スギ在来品種の成長パターンおよび選抜への遺伝と植栽密度の影響

佐藤嘉彦^{*1}・武津英太郎²・平岡裕一郎³・渡辺敦史⁴・高橋 誠³

本研究では、スギ在来品種6品種が3段階の植栽密度(5,000, 3,000, 1,500本/ha)で植栽されたスギ品種別・植栽密度別比較試験林における28年生次の樹幹解析データを用いて、成長への品種および植栽密度の影響を解析するとともに、低密度植栽を想定した間接早期選抜の効率について検討した。樹高成長の成長パターンには遺伝の影響が大きく、異なる植栽密度でも品種特有の成長パターンが維持されることが示された。また、胸高直径成長には品種・植栽密度の両者が影響することが示された。樹高は成長期間を通して植栽密度の影響および品種と植栽密度の交互作用の影響は小さく、造林地における樹高の制御についての品種選択の重要性が示された。また、従来の林木育種の遺伝的評価の結果を異なる植栽密度での利用に適用できることが示された。一般的な植栽密度下の試験地を用いて低密度下での28年次の樹高成長を目的に選抜する際には、獲得量の8割を得るためには約15年が必要であることが示された。

キーワード: 植栽密度, 品種, 早期選抜

Yoshihiko Sato,^{*1} Eitaro Fukatsu,² Yuichiro Hiraoka,³ Atsushi Watanabe,⁴ Makoto Takahashi³ (2016) The Effect of Genotype and Planting Density on the Growth Patterns and Selection of Local Varieties of Sugi (*Cryptomeria japonica*). J Jpn For Soc 98: 45–52 We analyzed the effect of genotype and planting density on the growth patterns of height and diameter at breast height (DBH) and the efficiency of indirect early selection targeting on the low planting density using stem analysis data obtained from a test site composed of 6 cultivars and 3 planting densities (5,000, 3,000, 1,500 trees/ha) at stand age 28. The growth pattern of height was mainly affected by genotype, but the effect of planting density was small. The growth pattern of DBH was affected by both genotype and planting density. Our results showed the importance of selection of the genotype of seedlings for the control of growth in plantations of Sugi. The results of genetic evaluation obtained at general planting density (3,000 trees/ha) could be applied for the prediction of genetic performance of growth traits at different planting densities. Approximately 15 years would be required to obtain 80% of genetic gain at stand age 28 with the plantation of 1,500 trees/ha according to the test results obtained at the plantation of general planting density (3,000 trees/ha).

Key words: planting density, local cultivar, early selection

I. は じ め に

九州地方では古くからスギのさし木林業が盛んに行われており、多くの在来品種が各地で育成されてきた(宮島1989)。これらの在来品種は、針葉や樹皮などの形態的特徴が異なり、成長特性、材質特性、適応性および抵抗性等においても異なる遺伝的性質を示す(宮島1989;津島ら2005)。実際の林業経営では、樹高成長や材積成長の優れた品種に加え、強度性能が高い、含水率が低い等の材質特性を有する品種を用いた効率的で付加価値の高い木材の生産が望まれている。そのため、在来品種や精英樹等の遺伝的に同一な個体群もしくは遺伝的に近似した個体群(以下、系統)を複数用いて成長特性や材質特性の遺伝性に関する多くの研究が進められてきた。

一方、現在では林業のコスト削減が求められる中で、低密度植栽のコスト削減効果が期待されており(林野庁

2010)、今後、低密度植栽による造林が増えることが予想される。その中で、通常植栽密度で評価・利用されてきた在来品種等の系統を従来よりも低密度で植栽した場合の成長・材質特性への影響の理解を進める必要がある。さらに、収穫まで数十年を要するスギの成長に関して遺伝変異と植栽密度の関係性は時間とともに変化していく可能性が考えられる。したがって、単一時期における解析ではなく、連年調査や樹幹解析などの複数年次にわたるデータを用いて成長パターンへの遺伝変異と植栽密度の影響や成長量への両者の影響の年次変化を解析してその傾向を把握する必要がある。

スギを含む樹木の成長や材質は、系統の遺伝変異に加えて、造林時の植栽密度によって大きな影響を受けることが知られており(安藤1968;宮島1989)、これまでに植栽密度の影響による肥大成長の抑制、不良形質木の発生状況等が確認された結果、林業経営においては生産目標に応じ

*連絡先著者 (Corresponding author) E-mail: sato-yoshihiko@pref.oita.lg.jp

¹ 大分県農林水産研究指導センター林業研究部 〒877-1363 大分県日田市大字有田佐寺原35 (Forestry Division, Agriculture Forestry and Fisheries Research Center, Oita Prefecture Government, 35 Saterabaru, Arita, Hita, Oita 877-1363, Japan)

² 国立研究開発法人森林総合研究所林木育種センター九州育種場 〒861-1102 熊本県合志市須屋2320-5 (Kyushu Regional Breeding Office, Forest Tree Breeding Center, Forestry and Forest Products Research Institute, 2320-5 Suya, Koshi, Kumamoto 861-1102, Japan)

³ 国立研究開発法人森林総合研究所林木育種センター 〒319-1301 茨城県日立市十王町伊師3809-1 (Forest Tree Breeding Center, Forestry and Forest Products Research Institute, 3809-1 Ishi, Juo, Hitachi, Ibaraki 319-1301, Japan)

⁴ 九州大学大学院農学研究院 〒812-8581 福岡県福岡市東区箱崎6-10-1 (Faculty of Agriculture, Kyushu University, 6-10-1 Hakozaki, Higashi-ku, Fukuoka, Fukuoka 812-8581, Japan)

(2015年6月23日受付, 2015年12月24日受理)

た植栽密度を選択する重要性が指摘されている（福地ら 2011）。また、津島ら（2006）はスギ品種が3段階の植栽密度で植えられた「くもの巣型スギ品種別・植栽密度別比較試験林」において、遺伝変異および植栽密度が材質に対して与える影響を明らかにした。一方、成長パターンについては系統間での遺伝変異の存在を示す研究事例は数多いが（例えば、谷口と榎谷（1994）やKurino and Toda（2000））、遺伝変異と植栽密度の影響の関係性については対象にされてこなかった。したがって、スギの成長パターンについて系統の遺伝変異と植栽密度との両者の影響およびその交互作用を扱った研究事例の蓄積は進んでいないのが現状である。

本研究ではくもの巣型スギ品種別・植栽密度別比較試験林（津島ら 2006）における樹幹解析の結果に基づいた樹高成長・直径成長の連年データを用いて、成長パターンおよび年次ごとの成長への遺伝変異と生育環境およびその交互作用の影響を解析した。さらに、異なる植栽密度間・年次間での選抜による遺伝獲得量の程度を明らかにした。これにより低密度植栽を想定した系統の利用や選抜方法について議論を行った。

II. 材 料 と 方 法

1. 供試材料

対象地は、大分県九重町大字町田の九重町有林内に設置されたくもの巣型スギ品種別・植栽密度別比較試験林（津島ら 2006；以下、試験林）である（図-1）。面積 0.8 ha の試験林には、1976 年 3 月に九つの在来品種（以下、品種）と実生家系が ha 当たり 5,000, 3,000, 1,500 本の 3 段階の植栽密度（以下、5,000, 3,000, 1,500 本区）で植栽されている。試験林では、1 年生から 9 年生時まで下刈りを行い、20 年生時には、地上高 4 m までの枝打ちが実施されている。試験に先立ち、試験林内の在来品種を対象

として MuPS（Multiplex PCR of SCAR makers）法（久枝ら 2003）による品種同定を行い、この結果、九州産スギ在来品種のデータベースと一致した六つの在来品種を試験対象とした。以下、在来品種は、クローンとして記述した。

2. 樹幹解析

成長形質として、樹高成長と肥大成長を対象とした。連年の成長形質を取得するために、2004 年 2 月に試験区ごとに平均的な胸高直径をもつ 3 個体を供試木として伐倒した（津島ら 2006）。伐倒した供試木の樹高を直接測定したのち、地上高 0.2 m から 2.0 m おきに厚さ約 3 cm の円板を採取し、各円盤の長径とその直角方向の 4 方向について髄から各年輪までの距離を測定した。各年次の年輪幅を求め、4 方向で平均した年輪幅および伐倒時の樹高に基づいて樹幹解析を行った。円盤間は円錐台近似、最上部の円盤から頂端の間は円錐近似とした。より上部に同一形成年の年輪が存在しない年輪の傾きは、最近接外部の年輪の傾きと同一とし、年輪と髄とが接する点をその形成年の樹高とした。樹幹解析は統計ソフトウェア R ver. 3.1（R Core Team 2014）上で自作のスクリプトにより行った。各供試木の年次ごとの樹高、胸高直径は、樹幹解析の結果に基づいて算出した。

3. 樹高・胸高直径成長曲線の推定

樹高・胸高直径の成長曲線を推定するため、各供試木の年次ごとの樹高および胸高直径を Richards 関数（Richards 1959）にあてはめ、そのパラメータを推定した。

$$y = a[1 - d \cdot \exp(-b \cdot t)]^c \quad (1)$$

ここで y は年次 t における樹高もしくは胸高直径、 t は年次、 a , b , c は推定するパラメータを示す。原点を通る成長曲線を仮定し、 $d=1$ に固定した。パラメータの推定は、統計ソフトウェア R 上で nls 関数を用いることにより最小二乗法で行った。個体間の成長パターンを比較するた

図-1. 試験地の位置とくもの巣型スギ品種別・植栽密度別比較試験林の植栽配置

Location of study site and allocation of cultivars and planting density plot.

め、個体ごとに得られたパラメータについて *vegan* パッケージの *rda* 関数を用いて主成分分析を行った。主成分分析を行うにあたり、各パラメータは分散が同一になるように標準化を行った。

品種と植栽密度が個体の成長パターンに与える影響を調べるため、個体間の成長パターンの類似性を個体間距離として求め、得られた個体間の距離行列を元にしたノンパラメトリック多変量分散分析を行った。個体間の成長パターンの類似性は、Richards 関数の各パラメータ値をもとに求めた。

具体的には、Richards 関数の各パラメータを分散が同一になるように標準化したのち、各パラメータによるユークリッド距離を求めた。得られた個体間距離行列を対象に、ノンパラメトリック多変量分散分析を行った。繰り返し数は 10,000 とした。計算は統計ソフトウェア R ver. 3.1 の *vegan* パッケージの *adonis* 関数により行った。

4. 遺伝パラメータの推定

樹幹解析より得られた全供試木の各年次の樹高・胸高直径および樹高・胸高直径の連年成長量について、年次ごとに以下の変量モデルを仮定した。

$$y_{ijk} = \mu + g_i + d_j + gd_{ij} + e_{ijk} \quad (2)$$

ここで、 y_{ijk} はクローン i の植栽密度 j における個体 k の形質値、 μ は全体の平均、 g_i はクローン i の効果、 d_j は植栽密度 j の効果、 gd_{ij} はクローン i と植栽密度 j の交互作用の効果、 e_{ijk} は残差である。クローン、植栽密度、クローンと植栽密度の交互作用を変量効果と仮定し、各要因の分散成分を REML 法により推定した。クローン・植栽密度・クローンと植栽密度の交互作用の三つの要因を対象に、それらの任意の組合せを含むモデルおよび残差のみを含むモデルの計八つのモデルについて赤池情報量基準 (AIC, Akaike 1974) を求め、最小の AIC を示すモデルを選択することによって、各要因の予測への有用性を評価した。

また、各年次・植栽密度ごとに以下の変量モデルを仮定した。

$$y_{ij} = \mu + g_i + e_{ij} \quad (3)$$

ここで y_{ij} はクローン i の個体 j の形質値、 μ は全体の平均、 g_i はクローン i の効果、 e_{ij} は残差である。このモデルより得られた各クローンの植栽密度ごと・年次ごとの変量効果を各クローンの遺伝的能力を示す遺伝子型値として求め、各年次・植栽密度間のクローンの遺伝子型値の相関係数をクローン相関 (広義の遺伝相関) として求めた。なお、本研究において、試験地の設定箇所は平坦であり環境の影響の偏りは少ないと考えられることから、プロット内個体を反復として扱った。

5. 遺伝獲得量の推定

育種母集団からの上位個体の選抜による改良効果は遺伝的獲得量により表される (Falconer and Mackay 1989)。実際の造林が想定される植栽密度とは異なる植栽密度の試験

地で選抜した場合に、本来得られるべき遺伝的獲得量がどの程度得られるかを明らかにするために、1,500 本植え・28 年次での成長形質を目的形質、異なる植栽密度・年次を選抜基準形質とした間接選抜による遺伝的獲得量の推定を以下の式により行った (Falconer and Mackay 1989)。

$$CR_y = i \cdot h_{c(x)} \cdot r_{g(x,y)} \cdot \sigma_{c(y)} \quad (4)$$

ここで CR_y は目的形質 y の遺伝的獲得量、 i は選抜差、 $h_{c(x)}$ は選抜基準形質 x のクローン平均値の反復率の平方根、 $r_{g(x,y)}$ は形質 x と y のクローン相関 (広義の遺伝相関)、 $\sigma_{c(y)}$ は目的形質 y のクローン分散の平方根である。選抜差 i は集団の上位 10% の選抜に相当する 1.75 とした。クローン平均値の反復率は遺伝性・再現性の指標と考えられるものであり、植栽密度区・年次ごとに以下の式で求めた。

$$h_c = \sigma_c^2 / (\sigma_c^2 + \sigma_e^2 / n) \quad (5)$$

ここで σ_c^2 は植栽密度ごと・年次ごとのクローン分散成分、 σ_e^2 は植栽密度ごと・年次ごとの誤差分散、 n は個体数である。遺伝的獲得量は選抜前の目的形質平均値に対する百分率で表した。また、直接選抜による遺伝的獲得量に対する間接選抜の遺伝的獲得量の比を間接選抜効率として算出した。分散成分の推定・変量効果の推定は統計ソフトウェア R ver. 3.1 のパッケージ *lme4* に含まれる *lmer* 関数を使用した。

III. 結 果

1. 個体の成長の概要

図-2 に樹幹解析の結果得られた全供試木の樹高と胸高直径の年次変化およびその連年成長量の年次変化を品種ごとに示した。シャカインやヤブクグリのよう成長初期から 28 年次まで直線的に樹高成長する品種が存在する一方、ヒノデのように初期樹高成長速度は大きいものの、28 年次までに連年成長量が大きく低下する品種が存在するなど、樹高成長は品種間で異なる成長パターンを示した (図-2(a), (c))。しかし、品種内の植栽密度による差は明確には認められなかった。胸高直径は同一品種の同一植栽密度での個体間では類似した成長を示した (図-2(b), (d))。植栽密度による直径成長への影響は多くの品種で明瞭であったが、ヤブクグリのよう植栽密度の影響が明瞭でない品種も存在した。

2. 成長パターンの比較

成長パターンの比較のために、推定された Richards 関数のパラメータに基づく主成分分析の結果を散布図に示した (図-3)。第二主成分までの累積寄与率は、樹高で 98.8%、胸高直径で 90.9% であった。樹高については、同一品種は植栽密度に関係なく散布図上で近傍に位置した (図-3(a))。一方、胸高直径は、同一品種であっても植栽密度により散布図上で大きく異なる座標に位置した (図-3(b))。Richards 関数のパラメータを基にした個体間の距離に対するノンパラメトリック多変量分散分析の結果、樹高

図-2. 樹高と胸高直径の年次変化および樹高と胸高直径の連年成長量の年次変化
Age-related trends of height, DBH, annual increment of height and annual increment of DBH.

(a) 樹高, (b) 胸高直径, (c) 樹高の連年成長量, (d) 胸高直径の連年成長量。

(a) Height, (b) DBH, (c) Annual increment of height, (d) Annual increment of DBH.

においては品種の影響のみが有意(表-1, $p < 0.001$)であったが, 胸高直径については品種, 植栽密度, 品種と植栽密度の交互作用, それぞれの効果が有意であった(表-1, それぞれ $p < 0.001$, $p < 0.001$, $p < 0.05$)。

3. 分散成分比の比較

各年次の樹高・胸高直径, およびその連年成長量について, 各要因の分散成分の寄与率の推移およびモデル選択の結果を図-4に示した。樹高はクローンの分散成分の占める割合が大きく, 一方で植栽密度の分散成分の占める割合は非常に小さい結果を示し, 植栽密度の影響はほとんど認められなかった(図-4(a))。同様に, 樹高の連年成長量も多くの年次においてクローン分散の割合が大きく, 植栽密度の分散成分はどの年次においても非常に小さかった。クローン, 植栽密度, クローンと植栽密度の交互作用の任意の組み合わせによるモデルを設定してモデル選択を行った結果においても, 植栽密度の効果を含まないモデルはほぼ選択

されなかった(図-4(c))。

胸高直径でもクローンの分散成分は多くの年次で大きい割合を示した。さらに, 年次が大きくなると植栽密度の分散成分の割合も高くなり, 28年次にはクローンと植栽密度の分散成分の割合は同程度であった(図-4(b))。胸高直径の連年成長量では, クローンの分散成分比は若齢時において大きな割合を占め, 6年次前後に最大の割合を示す一方で, 年次が大きくなるとその割合は減少し, 成長後半は非常に小さい値を示した。植栽密度の分散成分は8年次からその割合が高くなった(図-4(d))。

4. 選抜への植栽密度の影響

図-5に植栽密度ごとに見たクローン平均値の反復率の年次変化を示した。樹高・胸高直径ともに, 樹齢が高くなるにつれてクローン平均値の反復率は上昇し, 15年次以降は樹高・胸高直径ともにほぼ1に近い非常に高い値を示した。図-6に樹高・胸高直径ごとに, 1,500本区28年次

図-3. Richards 関数で推定されたパラメータの主成分分布

The scatterplot of principal components (PC1 and PC2) calculated from parameters of Richards' function for each individual.

(a) 樹高, (b) 直径。楕円は 95% 信頼楕円を示す。

(a) Height, (b) DBH. The ellipses show the 95% confidence interval for each clone.

の値と各植栽密度区の各年次とのクローン相関を示した。樹高では 5,000 本区・3,000 本区は年次とともに増加し、28 年時ではどの植栽密度区でも遺伝相関は高い値を示した (図-6(a), $r_g > 0.93$)。一方、胸高直径におけるクローン相関は 10 年次以降に安定した値を示したが、1,500 本区・3,000 本区は 0.8 程度に留まった (図-6(b))。

図-7 に 1,500 本区 28 年次を目的形質とし、異なる植栽密度・年次での値を選抜基準とした間接選抜の遺伝的獲得量を示した。樹高はどの植栽密度区を選抜基準とした場合にも、年次とともに獲得量は上昇した。28 年次には、1,500 本区で 28 年次に得られる獲得量の 9 割以上が、異なる植栽密度区を選抜基準とした間接選抜においても得られることが示された (図-7(a))。胸高直径においては、15 年次あたりで獲得量はほぼ一定となった。一方で、3,000 本区・5,000 本区で選抜した場合には、1,500 本区で得られる獲得量の 8 割程度しか得られなかった (図-7(b))。

IV. 考 察

1. 成長パターンの遺伝性

Richards 関数のパラメータより表された 6 品種の樹高成長のパターンにおいて、クローンの効果は認められたが、植栽密度の影響は認められず、クローンと植栽密度の交互作用も認められなかった (表-1 および図-3)。本研究で使った個体は 28 年生で、試験林が位置する大分西部地域の森林計画 (大分県 2013) が定める標準伐期齢 (35 年生) にまだ達していない。供試した品種の中には 28 年次まで

の樹高成長がほぼ直線的なクローンも存在し (図-2(a))、パラメータの個々の値の大小について議論するにはさらに高樹齢の材料が必要である。そこで、本研究では推定されたパラメータから得られる個体間の距離で表現された成長パターンの差異に焦点を当てて解析した。本研究の結果より、樹高成長パターンは遺伝的な影響が大きいことが示され、さらに今回検討した植栽密度の範囲 (1,500~5,000 本) ではどの植栽密度で植栽した場合でも、クローン特有の成長パターンを示していることが示唆された (図-3(a))。これまでにスギにおける成長関数のパラメータの遺伝性について、谷口と梶谷 (1994) は関西育種基本区のスギ 13 精英樹クローンを用いて Richards 関数におけるパラメータを推定し、精英樹ごとに特有のパターンを示すことを報告している。同様に、Kurino and Toda (2000) は、九州育種基本区の 12 精英樹クローンを用いて Richards 関数に樹高成長を当てはめ、そのパラメータに遺伝性が認められたことを報告している。他樹種についてもまた、Lai ら (2014) はニホンカラマツにおいて Richards 関数のパラメータの分散にクローンの効果の寄与が大きいことを示している。本研究ではさらに樹高成長パターンへの植栽密度の影響および系統の遺伝変異と植栽密度の交互作用の効果について解析し、それらの影響が遺伝変異の効果と比べて小さいことを示した (表-1)。これまでに樹高成長パターンへの植栽密度の影響、さらに植栽密度と系統の遺伝変異の交互作用に関する報告はなく、この結果は新たな知見と言える。

(a) Height

(b) DBH

(c) Annual Height Growth

(d) Annual DBH Growth

図-4. 年次ごとの分散成分比およびモデル選択の結果

The ratio of variance components and the result of model selection.

(a) 樹高, (b) 胸高直径, (c) 樹高連年成長量, (d) 胸高直径連年成長量。各図の上部の表の○は各要因がモデル選択により選択されたことを示す (C, クロンの効果; PD, 植栽密度; CxPD, クローンと植栽密度の交互作用)。

(a) Height, (b) DBH, (c) annual increment of height, (d) annual increment of DBH. The circles in the above table represent that each factor adopted in a model for each year.

図-5. 植栽密度ごとのクロン平均値の反復率の年次変化
Age-related trends of the repeatability of clonal mean of growth.

(a) 樹高, (b) 胸高直径。

(a) Height, (b) DBH.

図-6. 1,500 本区 28 年次と植栽密度ごと各年次とのクロン
相関の年次変化

Age-related trends of clonal correlation with the growth at age 28 in the low planting density plot (1,500 trees/ha).

(a) 樹高, (b) 胸高直径。

(a) Height, (b) DBH.

図-7. 1,500 本区 28 年次を選抜対象とした場合の、異なる植栽密度・年次での間接早期選抜による遺伝的獲得量
Age-related trends of genetic gain by indirect and early selection targeting on the growth at age 28 in the low planting density plot (1,500 trees/ha).

(a) 樹高, (b) 胸高直径。縦軸左側は遺伝的獲得量 (%), 縦軸右側は選抜効率 (%) を示す。
(a) Height, (b) DBH. The left y-axis represents relative genetic gain (%), right y-axis represents selection efficiency.

表-1. Richards 関数の推定パラメータに基づいた個体間距離に関するノンパラメトリック多変量分散分析の p 値
The p -values of nonparametric multivariate analysis of variance about the distances among individuals based on the estimated parameters of Richards' function for each individual.

	Height	DBH
Clone	$<1e-05^{***}$	$<1e-05^{***}$
Planting density	0.157	$<1e-05^{***}$
Clone $\times$ planting density	0.467	0.025*

* $p < 0.05$, *** $p < 0.001$ を示す。

一方で、胸高直径のパターンには、品種・植栽密度の影響が認められ、さらに両者の交互作用も有意であった(表-1)。直径成長に植栽密度が影響することは既知の結果である(例えば安藤 1968)。本研究ではこれに加えて、直径成長を考える上で品種ごとの胸高直径の成長パターンの違いや品種と交互作用の影響も考慮に入れることが必要であることを示した。

2. 造林における系統の選択と植栽密度

苗木の系統の選択と植栽密度は、造林を行う際の主要な検討事項である。本研究では樹高において多くの年次でクローン分散が大きな値を占めており、クローンと植栽密度の交互作用の影響はほとんど認められなかった(図-4(a), (c))。今回検討した植栽密度および林齢の範囲において、樹高成長に対する植栽密度の影響は系統の遺伝変異の影響と比較して非常に小さく、また植栽密度が系統間の樹高の順位には影響しないことが示された。安藤 (1968) はスギの平均樹高は植栽密度の影響を受けないことを既報より示している。一方, Ritche *et al.* (2012) は上層木樹高が植栽密度の影響を受けるかは上層木の定義に依存すると報告しており、調査個体の選び方によっては樹高が植栽密度の影響を受けることを示している。本報告は各プロットの平均的な個体をサンプリングした結果であり、被圧木等も含めた林分全体の評価についてはより多くのデータを追加した

詳細な検討が必要である。本報告では単一クローン林分における平均的な個体に関して、樹高成長をコントロールする上で品種選択の重要性を示唆する結果となった。

一方、胸高直径においては植栽密度の効果の占める割合が年次とともに高くなり、クローンと植栽密度の交互作用の効果の影響も認められた(図-4(b), (d))。植栽密度の効果が大きくても、クローンと植栽密度の交互作用の効果が小さければ植栽密度は品種間の順位には影響しない。本研究では、クローンと植栽密度の交互作用の効果は認められたが、その大きさはクローンや植栽密度の効果に比べると小さかった。胸高直径のコントロールには系統選択と植栽密度の両者が重要であることが示された。

3. 林木育種における遺伝的評価への植栽密度と選抜年次の影響

低密度植栽による造林は、いくつかの仮定条件のもとで地拵え・植栽・下刈り・除伐・間伐の経費削減により収益を増加させる可能性があることが報告されており(太田ら 2013)、また林野庁でも低密度植栽により苗木や植栽費用の削減に加えて保育費用の削減など全般的な費用の削減を見込んでいる(林野庁 2010)。低密度植栽は今後増加すると予想され、遺伝的評価への植栽密度の影響については、林木育種分野でも対応を考慮する必要がある。林木育種では多くの品種・クローンの遺伝的評価が必須であり、そのためには多くの試験地や大きな試験地面積が必要となる。そのため、植栽密度の影響まで考慮した試験地の設定は困難であるのが実状である。多くの場合、試験地は一般的な植栽密度である約 3,000 本/ha で植栽され、周囲の一般造林地と同様の施業が行われている。本研究では、樹高についての植栽密度分散およびクローンと植栽密度の交互作用分散の割合が小さく、品種の遺伝的評価を行う際に単一の植栽密度での樹高の遺伝的評価の結果を異なる植栽密度下の遺伝的評価にも適用できる可能性を示した(図-4(a), (c))。これは、低密度植栽などの植栽・施業方法の研究結果と林木育種における遺伝的評価の結果を組み合わせることができていることを意味する。

一方で、本研究では、胸高直径においてクローンと植栽密度の交互作用の効果が認められた(図-4(b), (d))。遺伝的評価を行う上での系統の遺伝変異と植栽密度の交互作用分散の大きさとその影響について明確に議論された報告はない。Shelbourne (1972) は、遺伝変異と検定林間の交互作用、すなわちマクロの環境条件との交互作用について議論を行い、経験則として遺伝と環境の交互作用分散が遺伝分散の半分を超える場合に、検定区を分けるなどの地理的な地域区分を考慮する必要があることを述べている。植栽密度をミクロの環境条件と捉え、Shelbourne (1972) の考え方を遺伝変異と植栽密度との交互作用に応用すれば、本研究での直径におけるクローンと植栽密度の交互作用の分散の割合は遺伝分散と比較すると年次を通して小さく、直径の遺伝的評価においても植栽密度ごとに遺伝的評価を行う必要性は小さいことが示唆された。連年成長量でみた

場合、直径でのクローン分散は年次が小さいときに大きく年次の経過とともに減少しているが、直径そのものの分散成分としては年次が高まってクローン分散の割合が最も高く、初期成長の影響が大きいことを示唆している。

本研究ではクローン平均値の反復率が壮齢期にはほぼ1と高い値が得られた(図-5)。クローン平均値の反復率は、例えば三浦ら(2005)では20年次のスギの樹高で0.4から0.8程度、Lai *et al.*(2014)は15年次のカラマツの樹高で0.64と報告しており、本報告の値は既報より高い値である。これは、各プロットより樹幹解析対象個体をサンプリングした際に平均的な3本をサンプリングしたために誤差分散が小さく推定され、遺伝率が大きく推定されている結果と考えられる。本研究では、主に誤差分散以外の分散成分間の相対的關係性やその年次変化に着目していることから、誤差成分の過小推定の可能性は本研究の主旨に大きく影響しないと考えられる。反復率の値についての議論には、今後測定本数を増やすなど、更に検討が必要である。

林木育種においては低密度植栽への対応に加えて、林木育種効果の早期の普及のために早期選抜が求められている。低密度植栽下における成長を目的形質とした早期間接選抜効果の検討を行った結果、選抜効果は選抜年次とともに上昇し、また、植栽密度が目的とした低密度植栽区と離れるに従って低い値を示した(図-7)。通常の植栽密度に近い3,000本区で設計された試験地を用いて、低密度である1,500本区植栽を想定して樹高成長を選抜する際には、28年次で得られる獲得量の8割を得るためには植栽から約15年が必要であることが示された。採穂園の整備と普及には多くの時間とコストが必要なため、一度普及すると品種転換は容易ではない。さし木造林地域でのクローン検定における低密度植栽を目的とした最適選抜時期について、今後さらに伐期に近いデータを取得し、採穂園造成等のコストと育種効果による利益の関係を考慮した検討が必要であると考えられる。

V. ま と め

本研究では、品種別・植栽密度別に植栽された試験地において28年次に得られた樹幹解析の結果に基づいて成長パターンに遺伝と植栽密度が及ぼす影響および林木育種での選抜を進める上での植栽密度の影響を検討した。樹高成長の成長パターンには遺伝の影響が大きく、造林を進める中で樹高の制御に関して品種選択の重要性が示された。林木育種の観点からは従来の林木育種の成果を異なる植栽密度での利用に適用できることが示された。一般的な植栽密度下の試験地において低密度下での樹高成長を対象に選抜

する際には、28年次で得られる獲得量の8割を得るためには約15年が必要であることが示された。

本研究を進めるにあたり、試験地を提供・管理いただいた九重町、試験地設定に関わった大分県の関係者の皆様および貴重なデータを提供していただいた大分県農林水産研究指導センターの津島俊治参事監兼林業研究部長に感謝いたします。本研究の一部は、『農林水産技術会議平成24年度プロジェクト研究「気候変動に対応した循環型食料生産等の確立のための技術開発」新世代林業種苗を短期間で作出する技術の開発』により行われました。

引用文献

- Akaike H (1974) A new look at the statistical model identification. *IEEE Trans Automat Control* 19: 716-723
- 安藤 貴 (1968) 密度管理. 農林出版
- Falconer DS, Mackay TT (1989) Introduction to quantitative genetics. Pearson Education Limited
- 福地晋輔・吉田茂二郎・溝上展也・村上拓彦・加治佐剛・太田徹志・長島啓子 (2011) 低コスト林業に向けた植栽密度の検討—オビスギ植栽密度試験地の結果から—, *日林誌* 93: 303-308
- 久枝和彦・白石 進・藤澤義武・宮原文彦・石松 誠・家入龍二・佐々木義則・三樹陽一郎・川内博文 (2003) 九州産スギ在来品種および精英樹のMuPS (multiplex-PCR of SCAR markers) 型. *九州大学農学部演習林報告* 84: 59-71
- Kurinobu S, Toda T (2000) Genetic variation in height growth curves observed in three clonal tests of Sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don) in Kyushu. *J For Res* 5: 95-98.
- Lai M, Sun X, Chen D, Xie Y, Zhang S (2014) Age-related trends in genetic parameters for *Larix kaempferi* and their implications for early selection. *BMC genetics* 15: S10
- 三浦真弘・久保田正裕・野村孝宏・栗延 晋 (2005) 20年生までのスギ地域差検定林データに基づく関東育種基本区の育種区再区分の検討. *日林誌* 87: 233-240
- 宮島 寛 (1989) 九州のスギとヒノキ. 九州大学出版会
- 大分県 (2013) 大分西部地域森林計画.
- 太田徹志・高比良聡・中間庸介・吉田茂二郎・溝上展也 (2013) 伐採収益と植栽経費の観点からみた低密度植栽の有効性. *日林誌* 95: 126-133
- R Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. URL <http://www.R-project.org/>
- Richards F J (1959) A flexible growth function for empirical use. *J Exp Bot* 10: 290-301
- 林野庁 (2010) 平成21年度森林・林業白書.
- Ritche M, Zhang J, Hamilton T (2012) Effects of stand density on top height estimation for Ponderosa pine. *West J Appl For* 27: 18-24
- Shelbourne CJA (1972) Genotype-environmental interaction: Its study and its implications in forest tree improvement. In: IUFRO genetics-SABRAO joint symposia B-1, Tokyo
- 谷口真吾・榎谷金治 (1994) RICHARDS 関数を用いた成長解析 (I) スギ精英樹クローンの成長に対する適用性. *日本関西支論* 3: 147-150
- 津島俊治・古賀信也・小田一幸・白石 進 (2005) 九州産スギ在来品種の成長と木材性質. *木材学会誌* 51: 394-401
- 津島俊治・古賀信也・小田一幸・白石 進 (2006) スギさし木品種の成長と木材性質へ及ぼす植栽密度の影響. *木材学会誌* 52: 196-205