



イチゴの炭疽病抵抗性と果実品質に関する遺伝特性と育種法

森, 利樹

(Degree)

博士 (農学)

(Date of Degree)

2004-09-17

(Date of Publication)

2010-07-08

(Resource Type)

doctoral thesis

(Report Number)

乙2776

(URL)

<https://hdl.handle.net/20.500.14094/D2002776>

※ 当コンテンツは神戸大学の学術成果です。無断複製・不正使用等を禁じます。著作権法で認められている範囲内で、適切にご利用ください。



神戸大学博士論文

イチゴの炭疽病抵抗性と果実品質に関する
遺伝特性と育種法

平成 16 年 8 月

森 利 樹

目 次

第 1 章 緒 論	1
第 2 章 炭疽病抵抗性の遺伝特性と選抜法	6
第 1 節 炭疽病抵抗性に関する親子回帰と選抜反応	6
1 緒 言	6
2 材料および方法	6
3 結 果	10
4 考 察	12
第 2 節 実生幼苗段階における炭疽病抵抗性個体の選抜法	15
1 緒 言	15
2 材料および方法	16
3 結 果	18
4 考 察	21
第 3 章 果実品質と早晩性に関する遺伝特性と選抜法	26
第 1 節 果実硬度に関する遺伝率と選抜反応	26
1 緒 言	26
2 材料および方法	27
3 結果および考察	30
第 2 節 交配実生集団における高糖度実生出現率の推定	37
1 緒言	37
2 材料および方法	37
3 結果および考察	39
第 3 節 花芽形成期と果実肥大期の温度がイチゴ果実の果実重 に及ぼす影響とその品種間差異	45

1 緒 言	45
2 材料および方法	46
3 結果および考察	51
第 4 節 実生由来集団における花芽分化開始期の推定と遺伝様式	58
1 緒 言	58
2 材料および方法	59
3 結 果	61
4 考 察	66
第 4 章 炭疽病抵抗性と果実品質との遺伝的關係	70
1 緒 言	70
2 材料および方法	70
3 結 果	73
4 考 察	77
第 5 章 炭疽病抵抗性高品質品種‘サンチーゴ’の育成	81
1 緒 言	81
2 育成経過	81
3 品種特性の概要	87
第 6 章 総合考察	100
摘 要	107
Summary	114
引用文献	121

第 1 章 緒 論

イチゴ栽培種 (*Fragaria* × *ananassa* DUCHESNE) は $2n = 56$ の 8 倍体で 18 世紀にオランダで *Fragaria virginiana* と *F. chiloensis* の交配によって育成された。我が国には江戸末期に長崎にもたらされ、明治初期にアメリカから栽培品種の導入が始まった。戦後、徐々に栽培が拡大し、1960 年代になって、経済成長による消費の拡大と水田転作が契機になり全国的に栽培されるようになった。現在では、世界のイチゴ生産量 320 万トンのうち、日本はアメリカ、スペインに次ぐ世界第 3 位の 21 万トンを生産している (FAO 2002)。

我が国のイチゴ育種は、1899 年に ‘General Chanzy’ の実生から選抜された ‘福羽’ の育成に始まり、現在までに 120 を越える品種が育成されてきた。これらの品種は、我が国におけるイチゴの消費および栽培形態の特徴により、欧米のそれとは異なる独自の品種群を形成している。第一の特徴は、加工用消費が少なく大部分が生食で消費されることにある。生食用として消費者が店頭でイチゴを選択する基準は、第一に鮮度であり、色、つや、大きさなどがこれに続く。さらに、品種として定着するためには、食味の良さが重要になる。その結果、我が国では、外観や生果の食味を重視した育種が行われ、高糖度・低酸度で食味が非常に優れた品種群が育成された (森下 1994)。第二の特徴は、我が国で独自に発展した促成栽培と呼ばれる栽培体系にある。促成栽培では、まず、夏季高温期に植物体内窒素濃度の制御や低温・短日処理によって花芽分化の開始を促進する。次いで、秋には自発休眠が深まる前に保温を開始する。そして、冬季厳寒期に日長処理や植物ホルモン剤によって休眠が深まる

ことを抑制し、株のわい化を回避しながら収穫を続ける（本多 1977）。このような促成栽培用の品種には、高温期でも花芽を分化しやすい早生性と低温期でも生育を続ける浅い休眠性が求められる。

将来の育種においても、これらの二つの特徴を踏まえて、果色、つや、食味など果実品質が優れ、促成栽培に適した特性を持つ品種育成が主体になると考えられる。

一方、病害抵抗性については多くの育種機関において育種目標の一つに掲げられているが、果実品質や収量性の改良が優先される中で、二次的に評価する程度にとどまっている。体系的に取り組まれた病害抵抗性育種の事例は、奈良県農業試験場が育成した萎黄病抵抗性品種‘はつくに’（内藤 1982）と‘アスカウェーブ’（峯岸ら 1994）ならびに‘盛岡 16 号’の培養変異から選抜された黒斑病抵抗性品種‘アキタベリー’（Takahashi et al. 1992）など非常に少ない。しかし、近年、食品に対する安全志向の高まりとともに農薬使用量の低減が求められる中で、病害抵抗性品種に対し消費者の期待が高まりつつある。

Fig. 1 に示したように、イチゴ炭疽病に感染すると、ランナー、葉柄あるいは小葉に黒褐色の病斑が生じ、病斑が拡大すると葉柄やランナーは折損してその先端が枯れる。さらに、クラウン部が侵害されると株は萎凋し枯死する。分生胞子（Fig. 2）は水滴と共に飛散するため、イチゴ栽培の増殖・育苗期間にあたる梅雨期から夏季高温期に急速に蔓延し、苗不足の原因として大きな被害を引き起こす（山本 1971, 岡山 1989）。そればかりでなく、この時期に枯死を免れ、新葉の展開によって外見上正常に回復した場合でも、クラウン内部で菌糸の増殖が徐々に進行し、本圃に定植した後に萎凋・枯死することがある。このような萎凋・枯死症状は、保温開始後から収穫前に発生し、低温期に一時減少するが、3



A : Lesion on leaves



B : Breakage of petiole



C : Plant death in the field



D : Damaged field

Fig. 1. Symptom expressions of strawberry anthracnose.



Fig. 2. Conidiospore of strawberry anthracnose fungus (*Colletotrichum gloeosporioides*) and its germination.

月以降に再び増加する（岡山 1994）。生産者にとって、丹精こめて育てた株が収穫目前あるいは収穫中に枯死することになるため、経済的被害だけでなく大きな心理的ダメージになる。

我が国における炭疽病の発生は、1969年に徳島県の‘芳玉’で初めて確認され、*Colletotrichum fragariae* Brooksによる病害であることが山本・福西（1970）によって報告された。その後、岡山ら（1988）が発病株のクラウン部および培地上で子のう殻の形成を認めたことから、現在では、イチゴ炭疽病の病原菌は、完全世代が *Glomerella cingulata* (Stoneman) Spaulding et Schrenk, 分生孢子世代が *Colletotrichum gloeosporioides* Penzing とされている（岡山・辻本 1994）。*C. fragariae* と *C. gloeosporioides* は分類基準が曖昧で多くの特性が似ている（Smith et al. 1990, 岡山 1994）。

イチゴの炭疽病菌については、*C. fragariae* と *C. gloeosporioides* の他に *C. acutatum* と *C. dematium* がある。*C. acutatum* については我が国でも発生の報告があるが、この菌はクラウン部を侵害しないとされ急激な萎凋症状を発生させることもない（松尾 1994）。本論文では、特に断りのない限り、*G. cingulata*（分生孢子世代 *C. gloeosporioides*）による病害を対象とする。

1980年代になり、抵抗性品種の‘宝交早生’に代わり炭疽病に弱い‘麗紅’、‘女峰’、‘とよのか’、‘アイベリー’などの品種が全国的に普及するにともなって、本病は急速に蔓延した。‘女峰’と‘とよのか’は我が国のイチゴ生産を担う二大品種に成長し、炭疽病対策はイチゴ栽培における最重要課題の一つとなった。

そこで、本論文では、炭疽病に抵抗性を有し果実品質や栽培適応性など優れた形質を兼ね備えた新品種を効率よく育種することを目的として、第2章で炭疽病抵抗性について、第3章で果実品質と早晩性について、それぞれ遺伝特性の解明と選抜法の開発を行い、第4章では炭疽病

抵抗性と果実品質との間に遺伝的な相関がないことを確認した。そして、第 5 章では実際に炭疽病抵抗性高品質の新品種‘サンチーゴ’を育成した経過とその特性について述べ、第 6 章においてこれらの結果を基に総合的な考察を行った。

第2章 炭疽病抵抗性の遺伝特性と選抜法

第1節 炭疽病抵抗性に関する親子回帰と選抜反応

1 緒言

イチゴは、種子繁殖が可能な栄養繁殖性作物であり、ヘテロ性が高く、交配第1代で遺伝的分離が生じる。交配実生の中から栄養系選抜を行うだけで新品種を育成することができるため、実際の育種では F_2 以降の世代で選抜が行われることはほとんどない。このような背景から、イチゴの諸形質に関する遺伝学的研究は比較的少ない。炭疽病抵抗性に関しても、Gupton and Smith (1991) は主働遺伝子の関与を示唆しているが、野口・望月 (1990) による葉柄切片への接種試験の結果では連続的な変異であるとされ、その遺伝様式については、現在なお明確になっていない。

育種目標とする形質について遺伝様式を知ることは、育種規模の決定や選抜方法の選択のため非常に重要である。また、イチゴは種子繁殖も比較的容易であるため、単なる交配と F_1 の栄養系選抜だけでなく、種子繁殖世代を利用した遺伝解析や計画的な後代選抜による改良を行うことが可能である。

そこで本章では、炭疽病抵抗性について、交配親と F_1 実生の中の親子回帰および F_1 から F_2 世代への選抜反応を調べることにより遺伝解析を試みた。

2 材料および方法

試験2-1-1：炭疽病抵抗性に関する親子回帰

子房親に‘サンチャーゴ’，‘とよのか’，‘とちおとめ’，‘女峰’およ

び‘章姫’を，また，花粉親に‘宝交早生’，‘Dover’，‘あかしやのみっこ’，‘さちのか’および‘サマーベリー’を用い（Table 1），これらの間の交配から 25 組の全きょうだい実生集団（F₁）を得た．以下では，阿部ら（1993）に準じ，各交配組合せの F₁ 実生集団を家系という．各家系 18 株の実生を供試し，平均 17.5 株からデータを得た．1998 年 4 月 8 日に播種し，5 月 8 日に容量 360 ml の黒色ポリエチレンポット（商品名：ウェルポット）に鉢上げした．各親品種の栄養繁殖株はそれぞれ 10 株を供試し，7 月 7 日に実生株と同種のポットに植えた．これ以降，実生株と親品種の栄養繁殖株は同じ条件で管理した．

8 月 24 日，実生株と親品種の栄養繁殖株との間でクラウン径および展開第 4 葉の葉柄汁液の硝酸態窒素濃度に有意差がないことをあらかじめ確認し， 5.0×10^5 個/ml に調製した炭疽病菌胞子懸濁液を株当たり約 50 ml 噴霧接種した．気温 28 °C，相対湿度 100 % の室内に 1 昼夜置いた後，気温 26 °C の人工気象室内で管理した．1 週間ごとに 6 週間まで枯死株を調査し，それぞれ枯死までの週数を当該株の抵抗

Table 1. Strawberry cultivars used in Exp. 2-1-1 and their disease resistance indexes to anthracnose.

Cultivars ^z	Disease resistance index ^y
Sanchiigo	5.2 a ^x
Toyonoka	4.0 bc
Tochiotome	3.3 c
Nyoho	2.2 d
Akihime	2.2 d

Hokowase	4.6 ab
Dover	4.6 ab
Akashanomitsuko	3.8 bc
Sachinoka	3.6 c
Summerberry	3.1 cd

^z The upper five cultivars were used as female parents and the lower five cultivars as male parents.

^y The resistance index shows the number of weeks for which the plants survived after inoculation.

^x Different letters indicate significant differences by Duncan's multiple range test at the 5% level.

性指数とした。6週間後に生存していた株は全て指数7として試験を打ち切った。各親品種と各家系の平均値を求め、家系の平均値と中間親値（各家系の両親の平均値）との間で親子回帰を求めた。

なお、本章で一連の試験に接種源とした炭疽病菌（完全世代 *Glomerella cingulata*, 分生孢子世代 *Colletotrichum gloeosporioides*）は、三重県内農家圃場の発病株から常法によって分離した当研究部内の保存菌（菌株名 92032403）で、接種の都度、植物病理担当の研究者から菌株を譲り受け、ポテトデキストロース液体培地（以下、PDL培地という）で培養し、孢子懸濁液を調製した。接種は病害検定用の専用温室内で実施し、枯死株はビニール袋内に保管し試験終了後の残渣とともにオートクレーブで殺菌した後に廃棄した。温室内の排水は中性次亜塩素酸カルシウム（商品名ケミクロンG）で殺菌した後に廃棄した。

試験2-1-2：炭疽病抵抗性の選抜反応

‘女峰’×‘とよのか’，‘女峰’×‘宝交早生’および‘とよのか’×‘宝交早生’の3組の交配組合せを用い、これらの交配組合せごとに別々に試験を実施したうえで、最後に交配組合せによる選抜効果の違いについて考察した。

まず、F₁世代で抵抗性が高い株を選抜するため、1996年8月にF₁種子を播種し、各交配75株の実生苗を育成し越冬させた。翌年、各実生からそれぞれ3株を栄養繁殖によって増殖し、直径10.5 cmの黒色ポリエチレンポットで育成した（同一実生由来の栄養繁殖株の集団は遺伝的に同一であり、以下、これを系統という）。各F₁系統3株を1株ずつ3ブロックに分け、ブロックごとに、1997年7月30日、7月31日および8月13日に、それぞれ、 5.0×10^5 個/mlに調整した炭疽病菌孢子懸濁液を株当たり約20 ml噴霧接種し、試験2-1-1に準じた方法で抵抗性指数を求

めた。ただし、1昼夜の恒温恒湿処理後は自然温度条件のガラス温室内で管理した。得られた結果に基づいて、各交配 75 の F₁ 系統の中で、それぞれ、抵抗性指数が上位 16 % にあたる 12 系統ずつを選抜した。

次に、F₂ 世代を育成するため、1998 年 3 月に、各交配組合せで選抜した F₁ の 12 系統間で任意交配を行った。任意交配の方法は、各系統の蒴を採取して等量ずつ混合し得られた花粉を各系統に交配するものとした。採種した F₂ 種子は母本系統別に播種し、得られた実生の中からそれぞれ 5 株ずつランダムに選んで試験に用いた。ただし、各系統 1 株を混合して保存していた予備集団の中から‘女峰’×‘宝交早生’で 2 株が、‘とよのか’×‘宝交早生’で 1 株がそれぞれ混入してしまった。そのため、F₂ 実生集団の株数は‘女峰’×‘とよのか’は 60 株であったが、‘女峰’×‘宝交早生’では 62 株、‘とよのか’×‘宝交早生’では 61 株になった。

続いて、交配親、F₁ 世代および抵抗性指数上位 16 % の F₁ から育成された F₂ 世代の間で抵抗性程度を比較した。そのため、前述の F₂ 世代の実生株に加えて、交配母本である‘女峰’、‘とよのか’および‘宝交早生’の 3 品種は各 9 株を、F₁ 世代は、‘女峰’×‘とよのか’の 59 株、‘女峰’×‘宝交早生’の 68 株、‘とよのか’×‘宝交早生’の 60 株を供試した。供試株は栄養繁殖によって増殖して各 3 株の系統とした。1999 年 5 月 13 日に、無作為に配置した全株に炭疽病菌孢子懸濁液を噴霧接種し、試験 2-1-1 に準じた方法で抵抗性指数を求めた。ただし、人工気象室内の気温は 25 °C とし、接種 7 週間まで調査を継続し、7 週後の生存株に指数 8 を与えた。系統ごとに 3 株の平均値を求めて当該供試株の抵抗性指数とした。

1999 年に得られた結果から、F₁ 実生集団の中で全体の平均値と上位 16

%の平均値との差を選抜差 (i) とし, F_1 実生集団の平均値と F_2 実生集団の平均との差を遺伝獲得量 (ΔG) とした. 実現遺伝率 (h^2) は, 選抜差に対する遺伝獲得量の比率 ($\Delta G/i$) として算出した.

3 結果

試験2-1-1: 炭疽病抵抗性に関する親子回帰

交配親品種の抵抗性指数を Table 1 に示した. 子房親の抵抗性指数は 2.2 から 5.2 で, 花粉親では 3.1 から 4.6 であった.

抵抗性指数に関する各家系の平均値とそれぞれの中間親値との関係を Fig. 3 に示した. その結果, 両者の間には高い正の相関が認められた. また, 家系の平均値は, 中間親の値よりもわずかに小さくなる傾向があったが, 全体として対角線の近くに平行して分布した.

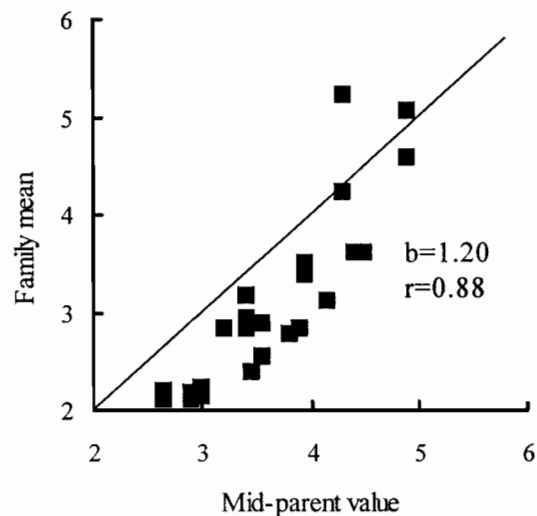


Fig. 3. Relationship of the disease resistance index to anthracnose between Mid-parent value and family mean in strawberry (Exp. 2-1-1).

b: Regression coefficient of offspring on Mid-parent.

r: Correlation coefficient between Mid-parent and

試験2-1-2: 炭疽病抵抗性の選抜反応

交配親, F_1 世代および抵抗性指数上位 16% の F_1 から育成された F_2 世代におけるそれぞれの抵抗性指数の分布と平均値ならびに実現遺伝率を Table 2 に示した. 交配親の抵抗性指数は, ‘宝交早生’, ‘とよのか’, ‘女

Table 2. Selection responses in the upward direction from F₁ to F₂ for resistance to anthracnose in three crosses between strawberry cultivars (Exp. 2-1-2).

		Resistance index ^z							Mean	Selection differential (i)	Genetic gain (ΔG)	h ^{2y}
		2	3	4	5	6	7	8				
Parent	Nyoho (S ^x)	5	4	0	0	0	0	0	2.44			
	Toyonoka (M)	2	2	2	3	0	0	0	3.67			
	Hokowase (R)	0	0	0	2	4	2	1	6.22			

Nyoho × Toyonoka	F ₁	9	22	16	9	2	1	0	3.59	1.83		
	(S × M) F ₂ ^w	5	19	14	11	8	1	2	4.15		0.56	0.30

Nyoho × Hokowase	F ₁	4	23	15	14	11	1	0	4.12	1.97		
	(S × R) F ₂	1	7	12	14	16	3	9	5.32		1.20	0.61

Toyonoka × Hokowase	F ₁	1	4	12	14	16	8	5	5.40	2.12		
	(M × R) F ₂	3	9	6	9	17	6	11	5.48		0.08	0.04

^z Plants survived for longer than 7 weeks after inoculation are scored 8, and those dead within 7 weeks are scored by the number of weeks for survival.

^y $h^2 = \Delta G / i$ ΔG : genetic gain, i : selection differential.

^x S, M and R are abbreviations for susceptible, medium and resistant to anthracnose, respectively.

^w F₂'s were derived from random matings among resistant F₁ seedlings of the top 16%.

峰’の順に高く、それぞれ、6.22、3.67 および 2.44 であった。

F₁世代の平均値は、‘女峰’ × ‘とよのか’、‘女峰’ × ‘宝交早生’ および ‘とよのか’ × ‘宝交早生’の順に高く、それぞれ 3.59、4.12 および 5.40 で、全て両親の間の値であった。F₁実生の分布は、3組とも単峰型の分布になった。

F₂世代の平均値は、すべて F₁世代の平均値を上回った。‘女峰’ × ‘とよのか’、‘女峰’ × ‘宝交早生’ および ‘とよのか’ × ‘宝交早生’ から推定された実現遺伝率はそれぞれ 0.30、0.61 および 0.04 となり、抵抗性が最も高いクラス（抵抗性指数 8）の実生出現率はそれぞれ 3.3%、14.5% および 18.0% であった。

4 考 察

(1) 交配親品種の抵抗性比較

試験 2-1-1 の検定結果では、‘サンチーゴ’、‘宝交早生’および‘Dover’の抵抗性が高く、‘とよのか’、‘あかしゃのみつこ’、‘さちのか’および‘とちおとめ’が中程度で、‘サマーベリー’、‘女峰’および‘章姫’が低かった (Table 1)。小林 (1994) は数人の研究者による検定結果を総括している。これによると、抵抗性中程度の品種では評価のばらつきがみられるが、抵抗性の高い品種あるいは低い品種では検定結果のばらつきが少なく評価はほぼ一致している。試験 2-1-1 からみてもこれらと矛盾することなく一致する結果が得られた。

(2) 遺伝様式の推定

Gupton and Smith (1991) は、雌雄 3 系統間の交配によって得られた 9 組の F_1 家系を用いて、葉柄の病斑の大きさ、萎凋および枯死を指数化して実生の炭疽病抵抗性を評価し、遺伝的な解析を行っている。その結果、発病指数の頻度分布が不連続で 2 つのピークを持っていたことから、主働遺伝子が関与していると推測している。しかし、野口・望月 (1990) は、111 品種の切断した葉柄を用いて菌の接種部から伸びる病斑長によって抵抗性を検定し、連続した頻度分布を得ている。本研究は病原菌を接種してから枯死するまでの週数を抵抗性指数としたものであるが、試験 2-1-2 において、 F_1 の頻度分布はすべて単峰型の分布になった。この結果は Gupton and Smith (1991) と異なり野口・望月 (1990) を支持するもので、炭疽病抵抗性は量的な遺伝様式を示す可能性が高いと考えられる。

試験 2-1-1 の結果、抵抗性指数について各家系の平均値とそれぞれの中間親値との間に高い正の相関が認められたことから、炭疽病抵抗性が遺伝的要因によって強く支配されていることは明らかである。家系の平

均値は中間親の値よりもがわずかに小さくなる傾向があったことから、抵抗性の低い側にわずかに優性効果のある可能性が示唆される。しかし、全体として家系平均値は対角線の近くに平行して分布していることから、優性効果は小さく、主として相加的効果高い遺伝子に支配されていると考えられる。

(3) 選抜反応

イチゴは栄養繁殖性作物であるが種子繁殖も容易であるため、 F_2 以降の種子繁殖世代でも選抜が可能である。この選抜の効果を知る上で、選抜反応の試験は実際の育種操作に類似しているので実用性の高い知見を得ることができる。

本試験の結果、抵抗性中程度の‘とよのか’と抵抗性の高い‘宝交早生’との交配後代では実現遺伝率(0.04)は低かった。これは、選抜を行う前の F_1 集団が既に平均5.40と高い抵抗性指数を有していたのに対し、抵抗性指数の上限が8であり、選抜の効果が現れにくいことが原因であると考えられる。実現遺伝率は低いものの、抵抗性指数8を示す系統の出現率は18.0%で3組の交配の中で最も高かった。したがって、交配母本として用いることができる適切な抵抗性品種が複数存在する場合には、これらを両親として用いることにより、後代において抵抗性の実生を高頻度で得ることが可能であるといえる。

3組の中で最も高い実現遺伝率(0.61)が得られたのは、罹病性の‘女峰’と抵抗性の‘宝交早生’の交配であった。また、この交配組合せでは抵抗性指数8を示す系統の出現率は14.5%と高かった。これらのことから、片親のみが抵抗性を示す場合でも、その後代から抵抗性の高い実生を選抜することは容易であると考えられる。

‘女峰’は罹病性品種、‘とよのか’は抵抗性が中程度の品種と評価

できるが、これらの交配後代においても、比較的高い実現遺伝率（0.30）が認められ、抵抗性指数が最も高い実生が 3.3 % 得られた。これは、抵抗性品種を交配母本として用いなくても、淘汰圧を加えながら種子繁殖世代を進めれば炭疽病抵抗性の高い系統が得られる可能性のあることを示している。

第 2 節 実生幼苗段階における炭疽病抵抗性個体の選抜法

1 緒 言

一般的なイチゴ育種では、交配によって変異を作り出し、実生の個体選抜に続いて栄養系選抜で優良系統を絞り込んでゆく。促成栽培条件での交配は、開花が見られる 11 月から翌年 5 月頃までいつでも可能であるが、2 月から 3 月頃に行うことが多い。得られた種子はすぐに播種でき、夏の育苗期間を経ると 9 月に定植して通常の促成栽培に準じて栽培することが可能である。そのため、交配の翌年には果実形質などを基準に選抜することができる。選抜された実生はランナーによって栄養繁殖され、2 年目以降の栄養系選抜に移行する。

育種の初期段階で劣悪な形質を有する個体を淘汰できれば、不要な系統を維持する必要がなく作業効率がよくなる。そのため、アブラナ科野菜やトマトなど多くの育種において、実生の生育初期段階で劣悪な形質を持つ個体の淘汰が試みられている（吉川 1993, 鈴木ら 1994）。

イチゴの炭疽病抵抗性について、Noguchi et al. (1994) は切除した葉柄を用いて実験室内で行う抵抗性評価法を開発した。また、Smith and Spiers (1982) は、鉢上げ後 6 ~ 8 週間育成した実生に対して直接炭疽病菌孢子懸濁液を噴霧接種する選抜法を示している。しかし、これらの方法では、通常の育種体系の中で数千株規模の実生を扱うことは難しく、初期のスクリーニング法として適していない。また、Smith et al. (1990) は苗齢が発病程度に影響するとしており、実生幼苗段階での選抜の有効性については明らかにされていない。

そこで、本章では、まず早期に選抜を行うことを目的として、鉢上げ後間もない実生幼苗と Smith and Spiers (1982) の方法に準じた成苗との間

で、孢子懸濁液の噴霧接種による抵抗性評価の比較を行った。次に、実生幼苗における抵抗性選抜を計画的に行うことを目的として、接種後の管理温度が淘汰圧に及ぼす影響を調査した。

2 材料および方法

試験2-2-1：実生の苗齢の違いによる枯死株率の比較

三重県科学技術振興センターで育成した10系統に対して罹病性の‘章姫’と抵抗性の‘サンチーゴ’をそれぞれ交配した20組の交配実生を用いた。なお、供試した母本系統の炭疽病抵抗性程度はTable 3に示した。

1997年5月20日に播種し、7月2日に容量75 mlの25連結ポット（商品名：キャネロンビーポット Y-25）に鉢上げして7月17日まで育成した実生幼苗と、容量340 mlの黒色ポリエチレンポット（商品名：ウエルポット）に鉢上げして8月8日まで育成した実生成苗とを比較した。幼苗区は各交配50株、成苗区は各交配18株を供試した。

幼苗区は7月17日（移植15

Table 3. The resistance indexes of strawberry clonal lines and cultivars used as parents in Exp. 2-2-1 and susceptibility to anthracnose.

Clonal lines and cultivars ^z	Disease resistance index ^y	Susceptibility
90091	2.8	Susceptible
9502403	4.5	Middle
9508007	5.3	Middle
9508201	5.7	Middle
9504201	5.8	Middle
9507501	6.2	Resistant
9508803	6.8	Resistant
9509908	6.8	Resistant
9509003	7.0	Highly resistant
9510005	7.0	Highly resistant
Akihime	2.8	Susceptible
Sanchiigo	6.3	Resistant

^z The upper 10 clonal lines were used as female parents and the lower two cultivars as male parents.

^y Plants survived for longer than 6 weeks after inoculation are scored 7, and those dead within 6 weeks are scored by the number of weeks for survival.

日後)に 4.0×10^5 個/ml, 成苗区は 8 月 8 日 (移植 37 日後)に 4.2×10^5 個/ml の炭疽病菌孢子懸濁液をそれぞれ噴霧接種した。接種後, 気温 28 °C 相対湿度 100 % に設定した接種箱に約 24 時間置いた後, 自然温度条件の病害検定専用ガラス温室内に配置した。

炭疽病による枯死株率を幼苗区と成苗区別に経時的に調査しながら, それぞれの枯死株率が 50 % 前後になった時点, すなわち, 幼苗区における接種 13 日後と成苗区における接種 20 日後に, それぞれ交配組合せごとに枯死株率を調べて, 幼苗区と成苗区との間で相関を調べた。

試験 2-2-2 : 炭疽病菌孢子懸濁液接種後の生育温度が実生集団への淘汰圧に及ぼす影響

(1) 選抜方法

F₁ 世代で炭疽病抵抗性個体を選抜するため, 罹病性の‘女峰’を子房親, 抵抗性の‘宝交早生’を花粉親にした交配実生を材料とした。1997 年 3 月 21 日の播種から, 途中 4 月 14 日に容量 75 ml の 25 連結ポットに鉢上げして, 4 月 21 日まで, 気温 20 °C 14 時間日長の人工気象室内 (以下本節では, 人工気象室内は, すべて, 相対湿度が 80 % 以上, 光合成有効放射が約 $370 \mu \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) で育成した。

4 月 21 日に 5.0×10^5 個/ml の炭疽病菌孢子懸濁液を噴霧接種し, 気温 28 °C, 相対湿度 100 % に設定した接種箱内に約 24 時間置いた。4 月 22 日から 4 月 30 日までの 8 日間, 20, 22, 24 および 26 °C に設定した人工気象室内で各区 25 株 4 反復計 100 株を温度処理した後, 容量 340 ml の黒色ポリエチレンポットに鉢上げして, 自然温度条件の病害検定専用ガラス温室内にランダムに配置した。その後, 枯死株数を調査しながら育成し, 6 月 27 日まで生存した株を選抜株とした。

(2) 検定方法

交配親の栄養繁殖株，病原菌を接種しないでガラス温室内で栽培した無選抜の実生株（無選抜株）および上記の各温度処理区選抜株の間で炭疽病抵抗性を比較するため，その抵抗性指数を検定した．供試株数は，交配親である‘女峰’と‘宝交早生’を各 7 株，無選抜株を 48 株，各温度処理区のすべての生存株（選抜株）とした．それぞれの株からランナーを発生させて栄養繁殖株各 2 株を育成し，栄養繁殖株各 1 株で構成した 2 つのブロックを設けて検定を行った．

第 1 ランナーで構成した第 1 ブロックを 7 月 14 日に，第 2 ランナーで構成した第 2 ブロックを 7 月 29 日に，それぞれ 5.0×10^5 個/ml の炭疽病菌孢子懸濁液を 1 株当たり約 20 ml 噴霧接種した．なお，この検定に用いた株は接種時のクラウン径が 7.2 から 9.0 mm であった．また，接種前に本葉 3 枚を残して摘葉した．噴霧接種直後から気温 28 °C 相対湿度 100 % の接種箱内に約 24 時間置いた後，排水を管理した露地条件で枯死までの期間を週単位で調査した．接種 6 週間後まで生存した株の抵抗性指数は 7 とし，それ以前に枯死した株には枯死までの週数を以て抵抗性指数として，供試株ごとに 2 ブロックの平均値を求めた．なお，排水は中性次亜塩素酸カルシウム（商品名：ケミクロンG）で殺菌した後に廃棄した．

3 結果

試験 2-2-1：実生の苗齢の違いによる枯死株率の比較

孢子懸濁液接種処理までに展開した本葉の数は，幼苗区が 5.2 枚，成苗区が 10.7 枚であった．

Fig. 4 に示したとおり，接種後の枯死株率の変化は，両区ともに S 字

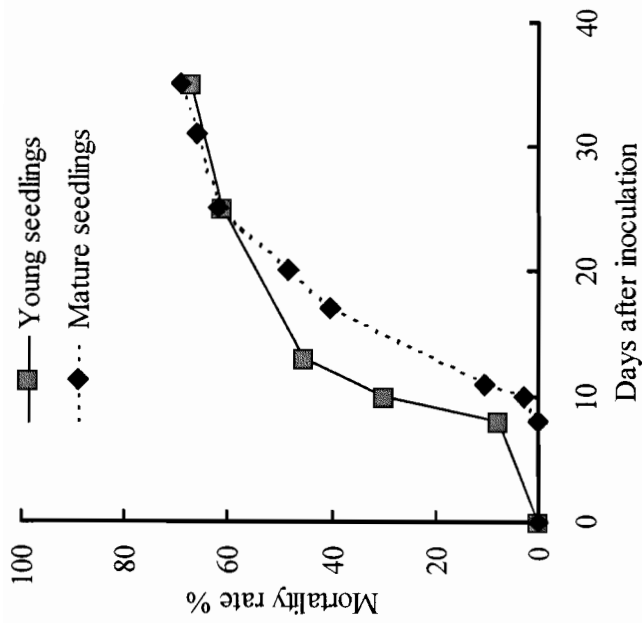


Fig. 4. Changes in the mortality rates of young and mature seedlings after spray inoculation with conidial suspension of anthracnose (Exp. 2-2-1). Data for 20 families were pooled. Young and mature seedlings were inoculated 15 and 37 days, respectively, after transplanting at the 2nd or 3rd true-leaf stage.

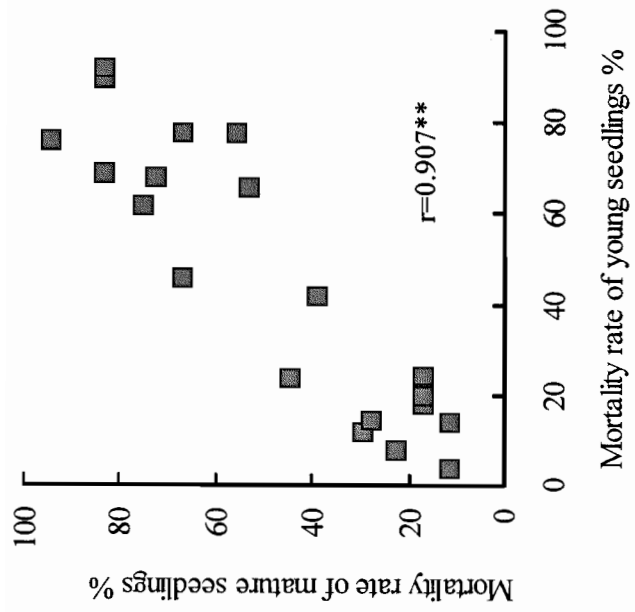


Fig. 5. Relationship of the mortality rates of progenies from 20 crosses between at the young and at the mature seedling stages, inoculated with conidial suspension of anthracnose (Exp. 2-2-1). Young and mature seedlings were inoculated 15 and 37 days after transplanting and evaluated 13 and 20 days after inoculation, respectively.

曲線を示した。幼苗区が接種 8 日後から 11 日後にかけて急激に増加したのに比べて、成苗区では増加速度がやや小さい傾向がみられた。

幼苗区と成苗区でそれぞれ交配組合せごとに枯死株率を求め、各交配組合せの値について幼苗区と成苗区との関係を調べたところ、両区の間には高い相関 ($r=0.907$) がみられた (Fig. 5)。

試験 2-2-2：炭疽病菌孢子懸濁液接種後の生育温度が実生集団への淘汰圧に及ぼす影響

接種 1 日後から 8 日間各区所定の温度で処理したところ、Fig. 6 に示すように、処理期間中の枯死株率は処理温度が高いほど急激に増加した。温度処理終了後の 2 日間も同様に処理温度が高いほど枯死株率が増加したが、その後は区間に大きな差はみられなくなった。6 月 27 日までに枯死した株数は、20℃区が 28 株、22℃区が 53 株、24℃区が 67 株、26℃

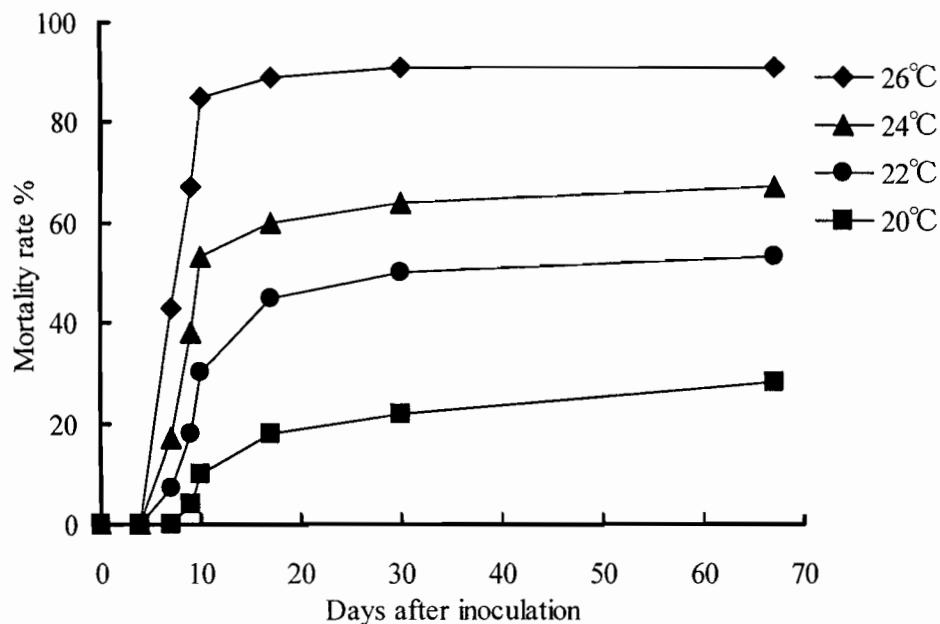


Fig. 6. Effects of temperatures to which the anthracnose-inoculated seedlings were exposed for 8 days after inoculation on the mortality rate of young strawberry seedlings (Exp. 2-2-2).

区が 91 株と、高温ほど多くなった。

各温度処理区の選抜株（6 月 27 日までの生存株 9 ～ 72 株）、無選抜株（48 株）および両親（各 7 株）について、それぞれ栄養繁殖して得られた 2 株の抵抗性を検定しその平均値を求め、抵抗性指数別の株数を Table 4 に示した。子房親である罹病性の‘女峰’は指数 2 と 3、花粉親である抵抗性の‘宝交早生’は指数 5 から 7 まで分布したのに対して、これらの交配によって得られた無選抜区の実生は指数 2 から 7 まで広く分布した。一方、選抜区においては、20℃区では指数 2 の株が存在していたが 22℃以上の高温区では指数 2 の株は存在しなくなり、高温区ほど指数の大きな株の占める割合が高くなる傾向が認められた。

そこで、無選抜区の株数と各温度選抜区で残存した株数を比較することによって、抵抗性指数別の選抜株率を次のように推定した。まず、各温度選抜区の供試実生数が 100 株であり、無選抜区の供試実生数は 48 株であったことから、両者を比較するため、無選抜区の指数別実生数を 100 株に換算して Table 4 の（ ）内に示した。次に、この無選抜区の 100 株に換算した指数別実生数に対して各温度選抜区における抵抗性指数ごとの選抜株数の割合を求め、これを指数別選抜率として Table 4 に示した。その結果、いずれの温度選抜区でも抵抗性指数が低いほど選抜率は低くなり、抵抗性指数が高い個体は高い割合で選抜される傾向があった。また、温度選抜区の間を比較すると、処理温度が高いほど抵抗性指数がより高い値の個体まで淘汰することができた。

4 考 察

Smith and Spiers (1982) は、本葉 1 枚で鉢上げした後 6 ～ 8 週間育成した実生を用いて、孢子懸濁液の噴霧接種による選抜を行っている。イチ

Table 4. Frequency distribution of disease resistance indexes in strawberry cv. 'Nyoho', 'Hokowase' and their cross seedlings that had been selected or non-selected for disease resistance to expose the indicated temperature for 8 days after inoculation (Exp. 2-2-2).

Disease resistance index ^z	Parental cultivar		Non-selected seedlings ^y (A)	Seedlings selected at ^x (B)			Selection rate for each index ^w (%)				
	'Nyoho'	'Hokowase'		20 °C	22 °C	24 °C	26 °C	20 °C	22 °C	24 °C	26 °C
2	5	0	9 (19)	4	0	0	0	21 c ^v	0	0	0
3	2	0	10 (21)	14	5	3	0	67 b	24 c	14 c	0
4	0	0	6 (13)	7	8	2	1	54 bc	62 b	15 c	8 a
5	0	1	9 (19)	17	10	5	4	89 ab	53 bc	26 c	21 a
6	0	3	6 (12)	11	11	7	0	92 ab	92 a	58 b	0
7	0	3	8 (16)	19	13	16	4	119 a	81 ab	100 a	25 a
Total	7	7	48(100)	72	47	33	9	—	—	—	—

^z Two clonal plants each of selected and non-selected seedling were used to evaluate the disease resistance. Plants survived for longer than 6 weeks after inoculation are scored 7, and those dead within 6 weeks are scored by the number of weeks for survival.

^y Non-selected seedlings were not inoculated and placed under the natural temperature. Numerals in parentheses show the number of seedlings with the respective indexes in a total of 100 seedlings.

^x The number of seedlings used for selection at the respective temperature was 100. After the temperature treatment for 8 days after the spray inoculation, seedlings were grown at the natural temperature. Survived seedlings were selected after 67 days from the inoculation.

^w Selection rates were calculated in each disease resistance index under each temperature condition (number of seedlings selected from 100 seedlings (B) / percentage of uninoculated seedlings (A in parentheses)).

^v Different letters within the column indicate significant differences by Duncan's multiple range test at the 5% level.

ゴ種子の発芽日数には大きなばらつきがあるので（山川・野口 1994），移植を行うことは，接種時の苗の大きさや密度を適度に揃える効果があると考えられる．一方，実際の育種作業においては多数の個体を扱うため，早期に目的外の個体を淘汰することが，その後の管理個体数を減少させて作業負担を軽減させることになる．そこで，本節では，移植後，株が活着したできるだけ早い時期に，抵抗性選抜を行うことを目的として試験を行った．

Smith et al. (1990) はイチゴ実生の苗齢が増すほど炭疽病抵抗性が強くなるとしている．試験 2-2-1 においても，成苗（移植 37 日後）と比較して幼苗（移植 15 日後）は急激に枯死株率が増加する傾向がみられ（Fig. 4），苗齢は発病程度に影響した．しかし，幼苗段階における抵抗性評価と成苗段階における抵抗性評価との間には高い相関がみられた（Fig. 5）．このことから，苗齢が揃った均一な苗を用いて検定すれば，幼苗段階でも，抵抗性の遺伝変異を相対的に評価できると考えられる．

試験 2-2-2 では，移植 7 日後の幼苗で炭疽病菌孢子懸濁液を接種した後，各区所定の温度処理を 8 日間施して，枯死しない生存株を選抜した．そして，これら選抜株から増殖した栄養繁殖株で抵抗性を検定したところ，無選抜の実生と比較して，4 つの温度選抜区はいずれも抵抗性の弱いクラスの株が少なく，選抜効果を明らかに認めることができた（Table 4）．

病原菌接種による選抜では，周辺圃場への汚染を回避しなければならない．炭疽病の場合，孢子は水滴と共に飛散するため，1) 噴霧接種時に孢子懸濁液が外部に飛散しないよう隔離した条件で接種を行う，2) 灌水飛沫が飛散しないよう底面給水等で栽培する，3) 排水や残渣は殺菌した後処理する，4) 選抜された株についても降雨のない隔離条件で栽培

するなど適切な管理条件を整える必要がある。このような条件を確保することができれば、幼苗段階における病原菌噴霧接種による抵抗性株の選抜は有効であると考えられる。

炭疽病は、葉身、葉柄やランナーに病斑を生じさせるだけでなく、クラウンへ侵入して株を萎凋枯死させる（山本・福西 1970）。山川ら（1990）は病斑の大きさと枯死株率は必ずしも一致しないとしており、池田（1987）の結果にも両者が一致しない品種が見られる。栽培上は葉身や葉柄の病斑の大きさよりも枯死が問題であり、また、枯死するか否かを評価することは作業的にも容易である。したがって、抵抗性の選抜に当たっては、枯死を判定基準とすることが実用的であると考えられる。

炭疽病の発病には、イチゴの苗齢、感染後の温度、湿度や窒素施肥量が強く影響している（岡山 1989, 1994, Smith and Black 1987）。試験 2-2-2 において、幼苗を用いたこと、移植後で実生の窒素吸収が盛んな状態にあったこと、接種後 24 時間、高温多湿条件に置いたことおよび試験期間が高温期であったことは、いずれも炭疽病が発生しやすい条件にあった。一般に、抵抗性の変異は遺伝的変異と環境変異からなり、環境変異は環境条件を均一にすることによって小さくできる。炭疽病の発生しやすい条件を保つことは、環境の影響による変異の幅を小さくする効果があると考えられる。

この様な条件下で、接種翌日から 9 日後まで 8 日間の生育温度を変えて試験したところ、温度が高いほど抵抗性指数がより高い値の個体まで淘汰することができた（Table 4）。株の枯死を選抜の基準とする場合でも、どの程度の抵抗性を持つ個体まで枯死させるかを人為的に制御することができれば、計画的な選抜を行うことができる。供試した実生は、罹病性の‘女峰’と抵抗性の‘宝交早生’を交配したものであり、無選

抜集団では両者の中間に平均値をもつ広い分布となった。20℃選抜区では罹病性の‘女峰’の分布域に近い指数3でも指数別選抜率が高く、逆に、26℃選抜区では指数7でもかなりの個体が淘汰された（Table 4）。この結果からみて、実生幼苗の抵抗性選抜における接種後の温度は22から24℃が適し、淘汰圧を強める場合にはそれよりも高温に、弱める場合は低温に管理することが適切と考えられる。

第 3 章 果実品質と早晩性に関する遺伝特性と選抜法

第 1 節 果実硬度に関する遺伝率と選抜反応

1 緒 言

イチゴ果実の市場評価では、食味、外観、大きさなどと並んで日持ち性や輸送性が重要視される。果実硬度は、これら日持ち性や輸送性に強く関与する重要形質である。そのため、果実硬度は重要な育種目標の 1 つとされ、‘さちのか’は従来 of 促成栽培用品種に比べ高い果実硬度を有する品種として育成された（森下ら 1997）。

果実硬度の遺伝については古くから研究されてきたが（Hansche et al. 1968, Spangelo et al. 1971, Barritt 1979）、これらは測定方法に問題があり十分な解析がなされていないとされ、門馬ら（1977）は果実硬度の測定方法を新たに開発した。さらに、門馬・上村（1985）は、この測定方法を用いて、雑種第 1 代あるいは自殖第 1 代と親品種との分散の比較から遺伝的な解析を試みている。しかし、我が国の主要品種を用いた研究は少なく、果実硬度の遺伝に関する知見は十分に得られていない。

‘宝交早生’は、かつて我が国の主要品種で炭疽病抵抗性を持っているが、果実が軟らかいことが大きな欠点の一つとされた。炭疽病抵抗性育種を進める際に‘宝交早生’を交配母本に用いることが有効と考えられたが、その場合、果実硬度の改良が課題となることが予想された。

そこで本試験では、総当たり交配の実生とその親を用いた果実硬度の遺伝率を、門馬・上村（1985）の方法を含む二つの方法で推定し、さらに、果実硬度の高い方向への選抜反応実験を行った。

2 材料および方法

試験3-1-1：総当たり交配による実生集団を用いた遺伝率の推定

三重県科学技術振興センターで育成した 1995 年度の三次選抜 16 系統の中から任意に選んだ 4 系統を交配親とし，それらの間の総当たり交配 16 組合せの実生集団を供試した．交配親系統の来歴，果実硬度および果皮硬度を Table 5 に示した．

交配して得られた種子を 1996 年 4 月 12 日に播種し，各家系 20 株の実生を 6 月 7 日に容量 360 ml の黒色ポリエチレンポットに鉢上げした．7 月 19 日に交配親系統の栄養繁殖株を 8 株ずつ上記と同種のポットに鉢上げし，以後，実生株と交配親栄養繁殖株は同一条件で育成した．これらを 9 月 18 日に定植し，慣行の促成栽培法（赤木・伏原 1989）に準じて栽培した．11 月 26 日から 2 月 12 日までに収穫した新鮮重 5 g 以上の全果実について，果実硬度および果皮硬度を測定した．

一連の試験において，果実硬度および果皮硬度は，物性測定器（フドー製レオメーター NRM-2010J-CW）により直径 3 mm の円柱形プランジャーを用いて，貫入速度 $60 \text{ mm} \cdot \text{min}^{-1}$ で測定した．果実硬度は，果皮を貫通する際に現れる第一のピークとした．また，果皮硬度は，門馬ら（1977）

Table 5. Clonal lines of strawberry used as parents in Exp. 3-1-1 and their fruit firmness and skin toughness.

Clonal lines	Pedigree ²	n	Mean ± SD (g)	
			Fruit firmness	Skin toughness
9310710	{Nyo x (To x Ai)} x (Ai x Ho)S	8	143.8 ± 18.7	89.9 ± 13.5
9312702	{NyoS x (Nyo x Ho)} x (Ai x Ho)S	8	94.7 ± 4.0	62.2 ± 2.8
9316901	{(Ai x To)S x (Ho x Nyo)S} x (Ai x Ho)S	8	128.7 ± 18.6	78.8 ± 16.1
9319101	{(Ho x To)S x (Ho x Nyo)S} x (Ai x Ho)S	8	106.1 ± 9.5	60.8 ± 9.2

² Nyo: 'Nyoho', To: 'Toyonoka', Ai: 'Aiberry', Ho: 'Hokowase', S: Self

の方法に準じて、第一のピークの後に現れる第一のボトムの値を果肉硬度とみなし、果実硬度から果肉硬度を減じた値として求めた。

調査果数が4個に満たない株については除外し、各家系平均17.8株と各交配親8株の各株平均値を統計分析に用いた。全実生苗の頻度分布と各家系別にみた実生苗の頻度分布について、それぞれ χ^2 検定で正規分布に適合するか否かを確認した上で、以下の二つの方法によって、果実硬度および果皮硬度の遺伝率を推定した。

1) 実生集団と両親の分散による遺伝率の推定

イチゴはヘテロ性が高い栄養繁殖性作物であるため、ランナー苗の増殖によって得られた親世代の分散は環境変異だけからなり、実生世代の分散には遺伝変異と環境変異の両方が含まれる。そこで、森下(1994)が示した次式によって、各家系における広義の遺伝率($H^2(1)$)を求めた。

$$H^2(1) = \frac{V_{F1} - (V_{P1} + V_{P2})/2}{V_{F1}} \quad [1]$$

ただし、 V_{F1} は実生苗の表現型分散、 V_{P1} と V_{P2} は親個体の表現型分散を示す。

2) 親子回帰による遺伝率の推定

Falconer and Mackay (1996)によると、任意交配集団では子の中間親への回帰直線の傾きである回帰係数がそのまま狭義の遺伝率の推定値となる。供試集団を任意交配集団とみなして、各家系の平均値と中間親値(各家系の両親の平均値)との間の親子回帰から狭義の遺伝率($h^2(2)$)を推定した。

試験3-1-2：果実硬度に関する選抜反応

試験3-1-1に準じた管理条件で、1994年に、‘女峰’×‘宝交早生’の

交配実生 39 株の中から，果実硬度の高い 8 株（20.5 %）を選抜した．

選抜株から F₂ 世代を育成するため，各 2 花ずつの蒴を採取して混合花粉を作成し，各選抜株に受粉して 8 組の交配を行った．得られた種子を 1997 年 3 月 22 日に交配組合せ別に播種し，気温 20 °C の人工気象室内で生育させた．交配組合せ別に実生各 9 株をランダムに選んで計 72 株を F₂ 実生集団とした．4 月 25 日に直径 10.5 cm の銀色ポリエチレンポットに鉢上げし，以後はガラス温室内で栽培した．

交配親，F₁ 世代および果実硬度上位の選抜集団から育成された F₂ 世代の間で果実硬度を比較するため，前述の F₂ 実生 72 株に加えて，交配親の‘女峰’と‘宝交早生’各 7 株，ならびに，F₁ 集団として‘女峰’×‘宝交早生’の実生 50 株を供試した．各供試株から発生したランナー各 3 株を容量 360 ml の黒色ポリエチレンポットに受け，7 月 11 日に親株とランナーを切り離して育苗した．9 月 17 日に定植し，慣行の促成栽培法に準じて管理した．

定植した株の頂果房第 1 番果から 3 番果まで収穫し，それぞれ果実硬度を測定した．供試株は栄養的に各 3 株に増殖してあるため，供試株別に合計各 9 果の平均値を求めて，次式によって実現遺伝率（h²(3)）を計算した．

$$h^2(3) = \frac{\Delta G}{i} = \frac{m_2 - m_1}{m_s - m_1} \quad [2]$$

ただし，選抜差を i ，遺伝獲得量を ΔG ，F₁ 集団の平均値を m_1 ，選抜集団に相当する F₁ の上位 20.5 % の平均値を m_s ，選抜集団から育成した F₂ の平均値を m_2 とし，すべて 1997 年度のデータから計算した．ただし，1997 年に供試した F₁ 実生は 50 株であり，その 20.5 % は 10.25 株に当たるため，上位 10 株のデータに加えて 11 株目のデータを 0.25 株分だ

け按分して計算した。

3 結果および考察

(1) 実生集団における果実硬度と果皮硬度の頻度分布

果実硬度と果皮硬度の各株平均値について、家系ごとに頻度分布の正規性を χ^2 検定によって検定したところ、1家系('9312702' × '9319101')の果実硬度を除いて、他は全て正規分布に適合するものとみられた (Table 6)。16組の家系を合集した全実生集団について、果実硬度と果皮硬度に関する実生の頻度分布を Fig. 7 に示した。両形質とも、ほぼ単峰型の分布となり、既往の報告と一致した (Shaw et al. 1987, 門馬・上村 1985)。阿部ら (1993) は、ニホンナシの果実熟期に関する家系内分布が単峰型の分布を示すことから、この形質の遺伝はポリジーンに支配されているとしている。したがって、上記の結果から、イチゴの果実硬度と果皮硬度も複数の遺伝子に支配された量的な遺伝様式を示す可能性が高いと考えられる。

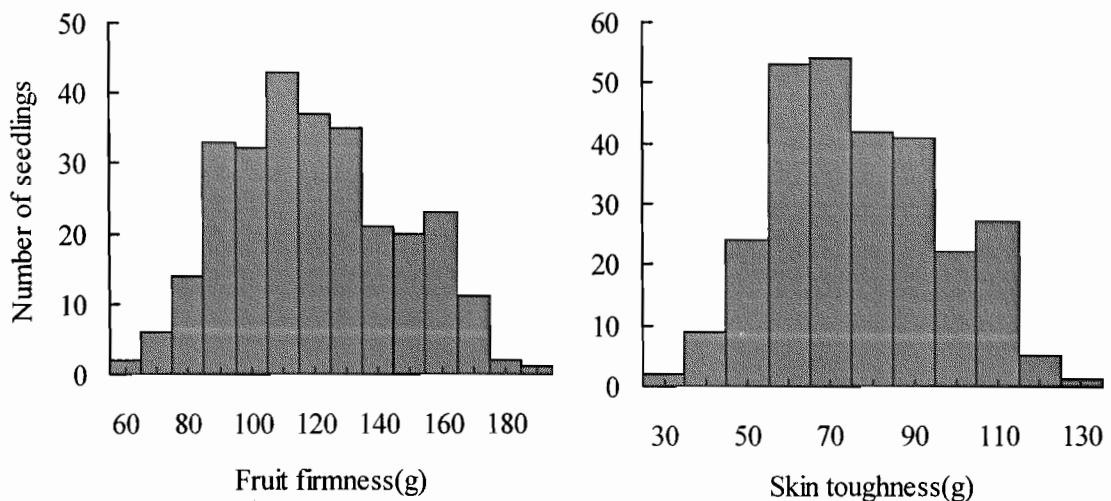


Fig. 7. Frequency distributions of fruits firmness (left) and skin toughness (right) in strawberry seedlings (Exp. 3-1-1).

Table 6. Mean values, standard deviation and broad-sense heritability of fruit firmness and skin toughness and skin toughness in each family of strawberry seedlings and relationship between fruit firmness and skin toughness (Exp. 3-1-1).

Family	n	Fruit firmness		Skin toughness		r between firmness and skin toughness		
		Mean \pm SD (g)	Normality ^z	H ² (1) ^y	Mean \pm SD (g)		Normality	H ² (1)
9310710 x 9310710	17	148.0 \pm 24.1	Y ^z	0.40	87.9 \pm 14.7	Y	0.16	0.93 ^{**x}
9310710 x 9312702	19	117.7 \pm 25.6	Y	0.72	77.1 \pm 19.5	Y	0.75	0.96 ^{**}
9310710 x 9316901	18	122.0 \pm 25.9	Y	0.48	73.9 \pm 20.5	Y	0.47	0.95 ^{**}
9310710 x 9319101	18	130.0 \pm 28.4	Y	0.73	80.0 \pm 20.0	Y	0.67	0.93 ^{**}
9312702 x 9310710	20	107.7 \pm 24.3	Y	0.69	68.9 \pm 17.9	Y	0.71	0.95 ^{**}
9312702 x 9312702	20	96.4 \pm 17.0	Y	0.95	61.4 \pm 12.4	Y	0.95	0.96 ^{**}
9312702 x 9316901	20	114.2 \pm 22.3	Y	0.63	74.2 \pm 15.7	Y	0.46	0.98 ^{**}
9312702 x 9319101	20	102.0 \pm 21.7	N	0.89	66.4 \pm 16.6	Y	0.83	0.95 ^{**}
9316901 x 9310710	16	131.9 \pm 23.9	Y	0.39	84.5 \pm 18.2	Y	0.34	0.93 ^{**}
9316901 x 9312702	20	111.4 \pm 23.7	Y	0.68	70.8 \pm 21.6	Y	0.71	0.96 ^{**}
9316901 x 9316901	15	126.8 \pm 29.7	Y	0.61	69.3 \pm 16.4	Y	0.04	0.93 ^{**}
9316901 x 9319101	15	125.6 \pm 19.8	Y	0.44	78.6 \pm 16.4	Y	0.36	0.96 ^{**}
9319101 x 9310710	19	116.3 \pm 25.4	Y	0.66	70.4 \pm 19.2	Y	0.64	0.95 ^{**}
9319101 x 9312702	19	101.5 \pm 22.6	Y	0.90	65.4 \pm 16.6	Y	0.83	0.96 ^{**}
9319101 x 9316901	15	114.7 \pm 28.3	Y	0.73	68.6 \pm 25.9	Y	0.74	0.95 ^{**}
9319101 x 9319101	14	97.1 \pm 24.9	Y	0.86	57.3 \pm 19.4	Y	0.77	0.97 ^{**}
Mean	17.8	116.5 \pm 27.7		0.67	72.2 \pm 19.9		0.59	0.95

^z Fitted (Y) and unfitted (N) to normal distribution (P<0.05).

$$^y H^2(1) = \frac{V_{F1} - (V_{P1} + V_{P2})/2}{V_{F1}} \quad V_{P1}, V_{P2} : \text{Variance of each parent. } V_{F1} : \text{Variance of } F_1 \text{ or } S_1.$$

^x Significant at the 1% level.

(2) 果実硬度と果皮硬度との相関関係

門馬・上村(1985)は、果皮硬度と果肉硬度の表現型相関が低かったことから、これらはほぼ独立に遺伝すると考察しているが、Table 6に示したとおり、試験 3-1-1では果実硬度と果皮硬度の間に相関係数 0.93以上の高い表現型相関がみられた。

果肉の硬さは日持ち性だけでなく食感にも大きな影響を及ぼすため適度な硬度が求められるが、果皮については日持ち性を高めるため硬いことが好ましい。しかし、果肉硬度と果皮硬度を分けて測定することは、単に果実硬度だけを測定するよりも煩雑な作業を要する。そのため、育種目標を果皮硬度の改良におく場合であっても、育種の初期から多数の個体で果皮硬度を測定することは困難である。試験 3-1-1で果実硬度と果皮硬度に高い表現型相関がみられたことから、果実硬度だけを基準として初期の選抜を進めても大きな問題はないと考えられる。

(3) 実生集団と両親の分散から推定された遺伝率

各家系における果実硬度と果皮硬度のそれぞれの平均値と標準偏差をTable 6に示した。これらの標準偏差を二乗して求めた各家系の分散とTable 5に示した各交配親の標準偏差から求めた分散を比較して、[1]式によって各家系別に広義の遺伝率($H^2(1)$)を算出したところ、果実硬度では0.39から0.95で平均0.67、果皮硬度では0.04から0.95で平均0.59となった(Table 6)。

(4) 親子回帰によって推定された遺伝率

果実硬度および果皮硬度における家系の平均値と中間親値との相関をFig. 8に示した。果実硬度では回帰係数、相関係数ともに0.90、果皮硬度では回帰係数が0.73、相関係数が0.80であった。

任意交配集団では、回帰直線の傾き、すなわち回帰係数がそのまま狭

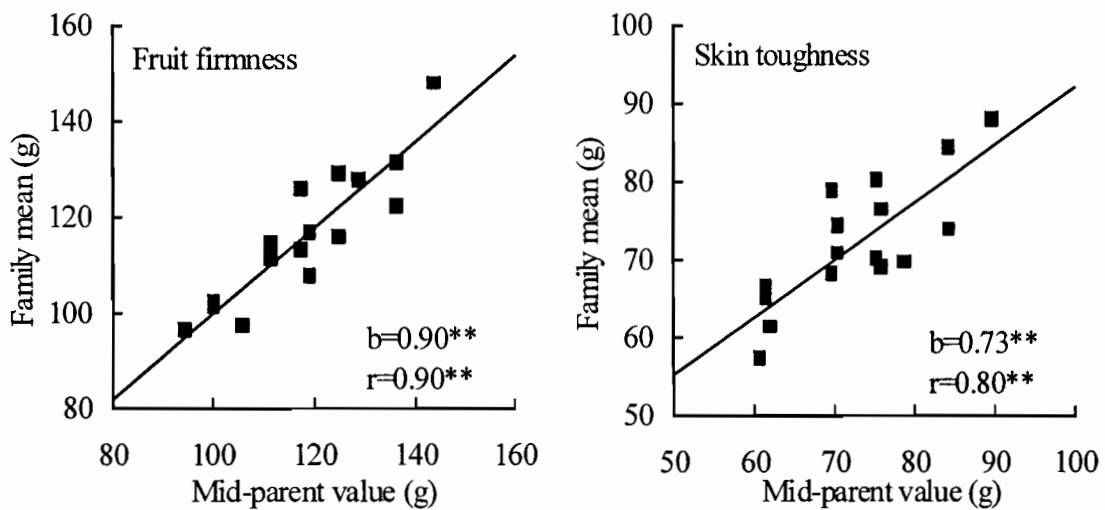


Fig. 8. Relationship between Mid-parent values and family means in firmness and skin toughness of strawberry fruit (Exp. 3-1-1).

b: Regression coefficient of offspring on Mid-parent.

r: Correlation coefficient between Mid-parent and offspring.

** : Significant at the 1% level.

義の遺伝率の推定値になることが知られており (Falconer and Mackay 1996), 特に栄養繁殖作物では, これに従って遺伝率を推定した多くの研究がある (阿部ら 1993, 森下 1994, 荻原ら 1998). 本試験で供試した F_1 集団は総当たり交配から得られたもので任意交配集団とみなすことができる. そこで, 親子回帰によって遺伝率を推定したところ, 果実硬度および果皮硬度の狭義の遺伝率 ($h^2(2)$) は, それぞれ 0.90 および 0.73 となった.

(5) 選抜反応によって推定された実現遺伝率

‘女峰’ × ‘宝交早生’ の交配実生を用いて, 果実硬度が高い方向へ選抜した選抜実験 (試験 3-1-2) の結果を, Fig. 9 に示した.

F_1 の果実硬度の平均値は 86.1 g, 上位 20.5 % の果実硬度の平均値は 114.4 g で, 両者の差にあたる選抜差は 28.3 g であった. 硬い方向に選抜した F_2 の果実硬度の平均値は 98.4 g で, 遺伝獲得量は 12.3 g であった.

これらから，[2]式によって推定した実現遺伝率 (h^2 (3)) は 0.43 であった。

(6) 遺伝率推定方法の比較

遺伝率の算出にはいくつかの方法があり，イチゴの果実硬度についても多くの報告がみられる。実生集団と両親の分散から推定する方法では，門馬・上村(1985)が果皮硬度の広義の遺伝率を 0.46 から 0.95 としている。親子回帰による方法では，果実硬度の狭義の遺伝率を Hansche et al. (1968) が 0.46, Barritt (1979) が 0.49 から 0.67 としている。

本試験ではこれら二つの方法に加えて選抜反応による実現遺伝率の推定を試み，あわせて三つの方法で得られた遺伝率を Table 7 にまとめた。いずれの方法においても，果皮硬度の遺伝率は

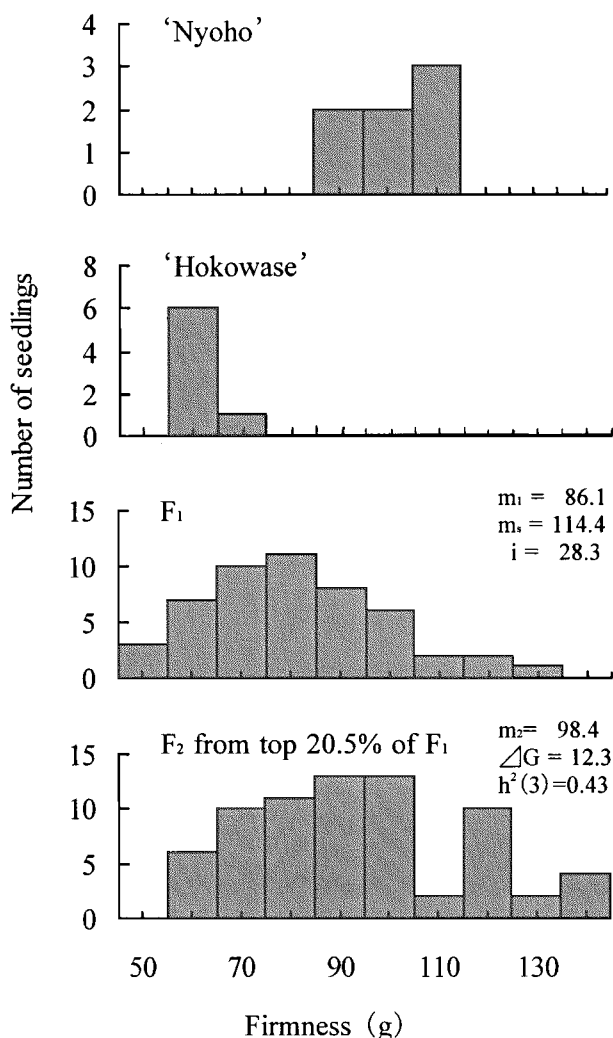


Fig. 9. Frequency distributions of fruit firmness for parents, F_1 plants and F_2 progenies from the top 20.5% of F_1 plants ranked (Exp. 3-1-2).

m_1 : Mean of the F_1 plants.

m_s : Mean of the top 20.5% of F_1 plants in terms of the fruit firmness.

m_2 : Mean of the F_2 plants derived from the top 20.5% of F_1 plants in terms of the fruit firmness.

i : Selection differential.

ΔG : Genetic gain.

$$h^2(3) = \frac{\Delta G}{i} = \frac{m_2 - m_1}{m_s - m_1}$$

Table 7. Heritabilities of fruit firmness and skin toughness in strawberry estimated from three ways.

Character	Exp. 3-1-1		Exp. 3-1-2
	Variance component of P and F _i (S _i) in each family	Parent-offspring regression	Selection response
	H ² (1) ^z	h ² (2) ^y	h ² (3) ^x
Fruit firmness	0.39 - 0.95	0.90	0.43
Skin toughness	0.04 - 0.95	0.73	—

$$^z H^2(1) = \frac{V_{F1} - (V_{P1} + V_{P2})/2}{V_{F1}} \quad : \text{ from Table 6.}$$

$$^y h^2(2) = \text{Regression coefficient of offspring on Mid-parent from Fig. 8.}$$

$$^x h^2(3) = \frac{\Delta G}{i} = \frac{m_2 - m_1}{m_s - m_1} \quad : \text{ from Fig. 9.}$$

果実硬度のそれに比べて小さくなった。これは、果皮硬度が果実硬度と果肉硬度との差から算出されるため、単に果実硬度を測定するよりも測定誤差が増大するためと考えられる。

遺伝率は、対象とする集団や算出方法によって異なった値になる（鶴飼 1974）。選抜反応によって実現遺伝率を推定するためには、2世代に亘る試験を行う必要があり、時間と労力面からこれを実施することは容易でない。しかし、淘汰圧を加えて世代を進める実際の育種操作によって得られるもので、最も実用性が高いと考えられる。

親子回帰による遺伝率は中間親に対する家系平均値の回帰によって求められるものである。栄養繁殖性のイチゴにおいては家系平均値だけでなく家系内の分散についても考慮しなければならないが、親子回帰による遺伝率はこれを考慮していない。しかし、集団全体に関する育種的改良の可能性を概観的に評価する場合には有効であろう。

イチゴは栄養繁殖と種子繁殖の両方が容易であり、栄養繁殖した交配

親と実生集団を同時に栽培することができる。そのため、実生集団と両親の分散を用いて遺伝率を推定することは比較的容易である。これは広義の遺伝率にあたるが、イチゴはヘテロ接合体であっても栄養繁殖で品種とすることが可能であるため、広義の遺伝率も利用価値が高い。また、この方法は家系ごとに算出できるため、交配組合せごとに育種的改良の可能性を比較することができる。

このように、いずれの方法によって推定された遺伝率も育種的改良の難易度を評価する指標として用いることができる。本試験では、3つの方法のいずれによっても比較的高い遺伝率が得られたことから、供試集団から適度の果実硬度を有する系統を効率的に選抜することが可能であると考えられる。

第 2 節 交配実生集団における高糖度実生出現率の推定 (試験 3-2)

1 緒言

イチゴ果実の糖度は食味に關与する重要形質である。特に、我が国では、食味を重視した育種が進み、ヨーロッパや北アメリカの品種群に比べ高糖度の品種群が形成されている (森下 1994)。消費者は、いっそう食味の良い品種を求める傾向があり、今後、さらに糖度の改良を進める必要がある。

交配育種によって果実糖度の改良を行う際に、育種的な改良の可能性を探るうえで遺伝率は有効な指標となる。そのため、糖度の遺伝率は多くの研究者によって報告されている (Show et al. 1987, 森下 1994)。

しかし、栄養繁殖性作物では、交配によって出現した変異を栄養繁殖してそのまま品種にすることができるため、単に遺伝率だけでなく実生集団の分散についても考慮する必要がある。そのため、Yamada et al. (1997) は、カキの糖度について、交配に用いる中間親値から予測される実生集団の平均値と集団内の分散を基にして、育種目標を超える遺伝子型値を持つ実生の出現率を予測している。

本節では、育種規模の計画設定に利用する目的で、イチゴの糖度に関して Yamada et al. (1997) の方法を適応し、目標値以上の糖度を有する実生出現率の推定を試みた。

2 材料および方法

三重県科学技術振興センターにおけるイチゴ育種集団のうち、2002年の交配親 35 系統の中から Table 8 に示した 9 系統をランダムに選んだ。これらの系統は、‘アイベリー’、‘宝交早生’、‘女峰’および‘とよの

か’を起源とし、3から5世代に亘って選抜と選抜系統間の交配を繰り返す。さらに、‘あかしゃのみつこ’、‘章姫’、‘アスカウェイブ’および‘とちおとめ’を交配親に加えて2から3世代の選抜と選抜系統間の交配を進めて得られた。各世代では、炭疽病抵抗性について幼苗段階で予備選抜を行った後、本圃において早晩性ならびに食味や糖度など果実品質を相対的に評価して選抜を行った。これらの系統を、子房親4系統と花粉親5系統に分けて交配を行い、‘0005101’×‘0005202’を除く、19組の全きょうだい家系を得た。

交配親系統の栄養繁殖は、ランナー株を直径10.5 cmのポリエチレンポットに受け、7月16日に親株から切り離すことによって行った。実生株は、5月29日に播種し、7月11日に交配親系統の株と同種のポットに鉢上げした。9月30日に、交配親系統については各系統8株、交配実生については1実生1株とし各家系8株を、ガラス温室内に完全無作為化法で定植した。収穫開始から翌年3月6日までに収穫した全果実を-30℃で凍結保存し、4月4日に株ごとに合集して解凍滲出液のBrix値を測定した。なお、本節では、交配親を栄養繁殖した各集団を交配親系統、各交配組合せの実生集団を家系、全家系の集団を実生集団、そして、各交配組合せの両親の平均値を中間親値と表現する。

Yamada et al. (1997)の方法に従い、実生集団の株ごとのデータについて、次のモデル式によって分散分析を行った。

$$Y_{ij} = \mu + \beta X_i + d_i + w_{ij}$$

ただし、 μ は総平均値、 β は家系平均値の中間親値に対する回帰係数、 X_i は*i*番目の家系の中間親値、 d_i は*i*番目の家系における家系平均値の家系自体の影響による回帰からの偏差、 w_{ij} は*i*番目の家系における*j*番目の実生の家系内分離による回帰からの偏差を表す。

3 結果および考察

供試した交配親系統の Brix 値を Table 8 に示した. 子房親は 9.2 から 10.7, 花粉親は 10.0 から 11.7 であった. 森下 (1994) は, 我が国の品種 104, 北アメリカの品種 70 およびヨーロッパの品種 36, 合計 210 品種の Brix 値を調査し, 最高が 10.0, 最低が 3.2, 平均 7.4 で, 変動係数が 0.15 であったとしている. これらの品種群と比較して, 供試系統の Brix 値は, 相当地に高いレベルにある.

イチゴはヘテロ性が高い栄養繁殖性作物であるため, F_1 で遺伝的変異を持つ実生集団を得ることができる. 実生集団の中から優れた株を選抜し栄養的に増殖することによって新品種を育成することが可能である. そのため, イチゴの育種においては, 家系集団の分布の中で最も優れた株が 1 株得られればよいことになり, 単に遺伝率だけでなく家系内の分散が大きな意義を持つ. Yamada et al. (1997) は, カキの糖度について, 選抜水準の基準値を超える遺伝子型を有する交配実生について出現率を予測している. この方法をイチゴの糖度に適応し, 以下, Yamada et al. (1997) の方法に従って解析を進める.

Table 8. Contents of Soluble solids in strawberry clonal lines used in Exp. 3-2.

	Clonal line	Brix value	SD
Female parent	0005101	9.2	0.46
	0007101	9.7	0.65
	0028002	10.7	0.32
	0030701	10.7	0.51
Male parent	0005202	10.4	0.83
	0023001	10.5	0.32
	0023302	11.7	0.62
	0024102	10.0	0.34
	0033101	10.1	0.55

実生株の Brix 値について、Hartley の方法によって各家系における家系内分散の均一性について検定したところ、5%水準で有意な差は認められなかった。そこで、家系を要因とする一元配置分散分析を行い、

実生集団における全分散を家系間分散と家系内分散に分割したところ、家系間に 5%水準の有意差が認められた (Table 9)。さらに、中間親値に対する家系平均値の回帰分析を行い、回帰式を得るとともに、

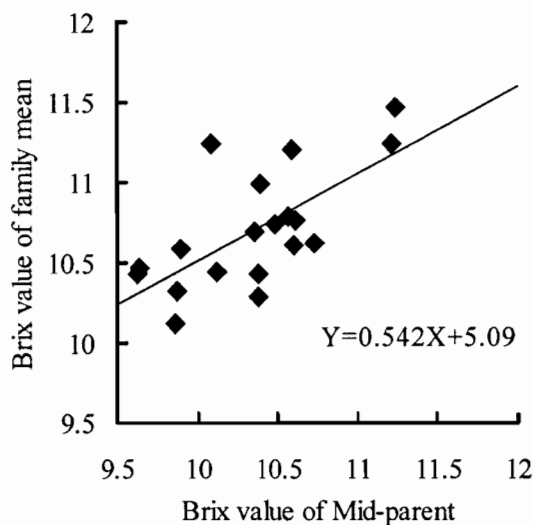


Fig. 10. Relation between Mid-parent and family mean for soluble solids content in strawberry fruit (Exp. 3-2). Each value represents the mean of eight seedlings from each cross. n=19.

家系間分散を回帰によって説明される分散と回帰によって説明されない分散に分けた。その結果、中間親値に対する家系平均値の回帰式は、

$$Y = 0.542 X + 5.09$$

となり (Fig. 10), 回帰による変動は 1%水準で有意であった (Table 9)。

一方、交配親系統間で一元配置分散分析を行った結果を Table 10 に示した。系統間には 1%水準で有意差がみられた。各系統は栄養繁殖によって得られ遺伝的変異がないとみなせる集団であるため、系統間の分散は遺伝子型の違いによるもので、交配親の系統内分散は環境分散である。本試験は、交配親系統と各家系の実生を同一条件で試験しており、交配親系統間でみられた環境分散を実生集団の家系内環境分散 (σ^2_{we}) とみなすことができる。そこで、実生集団の家系内分散 (σ^2_w) から家系

Table 9. Analysis of variance for soluble solids content in 152 seedlings from 19 families (Exp. 3-2).

Source of variation	Sum of square	df	Mean square	F value	Expected MS
Between-family	19.5859	18	1.0881	1.94*	$\sigma^2_w + 8 \sigma^2_b$
Regression ^z	8.8287	1	8.8287	13.95**	$\sigma^2_w + 8 \sigma^2_d + 144 \sigma^2_T$
Residual	10.7572	17	0.6328		$\sigma^2_w + 8 \sigma^2_d$
Within-family	74.7988	133	0.5624		σ^2_w
Total	94.3847	151			

^z Regression of family mean on Mid-parent.

* and ** indicate significance at the 1% and 5% level, respectively.

Table 10. Analysis of variance for soluble solid content in parental clones (Exp. 3-2).

Source of variation	Sum of square	df	Mean square	F value
Between-clone	32.2911	8	4.0364	12.34**
Within-clone	20.6088	63	0.3271	
Total	52.8999	71		

** indicate significance at the 1% level.

Table 11. Estimates of variance components (Exp. 3-2)

Variance component	Estimate	%
Between-family (σ^2_b)	0.0657	10.5
Regression (σ^2_T)	0.0569	9.1
Residual (σ^2_d)	0.0088	1.4
Within-family (σ^2_w)	0.5624	89.5
Genetic (σ^2_{wg})	0.2352	37.5
Environmental (σ^2_{we})	0.3271	52.1
Total (σ^2_T)	0.6281	100

内環境分散 (σ^2_{we}) を引いて家系内遺伝分散 (σ^2_{wg}) を 0.2353 とした。

Table 9 と Table 10 の結果から各分散成分を計算し、Table 11 にまとめた。全分散 (σ^2_T) のうち、家系内分散 (σ^2_w) は 89.5 % を占め、家系間分散 (σ^2_b) は 10.5 % と小さかった。このことは、実生の Brix 値には、家系の影響は小さく、家系内の分離と環境変異が大きいことを示している。

家系間分散 (σ^2_b) のうち、回帰によって説明される分散 (σ^2_r) がほとんどを占め、回帰によって説明されない分散 (σ^2_d) は非常に小さかった。このことは、実生集団における家系による差異は、ほとんどが家系平均値の中間親値に対する回帰で決定されており、回帰式によって中間親の値から家系平均値を精度良く予測できることを示している。

家系内分散 (σ^2_w) については、全分散 (σ^2_T) の 37.5 % が家系内遺伝分散 (σ^2_{wg}) で 52.1 % が家系内環境分散 (σ^2_{we}) であった。

実生集団の全分散 (σ^2_T) のうち、回帰によって説明されない分散 (σ^2_d) を除く分散、すなわち、回帰によって説明される分散、家系内遺伝分散および家系内環境分散が 98.6 % を占めた。このことは、実生集団における Brix 値は育種家が把握できる要因によりほとんどが決定されていることを示し、これらの要因により交配によって生じる実生の値を高い精度で予測できることを示している。

イチゴは栄養繁殖性作物であり、家系平均値だけでなく家系内分散を無視することはできない。交配実生株の遺伝子型値は、それぞれ中間親値から回帰式で予測された家系平均値のまわりに家系内遺伝分散 (σ^2_{wg}) を分散として正規分布すると考えることができる。そこで、育種目標とする Brix 値の選抜水準を 10.5, 11.0 および 11.5 の 3 段階として設定し、それぞれ、選抜水準の Brix 値よりも上側に分布する比率を Hastings の近似式によって計算し Fig. 11 に示した。目標とする Brix 値を 11.0 とす

ると、その値を越える遺伝子型値を持つ実生の出現率は、中間親値が 10.0, 10.5 および 11.0 の場合、それぞれ、15.9, 33.0 および 54.7 %であった。

Yamada et al. (1997) の方法は、各家系内分散の間に差がないことを前提にしているため、分散に偏りが生じる形質に用いることは困難であるが、関与する遺伝子

の間でその平均効果が等しいと推定できる量的形質に関しては、育種目標とする選抜の基準値を越える遺伝子型を有する実生の出現率を交配親とする両親の値から予測する方法として有効である。イチゴの糖度については、関与する遺伝子数やその効果に関する研究はみられないが、本試験で各家系における家系内分散の間に均一性が確認されたことから、Yamada et al. (1997) の方法を用いることができると考えられる。

実生集団の全分散 ($\sigma^2_T = 0.6281$)のうち、環境分散 ($\sigma^2_{we} = 0.3271$)を除いた遺伝分散は 0.301 であり、全分散に占める遺伝分散の割合で示される広義の遺伝率は 0.48 であった。供試した交配親系統は、糖度に関する育種的改良が相当に進んだ集団であると言える。それにもかかわらず、この集団で比較的高い遺伝率が得られたことから、他の形質との相関を無視して考察すると、イチゴにおいて糖度に関する育種的改良の効果は比較的高いと考えられる。

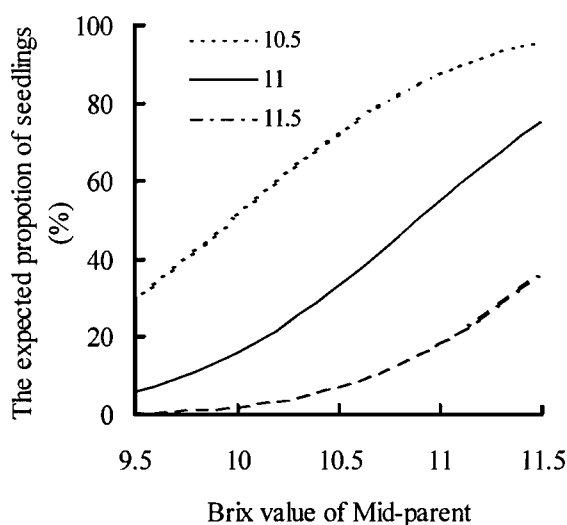


Fig. 11. The expected proportion of strawberry seedlings having genotypic values exceeding critical Brix values 10.5, 11.0 and 11.5, predicted from Mid-parents (Exp. 3-2).

以上の結果から、イチゴの糖度に関して、Yamada et al. (1997) の方法を用いて交配親の糖度を基に当該の交配実生集団で目標値以上の糖度を有する実生出現率を推測できることが明らかになった。これは、実生の育成規模を計画する際、有効に利用することができる。

第3節 花芽形成期と果実肥大期の温度がイチゴ果実の果実重に及ぼす影響とその品種間差異

1 緒言

イチゴ栽培では、収穫調整労力を軽減するために、大きな果実を生産することが重要とされる。イチゴの果実重には品種間差があり遺伝的な影響が存在することは明らかであるが、一方で、季節変化や栄養条件など様々な環境要因が関与している。イチゴの収穫期間は長期に亘るため、安定的な大果性品種を育成するには、様々な要因の中で特に季節変化の大きい温度の影響について明らかにしておく必要がある。

イチゴの果実重は、温度が高いほど小さくなる。従来、この原因は、果実成熟期の温度が高いほど早く成熟し果実の肥大率が小さいうちに収穫されるためとされてきた(伊東 1965, 森下・本多 1985, 野口・山川 1988, 熊倉・宍戸 1994)。しかし、イチゴの果実重は果托の肥大だけでなく、そう果数の影響を受けており、そう果数が多いほど果実重は大きくなることが知られている(Abbott et al., 1970)。そのため、果実重と温度との関係を明らかにするためには、そう果数への温度の影響も調べる必要がある。しかし、そう果数が決定される花芽形成期の温度条件に関する研究はみられない。

そこで、本章では、まず、花芽形成期の温度がイチゴ果実のそう果数と果実重に及ぼす影響を明らかにするため3つの試験を行った。さらに、その品種間差を明らかにする目的で、5品種を花芽形成期から果実成熟期に異なる温度条件で栽培し、果実重、果実当たりのそう果数および果托肥大量における温度反応の品種間差異を比較した。なお、本節では花芽形成の各ステージを明確にしておく必要があるため、その画像を Fig.

12 と Fig. 13 に示した。

2 材料および方法

試験3-3-1：花芽分化開始後から果実成熟までの温度条件が果実当たりのそう果数に及ぼす影響

材料には‘女峰’を供試した。1993年7月8日にランナー株を直径10.5 cmのポリエチレンポットに植えて育苗し、8月12日から9月9日まで25/12℃（昼/夜）8時間日長（以下、人工気象室内の光合成有効放射はすべて約 $370 \mu \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ）で花芽分化促進処理を行った。9月9日に3株を調査して頂花の雄ずい形成期（Fig. 12 - G）であることを確認した後、容量9 lの黒色ポリエチレン製ポットに1株ずつ定植した。

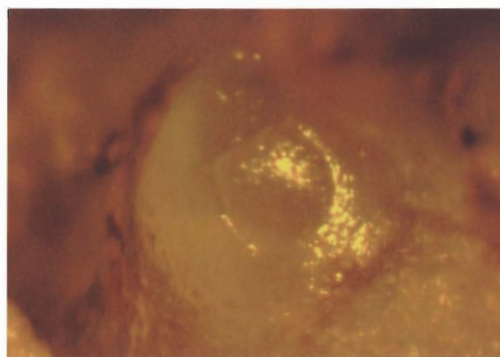
32/27℃、28/23℃、24/19℃、20/15℃および16/11℃（昼温/夜温）の5つの試験区を設け、12時間日長の人工気象室内に上記の定植株を配置した。各区6株ずつ供試し、各株とも第1果房の頂果から開花の早い順に5個の果実について、果実成熟後にそう果数を調査した。果実当たりのそう果数は、切断した切片ごとに数え、合計することによって求めた。なお、32/27℃区と28/23℃区の一部では成熟に至らない果実がみられたが、それらについては実体顕微鏡を用いてそう果数を数えた。

試験3-3-2：花芽分化開始後から出蕾までの温度条件が花芽形成の進行程度、果実当たりのそう果数および果実重に及ぼす影響

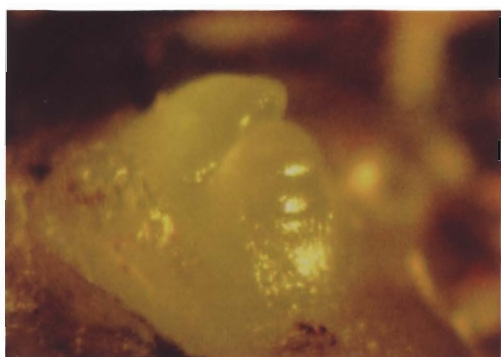
‘女峰’と‘とよのか’を供試した。1994年7月11日にランナー株を直径10.5 cmのポリエチレンポットに植えて育苗し、8月22日から9月13日まで25/15℃（昼/夜）、8時間日長で花芽分化促進処理を行った。9月12日に各品種3株ずつ花芽を調査して、‘女峰’では頂花のがく片形成期（Fig. 12 - F）、‘とよのか’では頂花の雄ずい形成初期（Fig. 12 - G）



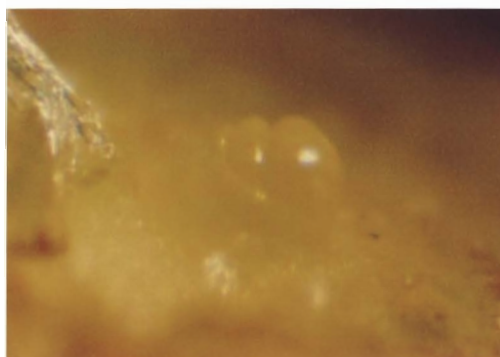
A: Vegetative growth (0)



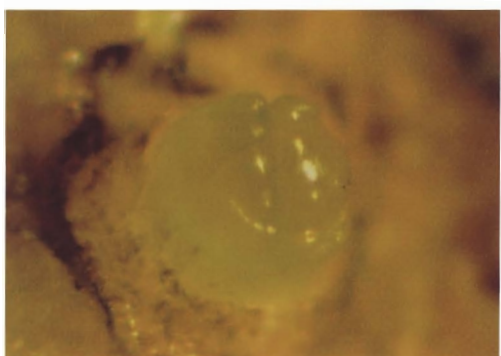
B: Floral initiation (0)



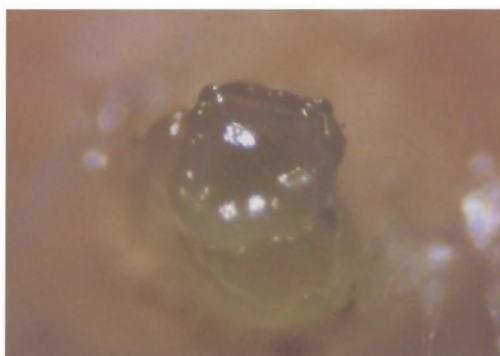
C: Protuberance of flower bud (0)



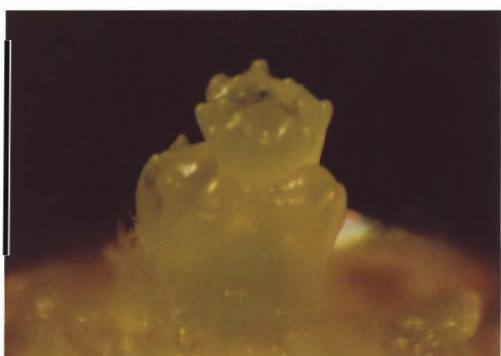
D: Separation between primary and secondary flower primordia (0)



E: Division of floret primordia (1)

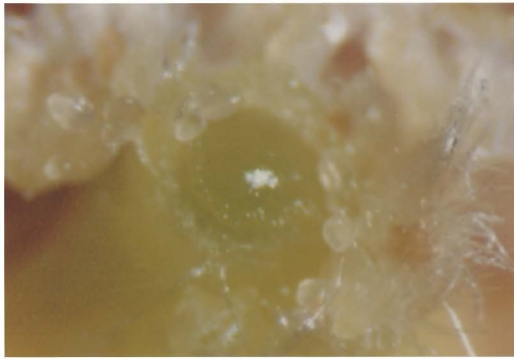


F: Sepal differentiation (2)

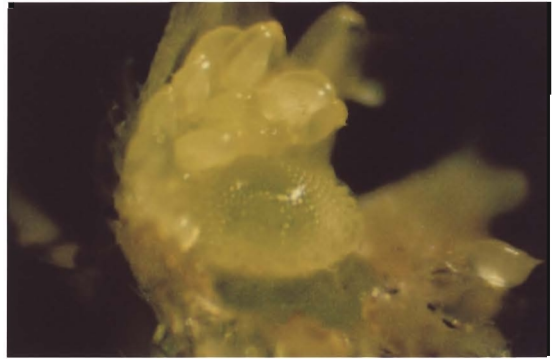


G: Stamen differentiation (3)

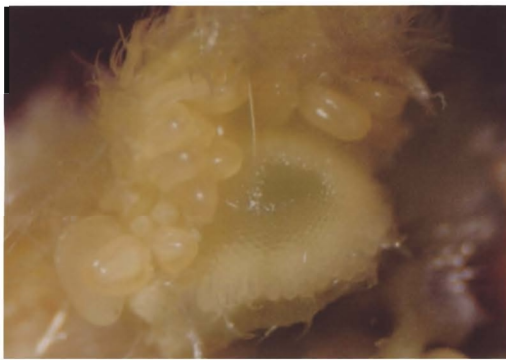
Fig. 12. Floral development on strawberry. Figures in parenthesis show indexes of floral developmental stages used in Exp. 3-3-2.



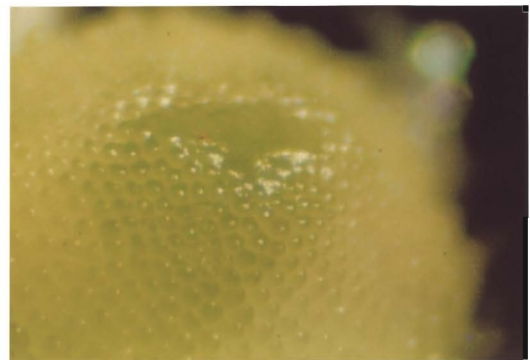
A: Early stage of pistil differentiation (5)



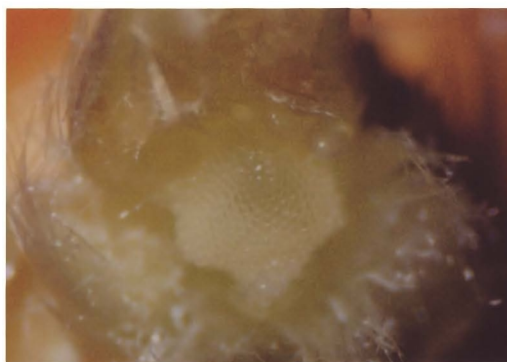
B: Middle stage of pistil differentiation (6)



C: Late stage of pistil differentiation (7)



D: Near end of pistil differentiation (8)



E: End of pistil differentiation (9)

Fig. 13. Progress of pistil differentiation from the basal to the apical receptacles. Figures in parenthesis show indexes of floral developmental stages used in Exp. 3-3-2.

であることを確認した後、9月13日に容量9 lの黒色ポリエチレン製ポットに2株ずつ定植した。

24/19℃、20/15℃および16/11℃(昼温/夜温)の3つの試験区を設け、12時間日長の人工気象室内に上記の定植株を配置した。1日から5日おきに1株ずつ抜き取り、Fig. 12および13の図中()内に示した指標に基づいて花芽形成の進行程度を観察した。

各株の出蕾を確認した時点で温度処理を打ち切り、ポットを25/15℃(昼/夜)12時間日長に設定した人工気象室に移動して栽培を続けた。ランダムに選択した各区10株の第1果房の頂果について、開花から成熟までの日数、そう果数および果実重を調査した。

試験3-3-3：雌ずい分化初期から出蕾期にかけての温度変化時期が果実当たりのそう果数に及ぼす影響

材料には‘女峰’を供試した。1996年7月11日にランナー株を直径10.5 cmのポリエチレンポットに植えて育苗し、8月20日から25/15℃(昼/夜)8時間日長で花芽分化促進処理を行った。9月9日に頂花ががく片形成期(Fig. 12 - F)であることを確認した後、容量9 lの黒色ポリエチレン製ポットに2株ずつ定植した。

定植後も同じ温度条件で管理しながら、毎日5株の花芽を調査し、3株が雌ずい分化初期(Fig. 13 - A)に達した9月14日を雌ずい分化開始日とした。この日から出蕾日まで、(1)24/19℃で処理(H区)、(2)24/19℃で5日間処理した後、16/11℃で処理(H5L区)、(3)16/11℃で5日間処理した後、24/19℃で5日間処理し、再び16/11℃で処理(L5H5L区)、(4)16/11℃で10日間処理した後、24/19℃で5日間処理し、再び16/11℃で処理(L10H5L区)および(5)16/11℃で処理(L区)の5種類の温度処理区を設け、各区14株を供試した。

各区とも出蕾後は自然温度条件のガラス室内で栽培し，果実成熟後に第1果房の頂果のそう果数を調査した。

H区およびL区では，そう果数調査株とは別に，1日おきに各3株の花芽を調査して，2株以上が雌ずい分化を完了（Fig. 13 - E）した日をそれぞれの雌ずい分化完了日とし，雌ずいの分化開始日から完了日までの日数を求めた。

試験3-3-4：異なる温度条件における果実重，果実当たりのそう果数およびそう果当たりの果実重に関する品種間差異

‘章姫’，‘宝交早生’，‘女峰’，‘さちのか’，‘サンチーゴ’および‘とよのか’を供試し，1998年と1999年の2回試験を実施した。慣行促成栽培によって直径10.5 cmのポリエチレンポットで育苗し，両年とも8月26日に容量8lの黒色ポリエチレンポットに定植した。定植後直ちに，24/19℃と16/11℃（昼温/夜温）に設定した2つの人工気象室内に配置した。それ以後，毎週，液体肥料（成分量：N - P₂O₅ - K₂O = 10 - 5 - 8）を300倍に希釈し株当たり約100 ml施用した。なお，人工的な花芽分化促進処理をしない場合，一般に8月26日ではイチゴは花芽分化を開始していないことから，温度処理の開始時点で全ての品種が花芽分化開始前であったと推定できる。

各株の頂果房1番果について，開花時に花床の形が異常な株を除外して各区6株に人工授粉した。果実成熟後に収穫して果実重とそう果数を調査した。そう果当たりの果実重は，果実重をそう果数で除して計算した。各調査項目は，処理温度，試験年度および品種による3因子要因試験として分散分析を行った。

3 結果および考察

試験3-3-1：花芽分化開始後から果実成熟までの温度条件が果実当たりのそう果数に及ぼす影響

第1果房の開花順に5個の果実について、果実当たりのそう果数をFig. 14に示した。いずれの温度区でも開花順位の遅い果実ほどそう果が少なかったが、同じ開花順位の果実を比較すると、処理温度が高いほどそう果が少なくなった。

生育温度とそう果数の関係に関する研究はほとんどないが、森ら(1994)は、‘アイベリー’の促成栽培において保温開始時期の違いが果実当たりのそう果数に及ぼす影響を試験し、10月24日に保温を開始した区は11月3日以降に保温を開始した区よりも果実当たりのそう果数が少ないことを報告している。これは、保温によって生育温度を高め

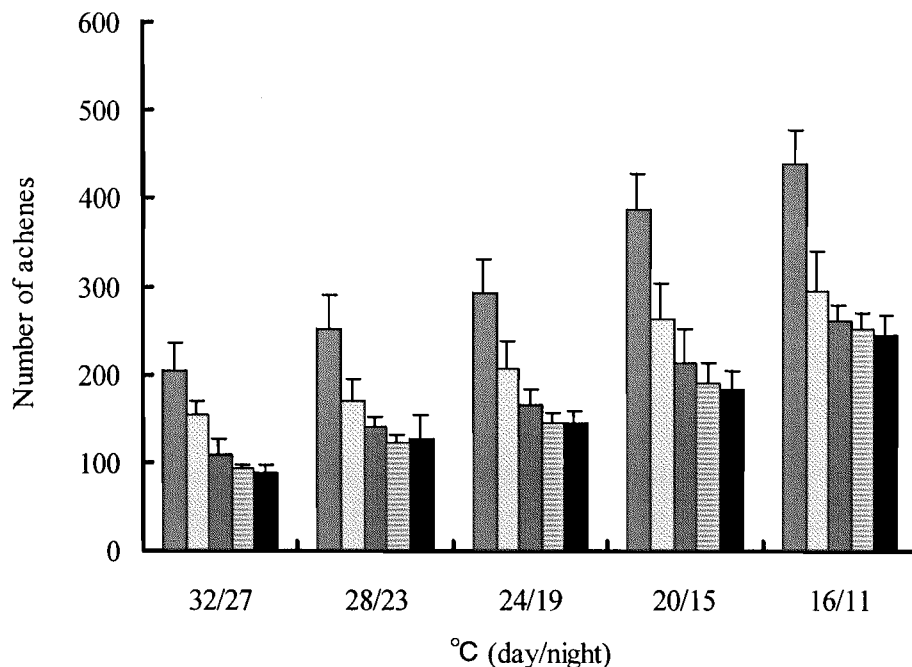


Fig. 14. Effect of temperature after floral initiation on the number of achenes in fruit in the terminal cluster (Exp. 3-3-1). The bars represent the terminal to the 5th fruit from left to right. Vertical lines show SD.

たことが果実当たりのそう果数を減少させたことを示しており，本試験の結果と一致する．

試験3-3-2：花芽分化開始後から出蕾までの温度条件が花芽形成の進行程度，果実当たりのそう果数および果実重に及ぼす影響

花芽形成の進行状態を Fig. 15 に示した．花芽形成は，‘女峰’と‘とよのか’の両品種とも，温度が高いほど迅速に進む傾向が観察された．また，出蕾日も温度が高いほど早くなった．本試験は花芽分化開始後から出蕾日まで温度処理を行ったものであるが，頂花の分化形成は出蕾日には全区で完了していた．

イチゴの果実重が高温条件で小さくなることは，従来，高温条件では

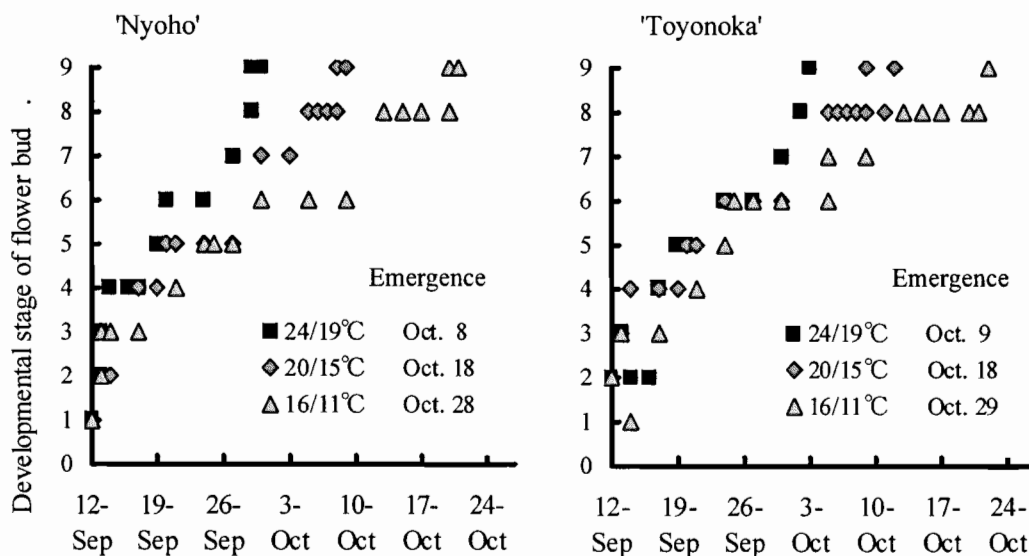


Fig. 15. Flower bud differentiation stages after floral initiation in two strawberry cultivars grown at 24/19, 20/15 and 16/11 °C (Exp. 3-3-2). All plants were exposed to 25/15 °C and a 8-hr photoperiod before the treatment.

- 1; Cluster differentiation.
- 2; Sepal differentiation.
- 3; Early stage of stamen differentiation.
- 4; Late stage of stamen differentiation.
- 5; Early stage of pistil differentiation.
- 6; Middle stage of pistil differentiation.
- 7; Late stage of pistil differentiation.
- 8; Near end of pistil differentiation.
- 9; End of pistil differentiation.

果実が十分に肥大する前に成熟するためであるとされていた（伊東 1965）。熊倉・宍戸（1994）は、開花後から温度条件を変えて試験を行い、温度が高いほど果実の成熟所要日数が短く、果実重は小さくなることを示している。開花時には雌ずいの分化は完了しているため、熊倉・宍戸（1994）の試験は果托肥大量が高温ほど小さいことを示している。

しかし、果実重は果托の肥大だけでなくそう果数の影響も受けており、そう果数が少ないほど果実重が小さくなる（Abbott et al., 1970）。そして、果実当たりのそう果数は、Fig. 13 に示すように、雌ずい数として花芽形成期に決定されることが明らかである。そこで、試験 3-3-2 では、花芽形成期の生育温度がそう果数と果実重に及ぼす影響を調べるため、温度処理期間を花芽分化開始後から出蕾日までとし、出蕾以後は全区 25/15 °C の人工気象室内で栽培した。その結果、開花以後の温度条件に試験区間の差はないため、開花から成熟までの日数と果托肥大量を示すそう果当たりの果実重に試験区間の有意差はなかった。しかし、果実当たりのそう果数は温度が高いほど少なくなり、果実重も高温ほど小さかった（Table 12）。

Table 12. Effects of temperature from floral initiation to emergence on the fruit fresh weight and the number of achenes in the primary fruit in two strawberry cultivars (Exp. 3-3-2).

Cultivar	Temp. (°C) (day/night)	Fruit weight (g)	No. of achenes	Days from anthesis to ripening	Fruit weight per achene (mg)
'Nyoho'	24/19	19.9 a ^z	339 a	22.0 a	58.9 a
	20/15	23.5 ab	364 a	23.2 a	64.6 a
	16/11	27.7 b	443 b	22.1 a	62.5 a
'Toyonoka'	24/19	26.3 a	439 a	23.1 a	60.0 a
	20/15	27.6 ab	455 a	23.7 a	60.7 a
	16/11	32.9 b	568 b	23.2 a	58.0 a

^z Means separated by Duncan's multiple range test at the 5% level.

この結果は、高温ほど果実重が小さくなる現象には、従来知られていた果托肥大の影響だけでなく、花芽形成期の温度が高いほど果実当たりのそう果数が少なくなることが影響していることを示している。

試験3-3-3：雌ずい分化初期から出蕾期にかけての温度変化時期が果実当たりのそう果数に及ぼす影響

雌ずいの分化開始から完了までの日数は、H区が13日、L区が28日であった。

Fig. 16に示したとおり、果実当たりのそう果数は、H区が最も少なく、L区が最も多く、雌ずい形成期に5日間ずつづらして高温処理を行った区の間では、高温処理の時期が早い区ほど少なくなった。

このことから、果実当たりのそう果数に及ぼす温度の影響は、雌ずい形成期の早い時期ほど大きいと考えられる。

試験3-3-4：異なる温度条件における果実重、果実当たりのそう果数およびそう果当たりの果実重に関する品種間差異

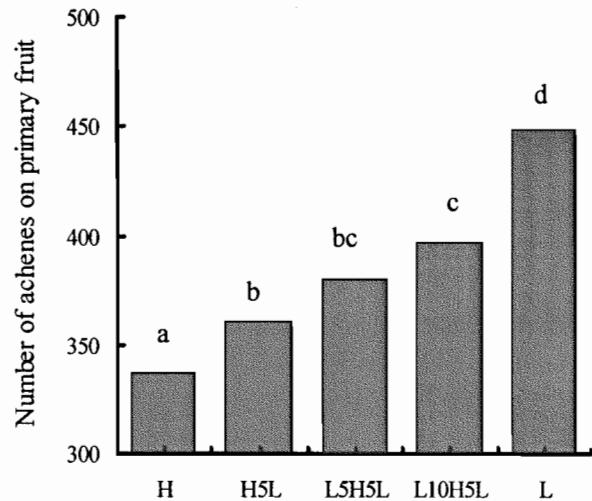


Fig. 16. Number of achenes on the primary fruit as affected by 5 days exposure to high temperature during the pistil differentiation stage (Exp. 3-3-3). H: 24/19 °C throughout the treatment period. H5L: 24/19 °C for 5 days followed by 16/11 °C for the residual days to emergence. L5H5L: 16/11 °C for 5 days followed by 24/19 °C for 5 days and 16/11 °C for the residual days to emergence. L10H5L: 16/11 °C for 10 days followed by 24/19 °C for 5 days and 16/11 °C for the residual days to emergence. L: 16/11 °C throughout the treatment period. Different letters indicate significant differences by Duncan's multiple range test at the 5% level.

処理温度，試験年度および品種による 3 因子要因試験として分散分析を行った結果を Table 13 に示した。果実重，果実当たりのそう果数およびそう果当たりの果実重の 3 項目全てで，処理温度間および品種間には有意差が認められたが，試験年度間には有意差がなかった。交互作用は，果実重では処理温度と品種間および試験年度と品種間で，果実当たりのそう果数では試験年度と品種間で，そう果当たりの果実重では処理温度と品種間で，それぞれで有意になった。

Fig. 17 には，試験年度をプールして品種ごとに高温区と低温区を比較した結果を示した。供試したいずれの品種でも，果実重，果実当たりのそう果数およびそう果当たりの果実重の 3 項目とも，低温区に対して高温区の値が小さかった。

果実重および果実当たりのそう果数において試験年度と品種間の交互作用が有意になった原因は定かでないが，一般的な知見から温度処理開始（8 月 26 日）前から花芽が誘導されつつあったと推定できるため，おそらく，処理開始前の生育状態の微妙な差が影響したものと考えられる。

Table 13. Results of analysis of variance for respective fruit fresh weight, number of achene per fruit and fresh weight per achene from a three-factor factorial experiment addressing temperature, year and variety (Exp. 3-3-4).

Source	df	F value		
		Fresh Wt.	No. of achenes	Wt./achene
Temperature (T)	1	630.4 ** ^z	157.7 **	473.4 **
Year (Y)	1	3.0 ns	3.1 ns	0.0 ns
Variety (V)	5	7.8 **	18.2 **	68.3 **
T × Y	1	1.3 ns	0.0 ns	0.8 ns
T × V	5	4.4 **	1.5 ns	5.4 **
Y × V	5	2.6 *	2.3 *	1.9 ns
T × Y × V	5	0.8 ns	0.9 ns	0.5 ns

^z **, * and ns indicate significance at $P \leq 0.01$, 0.05 and no significance, respectively.

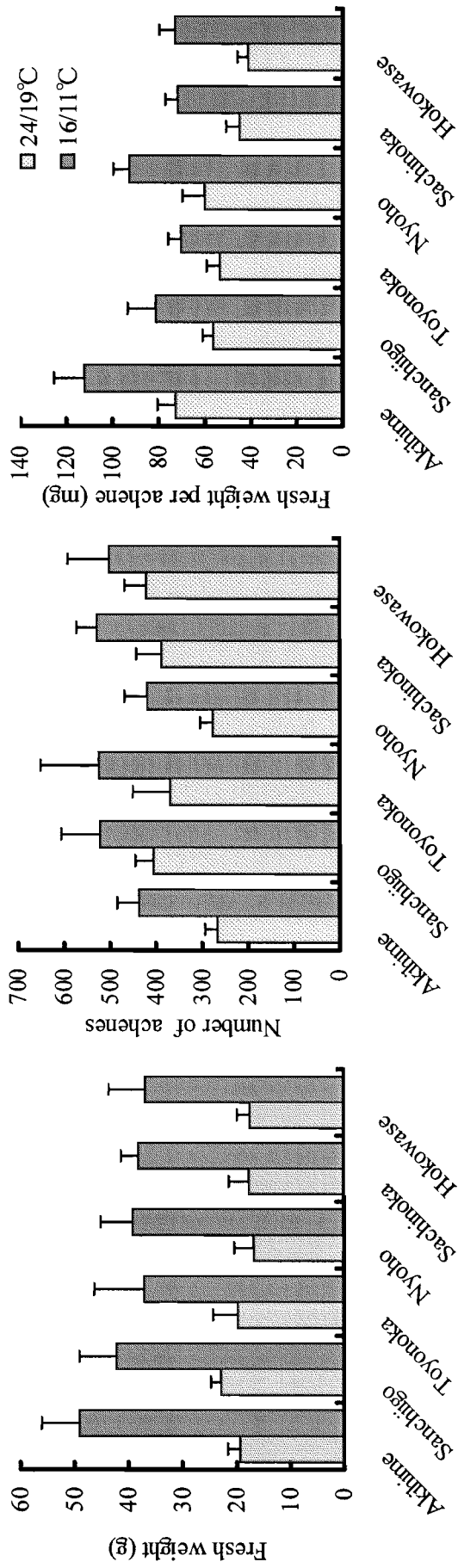


Fig. 17. Varietal difference in the fresh weight, the number of achenes per fruit and the fresh weight per achene when cultured under different temperature conditions (Exp. 3-3-4) . Data on 1998 and 1999 were pooled. Vertical lines in the figure show SD.

一方，果実重およびそう果当たりの果実重において処理温度と品種間の交互作用が有意になったことから，果実肥大が高温ほど小さくなる程度は品種間に差があると考えられる．

以上の結果から，果実重，果実当たりのそう果数およびそう果当たりの果実重がそれぞれ温度が高いほど小さくなる現象は，品種にかかわらず一般的にみられる現象であると考えられる．しかし，果実重については，その程度に品種間差が存在するとみられるため，果実重に対する温度の影響が小さい品種を育成できることが示唆される．

第4節 実生由来集団における花芽分化開始期の推定と遺伝様式

1 緒言

イチゴは花芽誘導特性によって大きく一季成り性と四季成り性に大別され、栽培品種の多くは一季成り性である。一季成り性イチゴでは、低温、短日および低窒素条件に一定期間遭遇することによって、花芽が誘導され分化が始まる。その過程が非可逆的な段階に達すると、花芽誘導に抑制的な条件に置かれても、その花芽の分化は継続して進行し、出蕾・開花に至る。

我が国の主要作型である促成栽培は、人為的に花芽誘導条件を与え、花芽分化が始まった苗を定植することによって、早期から収穫を開始する栽培方法である。この栽培法では、花芽分化を安定して促進させるため専用の装置や冷蔵庫などを使って低温・短日条件に遭遇させる場合もあるが、一般には8月中旬から9月にかけて窒素吸収量を制限することにより花芽分化開始を促進させた後に本圃へ定植する（木村・大内 1983）。本圃への定植は、窒素吸収量を増加させて花芽誘導には抑制的な条件を与えることを意味する。そのため、前述のとおり、花芽分化が非可逆的な段階に達している株では、その花芽の分化は継続して進行することができるが、花芽誘導が不完全な状態の株が定植されると、定植前に花芽が誘導されていた株に比べ花芽分化の開始は著しく遅れてしまう（松本ら 1983, 森下・山川 1991, 吉山ら 1983）。一方、定植前に花芽誘導が非可逆的段階に達していた株については、その定植を遅らせて窒素吸収を制限し続けると、花芽形成の進行とその発育を抑制することになる（本多 1977）。そのため、イチゴの促成栽培では花芽分化開始を確認した後に速やかに定植することが基本技術になっている。

花芽分化開始期は上記のように環境の影響を強く受けるが、花芽の誘導されやすさは遺伝的な支配を受けており、花芽分化開始の早晩には品種・系統間に差異がみられる。このような遺伝的特性を一般に早晩性といい、促成栽培には花芽が誘導されやすい特性（早生性）を有する品種が用いられる。促成栽培は我が国の作型の90%以上を占めており（望月1996）、今後も主要作型であり続けると予想されるため、促成栽培に適応できる早生品種の育成は重要な育種目標である。このような新品种の育成にあたって、当該品種の花芽分化開始時期に応じた栽培管理を行わなければ、果実品質や収量などの特性を正確に評価することはできない。そのため、育成系統の花芽分化開始時期を正確に把握しておくことが非常に重要である。

これまで花芽分化開始期は茎頂を顕微鏡で観察することによって調べられてきたが（長谷部ら1997、竹内ら1999）、この方法は、習熟を要し手間がかかるため、育種において多数の系統を調べる際に用いることが難しい。

そこで本節では、花芽分化開始時期に関する簡便で精度のよい評価法開発を目的として試験を行った。すなわち、定植時に花芽が誘導されている株と誘導が十分でない株とが混在している場合には、定植後の出蕾日の分布が2つに分かれる現象を利用し、定植日を数段階に変えたときの出蕾日の分布様式から花芽分化開始日を推定する方法を考案し、その有効性を検討した。また、これによって得られた結果から、早晩性（花芽分化開始時期の早晩）の遺伝的な特性について考察を行った。

2 材料および方法

試験3-4-1：連続的に定植日を変えたときの品種および実生集団におけ

る出蕾日の分布

定植日を変えたときの出蕾日の分布様式から花芽分化開始日を推定する方法の有効性をみるため、イチゴ品種‘女峰’の栄養繁殖株ならびに三重県科学技術振興センター育成のイチゴ系統‘9720402’と‘9712601’との交配実生集団を供試して試験を行った。交配実生は、1999年4月30日に直径10.5 cmのポリエチレンポットに5粒ずつ播種し、6月21日に各ポット任意の1株を選び残りを除去した。‘女峰’の栄養繁殖株は、6月中旬に実生と同様のポットにランナーを受け、7月15日に親株から切り離した。以後、実生株と‘女峰’の栄養繁殖株はガラス温室内の同一条件で管理した。液体肥料（成分量:N - P₂O₅ - K₂O = 10 - 5 - 8）を300倍に希釈し、株あたり約50 mlを8月2日まで毎週1回施用した。

定植は、9月2日から18日まで4日間隔で5回に分けて、次のように行った。すなわち、各定植日の供試株数は‘女峰’12株と交配実生24株とし、これらをガラス温室内に設けた幅120 cmの畦に株間20 cm、条間25 cmの2条植えした。元肥として10 aあたりに換算した成分量でN、P₂O₅およびK₂O各20 Kgを緩効性化学肥料（商品名：くみあい尿素入りIB化成 S1号）で施し、定植以後は慣行の促成栽培法に準じて管理した。なお、9月2日時点で‘女峰’のクラウン径は平均9.1 mm、交配実生は9.4 mmであり、両者はほぼ同様の生育ステージにあるものと考えられた。定植後に株ごとの出蕾日を調査し、9月2日定植と9月18日定植の交配実生各1株を除く全株からデータを得た。

出蕾日と実際の花芽分化開始日との関係を明らかにするために、各定植日に、‘女峰’と交配実生を5株ずつ供試し茎頂を実体顕微鏡で観察した。花芽の分化程度は、古谷ら（1988）の分類に従い、未分化（第3章の Fig. 12 - A ）、肥厚期（Fig. 12 - B または C ）、二分期（Fig. 12 - D ）お

よびがく片形成期 (Fig. 12 - F) 以降とし, 肥厚期以降の株を花芽分化開始株とした.

試験3-4-2: 実生由来の栄養繁殖系統を用いた出蕾日による花芽分化開始日の推定

試験 3-4-1 で供試した実生集団について各実生の花芽分化開始日を推定するため, 9月6日に定植した実生24株に, これと全く同一条件で管理し出蕾日も調査しておいた実生13株を加えた計37株を供試した. これらの実生株からランナーによってそれぞれ16株を増殖し, 栄養繁殖系統とした. 2000年7月19日に親株からランナーを切り離し, 8月10日まで1999年と同様に液肥を施用した. 9月4日から28日までの毎週月曜日と木曜日に合計8回に分けて各系統2株ずつを定植した. ただし, 元肥の量は10aあたりに換算した分量でN, P_2O_5 および K_2O 各8Kgとした. 定植後, 株ごとに調査し, 各定植日に定植された2株のいずれもが遅延せずに出蕾するようになる最も早い定植日を, その系統の花芽分化開始日とした.

3 結 果

試験3-4-1: 連続的に定植日を変えたときの品種および実生集団における出蕾日の分布

Table 14 に示した定植日別の出蕾日の分布をみると, ‘女峰’ では11月9日を境として, これよりも早い群と遅い群に分けることができた. この境界を基準とすると, 9月2日定植では全株が遅く, 逆に, 9月18日定植では全株が早く出蕾しており, 全体として定植が遅くなるほど出蕾の早い株が増加した(以下, 基準日より早く出蕾する株を早期出蕾株, 遅い株を出蕾遅延株という). 交配実生では, 11月2日を境として, す

Table 14. Frequency distribution of plants with respect to the date of primary flower-bud emergence in response to the planting on five different dates and the relationship between the emergence and the floral initiation in 'Nyoho' and the seedlings derived from a cross of '9720402' x '9712601' (Exp. 3-4-1).

Date of planting	Date of flower-bud emergence										Rate of early emergence ^y (A)	Rate of plants produced flower-bud ^x (B)	Correlation coefficient between A and B	
	Oct.					Nov.								Dec.
	12	19	26	2	9	16	23	30	7	14	Total			
'Nyoho'														
Sept. 2	-	-	-	-	-	7	4	-	1	-	12	0	0	0.97** ^w
6	-	2	-	-	-	1	5	3	1	-	12	16.7	0	
10	-	3	2	-	-	2	3	2	-	-	12	41.7	60.0	
14	-	5	3	1	-	2	1	-	-	-	12	75.0	80.0	
18	-	1	9	2	-	-	-	-	-	-	12	100	100	
Seedlings ^z														
Sept. 2	1	-	-	-	1	5	10	3	-	3	23	4.3	0	0.86
6	2	4	-	-	-	5	12	-	1	-	24	25.0	40.0	
10	1	8	-	-	-	4	8	1	1	1	24	37.5	20.0	
14	-	8	2	-	2	4	6	1	1	-	24	41.7	60.0	
18	-	9	2	1	1	4	4	1	-	1	23	52.2	80.0	

^z Seedlings were derived from the cross of '9720402' x '9712601'.

^y The emergence of flower-buds before Nov. 2 was regarded as 'early emergence'.

^x Floral initiation was determined by observing the growing point in five plants in each plot by a stereoscopic microscope.

^w * indicates significance at $P \leq 0.05$.

すべての定植日で出雷が早い群と遅い群に分けることができ、‘女峰’と同様に、定植が遅くなるほど早期出蕾株の割合が増加した。また、出蕾日の分布幅は‘女峰’のそれよりやや大きかった。

早期出蕾株の間で出蕾日の分布を比較すると、‘女峰’、交配実生集団ともに、定植が遅くなるにしたがって出蕾日が遅くなる傾向があった。

各定植日において茎頂を顕微鏡観察した結果、花芽分化を開始している株は、‘女峰’では9月10日から、交配実生では9月6日から観察された。そして、観察時期が遅くなるほど花芽分化開始株の割合は増加し、9月18日には‘女峰’で100%、交配実生で80%になった（Table 14）。

定植日別にみた早期出蕾株の出現率と顕微鏡観察による花芽分化開始株率との関係を調べたところ、‘女峰’では両者の間に5%水準で有意な相関（ $r = 0.97$ ）があった。交配実生においても統計的に有意でないが比較的高い相関（ $r = 0.86$ ）が認められた（Table 14）。

試験3-4-2：実生由来の栄養繁殖系統を用いた出蕾日による花芽分化開始日の推定とその遺伝様式

イチゴ系統 '9720402' と '9712601' との交配実生に由来する37の栄養繁殖系統について、定植日ごとの供試株の出雷日に関する頻度分布を Table 15 に示した。これによると、9月4日から9月21日までの定植区では分布に谷がみられ、それを境にすればそれぞれ出蕾の早い群と遅い群に分けることが可能であると考えられた。しかし、その境界は試験3-4-1で認められたほど明確でなかったため、便宜的に、定植日ごとに第1のピークの後に減少した頻度数が再び増加に転じる前の日を境界（基準日）とし、これを表中に波線で示した。この基準日は、定植日によって異なり、定植日が遅いと基準日も遅くなるが、この日より出蕾が早い株を早期出蕾株とすれば、試験3-4-1と同様に、定植日が遅くなるほど早期出蕾株

Table 15. Frequency distribution of plants with respect to the date of the primary flower bud emergence in response to the planting on eight different dates in the clonal lines derived from single cross (Exp. 3-4-2).

Date of planting	Date of 1st flower bud emergence														Total
	Oct. 13	16	19	23	27	30	Nov. 2	6	9	13	16	21	24	30	
Sept. 4	4	11	11	3	10	11	9	9	3	1	-	-	-	2	74 ^z
7	4	12	7	2	13	5	9	11	2	5	2	-	2	-	74
11	1	13	15	10	9	3	7	6	5	2	1	1	-	1	74
14	-	7	8	24	18	3	2	11	1	-	-	-	-	-	74
18	-	1	4	16	22	13	11	3	1	3	-	-	-	-	74
21	-	1	8	17	21	9	7	8	1	-	2	-	-	-	74
25	-	2	4	17	18	16	9	6	1	1	-	-	-	-	74
28	-	-	2	11	19	17	13	8	3	1	-	-	-	-	74

^z Two plants each of 37 clonal lines derived from the cross of '9720402' x '9712601' were used.

^y } indicate the standard date to separate the early and late emergence for each planting date.

が多くなった。なお，9月25日および28日に定植した集団では，出蕾遅延株がみられず，出蕾日は単峰型の連続分布になった。

既に述べたように，供試した37系統の栄養繁殖株は，それぞれ，各定植日に2株ずつ定植し，それらの出蕾日を調査した。そこで，系統ごとに2株ともに出蕾遅延株でなくなる最も早い定植日を求め，これをその系統における花芽分化開始日と推定した。このようにして推定された花芽分化開始日は，Fig. 18に示すように，9月11日をピークとする連続的な分布となった。

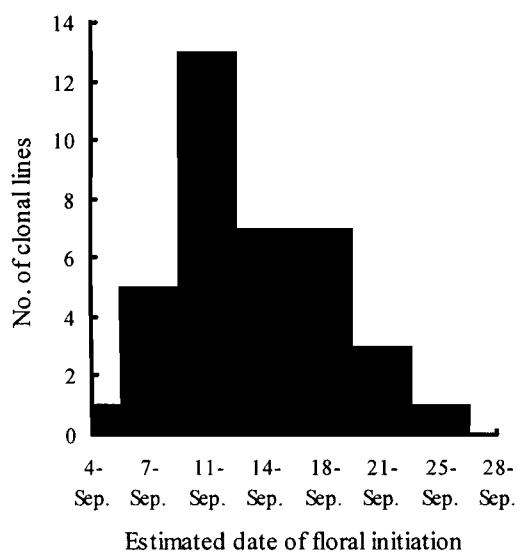


Fig. 18. Distribution of the estimated dates of floral initiation in the clonal lines derived from the cross of '9720402' x '9712601'. Thirty seven clonal lines were used (Exp. 3-4-2).

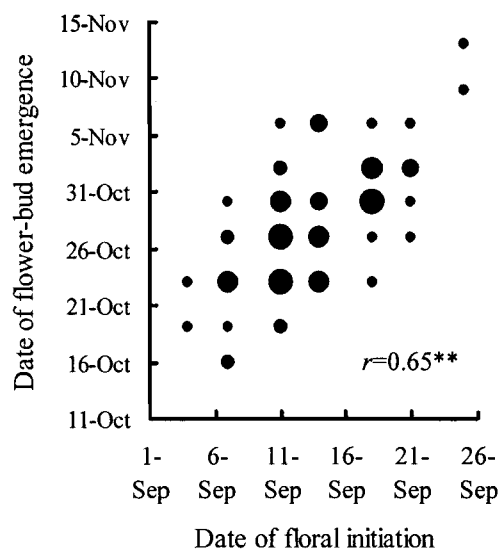


Fig. 19. Relationship between the estimated dates of the floral initiation of clonal lines and the dates of flower-bud emergence of the plants planted on 25 Sep (Exp. 3-4-2). Each two plants of 37 clonal lines derived from the cross of '9720402' x '9712601' were used. The size of spots is proportional to the number of data. The correlation coefficient is significant at the 1% level.

Table 15 で出蕾遅延株が発生しなかった 9 月 25 日定植および 28 日定植の各集団における出蕾日と上記のように推定した花芽分化開始日との間で相関を求めたところ、9 月 25 日定植では $r = 0.65$ の (Fig. 19), 9 月 28 日定植では $r = 0.54$ の、それぞれ有意な相関がみられた。

試験 3-4-1 で調査した実生株の出蕾日と、それらの実生株に由来する栄養繁殖系統で上記のように推定した花芽分化開始日との間で相関係数を求めたところ、実生株の早期出蕾株の群内では $r = 0.29$ ($n = 11$), 出蕾遅延株の群内では $r = 0.19$ ($n = 26$) となり、いずれも有意とはならなかったが、全体では $r = 0.44$ ($n = 37$) となり、この相関係数は 5% 水準で有意であった (Fig. 20)。

4 考 察

イチゴにおいて、花芽分化が肥厚期以降まで進行した株は、定植によって窒素吸収量が多くなるなど花芽の非誘導条件に移してもその分化形成は継続して進行し、早期に出蕾・開花に至る。しかし、花芽誘導が不完全な株を非誘導条件に移せば、花芽分化の開始が著しく遅れ、それに

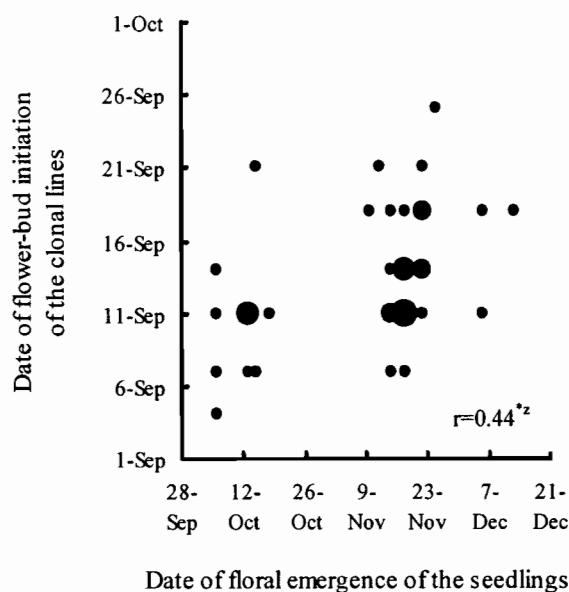


Fig. 20. Relationship between the dates of flower-bud emergence of the seedlings on 1st year and estimated date of the floral initiation of the clonal lines derived from each seedling (Exp. 3-4-1, 3-4-2). The size of spots is proportional to the number of data. The correlation coefficient significant at the 5% level.

伴って出蕾・開花も遅れる（松本ら 1983, 森下・山川 1991, 吉山ら 1983）。そのため、定植日に株間で花芽誘導状態に違いがあれば、それがたとえ微少な差であっても出蕾日は大きく異なることになる。

本節の試験 3-4-1 は、上記の現象を利用し、定植日を連続的に変化させたときの出蕾日の分布様式を比較することによって、花芽分化開始日が推定できるか否かを検討したものである。

‘女峰’を9月2日から18日まで4日間隔で5回に分けて定植したところ、9月2日定植では全株が出蕾遅延株になり、定植日が遅くなるほど早期出蕾株が増加し、9月18日定植では全株が早期出蕾株となった。このことから、女峰では9月18日には全株が花芽分化を開始していたものと推測された。茎頂を顕微鏡観察によって調べたところ、実際の花芽分化開始株率と早期出蕾株率との間に有意な相関が認められ、9月18日の時点では調査した全ての株が花芽を分化していた。このことから、栄養繁殖した複数の株を数日おきに定植して早期出蕾株率の変化を観察し、早期出蕾株率が一定以上に達する定植日を花芽分化開始日と推定することが可能であることが明らかになった。ここで、早期出蕾株率が何%に達する定植日を花芽分化開始日と定義するかが問題となるが、実際の栽培において出蕾遅延株が多数発生すると初期収量の低下を招き大きな経済的損失になることから、実用的には、早期出蕾株率が80～100%に達する定植日を花芽分化開始日とするのが適当と考えられる。

定植前に花芽誘導が非可逆的段階に達していた株では、その定植を遅らせて窒素吸収を制限し続けることは花芽形成の進行を抑制することになる（本多 1997）。そのため、試験 3-4-1 において早期出蕾株だけをみると、‘女峰’、交配実生集団ともに、定植が遅くなるにしたがって出蕾日が遅くなる傾向がみられた。

このように定植が遅くなるほど早期出蕾株の出蕾日が遅くなる現象および前述のとおり早期出蕾株と出蕾遅延株の間で大きな出蕾日の差を生ずる現象は、栄養繁殖集団である‘女峰’でもみられたことから、これらは環境の影響によって生じたものとみなすことができる。それに対して、交配実生では‘女峰’より出蕾日の分布幅が大きくなったが、これには、環境要因に加えて遺伝要因が関与しているためと考えられる。

試験 3-4-2 では、試験 3-4-1 と比較して、早期出蕾株と出蕾遅延株の境界が明確でなかったが、これは本圃の施肥量が少なかったことが影響していると推測できる。しかし、2つのピークを持った出蕾日の分布が得られており、早いピークに属する株を早期出蕾株とみなすことは可能であると考えられる。

試験 3-4-2 では、1家系の実生をそれぞれ増殖した栄養繁殖系統を育成し、系統ごとに出蕾遅延株の発生率から花芽分化開始日を推定した。その結果、花芽分化開始日は単峰型の連続的な分布となった (Fig. 18)。このことから、一季成り性イチゴの早晩性は連続的な変異であり、量的な遺伝様式を示すと推測できる。

また、出蕾遅延株が発生しなくなった9月25日および28日定植の集団でも、出蕾日は単峰型の連続分布となった。これらの定植区では、全株が花芽誘導の非可逆的段階に達していたと考えられる。そこで、これらの出蕾日と上記のとおり推定した花芽分化開始日との相関を求めたところ、両定植区とも、それぞれ有意な相関がみられた (Fig. 19)。

単に早晩性を比較する場合には、花芽分化開始日を求めることなく、同じ日に定植した系統の間で出蕾期、開花開始時期あるいは収穫開始時期の早晩を比較する方法も用いられている (森下ら 1997)。花芽分化開始日と出蕾日の間に相関がみられた上記の結果は、この方法も有効であ

ることを示している。

花芽分化開始時期を調べる場合，出蕾遅延株の発生率から推定する方法と顕微鏡観察による方法のいずれでも，遺伝的に同じ栄養繁殖集団を用いる必要がある。上記のとおり単に早晩性を比較する場合には出蕾日の早晩を目安とすることもできるが，さらに1実生1個体で反復をとることができない実生段階で早晩性を評価することができれば，栄養繁殖を行う前に晩生の実生個体を淘汰することができ，育種労力を大きく削減できる。

そこで，試験 3-4-1 で調査した実生個体の出蕾日と試験 3-4-2 でそれらを増殖した栄養繁殖系統で推定した花芽分化開始日の比較を行ったところ，両者の間には相関係数は小さいものの有意な相関が認められた（Fig. 20）。したがって，実生の出蕾日と早晩性は正確に一致するものでないが，実生選抜の際に，大まかに早晩性を評価する基準として出蕾日を用いることは可能であると考えられる。

第4章 炭疽病抵抗性と果実品質との遺伝的關係（試験4）

1 緒言

第2章第2節に示した炭疽病抵抗性選抜法は、本葉5枚程度の実生幼苗段階で炭疽病菌孢子懸濁液を噴霧接種し枯死株を除去するもので、生存株を育苗し本圃に定植することによって、引き続いて果実品質や早晩性を対象にした選抜を行うことが可能である。そのため、炭疽病抵抗性を含む複数の形質の改良を行おうとする場合でも、育種に要する年数は慣行の育種方法と変わりがない。

しかし、もし炭疽病抵抗性と果実品質や早晩性との間に遺伝的に好ましくない相関があると、実生の幼苗段階で炭疽病罹病性個体を淘汰することは、同時に高品質や早生の個体を淘汰してしまうことになる。このことは、高品質形質を兼ね備えた抵抗性品種育成を目指す上で大きな支障になる。

そこで、本章では炭疽病抵抗性と果実品質形質および早晩性との間に相関関係があるか否かを明らかにするため、幼苗段階で抵抗性に関して選抜を実施した実生群と実施しなかった実生群との間で、果実品質と早晩性に関連するいくつかの形質について比較を行った。

2 材料および方法

1995年3月に‘女峰’×‘宝交早生’および‘9320307’×‘929535’の2組の交配を行った。‘女峰’は炭疽病に対して罹病性、‘宝交早生’は抵抗性である。また、系統‘9320307’と‘929535’は、三重県科学技術振興センターにおいて‘女峰’、‘宝交早生’および‘アイベリー’の間の交配後代から選抜されたもので、炭疽病抵抗性程度は‘9320307’

が‘宝交早生’と同程度，‘929535’が‘宝交早生’よりやや低く‘女峰’よりかなり高いと評価されている．得られた交配種子を5月31日に播種し，7月4日に容量125 mlの25個連結プラスチックポット（商品名：キャネロンビーポット Y-25）に鉢上げした．三重県内農家圃場の発病株から分離した炭疽病菌（菌株名 92032403）をPDL培地で培養し，濃度 3.0×10^5 個/mlの孢子懸濁液を作成した．7月19日に，本葉5～6枚の実生幼苗（‘女峰’×‘宝交早生’ 200株，‘9320307’×‘929535’ 100株）に孢子懸濁液を株当たり約15 ml噴霧接種した．接種後，気温28℃，相対湿度100%の室内に1昼夜置き，その後，側窓を解放した自然温度条件のガラス温室に移して管理し，随時枯死株を除去した．8月11日に生存株を容量360 mlの黒色ポリエチレンポットに鉢上げし，9月20日まで枯死せず生き残った全株（‘女峰’×‘宝交早生’ 43株，‘9320307’×‘929535’ 34株）を選抜区とした．一方，炭疽病菌の接種を行わず，それ以外，同じ条件で育苗管理した‘女峰’×‘宝交早生’の43株と‘9320307’×‘929535’の47株を無選抜区とした．

9月20日に，換気扇作動温度を25℃に設定した無加温のガラス温室内で，幅120 cmの畦に条間25 cm，株間20 cmの2条植えで定植し，以後，慣行の促成栽培法に準じて栽培した．なお，炭疽病菌を接種した区でも，定植以後に枯死する株はみられなかった．

定植株を株ごとに観察し，出蕾日を調査した．また，収穫始めから翌年3月8日まで株ごとに果実を収穫し，果実品質に関連する果実重，果色，果実硬度，糖度，酸度および果汁の赤色度を調査した．果実重，果色および果実硬度については，全収穫果実を1個ずつを測定し株ごとに平均値を求めた．糖度，酸度および果汁の赤色度については，収穫果実を株ごとに合集して-30℃で凍結保存した後，5℃に設定した冷暗室に

1 昼夜放置して解凍し，得られた自然滲出液を材料として測定した．なお，果色については，色差計（日本電色 NR-3000）により果実中央付近の任意の部位で L^* ， a^* ， b^* 値を測定した．果実硬度は，直径 3 mm の円柱形プランジャーを装着した物性測定器（レオテック レオメーター NRM-2010J-CW）を用い，貫入速度 $60 \text{ mm} \cdot \text{min}^{-1}$ で果皮貫入時の抵抗値を測定した．糖度はデジタル糖度計（アタゴ PR-100）により Brix 値を測定し，酸度については滲出液 5 ml に蒸留水 20 ml を加え， $1/10 \text{ N NaOH}$ で pH 8.0 まで滴定し，滴定値をクエン酸含量に換算した．果汁赤色度は分光光度計（日本分光 Ubest-30）で測定した波長 520 nm の吸光度によって表した．

各調査項目の分布に関して試験区ごとに χ^2 検定によって正規性の検定を行った．正規分布と判断された調査項目については，平均値と分散に違いがあるか否かを判定するため，交配組合せと選抜の有無を因子とする 2 因子要因試験として分散分析を行い平均値の差を検定した．さらに，各交配組合せ間で選抜区と無選抜区との分散に違いがあるか否かを調べるため F 検定によって等分散性の検定を行った．正規性が棄却された調査項目については，各交配組合せの選抜区と無選抜区の間で分布の位置（平均値）と形が異なるか否かを Kolmogorov-Smirnov の方法（石間・橋口 1986）によって検定した．

一方，選抜区と無選抜区の間で炭疽病抵抗性程度を比較するため，各交配組合せについて選抜区と無選抜区の定植株から 25 株を任意に選び，それらから各 1 株のランナー株を採取した．ランナー株は容量 360 ml の黒色ポリエチレンポットに植えて越冬し，翌年 6 月 11 日に濃度 3.0×10^5 個/ml に調製した炭疽病菌孢子懸濁液（菌株名 92032403）を約 25 ml ずつ噴霧接種した．ただちに気温 28°C ，相対湿度 100 % の室内に移して 1 昼夜置いた後，湿度を調整しない気温 25°C の人工気象室で管理した．接

種後から1週間ごとに枯死株を調査し、調査個体の抵抗性指数を接種後枯死するまでの週数で表した。ただし、接種7週間まで枯死しなかった株はすべて抵抗性指数8として試験を完了した。抵抗性指数の平均値を試験区間で比較した。

3 結果

各区の炭疽病抵抗性検定結果を Table 16 に示した。‘女峰’ × ‘宝交早生’ の交配実生では、選抜区は無選抜区に比べ抵抗性指数が有意に大きかった。‘9320307’ × ‘929535’ でも同様の傾向が認められたが、無選抜区の抵抗指数が‘女峰’ × ‘宝交早生’ の選抜区と同等の高い値となり、選抜区と無選抜区の差は有意でなかった。

出蕾日の分布はヒストグラムとして Fig. 21 に示した。‘女峰’ × ‘宝

Table 16. The number of strawberry seedlings used in Exp. 4 and the anthracnose resistance index of inoculated and non-inoculated seedlings.

Cross	Selection	No. of seedlings used	No. of seedlings selected ^z	Disease resistance index of mature plants ^y
'Nyoho' x 'Hokowase'	Non-inoculated	43	—	3.68 a ^x
	Inoculated	200	43	5.08 b
'9320307' x '929535'	Non-inoculated	47	—	5.04 b
	Inoculated	100	34	5.84 b

^z Surviving seedlings were selected at the planting date (20 Sep.) after spray inoculation (19 Jul.) with conidial suspension of anthracnose (3×10^5 spores/ml) in the young seedling stage.

^y The resistance index shows the number of weeks runner plants survived in the growth chamber (25°C) after spray inoculation (3×10^5 spores/ml). Each runner plant was propagated vegetatively from 25 seedlings selected at random in each plot, and inoculated in the next year.

^x Means with different letters are significantly different by Tukey's multiple range test at the 5% level.

交早生’では両区とも、正規性が棄却された。‘9320307’×‘929535’では、無選抜区の正規性が棄却された。そこで、Kolmogorov-Smirnovの方法で検定を行った結果、出蕾日の分布について両交配組合せとも選抜区と無選抜区の間には有意な差は認められなかった。

出蕾日以外の調査項目は箱ひげ表示として Fig. 22 に示した。これらの項目では全ての区で正規性は棄却されなかった。分散分析の結果 (Table 17), 果実重, 果実硬度, Brix 値, 糖酸比, 果汁赤色度および果色の b*値において交配組合せ間に有意差がみられたが, これらに酸度, 果色の L*値と a*値を加えた全ての調査項目において, 無選抜区と選抜区との間に有意差は認められなかった。また, 等分散検定 (F 検定) の結果, 全ての調査

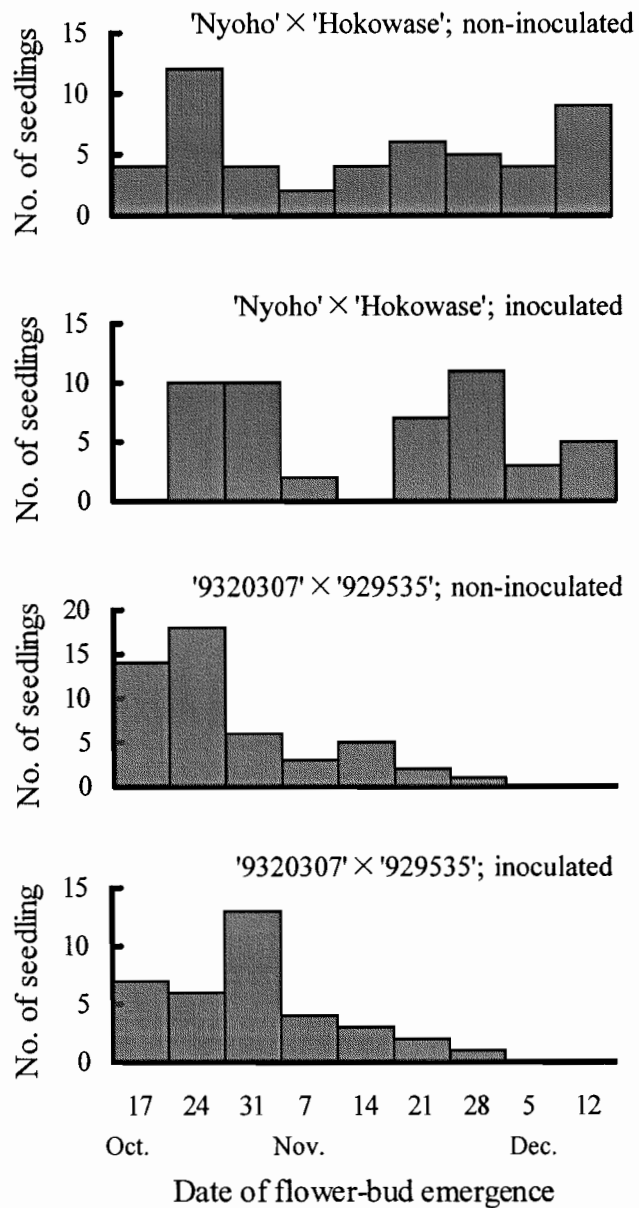


Fig. 21. Frequency distributions of the date of flower-bud emergence in inoculated and non-inoculated seedlings of strawberry for resistance to anthracnose (Exp. 4). Kolmogorov-Smirnov test showed that there are no significant differences in the frequency distribution between the two groups of seedlings in each cross.

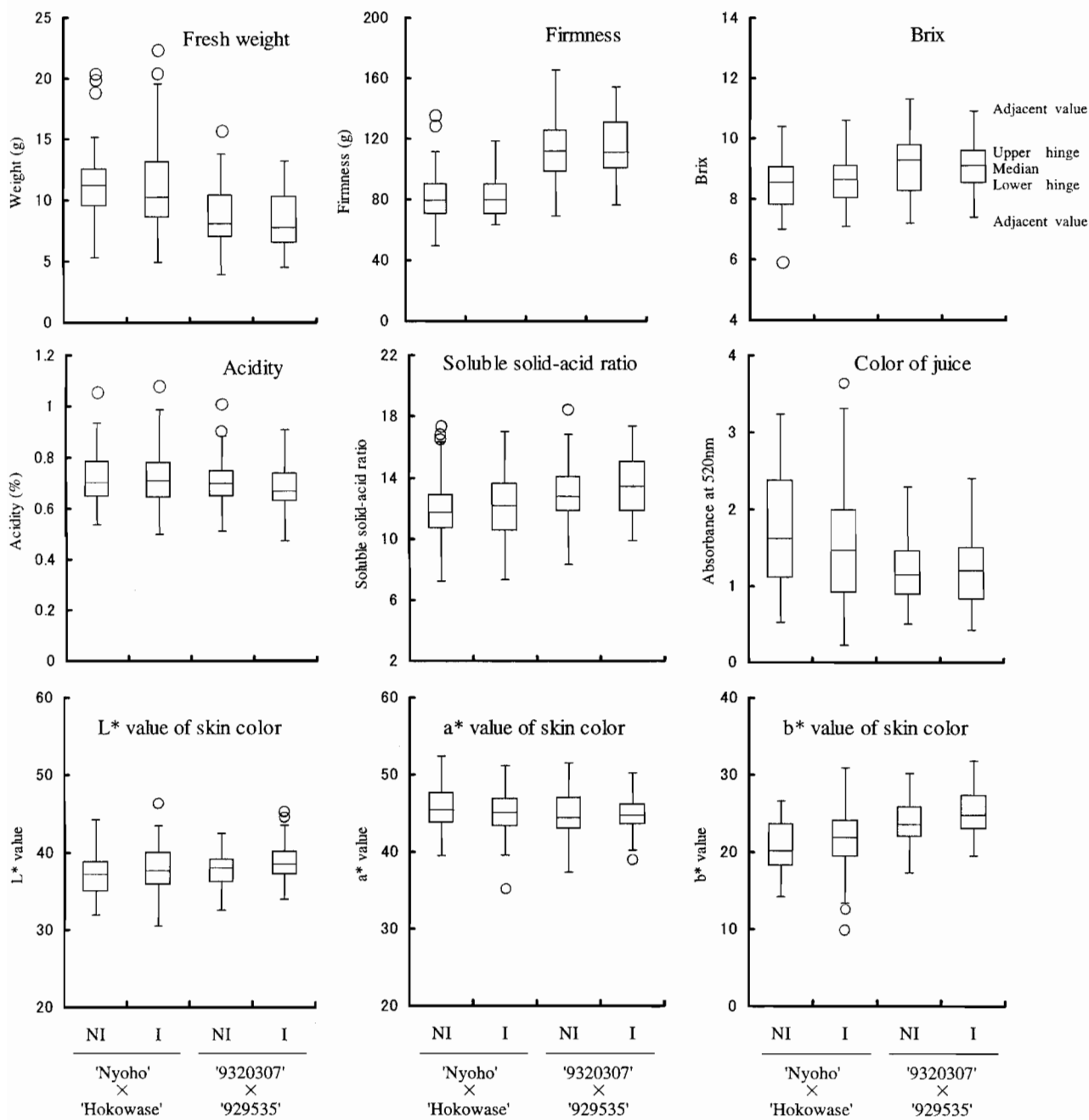


Fig. 22. Box-and-whisker plots for the traits of fruit quality of the inoculated (I) and non-inoculated (NI) seedlings for resistance to anthracnose in two crosses of strawberry (Exp. 4). Open circles indicate outside data.

Table 17. Influence of the selection for resistance to anthracnose on the fruit quality traits in two crosses of strawberry (Exp. 4).

Cross	Selection	Weight (g)	Firmness (g)	Brix	Acidity (%)	Soluble solid /acid ratio	Color of juice ^y	Skin color		
								L*	a*	b*
'Nyoho' x 'Hokowase'	Non-inoculated	11.3±3.27 ^x	81.0±17.4	8.5±0.89	0.72±0.13	12.0±2.14	1.74±0.80	37.1±2.76	45.7±2.78	20.8±3.56
	Inoculated	11.2±4.05	80.6±13.5	8.7±0.77	0.73±0.14	12.2±2.29	1.56±0.84	37.8±3.25	45.1±3.01	21.6±4.39
	F test ^z	NS ^w	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
'9320307' x '929535'	Non-inoculated	8.7±2.55	112.6±22.4	9.1±0.95	0.71±0.10	13.0±1.90	1.19±0.40	37.9±2.25	44.8±3.27	23.7±2.87
	inoculated	8.2±2.25	114.2±21.7	9.1±0.90	0.69±0.09	13.4±2.13	1.22±0.45	38.8±2.64	44.6±2.53	25.0±3.28
	F test	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

ANOVA	Cross	**	**	**	NS	**	**	NS	NS	**
	Selection	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	Interaction	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

^z Test for homogeneity of variance between non-inoculated and inoculated populations.

^y Absorbance at the wavelength of 520 nm.

^x Each data value represents mean±SD.

^w ** and NS indicate significance at the 1% level and no significance, respectively.

項目の各交配組合せ内において、選抜区と無選抜区の分散の間に有意差は認められなかった。

4 考 察

(1) 炭疽病抵抗性について

第2章第1節で示した結果から、イチゴの炭疽病抵抗性は主として相加的效果を持つ複数の遺伝子に支配されていると考えられる。そのため、本試験で供試した罹病性品種‘女峰’と抵抗性品種‘宝交早生’の間の交配実生集団では、Table 2(第2章)に示したのと同様に抵抗性程度の異なる個体が連続的に広く分布していたと考えられる。このような、抵抗性程度が異なる様々な個体を含む実生集団に関しては、第2章第2節で明らかにしたように、幼苗期に炭疽病菌胞子懸濁液を噴霧接種し枯死株を除去することによって、抵抗性個体を選抜することが可能である。本試験においても、‘女峰’×‘宝交早生’では炭疽病菌胞子懸濁液を噴霧接種し枯死株を除去した結果、選抜された株の炭疽病抵抗性指数は無選抜区より大きくなり、明らかな選抜効果が認められた。

一方、所内育成系統の‘9320307’と‘929535’の抵抗性程度はともに高く、無選抜区の抵抗性指数が示すとおり、‘9320307’×‘929535’の交配実生集団の抵抗性は高い水準にあった。第2章第1節の選抜反応試験において、抵抗性の高い両親の間の実生集団では遺伝率は小さいことが示されている。‘9320307’×‘929535’の交配実生集団で選抜区と無選抜区の間には炭疽病抵抗性の有意差が認められなかった原因は、交配実生集団の抵抗性が十分に高い水準にあり選抜効果が小さかったためと考えられる。

(2) 早晚性について

第 3 章第 4 節に示したとおり，交配実生集団の花芽分化開始日の頻度分布から判断して早晩性は連続的な変異と考えられる．また，早晩性は実生の出蕾日によって大まかに評価することが可能である．しかし，出蕾日は早晩性だけでなく定植時における花芽誘導状態の影響を受けており，定植時に花芽誘導が不十分な株は出蕾が遅れる．そのため，定植時に花芽誘導程度が異なる株が混在する集団では，出蕾日の分布は正規分布にならない．

本試験では，‘女峰’×‘宝交早生’の実生集団において選抜区・無選抜区ともに出蕾日は 2 つのピークを持つ分布になり，約半数の実生は出蕾の遅い群に属していた．したがって，この集団では半数程度の実生が 9 月 20 日の定植時に花芽誘導されていなかったと考えられる．

‘9320307’×‘929535’の実生集団でも，無選抜区で正規性が棄却された．これは，全体に早生個体の出現頻度が高い中で，一部の实生が定植時に花芽誘導されていなかったことによるものと思われる．

‘女峰’の花芽分化開始時期は 9 月中旬とされ，‘宝交早生’は現在の主要品種と比較すると晩生で 9 月下旬が花芽分化開始時期とされる（赤木・伏原 1989）．‘9320307’と‘929535’は三重県科学技術振興センターの育成系統で，系統比較試験の結果から‘女峰’と同程度の早生性を有すると評価することができる．このことから判断して，‘女峰’×‘宝交早生’よりも‘9320307’×‘929535’の実生集団の方が全体として出蕾日が早かったことは，実生集団の早晩性が両親の遺伝的性質の影響を受けていることを示唆している．

出蕾日の頻度分布を示した Fig. 21 によれば，選抜の有無による差は交配組合せによる差に比べ明らかに小さかった．また，Kolmogorov-Smirnov の検定の結果，両方の交配組合せとも選抜区と無選抜区の間で出蕾日の

頻度分布に有意差は認められなかった。これらの結果から、選抜区と無選抜区の間には早晩性の差はほとんどないと推定できる。

(3) 果実品質形質について

分散分析の結果、果実重、果実硬度、Brix 値、糖酸比、果汁赤色度および果色の b*値において交配組合せ間に有意差がみられたが、これらに酸度、果色の L*値と a*値を加えた果実品質に関連する全ての調査項目において、両交配組合せとも、無選抜区と選抜区との間に有意差は認められなかった。また、等分散性検定の結果、各調査項目の各交配組合せ内において選抜区と無選抜区の分散の間に有意差は認められなかった。このように、平均値と分散に差がみられなかったことから、両交配組合せの各調査項目において選抜区と無選抜区の分布は同じであるとみなすことができる。

(4) 炭疽病抵抗性と果実品質形質および早晩性との関係

複数の形質を同時に育種目標とする場合、それらの形質の間に遺伝的に好ましくない相関があると、それらを兼ね備えた品種育成は困難であり、時には全く不可能になる場合もある（松尾 1978）。例えば、ダイズの紫斑病抵抗性育種において、紫斑病抵抗性は生育日数や粗粒重との間に逆相関の傾向があり、抵抗性に関する強度の選抜を行うと生育量が小さくなり生産力の劣る個体が増加する傾向がある（佐々木・異儀田 1987）。促成栽培条件のイチゴの交配実生においても、果実重と葉身長および葉柄長との間に正の相関が認められており（森下 1994）、コンパクトな草姿の大果品種育成が困難であることが示唆される。

本試験で供試した 2 組合せの交配のうち‘女峰’×‘宝交早生’の交配実生集団では、炭疽病抵抗性に有意差がある無選抜区と選抜区の間で、調査した全ての果実品質形質と早晩性に関しそれらの平均値と分散に有

意差はみられなかった。また，‘9320307’ × ‘929535’においては，炭疽病抵抗性に関する無選抜区と選抜区の間で抵抗性に有意差がなかったが，その他の形質でも有意差は認められなかった。

これらの結果から，炭疽病抵抗性と本試験で調査した果実品質形質および早晩性との間に大きな表現型相関はなく，実用上問題となる遺伝相関は存在しないものと考えられる。したがって，実生幼苗段階で炭疽病罹病性株を淘汰しても，果実品質や早晩性が優れた株の出現頻度には影響を及ぼさず，その後，これらに関する選抜を本圃で行うことができると考えられる。

第 5 章 炭疽病抵抗性高品質品種 ‘サンチーゴ’ の育成

1 緒 言

商品作物として市場流通するイチゴには、外観、食味や日持ちの良さなど果実品質が優れることや、生産者の収益に直結する収量性や早生性が、病害抵抗性よりも優先して求められている。そのため、近年の我が国のイチゴ育種では、病害抵抗性は二次的なものとして扱われる傾向がある（小林 1994）。イチゴにおいて病害抵抗性を主目的とした育種は、‘盛岡 16 号’の培養変異から選抜された黒斑病抵抗性品種 ‘アキタベリー’（Takahashi et al. 1992）、萎黄病抵抗性品種の ‘はつくに’（内藤 1982）や ‘アスカウエーブ’（峯岸ら 1994）の事例など非常に少ない。

炭疽病はイチゴ栽培において最も重大な病害の 1 つであり、安定した生産のため抵抗性品種が強く望まれていた。また、近年、安全で安心な食料供給を求める傾向が強く、生産者側だけでなく消費者側からも農薬使用量を低減できる病害抵抗性品種に対する要望が高まりつつある。

そこで、三重県科学技術振興センター農業研究部では、炭疽病抵抗性を有し、優れた果実品質を兼ね備えたイチゴ育種に取り組み、1999 年に新品種 ‘サンチーゴ’ を育成した。本章では、その育成の経過と簡単な品種特性について述べる。

2 育成経過

通常のイチゴの育種では、果実の収穫期間中である 2 ～ 3 月頃に交配を行い、得られた種子を 5 月頃に播種する。育苗期間を経て 9 月に定植すると慣行の促成栽培と同様に 12 月頃から果実を収穫することができる。‘サンチーゴ’ の育成に至るまで 4 年に亘って毎年交配を行い、各年の実生育苗期間中に第 2 章第 2 節で述べた方法で孢子懸濁液噴霧接種

による抵抗性選抜を実施しながら、選抜した系統を栄養系選抜に供試すると同時に、次代のための交配親株として用いて種子繁殖世代を進めた。Table 18 には、栄養系選抜数の推移を縦方向に示し、炭疽病抵抗性選抜を行いながら種子繁殖世代を進めた経過を横方向に示した。

(1) 炭疽病抵抗性の実生幼苗選抜を組み込んだ1次選抜とその後の栄養系選抜

Table 18 の縦方向に示すとおり、育種を開始した1990年には、‘女峰’、‘アイベリー’、‘とよのか’および‘宝交早生’の4品種間で16組合せの総当り交配を行った。各交配95～314株（合計2928株）の実生苗を容量125 mlの25個連結のプラスチックポット（商品名：キャネロンビーポット Y-25）で Fig. 23 のように育成した。8月8日に、床に散水して室内の湿度を高めた病害検定専用のガラス室内で、夕方、濃度 5×10^6 個/mlに調製した炭疽病菌胞子懸濁液を噴霧接種した。そのままガラス温室内で管理すると Fig. 24 のように枯死する株が現れた。随時、枯死株を除去した結果、1113株の生存株が得られ、生存株率（育成実生数に対する生存実生数の割合）は38.0%であった。抵抗性選抜の生存株のうち287株を9月25日にガラス温室内に定植し、慣行の促成栽培基準（庄下1989）に準じて栽培した。圃場内で収穫果の果実を試食して相対的な評価を行い、食味が良好で、硬度が高い49株を1次選抜した。

1次選抜した株は掘り上げて、ランナーによって栄養繁殖を行った。2年目に、各系統の栄養繁殖株4株を栽培し、1次選抜基準に加えて、大果であること、果形・果色が良好であること、早生であることおよび草姿・草勢が良好であることを基準として相対評価によって優良な10系統を2次選抜した。3年目には、さらに栄養繁殖によって株を増やし、12株2反復として栽培し、収量、果実品質や栽培特性など詳細な調査を実

Table 18. Number of crosses, seedlings and selected clones and the rate of survived seedlings after the selection for resistance to anthracnose during the breeding processes to select for 'Sanchigo'.

	1990	1991	1992	1993	1994
No. of parents ^a	4	47	21	161	28
No. of crosses	16	95	100	263	176
No. of seedlings raised (A)	2,928	5,091	5,114	11,869	7,907
No. of survived seedlings after the inoculation of anthracnose (B)	1,113	3,147	3,295	8,974	5,967
Rate of survived seedlings (B/A × 100)	38.0	61.8	64.4	75.6	75.5
No. of seedlings planted in the field on the 1st year	287	660	1,772	2,928	2,840
No. of seedlings selected on the 1st year	49	35	105	192	351
No. of clones selected on the 2nd year	10	0	3	18	14
No. of clones selected on the 3rd year	0	-	0	3	1
No. of registration as the variety	-	-	-	0	1

^a 'Nyoho', 'Aiberry', 'Toyonoka' and 'Hokowase' were used as parents in 1990. From 1991 to 1994, clones raised mainly in one former year were used as parents.



Fig. 23. Seedlings before inoculation.



Fig. 24. Appearance of dead seedlings due to the anthracnose disease about 10 days after inoculation of conidial suspension.

施した。その結果を基に、総合的に優れた系統の選抜を試みたが、1990年に交配した実生からは優良な系統を得ることができなかった。

1991年以降も同様に、交配実生を幼苗段階で炭疽病抵抗性選抜を行った後、果実形質や栽培特性を基準とした栄養系選抜を進めた。

(2) 種子繁殖世代の更新による優良遺伝子の集積

第2章第1節で述べたとおり、炭疽病抵抗性は主として相加的効果の高い複数の遺伝子に支配されており、淘汰圧を加えながら種子繁殖世代を進めることによって改良できると考えられる。

そこで、選抜した系統は、栄養系選抜に供試すると同時に、これらを次代のための交配親株として用いた。その交配組合せ数の推移はTable 18の横方向に示した。1990年には既存の4品種間で16組合せの交配を行ったが、1991年には、1990年に1次選抜した49系統のうち43系統と前述の4品種、合計47系統・品種を用いて95組の交配を行った。同様に、1992年と1993年の交配でもそれぞれ前年に選抜した系統を主な交配親とし、炭疽病抵抗性に関する淘汰圧を加えながら世代を進めた。複数年に亘って同じ系統を用いることがあったので、世代数と年数は完全に一致するものでない。しかし、年数が進むほど炭疽病抵抗性選抜による生存株率は高くなり、1993年の交配実生では生存株率は75.6%に達した。この値は、抵抗性品種‘宝交早生’を自殖して得られた実生集団の値と同等であることから、この年には交配親系統のほとんど全てが抵抗性を有していたと推定できる。

(3) サンチャーゴの育成経過と系譜

1993年の炭疽病抵抗性選抜で高い値の生存株率が得られことから、炭疽病抵抗性に関する改良は十分に進んだと考え、1994年には前年までに得られた系統の特徴を整理し、交配母本として優秀とみられる系統（交

配年次 1990, 1991, 1992 および 1993 年の系統それぞれ 3, 5, 12 および 8 系統, 合計 28 系統) を選んだ. それらの間で 176 組の交配を行い, 合計 7907 株の実生を育成した. これらの幼苗段階に, 炭疽病抵抗性選抜を行い 5967 株を選抜した. 次に, 定植圃場の規模に合わせるため, 各交配組合せの株数を最大 20 株としてそれより多い場合は超過分を廃棄し, 合計 2840 株だけを定植した. 定植株を慣行促成栽培法に準じて栽培し, 果実形質や栽培特性について株間で相対的比較を行って優秀と判断した 351 株を 1 次選抜した. それらを栄養繁殖によって増殖しながら優良系統の選抜を進め, 1995 年には 14 系統に, 1996 年には 1 系統 (系統番号 '9401711') に絞り込んだ. この系統を系統名 '三系 4' として, 1997 年と 1998 年に県内 6 ヶ所の生産現場での適応性を試験した. 試験の結果, 優秀な成績が得られたため, 'サンチーゴ' と命名し, 1999 年 3 月 30 日に品種登録出願を行い, 2002 年 7 月 10 日に登録番号第 10373 号として品種登録された.

'サンチーゴ' の系譜は Fig. 25 に示した. 子房親は 1990 年に 'アイベリー' と '宝交早生' の交配から選抜した系統 '90014' を 1991 年に自殖して得られた系統 '91007' で, 花粉親は 1990 年に 'とよのか' の自殖から得られた系統 '90051' である. 'サンチーゴ' は, これらを 1994 年に交配した実生から選抜されたもので, 育成の元になっ

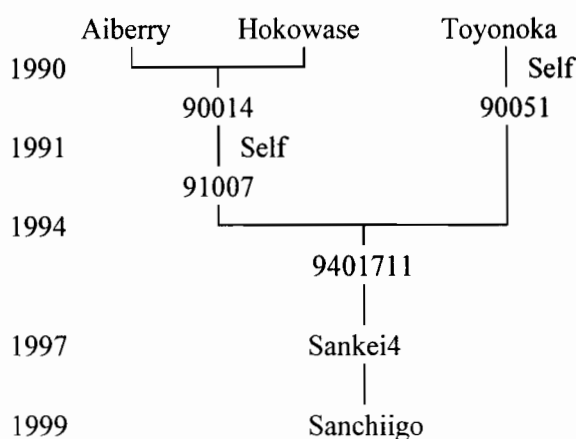


Fig. 25. Pedigree of 'Sanchiigo'

た品種から子房親側で3世代目、花粉親側で2世代目にあたる。

3 品種特性の概要

以下では‘サンチーゴ’の諸形質を他品種と比較した結果を述べる。

(1) 炭疽病抵抗性 (試験5-1)

(ア) 調査方法

Fig. 26 に示した 28 品種を供試し、抵抗性検定を 3 回行った。直径 10.5 cm の銀色ポリエチレンポットで栽培し、2001 年 8 月 28 日に各 6 株、2002 年 3 月 28 日に各 4 株、2002 年 8 月 26 日に各 6 株に対し、それぞれ濃度 5×10^5 個/ml に調製した炭疽病菌胞子懸濁液を株当たり約 50 ml 噴霧接種した。接種後、気温 28 °C、相対湿度 100 % の室内に 1 昼夜置き、気温 26 °C の人工気象室に移した。接種後から 1 週間ごとに枯死株を調査し、調査個体の抵抗性指数を接種後枯死するまでの週数で表した。ただし、接種 7 週後以降生存した株はすべて抵抗性指数 8 とした。3 回の検定結果の平均値を当該品種の抵抗性指数とした。

また、生産者圃場における発病状況を聞き取り調査した。

(イ) 結果および考察

本試験の供試品種では、‘女峰’、‘アスカルビー’、および‘麗紅’の抵抗性が低く、‘サンチーゴ’、‘宝交早生’、および‘The sun’の抵抗性が高く、28 品種の抵抗性指数は連続的な値になった (Fig. 26)。

本試験は株全体に噴霧接種し枯死までの週数を抵抗性指数としたものであるが、野口・望月 (1990) による葉柄を用いた炭疽病抵抗性の評価でも、各品種の抵抗性は連続的な変異を示している。この結果は、炭疽病抵抗性が量的形質であるとした第 2 章第 1 節の結果と一致する。

第 2 章第 1 節で行った炭疽病抵抗性の品種比較では、‘サマーベリー’、

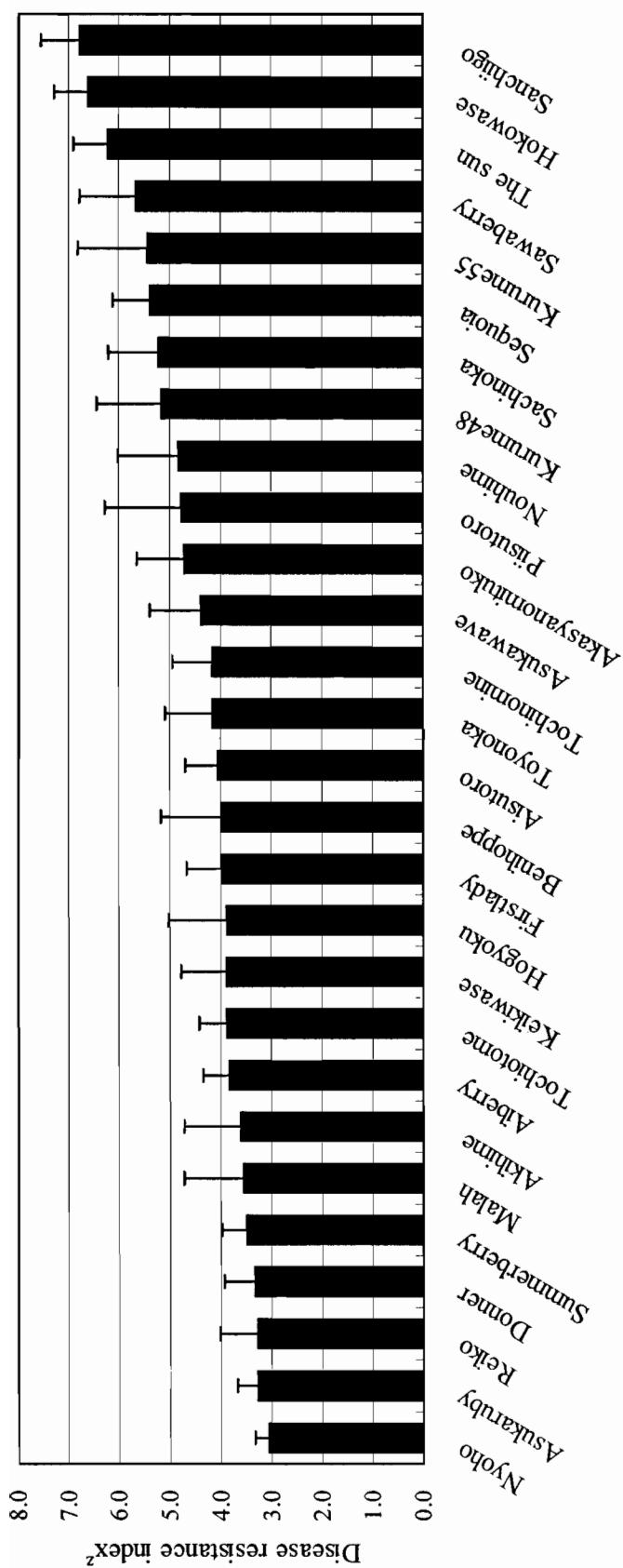


Fig. 26. Comparison of varietal differences in resistance to anthracnose (Exp. 5-1).
^z Plants survived for longer than 7 weeks after inoculation are scored 8, and those dead within 7 weeks are scored by the number of weeks for survival.
 Vertical lines show SE.

‘女峰’および‘章姫’の抵抗性が低く、‘とよのか’、‘あかしやのみつこ’、‘さちのか’および‘とちおとめ’が中程度で、‘サンチーゴ’、‘宝交早生’および‘Dover’が高かった。本試験でも、供試しなかった‘Dover’を除いて、ほぼ同じ結果が得られた。

1999年に‘サンチーゴ’の品種登録出願を行って以来、2004年7月現在、一般生産者圃場において5作に亘って栽培されている。その中でも、本品種の炭疽病抵抗性は安定しており、栽培上問題となる発生は報告されていない。また、本品種育成にあたって交配母本に用いた抵抗性品種‘宝交早生’においても抵抗性の変化は認められていない。

以上の結果から、‘サンチーゴ’の炭疽病抵抗性は安定して高いものと考えられる。

(2) 萎黄病抵抗性

萎黄病 (*Fusarium oxysporum* f. sp. *fragariae*) は、株のわい化や枯死を引き起こし土壌伝染性の病害で防除が困難であるため、炭疽病やうどんこ病と並んで我が国の主要イチゴ生産地域における三大病害とされている。本項では、まず、萎黄病抵抗性を品種間で比較し、次に、‘サンチーゴ’と‘アスカウェイブ’との交配実生集団で萎黄病抵抗性の検定を行った。これらの結果から、萎黄病抵抗性の遺伝的特性について考察し、‘サンチーゴ’の萎黄病抵抗性程度の評価を行った。

(ア) 調査方法

試験5-2-1：萎黄病抵抗性の品種間差異

炭疽病抵抗性検定に用いた品種のうち、‘サマーベリー’と‘ダナー’を除く26品種を供試し、黒田・富川(2001)の方法によって萎黄病抵抗性検定を2回行った。2001年7月19日と2002年7月22日に親株から

切り離した苗を直径 10.5 cm のポリエチレンポットで育苗した。2001 年 10 月 17 日と 2002 年 10 月 28 日に、それぞれ各品種 6 株を掘り上げて根洗いし、25℃の恒温室内で 5×10^4 個/ml の萎黄病菌胞子懸濁液（菌株 91060510）に 1 昼夜浸根接種した。翌日、湛液型水耕装置に各品種の繰り返し数を 6 とする完全無作為化法で植えた。培養液温度を 25 ± 2 ℃に保って生育させ、接種から 2 ヶ月後に発病指数を評価した。発病指数は、0: 無病徴、1: 小葉 1 枚の萎縮、2: 複数の葉に亘る萎縮、3: 萎凋、および、4: 枯死とした。2 回の検定結果の平均値を当該品種の発病指数とした。

また、生産者圃場における発病状況を聞き取り調査した。

試験 5-2-2: ‘サンチーゴ’ と ‘アスカウェイブ’ の交配実生集団における萎黄病抵抗性の頻度分布

‘サンチーゴ’ および ‘アスカウェイブ’ 各 20 株ならびにそれらの間の交配 ‘サンチーゴ’ × ‘アスカウェイブ’ の実生 139 株を供試した。各株からランナー株 3 株を栄養的に増殖し、2000 年 8 月 4 日に直径 10.5 cm のポリエチレンポットに植えて育苗した。栄養繁殖株各 1 株からなる 3 ブロックを構成し、第 1 ブロックを 10 月 17 日に、第 2 および第 3 ブロックを 11 月 7 日に、それぞれ試験 5-2-1 に準じた方法で萎黄病菌を接種し抵抗性検定を行った。3 ブロックの平均値を各供試株の発病指数として、頻度分布を比較した。

(イ) 結果および考察

試験 5-2-1 の結果、Fig. 27 に示したとおり、‘アイストロ’、‘アスカウェイブ’ および ‘芳玉’ では 2 回の調査において全く発病が見られず、他の品種と明確な差が観察された。これら 3 品種を除く 23 品種の間では発病指数は連続的な変異で、それらの中で ‘サンチーゴ’ の発病指数はやや低い値であった。しかし、生産者圃場では、‘女峰’ や ‘とよの

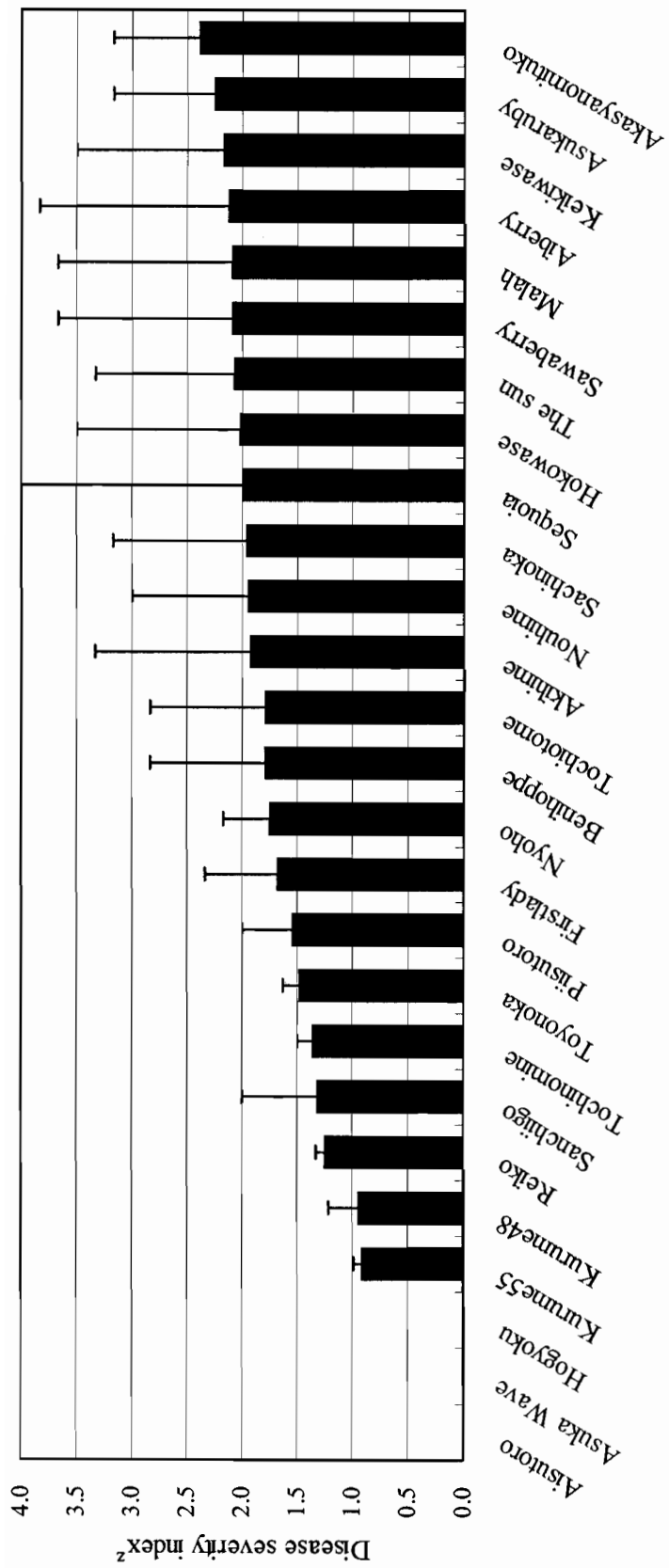


Fig. 27. Comparison of varietal differences in the disease severity to Fusarium wilt after inoculation by root dipping into conidial suspension (Exp. 5-2-1).

² 0: No symptom, 1: Dwarf of single leaf, 2: Dwarf of some leaves, 3: Wilt, 4: Plant death.

Vertical lines show SE

か’では萎黄病が大きな問題にならなかったのに対し，‘サンチーゴ’や最近栽培面積が拡大している‘とちおとめ’では発生が報告されている。

試験 5-2-2 の結果は Fig. 28 に示した。試験 5-2-1 と同様に‘アスカウェイブ’にはまったく発病がみられなかったのに対して，‘サンチーゴ’の発病指数は 2 から 4 の間に分布した。‘サンチーゴ’×‘アスカウェイブ’の交配実生集団では，発病指数 0 が 33.8 %，発病指数 4 が 43.2 % を占め，頻度分布に明らかな分離を認めることができた。この結果は，萎黄病抵抗性には主働遺伝子が関与していることを示唆している。

これらの結果を総合すると，‘サンチーゴ’は，主働遺伝子が関与していると推定される強度の萎黄病抵抗性は有しておらず，実際の生産圃場でも抵抗性程度が高くないと考えられる。

(3) 果実品質 (試験 5-3)

果実品質に関連する項目として，果実の形態，糖度，酸度，糖酸比，

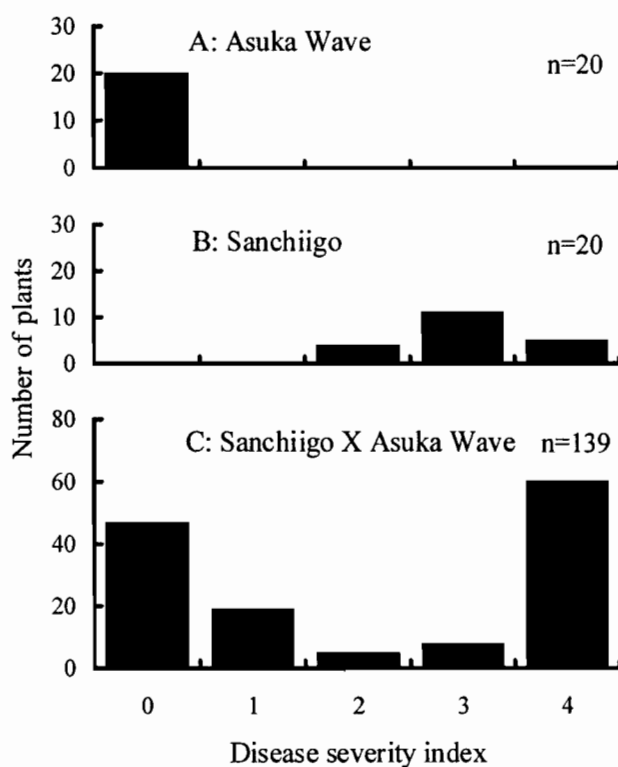


Fig. 28. Frequency distribution of levels of disease resistance to Fusarium wilt in 'Asuka Wave' and 'Sanchiigo' and the F₁ hybrids between the two cultivars (Exp. 5-2-2). Each plant was evaluated by three clones propagated vegetatively. For the disease severity index see the legend to Fig. 27.

および果実硬度を調査し、我が国の代表的な促成栽培用品種‘女峰’や‘とちおとめ’と比較した。

(ア) 調査方法

‘サンチーゴ’、‘女峰’および‘とちおとめ’を慣行促成栽培によって栽培した。ポリエチレンポットに受けたランナー苗を1997年7月17日に親株から切り離し、9月19日に各10株2反復で定植した。10月14日にビニルを被覆して保温を開始した。電照処理は、11月19日から日没後2時間行った。11月26日から翌年3月3日まで設定最低気温を8℃として暖房を施した。換気扇の作動温度は22～25℃とした。

果実の形態を肉眼で観察するとともに、12月から翌年4月まで毎月第1と第3週に収穫した全果実を凍結保存した。1998年6月17日に気温4℃の室内で解凍し、翌日、解凍滲出液のBrix値および1/10 N水酸化ナトリウムによる滴定酸度のクエン酸換算値を測定した。また、毎月第2と第4週に収穫した全果実を供試し、果実硬度を測定した。果実硬度は直径3 mmの円柱形プランジャーを用い、貫入速度60 mm・min⁻¹とし物性測定器（レオメーター NRM-2010J-CW）により果皮貫入時の抵抗値を測定した。それぞれ、月別に各品種の平均値を求めた。

(イ) 結果及び考察

(a) 果実の形態

各果房の頂果の中には縦溝が入り大きな空洞ができて奇形果になるものが観察された。しかし、Fig. 29と30に示すように、2番果以降は円錐形の整った果形になり、果皮は明赤色で光沢が優れていた。

(b) 糖度、酸度および糖酸比

‘サンチーゴ’の糖度は、‘女峰’や‘とちおとめ’と同程度で3品種の間に有意差はなかった。また、月別の変化も品種間に大きな差はみ



Fig. 29. Plant form of fruiting 'Sanchiigo'



Fig. 30. Fruits of 'Sanchiigo'

Table 19. Comparison of varietal differences in Brix, acidity and soluble solid/acid ratio of fruits (Exp. 5-3).

		Dec.	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	Mean
Brix	Sanchiigo	9.2	10.2	9.8	8.9	8.0	9.2 a ²
	Nyoho	10.9	9.5	9.0	8.9	7.6	9.2 a
	Tochiotome	10.8	10.1	11.7	8.6	8.8	9.9 a
Acidity	Sanchiigo	0.76	0.71	0.61	0.74	0.79	0.72 b
	Nyoho	1.08	0.83	0.88	0.75	0.83	0.87 c
	Tochiotome	0.79	0.70	0.66	0.81	0.71	0.74 b
Soluble solid / acid ratio	Sanchiigo	12.2	14.3	16.0	12.1	10.1	12.9 de
	Nyoho	10.1	11.4	10.2	11.9	9.2	10.6 e
	Tochiotome	13.6	14.4	17.7	10.5	12.3	13.7 d

² Means with different letters are significantly different by LSD at the 5% level.

られなかった。酸度については、‘サンチーゴ’は‘女峰’より低く、‘とちおとめ’と同程度であった。糖酸比は、‘女峰’がやや低かったが、‘サンチーゴ’と他の2品種との間に有意差はなかった (Table 19)。‘サンチーゴ’は、‘女峰’よりも酸味が少なく、さっぱりした甘みがある。‘とちおとめ’と同等の優れた食味を有している。

(c) 果実硬度

12月から2月まで果実硬度は3品種の間に差は認められなかったが、3月には‘とちおとめ’が大きな値を示した。全期間の平均値に‘サンチーゴ’、‘女峰’および‘とちおとめ’の間に有意差はなく、‘サンチーゴ’の果実硬度は、これら2品種と同等に優れていた (Table 20)。

Table 20. Comparison of varietal differences in fruit firmness (Exp. 5-3).

	Dec.	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	Mean
Sanchiigo	176 a ²	150 a	93 a	108 a	74 a	120 a
Nyoho	171 a	166 a	101 a	124 a	85 a	129 a
Tochiotome	191 a	181 a	121 a	150 b	102 a	149 a

² Different letters within columns indicate significant differences by LSD at the 5% level.

(4) 早晚性 (試験5-4)

(ア) 調査方法

‘章姫’，‘女峰’，‘とちおとめ’および‘サンチーゴ’を供試した。親株から発生したランナーを直径 10.5 cm ポリエチレンポットに受け，2001年7月23日に親株から切り離した。7月25日から8月10日の間に4回，液体肥料（成分量： $N - P_2O_5 - K_2O = 10 - 5 - 8$ ）を300倍に希釈し，株当たり約100 ml施用した。各品種16株を9月2日，6日，10日，14日および18日に定植した。10月19日にビニルを被覆して保温を開始し，11月16日から毎日日没後2時間30分間の電照を施した。株ごとに出蕾日を調査し，第3章第4節に示した方法で，出蕾遅延株が発生しない最も早い定植日を花芽分化開始日と推定した。

(イ) 結果および考察

第3章第4節に示したとおり，定植時に花芽誘導が十分でない株は，定植後に窒素吸収が増加する影響によって花芽誘導が遅れ，その結果出蕾日が遅くなる。そのため，数日おきに連続的に定植し，出蕾遅延株が発生しなくなる定植日をもって当該品種が花芽誘導を完了し花芽分化を開始した日とみなすことができる。

品種ごとに定植日別の出蕾日の分布を Fig. 31 に示した。出蕾遅延株が発生しない最も早い定植日は，‘章姫’で9月10日，‘女峰’と‘とちおとめ’で9月14日，‘サンチーゴ’で9月18日であった。

したがって，慣行促成栽培の管理条件で，‘サンチーゴ’の花芽分化開始時期は‘章姫’よりも8日程度，‘女峰’や‘とちおとめ’より4

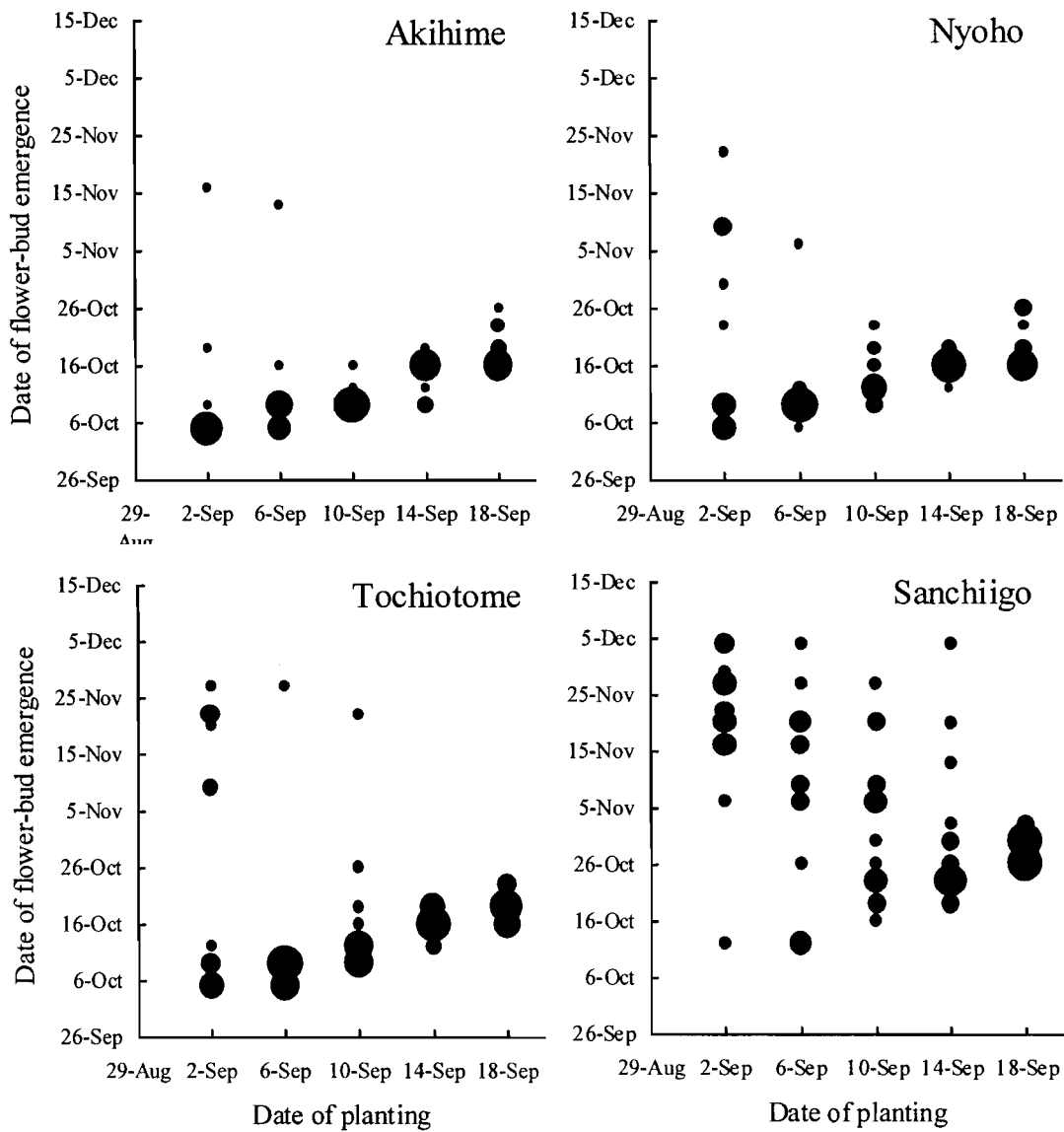


Fig. 31. Comparison among four cultivars in the distribution of the date of flower-bud emergence in response to five different planting dates (Exp. 5-4). The size of circle is proportional to the frequency.

日程度遅いと考えられる。

(5) 収量性 (試験5-5)

(ア) 調査方法

1997年に、農業研究部内の2ヶ所の圃場と県内4カ所の生産者圃場に

において、それぞれ 20 ～ 100 株を栽培し対照品種と比較した。作型はすべてポット育苗による促成栽培とし、栽培管理はそれぞれの生産者における‘女峰’の慣行栽培方法に準じて行った。収穫開始から 12 月末までの収量を年内収量、収穫開始から 4 月末までの収量を総収量とした。

調査圃場のうち 3 カ所で規格別に収量を求めた。規格は当時の J A 三重経済連によるもので、正形果は 3L:27 g 以上, 2L:23 ～ 27 g, L:16 ～ 23 g, M:12 ～ 16 g, S:9 ～ 12 g および 2S:7 ～ 9 g, また、乱形果は A:22 g 以上, B:12 ～ 22 g, C:5 ～ 12 g に分けられる。

(イ) 結果及び考察

年内収量は、栽培者 A と E では‘サンチーゴ’が‘女峰’に比べて多かったが、他の 4 者では少なく、対女峰比率は栽培者間で大きな差がみられた。しかし、総収量は、全ての栽培者で‘サンチーゴ’が優っており、‘女峰’に比べて 8 ～ 41 % の増収となった (Table 21)。

規格別の収量では、‘サンチーゴ’は‘女峰’に比べて、3L から L クラスの収量が多く、S と 2S は少なかった。平均果実重は‘女峰’が 13.1 g であったのに対し‘サンチーゴ’は 16.6 g で明らかに大果であった (Table 22)。

これらの結果から、‘サンチーゴ’は‘女峰’に勝る大果で多収の品種であるといえる。

Table 21. Yield of 'Sanchiigo', 'Nyoho' and 'Tochiotome' in two periods by six growers (Exp. 5-5). (g/10 plants)

Period	Variety	Grower						Mean
		A	B	C	D	E	F	
From the beginning of harvest to the end of Dec.	Sanchiigo	1436	623	1043	339	1297	796	922 a ^y
	Nyoho	1001	756	1148	1031	1129	1120	1031 a
	Tochiotome	1441	1034	—	—	—	—	—
	Ratio ^z (%)	143	82	91	33	114	71	89
From the beginning of harvest to the end of Apr.	Sanchiigo	10174	6517	5929	6100	4946	7737	6901 a
	Nyoho	7693	4828	4215	5099	4565	7150	5592 b
	Tochiotome	7635	5627	—	—	—	—	—
	Ratio (%)	132	135	141	120	108	108	124

^z Ratio of yield of Sanchiigo to that of Nyoho

^y Means with different letters are significantly different by paired t-test at the 5% level.

Table 22. Yield of 'Sanchiigo' and 'Nyoho' in each shipment grade (Exp. 5-5).

Variety	Fruit with excellent shape (g/10 plants)						Fruit with better shape (g/10 plants)			Sum (g/10 plants)	Mean of fruit weight (g)
	3L ^z	2L	L	M	S	2S	A	B	C		
Sanchiigo	339	323	1466	1053	681	227	1924	497	257	6767	16.6
Nyoho	106	202	1076	1012	809	556	830	602	421	5614	13.1
Ratio ^y (%)	321	160	136	104	84	41	231	82	61	121	127

^z 3L: Over 27g, 2L:23 ~ 27g, L:16 ~ 23g, M:12 ~ 16g, S:9 ~ 12g, 2S:7 ~ 9g, A: Over 22g, B:12 ~ 22g, C:5 ~ 12g

^y Ratio of yield of Sanchiigo to that of Nyoho

第 6 章 総合考察

安全安心な食料を求める消費者ニーズは一層高まりつつあり、今後、農薬使用量を低減できる病害抵抗性品種は益々重要になると考えられる。以下では、このような観点から、炭疽病を中心とする病害抵抗性と高品質の果実形質を兼ね備えた新品種を育成する上で、重要と考えられる事項について考察を行った。

1. イチゴ育種における遺伝研究の意義

イチゴは種子繁殖が可能な栄養繁殖性作物であり、その育種は、通常、交配第 1 代の実生の中から優良株を選抜し、これを栄養繁殖によって増殖しながら、育種目標にかなった優良形質を併せ持つ総合的に優れた栄養系に絞り込んでゆく。そのため、育種操作は、最初の交配とそれに続く栄養系選抜だけで完結するので、固定が必要な種子繁殖性作物の育種と比較するとかなり容易である。

これまで、イチゴの育種は、公的機関が主体となって多くのイチゴ生産県で取り組まれてきた。これらの育種では、早期に実用的成果を求められるため、市場性評価や生産者の収益に直結する果実品質や収量性が育種目標として大きな比率を占め、病害抵抗性は軽視される傾向があった（小林 1994）。また、短期間で育成を完了させるため、複数の種子繁殖世代を経過させて優良個体を選抜しようとする取り組みは少なかった。

果実品質や収量性については、ほとんど全ての育種機関で育種目標とされているため、既存品種間の交配実生から栄養系選抜を行うだけで、

これまで優れた遺伝形質を集積することができた。しかし、単に既存品種間の交配実生から栄養系選抜を行うだけでは、既存品種を越えた優良形質を併せ持つ新しい品種を生み出すことが、将来、困難になってゆくことが予想される。また、病害抵抗性など二次的に扱われてきた形質については、これまでに優良遺伝子の集積を進めることが十分にできていない。

成川ら（1981）や森下（1994）は、交配親の劣悪形質を排除するために自殖を行い、選抜した自殖系を母本として利用する育種法を提唱している。このような種子繁殖世代を利用した育種操作は、育種目標に向けて着実に改良を進める上で非常に有効であると考えられる。しかし、自殖では弱勢が生じ（森下 1994）、自殖世代で優良系統が出現することが期待できない。そのため、本研究では、自殖だけにこだわらず、選抜系統間の交配による種子繁殖世代の更新を行って育種的改良を進めることを試みた。

イチゴの遺伝に関する研究は、従来の育種方法では軽視される傾向があったが、種子繁殖世代の更新を利用した育種を行う場合、育種目標となる形質の遺伝様式を明らかにしておくことは重要な意義を持つと考えられる。

2. 炭疽病抵抗性の選抜法

実生幼苗段階の抵抗性選抜法を開発し第2章第2節に示した。これは、鉢上げ後間もない実生幼苗段階で孢子懸濁液を噴霧接種するもので、労力的に大きな負担にならず、早期に育種対象外の株を淘汰できる。引き続き本圃に定植して果実品質や早晩性などを基準にした選抜を行うことができるため、育種に要する年数は慣行の育種方法と変わらない。

第2章第1節の結果から炭疽病抵抗性は主として相加的効果を持つ複数の遺伝子に支配されていると推定できるため、抵抗性選抜の管理条件を変えることによって枯死株率を人為的に変化させることができると考えられる。本研究では、実生幼苗選抜における孢子懸濁液濃度の影響について試験していないが、一連の接種試験を通して、濃度が 10^5 個/mlレベルであれば枯死株率に大きな影響はないと思われる。一方、接種後の管理条件の影響は非常に大きく、接種後の温度管理によって淘汰圧を制御できることが明らかになった。接種後一昼夜は気温 28°C 、湿度100%とし、その後、 24°C を基準にして淘汰圧を強める場合には高温で、弱める場合には低温で管理する。実際の育種場面では、高夜温が予想される日を選び、散水等によって室内の湿度を高めておいて濡れ時間を確保しやすい夕方に接種を行うことで大規模に処理することができる。

しかし、孢子懸濁液の噴霧接種による選抜は、孢子が飛散し周辺の圃場を汚染する危険性がある。検定専用温室など病原菌の管理が可能な条件が整っていない限り、孢子の接種は行ってはならない。Noguchi et al. (1994)が開発した切断葉柄を用いた検定方法など、実験室内で実施できる方法を用いるべきである。

病原菌の管理が可能な施設条件を整えることができれば、本研究で開発した実生幼苗段階の噴霧接種による抵抗性選抜法は簡易で非常に有効である。

3 淘汰圧を加えた世代更新による育種的改良効果と形質間の相関について

イチゴの育種は、一般的な栄養繁殖性作物の育種と同様、交配によって得られた変異の中から栄養系選抜を行う。交配によって実生集団を作

り出す際に、育種目標として目指すべき方向に淘汰圧を加えながら世代を進めることで、目的形質の出現頻度を高めることができる。

第5章では、実際に炭疽病抵抗性品種‘サンチーゴ’を育成した。その際、毎年、前年度の選抜で得られた系統を中心に交配母本に用い、それぞれの実生幼苗段階で炭疽病罹病性株を淘汰した。その結果、炭疽病抵抗性選抜による生存株率は毎年高まり、3年後には、抵抗性品種‘宝交早生’の自殖実生集団と同等の生存株率が得られた。この年には、育種集団のほとんどが抵抗性を有する個体で占められていたと考えられる。炭疽病抵抗性については、淘汰圧を加えながらわずか2～3世代進めるだけで、大きな改良効果が認められた。

淘汰圧を加えながら世代を進める際に、淘汰圧とする形質と他の形質との間に遺伝的相関関係があると、その相関がある形質についても出現頻度が増加することになる。2つの形質の間に好ましい相関がある場合、それらの形質を同時に選択することは容易である。逆に、好ましくない相関がある場合、その両者の形質を兼ね備えることは困難になる(松尾, 1978)。

第4章で示したとおり、炭疽病抵抗性に関しては他の主要な果実品質形質や早晩性との間に大きな相関関係は認められなかった。しかし、果実の糖度については収量との間に負の相関を認める報告が存在する(門馬・高田 1991, Hortynski et al. 1976)。糖度を高める方向に淘汰圧をかけながら世代を進めると、収量性の劣る個体の比率が増加する危険性が予測される。また、食味や果色など嗜好性の高い形質については、育種を進めている間に市場評価が変化してしまう危険性がある。このような形質については、育種の初期段階で特定の集団を淘汰してしまうことは好ましくない。他の形質と相関がある場合や、育種目標として普遍的でない形

質については、淘汰圧をかけず多様性を保持し、栄養系の選抜段階で適切な系統を選択することが適すると考えられる。

一方、病害抵抗性については、育種目標として普遍的であり長い育種期間を経た場合でもニーズが変化することが少ない。そのため、他の形質と相関関係がない場合、種子繁殖世代を進める際に淘汰圧を加える形質として適している。また、病害抵抗性は育種目標として従来は二次的に扱われることが多かったため、抵抗性遺伝子の集積は十分に進んでいないと考えられ、本研究の炭疽病抵抗性で観察されたように、わずかな世代で大きな効果が期待できる。

4. 遺伝率と基準値を超える遺伝子型値を持つ実生出現率の推定法について

第3章第1節では、果実硬度について3つの方法で遺伝率の推定を行った。遺伝率は、対象とする集団や算出方法によって異なった値になる。選抜反応による方法は、淘汰圧を加えた選抜によって得られるもので、実際の育種操作に近い実用性が高い値を得ることができる。一方、イチゴは栄養繁殖と種子繁殖の両方が容易であり、栄養繁殖した交配親と実生集団を同時に栽培することが可能であるため、親子回帰や親と子の分散から比較的容易に遺伝率を推定することができる。親と子の分散から推定される遺伝率は広義の遺伝率であるが、栄養繁殖性のイチゴでは広義の遺伝率も有効に活用することができる。いずれの方法でも、同じ方法で推定した遺伝率の間で相対的に比較を行うことによって、育種的改良の難易度を評価する指標として用いることができる。

親子回帰による遺伝率の推定方法を用いる場合、家系平均値の中間親値に対する回帰式によって中間親の値から次世代実生の家系平均値を予

測することが可能である。第3章第2節では、果実の糖度について、家系平均値に加えて家系内の分散についても検討を行った。栄養繁殖性のイチゴは、交配によって出現した優良変異体をそのまま栄養繁殖して新品種にできるため、家系間ばかりでなく家系内に存在する遺伝的変異も育種的に利用することが可能である。この節で用いた Yamada et al. (1997) の方法は、分散分析によって家系内遺伝分散を求めたうえで、実生の遺伝子型値は回帰式によって予測される家系平均値を平均値とし家系内遺伝分散を分散として正規分布するとみなして、選抜水準値よりも上側に分布する個体の比率を求めるものである。この方法は、各家系内の分散が等しいと仮定しているため、家系内の分散に偏りが生じる場合には用いることができない。しかし、関与する遺伝子の中でその平均効果が等しいと推定できる量的形質については、単に遺伝率や家系平均値の予測に止まらず、基準値を超える遺伝子型値を持つ交配実生の出現率を予測することができる。これは、イチゴの果実糖度にも適応でき、育種的改良に当たって交配当たりの育成実生数を計画的に設定する際に有効な手法となると考えられる。

5. 今後の病害抵抗性育種

‘サンチーゴ’の交配母本に用いた‘宝交早生’は、1962年に兵庫県で育成され、1970年代には我が国の主流品種になった。この品種は、炭疽病抵抗性を有し、うどんこ病に強いが、萎黄病には罹病性とされた。また、果実が軟らかく晩生であることが欠点であった。‘サンチーゴ’は、‘宝交早生’以来失われていた炭疽病抵抗性を復活させ、現代の市場性評価に耐えうる高品質の果実形質を有する品種である。しかし、うどんこ病や萎黄病に対してやや弱いとみられる。

うどんこ病は、株を枯死させることはないが、果実に発生し商品価値を著しく低下させる。収穫期間中の農薬使用量を低減するためうどんこ病抵抗性品種は非常に重要である。また、萎黄病は、土壌伝染性の病害で防除が困難であり、株のわい化や枯死を引き起こすため大きな問題であった。近年の主流品種である‘女峰’や‘とよのか’は、この病気に比較的強く問題が沈静化していたが、最近普及が拡大している‘とちおとめ’などで発生が報告されており対応が必要とされる。

イネのいもち病（寺沢 1987）やアブラナ科野菜の根こぶ病（吉川 1990）など多くの作物で、病原菌レースの変化による抵抗性の罹病化現象が報告されている。しかし、‘宝交早生’において炭疽病抵抗性を侵害する病原菌レースの発生は報告されていない。また、第2章で‘サンチーゴ’が持つイチゴ炭疽病抵抗性は、量的遺伝であり、主働遺伝子に支配された真性抵抗性でないと考えられる。そのため、病原菌レースの変化による罹病化は起こりにくいものと推測できる（松尾 1978）。

本研究では、炭疽病抵抗性を有する高品質の品種育成を目標として研究を進め成果を得た。今後は、炭疽病とともにうどんこ病や萎黄病に対する複合抵抗性を有し、高品質で栽培特性の優れた品種の育成が望まれる。そのため、‘サンチーゴ’は、この品種自体の普及だけでなく、交配母本としてより優れた品種育成のために活用することができると考えられる。

摘 要

第 1 章 緒 論

本研究では、1980年代から大きな問題となった炭疽病に対して抵抗性を有し、優れた果実品質を兼ね備えた品種を効率よく育種することを目的として、炭疽病抵抗性、果実品質および早生性に関する遺伝特性の解明と効率的選抜法の開発を行った。また、実際に‘宝交早生’以来失われていた炭疽病抵抗性を復活させ、現代の市場性評価に耐えうる高品質の果実形質を有する新品種‘サンチーゴ’を育成し、その経過と特性について述べた。

第 2 章 炭疽病抵抗性の遺伝特性と選抜法

第 1 節 炭疽病抵抗性に関する親子回帰と選抜反応

1) 抵抗性程度が異なる 10 品種を用い、5 品種ずつ子房親と花粉親に分けて交配した 25 組合せの全きょうだい家系 (F_1) を供試し、交配親の間親値と F_1 平均値の間で炭疽病に関する親子回帰を調査した。イチゴ炭疽病抵抗性は、抵抗性の低い側にわずかな優性効果があることが示唆されたが、主として相加的遺伝効果が高い量的な遺伝様式を示した (試験 2-1-1)。

2) 抵抗性品種‘宝交早生’、中程度の‘とよのか’および罹病性品種‘女峰’の間の 3 組の交配を用い、それぞれ F_1 集団から抵抗性の高い上位 16% を選抜し、それらから育成した F_2 集団と比較し選抜反応による実現遺伝率を求めた。‘女峰’×‘とよのか’では実現遺伝率は 0.30 と比較的高く、抵抗性が最も高いレベル (抵抗性指数 8) の実生が 3.3% 得られた。‘女峰’×‘宝交早生’では実現遺伝率 (0.61) が最も高く、抵抗性指数 8 の実生が 14.5% 得られた。また、‘とよのか’×‘宝交早

生’では、実現遺伝率は 0.04 と低かったが、抵抗性指数 8 の実生が高い頻度（18.0 %）で得られた。これらの結果から、交配母本として利用できる適切な抵抗性品種がない場合でも抵抗性の改良が可能であるが、抵抗性品種を交配母本に用いれば効率的に育種を進めることができると考えられた（試験 2-1-2）。

第 2 節 実生幼苗段階における炭疽病抵抗性個体の選抜法

1) 炭疽病抵抗性程度の異なる 10 系統に罹病性品種‘章姫’と抵抗性品種‘サンチーゴ’をそれぞれ交配した 20 組の交配実生を用いた。播種 43 日後に鉢上げし 15 日間育成した幼苗と 37 日間育成した成苗に対し、 4×10^5 個/ml の炭疽病菌孢子懸濁液を噴霧接種した。気温 28 °C 相対湿度 100 % の接種箱内に約 24 時間置いた後、ガラス温室内で管理した。その結果、幼苗の枯死株率は成苗に比べて急激に増加した。しかし、交配組合せごとに求めた枯死株率に関して幼苗と成苗との間に高い相関がみられたことから、幼苗段階でも、同じ条件で育成した実生の間で相対的に抵抗性を評価できることが明らかになった（試験 2-2-1）。

2) 罹病性品種‘女峰’と抵抗性品種‘宝交早生’の間の交配で得られた幼苗（移植 7 日後）を用い、試験 2-2-1 と同様に炭疽病菌孢子懸濁液を噴霧接種した。気温 28 °C 相対湿度 100 % の接種箱内に約 24 時間置いた後、20、22、24 および 26 °C の人工気象室内で 8 日間処理した。処理後、ガラス室内で枯死株率を調査した。その結果、接種後の管理温度が高いほど、枯死株率が高くなった。また、選抜株からランナー苗を増殖して抵抗性検定を行ったところ、いずれの温度選抜区でも、抵抗性指数が高い個体は高い割合で選抜され、選抜効果を明らかに認めらるることができた。また、処理温度が高いほど抵抗性の強い実生を高頻度で得るこ

とができたことから、接種後の温度を高温に管理することによって淘汰圧を強め、低温に管理することによって淘汰圧を弱めることが可能であると考えられた（試験 2-2-2）。

第 3 章 果実品質と早晚性に関する遺伝特性と選抜法

第 1 節 果実硬度に関する遺伝率と選抜反応

1) 果実硬度および果皮硬度について、交配実生の家系内の分布は、1 家系の果皮硬度を除いて、全て正規分布に適合した。また、全家系を合集した頻度分布も、両形質とも単峰型の分布になった。これらの結果から、イチゴの果実硬度と果皮硬度は量的な遺伝様式を示す可能性が高いと考えられた。果実硬度と果皮硬度との間には相関係数 0.93 以上の非常に高い表現型相関がみられた（試験 3-1-1）。

2) 16 組の F_1 実生集団とそれぞれの両親の分散から家系ごとに広義の遺伝率を推定したところ、果実硬度では 0.39 から 0.95、果皮硬度では 0.04 から 0.95 であった。同じ実生集団で、中間親値に対する家系の平均値の親子回帰から狭義の遺伝率を推定したところ、果実硬度では 0.90、果皮硬度では 0.73 であった。どちらの方法でも、果皮硬度の遺伝率は果実硬度に比べて低くなった（試験 3-1-1）。

3) 果実硬度について F_1 から F_2 への選抜実験を行ったところ、選抜反応によって推定された実現遺伝率は 0.43 であった。果実硬度の遺伝率は比較的高いことから、淘汰圧をかけた種子繁殖世代の更新による育種的改良効果は高いものと考えられた（試験 3-1-2）。

第 2 節 交配実生集団における高糖度実生出現率の推定

1) 育成系統 9 系統の間で 19 組の交配を行い、各交配親系統の栄養繁殖株と各家系の実生株を供試した。株ごとのデータを用いてモデル式に

基づいて分散分析を行い、各分散成分を推定した。全分散のうち家系内分散は 89.5 % を占め、家系間分散は 10.5 % と小さかった。家系間分散は回帰で説明される分散がほとんどを占め、回帰で説明されない分散は小さかった。家系内分散については、全分散の 37.5 % が家系内遺伝分散で、52.1 % が家系内環境分散であった。これらの結果から、1) 実生集団の分散には家系内分散が大きく影響している。2) 家系平均値の中間親に対する回帰式によって、次世代の家系平均値を中間親の値から精度良く予測できる。3) 分散成分から推定された広義の遺伝率は 0.48 であることが明らかになった (試験 3-2)。

2) 分散分析で得られた回帰式と家系内遺伝分散を用いて、基準値を超える遺伝子型値を持つ実生出現率の推定を行った。交配実生株の遺伝子型値は回帰式によって予測される家系平均値を平均値とし家系内遺伝分散を分散とする正規分布するとみなした。選抜基準とする Brix 値を 11.0 とすると、基準を超える遺伝子型値を持つ実生の出現率は、中間親値が 10.0, 10.5 および 11.0 の場合、それぞれ、15.9, 33.0 および 54.7 % と予測された (試験 3-2)。

第 3 節 花芽形成期と果実肥大期の温度がイチゴ果実の果実重に及ぼす影響とその品種間差異

1) ‘女峰’ を用い、花芽分化の促進処理を行った後、頂花の雄ずい形成期から果実成熟まで、日長 12 時間に設定した人工気象室内で 32/27, 28/23, 24/19, 20/15 および 16/11 °C (昼温/夜温) の各温度条件で栽培した。その結果、頂果の果実当たりのそう果数は処理温度が低いほど多くなった (試験 3-3-1)。

2) ‘女峰’ と ‘とよのか’ を用い、花芽分化開始後から出雷日まで、日長 12 時間に設定した人工気象室内で 24/19, 20/15 および 16/11 °C (昼温/

夜温)の各温度条件で処理を行い、出雷日以降は全て 25/15℃日長 12 時間の人工気象室内で栽培した。その結果、開花から成熟までの日数と果托肥大量を示すそう果当たりの果実重に試験区間の有意差はなかったが、温度が高いほど、果実当たりのそう果数は少なく、果実重も小さくなった。このことから、高温ほど果実重が小さくなる現象は、従来知られていた果托肥大の影響だけでなく、花芽形成期の温度が高いほど果実当たりのそう果数が少なくなることが影響していると考えられた(試験 3-3-2)。

3) 24/19℃を高温区、16/11℃を低温区とし、雌ずいの分化初期から出雷日までの間で、5日間ずつずらして高温処理を行ったところ、高温処理時期が早いほど果実当たりのそう果数が少なくなった。このことから、果実当たりのそう果数に及ぼす温度の影響は、花芽分化の早い時期ほど大きいものと考えられた(試験 3-3-3)。

4) ‘章姫’、‘宝交早生’、‘女峰’、‘さちのか’‘サンチーゴ’および‘とよのか’を供試し、花芽分化開始前から果実成熟まで 24/19℃(高温区)と 16/11℃(低温区)に設定した人工気象室内で栽培した。果実重、果実当たりのそう果数およびそう果当たりの果実重は、全ての品種で低温区に対して高温区の値が小さくなった。これらの項目が高温ほど小さくなる現象は品種に関わらず共通してみられると考えられた。しかし、果実重については、処理温度と品種の間に交互作用がみられたため、果実重に対する温度の影響が小さい品種を育成できることが示唆された(試験 3-3-4)。

第4節 実生由来集団における花芽分化開始期の推定と遺伝様式

1) ‘女峰’を9月2日から18日まで4日間隔で5回に分けて定植したところ、定植が遅くなるほど、出蕾遅延株が減少し早期出蕾株が増加し

た．早期出蕾株率と顕微鏡観察による花芽分化開始株率の間に有意な相関が認められた．このことから，栄養繁殖系統の複数の株を数日おきに定植して出蕾日を観察し，早期出蕾株率が一定以上に達する定植日を花芽分化開始日として推定することが可能であると考えられた（試験 3-4-1）．

2）交配実生集団を‘女峰’と同様に 4 日間隔で定植したところ，交配実生のおける出蕾日の分布幅は‘女峰’より大きくなった．これは，交配実生における出蕾日の変異には環境要因と遺伝要因の両者が関与しているためと考えられた（試験 3-4-1）．

3）1 家系の実生 37 株をそれぞれ栄養繁殖して系統を育成し，数日おきに定植した株の出蕾日から各系統の花芽分化開始日を推定した．花芽分化開始日は単峰型の分布となり分離はみられなかった．この結果から，一季成り性イチゴの早晚性は連続的な変異であり，量的な遺伝様式を示すと推測できた（試験 3-4-2）．

4）交配実生で 1 年目に調査した各個体のおける出蕾日と，それらを栄養繁殖した各系統における花芽分化開始の推定日との間に，相関係数は小さいものの有意な相関が認められた．したがって，実生のおける出蕾日と早晚性は正確に一致するものでないが，実生選抜の際に，大まかに早晚性を評価する基準として出蕾日を用いることは可能であると考えられた（試験 3-4-1，3-4-2）．

第 4 章 炭疽病抵抗性と果実品質との遺伝的関係

罹病性品種‘女峰’と抵抗性品種‘宝交早生’を交配した実生集団を用い，イチゴの炭疽病抵抗性に関して幼苗段階で選抜を行い抵抗性程度を高めた実生群と非選抜の実生群との間で果実品質と早晚性の比較を行

った。出蕾日の分布，ならびに，果実重，果実硬度，糖度，酸度，糖酸比，果汁赤色度および果色の L^* ， a^* ， b^* 値の平均値と分散について，選抜区と無選抜区の間には有意差は認められなかった。このことから，炭疽病抵抗性とこれら果実品質形質や早晩性との間に強い遺伝相関は存在しないことが示唆された。そのため，実生幼苗段階で炭疽病抵抗性だけを選抜基準として罹病性株を淘汰しても，果実品質や早生性が優れた株の出現頻度には影響を及ぼさず，その後，本圃でこれらに関するの選抜を行うことが可能であると考えられた（試験 4）。

第 5 章 炭疽病抵抗性高品質品種‘サンチーゴ’の育成

1) ‘アイベリー’，‘宝交早生’および‘とよのか’の交配後代から，炭疽病抵抗性を有し果実品質や収量性が優れた系統を選抜し，品種名‘サンチーゴ’として品種登録出願を行った。

2) ‘サンチーゴ’育成に至るまで，毎年交配を行い，その実生幼苗段階で炭疽病抵抗性選抜を実施した。選抜した株は栄養系選抜に供試するとともに次代のための交配親として用い種子繁殖世代を進めた。その結果，世代が進むほど炭疽病抵抗性選抜による生存株率は高くなった。

3) ‘サンチーゴ’は高い炭疽病抵抗性を有することが確認された（試験 5-1）。一方，萎黄病抵抗性については主働遺伝子が関与することが明らかになったが，‘サンチーゴ’は強度の萎黄病抵抗性は有しておらず，実際の生産圃場でも抵抗性程度は高くないものと考えられた（試験 5-2-1，5-2-2）。

4) ‘サンチーゴ’は，‘女峰’や‘とちおとめ’と同等の優れた果実品質を有しており，早生性はやや劣るが，‘女峰’よりも多収であることが確認された（試験 5-3，5-4，5-5）。

Genetic Characterizations of Disease Resistance to Anthracnose and Fruit Quality in Strawberry and the Development of a Breeding Method for Improved Traits

Mori, Toshiki

Summary

Chapter 1. Introduction

The present study was designed aiming at the development of an efficient breeding method for a new cultivar of strawberry (*Fragaria* × *ananassa* Duchesne) with high fruit-quality and the resistance to anthracnose (*Glomerella cingulata* Spaulding et Schrenk). Anthracnose has been one of the most serious diseases reducing strawberry production since the 1980's in Japan. In this dissertation, the mode of inheritance and the selection method for resistance to anthracnose in strawberry were investigated. Genetic characteristics of fruit quality and earliness in flowering were also investigated. Applying the improved method established in the this study, a new cultivar named 'Sanchiigo' with high resistance to anthracnose and high fruit quality was successfully bred and registered.

Chapter 2. Inheritance and Selection for Resistance to Anthracnose

2-1. Parent-offspring correlation and selection response for resistance to anthracnose

1) Ten strawberry cultivars with different levels of resistance to anthracnose were used as parents (five as female and five as male) to produce 25 full-sib F₁ families. Disease resistance indexes of the parental cultivars and the F₁ families were evaluated after spraying anthracnose conidial suspension. The results of the parent-offspring

correlation suggested that resistance to anthracnose was a quantitative trait with a large additive genetic effect and a small dominance effect (Exp. 2-1-1).

2) The selection responses in the upward direction from F_1 to F_2 were examined. Three families were produced by half diallel crosses among susceptible (S), medium (M) and resistant (R) cultivars. The experiment was carried out separately within each family. Each F_2 population was derived from random matings among resistant seedlings of the top 16 % group in the corresponding F_1 population. The heritabilities (h^2) were calculated as the ratios of genetic gain to selection differential. The highest heritability ($h^2=0.61$) was obtained in the offspring from the S x R cross. Thus, the use of resistant cultivars in the crossing should be most efficient in improving the anthracnose resistance of strawberry cultivars. In the offspring from the M x R cross, the estimated heritability was much low (0.04), but the frequency of seedlings with the highest resistance level was the greatest (18.0 %) among the three families. In the offspring from the S x M cross, the heritability was relatively high (0.30) and 3.3 % of seedlings showed the highest level of resistance. The results indicate that apparent resistant parents are not indispensable to develop cultivars with a enough resistance (Exp. 2-1-2).

2-2. Selection for resistance to anthracnose at the stage of young seedlings

1) Strawberry seedlings from 20 hybrid crosses were inoculated by spraying the anthracnose suspensions (4×10^5 conidia per milliliter) at the young (15 days) and mature stages (37 days) after transplanting. Immediately after inoculation, the seedlings were placed for 24 hr in an incubation chamber kept at 28 °C and 100 % RH, and then they were transferred to the greenhouse. The mortality rates of the young seedlings were correlated positively with those of the matured plants. This result shows

that evaluation of relative resistance to anthracnose is possible using the young seedlings (Exp. 2-2-1).

2) Seedlings of 'Nyoho' x 'Hokowase' were inoculated with conidial suspensions at 7 days after transplanting in a similar way as described in Exp. 2-2-1. After placing in an incubation chamber kept at 28 °C and 100 % RH for 24 hr, the inoculated seedlings were transferred to growth chambers set at 20, 22, 24 and 26 °C for 8 days and then to a greenhouse. Seedlings without inoculation were also grown in the greenhouse as control. Evaluation of resistance to anthracnose after vegetative propagation revealed that the selection was clearly effective, because the number of susceptible seedlings became fewer than that of the control seedlings after the selection conducted at various temperatures. The mortality rates increased proportionately with the increasing temperature in the growth chamber, showing that selection pressure was controllable by the growth temperature after inoculation (Exp. 2-2-2).

Chapter 3. Inheritance and Selection for Fruit Quality and Earliness

3-1. Heritability and selection response for fruit firmness

1) Frequency distributions of fruit firmness and skin toughness in the F_1 seedlings were unimodal depicting a normal distribution curve, and thus indicated that both of these fruit traits were quantitative. A highly significant phenotypic correlation ($r = 0.93 \sim 0.98$) was found between fruit firmness and skin toughness (Exp. 3-1-1).

2) The heritabilities were estimated by two ways using the parental clones and F_1 seedlings. The range of broad-sense heritabilities for fruit firmness and skin toughness were 0.39 - 0.95 and 0.04 - 0.95, respectively, based on the comparisons of variances between the F_1 seedlings and their parental clones in each family. Narrow-sense heritabilities for these two traits were 0.90 and 0.73, respectively, according to the

computations of the parent-offspring regression (Exp. 3-1-1).

3) The heritability for fruit firmness was estimated to be 0.43, according to the selection response from F_1 to F_2 . Relatively high heritabilities were found in the fruit-firmness, regardless of the statistical methods applied. Therefore, it can be possible to increase the frequency of firm-fruit-producing seedlings by the advancement of generation with selection pressure (Exp. 3-1-2).

3-2. Estimation of the proportion of seedlings with high contents of soluble solids in the fruits

1) Eight plants from each of the 9 parental clones and 19 full-sib F_1 families were cultured under the same condition. Mean values of the soluble solids content in the fruits, on a plant basis, were used in an analysis of variance test for the seedlings. Variances were estimated between- and within-family, and the regression of the mean value in a family on the Mid-parental value was calculated. The results showed that 1) the between-family variance was much smaller than the within-family variance, 2) the mean value in a family is primarily determined by the regression of the mean of Mid-parental value, and 3) the broad-sense heritability was estimated to be 0.48 (Exp. 3-2).

2) The genotypic value of seedling appended to distribute normally with the family mean, which could be estimated from the Mid-parental value using the regression equation, and the genetic variance obtained from the analysis of variance. When the Mid-parental Brix values were 10.0, 10.5 and 11.0, the proportions of seedlings with the Brix value higher than the critical value of 11.0 were estimated to be 15.9, 33.0 and 54.7 %, respectively (Exp. 3-2).

3-3. Varietal differences in the response of the fruit fresh weight to the growth

temperatures

1) 'Nyoho' grown under the controlled conditions was subjected to different temperature regimes at 32/27 °C , 28/23 °C , 24/19 °C , 20/15 °C and 16/11 °C (day/night) under a 12 hr photoperiod after the stamen differentiation stage in the apical flowers on the primary inflorescence. The number of achenes per fruit increased as the temperature was lowered (Exp. 3-3-1) .

2) 'Nyoho' and 'Toyonoka' were subjected to growth at 24/19 °C , 20/15 °C and 16/11 °C under a 12 hr photoperiod at the stages from floral initiation to flower bud emergence. After these temperature treatments, they were grown uniformly at 25/15 °C . The number of days from anthesis to harvest and the ratio of fruit fresh weight / achene number did not differ among the treatments. The number of achenes and fruit fresh weight correlated negatively with the temperature (Exp. 3-3-2) .

3) When 'Nyoho' growing under the lower temperature conditions was transiently exposed to the high temperatures for 5 days during the period of floral development, the number of achenes per fruit decreased more greatly when the higher temperature exposure was applied earlier (Exp. 3-3-3).

4) The varietal differences in the temperature response of fruit fresh weight, achene number per fruit and the fresh weight per achene were studied. Six cultivars were used in this experiment. Plants grown under the high day/night temperature regime (24/19 °C) showed reductions in achene number per fruit, fruit fresh weight per achene, and fruit fresh weight per se as compared with those in plants grown at the low day/night temperature regime (16/11 °C) (Exp. 3-3-4) .

3-4. Evaluation of the date of floral initiation and its inheritance mode.

1) When the plants of 'Nyoho' were planted every 4 days from Sept. 2 to 18, each frequency distribution of the date of flower-bud emergence had two peaks in the

planting plots from Sept. 6 to 14. The plants with delayed flower-bud emergence decreased as the planting date was later. The rate of plants with early flower-bud emergence was correlated with the rate of plants with floral initiation by the observation of growing point (Exp. 3-4-1).

2) Seedlings derived from the cross of '9720402' x '9712601' were planted by the same way to 'Nyoho'. The date of flower-bud emergence distributed with two peaks similar to 'Nyoho' but wider than 'Nyoho' (Exp. 3-4-1).

3) The dates of floral initiation of clonal lines could be estimated from the record of the transplanting date of the primary flower-bud emergence in the forcing culture. The data were obtained by planting two plants of each clonal line every three or four days from Sept. 4 to 28. The resulting frequency distribution of the date of floral initiation was unimodal in 37 clones derived from the single cross, indicating that the earliness is a quantitative character (Exp. 3-4-2).

4) A small but significant correlation was found between the date of flower-bud emergence of seedlings grown in the first year and the estimated date of floral initiation of clonal plants propagated from each seedling. These results indicate that simple and convenient selection for the earliness at the seedling stage is possible by estimating the emergence date of the primary flower-bud (Exp. 3-4-1, 3-4-2).

Chapter 4. Relationship between Resistance to Anthracnose and Fruit Quality

Fruit quality was compared between the anthracnose resistance-selected and non-selected seedlings from the two crosses, 'Nyoho' x 'Hokowase' and '9320307' x '929535'. The disease resistance was selected by the conidial inoculation method at the young seedling stage. Mean values and variances of fresh weight and firmness of fruits, Brix values, acidity, soluble solid/acid ratios, color of fruit juice, L*, a* and b* values of

fruit skin color were all comparable between the selected and the non-selected populations regardless of crosses. Furthermore, the selected population showed a frequency distribution pattern for the date of the primary flower-bud emergence similar to that of the non-selected population. The results indicate no relation between the resistance to anthracnose and all the traits relevant to fruit quality in strawberry. Thus, screening for anthracnose resistance at the young seedling stage is possible without selecting out the lines with high fruit quality and early flowering (Exp. 4).

Chapter 5. Breeding of a New Strawberry Cultivar 'Sanchiigo' with Resistance to Anthracnose and High Fruit Quality

1) A newly bred strawberry cultivar exhibiting resistance to anthracnose and excellent fruit quality was named 'Sanchiigo' and released from Mie Agricultural Research Center in 1999. This cultivar was selected from the progenies of several crosses and self pollinations between the existing three cultivars, 'Aiberry', 'Hokowase', and 'Toyonoka'.

2) During the course of establishment of this new cultivar 'Sanchiigo', cross or self pollination-derived seedlings were selected for anthracnose disease resistance by inoculating them with conidial suspensions at an early seedling stage and the selected clones were used as parents in the subsequent crossings. Repetition of such operations for several generations resulted in a significant increase in the frequency of occurrence of seedlings with improved anthracnose resistance without affecting other desirable fruit traits.

引用文献

- Abbott, A. J., G. R. Best and R. A. Webb. 1970. The relation of achene number to berry weight in strawberry fruit. *J. Hort. Sci.* 45:215-222.
- 阿部和幸・佐藤義彦・齋藤寿広・栗原昭夫・壽和夫. 1993. ニホンナシ果実の熟期の遺伝. *育雑.* 43: 289-298.
- 赤木博・伏原肇. 1989. イチゴ女峰・とよのかをつくりこなす. p59. 農山漁村文化協会. 東京.
- Barritt, B. H. 1979. Breeding strawberries for fruit firmness. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*104:663-665.
- Gupton, C. L. and B. J. Smith. 1991. Inheritance of resistance to *Colletotrichum* species in strawberry. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 116 (4) :724-727.
- Falconer, D. S. and T. F. C. Mackay. 1996. Introduction to quantitative genetics (4th ed.). 160-183. Longman, London.
- F.A.O. 2002. Strawberry production. FAOSTAT-Agriculture DATA
- 古谷茂貴・山下正隆・山崎篤. 1988. 暗黒下での低温によるイチゴの花芽分化誘導に及ぼす体内窒素濃度の影響. *野菜茶試報 D.* 1: 51-57.
- Hansche, P. E., R. S. Bringhurst and V. Voth. 1968. Estimates of genetic and environmental parameters in the strawberry. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 92:338-345.
- 長谷部健一・羽賀豊・鈴木滋雄・越川兼行・加藤弘文・桑原輝夫. 1997. イチゴ新品種「濃姫(品種登録申請中)」について. *岐阜農総研報* 10:1-5.
- 本多藤雄. 1977. 生理・生態からみたイチゴの栽培技術. 256-283. 誠文堂新光社. 東京.
- Hortynski, J., I. Flis and T. Hulewicz. 1976. Phenotypic correlations concerning generative and vegetative characters in the strawberry (*Fragaria ananassa* Duch.). *Z. Pflanzenzuchtg.*

77:121-132.

池田 弘. 1987. イチゴ炭そ病の品種間差異及び薬剤防除. 九病虫研究会報. 33:73-75.

石間紀男・橋口渉子. 1986. 分布によらない検定法. p67-90. 応用統計ハンドブック第5版. 養賢堂. 東京.

伊東秀夫. 1965. イチゴの花芽形成から成熟まで. p65-70. イチゴ栽培の新技术. 誠文堂新光社. 東京.

木村雅行・大内良実. 1983. 作型を生かすイチゴのつくり方. p.164. 農文協. 東京.

小林紀彦. 1994. イチゴ炭そ病の発生動向と品種の変遷. 植物防疫. 48(8):333-336.

熊倉裕史・宍戸良洋. 1994. イチゴの果実肥大に及ぼす温度の影響. 園学雑 62: 827-832.

黒田克利・富川 章. 2001. 水耕栽培によるイチゴ萎黄病抵抗性の検定. 日植病報. 67: 183.

松本 理・原田泰彦・福田昭二郎. 1983. イチゴ苗の窒素栄養の違いが花成誘導期間に及ぼす影響. 近畿中国農研. 65: 40-43.

松尾和敏. 1994. *Colletotrichum acutatum* によるイチゴ炭そ病の発生生態と防除. 植物防疫. 48: 343-346.

松尾孝嶺. 1978. 育種学. p. 143-145. 養賢堂. 東京.

峯岸正好・内藤 潔・前川寛之. 1994. イチゴ新品種‘アスカウエーブ’の育成ならびに栽培特性. 奈良農試研報. 25: 9-20.

望月龍也. 1996. 育種の課題と新品種の特性. 農業技術大系 3: 基 134の 10-20.

門馬信二・上村昭二. 1985. イチゴ果実における果皮及び果肉の硬さの

- 遺伝. 野菜試報 B. 5 : 49-59.
- 門馬信二・上村昭二・吉川宏昭. 1977. イチゴ果実の硬さ測定法と品種間差異. 野菜試報 B. 1:1-11.
- 門馬信二・高田勝也. 1991. イチゴ果実の糖度および酸度の遺伝. 園学雑. 59:719-726.
- 森利樹・庄下正昭・西口郁夫. 1994. 大果系イチゴ品種「アイベリー」の先つまり果発生原因とその対策（第1報）発生原因の解明と各種関連要因の推定. 三重農技研報. 22:1-6.
- 森下昌三. 1994. イチゴの品質・収量に関する育種学的研究. 野菜茶試研報. A8:1-53.
- 森下昌三・本多藤雄. 1985. 促成イチゴの成熟に関する研究. 野菜試報. C8:59-69.
- 森下昌三・望月龍也・野口裕司・曾根一純・山川理. 1997. 促成栽培用イチゴ新品種「さちのか」の育成経過とその特性. 野菜茶試報. 12:91-115.
- 森下昌三・山川理. 1991. 一季成り性イチゴの短日低温処理に対する感受性の品種間差異. 園学雑. 60:539-546.
- 内藤潔. 1982. イチゴの新品種「はつくに」の育成と特性. 園学要旨. 昭57秋 : 288-289.
- 成川昇・石橋光治・荻原佐太郎・土岐和久. 1981. イチゴ新品種「麗紅」の育成経過と特性. 千葉農試研報. 22:45-55.
- 野口裕司・望月龍也. 1990. イチゴ炭そ病菌の葉柄接種による発病程度の品種間差異. 園学雑. 59(別2):472-473.
- Noguchi, Y., T. Mochizuki and O. Yamakawa . 1994. Petiole dip inoculation is convenient method for screening strawberry for resistance to anthracnose caused by *Colletotrichum*

fragariae. Bull. Natl. Res. Inst. Veg., Ornam. Plants & Tea, Japan. A9:13-26.

- 野口祐司・山川 理. 1988. 高温期におけるイチゴの果実肥大能力の品種間差異. 野菜茶試報. D1:19-28.
- 荻原 勲・大塚裕一・滝沢利恵・箱田直紀・志村 勲. 1998. 親子回帰によるイチゴ果実内の糖の遺伝力. 園学雑. 67(別2): 322.
- 岡山健夫. 1989. 奈良県におけるイチゴ炭そ病の発生実態と薬剤防除について. 奈良農試研報. 20:79-86.
- 岡山健夫. 1994. イチゴ炭そ病の病原菌, 発生生態および発病制御に関する研究. IV 発生生態. 奈良農試研報. 特別:28-56.
- 岡山健夫・辻本 昭. 1994. *Glomerella cingulata* (Stoneman) Spaulding et Schrenk によるイチゴ炭そ病の発生とその病原性. 日植病報. 60:617-623.
- 岡山健夫・辻本 昭・堀本圭一. 1988. イチゴ炭そ病の子のう殻形成と伝染経路について. 日植病報. 54:153.
- 佐々木絃一・異儀田和典. 1987. ダイズ紫斑病耐病性育種. p. 92-108. 小島睦男編著. わが国におけるマメ類の育種. 農林水産省農業研究センター. 茨城.
- Shaw, D. V., R. S. Bringhurst and V. Voth. 1987. Genetic variation for quality traits in an advanced-cycle breeding population of strawberries. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 112:699-702.
- Smith, B. J. and J. M. Spiers. 1982. Evaluating techniques for screening strawberry seedlings for resistance to *Colletotrichum fragariae*. Plant Dis. 66:559-561.
- Smith, B. J. and L. L. Black. 1987. Resistance of strawberry plants to *Colletotrichum fragariae* affected by environmental conditions. Plant Dis. 71:834-837.
- Smith, B. J., L. L. Black and G. J. Galletta. 1990. Resistance to *Colletotrichum fragariae* in strawberry affected by seedling age and inoculation method. Plant Dis. 74:1016-1021.

- Spangelo, L. P. S., C. S. Hsu, S. O. Fejer, P. R. Bedard and G. L. Rousselle. 1971. Heritability and genetic variance components for 20 fruit and plant characters in the cultivated strawberry. *Can. J. Genet. Cytol.* 13:443-456.
- 鈴木秀章・松永 啓・門馬信二. 1994. トマトの青枯病抵抗性育種に関する研究（第5報）青枯病抵抗性の幼苗検定法. *園学雑.* 63(別1): 220.
- 庄下正昭. 1989. 品種・作型, p.81-91, 三重のいちご編集委員会, 三重のいちご, 三重県経済農業協同組合連合会.
- Takahashi, H., T. Takai and T. Matsumoto. 1992. Resistant plant to *Alternaria alternata* strawberry pathotype selected from calliclones of strawberry cultivar Morioka-16 and their characteristics. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 61: 323-329.
- 竹内 隆・藤浪裕幸・河田智明・松村雅彦. 1999. イチゴ新品種‘紅ほっぺ（仮称）’の育成経過と主特性. *静岡農試研報.* 44:13-24.
- 寺沢 租. 1987. イネの品種といもち病菌（レース）との関係（1）. *農業技術.* 42:198-202.
- 鶴飼保雄. 1974. 遺伝母数の推定. p.349-381. 松尾孝嶺監修. 育種ハンドブック. 養賢堂. 東京.
- Yamada, M., H. Yamane, Y. Takano and Y. Ukai. 1997. Estimation of the proportion of offspring having soluble solids content in fruit exceeding a given critical value in Japanese persimmon. *Euphytica.* 93:119-126.
- 山川理・野口裕司. 1994. イチゴ種子の保存法および採種時期が発芽性に及ぼす影響. *野菜茶試報 A.* 9:41-49.
- 山川理・野口裕司・小林紀彦. 1990. ランナー苗及び実生苗を用いたイチゴ炭そ病抵抗性の検定法. *園学雑.* 59(別1):426-427.
- 山本 勉. 1971. イチゴの新病害「炭そ病」. *植物防疫.* 25:61-64.

- 山本 勉・福西 務. 1970. イチゴ炭そ病について. 日植病報. 36:165-166.
- 吉川宏昭. 1990. アブラナ科野菜根こぶ病菌の病原性の分化. 植物防疫. 44:295-298.
- 吉川宏昭. 1993. アブラナ科野菜の根こぶ病抵抗性育種に関する研究. 野菜茶試研報. A.7:1-165.
- 吉山久雄・原田泰彦・松本 理. 1983. イチゴ‘宝交早生’の促成栽培に関する研究（第1報）苗の窒素栄養状態と定植期が花芽分化並びに開花に及ぼす影響. 山口農試研報. 35: 45-55.