

日本におけるカンキツの育種，遺伝学およびゲノム研究

大村三男¹⁾・島田武彦²⁾

(¹⁾ 静岡大学農学部, ²⁾ 農研機構・果樹研究所カンキツ研究領域)

カンキツは世界で広く栽培される果樹の一つで、ウンシュウミカン (*Citrus unshiu* Marc.) は日本で最も多く栽培されているカンキツである。国内では交雑育種等によりマンダリン類の品種改良が進められ、これまでに数多くの優良品種が育成されている。カンキツ育種では、長い幼若期間のため、マーカー利用選抜 (MAS) の導入による育種効率の改善が期待されている。日本ではカンキツの分子育種を進めるために、1987年に遺伝子地図作成が開始され、カンキツの機能ゲノム研究に必要な実

験ツールやリソースが、ウンシュウミカンの生理学的研究と関連して開発されてきた。本論文では、国内におけるカンキツの育種とゲノム研究のこれまでの進展をとりあげ、遺伝子地図の作成や発現遺伝子の大量シーケンスを紹介するとともに、2次代謝成分の代謝、および果実品質、病害抵抗性、多胚性や花成などに関連する育種形質の制御メカニズムの特徴付けについて紹介する。

Breeding Science 66: 3–17 (2016)

日本におけるリンゴの育種とバイオテクノロジー

五十嵐恵¹⁾・初山慶道²⁾・原田竹雄³⁾・深澤 (赤田) 朝子¹⁾

(¹⁾ 青森県産業技術センター弘前地域研究所, ²⁾ 青森県産業技術センターりんご研究所, ³⁾ 弘前大学農学生命科学部)

リンゴは経済的に重要な作物であり、より優れた特性を持つ新品種の開発が世界中で継続的に進められている。リンゴ樹の長い幼若期間や育種集団の広大な栽培圃場の確保は、リンゴ育種の大きな障害となってきた。リンゴの育種を効率化するために、これまでに様々なバイオテクノロジーが導入されてきた。形質転換技術は病原菌に対する耐性の付与、より優れた果実品質、発根性やわい性の台木の開発を可能とした。また、病害 (黒星病、うどんこ病、火傷病、斑点落葉病) 抵抗性や果皮色に関する DNA マーカーも開発され、多くの育種プログラムでマ-

ーカー選抜技術が利用されている。さらに、様々な品種の全ゲノム配列や染色体地図が公開され、大規模な SNP アレイによる効率的な QTL 解析やゲノミックセレクションも可能となった。近年では、新育種技術として最終産物には外来遺伝子を残存しない、トランスグラフィック、ウイルスベクター、ゲノム編集などがリンゴ育種に試みられており、大きな期待が寄せられている。

Breeding Science 66: 18–33 (2016)

日本における生食用ブドウ育種の進展

山田昌彦・佐藤明彦

(農研機構・果樹研究所)

日本では、降雨が多いため、200年前には *Vitis vinifera* もしくはその類縁のブドウ品種はほとんど存在しなかった。19世紀に、多くの *V. labruscana* および *V. vinifera* 品種が日本に導入されたが、主に病害や裂果の発生のため、*V. vinifera* ではなく *V. labruscana* が栽培された。20世紀になって、*V. vinifera* の品質と *V. labruscana* の栽培容易さを兼ね備えた品種を生み出すことを目標に、生食用ブドウの育種が始まった。1) 導入された *V. vinifera* と日本原産の *V. vinifera* 類縁の二倍体品種の間の交配、2) 四倍体の種間雑種交配、3) 二倍体の種間雑種交配の3つの戦略がとられ、それぞれから、「ネオマスカット」、「巨峰」および「マスカットベリー A」が1945年までに育成された。

その後、世代を重ねた四倍体の種間雑種交配は、「ピオーネ」を含む、多くの「巨峰」に類縁の品種を生み出した。それらの多くは、果粒が大きく、*V. vinifera* と *V. labruscana* の中間の肉質で、香りは *V. labruscana* の香りもしくは香りのない品種であり、中程度の耐病性を持っていた。世代を重ねた二倍体の種間雑種交配からは、2006年に「シャインマスカット」が育成された。この品種は、大粒で、クリスピーな肉質でマスカットの香りがあり、裂果性はなく、ジベレリン処理により種なしの果実が生産できる。また、べと病と晩腐病に中程度の抵抗性がある。

Breeding Science 66: 34–45 (2016)

ニホンにおけるニホンナシ育種の進展

齋藤寿広

(農研機構・果樹研究所)

ニホンナシは、日本の主要果樹の一つであり、非常に古くから利用されてきた。ニホンナシの商業生産は1890年前後に立て続けに発見された偶発実生品種である‘長十郎’と‘二十世紀’によって急速に増加し、品種育成への取組は1915年から続いている。晩生の主要品種である‘新高’と‘新興’は育種への取組初期の段階で育成された。さらに、園芸試験場（現農研機構果樹研究所）における組織的な育種が、果実品質の中で肉質の改善に焦点をあてることと黒斑病に抵抗性を付与することを目的として、1935年に始まった。その結果、今日までに‘幸水’、‘豊水’、‘あきづき’といった現在の主要品種を含む22品種を

育成した。放射線育種場からは、黒斑病抵抗性を誘発した4品種が育成されている。これらの中から‘ゴールド二十世紀’が主要品種となっている。さらに長野県の育種試験から主要品種‘南水’が育成された。農研機構果樹研究所における現在の育種目標は、果実品質の向上に省力、コスト削減に関する病害複合抵抗性や自家和合性といった形質を付与することである。将来の育種に向けて、マーカー選抜育種やQTL解析、ゲノムワイド関連解析、ゲノミックセレクションに関する研究に取り組んでいる。

Breeding Science 66: 46–59 (2016)

マーカー選抜を利用した我が国における完全甘ガキの育種

佐藤明彦・山田昌彦

(農研機構・果樹研究所ブドウ・カキ研究拠点)

カキ (*Diospyros kaki*) は東アジアに起源を持ち、中国、日本、韓国では多くの固有のカキ品種が発達してきた。カキ品種は樹上での自然脱渋と種子形成によって、完全甘ガキ (PCNA)、不完全甘ガキ (PVNA)、完全渋ガキ (PCA)、不完全渋ガキ (PVA) に分類される。なかでも PCNA は、収穫後の脱渋処理をすることなく果実を食用に供することができるため、この4つのなかでは最も望ましい。そのためカキ育種の最終的な目標の一つは、優れた PCNA 品種を育成することである。PCNA は非 PCNA に対して劣性であるため、PCNA タイプの子はもっぱら PCNA 個体間の交雑からでないと得られない。さらに、すぐ

れた PCNA の交配親の数は限られている。このため、1980年代には近交弱勢がとくに果実重、樹勢、生産性といった形質に顕在化した。近親交配を緩和するため、(非 PCNA × PCNA) × PCNA という PCNA を用いた戻し交雑が1990年に開始された。しかしこの手法は PCNA の子は15%しか得られず、すべての子を結実まで養成しなければならないことから不十分であった。そのため、日本の PCNA 遺伝子座に連鎖した分子マーカーが PCNA の子を識別するために開発された。また中国の PCNA に連鎖した分子マーカーも同様に開発された。

Breeding Science 66: 60–68 (2016)

日本で栽培されている熱帯果樹の育種と遺伝研究の現状—パインアップル、マンゴー、パパイヤー—

緒方達志¹⁾・山中慎介¹⁾・正田守幸²⁾・浦崎直也²⁾・山本俊哉³⁾

(¹⁾ 国際農研センター・熱帯・島嶼研究拠点, ²⁾ 沖縄県農業研究センター, ³⁾ 農研機構・果樹研究所)

熱帯果樹類は、熱帯・亜熱帯地域の開発途上国で主に生産されるが、いくつかの熱帯果樹は日本南部で栽培されている。パインアップル (*Ananas comosus*)、マンゴー (*Mangifera indica*) やパパイヤー (*Carica papaya*) が日本で栽培される主要な熱帯果樹である。近代的な組織的育種システムは、ほとんどの熱帯果樹類には未だ適用されていない。日本のほとんどの地域は温帯に属するが、九州から台湾に延びる琉球諸島など南部の一部地域は、加温無しで熱帯果樹が生産可能な北限である。本論文で

は、日本で栽培・消費される3種類の主要熱帯果樹 (パインアップル、マンゴー、パパイヤー) について、育種、遺伝やバイオテクノロジー研究についての最近の状況について紹介する。パインアップルでは、優良果実品質が改良されて生食用に向けた10を越える優れた新品種が育成されており、高果実品質を目指したパインアップル育種の新しい試みや展望についても紹介する。

Breeding Science 66: 69–81 (2016)

日本の自生果樹遺伝資源

池谷祐幸

(農研機構・果樹研究所)

亜寒帯から亜熱帯に渡る気候や複雑な地史の影響で、日本の生物多様性は豊富である。その植物相には、可食性の多肉果や堅果を着ける数百種もの木本自生種を含む。この地の人々は、先史時代から半世紀前に至るまでこれらの果実を食べてきた。特に北海道と琉球地方では堅果は重要な食糧だったが、多肉の果実も最近まで利用されてきた。近代以前に栽培化された果樹

は、クリといくつかの植物種にすぎなかったが、近年になって、ヤマブドウ、ハスカップ、アケビ、ミツバアケビ、ムベおよびサルナシが小規模に栽培されるようになった。しかし、こうした多くの自生果樹の遺伝資源の保全は、生息域内、生息域外ともに危うい状況である。

Breeding Science 66: 82–89 (2016)

東アジアにおける野生のウスリーナシの遺伝的構造と遺伝的多様性

片山寛則¹⁾・天羽仁美¹⁾・ウーユンタナ²⁾・植松千代美³⁾・池谷祐幸⁴⁾

(¹⁾神戸大学農学研究科附属食資源教育研究センター, ²⁾中国林科院泡桐・経済林研究開発センター, 中国, ³⁾大阪市立大学理学部附属植物園,

⁴⁾農研機構・果樹研究所)

ウスリーナシは中国北部において最も重要な栽培ナシである。ウスリーナシ栽培品種は中国北東部に自生する *Pyrus ussuriensis* Maxim. から派生したと考えられている。日本では *P. ussuriensis* の2変種である *P. ussuriensis* var. *aromatica* (イワテヤマナシ=ミチノクナシ) と var. *hondoensis* (アオナシ) が本州北部と中部にそれぞれ自生している。イワテヤマナシの起源を明らかにするために40回以上の探索調査を日本と中国で行い、30カ所以上の自生地を確認した。これらの自生地は人

為的な開発による消失と気候変動による森林劣化の危険性が高かった。適切な保全単位を決定し、保全管理を提案するために形態形質と分子マーカーを用いて中国の *P. ussuriensis* と日本のイワテヤマナシにおける集団構造と遺伝的多様性を調査した。さらに集団遺伝構造の比較と系統解析に基づき中国の *Pyrus ussuriensis* Maxim. と日本のイワテヤマナシが進化的に遠縁であることについても論じる。

Breeding Science 66: 90–99 (2016)

果樹におけるゲノミクス利用育種

岩田洋佳¹⁾・南川 舞¹⁾・鐘ヶ江弘美¹⁾・石森元幸¹⁾・林 武司²⁾

(¹⁾東京大学大学院農学生命科学研究科生産・環境生物学専攻, ²⁾農研機構・中央農業総合研究センター農業情報利用研究領域)

近年のゲノム解析技術の進展は、植物育種における効率の向上に向けて新しい道を開いた。ゲノムワイドアソシエーション解析 (GWAS) やゲノミックセレクション (GS) など、植物の育種と遺伝研究のためのゲノミクスに基づく新しいアプローチは、特に果樹育種において有用である。果樹の育種は、その長い世代時間、大きな個体サイズ、長い幼若相、生産物 (果実) の市場価値を評価するために植物の生理学的成熟を待たねばならないことが障害となってきた。本論文では、ゲノミクスに基づく新しいアプローチを用いたゲノミクス利用育種が従来の果樹育種のこれら障壁を打破する見込みについて述べる。最初

に、果樹育種で利用可能な分子マーカーシステムと全ゲノム配列データについて述べる。次に、二親性交配後代を用いた連鎖解析や量的形質座 (QTL) マッピング、さらに、GWAS および GS のための統計手法について述べる。その後、果樹で行われた QTL マッピング、GWAS、GS について概観する。また、高速世代促進の新しい技術についても概観する。最後に、果樹におけるゲノミクス利用育種の展望と克服すべき問題点について述べる。

Breeding Science 66: 100–115 (2016)

バラ科果樹における S-RNase 依存的配偶体型自家不和合性の分子機構

佐々英徳

(千葉大学大学院園芸学研究科)

自家不和合性 (SI) はバラ科において安定的な果樹生産の重大な障害の一つである。バラ科の SI は単一の S 遺伝子座によって支配され、そこには少なくとも 2 つの遺伝子、すなわち、雌ざい S 遺伝子と花粉 S 遺伝子が座乗している。雌ざい S 遺伝子の産物は S-RNase と呼ばれる多型に富む細胞外リボスクレアーゼであり、花粉 S 遺伝子の産物は SFB/SFBB と呼ばれる F-box モチーフを持つタンパク質である。最近の研究により、バラ科の SI には 2 つの異なるシステムがあることが示唆された。すなわち、サクラ連サクラ属 (*Prunus*) は SFB が自己 S-RNase を

認識する自己認識システムを示すが、ナシ連 (ナシ属 (*Pyrus*) とリンゴ属 (*Malus*)) は多数の SFBB タンパク質が SI に関わり、それぞれは一部の非自己 S-RNase を認識するという非自己認識システムを示す。今後の S 遺伝子や S 遺伝子座以外の SI 関連遺伝子の生化学的・生物学的機能解析により、バラ科の SI の分子機構、起源と進化の理解が深まり、自家不和合性果樹品種の育種の基盤を提供すると期待される。

Breeding Science 66: 116–121 (2016)

カンキツ、ブドウ、バラ科果樹のオミクス研究

白武勝裕¹⁾・鈴木真実^{1,2)}

(¹⁾名古屋大学大学院生命農学研究科, ²⁾現: 大阪府立環境農林水産総合研究所)

次世代シーケンサーや質量分析計などの分析機器の発達とバイオインフォマティクスの発展が、生物学に網羅解析という大きな研究の波をもたらした。遺伝子、転写産物 (RNA)、タンパク質、代謝産物、ホルモン、イオン、そして表現型の網羅的な研究を、それぞれ、ゲノミクス、トランスクリプトミクス、プロテオミクス、メタボロミクス、ホルモノミクス、イオノミクス、そしてフェノミクスと呼ぶ。これらオミクスは、作物の有形質に関わる遺伝子の特定、未解明な生理現象の解明、未

同定な代謝経路の発見などに有効な研究アプローチである。近年、果樹研究においてもオミクスが頻繁に用いられるようになってきた。その多くは、トランスクリプトミクス、プロテオミクス、メタボロミクスであるが、ホルモノミクスやイオノミクスについてもいくつか報告されている。本総説では、最近のカンキツ、ブドウ、バラ科果樹のオミクス研究について、その有効性や今後の展望に触れながら紹介する。

Breeding Science 66: 122–138 (2016)

カンキツにおけるカロテノイドプロファイルならびにカロテノイド集積に関連する遺伝子発現のジェノタイプ間の多様性

生駒吉識^{1,3)}・松本 光¹⁾・加藤雅也²⁾

(¹⁾農研機構・果樹研究所カンキツ研究領域, ²⁾静岡大学農学部共生バイオサイエンス学科, ³⁾現: 農研機構・果樹研究所企画管理部)

カロテノイドは植物体それ自身に対してだけでなく、ヒトの健康にも有用な物質である。カンキツ果実はカロテノイドを豊富に含有し、食品として健康維持に役立っているため、果実におけるカロテノイドのプロファイルや集積メカニズムを解明する研究は重要となっている。そこで、本論文では、カンキツ果実におけるカロテノイドプロファイルのジェノタイプ間の多様性について紹介する。また、 β -クリプトキサントニン、ピオラキ

サンチン、リコペン、 β -シトラウリンという 4 種のカロテノイドについては、カロテノイドプロファイルとカロテノイド生合成遺伝子の発現との関連について論述する。さらに、カンキツ果実におけるカロテノイド含有量やカロテノイド生合成遺伝子の発現レベルについて、QTL (量的形質遺伝子座) 解析を行った近年の結果を示す。

Breeding Science 66: 139–147 (2016)

ナシおよびバラ科果樹のゲノミクス

山本俊哉・寺上伸吾

(農研機構・果樹研究所)

バラ科には、ナシ、リンゴ、モモ、オウトウ、マルメロ、アンズ、スモモ、ラズベリー、ビワなど、経済的に重要な多くの果樹類が含まれる。近年、チュウゴクナシ、セイヨウナシ、リンゴ、モモ、ウメ、イチゴで全ゲノム解読情報が公開されている。これらの情報は、機能ゲノム科学や比較ゲノム解析研究の推進に役立ち、育種プログラムではマーカー選抜による優良形質を持つ新品種育成に繋がる。ゲノミクス資源は、バラ科果樹の進

化的関係の同定、ゲノムを網羅する SNP や SSR マーカーの開発、および標準遺伝子地図の構築に貢献できるよう、バラ科植物ゲノムのデータベースウェブサイトから利用可能になっている。本論文では、バラ科果樹類における最新のゲノミクス研究の進展やその応用例について、特にナシ、リンゴ、モモ、オウトウに重点を置いて概説する。

Breeding Science 66: 148–159 (2016)

一つの半数体に由来するハクサイ倍数体シリーズにおける表現型と2つの遺伝子、*ARGOS* および *ASY1* 遺伝子の発現

Ai Xia Gu・Jian Jun Zhao・Li Min Li・Yan Hua Wang・Yu Jing Zhao・Fan Hua・Yuan Chao Xu・Shu Xing Shen

(College of Horticulture, Agricultural University of Hebei, China)

本研究の目的は、ハクサイ (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*) において倍数体が表現型や遺伝子発現にどのように影響するかについての知識を深めることにある。2倍体 ($2n=10$) と4倍体植物 ($2n=20$) は、0.2%のコルヒチン処理をすることによって半数体から作出された。異数体 ($2n=24$) は、倍数体間で交配することによって作出した。全ての個体の倍数性のレベルは染色体数をカウントするか、フローサイトメーターによって確認した。葉や花弁は、半数体から倍数体へ、および異数体から四倍体になるに従って大きくなる傾向を示した。同様に、*ARGOS* 遺伝子の発現は、倍数性のレベルに応じて、ゲノムサイズによって制御されており、花芽や葉で強く発現していた。

ASY1 による発現は、倍数体レベルで異なっており、二倍体で最も高かった。発現は半数体と異数体間で類似する傾向にあったが、減数分裂中には半数体でより高い値を示した。花芽は同一の倍数性レベルにおける異なるステージで比較したとき、*ASY1* 遺伝子発現は明らかに減数分裂期により高い値を示した。我々の研究により一つの半数体から由来する倍数性ハクサイの誘導や表現型を検証することが出来た。2つの遺伝子 *ARGOS* と *ASY1* の発現は、倍数性シリーズにおけるゲノムサイズに依存しており、2つの遺伝子の制御が異なっていることが明らかとなった。

Breeding Science 66: 161–168 (2016)

パチョリにおける八倍体の誘導と形態の特徴

Han-Jing Yan・Yang Xiong・Hong-Yi Zhang・Meng-Ling He

(School of Traditional Chinese Medicine, Guangdong Pharmaceutical University, China)

本論文では、パチョリ (*Pogostemon cablin*) において、コルヒチン処理による効率良い八倍体の誘導技術を開発し、フローサイトメトリーと染色体数観察により確認を行った。八倍体の誘導効率は、0.05%のコルヒチンで72時間処理したときに、最も高かった。八倍体の染色体数は、 $2n=8x=128$ であることが確認された。コルヒチン処理により誘導した四倍体や八倍体植物は、土壌条件で6ヶ月栽培した場合も安定であった。合計で31の独立の八倍体植物体が得られた。パチョリ四倍体および

八倍体の葉形態を比較したところ、八倍体では大きな葉と孔辺細胞サイズが確認され、八倍体の同定にも利用可能であった。ほとんどの八倍体個体では、6ヶ月間の栽培後にコントロールよりも高いパチョリアルコール含量を示した。我々の研究は、高次倍数化が、パチョリの薬用成分の増加などに有用であることを示した。

Breeding Science 66: 169–174 (2016)

カラシナ (*Brassica juncea* L.) の黄色の種子色に連鎖した IP および SCAR マーカーの作出

Zhen Huang · Lu Liu · Hong Lu · Lina Lang · Na Zhao · Juan Ding · Aixia Xu

(State Key Laboratory of Crop Stress Biology for Arid Areas/College of Agronomy, Northwest A&F University, China)

以前の研究により、カラシナの黄色い種子色をもたらす遺伝子は A09 染色体に座乗することが示されている。本研究ではこの黄色の種子色に連鎖する分子マーカーの配列を解析し、その原因遺伝子を 23,394 メガベースから 29,402 メガベースの間に大まかに位置づけた。さらに、この領域に存在する 20 個の遺伝子と 8 つのマーカーの配列に基づいて IP マーカーおよび SCAR マーカーがデザインされた。これらのプライマーは BC₈S₁ 世代の 1,256 個体からなる分離集団のスクリーニングに用いられた。その結果、5 つの IP マーカーと 5 つの SCAR マーカーが作出できた。IP4 と Y1 の 2 つのマーカーは黄色の種子色の遺伝子の両側のそれぞれ 0.1 cM および 0.3 cM の距離に位置していた。Bra036927, Bra036828 および Bra036829 からそ

れぞれ作出された IP1, IP2, IP3 の 3 つのマーカーはいずれも目的遺伝子と共分離した。これらの新たに作出されたマーカーの塩基配列を用いた BLAST 解析により、これらのマーカーが A09 染色体上の配列の並びによく対応しており、目的の遺伝子は 27,079 メガベースから 27,616 メガベースの間に位置することが示された。この領域に存在する遺伝子のアノテーションを参照すると、Bra036828 のみがフラボノイド合成に関与するとされている。この遺伝子は既知遺伝子 *TRANSPARENT TESTA6* と高い類似性を示していたことから、この研究において、Bra036828 が黄色の種子色をもたらす責任遺伝子である可能性が示された。

Breeding Science 66: 175–180 (2016)

異種染色体が介在する MITE の転移によるコムギ春化要求性の変化

Yasir Serag Alnor Gorafi^{1,2)} · Amin Elsadig Eltayeb¹⁾ · 辻本 壽¹⁾

(¹⁾鳥取大学乾燥地研究センター, ²⁾スーダン農業研究機構, スーダン)

気候変動下において早生化は生育後期の高温・干ばつから回避するために有利である。先の 15 種類の異種染色体導入系統 (ILs) の評価において、私達は 3 系統がそれらのコムギ背景である Chinese Spring (CS) より 1 ヶ月間早生であることを見出した。この研究はこの ILs における早生化の原因を記し、秋播き性コムギから春播き性コムギへの進化について洞察を与えるものである。私達はアレルの構造を見るために、*Vrn* 遺伝子に特異な分子マーカーを用いた。形質の評価は野外および人工気象機において行った。CS は秋播き性の *vrn-A1* アレルをもつものに対し、ILs の春播き性 *Vrn-A1* アレルは、そのプロモーター領

域に 222 および 131bp の微小逆反復転位因子 (MITE) を保有していた。その配列解析によれば 222 bp の挿入は Triple Dirk D で報告されている春播き性遺伝子における挿入と類似していた。私達の結果は他殖や混入の可能性を除外できるものである。春化がなくても、ILs の *Vrn-A1* は CS と同等に発現していた。私達は ILs の早生化は *Vrn-A1* のプロモーターへの MITE の挿入によるものと結論づけた。異種染色体はこの挿入を介在したに違いない。

Breeding Science 66: 181–190 (2016)

ダイズの幼苗期におけるリン欠乏症耐性に関与する一塩基多型の検出を目的としたアソシエーション解析

Lihua Ning^{1,2)} · Guizhen Kan¹⁾ · Wenkai Du¹⁾ · Shiwei Guo²⁾ · Qing Wang¹⁾ · Guozheng Zhang¹⁾ · Hao Cheng¹⁾ ·

Deyue Yu¹⁾

(¹⁾National Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Enhancement, National Center for Soybean Improvement, Nanjing Agricultural University, China, ²⁾Provincial Key Laboratory of Agro biology, Institute of Agro-biotechnology, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, China)

低リン酸土壌に対する耐性はダイズ品種にとって望ましい形質である。リン欠乏症耐性に関わる QTL 解析の研究は、これまで主に二品種間交配の後代集団をもとに行われており、品種

集団を用いた報告は少ない。本研究では、アソシエーションマッピングの方法を用いてリン欠乏症耐性に関与する QTL を検出することを目的とした。リン欠乏症耐性の程度は、ダイズ幼苗

期における5つの形質（シュートの高さ、シュートの乾物重、リン酸濃度、リン吸収効率、リン利用効率）の条件付き表現型により評価された。条件付き表現型に対するアソシエーションマッピングにより、5つの形質と有意に関連した19個のSNPを検出し、そのうち13個のSNPは2年分の形質データの両方において有意性を示した。2つ以上の形質と関連し、2年分の形質データにおいて安定して有意な効果を示した3個のSNPを含む新規のSNPクラスターが、第3染色体に検出された。

検出されたQTLにおける望ましいアリルは、それぞれの形質データの条件付き表現型の平均値の比較から判別され、それらの有用なアリルを品種間の交配組合せによって一つの系統に集積することが可能であった。リン吸収効率とリン利用効率を同時に改良するために最適な品種間の交配について、3つの組合せを予測した。本研究の結果は、ダイズにおけるリン欠乏症の遺伝的基盤に対する十分な理解をもたらすであろう。

Breeding Science 66: 191–203 (2016)

ラオス在来イネ品種 ‘Khao Kai Noi’ におけるマイクロサテライトマーカーによる遺伝的多様性および集団構造の評価

クーカム ヴィライフアン^{1,4)}・町田（平野）僚子²⁾・ジャイ ブンパヌサイ⁴⁾・渡邊和男^{2,3)}

(¹⁾筑波大学生命環境科学研究科, (²⁾筑波大学遺伝子実験センター, (³⁾筑波大学生命環境系, (⁴⁾Agriculture Research Center, National Agriculture and Forestry Research Institute (NAFRI), Lao P.D.R.)

イネはラオスの人々にとって先史時代からの主食である。ラオスでは多様なイネ在来品種が栽培されているが、在来品種 ‘Khao Kai Noi’ は、その食味の良さから高い人気を現地で得ており、ラオス国立ジーンバンクにおける在来品種のコレクションとして維持されている。遺伝的多様性は遺伝資源の継続的な利用と保全に重要である。‘Khao Kai Noi’ の保全に向けた情報を得るため、‘Khao Kai Noi’ の70点の系統を用い、23遺伝子座のイネマイクロサテライトマーカーを用いて遺伝的多様性および集団構造の解析を行った。解析の結果、1遺伝子座あたりの対立遺伝子数は2から17（計132対立遺伝子）、平均が5.7と高い多型性が認められた。供試した70系統全体における遺

伝子多様性は0.271で、遺伝的変異は系統間で最も高く、系統内では低いことが示された。供試系統群はその遺伝的背景から3群に分けられたが、STRUCTURE解析により推定された先祖集団、品種名による分類、地理的分布のいずれとも明らかな相関はみられなかった。ほとんどの系統が温帯ジャポニカとクラスターを形成し、また隣国ベトナムの系統との遺伝的関連性が示されたことから、この伝統品種がベトナムと係る由来のあることが示唆された。本研究によりイネ在来品種 ‘Khao Kai Noi’ の保全、コアコレクションの選出および将来の育種に関する有用な情報が得られた。

Breeding Science 66: 204–212 (2016)

Genotyping-by-sequencing 法により検出された一塩基多型情報に基づく日本のコムギミニコアコレクションの特徴

小林史典・田中 剛・金森裕之・呉 健忠・片寄裕一・半田裕一
(農業生物資源研究所)

96系統から構成される日本のコムギコアコレクション(JWC)は、その来歴情報と育成系譜に基づき選定された。JWCの分子基盤を明らかにするために、Genotyping-by-sequencing (GBS) 法を用いて、ゲノムワイドな一塩基多型 (SNP) ジェノタイピングが行われた。得られたSNPデータを利用した系統樹解析および集団構造解析は、JWC品種間の遺伝的多様性と関連性を明らかにし、JWCを4つの品種群に分類した。すなわち、北海道の品種群、東北日本の育成品種群、西南日本の育成品種群、在来品種を含む伝統的品種群である。この分類は、日本におけるコムギ品種育成の歴史をよく反映していた。さら

に、JWCの有用性を実証するために、3つの圃場形質（秋播き出穂到達日数、春播き出穂到達日数、稈長）についてゲノムワイドアソシエーション解析 (GWAS) を行った。それぞれの形質に有意に関連するSNPマーカーを検出し、それらの幾つかは、出穂や稈長に関わる既知の主動遺伝子と遺伝地図上で密接に連鎖した。我々の研究は、日本のコムギ品種間に見られる遺伝的多様性の理解、そして、その利用を目的とした基礎的あるいは応用的研究にとって、JWCが有用な生殖質セットであることを示した。

Breeding Science 66: 213–225 (2016)

BrUGE1 遺伝子導入イネは乾燥耐性向上と共に生育能力が向上する

Sailila E. Abdula^{1,2)}・Hye Jung Lee¹⁾・Joonki Kim¹⁾・Marjohn C. Niño¹⁾・Yu-Jin Jung³⁾・Young-Chan Cho⁴⁾・Illsup Nou⁵⁾・Kwon-Kyoo Kang³⁾・Yong-Gu Cho¹⁾

¹⁾Department of Crop Science, Chungbuk National University, Republic of Korea, ²⁾ 現: Philippine Rice Research Institute-Midsayap, Philippines, ³⁾Department of Horticulture, Hankyong National University, Republic of Korea, ⁴⁾National Institute of Crop Science, Republic of Korea, ⁵⁾Department of Horticulture, Sunchon National University, Republic of Korea)

UDP-glucose 4-epimerase (UGE) は UDP-glucose から UDP-galactose への可逆的な変換を触媒する。 *Brassica rapa* 由来の UGE の生物学的機能を理解するため、 *BrUGE1* 遺伝子をクローニングし、アグロバクテリウム法によってイネ品種「Gopum」に導入した。得られた 6 系統の形質転換系統の内、サザン解析によって導入遺伝子が 1 コピー保持されていることが示された 4 系統を選択し、T₃ 世代まで展開した。T₃ 世代の系統 (CB01, CB03 および CB06) の農業形質を最適な圃場条件で評価したところ、バイオマス生産の向上、特に穂長、有効分けつ数、一穂粒数、充実モミ数の向上が示された。これらの顕著な農業

形質の改善は、炭酸同化作用の向上とあまった光合成の向上による。形質転換系統での *BrUGE1* 遺伝子の転写物が 20% PEG6000 後、継続的に高レベルで蓄積することは乾燥ストレスのコントロールに対する役割を伺わせるものである。これは浸透圧保護剤として作用する可溶性糖類の素早い蓄積と並行しており、葉の巻き込み並びに乾燥の遅延をもたらす。我々の得た知見は、最適な若しくは水欠乏条件下でのイネの生育能の改善への *BrUGE1* の可能性を明らかにしたものである。

Breeding Science 66: 226–233 (2016)

フェストロリウム育種 (*Lolium multiflorum* (2x) × *Festuca arundinacea* (6x)) におけるフローサイトメトリーの利用

秋山征夫^{1,2)}・上山泰史³⁾・濱田聖矢⁴⁾・久保田明人¹⁾・加藤大輔¹⁾・山田-秋山仁美⁵⁾・高原美規⁴⁾・藤森雅博^{1,2)}

¹⁾農研機構・東北農業研究センター, ²⁾岩手大学大学院連合農学研究科, ³⁾農研機構・畜産草地研究所, ⁴⁾長岡技術科学大学, ⁵⁾岩手大学農学部)

フェストロリウムは *Festuca* と *Lolium* の属間雑種であり、両親由来の有益な農業形質を有する。我々の育種目標はトールフェスク (*Festuca arundinacea*) との交雑によって、イタリアンライグラス (*Lolium multiflorum*) に越夏性を付与した六倍体フェストロリウムを作出することである。しかし、我々は六倍体の DNA 倍数性が不安定で、世代間で連続して減少することを発見した。本研究は安定的な高次倍数体フェストロリウムを得る方法を見つけることを目的とした。 *L. multiflorum* と *F. arundinacea* の F₁ 雑種が作出された。F₃ 世代は六倍体と推定された F₂ 個体の放任受粉によって作出された。F₄ から F₆ 世代は

多交配によって得られた。F₂ から F₆ 世代の DNA 倍数性レベルはフローサイトメトリーによって推定された。F₅ と F₆ 個体の細胞学的特性は FISH と GISH によって調査された。六倍体フェストロリウムの DNA 倍数性は減少し、四倍体とほぼ同レベルで安定した。種子稔性は倍数性の増加に反比例した。GISH によって優先的な *Lolium* ゲノムの伝達はないことが明らかとなった。テロメアプローブを使った FISH の結果、フェストロリウムの染色体数を正確に数えることは困難であることが明らかとなった。DNA 倍数性レベルは染色体数と強い相関があった。

Breeding Science 66: 234–243 (2016)

スイカ (*Citrullus lanatus* [Thunb.] Matsum. and Nakai) ゲノムのリシーケンスによる CAPS マーカーの開発と連鎖地図の構築

Shi Liu^{1,2)}・Peng Gao^{1,2)}・Qianglong Zhu^{1,2)}・Feishi Luan^{1,2)}・Angela R. Davis³⁾・Xiaolu Wang^{1,2)}

¹⁾Horticulture College, Northeast Agricultural University, China, ²⁾Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Horticultural Crops (Northeast Region), Ministry of Agriculture, China, ³⁾South Central Agricultural Research Laboratory, Agricultural Research Service, U.S. Department of Agriculture, USA)

CAPS マーカーは一塩基多型 (SNPs) を検出するための有用なマーカーである。本研究では、スイカにおける連鎖地図の構築および QTL 解析を目的として、ゲノムをリシーケンスして

SNPs の検出および CAPS マーカー開発を行った。2つの自殖系統“Cream of Saskatchewan”および“LSW-177”のゲノムをリシーケンスし、Perl 言語で作成されたスクリプトにより CAPS マー

カーを開発した。アセンブルされた2系統の配列のうち、それぞれ88.7%、78.5%がスイカの参照ゲノム配列にマップされた。これらの配列の系統間比較により、225,693個のSNPsと19,268個のindelsが検出された。532対のCAPSプライマーを設計してPCR増幅し制限酵素処理した結果、271対のプライマーで期待サイズの増幅ならびに明瞭な多型バンドを検出することができ、多型検出効率率は50.94%であった。これらのCAPSマーカー

を用いてF₂集団を解析し連鎖地図を構築した。301のマーカーが11の連鎖群にマップされ、その全長は1836.51 cMであった。果肉色、果高、果径、果形比、Brix値に關与する12個のQTLsが検出された。本研究で開発したCAPSマーカーはスイカの育種や遺伝研究に利用可能である。

Breeding Science 66: 244–259 (2016)

パンコムギ (*Triticum aestivum* L.) における穂発芽抵抗性関連形質に關わるQTLの同定

曹 良子・林 和希・徳井まゆみ・森 正彦・三浦秀穂・大西一光
(帯広畜産大学)

穂発芽は、湿润地域でのコムギ生産にとっては特に重要な問題の一つである。種子休眠性は穂発芽抵抗性にとって最も重要な形質であるが、出穂時期の制御もまた不適切な時期での種子成熟の回避に關わりと考えらえる。さらに、芒は穂の水分保持を助長し、穂発芽を引き起こすことが知られている。本研究では「ゼンコウジコムギ」(高い穂発芽抵抗性)×「Chinese Spring」(弱い穂発芽抵抗性)の組換え自殖系統を用い、種子休眠性、出穂性、芒長の3つの穂発芽抵抗性関連形質に關してQTL解析を行った。種子休眠性QTLは、近年*TaMFT-3A*として単離された3A染色体上のQTLに加え、1B染色体(*QDor-1B*)

と4A染色体上(*QDor-4A*)に検出された。さらに、QTLの集積とエピスタスは有意に高いレベルの休眠性をもたらすことが分かった。*QDor-4A*は芒形成に關わる*Hooded*遺伝子座と同じ位置に検出された。さらに、「ゼンコウジコムギ」の対立遺伝子で早生効果をもたらす効果の大きいQTLが*Vrn-B3*座を含む7B染色体短腕上に検出された。穂発芽抵抗性関連形質に關する遺伝構造の理解は、より高い穂発芽抵抗性を持つ品種育成に向けたマーカー利用選抜の促進に繋がると思われる。

Breeding Science 66: 260–270 (2016)

ニホンナシ黒斑病感受性遺伝子座のファインマッピング

寺上伸吾¹⁾・森谷茂樹²⁾・足立嘉彦³⁾・國久美由紀¹⁾・西谷千佳子¹⁾・齋藤寿広¹⁾・阿部和幸²⁾・山本俊哉¹⁾
(¹⁾農研機構・果樹研究所、²⁾農研機構・果樹研究所・リンゴ研究拠点、³⁾農研機構・果樹研究所・カンキョウ研究興津拠点)

ニホンナシ黒斑病は、糸状菌である*Alternaria alternata* (Fries) Keisslerによって引き起こされる、ニホンナシ栽培における主要病害の一つである。これまでに報告されている「おき二十世紀」および「南水」の黒斑病感受性遺伝子座(*Ani*および*Ana*)と同様に、「巾着」の黒斑病感受性遺伝子座(*Aki*)についても、ニホンナシ第11連鎖群の上部末端に座乗していた。比較ゲノム解析を利用したマーカー開発により、黒斑病感受性遺伝子座近傍をターゲット領域として、リンゴゲノム配列由来の新規SSRを開発した。ニホンナシ第11連鎖群の詳細な連鎖地図を構築した結果、*Aki*遺伝子座をMdo.chr11.28とMdo.chr11.34

のマーカー間、1.5 cMの領域に絞込んだ。マーカーMdo.chr11.30は、今回用いた「豊水」×「巾着」のF₁マッピング集団621個体で、*Aki*遺伝子座との完全連鎖が認められた。3マーカー(Mdo.chr11.28, Mdo.chr11.30およびMdo.chr11.34)で構成される*Aki*遺伝子座の物理距離は、リンゴゲノム(「Golden Delicious」)で250 Kb、チュウゴクナシゲノム(「Dangshansuli」)で107 Kbと推定された。本研究で得られた成果は、ニホンナシ黒斑病感受性遺伝子の単離に役立つであろう。

Breeding Science 66: 271–280 (2016)

春コムギ組換え近交系集団における収量関連形質と赤かび病感受性の同時選抜

Halina Wiśniewska¹⁾・Maria Surma¹⁾・Karolina Krystkowiak¹⁾・Tadeusz Adamski¹⁾・Anetta Kuczyńska¹⁾・Piotr Ogrodowicz¹⁾・Krzysztof Mikołajczak¹⁾・Jolanta Belter¹⁾・Maciej Majka¹⁾・Zygmunt Kaczmarek¹⁾・Paweł Krajewski¹⁾・Aneta Sawikowska¹⁾・Leszek Lenc²⁾・Anna Baturó-Cieśniewska²⁾・Aleksander Łukanowski²⁾・Tomasz Góral³⁾・Czesław Sadowski²⁾

¹⁾Institute of Plant Genetics, Polish Academy of Sciences, Poland, ²⁾Department of Molecular Phytopathology, Faculty of Agriculture and Biotechnology, University of Technology and Life Sciences, Poland, ³⁾Department of Plant Pathology, Plant Breeding and Acclimatization Institute NRI, Poland)

赤かび病 (FHB) は、植物病原菌 *Fusarium* によって引き起こされる真菌病であり、コムギで発生し、収量と穀粒品質の大幅な低下を引き起こす。本研究では、Zebra と Saar の交配から得られた春コムギ系統の抵抗性にみられる変異について調べた。198 系統と親品種を用いて 3 年間にわたる *Fusarium culmorum* の接種試験を行った。抵抗性のレベルは、穀粒の病徴をスコア化することで推測した。両親は *F. culmorum* 接種試験に対して同様の応答を示したが、系統間には解析した全形質において有意な違いがみられた。FHB 抵抗性の QTL に連鎖するとして選抜された 7 つの分子マーカー Xgwm566, Xgwm46,

Xgwm389, Xgwm533, Xgwm156, Xwmc238, Xgwm341 は、Zebra と Saar 間で多型を示した。マーカー Xgwm389 および Xgwm533 は、対照植物における一穂粒重および千粒重と関連すると同時に、赤かび病被害率 (FDK) の割合に関連していた。Zebra のもつマーカー Xwmc238 の対立遺伝子は、対照および感染植物の両方において、一穂粒重と千粒重を増加させた。いっぽう、Zebra のもつマーカー Xgwm566 の対立遺伝子は、FDK の割合を減少させると同時に、対照および感染植物の両方において千粒重を減少させた。

Breeding Science 66: 281–292 (2016)

Thielaviopsis basicola と TSWV に複合抵抗性を示す黄色種タバコの倍加半数体の形態的・化学的特長

Anna Trojak-Goluch・Dorota Laskowska・Karolina Kursa

(Department of Plant Breeding and Biotechnology, Institute of Soil Science and Plant Cultivation, State Research Institute, Poland)

Thielaviopsis basicola と *Tomato spotted wilt virus* (TSWV) は、温帯気候帯のタバコ栽培の最も重要な病害である。本研究では、先行研究で作成した *Th. basicola* 抵抗性を有する黄色種タバコ系統 WGL3 と TSWV 抵抗性遺伝子 *RTSW-al* を有する暗色種タバコ系統の F₁ 品種から作出した倍加半数体 (DH) を使用した。倍加半数体の抵抗性は、接種実験と SCAR マーカーにより識別し、*Th. basicola* と TSWV に対する複合抵抗性を有する DH 系統の形態的・化学的特長を調査した。殆どの DH 系統は、両親系統より低い草丈を示したが、31/A/2 と 31/B/3 の 2 系統は黄色種タバコ系統 WGL3 に近い草丈を示した。殆どの DH 系統は両親系統より少ない葉数を示したが、31/B/3 系統は多い

葉数を示した。DH 系統は、両親系統より開花が遅れた。DH 系統に見られた最も大きな影響は、中節位の葉が小さくなったことである。これは、F₁ 系統で起きた小孢子形成中の組換えの影響が考えられるが、*RTSW-al* 遺伝子の影響も考えられる。ニコチンや糖の含有量は系統により大きく異なったが、TSWV と *Th. basicola* 抵抗性との関連は見られなかった。以上の生物学的解析や屋外での栽培特性解析の結果、DH 系統に見られた *RSTV-al* 遺伝子や形態的奇形に関する遺伝子により引き起こされる負の影響は選抜により克服可能であると考えられた。

Breeding Science 66: 293–299 (2016)

ムエンチュシア節に属する耐寒性フヨウ品種の種間交雑

Katarzyna Kuligowska¹⁾・Henrik Lütken¹⁾・Brian Christensen²⁾・Renate Müller¹⁾

¹⁾Department of Plant and Environmental Sciences, Faculty of Science, University of Copenhagen, Denmark, ²⁾AgroTech A/S, Institute for Agri Technology and Food Innovation, Denmark)

フヨウはフヨウ属ムエンチュシア節に属する。北アメリカの耐寒性植物の代表的な植物で、多花性で大きく色鮮やかな花を

もつため、人気のある花木である。その地理的起源により、フヨウは広く温帯域において庭木としてよく用いられている。本

研究では、ムエンチュシア節に属する *H. coccineus*, *H. laevis* および *H. moscheutos* 由来のフヨウ品種を交配した際の雑種障壁を解析することを目的とした。接合前および接合後に雑種障壁が認められた。花粉管の伸張を観察した結果、伸張阻害や異常な伸張が認められた。受精の成功率の低い交雑組み合わせがあった。受精前障壁は交配親の完全な生殖隔離とはならなかった。受精後障壁は死滅、クロロシス、ネクロシス、発育不全、

白化などが雑種を作る上での主な障害となる。交雑不和合性の症状の出方は、交雑親の組み合わせにより異なった。得られた後代は、葉や花が交配親の中間の形態を示した。雑種性を形態観察と RAPD マーカーにより評価した。植物の形態に基づき、全部で 472 の雑種後代を得た。

Breeding Science 66: 300–308 (2016)

日本イネ遺伝資源系統における炊飯食味形質の自然変異

堀 清純¹⁾・鈴木啓太郎²⁾・飯島 健¹⁾・江花薫子¹⁾

(¹⁾ 農業生物資源研究所, (²⁾ 農研機構・作物研究所)

炊飯米の食味は、その市場価格や消費者の評価を決定する重要な形質である。日本イネ遺伝資源系統の食味形質の自然変異を包括的に明らかにするために、183 系統について、アミロース含有量、タンパク質含有量、糊化粘度特性、炊飯米の物理特性を含む 33 項目の食味形質を評価した。評価した全ての形質において、幅広い自然変異が存在した。主成分分析の結果、*Wx* 遺伝子のアレルの違いが食味形質の違いに大きく影響していることが明らかになった。146 品種の温帯ジャポニカ粳米における解析では、タンパク質含有量と炊飯米表層の物理特性が

大きな品種間差を示していた。これらの食味形質の差は、第 3 染色体短腕の食味 QTL 近傍に座乗する SSR マーカーのアレルの違いで説明することができた。従って、日本イネ遺伝資源系統の食味形質は、*Wx* 遺伝子や第 3 染色体短腕の食味 QTL などの遺伝子座によって制御されていると考えられる。また、これらの遺伝子座が国内の水稲育種選抜の過程で意識的に利用されてきたことを示唆している。

Breeding Science 66: 309–318 (2016)

「Harosoy」からのダイズモザイクウイルス C, D 系統に対する抵抗性 *Rsv3* 座の日本における導入

加藤 信¹⁾・高田吉丈²⁾・島村 聡¹⁾・平田香里¹⁾・佐山貴司³⁾・田口(塩原)文緒³⁾・石本政男³⁾・菊池彰夫¹⁾・西尾 剛⁴⁾

(¹⁾ 農研機構・東北農業研究センター, (²⁾ 農研機構・近畿中国四国農業研究センター, (³⁾ 農業生物資源研究所, (⁴⁾ 東北大学大学院・農学研究科)

ダイズモザイクウイルス (SMV) 抵抗性は東北地域におけるダイズ (*Glycine max* (L.) Merr.) 生産において必須である。米国の SMV 系統に対する抵抗性の分子マーカーはこれまでに報告されているものの、日米間で SMV 系統の分類が異なるため、本マーカーを活用することができない。日本の育種においては、主に米国品種の「Harosoy」が SMV の C および D 系統に対する抵抗性の供与親として用いられており、「ふくいぶき」等の抵抗性品種が育成されている。「Harosoy」は SMV 系統の G5 から G7 までに対して抵抗性を付与する遺伝子 *Rsv3* を有していることから、*Rsv3* が C および D 系統に対する抵抗性を付与し

ていると考えられる。本研究では、マーカー選抜を実施しながら連続戻し交配をすることで、主力品種である「おおすず」に「ふくいぶき」由来の C および D 系統に対する抵抗性の導入を行った。*Rsv3* 近傍領域でマーカー選抜を行った系統は、いずれも C および D 系統に対して抵抗性を示したことから、*Rsv3* 座が抵抗性に寄与していることが示された。生産力検定試験を 3 年間実施したところ、育成系統の一つである「東北 169 号」は、SMV 抵抗性以外の粒大、成熟期、子実収量などの農業形質において、「おおすず」とほぼ同等であった。

Breeding Science 66: 319–327 (2016)

品種 Katahdin に由来する半同胞家系ジャガイモ品種群の葉相対水分含量と塊茎収量に対する乾燥ストレスの影響

Dorota Soltys-Kalina • Jarosław Plich • Danuta Strzelczyk-Żyta • Jadwiga Śliwka • Waldemar Marczewski

(Plant Breeding and Acclimatization Institute, National Research Institute, Młochów Research Center, Poland)

植物の乾燥耐性は、形態的、生理的および生化学的機構を含めた複雑な形質である。多くの遺伝子がストレスに対する植物の反応に関わっている。作物としては、乾燥条件下でも経済的に十分な収量が得られる品種を選ぶことが重要である。ジャガイモ (*Solanum tuberosum* L.) は、品種により乾燥耐性が異なることは報告されているが、乾燥感受性作物に分類されている。品種 Katahdin は、多くの優良形質を有しており、品種改良に広く活用されている。本研究では、乾燥ストレス下で品種 Katahdin とこの品種に由来する同胞家系 17 品種を栽培し、葉相対水分含量と塊茎収量を比較・解析した。その結果、品種

Wauseon, Katahdin, Magura, Calrose, Cayuga の収量は、乾燥ストレス下でも減少しなかった。これら 5 品種の中で、特に、品種 Wauseon は塊茎収量、葉相対水分含量とも水不足下で低下割合が低くなった。以上の知見より、品種 Wauseon はジャガイモの乾燥条件下での分子生理機構の解明研究および高相対水分含量に一致して収量低減が少ない品種の育成にとって最も有用な品種であるといえる。この品種は、乾燥ストレス耐性を高めた品種の開発にとって重要な遺伝子供給源となる。

Breeding Science 66: 328–331 (2016)