

## 論文

DNA マーカーにより同一遺伝子型を示す精英樹群内の形質評価値のバラツキ\*<sup>1</sup>武津英太郎\*<sup>2</sup>・松永孝治\*<sup>2</sup>・倉原雄二\*<sup>2</sup>・千吉良治\*<sup>2</sup>・倉本哲嗣\*<sup>2</sup>・渡辺敦史\*<sup>3</sup>・宮本尚子\*<sup>4</sup>・高橋 誠\*<sup>4</sup>

武津英太郎・松永孝治・倉原雄二・千吉良治・倉本哲嗣・渡辺敦史・宮本尚子・高橋 誠：DNA マーカーにより同一遺伝子型を示す精英樹群内の形質評価値のバラツキ 九州森林研究 68：61－65, 2015 九州育種基本区において DNA マーカーにより同一遺伝子型を示した精英樹群内における形質評価値のバラツキの程度を検討した。スギ精英樹 473 クローンを対象とし、SSR マーカー7 座により決定された遺伝子型により 362 遺伝子型にまとめられた。このうち 35 の遺伝子型は複数の精英樹を含むグループであり、グループ内の精英樹数は 2～18 であった。複数年の樹高・胸高直径および応力波伝播速度より推定した立木ヤング係数の遺伝子型値を形質評価値として対象精英樹について求めた。並べ替え検定によりグループ内の形質評価値のバラツキを全体の形質評価値バラツキと比較したところ、多くのグループで有意に小さいバラツキを示した。精英樹名ベースのモデルと SSR 遺伝子型ベースのモデルとで AIC を評価基準として比較したところ、SSR 遺伝子型ベースのモデルが良いことが示された。これらの結果と従来の報告に基づき、同一遺伝子型を示した精英樹群の今後の取り扱いについての議論を行った。

キーワード：スギ, 精英樹, 在来品種, 遺伝子型

## I. はじめに

スギの精英樹選抜は 1950 年代にはじまり、九州育種基本区でもこれまでに 633 個体が精英樹として選抜・保存されている。九州は古くよりさし木造林がさかんであり、多くのさし木品種が存在する。さし木品種は複数の遺伝子型が混在したクロンコンプレックスであるものや、単一クロンであるものが存在する（宮島 1989, 家入 2000, 草野ら 2006, 小山ら 2006, 松井ら 2013）。九州育種基本区において精英樹のうち 250 クロンがさし木造林地より選抜されており（戸田ら 1996）、広く普及している在来品種の存在を考えればそれらの一部は異なる造林地から選抜されたものであっても同一のさし木品種由来、さらには同一の遺伝子型である可能性がある。実際に久枝ら（2003）により、SCAR マーカーにより複数の精英樹が同一遺伝子型になることが示されている。

宮島（1989）は九州育種基本区における精英樹と在来品種との関係性をまとめ、精英樹の中から発根性でさらに選抜を行った場合には精英樹は在来品種由来の精英樹の割合が高くなり、結果として従来のさし木品種と近いものとなり精英樹選抜育種事業による品種改良の効果があまり期待できないこと、また採種園を経由した集団選抜法を適用する際には同一遺伝子型同士の交配による近交弱勢の危険があることを指摘している。

精英樹集団を九州育種基本区における育種母集団と考えた場合、それは人工交配や形質評価の対象集団であり、また遺伝資源として多様性の評価の基礎となる集団である。交配による次世代家系の育成時や採種園方式による普及時に近交弱勢等の負の影響の回

避や、形質評価にかかるコストの削減、精英樹あたりのデータ数の向上による解析精度の上昇などが期待できるため、同一遺伝子型を持つ精英樹群は単一と扱った方が利点が多いと考えられる。

一方で、これまでに行われた DNA マーカーによる分類では、DNA マーカーの種類により精英樹のグルーピングの結果が異なることが報告されている（小山 2006, 松井ら 2013）。DNA マーカーの種類・数などによりグルーピングの結果が異なることが想定されるため、DNA マーカーの結果のみに基づいて精英樹のグルーピングを行うことは問題がある。例えば実は異なる遺伝子型で異なる能力の精英樹を同一と認識してしまい、得られるべき改良効果を取りこぼしてしまう可能性が存在する。したがって、DNA マーカーによる遺伝子型の一致性と同時に、育種の対象となる形質評価値についてもその類似性を検討し総合的に判断することが望ましい。

これまでに、草野ら（2009）は在来さし木品種シャカインを構成する複数のクロン間の樹形・材質を比較し、その差は小さく、それらを同一と扱っても問題がないことを示している。しかしながら、これまでに DNA マーカーによる同一遺伝子型を示した精英樹群内の形質評価値のバラツキの程度については報告された例は少ない。

本研究では、成長形質と応力波伝播速度より求めた立木ヤング係数を対象形質とし、SSR マーカーにより同一遺伝子型を示したグループ内の形質評価値のバラツキの大きさについて検討を行った。

\*<sup>1</sup> Fukatsu, E., Matsunaga, K., Kurahara, Y., Chigira, O., Watanabe, A., Miyamoto, N., Takahashi M.: The variation of genotypic values in the groups of plus trees showing identical genotype by SSR markers.

\*<sup>2</sup> 森林総合研究所林木育種センター九州育種場 Kyushu Regional Breed. Office, Forest Tree Breed. Ctr., For. & Forest Prod. Res. Inst., Koshi, Kumamoto 861-1102.

\*<sup>3</sup> 九州大学大学院農学研究院 Fac. Agric., Kyushu Univ., Fukuoka 812-8581, Japan.

\*<sup>4</sup> 森林総合研究所林木育種センター Forest Tree Breed. Ctr., For. & Forest Prod. Res. Inst., Hitachi, Ibaraki 319-1301.

II. 材料と方法

森林総合研究所林木育種センター九州育種場（熊本県合志市、以下九州育種場）に植栽されているスギ精英樹について SSR マーカー7座により決定された遺伝子型（以下、SSR 遺伝子型）を用いた。この SSR 遺伝子型は Miyamoto *et al.* (2014) で決定され報告されたものであり、その詳細は Miyamoto *et al.* (2014) に記載されている。九州育種場内で管理されているスギ精英樹クローンのうち、クローン内に SSR 遺伝子型の混在が認められず、かつ後述の成長形質・材質形質における評価がなされた 473 精英樹を対象とした。

本研究で評価の対象とした形質は、樹高・胸高直径・応力波伝播速度である。樹高・胸高直径は九州育種基本区に設定されたスギのさし木の一般次代検定林の定期調査データを用いた。調査年次および使用された検定林数は、5年次（141 検定林）、10年次（140 検定林）、15年次（143 検定林）、20年次（106 検定林）、30年次（96 検定林）である。5年次は樹高のみを用いた。各検定林あたりの精英樹数は6~59クローン（平均22.3クローン）、各検定林の反復数は2~6（平均2.70）であった。各反復内には各精英樹が複数本植栽されているが、その本数・測定本数は検定林・年次により異なる。各反復内の各精英樹の平均値（プロット平均値）としてまとめられたデータにより、各精英樹の評価値を求めた。

応力波伝播速度は、九州育種場内および国有林内（熊本県御船町）に設定されている2箇所のスギ精英樹の育種素材保存園において測定されたデータを用いた。測定時の林齢は17年次および16年次であった。測定精英樹数は473クローンおよび79クローン、測定本数はクローンあたり1~2本（平均1.96本）およびクローンあたり1~3本（平均2.79本）であった。測定は TreeSonic (Fakopp Enterprise, ハンガリー) により行い、各個体について2方向より伝播時間の測定を行いその平均値を用いた。トランスデューサー間の間隔は1mであった。算出された応力波伝播速度を基に、池田ら（2000）に従い立木ヤング係数を推定した。

検定林での結果に基づき各精英樹の評価値（さし木としての評価の場合には Clonal value もしくは Genotypic value、以下、遺伝子型値）を求める際、近年では線形混合モデルに基づき求められた BLUP 値を遺伝子型値として用いることが多い (White *et al.* 2007)。本研究では以下の式に従い、遺伝子型値の推定を行った。成長形質においては以下のモデルを用いた。

$$Y_{ijk} = \mu + E_i + G_j + GE_{ij} + e_{ijk} \quad \dots (1)$$

ここで、 $Y_{ijk}$  は検定林  $i$  における精英樹  $j$  のプロット  $k$  での平均値、 $\mu$  は総平均、 $E_i$  は検定林  $i$  の効果（固定効果）、 $G_j$  は精英樹  $j$  の効果（変量効果）、 $GE_{ij}$  は検定林  $i$  と精英樹  $j$  の交互作用の効果（変量効果）、 $e_{ijk}$  は残差である。立木ヤング係数は、以下のモデルを用いた。

$$Y_{ijk} = \mu + E_i + G_j + GE_{ij} + e_{ijk} \quad \dots (2)$$

ここで、 $Y_{ijk}$  は試験地  $i$  の精英樹  $j$  における個体  $k$  の個体値、 $E_i$  は総平均、 $G_j$  は試験地の効果（固定効果）、 $GE_{ij}$  は精英樹の効果（変量効果）、 $e_{ijk}$  は試験地と精英樹の交互作用の効果（変量効果）、は残差である。両モデルにおいて、残差分散は検定林・

試験地毎に異なる値を仮定し、

$$var(e) = R = \oplus_{i=1}^s R_i = \begin{bmatrix} R_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & R_2 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & R_s \end{bmatrix}$$

$$R_i = \sigma_{e(i)}^2 I_{n(i)}$$

とした。ここで、 $R_i$  は検定林（試験地） $i$  における残差行列、 $\sigma_{e(i)}^2$  は検定林（試験地） $i$  における残差分散、 $I_{n(i)}$  は検定林（試験地） $i$  における測定データ数  $n$  の単位行列である。

仮定したモデルより各精英樹の効果の BLUP 値を推定し、遺伝子型値とした。推定には統計パッケージ ASReml (VSN International 社, イギリス) を用いた。

同一の SSR 遺伝子型を示した精英樹グループ内のバラツキが精英樹全体のバラツキよりも小さいかどうかを検討するために並べ替え検定を行った。並べ替え検定は、各精英樹グループの評価形質毎に行った。対象とした形質評価値それぞれについて、同一の SSR 遺伝子型を示したグループ内の形質評価値の標準偏差と

表-1. 同一の SSR 遺伝子型を示した精英樹のグループ

A	C	F
県浮羽3号	県阿蘇7号	県始良9号
県浮羽4号	県竹田5号	県始良11号
県浮羽7号	県竹田15号	県始良12号
県佐伯1号	県三重1号	県始良35号
県竹田3号	県東臼杵21号	県川辺6号
県竹田4号	県東臼杵36号	県日置7号
県竹田6号	県西臼杵3号	県薩摩14号
県竹田9号	県鹿児島1号	
県竹田11号	県始良25号	G
県国東5号	県始良29号	県熊毛2号
県四日市1号	県始良30号	県熊毛6号
県四日市3号	県始良42号	県熊毛7号
県玖珠1号	県始良49号	県熊毛8号
県玖珠2号	県薩摩17号	県熊毛9号
県玖珠3号		県熊毛10号
県玖珠4号	D	H
県玖珠12号	県浮羽8号	県日出3号
玖珠署3号	県浮羽9号	県児湯2号
	県浮羽10号	県始良1号
B	県八女10号	県始良14号
県佐伯9号	県田川1号	県熊毛23号
県東臼杵10号	県田川2号	
県東臼杵11号	県田川8号	I
県日南1号	県甘木4号	県始良23号
県日南4号	福岡署2号	県肝属6号
県日南7号		県肝属7号
県児湯1号	E	県肝属9号
宮崎署1号	県佐伯13号	川内署1号
都城署5号	県竹田14号	
飫肥署1号	県東臼杵15号	J
飫肥署4号	県始良16号	県東臼杵6号
飫肥署6号	県始良19号	高岡署1号
飫肥署11号	県薩摩3号	県薩摩1号
県始良2号	県薩摩5号	県薩摩4号
大根占署1号		
川内署3号		

4個体以上で構成されたグループを示した。本研究で対象とした473精英樹より得られたグループである。

全精英樹の形質評価値の標準偏差を求め、その差を検定統計量  $\theta_0$  とした。全精英樹の形質評価値を求めるにあたり、対象とした精英樹グループ以外の精英樹グループについては任意に選んだ1精英樹のみの形質評価値を用いた。以下の過程を10000回繰り返した。形質評価値に付随する精英樹名のラベルをランダムに並べ替える；精英樹グループ内の形質評価値の標準偏差と全精英樹の形質評価値の標準偏差の差を統計量  $\theta_i$  として求める； $\theta_0$  と  $\theta_i$  を比較する。 $\theta_i$  が  $\theta_0$  よりも小さい値を示す頻度を  $p$  値として求めた。

遺伝子型値を求める際に、精英樹名を要因としたモデル（以下、精英樹名ベースモデル）と SSR 遺伝子型を要因としたモデル（以下、SSR 遺伝子型ベースモデル）とで、どちらが良い予測ができるのかを比較するために AIC によるモデル選択を行った。式 1（成長形質）および式 2（立木ヤング係数）において、精英樹名の代わりに SSR 遺伝子型を用いたモデルを SSR 遺伝子型ベースモデルとし AIC を求め、精英樹ベースモデルの AIC との比較を行い AIC の小さいモデルを選択した。比較するモデル間でパラメータ数は変わらないため、最大対数尤度が大きいモデルを選択することと同義となる。

### Ⅲ. 結果

473 精英樹は、SSR マーカーによるタイピングでは 362 の SSR 遺伝子型にまとまった。同一の SSR 遺伝子型に複数精英樹が含まれたグループは 35 グループで、グループ内の精英樹数は 2～18 であった。グループ内精英樹数が 4 以上のグループについて一覧を表-1 に示した。

図-1 に全精英樹の 20 年時樹高の遺伝子型値と立木ヤング率

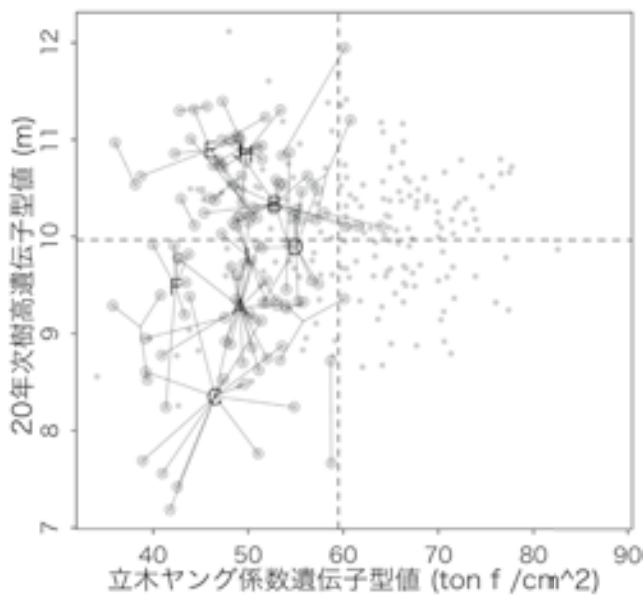


図-1. 立木ヤング係数の遺伝子型値と 20 年次樹高の遺伝子型値の関係と其中における同一 SSR 遺伝子型を示したグループのバラツキ

各点は精英樹を示す。n= 473。同一 SSR 遺伝子型を示したグループは、その重心から線で結んでいる。図中のアルファベットは 4 個体以上が属するグループを示し、その構成は表-1 に記載している

の遺伝子型値の分布およびその中の各精英樹グループの位置を示した。同一 SSR 遺伝子型を示したグループ内の精英樹は比較的近傍に位置し、精英樹全体のバラツキと比較して各グループのバラツキは小さいことが観察された。

並べ替え検定の結果を形質評価値毎に図-2 に示した。グループ内精英樹数が 4 以上のすべてのグループ（計 10 グループ）は、

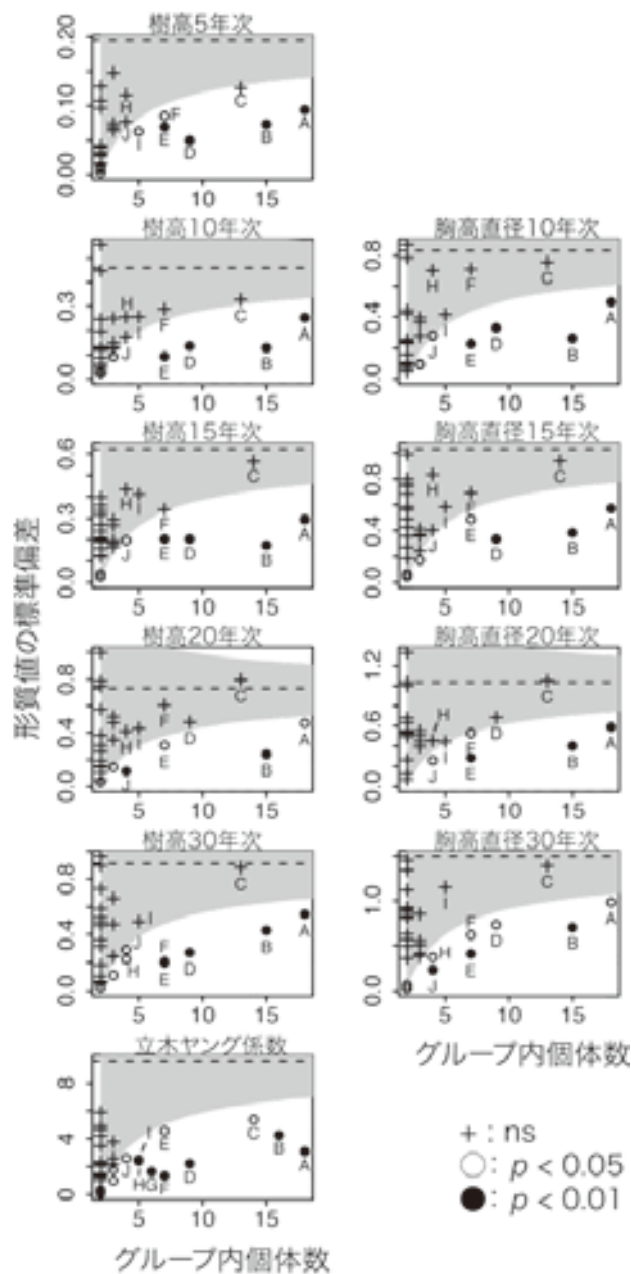


図-2. 同一 SSR 遺伝子型を示した精英樹グループ内の形質評価値（遺伝子型値）の標準偏差の分布

横軸はグループ内個体数。縦軸は標準偏差で単位は樹高が m、胸高直径が cm、立木ヤング係数は ton f/cm<sup>2</sup>。各グラフ間で同一のアルファベットは同一のグループであることを示す。同一グループであっても形質によっては形質評価値が欠損している精英樹があるため、グループ内個体数は異なる。並べ替え検定の結果の  $p$  値に基づきマーカーが異なる。灰色の領域はモンテカルロシミュレーションにより精英樹全体から対応する個体数をランダムに取り出した場合の形質評価値の標準偏差の下側 95% 区間を示す。点線は対象精英樹集団の標準偏差を示す。

立木ヤング係数においてグループ内の標準偏差が精英樹全体の標準偏差より有意 ( $p < 0.05$ ) に小さいことが示された。樹高・胸高直径においても、グループ内精英樹数が4以上のグループの多くは有意に標準偏差が小さいことが示された。その一方、立木ヤング率と比較するとバラツキが有意に小さくならないグループの割合は高かった。また、グループ内個体数が14のグループ(図表中のグループC)は樹高・胸高直径についてすべての年次でバラツキは精英樹全体のバラツキと比較して差があるとはいえない ( $p > 0.05$ )。

それぞれの形質について精英樹名ベースモデルと、SSR 遺伝子型ベースモデルでのそれぞれにおいて AIC を比較したところ、すべての形質において SSR 遺伝子型ベースモデルが小さい値を示した。

#### IV. 考察

##### 1. DNA マーカーによる遺伝子型

九州育種基本区においてはさし木造林地帯から選抜された精英樹クローンが多く、同一の在来品種由来であり、さらにはクローンである可能性が指摘されてきた(宮島 1989)。これまでに久枝ら(2003)により九州育種基本区の精英樹のうち589精英樹について SCAR マーカーによる遺伝子型が報告されており、複数の精英樹が同一の遺伝子型になることが報告されている。また、精英樹の一部について、SSR マーカーを使った報告(松井ら 2013)、RAPD マーカーを使った報告(小山 2006)があり、同様に複数の精英樹が同一遺伝子型を示すことが報告されている。

本報告においても、対象とした精英樹は複数の精英樹が同一の SSR 遺伝子型となった。本報告で用いた7座の SSR マーカーの Probability of identity は  $0.0283 \sim 0.0024$  であり(Miyaomoto *et al.* 2014)、マーカー間の独立を仮定した場合の7マーカーの累積の Probability of identity は  $1.26 \times 10^{-15}$  となり非常に小さい。今回同一 SSR 遺伝子型のグループ内の精英樹数は2から18まで分布していたが、2精英樹のグループであっても偶然同一の SSR 遺伝子型になったとは考えられず、すべてが同一さし木品種からの同一クローンもしくは遺伝的に非常に近縁な個体群からの選抜に由来すると考えられる。

##### 2. 遺伝子型と形質評価値のバラツキの関係

過去に、同一の DNA 遺伝子型を示したクローン間の形質のバラツキを対象とした研究は少ない。戸田ら(1996)は、雄花着花性について精英樹の品種区分に基づき同一品種に区分された精英樹グループ内のバラツキを比較し、一部のグループにおいてはバラツキが小さいことを示したが、DNA マーカー等に基づいた分類の結果ではない。

本研究では複数の形質評価値を対象に同一 SSR 遺伝子型を示したグループのバラツキと精英樹全体のバラツキとを並べ替え検定により比較検討した。すべてのグループはすべての形質においてそのバラツキは対象精英樹集団のバラツキよりは小さい値であり、総じてそのバラツキは小さいと判断される。また、4個体以上の精英樹が属するグループにおいて、多くの形質評価値のバラツキは精英樹全体のバラツキより有意に小さいことが示された。グループ内の個体数が少ない場合にはその個体数をランダムに取

り出した場合の信頼区間は広くなり、結果として検定における  $p$  値は大きくなり、同時に第2種の過誤は生じやすくなる。したがって、 $n=2\sim3$ の多くのグループではそのバラツキは有意に小さいとは判断されなかったと考えられる。これらのグループについては、更に個別の試験地での検討が必要と考えられる。

一方で、多くの精英樹が所属するグループでもバラツキが小さいとはいえないグループも認められ、また形質により結果が異なる場合もあった。立木ヤング係数と相関の高いヤング率は遺伝率が高く、遺伝と環境の交互作用は少ないと報告されている(Fujisawa *et al.* 1994)。本報告では立木ヤング係数は、少数の試験地(2試験地)で測定されたこと、さらに立木ヤング係数の高い遺伝性により、同一 SSR 遺伝子型グループのバラツキは小さくなったと考えられる。またその一方で、バラツキの大きいグループには形質特性が大きく異なる遺伝子型が混在しているが本研究で用いた SSR マーカーでは区別できていない可能性もあり、個別に検討が必要である。

AIC によるモデルの比較の結果では、実際に形質評価を行う上で精英樹名ベースで解析を行うよりも SSR 遺伝子型ベースで行う方が良いことが示された。実際の形質評価を行う上でも同一の SSR 遺伝子型を示した精英樹グループは同一に扱った方が好ましいことが示された。

本研究では、検定林および育種素材保存園における調査データを基に形質評価値を推定した。しかしながら、検定林の全個体および育種素材保存園の一部の個体については SSR マーカーによるタイピングを行っていない。したがって、一部に間違った精英樹名のラベルが付けられていた場合には、それらは形質評価値の誤差を大きくする要因となり、本研究においてそれらは排除できていない。しかし全検定林の個体を DNA マーカーによりタイピングをすることは事実上不可能である。次世代育種を進めていく上で基礎となるのは検定林におけるデータであり、その中の類似性で精英樹群の取り扱いについて判断していくことは必要であると考えられる。一方、本研究では同一 SSR 遺伝子型を示したグループ内の全精英樹を含めたバラツキのみを検討したが、個別に見ると同一グループ内でも特定の精英樹のみが異なる形質を示す可能性もあり、実際の判断を行うためにはグループ毎のより詳細な解析が求められる。

##### 3. 次世代育種に向けた系統管理

現状では DNA マーカーを使った遺伝子型の一致の確認に限界があり、決定論ではなく確率論でしか述べることができない(Butler 2009)。DNA マーカーは全ゲノムのほんの一部を比較しているだけであり、完全に同一であると決定付けることは全ゲノムを解読しない限りは不可能である。さらに、O'Connell と Ritland (2004) は SSR マーカーを用いて体細胞突然変異がある程度の割合(座毎  $3.03 \times 10^{-5} \sim 4.03 \times 10^{-3}$ )で起こることをベースで報告しており、すぎさし木品種においても体細胞突然変異が起きていると想定するのが妥当である。体細胞突然変異や非常に近縁な個体の存在を考慮にいたした場合、マーカー数に比例して検出される遺伝子型数は増加していくことが想定される。したがって、「完全に同一遺伝子型」かどうかではなく、同一と扱って差し支えない現実的な線引きをどこかで行う必要がある。

現実的に次世代育種を進める上での得失を考えると、DNA

マーカーにより同一遺伝子型を示した精英樹グループを1単位として扱うことにより、人工交配における近交弱勢等の悪影響を防ぐことができ、また形質評価においてもコストの削減・効率化が可能となる。また、本研究で示されたように主要な形質においてその同一SSR遺伝子型内のバラツキは大きくないために、仮に非常に近縁な個体群や体細胞突然変異等の影響で実は異なる遺伝子型を同一と扱ったとしても、育種上重要な形質を示す遺伝子型を取りこぼす危険性は少ないと考えられる。

DNAマーカーの用途には由来不明の個体のクローン鑑定・親子鑑定も考えられる。しかしながら現状では由来不明の個体がDNAマーカーで精英樹と同一遺伝子型を示しても、それが複数の精英樹と一致する場合は、DNAマーカーの結果のみでどの精英樹なのか認定することは難しい。現実的対応としては、それまでに系統管理されていたことを前提に、間伐の実施や枯死木の発生等により系統が不明確になった場合に、植栽図等の台帳情報といった増殖・植栽等の過去の経緯に関する情報とDNAマーカーの結果を組合せて照合することで、どの精英樹であるかを認定できると考えられる。一方、近年Breeding without Breeding (El-Kassaby and Lstiburek 2009) という考え方が提案され試行が始められており、日本でも取り組まれようとしている。その中では片親もしくは両親が不明の個体についてのDNAマーカーによる遺伝子型の決定と親子鑑定による親子関係の再構築が鍵となる。これをさし木品種が多い九州育種基本区で進めていく際に、親が同一遺伝子型を示す精英樹グループと一致した場合には現行の「精英樹名」で管理していくには困難が想定される。今後の検討が必要であるが、九州育種基本区においては「精英樹」単位での把握ではなく、「遺伝子型」単位で把握していくことも一案と思われる。今後、このような新たな局面に対応するためにも、新たなDNAマーカーの開発も含め、系統管理に必要なDNAマーカーの数や精度、それらに立脚した新たな系統管理について、技術開発と適用方法といった多面的な観点からの検討が必要であると考えられる。

## 謝辞

遺伝資源特性調査として応力波伝播速度の測定を行っていた九州育種場遺伝資源課の皆様、および次代検定林の設定・管理・調査を行っていただいた国有林・各県・九州育種場のこれまでの関係者の皆様に深く感謝いたします。

## 引用文献

- Butler JM (2009) DNA 鑑定とタイピング, 560 pp, 共立出版, 東京.
- El-Kassaby Y, Lstiburek M (2009) Genet Res 91: 111-120.
- Fujisawa Y *et al.* (1992) Mokuzai Gakkaishi 38: 638-644.
- 久枝和彦ほか (2003) 九大演報 84: 59-71.
- 家入龍二 (2003) 日林誌 85: 142-146.
- 池田潔彦ほか (2000) 木材学会誌 46: 558-565.
- 小山孝雄 (2006) 鹿児島県林試研報 9: 1-6.
- 草野僚一ほか (2009) 日林誌 91: 259-265.
- 草野僚一ほか (2006) 日林誌 88: 169-173.
- 松井由佳里ほか (2013) 日林誌 95: 220-226.
- 宮島寛 (1989) 九州のスギとヒノキ, 274 pp, 九州大学出版会, 福岡.
- Miyamoto N *et al.* (2014) J For Res DOI: 10.1007/s 10310-014-0460-3.
- O'Connell LM, Ritland K (2004) J Hered 95: 172-176.
- 戸田忠雄ほか (1996) 林育研報 14: 77-88.
- White TL, Adams WT, Neale DB (2007) Forest Genetics, 682 pp, CABI Publishing, Oxfordshire.
- (2014年11月25日受付; 2015年1月2日受理)