

第4章 不稔性と含核数との関係

緒 言

第3章の結果から、交雑実生の含核数は、両親の含核数と密接な関係にあり、無核、少核の親からは多数の無核性実生が出現すること、更に、交雑実生に発現する雄性不稔性の利用が無核性品種の育成に有効であることが明らかになった。しかし、雄性不稔性であっても含核数の多い個体や花粉を形成しても無核の個体の出現も認められた。これらのことから、無核性の交雑実生を獲得するためには、雄性不稔性に加えて、雌性不稔性や自家不和合性にも留意する必要があると考えられた。

既存品種のうち、‘無核紀州’はどのような条件でも全く種子が形成されない完全な無核性を示す。ネーブルオレンジ及びウンシュウミカンは、通常無核であるが、他品種の花粉の受粉により、種子が形成されることもある。一方、ブントンの中には含核数が100個以上の品種が存在する。これらのことは、雌性不稔性の程度が品種によって異なっていることを示している(Frost, 1943)。当然、雌性不稔性の程度は含核数と関係していると考えられてきたが、雌性不稔性の程度と自然受粉果の含核数との関係を調査した報告は無い。また、雄性不稔性や自家不和合性による無核性品種が存在するが(岩政・大庭, 1980; 西浦ら, 1983), 雄性不稔性及び自家不和合性がどの程度含核数を減少させる効果があるかについてはまだ良くわかっていない。

そこで、本章においては今後の無核性品種の育成の効率化を図るための基礎的な資料を得ることを目的として、雌性不稔性と含核数との関係、雄性不稔性及び自家不和合性が含核数を減少させる効果について、多数の品種を用いて調査した。

材料及び方法

果樹試験場口之津支場に栽植してあるカンキツ22品種を供試した(第15表)。供試樹は全てカラタチ台の成木であり、各1本ずつを用いた。供試品種を圃場条件下での花粉の有無、花粉稔性の調査から、雄性不稔と雄性稔性に分類した。更に、既存の報告(三輪, 1951; Mustardら, 1956, Soost, 1956; Reece・Register, 1961; 西浦・岩崎, 1963; Hearnら 1969; 三島・稲葉, 1971; 高原ら, 1982; 伊藤・上野, 1986; 山田, 1988)により、雄性稔性を自家和合性及び自家不和合性に分けた。本章では、雄性稔性で自家和合性を自家和合性、雄性稔性で自家不和合性を自家不和合性、自家和合性、自家不和合性にかかわらず雄性不稔性を雄性不稔性とした。

Table 15. Male fertility, pollen viability and self-compatibility of citrus cultivars.

| Nb | Cultivar (Latin name or cross combination) | Male fertility ² | Pollen fertility(%) | Self- compatibility ^y | Reference ^x |
|-----|--|--------------------------------|------------------------|-------------------------------------|------------------------|
| 1. | Encore (<i>C. nobilis</i> `King' X <i>C. deliciosa</i> `Willowleaf') | MF | 91.9 | SC | - |
| 2. | Kara (<i>C. nobilis</i> `King' X <i>C. unshiu</i> `Owari') | MF | 89.8 | SC | - |
| 3. | Murcott (possibly tangor) | MF | 87.2 | SC | - |
| 4. | Trovita (<i>C. sinensis</i> (L.)Osbeck) | MF | 89.7 | SC | - |
| 5. | Fukuhara (<i>C. sinensis</i> (L.)Osbeck) | MF | 67.8 | SC | - |
| 6. | Ponkan cv. Nakano No. 3 (<i>C. reticulata</i> Blanco) | MF | 89.3 | SC | - |
| 7. | Tankan cv. T132 (<i>C. tankan</i> Hayata) | MF | 26.8 | SC | - |
| 8. | Natsudaidai cv. Kawano natsudaidai (<i>C. natsudaidai</i> Hort. ex Hayata) | MF | 85.8 | SC | - |
| 9. | Clementine (<i>C. clementina</i> Hort. ex Tanaka) | MF | 84.5 | SI | 1 |
| 10. | Minneola (<i>C. paradisi</i> `Duncan' X <i>C. tangerina</i> `Dancy') | MF | 89.7 | SI | 2 |
| 11. | Fairchild (<i>C. clementina</i> `Clementine' X (<i>C. paradisi</i> X <i>C. tangerina</i>)) | MF | 86.2 | SI | 3 |
| 12. | Page (<i>C. paradisi</i> X <i>C. tangerina</i>) X <i>C. clementina</i> `Clementine') | MF | 82.1 | SI | 4 |
| 13. | Robinson (<i>C. clementina</i> `Clementine' X (<i>C. paradisi</i> X <i>C. tangerina</i>)) | MF | 87.0 | SI | 5 |
| 14. | Hyuganatsu (<i>C. tamurana</i> Hort. ex Tanaka) | MF | 95.4 | SI | 6 |
| 15. | Hassaku (<i>C. hassaku</i> Hort. ex Tanaka) | MF | 92.5 | SI | 7 |
| 16. | Kawachi bankan (<i>C. kawachiensis</i> Hort. ex Y. Tanaka) | MF | 92.8 | SI | 8 |
| 17. | Tosabuntan (<i>C. otachibana</i> Hort. ex Y. Tanaka) | MF | 90.9 | SI | 9 |
| 18. | Hirado buntan (<i>C. grandis</i> Osbeck) | MF | 87.8 | SI | 10 |
| 19. | Hayashi unshiu (<i>C. unshiu</i> Marc.) | MS | - | - | - |
| 20. | Okitsu wase (<i>C. unshiu</i> Marc.) | MS | - | - | - |
| 21. | Kiyomi (<i>C. unshiu</i> `Miyagawa wase' X <i>C. sinensis</i> `Trovita') | MS | - | - | - |
| 22. | Shirayanagi navel (<i>C. sinensis</i> (L.)Osbeck) | MS | - | - | - |

² MF: Male fertility, MS: Male sterility.

^y SC: Self-compatibility, SI: Self-incompatibility.

^x 1: Soost. (1956), 2: Mustard et al. (1956), 3: Takahara et al. (1982), 4: Hearn et al. (1969), 5: Reece and Register (1961), 6: Miwa (1951), 7: Nishiura and Iwasaki (1963), 8: Mishima and Inaba (1971), 9: Yamada (1988), 10: Ito and Ueno (1986).

1990年5月に、各品種50または100花に、花粉量が多く花粉稔性も高いヒュウガナツの花粉を人工受粉した。但し、自家不和合性の強いヒュウガナツ(三輪, 1951)には、ヒュウガナツ同様花粉量が多く花粉稔性も高いカワチバンカンの花粉を人工受粉した。受粉果の除雄、他品種の受粉を妨げるための袋掛けは行わなかった。本試験においては、以上の処理を施した果実を人工受粉区、開花期には特別の処理をせず自然受粉に任せた果実を自然受粉区とした。11月16日に、人工受粉区の結実した全ての果実と自然受粉区の果実30-100果を採取し、含核数を調査した。

なお、本章では人工受粉区の含核数を雌性不稔性の程度とし、含核数が多いほど雌性不稔性が弱いとした。

結 果

‘林温州’、‘興津早生’、‘清見’及び‘白柳ネーブル’は果樹試験場口之津支場の圃場条件下では花粉を形成しなかったため雄性不稔性とした。

‘T132タンカン’は花粉を形成するものの花粉稔性が26.8%と低かった。花粉を形成する品種のうち、10品種が自家不和合性であった(三輪, 1951; Mustardら, 1956, Soost, 1956; Reece・Register, 1961; 西浦・岩崎, 1963; Hearnら 1969; 三島・稲葉, 1971; 高原ら, 1982; 伊藤・上野, 1986; 山田, 1988)。この結果、自家和合性品種が8品種、自家不和合性品種が10品種、雄性不稔性品種が4品種となった(第15表)。

自然受粉区の平均含核数は、雄性不稔性の全品種で少なく(0.2-2.7個)、『T132タンカン’(1.8個)、自家不和合性の‘ページ’(1.6個)及び‘ロビンソン’(2.1個)でも少なかった。‘カラ’、‘トロピタオレンジ’、‘福原オレンジ’、ポンカン及びクレメンティンの含核数は、4.2-7.8個とやや少なかった。他の品種の含核数は10個以上と多く、特に‘平戸文旦’(61.9個)及び‘土佐文旦’(46.1個)の含核数は多かった(第16表)。

自然受粉区において、無核の果実は雄性不稔性の4品種では全て出現し、‘林温州’(90.0%)、‘興津早生’(100.0%)、及び‘白柳ネーブル’(91.0%)の無核果率は高かった。自家不和合性では10品種中7品種に無核果が出現し、‘ページ’の無核果率は67.0%と比較的高かった。一方、自家和合性品種では無核果が8品種中3品種でしか出現せず、無核果の出現した品種においてもその無核果率は1.0-25.0%と低かった(第16表)。

第14図に人工受粉区と自然受粉区の平均含核数の関係を示した。人工受粉区と自然受粉区の含核数には正の相関関係が認められた($r=0.927^{**}$, $r^2=0.859$, $y=0.52x-1.1$, x: 人工受粉区の含核数, y: 自然受粉区の含核数)。しかし、この相関係数が含核数の非常に多い2品種(17: ‘平戸文旦’, 18:

Table 16. Number of seeds per fruit and percentage of seedless fruits of open pollinated fruits, and number of seeds per fruit of hand pollinated fruits.

| Cultivar | Open pollination | | | Hand pollination ^z | | |
|-----------------------------|-------------------------------|---------------------------|-------------------------------|-------------------------------|--|---------------------------|
| | Number of fruits investigated | Number of seeds per fruit | Percentage of seedless fruits | Number of flowers pollinated | Number of fruits investigated ^y | Number of seeds per fruit |
| Self-compatibility | | | | | | |
| 1. Encore | 100 | 15.4±0.7 | 0.0 | 100 | 58 | 23.2±0.8 |
| 2. Kara | 100 | 6.8±0.6 | 11.0 | 100 | 60 | 12.1±0.8 |
| 3. Murcott | 100 | 13.7±0.5 | 0.0 | 100 | 69 | 18.4±0.5 |
| 4. Trovita | 100 | 7.8±0.4 | 0.0 | 100 | 18 | 12.3±1.4 |
| 5. Fukuhara | 100 | 6.6±0.3 | 0.0 | 100 | 12 | 7.3±0.9 |
| 6. Ponkan | 100 | 4.2±0.2 | 1.0 | 100 | 16 | 4.8±0.5 |
| 7. Tankan | 100 | 1.8±0.2 | 25.0 | 100 | 51 | 2.8±0.3 |
| 8. Natsudaidai | 50 | 21.8±0.9 | 0.0 | 50 | 10 | 26.8±2.1 |
| Self-incompatibility | | | | | | |
| 9. Clementine | 100 | 7.3±0.5 | 4.0 | 100 | 78 | 13.4±0.5 |
| 10. Minneola | 100 | 10.8±1.1 | 14.0 | 100 | 63 | 35.5±0.7 |
| 11. Fairchild | 100 | 12.1±0.8 | 0.0 | 100 | 55 | 32.1±0.9 |
| 12. Page | 100 | 1.6±0.3 | 67.0 | 50 | 23 | 10.4±1.0 |
| 13. Robinson | 100 | 2.1±0.3 | 45.0 | 60 | 34 | 12.4±1.1 |
| 14. Hyuganatsu | 50 | 20.9±1.4 | 0.0 | 100 | 27 | 38.8±1.2 |
| 15. Hassaku | 100 | 11.3±1.6 | 39.0 | 100 | 82 | 49.9±1.4 |
| 16. Kawachi bankan | 100 | 21.0±1.7 | 13.0 | 100 | 65 | 58.6±1.5 |
| 17. Tosabuntan | 50 | 46.1±3.3 | 0.0 | 50 | 30 | 89.9±4.4 |
| 18. Hiradobuntan | 30 | 61.9±6.8 | 10.0 | 100 | 24 | 97.8±5.4 |
| Male-sterility | | | | | | |
| 19. Hayashi unshiu | 100 | 0.2±0.1 | 90.0 | 100 | 77 | 3.1±0.2 |
| 20. Okitsu wase | 100 | 0.0±0.0 | 100.0 | 100 | 53 | 0.03±0.0 |
| 21. Kiyomi | 50 | 2.7±0.6 | 44.0 | 100 | 37 | 19.8±1.8 |
| 22. Shirayanagi navel | 100 | 0.2±0.1 | 91.0 | 100 | 11 | 2.8±0.3 |

^zFlowers of all cultivars except Hyuganatsu were hand pollinated with Hyuganatsu pollen. Hyuganatsu flowers were hand pollinated Kawachi bankan pokken

^yNumber of fruits set.

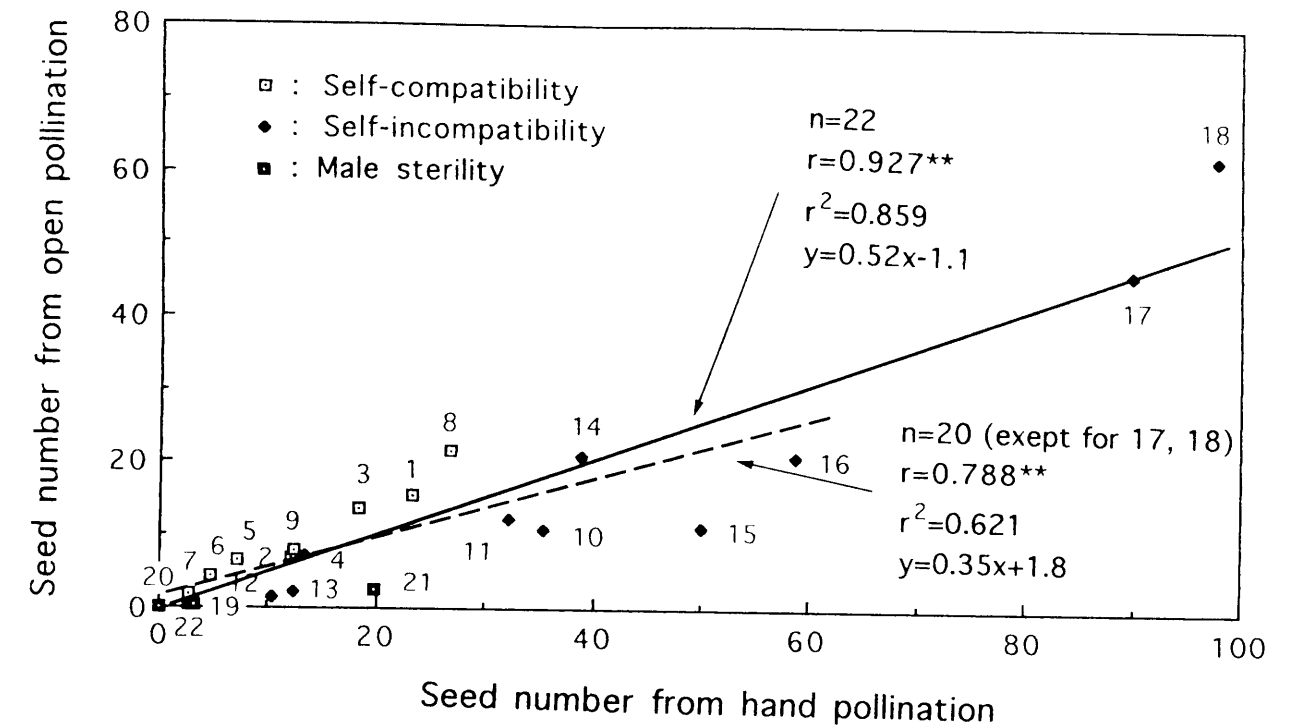
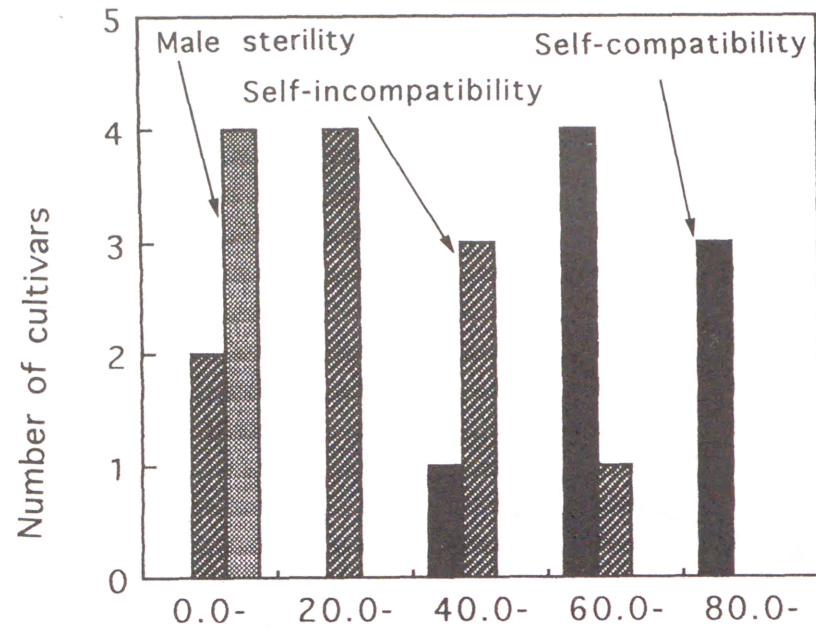


Fig. 14. Relationship between seed number of hand pollination and open pollination. Cultivar No. (1-22): same as Table 15. Solid line is obtained including cvs. No. 17 and 18, while broken line is obtained excluding cvs. No. 17 and 18.

‘土佐文旦’)の影響を受けていることが考えられたので、その2品種を除外して相関形質を算出したところ、 $r=0.788^{**}$ ($r^2=0.621$, $y=0.35x+1.8$)であった。

人工受粉区の含核数に対する自然受粉区の含核数の割合を、第15図に示した。自家不和合性品種及び雄性不稔性品種においては、人工受粉区の含核数に対する自然受粉区の含核数の割合は自家和合性品種に比較して小さかった。すなわち、自家和合性品種ではその割合が40.0-59.9%に1品種、60.0-79.9%に4品種、80.0-99.9%に3品種が含まれた。自家不和合性品種においては0.0-19.9%に2品種、20.0-39.9%に4品種、40.0-59.9%に3品種、60.0-79.9%に4品種が含まれた。雄性不稔性の4品種は全て0.0-19.9%に含まれた。

自家不和合性及び雄性不稔性品種においては、自然受粉区の無核果率と人工受粉区の含核数に対する自然受粉区の含核数の割合との間には負の関係があった(第16図)。



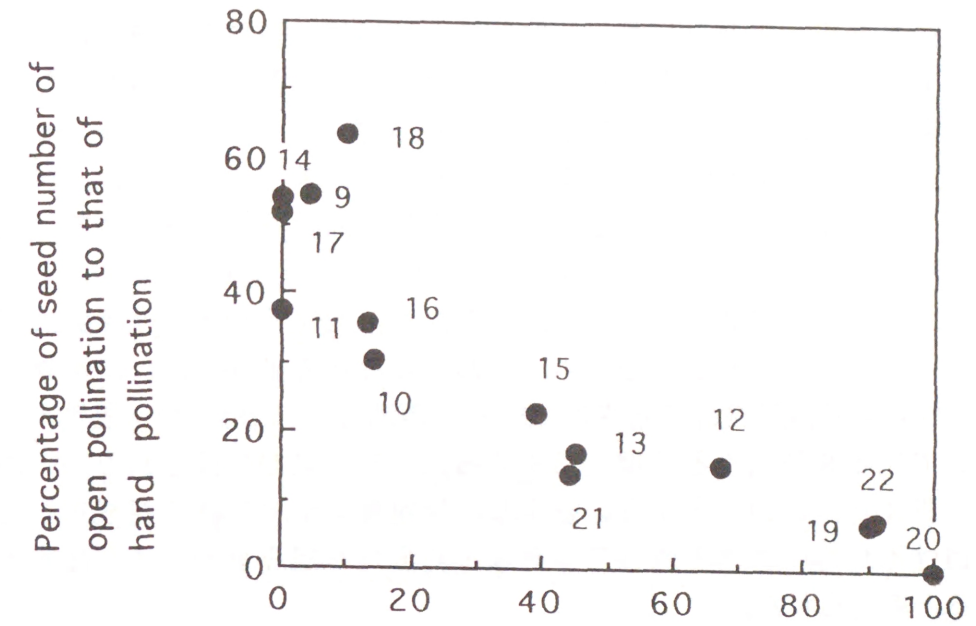
Percentage of seed number of open pollination to that of hand pollination

Fig. 15. Distribution of percentage of average number of seeds per fruit of open pollination to that of hand pollination.

考 察

本章の結果、雌性不稔性、雄性不稔性及び自家不和合性は自然受粉果の含核数及び無核果率と密接な関係にあることがわかった。

カンキツの自然受粉果の含核数は、遺伝的及び環境的要因の支配下であり、同一品種においても年次や場所でその含核数は変動する。そのうち、本章では含核数に及ぼす遺伝的要因の影響について検討した。その結果、雌性不稔性が自然受粉果の含核数に強い影響を及ぼしていることが明らかとなった。人工受粉区の含核数（雌性不稔性）と自然受粉区の含核数との間には高い正の相関($r=0.927^{**}$, $r=0.788^{**}$)が認められた。このことはまた、自然受粉果の含核数から雌性不稔性の程度をおおまかに推測できることを示している。第3章第1節において、交配親の自然受粉果の含核数の平均値と、交雑実生の自然受粉果の平均含核数との間には正の相関関係 ($r=0.722^{**}$)があることを認めた。この結果と本章の結果を併せると、雌性不稔性は後代に比較的強く遺伝する形質であると考えられ、無核性品種の育成を推進するためには、雌性不稔性に留意する必要があると考えられた。



Percentage of seedless fruits derived from open pollination

Fig. 16. Relationship between percentage of seedless fruits of open pollination and percentage of seed number of open pollination to that of hand pollinations in self-incompatible and male sterile cultivars. Cultivar No. (9-22): same as Table 15.

供試した全品種において、人工受粉果の平均含核数が自然受粉果の平均含核数を上回った。更に、人工受粉果の平均含核数に対する自然受粉果の平均含核数の割合は、雄性不稔性品種及び自家不和合性品種で自家和合性品種よりも小さかった。人工受粉果と自然受粉果の含核数の差異は、自然条件下では受粉が完全に行われていないことを示している。また、種子を形成するために他の品種の花粉を必要とする雄性不稔性品種と自家不和合性品種は、自家和合性品種に比べて受粉の機会が少ない。そのため、人工受粉果と自然受粉果との含核数の差が、雄性不稔性品種及び自家不和合性品種で大きくなったのであろう。このことから、雄性不稔性と自家不和合性は含核数を減少させ、無核果の割合を向上させる効果があることが明らかである。しかし、少数ではあるが、自家不和合性品種の中には、人工受粉果の含核数に対する自然受粉果の含核数の割合が自家和合性品種に近い品種があった。これらの自家不和合性品種においては、単為結果性の欠如のため無核果は全て生理落果し、有核果しか結実しなかったために、このような結果となったのである。

う。現実には、雄性不稔及び自家不和合性品種のうち、自然受粉果における無核果率の高い品種ほど人工受粉果に対する自然受粉果の含核数の割合が小さかった。従来から、単為結果性は、無核性と結びつく重要な形質であることが知られていた。本章の結果からも、不稔性と単為結果性の両者が備わったときに、無核果実が生産されることが裏付けられた。

本章で供試した品種のうち、安定して無核性を示す‘林温州’，‘興津早生’及び‘白柳ネーブル’は、雄性不稔性と強い雌性不稔性を備えていた。‘T132タンカン’は、これらの品種と同程度に雌性不稔性は強いが、花粉稔性は低いものの、自家和合性である。そのため、自然受粉区の含核数は‘林温州’，‘興津早生’及び‘白柳ネーブル’に比べて多かった。‘清見’は雄性不稔性による無核性品種とされている（西浦ら，1983）が、雌性不稔性が弱いので花粉を形成する品種と混植すると、有核果が生産される恐れがあるように思えた。このことから、安定して無核性を示す品種を育成するためには、雌性不稔性に雄性不稔性又は自家不和合性を組み合わせて利用する必要があると考えられた。

このように、本章において不稔性と含核数との関係が明らかになった。今後、本章の結果に加えて第1章で説明したやくの退化及び他の雄性不稔性（Iwamasa, 1966；Vardi・Spiegel-Roy；1981；上野，1986），雌性不稔性（根角ら，1992），自家不和合性（Soost, 1965）並びに単為結果性（上野・七條，1976）の遺伝様式をふまえた交配組み合わせを実施することにより、交雑育種において、一層効率的に無核の新品種を育成することが可能となるであろう。

摘 要

22品種を供試して、雌性不稔性、雄性不稔性及び自家不和合性と含核数との関係について検討した。

1. 人工受粉果の平均含核数（雌性不稔性の程度）と自然受粉果の含核数との間に、正の相関関係（ $r=0.927^{**}$ ， $r^2=0.859$ ）が認められた。このことから、自然受粉果の含核数から、雌性不稔性の程度を推測できることが明らかになった。

2. 人工受粉果と自然受粉果の平均含核数の差異は、自家和合性品種よりも自家不和合性及び雄性不稔性品種で大きかった。このことは、自家不和合性及び雄性不稔性が、含核数を減少させる効果があることを示しているものと考えられた。更に、自家和合性品種では無核果は少ししか出現しなかったが、自家不和合性及び雄性不稔性品種では多数の無核果が出現した。

無核性は、カンキツにおける重要な育種目標の一つである。無核性品種の育成方法としては、人為的な突然変異の利用や交雑による方法がある。交雑育種で無核の個体を得るためには、三倍体を作成するか、二倍体で起きる種々の不稔性を利用する方法がある。ウンシュウミカンやネーブルオレンジ等の既存の主要な無核性品種は、全て二倍体であることや、カンキツ育種の進展によって二倍体の優れた品種・系統が作出されてきたことから、栽培性、果実品質の優れた無核性の新品種を育成するには二倍体レベルで起きる不稔性の利用が最も効率的であると考え、本研究を実施した。

その結果、やくの退化（雄性不稔性）の遺伝様式、細胞融合法による無核性育種素材の作出法、無核性品種育成における雄性不稔性の利用の有効性、含核数の遺伝、雌性不稔性等、不稔性と含核数との関係が明らかとなった。

従来、やくの退化した交雑実生は、ウンシュウミカン及びウンシュウミカンを種子親として育成された‘清見’や‘スイートスプリング’を種子親とした組み合わせで出現することが認められていた（Iwamasa, 1966；奥代ら，1982；吉田，1982；吉田・花折，1990）。一方、奥代ら（1982）はやくが退化していない‘アンコール’と‘興津早生’の交雑実生の調査から、この組み合わせにおいてもやくの退化した個体が出現したことを報告している。しかし、いずれにしてもこれらの報告では、作出された交雑実生はウンシュウミカンから由来した遺伝子を受け継いでおり、やくの退化がウンシュウミカンに特異的な遺伝子によるものか、ウンシュウミカンが関与しない組み合わせにおいてもやくの退化した交雑実生が出現するのかという点については不明であった。

第1章第1節においてやくが退化していない‘アンコール’を種子親にし、‘マーコット’，‘ミネオラ’及び‘セミノール’を花粉親とした組み合わせにおいて、一定の割合でやくの退化した個体が出現した。‘アンコール’は、‘キング’と‘地中海マンダリン’との雑種であり（Cameronら，1965），‘ミネオラ’及び‘セミノール’は‘ダンカン’グレープフルーツと‘ダンシー’タンゼリンとの雑種であって（Swingleら，1931），その成立にウンシュウミカンは関与していない。‘マーコット’はアメリカ合衆国で育成されたタンゴールとされているが（Hodges on, 1967），その組み合わせは明らかでない。しかし、いずれにしても‘アンコール’×‘ミネオラ’及び‘アンコール’×‘セミノール’の組み合わせで、やく退化個体が出現したことから、やくの退化した個体の作出には、必ずしもウンシュウミカンが関与した組み合わせを用いる必要がないことが明らかになった。このことにより、やくの退化した個体を育成する際の交配親選択の幅が広がり、

変異に富んだ個体の獲得が可能となった。

また、第1章第1, 2節の結果から、やくの退化には複数の遺伝子が関与している可能性が強いこと、やくの退化は劣性ホモで出現し、第1章で用いた花粉親品種の多くはやく退化の遺伝子に関してヘテロであることが明らかになった。

第1章第1, 2節の結果と交雑実生のやくの退化を調査したIwamasa(1966), 奥代(1982), 吉田(1982)及び吉田・花折(1990)の結果から、既存・育成品種のやくの退化の遺伝子型を推定した(第17表)。「清見」等、やくの退化した品種は劣性ホモである。ヘテロの品種は多く、スイートオレンジの「トロピタ」及び「福原」、イヨの3系統(普通系、「宮内伊予柑」、「大谷伊予柑」)、ハッサク、ナツミカン、タンゼロの「ミネオラ」、「セミノール」、「サムソン」及び「スイートスプリング」、タンゼリン・タンゼロの「フェアチャイルド」、「ページ」及び「ロビンソン」、「アンコール」並びに「マーコット」がこのグループに含まれた。ウンシュウミカンは雄性不稔性であるが、条件により多少の花粉形成能は有するので、劣性ホモとは考えられない。しかし、ウンシュウミカンを交配親としたとき、上記のヘテロ品種に比べてやくの退化した個体の出現が多かった。そのため、遺伝子型については不明なため第17表には含めなかった。「中野3号」ポンカンが優性ホモと考えられた。その他にも多数の品種が交配親として用いられているが、組み合わせ当たりの個体数が少なく遺伝子型の推定は行えなかった。

以上のように、調査した限りでは花粉を形成する品種であっても、やくの退化の遺伝子型がヘテロと推定できるものが多く、やくの退化した品種を種子親としてヘテロ品種を花粉親とすることで、一定の割合でやくの退化した個体を作成できるものと考えられた。また、ヘテロ品種において、ハッサクのように花粉稔性が高く花粉量が非常に多いものも、口之津4号のように花粉稔性が低く花粉量の少ないものも、それらの雑種においてやくの退化した個体の出現率にあまり違いがないことから、やくの退化に関する遺伝子と花粉稔性及び花粉量に関する遺伝子とは独立に遺伝するものと考えられた。

更に、「清見」に「大谷伊予柑」を交配すると約半数の雑種ではやくが退化していたのに対し(第1章第2節)、「宮内伊予柑」に普通温州を交配した場合、全ての雑種が花粉を形成していた(吉田・花折, 1990)。やくの退化が核の遺伝子だけに支配されているとすると、後者の組み合わせにおいてもやくの退化した個体は出現するはずであり、Iwamasa(1966)が推定したようにカンキツにおけるやくの退化は、多数の植物で認められる(Kaul, 1988)細胞質-核遺伝子型雄性不稔である可能性が高いものと推察できた。

このように、やくの退化の発現に細胞質が関与している可能性が強い

Table 17. Estimated genotype of aborted anthers in citrus.

| Type | Cultivar | Reference ^z |
|--|---|------------------------|
| Ressessive homozygous (Aborted Anthers (Male sterile)) | | |
| | Kiyomi (<i>Citrus unshiu</i> `Miyagawa wase' X <i>C. sinensis</i> `Trovia') and cultivars with aborted anthers | 5 |
| Heterozygous (Male fertile) | | |
| | Encore (<i>C. nobilis</i> `King' X <i>C. deliciosa</i> `Willowleaf') | 2, 5 |
| | Fairchild (<i>C. clementina</i> `Clementine' X (<i>C. paradisi</i> X <i>C. tangerina</i>)) | 5 |
| | Hassaku (<i>C. hassaku</i> Hort. ex Tanaka) | 1, 2, 3 |
| | Hiradobuntan (<i>C. grandis</i> Osbeck) | 1 |
| | Iyo (<i>C. iyo</i> Hort. ex Tanaka) cvs. `Miyachiiyokan' and `Ootaniyokan' | 1, 2, 3, 4, 5 |
| | Matou buntan (<i>C. grandis</i> Osbeck) | 4 |
| | Minneola (<i>C. paradisi</i> `Duncan' X <i>C. tangerina</i> `Dancy') | 2, 5 |
| | Murcott (possibly tangor) | 5 |
| | Natsudaidai (<i>C. natsudaidai</i> Hayata) | 4 |
| | Page ((<i>C. paradisi</i> X <i>C. tangerina</i>) X <i>C. clementina</i> `Clementine') | 5 |
| | Robinson (<i>C. clementina</i> `Clementine' X (<i>C. paradisi</i> X <i>C. tangerina</i>)) | 5 |
| | Seminole (<i>C. paradisi</i> `Duncan' X <i>C. tangerina</i> `Dancy') | 5 |
| | Sweet Orange (<i>C. sinensis</i> (L.) Osbeck) cvs. `Fukuhara' and `Trovia' | 1, 2, 3 |
| | Sweet spring (<i>C. unshiu</i> `Uedaunshiu' X <i>C. hassaku</i> `Hassaku') | 3 |
| | K-4 (<i>C. unshiu</i> `Hayashiunshiu' X <i>C. clementina</i> `Clementine') | 5 |
| | K-14 ((<i>C. nobilis</i> X <i>C. deliciosa</i>) X <i>C. reticulata</i> `NakanoNo.3ponkan') | 5 |
| | No.2700 ((<i>C. unshiu</i> X <i>C. sinensis</i>) X <i>C. sinensis</i> `Trovia') | 5 |
| Dominant homozygous (Male fertile) | | |
| | Ponkan (<i>C. reticulata</i> Blanco) cv. NakanoNo.3 | 5 |

^z 1: Iwamasa (1966), 2: Okudai et al. (1982), 3: Yoshida (1982), 4: Yoshida and Hanaori (1990), 5: This study.

で、第2章において、細胞融合法により不稔性の細胞質を不稔性の細胞質を持たない品種の細胞質に導入し、更なる雄性不稔性素材の作出について検討した。すなわち、ウンシュウミカンのカルス由来のプロトプラストを用いて、通常の細胞融合法によりスイートオレンジにウンシュウミカンの細胞質を導入した。スイートオレンジはやくの退化に関する遺伝子型がヘテロであるので、それ自体は細胞質が不稔性であってもやくは退化しないと考えられる。しかし、通常のスイートオレンジを種子親としてもやくの退化した交雑実生は出現しないが、第2章で作出した細胞質雑種を種子親とすると、花粉親次第でやくの退化した交雑実生が出現する可能性が強い。但し、スイートオレンジは多胚性であるため、獲得実生がすべて交雑実生ではないので、今後は、単胚性品種に不稔性の細胞質を導入する必要がある。

更に、高等植物においては細胞質は不稔性だけでなく光合成、ATP合成や耐病性に関与していることが知られているが、カンキツにおいては、細胞質に関する知見はほとんどない。細胞質雑種はまた、カンキツにおける細胞質の情報を得るといふ点からも重要である。

交雑実生におけるやくの退化個体の出現率がある程度、推定可能となったことで、次に、雄性不稔性を利用した無核性育種を推進するうえで問題となるのは雄性不稔性と含核数との関係である。そこで、第3章第1節でその点について検討した。交雑実生群における雄性不稔性と無核性の関係については、その関係を疑問視する報告（吉田，1982）もあったが、第3章第1節の結果、同一組み合わせの実生においては、やくの退化した個体の含核数が花粉を形成するものに比べて少なく、更に、無核個体の出現は、やくの退化した実生の方が花粉を形成する実生に比べて多いことが認められた。このことにより、無核性品種作出に対する雄性不稔性の利用の有効性が示された。

果樹試験場口之津支場では、現在までに結実した数千の交雑実生から、品種にするには問題となるが、比較的優れた特性の個体を中間母本として選抜している。それらの中には、やくが退化した単胚の個体も多数含まれ、既に交配親として用いられている。先に示したように、やくの退化した交雑実生の出現率は、やくの退化した品種を種子親にしたときに最も多く、その上、雄性不稔性個体の含核数は花粉を形成する個体より少ないことから、口之津支場における交雑育種は無核性個体の作出に関しては、極めて理にかなったものと言えよう。

以上のように、交雑実生において雄性不稔性個体の含核数が花粉を形成する個体の含核数よりも少ないことを明らかにしたが、雄性不稔性であっても含核数が多かたり、花粉を形成しても無核の個体も認められた。これは雄性不稔性だけが含核数を決定するものではなく、含核数には他の不稔性や単為結果性等も影響を及ぼしていることを示すものである。

そこで、各種の不稔性や単為結果性の相互作用の結果と考えられる含核数について、交配親とその交雑実生との関係について第3章第1，2節で検討した。その結果、交配親の含核数の平均値と交雑実生の含核数の平均値の間には正の相関が、交配親の含核数の平均値と交雑実生における無核、少核個体の出現率との間には負の相関が認められた。更に、交雑実生群における含核数の分離の結果から、両親の含核数が10個以上になると無核の個体はほとんど出現せず、少核の個体も2割程度しか出現しないこと、片親が無核であっても他方の交配親の含核数が5個以上になると無核の個体の出現率は2割程度しかないこと、両親に含核数の少ない品種を用いた場合、約半数の個体が無核となり、少核も含めるとその割合は約8，9割となることがわかった。

このようなことから、無核の交雑実生を最も効率的に得るには、やくが退化した種子親を用い、両親にできるだけ含核数の少ない品種を用いれば良いことが明らかとなった。しかしながら、含核数が少ないということは、それだけ不稔性が強いということである。現実に、西浦・岩崎（1963）が既に報告しているように、含核数が少ない品種を種子親とした場合には、交配した果実の種子数は少ない。更に、含核数の少ない品種は花粉を形成しても花粉形成能が低いものが多く、圃場条件下では交配に十分な花粉量を確保することが困難な品種が多い。そのため、今後無核性育種を推進するためには、一組み合わせ当たりの交配花数を多くしたり、十分な量の花粉を採取するために、花粉形成に有利なガラス室等の利用を図る必要がある。

雄性不稔の利用が、無核性育種の推進に当たって有効であることは以上の結果から明らかになった。一方、それ以外の要因の含核数に及ぼす影響が小さくないことも同時に判明した。そこで、第4章において多数の品種を用いて雌性不稔性、雄性不稔性及び自家不和合性と含核数の関係について検討したところ、これらの不稔性は自然受粉果の含核数と密接な関係にあった。

人工受粉果の含核数（第4章では人工受粉果の含核数を雌性不稔性の程度とした）と自然受粉果の含核数との間には強い正の相関があった。このことはまた、自然受粉果の含核数からある程度雌性不稔性の程度を推定できることを示している。先に、無核性の個体を効率的に得るためには含核数の少ない品種を交配親にする必要があると記した。これはすなわち、雌性不稔性の強い品種を交配親とすることが無核性個体の獲得に有効であることを表わしており、無核性品種の育成に当たっては雌性不稔性にも配慮する必要があると考えられた。

雄性不稔性及び自家不和合性の多数の品種において、人工受粉果の含核数に比べて自然受粉果の含核数は極めて少なかったことから、種子の形成に他の品種の花粉を必要とする雄性不稔性及び自家不和合性は、含核数を減少させる効果があることが確認できた。但し、単為結果性が欠如していると考え

られる数品種では自家不和合性であっても含核数の減少は認められず、併せて単為結果性の重要性が示唆された。

単為結果性が備わっていれば雌性不稔性が弱くても、雄性不稔性または自家不和合性による無核性品種の育成が可能であることは、雌性不稔性の弱い雄性不稔性の‘清見’（西浦ら，1983）や自家不和合性の‘江上文旦’（岩政・大庭，1980）が、それぞれ無核性品種とされていることから明らかである。しかし、今後育成される無核性品種は雌性不稔性を備え、その上雄性不稔性が自家不和合性であることが望ましい。なぜなら、現在改植の盛んな‘川野なつだいだい’やハッサクは花粉量が多く花粉稔性も強いことから、これらの品種の生産地帯に新品種を導入する場合、新品種の雌性不稔性が弱いと種子を形成する可能性が高くなるからである。

以上、本研究の結果から、やくの退化（雄性不稔性）の遺伝様式が解明され、その利用が無核性品種の育成に有効であり、更に含核数の遺伝が明らかになった。また、細胞融合法によって雄性不稔性の母本の作出が可能となった。加えて、雌性不稔性、雄性不稔性及び自家不和合性がそれぞれ含核数に及ぼす影響についても明らかにした。今後、これらの知見を利用することで二倍体レベルの交雑育種における無核性品種の育成がより一層推進するものとする。

総 摘 要

無核性はカンキツの重要な育種目標の一つである。本研究は2倍体レベルで発現する不稔性を利用した無核性品種の育成の効率化を図ることを目的に実施した。

1. カンキツにおけるやくの退化は、ウンシュウミカンの細胞質を持つ品種を種子親にした場合にのみ出現するとされてきたが、‘アンコール’を種子親にし、数品種を花粉親とした交雑実生群においてもやくの退化した実生が出現することが明らかになった。

‘アンコール’を種子親に、ポンカンを花粉親にした36個体の交雑実生の中では、やくの退化した実生は出現しなかったが、‘ミネオラ’、‘マーコット’及び‘セミノール’を花粉親にしたときには、それぞれ61個体中3個体、43個体中10個体及び26個体中7個体にやくの退化が認められた。

これらの結果から、やく退化の遺伝子に関して、ポンカンは優性ホモ、‘アンコール’、‘ミネオラ’、‘マーコット’及び‘セミノール’はヘテロであると推定できた。また、‘ミネオラ’の遺伝子型は分離比から見て他のヘテロ品種とは異なるのではないかと思われた。

2. やくの退化した5品種を種子親に用いた18組み合わせ418個体のやくの状態を調査し、やくの退化の遺伝様式について検討を加えた。併せて、着果したものについては含核数についても調査した。

全ての組み合わせでやくの退化した実生が現われたが、出現率は組み合わせにより異なっていた。‘ミネオラ’及び‘ロビンソン’を花粉親とした組み合わせでは花粉が形成された実生が多かったが、それ以外の組み合わせでは約半数の実生のやくが退化していた。含核数も、組み合わせの違いにより無核果の出現率は異なり、この場合には花粉親の影響も認められた。

‘ミネオラ’及び‘ロビンソン’を花粉親とした組み合わせでは1：1より1：3の方が実際の分離に近かった。しかし、それら以外の花粉親を用いた組み合わせでは、やくの退化と花粉形成の比が1：1の分離比に適合した。このことから、カンキツにおけるやくの退化に関する核内遺伝子について、本報告で用いた花粉親は、ヘテロであること、やくの退化は劣性ホモで発現すること、その遺伝には複数の遺伝子が関与している可能性が強いことが明らかとなった。

3. 雄性不稔性の細胞質を持つと考えられる‘十万’ウンシュウ(*Citrus unshiu*)の胚起源のカルスから得られたプロトプラストとF. N. ‘ワシントン’ネーブルオレンジ(*C. sinensis*)の葉肉由来のプロトプラストとの細胞融合を電気融合法により行った。

1個体が再分化し、その個体の染色体数は両親と同じく $2n=18$ で

あった。その植物体について葉からDNAを抽出し、イネの核rDNA、タバコの葉緑体DNA断片及びカブのミトコンドリアDNA断片を用い、サザンブロット分析を実施したところ、形成された植物体のrDNAは*C. sinensis*と同一であり、葉緑体及びミトコンドリアDNAは*C. unshiu*のものと同じであった。

これらの結果から、細胞融合によって得られた植物体は、*C. sinensis*の核と*C. unshiu*の細胞質からなる細胞質雑種であることが明らかとなった。

4. カンキツ交雑実生15組み合わせ237個体を供試し、交配親と交雑実生群との含核数の関係、実生個体の花粉量（雄性不稔性の程度）と含核数との関係について調査した。

両親の平均含核数と交雑実生の含核数との間には、有意な正の相関 ($r=0.772^{**}$) が得られた。また、両親の平均含核数と交雑実生における無核個体（平均含核数：1個未満）の出現率との間には有意な負の相関 ($r=-0.687^{**}$) が認められた。

花粉量の程度が同じでも組み合わせが異なれば、実生の平均含核数は異なったが、同一組み合わせで生じた実生の中では、花粉を形成する実生に比べて雄性不稔の実生の方が、平均含核数が少ない傾向が認められた。花粉量と無核個体の出現率との関係も組み合わせが異なれば、花粉量の程度が同じでも無核個体の出現率が異なった。この関係においても、同一組み合わせで生じた実生の中で、1組み合わせを除くと、無核個体の出現率は、雄性不稔の実生の方が花粉を形成する実生より高かった。

5. カンキツ交雑実生76組み合わせ1,371個体の含核数を調査し、交配親と交雑実生の含核数の関係を検討した。供試した交配親40品種の含核数は、無（無核果率80%以上）が7品種、少（無核果率80%未満、含核数5個以下）が12品種、中（含核数6-9個）が6品種、多（含核数10個以上）が15品種であった。

交雑実生における含核数の分離を、交配親の含核数の程度によりグループ分けし検討したところ、交配親の含核数が少ないほど、実生での含核数も少ない傾向にあった。すなわち、含核数が少ないもの同士の交配では半数以上の実生が無核又は少核であったのに対し、含核数の多いもの同士の交配からは無核の実生はほとんど出現しなかった。

親の含核数の平均値と無核個体の出現率との間には $r=-0.574^{**}$ の負の相関が、親の含核数の平均値と無核及び少核個体の出現率との間には $r=-0.675^{**}$ の負の相関があった。

6. 22品種を供試して、雌性不稔性、雄性不稔性及び自家不和合性と含核数との関係について検討した。

人工受粉果の平均含核数（雌性不稔性の程度）と自然受粉果の含核数との間に、正の相関関係 ($r=0.927^{**}$, $r^2=0.859$) が認められた。このことから、自然受粉果の含核数から、雌性不稔性の程度を推測できることが明らかになった。

人工受粉果と自然受粉果の平均含核数の差異は、自家和合性品種よりも自家不和合性及び雄性不稔性品種で大きかった。このことは、自家不和合性及び雄性不稔性が、含核数を減少させる効果があることを示しているものと考えられた。更に、自家和合性品種では無核果は少ししか出現しなかったが、自家不和合性及び雄性不稔性品種では多数の無核果が出現した。

引用文献

- Cameron, J. W., R. K. Soost and H. B. Frost. 1965. Encore and Pixie - two new mandarin hybrids with unusually late season of use. Calf. Agr. Exp. Sta. Bul. 814: 3-8.
- Cameron, J. W. and R. K. Soost. 1977. Acidity and total soluble solids in *Citrus* hybrids and advanced crosses involving acidless orange and acidless pummelo. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 102: 198-201.
- Chen, S., F. Gao and J. Zhang. 1991. Studies on the seedless character of citrus induced by irradiation. Mutation breeding newsletter 37: 8-9.
- 近泉惣次郎・松本和夫・大平崇紀・丹原一寛. 1987. アンコールの無核果技術の開発と実用化について. (第1報) 加温処理が種子形成に与える影響について. 園学要旨. 昭62春: 38-39.
- Esen, A. and R. K. Soost. 1971. Unexpected triploids in citrus: their origin, identification and possible use. J. Hered. 62: 329-333.
- Esen, A. and R. K. Soost. 1973. seed development in citrus with special reference to 2x X 4x crosses. Amer. J. Bot. 60: 448-462.
- Esen, A., R. K. Soost and G. Geraci. 1978. Seed set, size and development after 4x X 2x crosses in citrus. Euphytica 27: 284-294.
- Feinstein, B., S. P. Monselise and R. Goren. 1975. Studies on the reduction of seed number in mandarins. Hortscience 10: 385-386.
- Frost, H. B. 1943. Seed reproduction: Development of gametes and embryos. p. 767-816. In: H. J. Webber and L. D. Batchelor (eds.). The citrus industry. Vol. I. Univ. Calif. Press, Berkeley and Los Angeles.
- Hearn, C. J., P. C. Reece and R. Fenton. 1969. Self-incompatibility and the effects of different pollen sources upon fruit characteristics of four *Citrus* hybrids. Proc. First Int. Citrus Symp. 1: 183-187.
- Hearn, C. J. 1986. Development of seedless grapefruit cultivars through budwood irradiation. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 111: 304-306.
- Hensz, R. A. 1971. Star Ruby, a new deep-red-fleshed grapefruit variety with distinct tree characteristics. J. Rio Grande Hort. Soc. 25: 54-58.
- Hidaka, T., M. Omura, M. Ugaki, M. Tomiyama, A. Kato, M. Ohshima and F. Motoyoshi. 1990. *Agrobacterium*-mediated transformation and regeneration of *Citrus* spp. from suspension cells. Japan. J. Breed. 40: 199-207.
- Hodgeson, R. W. 1967. Horticultural varieties of citrus. In The citrus industry Vol I Reuther, W., H. J. Webber and L. D. Batchelor (eds.), Div. Agric. Sci., Univ. Calif., Berkeley, 431-591.
- 伊藤祐司・上野 勇. 1986. カンキツにおける不和合性に関する研究. 果樹試興津年報. 昭61: 12.
- Iwamasa, M. 1966. Studies on the sterility in genus *Citrus* with special reference to the seedlessness. Bull. Hort. Res. Sta. B6: 1-81.
- 岩政正男. 1978. カンキツ無核品種の育成. 育種学最近の進歩. 19: 98-106.
- 岩政正男・大庭義材. 1980. 自家不和合性による江上文旦の無核性. 佐賀大農彙. 49: 39-45.
- Jones, H. A. 1943. Inheritance of male sterility in the onion and the production of hybrid seed. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 43: 189-194.
- Kadowaki, K., T. Ishige, S. Suzuki, K. Harada and C. Shinjo. 1986. Differences in the characteristics of mitochondrial DNA between normal and male sterile cytoplasms of japonica rice. Japan. J. Breed. 36: 333-339.
- Kaul, M. L. H. 1988. Gene-cytoplasmic male sterility. Male sterility in higher plants. 97-192. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Kemble, R. J., R. E. Gunn and R. B. Flavell. 1980. Classification of normal and male-sterile cytoplasms in maize. II. Electrophoretic analysis of DNA species in mitochondria. Genetics 95: 451-458.
- Kobayashi, S., T. Ohgawara, E. Ohgawara, I. Oiyama and S. Ishii. 1988. A somatic hybrid plant obtained by protoplast fusion between navel orange (*Citrus sinensis*) and satsuma mandarin (*C. unshiu*). Plant Cell Tissue Organ Culture 14: 63-69.

- Kobayashi, S. and H. Uchimiya. 1989. Expression and integration of a foreign gene in orange (*Citrus sinensis* Osb.) protoplasts by direct DNA transfer. *Jpn. J. Genet.* 64: 91-97.
- Kobayashi, S., T. Ohgawara, K. Fujiwara and I. Oiyama. 1991. Analysis of cytoplasmic genomes in somatic hybrids between navel orange (*Citrus sinensis* Osb.) and 'Murcott tangor'. *Theor. Appl. Genet.* 82: 6-10.
- Koltunow, A. M. 1993. Isolation and construction genes to control seed production in citrus. *Techniques on gene diagnosis and breeding in fruit trees.* 101-108.
- Kretdorn, H. and F. A. Robinson. 1958. Unfruitfulness in the Orlando tangelo. *Proc. Fla. Sta. Hort. Soc.* 71: 86-91.
- Krug, C. A. and O. Bacchi. 1943. Triploid varieties of citrus. *J. Hered.* 43: 277-283.
- Loomis, N. H. and J. H. Weinberger. 1979. Inheritance studies of seedlessness in grapes. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 104: 181-184.
- 松本亮司・奥代直巳・山本雅史・浅田謙介. 1988. カンキツ果汁の糖含量の遺伝. *果樹試口之津年報.* 昭63: 12-13.
- 松本亮司・奥代直巳. 1990. カンキツかいよう病抵抗性の遺伝. *園学雑.* 59: 9-14.
- 松本亮司・奥代直巳. 1991. カンキツのフラバノン・ネオヘスペリドシドの遺伝. *園学雑.* 60: 201-207.
- 松本亮司・奥代直巳・生山 巖・高原利雄・山本雅史・浅田謙介・石内伝治・村田広野. 1991. カンキツ新品種 '津之香'. *果樹試報.* 21: 59-65.
- 三木泰治. 1923. 温州蜜柑の含核限度に就いて. *遺学雑.* 1: 173-184.
- 三島恭一・稲葉一男. 1971. 河内晩柑の生態に関する研究. (第1報) 受粉が果形, 含核, 落果に及ぼす影響. *九州農業研究.* 33: 273-274.
- 三輪忠珍. 1951. 日向夏蜜柑の授粉. 受精現象と落果問題に就いて. *宮崎大時報 (自然科学).* 2: 1-67.
- Murashige, T. and D. P. H. Tucker. 1969. Growth factor requirements of *Citrus* tissue culture. *Proc. 1st Int. Citrus Symp. vol 3:* 1151-1161.
- Mustard, M. J., S. J. Lynch and R. O. Nelson. 1956. Pollination and floral studies of the Minneola tangelo. *Proc. Fla. State Hort. Soc.* 69: 277-281.
- Nakamura, M. 1943. Cytological and ecological studies on the genus *Citrus*, with special reference to the occurrence of sterile pollen grains. *Mem. Fac. Sci. Agr. Taihoku Imp. Univ.* 27: 53-159.
- 根角博久・矢野昌充・長谷川美典・伊藤祐司・吉田俊雄. 1990. カンキツにおける果皮色の遺伝 (第1報) カンキツの果皮色とカロチノイド色素との関係. *園学雑.* 59 (別1): 6-7.
- 根角博久・伊藤祐司・吉岡照高・吉田俊雄. 1992. 'ムカクキシュウ' の雌性不稔性とその遺伝. *園学雑.* 61 (別1): 36-37.
- 西浦昌男・岩崎藤助. 1963. カンキツの育種に関する研究. 第1報 交雑による含核数の変異. *園試報.* B2: 1-13.
- 西浦昌男・七條寅之助・上野 勇・岩政正男・木原武志・山田彬雄・吉田俊雄・岩崎藤助. 1983. カンキツ新品種 '清見' について. *果樹試報.* B10: 1-9.
- 仁藤伸昌・岩政正男. 1985. スイートスプリングとKaraにおけるやくの異常. *佐賀大農彙.* 59: 11-16.
- Ohgawara, T., S. Kobayashi, E. Ohgawara, H. Uchimiya and S. Ishii. 1985. Somatic hybrid plants obtained by protoplast fusion between *Citrus sinensis* and *Poncirus trifoliata*. *Theor. Appl. Genet.* 71: 1-4.
- 生山 巖. 1981. カンキツ類の根端細胞における染色体の一観察法について. *果樹試報.* D3: 1-7.
- 生山 巖・奥代直巳. 1983. カンキツ類の倍数性育種に関する研究. III 2x スイートオレンジ X 2x の組合せにおける三倍体の出現について. *果樹試報.* D5: 1-8.
- Oiyama, I. and N. Okudai. 1986. Production of colchicine-induced autotetraploid plants through micrografting in monoembryonic citrus cultivars. *Japan. J. Breed.* 36: 371-376.
- 生山 巖. 1992. カンキツ類の倍数性育種に関する研究 -主として四倍体育種素材の作出について-. *果樹試報.* 特3: 1-68.
- 奥代直巳・松本亮司・高原利雄. 1981. 多胚性カンキツ類における雑種実生獲得率の向上に関する研究. I 品種, 系統間の胚数及び雑種実生獲得率の差異について. *果樹試報.* D3: 9-21.
- 奥代直巳・生山 巖・松本亮司. 1982. ウンシュウミカンを用いた交雑実生の花器及び種子の形質について. *園学要旨.* 昭57秋: 86-87.
- 奥代直巳・松本亮司・生山 巖・高原利雄・石内伝治・浅田謙介・村田広野. 1991a. カンキツ新品種 '南香'. *果樹試報.* 20: 71-77.
- 奥代直巳・松本亮司・生山 巖・高原利雄・浅田謙介・山本雅史・石内伝治・村田広野. 1991b. カンキツ新品種 '清峰'. *果樹試報.* 21: 43-49.
- Oppenheim, J. D. and O. H. Frankel. 1929. Investigation into the

- fertilization of the 'Jaffa-orange'. *Genetica* 11: 369-374.
- Osawa, I. 1912. Cytological and experimental studies in citrus. *J. Coll. Agr. Imp. Univ. Tokyo* 4: 83-116.
- Palmer, J. D. and C. R. Shields. 1984. Tripartite structure of the *Brassica campestris* mitochondrial genome. *Nature* 307: 437-440.
- Raghuvanshi, S. S. 1962. Cytogenetical studies in genus *Citrus*. IV. Evolution in genus *Citrus*. *Cytologia* 27: 172-188.
- Reece, P. C. and R. O. Register. 1961. Influence of pollinators on fruit set in Robinson and Ocala tangerine hybrids. *Proc. Fla. State Hort. Soc.* 74: 104-106.
- Rogers, S. O. and A. J. Bendich. 1985. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium, and mummified plant tissues. *Plant Mol. Biol.* 5: 69-76.
- Russo, F., B. Donini and A. Starrantino. 1981. Mutagenesis applied for citrus improvement. *Proc. Int. Soc. Citriculture* : 68-70.
- Saito, W., T. Ohgawara, J. Shimizu, S. Ishii and S. Kobayashi. 1993. *Citrus* cybrid regeneration following cell fusion between nucellar cells and mesophyll cells. *Plant Sci.* 88: 195-201.
- 佐藤明彦・山根弘康・山田昌彦・吉永勝一. 1994. ブドウの無核性の遺伝. *園学雑.* 63: 1-7.
- Soost, R. K. 1956. Unfruitfulness in the Clementine mandarin. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 67: 171-175.
- Soost, R. K. 1965. Incompatibility alleles in the genus *Citrus*. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 87: 176-180.
- Soost, R. K. and J. W. Cameron. 1969. Tree and fruit characters of *Citrus* triploids from tetraploid by diploid crosses. *Hilgardia* 39: 569-579.
- Soost, R. K. and J. W. Cameron. 1980. 'Oroblanco', a triploid pummelo-grapefruit hybrid. *Hortscience* 15: 667-669.
- Soost, R. K. and J. W. Cameron. 1985. 'Melogold', a triploid pummelo-grapefruit hybrid. *Hortscience* 20: 1134-1135.
- Southern, E. M. 1975. Detection of specific sequences among DNA fragments separated by gel electrophoresis. *J. Mol. Biol.* 98: 503-517.
- Starrantino, A., P. Mannini and F. Russo. 1988. The genetic stability of three seedless clonal selection obtained by gamma rays of the seedy 'Monreal' clementine. *Proc. 6th Int. Citrus Congress* 1: 175-182.
- Sugiura, M., K. Shinozaki, N. Zaita, M. Kusuda and M. Kumano. 1986. Clone bank of the tobacco (*Nicotiana tabacum*) chloroplast genome as a set of overlapping restriction endonuclease fragments: mapping of 11 ribosomal RNA gene analysis. *Plant Sci.* 44: 211-216.
- Swingle, W. T., R. Robinson and E. M. Savage. 1931. New citrus hybrid. *USDA Circular* 181: 1-18.
- 高原利雄・生山 巖・奥代直巳. 1982. カンキツ類の自家不和合性品種に対する受粉樹としての4倍体花粉の影響. *果樹試報.* D4: 11-24.
- 高原利雄・奥代直巳・久原重松. 1986. 簡易茎頂接ぎ木法によるカンキツウイルスの無毒化. *果樹試報.* D8: 13-24.
- Takaiwa, F., K. Oono and M. Sugiura. 1984. The complete nucleotide sequence of rice 17s rRNA gene. *Nucleic Acids Res.* 12: 5441-5448.
- 上野 勇. 1986. カンキツ花の諸形質の遺伝様式について. 第1報 花粉稔性の分離. *果樹試報.* B13: 1-9.
- 上野 勇・七條寅之助. 1976. ウンシュウミカンを種子親とするタンゴール, タンゼロ類の単為結果性について. *園学要旨.* 昭51春: 94-95.
- Uphof, J. C. Th. 1931. Wissenschaftliche Beobachtungen und Versuche an Agrumen. I. Ueber die Bluetenverhaeltnisse der Tahilimonella. *Gartenbauwiss.* 4: 513-520.
- Vardi, A. and P. Spiegel-Roy. 1981. Gene-controlled meiosis in *Citrus reticulata*. *Proc. Int. Citriculture* 26-27.
- Vardi, A. and P. Spigel-Roy. 1982. Plant regeneration from *Citrus* protoplasts: Variability in Methodological requirements among cultivars and species. *Theor. Appl. Genet.* 62: 171-176.
- Vardi, A, A. Breiman and E. Galun. 1987. *Citrus* cybrids: production by donor-recipient protoplast-fusion and verification by mitochondrial-DNA restriction profiles. *Theor. Appl. Genet.* 75: 51-58.
- Vardi, A. and P. Spiegel-Roy. 1988. A new approach to selection for seedlessness. *Proc. 6th Int. Citrus Congress* 1: 131-134.
- Vardi, A, P. Arzee-Gonen, A. Frydman-Shani, S. Bleichman and E. Galun. 1989. Protoplast-fusion-mediated transfer of organelles from *Microcitrus* into *Citrus* and regeneration of novel

alloplasmic trees. Theor. Appl. Genet. 78: 741-747.

Vardi, A., S. Bleichman and D. Aviv. 1990. Genetic transformation of *Citrus* protoplasts and regeneration of transgenic plants. Plant Sci. 69: 199-206.

Wilms, H. J., J. L. van Went, M. Crest and F. Ciampolini. 1983. Structural aspects of female sterility in *Citrus limon*. Acta Bot. Neerl. 32: 87-96.

山田彬雄. 1988. 中晩生カンキツ品種の特性と栽培管理. 園学昭63秋シンポ要旨: 1-19.

山田彬雄・奥代直巳・松本亮司・生山 巖・山本雅史・浅田謙介・池宮秀和・吉永勝一. 1993. カンキツ新品種‘天草’. 園学雑62(別2): 74-75.

山本雅史・松本亮司・奥代直巳・浅田謙介. 1988. カンキツ果実のはく皮性の遺伝. 果樹試報. D10: 1-9.

山本雅史・松本亮司・奥代直巳・浅田謙介. 1990. カンキツ交雑実生群における果皮の粗滑の分離. 園学雑. 59: 15-21.

山本雅史・松本亮司・奥代直巳・浅田謙介. 1991. カンキツ交雑実生群における果肉色の分布. 果樹試報. 19: 1-11.

Yamamoto, M., S. Kobayashi, Y. Nakamura and Y. Yamada. 1993. Phylogenetic relationships of citrus revealed by RFLP analysis of mitochondrial and chloroplast DNA. Japan. J. Breed. 43: 355-365.

Yamashita, K. 1976. Production of seedless fruits in Hyuganatsu, *Citrus tamurana* Hort. ex Tanaka and Hassaku, *Citrus hassaku* Hayata through pollination with pollen grains from the 4x Natsudaidai, *Citrus natsudaidai* Hayata. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 45: 225-230.

Yang, J. H. and S. Nakagawa. 1969a. The critical period of degeneration of tapetum and pollen grains in Satsuma orange (*Citrus unshiu* Marc.). J. Japan. Soc. Hort. Sci. 38: 137-143.

Yang, J. H. and S. Nakagawa. 1969b. Cyto-histological studies on the male sterility of Satsuma orange (*Citrus unshiu* Marc.). J. Japan. Soc. Hort. Sci. 38: 239-245.

吉田俊雄. 1982. スイートスプリングあるいは清見を種子親とする交雑実生花粉稔性及び含核数について. 園学要旨. 昭57春: 10-11.

吉田俊雄・七條寅之助・上野 勇・木原武志・山田彬雄・平井正志・山田一・家城洋之・倉本 孟. 1983. カンキツトリステザウイルス抵抗性品種の探索及び雑種における抵抗性の分離状況. 果樹試報. B10: 51-68.

吉田俊雄・七條寅之助. 1984. カンキツ品種のそうか病抵抗性検定及び雑種における抵抗性の分離状況. 果樹試報. B11: 9-16.

吉田俊雄・花折博文. 1990. ウンシュウミカン雑種の花粉稔性及び含核数について. 園学雑. 59(別1): 8-9.