

【解 説】

品種開発への前方選抜の導入

高橋 誠^{*1}・平岡 裕一郎¹・武津 英太郎²・三浦 真弘³・田村 明¹

林木育種における選抜

わが国の林木育種事業では、精英樹選抜育種事業として、人工林あるいは自然林で表現型の優れた個体（精英樹）の選抜、クローンの保存と採種穂園の造成、それらの実生後代あるいはクローンから成る次代検定林の造成、検定結果に基づいた精英樹の中からの優良なクローンの選抜および採種穂園の改良（体質改善）が行われてきた（図-1）。さらに、この検定結果に基づき優良品種の開発が実施されてきた。その後、さらに能力の優れた個体を得るため、精英樹相互に交配を行い、得られた実生個体により育種集団林を造成し、遺伝的能力の評価を実施している。現在は、主に育種集団林から優れた個体を第2世代精英樹候補木および第2世代精英樹（エリートツリー）として選抜している。

このように林木育種事業の中で、様々な場面において系統あるいは個体の選抜が行われているが、選抜は選抜の対象あるいは選抜手法の違いによって後方選抜（backward selection）と前方選抜（forward selection）に大別できる。前方・後方選抜のイメージを図-2に示す。ここでは話を単純にするため、図-2aは自然交配による後代の場合を想定した図とした。後方選抜は系統の後代（実生苗）あるいはラメートを用いて、その親である系統あるいはクローン进行评估（後代検定）して選抜する方法である（図-1、図-2a, b）。親系統から得られる後代集団の成長等の形質には、系統間および系統内でばらつきがある（図-2a）。後代選抜では、後代集団の系統間の変異を基に、優れた親（一般組み合わせ能力が高い親）を選抜する。別の言い方をすれば、優れた後代を多く産んだ親が優れた系統と判断して選んでいることになる。後方選抜は、これまで採種穂園の体質改善、育種集団

林の造成のための交配親の選定あるいは品種開発で用いられてきた手法である（図-1）。前方選抜は、系統間・内の変異を統計的に吟味する中で優れた後代個体を選抜する方法である（図-1、図-2a,c）。同じ両親に由来する後代（全兄弟）個体であっても、両親から各遺伝子座についてランダムに半数を受け取る（メンデルアンサンプリング）ためにその遺伝子型は異なり、遺伝的能力にもばらつきが生じる。前方選抜では両親それぞれが持つ後代に伝えることのできる平均的な遺伝的能力（一般組み合わせ能力）の和とメンデルアンサンプリングの効果을合せて、優れたものを選んでいくことになる。前方選抜は、これまでも第2世代精英樹あるいはその候補木の選抜に用いられている。後方選抜に比べると評価の確度は低いが、集団としては能力の向上が図られると考えられるため、今後は段階的に前方選抜された個体を品種開発の対象としていく。今年1月に開発した「初期成長に優れた第2世代品種」9系統のうち、3系統は前方選抜による評価値による優良品種の開発で

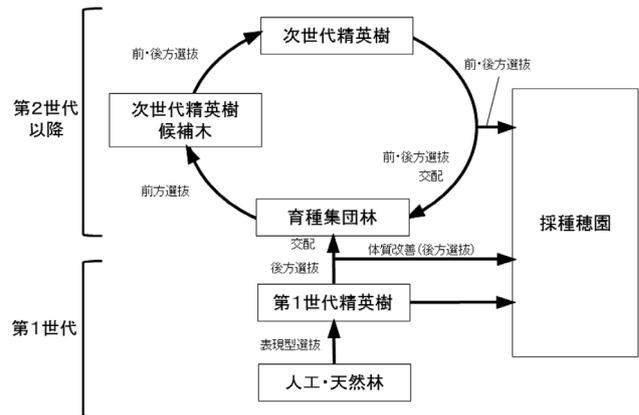


図-1 我が国の林木育種の流れ。林木育種センターの業務資料の図を引用。

* E-mail: makotot@affrc.go.jp

1たかはしまこと、ひらおかゆういちろう、たむらあきら 森林総合研究所林木育種センター

2ふかつえいたろう 森林総合研究所林木育種センター九州育種場

3みうらまさひろ 森林総合研究所林木育種センター関西育種場

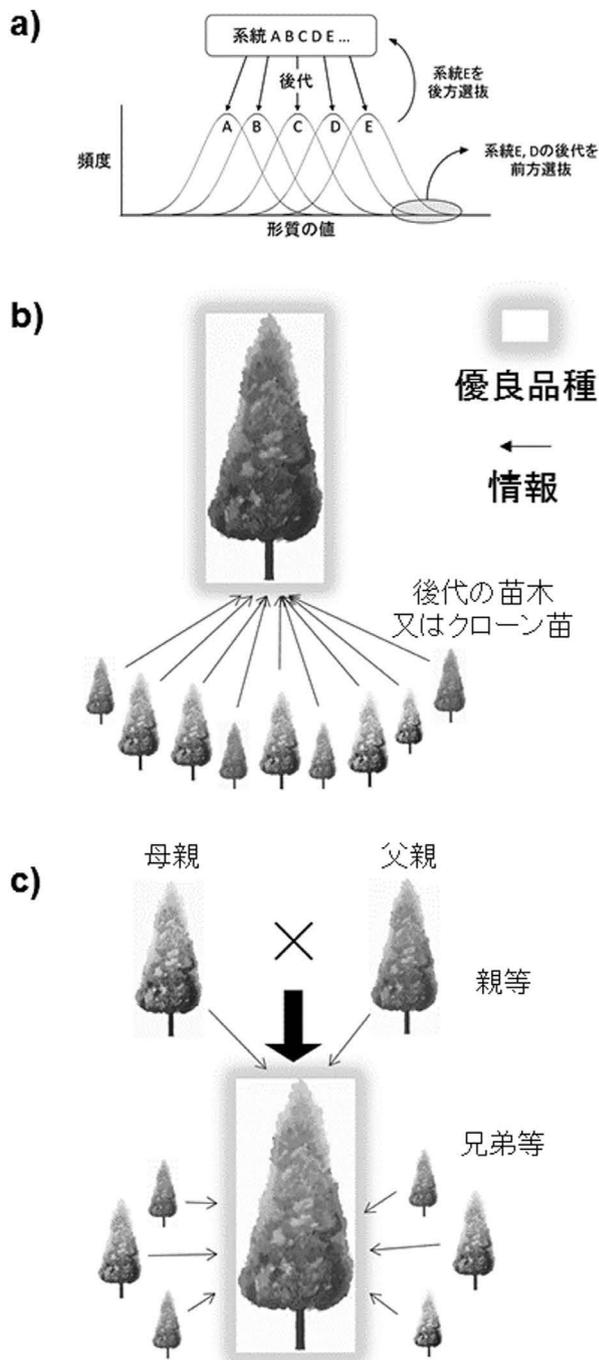


図-2 前方選抜と後方選抜のイメージ。a) 概念図、b) 後方選抜、c) 前方選抜。林木育種センターの業務資料の図を引用。

あり、前方選抜による品種開発の第一弾である。当面の間は、前方選抜による品種開発であることが分かるよう、品種名に「(F)」を付すこととしている(例：初期成長に優れた第二世代品種 (F) スギ林育2-70)。

なお、選抜の目的は、採種穂園を構成するため、つまり普及のための「生産集団」を形成するための選抜

と、育種を長期的に継続していくための集団、つまり「育種集団」を形成するための選抜に分けられる。前者では育種の効果を早期に普及するために選抜強度は高めることが好ましく、後者では育種効果を中長期的に持続するために多様性も重視する必要がある。今回、「初期成長に優れた第二世代品種」の開発にあたり、前方選抜をはじめ品種開発に適用するにあたり、生産集団として改良効果を高めるため、従来の育種集団形成のための選抜の場合と比べて高い選抜強度での前方選抜を行っている。

選抜のための統計手法

選抜においては、いかに精度良く系統・個体評価できるかが重要であり、それを実現するために検定林等で得られるデータの統計解析手法が発展してきた。それぞれの解析手法の詳細については、他の解説書等を参照されたい。例えば、栗延・久保田 (2012) は、林木育種における代表的な統計解析手法を取り上げており、具体的な計算方法が理解しやすい。また、佐々木(2007)は、変量効果 (random effect) や BLUP (best linear unbiased prediction) 法の解説書として優れている。

これまで系統評価は、母数モデル (fixed model) を仮定した解析による最小二乗推定値や、分散分析・共分散分析等により得られた分散共分散成分を利用した選抜指数法によって行われてきた。中でも前方選抜においては、わが国の林木育種では主として個体の選抜指数法が用いられてきた。ただし母数モデルによる解析では、不釣り合いなデータを適切に扱うことが困難であった。それに対して、近年では変量モデル (random model) を仮定した BLP (best linear prediction) 法や、母数効果と変量効果の両方を含む混合モデルを仮定して変量効果を予測する BLUP 法が系統評価に用いられるようになってきた。これらは家畜育種において開発された手法であり (栗延・久保田 2012)、系統や個体の効果を変量効果として扱うことができ、母数モデルでは不向きなアンバランスデータにも適用できるため、林木育種で扱うデータの解析にも適する。特に BLUP 法は、これまでの統計解析手法の欠点を克服できる方法である。しかし、BLUP 法は大きな計算量を要するため、以前はコンピュータの性能等の制約により簡単に利用することが困難であった。また同様の理由で、以前は BLUP 法における分散共分散成分の推定についても、計算が容易な母数モデルによる分散・共分散分析が利用されていた。

最近のコンピュータ性能の向上や計算アルゴリズムの改善により、BLUP 法だけでなく、分散共分散成分の最尤推定法である REML (restricted maximum likelihood) 法の適用も容易になった。近年では、これらを合わせた REML/BLUP 法が当たり前になるようになってきている。

BLUP 法の特徴として以下のことが挙げられる (White et al. 2007 ; 栗延・久保田 2012)。1) 最小二乗推定値は使用回数の少ない系統の場合、推定値が上下に振れるが、BLUP 法では平均に近づくため、誤った評価が避けられる。2) BLP 法と異なり、母数効果の推定も同時に行うことができる。3) 予測値は遺伝率に応じて平均値に収縮し、質の低いデータではより平均に近づくため、育種における適切な選抜を行うことができる。4) 異なる交配設計(ダイアル交配や要因交配等)による検定林データを単一のデータセットとして解析できる。5) 予測値として育種価が得られるため、そのまま遺伝獲得量の計算に用いることができる。6) 血縁関係に基づき、異なる世代(例えば親と子)の育種価を同時に予測することもできるため、世代を超えた個体の能力を比較できる。これらのうち6)が、BLUP 法で前方選抜を可能にする特徴といえる。BLUP 法は血縁後代の測定データを利用して親の能力を変量効果として推定する「親モデル」(parental model あるいは sire model) と、測定された個体そのものとその血縁個体(個体としてはデータセットに存在しない親やさらにその祖先)の能力を変量効果として予測する「個体モデル」(individual tree model あるいは animal model) に大別される。前方選抜においては、後者の個体モデルの BLUP 法により個体間の血縁情報を利用し、個体そのものの遺伝的能力(育種価)を予測し選抜に利用することにより、従来の方法よりも相対的に高い精度で新たな遺伝子型を持った個体の選抜を行うことができる(同時に後方選抜も可能である)。

このような統計解析手法による前方選抜では、血縁関係を利用した個体の育種価の推定をしているが、この手法ではメンデルアンサンプリングの効果を正確に予測できないことが問題として挙げられる。作物や果樹の育種では検定が完了した後に新品種を普及する「決定論的育種法」が採用されているのに対し、林木育種では優良である確率が高いと普及した後に検定結果が明らかになる「確率論的育種法」であるといわれている(白石 2012)。その中でも、後方選抜による開発品種は決定論的育種に近い考え方が用いられてきたといえるが、前方選抜品種はやや確率論的育種に近いと位置付けることができる。前方選抜に含まれるこうした不確定性をできるだけ排除するための工夫が必要である。このた

め、前方選抜品種の開発では、上述したとおり選抜強度を高く設定することや、単一クローンで利用するのではなく複数の親を含めた採種園での利用を考えると、立地環境等に起因する誤差を統計的な除去により育種価の予測精度を高めることなどの工夫をしている。最後の項目については次項で詳しく説明する。

空間構造のある誤差への対応

個体の表現型値のバラツキは、遺伝的変異とそれ以外の環境変異(環境誤差)に分けられる。林木育種において個体やクローンの遺伝的能力を評価する目的で試験地に個体を植栽する場合、そこに現れる測定値の優劣は個体の遺伝的能力の優劣だけではなく、それ以外の要因による効果も混入している。遺伝的能力は直接測定できないため、予測を行う必要がある。個体の表現型値に影響を与える遺伝的能力以外の要因には、土壌栄養や土壌水分、斜面方位、傾斜や隣接木の影響による光条件や温度条件の違い、さらには測定者の効果など多くの要因が考えられる。土壌水分量等を測定して予測モデルに環境パラメータとして利用しないのであれば、このような要因はすべて誤差として取り扱われる。誤差の影響を取り除いて遺伝的能力を評価するために、クローンや後代検定の試験地であれば評価したい個体と同じ遺伝子型の別の個体(クローン)や評価したい個体の後代個体の測定値の情報、前方選抜の試験地であれば兄弟個体・血縁個体の測定値の情報、ゲノム育種であれば同ジアレルをもつ別の個体の測定値の情報を使って、その血縁度に応じて重み付けをして解析することにより測定したい個体・クローンの遺伝的能力である育種価や遺伝子型値を推定することになる。

もし誤差が個体の置かれた位置に関係なく完全にランダムに発生している場合、血縁情報を使った予測が最良となると考えられる。しかし、多くの場合、これらの誤差は何らかの空間的な傾向をもって存在する(空間構造がある)ことが多い。RJ Fisher の実験計画法の3原則の1つである局所管理の考え方にに基づき、空間的にまとまった反復区を作る乱塊法では、広域に存在する空間的偏りはある程度除去できる。実際に林木育種における次代検定林においては複数の反復区が設けられており、乱塊法により広域に存在する誤差の空間的傾向を除去する設計となっている。しかしながら多くの系統が広い面積で植栽される試験地においては、同一反復区内においても誤差の大きな空間的偏りが存在

することがあり、遺伝的能力の評価に影響することがある。一般に親の育種価やクローンの遺伝子型値の予測を目的とする後代検定の試験地においては、従来の反復区を用いた乱塊法により空間的な誤差の影響は十分にキャンセルされる場合が多いと考えられる。一方、個体の育種価の予測を必要とする前方選抜においては、ある個体について親の育種価の平均からの偏差の一部をメンデルアンサンプリングの効果として個体の育種価の予測に用いるため、誤差に空間的な偏りが含まれている場合にはその影響が大きいと考えられる。

林木育種における空間解析では、個体の位置情報を解析に利用することにより予測したい個体の遺伝的能力の検出精度を上げることを目的としている。誤差に空間的な偏りが存在する場合、近接する個体は類似した測定値を示すことになる。このような状態を空間自己相関が存在する状態と呼ぶ。図-3は次代検定林の樹高を濃淡で表した図であるが、隣接した個体が類似した樹高を示しており、空間自己相関が存在することがわかる。

これまでに林木育種分野でもこのような空間自己相関を考慮した解析は取り組まれていた。例えば大庭・下錦田 (1974) や松崎・明石 (1987) は移動平均や重回帰を用いた立地修正について報告している。これらの手法は次代検定林の解析に定着しなかったが、その理由は当時の計算機環境では計算が煩雑であったことが考えられる。

海外での林木育種分野における空間解析の種類や考え方については White et al. (2007) で一節を設けて詳しく解説されている。そこでは空間解析の方法が二つに大別されている。一つは測定値を空間的な偏りに基づいて直接調整する方法で、前述の大庭・下錦田 (1974) や

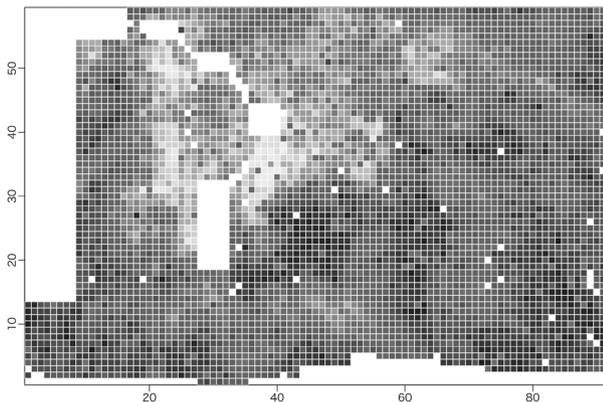


図-3 実生検定林における10年次樹高の例。各セルは個体を示し、色は樹高(m)を示す。林木育種センターの業務資料の図を引用。

松崎・明石 (1987) の方法はこちらに分類される。もう一つは隣接個体や隣接プロット間の空間自己相関を線型混合モデル等の誤差の分散共分散行列にモデル化する方法である。後者は個体の育種価を求める線型混合モデルに組み入れることができ、この手法をデータに適用できるソフトウェア、ASReml (Gilmour 2009, VNI international) が市販されている。以下で後者の方法の概要について紹介をする。

個体の育種価の予測のために、以下の線型混合モデルを仮定する。

$$y = Xb + Zu + e$$

ここで y は測定値のベクトル、 X は固定効果に関する計画行列、 b は固定効果のベクトル、 Z は変量効果に関する計画ベクトル、 u は変量効果のベクトルで、推定したい遺伝的效果はこちらに含まれる。 e は誤差ベクトルである。 u および e に関して、その分散・共分散はそれぞれ G と R とする。

$$\text{Var} \begin{pmatrix} u \\ e \end{pmatrix} = \begin{bmatrix} G & 0 \\ 0 & R \end{bmatrix}$$

誤差の共分散 R は、乱塊法モデルでは

$$R = \sigma_e^2 I = \begin{bmatrix} \sigma_e^2 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \sigma_e^2 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 0 & \sigma_e^2 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & \sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

とされるのが一般的である。 σ_e^2 は残差分散を示す。ここで I は大きさが測定個体数と等しい単位行列である。 R の非対角成分は0であることから、各個体の測定値に付随する誤差は互いに独立であることを示している。

誤差の空間自己相関を仮定する方法はいくつかあるが、ここでは個体が方型に植栽され、個体間の距離が均一である試験地において、列方向と行方向で異なる程度の空間自己相関を仮定した例を示す。誤差の分散・共分散共分散は以下のように独立した誤差分散と空間自己相関誤差分散の和とする。

$$R = \sigma_n^2 [AR1(\rho_r) \otimes AR1(\rho_c)] + \sigma_e^2 I$$

右辺の前項は空間自己相関を持った誤差、後項は独立したランダム誤差である。

ここで

$$[AR1(\rho_r) \otimes AR1(\rho_c)] = \begin{bmatrix} 1 & \rho_r & \rho_r^2 & \dots & \rho_r^{n_r-1} \\ \rho_r & 1 & \rho_r & \dots & \rho_r^{n_r-2} \\ \rho_r^2 & \rho_r & 1 & \dots & \rho_r^{n_r-3} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \rho_r^{n_r-1} & \rho_r^{n_r-2} & \rho_r^{n_r-3} & \dots & 1 \end{bmatrix} \otimes \begin{bmatrix} 1 & \rho_c & \rho_c^2 & \dots & \rho_c^{n_c-1} \\ \rho_c & 1 & \rho_c & \dots & \rho_c^{n_c-2} \\ \rho_c^2 & \rho_c & 1 & \dots & \rho_c^{n_c-3} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \rho_c^{n_c-1} & \rho_c^{n_c-2} & \rho_c^{n_c-3} & \dots & 1 \end{bmatrix}$$

である。ここで ARI は1次の自己回帰モデルを示し、 ρ_r は行方向の自己相関係数、 ρ_c は列方向の自己相関係数、 σ_n^2 は空間自己相関を持った誤差の分散、 n_r および n_c は列数及び行数、 \otimes はクロネッカー積を示す。結果として得られる R 行列は大きさが列数×行数の正方行列となる。データは $n_r \times n_c$ 行で、存在しない個体はダミーデータで埋められ、行と列の順でソートされている。これにより、各個体に付随する誤差は独立の誤差に加え、隣接する個体と共分散をもった誤差で表現されることになる。自己相関係数は隣接個体の影響の度合いを示すパラメータであり、 -1 から 1 の値をとる。隣接個体間の距離単位に応じて累乗の値を仮定しているため距離が長くなるにつれて共分散の値は減少し、影響度合いは小さくなる。乱塊法モデルと比較すると、推定されるパラメータは空間相関を仮定した分散と2個の自己回帰パラメータとで合計3つ増えることとなる。

ASReml では誤差の空間構造の指定が容易にでき、制限付き最尤法 (REML 法) の1つである AI アルゴリズムを用いた方法によるパラメータの推定を行うことができる。また、BLUP 法により個体や親の育種価等の変量効果の推定を行うことができる。空間自己相関のパラメータの推定から、それを考慮した育種価の推定までを同時に行うことができるため、事業的に育種を推進する上で有益である。

九州育種基本区の検定林での解析例を示す。図-4は、図-3の測定値から空間解析により推定された空間自己相関をもった誤差の値を示している。図-3と類似しており、試験地内のバラツキの大部分が空間自己相関を持った誤差として抽出されている。推定された ρ の値は 0.855 と 0.844 であり、近接個体で空間自己相関が存在していることが示されている。分散は σ_n^2 は 0.343 、 σ_e^2 は 1.28 であり、空間自己相関を持った誤差はランダム誤差よりも大きい。図-5は、測定値から空間自己相関を持った誤差を取り除いた値を示している。この値は遺伝的効果とランダム誤差の和であり、ここから個体の育種価等の遺伝的効果を予測することとなる。

個体の育種価を予測するにあたり、空間解析により血縁情報に加えて個体の位置情報を加えることによりその予測の精度は向上することが多い。Dutkowski et al (2006) は乱塊法や誤差の空間自己相関を仮定した解析等、複数の解析結果を比較し、誤差の空間自己相関を仮定したモデルが優れていることを示した。将来的には水分条件や斜面方位等の環境データもモデルに加えることにより、更なる予測精度の向上や現段階は誤差として扱っているバラツキを科学的に理解することが

可能になると考えられる。優れた統計パッケージの普及により日常業務として空間解析を行うことができることから、現段階では位置情報を加えた解析により林木育種を進めていくことが良いと考えられる。

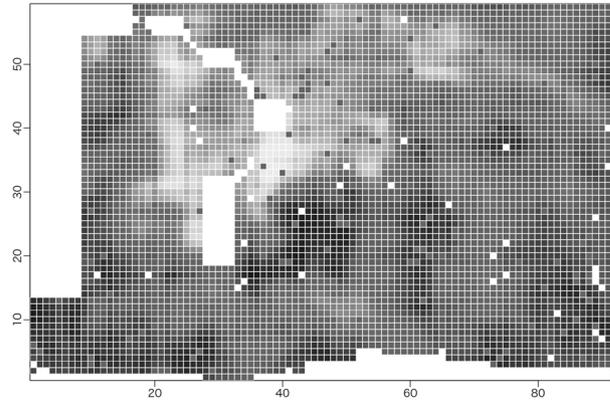


図-4 推定された空間自己相関をもった誤差。各セルは個体を示し、色は平均からの偏差 (m) を示す。林木育種センターの業務資料の図を引用。

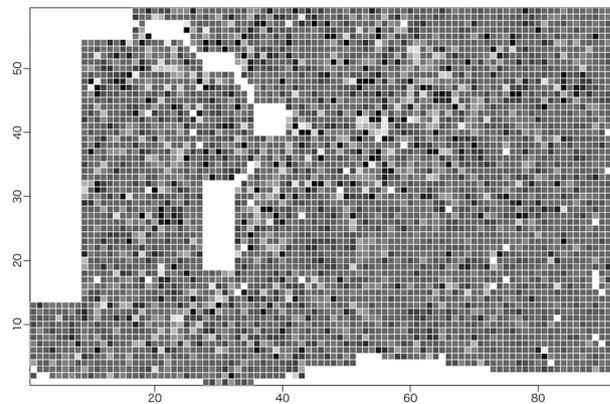


図-5 測定値から空間自己相関を持った誤差を取り除いた樹高。各セルは個体を示し、色は樹高 (m) を示す。林木育種センターの業務資料の図を引用。

海外の林木育種における前方選抜の活用

前方選抜は、海外の林木育種プログラムでは1980年代から導入されている。アメリカ南東部のロブローリーパイン (*Pinus taeda*) やスラッシュパイン (*Pinus elliottii*) では、林木育種を進めるにあたり、後方選抜と前方選抜の両方を組み込んだ育種プログラムを推進している (White et al. 1993; Mckeand and Bridgewater 1998)。そこでは、交配親の精度の高い育種価の推定のために (後方選抜)、混合花粉を用いた交配家系で単木混交設計の試験地が

複数箇所設定される一方で、次世代の精英樹候補木を選抜するため(前方選抜)、全兄弟交配家系で30~50本のプロット植栽設計の試験地が設定され、優良な交配組合せの中から、さらに表現型に優れた最優良個体が選抜されている。後方選抜は、前方選抜の交配親の選抜や生産集団である採種園の改良に用い、前方選抜は次世代の育種集団を構成する個体の選抜に用いられている。後代選抜はいくら繰り返しても既存の集団に属する個体を評価しているだけで、より良い遺伝子の組み合わせを持った個体は選ばれない。海外では前方選抜を積極的に行うことにより、ロブローリーパインやスラッシュパインではすでに第4世代の育種を推進している。

近年では、DNA解析技術の発展により、混合花粉の交配家系の花粉親が同定され、後方選抜の試験地を用いた前方選抜が、テーダマツで行われ(Lambeth et al. 2001)、その後スウェーデンでドイツトウヒ(*Picea abies*)やヨーロッパアカマツ(*Pinus sylvestris*)などでも同じ手法が導入されている(Rosvall 2011)。スギではMoriguchi et al (2011)は、前方選抜までは行っていないが、その有効性を実証している。海外の林木育種の場合、前方選抜で選ばれた個体は、次世代の推進のために育種集団の構成メンバーとして選抜されるとともに、アメリカやカナダ、スウェーデンでは採種園への導入も行われている。

前方選抜を導入するメリット

これまでの後方選抜による品種開発は、候補となる個体の実生苗(後代)やさし木苗の成長等を調べる必要があるため、普及するまで長い年月を要してきた。例えば、初期成長に優れた品種を開発する場合、候補となる個体を選抜した後に交配等で後代の実生苗やクローン苗を作り、試験地を作って初期成長(5年次樹高)を測定するため、10年以上の開発期間が必要だった。後方選抜で開発された品種は、開発まで長い年月を要するが、実際に後代やクローンの植栽試験により性能を確認するため、選抜の確度は高いと考えられる。これに対して、前方選抜では、候補となる個体やその親、兄弟等の血縁関係のある個体の特性調査結果から、当該個体の遺伝的能力を表す指標である育種価を推定して優良な個体を選抜する方法であり(図-2)、候補となる個体の後代やクローン苗の増殖と調査を伴わないため、後方選抜より短期間で品種を開発することができ、時代のニーズに応じた品種を早期に開発できるメリットがある。前

方選抜には個体の育種価をいかに精度よく推定するかという点が課題であるが、林木育種センターは血縁情報に基づいた50年以上にわたる検定データの活用、測定精度の高度化、前述したBLUP法に代表される統計解析手法の高度化、空間自己相関法による環境誤差への対応によって、個体の育種価の推定精度の向上といった取り組みを進めて、育種価の推定精度の向上に努めている。

まとめ

林業の成長産業化が求められている中で、育林経費の中で大きな割合を占める下刈りコストを削減することが求められている。これまでの第1世代精英樹よりも成長等が優れる第2世代精英樹の中から初期成長に優れた品種を開発することによって、下刈り期間を短縮できる可能性がある。また、スギ等の主要な造林樹種は主伐期を迎えており、その伐採跡地の再造林のために、今後優良種苗の需要が高まると考えられている。一方で、林木育種においては、第2世代精英樹の後代苗(第3世代)によるスギの試験地の造成が開始されたばかりであり、後方選抜による第2世代品種の開発が本格化するまでには、10年以上の時間を要する。前方選抜による評価値を品種開発に利用することにより、第2世代品種を早期に普及することが可能であり、第1世代の品種と合わせ、優良種苗の原種の一つとして、優良種苗の需要拡大に役立てていくことができると考えている。

引用文献

- Dutkowski G, Costa e Silva J, Gilmour AR, Wellendorf H, Aguiar A (2006) Spatial analysis enhances modelling of a wide variety of traits in forest genetic trials. *Canadian Journal of Forest Research* 36: 1851-1870
- Gilmour AR, Gogel B, Cullis B, Thompson R (2009) *ASReml User Guide*. VSN International Ltd, Hemel Hempstead, UK
- 栗延 晋・久保田正裕 (2012) 林木育種のための統計解析. 林木育種協会, 東京
- Lambeth C, Lee BC, O' Malley D, Wheeler N (2001) Polymix breeding with parental analysis of progeny: an alternative to full-sib breeding and testing. *Theoretical and Applied Genetics* 103: 930-943

- 松崎智徳・明石孝輝 (1987) 立地修正のための重回帰式の選択. 林木の育種 特別号: 5-8
- McKeand SE, Bridgewater FE (1998) A strategy for the third breeding cycle of loblolly pine in the southeastern USA. *Silvae Genetica* 47: 223-234
- Moriguchi Y, Yomogida H, Iwata H, Takahashi M, Taira H, Tsumura Y (2011) Paternity analysis in a progeny test of *Cryptomeria japonica* revealed adverse effects of pollen contamination from outside seed orchards on morphological traits. *Tree Genetics & Genomes* 7: 1089-1097
- 大庭喜八郎・下錦田寿夫 (1974) スギ精英樹次代検定林の立地修正の試み. 九州育種場年報 3: 66-74
- Rosvall O (2011) Review of the Swedish tree breeding programme. Skogforsk, Uppsala, Sweden
- 佐々木義之 (2007) 変量効果の推定と BLUP 法. 京都大学学術出版会, 京都
- 白石 進 (2012) 第4章 林木育種 2. 林木育種の基礎と基本戦略. 井出雄二・白石 進 編, 森林遺伝育種学, 148-158. 文永堂出版, 東京
- White TL, Adams WT, Neale DB (2007) *Forest genetics*. CAB International, Oxfordshire, UK
- White TL, Hodge GR, Powell GL (1993) An advanced-generation tree improvement plan for slash pine in the southeastern United States. *Silvae Genetica* 42: 359-371