

【特 集】カラマツの遺伝育種学の進展と育種の展望

DNA マーカーによるグイマツ×カラマツ採種園の雑種率検証と
苗木の効率的生産

森口 喜成^{*1}・来田 和人²

カラマツ属の種間交雑育種

針葉樹の種間交雑で、最も古くから着手されたのが、カラマツ属である(高橋 1968a)。カラマツ属で最初の種間交雑はヨーロッパカラマツ (*Larix decidua*) ×ニホンカラマツ (*L. kaempferi*) の間の人工交配で、20世紀初めに Salomon Kurdiani が行った (Pâques et al. 2013)。この雑種の成長は、両親種の実生よりも早かったと報告されている (Kurdiani 1914)。その後、Henry and Flood (1919) によって、イギリス (スコットランド) の Dunkeld 町で天然に生じたニホンカラマツ×ヨーロッパカラマツの種間雑種 F₁ の成長が極めて優れていることが報告され、各国で研究が行われるようになった。これまで様々なカラマツ属の種間交雑が報告されてきたが、北西ヨーロッパではヨーロッパカラマツ×ニホンカラマツの雑種が重要となっている (Pâques 2004)。

日本では、石原・松川 (1939) が、成長、耐凍性、耐病虫害性、耐鼠性の優れた個体の育成などを目的として、ニホンカラマツ×マンシュウカラマツ (*L. gmelini* var. *olgensis*) およびニホンカラマツ×グイマツ (*L. gmelini* var. *japonica*) などの種間交雑を行い、種子の稔性や一年生苗木の形態などを調べた (石原・松川 1941)。その後、雑種 F₁ と親種との耐鼠性の比較 (芳賀 1953; 高橋・西口 1962)、雑種 F₁ と親種との2年生苗木の成長や形態、冬芽形成期や黄葉期などの比較 (高橋ら 1962)、カラマツ類の開花期の調査 (高橋・功力 1962)、グイマツ林から採取した種子における雑種苗の出現頻度 (高橋・柴田 1962) などが行われた。これらの研究結果から、グイマツ×ニホンカラマツは、耐鼠性が高く、成長はニホンカラマツに劣らず、天然交

雑で大量に種子生産できるため、造林樹種として適していることが示唆された (高橋・西口 1962)。現在では、グイマツ×ニホンカラマツの F₁ 雑種は、耐鼠性、初期成長、材質、先枯病抵抗性などで、グイマツとカラマツの長所を併せ持つため、北海道における重要な造林樹種となっている。

グイマツ×カラマツ雑種採種園産種子の
雑種率の評価

北海道では、1963年からグイマツとカラマツの F₁ 雑種の種子生産を行うため、従来型雑種採種園が造成された (東ら 1987a)。この従来型雑種採種園では、花粉親となるカラマツと母樹となるグイマツがランダムに混植されている。種子生産は自然受粉によって行われるので、種子にはグイマツ×カラマツとグイマツ×グイマツが混在する。そのため、2年生苗木の段階で、苗木の形態 (苗木長、分枝数) やフェノロジー (芽止り時期、黄葉時期) によってグイマツ×カラマツとグイマツ×グイマツを識別し (従来識別法) (東ら 1987b)、グイマツ×カラマツ雑種の種苗を供給している。グイマツから採種するのは、グイマツ×カラマツの方がカラマツ×グイマツよりも耐鼠性が強く (高橋 1968b)、後述する雑種種苗の識別がより容易 (倉橋 1989) などの理由からである。

北海道立林業試験場は、一般組み合わせ能力の高いグイマツ1クローンをカラマツの中に列状に植栽した単一クローン母樹雑種採種園を造成し、2000年から事業的な種子生産を開始した (黒丸ら 2003)。この単一クローン母樹雑種採種園では、母樹となるクローン以

* E-mail: chimori@agr.niigata-u.ac.jp

¹ もりぐち よしなり 新潟大学大学院自然科学研究科

² きた かずひと 北海道立総合研究機構林業試験場

外の他のグイマツが周囲にないため、雑種率の向上が期待できる。このタイプの採種園はStern(1966)によって提唱され、Häcker and Bergmann (1991) は、ニホンカラマツ採種園に一般組合せ能力の高いヨーロッパカラマツ1クローンを植栽した採種園で得られた充実種子の雑種率をアイソザイム法で調査を行い(2箇所の採種園で4年間調査)、雑種率は68.6 - 84.6%と高く、非常に効率的に雑種種子を生産できることを示した。

Moriguchi et al. (2008) は、父性遺伝する葉緑体のDNAマーカーを用いて、北海道のグイマツ×カラマツの従来型雑種採種園(図-1)と単一クローン母樹雑種採種園(図-2)で生産された種子の雑種率を2年間(2004年と2005年)にわたって解析し、単一クローン母樹雑種採種園の雑種率が従来型雑種採種園に比べて飛躍的に高いことを示した(図-3)。従来型雑種採種園ではグイマツがカラマツの約3倍の本数であったため雑種率が低くなったことや、単一クローン母樹雑種採種園ではグイマツ(9年生)とカラマツ(44年生)の樹齢に著しい差があったため雑種率が高くなったことも、両採種園の雑種率の違いをより明確にしたと考えられる。また、カラマツの花粉量が多かった2005年は両雑種採種園において雑種率が2004年よりも高かったことから、空中花粉におけるカラマツ花粉の割合が雑種率に影響すると示唆し、従来型雑種採種園では採種園におけるカラマツの相対的な割合を増やすことで雑種率を高くできると指摘した。

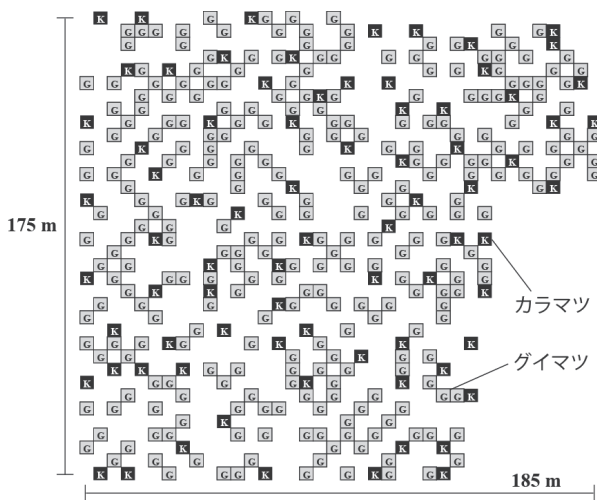


図-1 調査を行った従来型雑種採種園におけるグイマツとカラマツの位置図。206本のグイマツ(31年生、樹高約18m)と78本のカラマツ(22年生、樹高約16m)で構成される。

グイマツ×カラマツ雑種種苗の表現型識別方法の精度検証と改良

Kita et al. (2014) は、葉緑体DNAマーカーを使用して形態やフェノロジーによる雑種識別方法(従来識別

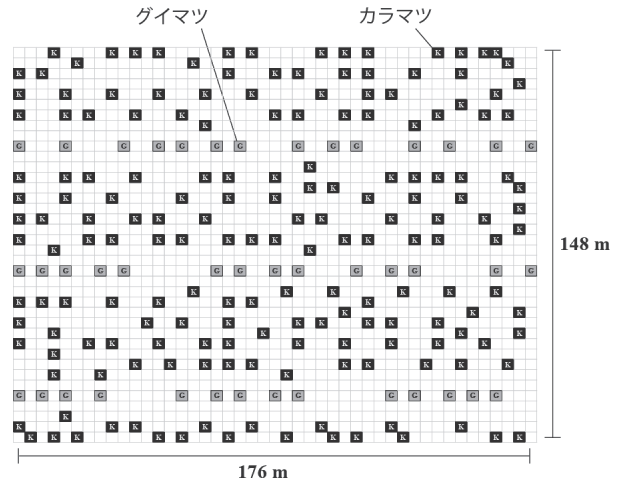


図-2 調査を行った単一クローン母樹雑種採種園におけるグイマツとカラマツの位置図(5つのブロックのうちNo.1ブロックの位置図)。42本のグイマツ(9年生、樹高約6m)と180本のカラマツ(44年生、樹高約22m)で構成される。

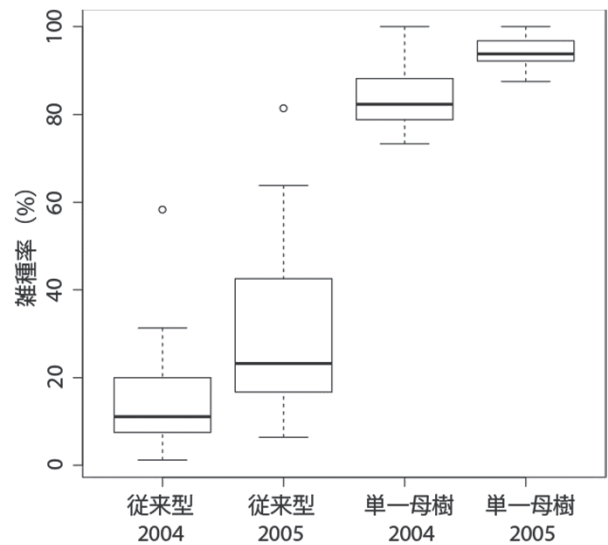


図-3 従来型雑種採種園と単一クローン母樹雑種採種園で生産された種子の雑種率(2004年と2005年)。解析種子数は、従来型雑種採種園が17母樹由来の1627種子(2004年)および11母樹由来の1708種子(2005年)、単一クローン母樹雑種採種園が6母樹由来の152種子(2004年)および8母樹由来の375種子(2005年)。

法)の精度検証を2年間(2004年と2005年)にわたって行った。その結果、毎年一定の雑種率を仮定し、1年生の苗長、2年生の苗長、2年生の根元径を判定基準に含む従来識別法で正しく判別できた苗木の割合は、2004年が72.7%で2005年が78.5%であることを報告した(表-1)。識別に強い影響を及ぼす形質データを探索するために行った判別分析によると、2年生苗木の根元径、同時枝(伸長中の主軸から、その年のうちに分枝した枝)の数、頂芽形成日が雑種苗の識別に有効な形質であった。このうち、頂芽形成日時期(9月後半)は選苗時期(10月後半)と異なり作業が煩雑になるため、頂芽形成日を識別に使用するのは非効率的である。2年生苗木の同時枝の数と根元径を基準とした改良識別法では、苗木の選別強度をDNA解析で推定した雑種率に一致させた場合、正しく判別できた苗木の割合が81.7%(2004年)および86.0%(2005年)に向上した(表-1)。

表-1 葉緑体DNAマーカーを使用して明らかとなった従来識別法と改良識別法の精度

判定方法		正解率 (%)	
		2004年	2005年
従来識別法	グイマツ	91.4	76.3
	雑種	45.1	80.0
	合計	72.7	78.5
改良識別法	グイマツ	88.2	81.1
	雑種	60.8	90.2
	合計	81.7	86.0

改良識別法では、判別解析で選定した同時枝の数と根元径を基準とした。

まとめ

北海道のグイマツ×カラマツの単一クローン母樹雑種採種園の雑種率は86%以上と非常に高いことが葉緑体DNAマーカーを用いた解析で明らかとなった。しかし、単一クローン母樹雑種採種園に導入するグイマツには高い一般組合せ能力が求められることから新たな優良グイマツをすぐに利用できないため、今後も単一クローン母樹雑種採種園と従来型雑種採種園を併用する必要がある。現在、北海道ではグイマツの第二世代精英樹の選抜を進めている。これらの第二世代精英樹の一般組合せ能力は明らかとなってい

ないため、まず第二世代精英樹を導入した従来型雑種採種園を造成している。従来型雑種採種園では、カラマツの相対的な割合を増やして生産される種苗の雑種率を高くするとともに、高い精度で雑種苗を判定しなければならない。形態やフェノロジーによる雑種苗の従来識別方法の現在の精度は70%強であるが、2年生苗木の同時枝の数と根元径を基準とし、苗木の選別強度をDNA解析で推定した雑種率に一致させることで、識別精度を80%強に向上させることが可能である。

引用文献

- 東 政義・栄花 茂・菊沢喜八郎・清和研二・高橋幸男・豊田倫明(1987a) I グイマツ雑種F₁とその両親種の特性. 北海道林務部・北海道林木育種協会監修, ハイブリッドカラマツ造林の手引—グイマツ雑種F₁—, 3-15. 北海道林業改良普及協会, 北海道
- 東 政義・栄花 茂・菊沢喜八郎・清和研二・高橋幸男・豊田倫明(1987b) II グイマツ雑種F₁の選別方法. 北海道林務部・北海道林木育種協会監修, ハイブリッドカラマツ造林の手引—グイマツ雑種F₁—, 17-26. 北海道林業改良普及協会, 北海道
- Häcker M, Bergmann F (1991) The proportion of hybrids in seed from a seed orchard composed of two larch species (*L. europaea* and *L. leptolepis*). *Annals of Forest Science* 48: 631-640
- Henry A, Flood MG (1919) The history of the Dunkeld hybrid larch, *Larix Eurolepis*, with notes on other hybrid conifers. *Proceedings of the Royal Irish Academy. Section B: Biological, Geological, and Chemical Science* 35: 55-66
- 石原供三・松川篤治(1939) 主要林木の品種改良(第1報) 球果植物二三の交雑試験. 日本林学会大会講演集 14: 98-102
- 石原供三・松川篤治(1941) 主要林木の品種改良(第2報) 第一代雑種に顕われたる形質に就いて. 日本林学会大会講演集 15: 126-131
- Kita K, Uchiyama K, Ichimura Y, Moriguchi Y, Tsumura Y, Kuromaru M (2014) Verification of phenotypic discrimination method of hybrid larch seedlings by using DNA markers. *Journal of Forest Research* 19: 461-468
- 倉橋昭夫(1989) グイマツ×カラマツ雑種F₁の育種, 北海道の林木育種32(1): 5-8

- Kurdiani SZ (1914) Iz biologii plodonosheniya lesnykh porod (On the biology of fruit-bearing in forest trees). Selskoe khozyaistvo i lesovodstvo 1: 1-59
- 黒丸 亮・大島紹郎・来田和人・内山和子 (2003) グイマツ雑種F₁種苗のブランド化目指した新採種園方式 - 一列状植栽した単一クローン母樹産種子の品質と雑種率 - . 北海道の林木育種 46: 5-8
- Moriguchi Y, Kita K, Uchiyama K, Kuromaru M, Tsumura Y (2008) Enhanced hybridization rates in a *Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi* inter-specific seed orchard with a single maternal clone revealed by cytoplasmic DNA markers. Tree Genetics & Genomes 4: 637-645
- Pâques LE (2004) Roles of European and Japanese larch in the genetic control of growth, architecture and wood quality traits in interspecific hybrids (*Larix* × *eurolepis* Henry). Annals of Forest Science 61: 25-33
- Pâques LE, Foffová E, Heinze B, Lelu-Walter MA, Liesebach M, Philippe G (2013) Larches (*Larix* sp.) In: Pâques LE (ed), Forest tree breeding in Europe: current state-of-the-art and perspectives, 13-122. Springer, New York
- Stern K (1966) Anerkennung von Hybridplantagen oder von Hybridpflanzen. Forstpfl Forstsamen 3: 37-40
- 高橋延清・功力六郎 (1962) カラマツ類の品種改良に関する研究 (第2報) - カラマツ類の季節調査資料 (予報) - . 日本林学会北海道支部講演集 10: 9-12
- 高橋延清・功力六郎・柴田 前 (1962) カラマツ類の品種改良に関する研究 (第1報) - グイマツとニホンカラマツ人工交雑種F₁苗の成長と2, 3の特徴 - . 日本林学会北海道支部講演集 10: 5-9
- 高橋延清・西口親雄 (1962) カラマツ類の品種改良に関する研究 (第6報) - 雑種カラマツF₁苗の耐鼠性検定 (グイマツ×ニホンカラマツ, ニホンカラマツ×グイマツ, チョウセンカラマツ×ニホンカラマツについて) - . 日本林学会北海道支部講演集 10: 21-25
- 高橋延清・柴田 前 (1962) カラマツ類の品種改良に関する研究 (第3報) - グイマツ林からとつた種子の天然雑種F₁苗 (グイマツ×ニホンカラマツ) の出現度合 - . 日本林学会北海道支部講演集 10: 13-15
- 高橋延清 (1968a) I. 種間交雑の歴史. 北海道林木育種協会編, 北海道林木育種叢書8 雑種カラマツの生産と利用, 1-12. 北海道林木育種協会, 北海道
- 高橋延清 (1968b) III. 雑種の特性. 北海道林木育種協会編, 北海道林木育種叢書8 雑種カラマツの生産と利用, 58-108. 北海道林木育種協会, 北海道
- 芳賀良一 (1953) 野鼠のカラマツ属に対する嗜好の実験生態学的研究: 特に第一代雑種カラマツの耐鼠性に就いて. 北海道大学農学部邦文紀要 1: 483-489