

第2世代のスギ模型精英樹の選抜効果と近交弱勢

明石孝輝⁽¹⁾

AKASHI Takateru : The selection effectiveness and inbreeding depression
in the second generation of plus-trees of *Cryptomeria Japonica* D. Don

要 旨：集団選抜における選抜の繰り返しによる選抜効果を評価するため、スギの幼齢期で実験を行った。第2世代の模型精英樹の選抜効果は、これら家系と対照個体家系の成長差から確認され、第1世代で観察された選抜効果に比較し明瞭に認められた。しかし、同時に近親交配家系が生じ近交弱勢が認められた。近親交配の生じた第1の原因は、選抜対象集団が32の自然受粉家系で形成されていたにもかかわらず、第1世代の模型精英樹が7家系だけから選抜されたことによる。育種事業の精英樹選抜においても、同一林分から選出された場合には、このようなことが生じていると考えられる。第2の原因として、第2世代の模型精英樹を選抜する集団が、少数の花粉親を用いた不完全ダイアレルクロスによって形成されたことによる。すなわち、片親の数が少ないことにより、半きょうだい家系が増加した。これらの結果は、次世代の精英樹を計画的に近親交配をさけて形成された集団から選抜することの必要性を示唆している。その計画として各交配親の交配回数を限定した部分ダイアレルクロスが考えられる。さらに、別途準備された遺伝子保存林のプラス木を各世代の精英樹群に供給することが有効である。なお、各精英樹の次世代での成長をみると、必ずしも家系平均値の高いものから選出された精英樹が優良な成績を示す結果ではなかったため、実際の精英樹選抜でも、家系平均値を考慮する必要性は低いと考えられる。

1 はじめに

精英樹選抜に基づき実行されている育種事業は、いわゆる集団選抜である。この方法は、改良しようとする形質について、ある集団から優良個体、すなわち精英樹を選抜し、それら選抜個体の相互交配により、よりよい次世代の集団をつくり、さらに、その改良集団から次世代の精英樹を選抜し、同様なことを繰り返すものである。現在、育種事業では、当初の精英樹から育成された家系が植栽され、これらの成長から選抜効果が観察されている。樹齢の高いものは20年以上を経過し、このような状況の中で、第2世代の精英樹をいかに選抜するかが検討されている。しかし林木は成長期間が長いことから、複数世代にわたる選抜の効果や、それに伴って生じる近交弱勢についての情報を得ることは困難である。本報告はこのような育種事業の問題点に関し、スギの幼齢期において、集団選抜の実験を行い、第2世代の精英樹の選抜効果を確認するとともに、近交弱勢等、育種事業実行に伴う種々の問題点について情報を得た結果である。

すでに第1世代の模型精英樹の選抜と、それらの家系の成長に基づき、選抜効果を確認したことについては報告した(明石, 1987)。

本報告では引き続き世代を繰り返し選抜を行い、第2世代の選抜効果や近親交配の生じる経過、また、そのことによる近交弱勢の影響等について種々の情報を得た。この情報は育種事業で計画されている第2世代精英樹選抜の実行に寄与するものと考えられる。

この試験研究の実行には長年月を必要とし、その間、林業試験場造林部時代から現在の森林総合研究所集団遺伝研究室におけるとりまとめにいたるまで、遺伝育種研究者の多くの方々に多大の援助をいただいた。厚くお礼申し上げる。

2 材料及び方法

2.1 試験の全体計画

全体の試験の経過を Fig. 1 に示した。すなわち、この実験では、各個体が無作為に植栽配置された集団内から樹高成長の優良な個体（第1世代）を選抜し、その選抜個体の相互交配を行い次世代の1年生苗木を育成した。同時に無作為に対照個体を抽出し、その群だけの相互交配を行い、次世代の1年生苗木を育成した。両群を一諸にして単木混交で植栽し3成長期間終了後に成長調査（樹高、根元直径）を行い両群差を検定し、第1世代の優良個体の選抜効果を確認した。さらに、選抜個体群の家系から第2世代の優良個体を選抜し、また、前記、対照個体群の家系から、次世代の対照個体を抽出し、当初と同様の群別の交配を行い、苗木を育成し同様の試験地を設定した。この両群家系の3成長期間終了後の成長差により第2世代の優良個体の選抜効果を検定するとともに第3世代の優良個体の選抜へと試験を進めた。以上述べた中の優良個体を以下モデル精英樹という。

この中で、第1世代のモデル精英樹の選抜のための集団の設定から、選抜及び選抜効果の確認までの経過についてはすでに報告した（明石, 1982, 1987）。従って、その内容の詳細については述べないが、今回の結果と関連することがらについては、重複するが併せて述べる。

2.2 前回報告の概要

1968年秋に関東林木育種場（現林木育種センター）のスギ精英樹クローン集植所から、Table 1 に示す32クローンの自然受粉種子を採取し、翌年春、同場苗畑にまきつけた。1年経過後の1970年春、林業試験場（現森林総合研究所）浅川苗畑にモデル精英樹の選抜対象集団として定植した。植栽間隔は40cm×40cmであり、32家系の各72個体に標識を付け単木混交で配置した。

定植後3成長期間終了後の1972年秋に各個体の樹高と地際から10cm位置の直径を測定した。同時に、周囲個体に比較し成長の優良な個体をモデル精英樹として13個体を選抜し、同時に対照として無作為に24個体を抽出した。この材料についてはTable 1 に示すとおりである。この時点の選抜対象集団の個体数は1791本であり、従って13個体のモデル精英樹の選抜強度は0.7%である。なお、モデル精英樹は7家系だけから選抜され、残り25家系は選抜の繰返しを行う集団から失われた。試験全体としては対照個体が属した家系を合わせ23家系に減少した。1975年春、モデル精英樹群と対照個体群のそれぞれについて、部分ダイアルクロスを行った。この交配組み合わせはTables 2, 3 に示すとおりである。なお、モデル精英樹群の交配組み合わせ（Table 2）の中には、Table 1 のモデル精英樹の由来を参照すれば明らかかなように、同じ母樹（矢板2）に属した、いわゆる半きょうだい間の交配（12E×4E, 12E×8E）である家系のB4とB5が含まれた。また、対照個体群の交配組み合わせの中にはTable 3 にみられるようにモデル精英樹の5Eが含まれた。

1976年春に交配で得られた種子を交配組み合わせ別、すなわち、家系別にまきつけ育苗し、1977年春

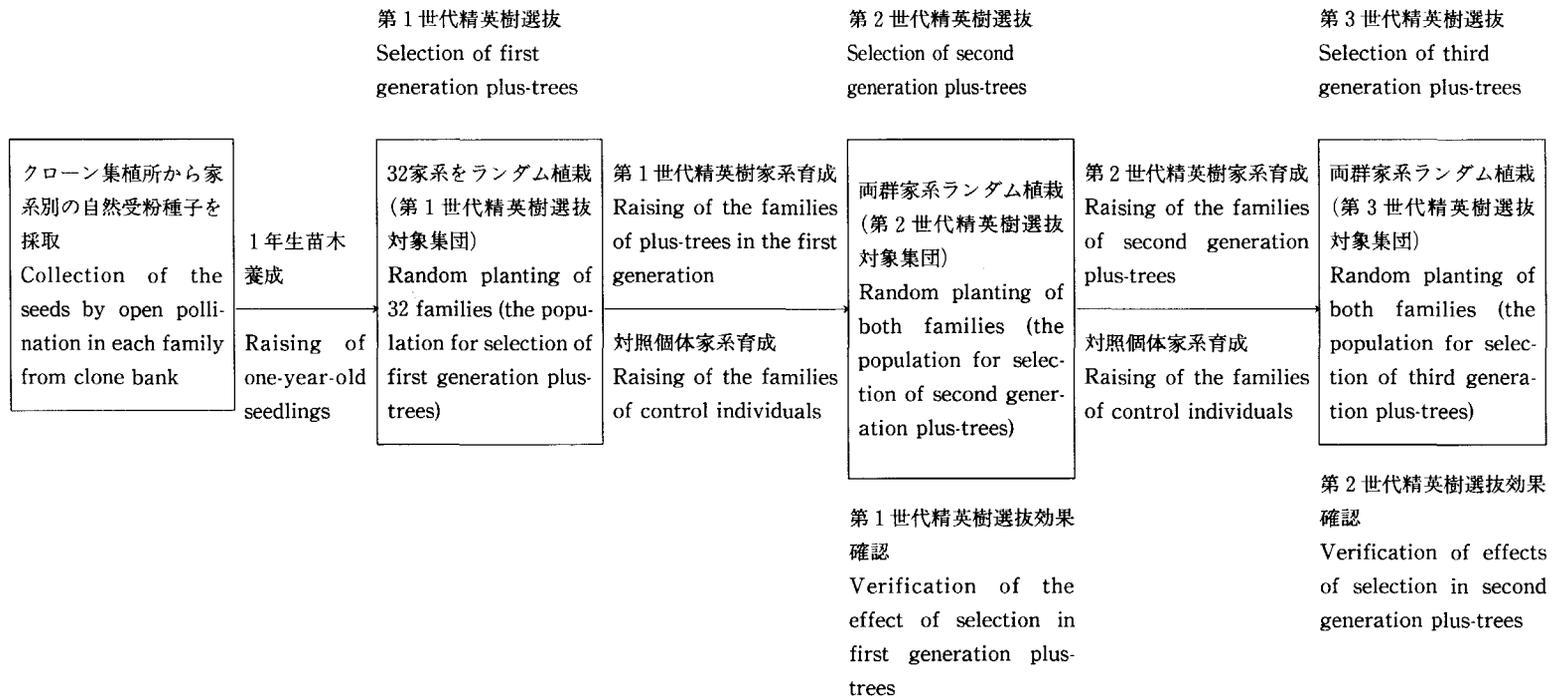


Fig. 1 第2世代の模型精英樹選抜効果確認までの実験の流れ
Flow of model study of "plus-tree" selection

に得られた苗木に家系別の標識をつけ、模型精英樹家系群と対照個体家系群を一緒にして植栽した。植栽地は林業試験場（現森林総合研究所）千代田試験地である。両群各個体の配置は当初の選抜対象集団と同様に植栽間隔40cm×40cmの単木混交植栽とした。

定植後3成長期間終了後の1979年秋に、各個体の樹高と根元直径を測定した。この模型精英樹家系群と対照個体家系群のデータについて、家系別平均値を大きさの順序に並べ変えたものを Figs. 2, 3 に示した。両図にみられるとおりの樹高、直径ともに模型精英樹家系群が対照個体家系群より大きい傾向を示した。分散分析の結果、両形質ともに群間差は有意で選抜効果が認められた。なお、この選抜効果を、対照個体家系を対象として求めた遺伝率等による選抜効果の予測値と比較し、遺伝率の推定精度等について検討した。

Table 1. 模型精英樹選抜対象集団の材料

Families composing the “population” for the model study on “plus-tree” selection, and the number of plants. “Plus-tree” and “control” were selected from the original families

家系名 Families	個体数 Number of plants	模型精英樹 “Plus-trees”	対象個体 Control	家系名 Families	個体数 Number of plants	模型精英樹 “Plus-trees”	対象個体 Control
丹 沢 2 Tanzawa- 2	59			大田原 4 Ootahara- 4	57		
武 儀 2 Mugi- 2	59		3R, 27R	北設楽 5 Kitashitara- 5	60		26 R
高萩(試) 3 Takahagi- (shi)- 3	58		21R, 24R	高萩(試) 4 Takahagi- (shi)- 4	64		14R, 17R
久 慈 6 Kuji- 6	63		6 R	多 賀 4 Taga- 4	62	13 E	
石 城 4 Ishigi- 4	55	1E, 6E, 7E		下高井 26 Shimotakai- 26	60		5R, 23R
下高井 7 Shimotakai- 7	56		10 R	水 窪 7 Misakubo- 7	59		28R, 18R
大間々 2 Oomama- 2	62	3 E	7 R	北設楽 9 Kitashitara- 9	53		
久 慈 12 Kuji- 12	62	9 E, 11 E	8 R	月夜野 4 Tsukiyono- 4	59	10 E	
大 月 1 Ootsuki- 1	46		12 R	北安曇 3 Kitaazumi- 3	53		29 R
前 橋 1 Maebashi- 1	56			大 子 1005 Daigo- 1005	56		13 R
水 窪 9 Misakubo- 9	66		22 R	長 水 8 Chosui- 8	57		2 R
比 企 7 Hiki- 7	44			東 京 1 Tokyo- 1	48		
矢板 2 Yaiba- 2	64	4E, 5E, 8E, 12E	(5 E)	飯 田 1 Iida- 1	59		
大 子 4 Daigo- 4	62		20 R	長 水 9 Chosui- 9	32		
大 月 5 Ootsuki- 5	45		1 R	南多摩 4 Minamitama- 4	54	2 E	
飯 山 6 Iiyama- 6	56						
長 水 7 Chosui- 7	45		19 R	合 計 Total	1 791	13	24

この第1世代の模型精英樹家系群のデータについての分散分析に基づく遺伝率等は、第2世代の模型精英樹の選抜効果を予測する母数となる。しかし、分散分析の結果、相加的遺伝分散の基礎数値となるべき一般組み合わせ能力分散が認められず推定値を得ることができなかった。この理由は、先に、Table

Table 2. 第1世代の模型精英樹について行った部分ダイアレルクロス
Partial diallel cross design of the first generation "plus-tree" group and the number of seedlings obtained

採種親♀	花粉親♂	7 E	4 E	8 E	13E	10E	9 E
2 E		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)	
3 E					B10 (37)	B11 (44)	B12 (38)
7 E						B13 (37)	B14 (37)
4 E							B15 (31)

Note) ()内の数値は個体数 () : Number of plants

Table 3. 第1世代の対照個体について行った部分ダイアレルクロス
Partial diallel cross design of the first generation control group and the number of seedlings obtained

採種親♀	花粉親♂	28R	3 R	10R	5 R	20R	13R	1 R	27R	23R	18R	24R	29R	22R
5 R		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)								
7 R					M10 (21)	M11 (44)	M12 (15)							
8 R						M13 (25)	M14 (41)	M15 (37)						
17R							M16 (33)	M17 (39)	M18 (44)					
6 R								M19 (26)	M20 (38)	M21 (42)				
26R									M22 (32)	M23 (5)	M24 (33)			
2 R										M25 (34)	M26 (31)	M27 (45)		
12R											M28 (28)	M29 (39)	M30 (38)	
19R												M31 (32)	M32 (41)	M33 (36)
28R													M34 (8)	M35 (2)
3 R														M36 (41)

Note) ()内の数値は個体数 () : Number of plants

Note: Since "control group" is a standard term, there is no need for quotation marks here.

2 の交配組み合わせで説明した半きょうだい家系である B5 家系が, Fig. 2 にみられるように近交弱勢により, 極端に悪い成長を示したためと考えられた。従って, 相加的遺伝分散は第 1 世代の模型精英樹家系群にもあるものとして, 第 2 世代の模型精英樹の選抜へ試験を継続した。

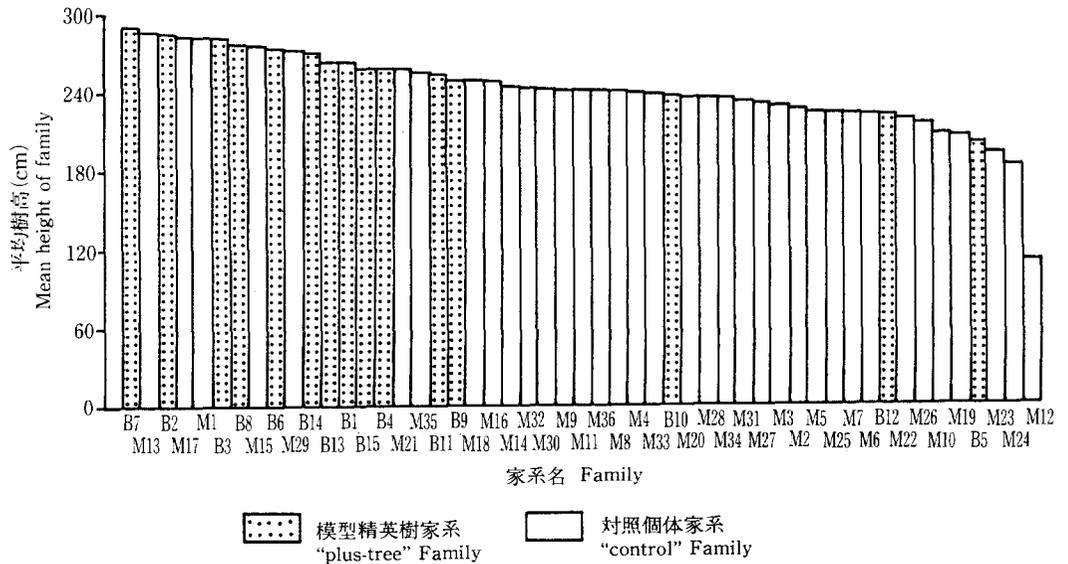


Fig. 2 第 1 世代の模型精英樹家系群と対照個体家系群についての平均樹高
Mean height of first generation "plus-tree" and "control" families

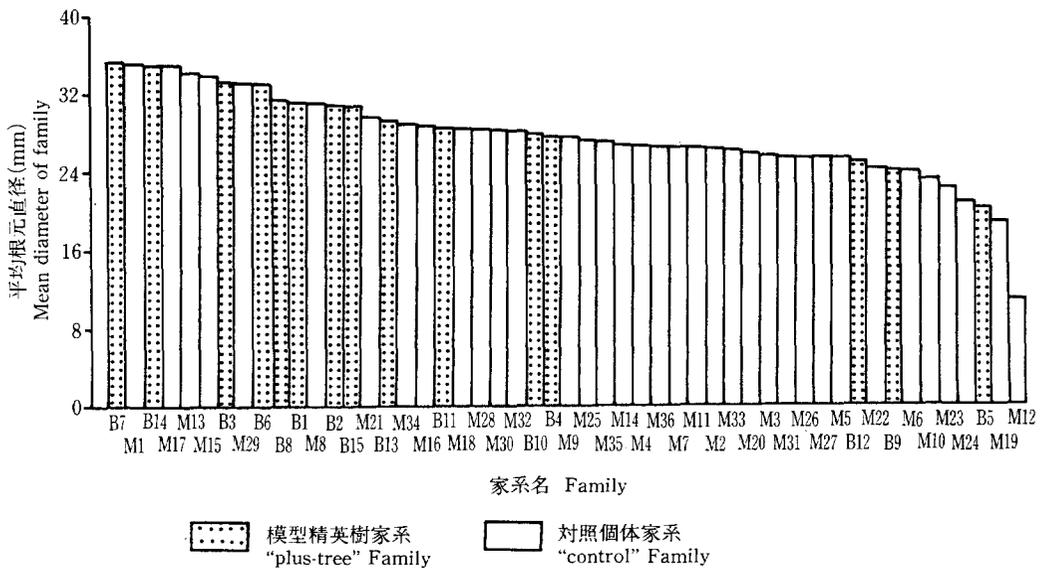


Fig. 3 第 1 世代の模型精英樹家系群と対照個体家系群についての平均根元直径
Mean basal diameter of first generation "plus-tree" and "control" families

2.3 今回の報告に関する事項

前述の1979年秋の成長量の調査時に、周囲個体に比較し樹高成長の優良な個体を第2世代の模型精英樹として32個体を選抜し、同時に対照の67個体を抽出した。なお、第2世代の模型精英樹を選抜した集団、すなわち、第1世代の模型精英樹家系群の大きさは527個体であった。従って、約6% ($32/527=0.06$)の選抜強度である。第2世代の模型精英樹が、B1からB15家系の中のどの家系に属したかをTable 4に示した。家系ごとの選抜個体数はB15家系からの6個体、選抜率19.35%を最高として、B3家系の4個体19.05%、B7家系の5個体14.28%等であり、全く選抜個体がなかったのは、B4、B9、B11、B12の4家系であった。従って家系数15のうち、11家系の中の個体だけが次代形成へ関与することになった。

対照個体については、Table 3の交配組み合わせの外に10R×28Rの交配を行い、Table 3の家系群と同様に取り扱い番号M38として、この家系の中の1個体を花粉親(NO.8)として用いた。

第2世代の模型精英樹個体とその対照個体は、1980年春、同試験地内の別の箇所に移植した。1987年にジベレリン処理による開花促進を行い1988年春に交配を行った。第2世代の模型精英樹についての交配組み合わせはTable 5に示すと

おり、花粉親4個体と、採種親11個体による不完全ダイアレルクロスであり、対照個体についての交配組み合わせはTable 6に示すとおり、花粉親4個体と、採種親19個体による不完全ダイアレルクロスである。両表中に示した数値は、後でデータが得られた家系ごとの個体数である。

1988年秋に種子を採取し、1989年春に森林総合研究所のファイロンハウス内で育苗箱にまきつけした。1年経過後の1990年春に、得られた苗木に当初と同様に家系別の標識をつけ、単木混交で同所千代田試験地に定植した。3成長期間終了後の1992年秋に樹高と根元直径を測定し、第2世代模型精英樹の選抜効果を確認するためのデータを得た。

Table 4. 第2世代の模型精英樹の所属と選抜数及び比率
Number and percentage of second generation "plus-trees" in each family

家系 Families	個体数 Number of plants	選抜個体数 Number of "plus trees"	比率 (%) Percentage
B 1	38	1	2.63
B 2	41	3	7.32
B 3	21	4	19.05
B 4	34	0	0.00
B 5	20	1	5.00
B 6	42	3	7.14
B 7	35	5	14.28
B 8	33	2	6.06
B 9	33	0	0.00
B10	37	1	2.70
B11	44	0	0.00
B12	38	0	0.00
B13	37	2	5.41
B14	37	4	10.81
B15	31	6	19.35
全 体 Total	527	32	6.07

Table 5. 第2世代の模型精英樹の交配組み合わせとデータ数

Diallel cross design of the second generation “plus-tree” group and the number of seedlings obtained from each family

採種親♀	11	12	13	14	15	16	17	18	19	52	53
花粉親♂	B 3	B14	B 6	B14	B 8	B15	B10	B 3	B 3	B13	B 1
	2 E×8 E	7 E×9 E	12E×13E	7 E×9 E	11E×13E	4 E×9 E	3 E×13E	2 E×8 E	2 E×8 E	7 E×10E	2 E×7 E
1 B2 2E×4E	22	36	38	38	68	34	39	40	41	-	39
2 B6 12E×13E	34	34	30	36	32	41	-	14	39	17	37
3 B7 11E×8E	33	38	39	38	37	40	37	5	40	40	25
4 B15 4E×9E	36	33	43	36	34	40	36	40	40	18	39

Table 6. 第2世代の対照個体の交配組み合わせとデータ数

Diallel cross design of the second generation control group and the number of seedlings obtained from each family

採種親♀	21	22	23	24	25	26	27	29	31	32	33	34	35	36	37	39	41	42	43
花粉親♂	M25	M16	M13	M25	M4	M14	M6	M14	M27	M7	M3	M26	M3	M11	M19	M22	M20	M17	M1
	2R×23R	17R×13R	8R×20R	2R×23R	21R×3R	8R×13R	21R×5R	8R×13R	2R×24R	14R×10R	5E×10R	2R×18R	5E×10R	7R×20R	6R×1R	26R×27R	6R×27R	17R×1R	5E×28R
5 M7 14R×10R	36	43	35	34	29	37	33	37	36	36	33	36	31	35	28	36	15	30	38
6 M22 26R×27R	40	43	25	40	42	41	39	42	26	9	35	38	43	23	38	19	39	38	41
7 M29 12R×24R	19	36	33	28	43	40	39	40	39	28	38	16	42	31	-	42	37	37	42
8 M38 10R×28R	43	54	41	41	44	42	41	44	43	42	34	38	37	36	37	39	41	38	33

3 結 果

3.1 第2世代模型精英樹の選抜効果と近交弱勢

第2世代模型精英樹の交配組み合わせ(Table 5)では2家系が欠測であり, 対照個体の交配組み合わせ(Table 6)では1家系が欠測であった。得られた第2世代の模型精英樹家系の樹高のデータについて交配組み合わせ別平均値を求めFig. 4に示した。また, 対照個体家系の樹高についてFig. 5に示した。両群の根元直径についても同様にFigs. 6, 7に示した。

第2世代の模型精英樹家系群と対照個体家系群の大きさを比較するため樹高及び根元直径のそれぞれについて, 家系別平均値の順に並べ変え, Fig. 8及びFig. 9に示した。両形質とも模型精英樹家系群が対照個体家系群より明らかに成長がよいが, 特に樹高でより明瞭な群間差を示した(Fig. 8)。両図を第1世代の模型精英樹の選抜効果を示したFig. 2及びFig. 3と比較すると, 直径よりも樹高で2世代にわたる選抜の効果が大きく表れたことが認められる。すなわち, 第1世代の樹高においては, 全体として模型精英樹家系がよい成長を示したものの, 対照個体家系が2, 4, 5, 8及び10位の上位に位置した(Fig. 2)。これに対し, 第2世代では, 上位13位まではすべて模型精英樹家系であった(Fig. 8)。

Fig. 8及びFig. 9において×印をつけた家系は近親交配で生じたものである。第2世代の模型精英樹による近親交配の内容をFig. 10に示した。

Figs. 8, 9の中で付けられた××印は, Fig. 10 (a)に示すもので, 両親が同じ個体間の交配で得られた場合, すなわち全きょうだい間の交配による近交係数0.25の家系である。×印は2種類の近親交配を示す。その一つは, Fig. 10 (b)に示すもので, 片親が同じきょうだい間の交配で得られた場合, すなわち, 半きょうだい間の交配による近交係数0.125の家系である。あとの一つは, Fig. 10 (c)に示すもので半きょうだいの2個体が, 同一個体と交配し, できた子供間の交配で得られた近交係数0.156の家系である。この2例は近交係数が近似値であるため, 同じ扱いの×印としてFigs. 8, 9に示した。その他, この交配組み合わせの家系の中にはFig. 10 (d)に示す2組の半きょうだいの各2個体が相互に交配してできた2個体間の交配による近交係数0.0625家系や, 半いとこ間交配による近交係数0.03125 (e)等の家系があるが, 極めて値が小さいのでFigs. 8, 9には示さなかった。

Figs. 8, 9において××印の家系は, 明らかに成長が悪く, ×印も比較的成長が悪い。しかし, ×印の中には樹高(Fig. 8)にみられるように4, 7, 8位と成長のよいものもあり, 根元直径(Fig. 9)でも1, 8, 9位と成長のよいものがある。

近親交配に基づく成長の低下を明らかにするため, 模型精英樹家系群の近交係数と樹高成長との関係をFig. 11に, 同様に根元直径についてFig. 12に示した。近交係数0のものは, 42家系中, 14家系であり, 残り28家系は多少とも近親交配である。同図に示すように近交係数の増加とともに成長の低下がみられ近交弱勢が明らかであり, 樹高及び根元直径についての相関係数 -0.474 と -0.392 はともに統計的に有意であった。

近交係数に対する成長量の直線回帰式から, 近交係数の増加に伴う成長量の減少割合を試算した。

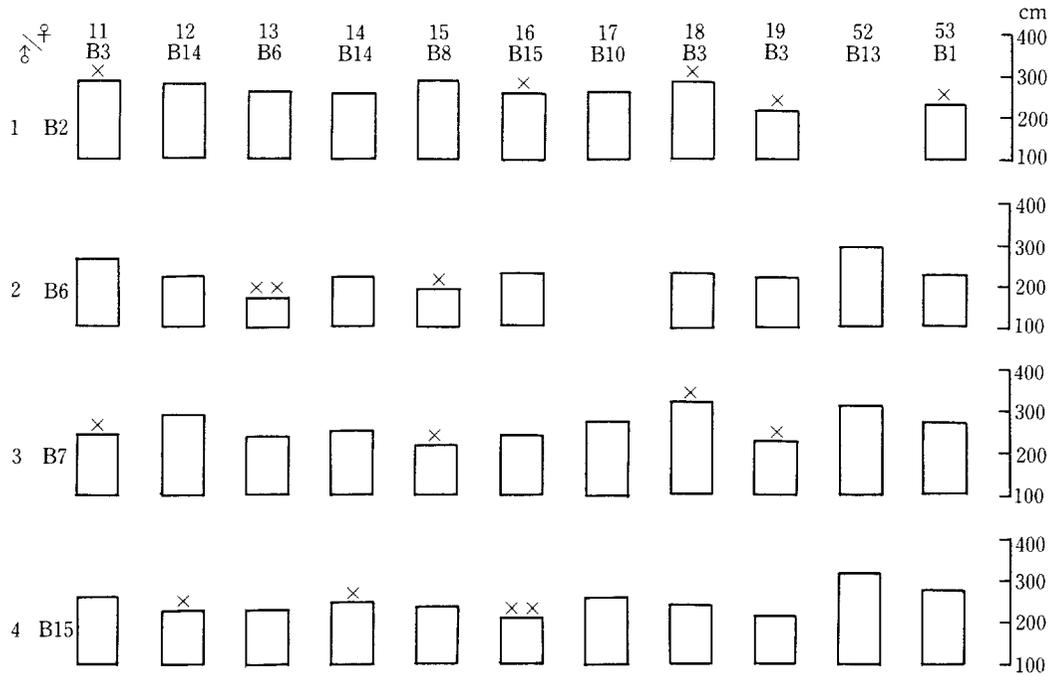


Fig. 4 第 2 世代の模型精英樹家系の樹高の平均値
Mean height of second generation "plus-tree" families

Note) ×× : Fig. 10の(a)の全きょうだい間交配家系を示す
Stand for the families from full-sib crosses, shown as (a) in Fig. 10
× : Fig. 10の(b)の半きょうだい間交配及び(c)の近親交配家系を示す
Stand for the families from half-sib crosses, shown as (b) and (c) in Fig. 10

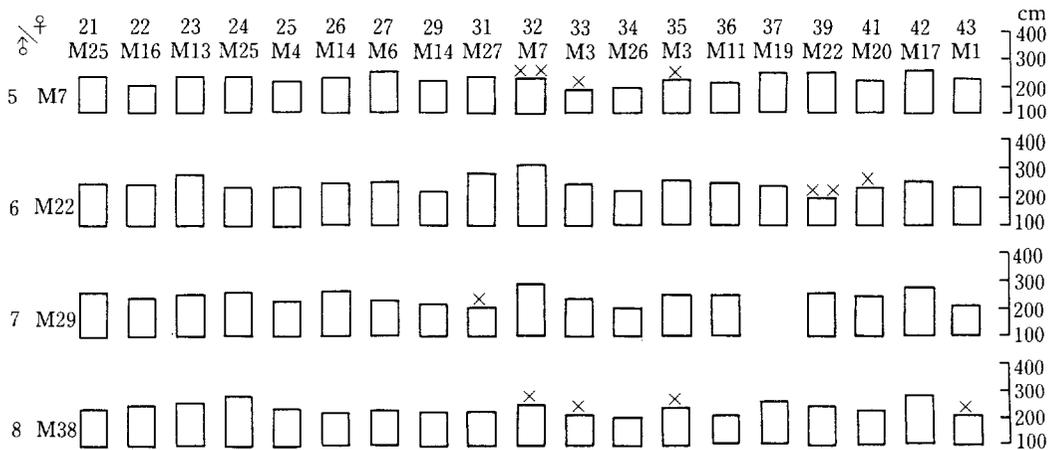


Fig. 5 第 2 世代の対照個体家系の樹高の平均値
Mean height of second generation "control" families

Note) ×× : Fig. 10の(a)の全きょうだい間交配家系を示す
Stand for the families from full-sib crosses, shown as (a) in Fig. 10
× : Fig. 10の(b)の半きょうだい間交配及び(c)の近親交配家系を示す
Stand for the families from half-sib crosses, shown as (b) and (c) in Fig. 10

樹高についての直線回帰式は

$$y = -134.62x + 244.70$$

であり、近交係数が0の場合の樹高は244.7cm、0.1の場合は231.24cmと推定され、近交係数が0.1増加するに伴い樹高は5.5%減少すると推定された。

根元直径についての直線回帰式は

$$y = -18.63x + 26.26$$

であり、同様に近交係数が0.1増加するに伴い根元直径は7.1%減少すると推定された。

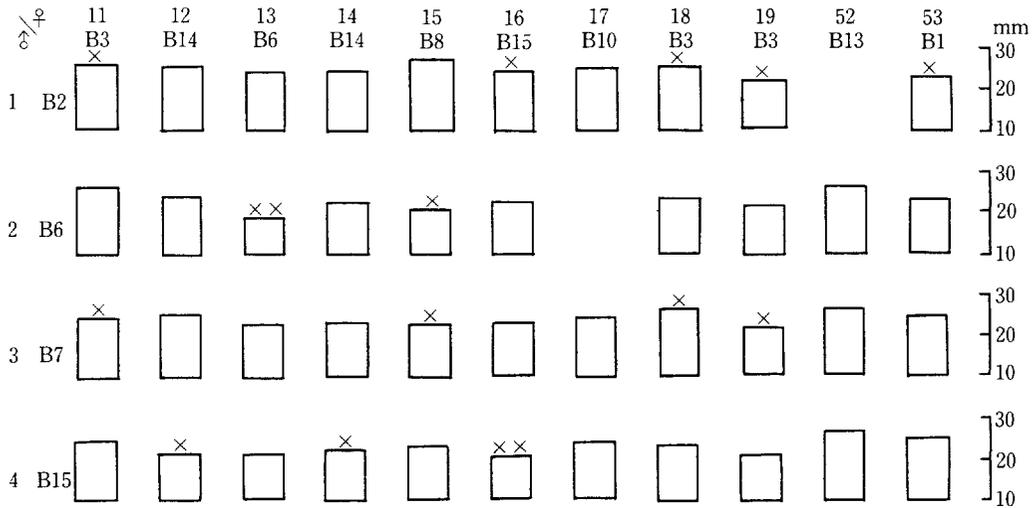


Fig. 6 第2世代の模型精英樹家系の根元直径の平均値
Mean diameter of second generation "plus-tree" families

Note) ××: Fig. 10の(a)の全きょうだい間交配家系を示す

Stand for the families from full-sib crosses, shown as (a) in Fig. 10

×: Fig. 10の(b)の半きょうだい間交配及び(c)の近親交配家系を示す

Stand for the families from half-sib crosses, shown as (b) and (c) in Fig. 10

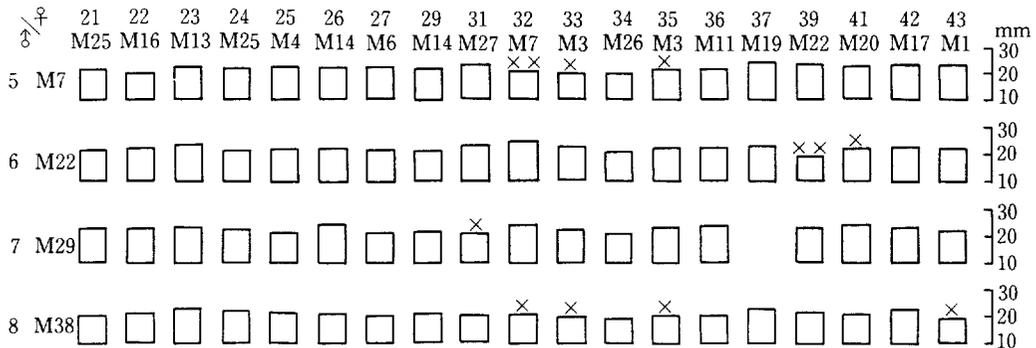


Fig. 7 第2世代の対照個体家系の根元直径の平均値
Mean diameter of second generation "control" families

Note) ××: Fig. 10の(a)の全きょうだい間交配家系を示す

Stand for the families from full-sib crosses, shown as (a) in Fig. 10

×: Fig. 10の(b)の半きょうだい間交配及び(c)の近親交配家系を示す

Stand for the families from half-sib crosses, shown as (b) and (c) in Fig. 10

第 2 世代の模型精英樹家系群と対照個体家系群との差を検定するための分散分析の結果を樹高について Table 7, 根元直径について Table 8 に示した。いずれも群間差は有意であり, 選抜効果が確認された。両群の平均値の差は遺伝獲得量であるが, 2 回の選抜を経ており, その差は第 1 世代の模型精英樹のときよりも拡大していることが期待される。得られた値は樹高について $236.53 - 219.12 = 17.41$ cm, 根元直径について $25.12 - 24.03 = 1.09$ mm であった。この値を, 第 1 世代における模型精英樹家系群と対照個体家系群との平均値の差である樹高 24.9 cm, 根元直径 2.7 mm と比較すると, それより小さく, 選抜効果が累積されたとはいえない。しかし, 第 2 世代の模型精英樹家系群の近交係数が 0 である場合の推定値と, 対照家系群の平均値との差は樹高 $244.70 - 219.12 = 25.58$ cm, 根元直径 $26.26 - 24.03 = 2.23$ mm であり, 樹高については選抜効果が累積される傾向が認められた。しかし, 根元直径では認められなかった。なお, この試算では第 2 世代の対照家系群の平均値の算出にあたって近交係数による減少を

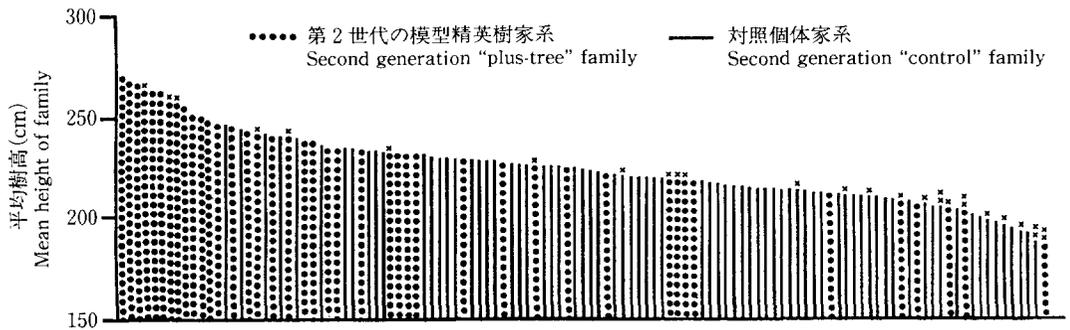


Fig. 8 第 2 世代の模型精英樹家系群と対照個体家系群についての平均樹高
Mean height of second generation “plus-tree” and “control” families

Note) ×× : Fig. 10 の (a) の全きょうだい間交配家系を示す
Stand for the families from full-sib crosses, shown as (a) in Fig. 10
× : Fig. 10 の (b) の半きょうだい間交配及び (c) の近親交配家系を示す
Stand for the families from half-sib crosses, shown as (b) and (c) in Fig. 10

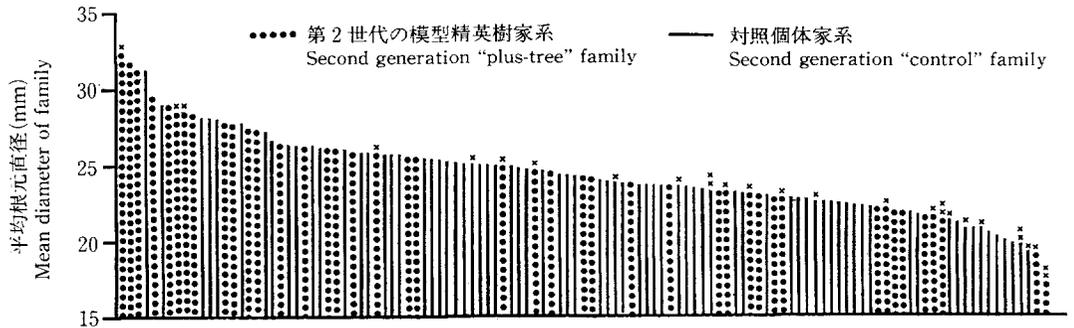


Fig. 9 第 2 世代の模型精英樹家系群と対照個体家系群についての平均根元直径
Mean basal diameter of second generation “plus-tree” and “control” families

Note) ×× : Fig. 10 の (a) の全きょうだい間交配家系を示す
Stand for the families from full-sib crosses, shown as (a) in Fig. 10
× : Fig. 10 の (b) の半きょうだい間交配及び (c) の近親交配家系を示す
Stand for the families from half-sib crosses, shown as (b) and (c) in Fig. 10

考慮にいれなかったが、近交係数の高い家系数の比率が低いので、平均値への影響はほとんど生じない。

3.2 第3世代精英樹の選抜効果の予測

第2世代の模型精英樹家系群から推定される遺伝率は、第3世代の模型精英樹の選抜効果を予測する。そこで、対照個体系の遺伝率と、第2世代の模型精英樹家系群の遺伝率を比較し検討した。

対照個体系についての遺伝分散は毎世代変わらないはずであるが、遺伝率は実験誤差により変化する

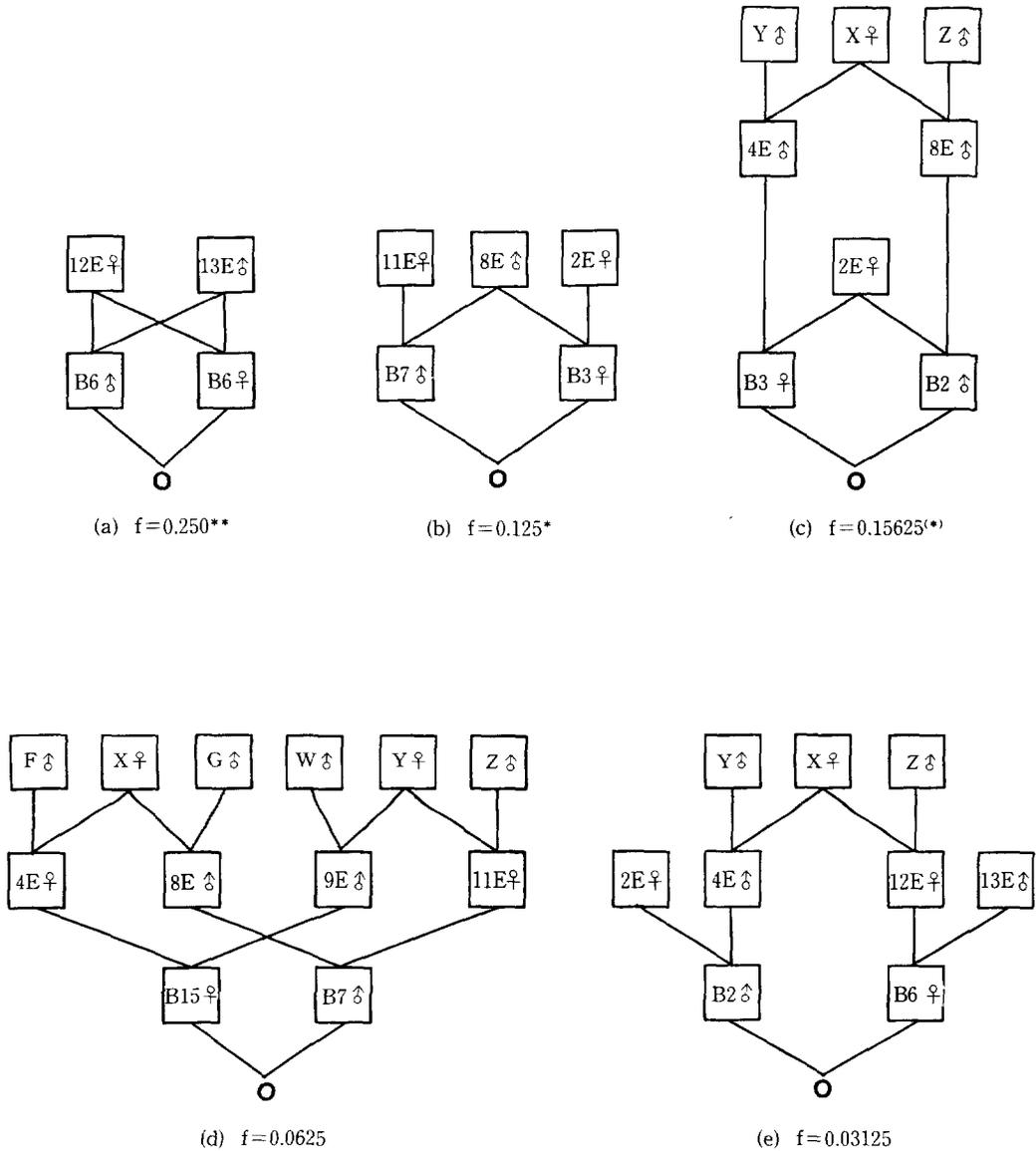


Fig. 10 近親交配により第2世代の模型精英樹家系に生じた近交係数
Inbreeding coefficient derived from inbreeding of second generation "plus-tree" families

る。第 2 世代の対照個体家系の遺伝率を分散分析の平均平方の期待成分に基づき算出した。分散分析は副次級内測定値数が不ぞろいの 2 元分類データとして、農林研究計算機センターの SAS-GLM プロシージャの TypeII を使用した (農林水産計算センター, 1992)。結果は樹高について Table 9, また根元直径について Table 10 のとおり, 両形質とも花粉親間及び採種親間に有意差が認められ, 遺伝率は樹高 0.109, 根元直径 0.116 であった。

同様の遺伝率は第 1 世代から抽出され交配親となった対照個体の大きさと, それらの家系平均値との親子相関からも算出できる。花粉親は 4 個体と数が少ないので, 各採種親家系平均値に基づき試算した。親子相関は樹高については Fig. 13, 根元直径については Fig. 14 に示した。ここでの親子関係は片親と子供の相関なので遺伝率は親子相関を 2 倍して求められる。なお, 子供のデータが複数個体の平均値なので, 相関係数の 2 倍でなく, 回帰係数の 2 倍で正しい遺伝率の推定値が得られる (Falconer,

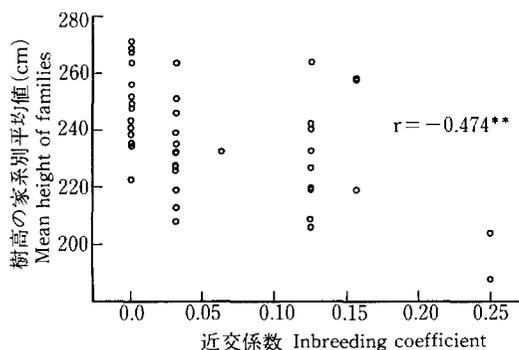


Fig. 11 第 2 世代模型精英樹家系群の近交係数と樹高平均値との関係

Correlation between the inbreeding coefficient and mean height of second generation “plus-tree” families

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

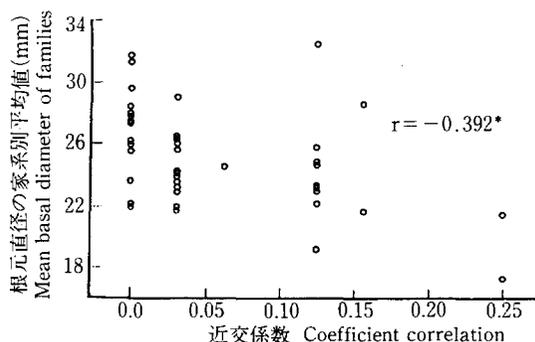


Fig. 12 第 2 世代模型精英樹家系群の近交係数と直径平均値との関係

Correlation between the inbreeding coefficient and mean diameter of second generation “plus-tree” families

Note) *: 危険率 5% で有意 Significant at 5% level

Table 7. 第 2 世代の模型精英樹家系群と対照個体家系群の差の検定 (樹高)
Analysis of the significance of difference in height between second generation “plus-tree” and “control” families.

要因 Factors	自由度 d.f.	平方和 S.S.	平均平方 M.S.	F
群間 Between groups	1	282 075.83	282 075.83	34.116**
群内家系 Families within groups	115	950 839.41	8 268.17	6.079**
個体 Individuals in families	4 056	5 516 488.00	1 360.08	
全体 Total	4 172	6 749 403.24		

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

Table 8. 第2世代の模型精英樹家系群と対照個体家系群の差の検定(根本直径)
Analysis of the significance of difference in basal diameter between second generation "plus-tree" and "control" families

要因 Factors	自由度 d. f.	平方和 S. S.	平均平方 M. S.	F
群間 Between groups	1	891,319	891,319	4.028*
群内家系 Families within groups	115	25,444,202	221,254	6.489**
個体 Individuals in families	4,056	138,291,672	34,096	
全体 Total	4,172	164,627,193		

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

* : 危険率5%で有意 Significant at 5% level

Table 9. 第2世代の対照個体家系群の樹高についての分散分析
Analysis of variance of height of second generation "control" families

要因 Factors	自由度 d. f.	平方和 S. S.	平均平方 M. S.	F	平均平方の期待成分 Expected components
採種親 Female parent	18	130,188.13	7,232.674	6.28**	$\sigma_e^2 + 37.12\sigma_{fm}^2 + 141.53\sigma_f^2$
花粉親 Pollen parent	3	95,670.03	31,890.011	27.67**	$\sigma_e^2 + 36.85\sigma_{fm}^2 + 663.32\sigma_m^2$
家系 Families within groups	53	175,554.71	3,312.353	2.87**	$\sigma_e^2 + 35.46\sigma_m^2$
個体 Individuals in families	2,622	3,021,946.35	1,152.534		σ_e^2
全体 Total	2,696	3,420,792.17			

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

σ_e^2 : 誤差分散

Individual (error) variance within family

σ_{fm}^2 : 家系間分散

Variance ascribed to family deviation

σ_m^2 : 花粉親間分散

Variance ascribed to pollen parents

σ_f^2 : 採種親間分散

Variance ascribed to female parents

$\sigma_{fm}^2 = 60,909$, $\sigma_m^2 = 42,955$, $\sigma_f^2 = 26,985$

$h^2 = 2 \times (42,955 + 26,985) / (1152,534 + 60,909 + 42,955 + 26,985) = 0.109$

1986)。その結果、遺伝率は樹高0.29, 根元直径0.41と推定された。

この値と対応し、第3世代の模型精英樹の選抜効果を予測する遺伝率として、第2世代の模型精英樹家系群からのデータによる遺伝率を推定した。分散分析の結果は樹高について Table 11, 根元直径について Table 12のとおりである。分散分析は対照個体家系のデータと同様に農林計算機センターのライブラリーを用いた。その結果、花粉親間, 採種親間ともに有意であり、遺伝率は樹高0.242, 根元直径0.222と推定された。しかし、この遺伝率は集団の近交係数のぶんだけ大きくなっている(木村, 1960)。集団の近交係数は、家系ごとの近交係数を求め、全家系を通じての平均値として求められるが、その値は0.061であり、修正された遺伝率は樹高0.228, 根元直径0.209となった。この値は対照個体の分散分析から求めた遺伝率の樹高0.109, 根元直径0.116よりも逆に大きく、対照個体の親子相関から求めた遺伝率の樹高0.29, 根元直径0.41より、やや小さい値であった。このように、選抜の繰り返

Table 10. 第2世代の対照個体家系群の根元直径についての分散分析
Analysis of variance of basal diameter of second generation
“control” families

要因 Factors	自由度 d. f.	平方和 S. S.	平均平方 M. S.	F
採種親 Female parent	18	5 793. 503	321. 861	10. 53**
花粉親 Pollen parent	3	1 198. 282	399. 427	13. 07**
家系 Families within groups	53	5 272. 320	99. 478	3. 25**
個体 Individuals in families	2 622	80 151. 407	30. 569	
全体 Total	2 696	92 293. 175		

Note)**: 有意水準1%で差あり Significant at 1% level

平均平方の期待成分は Table 9と同じ

Other symbols are the same those in Table 9

$\sigma_m^2=1.9433, \sigma_m^2=0.448, \sigma_f^2=1.5485$

$h^2=2 \times (0.448+1.548)/(30.569+1.943+0.448+1.548)=0.116$

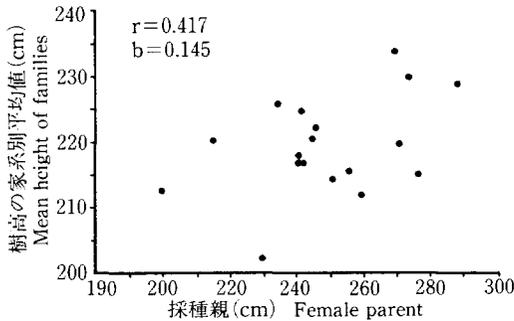


Fig. 13 第2世代の対照個体とその家系平均値による樹高の親子相関

Parent-offspring correlation of plant height in the second generation “control” group

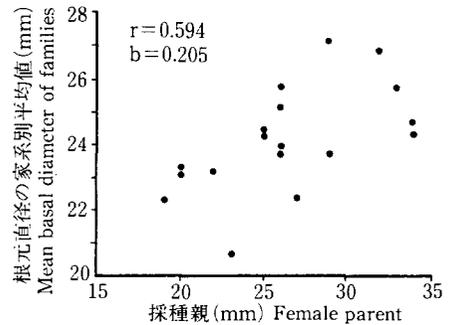


Fig. 14 第2世代の対照個体とその家系平均値による根元直径の親子相関

Parent-offspring correlation of basal diameter height in the second generation “control” group

しによる相加的遺伝分散の減少は認められなかった。なお、第2世代の対照個体系の遺伝率は、集団としての近交係数が極めて小さいので修正しなかった。

3.3 第3世代模型精英樹の選抜方法に関して

精英樹選抜において、家系平均値の高いものをあらかじめ選び、その中の優良個体を選抜したほうが有利か、または、家系にこだわらず優良個体を選抜したほうが有利であるかを知るために次の検討を行った。

Table 11. 第2世代の模型精英樹家系群の樹高についての分散分析
Analysis of variance of height of second generation "plus-tree" families

要因 Factors	自由度 d. f.	平方和 S. S.	平均平方 M. S.	F	平均平方の期待成分 Expected components
採種親 Female parent	10	269 176.66	26 917.666	15.47**	$\sigma_e^2 + 36.64\sigma_{fm}^2 + 132.60\sigma^2$
花粉親 Pollen parent	3	125 394.31	41 798.104	24.03**	$\sigma_e^2 + 36.52\sigma_{fm}^2 + 356.39\sigma_m^2$
家系 Families within groups	28	164 835.51	5 886.982	3.38**	$\sigma_e^2 + 34.27\sigma_{fm}^2$
個体 Individuals in families	1 434	2 494 498.90	1 739.539		σ_e^2
全体 Total	1 475	3 046 535.24			

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

Other symbols are the same as those in Table 9

$\sigma_{fm}^2 = 121,023$, $\sigma_m^2 = 99,999$, $\sigma^2 = 156,439$

$h^2 = 2 \times (99,999 + 156,439) / (1 739,539 + 121,023 + 99,999 + 156,439) = 0,242$

Table 12. 第2世代の模型精英樹家系群の根本直径についての分散分析
Analysis of variance of basal diameter of second generation
"plus-tree" families

要因 Factors	自由度 d. f.	平方和 S. S.	平均平方 M. S.	F
採種親 Female parent	10	5 802.995	580.300	14.31**
花粉親 Pollen parent	3	3 021.829	1 007.276	24.84**
家系 Families within groups	28	4 404.295	157.296	3.88**
個体 Individuals in families	1 434	58 140.050	40.544	
全体 Total	1 475	71 442.699		

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

平均平方の期待成分は Table 9 と同じ

Other symbols are the same as those in Table 9

$\sigma_{fm}^2 = 3,4068$, $\sigma_m^2 = 2,3635$, $\sigma^2 = 3,1289$

$h^2 = 2 \times (2,3635 + 3,1289) / (40,544 + 3,4068 + 2,3635 + 3,1289) = 0,222$

Table 13. 第 2 世代の模型精英樹家系群から選抜された第 3 世代の模型精英樹の家系ごとの個体数
Number of individuals in “plus-tree” families in the third generation selected from each
“plus tree” family in the second generation

雌親♀ 花粉親♂	11	12	13	14	15	16	17	18	19	52	53
1	1/22	2/36	0/38	1/38	8/68	1/34	1/39	4/40	1/41	-	0/39
2	5/34	0/34	0/30	0/36	0/32	1/41	-	0/14	1/39	1/17	0/37
3	0/33	2/38	0/39	0/38	0/37	1/40	0/37	1/5	0/40	4/40	0/25
4	2/36	0/33	0/43	0/36	0/34	0/40	0/36	0/40	0/40	1/18	1/39

Note) 分母は家系別個体数 Denominator is the number of plants within families
分子は選出個体数 Numerator is the number of plus-trees within families

Fig. 4 で第 2 世代の家系別樹高平均値の高いものを採種親単位で見ると、採種親番号 17 と 52 である。これは Table 2 の家系 B10 と B13 に属する個体であるが、その両家系の成績は Fig. 2 のとおりで、B10 は中位以下であり、B13 もトップクラスではない。また、Fig. 4 の採種親には家系番号 B3 に属する個体が採種親番号 11, 18, 19 に用いられているが、その家系群の成長は 11, 18 については比較的によいが、19 についてはよくなく、一定の傾向はない。従って、家系選抜をあらかじめ行って、その家系の中から個体選抜を行う有利性は認められなかった。

第 2 世代の模型精英樹家系群は、第 3 世代の模型精英樹が選抜できる林齢であるから、試験的に模型精英樹家系群と対照個体家系群の群別を無視して、前世代と同様に樹高に関する選抜を実行してみた。その結果、全体の選抜個体数 45 個体のうち、39 個体は模型精英樹家系から選抜され、6 個体が対照個体家系に属した。なお、模型精英樹家系群の個体数は 1 476 であり、対照個体家系の個体数は 2 697 である。従って、それぞれの群別本数に対する選抜本数の比率をみると、前者 $39/1\,476=2.7\%$ 、後者 $6/2\,697=0.2\%$ であり、比率からみて、選抜個体のほとんどは模型精英樹家系に帰属することが明らかにされた。この第 2 世代の模型精英樹家系から選抜された第 3 世代の模型精英樹の 39 個体が、どの家系に所属したかを Table 13 に示した。家系ごとの選抜個体数の最高は 8 個体であるが、この家系の本数は他家系のおよそ 2 倍も多い。家系内個体数の少ないものを除外して考えれば、34 個体から 5 個体が選抜された家系の選抜率 14.7% が最高であった。また、1 個体以上選抜された家系は 19 であり、残り 23 家系からは選抜されなかった。

4 考 察

4.1 第 2 世代模型精英樹の選抜効果と近親交配の影響

2 世代にわたる選抜効果は、第 1 世代の模型精英樹選抜の効果の大きさを示した Figs. 2, 3 と、さらに選抜を重ねた第 2 世代の模型精英樹選抜の効果の大きさを示した Fig. 8, 9 との比較から明らかであった。この差は、根元直径よりも、樹高においてより顕著であったが、この原因は選抜が樹高に基づき行われたことと、根元直径を測定した地際からの 10cm 位置が、根張りの影響で誤差を生じたためと考えられる。実現された選抜効果である第 2 世代における模型精英樹家系群と対照個体家系群との平均値

の差は樹高17.4cmであり、根元直径については1.1mmと比較的に小さかった。これは模型精英樹家系群に多くの近親交配家系群を含むことが原因で選抜効果が低下したと考えられた。そこで、近交係数0の場合の家系平均値の推定値を求め、群間差を検討した結果、樹高25.58cm、根元直径2.23mmと選抜効果の向上が認められた。従って、近親交配をさけて選抜の繰り返しを行えば選抜効果はさらに大きいものとなろう。

4.2 近親交配の生じる原因

精英樹家系群の多くが近親交配となった第1の原因は、第1世代の模型精英樹選抜対象集団が、32母樹家系によって形成されたにもかかわらず、選抜対象となった家系数が7家系に減少したことである。さらに第2世代の模型精英樹の選抜においても、選抜対象となったのは15家系中11家系だけであった。このような家系数の減少は、試みに行った第3世代の模型精英樹の選抜において、選抜された39個体が、全42家系の中の19家系だけから選抜されたことにもみられた（Table 13）。実際の精英樹選抜においては、名精英樹の遺伝的経路が不明だから、当然このような現象が生じると考えられる。

本試験では、家系数が減少した中で、第2世代の模型精英樹選抜のための選抜対象集団を、近親交配がなるべく生じないように部分ダイアレルクロスで育成した。その中でも半きょうだい間の交配による1家系（B5）の近親交配が分散推定に影響を及ぼした。さらに第2世代の模型精英樹選抜効果確認のための交配では、多くの近親交配が生じる結果となり、Figs. 11, 12にみられるように42家系中、28家系が近親交配家系となり、特に全きょうだい間交配による家系は著しい成長低下を示した（Figs. 8, 9, 11, 12）。このように世代を繰り返す集団選抜の場合、当初の選抜個体数を多くとることがいかに重要であるかを本試験の結果は示唆している。なお、Figs. 8, 9の中の×印家系で成長の優れたものがあったが、これはこの時点で成長低下を示さなかっただけであり、その後になんらかの近交弱勢を生じる可能性がある。

4.3 近交弱勢について

近交弱勢による生存への不利な現象が生じることについて、大羽（1977）は有害劣性遺伝子のホモ化によるものと説明しており、また、木村（1960）は、超優性致死遺伝子が、ヘテロで存在するときには、むしろ生存に有利に働き、ホモ化により致死となる場合があると述べている。戸田（1979）は、近交弱勢が選抜効果など遺伝母数の推定に歪みを与える一因になることを報告しており、育種の実行にあたっては近親交配をさけることに充分留意する必要がある。

量的形質の分析において、微働遺伝子の全体を通じての平均的な優性効果をみる方法として、平均優性度がある。この方法は、分散分析の平均平方の期待成分から求めた家系間分散から親間分散を差引き、その値の4倍を優性分散として求め、さらに、優性分散と遺伝子分散の大きさから平均優性度を求めるものである（明石、1972）。この方法により、未選抜集団であるTable 9とTable 10の分散分析表に基づき、平均優性度の計算を行った。得られた、平均優性度は樹高1.218、根元直径1.376で、両形質とも有効遺伝子の頻度を0.5とみなせば超優性（COMSTOCK & ROBINSON, 1952）を示す結果であった。

優性分散の大きさは、交配親内の家系間変動の大きさに規制されるものである。この変動の大きさはFigs. 5, 7にみられるとおり、近交係数の高い（×印や××印のついた）家系の成長量が著しく小さか

ったためにより大きな値になったと推定される。このことと、第3世代模型精英樹の選抜効果が明らかに確認できたことを考え併せると、得られた平均優性度の超優性が1を超えた主な理由は、量的形質における微働遺伝子の全体を通じての平均的な優性効果が超優性を示したというよりも、特定の近親交配家系群に生じた劣性主動遺伝子のホモ化による近交弱勢に起因するものと推定される。

4.4 総合考察

選抜の繰り返しによる選抜効果は、第3世代の選抜効果を予測する第2世代の模型精英樹家系群のデータから得た遺伝率によっても推定された。この遺伝率の値は、対照個体家系から求めた遺伝率と大差なく、選抜の繰り返しによってもなお相加的遺伝分散が維持されていることが認められた。

本試験の第1世代において、自然受粉で得た32家系間の個体群は互いに無縁のものとして取り扱った。しかし、実際には採種親が異なっても、同一花粉親による半きょうだいの子供同士もあるはずである。従って、近縁係数がゼロでなかった可能性もあり、近親交配にはより注意すべきである。

近交弱勢が極めて大きいことが認識される一方で、当初に選抜された個体が相当に多くても、自然受粉による集団を対象として次世代の精英樹を選抜するならば近親交配は急速に進行することが確認された。従って、育種における世代更新には計画的な人工交配が必要となる。しかし、この人工交配においても限定した数の花粉親、あるいは採種親を用いるときは、交配親数だけの半きょうだい家系群の構成となるので近親交配を抑えることは難しい。従って交配の実行にあたっては、各交配親が交配に関与する回数をなるべく少なくした部分ダイアレルクロスとしたほうが望ましい。また、次代精英樹の選抜において、平均成長量の高い家系を選んで、その中から選抜することの必要性は低いので、特定家系からの選抜個体の数に制限を加えることも世代更新の中で近親交配をさけるために有効である。なお、近親交配を抑えるために、各世代で選抜される精英樹に加え、あらかじめ準備された遺伝子保存林からブラス木を供給することも必要であろう。

本試験の問題点の一つとして、第1世代の模型精英樹の検定(千代田試験地)が、選抜地(浅川苗畑)でないとこで実行されたので、家系と試験地との交互作用があれば、選抜効果が低く評価されたと考えられる。しかし、土壌条件等については大差なく、大きな交互作用の影響はなかったであろう。いずれにしても、このように長年月を要する試験においては、家系と年との交互作用も考えなければならぬので、試験回数を多くして精度を高めるよりほかに方法はない。また、本試験はスギの幼齢期における結果であり、壮齢期の林木を対象とした実際の林木育種事業の精英樹選抜にどこまで適用できるかという問題は残る。しかし、成長量など量的形質の遺伝的な発現の仕方が樹齢により著しく異なることは考えられない。

従って以上の結果は、育種の基本として実行されてきた選抜の繰り返し、家畜や作物等と同様にスギでも有効であり、また、世代を重ねる育種過程で近親交配をさける工夫がきわめて重要であることを具体的事例で立証したものである。この結論は、他の林木にも広く適用できると考える。

引用文献

- 明石孝輝：スギ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)
- 明石孝輝：スギの幼齡期における選抜効果，林試研報，320，159～174 (1982)
- 明石孝輝：スギの遺伝母数の推定に関する研究，林試研報，349，1～70 (1987)
- COMSTOCK, R. E. and ROBINSON, H. f.,: Estimation of average dominance genes. "Heterosis":
497～498 (1952)
- FALCONER D. S.: Introduction to Quantitative Genetics, Second Edition, Longman Scientific &
Technical, England, p. 340 (1986)
- 農林水産計算センター：SAS 利用法，p. 121 (1992)
- 木村資生：集団遺伝学概論，培風館，東京，p. 312 (1960)
- 大羽 滋：集団の遺伝，東京大学出版会，p. 164 (1977)
- 戸田良吉：今日の林木育種，農林出版株式会社，東京，p. 230 (1979)

**The selection effectiveness and inbreeding
depression in the second generation of plus-trees
of *Cryptomeria japonica* D. DON**

AKASHI, Takateru ⁽¹⁾

Summary

In order to clarify the selection effectiveness through repetition of mass selection, an experiment was carried out using young *Cryptomeria japonica*. The selection effectiveness, i.e., the difference between the growth of plus-tree families and that of control families became more distinct, in the second generation than in the first generation. However, inbreeding occurred in some families and inbreeding depression was observed. There following two reasons may account for the occurrence of inbreeding. The first is that the plus-trees in the first generation were selected from only seven families of the original population that was composed of 32 open-pollinated families. A similar situation would occur in general breeding programs, if a number of plus-trees were selected from a single stand. The second reason is that the population for selection in the second generation was composed of families originating from an incomplete diallel cross in which small number of pollen parents were used, resulting in an increase of half-sib families. From the results, we can make the following two conclusions; 1) the partial diallel cross design in which each parent participates as few times as possible should be utilized in order to avoid inbreeding in the plus-tree population of the next generation, 2) new plus-trees derived from gene conservation stands should be introduced into the plus-tree population of each generation. It should be noted, however, that plus-trees selected from families with high mean values did not always show better results in the next generation.

Received, September 1, 1993

(1) Bio-resource Technology Division