.0466	.0094	.0024
家系×検定林交互作用分散 Family x plantation (G-E interaction)	V(F S)	.0147	.0220	.0055	.0017
誤差分散 Error variance	V(E)	.0378	.0679	.0202	.0144
家系平均値の反復力 ^{注)} (検定林単位) Repeatability of family means (plantation base)	R $\bar{r}$	.700	.673	.582	.331

注) $R\bar{r} = V(F) / [V(F') + V(E)/r]$, r ; 反復数 number of replications.

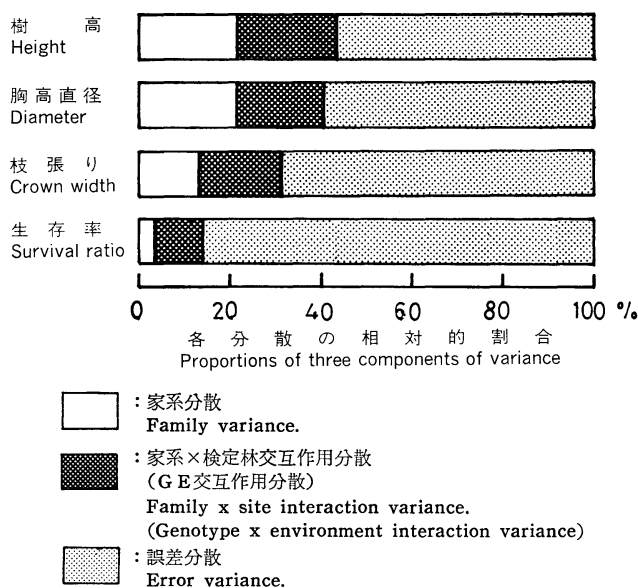


Fig. 2. 各形質の全分散の構成

Proportion of variance components to the total variance.

注) 検定林および検定林内反復の効果にもとづく分散は全分散に含めていない。
Variance due to site and replicatin effects are excluded from the total variance.

$V(F) + V(FS)$ の関係が確認される。このことは、Table 4 の分散成分のうち、段階2で推定した検定林単位の家系分散が、段階1の複数検定林の情報をあわせて推定した家系分散: $V(F)$ と交互作用分散 $V(FS)$ の和になることを示している。

それぞれの形質で推定した家系分散, G E交互作用分散, 誤差分散の相対的な大きさを Fig. 2 に示した。誤差分散は、いずれの形質でも半分以上を占めるが、樹高で最も小さく、生存率で大きい結果となった。家系分散は、樹高および胸高直径がほぼ同じ割合で大きく、生存率が最も小さい。G E交互作用分散

Table 5. 各検定林における共通家系の生長順位
Order of five years height of six common families in 12 plantations

精 英 樹 名 Family	次 代 検 定 林 ^{注)} Progeny trial plantaion											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
岩 村 田 9 Iwamura	3	1	4	6	1	1	1	5	2	6	3	1
臼 田 5 Usuda	4	4	2	4	5	6	6	6	6	4	5	6
北 佐 久 6 Kitasaku	5	3	5	1	3	5	5	1	1	2	6	5
南 佐 久 5 Minamisaku	1	5	1	2	4	3	4	3	4	4	2	4
南 佐 久 15 Minamisaku	2	1	6	3	2	2	3	2	3	1	1	3
南 佐 久 18 Minamisaku	6	6	3	5	6	4	2	4	5	3	4	2

注) Table 1. 参照 See Table 1.

Table 6. 共通家系の樹高測定値による12検定林をまとめた分散分析表
Combined analysis of variance for five years height
of six common families

変 動 因 Source	自 由 度 d.f.	平 方 和 S.S.	平均平方 M.S.	分 散 比 F-ratio
家 系 Family	5	1,3655	0,2731	3,051*
検 定 林 Plantation	11	37,5725	3,4157	38,164**
地 域 Area	2	5,7126	2,8563	0,807
地域内検定林 Plantation within area	9	31,8599	3,5400	18,172**
家系×検定林交互作用 Family x plantation	55	4,9201	0,0895	2,146**
家系×地域交互作用 Family x area	10	1,8940	0,1894	2,818**
家系×地域内検定林交互作用 Family x plantation within area	45	3,0261	0,0672	1,612*
検定林内反復 Replicatin within plantation	24	4,0628	0,1693	
誤 差 Error	120	5,0091	0,0417	
家系×検定林交互作用 Family x plantation (G-E interaction)	55	4,9201		
回帰の家系間差 Regressions	5	0,2206	0,0441	0,469
残 差 Deviations from regressions	50	4,6996	0,0940	2,254**

** ; 1%レベルで有意差あり
** ; Significant at 1% level.

* ; 5%レベルで有意差あり。
* ; Significant at 5% level.

の大きさは、いずれの形質とも家系分散と等しいか、やや大きい割合となり、無視できない大きさである。

各形質の検定林単位の家系分散と誤差分散から、検定林レベルでの家系平均値の反復力 (R^2) を計算した (Table 4)。4つの形質のうちでは、樹高の反復力が最も高い値を示した。しかも、樹高は、他のどの形質よりも G E 交互作用分散の割合が高い (Fig. 2)。このことから、それぞれの検定林での各家系の樹高平均値は、おのおのの検定林の環境のちがいをかなり敏感に、しかも正確に反映していると推測される。

2. 共通家系の樹高生長にもとづく検定林の区分

Ⅲ-1 で解析した4つの形質には、いずれも相当大きな G E 交互作用が確認された。このことから、次代検定の際、G E 交互作用をどう取扱うかを検討するために、この交互作用を小さくとどめた検定林の区分を行なった。Ⅲ-1 の解析結果から明らかなように、樹高は検定林単位での平均値の信頼性が最も高く、大きい G E 交互作用を示す形質であることから、検定林の区分を共通家系の樹高の測定値にもとづいて行なうことにした。

1) 解析の方法

まず、共通家系と検定林の間に G E 交互作用がみられるかどうかを、検定林ごとに各家系の生長順位をつけて調べた (Table 5)。つぎに、分散分析を行なって確かめた (Table 6)。さらに、この交互作用が、検定林の平均樹高に対して家系ごとに求めた回帰の相違にもとづくものであるかどうかを明らかにするために、FINLAY and WILKINSON¹³⁾ の方法にしたがって、交互作用を回帰の家系間差と回帰残差とに分割し

Table 7. 検定林相互間の相関係数
Correlation coefficients of height among 12 progeny trial plantations

地 域 Area	検 定 林 Plantation	A 地 域 A area				B 地 域 B area				C 地 域 C area			
		M 17	M 34	M 35	N 11	M 14	M 15	M 27	M 16	N 17	M 32	N 14	M 33
A 地域 A area	M 17	1.00	.50	.26	.62**	.26	-.40	-.12	-.85	-.73	-.12	-.52	-.12
	M 34	.69	1.00	.73**	.56*	.48	.81**	.51*	.28	.51*	.26	.59*	.60*
	M 35	.27	.77**	1.00	.23	.45	.48	.54	-.06	-.04	.45	.74**	.83**
	N 11	.53	.55	.07	1.00	-.60	.09	.65**	-.37	.61	-.35	.11	.46
B 地域 B area	M 14	-.00	.44	.33	-.13	1.00	.20	.16	.64**	-.42	.78**	.79**	.38
	M 15	.21	.35	.43	-.13	.34	1.00	.88**	.71	.81**	.84*	.93**	.57*
	M 27	-.12	.22	.56	-.43	.40	.90**	1.00	-.33	.69**	.41	.82**	.91**
	M 16	-.01	-.23	-.41	-.30	.33	-.56	-.49	1.00	.69**	.62	.70**	-.52
C 地域 C area	N 17	-.65	-.69	-.63	-.20	-.13	.15	.14	-.22	1.00	.51*	.70**	.49**
	M 32	-.54	.08	.62	-.56	.45	.25	.63	-.12	-.08	1.00	.70**	.85**
	N 14	-.49	.21	.34	-.17	.79*	.06	.31	.16	.05	.73	1.00	.70*
	M 33	-.39	.23	.75	-.28	.16	.08	.44	-.31	-.28	.90**	.54	1.00

注) 対角上の1.00より上半分は2検定林相互間で共通な家系を用いて計算した相関係数。対角上の1.00より下半分は、12検定林で共通な6家系を用いて計算した相関係数。

Correlation coefficients, upper half from diagonal 1.00 are calculated from common families on both plantations, and lower half from diagonal 1.00 are calculated from six families tested in all plantations,

** ; 1%水準で有意差あり。

Significant at 1% level.

* ; 5%水準で有意差あり。

Significant at 5% level.

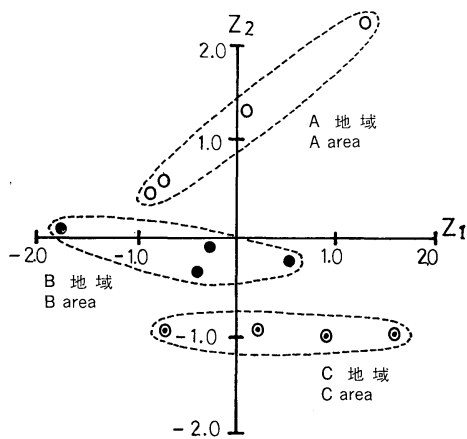


Fig. 3. 主成分分析による検定林の分類
Classification of progeny trial plantations
according to their principal component
scores, Z_1 and Z_2 .

注) 主成分分析には、12 検定林で共通な 6 精英樹家系の樹高測定値を用いた。

Note: The principal component analyses was performed based on the data of five years height of six plus-tree families which were planted commonly on the 12 sites.

た (Table 6)。

検定林の相互間において、精英樹家系が似たような生育をしているかどうかは、2 検定林で共通な家系のそれぞれの検定林での平均値を用いて相関係数を求めて、両者の類似性を調べることができる。検定林相互間の相関係数は、共通家系を用いた場合と、2 検定林ごとの組合せで、共通に使用されている家系を選び出して用いた場合の 2 通りについて計算した (Table 7)。

共通に供試した家系の生長反応から、似た生育条件をもつ検定林の区分を行なう際には、検定林を標本、各検定林での家系の平均値を変数とみなした主成分分析を行なうことによって、その総合特性値から判断する方法がある (明石¹⁾)。この種の系統適応試験でみだされる G E 交互作用の分析に主成分分析を用いることは奥野³⁷⁾により始められた。この方法で、農林ライブラリーのプログラムによって主成分分析を行ない、各検定林の第

1, 第 2 成分のスコアを求めた (Fig. 3)。

2) 結果と考察

Table 5 から明らかとなおり、家系の生長順位は検定林によって大きく入れ替っている。また、分散分析の結果から、交互作用には 1% 水準の有意差が認められた (Table 6)。さらに、この交互作用を回帰の家系間差とそれからの残差に分割したところ、回帰の家系間差に有意差は認められていない (Table 6)。以上のことから、共通家系と検定林の間にも、家系の順位変動を伴うほどの大きい E G 交互作用が確認された。そして、この交互作用は、いわゆる検定林の効果 (平均樹高) に比例して起こる性質のものではないと考えられる。

Table 3 に、各検定林の第 1, 第 2 成分にもとづく散布図を示した。第 1 成分の寄与率は 89%, 第 2 成分は 5% である。各検定林の第 1 成分のスコアは、それぞれの検定林の平均樹高とまったく一致しており、単に検定林の生育条件の良否を示す指標であると考えられる。したがって、検定林の区分は、それぞれの第 2 成分のスコアの大きさに着目して行なった (Fig. 3)。

第 2 成分のスコアが比較的大きい正の値をもつ 1 群を A グループ、0 周辺および比較的大きい負の値をもつ群をそれぞれ B, C グループとすると、A および B グループに分類される検定林は、地域的にみて比較的まとまった分布をしている傾向がある (Fig. 4)。すなわち、A グループは群馬から長野県東部の検定林である。B グループは、福島県北西の内陸部に位置する検定林で、いずれもカラマツの天然分布区域外である。また、C グループには、A グループの周辺部および B グループの南縁部に位置する検定林が含まれる。

次に、この予備的な地域区分の結果と、検定林相互間の相関係数による結果 (Table 7) との比較を行な

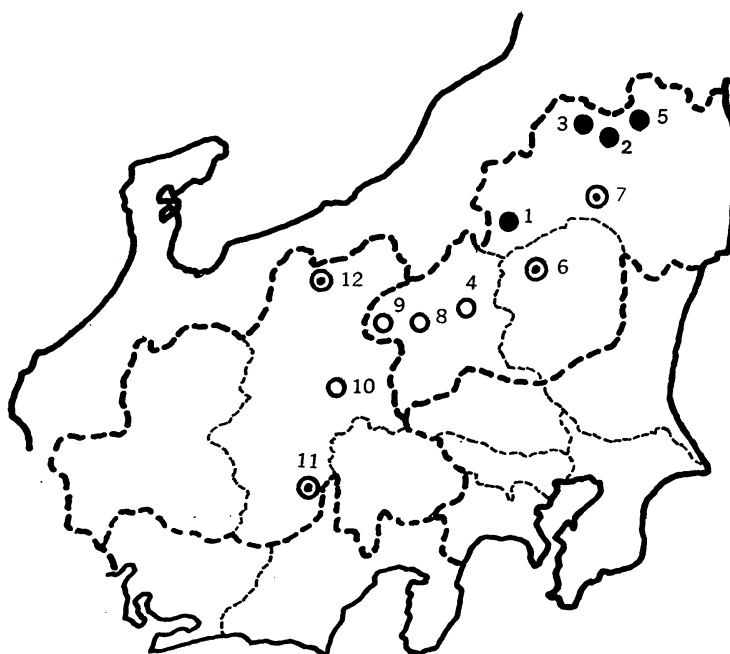


Fig. 4. 類別した各検定林の位置
Location of classified progeny trial plantations.

凡例：○：A地域の検定林 Progeny trial plantations classified to A area.
Legend ◎：B地域の検定林 " to B area.
●：C地域の検定林 " to C area.

Table 8. 共通家系の樹高測定値を用いた地域ごとの分散分析 (平均平方のみ表示)
Analysis of variance for five years height of common families
in each area (Mean squares are shown)

変 動 因 Source	自 由 度 d.f.	A 地 域 A area	B 地 域 B area	C 地 域 C area
家 系 Family	5	0.4128**	0.0700*	0.1692**
検 定 林 Plantation	3	3.7201**	3.3592**	3.3408**
家系×検定林交互作用 Family x Plantation	15	0.1134*	0.0343	0.0540
回帰の家系間差 Regressions	5	0.1392	0.0345	0.0959
残 差 Deviation from regressions	10	0.1005	0.0342	0.0330
検定林内反復 Replication within plantation	8	0.2441	0.2077	0.0561
誤 差 Error	40	0.0500	0.0259	0.0444

** ; 1%レベルで有意差あり。
** ; Significant at 1% level,

* ; 5%レベルで有意差あり。
* ; Significant at 5% level.

うと、共通家系による相関係数は、いくつかの例外はあるが、地域内の検定林相互間で高く、異なる地域に属する検定林相互間では低いか負の値をとることが多く、予備的な地域の区分結果と一致する。しかし、検定林相互間の共通な家系を用いて求めた相関係数については、予備的な地域区分の結果との一致の程度はそれほどよくなく、標本抽出によるふれのあることが認められる。とくに、B、C地域に属する検定林相互間に高い相関係数の得られた組合せが多い。

この予備的な地域区分にもとづいて、12か所の検定林は4か所ずつ3地域に区分されるとみなした分散分析を行ない、検定林およびGE交互作用を、それぞれ地域間と地域内の変動に分割した(Table 6)。地域と家系の交互作用には1%水準の有意差が認められる。このことから、交互作用を小さくとどめることを目的とした検定林の区分には、主成分分析を用いる方法が有効であることがうかがわれる。

しかし、地域内検定林と家系の交互作用にも、5%水準の有意差が認められる。そこで、地域ごとに分散分析を行なったところ、B、C地域内では交互作用は認められないが、A地域内で5%水準の有意差が認められた(Table 8)。A地域内検定林の第2成分のスコアは、第1成分のスコアに比例して大きくばらばらしていることから、さらに生育条件からみた細分化について検討の余地はある。

3. 検定林の区分結果の検討

交互作用を小さくおさえた検定林の区分が必要であるかどうかは、各検定林の情報を地域内、あるいは複数の地域をこみにして集約した場合のそれぞれについて、育種効果を推定し、比較を行なうことによって判断できる⁴⁶⁾。ここで推定する育種効果とは、すでに選抜されている精英樹について、後代家系による次代検定をへて、劣るクローンを採種園の体質改善によって除いた場合に期待される効果である。

1) 次代検定による育種効果の推定方法

次代検定による精英樹の選び直しは、複数検定林から得た後代家系の平均値にもとづいて行なわれるので、その育種効果の推定には平均値ベースの遺伝率 (Family heritability) と選抜差を用いる⁶⁹⁾。本論文では、家系分散: $V(F)$ を、FALCONER¹¹⁾ の定義した半兄弟家系の平均値の分散、すなわち $(1/4)V_A$ とみなして、NAMKOONG 他⁸⁰⁾ の示した方法に準じて育種効果を推定した (式3-2, 3-3)。

$$4G_2 = 2 \cdot S_2 \cdot (1/4) \cdot \sigma_{A'}^2 / \sigma_{TP}^2 \quad \dots\dots\dots (3-2)$$

$$\sigma_{TP}^2 = \frac{\sigma_w^2 + \sigma_{gw}^2}{nrs} + \frac{\sigma_p^2}{rs} + \frac{\sigma_{GE}^2}{s} + \frac{\sigma_{mf}^2}{m} + \sigma_g^2 \quad \dots\dots\dots (3-3)$$

$4G_2$: 体質改善による育種効果,

S_2 : 体質改善の際の選抜差,

$\sigma_{A'}$: 精英樹集団の相加的遺伝分散,

σ_{TP}^2 : 精英樹後代の表現型分散,

σ_w^2 : プロット内誤差分散,

σ_{gw}^2 : プロット内遺伝分散,

σ_p^2 : プロット間分散,

σ_{GE}^2 : GE交互作用分散 (精英樹と検定林),

σ_{mf}^2 : 雌親と雄親の交互作用分散,

σ_g^2 : 遺伝分散,

n : プロット内個体数, s : 検定林数,

m : 雌親当り雄親数, r : 検定林内反復数。

Table 9. 家系平均値の反復力を求めるための分散分析の方法
Form of analysis of variance for estimating variance components
for the several plantations combined, based on plot means

変 動 因 Source	自 由 度 d. f.	平均平方の期待成分 Expected mean squares
家 系 Family	$f - 1$	$V(E) + rV(FS) + rsV(F)$
検 定 林 Plantation	$s - 1$	$V(E) + rV(FS) + fV(SR) + frV(S)$
検定林内反復 Replication within plantation	$s(r - 1)$	$V(E) + fV(SR)$
家系検定林交互作用 Family x plantation	$(f - 1)(s - 1)$	$V(E) + rV(FS)$
誤 差 Error	$s(f - 1)(r - 1)$	$V(E)$

家系平均値の反復力

Repeatability of family means: $R\bar{f} = V(F) / [V(F) + V(FS)/s + V(E)/rs]$

凡 例: $V(F)$: 家系分散

f : 家系数

Note Family variance.

Number of families.

$V(S)$: 検定林分散

s : 検定林数

Plantation variance.

Number of plantations.

$V(SR)$: 検定林内反復分散

Replication within plantation variance.

$V(FS)$: 家系 × 検定林の交互作用分散

Family x plantation variance (GE-interaction).

$V(E)$: 誤差分散

r : 検定林内反復数

Error variance.

Number of replications.

ただし、自然受粉による精英樹家系から推定する家系分散: $V(F)$ は、以下に述べる理由から、相加的遺伝分散のほかには各家系内で共通な環境と遺伝変動を含んでいると考えられる。①この精英樹後代家系は、採種園から得られたものであるため、隣接するクローンあるいは開花期の近いクローンとの交配頻度が実際には高いと予想される。②精英樹クローンは、後代家系の生産性が異なるので、各家系の山出しまでの選苗率にはちがいがあ。したがって、本論文で用いる平均値ベースの遺伝率は、分子となる家系分散を厳密には相加的遺伝分散の推定値とみなせないで、以下、家系平均値の反復力 ($R\bar{f}$) として扱うこととする。

Table 9 に通常の分散分析表における家系分散: $V(F)$, GE 交互作用分散: $V(FS)$, 誤差分散: $V(E)$ と、それから計算される $R\bar{f}$ を示した。式 3-2, 3-3 と $R\bar{f}$ との間には、次のような関係がある。式 3-3 の右辺の最初の 2 つの項: $(\sigma_w^2 + \sigma_{gw}^2)/nrs + \sigma_p^2/rs$ は、Table 9 の $V(E)/rs$ に相当する。そして、第 3 項: σ_{GE}^2/s は $V(FS)/s$ に、第 5 項: σ_g^2 は $V(F)$ に該当する。また、前述したように精英樹の自然受粉後代を FALCONER (1960) の定義する半兄弟家系と仮定することによって、 $V(F)$ を $(1/4)\sigma_g^2$ とみなす。同様にこの仮定から、 m は非常に多いと考えて、第 4 項: σ_{mf}^2/m を式 3-3 から除く。したがって、式 3-2 の右辺: $(1/4) \cdot \sigma_A^2 / \sigma_{TP}^2$ は、Table 9 の $R\bar{f}$ と一致する。

ここでは、いくつかの場合の育種効果を推定して相互の比較を行なうことが目的なので、選抜強度 (Selection intensity) を 1.0 と一定にする。これは、選抜差 (Selection differential) を表現型の標準偏差の大きさ (σ_{TP}) にとることを意味し、次代検定による体質改善の効果は、以下の式で推定される。

$$\Delta G_2 = 2 \cdot \sigma_{TP} \cdot R\bar{f} \quad \dots\dots\dots (3-4)$$

III-2 の結果から、検定林は 3 地域に区分されるので、地域内の 4 検定林、2 地域づつ組合せた 8 検定

Table 10. 選抜差を表現型値の標準偏差の大きさにとった場合の育種効果の推定値
Genetic gain of five years height from the common family
data, assuming unit selection intensity

地 域 Area	A 地 域 A area	B 地 域 B area	C 地 域 C area	全 体 Total
$R\bar{f}$	.7253 ^{a)}	.5973 ^{b)}	.5826 ^{b)}	.6728 ^{c)}
A 地 域 $V(\bar{f})$	.1852	.1167	.1073	
A area ΔG	.2688	.1394	.1250	
$\Delta G(\%)$	110.4	105.5	104.6	
$R\bar{f}$		.5099 ^{a)}	.7277 ^{b)}	.0871
B 地 域 $V(\bar{f})$		.0753	.0850	
B area ΔG		.0768	.1237	
$\Delta G(\%)$		103.1	104.7	
$R\bar{f}$			.6812 ^{a)}	104.5
C 地 域 $V(\bar{f})$			.1184	
C area ΔG			.1613	
$\Delta G(\%)$			105.7	

a) 各地域内の情報によって選抜を行なった場合。

Data from single area.

b) 各2地域の情報を合わせて選抜を行なった場合。

Data from two area.

c) 3地域の情報を合わせて選抜を行なった場合。

Data from total area.

凡例) : $V(\bar{f})$; 家系平均値の標準偏差

Notes Standard deviation of family means(m).

ΔG ; 育種効果

Genetic Gain (m).

$\Delta G(\%)$; (育種効果/平均値)×100

(genetic gain/progeny mean)×100

林および12検定林全部の情報を集約した場合の計7通りについて育種効果を推定した。以下の解析では、まず共通家系の樹高の測定結果だけを用いて育種効果を求めて地域区分に関する検討を行なったのち、それぞれの地域組合せ別に、供試されている全家系の情報にもとづく、4形質の育種効果を推定して、先の結果を確認した。

2) 共通家系の樹高生長による地域区分の検討

前述した7通りの情報の組合せについて、分散分析を行ない3つの分散成分、 $V(F)$ 、 $V(FS)$ 、 $V(E)$ を求め、先にしめした方法によって育種効果を推定した結果はTable 10のとおりである。

次代検定による育種効果を高めるという観点から、各地域組合せ別の家系平均値の反復力と育種効果を検討すると、地域区分はA地域とB+C地域の2つでよいと考えられる。すなわち、A地域では地域内に交互作用が認められるので、検討の余地は残るが、Table 10の結果から判断するかぎりにおいては、地域内の検定林の情報による反復力と育種効果が最も高い。このことから、A地域の情報は他の地域のそれとは別に扱うことが望ましいと考えられる。

B、C地域は、予備的な区分では別のグループとしたが、両地域に属する検定林相互間の相関係数は高い値を示す傾向がある(Table 7)。また、両地域の情報をあわせた場合の反復力は、地域別に求めた場合よりも高まっている。このことから、B、C地域は両方の情報をあわせて検定を行なってもよいと考えられる。

3) 供試全家系の情報にもとづく育種効果の推定

分散成分の推定は、III-1.と同様に HENDERSON'S Method 3 と通常の分散分析を組合せた方法によった。

Fig. 5 に、この方法によって求めた3つの分散成分、 $V(F)$ 、 $V(FS)$ 、 $V(E)$ を示した。なお、検定林の効果は、IV-2で明らかにするが、精英樹家系の表現型値から除くことができるとして、検定林内反復の効果とともに、全分散には含めていない(Fig. 5)。

この分散成分を用いて、地域組合せ別に各形質の家系平均値の分散： $V(F)$ 、家系分散の比： $V(F)/V(F)$ 、家系平均値の反復力： $R\bar{f}$ 、とGE交互作用を検定した値を求めた(Table 12)。 $V(F)$ 、 $R\bar{f}$ の計算は、Table 9 に示した方法とほぼ同じである。ただし、精英樹各家系の供試回数(s)は一定でないの

Table 11. 各形質の地域別平均値と検定林平均値によるレンジ
Plantation mean and range of the four traits in three areas

地 域 Area	1 検定林あたり供試 家系数 Number of families tested in a plantation	形 質 Trait			
		樹 高 Height(m)	胸 高 直 径 Diameter(cm)	枝 張 り Crown(m) width	生 存 率 Survival ratio(%)
A	$\frac{27.5}{25 - 31}$	$\frac{2.55}{2.25 - 3.13}$	$\frac{1.87}{1.43 - 2.52}$	$\frac{1.27}{0.95 - 1.63}$	$\frac{.94}{.92 - .98}$
B	$\frac{29.5}{24 - 31}$	$\frac{2.40}{1.85 - 2.90}$	$\frac{1.72}{0.91 - 2.14}$	$\frac{1.20}{0.94 - 1.50}$	$\frac{.87}{.69 - .95}$
C	$\frac{25.8}{24 - 31}$	$\frac{2.70}{2.20 - 3.14}$	$\frac{2.10}{1.47 - 2.70}$	$\frac{1.36}{0.98 - 1.66}$	$\frac{.93}{.78 - .99}$

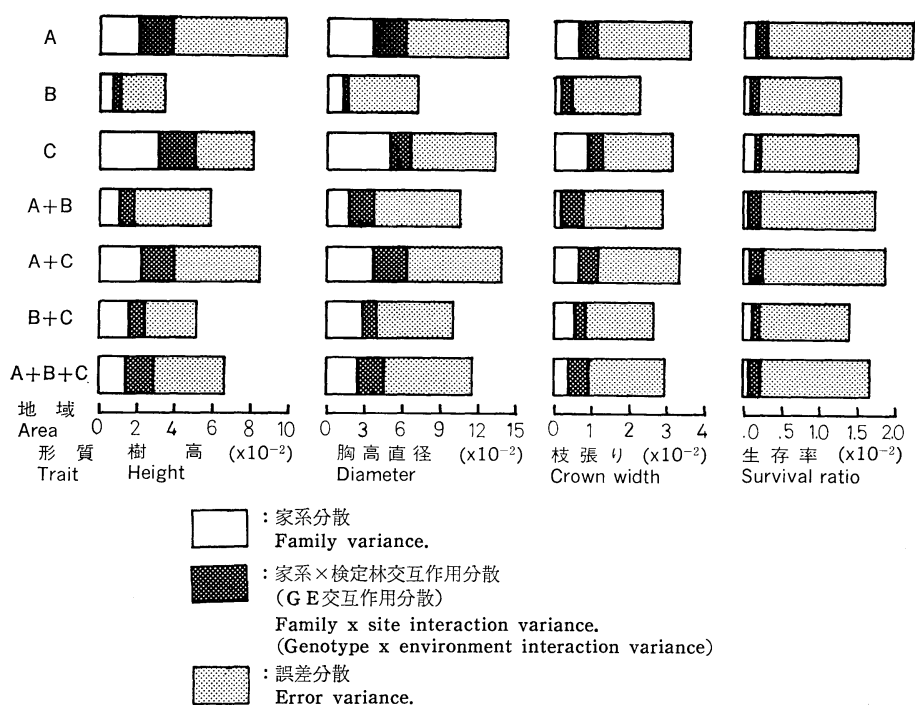


Fig. 5. 各地域組合せ毎に推定した各形質の分散成分
Magnitude of three components of variance to the total variance estimated for each area.

で、以下に示した方法で近似的な平均供試回数 (s') を求め、 s の代わりに用いた。

$$s' = [N - (\sum n_i^2) / N] / (a - 1) \quad \dots\dots\dots(3-5)$$

a : 精英樹家系数, N : 延べ供試回数, n_i : i 精英樹の供試回数。

つぎに、式3-4を用いて、選抜強度を1.0としたときの育種効果を推定した (Fig. 6)。この育種効果は、それぞれの形質について別々に選抜を行なった場合に期待される値であり、形質間の相関反応は考慮していない。

4) 供試全家系の情報にもとづく地域区分の検討

家系分散の推定値は、C地域で最も大きく、A地域のそれも全地域をこみにした際に推定されたものより大きい。一方、B地域の家系分散は、上述の2地域に比べて極端に小さい (Fig. 5)。その原因は、B地域がカラマツの天然分布区域外であるため、概して精英樹家系の生育が悪く、はっきりした家系間差が生じなかったことによると推測される (Table 11)。また、B地域の検定林は平均すると1か所あたりの供試家系数が多く、他の2地域の検定林に比べて試験精度がやや劣ることも、一因と考えられる (Table

Table 12. 各形質の地域組合せ別の表現型平均値の反復力
Phenotypic variances and repeatabilities of family means

形 質 Trait	地 域 Area	A	B	C	A + B	A + C	B + C	A + B + C
樹 高 Height(m)	$V(F)/V(F')$	.525	.699	.773	.427	.562	.672	.501
	$V(\bar{f})$	.0368	.0124	.0382	.0173	.0303	.0208	.0196
	$R\bar{f}$	.555	.631	.809	.606	.731	.793	.750
	F	1.945**	1.428*	1.858**	2.043**	2.134**	1.886**	2.163**
胸 高 直 径 Diamer(cm)	$V(F)/V(F')$	.581	.913	.736	.467	.562	.728	.527
	$V(\bar{f})$	.0584	.0221	.0639	.0281	.0493	.0363	.0326
	$R\bar{f}$	.614	.625	.767	.624	.731	.784	.754
	F	1.972**	1.069**	1.782**	1.884**	2.139**	1.516**	1.975**
枝 張 り Crown width(m)	$V(F)/V(F')$	.547	.364	.692	.215	.562	.603	.412
	$V(\bar{f})$	.0117	.0054	.0126	.0049	.0098	.0075	.0061
	$R\bar{f}$	.516	.323	.703	.342	.682	.686	.637
	F	1.609**	1.521**	1.642**	1.875**	1.724**	1.564**	1.817**
生 存 率 Survial ratio (arcsin√%)	$V(F)/V(F')$	.526	.405	.682	.221	.314	.537	.232
	$V(\bar{f})$	.0050	.0027	.0034	.0023	.0026	.0023	.0017
	$R\bar{f}$	.320	.283	.449	.241	.314	.470	.315
	F	1.233	1.306	1.162	1.379**	1.333*	1.240	1.381*
家系当り平均供試回数 Aproximate mean of tested locations per family	s'	2.33	2.45	2.70	4.05	3.99	3.99	5.57

注) 表中の記号は以下のとおり。Symbols are as follows.

s' : 3-5式参照

See formula 3-5.

F : 家系検定林の交互作用のF検定

F-test for family x plantation effect.

* : 5%で有意差あり

Significant at 5% level.

$V(\bar{f})$: 家系平均値の表現型分散

Phenotypic variance of family means.

** : 1%レベルで有意差あり

Significant at 1% level.

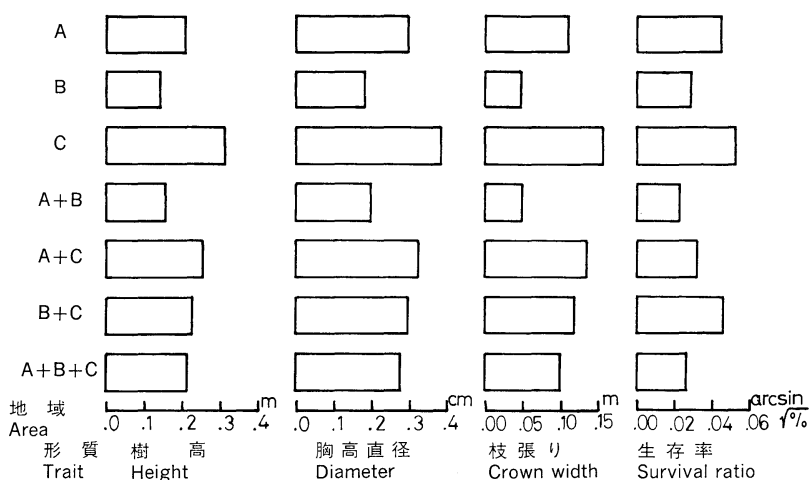


Fig. 6. 各地域組合せ毎に推定した各形質の次代検定による育種効果

Predicted genetic gain of four traits, based on the variance componets shown in Fig. 5.

注) 育種効果は3-4式によって推定した。

Note: Genetic gains are estimated from the formula 3-4.

11)。

つぎに、家系分散の比をみると、1つの例外(B地域の枝張り)はあるが、地域単独の値が全地域から得られる値より高い(Table 12)。このことは、検定林の区分が適切に行なわれており、地域内で情報を集約することが、共通に推定できる遺伝変異を大きく保つうえで有利であることを示したものと考えられる。

家系平均値の反復力は、C地域についてB+C地域での値がどの形質でも高い(Table 12)。一方、A+B地域の反復力は、いずれの形質でもA、B地域単独で求めた値とほぼ等しいか、やや下回っているもので、両地域の情報をあわせる利点は少ないものと思われる。また、A+C地域では、生長形質の反復力は比較的高いが、G E交互作用分散が各地域組合せのなかで最も大きい(Fig. 5)。そして、生存率の反復力は、それぞれの地域単独での値より低い。IVで明らかにするが、この2つの地域では家系の生長反応が異なるとともに、本論文では複数形質の総合評価を目的としたので、以下、両地域の情報は別々に扱うこととする。

育種効果は、いずれの形質でも家系分散、反復力ともに最も高いC地域単独の場合が最も大きい。また、A地域についても、すべての形質でA+B+C地域の育種効果を上回っている(Fig. 6)。したがって、この2地域では地域単独の検定が有利であると考えられる。

B地域での育種効果は、この地域の家系分散が小さいため、G E交互作用の割合は低いにもかかわらず、生存率以外の形質ではA+B+C地域のそれを下回る(Fig. 6)。ただし、B+C地域の育種効果は、すべての形質でA+B+C地域のそれを上回っている。このことから、B地域の検定は、C地域の情報も加えて行なうことが望ましいと思われる。

IV 次代検定の方法

林業は、気候、土壌等の栽培条件を人為的に制御することが困難な自然環境のもとで営まれているため、造林材料には生産性が優れていることとともに、それぞれの環境に対する適応性を備えていることが求められる。林木育種事業の成果は、実際の造林をとおして林業のなかで実現されるものであるから、次代検定は、先に述べた林業生産の特殊性をふまえて、これに即した情報と材料の提供を目的とすることが必要である。そして、このことを達成するには、検定林を区分するもととなったGE交互作用を引き起す要因を解明することと、各地域の情報をどうまとめる的確な精英樹の選択利用を行なうか、が重要である。

GE交互作用の原因を明らかにすることは、各家系の生長反応の相違にもとづいて行なったⅢの検定林区分の妥当性を裏付けることであるとともに、選び直した精英樹から生産する種苗を普及する際に対象地域を定める目安となる。また、精英樹の的確な選択利用を行なうには、その評価が生長形質とともに適応性も考慮した総合的なものであること、そして、それぞれの精英樹の評価のもととなる各形質が特定の検定林の効果を含まない、いわゆる相互に比較できる値であることが必要である。

本章では、まず、GE交互作用の原因となる環境要因を探った(Ⅳ-1.)。ついで、特定の検定林の効果を除いた各精英樹の修正平均値を推定する方法を考案するとともに、これを地域別に適用した(Ⅳ-2.)。さらに、各精英樹の地域での適応性を調べることで、再度、地域区分についての検討を行なった(Ⅳ-3.)。そして、初期の造林成績で優れた精英樹を選抜することを目的に、4形質すべてを選抜情報として組み込んだ選抜指数式を作製し、これを用いて各精英樹の総合評価を地域別に行なった(Ⅳ-4.)。

1. 気象因子と検定林の区分との関係

1) 解析の方法

まず、気象地図²⁴⁾から、各検定林の月別平均気温と降水量とを読み取り、それぞれの温量指数、寒さの指数、11～3月および4～10月の降水量を求めた。4つの気象因子のうち、温度に関連する2因子はⅢ-2.の検定林の区分と直接的にはほとんど関係していないが、降水量、とくに11～3月の降水量には、地域間に差が認められる(Table 13)。そこで、11～3月の降水量と4～10月の降水量の相関図に各検定林をプロットしたところ、地域によって降水のパターンはかなり異なることが認められた(Fig. 7)。

そこで、降水量の季節的な違いが、それぞれの検定林を区分する際の目安となるかどうかを判別分析に

Table 13. 検定林の気象要因の分散分析
Analysis of variance for climatic factor of progeny trial plantations

変 動 因 Source	自 由 度 d. f.	平 均 平 方 Mean squares			
		暖かさの指数 Warmth index	寒さの指数 Coldness index	11～3月の降水量 Precipitation (Nov.-Mar.)	4～10月の降水量 Precipitation (Apr.-Oct.)
地 域 間 Between area	2	30.33	65.33	2412.00**	576.08
地 域 内 Within area	9	146.00	72.03	48.22	150.97

** : 1%レベルで有意差あり
Significant at 1% level.

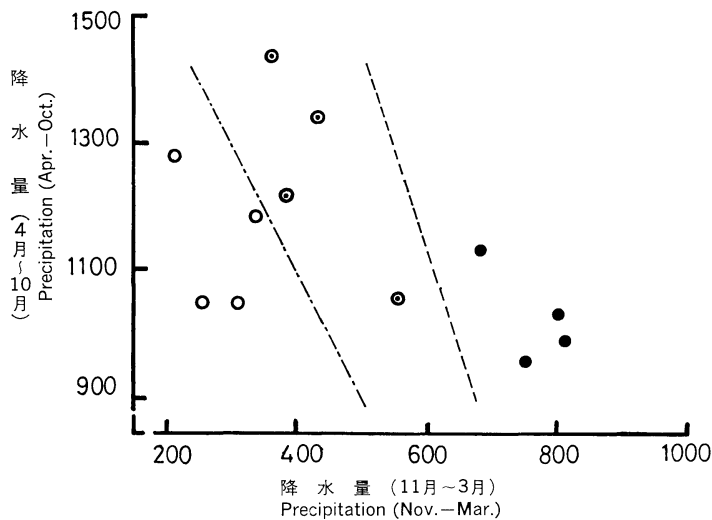


Fig. 7. 検定林の地域区分と季節別降水量との関係

Relationship between classified progeny trial-plantations and their seasonal precipitation.

注) 検定林の分類 (Fig. 3 参照)

Note: progeny trial plantations (See Fig. 3).

○: A地域 ●: B地域 ⊙: C地域
A area B area C area

判別関数による判別界 (Table 14 参照)

Discriminant boundary by discriminant functions (See Table 14).

—————: A地域とC地域
A area vs. C area
-----: B地域とC地域
B area vs. C area

Table 14. 地域区分に用いた判別関数

Discriminant functions for discriminating A and C, and B and C areas.

地域の組合せ Area combinations	判別関数の係数 Coefficients of functions		判別の精度 Accuracy of discrimination	
	降水量 precipitation (11~3月) (Nov.-Mar.)	降水量 precipitation (4~10月) (Apr.-Oct.)	判別の効率 Efficiency of discrimination (D ²)	誤判別の確率 Probability of miss classification (%)
A地域とC地域 A area vs. C area	-0.656	-0.296	13.470	3.3
B地域とC地域 B area vs. C area	1.086	0.346	27.517	0.5

よって確かめた。Fig. 7 から明らかなように、3つの地域は11~3月の降水量が少ない方から、A, C, B地域の順である。したがって、AとC地域、CとB地域の区分を行なえば、各検定林は3つの地域へ分類できる。したがって、2つの降水量(11~3月, 4~10月)によって2地域ずつを区分する2通りの判別関数を計算した (Table 14)。それぞれの判別関数によって表したA, C地域およびC, B地域の判別界を Fig. 7 に示した。

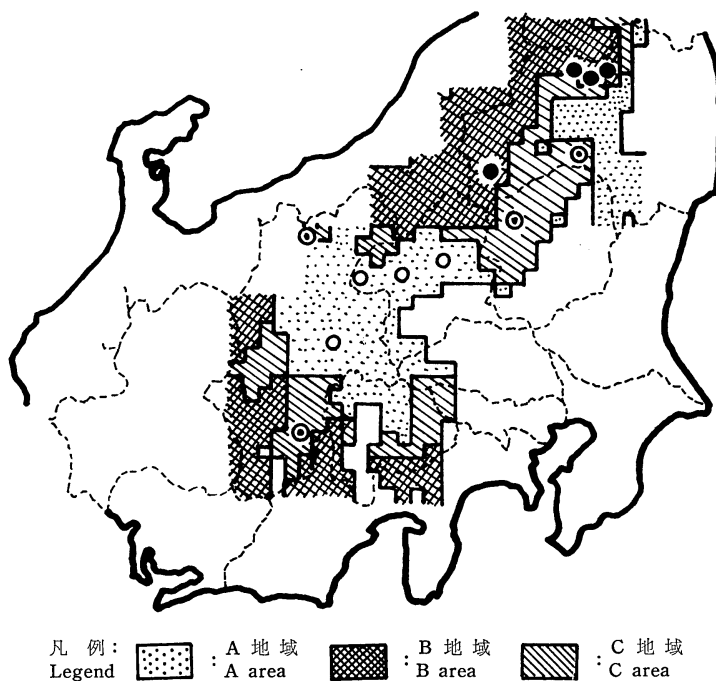


Fig. 8. 季節別降水量によるA・B・C地域の区分
 Area classification according to the seasonal pattern of precipitation.

注) 地域区分は Table 14 に示した判別関数を用いて行なった。
 Note: Classification was performed by using discriminant functions shown in Table 14.

さらに、検定林が設定されている地域は、この季節的な降水量のちがいにともづいて、どう分けられるかを調べた。まず、対象地域を緯度1度あたり25等分、経度1度あたり20等分したメッシュ(8.9×9.0 km)に分け、メッシュごとに気象地図から降水量(11～3月、4～10月)を読み取った。そして、先の2つの判別関数を用いて各メッシュの判別値を求め、A、B、Cのいずれかへ分類した(Fig. 8)。ただし、Fig. 8では、温量指数95以上のメッシュについては分類の対象から除いた。

2) 結果と考察

前章の検定林区分は、降水量の季節的なちがいと密接な関係があると考えられる。このことはFig. 7、からうかがえるが、A、CおよびC、B地域を降水量(11～3月、4～10月)の情報だけで分類する判別関数の精度が非常に高いことから確認できる(Table 14)。さらに、この2つの判別分析によって、地図上で3つの地域に区分したところ、各メッシュの降水量の情報は検定林のそれとは別に読み取ったにもかかわらず、12か所のうち11か所の検定林が、あらかじめ分類した地域に区分されている(Fig. 8)。したがって、カラマツ精英樹にみられるGE交互作用の相当大きい部分は、降水量の季節的な違いによって、ほぼ説明づけることができるものと推測される。

そして、この地域分類方法は、カラマツの適地とされる場所の気候的な特徴ともよく一致する。林²¹⁾は、カラマツは年降水量が比較的少なく乾燥し、しかも降水の配布状態は冬期の降水が少なく、夏の植物

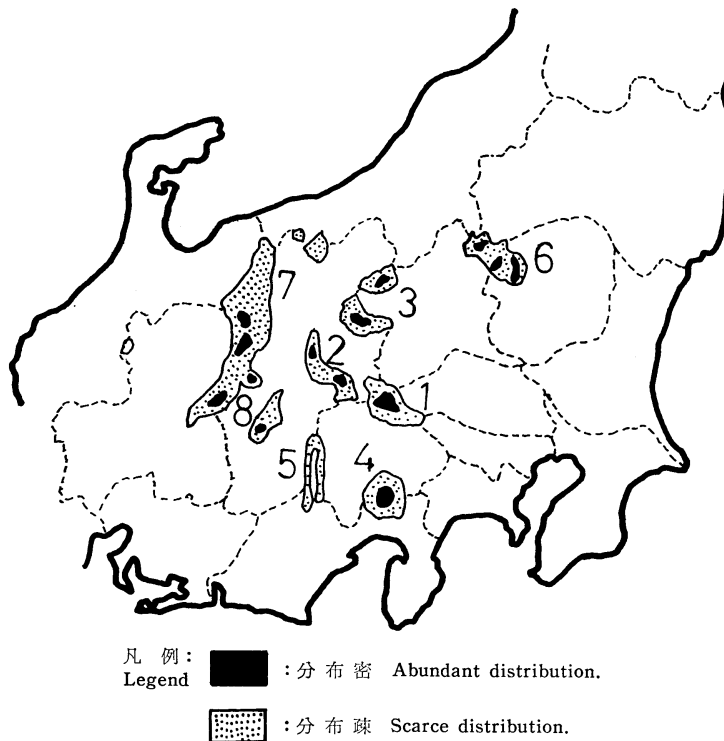


Fig. 9. カラマツの天然分布とその系統⁵⁴⁾
 Natural distribution of Japanese larch⁵⁴⁾

- | | | |
|------------|-----------|---------|
| 1. 川上・東山梨系 | 2. ハケ岳系 | 3. 浅間山系 |
| 4. 富士山系 | 5. 南アルプス系 | 6. 日光山系 |
| 7. 北アルプス系 | 8. 木曽系 | |

の最生育期間に降水の多いような気候を好むとしている。このことは、Fig. 7 に示した判別関数の判別界によって表わされる関係そのものであり、この考え方にもとづくと、カラマツの生育に適した環境は A, C, B 地域の順になると考えられる。

高橋⁵⁴⁾は、カラマツの天然分布の中心は、川上・東山梨系およびハゲ岳系であるとしている (Fig. 9)。Fig. 8 から明らかなように、A 地域はこの 2 つの地域を含んでおり、さらにこの A 地域を囲むように C, B 地域が同心円状に分布しているとみなせる。このことから、Fig. 8 に示した地域分布は、総体的にみると高橋の中心郷土説ともほぼ対応したものであると言える。

ただし、この地域区分は、わずかに 12 か所の検定林という点の情報にもとづくものであるため、標本数が少ないことによる不十分さは、まぬがれない。したがって、今後より多くの検定林の情報によって、この問題に関する検討を行なう必要があると思われる。

2. 精英樹家系の修正平均値を推定する方法

1) 修正平均値の推定方法

各検定林の家系別平均値から、検定林間の地力差を除いた精英樹各家系の修正平均値を推定するには、まず、検定林別家系平均値 (y_{ij}) が、家系の効果 (α_i) と検定林の効果 (β_j) の和になると仮定した次の線型モデル (4-1) を考える。

$$y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \varepsilon_{ij} \quad \dots\dots\dots(4-1)$$

$$\sum_i^a \varepsilon_{ij} = \sum_j^b \varepsilon_{ij} = 0.$$

μ : 母集団の平均, ε_{ij} : 誤差, a : 家系数, b : 検定林数。

このモデルは, $\mu^\circ, \alpha_i^\circ, \beta_j^\circ$ を未知数とする以下に示した正規方程式 (4-2) であらわされるが, 実質的には未知数が式の数より多いため, そのままでは α_i, β_j を求めることはできない。

$$\begin{pmatrix} n_{..} & n_{1.} & \cdot & \cdot & \cdot & n_{a.} & n_{.1} & \cdot & \cdot & \cdot & n_{.b} \\ n_{1.} & n_{1.} & & & & & & & & & \\ \cdot & \cdot & \cdot & 0 & & & & \{n_{ij}\} & & & \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & & & & & & \\ n_{a.} & & & & & n_{a.} & & & & & \\ n_{.1} & & & & & & n_{.1} & & & & \\ \cdot & & & & & & & \cdot & \cdot & 0 & \\ \cdot & & \{n_{ij}\} & & & & & & & & \\ \cdot & & & & & & & 0 & & \cdot & \\ n_{.b} & & & & & & & & & n_{.b} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \mu^\circ \\ \alpha_1^\circ \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ \alpha_a^\circ \\ \beta_1^\circ \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ \beta_b^\circ \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} y_{..} \\ y_{1.} \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ y_{a.} \\ y_{.1} \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ y_{.b} \end{pmatrix} \quad \dots\dots\dots(4-2)$$

$n_{1.} \sim n_{a.}$: 各家系の供試回数, $n_{.1} \sim n_{.b}$: 各検定林の供試家系数, $y_{1.} \sim y_{a.}$: 家系別観測値の和, $y_{.1} \sim y_{.b}$: 検定林別観測値の和。

SEARLE⁴⁴⁾ は, 4-2 式を次のようにして解いている。まず, $\mu^\circ = \beta_b^\circ = 0$ として 4-3 式を得る。ここに示した各家系の値 (α_i°) は,

$$\begin{pmatrix} n_{11} & \cdot & \cdot & \cdot & n_{1, b-1} \\ \cdot & \cdot & 0 & \cdot & \cdot \\ 0 & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ & n_{a.} & n_{a1} & \cdot & \cdot & n_{a, b-1} \\ n_{11} & \cdot & \cdot & n_{a1} & n_{.1} & \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & 0 \\ \cdot & \cdot & \cdot & 0 & \cdot & \\ n_{1, b-1} & \cdot & n_{a, b-1} & & n_{., b-1} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \alpha_1^\circ \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ \alpha_a^\circ \\ \beta_1^\circ \\ \cdot \\ \cdot \\ \beta_{b-1}^\circ \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} y_{1.} \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ y_{a.} \\ y_{.1} \\ \cdot \\ \cdot \\ y_{.b-1} \end{pmatrix} \quad \dots\dots\dots(4-3)$$

$\mu^\circ = \beta_b^\circ = 0$ とした関係上, 4-1 式で $\sum_i \alpha_i = 0, \sum_j \beta_j = 0$ とした場合の α_i と μ とを含んでいる。言い換えれば, α_i° は, β_b の効果を基準に検定林間の地力差を表現したときの検定林の効果 (β_j) を除いた, i 家系の値である。この α_i° は, 4-3 式の上半分から β_j° と $y_{i.}$ だけで以下のように表わせる。

$$\alpha_i^\circ = \bar{y}_{i.} - (1/n_{i.}) \sum_j n_{ij} \cdot \beta_j^\circ \quad \dots\dots\dots(4-4)$$

4-4 式を 4-3 式の下半分に代入して整理すると, α_i° は消去されて, β_j° だけが未知数で大きさが $[(b-1) \times b]$ の正規方程式を得る。この式を解いて, 各検定林の値 (β_j°) を得たのち, これを 4-4 式に代入すれば, 各家系の値 (α_i°) を得る。

このようにして求めた $\alpha_i^\circ, \beta_j^\circ$ を用いて, 観測値の推定 ($\hat{y}_{ij}$) は以下の 4-5 式で行なう⁴⁴⁾。

$$\hat{y}_{ij} = \alpha_i^\circ + \beta_j^\circ \quad \dots\dots\dots(4-5)$$

そして, 各検定林の効果 (β_j°) と全検定林の効果の平均 ($\sum_j \beta_j^\circ / b$) との差を, 各観測値から差し引くことによって, 異なる検定林間でも比較可能な修正観測値 (y'_{ij}) を得る。

$$y'_{ij} = y_{ij} - [\beta_j - (\sum_j \beta_j^2 / b)] \quad \dots\dots\dots (4-6)$$

ここで、4-6式に4-5式を代入すると次のようになる。

$$y'_{ij} = (\alpha_i^2 + \beta_j^2 + \varepsilon_{ij}) - [\beta_j - (\sum_j \beta_j^2 / b)] = \alpha_i^2 + (\sum_j \beta_j^2 / b) + \varepsilon_{ij} \quad \dots (4-7)$$

$$(\because y_{ij} = \hat{y}_{ij} + \varepsilon_{ij})$$

さらに、修正観測値 (y'_{ij}) を家系別に合計して、おのこの供試回数 ($n_{i.}$) で割ると、各家系の修正平均値 ($\hat{y}_{i.}$) が得られる。

$$\begin{aligned} \hat{y}_{i.} &= (\sum_j^{n_{i.}} y'_{ij}) / n_{i.} = \{\sum_j^{n_{i.}} \{\alpha_i^2 + (\sum_j \beta_j^2) / b + \varepsilon_{ij}\}\} / n_{i.} \\ &= \alpha_i^2 + (\sum_j \beta_j^2) / b \quad \dots\dots\dots (4-8) \\ (\because \sum_j^{n_{i.}} \varepsilon_{ij} &= 0) \end{aligned}$$

4-8式において、 α_i^2 は β_b の効果を基準に検定林間の地力差を表現したときの検定林の効果を除いた各家系の値であり、 $(\sum_j \beta_j^2) / b$ は検定林の効果の平均と基準にした β_b との差である。このことから、両者の和である各家系の修正平均値 ($\hat{y}_{i.}$) は、その地域の平均的な場所でそれぞれの家系が示す推定値であるとみなされる。

2) 適用結果

地域ごとに検定林別家系平均樹高のデータへ4-5式を適用した際の、実際の観測値とその推定値の相関は Fig. 10 のとおりである。このモデル (4-1式) による残差 (SSE) は、次の4-9式で求められる⁴⁴⁾。さらに、家系の修正平均値の標準誤差は、4-10式によって近似値を計算した。地域別および地域

$$SSE = \sum_i \sum_j y_{ij}^2 - \{\sum_i (y_{i.}^2 / n_{i.}) + \sum_j (\beta_j^2 \cdot b_j)\} \quad \dots\dots\dots (4-9)$$

b_j : β_j^2 を解く正規方程式の右辺ベクトル

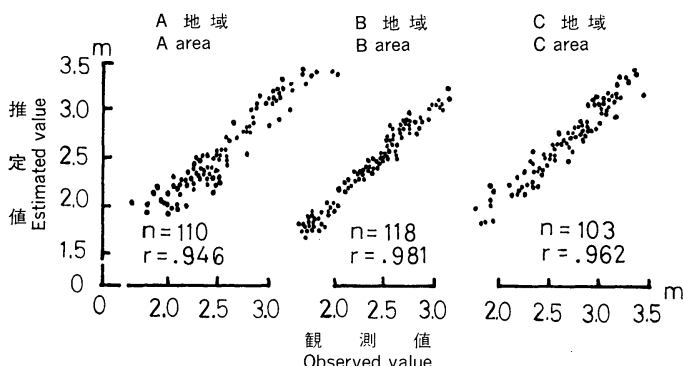


Fig. 10. 5年生樹高の観測値と推定値との地域別相関
Correlation of five years height between observed value and estimated value in three areas.

注) 観測値は検定林別家系平均値。

Notes : Observed values are family means at each progeny trial plantation.

推定値は4-5式による。

Estimated values are calculated from the formula 4-5.

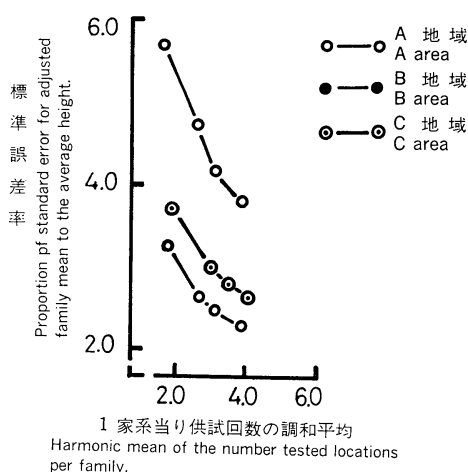


Fig. 11. 家系別修正平均樹高に伴う
標準誤差率の推移

The change of standard error for adjusted family mean height with the harmonic mean of tested locations.

注) 家系別修正平均値の標準誤差は4-9式および4-10式から求めた。

Note: Standard error for adjusted family mean are calculated from formula 4-9, 4-10.

$$\text{家系平均の標準誤差} = \sqrt{[SSE / (n_{..} - a - b + 1)] / n_h} \dots\dots\dots (4-10)$$

n_h : 各家系の供試回数の調和平均

をこみにした4通りについて、この方法を適用したときの標準誤差率の平均供試回数（調和平均）に対する推移を Fig. 11 に示した。

A地域内のGE交互作用は、B、C地域内のそれに比べて比較的大きいことを確認している(III-1, 2)。このモデル(4-1式)では、GE交互作用はあったとしても誤差として扱うことになるので、A地域のように交互作用が多少大きいと、観測値に対する推定値の適合が幾分劣る(Fig. 10)。その結果、家系の修正平均値に伴う誤差も大きくなる(Fig. 11)。したがって、この方法で精英樹家系の修正平均値を正確に推定するためには、GE交互作用を小さくとどめる検定林の区分が必要であり、区分した検定林群別にこの方法を適用することが望ましい。

3. カラマツ精英樹の地域適応性

1) 解析の方法

この解析には、III-2. で区分した3つの地域で共通に供試されている精英樹28家系の検定林平均樹高を用いた。まず、IV-2. で示した方法によって、各精英樹家系の樹高の修正平均値をA・B・Cの地域別に計算した。ここでは、この各精英樹の修正平均値を、それぞれの地域での平均的な生長反応を示す値とみなして、地域間の比較を行なう際の基礎データとした。

精英樹家系の生長の地域間比較は、まず、この28家系の修正平均値による地域間相関をとることにより行なった(Fig. 12)。つぎに、この28家系を3つの変数(地域別修正平均値)をもつ標本とみなした主成分分析を行なって、地域による生長反応にもとづいた精英樹家系の区分を試みた(Fig. 13)。

2) 結果

28家系の修正平均値の地域間相関は、いずれの組合せとも1%水準の有意差が認められた(Fig. 12)。ただし、図から明らかなように、各地域組合せとも、地域別に得た修正平均値にはかなりのくいちがいがあ。組合せ別にみると、B-C地域間の相関がA-B、A-C地域間の相関に比べてやや高い。

主成分分析で求めた第1・2成分の家系別スコアによる各家系の散布を Fig. 13 に示した。各家系の第1成分のスコアは、12検定林全部の家系別平均値から求めた修正平均値と非常に高い相関がある(Fig.

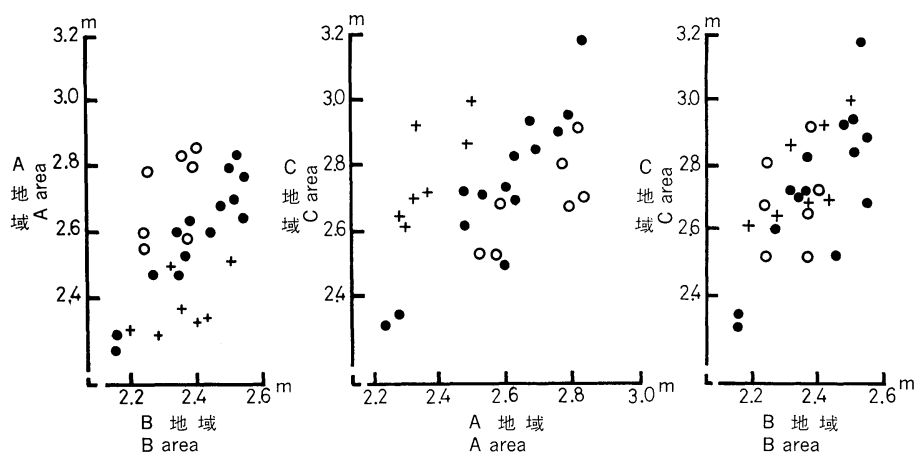


Fig. 12. 精英樹家系別修正平均樹高の地域間相関

Correlation of adjusted family mean height between A area, B area and C area.

注) 各家系の修正平均樹高は 4-8 式により地域別に計算した。

Note: Adjusted family means are calculated from formula 4-8.

各家系の分類は Fig. 13 の主成分分析による。

Families were classified into three groups according to their principal component scores shown in Fig. 13.

○: I グループ I group, ●: II グループ II group, +: III グループ III group.

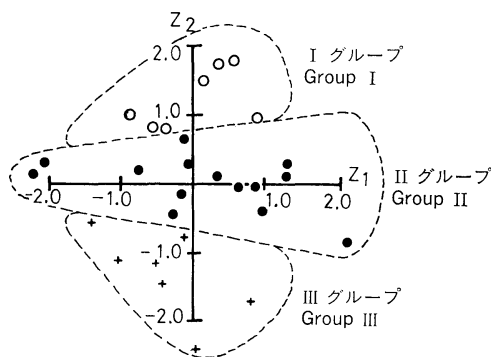


Fig. 13. 第 1 および第 2 主成分のスコアによる精英樹家系の分類

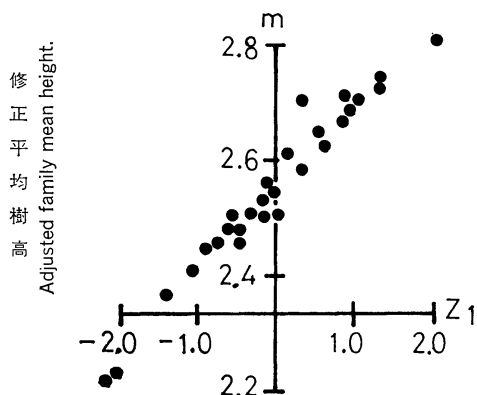
Classification of plus trees according to their principal component scores, Z_1 and Z_2 .

注) 主成分分析は、3 地域で共通に使用されている 28 家系の地域別修正平均樹高に適用した。

Note: The principal component analyses was performed based on the data of adjusted family mean of 28 families tested in the three areas.

Fig. 14. 精英樹各家系の第 1 主成分のスコア (Z_1) と 12 検定林を通じて推定される修正平均樹高との相関

Relationship between first principal component scores (Z_1) for 28 families and adjusted family mean height estimated from the data of 12 progeny trial plantations combined.



14)。そこで、各家系の第2成分のスコアの大きさにしたがって、精英樹家系を3つのグループに区分した。第2成分のスコアが正の大きい値になる家系を1グループとして○印、0に近い家系を2グループ、負の値となる家系を3グループとして、それぞれ●印、×印で示した(Fig. 13)。

この主成分分析による精英樹の分類を地域間相関図のなかに示すと、次のようなことが観察される。Fig. 21によると、2グループに属する家系の地域別修正平均値は、A-B、A-C地域間でよく対応しており、一致の程度が高い。一方、1グループの家系はA地域での修正平均値がB・C地域のそれよりも、相対的に高い。3グループの家系は、1グループと逆に、A地域での修正平均値がB・C地域のそれに比べて低い。また、B-C地域間の相関図には3つのグループの分布にきわだった違いは認められない。

3) 考 察

以上の結果から、カラマツ精英樹は地域適応性を異にする3つのグループに区分できる。その適応性の違いは、A地域とB、C地域での生長を相対的に比較して、以下の3通りのパターンによって表わされる。

- ① A地域で優れB、C地域で劣る(1グループ)。
- ② すべての地域で安定している。(2グループ)。
- ③ B・C地域で優れA地域で劣る(3グループ)。

このことを、GE交互作用を示す家系としての側面からとらえれば、カラマツ精英樹のなかに1・3グループに該当する家系が存在することが、GE交互作用の原因であろうと考えられる。一方、GE交互作用を環境の側面からとらえれば、A地域とB、C地域で家系の生長反応は異なるということである。そして、このことは、3つの地域を特徴づける降水量の季節的な違いから推測して、B地域がC地域の延長線上にあり、両地域がカラマツの生育条件として比較的類似しているとみなすことに、ひとつの根拠を与えている。同時に、III-3において確認したB+C地域による検定が望ましいとする考え方を裏付けるものである。

また、この樹種のように、家系と検定林のGE交互作用が明らかに認められる場合にも、ほぼ半数の家系(2グループ)の生長反応は安定している。このことは、それぞれの環境を代表する試験地で共通に系統適応検定を行えば、広域適応性を備えた精英樹も相当数選べる可能性があることを示したものと言える。

4. 選抜指数による精英樹の総合評価

1) 選抜指数の計算方法

本論文で解析の対象とした調査形質は、5年生時の測定値に限られるので、これを各精英樹家系の造林成績とみなして、初期生長が速く、植付後の枯損が少ない、いわゆる保育経費のかからない精英樹を選ぶことを目的とした選抜指数を作製した。

各精英樹の選抜指数(I)は、IV-2.の(4-8式)によって得る y_i 、すなわちそれぞれの後代家系から推定した4形質の地域別修正平均値(P_i)を使って、次の式によって計算することとした。

$$I = b_1P_1 + b_2P_2 + b_3P_3 + b_4P_4 \quad \dots\dots\dots(4-11)$$

b_i : i 形質の重みづけ係数、

形質(i) 1: 樹高(m), 2: 胸高直径(cm), 3: 枝張り(m), 4: 生存率($\arcsin\sqrt{\%}$)。

各形質に与える重みづけ係数(b_i)は、以下の式によって求めた⁶⁴⁾。

$$b = P^{-1} \cdot G \cdot a \quad \dots\dots\dots (4-12)$$

b : 各形質の重みづけ係数のタテベクトル,

P^{-1} : 表現型分散・共分散の逆行列,

G : 家系分散・共分散行列,

a : 各形質の相対的経済効果のタテベクトル,

表現型および家系の分散・共分散は、検定林別家系平均値から検定林の効果を差し引いた修正観測値 (4-6 式の y'_{ij}) を用いた 1 元分類の分散・共分散分析によって推定した。また、相対的経済効果 (a) は、樹高と生存率についてのみ与え、胸高直径と枝張りにはないものとした。

2) 相対的経済効果の求め方

樹高の経済効果は、初期生長が速いと下刈必要期間が短縮できることから、下刈経費との関係で、次のようにして求めた。下刈りは樹高を目安に行なわれ、その間の植栽木の生長は毎年一定 ($H_i/5$) であり、下刈りを必要としなくなる樹高 (H_0) は決まっていると仮定すると、単位面積当りの家系の下刈経費の合計 (C_{wi}) は、以下の式で表わせる。

$$C_{wi} = c_w \times [H_0/5 (H_i/5)] \quad \dots\dots\dots (4-13)$$

c_w : 毎年の単位面積当り下刈経費

H_i : i 家系の 5 年生樹高。

この式のうち、下刈単価 (c_w) を事業統計書から求め、 H_0 を対照家系の 5 年生樹高平均値の 4/5 (カラマツの下刈期間は通常 4 年間) とすれば、5 年目の樹高と下刈経費の合計 (C_{wi}) との関係は、Fig. 15 のよ

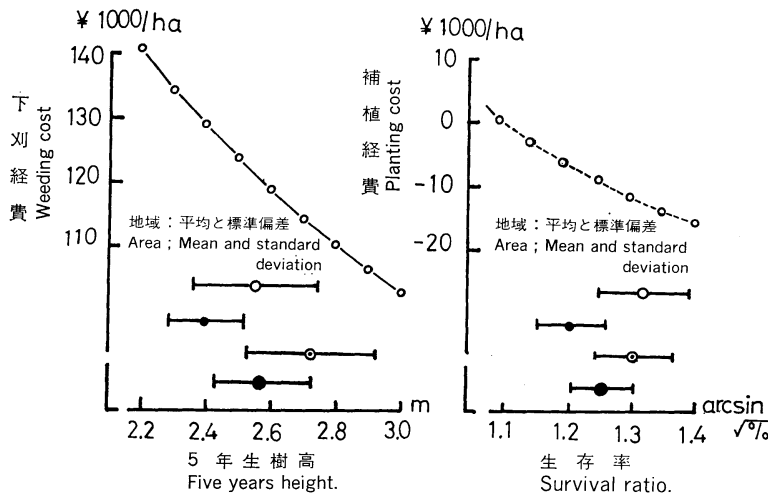


Fig. 15. 5 年生樹高と下刈経費および生存率と補植経費との関係
Relationships between weeding cost and five years height & planting cost and survival ratio.

注) 5 年生樹高と下刈経費との関係は 4-13 式による。

Note: Relationship between weeding cost and height is from formula 4-13.

生存率と補植経費との関係は 4-14 式による。

Relationship between planting cost and survival ratio is from formula 4-14.

うに定まる。

生存率は高いほど補植経費を必要としなくなることから、その経済効果は植付経費との関係で以下のようにして求めた。一応、5年目の時点で、それまでに枯損した苗について全数補植を行なうと仮定すれば、 i 家系の単位面積当りの補植経費(C_{pi})は、次の式で表わせる。下列の場合と同様に、 c_p を事業統

$$C_{pi} = c_p \times (p_i - p_0) \quad \dots\dots\dots (4-14)$$

c_p : 単位面積当り植付経費,

p_i : i 家系の生存率 (生存本数/植付本数),

p_0 : 補植を要しない生存率の限度 (=0.8)。

計書から求めると、5年目の生存率と補植経費(C_{pi})との関係は、Fig. 15 に示したようになる。

次に、樹高および生存率の各地域の平均と表現型値の標準偏差(家系平均値の標準偏差)を計算して、上限値(平均値+標準偏差)と下限値(平均値-標準偏差)に対応する経費を求めた(Table 15 参照)。5年次の樹高、生存率と保育経費(下刈経費、補植経費)との関係は直線的ではないが、とりあえず上限値・下限値の範囲内では直線的に変化するものとみなして、両方の経費の差を2で除した値を、それぞれの相対的経済効果(表現型値の標準偏差当りの経費の変化量)とした。

Table 15. 検定林間の地力差を除いた家系平均値から推定した各形質の家系平均値の反復力

Repeatabilities of family means based on family location means

形 質 Trait	地 域 Area	A	B	C	B + C
樹 高 Height	$R\bar{f}$ $V(F)/V(\bar{f})$	.581 .0216/.0372	.673 .0091/.0134	.822 .0321/.0390	.818 .0185/.0227
胸 高 直 径 Diameter	$R\bar{f}$ $V(F)/V(\bar{f})$	.635 .0374/.0589	.663 .0156/.0235	.781 .0508/.0650	.809 .0318/.0393
枝 張 り Crown width	$R\bar{f}$ $V(F)/V(\bar{f})$	.540 .0063/.0117	.390 .0022/.0058	.721 .0092/.0128	.716 .0057/.0079
生 存 率 Survival ratio	$R\bar{f}$ $V(F)/V(\bar{f})$	.357 .0018/.0050	.319 .0009/.0028	.484 .0017/.0035	.508 .0012/.0024
検 定 家 系 数 Number of tested families		47	48	38	55
検定林別家系平均値の総数 Total number of family-location means		110	118	103	221

注1) 家系平均値の反復力の計算方法は次のとおり。

Repeatability of family means were calculated as follows.

$R\bar{f} = V(F) / [V(F) + V(E)/s']$. $V(E)$: 誤差分散

Error variance of family-location means.

s' : 3-5式参照

See formula 3-5.

注2) 検定林別家系平均値から検定林間の地力差を除いた値(4-7式参照)を本表の計算に用いた。

Family-location means are adjusted by eliminating location effects (see formula 4-7).

3) 表現型・家系分散と相関

修正観測値から計算した表現型分散・家系分散および反復力を Table 15 に示した。この場合も、精英樹の供試回数は一定でないので、3-5 式によつて求めた家系当りの平均供試回数(s')を使って家系分散の推定を行なった。Table 15 の家系分散・表現型分散と反復力は、Table 12, Fig. 5 に示した値とほとんど一致している。このことから、家系および表現型分散の推定は、検定林の効果を差し引いた検定林家系平均値から行なっても、プロット平均値から交互作用を含むモデル (3-1 式) で行なった結果に比べ、やや過大ではあるものの大きくく違っていないとみなした。

次に、2 形質づつの修正観測値を用いて共分散分析を行ない、形質間の表現型および家系共分散を推定し、以下の式によって表現型相関($r_{\bar{f}}$)と家系相関(r_f)を求めた (Table 16)。

$$r_{\bar{f}ij} = \text{cov}(\bar{f})_{ij} / \sqrt{V(\bar{f})_i \cdot V(\bar{f})_j} \quad \dots\dots\dots (4-15)$$

$\text{cov}(\bar{f})_{ij}$: 形質 i と j との表現型共分散,

$V(\bar{f})_i, V(\bar{f})_j$: 形質 i および j の表現型分散。

$$r_{fij} = \text{cov}(F)_{ij} / \sqrt{V(F)_i \cdot V(F)_j} \quad \dots\dots\dots (4-16)$$

$\text{cov}(F)_{ij}$: 形質 i と j との家系共分散,

$V(F)_i, V(F)_j$: 形質 i および j の家系分散。

地域別の各形質の分散と反復力は、III. 3 の結果とほぼ同じである。一方、形質間相関からは次のような傾向が観察される (Table 16)。4 つの地域を通じて生長形質 (樹高, 胸高直径, 枝張り) 相互間の表

Table 16. 地 域 別 の 形 質 間 相 関

Phenotypic and family correlations of four traits in each of four area.

a. 表 現 型 相 関

Phenotypic correlations ($r_{\bar{f}}$).

形 質 Trait	地域 Area	A			B			C			B + C		
		D	CW	SV	D	CW	SV	D	CW	SV	D	CW	SV
樹 高	H	.961	.868	.569	.897	.775	.123	.951	.846	.353	.946	.862	.298
Height													
胸高直径	D		.846	.586		.703	.249		.805	.397		.814	.384
Diameter													
枝 張 り	CW			.581			-.017			.373			.250
Crown width													

b. 家 系 相 関

Family correlations (r_f).

形 質 Trait	地域 Area	A			B			C			B + C		
		D	CW	SV	D	CW	SV	D	CW	SV	D	CW	SV
樹 高	H	1.000	.904	.901	.938	1.000	.135	.973	.878	.410	.966	.934	.355
Height													
胸高直径	D		.887	1.000		.961	.485		.834	.461		.888	.494
Diameter													
枝 張 り	CW			1.000			-.287			.497			.311
Crown width													

注) $r_{\bar{f}}$ と r_f は 4-15 と 4-16 式から求めた。

Note: $r_{\bar{f}}$ and r_f are from formula 4-15 and 4-16.

SV ; 生存率。

Survival ratio.

現型相関・家系相関は非常に高く、いずれの場合も、家系相関が表現型相関よりも高い値を示している。また、ほとんどの地域で、形質間の相関係数は高い順に、樹高と胸高直径、樹高と枝張り、そして胸高直径と枝張りとなる。生存率と生長形質との相関については、A地域で比較的高いが、C、B+C、B地域の順に低くなり、特にB地域では生存率と枝張りおよび樹高との相関は認められない。

前述した生長形質と生存率との地域別相関の低下傾向は、IV-1. において明らかにした降水量の季節的な違いにもとづく適地の順序（A・C・B地域の順に適地とみなした）とも一致する。また、地域別の生存率の平均は、同様にA、C、B+C、B地域の順である（Fig. 15）。このことから、カラマツについては、生育適地とみなせる地域では生長形質と比較的類似した形質として認められる適応性（生存率）の家系間差が、より生育条件の厳しい地域では生長形質とは別の遺伝的支配にもとづく形質としてあらわれることを示したものと考えられる。

4) 地域別の選抜指数

Table 17 に地域別の選抜指数式を計算した結果を示した。その選抜指数式の各形質の重みづけ係数を地域別に示すと Fig. 16 のようになる。また、地域ごとに各家系の選抜指数を計算し、上・中・下位に区分した結果を樹高と生存率の相関図に示した（Fig. 17）。

選抜指数の重みづけ係数をみると、B、C地域が同じ傾向にあることが観察される（Fig. 16）。すなわち、各形質に対する係数は樹高で正の大きい値、枝張りは負の値、そして生存率ではほとんどゼロである。ただし、B地域の係数が地域のそれに比較して、樹高で小さく胸高直径で大きいのは、B地域の樹高の回復力がやや低いことと、その相対的経済効果がC地域よりも小さかったためであろう（Table 15, 17）。また、このB、C地域では、生存率と枝張りの相関が低いか負の値になることから、生存率の相対

Table 17. 地域別の選抜指数
Selection indices for each area Statistics

項目 Statistics	地域 Area	A	B	C	B + C
相対的経済価値 (1000円) Relative economic value (1000 yen)					
樹高 Height	a_1	9.123	6.266	8.317	7.085
生存率 Survival ratio	a_4	2.948	3.067	2.631	2.535
分散 Variance					
総合育種価 Agregated breeding value	$V(H)$	2.153	0.379	2.363	0.998
選抜指数 Selection index	$V(I)$	1.429	0.261	1.936	0.818
選抜の正確度 Accuracy of index selection	r_{IH}	.815	.831	.905	.905

注) 相対的経済価値は Fig. 15 に示した関係から求めた。
Relative economic values for trait are shown in Fig. 15.

以下の統計量は山田⁶⁴⁾の方法にしたがった。

See YAMADA⁶⁴⁾ for explanation of these statistics.

$V(H) = a'Ga$,

$V(I) = b'Pb$

$r_{IH} = \sqrt{V(I)/V(H)}$.

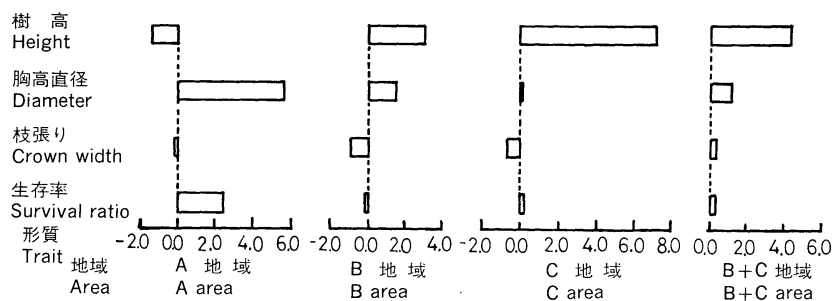
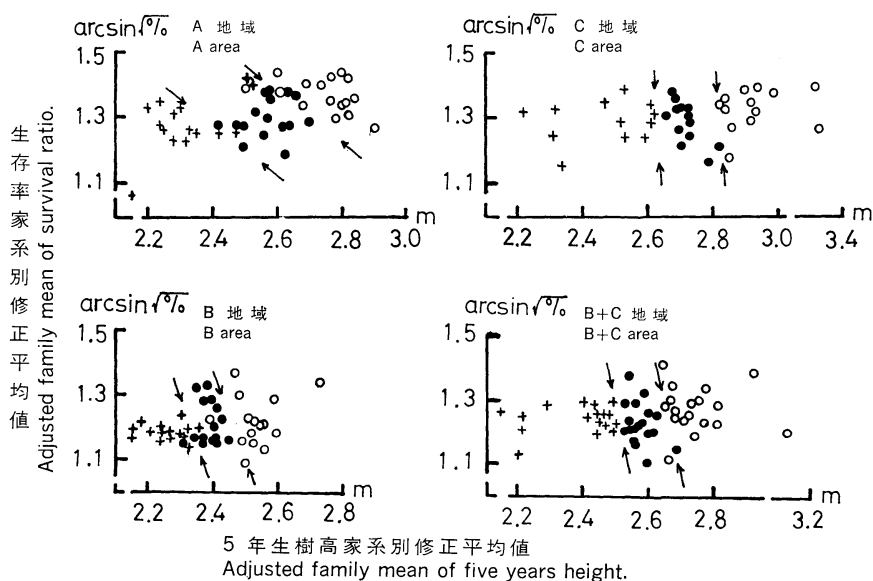


Fig. 16. 地域別に推定した形質の重みづけ係数

Index coefficients (bi) for four traits in each area.

注) 4 形質の重みづけ係数は 4-12 式により計算した。

Note: Index coefficients are computed from formula 4-12.

Fig. 17. 各家系の選抜指数と樹高および生存率の家系別修正平均値との関係
Relationship between selection indices of each family and adjusted family mean of five years height & survival ratio.

注) 選抜指数は各家系の地域別修正平均値と Fig. 16 に示した各形質の重みづけ係数を用いて 4-11 式により算出した。

Note: Selection indices are calculated from adjusted family mean for four traits and index coefficients shown in Fig. 16, using formula 4-11.

各家系の選抜指数は, ○; 上位 1/3, ●; 中位 1/3, +; 下位 1/3 で示した。

Selection indices for each family are shown as ○: upper one-third family,

●: middle one-third family, and +: lower one-third family.

的経済効果は枝張りが負の値をとることによって間接的に表わされているものと推測される。

ところが、この両地域の情報をあわせたB+C地域の選抜指数式における各形質の係数はすべて正の値になっている。これは、B、C地域単独の場合に比べて、生存率の相対的経済効果がいくらか小さくなり、その反復力は高くなったことから、生存率に対してそのまま重みを与えるだけで、その効果を反映できるようにしたためであろう。

A地域の選抜指数式では、胸高直径および生存率の係数が正の値をとり、樹高では負の値となる。この地域で胸高直径の係数が大きい正の値をとる原因は、経済効果を与えた樹高の反復力が胸高直径のそれに比べて低いことと、胸高直径と樹高、生存率の家系相関が非常に高いことによるものと考えられる。

次に、Fig. 17 に上・中・下位に区分する境界を記入すると、A地域以外では右下がりの急な傾きを持つ線となる。これは、各家系の選抜指数が生存率よりも樹高に強く左右されていることを示している。このことは、樹高の反復力が生存率のそれに比べてはるかに高く、かつ相対的経済効果も大きいことによるものと考えられる。また、A地域において計算される選抜指数は他の地域に比べて、生存率の影響が比較的大きい。これは、A地域で樹高の反復力がやや低く、かつ生存率と生長形質の相関が高いという、他の地域と多少異なる形質間相互の関係に原因があると推測される。

V 育 種 効 果

精英樹選抜育種事業では、表現型の優れた個体を精英樹として選抜し、現在、これらのクローン採種園からの種子を用いて次代検定が進められている。林木育種では、次代検定に長期を要することから、これら採種園からの種子は、次代検定と並行して、実際の造林用に普及されている。今後、これらの採種園を構成する精英樹クローンは、次代検定の結果にもとづいて、おのこの普及対象地域で優れた成績を示す精英樹クローンにおきかえられることとなる。したがって、この事業によって得られる当面の育種効果

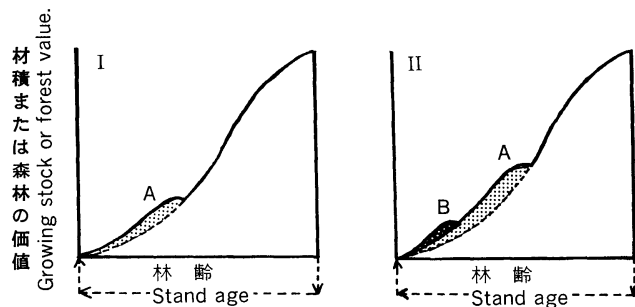


Fig. 18. 1つの林業経営体における林地の育種苗による入れ替えの模式図³⁵⁾

Schematic diagrams of land being reforested with breeding material in a unit organization of forest management³⁵⁾.

注) I, II; 更新の進歩段階 Successive stages of regeneration.

A; 精英樹の採種園からの育種種苗利用による効果。

Breeding gain by utilization of seeds from clonal seed orchard of plus-trees.

B; 次代検定によって優れた精英樹を選択的に用いた採種園からの育種種苗利用による効果。

Breeding gain by utilization of seeds from the seed orchard being rouged inferior clones according to their performances.

は、精英樹の選抜（集団選抜）と次代検定による 精英樹 の 選択利用（家系選抜）の 2 段階で 期待される (Fig. 18)。

最初の精英樹選抜による育種効果は、遺伝的素質の優れた個体をどのくらい選抜できたかによって決まる。今後の事業は、この選抜した精英樹を育種材料として活用することによって進められるので、その成果は、精英樹の遺伝的素質の良否に大きく依存することとなる。したがって、精英樹の選抜による育種効果を正しく評価しておくことは、事後の検証であるとともに、今後の事業をどう進めるかを検討するためにも重要である。

次代検定による育種効果は、Ⅲ、Ⅳで明らかにしたように、GE 交互作用にもとづく地域区分をどう行なうか、そして、地域内での検定のための情報をどうまとめるかによって大きく異なる。さらに、実態に即した育種効果の推定を行なうには、検定対象集団と選抜集団との大きさによって決まる選抜差、精英樹の選択利用が多形質同時選抜であることから、形質間の相関反応も考慮する必要がある。

V 章では、この 2 つの段階での育種効果を、次代検定林の情報から試算した。まず、各検定林で対照として植栽している一般造林用苗の測定値を用いて、精英樹家系の平均との比較を行ない、精英樹選抜に伴う育種効果を求めた (V-1)。そして、Ⅲ、Ⅳ に示した地域区分と検定方法にもとづいて、それぞれの地域で精英樹を選び直し、これによって構成される採種園を想定することにより、そこから生産される改良した育種苗が、それまでの育種苗におきかえられた場合の育種効果を推定した (V-2)。

1. 精英樹選抜による育種効果

精英樹選抜による育種効果は、検定林単位、および複数検定林をあわせた地域単位で精英樹の平均と対

Table 18. 精英樹の平均と対照との検定林別の比較
Comparison between progeny mean of plus-trees and commercial checks at each plantation

形 質 Trait	検 定 林 Plantation	A				B				C			
		M17	M34	M35	N11	M14	M15	M16	M27	M32	M33	N14	N17
樹 高 Height (m)	d_i	.324	.290	-.121	-.050	.363	-.041	.047	-.020	.484	.076	-.275	.129
	s_d	.172	.147	.114	.129	.104	.074	.096	.080	.107	.114	.114	.083
胸 高 直 径 Diameter (cm)	d_i	.308	.315	-.061	-.106	.507	-.067	-.041	.076	.564	-.020	-.414	.195
	s_d	.221	.136	.141	.141	.170	.134	.105	.141	.162	.138	.169	.147
枝 張 り Crown width (m)	d_i	.345	.126	-.040	-.025	.032	.191	-.023	.077	.279	-.011	-.177	.119
	s_d	.132	.067	.067	.073	.072	.095	.067	.074	.068	.044	.112	.069
生 存 率 Survival ratio (arcsin $\sqrt{\%}$)	d_i	.008	.038	.065	.027	.068	.015	-.056	-.003	.036	-.076	-.100	-.013
	s_d	.100	.069	.062	.080	.057	.059	.079	.041	.059	.074	.058	.073
供試家系数 Number of tested families		31	24	24	31	31	31	31	25	24	24	31	24
誤差の自由度 d.f. of MSE		62	48	48	62	62	62	62	50	48	48	62	48

注) 表中の記号は以下のとおり

Symbols are as follows.

d_i : 精英樹の平均と対照との差

Difference between plus-tree's progenies and commercial checks (=progeny mean of plus-trees—commercial checks).

s_d : 差の標準誤差

Standard error of the difference.

照との比較を行なうことによって、実現された育種効果として求められる。検定林単位で求める両者の差は、おのおののプロット平均値を、さらに平均して計算した値であるから、それに応じた標準誤差によって検定する必要がある。また、複数検定林の結果を地域単位で総合して、両者の差を推定する場合には、対照として用いている一般造林用苗の産地や試験精度が検定林によって違うことを配慮した処理によることが望ましい。

1) 方 法

まず、検定林単位での精英樹の平均と対照との比較を行なった。両者の差は、両方の単純平均値から求めた。その差を検定するための標準誤差 (s_d) は、対照も含めた2元分類 (家系×反復) の分散分析によって得た誤差分散 (s_0^2) を用いて、次の式で計算した (Table 18)。

$$s_d = \sqrt{(1+1/a)(s_0^2/r)} \quad \dots\dots\dots (5-1)$$

r : 反復数, a : 精英樹家系数。

つぎに、複数検定林の結果を総合して両者の単純平均で比較を行なう際には、各検定林の誤差分散が均

Table 19. 精英樹の平均と対照との地域別の比較
Comparison between progeny mean of plus-trees and commercial checks in each area.

形 質 Trait	地 域 Area	A	B	C	B + C
樹 高 Height(m)	$\bar{d}_i + s_e$	.086 ± .104	.079 ± .094	.105 ± .155	.094 ± .084
	s_{μ^2}	.0240	.0273	.0855**	.0470**
	$\bar{s}^2$	.0201	.0079	.0111	.0095
	χ^2	10.44*	8.80*	6.31	21.08**
胸 高 直 径 Diameter(cm)	$\bar{d}_i + s_e$	.095 ± .112	.101 ± .133	.082 ± .220	.095 ± .113
	s_{μ^2}	.0254	.0514*	.1689**	.0808**
	$\bar{s}^2$	.0268	.0194	.0239	.0217
	χ^2	21.02**	14.14**	2.67	19.25**
枝 張 り Crown width(m)	$\bar{d}_i + s_e$	.082 ± .088	.056 ± .045	.062 ± .096	.066 ± .049
	s_{μ^2}	.0240*	.0022	.0315**	.0137**
	$\bar{s}^2$	.0079	.0060	.0060	.0060
	χ^2	41.12**	8.60*	45.87**	54.68**
生 存 率 Survival ratio (arcsin√%)	$\bar{d}_i + s_e$	.041 ± .038	.016 ± .033	-.037 ± .033	-.010 ± .023
	s_{μ^2}	—	—	—	—
	$\bar{s}^2$	.0062	.0043	.0044	.0044
	χ^2	14.55**	23.29**	5.56	29.87**

注) $\bar{d}_i \pm s_e$: 精英樹と対照との差の平均とその標準誤差 (d_i については Table. 18 参照)。

Notes Mean of d_i and its standard error (d_i ; see Table 18).

s_{μ^2} : d_i と検定林との交互作用分散
Interaction variace of d_i and plantation.

$\bar{s}^2$: d_i の誤差分散の平均
Mean of the error variance of d_i .

χ^2 : パートレット法により分散均一性を検定する χ^2 値。
 χ^2 of Bartlett's test.

** : 1%レベルで有意差あり * : 5%レベルで有意差あり。
Signifcant at 1% level, Significant at 5% level.

一であることが前提となる。そこで、地域内の検定林の誤差分散が均一であるかどうかを Bartlette 法によって確かめた (Table 19)。その結果、ほとんどの場合、検定林の誤差分散が均一とみなせないという結論を得たので、COCHRAN⁹⁾ の示した方法によって、まず、両者の差と検定林との交互作用の検定を行なった。樹高・胸高直径・枝張りの3形質については、この交互作用に有意差が認められたので、以下の式によって交互作用分散 (s_{μ}^2) を計算した (Table 19)。

$$s_{\mu}^2 = \{[\sum (x_i - \bar{x})^2] / (k-1)] - \bar{s}^2 \} \dots\dots\dots (5-2)$$

x_i : i 検定林での精英樹平均と対照との差、

s_i^2 : i 検定林での両者の差の誤差分散 ($=s_d^2$)、

$\bar{s}^2$: 両者の差の誤差分散の平均 ($\sum s_i^2 / k$)、

k : 検定林数。

交互作用の認められた3つの形質については、地域単位での精英樹の平均と対照との差を、以下の式によって s_{μ}^2 と s_i^2 で重みづけした平均値として求めた。なお、交互作用の認められなかった生存率については、地域単位での両者の差を s_i^2 だけの逆数による重みづけ平均値として計算した。

$$\bar{d} = \sum \hat{W}_i \cdot x_i / \sum \hat{W}_i \dots\dots\dots (5-3)$$

$$\hat{W} = 1 / (s_{\mu}^2 + s_i^2)$$

2) 結 果

精英樹の平均と対照との差と、その標準誤差を、検定林単位および地域単位で計算した結果は Table 18, 19 のとおりである。この比較の結果を、検定林・地域間で相互に比較できるように、対照の値を100とした精英樹平均の割合で表わしたのが Fig. 19, 20 である。Fig. 19 では、検定林別の比較の結果とともに、両者の差の95%信頼区間を示した。Fig. 20 では、地域別の比較の結果とその差の標準誤差を示した。

検定林単位の比較では、いずれの形質とも過半数の検定林で精英樹の平均が対照の値を上回っている (Fig. 19)。ただし、両者の差に有意差が認められるのは、生長形質でそれぞれ2, 3か所の検定林だけで、それ以外はすべて実験誤差の範囲内である。

また、地域単位の比較では、C および B + C 地域の生存率が対照の平均をやや下回るが、生長形質では、樹高で3~4%, 胸高直径、枝張りで4~6%, 対照の平均を上回る (Fig. 20)。ただし、これらの差は標準誤差と同程度の大きさであり、やはり誤差の範囲内である。

以上のことから、カラマツ精英樹については、5 生長期を経過した時点での成績は、対照に比べて優れていることを、はっきりと確認することはできなかった。

3) 考 察

このことを検定林設計上の問題として考察すると、対照として用いた一般造林用苗の産地が一定でないことは、検定林によって精英樹との比較の結果が異なる交互作用の大きな原因と考えられる。また、対照は各検定林1系統 (各反復1プロット) しか供試されていないので、精英樹の平均値に比べて、その平均値の精度ははるかに低い。したがって、両者の差の標準誤差は相当大きい値となり、仮りに精英樹の遺伝的素質が優れていたとしても、これを検出するのに十分な試験精度ではなかったものと推測される。さらに、精英樹系統苗は、育種場から設定営林署まで長距離の輸送を必要とするため、対照に比べて植付時の

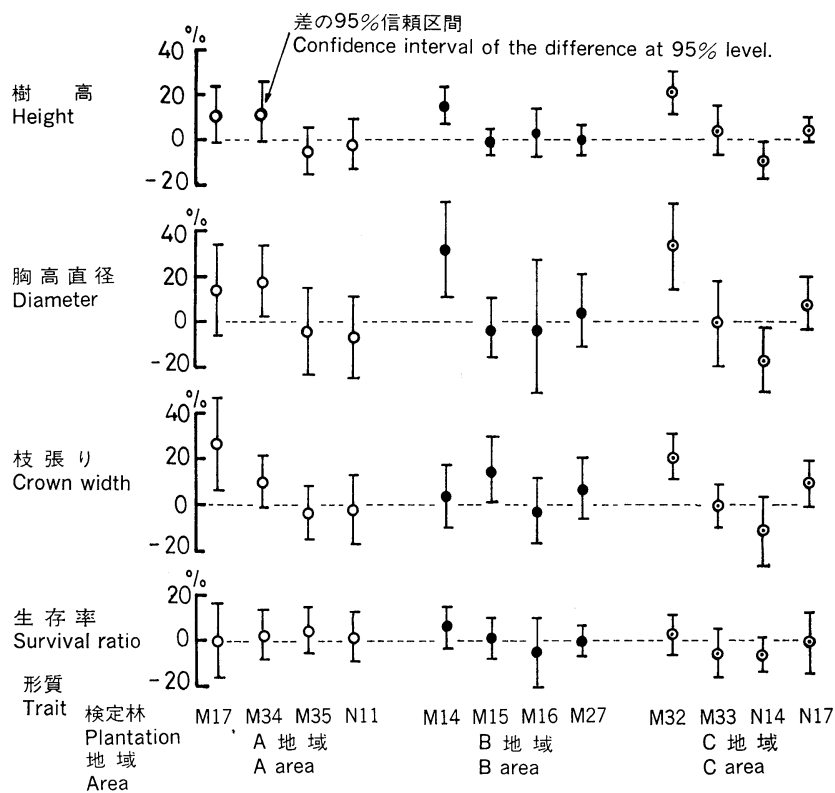


Fig. 19. 各検定林での精英樹の平均と対照との比較
Comparison between progeny means of plus trees and commercial checks at each plantation.

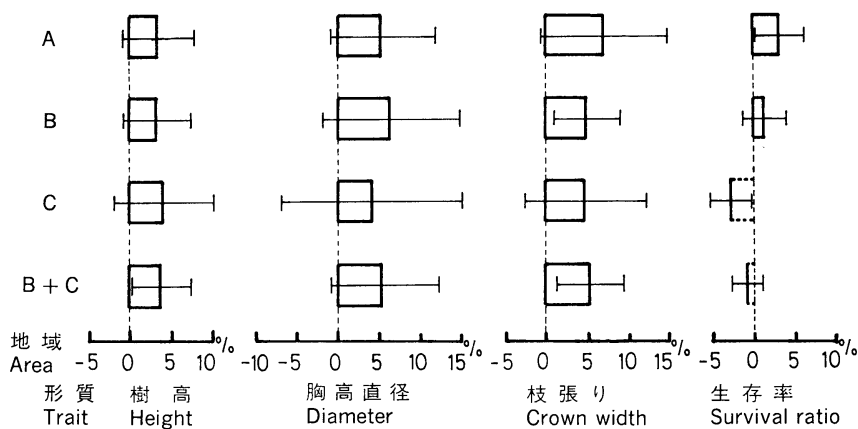


Fig. 20. 精英樹の平均と対照との地域別の比較
Comparison between progeny means of plus trees and commercial checks in each area.

苗木の生理的条件は不利である。両者の比較が、植栽後5年という幼齢期の測定結果によることを考えれば、このことも、検定林によって程度はちがうが、精英樹の側にマイナスの要因として影響していると予想される。以上、述べた要因が相互に関連して、結果的には地域単位の両者の比較で、統計的な有意差が認められないことになったものと思われる。

また、前述した要因はないものとして、この結果を検討すると、次のように考えられる。カラマツ精英樹の選抜は、およそ20～60年生の時点で行なわれており、その選抜の効果は5年生時の生長にはほとんど現われない。言い換えれば、幼老相関が低いことを示しているともみなせる。また、Ⅲ、Ⅳで明らかに、この樹種は相当強いGE交互作用を示すことから、選抜地と異なった環境で試験した場合、選抜の効果がほとんど失われてしまうとも考えられる。

したがって、カラマツについては、精英樹の選抜の段階だけで、幼齢期の造林成績に十分な成果をあげることは難しいものと思われる。

2. 次代検定による育種効果

次代検定による育種効果は、以下に述べる方法によって採種園が造られ、そこから改良された育種苗が生産・普及される場合に見込まれる値として推定した。

- ① 次代検定はA, B, C, B+C地域で別々に作製した選抜指数にもとづいて行なう。
- ② 選抜される精英樹クロン数は、各地域とも、採種園を構成するのに最低必要な25クロンとする。
- ③ それぞれの採種園から生産される育種苗は、検定された環境とほぼ等しい地域に普及されることとする。

1) 育種効果の推定方法

Table 20に、各精英樹の地域別選抜指数と、それにもとづいて選抜される上位25クロンを示した。さらに、この選抜を行なう際の選抜強度(i, i')、選抜差(s')および育種効果($\Delta G, \Delta G'$)を地域、形質別に示した(Table 21)。

なお、Table 21の各形質の育種効果(ΔG)は、検定対象とする精英樹クロン数(地域により異なる)と選抜されるクロン数(25クロン)との関係から、BECKER³⁾の示した選抜強度(i)を用いて、各形質の相関反応として求めた値である⁶⁴⁾。一方、もうひとつの育種効果($\Delta G'$)は、形質ごとに、実際の選抜差(S' =上位25クロンの平均-全クロンの平均)を計算し、これに反復力($R\bar{f}$)を乗ずることによって計算した値である。

Table 21の $\Delta G \cdot \Delta G'$ は、現在の精英樹採種園で、次代検定の結果にもとづいて採種親を上位25クロンにしぼった場合に予想される育種効果である。NAMKOONG 他³⁰⁾によれば、再選抜した親だけで新しく採種園を造成するか、劣るクロンを採種園から除くことと花粉親の選択も行なうことになるので、 $\Delta G \cdot \Delta G'$ の2倍の効果が見込まれるとしている(Ⅲ-3)。以上のことから、精英樹選抜と次代検定にもとづく精英樹の選択利用による効果($G(\%)$)は、次の式によって計算される。この2つの段階

$$\Delta G(\%) = (\bar{X}_p + 2 \cdot s' \cdot R\bar{f}) / \bar{X}_c \quad \dots\dots\dots (5-4)$$

$\bar{X}_p$: 精英樹の平均, $\bar{X}_c$: 対照の平均

の効果を Fig. 21 に示した。

2) 結果と考察

まず、形質別に i と i' の比較を行なうと、樹高、胸高直径では i' が i にほぼ近い値をとるのに対して、

枝張り、生存率ではかなり低い (Table 21)。このことは、選抜指数による多形質同時選抜の際に、どの形質に選抜の重点を置いたかを示すものであると考えられる。選抜指数式を作製する際には、樹高と生存率に相対的経済効果を与えたが、結果としては樹高と胸高直径に重点を置いた選抜方法をとることが、総合育種価を高める最良の方法であったものと解釈される。

また、 ΔG と $\Delta G'$ とを比較すると、反復力 ($R\bar{f}$) の高い形質では、両者の値がほぼ一致しているが、

Table 20. 精 英 樹 の 地 域 別 選 抜 指 数
Selection indices for plus-trees in each area.

家系番号 Family number	地 域 Area				家系番号 Family number	地 域 Area			
	A	B	C	B + C		A	B	C	B + C
2930	8.14		19.10*	14.18	3069		10.07*		16.34*
2932	8.13		16.38	12.12	3071	10.18*	9.35*		15.51*
2933	9.58	7.91	17.97	13.26	3073	11.13*	9.04*	23.63*	15.65*
2935	7.90	9.12*		15.15*	3074	10.76*	9.10*	20.78*	15.09*
2937	11.42*				3077	9.31	8.24	20.29*	14.30*
2938	11.13*	8.31		13.87	3081	10.87*			
2941	10.39*	8.50	17.92	13.42	3083	10.88*	8.04	19.84*	14.08
2942	9.25	9.17*	21.18*	15.39*	3086	9.44	8.03	18.48	13.51
2944	8.71		19.68*	14.06	3087	9.45	8.56*		14.25
2946	11.06*	8.40	19.32*	14.13	3088	8.71	8.20	19.19*	13.96
2947		9.16*		14.94*	3091	10.53*	7.92	18.99*	13.64
2948		7.79		13.46	3093			23.35*	17.78*
2949			20.13*	14.76*	3094	9.83*	9.15*	19.09*	14.46*
2950	7.91	8.57*		14.26	3095	9.00	8.74*	20.63*	14.91*
2954	8.60	7.58	16.61	12.08	3097	9.73*			
2955	10.69*	8.44		14.12	3098	11.64*	8.76*	18.87*	13.90
2957	11.22*	8.96*		14.84*	3100	10.09*	8.70*	17.88	13.41
2959	12.06*				3108		8.23	18.37	13.63
2961	8.75	8.67*	19.11*	14.18	3110		8.55*		14.34*
2962	10.46*	8.50	19.93*	14.31*	3111	9.20	9.55*		15.48*
3030	10.93*		20.11*	14.80*	3112		8.47		14.30*
3034	10.98*	9.34*	20.47*	15.37*	3118	9.15		17.49	12.55
3035	11.21*	8.59*	19.09*	14.04	3120	11.28*	8.20		13.83
3043	11.38*	9.29*	20.86*	15.24*	3121		7.88	15.73	12.13
3050	8.61	8.04	18.77	13.66	3124			16.44	11.86
3051		9.53*		15.51*	3125	8.67	8.30	19.26*	13.97
3062	12.08*	8.66*	20.67*	14.75*	3126	9.12	8.49	19.22*	14.03
3063	5.47	8.55*		14.34*	3128		8.40	18.44	13.57
3064	10.30*	9.02*	20.10*	14.89*	平均 ^{a)} Mean 標準偏差 ^{b)} S. D.	9.85	8.59	19.26	14.23
3065	8.43	7.68	18.50	13.22		1.34	0.55	1.65	1.04
3068	9.11	8.90*		14.60*					

a) 選抜指数の平均値

Mean of selection indices.

b) 選抜指数の標準偏差

Standard deviation of selection indices.

* 各地域における上位 25 クローンの精英樹
shows best 25 clones in each area.

Table 21. 選抜指数による選抜を行なった場合の選抜差と育種効果
Selection differentials and predicted genetic gain in each area

形質 Trait	地 域 Area	A	B	C	B + C
選 抜 強 度 Selection intensity	i	.735	.753	.546	.860
樹 高 Height (m)	s'(i')	.154 (.739)	.092 (.736)	.122 (.519)	.139 (.788)
	$\Delta G'(\Delta G)$	.090 .087	.062 .059	.100 .089	.114 .106
胸 高 直 径 Diameter (cm)	s'(i')	.211 (.785)	.116 (.696)	.145 (.477)	.176 (.763)
	$\Delta G'(\Delta G)$	.134 .115	.077 .076	.113 .109	.142 .136
枝 張 り Crown width (m)	s'(i')	.074 (.635)	.038 (.479)	.061 (.444)	.075 (.665)
	$\Delta G'(\Delta G)$	.040 .043	.015 .030	.044 .041	.054 .055
生 存 率 Survival ratio	s'(i')	0.36 (.414)	.006 (.091)	.005 (.082)	.015 (.246)
($\arcsin\sqrt{p/q}$)	$\Delta G'(\Delta G)$	.013 .026	.002 .006	.003 .008	.008 .011

表中の記号は以下のとおり

Symbols are as follows.

i : 選抜強度 (BECKER³⁾) より

Selection intensity (from BECKER³⁾)

s' : 選抜差 (=上位 25 家系の平均-全体の平均)

Selection differential(=mean of best 25 families-mean of all families).

i' : 選抜強度 (=s'/家系平均値の標準偏差)

Selection intensity(=s'/phenotypic standerd deviation of family means).

ΔG : 形質間の相関反応から推定される育種効果

Predicted genetic gain from correlated response(=iGb/ $\sqrt{b P b'}$).

$\Delta G'$: 反復力から推定される育種効果

Predicted genetic gain from repeatability(=s'R $\bar{r}$).

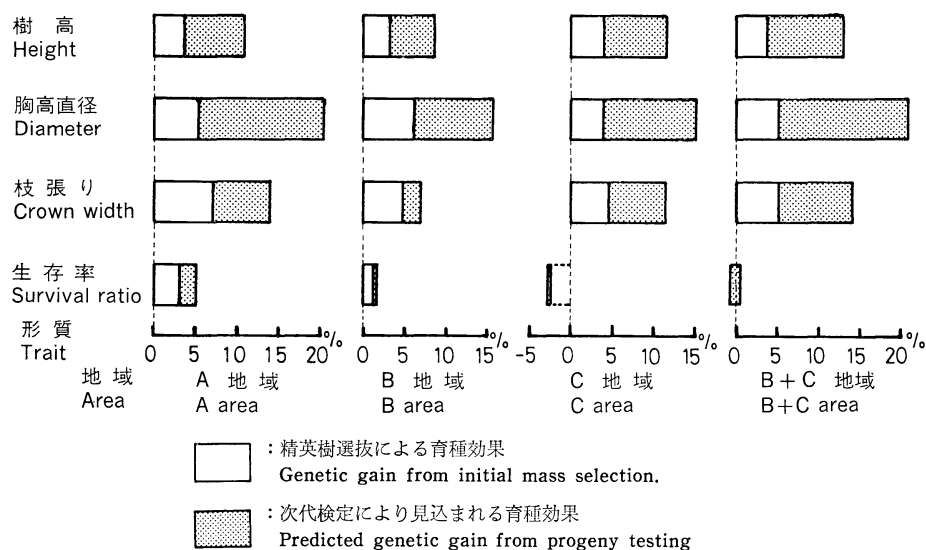


Fig. 21. 精英樹選抜および次代検定による期待される育種効果
Genetic gain from mass selection and predicted genetic gain from progeny testing for four traits in each area.

生存率やB地域の枝張りのように $R\bar{r}$ が0.5以下の場合に一致が悪い (Table 21)。選抜指数を用いる際に、そのもととなる遺伝分散・共分散の推定精度が低いと、形質間の相関反応にもとづいて計算される育種効果は大きな誤差を伴うことが知られている²⁹⁾。本論文では、家系分散・共分散の推定は、修正観測値を一元分類のデータとみたてて分散・共分散分析することによって行なった (IV-4)。もとのデータにより近い型で解析して、分散・共分散をより正確に推定する必要があると思われる。

次に、精英樹選抜と次代検定によるそれぞれの効果を形質別に検討すると、以下のような傾向がある (Fig. 21)。4形質のうちでは、胸高直径の育種効果が最も大きく、特に次代検定による効果が著しい。このことは、選抜強度 (i') が、樹高とはほぼ同程度であることを考慮すると、この時期の胸高直径の家系間変異が大きいことが原因と考えられる。樹高も胸高直径ほどではないが、次代検定による改良の効果が大きい。一方、枝張りは幼齢期においても小さい方が望ましいと考えられる形質であるが、今回用いた選抜指数式では樹高には近い割合で増加するものと見込まれる。生存率については、相対的経済効果を与えたにもかかわらず、A、B+C地域でわずかに効果が認められるだけで、B、C地域では効果は期待できない。

本論文では、IV-4で述べたように、造林成績を保育経費の面からとらえて選抜指数式を作製し地域別に適用した。改良目標を、対照との比較にもとづいて決定し、それに合う選抜指数式を用いれば、また違った結果が得られていたであろう。どのような改良目標を設定して、それに適用できる選抜指数式をいかにして求めるかが、今後の課題である。

ただし、選抜指数式における各形質の重みづけ係数は、その形質の反復力と他の形質の反復力との相対的な大きさと、形質間相互の相関関係の強弱によって決まる。したがって、おのおのの家系の各形質の値は、できるだけ正確に推定されることが、選抜指数式を適用するにあたっての前提と考えられる。

IV 総 合 考 察

1. 線 型 モ デ ル

現在の次代検定林から得られる情報は、供試した全家系の比較や遺伝分散の推定を行なおうとする次代検定本来の目的からすれば、検定林と精英樹家系とに2元分類した際に欠測値が多く含まれる Unbalanced data であり、その目的を達するためには、線型モデルの考え方にもとづいた統計処理を必要とする。言い換えれば、線型モデルによる統計処理は、全家系を同一条件下で検定するという理想と、そうした検定が地形や面積等の制約により不可能であるという現実との矛盾を解決する一つの方法であると言える。

この種の Unbalanced data の統計処理については、林木と同様、試験に長期を要し欠測値の処理が重大な問題となる家畜を対象とした育種の分野で研究されてきた。HENDERSON²²⁾ は、雌牛の乳脂肪の Year, Herd, Sire に分類される Unbalanced data から Herd・Sire の分散成分が3つの方法 (HENDERSON'S Method 1, 2, 3) によって推定できることを示した。その後、SEARLE⁴⁵⁾ は、HENDERSON'S Method 3 を2元分類される Mixed Model に適用した例を示すとともに、この種の線型モデルの標準的な解き方を明らかにした⁴⁴⁾。

林木では、戸田⁵⁶⁾ がタネ繁殖の場合のスギの樹高と胸高直径の遺伝力を推定する際に、試験地および試験地内の立地効果を除く目的で線型モデルの手法を用いた。また、同様の目的で、BANNISTER²⁾, SEHLBOURNE and Low⁴⁷⁾ は、Radiata pine の blanch cluster あるいは生長・材質形質の分散成分の推定に、Hende-

erson's Method 3, 1 を用いている。

複数試験地の情報をあわせた解析に用いた例としては、HATTEMER²⁰⁾ が日本カラマツのドイツ国内での産地試験をまとめる際に、HENDERSON's Method 3 を用いた。また、RINK and THOR⁴³⁾ は、Virginia pine の 5 か所の産地試験地の情報を、林分と場所、家系と場所、林分と家系の 3 つ部分に分け、HENDERSON's Method 1, 3 を使って、それぞれの分散成分の推定を行なっている。

さらに、NAMKOONG³⁴⁾ は、次代検定等の情報から家系の平均的な効果を推定する目的に、B. L. U. E. (Best linear unbiased estimate) が有効に活用できることを示唆している。WILCOX and MILLER⁶¹⁾ は、Pinus nigra の産地試験 (36 産地, 6 試験地) の情報から選抜指数を計算するために、また、REHFELDT⁴²⁾ は Ponderosa pine の産地試験 (37 産地, 4 試験地) の情報から種子配布範囲を検討する際に、それぞれ Unbalanced data となるデータから各産地の平均効果を推定する目的で、ほぼ同じ考え方にもとづく最小 2 乗推定法 (Least square estimate) を用いている。

本論文に示した家系・交互作用・誤差の各分散は、前述した HENDERSON's Method 3 を用いて推定した (Ⅲ-1, 3)。また、Ⅳ-2 の観察値の推定値 ($\hat{y}_{ij}$) は、SEARLE⁴⁴⁾ の言う B. L. U. E. そのものであり、これにもとづいて導いた家系の修正平均値 ($\hat{y}_i$) は、NAMKOONG³⁴⁾ の示唆した方法にほぼ近いものであらうと考えられる。

WILCOX and MILLER⁶¹⁾ は、各産地の平均的な効果を推定する際に、誤った推定を避ける目的から供試回数の少ない産地 (供試回数 3 回以下) は解析の対象からはずしている。ところが、本論文では、地域内に G E 交互作用が認められるにもかかわらず、一度でも検定林で供試された家系の情報はすべて計算に用いた。G E 交互作用が統計的に有意であることは、検定林と家系の効果だけを仮定した加法モデル (4-1 式) が、実際のデータによくあてはまっていないことを意味し、特に少数回 (1, 2 回) しか供試していない家系の平均効果には、その家系と供試された特定の検定林との G E 交互作用にもとづく偏りが含まれているものと考えられる。したがって、このことから家系分散はやや過大に推定しているものと推測される。

2. GE 交互作用分散の大きさ

違った環境下で各系統の反応が異なる現象である G E 交互作用は、しばしば選抜による育種効果を大きく低下させる要因となる (FALCONER¹¹⁾)。LIBBY¹⁸⁾ は、実生採種園を造るにあたって、G E 交互作用の大きさを事前に確かめておくことの必要性を指摘した。また、NAMKOONG 他³⁰⁾ は、それまでの林木の遺伝率に関するほとんどの報告が、1 か所の試験地で推定した遺伝分散にもとづいているため、その推定値は G E 交互作用分散を含んでおり、このことが育種効果の過大推定につながるとして、G E 交互作用分散を推定することの重要性を強調した。

G E 交互作用は、系統と植栽場所とに 2 元分類した情報に線型モデル (系統・場所の効果) をあてはめた際に、その 2 つの効果によって説明できない部分のことである。

林木の産地試験で G E 交互作用について、統計的な研究を行なった報告のうち、主なものをあげると以下のとおりである。KING²³⁾ は、Scotch pine (122 産地・8 試験地) の 2 年生樹高について、家系分散の 1/6 の G E 交互作用分散を推定した。MORGENSTERN and TEICH²⁶⁾ が推定した Jack pine (16 産地・12 試験地) の 12 年生樹高の G E 交互作用分散は産地分散とはほぼ同程度であった。また、CAMPBELL⁸⁾ は、Douglas fir の人工交配家系 (54 家系・2 試験地) の 2 年目の伸長量に、母樹分散の 2/3 の G E 交互作用分

散を認めている。また、前述した WILCOX and MILLER⁶¹⁾ は *Pinus nigra* で、RINK and THOR⁴⁸⁾ は *Virginia pine* (14 林分・128 家系・5 試験地) で、それぞれ統計的には有意差の認められる G E 交互作用を見出ししている。

プラス木の後代家系を扱った試験としては、Loblolly pine について G E 交互作用の育種的な取扱いを検討する目的で計画的に交配した材料を用いた 9 試験地の 4 年生樹高の調査結果を、OWINO 他⁴¹⁾ が総合的に取りまとめている。この報告によると、相加的遺伝分散とほぼ同じ大きさの G E 交互作用分散が推定され、その影響を無視すると、育種効果は集団選抜 (mass selection) で 60%、次代検定を伴う集団選抜 (mass selection plus family selection) では 100% も 過大推定になるとしている。また、SHELBOURNE and LOW⁴⁷⁾ は 7 年生の *Radiata pine* (プラス木原木の自然受粉後代 300 家系・5 試験地) の胸高直径、幹の通直性、枝の形態に家系分散の 30~50% に相当する G E 交互作用分散を推定している。

本論文で扱ったカラマツについては、1956 年に採種された 25 産地の種子が西ドイツ、アメリカへ送られ、産地試験が行なわれている⁵⁹⁾。その材料により、HATTERMER¹⁹⁾²⁰⁾ はドイツにおいて 13 か所、FARNSWORTH 他¹²⁾ はアメリカで 18 か所の試験地の 9・10 年生樹高について解析を行ない、一様に G E 交互作用が大きいことを報告している。また、WRIGHT⁶²⁾ も北米での 11 樹種の G E 交互作用を検討したなかで、カラマツの G E 交互作用については、Strong and puzzling interaction と表現して、この樹種の実際の造林に関する有用な情報を得るには 50~100 か所の試験地を設定する必要があると述べている。

III-1 で明らかにしたように、カラマツ精英樹については、12 か所の検定林の情報をこみにして解析した場合、各形質ともに家系分散とほぼ同程度かそれ以上の G E 交互作用分散が推定される。この大きさは、前述の各樹種で推定されている値と比較すると最も大きい部類に該当する。このことと、カラマツの産地試験の結果を考え合わせると、G E 交互作用の大きいことがこの樹種の大きな特徴であると考えられる。

また、G E 交互作用の大小は集団の環境に対する緩衝作用 (Population buffering) との関係で説明され、一般に産地、家系、クローンの順に集団の緩衝作用は小さくなる。言い換えれば G E 交互作用は現われ易くなると言われる²⁵⁾⁴⁶⁾。

このことから、産地試験において大きい G E 交互作用の認められるカラマツについては、精英樹の半兄弟家系を用いた次代検定の情報に大きい G E 交互作用が見い出されるのは当然であり、この樹種の次代検定を進めるにあたっては、G E 交互作用を重視した方法をとる必要があると言える。

3. GE 交互作用への対応

G E 交互作用分散は、①遺伝分散の大きさが場所ごとに違うこと、②系統順位が場所によって入れ替ること、の 2 つの原因によって生ずる³⁹⁾⁶⁵⁾。選抜育種を行なうにあたって問題になるのは、②の場所ごとに系統の順位が異なる場合である⁴⁾。SHELBOURNE⁴⁶⁾ は、このことに対して、① G E 交互作用を小さくしとどめる環境の層化とその中の適応系統の育成、②広域適応性を持つ系統の育成、という 2 つの基本的な方法が農作物育種でとられており、①の環境の層化が必要であるか否かは、地域区分を行なって選抜した場合と全地域で選抜した場合との育種効果を比較することによって判断するという考え方を紹介した。

栽培期間が短い農作物の場合、年ごとの気象変動は、人為的な栽培方法の違いとともに、作物の生育環境を多様に変化させる要因として働き、収量に影響を与える⁴⁾。このため、G E 交互作用に対する育種的対応は、SHELBOURNE⁴⁶⁾ のいう②の広域適応性 (収量安定性) の高い系統の育成に重点が置かれる傾向があ

り、解析方法もその目的に沿ったものが考案されてきた¹⁰⁾¹⁸⁾。

一方、林木の場合、栽培期間が長いので、それぞれの場所に植栽された樹木に与える気象・土壌等の影響は年々累積され、年ごとの気象変動は平均化される⁴⁾。加えて、栽培条件を人為的に制御する余地はきわめて少ないので、土地の特長（気候、土壌等）に対する材料の適否が林業生産の成否を大きく左右する。したがって、林木育種では、土地のほぼ固定的とみなせる特長のなかから、GE交互作用をもたらす要因を見出し、それにもとづく環境の層化を行なうことが重要である。

VI-2 でふれた林木の GE 交互作用に関する研究のうち、MORGENSTERN and TEICH²⁶⁾ は、Jack pine 各産地の生長安定性を示すいくつかのパラメータを計算し、北部、南部産の系統は産地からの緯度が離れるにしたがって生長が低下する傾向 (North-south trend) を確認した。WRIGHT⁶²⁾ は、総括的に GE 交互作用の検討を行なった 11 樹種のうち、4 樹種 (Eastern white pine, Jack pine, Red pine, Scotch pine) には、先述の North-south trend に起因する交互作用が認められるとしている。OWINO 他⁴¹⁾ は、GE 交互作用を選抜育種の効果を低下させる原因としてとらえ、Loblolly pine の場合、選抜効果を発揮するためには、各ブラス木あたり 3 か所の次代検定が必要であると結論した。以上の研究は、生長安定性の高い産地の選出あるいは適応範囲について行なったものであり、OWINO 他⁴¹⁾ の例も含め、地域区分に関する検討は行っていない。

地域区分に関して論じた SHELBOURNE and LOW⁴⁷⁾ は、BURDON⁴⁾ の考案した選抜指数（同一形質でも各試験地の測定値を別の形質とみなして選抜指数式を作る）によって上位 36 家系を選抜した場合の選抜差を試験地別に検討した結果から、ニュージーランドの Radiata pine については、地域区分の必要はないとみなした。また、HATTERMER¹⁹⁾²⁰⁾ は、日本カラマツについて、因子分析、試験地および産地の土壌・気候要因によって GE 交互作用を小さくとどめるための試験地、産地の区分を試みているが、いずれの場合も GE 交互作用はほとんど説明できなかったとしている。同様に、FARNSWORTH 他¹²⁾ も各産地の生長に一定の傾向を見い出すにはいたっていない。

本論文では、12 検定林の共通家系の樹高生長から、この樹種の GE 交互作用が FINLAY and WILKINSON¹³⁾ の方法として知られている家系の生長安定性の違いによるものではないことを確認したのち、主成分分析によって 3 つのグループに検定林を区分した (III-2)。つぎに、検定林の区分がほぼ妥当であったことを、全家系の情報から推定した家系分散・GE 交互作用分散と、それらから推定した育種効果によって確認した (III-3)。さらに、B 地域の家系分散が他の 2 地域のそれよりはるかに小さいこと (Fig. 5) と、A 地域と B、C 地域でははっきりした系統順位の入れ替り (Fig. 12) から、この GE 交互作用の育種解釈としては、3 つの地域間に $A \approx B \div C$ の関係があると推測した (III-3, IV-3)。

WRIGHT⁶²⁾ は、GE 交互作用はほとんどの樹種で統計的には認められるが、その原因について明らかにしなければ、実用的な価値はないとしている。本論文では、GE 交互作用を引き起こす環境の側からの原因として降水量の季節的な違いに着目し、3 地域の傾向を調べたところ、この要因によって各地域は比較的はっきりと区分できるとともに、その結果は従来から知られているカラマツの適地とされている気候条件とほぼ一致することを確認した (Fig. 7)。このことから、カラマツ精英樹の GE 交互作用は、降水量の季節的な違いにもとづいて規則的に起こるものであり、地域的には A、C、B の順に適地であるとみなした (IV-1, Fig. 8)。

次代検定は、実際の造林が行なわれる環境を代表し、そして家系間差のはっきり表われる場所で重点的

に行なうことが効率的であるとしている⁴⁾⁸⁸⁾⁴⁶⁾。本論文で区分した3つの地域のうち、B地域の検定林は明らかにカラマツの天然分布区域外であり、このことが家系間差の小さい原因と考えられる。したがって、次代検定については、A、C地域で別に行なうことが効率的であり、B地域についてはC地域で選ばれる親を用いることで、検定の目的はほぼ達成できるものと思われる。

4. 選 抜 指 数

選抜育種においては、どのようにして遺伝的素質の優れたものを選ぶかが重要な問題である。多くの場合、改良目標が単一であることはなく、選抜の対象とする個体にはいくつかの形質に対して複数の評価がなされることとなる。HAZEL and LUSH¹⁶⁾は、こうした場合に3通りの選抜方法(1. 順がり選抜; Tandem selection. 2. 足きり選抜; Independent culling levels. 3. 選抜指数法; Index selection)が考えられるとして、それぞれの選抜効率を理論的に検討した結果、選抜指数法によるのが最も効率的、かつ柔軟性に富むと結論した。

STERN and HATTEMER⁵¹⁾は、林木育種が長期を要することから、市場の需要の変化に対応する有効な方法として、選抜指数をあげた。STONECYPHER and ARBEZ⁵²⁾は、長期にわたって大量の後代家系が生産でき、時間的にも空間的にも繰り返した試験が可能な林木の利点を活用して、単位時間当りの育種効果を高めるために、幼老相関も組み入れた多形質の選抜指数を用いることを提案している。

本論文では、カラマツ精英樹家系の幼齢期の造林成績を評価する目的で、4地域(A, B, C, B+C)の選抜指数式を計算し、各地域上位25クローンを選ぶ際のよりどころとした(IV-4, V-2)。選抜指数の基本的な考え方を示したHAZEL¹⁷⁾は、各形質の重みづけ係数は適用する集団と場所により異なると述べている。4地域の選抜指数式のうち、A地域のそれは他の地域のものとはかなり違った各形質への重みづけ係数となった。これは、GE交互作用にみられる4地域の関係とも類似しており、同一の基準によって相対的経済効果を決定しても(Fig. 15)、総合育種価を最大にするには、違った選抜指数式が得られることを示したものと考えられる。

FRANKLIN and STONECYPHER¹⁴⁾, NAMKOONG²⁹⁾は、林木の場合、選抜指数による選抜方法が最良であるとしながらも、そのためには、各形質の遺伝分散・共分散の正確な推定が前提であると述べている。本論文では、遺伝分散・共分散の推定を修正観測値(y'_{ij})から行なった(IV-2)。この修正観測値は、それぞれの検定林別家系平均値から、その検定林の効果を差し引いた値であるため、GE交互作用は含んでいることになる。このことから、IV.1. で述べたと同様に、遺伝分散は過大推定であるとともに、遺伝共分散の推定値にも偏りがあるものと考えられる。したがって、遺伝分散・共分散をデータの実態により近い状態で推定する方法を開発することが、林木の選抜に関する今後の研究課題のひとつであろう。

5. 相加的遺伝分散と育種効果の推定

選抜育種は、選抜の対象とする材料の表現型値の大小・優劣にもとづいて行なうが、表現型値からどれだけ正確に相加的遺伝子型を判定できるかを表わす目安として、また、選抜効果を推定するパラメータとして遺伝率が用いられる(山田⁶⁵⁾)。遺伝率は、表現型分散に対する相加的遺伝分散の割合として定義される¹¹⁾。

林木の場合、最初の精英樹選抜では個体測定値をそのまま表現型値として用いるが、次代検定によって精英樹を選び直す際には、後代家系の平均値が表現型値となる。後代家系あるいはクローンの平均値を表現型値とした場合、表現型分散に占める環境分散の割合が小さくなるので高い遺伝率が得られ、個体の遺

伝率が低い形質では、選抜の信頼度ははるかに高くなる。戸田・菊池⁵⁸⁾は、このことを、マツノシンクイムシに対する抵抗性の事例で報告している。

NAMKOONG 他³⁰⁾は、複数試験地から得られる後代家系の平均値にもとづいて精英樹を選び直す、いわゆるクローン採種園の体質改善を行なった際の育種効果を推定する方法を示した。この方法にもとづいて、産地試験、次代検定から見込まれる育種効果を推定した報告は多い⁸⁾³⁹⁾⁴²⁾⁴³⁾⁵⁰⁾。

本論文では、精英樹選抜による効果と次代検定にもとづく精英樹の選択利用による効果の2つを試算した。精英樹選抜の効果は、次代検定林での選抜集団後代(精英樹系統苗)と無選抜集団後代(対照)とを直接比較して、その差を実現された育種効果とみなした(V-1)。一方、次代検定から見込まれる効果は、次代検定の情報から、家系・GE交互作用・誤差の各分散を推定し、それを用いて、NAMKOONG 他³⁰⁾の示した方法にしたがって求めた(III-3, V-2)。

FALCONER¹¹⁾は、雌親に雄親が無作為に交配し、1個体ずつ後代を残した場合、雌親で分類される半兄弟家系の分散は、その遺伝共分散に相当し、相加的遺伝分散の1/4であるとした。林木の場合、今までの研究から自然受粉後代には先の仮定が満たされないことが明らかにされている。たとえば、古越¹⁵⁾は、スギ採種園での花粉の有効飛散距離が10m程度であることを確かめた。また、自然自殖率は、アカマツの林分で5%³⁶⁾、スギ採種園で20~30%¹⁵⁾、ヒノキ採種園で16%⁵⁵⁾の値を得ている。ただし、スギの自殖苗の場合、選苗の結果、自殖率30%でも山出し時の割合は5%以下になることが調べられている¹⁵⁾。カラマツ精英樹のクローン採種園から得られた自然受粉後代についても、同様に、花粉親の数が限られること、いくらかの自殖苗を含んでいることは十分予想される。したがって、本論文で扱ったカラマツ精英樹の自然受粉後代は、厳密には、FALCONER¹¹⁾の定義する半兄弟家系とはみなせない。

NAMKOONG²⁸⁾、SQUILLACE⁴⁸⁾は、林木の自然受粉後代を用いた試験から得られる家系分散(σ_f^2)と相加的遺伝分散(σ_A^2)との関係を、交配に関与した花粉親の数、親同士の類縁関係、自殖率についていくつかの条件を仮定して検討した。その結果、 σ_f^2 と σ_A^2 との関係はほとんどの場合、 $\sigma_f^2/\sigma_A^2 > 0.25$ となり、FALCONER¹¹⁾の示した関係をそのまま適用することは、相加的遺伝分散を過大評価することになるであろうと結論した。しかしながら、先の条件(交配に関与する花粉親の数、自殖率)についての正確な情報を得ることは難しいので、現在のところ用いられている値(σ_f^2/σ_A^2)は、0.35²⁾、0.30⁵⁰⁾、0.25⁴²⁾⁴⁷⁾とさまざまである。

本論文で扱ったカラマツ精英樹クローン採種園から得られた自然受粉後代については、先に述べた自殖率・花粉の有効飛散距離に関する情報がなく、次に述べる理由から、 $\sigma_f^2/\sigma_A^2 = 0.25$ の関係が成り立つと考えて相加的遺伝分散を求め、育種効果の推定に用いた(III-3, V-2)。

- ① 自然受粉後代は、親同士の類縁関係がほとんどないと考えられる精英樹クローン採種園から得られたものである。
- ② 自然自殖は予想されるが、選苗を経て山出しされる時点での割合はごくわずかであると思われる。
- ③ 採種木がクローン当り3~4本であるため、自然受粉後代は相当数の花粉親との交配によるものと考えられる。

したがって、本論文で用いた相加的遺伝分散は、厳密には上限の推定値であると言える。

6. 育 種 効 果

精英樹選抜および次代検定にもとづく精英樹の選択的利用によって、どれくらいの育種効果が得られる

かを推定しておくことは、今までの事業を評価するとともに、今後の進め方を検討するうえで、きわめて重要である。

本論文では、カラマツ精英樹のクローン採種園からの後代家系の平均は、5年生樹高で対照を4%上回るという結果を得た(V-1)。WRIGHT⁶⁸⁾によると、Loblolly pine のプラス木のクローン採種園から得られた後代家系が、5年生樹高で4~6%、同様に Slash pine で6%ほど一般造林用苗の平均を上回っている。このことから、カラマツ精英樹が壮齢期(選抜時の平均樹齢35年)の生長によって選抜され、大きなGE交互作用を示す樹種でありながら、幼齢期の生長についても他の樹種には近い選抜の効果が得られることを示したものと考えられる。

次代検定にもとづいた精英樹の選択的利用によって得られる効果は、改良の対象となる形質・検定を行なう年次によって異なるとともに、次の3つの要因が推定値を大きく左右する。

- ① 選抜対象集団の相加的遺伝分散の大きさ。
- ② 家系平均値ベースの遺伝率(反復力)。
- ③ 選抜の強度。

本論文で推定したカラマツ精英樹の次代検定にもとづく5年生樹高の選抜効果(最初の精英樹選抜の効果も含む)とともに、他の樹種で同様の推定を行なった結果をTable 22に示した。このうち、Scotch pineの育種効果はGE交互作用がないものとして推定した値である。Loblolly pineについては、本論

Table 22. 選抜育種による生形形質の育種効果
Predicted genetic gain through selective breeding.

樹 種 Species	形 質 Trait	選 抜 強 度 Selection intensity(i)	家系平均値の 反 復 力 Repeatability of family mean (R _f)	育 種 効 果 Estimated gain(%)	研 究 者 Researcher
オウシユウアカマツ Scotch pine (Netherland)	5, 6年生樹高 5 & 6 years ^{a)} height	1.78	.86	28 (ΔG_2)	SQUILLACE 1975
テ ー ダ マ ツ Loblolly pine (U. S. A.)	4年生樹高 4 years height ^{a)}	1.27	—	11 ($\Delta G_1 + \Delta G_2$) [26] ^{d)}	OWINO 1977
ラ ジ ア ー タ マ ツ Radiata pine (New Zealand)	7年生胸高直径 7 years diameter ^{b)}	1.66	.48 ^{c)}	5.5 ($\Delta G_1 + \Delta G_2$) [16.8] ^{e)}	SHELBOURNE 1980
日 本 カ ラ マ ツ Japanese larch (A area)	5年生樹高 5 years height ^{b)}	0.74	.58	11.2 ($\Delta G_1 + \Delta G_2$)	
(B + C area)	5年生樹高 5 years height ^{b)}	0.86	.82	13.1 ($\Delta G_1 + \Delta G_2$)	

注) 精英樹選抜による効果 次代検定による効果
Symbols: ΔG_1 ; Gain from mass selection. ΔG_2 ; Gain from progeny testing.

a) 対象形質のみの選抜
Single trait selection.

b) 多形質同時選抜
Multi trait selection.

c) 5試験地の単純平均値
Arithmetic mean of the five site values.

d) GE交互作用を無視した際の育種効果の推定値
Predicted gain neglecting GE interaction.

e) 対照母集団を別に仮定した場合の値
Recalculated result by choosing a suitable value as a base population.

文とはほぼ同程度の G E 交互作用が認められた事例であるが、それを無視すると育種効果は 26% に推定される。また、Radiata pine では、その試験に用いた対照が無選抜集団を代表したものではない疑いがあるとして、別に試算したところ、育種効果は 16.8% になった。この場合、選抜方法は材質形質も含めた多形質同時選抜によって得られた値である。

以上のことからカラマツ精英樹の場合、選抜強度が他の 3 つのケースに比べて小さく、その分だけ育種効果が低目に推定されているとみなされる。現在、我が国では、未検定精英樹を用いた次代検定林の造成が進められており、カラマツ精英樹についても、そうした検定林の情報を加えることによって検定対象集団を拡大し、選抜強度を上げることが可能になるので、他の 3 つのケースには近い育種効果が達成できるものと思われる。

本論文で扱った幼齢期の生長については、NAMKOONG 他³¹⁾、NAMKOONG and CONKLE³²⁾ が、Douglas fir および Ponderosa pine の産地、母樹別試験地のそれぞれ 5~53 年および 3~29 年にわたる長期的な樹高生長の記録をまとめて、次のような傾向があることを明らかにしている。生長の段階は、生長曲線の形状から、① Exponential growth, ② Steady growth, ③ Declining growth の 3 つに大別され、①は植栽後その樹種の生態的優位が確立されるまでの閉鎖前の時期に相当し、②は後代の再生産が始まる閉鎖後の時期にあたるとしている。そして、それぞれの時期の産地間および産地内家系間変異の消長をみると、家系間変異は①の時期において最もはっきりと表われ、②の時期以後は次第に消滅するのに対し、産地間変異がこれにとって代るとしている。したがって、NAMKOONG^{31,32)} は①の時期の生長にもとづく選抜の効果は、②の時期以後まで持続するものではないが、本論文で目的としたような造林初期の成績が優れた家系の選抜 (IV-4) については、家系間変異が最もはっきり表れることから、成功の可能性が高いことを示唆している。

7. 次 代 検 定

林木育種において次代検定林を設定する主な目的は、次の 2 つである。

- ① それぞれの親 (精英樹) について、各形質の一般組合せ能力を評価する。
- ② 次の世代に用いる育種材料の選抜を行なう。

①の情報は、採種園の体質改善を行なう際に用いられるとともに、将来発生するいろいろな目標に対して、どの親を使うかを判断する目安として利用できる。②は、選抜された親相互の人工交配によって、それまでの親よりもさらに優れた育種材料を得るために行なわれる。

アメリカの Loblolly pine の育種では、①とともに②を目的として、テスタークローンを用いた人工交配による材料が検定林に植栽されている⁵³⁾。一方、ニュージーランドの Radiata pine については、プラスチックの自然受粉後代を用いた次代検定が行なわれており、我が国と同様に①だけを目的としている⁴⁷⁾。

本論文では、①の情報を得るために、検定林の調査結果を如何にまとめるかを検討するとともに、その結果は育種事業のなかにどう活用できるかを研究した。今後の選抜育種を進める際には、次のようなことが問題となる。

- ① 選抜に伴う遺伝変異の減少にどう対処するか。
- ② 選抜効果を有効に発揮するには、次代検定の結果をいつから、どう活用すべきか。

以上の 2 点について、今までに報告されている考え方と本論文で得た結果にもとづいて考察する。

- 1) 選抜に伴う遺伝変異の減少とその対処

選抜に伴う遺伝変異の減少に関する第一の問題は、「育種が何世代かにわたって行なわれることから、当面の育種効果の増大をはかる強度の選抜は、遺伝変異の減少をもたらす、将来の選抜効果を著しく損なう。逆に、将来にわたって選抜効果を得ようとすれば、大きい集団に弱度の選抜を行なうこととなり、当面の効果はそれほど大きくない。」ことである。BURDON 他⁶⁾は、この矛盾に対して、生産集団 (Seed production population; 少数の優れた親)、育種集団 (Breeding population; 相当数の選ばれた親>200 個体)、遺伝子保存集団 (Gene pool) に分けられる階層的な3つの集団 (Hierarchical breeding system) を考え、各世代ごとに育種集団から生産集団に組み入れる親を選び出して用いることを提案している。

第二の問題は、先の生産集団を少数の親に限定することは、生産される後代が持つ環境に対する緩衝作用を弱めるので、林業経営上危険であると考えられることである。ただし、このことは、環境に対する層化を行わず、しかも相当集約的な林業経営 (植栽密度が高く、収穫までに間伐が繰り返行なわれる) のもとで言えることである。KLEINSCHMIT²⁵⁾は、生産集団とは別に育種集団が存在し、育種対象地域が生態的単位に分けられる場合には、それぞれの環境に適応する遺伝変異の小さい生産集団が用いられてもよいであろうと述べている。

したがって、生産集団と育種集団とを区別して扱うとすれば、カラマツの場合、本論文で示した地域区分は、地域内での生産集団を強度の選抜によって得ることを可能にし、育種効果を高めるうえで、きわめて有効であると言える。さらに、前述した第2世代の育種集団を選ぶことを目的とした検定林を配置する際にも、この地域区分が非常に重要な情報であることは言うまでもない。

2) 次代検定の情報の活用方法

林木の場合、次代検定には長期を要するので、逐次得られる検定林からの中間的な情報をどう活用して、単位当りの育種効果を高めるかが重要である。NAMKOONG 他³⁰⁾は、林木では小さい効果を生む改良を継続的に行なうことが、一時に大きな効果を生む改良より、長期的にみて効率的であろうと述べている。また、SQUILLACE and GANSEL⁴⁹⁾は、Slash pine の25年生までの生長について年次相関を計算し、単位時間当りの育種効果を最大にするには、10年次の情報からプラス木の評価を行なって、採種園のクローンの入れ替えを始める Stepwise Selection が効率的であると結論した。そして、STONECYPHER and ARBEZ⁵²⁾の提案している幼老相関を組み入れた多形質の選抜指数による総合評価法は、造林材料としての価値に、最終的な生産物としての価格とともに、生産に要する費用も加えることを可能にする点で実態に即した有効な方法であると考えられる。

我が国では、採種園に用いられている精英樹クローンのうち、後代の生産をはじめたものから、順次、次代検定林で供試される。したがって、クローンによって着花年齢の違いがあるため、各樹種とも相当長期間にわたって検定林の造成が続けられ、このことが、総合的な検定をいつ行なうかを不明確にする原因になっている。

現在、集積されつつある中間的な調査結果をいつ総合的に取りまとめるかについては、一応、次のような目安が考えられる。育種効果は選抜差に比例するが、その選抜差は表現型分散と選抜強度との積である。表現型分散は、検定対象集団の大小にかかわらず一応一定とみなせるので、育種効果は選抜強度に比例すると言える。そして、その選抜強度は検定家数係数の増加にしたがって大きくなるが、増加の割合は次第に低下する (Fig. 22)。したがって、選抜強度の増加傾向から推測して、少なくとも150~200家系の情報が集積された時点で検定を行えば、各年次におけるほぼ上限に近い育種効果が期待できるものと考え

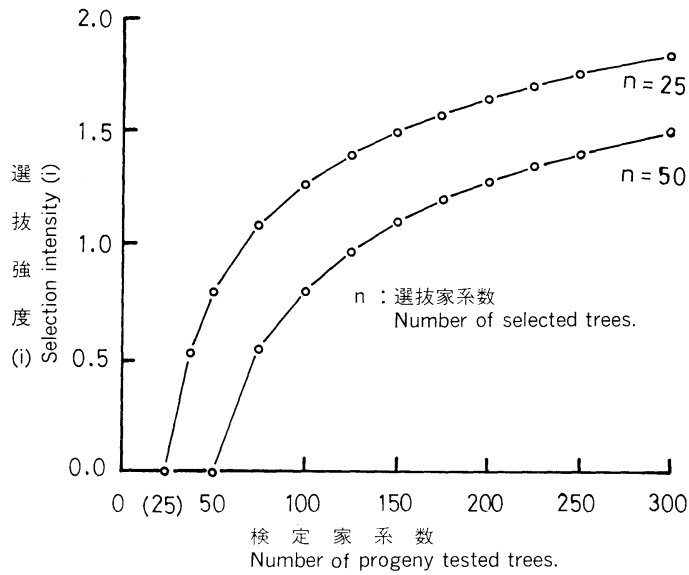


Fig. 22. 選抜強度と検定家系数との関係 (BECKER³¹)
Relationship between selection intensity (i) and number of progeny tested trees (BECKER³¹).

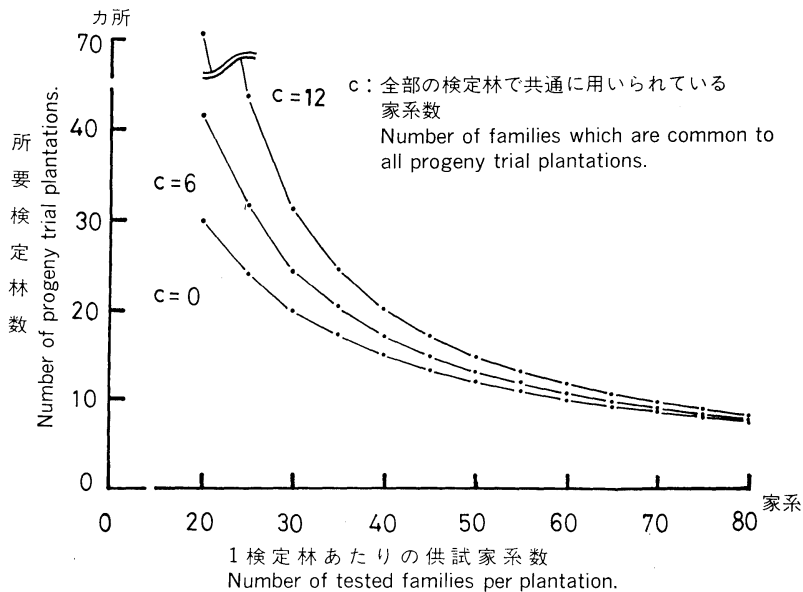


Fig. 23. 200 家系を 3 カ所づつ検定する場合の 1 検定林あたりの 供試家系数と所要検定数との関係

Relationship between number of progeny trial plantations and number of tested families per plantation, assuming 200 families are tested at three locations.

られる。

以上のことから、中間的な調査結果による精英樹の評価は、それにもとづく選抜効果を期待するものであれば、150～200家系の情報が集積された時点で行なうことが望ましい。また、その評価の方法は、複数検定林の情報を総合的に取りまとめることはもとより、それぞれの時点で利用し得る伐期に最も近い情報とともに、幼齢期の情報も加えた選抜指数によることになると思われる。そして、カラマツのように伐期の短い樹種の採種園では、その評価にもとづいて、比較的早い時期から弱度の選抜を繰返し実施することが、育種効果を高めるうえで効率的であろう。

さらに、こうした多量の家系を検定する際には、如何にして、調査に要する労力と経費を最少限にとどめて、一定水準以上の精度で各家系の情報を得るかが重要である。この問題は、検定林の配置、設定方法および調査方法の3つの側面から検討しなければならない。

検定林の配置については、本論文で示したような総合的な解析を他の樹種でも早急に行ない、各樹種のG E交互作用から、効率的に検定できる場所を明らかにすることが必要であろう。検定林の設定方法に関しては、調査に要する労働・経費と得られる情報の精度との関係から、1か所あたりの供試家系数、家系当り供試個体数を再検討してみる必要があると考えられる (Fig. 23)。そして、調査方法については、今後、選抜指数による総合評価法を用いるようになるのであれば、各形質の家系平均値の推定精度をいかにして高めるかが重要であろう。どのような形質を評価の因子として加えるか、その際どのような方法で測定するか、これは標本調査も含めて、精度との関係で検討する必要がある、その研究は今後の課題である。

謝 辞

この研究を進めるにあたり、林業試験場遺伝育種第一研究室長大庭喜八郎博士ならびに関東林木育種場育種課長古越隆信博士には、当初より理解ある御指導と御便宜をたまわった。また、本論文のとりまとめに際しては、九州大学農学部宮島寛教授、西沢正久教授および須崎民雄博士から懇切なる御校閲と御助言をいただいた。以上の各位に対しては心から謝意を表する次第である。さらに、関東林木育種場育種第二研究室長山田勇博士ならびに金子富吉主任研究官には、本論文の執筆にあたり直接御指導いただくとともに終始激励をたまわった。また、放射線育種場照射法研究室長鶴飼保雄博士には統計解析の方法について、同育種場近藤禎二技官には文献入手について御協力を得た。そして、関東林木育種場育種課および林業試験場遺伝育種第一研究室ならびに電子計算機室の研究員各位にも、さまざまな面でお世話になった。加えて、本論文で用いたカラマツ精英樹の次代検定林の調査資料は、関東林木育種場、長野事業場および設定営林署における関係者各位の努力によって得られたものである。以上の方々に対して厚くお礼申し上げる次第である。

引 用 文 献

- 1) 明石孝輝：地域差検定林のデータ処理・林木の育種，118，27—32，(1981)
- 2) BANNISTER, M. H. : An early progeny trial in *Pinus radiata* 1. Juvenile characters. New Zealand Journal of Botany, 7, 316—335, (1969)
- 3) BECKER, W. A. : Manual of quantitative genetics. Washington State Univ., Pullman., 177 pp., (1975)
- 4) BURDON, R. D. : Genetic correlation as a concept for studying genotype-environment interaction in forest tree breeding. Silvae Genetica, 26, 168—175, (1977)

- 5) BURDON, R.D. : Generalization of multi-trait selection indices using information from several sites. *New Zealand Journal of Forestry Science*, **9**, 145–152, (1979)
- 6) BURDON, R.D., SHELBOURNE, C.J.A., and WILCOX, M.D. : Advanced selection Strategies. *Third World Consultation on Forest Tree Breeding*, 1133–1147, (1977)
- 7) CALLAHAM, R.S., and LIDDICOET, A.R. : Altitudinal variation at 20 years in Ponderosa and Jeffrey pines. *J. For.*, **59**, 814–820, (1961)
- 8) CAMPBELL, R.K. : Genetic Variability in juvenile height growth of Douglas-fir. *Silvae Genetica*, **21**, 126–129, (1972)
- 9) COCHRAN, W.G. : The combinations of estimates from different experiments. *Biometrics*, **10**, 101–129, (1954)
- 10) EBERHART, S.A., and RUSSELL, W.A. : Stability parameters for comparing varieties. *Crop Science*, **6**, 36–40, (1966)
- 11) FALCONER, D.S. : Introduction to quantitative genetics. Ronald Press, New York, 365 pp., (1960)
- 12) FARNSWORTH, D.H., GATHERNM, G.E., JOKELA, H.B., LESTER, D.T., MERRITT, C., PAULEY, S.S., READ, R.A., SAIDAK, R.L., and WRIGHT, J.W. : Geographic variation in Japanese Larch in north central United States Plantations. *Silvae Genetica*, **21**, 139–147, (1972)
- 13) FINLAY, K.W. and WILKINSON, G.N., ; The analysis of adaptation in a plant-breeding programme. *Aust. J. Agr. Res.*, **14**, 742–754, (1963)
- 14) FRANKLIN, E.C. and STONECYPHER, R.W. : Use of quantitative genetics in planning multiple-trait breeding. *Third world consultation of Forest Tree Breeding*, 1149–1156, (1977)
- 15) 古越隆信 : スギ採種園の花粉管理に関する基礎的研究。林試研報, 300号, 41–120, (1978)
- 16) HAZEL, L.N. and LUSH, J.L. : The efficiency of three methods of selection. *J. Heredity*, **33**, 393–399, (1942)
- 17) HAZEL, L.N. : The genetic basis for constructing selection indexes. *Genetics*, **28**, 476–490, (1943)
- 18) LIBBY, W.J. : Clonal selection and an alternative seed orchard scheme. *Silvae Genetica*, **13**, 32–40, (1964)
- 19) HATTEMER, H.H. : Versuche zur geographischen Variation bei der japanischen Larche. I. *Silvae Genetica*, **17**, 186–192, (1968)
- 20) HATTEMER, H.H. : Versuche zur geographischen Variation bei der japanischen Larche. II. *Silvae Genetica*, **18**, 1–23, (1969)
- 21) 林 弥栄 : 日本産針葉樹の分布。農林出版, 東京, 201 pp., (1960)
- 22) HENDERSON, C.R. : Estimation of variance and covariance components. *Biometrics*, **9**, 226–252, (1953)
- 23) KING, J.P. : Seed source x environment interactions in Scotch pine. *Silvae Genetica*, **14**, 105–115, (1965)
- 24) 気象庁 : 日本気候図 (I) 地人書館, 東京, 59 pl., (1971)
- 25) KLEINSCHMIT, J. : Limitations for reforestation of the genetic variation. *Silvae Genetica*, **28**, 61–67, (1979)
- 26) MORGENSTERN, E.K. and TEICH, A.H. : Phenotypic stability of Jack pine provenances. *Can. J. Genet. Cytol.*, **11**, 110–117, (1969)
- 27) 中村賢太郎 : 育林学原論。産業図書株式会社, 東京, 407 pp., (1935)
- 28) NAMKOONG, G. : Inbreeding effects on estimation of genetic additive variance. *Forest Science*, **12**, 8–13, (1966)

- 29) NAMKOONG, G. : Choosing strategies for the future. *Unasyuva*, **30**, 38–41, (1978)
- 30) NAMKOONG, G., SNYDER, E.B. and STONECYPHER, R.W. : Heritability and gain concepts for evaluating breeding systems such as seedling seed orchards. *Silvae Genetica*, **15**, 76–84, (1966)
- 31) NAMKOONG, G., USANIS, R.A. : Age-related variation in genetic control of height growth in Douglas-fir. *Theoretical and Applied Genetics*, **42**, 151–159, (1972)
- 32) NAMKOONG, G. and CONKLE, M.T. : Time trends in genetic control in Ponderosa pine. *Forest Science*, **22**, 2–12, (1976)
- 33) 大庭喜八郎 : 育種集団林について, 林木の育種, No. **111**, 9–17, (1979)
- 36) 大庭喜八郎・岩川盈夫・岡田幸郎・村井正文 : 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. *日林誌*, **53**, 327–333, (1971)
- 37) 応用統計ハンドブック編集委員会 : 応用統計ハンドブック, 養賢堂, 東京, 827 pp., (1978)
- 38) OWINO, F. : Genotype x environment interaction and genotypic stability in Loblolly Pine. II. Genotypic stability comparison. *Silvae Genetica*, **26**, 21–26, (1977)
- 39) OWINO, F. : Genotype x environment interaction and genotypic stability in Loblolly pine. V. Effects of genotype x environment interaction on genetic variance component estimate and gain prediction. *Silvae Genetica*, **26**, 176–179, (1977)
- 40) OWINO, F. and ZOBEL, B. : Genotype x environment interaction and genotypic stability in Loblolly pine. I. General introduction and description of the experiment. *Silvae Genetica*, **26**, 18–26, (1977)
- 41) OWINO, F., KELLISON, B. : Genotype x environment interaction and genotypic stability in Loblolly pine. IV. Correlation studies. *Silvae Genetica*, **26**, 131–134, (1977)
- 42) REHFELDT, G.E. : Genetic gains from tree improvement of Ponderosa pine in Southern Idaho. U.S.D.A. Forest Service Research Paper INT–263, 9 pp., (1980)
- 43) RINK, G. and THOR, E. : Variance components and gains in volume growth of Virginia pine (*Pinus virginia* Mill.). *Silvae Genetica*, **25**, 17–22, (1976)
- 44) SEARLE, S.R. : Linear models. John Wiley & Sons, New York, 532 pp., (1971)
- 45) SEARLE, S.R. and HENDERSON, C.R. : Computing procedures for estimating components of variance in the two-way classification, mixed model. *Biometrics*, **17**, 607–616. (1961)
Corrigenda, *Biometrics*, **23**, 852, (1967)
- 46) SHELBOURNE, C.J.A. : Genotype-environment interaction : Its study and its implication in forest tree improvement IUFRO Genetics-SABRAO joint symposia, B–1 (1), 1–28, (1972)
- 47) SHELBOURNE, C.J.A. and LOW, C.B. : Multi-trait index selection and associated genetic gains of *Pinus radiata* progenies at five sites. *New Zealand Journal of Forestry Science* **10**, 307–324, (1980)
- 48) SQUILLACE, A.E. : Average genetic correlations among offspring from open-pollinated forest trees. *Silvae Genetica* **23**, 149–156, (1974)
- 49) SQUILLACE, A.E. and GANSEL, C.R. : Juvenile mature correlations in Slash pine. *Forest Science* **20**, 225–229, (1974)
- 50) SQUILLACE, A.E., LA BASTIDE, J.G.A. and VAN VREDENBURCH, C.L.H. : Genetic variation and breeding of Scotch pine in the Netherlands. *Forest Science*, **21**, 341–352, (1975)
- 51) STERN, K. and HATTEMER, H.H. : Problems involved in some models of selection in forest tree breeding. *Silvae Genetica* **13**, 27–32, (1964)
- 52) STONECYPHER, R. and ARBEZ, M. : Methods of selection. Session 2, IUFRO meeting on advanced generation breeding, 1–20, (1976)

- 53) TALBERT, J. T. : An advanced-generation breeding plan for the N.C. State University-industry pine tree improvement cooperative, *Silvae Genetica*, **28**, 72-75, (1979)
- 54) 高橋松尾 : カラマツ林業総説。日本林業技術協会, 東京, 381 pp., (1960)
- 55) 田島正啓 : ヒノキの自殖に関する研究。九大演習林報告, 51 号, 39-124, (1979)
- 56) 戸田良吉 : タネ繁殖の場合のスギの樹高と胸高直径の遺伝力。林試研報, 112 号, 33-47, (1959)
- 57) 戸田良吉 : 今日の林木育種, 農林出版, 東京, 231 pp., (1979)
- 58) 戸田良吉・菊池秀夫 : マツノシンクイムシ被害のクローン間差について, 日林誌 **48**, 193-198, (1966)
- 59) TODA, R. and MIKAMI, S. : The provenance trials of Japanese Larch established in Japan and tentative achievements. *Silvae Genetica*, **25**, 209-216, (1976)
- 60) WAKELY, P. C. : Results of the southwide pine seed source study through 1960-1961. South. conf. on forest tree impr. proc., 6, 10-23, (1961)
- 61) WILCOX, M. D. and MILLER, J. T. : *Pinus nigra* proveance variation and selection in New Zealand. *Silvae Genetica*, **24**, 132-140, (1975)
- 62) WRIGHT, J. W. : Genotype-environment interaction in north central United States. *Forest Science*, **19**, 113-123, (1973)
- 63) WRIGHT, J. W. : Introduction to forest genetice. Academic Press, New York 463 pp., (1976)
- 64) 山田行雄 : 量的形質の遺伝学(7), 遺伝, **29** 107-111, (1975)
- 65) 山田行雄 : 選抜理論, 林木の育種, No. **111**, 5-8, (1979)

A Methodological Study on the Analysis of Progeny Trial Plantations of Japanese Larch

Susumu KURIIBU⁽¹⁾

Summary

This paper reports genotype-environment (GE) interaction, plus tree evaluation (breeding value), and an estimation of the genetic gain for a five year performance of plus tree progenies of Japanese larch, *Larix leptolepis* Gordon. Although the data analysis is for the juvenile stage, the emphasis is put on a systematic statistical analysis of a series of larch progeny trial plantations in central Japan.

Progeny trial-plantation

The 12 progeny trial plantations analysed were established on different sites from 1973 to 1975 (Table 1). On each of them, 24 to 31 open pollinated families of plus tree clones from a fixed clonal seed orchard and one commercial lot, as a check, were allocated. The design for the allocation of families and individuals was as follows: one low plot with 50 plants per family were replicated three times as the randomized block design. Although, a total of 59 families were tested in these 12 plantations, the make-up of the families, namely plus-trees, was different for each plantation, except for that of six families which were designated as common families in all plantations (Table 2).

Tree height, diameter at breast height, and crown width, and eventually the death or damage of trees, were measured individually in all plantations. For each plot, the survival ratio, expressed by the ratio of the number of sound trees to the number of planted trees, was calculated.

Genotype-environment (GE) interaction

The estimated variances of GE interaction for the 12 tested plantations were fairly large for all traits surveyed. The ratios of the family x site variance to the family variance were 1.0, 0.89, 1.41, and 2.83 for height, diameter, crown width, and the survival ratio, respectively (Tables 3 and 4). Because the proportion of the family x site variance was the largest and that of the error variance was the smallest for the height, they seemed to reflect the effect of the environmental differences of each site.

To stratify the progeny testing-sites into several groups in which the family x site variance might be minimized, a principal component analysis was applied to the mean height of six common families on each site. With this procedure, the 12 progeny trial-plantations were classified into three groups according to their second principal component scores (Fig. 3). The relative grade of the components of the GE interaction variance to those of the family variance for the height were reduced to 0.9, 0.43, and 0.29 for the corresponding groups of A, B, and C (Fig. 5). The family x site interaction in the survival ratio was not statistically significant within the classified groups of the testing sites (Table 12).

(1) Kanto Forest Tree Breeding Institute

Geographical distribution of the sites and corresponding areas of A, B, and C seemed to be clearly separated with the areas designated as follows (Fig. 4).

A-area ; Gunma Prefecture and the central part of Nagano Prefecture.

B-area ; Northwestern part of Fukushima Prefecture.

C-area ; Adjacent to the A area and at the southern border of the B area.

To analyse the causes of the interaction, climatic differences and the varied responses of the individual families of the three areas were examined. Concerning the climatic factor, there are differences in the patterns of seasonal rainfall in the three areas. The precipitation in winter during November to March is highest in the B area and the lowest in the A area, whereas that in the C area is intermediate (Fig. 7). Regarding the growth response of individual families, the order of mean height of each family drastically changed between A area and other areas (Figs. 12 and 13). From the results obtained by two different approaches, namely by the principal-component analysis and by simple zonation of the winter precipitation, I think that, in the GE interaction, there are not a few families whose growth was affected differently by the seasonal differences of precipitation. Therefore, this trend is thought to be the main source of the larger degree of variance in the GE interaction in Japanese larch.

Practically, it is necessary to test progeny in the A area and in the B plus C areas separately judging from the data in the juvenile stages of Japanese larch. Although, the family variance in B areas is much smaller than that in C area, family performances and climatic conditions in both areas are relatively similar. Therefore, B area is regarded as a marginal zone of the C area, and in the future, it might be enough to allocate testing plantations only to the C area where family response is clearly pronounced instead of establishing testing plantations in both areas (Fig. 8).

Plus tree evaluation

Because usable sites for progeny testing and the producible number of seedlings of each plus-tree family are limited, different sets of families were allocated to the different testing sites. Therefore, the data of several testing plantations, being grouped, are non-orthogonal or unbalanced (Table 2). To evaluate the breeding value of each plus tree by estimating the mean performance of their progenies without their site effects, a linear model constituting the family effect and the site effect was made, and solved by the least-squares method (Formulas 4-1 to 4-8). However, in this model, the GE interaction was treated as an error term, and it was essential to group the testing plantations, namely sites, in which the degree of GE interaction within the groups might be minimized. This grouping was made successfully by the principal-component analysis as stated before. Moreover, with these statistical procedures, it was possible to have accurate breeding values of each plus tree even for the unbalanced sets of data (Fig. 10).

It was possible also to make plus-tree evaluations of multiple traits using an index selection combining four traits, height, diameter, crown width, and the survival ratio in each area (Formula 4-11, Table 20). As a result of index selection, the survival ratio, which was expected to be reflected largely by the adaptability, was omitted because of its lower repeatability and the lesser economic weight of its data (Tables 15 and 17, Figs. 16 and 17).

Genetic Gain

The genetic gains by the initial mass selection were estimated from four traits in each site group based on a comparison of the mean of plus tree progenies with those of the check

(Table 19). Although the results were slightly different among the site groups, relative gains at this age were 4%, 5%, 5%, and 0% for height, diameter, crown width, and survival ratio, respectively (Fig. 20).

Genetic gains by the selective use of plus-tree families, based on the progeny performances, were estimated, assuming the selection of the top 25 clones in the seed orchard with the selection indices mentioned above in each group. Relative gains at this stage were 7.5%, 14.5%, 7.0%, and 1.5%, for height, diameter, crown width, and survival ratio, respectively. On the average, these gains were a little larger in the B plus C area compared with those in the A area, except for the survival ratio (Table 21).

By the selective use of plus trees as seed parents on the grouped sites, it is apparent that genetic gains can be expected to be larger than those from the initial mass selection, even under a weak selection intensity. This is because Japanese larch has a large family variance and a strong GE interaction. Therefore, it is important to conduct progeny testing of larch, and there is a good possibility of increasing genetic gains by combining the data of many other testing plantations which are now being established in these areas.