

NBRP 広義キク属: キク属モデル系統の開発と植物多様性研究への展開

中野道治, 増田優, 谷口研至, 草場信
広島大学大学院統合生命科学研究科附属植物遺伝子保管実験施設
〒739-8526 広島県東広島市鏡山 1-4-3

Michiharu Nakano, Yu Masuda, Kenji Taniguchi, Makoto Kusaba

NBRP *Chrysanthemum*: Development of the model strain in the genus *Chrysanthemum* and contribution to the plant diversity research

Keywords: Asteraceae, *Chrysanthemum*, Model strain

Graduate school of Integrated Sciences for Life, Hiroshima University

1-4-3, Kagamiyama, Higashi-Hiroshima, 739-8526

DOI: 10.24480/bsj-review.10c6.00166

1. はじめに

栽培ギク (*Chrysanthemum morifolium*) は日本の花き生産において、切り花類の産出額の約 30%を占める最も重要な植物種である (平成 28 年花木等生産状況調査)。多様な花の色, 形から, 日本及び海外で観賞用として広く栽培されている。栽培ギクは日本・中国等に自生するキク属野生種が交雑することで成立したと考えられている。NBRP 広義キク属では, 日本を中心とした東アジア地域よりキク属野生種及びキク属近縁種を収集すると共に実験系統を開発し, 研究材料として提供している。本総説では NBRP 広義キク属のリソースについて紹介すると共に, 植物多様性研究への展望をまとめた。

2. NBRP 広義キク属のコレクション

広島大学では長年にわたってキク属を用いた研究が行われてきたが, その歴史は 1929 年に着任した下斗米直昌教授までさかのぼる。野生ギクを中心とした細胞遺伝学研究が取り組まれる中で, 多様な野生ギク遺伝資源が収集された。附属植物遺伝子保管実験施設 (当施設) は, 収集された遺伝資源を元に NBRP 広義キク属の中核機関として活動している。

当施設は, 野生ギク遺伝資源保存機関として国内外で最大であり, 同様の施設は世界に類を見ない。当プロジェクトの「広義キク属」という名称は広島大学でキク属の細胞遺伝学研究が始められた当初から Linne (1753) によって命名されたキク属 (*Chrysanthemum*) を研究対象としてきたことに基づく。キク属の分類は北村によって確立されたが (Kitamura 1940), キク属の属名はその後に *Dendranthema* へと変更され, ここで定義された *Dendranthema* 属に対して再び *Chrysanthemum* の属名が与えられるという変遷を経た。再整理された *Chrysanthemum* 属については, Ohashi & Yonekura (2004) にまとめられている。「NBRP 広義キク属」では再整理されたキク属に加えて, Linne の分類によりキク属に含まれていたキク連 (*Anthemideae*) に分類される植物の収集・保存・提供を行っているため, 広義キク属という名称を用いている。

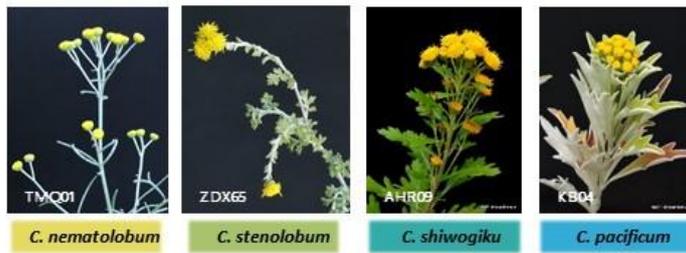
広義キク属リソースの分類に関して、北村による分類 (Kitamura 1940) に細胞遺伝学的な観点を加えた中田らの分類 (Nakata et al. 1987) を採用している。当施設で保有する遺伝資源のうち、キク属の野生系統 (自生地から採取してきた株または種子に由来するもの) を示す (表 1, 図 1 及びホームページ (<http://shigen.nig.ac.jp/chrysanthemum/>) を参照)。現在、日本国内に自生するキク属については、*C. rupestre* (イワインチン) と *C. pallasianum* (オオイワインチン) を除く全ての種を保有しており、中国、韓国、台湾に自生するキク属種についても保有している。またキク属以外にもノコギリソウ属 (*Achillea*)、ヨモギ属 (*Artemisia*)、ミコシギク属 (*Leucanthemella*)、ハマギク属 (*Nipponanthemum*)、ヨモギキク属 (*Tanacetum*) 等のキク属に近縁の種を保有している。またキク連には含まれないが、古くから細胞遺伝学研究に用いられてきた少染色体種の *Crepis capillaris* ($2n=6$)、*Xanthisma gracile* (*Haplopappus gracilis*) ($2n=4$) も保有している。これらの野生系統に加えて、人為交雑等により作製した実験系統も提供している。

表 1 NBRP 広義キク属で保有するキク属野生種

種名 (和名)	倍数性	採集国
<u>Ajania 群(無舌状花)</u>		
<i>C. nematolobum</i>	2x	C
<i>C. potaninii</i>	2x	C
<i>C. stenolobum</i>	4x	C
<i>C. glabriusculum</i>	6x	C
<i>C. shiwogiku</i> (シオギク)	8x	J
<i>C. pacificum</i> (イソギク)	10x	J
<u>Indicum 群(黄色舌状花)</u>		
<i>C. seticuspe</i> (キクタニギク)	2x	J
<i>C. lavandulifolium</i> (ホソバアブラギク)	2x	C
<i>C. nankingense</i>	2x	C
<i>C. indicum</i>	2x	C
<i>C. potentilloides</i>	4x	C
<i>C. indicum</i> (シマカンギク)	4x, 6x	JC
<u>Makinoi 群(白色舌状花)</u>		
<i>C. makinoi</i> (リュウノウギク)	2x	J
<i>C. rhombifolium</i>	2x	C
<i>C. horaimontanum</i>	2x	T
<i>C. wakasaense</i> (ワカワハマギク)	4x	J
<i>C. yoshinaganthum</i> (ナカガワノギク)	4x	J
<i>C. japonense</i> (ノジギク)	6x	J
<i>C. vestitum</i> (ウラゲノギク)	6x	C
<i>C. morii</i> (モリギク)	8x	T
<i>C. ornatum</i> (サツマノギク)	8x	J
<i>C. crissum</i> (オオシマノジギク)	10x	J
<u>Zawadskii 群(白色舌状花)</u>		
<i>C. chanetii</i>	2x, 4x	C
<i>C. zawadskii</i> (イワギク)	4x, 6x	JCKR
<i>C. zawadskii</i> ssp. <i>latilobum</i> (チヨウセンノギク)	6x	JK
<i>C. maximowiczii</i>	6x	C
<i>C. weyrichii</i> (ピレオギク)	8x	JR
<i>C. coreanum</i>	8x	K
<i>C. yezoense</i> (コハマギク)	10x	J

J: 日本, C: 中国, K: 韓国, R: ロシア, T: 台湾。命名者は <http://shigen.nig.ac.jp/chrysanthemum/> に記載している。

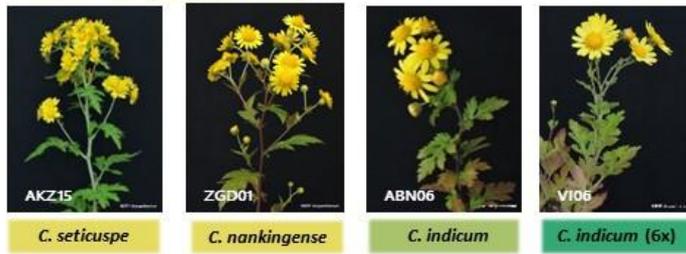
Ajania群(無舌状花)



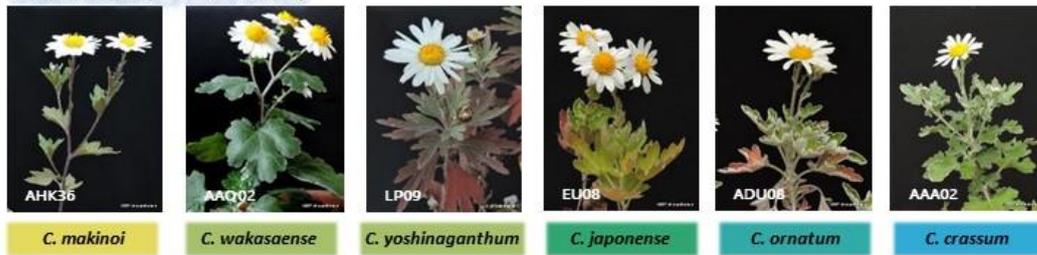
倍数性

- 2x
- 4x
- 6x
- 8x
- 10x

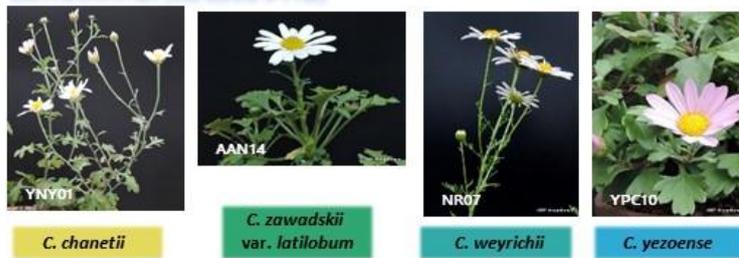
Indicum群(黄色舌状花)



Makinoi群(白色舌状花)



Zawadskii群(白色舌状花)



キク属以外

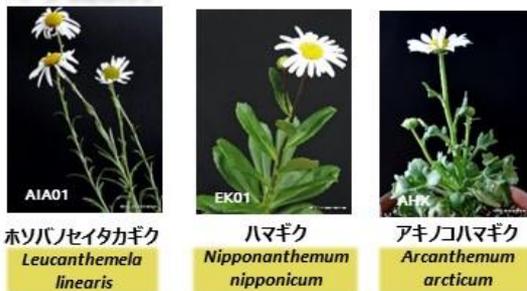


図1 NBRP 広義キク属が保有する野生系統

3. キク属植物の多様性

栽培ギクの起源に関しては諸説あるものの、いずれの説においても東アジア地域の野生種間の交雑により成立したとされる（北村 1948, 谷口 2013）。一方、日本を含めた東アジア地域には様々なキク属野生種が分布している。キク科は小花が集合した頭状花序を有することが特徴であるが、キク属の頭状花序は、両性花で花弁が短く放射相称の筒状花、雌性花で長い花弁を持つ左右相称の舌状花から構成される。キク属はこの頭状花序の形態と花色により、舌状花を持たない *Ajania* 群、黄色舌状花を持つ *Indicum* 群、白色舌状花を持つ *Makinoi* 群、さらに白色舌状花を持ちロゼット性の強い *Zawadskii* 群の4群に区分される（田中・下斗米 1978, 谷口 2013, 表1・図1）。

キク属の特徴の一つは倍数性進化が顕著なことである。それぞれの分類群において二倍体から四、六、八、十倍体という高次倍数体が認められ、キク属の進化の過程において高次倍数体化が度々起こったものと考えられる。高次倍数体種は日本国内において特徴的な分布を示し、*Ajania* 群のイソギク（十倍体）は千葉県から和歌山県南端の潮岬、シオギク（八倍体）は潮岬から四国南東に分布しており、形態的に類似した種が太平洋沿岸で異なる地域に分布している。また *Makinoi* 群では、ノジギク（六倍体）は兵庫県以西から九州南部、サツマノギク（八倍体）は九州南部から屋久島、オオシマノジギク（十倍体）は奄美群島というように、倍数性の異なる種が近接する地域に異なって分布している。キク属に見られる倍数性進化には日本列島の成立過程に伴う地理的な要因が関与した可能性が考えられ興味深い。

図1に示すように、キク属には頭状花序の形態以外にも様々な種間差異が認められる。例えば葉の形態に関して、*C. nematolobum* や *C. stenolobum* は極端に細い裂片を有する。シオギク、イソギク、サツマノギク、オオシマノジギク、*C. vestitum* は葉の背軸側に毛が密生しており、外見的に白く見える。環境適応性に関して言えば、イワインチン、オオイワインチン、イワギクなど高山に自生する種、ピレオギク、コハマギクなど北海道などの寒冷地に自生する種、イソギク、シオギクなど海岸沿いの環境で自生する種、オオシマノジギクのように奄美群島に自生する種があり、日本国内の様々な環境に適応して種分化を行っている。また東アジア地域全体では、*C. morii* は台湾の亜熱帯地域に、*C. nematolobum* は中国の乾燥地帯に、*Zawadskii* 群の種はモンゴル・ロシアなど亜寒帯からツンドラ気候の地域に自生するなど、様々な環境に適応しており興味深い。

4. キク属二倍体種キクタニギク

栽培ギクは産業的に重要であると共に遺伝的に多様な形質を持つ。しかしながら、栽培ギクは六倍体を中心とした高次倍数性の品種構成となっており、解析が困難なため、多様な形質の遺伝学的メカニズムはほとんど明らかになっていない。一方でキク属にはいくつもの二倍体種が存在している。キクタニギクは、日本国内において東北南部～九州北部に隔離分布している *Indicum* 群の二倍体種である。NBRP 広義キク属は、日本各地（福島、東京、神奈川、奈良、和歌山、山口、佐賀、長崎）に自生するキクタニギク系統を保有している。これらの系統には舌状花や葉の形態などに変異が見られる（図2A）。キクタニギクは短日条件において明確な開花反応を示すが、日本国内に自生する系統には系統間差が認められ NBRP 広義キク属の保有する系統の開花期は10月中旬から11月下旬までと変動が見られる。

キク属は一般に自家不和合性であり、キクタニギクも明確な自家不和合性を示す。自家不和合性は、高次倍数性に加えてキク属の遺伝学的解析を困難にしている。我々は、奈良県五條市に自生している

キクタニギクより自家和合性変異体 AEV02 を単離した (図 2B,C)。AEV02 は、開花前に他家受粉を防ぐ袋をかけた場合でも頭状花 1 個当たり 10 個以上の自殖種子を形成する。その性質は自殖を繰り返した後代においても維持されている。AEV02 の自殖後代ではアルビノが分離するが、その分離比は劣性 1 遺伝子を仮定した分離比によく適合しており、このことは AEV02 が持つ劣性変異が自殖により顕在化したこと、つまり自殖種子の形成がアポミクシスの結果生じたのではないことを意味している (図 2D)。キク属において、栽培ギクで自家和合性系統の報告例があるが (Ronald & Ascher 1975, 河瀬・塚本 1977)、世代を重ねる中で和合性が失われる傾向があり、この AEV02 系統がキク属で初めて得られた安定な自家和合性系統である。

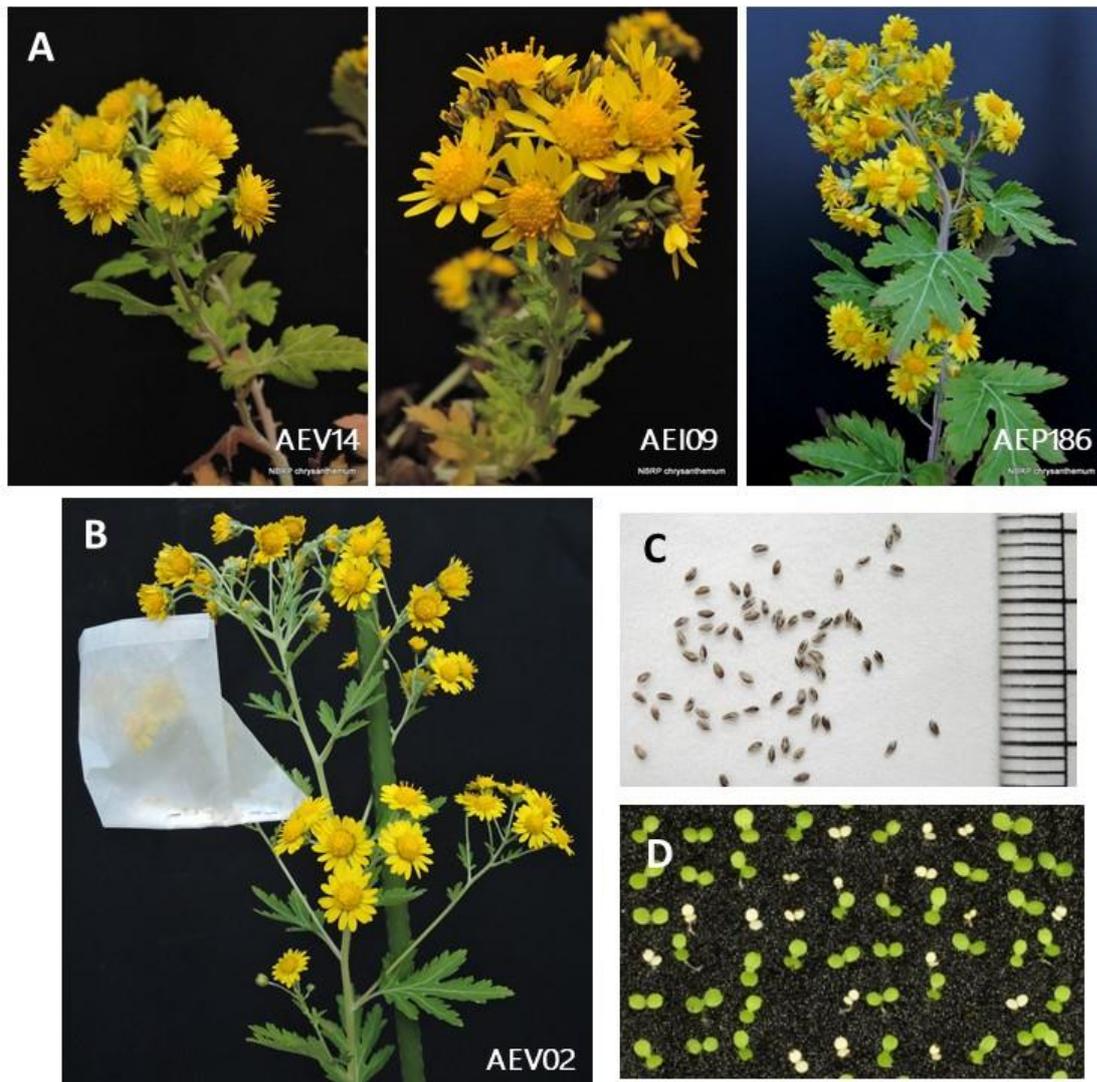


図 2 : キクタニギク遺伝資源と自家和合性系統 AEV02 の特性

(A) キクタニギク野生系統の例。頭状花の形態に系統間差異が認められる。(B) キクタニギク自家和合性変異体 AEV02。開花時に袋をかけて他株との交雑を防いでも多数の種子が形成される (C)。AEV02 自殖第 1 代ではアルビノが分離する (D)。

5. キク属モデル系統 Gojo-0 の開発と研究基盤の整備

多くのモデル植物は二倍体かつ自殖性であり、遺伝解析を容易に行うことができる。既述のように産業的に重要な栽培ギクは高次倍数性であると共に他殖性のためヘテロ接合性が高く、多くの植物種と比べて遺伝解析には困難を伴う。そのため、自家和合性の二倍体種を純系化してモデル系統化することは、キク属において様々な形質の遺伝解析を行う上で重要と言える。

我々の単離した AEV02 の持つ自家和合性変異は自殖を繰り返しても失われることはないため、AEV02 より自殖を繰り返して選抜することで純系化を進めた。自殖を繰り返すことで確立した第6代以降の系統について採取地の地点名にちなみ Gojo-0 と命名した (図3)。Gojo-0 は、AEV02 以降10世代以上の自殖を繰り返した場合にも自殖により1頭状花当たり10個以上の種子を形成する能力を維持している。また、野生のキクタニギクに見られる標準的な特徴を概ね保持している (図3A-D)。Gojo-0 は人工気象器内でライフサイクルを完結させることが可能であり、播種から約3か月間16時間日長で育成した後、10時間日長に1か月おくことで着蕾、更に1か月で開花し、開花後1か月経過すると瘦果が完熟する。園芸用の培養土を用いて6cm径ポットで育成した場合には草丈が最大50cm程度となり、実験用には十分な規模の栽培を室内で行うことができる (図3E)。

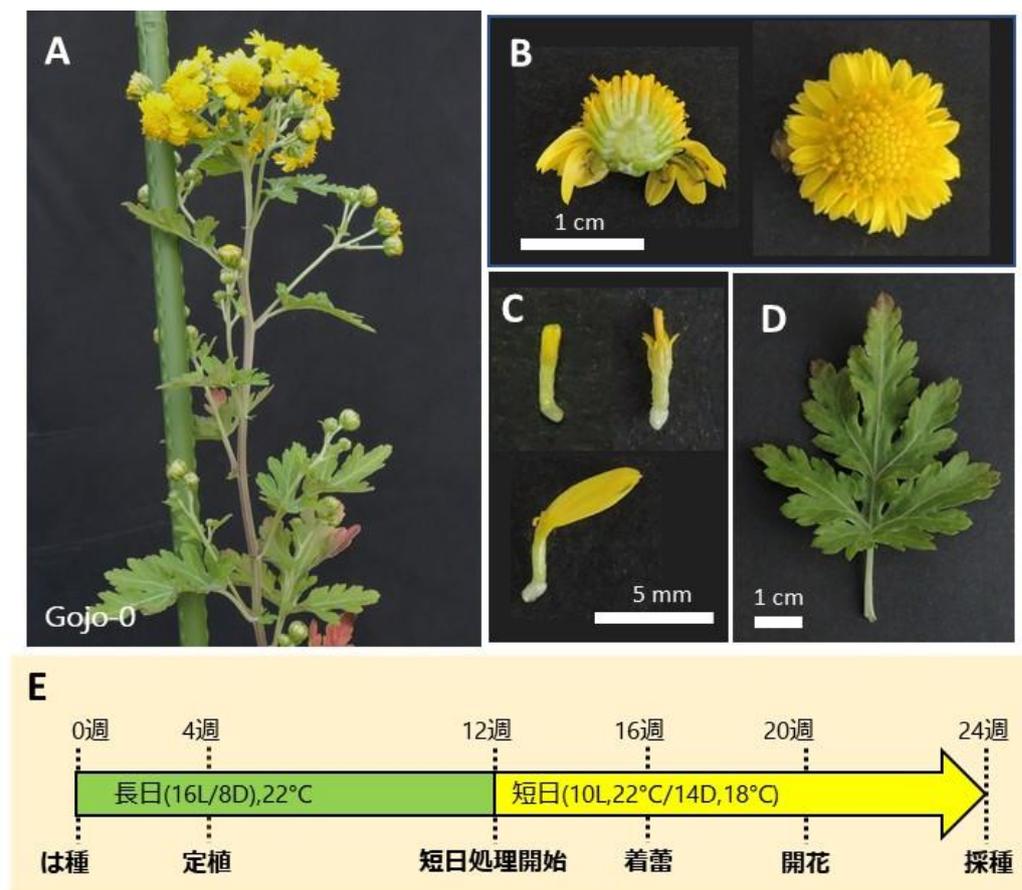


図3 キク属モデル系統 Gojo-0

(A) 開花時の花序。(B) 頭状花。(C) 筒状花及び舌状花。(D) 葉。(E) 室内栽培条件とライフサイクル

純系化した二倍体系統である Gojo-0 は、これまでキク属では困難であった劣性突然変異体の単離

を可能とすることから、 γ 線照射あるいはEMS 処理を行うことで変異体作出を進めている。キク属はゲノムサイズが大きいこともあり全ゲノム塩基配列の決定は進んでいなかったが、最近、2種のキク属二倍体の全ゲノム塩基配列が決定された。日本のグループはキクタニギク自家和合性変異系統 AEV02 の自殖第5代 XMRS10 系統を用い、ゲノム全長をほぼカバーする約 2.7 Gbp の塩基配列を得た (MumGarden: <http://mum-garden.kazusa.or.jp/>よりデータが公開されている)。もう一方は、同じ Indicum 群の二倍体である *C. nankingense* であり、中国のグループにより 2.53 Gbp の配列が得られている (Song et al. 2018)。これら2種のゲノム配列のクオリティを加重平均 (N50) で表すと、キクタニギクについて 44.7 kbp, *C. nankingense* について 130.7 kbp となっており、両者とも仮想的な染色体レベルを表す pseudomolecule の配列には至っていない。しかしながら、遺伝子領域については高精度の塩基配列が得られており、遺伝子機能解析においては十分に使用可能である。また、キクタニギクでは、リーフディスク法を用いた形質転換系が確立されている (Oda et al. 2012)。Gojo-0 を用いて分子遺伝学的解析を行うための研究環境が整いつつある。

6. 広義キク属リソースの研究への活用

キク科は植物最大の科であり、ヒマワリ・レタスなど産業上の重要な植物種を含めて 1,600~1,700 属の約 24,000 種が属す (Funk et al. 2009)。しかしながら、分子レベルでの研究は十分に進んでおらず、ゲノム研究の進展を見ても NCBI の Genome データベースに登録されている種はキクタニギクやヒマワリ、レタスを含めて 9 種のみである (2019 年 5 月時点)。我々の開発したモデル系統 Gojo-0 はキク科における分子遺伝学的研究アプローチの扉を開く材料になることが期待される。以下に、主に広義キク属に分類される植物種が用いられた研究例を挙げる。

6-1. 頭状花序形成のメカニズム

キク科最大の特徴は、小花が集まった集合花である頭状花序を形成することである。頭状花序形成について、*Senecio vulgaris* や *Gerbera hybrida* では舌状花/筒状花形成に TCP 転写因子が重要な役割を果たすことが示されている (Broholm et al. 2008; Kim et al. 2008)。また最近、*Matricaria inodora* では、頭状花にオーキシンを塗布することで筒状花が舌状花に変化することが示され、頭状花序における時系列的なオーキシン濃度勾配が総苞片、舌状花、筒状花の分化を決定づけるというモデルが示されている (Zoulias et al. 2019)。これらの逆遺伝学的アプローチに加えて、Gojo-0 を用いて頭状花序形成に異常を示す突然変異体を単離し遺伝学的解析を行うことでできれば、キク科に共通の頭状花序形成のメカニズムを詳細に解明することができると期待される。

6-2. 開花制御のメカニズム

キク属において最も研究の進んでいる分野として開花制御メカニズムの解析がある。キクは電照ギクに見られるように厳密な日長応答を示すため、産業上の重要性から研究が進んでいる。フロリゲンをコードする *FTL3* 遺伝子 (Oda et al. 2012) の同定や、他の植物に先駆けて同定された長距離移動する花成制御因子のアンチフロリゲンをコードする *AFT* 遺伝子の単離 (Higuchi et al. 2013, 本総説集の樋口ら 2019 BSJ-Review 10C7) にはキクタニギクが用いられた。

6-3. 二次代謝産物の研究

キク属の近縁種では、古くから殺虫剤ピレスリンの原料として用いられる除虫菊 (*Tanacetum cinerallifolium*), 抗マラリア薬として用いられるクソニンジン (*Artemisia annua*), 日本において生薬として古くから用いられているヨモギなど特徴的な二次代謝産物を含む植物種が存在する。キク属では古くから漢方薬である菊花の原料としてシマカンギクが利用されてきたが、現代においても中国、韓国では薬用成分が注目され、関連する論文が多く発表されている (Kim et al. 2018, Nepali et al. 2018)。一方で日本国内の野生ギク遺伝資源について、薬用成分に関する報告は少なく、未利用な遺伝資源として創薬研究等への活用から新たな価値を生み出すことができるかもしれない。Uehara et al. (2009) は日本産野生ギク 17 種の葉に含まれるフラボノイドを網羅的に分析し、キク属野生種はフラボンのみを含む種、フラボン・フラバノンを含む種、フラボン・フラバノン・フラボノールを含む種に区分され、その組成には鎮静作用を持つリナリンや抗肥満・抗糖尿病・抗炎症作用を持つルテオリンなどが含まれることが示されている。

6-4. 病害抵抗性の研究

ウイルス・ウイロイドに起因する病害防除は栽培植物における重要課題である。キクにおいてはキク矮化病を引き起こすキク矮化ウイロイド (*Chrysanthemum Stunt Viroid*, CSVd) が知られ、日本全国のキク産地で問題となっている。Matsushita & Osaka (2019) はキクタニギクの野生株 20 系統を用いて、CSVd 感染株に接ぎ木した際に CSVd の移行が起こらない株のスクリーニングを行い、キクタニギクの野生系統 AET19 が抵抗性を示すことを明らかにした。この結果は、キクタニギク野生系統の利用が新たな遺伝子資源のスクリーニングに有効であることを示している。

6-5. 自家不和合性の研究

前述のように AEV02 の自家和合性の特性はモデル系統の確立に利用されている。一方、この自家和合性変異はキク属の自家不和合性メカニズムの解析にも利用可能である。孢子体型のアブラナ科、配偶体型のナス科、バラ科、ケシ科などの自家不和合性が詳細に研究されているが、その分子メカニズムは科によって大きく異なる。キク科では、*Senecio squalidus* を用いて組織学・遺伝学的解析が行われ、孢子体型 S 遺伝子座が存在すると考えられることが示されている (Hiscock et al. 2011)。また *Tolpis coronopifolia* においては、自家和合性系統と不和合性系統の交雑に由来する F₂ 集団を用いて自殖種子形成について QTL 解析が行われ、単一の主要 QTL が検出されている (Koseva et al. 2017)。しかしながら、キク科における自家不和合性について分子メカニズムは明らかでない。我々の単離した AEV02 及びそこから育成された Gojo-0 は安定な自家和合性変異を有しており、自家不和合性系統との交雑により分離集団を育成しポジショナルクローニングを行うことで、キク科・キク属における自家不和合性分子機構の実体に迫ることができると期待される。

6-6. キク属野生種を用いた遺伝学的解析の可能性

キク属は形態的に 4 群に大別され、これらは更に倍数性の違いにより区分される。しかしながら、異なる群の間、さらには異なる倍数性の種間であっても交雑と分離集団の育成が可能である (Nakata et al. 1987)。このことは、キク属の種間差異を決定づける形態的な特徴 (例えば頭状花や葉の形態) をもたらず遺伝子を分子遺伝学的アプローチにより解析可能なことを意味する。特にそれぞれの群

には二倍体種が存在している。これらの二倍体種は群を区分する形質に差があるだけでなく、それぞれ興味深い性質を持つ。二倍体種の中で *Ajania* 群のイワインチン, *C. nematolobum* は細い裂片を持ち、イワインチンは更に高山部の気候へ適応している。Makinoi 群のリュウノウギクは単生的な花序を有し樟脳に似た特有の香りを持つ。これらの二倍体種と Gojo-0 との間の交雑後代を育成することで、自家和合性の導入による単純な遺伝様式での二倍体レベルでの解析が可能となり、キク属の種間に見られる自然変異の分子遺伝学的解析が容易となる。キク属は東アジア地域の様々な環境に適応しているが、この環境適応能力に関わるメカニズムの解明、更には倍数性種へと研究を展開することで倍数性進化との関連も論じることが可能となる。これらの解析から得られる知見は栽培ギクが有する様々な遺伝的特性の理解、新たな栽培ギク育種にもつながることが期待される。

7. おわりに

これまでキク科では分子レベルでの研究の進展は必ずしも十分とは言えないが、その理由の一つにモデル植物が存在しなかったことが挙げられる。Gojo-0 はキク属のみならずキク科を研究するためのモデルとなり、キク科特有の様々な現象を解明するための強力なツールとなる。植物科学研究はシロイヌナズナ、イネを中心として進んだが、近年では様々な植物種での多様性研究が大きく展開している。Gojo-0 をプラットフォームにして全ゲノム塩基配列などの様々な情報や突然変異体コレクションが集積し研究に利用されることで、キク属・キク科が持つ特徴的な形質の分子レベルでの理解が進むことが期待される。またキク科という被子植物最大の科で知見を得ることは、シロイヌナズナ等のモデル植物で構築されてきた植物の分子メカニズムの一般性の検証にもつながる。このような意味において、Gojo-0 はキク属のモデル系統となるだけでなく、植物の多様性研究のための有用な材料となることが期待される。

引用文献

- Brennan, A.C., Tabah, D.A., Harris, S.A., Hiscock, S.J. 2011 Sporophytic self-incompatibility in *Senecio squalidus* (Asteraceae): S allele dominance interactions and modifiers of cross-compatibility and selfing rates, *Heredity*. 106 : 113–123.
- Broholm, S., Tahtiharju, S., Laitinen, R., Albert, V., Teeri, T., Elomaa, P. 2008. A TCP domain transcription factor controls flower type specification along the radial axis of the *Gerbera* (Asteraceae) inflorescence. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 105: 9117-9122.
- Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T.F., Robinson, H. 2009. Classification of Compositae. In: V. Funk, A. Susanna, T. Stuessy, R. Bayer (eds.) Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae. pp. 171–189. International Association for Plant Taxonomy, Vienna.
- Higuchi, Y., Narumi, T., Oda, A., Nakano, Y., Sumitomo, K., Fukai, S., Hisamatsu, T. 2013. The gated induction system of a systemic floral inhibitor, antiflorigen, determines obligate short-day flowering in chrysanthemums. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 110: 17137–17142.
- 樋口洋平, 中野善公, 久松完 2019. キクの光周性花成制御機構の解明と計画生産技術への応用. 植物科学の最前線 (BSJ-Review) 10C7: 158-168.
- Kawase, K., Tsukamoto, Y. 1977. Studies on breeding in chrysanthemum, *Chrysanthemum morifolium* Ramat. I. self-fertility, *J. Japan Soc. Hort. Sci.* 46 : 101-112.

- Kitamura, S. 1940. Compositae Japonicae. Pars secunda, *Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ.* 15, Art 9, 258-446.
- 北村四郎 1948. 菊. 平凡社. 東京.
- Kim, M., Cui, M., Cubas, P., Gillies, A., Lee, K., Chapman, M., Abbott, R., Coen, E. 2008. Regulatory genes control a key morphological and ecological trait transferred between species. *Science*. 322: 1116-1119.
- Kim, D., Won, K., Hwang, D., Park, M., Kim, B., Myung, H. 2018. Chemical composition, antioxidant and anti-melanogenic activities of essential oils from *Chrysanthemum boreale* MAKINO at different harvesting stages. *Chem. Biodivers.* 15: e1700506
- Koseva, B., Crawford, D.J., Brown, K.E., Mort, M.E., Kelly, J.K.. 2017. The genetic breakdown of sporophytic self-incompatibility in *Tolpis coronopifolia* (Asteraceae), *New Phytol.* 216 : 1256–1267.
- Linnaeus, C. 1753. *Species Plantarum*. Holmiae: Impensis Laurentii Salvii.
- Matsushita, Y. & Osaka, M. 2019. Screening of *Chrysanthemum seticuspe* accessions reveals different degrees of resistance to chrysanthemum stunt viroid, *Eur. J. Plant Pathol.* doi:10.1007/s10658-019-01726-x.
- 中田政司, 田中隆荘, 谷口研至, 下斗米直昌 1987. 日本産キク属の種 : 細胞学および細胞遺伝学からみたその実体. *Acta. Phytotax. Geobot.* 38 : 241-259
- Nepali, S., Cha, J., Ki, H., Lee, H., Kim, Y., Kim, D., Song, B., Lee, Y. 2018. *Chrysanthemum indicum* inhibits adipogenesis and activates the AMPK pathway in high-fat-diet-induced obese mice. *Am. J. Chin. Med.* 46:119–136.
- Oda, A., Narumi, T., Li, T., Kando, T., Higuchi, Y., Sumitomo, K., 2012. CsFTL3, a chrysanthemum *FLOWERING LOCUS T*-like gene, is a key regulator of photoperiodic flowering in chrysanthemums. *J. Exp. Bot.* 63:1461–1477.
- Ohashi, H. & Yonekura, K. 2004. New combination in *Chrysanthemum* (Compositae–Anthemideae) of Asia with a list of Japanese species. *J. Japan Bot.* 79: 186–195.
- Ronald, W.G., Ascher, P.D. 1975 Self compatibility in garden *Chrysanthemum*: occurrence, inheritance and breeding potential, *Theor. Appl. Genet.* 46: 45–54.
- 田中隆荘, 下斗米直昌 1978. 日本産野生菊の種類. 植物と自然 12: 6-11.
- 谷口研至 2013. 第7章 イエギク—東アジアの野生ギクから鮮やかかな栽培品種へ. 山口裕文編著 栽培植物の自然史 II 東アジア原産有用植物と照葉樹林帯の民族文化. 北海道大学出版会 pp.139-158.
- Uehara, A., Nakata, M., Kitajima, J., Iwashina, T. 2012. Internal and external flavonoids from the leaves of Japanese *Chrysanthemum* species (Asteraceae). *Biochem. Syst Ecol.* 41, 142–149.
- Zoulias, N., Duttke, S., Garcés, H., Spencer, V., Kim, M. 2019. The role of auxin in the pattern formation of the Asteraceae flower head (capitulum) *Plant physiol.* 179: 391-401.