

【解 説】

林木におけるヘテロシスとその育種法

近藤 禎二^{*1}

はじめに

ヘテロシスとは、自殖後代や遠縁な品種・系統間の交雑後代が、両親系統より旺盛な生活力を示す現象で、雑種第一代 (F₁) に特に強く現れる。農作物ではヘテロシスの活用で収量などの大幅なアップに成功し、育種の主力となっているが、わが国の林木育種ではヘテロシスの活用やそのための育種法がこれまであまり取り入れられなかった。一方、海外では、熱帯、亜熱帯地域でユーカリやマツの種間雑種を使った先進的林业が営まれ、雑種にすることで両親の望ましい特性を組み合わせるばかりでなく、ヘテロシスの効果も利用している。わが国の林业において種間雑種の実用化はグイマツ F₁ のみであるが、国内および国外でヘテロシスを狙った育種に取り組む参考になればと考えてここに紹介する。

ヘテロシスと育種法

ヘテロシスの原因についての有力な説は優性説と超優性説の2つである。優性説 (図-1左) では、雑種第一代に生活力や生産力に有利な働きをする優性の優良遺伝子が集積することで生じるとされ、一方、超優性説 (図-1右) では、単一遺伝子座内の遺伝子型のヘテロ型がホモ型よりも生活力や生産力で勝ることにより生じるとされている (日本育種学会 2005)。望月 (1983) によれば、いずれか一方の説だけでヘテロシスを完全に説明することはできないが、多くの他殖性作物の集団の遺伝分散のうち、相加分散が最も大きく、優性分散がこれに次ぎ、エピスタシス分散はかなり小さいとされていることから、特定の組合せを除けば、一般的には優性説が優勢であるとしている。

農業でヘテロシスといえ、その代表作物はトウモロコシである。自殖系統を育成し、異なる系統間で交

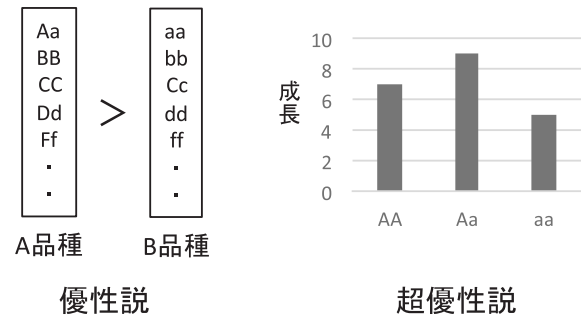


図-1 ヘテロシスの原因についての主な説。左側の優性説では優性遺伝子が多く集積した A 品種が B 品種に勝っている。右側の超優性説ではヘテロ型が有利に働くことにより強勢となる。

配することで育成した一代雑種品種は生産性が飛躍的に向上する。ところが、林木ではトウモロコシのように自殖を数代繰り返すことが難しく、同じ手順で育種することが困難である。そこで、自殖による近交弱勢が大きく、栄養繁殖性作物であり、作物種の中では割と野生に近いサツマイモでの成功例を見る。

サツマイモの主な育種目標は、収量と澱粉含量である。坂井 (1983) は、自殖系統を育成し、収量と澱粉含量について遺伝的特性を調べたところ、収量では、自殖第一代における弱勢化が強く、その程度は自殖第二代においても変わらないことや、第一代で収量が親より多い個体が出現する例が極めてまれなことから、自殖によって相加的遺伝子が積み重ねられる効果よりもヘテロシス効果が弱まったことでこの現象が生じたと考え、収量はヘテロシス効果によると推定した。一方、澱粉含量では、第一代および第二代における弱勢化が少なく、高澱粉系統の自殖家系において高澱粉に分布が偏ることから、単純に相加的遺伝子の効果によると判断でき、澱粉含量は相加的遺伝子効果によると推定した。そこで、多収で高澱粉の実用品種を育成する方法として、

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

¹ こんどう ていじ 森林総合研究所林木育種センター

まず澱粉含量についてポリジーンを集積した交配母本を育成し、次にそれらの組合せ能力を検定してヘテロシス効果の高い組合せを選抜し、品種「コガネセンガン」の育成に成功した。コガネセンガンは従来品種に比べて収量が増しているだけでなく、その後の品種開発の母本として大いに活用されている。

コガネセンガンの育成では、相加的遺伝子効果とヘテロシス効果の両方を活用できているが、林木育種では集団選抜育種を基本とし、親の相加的遺伝子の効果、すなわち一般組合せ能力だけを活用する育種がわが国をはじめ多くの国で採用されている (久保田 2012)。藤本 (1983) は、作物育種の中で、集団を改良していく育種について、「自殖を中心とする育種では変異喪失に傾きやすいのに対し、集団改良では作物本来の変異性を維持しつつ集団を目的の方向へ動かし、長期にわたる育種効果が期待できる。」とし、特に他殖性作物において集団改良の重要性を述べている。その上で、「集団選抜は新しい地域や栽培環境への適応、病虫害抵抗性の強化に成果を上げてきた。しかし、収量などの量的形質では集団選抜のような単純な方法による改良効果が、選抜の初期を除いて概して少なかった。」と、集団選抜育種法の弱点を指摘した。そして、その対策として、環境効果を消去し遺伝的な差を識別するために、系統選抜と無作為交配を行う集団改良の方法として家系選抜法や循環選抜法が育種に取り入れられてきたとし、これらの方法で改良された集団では、集団間の交配においてヘテロシスの高い組合せを選出しやすい、としている。

家系選抜法とは、牧草やテンサイの母系選抜法、トウモロコシの修正一穂一列法などがあり、例えば牧草のイタリアンライグラスでは、まず集団選抜を行い、その選抜個体を母系として扱い、放任受粉させながら母系ごとに種子を管理して選抜していくやり方をとっている (木下 1983)。この作物では、株分けや自殖ができないことからこの母系選抜法が採用されている。循環選抜法とは、①優良個体の選抜と自殖、②選抜系統間の相互交配による組換えの促進と新集団の養成の2ステップを1サイクルとして繰り返すやり方 (図-2) で、①のステップでは、収量や組合せ能力のように表現型で個体評価が困難な形質について、検定親との交配と自殖とを同時に行い、検定交雑系統を収量試験で評価して選抜する育種法である (望月 1983)。ここでは、検定親との交配による F_1 の性能をみることで、どの個体が親として優れているかを判断し、その自殖後代を相互に交配した次代を次のサイクルに使う。このように、循環選抜法ではヘテロシス効果を高めるために組合せ能力の検

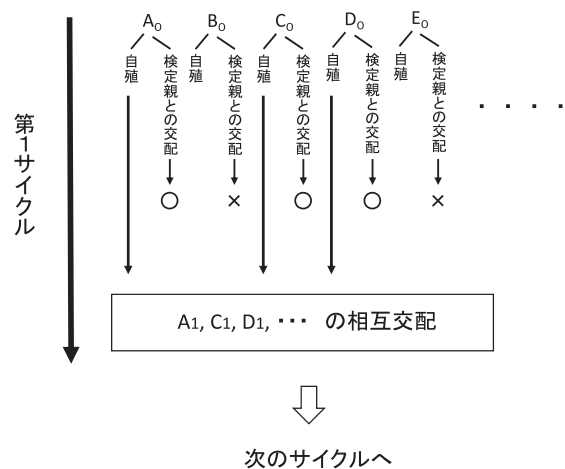


図-2 循環選抜法の流れ (角田 (1977) の図を改変)。最初の集団である A_0, B_0, C_0, \dots は育種に必要な遺伝子を多く含む優良個体で構成する。これを自殖するとともに検定親と交配しその F_1 の性能で選抜する。選抜個体を自殖した次代 (A_1, C_1, \dots) を相互に交配し、その種子を次のサイクルの集団にする。

定と選抜を繰り返しているが、検定と選抜を繰り返すのが同じだからといって集団選抜と混同しないよう酒井 (1977) が注意している。そして、循環選抜法の中の一つに相互循環選抜法 (reciprocal recurrent selection) があり、これまでに成功を収めているユーカリやマツでは種間雑種の育種法として用いられている。相互循環選抜法では、例えば A、B という2つの集団について、A 集団の組合せ能力向上のための検定親として B 集団より無作為に選んだ相当数の個体を使い、一方、B 集団のための検定親として A 集団の相当数の個体を使い、A 集団と B 集団とを、互いに高い組合せ能力を持つよう、併進的に改良しつつ集団間 F_1 品種の改良をしていく (角田 1977)。ユーカリやマツでは、この A 集団と B 集団に、交雑するそれぞれの親の種をあてている。

ユーカリとマツにおける種間交雑

ユーカリ林業の先進地といえばブラジルである。Gonçalves et al. (2013) によれば、ブラジルの主要造林樹種はユーカリとマツで、その造林面積が 650 万 ha あり、そのうちの約 75% をユーカリが占めている。ユーカリの造林は 1960 年代から始まり、その頃の林地生産力は 10 ~ 30 MAI ($m^3/ha/年$) であったが、種間雑種を含む

育種、施業、病虫害防除などの進歩により、1990年代に30MAI、現在では40MAIと着実に向上してきている。雑種はグランディス (*Eucalyptus grandis*) の造林地で見出され、選抜したプラス木が在来種に比べて成長や材質で大きく優れていることが示された。苗木は、本体を伐倒したあとの萌芽からさし木で増殖したクローンが造林に使われてきた (Eldridge et al. 1993)。そこで、アラクルス社の有名なクローン選抜計画が1975年に開始され、その後、産地試験や親の種をサブライン方式で集団改良している。雑種作りに相互循環選抜法を適用することがブラジルでは、1990年に提起され (Gonçalves et al. 2013)、コンゴでは1991年に報告された (Bouvet and Vigneron 1996)。

マツの種間交雑で成功を収めているのが、オーストラリアのクイーンズランド州でNikles博士の主導のもとに育成されたスラッシュマツ (*Pinus elliotii*) とカリビアマツの変種 (*P. caribaea* var. *hondurensis*) との雑種である (Nikles 2000)。私は博士に各種の試験地を案内していただいたが、マツの交雑について様々な実証試験を行い、単に研究論文のためだけでなく、育種や普及に向けた科学的知見を精力的に蓄積している姿勢に感銘を受けた。ヘテロシスや育種の効果を実証するのに林木では作物に比べて遙かに大きな労力と経費、長い時間を要するが、博士はそれを行っている数少ない研究者である。同州ではこの雑種の親であるスラッシュマツとカリビアマツが以前から導入されていたが、スラッシュマツの通直性、耐風性や排水不良土壌での耐性、カリビアマツの高成長、枝の良さや材質の均一性を補完することを狙って育成した雑種の成長が両親を上回り、通直性も同等以上だったことから育種と普及が進められ、今ではマツの造林地の約2割を占めている。当初、普及のネックとなったのが雑種子の生産であったが、人工交配種子生産の強化、隔離して造成したモノクローナル採種園における袋掛けなしで生産した自然交配種子の利用、さし木による増殖によって解決している。育種法はここでも相互循環選抜法である。成長性や通直性について、種内での一般組合せ能力と、交配して育成した雑種の性能から評価した親の能力を示す一般交雑能力 (general hybridizing ability) との相関が低かったことから、交配親を選ぶのに種内の一般組合せ能力は使えないことが明らかとなった。そこで、一般交雑能力によって交配親を選ぶために、それぞれの種の300親についてもう一方の種の30親の混合花粉を交配し、一般交雑能力が高い200親を選抜する、としている。

雑種の遺伝分散について、Bouvet and Vigneron (1996)

は、ユーカリのユーロフィラ (*E. urophylla*) とグランディスまたはペリタ (*E. pellita*) との雑種において相加分散と優性分散の二つが全遺伝分散に占める割合を調べたところ、相加分散の割合がグランディスとの雑種では80%と高く、ペリタとの雑種では40%と低かった。Dungey (2001) は、カリビアマツとスラッシュマツ、*P. tecumumanii*、*P. oocarpa* との雑種では、ほとんどのケースで相加分散が優性分散を上回った。この結果は集団の中の相加分散が最も大きいというこれまでの研究と一致しているが、相加分散を優性分散で除した比で見ると、雑種の両親となったマツの種内では、カリビアマツで4.27、スラッシュマツで15.39と大きな値を示し、相加分散がかなり大きかったのに対し、これらの雑種では1.87と小さくなっていったことから、雑種では相加分散の寄与が小さくなり、優性分散の寄与が大きくなっていると見ることができ、さらにデータを積み重ねる必要があると考える。

DNA マーカーによるヘテロシスの予測について、Baril et al. (1997) は、ユーカリのユーロフィラとグランディスとの雑種において、両親に共通したRAPDバンドに基づく遺伝距離によってヘテロシスを予測できる可能性があることを示した。同様に、Nikles (2000) は、遺伝距離とヘテロシスに対応関係があり、遺伝距離が近い、カリビアマツの産地間やスラッシュマツとカリビアマツの変種の交雑では高いヘテロシスが見られず、遺伝距離が遠いカリビアマツの変種同士などで高いヘテロシスが見られ、あまり遠すぎる種間交雑の場合は遠縁弱勢になることもあるとしている。冒頭に書いたようにヘテロシスの原因については優性説と超優性説が有力であり、その理論を遺伝距離や、現在研究が進んでいるQTL解析などでどれだけ説明できるのか、今後の研究に期待したい。

おわりに

ヘテロシスの活用はわが国の林木育種ではこれまであまりないが、遺伝的にある程度離れたもの同士を使った育種においては有効かもしれない。ユーカリのように、交雑でできた優良個体をクローン増殖することで、相加効果およびヘテロシス効果の両方を獲得することができるのは大きなメリットである。

相互循環選抜法は、前にも述べたように、集団選抜法の弱点をカバーすることができる。現在取り組まれている種間交雑において、一般組合せ能力と一般交雑

能力との相関が低い場合には、相互循環選抜法の活用が望まれる。また、種内の改良においても、集団選抜法による改良効果が上がらない場合には活用を検討する価値がある。さらに、クローンを利用することでクローン林業による大きな向上が期待できる。

原稿の執筆にあたって有益なコメントをいただいた関西育種場久保田正裕育種課長、森林バイオ研究センター平尾知士博士にお礼申し上げる。

引用文献

- Baril CP, Verhaegen D, Vigneron Ph, Bouvet JM, Kremer A (1997) Structure of the specific combining ability between two species of *Eucalyptus*. I. RAPD data. *Theoretical and Applied Genetics* 94: 796–803
- Bouvet JM, Vigneron P (1996) Variance structure in *Eucalyptus* hybrid populations. *Silvae Genetica* 45: 171–177
- Dungey HS (2001) Pine hybrids – a review of their use performance and genetics. *Forest Ecology and Management* 148: 243–258
- Eldridge K, Davidson J, Harwood C, Wyk GV (1993) *Eucalypt* domestication and breeding. Oxford University Press, New York
- 藤本文弘 (1983) 集団改良と合成品種の理論. 村上寛一 監修, 作物育種の理論と方法, 21–30. 養賢堂, 東京
- Gonçalves JLM, Alvares CL, Higa AR, Silva LD, Alfenas AC, Stahl J, Ferraz SFB, Lima WP, Brancalion PHS, Hubner A, Bouillet JPD, Laclau JP, Nouvellon Y, Epron D (2013) Integrating genetic and silvicultural strategies to minimize abiotic and biotic constraints in Brazilian plantations. *Forest Ecology and Management* 301: 6–27
- 木下東三 (1983) イタリアンライグラス「ミナミワセ」—母系選抜育種—. 村上寛一 監修, 作物育種の理論と方法, 400–404. 養賢堂, 東京
- 久保田正裕 (2012) 林木育種の統計学. 井出雄二・白石進 編, 森林遺伝育種学, 188–199. 文永堂出版, 東京
- 望月 昇 (1983) 雑種強勢育種の理論. 村上寛一 監修, 作物育種の理論と方法, 16–21. 養賢堂, 東京
- 日本育種学会 (2005) 植物育種学事典. 培風館, 東京
- Nikles DG (2000) Experience with some *Pinus* hybrids in Queensland, Australia. In: Dungey H.S., Dieters M.J. and Nikles D.G. (eds) Hybrid breeding and genetics of forest trees. *Proceeding of QFRI/CRC-SPF Symposium*, Noosa, Queensland, Australia, 27–43. Department of Primary Industries, Brisbane
- 酒井寛一 (1977) 採種園を考える. *日本林学会誌* 59: 265–268
- 坂井健吉 (1983) サツマイモ「コガネセンガン」—外国品種利用による交雑育種—. 村上寛一監修, 作物育種の理論と方法, 415–419. 養賢堂, 東京
- 角田重三郎 (1977) 生殖の制御. 角田重三郎・高橋萬右衛門・常脇恒一郎・大村 武・伊藤博 著, 植物育種学, 62–140. 文永堂, 東京