【解　説】

優良品種の開発について－マツノザイセンチュウ抵抗性品種－

田村　明[*,1]・三浦　真弘[2]・松永　孝治[3]・高橋　誠[1]

はじめに

20 世紀初頭に北アメリカから九州地域に侵入したとされるマツノザイセンチュウは、マツノマダラカミキリを媒介者として日本各地に広がり（Mamiya 1988）、現在では北海道を除く 46 都府県にマツ材線虫病による松枯れ被害をもたらしている（東北林業試験研究機関連絡協議会森林保全部会 2014）。被害材積は昭和 54 年度に 243 万 m³ となり、その後減少傾向にあるものの、現在でも年間 50 万 m³ 近い被害がある（林野庁 2016）。

マツ枯れ対策として、樹種転換が論じられることもあるが、景勝地等でマツ林自体の存在が重要な場合や、飛砂、潮害、土砂流出等の防備といった公益的機能の発揮の観点からマツ以外に適切な樹種の選択肢がない場合があり、依然としてマツ林保続のためにマツ種苗に一定の需要がある。これまでに農薬の空中散布や伐倒と薬剤による燻蒸などの化学的、物理的、生物的な様々な防除方法が用いられてきたが、様々な理由により主要な防除方法であった農薬の予防散布を中止する自治体等があり、抵抗性マツの重要性は相対的に高まっていると考えられる。

マツノザイセンチュウ抵抗性育種は 1973 年にはじまる農林水産技術会議の特別研究「マツ類材線虫の防除に関する研究」の中でマツの遺伝的な改良の可能性が検討されたことに始まり、1978 年から西南日本を中心に「マツノザイセンチュウ抵抗性育種事業」が開始され（林野庁研究普及課 1994）、1984 年までにアカマツとクロマツでそれぞれ 92 個体と 16 個体の抵抗性品種が開発された（戸田・寺田 2004）。アカマツとクロマツそれぞれで 11,446 本と 14,620 本の候補木が選抜され、これらの中から抵抗性品種が選抜されたので、選抜率はアカマツで 0.85 %、クロマツで 0.12 % であり、アカマツでは 100 本の候補木に 1 本程度、クロマツでは 1,000 本に 1 本程度の割合で抵抗性品種が開発されたことになる。1992 年からは日本海側の地域において「東北地方等マツノザイセンチュウ抵抗性育種事業」が実施され、その後も各地域で品種開発が進み、2017 年 3 月時点でアカマツでは全国で 225 の抵抗性品種、クロマツでは 171 の抵抗性品種が開発されている（林木育種センター 2016a）。現在これらの抵抗性品種を用いて設計された抵抗性採種園が稼働しており、アカマツでは年間約 41 万本、クロマツでは 74 万本の抵抗性種苗が山行き苗として生産されている（林木育種センター 2016a）。これらの抵抗性種苗のマツノザイセンチュウに対する抵抗性が苗畑における線虫の人工接種によって確認されており、未改良の種苗に比べてアカマツとクロマツでそれぞれ線虫接種後の生存率が 18% と 35% 向上している（Toda and Kurinobu 2002）。現在は、育種母材料を拡充するための第一世代品種の追加選抜を進めつつ、更に抵抗性のレベルを高めるために、抵抗性品種間の交配で得られた子供から第二世代抵抗性品種の選抜も行っている。

本報ではマツノザイセンチュウ抵抗性品種の開発方法と抵抗性品種の特性情報、ならびに関西育種基本区で進めているアカマツの第二世代抵抗性育種と九州育種基本区で進めているクロマツの抵抗性育種の取組みについて紹介する。

マツノザイセンチュウ抵抗性品種の開発方法

抵抗性品種の開発は国立研究開発法人森林研究・整備機構森林総合研究所林木育種センターや都府県の試

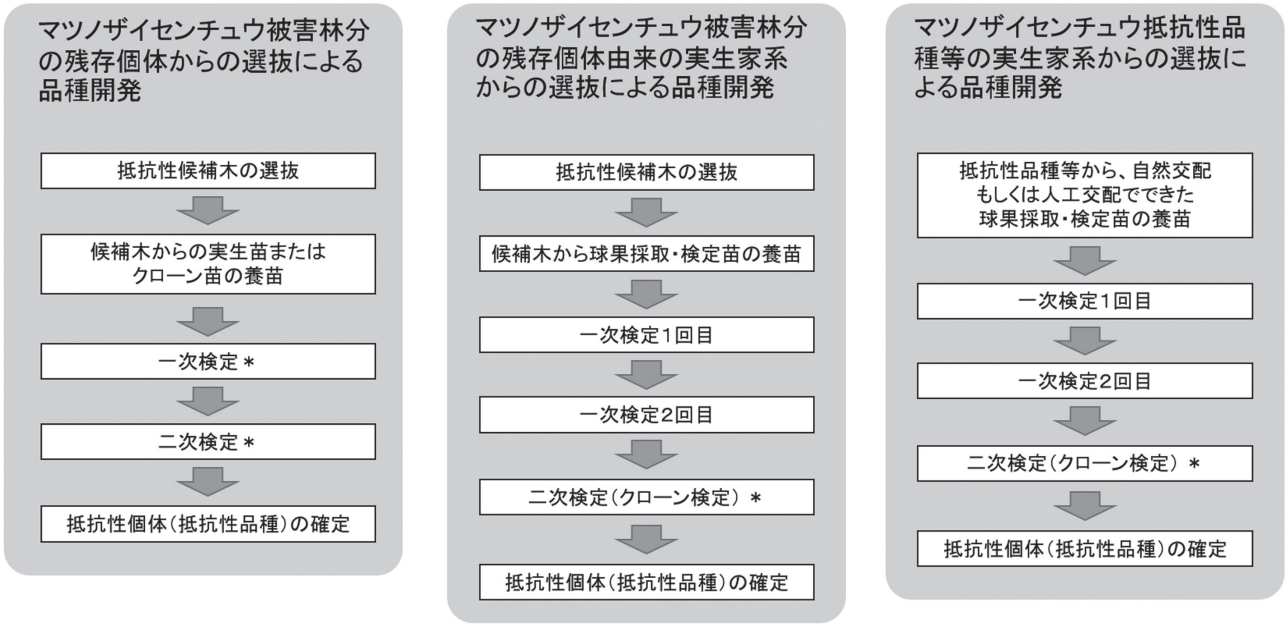
* E-mail: akirat@affrc.go.jp
1 たむら あきら、たかはし まこと　森林総合研究所林木育種センター
2 みうら まさひろ　森林総合研究所林木育種センター関西育種場
3 まつなが こうじ　森林総合研究所林木育種センター九州育種場

験研究機関により、抵抗性マツの品種開発実施要領（林木育種センター 2016b）に則って進められている。現在、品種開発には以下の 3 つの方法がある（図−1）。①マツノザイセンチュウ被害林分の残存個体からの選抜による品種開発、②マツノザイセンチュウ被害林分の残存個体由来の実生家系からの選抜による品種開発、③マツノザイセンチュウ抵抗性品種等の実生家系からの選抜による品種開発である。①の被害林分の残存個体からの選抜による品種開発では、まずマツ材線虫病被害林分から健全な個体を候補木として選抜する。その候補木から種穂を採取して、苗畑で検定用の苗木を増殖する。一次検定として、これらの苗にマツノザイセンチュウを人工的に接種して、病徴を調べ、抵抗性が対照系統（品種開発実施要領（林木育種センター 2016b）で定められた系統（既存の抵抗性品種）の中から 5 系統を用いる）と同程度以上と判断されたものについて再度増殖を行う。二次検定では、それらの苗に再度マツノザイセンチュウを接種して、対照系統と同程度以上の抵抗性を持つと判断された候補木が品種申請の対象となり、育種センター内に設置された優良品種・技術評価委員会（外部有識者を含む）が定める評価基準（林木育種センター 2016c）を満たしたものが最終的にマツノザイセンチュウ抵抗性品種となる。

②のマツノザイセンチュウ被害林分の残存個体由来の実生家系からの選抜による品種開発は、まずはマツ材線虫病被害林分から健全な個体を選抜する。その個体から球果を採取して、苗畑で検定用の実生苗木を増殖する。一次検定として、これらの実生苗にマツノザイセンチュウを人工的に 2 回接種して、被害がないもしくは軽微な個体を一次合格個体とする。一次合格個体より採穂等を行い、無性繁殖によってクローン検定木を養成し、それらのクローン苗に再度マツノザイセンチュウを接種して、対照系統と同程度以上の抵抗性を持つ個体を品種申請する。①の方法が、被害林分で生育していた個体自体を品種とするのに対して、②の方法は、被害林分で生育していた個体の実生苗の中から品種を開発するものであり、実生苗から品種を選抜するため、一次検定を 2 回実施し、抵抗性の評価の確実性を高めている。現在、この方法により多くの機関が抵抗性品種の追加選抜を進めている。

③のマツノザイセンチュウ抵抗性品種等の実生家系からの選抜による品種開発は、抵抗性品種等から人工交配もしくは自然交配でできた実生苗の中から品種を開発する方法である。一次検定および二次検定の方法は、②の方法と同じである。主に第二世代以降の抵抗性品種の開発に用いられている方法である。

接種検定は、通常苗畑で行われるが、同じ苗畑でも場所によって水はけや肥沃条件はしばしば均一ではない。これらの条件の違い等によって、接種検定結果には誤差が生じることが考えられる。このため、方法①の



＊は候補系統と対照系統について反復を設けた試験設計を行う必要があることを示している。

図−1　マツノザイセンチュウ抵抗性品種の 3 つの開発方法

１次検定と２次検定及び方法②と③の２次検定では反復を設け、また反復内の系統の配置を無作為化するなどの実験計画を立てて接種検定を行う。接種検定に供試する系統当たりの本数が多いほど、抵抗性の判定の信頼性が上がるが、無性繁殖クローンの場合では 10 個体以上、実生家系の場合では 50 個体以上を用いて接種検定することによって、候補系統の抵抗性の判定を行うこととしている。

接種検定に用いるマツノザイセンチュウの分離株（アイソレイト）には、主に「島原」と「Ka4」が用いられている。マツノザイセンチュウの病原力（マツに病気を引き起こす能力）には変異があることが知られており（清原 1989）、接種検定によって選抜する品種の品質を保つために、一定以上の病原力を持つ線虫アイソレイトを使う必要がある。「島原」や「Ka4」は過去の試験によって、ある程度の病原力を持つことが確認されている。また、これらのアイソレイトは過去の試験や実際の抵抗性育種事業の中で、安定した病原力を持ち、接種検定に使用する上で十分な増殖力を備えていることも明らかとなっている。

抵抗性品種の種子生産性と実生抵抗性

抵抗性マツの普及、造林地への植栽は、ほとんどの場合、実生苗で行われる。このため、抵抗性品種の種子生産性や実生後代の抵抗性についての評価が重要である。戸田（2004）は様々な種子生産に関わる特性を 3 ～ 9 年にわたり評価し、球果数、球果あたり種子数、1000 粒重、発芽率といった形質は、系統、樹種、年による違いがあることを報告しており、球果あたり種子数や発芽率は、クロマツよりアカマツの方が高いとしている。

抵抗性品種の種子に由来する実生苗は未改良のものに比べて抵抗性が高いが、品種別にみるとその実生抵抗性には幅があることが知られている。育種センターでは複数年にわたって調査した実生抵抗性のデータを取りまとめて公表しているので、採種園造成時や改良時の品種の選定に参考とされたい（九州地区林業試験研究機関連絡協議会 1999、松永 2011）。実生抵抗性は抵抗性採種園産また抵抗性の程度と種子生産の諸形質との相関関係は低く、抵抗性と種子生産性の間には関係性が認められないと考えられる（表－1）。

関西育種基本区における抵抗性アカマツの次世代化

関西育種基本区は、他の育種基本区に比べてアカマツの造林が多く、それゆえ抵抗性アカマツ苗木の需要が高い。マツノザイセンチュウ抵抗性育種事業により、1985 年度までに関西育種基本区では 46 の抵抗性アカマツ品種が開発された。その後、抵抗性採種園が造成され、抵抗性採種園産種苗の生産が始められたが、抵抗性採種園産種苗に由来する抵抗性マツ林分にも被害がみられるようになった。このような状況を踏まえて、2005 年度から抵抗性アカマツ品種同士を掛け合わせた次世代抵抗性アカマツの開発に関する共同研究が関西育種基本区の和歌山県、岡山県、広島県、徳島県、香川県、愛媛県と、関西育種場の 7 機関が参画する形で開始された。

人工交配は平成 2006、2007 年に各機関で２年にわたって行われた。既存の 92 の抵抗性アカマツクローンの中から、抵抗性ランクが高いクローン（戸田 2004）を交配親に用い、4 × 4 のハーフダイアレル交配 9 セット、のべ 54 交配組合せを 7 機関で分担して交配し、得られた交配種子を用いて接種検定用の苗木を育成した。一次検定は、交配担当機関及び関西育種場で実施し、44 交配組合せで一次検定合格個体が得られた。交配組合せによっては合格個体数が非常に多い場合があったため、交配組合せあたり 3 ～ 5 個体が任意に選ばれ二次検定に供された。二次検定は、関西育種場が一括して実施した。一次検定合格個体の接ぎ木クローン苗に対して、線虫アイソレイト「Ka4」を個体あたり 30,000 頭接種し

表－1　抵抗性と種子生産特性の相関

抵抗性との相関		結果率	球果数	種子数	千粒重	発芽率
アカマツ	n=92	-0.013	-0.133	0.037	0.261	0.125
クロマツ	n=16	0.238	-0.008	-0.270	0.101	-0.066

結果率、球果数、種子数、千粒重、発芽率は、戸田（2004）の表－23 の数値、抵抗性ランクは戸田（2004）の表－34 の数値にもとづき示す。

た。近交弱勢による種子生産量や生存率の低下を回避するために、同一交配組み合わせからの合格クローンは原則 1 クローンとし、2016 年度にアカマツでは初めてとなる第二世代抵抗性アカマツ 17 品種が開発された（高橋 2017）。

九州育種基本区における抵抗性クロマツの取組

九州育種基本区では抵抗性育種事業が早期に始まった経緯もあり、他地域に先駆けて第二世代抵抗性クロマツ品種を開発してきた。クロマツ天然林や海岸林などの被害林分から選抜した抵抗性品種を交配親として、その子供群に複数回、線虫を人工接種して抵抗性について選抜し、2016 年度末までに 30 の第二世代抵抗性品種が開発されている。接ぎ木増殖したクローン苗を用いて、第二世代と第一世代の品種の抵抗性レベルの比較を行ったところ、第二世代の品種は従来の第一世代抵抗性品種より抵抗性のレベルが高いことが示されており（枯死リスク（生存率のオッズ比）が 0.4 倍）、今後第二世代品種による抵抗性採種園において生産される実生苗の抵抗性も高くなると期待される。第二世代品種の実生抵抗性や種子生産性等については、今後データを蓄積していく予定であり、結果は順次公表していく。

今後の取り組み

2005 年度から始まった関西育種基本区における共同研究の実施により、2016 年度に第二世代抵抗性アカマツの品種開発が行われた。取り組みの開始から品種開発まで 11 年（提案から 13 年）という長い期間を要したが、関係機関との共同研究体制により品種開発を成し遂げることができた。このような地域連携の形は、効率的に短期間で品種改良を進めることができるという意味で、今後の林木育種スキームの一つのひな形になりうると考えられる。

今後は第一世代より抵抗性レベルを高める、第二世代の抵抗性品種の開発が中心になっていくと考えられる。第二世代品種は第一世代品種間での交配後代からの選抜が中心であるため、第二世代品種間で血縁関係を有するものもでてくる。採種園方式による抵抗性種子の品質向上という観点では、採種園の設計時に、血縁個体の配置等を検討すべきであり、このような場合には育種センターや地域の育種場にご相談いただきたい。また、前述したように西南日本の第一世代の抵抗性品種の種子生産性と実生抵抗性に関わる特定についてデータの蓄積が進んでおり、その推定値の信頼性が向上してきた。今後、抵抗性採種園の改良や造成を行う際にぜひそれらのデータを活用していただきたい。

引用文献

清原友也（1989）マツ材線虫病の病原学的研究．林業試験場研究報告 353: 127–176

九州地区林業試験研究機関連絡協議会（1999）ヒノキ精英樹・抵抗性マツ特性表.

Mamiya Y（1988）History of pine wilt disease in Japan. Journal of Nematology 20: 219–226

松永孝治・大平峰子・倉本哲嗣・倉原雄二・星 比呂志・山田浩雄・小山孝雄・宮里 学（2011）追加選抜したマツノザイセンチュウ抵抗性クロマツの自然受粉家系の抵抗性評価．九州森林研究 64: 84–86

林木育種センター（2016a）平成 28 年度版林木育種の実施状況及び統計．林木育種センター．日立

林木育種センター（2016b）国立研究開発法人森林総合研究所林木育種センター品種開発実施要領－マツノザイセンチュウ抵抗性品種－．https://www.ffpri.affrc.go.jp/ftbc/business/sinhijnnsyu/yuryouhinsyu/documents/ yoryo_matsuzai20170401.pdf（2017 年 5 月 11 日アクセス）

林木育種センター（2016c）国立研究開発法人森林総合研究所林木育種センター優良品種・技術評価委員会品種評価基準 －マツノザイセンチュウ抵抗性品種－．https://www.ffpri.affrc.go.jp/ftbc/business/sinhijnnsyu/yuryouhinsyu/documents/ kizyun_matsuzai20170401.pdf（2017 年 5 月 11 日アクセス）

林野庁（2016）森林・林業統計要覧．林野庁，東京

林野庁研究普及課（1994）林木育種事業関連通達集．林木育種協会，東京

高橋 誠（2017）平成 28 年度に開発した新品種．林木育種情報 24: 2–3

Toda T, Kurinobu S（2002）Realized genetic gains observed in progeny torelance of selected red pine（*Pinus densiflora*）and black pine（*P. thunbergii*）to pine wilt disease. Silvae Genetica 51: 42-44

戸田忠雄（2004）アカマツおよびクロマツのマツ材線虫病抵抗性育種に関する研究．林木育種センター研究報告 20: 83–217.

戸田忠雄・寺田貴美雄（2004）マツノザイセンチュウ抵抗性育種事業．林木育種協会編，林木育種のプロジェクト，13–19．林木育種協会，東京
東北林業試験研究機関連絡協議会森林保全部会（2014）東北地方におけるマツ材線虫病とマツノマダラカミキリの分布変遷 ー 2007 年度～ 2011 年度の分布変遷ー．森林総合研究所研究報告 13: 335–343