

アジサイとコガクウツギの種間雑種の作出について

工藤暢宏*・小林智彦

要 旨

近年の鉢物需要の多様化とコロナ禍でのガーデニングブームの到来により、従来のセイヨウアジサイにはない新たな魅力をもつ新品種の育成が求められている。このため、アジサイに小輪・多花性などの新形質を付与することを目的として、アジサイとコガクウツギの種間雑種作出に取り組んだ。アジサイを種子親、コガクウツギを花粉親として人工的に交配すると完熟種子が得られる。得られた種子を播くと正常に発芽するが、多くの雑種で生育不全（座止現象）を示す。その一方で、旺盛な生育を示し開花に至る雑種個体が得られる。健全実生から開花に至る雑種個体の獲得率は、1/1950であった。

結 言

Hydrangea 属は世界に23種あり、中国、日本、台湾、フィリピン、インドネシア（スマトラ島、ジャワ島）までの東アジア一帯と南北アメリカ大陸に隔離分布する。本属の多くは、低木で、まれに小高木、つる性となる¹⁾。

現在の園芸品種のもととなったアジサイ (*Hydrangea macrophylla*) は日本原産であり、幕末の頃ヨーロッパへ導入され、フランスを中心に品種改良が進められた。その後、米国に渡り鉢花として利用されるようになり、戦後、我が国に導入されると、「セイヨウアジサイ」あるいは「ハイドランジア」と呼ばれて人気の鉢花となった²⁾。

セイヨウアジサイは、園芸的な価値が非常に高く、花色変異が豊富で、これまでに数百の品種が育成されてきた。しかし、いずれも日本から導入された少数の系統を元に改良が進められたため、遺伝的背景が限られており、開花時期や着花特性に関する生態的変異が小さい特徴がある³⁾。

一方、*Hydrangea* 属には園芸品種の成立に関与していない多くの野生種があり、これらは園芸品種に新たな形質を付与する有望な遺伝資源であると考えられている。しかしながら、アジサイは木本性の観賞樹であり、草花類と比較すると育種年限が長く、交

配が煩雑で、種間の交配では種子が形成されない場合が多いため、野生種を利用した育種は、胚培養・胚珠培養等の無菌操作が必要なため、あまり進んでいない⁴⁾⁵⁾⁶⁾⁷⁾⁸⁾⁹⁾¹⁰⁾¹¹⁾。

ところで、コガクウツギ (*H. luteovenosa*) は、本州の関東南部から四国、九州に分布する小型の落葉低木であり、茎が黒紫色で、葉には独特の光沢があり、自生地では、5月～7月にかけて多数の白い花を着ける¹²⁾。現在、愛好家による選抜系統が流通しているが、アジサイの品種育成には利用されていない。また、コガクウツギには、春先に伸長する当年枝に花芽を着ける特性（新梢着花性）と頂芽だけでなく側芽にも花芽を形成する特性（側芽着花性）があり、園芸品種に多花性を付与する有望な遺伝資源の一つであると考えられている。

近年の鉢物需要の多様化とコロナ禍でのガーデニングブームの到来により、従来のセイヨウアジサイにはない新たな魅力をもつ品種の育成が求められている。そのため、本研究では、アジサイとコガクウツギの長所を併せ持つ小輪・多花性品種の育成を目的とし、雑種の育成に取り組んだ。コガクウツギを利用した種間雑種の育成に関してはこれまで報告がなく、雑種作出の可能性を明らかにすることは、今後のアジサイ育種に大きく貢献すると考えられる。

試験方法

1 アジサイとコガクウツギの交雑親和性

* 現 西部農業事務所普及指導課

表1 アジサイとコガクウツギの種間交配結果

交配組み合わせ(種子親×花粉親)	交配花数	果実形成数	完熟種子数	備考
アジサイ 16-2 系統×コガクウツギ	40	40	3000粒以上	発芽せず
アジサイ 16-9 系統×コガクウツギ	40	40	3000粒以上	
コガクウツギ×アジサイ 16-2 系統	20	子房落下	—	
コガクウツギ×アジサイ 16-9 系統	20	子房落下	—	

アジサイ (*Hydrangea macrophylla*) 16-2系統 (一重・ガク咲き)、16-9系統 (一重・手まり咲き) とコガクウツギ (*H. macrophylla*) 保有株 K-1系統 (一重・ガク咲き) を供試した。植物はプラスチックポットに植えて、農業技術センター花き温室および屋外簡易ベンチで管理した。

種子親の蕾を開花前日にピンセットで除雄し、自然授粉を防ぐため、花房全体をポリラップで被覆した。その後、柱頭の成熟を確認し、開花後1~5日の間に数回、授粉した。交配に供した花粉は開花当日の新鮮花粉を使用した。各々の組み合わせで、交配後の果実の形成数を調査し、肥大した果実は交配120日後に収穫し風乾後、果実当たりの種子数を算出した。

得られた種子は、メトロミックス 350 (ハイポネックスジャパン) を用土としたプラグトレーに播種し、室温条件下で発芽させ、プラスチックポットに鉢上げした。夏期は屋外のベンチ、冬期はガラス温室内に移して無加温で管理した。生育に応じて液肥を与えた。

2 雑種個体の形態・特性

健全な生育を示す発芽実生をピートモス主体の用土を充填したプラスチックポットに移植し、ガラス温室内で管理した。実生の生育状況を定期的に観察し、生育不全・雑種致死等の発現を調査した。

結 果

1 アジサイとコガクウツギの交雑親和性

1) 交配結果

アジサイ (16-2 系統、16-9 系統) を種子親、コガクウツギ (K-1 系統) を花粉親として交配すると、配後約2週間で子房が緑化・肥大し、果実を形成した。その後、どちらの組み合わせでも多数種子が得られ

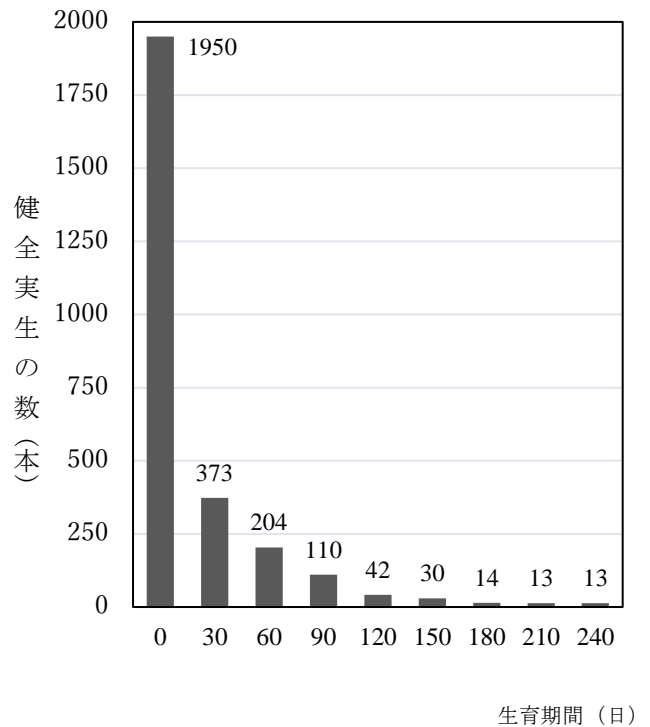


図1 健全実生数の推移



図2 健全実生 (左) と座止実生 (右)

たが、播種すると、16-9 系統を種子親にしたときのみ発芽し、16-2 系統を種子親にした場合には発芽しなかった。一方、コガクウツギ (K-1 系統) を種子親、アジサイ (16-2 系統、16-9 系統) を花粉親として交配すると、交配後約 2 週間で子房が緑化するが、果実肥大前にすべての子房が落下し、種子が得られなかった (表 1)。

2) 雑種実生の獲得

アジサイ 16-9 系統×コガクウツギ K-1 系統の交配組み合わせでは、播種後 50 日で 1,950 個体の実生を得たが、播種後 60 日を経過し主茎が数節分化してくると、多くの実生で成長を停止する現象 (座止現象) が観察された (図 1、図 2)。さらに生育する期間が長くなると、座止個体の発生が増加したが、すべての個体が座止するわけではなく、健全に生育する実生を 13 個体獲得した (図 1)。健全な実生 13 個体のうち、2 個体の生育がとりわけ旺盛で花芽を着生した。その後、1 個体が正常に開花した (図 3)。座止した個体は発芽後 2 年経過後も頂芽の分裂を停止したまま生存していた。また、明確な雑種致死は観察されなかった。

2 種間雑種の形態・特性

1) 雑種の形態

健全実生の形態は、両親のほぼ中間を示しており、茎はコガクウツギに特有の黒紫色を呈し、葉にはコガクウツギ同様の光沢があった (図 4)。葉全体の形態、葉身の大きさも両親種のほぼ中間であった (図 4)。また、どの雑種も分枝が盛んで、コガクウツギに同様な株張りを示した。



図 3 雑種の開花状況



図 4 葉の形態比較

(左：アジサイ、中：雑種、右：コガクウツギ)

また、正常に開花した雑種個体の花は一重、大輪、がく咲きで、装飾花は薄いピンクに発色した (図 3)。この個体は花着きがよく、初夏と秋の 2 度、開花した。開花個体の花粉稔性を調査したが、稔性は確認できなかった。

考 察

花きの育種では、花色、花型、開花習性等の変異を拡大するために、種間交雑が大きな役割を果たしてきた。本研究では、アジサイとコガクウツギの間には生殖隔離現象が存在するが、人工交配により健全な種間雑種が獲得できることが明らかになった。このため、今後のアジサイ育種への貢献が期待される。

しかしながら、交配試験の結果から、以下のような課題が示唆されている。アジサイとコガクウツギには、配偶子の受精を妨げる「受精前障壁」は存在しないが、子房の発達や実生の生育を阻害する複数の「受精後障壁」が存在すると考えられる¹²⁾。すなわち、アジサイを種子親とした場合、種子の発芽不全や雑種実生の発育不全が認められ、コガクウツギを種子親とした場合では、子房発達中の落下 (子房落下) が認められ、生殖障害の程度は、コガクウツギを種子親とした方がより重篤であると考えられる。そのため、実用品種を効率的に育成するには、アジサイを種子親とし、障害程度ができるだけ小さくなる交配組み合わせを検討することが肝要である。また、手まり咲きの品種は、ガク咲きの品種と比較すると、両性花の数が少なく、個々の花が大きく発達する傾向がある。そのため、発芽能力がある種子を得るためには、手まり咲き品種の利用が有効であると考えられる。

また、本研究では、アジサイとコガクウツギの種間交配により得られた実生の雑種性についてDNAレベルでの確認は行っていない。今回は、両種の交配を行う際、厳密な除雄を実施していることや、形態が両親種の間であることから、得られた実生は雑種であると判断した。リモニウム属の雑種植物においても、雑種の形態が両親のほぼ中間を示したとの報告があり、本研究の結果を支持するものである¹³⁾。なお、今後はDNAマーカーやフローサイトメトリー等による多面的な確認も必要であろう。

さて、アジサイを種子親とした交配組み合わせにおいては、雑種実生の多くが生育不全(座止)を示す一方で、少数ながら生育が旺盛な雑種実生が得られている。生育旺盛な実生の出現機構は明らかではないが、最近の分子遺伝学的研究から、種間交雑による両親ゲノムのエピジェネティック変異の影響が示唆されている¹⁴⁾¹⁵⁾¹⁶⁾¹⁷⁾。

また、先行研究で報告されたアメリカ亜節(sub-section *Americanae*)⁹⁾¹⁰⁾やノリウツギ亜節(sub-section *Heteromallae*)の野生種とアジサイ(アジサイ亜節:sub-section *Macrophyllae*)¹⁸⁾との組み合わせでは、胚珠培養を利用しても生育不良の雑種しか得られていないが、このような組み合わせと比較すると、本研究の交配組み合わせは、比較的、交雑親和性が高いと考えられる。そのため、コガクウツギが属するコアジサイ亜節(sub-section *Petalanthe*)とアジサイが属するアジサイ亜節との遺伝的な距離は比較的近いことが推測される。アジサイと近縁のヤマアジサイ(*H. serrata*)の交雑を除いて、一般に、*Hydrangea*属植物では、亜節を跨いだ種間交雑が難しいことが報告されている⁹⁾¹⁰⁾。このため、アジサイとコガクウツギの交雑の成功は、今後のアジサイの品種改良に大きく貢献すると考えられる。

さらに、アジサイとコガクウツギとの遺伝的な近縁性については、マイクロサテライトマーカー(simple sequence repeat, SSR)を利用した米国での系統分類研究でも報告されている¹⁹⁾。

ところで、コガクウツギの分類には諸説あり、西日本に分布するやや大型のガクウツギ(*H. scandens*)や九州南部から琉球諸島に分布するトカラアジサイ(*H. kawagoana*)、ヤエヤマコンテリギ(*H. yayeyamensis*)やリュウキュウコンテリギ(*H. liukiensis*)を含めて同一種とする見解もあり、明確な分類学的な位置が定まっていない。これらの野生種には、常緑性、多花性、四季咲き性、病害抵抗性な

どの、今後、アジサイ園芸種への導入が期待される重要な形質があり、育種への応用に向け、特性の評価や分類学的な位置関係の整理が待たれている状況にある²⁰⁾。

本研究では、アジサイとコガクウツギの種間雑種を作出し、種子親にアジサイ、花粉親にコガクウツギを用いると良いこと、健全実生から正常に開花した雑種個体の獲得率が1/1950であったことなどを示した。これまで、アジサイとコガクウツギの種間雑種の作出に関しては報告例がなく、学術的にも意義がある成果である。今後は雑種個体の花序の形態や着花特性、交配特性等を調査したい。

引用文献

- 1)McClintock, E. 1957. A monograph of the genus *Hydrangea*. Proc. Calif. Acad. Sci.14:147-256
- 2)コリン・マレー. 2009. アジサイ百科. アボック社. 鎌倉. p. 61-185.
- 3)van Gelderen, C. J. and van Gelderen, D. M. 2004. Encyclopedia of hydrangeas. Timber Press, Portland. p. 9-24.
- 4)Haworth-Booth, M. 1984. The hydrangeas. 5th ed. Constable, London. p. 142-154.
- 5)藤岡 昇. 1996. 変わりもののアジサイ類について. 新花卉. 169: 30-34
- 6)片山一平. 2005. アジサイ. 農業技術体系花卉編. 第5巻330号. 育種. 農文協. 東京. p. 1-7.
- 7)Kudo, N. et al. 2008. A novel interspecific hybrid plant between *Hydrangea scandens* ssp. *chinensis* and *H. macrophylla* via ovule culture. Plant Biotech. 25:529-533
- 8)Kudo, N. 2000. Interspecific hybridization of *Hydrangea macrophylla* f. *hortensia* (Lam.) Rehd. and *H. arborescens* L. Research Bull. Gunma Hort.18:29-33
- 9)工藤暢宏・新美芳二. 1999. セイヨウアジサイとアメリカノリノキとの種間雑種の獲得に関する研究. 園学雑. 68: 428-439
- 10)工藤暢宏・木村康夫・新美芳二. 2002. 胚珠培養によるセイヨウアジサイとカシワパアジサイと種間雑種の作出. 園学研. 9:9-12
- 11)工藤暢宏・岡田智行・木村康夫.2011.冬あじさい「スプリングエンジェル」シリーズの育成. 群馬県農業技術センター研究報告. 8. 83-88.
- 12)大場秀章. 1989. ユキノシタ科アジサイ属.

- 日本の野生植物（木本）. 平凡社. 東京.
p.166-172
- 13) Morgan, E. R., Burge, G. K., Seelye, J. F., Grant J. E. and Hopping, M. E. 1995. Interspecific hybridization between *Limonium perigrinum* Berguis and *Limonium purpuratum* L. Euphytica 83: 215-224.
- 14) Vaid N. and Laitinen R. A. 2019. Diverse paths to hybrid incompatibility in *Arabidopsis*. Plant J. 97:199-213.
- 15) Kawanaba T., Ishikura S., Miyaji N., Sasaki T., Wu L., M., Itabashi E., Takada S., Shimizu M., Takasaki-Yasuda T., Osabe K., Peacock W., J., Dennis E., S., and Fujimoto R. 2016. Role of DNA methylation in hybrid vigor in *Arabidopsis thaliana*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA (E6704-E6711 published online October 7, 2016).
- 16) Groszmann M., Greaves I., K., Fujimoto R., Peacock W., J., and Dennis E., S., 2013. The role of epigenetics in hybrid vigor. Trends Genet 29: 684–690.
- 17) Ryan C. Kirkbride et al. 2015. An epigenetic role for disrupted paternal gene expression in postzygotic seed abortion in *Arabidopsis* interspecific hybrids. Molecular Plant 8:1766-1775
- 18) 工藤暢宏・木村康夫・新美 芳二. 2003. 胚珠培養によって得られたセイヨウアジサイとノリウツギとの種間雑種における致死性の発現. 園芸学会雑誌（別冊2）72(2) : 275-275
- 19) Rinehart, T. A. et al. 2006. Genetic diversity estimates for the Genus *Hydrangea* and development of a molecular key based on SSR. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 131:787-797.
- 20) Kardos et al. 2009. Production and verification of *Hydrangea macrophylla* x *H. angustipetala* hybrids. Hortscience 2009, 44:1534–1537

(Key Words : *Hydrangea macrophylla*, *H. luteovenosa*, interspecific hybrid, wide hybridization)

Production of Interspecific Hybrid Plants Between *Hydrangea Macrophylla* and *H. luteovenosa* Via Artificial Pollination

Nobuhiro KUDO and Tomohiko KOBAYASHI

Summary

The genus *Hydrangea* comprises at least 23 taxa with centers of diversity in eastern Asia, eastern North America, and South America. The genetic diversity among *H. macrophylla* taxa is remarkably limited as a result of the restricted native distribution and multiple breeding programs that used the same taxa and targeted similar breeding goals. In this study the compatibility of interspecific crosses between *H. macrophylla* and *H. luteovenosa* was assessed. A cultivar 16-9 of *H. macrophylla* was compatible with *H. luteovenosa* K-1. Hybridity of progeny was confirmed by morphological comparisons.