

論文 (Original article)

花粉の少ないスギ品種をクローンおよび実生で普及した場合における雄花減少量の予測

玉城 聡^{1)*}、栗延 晋²⁾

Prediction of pollen reduction using selected less pollen variety of Sugi (*Cryptomeria japonica*) propagated by clonal cuttings and open pollinated progenies from clonal seed orchards

Satoshi TAMAKI^{1)*} and Susumu KURINOBU²⁾

Abstract

To evaluate the effect of selection for less pollen Sugi (*Cryptomeria japonica*) for alleviating the social problem of pollinosis, reduction in pollen productivity was predicted in two ways; direct selection assuming a vegetative propagation of the selected clone and indirect selection assuming seedling production from an orchard of the selection. Abundance of male flowering was evaluated individually with a subjective five grade scores from 1 to 5 and then the plot means were calculated for the subsequent analysis. The measurement was done at 3 clone banks, 22 clonal tests and 5 open pollinated progeny tests in the Kansai Breeding Region. This region was divided into three sub-regions, thus the data analysis was done by each sub-region. Repeatability of clonal mean ranged from 0.47 to 0.64, and family mean heritability were 0.43 to 0.82. Parent-offspring correlation was 0.41. These results suggest that the male flowering ability of Sugi was under the strong genetic control. Genetic gain by direct selection of less pollen clone was 0.34-0.46 on the five grade scoring scale, and the gain by indirect selection was 0.14-0.16. Then the gains were converted to the male flower weight by the published quadratic regression equation. The use of clonal cuttings of less pollen Sugi would reduce pollen production around 2.3-5.2% to those of unselected Sugi, whereas the use of progeny of the selection would reduce around 45.4-47.7%.

Key words : male flowering ability, indirect selection, genetic gain, pollinosis, heritability

要旨

花粉の少ないスギ品種を利用した花粉症対策の効果を検証するため、花粉の少ないスギ品種をさし木苗等のクローンで普及する場合および実生苗で普及する場合を想定し、前者はクローンの直接選抜、後者は家系の間接選抜の手法によって遺伝獲得量を算出し、花粉生産の減少量を試算した。着花性調査は個体ごとに1~5の5段階で評価し、解析にはこれらのデータのプロット平均値を用いた。着花性調査は、関西育種基本区内の育種素材保存園(クローン集植所)3箇所、さし木検定林22箇所、および実生検定林5箇所で行われた。これらの調査地を3地域に区分し、地域ごとに解析を行った。クローン平均値の反復率は0.47~0.64、家系平均値の遺伝率は0.43~0.82といずれも高い値であった。また、着花性の親子相関は0.41と算出された。したがって、スギの雄花着花性は遺伝的に強く支配された形質であることが示された。雄花着花指数の遺伝獲得量は、クローンの直接選抜では0.34~0.46、家系の間接選抜では0.14~0.16であった。これらの値を雄花重量に実数変換した結果、花粉の少ないスギ品種を植栽した場合に無選抜の母集団を100%とすると、クローンでは2.3~5.2%に、実生では45.4~47.7%に減少すると試算された。

キーワード : 雄花着花性、間接選抜、遺伝獲得量、スギ花粉症、遺伝率

原稿受付：平成24年2月28日 Received 28 February 2012 原稿受理：平成24年8月23日 Accepted 23 August 2012

1) 森林総合研究所林木育種センター東北育種場 Touhoku Regional Breeding Office, Forest Tree Breeding Center, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI)

2) 森林総合研究所林木育種センター Forest Tree Breeding Center, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI)

* 森林総合研究所林木育種センター東北育種場 〒020-0173 岩手県岩手郡滝沢村滝沢字大崎95番地 Touhoku Regional Breeding Office, Forest Tree Breeding Center, Forestry and Forest Products Research Institute 95 Oosaki, Azatakiyawa, Takizawa, Iwate-gun, Iwate 020-0173, Japan, e-mail: tamakis@affrc.go.jp

1. はじめに

スギ花粉症の罹病者は、依然として増加傾向にある中で、未だに根本的な治療法は確立されておらず、花粉との接触を避けることが最も確実な対策となっている。空中花粉の飛散量と花粉症の症状の重さや患者数との関係は疫学調査の結果からも有意な正の相関として報告されており (Ozasa et.al 2002)、スギ林から発生するスギ花粉を減少させることは、社会的な強い要請となっている。これに対する林木育種分野での取り組みとして、1) 雄花着生量が極めて少ない「花粉の少ないスギ品種」(以下、少花粉スギとする)の選抜、2) 雄性不稔スギを利用した採種園の造成 (斎藤・平 2005, 斎藤 2009)、3) 花粉中のアレルゲン含有量の変異の測定 (後藤ら 1999) などが進められている。このうち、2) の雄性不稔スギについては、花粉を全く出さないため、究極的な花粉症対策である。その一方で、いまだ雄性不稔個体はわずかししか発見されておらず育種母材が限られていること、およびそれらの成長特性が不明な場合には、精英樹との人工交配家系を創出する必要があることから、現段階では大量に種苗を供給する体制は整っていない。1) については、これまでに全国で 131 品種が選抜されており (林木育種センター 2010)、すでに種苗生産が始まっている (津田 2007)。少花粉スギは精英樹の中から選抜されたために成長や通直性などの林業的特性が明らかであり、実用化に向けた懸案は少ない。その一方で、少花粉スギは雄花の着生量は少ないものの雄性不稔スギとは異なり、雄花から正常な花粉を出すことから、着花特性の再現性が高いことが重要である。すなわち、少花粉スギによる花粉症対策効果を推定するためには、一般的な量的形質と同様に、実験計画法に則った解析により表現型分散を遺伝分散と環境分散に分割し、遺伝的支配の大きさを推定する必要がある。

これまでにスギ精英樹の雄花着花性の遺伝性に関する報告として、クローン間に有意差があることが数多く報告されている (例えば増田ら 1993, 戸田ら 1996)。また、調査年次間の変動はあるものの、調査年次とクローンとの交互作用は有意ではないか (増田ら 1993, 遠藤・藤林 2006)、有意であってもその分散成分はクローン間の分散成分と比べて小さいことが報告されている (戸田ら 1996)。さらに、広義の遺伝率の推定 (戸田ら 1996) や検定林において着花量の少ない系統の上位集団を切断選抜した場合の遺伝獲得量の推定がなされている (遠藤ら 2001)。これらの報告は、雄花着花性は遺伝的な支配が大きい形質であり、育種による改良が可能であることを示したが、少花粉スギを植栽した場合にどの程度の改良効果があるかについて、一般化できる結論を得るには至っていない。また、これまでのスギ精英樹の雄花着花性に関する研究はクローンを対象としたものがほとんどであるが、実際の

普及の際にはクローンであるさし木苗ではなく、コスト面で優れた実生苗を選択することも想定される。つまり、少花粉スギを実生で植栽した場合の遺伝獲得量についても予測する必要がある。

そこで本研究では、関西育種基本区内で実施したスギ精英樹クローンおよび実生の着花性調査データを用いて、複数試験地を統合した解析による遺伝パラメータを推定した。さらに、遺伝獲得量を推定し、少花粉スギをクローンで普及した場合と実生で普及した場合のそれぞれについて、雄花生産量の減少効果を予測した。少花粉スギの選抜の際に用いた大部分のデータは精英樹クローンの着花調査によるものである。したがって、クローンで普及した場合の遺伝獲得量は、クローンの着花調査データから求めたパラメータを用いて直接選抜により予測できる。一方、実生で普及する場合については、精英樹による選抜樹齢の違い等が着花性に影響していると予想されるので、精英樹クローンとその後代の実生家系との親子相関を算出し、クローン (X) の選抜が実生 (Y) に生じる反応を相関反応 (Correlated Response : Falconer and Mackay 1996) とみなした間接選抜による遺伝獲得量を試算した。

2. 材料と方法

1. 材料と着花調査の方法

雄花着花性調査は、1994 年から 2006 年にかけて関西育種場、山陰増殖保存園および四国増殖保存園の 3 箇所の育種素材保存園 (クローン集植所) で実施した (Table 1)。また、これまでに林野庁の委託事業により実施されたスギ精英樹の雄花着花性調査結果が公表されていることから (林野庁 2002)、その中の関西育種基本区内で実施されたデータを解析に供した。このデータは、さし木検定林 22 箇所、実生検定林 5 箇所において、1996 年から 2001 年に調査した結果である。調査地の設計は、育種素材保存園は反復の無い列状植栽であり、検定林は 3 反復の乱塊法であった。

調査個体として、検定林では標準的な成長を示した個体を 5 個体、育種素材保存園では、各プロットから 3 個体ずつ選定し、着花調査をおこなった。雄花着花性の評価は、林野庁 (1994) の「雄花着花性に関する調査実施要領」に準じておこなった。この評価方法は、樹冠に占める雄花について、着花した枝の割合と枝あたりの雄花の量を指数で記録し、それらを総合して個体ごとに 1~5 の 5 段階の評価をおこなうものである。評価値の 1 は雄花の着生量がほとんどないことを表し、5 に近づくに従って雄花の着生範囲および着生量がより多いことを表す。

少花粉スギの実際の普及範囲をもとに調査地を 3 地域に区分し、地域ごとにデータを解析した。各地域はそれぞれ、日本海岸東部育種区と日本海岸西部育種区を含む日本海岸地域、近畿育種区と瀬戸内海育種区を

Table 1 雄花着花性調査を実施した調査地の概要
Table 1 Description of the sites used in testing of male flowering characteristic.

地域 Region	調査地名 Site	設定年 Established year	設計 Experimental Design	増殖形態 Propagation	供試系統数 Number of Strain	所在地 Location	標高 Altitude (m)
日本海岸 Japan Sea coast	山陰増殖保存園	1963-1964	RP	C	303	鳥取県智頭町	400
	西石 1	1969	RBD	C	10	石川県門前町	225
	西石 3	1970	RBD	C	10	石川県珠洲市	300
	西福 3	1970	RBD	C	18	福井県朝日町	90
	西福 6	1972	RBD	C	19	福井県大野市	110
	西滋スギ 3	1977	RBD	C	21	滋賀県多賀町	640
	西兵 13	1973	RBD	C	10	兵庫県養父町	275
	西鳥 1	1970	RBD	C	20	鳥取県智頭町	700
	鳥取県林試	1981	RBD	P	32	鳥取県鳥取市	50
近畿・瀬戸内海 Kinki and Setouchi Districts	関西育種場	1967-1972	RP	C	492	岡山県勝央町	140
	西三 9	1976	RBD	C	7	三重県熊野市	480
	西三 10	1977	RBD	C・P	C12・P16	三重県大宮町	120
	西滋スギ 1	1975	RBD	C	18	滋賀県土山町	555
	西兵 8	1972	RBD	C	8	兵庫県山南町	200
	西奈スギ 5	1973	RBD	C	10	奈良県西吉野村	280
	西奈スギ 11	1976	RBD	C	8	奈良県榛原町	650
	西岡 27	1977	RBD	C	35	岡山県美甘村	600
	西山 19	1982	RBD	C	15	山口県徳地町	450
	西岡 43	1980	RBD	P	19	岡山県八束町	520
四国 Sikoku island	四国増殖保存園	1969-1972	RP	C	294	高知県香美市	50
	四愛 1・2・3	1970	RBD	C	18	愛媛県北条市	775
	四愛 53	1974	RBD	C	5	愛媛県伊予三島市	450
	四愛 57	1974	RBD	C	6	愛媛県城辺町	425
	四愛 5	1970	RBD	C	11	愛媛県野村町	600
	四愛 59	1975	RBD	C	4	愛媛県内子町	200
	四愛 54	1974	RBD	C	6	愛媛県西条市	350
	四愛 4	1974	RBD	C	7	愛媛県野村町	400
	四高 27 号	1977	RBD	P	14	高知県室戸市	420
	四高 35 号	1980	RBD	P	16	高知県室戸市	420

RP, 列状試験区; RBD, 乱塊法による試験区; C, さし木苗; P, 実生苗。
RP, Row Plot; RBD, Randomized Block Design; C, Clonal cuttings; P, Progenies.

含む近畿・瀬戸内海地域、および四国北部育種区と四国南部育種区を含む四国地域とした。なお、各育種素材保存園および各検定林の供試系統は、今回区分した地域内で選抜された精英樹により構成されている。

2. 遺伝パラメータの推定

クローンの着花性の解析は、育種素材保存園とさし木検定林のプロット平均値を用いて、前述の地域ごとに以下の線型モデルを仮定して分散分析をおこなった。

$$x_{ijkl} = \mu + s_i + r(s)_{ij} + y(s)_{ik} + c_l + (c \times s)_{il} + \varepsilon_{ijkl} \quad (1)$$

ここで x_{ijkl} は i 番目の調査地の j 番目の反復の k 番目の調査年次の l 番目のクローンのプロット平均値、 μ 、 s_i 、 $r(s)_{ij}$ 、 $y(s)_{ik}$ 、 c_l 、 $(c \times s)_{il}$ および ε_{ijkl} はそれぞれ、全体平均、調査地 i の効果、調査地 i の反復 j の効果、調査地 i の調査年次 k の効果、クローン l の効果、クローン l と調査地 i の GE 交互作用、誤差である。

式 (1) の解析結果と平均平方の期待成分をもとに分

散成分を推定し、クローン平均値の反復率 (h_x^2) を以下の式により推定した。

$$h_x^2 = \sigma_c^2 / (\sigma_c^2 + \sigma_{cs}^2 / s + \sigma_e^2 / rsy) \quad (2)$$

ここで、 σ_c^2 はクローン分散、 σ_{cs}^2 はクローンと調査地の GE 交互作用分散、 σ_e^2 は誤差分散、 s は調査地数、 r は調査地あたりの反復数、 y は調査年数である。

実生家系の着花性の解析は、調査地の数が少ないことに加えて調査地間の供試系統の重複が少なかったため、個別の調査地ごとに以下の線型モデルを仮定して分散分析をおこなった。

$$x_{ijk} = \mu + r_i + y_j + f_k + \varepsilon_{ijk} \quad (3)$$

ここで x_{ijk} は i 番目の反復の j 番目の調査年次の k 番目の家系のプロット平均値、 μ 、 r_i 、 y_j 、 f_k 、および ε_{ijk} はそれぞれ、全体平均、反復 i の効果、調査年次 j の効果、家系 k の効果、誤差である。この分散分析は検定林単位でおこなったため、そこから求めた遺伝分散 (σ_f^2) には GE 交互作用分散が含まれている。そこで、GE 交互作用分散を除いた遺伝分散 (σ_f^2) を推定するた

め、クローンの解析で得られた遺伝分散と GE 交互作用分散の割合が実生でも同じであると仮定し、実生の遺伝分散 (σ_f^2) を GE 交互作用分散 (σ_{fs}^2) と交互作用を除いた遺伝分散 (σ_r^2) に分割した。

推定した遺伝分散、GE 交互作用分散および誤差分散を用いて、家系平均値の遺伝率 (h_y^2) を以下の式により推定した。

$$h_y^2 = \sigma_r^2 / (\sigma_r^2 + \sigma_{fs}^2 / s + \sigma_e^2 / ry) \quad (4)$$

ここで、 σ_r^2 は家系分散、 σ_{fs}^2 は家系と調査地の GE 交互作用分散である。なお、以上の分散分析と平均平方の構造式の算出には、農林水産研究情報総合センターの統計解析ソフト SAS の GLM プロシジャを用いた。

クローンの着花性 (x) と実生の着花性 (y) の表現型相関を次式で求めた。各地域の実生検定林の数は 1 ~ 2 箇所と少なかったことから、より信頼性の高い相関を求めるため、次式により 3 地域計 5 か所のデータを統合した相関を求めた。

$$r_{x,y} = \sum \text{cov}(x,y) / (\sum \sigma_x^2 \times \sum \sigma_y^2)^{1/2} \quad (5)$$

クローンと実生の試験地が別の場所にある場合には、両者のデータの間の環境相関はゼロとみなせる (Adams et. al 2001)。このため、(5) 式で推定した表現型相関 ($r_{x,y}$) をもとに、クローンの着花性 (x) と実生の着花性 (y) の遺伝相関を次式により求めた (Burdon 1977)。

$$r_{gx,y} = r_{x,y} / (h_x \times h_y) \quad (6)$$

ここで、 h_x はクローン平均値の反復率の平方根、 h_y は家系平均値の遺伝率の平方根である。

3. 遺伝獲得量の予測

少花粉スギの選抜の際には、クローンの着花性調査結果をもとに評価し、選抜している。そこで、少花粉スギをさし木苗等のクローンで普及した場合の遺伝獲得量 (ΔG_x) は、クローンの着花性調査データをもとに算出したパラメータを用いる以下の式により計算した。

$$\Delta G_x = i \times h_x^2 \times \sigma_{px} \quad (7)$$

ここで、 i は少花粉スギの選抜強度、 h_x^2 はクローン平均値の反復率、 σ_{px} はクローン平均値の標準偏差である。少花粉スギの選抜の際には、複数年かつ複数年箇所調査されたクローンの中から選抜した。このため、少花粉スギの選抜強度の算出にあたっては、調査したクローンの中でこの条件を満たしたクローン数に対する、少花粉スギの選抜数の割合から計算した。

少花粉スギを実生で普及した場合の育種効果は、前述のとおりクローンの着花性をもとに選抜しているため、実生の着花性調査データを用いて直接計算するのは適切ではない。この遺伝獲得量 (ΔG_y) は、クローン (x) の選抜に伴い実生 (y) に生じる相関反応とみなして、以下の間接選抜の予測式により計算した (Falconer and Mackay 1996)。

$$\Delta G_y = i \times h_x \times h_y \times r_{gx,y} \times \sigma_{py} \quad (8)$$

ここで、 i は少花粉スギの選抜強度、 h_x はクローン平均値の反復率の平方根、 h_y は家系平均値の遺伝率の平方根、 σ_{py} は家系平均値の標準偏差である。

算出した雄花着花指数の遺伝獲得量を用いて、クローンを直接選抜した場合の選抜後の集団の雄花着花指数の予測値 (P_x) と間接選抜した場合の実生の選抜後の集団の予測値 (P_y) を以下の式により求めた。

$$P_x = \mu_x - \Delta G_x \quad (9)$$

$$P_y = \mu_y - \Delta G_y \quad (10)$$

ここで、 μ_x は選抜前の集団の雄花着花指数の全クローン平均値、 ΔG_x はクローンの直接選抜による遺伝獲得量、 μ_y は選抜前の集団の雄花着花指数の全家系平均値、 ΔG_y は間接選抜による実生の遺伝獲得量である。 μ_x については、クローンの調査地の数が多いために地域ごとに平均値を計算したが、 μ_y については実生の調査地の数が少ないため、地域を代表した平均値として扱うことは適切でないと考え、3 地域をまとめて全家系平均値を計算した。

選抜後の集団の雄花着花指数の予測値について、遠藤・藤林 (2006) の二次回帰式を用いて個体あたりの雄花重量 (Y) に実数変換した。なお、遠藤・藤林 (2006) の調査基準では 0 ~ 3 の 4 段階の指数であるのに対して、今回は 1 ~ 5 の 5 段階の指数で調査を実施している。予備試験として、4 段階の指数 (α) と 5 段階の指数 (β) の 2 種類の基準により複数の同一個体を対象に着花調査を行い、両者の関係を調べた結果、以下の一次回帰式で近似できた ($r = 0.93$)。

$$\alpha = 1.06\beta - 1.02 \quad (11)$$

式 (11) をもとに遠藤・藤林の二次回帰式を一部変更し、以下の式を用いて実数変換した。

$$Y = 264.14(P - 1)^2 + 73.539(P - 1) \quad (12)$$

ここで、 P は式 (9) による P_x 、あるいは式 (10) による P_y であり、 P_x の実数変換値を Y_x 、 P_y の実数変換値を Y_y と表記する。

3. 結果と考察

1. 雄花着花指数の全系統平均と系統間の差異

クローンと実生の雄花着花指数の全系統平均値、平均値ベースの標準偏差および変動係数を Table 2 に示す。地域ごとのクローン平均値は 1.20 ~ 1.56、家系平均値は 1.16 ~ 2.31 であり、いずれも四国地域で着花量が多い傾向があった。また、クローンと実生の平均値を比較すると、日本海岸地域ではクローンがわずかに高かったが、近畿・瀬戸内海地域と四国地域では実生が高かった。一般に実生の造林地と比べてさし木造林地では着花量が少ないことが知られており、今回のデータからも概ねその傾向が示された。系統間のばらつきを大きさを表す変動係数は、クローンでは 31.1 ~ 42.8%、実生では 11.5 ~ 19.4% といずれも高い値

Table 2 雄花着花指数の平均値、標準偏差および変動係数
Table 2 Mean, standard deviation and coefficient of variation of male flowering scores.

地域 Region	クローン clonal cuttings			実生 Progenies		
	平均値 Mean	σ_{Px}	変動係数 (%) Coefficient of variation C.V.(%)	平均値 Mean	σ_{Py}	変動係数 (%) Coefficient of variation C.V.(%)
日本海岸 Japan Sea coast	1.39	0.43	31.1	1.16	0.22	19.4
近畿・瀬戸内海 Kinki and Setouchi districts	1.20	0.52	42.8	1.59	0.21	13.0
四国 Sikoku island	1.56	0.53	34.2	2.31	0.27	11.5
全地域 All regions	1.38			1.69		

σ_{Px} , クローン平均値ベースの標準偏差; σ_{Py} , 家系平均値ベースの標準偏差。

σ_{Px} , Standard deviation based on variation among clonal means; σ_{Py} , Standard deviation based on variation among family means.

であり、特にクローンでは系統間に大きな変異があることが示された。

複数の調査地を統合した線形モデル式 (1) によりクローンの着花データを分散分析した結果を Table 3 に示す。クローン間差は全ての地域で有意であった ($p < 0.01$)。一方、日本海岸地域と近畿・瀬戸内海地域では、クローンと調査地間の GE 交互作用も有意であり ($p < 0.01$)、その分散成分はクローン間分散成分と同程度に大きかった。唯一 GE 交互作用が有意ではなかった四国地域では、調査地が愛媛県と高知県の隣接する 2 県に集中していたのに対して、有意であった 2 地域では、調査地が広域に分散していた (Table 1)。一般的な傾向として、調査地間の距離が離れるに従って、相互の環境要因の違いが大きくなると考えられる。スギの雄花着生量は、花芽分化期の気象条件の影響を受けることが報告されており (横山・金指 1993)、地域内で気象条件の違いが大きければ、場所によって着花量の豊凶に変動が生じると考えられる。調査地が広域に分散していた 2 地域においては、調査地間で豊凶の不一致が生じ、それにより着花量のクローン間分散の大きさが不均一になり、GE 交互作用として検出された可能性がある。

実生の着花データを線形モデル式 (2) により分散分析した結果を Table 4 に示す。全ての調査地で家系間差は有意であった ($p < 0.01$)。先に述べた理由により、家系の分散成分をクローンの分散成分の比率をもとに σ_P^2 と σ_{Fs}^2 に分割した結果、日本海岸地域では 16.9% と 18.5%、近畿・瀬戸内海地域では 5.5% と 4.8%、四国地域では 6.5% と 0.6% となった。

2. 遺伝パラメータと雄花減少量の予測

分散分析結果から求めたクローン平均値の反復率 (h_x^2) は 0.47 ~ 0.64 であり (Table 3)、家系平均値の遺伝率 (h_y^2) は 0.43 ~ 0.82 であった (Table 4)。これまでに、スギ精英樹クローンの雄花着花性の遺伝パラ

メータを試験地ごとに求めた事例として、広義の遺伝率は 0.076 ~ 0.263 (増田ら 1993, 戸田ら 1996)、クローン平均値の反復率は 0.667 (遠藤ら 2001) という報告がある。このような試験地ごとのクローンの解析に加えて、今回の複数試験地を統合したクローンの解析、および実生家系の解析においても、雄花着花性は遺伝的支配をかなりの程度受けている形質であることが確認された。

各種パラメータと遺伝獲得量、および少花粉スギの選抜による雄花の減少量の予測結果を Table 5 に示す。母樹であるクローンとその後代の実生家系の親子相関を式 (5) により求めた結果、相関係数は 0.41 であった。さらに、遺伝相関を式 (6) により求めた結果、相関係数は 0.56 ~ 0.86 であった。スギ精英樹の雄花着花調査データについて親子相関を求めた報告として、増田ら (1993) は相関係数は 0.532 と報告しており、齋藤・明石 (1998) は 0.271 ~ 0.451 と報告している。また、遠藤ら (2003) はヒノキ精英樹の親子相関について、相関係数は 0.119 ~ 0.834 と報告している。今回算出した相関係数は、既報と同程度の値であった。

少花粉スギをクローンで普及した場合の雄花着花指数の遺伝獲得量 (AG_x) と実生で普及した場合の遺伝獲得量 (AG_y) は、それぞれ 0.34 ~ 0.46、および 0.14 ~ 0.16 となった。少花粉スギの選抜においては、母集団の中で雄花着花指数が小さいクローンを選抜するため、マイナス方向の選抜である。このため、選抜後の集団の雄花着花指数の予測値は母集団平均からこれらの遺伝獲得量を減じた値であり、クローンの予測値 (P_x) は 0.74 ~ 1.11、実生の予測値 (P_y) は 1.53 ~ 1.55 となった (Table 5)。このように、選抜集団の雄花着花指数の予測値は母集団平均値と比べて低下し、花粉症対策の効果が期待できることが示された。

さらに、母集団平均値と選抜集団の予測値を雄花着花指数から雄花重量に変換し、雄花重量での花粉症対策効果を検討した。母集団の実数変換の結果、クロー

Table 3 クロンの着花性の分散分析結果、分散成分の寄与率およびクローン平均値の反復率

Table 3 ANOVA results for male flowering scores of clonal cuttings, percentages of variance components and repeatability of clonal means.

要因 Source of variation	日本海岸 Japan Sea coast				近畿・瀬戸内海 Kinki and Setouchi districts				四国 Sikoku island			
	df	MS	VC (%)	h_x^2	df	MS	VC (%)	h_x^2	Df	MS	VC (%)	h_x^2
クローン Between clones	316	0.88**	18.9	0.47	535	0.77**	19.5	0.54	294	1.18**	25.2	0.64
調査地 Between sites	7	5.04**	11.7		8	2.89**	27.2		6	5.55**	13.6	
調査地内反復 Between blocks within sites	14	0.51**	0.9		16	0.34**	0.6		10	0.35 ^{ns}	0.0	
調査地内年次 Between years within sites	34	3.56**	14.0		43	2.92**	12.3		18	4.03**	9.0	
クローン×調査地 (GE 交互作用) Interaction between clones and sites	87	0.76**	20.6		83	0.47**	19.3		46	0.47 ^{ns}	2.4	
誤差 Error	1961	0.16	33.9		2014	0.11	21.1		1051	0.36	49.8	

df, 自由度; MS, 平均平方; VC, 分散成分の寄与率; h_x^2 , クローン平均値の反復率; **, $p < 0.01$; ns, $p > 0.05$ 。式 (1) の線型モデルによる分散分析をおこなった。

df, degree of freedom; MS, mean square; VC, percentages of variance component; h_x^2 , repeatability of clonal means; **, $p < 0.01$; ns, $p > 0.05$. ANOVA was calculated by the linear model of eq.(1).

Table 4 実生の着花性の分散分析結果、分散成分の寄与率および家系平均値の遺伝率

Table 4 ANOVA results for male flowering scores of progenies, percentages of variance components and family mean heritabilities.

地域 Region	調査地 Site	変動因 Source of variation	df	MS	VC (%)	σ_f^2 (%)	σ_{fs}^2 (%)	h_y^2
日本海岸 Japan Sea coast	鳥取県林試	家系 Family	31	0.91**	35.3	16.9	18.5	0.52
		年次 Year	5	0.10 ^{ns}	0.3			
		反復 Block	2	2.75**	10.6			
		誤差 Error	537	0.06	53.8			
近畿・瀬戸内海 Kinki and Setouchi districts	西三 10	家系 Family	15	0.43**	7.7	4.1	3.6	0.39
		年次 Year	3	6.98**	51.5			
		反復 Block	2	0.34*	1.4			
		誤差 Error	163	0.13	39.4			
	西岡 43	家系 Family	18	0.95**	13.0	6.9	6.0	0.48
		年次 Year	5	2.81**	13.7			
		反復 Block	2	11.07**	28.1			
		誤差 Error	316	0.19	45.2			
平均 Mean					5.5	4.8	0.43	
四国 Sikoku island	四高 35 号	家系 Family	15	1.06**	7.4	6.8	0.6	0.83
		年次 Year	4	32.59**	79.0			
		反復 Block	2	0.83**	1.1			
		誤差 Error	218	0.09	12.5			
	四高 27 号	家系 Family	13	1.07**	6.8	6.2	0.6	0.80
		年次 Year	4	29.16**	76.3			
		反復 Block	2	0.67*	0.8			
		誤差 Error	190	0.14	16.0			
平均 Mean					6.5	0.6	0.82	

df, 自由度; MS, 平均平方; VC, 分散成分の寄与率; σ_f^2 , 家系分散; σ_{fs}^2 , GE 交互作用分散; h_y^2 , 家系平均値の遺伝率; **, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$; ns, $p > 0.05$ 。式 (3) の線型モデルによる分散分析をおこなった。式 (1) の線型モデルによる分散分析から推定したクローン分散と GE 交互作用分散の割合を家系の分散成分 σ_f^2 にも適用し、 σ_f^2 と σ_{fs}^2 に分割した。

df, degree of freedom; MS, mean square; VC, percentages of variance component; σ_f^2 , variance component of family means; σ_{fs}^2 , variance component of GE interaction; h_y^2 , family mean heritability; **, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$; ns, $p > 0.05$. ANOVA was calculated by the linear model of eq.(3). σ_f^2 and σ_{fs}^2 were calculated by the ratio of variance component of clonal means and that of GE interaction from ANOVA result of the linear model of eq.(1).

ンの平均値は 136.8 ~ 225.3g であり、実生の平均値は 30.8 ~ 566.3g であった。実生では、地域間の変動が大きかったため、3 地域をまとめた値の 248.7g を共通の母集団平均として以後の解析に用いた。選抜集団である少花粉スギのクローンの予測値 (P_x) の実数変換値 (Y_x) は、日本海岸地域では 3.7g、四国地域では 11.7g となった。近畿・瀬戸内海地域ではマイナスの値となり、正確な予測値が得られなかった。少花粉スギの実生の予測値 (P_y) の実数変換値 (Y_y) は 112.9 ~ 118.6g となった。これらの値と実数変換した母集団平均値との比率は、クローンでは 2.3 ~ 5.2%、実生では 45.4 ~ 47.7% であった。すなわち、少花粉スギをクローンで普及した場合に、一般のスギを植えた場合の 5% 以下程度に、実生で普及した場合には 50% 以下程度に、それぞれ雄花重量を減少できることが示された。クローンの予測において、近畿・瀬戸内海地域では正確な予測値が得られなかったが、その原因として、調査データに含まれる不作年のデータの影響により母集団平均値が過小に推定されたことが考えられる。

遠藤・藤林 (2006) は、クローン検定林と実生検定

林における豊作年 3 年間の着花調査データを解析し、着花量が少ない上位系統を選抜した場合の雄花重量の減少効果について試算している。3 段階の異なる選抜割合で試算した結果、選抜集団の雄花重量は、クローン検定林では 8~53% に、実生検定林では 37~70% に減少することを報告している。このうち、本研究と同程度の選抜割合に相当する基準 (着花個体率 5% 未満) で試算した結果では、クローン検定林では対照の地スギの 8% に、実生検定林では地スギの 37% にそれぞれ雄花重量が減少することを示している。今回の試算結果では、クローンについては、遠藤らの報告した値と大きな開きは無かったが、実生については遠藤らの報告と比べ 10% ほど減少効果が少なく試算された。実生での試算結果の違いは、直接選抜と間接選抜の違いによるものと考えられる。すなわち、遠藤らは実生検定林の着花性評価をもとに上位の家系を直接選抜しているのに対して、本研究ではクローンの着花性の評価をもとに家系を間接選抜しており、親子間の遺伝相関を積算している分だけ遺伝獲得量が小さく算出されたものと考えられる。

Table 5 花粉の少ないスギ品種の選抜強度、クローンと家系の親子相関と遺伝相関、選抜前の母集団の雄花着花指数と雄花重量の平均、遺伝獲得量および選抜後の集団の雄花着花指数と雄花重量の予測値

Table 5 Intensity of selection of less pollen variety of Sugi, phenotypic and genetic correlation of offspring and one parent, genetic gain and predicted value of male flowering scores and male flower weights from response to selection.

地域 Region	i	$r_{x,y}$	$r_{gx,y}$	μ_x	クローン Clonal cuttings					実生 Progenies					
					母集団の平均 Population mean		選抜後の集団の予測値 Predicted values from response to selection			母集団の平均 Population mean		選抜後の集団の予測値 Predicted values from response to selection			
					雄花重量 Weight (g)	ΔG_x	P_x	Y_x (g)	母集団平均との比率 Ratio of Y_x / mean (%)	雄花重量 Weight (g)	ΔG_y	P_y	Y_y (g)	母集団平均との比率 Ratio of Y_y / mean (%)	
日本海岸 Japan Sea coast	1.71	—	0.83	1.39	159.1	0.34	1.04	3.7	2.3	1.16	30.8	0.16	1.53	112.9	45.4
近畿・瀬戸内海 Kinki and Setouti districts	1.67	—	0.86	1.20	136.8	0.46	0.74	—	—	1.59	149.1	0.14	1.54	117.7	47.3
四国 Sikoku island	1.30	—	0.56	1.56	225.3	0.44	1.11	11.7	5.2	2.31	566.3	0.14	1.55	118.6	47.7
全地域 All regions		0.41		1.38	173.8					1.69	248.7				

i, 選抜対象としたクローン数に対する花粉の少ないスギ品種の割合から求めた選抜強度; $r_{x,y}$, クローンと家系の親子相関; $r_{gx,y}$, クローンと家系の遺伝相関; μ_x , 雄花着花指数の全クローン平均値; ΔG_x , クローンの直接選抜による遺伝獲得量; P_x , クローンを直接選抜した場合の選抜後の集団の雄花着花指数の予測値; Y_x , P_x を個体あたりの雄花重量に実数変換した値; μ_y , 雄花着花指数の全家系平均値; ΔG_y , 実生の間接選抜による遺伝獲得量; P_y , 実生を間接選抜した場合の選抜後の集団の雄花着花指数の予測値; Y_y , P_y を個体あたりの雄花重量に実数変換した値。 P_x は式 (9) により、 P_y は式 (10) により計算した。雄花着花指数から雄花重量への実数変換には式 (12) を用いた。なお、実生では地域ごとの調査箇所数が少なかったため、母集団の平均値は 3 地域を統合して求めた。

i, intensity of selection of the less pollen variety of Sugi which is calculated from the proportion of the population included in the selected group; $r_{x,y}$, phenotypic correlation of offspring and one parent; $r_{gx,y}$, genetic correlation of offspring and one parent; μ_x , population mean of the male flowering scores of clonal cuttings; ΔG_x , genetic gain of direct selection of clone; P_x , predicted male flowering score of selected clones; Y_x , converted value of P_x to male flower weight; μ_y , population mean of the male flowering scores of progenies; ΔG_y , genetic gain of indirect selection of family; P_y , predicted male flowering score of selected families; Y_y , converted value of P_y to male flower weight. P_x was calculated by eq.(9) and P_y was calculated by eq.(10). Conversion from the male flowering scores to the male flower weight was performed by eq.(12). Since progeny test sites per region were few, population mean of male flowering scores of progenies were calculated with pooled data of 3 regions.

3. 実際の事業的普及に対応した予測結果の解釈

少花粉スギの普及方法としては、採種園産のさし木苗を利用する方式、および少花粉スギにより構成されるミニチュア採種園産の実生を利用する方式が取られている(岩見ら 2007, 中村・渡邊 2010)。前者の普及方法については、今回のクローンの予測結果がそのまま適用できるが、後者については、今回の実生の予測結果とは対応していない部分がある。今回の実生の予測モデルに用いた調査地は、精英樹採種園産の自然交配家系であり、着花性については無選抜の素材である。このため、そこから求めた遺伝獲得量は、母樹ごとの半兄弟家系間の遺伝的変動のみを考慮して計算しており、これは母樹の改良効果に相当する。しかし、実際のミニチュア採種園産の種苗は、両親ともに少花粉スギであるため、今回推定した母樹の改良効果に加えて、花粉親の改良効果も期待できるので、採種園構成クローンを改良した後の遺伝獲得量は、改良前の採種園で推定したものの2倍が見込まれる(Namkoong 1966)。したがって、少花粉スギで構成されるミニチュア採種園産種苗については、外部からの花粉の汚染が深刻でなければ、今回推定した実生の予測値と比べてさらに大きな雄花生産量の減少効果が期待できると考えられる。

実生で普及した場合の予測では、複数の試験地をまとめた解析ができなかったため、遺伝分散とGE交互作用分散を分離できなかった。そのため、実生については両分散の比率はクローンの解析から推定された比率と同じであると仮定して計算した。一般的に、環境の異質性に対する緩衝作用は遺伝変異が大きいほど高いと考えられるため、GE交互作用の生じやすさは産地、家系、クローンの順に大きくなるといわれている(Kleinschmit 1979)。したがって、実際は実生検定林のほうがGE交互作用分散が小さく、遺伝分散の割合が高いことが推測される。このため、実生で試算した遺伝獲得量は、実際よりも若干控えめな値の可能性はある。

本研究により、雄花着花性は系統間変異が大きいこと(Table 2)、および遺伝的支配が大きい形質であることが示された(Table 3, 4)。また、少花粉スギを植栽した場合に、どの程度の雄花生産量を減少可能かについて、クローンと実生の普及方法別に具体的な予測値を得ることができた(Table 5)。これらの知見は、少花粉スギの普及を推進する行政機関等が少花粉スギのユーザーへ説明する際の情報として、有効に活用されることが期待される。近年、全国規模の花粉飛散量のモニタリング調査データや風向等の気象データから数理モデルを構築し、都市部に飛散する花粉の発生源となる地域を推定する試みが進められている(林野庁 2009, 金指・鈴木 2010)。本研究の試算結果から、少

花粉スギをクローンで普及した場合に雄花の減少効果が特に高いことが示されたことから、花粉発生源と推定される地域にはさし木苗を優先して普及することが効果的であると考えられる。今後の課題としては、すでに生産の始まっている少花粉スギの着花性をモニタリングすることが必要である。また、雄花生産量は地域間の変動が大きいことが報告されていることから(林野庁 2009)、地域によって母集団平均が異なることが予想される。したがって、今回解析した関西育種基本区以外の地域についても、少花粉スギを植栽した場合の雄花生産量の減少効果を試算することが必要と考えられる。

謝辞

本研究で解析に用いた雄花着花性調査データのうち、関西育種場、山陰増殖保存園および四国増殖保存園のものは、関西育種場の職員が調査した。また、その他のデータについては、石川県林業試験場、福井県総合グリーンセンター、三重県林業研究所、滋賀県森林センター、兵庫県森林林業技術センター緑化センター、奈良県森林技術センター、鳥取県農林総合研究所林業試験場、岡山県農林水産総合センター森林研究所、山口県農林総合技術センター、愛媛県農林水産研究所林業研究センター、高知県立森林技術センターで行われた雄花着花性調査のデータを解析に用いさせていただいた。以上の関係各位に深く感謝申し上げます。

引用文献

- Adams, W. T., Aitken, S. N., Joyce, D. G., Howe, G. T. and Vargas-Hernandez, J. (2001) Evaluating efficacy of early testing for stem growth in coastal Douglas-fir. *Silvae Genet*, 50(3-4), 167-175.
- Burdon, R.D. (1977) Genetic correlation as a concept for studying genotype-environment interaction in forest tree breeding. *Silvae Genetica* 26, 168-175.
- 遠藤良太・小平哲夫・川村忠士・明石孝輝 (2001) スギ雄花量のクローン間変動量. 林木の育種「特別号」2001, 16-18.
- 遠藤良太・明石孝輝 (2003) ヒノキ採種園と次代検定林の雄花着花状況から推定した遺伝率と育種効果. *日林誌*, 85, 241-244.
- 遠藤良太・藤林範子 (2006) 千葉県におけるスギ精英樹の大豊作年の雄花着花性. *千葉森セ研報*, 1, 1-5.
- Falconer, D. S. and Mackay, T. F. C. (1996) *Introduction to quantitative genetics*, 4th edn.

- Addison Wesley Longman Limited, UK, 464pp.
- 後藤陽子・近藤禎二・安枝 浩 (1999) 関東地方周辺のスギ精英樹花粉における Cry j 1 含量の変異. 日本花粉学会会誌, 45 (1), 149-152.
- 岩見洋一・益子義明・田村景子・引田裕之 (2007) 花粉の少ないスギミニチュア採種園の雌雄花着花性と結果率について. 林木の育種「特別号」2007, 1-3.
- 金指達郎・鈴木基雄 (2010) 都市域への影響の高いスギ花粉放出源の推定. 日林誌, 92, 298-303.
- Kleinschmit, J. (1979) Limitations for restriction of the genetic variation. *Silvae genet*, 28(2-3), 61-67.
- 増田勝巳・小平哲夫・明石孝輝 (1993) 千葉県におけるスギ精英樹雄花量の遺伝的変動. 千葉林誌研報, 7, 1-10.
- 中村博一・渡邊敦史 (2010) 少花粉スギミニチュア採種園から生産した実生苗木の雄花着花特性について. 林木の育種「特別号」2010, 31-34.
- Namkoong, G., Snyder, E. B. and Stonecypher, R. W. (1966) Heritability and gain concepts for evaluating breeding systems such as seedling orchards. *Silvae Genet*, 15, 76-84.
- Ozasa, K., Dejima, K. and Takenaka, H. (2002) Prevalence of Japanese cedar pollinosis among schoolchildren in Japan. *Int. Arch. Allergy Immunol*, 128, 165-167.
- 林木育種センター (2010) 林木育種センター平成 21 年度年報. 林木育種センター, 174pp.
- 林野庁 (1994) 雄花着花性に関する調査実施要領. 平成 6 年林野普及 63 号林野庁長官通達.
- 林野庁 (2002) 雄花着花性に関する調査報告書. 林野庁, 308pp.
- 林野庁 (2009) 平成 20 年度スギ花粉発生源調査事業報告書 (平成 18 ~ 20 年度調査). 林野庁, 123pp.
- 斉藤真己・平 英彰 (2005) 雄性不稔遺伝子をヘテロ型で保有するスギ個体を用いたモデルミニチュア採種園の造成. 日林誌, 87, 383-386.
- 斉藤真己 (2009) 雄性不稔遺伝子を保有したスギの列状配置型室内ミニチュア採種園の有効性. 日林誌, 91, 168-172.
- 齋藤央嗣・明石孝輝 (1998) スギ雄花着生性の選抜効果. 日林論, 109, 359-362.
- 戸田忠雄・竹内寛興・西村慶二・藤本吉幸 (1996) 九州におけるスギ精英樹クローンの雄花着花性. 林育研報, 14, 77-88.
- 津田京子 (2007) 今後の花粉発生源対策の推進方策について—花粉発生源対策プロジェクトチーム検討報告—. 林木の育種, 225, 17-18.
- 横山敏孝・金指達郎 (1993) スギ人工林における雄花生産量と気象条件との関係. 日林論, 104, 445-446.