

ヒノキ苗木の高さと根元直径についての 遺伝子分散と優性分散の分割

明 石 孝 輝⁽¹⁾・川 村 忠 士⁽²⁾

Takateru AKASI and Tadashi KAWAMURA : Partition into Genic
Variance and Dominance Variance in Height and Butt
Diameter of *Chamaecyparis obtusa* Seedlings

要 旨：ヒノキ林からランダムに抽出した個体間で人工交配を行い，得られた苗木の高さと根元直径について分散分析を行った。花粉親間と採種親間に有意差が認められ，交配組み合わせで定まる個々の家系間の差は有意でなかった。さらに，個体を抽出したものの林分を無作為交配集団と仮定し，その遺伝分散について遺伝子分散と優性分散の分割を試みたが，優性分散はほとんど認められず，遺伝分散の大部分は遺伝子分散と推定された。狭義の遺伝率は，高さ 50~66%，根元直径 37~40% と推定される。

1. は じ め に

ヒノキの量的形質については，広い意味の遺伝率をあつかった報告を 2 編¹⁾²⁾これまでに出した。ヒノキの育種ではサシキでなくクローン採種園による実生繁殖が行われるので，選抜効果の推定には，全変動を用いる広い意味の遺伝率でなく，非相加的遺伝変動を除く，いわゆる遺伝子分散にもとづく狭い意味の遺伝率を知る必要がある。遺伝子分散は類縁関係の明らかな集団を統計的に解析して得られるが，ヒノキにはそのような林分が現存しないので，あらためて育成しなければならない。われわれは，この目的のため計画的にヒノキの人工交配を実施し，得られた苗木により試験地を設定した。これら苗木の苗畑段階における生長調査データを各変動因にもとづいて分析し，若干の遺伝情報を得たので報告する。

なお，分析の方法については，先にスギ苗木について報告³⁾したものと同様であるが，前回の説明に不備な点があったので本報告においても，その手法をあらためて説明することとする。

とりまとめにあたりご指導いただいた農林省林業試験場造林部長戸田良吉博士に厚くお礼をのべる。

2. 材料および方法

交配に用いた個体は，農林省林業試験場浅川苗畑に 1957 年に植栽されたヒノキ防風林から選んだ。

20 個体を無作為に抽出し，そのうち，開花促進処理によって多量の花粉が採取できた 5 個体の花粉を交配に用いた。開花促進は環状剥皮により，1970 年 6 月中旬に行ったものである。1971 年秋に採取した種子を 1972 年春に当場内苗畑にまきつけ翌春浅川苗畑に床替し，同年秋すなわち 1973 年と，翌 1974 年とに，生長終了後に高さと根元直径（5 cm 高）とを測定した。測定の単位は，それぞれ cm と mm とである。

なお、一部の交配組み合わせでは苗木の得られないものがあったので、その採種親のデータは全部除外し、結局、採種親 15、花粉親 5 の総当たり交配となった。交配組み合わせごとの苗数は一定せず、Table 1 に示すとおりで、苗畑での配置は、まきつけ、床替とも、2 回繰り返しの乱塊法によった。

Table 1. 交 配 組 合 せ 別 苗 木 本 数 一 覧 表
Number of seedlings survived at the time of measurement
from separate cross combinations

採種親 番号♀ 花粉親 番号♂	1	2	3	4	5	6	7	11	13	14	15	16	17	18	19	花粉親計 Total male parents
1	67	93	93	57	43	89	33	46	39	4	79	44	77	78	77	919
18	53	87	20	35	20	88	96	93	53	17	14	96	94	91	90	947
10	60	37	13	69	73	19	14	94	78	10	5	94	95	93	93	847
16	94	55	82	81	89	37	40	35	85	22	14	21	56	75	77	863
4	24	28	95	93	68	92	18	13	64	4	16	86	94	90	83	868
採種親計 Total female parents	298	300	303	335	293	325	201	281	319	57	128	341	416	427	420	4,444

Table 2. 2 年生時の高さについての分散分析
Analysis of variance of seedlings height after two seasons

要 因 Factor	自 由 度 Degrees of Freedom	平 方 和 Sum of squares	平均平方 Mean square	分散比 F	平均平方の期待値 Components of variance
花 粉 親 Male parent	4	1523.982	380.995	19.200**	$\sigma_w^2/k_0 + \sigma_p^2 + 2\sigma_{fm}^2 + 30\sigma_m^2$
採 種 親 Female parent	14	1675.844	119.703	6.033**	$\sigma_w^2/k_0 + \sigma_p^2 + 2\sigma_{fm}^2 + 10\sigma_f^2$
家 系 Family deviation	56	1111.157	19.842	1.914**	$\sigma_w^2/k_0 + \sigma_p^2 + 2\sigma_{fm}^2$
反 復 Replication	1	138.125	138.125	13.321**	
誤 差 Error	74	767.269	10.369		$\sigma_w^2/k_0 + \sigma_p^2$
全 体 Total based on plot means	149	5216.378			
プロット内個体 Plants within plot	4294	171539.120	39.949		σ_w^2

花粉親間分散 Variance ascribed to male parents

$$\sigma_m^2 = (380.995 - 19.842)/30 = 12.038$$

採種親間分散 Variance ascribed to female parents

$$\sigma_f^2 = (119.703 - 19.842)/10 = 9.986$$

家系間分散 Variance ascribed to family deviation

$$\sigma_{fm}^2 = (19.842 - 10.369)/2 = 4.737$$

プロット間分散 Error variance

$$\sigma_p^2 = 10.369 - 39.949/29.57 = 9.018$$

プロット内個体本数代表値 Harmonic mean of the number of plants within plot

$$k_0 = \frac{1}{n-1} \left(\sum k - \frac{\sum k^2}{\sum k} \right) = 29.57$$

Table 3. 各形質の平均平方一覧表
Mean squares in separate characters

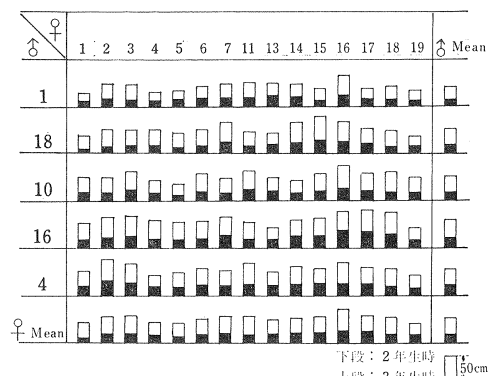
要 因 Factor	形 質 Characters				
	高 さ Height	根 元 直 径 Butt diameter			
	3 年 生 時 After three seasons	年間生長量 Annual increment	2 年 生 時 After two seasons	3 年 生 時 After three seasons	年間生長量 Annual increment
花 粉 親 Male parent	1464.015	360.059	10.924	17.404	6.296
採 種 親 Female parent	660.674	276.165	17.168	7.251	2.773
家 系 Family deviation	111.255	50.259	17.823	1.400	0.779
反 復 Replication	2176.044	1217.748	0.916	18.762	28.384
誤 差 Error	76.607	36.560	9.057	1.037	0.831
プロット内個体 Plants within plot	203.123	92.269	0.526	3.746	2.403

3. 測定の結果と分散分析

解析の基礎数字には、個体ごとに得られた測定値でなく、反復別、交配組み合わせ別、すなわち、植栽配置のプロット別に求めた平均値を用いた。2年生時の高さについての各平均値をデータとする分散分析の結果を Table 2 に示す。同表のとおり、花粉親間と採種親間の有意差の検定には家系間平均平方を分母とし、家系間の有意差の検定は誤差の平均平方を分母として、それぞれ F 値を求めた。その他のデータにもとづく解析については、各要因の平均平方のみを Table 3 にまとめて示す。2年生時の高さ (Table 2) については交配に関する要因のすべてに有意差が認められるが、3年生時 (Table 3) には個々の家系間 (採種親×花粉親の組み合わせ) の有意性は消失している。両年間の高さの差、すなわち年間生長量についての有意性も、3年生時の高さと同様の結果であった。根元直径については兩年次も、その差の期間生長量についても、同様に、採種親間、花粉親間のみ有意で、個々の家系間の差は有意でなかった。

このことは、特定の採種親または花粉親に由来する各家系がそろって大きい。またはそろって小さい、ということ、すなわち、特定の雌雄組み合わせによって全体の傾向からとび離れた成績を示すものが無い、ということの意味し、Fig. 1, 2 上でよくその関係を読みとることができる。

なお、Table 2 の最下欄に示した個体間変動は、上記の分散分析とは別に、元の個体ごとの測定値から直接求めた値である。すなわち、個体の測定値からプロットごとの平方和を算出し、それを全プロットについて合計した。自由度は、各ブ

Fig. 1 高さについての家系別平均値
Mean of seedling height in separate
cross combinations.

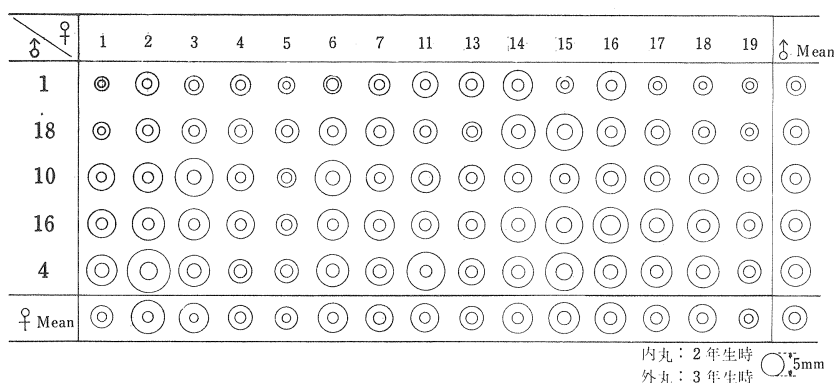


Fig. 2 根元直径についての家系別平均値
Mean of butt diameter in separate cross combinations.

Table 4. 各形質における分散成分量一覽表
Components of variance in separate characters

分散の種類 Variances	高 さ Height			根元直径 Butt diameter		
	2年生時 After two seasons	3年生時 After three seasons	年間生長量 Annual increment	2年生時 After two seasons	3年生時 After three seasons	年間生長量 Annual increment
花粉親間分散 Variances ascribed to male parents	12.038	45.092	10.327	0.080	0.533	0.183
採種親間分散 Variances ascribed to female parents	9.986	54.942	22.591	0.091	0.585	0.196
家系間分散 Variances ascribed to family deviation	4.737	17.324	6.850	0.098	0.182	0.000
プロット間分散 Error variances	9.018	69.738	33.440	0.104	0.910	0.728

ロットの個体数から1を差し引いてプロットごとの自由度を求め、全プロットについて合計した。

Table 2 の下注に示す各交配要因についての分散値は、分散分析の各要因の平均平方の期待値にもとづき計算されたものである。

同様の方法により、Table 3 に示す平均平方値から、3年生時の高さと2年生時と3年生時の根元直径の各データおよび両形質の年間生長量についても各交配要因別分散値を求め Table 4 に示す。

4. 遺伝変動の分割

集団の変動値、分散は遺伝分散と環境分散とから成るが、遺伝変動は更に相加的遺伝分散と非相加的遺伝分散に分割される。

相加的遺伝分散は、個々の遺伝子の効果にもとづくものであり、非相加的遺伝分散は、ヘテロ遺伝子座の効果の両ホモ遺伝子座の効果の平均よりの偏差にもとづく優性分散が主である。非相加的分散の中には異なる遺伝子座間の交互作用にもとづく上位性分散も含まれるが、これは前2者とくらべて小さい⁴⁾ので、ここでは無視することとする。

集団の遺伝分散の中の相加的および非相加的（優性）分散の比率は、対立遺伝子間の優劣性の程度や遺

Table 5. 遺伝子分散と優性分散の配分比
Ratio of genic variance and dominance variance in each variance

分散の種類 Variances	両分散の配分比 Components of genetic variance
無作為交配集団 ($\sigma_g^2 + \sigma_d^2 + \sigma_E^2$) Variance in whole random mating population	$\frac{1}{2}D + \frac{1}{4}H$
親間分散 (σ_f^2, σ_m^2) Variance ascribed to parents	$\frac{1}{8}D$
家系間分散 (σ_{fm}^2) Variance ascribed to family deviation	$\frac{1}{8}D + \frac{1}{16}H$
家系内分散 (σ_w^2) Variance ascribed to plants within families	$\frac{1}{4}D + \frac{3}{16}H$

伝子頻度によって変化するものであるが、これらの関係が一定すれば、無作為交配集団において一定の値を示し、近縁家系間や家系内の分散の組み合わせによって推定される。すなわち、半兄弟家系間（親間）、半兄弟内全兄弟家系間（家系間）および全兄弟家系内の各遺伝分散の相加、非相加両遺伝分散への配分比は、無作為交配集団における配分比と一定の関係で定まるものであって、MATHER⁵⁾は、この関係を Table 5 のようにあらわした。ここに D 、 H はそれぞれ遺伝子 1 個およびヘテロ遺伝子座 1 座の効果にもとづく変動値で、遺伝子頻度が 1 対 1 の場合には、無作為交配集団における相加的、非相加的（優性）遺伝分散がそれぞれ $\frac{1}{2}D$ 、 $\frac{1}{4}H$ で示される。遺伝子頻度が等しくないときには、相加的遺伝分散の方にもヘテロ遺伝子座の効果の影響が入り、いわゆる“遺伝子の平均効果”が計算の基礎となるが、各種分散間の関係には変化は無い。

Table 5 に見られるように親間分散（花粉親間分散 σ_m^2 および採種親間分散 σ_f^2 ）は $\frac{1}{8}D$ で優性分散を含まず、遺伝子分散のみであるから、無作為交配集団の相加的遺伝分散はその 4 倍として推定される。すなわち、

$$4 \times \sigma_f^2 \times (\text{または } \sigma_m^2) = \frac{1}{2}D = \sigma_g^2$$

一方、家系間分散 σ_{fm}^2 は両遺伝分散を含み、その配分比は $\frac{1}{8}D + \frac{1}{16}H$ であるから次式によって優性分散が求められる。

$$\sigma_{fm}^2 - \sigma_f^2 = \frac{1}{8}D + \frac{1}{16}H - \frac{1}{8}D = \frac{1}{16}H = \frac{1}{4} \left(\frac{1}{4}H \right) = \frac{1}{4}\sigma_d^2$$

平均優性度は、ヘテロ遺伝子座 1 座の効果と有効遺伝子 1 個の効果との比と考えられる値であるが、実はヘテロ効果と“遺伝子の平均効果”との比であって、遺伝子頻度が 1 対 1 で無い場合にはかなりのずれを起こす⁶⁾。その値は $\bar{a} = \sqrt{2\sigma_d^2/\sigma_g^2}$ で与えられる。Table 4 に示す各種分散値を用いて上記の計算を行った結果を、Table 6 右欄に示す。大部分の推定値がゼロとなったのは、計算上優性分散の値がマイナスとなったためである。

遺伝率は遺伝子分散を分子として、全分散を分母とする百分率で与えられるが、この場合の全分散は無作為交配集団のもので、 $\sigma_g^2 + \sigma_d^2 + \sigma_E^2$ である。この中の σ_E^2 は環境分散であり、本試験では、家系内分散中に含まれるミクロな環境分散 σ_e^2 のほかに、プロット間分散 σ_p^2 をもあわせたものである。Table 5 で、親間、家系間、家系内各分散の和が無作為交配集団の全遺伝分散値になることから見て、集団の全分散は

Table 6. 各形質における遺伝率と平均優性度
Estimates of heritability and average dominance in the studied characters

形 質 Characters		遺 伝 率 (h^2)		平均優性度 ($\bar{a}$)	
		♂	♀	♂	♀
高 さ Height	2 年 生 時 After two seasons	65.9	57.9	0	0
	3 年 生 時 After three seasons	49.7	57.4	0	0
	連 年 生 長 量 Annual increment	28.2	52.9	0	0
根 元 直 径 Butt diameter	2 年 生 時 After two seasons	40.2	44.4	0.671	0.392
	3 年 生 時 After three seasons	37.3	40.2	0	0
	連 年 生 長 量 Annual increment	20.9	22.3	0	0

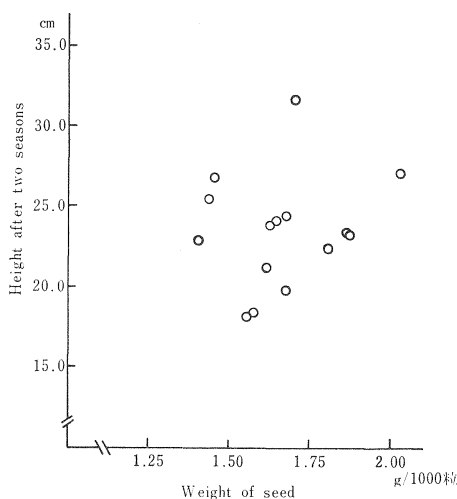


Fig. 3 採種親別種子1,000粒重と2年生時の高さの相関
Correlation between the seedlings height and seed weight.

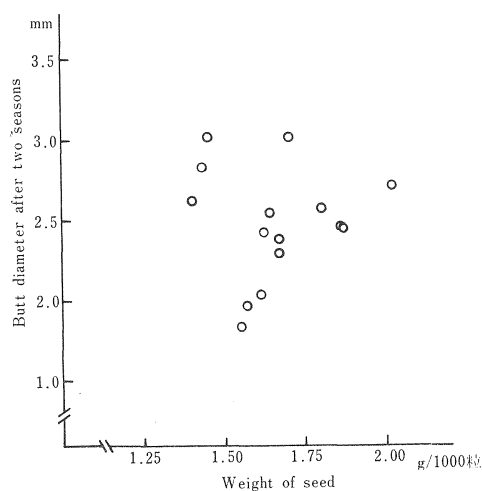


Fig. 4 採種親別種子1,000粒重と2年生時の根元直径の相関
Correlation between the seedlings butt diameter and seed weight.

$$\sigma_T^2 = \sigma_g^2 + \sigma_d^2 + \sigma_E^2 = \sigma_f^2 + \sigma_{fm}^2 + \sigma_w^2 + \sigma_p^2$$

で与えられる。

遺伝子分散は前述のとおりに求められるので、Table 4 の各形質について遺伝率を計算すると、Table 6 左欄に示す値が得られる。

5. 考 察

この報文において検出した親間差が、遺伝によるものでなく、種子の大小に関連する環境的なものでないかとの疑問も持たれ得よう。しかし、花粉親間の差が採種親間の差よりも大きいこと、および、1,000粒重との相関 (Fig. 3, 4) を見れば、その疑いはないことが明らかである。

2年生時、3年生時の高さ、根元直径、両年次間の生長量、それらの形質のどれをとっても、一部の例外を除き、平均優性度がゼロと推定されたことは注目される。プラスの推定値を得た2年生時の直径においても、個別家系間の値が有意とならなかったことを考慮すると、他の形質と同様に、優性効果はほとんど無いのだと考えるのが妥当であろう。このことは、スギの場合⁸⁾に大きな優性効果が推定されているのと大きな違いであるが、これが、樹種の特性にもとづくものか、材料のとり方によるものであるか、将来さらに検討を必要とする。

優性効果がほとんど無いので、遺伝変動の大部分はそのまま相加的遺伝変動であって、遺伝率推定の広義、狭義の差が無いことを意味する。各形質の推定値は Table 6 左欄に示すように、苗高で50~66%、根元直径で37~40%の値が得られており、前2報¹⁾²⁾とほぼ同程度か、やや小さい推定値となった。材料の選定法も調査時の年齢も異なるので、それによる影響も考えられるが、いずれにせよ、採種園によるタネ繁殖で、大きな選抜効果が期待できる遺伝率だといってよい。

なお、本試験に用いた花粉親5個体のうち4個体は採種親としても用いられており、全体の近交係数は無作為交配集団よりも若干上昇している。しかし、その影響は、本試験の結果を左右するものではない。

文 献

- 1) 明石孝輝・戸田忠雄：日林九支講，21，52~53，(1967)
- 2) 明石孝輝・戸田忠雄・西村慶二：日林誌，52，89~91，(1970)
- 3) ————・—————・—————：同上，54，12~16，(1972)
- 4) 木村資生：集団遺伝学概論，培風館，312 pp.，(1960)
- 5) Mather, K. (木原均他訳)：マザー統計遺伝学，岩波，280 pp.，(1956)
- 6) 戸田良吉：(未発表)

**Partition into Genic Variance and Dominance Variance in
Height and Butt Diameter of *Chamaecyparis obtusa* Seedlings**

Takateru AKASI⁽¹⁾, Tadashi KAWAMURA⁽²⁾

Summary

For partitioning genetic variance of a population into additive and non-additive components, control-pollinated full-sib families are inevitably needed. Since there have been no such materials in *Chamaecyparis obtusa*, the authors created ones by performing control-pollination among fifteen female parents and five male parents, randomly selected in a small stand. Four to ninety-six plants were obtained from the separate single crosses, averaging 59.3 plants. They were out-planted in a trial plantation, and the authors report here some results based on data obtained in the nurseries. Measurements were made on seedling height and stem butt diameter at the ends of the first and second growing seasons. The annual increments of these traits were calculated as the difference between the two measurements. Genetic variances based on these data mostly showed no sign of existence of the dominance components. Consequently, the narrow sense heritability of these traits were very high, the estimates being 50 to 66 per cent in height while 37 to 40 per cent in butt diameter.

Received January 18, 1977

(1) (2) Silviculture Division