

スギの遺伝母数の推定に関する研究

明 石 孝 輝⁽¹⁾Takateru AKASHI: Contributions to the Estimation of Genetic Parameters
in Cryptomeria (*Cryptomeria japonica* D. Don)

要 旨 精英樹選抜による育種効果は、林分内各個体の形質が、遺伝によってどの程度支配されているか、すなわち遺伝率の大ききで示される。精度よく遺伝率を推定するためには、林木集団の遺伝母数（相加的遺伝効果、非相加的遺伝効果、個体間競争効果等）を的確に推定する必要がある。遺伝母数を推定するときには、林分内のマクロな立地変動による影響を除去する必要があり、重回帰式による方法を適用した。また、隣接個体間に生じる個体間競争については、その効果を分散値で示す方法を明らかにした。この方法により、個体間競争分散の全分散に対する寄与率の上限値は約 25% であると推定された。しかし、家系別の植栽区と、複数家系の単木混交植栽区で調べた結果では、個体間競争に差が認められなかった。また、サシキクローンを用いた単木混交植栽林での調査結果から、広義の遺伝率を推定する場合は、分子のクローン間分散と分母の全分散から競争分散を取り除く必要があることを明らかにした。

スギの幼齢期の集団について遺伝率を推定し、その集団から、模型精英樹を選抜し、対照個体を無作為に抽出して、両群の次代家系を育成した。両群の次代家系の平均値の差から選抜効果が確認された。この平均値間差、すなわち遺伝獲得量から求めた遺伝率は、選抜対象集団で求めた遺伝率、対照個体家系群の分散分析で求めた遺伝率、および対照個体群とその家系平均値間の親子相関により求めた遺伝率の 1/2~1/3 で、遺伝率の推定に問題のあることを指摘した。また別に行った試験でも、壮齢期の母樹と、その次代家系平均値との親子相関の有意性から選抜効果を確認した。遺伝率の推定精度については、主働遺伝子による影響等が考えられ、今後さらに詳細な検討を行う必要がある。

目 次

I 緒 論	2
1. は じ め に	2
2. スギの遺伝率推定にともなう問題点	3
II スギ林分内における個体間競争	11
1. スギ林分内の個体間競争と生長の年次変化	11
1) 材料および方法	12
2) 結 果	14
3) 考 察	16
2. 精英樹の実生家系別植栽区と複数家系の単木混交植栽区における個体間競争	17
1) 材料および方法	17
2) 結果と考察	17
III 広義の遺伝率と個体間競争	19
1. スギサシキクローンによる個体間競争	20
1) 材料および方法	20
2) 結 果	20
3) 考 察	23
2. スギサシキクローンによる個体間競争と反復率	26

1) 材料および方法	26
2) 結果	27
(1) 分散分析による各要因効果の検出	27
(2) 反復率とクローン間分散および誤差分散の年次変化	30
(3) 個体間競争の年次変化と反復率の年次変化の関係	33
3) 考察	39
IV 狭義の遺伝率と選抜効果	40
1. 集団選抜の模型実験における遺伝率と選抜効果	40
1) 材料および方法	41
2) 結果	44
(1) 選抜対象集団の自然受粉家系より求めた遺伝率	44
(2) 対照個体の人工交配家系より求めた遺伝率	47
(3) 遺伝獲得量から求めた遺伝率	52
3) 考察	56
2. スギ精英樹選抜効果の確認	57
1) 材料および方法	57
2) 結果	58
3) 考察	60
V 総合考察	62
1. 個体間競争の大きさと遺伝率への影響	62
2. 狭義の遺伝率と選抜効果	63
3. 平均値の遺伝率の利用	64
VI 摘要	65
謝辞	66
引用文献	66

I 緒 論

1. は じ め に

我が国の林木育種事業は、集団選抜法にもとづいて実行されており、この選抜効果を予測するためには遺伝率を推定する必要がある。遺伝率は、いうまでもなく、林分に生育する個体群の個別形質についての全変動に対する遺伝変動の割合であるが、その推定にあたっては、後述するように種々の問題を生じる。スギの育種は林木育種事業の発足当時、選抜した精英樹をサシキ増殖し、普及することに定められていた。この時点のスギの遺伝率については、戸田の2編の報告がある。戸田(1957)⁵¹⁾⁵²⁾は、大まかな推定値として、実生林分についての個体分散からサシキ林分の個体分散を環境分散として差引き、遺伝分散を求め、広義の遺伝率が大きいことを述べた。その後、戸田(1959)⁵³⁾は、自然受粉による母樹家系別の植栽林分の樹高と胸高直径のデータ分析から実生繁殖で子供に伝えられる遺伝分散の大きさとして、いわゆる狭義の遺伝率を推定した。この値が、前述の広義の遺伝率に比較し、きわめて小さかったことから、雑種強勢の利用の必要性を述べた。しかし、実際の林木育種事業では、スギ精英樹のサシキ発根率が、予想以上に低く、実生繁殖の必要性を生じた。さらに戸田(1961)⁵⁴⁾は、母樹家系別植栽林分の個体分散と、複数母樹家系の単木混交植栽林分の個体分散を基礎数値として、再度、樹高と胸高直径の狭義の遺伝率を推定した。この遺伝率の推定値が、100%を超える大きさであったことから、前報の狭義の遺伝率の推定

値を過小評価であったとして、種子繁殖においても、大きい育種効果が期待されると報告した。

遺伝率の推定方法については、SAKAI・HATAKEYAMA (1963)³⁹⁾、畠山・酒井 (1963)¹⁵⁾ が、SHRIKHANDE (1957)⁴⁹⁾ の方法をトドマツの諸形質の遺伝率推定に応用した。これは広義の遺伝率を求める方法であり、概略次のとおりである。ある集団の個体を複数個体に群別し、群間平方和を求め、この値の説明変数として遺伝分散と環境分散をとり、その解として両分散を求め遺伝率を推定する。その後、この方法は、新しく個体間競争を考えに入れた方法に改良され、スギの樹高と胸高直径の広義の遺伝率推定に用いられた (SAKAI・MUKAIDE 1967)⁴¹⁾。この方法で推定される遺伝率は、戸田 (1957, 1959, 1961)^{51) 53) 54)} の推定値と異なり、遺伝率推定の際の分母に用いられる全分散に、林分内の大きな立地分散を含んで算出された。そのためか、広義の遺伝率であるにもかかわらず、得られた推定値は小さかった。この遺伝率の推定方法は、その後、発展をみていない。なお、塚原 (1965, 1966)^{58) 59)} は、酒井ら (1963)³⁹⁾ の推定方法について、スギ苗木の TR 率と、クモトオンシ林分のデータを用いて検討し疑問のあることを報告した。

その他、スギの遺伝率については、幼齢期におけるものを主として、数多くの報告がある (Table 1)。しかし、これらの遺伝率の中には、いくつかの問題点を含んでいるものがあり、このことについては次節において述べる。

2. スギの遺伝率推定にともなう問題点

戸田 (1957)⁵¹⁾ は、立地修正を行ったデータにもとづき、遺伝変動を含む実生林分の個体分散から、遺伝変動を含まないクローン林分の個体分散を環境分散として差引き遺伝分散を求めた。遺伝率は、それぞれの林分固有のものであり、2 林分を同時に取扱うことに問題があるが、そのこととは別に、三つの問題点が提起された。その一つは、NAMKOONG ら (1966)²⁵⁾ によるものであり、実生林分の個体変動の中に含まれる遺伝子型と環境との交互作用を無視した点についての問題である。すなわち、この交互作用が存在すれば、それにともなう変動は、計算過程から考えて遺伝率推定に際して分子に加わることになるので、広義の遺伝率が過大評価となるという指摘である。このような遺伝子型と環境との交互作用を無視することによる遺伝率の過大評価は、狭義の遺伝率についても同様であることを同論文は指摘している。この問題点について OWINO (1977)³⁵⁾ は、テードマツを用いて、実験的に確かめた。すなわち、狭義の遺伝率を推定するには、家系別に育成された材料が必要であるが、この家系別材料が反復して植栽されていないと、前述の交互作用の評価ができない。したがって、家系別の反復のない植栽地から得られた遺伝率は、その分母に、交互作用を含み過大な推定値となる。もちろん、遺伝子型と環境との交互作用が、無視できるほど小さければ問題とならない。また、たとえ、反復のある 1 試験地から得られた遺伝率も、その試験地の属する地域の遺伝率として取り扱えば、地域にともなう環境と遺伝子型の交互作用を無視することになるので、同様に遺伝率は過大評価となる。すなわち、ある地域についての遺伝率は、各家系、あるいは、各クローンを、各林分に反復植栽し、それら系統と環境との交互作用を評価し、その値を、遺伝率の算出に際して分子からとり除く必要がある。

第 2 の問題点は、個体間競争の影響である。SAKAI ら (1968)⁴²⁾ は、個体間競争が林分内に隣接して生育する遺伝子型の異なる個体間に生じ、同一遺伝子型間、すなわち、同一クローン間には生じないことを明らかにした。したがって、実生林分の個体間には、個体間競争が加わっており、単一クローン林分には加わっていないので、前者から後者を差引いて求めた遺伝分散は、個体間競争による分散を含み、遺伝率は過大に評価されるという指摘である。なお、個体間競争については、STERN (1966)⁶⁰⁾ も、その検出方

Table 1. スギの形質別遺伝率と反復率 (単位%)
Heritability and repeatability estimates so far reported in cryptomeria. (%)

報 告 者 Authors	遺 伝 率 Heritability				反 復 率 Repeatability		備 考 Remarks
	広 義 Broad sense		狭 義 Narrow sense		平 A 均	個 B 体	
	平 A 均	個 B 体	平 A 均	個 B 体			
戸田 1957 ⁵¹⁾		樹 高 68 Tree height 胸高周囲 58 Stem girth 幹の細り 72 Stem taper 枝張り Crown diameter 61 力枝の角度 72 Branch angle 樹皮の厚さ 68 Bark thickness					42 年生 42 yrs. old 42 年生 42 yrs. old 42 年生 42 yrs. old 42 年生 42 yrs. old 42 年生 42 yrs. old 42 年生 42 yrs. old
戸田 1959 ⁵³⁾				樹 高 26 Tree height 胸高直径 26 Stem diameter			20 年生 20 yrs. old 20 年生 20 yrs.
戸田 1961 ⁵⁴⁾		樹 高 89 Tree height 胸高周囲 84 Stem girth 幹の細り 74 Stem taper 枝張り Crown diameter 82 樹皮の厚さ 44 Bark thickness					50 年生 50 yrs. old 50 年生 50 yrs. old 50 年生 50 yrs. old 50 年生 50 yrs. old 50 年生 50 yrs. old

Table 1 (つづき) (Continued)

報 告 者 Authors	遺 伝 率 Heritability				反 復 率 Repeatability		備 考 Remarks
	広 義 Broad sense		狭 義 Narrow sense		平 均 A	個 体 B	
	平 均 A	個 体 B	平 均 A	個 体 B			
戸 田 1962 ⁵⁶⁾				苗 高 Seedling height ⁴²			1 年生 1 yr. old
有 田 1964 ¹²⁾		枝張り度 Crown diameter 44 枝張り度 Crown diameter 44 枝張り度 Crown diameter 81					ボカスギ Bokasugi イトシロ Itoshiro タテヤマ Tateyama
有 田・富田 ¹³⁾ 1964		枝張り度 48—57 Crown diameter					タテヤマ子供林分 Progeny stand of Tateyama
塚 原 1965 ⁵⁸⁾				TR 率 T/R ratio ¹⁵			2 年生 2 yrs. old
向 出 1965 ²²⁾		樹 高 25 Tree height 樹 高 38 Tree height 胸高直径 13 Stem diameter 胸高直径 36 Stem diameter 胸高直径 22 Stem diameter					八雲 (北海道) Yagumo (Hokkaido) 早口 (秋田) Hayakuchi (Akita) 乙部 (北海道) Otobe (Hokkaido) 八雲 (北海道) Yagumo (Hokkaido) 早口 (秋田) Hayakuchi (Akita)
明 石・松永 ¹⁾ 1966				樹 高 Tree height ⁵¹			4 年生 4 yrs. old
SAKAI・MUKA- IDE 1967 ⁴¹⁾		樹 高 30 Tree height 胸高直径 20 Stem diameter					2 林分平均 Mean of two stands 3 林分平均 Mean of three stands

Table 1 (つづき) (Continued)

報 告 者 Authors	遺 伝 率 Heritability				反 復 率 Repeatability		備 考 Remarks
	広 義 Broad sense		狭 義 Narrow sense				
	平 均 A	個 体 B	平 均 A	個 体 B	平 均 A	個 体 B	
明石・西村 ²⁾ 1967						樹 高 Tree height 44-61	サシキ系精英樹クローン, 3 年生 Plus-tree clones, 3 yrs. old 実生系精英樹クローン, 3 年生 Plus-tree clones, 3 yrs. old 5 年生 5 yrs. old 4 年生 4 yrs. old サツマメアサ Satsumameasa ヤブクグリ Yabukuguri 針葉形質 Needle traits
岸・原田 ¹⁷⁾ 1968		根曲がり 41 Stem bend 根曲がり 22 Stem bend				樹 高 Tree height 61-75	
酒井ら 1969 ⁴⁴⁾		樹 高 39 Tree height 胸高直径 42 Stem diameter					
岸ら 1969 ¹⁸⁾		樹 高 77 Tree height 樹 高 54 Tree height					
酒井ら 1969 ⁴⁵⁾		長 さ 48 Length 矢 高 72 Bend 湾曲度 64 Bend 展葉度 37 Leafing					

Table 1 (つづき) (Continued)

報 告 者 Authors	遺 伝 率 Heritability				反 復 率 Repeatability		備 考 Remarks
	広 義 Broad sense		狭 義 Narrow sense		平 均 A	個 体 B	
	平 均 A	個 体 B	平 均 A	個 体 B			
大庭ら 1970 ³⁰⁾ SAKAI ら 1972 ⁴⁶⁾		長 さ 21 Length 曲がり 44 Bend 角 度 50 Angle 密 度 51 Density		苗 高 Seedling height 46			2 年生 2 yrs. old 針葉形質 Needle traits
明石ら 1972 ⁴⁾				苗 高 Seedling height 15 根元直径 Basal diameter 15			2 年生 2 yrs. old 2 年生 2 yrs. old
大庭 1973 ³²⁾				苗 高 Seedling height 10			1 年生 1 yr. old
西村 1975 ²⁶⁾			苗 高 Seedling 52 height				1 年生 1 yr. old
長浜・野中 ²⁴⁾ 1975				樹 高 Tree height 29			5 年生 5 yrs. old
明石 1975 ⁶⁾				苗 高 Seedling height 36 根元直径 Basal diameter 29			4 年生 4 yrs. old 4 年生 4 yrs. old
西村・大庭 ²⁷⁾ 1976			樹 高 Seedling 3 height	樹 高 Seedling height 37			5 年生 5 yrs. old

スギの遺伝母数の推定に関する研究 (明石)

Table 1 (つづき) (Continued)

報告者 Authors	遺 伝 率 Heritability				反 復 率 Repeatability		備 考 Remarks
	広 義 Broad sense		狭 義 Narrow sense		平 均 A	個 体 B	
	平 均 A	個 体 B	平 均 A	個 体 B			
明石・村井 ⁹⁾ 1976	耐寒性 54 Cold —70 injury					苗 高 Seedling height 0.9 根元直径 Basal diameter 6	4 年生 4 yrs. old 4 年生 4 yrs. old
柴田 1978 ⁵⁰⁾							
立仙・大庭 ⁸⁷⁾ 1978				樹 高 Tree height 1 胸高直径 Stem diameter 8 材 積 Volume 4			10 年生 10 yrs. old 10 年生 10 yrs. old 10 年生 10 yrs. old
佐々木・古越 ⁴⁷⁾ 1979				苗 高 Seedling height 33			3 年生 3 yrs. old
栗延 1980 ²⁰⁾				樹 高 Tree height 8 胸高直径 Stem diameter 4			15 年生 15 yrs. old 15 年生 15 yrs. old
岡田ら 1980 ²⁹⁾						樹 高 Tree height 71	10 年生 10 yrs. old
大谷・古越 ³⁴⁾ 1981				苗 高 Seedling height 10			3 年生 3 yrs. old
長浜・宮原 ²³⁾ 1981			樹 高 Tree height 59 胸高直径 Stem diameter 53			10 年生 10 yrs. old 10 年生 10 yrs. old	

Note) A : 個体の遺伝率 Based on mean values of the sample

B : 平均値の遺伝率 Based on single measurements of individual trees

The year after planted

法について種々検討したが、明確な結論を得ていない。

第3の問題点は、遺伝率を求める際の材料と、算出方法による遺伝率の種類と、反復率の区分についてである。遺伝率は一般的に狭義と広義に区分され、さらに、個体と平均値の遺伝率に区分される。狭義の個体の遺伝率は、遺伝分散として、遺伝子分散 σ_g^2 、優性分散 σ_d^2 、上位性分散 σ_i^2 とあわせ、環境分散を σ_e^2 とあわしたとき、 $h^2 = \sigma_g^2 / (\sigma_g^2 + \sigma_d^2 + \sigma_i^2 + \sigma_e^2)$ として求められ、広義の遺伝率は、遺伝分散のすべてを分子にとり $h^2 = (\sigma_g^2 + \sigma_d^2 + \sigma_i^2) / (\sigma_g^2 + \sigma_d^2 + \sigma_i^2 + \sigma_e^2)$ として求められる。当然のことながら、狭義の遺伝率は、ある集団から優良個体を選抜し、その各個体の相互交配で次代群を形成したときの選抜効果、すなわち、集団選抜における遺伝獲得量を予測するのに用いられ、広義の個体の遺伝率は、その選抜個体を無性繁殖したときの選抜効果の推定に用いられる。しかし、選抜集団が血縁関係のない個体で形成されている場合は、狭義の遺伝率は求められない。この場合は、反復率を求めるにとどめるべきである。また、このような集団について、広義の遺伝率に相当するものを得た場合も、反復率と呼んだ方が適当である。

広義の個体の遺伝率に対応した広義の平均値の遺伝率は、戸田の報告 (1966)⁵⁷⁾ に例をみることができる。この報告において、複数クローンをクローンごと n 本ずつ単木混交植栽してある林分から、クローン平均値で優良クローンを選抜する場合の平均値の遺伝率の値として、 $h^2 / \{h^2 + (1-h^2)/n\}$ を導いている。この式は、遺伝分散 σ_G^2 、環境分散 σ_e^2 としたときの広義の個体の遺伝率 $h^2 = \sigma_G^2 / (\sigma_G^2 + \sigma_e^2)$ において、環境分散 σ_e^2 が n 分の 1 に減少することから算出される。

狭義の個体の遺伝率についても同様に、個体の遺伝率と家系の遺伝率 (家系平均値の遺伝率) がある。この狭義の個体の遺伝率と家系の遺伝率を、算出過程と利用の面から比較してみる。

両遺伝率の推定例を、無作為交配集団を母材とした、半兄弟家系群の単木混交植栽地からのデータで考える。

得られたデータの分散分析から、家系間分散 (家系平均値間分散と同じ意味) と家系内個体分散が得られる。個体の遺伝率は、家系間分散の 4 倍を分子として、家系間分散と家系内個体分散の合計、すなわち、全分散を分母とした百分率で求められる。分子に家系間分散を 4 倍として用いる理由は、家系間分散が、親集団 (無作為交配集団と仮定した選抜対象集団) の遺伝子分散の 4 分の 1 に相当するからである。これに対し、家系の遺伝率は、家系間分散を分子として、家系間分散と、家系内個体分散の家系ごと本数分の 1 を加えた値、すなわち、家系平均値にともなう全分散を分母とした百分率で得られる。個体の遺伝率が前述したように、集団選抜法における選抜効果の予測に用いられるのに対し、家系の遺伝率は、家系の明らかな集団から、家系平均値の優劣にもとづき家系を選抜するときの選抜効果の予測に用いられる。

我が国の遺伝試験地は、家系ごとのプロットを反復植栽した、いわゆる乱塊法が主である。このような試験林のデータで、単木ごとの測定値を用いた場合について、前述の反復率、家系の遺伝率、個体の遺伝率の区分を算出過程を通じて説明する。なお、植栽材料は無作為交配集団からの家系としての条件を満たしているものとする。

家系数 s 、反復数 b 、プロット (反復ごと家系) 内本数 n としたときの単木データの場合の分散分析は、Table 2 に示すとおりとなる。また、プロットごとの平均値をデータとした場合の分散分析の自由度と平均平方の期待成分を Table 3 に示す。この表中で平均平方の期待成分を 2 種類示してあるが、単木データの記号で示したのは、平均値をデータとした場合の期待成分を、単木データでみた場合、どのよ

うな対応となるかについて説明したものである。

単木データの分散分析 (Table 2) から得られた個体の 反復率は, $R = \sigma_s^2 / (\sigma_e^2 + \sigma_P^2 + \sigma_S^2)$ であり,

この 値の 4 倍が 狭義の 遺伝率である。すなわ

ち, $h^2 = 4R = 4\sigma_s^2 / (\sigma_e^2 + \sigma_P^2 + \sigma_S^2)$ となる。

なお, 各記号の説明は, 同表に示したとおりである。もしも, この試験林の植栽材料が, 半兄弟家系でなく, ある集団の各個体から増殖されたクローンであれば, 反復率が, そのまま広義の遺伝率となる。もちろん, σ_S^2 はクローン間分散によりかえられる。

家系平均値の反復率と家系の遺伝率は, 計算上は同値であり, その値の算出の際の分子には, 当然, 家系間分散 σ_S^2 を用いる。分母は, 家系平均値にともなう全分散として, 次のような各分散を算出する。

(a) 家系平均値に関与するプロット内個体分散 σ_e^2 の大きさは, 家系ごと本数分の 1, すなわち, $\sigma_e^2 / (bn)$ である。

(b) 家系平均値に関与するプロット間分散 σ_P^2 の大きさは, 家系ごとプロット数 (反復) 分の 1, すなわち, σ_P^2 / b である。

(c) 反復間分散 σ_B^2 は, マクロな立地変動として, 分母に含めない。

したがって, 家系平均値の反復率 R_2 , また

Table 2. 乱塊法の単木データによる分散分析における自由度と平均平方の期待成分

Degrees of freedom and expected components of mean squares in the analysis of variance of the data based on single trees in the randomized block design.

要 因 Factors	自 由 度 d.f.	平均平方の期待成分 Expected Components
家 系 Families	$s - 1$	$\sigma_e^2 + n\sigma_P^2 + nb\sigma_S^2$
反 復 Replications	$b - 1$	$\sigma_e^2 + n\sigma_P^2 + n\sigma_B^2$
プロット Plots	$(s - 1)(b - 1)$	$\sigma_e^2 + n\sigma_P^2$
誤 差 Error	$sb(n - 1)$	σ_e^2

Note) s : 家系数

Number of families

b : 反復数

Number of replications

n : プロット内個体数

Number of individuals in each plot

σ_e^2 : 誤差分散 (プロット内個体分散)

Error variance within plots

σ_P^2 : プロット間分散

Variance between plots

σ_B^2 : 反復分散

Variance between replications

σ_S^2 : 家系間分散

Variance between families

Table 3. プロットごとの平均値をデータとした分散分析における自由度と平均平方の期待成分

Degrees of freedom and expected components of mean squares in the analysis of variance based on the mean values of the plots.

要 因 Factors	自 由 度 d.f.	平均平方の期待成分 Expected Components	
		平均値をデータ based on mean values	単木データの記号で being translated into in- dividual measurement bases
実 系 Families	$s - 1$	$\sigma_P^{2'} + b\sigma_S^2$	$\sigma_e^2/n + \sigma_P^2 + b\sigma_S^2$
反 復 Replications	$b - 1$	$\sigma_P^{2'} + s\sigma_B^2$	$\sigma_e^2/n + \sigma_P^2 + s\sigma_B^2$
誤 差 Error	$(s - 1)(b - 1)$	$\sigma_P^{2'}$	$\sigma_e^2/n + \sigma_P^2$

Note) $\sigma_P^{2'} = \sigma_e^2/n + \sigma_P^2$

σ_e^2 , σ_P^2 , σ_B^2 , σ_S^2 は Table 2 に同じ

Other symbols are similar to those in Table 2.

は、家系の遺伝率 h_2^2 は次のとおりとなる。

$$R_2 = h_2^2 = \sigma_S^2 / \{ \sigma_e^2 / (bn) + \sigma_P^2 / b + \sigma_S^2 \}$$

プロット平均値を用いたデータでは、直接、個体の遺伝率を求めることはできない。これは、この場合の分散分析 (Table 3) において、誤差分散 σ_P^2 の中の σ_e/n と σ_P^2 が分割できないためである。必要なら、別途、単木データを分析し、 σ_e^2 を推定しなければならない。

プロット平均値をデータとした分散分析から、家系の反復率もしくは、家系の遺伝率を求めるには、家系間分散を分子として、分母に、この場合の誤差分散 σ_P^2 を反復数 b で割った値と、家系間分散を加えた値を用いて得られる。すなわち、分母は次のとおりとなり、単木データと同様の結果となる。ただし、プロットごとのデータ数が一定でないとこの式は成立しないので用いられない。

$$\begin{aligned} \sigma_P^2 / b + \sigma_S^2 &= (\sigma_e^2 / n + \sigma_P^2) / b + \sigma_S^2 \\ &= \sigma_e^2 / (bn) + \sigma_P^2 / b + \sigma_S^2 \end{aligned}$$

以上、述べたように、遺伝率は、広義と狭義のそれぞれに対して、個体と家系の区分がある。また、遺伝率として表現できないものに対しては、個体と家系（あるいはクローン）の反復率を用いる。

わが国のスギについて報告された遺伝率は、すでに述べたように Table 1 のとおりであるが、この中には遺伝率でなく、反復率として求めた方が適当なものや、あるいは、反復率と呼んだ方が適当なものもあるが、この表での記載は、一部を除いて報告のとおりとした。

なお、ここで求めた遺伝率は、その算出に用いたデータを得た林分のみに厳密に適用する。例えば、個体の遺伝率は、その林分から優良個体を選抜し、その系統（家系もしくはクローン）を、その林分に植栽したときの選抜効果の推定に適用する。しかし、実際の林木育種事業は、ある地域の複数の林分を対象として優良木が選抜され、その地域の各林分に各系統が植栽される。この場合、林分と系統との交互作用があれば、1 林分から求めた遺伝率は、交互作用分散を含んで推定されるので、選抜効果の推定値も過大となる。ただし、林木育種事業では、選抜地域と、その種苗の配布区域は、交互作用の認められない範囲とされており、この原則を守ることによって前述の遺伝率を適用できる。

II スギ林分内における個体間競争

実生林分において個体間競争が生じていることについては、前述したとおりであるが、さらに酒井 (1965⁴⁰⁾, 1969⁴³⁾ は次のように述べている。

個体間競争は林分の閉鎖にもなって強く現れるが、この効果は、生長量と全く違った遺伝的支配を受けるので、生長の優良な個体が、他を被圧して上位を占めるとは限らない。したがって、伐期時点での優良個体は、遺伝的に生長の良い個体ではなく、単に競争の強い個体かもしれない。

このような個体間競争の影響は、遺伝率の推定値にも影響を与える。すなわち、個体間競争分散が加わることによる全分散の増大は当然として、特定家系の生長にプラスあるいはマイナスを与えるようであれば、それによって、遺伝率の推定値にも歪みを与える。本試験は、この疑問について、個体間競争の大きさを調査した結果である。

1. スギ林分内の個体間競争と生長の年次変化

実験計画にもとづき設定された試験地は、一般的にみると、樹齢が若く、壮齢期における個体間競争の大きさを求めるには適しない。本試験は、一般の壮齢期の造林地において、個体間競争が年次経過の中

で、どのような大きさに生じたかということと、同時に林分内の各個体が、どのような生長経過をたどったかを調査した結果である。

1) 材料および方法

酒井 (1965⁴⁰), 1969⁴³) は、林分内個体間競争の検出方法として、隣接する個体間の相関係数 (以下、隣接木間相関係数と呼ぶ) を用いて、この値のマイナス方向への大きさが、個体間競争の強さを示すパラメータであることを報告している。林分内に生育している各個体について、植栽配置の行方向、もしくは列方向など、隣接個体を逐次、変数、 X と Y にして求めた相関係数は、一般的に考えるとプラスの値が得られると想定される。何故なら、植栽位置の近いほど環境条件が近似するはずだからである。それにもかかわらず、隣接木間に個体間競争が生じると、林分全体として求めた隣接木間相関係数はマイナスの値となる。

著者は、この隣接木間相関係数のマイナス値の大きさの持つ意味を、次に述べるように、さらに明らかにした。

林分内に生育する任意の 1 個体を X_i であらわす。ただし i は、1 番目から n 番目まで順次ならんでいる個体の番号とする。したがって、 X_i の隣接個体は、 X_{i+1} であらわされる。この場合の隣接木間相関係数は、次のように求められる。

$$r = \frac{\sum X_i \cdot X_{i+1} - \sum X_i \cdot \sum X_{i+1} / n}{\sqrt{\{\sum X_i^2 - (\sum X_i)^2 / n\} \{\sum X_{i+1}^2 - (\sum X_{i+1})^2 / n\}}}$$

近似的に $\sum X_i^2 - (\sum X_i)^2 / n = \sum X_{i+1}^2 - (\sum X_{i+1})^2 / n$ となる。したがって、

$$r = \frac{\sum X_i \cdot X_{i+1} - \sum X_i \cdot \sum X_{i+1} / n}{\sum X_i^2 - (\sum X_i)^2 / n}$$

となり、分子は隣接個体間の共変動 $\sum xy$ であり、分母は全変動 $\sum x^2$ である。この相関係数の持つ意味を明らかにするため、この式をひとまずおいて、目的とする個体間競争分散を直接求めることを考える。

個体間競争分散は、隣接個体間の相互において、いずれかがプラスになれば、片方がマイナスになる効果によって生じるので、その値は、隣接個体間の差の分散としてとらえることができよう。この分散は、次の手法によって得られる。

ある集団から無作為に 2 個体ずつを抽出し、その差について求めた分散は、その集団の全分散の 2 倍となることが統計的に知られている。したがって、隣接個体間の差の分散を求め、その値の 2 分の 1 から、全分散を差引いた値は、隣接個体間に特別の関係がなければゼロとなるはずである。このことを変動計算の段階で説明すると以下の式から説明される。

隣接個体間の差の変動は、

$$\begin{aligned} & \sum (X_i - X_{i+1})^2 - \{\sum (X_i - X_{i+1})\}^2 / n \\ &= \sum X_i^2 - 2 \sum X_i \cdot X_{i+1} + \sum X_{i+1}^2 - (\sum X_i)^2 / n + 2 \sum X_i \cdot \sum X_{i+1} / n - (\sum X_{i+1})^2 / n \end{aligned}$$

である。この式の第 1 項と第 4 項は、次式に示すとおり、第 3 項と第 6 項と同様に、全変動 $\sum x^2$ で、近似的に同値である。

$$\sum X_i^2 - (\sum X_i)^2 / n = \sum X_{i+1}^2 - (\sum X_{i+1})^2 / n = \sum x^2$$

残りの第 2 項と第 5 項は、次式に示すとおりマイナスの共変動の 2 倍、すなわち、 $-2 \sum xy$ である。

$$-2 \sum X_i \cdot X_{i+1} + 2 \sum X_i \cdot \sum X_{i+1} / n = -2 \sum xy$$

したがって、隣接個体間の差の変動の 2 分の 1 から、全変動を差引けば共変動のマイナス値となる。

$$(\sum x^2 + \sum x^2 - 2\sum xy) / 2 - \sum x^2 = -\sum xy$$

この値は、隣接個体間がプラス、マイナスの関係となれば、つまり個体間競争が生じれば、プラスの共変動 $\sum xy$ となる。なお、このことについては、岡田 (1966)²⁶⁾ も競争の定性的検出方法として述べている。

共変動の全変動に対する比率、 $\sum xy / \sum x^2$ は、全変動に対する個体間競争変動の寄与率である。また、この値は、前に求めた隣接木間相関係数のマイナス符号を、プラスに変えたものと同値であり、また、分散で考えても分子の自由度は同じだから、隣接木間相関係数のマイナス値の絶対値は、林分の全分散に対する個体間競争分散の寄与率である。

本試験では、隣接木間相関係数が、このように、個体間競争分散の大きさを示すものとして、個体間競争の年次変化をとらえた。同時に、調査個体全体としての幼老相関係数を求め、年次経過にともなう生長量の変化をとらえ、個体間競争と生長との関係を検討することとした。

なお、個体間競争は、樹高より幹の直径に大きく表現されることが知られているので、各個体から地上部 20 cm 位置の円盤を採取し、この年輪幅の累計による年次ごとの総生長量を、上記の個体間競争と生長量についてのデータとした。年輪幅は、円盤の最長径と最短径の平均に相当する半径方向への 2 箇所を測定し、その合計値を直径生長量とみなして用いた。

対象としたスギ林分は、熊本営林局水俣営林署国見山国有林 57 林班ろ小班で、林齢 57 年の実生造林地であり、Table 4 に、この林分の施業経過を示した。この林分の中で、平衡斜面で大きな立地変化の認められないところの一部分の 50 本から、円盤を採取した。それら各個体の林分内における配置を Fig. 1 に示す。

各個体の円盤の年輪数を調べた結果、もともと一斉造林地であるにもかかわらず個体間差が大きく、最高 54、最低 40 であった。最高の方は、林齢 57 年生に近い数値であるが、最低は大きく違っている。本来であれば、年輪数の揃った材料を用いるべきであったが、手近な材料としてこれを用いた。この年輪数の少ない個体を生じた原因として、植栽直後の生長の著しく悪かった個体であったことや、本来の植栽木が、なんらかの外部障害を受けたあとに出てきた萌芽枝が、1 本立ちしたことなどが考えられるが明らかでない。そこで、全個体とも伐採時点で 57 年生として取り扱った。したがって、本試験では 18 年後

Table 4. 水俣営林署国見山国有林スギ実生 57 年生林分の年次別施業経過

A brief history of the 57-year-old cryptomeria plantation of seedling origin, harvested in the Kunimi-yama State Forest, Minamata District, Kyusyu. The individual competition between the neighboring trees was investigated on the trees growing within a sampled area.

施 業 Practice	年 月 日 (林 齢) Date (Age)	備 考 Remarks
植 栽 Planting 間 伐 Thinning 伐 採 調 査 Pre-harvest survey	大正 2 年 2 月 February, 1913 大正 13 年 3 月 (12 年) March, 1924 (Twelve years old) 昭和 45 年 9 月 (57 年) September, 1970 (Fifty seven years old)	ha 当り 6000 本植栽 6000 seedlings/hectare 約 30% 間伐 ca. 30% eliminated

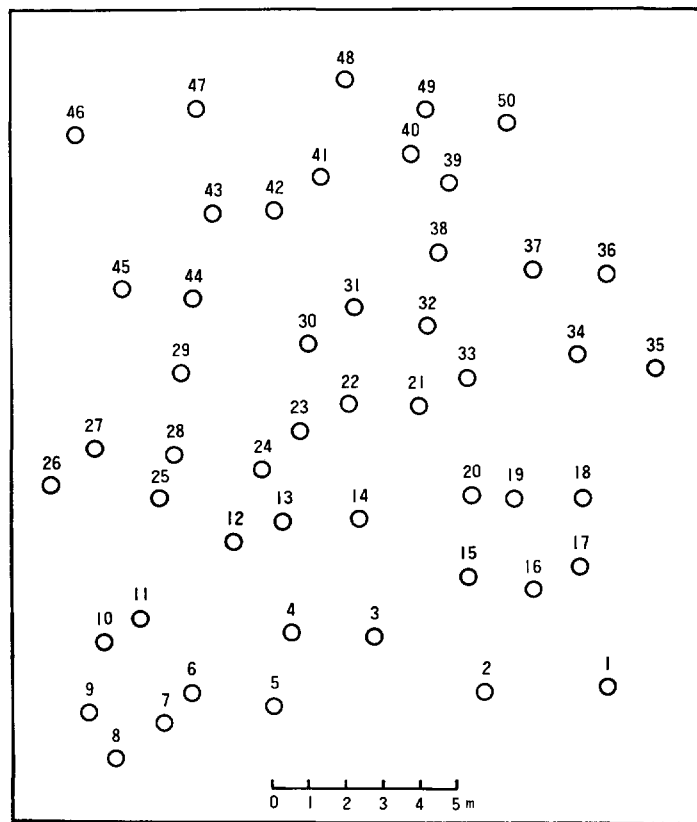


Fig. 1. 個体間競争調査のため円盤（地上部 20 cm 位置）を採取したスギ林分内における各個体の配置，水俣営林署国見山国有林実生 57 年生

The positions of sample trees from which basal discs were collected for the study of individual competition (cf. Table 4).

のデータだけについて分析を行った。

2) 結果

伐採時点での総生長量と、各樹齢までの総生長量との関係を知るため、両者間の相関係数、いわゆる幼老相関を求め、Fig. 2 に示した。一方、各樹齢における個体間競争の大きさを知るため、年次ごとのデータについて、隣接木間相関係数を求めた結果を、年次変化としてとらえ Fig. 3 に示した。なお、この相関係数は、Fig. 1 に記入した各個体の一連番号の順序に 2 本ずつ組合せて求めたが、Fig. 1 にみられたように、この各個体の番号順は、必ずしも一番近い隣接個体を結んだわけではない。最も近い個体を追って番号づけすると、途中で連結できなくなるので、やむをえずこの順序とした。

隣接木間相関係数の年次変化を、Fig. 3 に、X軸に樹齢、Y軸に相関係数の大きさをとって示したが、この図で明らかのように、28 年生までの年次変化は、プラス方向への上昇曲線であり、その後、伐期の 57 年生までの年次は下降曲線である。酒井 (1965)⁴⁰⁾は、すでにマイナスである隣接木間相関係数が大きくなるのは、除間伐により個体間競争が減り、立地効果が顕著にあらわれるためであり、さらに、その後小さくなるのは、各個体の生長に伴い閉鎖の程度が高まり、再び個体間競争が生じることによるものと報

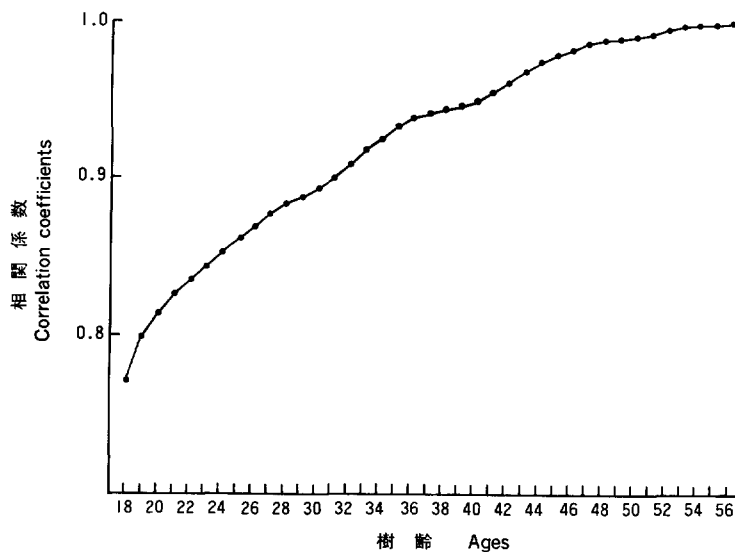


Fig. 2. 水俣営林署国見山国有林実生 57 年生について各樹齢までの根元直径の総生長量と伐採時 (57 年) との相関係数

Correlation coefficients of stem basal diameter at a certain age with that of the age of felling, calculated in the sample materials from the Kunimi-yama Forest (cf. Table 4, Fig. 1).

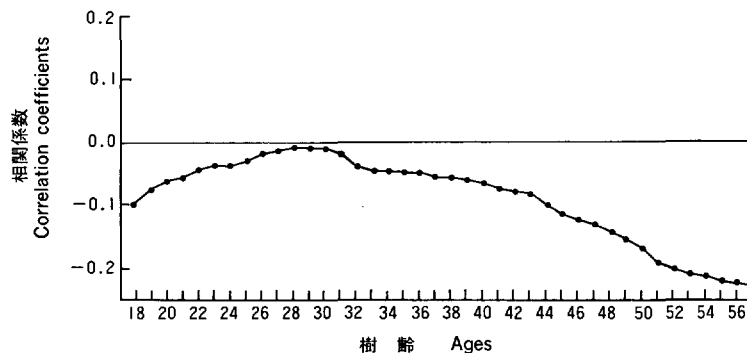


Fig. 3. 水俣営林署国見山国有林実生 57 年生の材料について根元直径の年次別の隣接木間相関係数の年次変化

Annual change of correlation coefficients between basal diameters of trees growing side by side, calculated in the Kunimi-yama samples (cf. Fig. 1).

告している。本試験の場合も同様の傾向であり、12 年生時に間伐が行われており (Table 4), その影響が 18 年からの上昇曲線となったと考えられる。ただし、本試験で測定した 18 年生時の相関係数は、すでにマイナスの値であり、間伐以前に個体間競争の生じていたことを示唆する。

29 年生時からの下降曲線は、その樹齢の少し前より、個体間競争が再び加わり始めたことを示すわけだが、この樹齢の前後の各個体の生長変化に注目してみる。この変化を、前述した Fig. 2 の伐採時点の総生長量と、各樹齢時点の総生長量との相関係数でみても、その年次変化に、とくに違いを見出すことは

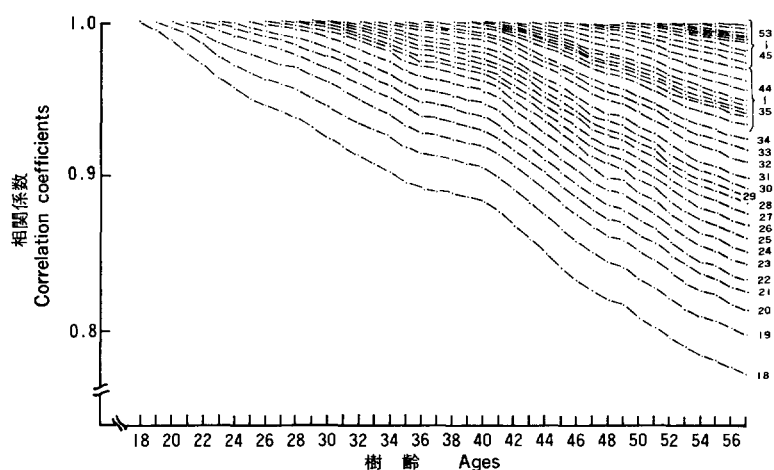


Fig. 4. 水俣営林署国見山国有林実生 57 年生の材料について根元直径の各樹齢までの個別総生長量相互間の相関係数

Changes of correlation coefficients between basal diameters of various ages. The Kunimi-yama samples.

できない。また、Fig. 4 は、各樹齢の総生長量の相互間の相関係数で、生長量の年次変化をあらわしたものであるが、この図においても、29 年前後に、特別な年次変化を見出すことはできない。

3) 考 察

個体間競争の年次変化を、伐採時に残存している個体だけで推定したわけだが、実際の個体間競争は途中で、間伐や自然枯損で消失した個体との間にも生じたはずである。そのことによる精度の低下はあるかもしれないが、本試験の結果は、個体間競争の年次変化を良くあらわしている。この個体間競争の年次変化と対比してみると、林分内各個体の生長量の変化には、大きな違いを見出すことができなかった。しかし、この結果は、18 年生以降についてのものであり、それ以前の個体間競争についての情報は得られなかった。

個体間競争の生じる中で、林分内各個体の年次ごとの変動がどうであったかのめやすとなるのが幼老相関であるが、この値について考察する。

伐採時点の総生長量と、調査最少樹齢の 18 年生時の総生長量との相関係数は、0.77 と相当に大きい。この値をもっと具体的に認識するために、伐採時点の各個体の総生長量を、18 年生時の総生長量により、どの程度説明できるのかを変動の寄与率によって考える。この値は、前述の相関係数の 2 乗に相当する。すなわち、0.77 の 2 乗は約 0.59 だから、伐採時点の 57 年生の総生長量の 59% は、18 年生時の総生長量によって決定される。

同様な方法で、個体間競争が再度始まった頃と考えられる 28 年生時の総生長量から、伐採時点の総生長量をどの程度説明できるか計算すると、幼老相関係数は 0.88 であり、変動の寄与率 77% となる。残り 23% は、個体間競争の影響のほかに、各個体の早生、晩生の影響および、誤差変動（環境変動を含む）が考えられる。なお、方法で述べたように、マイナス相関の絶対値が個体間競争変動の寄与率であるから、この時点（伐採時点）の隣接木間相関係数の、 -0.23 (Fig. 3) より個体間競争変動の寄与率は 23%

となる。この 23% と、前述の 23% の一致は、とくに意味をもたない。後者の値から、この林分における直径生長の林分内個体変動の約 23% は、個体間競争変動によるものと推定される。

2. 精英樹の実生家系別植栽区と複数家系の単木混交植栽区における個体間競争

個体間競争は、遺伝子型の異なる隣接個体間に生じることはすでに述べたとおりである。したがって、家系別植栽区でも、その中の個体間に生じることは当然である。しかし、複数家系の単木混交植栽区よりも、単一家系の植栽区の方が、遺伝変動の小さいことから、個体間競争も小さいことが予想される。もしも、そうであれば、家系別に育成された苗木を用いて、遺伝率などを求めるための試験地を設定する場合や、データの分析において、そのことを考慮しなければならない。この試験では、家系別植栽区と複数家系の単木混交植栽区での、個体間競争の違いを調べた。

1) 材料および方法

九州林木育種場管内の次代検定林の中には、測定データからマクロな立地効果を除去できる設計で設定されたものがある。この方法は、谷筋から尾根筋にかけて、複数家系の単木混交植栽区を 3 列配置し、そのとなり合わせに、家系ごとの植栽区を 3 列あて、3 家系連続して配置し、さらに、最初と同じような単木混交植栽区を 3 列植栽する。さらにつづけて 3 家系の単植区を 3 列あてとといったように、くりかえし配置している。すなわち、谷筋から尾根筋にかけての立地変化などを、単木混交植栽区のデータで把握し、そこで得られた立地変化の推定式を家系別の単植区にもあてはめ、その立地変化をとらえ除去しようとする考えで設定されたものである。

この試験に用いたデータは、1964 年春に熊本営林局矢部営林署御所大矢国有林 10 林班は小班に、精英樹の自然受粉種子からの苗で設定された検定林からのものである。この検定林の植栽間隔は $1.8\text{ m} \times 1.8\text{ m}$ で、データは、1973 年秋に得られた 10 年目と、1978 年秋に得られた 15 年目の胸高直径である。データは、各プロットについて、複数家系の単木混交植栽区と家系別の植栽区をとわず、単木ごとの胸高直径を立地修正し、その修正データについて、隣接木間相関係数を求め、個体間競争について検討した。

ここで用いた立地修正は、既報 (明石ら 1971³⁾, 明石 1976⁸⁾) にもとづくものであり、植栽配置の行番号を説明変数とし、測定データを従属変数とした回帰式で立地効果を推定し、測定データとの差を求めて修正データとした。なお、回帰式は、説明変数の行番号の 1 次と 2 次の項をあて、重回帰式として求めた。なお、一般的な立地修正は、林分全体として求めた重回帰式により行い、修正データでの平均値の比較を目的とする。しかし、本試験では、プロットごとの個体変動が目的だから、プロットごとに立地修正を行った。当然のことながら、各プロットの修正データの和は、ゼロとなるので、平均値の比較には適しない。

修正データについての隣接木間相関係数を求める際には、その精度を高めるために次の方法をとった。3 列の真中の列の個体を中心として、上下、左右のいずれか 1 個体との組合わせで、一連のデータをつくり、まず一つの相関係数を求める。逐次、残りの隣接の 3 個体のそれぞれについて同様にして相関係数を求め、得られた四つの相関係数を平均して、プロットごとの隣接木間相関係数とした。

2) 結果と考察

各プロットごとに直径の平均値を求め、さらに全プロットを通じた平均値を求めた結果、10 年目 7.2 cm, 15 年目 9.9 cm であり、個体間競争が生じるであろう大きさに達していた。

Table 5 に各プロットの立地修正のために求めた重回帰式の重相関係数を示した。この Table 5 にお

Table 5. 御所大矢スギ次代検定林におけるプロットごとの個体
Multiple correlation coefficients of breast height diameters
values indicate the necessity of more intense adjustment

プロット Plots 林 齢 Stand age	水俣署 3 Mina- mata- sho-3	人吉署 1 Hitoyo- shi-sho -1	県藤津12 Ken- fuji- tsu-12	混交区 1 Mixed plot-1	県唐津 4 Ken- kara- tsu-4	高岡署 4 Taka- oka- sho-4	熊本署 7 Kuma- moto- sho-7	混交区 2 Mixed plot-2
10 年 10 yrs. old	0.825	0.719	0.915	0.925	0.920	0.876	0.943	0.819
15 年 15 yrs. old	0.758	0.562	0.880	0.815	0.843	0.812	0.930	0.827

Table 6. 御所大矢スギ次代検定林におけるプロットごとの
Correlation coefficients of adjusted diameters of neighboring in-

プロット Plots 林 齢 Stand age	水俣署 3 Mina- mata- sho-3	人吉署 1 Hitoyo- shi-sho -1	県藤津12 Ken- fuji- tsu-12	混交区 1 Mixed plot-1	県唐津 4 Ken- kara- tsu-4	高岡署 4 Taka- oka- sho-4	熊本署 7 Kuma- moto- sho-7	混交区 2 Mixed plot-2
10 年 10 yrs. old	-0.005	0.153	-0.104	-0.079	-0.016	0.255	-0.145	0.345
15 年 15 yrs. old	-0.070	0.006	-0.269	-0.067	-0.051	0.116	-0.153	0.222
減少値 Difference	-0.065	-0.147	-0.165	0.012	-0.035	-0.139	-0.008	-0.123
個 体 数 Number of individuals	54	57	51	51	56	58	63	64

ける各プロットのならばは、植栽地におけるプロット配置の順序と同じである。左に位置するプロットから右方向のプロットへむけて重相関係数の値が小さくなっているのは、右方向にあるプロットほど、斜面の上下にもとづく立地変化の少ないことを意味する。10 年時のデータと 15 年時のデータの重相関係数の比較においては、大半のプロットで、10 年時より 15 年時が小さくなっている。これは、この試験地の土壤条件が樹齢経過にともないマクロな立地効果を減少させるような性質をもつことによるものと考えられる。

全プロットを通じて、重相関係数が大きく、各プロットのデータは、マクロな立地効果の影響を大きく受けており、変動の寄与率でみると、最大は、熊本署 7 号と宮崎署 6 号の 89% に達する。このように大きいマクロな立地効果の影響は、当然、隣接木間相関係数をプラスの値とする。したがって、隣接木間相関係数の大きさを個体間競争のパラメータとする本試験のためには、立地修正が絶対に必要であると判断される。

両年次の修正データについて求めた隣接木間相関係数と個体数を、プロット別に Table 6 に示した。10 年目のデータについて求めた隣接木間相関係数で、マイナス値は、17 例中 7 例であり、15 年目のデータについては、8 例であり、いずれもマイナスの相関係数が多いとはいえない。しかし、立地修正は、あくまでも、マクロな立地についてのものであり、この方法で除去しえない立地変化によって隣接個体同士が、似かよった立地条件下にあるという原因での環境効果は除去しえない。したがって、その影響が残

別胸高直径データの立地修正のための重回帰式の重相関係数

caused by the topographical variation of site quality. Larger of the measurement.

県日出 1 Ken-hiji-1	宮崎署 6 Miya-zaki-sho-6	県伊万里 1 Ken-imari-1	混交区 8 Mixed plot-3	県唐津 8 Ken-kara-tsu-8	熊本署 5 Kuma-moto-sho-5	県臼杵 3 Ken-usu-ki-3	混交区 4 Mixed plot-4	県始良 22 Ken-aira-22
0.896	0.943	0.895	0.927	0.838	0.691	0.698	0.468	0.328
0.885	0.896	0.883	0.897	0.742	0.586	0.620	0.543	0.372

個体別胸高直径データの年次別の隣接木間相関係数と個体数

dividuals, negative values indicating the existence of competition.

県日出 1 Ken-hiji-1	宮崎署 6 Miya-zaki-sho-6	県伊万里 1 Ken-imari-1	混交区 3 Mixed plot-3	県唐津 8 Ken-kara-tsu-8	熊本署 5 Kuma-moto-sho-5	県臼杵 3 Ken-usu-ki-3	混交区 4 Mixed plot-4	県始良 22 Ken-aira-22
0.079	0.052	0.364	0.110	-0.077	-0.057	0.076	0.109	0.315
0.108	0.032	0.281	-0.058	-0.062	0.001	0.093	-0.205	0.221
0.029	-0.020	-0.083	-0.168	0.015	0.058	0.017	-0.314	-0.094
69	77	74	70	79	71	79	74	84

存し、このようなマイナス相関係数の発生頻度にとどまったのかもしれない。

そこで、10 年目から 15 年目にかけての個体間競争の強まりをみることにし、兩年次間の隣接木間相関係数の減少値を求めてみた。結果は、Table 6 の第 4 行に示すとおりであり、マイナス方向への数値を示したのは 17 例中 12 例で、個体間競争の強まりをあらわしている。この 12 例について、家系別植栽区 13 と複数家系の混交植栽区 4 のうちわけをみると、前者 9 例で、後者が 3 例であり、両者の差は認められない。ただし、混交植栽区 No. 4 で、10 年目から 15 年目への減少差が -0.314 と大きく変化している。しかし、他の混交植栽区に、このような傾向が認められないので、4 つの混交植栽区を通じてマイナス傾向が大きいとみることはできない。総合的にみて、家系別植栽区と複数家系の混交植栽区についての隣接木間相関係数の差はなかったと結論される。

Ⅲ 広義の遺伝率と個体間競争

広義の遺伝率は、相加的遺伝変動（遺伝子分散）と非相加的遺伝変動（主たるものは優性分散で、上位性分散も含まれる）の合計値の全変動に対する割合である。しかし、広義の遺伝率が実際の選抜効果推定に用いられるのは、選抜個体をサンキ増殖する場合である。前述の広義の遺伝率の推定値は、一つの方法として、人工交配で得た家系群のデータ分析からも求められる（明石ら 1972）⁴⁾、また、戸田（1957）⁵⁾の方法でも求められる。しかし、この推定値は、サンキ増殖についても過大評価となる。その理由は、実

生個体の生長量が、そのままサシキ増殖された個体で発現されないからである（明石 1980）¹¹⁾。ある集団について精英樹を選抜し、サシキ増殖を目的とする場合の正確な遺伝率の推定には、次の手法が必要である。選抜母集団から無作為に個体を抽出し、各個体をサシキ増殖し試験地を設定する。この試験地のデータから、全分散とクローン間分散を求め、後者の前者に対する比率を遺伝率とする。

ただし、ここでの 2 試験で用いた材料は、ある集団から、無作為に抽出されたのではなく、精英樹クローンである。すなわち、ある母集団からの無作為標本ではないので、単に、用いた材料についての反復率とよぶのが適当である。しかし、本試験の目的は、母集団についての広義の遺伝率の推定ではなく、遺伝率と個体間競争の関係を明らかにするためである。したがって、便宜上、この反復率を広義の遺伝率と同様なものとして考えて取扱い、以下の説明を行うこととする。なお、Ⅲ・1 項は、サシキクローンをを用いた個体間競争の試験結果であり、Ⅲ・2 項は、個体間競争と反復率との関係についての試験結果である。

1. スギサシキクローンによる個体間競争

個体間競争に強い個体は、その生長形質において、隣接個体を犠牲にして生長するので、林分蓄積には、何の効果も与えないとされている。つまり生長に関する遺伝的效果と全く別のものといわれている。しかし、生長の良い個体が他の個体を被圧して、個体間競争も強いという感じを受ける。このことを明らかにすることと、サシキクローン間の個体間競争の大きさを知ること、また、個体間競争の生じる原因が、樹冠の接触によるものか、根張りの接触によるものかを明らかにするために本試験を実施した。

1) 材料および方法

試験地は、スギサシキ苗 4 クローン、西白河 3 号、上都賀 7 号、筑波 1 号、大田原 1 号を用いて、1969 年春、林業試験場目黒苗畑に設定した。この実験でとりあげた要因は、上記のクローンの他に、各クローンを単一の植栽（以下、単植区と呼ぶ）とするか、単木混交植栽（以下、混植区と呼ぶ）とするかの 2 水準をとり、さらに、隣接個体の根部が接触しないようにポリエチレンチューブで隔離したものと、普通植栽の 2 水準を組合せた。以上の 3 要因の水準組合せのプロットを 2 反復設けたので、総プロット数は、Fig. 5 に示すとおり、 $4(\text{クローン}) \times 2(\text{単植} \cdot \text{混植}) \times 2(\text{隔離} \cdot \text{無隔離}) \times 2(\text{反復}) = 32$ プロットとなった。

根部の隔離は、円筒状のポリエチレンチューブ（長さ 50 cm、直径 22 cm）に土を入れ、苗木を植え込み、それを無隔離同様の配列で土中に埋め込んだ。なお、地表面の土の流動を防ぐため、ポリエチレンを地表面より、わずかに高くしたので、実際に地下部を隔離した深さは 35 cm であった。各プロット間の距離は 70 cm とし、プロット内の植栽間隔は 20 cm $\times$ 20 cm とした。各プロット内の苗木数は、4 行 $\times$ 4 列=16 本で、クローン当り 4 本とし、そのクローンごとの各苗木の植栽配置は次の方法をとった。

特定クローンが、とくに多く林縁に植栽される不都合をなくするため、4 行 $\times$ 4 列の植栽位置に対し、ラテン方格法の考えで、4 クローンの各 4 本をわりつけ植栽した。さらに、測定値が得られ、各要因効果を検出するための分散分析を行うデータには、各クローン 4 個体の平均値を用いるように計画した。なお、各単植区の 16 本の測定値から分散分析用のデータを 得るについても、同様にラテン方格法の考えにもとづいて 4 本ずつに群別し、4 個の平均値を用いることとした。

2) 結 果

2 生長期間終了後、各個体について、苗高と根元直径（地際より 10 cm 位置）を測定し、同時に、根部を隔離した苗木を掘りとり、隣接苗木間の根の接触を避けることができたかどうかを調べた。この結果、根は完全にポリエチレンチューブで遮蔽されており、根部の接触はなかったと判断された。

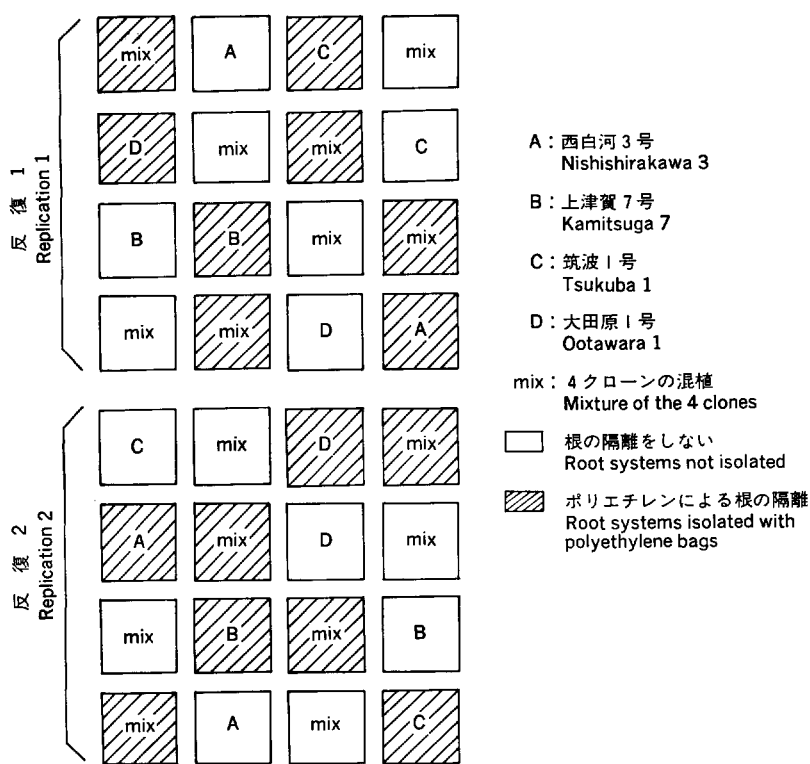


Fig. 5. スギサシキ苗による個体間競争試験におけるプロットの配置

Arrangement of test materials for the study of individual competition among the clonal materials of cryptomeria.

試験開始時の苗木の大きさは全部の供試苗木の平均で、苗高 25.60 cm、根元直径 3.62 mm であり、試験終了後（2 生長期間後）1971 年秋の調査時には、苗高 77.86 cm、根元直径 9.61 mm であった。したがって、この試験期間における供試木の平均生長量は、苗高 52.26 cm、根元直径 5.99 mm であった。

以下、この苗高と根元直径の 2 年間の生長量（以下単に、苗高、および根元直径と呼ぶ）について検討したが、方法で述べたようにデータは 4 本ずつの平均値を用い、枯損木の生じている場合は、生存個体についての平均値を用いた。

両形質についての各要因（反復、単植・混植、根の隔離の有無、クローン）の効果は、互いに直交しているため、各要因の水準別平均値に、他の要因効果は影響しない。したがって、各要因効果はそれぞれの水準別平均値間の比較によって説明できる。各要因の水準別平均値は、以下に述べるとおりである。

両形質について求めた反復、単植・混植、根の隔離の有無についての水準別平均値と、2 水準の平均値間差は、Table 7 に示すとおりである。3 要因の 2 水準間差の一番大きいものは、苗高では、反復間の 2.7 cm であり、根元直径では、根の隔離と無隔離の 0.31 mm であり、きわめて小さい。したがって、両形質についての、この 3 要因の効果は小さいと判定される。

両形質についてのクローン別平均値は、Table 8 に示すとおりである。両形質とも最大値は、筑波 1

Table 7. スギサシキ苗による個体間競争試験における反復、単植・混植、根の隔離の有無についての苗高と根元直径の水準別平均値とその 2 水準間差

Increments of height and basal diameter of rooted cuttings shown in Fig. 5, during the two-year-period, being summarized following the factorial design.

形 質 Traits	反 復 Replications			単 植 ・ 混 植 Mixed or separated			根の隔離の有無 With or without isolation of root		
	反復 1 Rep. 1	反復 2 Rep. 2	差 Differ- ence	混 植 Mixed	単 植 Sepa- rated	差 Differ- ence	隔 離 Isolated	無隔離 Not isolated	差 Differ- ence
苗 高 (cm) Seedling height	53.61	50.91	2.70	51.67	52.84	1.17	52.41	52.11	0.30
根元直径 (mm) Basal diameter	6.09	5.89	0.20	6.07	5.91	0.16	5.84	6.15	0.31

Table 8. スギサシキ苗による個体間競争試験における苗高と根元直径についてのクローン別平均値
Achievements of clones in height and basal diameter (cf. Fig. 5).

クローン Clones	西白河 3 号 A	上津賀 7 号 B	筑 波 1 号 C	大田原 1 号 D
形 質 Traits				
苗 高 (cm) Height	43.53	44.31	66.75	54.44
根元直径 (mm) Basal diameter	5.13	4.46	8.47	5.91

Table 9. スギサシキ苗による個体間競争試験における苗高と根元直径についての単植・混植と根の隔離の水準組合せにおける平均値

Achievements of mixed or separately planted clonal materials, with isolated or not isolated root systems (cf. Fig. 5)

形 質 Traits	単植混植別 Mixed or not	隔 離 Isolated	無 隔 離 Not isolated
苗 高 (cm) Height	単 植 Separated	51.81	53.88
	混 植 Mixed	53.00	50.34
根元直径 (mm) Basal diameter	単 植 Separated	5.60	6.23
	混 植 Mixed	6.08	6.07

号で、苗高 66.75 cm、根元直径 8.47 mm である。最小値は、苗高では西白河 3 号の 43.53 cm で、根元直径では上都賀 7 号の 4.46 mm であった。このように、クローン別平均値における最大値と最小値の差は、苗高 23.22 cm と根元直径 4.01 mm ときわめて大きかった。

単植・混植と、根の隔離の有無の関係を求めた結果は、Table 9 に示すとおりであり、苗高についての最大値と最小値の差は 3.54 cm で、根元直径についてのそれは、0.63 mm できわめて小さい。

個体間競争の検出は、各クローンの生長量の順位が、単植または混植によつて違いを生じたかどうか、すなわち、クローンと単植・混植との交互作用によって決定される。両形質についての各クローンの単植と混植における平均値を Fig. 6 と Fig. 7 に示した。両図を通じみられるように、大田原 1 号は、混植における平均値が、単植における平均値に比較してきわめて小さく、競争力の弱いことが推察される。Fig. 7 の根元直径だけにつ

いてみると、筑波 1 号は、混植において極端に平均値が大きく、競争に強いことが推察される。この図で、さらに注目されることは、西白河 3 号と大田原 1 号の平均値が、単植と混植で逆転している点である。

個体間競争が、根の接触によって生じたかどうかは、クローンと根の隔離の有無との交互作用によって説明できる。そこで、根を隔離した場合と、隔離しない場合におけるクローン別平均値を求め、Fig. 8 (苗高)、Fig. 9 (根元直径) に示した。両図にみられるとおり、両形質とも、先のクローンと単植・混植

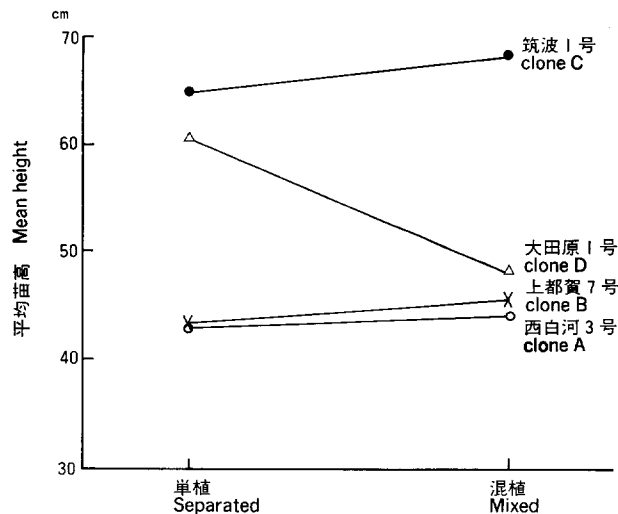


Fig. 6. スギサシキ苗による個体間競争試験における単植と混植における各クローンの平均苗高

Mean height of separately planted and mix-planted ramets of the four clones, shown in Fig. 5.

の関係にみられたような大きな差は認められなかった。なお、Fig. 8 の苗高において、西白河3号と上都賀7号が、根の隔離の有無によって平均値が逆転しているが、その差は小さい。

以上述べた各要因の水準別平均値間差が、統計的にみて有意であるかどうか分散分析した結果が Table 10 である。ただし、各要因は、母数模型として取扱ひ、有意性の検定は、それぞれの要因の相当する誤差で行った。両形質ともクローンとクローン×単植・混植の2因子交互作用に有意性がみとめられ、苗高について、クローン×単植・混植×根の隔離の有無の3因子交互作用に、それぞれ有意性が認められた。

3) 考 察

分散分析の結果と、各要因の水準別平均値を対比しながら論議をすすめる。両形質の分散分析の結果で、単植・混植、根の隔離の有無、反復の各要因の主効果に有意性の認められなかったことは、Table 7 にみられたように、この3要因の水準別平均値の差が小さかったことから当然である。また、単植・混植と根の隔離の有無の交互作用に有意性の認められなかったことも、Table 9 に示した両要因の水準組合せの平均値間差の小さかったことから当然のことである。

苗高についてのクローン×単植・混植×根の隔離の有無の3因子交互作用に有意性が認められた。しかし、クローンによって、地下部での個体間競争が強く、地上部で弱く、逆に、地下部で弱く、地上部で強いことは、一般的に考えられないことから、この3因子交互作用の有意性は、偶然の結果と判断される。個体間競争の生じやすい根元直径でも、この3因子交互作用が有意でなかったことから、このことはうらづけられる。

クローンと単植・混植の交互作用は、一般的な個体間競争の存在を意味するわけだが、これは両形質について認められた。この両要因の水準組合せによる平均値は、Fig. 6 と Fig. 7 に示したが、クローン別にみた単植と混植における平均値の変化は、苗高よりも直径の方が大きく、後者で個体間競争の大きい

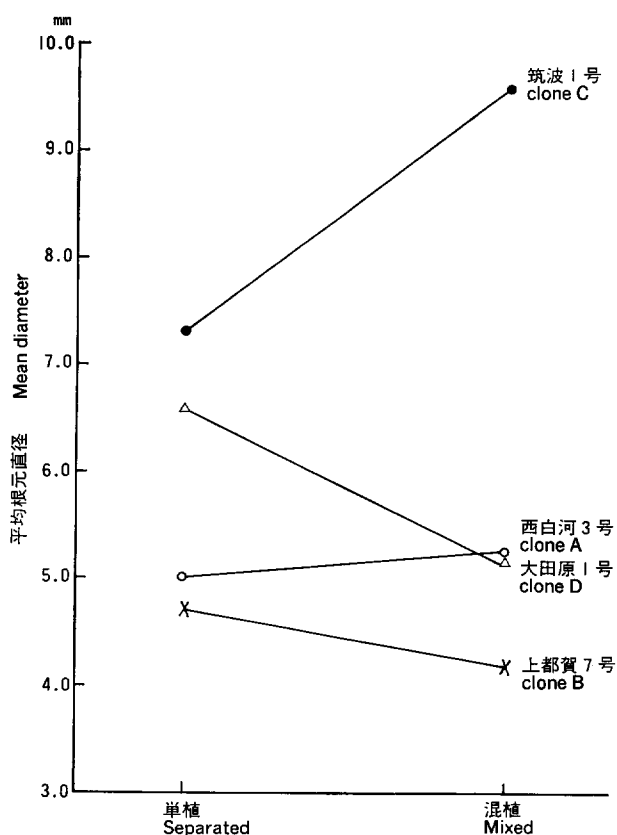


Fig. 7. スギサシキ苗による個体間競争試験における単植と混植における各クローンの平均根元直径

Similar to Fig. 6, but for the basal diameter instead of height.

ことをうらづけた。両図を通じて明らかなように、個体間競争の特に強いクローンは筑波1号で、弱いクローンは大田原1号であり、Fig. 7の根元直径において顕著である。筑波1号は単植でも4クローン中、生長が一番大きいクローンであり、それが、他クローンと混植することによって、さらに大きな生長を示したのだから被圧の影響としても説明される。しかし、大田原1号は混植することにより、単植において自身より生長量の小さかった西白河3号や上都賀7号より大きな生長抑制を受けたのだから、筑波1号のように被圧の影響では説明できない。すなわち、大田原1号は遺伝的の生長量の他に、個体間競争に弱いという遺伝的性質を持ち合わせていると判断される。このことに関連して考えられることに、試験の出発時点で、平均苗高の大きいクローンが、他のクローンを被圧して競争力が強かったのではないかとすることがある。しかし、苗高のクローン別平均値の大きさの順序は、筑波1号、大田原1号、上都賀7号、西白河3号であり、筑波1号が苗高も大きく個体間競争も強かったという他は、他のクローンの苗高の大きさの順位と、個体間競争との関係には、一定の傾向は認められなかった。同様のことを根元直径についてみると、クローン別平均値の順位は、筑波1号、大田原1号、西白河3号、上都賀7号であり、苗高と同じように、個体間競争との関係は認められなかった。

筑波1号の混植における根元直径の生長量の増加分は、単植の生長量の31.6%に相当し、大田原1号の混植における根元直径の減少分は、単植の20.9%に相当し、いずれも大きかった。一方、全クローンを通じた単植と混植の平均生長に差が認められなかったことは、筑波1号のプラス効果が、大田原1号のマイナス効果によって帳消しされた結果によるものと考えられ、個体間競争が、単一面積当りの蓄積効果に大きな影響を与えないことが証明された。

以上、論議した個体間競争は、隣接木間相関係数によっても確かめられた。この隣接木間相関係数の算出には、当然のことだが、測定値そのものを用いた。この相関係数は、32プロットのそれぞれから得られたが、その値を処理組合せの種別に平均して Table 11 に示した。また () 内の数値は、処理組合せごとの8プロット内で、マイナスの相関係数の得られた数を記入した。この結果は、次のように要約される。

混植と単植の比較においては、両形質とも混植区がマイナス方向へ大きく、異なる遺伝子型間で個体間競争の大きいことが明らかであった。根の隔離の有無による個体間競争の違いは、分散分析では検出できなかったが、この相関係数によると、両形質とも、単植、混植を問わず、無隔離の方が隔離よりもマイナスの方向への値が大きかった。これらのことから、個体間競争は、地上部だけではなく、地下部においても生じるが、地上部の方が大きいと推察された。

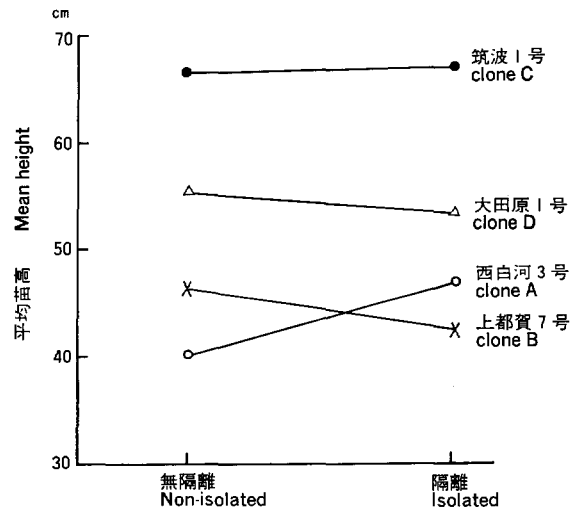


Fig. 8. スギサシキ苗による個体間競争試験における根の隔離と無隔離における各クローンの平均苗高
Mean height of ramets of four clones, shown in Fig. 5, whose root systems were isolated or not isolated with polyethylene bags.

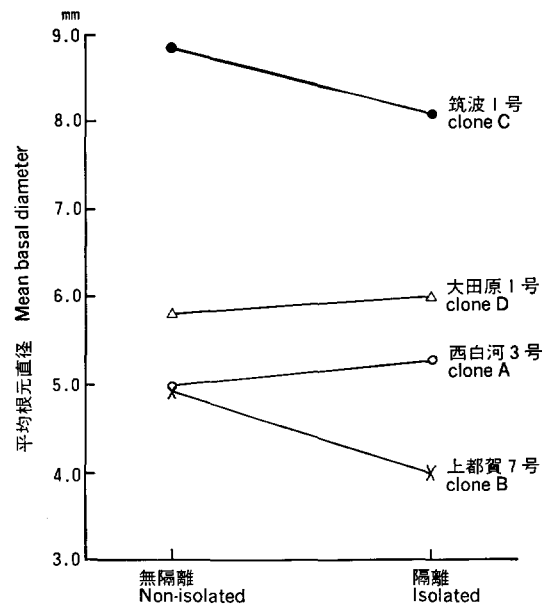


Fig. 9. スギサシキ苗による個体間競争試験における根の隔離と無隔離における各クローンの平均根元直径

Similar to Fig. 8, but for the basal diameter instead of height.

Table 10. スギサシキ苗による個体間競争試験における苗高と根元直径についての分散分析表
Analyses of variance of height and basal diameter of the cryptomeria clonal materials (cf. Fig. 5).

形 質 Traits 要 因 Factors	自由度 d.f.	苗 高 Seedling height			根 元 直 径 Basal diameter		
		平 方 和 S.S.	平均平方 M.S.	F	平 方 和 S.S.	平均平方 M.S.	F
隔離の有無 With or without root isolation (I)	1	2.328	2.328	<1	3.044	3.044	<2
混 単 Mixed or separated (M)	1	43.453	43.453	<1	0.821	0.821	<1
反 復 Replications (R)	1	233.328	233.328	2.228	1.228	1.228	<1
混単×隔離の有無 M×I	1	178.625	178.625	<2	3.258	3.258	<2
1 次誤差 First order error	3	314.149	104.716	<2	4.587	1.529	<1
クローン Clones (C)	3	11329.281	3776.427	42.714**	296.167	98.722	55.492**
クローン×混単 C×M	3	1363.079	454.360	5.139*	59.561	19.854	11.160**
クローン×隔離の有無 C×I	3	544.454	181.485	2.053	9.581	3.194	<2
クローン×混単 ×隔離の有無 C×M×I	3	1043.405	347.802	3.934*	11.418	3.806	2.139
2 次誤差 Second order error	108	9548.390	88.411		192.115	1.779	
全 体 Total	127	24600.492			581.780		

Note) **: 1% 危険率で有意 Significant at 1% level

*: 5% 危険率で有意 Significant at 5% level

2. スギサシキクローンによる個体間競争と反復率

林分内で個体間競争が生じれば、その変動分だけ、林分内個体の全変動が増加することを前述した。ある遺伝子型の個体間競争の強さが、その遺伝子型の遺伝的生長量と無関係であれば、前述の全変動量の増加だけを問題視すれば良い。しかし、遺伝的に生長の良い遺伝子型が、個体間競争も強いとなれば、そのことによって、遺伝分散が増加し、広義の遺伝率の推定値は過大評価となる。本試験は、スギの複数のサシキクローンをを用いた単木混交植栽の試験地で、個体間競争と遺伝率の年次変化をとらえ、検討した結果である。なお、後述するように、用いたスギクローンは、無作為交配集団からのものではないので、以下では反復率と呼ぶこととする。

1) 材料および方法

材料は 1970 年春、関東林木育種場のスギ精英樹採穂園から採穂し、同場でサシキ増殖した 22 クローンである (Table 12)。この苗木は、1971 年春林業試験場赤沼試験地苗畑に床替し、1972 年春同試験地内に定植した。

反復率の年次変化が、個体間競争の生じる時期によって、どのような影響を受けるかを明らかにするた

め、単木混交植栽として、密度を3段階、1.8 m と 1.4 m および 1.0 m の間隔の正方形植栽により2反復を設けた。したがって、6プロットとなった。以下の説明では、この密度別の各プロットを、低密度区、中密度区、高密度区と呼ぶこととする。

各プロット内に植栽した22クローンの個体配置は、同一クローンに属する個体が、隣接しないような配慮と、林縁に配置される個体が、クローンごと平均化するように配慮した (Table 12)。また、この個体配置は、同一反復区の異なる密度区間では同じ配置とし、反復区によって変更した。各プロットは、12行×11列=132本とし、各プロットの周囲にヒノキ苗木1列を植栽した。

生長調査は植栽後、生長期間1年経過ごとに行った。第1回目は、1972年春に実施したが、この時点での枯損箇所には、あらかじめ準備していた同齢の苗木を補植した。解析に用いたデータ

は、2年目から10年目までのデータについてである。各プロットごとのデータは、前述のように132個体についてのものであるが、周辺効果为了避免のために、周囲1列のデータを除外したので、10行×9列=90個体を対象とした。さらに実際の計算に用いられたデータは、年次経過の中で、コウモリガの食害による枯損や、下刈による切損などの被害のため減少し、最終的に Table 13 に示すデータ数を計算に用いた。測定形質は樹高と幹の直径で、幹の直径は3年目までは根元直径 (地際より30 cm 位置) を測定し、4年目より1.2 m 位置に変更した。

なお、本試験中のデータにおいて、分散分析に用いたデータの他は、立地修正を行っている。この方法については、すでに述べたとおりであるが、今回のデータについての説明変数は、植栽配置の行と列番号の、それぞれの1次項と2次項の4者を用い、変数増減法による重回帰式で推定式を求めた。

隣接木間相関係数についても、すべに述べたように、ある個体を中心として、前後左右に隣接する4個体について、別々に相関係数を求め、得られた4個の相関係数の平均値を用いた。

2) 結 果

(1) 分散分析による各要因効果の検出

両形質の年次別のデータについてプロットごとの平均値を求め、Fig. 10 と Fig. 11 に示した。Fig. 10 に示した樹高についてのプロット間差は明らかでないが、Fig. 11 に示した直径については、年次経過にしたがい、低密度ほど生長量が増大している。この植栽密度と、クローン間や反復間、および要因相互間の交互作用の效果を知るために、プロットごとのクローン別平均値をデータとして分散分析を行った (Table 14, Table 15)。この分散分析において、クローンと、クローン×密度の2因子交互作用の検定は、反復×クローンの2因子交互作用と、反復×クローン×密度の3因子交互作用をコミにした2次誤差

Table 11. スギサシキ苗による個体間競争試験における苗高と根元直径についてのプロットの処理種別の隣接木間相関係数

Correlation coefficients between plants situated side by side, calculated in combination of factors (cf. Fig. 5).

プロットの 処理種別 Combination	苗 高 Height	根元直径 Basal diameter
無隔離で混植 Mixed and not isolated	-0.274 (6)	-0.322 (7)
隔離で混植 Mixed and isolated	-0.157 (5)	-0.260 (7)
無隔離で単植 Separated and not isolated	-0.043 (4)	-0.113 (6)
隔離で単植 Separated and isolated	-0.025 (4)	-0.093 (3)

Note) () 内数値はマイナス値の出現数

Figures in the parentheses represent the frequencies of negative values among the eight calculations of the same combination.

Table 12. 赤沼試験地の個体間競争試験における使用クローンとプロットごとの林縁への出現回数

Clones employed in the study of individual competition at the trial plantation in the Akanuma Experimental Site, Saitama Prefecture. The number of ramets situated at the periphery of the plantation is shown along with their total number.

クローン名 Clones	本 数 Number	林縁への出現回数 Situated to periphery		クローン名 Clones	本 数 Number	林縁への出現回数 Situated to periphery	
		反復 1 Rep. 1	反復 2 Rep. 2			反復 1 Rep. 1	反復 2 Rep. 2
長野 5 号 Nagano-5	36	2	2	久慈 8 号 Kuji-8	36	2	2
坂下 2 号 Sakashita-2	36	2	2	武儀 8 号 Mugi-8	36	2	2
喜多方 1 号 Kitakata-1	36	2	2	南那珂 5 号 Minaminaka-5	36	1	2
郷台 1 号 Gohdai-1	36	2	2	新治 2 号 Niihari-2	36	2	2
若松 2 号 Wakamatsu-2	36	2	2	上都賀 1 号 Kamitsuga-1	36	2	2
那珂 6 号 Naka-6	36	2	2	東白川 10 号 Higashishira- kawa-10	36	2	2
大井 6 号 Ooi-6	36	2	2	武儀 4 号 Mugi-4	36	2	1
勢多 3 号 Seta-3	36	2	2	南会津 5 号 Minamiaizu-5	36	2	2
大月 4 号 Ootsuki-4	36	2	2	石川署 5 号 Ishikawa-sho-5	36	2	1
新治 3 号 Niihari-3	36	2	2	大月 1 号 Ootsuki-1	36	2	2
多賀 5 号 Taga-5	36	2	2	今市 2 号 Imaichi-2	36	1	2

Table 13. 赤沼試験地の個体間競争試験における年次別プロットごとのデータ数

The number of plants of which measurements were used in the analysis in the successive years, peripheral individuals being excluded and some being killed in later years.

林 齢 Stand age		2 年 2 yrs. old	3 年 3 yrs. old	4 年 4 yrs. old	5 年 5 yrs. old	6 年 6 yrs. old	7 年 7 yrs. old	8 年 8 yrs. old	9 年 9 yrs. old	10 年 10 yrs. old
プロット Plots	低密度区 Low density	86	86	86	86	86	86	86	86	86
	中密度区 Medium density	90	90	90	90	90	90	90	90	90
	高密度区 High density	86	86	86	86	86	84	82	79	77
反復 2 Rep. 2	低密度区 Low density	82	82	82	82	82	82	82	82	82
	中密度区 Medium density	84	84	84	84	84	84	84	84	84
	高密度区 High density	83	83	83	83	83	83	83	83	76

で行った。反復と密度は、実験計画上からして、1次単位に分割されているので、この両要因の検定は、1次誤差に相当する反復と密度の2因子交互作用で行った。両形質とも密度とクローンのF値が大きく、クローンは、全部の分散分析で有意である。密度は、有意でないものもあるが、この中には、自由度の小さいことに原因するものもあると考えられる。密度によって個体間競争が異なれば、クローンと密度の交互作用が検出されるはずである。この交互作用は、樹高の1データと直径の3データに有意性が認められた。

分散分析のF検定のみでは、各要因の効果の大きさを比較するのは困難だから、分散分析の平均平方の期待成分にしたがい、各要因の変動の寄与率を求め、Table 16 に示した。クローンの寄与率は、他の要因の寄与率に比較し、圧倒的に大きく、樹高で 65.3%~88.5% に達し、直径で 62.9%~77.5% に達している。ついで大きいものは密度であり、樹高については、2年から6年までは大きく、その後10年にかけて小さくなっている。直径では、2年から4年にかけて大きく5年、6年と減少し、その後10年にかけて大きくなっている。両形質とも、2年次に約16%と大きいのは、その時点が密度効果の生じる時期でないことから、各プロットへの苗木配分が無作為でなかったためと判断される。7年目の樹高における減少と、直径における増加は、いわゆる密度効果に原因し、密度の低いところで、直径の大きくなるこ

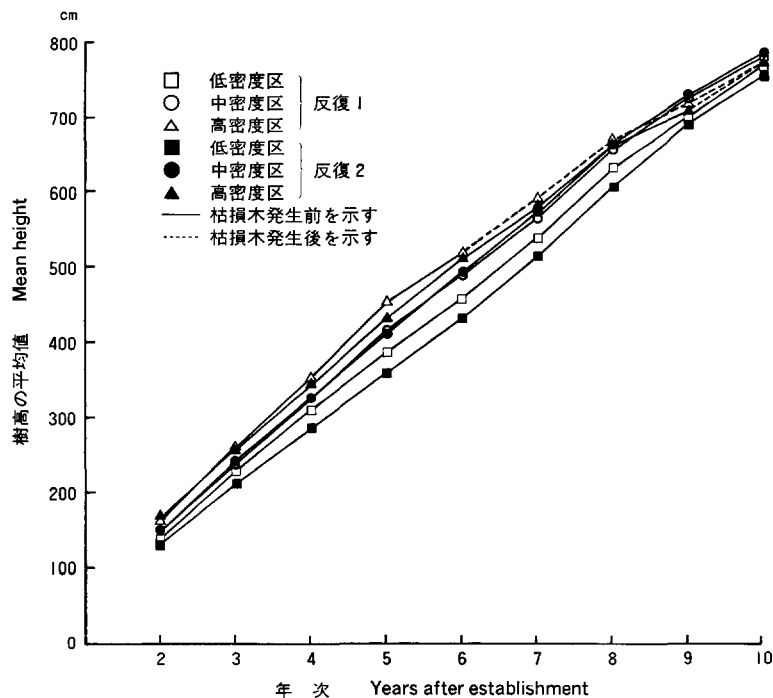


Fig. 10. 赤沼試験地の個体間競争試験における樹高のプロットごとと平均値の年次変化

Annual changes of mean height in the Akanuma trial plantation. Square, round and triangular marks represent plots of low, medium and high density, while empty and solid marks designate replications. Solid lines indicate the periods when all the plants survived while broken lines indicate the occurrence of suppressed and killed plants.

とを示すもので、このことは、形状比（樹高/直径）を示した Fig. 12 でも明瞭である。個体間競争を説明するクローンと密度の交互作用の変動の寄与率は、個体間競争の生じやすいとされている直径が樹高よりも大きい。しかし、その寄与率は、いずれのデータとも 5% にみえない。

(2) 反復率とクローン間分散および誤差分散の年次変化

反復率は、同じクローン構成で植栽されたとしても、植栽場所の環境や、植栽密度などの他の条件で異なることが当然予想される。そこで、個体間競争の生じる時期は植栽密度によって異なるであろうことに

Table 14. 赤沼試験地の個体間競争試験における
Analyses of variance of plant height in the

林 齢 Stand age		2 年 2 yrs. old		3 年 3 yrs. old		4 年 4 yrs. old		5 年 5 yrs. old	
要 因 Factors	自由度 d.f.	平均平方 M.S.	F	平均平方 M.S.	F	平均平方 M.S.	F	平均平方 M.S.	F
反 復 Replications	1	1.698	0.005	798.027	0.808	4070.600	2.663	9159.012	5.651
密 度 Density	2	9479.676	30.641*	16953.523	17.158	28803.074	18.840	53183.937	32.811*
1 次誤差 (反復 ×密度) First error	2	309.375	2.522	988.078	4.242*	1528.827	3.836	1620.908	2.687
クローン Clones	22	3755.628	30.619**	8421.641	36.153**	12165.492	30.525**	18523.750	30.709**
密度×クローン Density×Clone	42	148.896	1.214	340.504	1.462	564.638	1.417	729.323	1.209
2 次誤差 Second error	63	122.655		232.942		398.543		603.196	

Notes) **: 1% 危険率で有意 Significant at 1% level

*: 5% 危険率で有意 Significant at 5% level

Table 15. 赤沼試験地の個体間競争試験における
Analyses of variance of stem diameter in the

林 齢 Stand age		2 年 2 yrs. old		3 年 2 yrs. old		4 年 4 yrs. old		5 年 5 yrs. old	
要 因 Factors	自由度 d.f.	平均平方 M.S.	F	平均平方 M.S.	F	平均平方 M.S.	F	平均平方 M.S.	F
反 復 Replications	1	3.663	8.121	2.712	0.195	8.175	0.385	10.842	1.043
密 度 Density	2	171.827	380.923**	359.932	25.817*	368.375	17.339	616.815	59.324*
1 次誤差 (反復 ×密度) First error	2	0.451	0.140	13.942	1.697	21.245	1.301	10.397	0.586
クローン Clone	22	66.959	20.708**	189.692	23.094**	306.891	18.799**	447.995	25.247**
密度×クローン Density×Clone	42	4.048	1.252	12.022	1.464	21.114	1.293	31.686	1.786*
2 次誤差 Second error	63	3.234		8.214		16.324		17.744	

Note) **: 1% 危険率で有意 Significant at 1% level

*: 5% 危険率で有意 Significant at 5% level

注目して、方法で述べた立地修正後のデータについて、プロットごとに反復率を求めた。この反復率は、各プロットとも、個体単位の修正データを用い、クローンを要因とした一元分類の分散分析を行い、クローンの平均平方の期待成分にもとづきクローン間分散を求め、その分散の全分散に対する割合として推定した。

両形質についての反復率の年次変化は、Fig. 13 と Fig. 14 に示すとおりであり、反復の低密度区を除き、年次ごとの各プロット間の差は小さく、最小の6年頃の差は10%未満である。年次変化は、7年目

樹高の年次別データについての分散分析表

successive years, at the Akanuma trial plantation.

6 年 6 yrs. old		7 年 7 yrs. old		8 年 8 yrs. old		9 年 9 yrs. old		10 年 10 yrs. old	
平均平方 M.S.	F	平均平方 M.S.	F	平均平方 M.S.	F	平均平方 M.S.	F	平均平方 M.S.	F
2653.692	1.038	2466.978	0.902	2245.495	0.768	1181.469	1.840	150.230	0.149
55095.156	21.550*	40660.344	14.868	29225.148	9.997	12270.652	19.115*	4381.871	4.344
2556.623	4.013*	2734.779	3.582	2923.430	2.178	641.933	0.394	1008.651	0.708
26925.434	42.260**	36008.508	47.168**	48553.895	36.177**	67910.500	41.729**	76081.437	53.417**
1009.982	1.585	1438.053	1.884*	1419.964	1.058	1761.926	1.083	1756.635	1.233
637.144		763.415		1342.125		1627.433		1424.302	

胸高直径の年次別データについての分散分析表

successive years, at the Akanuma trial plantation.

6 年 6 yrs. old		7 年 7 yrs. old		8 年 8 yrs. old		9 年 9 yrs. old		10 年 10 yrs. old	
平均平方 M.S.	F	平均平方 M.S.	F	平均平方 M.S.	F	平均平方 M.S.	F	平均平方 M.S.	F
20.619	2.227	100.168	8.314	226.132	12.198	327.222	15.263	776.533	24.694
151.551	16.368	837.675	69.524*	2235.342	120.580**	4180.152	194.982**	7935.613	252.351**
9.259	0.374	12.049	0.426	18.538	0.480	21.439	0.487	31.447	0.620
658.041	26.585**	975.264	34.493**	1239.599	32.095**	1568.648	35.656**	2058.704	40.562**
34.066	1.376	50.137	1.773*	52.444	1.358	70.635	1.606	86.662	1.707*
24.752		28.274		38.623		43.994		50.755	

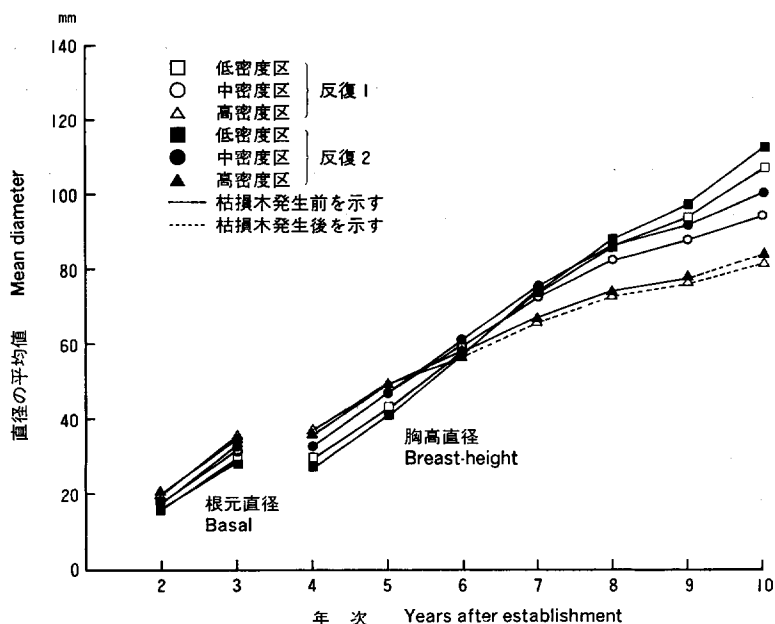


Fig. 11. 赤沼試験地の個体間競争試験における直径のプロットごとと平均値の年次変化

Annual changes of basal and breast-height diameter in the Akanuma plantation. The usage of the symbols is similar to that in Fig. 10.

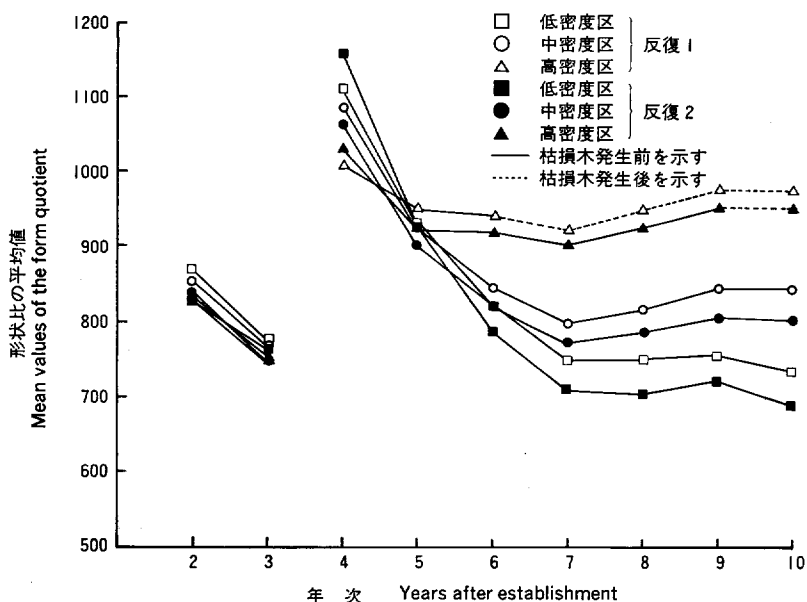


Fig. 12. 赤沼試験地の個体間競争試験における形状比（樹高/直径）のプロットごとと平均値の年次変化

Annual changes of the form quotient (height/diameter) in the Akanuma plantation. The usage of the symbols is similar to that in Fig. 10.

Table 16. 赤沼試験地の個体間競争試験における年次経過にともなう各要因の変動の寄与率 (%)

Annual changes of contribution rates in the variation due to the factors and their interactions (%).

要 因 Factors	林 齢 Stand age	2 年 2 yrs. old	3 年 3 yrs. old	4 年 4 yrs. old	5 年 5 yrs. old	6 年 6 yrs. old	7 年 7 yrs. old	8 年 8 yrs. old	9 年 9 yrs. old	10 年 10 yrs. old
樹 高 Tree height	反 復 Replications	0.0	0.0	0.7	1.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	密 度 Density	16.3	13.2	14.8	17.9	13.7	8.0	4.3	1.4	0.4
	1 次誤差 First order error	0.5	1.4	1.5	0.9	1.3	0.9	0.5	0.0	0.0
	クローン Clones	67.9	70.9	67.0	65.3	72.1	77.6	80.6	85.4	88.5
	クローン×密度 Clone×Density	1.0	1.9	1.9	0.9	2.0	3.0	0.3	0.3	0.8
	2 次誤差 Second order error	14.3	12.6	14.1	13.7	10.9	10.5	14.3	12.9	10.3
直 径 Dia- meter	反 復 Replications	0.2	0.0	0.1	0.0	0.1	0.3	0.6	0.6	1.1
	密 度 Density	16.1	12.0	15.4	9.2	1.7	6.3	12.5	17.5	23.7
	1 次誤差 First order error	0.0	0.3	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	クローン Clones	62.9	66.2	64.3	68.9	77.5	76.0	71.2	67.5	63.1
	クローン×密度 Clone×Density	1.6	2.8	3.1	4.5	2.3	3.5	1.6	2.4	2.3
	2 次誤差 Second order error	19.2	18.7	16.9	17.4	18.4	13.9	14.1	12.0	9.8

以降、枯損木を生じた反復 1 の高密度区を除き上昇の傾向である。密度間に注目して比較すると、樹高では一定の傾向はないが、直径では、高密度の 2 プロットは 3 年から 7 年までの変化は少なく、中密度区と低密度区は 4 年以降上昇している。

両形質の修正データについてのクローン間分散の年次変化を Fig. 15 と Fig. 16 にしめた。

密度間差に注目すると、樹高については、一定の傾向はなく、直径の 3 年から 6 年目にかけて、高密度区がわずかに高い値となっている。

両形質の修正データについての誤差分散の年次変化を Fig. 17 と Fig. 18 に示した。樹高については、反復 2 の高密度区の 8 年以降が、他のプロットより大きくなっており、同反復の低密度区も 3 年から 6 年目へかけて大きい。また、直径の反復 2 の低密度区は、他の植栽区より誤差分散が大きい。

(3) 個体間競争の年次変化と反復率の年次変化の関係

樹高の修正データについての隣接木間相関係数の年次変化を Fig. 19 に示した。林分からの一般的なデータでの隣接木間相関係数は、前述したように、個体間競争が生じなければ、プラスの値が期待されるし、修正データでは、その傾向は減少するはずである。この図において、反復 2 の各密度区の年次変化で、2 年から 3 年目への減少がいちじるしいのは、試験地設定時の苗木配分において、隣接する箇所へ大ききの似た苗木を配置するような人為が働き、その影響が 2 年目まで残存したことによるものと考えられ

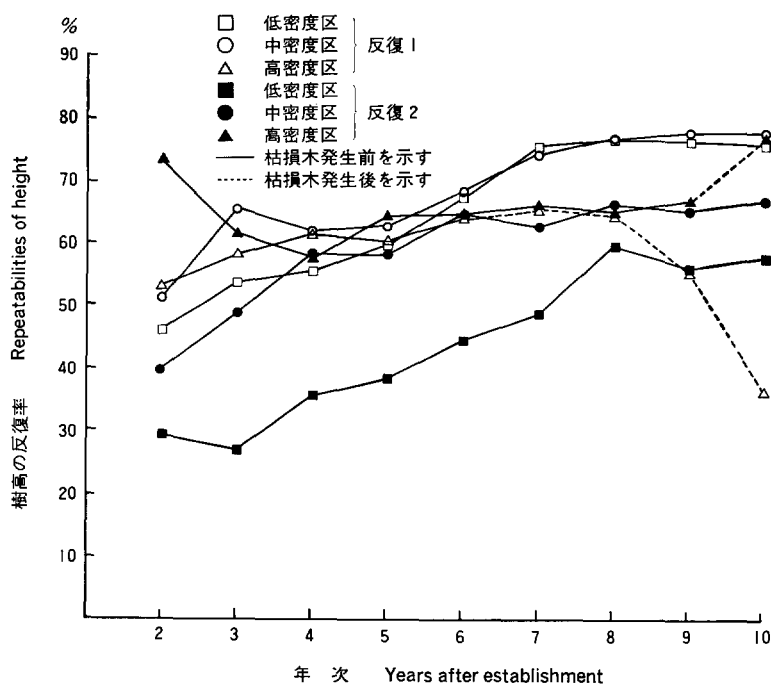


Fig. 13. 赤沼試験地の個体間競争試験における樹高の修正データについての反復率の年次変化

Annual changes of the repeatabilities of height in the Akanuma plantation. The calculation is based on the adjusted values after the elimination of topographical effects. The usage of the symbols is similar to that in Fig. 10.

る。全プロットを通じて、年次経過にともなう下降がみられるが顕著でない。なお、高密度区の2プロットは、7年以降に個体数の減少をとまったので、その変化は複雑である。残り4プロットの10年目の相関係数は $-0.086 \sim -0.189$ である。

直径の修正データについての隣接木間相関係数を Fig. 20 に示した。反復2の全プロットの2年から3年目への減少は、樹高と同様に苗木配分の影響が考えられる。それ以降、高密度の2プロットの7年以降を別として、下降の傾向がみられ、10年目での、その4プロットの相関係数は $-0.171 \sim -0.250$ である。

個体間競争が、反復率算出に必要なクローン間分散と誤差分散の各々に、どのように影響したかを知るため、さらに、次のような検討を行った。

各プロットの両形質の修正データについて、個体間競争分散をⅡ. 1項で説明した根拠にもとづき、隣接個体間の差の分散の2分の1から全分散を差引いて求めた。さらに、この競争分散とクローン間分散および競争分散と誤差分散が、年次経過の中で、どのような関係にあったかを知るため相関係数を求め Table 17 に示した。なお、データは、各プロットとも3年目よりのものを用い、反復1の高密度区は、枯損の生じなかった6年目までを用い、反復2の高密度区では、同様の理由により9年目までのデータを用いた。なお、分散をデータとして、相関係数を求めることに疑問もあるが、相関係数の有意性を検討するわ

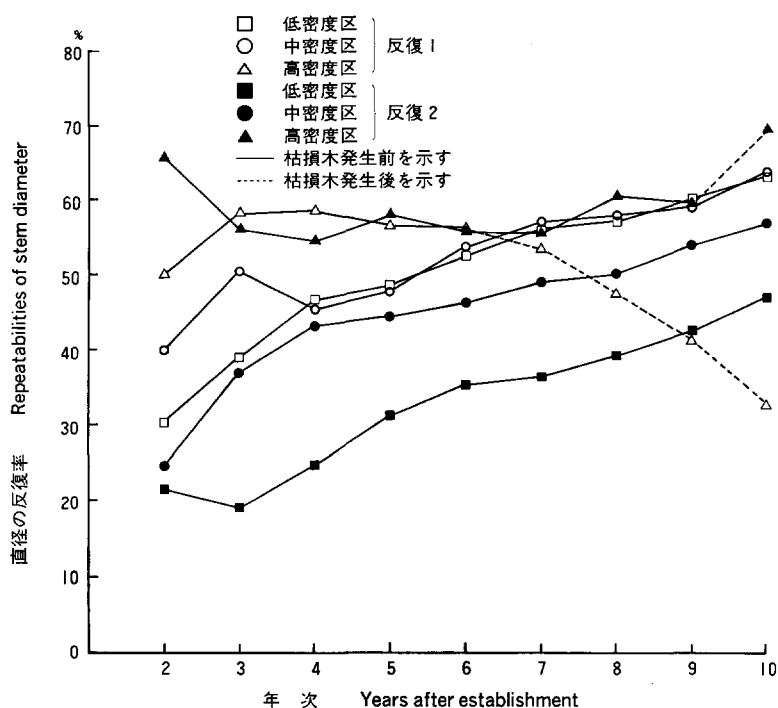


Fig. 14. 赤沼試験地の個体間競争試験における直径の修正データについての反復率の年次変化

Similar to Fig. 13, but for the stem diameter instead of height.

Table 17. 赤沼試験地の個体間競争試験における個体間競争分散とクローン間分散間および個体間競争分散と誤差分散間の相関係数

Correlation coefficients between competition and clonal variances as well as competition and error variances.

形質 Traits		樹高 Height		直径 Diameter	
プロット Plots	母数 Parameters	競争分散とク ローン間分散 Competition to clone	競争分散と 誤差分散 Competition to error	競争分散とク ローン間分散 Competition to clone	競争分散と 誤差分散 Competition to error
反復 1 Rep. 1	低密度区 Low density	0.9956	0.9675	0.9860	0.9538
	中密度区 Medium density	0.9967	0.9870	0.9960	0.9925
	高密度区 High density	0.9865	0.9662	0.9996	0.9988
反復 2 Rep. 2	低密度区 Low density	-0.3635	-0.2053	0.9835	0.9795
	中密度区 Medium density	0.5969	0.5889	0.9973	0.9971
	高密度区 High density	0.9572	0.9704	0.9908	0.9779

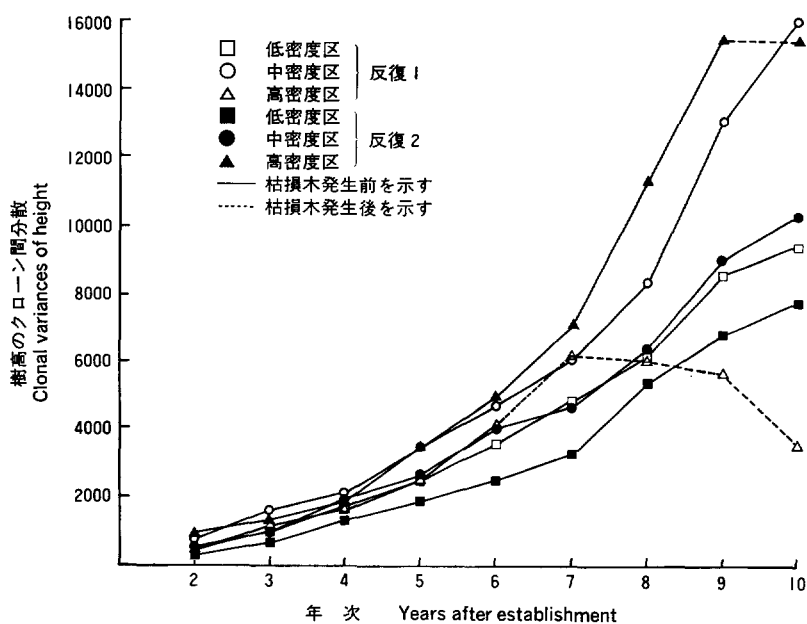


Fig. 15. 赤沼試験地の個体間競争試験における樹高の修正データについてのクローン間分散の年次変化

Annual changes of the clonal variances of tree height in the Akanuma plantation. Calculations are based on adjusted values. Symbols are similar to Fig. 10.

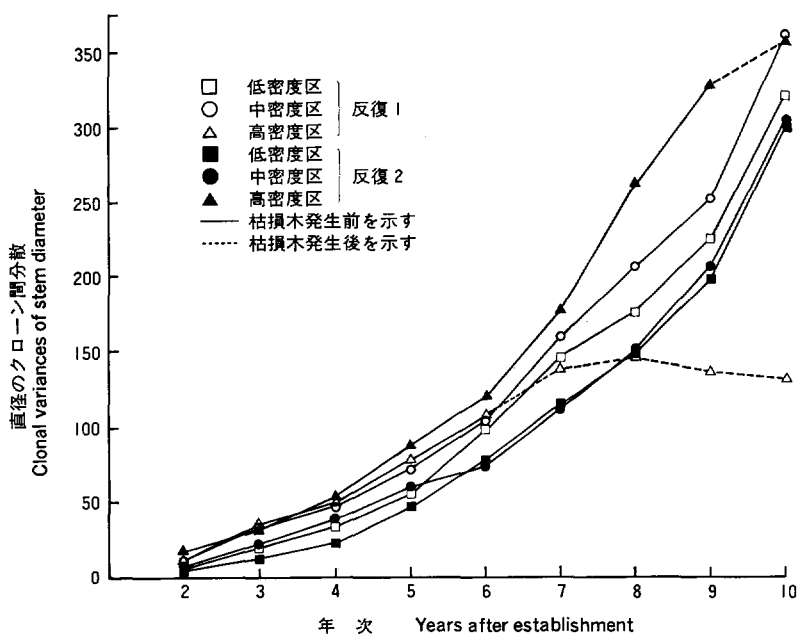


Fig. 16. 赤沼試験地の個体間競争試験における直径の修正データについてのクローン間分散の年次変化

Similar to Fig. 15; but for the stem diameter instead of height.

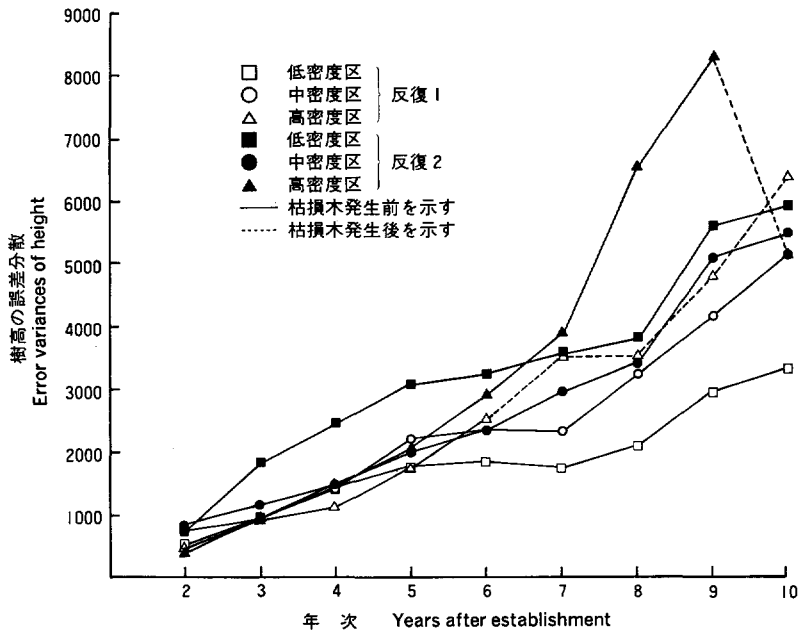


Fig. 17. 赤沼試験地の個体間競争試験における樹高の修正データについての誤差分散の年次変化

Annual changes of the error variances of tree height in the Akanuma plantation, based on adjusted values. Symbols are similar to Fig. 10.

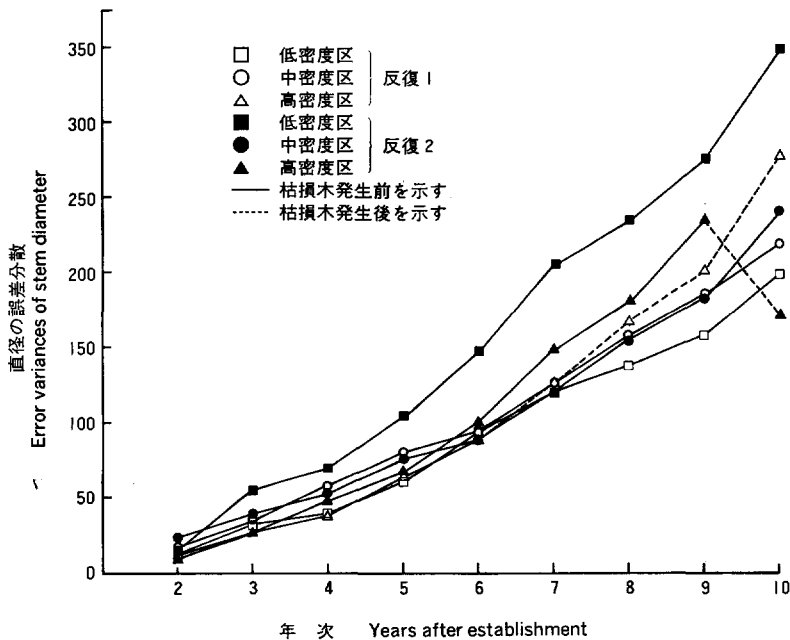


Fig. 18. 赤沼試験地の個体間競争試験における直径の修正データについての誤差分散の年次変化

Similar to Fig. 17, but for the stem diameter instead of height.

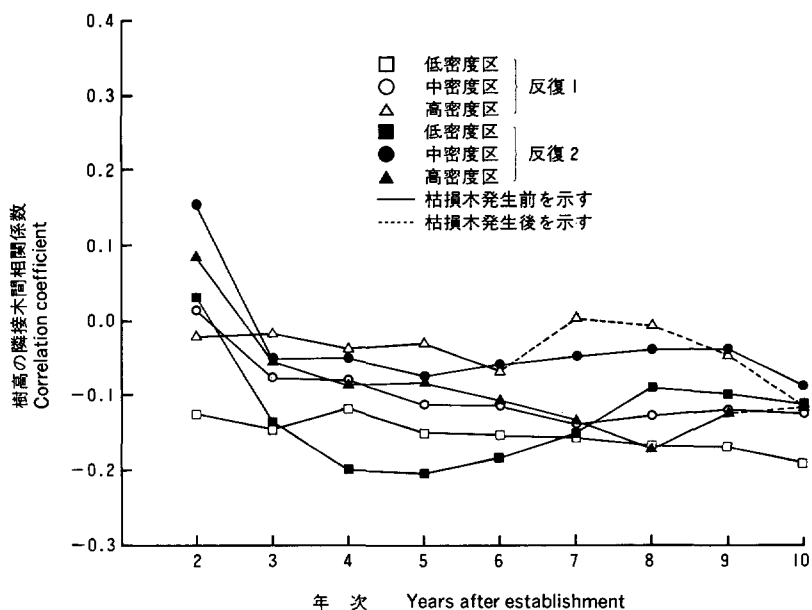


Fig. 19. 赤沼試験地の個体間競争試験における樹高の修正データについての隣接木間相関係数の年次変化

Annual changes of correlation coefficients between adjusted height values of neighboring individuals in the Akanuma plantation. Symbols are similar to Fig. 10.

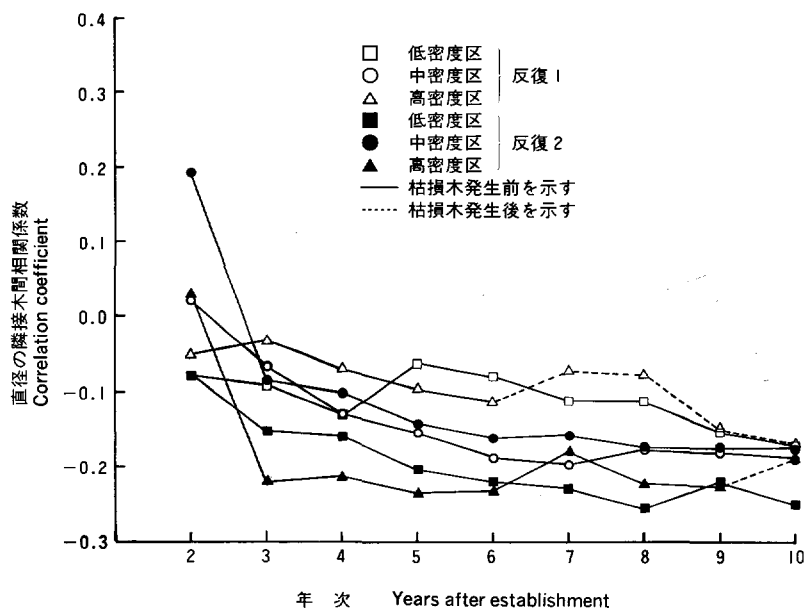


Fig. 20. 赤沼試験地の個体間競争試験における直径の修正データについての隣接木間相関係数の年次変化

Similar to Fig. 19, but for the stem diameter instead of height.

けではないので、さしつかえないと判断した。また、どのような分散であっても、生長量の増加とともに大きくなるものであるから、当然プラスの相関係数が期待されるが、ここでは、個体間競争分散に対し、クローン間分散と誤差分散のいずれが大きいかをみる点に注目した。

Table 17 にみられるとおり、反復2の低密度区と中密度区を除いては、0.9 以上ときわめて大きい。とくに、個体間競争の生じやすいとされている直径においては、いずれのプロットにおいても大きい。また、競争とクローン、競争と誤差の両組合せの比較においては、わずかであるが、すべて、前者の方が大きい。なお、反復2の低密度区の樹高についての相関係数の両者がマイナスであるのは Fig. 19 にみられたように、隣接木間相関係数の年次変化が、プラス方向であったこと、つまり、個体間競争分散の寄与率が、年次経過を通じ下降したことによる。

3) 考 察

考察の第1段階として、データ全体についての精度に関して論議する。両形質の修正データについての各プロットの反復率の年次変化 (Fig. 13, Fig. 14) は、反復2の低密度区と、枯損木を生じた反復1の高密度区の7年以降を除き、プロット間差は減少した。反復2の低密度区も、反復率そのものの値が、各年次とも低かっただけで、年次変化の傾向は近似した。この反復2の低密度区の反復率が、修正データにおいても低い値であったことの理由として次のことが考えられる。立地修正の重回帰式は、方法で述べたように、各プロットとも植栽配置の行と列の、1次と2次の項を説明変数として用いたが、そのあてはめが、このプロットでは良くなかったことがあげられる。しかし、それよりも、設定時と、その後の補植において、発根不十分な苗木を植栽したことによる影響があげられる。すなわち、試験地の設定時、とくに補植において、必要本数がクローンにより余裕のないものがあり、発根不十分な苗木を用いざるを得なかった。このような苗木が、個体間変動を大きくすることはすでに報告 (明石・百瀬 1972)⁶⁾ したとおりである。そこで、この影響を試験全体におよぼさないように、この不良苗を反復2の低密度区へ集中して配分した。したがって、この影響が残存したものと判断される。

直径生長と形状比のプロットごと年次変化から、密度間の違いが5年目以降に認められた (Fig. 11, Fig. 12)。ただし、樹高については、一般的に知られているように、密度間の差は認められなかった (Fig. 10)。直径生長と形状比にみられた密度間の年次変化の差は、林分閉鎖の時期の違いを示すものであり、密度間の個体間競争の生じる時期の違いを推察させる。この個体間競争の大きさの、一つの指標である分散分析におけるクローンと植栽密度との交互作用は、各年次とも樹高より直径の方が大きかった。しかし、その大きさは、大きい方の直径でさえも、変動の寄与率は、5% 未満であり (Table 16)、個体間競争の各クローン平均値に与える影響の小さいことが示唆された。

反復率と個体間競争の関係をさらに明らかにするため、反復率と、その算出の基礎数値であるクローン間分散と誤差分散の年次変化、および個体間競争分散の年次変化を比較検討した。

直径における反復率の年次変化は、低密度区および中密度区で上昇の傾向がみられる (Fig. 14)。同じ植栽密度区の樹高の反復率の年次変化は、8年目までは直径と同様であるが、それ以降安定している (Fig. 13)。高密度区では、枯損木の生じた反復1の7年以降、下降しており、反復2では、9年以降上昇している。この2プロットについては、枯損個体が、クローン内個体変動の大きいクローンに属していたか、小さいクローンに属していたかによって反復率は異なるので、一般的に反復率の変化を論議することはできない。

低密度区と中密度区の樹高についての反復率の8年以降の安定は、林分閉鎖にともなう密度効果が一因として考えられる。すなわち、林分閉鎖が極端に進めば、樹高のいちじるしく小さいものが枯損するだろうが、それまでの一定期間は、一種の安定を保つことに起因すると考えられる。そのような考え方を高密度区の2者に適用してみると、4年から6年目にかけて反復率の安定期をみることができる。

直径の反復率の低密度区と中密度区の年次変化は、当初の2年～3年を別として、上昇傾向が明らかである (Fig. 14)。この上昇を、連年生長量と総生長量の関係で考えれば、各遺伝子型の連年生長量としての効果が、年次ごとに、総生長量の大きいものには大きく、小さいものには小さく発現したとみなすことができる。このような発現は、個体間競争の上で、大きいものが小さいものを被圧し、よりよい生長をしたと理解することもできる。この疑問を明らかにするため、競争分散とクローン間分散の相関係数および、競争分散と誤差分散の相関係数を求め比較した (Table 17)。この結果、同表にみられたとおり、個体間競争の生じやすいとされる直径だけについてみると、全プロットとも0.9以上と大きかった。また、この相関係数は、すべて競争分散とクローン間分散についての方が、競争分散と誤差分散についてよりもわずかであるが大きかった。したがって、その分だけ反復率を大きくしたと推察されるが、その影響はきわめて小さいと考えられる。

植栽密度による個体間競争の違いを、直径の隣接木間相関係数の年次変化でみると (Fig. 20)、高密度区は、極端な林分閉鎖や、それにともなう枯損木によって、7年以降、複雑な変化を示したが、それまでは下降した。この変化と反復率の年次変化と対応してみると、高密度区の反復率の3年から6年目への安定、中密度区と低密度区の年次経過にともなう上昇と、個体間競争の持続している中密度区と低密度区で反復率を大きくする傾向がみられた。

なお、個体間競争分散がクローン間分散だけでなく、誤差分散にも大きく影響する理由は、あるクローンのある個体がどのクローンの個体と隣接するかが、単木混交植栽であり無作為であるため、それによって、クローン内個体に変動を生じるものと判断される。

個体間競争分散の全変動に対する寄与率は、反復2の低密度区の25%であり、この年次変化 (Fig. 20) からみて、上限値に近いと考えられる。

IV 狭義の遺伝率と選抜効果

狭義の遺伝率は、類縁関係の明らかな集団のデータを統計的に分析して得られる。その一つは親と子の相関の大きさから推定する方法であり、他の一つは、家系別の区分可能なデータにもとづき分散分析を行い、相加的遺伝分散を求め、その分散の全分散に対する割合として得られる。狭義の個体の遺伝率は、いうまでもなく、ある集団の集団選抜法による選抜効果を推定するための母数の一つであるが、林木集団について、その有用性は確かめられていない。すなわち、ある集団についての遺伝率を求める場合、その集団を無作為交配集団と仮定し、さらに、対立遺伝子の頻度に差がないことなどを前提とするため、林木の集団で、どの程度適用できるか明らかでない。このようなことに関する実験の2例を示す。

1. 集団選抜の模型実験における遺伝率と選抜効果

選抜母集団の遺伝率や標準偏差などをあらかじめ調査し、選抜効果を予測し、実際に得られた選抜効果との関係をしらべた例はない。

本実験は、このような試みであり、あらかじめ選抜母集団の遺伝率を推定し、その後、その集団から模

型的な精英樹を選抜し、同時に対照個体の抽出を行った。さらに精英樹群と対照個体群のそれぞれについて、人工交配を行い、次代家系を育成した。この両群の次代家系の生長差から、選抜効果を求めた。この実際の選抜効果と、選抜対象集団で求めた予測の選抜効果を比較し、狭義の個体の遺伝率の確からしさを検討した。このような実験材料としては、伐期齢に近いものがのぞまれるが、そのような材料での実験は、長年月を必要とするものであり、本実験はスギの幼齢期において行った。

1) 材料および方法

1968 年秋に関東林木育種場の樹木園から、クローン別に採取された自然受粉種子を翌年、同場苗畑にまきつけた。1970 年春に、この苗木は、林業試験場浅川苗畑に、選抜対象集団とする目的で定植した。なお、まきつけ床での間引きや、定植時の選苗は行わなかった。植栽した苗木は、32 家系で、家系ごと 72 本である。植栽配置は、全家系を単木混交とし、40 cm×40 cm の間隔で植栽した。調査形質は、苗高と、地際から 10 cm 位置の直径であり、測定は、1 生長期間経過後の 1970 年秋に第 1 回、その後各 1 生長期間経過ごとに第 2 回と第 3 回を行った。以下、この 3 回の各データを 1 年目、2 年目、3 年目の

Table 18. 集団選抜の模型実験における年次ごと家系別のデータ数

Families employed in the composed “population” of the model study of “plus-tree” selection, and the number of plants whose measurements were used in the analysis in the successive years.

林 齢 Stand age	1 年 1 yr. old	2 年 2 yrs. old	3 年 3 yrs. old	林 齢 Stand age	1 年 1 yr. old	2 年 2 yrs. old	3 年 3 yrs. old
家 系 Families				家 系 Families			
丹 沢 2 Tanzawa-2	59	59	59	大田原 4 Ootahara	63	58	57
武 儀 2 Mugi-2	65	60	59	北設楽 5 Kitashitara-5	65	63	60
高萩(試) 3 Takahagi- (shi)-3	68	62	58	高萩(試) 4 Takahagi- (shi)-4	67	64	64
久 慈 6 Kuji-6	69	67	63	多 賀 4 Taga-4	64	64	62
石 城 4 Ishiki-4	59	58	55	下高井 26 Shimotakai-26	64	62	60
下高井 7 Shimotakai-7	63	57	56	水 窪 7 Misakubo-7	63	62	59
大間々 2 Oomama-2	64	63	62	北設楽 9 Kitashitara-9	60	57	53
久 慈 12 Kuji-12	67	66	62	月夜野 4 Tsukiyono-4	63	64	59
大 月 1 Ootsuki-1	54	50	46	北安曇 3 Kitaazumi-3	62	57	53
前 橋 1 Maebashi-1	59	58	56	大 子 1005 Daigo-1005	61	56	56
水 窪 9 Misakubo-9	71	67	66	長 水 8 Chosui-8	66	62	57
比 企 7 Hiki-7	48	45	44	東 京 1 Tokyo-1	57	53	48
矢 板 2 Yaita-2	66	64	64	飯 田 1 Iida-1	65	61	59
大 子 4 Daigo-4	68	67	62	長 水 9 Chosui-9	46	41	32
大 月 5 Ootsuki-5	49	46	45	南多摩 4 Minamitama-4	65	60	54
飯 山 6 Iiyama-6	61	58	56				
長 水 7 Chosui-7	60	52	45	合 計 Total	1981	1883	1791

Table 19. 集団選抜の模型実験における模型精英樹および対照個体の親子関係

“Plus-tree” and “control” seedlings selected in the original families. Thirteen and thirty seedlings were first selected, respectively, but other seedlings and their ramets failed to bear flowers. One “plus-tree” was converted to the “control” in the mating program.

母 樹 Mother trees	模型精英樹 Plus-trees	対 照 個 体 Control trees
武 儀 2 Mugi-2	7 E	3 R, 27 R
高萩 (試) 3 Takahagi (shi)-3		21 R, 24 R
久 慈 6 Kuji-6		6 R
石 城 6 Ishiki-6		
下高井 7 Shimotakai-7		10 R
大間々 2 Oomama-2		7 R
久 慈 12 Kuji-12		8 R
大 月 1 Ootsuki-1		12 R
水 窪 9 Misakubo-9		22 R
矢 板 2 Yaita-2		(5 E)
大 子 4 Daigo-4	12 E, 4 E, 8 E	20 R
大 月 5 Ootsuki-5		1 R
長 水 7 Chosui-7		19 R
北設楽 5 Kitashitara-5		26 R
高萩 (試) 4 Takahagi (shi)-4		14 R, 17 R
多 賀 4 Taga-4		
下高井 26 Shimotakai-26		5 R, 23 R
水 窪 7 Misakubo-7		28 R, 18 R
月夜野 4 Tsukiyono-4		
北安曇 3 Kitaazumi-3		29 R
大 子 1005 Daigo-1005	10 E	13 R
長 水 8 Chosui-8		2 R
南多摩 4 Minamitama-4		
	2 E	

データと呼ぶことにする (Table 18)。このクローン別に採種し育成した各家系は、種子生産に際し、無作為に花粉の関与した半兄弟家系である。したがって、全家系の個体単位のデータにもとづき、家系を要因とした分散分析を行い、家系間分散を求めれば、その4倍が選抜対象集団の相加的遺伝分散 (遺伝子分散) に相当する。

選抜対象集団から3生長期間終了時に、模型精英樹 13 個体を選抜し、対照として 30 個体を無作為に抽出した。これら各個体は、1973 年春に、一箇所に集植すると同時に、各個体からツギ穂を採取し、ツギキクローンを養成した。集植した各個体と、ツギキクローンに 1974 年6月にジベレリン処理による着花促進を行った。集植した各個体を採種親とし、花粉はツギキクローンより採取した。交配設計は、模型精英樹と、対照個体のそれぞれについての部分ダイアレルクロスとした。ただし、対照個体の部分ダイアレルクロスにおいて、着花した家系数の不足から、交配親となった対照個体の 23 個体中に、模型精英樹 1 個体が含まれた。各交配親が、もとのどの精英樹家系に属していたかを Table 19 に示した。模型精英樹群の交配組合せは Table 20 に示すとおりであり、対照個体群の交配組合せは、Table 21 に示すとおりである。表中の記号は、以後の説明に便利のように、各交配組合せ (以下、各家系と呼ぶ) に与えた記号であり、() 内の数値は、交配で得られた各家系の個体数 (データ数) である。なお、交配組合せ B4 と B5 は半兄弟間の交配となった。

交配は、1975 年春に林業試験場浅川苗畑で行い、同年秋に採取した種子を、1976 年春に林業試験場目黒苗畑にまきつけた。1977 年春に、得られた各苗木に、家系別の標識をつけ、両群の部分ダイアレルクロスの各家系を一緒にして、単木混交で、林業試験場千代田苗畑に植栽した。植栽間隔は、初代の選抜対象集団と同様に、40 cm × 40

Table 20. 集団選抜の模型実験における模型精英樹を用いた部分ダイアレルクロス
Partial diallel cross design of the “plus-tree” group, and the number
of seedlings obtained.

♀ 採種親	花粉親 ♂	7E	4E	8E	13E	10E	9E
2E		B 1 (38)	B 2 (41)	B 3 (27)			
12E			B 4 (34)	B 5 (20)	B 6 (42)		
11E				B 7 (35)	B 8 (33)	B 9 (33)	
3E					B 10 (37)	B 11 (44)	B 12 (38)
7E						B 13 (37)	B 14 (37)
4E							B 15 (31)

Note) () 内数値は個体数

Table 21. 集団選抜の模型実験における対照個体を用いた部分ダイアレルクロス
Partial diallel cross design of the “control” group, and the number
of seedlings obtained.

♀ 採種親	花粉親 ♂	28R	3R	10R	5R	20R	13R	1R	27R	23R	18R	24R	29R	22R
5E		M 1 (22)	M 2 (29)	M 3 (21)										
21R			M 4 (39)	M 5 (37)	M 6 (31)									
14R				M 7 (38)	M 8 (29)	M 9 (43)								
7R					M 10 (21)	M 11 (44)	M 12 (15)							
8R						M 13 (25)	M 14 (41)	M 15 (37)						
17R							M 16 (33)	M 17 (39)	M 18 (44)					
6R								M 19 (26)	M 20 (38)	M 21 (42)				
26R									M 22 (32)	M 23 (5)	M 24 (33)			
2R										M 25 (34)	M 26 (31)	M 27 (45)		
12R											M 28 (28)	M 29 (39)	M 30 (38)	
19R												M 31 (32)	M 32 (41)	M 33 (36)
28R													M 34 (8)	M 35 (2)
3R														M 36 (41)

Note) () 内数値は個体数

cm とした。また、周辺効果を防ぐ目的で、試験地の周囲1列に予備苗を植栽した。植栽後、2生長期間終了時と3生長期間終了時に、苗高と根元直径（地際より10 cm 位置）を測定した。以下、この兩年次のデータを2年目および3年目のデータと呼ぶ。

2) 結果

(1) 選抜対象集団の自然受粉家系より求めた遺伝率

選抜対象集団の年次別データにもとづき求めた林分全体としての年次別総生長量は、苗高について1年目 26.9 cm, 2年目 76.8 cm, 3年目 165.8 cm であり、根元直径は同年次の順序で、5.4 mm, 13.1 mm, 21.5 mm であった。

兩形質の各個体の年次別データについての分散分析の結果を Table 22 と Table 23 に示す。各分散分析について家系間の平均平方の期待成分にもとづき家系間分散を算出し、その4倍の値の、全分散に対する割合、すなわち、遺伝率を算出した。得られた遺伝率の年次変化は、Fig. 21 に実線で示すとおりであり、苗高は、1年目 56.6%, 2年目 37.3%, 3年目 35.5% と減少し、根元直径についても同年次の順序で、39.1%, 31.4%, 29.3% と減少した。ここで求めた遺伝率は、各年次に生存した、1年目 1981 本, 2年目 1883 本, 3年目 1791 本についての値である。3年目まで残存した 1791 本だけについて、1年目と2年目にさかのぼって求めた分散分析の結果は、Table 24 と Table 25 のとおりであり、前回と同様に求めた遺伝率を Fig. 21 に点線で示した。この値は、苗高、1年目 52.7%, 2年目 33.2%,

Table 22. 集団選抜の模型実験における選抜対象集団の年次ごとと苗高についての分散分析表
Analyses of variance of plant height among families in the composed "population" in the successive years.

要因 Factors	林 齢 Stand age	1 年 1 yr. old			2 年 2 yrs. old			3 年 3 yrs. old		
		自由度 d.f.	平方和 S.S.	平均平方 M.S.	自由度 d.f.	平方和 S.S.	平均平方 M.S.	自由度 d.f.	平方和 S.S.	平均平方 M.S.
家 系 Families 個 体 Individuals 全 体 Total		31	32070.92	1034.546	31	166713.90	5377.867	31	447414.30	14432.719
		1949	180894.10	92.814	1851	1414904.00	764.400	1759	3939944.00	2239.877
		1980	212965.02		1882	1581617.90		1790	4387358.30	

Table 23. 集団選抜の模型実験における選抜対象集団の年次ごとと根元直径についての分散分析表

Similar to Table 22, but for stem diameter instead of height.

要因 Factors	林 齢 Stand age	1 年 1 yr. old			2 年 2 yrs. old			3 年 3 yrs. old		
		自由度 d.f.	平方和 S.S.	平均平方 M.S.	自由度 d.f.	平方和 S.S.	平均平方 M.S.	自由度 d.f.	平方和 S.S.	平均平方 M.S.
家 系 Families 個 体 Individuals 全 体 Total		31	703.48	22.693	31	3179.703	102.571	31	7928.03	255.743
		1949	5753.68	2.952	1851	31629.060	17.088	1759	83037.38	47.207
		1980	6457.16		1882	34808.763		1790	90965.41	

Table 24. 集団選抜の模型実験における選抜対象集団の3年目まで残存した個体の苗高についての分散分析表

Similar to Table 22, based on the data of finally persistent individuals.

要 因 Factors	林 齢 Stand age	1 年 1 yr. old			2 年 2 yrs. old		
		自 由 度 d.f.	平 方 和 S.S.	平均平方 M.S.	自 由 度 d.f.	平 方 和 S.S.	平均平方 M.S.
家 系 Families		31	25773.78	831.412	31	140633.40	4536.561
個 体 Individuals		1759	154684.30	87.939	1759	1317299.00	748.891
全 体 Total		1790	180458.08		1790	1457932.00	

Table 25. 集団選抜の模型実験における選抜対象集団の3年目まで残存した個体の根元直径についての分散分析表

Similar to Table 24, but for stem diameter instead of height.

要 因 Factors	林 齢 Stand age	1 年 1 yr. old			2 年 2 yrs. old		
		自 由 度 d.f.	平 方 和 S.S.	平均平方 M.S.	自 由 度 d.f.	平 方 和 S.S.	平均平方 M.S.
家 系 Families		31	535.39	17.271	31	2755.52	88.888
個 体 Individuals		1759	4889.00	2.779	1759	28948.91	16.458
全 体 Total		1790	5424.39		1790	31704.43	

3年目は前述のとおり 35.5% である。根元直径は同年次の順序で、34.2%, 29.2%, 29.3% である。この両形質の遺伝率を、前述した年次ごとの全データについての遺伝率に比較して異なる点は、前述の遺伝率が、2年目から3年目にかけて減少したのに対し、今回の遺伝率では減少しなかった点である。すなわち、枯損木の影響がなければ、2年目から3年目にかけて遺伝率は安定した。この年次間について、家系別平均値をデータとして求めた相関は、Fig. 22 と Fig. 23 のとおりで、相関係数は、苗高 0.959, 根元直径 0.966 ときわめて大きかった。

個体間競争の生じたことは、年次ごとの枯損木の生じたことから明らかであった。その証拠となる隣接木間相関係数を、試験地の中央部の 200 個体で求めた。なお、立地修正は、試験地が苗畑であり、マクロな立地効果が観察されなかったため行わなかった。結果は Table 26 に示すとおりであり、いずれもプラスの相関係数であるが、個体間競争の生じやすいとされる根元直径の相関係数が、苗高のそれより小さ

Table 26. 集団選抜の模型実験における選抜対象集団の年次ごと両形質についての隣接木間相関係数

Correlation coefficients between neighboring individuals in the model "population," in height and basal diameter.

林 齢 Stand age	形 質 Traits	苗 高 Seedling height	根元直径 Basal diameter
1 年 1 yr. old		0.176	0.089
2 年 2 yrs. old		0.184	0.091
3 年 3 yrs. old		0.165	0.065

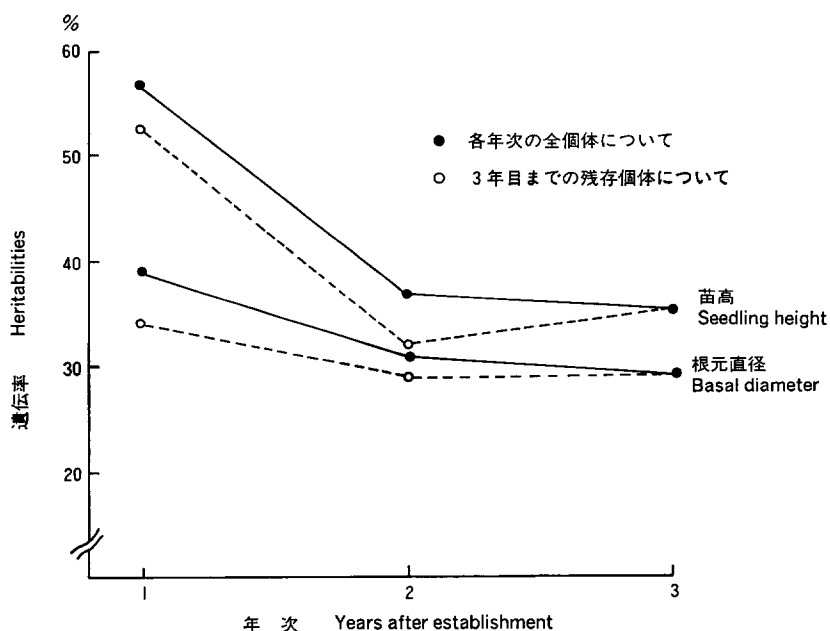


Fig. 21. 集団選抜の模型実験の選抜対象集団についての各年次における遺伝率と3年目までの残存個体について追跡もとめた各年次の苗高と根元直径の遺伝率

Heritabilities calculated in the "population" based on the measurements in the successive years (solid line), and the same based on the data of finally persistent individuals only (broken line).

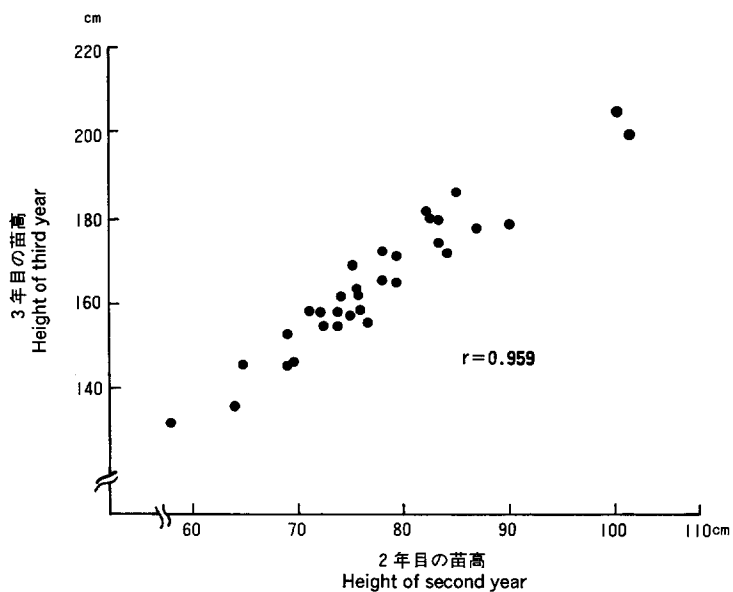


Fig. 22. 集団選抜の模型実験における選抜対象集団についての苗高の家系別平均値の2年目と3年目との相関

Correlation between the second and third year values of family mean height in the "population" group.

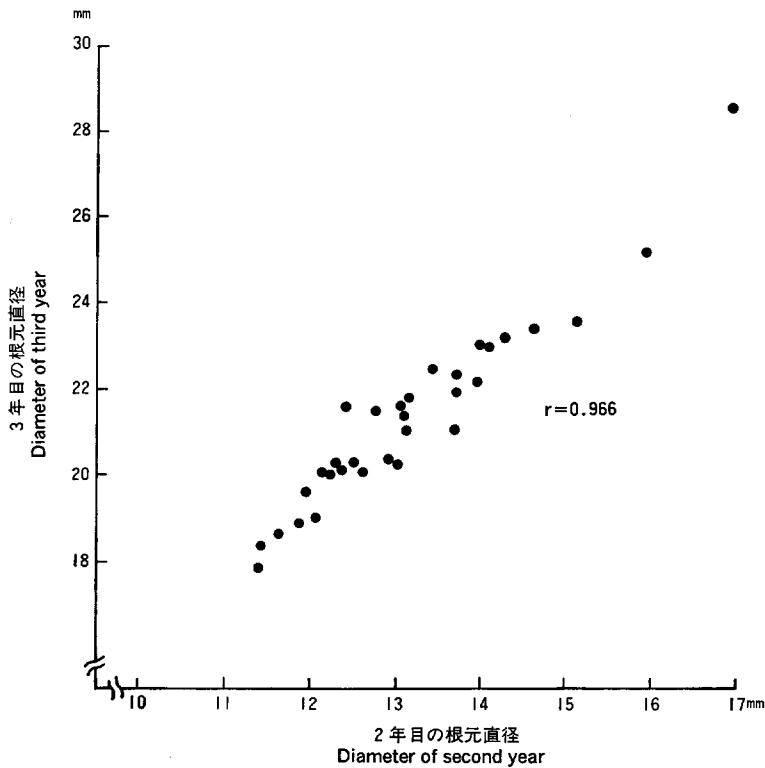


Fig. 23. 集団選抜の模型実験における選抜対象集団についての根元直径の家系別平均値の2年目と3年目との相関

Similar to Fig. 22, but for basal diameter instead of height.

く、また、2年から3年目への減少がみられた。

(2) 対照個体の人工交配家系より求めた遺伝率

方法で述べたように、模型精英樹の選抜効果を確認するために、模型精英樹の部分ダイアレルクロスによって、次代を育成し、一方で、比較のため、対照個体による部分ダイアレルクロスを実施し、次代を育成した。選抜対象集団の遺伝率が、この対照個体家系群の分散分析からと、各対照個体と、その各家系平均値の、いわゆる親子相関から推定できる。前者は、部分ダイアレルクロスの分散分析で得られた、一般組合せ能力分散と特定組合せ能力分散を、それぞれの遺伝的分散の構成比によって遺伝子分散と優性分散を求め、遺伝率の推定を行う方法である。この分散分析は KEMPTHORNE ら (1961)¹⁹⁾ の方法で行ったが、そのモデルは Table 27 のとおりである。しかし、本試験によるデータは、単木混交植栽で得たものであり、しかも、家系別本数が不揃いである。したがって、第1段階として、家系別(交配組合せ別)平均値をデータとして分散分析を行った。この分散分析は、Table 27 から反復と誤差の欄がとりのぞかれ、一般組合せ能力と、特定組合せ能力の平均平方の期待成分も、それにしたがって、次のようになる。

$$\text{一般組合せ能力} : \sigma_s^2 + \{s(p-2)/(p-1)\} \sigma_G^2$$

$$\text{暫定的特定組合せ能力} : \sigma_s^2$$

上記の一般組合せ能力分散 σ_G^2 は、反復のあるデータの分析から得られた値と、同じ値となるが、暫定

Table 27. 集団選抜の模型実験における部分ダイヤレルクロス分散分析における自由度と平均平方の期待成分

Degrees of freedom and expected components of mean squares in the analysis of variance in the families created by the partial diallel mating.

要 因 Factors	自 由 度 d.f.	平均平方の期待成分 Expected components
反 復 Replications	$r-1$	
一般組合せ能力 General combining ability	$p-1$	$\sigma_e^2 + r\sigma_S^2 + (rs(p-2)/(p-1))\sigma_G^2$
特定組合せ能力 Specific combining ability	$p(s/2-1)$	$\sigma_e^2 + r\sigma_S^2$
誤 差 Error	$(r-1)(ps/2-1)$	σ_e^2
全 体 Total	$rps/2-1$	

Note) r : 反復数 Number of replications p : 交配親の数 Number of parents s : 親ごとの交配数 Number of cross combinations for each parent σ_e^2 : 家系内個体分散 (誤差分散) Individual (error) variance within family σ_G^2 : 一般組合せ能力分散 Variance due to general combining ability σ_S^2 : 特定組合せ能力分散 Variance due to specific combining ability

的特定組合せ能力分散 $\sigma_S'^2$ の中には、家系内個体分散の家系ごと本数分の1の値が含まれる。すなわち、 $\sigma_S'^2 = \sigma_W^2/k_0 + \sigma_S^2$ となる。各記号は次のとおりである。

 σ_W^2 : 家系内個体分散 (誤差分散) k_0 : 家系ごと本数代表値 σ_S^2 : 特定組合せ能力分散

そこで、家系内個体分散 (誤差分散) を求めるため、第2段階として、各個体のデータにもとづき、交配組合せで得た家系を要因とした一元分類の分散分析を行った。その誤差の平均平方が誤差分散である。家系ごと本数代表値は、家系ごとの本数をデータとして調和平均で求めた。以上の、2段階の分析を総合した、両形質についての分散分析の結果を Table 28 と Table 29 に示す。

以上の計算で得られた一般組合せ能力分散と、特定組合せ能力分散および家系内個体分散を全分散とし、遺伝率を求める際の分母とした。分子は、一般組合せ能力分散の4倍が、選抜対象集団の遺伝子分散に相当するので、これをあてた。得られた両形質についての遺伝率は、Table 30 の第2列と第6列に示すとおりである。

親子回帰による遺伝率は、全兄弟の親子回帰として (FALCONER 1981¹⁴⁾, WRIGHT 1976¹¹⁾), 以下のよう求めた。

交配組合せごとの両親の平均値を説明変数とし、その家系平均値を従属変数とし、両形質について、年次別に回帰式を求めた。なお、各相関図は、Fig. 24~Fig. 27 に示すとおりであり、回帰式と相関係数は以下のとおりである。

$$2 \text{ 年目苗高: } Y=0.376X+92.32 \quad (r=0.315)$$

$$3 \text{ 年目苗高: } Y=0.508X+147.30 \quad (r=0.385)$$

$$2 \text{ 年目根元直径: } Y=0.396X+13.50 \quad (r=0.328)$$

$$3 \text{ 年目根元直径: } Y=0.319X+19.95 \quad (r=0.262)$$

Table 28. 集団選抜の模型実験における対照個体家系群の苗高についての部分ダイアレルクロスの分散分析表

Analyses of variance of height, based on the mean values for families, in the successive two years.

要 因 Factors	林 齢 Stand age	自由度 d.f.	2 年 2 yrs. old			3 年 3 yrs. old		
			平 方 和 S.S.	平均平方 M.S.	F	平 方 和 S.S.	平均平方 M.S.	F
一般組合せ能力 General combining ability		23	10247.337	445.536	2.572*	28995.724	1260.684	2.604*
特定組合せ能力 Specific combining ability		12	2078.944	173.245	3.910**	5809.584	484.132	4.395**
全 体 Total		35	12326.281			34805.308		
家系内個体 Plants in plot		1103	946649.727	858.250		2353695.500	2133.903	

Note) 家系ごとの本数代表値 Representative number of plants in families $k_0=19.374$

** : 1% 危険率で有意 Significant at 1% level

* : 5% 危険率で有意 Significant at 5% level

Table 29. 集団選抜の模型実験における対照個体家系群の根元直径についての部分ダイアレルクロスの分散分析表

Similar to Table 28, but for basal diameter instead of height.

要 因 Factors	林 齢 Stand age	自由度 d.f.	2 年 2 yrs. old			3 年 3 yrs. old		
			平 方 和 S.S.	平均平方 M.S.	F	平 方 和 S.S.	平均平方 M.S.	F
一般組合せ能力 General combining ability		23	286.871	12.473	1.633	600.675	26.116	2.143
特定組合せ能力 Specific combining ability		12	91.682	7.640	5.429**	146.239	12.187	3.622**
全 体 Total		35	378.553			746.915		
家系内個体 Plants in plot		1103	30070.855	27.263		71889.680	65.177	

Note) 家系ごとの本数代表値 Representative number of plants in families $k_0=19.374$

** : 1% 危険率で有意 Significant at 1% level

全兄弟の回帰式の場合、相関係数または回帰係数が、遺伝率に相当する。しかし、相関係数よりも回帰係数を用いる方がより適切である。すなわち、一般に、親の生長量から子供の生長量を推定するような回帰式においては、親の測定値より、子供の測定値が小さいのが普通である。このような場合は、共変動を、現実の林分変動に近い親の変動で割った回帰係数を遺伝率とする方が、共変動を子供の変動と親の変動の幾何平均で割った値の相関係数を遺伝率とするよりも適当である。しかし本試験の場合は、親と子供の、各データについての平均値は Table 31 に示すように、親の苗高、2年目、80.1 cm、3年目、171.5 cm で、子供の苗高、2年目、122.6 cm、3年目、233.7 cm と親の方が小さく、根元直径についても親の2年目、13.4 mm、3年目、21.8 mm で、子供の2年目、18.8 mm、3年目、26.9 mm で、同様に

Table 30. 集団選抜の模型実験における算出法別の個体の狭義の遺伝率とその標準偏差
Narrow sense heritabilities of height and basal diameter calculated in the four different methods in the model study.

形 質 Traits 林 齢 Stand age	方 法 Method	苗 高 Seedling height				根 元 直 径 Basal diameter			
		選抜対象 集団の分 散分析 A	対照個体 家系群の 分散分析 B	対照個体 系列の親 子相関 C	遺伝獲得量 による D	選抜対象 集団の分 散分析 A	対照個体 家系群の 分散分析 B	対照個体 系列の親 子相関 C	遺伝獲得量 による D
		%	%	%	%	%	%	%	%
2 年 2 yrs. old		33.2 (4.7)	35.1 (3.7)	31.5 (3.8)	15.5	29.2 (4.3)	19.1 (2.8)	32.8 (3.8)	9.3
3 年 3 yrs. old		35.5 (4.9)	39.0 (3.9)	38.5 (3.8)	17.8	29.3 (4.3)	24.6 (3.1)	26.2 (3.8)	11.4

Note) A : Analysis of variance in the "population" families
 B : Analysis of variance in the "control" group families
 C : Parent-offspring correlation in the "control" group families
 D : Genetic gain obtained through "plus-tree" selection
 () 内数値は標準偏差
 Values in () are standard deviation.

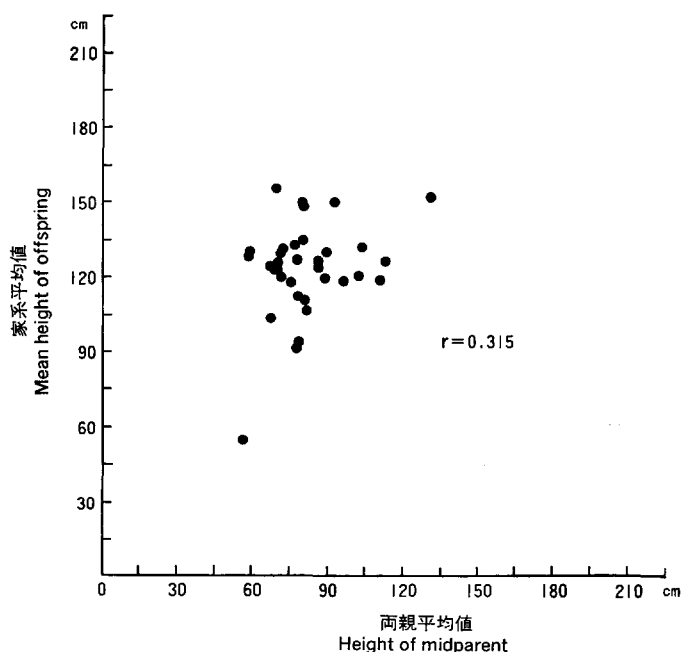


Fig. 24. 集団選抜の模型実験における2年目の苗高の親子相関
Parent-offspring correlation of plant height in the second year,
in the "control" group.

親が小さい。したがって、本試験のデータでは、回帰係数が大きくなる。このような場合は、回帰係数よりも相関係数から遺伝率を求める方がよい (WRIGHT 1976⁶¹⁾)。すなわち、相関係数では、前述したように、親と子供の変動量の違いは平均化されるので、その不都合はなくなる。以上の理由により、相関係数

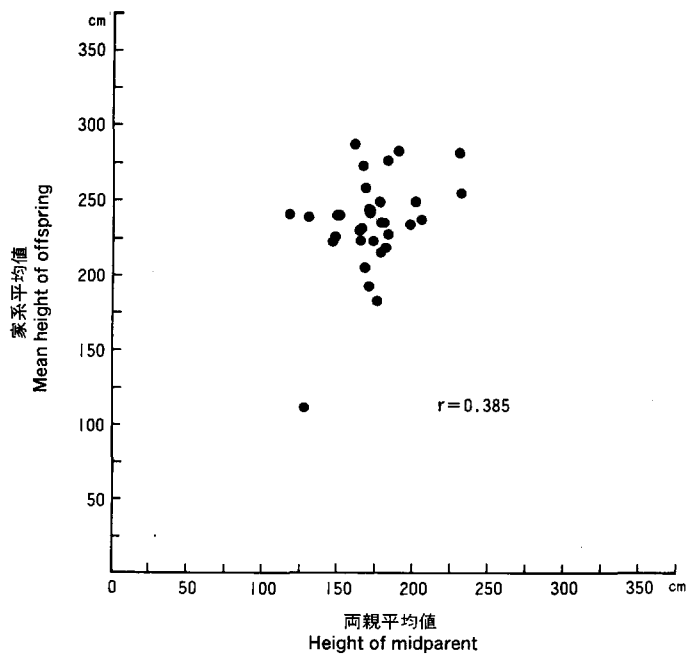


Fig. 25. 集団選抜の模型実験における3年目の苗高の親子相関
Similar to Fig. 24, but for the third year measurements instead of the second year.

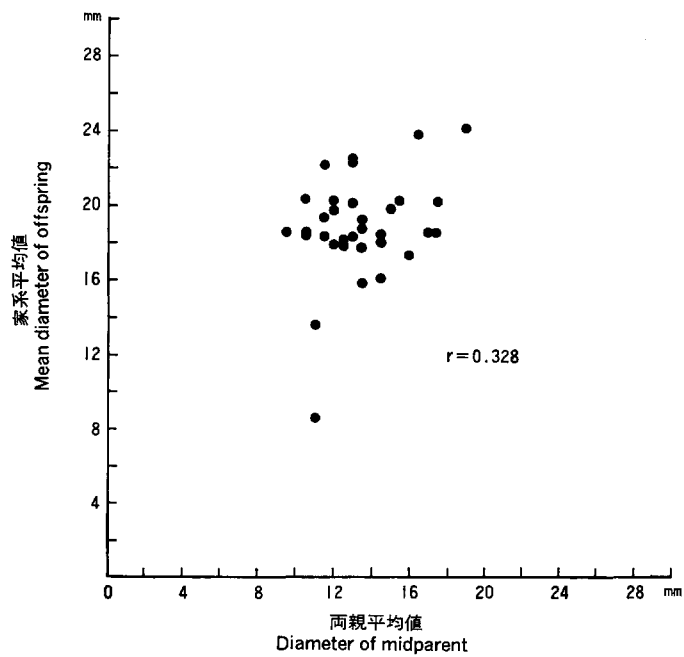


Fig. 26. 集団選抜の模型実験における2年目の根元直径の親子相関
Similar to Fig. 24, but for basal diameter instead of height.

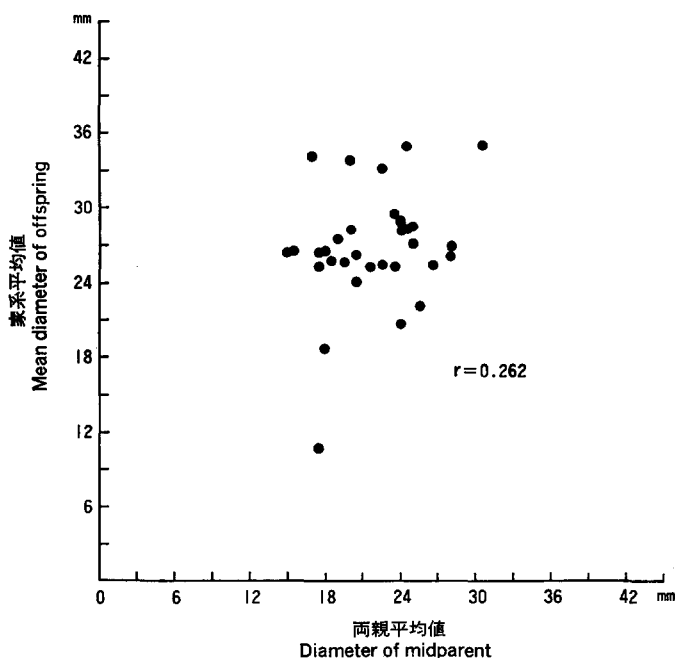


Fig. 27. 集団選抜の模型実験における3年目の根元直径の親子相関
Similar to Fig. 25, but for basal diameter instead of height.

Table 31. 集団選抜の模型実験において部分ダイヤレルに用いた模型精英樹と対照個体の平均値と、その家系平均値

Differences between “plus-tree” and “control” individuals in mean height and mean basal diameter as well as those in mean values for families separately produced in each group.

形 質 Traits	苗 高 Seedling height				根 元 直 径 Basal diameter			
集 団 Groups	選抜対象集団 “Population”		次代家系集団 Offsprings		選抜対象集団 “Population”		次代家系集団 Offsprings	
精英樹と 対照 “Plus- tree” or “control”	模型精英樹 平均 Mean for “plus- tree”	対照個体 平均 Mean for “control”	模型精英樹 家系平均 Mean for “plus- tree”	対照個体 家系平均 Mean for “control”	模型精英樹 平均 Mean for “plus- tree”	対照個体 平均 Mean for “control”	模型精英樹 家系平均 Mean for “plus- tree”	対照個体 家系平均 Mean for “control”
2 年 2 yrs. old	161.9cm	80.1cm	136.2cm	122.6cm	23.0mm	13.4mm	20.2mm	18.8mm
3 年 3 yrs. old	282.9	171.5	258.6	233.7	40.0	21.8	29.6	26.9

から遺伝率を求め、Table 30 の第3列と第7列に示した。

(3) 遺伝獲得量から求めた遺伝率

遺伝獲得量から逆算して求めた遺伝率は、いいかえると、実現された遺伝率であり、その値を求めた。

両家系群の年次別の両形質のデータについて、家系ごとの平均を求め、大きさの順にならべて Fig. 28～

Fig. 31 に示した。年次別の兩形質とも、模型精英樹家系が、対照個体家系よりも比較的良好な生長を示している。兩群の年次ごと形質別平均値は、Table 31 のとおりであり、分散分析の結果は、Table 32 と Table 33 のとおりであり、群間、群内家系とも有意性が認められた。なお、この分散分析は、明石 (1978)¹⁰⁾ の方法を用いた。ここで明らかにされた群間差は、いわゆる遺伝獲得量 (Δx) であり、その値と、選抜集団の標準偏差 (σ) および選抜差 (I) を用いて次式により遺伝率が求められる。

$$h^2 = \Delta x / (I\sigma)$$

この式における $I\sigma$ は、選抜対象集団における模型精英樹と対照個体の平均値間差を意味するもので、本試験では直接求められる。すなわち、実現された遺伝率は、この平均値間差を分母とし、前述の遺伝獲得

Table 32. 集団選抜の模型実験における模型精英樹家系群と対照個体家系群の
苗高の差を検定するための分散分析表

Analyses of variances for testing the significance of difference in
height between "plus-tree" and "control" families.

要 因 Factors	林 齢 Stand age	2 年 2 yrs. old				3 年 3 yrs. old			
		自由度 d.f.	平 方 和 S.S.	平均平方 M.S.	F	自由度 d.f.	平 方 和 S.S.	平均平方 M.S.	F
群 間 Between groups		1	54360.490	54360.490	(6.327)*	1	192079.870	192079.870	(8.381)**
群内家系 Families within groups		49	386195.127	7881.532	8.607**	49	1029680.005	21013.878	9.061**
個 体 Plants		1615	1478800.500	915.666		1615	3745253.125	2319.042	
全 体 Total		1665	1919356.117			1665	4967013.000		

Note) () 内は別途算出 Values in () are computed separately.

** : 1% 危険率で有意 Significant at 1% level

* : 5% 危険率で有意 Significant at 5% level

Table 33. 集団選抜の模型実験における模型精英樹家系群と対照個体家系群の
根元直径の差を検定するための分散分析表

Analyses of variances for testing the significance of difference in
basal diameter between "plus-tree" and "control" families.

要 因 Factors	林 齢 Stand age	2 年 2 yrs. old				3 年 3 yrs. old			
		自由度 d.f.	平 方 和 S.S.	平均平方 M.S.	F	自由度 d.f.	平 方 和 S.S.	平均平方 M.S.	F
群 間 Between groups		1	601.818	601.818	(2.858)	1	2392.474	2392.474	(4.238)*
群内家系 Families within groups		49	9497.049	193.817	6.525**	49	25431.346	519.007	7.148**
個 体 Individuals		1615	47965.584	29.700		1615	117247.227	72.599	
全 体 Total		1665	58064.451			1665	145071.047		

Note) () 内は別途算出 Values in () are computed separately.

** : 1% 危険率で有意 Significant at 1% level

* : 5% 危険率で有意 Significant at 5% level

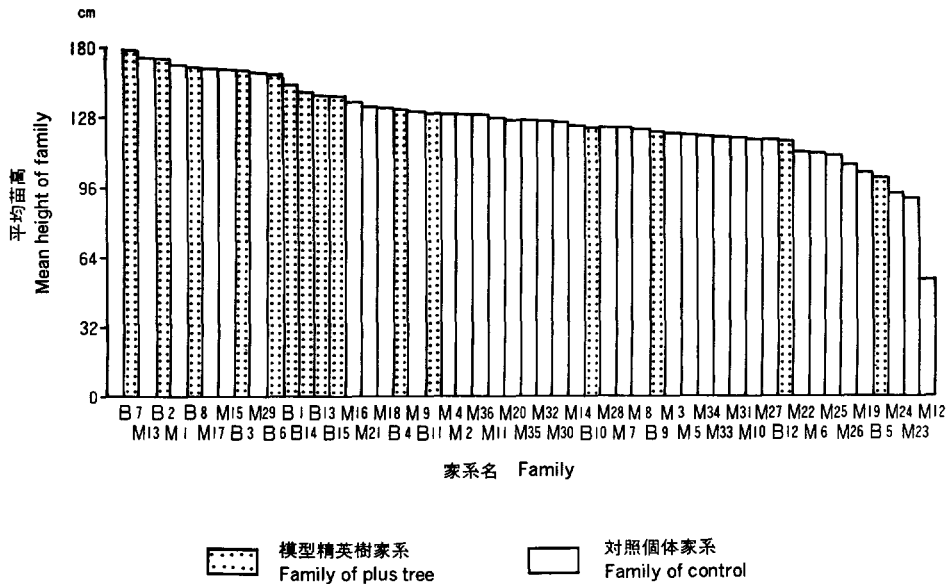


Fig. 28. 集団選抜の模型実験における模型精英樹家系と対照個体家系についての2年目の平均苗高

Mean height of "plus-tree" and "control" families in the second year.

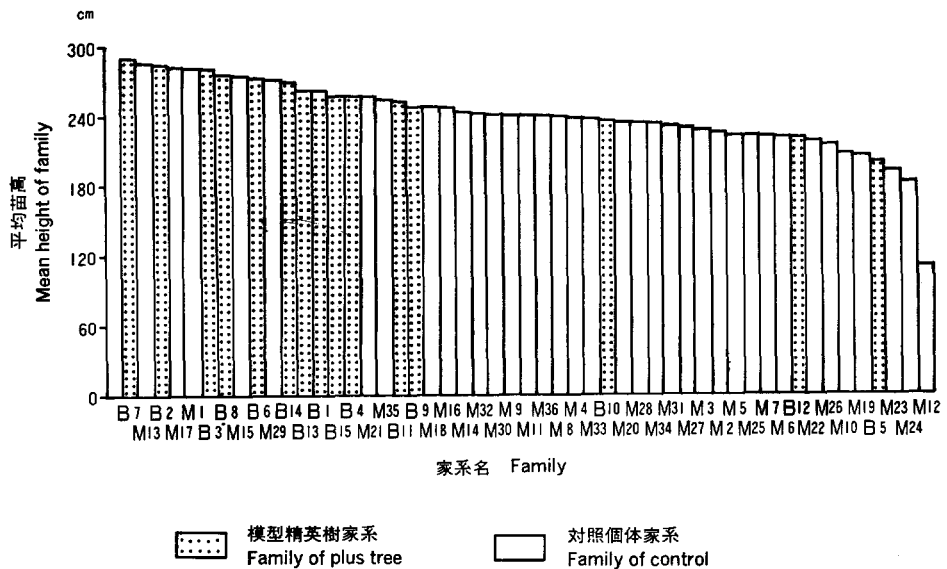


Fig. 29. 集団選抜の模型実験における模型精英樹家系と対照個体家系についての3年目の平均苗高

Similar to Fig. 28, but for the third year instead of the second year.

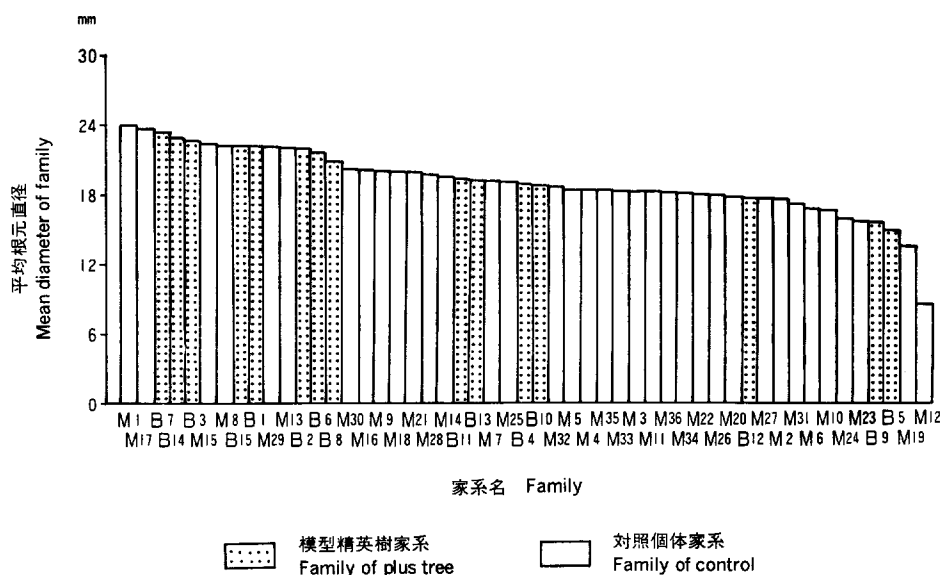


Fig. 30. 集団選抜の模型実験における模型精英樹家系と対照個体家系についての2年目の平均根元直径

Similar to Fig. 28, but for basal diameter instead of height.

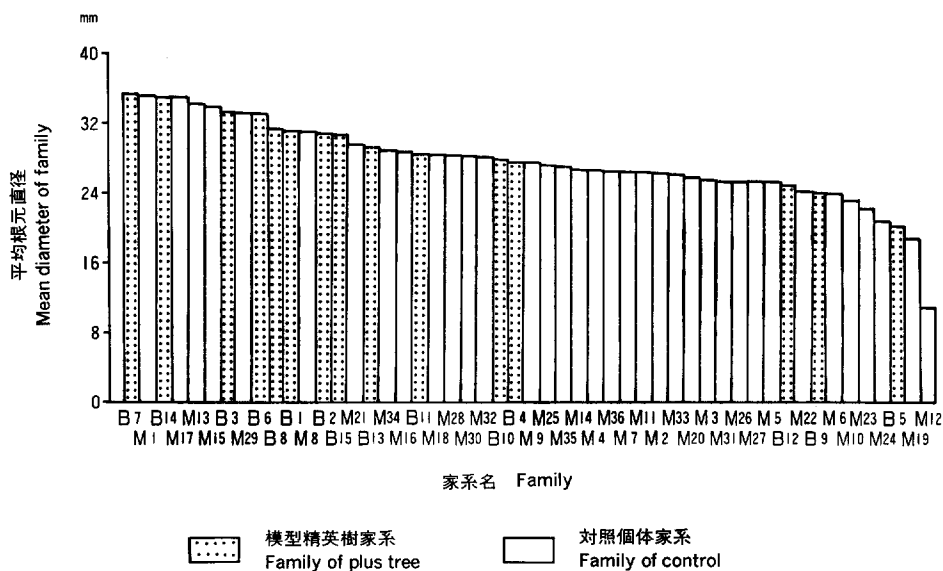


Fig. 31. 集団選抜の模型実験における模型精英樹家系と対照個体家系についての3年目の平均根元直径

Similar to Fig. 29, but for basal diameter instead of height.

量を分子として計算し、苗高の2年目 16.6%、同3年目 22.4% および根元直径の2年目 14.5%、同3年目 14.0% を得た。しかし選抜対象集団に比較し、次代の家系は、平均的に良い生長を示した。このことは、すでに親子相関で述べたとおりであり、この生長差は、遺伝獲得量を大きい方向に歪めているはずである。この是正のために、次のように実現した遺伝率を修正した。

選抜対象集団では、1791 本の中から、模型精英樹を 13 本選抜した。そこで、選抜率 1% とみなして、それに相当する統計数値 $I2.67$ を用いて、この値と、対照個体家系の標準偏差 σ との積を求めた。こうして得られた値を選抜対象集団における模型精英樹群と対照個体群との平均値間差、つまり、選抜差 $I\sigma$ として、前述の遺伝獲得量 $4x$ を分母として遺伝率を得た。結果は Table 30 の第4列と第8列に示すとおりであり、先に求めた値より、やや小さい値となった。また、この実現された遺伝率は、分散分析や親子相関で求めたよりも小さく、この値は、前述の遺伝率の2分の1ないし3分の1であった。

3) 考 察

選抜対象集団における個体間競争の発生は、年次経過にともなう枯損木の状況から判断して明らかであった。その中で求めた隣接木間相関係数は、直径での値が樹高よりわずかに小さく、また、2年から3年目にかけての減少傾向がみられた。しかし、その値はプラス相関であり顕著なものではなかった。この原因は、植栽密度が高いため、個体間競争の発現から、枯死個体の生じるまでの期間が短かく、個体間競争の影響が生長形質に実現されなかったものと判断される。年次別総生長量は3年目は、2年目の約2倍に達した。こうした年次経過の中で、遺伝率は、2年目から3年目にかけてやや減少した。しかし、3年目の残存個体だけを対象として、2年目のデータについて求めた遺伝率は、3年目と同様の値を示した。したがって、枯損木さえ生じなければ、遺伝率の年次変化は小さいと考えられる。

模型精英樹家系と、対照個体家系の生長比較によって、選抜効果が確認された。しかし、この効果に対し、選抜対象集団での遺伝率は過大であった。すなわち、実現された遺伝率は、遺伝獲得量から逆算された遺伝率 (Table 30 第4列、第8列) である。この値に対し、同表中に示した選抜対象集団で得た遺伝率は、2倍ないし3倍に達している。また、対照個体家系の分散分析および親子相関で得られた遺伝率も、ほとんどが過大であった。予測の遺伝率は、自然受粉の半兄弟家系にもとづくものであり、各採種母樹に集団としての無作為な花粉が関与したものとして計算された。花粉親にかたよがあれば、遺伝率は過大評価となる。しかし、対照個体家系で求めた遺伝率も、人工交配による家系のデータであるにもかかわらず、予測の遺伝率と同様の大きさで、過大であった。

分散分析から求めた、予測の遺伝率の過大評価に関連し、次のようなことが考えられる。本試験で用いた自然受粉家系による遺伝率は、家系間分散の4倍を遺伝子分散として計算した。この4倍とするのは選抜対象集団を無作為交配集団と仮定し、次代家系の家系間分散や、家系内個体間分散の遺伝的構成比を対応させて成立したものである。しかし、実験結果において適当でないとすれば、この4倍についての再検討が必要である。

この問題については、さらに多くの実験データでの検討が必要であるが、この実験結果からみると、家系間分散の2倍を相加的遺伝分散とするのが適当と考えられる。

親子相関による遺伝率の大きかった理由に、とくに生長の小さい家系による影響がある。すなわち、Fig. 28~Fig. 31 にみられるように対照個体家系の中に、一連の家系平均値より、とびはなれて小さい家系 M12 がある。この家系は、Fig. 24~Fig. 27 の親子相関の散布図の中でみると、左下にとびはなれ

て位置しているものであり、相関係数を大きくしている。このような、ある特定の交配組合せで極小家系を生じる原因として、両親が偶然にヘテロで持ち合わせた劣悪主働遺伝子のホモ化による発現が考えられるが、明らかでない。原因は別においても、特にとびはなれたデータは、正規分布を前提とすれば除外すべきかもしれない。

除外して求めた親子相関係数は、苗高、2年目、0.187、3年目、0.238、根元直径、2年目、0.279、3年目、0.178であり、遺伝獲得量から逆算して求めた実現された遺伝率に接近する。

なお、この M12 家系を、分散分析においても除外して遺伝率を求めれば、同様に実現された遺伝率に接近するのではないかという疑問も生じる。実際問題としては、ある家系データを除外して部分ダイアレルの分散分析はできないが、できたとしても特定組合せ能力分散が減少し、逆に、一般組合せ能力分散が大きくなる。したがって、得られる遺伝率も大きくなるので、分散分析から求められる遺伝率の過大評価の原因を解消することにはならない。

2. スギ精英樹選抜効果の確認

集団選抜法における選抜効果を確認するための、最も古い試験地は、九州林木育種場で設定された。この試験地は、交配親の生長量を把握した上で、その家系を植栽したものであり、その 10 年生時のデータにもとづき本試験を行った。

1) 材料および方法

1956 年 3 月、戸田は、スギ実生林分とサシキ林分の変動量の差から遺伝変動量を推定するために、実生林分の代表として、宮崎県西諸県郡須木村夏木国有林 88 林班ろ小班 (42 年生人工林) の一部から、母樹 49 本を抽出し、生長調査を実施した。この一連の結果については、既報 (戸田 1957)⁵¹⁾ のとおりである。われわれは、同時に、種子繁殖によって、親の特性が、次代にどの程度遺伝するかを明らかにするため、上記の各母樹の家系を育成し試験地を設定した。

この各家系を得るための人工交配は、各母樹を一旦ツギキクローン化し、各クローンを採種親として用い、花粉親には、クローン群の混合花粉を用いた。クローンごとの花粉量は 0.3~4.0 cc で一定ではなかった。これらの作業は、九州林木育種場で行われ、得られた 24 家系の苗木は 1966 年 3 月、熊本営林局矢部営林署大矢国有林 11 林班ろ小班に、単木混交で植栽した。なお、植栽箇所が、斜面の 2 方向にわかれていたので、以後のデータの取扱いでは、これを反復とした。なお、家系別本数は 5~189 本で、一定ではなかった。

設定後、10 年目に樹高と胸高直径についての生長調査を行った。家系別データが、反復ごと 2 個以上得られた 23 家系のデータ (Table 34) について、以下に述べる選抜効果確認の分析を行った。なお、次に述べるデータの立地修正についての重回帰式の算出には全データを用いた。

立地修正は、既に述べたように、植栽配置の行と列の番号を説明変数として、測定値を従属変数とした重回帰式を用いたが、本試験では、行と列の番号について、次に概略説明するような変数変換を行い、その値も説明変数に加えた。

行と列の中間方向、すなわち、ななめ方向の立地変化をとらえるため、Fig. 32 の (イ)、(ロ) 内に示す数値を求めた。この 2 種類の変換値は、さらに行と列の番号とともに、その 4 乗項までを説明変数に加えた。なお、Fig. 32 のななめ方向の数値は、次のようにして求められる。すなわち、行番号を X_1 、列番号を X_2 とすれば、(イ) 内の各数値は、 $X_3 = X_1 + X_2 - 1$ で求められ、(ロ) 内の数値は、 $X_4 = X_1 -$

Table 34. 精英樹選抜効果の確認実験における反復ごとと家系別データ数

Number of seedlings studied for realization of selection effects. Ramets of Toda's (1958) sample trees of seedling origin were control-pollinated with their own pollen-mix, and the offsprings were mix-planted.

家系 (母樹) 番号 Family number	反 復 1 Rep. 1	反 復 2 Rep. 2
1	48	35
7	48	40
8	62	49
9	76	75
10	75	65
11	2	2
12	29	23
13	2	2
14	56	56
15	5	3
16	29	23
17	26	25
20	28	18
21	67	50
24	8	9
25	44	33
26	39	30
27	15	20
28	29	18
31	10	11
35	8	9
37	63	45
47	96	71

X_2+5 で求められる。なお、この場合の5は当該試験地の行または列の最大値である。

2) 結 果

各個体の植栽位置の立地効果推定のために得た重回帰式の各項の係数は Table 35 に示すとおりである。この式で得た値を、実測値から差引いた値が、ミクロな環境効果 (測定誤差を含む) と、遺伝子型値の合計である。したがって、この値を以下の分析に用いた。なお、立地修正によるデータの精度向上は、次のように確認した。両形質の修正前後のデータについて、反復ごとと家系別平均値で、反復間の相関係数を求めた。この結果、実測値についての樹高と胸高直径の相関係数は、0.34 と 0.60 であったが、修正後では、それぞれ、0.67 と 0.71 であり、修正効果が確認された。

母樹についてのデータは戸田の報告 (1957)³¹⁾ に記載されている。この 49 本の母樹は、ほぼ傾斜にそってとられた水平距離 175 m の直線と、この直線の左右 2.5 m 以内に含まれており、各母樹ごとのデータには、この直線上の水平距離と、その直線からの左右への間隔が示されている。そこで、立地修正のための重回帰式は、距離 (X_1) と間隔 (X_2) の1次から4次までの項を説明変数として、変数削減法により求めた。得られた重回帰式は、次に示すとおりである。

$$\text{樹高} : Y = 0.15473X_1 - 0.00497X_1^2 + 0.00004X_1^3 - 0.0000001X_1^4 + 25.966$$

$$\text{胸高周囲} : Y = -0.24445X_1 + 127.14024$$

なお、戸田も、同データについて立地修正を行っている。この報告によれば、前述した斜面の傾斜方向についての各母樹への距離を説明変数とした直線回帰による立地修正よりも、各母樹をブロック区分し、ブロック効果として立地修正を行った方が効率がよかったとして後者を採用している。このときの誤差分散 (実測値と推定値の差の分散) は、戸田によれば、樹高 4.59, 胸高周囲 360.8 を得ている。これに対し、今回の方法では、樹高 4.28, 胸高周囲 334.4 であり、わずかに小さかった。したがって、以下の分析には、今回の方法によって得た修正データを用いた。

以上述べた、立地修正後で得た家系別平均値と、母樹の修正データを用いて親子回帰を求めた。なお、家系別平均値は、両反復で得られた家系ごとの平均値を再平均して求めた。また、母樹の幹の大きさは、胸高周囲で測定されており、今回の家系は、胸高直径で測定した。回帰式は、両変数の測定単位が同じで

行 X_1 Row	(イ) X_3	行 X_1 Row	(ロ) X_4
5 35	5 6 7 8 9	5 35	9 8 7 6 5
4 30	4 5 6 7 8	4 30	8 7 6 5 4
3 25	3 4 5 6 7	3 25	7 6 5 4 3
2 20	2 3 4 5 6	2 20	6 5 4 3 2
1 15	1 2 3 4 5	1 15	5 4 3 2 1
	15 20 25 30 35		35 30 25 20 15
列 X_2	1 2 3 4 5	列 X_2	1 2 3 4 5
Column $X_3 = X_1 + X_2 - 1$		Column $X_4 = X_1 - X_2 + 5$	

Fig. 32. 対角線方向の立地変化に対応させた数値

The method of adjusting topographical variation of site quality in the diagonal directions of the trial plantation.

Table 35. 精英樹選抜効果の確認実験の家系試験地における立地修正のための重回帰式の各係数

Multiple regression coefficients for the adjustment of topographical variation of the site quality.

変 量 Variable	樹 高 Tree height		胸 高 直 径 Stem diameter	
	反 復 1 Rep. 1	反 復 2 Rep. 2	反 復 1 Rep. 1	反 復 2 Rep. 2
X_1	2.7238230	-3.7704609	2.4276624	—
X_1^2	0.0791926	-0.0811205	0.1180741	-0.0344347
X_1^3	—	—	-0.0009301	—
X_1^4	—	0.0000032	0.0000081	0.0000048
X_2	-1.8053402	—	-1.5117226	—
X_2^2	0.0381765	-0.0944184	—	-0.0795771
X_2^3	0.0016550	—	0.0033661	0.0012485
X_2^4	-0.0000263	0.0000141	-0.0000503	—
X_3	—	2.3706011	—	1.0162273
X_3^2	-0.0463771	0.0196967	-0.0504965	-0.0346868
X_3^3	—	0.0003871	—	0.0010991
X_3^4	0.0000005	-0.0000026	0.0000008	-0.0000080
X_4	—	—	—	—
X_4^2	—	—	—	-0.0455027
X_4^3	-0.0004554	0.0007768	-0.0004952	0.0011942
X_4^4	0.0000019	-0.0000054	0.0000022	-0.0000082
定 数 Constant	46.3307978	-14.3467116	53.1412401	21.6251053

Note) X_1 : 行番号 (Row number), X_2 : 列番号 (Column number)

$X_3 = X_1 + X_2 - 1$, $X_4 = X_1 - X_2 + M$

M は 植栽配置の行番号あるいは列番号の最大値

M is maximum number in row or column number.

ないと、そのことにより差を生じる。したがって、家系平均値は、胸高周囲に換算して回帰式を求めた。

両形質について求めた親子回帰は、Fig. 33 と Fig. 34 に示すとおりである。樹高についての相関係数 0.495 は、危険率 5% で有意であり、胸高周囲についての相関係数 0.349 はわずかに有意でない。また、遺伝率は、回帰係数の 2 倍として、樹高 20%、胸高周囲 12% が得られた。

遺伝率は、上記の親子回帰からだけでなく、23 家系のデータからも算出した。すなわち、両形質について、反復ごと家系別平均値をデータとし、要因に、反復と家系をとり分散分析した (Table 36)。この分散分析の家系の平均平方の期待成分から家系間分散を求め、この 4 倍を遺伝子分散として求めた。誤差の平均平方の値は、反復ごと家系内個体分散の、反復ごと家系別本数分の 1 に相当する。したがって、誤差の平均平方の値を、反復ごと家系別本数倍とし、この値に、前述の家系間分散を加え全分散とした。この全分散に対する遺伝子分散の割合が、親林分の遺伝率であり、樹高 59%、胸高直径 54% が得られた。

3) 考 察

樹高についての親子の相関係数はプラスの有意な値が得られ、胸高周囲についても、有意に近いプラスの値が得られ、選抜効果が確認された。この親子回帰からの遺伝率は、樹高 20%、胸高周囲 12% であったが、家系の樹齢 10 年と、母樹の樹齢 45 年は、かけはなれており、家系の樹齢が、母樹の樹齢に近づくにつれ、もっと高くなることが期待される。たとえば、岩川ら (1967)¹⁰⁾は、アカマツで、母樹の 50 年生樹高および 10 年生樹高に対しての、家系の 8 年生から 10 年生までの平均樹高との親子相関を調べた。その結果、親子の樹齢が近づくことにより、相関係数の増加することを認めている。

Table 36. 精英樹選抜効果の確認実験における家系の樹高と胸高直径についての分散分析表

Analyses of variance of height and stem diameter among the families.
(cf. Table 34.)

要 因 Factors	形 質 Traits	自由度 d.f.	樹 高 Tree height			胸 高 直 径 Stem diameter			平均平方の 期待成分 Expected components
			平 方 和 S.S.	平均平方 M.S.	F	平 方 和 S.S.	平均平方 M.S.	F	
反 復 Replications		1	10.9491	10.9491	1.293	5.5918	5.5918	10.033	
家 系 Families		22	902.7612	41.0346	4.844**	54.9114	2.4960	4.478**	$\sigma_w^2/k_0 + 2\sigma_S^2$
誤 差 Error		22	186.3495	8.4704		12.2617	0.5574		σ_w^2/k_0
全 体 Total		45	1100.0598			72.7650			
プロット内個体 Plants within plot		1531	158398.3639	103.4607		8290.7785	5.4153		σ_w^2

Note) **: 1% 危険率で有意 Significant at 1% level

σ_w^2 : 家系内個体分散 Individual variance within family

σ_S^2 : 家系間分散 Variance between families

k_0 : 反復ごと家系別本数代表値 Harmonic mean number of plants within plot

$k_0 = n / \sum (1/k_i) = 11.05$

k_i : プロットごとの本数 Plants within each plot

n : プロット総数 Number of plot

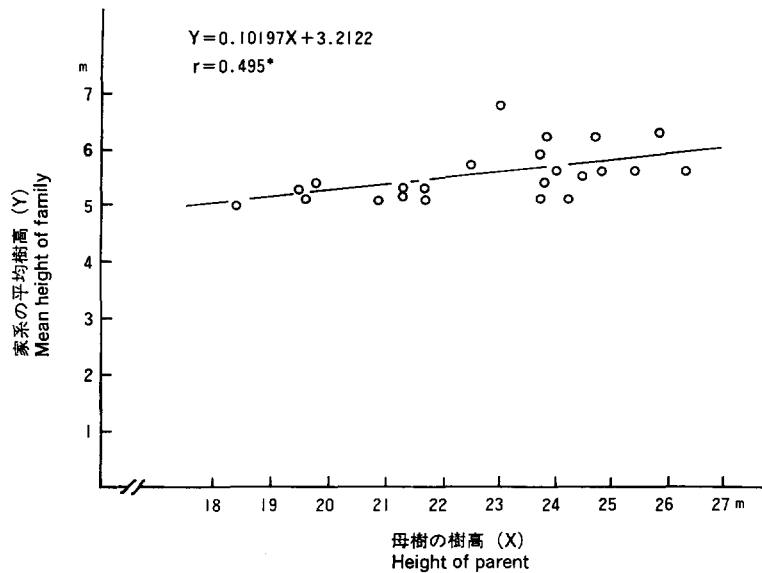


Fig. 33. 精英樹選抜効果の確認実験における樹高についての母樹と家系の関係
Relation between mean height of families and the height of parent individuals by the time of selection, topographical effects being eliminated.

* : 5% 危険率で有意 Significant at 5% level.

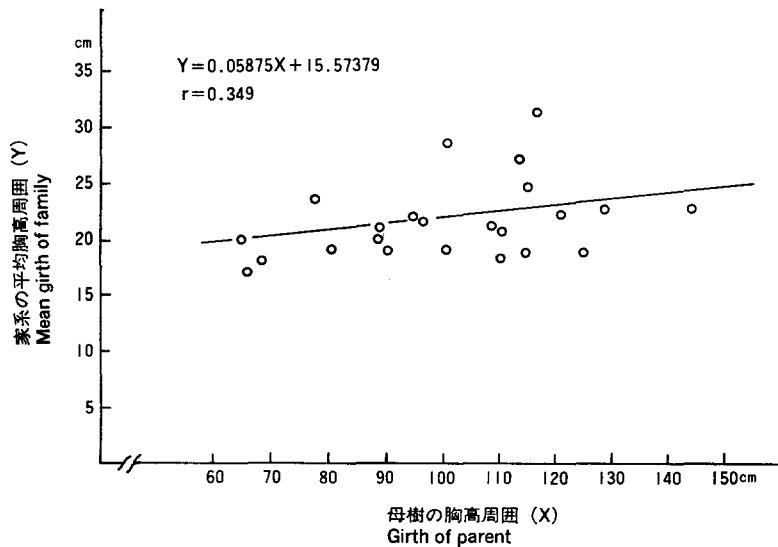


Fig. 34. 精英樹選抜効果の確認実験における胸高周囲についての母樹と家系の関係
Similar to Fig. 33, but for stem girth instead of height.

遺伝率を低くするもう一つの原因に、母樹と家系の植栽地のへだたりがある。すなわち、母樹の植栽地は、南九州育種区の宮崎県であり、家系の植栽地は、中九州育種区の熊本県である。したがって、植栽材料と地域との交互作用が当然考えられる。その影響は、親子回帰による遺伝率の低下につながる。

このように、親子回帰から得られた遺伝率は、母樹と家系の樹齢差および親子の植栽地のへだたりを考え合わせると、過小評価であると考えられる。

家系の分散分析から得られた遺伝率は、樹高 59%、胸高直径 54% と、親子回帰からの遺伝率より大きい。親子回帰で求めた遺伝率が、樹齢経過を通じ、このような値に近似するのかは、今後得られるデータによって明らかにされよう。ただし、前節での実験結果でみられるとおり、家系の分散分析による遺伝率は、過大である可能性もある。

なお、この試験の材料は、1 林分のものであるのに対し、実際に行われている林木育種は、多くの林分から選抜された精英樹間の相互交配により、苗木が供給される。このような交配においては、優性効果が大きく生じると考えられる（明石・村井 1976）⁹⁾。この効果は選抜効果に上のせになるので、精英樹選抜方式にプラスとなるだろう。ただし、各家系は、母樹の選抜地と異なった環境条件下に植栽される可能性もあり、この場合、家系と環境との交互作用があれば、前述したように、その分だけ選抜効果は減少する。

V 総 合 考 察

遺伝率推定の問題点の一つとして、遺伝子型と環境との交互作用を無視することによる遺伝率の過大評価を緒論で述べた。この交互作用の大きさは、当該地域へ、複数のクローンを植栽することにより評価されなければならないが、そのこととは別に、各試験地内においても以下のようなことが問題となる。

遺伝率は、ある集団中に生育する個体群の全分散に対する遺伝分散の割合として表現されるものであり、その集団独自のものである。したがって、同じ遺伝子型構成であっても、違う環境におかれれば、遺伝率の大きさは異なる。集団ごとに遺伝率が求められ、集団ごとに遺伝獲得量を計算するのであれば、データからマクロな立地効果を除去する必要はない。しかし、林木育種は、地域を単位として行われるので、ある程度、普遍性のある遺伝率が必要である。その場合、マクロな立地効果の除去が必要となる。

マクロな立地効果を除去して遺伝率を推定したとしても、個体間競争が生じていれば、そのデータからの遺伝率は、歪みを持っている。このように、前述したような植栽地と植栽材料の交互作用が存在しなくても、同じ材料による遺伝率の推定値に差を生じる。本報告の各試験では、必要に応じ、データの立地修正を行い精度向上をはかり、個体間競争分散や遺伝率を推定し、遺伝獲得量との関係について種々の検討を行った。これらの結果に対し総合考察を行う。

1. 個体間競争の大きさと遺伝率への影響

スギ林分における個体間競争変動は、Ⅱ・1 項の一般の壮齢林の試験で、全変動の約 23% であった。また、Ⅲ・2 項の密度を変えた試験でも 17~25% であった。前者は、57 年生の壮齢林で、後者は 10 年生の幼齢林での直径生長の結果である。また、Ⅱ・2 項の家系別植栽区と複数家系の単木混交植栽区（10, 15 年生時の直径生長）では、個体間競争が顕著に認められなかった。これらのことを総合すると、直径生長についての個体間競争の全分散への寄与率は、最高限 25% であると判断される。Ⅲ・2 項の試験によると、植栽密度の低い林分では、年次経過にしたがい、個体間競争が生長形質に徐々に影響を与える。これに対し、植栽密度の高い林分では、個体間競争の生じる樹齢は早いものの、弱小個体の枯損が早

期に生じるので、生長形質についての個体間競争も早く終了する。なお、高密度林では、残存個体間に再び個体間競争が生じるであろうが、そのことについては今後明らかにしたい。

全分散の一部である個体間競争分散が、全分散の中のクローン間分散（遺伝子型間分散）、あるいは誤差分散（クローン内個体分散）の、いずれに大きな影響を与えるかについて、Ⅲ項の 2 試験で検討した。両試験の結果は、総合して次のように考察される。Ⅲ・1 項の試験結果では、各クローンを単植した場合と、複数クローンを単木混交植栽した場合で、クローン平均値（2 年間の苗高と根元直径の生長量）の生長順位に差を生じたので、個体間競争はクローン間変動に大きな影響を与えるものとみられた。しかし、Ⅲ・2 項の試験では、密度を変えた多数のクローンの単木混交植栽区で、個体間競争の年次変化と、クローン間変動および誤差変動の年次変化を対比してみると、個体間競争分散は、誤差分散よりも、クローン間分散に大きな影響を与えるがその差は小さかった。個体間競争は、クローン間に生じるものの、多数のクローンの単木混交植栽林では、どのクローンの個体と隣接するかが全く無作為であり、また多様である。すなわち、あるクローンの各個体は、隣接する個体のクローンの違いによって、個体間競争の影響の受け方に差を生じる。したがって、クローン内個体分散も当然の結果として、個体間競争の影響を受ける。そのため、密度によって、個体間競争の大きさに差が生じたにもかかわらず、多数のクローンを用いたこの試験の場合には、クローン別平均値間に、密度による差が生じなかったものと判断される。

クローン間分散を分子として、全分散を分母として求める広義の遺伝率において、個体間競争分散を、どのように配慮すればよいだろうか。個体間競争分散が、クローン間分散や誤差分散と全く独立であれば、分母の全分散より、個体間競争分散を差し引けばよいことになる。しかし、前述のように個体間競争は、クローン間分散にも、誤差分散にも影響を与えている。したがって、広義の遺伝率の控えめの推定値としては、分母、分子のそれぞれから、個体間競争分散を差し引くのがよいと考えられる。

遺伝率の算出と、その利用に関連して、注意すべき重要な事項が、Ⅲ・2 項の試験結果から提起されている。すなわち、反復 1 の高密度区の反復率が、枯損個体の増加とともに減少したことである（Fig. 13, Fig. 14）。同じ植栽材料でありながら、他試験区よりも 10% 以上の低下を示しており、遺伝率は、同じ材料で同じ条件下に適用されるべき基本原則が、あらためて認識される。なお、このような材料の枯損による影響は、狭義の遺伝率についても同様であることが、Ⅳ・1 項の試験（Fig. 21）でも観察された。

家系内個体分散だけをもつ家系別植栽区よりも、家系間分散と家系内個体分散をあわせ持つ単木混交植栽区の方が、遺伝変異が大きいため、個体間競争も大きく生じるのではないかと推測される。しかし、Ⅱ・2 項の試験では、精英樹の家系別植栽区と複数家系の単木混交植栽区における個体間競争に差が認められなかった。この原因としては、家系間変動が家系内変動に比較して大きくないことがあげられる。いずれにしても、一般実生林分での個体間競争が約 25% であったことから、家系間と家系内の個体間競争の大きさの差は問題にはならないものと判断される。

2. 狭義の遺伝率と選抜効果

Ⅳ・1 項の集団選抜の模型実験で選抜効果をたしかめた。選抜対象集団で求めた遺伝率は、実際に得られた遺伝獲得量から逆算した遺伝率よりも大きかった。選抜対象集団での個体間競争分散は小さかったし、前述の家系間、家系内での個体間競争分散に差の生じなかったことと考え合わせても、個体間競争は問題にならないだろう。選抜対象集団の遺伝率が過大評価される原因の一つに、NAMKOONG (1966)²⁸⁾ の指摘した遺伝と環境との交互作用があげられる。すなわち、模型精英樹の選抜を行った選抜対象集団の所

在地と、模型精英樹家系と対照個体家系の生長比較を行った試験地の所在地が異なる点である。選抜対象集団の一箇所で求めた遺伝率は、遺伝子型と試験地との交互作用を評価せずに計算されるので、その効果を含んでいる。したがって、この交互作用が存在すれば、遺伝率が過大に評価される。このような試験は、一連の実験を同一試験地で行うことが望ましい。また、戸田 (1964)⁵⁶⁾ は、遺伝率の歪められる原因として、集団の対立遺伝子頻度の違いや、間伐の影響を指摘している。なお、スギでは集団内に不良劣性遺伝子を多く含むことが明らかにされており (明石ら 1976⁷⁾, 大庭ら 1972⁸¹⁾, OHBA 1974⁸³⁾), このことも、無作為交配集団としての遺伝子型構成を歪めている原因として考えられ、また、直接主働遺伝子の影響が分析結果を歪めている可能性もある。対立遺伝子の頻度に差のない集団は、自殖家系を一つの集団として取り扱うことによって得られる。しかし、このような自殖家系による集団は、一つの選抜対象集団に対し数多く必要である。

Ⅳ. 2 項の試験においても、選抜対象集団と、母樹家系の試験地の設定地域が異なった。ここで求めた遺伝率は、親子回帰によるよりも家系の分散分析による方が大きかった。この両者の遺伝率の差異に、遺伝子型と試験地との交互作用による影響が一因として考えられ、また家系の分散分析による統計遺伝学的手法にも問題が残される。

遺伝率等から遺伝獲得量を算出する際に、個体間競争の影響が考えられる。すなわち、遺伝獲得量は、遺伝率と選抜率および選抜対象集団の標準偏差との積として求められるが、この場合、選抜対象集団に個体間競争分散が加われば、その分だけ標準偏差は大きくなり、遺伝獲得量は過大に推定される。

遺伝率や、これらを用いた選抜効果の推定に、以上述べたようないくつかの問題が提起された。林木育種は、人為的にコントロールの困難な環境条件下で実施しなければならないので、今後とも集団選抜が基本になると考えるが、本実験によってその裏付けを得ることができた。さらに精度の良い遺伝母数の推定法を探究する必要がある。

3. 平均値の遺伝率の利用

本研究では、家系の遺伝率や家系の反復率は求めなかった。しかし、必要によってその計算はできる。たとえば、各試験で得た狭義の遺伝率については、家系の遺伝率を求め得るし、Ⅲ. 2 項の試験での個体の反復率については、クローン平均値の反復率が求められる。このような平均値の遺伝率は、集団選抜による遺伝獲得量を予測するものではなく、家系あるいはクローンの平均値にもとづく選抜に用いられるものであり、その例を以下に述べる。

家系の遺伝率と個体の遺伝率を対応して、選抜効果を実験的に確かめた例は、ボンデローサマツについての REHFELDT (1980)³⁸⁾ の研究がある。家系平均値の反復率から遺伝母数を求めた例としては、OWINO ら (1977)³⁶⁾ がテータマツについて、SHELBOURNE and Low (1980)⁴⁸⁾ がラジアータマツについて、それぞれ報告している。我が国では、栗延 (1982)²¹⁾ が、NAMKOONG (1966)²⁵⁾ の方法で、カラマツの採種園の体質改善に用いた研究がある。すなわち、次代検定の調査結果により、不良家系を検出し、その母樹であるクローンを採種園から除去する。その後、その採種園からの種子による造林地は、家系選抜を行った結果となるので、この改良効果を予測した。

クローン平均値の遺伝率については、戸田 (1966)⁵⁷⁾ がマツのシンクイムシ被害のクローン間差について報告している。これは個体単位の遺伝率、すなわち一般の広義の遺伝率が小さくても、各個体をクローン増殖し、クローン平均値として検定し選抜すれば、その信頼性は高い。この選抜に対応する遺伝率がク

ローン平均値の遺伝率であり、個体単位の遺伝率よりも大きいことを説明している。

VI 摘 要

- 1) 遺伝率の種類について、狭義と広義の区分、それに対する個体と平均値の区別を論議し、血縁関係のない集団を対象とする場合は、遺伝率でなく反復率を求める方が適切であることを論議した。
- 2) 遺伝率や個体間競争分散の大きさについて普遍性のある推定をするためには、林分内のマクロな立地変動を除去する必要がある、重回帰式による方法を適用した。
- 3) 林分内の個体間競争効果は、従来隣接個体間の相関係数のマイナス方向への大きさとしてとらえられていたが、その大きさを分散としてとらえ得ることを明らかにした。
- 4) 樹齢 57 年生の実生造林地での直径生長について、28 年以降に生じた個体間競争分散の、全分散に対する寄与率は 23% であった。
- 5) 家系別の植栽区に生じる個体間競争と、複数家系の単木混交植栽区に生じる個体間競争の大きさに差が生じれば、遺伝率の推定値にも影響を与える。調査の結果、両植栽区間で差は認められなかった。
- 6) 個体間競争は、林分の閉鎖によって生じるが、その原因は、樹冠部の接触だけでなく、根張りによる影響もあることと、相対的には前者の方が大きいことを明らかにした。
- 7) 高密度の林分は、低密度の林分より個体間競争が強く生じるように考えられる。しかし、低密度の方が枯損木の生じるまでの年数が長いため、生長量におよぼす個体間競争の影響は、低密度の方が高密度よりも相対的に大きいことを明らかにした。
- 8) サシキ 22 クローンによる単木混交林の 10 年生時の直径生長では、個体間競争分散の年次経過にともなう増加量は、クローン間分散と誤差分散の増加量と関係を持つことを明らかにした。その大きさは、前者が後者よりもわずかに大きく、その分だけ遺伝率を過大に評価する傾向があることを明らかにした。
- 9) 密度を 3 段階に変えたサシキ 22 クローンの単木混交林での調査では、密度別に求めたクローン平均生長量の順位の違いは極めて小さかった。これは、各クローンが相互に無作為に隣接し個体間競争を生じているため、クローン平均生長量には影響を与えないためと考えられる。
- 10) 幼齢期に、模型的精英樹を選抜し、対照個体を抽出して、次代家系を育成した。両群家系平均値の差から選抜効果が認められた。しかし、選抜対象集団で求めた遺伝率と、遺伝獲得量から逆算して求めた遺伝率との差は大きく、前者は後者の 2~3 倍に達した。この原因として、選抜対象集団の遺伝率の算出に問題のあることを提起した。
- 11) 45 年生の母樹と、15 年生の次代家系の親子相関を求め、集団選抜法による選抜効果のあることを明らかにした。また家系分析で求めた遺伝率は、親子相関による値よりも過大であり、この試験からも、遺伝率算出について問題のあることを提起した。
- 12) 人工交配で得られた次代家系で、親子相関から遺伝率を求める場合、とびはなれて小さい家系のデータは除外した方が、より現実的な遺伝率の得られることを認めた。
- 13) 遺伝獲得量は、遺伝率と選抜率および選抜対象集団の標準偏差の積として計算されるが、この場合、標準偏差から個体間競争分散に相当する値を差し引く必要があることを明らかにした。
- 14) 林木育種は、人為的にコントロールの困難な森林の環境条件のもとで、実施しなければならないの

で、今後とも集団選抜が基本となると考えられるが、その選抜効果が確認できた。

謝 辞

本研究のとりまとめにあたり、九州大学農学部教授宮島寛博士および同学部教授大村武博士、柿原道喜博士、須崎民雄博士、筑波大学農林学系教授大庭喜八郎博士、林業試験場遺伝育種科長勝田征博士からは、懇切なご指導とご校閲をたまわった。そして恩師、元林業試験場造林部長戸田良吉博士には、今日の研究者としての基礎作りと、励ましの言葉を頂いた。また、諸試験の実行にあたり、東北林木育種場川村忠士技官、九州林木育種場戸田忠雄技官、同場西村慶二技官、林業試験場村井正文博士、関東林木育種場栗延晋博士にご協力いただいた。以上の各位に対し心から謝意をあらわす次第である。また、本試験に用いたデータの中には、九州林木育種場の関係者の協力で得たものも多く、厚く御礼を申し上げる。

引 用 文 献

- 1) 明石孝輝・松永健一郎：精英樹の自然交配種子によるスギ次代検定林の調査結果。日林九州支論，20，15～16，(1966)
- 2) ———・西村慶二：スギ精英樹のクローン間変動量についての若干の考察。日林九州支論，21，53～55，(1967)
- 3) ———・草葉敏郎・原 雅継：林分内各個体の測定値からのマクロな立地効果をとりぞく方法。日林誌，53，12，396～399，(1971)
- 4) ———・戸田忠雄・西村慶二：スギ苗木の高さと根元直径についての遺伝子分散と優性分散の分割。日林誌，54，1，12～16，(1972)
- 5) ———・百瀬行男：スギサンキ苗の伸長量のクローン内個体変動と、個体の発根の良否との関係。日林誌，54，4，135～136，(1972)
- 6) ———：スギ幼齢期における遺伝率の年次変化。日林誌，57，9，311～317，(1975)
- 7) ———・古越隆信：精英樹以外の個体にみられる異常苗とその頻度。林木の育種，96，7～9，(1976)
- 8) ———：重回帰式利用による試験地内のマクロな立地効果の除去。林試研報，280，47～55，(1976)
- 9) ———・村井正文：産地の遠いスギ個体間の組合せ能力。日林誌，58，12，462～464，(1976)
- 10) ———：次代検定林のデータ処理と交配設計。林木育種協会，55～60，(1978)
- 11) ———：スギの実生苗の生長とサンキクローンにおける生長。日林関東支論，37，117～118，(1986)
- 12) 有田 学：枝張りの遺伝的性質に関する研究。日林誌，46，3，77～82，(1964)
- 13) ———・富田浩二：スギ天然林からの採種がその子供林分の枝張りにおよぼす影響。日林誌，46，6，205～207，(1964)
- 14) FALCONER, D. S.: Introduction to Quantitative Genetics. Second Edition. Longman Press, London and New York. 148～157, (1981)
- 15) 畠山末吉・酒井寛一：林木の遺伝パラメータの新推定法と選抜指数。北海道光珠内林木育種場報告，2，1～8，(1963)
- 16) 岩川盈夫・渡辺 操・佐藤 享・三上 進・井沼正之・貴田 忍：アカマツの母樹別自然交配家系における諸形質の遺伝性。林試研報，207，31～67，(1967)
- 17) 岸 善一・原田隆志：ヤブクグリの根曲りの遺伝力。日林九支論，22，123，(1968)
- 18) ———・明石孝輝・西村慶二：九州地方のスギサンキ在来品種林分の遺伝変動について。日林九

- 州支論, 23, 155~156, (1969)
- 19) KEMPTHORNE, O. and CURNOW, R. N. : The partial diallell cross. *Biometrics*, 17, 229~250, (1961)
- 20) 栗延 晋 : スギ実生家系によるプロット当り材積の遺伝率の推定. 日林九州支論, 32, 215~216, (1980)
- 21) ———・金子富吉・大庭喜八郎 : カラマツ精英樹の次代検定林の5生長期樹高による育種区の再区分についての解析例. 日林誌, 64, 8, 320~324, (1982)
- 22) 向出弘正 : 外部より見た林木育種の問題について—精英樹をめぐる2, 3の問題. 北海道の林木育種, 8, 1, 33~34, (1965)
- 23) 長浜三千治・宮原文彦 : スギ母樹家系の10年生時の生長. 日林九州支論, 34, 93~94, (1981)
- 24) ———・野中重之 : スギ母樹家系の5年生時の樹高. 日林九州支論, 28, 75, (1975)
- 25) NAMKOONG, G., SNYDER, E. B. and STONECYPHER, R. W. : Heritability and gain concepts for evaluating breeding systems such as seedling orchards. *Silvae Genetica*, 15, 76~84, (1966)
- 26) 西村慶二 : スギみしょう苗を用いて遺伝率を推定する場合の選苗の影響. 日林九州支論, 28, 73~74, (1975)
- 27) ———・大庭喜八郎 : スギ精英樹人工交配家系の5年生の樹高およびその遺伝率. 日林九州支論, 29, 63~64, (1976)
- 28) 岡田幸郎 : 林木における量的形質の遺伝. 林業科学技術振興所, 18, 40, (1966)
- 29) 岡田 滋・山田 勇・河村嘉一郎 : スギ精英樹クローンの生長について. 日林関西支論, 31, 209~213, (1980)
- 30) 大庭喜八郎・渡辺 操・野口常介・百瀬行男・河野耕蔵・横山周一・大津正史・村井正文 : さし木スギ品種およびみしょう個体の交配による F_1 苗の苗高生長とその遺伝力の変動. 日林誌, 52, 2, 51~57, (1970)
- 31) ———・百瀬行男・前田武彦 : スギ精英樹からの異常苗の分離. 林試研報, 250, 53~76, (1972)
- 32) ——— : クマスギ×クモトオシの F_1 苗の自殖による異常苗の分離と苗高の遺伝力. 日林九州支論, 26, 123~124, (1973)
- 33) OHBA, K. : Quantitative genetics in forest tree species in Japan. *Proceedings, Joint IUFRO meeting, S2.04.1-3, Stockholm, Session II*, 59~68, (1974)
- 34) 大谷賢二・古越隆信 : スギ実生苗木集団の分断選抜効果 (Ⅵ)—分断選抜による遺伝率—. 日林関東支論, 33, 71~72, (1981)
- 35) OWINO, F. : Genotype × environment interaction and genotypic stability in Loblolly pine. IV. Correlation studies. *Silvae Genetica*, 26, 176~179, (1977)
- 36) ———, KELLISON, R. C. and ZOBEL, B. J. : Genotype × environment interaction and genotypic stability in Loblolly pine. V. Effects of genotype × environment interaction on genetic variance component estimate and gain prediction. *Silvae Genetica*, 26, 131~134, (1977)
- 37) 立仙雄彦・大庭喜八郎 : 常屋敷スギ (宮崎県) の母樹別比較試験の10年目の結果. 日林九州支論, 31, 79~80, (1978)
- 38) REHFELDT, G. E. : Genetic gains from tree improvement of Ponderosa pine in Southern Idaho. U.S.D.A. Forest Service Research Paper INT- 263, 9pp., (1977)
- 39) SAKAI, K. I. and HATAKEYAMA, S. : Estimation of genetic parameter in forest trees without raising progeny. *Silvae Genetica*, 12, 152~156, (1963)
- 40) 酒井寛一 : 本邦主要樹種の統計遺伝学的研究. 農林水産業特別研究報告書, (1965)

- 41) SAKAI, K. I. and H. MUKAIDE : Estimation of genetic environmental and competition variances in standing forest. *Silvae Genetica*, **16**, 149~152, (1967)
- 42) ———, H. MUKAIDE and K. TOMITA : Intraspecific competition in forest trees. *Silvae Genetica*, **17**, 1~5, (1968)
- 43) 酒井寛一 : スギの競争効果に関する統計遺伝学的研究. 農林水産業特別研究報告書, (1969)
- 44) ———・向出弘正・林 重佐・富田浩二 : 本邦主要樹種の統計遺伝学的研究. 80回日林講, 192~193, (1969)
- 45) ———・林 重佐・富田浩二 : クローン分析によるスギ天然生林の遺伝学的研究. 80 回日林講, 193~194, (1969)
- 46) SAKAI, K. I., IYAMA, S., MIYAZAKI, Y. and IWAGAMI, S. : Genetic studies in natural populations of forest trees. IUFRO Genetic studies in symposia, Tokyo, A-4(1), 1~3, (1972)
- 47) 佐々木研・古越隆信 : スギ実生集団の 分断選抜効果 (Ⅲ) —単一自殖家系の場合—. 林木の育種, 特別号, 28~31, (1979)
- 48) SHELBOURNE, L. 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**, 2, 307~324, (1980)
- 49) SHRIKHANDE, V. J. : Some considerations in designing experiments on coconut trees. *J. Indian Soc. Agr. Statistics*, **9**, 1, 82~99, (1957)
- 50) 柴田 勝 : スギの耐乾性. 林木の育種, **106**, 16~18, (1978)
- 51) 戸田良吉 : スギ林分内変異量と遺伝力. 林試研報, **100**, 1~21, (1957)
- 52) TODA, Ryookiti : Variation heritability of some quantitative characters in *Cryptomeria*. *Silvae Genetica*, **7**, 87~93, (1958)
- 53) 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**, 33~47, (1959)
- 54) ——— : スギの遺伝変動に関する研究. 林試研報, **122**, 1~46, (1961)
- 55) ———・津代篤男・道津篤子 : スギの満1年生ミショウ苗における 遺伝変動量. 日林九州支論, 130~131, (1962)
- 56) ——— : 林木育種における集団選抜と遺伝力研究. 育種学最近の進歩, **5** 集, 24~27, (1964)
- 57) ———・菊地秀夫 : マツのシンクイムシ被害の クローン間差について. 日林誌, **48**, 5, 193~198, (1966)
- 58) 塚原初男 : スギ TR 率の遺伝力. 日林九州支論, **19**, 129~130, (1965)
- 59) ——— : 林木の遺伝パラメータの新推定法に関する 若干の考察. 日林九州支論, **20**, 23~24, (1966)
- 60) STERN, von K. und SCHMALENBECK : Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen. II. Phänotypische Korrelationen zwischen Bäumen in gleichaltrigen Kiefern- und Fichtenbeständen und den sie umgebenden Gruppen von Konkurrenten. *Silvae Genetica*, **15**, 6~9, (1966)
- 61) WRIGHT, J. W. : Introduction to Forest Genetics. Academic Press, New York. 239~252, (1976)

Contributions to the Estimation of Genetic Parameters in *Cryptomeria*
(*Cryptomeria japonica* D. Don)

Takateru AKASI⁽¹⁾

Summary

A reliable prediction of genetic gain by plus-tree selection, or of the effects of forest tree improvement activities, cannot be achieved without a precise estimation of genetic parameters of forest tree populations. Although contributions have been made on estimating genetic parameters throughout the world the problem is still far from a clear-cut solution, because of various difficulties tightly combined in the characteristics of forestry and forest tree populations. This paper gives details of six separate experiments, to estimate heritabilities in cryptomeria population and to recognize and to eliminate the variance fractions caused by competitions between individuals growing side by side.

Exp. I. Fifty 57-year-old trees were sampled on a small area within a harvested plantation and their basal disks were examined. The juvenile-adult correlations of diameter measurements were considerably high at the age of 18 years and later. The variance fractions caused by individual competition are indicated by the negative correlation between trees situated side by side. The annual variation of the correlation showed that the competition effects were always significant throughout the period from 18 to 57 years of age but were less intense during the dozen years after thinning.

Exp. II. Open-pollinated seedlings of plus-tree clones were planted in mixture and in family plots so that the topographical variation of site quality can be eliminated based on the data from the former group. The design was originally intended for better estimating the family, which means excluding the topographical effects, but in the present study, more detailed elimination of that effect was planned, namely, multiple regression was calculated with the first and second order effects of the rows in each plot. The larger values of the correlation coefficients indicate the necessity of a more intense adjustment of the measurements. Breast height diameter measurements at the ages of 10 and 15 years showed that topographical variation is very large, and, even after the elimination of that effect, the effects of competition were not statistically significant. However, the negative correlation between neighboring trees increased in the data of 15 years from those of 10 years, suggesting intensified individual competition. Mixed or separate planting of families gave no difference in the effects of competition.

Exp. III. The ramets of four plus-tree clones were planted separately or in mixture, along with the difference in which root systems were isolated with polyethylene bags and others were not. Two years later, the plants were removed from the soil and their heights and basal diameters were measured. The analysis clearly indicated the existence of clonal variation of relative might in competition which was more significant in diameter than in height. The isolation of root systems seemed to reduce effects of competition.

Exp. IV. Ramets of 22 plus-tree clones were planted in mixture in three different gradings of spacing. Their increments in height and in diameter (at 30 centimeter-height in

Received May 19, 1986

(1) Silviculture Division

the first three years and at 1.2 meters thereafter) were measured annually up to the age of ten. Clonal variations, consequently the repeatabilities, too, were very large. The effects of competency, or relative might in competition, and their annual variation were significant, but their contribution to the estimation of repeatabilities was not very large. The competition seemed more intensively correlated with clonal effects rather than with error, but the difference was not large.

Exp. V. A model study of plus-tree selection was performed in a population of young seedlings, artificially composed of open-pollinated seedlings of 32 plus-tree clones. Heritability in the narrow sense was estimated on the increments during the first three years in this "population." Thirteen "plus-tree" individuals and 30 non-selected "control" individuals were sampled, and they were propagated by grafting. The ortets and the ramets were forced to flower by gibberellin treatment, and the controlled pollination was carried out in the two groups, separately, with the mating design of partial diallel cross. Only ten "plus-tree" and 24 "control" (including one "plus-tree") clones were available for the controlled pollination. The offsprings were labeled with the names of families and were planted all in mixture. The narrow-sense heritability was again estimated through three different ways in the offspring population: first, by the analysis of variance among families of the "control" group, second, by the parent-offspring correlations of the same group, and third, by the realized genetic gain shown by the offsprings of "plus-tree" plants. The former two methods gave almost similar estimates to those obtained in the parent "population," but the last estimates were considerably smaller than the others, almost a half or one-third of them.

Exp. VI. Forty-nine 42-year-old trees of seedling origin were studied by Toda (1958), and their ramets were kept in the Kyusyu Forest Tree Breeding Station, where they were pollinated with pollen-mix of their own. Offsprings of twenty-four families were planted in a trial plantation, and the measurements in the 10th year after establishment were analysed, except for one family with an insufficient number of individuals. Variance fractions caused by topographical effects were significant in the parent population as well as in the offspring plantation, and they were effectively eliminated through appropriate methods of calculation. Heritabilities of tree height and stem girth in the narrow sense were estimated by means of parent-offspring correlation and of analysis of variance among offspring families. The latter estimates were considerably larger than the former. The effects of selection were not very large but doubtlessly recognized.

Through these experiments, it is concluded that the effects of plus-tree selection are sure to be realized, although reliability of heritability estimation is not very large. Especially, the method of analysis of variance among families appeared to give an over-estimation of the heritability, in comparison with the method of realized genetic gain or that of parent-offspring correlation. In fact, various causes of mis-leading effect can be assumed and, therefore, the problem still remains.

The topographical variation of site quality causes a very large fraction of variance, which must be eliminated in advance before the estimation of heritability. On the other hand, the variance fraction caused by individual competition is surely recognized in trial plantations but the size of it is not very large, the maximum estimate obtained was about 25 percent. It is recommended that competition variance be reduced from both of the inter- and intra-family fraction of variance.