

# 稚樹の測定値を基礎にした成木時生長量推定の一考察

畠山末吉 安達芳克

Studies on the estimation of mature tree growth capabilities  
on the basis of seedling measurements

By Suekichi HATAKEYAMA and Yoshikatsu ADACHI

## はじめに

林木の育種も統計遺伝学から導入された形質の遺伝力や、形質間の遺伝相関の応用によって新しい展開がなされはじめた。しかしこの遺伝力や遺伝相関を推定するには戸田(1957, 1961)のようにクローン集団をもちいることができる場合や畠山・酒井(1963)などの方法以外は、集団から母樹を選びそれらの家系群を養成して育種実験をおこなわなければならない。林木ではこの育種実験、つまり次代検定が非常に困難である。というのは林木の育種における目的形質は成木の形質であり一般に林木は幼苗から成木にいたるまで極めて長い年月を要するので次代検定を企だてても成木の成長に係る遺伝的な能力の判定は短い年月の間に結論をえることができない。

林木育種の分野における次代検定は極めて多くの費用と時間を費やすものであるが、もし苗畑における2～3年の成績からその母樹のもつ生長に関する潜在的な遺伝能力の判定ができれば、成木になるまでの山地植栽試験は大抵有望とおもわれる系統の地域適応性、土壌適応性を検定するだけとなり、次代検定は早いペースでしかも安くできることになる。

林木における早期検定の問題についてはSCHRÖCKとSTERN(1957)がpineについて発芽後1週間目の生長から生長に関する遺伝的能力が判定できると報告し、CALLHAM・HASEL(1961)はPinus Ponderosaの2年生の生長測定値から15年生の生長を推定する方程式がえられると報告している。

私たちは成木形質の遺伝的能力をあきらかにするうえで、不利な条件の林木についてどのようにすれば2～3年生の稚樹の測定値から成木形質の遺伝的能力を知ることができるか主として酒井(1957)の理論にしたがって実験的に検討した。

## 材料と方法

実験材料のPopulus Maximowiczii A. HENRYは、北海道芦別市上芦別吉田の沢(北海道滝川林務署芦別市業区54林班と小班)に1941年5月植栽したものから採穂した。調査時(1963年3月)の母樹の樹令は22年である。調査の方法は標準地調査の要領にしたがって、林分の平均的な場所を抽出し、毎木調査した。調査面積は約0.1ha、調査本数は180個体である。

これら全部に調査番号をつけ樹高、胸高直径、ミキの細り、クローネ幅の諸形質を調査し、調査個体の位置を

図上にプロットした。樹高はメートル単位で実測とワイゼ測高器を併用し、胸高直径は地上 1.2m 高を直径巻尺でセンチメートル単位、ミキの細りは 1.2m 高と 3.2m 高の幹の直径の差をセンチメートル単位であらわした。クローネ幅は 4 方向を測定し、その平均値をメートル単位であらわした。

180 個体の平均樹高は 17.33m、平均胸高直径は 17.97cm である。

実験に供したのは無作為に抽出したこの集団の 20 個体と、それらの子供群である。これら母樹 20 個体の平均樹高は 18.48m、平均胸高直径は 20.23cm である。

サシホはできるだけクローネの上部から採取し、当年伸長した部分を 15cm 前後に穂作りし、各個体の重さをグラム単位で測定し系統番号と個体番号をつけた。

1963 年 4 月下旬苗畑にサシつけ 1964 年 11 月まですえ置いた。実験に用いた材料は 20 系統、各系統それぞれ 30 づつ計 600 本である。

試験区は乱塊法による 6 回反覆とし 1 反覆区内のプロット数は 20、1 プロットに 5 本ずつを含むようにした。

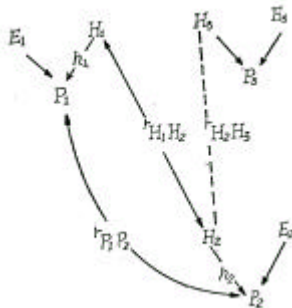
特別な管理はしないが虫害防除のため B.H.C. 3% 粉剤による消毒と発生の場合は捕殺した。銹び病による被害はほとんどみられなく、2 年目の 8 月頃少し発生した。

1 年生の生長はサシつけ当年の秋、生長休止期に樹高と根元直径および曲りの程度を調査し、2 年生はその翌年の秋に樹高、根元直径、クローネ幅、枝数、曲りの程度を調査した。サシ付け後、除草などで開葉した新芽を損傷し枯死させたものがあるので反覆区内系統内の個体数が 1 本とか、あるいは全然ない反覆区は分析のとき除外した。そのため分析に供した材料は 5 反覆、20 系統、総数量 418 個体となった。

### 分析の方法と考え方

分析の具体的な方法をのべる前に、考え方を簡単に説明する。

林木の表現型形質はその個体のもっている遺伝的な要素とその個体に働く環境的要素の和であると考えられる。したがって現在成木になっている林木の形質はその個体の遺伝質とその個体に働く環境条件の働きによってきまる。同様に稚樹の形質も、その稚樹が成木になったときの形質も、各形質の遺伝質とその形質に特定的に働く環境条件の働きによってきまる。



酒井 (1957) の模式図にしたがえば母樹の形質を  $P_1$ 、その遺伝質を  $H_1$ 、

これに働く環境の影響を  $E_1$  とする。この母樹から繁殖した稚樹の一定樹令における生長量、たとえば樹高とか胸高直径のそれぞれを  $P_2, H_2, E_2$ 、とし、それが成木になったとき発現するとおもわれる同一形質のそれぞれを  $P_3, H_3, E_3$ 、とすれば第 1 図のような関係がなりたつ。

第 1 図 母樹形質 ( $P_1$ ) とそれより採種した稚樹の形質 ( $P_2$ ) 及びその稚樹が将来成長後の形質 ( $P_3$ ) に関する表現型相関と遺伝相関の模式図

$E$  は環境、 $H$  は遺伝子型、 $h$  は遺伝力の平方根、 $r_{pp}$ 、 $r_{HH}$  は表現型相関と遺伝相関をあらわす。

第 1 図で  $r$  は相関係数、 $h$  は遺伝力の平方根を意味し、 $r_{p_1 p_2}$  は母樹と子供の表現型相関、 $r_{H_1 H_2}$  は同じく遺伝相関、 $h_1$  と  $h_2$  はそれぞれ母樹と稚樹の形質の遺伝力の平方根である。

第1図から

$$r_{P_1P_2} = \frac{Cov_{P_1P_2}}{\sqrt{\sigma_{P_1}^2} \sqrt{\sigma_{P_2}^2}} = \frac{Cov_{G_1G_2}}{\sqrt{\sigma_{G_1}^2} \sqrt{\sigma_{G_2}^2}} + \frac{Cov_{E_1E_2}}{\sqrt{\sigma_{P_1}^2} \sqrt{\sigma_{P_2}^2}} = \frac{Cov_{G_1G_2}}{\sqrt{\sigma_{G_1}^2} \sqrt{\sigma_{G_2}^2}} \frac{\sqrt{\sigma_{G_1}^2}}{\sqrt{\sigma_{P_1}^2}} \frac{\sqrt{\sigma_{G_2}^2}}{\sqrt{\sigma_{P_2}^2}} + \frac{Cov_{E_1E_2}}{\sigma_{E_1} \sigma_{E_2}} \frac{\sqrt{\sigma_{E_1}^2}}{\sqrt{\sigma_{P_1}^2}} \frac{\sqrt{\sigma_{E_2}^2}}{\sqrt{\sigma_{P_2}^2}} \dots \dots \dots (1)$$

となり母樹に働く環境条件と子供に働く環境条件が全く独立であるとすれば  $Cov_{E_1E_2}$  は無視できるから (1) 式は

$$r_{P_1P_2} = \frac{Cov_{G_1G_2}}{\sqrt{\sigma_{G_1}^2} \sqrt{\sigma_{G_2}^2}} h_1 h_2 = r_{H_1H_2} h_1 h_2 \dots \dots \dots (2)$$

とおけるだろう。この子供群は栄養繁殖によっているので

$$r_{H_2H_3} = r_{H_1H_2} \dots \dots \dots (3)$$

(2) と (3) から

$$r_{H_2H_3} = \frac{r_{P_1P_2}}{h_1 h_2} \dots \dots \dots (4)$$

$r_{P_1P_2}$  は母樹と子供群の測定値の相関からただちにえられるし、 $h_2$  はあとでのべる方法でえられる。どうしてもわからないのが  $h_1$  であるが多少の独断的危険を前提とすれば  $P_1$  と  $P_2$  が形質発現の生理的過程の似かよった形質であるとき、 $h_1$ 、 $h_2$  と考えても甚しく不合理とはならないだろう。もしこのようにすれば子供の形質とそれが成木になったときあらわすだろう形質との間の遺伝相関はつぎのようになる。

$$r_{H_2H_3} = \frac{r_{P_1P_2}}{h_2^2} \dots \dots \dots (5)$$

$h_2^2$  は母樹ごとにつくった家系群の分散分析からえられる。系統間の分散の中には、全遺伝分散を含み、系統内分散はクローンであるから環境による分散のみを含むと考えられよう。

遺伝分散を推定するためには、一定の林分から  $f$  個体の母樹を選び、それぞれについて  $y$  個体ずつの子供群をつくり、一定樹令でたとえば樹高などの形質を測定するとつぎのような分散分析ができる。

要因	自由度	分散	分散の期待成分
全体	$rfx - 1$		
系統間	$f - 1$	$M_1$	$\frac{\sigma_w^2}{w} + x \frac{\sigma_{fr}^2}{fr} + rx \frac{\sigma_b^2}{b}$
反覆間	$r - 1$	$M_2$	$\frac{\sigma_w^2}{w} + x \frac{\sigma_{fr}^2}{fr} + fx \frac{\sigma_r^2}{r}$
系統×反覆	$(r - 1)(f - 1)$	$M_3$	$\frac{\sigma_w^2}{w} + x \frac{\sigma_{fr}^2}{fr}$
誤差	$rf(x - 1)$	$M_4$	$\frac{\sigma_w^2}{w}$

ここで  $f$  : 系統の数,  $r$  : 反覆数,  $x$  : 反復内系統の個体数とすれば、分散成分の遺伝学的構成はつぎのようになる。

$$\frac{\sigma_w^2}{w} = \frac{\sigma_E^2}{E} \quad \frac{\sigma_b^2}{b} = \frac{\sigma_G^2}{G}$$

ただし  $\frac{\sigma_w^2}{w}$  は相加的遺伝子効果による分散と非相加的遺伝子効果を含んだ全遺伝子分散と、あるいは栄養条件による効果を含むかもしれない。 $\frac{\sigma_E^2}{E}$  は環境効果による分散である。したがって広義の遺伝力は

$$h_2^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_E^2 + \sigma_G^2} \dots \dots \dots (6)$$

また  $r_{P_1P_2}$  は母樹の測定値  $P_1$  と子供の測定値  $P_2$  から

$$r_{P_1P_2} = \frac{C_{o_V} P_1 P_2}{P_1 P_2} \dots \dots \dots (7)$$

によってえられる。ただし  $C_{o_V} P_1 P_2$  は  $P_1$  と  $P_2$  の間の共分散推定値，  $P_1$  と  $P_2$  は  $P_1$  と  $P_2$  の標準偏差の推定値である。

以上から稚樹とそれらが成木になったときの形質の遺伝相関  $r_{H_2H_3}$  がえられる。もし，この遺伝相関が 0 であれば稚樹の樹高をいくら精密にしらべても生長量の大きい遺伝子型の母樹を選ぶことはできない。しかし遺伝相関が正であれば稚樹の樹高が大きい母樹は生長量の大きい遺伝子型であるから稚樹のある一定樹令の生長量の測定値から遺伝的に生長量の大きい母樹を選ぶことが可能になる。

いま稚樹の測定結果をもとにしある割合で母樹を選んだ場合，その子供群の集団は選抜しなかった子供群の集団と比較して成木になったときどれくらいよくなるかは酒井(1957)にしたがえばつぎの式から与えられる。

$$G_3 = r_{H_2H_3} \frac{H_3}{H_2} G_2 \dots \dots \dots (8)$$

ここで  $G_2$  は稚樹の生長量について，選抜したとき無選抜のものにくらべ遺伝的にどれだけよくなったかをあらわす遺伝的進歩量，  $G_3$  は稚樹の生長量に遺伝的变化が起こったときそれにもなって起こる成木時の生長量の遺伝的進歩の大きさである。  $H_2$  と  $H_3$  は稚樹のときとそれが成木になったときの同一形質の遺伝分散の平方根である。

ここで  $H_2$  と  $H_3$  の比を 1 と仮定すれば(8)式は

$$G_3 = i h_2^2 H_2 H_3 \dots \dots \dots (9)$$

となる。ここで  $h_2^2$  はさきの分散分析からえられる値であり  $r_{H_2H_3}$  は(5)式からえられる。  $i$  は，育種家に加える選抜の強さであるから  $G_3$ ，つまり稚樹を選抜することによってそれが成木になったとき選抜した系統群は，全系統群の平均値よりもどれだけ遺伝的に進歩したかが推定される。

しかし酒井も断っているように，ここで一連の理論を展開するうえで相当無理な仮定がなされている。特に成木の生長量の遺伝分散と，稚樹の生長量の遺伝分散をひとしいと仮定することは相当無理があるとおもわれる。しかし(8)式はつぎのように書きあらわすことができる。(8)式において

$$\frac{H_3}{H_2} = \frac{h_3 P_3}{h_2 P_2}$$

となる。この場合  $P_2$  と  $P_3$  が形質発現の生理的過程が似かよった形質であるとするれば  $h_2$   $h_3$  と考えても甚だしい不合理はないであろう。もしこの仮定がなりたてば

$$G_3 = r_{H_2H_3} \frac{P_3}{P_2} G_2 \dots \dots \dots (10)$$

となる。しかし  $P_2$ ，  $P_3$  はそれぞれ稚樹とそれが成木になったときの表現型分散の平方根(標準偏差)である。生長の増大にともなって標準偏差は大きくなるだろうから  $P_2$   $P_3$  とはおくことができないだろう。しかし，それらの稚樹が，母樹と同じ程度の樹令もしくは樹高をもった成木になったときには，この成木集団の標準偏差  $P_3$  は母樹集団のもつ標準偏差  $P_1$  とそれほど大きい偏りをもたないと仮定できるだろう。とすれば，  $P_3$  の推定値として母樹集団の標準偏差  $P_1$  を用いてもそれほど不合理でないだろう。そうすると(10)式はつぎのようにならわすことができる。

$$G_3 = r_{H_2H_3} \frac{P_1}{P_2} G_2 \dots \dots \dots (11)$$

## 結 果

測定結果の分析は第2図の模式図にしたがい各測定値間の相関と回帰分析をおこなった。この回帰分析によればサシホの重さが、1年生と2年生の生長に大きな影響をおよぼしているので、サシホの重さによる環境の影響を除いた値を分析した。断わらなければならないことは、この結果はこの研究であつた稚樹についてのみ応用できることである。

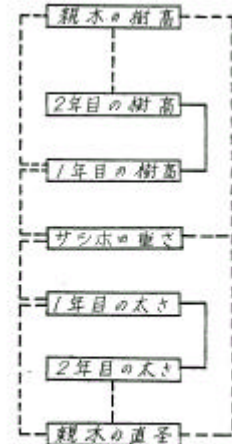
### 1年生の生長量

1年目の測定値とサシホの重さの相関係数は、樹高で 0.268, 直径で 0.322 である。このことからサシホの重さにたいする1年生の樹高と直径の回帰係数の有意性をしらべたのが第1表である。サシホの重さの影響をとり除いた樹高と直径の推定値はつぎの方程式からえられ、回帰係数はともに有意である。

$$\hat{H}_1 = 111.33 + 4.1180x$$

$$\hat{D}_1 = 1.106 + 0.0467x$$

ここで  $\hat{H}_1$  はセンチメートル単位であらわされる1年生の推定樹高、 $\hat{D}_1$  はセンチメートル単位であらわされる1年生の推定直径、 $x$  はそれぞれの個体に対応するサシホの重さである。この方程式は系統数 20 統、個体数 418 からえられた。CALLHAM ら (1961) は *Pinus Ponderosa* 実生苗2年生の樹高にタネの重さと発芽時期が有意に影響したとのべている。この実験で開葉時期は調査しなかつたので、変数はサシホの重さのみであるが1年生の生長量にたいして影響をあたえるものがサシホの重さだけ



第2図 調査形質間の関係  
Fig. 2 The relationships tested

第1表 回 帰 係 数 の 検 定

Table 1 Significance of regression coefficient

要 因	樹 高		直 径
	d . f	M . S	M . S
回 帰	1	17.7319***	9.044.48**
残 差	416	0.3073	993.500
全 体	417		

第2表 樹高生長, 直径生長の分散分析 (1年生)

Table 2 Analysis of variance for tree height and diameter growth

要 因	d . f	M . S	
		樹 高	直 径
系 統 間	19	7.389.67***	0.5399***
ブ ロ ッ ク 間	4	5.417.63***	1.2488***
系統 × ブロック	76	1.038.24	0.1399
誤 差	318	528.64	0.0764
全 体	418		

であることを意味しない。サシホの重さの樹高にたいする回帰の影響を共分散分析によって補正した分散分析表および遺伝分散，環境分散，遺伝力の推定値は第2表および第3表にあらわした。

第3表によれば樹高の遺伝変異は直径よりも大きい。この研究の主な目的はさきにものべたように，稚樹の形質をしらべることによって遺伝的に大きい生長能力をもつ母樹を選ぶことができるかどうかであったから，サシホの重さによる偏りを補正した稚資の樹高と直径の平均値と母樹との間の相関を求めた。補正した1年生の樹高と直径の系統ごとの平均値は第4表のとおりである。

**第3表** 樹高および直径の遺伝分散，環境分散および遺伝力  
**Table 3** Estimated values of genotypic and enviromental variances and heritabilities for tree height, and diameter of *Populus Maximowiczii*

要素	樹高	直径
遺伝分散	304.62	0.0191
環境分散	528.64	0.0764
遺伝力	0.365	0.200

**第4表** 1年生の樹高と直径の平均値  
**Table 4** Mean values for tree height and diameter in first year growth

個体番号	樹高 (cm)	直径 (cm)	個体番号	樹高 (cm)	直径 (cm)
1	102.39 ± 6.60	1.49 ± 0.0757	11	139.08 ± 6.60	1.75 ± 0.0757
2	130.20 ± 6.40	1.80 ± 0.0741	12	126.70 ± 6.40	1.56 ± 0.0741
3	109.52 ± 6.90	1.50 ± 0.0792	13	86.16 ± 6.13	1.13 ± 0.1048
4	119.66 ± 7.46	1.47 ± 0.0856	14	138.04 ± 6.46	1.62 ± 0.0741
5	115.79 ± 6.46	1.53 ± 0.0741	15	105.13 ± 6.60	1.43 ± 0.0757
6	95.08 ± 9.13	1.23 ± 0.1048	16	81.10 ± 7.26	1.23 ± 0.0833
7	94.47 ± 7.67	1.31 ± 0.0881	17	126.70 ± 6.46	1.62 ± 0.0741
8	145.91 ± 6.46	1.75 ± 0.0741	18	135.81 ± 4.69	1.64 ± 0.0774
9	123.76 ± 6.90	1.60 ± 0.0792	19	121.60 ± 6.60	1.55 ± 0.0757
10	113.09 ± 4.69	1.57 ± 0.0774	20	159.66 ± 7.46	1.75 ± 0.0856

樹高の補正した値をもちいた母樹と稚樹間の相関は， $r = 0.311$ ，母樹の胸高直径と稚樹の直径の間の相関

は， $r = 0.088$  とともに有意でないが正の相関がみとめられる。これらの値をもとにして  $r_{H_1H_2} = \frac{r_{P_1P_2}}{h_2^2}$  から

母樹と稚樹間の遺伝相関が推定できる。つまりさきにものべた仮定にもとづいて，母樹の遺伝力の推定値として稚樹の形質の遺伝力をもちいて推定できるから親子間の遺伝相関は樹高で  $0.852$ ，直径では  $0.440$  となつた。

#### 2年生の生長

*Pinus Ponderosa* で CALLHAM ら (1961) がおこなった次代検定の結果によれば苗木時代の生長が優れていた家系は少なくとも10年経過しても生長の優れた家系であった。また苗木の生長におよぼすタネの大きさの影響は6年経過したときはあきらかではなかったが，タネの大きさに影響された2年目の苗木の大きさはその後の生長に有意な影響をあたえた唯一のものであるとのべている。

この研究におけるサシホの重さも，1年生の生長に与えた影響の大きさからすれば，2年目の生長にも影響をおよぼしていると考えられるので，1年生苗木と同じ方法でこの関係をしらべた。その結果2年生の樹高および

直径生長のサシホの重さにたいする回帰は第5表のとおり有意である。

第5表 回帰係数の検定  
Table 5 Significance of regression coefficient

樹 高		直 径	
要 因	d . f	M . S	M . S
回 帰	1	11.275***	31.823.95***
回帰からの偏差	416	0.367	2.368.14
計	417		

2年生の生長の期待値は

$$\hat{H}_2 = 293.916 + 2.387x$$

$$\hat{D}_2 = 3.3634 + 0.0419x$$

ここで $\hat{H}_2$ はセンチメートル単位であらわされる2年生の樹高生長の推定値, $\hat{D}_2$ はセンチメートル単位であらわされる2年生直径の推定値である。補正した2年生の生長量は第6表のとおりである。

第6表 2年生の樹高と直径の平均値

Table 6 Mean values for tree height and diameter in second year growth

個体番号	樹 高 (cm)	直 径 (cm)	個体番号	樹 高 (cm)	直 径 (cm)
1	312.37 ± 10.28	3.63 ± 0.1294	11	300.92 ± 10.28	3.46 ± 0.1294
2	307.20 ± 10.07	3.55 ± 0.1007	12	299.52 ± 10.07	3.44 ± 0.1007
3	313.77 ± 10.76	3.65 ± 0.1354	13	300.91 ± 14.24	3.46 ± 0.1791
4	307.19 ± 11.63	3.55 ± 0.1462	14	301.90 ± 10.07	3.48 ± 0.1007
5	311.22 ± 10.07	3.61 ± 0.1007	15	300.75 ± 10.28	3.46 ± 0.1294
6	301.48 ± 14.24	3.47 ± 0.1791	16	299.32 ± 11.32	3.44 ± 0.1423
7	300.69 ± 11.96	3.46 ± 0.1504	17	302.57 ± 10.07	3.49 ± 0.1007
8	309.83 ± 10.17	3.59 ± 0.1007	18	303.17 ± 10.52	3.49 ± 0.1323
9	307.05 ± 10.76	3.55 ± 0.1354	19	299.96 ± 10.28	3.45 ± 0.1294
10	302.66 ± 10.52	3.49 ± 0.1323	20	305.55 ± 11.63	3.53 ± 0.1462

この研究では1年生のときと同じく2年生の生長を推定する方程式の独立変数は1つのみと仮定したが、あるいは独立変数をもっと多ければ生長の期待値はより正確になるかもわからない。CALLHAMらの研究によれば、15年生の樹高を推定するときの独立変数は2年生の樹高生長とその自乗値を用いた場合の適合度がより増加したとのべているが、この研究にもちいたサシホの重さの範囲では独立変数が単一でもそれほどの偏りはないとおもわれる。しかしこの研究にもちいたサシホの重さの範囲をこえる場合は、変数が1つだけの一次方程式で推定すると誤まる場合が多いとおもわれる。

上述の方程式であきらかなように、測定値をすぐ分散分析できないのでサシホの重さによる変動をとり除くため共分散分析し、補正した樹高生長と直径生長の分散分析をおこなった。

分散分析の結果は第7表のとおりである。表であきらかなように、樹高、直径両形質とも系統間の分散は有意である。遺伝分散、および遺伝力の推定値は第8表のとおりで、比較的低い値をしめした。2年生の生長期待値と母樹の相関をしらべると表現型相関係数は樹高間で0.289、直径間では0.092である。この値と第8表の遺伝分散の推定値をもとにして(5)式から2年生の樹高と母樹の樹高間の遺伝相関0.828、直径間の遺伝相関0.513が求め

第7表 樹高生長，直径生長の分散分析

Table 7 Analysis of variance for tree height and diameter in Second year growth

要因	d . f	M . S	
		樹高	直径
系統間	19	15.081.28 <sup>***</sup>	1.6154 <sup>***</sup>
反復	4	32.161.08 <sup>***</sup>	0.6821 <sup>**</sup>
系統 × 反復	76	3.439.19 <sup>*</sup>	0.4883
誤差	318	1.037.75	0.2474
全体	417		

第8表 2年生樹高および直径生長の遺伝分散，環境分散および遺伝力

Table 8 Estimated values of genotypic environmental variances and heritabilities for tree height and diameter in second year growth

要素	樹高	直径
遺伝分散	558.3745	0.0540
環境分散	1.037.7572	0.2474
遺伝力	0.349	0.1791

られた。このようにして求めた母樹と2年生との間の遺伝相関がどの程度の妥当性をもっているか1つの指標とするため1年生と2年生の生長量の相関を求めた。

第9表の遺伝共分散は系統間共分散の期待値から環境共分散は系統内共分散の期待値として求められる。この結果，1年生と2年生の間の遺伝相関は樹高，直径とも表現型分散よりも高い推定値であることがわかる。このことは，1年生の生長を支配する遺伝的要素は2年生の生長を支配する要素と極めて深い関係であることを意味する。

第9表 1年生と2年生の相関係数

Table 9 Estimated values of genetic and environmental and phenotypic correlation coefficient between first year growth and second year growth

要素	樹高	直径
表現型相関	0.678	0.760
遺伝型相関	0.793	0.899
環境型相関	0.754	0.133

一般的に1年生と2年生の遺伝相関よりも，2年生とそれが現在の母樹と同じ樹令の成木になったときの遺伝相関は低い値をしめすと考えられる。実際に推定した遺伝相関は1～2年の樹高間が0.793，親子の樹高間では0.882と親子間の相関が高くなっているが，直径では1～2年間で0.899，親子間の相関が0.513とほぼ期待どおりの推定値となった。

選抜による遺伝的進歩の大きさ

1 稚樹の遺伝的進歩量

苗木で初期生長の優れた個体がある割合で選抜したときの遺伝的進歩量を  $G_1$  とすれば，さきにのべたように  $G_1$  は次の式であたえられる。



$$G_1 = ih_1^2$$

ここで選抜の強さを 5% とすれば上の式は次のようにあらわされる。

$$G_1 = \frac{K \cdot \sigma_{G1}^2}{P_1} = K \cdot h_1^2 \cdot P_1$$

K: 標準偏差で除した選抜の強さの値, 5%の強さでおこなったものとして 2.06 をあたえる。

$h_1^2$ : 選抜形質の遺伝力

$P_1$ : 選抜形質の全分散の平方根

であるから, 1年生の生長量にたいする遺伝的進歩量はすでに求めた選抜形質の遺伝力, 表現型の標準偏差をもとにして次のように計算できる。

$$\text{樹高} = 2.06 \times 0.365 \times 31.032 = 23.33\text{cm}$$

$$\text{直径} = 2.06 \times 0.200 \times 0.3481 = 0.143\text{cm}$$

同様に 2年生について選抜をくわえたときの遺伝的進歩量は

$$\text{樹高} = 2.06 \times 0.349 \times 48.723 = 35.02\text{cm}$$

$$\text{直径} = 2.06 \times 0.179 \times 0.6082 = 0.224\text{cm}$$

以上の値をもとにして各形質ごと樹令ごとに選抜効果を推定した値は第 10 表のようになった。2年生は 1年生より, 樹高, 直径ともに選抜効果の推定値が低い。樹令が増にともなって環境による変動が増したとだけ考えられなく, 1年生とか 2年生などの稚樹の生長の周期はサシホの重さを一回帰で補正しただけでは, 稚樹の初期生長に関する環境の影響を完全に補正しきれなかったためと考えるべきであろう。

第10表 選 抜 効 果

Table 10 Selection efficiency

樹 令	形 質	樹 高	直 径
1 年 生		17.93%	9.202%
2 年 生		11.52	6.378

## 2 遺伝相関をもちいた選抜と直接選抜の効果間の比較

稚樹時代に選抜を加えたときの遺伝的進歩量と選抜の効果は測定値を直接計算することから求められる。しかしこの研究の主な目的は, 稚樹の形質をしらべることによって, それが成木になったとき遺伝的価値の高い個体がえられるような母樹を選抜することである。それはさきにのべたように, 稚樹と母樹との間の遺伝相関をもちいる方法である。

この遺伝相関をもちいる方法の適合性をみるため, すでに 1年生と 2年生の測定値からえられた遺伝力と遺伝相関の値をもとにし, 1年生で選抜を加えたときそれにともなって 2年生の生長にどの程度の遺伝的变化が

第11表 2年生の測定値と1年生の測定値によって選抜したときの遺伝的進歩量

Table 11 Genetic gain expected when selected by the second year measurements or on the basis of first year measurements

形 質	$G'$	$G$	$G'/G$
樹 高 cm	23.81	35.02	0.679
直 径 cm	0.2041	0.2240	0.899

おこるかをしめす遺伝的進歩量と、2年生で直接選抜したときの遺伝的進歩量を比較した。遺伝相関をもちいて推定した遺伝的進歩量を  $G'$ 、直接推定した値を  $G$  としてあらわせば両推定値は第 11 表のとおりである。

この表であきらかなとおり 2 年生の形質に直接選抜を加えたときの遺伝的進歩量にくらべ、遺伝相関の推定値をもちいて 1 年生で選抜したときの遺伝的進歩量は少ない。このことは樹令間の遺伝相関の値によって影響されるから当然のことで、効果の率として求めた  $G' / G$  の値はそれぞれ 0.679, 0.899 とほぼ樹令間の遺伝相関の値と一致する。これは樹令の経過にともなう同一形質にたいする遺伝的な働きの反覆性をあらわしたものと考えられる。

### 3 2 年生の測定値で母樹を選抜したときの遺伝的進歩量

稚樹の測定値からえられた遺伝分散、遺伝力、およびさきにのべた仮定のもとで推定した母樹と稚樹間の同一形質の遺伝相関から、稚樹の測定値をもとにして母樹を選んだとすれば子供群が成木になったときの遺伝的進歩量が計算される。選抜の目的形質が生長量のような量的形質の場合は単独形質による選抜よりも、形質間の遺伝相関も考慮した選抜指数による選抜の遺伝的進歩量が大きい畠山、酒井 (1963) この研究では 2 年生の稚樹の樹高と直径の単独形質の測定値を基準にした。

1 年生ではなく 2 年生をもちいたのは、1 年生の生長量は遺伝的な発現よりも、むしろ環境的な影響に支配されやすく環境的な影響を補正しきれないと考えたこと、および CALLHAM ら (1961) の *P. ponderosa* の結果では 2 年生の樹高生長は 15 年生の生長量との間に極めて高い相関がみとめられたことなどからである。

計算過程を解りやすくするため、推定に必要な測定値および推定値を一括して掲げると、第 12 表のとおりである。

**第 12 表** 稚樹の測定値によって母樹を選抜したときの遺伝的進歩量  
**Table 12** Genetic gain of mother trees expected when selected on the basis of seedling measurements

項	目	樹 高	直 径	備 考
2 年生の 遺 伝 的 進 歩 量	$G_2$	35.02cm	0.224cm	
2 年生と母樹の 遺 伝 相 関	$r_{H_2H_3}$	0.828	0.513	
母 樹 林 の 表 現 型 標 準 偏 差	$P_3$	2.3327	4.1954	上段は親集団の標準偏差 下段は母樹群の標準偏差
		2.0154	3.9000	
2 年生の 表 現 型 標 準 偏 差	$P_2$	48.723	0.6081	
親 集 団 の 平 均 値		17.33m	17.97cm	
成 木 時 の 遺 伝 的 進 歩 量	$G_3$	1.387m	7.927cm	
選 抜 効 果		108%	143%	

さきにのべた推定方程式 (11) をもちいて計算すれば成木になったときの遺伝的進歩量は

$$\text{樹高の } G_{n3} = 0.828 \times \frac{2.0154}{48.728} \times 35.02 = 1.199\text{m}$$

$$\text{直径の } G_{d3} = 0.513 \times \frac{3.900}{0.6081} \times 0.224 = 7.369\text{cm}$$

となる。

上の計算にもちいた母樹の表現型標準偏差は、家系を養成した母樹群の標準偏差であるが、現存する親集団からの選抜効果の正確な推定値をうるには、表現型標準偏差の推定値として系統育成した母樹群のものでなく親集団のものをもちいるべきであろう。

このときの樹高，直径それぞれの成木時における遺伝的進歩量は次のように計算される。

$$G_{n3} = 0.828 \times \frac{2.3327}{48.728} \times 35.02 = 1.387\text{m}$$

$$G_{d3} = 0.513 \times \frac{4.1954}{0.6081} \times 0.224 = 7.927\text{cm}$$

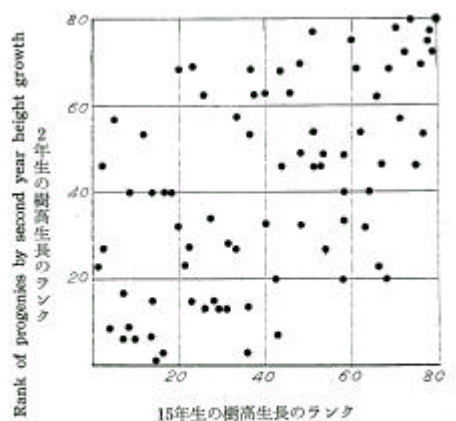
これら推定値から考えると，稚樹の測定値をもとにして母樹を選抜しそれらの子供群を養成すれば，子供群が母樹と同じ程度の樹令に達したとき選抜をおこなわないもとの集団の平均値より，遺伝的に樹高で 1.387 m，直径で 7.927cm 向上することになる。選抜の効果をもっと解りやすくするために選抜をおこなわなかったもとの集団の平均値に対するパーセントで比較すると，選抜した母樹群から養成した子供集団の平均値は成木になったとき樹高で 108%，直径で 143%に増加することが予想される。

この研究では稚樹の測定値によって優れた生長をしめす遺伝子型の母樹を選び，その選抜効果を予測しようとしたがその理論を展開するうえで 2～3 の仮定をおいた。

CALLHAM ら (1961) の研究はこれと異った角度からなされたものであるが，稚樹時代の生長が 15 年生までどのような反覆性をもつかの研究であり，いいかえると稚樹時代の選抜が樹令を経過したある樹令で，どれだけ有効であるかを検討したものである。彼らの結果と対照すれば私たちの研究において推定した選抜効果の予測がどの程度の妥当性をもつか，また推定のためおいた仮定が信頼できるか，おおよその確証がえられるだろう。2 年生における生長とそれが母樹と同じ樹令の成木になったときの生長量が全く独立的に変るとすれば，親子間の遺伝相関を推定するための仮定は誤りになる。また稚樹時代の遺伝変動と母樹の遺伝変動の推定値も等しいと仮定することができない。

CALLHAM らは 80 系統の子供群を 2 年生のときの樹高の大きさと 15 年生のときの樹高を大きさの順にそれぞれランクした。この場合の 2 年生樹高の実測値の順位とタネの重さをとり除いた樹高平均は実質的には同じであったので，この両方を基準にして苗畑選抜をおこなった。

この場合の選抜の強さは 20% で 16 系統が選ばれた。(第 3 図) 15 年生になったときこれら選抜されたうちの 8 系統がもっとも生長のすぐれた 16 系統の中に含まれていた。実際には，子供群の成績を無視した無作為選抜によって期待される場合よりも，子供群の成績をもとにして選抜すればそれらの系統は，年度が経過しても一定の生長を反覆することが認められたと報告している。無作為選抜においては，もっとも優れた系統 16 の中に 6 系統が含まれる確率は 0.015，7 系統よりも多く含まれる確率は 0.0025，416 事象が起こったとき 1 度



第 3 図 2 年生と 15 年生の生長による各々の系統のランク (CALLHAM (1961) より)

Fig-3 Rank of each progeny by second year height growth and by fifteenth year height growth

だけおこる確率に等しいと仮定している。これらの事実からこの研究で意図した稚樹の測定値による母樹の選抜は有効であると考えてよいだろう。

## 討 論

CALLHAM・HASEL (1961) の研究では、2年生の樹高生長から15年生の樹高生長を予測するための統計学的有用性は有意であった。彼らは稚樹の生長をもとにして、それが成木になったときの生長を予測する統計学的方法をうるためその生長経過を追跡している。

私たちは稚樹の測定値をもとにして母樹を選抜し、その子供群が成木になったとき、どれだけ遺伝的な進歩があるかを一定の仮定のもとで推定した。この研究からの推論として親子間に相関がみとめられること、稚樹の生長にたいして相当高い遺伝的寄与があることなどから、あつかった林分における表現型の分散は相当高い遺伝的な寄与による変異であると推定できる。

もし母樹と子供との相関がみとめられない場合でも、稚樹の測定値から遺伝的な生長の能力をみいだす早期検定の方法が考えられなければならない。この場合も初期の生長を規制するとおもわれるサシホの重さとか、その他の因子、それにともなっておこる環境的な影響の補正が必要で、この補正された初期生長と成木の生長との間に高い相関が存在するかどうか検討する必要がある。そのためにも初期の生長過程に影響する因子があきらかにされなければならない。

この研究は初期生長を規制する因子として、サシホの重さのみを考慮した。しかしサシホの重さは開葉の時期やその他にも影響を与え、その他の因子がさらに生長に影響することも考えられる。分析の結果では樹高、直径とも2年生の遺伝力が低下している。1年生の生長は2年生やそのあとの生長にくらべ生長を規制する環境因子が大きいと思われたのに遺伝力が高くあらわれた。この理由は充分検討しなかったが、次の点が考えられるだろう。

- 1 初期生長においてはサシホの重さだけの一次回帰では生長に影響する因子を補正しきれなかったのではないかと、サシホの重さと同様に開葉期やその他の形質の影響も考えられるし、サシホの重さのような形質は測定値を何らかの形に変換すべきかも知れない。
- 2 サシホの重さと系統間の生長の相関を考慮しなかったこと。サシホの重さが初期の樹高とか直径生長に影響している場合、回帰の影響を補正するための回帰係数は誤差分散、共分散をもとにしてえられるが、系統間の相関も相当高い値をしめした。

**第13表** サシホの重さと生長との系統間、系統内相関  
**Table 13** Between and within families correlation coefficient  
 between growth and cutting weights

形	質	年	次	系統間相関	系統内相関
樹	高	1	年 生	0.2046	0.2432
		2	年 生	0.2684	0.1148
直	径	1	年 生	0.3225	0.2210
		2	年 生	0.4362	0.1090

第13表によれば1年生では系統間と系統内相関とはほぼ同じ値である。2年生は1年生にくらべ、系統内相関

は減少するのに、逆に系統間相関は増大してくる傾向がみられる。つまり、誤差と考えられるサシホの影響は、樹令とともに減少するが、遺伝的か栄養的かは不明である系統によるサシホの重さのちがいは樹令とともに大きく影響をあたえると思われる。これを無視したため樹令とともに遺伝力の推定値が低下したのかも知れない。

しかし CALLHAM のおこなった研究結果と比較して、偏った推定値だとは考えられないので、この研究に関しては遺伝相関をもちいた早期検定の方法が適用できると思われる。私たちは検定の材料に2年生の測定値をもちいたが、2年生の生長を基準にした方法はこれが発展し他の樹種にも応用される前に時代おくれになるかも知れない。

SCHRÖCK と STERN (1953) は詳細な測定結果と分析にもとづき、発芽後1週間で系統間の生長の有意差をみつけた。このような技術の発展と拡大は早期検定の究極に近いものとなるだろうが、早期検定の方法が発展できるとすれば次代検定はもつと経済的にすすめることができるだろう。つまり生長に関与する遺伝的な能力は苗畑における2~3年のテストで判定されるようになり、大体有望とおもわれる系統群のみが、ある地域なり土地に適応するかどうかの適応性検定のために植栽されることになるだろう。

## お わ り に

1962年4月に *Populus Maximowiczii* A. HENRY をもちいて稚樹の測定値から成木時の遺伝的進歩量を推定する実験をおこなった。養成した系統群は20、各系統それぞれ30個体ずつ計600個体である。稚樹と母樹の関係から稚樹時代に優れた生長をしめすものを選抜したとき、成木時の無選抜のものにたいする遺伝的進歩量と選抜効果を推定した。サシホの重さによる影響を補正した樹令1~2年における生長量と母樹の大きさとの間には正の相関がみられた。稚樹と成木の関係は第1図の模式図にしたがえば

$$r_{P1P2} = r_{H1H2} h_1 h_2$$

またこれらは栄養繁殖群であるから

$$r_{H2H3} = r_{H1H2}$$

もし  $h_1$ 、 $h_2$  と仮定できれば稚樹と成木の遺伝相関は

$$r_{H2H3} = \frac{r_{P1P2}}{h_2^2}$$

ここで  $r_{P1P2}$ 、 $r_{H1H2}$  はそれぞれ親子間の表現型相関、 $h_1$ 、 $h_2$  はそれぞれ遺伝力の平方根である。添字1、2、3はそれぞれ母樹、稚樹、およびそれらが成木になったときをあらわす。以上から稚樹の測定値によって母樹を選抜し、それらの子供群が成木になったとき無選抜のものと比較し、どれだけの遺伝的進歩があるかは次の式で与えられる。

$$G_3 = r_{H2H3} \frac{P_1}{P_2} G_2$$

この研究においては稚樹の測定値をもとにし母樹を選抜したとき、成木時の遺伝的進歩量の推定値は相当高く選抜は有効である。しかし初期の生長に響影を与えられる因子のそれぞれを正確に抽出し補正でき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。もしこの早期検定の方法がその他の樹種に発展応用できれば林木の生長に関する検定は相当経済的にしかも能率的になるだろう。

## Summary

One of the difficulties in the breeding of forest trees is the long period of time they take to mature .

For that reason , it is impossible to estimate what the genetic parameters of any economic characters of forest trees will be at maturity .

In this paper , we intend to make an experiment on the estimation of genetic gain for economic characters of mature trees on the basis of seedling measurements in the nursery .

The method of analysis and calculation of genetic parameter followed that of SAKAI(1957) . Materials for this study are data collected from vegetatively propagated clones of *Populus Maximowiczii* A .HENRY , which were grown for two years from April 1963 in the nursery .

Regression analysis showed the effect of variation in cutting weight on first year growth and second year growth .

From figure 1 , we can get the following formulae for vegetative propagated progenies :

$$r_{P_1P_2} = r_{H_1H_2}h_1h_2$$

$$r_{H_2H_3} = r_{H_1H_2}$$

in which  $r_{P_1P_2}$  is the phenotypic correlation coefficient between mother trees and seedlings.  $r_{H_1H_2}$  is the genetic correlation coefficient between  $H_1$  and  $H_2$  . The letter  $h_i$  in the formula is the square root of the heritability value of the i-th character .

If we assume that  $h_1 = h_2$  , we can get the following formula for the genetic corelation between mature trees and seedlings in the nursery :

$$r_{H_2H_3} = \frac{r_{P_1P_2}}{h_2^2}$$

The heritability value of characters of seedlings in the nursery , namely  $h_2^2$  will be obtained by the usual method of analysis of variance .

If we select a certain proportion of mother trees on the basis of seedling measurements in the nursery , we can expect to get the following genetic gain for the future character of the seedling grown to maturity :

$$G_3 = r_{H_2H_3} \frac{P_1}{P_2} G_2$$

in which  $G_3$  stands for genetic gain of the character of the mature tree in the future , and  $G_2$  for genetic gain of seedlings in the nursery.

The  $P_1$  and  $P_2$  stand for the square roots of phenotypic variance of mature trees and seedlings , respectively.

In this study , the estimated values of genetic gain expected from the selection of mother trees on the basis of seedling measurements has shown that the use of the above formulae for the prediction of selection criteria is perhaps most reasonable.

In this regression analysis , we could not correct all the factors that will have environmental influences on the initial stage of growth . However , we will be able to find some answers to these problems in the next detailed experiment .

If the method of this prediction can be developed , progeny growth capabilities could be determined in a few years in the nursery and progeny testing could proceed more economically and at a faster pace.

## 文 献

CALLHAM , R . Z . & A . A . HASEL 1961 . *Pinus ponderosa* : Height growth of wind-pollinated progeny. *Silvae Genetica* , 10(2) : 33-42 .

畠山末吉 , 酒井寛一 1963 . 林木の遺伝パラメーターの新推定法と選抜指数 . 光珠内林木育種場報告 , 2 : 1-18 .

- 酒井寛一 1957 . 植物育種法に関する理論的研究 . . 林木育種における遺伝相関の推定とその利用 . 育種  
雑 , 7 ( 2 ) : 83-86 .
- SCHRÖCK , D . & K . STERN 1953 . Prufung des Wachstumsgangs der Kiefer im Keimlingstest als  
Auslensemethode . Züchter 23 : 137-148 .
- 戸田良吉 1963 . スギの林分内変異量と遺伝力 . 林試研報 , 100 : 1-12 .
- 戸田良吉 1961 . スギの遺伝変動に関する研究 . 林試研報 , 132 : 1-146 .