



イチゴの花ができる仕組み イチゴの持つ特殊な花芽形成機構

黒倉 健 Takeshi KUROKURA

イチゴは栃木県の特産品であり、「とちおとめ」、「とちひめ」、「栃木 i27 号（商標名スカイベリー）」などの品種や、本来端境期とされてきた夏から秋にかけて収穫可能な品種の開発も盛んに行われている。花が咲かなければ果実は収穫できないことから、花が咲く仕組みの解明はイチゴの収穫期を決める重要な要因である。本稿では特にイチゴの花がどのような仕組みで作られるのか、その機構について解説する。

栃木県とイチゴ

栃木県は 2018 年時点でイチゴの生産額が 24 年、収穫量は 51 年連続で日本一であり、「とちおとめ」、「とちひめ」、「栃木 i27 号（商標名スカイベリー：図 1）」などの品種が開発され、県の主要農産物として位置付けられている。

栃木県のイチゴ栽培は戦後の麦類の統制制度廃止や、麻価格の下落などにより、それに代わる換金作物として昭和 27 年に導入されたのが始まりと言われている¹⁾。昭和 30 年代には、収益性が高く、水稻の裏作として栽培できることから面積が急速に広まった。昭和 40 年代には夏の間苗を日光戦場ヶ原などの冷涼地に移動させ、その後低地で定植することで 2 月に収穫を行う高冷地育苗（山上げ栽培）が開発され、収益性が向上した。さらに昭和 60 年代になると代表品種「女峰」と夜冷育苗（夏の夜間に株を冷蔵施設に入れる育苗方法）の組み合わせにより収穫開始時期を 11 月上旬まで早めることが可能となり、さらに収益性が増すこととなった。現在では収穫開始はさらに早まり、また収穫時期が延びることにより半年以上連続して収穫することも可能となっている。

くろくら・たけし
宇都宮大学農学部生物資源科学科 講師
〔経歴〕2010 年 University of Reading（英国）School of Biological Sciences 修了。東京大学農学生命科学研究科特任研究員、University of Helsinki（フィンランド）Department of Agricultural Sciences 博士研究員を経て 13 年より現職。
〔専門〕園芸学。
E-mail: kurokura@cc.utsunomiya-u.ac.jp

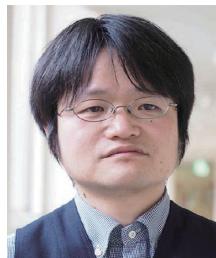


図 1 栃木 i27 号（スカイベリー）の栽培風景

スカイベリーは 2014 年に登録された極めて大果品種で、25 g 以上の果実の割合が約 2/3 を占める。

イチゴとは何者か

普段我々が口にしているイチゴ（栽培種イチゴ）は学名を *Fragaria × ananassa* Duchesne と表し、北米に自生するバージニアイチゴ (*F. virginiana*) と南米に自生するチリイチゴ (*F. chiloensis*) が 18 世紀中ごろにヨーロッパで交雑することにより誕生したとされている²⁾（学名に × が含まれる場合は交雑種であることを示す）。ヨーロッパ人がアメリカ大陸と母国との間を（当時としては）高速な船で往来するようになり、生きた状態の植物がヨーロッパにもたらされた結果の出来事である。すなわち、栽培種イチゴはその誕生のときから近代的な人間活動が関わっている、特殊な存在であることがうかがえる。また、誕生したのが 18 世紀と比較的遅いにもかかわらず、現在では世界中の温帯地域で換

金作物として栽培されており、2019年の世界全体での輸出額は40億米ドルに達する。世界的に見てもイチゴは無視できない存在といえる。

イチゴ本来の旬は初夏

先ほど栽培種イチゴは北米と南米の野生イチゴがヨーロッパで交雑することにより誕生したと述べたが、地続きであるはずのアメリカ大陸ではなぜ交雫が起きなかつたのだろう？その理由は赤道にある。ほとんどの*Fragaria*属植物は温帯原産の上、花芽を形成するのに低温と一定以下の日の長さ（短日）を要する。すなわち赤道地方はイチゴにとって暑すぎて生育できず、仮に生育できたとしても花芽を形成できないために南北の野生イチゴの交雫が起こらなかつたと考えられる。

栽培種イチゴもこれら祖先種の性質を受けつぎ、秋の低温と短日に反応して花芽を付ける。屋外であれば秋の次はより低温の冬であり、花粉を運ぶ昆虫の活動も低下するため、イチゴはできた花芽を直ちに開花させるのではなく、成長を鈍化させる休眠を行うことで冬を越し、春から初夏にかけて開花する生育パターンを示す（図2）。すなわち、イチゴ本来の旬は初夏なのである。

イチゴの花成機構

本来であれば春に咲くはずのイチゴが日本では冬に収穫のピークを迎える。これはいかにして達成されているのであろう。1つの要因は冬に加温ハウスを使うことで休眠を回避し、かつ休眠が浅い品種を使うという、品種開発と栽培法の開発の組み合わせによるところが大きいが、もう1つの要因として花芽の形成が早い品種が開発されてきたことも挙げられる。筆者らは栽培種イチゴの近縁祖先種であるエゾヘビイチゴ（*F. vesca*）を用いてイチゴの花芽形成がどのような分子的機構により制御されているのか解明を試みているので、以降は現在までに判明した機構について紹介する。

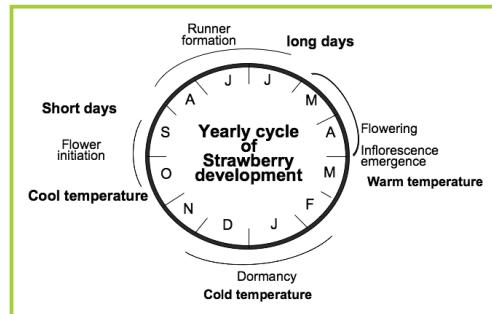


図2 イチゴの生育サイクル

ヨーロッパにおけるイチゴは3月から5月にかけて花が咲き、およそ1月後に果実を収穫する。（Battey et al., 1998³⁾を改変）

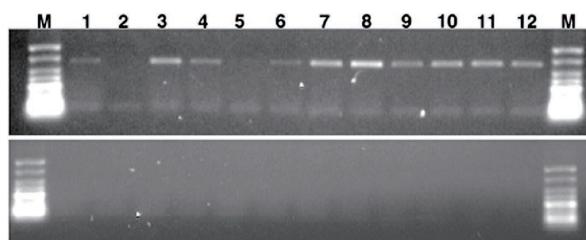


図3 イチゴFTの発現パターン

上段は日が長い条件下での発現、下段は日が短い条件下での発現、上の数字は日の出からの時間（2時間ごと）を示す。上段では白いバンドが見え、発現していることが明らかなのにに対し、下段は発現が見られない。

一般的に植物が花芽を形成する際には誘導物質（花成ホルモン）が必要となる。2006年にイネやシロイヌナズナといった、いわゆるモデル植物を使った研究が行われ、その分子実態がFLOWERING LOCUS T (FT)という170アミノ酸程度からなる小さなタンパク質であることが明らかとなった⁴⁾。FTはその植物にとって花芽を付けるのに適した日の長さになると葉で作られ、実際に花芽が形成される個所（茎頂）まで茎を通じて移動するとされる。ところが、イチゴのFTは花芽を付ける条件であるはずの短日ではなく、花芽を付けない条件であるはずの長日で発現していることが明らかとなった（図3）⁵⁾。

また、日の長さに関係なく花芽を形成する*F. vesca*変異体系統の原因遺伝子の解析から、ほかの植物と異なり、イチゴにおいては花芽の形成を“促進”する物質ではなく、花芽の形成を“抑制”する物質の方が重要



図4 TFL1 遺伝子組換え個体

左の通常個体に対し、遺伝子組み換えにより TFL1 の発現を抑制した右の組換え体では外部の環境によらず花芽を形成する。

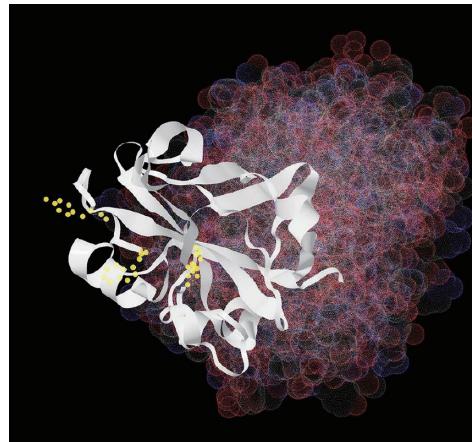


図5 FT タンパク質の構造

結晶構造解析に基づいたモデル植物 FT の構造。黄色は FT の機能をもたらすカギとなるアミノ酸を示す。

な役割を果たしていることを示した（図4）⁶⁾。

この抑制物質は TERMINAL FLOWER 1 (TFL1) といい、FT と非常によく似たタンパク質である。どのくらい似ているのかというと、これらのタンパク質は 14-3-3 および FD と呼ばれる同一のタンパク質と結合することが可能で、さらにモデル植物を用いた研究では、それぞれのタンパク質に含まれるカギとなるアミノ酸を数個入れ替えるだけで互いの機能を入れ替えることができる事が示されているほどである（図5）⁷⁾。

イチゴの TFL1 は花芽を付けない、気温が高く日が長い条件の下で茎頂において発現している。すなわちイチゴは花芽の形成についてアクセルとブレーキを同時に踏んでいるような状態である。なぜこのようなことになっているのか？ 実はいまだに明らかになっていない。1つの可能性としてそれぞれのタンパク質の発現を制御している主な環境因子が FT は日の長さ、TFL1 は気温と異なり、秋の気温低下の進行が日の長さの減少速度よりも早いために、TFL1 の発現の減少が FT のそれよりも早く起き、結果として FT の存在量

が優勢となって花芽が形成されるというモデルを提唱している⁸⁾。もう1つの可能性として FD タンパク質に対する TFL1 と FT の結合能が温度によって異なる可能性も考えられる。

いずれの説もいまだに仮説の域を出ていないため、今後の研究を通じてイチゴの持つ、花成抑制物質と花成促進物質を同時に発現するという稀有な機構の解明をすることで、イチゴの収穫期を延長し、より長い期間イチゴを楽しめる体制作りに貢献したい。

- 1) 栃木県農業試験場, 栃木のイチゴ栽培の歴史, <http://www.pref.tochigi.lg.jp/g61/documents/rekishi.pdf>
- 2) G. F. Darrow, *The strawberry-history, breeding and physiology*, W. Hort. Reinhart and Winston, New York, USA, 1966.
- 3) N. H. Battey et al., in *Genetic and environmental manipulation of horticultural crops*. (eds. K. E. Cockshull et al.,) CABI Publishing, Wallingford, UK, 1998, 111.
- 4) L. Corbesier et al., *Science* 2006, 316, 1030.
- 5) T. Kurokura et al., *J. Exp. Bot.* 2017, 68, 4839.
- 6) E. A. Koskela et al., *Plant Physiol.* 2012, 159, 1043.
- 7) J. H. Ahn et al., *EMBO J.* 2006, 25, 605.
- 8) T. Kurokura et al., *J. Exp. Bot.* 2013, 64, 4131.

© 2020 The Chemical Society of Japan