

アカマツ自然受粉家系の球果・種子の形質の親子回帰による 遺伝率の推定

誌名	林業試験場研究報告. 林業・林産
ISSN	00824720
著者	金指, 達郎 斉藤, 幹夫 横山, 敏孝
巻/号	355号
掲載ページ	p. 117-131
発行年月	1989年3月

(研究資料)

アカマツ自然受粉家系の球果・種子の
形質の親子回帰による遺伝率の推定金指達郎⁽¹⁾・斉藤幹夫⁽²⁾・横山敏孝⁽³⁾

Tatsuo KANAZASHI, Mikio SAITO and Toshitaka YOKOYAMA :

Estimation of Heritabilities of Cone and Seed Traits in

Pinus densiflora SIEB. et ZUCC.

by Parent-Offspring Regression.

(Research note)

要 旨：アカマツの球果・種子に関する諸形質，すなわち着果数，球果長，球果形状比，球果あたりの種子数，種子の充実率，1000粒重，の遺伝率を親子回帰から推定した。子供群のデータは，アカマツ材質育種東北試験地（半兄弟家系，19年生）の間伐木の測定値の家系平均値を用いた。母樹のデータは前報（19，20）に発表されている値を用いた。

球果あたりの種子数の遺伝率の推定値は， $h^2 = 0.95$ （標準誤差：0.22）で非常に高かった。球果長では $h^2 = 0.66$ （0.24），球果形状比では $h^2 = 0.56$ （0.30）であった。1000粒重では $h^2 = 0.36$ （0.13）であったが，親子の平均値間で大きな差がみられた。一方，充実率については，推定値が負値となったため遺伝率は0と判断されたが，標準誤差（0.93）が非常に大きかった。なお，着果数では遺伝率の推定値，標準誤差とも極端に小さかったが，これは親子間の着果数の違いが著しいためであり，子供群が若齢の現時点では親子回帰から遺伝率を推定することは適当でない。

今回の調査では家系内個体数が家系間で大きく異なっていたので，この違いによる影響を取り除くために，各子供個体とその母樹との対をデータとした推定（母樹の値を複数回繰り返して用いる）も試みた。しかし，この方法で推定された値は，先にのべた子供家系平均値と母樹の値を対にしたデータで計算した結果とほとんど変わらなかった。

1. はじめに

種子生産が個体により大きく異なることは多くの樹種で経験的に知られている。種子生産に関する諸形質の遺伝支配について明らかにすることは，採種園産種子の遺伝的な質，あるいは生産量の向上をはじめとして，林木育種推進上有用な基礎的情報になると考えられる。種子生産に関する諸形質に遺伝的要因がどの程度関与しているかを調べた例はいくつか報告されているが^{(15)~(18)}，その多くは広義の遺伝率を推定したものであり，狭義の遺伝率を推定した例は非常に少ない⁽¹⁷⁾。

ところで，林業試験場では「アカマツの材質育種に関する研究」が1961年に着手された。材質育種研究班により母樹の選定，母樹についての多くの形質の調査，さらに自然受粉家系の子供群植栽試験地（東北試験地，関西試験地）の設定がなされた⁽¹⁹⁾²⁰⁾。調査された母樹の形質のうちには，球果・

種子の形質も含まれている。東北試験地では設定されてから 17 年経過した 1983 年に間伐が実施されたが、そのさい、間伐木の球果を採集した。本報は、東北試験地で採集した試料の測定結果と、すでに報告されている母樹のデータ¹⁹⁾²⁰⁾から、球果・種子の主な形質の狭義の遺伝率(以下、単に遺伝率という)を推定した結果をとりまとめたものである。

この共同研究はもともと材質形質の遺伝についての情報を得る目的で計画されたものである。子供群植栽試験地は球果・種子の形質を調べるのに適した設計がなされているわけではない。したがって、これらの形質の親子関係の推定には、いくつかの問題となる点があることはやむを得ない。しかし、アカマツの種子生産に関する形質の遺伝支配についての知見が非常に乏しいことを考えれば、今回の推定結果は一つの事例として貴重なものであると思われる。

この報告のとりまとめにあたっては、林業試験場造林部長勝田 征博士、遺伝育種科長斎藤 明博士に懇切なご指導をいただいた。子供群植栽試験地の間伐にともなう試料採集には、同行された同班の方々の手をわずらわした。また、中島 清博士、明石孝輝博士には試料の測定、データ解析でご協力をいただいた。ここに厚くお礼申し上げる。

II. 材料と方法

本報では、球果・種子の形質として着果数、球果長、球果形状比、球果あたりの種子数、種子の充実率および種子 1000 粒重の 6 形質をとりあげた。

母樹と子供群の詳細については前報¹⁹⁾²⁰⁾に記載されている。母樹は岩手県前森山国有林(50~60 年生、東北産)と広島県清六国有林(50~60 年生、関西産)の天然生林から選出された。母樹の選定は胸高直径と容積重を基準に実施されており、球果・種子の形質については無作為に選ばれたと考えて差し支えない。子供群は各母樹の自然受粉種子から得られた半兄弟家系群である。1968 年これらの家系群(東北産 30 家系、関西産 28 家系)による子供群植栽試験地が岩手県上坊山国有林に設定され、試験地の構成は 4 ブロック(I~IV)、2500 本/ha、プロットあたり植栽本数は 36 本である。

1983 年 9 月(19 年生)にこの植栽試験地の I, II ブロックを対象に間伐が実施された。間伐を行った家系は東北産 28 家系、関西産 27 家系で、間伐木から抽出された試料木の本数は 1 プロットあたり 7~10 本(I, II ブロック込みで家系あたり 7~20 本)である。試料木の全個体の着果数を調べたのち、個体ごとに球果を採取した。採取した球果のうち、着果数が 30 個未満の個体についてはその全数を、30 個以上の個体からは無作為に抽出した 30 個の球果を試料とした。

持ち帰った試料は、球果の直径、長さを計測したのち約 1 か月間室内で乾燥させて種子を脱粒した。ただし、正常な種子の大きさに至らない小型シイナ(種子の痕跡)⁹⁾¹⁴⁾は種子とはみなさなかつた。個体ごとの全種子粒数、全種子重量を計測し、さらに種子を切断して充実粒数を調べた。以上の測定値から、個体ごとの各形質(着果数を除く)を以下の方法によって算出した。

球果長：各球果の長さを個体ごとに平均した。

球果形状比：各球果について直径／長さを算出し、その平均値で表した。ただし、虫害等で著しく変形しているものは除外した。なお、一般には長さ／直径で球果形状比を表す場合が多いが⁵⁾¹⁰⁾、前報¹⁹⁾²⁰⁾で直径／長さとしてあるのでこれに従った。

球果あたりの種子数：全種子粒数／球果数として求めた。虫害等の被害を受けている球果も除外しなかった。母樹の値は、前報¹⁹⁾²⁰⁾の球果あたりの充実粒数と充実率から換算した。

充実率：充実粒数／全種子粒数として求めた。

1000粒重：全種子重量／全種子粒数を1000倍した。

I, IIブロックを込みにした家系別の着果状況をTable 1に示したが、樹齢が若いため球果を着生していない個体が多く、また着生しているものでも着果数がきわめて少ないものが多かった。そこで、各データは両ブロックを込みにして親子関係の解析に用いることにした。また、着果数以外の形質については、5個以上の球果を着生している個体のみを対象とした。その結果、解析に用いる家系数は東北産では24家系となったが、関西産ではこの基準を満たす家系がわずかだったので、着果数以外の形質の解析は東北産についてのみ行った。

今回の調査で得られた子供群の家系平均値と、前報¹⁹⁾²⁰⁾の母樹の値を用いて、

$$h^2 = 2b \quad (b: \text{回帰係数})$$

として狭義の遺伝率を推定した³⁾。また、遺伝率の標準誤差を回帰係数の標準誤差の2倍として求めた³⁾。

III. 結果と考察

母樹と子供家系群の着果数(家系平均値)をTable 1に、その他の形質の母樹の値と対応する子供家系の家系平均値をTable 2にまとめて示した。また、各形質について母樹の値と対応する子供家系平均値をプロットしたものをFig. 1～Fig. 6に示した。

1. 着果数

Table 1をみると、子供家系群では、ごく一部の個体を除いて、母樹にくらべて着果数が著しく少ない。これは、この子供群植栽試験地の樹齢が若く、結実を始めうる樹齢(アカマツでは10～20年といわれている¹⁾)になって間もないためである。また、母樹の産地別にみると、子供家系群の着果数は関西産のものの方が明らかに低く、ほとんど0に近いものが多いが、この違いの原因は明らかでない。

着果数の親子関係を示したFig. 1によると、母樹と子供家系群の着果数の間にはまったく相関がみられず、相関係数、回帰係数($\sqrt{X+1}$ 変換値による)は、東北産のものでは $r = -0.235^{ns}$, $b = -0.041$ (標準誤差 0.034), 関西産のものでは $r = -0.093^{ns}$, $b = 0.0040$ (0.0085)であった。これから算出される遺伝率の推定値は負値となるため遺伝率は0と判断せざるを得ないが、推定値の絶対値、標準誤差がともに非常に小さい。この原因は子供群の値が母樹にくらべて極端に小さいためである。したがって、子供群が幼齢の現時点では、親子関係から着果数の遺伝率を推定することはできないと考えられる。

Table 1. 母樹と子供家系群の着果数
Number of cones in female parents and corresponding progeny families.

母 樹 Parent tree No.	着果数 No. of cones	家 系 Corresponding family No.	調査個体数 No. of sample trees	着 果 数 No. of cones Mean(Min.-Max.)
Tohoku-				
3	85	T- 1	19	2.7 (0-21)
24	28	T- 3	20	7.4 (0-71)
35	56	T- 4	10	4.2 (0-28)
55	12	T- 6	10	14.6 (3-26)
94	36	T- 7	20	5.1 (0-43)
102	43	T- 8	20	8.6 (0-70)
116	16	T- 9	20	8.7 (0-41)
119	48	T- 10	20	7.2 (0-35)
129	9	T- 11	7	0.7 (0- 4)
173	10	T- 12	7	3.1 (0-14)
189	102	T- 13	19	11.9 (0-79)
199	143	T- 14	20	3.9 (0-26)
213	11	T- 15	20	11.8 (0-49)
214	18	T- 16	10	12.1 (0-32)
215	30	T- 17	20	5.9 (0-25)
224	3	T- 18	10	0.8 (0- 3)
256	2	T- 19	7	13.1 (3-24)
269	29	T- 20	20	1.4 (0-11)
273	20	T- 21	20	5.8 (0-25)
276	34	T- 22	20	12.9 (0-64)
277	145	T- 23	18	2.2 (0-15)
291	15	T- 24	20	10.3 (0-43)
318	506	T- 25	20	4.3 (0-16)
359	56	T- 26	20	7.4 (0-33)
384	154	T- 27	20	4.0 (0-14)
390	53	T- 28	20	5.2 (0-28)
398	26	T- 29	20	8.8 (0-34)
405	114	T- 30	20	4.2 (0-22)
Kansai-				
13	30	K- 31	15	0.0
17	64	K- 32	7	0.4 (0- 3)
21	181	K- 33	15	1.1 (0- 6)
23	29	K- 34	14	0.5 (0- 7)
31	15	K- 35	17	0.2 (0- 3)
44	14	K- 36	19	1.3 (0-16)
45	49	K- 37	9	0.2 (0- 2)
66	232	K- 39	7	0.0
67	101	K- 40	14	0.1 (0- 1)
115	78	K- 41	14	0.0
166	28	K- 43	10	0.0
179	80	K- 44	14	0.0
185	82	K- 45	18	0.2 (0- 2)
207	21	K- 46	15	0.0
217	98	K- 47	20	0.1 (0- 1)
233	12	K- 49	7	0.0
242	127	K- 50	16	0.1 (0- 1)
255	74	K- 51	7	0.0
259	148	K- 52	17	0.0
267	29	K- 53	14	0.4 (0- 5)
281	61	K- 54	14	0.2 (0- 2)
289	68	K- 55	14	0.6 (0- 8)
305	132	K- 56	14	0.4 (0- 5)
315	58	K- 57	7	0.0
343	27	K- 58	7	0.1 (0- 1)
353	115	K- 59	15	0.0
409	170	K- 61	13	0.0

2. 球果長

Table 2 によると、球果数は母樹の平均値が 4.25 cm、子供群の平均値が 3.80 cm (個体単位のデータで計算すると 3.77 cm) で、子供群でやや小さい値を示した。標準偏差は母樹で 0.42 cm、子供群

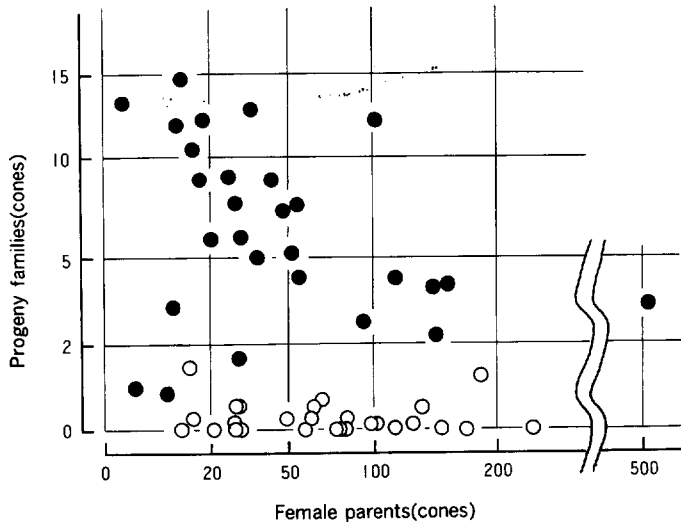


Fig. 1. 着果数における母樹と子供家系の関係

Relationship in cone yield between female parents and corresponding progeny families.

Solid dots : materials selected at a stand in Tohoku region.

$r = -0.235^{ns}$, $b = -0.041$.

Open dots : materials selected at a stand in Kansai region.

$r = -0.093^{ns}$, $b = -0.004$.

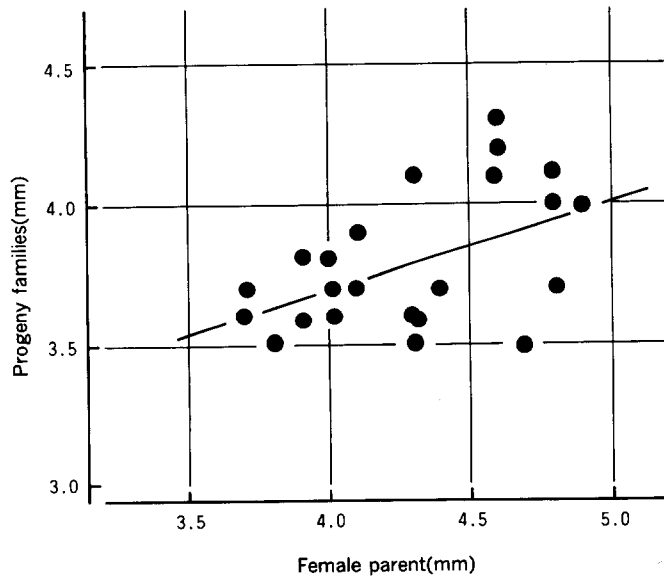


Fig. 2. 球果長における母樹と子供家系の関係

Relationship in cone length between female parents and corresponding progeny families.

$r = 0.517^*$, $b = 0.329$

Table 2. 母樹と子供家系群 (家系平均) における球果・種子の諸形質
Cone and seed traits in female parents and corresponding progeny families.

母 樹 Parent tree No.	母 樹 の 諸 形 質 Cone and seed traits in female parent trees				
	球果長 Length of cones(cm)	形状比 Diameter/ length of cones	種子数/球果 No. of seeds /cone	充実率 Proportion of filled seeds(%)	1000 粒重 Weight of 1000 seeds(g)
3	4.6	0.56	43.2	97.3	10.30
24	3.8	0.55	21.3	89.8	8.79
35	4.3	0.53	27.6	97.9	10.70
55	4.3	0.53	6.7	93.8	11.11
94	4.0	0.52	26.1	95.1	7.19
102	4.8	0.55	57.2	86.3	10.65
116	4.6	0.53	50.3	89.7	9.08
119	4.0	0.59	39.1	96.2	8.25
173	3.3	0.67	43.2	97.2	7.06
189	4.1	0.55	35.2	99.3	8.30
199	4.3	0.57	38.9	98.8	8.80
214	4.7	0.51	19.2	99.4	12.17
215	4.4	0.52	45.8	96.7	9.05
269	3.9	0.58	36.9	98.0	10.70
273	4.3	0.53	39.5	95.5	9.14
276	4.0	0.51	12.8	91.9	10.46
277	3.7	0.55	38.7	98.1	6.40
291	4.9	0.49	16.5	95.9	13.56
318	3.7	0.56	34.2	95.7	7.25
359	4.8	0.49	26.6	95.6	8.35
384	4.1	0.49	31.6	97.5	7.15
390	4.8	0.52	49.4	97.5	9.35
398	3.9	0.57	33.5	91.9	7.28
405	4.6	0.49	51.3	95.4	8.35
平 均 Mean	4.25	0.54	34.37	95.44	9.14
標準偏差 S.D.(σ)	0.42	0.04	13.23	4.42 * 2	1.82

Note)

* 1 Calculated using the data of individual trees.

* 2 Calculated using the transformed data to $\text{Arcsin}\sqrt{\%}$.

で 0.24 cm (0.48 cm) であり、これらから変動係数を計算すると、それぞれ 9.9%、6.4% (12.7%) で、親子ともほぼ同程度であった。

球果長の親子関係を示した Fig. 2 によると、相関係数、回帰係数はそれぞれ $r=0.517^*$ 、 $b=0.329$ (標準誤差 0.119) で、5%水準の有意な相関がみられた。これから遺伝率を計算すると $h^2=0.66$ (標準誤差 0.24) であった。

3. 球果形状比

子供群の諸形質 Cone and seed traits in progeny families						
家系 Corresponding family No.	試料木数 No. of trees	球果長 Length of cones(cm)	形状比 Diameter/ length of cones	種子数/球果 No. of seeds /cone	充実率 Proportion of filled seeds(%)	1000粒重 Weight of 1000 seeds(g)
T- 1	3	4.3	0.56	29.4	95.6	6.19
T- 3	2	3.5	0.57	10.9	86.2	4.03
T- 4	2	4.1	0.54	30.6	95.8	5.28
T- 6	7	3.6	0.57	9.0	57.9	4.42
T- 7	6	3.8	0.56	31.3	95.6	4.49
T- 8	7	4.0	0.58	35.1	92.2	5.46
T- 9	6	4.2	0.57	33.5	87.1	5.36
T- 10	5	3.6	0.58	30.5	81.7	4.22
T- 12	1	—	—	14.1	94.9	4.97
T- 13	5	3.7	0.61	36.7	94.2	4.67
T- 14	7	3.6	0.54	20.4	52.7	4.02
T- 16	6	3.5	0.62	10.8	73.1	4.61
T- 17	9	3.7	0.58	30.1	82.7	5.33
T- 20	2	3.8	0.59	35.5	90.1	5.12
T- 21	5	3.5	0.57	26.0	93.6	5.08
T- 22	14	3.7	0.56	16.4	88.5	5.38
T- 23	3	3.6	0.58	33.1	96.1	3.77
T- 24	6	4.0	0.54	16.8	95.8	6.33
T- 25	8	3.7	0.56	22.5	73.4	5.26
T- 26	10	4.1	0.53	27.6	68.6	5.33
T- 27	7	3.9	0.54	36.3	83.2	4.32
T- 28	4	3.7	0.55	31.2	92.9	4.95
T- 29	12	3.6	0.58	29.2	87.7	5.12
T- 30	5	4.1	0.56	38.3	97.7	5.14
		3.80	0.57	26.47	85.71	4.95
		3.77 * 1	0.57 * 1	26.09 * 1	83.38 * 1	5.01 * 1
		0.24	0.02	9.01	10.07 * 2	0.66
		0.48 * 1	0.05 * 1	12.51 * 1	16.71 * 1,2	1.04 * 1

Table 2 によると、球果形状比(球果の直径/長さ)は、母樹の平均値が0.53、子供群の平均値が0.57で、子供群でやや大きい値がほぼ近似した値であった。標準偏差は、母樹で0.03、子供群で0.02(個体単位のデータで計算すると0.05)であり、これらから変動係数を算出するとそれぞれ5.6%、3.5%(8.8%)で、今回扱った他の形質にくらべて小さい値になる。したがって、球果形状比は樹齢による変化の少ない、また個体間での変異も比較的小さい形質であると考えられる。アカマツの球果形状比(長さ/直径)を調べた既往の例⁵⁾¹⁰⁾でも、これとほぼ同様の傾向が指摘されてい

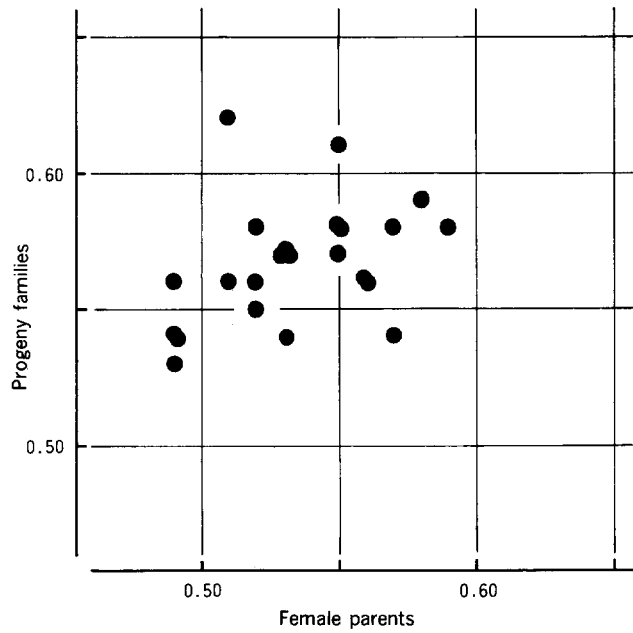


Fig. 3. 球果形状比における母樹と子供家系の関係
Relationship in diameter/length of cones between female parents and corresponding progeny families.
 $r=0.375^{ns}$, $b=0.278$

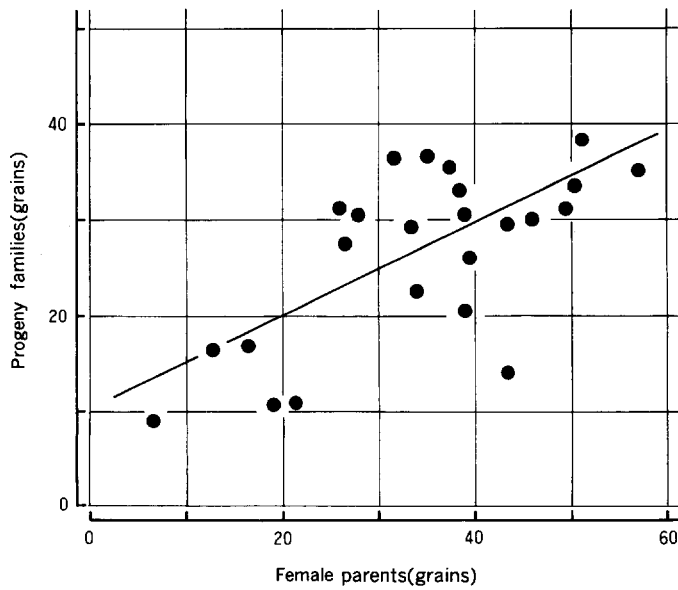


Fig. 4. 球果あたりの種子数における母樹と子供家系の関係
Relationship in number of seeds per cone between female parents and corresponding progeny families.
 $r=0.670^{**}$, $b=0.473$

る。

球果形状比の親子関係を示したFig. 3によると、相関係数、回帰係数はそれぞれ $r = 0.375^{ns}$, $b = 0.278$ (標準誤差は 0.152) であった。これから遺伝率を推定すると $h^2 = 0.56$ であるが、標準誤差が 0.30 と大きく、推定精度はよくなかった。

4. 球果あたりの種子数

Table 2 によると、球果あたりの種子数の平均値は、母樹で 34.4 粒、子供群で 26.5 粒(個体単位のデータで計算すると 26.1 粒)であり、子供群は母樹に対して低い値を示した。また、母樹、子供群の標準偏差はそれぞれ 13.2 粒、9.0 粒(12.5 粒)で、これから変動係数を計算すると 38.4%、33.9% (47.9%) となり、個体間の変異がかなり大きい。

球果あたりの種子数の親子関係を示したFig. 4によると、相関係数、回帰係数は、それぞれ $r = 0.670^{**}$, $b = 0.473$ (標準誤差は 0.112) で、1%水準の高い相関が認められた。回帰係数から遺伝率を推定すると、 $h^2 = 0.95$ (標準誤差 0.22) の高い値が算出された。

球果あたりの種子数は、各母樹の雌花の平均的な有効鱗片数に規定される⁹⁾¹²⁾¹⁴⁾。しかし、マツ類では無受粉の胚珠は正常な種子の大きさにまで発達せずに種子の痕跡のような小型シイナになるので⁷⁾¹⁴⁾、受粉率によっても大きな影響を受ける。とくに、子供群では結実年齢に達して間もないので、受粉率が平均的に低かったうえ、個体、家系によって大きく異なっていた可能性が高い。このように、球果あたりの種子数は一般の環境条件に加えて受粉時の条件による影響も受けることを考えると、遺伝率の推定値 ($h^2 = 0.95$) は異常に高い。しかし、かりに 5%水準の信頼区間 ($0.50 \leq h^2 \leq 1.00$) の下方の $h^2 = 0.5 \sim 0.7$ 程度としても、遺伝率の主な推定例⁹⁾とくらべ、球果あたりの種子数は遺伝率の比較的高い形質であるとみなすことができる。

なお、受粉時の条件に左右されない雌花の有効鱗片数、あるいは有効胚珠数は、より遺伝率の高い、すなわち遺伝的支配の強い形質ではないかと思われる。

5. 充実率

Table 2 によると、母樹の充実率は平均 95.4%、標準偏差 ($\arcsin\sqrt{\quad}$ 変換値による) は 4.4%で、個体間の差が少なく、ほとんどが 90%以上の高い値であった。一方、子供群では平均 85.7% (個体単位のデータでは 83.4%)、標準偏差 10.1% (16.7%) で、母樹にくらべて平均値が低く、変異が大きい。

充実率の親子関係を示したFig. 5によると、相関係数、回帰係数は、それぞれ $r = -0.048^{ns}$, $b = -0.104$ (標準誤差 0.463) で、有意な相関は認められなかった。これから算出される推定値は負値 (-0.21) となるため遺伝率は 0 とみなされるが、標準誤差は今回とりあげた形質の中で最も大きく (0.93)、推定の信頼度はきわめて低い。

マツ類では、自家受粉をすると充実率が大きく低下する⁵⁾⁶⁾¹¹⁾¹³⁾。また、自家花粉の混合率を数段階に調節して人工交配を行った例では、自家花粉率が増加すると、それともなっていく直線的に充実率が低下することが確認されている⁴⁾。Fig. 4 によると、母樹ではほとんどの個体で充実率が 90%以上なので、自家受粉の影響をほとんど受けていなかったことがわかる。一方、子供群では幼

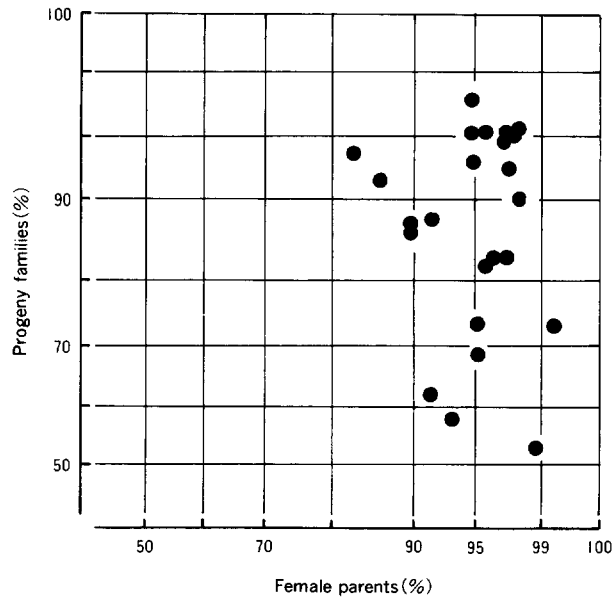


Fig.5. 充実率における母樹と子供家系の関係
Relationship in proportion of filled seeds between female parents and corresponding progeny families.
 $r = -0.048^{ns}$, $b = -0.104$

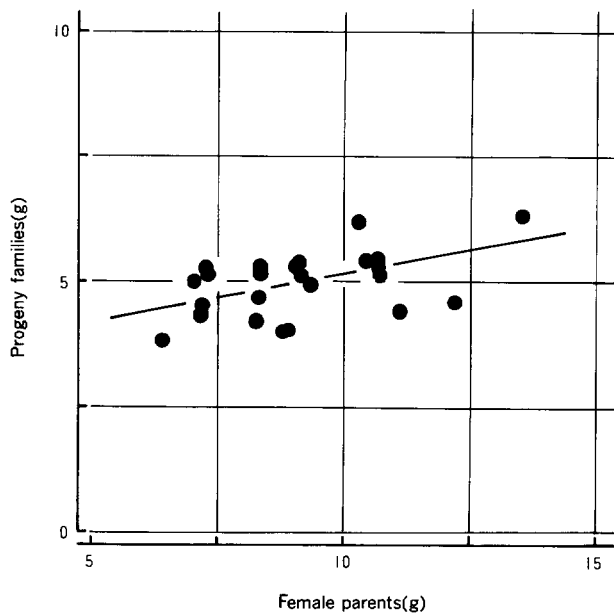


Fig.6. 1000粒重における母樹と子供家系の関係
Relationship in weight of 1 000 seeds between female parents and corresponding progeny families.
 $r = 0.500^*$, $b = 0.180$

齢のため雄花を着生する個体が少なく、個体によって自家受粉率が大きく異なっていた可能性が高い。その結果この試験地では、母樹選抜地のような十分成熟した林分にくらべて充実率のバラツキが増大していると考えられる。また、マツ類では半兄弟間交配等の近親交配でも、自殖したときほどではないが充実率が低下する¹³⁾。この試験地では家系単位でプロットが構成されているので、自殖以外の近親交配も子供群の充実率のバラツキを増大させた要因の一つとなる。

以上のように充実率は受粉時の条件、すなわち自殖や近親交配による影響を強く受ける。このことは遺伝率の推定に重大な影響をおよぼす。したがって、このような試験地設計で、しかも幼齢時のデータでこの形質の親子関係を論じることはできないと考えられる。

6. 1000粒重

Table 2 によると、1000粒重の平均値は母樹で9.14 g、子供群で4.95 g (個体単位のデータでは5.01 g)であり、親子間で大きな差がみられた。したがって、1000粒重は樹齢の違いによる影響が大きい形質であると考えられる。標準偏差は母樹で1.82 g、子供群で0.66 g (1.04 g)であり、変動係数はそれぞれ20.0%、13.3% (20.9%)であった。親子間で1000粒重が大きく異なった原因としては、球果の大きさ(2. 球果長の項を参照)が1000粒重に影響する可能性があること、また子供群では母樹にくらべてシイナが多かったことなどがあげられるが、いずれもさほど大きな効果をもつとは考えられず、はっきりした原因は不明である。

1000粒重の親子関係を示したFig. 6によると、相関係数、回帰係数はそれぞれ $r = 0.500^*$ 、 $b =$

Table 3. アカマツ球果・種子の諸形質の遺伝率の推定値
Estimated heritabilities of the traits concerning seeds and cones in *Pinus densiflora* by parent-offspring regression.

形 質 Trait	遺 伝 率 Heritability	
	Method A* ¹ (S.E.)	Method B* ² (S.E.)
着 果 数 Cone yield	-0.082 (0.067) ^{*3} -0.0080 (0.017) ^{**}	
球 果 長 Cone length	0.66 (0.24)	0.64 (0.20)
球果形状比 Diameter per length of cones	0.56 (0.30)	0.60 (0.25)
球果あたり 種 子 数 No. of seeds per cone	0.95 (0.22)	0.96 (0.13)
種子充実率 Proportion of filled seeds	-0.21 (0.93)	
種子1000 粒 重 Weight of 1000 seeds	0.36 (0.13)	0.29 (0.10)

Note)

S.E. : 標準誤差

*¹: 子供家系の平均値とその母樹の値の対をデータとして計算した

*²: 個々の子供個体の値と対応する母樹の値の対をデータとして計算した。母樹のデータは家系内子供個体数だけくり返して用いられる

*³: 東北産の材料

** : 関西産の材料

0.180 (標準誤差 0.067) で、5%水準の有意な相関が認められた。回帰係数から遺伝率を推定すると、 $h^2=0.36$ (標準誤差 0.13) であった。

この形質は種子の大きさとともに充実率にも左右されるので、充実率との形質間相関を調べてみたが、親、子とも相関は認められなかった (母樹で $r=-0.081^{ns}$ 、子供群で $r=0.340^{ns}$)。

7. 球果・種子の形質の遺伝率推定上の問題点

今回の調査で推定された球果・種子の諸形質の遺伝率を Table 3 にまとめた (Method A)。ここでは、今回の遺伝率の推定における問題点として、以下の 3 点について検討する。

(1) 遺伝率の推定精度の低さ： いずれの形質とも遺伝率の標準誤差が相当に大きい (Table 3 の Method A)。信頼幅 (5%水準) はこの約 2 倍であることを考えると、真の値がどの程度なのかを確かむことがむずかしい場合が多い。遺伝率の信頼幅を求める基礎として用いた回帰係数の標準誤差 ($s(b)$) は、

$$s(b) = [(s_y^2/s_x^2 - b^2) / (N - 2)]^{1/2} \quad \dots\dots(1)$$

s_x^2 ：親の分散， s_y^2 ：子供の分散， b ：回帰係数， N ：親と子の対の数

と表される³⁾。(1)式から明らかなように $s(b)$ は N の平方根にほぼ反比例するので、遺伝率の標準誤差が高かったのは、親子の対の数が少なすぎたためと考えられる。

(2) 家系内個体数の家系間差：今回用いた試料では、子供群の家系内個体数が家系間で大きく異なっていた。この場合、家系平均値の信頼度が家系間で異なると考えられるが、上記の遺伝率の推定ではそれらをまったく平等に扱って解析したことになる。このような場合には、家系内個体数の多少に応じて重みづけをする方法がいくつか示されている²⁾³⁾⁸⁾。ここでは、これらの方法のうち、今回のデータに適用できるものとして、家系内個体数に比例して重みづけする方法、すなわち子供群の各個体とその母樹との対をデータに用いた計算を試みた²⁾。この方法で母樹のデータを対応する子供家系の個体数だけ複数回用いることになる。また、この方法を用いれば親子の対の数が多くなるので、遺伝率の標準誤差を減少させるうえでも有効であると思われる。

この方法による推定結果を Table 3 の Method B に示した。ただし、遺伝率を推定すること自体に問題があると考えられた着果数、充実率は除いた。推定値は、Method A による値にくらべて 1000 粒重でやや低かったが、他ではほぼ近似した値であり、家系内個体数によって重みづけをしたことによる影響は大きなものではなかった。また、標準誤差についても、球果あたりの種子数で約 4 割減少したものの、他の形質では親子の対 (N) を増したことによる効果は小さかった。これは、子供群の分散 (s_y^2) が家系平均値を用いた場合よりも大きく (Table 2)、(1)式において s_y^2/s_x^2 が大きくなったためである。

(3) 受粉条件の影響： 遺伝率は環境分散を含む全分散と遺伝分散との比として定義されるが、受粉時の条件 (受粉率や自家受粉率など) に由来する個体変動は環境分散の一部とみなされる。受粉時の条件は、樹齢により、また樹冠の疎密度などの林分の条件によって大きく変化する。また、年次間の変動も大きい場合が多い。

とくに、母樹選抜林分と子供群植栽試験地との間で受粉時の条件が大きく異なると、親子回帰か

ら遺伝率を推定する際に推定精度に影響を与える。たとえば、子供群における受粉条件に由来する個体変動が母樹集団にくらべてかなり大きい場合には、子供群における環境分散が母樹集団より増大することになる。この場合、仮に遺伝分散が親子間で同程度であっても、子供群の分散 (s_y^2) はそのぶんだけ母樹 (s_x^2) より大きくなる。したがって、(1)式において s_y^2/s_x^2 が増大するため、 $s(b)$ が大きくなることが明らかである。自家受粉率の影響を強く受ける充実率は、この典型的な例と考えられる。

IV. お わ り に

アカマツの球果・種子に関する形質の遺伝率の推定を試みた。その結果、球果あたりの種子数のように遺伝率がたいへん高いと考えられるものがみられた一方、充実率のように推定精度が非常に悪い形質もあった。

球果・種子の形質は多かれ少なかれ受粉時の条件による影響を受ける。受粉時の条件は年次間で大きく変化しうる。そのために球果・種子に関する形質の遺伝率の推定値は、受粉時の条件の影響を受けない形質より年次間の変動が大きいと考えられる。したがって、推定の信頼性をより向上させるためには、数年間繰り返して調査すべきであると考えられる。

引 用 文 献

- 1) 浅川澄彦・勝田 征・横山敏孝(編)：日本の樹木種子(針葉樹編)。林木育種協会, 150 pp.(1981)
- 2) BOHREN, B.B., H.E.McKEAN and Y.YAMADA: Relative efficiencies of heritability estimates based on regression of offspring on parent. *Biometrics*, **17**, 481~491, (1961)
- 3) FALCONER, D.S.: *Introduction to quantitative genetics* (2nd ed.). Longman, 340pp, (1981)
- 4) 金指あや子・古越隆信：アカマツにおける結果率から幼苗期までの主要形質に及ぼす自家受粉率の影響。林木の育種, 特別号, 36~39, (1986)
- 5) 勝田 征：クロマツとアカマツの自家受精。演習林(東大), **15**, 23~35, (1964)
- 6) ————：ふたたびクロマツ, アカマツの自家受粉したときのタネのできかたについて。演習林(東大), **16**, 35~41, (1966)
- 7) ————：クロマツ, アカマツにおける落果と受粉。東大演報, **65**, 87~106, (1971)
- 8) KEMPTHORNE, O and O.B.TANDON: The estimation of heritability by regression of offspring on parent. *Biometrics*, **9**, 90~100, (1953)
- 9) Lyons, L.A.: The seed production capacity and efficiency of red pine cones (*Pinus resinosa* AIT.). *Can. J. Bot.*, **34**, 27~36, (1956)
- 10) 中村賢太郎：球果形状比の変異。演習林(東大), **6**, 6~11, (1954)
- 11) 野口常介・渡辺 操：アカマツ精英樹クローンでの自家受粉によるタネのでき方。日林誌, **54**, 356~359, (1972)
- 12) RIM, Y.-D. and T.SHIDEI: Study on the seed production of Japanese red and black pine (1). *Bull. Kyoto Univ. For.*, **45**, 43~51, (1973)
- 13) 齊藤幹夫・岩川盈夫・渡辺 操：クロマツの近親交配における球果・タネおよび苗木のできかた。林試研報, **255**, 31~46, (1973)
- 14) ————・山本千秋：アカマツ・クロマツの球果における有効鱗片の位置とタネの生産。林試研報, **293**, 89~103, (1977)

- 15) SCHMIDTLING, R.C. : Genetic variation in fruitfulness in a loblolly pine (*Pinus taeda* L.) seed orchard. *Silvae Genet.*, **32**, 76~80, (1983)
- 16) STOEHR, M.U. and R.E.FARMER, Jr. : Genetic and environmental variance in cone size, seed yield, and germination properties of black spruce clones. *Can.J.For.Res.*, **16**, 1149~1151, (1986)
- 17) VARNELL, R.J., A.E.SQUILLACE and G.W.BENGSTON : Variation and heritability of fruitfulness in slash pine. *Silvae Genet.*, **16**, 125~129, (1967)
- 18) VERHEGGEN, F.J. and R.E.FARMER, Jr : Genetic and environmental variance in seed and cone characteristics of black spruce in a northern Ontario seed orchard. *For. Chron.*, **59**, 191~193, (1983)
- 19) 材質育種研究班：材質育種に関する研究 第 1 報, 東北地方アカマツ. 林試研報, **222**, 1~113, (1969)
- 20) ———— : 材質育種に関する研究 第 2 報, 関西地方アカマツ. 林試研報, **244**, 17~114, (1972)

**Estimation of Heritabilities of Cone and Seed
Traits in *Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC.
by Parent offspring Regression
(Research note)**

Tatsuo KANAZASHI⁽¹⁾, Mikio SAITO⁽²⁾ and Toshitaka YOKOYAMA⁽³⁾

Summary

Heritabilities of several traits concerning cones and seeds in *Pinus densiflora* were estimated by parent-offspring regression. The six traits estimated were cone yield (number of cones per tree), cone length, diameter per length of cones, number of seeds per cone, proportion of filled seeds and weight of 1000 seeds. The means within families measured at 18 years old in the experimental plantation, which was composed of many half-sib families of selected female parents and established for the improvement of wood properties in *P. densiflora* in Iwate prefecture, were used as the data for offspring. The data of female parents at 50–60 years old reported in the previous papers^{(19), (20)} were used directly as the data for parents.

The estimated heritability of number of seeds per cone was very high at 0.95 (standard error 0.22). That of cone length and of diameter per length of cones were 0.66 (0.24) and 0.56 (0.30), respectively. The estimated heritability of weight of 1000 seeds was 0.36 (0.13), but there was a large difference between female parents and offspring in this trait. The estimated heritability of proportion of filled seeds was 0 (minus value). The reason for a low estimate and high standard error in this trait is that this trait is strongly affected by the proportion of self-pollination and assortative mating. Both estimated heritability and standard error of cone yield were extremely low. As this fact is considered to be due to the great difference of cone yield between parent and offspring, it is inappropriate to estimate the heritability of cone yield by the parent-offspring regression at the time when progeny families are young compared to their parents.

In this investigation, there was a large difference in the number of trees among progeny families. In order to eliminate the influence of this difference on the estimation of heritability, a modified estimation was carried out by using the pairs of each individual in offspring and corresponding parent. The estimated heritabilities based on this method were not so different from the estimates mentioned above.

Received January 5, 1988

(1) (3) ex. Silviculture Division (Forest Environment Division)

(2) Former Asakawa Experimental Forest