

## 自殖可能度および交雑可能度の表わし方

山 本 千 秋<sup>(1)</sup>

Chiaki YAMAMOTO: On the Method for Estimating Self-  
and Cross-Abilities in Forest Trees

**要 旨:** 自家受粉あるいは種間受粉を行ったときのタネや苗木の得られやすさの程度を表わす用語として、自殖可能度あるいは交雑可能度ということばが用いられているが、その意味内容は不統一で、はっきりした定義が与えられていない。

そこで、自殖可能度および交雑可能度に関する既往の文献を概観し、さらに、自殖や種間交雑の阻害機構とその具体的な発現態様を検討したうえで、両可能度の概念を明確にすることを試みた。

そして、自殖可能度および交雑可能度は、自家受粉および種間受粉を行ったときの、種内他家受粉の場合に対する次代植物の得られやすさの相対的な度合いを表わす総合的数量指標として用いるのがもっとも適切であり、両可能度の推定にあたっては、結果率、球果あたりのタネ数、充実率、真正発芽率および成苗率の5形質のいずれをも見おとすべきではない、と考えた。

### I は じ め に

自家受粉や種間受粉を行ったとき、充実したタネがどの程度でき、次代の植物として生育しうる苗木がどの程度得られるかという問題は、自家不和合性の生理的機構を解析し、種の類縁関係や系統発生の法則性を論ずるうえでも、また、実際に育種を進めていくうえでも、もっとも関心の集まることである。

タネや苗木の生産量の多少は、具体的には結果率、球果あたりの充実タネ数、発芽率などの大小で表現されるが、これらの値は樹種や個体によって大きな差異があるだけでなく、同一個体（またはクローン）であっても結実の豊凶や環境の違いによって大きく変動することが知られている。したがって、スギの自家受粉タネの発芽率が20%といい、ヒノキとサワラの種間交雑タネの充実率が1%といっても、その値が大きいのか小さいのかは、それを判断する「モノサシ」がないかぎり単純にいうことはできない。

このことは、自殖や種間交雑に関する実験でいろいろな様式の受粉を行いタネや苗木のできかたの差異を詳しく比較検討しようとする場合、たんに充実率や成苗率などの個々の数値を示すだけでは不十分で、それらの数値を適当な「モノサシ」を用いて相対値化し、タネや苗木がどの程度の容易さで得られるかという「得られやすさの程度」を示すことが必要であるということの意味している。

本報では、自家受粉および種間受粉を行った場合における充実タネや苗木の「得られやすさの程度」を数量的に示して論議を行っている報告のいくつかを紹介する。さらに、タネや苗木のできかたを左右する諸要因を見直し、そのうえで、必ずしも統一した定義の与えられていない「自殖可能度」self-ability および「交雑可能度」cross-ability という概念を整理し、この用語を、「自家受粉および種間受粉を行ったときの、次代植物の得られやすさの程度を総合的に表現する数量的指標」として用いるのが適切であるという筆者の考えを述べてみようと思う。

なお、交雑可能度は種間だけでなく、変種間、品種間交雑の場合にも適用できるが、煩雑になるので種

間交雑を指すものとして説明を進める。また、種内他家受粉（交雑）は、たんに種内受粉（交雑）と記すことにする。

## II 自殖可能度に関連した報告

BINGHAM ら<sup>1)</sup>は *Pinus monticola* で自家受粉と種内受粉を行ったが大部分の個体で結果率には差がなく、したがって、自家受粉の影響は球果形成以外の過程で現われるものと判断した。そこで、各個体ごとに球果あたりの充実タネ数および真正発芽率（まきつけ後約 100 日時点）を調べ、個体ごとの自殖可能度、すなわち自殖苗の種内交雑苗に対する相対的な生産量を次式で表わした。

$$\text{自殖可能度} = \frac{\text{自家受粉 1 球果あたり充実タネ数} \times \text{自家受粉タネの真正発芽率}}{\text{種内受粉 1 球果あたり充実タネ数} \times \text{種内受粉タネの真正発芽率}} \times 100$$

BINGHAM らは、同一個体の胚珠と花粉との間で受精が行われるときに自家和合性 self-compatibility が存在するとし、また、発芽力のある自家受粉タネが生じるときに自殖稔性 self-fertility があるとして、上式右辺の第 1 項は自家和合性を、第 2 項は自殖稔性をそれぞれ示しており（筆者はこの見解には同意できない）、自殖可能度は両要素の積で表わされると述べている。

SNYDER<sup>12)</sup>は、*Pinus elliottii* var. *elliottii* の自殖の実験で、結果率についてはふれていないが自家和合性を次の式で表わした。

$$\text{自家和合性} = \frac{\text{自家受粉 1 球果あたり充実タネ数}}{\text{自然受粉 1 球果あたり充実タネ数}} \times 100$$

この式は、分母が自然受粉になっている点で BINGHAM らの右辺第 1 項の表現とは異なるが、自家和合性の概念は共通のものといえよう。しかし、彼は自家和合性の値の有用性を認めつつも、この数値の高低が実際の充実タネの生産量の多少を示さず（自家受粉充実タネがごく少なくても、同時に自然受粉充実タネが少なければ自家和合性は高い値をとる）、誤解を生む可能性があることを指摘し、各個体ごとに自家受粉を行った 100 雌花あたりの充実タネ数もあわせて示した。これは、結果的に結果率を加味したことを意味している。また、自殖可能度については BINGHAM らの式を援用（分母のデータは自然受粉のもの）しているが、BINGHAM らがまきつけ 100 日後の真正発芽率を用いたのに対して、彼は、発芽完了時点での真正発芽率を用いた場合と、1 生長期を経た時点での成苗率（まきつけタネに対する）を用いた場合の両方について自殖可能度を計算している。ここでも、自家受粉 100 雌花あたりの発芽本数および成苗本数をあわせて示している。

勝田<sup>6)</sup>は、クロマツ、アカマツを用いた実験で、自家受粉を行ったときの充実タネのできる可能性（これを self-ability としている）を、

$$\frac{\text{自家受粉結果率}}{\text{種内受粉結果率}} \times \frac{\text{自家受粉 1 球果あたり充実タネ数}}{\text{種内受粉 1 球果あたり充実タネ数}} \times 100$$

というかたちで表現している。self-ability を表示する要素として結果率を明確に加味している点は上の 2 例と異なるが、発芽および成苗についてはここではふれられていない。

## III 交雑可能度に関連した報告

CRITCHFIELD<sup>2)</sup>は、結果率や球果あたりタネ数の値が種間交雑不和合性 interspecific incompatibility をはかる間接的な指標になるとしながらも、彼が扱った southern pine 8 種の種間交雑に関するかぎり

大部分の種間の組合せで正常に球果ができ、また、一部の例外を除き、充実タネがとれないかごく少ないような組合せでは、球果あたりのタネ数も少ない傾向が認められたことから、球果あたりの充実タネの生産量に着目して種間交雑可能度 interspecific cross-ability を

$$\frac{\text{種間交雑 1 球果あたり平均充実タネ数}}{\text{雌親種内交雑 1 球果あたり平均充実タネ数}} \times 100$$

という内容で表現した。ただし、交雑可能度は、同一樹種間の組合せでも両親個体が異なることで相当変動することを認めている。

なお彼は、交雑可能度を推定する要素としては、球果あたりの充実タネ数しかとりあげていないが、southern pine の種間交雑を不成功にさせる障害要因として、i) 開花期のズレや分布域のズレによって受粉が起こらないこと、ii) 受粉が行われても受精の前後で不和合現象が発現して発芽力のあるタネができないことのほかに、iii) タネは発芽するが得られた雑種がすべて白子になるなど発芽後の生存不能が起こることをあげているのが注目される。

また、CRITCHFIELD は、closed-cone pine グループの種間および品種間交雑に関する報告<sup>3)</sup>で、交雑可能度をさらに詳細に規定している。すなわち、交雑可能度とは、2つの種(または品種、以下同じ)間の交雑が、雌親種の種内交雑と比較してどの程度の容易さで成功するかを表わすもので、その推定方法は2通りある。i) ある種間の交雑において、同じ時に同じ雌親を使った種内(対照)の交雑が行われている場合には、その種間の交雑可能度は、個々の雌親ごとに求めた種間交雑可能度の平均値で示される。個々の雌親の種間交雑可能度は、その雌親の種間交雑 1 球果あたりの充実タネ数の、同じ雌親における種内交雑 1 球果あたりの充実タネ数に対する%で示される。ii) また、同じ雌親を使った種内交雑がない場合には、その種間の交雑可能度は前記<sup>3)</sup>の式(平均充実タネ数の比)で示される。彼は、この方法にしたがって得た推定値から、交雑可能度を高(40%以上)、中(5~40%)、低(5%以下)、および発芽しうる雑種タネなし、の4段階に区分して種間の類縁関係を検討した。

SLEE<sup>11)</sup> は、*Pinus elliotii* の1変種と *Pinus caribaea* の2変種を用いて変種間交雑を行い、CRITCHFIELD の考え方<sup>3)</sup>を援用して次の式で交雑可能度を計算している。

$$\text{特定個体間組合せの交雑可能度} = \frac{\text{当該組合せでとれた 1 球果あたりの平均発芽タネ数}}{\text{同じ雌親の変種内交雑 1 球果あたりの平均発芽タネ数}}$$

そして、同一変種間の交雑であっても、両親の組合せが異なることによって交雑可能度は相当なバラツキを示すこと、しかし、大部分の組合せで交雑可能度が70%を超えるような変種間交雑ならば、その交雑和合性が高いといえるし、それが70~40%ならば中程度で、40%以下ならば和合性は低いとみなしてよいと述べている。

ところで、cross-ability という用語は、種(品種)間交雑をしたときのタネや苗木の生産の相対的容易さを、パーセントで表わすような場合にだけ用いられているわけではない。

たとえば WRIGHT は、その著書<sup>15)16)</sup>では cross-ability を、雑種作出の相対的容易さ(relative success または relative ease)と定義しているけれども、WRIGHT ら<sup>13)14)15)</sup>や KLAHN ら<sup>7)</sup>の報告をみると、同じ属に含まれる多数の種についての人工または天然の交雑結果から、どの交雑で確認済みの雑種が得られたか、どの交雑で推定雑種または充実タネが得られたか、どの交雑が失敗したか、を区分して表示するときに cross-ability を用いている。これらの報告のなかには結果率や球果あたりの充実タネ数を調べたものもあるが、全体の重点は雑種が得られたか否かを示すことに置かれている。

また、SAYLOR ら<sup>10)</sup> は、マツ属 2 種間の相互交雑を行い、1 年目と採集時の結果率および球果あたりの充実タネ数にもとづいて、交雑障害の発現時期、交雑の方向による差などを論議する際に cross-ability を用いている。

さらに、MIKKOLA<sup>9)</sup> は、トウヒ属の種間受粉胚珠を解剖観察し、花粉の発芽、花粉管の伸長、受精や胚発生などの過程における種内受粉胚珠との差異や種相互の類縁関係を論議する際に cross-ability を用いている。

香川は、作物育種学に関する著書<sup>9)</sup>で「交雑可能度 cross-ability」という章を起こして、種・属間交雑の成否に関するさまざまな事例とその理論的背景を詳しく紹介しているが、ここでは交雑可能度についてのはっきりした定義は与えられていない。

これら数例にみられる cross-ability は、「交雑可能度」というより「交雑能力」とでも訳しておいて、交雑の成否に関する広範な内容をばく然と表わす用語として用いるほうが適当と思われる。

#### IV 自殖や種間交雑の阻害機構とその発現態様

広く用いられているにもかかわらず意味内容が不統一で、正確な定義の与えられていない自殖可能度および交雑可能度について、その概念を明確にするために、ここで、自殖や種間交雑を起こりにくくしている機構とその具体的な現われ方を見直してみることにする。

i) 地理的隔離と、ii) 開花期のズレは、種の隔離機構としてしばしばとりあげられる。ただ、距離や時間の隔たりだけならば、花粉の輸送や貯蔵によって人為的に受粉の機会をつくってやるのが可能であり、それによって天然には生じ得ない雑種をつくりだすこともできる。しかし、現実に種間交雑を起こりにくくしている機構は、受粉以後により本質的なかたちで働くことが多い。そして、以後に述べる阻害機構は、現象的には自殖についても完全にあてはまる。

すなわち、iii) 雌花の中での花粉の不発芽または花粉管の伸長遅延による受精不能、iv) 受精後の胚の発育不良、崩壊などである。これは、遺伝的にも生理的にもきわめて強力な阻害機構といえることができる。これに対して、v) 次代植物の生存不能、vi) 自殖次代や雑種の不稔性は比較的ゆるやかな阻害機構といえよう。

花粉および胚のうが、それぞれには正常で、類似の環境下で適期に受粉されても、自家受粉や種間受粉を行った場合に、種内受粉に比べて充実タネや苗木の得られる割合が低下したり、まったく得られなかったりするのはいくつかの阻害機構が働くためである。そこで、これらの阻害機構が、具体的には球果、タネおよび次代植物の発育段階のどの時期に、どんなかたちをとって発現するかをみてみよう。

(i) 受粉しても、球果や胚珠の発達が停止したり不十分であったり、あるいは落果して、タネはもちろん球果さえ発達しにくい場合が考えられる。これは、量的には結果率の低下というかたちで表現することができる。

(ii) 受粉による生理的な刺激などによって球果はおおむね正常に発達するが、胚珠内で花粉の発芽や花粉管の伸長が阻害されるために、受精前の早い段階で胚珠の発育が止まり、外観上タネと認められないようなものが多くなる場合がある。この場合には、球果あたりのタネ数の減り方によって阻害の強さを測ることができる。

(iii-A) 受粉によって球果も種皮も外観上おおむね正常に発達するが、受精が行なわれないために最終

的には胚珠内部が崩壊し充実タネができにくくなる場合がある。これは、充実率の低下として表わされる。

(iii-B) 受精が行われ、球果も種皮も外観上正常に発達するが、受精後に胚や胚乳の形成異常が起こり、充実タネができにくくなる場合もある。この場合も、量的には充実率の低下として表現できるが、外観だけで (iii-A) と区別するのは困難なことが少なくない。

(iv) 充実タネが形成される段階まではとくに異常は認められないが、自殖タネあるいは種間交雑タネであるために、充実しているにもかかわらず発芽能力が低下する場合もある。これは、真正発芽率の低下として表わすことができる。

(v) タネが発芽する段階までは正常であっても、発芽後数週間から数か月間で、色素異常や形態異常などのために消失してしまう幼植物が多くなる場合もしばしばある。これは、成苗率の低下として計測することができる。

前述した阻害機構が、植物体発達のどの段階でどの程度の強さで働くかは、樹種、個体、あるいは自殖と種間交雑の違いによってさまざまであり、あらかじめ見通すことは困難である。また、それら諸阻害機構とここで列挙した具体的現象が、生体内でどのように対応し、関連し、重なりあっているかを明確にすることは、さらに困難であろうと思われる。

しかし、いずれにしても自殖や種間交雑による苗木の生産量の低下は、具体的には結果率、球果あたりのタネ数、充実率、真正発芽率および成苗率の低下の総合されたものとして表現することができるので、いろんな様式の受粉を行ったときの球果やタネのできかた、なかんずく次代植物の得られやすさの程度を論議する場合、一般的には、この5つの形質のいずれをも見おとすべきではないと考えられる。なお、自殖や種間交雑苗では、1 生長期を経過した以後にも生存率の低下や生長の減退などがおこるし、すでにのべた次代植物の不稔性といった問題も無視できないが、超永年性の林木での論議なので、ここではふれないことにする。

### V 自殖可能度と種間交雑可能度の表わし方

こうしてみると、自殖可能度あるいは交雑可能度という概念には、i) 結果率、球果あたりのタネ数、充実率、真正発芽率および成苗率の5形質のすべてが加味、総合されること、ii) あるモノサシ（たとえば種内交雑）に対する相対的な「得られやすさの程度」で表現されること、の2つの内容が含まれている必要があることがわかる。すなわち、種々の受粉を行ったときの各形質に次の記号を与えた場合、

	結果率	球果あたり タネ数	充実率	真正発芽率	成苗率
種内受粉	C <sub>IA</sub>	N <sub>IA</sub>	F <sub>IA</sub>	G <sub>IA</sub>	S <sub>IA</sub>
自家受粉	C <sub>SF</sub>	N <sub>SF</sub>	F <sub>SF</sub>	G <sub>SF</sub>	S <sub>SF</sub>
種間受粉	C <sub>IR</sub>	N <sub>IR</sub>	F <sub>IR</sub>	G <sub>IR</sub>	S <sub>IR</sub>

自殖可能度および交雑可能度はそれぞれ、

$$\text{自殖可能度 self-ability (\%)} = \frac{C_{SF}}{C_{IA}} \times \frac{N_{SF}}{N_{IA}} \times \frac{F_{SF}}{F_{IA}} \times \frac{G_{SF}}{G_{IA}} \times \frac{S_{SF}}{S_{IA}} \times 100 \dots \dots (1)$$

$$\text{交雑可能度 cross-ability (\%)} = \frac{C_{IR}}{C_{IA}} \times \frac{N_{IR}}{N_{IA}} \times \frac{F_{IR}}{F_{IA}} \times \frac{G_{IR}}{G_{IA}} \times \frac{S_{IR}}{S_{IA}} \times 100 \cdots (2)$$

とするのが、もっとも合理的、全面的な表わし方であると考えられる。そしてこれら可能度は、自家受粉あるいは種間受粉を行ったときの、種内受粉に対する次代植物の得られやすさの相対的な度合いを表わす総合的数量指標である、ということができる。

当然のことながら、

$$\text{球果あたり充実タネ数} = \text{球果あたりタネ数} \times \text{充実率}$$

$$\text{発芽率} = \text{充実率} \times \text{真正発芽率}$$

という関係が成り立つので、これらを(1)あるいは(2)式の所定の項へおきかえて自殖可能度や交雑可能度を推定してもさしつかえない。したがって、広瀬ら<sup>4)</sup>がトウガラシ属の種間交雑の可能性を論ずる際に用いた、

$$\text{交雑可能度} = \frac{\text{交雑花着果率}}{\text{母品種着果率}} \times \frac{\text{交雑果1果内稔種子数}}{\text{母品種1果内稔種子数}} \times \frac{\text{交雑種子発芽率}}{\text{母品種種子発芽率}} \times F_1 \text{生存率}$$

という式は、最後の項の多少の違いをのぞけば(2)式と同じ内容を表わしているものとみることができ

る。また、結果率<sup>12)</sup>、真正発芽率や成苗率<sup>9)</sup>、あるいは球果あたりのタネ数(山本ら、未発表)などで例があるように、種内と自家、ないしは種内と種間の受粉の間に有意な差が認められない場合には、(1)および(2)式の該当する形質の項は1とみなせるので、その項を省略して可能度を計算することもできる。

(1)および(2)式の各項の分母、すなわち相対値化のための「モノサシ」に、種内受粉のデータを用いたのは、袋かけや人工交配という条件を分子に合わせることを重視したためで、これまでみてきた例でも、ほとんどが分母は種内受粉である。種内受粉のデータがないために、自然受粉のデータを用いている例もあるが<sup>12)</sup>、可能度を推定する基礎資料としては、できれば使いたくない。

ところで、(1)および(2)式で用いた5形質の積  $C \times N \times F \times G \times S$  は、受粉した雌花1個あたりの成苗本数を意味している。したがって、(1)または(2)式で表現される可能度は、種内受粉を行ったときの1雌花あたりの成苗本数に対する、自家または種間受粉を行ったときの1雌花あたりの成苗本数の比率であるということができる。斎藤ら<sup>9)</sup>がクロマツの近親交配の解析で1雌花あたりの成苗本数に着目し、SNYDER<sup>12)</sup>が自家受粉100雌花あたりの成苗本数を示しているのも、筆者と共通した発想に基づいているものと考えられる。

なお、この両式からは、1母樹の自殖可能度や、2樹種のある特定2母樹間の交雑可能度を推定することもできるし、雌親ごとに求めた可能度の平均値から、ある樹種の自殖可能度やある2樹種間の交雑可能度を推定することも可能である。さらに、同じ時に同じ雌親を使った種内受粉がない場合でも、CRITCHFIELDの方法<sup>9)</sup>にしたがえば、各形質の平均値から両可能度は推定できる。

しかし、多くの研究者が指摘しているように、結果率や充実率などの諸形質は、同一様式の受粉であっても交配年や母樹によって相当大きくばらつくことが知られている。したがって、より正確な可能度を推定するためには、同一年に同一雌親に対して所定の様式の受粉が並行して行われ、しかも相当数の雌親と年のくり返しがなされていることが望ましく、発芽率や成苗率を比較する場合にも可能なかぎり条件をそろえるように心がけることが大切である。

これまでの論議は、すべて針葉樹の事例を参考にし、針葉樹への適用を念頭において進めてきたが、(1) および (2) 式で表現される2つの可能度は、広葉樹に対しても適用して差支えないであろう。

また、常に、上述の5形質のすべてが測定されるとはかぎらず、実験によっては、タネの段階で調査を終了する場合もしばしばある。この場合には、(1)、(2) 式で表わされる可能度を完全なかたちで推定することはできない。しかし、両式を活用して、タネの段階までのデータによって、自殖タネあるいは種間交雑タネの相対的な得られやすさの程度を推定することは可能であり、それなりの意味はあると考えられる。

## 文 献

- 1) BINGHAM, R. T. and A. E. SQUILLACE : Self-compatibility and effects of self-fertility in western white pine, *For. Sci.* **1**, 121~129, (1955)
- 2) CRITCHFIELD, W. B. : Hybridization of the southern pines in California, *Proc. For. Genet. Workshop, Macon, Ga., Oct. 1962*, 40~48, (1963)
- 3) ——— : Crossability and relationships of the closed-cone pines, *Silv. Genet.* **16**, 89~97, (1967)
- 4) 広瀬忠彦・西 新也・高嶋四郎 : トウガラシ属栽培種の種間交雑に関する研究 I. 種間の交雑可能度について, 京都府大学術報告 (農) (12), 40~46, (1960)
- 5) 香川冬夫 : 種・属間交雑による作物育種学, 産業図書, 東京, 555 pp., (1957)
- 6) 勝田 柁 : クロマツとアカマツの自家受精, 演習林 (15), 23~35, (1964)
- 7) KLAHN, F. U. and J. A. WINIESKI : Interspecific hybridization in the genus *Abies*, *Silv. Genet.* **11**, 130~142, (1962)
- 8) MIKKOLA, L. : Crossability between *Picea omorika* (PANCIC) PURKYNE and *P. glauca* (MOENCH) Voss, *Ann. Bot. Fennici* **9**, 33~36, (1972)
- 9) 斎藤幹夫・岩川盈夫・渡辺 操 : クロマツの近親交配における球果・タネおよび苗木のできかた, 林試研報 255, 31~46, (1973)
- 10) SAYLOR, L. C. and R. L. KOENIG : The slash  $\times$  sand pine hybrid, *Silv. Genet.* **16**, 134~138, (1967)
- 11) SLEE, M. U. : Crossability values within the slash-caribbean *Pinus* species complex, *Euphytica* **19**, 184~189, (1970)
- 12) SNYDER, E. B. : Seed yield and nursery performance of self-pollinated slash pines, *For. Sci.* **14**, 68~74, (1968)
- 13) WRIGHT, J. W. : Species crossability in spruce in relation to distribution and taxonomy, *For. Sci.* **1**, 319~349, (1955)
- 14) ——— and W. J. GABRIEL : Species hybridization in the hard pines, series *Sylvestrés*, *Silv. Genet.* **7**, 109~115, (1958)
- 15) ——— : Genetics of forest tree improvement, *FAO Forestry and Forest Products Studies*, No. 16, FAO, Rome, 399 pp., (1962)
- 16) ——— : Introduction to forest genetics, Academic Press, New York London, 463 pp., (1976)

## On the Method for Estimating Self- and Cross-Abilities in Forest Trees

Chiaki YAMAMOTO<sup>(1)</sup>

### Summary

Self- or cross-ability has been widely used as a term to express the possibility that full seeds or sound seedlings can be produced by self- or interspecific-pollination. There are, however, many differences in the method for estimating both abilities among investigators, and therefore no clear definition has yet been given on the term.

To clarify the concept of both abilities, many past reports concerned with self- or cross-ability were reviewed, and the complex barrier mechanism in selfing or species crossing was briefly summarized.

It was reasonably concluded that the term of self- or cross-ability should be defined as an index of the relative easiness, with which progenies can be successfully produced by self- or interspecific-pollination as compared with intraspecific-pollination. Self- and cross-ability are, therefore, accurately estimated in the following formulae :

$$\text{Self-ability (\%)} = \frac{C_{SF}}{C_{IA}} \times \frac{N_{SF}}{N_{IA}} \times \frac{F_{SF}}{F_{IA}} \times \frac{G_{SF}}{G_{IA}} \times \frac{S_{SF}}{S_{IA}} \times 100$$

$$\text{Cross-ability (\%)} = \frac{C_{IR}}{C_{IA}} \times \frac{N_{IR}}{N_{IA}} \times \frac{F_{IR}}{F_{IA}} \times \frac{G_{IR}}{G_{IA}} \times \frac{S_{IR}}{S_{IA}} \times 100$$

(Legend)

C ; Cone yield as percent of female flowers pollinated

N ; Number of total seeds per cone

F ; Full seed yield as percent of total seeds

G ; Germinative capacity as percent of full seeds sown

S ; Survival of one-year-old seedlings as percent of seeds germinated

IA ; Intraspecific-pollination

SF ; Self-pollination

IR ; Interspecific-pollination

In the method for estimating both abilities in this paper, the decline of the survival rate after the first growing season and the sterility often reported in selfed or hybrid progenies are left out of consideration.