

雪圧害によるスギの根元曲がりに対する林木育種学的研究

A study on forest tree breeding for basal bending due to snow pressure damage in Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*)

2021 年 3 月

宮下 智弘

Tomohiro Miyashita

目次

第1章 緒論	
1.1 樹木に対する雪害とスギの根元曲がり被害	1
1.2 根元曲がり抵抗性育種に対する既往の研究	3
1.3 本論文の構成と研究目的	5
第2章 多雪地帯への挿し木クローン導入の可能性	
2.1 はじめに	7
2.2 材料と方法	7
2.3 結果	8
2.4 考察	9
第3章 根元曲がり抵抗性に対する遺伝性の確認	
3.1 はじめに	17
3.2 材料と方法	17
3.3 結果	18
3.4 考察	19
第4章 根元曲がりに対する遺伝パラメータの推定	
4.1 はじめに	28
4.2 材料と方法	28
4.3 結果	30
4.4 考察	30
第5章 根元曲がり抵抗性の組み合わせ能力と正逆交配間差	
5.1 はじめに	41
5.2 方法	41
5.3 結果	43
5.4 考察	44
第6章 埋雪木からの早期選抜の可能性	
6.1 はじめに	53
6.2 材料と方法	53
6.3 結果	54
6.4 考察	54
第7章 ミクロフィブリル傾角が根元曲がり抵抗性に及ぼす影響	
7.1 はじめに	60
7.2 材料と方法	60
7.3 結果	62

7.4 考察	62
第8章 抵抗性品種を両親とする実生苗の成育特性	
8.1 はじめに	72
8.2 材料と方法	72
8.3 結果	73
8.4 考察	74
第9章 総合討論	
9.1 抵抗性種苗の最適な供給方法	82
9.2 今後の抵抗性育種の進め方	83
9.2.1 新たな選抜方法の提案	83
9.2.2 次世代集団の作出	85
謝辞	90
引用文献	91
附図・附表	96

第 1 章 緒論

1.1 樹木に対する雪害とスギの根元曲がり被害

日本列島は中央の脊梁山脈を境に気候条件が大きく異なり，特に冬季の気候には明瞭な違いが存在する。冬季の日本列島上空は大陸からの寒冷で乾燥した高気圧が張り出し，その一方で北海道の東方海上では低気圧が発達しやすい。このような西高東低の気圧配置になると，日本列島上空には大陸からの強い北西の季節風が吹く。大陸からの空気は寒冷で乾燥しているため，日本海を渡る際に暖流である対馬海流の影響を強く受ける。すなわち，大陸からの寒冷な空気は対馬海流により暖められ，空気中に溶け込める水蒸気量である飽和水蒸気量が多くなる。結果的に，大陸からの寒冷な空気は日本海からの水分を大量に含有する。暖かく湿った空気となった季節風は日本海側から太平洋側に吹き抜けるが，その際に日本列島中央の脊梁山脈を超えることになる。標高が高くなると気温は低下するため，脊梁山脈を超える過程において空気中に溶け込んでいた多くの水蒸気は飽和状態に達して液化する。気温が低いと液化した水分は雪となるため，特に日本海側の山間部では多量の降雪がみられることになる。

積雪の影響は人工林の樹種選択において多大な影響を及ぼしている。国内の代表的な林業用樹種であるスギ，ヒノキ，カラマツのうち，積雪の多い日本海側の地域に選択的に植栽されている樹種はスギである（豪雪地帯林業技術開発協議会，2000）。これは，スギが林業用針葉樹の中で積雪への適応性が優れていることと関係が深い。スギの積雪への適応性は昭和 30 年代に行われた樹種更改試験により明らかにされてきた。

第二次世界大戦からの復興および高度経済成長を背景に我が国の木材需要は急激に増加した（林野庁，2018）。一方，当時の国内の森林には戦中の乱伐によって需要を賄うほどの十分な木材が確保できなかった。このため，木材の増産を目指して天然広葉樹林を針葉樹の用材林に転換する拡大造林が行われた（志賀，2001）。1954 年から 1987 年までは国の造林補助事業において拡大造林に重点的助成が実施され，最盛期の 1961 年度には年間 31 万 ha もの拡大造林が行われた（志賀，2001）。拡大造林が進められるにつれて，造林の対象地域は高標高地に拡大された。しかし，植栽対象地が高標高になるにつれてどのような樹種を植栽すべきか検討する必要性が生じたため，各地に樹種更改試験地が設定された（小野寺，1990）。樹種更改試験とは，在来の林分をこれまでそこになかった樹種による林分にするための予備的試験のことであり（桜井，2001），国内および海外の主要な林業用針葉樹が高標高地域に植栽され，その適応性が調べられた。

加藤・柳谷（1984）は青森県内の標高 520m，積雪深 3m 以上の林分に植栽したスギやカラマツ，ドイツトウヒやヨーロッパアカマツなどを調査し，林齢 28 年において最も成績が優れているものはスギであることを報告した。また，大原・小野寺（1986）は，積雪深 2.1～5.7m，標高 330～840m の山形県内の 5 か所の林分に植栽したスギなどの針葉樹 4 樹種を調査し，ha あたり材積量等はスギが優れることを報告

した。植栽した樹種の中でスギが優れた成績を示す事例は他にもあり（瀬川，1972；柳谷・金，1985），スギは積雪地帯において適応性の高い樹種であることが示された。本州の日本海側のような積雪の多い地域において，スギは代替することが困難な林業用針葉樹であると言えるだろう。

しかし，拡大造林あるいは樹種更改試験によって，経済林として成り立たないスギ人工林の存在も明らかとなった。このような不成績造林地の存在は各地で報じられ，社会的に重大な問題として捉えられた（栄花・藤澤，1998）。各地の不成績造林地ではスギの成育状況と環境条件が詳細に調べられ，スギが経済林として成林できる条件を最深積雪深から説明する試みが全国的に行われた。これらの結果をみると，スギが経済林として成林できる最深積雪深はおおむね 2.5m 以下であることが多いようである（井沼・高橋，1964；野表，1973；佐藤・高橋，1979）。

しかし，最深積雪深が 2.5m 以下であってもスギの植栽木は雪による様々な被害を受ける（横井・山口，2000）。林業用樹木に対する雪害は大きく雪圧害と冠雪害に大別できる（豪雪地帯林業技術開発協議会，2000）。前者は樹木が埋雪する幼齢期において発生する被害であり，後者は埋雪しない雪上木に対して突発的に発生する被害である。雪圧害は積雪荷重と積雪の融解により生じる沈降圧等を要因としており，埋雪している樹幹等が被害を受ける。スギの樹幹が埋雪する条件は積雪深と樹高の関係から説明でき，樹高が積雪深の 2～2.5 倍以下であると埋雪する（豪雪地帯林業技術開発協議会，2000）。すなわち，積雪の多い地域に植栽されたスギは，雪上木となるまでの長い間，雪圧害を常習的に受けることになる。

雪圧害の被害形態は幹の根元部分が曲がる根元曲がりと，幹折れや枝折れ等の折損に大別できる（豪雪地帯林業技術開発協議会，2000）。このうち，本学位論文で対象としている主な被害形態は根元曲がりである。根元曲がりは積雪の多い日本海側の山間部に成育するスギには一般的に観察できる。例えば，岐阜県内における最深積雪深 1.0m 以上の 102 林分で行われた調査事例によると，全ての調査個体に根元曲がりが観察できた（横井・山口，2000）。すなわち，最深積雪深が 1.0m 以上の林分では根元曲がりが普遍的に生じると言える。一般的に，幹の根元部分は最も高い材価で取引されるが，根元曲がりが発生するとこれらの材は利用されず，あるいは曲がり材として安価に取引される。山形県内 16 林分の事例によると，林分総材積に占める根元曲がり材の割合は平均 20% であった（片岡・佐藤，1959）。同様に，最深積雪深 2m あまりの新潟県における調査事例では，単木あたりの材積に占める根元曲がり材の割合は 19～37% であった（羽田，1960）。これらの研究事例を考慮すると，根元曲がりは日本海側の林地において広域的・普遍的に発生し，総材積の約 20% 程度が低質な根元曲がり材として生産され続けている。根元曲がりによる経済的損失は極めて深刻である。

根元曲がりの発生メカニズムは平（1985）により明らかにされている。幼齢期に樹冠へ着雪することによって樹幹が傾き，この状態のまま埋雪する。融雪後，根元から倒伏した樹幹は 11 月上旬までの間に少しずつ立ち直る。しかし，樹幹の立ち直り量は樹幹上部よりも下部が少ないため，樹幹は湾曲する。このような樹幹の倒伏と融雪後の不完全な立ち直りを連年繰り返すことによって根元曲がりは形成されていく。

根元曲がりを軽減するため、施肥，雪起こし，階段植栽，除間伐，裾枝払い等の育林技術を用いた対策が古くから実行されてきた（栗田・遠田，1986；野表，1984；野表，1988）。これらの作業を行えば根元曲がりの軽減に一定の効果が認められるが，林業従事者の高齢化や育林経費の低コスト化が望まれている現在の我が国の林業実態を考慮すると（林野庁，2018），これらの作業を実施することは今後ますます困難になると考えられる。

一方，根元曲がりの小さい系統を植栽すれば，根元曲がりは省力的に軽減できると期待される。根元曲がりの大きさがスギ系統によって異なることは古くから観察されている。例えば林野庁（1969）によると，スギの有名在来品種クローンの根元曲がりの大きさは系統間の違いが大きく，系統内の個体間では似通っている。このことは根元曲がりの小さい系統を選抜できることを示唆しており，根元曲がりに対する育種学的な対応への期待が高まっていった。

1.2 根元曲がり抵抗性育種に対する既往の研究

根元曲がりに対する育種は，国立林木育種場（現在の国立研究開発法人森林研究・整備機構森林総合研究所林木育種センター）と関係機関が連携した気象害抵抗性育種事業により実施された（栄花・藤澤，1998）。この事業では寒さの害と雪の害を育種対象形質としており（栄花・藤澤，1998），このうち雪の害は雪害と冠雪害の二種類が対象となっている（那須・向田，1998）。

気象害抵抗性育種事業の中で行われている雪害抵抗性育種事業（以下，事業と呼ぶ）では，育種対象の母集団として各地の雪害激害地から「雪害抵抗性候補木」（以下，抵抗性候補木と呼ぶ）が選抜された。抵抗性候補木の選抜基準は積雪環境により異なっているが，いずれの積雪環境においても，支持根が優れ，著しい根元曲がりが無く，成長の良い個体を選抜する点については共通している（那須・向田，1998）。また，検定林調査では調査対象形質として根元曲がりの大きさを表す傾幹幅（地上高 1.2m における植栽地点と樹幹までの水平距離：図 1-1）が採用されている（那須・向田，1998）。これらのことから，この事業では実質的に根元曲がりが主な育種対象形質であると考えられる。抵抗性候補木の抵抗性を評価するため，雪害の発生しやすい林地に検定林が造成された（附図 1）。検定林には選抜した系統の実生苗や挿し木苗が反復を設けて植栽され，その後の定期調査によって根元曲がりに関する育種学的な知見が得られ始めた。

実験計画法（附図 1）に従って造成された試験地においても，根元曲がりの大きさは実生家系や挿し木クローンにより有意に異なることが様々な試験地で報告された（平ら，1990；平，1987a；松浦，1998；太田・向田，1986；向田ら，1988；寺田ら，1993）。また，向田ら（1988）は精英樹 6 系統と抵抗性候補木 10 系統の自然交雑家系を同一林分に植栽し，根元曲がりの小さな上位 7 系統が全て抵抗性候補木であったことを報告した。この事例は，根元曲がりに特化した抵抗性候補木の選抜に一定の効果が認められたことを示している。1996 年には山形県の人工林から選抜された抵抗性候補木 2 系統が複数の検定林等において根元曲がりが特に小さく成長も優れていたため，出羽

の雪 1 号, 2 号として種苗法により品種登録された (向田, 1995)。これと同様に, 鳥取県では沖の山天然スギ系統から形質の優良なクローンを選抜し, とっとり沖の山として 2002 年に種苗法により品種登録された (植田, 1998)。さらに, 造成した複数の検定林の調査結果をもとにして, 現在までに東北育種基本区で 37 系統 (向田, 2000; 宮下, 2009), 関西育種基本区で 9 系統の計 46 系統が, 根元曲がりの小さく成長の良い雪害抵抗性品種として開発された (宮下・山口, 2011)。

抵抗性の遺伝性に関する研究も行われてきた。人工交配家系を作出し, 根元曲がりが親から子へどのように遺伝しているのかについて, 統計遺伝学的な検討が報告され始めた。向田ら (1983) は精英樹 7 系統による要因交配家系を対象に, 全生存個体数に対する傾幹幅 30cm 以上の個体数を根元曲がり被害率と定義して解析を行った。その結果, 根元曲がり被害率は母樹および花粉親により有意に異なったことから, 交配親の遺伝的な影響を示唆した。また, 向田ら (1990) や向田・宮浦 (1998), 佐々木ら (2005) も同様に交配家系を用いて根元曲がりの遺伝性を報告した。しかし, 交配家系を用いて親の抵抗性が子にどのように遺伝しているのかを報告した事例はこれ以外に見当たらず, 普遍的な知見を考察するのに十分とは言い難い。

また, 根元曲がりの大きさが系統により異なる原因を検討するため, 様々な形質と根元曲がり抵抗性の関係が調べられてきた。このうち, 根に関する形質は古くから注目されてきた。根の太さや量 (林野庁, 1969; 井沼, 1978; 太田・向田, 1982; 向田・太田, 1985; 向田・太田, 1989), 傾斜に対する根の発達方向 (太田・向田, 1986), 深さごとの根の本数と断面積 (平ら, 1990), 支持根と呼ばれる斜面下部に発生する太い不定根の有無 (林野庁, 1969; 太田・向田, 1986) が系統によりどのような違いあるか詳細に調べられた。その結果, 太い根が多い個体は根元曲がりが小さい傾向が強く, 特に斜面下部に発生する支持根の影響は大きいと考えられた。

一方, 根元曲がり抵抗性に影響を与える形質として地上部の形質に注目する研究者もいる。このうち, 樹冠の形状は冠雪量と関係があるため (井沼ら, 1984), 枝の長さ (向田・宮浦, 1998; 平ら, 1990) や枝の角度 (平ら, 1990) などは根元曲がり抵抗性に関与していると考えられている。また, 幹のヤング率 (向田・宮浦, 1998; 平ら, 1990) や晩材仮道管 S_2 層のマイクロフィブリル傾角 (MFA) (Takata *et al.*, 2014) などの木材強度が根元曲がり抵抗性と関連している可能性も指摘されている。降雪初期の冠雪荷重によって樹幹が傾き, その状態のまま埋雪することにより根元曲がり形成されるが, 埋雪している樹幹の傾きが小さいほど根元曲がり形成量は小さくなる (平, 1982)。したがって, 木材強度が高いほど降雪初期の着雪による樹幹の傾きも小さくなり, 根元曲がり形成量も小さくなると考えられている (平, 1987a)。木材強度は遺伝子型と環境の交互作用が小さい形質であるため (三嶋ら, 2011; 藤澤, 1998), 木材強度と抵抗性との間の関係が強ければ優良個体の選抜に有効である。しかしながら, 両者の関係を詳細に研究した事例はきわめて少なく, 研究対象としている系統数も少数であるため, 各系統の抵抗性をどの程度説明できるか不明である。このため, 木材強度を優良系統の選抜に応用可能であるか判断は難しい。

1.3 本論文の構成と研究目的

これまで述べてきたように、気象害抵抗性育種事業の一つである雪害抵抗性育種事業では、雪圧害により生じる根元曲がり育種対象としており、関係機関の努力により大きな成果が得られた。この事業によって開発された雪害抵抗性品種を母樹に用いることで、抵抗性が高く、遺伝的多様性も高い種苗の供給が可能となった。また、開発された抵抗性品種を中心に、これらの実生後代が植栽されている検定林から第二世代個体の選抜が進められており（玉城ら、2016）、選抜個体を交配親とした第三世代集団の作出が進められている。抵抗性育種事業は、抵抗性候補木の選抜とそれらの遺伝的評価を行うステージから、抵抗性品種の種苗供給と第二世代個体の選抜および第三世代集団の作出を行う新しいステージに進んだと言える。

このように、抵抗性育種事業は着実に成果を上げているが、いまだに以下の課題が残されている。すなわち、1) 抵抗性品種からの最適な種苗供給方法はいまだに不明である。また、2) 第二世代個体等の選抜精度を向上するための知見が充分でない。さらに、3) 林木育種で多用されるハーフダイヤレル交配等の交配規模を小さくできる交配様式の適用が妥当であるか検証されていない。そこで本学位論文では、抵抗性品種からの最適な種苗供給方法を明らかにするとともに、今後の育種の進め方として優良個体の新たな選抜方法の提案と、次世代集団の最適な作出方法を提示することを目的とした。この目的を達成するため、本学位論文では以下の章を構成し、各章において根元曲がり抵抗性に関する育種学的な情報を収集した。

第 2 章：林業用種苗には実生苗と挿し木苗の二種類があるため、積雪地帯ではどちらの苗木を供給すべきかを議論する。

第 3 章：抵抗性が遺伝する形質であることを確認する。

第 4 章：育種に重要な遺伝パラメータを推定し、抵抗性がどのような遺伝をしているのかを統計遺伝学的に検証する。

第 5 章：親の性の違いによる実生後代への影響を明らかにし、それらの抵抗性を両親の一般組み合わせ能力からどの程度説明できるか議論する。

第 6 章：埋雪木と雪上木の形質を比較し、埋雪木のデータから優れた雪上木を早期に選抜する手法を検討する。

第 7 章：抵抗性と MFA との関係性を明らかにし、MFA を用いた系統選抜の可能性について議論する。

第 8 章：抵抗性品種で構成したミニチュア採種園から生産される実生苗の造林初期の成育特性を考察する。

第 9 章：これまでの成果をもとに総合考察を行い、抵抗性種苗の最適な供給方法と今後の抵抗性育種の進め方について考察する。

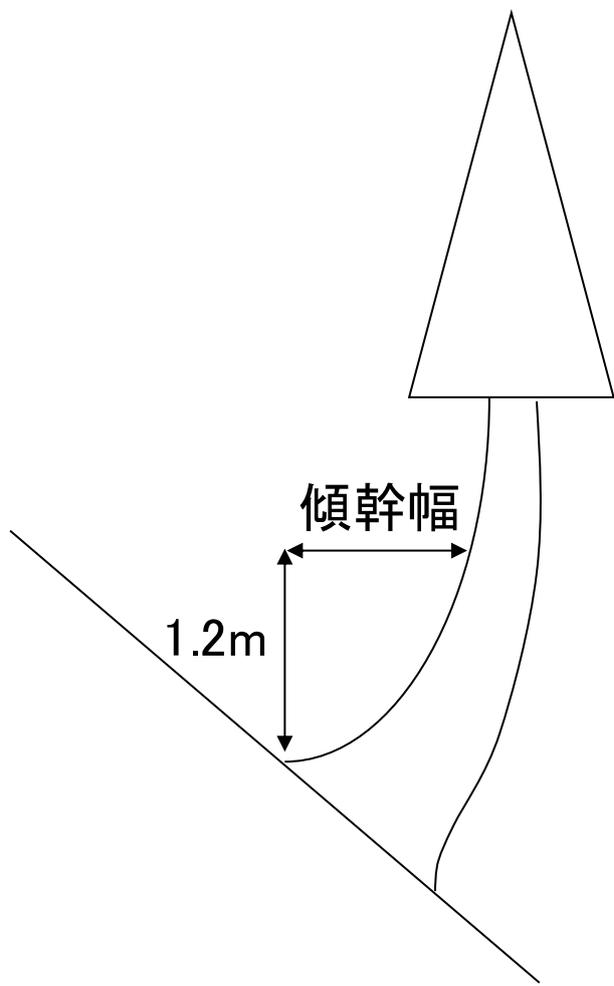


図 1-1 傾幹幅の測定

第2章 多雪地帯への挿し木クローン導入の可能性

2.1 はじめに

林業用種苗は挿し木苗と実生苗に大別できる。挿し木苗は親木の遺伝的特性を完全に受け継ぎ（大庭・勝田，1991），木材性質等の諸形質におけるばらつきが小さいため（藤澤，1998），造林者は苗木として根元曲がり抵抗性を保有する系統からクローン増殖した挿し木苗（以下，クローンと呼ぶ）を望む可能性が考えられる。また，積雪深約 1.5m の林地における壮齡人工林の調査結果では，挿し木苗と実生苗の成長量，樹形等の形質に大きな差がみられず（塚原ら，1975），多雪地帯においても優良系統のクローンを導入するべきではないかと問題提起した報告もある（山本，1990）。

しかし，挿し木苗は古くから多雪地帯において植栽を避けられており，このような地域では一般的に実生苗が植栽されている。これは，実生苗の初期成長が優れ，さらに根の発達が良好であることから，実生苗は雪害を受けにくいと考えられているためである。このため，多雪地帯における挿し木造林は，たとえ根元曲がり抵抗性を保有する系統のクローンを植栽したとしても，挿し木苗であるがゆえに成林しない可能性も考えられる。

多雪地帯におけるスギの挿し木苗と実生苗の成育状況を比較した研究報告はこれまでもあるが，苗木の遺伝的な情報が不明（塚原ら，1975；山本，1990），あるいは同一系統のクローンと実生後代の比較が行われていない（大谷，1980；平，1987a；伊藤，1990）。すなわち，これまでに報告されている挿し木苗と実生苗の成育特性の傾向は，苗木の繁殖方法の違いによるものか系統の違いによるものかが不明であった。そこで本章では，多雪地帯に植栽した同一系統のクローンと実生後代の成績を比較して両者の成育特性の特徴を検討した。

2.2 材料と方法

抵抗性候補木などの実生後代を植栽した検定林（以下，実生検定林）と，挿し木クローンを植栽した検定林（以下，挿し木検定林）のうち，互いに近距離に位置している検定林の組み合わせを選択した。近距離の検定林の組み合わせを選択した理由は，挿し木検定林と実生検定林の場所の違いによる気象条件の違いを少なくし，環境が異なることによる同一系統の成長量や根元曲がりへの影響を抑制するためである。両検定林に植栽されている同一系統のクローンと実生後代のデータをデータセットと定義して解析に用いた（表 2-1）。各データセットに共通して植栽している系統の数は 5～14 であり，検定林間の直線距離は 2～26km である。

各検定林の根元曲がりの被害程度に影響を与える積雪深を以下の手順で求めた。検定林中心部の緯度・経度をもとに，国土数値情報の気候値メッシュデータから寒候期の最深積雪深を求め，これを積雪深とした（表 2-1）。なお，寒候期の最深積雪深とは，12月から3月までの月別最深積雪深の最大値と定義されている。

各検定林は列状植栽による三つのブロックによって構成されている（附図 1）。プ

ロット内の植栽本数は、実生検定林は全て 50 本、挿し木検定林では 16~30 本である。東耐雪前橋営 1 号の植栽間隔は 1.8m×1.6m、それ以外の検定林の植栽間隔は 1.8m×1.8m である。実生検定林に植栽された苗木は、東耐雪前橋営 1 号では自然交雑による実生後代であり、東耐雪秋田営 8 号、11 号では混合花粉による実生後代である。実生検定林、挿し木検定林を問わず、全ての検定林で 2 床 3 年生の苗木を植栽した。各検定林は全て同一の保育施業を行っており、下刈り、除伐、つる切りを行っているが、雪起こし等の雪圧害を防除するための保育施業は行っていない。

各検定林において、林齢 5 年次と 10 年次に調査を行った。5 年次においては各プロットの全植栽個体を対象に調査した。10 年次においては、全ての挿し木検定林は植栽本数が少なかったため、プロット内の全植栽個体を調査した。一方、実生検定林ではプロット周囲の環境の違いによる成育への効果を軽減するため、プロット内側の 30 個体を対象に調査した。調査結果をもとに解析を行った。解析対象形質は、5 年次では生存率と樹高、10 年次では生存率と樹高、傾幹幅指数である。なお、生存率は、各プロットに対して以下の式により算出している。

$$\text{生存率} = (\text{調査対象個体数} - \text{枯損個体数}) / (\text{調査対象個体数})$$

ここで、枯損個体は雪害等による植栽木の消失・枯死の他に、形質不良により除伐された個体も含んでいる。傾幹幅の測定は検定林によって cm 単位で測定された実測データによる測定と、3 段階（0cm~50cm, 5 ; 51cm~100cm, 3 ; 101cm 以上, 1）または 5 段階（0cm~25cm, 5 ; 26cm~50cm, 4 ; 51cm~75cm, 3 ; 76cm~100cm, 2 ; 101cm 以上, 1）の指数データによる測定が行われた。そこで本章では、これらのデータ形式を統一するため、傾幹幅の実測データまたは 5 段階の指数データを 3 段階の指数データ（0cm~50cm, 5 ; 51cm~100cm, 3 ; 101cm 以上, 1）に変換した。

解析対象形質ごとに各系統のプロット平均値をさらに平均して検定林平均値を求めた。共通系統のクローンと実生後代の検定林平均値を対のデータとして *t* 検定を行い、実生検定林と挿し木検定林に差が認められるかを検討した。

2.3 結果

5 年次と 10 年次の生存率に対する調査結果を図 2-1 に示す。データセット No.1 の挿し木検定林の 5 年次生存率は 76% と低い値であったが、それ以外の全検定林の 5 年次生存率は 90% 前後と高い値を示していた。データセット No.1 における実生検定林と挿し木検定林には 5 年次生存率に 5% 水準の有意差が認められたが、それ以外のデータセットでは有意差が認められなかった。10 年次生存率は、全てのデータセットにおいて 5% 水準の有意差が認められ、挿し木検定林の 10 年次生存率は実生検定林と比べて低かった。実生検定林の 10 年次生存率は 85~91% であったのに対し、挿し木検定林では 52~76% であった。5 年次生存率と 10 年次生存率の変化を調べたところ、実生検定林では最大で 6% のみ低下しただけであったが、挿し木検定林では全ての検定林で約 20% 低下した。挿し木検定林の 5 年次調査では、根元折れ等の折損被害が多くみられたものの、枯損にいたっていない個体が多い。しかし、挿し木検定

林の10年次調査では、折損被害による枯損個体が多く、形質不良による除伐個体と植栽場所から完全に消失してしまっている個体も多い。

図2-2に5年次および10年次樹高の調査結果を示す。5年次樹高、10年次樹高は、全てのデータセットにおいて挿し木検定林よりも実生検定林が有意に高かった。実生検定林の10年次樹高は3.9m~4.9mであったのに対し、挿し木検定林では2.9m~3.2mであった。図2-3には10年次における傾幹幅指数を示した。傾幹幅指数も全てのデータセットにおいて5%水準の有意差が認められたものの、傾幹幅指数の値が大きい、つまり根元曲がり小さい検定林は全て挿し木検定林であった。実生検定林の傾幹幅指数は2.3~4.1であったのに対し、挿し木検定林では4.1~4.7であった。

各データセットにおいて林齢10年次に調査した各形質に対し、生存率では全解析対象系統に占める71~100%の系統が、樹高では79~100%の系統が、クローンよりも実生後代で優れていた。傾幹幅指数については、1系統を除いた全ての系統でクローンの傾幹幅指数が大きく、挿し木苗は実生苗と比べて優れた根元曲がり抵抗性を示した。

各検定林の10年次調査において、枯損および傾幹幅指数1, 3, 5となった個体の頻度分布を図2-4に示す。挿し木検定林に植栽された個体のほとんどは、枯損個体または傾幹幅指数5の個体であり、根元曲がりの大きい傾幹幅指数1を示した個体はきわめて少なかった。これとは逆に、実生検定林に植栽された個体の多くは傾幹幅指数が1または3であり、枯損個体は少なかった。

2.4 考察

スギの根元曲がりの大きさに影響を与える様々な要因のうち、本研究では品種と施業履歴を揃えて比較を行った。すなわち、本研究では各データセットにおいて同一系統のクローンと実生後代を解析対象とし、また、全検定林の施業履歴も同一である。しかし、環境条件については同じ検定林に同一系統のクローンと実生後代が植栽されていないため、本研究でみられた成育特性の差は検定林間の環境条件が異なることにより生じた可能性もある。このため、本研究では環境条件、特に気象条件の影響をより小さくする目的で各データセットにおける検定林間の距離を30km以内とした。これにより、各データセットの両検定林の気象条件は類似していると考えられ、中でも根元曲がりに多大な影響を与える積雪深においては各データセットにおいて同様の値を示している(表2-1)。

根元曲がりに影響を与える環境要因として林地の傾斜も挙げられる。データセットNo.2, 3の傾斜は同様な値であったが、データセットNo.1では挿し木検定林で25.0°であるのに対し、実生検定林では14.3°と大きく異なっていた。しかし、このように環境条件の一部が異なっても、挿し木苗と実生苗の成育特性の傾向は三つのデータセットで大きく変わらなかった(図2-1, 2-2, 2-3)。このことから、*t*検定で有意差が認められた主な原因は、検定林の環境の違いよりも、苗木の繁殖方法の違いによる部分が大きいと考えられる。

多雪地帯における挿し木苗と実生苗の比較を目的とした従来の報告では、実生苗と

挿し木苗の系統が不揃いであるために、根元曲がりの差が苗木の繁殖方法の違いによるものか系統の違いによるものかが判別できなかった（大谷，1980；平，1987a；伊藤，1990）。しかし，系統が不揃いであっても，林齢10年次（大谷，1980），林齢6年次（平，1987a）という造林初期において挿し木苗の根元曲がりは実生苗のものよりも小さいとする報告が多い。本研究においても，全てのデータセットにおいて挿し木苗の傾幹幅指数は実生苗よりも有意に大きく，根元曲がりは小さかった（図2-3）。また，データセット No.1 の1系統を除いた全ての系統で，クローンの根元曲がりは実生後代のものよりも小さかった。これらのことから，系統の種類に関わらず，挿し木苗は実生苗よりも優れた根元曲がり抵抗性を保有することが示された。

一方，挿し木苗の生存率は実生苗よりも劣っていた（図2-1）。この傾向は5年次よりも10年次に顕著であり，挿し木苗の枯損は林齢5年次以降から多発していた。最深積雪深の平年値が約110cmである山形県の調査事例によると，雪圧による折損被害は林齢2～4年生で少なく，5～10年生で被害が激増している（佐藤，1978）。植栽から数年間は幹の剛性が低いために埋雪による折損被害を受けないが，樹齢が高くなると幹や根株の剛性が高くなり，この状態で埋雪することにより根元割れや幹折れなどの致命的な被害が増加すると考えられている（豪雪地帯林業技術開発協議会，2000）。

幹の剛性は根元曲がりの大きさに影響を与える要因の一つと考えられている。多雪地帯における幼齢スギは，降雪初期の樹冠へ付着した冠雪の重みのため幹が傾き，この状態のまま埋雪する（四手井，1954）。このとき，降雪初期の樹幹の傾きを人為的に少なくすることにより，消雪直後，および1成長期間後の根元曲がり形成量も小さくなる（平，1987a）。つまり，剛性の高い個体は根元曲がり形成量が小さくなる。挿し木苗は根元曲がりが小さく枯損個体が多いことから（図2-4），挿し木苗の幼齢木は実生苗よりも剛性が高い可能性が考えられるが，この点については更なる検討が必要である。

挿し木苗に折損被害が多発する別の大きな要因の一つとして，挿し木苗の成長が遅いことも強く影響していると考えられる。雪圧害を防ぐためには，雪圧の影響を受ける年代を短縮すること，すなわち，植栽木をできるだけ早く積雪から抜け出させることが重要である（佐藤，1981）。これに対し，積雪深の2～2.5倍の樹高に達するとスギは冬季に埋雪しないため（四手井，1954），樹高の初期成長が旺盛な個体は雪圧害を受ける期間が短くなる。本研究では，挿し木検定林の樹高は実生検定林よりも低く，林齢5年次からすでに有意な差が認められていた（図2-2）。過去の多くの研究もこれと同様の結果を示しており（塚腰・花木，1979；古川，1980；大谷，1980；平，1980；平，1987a；伊藤，1990），挿し木苗の初期成長は実生苗よりも劣る傾向は一般的な現象と考えられる。すなわち，挿し木苗の埋雪期間は長期化しやすく，折損被害を受ける機会が多いと予想される。

以上のことから，多雪地帯におけるスギの挿し木造林によって根元曲がりの減少は期待できるが，生存率，樹高成長は実生苗と比べ極端に劣ることが示された。樹高成長の遅さから致命的被害である折損被害を受ける期間が長期化する恐れがある。この

ため、多雪地帯においては挿し木苗でなく実生苗を植栽することが望ましいと考えられる。本州日本海側のスギの不成績造林地は、スギが健全に成育できる積雪環境を超えた環境下に植栽したことにより発生したが、現在ではどのような場所にスギを植栽すると不成績造林地、あるいは経済林として成林するかといったおおよその指標が提示されている（豪雪地帯林業技術開発協議会，2000；横井・山口，2000）。このような経済林として成林する林地に実生苗を植林することが多雪地帯の造林を考えるうえで重要である。しかしながら、実生苗は樹高成長が優れるものの根元曲がりが大きいため、育種により抵抗性が改善できるか検討する必要がある。なお、雪圧害の発生頻度が少ない積雪深100cm未満の少雪地帯に限るならば、根元曲がりの小さい系統のクローンを植栽することは、根元曲がり被害に対して効果的な対策と考えられる（平，1987a）。

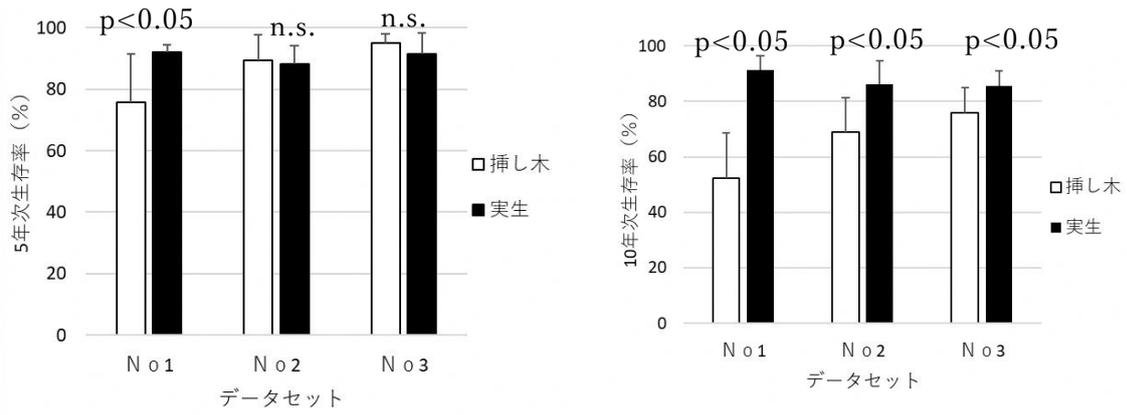


図 2-1 各データセットにおける 5 年次および 10 年次の生存率の平均値
エラーバーは系統ごとの平均値を用いて算出した標準偏差を示す。

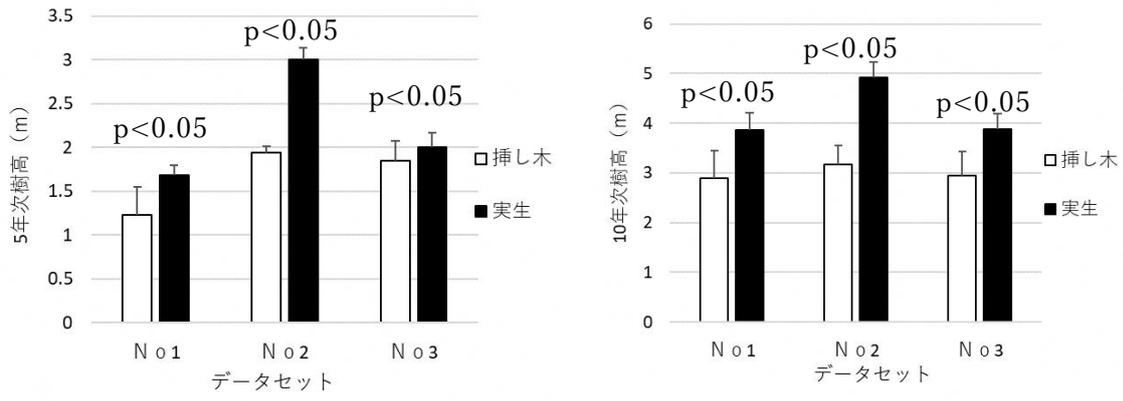


図 2-2 各データセットにおける 5 年次および 10 年次の樹高の平均値
 エラーバーは系統ごとの平均値を用いて算出した標準偏差を示す。

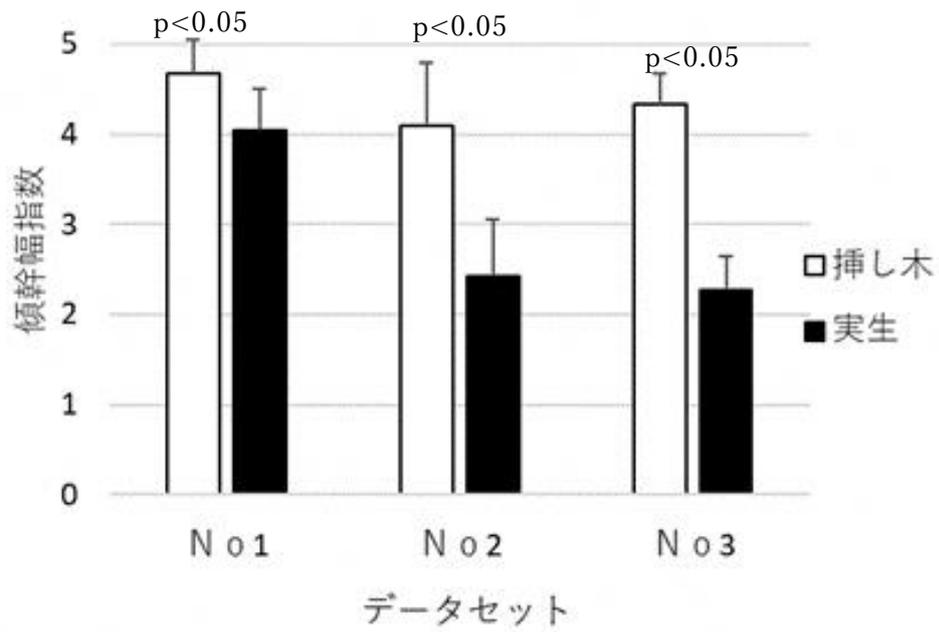


図 2-3 各データセットにおける 10 年次の傾幹幅指数の平均値
 エラーバーは系統ごとの平均値を用いて算出した標準偏差を示す。

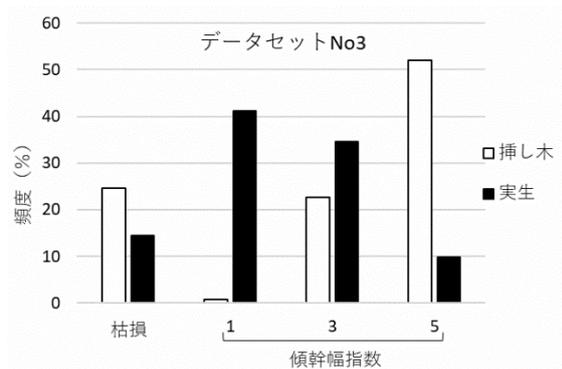
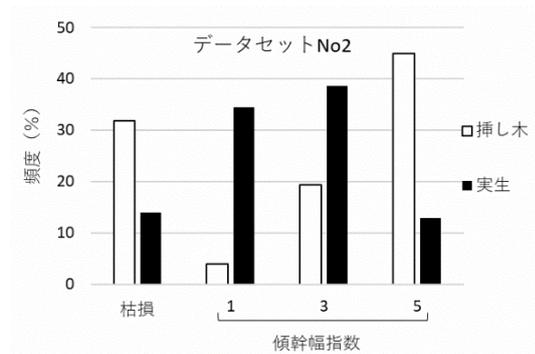
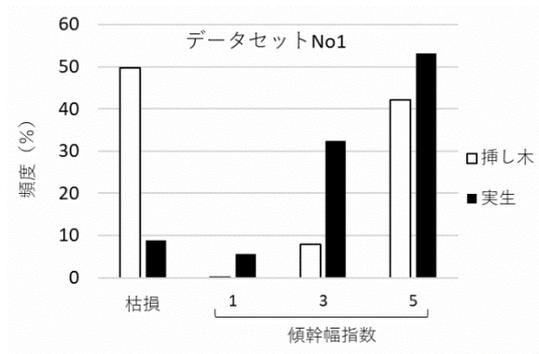


図 2-4 10年次調査における各データセットの全調査対象個体の雪害被害状況
1, 3, 5は傾幹幅指数を示し, 数字が大きいくほど根元曲がり小さい。

表 2-1 解析対象とした検定林

データセット No.	検定林名	検定林の所在地*	標高 (m)	積雪深 (cm)	傾斜** (°)	苗木の 種類	解析対象 系統数	直線距離 (km)
1	東耐雪前橋営 4 号	新潟県新発田市	290	157	25.0	挿し木	13	26
	東耐雪前橋営 1 号	新潟県東蒲原郡三川村	430	178	14.3	実生		
2	東耐雪秋田営 16 号	山形県西置賜郡小国町	500	240	12.0	挿し木	5	2
	東耐雪秋田営 8 号	山形県西置賜郡小国町	390	227	17.3	実生		
3	東耐雪秋田営 13 号	山形県尾花沢市	230	161	21.3	挿し木	14	16
	東耐雪秋田営 11 号	山形県最上郡最上町	570	179	23.7	実生		

*検定林の所在地に示した住所は、検定林設定当時の市町村名を示している。

**傾斜は検定林の設定台帳に記載されていた各ブロックの平均値である。

第3章 根元曲がり抵抗性に対する遺伝性の確認

3.1 はじめに

積雪地帯においてスギの実生苗は成長や生存率が優れるものの、根元曲がりには大きい傾向があることを第2章で指摘した。根元曲がりの軽減を目指すためには、根元曲がりの小さい抵抗性品種の実生苗を植栽することが有効と考えられる。このためには、抵抗性が親から子へ遺伝する形質であることを確認しておく必要がある。

根元曲がり抵抗性に関しては、精英樹間の交配家系を用いた根元曲がりの遺伝様式を報告した例が若干ある（向田ら，1990；向田・宮浦，1998）。しかしながら、根元曲がりの大きさが後代へどのように遺伝するかという基礎的な知見を検討するためには、交配親間の遺伝変異をより大きくすることが望ましい。すなわち、根元曲がりに対する抵抗性個体と感受性個体とを交配して得られた家系の根元曲がりを調べることは、その遺伝様式の基礎的な知見が得られると期待される。

そこで本研究では、根元曲がりに対する抵抗性個体と感受性個体とを交配して得られた人工交配家系の根元曲がりを調べることにより、根元曲がりの遺伝様式の基礎的な知見を得ることを目的とした。

3.2 材料と方法

本研究では、抵抗性個体として抵抗性候補木の5クローンを交配親として用いた。また、感受性個体には雪圧害被害地において成長期でも倒伏していた2クローンを交配親として用いた。これらの系統を供試して表3-1のような要因交配を行った。得られた交配家系には交配家系 No. を付与した。なお、本報告では、交配親に用いたクローンをそれぞれ表3-1のと通りの記号で論ずることとする。すなわち、雌親として用いた山形県74号、山形県76号、起立不西村山5号をそれぞれFR1, FR2, FS, 雄親として用いた秋田営17号、前橋営3号、秋田県20号、起立不西村山1号をそれぞれMR1, MR2, MR3, MSと呼ぶ。これらの記号は、頭文字のF, Mがそれぞれ、雌親、雄親であることを示し、R1~R3およびSは、1~3番目の抵抗性候補木クローン、および感受性クローンを示す。

交配家系を苗畑で育苗した後、山形県真室川町に東耐雪秋田営26号検定林として植栽した。植栽時の苗齢は3年生である。検定林は南東向きの平衡斜面であり、傾斜は8度と緩く、土壌型はB_D（適潤性褐色森林土）である。この検定林から10kmほど離れたところにある森林総合研究所東北支所山形試験地構内において記録された1978年から1991年までの間の最深積雪深の平均値は151cm（最小値81cm～最大値231cm）であった。この検定林は三つのブロックで構成され、一つの交配家系につきブロック当たり50個体を列状植栽している（附図1）。植栽後、下刈り、除伐、つる切りを行っているが、雪起こしなどの雪害防除を目的とした施業は行っていない。

林齢10年次に各列状プロットの両端に植栽した20本を除いた30本を標本調査した。調査対象個体は、樹高1.2m以上の個体とした。調査形質は樹高、胸高直径、傾幹幅、折損、倒伏、枯損である。傾幹幅は実測値を用いた。梢端折れや幹折れなど、

雪による物理的な折れ被害をその被害の大小に関係なく全て折損と定義した。また、傾幹幅が 1.2m 以上の個体、および幹長が 1.2m 以上でありながら地上高 1.2m 以下で横たわり傾幹幅が測定できなかった個体を倒伏個体と定義した。

測定データをもとに、傾幹幅に対して分散分析を行った。なお、傾幹幅が測定不能となる地上高 1.2m 以下で横たわった倒伏個体は解析から除外した。

分散分析を行うにあたり、各個体値は以下の式に従うと仮定した(Zobel and Talbert, 1984 ; 栗延・千吉良, 2000)。

$$y_{ijkl} = \mu + r_i + f_j + m_k + c_{jk} + rc_{ijk} + \varepsilon_{ijkl}$$

ここで、 y_{ijkl} , μ は、それぞれ個体の測定値、集団の平均である。また、 r_i , f_j , m_k , c_{jk} , rc_{ijk} , ε_{ijkl} は、それぞれ反復、雌親、雄親、雌親×雄親、反復×組み合わせの各効果と誤差である。

遺伝分散の推定値をもとに個体の狭義の遺伝率を計算した。遺伝率は以下の式によって計算した (Zobel and Talbert, 1984 ; 栗延・千吉良, 2000) 。

$$h^2 = (2\sigma_f^2 + 2\sigma_m^2) / (\sigma_f^2 + \sigma_m^2 + \sigma_{fm}^2 + \sigma_{rc}^2 + \sigma_e^2)$$

ここで、 h^2 は個体の狭義の遺伝率を表し、 σ_f^2 , σ_m^2 , σ_{fm}^2 , σ_{rc}^2 , σ_e^2 はそれぞれ雌親間、雄親間、雌親×雄親、反復×組み合わせ、誤差の分散である。なお、以上の解析は SAS の glm プロシージャを用いて解析した。

3.3 結果

全調査個体の生存率は 69.8% であり、これらの樹高、胸高直径、傾幹幅の平均値±標準偏差は、5.0±1.2m, 8.3±2.5cm, 83.0±57.3cm であった (表 3-2)。折損被害と倒伏被害について、家系毎にその発生頻度を図 3-1, 図 3-2 にそれぞれ示した。折損被害について雌親別に見ると、FR1 を雌親とする半兄弟家系に多く発生していたが、雄親については親ごとの傾向は見受けられなかった。倒伏被害は FS の半兄弟家系に多かったが、その中でも MR1 との全兄弟家系では相対的に倒伏個体数が少なかった。各交配家系の折損個体数と倒伏個体数を用いて Kendall の順位相関係数を求めたが有意でなかった ($\tau = -0.36$, $p > 0.05$) (図 3-3) 。

各交配家系における傾幹幅の頻度分布を図 3-4 に示す。両親が抵抗性候補木である交配家系 (交配家系 No.1~3, 5~7) は、傾幹幅の平均値が 46.8~63.1cm であった。一方、雌親が抵抗性候補木であり雄親が感受性個体の交配家系 (交配家系 No. 4, 8) では傾幹幅の値が 68.0~94.5cm と、その値は大きくなった (表 3-2)。また、FS の半兄弟家系は、雄親に関わらず全ての交配家系の傾幹幅平均値が 100cm 以上となった。この半兄弟家系の中で、交配家系 No.9 を除く全ての交配家系 (交配家系 No.10~12) では調査した生存個体の 70% 以上が倒伏個体であった (図 3-4) 。

傾幹幅に対する分散分析の結果、雌親間では有意差が認められたが、雄親間には認められなかった (表 3-3)。また、雌親と雄親との交互作用は認められなかった。さらに、推定した各要因の分散成分から算出した遺伝パラメータをみると、全分散のうちの約 50% を雌親間分散が占めていた (表 3-4)。また、傾幹幅における個体の狭義の遺伝率は、0.96 と高い値が推定された。

3.4 考察

ある形質に対する親の影響がどのような形で子に現れるかを観察するには、親のばらつきを大きくした交配家系のデータを用いて検討するのが適当と考えられる。そこで本研究では、雪害抵抗性候補木と感受性個体を用いた交配家系により検討した（図 3-4）。この中でも特に FS の交配家系は、雄親の種類に関係なく全ての交配家系で全調査個体の過半数が倒伏個体となった。同様に、雄親が MS の交配家系は両親が抵抗性候補木の交配家系と比べて傾幹幅の平均値は増大した。

これらのことから、傾幹幅は親から子へ遺伝する形質であることが明らかとなった。今回推定された傾幹幅における個体の狭義の遺伝率は 0.96 であった。遺伝率は理論上、1 より大きな数値にならない。このため、今回得られた遺伝率はかなり高いと考えられる。狭義の遺伝率は表現型分散に対する相加的遺伝分散の割合と表されるが、相加的遺伝分散は親間分散によって与えられる（向井，1978）。すなわち、本研究では傾幹幅に対する親のばらつきを意図的に大きくした交配設計によって、遺伝率の値が高くなったと考えられる。

一方、雪圧害には根元曲がりの他に折損被害もある（豪雪地帯林業技術開発協議会，2000）。雪圧害に対する抵抗性育種を考える場合、根元曲がり抵抗性だけでなく、折損被害抵抗性も兼ね備えた品種を作ることは重要であろう。雪圧害は降雪初期の樹冠に着雪する冠雪の重みによって、幹が傾いた状態で埋雪することから発生する（四手井，1954；佐藤，1983）。この時、冠雪の重さ、あるいは埋雪時の沈降圧、葡行圧に対して、柔軟な個体は樹体を曲げて折損を防ぐが、樹体の曲がりにくい個体はこれらの力を受け流すことができずに折損を受ける。過去の研究例では、折損率と傾幹幅との間には負の相関関係が認められている（平，1988；向田ら，1990；平ら，1990）。このような相反する関係を持った二つの形質について、両形質がともに優れている個体を選抜・育種することは難しいのかもしれない。

しかし本研究では、根元曲がりと折損被害との関係を検討した結果、両者の間に負の相関関係は認められなかった（図 3-3）。なお、本研究では傾幹幅が測定不能となる地上高 1.2m 以下で横たわった倒伏個体が存在したため、家系ごとの傾幹幅平均値と折損率との間の相関関係ではなく、倒伏個体数と折損個体数との間の相関関係を調べている。図 3-3 を詳細にみると、FR1 の半兄弟家系は倒伏しにくい折損しやすい家系であり、FS の半兄弟家系では折損しにくい倒伏しやすい家系である。この両家系だけに注目すると負の相関関係が認められる（ $r = -0.59$, $p < 0.05$ ）。つまり、残りの FR2 の半兄弟家系は相関関係から外れていることを示している。すなわち、一定の条件下では根元曲がりと折損の両被害に対する抵抗性を兼ね備えた系統を開発できる可能性が示唆された。

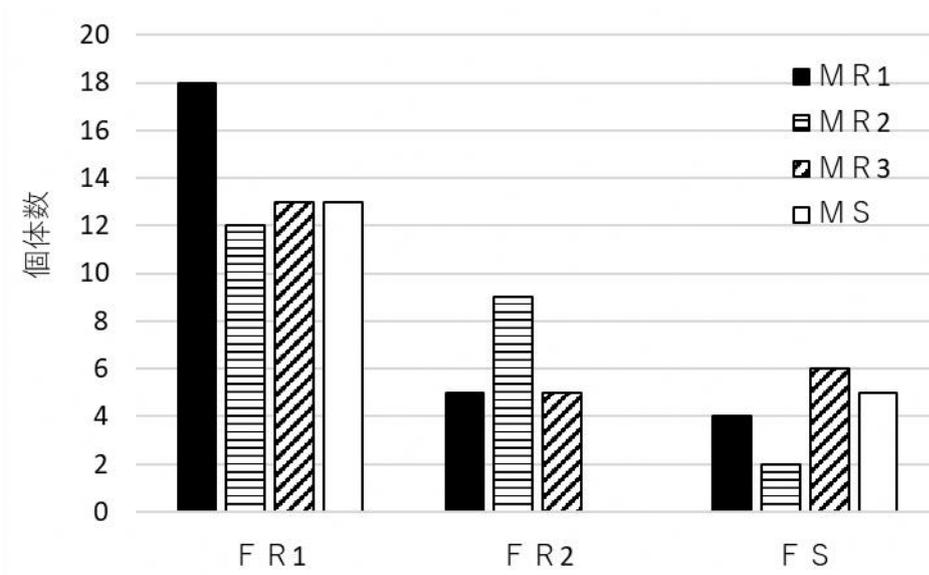


図 3-1 各交配家系の折損個体数の頻度分布

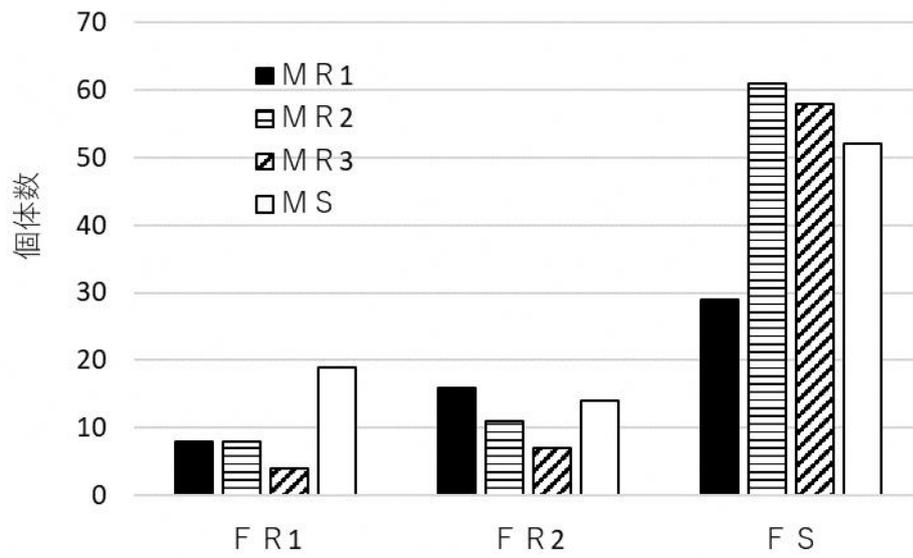


図 3-2 各交配家系の倒伏個体数の頻度分布

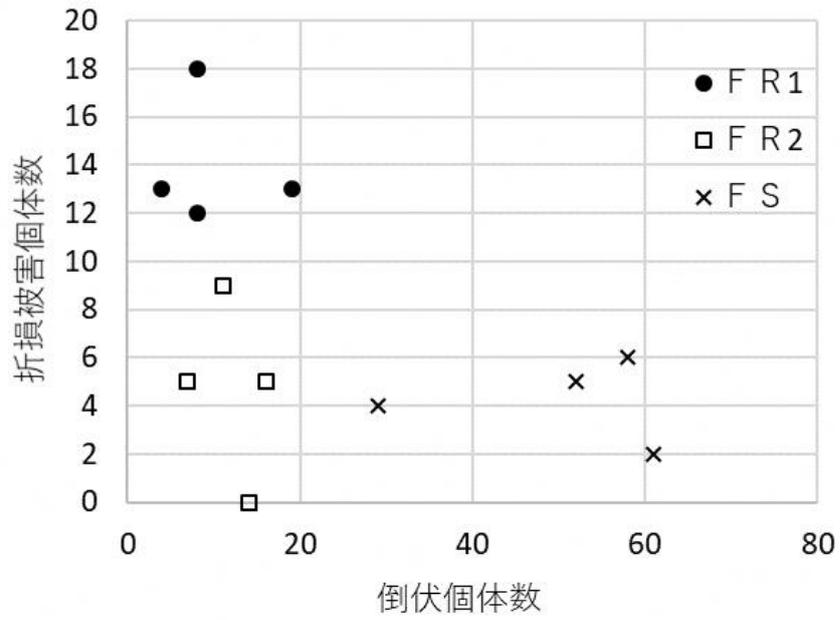


図 3-3 各交配家系の折損個体数と倒伏個体数との関係

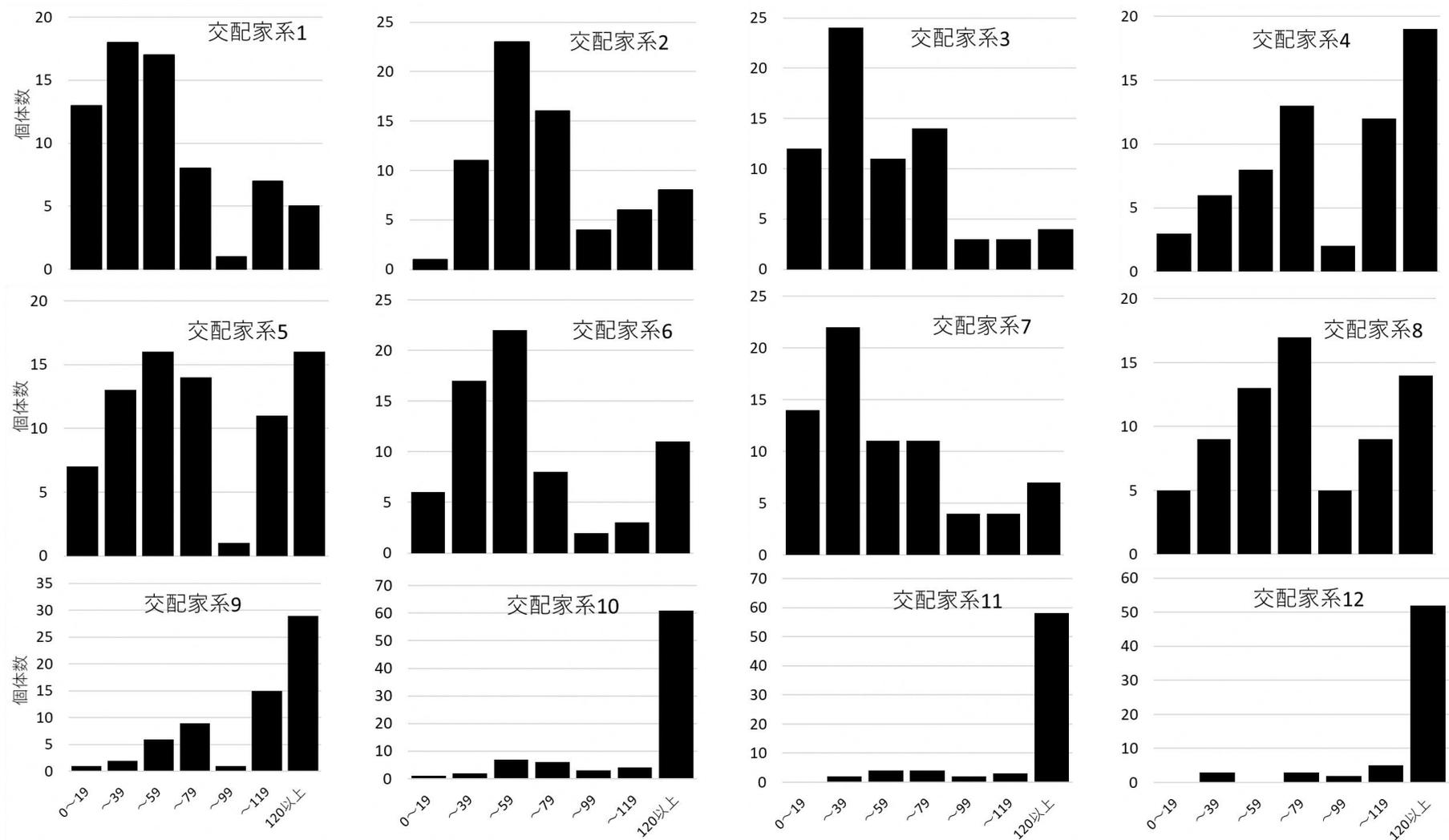


図 3-4 各交配家系の傾幹幅の頻度分布

表 3-1 交配に供試したクローン名および記号と交配家系 No.

♀\♂	記号	MR1	MR2	MR3	MS
記号	クローン名	秋田営 17	前橋営 3	秋田県 20	起立不西村山 1
FR1	山形県 74	1	2	3	4
FR2	山形県 76	5	6	7	8
FS	起立不西村山 5	9	10	11	12

MR1～MR3 は，1～3 番目の雄親の抵抗性候補木クローン。

MS は，雄親の感受性クローン。

FR1，FR2 は1 番目，2 番目の雌親の抵抗性候補木クローン。

FS は雌親の感受性クローン。

表 3-2 全 12 交配家系の調査形質平均値

		MR1	MR2	MR3	MS	平均
FR1	生存率 (%)	60.0	73.3	78.9	68.9	70.3
	樹高 (m)	5.0	4.9	5.1	4.8	4.9
	胸高直径 (cm)	9.0	9.2	8.5	8.1	8.7
	傾幹幅 (cm)	52.8	63.1	48.0	94.5	64.3
FR2	生存率 (%)	72.2	66.7	77.8	72.2	72.2
	樹高 (m)	4.9	5.0	5.8	5.2	5.2
	胸高直径 (cm)	8.4	8.4	9.2	8.1	8.5
	傾幹幅 (cm)	58.4	48.7	46.8	68.0	55.5
FS	生存率 (%)	61.1	85.6	61.1	60.0	66.9
	樹高 (m)	5.0	4.5	5.0	4.5	4.7
	胸高直径 (cm)	7.9	7.7	7.9	6.7	7.5
	傾幹幅 (cm)	107.4	133.5	132.9	155.1	132.2
平均	生存率 (%)	64.4	75.2	72.6	67.0	69.8
	樹高 (m)	5.0	4.8	5.3	4.8	5.0
	胸高直径 (cm)	8.4	8.4	8.6	7.7	8.3
	傾幹幅 (cm)	72.1	85.6	71.4	103.0	83.0

表 3-3 傾幹幅に対する分散分析結果

要因	自由度	平均平方	F 値
雌親間	2	421735.1	58.14 ^{**}
雄親間	3	33132.8	4.56 ^{n.s.}
雌親×雄親	6	7277.7	1.17 ^{n.s.}
組み合わせ×反復	22	5894.0	3.41 ^{**}
誤差	718	1729.4	

^{**} : 1%水準で有意

n.s. : 有意差は検出されない

表 3-4 各要因の分散成分と遺伝パラメータの推定値

分散成分	推定値
σ_f^2	1673.0
σ_m^2	138.5
σ_{fm}^2	17.3
σ_{rc}^2	204.7
σ_e^2	1729.4
遺伝パラメータ	
σ_a^2	3623.0
σ_d^2	69.1
σ_p^2	3762.8
h^2	0.963

σ_f^2 , σ_m^2 , σ_{fm}^2 , σ_{rc}^2 , σ_e^2 は, 雌親間, 雄親間, 雌親×雄親, 反復×組み合わせ, 誤差の分散をそれぞれ表している。

σ_a^2 , σ_d^2 , σ_p^2 , h^2 は, 相加的遺伝分散, 非相加的遺伝分散, 表現型分散, 遺伝率を表し, 以下の式により算出した。

$$\sigma_a^2 = 2(\sigma_f^2 + \sigma_m^2)$$

$$\sigma_d^2 = 4\sigma_{fm}^2$$

$$\sigma_p^2 = \sigma_f^2 + \sigma_m^2 + \sigma_{fm}^2 + \sigma_{rc}^2 + \sigma_e^2$$

$$h^2 = \sigma_a^2 / \sigma_p^2$$

第4章 根元曲がりに対する遺伝パラメータの推定

4.1 はじめに

第3章では、抵抗性候補木を両親とする交配家系と比べて、感受性個体を片親、あるいは両親とする交配家系の根元曲がりは著しく大きくなることを明らかにした。すなわち、根元曲がり抵抗性が遺伝的な形質であることを示すことができた。ある形質がどのように遺伝するのかを定量的に把握するために、様々な遺伝パラメータが考案されている。第3章においても遺伝率等の遺伝パラメータを報告しているが、遺伝パラメータは解析対象とする母集団の遺伝変異によって変動する数値であるため、遺伝変異を人為的に大きくした交配親間から推定した遺伝パラメータの情報を、そのまま抵抗性育種事業に反映していくことは適切でない可能性がある。すなわち、遺伝パラメータは育種対象集団から推定した方が今後の育種の進め方を考察する場合に有益な情報が得られると考えられる。そこで本章では、人為的な選抜を受けており抵抗性育種事業の母集団として活用されている抵抗性候補木等について、それらの交配家系が植栽されている林齢10年次のデータから遺伝パラメータを推定した。さらに、根元曲がりは埋雪木に対して連年形成される被害であることを考慮して、埋雪木から雪上木になるまでの間の根元曲がりに対する遺伝パラメータの推移も合わせて検討した。

4.2 材料と方法

解析に用いた13検定林の詳細を表4-1に示す。列状植栽、方形植栽、単木混交植栽による検定林(附図1)の数はそれぞれ9, 1, 3である。列状植栽と方形植栽の検定林の反復数は3, 単木混交植栽の検定林では6である。また、列状植栽と方形植栽の検定林におけるプロット内調査個体数は約30個体である。単木混交植栽の検定林における反復ごとの各交配家系の調査個体数は4個体または6個体である。

解析対象とした交配親は、抵抗性候補木あるいは精英樹である。これら精英樹は次代検定林の5年次調査等において根元曲がりが小さかったため、交配親として供試された。交配親とした精英樹は16系統であるが、このうちの12系統は精英樹特性表(林木育種推進東北地区協議会, 2003)により傾幹幅の評価値が東北育種基本区西部育種区の各県ごとに得られている(附表1)。評価値は精英樹集団の傾幹幅の平均値と標準偏差にもとづいて5段階指数で表され、評価値が大きいほど傾幹幅が小さく、根元曲がりが小さい。12系統のうちの10系統は、挿し木苗としてどの県に植栽しても評価値の半数は3であり、半数は4または5である。なお、残りの2系統は評価値が1または2である。以上のことから、本研究で解析対象とした精英樹は、一般の精英樹よりも高い根元曲がり抵抗性を保有していると結論できる。本研究の目的は抵抗性候補木を母集団としたときの遺伝パラメータの推定であるが、以上の理由により今回解析対象とした精英樹も抵抗性候補木と同等の抵抗性を保有すると考えて考察を行う。

本研究では要因交配家系を解析対象とした。要因交配とは、雌親と雄親を総当りで交配する方法である。林木に対する人工交配では系統毎の着花性等の理由によって欠

測組み合わせが生じることがしばしばある。本研究においても欠測となる交配組み合わせが多く生じていた。そこで、解析精度を高めるため、検定林に実際に植栽されている親のうち交配組合せ数の少ない親を除外し、より完全な交配組合せとなるように親を選び、これを交配セットとした（附図 2）。東耐雪秋田営 17 号と東耐雪前橋営 3 号には同一の交配セットが設定された。単木混交植栽の検定林では、それぞれの検定林に共通して設定された三つの交配セットを解析対象とした。なお、これらの同一交配セットは、欠測組合せの存在により、交配家系数が若干異なっている。解析対象とした交配親の系統数は、抵抗性候補木で 85 系統、精英樹で 16 系統である。同一交配セットの存在や、特定の系統が複数の交配セットに用いられているなどの理由から、延べの交配親の系統数は、抵抗性候補木 160 系統、精英樹 23 系統である（表 4-1、附図 2）。

供試検定林について林齢 10 年次に傾幹幅の測定を行った。傾幹幅の測定は、検定林によって cm 単位で測定された実測データによる測定と傾幹幅の小さい 5 から傾幹幅の大きい 1 までの 5 段階指数データ（0cm～25cm, 5；26cm～50cm, 4；51cm～75cm, 3；76cm～100cm, 2；101cm 以上, 1）による測定が行われた。本報告では、2 種類のデータ形式を統一するため、傾幹幅の実測データは指数データに変換し、これを傾幹幅指数とした。

次に、SAS の glm プロシージャを用いて、各交配セットにおける傾幹幅指数の値を用いて分散分析を行い、各要因に対する検定と分散成分の推定値を算出した。分散分析に用いた構造モデルは以下の式を用いた(栗延・千吉良, 2000)。

$$Y_{ijkl} = \mu + b_i + f_j + m_k + c_{jk} + bc_{ijk} + e_{ijkl}$$

ここで、Y は i ブロックに植栽された j 番目の雌親と k 番目の雄親の交配家系における、l 本目の個体の傾幹幅指数である。また、 μ は全平均であり、b はブロック、f と m はそれぞれ雌親と雄親、c は交配組合せ（雌親と雄親の交互作用）、bc はブロックと交配組合せの交互作用、e は誤差である。ブロックは母数効果、他の要因は変量効果とみなした。各要因について分散成分を推定し、以下の式によって相加的遺伝分散、非相加的遺伝分散を算出した(向井, 1978)。

$$\sigma_a^2 = 2(\sigma_f^2 + \sigma_m^2), \quad \sigma_d^2 = 4\sigma_c^2$$

ここで、 σ_a^2 , σ_d^2 , σ_f^2 , σ_m^2 , σ_c^2 はそれぞれ相加的遺伝分散、非相加的遺伝分散、雌親間分散、雄親間分散、交配組合せの分散である。なお、 σ_f^2 , σ_m^2 , σ_c^2 の値が負に推定された場合、これらの値は 0 として扱った。また、各交配セットに対して遺伝分散に占める相加的遺伝分散の割合 ($G_a = \sigma_a^2 / (\sigma_a^2 + \sigma_d^2) \times 100$) を検討した。上記の式によって得られた各要因の分散成分の推定値から、以下の式によって個体の狭義の遺伝率を算出した(栗延・千吉良, 2000)。

$$h^2 = \sigma_a^2 / (\sigma_f^2 + \sigma_m^2 + \sigma_c^2 + \sigma_{bc}^2 + \sigma_e^2)$$

ここで、 h^2 , σ_{bc}^2 , σ_e^2 はそれぞれ遺伝率、ブロックと交配組合せの交互作用の分散、誤差分散である。

また、東耐雪秋田営 17 号検定林は林齢 10 年次に加えて林齢 5 年次と 20 年次にも傾幹幅指数を測定している（表 4-5）。そこで、この検定林データを用いて遺伝パラ

メータの年次推移を検討した。この検定林は個体識別した調査を行っており、今回の解析では林齢 20 年次に生存していた個体、すなわち、3 回の調査データが存在する個体の測定値を用いた。これらのデータを用いて各林齢の遺伝率を上式により算出した。また、測定した形質間の遺伝的な関係を検討するため、以下の式により遺伝相関 ($rg(X,Y)$) を算出した。

$$rg(X,Y)=\{COV_f(X,Y)+COV_m(X,Y)\}/\{(\sigma_f^2(X)+\sigma_m^2(X))(\sigma_f^2(Y)+\sigma_m^2(Y))\}^{0.5}$$

ここで、 $COV_f(X,Y)$ 、と $COV_m(X,Y)$ は、それぞれ雌親平均と雄親平均から算出した形質 X と形質 Y との間の共分散成分である。

4.3 結果

各交配セットの林齢 10 年次における調査結果を表 4-2 に示す。調査個体の生存率、樹高、傾幹幅指数の平均値±標準偏差は、 $79\pm 11\%$ 、 $4.16\pm 0.88m$ 、 3.6 ± 0.6 であった。各交配セットの分散分析結果を表 4-3 に示す。5%の有意水準で雌親間、あるいは雄親間に有意差が認められた交配セットは、19 交配セットのうち 12 交配セット (63%) であった。一方、5%の有意水準で交配組合せ間に有意差が認められた交配セットは、19 交配セットのうち 3 交配セット (16%) のみであった。

19 交配セットそれぞれについて、相加的遺伝分散 (σ_a^2) と非相加的遺伝分散 (σ_d^2)、個体の狭義の遺伝率 (h^2) を推定した (表 4-4)。その結果、遺伝率は 0 から 0.27 の範囲にあり、平均値は 0.11 であった。なお、同一交配セットでも環境条件が異なることによって遺伝パラメータは変動したが、環境条件と遺伝パラメータとの間に明瞭な関係は認められなかった。各交配セットについて G_a を検討した結果、遺伝分散に占める相加的遺伝分散の割合は大きく、19 交配セット中 10 交配セットで G_a の値が 80% を超えていた (図 4-1)。

各交配セットで推定された雌親間分散と雄親間分散の値に差があるかを検定した。各交配セットにおいて推定された雌親間分散と雄親間分散の値を対のデータとし、交配セットを繰り返しとして考え、 t 検定を行った。その結果、負値に推定された分散成分を 0 とした場合も、マイナスのままの値を用いた場合も、両者の間に有意な差は認められなかった。

遺伝パラメータの年次推移を検討するため東耐雪秋田営 17 号検定林のデータ (表 4-5) を用いて解析を行った結果、傾幹幅指数の遺伝率は林齢とともに値が増加していた (図 4-2)。また、傾幹幅指数の遺伝率は樹高と胸高直径よりも高い値が推定された。林齢ごとに樹高と傾幹幅指数との間の遺伝相関を検討すると、5 年次、10 年次、20 年次ではそれぞれ 0.18、0.41、0.95 となった。すなわち、各林齢において正の相関であり、かつ、林齢とともにその値も高くなった (表 4-6)。

4.4 考察

遺伝パラメータは育種を進める上で有益な情報となる。これらのパラメータはクローンや自然交雑家系からも推定値を得ることができるが、より詳細な遺伝パラメータの情報を得るためには全兄弟家系から遺伝パラメータを推定することが望ましい。

重要な遺伝パラメータの一つとして相加的遺伝分散がある。両親およびその後代の能力がともに優れている場合、相加的遺伝分散の影響が強いと考えられる。人工交配家系を対象に傾幹幅の遺伝分散を推定した過去の報告は、相加的遺伝分散の影響が強いことを示唆している。向田・宮浦（1998）は精英樹フルダイアレル交配家系の傾幹幅に、非相加的遺伝分散に由来する特定組合せ能力は認められず、相加的遺伝分散に由来する一般組合せ能力が認められることを報告した。林齢 10 年次の要因交配家系を対象にした解析例（向田ら，1990；佐々木ら，2005；宮下ら，2006）では、雌親間の傾幹幅が有意に異なることから、傾幹幅は相加的遺伝分散の影響を受ける形質であり、雌親からの影響をより受けやすいと考えられてきた。

本研究においても過去の報告と同様の結果を得ることができた。すなわち、19 という多数の交配セットから遺伝分散を調べたところ、相加的遺伝分散の影響が顕著に認められ、非相加的遺伝分散の影響は小さかった（表 4-3，表 4-4，図 4-1）。このことから、根元曲がりには相加的遺伝分散に由来する一般組み合わせ能力の影響が強い形質であることが示唆された。このため、一般組み合わせ能力を利用した林木育種，すなわち、一般組み合わせ能力の優れた系統の選抜およびそれら同士の交配と，自然交雑による採種園方式の種苗生産システムが適すると考えられた。

相加的遺伝分散の影響が強い根元曲がり抵抗性について育種を進める場合，育種価のより優れた個体を選抜し，遺伝獲得量が最大となる育種の方法を検討する必要がある。また，優良個体の選抜には選抜精度が高い林齢で行うべきである。これら育種価や遺伝獲得量の予測，選抜精度の評価には遺伝率の値が用いられる（佐々木，1994）。しかし，傾幹幅に対する遺伝率の推定例はこれまで少なかった。

過去の報告では，スギの傾幹幅に対する狭義の遺伝率は，精英樹を用いた 10 年次の要因交配家系で 0.34（向田ら，1990），精英樹を用いた 10 年次のフルダイアレル交配家系で 0.49（向田・宮浦，1998）と推定されている。また，抵抗性候補木と感受性個体との要因交配家系を解析した第 3 章では遺伝率が 0.96 と極めて高い値が推定された。しかし，本研究で推定された林齢 10 年次における根元曲がりの遺伝率は 0 から 0.27 の範囲であり，従来報告されているような高い値は示さなかった（表 4-4）。

遺伝率は，供試系統の違いや植栽場所，調査年次，測定精度などによって値が異なる（Zobel and Talbert, 1984）。本研究の場合，遺伝率の値が高くなかった原因の一つとして以下のことが考えられる。すなわち，従来の報告で解析対象とされた系統は，精英樹，あるいは抵抗性候補木と感受性個体であるのに対し，本研究では解析対象の多くが抵抗性候補木であったということである。遺伝率の大きさは親間分散によって与えられることから（向井，1978），親の根元曲がり抵抗性の遺伝変異が大きいほど遺伝率は高くなる。抵抗性候補木の選抜は根元曲がりに特化したものであったため（那須・向田，1998），抵抗性候補木間の抵抗性の遺伝変異は精英樹間のものより小さくなると考えられる。これにより，従来得られてきた遺伝率よりも低い値が本研究で推定されたと考えられる。

しかし，遺伝率の年次推移を検討した東耐雪秋田営 17 号検定林の結果を見ると，

遺伝率は林齢とともに上昇していた（図 4-2）。この検定林の積雪深は 119cm であり（表 4-1），雪上木になるための樹高はその 2.5 倍の 298cm と考えられる（四手井，1954）。本検定林の樹高平均値をみると，林齢 5 年次では 2.1m と多くの個体が埋雪していたと考えられるが，林齢 10 年次では 4.6m となり多くの個体が雪上木となった直後と考えられた。同様に傾幹幅指数にも注目すると，林齢 5 年次から 10 年次にかけては 4.6 から 3.6 と減少しているのに対して，10 年次から 20 年次にかけては 3.6 から 3.3 と減少量が小さい。すなわち，傾幹幅指数の推移から考えても，林齢 5 年次では大半の個体がまだ埋雪しているが，10 年次には多くの個体が雪上木に移行したと考えられた。これらのことを考慮すると，傾幹幅指数の遺伝率が林齢とともに上昇していたことは，埋雪木が雪上木よりも環境の影響を受けやすいことを示している。遺伝率が高いほど選抜精度は向上するため（佐々木，1994），抵抗性に対する優良個体の選抜は雪上木から行う方が望ましいと考えられた。また，傾幹幅指数の遺伝率は樹高や胸高直径のものよりも高い値を示したことから，選抜精度は成長形質より良い可能性がある。

優良個体の選抜を雪上木から行うことが望ましい理由は，抵抗性と樹高との間の遺伝相関からも指摘することができる（表 4-6）。林齢 5，10，20 年次における樹高と傾幹幅指数との間の遺伝相関はそれぞれ 0.18，0.41，0.95 と増加していた。これらの値が正の値であることは，一方の形質を改良するともう片方の形質も望ましい方向に改良できることを示している。また，遺伝相関の値が大きいと，ある形質を選抜した時にもう一方の形質の改良効果が高くなる（佐々木，1994）。すなわち，遺伝相関が正の値であり，さらに林齢とともにその値が増加したことから，抵抗性の選抜による樹高の改良効果は，埋雪木よりも雪上木の方が高くなると考えられた。

一方，本章においては親の性別に由来した傾幹幅指数の相加的遺伝分散には差が認められなかった。本研究で用いた交配様式は要因交配であり，雌雄の親が共通でないことから正逆交配間差を厳密に検討することは難しい。このため，正逆交配間差についてはフルダイアレル交配家系を用いた第 5 章において議論を行う。

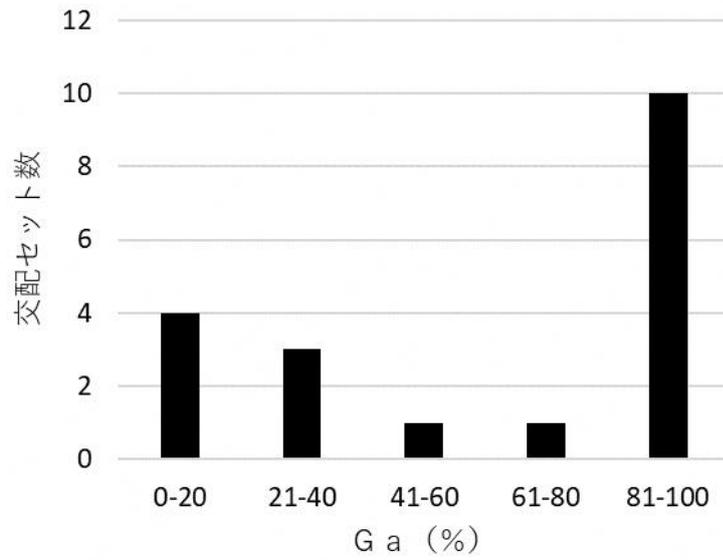


図 4-1 解析対象とした 19 交配セットにおける Ga の頻度分布

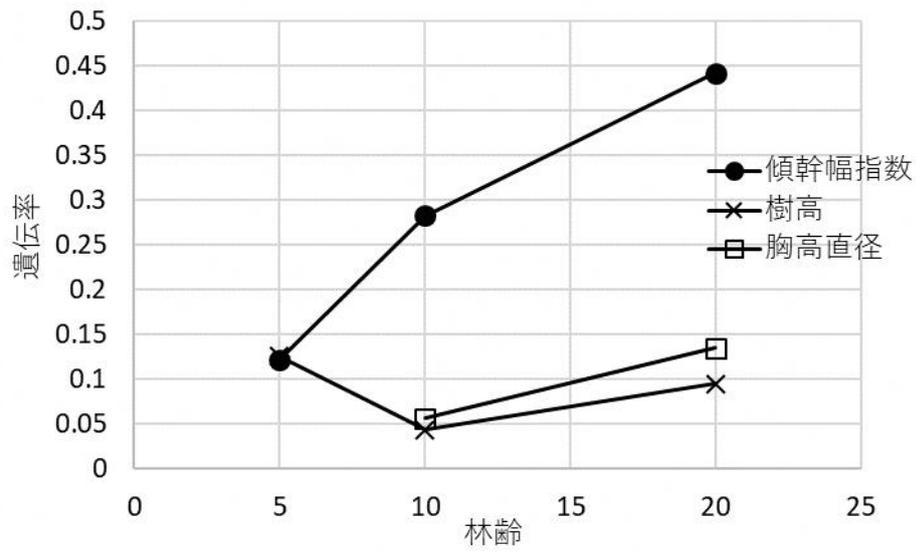


図 4-2 東耐雪秋田営 17 号検定林における各形質の遺伝率の年次推移

表 4-1 解析対象とした検定林の詳細

No.	交配セット	住所	標高 (m)	積雪深 (cm)	傾斜 (°)	植栽方法	ブロック数	交配家系数	抵抗性		精英樹	
									雌	雄	雌	雄
1	東耐雪秋田営17号	山形県最上町	275	119	24	列状	3	30	8			4
2	東耐雪秋田営24号	秋田県田沢湖町	500	113	20	列状	3	15	4			4
3	東耐雪秋田営25号	秋田県協和町	460	171	20	列状	3	21	5	5		
4	東耐雪秋田営26号	山形県真室川町	400	162	8	列状	3	19	5	4		
5	東耐雪秋田営28号	秋田県上小阿仁村	170	71	20	列状	3	32	8			4
6	東耐雪秋田営29号	秋田県田沢湖町	360	129	25	方形	2	32	8	3		1
7	東耐雪秋田営31号	秋田県阿仁町	470	145	18	列状	3	24	6	2		2
8	東耐雪秋田営32号	秋田県東成瀬村	510	253	20	列状	3	28	6	4		
9	東耐雪前橋営3号	新潟県村上市	160	136	10	列状	3	28	8			4
10	東耐雪前橋営5号	新潟県関川村	360	155	15	列状	3	21	6			4
11	東秋局41号-1	秋田県皆瀬村	592	188	18	単木混交	6	20	5	4		
12	東秋局41号-2							15	4	4		
13	東秋局41号-3							20	5	4		
14	東秋局42号-1	山形県鮭川村	613	152	9	単木混交	5	20	5	4		
15	東秋局42号-2							14	4	4		
16	東秋局42号-3							20	5	4		
17	東秋局43号-1	山形県金山町	380	158	5	単木混交	6	20	5	4		
18	東秋局43号-2							15	4	4		
19	東秋局43号-3							20	5	4		

東秋局 41～43 号検定林に示されたハイフンのあとの 1 から 3 の数字は、交配セットの種類を表している。

表 4-2 各交配セットの林齢 10 年次における解析対象個体の平均値

No.	交配セット	生存率 (%)	樹高 (m)	傾幹幅指数
1	東耐雪秋田営17号	97	4.42	3.5
2	東耐雪秋田営24号	87	3.74	3.6
3	東耐雪秋田営25号	93	3.86	3.5
4	東耐雪秋田営26号	69	5.20	3.5
5	東耐雪秋田営28号	73	3.36	4.4
6	東耐雪秋田営29号	88	4.68	4.4
7	東耐雪秋田営31号	81	3.26	3.5
8	東耐雪秋田営32号	75	3.47	2.9
9	東耐雪前橋営3号	96	5.65	4.6
10	東耐雪前橋営5号	89	4.20	2.9
11	東秋局41号-1	75	3.00	2.9
12	東秋局41号-2	79	3.23	2.7
13	東秋局41号-3	77	3.11	3.0
14	東秋局42号-1	77	4.17	4.1
15	東秋局42号-2	78	4.18	4.0
16	東秋局42号-3	70	3.63	4.1
17	東秋局43号-1	63	5.09	3.4
18	東秋局43号-2	74	5.83	3.3
19	東秋局43号-3	57	5.05	3.5
	平均	79	4.16	3.6
	標準偏差	11	0.88	0.6

表 4-3 林齢 10 年次における傾幹幅指数の分散分析結果

No.	交配セット\要因	ブロック	雌親	雄親	交配組合せ	交配組合せ×ブロック	誤差
1	東耐雪秋田営17号	160.61**	32.47**	20.83*	4.22	5.29**	0.57
2	東耐雪秋田営24号	19.40**	0.84	0.9	2.75	2.56**	0.41
3	東耐雪秋田営25号	8.17	26.20**	13.79*	3.59	3.59**	0.98
4	東耐雪秋田営26号	12	14.47*	10.07	3.86	4.25**	1.38
5	東耐雪秋田営28号	39.07**	10.71*	0.11	3.51	2.79**	0.42
6	東耐雪秋田営29号	9.21*	5.65*	4.4	1.93	2.00**	0.48
7	東耐雪秋田営31号	9.2	6.22	23.09	7.08	3.58**	0.61
8	東耐雪秋田営32号	19.29	11.48	19.54**	5.32	5.70**	0.59
9	東耐雪前橋営3号	11.14**	14.52**	10.61**	1.84	1.82**	0.38
10	東耐雪前橋営5号	119.09**	4.68	53.66*	9.01	8.52**	0.62
11	東秋局41号-1	2.45**	0.86	1.74	1.86**	0.6	0.63
12	東秋局41号-2	2.66**	0.82	4.12*	0.82**	0.28	0.64
13	東秋局41号-3	4.25**	1.97*	0.57	0.52	0.56	0.52
14	東秋局42号-1	0.06	1.01	0.58	0.53	0.4	0.47
15	東秋局42号-2	2.11**	1.13	0.06	0.62	0.41	0.52
16	東秋局42号-3	0.93	0.78	1.08	0.92*	0.4	0.42
17	東秋局43号-1	6.37**	1.76	1.1	1.74	1.64*	1.18
18	東秋局43号-2	7.60**	1.61	11.35**	0.84	1.64	1.27
19	東秋局43号-3	9.31**	4.52**	2.78*	0.63	1.06	0.89

数値は平均平方を示している。

*は 5%水準, **は 1%水準で有意差が認められた。

表 4-4 各要因の分散成分推定値と遺伝パラメータ

No.	交配セット\要因	σ_f^2	σ_m^2	σ_c^2	σ_{bc}^2	σ_e^2	σ_a^2	σ_d^2	h^2
1	東耐雪秋田営17号	0.087	0.026	-0.012	0.162	0.572	0.226	0	0.267
2	東耐雪秋田営24号	-0.007	-0.007	0.002	0.084	0.407	0	0.008	0
3	東耐雪秋田営25号	0.067	0.03	0	0.094	0.977	0.194	0	0.166
4	東耐雪秋田営26号	0.046	0.021	-0.01	0.143	1.378	0.134	0	0.084
5	東耐雪秋田営28号	0.026	-0.006	0.008	0.104	0.418	0.052	0.032	0.094
6	東耐雪秋田営29号	0.018	0.006	-0.002	0.056	0.479	0.048	0	0.086
7	東耐雪秋田営31号	-0.004	0.04	0.05	0.122	0.609	0.08	0.2	0.097
8	東耐雪秋田営32号	0.023	0.036	-0.027	0.282	0.592	0.117	0	0.126
9	東耐雪前橋営3号	0.043	0.015	0	0.05	0.384	0.116	0	0.236
10	東耐雪前橋営5号	-0.017	0.117	0.004	0.298	0.62	0.234	0.016	0.225
11	東秋局41号-1	-0.014	-0.002	0.071	-0.008	0.626	0	0.283	0
12	東秋局41号-2	0	0.048	0.031	-0.117	0.638	0.097	0.124	0.135
13	東秋局41号-3	0.02	0.001	-0.002	0.012	0.525	0.041	0	0.074
14	東秋局42号-1	0.011	0.001	0.014	-0.033	0.474	0.024	0.057	0.048
15	東秋局42号-2	0.012	-0.014	0.019	-0.042	0.521	0.025	0.075	0.045
16	東秋局42号-3	-0.004	0.002	0.046	-0.007	0.416	0.004	0.186	0.01
17	東秋局43号-1	0	-0.009	0.004	0.185	1.18	0	0.014	0
18	東秋局43号-2	0.013	0.171	-0.05	0.132	1.269	0.367	0	0.231
19	東秋局43号-3	0.073	0.033	-0.034	0.072	0.893	0.212	0	0.198

ここで、 σ_f^2 , σ_m^2 , σ_c^2 , σ_{bc}^2 , σ_e^2 はそれぞれ、雌親間、雄親間、雌親と雄親の交互作用、組合せとブロックの交互作用、誤差の分散である。

また、 σ_a^2 , σ_d^2 , h^2 はそれぞれ、相加的遺伝分散、非相加的遺伝分散、遺伝率を示す。

表 4-5 東耐雪秋田営 17 号検定林における測定形質の年次推移

	5年次	10年次	20年次
樹高	2.1	4.6	10.0
DBH		6.4	14.4
傾幹幅指数	4.6	3.6	3.3

全ての調査年次で共通する個体データのみを用いて算出しているため、表 4-1 における東耐雪秋田営 17 号検定林の 10 年次の平均値と異なっている。

表 4-6 樹高と傾幹幅指数における遺伝相関と表現型相関

		5年次		10年次		20年次	
		樹高	傾幹幅指数	樹高	傾幹幅指数	樹高	傾幹幅指数
5年次	樹高		0.18	0.63	-0.05	0.21	0.47
	傾幹幅指数	-0.1		0.52	0.74	0.32	0.51
10年次	樹高	0.69	-0.02		0.41	0.79	1.04
	傾幹幅指数	-0.04	0.41	0.14		0.65	0.83
20年次	樹高	0.5	-0.02	0.68	0.24		0.95
	傾幹幅指数	0.23	0.27	0.4	0.62	0.56	

遺伝相関は対角線右上部に，表現型相関は左下部に示している。

第5章 根元曲がり抵抗性の組合せ能力と正逆交配間差

5.1 はじめに

親の能力が子供にどの程度遺伝しているかを示す指標として組合せ能力がある。組合せ能力は後代へ相加的に遺伝する一般組合せ能力（GCA）と、非相加的に遺伝する特定組合せ能力（SCA）に大別できる（Zobel and Talbert, 1984）。SCAが存在しなければ、後代の能力は両親のGCAを足し合わせることによって予測できるため、GCAの優れた両親からは優れた後代が生産される。一方、SCAの影響が強ければ、両親のGCAのみでは後代の能力を予測できないため、両親のGCAが優れていても後代の能力が劣ることもある。これまでの研究や第4章では、根元曲がり抵抗性育種にはGCAの利用が効果的と考えられている（宮下・中田, 2008；向田・宮浦, 1998；向田ら, 1990）。しかし、両親のGCAから実生後代の抵抗性をどの程度予測できるのかについて具体的に示している事例は無い。

また、交配親のGCAを推定するため、林木の育種ではハーフダイヤレル交配（古越, 1980；Jansson and Li, 2004）を用いることが多い。しかし、ハーフダイヤレル交配は交配親の雌雄の頻度が異なるため、親の性の違いによる実生後代への影響、すなわち正逆交配間差の有無を事前に検討する必要がある。しかし、正逆交配間差は雌雄の親を同一とするフルダイヤレル交配家系を対象に検証すべきであるが、研究例が少なく知見はきわめて乏しい。

そこで本章では、フルダイヤレル交配家系を用いて両親のGCAと実生後代の抵抗性の関係を評価し、さらに正逆交配間差の有無についても検討した。

5.2 方法

研究対象とした検定林を表5-1に示す。各検定林は三つのブロックにより構成されており、21号検定林は方形植栽、その他の検定林は列状植栽である（附図1）。各検定林は全て同一の施業を行っており、下刈り、つる切り、除伐等を行っているが、雪圧害を防除するための雪起こし等の特別な施業は行っていない。全ての検定林の植栽間隔は1.8m×1.8m（植栽密度3000本/ha）である。

これらの検定林の植栽木に対して林齢10年次に5段階の傾幹幅指数（0cm～25cm, 5；26cm～50cm, 4；51cm～75cm, 3；76cm～100cm, 2；101cm以上, 1）を測定した。プロット内調査個体数は各プロットの植栽本数や生存率により異なるが、その数はおおむね20～30である。

第4章と同様に各検定林の交配家系には欠測組み合わせが多く生じていたため、解析精度の向上を目的として欠測組み合わせが多い交配親のデータおよび自殖家系は除外した。その結果、解析対象となった各交配セットの親数は全て5となった（図5-1）。交配親の多くは抵抗性候補木であるが、23号検定林の交配セットの交配親には感受性個体（曲大山形1号、曲大村山2号）が2個体含まれている。また、21号検定林と34号検定林の交配親には、根元曲がり著しく少ない登録品種である出羽の雪1号、2号（向田, 1995）を供試している。

本論文では検定林ごとの交配セットの調査データをデータセットと定義して、データセットごとに以下の解析を行った。各データセットには欠測組合せが存在したため、欠測値を推定した。正逆交配間差が存在する可能性もあるので、以下の線形式により各交配親が雌親あるいは雄親として関与する時の相加効果と非相加効果を最小二乗法により求めた。

$$Y_{ijkl} = \mu + b_k + f_i + m_j + c_{ij} + e_{ijkl}$$

ここで、 Y_{ijkl} は k 番目のブロックにおける i 番目の交配親を雌親、 j 番目の交配親を雄親とする交配家系の l 番目の個体の傾幹幅指数の測定値である。 μ , b_k , f_i , m_j , c_{ij} , e_{ijkl} は、それぞれ全平均、ブロックによる効果、 i 番目の交配親が雌親であるときの相加効果、 j 番目の交配親が雄親であるときの相加効果、それらの交配親の非相加効果、誤差である。なお、これらの計算には河崎・川村（1995）の開発プログラムおよび SAS の glm プロシージャを用いた。

各交配親の雌親および雄親ごとの最小二乗推定値をもとに、以下の式により欠測組合せとなった交配家系のプロット平均値を推定した。

$$\hat{Y}_{ijk} = \mu_k + \hat{f}_i + \hat{m}_j + \hat{c}_{ij}$$

ここで、 \hat{Y}_{ijk} は i 番目の交配親を雌親、 j 番目の交配親を雄親とする交配家系の k ブロックにおけるプロット平均値の推定値である。 μ_k は k 番目のブロックの全平均である。また、 \hat{f}_i , \hat{m}_j , \hat{c}_{ij} は、それぞれ i 番目の交配親が雌親であるときの相加効果、 j 番目の交配親が雄親であるときの相加効果、両者の非相加効果の最小二乗推定値である。

全てのブロックで欠測となる交配家系の \hat{c}_{ij} は推定不能のため、このような場合には以下の式のように逆交配の \hat{c}_{ji} を用いた。

$$\hat{Y}_{ijk} = \mu_k + \hat{f}_i + \hat{m}_j + \hat{c}_{ji}$$

なお、34号検定林の山形県6号と山形県9号の組合せについては正逆交配ともに全ブロックで欠測となり（図5-1）、 \hat{c}_{ij} および \hat{c}_{ji} が推定不能となったため、この2交配家系の非相加効果は0とした。以降の解析では、これらの方法により推定した値を欠測組合せとなった交配家系のプロット平均値として用いた。

正逆交配間差が存在しなければ、交配親ごとに算出した雌親としての平均値（以下、雌親平均値と呼ぶ）と雄親としての平均値（以下、雄親平均値と呼ぶ）は一致し、両者の関係は切片0、傾き1の直線で表される。そこで、データセットごとの各交配親に対し、以下の式によって雌親平均値と雄親平均値を求め、前者を目的変数、

後者を説明変数として回帰直線の切片と傾きを算出した。

$$F_i = \sum_{j \neq i}^p \bar{Y}_{ij} / (p-1)$$

$$M_{\cdot j} = \sum_{i \neq j}^p \bar{Y}_{ij} / (p-1)$$

ここで、 F_i は*i*番目の交配親の雌親平均値、 $M_{\cdot j}$ は*j*番目の交配親の雄親平均値、 \bar{Y}_{ij} は*i*番目の交配親を雌親、*j*番目の交配親を雄親とする交配家系の検定林平均値である。検定林平均値はプロット平均値を反復数で平均した値である。 p は交配親数、すなわち5である。雌親平均値と雄親平均値をもとに、回帰係数が1、切片が0から有意に異なっているかを調べるため*t*検定を行い、それらの信頼限界も求めた (Sokal and Rohlf, 1983)。

次に、GCAとSCA、一般組合せと特定組合せそれぞれの正逆交配間差 (GRおよびSR)の有無を検定するため、明石 (1978)に従ってプロット平均値を用いた分散分析を行った (表5-2)。なお、今回の分散分析は欠測値を補完した上で解析を行っていることから誤差の自由度を調整する必要があったため、各データセットの誤差の自由度は欠測値の数だけ差し引いた (市原, 1990)。また、GCAの検定にはSCAの平均平方を、GRの検定にはSRの平均平方を通常用いるが、SCAまたはSRが有意に認められない場合には誤差の平均平方を用いて検定した (明石, 1978)。

データセットごとに各交配親のGCAを以下の式により推定した (鶴飼, 2002)。

$$\hat{g}_i = \frac{1}{2(p-2)} \left\{ \sum_{j \neq i}^p (\bar{Y}_{ij} + \bar{Y}_{ji}) - 2(p-1)\mu \right\}$$

ここで、 \hat{g}_i は*i*番目の交配親のGCAを示し、 μ は全平均値である。

両親のGCAの推定値から実生後代の根元曲がり抵抗性がどの程度説明できるかを調べるため、各データセットの全交配家系について以下の式により表現型の期待値 $Y(G)$ を算出し、 $Y(G)$ による検定林平均値の実測値への回帰を検討した。

$$Y(G)_{ij} = \mu + \hat{g}_i + \hat{g}_j$$

ここで、 $Y(G)_{ij}$ は、*i*番目と*j*番目の交配親を両親とする交配家系の表現型の期待値である。

5.3 結果

各データセットにおける調査対象個体の樹高および傾幹幅指数の検定林平均値の範囲は、それぞれ4.4~5.2m、2.9~4.2であった (表5-1)。傾幹幅指数に対する各交配親の雌親平均値と雄親平均値の関係は有意な正の相関 ($r=0.94$, $p<0.01$)を示した (図5-2)。回帰直線を求めたところ、その回帰係数は0.89となり、1からの有

意差は認められなかった ($p > 0.05$)。また、回帰係数の 95%信頼区間は 0.73～1.06 であった。これと同様に、切片の値は 0.38 となり 0 からの有意差は認められず ($p > 0.05$)，その 95%信頼区間は -0.20～0.95 であった。

データセットごとに行った分散分析の結果を表 5-3 に示す。傾幹幅指数の GCA は 21 号検定林を除く全てのデータセットにおいて交配親間に有意差が認められた。一方、SCA は全てのデータセットにおいて交配家系間に有意差が認められなかった。一般組合せの正逆交配間差は全てのデータセットにおいて認められなかったが、特定組合せの正逆交配間差は 33 号検定林のみで認められた。

データセットごとに推定した各交配親の GCA を表 5-4 に示す。曲大山形 1 号，曲大村山 2 号を交配親に用いた 23 号検定林の結果に注目すると，抵抗性候補木では正值であるが，上記 2 系統では負値となり，選抜時の表現型との関連が見られた。なお，これら交配親ごとの GCA の推定値はデータセットごとに得た相対値であり，その検定林においては有効な情報であるものの，他の環境での再現性は低いことに注意されたい。

データセットごとの全交配家系の検定林平均値と Y(G) の関係を検討したところ，全てのデータセットにおいて Y(G) による回帰は有意に認められた (図 5-3)。相関係数を二乗した決定係数では，分散分析により GCA が有意に認められた三つのデータセットにおいて高い値が得られた。

5.4 考察

第 4 章でも述べたように，根元曲がりに対する遺伝パラメータを検討した事例では，要因交配家系に対する分散分析によって遺伝分散に占める相加的遺伝分散の割合が高いことを示す結果が多い (例えば，宮下ら，2006；宮下・中田，2008；向田ら，1990)。このため，根元曲がり抵抗性は GCA の影響が強いと考えられてきた。精英樹 5 親を用いたフルダイアレル交配家系から傾幹幅の組合せ能力を推定した事例においても，SCA は有意差が認められず，GCA では交配親間に有意差が認められている (向田・宮浦，1998)。

これら過去の研究成果と同様の結果を本章でも得ることができた。すなわち，全てのデータセットにおいて SCA は有意差が認められず，三つのデータセットにおいて GCA には有意差が認められた (表 5-3)。これら三つの検定林では，Y(G) と検定林平均値との間の決定係数が 0.70～0.85 と高い値が得られた (図 5-3)。すなわち，各交配家系の傾幹幅指数の検定林平均値は両親の GCA のみによって 70～85% 説明できた。GCA に有意差が認められなかった 21 号検定林についても，Y(G) による検定林平均値への回帰は 5% 水準で有意となり (図 5-3)，さらに SCA よりも GCA の平均平方の値が大きかったことから (表 5-3)，SCA と比べて GCA の影響がより強いと示唆される。これらのことから，実生後代の平均的な成績は両親の GCA によって高い確率で予測でき，任意均等交配が成立している採種園であれば花粉親の影響は均等であるため，そこからの種苗の成績は母樹の GCA のみから予測できると考えられる。

しかし、GCAを推定するためには正逆交配間差の有無を事前に検討する必要がある。これまでの研究によると、要因交配家系の遺伝解析の結果から根元曲がりには雌親間に有意差が認められ、雄親間には有意差が認められない報告が多かった（宮下ら，2006；向田ら，1990；佐々木ら，2005）。このため、根元曲がり抵抗性は雌親からの影響が強いと考えられてきた。ところが、要因交配による19交配セットを遺伝解析した第4章では、雌親間分散と雄親間分散の大きさは交配セットによって一定の傾向が認められず、親の性別の影響は無いことを考察した。このように、これまでの研究では根元曲がりに対する正逆交配間差について統一した見解が得られていない。これは、これまでの多くの研究事例では供試材料として要因交配家系を用いており、交配親ごとの正逆交配間差を直接検討できない試験設計であることが大きな原因と考えられる。すなわち、一般組合せおよび特定組合せの正逆交配間差を適正に検討するためには、フルダイアレル交配家系を用いることが必須である。

これまでにフルダイアレル交配家系を用いて根元曲がり抵抗性の正逆交配間差を検討した事例によると、正逆交配間差は認められていない（向田・宮浦，1998）。本研究においても、正逆交配間差を一般組合せと特定組合せに分割して分散分析を行った結果、一般組合せの正逆交配間差は全てのデータセットで、特定組合せの正逆交配間差は三つのデータセットにおいて認められなかった（表5-3）。また、各交配親の雌親平均値と雄親平均値から算出した回帰直線が切片0、傾き1の有意な直線として表された（図5-2）。以上のことから本研究においては、根元曲がり抵抗性に関する一般組合せの正逆交配間差の影響はほとんど無いか、きわめて小さいと考えられた。

21号検定林

No	♀\♂	1	2	3	4	5
1	山形県8	×	○	○	○	○
2	山形県9	▲	×	○	○	○
3	出羽の雪1	○	○	×	○	○
4	出羽の雪2	○	○	○	×	○
5	山形県29	○	○	○	○	×

23号検定林

No	♀\♂	1	2	3	4	5
1	秋田営17	×	○	○	△	△
2	前橋営3	○	×	○	○	○
3	秋田県20	○	○	×	▲	○
4	曲大山形1	△	○	○	×	○
5	曲大村山2	▲	○	▲	▲	×

33号検定林

No	♀\♂	1	2	3	4	5
1	秋田営3	×	○	○	○	○
2	秋田営15	▲	×	○	○	▲
3	秋田営125	○	△	×	○	○
4	山形県65	○	▲	△	×	△
5	山形県67	○	○	○	○	×

34号検定林

No	♀\♂	1	2	3	4	5
1	山形県5	×	○	○	○	○
2	山形県6	○	×	▲	▲	○
3	山形県9	○	▲	×	○	○
4	出羽の雪1	○	○	○	×	○
5	出羽の雪2	○	○	○	○	×

図 5-1 解析に用いた各検定林の交配セット

- , 全てのブロックに供試されている交配家系
- △, 一部のブロックに供試されている交配家系
- ▲, どのブロックにも供試されていない交配家系
- ×, 自殖家系であり解析に用いていない

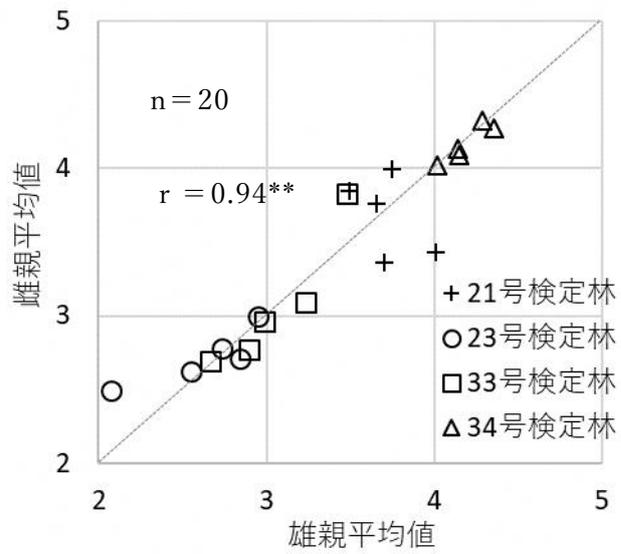


図 5-2 傾幹幅指数に対する雌親平均値と雄親平均値の関係
 斜線は傾き 1 の直線である。

n , サンプル数

r , 相関係数

$**$, $p < 0.01$

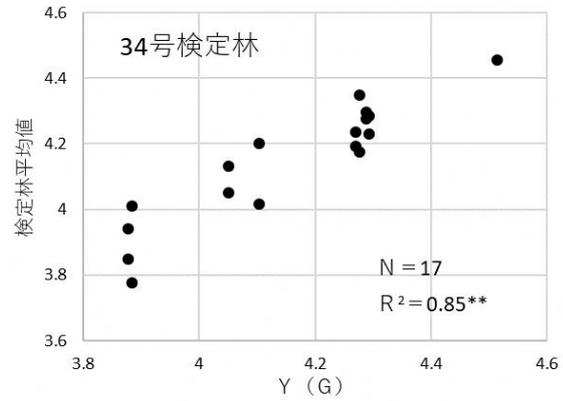
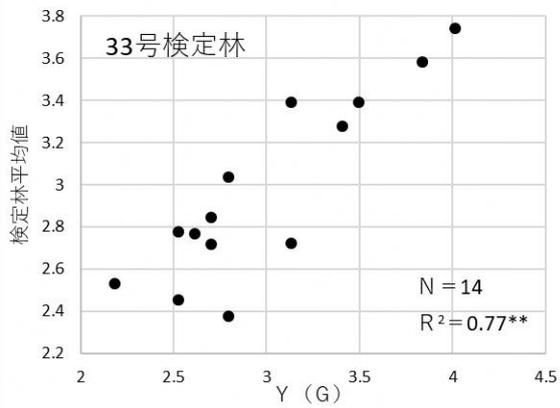
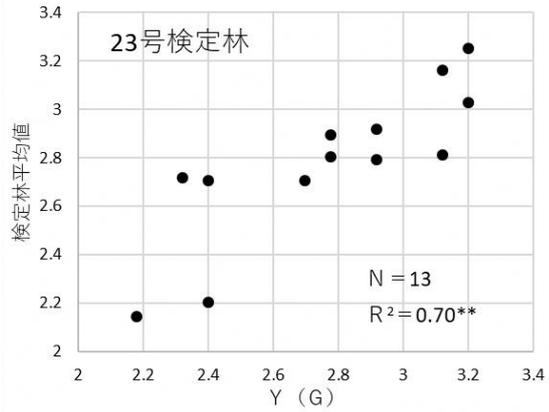
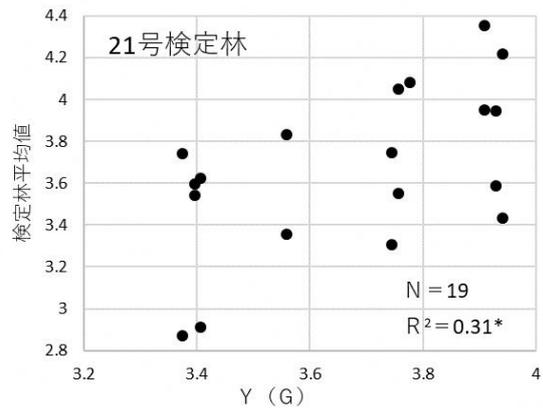


図 5-3 両親の GCA から推定した各交配家系の表現型の期待値 Y(G)による検定林平均値への回帰

欠測組合せとなった交配家系はプロットしていない

N, サンプル数

R², 決定係数

*, $p < 0.05$

***, $p < 0.01$

表 5-1 検定林の詳細

検定林名	所在地 ¹⁾ (旧所在地)	最深積雪深 ²⁾ c m	標高 ³⁾ m	傾斜 ³⁾ °	生存率 %	樹高 ⁴⁾ m	傾幹幅指数 ⁴⁾
東耐雪秋田営21号検定林	山形県西置賜郡小国町	196	292	13.8	85.3	4.7±1.3	3.7±1.0
東耐雪秋田営23号検定林	秋田県北秋田市 (秋田県北秋田郡鷹巣町)	182	423	11.7	77.3	4.5±1.5	2.9±1.0
東耐雪秋田営33号検定林	山形県最上郡真室川町	168	375	7	87	4.4±1.1	2.9±1.3
東耐雪秋田営34号検定林	秋田県由利本荘市	138	153	21	74.2	5.2±1.2	4.2±0.9

- 1) 市町村合併により市町村名が検定林設定時と変更となった箇所については、かっこ内に旧所在地も記載
- 2) 検定林の位置から求めた気候値メッシュデータの寒候期の最深積雪深
- 3) 検定林設定台帳に記載された各ブロックの平均値
- 4) 各データセットにおける全調査個体の平均値±標準偏差

表 5-2 各要因に対する平方和等の算出方法

要因	自由度	平方和	平均平方の期待成分
B	$r-1$	$S1 = \sum Y_{..k}^2 / (p^2 - p) - (\sum Y_{ijk})^2 / (r(p^2 - p))$	$\sigma^2 + (p^2 - p)k_R^2$
GCA	$p-1$	$S2 = \sum (Y_{i..} + Y_{.i})^2 / (2r(p-2)) - 2(\sum Y_{ijk})^2 / (rp(p-2))$	$\sigma^2 + 2r\sigma_S^2 + 2r(p-2)\sigma_G^2$
SCA	$p(p-3)/2$	$S3 = \sum (Y_{ij.} + Y_{.ji})^2 / (2r) - \sum (Y_{i..} + Y_{.i})^2 / (2r(p-2)) + (\sum Y_{ijk})^2 / (r(p-1)(p-2))$	$\sigma^2 + 2r\sigma_S^2$
GR	$p-1$	$S4 = \sum (Y_{i..} - Y_{.i})^2 / (2rp)$	$\sigma^2 + 2r\sigma_{SR}^2 + 2r(p-2)\sigma_{GR}^2$
SR	$(p-1)(p-2)/2$	$S5 = \sum (Y_{ij.} - Y_{.ji})^2 / (2r) - \sum (Y_{i..} - Y_{.i})^2 / (2rp)$	$\sigma^2 + 2r\sigma_{SR}^2$
E	$(p^2 - p - 1)(r - 1)$	$S6 = \sum Y_{ijk}^2 - (\sum Y_{ijk})^2 / (r(p^2 - p)) - S1 - S2 - S3 - S4 - S5$	σ^2

B, ブロック ; GCA, 一般組合せ能力 ; SCA, 特定組合せ能力 ; GR, 一般組合せの正逆交配間差 ; SR, 特定組合せの正逆交配間差 ; E, 誤差 ; r, 反復数 ; p, 交配親数

Y_{ijk} , i 番目の交配親が雌親, j 番目の交配親が雄親である交配家系の k ブロックにおける平均値

σ^2 , 誤差分散 ; k_R^2 , 反復効果 ; σ_S^2 , SCA の分散 ; σ_G^2 , GCA の分散 ; σ_{SR}^2 , SR の分散 ; σ_{GR}^2 , GR の分散

表 5-3 傾幹幅指数に対する分散分析によるデータセットごとの平均平方

要因	21号検定林		23号検定林		33号検定林		34号検定林	
	自由度	平均平方	自由度	平均平方	自由度	平均平方	自由度	平均平方
B	2	7.69**	2	3.52**	2	10.88**	2	3.19**
GCA	4	0.70	4	1.60**	4	4.93**	4	0.54**
SCA	5	0.30	5	0.21	5	0.13	5	0.01
GR	4	0.67	4	0.14	4	0.14	4	0.01
SR	6	0.29	6	0.16	6	0.55*	6	0.04
E	35	0.29	21	0.36	24	0.19	29	0.09

** , $p < 0.01$; * , $p < 0.05$

E の自由度は欠測値の数だけ差し引いた。SCA または SR に有意差が認められないデータセットでは、GCA または GR の検定に誤差を用いた。

表 5-4 傾幹幅指数についてデータセットごとに推定した各交配親の GCA

交配親	21号検定林	交配親	23号検定林	交配親	33号検定林	交配親	34号検定林
山形県8	0.0543	秋田営17	0.3411	秋田営3	0.1224	山形県5	-0.0619
山形県9	0.0437	前橋営3	0.139	秋田営15	0.8239	山形県6	0.1815
出羽の雪1	0.2066	秋田県20	0.0597	秋田営125	-0.4884	山形県9	-0.2282
出羽の雪2	0.0222	曲大山形1	-0.4587	山形県65	-0.4001	出羽の雪1	0.1642
山形県29	-0.3269	曲大村山2	-0.0812	山形県67	-0.0579	出羽の雪2	-0.0557

第6章 埋雪木からの早期選抜の可能性

6.1 はじめに

これまで見てきたように、スギの根元曲がりには親から相加的に遺伝する形質であり、育種による対策が有効であることを明らかにしてきた。育種は優良個体の選抜とそれらの交配を繰り返すことによって、遺伝的な改良効果を高めることができる。一方、第4章で明らかにしたように、抵抗性の検定および優良個体の選抜は埋雪から脱した雪上木から行うことが望ましいと考えられる。多雪地帯に成育するスギは、その場所の積雪深と植栽木の樹高との関係にもよるが、一般的には林齢15~20年程度で埋雪から脱する。すなわち、抵抗性の検定期間は15~20年必要である。しかし、埋雪木からの選抜が可能であれば、検定に必要な期間を大幅に短縮することができる。そこで本章では抵抗性に対する早期選抜の可能性を検討した。

6.2 材料と方法

第4章で用いた東耐雪秋田営17号検定林のデータを利用して早期選抜の可能性を検討した。検定林の特性等の詳細は第4章表4-1を参照にされたい。この検定林では林齢5年次、10年次、20年次の秋に調査を行っている。なお、本検定林では全ての調査年次において同一の個体を調査している。第4章でも考察しているが、林齢5年次は多くの個体が埋雪しており、10年次は埋雪から脱した直後、20年次はほとんどの個体が雪上木になって数年経過していると考えられる。このため、本章では5年次と20年次のデータを解析に用いた。5年次には樹高と傾幹幅（樹高1.2m以上の個体のみ）を、20年次には樹高、直径、傾幹幅を測定した。第4章では他の検定林とのデータの統一性を踏まえて傾幹幅を実測値から指数値に変換したが、本章では傾幹幅の実測値を用いて解析する。

両年次において全形質の調査データが存在する2097個体を対象に早期選抜シミュレーションを行った。最初に、交配家系平均値、個体値それぞれにおいて5年次の選抜形質について5段階の評価値を算出した。評価値とは、家系平均値または個体値それぞれについて、全平均（ μ ）および標準偏差（ σ ）をもとに区分した5段階の指数値である（表6-1）。選抜形質として、5年次の樹高、傾幹幅、傾幹幅／樹高を採用した。傾幹幅／樹高は、佐々木ら（2005）により考案された指標であり、根元曲がり小さく樹高が大きい個体を一つの指標で同時に評価できる簡便な指標である。

それぞれの選抜形質について、以下の方法により交配家系を選抜した後に個体選抜を行った。交配家系の選抜では、交配家系平均値が評価値4以上の交配家系を選抜した。次に、選抜した交配家系の中から評価値4以上の個体を選抜した。5年次の樹高、傾幹幅、傾幹幅／樹高の3形質を選抜（以下、h選抜、b選抜、b/h選抜という）した時の、20年次の樹高、直径、傾幹幅の改良効果を以下の式により算出した。

$$\text{改良効果} = (\text{選抜集団の平均値} - \text{全平均}) / \text{全平均} \times 100$$

選抜集団の樹高と直径が大きくなるほど改良効果はプラスになるが、傾幹幅につい

ては、選抜集団の根元曲がり小さくなるほど改良効果はマイナスとして表現される。

b/h 選抜では傾幹幅が著しく小さいと樹高が低くても選抜されるため、成長の改良効果が小さくなると考えられる。そこで、b/h+h 選抜を考案した。b/h+h 選抜は、b/h 選抜による選抜集団から、5 年次樹高の個体値について評価値が 2 以下の個体を淘汰する方法である。

6.3 結果

東耐雪秋田営 17 号検定林の 5 年次データに対する h 選抜、b 選抜、b/h 選抜ではそれぞれ、9 家系 604 個体、10 家系 304 個体、10 家系 709 個体が選抜された（表 6-2）。選抜集団の 20 年次における各形質の平均値を見ると、h 選抜、b 選抜、b/h 選抜の順に、樹高は 12.3m, 9.8m, 10.8m, 直径は 18.0cm, 13.8cm, 15.5cm, 傾幹幅は 50.8cm, 47.1cm, 47.7cm であった（表 6-2）。また、各形質の改良効果は、樹高が 23%, -2%, 8%, 直径が 25%, -4%, 8%, 傾幹幅が -18%, -24%, -23% であった（図 6-1）。

ここで、b/h 選抜による選抜集団に注目すると、5 年次樹高の評価値が 2 以下の個体は 20 年次の成長形質が劣り（図 6-2A, B）、さらに 20 年次の傾幹幅も大きくなる個体が多かった（図 6-2C）。そこで、5 年次樹高の評価値が 2 以下の個体を淘汰する b/h+h 選抜を行った。その結果、10 家系 548 個体が選抜され、選抜集団の 20 年次における樹高、直径、傾幹幅の平均値はそれぞれ 11.6m, 16.8cm, 43.3cm であった（表 6-2）。また、樹高、直径、傾幹幅の改良効果は、それぞれ 16%, 17%, -29% であった。

6.4 考察

本章では多くの植栽木が埋雪木と考えられる林齢 5 年次において、異なる選抜方法を適用した。樹高のみに着目した h 選抜では、林齢 20 年次の樹高および直径が他の選抜よりも優れており、成長形質に対する早期選抜の可能性が示された（図 6-1）。また、成長形質だけでなく、根元曲がりに対しても一定の改良効果が認められ、成長の良い個体を選抜するだけで根元曲がりも間接的に改良できる可能性が示唆された。これは、成長の優れる個体は劣る個体よりも埋雪する頻度が少ないことや（四手井, 1954）、樹体サイズが根元の回転係数に直接関与していること（中谷ら, 1984; 平ら, 1990）が影響していると考えられた。

一方、根元曲がりのみに着目した b 選抜を見ると、林齢 20 年次の傾幹幅の改良効果は優れていたが、樹高および直径については全平均を下回った（図 6-1）。すなわち、埋雪木の時に根元曲がりの小さかった個体には林齢 20 年次の樹体サイズが小さい個体が多いことを示している。したがって、埋雪木から個体選抜を行う場合、根元曲がりのみに着目して選抜を行うと、成長形質に対して不利な影響を及ぼす可能性が考えられる。

樹高と根元曲がりをも一つの指標で表現した b/h 選抜では、b 選抜と比べて傾幹幅の

改良効果は同程度であるものの、成長形質については b 選抜よりも改良効果が高くなった。すなわち、 b/h 選抜では簡便な一つの指標のみで根元曲がりだけでなく成長形質も同時に改良できた。ここで、 b/h 選抜による選抜個体を 5 年次樹高の評価値ごとに見ると、5 年次樹高の評価値が大きくなるほど 20 年次の成長形質は大きくなり

(図 6-2A, B)、成長形質に対する早期選抜の有効性が示された。また、注目すべき点として、20 年次傾幹幅は 5 年次樹高の評価値が 2 以下の個体のみ大きかった (図 6-2C)。すなわち、 b/h 選抜では樹高が小さくても根元曲がり著しく小さければ選抜されるが、そのような個体は雪上木になると根元曲がりが大きくなる可能性が高いことが示された。

根元曲がり融雪後の斜立状態から起立する過程で形成されるが、樹体の小さい個体はその回復量が大きい (豪雪地帯林業技術協議会, 2000)。本検定林の 5 年次調査は秋季に行っており、融雪後の斜立状態から回復するために十分な期間があった。特に樹高の小さい個体は優れた回復によって秋季の選抜時において根元曲がり著しく小さくなる可能性が高く、このような個体が誤選抜されたと考えられた。しかし、樹齢とともに樹体サイズも大きくなり、これにともない回復量は小さくなる。このため、抵抗性が低いにも関わらず根元曲がり小さかった個体は、雪上木になるまでの間に根元曲がりが大きくなると考えられた。

そこで本章では、このような誤選抜を避けるため $b/h+h$ 選抜を試行した。すなわち、 b/h 選抜による選抜個体のうち、5 年次樹高の小さい個体を淘汰した。その結果、 b/h 選抜による選抜集団と比べて傾幹幅は小さくなった (表 6-2, 図 6-1)。このことから、埋雪木からの選抜を行う場合、根元曲がりの大きさのみに着目した選抜を行うべきではなく、樹高の低い個体を淘汰することが重要であることが明らかとなった。さらに、樹高の低い個体の淘汰は成長形質の改良にも効果が認められた (表 6-2, 図 6-1)。以上の結果から、 $b/h+h$ 選抜という簡便な手法によって、埋雪している個体の中から、根元曲がり小さく成長の優れる個体を早期選抜できることが示された。

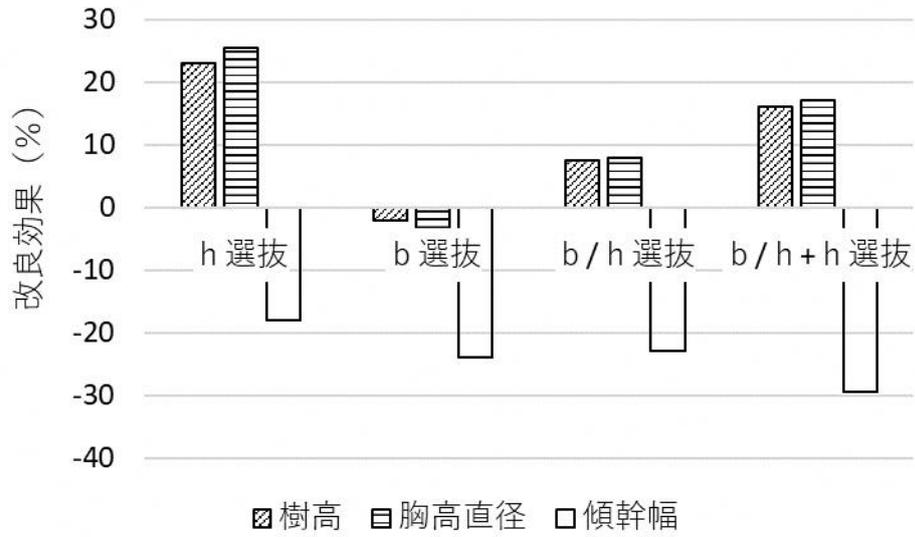


図 6-1 各選抜方法に対する改良効果

選抜個体の樹高または胸高直径が大きいほど、改良効果はプラスに表現される。また、選抜個体の根元曲がり小さいほど、傾幹幅の改良効果はマイナスに表現される。

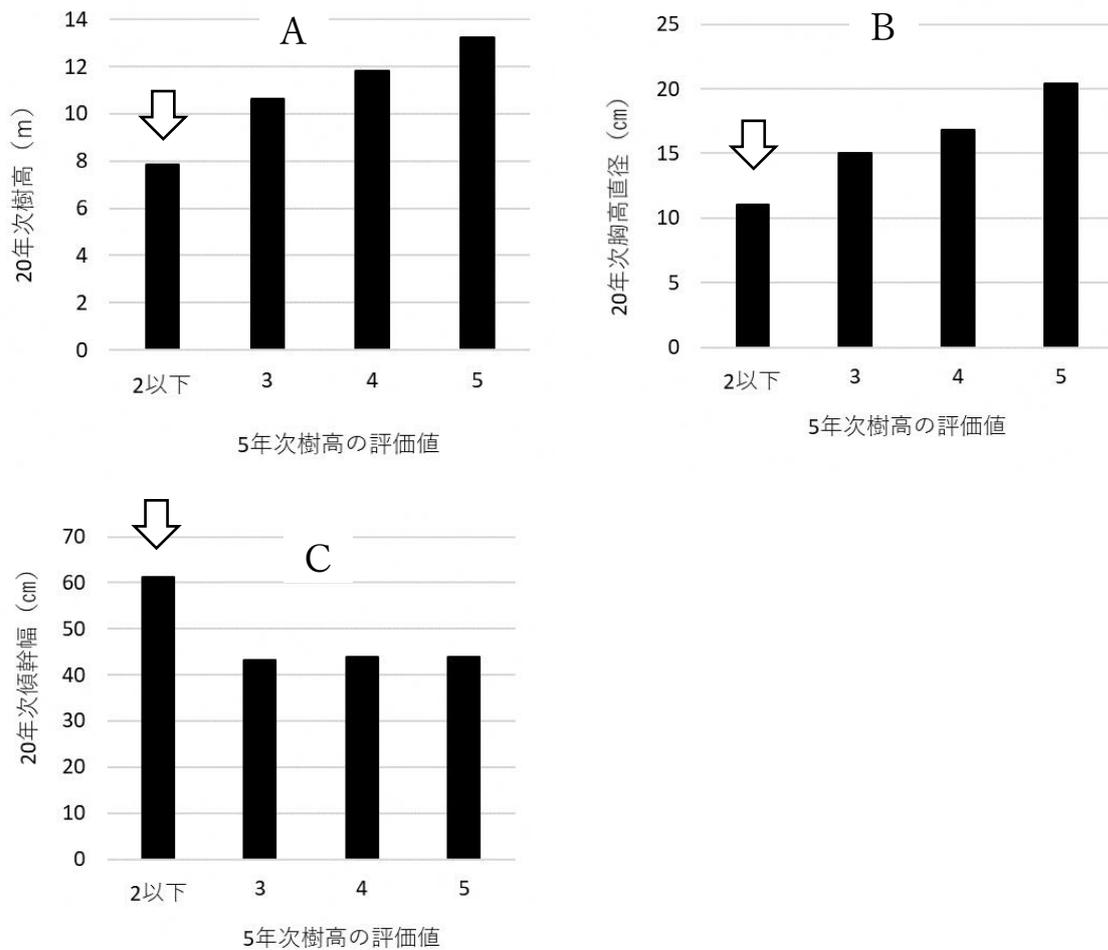


図 6-2 b/h 選抜個体の 5 年次樹高の評価値と 20 年次形質の関係

b/h 選抜で選抜した個体を 5 年次樹高の評価値により区分した。矢印で示した個体は、5 年次樹高の評価値が 2 以下の個体である。5 年次樹高の評価値が 2 以下の個体は、20 年次の成長形質が小さいだけでなく(図 A, B), 20 年次の傾幹幅が大きくなる個体が多いことがわかる(図 C)。なお、矢印で示した個体を除いた選抜方法が b/h+h 選抜である。

表 6-1 評価値の算定基準

評価値	樹高・胸高直径	傾幹幅
5	$\mu + 1.5\sigma \leq x$	$x < \mu - 1.5\sigma$
4	$\mu + 0.5\sigma \leq x < \mu + 1.5\sigma$	$\mu - 1.5\sigma \leq x < \mu - 0.5\sigma$
3	$\mu - 0.5\sigma \leq x < \mu + 0.5\sigma$	$\mu - 0.5\sigma \leq x < \mu + 0.5\sigma$
2	$\mu - 1.5\sigma \leq x < \mu - 0.5\sigma$	$\mu + 0.5\sigma \leq x < \mu + 1.5\sigma$
1	$x < \mu - 1.5\sigma$	$\mu + 1.5\sigma \leq x$

x は各形質の個体値または家系平均値， μ は全平均， σ は標準偏差である。

表 6-2 各選抜方法に対する早期選抜結果

選抜方法	選抜家系数	選抜個体数	林齢20年次		
			樹高(m)	胸高直径(cm)	傾幹幅(cm)
h 選抜	9	604	12.3	18.0	50.8
b 選抜	10	304	9.8	13.8	47.1
b / h 選抜	10	709	10.8	15.5	47.7
b / h + h 選抜	10	548	11.6	16.8	43.3

第7章 ミクロフィブリル傾角が根元曲がり抵抗性に及ぼす影響

7.1 はじめに

根元曲がりの大きさは遺伝的な影響を受けている形質であることをこれまでも述べてきたが、雪による攪乱を受けて形成される根元曲がりに、なぜこのような高い遺伝性が観察できるのかは明確に説明されていない。抵抗性に関与する形質として木材強度、特に幹のヤング率（平ら，1990）が考えられており、これらの形質は系統と環境の交互作用が小さいと考えられている（藤澤，1998；三嶋ら，2011）。すなわち、抵抗性に見られる高い遺伝性はヤング率等の木材強度の影響によることを示唆している。また、ヤング率と抵抗性に関係性が認められれば優良個体の選抜精度の向上が期待できる。そこで本章では、ヤング率との関係が深い晩材仮道管のミクロフィブリル傾角（MFA）を対象として（平川ら，1997），それらと抵抗性との関係を詳細に調査した。さらに MFA は樹齢によって値が変動する性質があるため（平川・藤澤，1995；平川ら，1997；石堂ら，2009；山下ら，2000），抵抗性と MFA の関係を成長ステージ毎に調べることができる。そこで本章では、MFA による抵抗性系統の選抜に適した樹齢についても検討した。

7.2 材料と方法

本研究における実験材料の詳細を表 7-1 に示す。本研究では抵抗性が高い系統と対照となる系統の 2 グループを選定した。これらの系統の選抜に際して用いた根元曲がり抵抗性は鈴木・佐藤（1991）と宮下（2009）を引用した。鈴木・佐藤（1991）は、後述する山形県森林研究研修センター林木育種園（山形県鶴岡市）内の耐雪試験林において林齢 14 から 18 年生時に抵抗性候補木の傾幹幅を測定した。宮下

（2009）は秋田県，山形県，新潟県内に造成された 44 箇所の実生検定林において 10 年次の抵抗性候補木と精英樹の傾幹幅指数を測定した。これらの報告では、表 7-2 に示した方法によって系統ごとに根元曲がりの大きさを 5 段階指数による評価値で表現している。両報告とも、評価値が大きいほど根元曲がりが小さい系統であったことを示している。

本研究では、上記の報告でともに評価値 3 以上と評価された抵抗性候補木 6 系統を抵抗性グループとして選定した。また、対照グループは下位区分として二つのサブグループにより構成される。対照サブグループ 1 は抵抗性候補木の集団であり、原木の選抜時に強度な根元曲がりに対する選抜を受けているが、後に行われた検定によって評価値 2 以下となった抵抗性候補木 3 系統で構成される。対照サブグループ 2 は根元曲がりに対する強度な選抜を受けていない 3 系統，すなわち，精英樹である中頸城 6 号と，山形県内の天然スギである山内スギおよび山形県羽黒町内（現在の山形県鶴岡市）産の地スギで構成される。

MFA を測定するための木材試料は林木育種園内の耐雪試験林と抵抗性 1 号採種園からサンプリングした。耐雪試験林は傾斜約 25 度の東向き平衡斜面の中腹にあり，抵抗性候補木や精英樹の挿し木苗あるいは実生苗が 1973 年から 1977 年にかけて植

栽された（鈴木・佐藤，1991）。耐雪試験林には反復が設けられておらず，系統ごとに10から40本が列状植栽されている。抵抗性1号採種園は平坦地にあり，抵抗性候補木の挿し木苗が1978年に単木混交植栽された。これら二つの試験地を対象に，挿し木苗である11系統では系統あたり3個体，実生苗である地スギについては5個体を選んだ（表7-1）。挿し木苗である11系統は遺伝子型を調べ，系統内で各個体の遺伝子型が同一であることを確認した。これら12系統38個体から径10mmの成長錐によって胸高部からコアを2016年に採取した。なお，あて材の影響を少なくするためにコアは等高線方向から採取した。

採取したコアは実験室に持ち帰り，髄からの年輪の数を年輪番号と定義して各コアにつき2年輪と3年輪，これ以降は2年輪ごとに17年輪まで，そして26年輪と31年輪の計11個の年輪を対象に晩材部をトリミングした。これらの晩材小ブロックをサンプル瓶に入れて解繊した。解繊した試料はデジタル顕微鏡カメラ（アズワン，MIC-140）により400倍に拡大し，仮道管の壁孔孔口の仮道管長軸に対する角度を測定し，これをMFAとした（平川・藤澤，1995）。1本の仮道管から測定する壁孔孔口は1個とし，年輪ごとに50本の仮道管を測定して年輪ごとの平均値を算出した。

年輪番号ごとに以下の構造モデル式を用いてMFAがグループ間に差が認められるかを検討した。

$$MFA_{ijkl} = \mu + \alpha_i + \beta_{(j(i))} + \gamma_k + \varepsilon_{ijkl}$$

ここで MFA_{ijkl} は，グループ*i*内の*j*番目の系統のうち，場所*k*から採取した1番目の個体のある年輪番号におけるMFAの平均値である。 α_i は抵抗性グループまたは対照グループの効果であり， $\beta_{(j(i))}$ はグループ*i*内に入れ子となっている系統*j*の効果である。 γ_k は植栽地である耐雪試験地または採種園の効果である。 μ は全平均であり， ε_{ijkl} は誤差である。この構造モデル式をもとにnested-ANOVAを行った。

分散分析の結果，グループ間で有意差が認められた年輪番号を対象に，MFAの個体平均値を用いて下位区分したグループ間の比較，すなわち，抵抗性グループと対照サブグループ1，対照サブグループ2に対してTukey-HSD法による多重比較を行った。以下の構造モデル式によって，下位区分した三つのグループ間に差が認められるかを検討した。

$$MFA_{ijk} = \mu + \delta_i + \gamma_j + \varepsilon_{ijk}$$

ここで， δ_i は抵抗性グループまたは対照サブグループ1，2の効果である。

次に，MFAと根元曲がりの大きさの関係を検討した。今回用いたコアは胸高部からのサンプルであり，個体ごとの植栽年も不明なものが多かった。そこで，主成分分析によって年輪番号を大まかな成長ステージごとに分けてMFAの平均値を求めた。主成分分析には年輪番号毎にMFAの個体平均値を用いた。その後，各ステージに分類された全年輪番号のMFAの平均値と，既存の報告（鈴木・佐藤，1991；宮下，2009）による根元曲がりの大きさ（表7-1）との相関関係を検討した。なお，宮下（2009）による系統毎の傾幹幅指数は根元曲がりの小さいものを5とする5段階の指数であるため，表7-1に示した傾幹幅の系統平均値と傾幹幅指数の最小二乗推定値は負の相関関係になる。

最後に、各年輪の MFA の系統平均値を用いて 31 年輪とそれ以外の年輪との間に相関が認められるかを検討するため、積率相関係数を算出した。

これら全ての統計解析は R ver. 3.4.3 (R core Team 2019) を用いた。

7.3 結果

解析対象とした年輪における抵抗性グループと対照グループの MFA を図 7-1 に示す。解析対象とした全ての年輪において抵抗性グループの MFA は対照グループよりも小さい傾向が認められた。特に幼齡期に形成された 3, 5 年輪においてグループ間で有意差が認められた (nested-ANOVA, $p < 0.05$)。なお、各個体の年輪番号毎の MFA については附表 2 に示した。

有意差が認められた 3, 5 年輪の MFA について、抵抗性グループと対照サブグループ 1, 対照サブグループ 2 の下位区分によるグループ間の差を検討した (図 7-2)。その結果、両年輪とも、抵抗性に対する選抜を受けていない系統で構成されている対照サブグループ 2 と抵抗性グループとの間に有意差が認められた (Tukey-HSD 法, $p < 0.05$)。

次に、系統ごとの MFA と根元曲がりの大きさの関係を検討した。MFA が形成された樹齡のステージを分類するため、主成分分析によって年輪番号をグルーピングした。主成分分析の結果、第一主成分と第二主成分の累積寄与率は 76.1% となった。第一主成分と第二主成分の因子負荷量を求めると、2~5 年輪と 17~31 年輪は両主成分ともに正の値であり、7~15 年輪は第一主成分が正の値であるが第二主成分では負の値となった (図 7-3)。このため、本研究では年輪番号を 2~5 年輪, 7~15 年輪, 17~31 年輪の 3 ステージに分類した。各ステージ内の全年輪番号について系統毎に MFA を平均した値と、既存の報告 (鈴木・佐藤, 1991; 宮下, 2009) による傾幹幅の系統平均値または傾幹幅指数の最小二乗推定値 (表 7-1) の関係を検討した。その結果、傾幹幅および傾幹幅指数の最小二乗推定値と、年輪番号 2~5 年輪の MFA 平均値との間には有意な相関を示したが (図 7-4A, D), それ以外の樹齡において相関は認められなかった (図 7-4B, C, E, F)。

31 年輪とそれ以外の年輪の MFA について積率相関係数を算出した (図 7-5)。2 年輪と 3 年輪では相関係数がそれぞれ 0.65 と 0.66 と有意な値を示した。その後、5 から 13 年輪までは有意な相関が認められなかったが、15 年輪以降では 26 年輪まで有意な正の相関係数が得られた。

7.4 考察

本研究では抵抗性グループ 6 系統, 対照グループ 6 系統の計 12 系統を供試した結果、抵抗性グループの MFA は対照グループと比べ全ての年輪で小さい値を示し、3 年輪と 5 年輪ではグループ間に有意差が認められた (図 7-1)。根元曲がり著しく小さい登録品種である出羽の雪 1 号, 2 号 (向田, 1995) でも、本研究結果と同様に、特に髓付近における MFA が精英樹よりも有意に小さいことが報告されている (Takata *et al.*, 2014)。これらの結果を考慮すると、スギの根元曲がり抵抗性は、幼

齡期に形成された晩材仮道管の MFA が関与している可能性が高く、幼齡期の MFA が小さいと根元曲がりも小さいという関係が存在していると考えられる。

そこで本研究では、傾幹幅の系統平均値または傾幹幅指数の最小二乗推定値と MFA との相関関係を成長ステージ毎に検討した。本研究で引用した傾幹幅の系統平均値と傾幹幅指数の最小二乗推定値は互いに異なる独立した試験地から推定したものであったが、両者の間には有意な相関関係が認められた ($r = -0.77$, $n = 9$, $p < 0.05$)。さらに、傾幹幅の系統平均値と傾幹幅指数の最小二乗推定値は、それぞれ 2~5 年輪の MFA のみと有意な相関関係が認められた (図 7-4A, D)。したがって、幼齡期に形成された晩材仮道管の MFA の値は根元曲がりの大きさを説明する重要な要因であると考えられる。

MFA は樹幹ヤング率を説明する大きな要因であり、スギにおいて MFA と樹幹ヤング率は負の相関関係にある (平川・藤澤, 1995; 平川ら, 1997; 山下ら, 2000)。したがって、本研究における抵抗性グループは対照グループに比べ、特に幼齡期において高い樹幹ヤング率を持っていたと考えられた。根元曲がり植栽木が樹幹倒伏をともなって埋雪する幼齡期に多く形成されるものである (豪雪地帯林業技術開発協議会, 2000)。また、平 (1982) は、人為的に樹幹の傾きを軽減して埋雪させると根元曲がり形成量が少なくなることを報告した。これらのことから、根元曲がり形成される幼齡期において MFA が小さく、樹幹ヤング率が高い系統は、樹冠に着雪しても樹幹がしなりにくく、樹幹があまり倒伏しない状態のまま埋雪すると考えられる。この結果として、幼齡期に樹幹ヤング率が高い系統は根元曲がり形成量も小さくなると考えられた。

ヤング率と応力波伝播速度は遺伝子型と環境の相互作用が小さいため (藤澤, 1998; 三嶋ら, 2011), これらと関係が強い MFA の情報は根元曲がり抵抗性が優れる系統の選抜に応用できる可能性がある。グループ間に有意差が認められた 3 年輪と 5 年輪について (図 7-1), 対照グループを対照サブグループ 1, 2 に分けた図 7-2 をみると、対照グループの中でも対照サブグループ 2 の MFA が大きかった。抵抗性グループと対照サブグループ 1 はともに抵抗性候補木で構成されており、原木の選抜時において根元曲がりに特化した選抜を受けている。しかし、対照サブグループ 2 はそのような選抜を受けていない系統で構成されている。このような各グループを構成する系統の選抜に関する履歴の違いが、対照サブグループ 2 の MFA を大きくした原因の一つと考えられた。一方、抵抗性グループと対照サブグループ 1 の 3 年輪と 5 年輪の MFA は、統計上では両グループ間に有意差が認められなかった。しかし、平均値のみで比較すれば前者の値が小さく、抵抗性との関連が示唆された。以上の結果から、根元曲がり抵抗性が優れる系統の選抜には、これまでの主たる選抜形質である根元曲がりの大きさ (例えば、傾幹幅) に加えて、幼齡期の MFA も選抜形質とすることが望ましいと考えられる。これまでの選抜では偶然に被害を免れた根元曲がりの小さい個体を誤って選抜していた可能性も考えられるが、幼齡期の MFA も調べることによってこのような誤選抜を防止できる可能性があり、選抜精度は向上すると期待できる。

次に、幼齡期の MFA と樹皮近辺である 31 年輪の MFA の関係を検討した。ここでは幼齡期として、傾幹幅との相関関係が認められた 2~5 年輪に注目する。これまでの研究では、2~6 年輪（平川・藤澤，1995）や 3 年輪（石堂ら，2009；西村ら，2003）の MFA から成熟材部の MFA が推定できる可能性が指摘されている。本研究においても、成熟材の形成期と考えられる 31 年輪の MFA と 2 および 3 年輪の MFA との間には、低い値であるが有意な相関係数が得られた（図 7-5）。また、抵抗性グループの MFA は全体的に小さい傾向であった（図 7-1）。これらのことから、樹皮近辺の晩材仮道管の MFA の情報や、それと関連が強い応力波伝播速度等によって、幼齡期の MFA をある程度予測できる可能性がある。樹齡の高い個体を抵抗性系統の選抜対象とする場合、胸高部から髓付近の MFA の情報を得ることは容易ではないが、応力波伝播速度により幼齡期の MFA をある程度予測することができれば、抵抗性系統のスクリーニングを簡便に行える可能性がある。

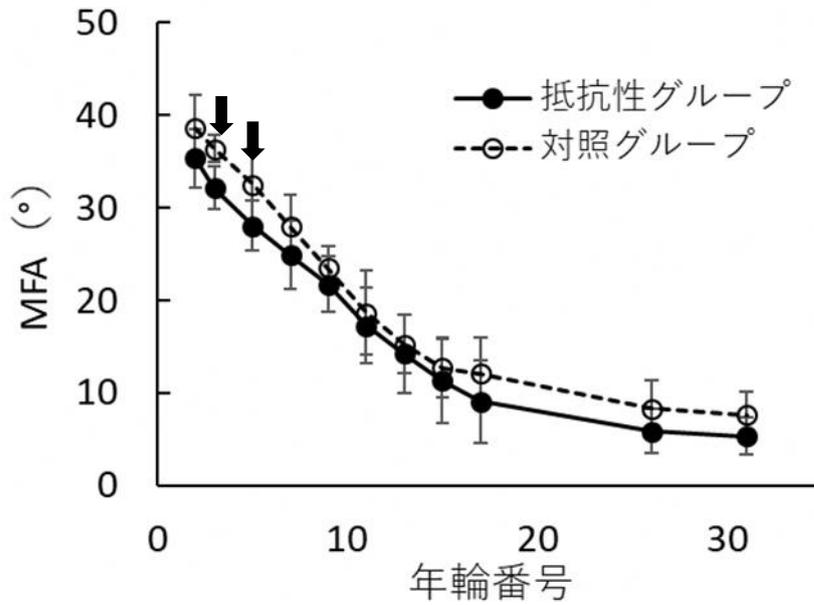


図 7-1 抵抗性グループと対照グループの MFA の放射方向変動

矢印で示した年輪番号では，抵抗性グループと対照グループとの間に有意差が認められたことを示す(nested-ANOVA, $p < 0.05$)。年輪番号とは髄からの年輪の数である。エラーバーは系統平均値から算出した標準偏差である。

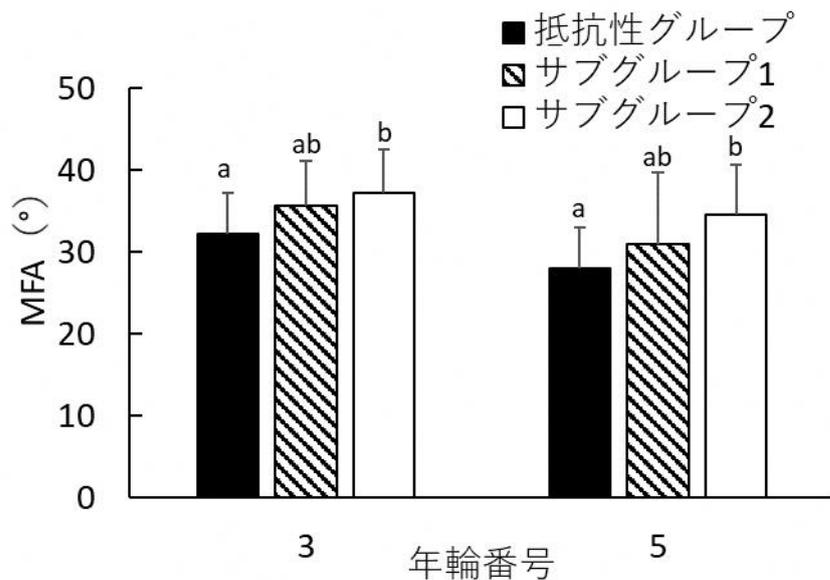


図 7-2 下位区分した 3 グループにおける 3 年輪と 5 年輪の MFA

抵抗性グループと対照グループとの間に有意な差が認められた年輪番号のみを示している。年輪番号ごとに多重比較を行い，異なるアルファベットはそれらの間に有意差が認められることを示している（Tukey-HSD 法， $p < 0.05$ ）。

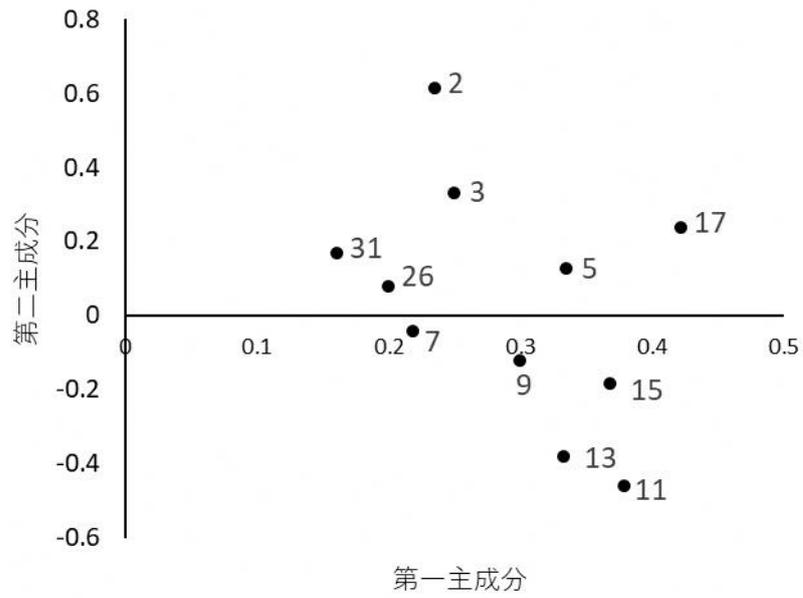


図 7-3 年輪番号の MFA に対する因子負荷量
各データのそばに示した数字は年輪番号を表す。

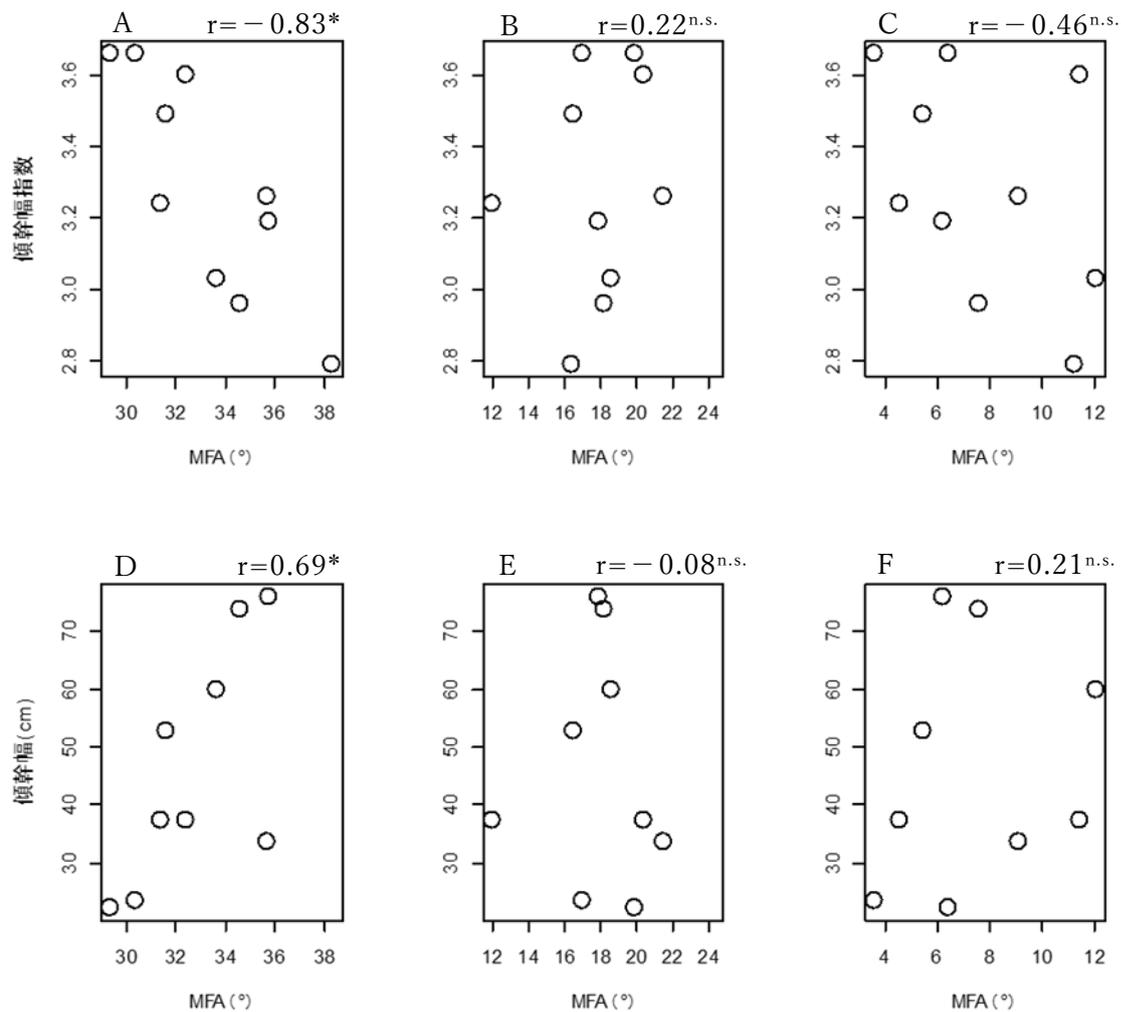


図 7-4 耐雪試験林および検定林での傾幹幅と年輪毎の MFA の相関係数

図 A, B, C は検定林における傾幹幅指数であり ($n=10$) , 図 D, E, F は耐雪試験林における傾幹幅である ($n=9$) 。また, 図 A, D は 2 から 5 年輪, 図 B, E は 7 から 15 年輪, 図 C, F は 17 から 31 年輪の MFA の平均値を用いている。 r は相関係数を示し, * は 5% 水準で有意であることを, n.s. は有意でないことを示している。また, 傾幹幅が大きいほど, あるいは傾幹幅指数が小さいほど, 根元曲がり大きいことを示す。

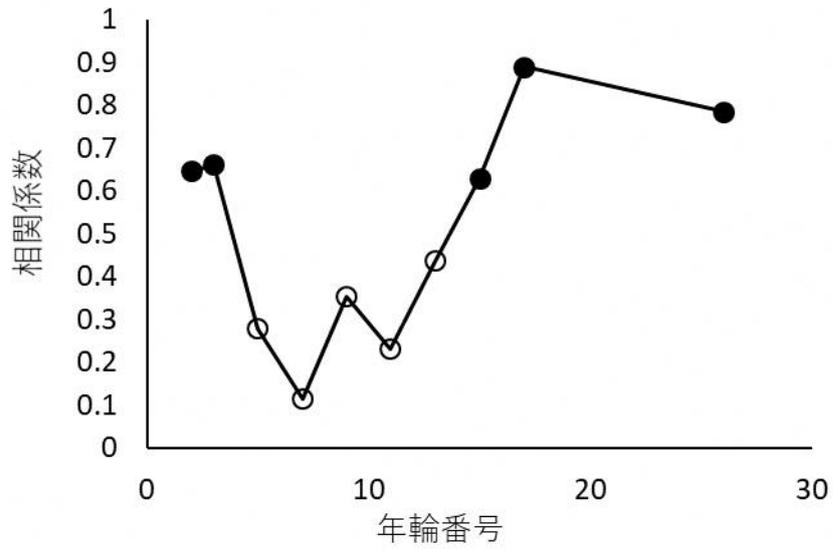


図 7-5 31 年輪とそれ以外の年輪番号における MFA の積率相関係数

●は 5%水準の有意な相関係数であり，○は有意な相関係数ではないことを示している。

表 7-1 試験に供試した系統

集団名	系統名	苗木の 形態	DBH (cm)	年輪コア本数			傾幹幅 評価値* (系統平均値) **	傾幹幅指数 評価値* (最小二乗推定値) ***	
				計	耐雪 試験林	採種園			
抵抗性 グループ	出羽の雪 1 号	挿し木	29.5	3	2	1	4 (22.2)	4 (3.66)	
	出羽の雪 2 号	挿し木	24.0	3	2	1	4 (23.4)	4 (3.66)	
	山形県 30 号	挿し木	31.6	3	2	1	4 (33.6)	3 (3.26)	
	山形県 35 号	挿し木	27.9	3	1	2	4 (37.2)	4 (3.60)	
	山形県 43 号	挿し木	24.3	3	2	1	3 (52.8)	4 (3.49)	
	山形県 53 号	挿し木	22.6	3	1	2	4 (37.2)	3 (3.24)	
対照 グループ	対照サブ グループ 1	山形県 5 号	挿し木	21.3	3	0	3	1 (75.8)	2 (3.19)
		山形県 19 号	挿し木	22.8	3	2	1	1 (73.8)	1 (2.96)
		山形県 62 号	挿し木	29.9	3	2	1	2 (60.0)	2 (3.03)
	対照サブ グループ 2	中頸城 6 号	挿し木	33.1	3	3	0	—	1 (2.79)
		山内スギ	挿し木	32.5	3	3	0	—	—
		地スギ	実生	26.5	5	5	0	—	—

*評価値とは表 7-2 の基準によって得られる 1 から 5 までの整数である。傾幹幅の系統平均値または傾幹幅指数の最小二乗推定値から得られる値であり、評価値が大きいほど根元曲がり小さい。

**系統平均値とは、耐雪試験林における各系統の傾幹幅に対する 95%信頼区間の上限値と下限値の中間値である（鈴木・佐藤 1991）。

***最小二乗推定値とは、44 箇所の検定林における各系統の傾幹幅指数に対する最小二乗推定値である（宮下 2009）。

表 7-2 傾幹幅または傾幹幅指数に対する評価値の算出方法

評価値*	傾幹幅**	傾幹幅指数***
5	$X_1 < \mu_1 - 1.5\sigma_1$	$\mu_2 + 1.5\sigma_2 \leq X_2$
4	$\mu_1 - 1.5\sigma_1 \leq X_1 < \mu_1 - 0.5\sigma_1$	$\mu_2 + 0.5\sigma_2 \leq X_2 < \mu_2 + 1.5\sigma_2$
3	$\mu_1 - 0.5\sigma_1 \leq X_1 < \mu_1 + 0.5\sigma_1$	$\mu_2 - 0.5\sigma_2 \leq X_2 < \mu_2 + 0.5\sigma_2$
2	$\mu_1 + 0.5\sigma_1 \leq X_1 < \mu_1 + 1.5\sigma_1$	$\mu_2 - 1.5\sigma_2 \leq X_2 < \mu_2 - 0.5\sigma_2$
1	$\mu_1 + 1.5\sigma_1 \leq X_1$	$X_2 < \mu_2 - 1.5\sigma_2$

*：傾幹幅と傾幹幅指数の評価値はともに、数字が大きいほど根元曲がり小さいことを示している。

**：鈴木・佐藤（1991）を引用した。 μ_1 と σ_1 は耐雪試験林における全調査対象個体の傾幹幅の全平均と標準偏差をそれぞれ示しており、 X_1 は系統平均値を示している。

***：宮下（2009）を引用した。 μ_2 と σ_2 は44か所の実生検定林における全系統の傾幹幅指数に対する最小二乗推定値の全平均と標準偏差をそれぞれ示しており、 X_2 は系統ごとの最小二乗推定値を示している。また、傾幹幅指数とは傾幹幅を5段階指数で表した値（0-25cm, 5； 26-50cm, 4； 51-75cm, 3； 76-100cm, 2； 101cm以上, 1）である。

第 8 章 抵抗性品種を両親とする実生苗の成育特性

8.1 はじめに

気象害抵抗性育種事業で開発された抵抗性品種の選抜形質には根元曲がりの大きさに加えて生存率と成長が採用されている（向田，2000；宮下，2009）。このため，抵抗性品種からの実生苗はこれら全ての形質に一定の改良効果が認められると期待できる。しかし，抵抗性品種を両親とする実生苗を他の一般苗と植栽した事例は少なく，その知見はきわめて少ない。

根元曲がりとは埋雪期間において倒伏と不完全な起立を繰り返す過程で形成されていく。すなわち，根元曲がりの小さい個体は，融雪直後の倒伏量が小さい個体またはその後の回復量が大きい個体と考えられる。既存の抵抗性品種と一般苗の倒伏量と回復量の特性が明らかになれば，抵抗性個体の選抜手法を考えるうえで重要な情報となる。

そこで本章では，抵抗性品種と一般苗を植栽し，根元曲がりを含む様々な形質について，造林初期において抵抗性苗にどのような特徴が見出せるかを検討した。また，抵抗性苗と一般苗について，融雪直後の倒伏量と1成長期間後の回復量の関係を調べ，抵抗性を説明する要因としてどちらの形質が影響しているかを考察した。

8.2 材料と方法

これまでに開発された抵抗性品種のうち15クローンを用いて21人工交配家系を作出した（図8-1）。二床三年生まで育苗した苗木を秋田県由利本荘市および山形県鮭川村にそれぞれ東秋局51号検定林（以下，51号検定林）および東秋局52号検定林（以下，52号検定林）として植栽した（表8-1）。各検定林は人工交配家系と一般苗を6つのブロックにより単木混交植栽している（附図1）。人工交配家系と一般苗のブロック内の植栽本数は系統あたり約4本である。植栽密度は3,000本/haである。植栽後の5年間は毎年下刈を行っているが，雪起こし等の雪害を防除するための施業は行っていない。気候値メッシュデータから寒候期の積雪深を求めると，51号検定林では137cm，52号検定林では155cmである。

林齢5年の秋に樹高1.2m以上の個体を対象に傾幹幅を測定した。また，各植栽木の冬季間における倒伏量を検討するため，融雪後の4月に再び傾幹幅を測定した。この時，地上高1.2m未満で倒伏状態となった個体は傾幹幅の測定が不可能であったため，このような個体は以降の解析から除外した。さらに，一成長期間が経過した林齢6年の秋に樹高，胸高直径，傾幹幅，生存個体数を調査した。また，調査データを用いて倒伏量と回復量を以下の式によって算出した。

倒伏量 = 6年次春の傾幹幅 - 5年次秋の傾幹幅

回復量 = 6年次春の傾幹幅 - 6年次秋の傾幹幅

交配家系集団と一般苗を比較するため，21人工交配家系の全個体を一つの集団とした（以下，抵抗性苗と呼ぶ）。抵抗性苗と一般苗の形質の違いを検討するため，検定林毎に以下の解析を行った。

両集団の生存率の違いを検討するため、一般化線形モデルにより逸脱度分析を行った。目的変数には生存個体数と枯損数を用い、説明変数には苗木の種類とブロックを用いた。用いた確率分布は二項分布、リンク関数は **logit** とした。それ以外の形質については正規分布を仮定し、二元配置の分散分析を行った。目的変数には各形質の個体ごとの測定値を用い、説明変数には苗木の種類とブロックを用いた。これらの解析には、統計解析パッケージ **R ver. 3.4.3 (R core Team 2019)** を用いた。

次に、各解析対象形質について以下の式により改良効果を算出した。

改良効果(%)=(抵抗性苗の平均値-対照苗の平均値)/対照苗の平均値×100

さらに、検定林ごとに以下に定義した優良個体の出現頻度を算出した。優良個体とは、林齢 6 年目秋における傾幹幅が 50cm 以下で、かつ各検定林における積雪深の 2 倍以上の樹高を持つ個体である。各検定林について、抵抗性苗と一般苗それぞれの優良個体の出現頻度を求めた。また、植栽本数に対する優良個体数について苗木の種類により差が認められるかを検定林毎に逸脱度分析を行った。目的変数には優良個体数とそれ以外の個体数を用い、説明変数には苗木の種類とブロックを用いた。用いた確率分布は二項分布、リンク関数は **logit** とした。

8.3 結果

検定林ごとの調査形質の平均値を表 8-2 に示す。5 年目秋に測定した傾幹幅では両検定林ともに抵抗性苗と一般苗との間に有意差は認められなかったが、6 年目春の傾幹幅では両検定林で有意差が認められた。しかし、一成長期間を経た 6 年目秋の傾幹幅では再び両検定林ともに有意差が認められなくなった。生存率はどちらの検定林においても有意差は認められなかった。樹高、胸高直径は 51 号検定林において抵抗性苗が有意に大きかった。

倒伏量は両検定林で抵抗性苗と一般苗との間に有意差が認められ、抵抗性苗は一般苗と比べて倒伏量が小さかった。一方、回復量については 51 号検定林のみ有意差が認められ、一般苗の回復量が大きかった。胸高直径と回復量との相関関係を検討するため、解析対象とした全ての個体のデータを用いて両者の間の相関係数を算出した。その結果、胸高直径と回復量との間の相関係数は、51 号検定林と 52 号検定林それぞれで -0.43 ($n=334, p<0.01$) と -0.50 ($n=348, p<0.01$) であった。

今回解析対象とした一般苗および人工交配家系の計 22 系統の系統平均値をもとに検定林間における相関を検討した(表 8-3)。その結果、樹高、直径については有意な正の相関が認められたが、それ以外の全ての形質は検定林間に相関が認められなかった。

各調査形質の改良効果を図 8-2 に示す。全ての調査形質は林業上望ましい方向に改良効果が見られた。

図 8-3 に検定林毎の優良個体の出現頻度を示す。優良個体の出現頻度は、両検定林ともに一般苗と比べて抵抗性苗の方が有意に多かった(逸脱度分析, $p<0.05$)。51 号検定林と 52 号検定林において、優良個体の出現頻度は抵抗性苗の方がそれぞれ 7.3 倍と 2.5 倍多かった。

8.4 考察

51号、52号検定林の6年目平均樹高と各検定林の積雪深の関係を検討すると、各検定林の平均樹高は積雪深の2.5倍よりも小さかった。また、5年目秋の傾幹幅と比べて、6年目春の傾幹幅は大きく増大した。これらのことから判断すると、両検定林ともに多くの個体は冬季に埋雪していると考えられた。

5年目秋に測定した傾幹幅は、両検定林において抵抗性苗と対照苗との間に有意差が認められなかった。しかし、1冬季間が経過した融雪直後の6年目春の傾幹幅は、両検定林ともに集団間で有意差が認められた(表8-2)。その後、6年目秋の傾幹幅はどちらの検定林においても集団間に有意差は再び認められなくなった。このような一連の傾向は、倒伏量と回復量および樹体のサイズから以下のように説明を試みることができる。

平(1982)が指摘するように、倒伏量が小さいほど根元曲がりの形成量は小さくなる。本研究においても、抵抗性苗の倒伏量は両検定林で一般苗より有意に小さかった。一方、サイズの小さな個体は回復量が大きく(豪雪地帯林業技術協議会, 2000; 平, 1985), どちらの検定林においても回復量と胸高直径との間には有意な負の相関関係が認められた。このため、一般苗の樹高および直径が有意に小さかった51号検定林では、回復量も抵抗性苗と比べて有意に大きかったと考えられた(表8-2)。樹高および直径に有意差が認められなかった52号検定林においても、成長形質を平均値のみで比較すれば一般苗の方が小さく、回復量も一般苗の方が大きい傾向が見られた。これらのことから、春に認められた集団間の傾幹幅の有意差は、一成長期間経過した秋には小さくなったと考えられた。

根元曲がりの小さい個体は、倒伏量が小さく回復量が大きい個体である。この二つの形質のうち、根元曲がり抵抗性の選抜形質としてより最適な形質は倒伏量と考えられた。抵抗性苗と一般苗との間に成長形質の差が認められなかった52号検定林では、回復量ではなく倒伏量が有意に認められた。したがって、倒伏量は樹体サイズ以外の形質、例えば木材強度等の形質も関与していると推測できた。第7章で議論してきたように、根元曲がりの形成はMFA等の木材強度が関与しており、木材強度は冠雪荷重に対する幹の傾きを軽減すると考えられる(平ら, 1990)。このようなメカニズムを仮定すると、木材強度は回復量よりも倒伏量に影響を与えると考えられる。また、木材強度は遺伝子型と環境の交互作用が小さく(藤澤, 1998; 三嶋ら, 2011), 優良系統の選抜精度が高いと期待できる。すなわち、埋雪木から抵抗性個体を選抜する場合、回復量よりも倒伏量に注目することが効果的であり、選抜する季節については倒伏状況を観察できる春が望ましいと考えられた。

生存率については遺伝的要因よりも立地等による環境要因の影響が強く表れやすいと考えられた。平坦地である52号検定林では折損被害が発生しており、52号検定林の生存率は51号検定林よりも低い傾向がみられた。いずれの検定林においても抵抗性苗の生存率は一般苗よりも高い値を示していたが(表8-2), 抵抗性苗と一般苗との間に有意差は認められなかった(逸脱度分析, $p > 0.05$)。さらに、系統毎の生存率

は検定林間に有意な相関関係が認められず、その値も 0.00 と極めて低かった（表 8-3）。以上のことから、生存率は根元曲がりよりも環境の影響を受けやすいと考えられた。

本章における抵抗性苗は抵抗性品種を両親とする人工交配家系であり、抵抗性品種のみで構成される採種園産種苗のモデルケースと考えることができる。抵抗性苗と一般苗の改良効果を検討すると（図 8-2），51 号検定林と 52 号検定林それぞれにおいて、樹高では 12.3% および 11.9%，胸高直径では 19.4% および 13.5% 向上した。傾幹幅は 51 号検定林で 7.1%，52 号検定林で 16.2% 減少し、根元曲がりは小さくなった。さらに、根元曲がりが小さく初期成長の良い個体と定義した優良個体の出現頻度を算出した（図 8-3）。その結果，51 号検定林では抵抗性苗が 26.0% に対して，一般苗は 3.6% とおよそ 7.3 倍の違いがあった。同様に，52 号検定林では抵抗性苗が 47.8% 出現したのに対して，一般苗では 18.9% と 2.5 倍の違いがあった。

優良個体は成長と根元曲がり抵抗性を兼ね備えた個体である。根元曲がりが小さいことによって一番玉となる幹の根元部分が収穫できるばかりでなく、根元曲がりにより誘起される幹曲がり（鈴木・一ノ宮，1986）も減少すると考えられる。このため、優良個体をそのまま主伐まで成育させることができれば、抵抗性品種で構成される採種園産種苗を植栽することにより積雪地帯における良質材の生産割合が向上すると期待できる。以上のことから、抵抗性品種で構成される採種園産種苗は、積雪地帯の林業経営を行う上で有利な形質を持つ個体が多いと考えられる。

♀ \ ♂	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1 新潟県2		○	○	○											
2 山形県12			○	○											
3 山形県35				○											
4 秋田営13															
5 山形県13						○	○	○							
6 秋田営20							○	○							
7 新潟県102								○							
8 山形県43															
9 前橋営3										○	○	○			
10 山形県47											○	○			
11 山形県28												○			
12 新潟県4															
13 山形県14														○	○
14 山形県17															○
15 新潟県11															

図 8-1 解析に用いた交配家系

交配親 1～15 は気象害抵抗性育種事業により開発された抵抗性品種である（向田，2000）。

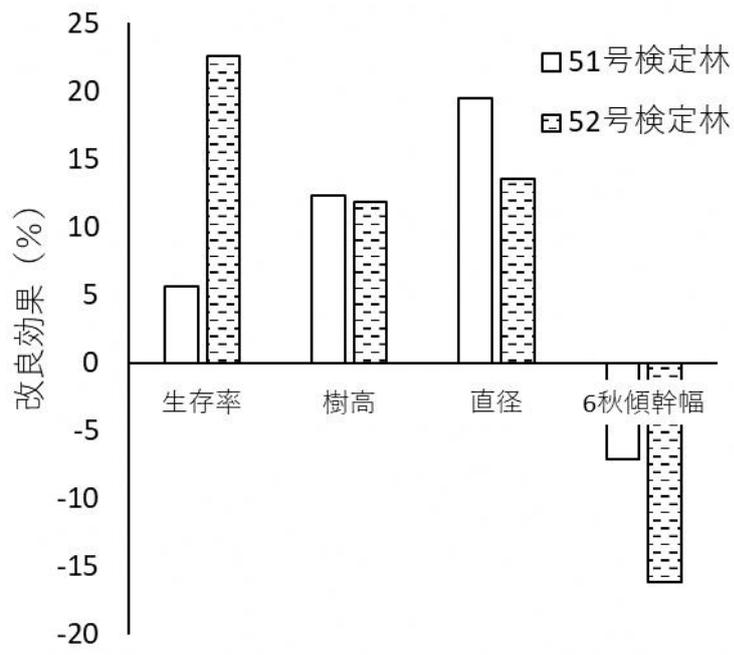


図 8-2 各形質の改良効果

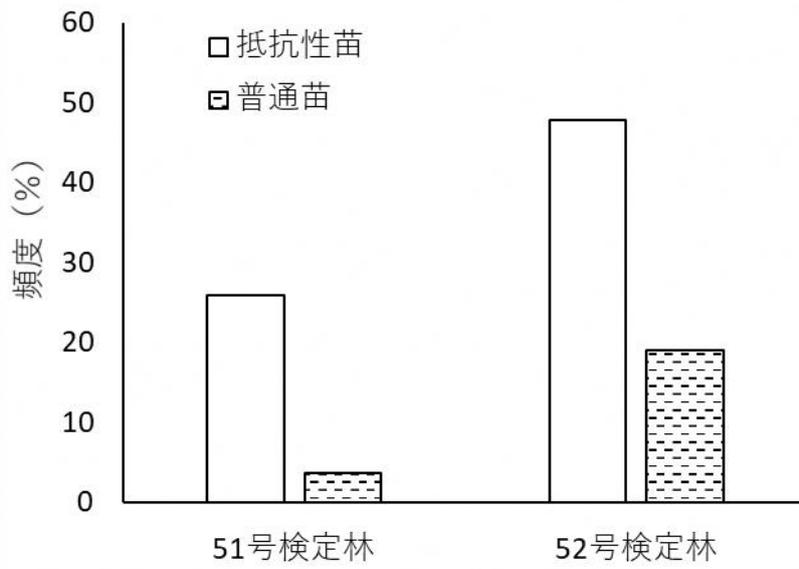


図 8-3 優良個体の出現頻度

表 8-1 検定林の特性値

検定林名	位置	標高	積雪深	傾斜	反復数	植栽本数 (系統数)	
						抵抗性苗	普通苗
東秋局51号検定林	秋田県由利本荘市	365m	137cm	10°	6	420 (21)	28 (1)
東秋局52号検定林	山形県最上郡鮭川村	170m	155cm	20°	6	504 (21)	36 (1)

表 8-2 抵抗性苗と一般苗の各形質の測定値

調査時期	形質	51号検定林			52号検定林		
		抵抗性苗	一般苗		抵抗性苗	一般苗	
林齢5年秋	傾幹幅 (cm)	29.7±10.3	29.1±10.8	n.s.	21.6±13.2	18.5±10.2	n.s.
林齢6年春	傾幹幅 (cm)	65.4±23.1	76±20.9	*	44.2±25.4	57.4±29.6	*
	生存率(%)	91.1	85.7	n.s.	76.9	62.9	n.s.
林齢6年秋	樹高 (m)	2.7±0.5	2.4±0.4	*	3.6±0.8	3.2±0.7	n.s.
	直径 (cm)	3.4±1.0	2.9±0.8	*	5.1±1.6	4.5±1.4	n.s.
	傾幹幅 (cm)	38±14.5	40.9±14	n.s.	28.3±14.2	33.8±13.1	n.s.
	倒伏量	35.8±19.5	46.9±17.4	**	22.7±21.6	38.9±31.3	**
	回復量	27.6±13.6	35.1±10.9	*	15.9±16.9	23.6±26.5	n.s.

それぞれの検定林において全ブロックの個体値から平均値と標準偏差を求めているため、生存率については標準偏差が算出されない。生存率については逸脱度分析、それ以外の形質については分散分析による検定結果を調査形質毎に併記している。

n.s. : 抵抗性苗と一般苗との間に有意差が認められない。

* : 5%水準の有意差が認められる。

** : 1%水準の有意差が認められる。

表 8-3 交配家系平均値による各調査形質の検定林間における相関係数

調査年次	形質	相関係数
5年目秋	傾幹幅	0.07 n.s.
6年目春	傾幹幅	0.32 n.s.
	生存率	0.00 n.s.
6年目秋	樹高	0.77 **
	胸高直径	0.74 **
	傾幹幅	0.21 n.s.
	倒伏量	0.41 n.s.
	回復量	0.36 n.s.

自由度 = 20

n.s. : 検定林間に相関関係は認められない。

** : 検定林間に 1%水準の有意な相関関係が認められる。

第9章 総合討論

9.1 抵抗性種苗の最適な供給方法

スギの実生苗は積雪の多い地域で選択的に植栽されてきた。これは、積雪地において実生苗の初期成長が優れることや、折損被害を受けにくいことが経験的に認識されてきたためと考えられる。しかしながら、この傾向について系統を揃えて実生苗と挿し木苗の比較を行った研究事例はこれまで無かったため、本論文の第2章ではこれを検討した(宮下, 2007)。その結果、これまで経験的に知られていた傾向をほとんどの系統で確認することができ、実生苗は挿し木苗と比べて初期成長が優れ、根元曲がりには大きいものの致命的被害である折損被害を受けにくいことが実証された。

これとは対照的に、挿し木苗は初期成長が遅く、折損被害を受けやすいことが特徴と言える。この特徴は積雪地域の林業経営において極めて不利と考えられる。折損被害は致命的な被害であるため立木本数が低減し、林分材積の大幅な減少をもたらす。また、スギが埋雪しないためには積雪深の2~2.5倍の樹高が必要であるため、初期成長の遅さは埋雪期間の長期化につながり、雪圧害を受ける機会が増える。一方、実生苗は初期成長が優れるため、埋雪期間の短縮が期待できる。このことから、積雪の多い地域に植栽するスギの苗木は実生苗が適していると考えられる。

抵抗性種苗の実生苗を普及するにあたり、親の根元曲がり抵抗性が実生苗にどのように遺伝するかを明らかにする必要がある。本研究では、第3章において抵抗性候補木と感受性系統を相互に交配させた実生後代を作出し、それらを積雪地帯に植栽して根元曲がりの大きさを調査した(宮下ら, 2006)。その結果、実生後代の根元曲がりの大きさは親の表現型によって説明され、親の抵抗性は実生苗に遺伝していることが明らかとなった。また、今回供試した感受性系統FSのように、その個体が親として関与すると片親がどの系統でも実生後代の根元曲がりが著しく大きくなる個体の存在も明らかとなった。このことは、抵抗性が遺伝する形質であることを明示するばかりでなく、親の抵抗性がGCAの影響を強く受けていることを示唆している。

抵抗性は親からのGCAの影響を強く受けていることを示す事例はこれまでもあったが、その事例は少数であった(向田ら, 1990; 向田・宮浦, 1998; 佐々木ら, 2005)。そこで本論文の第4章では多数の交配試験を行い、遺伝分散に占める相加的遺伝分散の割合は約半数の交配セットで80%以上と高かったことを示した(宮下・中田, 2008)。また、4つのフルダイアレル交配家系について根元曲がりの大きさを調査した結果(宮下・中田, 2010)、全ての交配セットでSCAは有意に認められず、3交配セットでGCAが有意に認められた。実生後代の根元曲がりの大きさは両親のGCAを足し合わせた値によって高い精度で予測できたことも、GCAの影響が強いことを明示している。これらのことを考慮すると、抵抗性はSCAよりもGCAの影響が強いことは明らかであり、GCAを積極的に利用した育種と種苗供給を行うことが望ましいと考えられる。

以上の結果を考えると、抵抗性種苗の普及はGCAの優れた母樹からの実生苗を用いることが望ましいと結論できる(図9-1)。実生苗は初期成長が優れているため、

埋雪期間が短縮されて雪圧害を受ける機会が挿し木苗よりも少なくなる。一方、実生苗は根元曲がりが大きくなるが、GCAの優れた系統を両親とすることによって根元曲がりの軽減が期待できる。また、種子の生産を事業的に行う場合、採種園方式を採用すれば種子の安定的な大量生産を効率的に行うことが可能となる。

外来花粉の影響が無い抵抗性品種により構成された採種園産種苗は、抵抗性品種を両親とする交配家系集団と言い換えることができる。その一つの事例として第8章では秋田県と山形県の多雪地帯に植栽した試験地の調査結果を述べた。その結果、林齢6年次の秋に測定した傾幹幅は一般苗と比べてそれぞれの試験地で7%と16%小さくなった。また、抵抗性品種は根元曲がりの大きさ以外にも、樹高、胸高直径、生存率に対して選抜を受けている(向田, 2000; 宮下, 2009)。このため、それぞれの試験地ではこれら全ての形質が一般苗よりも優れていた。さらに、根元曲がり小さく成長の良い個体として定義した優良個体の出現頻度は、一般苗と比べて秋田県の試験地では7.3倍、山形県の試験地では2.5倍多かった。これらは林齢6年次という幼齢期の結果であるが、第6章で明らかにしたように、根元曲がり小さく樹高の大きな5年生の個体は20年生でもその傾向が継続して認められていた。すなわち、林齢6年次において通直でサイズの大きな優良個体の多くは20年次においても優良な形質を示す可能性は高く、主伐までそのまま成育できれば収穫する木材の歩留まりや材価の向上に期待できる。以上のことから、採種園産種苗は積雪地帯における林業用種苗として有用であると言える。

しかし、採種園方式による自然交雑種子を生産する場合には留意すべき点がある。すなわち、抵抗性はGCAの影響を強く受け、さらに正逆交配間差も認められない。このため、採種園外のGCAの劣る個体の花粉が飛散する花粉汚染の影響は極めて大きいと言える(森口ら, 2005)。花粉汚染を防止するための取り組みとして、施設内採種園において交配適期に人為的な花粉散布を行うSMP処理などが行われている(斎藤・平, 2006)。山形県では、抵抗性品種の種子生産には採種母樹を樹高1.4m程度に抑えたミニチュア採種園から生産している。採種園の所在地は山形県鶴岡市の羽黒山の山麓にあり、その最深積雪深は2.0m程度と県内でも有数の積雪地帯である。冬季には採種木が完全に埋雪し、採種園周囲のスギ林が花粉を飛散する時期でも埋雪していることが多い。このため、このミニチュア採種園の開花時期は周囲スギ林の花粉飛散時期とずれる特徴がある(渡部, 2013)。さらに、融雪後の開花にあわせてSMP処理を行うと、目的花粉の受粉率を大幅に向上できることが明らかにされている(渡部・宮下, 2020)。これらの手法によって、外来花粉の影響を小さくした抵抗性品種からの種子を効率的に大量生産できると考えられる。

9.2 今後の抵抗性育種の進め方

本項では、これまで得られた知見をもとに、優良個体の新たな選抜方法を提案するとともに、それらから次世代集団を作出するための合理的な交配方法を検討する。

9.2.1 新たな選抜方法の提案

積雪地帯に植栽されたスギは、成長の過程において埋雪木から雪上木へと移行する。そこで本学位論文では、根元曲がり抵抗性個体の新たな選抜方法として、埋雪木に対して予備選抜を行い、予備選抜した個体が雪上木となってから本選抜を行う選抜方法を提案する。

予備選抜は埋雪木を対象とするため、幼齢期に行われる。埋雪木から抵抗性個体を予備選抜する場合には、根元曲がりの大きさだけでなく樹高などの樹体サイズを加味することが重要である。第 6 章では、林齢 5 年次に b/h で選抜した個体のうち、樹高の低かった個体は林齢 20 年次の樹高と胸高直径が小さく、傾幹幅は大きくなった (図 6-2A, B, C)。積雪荷重に対する耐力は直径の影響を強く受けることから (中谷ら, 1984), 平 (1987b) が指摘するように成長の良い個体の中から雪害抵抗性個体を選抜することは前提条件として考える必要があるだろう。さらに予備選抜では、選抜形質として倒伏量に着目するべきと考えられる。第 8 章では、抵抗性を説明する形質として回復量よりも倒伏量の方が適していることを考察し、選抜時期を春に行うことの重要性を指摘した。

これらのことから、予備選抜による選抜個体は、幼齢期において樹高が大きく融雪直後の倒伏量が小さな個体と言い換えることができる。幼齢期に樹高が大きいことは下刈り期間の短縮が期待でき、さらに積雪地帯においては埋雪期間も短縮される。スギ人工林にかかる育林経費の約 7 割は植栽後の 10 年間に必要とされ (林野庁, 2014), その 4 割程度は下刈りに費やされている (山川ら, 2016)。また、倒伏量が小さいことはヘクタール当たり 10~20 万円程度の標準単価に設定されることが多い雪起こしの省略を期待できる。このため、予備選抜による選抜個体は、抵抗性が高く、かつ、積雪地帯における育林経費の低コスト化に寄与する個体と位置付けることができる。

しかし、根元曲がりには積雪量や傾斜などの環境要因による影響を受ける形質であることから、根元曲がりの発生しにくい環境に偶然植栽した個体を誤選抜してしまう可能性も考えられる。このような誤選抜を防ぐためには、根元曲がりの大きさだけでなく環境の影響を受けにくい木材強度を測定することが望ましい。本研究では幼齢期の MFA が抵抗性に影響することを明らかにしたこと (宮下ら, 2021), 予備選抜の際には倒伏量と樹高に加え、MFA を測定することによって選抜精度が向上すると期待できる。また、静岡県では林齢 4 年生のスギに対して応力波伝播速度を測定している (袴田ら, 2015)。予備選抜では成長の良い個体を選抜することになるので、成長の遅い積雪地帯であっても林齢 5 年生程度であれば、立木状態で非破壊かつ簡便に測定できる効率的な応力波伝播速度の測定を実施できる可能性がある。

予備選抜により選抜した個体は雪上木になるまで成育させ、その後、本選抜を実施する。雪上木に成長すれば新たな根元曲がりを形成することはほとんどなく (平, 1987a), さらに第 4 章で明らかにしたように、根元曲がりの遺伝率は林齢 5 年次から 20 年次にかけて増加する。このため、本選抜では根元曲がりのみを選抜形質としても選抜精度は高いと考えられる。また、林齢 20 年次における傾幹幅指数と樹高の遺伝相関が高い正の値となったことから、根元曲がりの選抜によって間接的に樹高も改良できる。雪上木は林齢 20 年程度の個体であることが多いため、根元曲がりに加えて林業

上重要な様々な形質も実際に確認できると考えられる。このため、本選抜を実際に行う場合には、根元曲がりの大きさを主な選抜形質として、特定母樹の選抜基準である通直性や雄花着花性（星・加藤，2014），あるいは諸被害の有無などを現地で確認しながら選抜することができる。

以上のことから、抵抗性個体の新たな選抜方法は図 9-2 のようにまとめられる。最初に、埋雪木を対象として予備選抜を実施する。予備選抜は春季に行うことが望ましく、倒伏量が小さく、樹高の大きな個体を選抜する。この時、MFA や応力波伝播速度を測定し、木材強度が低い個体は予備選抜しないようにする。予備選抜した個体は雪上木になるまで育成してから本選抜を行う。本選抜では根元曲がりのみに着目した選抜を行うことにより、樹高も間接的に改良できる。また、林齢 20 年程度の雪上木であれば、根元曲がり以外の林業上重要な様々な形質を直接確認しながら選抜することができる。

9.2.2 次世代集団の作出

選抜した優良個体は相互に交配させて次世代集団を作出していくことが望ましい。第 5 章によって各選抜個体の GCA のみから実生後代の抵抗性を高い精度で予測できることが明らかになったため、次世代集団の作出と各交配親の GCA 推定という二つの目的を兼ねることができる交配様式を採用することが合理的である。このうち、我が国の林木育種で用いられる代表的な交配様式はハーフダイアレル交配と要因交配である（三浦，2009）。これらの交配様式は改良形質の数により使い分けられることが多い。しかし、栗延（1991）によると要因交配はハーフダイアレル交配の一部と考えることができる。そこで本論文では、要因交配とハーフダイアレル交配を同義的に考え、これらの交配様式をハーフダイアレル交配等と呼ぶことにする。

ハーフダイアレル交配等はフルダイアレル交配と違い、交配親毎の性別の頻度が異なっている。このため、総当たりの交配であるフルダイアレル交配と比べて交配組み合わせの数が少なくなるので、交配規模を抑えることができる。また、ハーフダイアレル交配等では選抜した優良個体の着花特性の影響をほとんど受けずに多くの個体を交配親に供試できる長所がある。すなわち、スギはジベレリンによる着花促進が有効であるが、雄花と雌花それぞれの着花量は系統により大きく変動する（斎藤・河崎，1984）。このため、フルダイアレル交配では各系統について、全交配親と交配させるために雌雄両方の着花量が多く必要であったが、ハーフダイアレル交配等ではそのような制約が無い。この結果として、選抜した優良個体の多くを交配親として用いることができ、次世代集団の作出と GCA 推定をきわめて効率的に行うことができる。

ハーフダイアレル交配等はこのように長所の多い交配様式であるが、根元曲がり抵抗性への適用が妥当であるか不明であった。すなわち、ハーフダイアレル交配等の交配様式は各交配親の性の頻度が異なるため、各交配親の GCA を適正に推定するには抵抗性に正逆交配間差が存在しないことを事前に明らかにする必要がある。これに対して第 5 章では、抵抗性に対する正逆交配間差を検討してこれが存在しないことを明らかにした。少なくとも本研究の結果からは、根元曲がり抵抗性は細胞質遺伝の関

与は無いと考えられた。以上の結果から、選抜した優良個体を用いてーフダイアレ
ル交配等を行っても、各交配親の GCA の推定が可能であることが示された (図 9-
3)。すなわち、根元曲がり抵抗性に対する次世代集団の作出と交配親の GCA 推定の
ため、効率的な交配様式であるーフダイアレル交配等を問題なく適用できると結論
される。

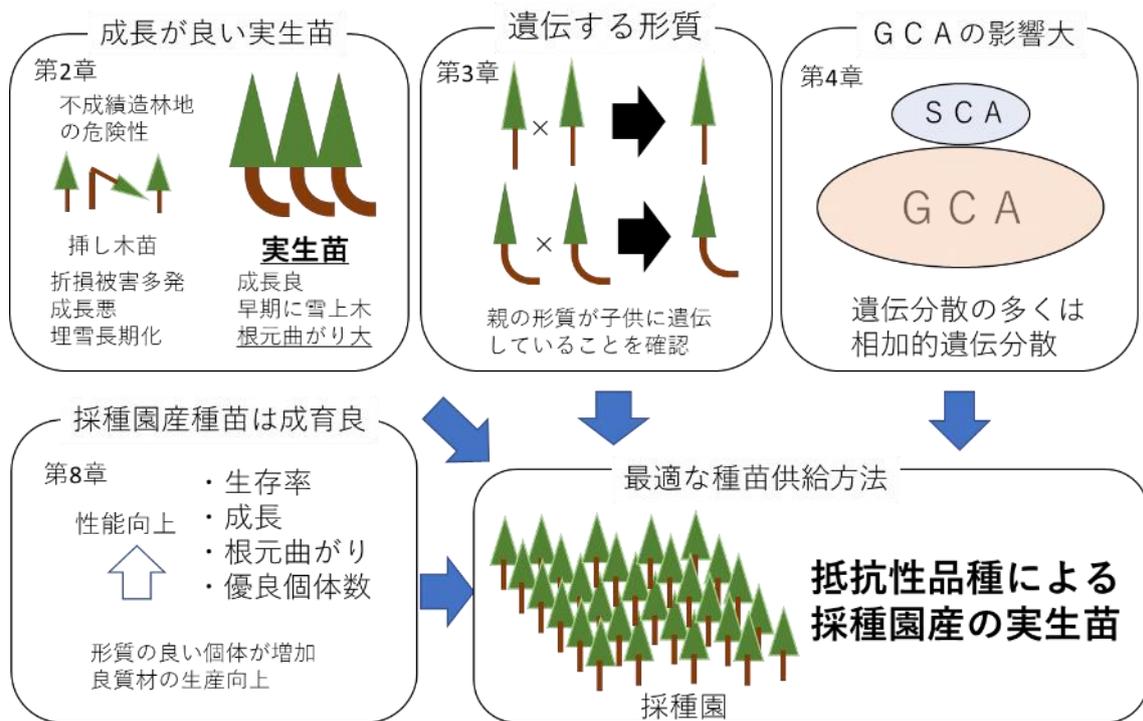


図 9-1 積雪地帯における林業用種苗の最適な供給方法

挿し木苗による造林は積雪地帯において不成績造林地となる可能性がある。このため、成長が早く、雪圧害を受ける期間が短い実生苗を主体に造林することが望ましい（第 2 章）。しかし、実生苗は根元曲がり大きい。根元曲がりの大きさは親から相加的に遺伝する傾向が強いため（第 3 章，第 4 章），抵抗性の優れた品種のみで構成されたミニチュア採種園からの実生苗が積雪地帯の造林に適すると考えられる。抵抗性品種を両親とする交配家系は，根元曲がりだけでなく，生存率や成長も向上する（第 8 章）。

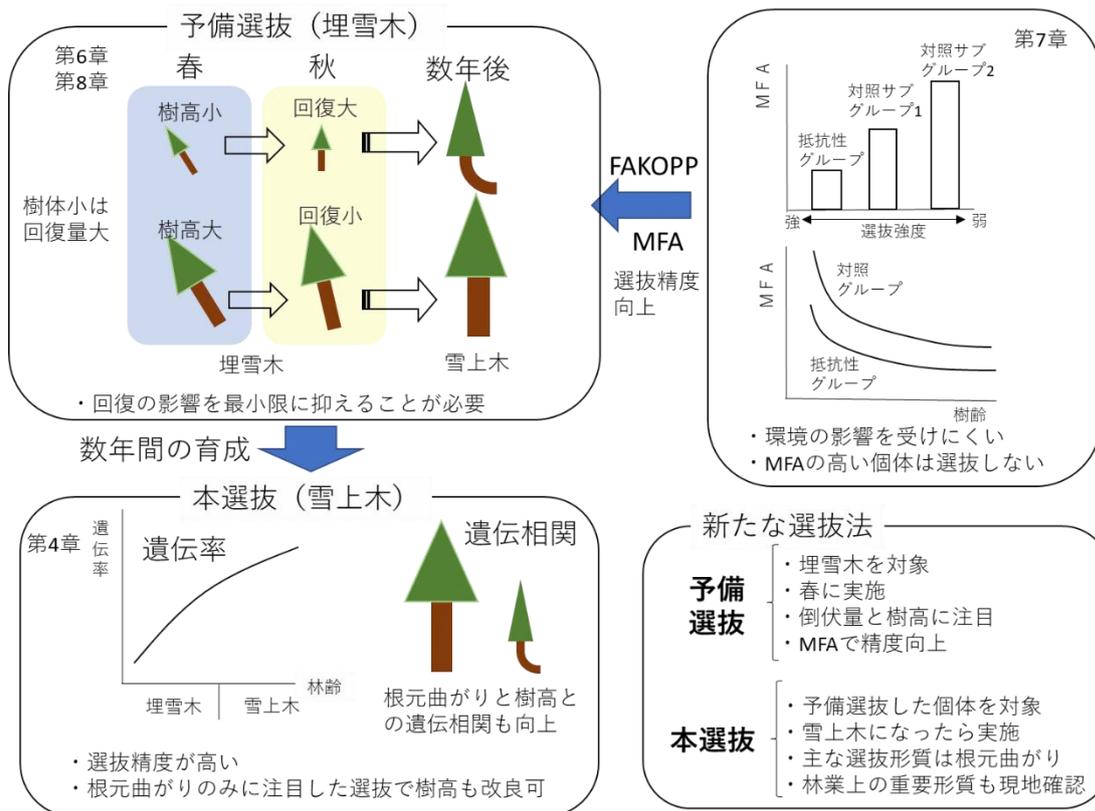


図 9-2 新たな選抜方法の提案

新たな選抜方法として、埋雪木に対する予備選抜と雪上木に対する本選抜を行うことを提案する。予備選抜は埋雪木を対象に実施する。予備選抜では倒伏からの回復量の影響が少ない春季に行い、倒伏量の小さく、樹高の大きな個体を選抜する（第6章、第8章）。これらの形質は雪起こし及び下刈りの省略に寄与できると考えられるため、造林初期の育林経費の削減が期待される。また、環境の影響を受けにくいMFAや関連する応力波伝播速度の情報を考慮することで予備選抜の選抜精度は向上する（第7章）。予備選抜した個体を雪上木まで育成させてから本選抜を実施する。根元曲がりの遺伝率は成長とともに向上するため、雪上木に対する選抜精度は高い（第4章）。また、樹高との遺伝相関により、根元曲がりのみに対する選抜で樹高も改良できる。

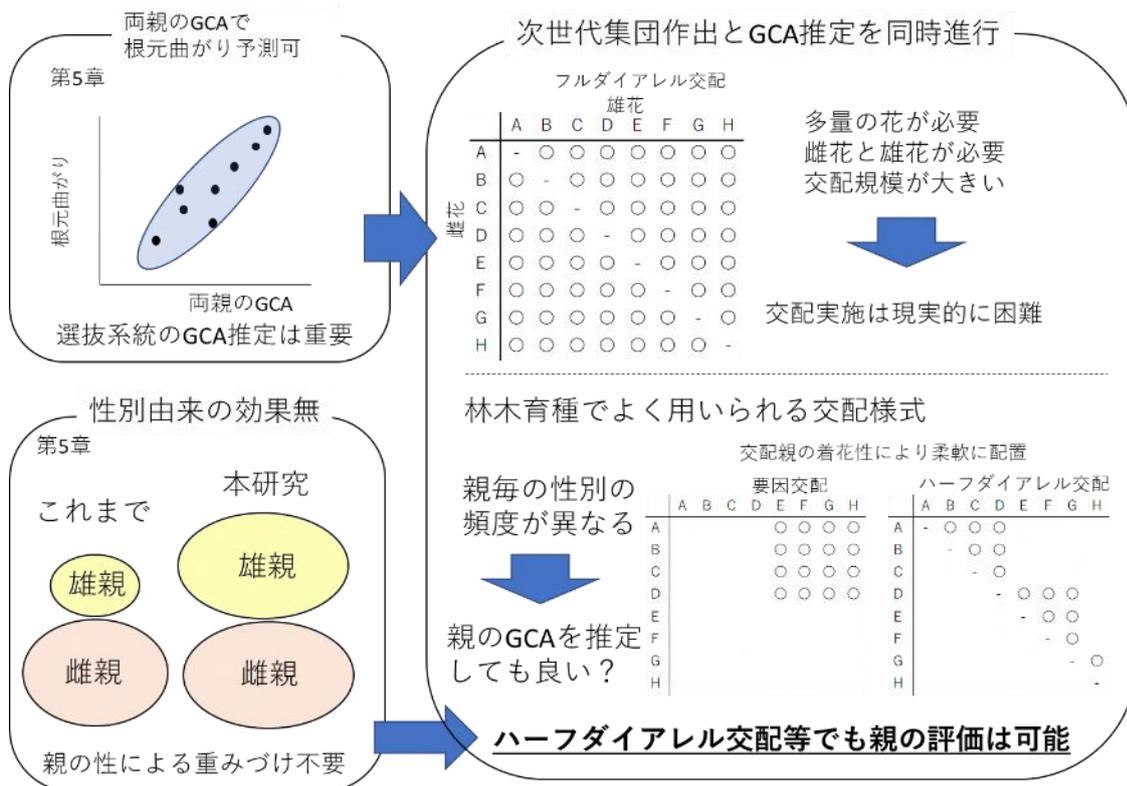


図 9-3 選抜系統の GCA 推定と次世代集団作出のための交配方法

交配親の GCA は子供の抵抗性を高い精度で予測できる重要な情報であるため、次世代集団の作出と各系統の GCA 推定を同時に行うことが効率的である。林木育種では交配規模を抑えられる要因交配とハーフダイアレル交配が多用されるが、正逆交配間差が存在すると交配親の GCA を適正に推定できない。しかし、抵抗性には正逆交配間差が無い（第 5 章）、ハーフダイアレル交配等によっても次世代集団を作出しながら交配親の GCA を同時に推定できる。

謝辞

本学位論文を取りまとめるにあたり、終始懇切なご指導と有益なご助言を頂きました指導教官である秋田県立大学木材高度加工研究所の高田克彦教授に深く感謝いたします。本学位論文の査読およびご校閲を頂きました秋田県立大学木材高度加工研究所の足立幸司准教授、工藤佳世助教、森林研究・整備機構森林総合研究所林木育種センターの田村明博士には多くの貴重な意見を賜り、厚くお礼申し上げます。

山形県森林研究研修センターの皆様には研究活動へのご理解とご支援を頂きました。特に、山形県森林研究研修センターの鈴木立男所長、大築和彦研究主幹、伊藤聡木材林業経営主幹は仕事と大学の両立に対して様々な面でのご配慮を頂き、また、暖かい励ましの言葉を賜りました。山形県の林木育種事業を長年の間支えてこられた渡部公一森林資源利用部長からは、林木育種事業だけでなく様々な業務に対する献身的なサポートを頂きました。氏によるサポートが無ければ、本学位論文をまとめることはできませんでした。元山形県森林研究研修センターの斎藤正一博士（現在 山形大学）は私の学位取得を提案して頂き、私の背中を強く押してくださいました。

本学位論文の多くは、私が林木育種センター東北育種場の在籍時にデータを取得し、学会等へ発表したものをベースに取りまとめたものです。林木育種センターの関係者各位には厚くお礼申し上げます。特に、東北育種場の職員の方々には材料の育成や検定林調査等の日々の多様な業務を通じて、林木育種の全般についてご指導頂きました。元東北育種場の向田稔氏は東北育種基本区の雪害抵抗性育種事業を熱心に推進してきた方であり、本学位論文で扱った交配検定林の多くは氏により造成されました。また、これら検定林の調査およびデータ解析の取りまとめについて、その貴重な機会を私に与えてくださいました。中田了五博士は雪害抵抗性育種の共同研究者であり、数多くの検定林調査を通じて現場の見方や考え方、さらには論文の執筆方法まで、研究者として必要なスキルのほとんどをご指導くださいました。織部雄一朗博士は私の研究活動にご理解を頂き、様々なご配慮を賜ると同時に抵抗性と材質との関係について論文をとりまとめるきっかけを与えてくださいました。井城泰一博士と谷口亨博士からは学位取得に向けて励ましの言葉を頂きました。故河崎久男博士は私の初めての上司であり、私を雪害抵抗性研究に導いて下さいました。思い返すと、河崎博士と初めて出会ったその日に「お前は雪害で学位を取れ」とおっしゃいました。河崎さん、時間がかかってしまいましたがようやく学位論文をまとめることができました。

妻の美智子には家事と育児の全てをサポートしていただき、せっかくの休日を論文執筆に充てることも多くありましたが嫌な顔一つせず応援してくださいました。また、三人の愛くるしい子供たちには疲れた心身を癒してもらいました。

これらの方々に深く感謝申し上げます。

引用文献

- 明石孝輝 (1978) 次代検定林のデータ処理と交配設計. 147pp, 林木育種協会, 東京.
- 栄花茂・藤澤義武 (1998) 気象害抵抗性育種事業の背景と実施経過. 林木育種センター研究報告 15 : 113-119.
- 藤澤義武 (1998) 高度木材利用に適合する品質管理型木材生産への林木育種的対応に関する研究. 林木育種センター研究報告 15 : 31-107.
- 古川忠 (1980) 東北地方におけるスギさし木苗の造林成績. 林業試験場東北支場たより 228 : 1-4.
- 古越隆信 (1980) 交雑育種事業の技術開発に関する研究計画. 林木の育種 117 : 17-20.
- 豪雪地帯林業技術開発協議会 (2000) 雪国の森林づくり—スギ造林の現状と広葉樹の活用—. 189pp. 日本林業調査会, 東京.
- 羽田清五郎 (1960) 利用材積に関する研究 (5). 日本林学会誌 42 : 127-135.
- 袴田哲司・山本茂弘・池田潔彦・藤澤示弘・齋藤央嗣・斎藤真己 (2015) 交配による精英樹系雄性不稔スギの作出と成長・材質の評価. 第 126 回日本森林学会大会講演要旨集 : P1B057.
- 平川泰彦・藤澤義武 (1995) 精英樹スギクローンにおける晩材仮道管 S₂層のマイクロフィブリル傾角と仮道管長との関係. 木材学会誌 41 : 123-131.
- 平川泰彦・山下香菜・中田了五・藤澤義武 (1997) スギ丸太ヤング率へのマイクロフィブリル傾角と密度の影響. 木材学会誌 43 : 717-724.
- 星比呂志・加藤一隆 (2014) 間伐特措法改正の下での林木育種センターにおける品種開発について. 森林遺伝育種 3 : 78-81.
- 市原清志 (1990) バイオサイエンスの統計学—正しく活用するための実践理論—. 378pp, 南江堂, 東京.
- 井沼正之 (1978) 森林の雪害と防除. 遺伝 32 : 2-7.
- 井沼正之・片岡健次郎・栗田稔美・遠田武 (1984) 人工林冠雪害の育林的防除技術開発調査. 林業試験場東北支場年報 25 : 14-16.
- 井沼正之・高橋喜平 (1964) 積雪の環境と造林. 林試東北支場たより 35 : 1-4.
- 石堂恵・石栗太・飯塚和也・横田信三・大野英克・吉澤伸夫 (2009) 晩材仮道管 S₂層マイクロフィブリル傾角を材質指標としたスギ材におけるヤング率の早期評価. 木材学会誌 55 : 10-17.
- 伊藤信治 (1990) スギ精英樹クローンの成育特性. 新潟県林業試験場研究報告 32 : 1-8.
- Jansson, G. and Li, B. (2004) Genetic Gains of Full-Sib Families from Disconnected Diallels in Loblolly Pine. *Silvae Genetica* 53 : 60-64.
- 片岡健次郎・佐藤正平 (1959) 積雪による杉造林の根曲がりについて. 雪氷 21 : 111-117.
- 加藤宏明・柳谷新一 (1984) ブナ林地帯における樹種更改試験の成績, 三本木営林署管内の試験地について. 日本林学会東北支部会誌 36 : 118-123.
- 河崎久男・川村忠士 (1995) 気象害抵抗性の検定林の解析によるスギ寒害抵抗性の検

- 定—要因交配家系の解析プログラムの開発—, 林木育種センター東北育種場年報 25 : 45-52.
- 栗延晋 (1991) 不連続片面ダイヤレル交配の最小二乗による分散分析プログラム, 林木育種センター研究報告 9 : 123-151.
- 栗延晋・千吉良治 (2000) 篤林家による精英樹交配家系からの優良個体の選抜 (Ⅲ) — 壮齡期のスギ検定林における成長及び通直性の遺伝率の推定値 —, 林木育種センター研究報告 17 : 177-188.
- 栗田稔美・遠田武 (1986) 積雪地帯における森林造成技術Ⅳ雪害回避を考慮した育林技術, 林業試験場東北支場年報 27 : 99-102.
- 松浦崇遠 (1998) 富山県における主要なスギ挿し木品種の成長特性と耐雪性, 富山県林業技術センター研究報告 11 : 7-19.
- 三嶋賢太郎・井城泰一・平岡裕一郎・宮本尚子・渡辺敦史 (2011) 関東育種基本区におけるスギ精英樹クローンの立木材質の評価, 木材学会誌 57 : 256-264.
- 三浦真弘 (2009) 集団選抜育種, (森林大百科事典, 森林総合研究所編, 朝倉書店) 254-255.
- 宮下智弘 (2007) 多雪地帯に植栽されたスギ挿し木苗と実生苗の幼齡期における成育特性の比較, 日本森林学会誌 89 : 369-373.
- 宮下智弘 (2009) 東北育種基本区西部育種区における根元曲がりが少ないスギ雪害抵抗性品種の開発, 平成 21 年度林木育種センター年報 : 58-61.
- 宮下智弘・中田了五 (2008) 10 年生スギの雪圧害により生じた根元曲がりに対する遺伝パラメータの推定, 日本森林学会誌 90 : 91-96.
- 宮下智弘・中田了五 (2010) 10 年生スギのフルダイヤレル交配家系から推定した雪圧による根元曲がり抵抗性の組合せ能力と正逆交配間差, 日本森林学会誌 92 : 151-156.
- 宮下智弘・向田稔・河崎久男 (2006) スギの雪圧害抵抗性の遺伝特性, 日本森林学会誌 88 : 114-119.
- 宮下智弘・山口和穂 (2011) 林木育種の成果シリーズ (10) -気象害抵抗性品種 (雪害抵抗性) -, 林木の育種 238 : 42-45.
- 宮下智弘・渡部公一・工藤佳世・高田克彦 (2021) スギにおける幼齡期に形成された年輪のマイクロフィブリル傾角と雪圧害による根元曲がりの関係, 日本森林学会誌 103 : 71-77.
- 森口喜成・後藤晋・高橋誠 (2005) 分子マーカー情報に基づく採種園の遺伝的管理, 日本森林学会誌 87 : 161-169.
- 向井輝美 (1978) 集団遺伝学.274pp, 講談社, 東京.
- 向田稔 (1995) 根元曲がりの少ないスギ 出羽の雪 1 号および出羽の雪 2 号の特性と経済的メリット, 林業技術 635 : 15-18.
- 向田稔 (2000) 雪害抵抗性の検定評価, 林木育種センター東北育種場年報 30 : 227-237.
- 向田稔・宮浦富保 (1998) 多雪山地と少雪平坦地に植栽したスギ人工交配家系の幼齡

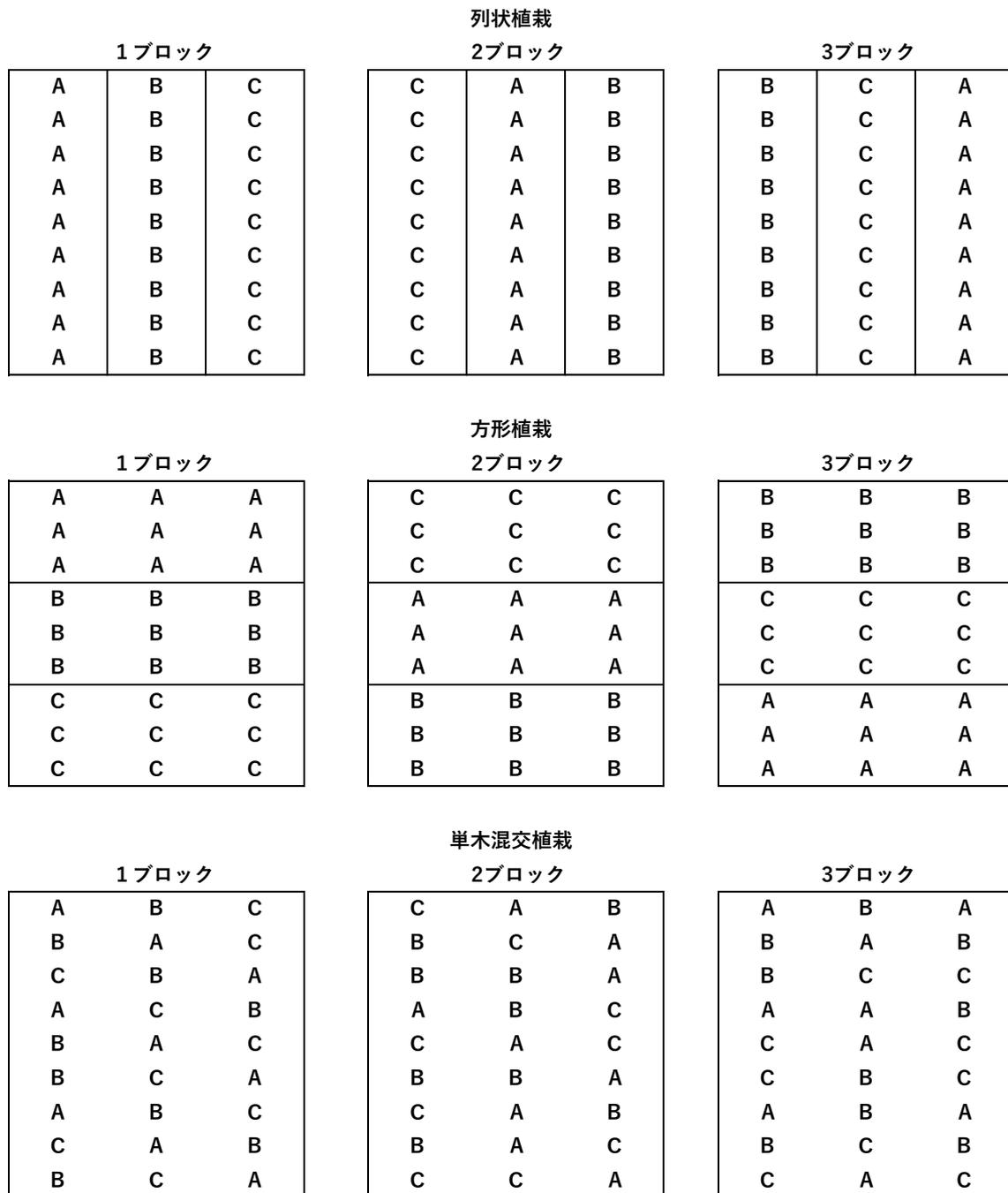
- 期における雪害抵抗性の発現様式. 林木育種センター研究報告 15 : 227-241.
- 向田稔・太田昇 (1985) スギの雪害抵抗性検定法の開発 (1) 根系のクローンによる発現特性 (3). 日本林学会東北支部会誌 37 : 80-81.
- 向田稔・太田昇 (1989) スギの根元曲がりの有無と根の発現特性. 日本林学会東北支部会誌 41 : 221-222.
- 向田稔・太田昇・寺田貴美雄 (1983) スギ交雑 F1 にみる雪害の発現特性 (予報). 日本林学会論文集 94 : 253-254.
- 向田稔・太田昇・寺田貴美雄 (1990) スギ人工林の造林初期における雪害抵抗性の発現様式. 林木育種場研究報告 8 : 147-161.
- 向田稔・寺田貴美雄・太田昇 (1988) スギ精英樹家系群と雪害抵抗性候補木家系群の根元曲がりの違い. 日本林学会東北支部会誌 40 : 84-85.
- 中谷浩・嘉戸昭夫・平英彰・飯島泰男・沢田稔 (1984) スギ造林木の冠雪荷重による樹幹の変形と耐力. 木材学会誌 30 : 886-893.
- 那須仁弥・向田稔 (1998) 東北育種基本区における気象害抵抗性育種事業の実施経過. 林木育種センター研究報告 15 : 131-144.
- 西村正徳・小田一幸・松村順司・松永浩史 (2003) 林木育種にむけての材質指標としてのスギ仮道管口角. 九州大学農学部演習林報告 84 : 51-58
- 野表昌夫 (1973) 豪多雪地帯の造林技術 (I) 新潟県の積雪環境と施業の実態. 新潟県林業試験場研究報告 16 : 47-69.
- 野表昌夫 (1984) 豪多雪地帯の造林技術 (VII) 雪起こしの作業方法と効果について. 新潟県林業試験場研究報告 26 : 31-41.
- 野表昌夫 (1988) 多雪地帯の育林技術と雪害軽減効果 (施業地の現状分析). 森林立地 30(1) : 20-23.
- 大庭喜八郎・勝田柁 (1991) 林木育種学. 337pp, 文永堂出版, 東京.
- 大原偉樹・小野寺弘道 (1986) 豪雪地帯における針葉樹類の造林成績. 日本林学会東北支部会誌 38 : 165-167.
- 太田昇・向田稔 (1982) スギの雪害抵抗性検定法の開発 (1) 根系のクローンによる発現特性. 日本林学会東北支部会誌 34 : 153-155.
- 太田昇・向田稔 (1986) スギの根元曲りと根の発現形態. 日本林学会東北支部会誌 38 : 83-84.
- 大谷博彌 (1980) 積雪地帯におけるスギさし木造林木の根元曲がりに関する一考察. 日本林学会東北支部会誌 32 : 124-126.
- 小野寺弘道 (1990) 雪と森林. 81pp. 財団法人林業科学技術振興所, 東京.
- R Core Team (2019) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- 林木育種推進東北地区協議会 (2003) 東北育種基本区スギ精英樹特性表. 169pp, 東北育種場, 岩手.
- 林野庁 (1969) スギの根曲りに関する調査. 57pp, 林野庁, 東京.

- 林野庁（2014）平成 26 年版森林・林業白書．223pp，林野庁，東京．
- 林野庁（2018）平成 30 年版森林・林業白書．246pp，林野庁，東京．
- 齋藤真己・平英彰（2006）ガラス室内スギミニチュア採種園の特徴とその有効性．日本森林学会誌 88：187-191．
- 齋藤武史・河崎久男（1984）スギの着花特性およびその遺伝に関する研究．林業試験場研究報告 328：17-41．
- 桜井尚武（2001）樹種選択．（森林・林業百科事典．日本林業技術協会編，丸善株式会社）428-429．
- 佐々木義之（1994）動物の遺伝と育種．182pp，朝倉書店，東京．
- 佐々木楊・矢田部隆・佐々木明夫（2005）スギ精英樹系統と雪害抵抗性系統の特定交配家系の 10 年次成長特性．東北森林科学会誌 10：17-22．
- 佐藤啓祐（1978）蔵王山系の多雪地におけるスギ幼令林の雪害発生時期．日本林学会東北支部会誌 29：57-58．
- 佐藤啓祐（1981）雪害と保育．林木の育種 121：16-19．
- 佐藤啓祐（1983）スギ幼齡林内における積雪グライドと造林木の倒伏．雪と造林 5:13-15．
- 佐藤啓祐・高橋護（1979）山形県におけるスギの生産管理基準．48pp．山形県立林業試験場，山形．
- 瀬川幸三（1972）ブナ林地帯における樹種更改，鳥海山麓手代沢試験地の一例．林業試験場東北支場たより 126：1-4．
- 四手井綱英（1954）雪圧による林木の雪害．林業試験場研究報告 73：1-89．
- 志賀和人（2001）拡大造林．（森林・林業百科事典．日本林業技術協会編，丸善株式会社）115．
- Sokal, R. R. and Rohlf, F. J. (1983) 生物統計学（藤井宏一訳）．449pp，共立出版株式会社，東京．
- 鈴木基修・佐藤啓祐（1991）弱齡期におけるスギの雪害抵抗性クローンと精英樹クロンの形質特性．山形県林業試験場研究報告 21：27-38．
- 鈴木孝・一ノ宮秀和（1986）スギの根元曲がりと胴曲がりの生成過程について．昭和 60 年度秋田営林局業務研究発表集：90-97．
- 平英彰（1980）精英樹さし木苗の初期成長について．富山県林業試験場研究報告 6：1-25．
- 平英彰（1982）降雪初期の埋幹の違いがスギ幼齡木の根元曲がりと生長に及ぼす影響．日本林学会誌 64：453-460．
- 平英彰（1985）スギ幼齡木の根元曲がり形成過程．日本林学会誌 67: 11-19．
- 平英彰（1987a）スギ根元曲りの形成機構と制御方法に関する研究．富山県林業試験場研究報告 12：1-80．
- 平英彰（1987b）スギ雪害抵抗性個体の特性について．林木の育種 143: 19-23．
- 平英彰（1988）積雪環境とスギの発生機構．森林立地 30(1): 14-19．
- 平英彰・嘉戸昭夫・中谷浩（1990）スギの根元曲がり抵抗性．日本林学会誌 72：27-3

3.

- Takata K, Kobayashi K, Hasegawa Y, Taki S, Oribe Y, Furumoto R, Hirao T (2014) Evaluation of characteristics of the cultivars with resistance to snow-damage of Japanese cedar. Proceedings of the 2014 IUFRO Forest Tree Breeding Conference: 28
- 玉城聡・辻山善洋・井城泰一・織部雄一郎・長谷部辰高（2016）東北育種基本区におけるスギ特定母樹の選定・指定-平成 27 年度の取り組み-. 平成 28 年度林木育種センター年報：159-160.
- 寺田貴美雄・向田稔・明石考輝（1993）雪害によるスギの傾幹幅の指数表現方法と系統評価の一例. 日本林学会論文集 104：431-432.
- 塚腰進・花木英一（1979）多雪地帯における実生さし木苗別及びさし木品種別の成長量試験について—現在林令 11 年生における中間発表—. 大阪営林局林業技術研究発表集録：89-101.
- 塚原初男・大谷博彌・樫尾久男（1975）さし木スギは雪に弱いか. 蒼林 26（6）：12-15.
- 植田幸秀（1998）雪でも曲がらない新しいスギ—新品種「とっとり沖の山」の特性—. 林経協月報 445：38-42.
- 鵜飼保雄（2002）量的形質の遺伝解析, 354pp, 医学出版, 東京.
- 渡部公一（2013）多雪地帯に造成したスギミニチュア採種園の受粉時期の変動. 森林遺伝育種 2：83-88.
- 渡部公一・宮下智弘（2020）人工埋雪による無花粉スギの省力交配. 第 131 回日本森林学会大会講演要旨集：S 9-2.
- 山川博美・重永英年・荒木眞岳・野宮治人（2016）スギ植栽木の樹高成長に及ぼす期首サイズと周辺雑草木の影響：日本森林学会誌 98：241-246.
- 山本保孝（1990）実生苗木とさし木苗木の成長比較. 秋田営林局業務研究発表集：41-49.
- 山下香菜・平川泰彦・藤澤義武・中田了五（2000）スギ 18 品種の丸太ヤング率の品種間差に及ぼすマイクロフィブリル傾角と密度の影響. 木材学会誌 46：510-522.
- 柳谷新一・金豊太郎（1985）ブナ林地帯における樹種更改試験地の成績, 北上営林署管内の試験地について. 日本林学会東北支部会誌 37：175-179.
- 横井秀一・山口 清（2000）積雪地帯におけるスギ人工林の成林に影響する立地要因. 日本林学会誌 82：15-19.
- Zobel, B. and Talbert, J. (1984) Applied forest tree improvement, 505pp, John Wiley & Sons, New York.

附圖・附表



附図1 実験計画法にもとづく検定林の植栽方法

一つの検定林は三つのブロックで構成され、それぞれのブロックにはA, B, Cの3系統が9本ずつ植栽されていることを示している。

東耐雪秋田営17号

♀\♂	扇田1	上小阿仁3	村松2	長岡3
秋田営2	○	○	○	○
秋田営3	○	○	○	○
秋田営8	○	○	○	
秋田営9	○	○	○	
秋田営20	○	○	○	○
前橋営3	○	○	○	○
秋田県38	○	○	○	○
山形県49	○	○	○	○

東耐雪秋田営25号

♀\♂	秋田営123	秋田営129	秋田営31	新潟県6	新潟県106
秋田営113	○	○		○	○
秋田営121			○	○	○
秋田営122	○		○	○	○
秋田営124	○	○	○	○	○
秋田営125	○	○	○	○	○

東耐雪秋田営28号

♀\♂	酒田3	長岡1	雄勝1	西村山1
秋田営15	○	○	○	○
秋田営16	○	○	○	○
秋田県4	○	○	○	○
秋田県26	○	○	○	○
秋田県54	○	○	○	○
山形県1	○	○	○	○
山形県24	○	○	○	○
山形県44	○	○	○	○

東耐雪秋田営24号

♀\♂	鶴岡1	新発田3	東南置賜5	新発田市1
秋田営16	○	○	○	○
秋田営17	○	○	○	○
秋田営18		○	○	○
秋田県17	○	○	○	○

東耐雪秋田営26号

♀\♂	秋田営17	前橋営3	秋田県20	山形県25
山形県73	○	○	○	
山形県74	○	○	○	○
山形県75	○	○	○	○
山形県76	○	○	○	○
山形県77	○	○	○	○

東耐雪秋田営29号

♀\♂	秋田営3	秋田営109	新潟県106	長岡1
秋田営6	○	○	○	○
秋田営12	○	○	○	○
秋田営24	○	○	○	○
秋田営25	○	○	○	○
前橋営9	○	○	○	○
秋田営103	○	○	○	○
秋田営106	○	○	○	○
秋田営110	○	○	○	○

附図2 解析対象とした交配セット (第4章)

東耐雪秋田営31号

♀\♂	秋田営1	新潟県3	大館1	中頸城2
秋田営6	○	○	○	○
秋田営11	○	○	○	○
秋田営120	○	○	○	○
秋田営123	○	○	○	○
秋田営131	○	○	○	○
新潟県21	○	○	○	○

東耐雪前橋営3号

♀\♂	扇田1	上小阿仁3	村松2	長岡3
秋田営2	○	○	○	○
秋田営3	○	○	○	○
秋田営8	○	○	○	
秋田営9	○	○	○	
秋田営20	○	○	○	○
前橋営3	○	○	○	○
秋田県38	○	○	○	
山形県49	○	○	○	

東耐雪秋田営32号

♀\♂	秋田営1	秋田営8	秋田営30	新潟県3
秋田営29	○	○	○	○
秋田営103	○	○	○	○
秋田営115	○	○	○	○
秋田営117	○	○	○	○
秋田営127	○	○	○	○
秋田営129	○	○	○	○
釜淵3	○	○	○	○

東耐雪前橋営5号

♀\♂	扇田1	能代2	酒田3	中頸城6
前橋営6	○	○	○	○
秋田県64	○	○	○	
秋田県65	○	○	○	
山形県5	○	○	○	○
山形県7	○	○	○	○
山形県65	○		○	○

附図2(続き) 解析対象とした交配セット(第4章)

♀\♂	山形県58	山形県68	山形県70	山形県72
秋田営14	○	○	○	○
前橋営12	○	○	○	○
秋田県30	○	○	○	○
秋田県39	○	○	○	○
秋田県42	○	○	○	○

♀\♂	前橋営4	前橋営13	秋田県37	秋田県43
山形県3	○	○	○	○
山形県10	○	○		○
山形県16	○	○	○	○
山形県50	○	○	○	○

♀\♂	秋田営13	秋田営16	秋田営17	秋田営18
山形県56	○	○	○	○
山形県63	○	○	○	○
山形県66	○	○	○	○
山形県69	○	○	○	○
新潟県21	○	○	○	○

♀\♂	山形県58	山形県68	山形県70	山形県72
秋田営14	○	○	○	○
前橋営12	○	○	○	○
秋田県30	○	○	○	○
秋田県39	○	○	○	○
秋田県42	○	○	○	○

♀\♂	前橋営4	前橋営13	秋田県37	秋田県43
山形県3	○	○	○	○
山形県10	○	○		○
山形県16	○	○	○	○
山形県50	○		○	○

♀\♂	秋田営13	秋田営16	秋田営17	秋田営18
山形県56	○	○	○	○
山形県63	○	○	○	○
山形県66	○	○	○	○
山形県69	○	○	○	○
新潟県21	○	○	○	○

♀\♂	山形県58	山形県68	山形県70	山形県72
秋田営14	○	○	○	○
前橋営12	○	○	○	○
秋田県30	○	○	○	○
秋田県39	○	○	○	○
秋田県42	○	○	○	○

♀\♂	前橋営4	前橋営13	秋田県37	秋田県43
山形県3	○	○	○	○
山形県10	○	○		○
山形県16	○	○	○	○
山形県50	○	○	○	○

♀\♂	秋田営13	秋田営16	秋田営17	秋田営18
山形県56	○	○	○	○
山形県63	○	○	○	○
山形県66	○	○	○	○
山形県69	○	○	○	○
新潟県21	○	○	○	○

附図 2 (続き) 解析対象とした交配セット (第 4 章)

附表 1 遺伝パラメータの推定に用いた精英樹に対する傾幹幅の評価値

No	傾幹幅の評価値		
	秋田県	山形県	新潟県
1 扇田1	4		3
2 大館1	5		4
3 上小阿仁3			
4 能代2			
5 雄勝1	3		3
6 酒田3	3		4
7 鶴岡1	4		4
8 東南置賜5	3		
9 西村山1	4		
10 新発田3			
11 村松2	2		2
12 長岡1	4		5
13 長岡3			
14 新発田市1			4
15 中頸城2	3		3
16 中頸城6	2	1	1

第 4 章の交配親として用いた精英樹 16 系統を示している。傾幹幅に対する評価値は林木育種推進東北地区協議会（2003）による。各精英樹の挿し木苗が秋田県，山形県，新潟県内の検定林に植栽され，それぞれの県内ごとに 10 年次の傾幹幅が評価されている。評価方法は精英樹集団の傾幹幅の平均値と標準偏差にもとづいて 5 段階指数で表され，評価値が大きいほど傾幹幅が小さく，根元曲がり小さいことを示している。

附表 2 各供試個体の年輪番号毎の MFA 平均値

ID	系統名	集団名	2年輪	3年輪	5年輪	7年輪	9年輪	11年輪	13年輪	15年輪	17年輪	26年輪	31年輪
796	出羽の雪1号	抵抗性グループ	30.23	29.24	25.37	21.46	19.92	23.54	17.73	11.36	8.70	5.01	4.24
797	出羽の雪1号	抵抗性グループ	29.06	31.13	29.31	25.81	25.16	21.11	19.93	12.25	7.76	5.44	5.17
827	出羽の雪1号	抵抗性グループ	32.90	29.30	28.11	24.74	24.91	19.70	16.65	14.71	10.30	5.52	5.78
792	出羽の雪2号	抵抗性グループ	33.12	32.76	30.08	27.52	18.06	5.74	6.36	4.63	3.91	2.54	2.84
793	出羽の雪2号	抵抗性グループ	34.58	35.45	28.17	28.61	26.69	15.53	6.78	4.31	3.82	2.74	3.47
826	出羽の雪2号	抵抗性グループ	29.12	26.68	23.43	27.86	24.17	27.04	20.33	10.90	5.15	4.61	NA
774	山形県30号	抵抗性グループ	40.94	38.92	32.34	30.14	23.97	20.31	11.26	11.52	7.70	5.75	4.93
775	山形県30号	抵抗性グループ	40.28	37.23	36.08	29.06	27.11	22.64	21.12	16.93	8.96	6.82	7.96
816	山形県30号	抵抗性グループ	33.91	33.30	28.41	26.46	19.73	21.51	21.15	19.84	20.72	9.64	9.52
776	山形県35号	抵抗性グループ	37.47	33.27	33.41	29.74	25.44	20.25	18.09	12.09	7.86	6.39	6.30
829	山形県35号	抵抗性グループ	30.02	27.16	21.02	15.85	16.03	11.75	10.49	9.55	10.08	11.92	10.04
831	山形県35号	抵抗性グループ	40.22	35.82	33.23	28.92	30.16	23.69	25.59	28.97	30.44	11.36	NA
780	山形県43号	抵抗性グループ	36.72	32.45	28.91	24.28	20.63	13.46	7.72	7.60	5.18	4.86	2.85
781	山形県43号	抵抗性グループ	39.50	31.27	28.21	25.53	17.68	12.99	10.81	7.76	5.91	4.26	2.80
818	山形県43号	抵抗性グループ	34.48	27.41	25.98	27.24	22.28	18.67	16.60	14.44	10.20	5.93	6.81
782	山形県53号	抵抗性グループ	43.20	33.30	27.03	21.54	15.70	10.84	8.45	5.68	4.27	4.82	3.92
817	山形県53号	抵抗性グループ	34.55	28.90	21.68	15.79	15.26	13.19	10.19	7.22	7.52	3.93	NA
832	山形県53号	抵抗性グループ	36.25	34.63	23.45	17.90	17.72	9.20	7.08	4.61	4.51	4.06	NA
822	山形県5号	対照サブグループ1	40.84	46.80	53.53	33.75	30.28	20.51	12.97	13.10	8.38	5.35	NA
824	山形県5号	対照サブグループ1	36.85	31.96	29.24	24.51	20.52	17.67	16.31	10.93	8.49	5.53	5.03
825	山形県5号	対照サブグループ1	29.69	27.08	25.65	21.84	17.10	11.22	10.52	7.44	NA	4.34	NA
789	山形県19号	対照サブグループ1	35.45	39.60	30.77	31.52	22.49	19.25	14.12	9.55	7.65	10.94	5.75
790	山形県19号	対照サブグループ1	40.27	35.44	31.11	30.70	26.08	21.33	16.81	10.77	11.84	7.54	5.87
828	山形県19号	対照サブグループ1	38.03	32.69	27.94	26.72	16.49	10.54	8.38	8.27	6.05	8.56	4.19
786	山形県62号	対照サブグループ1	36.75	36.88	26.85	22.30	25.37	18.92	15.09	12.40	9.32	9.97	8.31
787	山形県62号	対照サブグループ1	36.75	32.76	23.96	23.23	21.15	17.92	15.77	12.49	11.95	13.38	10.47
823	山形県62号	対照サブグループ1	43.11	36.92	29.03	24.88	20.08	18.36	15.46	15.21	16.47	14.99	13.48
800	中頸城6号	対照サブグループ2	44.08	41.76	33.98	23.70	24.92	13.92	12.73	13.48	15.02	8.30	5.45
801	中頸城6号	対照サブグループ2	34.37	30.92	25.74	20.21	12.97	7.45	9.47	6.75	7.29	4.63	8.03
803	中頸城6号	対照サブグループ2	53.90	43.98	35.89	33.04	27.26	15.26	12.75	11.56	28.62	6.81	16.89
805	山内スギ	対照サブグループ2	34.40	34.34	33.07	28.36	26.56	25.92	20.17	15.23	10.24	5.08	5.68
806	山内スギ	対照サブグループ2	34.82	37.63	35.08	31.64	26.06	21.47	15.22	12.23	7.78	4.63	4.22
808	山内スギ	対照サブグループ2	33.41	33.30	32.26	28.65	25.87	21.51	19.74	15.61	11.18	7.82	9.12
810	地スギ	対照サブグループ2	49.23	44.11	47.29	30.56	34.29	32.22	28.25	31.42	30.88	23.32	14.69
811	地スギ	対照サブグループ2	34.11	27.85	27.63	29.28	18.64	14.53	10.13	8.50	6.47	6.04	6.65
812	地スギ	対照サブグループ2	38.39	36.37	31.31	34.24	25.66	27.01	20.09	14.19	12.71	7.47	5.34
813	地スギ	対照サブグループ2	46.10	41.48	40.16	30.39	24.39	19.09	16.11	14.58	13.92	8.89	8.39
814	地スギ	対照サブグループ2	35.55	37.54	38.31	39.59	30.34	30.52	23.50	20.44	18.22	8.12	6.74