

ブロッコリー

農研機構野菜花き研究部門

高橋 徳

はじめに

ブロッコリー (*Brassica oleracea* var. *italica*) は、栄養価の高さ、彩りなどから、世界中で広く食されている野菜である。日本でも食卓に欠かせない存在で、2026年には52年ぶりとなる指定野菜への追加も決まった。農林水産省では、1. 根菜類 (ダイコン、ニンジンなど)、2. 葉茎菜類 (キャベツ、ホウレンソウなど)、3. 果菜類 (トマト、ナスなど)、4. 香辛野菜 (ショウガ)、5. 果実的野菜 (スイカ、イチゴなど) と、野菜を大きく5つに区分しており、ブロッコリーはこのうちの2. 葉茎菜類に分類される (農林水産省 2024)。しかし、普段我々が食べている部分は「花蕾」とよばれる花芽が主体である。和名も「芽花椰菜 (メハナヤサイ)」、「緑花椰菜 (ミドリハナヤサイ)」、「木立花椰菜 (キダチハナヤサイ)」と、いずれも花を含んでいるように、「花」を食べる数少ない野菜といえるだろう。

本記事では、そのようなブロッコリーの花の生理的、形態的特徴について、変種であるカリフラワーにも触れながら紹介したい。

ブロッコリーの早晩性と相転換

ブロッコリー品種の早晩性は極早生、早生、中早生、中生、中晩生、晩生、極晩生に分けられる。播種から収穫までの目安は、極早生の80～85日から、極晩生となると180～200日くらいにもなる。ただし、これは各種苗会社によって独自に設定されているものであり、明確かつ統一的な分類基準が存在するわけではない。栽培する地域や作型によっても前後するため、ある会社の晩生品種が別会社の中生品種より早く収穫に至ることも珍しくはない。早晩性は、植物の成長点が茎や葉を作る「栄養成長」の段階から、花を作る「生殖成長」への移行、すなわち「相転換」の起こりやすさと深く関連している。相転換は一定の低温遭遇 (春化) によって引き起こされるが、この低温要求量は品種によって大きな違いがある。菜の花が春に咲き誇るように、通常、アブラナ科植物は春に花を咲かせ、種子の状態を夏を乗り切り、晩夏に発芽、秋から冬にむかって気温が低下する中で成長、春化し、

春に花を咲かせる。相転換に必要な低温要求量が少ない品種は、より早い時期に相転換し、より早く収穫を迎えるため、早生品種となりやすい。逆に、低温要求量が多い品種ほど晩生品種になりやすいということになる。ここで、「なりやすい」としたのは、相転換のタイミングが早くても、例えば花蕾肥大がゆっくりで収穫時期が遅い品種は晩生品種と分類されることもありえるためである。すなわち、ブロッコリーの早晩性というのは、相転換に限らず、さまざまな要因が総合された結果の「栽培期間の長短」によって定められると理解するとよい。

一方で、キャベツ、ハクサイなど葉を食べる野菜は栄養成長段階で収穫する。相転換するということは、いわゆる「とう立ち」が発生してしまった状態で、花に栄養を取られ商品価値を失うことを意味している。したがって、相転換しにくいようにブロッコリーよりずっと低温要求性が強くなっている。キャベツ、ブロッコリーは同じ *B. oleracea* ではあるが、食べる部位が異なるために、相転換に関して求められる形質が異なるというのは興味深い。

ブロッコリーの花の構造

ブロッコリーを含むアブラナ科植物の花序は、「散房花序 (corymbiform)」に分類され、中心から放射状に広がり、周辺部の花芽ほど古く、中心部の花芽ほど新しく作られたものとなっている (Branca 2008)。各花は4枚の花弁をもち、これが十字の形になることから、アブラナ科植物は、かつて、十字花科 (Cruciferae) とも呼ばれていた。我々が食するブロッコリーは、すでに花器官 (がく片、花弁、雄しべ、雌しべ) が分化した、開花直前の蕾が集まったものだが、実際にそれが開花した様子を見たことある人は少ないかもしれない (図-1)。スーパー等で売っているものでも、新鮮であれば茎の断面を水につけておくことで開花することがあるようなので、興味がある方は試してみるといいかもしれない。

それに対して、カリフラワーの花蕾はより緻密な固い花蕾で、蕾のような構造は確認できない。これは花器官が未分化な花序分裂組織 (inflorescence meristem) という段階の細胞塊で形成されているためである。ブロッコリーとカリフラワーの中間



図-1 収穫期のブロッコリー（左）と、開花したブロッコリー（右）

的な性質を示すもの、すなわち花器官の分化が初期まで進んだ段階の花蕾を産出する品種もあり、シシリアン・パープル・カリフラワー型（もしくはケープ・ブロッコリー型）として知られている（Kopら 2003）。ブロッコリーの花蕾形態の方がより野生種に近いことから、ブロッコリーを起源としてカリフラワーが誕生したと考えられており（Nuezら 1999）、DNA多型の解析からもその説が支持されている（Branca 2008）。

ブロッコリー、カリフラワーの花蕾発達に関わる遺伝学的知見

同じアブラナ科のモデル植物のシロイヌナズナでは、*APETALA1* (*API*) は *LEAFY* (*LFY*) 等とともに花芽分裂組織決定遺伝子 (floral meristem identity gene) として機能し、*APETALA2* (*AP2*) とともに ABC モデルの A クラスに属し、がく片と花弁形成に関与していることが知られている (Irish・Sussex 1990; Irish 2017; Mandelら 1992)。そのため *API* 欠損変異体である *apl* の花では、花弁は発生せず、本来がく片がある位置に葉様の器官が形成される等、花器官が正常に分化しない。*CAULIFLOWER* (*CAL*) は *API* と同様に MADS-box 遺伝子に分類されるが、単独の欠損変異体 *cal* は異常な表現型を示さないものの、*API* との 2 重変異体 *apl/cal* では異常花の表現型が促進され、カリフラワー状になることが報告されている (Kempinら 1995)。同グループはカリフラワーの有する *CAL* ホモログ遺伝子 (*BoCAL-a*) の第 5 エキソンに終止コドンが存在し、*BoCAL-a* が機能的でないことも示している。Smith・King (2000) は、野生型の *BoAPI-a*、*BoCAL-a* をホモ接合体で有するブロッコリー系統 (AACC) 及び両遺伝子の欠損型をホモ接合体で有す

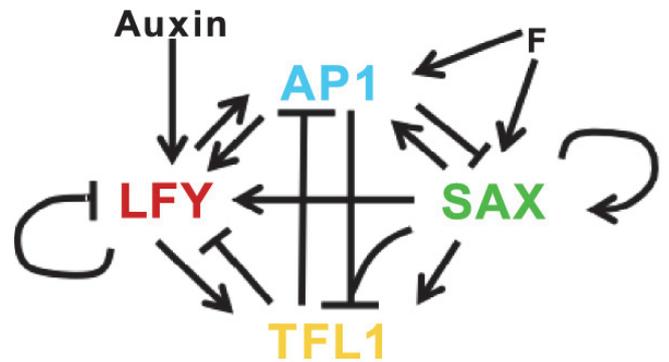


図-2 ブロッコリー、カリフラワー花芽分化の遺伝子制御ネットワークモデル

Auxin: オーキシン, F: *FT* など花成誘導因子, *AP1*: *APETALA1*, *LFY*: *LEAFY*, *TFL1*: *TERMINAL FLOWER 1*, *SAX*: *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS1*, *AGAMOUS-LIKE24*, *XAANTAL2* の 3 つ
Azpeitiaら (2023) Fig.3 より引用

るカリフラワー系統 (aacc) を用いた遺伝学的解析により、両遺伝子の野生型を有する個体 (AACC 及び AaCc) がブロッコリー型、両遺伝子とも欠損型 (aacc) である個体はカリフラワー型、いずれか一方の遺伝子が欠損型 (AaCc 及び aaCC) である個体は中間的な、すなわちシシリアン・パープル・カリフラワー型の表現型を示すことを報告した。これらの結果から、ブロッコリーとカリフラワーの花蕾を特徴付ける遺伝子は *BoAPI-a* 及び *BoCAL-a* であり、それぞれ野生型の系統がブロッコリー、2 重変異体がカリフラワーであると理解されている (Kopら 2003; Labateら 2006)。

Azpeitiaら (2023) が提唱する遺伝子制御ネットワークモデルによると、野生型の花芽原基では、まず *FT* などの花成シグナルが *SOCI*, *AGL24*, *XAANTAL2* (以降、*SAX* と表記) を誘導する (図-2)。続いて *SAX* とオーキシンは *LFY* を誘導し、

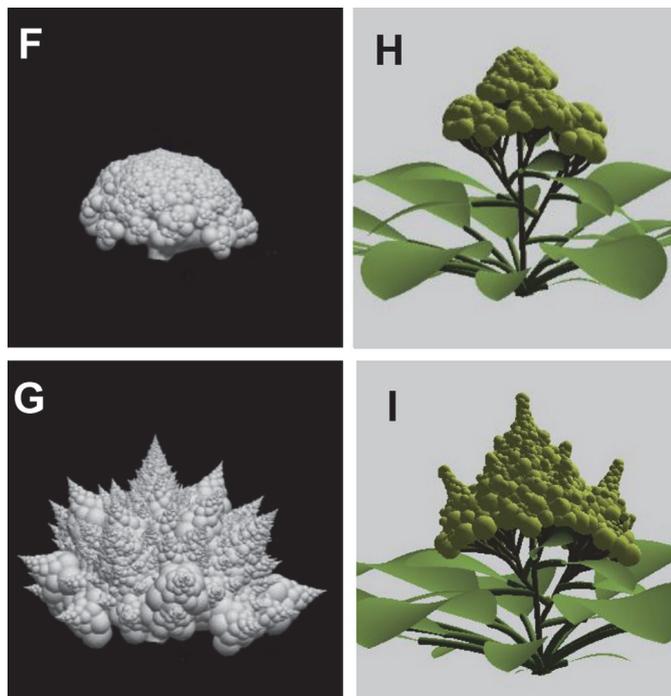


図-3 3D 計算モデルによるカリフラワー様花蕾とロマネスコ様花蕾の発達シミュレーション
Azpeitia ら (2021), Fig.4 より引用

FTと共にAPIを誘導する。APIはLFYに正のフィードバックを与え、SAXを抑制する。TERMINAL FLOWER 1 (TFLI)の発現は、初期はSAXとLFYによって誘導される可能性があるが、後にSAXとAPIによって恒常的に抑制される。APIとLFYの高い発現とTFLIとSAXの抑制が花芽原基の発生を安定させる。一方で、APIを欠失しているカリフラワーでは、APIの正のフィードバックが欠如しているため、LFYの発現が一過的であり、APIによってSAXが抑制されないため、TFLIの発現が継続している。TFLIはLFYを抑制するため、メリステムは花芽原基としてのアイデンティティを失ってしまう。その結果、正常な花芽形成に進むかわりに、再び茎や分枝を作り続けるループに陥ると報告された。同研究グループは、さらに3D計算モデルによって、カリフラワー類の中でもフラクタル構造が美しいロマネスコの花蕾形状が発生するメカニズムを解析し、Science誌で報告している(Azpeitiaら2021)(図-3)。

ブロッコリー花蕾の色合いと形状

緑黄色野菜の代表格でもあるブロッコリーは濃い緑色が好まれる。これはもちろんクロロフィルによるものだが、アントシアンやカロテノイドといった色素も含まれる。カリフラワーでは、これらの色素の有無、濃淡によって様々なカラーバリエーションの品種が存在している(図-4)。一方で、冬の低温遭遇などでアントシアンが発生し赤く色づいてし

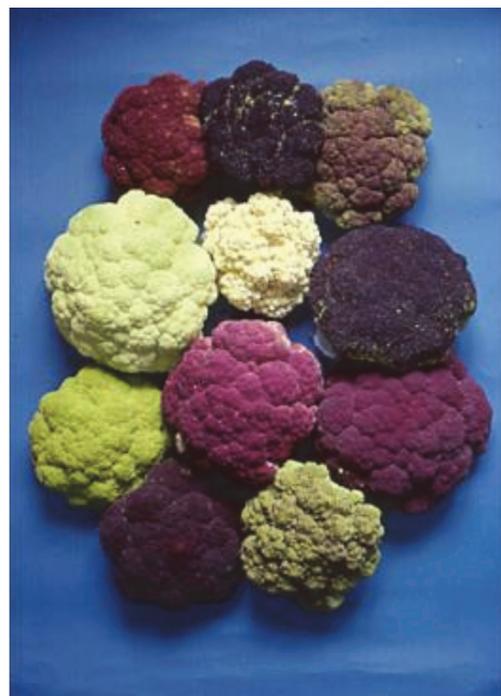


図-4 多様な色合いをもつカリフラワー
Branca (2008), Fig.5 より引用

まったブロッコリーは市場価値が低下する(図-5)。アントシアンが発生しているも、加熱すると鮮やかな緑色に戻るのだが、青果市場は赤みがかかったブロッコリーを嫌う。そのため、アントシアinless(アントシアンフリー)品種という、アントシアンを生成しない品種も多く育成され、普及している。ただし、アントシアinless品種は赤みがかかる心配はない一方で、もともとの緑色がやや薄く、時に薄すぎて商品価値が低下することもある。

花蕾の形状については、近年は「ドーム型」と呼ばれる、丸く盛り上がったものが好まれる。出荷規格については産地によって若干異なるが、花蕾径10~11cmはMサイズ、12~13cmはLサイズ、14cm以上は2Lサイズ、というのがおよそ一般的なブロッコリーの出荷規格で、Lサイズが最も標準的かつ収益性が高い。花蕾の形状が崩れてしまったものや、このサイズに収まらないものは、不整形花蕾や規格外品ということで青果品としては出荷が難しくなる。消費者の立場からすると、やはり、色がきれいで形の整ったものを選んでしまう気持ちもわかるが、1日に1~2cmほど花蕾径が大きくなるブロッコリーを相手に、12~13cmという狭い範囲を逃さず収穫するのは簡単なことではない。スーパーに陳列されているブロッコリーの色や形が揃っているのは、生産者の慎重な品種選定や、きめ細かい収穫・出荷作業の上で成り立っているのだということを知っておくと、普段目にする野菜売り場も、少し違って見えるかもしれない。



図-5 アントシアンが発生しやすい多品種（左）、アントシアンレス品種（中央）、通常の品種（右）
 左の品種は出荷不可。中央の品種は赤みはないが、緑色が薄く、等級が落ちる可能性がある。右の品種は濃い緑色で目立たないが、うっすら赤みがかっており、これも等級が落ちる可能性がある。

引用文献

- Azpeitia, E., Tichtinsky, G., Le Masson, M., Serrano-Mislata, A., Lucas, J., Gregis, V., Gimenez, C., Prunet, N., Farcot, E., Kater, M., Bradley, D., Madueño, M., Godin C. & Parcy, F. 2021. Cauliflower fractal forms arise from perturbations of floral gene networks. *Science*, 373(6551), 192-197.
- Asperities, E., Parcy, F., & Godin, C. 2023. Cauliflowers or how the perseverance of a plant to make flowers produces an amazing fractal structure. *Comptes Rendus. Biologies*, 346(G1), 75-83.
- Branca, F. 2008. Cauliflower and broccoli. In *Vegetables I*: 151-186. Springer, New York, NY.
- Irish, V. F. and Sussex, I. M. 1990. Function of the *apetala-1* gene during *Arabidopsis* floral development. *Plant Cell*. 2, 741-753.
- Irish, V. 2017. The ABC model of floral development. *Curr. Biol*. 27, R887-R890.
- Kempin, S. A., Savidge, B. and Yanofsky, M. F. 1995. Molecular basis of the cauliflower phenotype in *Arabidopsis*. *Science*. 267, 522-525.
- Kop, E. P., Teakle, G. R., McClenaghan, E. R., Lynn, J. R. and King, G. J. 2003. Genetic analysis of the bracting trait in cauliflower and broccoli. *Plant Sci*. 164, 803-808.
- Labate, J. A., Robertson, L. D., Baldo, A. M. and Björkman, T. 2006. Inflorescence identity gene alleles are poor predictors of inflorescence type in broccoli and cauliflower. *J. Am. Soc. Hortic. Sci*. 131, 667-673.
- Mandel, M. A., Gustafson-Brown, C., Savidge, B. and Yanofsky, M. F. 1992. Molecular characterization of the *Arabidopsis* floral homeotic gene *APETALA1*. *Nature*. 360, 273-277.
- 農林水産省, 2024. <https://www.maff.go.jp/j/heya/sodan/1205/05a.html>
- Nuez, F., Gomez Campo, C., Fernandez de Cordova, P., Soler, S. and Valcarcel, J. V. 1999. Collection of cauliflower and broccoli seeds. *Monografías INIA. Agrícola (España)*.
- Smith, L. B. and King, G. J. 2000. The distribution of BoCAL-a alleles in *Brassica oleracea* is consistent with a genetic model for curd development and domestication of the cauliflower. *Mol. Breeding*. 6, 603-613.