

栽培イチゴ —八倍体種の難しさと面白さ—

磯部 祥子¹・望月 龍也²

ある年代以上の方は「昔は春先に砂糖をかけて食べていたイチゴがいつの間にかクリスマス頃から春までそのまま食べるようになった」とお感じではないだろうか。わが国のイチゴ生産現場は育種や栽培技術に関する研究努力の成果により、この30年余りで大きく変化してきた。かつては稲作の裏作が主体であったイチゴが専作農家により栽培されるようになり、その収穫期も主要作型である促成栽培では11月から6月まで、四季成り品種による夏秋栽培を含めれば年間を通じて生産されるようになった。現在では国内生産額約1600億円と農作物中で第5位の規模を誇る品目となっている。また、公的機関、民間種苗会社、個人育種家などさまざまな組織で育種が活発に行われた結果、消費者はイチゴを品種名（ブランド名）で購入するようになった。

通常、イチゴ品種はランナーにより栄養繁殖するため（図1A, 1B）、育種方法としては一度優れたクローンを見つければ直ちに新品種となりうる魅力があるが、その一方で八倍体であるというゲノム・遺伝学としては頭の痛い特徴がある。さらに他殖性のため個体内のヘテロ性が高いと考えられている。このため、重要形質の遺伝様式を形質値から推定することが難しく、ゲノム情報を利用して形質の遺伝をより正確に理解し、戦略的な育種を行いたいという関係者の思いがあった。ここではイチゴ研究の歴史を振り返りながら、八倍体ならではのイチゴ育種とゲノム研究の難しさ、面白さを紹介したい。

栽培イチゴの起源

イチゴ属 (*Fragaria*) には二倍体 ($2n = 2x = 14$) から八倍体 ($2n = 8x = 56$) まで倍数性の異なるさまざまな野生種があり、ヨーロッパ、アジア、南北アメリカ大陸の温帯から亜寒帯（亜高山帯）に広く分布している。これらの中では二倍体種の種類が多く、分布域も北半球の温帯、亜寒帯の全体に及んでいる（表1）。わが国には固有自生種のシロバナノヘビイチゴ (*F. nipponica*) とノウゴウイチゴ (*F. iinumae*)、また北半球に共通するエゾノヘビイチゴ (*F. vesca*) が分布しており、これらは二倍体である。一方、栽培イチゴ (*F. × ananassa*) と同じ八倍体の野生種としては、南北アメリカ大陸起源の *F. virginiana* および南アメリカ大陸起源の *F. chiloensis* が知られている¹⁾。

イチゴ属野生種に関する植物学的研究はヨーロッパやアメリカで先行しており、これらの地域に起源する野生種については細胞遺伝学などの研究蓄積が多い。栽培イチゴのゲノム構成については、基本ゲノムとして *F. vesca* が含まれ、全体として基本ゲノム間で部分同質性を有する異質八倍体と考えられてきたが、*F. iinumae* の関与の可能性など不明な点も多く、ゲノム情報の活用による解明が待たれるところである。近年は中国北東部など東アジア地域の野生種に関する研究にも進展が見られ、エトロフ島で見いだされた八倍体野生種 *F. iturpensis* や



図1. A) 開花時のイチゴ, B) 栄養繁殖時のイチゴ, C) 世界初の10倍体イチゴ品種「桃薫」

著者紹介 ¹ (公財) かずさDNA研究所先端研究部植物ゲノム・遺伝学研究室 (室長) E-mail: sisobe@kazusa.or.jp

² (公財) 東京都農林水産振興財団東京都農林総合研究センター (所長) E-mail: t-mochizuki@tdfaff.com

表1. *Fragaria*属主要植物種の分布域と特徴

| 種名 | 倍数性 | 分布地域 | 特徴 |
|-----------------------------------|-----|-------------------------|--------------------------------|
| <i>Fragaria vesca</i> | 2x | 北半球温帯～亜寒帯地域 | 変異大, 芳香性, 四季成り性 |
| <i>Fragaria viridis</i> | 2x | ヨーロッパ～中央アジア | 立性, 小果, 芳香性 |
| <i>Fragaria nilgerrensis</i> | 2x | 東南アジア～中国南西部 | 多毛, 白実, モモ様香気 |
| <i>Fragaria daltoniana</i> | 2x | シッキム (3,000～4,000 m 地帯) | 小葉, 紡錘型果実, 無味 |
| <i>Fragaria nubicola</i> | 2x | 中央アジア～シッキム | <i>F. vesca</i> 類似, 雌雄異株 |
| <i>Fragaria iinumae</i> | 2x | 日本 (中部山岳以北) | 小葉, 落葉性, 6～8花弁 |
| <i>Fragaria nipponica</i> | 2x | 日本 (中部山岳以北) | 小葉, 休眠深, 小果 |
| <i>Fragaria mandschurica</i> | 2x | 中国東北地方 | <i>F. orientalis</i> の祖先種? |
| <i>Fragaria gracilis</i> | 2x | 中国西部～中央アジア | 果梗長く立性, 小果 |
| <i>Fragaria orientalis</i> | 4x | 西シベリア～韓国 | まれに二季咲き, 微芳香性 |
| <i>Fragaria moupinensis</i> | 4x | 中国南西部 | 橙赤果, <i>F. nilgerrensis</i> 類似 |
| <i>Fragaria moschata</i> | 6x | 中部ヨーロッパ～シベリア | 暗赤色大果, ムスク臭 |
| <i>Fragaria chiloensis</i> | 8x | アラスカ～チリ | 変異大 (果色, 果重など) |
| <i>Fragaria virginiana</i> | 8x | 北米中部～東部 | 赤色小果, 変異大 |
| <i>Fragaria iturpensis</i> | 8x | エトロフ島 | <i>F. iinumae</i> 類似, 球形小果 |
| <i>Fragaria</i> × <i>ananassa</i> | 8x | (栽培種イチゴ) | 大果, 高糖 |

出展: イチゴ, 植物育種学各論¹⁾ (一部改変)

中国北東部で見いだされた自然五倍体種 *F. pentaphylla* など, 大変興味深い新しい種の存在が報告されている。なお, 2011年には農研機構により, 栽培イチゴと二倍体野生種 *F. nilgerrensis* の種間交雑による世界初の十倍体イチゴ実用品種「桃薫」が育成されている (図1C)。

イチゴ育種・遺伝学の歴史と現状

現在の栽培イチゴは, 19世紀初頭にイギリスの園芸家 Keens が新大陸由来の *F. virginiana* と *F. chiloensis* の種間交雑により果色, 香気, 大果性に優れる品種を作出したことに始まる。両野生種間の交雑により, 19世紀末までには現在の栽培イチゴ品種の基盤がほぼ形成され, その後は品種間交配により世界各地で新品種育成が精力的に進められた結果, 現在では低緯度地帯の熱帯高地なども含め, 世界各地に栽培が広がっている²⁾。

わが国での本格的なイチゴ栽培は, 明治初年に開拓史が欧米から種苗を導入したことに始まり, 1889年にはフランスから導入された「ジェネラル・シャンジー」の実生からわが国最初のイチゴ品種「福羽」が育成された。促成栽培は, 園芸試験場九州支場が「福羽」を基盤として1967年に育成した「はるのか」により確立され, 現在店頭を飾る品種の多くは花芽分化や休眠などに関する本品種の優れた生態特性を継承している³⁾。

栽培イチゴは歴史の新しい作物であり, 世界的に見ても育種に利用されている遺伝子プールは比較的限定されると推定されるが, それにも関わらず多彩な品種育成を可能にしているのは, 部分相同な異質八倍体という複雑



図2. 日本初の種子繁殖性イチゴ品種「千葉F-1号」

なゲノム構成における遺伝子間相互作用によるところが大きいと考えられる。また, 重要形質の遺伝解析が難しいこともあり, 世界各地の育種機関では多数の実生から表現型により個体選抜する育種法を採用しており, 優良品種育成には数万個体以上の実生が必要とされてきた。なお, わが国においても種子繁殖性品種が現実のものとなってきたが, 今後個体内のホモ性を高めた多様な自殖系統の作出が進めば, 種子繁殖性作物で確立されてきた多様な育種手法をイチゴに適用することが可能になるものと期待される (図2)。

イチゴの連鎖解析とゲノム解読

DNA マーカーを用いたイチゴの連鎖解析に関する研究は2000年頃から報告されている。中でも Kunihisa らが開発した cleaved amplified polymorphic sequences

(CAPS) マーカーは日本国内の流通品種ほぼすべてを識別できるという実用性に加え、二倍体的な分離を示したことから栽培イチゴが異質八倍体である可能性を示したという点で注目された⁴⁾。一方、 n の染色体数と同数(28)の連鎖群からなる simple sequence repeat (SSR) 連鎖地図は Sargent らにより最初に報告された⁵⁾。この論文では地図上のマーカーの座乗位置に偏りがあったことから、品種によっては育種の過程でゲノム上の特定の領域において対立遺伝子座の固定が進んでいる可能性が示唆されている。その後 Isobe らが1856座からなる高密度統合連鎖地図を報告したが、この結果もイチゴが異質八倍体であることを強く裏づけるものだった⁶⁾。

イチゴのゲノム解析では栽培イチゴに先立ち、二倍体野生種である *F. vesca* の全ゲノム解読が Shulaev らにより発表された⁷⁾。Isobe らが作成した統合連鎖地図上の SSR マーカーの配列と *F. vesca* ゲノムを比較した結果、二種間のゲノムの相同性が高いことが明らかとなった⁴⁾。そこで、*F. vesca* のゲノムを参考にして栽培イチゴの全ゲノムを解読するプロジェクトを、かずさDNA研究所を中心とした日中の研究グループで2011年から開始した。解析品種には千葉県で育成され、現在の流通品種の祖先品種として関係者間には名高い「麗紅」を用いた。当時、高次倍数性種の全ゲノム解読は報告がなく、解析手法について独自に考案する必要があり、もっとも難しいのは同祖染色体に由来する配列をどうまとめ上げるか、ということだった。議論の結果、現在の解析技術(と限られた予算)では同祖染色体ごとのゲノムアセンブルは困難だと判断し、以下の手法で解析を実施した。①同祖染色体間、あるいは対立遺伝子ヘテロ塩基を潰してい

き(多数決や配列の質でどちらかの塩基を採用する)、8組のゲノム配列を一組にまとめた仮定の参照配列を作成する、②参照配列を *F. vesca* ゲノムの配列にそって並べる、③参照配列とは独立して、ヘテロ塩基を潰さないようにゲノム配列をアセンブルする(全ゲノム配列)、④全ゲノム配列を参照配列の上にマップすることで、同祖染色体間で相同な領域(ヘテロ性が低い)と異なる領域(ヘテロ性が高い)を明かにする。⑤新たに4種の野生種のゲノム配列を解析し、*F. vesca* とあわせてゲノム構造を比較する(図3)⁸⁾。この結果、173 Mbの参照配列と698 Mbの全ゲノム配列が得られた。

おわりに

イチゴのゲノム、遺伝学の基盤は整いつつあるが、これらの情報を生かした育種や遺伝に関する研究は緒についたところである。特に多数の遺伝子に支配される量的形質遺伝子座(QTL)に関する現在の解析手法は高次倍数性種に必ずしも適しておらず、解析手法と併せて研究を進める必要がある。中でも同祖染色体間の相同な遺伝子がどのような制御機構により発現調節されているかという点は非常に興味深い。一方、日本のイチゴ栽培は花芽分化や果実の発育を繊細な技術により調節しており、環境制御による遺伝子発現調節という観点からも大変優れた技術である。イチゴの遺伝子解析が進めば、品種開発だけでなく栽培法も一段と高度化できるのではないかと期待している。

また、高次倍数性は植物の栽培化に関わる重要な性質であるにも関わらず、その解析の困難性からいまだ明らかにされていない事象が数多く残されている。ここでは詳しく触れなかったが、イチゴは遺伝子組換えの系も確立している。ゲノム情報が整備された数少ない植物種であるイチゴが、高次倍数性種の研究材料としてより多くの研究者の興味を引き、イチゴ研究がより盛んになることを願っている。

文 献

- 1) 日向康吉・西尾 剛編：望月龍也：植物育種学各論, p. 241, 文永堂出版 (2003).
- 2) 鷗飼保雄・大澤 良編著：品種改良の世界史作物編, p. 335, 悠書館 (2010).
- 3) 鷗飼保雄・大澤 良編著：品種改良の日本史, p. 193, 悠書館 (2013).
- 4) Kunihsa, M. et al.: *Theor. Appl. Genet.*, **110**, 1410 (2005).
- 5) Sargent, D. J. et al.: *Theor. Appl. Genet.*, **124**, 1229 (2012).
- 6) Isobe, S. N. et al.: *DNA Res.*, **20**, 79 (2013).
- 7) Shulaev, V. et al.: *Nat. Genet.*, **43**, 109 (2011).
- 8) Hirakawa, H. et al.: *DNA Res.*, **26**, 1 (2014).

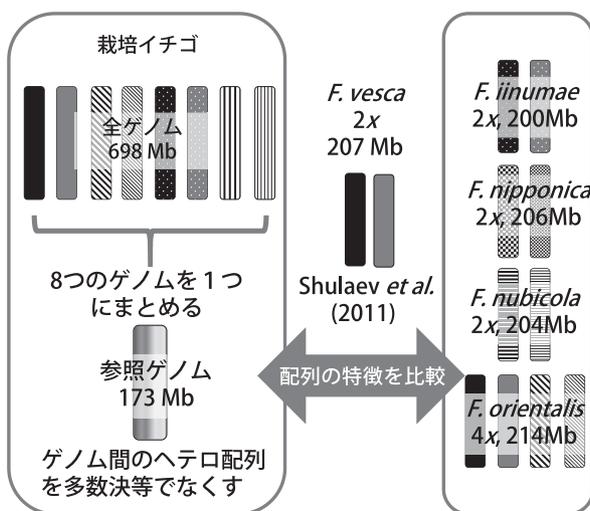


図3. 八倍体栽培イチゴのゲノム解読に用いた手法