

総説

日持ち性に優れるカーネーションの育種

小野崎 隆

(農研機構・野菜花き研究部門)

カーネーション (*Dianthus caryophyllus* L.) は、我が国や世界の主要な花き品目の一つである。カーネーションを含む切り花の日持ち性は、その品質を決定し、消費者ニーズに応える上で重要な形質である。カーネーションの日持ち性向上を目指して、著者らの研究グループは、交雑育種によるカーネーションの育種研究プログラムを1992年に開始した。1992年から2008年まで、7世代にわたり日持ち性向上を目標とした交雑と選抜を繰り返した。2005年に、標準条件下(気温23°C、相対湿度70%、12時間日長)で、17.7~20.7日の日持ち日数(‘ホワイトシム’の3.2~3.6倍)を示す、遺伝的に日持ち性に優れる2品種‘ミラクルルージュ’、‘ミラクルシンフォニー’を

育成した。系統532-6の日持ち日数は、27.8~32.7日(‘ホワイトシム’の4.6~5.4倍)と超長命性を示した。ビデオレコーダーによる間欠画像撮影を利用して、花の老化に伴うエチレン感受性の変化を、簡易にかつ正確に評価した。2010年に、日持ち日数27.1日(‘ホワイトシム’の4.4倍)の超長命性でかつエチレン低感受性の系統806-46bを選抜した。交雑親の6品種と、第1世代から第7世代に至る合計123選抜系統を用いた解析から、選抜系統の優れた日持ち性はエチレン生成量の低下と強い関係があることを明らかにした。

Breeding Science 68: 3-13 (2018)

日本リンドウの育種・栽培の向上に関わる基礎技術の開発

西原昌宏¹⁾・田崎啓介¹⁾・佐々木伸大²⁾・高橋秀行¹⁾

(¹⁾岩手生物工学研究センター、²⁾東洋大学・食環境科学部食環境科学科)

リンドウは岩手県で最も重要な花き作物であり、その育種と栽培が半世紀以上にわたって活発に進められてきている。冷涼で広大な中山間地を利用して、現在、岩手県のリンドウ出荷量は我が国において60%以上を占めている。近年の育種および栽培技術の進歩により効率的な新品種開発が促進されており、病害コントロールや栽培条件の改良はリンドウの安定生産に繋がっている。特に発展著しい分子生物学的手法が、リンドウの育種にも利用されるようになってきている。それらの基礎技術

はウイルス病や生理障害の診断等においても用いられ、リンドウの生産性の向上に役立っている。本総説ではリンドウの新品種開発や栽培等を支援する最近のアプローチを要約して紹介するとともに、最近リンドウで開発を進めているゲノム編集やウイルスベクター等の新植物育種技術について適用例を示し、将来のリンドウ研究におけるそれら技術の利点について考察する。

Breeding Science 68: 14-24 (2018)

種間交雑とイオンビーム照射による芳香性シクラメンの育種

石坂 宏^{1,2)}

(¹⁾埼玉県農林総合研究センター園芸研究所、²⁾現：埼玉県農業技術研究センター)

従来シクラメン育種は、花の香りを考慮せずに *Cyclamen persicum* の品種間交雑に依存している。*C. purpurascens* は、シクラメン属の中で最も香りの良い花を持つ野生種である。*C. persicum* の二倍体 ($2n=2x=48$, AA) および同質四倍体品種 ($2n=4x=96$, AAAA) × 二倍体野生種 *C. purpurascens* ($2n=2x=34$, BB) の交配から胚の救出により異質二倍体

($2n=2x=41$, AB) および異質三倍体 ($2n=3x=65$, AAB) が得られるが、それらは不稔である。稔性のある異質四倍体 ($2n=4x=82$, AABB) は、不稔の異質二倍体の試験管内での染色体倍加により作出される。同質四倍体 *C. purpurascens* ($2n=4x=68$, BBBB) は二倍体 *C. purpurascens* の染色体倍加により作出され、他の稔性のある異質四倍体 ($2n=4x=82$,

AABB) は *C. persicum* の同質四倍体品種 × 同質四倍体 *C. purpurascens* の交配から胚の救出により作出される。芳香性シクラメンの営利品種は、異質四倍体間における従来の交配によって育成される。植物組織培養とイオンビーム照射を組み合わせた突然変異育種により、新たな花色と色素を持つ芳香性シクラメンが得られている。対照的に、異質三倍体 (AAB) は、種子不稔性および低い観賞価値のために商品化されていない。

これらのシクラメンの花色はアントシアニンおよびフラボノール配糖体またはカルコン配糖体によって特徴付けられ、花の香りはモノテルペン、セスキテルペン、フェニルプロパノイドまたは脂肪族化合物によって特徴付けられる。芳香性シクラメンの作出技術および花の色素と揮発成分の知見は、従来のシクラメン育種を革新する可能性がある。

Breeding Science 68: 25–34 (2018)

ユリとチューリップの育種—種間雑種と遺伝的背景—

アグニシュカ マラセック¹⁾・西川智太郎²⁾・ダニエル J. シェ³⁾・岡崎桂一³⁾

(¹⁾ ポーランド国立園芸研究所, ²⁾ 農林水産省農林水産技術会議, ³⁾ 新潟大学大学院・自然科学研究科)

ユリおよびチューリップ (ユリ科) は、経済的に重要な花き球根植物である。本総説では、主要な育種目標ならびに花柱切断受粉と胚救出法の利用、新品種育成にかかわる体細胞倍加および配偶子倍加について紹介する。両作物では、広範な種間交雑後代の育成と選抜が実施されており、その過程で偶発的に生じる染色体倍加が、両作物の発展に重要な役割を果たしてきた。ユリでは、2倍体品種を倍数体に置き換える傾向がある。チューリップでは、3倍体のダーウィンハイブリッドチューリップが育成されている一方、大部分の品種は2倍体である。ゲノム *in*

situ ハイブリダイゼーション (GISH) のような分子細胞遺伝学的手法の導入によって、ユリおよびチューリップ種間雑種におけるゲノム組成の詳細な解析が可能になり、種間交雑において染色体が世代を通じてどのように遺伝するか観察することが可能になった。このほかに、この総説では、ユリとチューリップの系統発生関係と、DNA 分子マーカーを用いた分子マッピングの最新の知見を紹介する。

Breeding Science 68: 35–52 (2018)

スイートピーの花弁斑入り形質の遺伝様式と冬咲き性品種への導入

柳下良美^{1,2)}・原 靖英^{1,3)}・中山真義^{2,4)}

(¹⁾ 神奈川県農業技術センター, ²⁾ 筑波大学大学院・生命環境科学研究科, ³⁾ 神奈川県農業振興課, ⁴⁾ 農研機構・野菜花き研究部門)

スイートピー (*Lathyrus odoratus* L.) は冬から春にかけて施設栽培される主要な切り花である。野生種は長日性の開花反応を示す夏咲き性である。一方、中性の開花反応を示す冬咲き性は突然変異で出現した劣性形質であり、日本での施設切り花栽培に適した形質である。冬咲き性品種および、冬咲き性と夏咲き性品種の交雑から育成された半長日性を示す春咲き性品種は、切り花として優れた形質を持つ一方で、花色や芳香などの多様性が低い。特に花卉における斑入り形質は夏咲き性品種にのみ現れる形質であり、これまでに用いられてきた冬咲き・春咲き性品種には現れない。我々は日本の切り花品種の多様性を

拡大するため、交雑により夏咲き性品種の持つ斑入り形質を冬咲き性に導入し、いくつかの優良品種を育成することに成功した。またこの過程で出現した表現型の分離比を解析することで、斑入り形質の遺伝様式を明らかにした。本総説では、斑入り形質および冬咲き性の表現型と、関連する遺伝子の遺伝型との関係について解説する。さらに各交雑後代の遺伝子型を示した育成系図を基に、斑入り形質を冬咲き性へ導入した経過を解説する。これらの情報は、斑入り形質を持つスイートピーの育種の効率化に利用できる。

Breeding Science 68: 53–61 (2018)

花きにおける全ゲノム解読、高密度連鎖地図、ゲノムデータベースの進展

八木雅史

(農研機構・野菜花き研究部門)

ゲノム情報は、遺伝子機能解析、比較ゲノム解析、DNA マーカー育種による新品種育成、マップベースクローニングなど多

くの利用場面がある。花きはゲノム構造がヘテロかつ高次倍数体の品目があり、ゲノム研究は遅れていた。近年の次世代シー

ケンサーなどの機器や情報解析技術の進歩は、生物学に大きな変革をもたらしており、多種多様な生物種で利用が進んでいる。最近、ペチュニアやアサガオのようなモデル花き植物を用いた遺伝学や生理学の研究において、高精度な全ゲノム解読が公開されている。本総説では、花きにおける全ゲノム解読および

SNP マーカーによる高密度連鎖地図の作成について考察している。併せてそれらの情報を格納したデータベースについて紹介する。

Breeding Science 68: 62–70 (2018)

イオンビームを利用した花き育種

山口博康

(農研機構・野菜花き研究部門)

花きは花色や花形などがバラエティーに富むことで、より価値が高まる。そのため、花色などが異なるだけで栽培特性は同じである突然変異品種が求められている。また、多くの花き品目で栄養繁殖が容易である点で突然変異育種は花きに適しており、枝変わりや人為的に誘発した突然変異が利用されている。突然変異育種におけるイオンビームの利用はイオンビーム特異的変異体獲得への期待から 1990 年代以降急速に盛んになり、現在、日本では 4 つの照射施設で植物への照射が行われている。これまでに多くの花きでイオンビームを利用した突然変異品種

の開発が取り組まれ、また、突然変異研究の材料としても使われてきた。さらに、花きにおいて重要な形質の発現メカニズムが明らかにされてきており、今後、それらの知見が効率的な花きの突然変異育種方法の開発に繋がるのが期待される。本稿では、イオンビームを利用した花きにおける突然変異育種の成功事例だけでなく、花きを研究材料として用いて行われた突然変異研究やイオンビームとガンマ線との比較に関する研究について取り上げる。

Breeding Science 68: 71–78 (2018)

青い花きの研究開発における最近の進歩

野田尚信

(農研機構・野菜花き研究部門)

花色は花きにおける重要な育種目標である。しかし産業上重要な花きでは、青い花の作出は困難であった。生産量の多いバラやキクといった花きは、青の発色を担うデルフィニジン色素の合成遺伝子や青の発色に適した細胞内の環境を持っていない。近年、色素生合成の分子生物学的解析や遺伝子工学の進展により、青の花色形質を付与することが可能になった。例えばフラボノイド 3',5'-水酸化酵素をコードする *F3'5'H* 遺伝子の導入により、バラやカーネーションなどの様々な花きにおいて、デルフィニジンを作らせて、花色を紫や青紫に改変することが

できている。また、世界で初めての青いキクが、*F3'5'H* 遺伝子に加えてアントシアニン 3',5'-グルコシル基転移酵素をコードする *A3'5'GT* 遺伝子を導入することで作出された。二つの導入遺伝子により合成された B 環配糖化デルフィニジン型アントシアニンは、キク内在の無色のフラボン配糖体とのコピグメンテーションにより青を発色する。本総説では、青い花を開発するための生物工学的な試みに焦点を当てるとともに、将来の青い花の作出と商業化への展望について述べる。

Breeding Science 68: 79–87 (2018)

園芸植物における花の形態形成を制御するための転写因子の利用方法について

佐々木克友

(農研機構・野菜花き研究部門)

転写因子は植物器官の発生や発達、また、様々な植物種における花の特徴的な形質の形成において重要な役割を担っている。そのため、転写因子は花の形質改変や新品種の作出にとって有望なターゲットである。だが、転写因子を含め、植物の遺

伝子の多くは重複して存在するため、これまで転写因子機能の制御は困難とされていた。中でも特に、遺伝学的な方法による重複した遺伝子の機能解析は困難であった。一方、植物の転写因子特異的に機能を抑制する画期的な方法として CRES-T

法が開発された。この CRES-T 法は転写活性化因子を転写抑制因子に変換する方法であり、CRES-T 法による人工的なキメラリプレッサーは重複する遺伝子の存在にかかわらず転写因子機能の抑制を可能とする。しかし、これらのキメラリプレッサーの中には、植物体全身で発現させた場合に予期しない奇形等が発生する場合があった。それらのキメラリプレッサーでは、花器官特異的なプロモーターを利用し全身的発現を回避すること

で問題は解決された。また、この方法とは逆に、ウィルス由来の活性化ドメインである VP16 の利用により、転写抑制因子を転写活性化因子に変換することも可能である。本稿では、花の特徴的な形質における転写因子の重要性や、転写因子機能の制御のための技術について解説する。

Breeding Science 68: 88–98 (2018)

花の老化の分子機構と日持ち性の改良

渋谷健市

(農研機構・野菜花き研究部門)

花きにおいて、日持ち性は最も重要な品質構成要素の一つである。いくつかの植物種では、エチレンが花の老化において重要な役割を果たしている。これらのエチレン依存的な花の老化を示す植物種では、エチレンの生合成あるいは情報伝達系の遺伝子を標的にした遺伝子組換えにより、花の寿命を延ばすことができる。一方、エチレン非依存的な老化を示す花きでは、花卉老化の制御機構はほとんどわかっていなかったが、近年のアサガオにおける研究により、NAC 転写因子である EPHEMERAL1 (EPH1) がエチレン非依存的な花卉老化を制御する鍵因子であることが明らかになった。EPHI はエチレンシグ

ナルとは関係なく加齢に伴い誘導され、EPHI の発現抑制は花卉の老化を著しく遅延させた。また、エチレン依存的な花卉老化においては、網羅的な発現解析により、転写因子である塩基性ヘリックス・ループ・ヘリックスタンパク質とホメオドメイン・ロイシンジッパータンパク質がエチレン生合成酵素遺伝子の発現制御に関与することが明らかにされている。本総説では、花の老化の分子機構について概説するとともに、分子育種によって花の日持ち性を改良するための戦略について議論する。

Breeding Science 68: 99–108 (2018)

フロリゲンとアンチフロリゲン～園芸作物における開花制御

樋口洋平

(東京大学大学院・農学生命科学研究科)

開花期の制御は農業および園芸産業に多大な影響を及ぼしてきた。植物は変化する外環境に应答して適切なタイミングで花成誘導物質（フロリゲン）や花成抑制物質（アンチフロリゲン）を合成し、開花期を決めている。近年の研究により、FLOWERING LOCUS T (FT) と TERMINAL FLOWER 1 (TFL1) の2つの相同な遺伝子ファミリーに属するタンパク質が、それぞれフロリゲンおよびアンチフロリゲンとして機能することが示されている。様々な植物種における研究から、多くの発達段

階における FT/TFL1 遺伝子ファミリーの普遍的かつ多様な機能が明らかとなっている。いくつかの作物種における最近の研究から、フロリゲン/アンチフロリゲン遺伝子自体に起きた突然変異、もしくは上流の制御経路に起きた遺伝的改変が、作物の栽培化にとって重要だったことが示されている。FT/TFL1 遺伝子ファミリーは、多くの作物種において重要な育種上の標的となり得る。

Breeding Science 68: 109–118 (2018)

キクの花色の多様性をもたらす分子機構

大宮あけみ

(農研機構・野菜花き研究部門)

キク (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.) は、世界的に最も重要な花き品目の一つである。現代のキク品種の起源は明らか

でないが、長い育種の歴史の間にキク科に属するいくつかの種が組み込まれていると考えられる。祖先種の花色はカロテノイ

ド由来の黄色, アントシアニン由来のピンク色および両色素を欠く白色に限られている。これらの色素の多寡や組みあわせにより, 赤紫色や橙色, 赤色, 暗赤色といった多様な花色が生み出された。近年は花卉にクロロフィルを蓄積している緑花品種も作られ, 人気を呼んでいる。さらに, 遺伝子組換えにより, 青/紫色の花色も作られた。花色はキク品種の商品価値に影響

を及ぼす重要な形質である。花色の発現制御の分子機構を理解することは, 理論的な花色改変のための重要な裏付けを提供する。本総説では, キク品種の舌状花卉の花色形成における色素組成, 遺伝学および分子機構について述べる。

Breeding Science 68: 119-127 (2018)

アサガオとペチュニアにおける花の色調と模様研究の最近の進歩

森田裕将¹⁾・星野 敦²⁾

(¹⁾名城大学・農学部附属農場, ²⁾基礎生物学研究所)

アサガオ (*Ipomoea nil*) とペチュニア (和名: ツクバネアサガオ, *Petunia hybrida*) は, 花壇に欠かせない植物である。アントシアニン色素による花色発現など, 花き形質の分子遺伝学におけるモデル植物としても知られている。長い遺伝学研究の歴史の中で多数の花色変異体が解析され, アントシアニン色素合成系の構造遺伝子と転写制御遺伝子が同定されてきた。ここでは, アサガオとペチュニアの花の色調や模様形成に関する最新の知見を紹介する。花の色調については, 花色の濃さを調整する機能を持つ新規のフラボノイド生産促進因子, 古くから

知られているフラボノイド配糖化酵素遺伝子に関する新しい側面, 赤色および青色呈色の重要な決定要素である液胞内 pH の制御機構について概説する。一方, 花の模様形成については, エピジェネティックなメカニズムによる模様と, RNAサイレンシングによる模様について紹介する。2016年には, アサガオとペチュニアの園芸品種の成立に関与した2種の野生種 (*P. axillaris* と *P. inflata*) の高精度なゲノム配列が公開されたことから, 花色研究のより一層の進展が期待される。

Breeding Science 68: 128-138 (2018)

ノート

塩基性ヘリックス-ループ-ヘリックス転写調節因子遺伝子の発現抑制によってカーネーション白色花が生じる

戸塚 茜¹⁾・岡本えみ¹⁾・宮原 平¹⁾・河野宇伸²⁾・Emilio A. Cano³⁾・佐々木伸大^{4,5)}・渡辺藍子⁴⁾・田崎啓介⁴⁾・西原昌宏⁴⁾・小関良宏¹⁾

(¹⁾東京農工大学・工学研究院生命工学専攻, ²⁾ジャパンアグリバイオ株式会社, ³⁾バルブレ & プラン, ⁴⁾岩手生物工学研究センター, ⁵⁾現: 東洋大学・食環境科学部食環境科学科)

カーネーション白色花がフラバノン 3-水酸化酵素 (F3H) もしくはジヒドロフラボノール 4-還元酵素 (DFR) をコードする遺伝子の発現抑制により生じることをこれまでに明らかにした。本報告では, 塩基性ヘリックス-ループ-ヘリックス転写因子 (bHLH) 遺伝子がカーネーション白色花のもう1つの原因遺伝子であることを, RNA-seqによる探索および候補遺伝子の定量PCRによる発現解析によって明らかにした。今回調査した F3H および DFR 酵素遺伝子が正常な白色花品種においては,

bHLH 遺伝子が発現抑制されているために DFR より下流のアントシアニン合成系酵素遺伝子群の発現が抑制されていた。また用いた白色花品種では, ごく稀に白色花卉に赤色の斑縞が入るものが生じるが, そこでは bHLH 遺伝子が発現し DFR およびそれ以降の代謝系の酵素遺伝子の発現が見られた。これらの結果から, bHLH 遺伝子が酵素遺伝子群とともにアントシアニン合成に関わっていることを明らかにした。

Breeding Science 68: 139-143 (2018)