クスギ精英樹 F_1 実生採種園の家系内選抜により実現された 初期成長の改良効果

山 田 浩 雄^{*1}・久保田正裕²・磯 田 圭 哉²

クスギ精英樹 F_1 実生採種園の家系内選抜によって得られる改良効果の期待値と実現値について検討した。 F_1 実生採種園は、クスギ精英樹の自然交配 F_1 実生苗 22 家系を用いて造成され、4 年次の樹高成長による 50% の家系内選抜によって、3.4% の改良効果が期待された。 F_2 実生採種園は、自然交配の F_2 実生苗 6 家系に改良効果を確認するための対照用 F_1 実生苗 6 家系を加えて造成され、5 年次の樹高成長を比較した結果、4.0% の改良効果が確認された。改良効果の期待値と実現値は良く一致し、 F_2 実生家系集団の平均樹高は F_1 実生集団の平均樹高よりも有意に大きかった。クスギの育種を行う上で、実生採種園の家系内選抜による改良方法が有効であることが確認された。

キーワード：実現された遺伝獲得量、家系内選抜、クスギ、実生採種園、精英樹

Hiroo Yamada,^{*1} Masahiro Kubota,² Keiya Isoda² (2011) Realized Genetic Gain of Initial Height Growth Caused by Within-family Selection of the F_1 Seedling Seed Orchard for Kunugi (*Quercus acutissima*) Plus Trees. J Jpn For Soc 93: 139–142 Realized genetic gains of initial height growth caused by within-family selection of the F_1 seedling seed orchard for Kunugi (*Quercus acutissima*) plus trees were compared with predicted ones. Predicted genetic gains for 50% within-family selection of the F_1 seedling seed orchard were a 3.4% increase in height growth based on 4-year height growth data. This F_1 seedling seed orchard consisted of 22 open-pollinated families. Realized genetic gains, which were 4.0% in height growth, were evaluated by analyzing 5-year height growth data collected from the F_2 seedling seed orchard. This F_2 seedling seed orchard comprised 6 open-pollinated F_2 families and 6 open-pollinated F_1 families. The realized genetic gains were comparable to the predicted ones. The mean height of the F_2 family population outperformed that of the F_1 family population, and the gains were statistically significant. The results of this study confirmed the efficiency of the seedling seed orchard procedure for Kunugi plus trees.

Key words: plus tree, *Quercus acutissima*, realized genetic gains, seedling seed orchard, within-family selection

I. は じ め に

林木などの他殖性植物の集団を改良するには、選抜、交配、検定を繰り返す循環選抜育種法によって希望遺伝子の集積を行っていく（神戸 2005）。林木の成長量を向上させることを育種目標とする場合、伐採・収穫時の表現型によって選抜を繰り返さなければならないが、スギやヒノキなどの成長には長い年月が必要なため、1 回の選抜ごとに選抜個体によるクローン採種園を造成して、少しでも改良された造林用種苗を供給しながら、そのクローン採種園を利用して交配を行い、次代検定と次世代の選抜が繰り返される（大庭・勝田 1991）。クローン採種園による循環選抜育種の方法は、選抜された個体のクローン化を行う必要があるため、クローン増殖が困難なブナ科などの有用広葉樹の育種では、そのクローン増殖が大きなネックとなっている。

クローン増殖が困難な樹種では、実生採種園による方法が有効で、アカシアマンギューム等の熱帯早生樹種では、実生採種園による循環選抜育種が行われている（Kurinobu 1999; Nirsatmanto and Kurinobu 2002; Nirsatmanto *et al.* 2004; Leksono *et al.* 2008）。実生採種園では、選抜した個

体から種子を採取し、その実生苗を用いて次代検定を兼ねて採種園を造成する。その後、実生採種園で家系選抜や家系内選抜により不良木を間伐淘汰させて、次世代の優良木だけを残した後で種子生産を行うとともに、次世代の実生採種園の造成を行い、これらの作業を繰り返す（Kurinobu 1999）。このような実生採種園による方法は、これまで日本の林木育種ではほとんど行われてこなかった。

クスギ (*Quercus acutissima* Carruth.) は東北地方以南の暖温帯に広く分布し、里山を代表する有用広葉樹の一つである。春に開花して翌年の秋に結実する（大場 1989）。古くからしいたけ原木や薪炭材などとして利用され、造林用種苗の生産が行われている。林木育種の分野では、1979 年から「しいたけ原木育種事業」が実施され、多くの精英樹が選抜されてきた（大庭・勝田 1991）。これら精英樹の自然交配実生苗を用いて造林した場合、未選抜の実生苗と比べて、樹高成長で 37% の精英樹選抜の効果があつたと報告されている（山田・久保田 2009）。しかしながら、クスギはクローン増殖が比較的困難な樹種であり、その原因であるつぎ木台木と穂木との間に生じる不親和性の問題が解決していないため、クローン採種園産種子による次代検

* 連絡先著者 (Corresponding author) E-mail: hirooy@affrc.go.jp

¹ 独立行政法人森林総合研究所林木育種センター九州育種場 〒 861-1102 合志市須屋 2320-5 (Kyushu Regional Breeding Office, Forest Tree Breeding Center, Forestry and Forest Products Research Institute, 2320-5 Suya, Koshi 861-1102, Japan)

² 独立行政法人森林総合研究所林木育種センター関西育種場 〒 709-4335 岡山県勝田郡勝央町植月中 1043 (Kansai Regional Breeding Office, Forest Tree Breeding Center, Forestry and Forest Products Research Institute, 1043 Uetsuki-naka, Shoo, Katsuta-gun, Okayama 709-4335, Japan) (2010 年 9 月 13 日受付; 2011 年 4 月 14 日受理)

定と次世代の選抜が滞っている（大庭・勝田 1991）。このような樹種では、実生採種園による循環選抜育種の方法が有効と考えられる。

本研究の目的は、クローン増殖が困難な樹種について、これまで日本の林木育種では行われてこなかった実生採種園による循環選抜育種の可能性を検討するために、クヌギ精英樹の自然交配種子（F₁）による実生採種園を造成して家系内選抜を行い、その実現された改良効果を次世代（F₂）で確認することである。今回は、実現された改良効果を比較的短期間に求めることができる初期成長の改良に着目して、(1) クヌギ精英樹の F₁ 実生採種園における樹高成長の遺伝率と家系内選抜を行った選抜差から、次世代（F₂）に期待される遺伝獲得量を推定し、(2) F₁ 実生採種園から家系内選抜後の自然交配種子（F₂）を採取して F₂ 実生採種園を造成し、実現された遺伝獲得量を求めた。

II. 材 料 と 方 法

1. F₁ 実生採種園

（独）森林総合研究所林木育種センター関西育種場四国増殖保存園内（高知県香美市）に 1981 年 3 月に設定したクヌギ精英樹クローン集植所（P）において、結実量の多かったクローンの異なる 22 母樹（ラメート）から、1994 年 10 月に自然交配種子（F₁）を採取した。このクローン集植所には、徳島県と愛媛県で選抜されたクヌギ精英樹 51 個体のつぎ木クローンが各 1～5 ラメートで列状植栽されていて、毎年、半数程度のクローンで開花結実が観察される集植所であった。なお、種子を採取した 22 クローン以外のクローンやラメートでは、結実していないか、または、結実量が少なかった。1995 年 4 月に同保存園内の苗畑に播種し、播種後 1 成長期経過した 1996 年 3 月に、2 回反復の乱塊法（1 家系あたり 4～9 個体×2 反復、計 258 本）で F₁ 実生採種園を同保存園内に設定した。播種後 4 成長期が経過した 1998 年 11 月に樹高を調査して、そのデータに基づき、22 家系 2 反復の 44 プロットそれぞれについて、樹高成長の優れた 2～4 個体を残して間伐する 50% のプロット内選抜（家系内選抜）を 1999 年 6 月に行った（Nirsatmanto and Kurinobu 2002）。

2. F₂ 実生採種園

F₁ 実生採種園を構成する 22 家系の中で、プロット内選抜後の 2000 年春に開花して結実のみられた家系の異なる 6 母樹から、2001 年 10 月に自然交配種子（F₂）を採取した。なお、他の 16 家系では結実していなかった。この F₁ 実生採種園産 F₂ 種子と同じ母樹系統の F₁ 種子を、クヌギ精英樹クローン集植所（P）の 6 母樹から同時に採取し、実現された遺伝獲得量を求めるための対照とした。これら 12 母樹から採取した自然交配種子（F₁ と F₂）を、2002 年 4 月に四国増殖保存園内の苗畑に播種し、播種後 1 成長期経過した 2002 年 10 月に、単木混交（1 家系あたり 5～20 個体、計 200 本）で F₂ 実生採種園（F₁ 家系集団と F₂ 家系集団の比較試験地）を同保存園内に設定した。播種後 5 成長

期経過した 2007 年 1 月に樹高を調査し、F₁ 家系集団と F₂ 家系集団の平均樹高を比較して実現された遺伝獲得量を求めた。

3. 統計解析

F₁ 実生採種園でのプロット内選抜による遺伝獲得量を推定するため、播種後 4 成長期後の樹高データを用いて、下式の線型モデルを仮定した分散分析を行い、分散成分を推定した（栗延 2007）。

$$y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \alpha\beta_{ij} + \varepsilon_{ijk} \quad (1)$$

ここで、 y_{ijk} は i 番目のブロックの j 番目の家系の k 番目の個体の樹高、 μ は全個体の平均値、 α_i は i 番目のブロックの効果、 β_j は j 番目の家系の効果、 $\alpha\beta_{ij}$ は i 番目のブロックと j 番目の家系の交互作用、 ε_{ijk} は誤差である。また、プロット内選抜による遺伝獲得量の期待値は下式により推定した（Namkoong *et al.* 1988；栗延 2007）。

$$G = S_w \times h_w^2 = i_w \times \delta_w \times \frac{(3/4) \delta_A^2}{\delta_w^2} \quad (2)$$

ここで、 G は遺伝獲得量の期待値、 S_w はプロット内選抜差、 h_w^2 は家系の遺伝率、 i_w はプロット内選抜強度、 δ_w はプロット内変異の標準偏差、 δ_A^2 は相加的遺伝分散（4×家系分散）である。プロット内選抜強度（ i_w ）は、プロットごとに求めた選抜強度の平均値とした。

F₂ 実生採種園（F₁ 家系集団と F₂ 家系集団の比較試験地）での実現された改良効果を確認するため、播種後 5 成長期後の樹高データを用いて、下式の線型モデルを仮定した分散分析を行った。

$$y_{ijk} = \mu + \gamma_i + \beta(\gamma)_{ij} + \varepsilon_{ijk} \quad (3)$$

ここで、 y_{ijk} は i 番目の家系集団の j 番目の家系の k 番目の個体の樹高、 γ_i は i 番目の家系集団の効果、 $\beta(\gamma)_{ij}$ は i 番目の家系集団内の j 番目の家系の効果、 ε_{ijk} は誤差である。

以上の分散分析と分散成分の推定は SPSS 12.0J for Windows を用いて計算した。

III. 結 果

1. F₁ 実生採種園

F₁ 実生採種園の播種後 4 成長期経過時点における各家系の平均樹高は、2.74～3.79 m の範囲にあり、全体の平均値（プロット内選抜前の平均樹高、22 家系 255 個体）は 3.34 m であった。(1) 式による分散分析の結果、ブロック間差、家系間差、ブロックと家系の交互作用は全て統計的に有意であった（表-1）。各プロットについて、樹高成長の優れた半数の個体（2～4 個体）を選抜した結果、各プロットの選抜差は 0.04～0.68 m の範囲にあり、プロット内選抜差（ S_w ）は、プロット内選抜強度（ $i_w = 0.707$ ）とプロット内変異の標準偏差（ $\delta_w = 0.502$ ）の積により 0.36 m と計算された（図-1）。家系の遺伝率（ h_w^2 ）は 0.321 と計算され（ $\delta_A^2 = 0.108$ ）、プロット内選抜による遺伝獲得量の期待値（ G ）は、(2) 式により 0.11 m と計算された。これは今

表-1. F₁ 実生採種園における樹高（播種後4成長期後）の分散分析表

要因	自由度	平均平方	
反復	1	2.903	***
家系	21	0.728	***
反復×家系	21	0.442	*
誤差	211	0.252	

***, 0.1%; *, 5%の危険率で有意差あり。

図-1. F₁ 実生採種園における樹高階別の頻度分布図

□は間伐個体, ■は選抜個体を示す。

図-2. F₂ 実生採種園における樹高階別の頻度分布図□はF₁ 個体（改良効果の比較用）, ■はF₂ 個体を示す。

回のF₁ 実生採種園のプロット内選抜により、樹高成長について3.4%の改良効果が期待できることを示している。

2. F₂ 実生採種園

F₂ 実生採種園（F₁ 家系集団とF₂ 家系集団の比較試験地）の播種後5成長期経過時点における各家系の平均樹高は、F₁ 家系が5.12～5.36 m、F₂ 家系が5.22～5.83 mの範囲にあった。また、F₁ 家系集団（6家系108個体）全体の平均樹高は5.25 mであったのに対し、F₂ 家系集団（6家系66個体）全体の平均樹高は5.46 mであった（図-2）。(3) 式による分散分析の結果、家系間差は有意ではなかったが、F₁ 家系集団とF₂ 家系集団の集団間差は有意であり、プロット内選抜（家系内選抜）の効果が認められた（表-2）。F₁ 家系集団とF₂ 家系集団の樹高成長の差（実現された遺伝獲得量）は0.21 mで、改良効果は4.0%と計算された。

今回、F₂ 実生採種園に供試することのできたF₂ 6家系について、採種した母樹家系のF₁ 実生採種園における間伐前の平均樹高（播種後4成長期経過後）とF₂ 実生採種

表-2. F₂ 実生採種園における樹高（播種後5成長期後）の分散分析表

要因	自由度	平均平方	
実生世代	1	1.553	*
家系	10	0.381	n.s.
誤差	162	0.383	

*, 5%の危険率で有意差あり；ns, 有意差なし。

図-3. F₁ 実生採種園での樹高成長（間伐前）とF₂ 実生採種園での樹高成長との関係

園での平均樹高（播種後5成長期経過後）の関係を図-3に示す。F₁ 実生採種園での平均樹高とF₂ 実生採種園での平均樹高との間には有意な正の相関関係が認められ（ $p < 0.05$ ）、F₁ 実生採種園で樹高成長が優れていた家系ほど、そのF₂ 家系の樹高成長は優れていた。

IV. 考 察

本研究におけるF₁ 実生採種園での初期成長に着目した改良効果の期待値とF₂ 実生採種園での実現値は、調査した成長期間に1年の違いがあるものの、両者でかなり良い一致を示した。今回のF₁ 実生採種園での樹高成長による50%のプロット内選抜（家系内選抜）によって、期待された次世代での改良効果は3.4%（図-1）、F₂ 実生採種園で実際に確認された改良効果は4.0%であり（図-2）、プロット内選抜による改良効果が確認できた。実生採種園での改良効果は、(2) 式が示すように、選抜差や遺伝率によって変動するので、これら条件の異なる他樹種の報告と直接比較することはできないが、今回の50%のプロット内選抜による4.0%の改良効果は、ユーカリペリタの実生採種園で報告されている15.6～21.2%の改良効果よりも低く（Leksono *et al.* 2008）、アカシアマンギュームで報告されている1.7～3.9%の改良効果やジャックバインで報告されている1.5～5.3%の改良効果と同等程度であった（Nirsatmanto *et al.* 2004; Weng *et al.* 2008）。さらに強度のプロット内選抜を行うことによる選抜差の増大によって、改良効果の向上が期待される。

今回のF₁ 実生採種園の樹齢は未だ若く、プロット内選抜後に着果した個体が限られていたことから、F₂ 実生採種園に供試することのできた家系数は少なく、また、自然交配種子を採取していることから花粉親も不明である。こ

のことは、特異的な母樹や花粉親が寄与するなど、プロット内選抜以外の効果が、 F_2 実生採種園で確認された遺伝獲得量に影響している可能性がある (図-2)。今回得られた改良効果の期待値と実現値は良く一致はしたが、 F_1 実生採種園のさらに多くの個体から種子を採取して、実現された遺伝獲得量を調査することが必要であろう。また、クヌギの樹高成長については、播種後 5 成長期末満の樹高と播種後 10 成長期以上の樹高との幼老相関は低かったことが報告されている (山田・久保田 2009)。本研究では、プロット内選抜による改良効果を確認するため、比較的短期間に結果の得られる初期成長に着目したが、今回のプロット内選抜の収穫時における改良効果を確認するためには、 F_2 実生採種園 (F_1 家系集団と F_2 家系集団の比較試験地) の継続調査が必要である。

今回の実生採種園における改良効果について、 F_2 実生採種園の樹高成長に有意な家系間差はなかったが (表-2)、 F_1 実生採種園で樹高成長が優れていた家系ほど、その F_2 家系の樹高成長が優れていた (図-3)。この結果は、樹高成長の劣っていた家系を F_1 実生採種園から淘汰する家系選抜を行うことにより、さらに改良効果が高まることを示唆している (Namkoong *et al.* 1988; 栗延 2007)。 F_1 実生採種園の播種後 4 成長期経過時の樹高成長は、有意な家系間差が認められたが、ブロックと家系の交互作用も有意であった (表-1)。また、 F_2 実生採種園の播種後 5 成長期経過時の樹高成長には、有意な家系間差が認められなかった (表-2)。山田・久保田 (2009) はクヌギの樹高成長において、初期成長の段階では有意な家系間差が認められない時期があったことを報告している。これらのことから、クヌギ実生採種園で樹高成長の家系選抜を行うには、今回着目した初期成長の段階では十分な家系間差が生じない可能性があり、家系選抜やプロット内選抜による改良効果を得るのに最適な時期についての検討が必要であろう (Leksono *et al.* 2006)。また、今回設定した F_1 実生採種園と F_2 実生採種園は少ない家系数から構成されているので、遺伝的な多様性が低下している可能性がある。将来、 F_3 実生採種園や F_4 実生採種園等の造成による循環選抜を視野に入れた場合、遺伝的な多様性の低下や近交係数の上昇も勘案する必要がある (David *et al.* 2003)。

実生採種園では表現型によって不良木を間伐して家系選抜や家系内選抜を行うが、家系を考慮することを除けば、従来の森林施業で行われている定性間伐と近似した手法である。本研究と同様に、優良形質木から種子を採取して実生採種園を造成し、家系選抜や家系内選抜後に自然交配種子を採取することは、民間の苗木生産業者を含めた多くの林業関係者が比較的容易に行うことができるであろう。これまでの日本のスギやヒノキを対象とした林木育種事業は、クローン採種園による方法で行われてきているが、ク

ローン増殖が困難な樹種やその他多くの有用広葉樹では、実生採種園による方法を採用することも有効な手段の一つと考えられる。

今回の研究で種子を採取したクローン集植所と F_1 実生採種園では、結実した個体が限られていた。橋詰 (1987) は、クヌギ採種林で安定的に種子生産を行うためには、疎開伐と肥培管理を行いながら、結実の良い個体を選抜することが重要であると指摘している。今後、実生採種園による種子生産を実用化していくためには、家系内選抜や家系選抜において結実の優劣を考慮するとともに、肥培等の施業管理や着花促進方法についても検討する必要がある。

本研究を行うにあたり、元 森林総合研究所林木育種センター関西育種場の栗延晋育種課長、西村慶二育種課長、半田孝俊育種課長、植月充孝育種研究室長にご指導いただいた。また、同関西育種場職員の方々には実生採種園の設定、調査、維持にご協力いただいた。ここに記してお礼申し上げる。本研究の一部は、日本学術振興会科学研究費補助金 (21580188) の助成を受けて行った。

引用文献

- David A., Pike C., Stine R (2003) Comparison of selection methods for optimizing genetic gain and gene diversity in a red pine (*Pinus resinosa* Ait.) seedling seed orchard. *Theor Appl Genet* 107: 843–849
- 橋詰隼人 (1987) クヌギ採種林における種子生産. 広葉樹研究 4: 1–18
- 神戸三智雄 (2005) 循環選抜. (植物育種学辞典, 日本育種学会編, 培風館). 291–292
- Kurinobu S (1999) Final report on seed source evaluation—Forest tree improvement project in Indonesia phase 1—. *Bull For Tree Breed Center* 16: 1–46
- 栗延 晋 (2007) 林木育種のための統計解析 (6) 1 形質の選抜効果の予測. *林木の育種* 225: 36–40
- Leksono B, Kurinobu S, Ide Y (2006) Optimum age for selection based on a time trend of genetic parameters related to diameter growth in seedling seed orchards of *Eucalyptus pellita* in Indonesia. *J For Res* 11: 359–364
- Leksono B, Kurinobu S, Ide Y (2008) Realized genetic gain observed in second generation seedling seed orchards of *Eucalyptus pellita* in Indonesia. *J For Res* 13: 110–116
- Namkoong G, Kang HC, Brouard JS (1988) Tree breeding: Principles and strategies. Springer-Verlag
- Nirsatmanto A, Leksono B, Kurinobu S, Shiraishi S (2004) Realized genetic gain observed in second-generation seedling seed orchards of *Acacia mangium* in South Kalimantan, Indonesia. *J For Res* 9: 265–269
- Nirsatmanto A, Kurinobu S (2002) Trend of within-plot selection practiced in two seedling seed orchards of *Acacia mangium* in Indonesia. *J For Res* 7: 49–52
- 大場秀章 (1989) 2. クヌギ. (日本の野生植物. 佐竹義輔・原寛・亘理俊次・富成忠夫編, 平凡社). 69–70
- 大庭喜八郎・勝田 柊 (1991) 林木育種学. 永文堂出版
- Weng YH, Tosh K, Adam G, Fullarton MS, Norfolk C, Park YS (2008) Realized genetic gains observed in a first generation seedling seed orchard for jack pine in New Brunswick, Canada. *New Forests* 36: 285–298
- 山田浩雄・久保田正裕 (2009) クヌギ精英樹自然交配家系で観察された実現選抜効果と成長および台伐り効果の家系間差. 平成 20 年版林木育種センター年報: 73–75