

## 論文

# 間伐が次世代精英樹候補木の選抜に与える影響 —九州育種基本区における検討事例—\*1

武津英太郎\*2・松永孝治\*2・倉原雄二\*2・栗田 学\*2・倉本哲嗣\*2

武津英太郎・松永孝治・倉原雄二・栗田 学・倉本哲嗣：間伐が次世代精英樹候補木の選抜に与える影響 —九州育種基本区における検討事例— 九州森林研究 71：15－18，2018 次世代精英樹候補木の前方選抜は、成長等の育種対象形質に優れた系統同士の後代集団より両親の形質を受け継ぎ両親よりも優れた形質を持つ個体を選抜する重要なプロセスである。本研究では選抜対象集団である育種集団林における間伐が前方選抜に与える影響について検討した。実際の育種集団林における実データを使った解析とシミュレーションにより、選抜時の指標となる遺伝率や遺伝的獲得量等の変化について解析を行った。実データによる解析では、実際に行われた間伐では成長の悪い家系が高い割合で間伐されており、結果として遺伝率が低く推定されることが示された。また、選抜される個体も間伐前と間伐後で異なることが示された。シミュレーションより列状間伐では遺伝率はあまり変化しないが劣勢木間伐により遺伝率は低下することが示され、また、遺伝獲得量の低下も劣勢木間伐のほうが大きいことが示された。本研究により、次世代精英樹候補木を前方選抜するにあたり間伐の影響を考慮する必要があることが示された。

キーワード：前方選抜，間伐，遺伝率

## I. はじめに

林木育種において次世代精英樹候補木の前方選抜は、成長等の育種対象形質に優れた系統同士の後代集団より両親の形質を受け継ぎ両親よりも優れた形質を持つ個体を選抜する重要なプロセスである（高橋ほか，2016）。前方選抜を行うために、両親の交配より得られた実生個体群から成る林分を育種集団林として設定した後、各個体の形質評価を行い優れた個体を選抜するまで数年から数十年の期間をかける。選抜までに必要な期間についてこれまでに研究が進められているが（三浦ほか，2008；松永ほか，2008；Fukatsu *et al.*, 2013）が、その期間は対象とする形質によっても異なりまだ明確な答えは得られていない。前方選抜までに必要な期間の内に、育種集団林によっては林分としての健全性を保つために間伐が行われることがある。間伐が次世代精英樹候補木の前方選抜に及ぼす影響についての研究は少ない。過去には Matheson and Raymond (1984) が後代検定林における間伐の影響についての検討を行っている。一方で前方選抜における個体の遺伝的能力の推定への影響についての報告はなされていない。本報告では、実データの解析とシミュレーションにより間伐の前後で前方選抜される個体群とその選抜指標がどのように変化するかについて明らかにすることを目的とする。

## II. 調査地と方法

実データを用いた解析は、九熊本第 110 号（佐賀県吉野ヶ里町）、九熊本第 122 号（大分県中津市）、九熊本第 126 号（長崎県雲仙市）、九熊本第 129 号（宮崎県国富町）の 4 箇所のスギ育種

集団林を対象とした。これらの育種集団林は精英樹同士の人工交配家系もしくは自然受粉家系が 19～56 家系、個体数で 1350～2100 個体が植栽された。これらの育種集団林において林齢 15 年次から 20 年次の間に定性間伐（劣勢木間伐）が行われた。間伐は家系等の育種的な背景は考慮されずに育種集団林周囲の同齡林分と同様の基準で行われた。15 年次と 20 年次にそれぞれ定期調査で樹高が測定され、また残存本数が記録されている。15 年次に生存しており 20 年次に消失していた個体を間伐個体とし、15 年次のすべての個体を含むデータセット（間伐前データ）と、20 年次に消失していた個体のデータを削除したデータセット（間伐後データ）を作成した。

間伐前、間伐後のデータセットについて、以下の線形混合モデルを仮定した。

$$y_{ijkl} = \mu + B_i + G_j + G_k + S_{jk} + BS_{ijk} + e_{ijkl} \quad \dots [1]$$

ここで  $y_{ijkl}$  は個体値、 $\mu$  は総平均値、 $B_i$  はブロック  $i$  の効果、 $G_j$  は母親  $j$  の効果、 $G_k$  は父親  $k$  の効果、 $S_{jk}$  は母親  $j$  と父親  $k$  の特定組合せ能力の効果、 $BS_{ijk}$  はブロック  $i$  と両親の組合せの効果（プロットの効果）、 $e_{ijkl}$  は残差である。モデルを元に間伐前後のデータセットについて各要因の分散成分を REML 法により推定し、また個体の育種価を BLUP 法により推定した（佐々木，2007）。推定には統計パッケージ ASReml (VSN International 社、イギリス) を用いた。以下の式により遺伝率 ( $h^2$ ) を求めた。

$$h^2 = \frac{4\sigma_g^2}{2\sigma_g^2 + \sigma_s^2 + \sigma_p^2 + \sigma_e^2} \quad \dots [2]$$

ここで  $\sigma_g^2$  は両親の一般組合せ能力の分散、 $\sigma_s^2$  は特定組合せ能力の分散、 $\sigma_p^2$  はプロットの効果の分散、 $\sigma_e^2$  は残差分散である。

\*1 Fukatsu, E., Matsunaga, K., Kurahara Y., Kurita, M. and Kuramoto, N. : The effect of thinning on the selection of second generation plus trees: A case study in Kyushu breeding region.

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

表-1. 実データにおける間伐前と間伐後の選抜指標

育種集団林名称	15年次平均樹高	遺伝率		選抜個体数	共通選抜個体の割合	育種価の相関	樹高遺伝獲得量 (m)		遺伝獲得量の減少 (%)
		間伐前	間伐後				間伐前	間伐後	
九熊本第110号	10.7	0.104	0.058	42	0.595	0.945	0.51	0.48	5.9
九熊本第122号	11.6	0.229	0.158	29	0.382	0.855	1.07	0.96	10.2
九熊本第126号	11.6	0.232	0.102	27	0.910	0.782	1.34	1.31	2.1
九熊本第129号	12.6	0.631	0.061	27	0.667	0.764	1.74	1.62	7.3

間伐前データセットと間伐後データセットとの間で、遺伝率の変化、個体育種価の相関係数、共通に選抜される個体の割合、遺伝的獲得量の変化について検討を行った。個体育種価の相関係数は、間伐後に残存していたすべての個体についての積率相関係数を求めた。共通に選抜される個体の割合は、それぞれのデータセットで求められた樹高の育種価を基準に上位2%の個体を選抜した場合に両データセットで共通に含まれた個体として求めた。遺伝的獲得量は、両データセットでそれぞれで選抜された個体の間伐前データセットで求められた育種価の平均値として求めた。

シミュレーションのために、九州育種基本区の育種集団林19箇所の15年次樹高データより式[1]のモデルに基づいて分散成分を求めた。その結果、育種集団林毎の相加的遺伝分散の平均値は0.66、相加的遺伝分散以外の分散の総和の平均値は1.67となった。また、家系毎の分散の等分散性をBartlett検定により検定したところ、19箇所中15箇所で帰無仮説は棄却された。家系・検定林毎に標準偏差を求め、その標準偏差の標準偏差を検定林毎に求めて平均したところ、0.28となった。これらのパラメータを用いて以下の方法によりシミュレーションデータを作成した。まず、8親のハーフダイヤレル、28組合せで組合せあたり36個体、計1008個体を仮定した。これらの個体は36行×28列の行列にランダムに配置した。これらの個体の親の真の育種価 $P$ は $P_i \sim N(0, \sqrt{0.66})$ とした。ここで $a \sim N(\mu, \sigma)$ は変数 $a$ が平均 $\mu$ 、標準偏差 $\sigma$ の正規分布に従うことを示す。個体のメンデルアンサンプリングの効果 $m_i$ はメンデルアンサンプリング効果分散は両親が遺伝的に血縁がない場合には遺伝分散の半分と推定されることから(MRODE 2005)、 $m_i \sim N(0, \sqrt{0.66/2})$ とした。また、家系毎の残差の標準偏差 $\sigma_{(fe)i}$ は $\sigma_{(fe)i} \sim N(\sqrt{1.67 - 0.66/2}, 0.28)$ とし、家系 $j$ の個体毎の残差 $e_i$ は $e_i \sim N(0, \sigma_{(fe)j})$ とした。個体の真の育種価は

$$a_i = a_j + a_k + m_i$$

とした。ここで $a_i$ は個体 $i$ の真の育種価、 $a_j$ は母親 $j$ の真の育種価、 $a_k$ は父親 $k$ の真の育種価、 $m_i$ は個体 $i$ のメンデルアンサンプリングの効果である。個体の表現型値は

$$y_i = \mu + a_i + e_i$$

とした。

間伐は、2種類の方法を試行した。間伐率は0.33とし、個体の表現型値の小さいものから順に間伐率に達するまで行う劣勢木間伐と、列について2残1伐の列状間伐である。両者の間伐様式にそれぞれについてシミュレーションデータセットを生成し、間伐前・間伐後の表現型値について、実データの解析と同様の方法で分散成分および個体の育種価の推定値を求めた。真の個体の育種価と推定育種価との相関係数、上位3%の個体を選抜した場合に真の育種価上位3%個体と共通な個体の割合、真の育種価

上位3%の真の遺伝的獲得量との比を求めた。シミュレーションは間伐様式毎に1000回行った。乱数発生を含むシミュレーションは統計パッケージRを使って行った。なお、本報告では個体間の競争の影響は仮定していない。

### Ⅲ. 結果と考察

対象としたスギ育種集団林4箇所において、15年次から20年次にかけての本数減少率は25.8%~36.4%(平均31.3%)であった。このほぼすべてが間伐によるものと考えられる。間伐の前後での個体の減少の様子を図-1に示した。成長の悪い個体が優先的に間伐されている様子が認められる。15年次の家系平均値と家系毎の間伐率の割合を図-2に示した。家系平均値と間伐率の関係は、1箇所を除き有意な負な相関が認められ、相関係数は-0.624~-0.830 ( $p < 0.001$ )であった。

遺伝率は間伐により減少し、最大の変化を示した九熊本第129号の場合には間伐前遺伝率0.631から間伐後遺伝率0.061と、約9割減少する結果となった(表-1)。共通で選抜された個体の割合は0.382~0.910となり、平均で約6割となり、間伐前に選抜された個体の4割は間伐の影響で選抜されなくなったことが示された。個体全体で見た場合の育種価の相関は0.764~0.945となった。間伐前の遺伝的獲得量に対する間伐後の遺伝的獲得量の減少は2.1%~10.2%であり、間伐前の育種価がより精度高く推定されていると仮定した場合、得られるべき遺伝的獲得量の約10%が失われるという結果となった。

シミュレーションの結果得られた間伐前遺伝率と間伐後遺伝率との関係を図-3に示した。列状間伐を試行した場合には間伐前

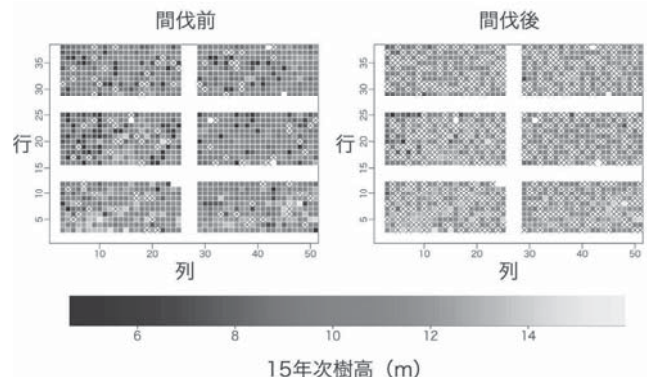


図-1. 育種集団林における個体配置と間伐の事例  
各セルは九熊本第126号における個体を示し、間伐前は15年次の個体配置、間伐後は20年次の個体配置を示す。色は15年次の樹高を示す。×はその時点で枯損または除間伐により個体が存在しないことを示す

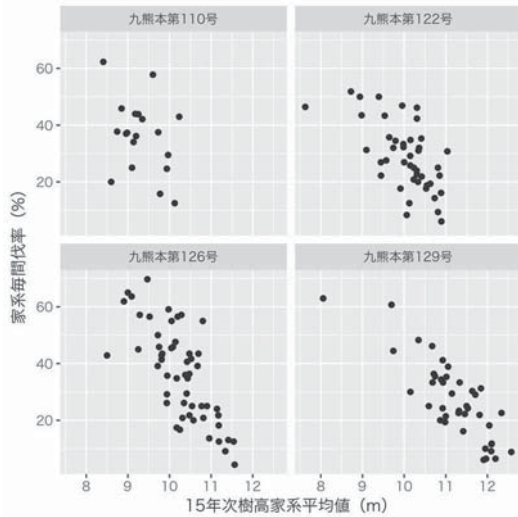


図-2. 樹高家系平均値と家系毎間伐率との関係プロットは1つの家系を示す。

後で遺伝率はほとんど変化しない一方で、劣勢木間伐を行った場合には多くの試行において間伐により遺伝率は低下した。間伐前遺伝率および間伐後遺伝率の平均値は、列状間伐で0.358および0.357、劣勢木間伐で0.360および0.170であった。真の育種価とBLUP法による推定育種価の相関係数を求めたところ(図-4)、間伐前および間伐後の平均値は、列状間伐で0.680および0.651、劣勢木間伐で0.684および0.567となり、劣勢木間伐により真の育種価と推定育種価との相関係数も低下することが示された。特に推定精度が悪い試行において低下の程度が大きかった(図-4)。真の育種価上位個体との共通選抜率について、間伐前および間伐後の平均値は、列状間伐で0.287および0.256、劣勢木間伐で0.295および0.256となり、平均値では列状間伐と劣勢木間伐に大きな差は見られなかった。バラツキをみると、

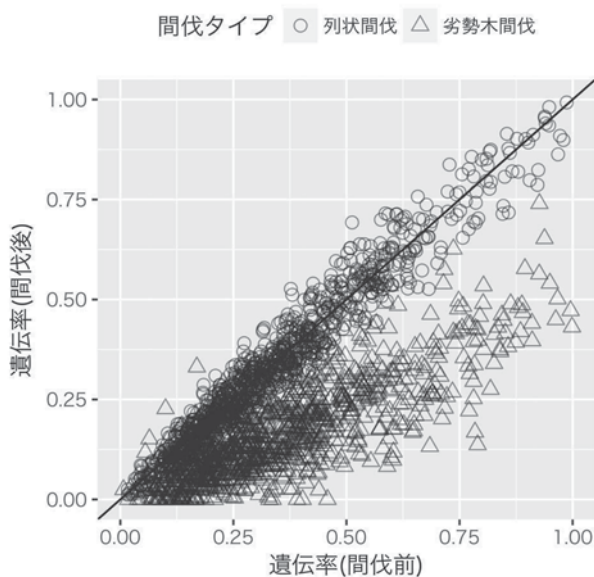


図-3. 間伐前と間伐後の遺伝率の違い異なるシンボルは異なる間伐様式を示す。間伐様式毎にn=1000

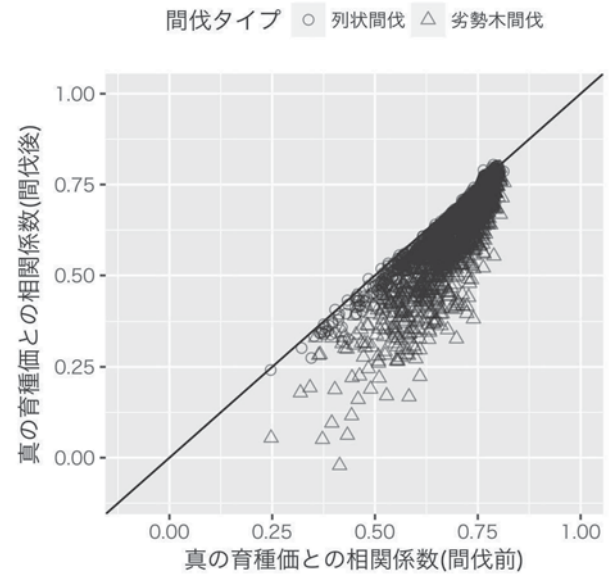


図-4. 間伐前と間伐後の真の育種価との相関係数の違い各シンボルは、真の育種価とBLUP法による推定育種価との相関係数を示し、異なるシンボルは異なる間伐様式を示す。間伐様式毎にn=1000

劣勢木間伐が低い値を示す試行が認められた(図-5)。0が下回る試行が存在するが、これは遺伝率が0となり推定育種価がすべての個体について0となった試行と考えられる。真の遺伝獲得量に対する推定育種価による遺伝獲得量の比は、間伐前および間伐後の平均値は列状間伐で0.630および0.596、劣勢木間伐で0.640および0.572となり、どちらも平均値では間伐様式による大きな差は見られなかった。バラツキをみると、試行により劣勢木が大きく低下する試行が見られた(図-6)。

今回対象とした育種集団林はすべて周囲の同齡林分と同様の施業がなされた箇所である。個体は単木混交でランダムに植栽されているため、家系単位でみると成長の悪い家系がより多く間伐されていることが示された。これにより遺伝率は大きく減少していた。これは、成長の悪い家系に属する個体のうち成長の悪い個体が重点的に選抜された結果、当該家系の平均値が相対的に上昇したために家系間差が減少したためと考えられる。Matheson and Raymond (1984) は後代検定試験地において列状間伐と劣勢木間伐を行い、劣勢木間伐の場合は遺伝率が上昇することを示している。彼らが用いたデータにおいては同一家系に属する個体が方型に植栽されており、家系ごとに同一の割合での間伐を行っており、本報告で示したような家系ごとに不均一な割合の間伐ではないために相違があると考えられる。九州育種基本区では家系ごとに不均一に間伐が行われているため、シミュレーションでも示されたように遺伝率は一般的に低下すると考えられる。遺伝率は、その対象集団において目的とする形質がどの程度遺伝しているかの指標であり、有効な選抜ができるかの判断基準となる。遺伝率が間伐により変化するという点については前方選抜を行うにあたって注意すべき点である。

前方選抜を行うにあたって、真の育種価との相関や得られる遺伝的獲得量も間伐により影響を受け、特に劣勢木間伐により低下する可能性があることがシミュレーションにより示された。真の

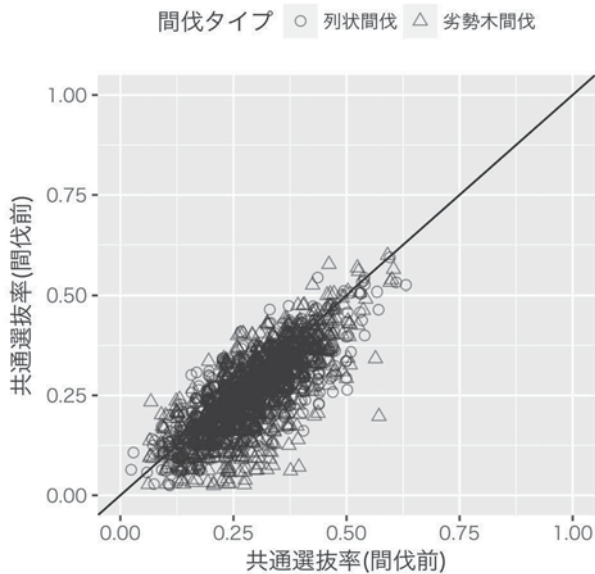


図-5. 間伐前と間伐後の真の育種価上位個体との共通選抜率  
各シンボルは、真の育種価に基づいて選抜した場合と BLUP 法による推定育種価に基づいて選抜した場合とで共通に選抜された個体の割合を示し、異なるシンボルは異なる間伐様式を示す。間伐様式毎に  $n=1000$ 。値が離散値となりシンボルが重なるため、可視化のためにノイズを加えている。

育種価に基づいて選抜した場合の上位個体と育種価の推定値に基づいて選抜した場合の共通割合が低い (図-4) ことから、育種価の推定は誤差が大きいことが示されているが、長い時間を必要とする林木育種においては前方選抜における個体の遺伝的能力の推定精度を上げることは重要であり、間伐の影響は考慮に入れる必要が高い。

今後実際に前方選抜を行うにあたって間伐の影響を考えると、とるべき方策はいくつか考えられる。一つは間伐が行われる前に早期に選抜を行うことである。これは早期選抜による伐期における獲得量の低下とのバランスを検討する必要がある。また、今回の結果より列状間伐のように家系や個体表現型値による偏りを持たないランダムな間伐は影響が少ないことが示された。一方で列状間伐では優れた個体が失われる可能性もある。間伐前に机上選抜により残すべき上位個体を定める等の方法が考えられるが、実際の間伐作業の支障となる可能性もあり、実行主体との調整も必要となる。もう一つは複数年次解析により間伐された個体の過去のデータも用いて育種価を推定する方法であろう。また、実際の前方選抜にあたっては、遺伝的多様性や複数形質を考慮に入れる必要がある。過去には Fedorkov *et al.* (2005) は間伐による後代検定林の遺伝的多様性の変化について検討している。本研究では樹高のみを対象とし、また遺伝的多様性については検討していない。今後、より現実の前方選抜の状況に合わせたシミュレーションが必要である。

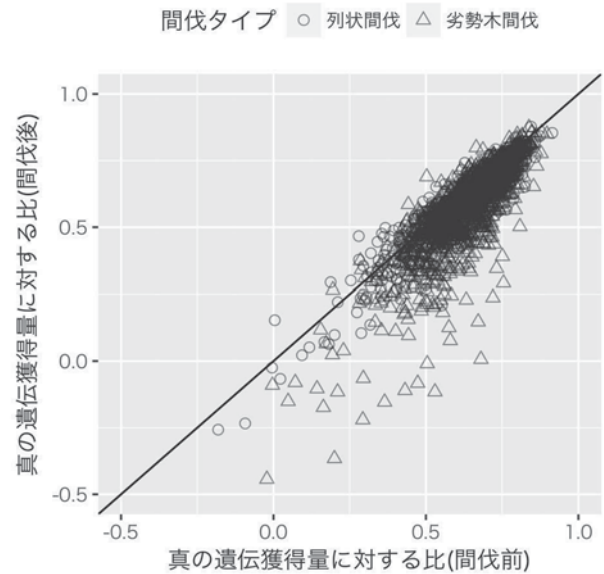


図-6. 間伐前と間伐後の真の遺伝獲得量に対する比  
各シンボルは、真の育種価に基づいて算出した遺伝獲得量に対する BLUP 法による推定育種価に基づいて算出した遺伝的獲得量の比を示し、異なるシンボルは異なる間伐様式を示す。間伐様式毎に  $n=1000$

#### IV. 謝辞

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

- Fedorkov A *et al.* (2005) *Silvae Genetica* 54: 185-189  
 Fukatsu E *et al.* (2013) *Ann For Sci* 70: 451-459  
 Matheson A, Raymond C (1984) *Silvae Genetica* 33: 125-128  
 松永孝治ほか (2008) 林木の育種 特別号: 1-4  
 三浦真弘ほか (2008) 林木の育種 特別号: 8-11  
 Mrode R (2005) *Linear models for the prediction of animal breeding values*, 344 pp, CABI Publishing, Cambridge.fr  
 Sasaki Y (2007) 変量効果の推定と BLUP 法, 489 pp, 京都大学学術出版会, 京都  
 (8) 高橋誠ほか (2016) *森林遺伝育種* 5: 127-133  
 (2017年11月11日受付: 2018年1月29日受理)