

戻し交雑実生群を用いたリンゴ数品種のS遺伝子型の解析*

小森貞男**・副島淳一・伊藤祐司***・別所英男****・阿部和幸・古藤田信博

果樹試験場リンゴ支場 020-0123 盛岡市下厨川

Establishing Self-Incompatibility Genotypes of Several Apple Cultivars by Analyzing Progenies Derived by Back-crossing

Sadao Komori**, Junichi Soejima, Yuji Ito***, Hideo Bessho****, Kazuyuki Abe and Nobuhiro Kotoda

Apple Research Center, National Institute of Fruit Tree Science, Morioka, Iwate 020-0123

Summary

The self-incompatibility genotypes of the parents, 'Golden Delicious' (GD), 'Jonathan' (J) and 'Fuji' (F) were established by analyzing the F₂ progenies of 'Hatsuaki' (J × GD) and 'Iwakami' (F × J) derived by back-crossing the F₁, 'Hatsuaki' (H) and 'Iwakami' (I) to their respective parental cultivars. That is, the F₂ progenies from H × J, J × H, H × GD and GD × H were back-crossed to J and GD and those from F × I, I × J and J × I were back-crossed to F and I. The segregation ratio of compatible to incompatible plants was estimated.

Among the 'Hatsuaki' progenies, the segregation ratio of compatible to incompatible from (H × J) × J and (H × GD) × GD was estimated at 1:1, (other 6 combinations were 1:0). In the 'Iwakami' progenies, those of (F × I) × J, (I × J) × F, (I × J) × J, and (J × I) × F were estimated at 1:1, (other 2 combinations were 1:0). These results suggest that 'Jonathan' has no common S-allele with 'Golden Delicious', and 'Fuji' has one common S-allele with 'Jonathan'.

Key Words: apple, genotype, incompatibility, S-allele.

緒言

近年、日本で育成されたリンゴ品種の多くは'国光'、'デリシャス'、'ゴールデン・デリシャス'、'紅玉'、'印度'等、少数の品種の後代で占められており、今後も近親交雑による育種が続くと、主要品種間で交雑不和合性の問題が生じることが予想される。実際いくつかの主要品種で不和合組合せが確認されており(石山ら, 1995)、交雑不和合現象の遺伝的解明が急務となっている。リンゴにおいては、少数の組合せで偏父性不親和が報告され(吉田ら, 1963)、不和合組合せをもとにしたS遺伝子型の解析もKobelら(1939)、Knightら(1962)、Vondráček(1964)、Spiegel-Roy・Alston(1982)により行われている。また、最近ではアイソザイムマーカー(Manganaris・Alston, 1987)やS糖タンパク質(間瀬ら, 1994; 佐々ら, 1994)、

RNase アイソザイム(齋藤ら, 1994)、遺伝子マーカー(Matsumotoら, 1995; Janssensら, 1995)による解析も試みられている。しかし、実際の交雑結果をもとにした日本の主要品種のS遺伝子型に関する知見は不足している。本試験では、果樹試験場リンゴ支場育成による'はつあき'、'いわかみ'の戻し交雑実生群等を用いて、それぞれの親品種に当たる'ゴールデン・デリシャス'と'紅玉'および'ふじ'と'紅玉'のS遺伝子の共有状態を解析した。

材料および方法

交雑試験に供試した個体は、'はつあき'('紅玉' × 'ゴールデン・デリシャス')、'いわかみ'('ふじ' × '紅玉')に戻し交雑を行って育成した実生群である(第1表)。1992、'93、'94、'96、'97年に、'はつあき'戻し交雑実生群には'紅玉'および'ゴールデン・デリシャス'を交雑し、'いわかみ'戻し交雑実生群には'ふじ'および'紅玉'を受粉した(第2表)。

'紅玉'と'ゴールデン・デリシャス'の交雑実生である、'輝'(三上文雄育成)、'紅月'(谷内九郎育成)、'太陽5号'(青森県りんご試験場育成)(以上3品種'ゴールデン・デリシャス' × '紅玉')、'はつあき'、東北10号、リ-24、リ-34、リ-51、リ-93(以上果樹試験場リンゴ支場育成; '紅玉' ×

1997年10月24日 受付。1998年5月25日 受理。
本報告の一部は平成5年度園芸学会秋季大会で発表した。
果樹試験場番号:1099

* リンゴの交雑不和合性に関する研究(第3報)

** 現在: 国際農林水産業研究センター-沖縄支所

*** 現在: 農業生物資源研究所放射線育種場

**** 現在: 山梨県果樹試験場

‘ゴールデン・デリシャス’)の9品種・系統とその花粉親との交雑を行った(第3表)．‘ふじ’×‘紅玉’の交雑で育成された‘いわかみ’とその姉妹品種である‘ひめかみ’(果樹試験場リンゴ支場育成)については、‘紅玉’との正逆交雑を行うとともに対照として‘ふじ’と‘千秋’との交雑を行った(第3表)．

‘はつあき’と‘ふじ’の交雑実生に対しては花粉親と戻し交雑を行い(第4表)．‘紅玉’と‘ゴールデン・デリシャス’の交雑実生である‘はつあき’、‘輝’、リ-24、リ-34、リ-51、リ-93、‘太陽5号’、東北10号の8品種・系統については‘ふじ’と交雑を行った(第5表)．

交雑には原則としてバルーンステージの花を用い、1個体の1組合せごとに1花そう1花とした15花を供試し、受粉直後に袋かけを行った．なお、前報において、除雄が結実率に影響を与える可能性が示され、また除雄を行わなくても和合と不和合の判別が可能と判断されたので(小森ら、1997)、供試花の除雄は行わなかった．また、供試花粉はすべての交雑が終了した約2週間後にしよ糖17%、寒天1%の培地に置床し、12時間後に発芽率の調査を行った．結実率の調査は、受粉後3週間目を実施した．和合と不和合の判定は、前報の結果から結実率15~30%が和合と不和合の境界と推定されたため、15%未満を不和合、15%以上30%未満を和合と不和合の混合領域とし、単年度または片面交雑のみの結果では判断を保留した．30%以上の場合は和合とした．また1果当たり種子

数についても、1.5~3.0個までが和合と不和合の境界と推定されたため、1.5個未満を不和合、1.5~3.0個を混合領域とし、単年度または片面交雑のみの結果では判断を保留した．3.0個より多い場合は和合とした．また結実率、1果当たり種子数の値で和合と不和合の判定が異なった場合は、単年度または片面のみの判断はせず、2年以上または両面交雑の結果を待って判断した．結実率または1果当たり種子数のいずれかが混合領域の値で、もう一方が和合または不和合の場合にも、単年度または片面のみの結果では判断せず、2年以上または両面交雑の結果を待って判断した．

結 果

各組合せごとの和合、不和合個体数の分離を第1表に示した．‘はつあき’戻し交雑実生群では、8組合せのうち(‘はつあき’×‘紅玉’)×‘紅玉’、および(‘はつあき’×‘ゴールデン・デリシャス’)×‘ゴールデン・デリシャス’の2組合せで、和合:不和合の個体数が共に10:11および8:15に分離したが、他の6組み合わせはほとんど全個体が和合であった．

‘いわかみ’戻し交雑実生群では供試数が少なくやや不明確であったが、和合:不和合の個体数が(‘ふじ’×‘いわかみ’)×‘紅玉’で6:3、(‘いわかみ’×‘紅玉’)×‘ふじ’で2:2、(‘いわかみ’×‘紅玉’)×‘紅玉’で2:4、(‘紅玉’×‘いわかみ’)×‘ふじ’で11:11とそれぞれ分離し

Table 1. Segregation of compatible and incompatible individuals derived from backcrosses of ‘Hatsuaki’ or ‘Iwakami’.

Combination type	Actual cross combination	Compatible: Incompatible
(F ₁ × A) × A	(H × J) × J	10 : 11
(F ₁ × A) × B	(H × J) × G.D.	24 : 0
(A × F ₁) × A	(J × H) × J	17 : 0
(A × F ₁) × B	(J × H) × G.D.	20 : 1
(F ₁ × B) × A	(H × G.D.) × J	21 : 0
(F ₁ × B) × B	(H × G.D.) × G.D.	8 : 15
(B × F ₁) × A	(G.D. × H) × J	16 : 0
(B × F ₁) × B	(G.D. × H) × G.D.	17 : 1
(A × F ₁) × A	(F × I) × F	12 : 0
(A × F ₁) × B	(F × I) × J	6 : 3
(F ₁ × B) × A	(I × J) × F	2 : 2
(F ₁ × B) × B	(I × J) × J	2 : 4
(B × F ₁) × A	(J × I) × F	11 : 11
(B × F ₁) × B	(J × I) × J	15 : 0

A : Seed parent

B : Pollen parent

F₁ : Seedling of A × B

H : ‘Hatsuaki’ (‘Jonathan’ × ‘Golden Delicious’)

J : ‘Jonathan’

G.D. : ‘Golden Delicious’

F : ‘Fuji’ (‘Ralls Janet’ × ‘Delicious’)

I : ‘Iwakami’ (‘Fuji’ × ‘Jonathan’)

Table 2. Fruit set and number of seed per fruit of 'Iwakami' progenies backcrossed to parents of 'Iwakami'.

$(F_1 \times B) \times A$ ('Iwakami' \times 'Jonathan') \times 'Fuji'						$(F_1 \times B) \times B$ ('Iwakami' \times 'Jonathan') \times 'Jonathan'			
Progeny	Year tested	No. of flowers pollinated	Pollen germination (%)	Fruit set (%)	No. of seed / fruit	No. of flowers pollinated	pollen germination (%)	Fruit set (%)	No. of seed / fruit
(4)-4156	'93	8	58.0	87.5	—	6	50.0	0	
(4)-4157	'97					10	26.9	0	
(4)-4158	'94	9	75.0	60.0	—	10	12.8	0	
(4)-4161	'93	14	58.0	7.1	—	17	50.0	88.2	—
(4)-4161 ^z	'97	24	59.6	0		24	59.6	100	6.60
(4)-4163	'93	8	58.0	0		9	50.0	44.4	—
(4)-4163 ^z	'97	24	73.3	4.2	—	24	73.3	100	7.92
(4)-4164	'94	8	75.0	14.3	—	10	12.8	0	
(4)-4164	'97					10	26.9	0	
(4)-4164 ^z	'97	24	83.3	94.4	9.12				

A: Seed parent B: Pollen parent F₁: Seedling of A \times B

—: No data

^z Reciprocal cross**Table 3.** Patroclinal incompatibility test in 'Golden Delicious' and 'Jonathan' progenies and 'Himekami'.

Cross combination	Year	Pollen germination (%)	Fruit set (%)	No. of seed / fruit
'Jonathan' \times 'Kagayaki' ^z	'97	66.7	100	6.54
'Kougetsu' ^z \times 'Jonathan'	'96	71.4	55.6	8.00
'Kougetsu' \times 'Jonathan'	'97	—	95.8	4.00
'Jonathan' \times 'Kougetsu'	'96	36.6	20.0	5.00
'Jonathan' \times 'Taiyou 5' ^z	'96	71.4	44.4	3.00
'Jonathan' \times 'Taiyou 5'	'97	76.0	86.4	6.43
'Hatsuaki' ^y \times 'G.D.' ^x	'96	90.9	100	6.67
'Hatsuaki' \times 'G.D.'	'97	23.2	91.7	7.23
Ri-24 ^y \times 'G.D.'	'97	4.4	50.0	4.50
'G.D.' \times Ri-24	'96	83.8	87.5	8.11
'G.D.' \times Ri-34 ^y	'96	76.6	100	7.25
Ri-51 ^y \times 'G.D.'	'96	90.9	90.0	11.11
'G.D.' \times Ri-51	'96	69.0	80.0	7.88
Ri-93 ^y \times 'G.D.'	'96	90.9	40.0	6.33
'G.D.' \times Ri-93	'96	90.7	90.0	8.13
Tohoku 10 ^y \times 'G.D.'	'96	90.9	66.7	—
'G.D.' \times 'Touhoku 10	'96	67.6	90.0	7.83
'Himekami' ^w \times 'Jonathan'	'94	12.8	7.1	0
'Himekami' ^w \times 'Jonathan'	'97	26.9	0	
'Jonathan' \times 'Himekami'	'94	69.2	6.7	3.00 ^v
'Jonathan' \times 'Himekami'	'97	71.2	25.0	2.17
'Fuji' \times 'Himekami'	'95	—	60.5	6.88
'Senshu' \times 'Himekami'	'95	—	85.0	7.18

—: No data

^z 'G.D.' \times 'Jonathan'^y 'Jonathan' \times 'G.D.'^x 'Golden Delicious'^w 'Fuji' \times 'Jonathan'^v Number of fruit harvested was 1.

た. 'いわかみ' 戻し交雑実生群の6組合せ中これら4組合せが1:1に近い分離を示し, 'はつあき' 戻し交雑実生群とは異なった傾向を示した. また, 'いわかみ' × '紅玉' の実生である(4)-4156, (4)-4158, (4)-4161, (4)-4163に各々'ふじ'と'紅玉'を受粉した場合, 'ふじ'の花粉で結実した個体は'紅玉'の花粉では結実せず, 逆に'紅玉'の花粉で結実した個体は'ふじ'の花粉では結実しな

かった. なお(4)-4164については'94年と'97年の結果が異なったため和合・不和合の判断は保留した(第2表).

'紅玉'と'ゴールデン・デリシャス'の交雑実生である'輝', '紅月', '太陽5号', 'はつあき', リ-24, リ-34, リ-51, リ-93, 東北10号は, すべてその花粉親である'ゴールデン・デリシャス'または'紅玉'と和合性を示した. 一方, 'ひめかみ' × '紅玉'は不和合性を示し, '紅玉' × 'ひ

Table 4. Patroclinal incompatibility test in 'Hatsuaki' × 'Fuji' progenies.

('Hatsuaki' × 'Fuji') × 'Fuji'						('Fuji' × 'Hatsuaki') × 'Hatsuaki'					
Progeny	Year tested	No. of flowers pollinated	Pollen germination (%)	Fruit set (%)	No. of seed / fruit	Progeny	Year tested	No. of flowers pollinated	Pollen germination (%)	Fruit set (%)	No. of seed / fruit
(4)-1	'95	10	34.0	100	8.25	(4)-488	'96	10	45.7	10.0	—
(4)-1	'96	9	75.0	88.9	6.33	(4)-490	'92	18	25.0	61.1	—
(4)-6	'95	9	34.0	100	9.25	(4)-511	'95	10	18.2	0	—
(4)-6	'96	10	75.0	30.0	7.50	(4)-511	'96	10	45.7	10.0	—
(4)-7 ^z	'95	10	10.1	80.0	7.00	(4)-511 ^z	'95	10	—	0	—
(4)-12	'95	10	34.0	90.0	—	(4)-512	'95	9	18.2	0	—
(4)-12 ^z	'95	10	—	100	7.45	(4)-512	'96	11	45.7	0	—
(4)-15	'95	10	34.0	90.0	9.00	(4)-515	'96	10	45.7	40.0	7.50
(4)-15	'96	10	75.0	60.0	8.75	(4)-516	'95	10	18.2	50.0	6.60
(4)-21	'96	10	75.0	0	—	(4)-516 ^z	'96	10	50.0	80.0	7.00
(4)-21 ^z	'95	10	10.2	0	—	(4)-525	'92	18	25.0	94.4	—
(4)-69	'95	10	34.0	0	—	(4)-530	'96	8	45.7	62.5	7.00
(4)-69	'96	8	75.0	0	—	(4)-544	'95	10	18.2	0	—
(4)-104	'95	10	34.0	0	—	(4)-601	'95	10	18.2	100	6.80
(4)-104	'96	10	75.0	0	—	(4)-601	'96	10	45.7	50.0	—
(4)-110	'96	9	75.0	55.6	9.25	(4)-605	'92	19	25.0	68.4	—
(4)-123	'96	10	75.0	10.0	—	(4)-607	'92	18	25.0	0	—

— : No data

^z Reciprocal cross

Table 5. Cross compatibility test in 'Golden Delicious' and 'Jonathan' progenies with 'Fuji'.

Cross combination	Year	Pollen germination (%)	Fruit set (%)	No. of seed / fruit
'Fuji' × 'Hatsuaki' ^z	'94	63.2	63.4	6.29
'Fuji' × 'Kagayaki' ^y	'94	68.3	66.7	7.30
'Fuji' × Ri-24 ^z	'94	100	60.0	7.78
'Fuji' × Ri-34 ^z	'94	60.9	66.7	6.57
'Fuji' × Ri-51 ^z	'94	46.4	71.4	7.90
'Fuji' × Ri-93 ^z	'94	37.1	30.8	9.00
'Fuji' × 'Taiyou 5' ^y	'94	57.5	100	9.50
'Fuji' × 'Touhoku 10' ^z	'94	62.9	80.0	8.08

^z 'Jonathan' × G.D.'

^y 'G.D.' × 'Jonathan'

めかみ'については2年平均で結実率が15.9%, 1果当たり種子数が2.59個と和合と不和合の混合領域の値であった. 対照の'ふじ'×'ひめかみ'と'千秋'×'ひめかみ'は和合性を示した(第3表).

'はつあき'と'ふじ'の交雑実生に対して花粉親との戻し交雑を行った結果は, ('はつあき'×'ふじ')×'ふじ'の和合:不和合の分離個体数が6:4, ('ふじ'×'はつあき')×'はつあき'が7:5であった(第4表).

'紅玉'と'ゴールデン・デリシャス'の交雑実生8品種・系統と'ふじ'との交雑結果は, 全組合せが和合性を示した(第5表).

考 察

ニホンナシでは, 多数の交雑不和合組合せが認められ, 特に偏父性不親和の検出を中心に遺伝解析が進み(菊地, 1929; 牛越・徳安, 1930; 寺見ら, 1946), 現在, S遺伝子は7つまで確認され, 11のS遺伝子型が確定されている(佐藤, 1992). 一方, リンゴで偏父性不親和の報告がある組合せは少数で(吉田ら, 1963), 偏父性不親和のみを手がかりに大規模にS遺伝子型の解析を行うのは困難であった. そこで本試験では, F_1 と親品種との戻し交雑で育成した実生群を用い, 親品種のS遺伝子型を推定した.

F_1 とその親品種との戻し交雑によって育成した実生群が, F_1 の親品種の花粉に対して示す和合対不和合個体の分離比は, F_1 の親品種のS遺伝子の共有状態によって異なる. 両親のS遺伝子型が同一の場合通常 F_1 は獲得できない. F_1 が獲得できるのは, S遺伝子を両親が共有しない場合と1個共有する場合である.

1. S 遺伝子を両親が共有しない場合

F_1 の種子親を $A(S_1, S_2)$, 花粉親を $B(S_3, S_4)$ と仮定す

ると, リンゴの不和合性は配偶体型であるから(Spiegel-Roy・Alston, 1982), F_1 のS遺伝子型は (S_1, S_3) , (S_1, S_4) , (S_2, S_3) , (S_2, S_4) の4タイプが考えられる. この F_1 にAおよびBを正逆両面で戻し交雑を行った場合, F_1 はAおよびBとは同一S遺伝子型を有しないため, これらの交雑はすべて和合性を示すはずである. この交雑実生群($F_1 \times A$, $F_1 \times B$, $A \times F_1$, $B \times F_1$)にもう一度Aの花粉を受粉すると, たとえば $(F_1 \times A) \times A$ では, 理論的には $(F_1 \times A)$ の時点で (S_1, S_2) が4と (S_1, S_3) , (S_1, S_4) , (S_2, S_3) , (S_2, S_4) が各1の割合で生じるため, 半数の $F_1 \times A$ 個体は $A(S_1, S_2)$ と不和合性を示す. したがって和合:不和合の比率は1:1に分離するはずである. 一方, $F_1 \times A$ に $B(S_3, S_4)$ の花粉を受粉した場合は, $F_1 \times A$ 個体群中に同一のS遺伝子型が存在しないので和合:不和合の比率は1:0になるはずである. このように交雑組合せに応じて和合:不和合の分離比を推定すると, 第6表の左端に示したようになる. すなわち, $(F_1 \times A) \times A$, $(F_1 \times B) \times B$ の2組合せで和合:不和合が1:1に分離し, 他の6組合せは全個体が和合となる.

これは本試験における'はつあき'の戻し交雑実生群の交雑結果と一致しており(第1表), '紅玉'と'ゴールデン・デリシャス'はS遺伝子を共有していないと推測できる. また'ゴールデン・デリシャス'と'紅玉'の交雑実生の9品種・系統すべてが偏父性不親和を示さなかったこともこの推論と矛盾しない(第3表).

2. S 遺伝子を両親が1つ共有する場合

F_1 の種子親AのS遺伝子型を (S_1, S_2) , 花粉親BのS遺伝子型を (S_1, S_3) と仮定する. この場合 F_1 のS遺伝子型は (S_1, S_3) と (S_2, S_3) の2種類しかあらわれない. この F_1 にAおよびBを正逆両面で戻し交雑すると, F_1 と種子親の交雑である $F_1 \times A$ および $A \times F_1$ は全個体和合性

Table 6. The predicted segregation ratio of cross compatible to incompatible individuals in the backcrossed progenies with their parents.

	The case where no common S-allele between A and B.	The case where one common S-allele between A and B, and F_1 do not show patroclinal incompatibility.	The case where one common S-allele between A and B, and F_1 show patroclinal incompatibility.
	Compatible : Incompatible	Compatible : Incompatible	Compatible : Incompatible
$(F_1 \times A) \times A$	1 : 1	1 : 1	1 : 1
$(F_1 \times A) \times B$	1 : 0	1 : 1	1 : 0
$(A \times F_1) \times A$	1 : 0	1 : 0	1 : 0
$(A \times F_1) \times B$	1 : 0	1 : 1	1 : 1
$(F_1 \times B) \times A$	1 : 0	1 : 1	—
$(F_1 \times B) \times B$	1 : 1	1 : 1	—
$(B \times F_1) \times A$	1 : 0	1 : 1	—
$(B \times F_1) \times B$	1 : 0	1 : 0	—

A: Seed parent

B: pollen parent

F_1 : Seedling of A × B

—: Progeny can not be obtained because of incompatibility.

を示す。一方、 F_1 と花粉親との交雑の $F_1 \times B$ と $B \times F_1$ の場合は 50% の確率で不和合があらわれる (偏父性不親和)。すなわち、ある品種と花粉親との戻し交雑を行なった場合に偏父性不親和があらわれたならば、その品種の両親は S 遺伝子を 1 つ共有していることになる (菊地, 1929; 寺見ら, 1946)。

1) S 遺伝子を両親が 1 つ共有し、偏父性不親和があらわれなかった戻し交雑実生に A および B を受粉した場合

この場合 F_1 の遺伝子型は (S_2, S_3) となる (第 1 図)。この F_1 に A, B を戻し交雑すると、全組合せが和合となり実生が獲得できる (第 2 図)。この戻し交雑実生群にさらに A および B の花粉を受粉すると、第 3 図に示したように $(A \times F_1) \times A$ と $(B \times F_1) \times B$ の 2 組合せのみ全個体和合となり、他の 6 組合せは和合: 不和合が 1: 1 に分離する。これをまとめたものが第 6 表の中央である。'いわ

かみ' 戻し交雑実生群の交雑結果 (第 1 表) はこの分離比と一致している。

さらに $(F_1 \times A)$ の実生群の S 遺伝子型は (S_1, S_2) と (S_1, S_3) の 2 とおりなので、 $(F_1 \times A)$ に A および B を受粉すると、 $(F_1 \times A)$ の (S_1, S_2) に該当する個体は A に対して不和合性を示し、B には和合性を示すはずである。一方、

	♀	A
♂		(S_1, S_2)
	B	
(S_1, S_3)		S_1, S_3 S_2, S_3

Fig. 1. Segregation model of $A \times B$ where the parent cultivars share one common S-allele.

A : Seed parent; S-genotype = (S_1, S_2)

B : Pollen parent; S-genotype = (S_1, S_3)

$(F_1 \times A)$		$(A \times F_1)$		$(F_1 \times B)$		$(B \times F_1)$	
♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
	F_1		A		F_1		B
	(S_2, S_3)		(S_1, S_2)		(S_2, S_3)		(S_1, S_3)
A	S_1, S_2	F_1	S_1, S_3	B	S_1, S_2	F_1	S_1, S_2
(S_1, S_2)	S_1, S_3	(S_2, S_3)	S_2, S_3	(S_1, S_3)	S_1, S_3	(S_2, S_3)	S_2, S_3

Fig. 2. Segregation models of $(F_1 \times A)$, $(A \times F_1)$, $(F_1 \times B)$ and $(B \times F_1)$ where F_1 do not show patroclinal incompatibility and the parent cultivars share one common S-allele.

A : Seed parent; S-genotype = (S_1, S_2) B : Pollen parent; S-genotype = (S_1, S_3)

F_1 : Progenies in $A \times B$; S-genotype = (S_2, S_3)

$(F_1 \times A) \times A$			$(F_1 \times A) \times B$			$(A \times F_1) \times A$			$(A \times F_1) \times B$		
♂	♀	Presumed genotype of $F_1 \times A$	♂	♀	Presumed genotype of $F_1 \times A$	♂	♀	Presumed genotype of $A \times F_1$	♂	♀	Presumed genotype of $A \times F_1$
		(S_1, S_2) (S_1, S_3)			(S_1, S_2) (S_1, S_3)			(S_1, S_3) (S_2, S_3)			(S_1, S_3) (S_2, S_3)
A	-	S_1, S_2	B	S_1, S_3	-	A	S_1, S_2	S_1, S_2	B	-	S_1, S_2
(S_1, S_2)	-	S_2, S_3	(S_1, S_3)	S_2, S_3	-	(S_1, S_2)	S_2, S_3	S_1, S_3	(S_1, S_3)	-	S_1, S_3
$(F_1 \times B) \times A$			$(F_1 \times B) \times B$			$(B \times F_1) \times A$			$(B \times F_1) \times B$		
♂	♀	Presumed genotype of $F_1 \times B$	♂	♀	Presumed genotype of $F_1 \times B$	♂	♀	Presumed genotype of $B \times F_1$	♂	♀	Presumed genotype of $B \times F_1$
		(S_1, S_2) (S_1, S_3)			(S_1, S_2) (S_1, S_3)			(S_1, S_2) (S_2, S_3)			(S_1, S_2) (S_2, S_3)
A	-	S_1, S_2	B	S_1, S_3	-	A	-	S_1, S_2	B	S_1, S_3	S_1, S_2
(S_1, S_2)	-	S_2, S_3	(S_1, S_3)	S_2, S_3	-	(S_1, S_2)	-	S_1, S_3	(S_1, S_3)	S_2, S_3	S_1, S_3

Fig. 3. Segregation models of $(F_1 \times A) \times A$, $(F_1 \times A) \times B$, $(A \times F_1) \times A$, $(A \times F_1) \times B$, $(F_1 \times B) \times A$, $(F_1 \times B) \times B$, $(B \times F_1) \times A$ and $(B \times F_1) \times B$ where the progenies do not show patroclinal incompatibility and the parent cultivars share one common S-allele.

A : Seed parent; S-genotype = (S_1, S_2)

B : Pollen parent; S-genotype = (S_1, S_3)

F_1 : Progenies in $A \times B$; S-genotype = (S_2, S_3)

- : Progeny can not be obtained because of incompatibility.

($F_1 \times A$)の(S_1, S_3)に該当する個体はBに対して不和合性を示し、Aには和合性を示すはずである。同様の現象は($F_1 \times B$) \times Aと($F_1 \times B$) \times Bでも観察される。実際の交雑結果においても($F_1 \times B$) \times Aと($F_1 \times B$) \times Bに相当する(‘いわかみ’ \times ‘紅玉’)‘ふじ’と(‘いわかみ’ \times ‘紅玉’)‘紅玉’の組合せで、‘ふじ’と和合性を示した(4)-4156, (4)-4158, は‘紅玉’とは不和合性を示し、‘ふじ’と不和合性を示した(4)-4161, (4)-4163は‘紅玉’とは和合性を示した(第2表)。これは‘いわかみ’の両親である‘ふじ’と‘紅玉’がS遺伝子を1つ共有し、‘いわかみ’は偏父性不親和を示さない品種であることを示唆している。

2) 偏父性不親和があらわれた戻し交雑実生に A および B を受粉した場合

この場合 F_1 の S 遺伝子型は花粉親である B と同じ (S_1, S_3) であるから (第1図), $F_1 \times B$ と $B \times F_1$ は戻し交雑種子が得られない。したがって実生が獲得できる組合せは ($F_1 \times A$) と ($A \times F_1$) の2とおりだけである (第4図)。この ($F_1 \times A$) と ($A \times F_1$) にさらに A および B を受粉すると, ($F_1 \times A$) \times A, ($A \times F_1$) \times B とともに和合:不和合が 1:1 に分離するはずである。一方, ($F_1 \times A$) \times B と ($A \times F_1$) \times A は全個体和合となる (第5図)。この関係をまとめたものが第6表の右端である。すなわち, ある品種と種子親との戻し交雑によって得られた実生群が存在した場合, その実生群にさらに A, B を受粉した結果, 第6表の右側

に示した分離比が示されたならば, この品種は花粉親と同一 S 遺伝子型であることが推定できる。この場合, この品種と花粉親との戻し交雑は不和合を示すはずである。‘いわかみ’と両親を同じくする‘ひめかみ’において, ‘ひめかみ’ \times ‘紅玉’が明らかな不和合性を示し, またその逆交雑である‘紅玉’ \times ‘ひめかみ’は不和合とは断定できないものの, 結実率, 1果当たり種子数ともかなり低かったことは, ‘ひめかみ’が偏父性不親和を示す品種であることを示唆している (第3表)。したがって‘ふじ’と‘紅玉’は S 遺伝子を1つ共有し, さらに‘ひめかみ’と‘紅玉’の S 遺伝子型が同一であると推定される。

3. ‘ふじ’ と ‘はつあき’ の交雑実生の偏父性不親和の検定

‘ふじ’と‘はつあき’の実生が花粉親との戻し交雑で, 和合個体と不和合個体がほぼ 1:1 に分離し (第4表), 偏父性不親和を示すと考えられることから, ‘ふじ’と‘はつあき’は S 遺伝子を1つ共有すると推察される。‘紅玉’と‘ゴールデン・デリシャス’は上記の考察1の‘はつあき’戻し交雑実生群の和合:不和合の分離比と‘紅玉’と‘ゴールデン・デリシャス’の交雑実生が偏父性不親和を示さなかったことから, S 遺伝子を共有していないことは明らかである。したがって‘ゴールデン・デリシャス’を (S_1, S_2), ‘紅玉’を (S_3, S_4) と仮定すると, ‘はつあき’は‘紅玉’ \times ‘ゴールデン・デリシャス’であるから, その S 遺伝子型は (S_1, S_3), (S_1, S_4), (S_2, S_3), (S_2, S_4) の4とおりの可能

$(F_1 \times A)$		$(A \times F_1)$		$(F_1 \times B)$	$(B \times F_1)$
♀	F_1 (S_1, S_3)	♀	A (S_1, S_2)	Progeny can not be obtained because of incompatibility.	Progeny can not be obtained because of incompatibility.
♂		♂			
A (S_1, S_2)	S_1, S_2 S_2, S_3	F_1 (S_1, S_3)	S_1, S_3 S_2, S_3		

Fig. 4. Segregation models of ($F_1 \times A$), ($A \times F_1$), ($F_1 \times B$) and ($B \times F_1$) where F_1 show patroclinal incompatibility.

A : Seed parent; S- genotype = (S_1, S_2) B : Pollen parent; S- genotype = (S_1, S_3)

F_1 : Progenies in $A \times B$; S- genotype = (S_1, S_3)

$(F_1 \times A) \times A$			$(F_1 \times A) \times B$			$(A \times F_1) \times A$			$(A \times F_1) \times B$		
♀	Presumed genotype of $F_1 \times A$		♀	Presumed genotype of $F_1 \times A$		♀	Presumed genotype of $A \times F_1$		♀	Presumed genotype of $A \times F_1$	
	♂	(S_1, S_2) (S_2, S_3)		♂	(S_1, S_2) (S_2, S_3)		♂	(S_1, S_3) (S_2, S_3)		♂	(S_1, S_3) (S_2, S_3)
A (S_1, S_2)	-	S_1, S_2 S_1, S_3	B (S_1, S_3)	S_1, S_3 S_2, S_3	S_1, S_2 S_1, S_3	A (S_1, S_2)	S_1, S_2 S_2, S_3	S_1, S_2 S_1, S_3	B (S_1, S_3)	-	S_1, S_2 S_1, S_3

Fig. 5. Segregation models of ($F_1 \times A$) \times A, ($F_1 \times A$) \times B, ($A \times F_1$) \times A, ($A \times F_1$) \times B, ($F_1 \times B$) \times A, ($F_1 \times B$) \times B, ($B \times F_1$) \times A and ($B \times F_1$) \times B where the progenies show patroclinal incompatibility.

A : Seed parent; S- genotype = (S_1, S_2)

B : Pollen parent; S- genotype = (S_1, S_3)

F_1 : Progenies in $A \times B$; S- genotype = (S_1, S_3)

- : Progeny can not be obtained because of incompatibility.

Table 7. Presumed segregation ratio in ('Hatsuaki' × 'Fuji') and ('Fuji' × 'Hatsuaki') × 'Hatsuaki' progenies.

('Hatsuaki' × 'Fuji') × 'Fuji'					('Fuji' × 'Hatsuaki') × 'Hatsuaki'				
Presumed S-genotype of 'Fuji'	Presumed S-genotype of 'Hatsuaki' ²				Presumed S-genotype of 'Hatsuaki'	Presumed S-genotype of 'Fuji'			
	(S ₁ , S ₃)	(S ₁ , S ₄)	(S ₂ , S ₃)	(S ₂ , S ₄)		(S ₁ , S ₃)	(S ₁ , S ₅)	(S ₃ , S ₅)	(S ₅ , S ₆)
(S ₁ , S ₃) ^y	—	1:1 ^u	1:1	1:0	(S ₁ , S ₃)	—	1:1	1:1	1:0
(S ₁ , S ₅) ^x	1:1	1:1	1:0	1:0	(S ₁ , S ₄)	1:1	1:1	1:0	1:0
(S ₃ , S ₅) ^w	1:1	1:0	1:1	1:0	(S ₂ , S ₃)	1:1	1:0	1:1	1:0
(S ₅ , S ₆) ^v	1:0	1:0	1:0	1:0	(S ₂ , S ₄)	1:0	1:0	1:0	1:0

² Presumed S-genotype of 'Hatsuaki' is 4 types because 'Hatsuaki' is 'Jonathan' (S₃, S₄) × 'Golden Delicious' (S₁, S₂).

^y In this case, 'Fuji' and 'Golden Delicious', and 'Fuji' and 'Jonathan' have one common S-allele.

^x In this case, 'Fuji' and 'Golden Delicious' have one common S-allele.

^w In this case, 'Fuji' and 'Jonathan' have one common S-allele.

^v In this case, 'Fuji', 'Golden Delicious' and 'Jonathan' have no common S-allele.

^u Compatible: Incompatible

—: Progeny can not be obtained because of incompatibility.

性がある。一方、'ふじ'は'はつあき'の両親である'紅玉'、'ゴールデン・デリシャス'とそれぞれ交雑和合であるから(山田ら, 1971), そのS遺伝子型は(S₁, S₂), (S₃, S₄)ではない。そこで'ふじ'が'紅玉'、'ゴールデン・デリシャス'のそれぞれとS遺伝子を1つずつ共有すると仮定した場合を(S₁, S₃), 'ゴールデン・デリシャス'のみとS遺伝子を1つ共有すると仮定した場合を(S₁, S₅), '紅玉'のみとS遺伝子を1つ共有すると仮定した場合を(S₃, S₅), '紅玉'、'ゴールデン・デリシャス'とはS遺伝子を共有しないと仮定した場合を(S₅, S₆)と4とおりを想定した。'はつあき'と'ふじ'の各々4とおりのS遺伝子型に対応して、両者の交雑実生の花粉親との戻し交雑の理論上の和合:不和合の分離比は第7表のように異なってくる。すなわち'はつあき'と'ふじ'の交雑実生が偏父性不親和を示すためには、'ふじ'が'紅玉'または'ゴールデン・デリシャス'とS遺伝子を1つ共有している必要がある。'ふじ'が'紅玉'および'ゴールデン・デリシャス'の両方とS遺伝子を1つ共有すると仮定した(S₁, S₃)の場合、'紅玉'と'ゴールデン・デリシャス'の交雑実生と'ふじ'との交雑を行うと、理論上は4個体に1個体の割合で交雑不和合になるはずである。実際の交雑結果では、'紅玉'と'ゴールデン・デリシャス'の交雑実生8品種・系統と'ふじ'はすべて和合性を示した(第5表)。したがって'ふじ'は(S₁, S₃)ではない可能性が高く、'紅玉'または'ゴールデン・デリシャス'のどちらか一方とのみS遺伝子を1つ共有していると推定される。

この結果を上記考察2で得られた知見と考え合わせると、'ふじ'は'紅玉'とS遺伝子を1つ共有していると考えることが妥当である。

以上のことから'紅玉'と'ゴールデン・デリシャス'および'ゴールデン・デリシャス'と'ふじ'はS遺伝子を共有せず、'紅玉'と'ふじ'はS遺伝子を1つ共有すると考えられた。

摘 要

日本で栽培されているリンゴ主要品種の不和合性遺伝子型を交雑試験によって決定する目的で、まず果樹試験場リンゴ支場育成の2品種'はつあき'および'いわかみ'の戻し交雑実生群を用いて実験を行った。'はつあき'戻し交雑実生群には'はつあき'の親である'紅玉'と'ゴールデン・デリシャス'を、'いわかみ'戻し交雑実生群には'ふじ'と'紅玉'をそれぞれ交雑し、各交雑組合せごとに和合:不和合の分離比を調査することにより、'ゴールデン・デリシャス'と'紅玉'、'ふじ'と'紅玉'のS遺伝子の共有状態を推定した。その結果'紅玉'と'ゴールデン・デリシャス'はS遺伝子を共有していないと明らかとなった。一方'ふじ'と'紅玉'はS遺伝子を1つ共有していることが判明した。

引用文献

- 石山正行・北山 弘・佐藤 耕・石沢 清・中村喜治・鈴木長蔵・山田三智穂. 1995. リンゴの交雑和合性. 青森りんご試報. 28: 1-21.
- Janssens, G. A., I. J. Goderis, W. F. Broekaert and W. Broothaerts. 1995. A molecular method for S-allele identification in apple based on allele-specific PCR. Theor. Appl. Genet. 91: 691-698.
- 菊地秋雄. 1929. 昭和2年及3年に於ける研究事項. 園芸の研究. 24: 1-6.
- Knight, R. L., J. B. Briggs, A. M. Masee and H. M. Tydeman. 1962. The inheritance of resistance to woolly aphid, *Eriosoma lanigerum* (Hsmnn.) in the apple. J. Hort. Sci. 37: 207-218.
- Kobel, F., P. Steinegger and J. Anliker. 1939. Weitere Untersuchungen über die Befruchtungsverhältnisse der Apfel und Birnsorten. Landow. Jb. Schweiz: 160-191.

- 小森貞男・副島淳一・土屋七郎・増田哲男・別所英男・伊藤祐司. 1997. リンゴの人工交雑における2種類の不結実性. 園学雑. 66: 289-295.
- Manganaris, A. G. and F. H. Alston. 1987. Inheritance and linkage relationships of glutamate oxaloacetate transaminase isozymes in apple. *Theo. Appl. Genet.* 74: 154-161.
- 間瀬誠子・佐々英徳・平野 久・池橋 宏. 1994. S糖タンパク質の分析によるリンゴ品種の自家不和合性遺伝子型の同定. 育学雑. 44(別1): 305.
- Matsumoto, S., N. Hoshi, T. Tsuchiya, J. Soejima, S. Komori and S. Ejiri. 1995. S-RNase like genomic sequences in apple for DNA fingerprinting. *Acta Hort.* 392: 265-274.
- 齋藤健一・半澤勝拓・原田竹雄・新関 稔. 1994. リンゴ自家不和合性に関する研究 8. *Malus* 属の花柱リボヌクレアーゼの品種間差. 育学雑. 44(別1): 304.
- 佐々英徳・碓田輝頭・木庭卓人・池橋 宏. 1994. S糖タンパク質の分析によるリンゴ品種の自家不和合性遺伝子型の同定 II : 東光, つがる, 陽光, 国光の S 遺伝子型. 育学雑. 44(別2): 265.
- 佐藤義彦. 1992. ニホンナシの自家和合性品種の育成. 園芸学会平成4年度秋季大会シンポジウム講演要旨. 12-22
- Spiegel-Roy, P. and F. H. Alston. 1982. Pollination requirements of new apple cultivars. *J. Hort. Sci.* 57 (2): 145-150.
- 寺見廣雄・鳥潟博高・島津裕吉. 1946. 日本梨各品種間の不稔性因子の分析. 園芸学研究集録. 3: 267-271.
- 牛越三男・徳安健太郎. 1930. 梨の授粉及受精に関する研究. 園芸の研究. 25: 135-152.
- Vondráček, J. 1964. Oplodňovací poměry u jabloní. *Rostlinna Výroba.* 10: 729-749.
- 山田三智穂・鈴木長蔵・石山正行・佐藤 正・中村喜治・石沢 清. 1971. リンゴ品種相互ならびに自家授粉による結実率について. 東北農業研究. 12: 282-285.
- 吉田義雄・土屋七郎・定盛昌助. 1963. リンゴの品種および交配実生間における交配不親和について. 園学雑. 32(2): 96-102.