

【特集】ゲノム情報に基づく林木育種の可能性 —スギを対象として—

成長形質を対象とした次世代育種の可能性

平岡 裕一郎^{*1}

はじめに

次世代シーケンサーの普及を背景とした遺伝子情報の蓄積に伴い、大量の遺伝子情報と形質データと対応させ、形質変異に関与するゲノム上の領域を推定するゲノムワイドアソシエーション解析 (GWAS) や、遺伝子マーカーを用いて形質の予測・個体選抜を行うジェノミックセレクション (GS) が様々な種で行われるようになってきている。今年の Plant & Animal Genome XXII にも、これらの解析が適用される種の多様さや研究規模の大きさが見て取れる (平岡・平尾 2014)。

これら解析において、遺伝子情報と対になる高精度かつ大規模な形質データが必要である。スギに関しては、GWAS に供する第一世代精英樹の形質データ取得を目的として、これまでに材質 (三嶋ら 2011) と雄花着花量 (坪村ら 2013) について、育種素材保存園あるいは交配園における評価がなされている。一方で、成長形質については、これまで取得されてきた多数の次代検定林データの利用が考えられる。しかし、成長形質は他の形質と比較して、環境による影響や遺伝子型×環境の交互作用を解析上考慮する必要性が高い。本稿では、既に得られている成長形質データから、いかに環境誤差あるいは環境との交互作用を取り除き、今後の GWAS あるいは GS に供するための成長形質データとするのかを検討する。また、それを通して今後の成長形質の「次世代育種」の可能性について考えてみる。

検定林内の立地環境誤差を取り除く

次代検定林は、通常林業が行われている山間部に設定されることが多い。このため、1カ所の検定林内においても、斜面方位や傾斜の大きさ等が様々に変化するため、環境が不均一である。このようなことから、検定林内に

反復を設け、データ解析時には反復の効果を要因として線形モデルを構築するのが一般的であった。しかし、検定林によっては、反復内でさえ環境の不均一性が高い場合があり、反復の効果をモデルに入れるだけではデータの変動を十分説明できないことになる。

立地環境修正を行う手法として、線形混合モデルに空間自己相関誤差を含める方法がある。空間自己相関誤差 (以下、AR 誤差) とは、隣接する個体間のもつ誤差に相関を仮定したもので、AR 誤差を含むモデルでは、通常モデルより当てはまりが良いことが示されている (Dutkowski et al. 2002, 2006)。AR 誤差はその仮定から、成長等の表現型値に含まれる立地環境の不均一性による効果を分離できるものと期待される。

このような手法により解析した結果の一例を図-1 に示す。対象検定林は傾斜が約 35° と急であり、斜面方位が反復によって変化する設計となっている。なお、空間情報として用いた植栽個体の 3 次元座標は、レーザ測距方位計 (TruPulse, Laser Technology Inc.) により計測した。図-1a から、10 年次の樹高は反復間・反復内に関わらず連続的に変化することがわかる。樹高データについて AR 誤差を要因として含む線形混合モデルにより解析した結果、図-1b のような AR 誤差が得られた。AR 誤差は樹高データの空間的な連続変化をよく捉えており、これは立地環境の変化に起因する樹高の変化と解釈できる。一方、図-1c の一般組み合わせ能力 (個体の育種価) は、そのような空間構造が取り除かれた値となった。このように AR 誤差を考慮した線形混合モデルは、検定林内の立地環境の不均一性による効果を除き、個体の遺伝的能力の推定精度を高めることが期待される。このような方法は、特に個体データを用いることとなる GS におけるキャリブレーションに供試するデータを作成する際に有効であると考えられる。

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

¹ ひらおか ゆういちろう 森林総合研究所林木育種センター

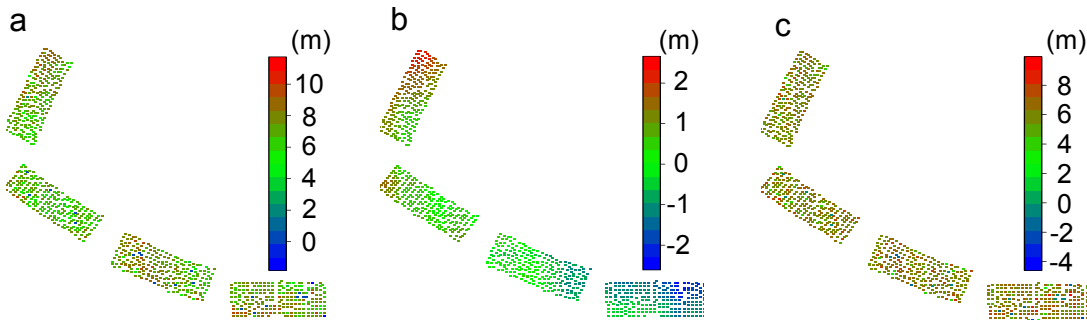


図-1 AR 誤差を入れた線形混合モデルによる解析例。プロットした点は植栽個体の xy 座標を、点の色はそれぞれの値の大小を表す。点の集まりは反復を表す。a: 10 年次樹高、b: AR 誤差、c: 個体の育種価。

環境因子を組み込んだモデリングの試み

これまで、共通の系統（例えばさし木クローン）が植栽された複数の検定林における成長データについて線形モデルで解析する場合、「検定林」を要因として、異なる検定林における成長差を説明したり、検定林ごとに各系統の反応性の差異を「遺伝子型×検定林（環境）との交互作用」（以下、 $G \times E$ ）として説明するのが一般的であった。このような方法では、系統ごとの平均的な能力や、各検定林における成長の良否を評価することは可能であるが、例えば、何故ある検定林では成長が良いのか、またある検定林では何故特定の系統の成長が特異的に悪いのか、といった疑問に答えることは困難であった。一般に、こうした検定林ごとにみられる成長反応の差異は、環境条件が異なることに起因すると認識されている。しかし、その差異を生じさせる要因の定量化はなされていなかった。

そこで現在、検定林の設定されている箇所の環境因子を変数として組み入れることで、系統ごとの環境に対する成長の反応性を定量的に説明できるモデルの構築を進めている。これは、生理学的プロセスを基にした 3-PG (Physiological Principles Predicting Growth) モデル (Landsberg and Waring 1997) を改変したもので、(1) 光合成有効放射の吸収；(2) 総一次生産への変換；(3) 環境要因による光合成の制約；(4) 呼吸；(5) リターフォールと根のターンオーバー；(6) バイオマスの分配の 6 つのプロセスを仮定している (Mitsuda et al. 2010)。これらのプロセスの相互関係を図-2 に示す。著者らはこのモデルに基づき、成長を環境に対する反応として捉え、クローンごとの反応性の違いをパラメータとして捉える試みを行っている。モデルにおける説明変数となる環境因

子としては、光強度、温度および大気飽差を組み込んでいる。モデルのキャリブレーションにより、クローンごとに個々の環境因子に対する反応性を表すパラメータが得られる。これらパラメータの組み合わせにより、検定林間の成長差と $G \times E$ を同時に説明できる可能性があると考えている。さらに、得られたパラメータを利用すれば、任意の環境における成長予測も可能になると期待される。

これらパラメータは、個々のクローンの各環境因子に対する反応性の指標であるとともに、クローンごとの成長能力の指標でもある。GWAS を行う際、得られたパラメータを「形質値」として使用することにより、成長の環境反応性や潜在的な成長能力と関連する遺伝子のゲノム上の位置を推定できるかもしれない。

次世代育種の可能性

本稿では GWAS や GS に供試するため、検定林データをいかに解析・加工するかについて、2 つの手法を採り挙げた。このうち AR 誤差を考慮した線形混合モデルによる解析については、手法として確立しているため、比較的容易に既存の検定林データへの適用が可能である。一方で 3-PG モデルをベースとしたモデル構築はまだ途中段階であり、適用の可能性は今後の進展によるところが大きい。これまで蓄積されてきた検定林データを利用することは、GWAS・GS といった成長形質の次世代育種の実現には不可欠であると考えられる。データの有効活用には、今後も新たな解析手法を導入していくことが重要であろう。

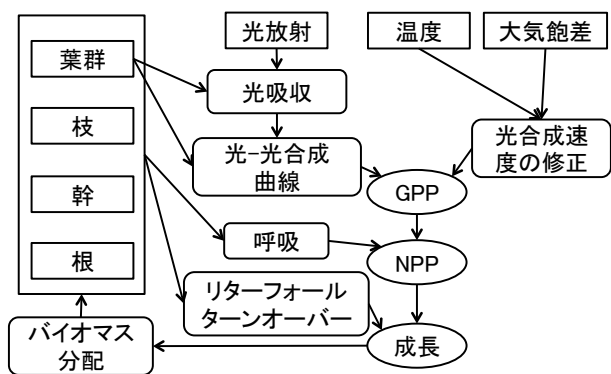


図-2 モデルで仮定する生理学的プロセス間の関係。
(Mitsuda et al. 2010 を改変)。

引用文献

Dutkowski GW, Costa e Silva J, Gilmour AR and Lopez GA (2002) Spatial analysis methods for forest genetic trials. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 2201–2214

Dutkowski GW, Costa e Silva J, Gilmour AR, Wellendorf H, Agular A (2006) Spatial analysis enhances modeling of a wide variety of traits in forest genetic trials. *Canadian Journal*

of Forest Research 36: 1851–1870

平岡裕一郎・平尾知士 (2014) 植物および動物ゲノム国際学会 (Plant & Animal Genome XXII) の概要. *森林遺伝育種* 3: 93–96

Landsberg J and Waring R (1997) A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. *Forest Ecology and Management* 95: 209–228

三嶋賢太郎・井城泰一・平岡裕一郎・宮本尚子・渡辺敦史 (2011) 関東育種基本区におけるスギ精英樹クローンの立木材質の評価. *木材学会誌* 57: 256–264

Mitsuda Y, Hosoda K, Iehara T and Matsumoto M (2010) Parameterization of a process-based forest growth model using long-term yield survey plot data for predicting carbon sequestration in *Cryptomeria japonica* plantations. In: Hoch E, Grunwald S (eds) *Carbon sequestration: methods, modeling and impacts*. Nova Science Publishers Inc, New York, pp 175–201

坪村美代子・武津英太郎・渡辺敦史 (2013) 関東育種基本区におけるスギ精英樹クローン雄花着花量の評価. *日本森林学会誌* 95: 156–162