

ハナスベリヒユの花の開閉とトランスクリプトーム解析

東京大学大学院農学生命科学研究科
名誉教授
柴田 道夫

1. ハナスベリヒユとは？

ハナスベリヒユ (*Portulaca umbraticola*) が含まれる *Portulaca* 属植物は熱帯、亜熱帯を中心に世界中に約 100 種が分布するとされている (Ocampo and Columbus 2012)。同属のマツバボタン (*P. grandiflora*) に「ヒデリソウ (日照り草)」や「ツメキリソウ (爪切り草)」といった別名があるように、ハナスベリヒユも真夏の強光、高温、乾燥条件下でも生育できる強健な性質を有しており、爪で茎の先を切って土に挿すだけで簡単に発根できる。このような *Portulaca* 属の特性は、 C_4 植物であることに加え、極端な乾燥条件下においては CAM 植物に変化できることが関係している。また花の寿命が一日しかない一日花であるにもかかわらず、毎日次々と花を咲かせ続けることから、花壇用苗物としての適性も有している。松のような細い葉をもつマツバボタンに対し、へら形の葉をもつハナスベリヒユは、より生育が旺盛で花壇の被覆性に優れており、近年、夏場の花壇用としての利用が進んできてい



図-1 ハナスベリヒユ (左) とスベリヒユ (右)

る (図-1)。

ハナスベリヒユは、我が国では当初、スベリヒユ (*P. oleracea*) (柴田 1984) あるいはその変種 (柴田 1989) やマツバボタンとスベリヒユとの雑種 (Skirvin *et al.* 1982) などと記載されていた。1984 年出版の花卉園芸大事典 (養賢堂) では、八重複色品種が図版で示され、学名としては *P. oleracea* var. *granatus* が与えられ、また、1989 年出版の園芸植物大事典 (小学館) では、学名は *P. oleracea* var. *sativa* とされ、「1982 年にアメリカで発売の観賞用のワイルドファイヤーは、花径 2.5cm の一重咲きで、黄、桃、鮭肉などの花色をもち 70cm に広がるという。これとは別に八重と一重咲きで結実せず、芽増殖する園芸品種もある。」と記載されている。筆者は 1990 年頃にハナスベリヒユの正体を明らかにするために、我が国に普及しつつあった栄養繁殖系の 11 種類の一重および八重系統の染色体数を調べたところ、すべてが $2n=18$ の二倍体であり、少なくとも六倍体とされるスベリヒユではないことを確認できたものの種名については依然不明のまま

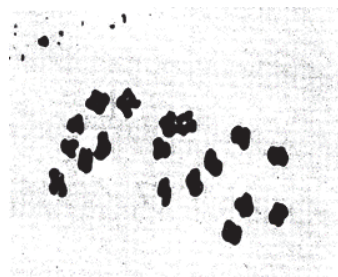


図-2 ハナスベリヒユの染色体 (白一重系統, $2n=18$, 柴田 1991)

あった (図-2, 柴田 1991)。

2012 年以降に改めてハナスベリヒユの品種・系統を収集し直すとともに、その学名について調べ直してみたところ、アメリカのノースカロライナ大学の Matthews (1992) がアメリカ南西部に分布する *P. umbraticola* およびその 2 つの変種について記載しており、二倍体の *P. umbraticola* については 1823 年に初めて南米のベネズエラで報告された種と同一であるとの報告があった。その文献の中で、1982 ~ 83 年に種苗会社の Pan American 社により、白色、黄色、オレンジ色、珊瑚色、赤色で、それぞれの色の濃淡の変異をもつ種子繁殖性の園芸品種 'Wildfire Mixed' が導入されたとの前述の園芸植物大事典とほぼ同様の記載があった。また、Matthews は *Flora of North America* (2003) において、*P. umbraticola* は朔果に翼がある点および種子の星形の表面突起の形が異なる点で、スベリヒユやマツバボタンと区別できることを報告していた。そこで、筆者は収集した品種・系統を調べたところ、すべて翼がある朔果を有していること (図-3)、また、多くの品種・系統を栽培する中、偶発的に結実して得られた種子の表面構造を調べたところ、尖った星形の突起構造を示し、スベリヒユの丸みを帯びた星形の突起構造とは明らかに異なることを確認した (図-4)。さらに、2012 年には Ocampo と Columbus が *Portulaca* 属植物に関する分子系統および染色体の進化について報告してお



図-3 ハナスベリヒユに特徴的な朔果の翼
(柴田・間 2013)

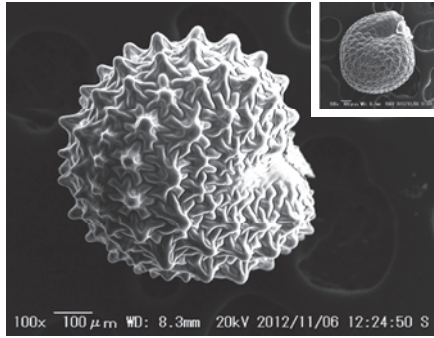


図-4 ハナスベリヒユに特徴的な種子表面の
星状突起 (右上はスベリヒユの種子表面)
柴田・間 2013

り、その中で *Portulaca* 属は African-Asian, Australian, Oleracea, Umbraticola および Pilosa の 5 つの clade に分かれ、ハナスベリヒユは Oleracea clade に属するスベリヒユとも、Pilosa clade に属するマツバボタンとも異なる植物であることが判明した。以上のようなことから、筆者はハナスベリヒユの学名は *P.umbraticola* Kunth とすることが妥当であることを 2013 年の平成 25 年度園芸学会春季大会で示した。なお、ハナスベリヒユは通称名で正式な和名ではなく、正確には「いわゆるハナスベリヒユ」と記載すべきであるが、本稿では通称名を使用させていただく。

2. 我が国で進められたハナスベリヒユの品種改良

ハナスベリヒユについては当初我が国への導入経過が明らかでなかった。最初に普及が進んださまざまな花色の一重品種は、ほとんど結実せず挿し芽繁殖されていたが、まれに花色変異が出現することから枝変わりによるものではないかと推測された。また、文献に登場する ‘Wildfire Mixed’ は種子繁殖性品種で、かつ花径が 2.5cm あまりとの記載から、やや大輪である栄養繁殖性品種とは異なると考えられた。その後、これらの栄養繁殖性品種は肥土邦彦氏が 1983 年にドイツ経由

で日本に導入したこと（これらの育成経過は依然不明のまま）、肥土氏の導入した材料を元に鹿児島県の育種家、松木園裕美氏が改良を進め、ゆうびシリーズと名付けた大輪、複色、八重、葉の斑入りなどの多くの新品種が育成され、我が国におけるハナスベリヒユの育種が進んだことが明らかになってきた。筆者は肥土氏による導入品種、松木園氏育成の新品種を中心に、フローサイトメーターを用いて倍数性を調べた結果、ほとんどの品種は二倍体と判定されたのに対し、松木園氏育成の大輪の品種の中に三倍体、四倍体が見いだされた (マグヴラ 2013)。松木園氏により倍数性育種が進められたことも明らかになった。なお、本報告の中で二倍体のハナスベリヒユよりも六倍体とされるスベリヒユの核 DNA 量がやや小さかったことから、ハナスベリヒユとスベリヒユが全く別の植物種であることが改めて確認されている。松木園氏育成の品種については品種登録はされていないが、現在、農林水産省の品種登録のページでみると、植物名スベリヒユとしてこれまでの 35 品種の登録および出願 (令和 3 年 8 月 15 日現在) がなされており、近年品種育成がさかんに行われていることが理解できる。

3. ハナスベリヒユの花の開閉

ハナスベリヒユは早朝に開花し、午後になると閉花する一日花である。花壇用花きとして優れているハナスベリヒユではあるが、マツバボタンが正午近くになると花を閉じ始めることから eleven o'clock (11 時) と呼ばれているように、同様に夕方まで咲き続けてくれない点は花壇苗として大きな欠点となっている。1990 年ころ、農林水産省野菜・茶業試験場の須藤憲一氏はハナスベリヒユが主に訪花昆虫による受粉のために閉花するのではと考え、ハナスベリヒユの花壇を防虫網で覆い昆虫の訪花を防いだところ、夕方まで咲き続けることを見いだした。次いで、Ichimura と Suto (1992) はハナスベリヒユの花がエチレン感受性であり、授粉やおしべへの刺激が閉花時間に大きく影響することを報告し、さらにハナスベリヒユの開花には光と温度が不可欠であり、十分に花卉が展開するには光照射と 25°C 以上の高温が必要なことを明らかにした。

2012 年我が国の種苗会社サカタのタネから、夕方まで咲き続ける新品種サンちゅらかシリーズが発売された (菅野 2012)。ハナスベリヒユとしては画期的な初めての終日開花性品種の出現である。図-5 に筆者らが実際に

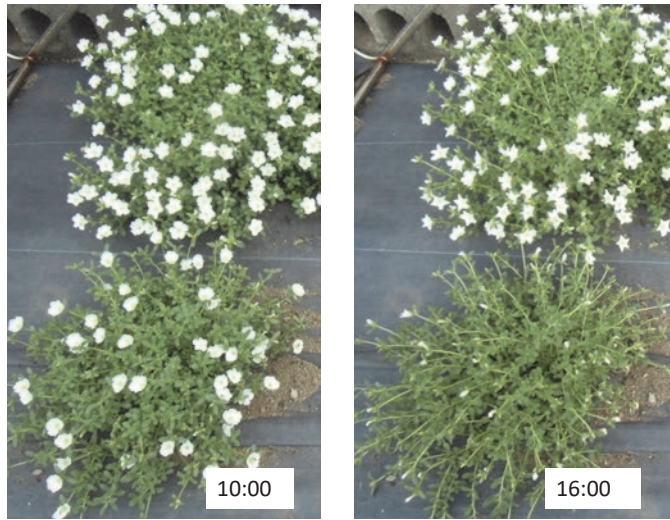


図-5 従来系統と終日開花性品種の相違
(上はサンちゅらかホホワイト、下は一重白)

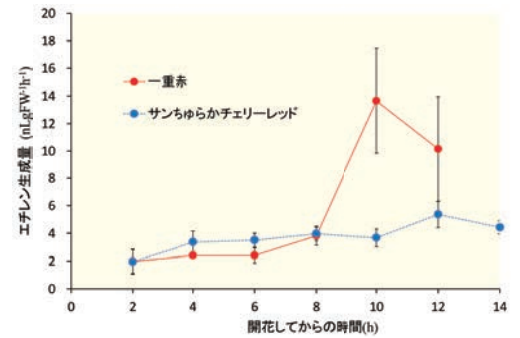


図-6 ハナスベリヒユの花からのエチレン生成 (●: 在来系統, ●: 終日開花性品種)

傾向があることが観察される。このことは光周性がハナスベリヒユの開花リズムに関わっていることを示唆していると考えられた。

これまでにハナスベリヒユのような花壇用花きでは積極的な開花調節はほとんど行われていない。しかし、開花株を一旦適切な日長下で管理した上でタイミングよく光照射および昇温を行うことで、ハナスベリヒユを夕方や夜間などの任意の時刻に咲かせることができる。特殊な利用方法であるが、イベントなどで活用できる可能性がある。

4. ハナスベリヒユのトランスクリプトーム解析と開花および閉花関連遺伝子の発現解析

シロイヌナズナではエチレン関連遺伝子や開花関連遺伝子の解析が進んでいるものの、ハナスベリヒユについてはゲノム情報がほとんど整備されていない。イギリスのキュー植物園が提供している植物ゲノムデータベース (Leitch *et al.* 2019) によれば、スベリヒユのゲノムサイズがシロイヌナズナのほぼ10倍であることがわかる。前述したように二倍体であるハナスベリヒユは六倍体であるスベリヒユよりもやや大きなゲノムサイズであると推測されることからおよそ1Gb程度と思われる。

筆者らはこの度ハナスベリヒユとし

サンちゅらか品種と在来品種とを比較栽培した例を示したが、在来品種では16時には完全に花が閉じてしまっているものの、サンちゅらか系品種では咲き続けている様子が理解できる。筆者らはこの違いについて詳細に調べたところ、サンちゅらか系品種は在来品種と比べて開花してから閉花するまでの時間が明らかに長く、花糸の切除や受粉刺激によって閉花は早まるものの在来品種よりは長く咲き続けることが明らかになった。また、自然老化時のエチレン生成についても、サンちゅらか系品種ではエチレン生成が遅れて起こりかつ少量であることがわかった (図-6 Maguvu *et al.* 2016)。従来品種に比べて約3倍の優れた花持ち性を有するカーネーション新品種においては、花弁老化時の雌蕊および花弁からエチレン生成がほとんど起こらないとの報告があり (小野崎ら 2006)、一日花であるハナスベリヒユにおいても同様に花弁老化時にエチレン生成が抑えられることにより閉花時間が遅くなっている可能性が考えられた。

一方、前述したようにハナスベリヒユの開花速度には光と温度が関わっていることが報告されているが、毎朝ほぼ同調して起こる開花リズムを制御す

る内的要因についてはほとんど知見がなかった。筆者らは、タイムラプス撮影の手法を用いて、鉢栽培したハナスベリヒユの株全体の開花リズムに及ぼす光周期および光質の影響を調べた。その結果、24時間連続した白色光の照射条件下では、開花は急速に起こり、ほとんどの花が満開となったのに対して、連続暗期条件下では、開花初期までは光照射下と同様に進行したものの、その後の開花の進行はゆっくりと進み、ほとんどの花が満開には達しなかった (図-7 A)。一方、連続暗期条件下では約24時間周期の開花リズムが3日間にわたり観察され、鉢内における開花は強く同調していた。対照的に、連続した白色光および赤色光照射下では、2日間にわたり21~22時間周期の弱い開花リズムが観察されたが、3日目になると開花リズムはほぼ失われた。また、異なる日長条件下 (20, 16, 12, 8 および 4 時間) では、明期の時間が長くなるにつれ開花時刻が早まる傾向が認められた (図-7 B)。野外での開花状況をみると、曇天下では満開には至らずに閉花時間が遅くなる傾向があること、また、秋になって日長時間が短くなると開花時間が遅くなり、その結果、閉花時間も遅くなる

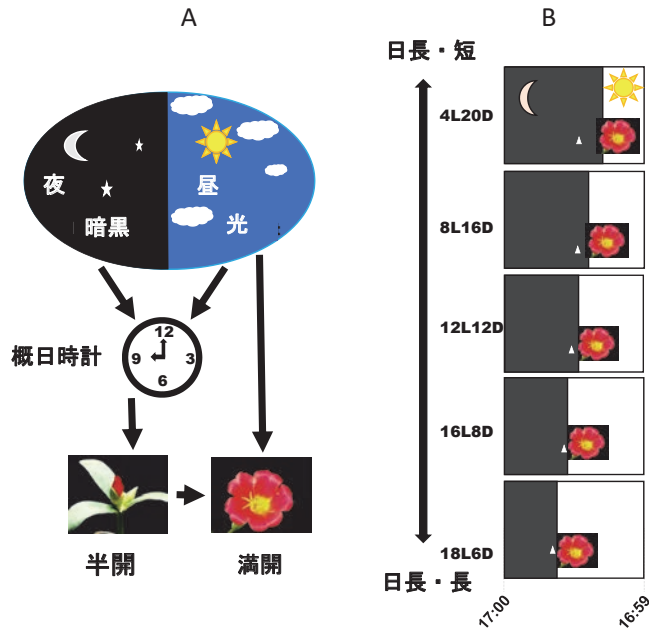


図-7 ハナスベリヒユの開花への光の関わり
(A: 半開および満開の必要条件, B: 日長の影響)

短い品種はより高くかつ早いタイミングで発現していたことから、図-6に示した内生エチレンの生成の相違を反映する結果を示した(図-8)。一方、概日時計の中心振動体を構成する遺伝子の発現解析から、*PuLHY*(朝方に発現)と*PuTOC1*(夕方に発現)がシロイヌナズナや他の植物種と同様に相互の概日発現制御を受けていることが示唆された(図-9)。以上のようにトランスクリプトーム解析は、ハナスベリヒユにおける開花特性の分子基盤を理解する上で、最初のステップを提供することができたものと考えられる。

なお、ハナスベリヒユは植物体がコンパクトで、交配から種子を得るまではほぼ1ヶ月、種子から開花まではほぼ2ヶ月という比較的短期間で生育開花に至るので、年間数世代を進めることが可能であり、諸特性の遺伝解析が容易である。また、ハナスベリヒユはナデシコ目スベリヒユ科に属し、植物色素としてベタレインを蓄積することから機能性研究においても注目を集めている。他の植物色素のアントシアニンやカロテノイドと比較するとベタレインによる知見は乏しいが、今

で最も一般的と考えられる栄養繁殖性品種である赤一重を材料とし、花の開閉に関与する遺伝子のトランスクリプトーム解析を行った(Maguvu *et al.* 2021)。開花関連遺伝子の解析を目的に朝晩の葉におけるRNAを抽出、また、エチレン関連遺伝子の解析を目的に満開時および閉花開始時の花におけるRNAを抽出し、次世代シーケンサー(Illumina社 HiSeq4000)によりRNA-seq解析を行った。その結果、シーケンス解析により22.15Gbの塩基配列を取得、*de novo*アセンブリの結果、68,928個のunigeneと43,880のCDSを取得することができた。10,784のunigene上に13,603のSSRを検出できたほか、1,444の転写因子の存在が予測できている。ハナスベリヒユと同じくナデシコ目に含まれるカーネーションでは既に全ゲノム解読が報告されており、ゲノムサイズが613Mb、予測遺伝子が43,266とされているので、カーネーションと同等かそれ以上の遺伝子を有しているものと推測される(Yagi *et al.* 2014)。

さらに、花卉老化や開花リズムに関連する遺伝子の探索を行った結果、シロイヌナズナで同定されているエチレン生合成、受容体、および情報伝達関連遺伝子、ならびに概日時計関連遺伝子の大部分を同定することができた(表-1)。概日時計関連遺伝子として、*ZTL*について2種類の遺伝子が同定された点がシロイヌナズナと異なっているが、これは同じナデシコ目に属し多肉植物であるマツバギクと同様である点は興味深い。エチレン生合成系の*PuACSI*(ACC合成酵素遺伝子)と*PuACO2*(ACC酸化酵素遺伝子)の2種類のエチレン生合成系遺伝子について花持ち性の異なる2品種における発現動態を調べたところ、両遺伝子ともに花持ち性の長い品種と比較して、

表-1 ハナスベリヒユで同定された開花・閉花関連遺伝子

関連遺伝子群	ハナスベリヒユ同定された遺伝子
エチレン関連遺伝子 (生合成系、感受性関連、情報伝達系)	<i>PuACSI</i> (2), <i>PuACO</i> (2), <i>PuETR1</i> , <i>PuETR2</i> , <i>PuERS1</i> , <i>PuEIN4</i> , <i>PuRTE</i> , <i>PuCTR</i> (3), <i>PuEIN2</i> , <i>PuEBF1/2</i> (3), <i>PuEIN3</i> , <i>PuEIL1</i> , <i>PuERF</i> (2)
概日時計関連遺伝子	<i>PuLHY</i> , <i>PuCCA1</i> , <i>PuTOC1</i> , <i>PuPRR5</i> (2), <i>PuPRR7</i> , <i>PuPRR9</i> , <i>PuGI</i> , <i>PuRVE4/8</i> , <i>PuLUX</i> , <i>PuELF3</i> , <i>PuELF4</i> , <i>PuZTL</i> (2), <i>PuFKF1</i> (2)

括弧内の数字は同定遺伝子数

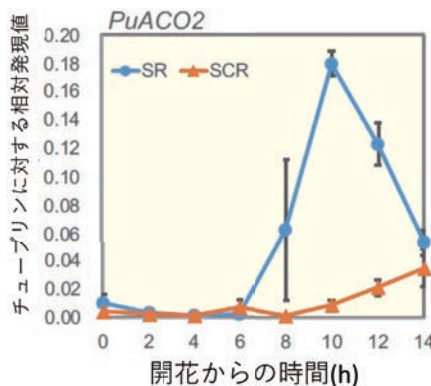
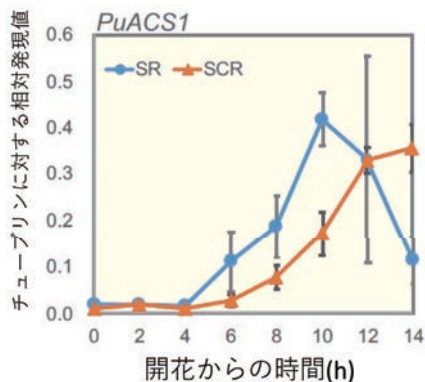


図-8 ハナスベリヒコの花におけるエチレン生合成系遺伝子の発現 (*PuACS1*: ACC 合成酵素遺伝子, *PuACO2*: ACC 酸化酵素遺伝子, SR (一重赤): 従来系統、SCR (サンちゅらかチェリーレッド: 終日開花性品種)

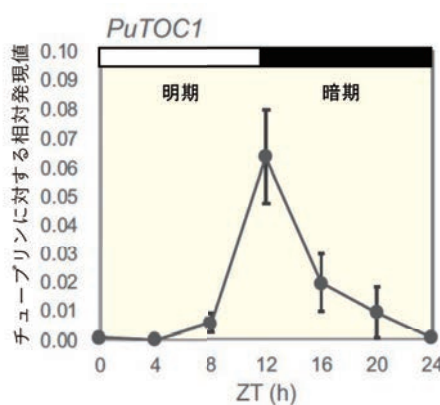
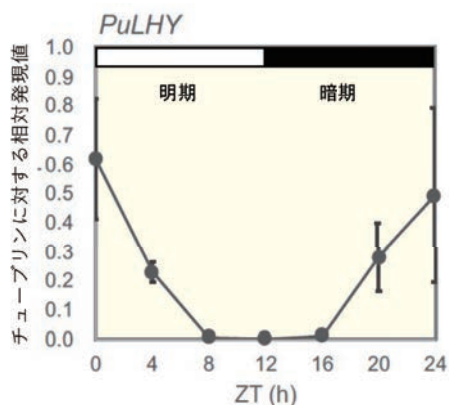


図-9 ハナスベリヒコの概日時計関連遺伝子の発現の日周変動 (*PuLHY*: 夜に発現が高まる遺伝子, *PuTOC1*: 昼に発現が高まる遺伝子)

後、トランスクリプトーム解析によりベタレイン生合成系に関する情報も整う可能性がある。最初に述べたように、ハナスベリヒコは真夏の強光、高温、乾燥条件下でも生育できる強健な性質を有しており、急速に進む気候温暖化に対応した観賞植物の開発研究にも役立つ可能性がある。今後、ハナスベリヒコを対象として分子遺伝学、生物学および生理学的研究が進展していくことを期待したい。

謝辞

本稿の作成にあたり、東京大学大学院農学生命科学研究科園芸学研究室の樋口洋平准教授に貴重な助言をいただきました。この場を借りて御礼申し上げます。

引用文献

- 肥土邦彦 2007. ポーチュラカが今また熱い NHK テレビテキスト 趣味の園芸 7月号, 50-51.
- Ichimura, K. and K. Suto 1998. Environmental factors controlling flower opening and closing in a *Portulaca* hybrid. *Ann.Bot.* 82, 67-70.
- 菅野政夫 2012. 特集 閉じない花を求めて. 園芸通信 4月号.
- Leitch, I.J. *et al.* 2019. Plant DNA C-values Database. <https://cvalues.science.kew.org/>
- Maguvu T.E. *et al.* 2016. Difference in flower longevity and endogenous ethylene production of *Portulaca umbraticola* cultivars. *The Horticulture Journal* 85, 70-75.
- Maguvu T.E. *et al.* 2018. Effect of different photoperiods on flower opening time in *Portulaca umbraticola*. *The Horticulture Journal* 87, 124-131.
- Maguvu, T.E. *et al.* 2020. *De novo* whole

transcriptome analysis of wingpod purslane, *Portulaca umbraticola*, and its application to the discovery of genes related to flower senescence and opening rhythm. *The Horticulture Journal* 90, 97-107.

マグバ・タワンダ・エリアスら 2013. ハナスベリヒコ品種の核DNA量および倍数性. 園芸学研究 12(別1), 436.

Matthews, J.F. 2003. *Portulaca*. *Flora of North America* 4, 496-501.

Matthews, J.F. *et al.* 1992. *Portulaca umbraticola* Kunth (Portulacaceae) in the United States. *Castanea* 57, 202-208.

Ocampo, G. and J.T. Columbus 2012. Molecular phylogenetics, historical biogeography, and chromosome number evolution of *Portulaca* (Portulacaceae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 63, 97-112.

小野崎隆ら 2006. 花持ち性の優れたカーネーション農林1号‘ミラクルルージュ’および同2号‘ミラクルシンフォニー’の育成経過とその特性. 花き研究所研究報告 5, 1-16.

柴田道夫 1991. いわゆるハナスベリヒコの染色体数について 園芸学会雑誌 60(別1), 410-411.

柴田道夫・間竜太郎 2013. ハナスベリヒコの学名について. 園芸学研究 12(別1), 215.

柴田義明 1984. ポーチュラカ・オレラケア. 花卉園芸大事典, p.711(図版 p.190). 養賢堂, 東京.

柴田義明 1989. ポーチュラカ. 園芸植物大事典, pp.451-452. 小学館, 東京.

Skirvin, R.M. *et al.* 1982. Natural and tissue culture-induced variation in *Portulaca* hybrid. -In variability in plants regenerated from tissue culture (ed. Earle E.D. and Demartly Y.). pp.245-267. Praeger Publishers, New York, NY.

Yagi, M. *et al.* 2014. Sequence analysis of the genome of carnation (*Dianthus caryophyllus* L.). *DNA Res.* doi:10.1093/dnares/dst053