

## トマトの収量性に関する遺伝子

有泉 亨・篠崎良仁・江面 浩

(筑波大学・生命環境系)

収量は作物にとって最も重要な育種形質である。トマトのような果実作物において、果実形成は収量に直結する性質である。最終的な果実サイズは果肉内の細胞の数や体積に依存するが、これらは受精した子房の細胞分裂や伸長の程度で決定される。そのため、トマトの果実収量は着果効率や最終的な果実の細胞の数と大きさに主に決定される。栽培化を経て、トマトの果実収量は、果実サイズに関連する遺伝子変異によって劇的に増加した。また、遺伝学により細胞周期や雌蕊を構成する心皮数、

あるいは着果に影響を与える遺伝子が幾つか同定されている。加えて、単為結果性や果実肥大に関わる遺伝子は、植物ホルモンによる複雑な発現調節で制御されることが実証されつつある。本総説では、トマト育種形質に関わる鍵遺伝子を紹介し、これらがどのように収量性を決定する生理過程に影響を与えているのかについて概説する。

**Breeding Science** 63: 3–13 (2013)

## ゲノムシーケンシング完了後のトマト機能ゲノミクス

青木 考<sup>1,2)</sup>・尾形善之<sup>1)</sup>・五十嵐香理<sup>3)</sup>・矢野健太郎<sup>3)</sup>・長崎英樹<sup>4)</sup>・神沼英里<sup>4)</sup>・豊田 敦<sup>4)</sup>

(<sup>1)</sup>大阪府立大学・生命環境科学研究科, <sup>2)</sup>公益財団法人・かずさ DNA 研究所, <sup>3)</sup>明治大学・農学部, <sup>4)</sup>国立遺伝学研究所)

トマトゲノム解読プロジェクトの完了は、トマトやナス科植物の遺伝学およびゲノム科学的研究に広範な影響を与えつつある。*Solanum lycopersicum* の品種 ‘Heinz 1706’ から得られた参照ゲノム配列は、トマトのゲノム科学的研究において、DNA 配列解析に基づいた手法を採用する確固たる基盤となりつつある。本総説では、最初にトマトゲノム解読プロジェクトの概要と得られたトマト参照ゲノム配列の特徴を述べる。次に、トランスクリプトームおよびスモール RNA 解読に焦点を当て、参照ゲノ

ム配列を利用することでこうした解析の網羅性が向上することを紹介する。併せて、参照ゲノム配列を利用することで DNA のメチル化や転写開始点の解読の精度が向上することも紹介する。最後に、この参照ゲノム配列を活用したトマト品種群のゲノム解読（リシーケンシング）を進めることで、トマト種内多様性が明らかになり、それらが詳細なトマト品種群の表現型記載や育種に効果を発揮することを紹介する。

**Breeding Science** 63: 14–20 (2013)

## トマトにおける DNA マーカーの分子遺伝学およびゲノミクス研究への応用

白澤健太・平川英樹

(かずさ DNA 研究所・植物ゲノム研究部)

トマトは重要な作物であり、また、ナス科、および一般的な果実作物の実験モデルとしてみなされている。さらにトマトは、古くから DNA マーカーを用いた育種学・遺伝学研究が行われてきた植物のひとつでもある。開発された DNA マーカーは遺伝連鎖地図の作成に用いられ、これにより得られた連鎖地図は農学的に重要な形質の QTL と遺伝子のマッピングや、ナス科植物の比較ゲノム解析に用いられている。今後は、解読されたトマトの全ゲノム配列を利用することで、数多くの DNA マーカーが比較的容易に開発されるようになり、さらには、DNA マー

カーを用いない新たな遺伝子型決定法の利用も可能になる。また、DNA マーカーや連鎖地図などのゲノムデータ、あるいはトランスクリプトーム、プロテオーム、メタボローム、およびフェノーム等のオミックスデータのデータベースが作成されており、これらの情報はトマトの分子育種に有益な情報をもたらすことが見込まれる。DNA マーカー技術は、新しい育種技術とともにトマトの育種に貢献することが期待される。

**Breeding Science** 63: 21–30 (2013)

## オミックス解析によるトマト育種への挑戦と展望

草野 都<sup>1,2)</sup>・福島敦史<sup>1)</sup>

(<sup>1)</sup>独立行政法人・理化学研究所植物科学センター, <sup>2)</sup>横浜市立大学・木原生物学研究所)

トマトは世界で最も重要な野菜類の一種であり、これまで果実の品質向上や収量増加が強く望まれてきた。これらの課題を解決するために、重要な農業形質と代謝との関係を明らかにすることを目的とした基礎研究において、メタボロミクスやトランスクリプトミクスといったオミックス解析が盛んに用いられている。さらに、トマトの次世代型育種戦略の展開のために、これらのオミックスデータが積極的に活用されている。この理由としては、基礎研究で得た知見が味や品質、ストレス耐性の付与および健康増進を促す代謝物群の生産性の改良、そしてトマトの化学成分の改良そのものにつながる事が挙げられる。2012年にトマトの

高品質な完全ゲノム配列が解読され、利用可能となった。このことは、トマト育種のための次世代型シーケンズ配列解析を含めたオミックスデータの適用を加速すると考えられる。オミックスデータを用いたネットワーク解析はトマト細胞内の未知制御ネットワークを解明することができる手法である。本総説では、特に遺伝子共発現ネットワークなどに代表されるオミックスネットワーク解析をトマトや他の植物種に適用した研究例を紹介する。トマト育種をめざし、重要な農業形質の改良に取り組んだオミックス解析研究例についてもいくつか紹介する。

**Breeding Science** 63: 31-41 (2013)

## マイクロトム TILLING プラットフォームの最新情報

岡部佳弘・有泉 亨・江面 浩

(筑波大学・生命環境系)

矮性トマト品種マイクロトムは、トマトの機能ゲノミクス研究のモデルシステムとされている。そして、マイクロトムを遺伝的背景とする変異体コレクション、ゲノム情報、代謝産物データベースといった様々なトマトゲノミクスツールが確立されている。近年のトマトゲノム解読の進展により、多くのコミュニティに利用可能な逆遺伝学的手法が必要とされている。トマト研究者コミュニティからの要望に応えるために、我々はこれまでに5000系統以上のマイクロトム EMS 突然変異誘発系統から成るマイクロトム Targeting-Induced Local Lesions IN Genomes (TILLING) プラットフォームを開発している。この

プラットフォームは、マイクロトム変異体コレクションの開発とならび変異アレルを効率的に単離するための逆遺伝学的手法となる。マイクロトム変異体ライブラリーと TILLING アプローチを併用することにより、遺伝子機能解析や育種に有用な変異体を迅速に単離することが可能となる。マイクロトムのゲノミクスツールの質を向上させるために、新しい突然変異誘発集団の作出が現在進行中である。本論文では、マイクロトム TILLING プラットフォームの現状と今後の展望について述べる。

**Breeding Science** 63: 42-48 (2013)

## 日本水稲品種群の集団構造

山崎将紀<sup>1)</sup>・出田 収<sup>2,3)</sup>

(<sup>1)</sup>神戸大学大学院・農学研究科附属食資源教育研究センター, <sup>2)</sup>作物研究所, <sup>3)</sup>現:近畿中国四国農業研究センター)

植物育種や遺伝解析のために、品種や系統間の近縁性や遺伝的多様性を理解しておくことは非常に重要である。日本における水稲育種は収量や良食味などの農業形質を改良してきたが、最近の日本水稲品種は狭い遺伝子資源に由来し、非常に近縁となっている。日本水稲品種群の集団構造や遺伝的多様性を明らかにするために、作付け上位の品種および育成の母本として利用されている育成品種を94、在来品種を20、計114品種を選定し、134カ所の Simple Sequence Repeat マーカーによって検出された合計706対立遺伝子を用いた。在来品種は改良品種より多様であり、今後の育種に更なる多様性を付与することができると考えられた。集団構造解析の結果、日本水稲品種群は6つの

サブグループに分けられ、品種のゲノム混合状況 (Admixture) が確認でき、系譜情報とよく一致していた。近縁な集団の分類には、集団構造解析法が従来の系統樹解析法より優れていると考えられた。現在の日本水稲の最大作付け品種である「コシヒカリ」は独特であり、他の姉妹品種等と比べると特異的なゲノム構成であった。一方、日本水稲品種群の遺伝的変異を少数の品種で効率よく包含する Japanese Rice Diverse Cultivars を決定した。本研究は、日本水稲品種群を用いた様々な遺伝育種的应用に今後役立つと期待される。

**Breeding Science** 63: 49-57 (2013)

## パンコムギにおける低温応答性遺伝子の発現に対する主要な量的遺伝子座は耐凍性遺伝子 *Fr-A2* に連鎖している

本村洋一<sup>1)</sup>・小林史典<sup>2)</sup>・Iehisa C.M. Julio<sup>1)</sup>・宅見薫雄<sup>1)</sup>

(<sup>1)</sup>神戸大学大学院・農学研究科, <sup>2)</sup>農業生物資源研究所)

パンコムギでは低温によって C-repeat binding factor (CBF) 転写因子を介して *Cor* (cold-responsive)/*Lea* (late embryogenesis-abundant) 遺伝子群の発現が誘導される。しかし、低温応答性遺伝子群の発現を制御する遺伝子座と凍結耐性との関係は明確ではない。本研究では、遺伝子発現 QTL (eQTL) 解析のために、2つのパンコムギ品種に由来する組換え近交系統を用いて *Cor/Lea* および *CBF* 遺伝子の転写産物の蓄積量を定量した。その結果、5つの低温応答性遺伝子を制御する4つの eQTL が見出され、特に 5A 染色体長腕に座乗する主要な eQTL が最も大きな効

果を示し、少なくとも 1D と 5A の eQTL は凍結耐性の発揮に重要な役割を示した。低温応答性遺伝子を制御する 5A 上の eQTL 領域は、一粒系コムギにおいて *CBF* 遺伝子クラスターの存在が報告されている耐凍性遺伝子座 *Fr-A2* の同祖遺伝子の位置と一致した。さらに、*Fr-2* 座に存在する1つあるいは複数の *CBF* コピーが他の *CBF* コピーを正に制御することで、*CBF* クラスターの下流の *Cor/Lea* 遺伝子群への効果を増幅させていることが示唆された。

**Breeding Science** 63: 58–67 (2013)

## ハマニクからの allene oxide cyclase のクローニングとコムギ-ハマニク添加系統における発現

Mohamed Elsadig Eltayeb Habora<sup>1,3)</sup>・Amin Elsadig Eltayeb<sup>2)</sup>・岡真理子<sup>1)</sup>・辻本 壽<sup>2)</sup>・田中 淨<sup>1)</sup>

(<sup>1)</sup>鳥取大学・農学部, <sup>2)</sup>鳥取大学・乾燥地研究センター, <sup>3)</sup>Ministry of Agriculture and Animal Resources, Sudan)

ハマニク (*Leymus mollis*) は、ワイドハイブリダイゼーションにより、その染色体を導入し、有用形質を組込むことが可能なため、コムギ育種の有用な遺伝資源となっている。ハマニクは乾燥や高塩のような非生物ストレスに対して高い耐性を示すとともに様々な病気に抵抗性を示すが、生理レベルの耐性を調節する遺伝的機構はほとんど未解明である。私たちはハマニクから、高塩ストレスで強く発現する allene oxide cyclase (AOC) 遺伝子を同定し、クローニングした。AOC は、広範な適応反応を仲介する重要な情報伝達物質であるジャスモン酸の生合成に関わる。*LmAOC* の cDNA は 717bp で、オオムギ (*Hordeum vulgare*) や他の単子葉植物の AOC と高い類似性を示

す 238 個のアミノ酸からなるタンパク質をコードする。タバコ (*Nicotiana benthamiana*) を用いた細胞内局在性の解析から、これは葉緑体局在タンパク質であることが確認された。*LmAOC* 遺伝子は多重コピーの遺伝子で、いくつかのコピーはコムギ-ハマニク染色体添加系統に保持され、効率よく発現していることが見出された。*LmAOC* 遺伝子の発現は乾燥、高温、低温、および傷害ストレス、さらにジャスモン酸とアブシジン酸により上方調節された。私たちの実験結果から、*LmAOC* 遺伝子は、ハマニクの非生物ストレスへの適応において重要な役割を持ち、コムギの改良に有用であることが示唆された。

**Breeding Science** 63: 68–76 (2013)

## イネにおける *GS3* の小粒対立遺伝子は多様で独立した起源をもつ

鷹野 (甲斐) 典子<sup>1)</sup>・Hui Jiang<sup>2,3)</sup>・Adrian Powell<sup>2)</sup>・Susan McCouch<sup>2)</sup>・高牟禮逸朗<sup>4)</sup>・古屋成人<sup>1)</sup>・

土井一行<sup>1,5)</sup>・吉村 淳<sup>1)</sup>

(<sup>1)</sup>九州大学大学院・農学研究院, <sup>2)</sup>Department of Plant Breeding and Genetics, Cornell University, USA, <sup>3)</sup>Donald Danforth Plant Science Center, USA,

<sup>4)</sup>北海道大学大学院・農学研究院, <sup>5)</sup>現:名古屋大学大学院・生命農学研究科)

*GRAIN SIZE 3* (*GS3*) はイネの種子長を制御する遺伝子の1つである。本研究では、*GS3* 座に新たに小粒となる欠失型対立遺伝子を同定した。まず、イネの遺伝資源コレクション (282 系統) から小粒を示した 10 系統を選抜し、これら 10 系統の *GS3* 遺伝子のシーケンス解析を行った結果、*GS3* の第 5 エクソンに欠失が生じた 3 つの新対立遺伝子と 1 つの既知の対立遺伝子を

同定した。これら 4 種類の欠失変異は、フレームシフト型突然変異により第 5 エクソン内に終止コドンが生じており、切断型の遺伝子産物を生成することで、小粒の表現型を引き起こすことが明らかとなった。また、小粒変異は不完全優性の遺伝様式を示し、これら変異体のハプロタイプ解析により、2 つの変異体がジャポニカ起源、2 つの変異体がインディカ起源であるこ

とが示された。形質転換実験により、GS3の欠失対立遺伝子は、穎の上表皮の細胞数を減少させ、種子長を短くすることが明らかとなった。小粒対立遺伝子が多様で独立した起源を持つとい

うことは、小粒変異が人為的に選抜されてきたことを示唆している。

**Breeding Science** 63: 77–85 (2013)

## Aroma Extract Dilution Analysis (AEDA) によるイワテヤマナシ (*Pyrus ussuriensis* var. *aromatica*) 在来品種および野生種における香気活性成分の多様性

片山寛則<sup>1)</sup>・大江美穂<sup>1)</sup>・菅原悦子<sup>2)</sup>

(<sup>1)</sup>神戸大学大学院・農学研究科附属食資源教育研究センター, (<sup>2)</sup>岩手大学・教育学部)

イワテヤマナシ (*Pyrus ussuriensis* var. *aromatica*) は日本の北東北に野生状態で現存するナシであり、イワテヤマナシ由来の在来品種、野生個体には芳香性果実を持つものが存在する。ほとんどのニホンナシ (*Pyrus pyrifolia*) は芳香が弱いため、イワテヤマナシはニホンナシ育種における香気成分の供給源として有効な遺伝資源となるかもしれない。イワテヤマナシ由来とされる無核の在来品種「サネナシ」と野生個体 i0830、対照としてニホンナシ「幸水」、セイヨウナシ「ラ・フランス」の香気活性成分を香気希釈分析法 (AEDA) により比較した。GC におい

ぎ分析を応用した AEDA により「サネナシ」から抽出された香気濃縮物にはメチル・エチルエステル類、アルデヒド、アルコールなど 33 種類の香気活性成分が含まれていた。11 種類の香気成分を指標としてイワテヤマナシ由来の 16 個体を用いて主成分分析 (PCA) を行ったところ、香気活性成分の組合せと濃度に多様性が確認された。特に在来品種「ナツナシ」の 2 個体は高エチルエステルグループに位置づけられ、ニホンナシ育種における香り成分の供給源として役立つであろう。

**Breeding Science** 63: 86–95 (2013)

## 雌性配偶体形成時の高温暴露による *Populus adenopoda* における複相 (2n) 雌性配偶子の誘導

Min Lu<sup>1,2)</sup>・Pingdong Zhang<sup>1,2)</sup>・Xiangyang Kang<sup>1,2)</sup>

(<sup>1)</sup>National Engineering Laboratory for Tree Breeding, Beijing Forestry University, China, (<sup>2)</sup>Key Laboratory for Genetics and Breeding of Forest Trees and Ornamental Plants, Ministry of Education, College of Biological Sciences and Biotechnology, Beijing Forestry University, China)

三倍体植物作出のため、高温にさらした *P. adenopoda* の花芽と胚のうを利用して複相 (2n) 配偶子を誘発した。大孢子形成間に雌性配偶体形成間と花序の形態的变化間との関係に基づいて検証を行った。結果的に、12 の三倍体が作出され、三倍体作出率の最も高い値は 40% であった。減数分裂におけるパキテン期からダイアキネシスが、高温暴露間における大孢子の染色体倍加を誘導する最適期であることが細胞観察から明らかとなった。一方、受粉後 6~72 時間の花序は胚のうの染色体倍加を誘導す

るために利用された。実生において、51 の三倍体が見つかり、最も高い三倍体作出は 83.33% であった。胚のう形成ステージと三倍体作出間の相関は有糸分裂期が複相 (2n) 配偶子誘導に最も効果的であることを示していた。我々の研究から、高温暴露が複相 (2n) 配偶子誘導に理想的な手法であることを示している。ヘテロ子孫群は *P. adenopoda* の育種プログラムに有効である。

**Breeding Science** 63: 96–103 (2013)

## コムギ (*Triticum aestivum* L.) の ABA8' 位水酸化酵素遺伝子変異体の単離：圃場条件下において ABA 代謝の減少が発芽抑制に与える影響

蝶野真喜子<sup>1)</sup>・松中 仁<sup>2)</sup>・関 昌子<sup>3)</sup>・藤田雅也<sup>2)</sup>・乙部(桐淵)千雅子<sup>1)</sup>・小田俊介<sup>1)</sup>・小島久代<sup>1)</sup>・小林大佑<sup>4)</sup>・川上直人<sup>4)</sup>

(<sup>1)</sup>作物研究所, (<sup>2)</sup>九州沖縄農業研究センター, (<sup>3)</sup>北陸研究センター, (<sup>4)</sup>明治大学・農学部・生命科学科)

多湿条件下において親植物の上で成熟した種子が発芽する穂発芽は、穀物の重大な問題である。6 倍体コムギ (*Triticum aestivum*

L.) において、アブシジン酸 (ABA) 代謝の減少が発芽に与える影響を調べるため、種子成熟過程で高発現しているコムギの

ABA8' 位水酸化酵素遺伝子 (*TaABA8'OHI*) をクローニングし、ABA 代謝の減少につながる変異を検索した。自然変異の検索では、D ゲノム上に座乗する *TaABA8'OHI* (*TaABA8'OHI-D*) の第 5 エクソンへの挿入変異を、'タマイズミ' を含む日本の栽培品種の中に見いだした。しかしながら、半数体倍加系統では、*TaABA8'OHI-D* の単一変異は発芽抑制に対し明瞭な効果を示さなかった。突然変異の検索では、'タマイズミ' の  $\gamma$  線照射系統から、A ゲノム上の *TaABA8'OHI* (*TaABA8'OHI-A*) を完全に

失った欠失変異体 TM1833 を見いだした。TM1833 (*TaABA8'OHI-A* と *TaABA8'OHI-D* との二重変異体) では、'タマイズミ' (*TaABA8'OHI-D* の単一変異体) と比較して、圃場条件下における種子成熟過程の胚で *TaABA8'OHI* の発現量が減少するとともに ABA 量が増大し、発芽が抑制された。これらの結果は、*TaABA8'OHI* の変異を介した ABA 代謝の減少は、圃場で栽培されるコムギの発芽抑制に効果があることを示唆している。

**Breeding Science** 63: 104-115 (2013)

## ハクサイ根こぶ病抵抗性遺伝子座 *CRb* の詳細連鎖地図の構築と有用な選抜マーカーの開発

加藤丈幸<sup>1,2)</sup>・畠山勝徳<sup>2)</sup>・吹野伸子<sup>2)</sup>・松元 哲<sup>2)</sup>

(<sup>1)</sup>三重大学大学院・生物資源学研究所, <sup>2)</sup>野菜茶業研究所)

ハクサイ (*Brassica rapa*) において、根こぶ病抵抗性 (*CR*) 遺伝子 *CRb* は No. 14 菌が属するグループ 3 菌系に対して有用である。*CRb* に連鎖するマーカーは報告されているが、正確なゲノム位置および遺伝子構造は明らかになっていない。*CRb* のゲノム上の位置の特定、および遺伝子構造の推定のため、我々は *CRb* 近傍に 28 個のマーカーを開発し (マーカー間平均距離は 20.4 kb)、高密度部分連鎖地図を構築した。*CRb* の位置特定には 2,032 個体の「CR 新黄」自殖 F<sub>2</sub> 集団を用いて行った。その結果、我々は *CRb* が KB59N07 および B1005 のマーカーに挟まれた 140 kb のゲノム領域に存在することを明らかにし、抵抗性候補遺伝子を見出した。第 3 番染色体における他の *CR* 遺伝子に

関して、*CRa* の最近傍マーカーの遺伝子型は *CRb* のマーカー遺伝子型と明瞭に一致し、また、*Crr3* は No. 14 菌に対する抵抗性に関与しなかった。*CRb* 近傍に開発した 11 個のマーカー遺伝子型と No. 14 菌に対する抵抗性反応の結果から、108 品種のうち 82 品種において、遺伝子型と表現型との間に密接な関係が認められた。本研究の結果は *CRb* 遺伝子の単離に有用であり、また、マーカー選抜を利用して罹病性品種に *CRb* を導入し、グループ 3 菌系に対する抵抗性を付与することができるため、新たな品種の育成において有用である。

**Breeding Science** 63: 116-124 (2013)

## ニホンナシ *Pyrus pyrifolia* におけるゲノムワイドアソシエーション研究とゲノミックセレクションの可能性評価

岩田洋佳<sup>1)</sup>・林 武司<sup>2)</sup>・寺上伸吾<sup>3)</sup>・高田教臣<sup>3)</sup>・澤村 豊<sup>3)</sup>・山本俊哉<sup>3)</sup>

(<sup>1)</sup>東京大学大学院・農学生命科学研究科, <sup>2)</sup>中央農業総合研究センター, <sup>3)</sup>果樹研究所)

マーカー利用選抜 (MAS) の果樹育種における可能性についてはこれまでも報告されてきたが、MAS に必要な二親性 QTL マッピングが、果樹育種での MAS の利用を妨げてきた。世代時間の長い永年性植物では、ゲノムワイドアソシエーション研究 (GWAS) が、二親性 QTL マッピングの代わりとなりうる。また、ゲノム育種価の予測値に基づく選抜 (ゲノミックセレクション: GS) が、MAS の代わりとなりうる。本研究では、ナシ育種における GWAS および GS の可能性について、ニホンナシ 76 品種を用いて 162 マーカーと 9 農業形質間の関連をもとに解析を行った。GWAS および GS モデル構築には、段階スコア

で記録された表現型を考慮できる複数遺伝子座ベイズモデルを適用した。収穫期、黒斑病抵抗性、短花枝数で有意なアソシエーションが検出され、これらのうち 2 つは、既知の遺伝子座の近傍に位置していた。GS の予測精度は、収穫期において最も高く (0.75)、黒斑病抵抗性、果肉の硬さ、果実形、果実サイズ、酸含量、短花枝数において中程度 (0.38-0.61)、水溶性糖含量、樹勢において低かった (<0.2)。これらの結果は、将来のニホンナシ育種における GWAS および GS 利用の可能性を示唆している。

**Breeding Science** 63: 125-140 (2013)

## ヒマワリ抵抗性系統 HAR6 のさび病抵抗性遺伝子の分子マッピング

Mariano Bulos • María L. Ramos • Emiliano Altieri • Carlos A. Sala

(Department of Biotechnology, Nidera S.A., Argentina)

ヒマワリ (*Helianthus annuus* L. var. *macrocarpus* Ckll.) のさび病は、*Puccinia helianthi* Schw. によって起こる病害であり、甚大な減収をもたらす。HAR6 は、最も広範にみられるさび病のレースに対して抵抗性を示す遺伝資源である。本研究の目的は、HAR6 が保有する抵抗性因子 ( $R_{HAR6}$ ) のマッピングを行い、マーカー選抜育種で利用可能な分子マーカーを提供することである。F<sub>2</sub> 集団および F<sub>2,3</sub> 系統における幼苗期の罹病性反応の結果は、HAR6-1 (HAR6 の原集団から選抜されたさび病抵抗性系統) の抵抗性は、単一の優性遺伝子によるものであることを示唆していた。ヒマワリのコンセンサス連鎖地図の第 13 連鎖群において

97.4 cM をカバーする 8 個のマーカーを用いて抵抗性遺伝子のマッピングを行った。その結果、共有性マーカー ZVG61 が  $R_{HAR6}$  遺伝子に最も近接したマーカー (遺伝距離 0.7 cM) であり、優性マーカー ORS581 が次に近接したマーカーであった (遺伝距離 1.5 cM)。得られた耐病性マーカーの有効性は、戻し交配とマーカー選抜を用いた選抜によって、感受性系統に抵抗性を付与できたことで実証した。最後に、本研究結果の育種への応用およびさび病をコントロールする新しい戦略について議論した。  
**Breeding Science** 63: 141–146 (2013)