

- 再掲 (Reprint) -

Journal of Wood Science 52, 101-106 (2006)

グイマツ雑種F₁における繊維傾斜度の 遺伝パラメータ推移と早期選抜との関連

藤本 高明 安久津 久 来田 和人*¹
内山 和子*¹ 黒丸 亮*¹ 小田 一幸*²

Age Trends of Genetic Parameters of Spiral Grain in Hybrid Larch F₁ and Implications for Efficiency of Early Selection

Takaaki FUJIMOTO Hisashi AKUTSU Kazuhito KITA
Kazuko UCHIYAMA Makoto KUROMARU Kazuyuki ODA

Age trends in variance components and heritability were estimated from the spiral grain angle of rings 2-25, as counted from the pith in hybrid larch (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *Larix kaempferi*) F₁. Age-age genetic and phenotypic correlations and the optimum selection age for spiral grain were also calculated. Wood samples were collected from 95 29-year-old trees belonging to 19 full-sib families in a progeny test plantation in Hokkaido, northern Japan. Spiral grain angle data were obtained by the splitting method. Mean grain angles at growth rings used for the analyses were calculated as the arithmetic mean of angles up to respective rings. Generally, the additive genetic variance for mean grain angle decreased with increasing ring number. Although dominance variance was comparatively high near the pith, it decreased to zero in subsequent growth rings. Highest heritability estimates of mean grain angle occurred at ring 4 and then declined with age, ranging from 0.45 down to 0.20. Age-age phenotypic correlations were higher than genetic correlations, especially those involving early growth rings. Optimum selection ages for spiral grain based on genetic and phenotypic correlations were estimated as 3 and 4 years (cambial age), respectively, in which maximum gain efficiency per year were obtained.

Key words: hybrid larch, spiral grain, heritability, genetic correlation, optimum selection age
交雑カラマツ, 繊維傾斜度, 遺伝率, 遺伝相関, 最適選抜時期

29年生のグイマツ雑種F₁ (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) における繊維傾斜度の分散成分および遺伝率の樹齢変化にともなう変動を調べた。また、年輪間の表現型相関および遺伝相関、

選抜を行う最適樹齢を推定した。繊維傾斜度の相加遺伝分散は樹齢の増加にともない減少した。非相加遺伝分散の効果は、髓付近を除き、多くの年輪で認められなかった。遺伝率は4年輪目で最も高い値を示し、その後樹齢の増加にともない減少した。年輪間の表現型相関は、特に成長初期において、遺伝相関よりも高い傾向にあった。表現型および遺伝相関に基づいた選抜を行う最適樹齢、すなわち単位年あたり最大の遺伝獲得量を示す樹齢(形成層齢)は、前者で4年、後者で3年と推定された。以上の結果から、繊維傾斜度は成長の初期段階で遺伝的な改良効果が高く、グイマツ雑種F₁における同形質の育種を進める上で早期選抜は有効と考えられる。

1. はじめに

母樹がグイマツ (*Larix gmelinii* var. *japonica*) で花粉親がカラマツ (*Larix kaempferi*) の交雑種であるグイマツ雑種F₁は、成長が良く野鼠や気象害など諸被害に対する抵抗性が高い^{1,2)}。さらに、グイマツ雑種F₁は、幹曲がり小さく密度や強度が高いことなどから、その種苗生産量は急増している³⁻⁵⁾。しかし、これらのグイマツ雑種F₁の特徴は、カラマツ類品種間の比較の結果であり、同雑種内の家系間における変異については不明な点が多い⁶⁾。現在、グイマツ雑種F₁の種子は、グイマツとカラマツの精英樹クローンが複数混植された採種園において、自然受粉によってグイマツの母樹から生産される。したがって、今後、より良質なグイマツ雑種F₁の種子を生産するためには、その家系間の遺伝的変異について検討を行い採種園の質的向上を図る必要がある⁷⁾。

カラマツは旋回(らせん)木理が著しい樹種として知られている⁸⁾。このため、カラマツの製材品は乾燥に伴うねじれ、狂いが多く発生し、このことがカラマツ材の利用上大きな問題となっている。これまでの研究から、木理の旋回性を表す繊維傾斜度は遺伝的に改良できる可能性が高いことが明らかにされてきた⁹⁻¹⁰⁾。グイマツ雑種F₁の繊維傾斜度に関する研究例は少ないが、カラマツの場合と同様に遺伝的改良の可能性が示唆されている^{4,11)}。しかし、繊維傾斜度は樹幹内で複雑な変動を示す¹²⁾ことから、その遺伝的変異も樹幹内で変動することが予想される。

本研究では、グイマツ雑種F₁家系における繊維傾斜度の遺伝的変異を明らかにするとともに、その遺伝パラメータの樹幹内(放射方向)変動について検討した。また、その変動パターンに基づき早期検定の有効性について議論した。

なお、本論文はJournal of Wood Science¹³⁾に掲載された論文を和訳・転載したものである。

2. 試験方法

2.1 供試材料

供試材料は、美唄市光珠内にあるグイマツ雑種次代検定林より採取した。この中にはカラマツおよびグイマツの種内交配家系も含め38系統が含まれているが、試験対象はそのうちのグイマツ×カラマツの種間交配家系とした。試験対象家系の交配設計は、母樹のグイマツが4クローン、花粉親のカラマツが6クローンの不完全な要因設計交配である(第1表)。同検定林は、1974年5月に乱塊法2回反復、1プロット21本で造成された。2002年10月、すなわち林齢29年生時に、19家系95個体(1家系あたり1~6個体)を伐倒し、地上高0.2mから上方へ長さ1800mmの丸太を採取した。なお、供試木の平均胸高直径は23.1cm(13.8 - 29.7cm)であった。丸太は、髓を含む厚さ約40mmの柁目板に製材した。柁目板の末口側から繊維方向の長さが30mmのストリップを採取し、これを試験片とした(第1図)。

第1表 交配設計

Table 1. Diagram of the mating design.

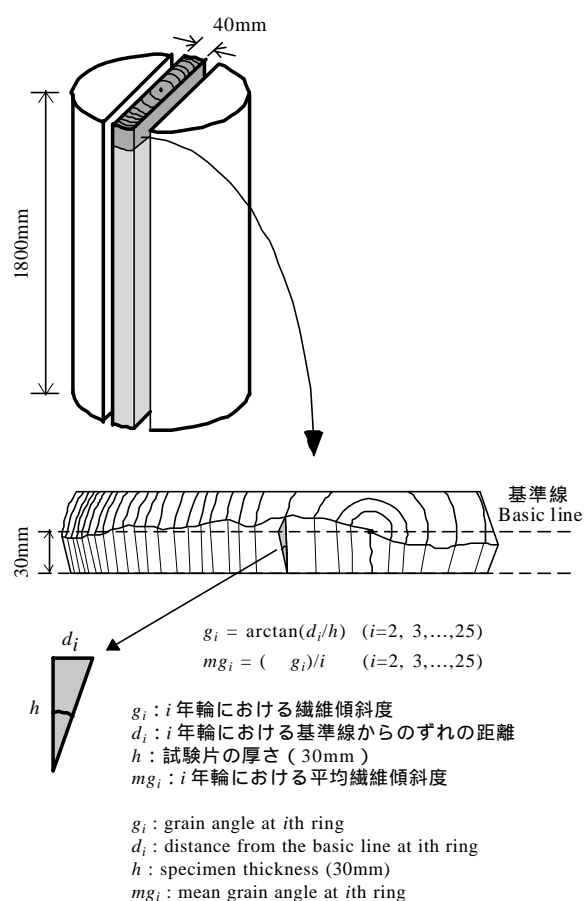
母樹 Females (<i>L. gmelinii</i>)	花粉親 Males (<i>L. kaempferi</i>)					
	L1	L2	L3	L4	L5	L6
G1						
G2						
G3						
G4						

印は供試家系を示す。

Open circles indicate the sampling families.

2.2 繊維傾斜度の測定

繊維傾斜度の測定は、中川¹²⁾の方法に準拠して行った。すなわち、ストリップの両木口面に髓を通る平行な基準線を引いた後、片側の基準線に鉋の刃を当て割裂した。反対側の面で基準線に対してずれた距離を測定し、厚さ(30mm)との比から繊維傾斜度を算出した(第1図)。基準線からのずれは、デジ



第1図 試験片の調整と測定方法
Fig. 1. Sample preparation and calculation of grain angle.

タイザーを用い1/10mmの精度で測定した。測定は、各年輪界で行った。繊維傾斜度の測定は、両放射方向で行い、両者の平均値を各年輪の代表値とした。カラマツの繊維傾斜度は、基準線を境にS旋回、Z旋回と複雑に変化するが¹²⁾、本研究では、旋回方向は考慮に入れず、繊維傾斜度の絶対値の大きさのみで評価した¹⁴⁾。

2.3 解析方法

各個体に含まれる年輪数は、25 - 27年輪と不揃いであった。針葉樹における繊維傾斜度の一般的な変動パターンは、髄から10年輪までに最大値を示した後、樹皮側に向かって減少すると考えられている¹⁵⁾。したがって、本研究では、形成層齢の影響が髄側でより強いと仮定し、髄側から数えた2 - 25年輪を解析の対象とした。なお、第1年輪目は構造が不完全である場合が多いことから、解析の対象外としている¹⁶⁾。

本研究では、各年輪までの累積平均繊維傾斜度(以下、平均繊維傾斜度)を次式から算出し、これらを対象に各種統計解析を行った。

$$mg_i = (g_i) / i \quad (1)$$

ここで、 mg_i は i 年輪における平均繊維傾斜度、 g_i は i 年輪における繊維傾斜度を示す。

本研究では、分散、共分散分析は、統計解析ソフトSAS¹⁷⁾のGLM procedureを用いて行った。前提条件として、各個体の測定値が以下の線型モデル式(2)に従うと仮定して解析した。すなわち、各個体の測定値は、検定林内反復、雌親(母樹)、雄親(花粉親)、雌親と雄親の交互作用(家系)、家系と反復との交互作用の5つの要因が影響するとした。

$$Y_{ijkl} = \mu + R_i + F_j + M_k + FM_{jk} + RFM_{ijk} + \epsilon_{ijkl} \quad (2)$$

ここで、 Y_{ijkl} は個体測定値、 μ は母集団の平均値、 R_i は反復 i の効果、 F_j は雌親 j の効果、 M_k は雄親 k の効果、 FM_{jk} は雌親 j と雄親 k の交互作用(家系 jk の効果)、 RFM_{ijk} は家系 jk と反復 i との交互作用(プロット間誤差)、 ϵ_{ijkl} は Y_{ijkl} に伴う誤差(測定誤差)である。反復の効果は母数効果とし、それ以外の効果はすべて変量効果とした。

分散成分および共分散成分の推定は、VARCOMP procedureの制限付き最尤法(REML法)およびMANOVA statementを用い、各平均平方の期待値から算出した。

本研究における交配設計によれば、両親の近交係数が0、エピスタシスおよび母性効果は無視できると仮定すると、総当り交雑から推定される雌親間、雄親間および雌親×雄親間の各分散成分と相加遺伝分散および非相加遺伝分散との間には次の関係がある¹⁸⁾。

$$\sigma_A^2 = 4\sigma_f^2 + 4\sigma_m^2 + 2\sigma_{fm}^2 + 2\sigma_{rfm}^2 + \sigma_c^2 \quad (3)$$

$$\sigma_D^2 = 4\sigma_{fm}^2 \quad (4)$$

ここで、 σ_A^2 は相加遺伝分散、 σ_D^2 は非相加遺伝分散、 σ_f^2 は雌親の分散成分、 σ_m^2 は雄親の分散成分、 σ_{fm}^2 は家系の分散成分である。

したがって、個体の狭義の遺伝率は次式によって推定した¹⁹⁾。

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2} = \frac{2(\sigma_f^2 + \sigma_m^2)}{\sigma_f^2 + \sigma_m^2 + \sigma_{fm}^2 + \sigma_{rfm}^2 + \sigma_c^2} \quad (5)$$

ここで、 h^2 は狭義の遺伝率、 σ_p^2 は表現型分散、 σ_{rfm}^2 はプロット間の誤差分散、 σ_e^2 はプロット内の誤差分散を示し、その他は上記と同じである。

年輪相互間の遺伝相関は次式により推定した²⁰⁾。

$$r_g = \frac{\text{COV}_{fi,25} + \text{COV}_{mi,25}}{\sqrt{(\sigma_{fi}^2 + \sigma_{mi}^2) \times (\sigma_{f25}^2 + \sigma_{m25}^2)}} \quad (6)$$

ここで、 r_g は遺伝相関、 $\text{cov}_{i,25}$ は i 年輪と 25 年輪との共分散成分、 σ_i^2 および σ_{25}^2 は i 年輪と 25 年輪の分散成分、添え字 f, m は雌親と雄親を示す。なお、遺伝率および遺伝相関の標準誤差はそれぞれ Becker²⁰⁾ および Falconer・Mackay²¹⁾ にしたがって算出した。

選抜を行う最適な時期は、相対的選抜効率²²⁾ によって推定した。相対的選抜効率は、伐採時に選抜を行った場合の単位時間当たりの遺伝獲得量と、それ以前に選抜を行った場合のそれとの比によって算出した。

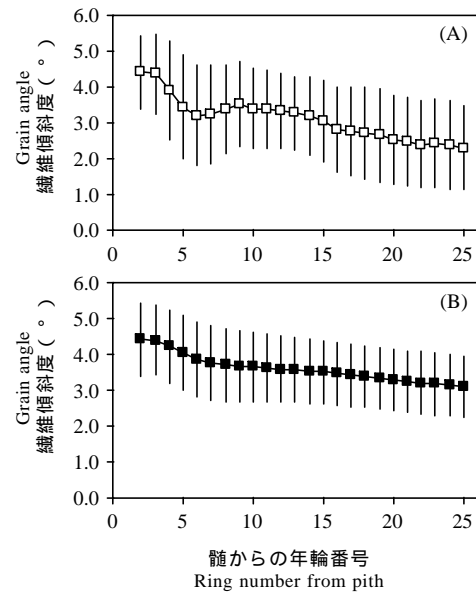
$$E = \frac{h_j r_g T_m}{h_m T_j} \quad (7)$$

ここで、 E は相対的選抜効率、 r_g は最外年輪とそれより内側の各年輪との遺伝相関、 h_m および h_j はそれぞれ最外年輪とそれより内側の各年輪における遺伝率の平方根を示す。 T_m および T_j は選抜を行う世代間隔で、添え字はそれぞれ最外年輪とそれより内側の各年輪において選抜を行うことを示す。なお、選抜強度は一定と仮定した。

3. 結果と考察

3.1 供試集団の平均値

各年輪における繊維傾斜度および平均繊維傾斜度の全個体平均値の放射方向変動を第 2 図に示す。繊維傾斜度は、2 年輪目の 4.4° から外側に向かって減少傾向を示し、最外年輪で 2.3° となった (第 2 図 (A))。最大繊維傾斜度およびその出現する年輪数は、全個体の平均値でそれぞれ、5.1° (3.7 - 8.3°) および 5.6 年輪 (2 - 25 年輪) であった。繊維傾斜度の標準偏差は、すべての年輪を通じて 1° 前後で推移した。各年輪における平均繊維傾斜度はほぼ直線的に減少する傾向を示し、その標準偏差は 1° 前



第 2 図 繊維傾斜度の全個体平均値の放射方向変動

凡例) □: 繊維傾斜度, ●: 平均繊維傾斜度
バーは標準偏差を示す。

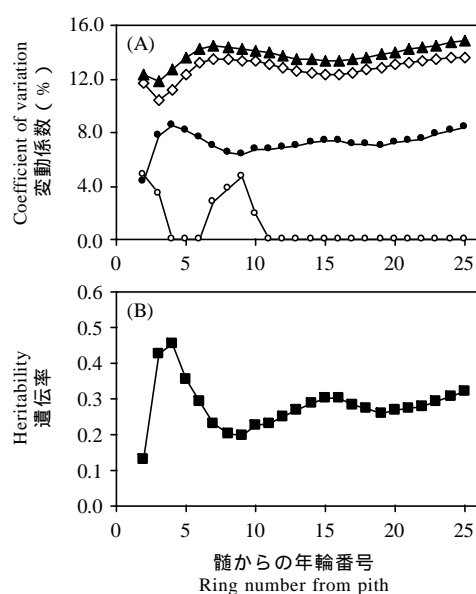
Fig. 2. Age trends in population means for grain angle at individual growth rings (A) and mean grain angle (B). Error bars show the standard deviation. Open squares, individual grain angle; filled squares, mean grain angle.

後で推移した (第 2 図 (B))。

本研究におけるグイマツ雑種 F₁ の繊維傾斜度の放射方向変動は、全個体の平均値で見れば、針葉樹の一般的な傾向と類似したものであった¹⁵⁾。しかし、三上⁸⁾ が指摘しているとおり、個々の個体について見ると、繊維傾斜度の変動パターンは様々であった。中川¹²⁾ は、天然林より採取した 49 年生のカラマツにおける繊維傾斜度の樹幹内変動について検討し、その変動パターンを 5 つの基本型に分類した。実際、本研究においても、すべての個体が必ずしも外側に向かって減少するわけではなく、外側においても高い繊維傾斜度を示す個体も観察された。このことが、繊維傾斜度の標準偏差が樹幹全体を通じて高く、外側においてもその値が減少しなかった要因と考えられる。

3.2 分散成分と遺伝率の推移

第 3 図に各分散成分と遺伝率の放射方向の推移を示す。なお、分散成分は変動係数で示している。表現型および環境分散は、6 年輪目まで増加傾向を示した後はほぼ一定の値で推移した (第 3 図 (A))。相



第3図 分散成分と遺伝率の推移

凡例) : 表現型分散, : 環境分散, : 相加的遺伝分散,
: 非相加的遺伝分散, : 遺伝率

Fig. 3. Age trends in variance components (A) and heritability (B) for mean grain angle. Filled triangles, phenotypic variance; open diamonds, environmental variance; filled circles, additive genetic variance; open circles, dominance variance; filled squares, individual tree heritability.

相加的遺伝分散は、4年輪目まで増加した後9年輪目までやや減少傾向を示したが、その後樹皮側に向かって漸増した。非相加的遺伝分散は、初期の10年輪目までは比較的高い値を示したが、その後は0で推移した。個体の狭義の遺伝率は、相加的遺伝分散と同様の傾向を示した(第3図(B))。すなわち、4年輪目に最も高い0.45を示した後、9年輪目まで減少傾向を示すが、その後再び増加し最外年輪で0.30となった。遺伝率の標準誤差は、家数および個体数が少なかったため、0.17 - 0.22と高かった。

Zobelら²³⁾は、4年生のloblolly pine (*Pinus taeda*)の人工交配家系52組合せを調査し、繊維傾斜度の遺伝分散は非相加的であったと報告している。さらに、彼らは、もし4年生以降も遺伝分散が同様な結果を示すならば、集団選抜の見込みがないと指摘している。しかし、本研究の結果では、非相加的遺伝分散は成長初期には高い値を示すものの、2年輪目を除くすべての年輪で相加遺伝分散よりも低い値を示した。この結果は、繊維傾斜度を効果的に改良するためには、一般組合せ能力の高い母樹または花粉

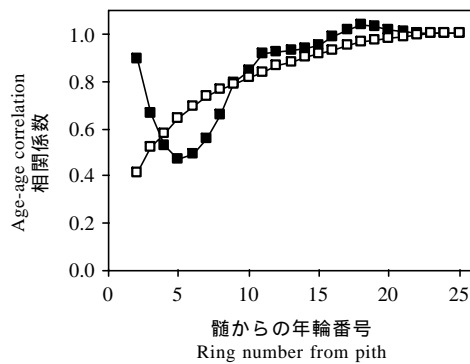
親を選抜し、それらによって採種園を構成することが優良種子の生産において重要であることを示唆している。ただし、成長初期段階では、非相加的遺伝分散の効果も高かったことから、早期検定を行うならば特定組合せ能力の高い家系の選抜も考慮に入れる必要がある。

繊維傾斜度の遺伝率の放射方向変動に関する報告は少ない。Nichollsら²⁴⁾、三上ら²⁵⁾は、繊維傾斜度の遺伝率は髄付近の数年輪で高く、その後樹皮側に向かって低下すると報告している。しかし、両者の研究は、10年生以下の材料についての結果であり、その後の遺伝率の変動パターンについては不明であった。その後、Nicholls²⁶⁾は、25年生のradiata pine (*Pinus radiata*)クローンの調査を行い、繊維傾斜度の広義の遺伝率は髄付近で高く樹皮側に向かって低下することを明らかにした。最近、田村・井城¹¹⁾は、グイマツ雑種F₁家系における繊維傾斜度の遺伝的変異を検討し、狭義の遺伝率は髄から3 - 5年輪目で高くそれ以降は徐々に低下すると報告している。さらに彼らは遺伝率の高い3 - 5年輪目は、最大繊維傾斜度の出現する頻度の高い部位であったと述べている。同様に、Eisemannら¹⁴⁾は、繊維傾斜度が大きい年輪においてその遺伝率も高い値を示すことをhoop pine (*Araucaria cunninghamii*)で報告している。本研究の結果は、以上の報告例と類似した傾向であり、グイマツ雑種F₁においても繊維傾斜度は成長の初期段階で遺伝的支配が強いと考えられる。

3.3 年輪間の相関関係

最外年輪(25年輪目)とそれより内側の各年輪との表現型および遺伝相関を第4図に示す。遺伝相関は、2 - 4年輪目において0.9から0.5に減少するが、それ以降は増加傾向を示し17年輪目でほぼ1.0となった。表現型相関は、2 - 3年輪目を除き、成長初期段階は遺伝相関よりも高い値であったが、9年輪目以降から両者はほぼ同等の値で推移した。遺伝相関の標準誤差は、特に4 - 8年輪目において0.3前後ときわめて高い値であったが、その後は樹皮側に向かって減少した。

繊維傾斜度における年輪間の相関関係について検討した例はほとんどないが、他の形質、例えば密度については多くの報告がある。Gwazeら²⁷⁾は、loblolly



第4図 年輪間の表現型および遺伝相関

凡例) : 表現型相関, : 遺伝相関

Fig. 4. Age-age genetic phenotypic correlations between a mean grain angle at each ring and the corresponding mean grain angle at ring 25. Open squares, phenotypic correlation; filled squares, genetic correlation.

pineにおける密度の年輪間相関について検討し、遺伝相関は表現型相関よりも高く、特に成長初期において両者の差は著しいと報告している。Vargas-Hernandez・Adams¹⁶⁾も同様の結果をDouglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*)で報告している。これらの結果は、早期検定の相対的効率を推定する場合に、表現型相関を用いると過小評価になるということを示唆している。しかし、本研究では、表現型相関のほうが遺伝相関よりも、4 - 8年輪目において高い傾向であった。これは、その年輪において標準誤差が高いことに起因していると考えられた。Cheverud²⁸⁾は、供試材料が限られた数しか扱えず、その結果遺伝相関の標準誤差が高くなるような場合には、表現型相関を用いた方がより適切であると指摘している。

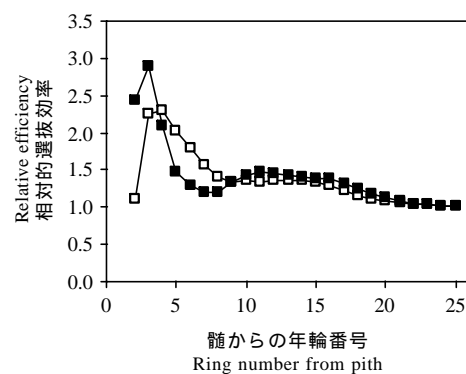
本研究では、表現型および遺伝相関ともに成長初期から高い値を示したが、同一試料を繰返し測定するために起こる自己相関の影響が考えられる²⁹⁾。これに関連して、Vargas-Hernandez・Adams¹⁶⁾は、デンストメトリ法により測定した各年輪の密度について年輪間の相関関係について検討し、加重平均した場合としない場合とでは相関係数に顕著な違いはなかったことから、高い相関関係は単に自己相関の影響だけではないと述べている。Borrallhoら³⁰⁾も同様に、年輪間の相関関係において連年成長量と累積成長量との違いは小さいと報告している。本研究で

は、各年輪の繊維傾斜度は累積平均値(式1)を用いたが、累積平均しない各年輪の繊維傾斜度についても同様に、成長初期から高い表現型および遺伝相関が認められた。したがって、自己相関の影響を除外しても、繊維傾斜度における年輪間の相関関係は高いと考えられる。

3.4 早期選抜の相対的効率

単位時間当たりの遺伝獲得量から推定した相対的選抜効率の推移を、遺伝相関に基づいて算出した場合と表現型相関に基づいて算出した場合について第5図に示した。遺伝相関に基づいた場合、相対的選抜効率は3年輪目で最大の2.9と推定された。これは、25年輪目で選抜を実行したときよりも3年輪目で実行した方が単位時間当たりの遺伝獲得量が約3倍高いことを示している³¹⁾。表現型相関に基づいて推定した相対的選抜効率は、4年輪目で最大値を示したが、その値は遺伝相関の場合よりも低かった。なお、本研究では、林齢29年生の材料の2m部位付近からストリップを採取し、繊維傾斜度を測定した。したがって、ストリップ中の各年輪と林齢とを対応させるためには、採取部位に達するまでの林齢を加算する必要がある。

繊維傾斜度に関して、選抜を行う最適時期を検討した例はきわめて少ない。Hannrupら³²⁾は、19年生のNorway spruce (*Picea abies*)クローンの繊維傾斜度の遺伝的変異について検討し、繊維傾斜度を低減



第5図 相対的選抜効率の推移

凡例) : 表現型相関, : 遺伝相関

Fig. 5. Relative efficiency of selection for grain angle at different ages. Open squares, gain efficiency per year calculated from phenotypic correlation; filled squares, gain efficiency per year calculated from genetic correlation.

するためには5 - 10年生時に選抜を行うことが最も効果的であると報告している。Gwazeら²⁷⁾は,loblolly pineの密度について,表現型および遺伝相関に基づいて選抜を行う最適時期を検討し,いずれの場合も5年生時が最も効果的であると推定している。成長形質については,Johnsonら³³⁾がDouglas firについて検討しており,樹高が10年生時,胸高直径が13年生時と推定している。

これまでにZobel³⁴⁾や三上⁸⁾などが指摘したとおり,本研究においても繊維傾斜度は早期検定が有効な形質であることが示唆された。しかし,早期検定を育種事業に組み込むためには,選抜した優良家系が早期に開花結実することが必要条件となる³¹⁾。三上⁸⁾は,カラマツの繊維傾斜度を改良するためには,従来の採種園方式では実用的な効果はあまり期待できないことから,優良個体ないしは家系についてはさし木によるクローン増殖が最も効率的であると述べている。最近,黒丸・来田³⁵⁾は,グイマツ雑種F₁の幼苗からのさし木増殖法を開発し,優良家系を事業規模で生産することが可能であることを明らかにした。今後は,このような増殖技術の活用が期待される。

4. まとめ

繊維傾斜度における分散成分および遺伝率の放射方向変動を検討した。その結果,繊維傾斜度は成長の初期段階で特に遺伝的支配が強いことが明らかになった。遺伝分散は,髓付近を除きほとんどの年輪において相加的であったことから,一般組合せ能力の高い母樹の選抜が優良種子の生産において重要であると考えられる。ただし,成長初期段階では,非相加的遺伝分散の効果も高かったことから,早期検定を行うならば特定組合せ能力の高い家系の選抜も考慮に入れる必要がある。

最外年輪とそれより内側の各年輪との相関関係を調べた結果,初期成長段階から比較的高い相関関係が認められた。単位時間当たりの遺伝獲得量に基づいて推定した相対的選抜効率は,3年輪目で最大の2.9と推定された。以上の結果から,グイマツ雑種F₁において繊維傾斜度を遺伝的に改良する際,早期検定はきわめて有効であると考えられる。

文 献

- 1) 大島紹郎, 畠山末吉, 久保田泰則: 第85回日本林学会大会講演集, 東京, 1974 pp.169-171.
- 2) 福地稔: 第98回日本林学会大会発表論文集, 福岡, 1987 pp.257-258.
- 3) 安久津久, 滝沢忠昭, 高橋政治, 佐藤真由美: 林産試験場報 5(3), 34-45(1991).
- 4) 大島紹郎, 黒丸亮: 第106回日本林学会大会発表論文集, 東京, 1995 pp.297-298.
- 5) 田村明, 井城泰一, 西岡直樹, 佐藤亜樹彦, 笹島芳信, 黒沼幸樹: 北海道の林木育種 47(1), 8-11(2004).
- 6) 黒丸亮, 高橋幸男, 畠山末吉: 第96回日本林学会大会発表論文集, 札幌, 1985 pp.281-282.
- 7) 畠山末吉: 北海道の林木育種 26(1), 15-20(1983).
- 8) 三上進: 林木育種場研究報告 No.6, 47-152(1988).
- 9) 織田春紀: 第96回日本林学会大会発表論文集, 札幌, 1985 pp.287-288.
- 10) 大島紹郎: 日本林学会北海道支部講演集 45, 28-30(1997).
- 11) 田村明, 井城泰一: 日本林学会誌 86, 151-157(2004).
- 12) 中川伸策: 林業試験場研究報告 No.248, 97-120(1972).
- 13) Fujimoto, T., Akutsu, H., Kita, K., Uchiyama, K., Kuromaru, M., Oda, K.: *J. Wood Science* 52, 101-106(2006).
- 14) Eisemann, R.L., Harding, K.J., Eccles, D.B.: *Silvae Genet.* 39, 206-216(1990).
- 15) Harris, J.M.: "Spiral grain and wave phenomena in wood formation.", Springer-Verlag, Berlin, 1989, pp.8-10.
- 16) Vargas-Hernandez, J., Adams, W.T.: *For. Sci.* 38, 467-478(1992).
- 17) SAS Institute Inc.: "SAS/STAT user's guide, version 6. Vol. 2. 4th ed.", SAS Institute Inc., Cary, N.C, 1990.
- 18) Cotterill, P.P., Dean, C.A., van Wyk, G.: *Silvae Genet.* 36, 221-232(1987).
- 19) Zobel, B., Talbert, J.: "Applied Forest Tree Improvement.", John Wiley & Sons, New York, 1984, pp.231-267.

- 20)Becker, W.A.: "Manual of Quantitative Genetics. 4th ed.", Academic Enterprises, Pullman, Wash, USA, 1984, pp.43-136.
- 21)Falconer, D.S., Mackay, T.F.C.: "Introduction to quantitative genetics. Fourth ed.", Pearson Education Limited, UK, 1996, pp.312-334.
- 22)Lambeth, C.C.: *For. Sci.* **26**, 571-580 (1980).
- 23)Zobel, B.J., Stonecypher, R.W., Browne, C.: *For. Sci.* **14**, 376-379 (1968).
- 24)Nicholls, J.W.P., Dadswell, H.E., Fielding, J.M.: *Silvae Genet.* **13**, 68-71 (1964).
- 25)三上進, 渡辺操, 太田昇: 日本林学会誌 **54**, 213-217 (1972) .
- 26)Nicholls, J.W.P.: *Silvae Genet.* **16**, 18-20 (1967).
- 27)Gwaze, D.P., Harding, K.J., Purnell, R.C., Bridgwater, F.E.: *Can. J. For. Res.* **32**, 1393-1399 (2002).
- 28)Cheverud, J.H.: *Evolution* **42**, 958-968 (1988).
- 29)Talbert, J.T., Jett, J.B., Bryant, R.L.: *Silvae Genet.* **32**, 33-37 (1983).
- 30)Borrvalho, N.M.G., Kanowski, P.J., Cotterill, P.P.: *Silvae Genet.* **41**, 39-45 (1992).
- 31)Hannrup, B., Ekberg, I.: *Can. J. For. Res.* **28**, 1373-1379 (1998).
- 32)Hannrup, B., Grabner, M., Karlsson, B., Muller, U., Rosner, S., Wilhelmsson, L., Wimmer, R.: *Ann. For. Sci.* **59**, 551-556 (2002).
- 33)Johnson, G.R., Sniezko, R.A., Mandel, N.L.: *Silvae Genet.* **46**, 349-358 (1997).
- 34)Zobel, B.J.: *Unasylva* **18**, 89-103 (1964).
- 35)黒丸亮, 来田和人: 北海道林業試験場研究報告第40号, 41-63 (2003) .

- 利用部 材質科 -

- *1 : 北海道立林業試験場 -

- *2 : 九州大学大学院農学研究院 -

(原稿受理 : 07.3.29)