

林木の遺伝パラメーターの新推定法と選抜指数

畠 山 末 吉 酒 井 寛 一¹⁾

A new method of estimation of genetic parameters in forest trees and selection index

By SUEKICHI HATAKEYAMA and KAN-ICHI SAKAI

はじめに

育種の作業でもっとも重要な部分は、いろいろな遺伝子型がまじりあった集団の中から、もっとも優れた系統を作りだすような個体を表現型で選抜することである。この表現型が遺伝子の効果でなく環境効果のみによっているとすれば、その選抜は失敗するだろう。選抜が成功するかどうかを決定するのは個体の表現型そのものではなく、その個体の中に含まれている遺伝子効果の大きさによって決まるにちがいない。したがって、遺伝力、遺伝相関などの遺伝パラメーターの推定値が育種技術のうえで必要になってくる。遺伝力は選抜の時期や方法を決めるとか選抜効果を予測するうえで重要であり、遺伝相関はある形質にたいする選抜が、他の形質におよぼす影響を知るとか選抜指数をつくる際に必要である。

わが国では、表現型による優良個体、いわゆる精英樹を選抜し、これらの無性繁殖した子供群で採種園や、採穂園を造成する育種事業計画を組織的に進めてきたが、この育種方法による改良効果や、林木の育種によって量的な生産が確実に向上するという理論的な根拠にもとづいたものではない。これは、林木の育種においては遺伝パラメーターの情報が少ないことが原因である。育種の方法についてもいまおこなっている精英樹選抜による育種を第一にとりあげるべきか、交雑や、突然変異による育種に重点をおくべきかも理論的に判断したものでなかった。

しかし、最近になって、林木においても WRIGHT・BINGHAM・DORMAN ら (1958) は地域集団間の遺伝変異の重要さを力説し、戸田 (1957, 1959, 1961) は、*Cryptomeria Japonica* D・DON の主要形質で広義の遺伝力を推定し、タネ繁殖による母樹別の次代検定林を分散分析して相加的遺伝子効果のみの狭義の遺伝力を推定した。

更に *Pinus monticola* LAMB. の Blister rust の抵抗性に関する遺伝パラメーターと選抜効果について BINGHAM・SQUILLACE・WRIGHT ら (1960) の研究がある。これは家系群を分散分析し広義と狭義の抵抗性についての遺伝力を推定したもので、これらの結果から Blister rust の抵抗性育種における選抜効果などにふれている。CALLAHAM・HASEL ら (1961) は、*Pinus ponderosa* LAWS. の 15 年生と 2 年生における遺伝力や成長とタネの大きさ、発芽率、タネと海拔高の影響を知るために家系群の分散分析をおこない、苗畑において苗木を選抜する方法を示唆した。ZOBEL (1961) は、Pine の遺伝力を推定し、CAMPBELL (1961) は *Pseudotsuga menziesii* でクローネの形態を構成している諸要素の Repeatability (反復力) の研究を報告している。

1) 国立遺伝学研究所

〔北海道光珠内林木育種場報告・N0.2, 1963年7月〕

一般的な意味で林木という概念とは少し異なるが LIYANAGE・SAKAI(1960), SAKAI (1960 a, b)は, ココヤシの家系群を分散分析と共分散分析して, 重要形質の遺伝力と遺伝相関を推定し, この遺伝パラメータをつかって選抜指数などを報告した。

しかし, これらの諸研究における遺伝パラメータの推定方法は, つぎの2方法を原則としている。

1. 遺伝分散を含まないクローン集団の表現型分散をしらべて環境分散の推定値とし, 遺伝変異を含むミシヨウ集団の表現型分散と, さきに推定した環境分散の推定値との差を遺伝分散の推定値とする。

2. 集団内の全個体が完全に無作為交配すると仮定し, その集団から無作為に母樹を選び, それらの家系群を分散分析して家系間と家系内の分散を計算し, この分散の期待成分としての遺伝分散と環境分散を推定する。

これらの方法を実際に応用する場合には, つぎの条件を考慮しなければならない。まず第1の方法を考えると, 目的の樹種がサシキなどの無性繁殖がむづかしいとすればこの方法を採用できない。また無性繁殖できる樹種でも, ミシヨウ集団とサシキクローンの集団が地域的にはなれている場合はもちろん, 同一地域内でもこの2つの集団の単純な比較だけでは環境変異のちがいをとり除くことはできない。さらに樹令がちがう場合などは対象外である。

第2の方法では, 研究の対象になる林分を探しだすのが容易でない。仮に, 似たような母樹別の後代家系群でも, もとの集団から母樹が無作為にとられていないとか, わずかに数個体の母樹が作作的にとられているものが多い。したがって遺伝パラメータを推定しようとするれば, 今から新たに研究の対象となる条件を備えた次代検定林の造成をまつより方法がない。

このことが, 育種技術を進歩させるうえに必要な遺伝パラメータの研究を広くおこなわせなかった原因になっているとおもわれる。ところが, 1938年 SMITH が苗畑土壌の肥沃度の試験で, プロット間の平均分散がプロットの大きさにともなって理論的に期待される値よりも減少することから1つの実験的法則を報告した。この研究を基盤にして, SHRIKHANDE (1957)はココヤシのミシヨウ集団の表現型分散を, 遺伝分散と環境分散に分割して推定する研究を報告した。

私たちは, このSHRIKHANDEの方法を応用して, 林木の各部分形質の遺伝力を推定することを考えた。すなわちSHRIKHANDEの遺伝パラメータ新推定法を実験的に証明すること, およびこの考え方を拡張し共分散推定に適用できるかどうかを検討し, さらにトドマツのミシヨウ集団で遺伝パラメータを推定し, この遺伝パラメータをもちいて, 林木の各部分形質をもとにして, 理想的な遺伝子型の個体を選抜する基準である選抜指数を採用したときの選抜効果を求めた。

この報告をまとめるにあたって, 有益な助言を提供していただいた Indian Council of Agricultural Research の V. G. PANSE 博士に心から感謝を捧げる。博士の情報がいただけなかったとすれば, 私たちはさらに長い時間この問題を解決できなかったであろう。またとりまとめの期間中, いろいろご便宜をいただいた国立遺伝学研究所の諸氏, 測定に多大のご協力をいただいた北海造林務部造林課, 中島庄一, 中田和雄, 北海道光珠内林木育種場川口優, 安達芳克, 石上勝正, 近久明男の各氏に厚くお礼を申し上げる。

材料と方法

この研究にもちいた材料は, 第1表の2樹種3集団である。

旭川・池田の両集団は遺伝的な関係はないとおもわれる。サシキ集団の *Populus euramericana* c.v. I-476 は現地適応試験地の1反覆区100本全数を調査した。この集団の植栽間隔は5×5mである。ミシヨウ集団における標本のとりかたは, 標準地調査と同じ要領によって集団内の一定地域の全本数を毎木調査した。旭川集団の平均樹間距離は約3×3mで標本数は264本, 池田は平均樹間距離が約2.7×2.7m, 標本数は272本である。この3集団は生物学的か物理的かはあきらかでないが, 多少欠株があるだけで比較的斉一な造林地である。ことに, *Populus euramericana* c.v. I-476の集団は100本のうちわずか3本の欠株が認められるだけである。調査した個体は位置がわかるように各個体の位置を方眼紙のうえにプロットし個体番号をつけた。

Populus euramericana c.v. I-476で測定した形質は, 樹高, 胸高直径, クローネ幅である。樹高, クローネ幅はメートル単位で実測し, 胸高直径は布製巻尺でセンチメートル単位で実測した。トドマツのミシヨウ集

Table 1 . Species and locations of trees measured .

Species	Age	Location	Summary
<i>Populus euramericana</i> c . v . I - 476	5	Hakodate plantation 北海道函館林務署湯川事業区 59 林班 い小班	By use of pure clones
<i>Abies sachalinensis</i>	36	Asahigawa plantation 北海道旭川林務署当麻事業区 7 林班 ほ小班	By use of stand grown form seed
<i>Abies sachalinensis</i>	36	Ikeda plantation 北海道池田林務署大津事業区 1 林班 に小班	By use of stand grown form seed

団における標本のとりかたは、標準地調査と同じ要領によって集団内の一定地域の全本数を毎木調査した。旭川集団の平均樹間距離は約 3×3m で標本数は 264 本、池田は平均樹間距離が約 2.7×2.7m、標本数は 272 本である。この 3 集団は生物学的か物理的かはあきらかでないが、多少欠株があるだけで比較的斉一な造林地である。ことに、*Populus euramericana* c . v . I - 476 の集団は 100 本のうちわずか 3 本の欠株が認められるだけである。調査した個体は位置がわかるように各個体の位置を方眼紙のうえにプロットし個体番号をつけた。

Populus euramericana c . v . I - 476 で測定した形質は、樹高、胸高直径、クローネ幅である。樹高、クローネ幅はメートル単位で実測し、胸高直径は布製巻尺でセンチメートル単位で実測した。トドマツのミショウ集団では、樹高、胸高周囲、枝下高（生枝高と力枝高）、クローネ幅、ミキの細りの 5 つの形質をしらべた。樹高はワイゼ測高器と実測を併用しメートル単位、胸高周囲は地上高 1.2m のミキの周囲を布製巻尺によってセンチメートル単位、枝下高は実測によって力枝高までの高さ、生枝までの高さの 2 つの位置で測定した。クローネ幅は胸高位置のミキの中心から放射状に 8 方向をとり、この線上のクローネ投影を求めメートル単位で測定した。投影には千葉式クローネ投影器を用いた。ミキの細りは、地上高 1.2m のミキの周囲と、3.2 m 高のミキの周囲を測定し、比例計算で 1.0m について 0.5 cm 単位でミキの細りを求めた。

遺伝分散および環境分散の推定は SHRIKHANDE(1957)の方法にしたがった。これと同じような方法で遺伝共分散(遺伝相関)と環境共分散(環境相関)の計算をおこなった。選抜指数の計算は、HAZEL(1943)や、その他多くの研究者によって報告されてきた選抜指数を林木の選抜方法として導入したもので、実際の計算は主として HOGSETT・NORDSGOK ら(1958)の行列式による求め方にしたがった。とくに考慮したことは単木の成長量でなく、単位面積の木材生産量を最大にするような選抜基準を作ったことである。

分析の統計学的方法

分析の方法を簡単に説明するとつぎのようになる。

林木間における表現型の変異性は遺伝的な要素と環境要素に影響されている。いれかえると、林木間の表現型分散は遺伝分散と環境分散のそれぞれ独立した 2 つの要素の和であると考えられる。

もし遺伝子効果と環境効果が相加的に働くとするれば、個体の表現型は

$$y = g + e$$

y : 林木のある形質の表現型, g : 遺伝子の効果, e : 環境の効果
とあらわすことができる。

以上のように変異は分散で測ることができるから表現型変異の構成を分散でしらべてみると、プロット間の平均分散はつぎのようになる。

$$V_{(X)} = \frac{(\bar{y}_i - \bar{y})^2}{c-1} = \frac{(\bar{g} - \bar{g})^2}{c-1} + \frac{(\bar{e}_i - \bar{e})^2}{c-1} + 2 \frac{(\bar{g} - \bar{g})(\bar{e}_i - \bar{e})}{c-1}$$

もし遺伝子効果と環境効果との間に相関がない、いいかえるといろいろな遺伝子型の林木が、環境にたいして全くランダムに配置されているとすれば共分散の項は0となる。ここでプロットそれ自身も遺伝子型のランダムサンプルであるとするれば、プロット間の平均分散の期待成分は、SHRIKHANDE にしたがってつぎのようにならわされる。

$$V_{(X)} = \frac{g^2}{c} + \frac{e^2}{c^b}$$

$V_{(X)}$ はプロット間の平均分散、 X はプロット内の個体数である。右辺の第2項はSMITHの法則にしたがって推定されるもので、 $\frac{g^2}{c}$ は集団の全遺伝子変動、 $\frac{e^2}{c^b}$ は集団の環境変動である。 b は1から0までの値をとる。ここで両辺をそれぞれ X 倍すればつぎのように書きあらわされる。

$$c \cdot V_{(X)} = \frac{g^2}{c} + \frac{e^2}{c^{1-b}}$$

ここで $\frac{g^2}{c} = G$, $\frac{e^2}{c} = E$, $B = 1 - b$ とおけば

$$c \cdot V_{(X)} = G + E \cdot c^B$$

となり $c \cdot V_{(X)}$ は分散分析表のプロット間の平均平方として直接求められるものである。この分散分析表と分散の期待成分は第2表のようにあらわされる。この分散分析は、いろいろの大きさに階級わけしたプロットのそれぞれについて計算される。

Table 2 . The analysis of variance table with the expectation of mean squares .

Source	d . f .	M.S.	Expectation of M.S.
Between cluster	$c - 1$	$c \cdot \frac{(\bar{y}_i - \bar{y})^2}{c-1}$	$\frac{g^2}{c} + c \cdot \frac{e^2}{c^b}$
Within cluster	$c(c - 1)$	$\frac{(\bar{y}_{ij} - \bar{y}_i)^2}{c(c-1)}$	$\frac{g^2}{c} + \frac{e^2}{c-1} (1 - c^{-b})$
Total	$cc - 1$	$\frac{(\bar{y}_{ij} - \bar{y}_i)^2}{cc-1}$	$\frac{g^2}{c} + \frac{e^2}{c}$

X はさきののべたようにプロット内の個体数であり、 c はプロットの数である。

プロットの形は幾何学的に可能な眼りのいろいろな形にとった。たとえばプロットの大きさ8の場合には、行を1・列を8、(8×1)と行8・列1、(1×8)、行4・列2(2×4)、行2・列4(4×2)というような形である。

このようにして計算したいいろいろなプロットの大きさについてのプロット間の分散は

$$\begin{array}{l} \text{プロットの大きさ1では} \quad 1 \cdot V_{(X)} = G + 1^B \cdot E \\ \text{"} \quad 2 \quad \text{"} \quad 2 \cdot V_{(X)} = G + 2^B \cdot E \\ \text{"} \quad 3 \quad \text{"} \quad 3 \cdot V_{(X)} = G + 3^B \cdot E \\ \text{"} \quad \quad \quad \cdot V_{(X)} = G + \quad \quad \quad \cdot E \end{array}$$

の形で計算される。 B の値は b と同じく1 B 0の値であるから、試行鎖誤法(Trial and error method)によって小数点以下2位までの値を B に与え、それぞれの B 値の場合の G と E の値を最小自乗法によって計算し

た。これによってプロット間の分散の期待値と観測値(分散分析によって求めたプロット間の分散)の残差平方和がもっとも少ない値をとる B_0 値を推定する。この B_0 値のもとで計算した G_0 と E_0 の値が、求める遺伝分散と環境分散の期待値である。

G_0 と E_0 の値が計算できると標準偏差の近似値は SHRIKHANDE によって与えられたごとくつぎの式から求められる。

$$S \cdot E (G_0) = \sqrt{\frac{1}{n} + \frac{\bar{c}^2}{S(c_1^2)}}$$

$$S \cdot E (E_0) = \sqrt{\frac{1}{S(c_1^2)}}$$

$\frac{(R.S.S.)_0}{n-3}$, $S(c_1^2) = (c_1 - \bar{c}_1)^2 n$ はプロットの大きさであり, $(R.S.S.)_0$ は観測値と期待値との間の最小の残差平方和である。このようにして求めた遺伝分散(G_0)と環境分散(E_0)から、表現型の中にしめる遺伝効果の割合をしめす尺度である遺伝力を求めた。

これは集団全体の表現型分散にたいする全遺伝分散、あるいは相加的遺伝子分散の割合としてあらわされるものである。

1つは広義の遺伝力であって

$$h^2 = \frac{G_0}{G_0 + E_0}$$

であらわされ狭義の遺伝力は

$$h^2 g^2 = \frac{g_0}{G_0 + E_0}$$

であらわされる。

G_0 は優性、上位性などの効果の影響を含んだ全遺伝分散であり、 g_0 は相加的遺伝子効果のみの分散である。私たちが推定した遺伝力は、広義の遺伝力である。

形質間の遺伝相関の計算は遺伝分散推定の場合と全く同じ方法によって推定できる。すなわち、

$$W_{(j)} = W_G + W_E \cdot 1^{-k} = W_G + W_E \cdot k$$

によって求めることができる。 $W_{(j)}$ はプロット間における形質間の共分散をあらわし添字の G , E はそれぞれ遺伝的、環境的ということの意味する。

遺伝共分散 (W_G) および環境共分散 (W_E) は遺伝分散や環境分散を推定した場合と同じく b の代りにもっとも合理的な k の値を見つけることによって推定した。

遺伝相関と環境相関はよく知られているようにつぎの式からえられる。

$$r_G = \frac{W_G}{\sqrt{G_1 \times G_2}} \quad r_E = \frac{W_E}{\sqrt{E_1 \times E_2}}$$

選抜指数の構成は HAZEL(1943)や HOGSETT・NORDSKOG ら(1958)によって研究されている。

選抜指数が目的とするのは、各部分形質から総合価値を判断する基準を作るというものであって、各部分形質の遺伝力と部分形質間の遺伝相関を考慮しながら、可能な範囲でもっとも総合価値の高い遺伝子型をもった個体を選抜する指数を作ることである。

総合的な形質の遺伝子価は、いくつかの各部分形質の遺伝子価の1次結合であるとする HAZEL (1943)の符号をもちいて理論のあらましを説明すると

$$H = {}_1G_1 + {}_2G_2 + \dots + nG_n$$

i は経済的価値その他によって、はじめから決められている価であり、 G_i は個々の形質の遺伝子の効果である。

そして H は選抜の目標となる総合形質の遺伝子価である。したがって、実際の選抜にはこの H の大きいものを判定し選びだせばよいが現実には、 H の大きさは不明である。また選抜の尺度となるのは表現型であるから、各個体の表現型を尺度にしてなるべく正確な H を推定できるような選抜基準 (I) を作って選抜しなければならない。

いま表現型による選抜指数を I とし、選抜したものの H の平均値を (\bar{H}) とすれば

$$\bar{H} = (i)R_{IH} / \sigma_H$$

(i) はもとの集団の平均値と選抜された個体群の平均値との差、つまり選抜差であらわされる。 R_{IH} は I と H の相関係数、 σ_H は選抜しないもとの集団の H の標準偏差である。選抜差 (i) および σ_H は、最初から与えられた値であり、目的は \bar{H} を最大にすることにあるから、 R_{IH} 、つまり I と H との相関が最大になるような I を決めることである。そこで I をつぎのようにあらわすと

$$I = b_1 \times X_1 + b_2 \times X_2 + \dots + b_n \times X_n$$

X_i は各部分形質の表現型、 b_i は R_{IH} を最大にするように選ばれた偏回帰係数である。したがって選抜指数を

作るということは、この b_i 価を求めるということである。

実際はつぎの連立方程式からもえられる。

$$\begin{aligned} b_1 V_{P1} + b_2 W_{P1P2} + b_3 W_{P1P3} &= a_1 V_{G1} + a_2 W_{G1G2} + a_3 W_{G1G3} \\ b_1 W_{P1P2} + b_2 V_{P2} + b_3 W_{P2P3} &= a_1 W_{G1G2} + a_2 V_{G2} + a_3 W_{G2G3} \\ b_1 W_{P1P3} + b_2 W_{P2P3} + b_3 V_{P3} &= a_1 W_{G1G3} + a_2 W_{G2G3} + a_3 V_{G3} \end{aligned}$$

ここでは部分形質を3つとした。 V_{P1}, V_{P2}, \dots は各部分形質の表現型分散であり、 $W_{P1P2}, W_{P1P3}, \dots$ は各形質間の表現型共分散、 V_{G1}, V_{G2}, \dots は各部分形質の遺伝分散、 $W_{G1G2}, W_{G1G3}, \dots$ は各形質間の遺伝共分散である。添字の 1, 2, ... は各形質に与えられた経済的価値の重みづけの係数であり、 b_1, b_2, \dots などが求める未知数である。実際の計算は、HOGSETT・NORDSKOG らによってなされた行列式による解き方がより簡単である。

IV . 研究の結果

I . 理論の合理性の検定

Populus euramericana c. v. I-476 のサシキクロ - ンの集団を材料にし、理論の合理性について実験的な検討をおこなった。

この集団は5年生で97本から構成されている。個体ごとに樹高、胸高直径、クローネ幅を測定した。

調査の方法は、前節でのべたように集団全体を1から10までの大きさのプロットに分割し、プロットごとに分散分析しそれぞれプロット間、プロット内の分散を計算した。

樹高についてプロット間、プロット内の分散分析の結果を1例として第3表にしめす。

分析の第一としてこの10箇の方程式のもっとも適切な b の値を決定し、期待される G と E の値を最小自乗法によって計算したものが第4表である。この分析の目的は、このポプラ栄養系の集団は、理論的には遺伝変異を含まない管であるから SHRIKHANDE の方法で計算した場合に遺伝分散は0でなければならない。もし0でなければこの集団に突然変異による遺伝変異が生じたか、あるいはこの推定の方程式が合理的でないかのどちらかで

Table 3 .Between cluster and within cluster mean squares for tree height of *Populus euramericana* grown in Hakodate,Hokkaido.

Plot size	Shape	Between cluster M.S.	d.f.	Pooled between cluster M.S.	Within cluster M.S.	d.f.	Pooled within cluster M.S.
1	1	0.28299	96	0.28299			
2	2 × 1	0.49447	38	0.45706	0.06788	40	0.07695
	1 × 2	0.42681	47		0.08468	47	
3	3 × 1	0.56663	18	0.59934	0.07474	38	0.10473
	1 × 3	0.56318	28		0.12345	58	
	2+1 *	0.65271	30		0.10559	62	
4	4 × 1	0.66389	18	0.65473	0.08535	57	0.12489
	1 × 4	0.68240	21		0.17102	66	
	2 × 2	0.61085	17		0.11023	54	
5	5 × 1	0.75229	17	0.64759	0.10356	72	0.15409
	1 × 5	0.54481	16		0.24176	68	
	2+3 *	0.63965	17		0.12183	72	
6	6 × 1	0.25629	14	0.67237	0.21198	75	0.15317
	3 × 2	0.90555	11		0.12390	60	
	2 × 3	0.07990	8		0.09452	45	
8	8 × 1	0.31606	9	0.57851	0.21854	70	0.16151
	4 × 2	0.59569	7		0.16806	56	
	2 × 4	0.87625	8		0.09232	63	
10	10 × 1	0.35467	6	0.98684	0.32555	63	0.21215
	5 × 2	1.23933	6		0.21182	63	
	2 × 5	1.27312	8		0.12420	81	

* Neighboring trees in adjoining rows are grouped

Table 4 .The *b*, *G* and *E* values obtained two ways of solution (and) from a clonal forest of *Populus euramericana* .

Character	<i>b</i>		<i>G</i>		<i>E</i>	
	()	()	()	()	()	()
Tree height	0.64	0.57 ± 0.126	-0.0722 ± 0.1836	-	0.4038 ± 0.1054	0.3220 ± 0.0838
Trunk size	0.61	0.56 ± 0.246	-0.0949 ± 0.1058	-	0.7027 ± 0.0182	0.5958 ± 0.1615
Crown size	0.81	0.78 ± 0.137	-0.0009 ± 0.0787	-	0.0710 ± 0.0071	0.0674 ± 0.0915

ある。いいかえると、この方程式によって推定した遺伝分散の値を知ることによって、この方程式の合理性を実験的に証明しようと考えた。結果は第4表(I)のとおりで調査した3形質の遺伝分散は、それぞれの標準偏差よりも小さく、0から有意に偏った値でないことがわかる。このことはSHRIKHANDEの方程式の合理性を実験的に証明する1例であると考えられる。

第4表(II)は、この集団のクローン間の分散は全て環境分散であり、方程式は未知数 *E* と *b* のみを含むから最小自乗法によって直接 *E* と *b* を推定したものである。つまり、この場合のプロット間の平均分散は

$$V_{(c)} = \frac{E}{c^b}$$

であるから

$$c \cdot V_{(c)} = E \cdot c^{1-b}$$

したがって

$$\log c \cdot V_{(c)} = \log E + (1 - b) \log c$$

$B = 1 - b$ とおけば

$$\log c \cdot V_{(c)} = \log E + B \log c$$

となるから最小自乗法で B の値と E の値を求めることができる。

この表であきらかなように、(I)および(II)の方法で計算した b の値は、どの形質でも有意な差がない。同様に E の値についても有意な差がないことがわかる。

このことから分散の期待成分に関しては、この方法にしたがって、遺伝分散や環境分散を推定できるという合理性が証明されたと考えることができる。

共分散もこれと同じような計算方法で検討した。その結果は第5表にしめた。

Table 5 .The k , $G \times G$ and $E \times E$ values obtained in two ways of solution () and () from a clonal forest of *Populus euramericana* .

Character	k		$G \times G$		$E \times E$	
	()	()	()	()	()	()
$H \times S$	0.64	0.68 ± 0.184	- 0.1536 ± 0.2503	-	0.5493 ± 0.1389	0.6501 ± 0.1210
$H \times C$	0.78	0.77 ± 0.050	- 0.0108 ± 0.1136	-	0.1211 ± 0.0822	0.1084 ± 0.0305
$S \times C$	0.71	0.62 ± 0.075	- 0.0529 ± 0.1265	-	0.1855 ± 0.0803	0.1268 ± 0.0499

* H : Tree height ; S : Trunk size ; C : Crown size .

この結果から共分散推定についても同様な証明がなされたと認められる。

2 . トドマツ (*Abies sachalinensis* MASTERS) 集団での遺伝パラメターの推定

この研究に供された材料は2つの地方から選ばれた2つの集団である。両集団は北海道中央部の旭川と東部の池田にあって、直線距離で約130 km もはなれ、気象的にも著しい差異がある。旭川地方はやや大陸性気候であるが多雪地帯ともいふべきところであり、池田地方は太平洋岸に近く北海道独特の濃霧地帯であるが冬期の降雪は少ない。

この2つの集団はミショウ繁殖した苗木で造林されたもので、遺伝的に関係がないとおもわれる親集団からそれぞれタネを採取し別々に繁殖したものである。

ここでしらべることは、この2つの集団はそれぞれ量的な各部分形質においてどれだけの遺伝分散を含んでいるかを推定し、表現型分散の中に占める遺伝分散の割合をしらべる、いいかえると遺伝力を推定することである。したがって、分析の方法は前節の *Populus euramericana* c. v. I-476 の場合と同じ方法にしたがって、集団内の個体をいろいろな大きさのプロットにまとめあげ、各主要形質についてプロット間、プロット内の分散を計算した。

第6表は旭川集団の樹高についてプロット間、プロット内の分散分析の結果を例としてしめたものである。この分散分析の結果をもとにし、もっとも適切な n の値を決定し、遺伝分散と環境分散を推定した。

Table 6 . Between cluster and within cluster mean squares for tree height in an *Abies sachalinensis* forest grown in Asahigawa , Hokkaido .

Plot size	Shape	Between Cluster M . S .	d . f .	Pooled Between cluster M . S .	Within cluster M . S .	d . f .	Pooled within cluster M . S .
1	1	1.95127	263	1.95127			
2	2 × 1	1.76721	97	2.11661	1.61242	98	1.47376
	1 × 2	2.41654	113		1.35456	114	
3	3 × 1	2.45568	51	2.66491	1.65971	104	1.60491
	1 × 3	2.81956	69		1.56421	140	
4	4 × 1	2.22471	35	2.88395	1.84424	108	1.70382
	1 × 4	2.85750	44		1.65566	135	
	2 × 2	3.47512	41		1.65307	126	
5	5 × 1	3.61772	33	3.31711	1.51044	136	1.54979
	1 × 5	2.90379	24		1.60332	100	
6	6 × 1	4.02036	22	3.51850	1.63780	115	1.55705
	1 × 6	3.67466	15		1.41462	80	
	3 × 2	2.49777	18		1.43421	95	
	2 × 3	3.76800	20		1.68828	105	
8	8 × 1	4.77337	17	3.53037	1.54263	126	1.61762
	1 × 8	3.55475	12		1.43706	91	
	4 × 2	2.06037	16		1.68659	119	
	2 × 4	4.22660	15		1.77544	112	

この表でわかることは、プロットの大きさに比例しプロット間の分散は著しく増加しているが、プロット内の分散はほとんど変わらない程度の増えかたである。分析した形質は、経済的に主要とおもわれる樹高、胸高周囲、枝下高(生枝高)、クローネ幅、ミキの細りの5つの形質である。これらの各形質について、遺伝分散、環境分散、遺伝力を推定した結果は第7表にしめた。

この表について考えると、各部分形質のみの推定値は同一集団内でも形質によって、それぞれ特定の値をしめし、また同一形質でも集団が変わると異なった値をしめた。この b はプロット内の環境相互間の相関係数であり、プロット内土壌の肥沃度のある大きさに原因しているとおもわれるから(SHRIKHANDE1957)、各部分形質

Table 7 . Estimated values of genotypic and environmental variances and heritabilities for tree height , stem girth , clear length , crown size and taperness in *Abies* grown in Asahigawa and Ikeda districts , Hokkaido .

Caharacter	Asahigawa				Ikeda			
	b	$\frac{2}{g}$	$\frac{2}{e}$	h^2	b	$\frac{2}{g}$	$\frac{2}{e}$	h^2
Tree height	0.51	0.7569 ± 0.1007	1.1029 ± 0.1007	0.41	0.09	1.7767 ± 0.1237	1.1337 ± 0.0973	0.61
Stem girth	0.61	166.59 ± 27.62	45.93 ± 15.84	0.78	0.21	102.42 ± 14.07	31.64 ± 1.36	0.76
Clear length	0.38	0.4002 ± 0.1229	1.5405 ± 0.1578	0.20	0.16	0.1009 ± 0.0336	1.4483 ± 0.0936	0.07
Crown size	0.01	0.3869 ± 0.0132	0.0533 ± 0.0089	0.88	0.01	0.1906 ± 0.0212	0.0261 ± 0.0014	0.88
Taperness	- 0.28	0.6691 ± 0.0860	0.0108 ± 0.0011	0.98	0.31	0.7469 ± 0.0258	0.0533 ± 0.0093	0.95

ごとに、また各集団ごとにそれぞれ特定の値をとることは当然であろう。bの値を決定し、それから推定した各部分形質の遺伝力は、集団がちがってもそれぞれの形質に関しては似た値をとっていることがわかる。

推定した5つの各部分形質のうち、もっとも高い遺伝力の値をしめしたものはミキの細りで、**0.98**、**0.95** とほとんど1に近い。これについて高い値をしめしているのがクローネ幅で両集団とも**0.88**、胸高周囲は旭川集団で**0.78**、池田集団が**0.76**である。樹高は両集団とも中間の値をしめし旭川は**0.41**、池田は**0.61**である。もっとも低い値は枝下高で、旭川集団が**0.20**、池田集団は**0.07**であった。枝下高は、材料および方法のところでもふれたようにクローネを形成している最下位の枝とか、あるいは力枝高というところでなく、当年枝の不定芽以外の生枝で、枝の太さが**1.0cm**以上あればそれを枝下高の位置として測定したので、多くの場合環境条件によって発生した不定芽も測定され、環境変動の中に測定に伴う誤差変動が含まれたものと推察される。したがって枝下高として測定する場合、これと別の場所をとれば遺伝力はさらに高い値になるとおもわれる。

共分散も分散をしらべたと同じ要領で分析した。まず各部分形質間の共分散分析をおこない、もっとも合理的なkの値を決め、遺伝共分散と環境共分散の2要素に分割し推定した。その結果は第8表にしめすとおりである。

Table 8 . Estimated values of genetic and environmental covariances and genetic and environmental correlations among four characters in *Abies* .

Population	Characters	k	W_P	W_G	W_E	r_P	r_G	r_E
Asahigawa	H×G	0.71	13.854	5.3494 ± 0.2321	8.5051 ± 1.5469	0.697	0.476	1.130
	H×C	- 0.10	0.310	0.3104 ± 0.0570	- 0.0009 ± 0.0010	0.342	0.566	- 0.001
	H×T	0.47	0.400	0.3689 ± 0.916	0.0310 ± 0.0430	0.348	0.507	0.282
	G×C	0.02	6.638	6.3624 ± 0.8831	0.2760 ± 0.1935	0.699	0.782	0.179
	G×T	- 0.92	7.947	7.8295 ± 0.7691	0.1177 ± 0.0306	0.647	0.725	0.167
	T×C	- 0.35	0.269	0.2594 ± 0.0872	0.0098 ± 0.0032	0.423	0.495	0.407
Ikeda	H×G	- 0.17	9.482	9.0021 ± 0.3705	0.4801 ± 0.0276	0.875	0.667	0.480
	H×C	0.38	0.100	- 0.7560 ± 0.0943	0.1752 ± 0.0382	0.125	- 0.130	0.981
	H×T	0.05	0.430	0.3689 ± 0.1311	0.0614 ± 0.0131	0.285	0.320	0.307
	G×C	0.64	3.496	2.5972 ± 0.1375	0.8990 ± 0.0837	0.645	0.581	0.939
	G×T	- 0.90	3.472	3.4111 ± 0.3900	0.0613 ± 0.0079	0.390	0.390	0.061
	T×C	0.90	0.131	0.1890 ± 0.0392	0.5824 ± 0.0342	0.317	0.503	0.006

* H : Tree height ; G : Stem girth ; C : Crown size ; T : Taperness .

この表であきらかなように、共分散を計算した12例のうち、kの値が理論的に期待できない数値、つまりkが負の値になるものが5つの形質間の共分散推定の際にあらわれた。

推定した共分散および相関は、樹高と胸高周囲、樹高とクローネ幅、樹高とミキの細り、胸高周囲とクローネ幅、胸高周囲とミキの細り、ミキの細りとクローネ幅である。

表現型の相関は、両集団とも樹高と胸高周囲、胸高周囲とクローネ幅間の相関が正でもっとも高く、ついで胸高周囲とミキの細り、ミキの細りとクローネ幅の正の相関で、低い正の相関をしめしたのは樹高とミキの細り、樹高とクローネ幅の相関係数である。

遺伝相関は表現型相関よりも集団間の差異が大きい、樹高とクローネ幅の間の相関が正と負になっているのみで、傾向としてはやや類似しているとみられる。樹高とクローネ幅との遺伝相関において、旭川集団は

+0.566 で、池田集団では -0.130 となっている原因が、遺伝的差異にもとづくものか、その他の原因によるものかはあきらかでない。池田集団の樹高とクローネ幅の間の負の遺伝相関を除いて、他の形質間の遺伝相関はすべて正である。このことは、ある形質にたいする正の選抜がこれと遺伝相関のある他の形質の遺伝子型を正の方向に進歩させるだろうということを意味する。

環境相関は遺伝相関よりもさらに著しいバラツキがある。樹高とクローネ幅との相関は、旭川集団での弱い負の相関 (-0.001) が池田集団では高い正の環境相関 (+0.981) となり逆の関係にあることが注目される。また旭川集団で樹高と胸高周囲との間の環境相関が理論的な値をこえる高い正の相関 (+ 1.130) であることも検討しなければならない。

全体的にいえることは、各形質間の相関において遺伝相関に比較して環境相関が集団のちがいによって相関係数が大きく変ることである。

以上の結果から、遺伝力については両集団とも似た推定値がえられたが、遺伝相関や環境相関の推定値が大きくちがった原因が両集団の遺伝的差異によるものか、あるいはその他の原因かはあきらかにできなかった。

3. kとbの推定値の関係

kの推定値が2つの形質のみを推定値のどういう函数であるか、もっと単純な形で考えればkの推定値が2つのbのどういう平均値であるかをしらべた。考えられる函数は無数に近いほど多いから、それらのすべを検討する労力的な困難さと、価値の問題から第9表にしめすように、もっとも単純な

$$\frac{2}{\frac{1}{b_1} + \frac{1}{b_2}}, \sqrt{b_1 \times b_2}, \frac{b_1 + b_2}{2}, \sqrt{\frac{b_1^2 + b_2^2}{2}}$$

の4つの函数について検討した。

Table 9 .Relation between k and b's in a clone of Populus.

	$\frac{2}{\frac{1}{b_1} + \frac{1}{b_2}}$			$\sqrt{b_1 \times b_2}$			$\frac{b_1 + b_2}{2}$			$\sqrt{\frac{b_1^2 + b_2^2}{2}}$		
	H×T	H×C	T×C	H×T	H×C	T×C	H×T	H×C	T×C	H×T	H×C	T×C
k computed	0.625	0.715	0.696	0.625	0.720	0.703	0.625	0.725	0.710	0.625	0.730	0.717
k observed	0.64	0.78	0.71	0.64	0.78	0.71	0.64	0.78	0.71	0.64	0.78	0.71
Discrepancy	0.004403			0.003673			0.003050			0.002582		
k computed	0.565	0.659	0.652	0.560	0.668	0.661	0.565	0.675	0.670	0.565	0.682	0.679
k observed	0.64	0.78	0.62	0.68	0.77	0.62	0.68	0.77	0.62	0.68	0.77	0.62
Discrepancy	0.026643			0.026356			0.024750			0.024263		

この表は *Populus euramericana* c. v. I-476 の集団でしらべたもので、Iは遺伝分散があるものと仮定し、新推定法によって計算したもので、は個体間の分散はすべて環境分散のみであるという仮定から、最小自乗法によって計算したものである。

この2つの方法で推定したkの推定値と、bの推定値の関係をしらべるため、kの観測値と計算値との間の残

差平方和をそれぞれの函数について求めたところ I の場合でも の場合でも、つねに $\sqrt{\frac{b_1^2 + b_2^2}{2}}$ の函数が観測

値とよく一致する。いいかえると、 $\sqrt{\frac{b_1^2 + b_2^2}{2}}$ の函数がこれら 4 つのうちで、 b と k との関係をもっとも適切

にあらわすものであるとおもわれる。同様な方法でトドマツについても k と b との間の関係をしらべた。ただ旭川の集団は第 7 表であきらかなように、ミキの細りの b の推定値が負の値だったので計算できなかった。この関係は第 10 表にしめすとおりである。

Table 10 .Relation between k and b 's in an *Abies* population in Ikeda .

		k com- puted	k ov- served	Discrep- ancy			k com- puted	k ov- served	Discrep- ancy
$\frac{2}{\frac{1}{b_1} + \frac{1}{b_2}}$	$H \times G$	0.126	- 0.17	2.7111	$\frac{b_1 + b_2}{2}$	$H \times G$	0.150	- 0.17	2.4696
	$H \times C$	0.018	0.38			$H \times C$	0.050	0.38	
	$H \times T$	0.140	0.05			$H \times T$	0.200	0.05	
	$G \times C$	0.019	0.64			$G \times C$	0.110	0.64	
	$G \times T$	0.250	- 0.90			$G \times T$	0.260	- 0.90	
	$T \times C$	0.019	0.90			$T \times C$	0.160	0.90	
$\sqrt{b_1 \times b_2}$	$H \times G$	0.137	- 0.17	2.6310	$\sqrt{\frac{b_1^2 + b_2^2}{2}}$	$H \times G$	0.162	- 0.17	2.3025
	$H \times C$	0.030	0.38			$H \times C$	0.065	0.38	
	$H \times T$	0.167	0.05			$H \times T$	0.228	0.05	
	$G \times C$	0.046	0.64			$G \times C$	0.149	0.64	
	$G \times T$	0.255	- 0.90			$G \times T$	0.265	- 0.90	
	$T \times C$	0.056	0.90			$T \times C$	0.219	0.90	

この表であきらかなように、2 つの b の値と k の推定値の関係で観測値と計算値の k の間の残差平方和がもっとも小さい函数は第 9 表の *Populus euramericana* c.v.I-476 の場合と同様 $\sqrt{\frac{b_1^2 + b_2^2}{2}}$ であることがわかる。

V . 選抜指数の構成と選抜効果

第 8 表であきらかなように、トドマツの旭川集団の樹高とクローネ幅および胸高周囲とクローネ幅との形質間には正の遺伝相関があり、その係数はそれぞれ $r_{Gg}=0.566$, $r_{Gc}=0.782$ と高い正の相関関係がある。たとえば樹高について正の方向に選抜すれば、それにともなってクローネ幅の大きさも遺伝的に進歩する。また胸高周囲で遺伝的進歩を期待する選抜をおこなえば、クローネ幅の大きさも遺伝的に進歩する。

さきののべたとおり、育種目標が単位面積当りの多収性であるならば、樹高と胸高周囲が大きく、クローネ幅が小さい遺伝的素質の個体を選ばなければならない。ところが、ここでみられる形質間の遺伝相関は育種目標にたいして有利な関係ではない。一般に、樹高の高いミキの太いものはクローネ幅も大きいという遺伝的関係が認められるから、単位面積の生産を向上させるために密植しても、それらの個体群は遺伝的にクローネ幅が大きいから、樹高とかミキが太ると同時にクローネがひろがり、相互に競合しあうため受光量が減り単位面積の多収性という目的に合致しない。つまり、単独形質を基準にして選抜するならば、樹高が高くミキの太い、クローネ幅の小さいいわゆる単位面積の最大生産という目的にあう遺伝的素質の個体を選抜することは不可能になる。このため、単独形質で選抜する代り選抜指数の考え方を導入して目的にあった総合的遺伝子面の高い個体を選抜しなければならない。

選抜指数は、さきにのべたとおり b_i の値を決定するために連立方程式を解くか、あるいは行列式をつかって計算できる。この b_i の値を決定するためにはまず、各形質の経済的価値 a_i を決定しなければならない。

それぞれの形質にたいする重みづけの係数は、それぞれの形質が1単位増加した場合の、単位面積の木材生産量の向上程度に経済的価値を与えて決定した。経済的価値は、木材生産量の増加を m^3 で算出し円単位で計算した。相対的な経済価値はこの研究では胸高周周の経済価値を基準に考えた。

Table 11 . Relative economic weights to be assigned to tree height, stem girth and crown size in *Abies*.

Population	Character	Increase in wood volume per ha. per unit increase	Economic value (Yen)	Relative economic value
Asahigawa	Tree height (m)	+ 19.085 (m^3)	+ 66.80	+ 2.2014
	Stem girth (cm)	+ 8.800 (m^3)	+ 30.80	+ 1.0000
	Crown size (m)	- 131.543 (m^3)	- 460.00	- 14.9480
Ikeda	Tree height (m)	+ 19.525 (m^3)	+ 63.84	+ 2.2014
	Stem girth (cm)	+ 8.869 (m^3)	+ 31.04	+ 1.0000
	Crown size (m)	- 106.178 (m^3)	- 371.62	- 11.9718

計算結果は第 11 表にしめた。計算の方法は、たとえば旭川集団の平均樹高が 1.0m増加したとすればヘクタールあたりの木材生産量は、もとの集団に比較し 19.085 m^3 の増収を意味し、クローネ幅が平均で 1.0 m 増えると、ヘクタールあたりの木材生産量はもとの集団にくらべ、131.543 m^3 の減少になることを意味している。

このような関係をもとにして、各部分形質に経済的な重みづけをし、旭川・池田両集団について総合的価値の高い遺伝子価をもつ個体を選抜するため選抜指数を計算した。結果はつぎのとおりである。

旭川集団の選抜指数は

$$I_{(A)} = 0.5755H + 1.0857G - 16.1953C$$

池田集団は

$$I_{(I)} = 8.0665H + 0.1273G - 1.0481C$$

である。

さらにこの指数を簡単にするため、樹高の係数で除すとつぎのような形であらわすことができる。

$$I_{(A)} = H + 1.8865G - 28.1417C$$

$$I_{(I)} = H + 0.0158G - 1.0481C$$

H は樹高、 G は胸高周周、 C はクローネ幅の表現型をあらわす。

また、選抜指数によって個体選抜したときの選抜効果と、各部分形質それぞれの単独形質で選抜したときの選抜効果を比較した。つまり選抜方法によって遺伝的進歩量にどれだけの差があるかをあきらかにするのが目的である。

遺伝的進歩量(Q)は、単独形質のみで選抜したときは

$$Q = i h^2$$

で期待される。ここで Q は遺伝的進歩量をあらわし、 i と h^2 はそれぞれ各部分形質の選抜強度と遺伝力をあらわす。

選抜指数で選抜したとき期待される遺伝的進歩量はつぎの式から計算した。

$$Q = a_1 X_1 + a_2 X_2 + \dots + a_n X_n$$

ここで
$$X_i = \frac{1}{I} (b_1 V_{g_{i1}} + b_2 W_{g_i} + \dots + b_n W_{g_{in}})$$

$$I = \sqrt{b_1^2 V_{c_1} + b_2^2 V_{c_2} + \dots + 2 b_1 b_2 W_{c_1 c_2} + \dots}$$

Q は、総合的遺伝子価の遺伝的進歩量をあらわし、 I はもとの集団 I と遺伝的進歩をした集団の平均値 \bar{I} との差、つまり選抜量の標準偏差である。

第 12 表はいろいろな選抜基準で選抜したとき期待される総合価値における遺伝的進歩量と、各部分形質の遺伝的進歩量をしめしたものである。

Table 12. Genetic gain expected when selected by the selection index or on the basis of simple character.

Population	Selection criteria	Genetic gain in			Aggergate genetic gain	Net efficiency (%)
		Tree height (m)	Stem girth (cm)	Crown size (m)		
Asahigawa	Index(A)	0.101	6.726	- 0.068	6.1343	100
	Tree height	0.555	3.924	0.228	1.7376	28
	Stem girth	0.367	11.429	0.436	5.7195	93
	Crown size	0.468	9.596	0.583	1.9115	31
Ikeda	Index(I)	1.175	5.992	- 0.432	15.021	100
	Tree height	1.041	5.276	- 0.443	12.871	86
	Stem girth	0.778	8.850	0.224	7.881	53
	Crown size	0.676	5.658	0.415	2.178	15

同時に、それぞれの選抜基準によった場合の真の選抜効果を比較した。

この表であきらかなように旭川集団の場合、選抜指数によって選抜したときの総合的遺伝子価の選抜効果を 100 とすれば、樹高のみの単独形質では 28、胸高周囲では 93、クローネ幅では 31 である。同様に池田集団についても選抜指数によって選抜したときの総合的遺伝子価の進歩量を 100 とすれば、樹高のみの単独形質では 86、

Table 13 . Heritability values in *Cryptomeria japonica*

Character	By use of locnes*		By family analysis**
	1957	1961	1959
Tree height	0.68	0.89	0.265
Stem girth	0.58	0.84	0.260
Taperness	0.72	0.74	
Crown size	0.61	0.82	
Bark thickness	0.68	0.44	
Branch angle	0.72		

* The heritability in the broad sense .

** The heritability in the narrow sense .

Remarks : The three groups of estimates obtained from three different populations .

胸高周囲のみでは 53，クローネ幅では 18 となり，選抜指数を使って選抜すれば単独形質を選抜基準とした場合よりも選抜効果が大きいことがわかる。

また池田集団において，樹高のみの単独形質で選抜したとき樹高の遺伝的進歩量が，選抜指数を使って選抜したときの遺伝的進歩量よりも小さいという結果になった。

VI . 討 論

林木育種の分野において戸田(1957, 1959, 1961)は *Cryptomeria japonica* の主要形質の遺伝力を推定した。その方法は無性繁殖した純系集団の表現型分散と，ミシヨウ繁殖した集団の表現型分散の差から全遺伝分散を推定する方法と，ミシヨウの後代検定群を分散分析して相加的遺伝分散を推定するやり方であった。この方法で戸田が求めた *Cryptomeria japonica* の遺伝力は第 13 表のとおりである。

戸田と同様な方法でおこなわれた研究には，BINGHAM・SQUILLACE・WRIGHT (1960)，CALLHAM・HASEL(1961)，ZOBEL (1961)らがあるが，CAMPBELL (1961)は *Pseudotsuga menziesii* で集団内の表現型変動をしらべ，分散分析して各部分形質の Repeatability(反復力)を求めた。CAMPBELL を除いて，いままでおこなわれてきた遺伝パラメータの推定方法は，サシククロンの集団を必要とするか，あるいは後代検定林をもちいなければならなかった。

前者のミシヨウ集団とクローン集団の分散の差から遺伝パラメータを推定するやり方は，クローン化できない樹種に応用することは不可能である。また同一樹種のクローン集団とミシヨウ集団を同一地域で発見しても，この 2 つの集団の環境条件が一定であると仮定する根拠はない。さらに，両集団が地域的に離れている場合には遺伝パラメータを推定する材料になりえないだろう。

後者の後代検定林の家系分析による方法とか，親子回帰によって遺伝パラメータを推定する方法は，もっとも信頼性の高い推定法の 1 つである。しかし，最初から遺伝パラメータを推定する目的で造成した集団でないかぎり，現在の林分の中から研究の対象を探しだすことはほとんど不可能であろう。したがって既往の方法によって遺伝パラメータを推定しようとするれば，新たに研究の対象になる後代検定林を造成し数十年も待たなければならない。

ところが私たちのおこなった新しい推定方法では，つぎの条件を備えておればいかなる樹種でも，どんな樹令の集団でも遺伝力や遺伝相関などの遺伝パラメータの推定が可能である。

1. 同時植栽でしかもその集団内の個体はすべて樹令が等しいこと。
2. 集団内の個体は植栽間隔が比較的斉一であること。
3. 集団内の個体が，人為的にしる自然的な原因にしる著しい被害を受けていないこと。
4. 林木集団が間伐とかその他の原因によって著しく欠株していないこと。

理論的には，遺伝パラメータの推定値はその集団が存在している場所と時に関して一定のものである。まして林木のような多年性植物は，樹令とか年による環境効果の影響が大きいと考えられるから，遺伝パラメータの推定値は，稚樹から成木にいたるまでのあらゆる令階のものについてしらべると同時に，いろいろな環境のところでもしらべなければならない。もしある令階の 2, 3 の集団の遺伝パラメータの推定値から選抜の方法を決定しても，別の令階の別の集団にたいしては誤まる可能性が大きい。この推定法によれば現存する林分のあらゆる令階とあらゆる条件のもとで遺伝パラメータの推定値がえられるから，もっとも適切な選抜の時期や方法を知ることができる。

トマツの旭川・池田両集団は遺伝的關係がないとおもわれたのに両集団の遺伝力の推定値は同じ形質ではほぼ同じ値である。樹高は両集団とも 0.41, 0.61 と中間の値, 胸高周囲は 0.78, 0.76, クローネ幅は 0.88, 0.88 でそれよりやや高く, もっとも高い推定値のえられたミキの細りは 0.98, 0.95, もっとも低い推定値は枝下高の 0.06, 0.20 で両集団とも形質によって同じような推定値がえられた。これにくらべて遺伝相関の推定値は両集団とも共通的でない推定値がえられた。遺伝相関の推定値はそれぞれの集団について特定の値であるか, あるいはあらゆる集団に共通的な値をとるかには林木の育種を進めるうえできわめて重要な意味をもっている。

育種家が特定の形質を組み合わせる品種を作ろうとするとき, その組合せがえられるかどうかの難易は遺伝相関の高低や, 方向(正の相関か, 負の相関か)によって支配される。

また選抜しようとする場合, 目的の形質を直接とりあつかうことがむづかしければ, 目的の形質と高い遺伝相関のある形質を選抜し, 間接的に選抜を成功させることができる。

前述のように, この研究でえられた遺伝相関の推定値は樹高とか, 胸高周囲がクローネ幅と正の関係にある。この重要な3つの形質間に望ましくない正の遺伝相関があるため, 単独形質のみで選抜すれば育種目標である単位面積, 単位時間で最大収穫をあげるような遺伝子型の個体を選抜することができない。したがって林木の育種でもっとも望ましい遺伝子型の個体, つまり総合形質において優れた遺伝子型の個体を選抜するためには, 正確に推定した各形質の遺伝パラメーターをもとにした選抜指数を作って選抜しなければならない。

選抜指数については SMITH(1936), SIMLOTE (1947), ROBINSON (1951), JOHNSON (1955)らがイネの収量について選抜するときは, 収量だけの単独形質で選抜するよりも各部分形質の遺伝パラメーターをもとにして作った選抜指数を基準にした選抜がより効果的であると結論している。ニワトリの産卵率の選抜においても HAZEL(1943), HOGSET(1958)らも同様の結論を下している。私たちの作った選抜指数においても同様な結果になった。

この研究で選抜指数を構成する形質は樹高, 胸高周囲, クローネ幅の3形質であるが, 林木の選抜指数を構成する形質としてこの3つの形質以外は重要でないということではない。したがってより選抜効果の高い選抜基準を作るためには, さらに多くの部分形質の遺伝パラメーターによって構成した選抜指数を作らなければならない。

また, 選抜指数を実際の選抜にもちいるためには, さらに多くの集団を対象に正確な遺伝パラメーターを推定し, 遺伝パラメーターが集団の時と場所において著しく特定の値をとるか, あるいは1つの確率変数であるか検討しなければならない。このことからもっとも適切な選抜の時期と方法が導かれるだろう。

． おわりに

林木ではきわめて困難であった遺伝的パラメーターの推定を, 後代検定林や分離したクローンをもちいないで推定する有効な方法をのべてきた。この方法にしたがって遺伝パラメーターを推定するために必要な条件はつぎのようなものである。

- 1) 林木集団が同じ樹令の林木で構成されていること。
- 2) 林木間の植栽間隔が比較的斉一であること。
- 3) 林分が人工的にも自然的にも被害を受けていないこと。
- 4) 林分が著しく間伐されていないこと。

この推定方法は, 遺伝変異を含んでいない *Populus euramericana* c.v. I-476 の集団を用いて遺伝分散を推定したところ遺伝分散がほとんど0に近い推定値となったことから証明された。さらに, 遺伝的に関係がないと

おもわれたトドマツの2つの集団で求めた遺伝力の推定値は、同じ形質についてはほとんど同じ値をしめしたことから示唆される。

しかし、この結果のみからあきらかに結論をえられなかった点もあるので、将来の研究によって解決しなければならないが、この推定法は林木育種の研究に相当有益となることは疑いない。

また、この方法で推定した遺伝的パラメーターの推定値をもとにして、遺伝的な真の意味の精英樹を選抜するための選抜指数を作成した。

． あらまし

1. SMITH (1938) と SHRIKHANDE (1957) の研究にもとづいて、林木集団の遺伝力、遺伝相関の推定をおこなった。この方法はつぎのような仮定にもとづいている。つまり雑種林木集団または自然交配種子から育てられた林木集団のプロット平均分散や平均共分散の遺伝的要素は、そのプロットに含まれている個体数に逆比例する。また環境要素は個体数の b 乗に逆比例する。したがって b 値は林木の形質と、林分の環境条件の変動の型によって決定される定数である。これを方程式としてあらわせばプロット間の平均分散はつぎのとおりである。

$$V_{(c)} = \frac{G}{c} + \frac{E}{c^b}$$

平均共分散の方程式は

$$W_{(c)} = \frac{W_G}{c} + \frac{W_E}{c^b}$$

である。

2. 調査した各個体をいろいろな大きさのプロットサイズに何回もグルーピングし、プロット間の平均平方和と平均積和を求める計算をした。

いろいろな大きさのプロット間で計算した平均平方和と平均積和から、SMITH(1938)、SHRIKHANDE(1957) によって与えられた方法にしたがって、 b の値、 G (遺伝分散)、 W_G (遺伝共分散) および E (環境分散)、 W_E (環境共分散) の推定値を計算し遺伝力と遺伝相関を推定した。

3. この新方法によって遺伝的パラメーターを推定すれば、いままでおこなわれてきたように純系のクローン集団や、ランダムに選ばれた母樹から養成した後代検定林を必要としない。

4. 純系クローンの集団をもちいて、この推定方法を検討した結果、遺伝分散の推定値はほとんど0に近く、この推定方法の合理性を証明した。

5. トドマツ集団のミキの細り、クローネ幅、胸高周囲などの諸形質の遺伝力は高く、樹高は中間の値で枝下高の遺伝力をもっとも低い。これらの各部分形質間の遺伝相関はおおむね正である。

6. うえにのべた各部分形質の遺伝力および形質間の遺伝相関などの遺伝的パラメーターをもとにして選抜指数を作成した。

Literature Cited

- BINGHAM, R. T., A. E. SQUILLACE and J. W. WRIGHT 1960. Breeding blister rust resistant Western White pine. II. First results of progeny tests including preliminary estimates of heritability and rate of improvement. *Silvae Genetica*, 9(2): 33-41.
- CALLAHAM, R. Z. and A. A. HASEL 1961. *Pinus ponderosa*: Height growth of wind-pollinated progenies. *Silvae Genetica*, 10(2): 33-42.
- CAMPBELL, R. K., 1961. Phenotypic variation and some estimates of repeatability in branching charac-

- teristics of Douglas-fir . *Silvae Genetica* , 10(4) : 109-118 .
- HAZEL , L. N. 1943 . The genetic basis for constructing selection index . *Genetics* , 28 : 476-490 .
- HOGSETT , M. L. and A. W. NORDSKOG 1958 . The genetic economic value in selecting for egg production rate , body weight and egg weight . *Poultry Science* , 37 : 1404-1418 .
- LIYANAGE , D. V. and K. I. SAKAI 1960 . Heritabilities of certain yield characters of the coconut palm . *J. Genet.* , 57(2&3) : 245-252 .
- SAKAI , K. I. 1960 a . Studies on the method of selection in the coconut palm . (In Japanese) . *Bu11 . Fac. Agr. Tamagawa Univ.* , N0 . 1 : 63-71 .
- SAKAI , K. I. 1960 b . Method of breeding of coconut palms . *Trop. Agriculturist* , 116(3) : 185-189 .
- SHRIKHANDE , V. J. 1957 . Some considerations in designing experiments on coconut trees . *J. Indian Soc. Agr. Statistics* , 9(1) : 82-99 .
- SMITH , H. F. 1938 . An empirical law describing heterogeneity in the yield of agricultural crops . *J. Agr. Sci.* , 28 : 1-23 .
- TODA , R. 1957 . Variation and heritability in some quantitative characters in *Cryptomeria* . *Bu11 . Govern. Forest Exp. Sta.* , No . 100 : 1-21 .
- TODA , R. 1959 . The heritability of tree height and stem girth in *Cryptomeria* through sexual reproduction . *Bu11 . Govern. Forest Exp. Sta.* , N0 . 112 : 33-47 .
- TODA , R. 1961 . Studies on the genetic variance in *Cryptomeria* . *Bu11 . Govern. Forest Exp. Sta.* , No . 132 : 1-46 .
- WRIGHT , J. W. , R. T. BINGHAM and K. W. DORMAN 1958 . Genetic variation within geographic ecotypes of forest trees and its role in tree improvement . *J. Forestry* , 56(11) : 803-808 .
- ZOBEL , B. 1961 . Inheritance of wood properties in conifers . *Silvae Genetica* , 10(3) : 65-70 .

Summary

- 1 . Based on the works of SMITH (1938) and SHRIKHANDE (1957) , the method of estimating heritability and genetic correlations in forest trees was investigated . The underlying assumption of the method is that genetic components of the variance or covariance of cluster means in a hybrid forest or a forest grown from open-pollinated seed are inversely proportional to the number of individuals included in each cluster , while environmental component to the b power of the number , b being a constant determined by the character and the variation pattern of environmental conditions in the forest .
- 2 . By repeated grouping of individual measurements into various cluster sizes , calculation is performed to obtain between cluster mean squares or mean products . By the procedures as given in the text , b , G (genetic variance) or W_G (genetic covariance) and E (environmental variance) or W_E (environmental covariance) are calculated , from which heritability or genetic correlation is estimated .
- 3 . This method thus requires neither isogenic clonal forest nor families grown from randomly selected mother-trees .
- 4 . This method proved to be usable by a study of a vegetatively propagated clone because estimates of genetic variance in it could undoubtedly be regarded as zero .
- 5 . The heritabilities of taperness , crown size and stem girth in *Abies sachalinensis* populations were high , while the tree height was intermediate , and clear length was low in heritability . These characters were generally positively correlated genetically with each other .
- 6 . The selection index was constructed on the basis of those genetic parameters just mentioned .