

# 琉球大学学術リポジトリ

## パパイアの育種と沖縄におけるその可能性

メタデータ	言語: Japanese 出版者: 沖縄農業研究会 公開日: 2009-01-29 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 出花, 幸之介, Degi, Konosuke メールアドレス: 所属:
URL	<a href="http://hdl.handle.net/20.500.12000/0002015503">http://hdl.handle.net/20.500.12000/0002015503</a>

# パパイアの育種と沖縄におけるその可能性

出 花 幸之介

(沖縄県農業試験場名護支場)

Konosuke DEGI : Breeding of Papaya and Its Possibility in Okinawa.

## はじめに

著者は1997年10月1日から40日間、台湾省農業試験所鳳山熱帶園芸試験分所において、パパイアの育種に関する研修を受けた。本文は、その報告書である。研修手続きなどにおいて中琉文化経済協会の懇切なるお世話になった。また劉政道分所長、王徳男果樹系主任をはじめ林榮貴さん、鄧永興博士、林瑩達さん、そして鳳山熱帶園芸試験分所の皆様には大変お世話になった。ここにみなさまに対して深甚の感謝を捧げます。

著者は中国語、英語とも会話能力をほとんど欠き、果樹系のみなさまに多大なご迷惑をかけた。しかし幸いなことに台湾の専門文献は何とか読解でき、台湾における果樹研究の流れを垣間見ることができたと思っている。国家的な計画の元に推進され、活気あふれる台湾果樹産業に直結し、実用性を重視した鳳山分所の研究は、沖縄県におけるこれから果樹研究にも大いに参考になると信じている。今後ともすぐ近くの先達として、台湾に多くを学んでいきたい。研究交流がもっと活発になることを、熱望してやまない。

## 1. パパイアの起源と伝搬

中央アメリカの低地、メキシコ南部かグアテマラが、パパイアの起源地であるといわれている。栽培果樹としてのパパイアの原種は、古代に失われてしまったと思われている。しかし熱帯アメリカ初期の文明によって、パパイアが栽培植物化されたのは間違いない。ヨーロッパの植物学者や園芸家にパパイアが知られるようになった頃には、すでに種々のタイプの品種が先住民族によって栽培されていた(Storey, 1969)。

新世界の発見後、探検船に同乗した旅行者や海洋民

族の商人によって、パパイアは熱帯交易路に広がった。1535年にはパナマに到達し、1540年にはペルトリコへ、そしてその直後キューバへ伝搬した。17世紀にはアジアに導入され(王1991)、1611年にはインドで栽培されるようになり、そして18世紀初頭には沖縄で栽培されていた(伊芸1996、安富1992)。現在では、全世界の熱帯や熱帯以外の地域の、プランテーションや庭先果樹として広く栽培されている。今世紀になって、パパイアの大衆果実化が継続的に進行した。

パパイアが熱帯の人々に高く評価される理由は、果実が美味である以外に、年中途切れることなく収穫できる点である。この点でパパイアは、収穫期が一定時期に集中する他の多くの熱帯果樹類や温帯果樹類より優れている。環境条件と栽培法が良好な場合、パパイアは発芽の1年後には熟した果実が収穫でき、25年以上も生長と果実生産を継続する。

ジャマイカとバルバドスから果実の小さい品種を遺伝資源として導入したのが端緒となり、ハワイの農業試験場で1911年からパパイアの育種が集中的に行われ、ソロ(solo)の系統が育成された。比較的栽培環境の厳しい南アフリカやオーストラリア、フロリダなどでは、雌雄異株(dioecious)の優良品種が育成された。最近では台湾の鳳山熱帶園芸試験分所で、卓越した品質で高収のF1品種が育成されている(Giacometti1987、王1996)。パパイアの育種事業はまた、ブラジル、インド、メキシコそしてフィリピン、マレーシア(Chan, 1989)で遂行されている。

琉球諸島において、パパイア栽培は長い間庭先果樹の域を出ず、安定的な経済栽培は行われなかった。パパイアは草本性で、台風などの風害を受けやすく、経営が

非常に不安定であること。在来種の果実は麝香（じゃこう）臭が強く、生食用としては敬遠されたこと。戦後パパイヤ奇形葉モザイクウイルス病が蔓延し、収量や果実品質が極端に低下したこと等が原因として上げられている。（伊芸1997、安富1992、与那覇1987、広瀬1996）

しかし近年、パパイヤの鉄骨網室栽培が開発された。これにより台風害と奇形葉モザイクウイルス病害を同時に回避することができるようになった。ところが網やビニールにより、照度不足や異常高温あるいは温度日較差の拡大等が起こりやすい。そのため現在の主要栽培品種であるサンライズソロや台農2号などの両性株では、雌しべの退化や雄しべと雌しべの接着など性型の環境変異が発生し易く（ArkleとNakasone, 1986）、着果不良や奇形果の発生が増大する（王1980, 1994, 1997）。そのため沖縄の施設栽培に適応する、早生で矮生、不稔や奇形果発生の少ない生食用品種を開発する必要があるといわれている（砂川, 1997）。

## 2. パパイヤの性の発現

### 主導遺伝子による性発現

南アフリカとハワイでおこなわれた性決定の遺伝学的な研究から、性型が知られている親間でコントロールした交配を行うと、得られた子孫に出現する性表現型とその出現割合があらかじめ推定できるようになった（Hofmeyr 1938, Storey 1941）。制御された交配組み合わせにおける数千個体の子孫の性発現を観察して、性の分離比が表1のように決定された。

パパイヤの性表現型は1遺伝子座に座位する3つの複対立遺伝子、雄がM<sub>1</sub>、両性がM<sub>2</sub>、雌がmによって発

表1 パパイヤの子孫における性比

交配組み合わせ	性 比		
	雌	両性	雄
1. 雌×雄	1	0	1
2. 雌×両性	1	1	0
3. 雄自殖、雄×雄	1	0	2
4. 両性自殖、両性×両性	1	2	0
5. 両性×雄、雄×両性	1	1	1

現する。すべての優性遺伝子の組み合わせM<sub>1</sub>M<sub>1</sub>, M<sub>1</sub>M<sub>2</sub>, M<sub>2</sub>M<sub>2</sub>は接合体で致死する。その結果、雄と両性は必然的に異型接合で、それらの種子の25%は生命力がない。この仮説では、遺伝子型と表現型はM<sub>1</sub>m雄、M<sub>2</sub>m両性、mm雌である。表1に示した交配組み合わせとその子孫の分離で、生命力のない遺伝子型をカッコに入れて示すと以下の通りである。

1. mm × M<sub>1</sub>m——1 mm: 1 M<sub>1</sub>m

2. mm × M<sub>2</sub>m——1 mm: 1 M<sub>2</sub>m

3. M<sub>1</sub>m自殖, M<sub>1</sub>m × M<sub>1</sub>m——1 mm: 2 m<sub>1</sub>m: 1 (M<sub>1</sub>M<sub>1</sub>)

4. M<sub>2</sub>m自殖, M<sub>2</sub>m × M<sub>2</sub>m——1 mm: 2 M<sub>2</sub>m: 1 (M<sub>2</sub>M<sub>2</sub>)

5. M<sub>2</sub>m × M<sub>1</sub>m, M<sub>1</sub>m × M<sub>2</sub>m——1 mm: 1 M<sub>2</sub>m: 1 M<sub>1</sub>m: 1 (M<sub>1</sub>M<sub>2</sub>)

パパイヤの性は1遺伝子座で説明するよりもむしろ、性染色体の特定の場所に密接に連座している複数の遺伝子で説明した方がよいという説もある（飯塚1976, Storey1953）。しかし性の決定に関与する区分（segment）は、多くの因子が固まつた1単位の状態で遺伝する。そのためパパイヤの性発現では、異なる部位における固有の遺伝子の複合作用によって引き起こされそうな多くの形質の差異、果柄長や雄しべや雌しべ、子房の形、果実の大きさ、花序全体の形態の差異などが、1単位の遺伝子座の他面発現（pleiotropy）効果として発現するとされている。性を決定する複数の遺伝子と仮定されるものが1単位で遺伝するので、シンボルM<sub>1</sub>, M<sub>2</sub>, mが便宜的に使われている。

多くのパパイヤ栽培地域の研究者は、パパイヤの性を開花前に区別するために、性型と連関した他の形質を探し出すことにつとめたが、実用的なレベルの連関は発見することができなかった。よって雄株、雌株、両性株の3タイプの性表現型は、開花前の栄養器官の形質から判別することはできないとされている（Nakasone, 1983, 1986）。

### 微動遺伝子と環境条件による性発現の変更

ある種の環境条件下で、パパイヤの雄株と両性株の花の性発現を変更する要因には互いに独立した2つの

傾向がある。一つめの傾向は、雌しべにおける可稔から不稔へ、あるいはその逆への季節的变化である。あと一つの傾向は、雄しべが心皮化 (carpelloid) し、雄しべと雌しべとが接着することである。これらの傾向の発現は、单一かあるいはくみ合わさって起こる (Nakasone 1983, 1986, Storey, 1953, 1969)。

雌性不稔は雄と両性のみに現れる。雌株における雌花生産が安定していることは、すでに述べたとおりである。それにも関わらず、雌株によってその子孫へ、雌性不稔の遺伝因子が運ばれている。雌性不稔の原因となる因子が雌によって運ばれるのに関わらず、雄しべの心皮化は必然的に雄と両性に限られる。この因子を持たない株は、年間どの時期でも正常な果実を生産する。この因子を持つ株は、特定の環境的刺激によって、正常な果実と奇形果が混ざって生産される。(Storey, 1953)

雄と両性は順次、性的作用力の変化を経験し、雌性不稔もしくは雄しべの心皮化さえもこの遺伝子型の潜在的遺伝の結果である。そして、その潜在力は特定の生理的条件が与えられない限り発現されない。雌性不稔と雄しべの心皮化は複数の微動遺伝子と、温度や栄養条件などによって変更される。(Awada, 1953, 1957, 1958, Giracometti 1987, Nakasone 1983, 1986, Storey 1969)

低温で土壤湿度と窒素レベルが高い条件では、パパイアの両性株の正常な細長い花は、雄しべが心皮状の構造 (carpellody) に形態変化して雌花に似てくる。気温が高く水分ストレスがあり窒素レベルが低いと、花は子房の未発達 (雌性不稔) により雄花に似てくる。両方の条件で、著しい減収が生じる。雄しべの分化は開花のおよそ 7 週間まえに始まり、3 週間前に完成する。雄や両性における性の環境変動の主因は温度の変動であるが、ハワイのように年間の気温の変動範囲が狭いところでは、水分ストレスと窒素レベルをコントロールする事により、パパイアの性発現をある程度制御することが可能である。(ArkleとNakasone 1984, Awada, 1953, 1957, 1958)

### 3. 種子の取り扱い

パパイアは栄養繁殖が可能で、挿し木で30年以上も栽培されている品種があり (Allan, 1995), 最近では培養による大量増殖も可能となった。しかし、パパイア園の経済栽培期間は比較的短いため、コストが相対的に高い、栄養繁殖苗をパパイアの経済栽培に用いるのは難しい。ハワイや台湾など大規模栽培で果実の価格が相対的に安い地域では、パパイアの培養種苗は基礎研究に止まり、経済栽培では種子繁殖が用いられている。

パパイアの経済栽培の歴史が短い沖縄県では、種子の生産や取り扱いに関する初步的な理解に乏しいため、発芽不良や他品種との交雑による品種特性の劣化などのトラブルが頻発している。世界の先進産地では、両性株や雌株の性発現に関する遺伝学的な知見やパパイアの開花結実生理の知見を元に、他品種と交雑しないようにして優良品種の品種特性を維持している。雌株と両性株からなる品種の場合、奇形果と夏期の不稔が少ないなどの優れた特性を持つ株の両性花を開花前に袋かけし、必要があれば同株内か優れた特性の株間で交配して種子を得る。一ヵ所に 3 ~ 4 株植えて花器の観察により性型を鑑定した後、両性株（場合によっては雌株）を 1 株残す栽培法が世界の主流である。(廖ら 1991, Nakasone 1986, Storey 1969, Zee, 1987)

よく受粉されたパパイアの果実には、300~1100個の発芽力のある種子が入っている。収穫時の果実の成熟度や収穫後の後熟期間の長さは、種子の充実度や発芽率や発芽勢に影響し (王, 1971), さらに長期保存後の発芽にも影響する (邱, 1997)。成熟度が低く後熟期間が短いと発芽が悪くなり、長期の貯蔵による発芽力の低下も激しい。また品種によっては果実内において種子が発芽してしまうものがあるので、適切な果実熟度で採取する必要がある (Chan, 1993, 1994)。

パパイアの種子は小さな側生の扁平な胚を胚乳が取り囲み、種皮は黒くて硬いざらざらの突起のある硬膜外種皮 (sclerotesta) と、薄い粘液質の分泌液を含有するゼリー状外種皮 (sarcotesta) から構成される。ゼ

ゼリー状外種皮を除去した種子は、除去しない種子よりも発芽が早く、発芽のそろいも良い。ゼリー状外種皮や硬膜外種皮には発芽阻害物質が存在する (Nakasone, 1986)。

水に2~3日浸漬して種子と接着している胎座などを発酵させ、細かい篩で柔らかくこすったり、布で絞ったりすると、ゼリー状外種皮や胎座は簡単に壊すことができる。外生の発芽阻害物質を洗い流すため、水に浸漬して種子を洗う。生命力のある種子は沈むが、生命力のない種子や胎座、ゼリー状種皮のくずなどは浮くので、すくい取って除外する (Storey, 1969)。

平箱に砂土を入れ、種子を播いて薄い砂土もしくはピートモス、ココナッツ殻の堆肥、あるいはバーミキュライトで覆って、湿度の高い暖かい場所に置き、散水するとすぐに発芽する (Storey, 1969)。硝酸カリ10%水溶液に15分間浸漬し、水洗した後35°C恒温状態になると、発芽を促進する事ができる (Nagao and Furuno 1986, Furuno and Nagao 1987)。

種子はすぐに播種することもできるし、乾燥させてから貯蔵することもできる。乾燥させるときは基本的には1週間ほど陰干しした方がよく、人工的に乾燥させるとには胚を殺すことがないよう32°C以上の高温は避けるべきである (Storey, 1969)。

パパイア種子は室温では速やかに発芽力を喪失してしまうが、ビンに密封して12°Cの温度で貯蔵すると、種子の生命力を約1年維持できた (Storey, 1969)。15°Cで7.9~9.4%の含水率を維持させると、1年貯蔵してもパパイア種子の当初の発芽力が持続した。対照的に、もっと低温か乾燥した条件で貯蔵した種子は発芽力を消失し、-20°Cでは0°Cや15°Cよりも発芽力の消失が早かった。この結果は種子の貯蔵特性 (seed storage behavior) の正規 (orthodox) にも recalcitrant の定義にも適合しない (Ellisら1991, 中村1993)。布袋に入れ相対湿度50%で10°Cの条件と、耐湿性のパックに密閉して5°Cの条件でパパイア種子を貯蔵すると、6年間の貯蔵のあいだ発芽力が維持できた (Bass, 1975)。

#### 4. パパイア育種における育種目標

Storey (1969) と Nakasone (1983), Giacometti (1987) を参考にして、沖縄における施設栽培向け生食用パパイア品種の育種目標を設定した。

樹木の備えるべき特性としては、①早生で樹高が低いこと、②雄しべの心皮化（奇形果）や夏季の不稔が発生しないこと、③収量が高いこと、④耐病性が強いことなどが上げられる。

また果実の備えるべき特性としては、①適度な大きさと形であること、②果皮組織の肌理（きめ）がよいこと、③果肉色が消費者指向にあうこと、④糖含量が高いこと、⑤香味が良いこと、⑥種子腔の形が良いこと、⑦棚持ちが良いことが重要である。

#### 早生で樹高が低いこと

パパイアを沖縄において安定生産するには、施設栽培が必須条件である。よって着果が早く初着花高と樹高が低いことは、非常に重要である。パパイアでは品種間における出葉数の差異が小さく、各葉柄の向軸腋に花芽が発生し、葉腋ごとに着果する。そこで着果数を多くするには、なるべく最小の節位から着花し始めることが重要である。

初着花日数は節数と強い正の相関があり、開花の速い株は初着花節数が少なく、初着花高が低い傾向がある。Nakasoneら (1955) は、ソロとフロリダの品種Bettyの交雑後代について調べた。節間長は初着花高にわずかな影響を及ぼすが、初着花日数と節間長の間にはっきりした相関関係は無かった。初着花節位や初着花日数などは微動遺伝子によって決定され、F<sub>1</sub>は両親の中間になる傾向がある (Nakasoneら1955)。樹高は節間長によって決まる強い傾向があるが、節間長も微動遺伝子によって発現される量的形質であった。

初着花節位が低くて雌雄異株のBetyとソロ系統5号の交配から育成した品種Waimanaloは、初着花高がソロの1.54mから0.81mまで減少した。Bettyは25.4±2.25週間で初着花したが、初着花節位は23.7±0.51節であった。ソロは32.8±2.84週間に、49.2±0.68節目で初着

花した。両者のF<sub>1</sub>は27.9±1.46週間目に32.1±0.34節目に初着花した。

初着花高は、初着花節位と節間長の影響で決まる。Bettyの節間長は1.6±0.11cmで、ソロの節間長は2.95±0.13cm、F<sub>1</sub>の節間長は2.18±0.06cmであった。

両方の形質からいえば、Bettyはおよそ25週間目に23節目に初着花し、初着花高は38cmであった。ソロはおよそ33週間目に49節目で初着花し、着着花高は145cmであった。両者のF<sub>1</sub>はおよそ28週間目に32節目で初着花し、初着花高は71cmであった。

Hofmeyr (1949) は単一の主働遺伝子によって起こる矮生について述べているが、それを育種事業で用いたという報告はない。(Storey, 1969)

#### 雌しへの不稔と雄しへの心皮化がおきないこと

いずれの地域でもパパイア育種の開始にあたって、その地域に適するパパイア品種の性型を決定する必要がある。温度や土壤水分等の変動が比較的少ないハワイや台湾などの地域では、両性株と雌株によって構成される品種が有利である。これらの地域では、果実が細長く国内の市場で好まれ輸出用にも適した、両性株の品種に栽培が限定されている。パパイアでは両性株の自殖が可能で、また自殖弱性も起こらないとされている(Hamilton, 1954)。よって両性株と雌株からなる品種を育成する場合、両性株の自殖による純系選抜法を適応する事は合理的である。

オーストラリアや南アフリカあるいはフロリダなど的一部地域では、環境条件（特に気温）の変動が大きいため、パパイアの両性株では奇形果や結果不良が起こりやすくなる。このような地域では、雌株と雄株によって構成される品種が有利であるといわれている。雌雄異株品種は低温抵抗性があり、ある種の雑種強勢を発現するなど優れた点を保有している。しかし雌雄異株品種では他殖性の交配様式となり、また雄株では果実形質の検定が不可能である。よって、雌雄異株品種では両性株品種に比べて品種特性が不揃いになりやすく、育種も困難となる(Aquilizan, 1987)。

各地で一年を通して連続着果するパパイア系統の育成に努力しているが、両性株において雌しへが季節的に不稔となる系統が多い(Storey, 1969)。両性株における雌しへの不稔では、柱頭がなくなり子房が退化し、着果割合が変動する(ArkleとNakasone 1984, Nakasone 1986)。

雄しへが花器の中で両性の心皮と呼ばれる心皮様(carpellody)の構造になり、雄しへの雌しへ化（心皮化）が発生する。その結果、雌しへがねじれ、心皮が誤って癒合する。このような花から発達した果実は、奇形果となる。雌しへの不稔と雄しへの心皮化の発生は、雌株（同型接合mm）よりも雄株M<sub>1</sub>mや両性株M<sub>2</sub>mなど異型接合で起こりやすい(Storey, 1953)。これらの奇形は、特定の生理的条件の下で発現される。いくつかの独立した変更遺伝子の量的作用で(Giacometti, 1987)，高温時に子房が奇形化し続いて雌しへの不稔が発生し、また低温時において雄しへが形態的に心皮化して子房に癒合する現象が発生する。

ある特定の地域における特定の栽培環境条件のもとで雌しへの不稔や雄しへの心皮化の少ない個体を選抜し、その自殖種子を次の栽培で用いることを繰り返すことにより、これらの異常の発生しない良くそろった系統を育成することが可能である。しかし、選抜した条件よりも温度がより高くあるいはより低くなると、選抜された系統でも雌しへの不稔や雄しへの心皮化がおこりやすくなる。そのような系統には、すべての正常な遺伝子がそろっているわけではなく、特定の生理的変化を変更する相加的遺伝子が存在することを、この結果が示唆している。両性株品種の育種では、雌しへの不稔に対しては高温期の経過後に正常なものを選抜し、雄しへの心皮化に関しては低温期経過後の期間に選ぶことが提唱されている(Giacometti, 1987)。もし夏の間にかなりの雌しへの不稔があったにしても、冬の間の雄しへの心皮化が10%以下程度であれば、その個体は選抜した方がよいと言われている。

Storey (1969) はパパイア育種の主要目標として、両性株がある気象条件で不稔になる現象をなくすため、

$M_2M_2$ の同型接合体の致死要因を除去する可能性や、同型接合体の胚培養により、同型接合の両性株 $M_2M_2$ を育成する事を提案している。もし同型接合体 $M_2M_2$ の雄花両性花同株個体が得られれば、通常の両性株品種に33%混在し、果形が消費者に好まれない雌株の除去が可能になる。徳本ら(1987)は雌株の未受精胚珠からの不定胚の誘導と植物体の形成に成功しているが、もし両性株の胚培養により同型接合 $M_2M_2$ 個体が得られれば、パパイア育種に応用できるかも知れない(Giacometti, 1987)。

#### 収量が高いこと

初着花節位に関連した低樹高化や果柄当たりの果実数、雌しべの不稔、そして雑種強勢などと並んで、収量増加は育種によって改善できる重要な形質である。

ハワイでは高収量のソロの場合、植え付け1年目に42トン/ha、2年目に22トンの収量がある。ブラジルのBahiaの熱帯気候の条件下では、タイの品種が62トン、選抜系統JSが67トン、サンライズが37トンであった。Bahiaのパパイア収量の最高記録は、台農2号の80トン/haである(Giacometti, 1987)。

育種により高収量の品種を育成し、最適な栽培環境に条件整備することができれば、農場の生産量を増加させることができる。雌しべの不稔や雄しべの心皮化が少ないと、着果数が多くて果実が密集しきりないようにやや長い果柄に2~3個の果実を着果させる系統を育成する必要がある(Nakasone, 1986)。

#### 耐病性が強いこと

*Phytophthora*による果実や根の軟腐病や、ウイルスによるパパイアモザイク病あるいはパパイアリングススポット病は、ブラジルやハワイ、フロリダ、ペルトリコ、インド、台湾などにおいて大きな減収要因や栽培制限要因となっている3大病害である。数カ国でこれらの病害に対する抵抗性品種の育種が取り組まれている。*Phytophthora*による果実や根の軟腐病は、ハワイでは*P.palmivora*によって発生し、ブラジルのBahiaにおける

病原体は*P.parasitica*である。*P.palmivora*抵抗性は、ソロの系統5号とWaimanalo-23が持っている(Nakasone, 1980)。*P.parasitica*に対しては、サンライズ×A-6のF<sub>1</sub>は両親や他の4品種よりは抵抗性である。

ベネズエラではじめて近縁種*Carica cauliflora*と*C.pubescens*がPapaya Distortion Ringspot Virus抵抗性を持っていることが報告され、またベネズエラで*C.cauliflora*と*C.candicans*, *C.pubescens*, *C.stipulata*そして*C.* × *Heilbornii*も抵抗性であると報告された(HorovitzとJimenez, 1967)。*C.pubescens*と*C.cauliflora*は両方のウイルス病に抵抗性であったので、優性の抵抗性遺伝子を*C.papaya*に導入するための育種素材として特に注目された。ブラジルでは*C.papaya*と*C.cauliflora*の交配から得られた1つの胚から培養でいくつかの胚を得た。雑種にモザイクウイルスを接種した結果、それは抵抗性であった。しかし、育成された種間雑種の稔性が低いため、近縁種の抵抗性遺伝子の導入によるパパイアのウイルス抵抗性育種は現在行き詰まっている。

いくつかのパパイア系統がパパイアリングススポットウイルス(PRSV)耐病性であることが発見され、PRSV耐病性は遺伝する形質であることが判明し、耐病性系統Carifloraが育成された(Conover, 1976)。Wang(1982)は53系統でPRSV耐病性を検定し、FL-77-5とCosta Ricaが有望な耐病性系統であることを見いだし、両品種の交配後代から耐病性のF<sub>1</sub>品種台農5号を育成した(王ら1982, 1991, 1996)。

果樹類では初の形質転換品種として、PRSV抵抗性品種SunUpとRainbowがハワイで育成された。これらの品種はSunsetにPRSV外皮タンパクの遺伝子を導入して育成されたもので、本県の生食用主要品種Sunriseとほぼ同等の品質であると思われる(SunsetとSunriseは姉妹品種で非常に似ている)。しかし沖縄におけるパパイアウイルス病の大半はパパイア奇形葉モザイクウイルス病(PLDMV)であり、PRSVは先島の一部に存在するに過ぎない(真岡1995)。また県内のパパイア栽培では奇形葉ウイルス病対策も重要であるが、防風対策も必要なため、施設栽培が必須である。よって現品種に

に対するPLDMV抵抗性の付与だけでは、経済的な価値が低いと思われる。

#### 果実の大きさや形が適度であること

パパイアでは、果実の大きさに関する系統間の変異が大きい。果実の直径が5cm以下で果実重が50g以下のものがある一方、果実長が50cmで果実重が10kg以上の系統もある。大果は家庭内の利用か、少數の熱帶諸国における国内利用に供給されるにとどまっている。1.5kg前後の中程度の大きさの果実は、世界における最も大きなパパイア生産消費国である、東南アジアやブラジルを中心とした中南米で主に利用されている。ハワイではソロ品種が栽培されており、両性株に着生する400~500gで洋ナシ形の果実が利用されている。ソロの両性果の果形は高品質であるというトレードマークになっており、その大きさも梱包や輸送中における果実の傷みを最小にするのに適している。(Giacometti 1987, Nakasone 1986, Storey 1969)

果形は性型と関係があるので、果形の育種は比較的簡単に達成できる。細長いか洋ナシ形の系統を目標とする場合、求めるタイプの両性株を他の望ましい形質を持った雌株に交雑する。両性株の後代の数世代のうちに、果形や品質など他の形質で希望する形質組み合わせを持つように、便宜的に兄弟交配(sibmating)や戻し交配を行う。両性株の自殖から得た実生をまとめて植え、性型を観察して間引きする事は、なるべく多くの両性果だけを生産したいときに有効である(Storey, 1969)。

#### 果皮組織のきめ（肌理）が良いこと

果皮のきめは遺伝的な形質であり、なめらかな果皮はごつごつしたものに対して優性である。なめらかな果皮の果実は登熟がそろい、果肉は登熟後に軟らかくなる。(Giacometti, 1987)

#### 果肉色が消費者の嗜好にあうこと

多くのパパイア系統の果肉色はクロムイエローであ

るが、特にラテンアメリカを中心とした地域では赤肉の系統も一般的である。台湾やマレーシアなどの新しい品種は、Sunriseから赤の果肉を取り入れたものが多い。国際市場では桃色から赤までの果肉が好まれる傾向にある。米国の消費者はむしろオレンジ色を好む。赤色は黄色に対して劣性であり、果肉の色はメンデル式の単純な遺伝をする(Storey, 1953)。

フロリダからハワイに取り寄せた赤肉の系統の雌株に、ソロ品種の両性株の花粉を交雑した。F<sub>1</sub>の果実は黄肉であった。F<sub>1</sub>を赤肉の親に戻し交雫したりF<sub>1</sub>の両性株を自殖したりして、両性で赤肉の多くの株を得た。果形などが最もソロに似た株を近親交配して、赤肉のソロ系統が比較的簡単に育成できた。赤肉の果実は市場では一般的ではなかったが、珍しい品種として広く栽培され始めた(Storey, 1969)。

赤肉と黄肉の交配における興味深い点は、黄肉のF<sub>1</sub>は明らかに赤色の生化学的色素体を持っているが、活性化酵素が欠乏しているため赤色の発現がブロックされていることである。また、黄色と赤が基本であるが、変更遺伝子の影響でそれらの明るさがやや広い範囲で変更される。台農2号は両親よりも明るい赤色の果肉である。(Giacometti, 1989)

#### 糖含量が高いこと

ブリックスは、パパイア果実内の糖含量と強い相関があるので、パパイアの甘みを測定する指標としてよく使われている。栽培・生育条件が良好な場合、果実の甘さの選抜目標はブリックス15~17%である(Hamiltonら, 1968)。沖縄では糖含量の季節変化が大きい(砂川ら, 1997)ので、選抜時に注意が必要である。

#### 香味が良いこと

多くのパパイア系統の香味はむしろおだやかであるが、においは不快なものから香気が高いものまである。一般的には果実が完熟したときに香味が最も良くなり、糖含量も12~15%になる。沖縄在来のパパイアの多くの系統のにおいや味は、麝香(じゃこう)臭が強いの

で嫌われてきた（伊芸，1997）。国内における大量消費を目標とする場合、香味は重要な形質である。不快な臭いを発現する個体は育種事業の中で淘汰し、香りが良く甘い系統を育成する必要がある。

ハワイにおけるパパイアの研究では、単因子の劣性ホモ遺伝子座によって麝香臭が発現したので、比較的簡単に麝香臭のしない系統を育成することができる正されている。実際に、Betty×ソロの後代から、多くの優良なタイプが得られている。新しい交雑後代では、好ましくない香味やにおいの個体は簡単に取り除かれた（Storey, 1969）。

しかしGiacometti (1987) は、これらの形質が微動遺伝子によって遺伝されると報告している。もしそうであれば、選抜集団から香味の良くない個体を淘汰することが比較的困難になる。いずれにしても国内ではおだやかな香味の果実が好まれるので、パパイア育種の中において十分に取り組むべき課題である。

ハワイのパパイア育種の基盤はソロに依存してきたためきわめて狭いので、果実品質を改良するためにラテンアメリカやカリブ諸国、フィリピン、マレーシア、インドネシアの品種を育種に取り入れるべきであるとされている（Giacometti, 1987）。

### 種子腔の形がよいこと

種子腔は心皮の形と大きさによって決定される。同じ品種でも、雌花から発達した回転橢円形の果実は、両性花から発達した洋ナシ形や細長い果実よりも、一般的に種子腔が大きい。種子腔の横断面が円形で小さく、種子が容易に除去できるのが理想的である。しかし、多くの系統は深く溝になった星形の種子腔を持っているため種子の除去が困難になり、種子を除去するとき果肉がくずれて醜くなりやすい。種子腔が円形になると、胎座がとれて種子が簡単にはずれ易くなる。取れ痕がくずれないで、種子腔の表面は霜が降ったようにみえ外観が良くなる。育種によって、円滑で溝のない種子腔のあるソロ系統が開発されている。この形質はまた、微動遺伝子の作用で発現する量的形質である。（Giacometti

1987, Storey 1969）

### 棚持ちが良いこと

棚持ちの良さは登熟と軟化前の着色のそろいの良さと、*Colletotrichum gloeosporioides*によるタンソ病、*Cercospora papayae*による黒点病、*Phytophthora palmivora*と*Rizopus stolonifer*による果実軟腐病に対する抵抗性で決定される。（AlvarezとNishijima 1987, Li 1990）

Waimanaloは*Phytophthora*果実軟腐病に抵抗性であるが、ソロはタンソ病に罹病性で、黒点病と*Rhizopus*果実軟腐病には農薬による防除が必要であるので、これらの病気に対する抵抗性育種素材が必要である。

### 5. 沖縄におけるパパイア育種の可能性

パパイアの生態や遺伝的性質、育種目標等について述べてきた。しかし現実の育種は、まず育種素材を導入収集し、その地域を代表する試験圃場において栽培比較することから始まる。この過程において品種の実用性と改良点を見極め、育種目標を決める必要がある。育種に必要な素材がそろい育種目標が定まれば、育種法を選択する必要がある。生殖様式によって育種法が異なるので、パパイアの場合両性株を主体とした（自殖集団から構成される）品種にするのか、雄株と雌株からなる品種にするのか、挿し木など栄養系で増殖する品種にするのかを考慮する必要がある。また育種素材の性質や育種目標、そしてそれらを考慮に入れて計画される育種法ごとに有効な最低限度の育種規模があり、育種の成功が大きく左右される。（藤巻ら1991、中島ら1987、農研センター1996、赤藤1965）

先進地ではパパイア産業の発達に伴い、有望な純系品種の育成のため、毎年、数千株単位の規模で十数年にわたってパパイアの育種事業を展開してきたようである（Chan, 1989, 1987, Manshardt and Zee, 1994, Nakasone, 1983）。これらの国々に比較すると、沖縄県におけるパパイア産業の規模は小さすぎる。よって、沖縄県において実際にパパイア育種を行うとなると、コ

ストパフォーマンスを考慮して、①有望品種の導入・比較試験、②純系選抜、③一代雑種の利用、④組織培養などを利用した栄養系統選抜が実現可能なパパイア育種法であろう。

### 導入育種

ハワイのソロ系品種は、両性株に洋ナシ形の400～1000グラム程度の果実を付ける、純系品種が多い。ソロ種は品質が優れているため、台湾やマレーシアなどの生食用品種の親として多く用いられている。台湾の品種は導入品種以外ではF<sub>1</sub>品種が多いが、1998年秋に公表される予定の網室栽培向け矮生品種84-19は純系品種である。マレーシアのEksotikaは純系品種であるが、Eksotika IIはF<sub>1</sub>品種である。ここであげた以外では、インドやタイに両性株を利用する生食用品種が多いようである。ハワイ以外では、果実重が1.5～2キログラムのものが生食用として用いられることが多い。

Kapoho (Masumoto) soloは、試験場から種子を分譲された農家によって1950年代に育成された純系品種である。東ハワイの多雨地域Puna向けの品種として広まった。果実は硬くて貯蔵性に優れ500グラムほどの大きさであったため輸出用主要品種となった。果肉色は黄橙色で、90年代初期においてもkapohoはハワイの栽培面積の90%を占める主要品種である (Chiaら1989, Lyman1984, Nakasone1983)。

Sunriseは、果肉色が赤橙色で糖度が高い高品質の純系品種である。生食用として世界中で広く栽培されているが、ハワイの主産地であるPunaに対する適応性が低いため、ハワイにおける栽培面積は少ない (Chia1989, Hamilton1968, Nakasone1983)。多くの国において生食用品種の親として用いられ、多くの高品質品種が育成されている。

Waimanaloは黄橙色の果肉で、果実が他のソロ品種よりも大きい純系品種である。貯蔵性がやや劣り、冬季に果肉に苦みを感じることがある。ハワイではオアフ島にしか適応しないため、地域の市場に出回るのみである。Phytophthora palmivoraによって発生する連作

障害などに耐病性がある (Nakasone1972)。最近、より矮生で濃黄橙色果肉でやや小果の品種がWaimanaloから選抜され、Waimanalo (Kamiya) として普及されている (Sakuoka私信)。

SunsetはSunriseの姉妹品種であるが、1993年に公表された純系品種である。果肉色などの品質はSunriseと似ているが、果実がやや小さく貯蔵性がよく、樹高もやや低いとされている (Hamiltonら1993)。

最近、リングスポットウイルス (PRSV) に抵抗性のパパイア品種SunUpとRainbowが発表され、1998年中には普及に移される見通しである。これらは、SunsetにPRSVの外皮タンパク質の遺伝子を導入した形質転換植物 (Cornel U., 1996, Liusら1997) で、抵抗性以外の形質はSunsetと同じ純系品種である。

日昇は、台湾においてSunriseから奇形果や夏期不稔等の少ない株を純系選抜した品種である。果重が400グラムほどでそろい糖度も高いが、果皮に褐白斑点 (freckles) が発生しやすく、White miteの発生も多い (王, 1974)。

蘇魯1号は、ハワイから導入されたソロ種から台湾で純系選抜された。果重が600グラムで果肉色は深黄橙色果肉も厚く貯蔵性も良いが、糖度は日昇よりもやや低い。節間が短く着果が良いため果実が互いに密着して変形しやすいので、摘果には特別な注意が必要である。

台農1号は日昇とCosta Rica redのF<sub>1</sub>品種である。雌果は球形で両性果は長洋ナシ形、果肉は鮮やかな赤、果重が900グラムで貯蔵性があり、リングスポット病にも比較的強いが、耐寒性が低い。

台農2号はタイ国種と日昇のF<sub>1</sub>品種である。早生で雌果は楕円形、両性果は長洋ナシ形である。果重は1100グラムで、果肉色は赤く多汁である。台湾の現在の主要品種である。またこの品種は、メキシコにおいて8トン/10aの多収を記録した (Giacometti, 1987)。

台農3号はフィリッピン種と日昇のF<sub>1</sub>品種である。雌果は楕円形で両性果が長洋ナシ形である。生産量が高く果肉は黄橙色で品質も高い。

台農5号は、フロリダ種とCosta Rica redの交雑後代間のF<sub>1</sub>品種である。パパイアリングスポット病に耐性があり、早生で着果高が低い。雌果は橢円形、両性果は長洋ナシ形で収量が高い。果肉は橙紅色で、夏はブリックスが台農2号よりやや低いが、摘果と施肥改善により冬季のブリックスは台農2号よりも高くなる。ダニの発生は少ないが、疫病に弱く、貯蔵性もやや低い(王, 1996, 1991)。

84-19は、台湾において網室栽培用品種として育成された純系品種で、1998年秋には台農6号として正式に命名され普及される見通しである。樹高は台農2号の75%ほど低く、結果数が10~30%多く、奇形果の発生率も低く、収量もやや高い。両性果は洋ナシ型で果肉はピンクから赤、果実重が850グラムで果皮が薄く、ブリックスは台農2号よりも高い(王ら, 1997)。

Eksotikaは、マレーシアにおいてSubangにSunriseを戻し交配して育成した純系品種である(Chan 1987, 1989, Osman Hashim, 1997)。初着果高が60~80cmと低く早生で、両性果は洋ナシ型で果重は600~800グラムである。果肉は赤色で、ブリックスが14~16%と高い。Sunriseの果重を大きく、早生で矮性に改良した品種である。1年目で5~8トン、2年目で3~4トン/10aの収量がある。

Eksotika IIは、SubangとSunriseの交配に由来する純系同士を交配したF<sub>1</sub>品種である。果重は600~1000グラムとEksotikaよりやや大きく、収量はやや高いが樹高も高い。果肉は硬く、棚持ちもEksotikaより3日も長く、果皮の褐白斑点(freckle)の発生も少ない(Chan 1988, 1989, 1992, Osman Hashim, 1997)。

P10とP15はシンガポール第1次産業省で開発された品種である。P10はEksotikaと在来品種Ng Toh Sengの交配から、P15はEksotikaとグアム島の品種から生まれ、両品種とも赤肉で高品質である。P10の果重は600~1000グラム、P15の果重は400~700グラムである。

Carifloraは、フロリダで育成されたリングスポット病耐性の強い雌雄異株の品種である。早生で矮性であるが、生育旺盛である。雌果は円球形で、果肉は橙黄色

で厚いが、貯蔵性が低い。台農5号の片親として使われ、台湾では最近でも授粉樹として用いられているフロリダ種(廖ら1994)は、Carifloraの類似品種だと思われる。

#### 純系選抜

パパイア品種は通常種子繁殖のため、他の栄養繁殖性の果樹とは異なり、品種特性の遺伝的退化の問題が生じることがある。ハワイにおけるソロ系統の洋ナシ形の完全な両性花の自殖率の検定では、99.9%の種子が自殖種子であった(Hamilton, 1954)。ところが実際栽培では、自殖植物の他殖率も、環境条件や遺伝的要因によって変動することが知られている。長年の経済栽培によりパパイア品種内でも遺伝的混入が発生があるので、優良特性を持った両性株を選抜して、その自殖種子を得、品種の維持に努める必要がある(Zee, 1987)とされている。

導入された品種の中で優良性が確認されたものの中でも、品種内で形質の変動が観察される場合、純系選抜を行う必要がある(Giacometti, 1987)。パパイアの両性株における夏期の不稔や冬季の奇形果の発生は、栽培環境と微動遺伝子によって変更されると言われている。多くの優良品種はその栽培地域において、奇形果や不稔が発生しないように選抜されている。ところがこれを異なる環境条件で栽培すると、奇形果や不稔の発生率が上ることがある。この様な場合、奇形果や不稔の少ない株を選抜しその株の自殖種子を植えると、奇形果や不稔の発生が少なくなることが多い(Giacometti 1987, Storey 1969, Zee 1987, 王 1974)。そこで各国や地域では、優良な品種を導入栽培して、品種内における奇形果や着果の分散が大きかった場合、その集団の中から優良な株の自殖種子を得て、次の栽培を行なっている。各世代において種子を採取する優良株を選定し、その自殖種子を次の栽培の種子とするようにする。

またパパイア品種の地理的適応性は、それほど広くないと言われている。ハワイにおいてはSunriseとWaimanaloは育成地域でのみ経済栽培され、主要産地

のPuna地域ではそこで選抜されたKapohoが栽培されている(Chiaら1989)。沖縄県は多くの離島が広い海域に散らばっているため、奇形果や不稔の発生要因となる、温度変化や土壤条件の地域間差も大きい。また施設栽培による大きな環境変化も問題となる。各地における地域適応性を高めるためにも、各地域において種子の自給をかねた純系選抜を行う必要がある。

### 一代雜種の利用

1年生作物などで成功している雜種強勢の利用も、パパイアでは有望で実績も上がっている。台湾農業試験所の鳳山熱帶園芸試験分所で育成された3つの品種は、実際のパパイア農場で得られた最も高収の記録を持っている。ブラジルの南Bahiaでは台農2号の高収記録が80トン/haである。サンライズ×A-6のF1は68トンの収量で両親の平均値の350%もあったが、Waimanalo(X77) × Thailandでも両親の平均値の180%あり、Phytophthoraによる根腐れ病に抵抗性で初着花時期も早かった(Vasconcelosら, 1982)。マレーシアではEksotikaの姉妹系統同土のF<sub>1</sub>で、褐白斑点(freckle)と奇形果が発生しにくく多収のEksotika IIが育成された(ChanとToh, 1988)。

果実重は一般的に多くの要因によって決定され、また果実の外観的大きさは果実重と強い関係がある。ハワイ農業試験場で行われた研究では、F<sub>1</sub>の果実重は両親の果実重の相加平均よりも相乗平均に近かった。この知見によって、育種家は希望する果実重のF<sub>1</sub>を得るために両親品種を選択できる。一代雜種の生産のためには、ソロの系統やSunriseはブリックスが高く果実の玉そろいの良い親である。これらを片親とした雜種の果実重が1kgを越える場合は、F<sub>1</sub>の果実重は両親の中間であるので、もう一方の親の果実重は2kgほどであろう(Storey, 1969)。

初着花節位や初着花日数などは微動遺伝子によって決定され、F<sub>1</sub>は両親の中間に近い傾向がある(Nakasoneら1955)。パパイアの組み合わせ検定の結果、収量や果実のブリックスなどは、母親品種からより強い影響を受

けていた。SunriseとWaimanaloは果実品質を高めるための親として優れていた(Dinesh, 1991)。Sunriseは台農1~3号の片親としても用いられている。

F<sub>1</sub>種子の生産性は交配親や交配組み合わせ、あるいは生産地域によって異なる。両性株を母親として用いた場合、また品種によってはF<sub>1</sub>種子収量が極端に低下することがある。F<sub>1</sub>種子中の性比も含め考えると、F<sub>1</sub>品種の育成に当たっては注意を要する(ChanとMak, 1993, 1994)。

純系品種を両親とすることにより、F<sub>1</sub>世代の形質のばらつきを小さくすることができる。母親として用いる花は開花の前にグラシン紙で袋かけし、両性花の場合には薬の裂開前の除雄を確実にするため、開花の1~3日前には除雄する必要がある。傷ついた花では結実率が下がるので、ピンセットによる除雄の間は花を傷つけないように注意する。父親から裂開した薬を採取して授粉する。5℃で相対湿度30%の条件で貯蔵すると、花粉の授精力を6週間以上維持できる。交配は春か秋が好適で、夏期の高温多湿時には授粉効果が下がる。気温の低い季節の交配は、昼前から午後の、高温で湿度が下がる頃に行う(廖ら1991, Chanら1994, Hamilton, 1954)。

### 栄養繁殖品種に関する問題

パパイアは、挿し木や接ぎ木等により増殖することができる。実際に挿し木や接ぎ木を行う場合、技術的に困難な問題は少ない(Storey, 1969)といわれている。しかし、これらはどちらかというと特別な目的に用いられることが多く、現状の経済栽培で用いられるることは少ない。挿し木や組織培養なども含めた簡便でコストが低い栄養増殖法の開発とあわせて、今後はパパイアの栄養系品種の実用化が検討されても良いとされている(広瀬, 1996)。

南アフリカの品種Honey Goldのように、30年以上も挿し木により経代的に栽培され続けてきた品種もある(Allan, 1995)。またここ20年間のパパイアの組織培養に関する多くの研究の結果(Litz and Conover 1981,

Smith and Drew 1990, Suksa-Ard ら 1997 など多数), 沖縄県内でもいくつかの培養由来の栄養繁殖系統が販売されるようになった。

着果特性や果実品質、耐病性などを観察した後、頂芽や腋芽などの培養や挿し木などにより増殖し、栄養繁殖品種として経済栽培に用いることは可能である。培養などにより増殖された株は着果節位が下がり、低い位置から着果し始めるといわれており (SmithとDrew, 1990, 張と廖, 1994) 量産化と増殖コストの問題が解決されれば、施設栽培には有利な点であると思われる。

しかし、ある栽培条件下で、ある個体の特性が優れていた場合でも、その個体を大量に栄養繁殖し広域で栽培した場合、元の個体で観察された特性が確実に再現される確率はかなり低い。パパイアの場合、特に奇形果の発生率や夏期の不稔など環境変動の大きい形質につ

いては、短期間に少數の個体数でこれらの特性を確実に検定するのは困難である。またパパイア品種は気象や土壤条件に対する適応性が狭いのでその検定が必要であり (Giacometti 1987, Nakasone 1984, Storey 1969), 耐病性や果実の品質の季節性の検定なども必要であろう。実用品種が備えるべき特性の検定を怠ったままで、高価な種苗を販売すると、栽培農家に悲劇的な結果を招くことになる。

このような問題を引き起こさないためにも、遺伝的なヘテロ性の高い個体を選抜して挿し木や組織培養苗などにより栄養系統として栽培普及を図る場合は、カンキツなど多くの果樹類で行われている栄養系統選抜育種法を参考にして系統特性の検定を厳密に行う必要がある。

## 6. 引用・参考文献

1. Allan, P. (1995) Propagation of 'Honey Gold' papayas by cuttings. *Acta Horticulturae* 370:99-102.
2. Alvarez, A. M. and Nishijima, W. T., (1987) Postharvest diseases of papaya. *Plant Disease* Vol.71 No. 8:681-686.
3. Aquilizan, F. A. (1987) Breeding system for fixing stable papaya inbred lines with breeding potential for hybrid variety production. *The breeding of Horticultural Crops. FFTC Taiwan.* 101-106.
4. Arkle, T. D. and Nakasone, H. Y. (1984) Floral Differentiation in the Hermaphroditic Papaya. *Hort Science* 19 (6) :832-834.
5. Awada, M., (1958) Relationships of minimum temperature and growth rate with sex expression of papaya plants (*Carica papaya* L.). *Tech. Bul. No.38. Hawaii Agr. Exp. Sta. Univ. of Hawaii.* pp16.
6. Awada, M. and Ikeda, W., (1957) Effects of water and nitrogen application on composition, growth, sugars in fruits, yield, and sex expression of the papaya plants (*Carica papaya* L.). *Tech. Bul. No.33. Hawaii Agr. Exp. Sta. Univ. of Hawaii.* pp16.
7. Awada, M. (1953) Effects of moisture on yield and sex expression of papaya plants (*Carica papaya* L.). *Univ. Haw. HAES Prog. Notes* No.97.
8. Bass, L. N. (1975) Seed storage of *Carica papaya* L. *HortScience* 10 (3):232.
9. 廖公益, 邱展台, 戴擁發 (1994) (伊芸安正訳) パパイアの授粉法と品質、収量、生産費の研究, 沖縄県農水部営農推進課果樹関係資料No.87, pp4
10. 廖公益, 戴擁發, 邱展台, 陳啓東 (1991) 木瓜雜交一代種子採取技術, 興農雑誌267期44-49.
11. Chan, Y. K. and Mak, C. (1994) Production of F1 hybrid seeds of papaya using hermaphrodite as seed parent. *MARDI Res. J.* 22 (2):125-133.
12. Chan, Y. K. and Mak, C. (1993) Resistance of six papaya varieties and their hybrids to malformed top disease. *MARDI Res. J.* 21 (1):7-13.
13. Chan, Y. K. and Mak, C. (1993) Production of F1 hybrid seeds from a 6x6 diallel of papaya (*Carica papaya* L.) *MARDI Res. J.* 21 (1):1-6.

14. Chan, Y. K. (1992) Progress in breeding of F1 papaya hybrids in Malaysia. *Acta Hort.* 292:41-49.
15. Chan, Y. K. and Tan, L. K. (1990) Drying treatments in relation to seed germination of four papaya varieties. *MARDI Res. J.* 18 (1):1-7.
16. Chan, Y. K. (1989) Breeding for better Eksotikas. *Proc. MARDI-MAPPS Sem. Eksotika Papaya, J. Bahru.* 8-12.
17. Chan, Y. K. and Toh, W. K. (1988) Resistance to papaya fruit freckles among three breeding lines and their hybrids. *MARDI Res. J.* 16 (2):103-107.
18. Chan, Y. K. (1987) Backcross method in improvement of papaya. *Malays. Appl. Biol.* 16 (1):95-100.
19. Chan, Y. K. (1986) Comparative performance of female and hermaphrodite trees in four gynodioecious varieties of papaya. *Teknol. Buah-Buahan Jil.* 2:25-31.
20. Chan, Y. K. (1984) Studies on carpelody of stamens in papaya (*Carica papaya* L.). *MARDI Res. Bull.*, 12.2:157-162.
21. Chan, Y. K. and Raveendranathan, P. (1984) Differential sensitivity of papaya varieties in expression of boron deficiency symptoms. 12.3:281-286.
22. 張明聰, 廖松淵 (1994) (伊芸安正訳) パパイアの挿木繁殖と生長, 結実の特性研究, 沖縄県農水部営農推進課果樹関係資料No.86, pp19.
23. Chia, C. L., Nishina, M. S. and Evans, D. O. (1989) Papaya. Hawaii cooperative Extension Service Commodity Fact Sheet PA-3 (A) FRUIT1-4
24. Cohen, E. et al (1989) Papaya pollen viability and storage. *Scientia Hort.* 40:317-324.
25. Conover, R. A. et al (1986) 'Cariflora'-a papaya ringspot virus tolerant papaya for south Florida and the Caribbean. *HortScience* 21 (4):1072.
26. Cornell Univ., (1996) USDA clears virus-resistant papaya for production. <http://www.news.cornell.edu/Chronicles/10.3.96/papaya.html>
27. Dinesh, M. R., Iyer, C. P. A. and Subramanyam, M. D., (1991) Combining ability studies in *Carica papaya* L. with respect to yield and quality characters. *Gartenbauwissenschaft*, 56 (2). S. 81-83
28. Ellis, R., H. Ellis, R. H., Hong, T. D. and Roberts, E. H. (1991) Effect of storage temperature and moisture on the germination of papaya seeds. *Seed Sci. Res.*, 1:69-72.
29. 藤巻宏, 鵜飼保雄, 山元皓二, 藤本文弘 (1991) 植物育種学(上・下), 培風館
30. Furutani, S. C. and Nagao, M., (1987) Influence of temperature,  $\text{KNO}_3$ ,  $\text{GA}_3$  and seed drying on emergence of papaya seedlings. *Scientia Hort.*, 32:67-72.
31. Giacometti, D. C. (1987) Papaya breeding. *Acta Horticulturae.* 196, 53-60
32. Hamilton, R. A., Ito, P. J. and Paull, R. E. (1993) 'Sunset'solo papaya. Hawaii cooperative extension service. Commodity fact sheet. PA-3 (B) FRUIT
33. Hamilton, R. A. and Ito, P. (1968) Sunrise solo a different colored solo papaya. Univ. Hawaii/Hawaii Agric. Exp. Sta. Circular 69. pp5
34. Hamilton, R. A. (1954) A quantitative study of growth and fruiting in inbred and crossbred progenies from two solo papaya strains. *Tech. Bulls. No.20. Hawaii Agric. Exp. Sta. Univ. of Hawaii* pp38.
35. 広瀬和栄 (1996) 沖縄県におけるパパイア栽培技術及び生産振興対策の課題について, 沖縄開発庁農水部農産園芸課, pp46
36. 伊芸安正 (1997) 生食用パパイアの施設栽培実態調査, 平成8年度専門技術員調査研究書, 沖縄県農水部営農推進課, 平成9年10月, 29-34
37. 飯塚宗夫 (1976) 性の遺伝と生殖, 性決定と性発現, 木原均監修, 高橋隆平編, 植物遺伝学, 生理形質と量的形質, 菓華房, pp505, 1-30
38. 邱展台・廖公益・可天雄・戴擁發, (1997) 木瓜不同採取熟度種子貯藏時期影響種子品質及產量之研究, 台湾省台中区農業改良場特刊第38号, 提昇果樹產業競爭力研討會專集, 39-44

39. Lius, S., Manshardt, R. M., Fitch, M. M. M., Slightom, J. L., Sanford, J. C. and Gonsalves, D., (1997) Pathogen-derived resistance provides papaya with effective protection against papaya ringspot virus. *Molecular Breeding* 3:161-168.
40. Li-Xin Zhang and Paull, R. E., (1990) Ripening behavior of papaya genotypes. *HortScience*. 25 (4):454-455.
41. Litz, R. E. and R. A. Conover. (1981) Effect of sex type, season, and other factors on in vitro establishment and culture of *Carica papaya*. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 106 (6):792-794
42. Lyman, C. (1984) The Kapoho papaya, Its origin and spread. *Proc. Annual Hawaii Papaya Indus. Assoc. Confer* (20)26-29
43. Manshardt, R. M. and Zee, F. T.-P., (1994) Papaya germplasm and breeding in Hawaii. *Fruit Varieties J.* 48 (3):146-152.
44. 真岡哲夫 (1995) 南西諸島に発生するパパイアのウイルス病, 今月の農業, 平成7年7月号96-100
45. Maria Eloisa et al (1994) Skin freckles on solo papaya fruit. *Scientia Hort.*, 58:31-39.
46. Nagao, M. A. and Furutani, S. C., (1986) Improving germination of papaya seed by density separation, potassium nitrate, and gibberellic acid. *HortScience* 21 (6):1439-1440.
47. 中島哲夫監修 (1987) 新しい植物育種技術—バイオテクノロジーの基盤として-, 養賢堂
48. 中村俊一郎 (1993) Recalcitrant種子, 農業及び園芸68巻11月1160-1164, 12月1272-1274
49. Nakasone, H. Y. (1997) (出花・井上訳) パパイアにおける果実の着生と発達, 沖縄農業 32 (1):68-88
50. Nakasone, H. Y. (1996) (出花・井上訳) パパイア研究の過去と現在, そして未来, 沖縄農業 31 (1):86-96.
51. Nakasone, H. Y., Yee, W., Crozier, J. H. Jr., and Ikebara, D. K., (1972) Evaluation of 'Waimanalo' a new papaya strain. *Hawaii Agric. Exp. Sta. Tech. Bull.*, 79
52. Nakasone, H. Y. and Storey, W. B., (1955) Studies on the inheritance of fruiting height of *Carica papaya* L. *Proc.of the Amer. Soc. for Horticultural Science Vol.66*:168-181.
53. 農業研究センター (1995) イネ育種アニュアル, 農業研究センター研究資料第30号, pp308. 259-281
54. Osman Hasim (1997) Papaya, Some malaysian fruit. <http://www.ademin.upm.sdu.my/~obh/frt3.html>
55. Sippel, A. D. et al (1989) Floral differentiation and development in *Carica papaya* cultivar'Snrise solo'. *Scientia Hort.*, 40:23-33.
56. Smith, M. K. and R. A. Drew (1990) Current Applications of Tissue Culture in Plant Propagation and Improvement. *Aust. J. Plant Physiol.*, 17:267-289
57. Storey, W. B. (1969) Papaya. p389-407. In F. P. Ferwerda and F. Wit, (eds.) *Outlines of perenial crop breeding in the tropics*. *Misc. Papars* 4, Landbouwhogeschool
58. Storey, W. B. (1953) Genetics of papaya. *The Journal of Heredity*. 44:70-78 Wageningen, Netherlands.
59. Suksa-Ard, P., Kataoka, I., Fujime, Y. and Subhadrabandhu, S. (1997) Hormonal and nutritional factors affecting shoot growth of papaya in vitro. 香川大学農学部学術報告 第2号165-170
60. Suwenza, L., et al (1997) Pathogen-derived resistance provides papaya with effective protection against papaya ringspot virus. *Molecular Breeding*, 3:161-168.
61. 赤藤克己 (1965) 作物育種学汎論, 養賢堂
62. 張明聰・廖松淵 (1996) (伊芸安正訳) パパイアの挿木繁殖と生長, 結実の特性研究, 沖縄県農水部営農推進課果樹関係資料 No.86, pp19
63. 德本正和・照屋寛由・知念功 (1997) パパイアの未受精胚からの不定胚誘導と植物体形成, 育種学雑誌47巻別1号123
64. 王徳男, 徐秀鳳 (1997) 木瓜抗病育種, 提昇果樹産業競争力検討会専集 (陳栄五, 張林任主編) 台中農業改良場特刊38号, 91-101
65. 王徳男, (1991) (伊芸安正訳) 台湾パパイアの過去と展望, 沖縄県農水部営農推進果樹関係資料 (1995) No.76.

- 97-112.
66. 王徳男 (1991) 木瓜網室栽培注意要点, 農業世界, 第96期 8月:18-20.
  67. 王徳男, 木瓜抗(耐)毒素病品種之選育及台農五号之繁殖, 果樹育種研習会専刊233-248
  68. 王徳男 (1996) 番木瓜, 台湾農家要覽, 農作編(二), 109-116.
  69. 王徳男 (1980) 影響木瓜兩性株性型表現之因子研究, 中華農業研究29(3):225-237.
  70. 王徳男, 本省木瓜優良品種簡介, 台湾省農業試驗所技術服務
  71. 王徳男 (1982) 木瓜耐輪点毒素病品種之検定, 中華農業研究31(2):162-168.
  72. 王徳男 (1971) 木瓜果実成熟度及其後熟作用對於種子發芽力之影響, 中国園芸17(6):320-322.
  73. 砂川喜信, 安富徳光, 恩田聰, 当真嗣尊, 玉城盛俊 (1997) 沖縄におけるパパイヤの生態的特性の解明, 園芸学会九州支部研究集録 5:18-19
  74. 安富徳光 (1992) 沖縄県におけるパパイヤ栽培, 果樹種苗, 第47号(夏季号) 19-24
  75. Zee, Francis (1987) Elimination of abnormal-fruit-bearing papaya tree through selection. Proc. Annual Hawaii Papaya Indust. Assoc. Conference (23)1-2