

## カラタチとカンキツにおける極わい性の遺伝とその育種的利用に関する研究

若菜, 章  
九州大学農学部

花田, 信章  
九州大学農学部

安河内, 幸一  
九州大学農学部

一色, 司郎  
九州大学大学院農学研究科

他

<https://doi.org/10.15017/12698>

---

出版情報 : 九州大学農学部農場研究資料. 15, pp.21-39, 1993-03. 九州大学農学部附属農場  
バージョン :  
権利関係 :

# カラタチとカンキツにおける極わい性の遺伝と

## その育種的利用に関する研究

若葉 章・花田信章・安河内幸一・一色司郎・白石眞一

### I. カラタチ ‘ヒリュウ’ に出現する極矮性実生の起源と特性

#### 1. 目的

カラタチは一属一種からなる落葉性の木本で、中国の中部から北部の原産である。カラタチはカンキツと極近縁であり、容易に雑種が得られ、また両属間の接木親和性も非常に高い。カラタチはトリステータザウィルス抵抗性があり、果実の品質が優良となることから、世界中の温帯を中心に広くカンキツ台木として用いられている。また、オレンジ等のカンキツとの雑種（シトレンジ等）も上述のカラタチの特性を受け継いでいることから、広くカンキツ台木として用いられている。

カンキツ用台木としてはカラタチとその雑種を初めとして、サワーオレンジ、マンダリン（クレオパトラ、スイキ、シークワシャなど）、スイートオレンジ、ラフレモン、シキキツなどが、接木親和性、環境適応性、果実品質に及ぼす影響等を考察して用いられている。現在までのところ、これらカンキツ用台木品種中には矮性台としての特色を持つものはない。

カンキツにおける矮性台の活用は、(1)果実品質の向上、(2)密植栽培における収量増加、(3)栽培管理が容易となることなどの利点が多く、優良台木育種における重要な課題の一つとなっている。そこで本研究においては、数あるカンキツ用台木の中でも、やや矮性台的傾向を持ち、日本における重要なカンキツ用台木であるカラタチにおける矮性台木育種の可能性を追究した。

カラタチには、中葉系、大葉系、広葉系、小葉系などの系統や数品種が選抜されており、また、矮性台的傾向が強いヒリュウや強い矮性を示すウンリュウが知られている。特に、枝葉の著しい屈曲を示し、奇異な樹姿を示すヒリュウ (*Poncirus trifoliata* var. *monstrosa* [T.Ito] Swing.) は矮性台としての活用が検討されている。本研究ではこのヒリュウにおける矮性を支配する遺伝子とその遺伝様式、並びに後代に出現する極矮性実生等の特色を明らかにし、優良なカラタチ矮性台育種の可能性を示唆する。

## 2. 材料および方法

九州大学農学部附属農場果樹研究室篠栗果樹園に植栽する15年生のヒリュウを供試した。自家受粉区は開花前に袋を掛けた後、開花後約2日目にさらに当日開花花の花粉を授粉し、再び袋掛けを行い、他殖を防止した。他家受粉区は開花3～7日前に除雄を行って、袋掛けを行った後、開花後1～2日目に自家授粉を行った。また、カンキツにヒリュウ花粉を交配する場合には、開花直前の蕾から葯を採取して裂開させた後、薬包紙で包み、シリカゲルを入れた容器に入れて、約4℃で1～2か月間貯蔵した後、カンキツに交配した。ヒリュウの交配果は10月に採取し、種子を取り出して水洗した後、湿砂を入れた苗箱に播種して、自然条件下で保存した。カンキツとヒリュウの交配果は9月～11月に採取し、種子を取り出して種皮を完全に除去した後、湿ったろ紙を入れたシャーレ内に置床し、25℃で発芽させた。発芽胚は腐葉土を混ぜた培養土を入れた苗箱に植え付けて、温室内で生長の促進を行った。

ヒリュウ交配種子から得た実生の特性調査：発芽後1ヶ月目における矮性実生の出現率を実生の高さを基に調査した。また、1種子から出現する実生の数についても同時に調査を行った。これらの中で極矮性を示す実生の一部については2年生の正常なカラタチ台に接木（実生の根を切除し、子葉をつけたままの状態）した。調査後、実生はすべて、ビニールポット（直径12cm）に移植した。これらの移植実生及び接木した実生の形態的特色（葉の大きさ、葉数、樹高、茎直径など）は10月に調査した。

カンキツとヒリュウの交配種子から得た実生の特性調査：形態的特色を4～10月にかけて調査した。多胚性品種を種子親とした場合には、カラタチの特色である三出葉の見られる実性のみを雑種実生として調査した。

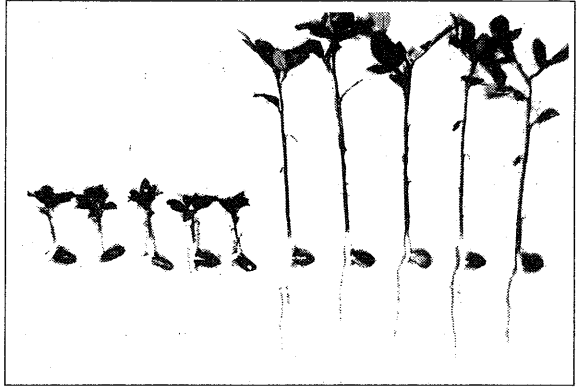
アイソザイム分析：実生の1葉又は2葉を採取し、抽出用緩衝液2.5mlを加えて磨碎した。この抽出液0.2mlをセファデックスG-25でろ過し、直に泳動用試料とするか、又は-50℃で凍結保存した後泳動に供した。電気泳動は泳動用試料から20mlを採取し、ポリアクリルアミドゲル（T=5.4%分離ゲル、pH 8.9；T=4.2%濃縮ゲル、pH 6.9）を用いて、100Vで30分、250Vで2時間行った。バッファーは分離ゲルでは0.378M Tris-HCl、濃縮ゲルでは0.082M Tris-HCl、泳動槽では0.038M Tris-0.3M glycineを用いた。ゲルはWendel (1983)の方法によりアスパギン酸アミノトランスフェラーゼに関して活性染色した。

実生の開花調査：ポットに移植したヒリュウ自殖種子から得られた実生については、継続的に花蕾形成及び開花期を調査した。また、播種後2年目にはさらに大型のポット（直径24cm）に移植を行った。開花の見られた実生については、樹高、収穫果数、種子数、多胚性程度について調査を行った。

### 3. 結果および考察

#### (1) ヒリュウ自家実性に見られる矮性の遺伝

ヒリュウ自家交配から得られた実生において、発芽後1月目までに、著しい矮性程度を示す実生（極矮性実生）が観察された。これらの実生においては胚軸の伸長は認められたが、展葉した葉は著しく小型で、節間伸長がほとんどなく、ロゼット状となった（第1図）。また根も特異な特徴を示した。すなわち、①初生根は著しく太く、その生長は緩慢、②側根も著しく太いが、その発生は著しく少ないことが他の生長良好な実生に比べて顕著であった。組織学的な観察の結果、根の肥大は特に皮層の肥厚によることが明らかとなった。



第1図 ヒリュウ自家交配実生に見られる極矮性型実生(左の5個体)と正常な生育を示す実生、発芽後1月目

これらの極矮性実生の出現率は約3.7%であったが、1種子から1実生が出現する場合4.7%と高く、1種子から2実生が出現する場合と1種子から3実生が出現する場合では0.9%とかなり低くなった（第1表）。このことから極矮性実生となる胚の発達が悪い場合、通常の実生となる胚に比べて、発芽力が劣ることが示唆された。

第1表 ヒリュウ自家交配種子に出現する極矮性実生の割合

1種子から得られた実生数	種子数	実生数	極矮性実生数	1種子当たりの極矮性実生の出現率(%)	総実生数に対する極矮性実生の出現率(%)
1	8,503	8,503	403	4.7	4.7
2	1,360	2,720	25	1.9	0.9
3	36	108	1	2.7	0.9
合計	9,899	11,331	429	4.3	3.7

ヒリュウ自家交配種子には極矮性実生の他枝葉の屈曲のない正常型実生とヒリュウの形態的特色を持つヒリュウ型実生が認められた。ヒリュウ型実生の中には枝葉がやや大きくて厚く、根がかなり太い実生も観察された。染色体調査によりこれらは36本の染色体を持つ四倍体であることを確認した。

第2表 ヒリュウ自家支配種子から得られた実生のGOTアイソザイム遺伝子型

実生の表現型 及び期待比	下に示す遺伝子型 ( <i>Got-1</i> / <i>Got-2</i> ) を持つ実生の数										
	$\frac{HH}{HH}$	$\frac{HH}{HF}$	$\frac{HH}{FF}$	$\frac{HP}{HH}$	$\frac{HP}{HF}$	$\frac{HP}{FF}$	$\frac{PP}{HH}$	$\frac{PP}{HF}$	$\frac{PP}{FF}$	$\frac{HHPP}{HHFF}$	合計
極矮性型	0	3	2	1	2	6	2	1	0	0	17
正常型	0	4	3	4	5	0	2	1	0	0	19
ヒリュウ型	1	4	4	1	274	2	3	3	1	11	304
合計	1	11	9	6	281	8	7	5	1	11	340
期待比	1	2	1	2	4	2	1	2	1	0	—

ヒリュウ自家交配種子に出現する極矮性、正常型及びヒリュウ型実生の起源を明らかにするために行ったGOTアイソザイム分析結果を第2表に示す。カラタチにおけるGOTアイソザイムには2遺伝子座 (*Got-1*と*Got-2*) が知られており、両遺伝子座に連鎖はない (Torresら, 1978, 1985)。ヒリュウの遺伝子型は*Got-1*がHP、*Got-2*がHFであるため、交雑胚由来であれば両遺伝子座に関して1:2:1:2:4:2:1:2:1の分離が期待される。300種子から得られた340実生において17の極矮性型、19の正常型、304のヒリュウ型実生が得られた。304のヒリュウ型実生のうち、11実生は4倍体であった。ヒリュウと異なる遺伝子型を示した実生の数は極矮性型で11個体、正常型で19個体全部、ヒリュウ型で19個体であった。ヒリュウ型4倍体実生11個体の遺伝子型はすべてHHPP/HHFFであったことから、珠心胚由来の4倍体実生と見なされる。正常型実生は全て自家交雑胚由来であり、極矮性型も全て交雑胚由来であると見なせる。ヒリュウ型実生のほとんどは珠心胚由来と言えるが、本解析の結果、ヒリュウ型の雑種実生がある程度出現することが明らかとなった。

HP/HFの遺伝子型を持つヒリュウ型実生の中にはHP/HFの遺伝子型を持つ雑種実生が、理論的には、 $19/14 \times 4 (\approx 5.4)$  個体含まれていると考えられる。仮に6個体含まれているとして計算すると、極矮性型:ヒリュウ型:正常型実生の分離比は17:25:19となる。極矮性型を単劣性、正常型とヒリュウ型を優性とした場合の分離比は17:44で期待比1:3によく符号する ( $\chi^2 = 0.267$ ;  $P = 0.5 \sim 0.7$ )。他方、極矮性型を単劣性ホモとし、ヒリュウ型がヘテロで不完全優性を示すと考えた場合にも期待比1:2:1に符号する ( $\chi^2 = 2.045$ ;  $P = 0.3 \sim 0.5$ ) が、後述する様に中間遺伝は示さないことから、極矮性型実性は単劣性の極矮性遺伝子 ( $d_1$ ) に関してホモであり、ヒリュウはヘテロ ( $d_1D_1$ ) であると考えられる。吉田ら (1991) はヒリュウと単胚性カラタチのF1の自家交雑実生における極矮性の分離に基づいて、同様に単劣性極矮性遺伝子が関与していることを示唆して

いる。

単胚性カンキツとヒリュウの交配の結果、多数の完全種子が得られた（第3表）。これらの種子から得られた三出葉を持つ雑種はすべて正常型となった。多胚性カンキツとヒリュウの交配においても多数の三出葉を有する交雑実性が得られた（第4表）が、同様にすべて正常型の形態を示した。これらのことから、交配に用いたカンキツは極矮性遺伝子に関して、 $D_1D_1$  のホモであると考えられる。

ヒリュウにカンキツ品種を交配した場合、すべて交配後30日以内に落果した（第4表）。ヒリュウにカラタチを交配した場合、よく結果し、300の完全種子を得ることができた（第4表）。これらの種子から366実生が得られたが、正常型実生が47個体で他はすべてヒリュウ型実生であった（第5表）。同時に交配を行ったヒリュウの自家交配実生における極矮性実生の出現率が3.3%、正常型実生の出

第3表 単胚性カンキツとヒリュウの交配結果

交配組合せ	果数(無核果数)	下に示した形態を持つ種子の数			
		完全大粒	完全小粒	不完全	糶
ハッサク × ヒリュウ	28 (2)	121	0	85	74
ハッサク × カラタチ (農場)	6 (0)	59	2	14	23
宮内イヨ × ヒリュウ	6 (3)	4	0	0	0
清見 × ヒリュウ	29 (0)	280	15	37	201
スイートスプリング × ヒリュウ	10 (0)	44	1	21	62
シシユズ × ヒリュウ	13 (3)	19	0	2	5
クレメンティン × ヒリュウ	7 (0)	99	6	0	0
クレメンティンドファイル × ヒリュウ	2 (0)	6	1	0	2
ヒヨウ柑 × ヒリュウ	18 (1)	227	0	3	21
土佐文旦 × ヒリュウ	13 (2)	100	0	14	11
土佐文旦 × カラタチ (農場)	8 (0)	132	1	15	18
日向夏 × ヒリュウ	4 (0)	122	7	10	0
カオファン × ヒリュウ	1 (0)	4	0	0	1
イポー文旦No. 3 × ヒリュウ	2 (0)	8	0	7	4
水晶文旦 × ヒリュウ	5 (3)	5	0	0	0
宇和ボメロ × ヒリュウ	2 (0)	24	0	1	4
オオタチバナ × ヒリュウ	1 (0)	11	0	1	1
紀州 × ヒリュウ	8 (0)	8	0	15	0

第4表 多胚性カンキツとヒリュウとの交配結果

交配組合せ	果数(無核果数)	下に示した形態を持つ種子の数			交雑実生数
		完全大粒(単胚)	完全小粒(単胚)	不完全	
小林ミカン × ヒリュウ	4 (0)	60 (21)	0 (0)	7	41
ユズ × ヒリュウ	22 (0)	161 (57)	25 (2)	29	87
ハナユ × ヒリュウ	44 (0)	109 (82)	4 (0)	28	92
川野夏橙 × ヒリュウ	10 (0)	153 (22)	4 (2)	35	72
三宝柑 × ヒリュウ	7 (0)	52 (14)	1 (0)	8	33
リスボン × ヒリュウ	2 (0)	18 (9)	0 (0)	5	13
シキキツ × ヒリュウ	10 (0)	19 (1)	0 (0)	8	3
シークワシャ × ヒリュウ	22 (0)	68 (0)	0 (0)	—	0
I <sub>2</sub> K <sub>2</sub> -7(4x) × ヒリュウ	3 (0)	0 (0)	49 (0)	4	20
ブーケ × ヒリュウ	1 (0)	4 (1)	0 (0)	4	2
ラフレモン × ヒリュウ	1 (0)	19 (0)	0 (0)	1	0
ヒリュウ × カラタチ (農場)	20 (0)	300 (—)	0 (0)	45	—
ヒリュウ × ハイベイユ	落果	—	—	—	—
ヒリュウ × クレメンティン	落果	—	—	—	—
ヒリュウ × チャップマンパルンシア	落果	—	—	—	—
ヒリュウ × シキキツ	落果	—	—	—	—

第5表 ヒリュウ自家交配及びヒリュウ×カラタチにおける極矮性実生の分離

		下に示した形態を持つ種子の数					極矮性実生の出現率 (%)	正常実生の出現率 (%)
		正常型	極矮性型	ヒリュウ型二倍体	ヒリュウ型四倍体	合計		
ヒリュウ	× ヒリュウ	57	49	1355	13	1472	3.3	3.8
ヒリュウ	× カラタチ (農場)	47	0	317	0	366	0	12.8

現率が3.8%であったことから、カラタチ（農場）の遺伝子は $D_1D_1$ といえる。

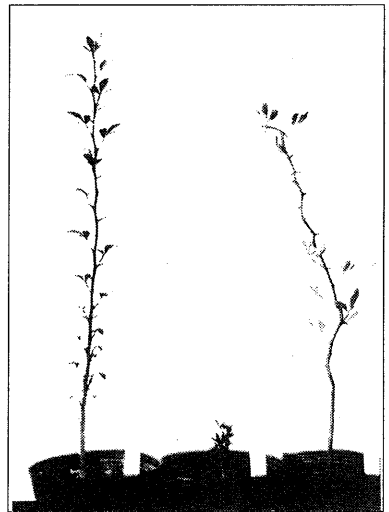
以上の結果から、ヒリュウは単劣性の極矮性遺伝子に関してヘテロ ( $d_1D_1$ ) であることは明らかになったが、ヒリュウ型雑種の出現を制御する遺伝子についてはさらに検討する必要がある。

## (2) ヒリュウ自家交雑実生の特性

特に極矮性並びにヒリュウ型雑種実性の諸特性を明らかにするために形態調査を行った。発芽後7ヶ月目の正常型、ヒリュウ型及び極矮性型雑種実性の樹姿を第2図に示す。正常型並びに極矮性型雑種実性と珠心胚実生を比較してみると、樹高、分枝数及び幹直径では珠心胚実生と正常型雑種実生の間に有意差は認められなかったが、極矮性型雑種実性との間には明瞭な差が認められた（第6表）。主幹の葉数に関しては、珠心胚実生と極矮性型雑種実性との間には有意差がなかったが、両者と正常型雑種実生の間には有意差が認められた。

極矮性型雑種実生は極度にロゼット状となるために、正常型の形態を示すのか、ヒリュウ型の形態を示すのかについての判別が困難であった。そこでジベレリン処理及び接木による生長促進法を検討した。一年生極矮性実生に1, 5, 25, 50ppmのジベレリン水溶液を、萌芽直後に散布したところ、5, 25及び50ppmの1回処理区で節間伸長が認められた。この場合、とげと葉の伸長肥大も同時に認められた。しかし、50ppm処理区ではその後、落葉が起こった。また伸長は連続的に継続せず、ある程度伸長した後再びロゼット状態になった。そこで極矮性実性の継続的な伸長生長を促すために、ジベレリンを定期的に散布処理したが、十分な結果は得られなかった。

一方、極矮性型実生を正常な形態を有するカラタチ実生又はヒリュウ珠心胚実生に接木した場合、良好な結果が得られた。接木した極矮性実生の節間は顕著に伸長し、葉やとげも



第2図 ヒリュウ自家交配から得られた正常型(左), 極矮性型(中央), 及びヒリュウ型(右)の交雑実生, 発芽後7月目

第6表 1年生ヒリュウ自家交雑実生の特性

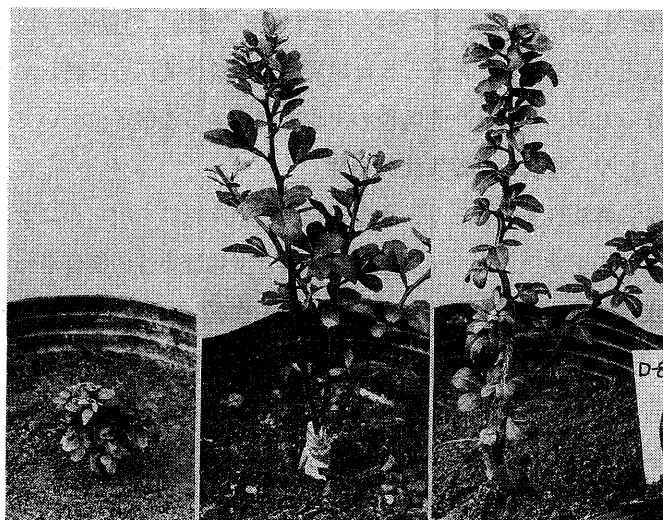
実生の形態型	実生数	樹高 (cm)	分枝数	主幹の葉数	幹直径 (mm)
正常型	20	32.7 ± 5.4	0.4 ± 0.3	35.0 ± 4.0	5.3 ± 0.3
極矮性型	16	3.9 ± 0.4	2.1 ± 0.8	26.1 ± 2.6	3.3 ± 0.3
ヒリュウ型(珠心胚)	30	29.0 ± 2.0	0.5 ± 0.2	26.6 ± 1.7	5.6 ± 0.3



よく生長肥大した（第3図）。一部生育不良な個体も見受けられたが、これは接木後の活着不良あるいは内婚弱性によるものと思われる。伸長生長した極矮性実生は形態的特色により、正常型とヒリュウ型に明らかに識別された。未確認の24個体を除けば、正常型とヒリュウ型極矮性実生の分類比は48:28であった（第7表）。

接木後4ヶ月目（10月）の正常型極矮性雑種実生及びヒリュウ型極矮性雑種実生のいくつかの形質を比較してみると、ほとんど差が認められなかった（第8表）。自

根の1年生極矮性雑種実生（第6表）と接木した極矮性実生を比較してみると、接木した極矮性実生



第3図 接木による極矮性実生の生育促進

左、自根の4年生極矮性実生；中と右、接木後6月目の極矮性実生。中と左の極矮性実生は生育が促進された結果、それぞれ正常型とヒリュウ型の形態を有することが分る。すべて同倍率。

第7表 ヒリュウ極矮性実生の接木後4か月目の形態による分類

播種年（接木した年）	下に示した形態を持つ実生の数		
	正常型	ヒリュウ型	未確認
1992（1992）	29	19	19
1991（1992）	16	4	3
1989（1992）	3	5	2
合計	48	28	24

第8表 2年生カラタチ台に接木後4か月目のヒリュウ極矮性実生の特徴

極矮性実生の形態型	実生数	樹高 (cm)	分枝数	主幹の葉数	幹直径 (mm)
正常型	29	7.9 ± 1.0	2.8 ± 0.6	21.1 ± 1.5	2.9 ± 0.3
ヒリュウ型	19	8.8 ± 1.4	2.9 ± 0.6	19.3 ± 2.1	3.6 ± 0.4

の樹高が2倍以上高かったが、分枝数と幹直径には有意差がなく、主幹の葉数は自根樹の方がやや多かった。この結果は接木実生が活着するまでやや時間を要したことと、接木時期が7月とやや遅かったことによるものと思われる。極矮性雑種実生の生育は、より充実した3～4年生台木を用い、発芽後直に接木することによりさらに促進されると考えられる。

以上の結果から以下のことが明らかになった。極矮性実生もヒリュウ型と正常型に分離することから、ヒリュウ型の形態を支配する遺伝子が極矮性遺伝子とは独立して存在する。ヒリュウ型の形態は劣性ホモで発現するものと考えられ、恐らく単劣性の遺伝子（仮にねじれ矮性遺伝子  $d_2$  とする）に支配されているものと推測される。ヒリュウはこの遺伝子に関してヘテロであることから、ヒリュウ珠心胚実生を接木用台木として選別する場合にはヒリュウに正常なカラタチを交配し、正常なカラタチの形態を有する実生を除けば、他は全てヒリュウ型の珠心胚実生のみが得られるものと思われる。

### (3) ヒリュウ自殖交雑実生の幼樹開花

ヒリュウ交雑実生の約10%には幼樹開花性があることが本研究により明らかになった（第9表）。幼樹開花性は正常型、ヒリュウ型及び極矮性雑種実生のいずれにも認められた。しかし、ヒリュウ型の珠心胚実生には認められなかった。幼樹開花性は発芽した年には全く認められなかったが翌年に初めて認められた。この年の初開花は6月下旬から7月にかけて見られる（第4図）ことから、この年の春に形成された春枝に花芽分化が起り、その花芽の一部が休眠することなく直に花蕾形成を行い開花するものと思われる。開花した花は子房の発達が悪く、花柱のないものが多く見られたが、一部に

第9表 ヒリュウ自殖雑種実生における幼樹開花

実生における矮性型	播種年	下に示した実生苗齢(年)における開花個体数(N <sup>a</sup> )				
		0	1	2	3	%
正常型交雑実性	1989	0 (26)	3 (26)	3 (26)	3 (26)	11.5
	1990	0 (20)	1 (20)	2 (20)	—	10.0
	1991	0 (25)	1 (25)	—	—	4.0
	1992	0 (57)	—	—	—	0
ヒリュウ型交雑実生	1989	0 (19)	2 (18)	2 (17)	2 (16)	12.5
極矮性型交雑実生	1989	0 (18)	0 (14)	0 (14)	1 (12)	8.3
	1991	0 (30)	0 (20)	—	—	0
	1992	0 (62)	—	—	—	0
ヒリュウ型珠心胚実生	1989	0 (274)	0 (270)	0 (270)	0 (270)	0

<sup>a</sup>, 調査実生数



第4図 1年生(15月目)のヒリュウ自家交雑正常型雑種実生に見られる幼樹開花



第5図 3年生(36月目)のヒリュウ自家交雑実生における開花  
左, ヒリュウ型交雑実生; 右, 正常型交雑実生

第10表 幼樹開花したヒリュウ3年生自殖雑種実生における果実と種子の収量

実生番号	実生の矮性型	実生苗齢(年)	樹高(cm)	収穫果数	種子数		多胚性の程度
					完全種子	不完全種子	
N-8907	正常型	3	83	11	200	93	単胚性
N-8915	正常型	3	150	20	224	440	中
N-9020	正常型	2	74	13	486	2	中
H-8917	ヒリュウ型	3	76	28	500	20	中
H-8930	ヒリュウ型	3	48	15	159	134	低
D-8904	極矮性型	3	6	0	—	—	—

は完全な花器を持つ花もあった。しかし初結実果はすべて幼果の状態で落果した。これは恐らく、果実の生育に必要な養分や光合生産物の不足によるものと思われる。

種子が発芽した年の翌々年(2年生実生)の開花は4月に起こり、数個の果実は順調に生育し、成熟した。ただし、開花は4月ばかりでなく、6月下旬から7月にかけて2回目の開花が認められ、また、その前後にも少数の開花が認められた。3年生実生では開花した花の数はさらに増え(第5図)、収穫果数も多くなった。これらの果実は200~500の完全種子を含んでおり、多胚性程度はヒリュウと

同じ中程度（1種子当たり4～5個の胚）であったが、単胚性の実生もあった（第10表）。一方、自根の3年生極矮性実生では樹体が著しく小型であり、またほとんどが子房の発達していない不完全花であったことから、結実は見られなかった。

グレープフルーツ等のブント類及び他の一部カンキツ類では発芽後10葉期前後の実生が低温や乾燥に会うと実生の頂端に花芽が分化し、幼樹開花することが知られている。しかしこれらカンキツ類ではその後開花は起こらず、5～8年の幼木期間を経たのち、再び開花が始まる。ヒリュウ雑種実生に見られる幼樹開花は1年生実生の春枝に開花が始まると毎年安定して継続し、また自然条件下特に夏の高温条件で安定している点でカンキツに見られる幼樹開花とは全く異なる。種子発芽から1年と3ヶ月で開花し、2年と6ヶ月で十分な種子が得られることは、幼樹開花しても果実の収穫が著しく困難なカンキツに比べ、育種的に著しく価値が高いと言える。現在、本研究によって得られた幼樹開花実生を用いて戻し交雑実生や $F_2$ 実生を作成して矮性や幼樹開花性の遺伝様式の確認を進める共に、珠心胚実生の台木特性、特に、矮性や幼樹開花性の種木に及ぼす影響の検討を進めている。

## II. カンキツにおける矮性の遺伝と実生特性

### 1. 目的

カンキツにおいて矮性的特色を持つ品種は多数見受けられる。しかし、これらが矮性遺伝子によって支配されているのかどうかに関する報告は数例しか見受けられない。Toxpeus (1962) はブントの一種にシトロンを交配した場合100%の矮性実生が、その逆交配では50%の矮性実生が出現することを見だし、この矮性の発現が単劣性遺伝子によるものであり、片親において対立遺伝子の除去が生じたものと考察している。CameronとSoost (1968) はクンルンヤオプメロとクレメンティンを交配した場合100%の矮性実生が、クンルンヤオプメロにテンプル、カラ、又はバレンシアを交配した場合には42～62%の矮性実生が得られたことから、同様に単劣性矮性遺伝子の存在を考察している。岩政（私信）はクレメンティン等の単胚性カンキツにサワーオレンジの矮性突然変異と考えられているシレットを交配して得られた矮性実生の出現率から、劣性遺伝子と共に変更遺伝子の存在を推定している。しかし、これらのいずれの報告も、遺伝等に関して不明瞭な点が残されている。

カンキツに見られる矮性形質を台木の育種に活用するためには、有用な矮性遺伝子の確認、遺伝様式の解明、矮性特性の評価が必要である。そこで本研究では特に、サワーオレンジの矮性突然変異と思われるブーケ（ブーケドフルール）とシノット（スモールリーフシノット）を中心にこれらの事柄について追究した。

## 2. 材料及び方法

九州大学農学部園芸学教室圃場に植栽されている8年生のブーケとシノット、並びに同附属農場果樹研究室で植栽している多数のカンキツ品種とカラタチ‘ヒリュウ’を供試した。自家交配は、開花数日前に樹木全体を白の防虫網で覆い、開花日に交配した後、再び覆いを掛けて行った。他家交配は開花前1日又は2日目に除雄して交配した後、袋掛けを施して行った。得られた単胚種子は直ちに種皮を取り除き、湿ったろ紙を入れたシール内で発芽させ、土と腐葉土を1:1に混ぜた培養土を入れた苗箱に植え付けた。これらの実生はすべて温室内で生育を促進し、翌年の3月に矮性の分離を調査した。また一部交配組合せの実生については直径12cmのポットに移植し、10月に実生の樹高、葉数、葉長等について形態調査を行った。

## 3. 結果及び考察

### (1) シノット型矮性の遺伝と特性

第11表に単胚性カンキツとシノットの交配結果、第12表に多胚性のカンキツ又はカラタチとシノットの交配結果を示した。単胚性カンキツとの交配では清見を種子親として用いた場合を除いて多数の完全種子が得られた。秕種子の出現率はユマクレメンティンで22.5%とかなり高かったが、他は5~9%程度であった。多胚性カンキツ及びカラタチとの交配では、ブーケを種子親とした場合を除き比

第11表 単胚性カンキツとシノットの交配結果

交配組合せ		果数 (無核果数)	下に示した形態を持つ種子の数				割合(%)	
			完全大粒	完全小粒	不完全	秕	秕種子	不完全+秕
ハッサク	×シノット	26 (0)	824	4	33	63	6.8	10.4
宮内イヨ	×シノット	50 (0)	614	45	23	46	6.3	9.5
清見	×シノット	6 (2)	7	0	1	1	11.1	22.2
シシユ	×シノット	14 (0)	288	1	19	46	7.7	18.4
ヒヨウ柑	×シノット	29 (0)	1065	0	31	55	4.8	7.5
スイートスプリング	×シノット	14 (0)	191	3	12	20	8.8	14.2
日向夏	×シノット	20 (0)	624	13	30	36	5.1	9.4
土佐文旦	×シノット	7 (0)	516	6	12	31	5.5	7.6
ユマクレメンティン	×シノット	11 (0)	201	6	10	63	22.5	26.1

第12表 多胚性カンキツとシノットの交配結果

交 配 組 合 せ	果 数 (無核果数)	下に示した形態を持つ種子の数			単胚種子の割合(%)			不完全種 子の割合 (%)
		完全大粒 (単胚)	完全小粒 (単胚)	不完全	完全大粒	完全小粒	完全種子	
ハナユ ×シノット	73(0)	786(705)	13(7)	47	90.0	53.8	89.1	5.6
リスボン ×シノット	7(0)	91(58)	3(3)	8	63.7	100	64.9	7.8
I <sub>2</sub> K <sub>4</sub> -7 ×シノット	17(0)	7(2)	324(301)	61	28.6	92.9	91.2	15.6
ブーケ ×シノット	1(0)	6(0)	0(0)	3	0	—	0	50.0
ユズ ×シノット	13(0)	291(113)	18(7)	10	38.8	38.9	38.8	3.1
シノット ×カラタチ(園芸)	7(0)	21(0)	0(0)	109	0	—	0	83.8
シノット(ハウス) ×ヒリュウ	42(0)	290(48)	3(0)	327	16.6	0	16.4	52.7
シノット(圃場) ×ヒリュウ	7(0)	32(0)	0(0)	45	0	—	0	57.7
シノット(ハウス) ×シノット	43(0)	741(84)	0(0)	72	11.3	—	11.3	8.9

較的多くの完全種子を得ることができた。枇種子を含む不完全種子の出現率は3~84%と変異が多かったが、シノットとカラタチ(ヒリュウ)との交配組合せで特に高かった。

15交配組合せのすべてにシノット型矮性雑種実生が出現した。このことからシノット型矮性は正常型に対して優性と考えられるが、その出現割合は6~65%とかなり変異が大きかった(第13表)。これらの結果をもとに、シノット型矮性は優性の主遺伝子(仮にD<sub>3</sub>とする)と3対の変更遺伝子(仮にAとする)に支配されているものと推定した。この場合、シノットの遺伝子型はD<sub>3</sub>d<sub>3</sub>・a a・a a・a aとなり、交配対象品種の遺伝子型がd<sub>3</sub>d<sub>3</sub>・a a・a a・a a, d<sub>3</sub>d<sub>3</sub>・a a・a a・a a・a A, d<sub>3</sub>d<sub>3</sub>・a A・a A・a Aの場合、雑種実生における正常型とシノット型矮性の期待比はそれぞれ、1:1, 3:1, 15:1となる。カイ2乗検定の結果、15交配組合せ中9組合せで分離比と期待比の適合度は高かったが、6組合せでは0.05以下と低くなった。この原因としては、(1)想定した変更遺伝子以外の遺伝子支配を受けている、(2)1:1の分離の期待される交配雑種実生では矮性実生の出現率が低いことから、(3)カンキツにおける他の数種の遺伝子に認められている様に、その他の何らかの要因で分離にゆがみが生じる、等々のことが考えられる。しかしその詳細についてはF<sub>2</sub>における矮性の分離の検討等を行って、さらに追究する必要がある。

シノット型矮性交雑実生の形態的特色は、(1)樹高が低くなること、(2)節間長が著しく短くなること、並びに(3)葉が著しく小型となることに代表される(第14表)。シノット×ヒリュウの1年生矮性

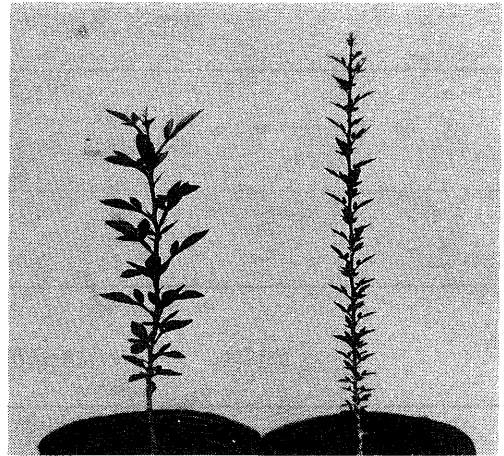
第13表 シノット交配雑種実生におけるシノット型矮性の分離

交配組合せ	実生の 倍数性	交雑実生の数		期待比	適合度	カイ2乗値 ( $\chi^2$ )
		正常	矮性			
スイートスプリング × シノット	2 x	104	64	1:1	<0.01	9.524
シシユズ × シノット	2 x	136	133	1:1	0.80-0.90	0.033
ヒヨウ柑 × シノット	2 x	396	230	1:1	<0.01	44.019
ハナユ × シノット	2 x	596	39	15:1	0.90-0.95	0.012
宮内イヨ × シノット	2 x	389	249	1:1	<0.01	30.721
日向夏 × シノット	2 x	310	265	1:1	0.05-0.10	3.522
リスボンレモン × シノット	2 x	49	25	1:1	<0.01	7.784
土佐文旦 × シノット	2 x	215	172	1:1	0.02-0.05	4.778
ハッサク × シノット	2 x	270	164	1:1	<0.01	25.889
ユマクレメンティン × シノット	2 x	200	17	15:1	0.70-0.80	0.929
シノット × シノット	2 x	18	33	1:3	0.05-0.10	3.550
シノット × ヒリュウ	2 x	60	50	1:1	0.70-0.80	0.909
IK-7 × シノット	3 x	70	54	1:1	0.10-0.20	2.065
宮内イヨ × シノット	3 x	7	10	1:1	0.30-0.50	0.529
日向夏(4 x) × シノット	3 x	64	52	1:1	0.10-0.20	1.719

第14表 シノット型矮性雑種実生の形態的特色

交配組合せ	矮性型	調査 個体数	樹高(cm)	葉数	葉長(cm)
シノット × ヒリュウ	正常型雑種実生	18	25.2 ± 6.2	19.8 ± 2.8	6.7 ± 0.7
	シノット型雑種実生	17	23.7 ± 5.3	54.1 ± 9.5	2.8 ± 0.3
	シノット珠心胚実生	18	16.3 ± 1.3	52.7 ± 3.7	3.2 ± 0.2
宮内イヨ × シノット	正常型雑種実生	20	34.2 ± 4.4	26.3 ± 3.4	12.2 ± 0.5
	シノット型雑種実生	20	16.0 ± 2.4	65.3 ± 7.1	2.3 ± 0.2

雑種実生をシノットの1年生珠心胚実生と比較してみると、葉数・葉長とも両者間に有意差は認められなかったが、樹高では有意差が認められた。一方、正常型雑種実生とシノット型矮性雑種実生を比較してみると、樹高では明瞭な差が認められなかったが、葉数と葉長とも両者間に顕著な差が認められた。他方、カンキツ品種とシノットの交配から得られた正常型とシノット型実生の間には樹高・葉数・葉長とも明瞭な有意差が認められた。これらのことから、シノット×ヒリュウから得られたシノット型矮性実生の初期生育は比較的良好であると言える。なお、シノット×ヒリュウから得られたシノット型矮性実生には小葉型と極小葉型の分離が認められた(第6図)が、その詳細については現在のところ不明である。



第6図 シノット×ヒリュウから得られたシノット型矮性実生に見られる小葉型(左)と極小葉型の樹姿、発芽後6月日

ヒリュウとの交配から得られたシノット型雑種はカラタチの持つ優秀な各種台木特性を遺伝していると考えられるが、たとえばトリステータザウイルス抵抗性等は劣性であるために、優秀なカンキツ用台木を育種するためにはさらに交配を進める必要があるものと思われる。

## (2) ブーケ型矮性の遺伝と特性

単胚性カンキツとブーケの交配結果を第15表に、多胚性のカンキツとブーケの交配結果を第16表に

第15表 単胚性カンキツとブーケの交配結果

交配組合せ		果数 (無核果数)	下に示した形態を持つ種子の数				割合(%)	
			完全大粒	完全小粒	不完全	糝	糝種子	不完全+糝
ハッサク	×ブーケ	17(0)	308	0	266	48	7.7	50.5
日向夏	×ブーケ	3(0)	107	1	15	25	16.9	27.2
宮内イヨ	×ブーケ	22(0)	125	10	8	8	5.3	10.6
スイートスプリング	×ブーケ	13(0)	170	2	15	13	6.5	14.0
土佐文旦	×ブーケ	4(0)	91	0	0	6	6.2	6.2
シシユズ	×ブーケ	13(0)	154	0	41	1	0.5	21.4
ヒヨウ柑	×ブーケ	17(0)	676	0	7	39	5.4	6.4



第16表 多胚性カンキツとブーケの交配結果

交配組合せ	果数 (無核果数)	下に示した形態を持つ種子の数			単胚種子の割合(%)		
		完全大粒 (単胚)	完全小粒 (単胚)	不完全	完全大粒	完全小粒	完全種子
リスボン × ブーケ	5 (0)	61 (25)	7 (3)	—	41.0	42.9	41.2
ハナユ × ブーケ	26 (1)	280 (249)	4 (4)	—	88.9	100	89.1

第17表 ブーケの交配雑種実生におけるブーケ型矮性の分離

交配組合せ	実生の 倍数性	交雑実生の数		期待比	適合度	カイ2乗値 ( $\chi^2$ )
		正常	矮性			
スイートスプリング × ブーケ	2 x	70	35	2:1	>0.99	—
ヒョウ柑 × ブーケ	2 x	265	140	2:1	0.50—0.70	0.277
シシユズ × ブーケ	2 x	81	57	2:1	0.02—0.05	3.945
土佐文旦 × ブーケ	2 x	39	20	2:1	0.95—0.98	0.0001
ハッサク × ブーケ	2 x	70	36	2:1	0.90—0.95	0.013
ハナユ × ブーケ	2 x	160	78	2:1	0.90—0.95	0.033
宮内イヨ × ブーケ	2 x	52	29	2:1	0.50—0.70	0.221
日向夏 × ブーケ	2 x	74	40	2:1	0.50—0.70	0.158

示した。リスボン×ブーケの組合せを除き、分離調査に必要な種子が得られた。枇種子の出現率はシシユズを種子親にした場合0.5%と低く、日向夏を種子親にした場合16.9%と高かったが、他は5～7%程度であった。不完全種子と枇種子を合計した場合その割合は6.2～50.5%と変異が大きかった。

これらの完全種子から得られた実性におけるブーケ型矮性実生と正常型実性の数を第17表に示した。正常型実生と矮性型実生がほぼ2:1に分離していることから、(1)ブーケ型矮性は正常型に対して優性であること、(2)ブーケ型矮性は単優性のブーケ矮性遺伝子(仮に $D_1$ とする)に支配されること、(3)ブーケ型矮性遺伝子の極く近くに劣性の到死遺伝子(仮に1とする)が連鎖していること、(4)ブーケは両遺伝子に関してヘテロであり、他の交配に用いたカンキツ品種は矮性遺伝子に関しては劣性ホモ、到死遺伝子に関してはヘテロであることを想定した。この仮説に基づけば、ブーケの遺伝子型は $D_1 d_1$ 、他カンキツ品種の遺伝子型は $D_1 d_1$ となる。

矮性実生と正常実生の分離の期待比への適合度はシシユズ×ブーケの組合せを除き、非常に高く、上述の仮説に基づくメンデル遺伝をしている可能性は高いと考えられる。しかし、このことを明らか

第18表 プーケ型矮性雑種実生の形態的特色

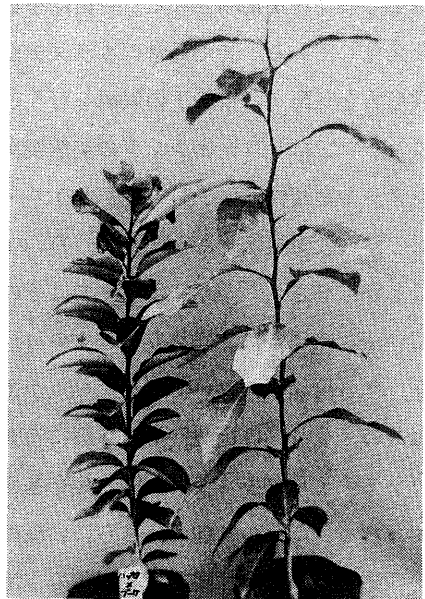
交配組合せ	矮性型	調査 個体数	樹高 (cm)	葉数	葉長 (cm)
ハッサク × プーケ	正常型雑種実生	20	30.9 ± 3.3	26.2 ± 1.8	11.8 ± 0.9
	プーケ型雑種実生	20	20.7 ± 3.7	37.6 ± 3.9	6.6 ± 0.5

にするためには、プーケの自家交雑実生で正常型と矮性型実生が1 : 2に分離すること、またF<sub>2</sub>における分離が期待通りに起こることを明らかにする必要がある。

プーケ型矮性実生の特徴は、(1)樹高が低くなること、(2)短節間となること、(3)葉が小さくなることによって代表される(第18表と第7図)。ハッサク×プーケの正常型とプーケ型矮性実生を比較してみると、矮性実生の樹高、葉数、葉長はそれぞれ正常型実生の0.67倍、1.44倍、0.56倍であった。残念ながら、プーケ×ヒリュウの組合せからは2個体の雑種実生しか得られなかったが、1個体は明瞭なプーケ型矮性の特徴を示した。今後、プーケとカラタチの交配をさらに進め、プーケ矮性遺伝子を導入した矮性カラタチの作出と台木試験を進めたい。

### (3) その他の矮性的形質を有するカンキツの交配結果

クレメンティン(3系統)、バロチンベルがモット、ザダイダイ等の数種のカンキツ品種・系統について自家交配及び他のカンキツ品種との他家交配を行ったが、いずれの交配においても明瞭な矮性的特徴を持つ雑種実生は出現しなかった。このことからこれらの矮性的形質を有するカンキツ品種の樹勢は特定の矮性遺伝子支配によるものではなく、多数の遺伝子作用の結果決定されるものと推測された。



第7図 ハッサク×プーケから得られたプーケ型(左)及び正常型(右)雑種実生、発芽後6月目

### III 総 括

#### 1. カラタチとカンキツの矮性遺伝子

カラタチではヒリュウを調査した結果、ジベレリン欠乏性突然変異に起因すると考えられる単劣性矮性遺伝子  $d_1$  と枝葉のねじれ生長を起こす単劣性と推測されたヒリュウ型劣性矮性遺伝子  $d_2$  の二遺伝子を確認した。ただし、 $d_2$  に関してはさらに詳細な調査が必要である。本研究では調査することができなかったが、カラタチにはヒリュウの他に極矮性で独特の樹姿を示すウンリュウにも極矮性遺伝子等の存在が推測される。吉田は小葉系カラタチの一系統にマッチ棒状矮性を支配する同義遺伝子を発見している。また通常のカラタチから2~3の矮性突然変異が報告されている。今後これらの矮性形質を支配する遺伝子の解明を行うことが有用矮性遺伝子の探索の基礎となるものと考えられる。

カンキツではサワーオレンジの突然変異と考えられているシノットとブケーを調査した結果、優性のシノット型矮性遺伝子  $D_3$  と優性のブケー型矮性遺伝子  $D_4$  を確認した。しかし、 $D_3$  の発現には3対の優性変更遺伝子  $A$  が関与し、 $D_4$  の発現には極く近くに連鎖した劣性の致死遺伝子  $1$  の関与することが推測された。カンキツ類ではその他にブントンの2~3品種に単劣性の矮性遺伝子が推定されている。磯辺らはシークワーシャの一種のイシクニブにかなりの矮性系統があることを報告しているが、その遺伝等については不明な点が多い。今後、これらの矮性形質を支配する遺伝子の確認をすると共に、それらの発現機構を詳細に追究することが重要と言える。

カラタチとカンキツでは、報告等を基にして推測すると、矮性遺伝子は少なくとも10はあるものと考えられる。これらに加え、さらに広範に矮性遺伝子の探索を行うと共に、放射線や突然変異誘発物質等の利用による矮性突然変異個体の作出も有用なカンキツ矮性台育種のためには重要であると考えられる。

#### 2. カンキツ矮性台木の育種

本研究において得られた矮性の遺伝子及び形質的特性を基にして、カンキツ用矮性台育種について若干の考察を行う。

##### (1) ヒリュウの利用

カラタチやカンキツでは、内婚弱性があることが知られており、本研究におけるヒリュウ自家交雑実生においても内婚弱性が認められた。樹勢の著しく弱い交雑実生では枯死するものも見られる一方、著しく生長の良好な交雑実生も見られた。この様ないろいろな樹勢を示す交雑実生の中から、台木としての条件、たとえば、種子生産性が高く、多胚性程度の高い実生を選択し、いろいろな程度の矮化作用を持つ矮性台としての価値を検討することが重要であろう。

正常型交雑実生に比べて、ヒリュウ型交雑実生は矮性程度が高いことから、半矮性台としての検討価値が高い。極矮性型交雑実生は生育が著しく遅いために、直接的に矮性台木としての活用は困難である。しかし、正常なカラタチ実生に接木すれば比較的良好に生長することから中間台としての活用を検討する必要がある。また極矮性型実生を台木として、正常なカラタチ又はヒリュウ実生を幼苗期（発芽後1～2カ月以内）に接木して極矮性実生の根の発達を促進した後（2～3年後）に、穂木をさらに接木する方法の検討も必要であろう。

ヒリュウとカラタチ系統あるいは品種との交雑では比較的強健な雑種実生が得られることが予想される。この様な交配を行って、ヒリュウ型矮性遺伝子と極矮性遺伝子を持つ雑種個体を多数育成し、矮性台の育種母本とすることも優秀な台木の育種のためには重要であると考えられる。

## (2) 他の矮性品種の利用

シノットやブーケは台木としては使用されておらず、サワーオレンジとしては通常スタンダードが用いられている。サワーオレンジは特にトリステーザに弱いために、シノットやブーケの活用価値はカラタチとの交雑によって高まるものと予想される。シノットとヒリュウの雑種は比較的良好的な生育を示したことから、他のカラタチとの雑種も良好的な生育を示すものと考えられる。これらのF<sub>1</sub>あるいはさらに交配を行った雑種実生の中から矮性台としての価値のあるを選抜試験することが良いと思われる。ブーケについてもシノットと同様の交配と選抜が要求される。

## (3) 幼樹開花の利用

本研究でヒリュウ自家交雑実生の約10%に幼樹開花性があることが明らかになった。平井らはカラタチの偶発雑種実生に幼樹開花する個体を発見しており、後代にも幼樹開花性があったと報告している。このことから、現在確認中であるが、幼樹開花性のあるヒリュウ自家交雑実生の後代（珠心胚及び雑種胚）実生にも幼樹開花性が期待される。幼樹開花性珠心胚実生を用いれば、早期安定結果、品質向上、矮化が期待でき、密植栽培に適するものと考えられる。また交雑育種の場面においては育種年限の短縮効果が期待できる。今後、幼樹開花性の遺伝について調査を進めると共に、台木としての検討を進めたい。