

称号及び氏名	博士（応用生命科学）	大川 浩司
学位授与の日付	平成24年2月20日	
論文名	単為結果性トマトの着果および果実肥大ならびに種子形成に関する研究	
論文審査委員	主査	小田 雅行
	副査	阿部 一博
	副査	大門 弘幸

## 論文要旨

わが国におけるトマトの施設栽培では、1990年代前半までパラクロロフェノキシ酢酸（4CPA）などの合成オーキシンを花房に処理し、着果の安定と果実肥大を促進してきた。しかし、この処理には多大な労力を要し、開花前の蕾処理や高温条件下での処理は、空洞果の発生を助長させる欠点もあった。1990年代中頃からは訪花昆虫のマルハナバチによる受粉が導入されたが、マルハナバチは活動できる温度域が狭く、夏季には高温防止対策、冬季には最低温度（12℃）の確保のため、コストが上昇するという新たな課題も出てきた。

そこで、合成オーキシ処理や訪花昆虫による受粉を必要としない単為結果性品種（PA）が注目されている。わが国では、ロシアの品種‘Severianin’由来の劣性の単為結果性遺伝子 *pat-2* の導入により、1994年に初めての実用的な PA である‘ラクナファースト’が、2000年にはその果実形質を改良した‘ルネッサンス’が育成された。しかし、温度、湿度、日射量などの日変化および季節変化が大きいわが国の様々な環境条件下における、PAの着果および果実肥大の詳細な特性は明らかではない。また、PAのF<sub>1</sub>採種における種子生産量は、非単為結果性品種（NP）に比べて少なく、種子生産コストを上げる要因となっている。このため、種苗会社では優れた PA を育成しつつあるが、普及に移せない現状にある。

そこで本研究では、第1章において様々な環境条件下におけるPAの着果および果実肥大特性を明らかにするとともに、第2章において種子形成に関与する要因を検討し、第3章では種子形成を促進させる方法を検証した。

## 第1章 様々な環境条件下における単為結果性トマトの着果および果実肥大特性

施設栽培トマトの主要作型には、抑制、促成、半促成および夏秋栽培があり、1年を通じて広範な地域で栽培されている。そこで、春、初夏、秋および冬に栽培し、環境条件が大きく異なる中で、PAの着果が安定し、果実が肥大するか否かを検証した。その結果、NPは除雄によって受精できなくなり、着果しないか、着果してもすべてが発育不良果となったが、4CPA処理を加えると振動受粉処理と同程度の1果重になった。一方、PAは除雄により受精が行われなくても着果し、果実も正常に肥大した。これらの現象はどの季節でも認められたことから、PAの単為結果性の発現は環境条件が大きく異なる中でも強く安定していることが明らかになった。

トマト栽培では、作期を拡大して生産性を向上させるために、適温より厳しい温度条件下での安定生産が求められる。そこで、高温および低温条件下におけるPAおよびNPの着果および果実肥大特性を比較した。日最高気温の平均値が39.2℃の高温条件下では、NPは受精できず、4CPAの処理なしでは果実が正常に肥大しなかったのに対し、PAは安定した単為結果性の発現により100%着果し、発育不良果の発生もみられなかった。一方、日最低気温の平均値が5.9℃の低温条件下でも、NPは受精が不完全となって発育不良果が61%発生し、果実の正常な肥大には4CPAの処理が不可欠であったのに対し、PAは安定した単為結果性の発現により100%着果し、発育不良果も発生しなかった。

また、夏季には高温抑制のための遮光カーテン、冬季には暖房効率向上のための内張カーテンが展張され、いずれも施設内は弱光となる。そこで、高温期および低温期における遮光による弱光条件がPAの着蕾および着果に及ぼす影響について検討した。高温期における遮光率70%の弱光条件はPAの花芽の発育を阻害したが、正常に発育した花芽では単為結果性が発現した。一方、低温期における遮光率45%の弱光条件はPAの花芽の発育に影響を及ぼさず、単為結果性の発現は安定していた。

これらの結果から、PAは強すぎる遮光を避けて正常に花芽を形成させれば、NPに比べて環境ストレス条件下における栽培適応性が広く、生産性の高い栽培が可能と考えられた。

## 第2章 単為結果性トマトの種子形成に関与する要因

交配親の組み合わせを替えることによって、種子形成が阻害される原因が交配親のど

ちらにあるかを探ろうとした。種子親を **NP** とした場合には、花粉親の種類にかかわらず有種子果率は **100%** で、**1** 果当たりの種子数は **200** 粒前後であった。種子親を **PA** とした場合には、花粉親の種類にかかわらず有種子果率は **72~94%** で、**1** 果当たりの種子数は **8~30** 粒と少なかった。したがって、種子形成には花粉親の影響はなく、種子親を **PA** とした場合に種子が形成されにくいことが明らかになった。開花の前後における子房は、**NP** では変化がなかったのに対し、**PA** では蕾時から開花 **2** 日後にかけて肥大した。したがって、開花時には **PA** の単為結果性の発現は始まっていると考えられた。交配時期を蕾時、開花時および開花 **2** 日後とした場合、**NP** の有種子果率は交配時期にかかわらず **100%** で、**1** 果当たりの種子数も標準的であった。しかし、**PA** の有種子果率は、開花時の交配での春季 **96%**、秋季 **87%** に比べて、開花 **2** 日後の交配では春季 **8%**、秋季 **33%** と著しく低下し、**1** 果当たりの種子数も開花 **2** 日後の交配では極めて少なかった。これらのことから、**PA** の雌ずいでは、開花から開花 **2** 日後の間に受精を妨げる機作が働いたと推察された。

そこで、受粉後における **PA** の雌ずいの組織観察を行った。柱頭での花粉発芽は、**PA** および **NP** とともに正常で、両者に有意な差はみられなかった。しかし、受粉 **72** 時間後における花柱基部への花粉管到達率は、**NP** の **69%** に対して **PA** は **10%** となり、**PA** では子房に近づくほど花粉管の伸長が抑制された。また、子房内の胚珠数には、**PA** と **NP** の間で有意な差はみられなかった。しかし、正常に発達した胚珠の割合は、**NP** では受粉 **3** 週間後まで **92%** 以上であったのに対し、**PA** では受粉 **2** 週間後が **55%**、受粉 **3** 週間後が **22%** と大きく低下した。これらのことは、**PA** では花粉管の伸長抑制により未受精の胚珠が増加したことに起因すると考えられ、花柱基部における花粉管の伸長を抑制する機作の存在が示唆された。

一方、遺伝的な単為結果性の発現は、子房内のオーキシン高濃度と関連が深いことが知られている。そこで、オーキシン濃度と花粉の発芽および花粉管伸長との関係を検討した。その結果、**PA** および **NP** のどちらの花粉も、オーキシン（インドール酢酸）濃度が **0.1 mg/L** 以上で置床 **24** 時間後の発芽率は低下し、花粉管の伸長は抑制された。

### 第3章 植物成長調節物質による単為結果性トマトの種子形成促進

第2章の結果から、**PA** では子房に近い花柱基部の高いオーキシン濃度が、花粉管の伸長を抑制する原因の一つと推定された。そこで、植物成長調節物質を開花前に処理することによって、種子形成を促進させることができるか検討した。

オーキシン作用阻害剤であるパラクロロフェノキシイソ酪酸（**PCIB**）**100 mg/L** を、**PA** の開花 **7** 日前の花房に浸漬処理して開花時に交配したところ、**PA** の着果率や **1** 果重には影響を及ぼさず、有種子果率を無処理の **83%** から **92%** に高め、**1** 果当たりの種

子数を無処理の 13 粒から 74 粒に増加させた。一方、オーキシンはジベレリン (GA) 生合成や GA 情報伝達経路を制御し、活性型 GA の蓄積を誘導することが知られている。そこで、定植後に GA 生合成阻害剤であるパクロボトラゾール (PBZ) を 0, 0.2, 1, 5 および 25 mg/pot 処理し、開花時に振動受粉を行った。その結果、PBZ の施用量が増えるにしたがって有種子果率は増加し、1 mg/pot 以上の処理で 100% となった。1 果当たりの種子数は、0 mg/pot の 12 粒から、1 および 5 mg/pot では、それぞれ 52 粒および 74 粒に増加した。したがって、PCIB 処理および PBZ 処理は、PA の種子形成を促進することが明らかになった。

本研究では、わが国で想定される様々な環境条件下において、PA は安定した着果と果実肥大性を有することを明らかにした。また、PA の普及に必要な採種数増加のために、種子の形成数が少ない原因を探った結果、開花時以降に子房のオーキシン濃度が高くなり、そこに続く花柱基部の高濃度オーキシンが花粉管の伸長を抑制して受精を妨げ、種子形成数が少なくなると推定された。これに対して、開花前の抗オーキシン処理およびオーキシンによって誘導される GA を制御する抗 GA 処理は、ともに PA の種子形成を促進することを明らかにした。これらの処理で得られる採種数は、PA の普及を可能にするレベルにあり、今後、わが国の施設栽培で使われるトマトの品種は PA へ移行するものと考えられる。

## 審査結果の要旨

トマトは、主に加工用として世界的に栽培される生産量の最も多い野菜であり、わが国では主に生食用として施設栽培され、生産量は野菜の中で第 4 位である。施設栽培では、着果と果実の肥大を確保するために、訪花昆虫による受粉や合成オーキシン処理が不可欠である。近年、そのための労力とコストを低減できる単為結果性が注目され、単為結果性遺伝子 *pat-2* の導入により単為結果性品種 (PA) の育成が始まった。その結果、1994 年にわが国で初めての実用的 PA である ‘ラークナファースト’ が、2000 年にはその果実形質を改良した ‘ルネッサンス’ が育成された。しかし、温度、日射量などが季節によって大きく変化するわが国の様々な環境条件における PA の着果および果実肥大特性の詳細は明らかではない。また、PA の F1 採種における種子生産量は、非単為結果性品種 (NP) に比べて著しく少なく、PA の普及を妨げている。そこで本研究では、①様々な環境条件下における PA の着果および果実肥大特性を明らかにし、②種子形成に関与する要因を検討し、③種子形成の促進法を確立しようとした。

① 春、初夏、秋および冬に栽培して環境条件が大きく異なる中で PA の着果が安定

し、果実が肥大するか検討した。その結果、いずれの時季でも **PA** の単為結果性の発現は強く安定し、果実が正常に肥大した。また、**NP** の受精が不良となる日最高気温の平均値が **39.2℃** の高温条件および最低気温の平均値が **5.9℃** の低温条件でも、**PA** の単為結果性の発現は安定し、正常な果実肥大が認められた。高温期の遮光は **PA** の花芽の発育を阻害したものの、正常に発育した花芽では単為結果性が発現し、低温期の遮光は **PA** の花芽の発育に影響を及ぼさず、単為結果性の発現は安定していた。これらの結果から、**PA** は、強すぎる遮光を避けて正常な花芽を形成させれば、著しい高低温条件下でも **NP** と比較して高い生産性を示すことが明らかになった。

② **PA** と **NP** を相互に種子親と花粉親として交配したところ、種子親を **PA** とした場合に種子が形成されにくかった。また、子房径の変化から、**PA** の単為結果性は開花時から発現すると考えられた。交配時期を蕾時、開花時および開花 **2** 日後とした場合、**PA** の有種子果率は開花時に比べて開花 **2** 日後の交配で著しく低下した。受粉後における **PA** 雌ずいの組織観察によれば、**PA** では子房に近づくほど花粉管の伸長が抑制された。子房内の胚珠数は、**PA** と **NP** との間に差はみられなかったが、受粉 **3** 週間後まで正常に発達した胚珠の割合は、**PA** で著しく低下した。花粉の発芽および花粉管の伸長は、オーキシン（インドール酢酸）濃度が高いと抑制された。これらの結果から、**PA** では子房に近い花柱基部の高いオーキシン濃度が花粉管の伸長を抑制して受精を妨げると推定された。

③ 植物成長調節物質の開花前処理によって、種子形成を促進できるか検討した。オーキシン作用阻害剤であるパラクロロフェノキシイソ酪酸（**PCIB**）処理は、**1** 果当たりの種子数を無処理の **13** 粒から **74** 粒に増加させた。また、オーキシンはジベレリン（**GA**）生合成やジベレリン情報伝達経路を制御し、活性型 **GA** の蓄積を誘導することが知られているので、**GA** の生合成阻害剤であるパクロブトラゾール（**PBZ**）で処理したところ、**1** 果当たりの種子数を無処理の **12** 粒から **74** 粒に増加させた。すなわち、**PCIB** と **PBZ** 処理によって **PA** の採種効率が向上することを明らかにした。

以上の結果から、申請者は、**PA** が様々な環境条件下で安定した着果と果実肥大性を有することを明らかにした。また、**PA** の種子形成数が少ない原因は、開花時以降に子房のオーキシン濃度が高くなり、そこに続く花柱基部の高濃度オーキシンが花粉管の伸長を抑制して受精を妨げることによると推定した。これに対して、開花前の抗オーキシン処理およびオーキシンによって誘導される **GA** を制御するとされる抗 **GA** 処理は、ともに **PA** の種子形成を促進して **1** 果当たりの種子数を **PA** の普及が可能なレベルまで向上できることを明らかにした。

本研究は、省力・低コストで安定的なトマト生産を可能にする単為結果性品種の有効性を実証するとともに、その普及を妨げていた低い採種効率の原因を植物形態学および植物生理学的手法によって明らかにして採種効率を実用レベルまで向上させた。この研究成果は、施設栽培トマトの品種が単為結果性品種に移行する契機となり、他の果菜類

にも波及して園芸学ならびに園芸産業に大きく貢献するものである。よって最終試験の結果と併せて、博士(応用生命科学)の学位を授与することを適当と認める。