

スギ精英樹 3 クローンのダイアレル交配家系における ジベレリン処理による着花性の遺伝

鶴見 和恒・大庭喜八郎

Inheritance of Flowering Characteristics of 9 Families of Complete
Diallele Cross by 3 Plus Tree Clones of *Cryptomeria japonica* D. Don.
under the Gibberellin Treatment

Kazutsune TSURUMI and Kihachiro OHBA

論文目次

I. 緒言	129	IV. 総合考察	150
II. 材料および方法	130	摘要	151
III. 結果および考察	133	謝辞	152
1. 雌花と雄花の着生数の家系間差	133	引用文献	153
2. 樹冠における雌花・雄花着生 分布パターンの多項式解析	142	Summary	154

I 緒言

林木の交雑育種あるいは、採種園経営で重要なのは、雌雄花が共に着生することである。しかし、一般に針葉樹は花を自然に着生するには比較的長い年月を必要とし、交雑育種、選抜育種などの結果を得るためには非常に長い年月が必要になる。そこで、この育種期間の短縮のための人為的な着花制御が必要になる。このような背景をもとに、着花を人為的に調節する方法として、環状剥皮、針金による巻きしめ、根切りなどの着花促進技術が利用されてきた。このなかで、1958年に加藤ら¹⁰⁾によりジベレリンをスギ苗木の頂芽に直接投与することにより当年生の極めて若齢の苗木にも花芽を誘起させることが初めて明らかにされた。この報告を契機にして針葉樹に対するジベレリン処理による花芽の誘起に関する研究が盛んになった。これらの研究の結果、

スギ、ヒノキ、マツ類等、各樹種における種々のジベレリンによる花芽誘起の有効性が明らかにされた。スギについて例をあげると次のような報告がある。

ジベレリンの処理時期については、花芽分化期の直前に処理することが好ましく、6～7月に処理すると雄花が、7～8月に処理すると雌花が多く分化することが知られている⁶⁻⁹⁾。温度条件は、30℃付近で雄花が、20℃付近で雌花が分化しやすい^{3, 19, 20)}。また、青色除去光下では雌花が、赤色除去光下では雄花が多く着生する傾向が知られている^{21, 22)}。右田^{14, 18)}はジベレリン処理を行わない場合、自然日長で最も多く花芽を着生し、ジベレリン処理を施した場合では日長を16時間としたものが花芽を多く着生することを報告した。施肥に関しては窒素・燐酸が花芽の分化に影響することが報告されている^{4, 12, 13, 16, 17)}。土壌水分は、水分量が低い状態にあると花芽の分化が促進される^{2, 4, 15)}。

このように、ジベレリンの処理方法、花芽分化の機構および環境要因に関する研究については数多くの報告があるが、着花性の遺伝的な研究はあまり行われていなかった。スギにおいて着花性の遺伝性についての報告は、長坂・田淵²³⁾が最初であり、この報告の中でクローン間差にある程度の年次相関があることから、スギの着花性は遺伝的に支配されていることを認めた。また大庭²⁴⁾は、四国、九州、関東の精英樹クローン(計133クローン)を用いその種子生産量を調査し、着花結実性、雌雄性、ジベレリン処理効果に遺伝的影響の大きいことを示唆した。斎藤・河崎²⁵⁾は、雄親が共通のF₁家系とその親クローンを用いて、着花量および花性の遺伝について調査し、その遺伝性が強いことを示唆した。さらに同じ報告で、正逆交雑家系の調査から着花量は細胞質遺伝の関与は無いことを明らかにした。

これらの着花性の遺伝に関する研究をもとに、林木の遺伝、育種上の基礎および応用の両面の資料としての着花特性の遺伝を明らかにする目的で研究を行った。ここでの着花特性は、①雌花と雄花の性という質の問題、②樹冠における着花分布の形態的特性を取り扱った。

本研究での具体的な研究項目は、九州産精英樹3クローンによる完全ダイアレル交配で得られた9家系を用いて、雌花と雄花の性という質の問題では、雌花、雄花の着生数について調査しその遺伝について考察した。また、樹冠における着花分布の形態的特性の解析においては花の最多着生部位を最小2乗法による最適多項式を求めて、花芽着生分布パターンとし、その遺伝について検討した。

II 材料および方法

1. 材 料

実験材料は、九州産スギ精英樹の佐賀3号、熊本署5号、国東3号(以下、号省略)のさし木クローンの完全ダイアレル交配によって得られた9家系を用いた。この材料は、各種の形質の遺伝研究のため農林水産省林業試験場で育成されたものである。各F₁およびS₁家系の育成は次の通

スキ精英樹3クローンのダイアレル交配家系におけるジベレリン処理による着花性の遺伝(鶴見ほか)

りに行った。

1) 両親の自殖およびダイアレル交配: 1977年, 佐賀3, 熊本署5, 国東3からそれぞれさし木クローンを育成し, 1979年各さし木クローンを鉢植えし, 同年夏にジベレリン処理を施し, 1980年春, 完全ダイアレル人工交配をした。自殖は交配袋に雌花, 雌花同封方式で自殖を行いS₁種子を得た。次年の春アルミ鉄骨強化プラスチックハウス(ファイロン室)内でプラントベットを用いF₁種子およびS₁種子を播種, 育苗した。

2) F₁みしょう苗の育成: 1982年春, F₁1年生みしょう苗を林業試験場構内の苗畑に床替えした。1983年4月, (1/1000)aのワグネルポットに1ポットにつき3本の苗木を植えた。各F₁家系名, 植え付け本数を表-1に示す。

表-1. 各家系における供試苗本数
Number of plants tested for each family.

♀ ♂	Saga 3	Kumamoto-sho 5	Kunisaki 3
Saga 3	A 30(plants)	B 40(plants)	C 51(plants)
Kumamoto-sho 5	D 51(plants)	E 50(plants)	F 48(plants)
Kunisaki 3	G 54(plants)	H 47(plants)	I 49(plants)

Capitals in this table indicate each family name, and  are selfing and others are crossing with each cross combination.

2. 方 法

1) ジベレリン処理

これらの材料に, 1983年7月16日, 7月24日の2回ジベレリン処理を施した。ジベレリンは, 協和醸酵工業株式会社製ジベレリン協和粉末を用いた。ジベレリン処理は, 100ppm水溶液を噴霧器によって葉面散布した。このとき, 樹冠全体にジベレリン水溶液が充分にかかるようにした。散布処理は, 自然条件下で実施した。

2) 着花数調査

1983年11月に材料の9家系から1家系各25本の苗木を無作為に選びだし, 雌花, 雄花ごとに着生数を調査した。このとき雌花着生数は雌花それぞれ「1個」を, 雄花着生数は各枝端に房状に着生した雄球果群を「1房」として数えた。調査時に花芽の分化が未熟なまま停止したも

のは調査の対象から除外した。

3) 樹高、枝長および枝着生高の調査

花芽着生数を調査した1家系各25本の供試苗の中から、1家系15本を無作為に選びだし樹高、枝長および枝着生高(地際からの各枝の着生高)を調査した。樹高、枝長および枝着生高の調査は、成長の休止した11月に行った。

4) ダイアレル交配における苗木単位の着花数の分散分析

この調査結果をもとにダイアレル交配における苗木単位の着生数の分散分析を行った。分析には、川村・明石¹¹⁾による方法を利用した。この分散分析から、一般組合せ能力、特定組合せ能力、一般的な正逆の差、特定組合せ能力における正逆の差を検定した。分散分析を行うにあたり、着生数が最高1380、最低0の個体があり変動の幅が大きかった。そこで、正規分布に近似させるために観測値の変換を行った。変換するにあたりTukeyの検定を行い、どのような変換が適切か検討した結果、平方根変換($\sqrt{x+1}$)を用いることにした。

5) 着花分布パターンのグラフ化

着花分布パターンの家系間差を調べるにあたり、各個体について着花分布パターンを多項式曲線によるグラフ化という手法をとった。

i) 調査したデータを最大限に活用することができる。

ii) 着花分布パターンを分類する際、視覚的に判断しやすい。

多項式曲線を得るために、各枝の着生高、 x 変量は、樹高を一定にするために便宜的に樹高に対する枝着生高の百分率を5%ごとに区切った時の中央値(2.5, 7.5, …… 97.5)を用いた。また、 y 変量として枝単位の花芽着生数(y)の平方根変換値($\sqrt{y+1}$)を相対樹高5%ごとに集計した値を用いた。この2変量を用い最小2乗法により1~6次までの乗項の多項式を回帰式として求めた。

この回帰式は、次の式によって表される。

$$y = A_n x^n + A_{n-1} x^{n-1} + \dots + A_1 x + A_0$$

(n は 1 ~ 6 までの整数)

これらの回帰式をAIC(Akaike Information Criterion: 赤池情報量基準)で検定した。AICは、複数のモデルがある時にその中の一つを選択する基準となるものである。AICは、棄却検定 χ^2 検定より積極的に、より適切なモデルを抽出できるものとして有効であるといわれている¹⁾。AICはその値が最小となるモデルが最適のモデルとして指示される。今回の実験で用いたAICのモデルは次の式で表される。

$$AIC = N \log(Q/N) + 2(k+1) + C$$

ここで、 N : データ数

Q : 残差の2乗和

k : 回帰式の次数

C : 定数

この方法によって最適と判定した回帰式による回帰曲線をその着花分布パターンとして、類似したパターンごとに分類した。

6) 樹冠パターンのグラフ化

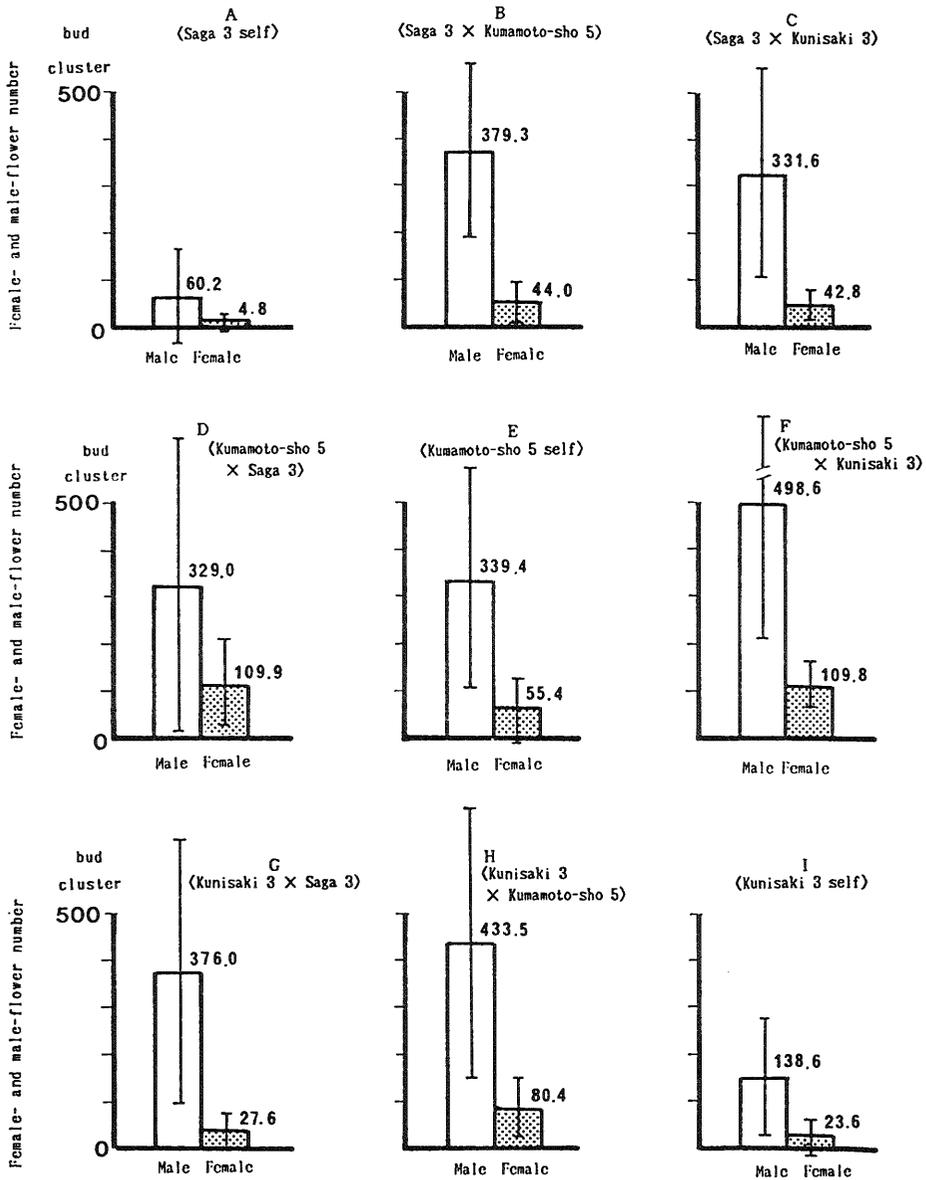
着花分布パターンと樹形との関係を考察するために花芽が着生した個体について着花分布パターンと同様に1~6次式の乗項の多項式曲線によって樹冠パターンを表した。すなわち、x変量は、樹高を便宜的に一定にするために樹高に対する枝着生高の百分率を枝着生高階5%ごとに区切った時の中央値(2.5, 7.5, ……97.5)を用いた。また、y変量として1次枝の枝長(y)の平方根変換値($\sqrt{y+1}$)を相対樹高5%ごとに集計した値を用いた。この2変量を用い、最小2乗法により1~6次までの乗項の多項式を回帰式として求め、AICで検定した。その結果から、最適と判定した回帰式による回帰曲線をその樹冠パターンとして、着花分布パターンとの関係を調べた。従来の「樹形」のとらえかたは、主幹の両側に着生している枝長、枝張りなどの状態および針葉の密度、長さなどの状態を含んでいるが、ここでいう樹形は、枝を主幹の片側に集め、枝長の増減の変化を回帰式によって表したものである。すなわち、枝張りおよび斜葉状態については考慮しておらず、枝長が長ければ花芽の着生する面積が広くなるという考え方にに基づき、樹高階に対する花芽の着生する面積の変化を表したものと考えている。

Ⅲ 結果および考察

1. 雌花と雄花の着生数の家系間差

各家系の個体単位の平均花芽着生数と標準偏差を図-1に、平方根変換値($\sqrt{x+1}$)の平均値と標準偏差を図-2に示す。全家系にわたり雌花の着生数が少なかったが、これは花芽分化期にあたる7月中旬~9月下旬に雨が多く、温度が低く、日照時間が短かったことに関係していると思われる。自殖家系では、雌雄花ともに他殖家系よりも少なかった。熊本署5を父親に用いた家系および母親に用いた家系では、雌雄花ともに花芽着生数が多かった。

標準偏差についてみると、雄花の値が雌花の値よりも大きく、この理由として調査の際に雄花の単位を「房」としたが、一房の雄球果群の大きさに差があったことが挙げられる。交配親別の花芽着生数では、雄花は熊本署5、国東3、佐賀3をそれぞれ交配親とした家系の順に花芽着生数が多かった(図-3)。交配に際し、各精英樹を母親とした時と父親にした時では差がみられなかった(図-3)。雌花の花芽着生数については、着生数の多いほうからの交配親の順序は雄花と同様であるが、交配親間の差は少なかった。また、母親にした時と父親にした時の花芽着生数の差は雄花のそれよりも大きく、熊本署5は他の2クローンと異なり、父親より母親とした場合に雌花着生数が多くなった。

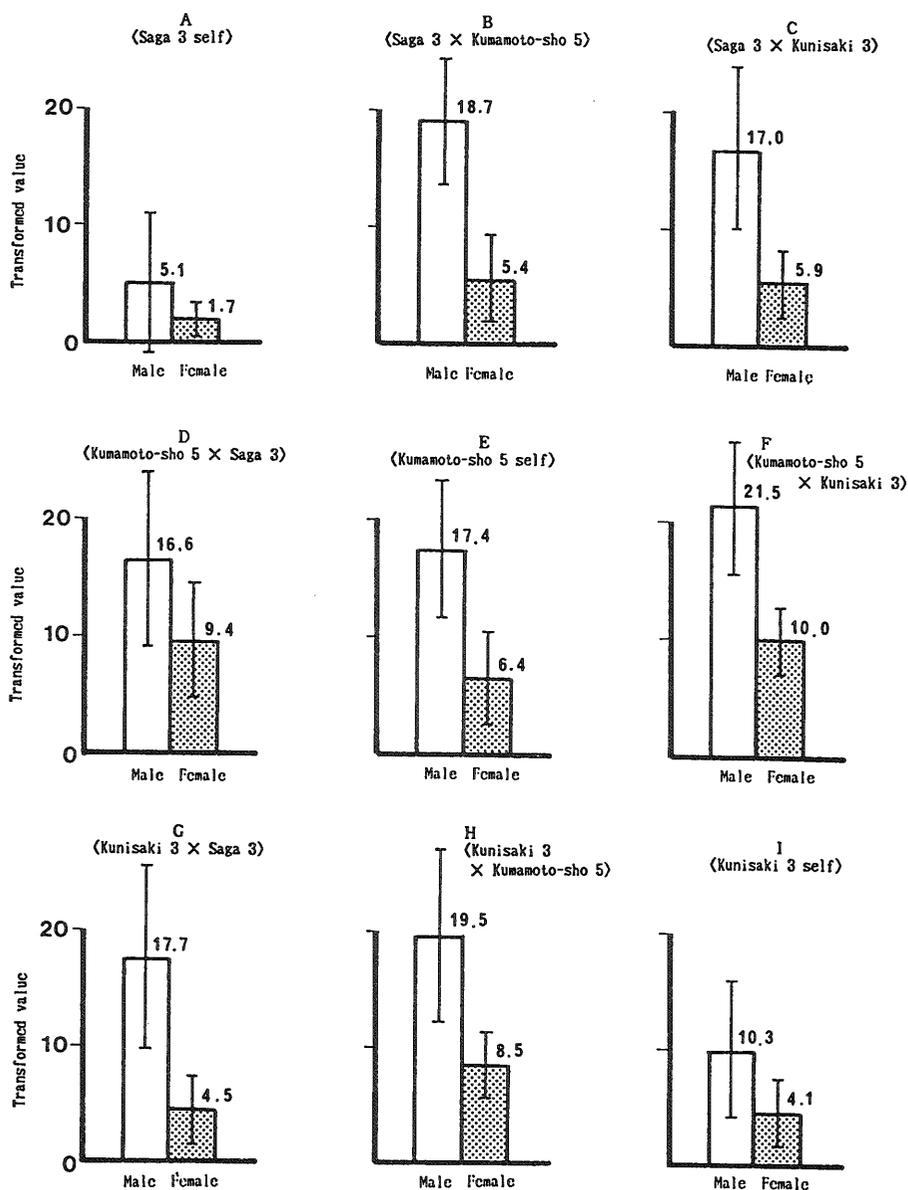


Remarks : \bar{I} is S.D.
 Unit of female flower number is "bud".
 Unit of male flower number is "cluster".

図一. 各家系における平均着花数

Means of male and female flower numbers in each family.

スギ精英樹3クローンのダイアレル交配家系におけるジベレリン処理による着花性の遺伝（鶴見ほか）



Remarks : $\bar{\quad}$ is S.D.

図-2. 各家系における平均着花数（平方根変換値）

Means of male and female flower numbers
in each family (transformed values of square root)

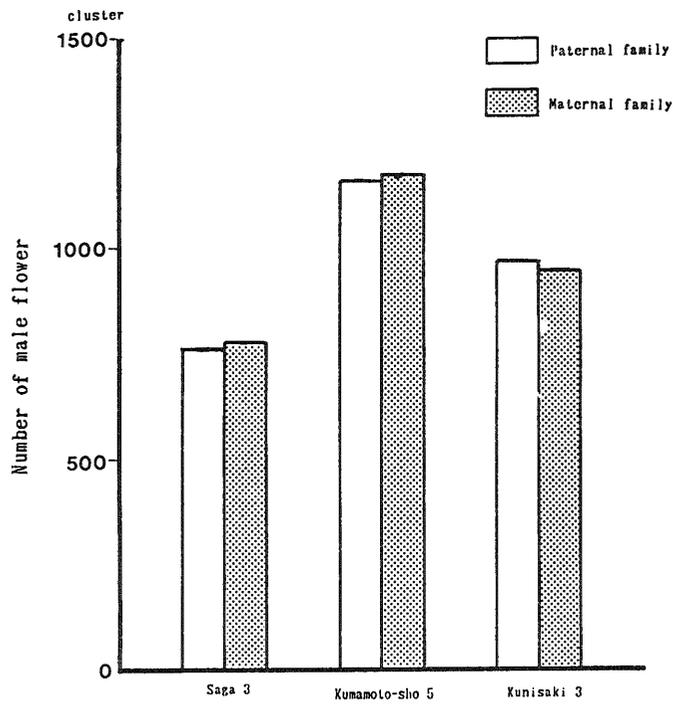


図-3. 交配利用の雄親あるいは雌親別の雄花着生数
Number of male flower in each paternal-or maternal-family.

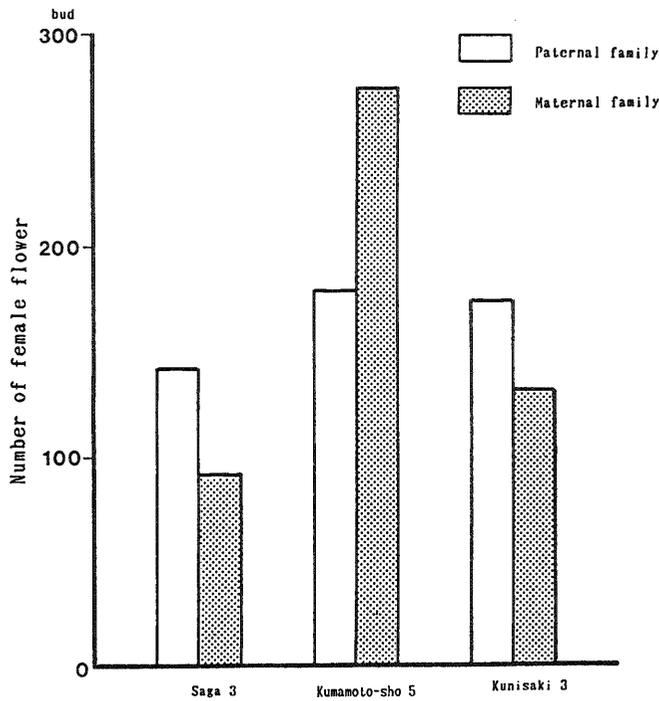


図-4. 交配利用の雄親あるいは雌親別の雌花着生数
Number of female flower in each paternal-or maternal-family.

この花芽着生数の要因間差を明らかにするため、完全ダイアレル交配における花芽着生数の分散分析を行った。なお、ここで得られた特定組合せ能力、特定組合せ能力における正逆の差を検定するため、前段階として家系ごとの分散分析を行った(表-2, 3)。この分散分析で得られた誤差は家系内変動であり、この値を家系ごとの供試苗本数25で除し、特定組合せ能力、特定組合せ能力における正逆の差を検定するための誤差とした。この値は、表-4, 5の()内に示す通りである。同表の分散分析の結果、雌花については特定組合せ能力と特定組合せ能力における正逆の差に有意差が認められた。図-3, 4でみられた交配親間の差は雌雄花ともに有意差は認められなかったが、雌花については一般組合せ能力のF値は検出された。また、一般的な正逆の差のF値についても雌花は大きく、雄花は小さい傾向が認められた。雌雄花の特定組合せ能力に有意差が認められ、一般組合せ能力に認められなかったことは、花芽着生数に対しクローンの交配組合せ効果の大きいことを示すものである。しかし、交配親数は極めて少ないために一般組合せ能力に有意差が生じなかったことも考えられる。

表-2. 各家系における雄花着生数の分散分析表

Variance analysis of male flower numbers in each family.

Factor	D.F.	S.S.	M.S.	F
Between family	8	5172.289	646.536	14.180**
Error	216	9848.730	45.596	
Total	224	15021.020		

** : Significant at 1% level

表-3. 各家系における雌花着生数の分散分析表

Variance analysis of female flower numbers in each family.

Factor	D.F.	S.S.	M.S.	F
Between family	8	1448.226	181.028	15.074**
Error	216	2594.062	12.010	
Total	224	4042.286		

** : Significant at 1% level

表一 4. 完全ダイアレル交配による各花系における雄花着生数の分散分析

Variance analysis of male flower numbers
in each family after a complete diallele cross.

Factor	D.F.	S.S.	M.S.	F
G.C.A	2	79.523	39.762	0.972
R.G.C.A.	2	0.643	0.321	0.082
S.C.A	3	122.784	40.928	22.438*
R.S.C.A	1	3.933	3.933	2.156
(Error)	(216)		(1.823)	
Total	8	206.881		

- * : Significant at 5% level
 G.C.A. : General combining ability
 R.G.C.A : Difference between reciprocal crosses of general combining ability
 S.C.A. : Specific combining ability
 R.S.C.A.: Difference between reciprocal crosses of specific combining ability

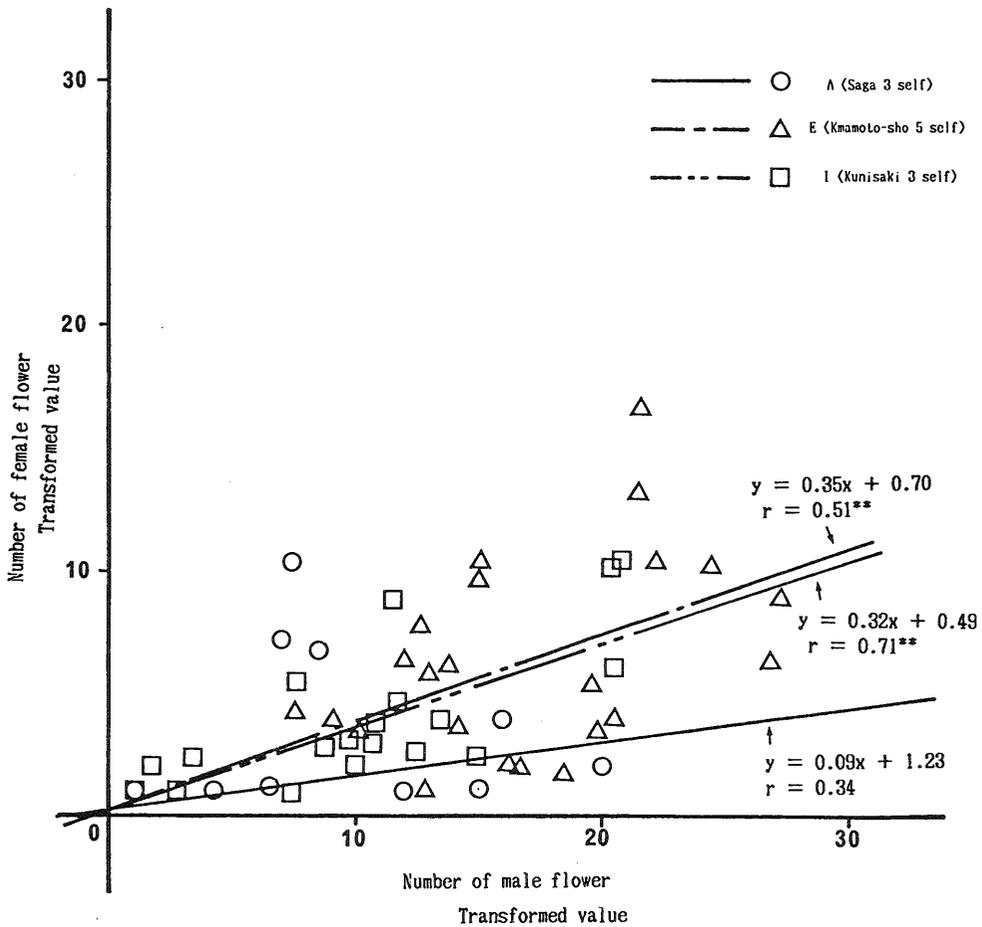
表一 5. 完全ダイアレル交配による各家系における雌花着生数の分散分析

Variance analysis of female flower numbers
in each family after a complete diallele cross.

Factor	D.F.	S.S.	M.S.	F
G.C.A	2	25.049	12.524	1.647
R.G.C.A	2	7.649	3.824	1.580
S.C.A	3	22.809	7.603	15.826**
R.S.C.A	1	2.421	2.421	5.040*
(Error)	(216)		(0.480)	
Total	8	57.928		

- * : Significant at 5% level
 ** : Significant at 1% level
 G.C.A. : General combining ability
 R.G.C.A : Difference between reciprocal crosses of general combining ability
 S.C.A. : Specific combining ability
 R.S.C.A.: Difference between reciprocal crosses of specific combining ability

また、交配に利用した親クローンの着花状態の傾向をしるために雌花着生数と雄花着生数の相関を自殖家系において求めた。なお、相関を求める際に雄花着生数、雌花着生数ともに平方根変換値 ($\sqrt{x+1}$) を用いた。この結果を図一 5 に示す。図中の実線、一点鎖線、二点鎖線は、それぞれの家系の回帰直線である。



** : Significant at 1% level

図-5. 自殖家系の各個体における雄花着生数と雌花着生数の散布図および回帰式

Linear regression of numbers of male flower and female flower in selfed families.

この結果、雌花の着生しやすい家系は順に、E(熊本署5 self)、I(国東3 self)、A(佐賀3 self)であった。また、A(佐賀3 self)は、25個体中4個体のみが雌花を着生し、雌花を着生しない個体ははっきりと分かれている傾向がある。このことは各個体をさし木によって増殖し、ジベレリン処理を施して着生数調査を行えば、さらにはっきりとしたことが判明する。さらに、自殖により単一劣性遺伝子によると考えられる形態異常個体(矮性)が分離している。各 S_1 個体をさし木増殖し複数クローン化することにより、各個体が矮性であるかないかが確実に分かり、それらを用い花芽着生数と矮性形質との遺伝的な関係が明らかになるものと思われる。

各家系における花芽着生数のヒストグラムを図-6, 7に示す。自殖家系では雌雄花ともに着生数の少ない個体が多い。全体的には雄花は連続分布をし、着生数が200~400房でピークがある。雌花は、不連続分布をしており、ピークは各家系でまちまちである。

完全ダイアレル交配9家系のジベレリン処理による雌花、雄花の着生数はいずれも1%水準で家系間に有意差があり、遺伝的要因の関連が推測された。また個体データを用いたダイアレル分

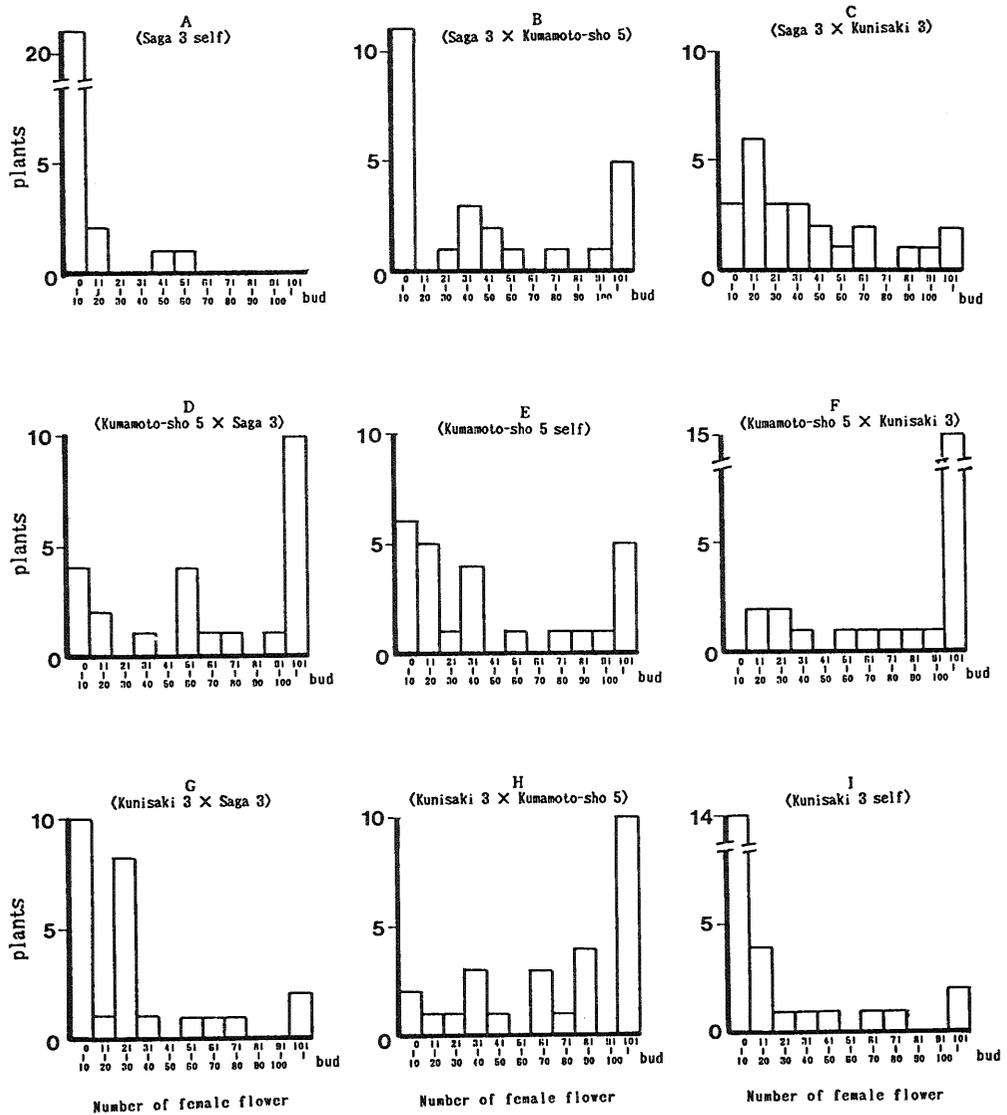
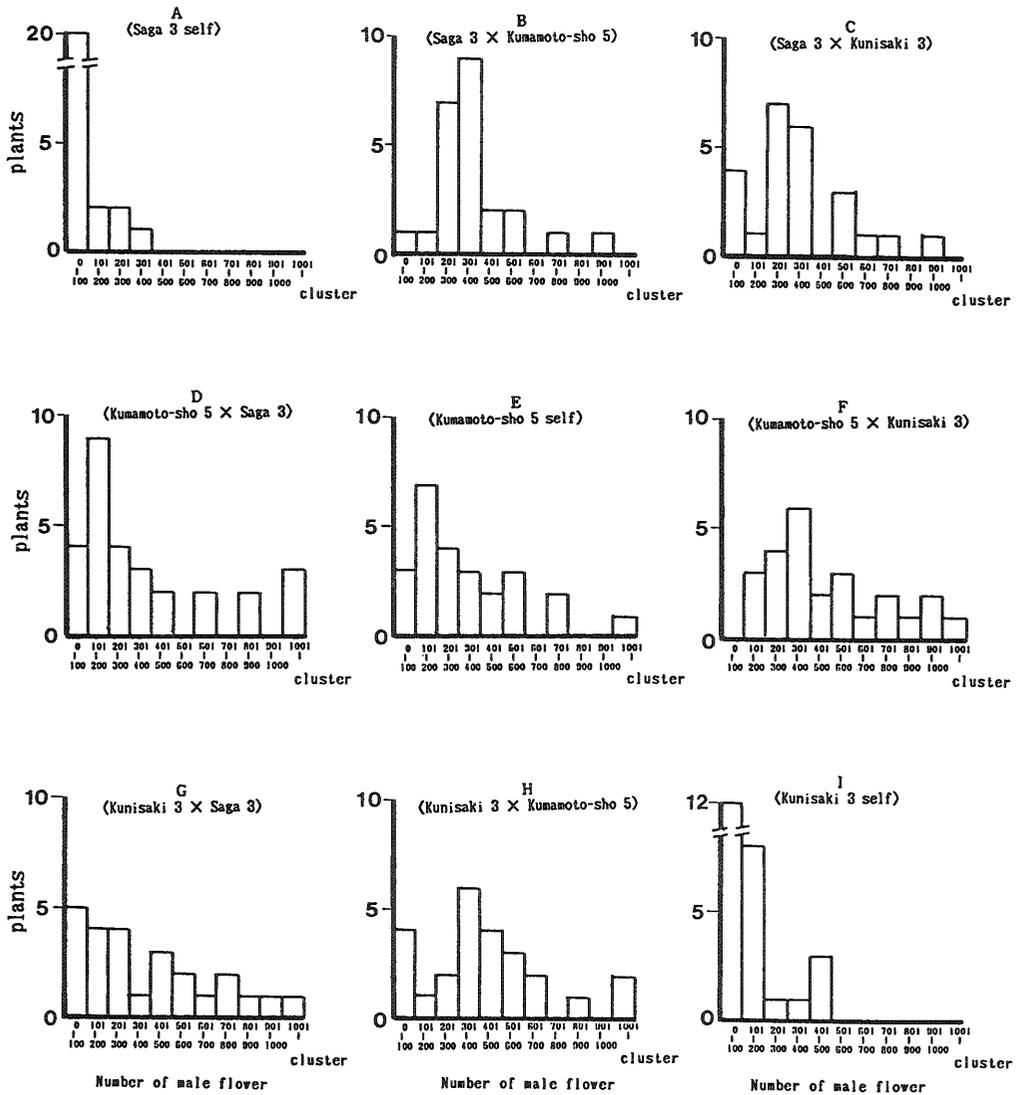


図-6. 苗木単位の雌花着生数のヒストグラム
Histogram of numbers of female flower in each family.



図一七. 苗木単位の雄花着生数のヒストグラム

Histogram of numbers of male flower in each family.

析の手法による結果、クローンの一般組合せ能力、一般的な正逆交雑の差は有意ではなかった。一方、特定組合せ能力は雌花着生数、雄花着生数とも有意な差があり、このダイアレル交配家系の雌花および雄花の着生数の遺伝はポリジーン的なものではないと推測された。とくに、雌花については個体別の着生数頻度分布の偏りが大きく、特定組合せ能力における正逆の差が認められたことは今後の大きな研究課題と考えられる。

3クローンの自殖家系の各個体について、雌花着生数と雄花着生数の相関関係から判断すれば、雌花のつきやすいのは熊本署5であり、ついで国東3が多く、佐賀3は最も少なかった。佐賀3の自殖花系25個体中4個体のみが雌花を着生した。

2. 樹冠における雌花・雄花着生分布パターンの多項式解析

各個体の苗高を100%とした相対枝高階層(枝着生高)による花芽着生数分布を最小2乗法を用い1~6次までの回帰式を求め、AIC検定によって最適と思われる回帰曲線の形によってタイプ別に区分した。この結果、雌花では4種類(T_1 , T_3 , T_4 , T_5)の、雄花でも4種類(T_1 , T_2 , T_3 , T_4)のハターンに区分することができた(図-8)。各パターンの特徴を次に示す。

T_1 タイプ: 1次式もしくは2次式で表される回帰曲線。花芽の着生数の増減がほとんど無いもの(1個体の着生数が0,あるいは極めて少数のもの)。

代表的な回帰式: $y = 1, y = -0.0006x^2 + 0.005x + 0.98$

T_2 タイプ: 3~6次式で表される回帰曲線。苗高の25%以下に花芽着生数のピークがあるもの(雌花だけにみられるタイプ)。

代表的な回帰式: $y = 0.000001x^4 - 0.0002x^3 + 0.01x^2 - 0.15x + 0.02$

T_3 タイプ: 3~6次式で表される回帰曲線。苗高の25~50%程度の位置に花芽着生数のピークがあるもの。

代表的な回帰式: $y = -0.000000009x^6 + 0.0000003x^5 - 0.00003x^4 + 0.0013x^3 - 0.04x^2 + 0.59x - 0.91$

T_4 タイプ: 2次式または6次式で表される回帰曲線。苗高の50%程度の位置に花芽着生数のピークがあるもの。

代表的な回帰式: $y = -0.000000003x^6 + 0.0000008x^5 - 0.00009x^4 - 0.004x^3 - 0.08x^2 + 0.74x - 0.32$

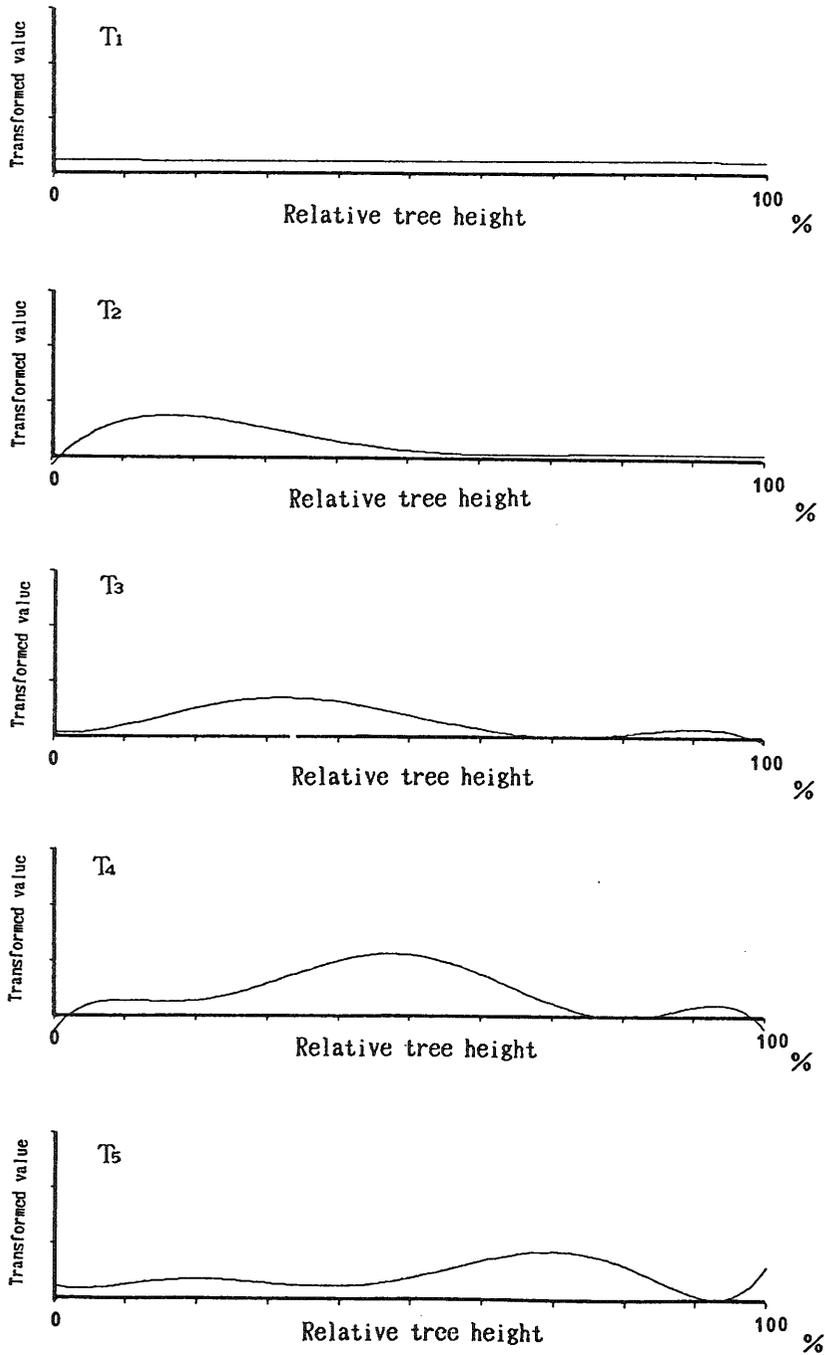
T_5 タイプ: 5次式または6次式で表される回帰曲線。苗高の50%以上に花芽着生数のピークがあるもの(雌花だけにみられるタイプ)。

代表的な回帰式: $y = 0.000000002x^6 - 0.0000004x^5 + 0.00004x^4 - 0.002x^3 + 0.03x^2 - 0.17x + 1.12$

この分類をもとに、各分布パターンの家系別個体頻度の独立性の検定を行った(表-6, 7)。この結果、雌花着生分布パターン、雄花着生分布パターンともに0.1%の水準で有意な差が認められた。

雌花着生分布パターンについてみると、 T_1 タイプはA(佐賀3 self), H(国東3 self)に多くみられた。 T_3 タイプは熊本署5を雌親としたD(熊本署5×佐賀3), E(熊本署5 self), F(熊本署5×国東3)の各家系に多く、とくにE(熊本署5 self)に多く出現した。 T_4 タイプは国東3を雌親としたG(国東3×佐賀3), H(国東3×熊本署5)においては多く、自殖家

スキ精英樹3クローンのダイアレル交配家系におけるジベレリン処理による着花性の遺伝（鶴見ほか）



Remarks : X-axis is percentage of branch height to tree height as 100%.
 Y-axis is number of flower that transformed by square root.
 "100" is stem apex and "0" is root collar.

図-8. 花芽着生分布パターン

Pattern of flower distribution.

表一6. 苗木単位の雌花における着生数分布パターンの独立性の検定
 Chi-square test of plant frequency with four female flower distribution pattern in each plant.

Family name	T1		T2		T3		T4		T5		Total		
	No.	Expected frequency	No.	Expected frequency	No.	Expected frequency	No.	Expected frequency	No.	Expected frequency	No.	Expected frequency	
A(Saga 3 self)	12	3.72	18.43	3	4.51	0.51	0	5.41	5.41	0	1.35	15	14.99
B(Saga 3X Kumamoto-sho 5)	5	3.72	0.44	1	4.51	2.73	6	5.41	0.06	3	1.35	15	14.99
C(Saga 3X Kunisaki 3)	2	3.72	0.80	2	4.51	1.40	7	5.41	0.47	4	1.35	15	14.99
D(Kumamoto-sho 5X Saga 3)	2	3.47	0.62	6	4.21	0.76	6	5.05	0.18	0	1.26	14	13.99
E(Kumamoto-sho 5 self)	2	3.47	0.62	9	4.21	5.45	2	5.05	1.84	1	1.26	14	13.99
F(Kumamoto-sho 5X Kunisaki 3)	0	3.72	3.72	8	4.51	2.70	6	5.41	0.06	1	1.35	15	14.99
G(Kunisaki 3X Saga 3)	2	3.72	0.80	4	4.51	0.06	9	5.41	2.38	0	1.35	15	14.99
H(Kunisaki 3X Kumamoto-sho 5)	0	3.72	3.72	4	4.51	0.51	9	5.41	2.38	3	1.35	15	14.99
I(Kunisaki 3 self)	8	3.72	4.92	4	4.51	0.06	3	5.41	1.07	0	1.35	15	14.99
Total	33	92.98	34.07	40	39.33	14.18	48	47.97	13.85	12	11.97	133	132.91

d.f.: (9-1)X(4-1)=24 $\chi^2_{0.001} = 51.18$
 $\chi^2_{0.01} = 42.98$
 $\chi^2_{0.05} = 36.42$

表一7. 苗木単位の雌花における着生数分布パターンの独立性の検定
 Chi-square test of plant frequency with four male flower distribution pattern in each plant.

Family name	T ₁		T ₂		T ₃		T ₄		Total		
	No.	Expected frequency	No.	Expected frequency							
A(Saga 3 self)	8	4.69	4	2.13	2	8.57	1	2.59	15	14.88	31.49
B(Saga 3X Kumamoto-sho 5)	1	1.69	2	2.03	7	8.57	5	2.59	15	14.88	2.82
C(Saga 3X Kunisaki 3)	1	1.69	5	2.05	6	8.57	3	2.59	15	14.88	5.86
D(Kumamoto-sho 5X Saga 3)	0	1.58	2	1.89	10	8.00	2	2.42	14	13.89	2.16
E(Kumamoto-sho 5 self)	0	1.58	2	1.89	10	8.00	2	2.42	14	13.89	2.16
F(Kumamoto-sho 5X Kunisaki 3)	0	1.69	0	2.03	13	8.57	2	2.59	15	14.88	6.14
G(Kunisaki 3X Saga 3)	1	1.69	2	2.03	10	8.57	2	2.59	15	14.88	0.65
H(Kunisaki 3X Kumamoto-sho 5)	1	1.69	0	2.03	10	8.57	4	2.59	15	14.88	3.32
I(Kunisaki 3 self)	3	1.69	1	2.03	9	8.57	2	2.59	15	14.88	1.69
Total	15	14.99	18	17.99	76	75.99	23	22.97	133	131.94	55.79***

d. f. : (9-1)X(4-1)=24
 $\chi^2_{0.001} = 51.18$
 $\chi^2_{0.01} = 42.98$
 $\chi^2_{0.05} = 36.42$

系のA(佐賀3 self), E(熊本署5 self), I(国東3 self)では少なかった。T₅タイプがとくに多い家系は無いが、佐賀3を雌親としたA(佐賀3 self), D(熊本署5×佐賀3), G(国東3×佐賀3)およびI(国東3 self)では出現しなかった。

次に、雄花着生分布パターンについてみるとT₁タイプはA(佐賀3 self)に多くみられた。T₂タイプは比較的佐賀3を雌親とした家系A(佐賀3 self), B(佐賀3×熊本署5), C(佐賀3×国東3)に多かった。T₃タイプは熊本署5を雌親としたD(熊本署5×佐賀3), E(熊本署5 self), F(熊本署5×国東3)と国東3を雌親としたG(国東3×佐賀3), H(国東3×熊本署5), I(国東3 self)の各家系に多く、とくにF(熊本署5×国東3)で多かった。T₄タイプがとくに多い家系はなかった。

雌花着生パターンおよび雄花着生パターンにおいて1つの花芽着生パターンが特定の雌親を用いた交配家系に表れることから、これらの花芽着生パターンは雌親の持つ遺伝的要因に影響を受けていると思われる。

次に、自殖家系を除いた6家系について同様の独立性の検定を行った(表-8, 9)。雌花着生パターンについては5%の水準で有意な差が認められたが、雄花着生パターンでは有意な差は認められなかった。このことから、雌花着生パターンおよび雄花着生パターンは自殖家系において各パターンの分離が偏っているとが考えられる。

花芽着生分布パターンを考える上で、樹形との関係を考慮する必要がある。そこで、樹冠パターンを花芽着生分布パターンと同様の方法によって多項式の回帰曲線によって表した。この結果、樹冠パターンは大きく3種類に分類することができた(図-9)。各パターンの特徴を次に示す。

C₁タイプ:佐賀3を雌親とする家系に表れるタイプ。頂芽から地際にかけて1次枝長が緩やかに大きくなり、1次枝長のピークが地際付近に表れる。また、地際付近の枝は枯れ上がる。

C₂タイプ:熊本署5を雌親とする家系に表れるタイプ。頂芽から地際にかけて1次枝長が緩やかに大きくなり、1次枝長のピークが地際付近に表れる。枝は地際付近まで着生する。

C₃タイプ:国東3を雌親とする家系に表れるタイプ。苗高の50%程度の所に小さなピークが表れ、地際付近に大きなピークが表れる。また、地際付近の枝は枯れ上がる。

これらの結果から、花芽着生分布パターンと樹冠パターンの関係について考える。雌花着生分布パターンのT₃タイプと樹冠パターンのC₂タイプが熊本署5を雌親とした家系に多く、雌花着生分布パターンのT₄タイプと樹冠パターンのC₃タイプが国東3を雌親とする家系に多く出現することから、雌花着生分布パターンは樹形にある程度影響を受けているように考えられる。雄花着生分布パターンにおいては、T₃タイプと樹冠パターンのC₂タイプが熊本署5を雌親とした家系に多く、樹形に影響を受けているように考えられる。しかし、雄花着生分布パターンのT₃は国東3を

表-8. 苗木単位の雌花における着生数分布パターンの独立性の検定(自殖家系を除く)
 Chi-square test of plant frequency with four female flower distribution pattern in each plant
 (excluding selfing).

Family name	T ₁		T ₂		T ₃		T ₄		T ₅		Total				
	No.	Expected frequency	χ ²	No.	Expected frequency	χ ²	No.	Expected frequency	χ ²	No.	Expected frequency	χ ²			
B(Saga 3X Kumamoto-sho 5)	5	1.85	5.36	1	4.04	2.28	6	7.25	0.22	3	1.85	0.71	15	14.99	8.58
C(Saga 3X Kunisaki 3)	2	1.85	0.01	2	4.04	1.03	7	7.25	0.01	4	1.85	2.50	15	14.99	3.55
D(Kumamoto-sho 5X Saga 3)	2	1.73	0.04	6	3.78	1.30	6	6.76	0.09	0	1.73	1.73	14	14.00	3.16
F(Kumamoto-sho 5X Kunisaki 3)	0	1.85	1.85	8	4.04	3.88	6	7.25	0.22	1	1.85	0.39	15	14.99	6.34
G(Kunisaki 3X Saga 3)	2	1.85	0.01	4	4.04	0.00	9	7.25	0.42	0	1.85	1.85	15	14.99	2.28
H(Kunisaki 3X Kumamoto-sho 5)	0	1.85	1.85	3	4.04	0.27	9	7.25	0.42	3	1.85	0.71	15	14.99	3.25
Total	11	10.98	9.12	24	23.98	8.77	43	43.01	1.88	11	10.98	7.89	89	88.95	27.16*

d. f. : (6-1)X(4-1)=15

χ² 0.001 = 37.30

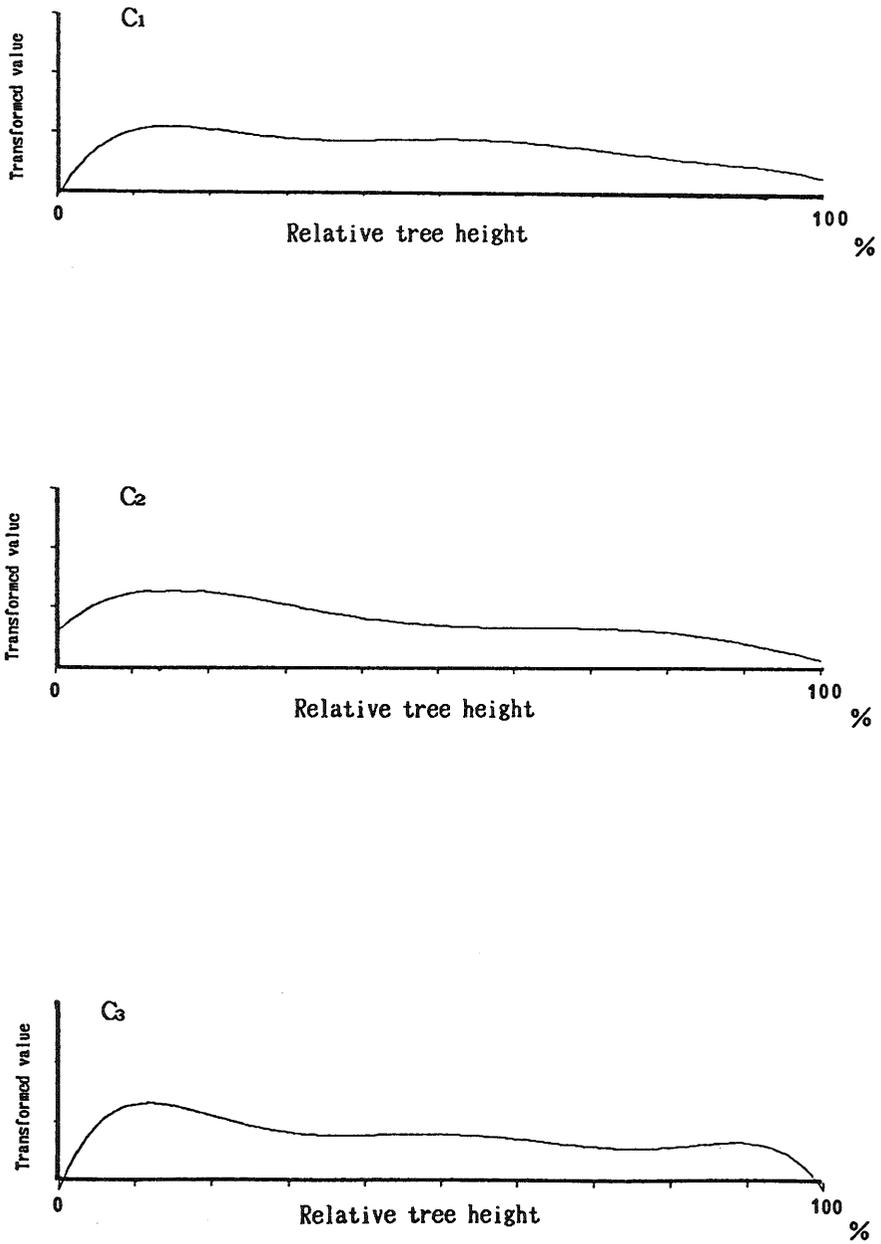
χ² 0.01 = 30.57

χ² 0.05 = 25.00

表-9. 苗木単位の雄花における着生数分布パターンの独立性の検定(白殖家系を除く)
 Chi-square test of plant frequency with four male flower distribution pattern in each plant
 (excluding selfing).

Family name	T1		T2		T3		T4		Total	
	No.	Expected frequency	No.	Expected frequency						
B(Saga 3X Kumamoto-sho 5)	1	0.67	2	1.85	7	9.43	5	3.03	15	14.98
C(Saga 3X Kunisaki 3)	1	0.67	5	1.85	6	9.43	3	3.03	15	14.98
D(Kumamoto-sho 5X Saga 3)	0	0.67	2	1.73	10	8.81	2	2.83	14	14.00
F(Kumamoto-sho 5X Kunisaki 3)	0	0.67	0	1.85	13	9.43	2	3.03	15	14.98
G(Kunisaki 3X Saga 3)	1	0.67	2	1.85	10	9.43	2	3.03	15	14.98
H(Kunisaki 3X Kumamoto-sho 5)	1	0.67	0	1.85	10	9.43	4	3.03	15	14.98
Total	4	3.98	11	10.98	56	55.96	18	17.98	89	88.90

d.f.: (6-1)X(4-1)=15
 $\chi^2_{0.001} = 37.30$
 $\chi^2_{0.01} = 30.57$
 $\chi^2_{0.05} = 25.00$



Remarks : X-axis is percentage of branch height to tree height as 100%.
 Y-axis is length of branches that transformed by square root.
 "100" is stem apex and "0" is root collar.

図-9. 樹冠パターン

Pattern of crown shape.

雌親とした家系においても多いことから雄花着生分布パターンは雌花着生分布パターンに比べ樹形の影響は受けにくいと考えられる。

各個体の苗高を100%とした相対枝高階層による花芽着生分布パターンについて1~6次の乗項をもつ回帰式の最小2乗法によるあてはめを行い、これらの式のA I C (赤池情報量基準)検定により最適回帰式を求めるプログラムを開発した。これにより、各家系の個別雌花、雄花着生分布パターンを5種類のタイプに区分することができた。自殖家系を含む9家系の雌花着生分布パターン、雄花着生分布パターンの独立性の検定を行った結果、0.1%の水準で有意であった。この独立性の検定を自殖家系を除く6家系について実施したところ、雌花着生分布パターンのタイプ区分のみが5%の水準で有意であり、雌花に対する家系間差がより鮮明にみられた。試験に用いた3クローンの自殖家系の各個体データの数値の大小の違い、ばらつきがともに大きいことから統計分析の有意性が生じている傾向がある。このことから、自殖家系のクローン化材料での調査からさらに新しい知見が生まれる可能性がある。また、花芽着生分布パターンと樹形との関係については、雌花着生分布パターンは雄花着生分布パターンに比べ樹形に影響を強く受けていることが考えられた。しかし、今回の試験で用いた樹冠パターンは針葉着生状態については調査出来なかった。雌花は頂芽において、雄花は葉腋において分化する^{7,8)}ので、花芽着生分布パターンと樹形との関係を考察する際には、供試個体における生長点数、針葉密度との関も調査する必要がある。これは今後の課題である。

IV 総合考察

九州産精英樹の3クローンによる完全ダイアレル交配によって得られた9家系を用い、個体あたりの花芽着生数、同花芽着生分布パターンを調査し、解析した。雌花、雄花の着生数はいずれも1%水準で家系間に有意な差が認められ、遺伝的要因の関与が推測された。また個体データを用いたダイアレル分析の手法による結果、クローンの一般組合せ能力、一般的な正逆の差は有意ではなかった。一方、特定組合せ能力は雌花着生数、雄花着生数とも有意な差があり、このダイアレル交配家系の雌花および雄花の着生数の遺伝はポリジーン的なものではなく、主働遺伝子が関与しているものと推測された。とくに雌花については、個別別の着生数頻度分布の偏りが大きく、特定組合せ能力における正逆の差が認められたことは今後の大きな研究課題である。

各個体の苗高を100%とした相対枝高階層における花芽着生分布パターンについて1~6次の乗項を持つ回帰式の最小2乗法によるあてはめを行い、これらの式のA I C (赤池情報量基準)検定により最適回帰式を求めるプログラムを開発した。このプログラムにより、各家系の個別雌花、雄花着生分布パターン求め、分類したところ、5種類のタイプに区別することができた。自殖家系を含む9家系の雌花着生分布パターン、雄花着生分布パターンについてそれぞれ独立性の検定を行った結果、0.1%の水準で有意であった。この独立性の検定を自殖家系を除く6家系につい

スギ精英樹3クローンのダイアレル交配家系におけるジベレリン処理による着花性の遺伝(鶴見ほか)

て実施したところ、雌花着生分布パターンのタイプ区分のみが5%の水準で有意であり、雌花に対する家系間差がより鮮明に認められた。試験に用いた3クローンの自殖家系の各個体データの数値の大小の違い、ばらつきがともに大きいことから統計分析の有意性が生じている傾向がある。このことから、自殖家系のクローン化材料での調査から新しい知見が生まれる可能性がある。また、各個体の苗高を100%とした相対枝高階層における枝長について花芽着生分布パターンと同様に1~6次の乗項を持つ回帰式の最小2乗法によるあてはめを行い、これらの式をAIC検定により最適回帰式を求め、これを樹冠パターンとし、花芽着生分布パターンとの関係について考察した。この結果、雌花着生分布パターンが雄花着生分布パターンに比べ樹形の影響を強く受けていることが考えられた。

斎藤・河崎²⁵⁾は、スギの採穂台木の1次枝とさし木苗を用いて、着花特性の遺伝について研究した。その結果、雄花着生数は比較的少数の主働遺伝子に影響を受けていること、雌花着生数、性比についても遺伝的影響が強いこと、さらに、花芽着生数の遺伝には細胞質遺伝などの核外遺伝子の作用はないことを示唆した。また、花芽の着生部位はクローン間差がおおきく遺伝的支配を受けている可能性を示した。本研究では、この斎藤・河崎²⁵⁾の報告を裏付けただけでなく、雌花着生数が主働遺伝子の支配を受けているという新しい知見を得た。さらに、着花部位の判定方法が斎藤・河崎²⁵⁾とは異なるものの、雌花の着生部位の家系間差より大きいという新しい知見を得た。

本研究では、樹冠パターンを考える際に、供試木の針葉着生状況および生長点数を調査できなかった。しかし、雌花は頂芽において、雄花は葉腋において分化するので^{7,8)} 生長点数、針葉密度が花芽着生数および花芽着生分布パターンにおよぼす影響は大きいと考えられる。花芽着生分布パターンと樹形との関係を考察する際には供試個体における生長点数、針葉密度との関係を調査する必要があると考えられる。これは、今後の課題である。

摘 要

九州産精英樹、佐賀3、熊本署5、国東3のさし木クローンによる完全ダイアレル交配によって得られた9家系を用いた。これらの材料にジベレリン処理を行い、雌花、雄花ごとの着生数、樹高および枝着生高(地表からの各枝の着生高)を調査し、解析した。

1) 雌花と雄花の着生数の家系間差: 雌雄花の着生数は、自殖家系は他殖家系に比べ着生数は少なかった。また、交配親別の花芽着生数は雄花では熊本署5、国東3、佐賀3を交配親とした家系の順に着生数が多かったが、各精英樹を母親とした時と父親とした時の着生数の差はなかった。雌花では着生数の多い方からの交配親の順序は同じであるが交配親間の差は小さかった。雌花、雄花の着生数の家系ごとの分散分析の結果は、いずれも1%の水準で家系間に有意な差が認められ、遺伝的要因の関連が推測された。また、個体データを用いたダイアレル分析の手法によ

る解析の結果、クローンの一般組合せ能力、一般的な正逆の差は有意ではなかった。一方、特定組合せ能力は雌花着生数、雄花着生数とも有意な差があり、このダイアレル交配家系の雌花および雄花の着生数の遺伝はポリジーン的なものではなく、主働遺伝子が関与しているものと推測された。とくに、雌花については個体別の着生数頻度分布の差が大きく特定組合せ能力における正逆の差が認められたことは今後の研究課題と考えられる。3クローンの自殖家系の各個体について、雌花着生数と雄花着生数の相関関係から判断すると雌花のつきやすいのは熊本署5であり、ついで国東3が多く、佐賀3は最も少なかった。

2) 樹冠における雌花・雄花の着花分布パターンの家系間差：各個体の相対枝高階層による花芽着生分布パターンの家系間差、および花芽着生分布パターンと樹形との関係を調べるため、花芽着生分布パターンと樹冠パターンを多項式曲線として表した。ここで、多項式曲線を求める際に、 x 変量は樹高を一定にするために、便宜的に樹高に対する枝着生高の百分率を5%ごとに区切った時の中央値(2.5, 7.5, …, 97.5)を用いた。また、 y の変量として枝単位の花芽着生数(y)の平方根変換値($\sqrt{y+1}$)を相対樹高5%ごとに集計した値を用いた。また、樹冠パターンでは x 変量は花芽着生分布パターンと同様であるが、 y 変量は各枝の枝長の平方根変換値を相対樹高5%ごとに集計した値を用いた。この2変量を用い、最小2乗法により、1~6次までの乗項の多項式を回帰式として求めた。これらの回帰式をAIC(赤池情報量基準)で検定し最適回帰式を求め、この回帰式を各個体の花芽着生分布パターンおよび樹冠パターンとした。

各家系の個体別雌花、雄花着生分布パターンを求め、分類したところ、雌花、雄花ともに4種類のパターン計5種類のパターンに区分することができた。各家系の個体についてのタイプ区分を行い、それらの出現頻度について独立性の検定を行った結果、家系間で有意であり、とくに雌花において有意性が強く表れた。また、樹冠パターンは母親として用いたクローンにより3種類のパターンに区分することができた。この樹冠パターンと花芽着生分布パターンとの関係は、雌花着生分布パターンが雄花着生分布パターンに比べ樹形の影響を強く受けていると考えられた。

謝 辞

本研究の実施およびとりまとめに際しては、筑波大学農林学系佐藤昭二教授、同陣内巖名蒼教授、同赤羽武教授、同海上道雄教授、同内田煌二講師、同中村徹助手から終始御懇切な御指導、御鞭撻を、さらに詳細にわたる御校閲、御助言を賜った。また、農林水産省林業試験場造林部村井正文博士、同明石孝輝博士、農林水産省関東林木育種場第2研究室河崎久男博士には材料の提供、試験設計、およびとりまとめについて御指導、御配慮、御援助をいただいた。

上記の各位にたいし、心から感謝申し上げます。

引用文献

- 1) 赤池弘次：情報基準量A I Cとは何か．数理科学 153：5～11, 1976
- 2) 全 尚根・宮島 寛：スギの花芽形成におよぼす土壤水分の影響．日林九州支論 24：81～82, 1970a
- 3) ———・———：スギの花芽形成におよぼす温度の影響 I．日林九州支論 24：83～85, 1970b
- 4) ———・———：スギの花芽形成におよぼす土壤水分の影響 II．日林九州支論 25：51～52, 1971a
- 5) ———・———：光の強さが花芽形成におよぼす影響．日林九州支論 25：83～85, 1971b
- 6) 橋詰隼人：スギの花芽形成におよぼすジベレリンの影響．日林誌 41：375～381, 1959
- 7) ———：スギの花芽分化期および花芽の発育経過について．日林誌 44：312～319, 1962
- 8) ———：針葉樹の花芽分化，花成分化とその調節に関する研究．鳥取大演報 7：1～139, 1973
- 9) ———：スギの開花と結実．遺伝 Vol. 34, No.6：4～10, 1980
- 10) 加藤善忠・三宅 勇・石川広隆：ジベレリンによるスギの花芽分化の促進．日林誌 58～35～36, 1958
- 11) 川村忠士・明石孝輝：林業試験場計算機プログラミング報告(13)．林試研報 311：103～128, 1980
- 12) 川名 明・八谷昶克：窒素施肥とジベレリン処理とが当年生スギ稚苗に及ぼす影響．70回日林講：218～221, 1960
- 13) 右田一男：尿素の施肥とスギ苗の着花性．日林誌 42：27～28, 1960a
- 14) ———：遮光および日長が花芽形成におよぼす影響．日林誌 42：49～51, 1960b
- 15) ———：土壤分布がスギ苗の花芽着生に及ぼす影響．日林誌 42：441～444, 1960c
- 16) ———：施肥がスギ苗の花芽着生におよぼす影響．日林誌 44：87～91, 1962a
- 17) ———：施肥がスギ苗のタネの品質と着花におよぼす影響．日林誌 44：125～127, 1962b
- 18) ———：成育条件とジベレリンによるスギ苗の着花(第3報)．日林誌 45：393～396, 1963
- 19) 長尾精文：スギの花成におよぼす温度の影響．日林誌 62：280～282, 1980
- 20) ———：異なる温度条件下におけるスギの花成におよぼす光質の影響．日林誌 63：367～371, 1981

- 21) 長尾精文：光条件の季節的変動がスギの花成反応におよぼす影響。日林誌 64：15～17, 1982
- 22) ———・浅川澄彦：スギの花芽分化におよぼす温度と光質の影響。86回日林論：202～203, 1975
- 23) 長坂寿俊・田淵和夫：スギ精英樹の着花形質に関するクローン間差。関東林育年報 11：189～213, 1975
- 24) 大庭喜八郎：スギ精英樹のホット交配について。日林九州支論 29：65～66, 1976
- 25) 斎藤武史・河崎久男：スギの着花特性およびその遺伝に関する研究。林試研報 328：17～11, 1984

SUMMARY

Inheritance of flowering characteristics of 9 families of complete diallele cross by 3 plus tree clones of *Cryptomeria japonica* D. Don. in Kyusyu, Saga 3, Kumamoto-sho 5 and Kuni-saki 3 under the gibberellin treatment was examined. The materials studied are seedlings of three year-old. A concentration of 100 ppm gibberellin solution was sprayed twice on them in 16th and 24th July, 1983. In November, 1983, the following 4 characteristics were measured: 1) number of male flower for each branch, 2) number of female flower for each branch, 3) height of each branch from ground, and 4) height of tree.

1. Differences of male- and female-flower numbers among families: On variance analysis of male- or female-flower numbers in each family, it was significant at 1% level. Consequently, we supposed that number of male- or female-flower was controlled by genetic factor. The result of variance analysis of female flower number in each family after a complete diallele crossing, it was significant at 1% level in specific combining ability, and significant at 5% level in reciprocal crosses of specific combining ability. Further more, the result of variance analysis of male flower number in each family after a complete diallele cross, it was significant at 5% level in a specific combining ability. These results indicated that inheritance of both male and female flower number were not controlled by polygenes, but were controlled by major genes.

2. Differences of male- and female-flower distribution pattern among families: To determine a difference of flower distribution pattern among families, we expressed it in polynomial curve that was set separately in the male ones or the female ones. This polynomial function consists of following two variables: a x-variable was median of each 5% level (2.5, 7.5, . . . , 97.5) of tree height as 100%, that is percentage of branch height to tree height as 100%. A y-variable was transformed flower number by square root ($\sqrt{y+1}$) being summed for respective 5% range to tree height. Using the least square method with these two variables, 1st to 6th powered functions were calculated for individual plants. And using

AIC (Akaike information criterion), the most suitable regression equation was chosen from these 6 functions. The male- and female-flower distribution were classified into 5 types by the location of the peak of flower numbers in the tree height as 100%: *i.e.* The male flower distributions were classified into 4 types, and the female ones were classified into 4 types in which 3 types are same as male ones and the last one which has the peak at the highest portion. On the other hand, to consider relation between flower distribution pattern and crown shape, we expressed crown shape in polynomial curve. This polynomial function consists of following two variables: a x-variable was the same as one when flower distribution functions were calculated. A y-variable was transformed branch length by square root ($\sqrt{y+1}$) being summed for respective 5% range to tree height as 100%. Using the least square method with these two variables, 1st to 6th powered functions were calculated for individual plants. And using AIC, the most suitable regression equation was chosen from these 6 functions. The crown shape patterns were classified into 3 types by maternal clones. The result of chi-square test for plant frequency among four male- or female flower distribution patterns showed significant difference among families. Especially, there were more significant difference in female flower distribution than in male one. In the relation between flower distribution and crown shape, female flower distributions were under the influence of crown shape more clearly in comparison with male flower distribution patterns.