

連鎖利用によるストックの育種

タキイ種苗(株) 富士見試験農場 伊藤秋夫

ストックは南ヨーロッパの海岸地帯に原産する十字花科の多年草で、わが国には17世紀に渡来している。

種子繁殖性の一年草として使用され第二次大戦後、暖地の露地切り花として多く使われ、その後ビニールハウスの発展によって無加温ハウス栽培が普及した。

昭和20年代は主に諸外国から導入された外国品種が多かったが、その後国内での育種が盛んとなり、現在ではほとんどが国内品種で占められている。

近年は登録品種も多い。1989年での国内栽培面積は352ha、切り花生産額44億2400万円となっている。

ストックは花色、八重咲き性、葉色、染色体行動等変化に富み1900年初頭のメンデル遺伝学華やかなりし頃は多くの研究者に取り上げられてきており、多くの研究報告がある。

現在切り花に用いられる八重咲き性については既に16世紀に記録が見られるといはれ、遺伝様式から二つのタイプが知られていた。

ひとつは八重咲き性が一重に対し単因子劣性に働く単純なタイプ、もうひとつは現在切り花に使用されている Double Thrower あるひは Ever Sportingと呼ばれる系統で、一重と八重が常にほぼ半々に分離し、ホモ一重は現われない。この理由については研究者の議論が白熱した。SAUNDERSは当初これをXYの2因子で説明しようとしたが、GOLDSCHMIDTは一重因子Sに連鎖する花粉致死因子の存在を考える仮説を出し、その後SNOWやWADINGTONの花粉発芽試験や、KAPPERTの詳細な交配試験などによってこれが支持されるようになった。

ストックの切り花は八重咲きが利用され一重は殆ど商品価値が無い。Eversporting系でも約半数分離する一重は無駄になるので小苗時の八重鑑別法や、より多く八重を分離する系統の育成に育種努力が払われてきた。

アメリカのFrost女史は白花品種スノーフレークにしばしば現われる、葉型が顕著に細い系統に注目し、これが一個の過剰染色体を付加して持つトリゾミックであることを発見し、これと八重発現との関係を追求した。

その後過剰染色体上に入重因子を持つ、トリゾミックハイダブル系がワーラー・フランクリン社より商品化された。これは80%以上の八重率を持つとうたはれている。松岡氏(1972)はこのトリゾミックタイプを使ってストックの染色体を詳細に研究し、八重に関する遺伝子が $n=7$ の染色体中、第二染色体に座上することを明らかにし、また4倍体 \times 2倍体の後代よりトリゾミックハイダブル系の育成法を提唱している。

橋本昌幸氏はトリゾミック系切り花品種としては日本で初めてのジャパンハイダブル系を育成した。トリゾミック系では3染色体の細葉個体から採種することによる種子生産の少なさと異数体にもとづく系統の不安定さに問題がありそうである。

一方、デンマークのハンゼン社では1952年、八重の苗が葉色で容易に選別出来るセレクトブルオールダブル系を発売した。この系統は八重咲性と葉色との連鎖を持っており、10°C以下の環境では八重株の葉色は黄緑色となって一重の濃緑色株と容易に区別出来、黄緑色の株のみを選別して植えることにより100%八重株をうる事が出来る。

この系統はその後多くの品種が育成され、ヨーロッパでは広く実用化されている。しかしわが国はストックの育苗期が高温なため葉色の識別が困難なこと、切り花時の葉色が黄緑色で好ましくないこと等によりこの系統は普及しなかった。

日本では従来より小苗の八重鑑別によって栽培がなされてきた。これは八重株が多面発現的に持つ成育の旺盛さ、葉色、葉型の微妙な差を利用した名人芸的な技術によるもので、秀でた熟練者は99%以上の鑑別率を得るが、未熟者は殆ど鑑別不能の現状であり、八重鑑別に関する多くの研究があるものの、安全確実な高い八重率を持つストックの育成に対する要望は依然、強いものがある。

ストックは $2n=14$ と比較的染色体数が少ないためか、形質間の連鎖現象が割合多く知られている。

例えば

照り葉＝白花（先勝の雪など）

クリーム黄＝八重、白＝一重

淡色葉＝八重、濃色葉＝一重（ハンゼン系）

濃色花＝八重、淡色花＝一重

八重咲き性と連鎖形質は先の例からも分かるとおり多くの事例があり、第2染色体は多くの重要な遺伝子を包含するものようである。

タキイ研究農場でも八重鑑別をより容易にするため、連鎖を利用した育種を行ってきた。

1) 茶種子－八重連鎖系、「ワンダータイプ」の育成

タキイ研究農場でストックの多くの系統を栽培中、白花は八重、桃花は一重に咲く系統を見出した。桃色はbbホモに起因するが(Saunders, 1928)、これをBに置き換えると紫色となり、白は八重、紫は一重となるはずである。紫花個体は種子色も黒いので、この分離は種子色で見分けられる。そこでB因子を持つ紫系の品種、「青海」と「初紫」を雌親として掛け合わせを行なったところ、F₁は紫、F₂では白八重、紫あるいは紅一重となり連鎖が再現した。(第1表)

F₃には121系統を供試し、紅を分離しないBBホモを選抜すると共に、切り花用としての諸形質について注意しながら以後の系統を追求した。

白と紫との花色分離による種子色の濃淡差は系統により微妙な相違があり、濃淡種子の判別に難易が見られた。ことに「青海」のかかった系統は全般に濃淡の色調差が少なく判別し難かったので、F₄以降は育成を中止し「初紫」のかかった系統のみを追求した。

また並み葉（有毛）と照り葉が分離したが、並み葉系統は茎が軟弱で実用性にとぼしかったので放棄し、照り葉系統のみを追求した。このようにしてF₆代で茶種子は白八重、黒種子は紫一重となる照り葉極早生の系統が育成され「ホワイトワンダー」の名称で品種登録された。

第1表 「青梅・初紫×連鎖系」のF₁, F₂世代花色分離

組合わせ	F ₁	F ₂						
		系統	一重			八重		
			白	赤	紫	白	赤	紫
青梅×連鎖系	30 (全紫)	1	0	8	29	41	0	2
		2	2	4	18	22	3	2
		3	0	6	16	28	0	3
		計	2	18	63	91	3	7
初紫×連鎖系	30 (全紫)	1	1	5	23	30	0	3
		2	1	5	20	31	1	2
		3	0	5	22	32	0	4
		計	2	15	65	93	1	9

2) 連鎖関係の考察

Saunders(1928)はストックの花色に関して発色基本因子CとRなどを考え、この何れかが劣性化すると白になるとしている。ところでRは葉の毛の有無と関連があるとされており、

「先勝の雪」の白がこれに当たると考えられる。「ホワイトワンダー」の照り葉は「初紫」に由来するもので、白との関連は見られないので、この場合はもうひとつの因子Cを当てる。

第2表 「初紫×連鎖系におけるF₁, F₂の因子想定

F ₁					
♂	CS' ¹ b	cŝb			
♀					
CS' ¹ B	-	CS' ¹ cŝBb	(紫一重)		
CsB	-	Cs cŝBb	(紫八重)		
		↓			
F ₂					
♂	CS' ¹ B	CS' ¹ b	cŝB	cŝb	
♀					
CS' ¹ B	-	-	CS' ¹ cŝBB	紫一重	
CS' ¹ b	-	-	CS' ¹ cŝBb	紫一重	
cŝB	-	-	cŝcŝBB	白八重	
cŝb	-	-	cŝcŝBb	白八重	
			CS' ¹ cŝBb	紫一重	
			CS cŝbb	紅一重	
			cŝcŝBb	白八重	
			cŝcŝbb	白八重	

一重因子をS¹（¹は花粉致死因子）、八重因子をsとすると白と八重咲き性の連鎖がみられることによりĉŝの関係が考えられる。「初紫」×連鎖系における因子型を想定すると第2表のようになる。この点をさらに確かめるため連鎖系を片親に使った幾つかの正逆交配を行なってこの点を確かめることが出来たが、同時にĉŝの連鎖が他系統にも見出された。つまりこの連鎖関係は割合普遍的に存在するようで、むしろこの二つの遺伝子座はもともと同じ第二染色体にあると考えるのが妥当であろう。

「ホワイトワンダー」の因子型は、八重が $c^s c^s BB$ で白に、一重が $CS^1 c^s BB$ で紫になると考えられる。無鑑別による分離比は第3表のようになり、交叉による白一重の出現率も低く交叉率は2.3%程度と考えられ、実用上支障は無い。紫個体では八重が28.8%と比較的多く現われ、これに対し白一重の出現率の低いのはSにリンクした花粉致死因子の存在も一因と考えられる。白、紫を合計した全体の八重率は67.3%と一般のエバースポーツ系より高くなっている。

第3表 「ホワイトワンダー」における
花色と八重の分離

一重		八重		八重%		
白	紫	白	紫	白花中	紫花中	全株
2	52	90	21	97.8	28.8	67.3

3) ワンダータイプ育成の問題点

ストックの白花品種には少なくとも三種類以上の因子型が考えられ、それぞれ微妙な色調の相違が見られる。R→rに由来する白は先勝の雪、峰の雪などの白で、グリーン味を帯びた素直な白さを持っている。

C→cに由来する白はクリスマススノーやホワイトワンダーの白で柔らかい、クリーム味を持った白と言える。

もうひとつの白は因子未設定であるがクリスマスホワイト、早雪などの白で青味を持った冷たい白さを表す。

同じc因子に由来する白でも系統により白の発色には相違があり、時には濁った白になることがある。ホワイトワンダータイプの品種は常にCとのヘテロ状態で維持される関係からか、濁った白になり易いように思える。ワンダータイプに早雪の白さを求めるのは因子の相違から難しい。

ホワイトワンダーが c^s のリンクに由来する限り、赤、桃などのシアニック系品種を育成することも難しそうである。しかし赤や桃色品種の種子色は白花品種のそれに近く、紫や青色品種の黒褐色の種子とは判別がつく。新たに S^B あるいは s^b の連鎖を創りだせば可能性はある。放射線処理などによる転座の誘起と効果的なスクリーニングによる転座系統の選出が必要となろう。

4) 照り葉一八重連鎖系育成の試み

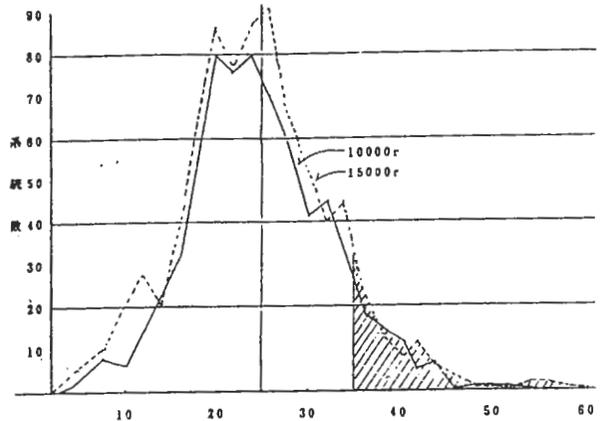
赤、桃、紫などの有色花で八重率の高い品種を育成するため、判別形質として照り葉性の利用を考えた。

照り葉は普通の有毛葉（並葉）に対して単因子劣性に遺伝する。照り葉一八重の連鎖が得られれば本葉展開時の幼苗で鑑別出来る。

秋の紅（照り葉、紅色）×育成紫（並葉、紫）のF₁種子を二つに分け、10000rと15000rのX線処理をして転座の誘起を計り、次代を育て個体別に自殖種子を得た。F₂代 合計1542系統を系統別に苗床に播いて本葉展葉時に照り葉分離比を調べたがその分布は第1図のようになった。これは分離比25%によく合致するが、もしこの中に照り葉一八重、の連鎖を起こしたものとすれ

ばその系統の照り葉分離比は、八重のそれに近い高い分離比を持つはずである。

そこで分布図右端斜線部の、35%以上の高い照り葉分離を示した系統、合計143系統を選出し開花検定を行い、照り葉—八重の連鎖がないかを調べた結果、A、B 2つの連鎖系を得ることが出来た。以後の3世代における分離パターンで見ると、得られたA、B両系統とも照り葉の分離比は40~50%、その内80~90%は八重となり、この点では充分使えるが、何故か並葉—一重の連鎖は判然とせず、しかも照り葉を分離しない全並葉の系統を高頻度で頻発させた。また稔性も低く、結局この系統の実用化は断念せざるをえなかった。(第4表)



第1図 F₂での系統別照り葉%頻度分布

第4表 照り葉八重連鎖系の分離パターン

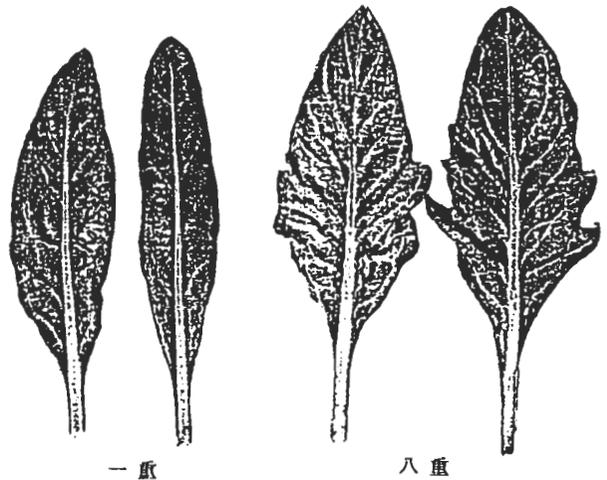
	供試 系統数	調査* 個体数	照葉数 (%)	照葉中の 八重数 (%)	並葉中の 八重数 (%)	全並系 出現%	平均稔性 %
1981年 A系	68	648	319 (49.6)	288 (90.3)	215 (65.3)	26.5	20.5
B系	13	150	63 (42.0)	52 (82.5)	37 (42.5)	46.2	32.5
1982年 A系	69	693	295 (42.6)	259 (87.8)	213 (53.5)	34.8	28.8
B系	20	317	137 (43.2)	119 (86.9)	75 (41.7)	25.0	47.9
1983年 A系	44	237	102 (43.3)	88 (85.2)	71 (52.6)	18.2	18.7
B系	31	431	193 (44.8)	181 (94.2)	121 (50.8)	9.6	45.5

* 照葉分離系のみ調査

5) 切れ葉オールダブル系の育成

この形質はタキイ研究農場の柴田技師により発見された連鎖形質で、恐らく突然変異によって生じたものと思われる。八重株は本葉の葉縁の切れ込みや波打ちが顕著に現われ、小苗時でも一重株との見分けが容易である。その後の調査ではこの形質は単因子劣性に遺伝し、かつ連鎖は非常に安定して交叉による連鎖の乱れも全く現われなかった。

この連鎖を実用品種に取り込むべく多くの交配を行なったが、切れ葉の発現程度は系統によってさまざま



第2図 切れ葉—八重連鎖系
ビグミーレッドの葉型

で、極端に大きく切れ込むものから、葉幅が広くなり僅かに切れ込むものまで発現程度に差があった。

切れ葉発現の主遺伝子のほかに幾つかのマイナージーンが関与しているためと考えられるが、いずれも切れ葉八重個体は葉が大きく葉肉が厚く、切り花観賞上好ましくなかった。切れ葉因子の多面発現によるものと考えられ、その後も小葉性への選抜を続けたが成果は上がらず、切り花用品種への利用は断念せざるを得なかった。しかしその後、矮性花壇用品種ピグミー系に導入されてセレクトダブルオールダブルとして実用化された。(第2図)