

# トマトの単為結果性と種子形成阻害について

誌名	京大農場報告 = Bulletin of the Experimental Farm, Kyoto University
ISSN	09150838
著者名	滝澤, 理仁
発行元	京都大学農学部附属農場
巻/号	24号
掲載ページ	p. 1-4
発行年月	2015年12月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター  
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council  
Secretariat





## トマトの単為結果性と種子形成阻害について

滝澤理仁

京都大学大学院農学研究科附属農場 (〒 569-0096 高槻市八丁畷町 12-1)

### The inhibition of seed formation in the parthenocarpic tomato (*Solanum lycopersicum*)

Rihito Takisawa

Experimental Farm, Graduate School of Agriculture, Kyoto University  
(Hachonawate 12-1, Takatsuki, Osaka 569-0096, Japan)

#### Summary

The parthenocarpy is a character which fruit development are triggered without pollination and fertilization. Parthenocarpic tomatoes produce fruits without pollination and fertilization, so farmers do not need plant hormone treatment or bumblebees in their cultivation. In Japan some parthenocarpic tomato cultivars, which have *pat-2* gene, were developed, however the efficiency of seed production is low due to the inhibition of seed formation. Therefore the parthenocarpic tomato cultivars are not enough familiar in Japan. In this review, the inhibition of seed formation in parthenocarpic tomatoes is discussed.

**Key Word:** Parthenocarpy, Tomato, Seed inhibition

#### はじめに

通常植物では、受粉・受精によって果実肥大が誘導されるが、受粉・受精なしに果実肥大が誘導されることがある。そのような現象を単為結果と呼び、園芸植物では単為結果を利用した生産が行われている。単為結果は外部からの刺激なしに果実形成が行われる自動的単為結果(単為結果性)と、受粉やそのほかの刺激によって果実が形成される他動的単為結果の2種類に分類することができる。果樹では、種無し果実の生産のために単為結果が利用されており、ブドウでは、ジベレリン処理により種無し果実生産が広く行われている。また、イチジクやバナナ、パイナップル、カキ、カンキツ類などでは単為結果性品種が栄養繁殖で維持され、栽培に利用されている。

トマトでは、1990年代に入ってから単為結果性品種の育成が進められ、現在ではいくつかの種苗メーカー

から単為結果性品種の種子が販売されている。後述するようにトマトの単為結果性品種は非単為結果性品種に比べ生産上有利な特性を有するが、トマトの単為結果性品種は普及しているとは言い難い状況である。本総説では、トマトの単為結果性品種が普及しない一因となっている単為結果性トマトにおける種子形成阻害について概説したいと思う。

#### トマトにおける単為結果性の有用性

通常のトマトは果実肥大に受粉・受精を必要とするため、トマトをハウス内で栽培する場合、訪花昆虫であるセイヨウマルハナバチの放飼や植物ホルモン処理が必要となる。しかし、セイヨウマルハナバチは購入にコストがかかるだけでなく、2006年に特定外来生物の指定を受けており、取扱いに注意が必要である(米田ら2008)。また、植物ホルモン処理に関しては、処理に

労働力がかかるだけでなく、高温時には異常果の発生原因となる (Hosoki and Asahira 1978)。一方で、単為結果性トマトでは、自動的に果実の肥大が開始するため、そのような労働力やコストを省略でき、より省力的で経済的な栽培が可能となる。また、トマトの受粉・受精は極端な高温や低温により阻害されることが知られているが、単為結果性を有する品種では受粉・受精を必要としないため、そのような不良環境条件下でも安定して生産を行うことができる。

### トマトの単為結果性遺伝子

現在トマトでは、単為結果性を誘導する主な遺伝子として、*pat*, *pat-2* および *pat3/pat-4* などが知られている (Gouguet et al. 2009)。その中でも *pat-2* 変異体では、単為結果果実が有種子果実と同程度の大きさまで肥大し (Philouze and Maisonneuve 1978a, Philouze and Maisonneuve 1978b)、高温下や低温下でも安定した単為結果性を示すことから (Lin et al. 1982, Vardy et al. 1989)、最も実用性が高いと考えられている。単為結果性遺伝子 *pat-2* は 2011 年に単離され、第 4 染色体上に座乗する Zn フィンガー・ホメオドメイン型のホメオボックス遺伝子であることが判明した (Nunome et al. 2014)。Zn フィンガー・ホメオドメイン型のホメオボックス遺伝子は *Arabidopsis* で花の発達の制御に関与することが示唆されているが (Tan and Irish 2006)、トマトでどのように単為結果性を誘導しているかは未だにわかっておらず、現在その機能解明が進められている。

### 日本における *pat-2* 遺伝子を利用した単為結果性トマトの育成

日本では *pat-2* 変異体の 'Severianin' を親とした単為結果性トマトが育成されている。日本で初めて育成された単為結果性品種は愛知農業試験場の 'ラクナファースト' で、1994 年に愛知県農業試験場で育成された (菅原ら 1995)。その後 'ルネッサンス' (菅原ら 2002) や 'パルト' といった単為結果性品種が育成され、種苗メーカーにより販売されている。また、京都大学では 'Severianin' の実生の中から発見された非常に強い単為結果性を示す系統と経済品種の交配により '京てまり' ('MPK-1') が育成された (細川ら 2004)。この品種は脇芽を利用した栄養繁殖で増殖を行い、京都市内で経済栽培が行われている。また、京都大学附属農場では、この品種を利用した冬季無加温栽培の実証実験を行っており、冬季にハウス内を暖房することなくトマトの果実生産に成功している (片岡ら 2011)。このように、日本ではすでいくつかの単為結果性品

種が開発され、経済的な栽培も行われているが、本格的な普及には未だに至っていない。

### 単為結果性トマトにおける種子形成阻害

日本で単為結果性トマトが普及しない一因として、*pat-2* を導入して育成した日本の単為結果性トマトでは、何らかの要因で種子形成が阻害されており (図 1)、採種効率が非常に低いことが挙げられる (大川ら 2008, Kataoka et al. 2004)。そのため、耐病性などの優良形質を持った単為結果性品種の育成が困難になっている。単為結果性トマトを普及するには、単為結果性トマトにおける種子形成阻害要因の解明や採種効率を上げるための技術開発が必要であると考えられる。現在までの研究で、単為結果性トマトの種子形成が困難な理由として、開花前に胚のう内で発達する偽胚による受精の阻害や花柱内での花粉管伸長阻害が挙げられている (Kataoka et al. 2004, Jhokan et al. 2010)。しかし、これらの原因だけでは単為結果性トマトの種子形成阻害を全て説明することはできず、種子形成阻害機構の解明は未だ不十分な状態にある。そこで筆者は、単為結果性トマト '京てまり' および 'ルネッサンス' を用い、組織学的・遺伝学的な実験から種子形成阻害要因の解明を試みた。その内容を以下に紹介する。

### 単為結果性品種の種子形成阻害要因の解明

非単為結果性品種 'ルイ 60' と単為結果性品種 'ルネッサンス' および '京てまり' を供試し、種子形成率について調査した。その結果、これまでの報告の通



図 1. 果実の外観と断面。  
(左) 単為結果性トマト '京てまり'。(右) 非単為結果性トマト 'ルイ 60'。

り、非単為結果性品種に比べ単為結果性品種の種子形成率は低いことが示された(Takisawa et al. 2012). また、'ルネッサンス'と'京てまり'で種子形成率を比較すると、'ルネッサンス'に比べ'京てまり'では著しく種子形成が阻害されていることが示された。この結果から'ルネッサンス'と'京てまり'で種子形成の阻害要因が異なる可能性が示唆された。そこで、それぞれの品種の種子形成阻害要因をより詳細に解明するため、胚珠の形態および花粉管伸長の観察を行った。その結果、'ルネッサンス'では、花柱基部および子房内での花粉管の伸長阻害が種子形成の阻害要因になっていたのに対し、'京てまり'では、花柱基部や子房内では花粉管の伸長阻害は認められず、胚珠への花粉管進入阻害が種子形成阻害の主因になっていることが分かった。また、'京てまり'では胚珠の内部形態に異常が認められ(図2)、胚珠の形態異常により胚珠への花粉管進入が妨げられている可能性が示唆された。このように'京てまり'と'ルネッサンス'の種子形成阻害要因が異なったことから、'京てまり'と'ルネッサンス'の種子形成阻害に *pat-2* 以外の因子が関与する可能性と'京てまり'と'ルネッサンス'の *Pat-2* 座における変異が異なる可能性が考えられた。

後者の可能性について確認するため、*Pat-2* 座の DNA マーカーを利用し、'京てまり'と'ルネッサンス'における *Pat-2* 座の変異を確認した。その結果、'ルネッサンス'は'Severianin'と同様に *Pat-2* 座に欠損が生じていたのに対し、'京てまり'では欠損が認められなかった(図3)。また、'京てまり'で *Pat-2* 座の塩

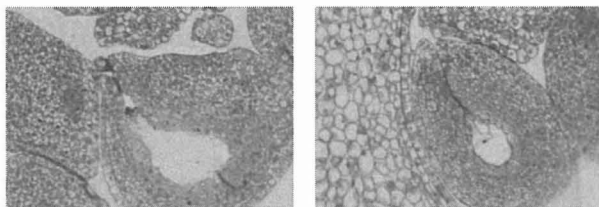


図2. 胚珠の形態。  
(左) 単為結果性トマト'京てまり'。(右) 非単為結果性トマト'ルイ60'。Takisawa et al.(2014)より作図。

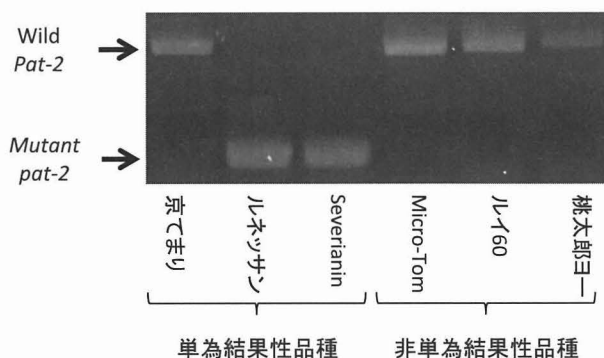


図3. 各品種の *Pat-2* 座の遺伝子型。

基配列をシーケンス解析したところ、'京てまり'の *Pat-2* 座の塩基配列は野生型の *Pat-2* 座と完全に一致することが明らかとなった。これらの結果から、'京てまり'と'ルネッサンス'の種子形成阻害要因が異なるのは、単為結果性遺伝子が異なるためである可能性が考えられた。

### '京てまり'の単為結果性遺伝子

'京てまり'が保有する単為結果性遺伝子を同定するため、'Micro-Tom'と'京てまり'の  $F_2$  集団を用いて遺伝解析を行った。単為結果性を単為結果した果実の肥大程度から、単為結果性なし、単為結果力弱および単為結果力強に分類して表現型調査を行ったところ、単為結果性なし:単為結果力弱:単為結果力強は約1:2:1に分かれ、'京てまり'の単為結果性遺伝子は半優性であると考えられた。また、60のSSRマーカーを用いて連鎖解析を行ったところ、'京てまり'の単為結果性遺伝子は第1染色体上に座乗することが明らかとなった。これまでにこの領域では単為結果性遺伝子の報告はなく、'京てまり'は未知の単為結果性遺伝子を保有することが明らかとなった。今後、候補領域の絞り込みを行うことにより'京てまり'の単為結果性遺伝子を同定し、その機能を解明することができれば、'京てまり'の単為結果性と種子形成阻害の関連が明らかになると思われる。

### おわりに

近年の地球温暖化による気候変動に伴い、日本でも季節外れの高温や低温などの異常気象が頻繁にみられるようになった。果菜類に対する単為結果性の付与は、そのような不安定な環境条件下での安定した果実生産を可能にする。また、単為結果性の利用により、冬季の加温を少なくできれば、農家にとって経営的なメリットがあるだけでなく、地球温暖化の原因とされる二酸化炭素の削減も可能となる。まだ、果菜類の単為結果に関する研究は道半である。今後その詳細なメカニズムが解明されることにより、果菜類における単為結果の利用が拡大することが期待される。

キーワード: 単為結果性, トマト, 種子形成阻害

### 引用文献

- Gouguet, B., A. W. van Heusden and P. Lindhout (2005) Parthenocarpic fruit development in tomato. *Plant Biol.* 7:131-139.

- 細川宗孝・勝村聡子・林孝洋・矢澤進 (2004) 強い単為結果性を持つ良食味トマト品種の茎頂分裂組織からの植物体再生法の確立. 日本味と匂学会誌. 11: 61-68.
- Hosoki, T. and T. Asahira (1978) In vitro studies of controlling tomato puffiness enhanced by temperature, nitrogen source and sucrose concentration. *Sci. Hortic.* 9: 295-302.
- Johkan, M., T. Chiba, K. Mitsukuri, S. Yamasaki, H. Tanaka, K. Mishiba, T. Morikawa and M. Oda (2010) Seed production enhanced by anti-*auxin* in the *pat-2* parthenocarpic tomato mutant. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 135: 3-8.
- Kataoka, K., H. Okita, A. Uemachi and S. Yazawa (2004) A pseudoembryo highly stainable with toluidine blue O may induce fruit growth of parthenocarpic tomato. *Acta Hort.* 637: 213-221.
- 片岡圭子・西川浩次・榊原俊雄・札埜高志・矢澤進 (2011) 単為結果性トマト 'MPK-1' の冬季無加温ハウス栽培における収量. 農生技管誌. 18: 67-73.
- Lin, S., W. E. Splittstoesser and W. L. George (1983) Factors controlling the expression of parthenocarpy in 'Severianin' tomato. *Sci. Hort.* 19: 45-53.
- Nunome, T., I. Honda, A. Ohyama, H. Fukuoka, H. Yamaguchi and K. Miyatake (2013) Parthenocarpy regulation gene and use thereof EP 2883955 A1
- 大川浩次・菅原真治・矢部和則 (2008) 単為結果性トマトの種子形成に及ぼす交配親および交配時期の影響. 園学研. 7: 445-449.
- Philouze, J. and B. Maisonneuve (1978a) Heredity of the natural ability to set parthenocarpic fruits in the Soviet variety Severianin. *Tomato Genet. Coop.* 28: 12-13.
- Philouze, J. and B. Maisonneuve (1978b) Breeding tomatoes for their ability to set fruit at low temperatures. In: *Genotype and environment in glasshouse tomato breeding. Proc Eucarpia Tomato working group.* pp.54-64.
- 菅原真治・坂森正博・青柳光昭 (1995) 温室トマトへの単為結果性因子の導入 (第3報) 単為結果性トマト新品種「ラークナファースト」の育成. 愛知農総試験報. 27: 167-173.
- Takisawa, R., K. Kataoka and A. Kitajima (2012) Inhibition of Seed Formation by Anomalous Ovule in 'Kyotemari', a Parthenocarpic Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) Cultivar. *J. Jpn. Soc. Hortic. Sc* 81: 251-256.
- Tan, Q. K.-G. and V. F. Irish (2006) The Arabidopsis Zinc Finger-Homeodomain Genes Encode Proteins with Unique Biochemical Properties That Are Coordinately Expressed during Floral Development. *Plant Physiology.* 140:1095-1108.
- Vardy, E., D. Lapushner, A. Genizi and J. Hewitt (1989) Genetics of parthenocarpy in tomato under a low temperature regime: II Cultivar 'Severianin'. *Euphytica.* 41: 9-15.
- 米田昌浩・土田浩治・五箇公一 (2008) 商品マルハナバチの生態リスクと特定外来生物法. 応動昆. 52: 47-62.