

アサガオの多様な変異体リソースと高精度ゲノム情報

仁田坂 英二¹, 星野 敦²¹九州大学大学院理学研究院

〒819-0395 福岡県福岡市西区元岡 744

²基礎生物学研究所

〒444-8585 愛知県岡崎市明大寺町字西郷中 38

Eiji Nitasaka¹, Atsushi Hoshino²**Various mutant resources and near-complete genomic information of the Japanese morning glory**Keywords: anthocyanin, genome, *Ipomoea nil*, morphogenesis, transposable element¹Department of Biology, Faculty of Science, Kyushu University, Motoooka 744, Nishi-ku, Fukuoka 819-0395, Japan²National Institute for Basic Biology, Nishigonaka 38, Myodaiji, Okazaki 444-8585 Aichi, Japan

DOI: 10.24480/bsj-review.10c8.00168

1. はじめに

アサガオ(*Ipomoea nil*, 英名 Japanese morning glory)は日本人にとっては馴染み深い植物である。メンデルの法則の再発見以降、日本において、いち早く遺伝学の実験材料として利用され、短日条件に鋭敏に反応し花を付ける性質から、植物生理学の実験材料としても広く用いられてきた。200年ほど前の江戸時代から保存されてきたアサガオの変異体も、ナショナルバイオリソースプロジェクト(NBRP)によって整備が進み、一分子リアルタイム DNA シーケンサーも利用することで、アサガオの染色体数に相当する 15 本の疑似染色体として整列させた高精度のゲノム配列が得られている。ここではアサガオのバイオリソースとしての歴史や特性を紹介することで、今後のリソースの利用拡大に結び付けることを目指している。

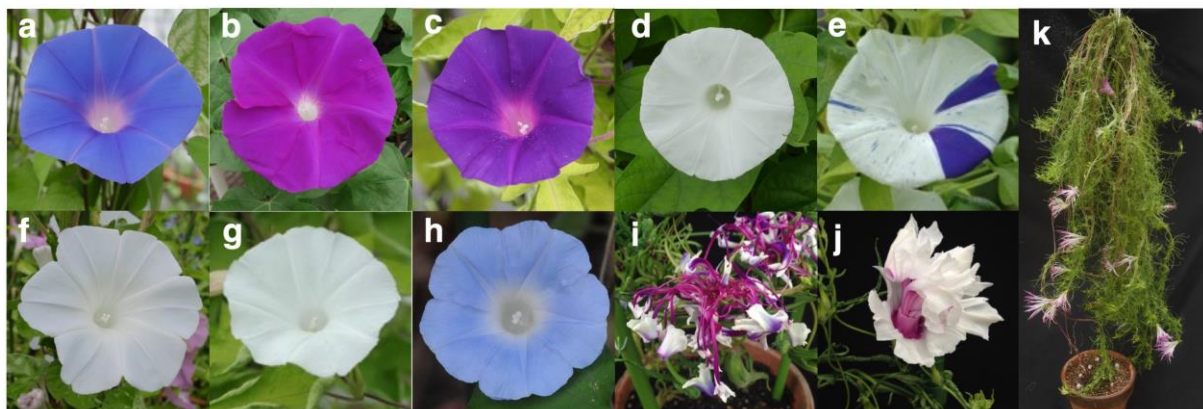


図1. アサガオの多様な変異体

a. 東京古型標準型 (TKS)。内在のトランスポゾンが動いておらず、ゲノム解読でも用いられた野生型の標準系統。b. ムラサキ。生理学研究など広く用いられる標準系統。花色は紫色ではなく、暗紅色で、葉形に関する蜻蛉葉変異を持つ。c. 紫変異体。液胞内 pH を高める *InNHX1* 遺伝子の変異体で、野生型より低い pH のためにアントシアニン色素が赤く発色している。d. 薬用白花。花だけでなく種子まで白い *ca* 変異を持つ。e. 雀斑。アントシアニンの生合成遺伝子 *DFR-B* にトランスポゾン *Tpn1* が挿

入しており、この転移により絞り模様が生じる。f 淡色の *epf* 変異を持つ、肥後朝顔の一品種（磯打波）。g *cl* 白花。転写因子である *InMYB1* 遺伝子の変異体で、つるは着色する。h アフリカ系統。アフリカ、ギニアで1956年に採集された系統。短日感受性が鈍く、中南米の系統に酷似している。i 獅子咲牡丹。獅子と牡丹の2重変異体で、葉や花卉の向軸化を亢進する未同定の変異も持っている。牡丹はC機能MADS-box遺伝子の変異。j 車咲牡丹。縮緬、立田、牡丹の3重変異。k 石化枝垂糸柳牡丹。柳と笹の2重変異体は花卉や葉が糸状になり、つるの性質に関しても、重力感受性を失う枝垂変異および分裂組織が広がりリボン状になる帯化（石化）変異を持っている。この株はムラサキ(b)の台木に接ぎ木して維持している。

2. アサガオの来歴

アサガオは、他の *Ipomoea* 属の植物同様、メキシコなど、中央アメリカに起源する植物であるが、日本へは奈良時代に中国から薬草（下剤）として利用するために導入されたと考えられている。その後、花を觀賞する目的でも栽培されるようになった。ただし、新大陸の植物がコロンブス以前に旧大陸に導入されている点については異論もあるが、複数の文献記録からも少なくともコロンブス以前に日本に導入されていたのは間違いない (Austin et al. 2001)。また、薬用植物として、黒丑、白丑の2種が利用されており、従来、後者は白い種子を持つハリアサガオ等の近縁種を指すと考えられていたが、白種子（純白ではなく、象牙色）の *ca* 変異体を指す場合もあることが最近の研究から示されている (図1d) (Hoshino et al. 2016b)。

渡来後、江戸時代後期に至るまでの長い期間、白花や矮性変異等、数えるほどの変異体しか記録されていないが、文化文政期(1804-1830)になると、多数の変異体が木版刷りの書籍(図譜)に記録されている (図2a~c)。この時期の変異体の多くは比較的シンプルな形態で稔性のあるものであるが、現在見ることができる変異のほとんどがこの時期に生じている。その後、嘉永安政期(1848-1860)に栽培の第二次ブームが起こり、当時の図譜を見ると、不稔の多重変異体を専ら觀賞していたことが分かる (図2d~f)。しかし、人工交配についての記録がないことや、明治中期ごろに初めて人工交配の方法が驚きと共に紹介され急速に広まったことから、当時の日本人は植物の受粉の仕組みを知らなかったようである。そのため、多数の栽培個体から昆虫による自然交雑を起こした複雑な多重変異体を選抜していたことが推測される。また、アサガオは自家受粉によって種子を結ぶため不稔の変異体でも、ヘテロ接合の状態でも容易に維持することが可能であった。



図2. 江戸時代の木版画(図譜)に見るアサガオの変異体

a 極黄采。色は菜の花のように(黄色い)とある。あさがほ叢(1817) 国会図書館デジタルコレクションより。
b 乱獅子。獅子の単独変異はこのような形態をしており、わずかに稔性がある。c 雀斑模様の立田変異体。bとcは花壇朝顔通(1815)より。
d 台咲牡丹。e 風鈴獅子咲。bのような単純な獅子に変異形質を強める修飾変異が加わったもの。
f 糸柳葉毛咲。松葉等の立田変異の強いアレレルまたは柳と笹変異との2重変異体。d~fは朝顔三十六花撰(1854)より。

3. アサガオの研究史・リソースの系譜

明治以降も再度アサガオの栽培ブームが起こるが、時を同じくして、メンデルの法則が再発見され、日本にもその情報が導入された。カイコを用いた遺伝研究の先駆けとして有名な外山亀太郎、および竹崎嘉徳がアサガオに着目し、アサガオを用いた最初の遺伝研究の論文を発表した(外山亀太郎 1916; 竹崎嘉徳 1916)。その後、今井喜孝、萩原時雄に代表される日本人の遺伝学者によって、変異体の遺伝学的解析が進み、200 報を超える論文が発表され、219 の変異(アレルも含む)の記載、15 群のうち 10 群の連鎖地図の作成が行われた(Hagiwara 1956; Imai 1938)。これは、当時アメリカで進んでいたトウモロコシの遺伝学に基づいて作成された連鎖地図に次いで詳細なものであった。

戦後は、京都大学の今村駿一郎らによって、アサガオの鋭敏に短日に反応する性質が利用され、花芽の分化に関する植物生理学研究が進んだ(Imamura 1953)。現在でも広く利用されているアサガオの標準系統である、ムラサキ(英名 Violet)も彼によって確立された系統である(木原均 1934)(図1b)。

国際遺伝学会議(International Genetics Symposia)が 1956 年に日本で開催されることになり、国立遺伝学研究所の竹中要がこの会議でアサガオを展示するために、アサガオ系統の収集に着手した。第二次世界大戦を経て、2, 3 人の趣味家しか種子を保存していなかったが、幸いなことに彼らの保存系統はほとんどの変異を網羅していたため、失われたものは僅かである。これ以後、国立遺伝学研究所においてアサガオの系統保存が始まり、竹中の没後も田村仁一によって 1993 年まで系統が維持されていた。その後、1997 年に仁田坂がこれらの種子(550 系統)を九州大学に移管し、系統の調査と更新を再開し、2002 年より発足した NBRP の整備対象生物に指定されることで再び系統の収集や整備が進められている。

4. アサガオの変異原としてのトランスポゾン

日本にアサガオが渡来して 1000 年間はほとんど変異が起こっていなかったのに、なぜ江戸時代の文化文政期に突然多数の変異体が生じたのであろうか。これまで解析されたアサガオの変異体の原因遺伝子を調べてみると約半数には共通の末端配列を持つトランスポゾンが挿入していた。また、残りの大部分の変異遺伝子にも、トランスポゾンが一度挿入して飛び出した際の特徴である、数塩基(フットプリント)の挿入等が見られた。このトランスポゾンは *CACTA (En/Spm)* スーパーファミリーに属する、*Tpn1* ファミリーと呼ばれるトランスポゾンであり、両末端には数百塩基対の共通の反復配列を持ち、その内側にはアサガオの遺伝子をコピーした特殊な構造を持っている(Inagaki et al. 1994; Kawasaki & Nitasaka 2004)。CACTA スーパーファミリーのこれまでの知見によると、この両端の反復配列を認識する共通の転移酵素によってこれらのトランスポゾンが転移すると考えられている。ゲノム解読により、東京古型標準型(図1a)のゲノム配列が解読されたが、このゲノムには 339 コピーの *Tpn1* ファミリーが存在し、転移酵素をコードしているトランスポゾンとして、*TpnA1* と *TpnA2* が存在していることが示された(Hoshino et al. 2016a)。特に後者は転移に必需な 3' 側末端が欠失していた。転移が活性化した系統では、*TpnA1* はフレームシフト変異等により不活性化したものも見られるが、*TpnA2* は自分自身で転移できないため、安定した転移酵素の供給元として働いているのであろう。転写産物の解析から、ゲノム解読に用いられた東京古型標準型は日本産のアサガオの中でも数少ない、*Tpn1* ファミリーが活性化していない系統で、それ以外のほとんどの日本産の変異系統は *Tpn1* ファミリーが活性化し転移が続いていることも明らかになっている(Hoshino et al. 2016a; Kawasaki & Nitasaka 2004)。

江戸時代の記録を紐解くと、備中松山藩(現在の岡山県高梁市)において、18世紀中頃、松山朝顔と呼ばれる絞り模様のアサガオが生じたという記録がある(図1e, 図2c)。これは当時、京都や江戸の文献にも記録されており、その珍しい模様から全国に広まったと考えられる。この絞り模様こそが、花の色素であるアントシアニンの生合成系遺伝子に、トランスポゾンが挿入し体細胞で離脱することでこのような模様が生じていることを示している。おそらく、この松山朝顔の出現が契機となり、トランスポゾンによって誘発された劣性変異がアサガオの自家受粉する性質によって可視化され、江戸期の園芸ブームによって高い鑑識眼を持つ愛好家の目に留まり、保存されたのであろう。



図3. 再現された幻の黄色いアサガオ

左は再現された黄色いアサガオで、キンギョソウに由来するオーロン合成系の酵素遺伝子を過剰発現させた形質転換体である。右はホストに用いた54Y系統。54Y系統はカルコン異性化酵素遺伝子(*CHI*)が*Tpn1*ファミリーのトランスポゾンで破壊された変異体。*CHI*はオーロン合成の基質となるカルコンをアントシアニンの前駆体であるフラバノンに変換するが、変異体では変換がほとんど進まないため、カルコンの派生物が蓄積する。

5. アサガオの特性とそれを生かした研究

アサガオの野生型花色は青色であるが、白花をはじめ、多様な花色や花の模様が知られている。この花色の発現機構もシロイヌナズナでは研究できない分野である。アサガオの花の色素であるアントシアニンは特有の複雑な構造をしている(Lu et al. 1991)。江戸期に起源する花色の変異の多くは、この色素の生合成に関わる酵素遺伝子、あるいはその転写活性化因子の遺伝子の欠損であり、多彩な模様はトランスポゾンの転移だけでなく、遺伝子重複、RNAサイレンシングやエピジェネティクスに関わることも明らかにされつつある(Morita & Hoshino 2018)。

アサガオは興味深いことに青い花がないバラと同じシアニジン系アントシアニンしか持たないが、青い花色を呈する。これは開花する際に液胞の Na^+/H^+ 交換輸送体(*InNHX1*)が働き、一般的には弱酸性～酸性側である液胞内を弱アルカリ性(pH8程度)に上昇させることで青い花色を呈すようになることが明らかになった(Fukada-Tanaka et al. 2000; Yamaguchi et al. 2001)(図1c)。また、陸上植物で保存されているアントシアニンの生合成を促進する*EFP*遺伝子が世界に先駆けて発見されており、その変異体は花色が薄くなることも報告されている(Morita et al. 2014)(図1f)。一方、つるではアントシアニンが発現するが、花では発現しないため白い花を付ける*c1*変異の原因となる、*InMYB1*遺伝子が同定されている(Morita et al. 2006)(図1g)。この遺伝子の花弁のみで特異的に発現するという特性は、シロイヌナズナ等でも利用されており、他の花きにおける園芸分野での応用も期待されている(Azuma et al. 2016; Azuma et al. 2018)。

アサガオの花色は多彩であるが、バラに青い花がないように、アサガオには黄色い花がない。江戸期の図譜には極黄采(図2a)等、黄色い花が記録されているため絶滅した幻のアサガオとされている。星野らは、淡いクリーム色の花を咲かせるアントシアニンの生合成系遺伝子の変異体に、黄色いキンギョソウの花色素であるオーロンの生合成に必要な2つの酵素遺伝子を導入することで、幻の黄色いアサガオを再現することに成功している(Hoshino et al. 2019)(図3)。



図4. 日長条件によるアサガオのサイズの違い

a. 短日条件(10 時間明期/14 時間暗期)ではシロイヌナズナ(Colombia)よりも早く、小型で開花する。b. 長日条件(16時間明期/8 時間暗期)では、ほぼ無限に成長を続ける。左上の白いバーは5 mを示している。

アサガオは典型的な短日性植物であり、ほとんどの日本産の系統は、わずか1日の短日条件に置くことで花芽を分化する。この特性が利用されて、これまで植物生理学(花成)研究に広く用いられてきた。また、日長によってサイズを自在にコントロールすることができるため、人工気象器内でも多数を栽培することができる(図4)。花成機構についてはシロイヌナズナやイネで研究が進んでいたが、アサガオにおける分子基盤も明らかになっている(Hayama et al. 2007)。

江戸期から保存されている変化朝顔と呼ばれるアサガオの形態形成変異体の原因遺伝子も次第に明らかになっており、獅子遺伝子をはじめ、主要な変異は、植物の体軸(向背軸, 中央側方軸)の形成に関わる変異であることが示されている(Iwasaki & Nitasaka 2006)(図5)。園芸家は経験的にこれらの多重変異体の中で、相互作用があり、表現型が亢進する変異の組み合わせを見出していたようである(図1i~k)。

アサガオはよく利用されているモデル植物の中では唯一のつる性植物である。重力感受性を失った、枝垂(*weeping*)と呼ばれる変異が見つかっており、この原因はシロイヌナズナでも重力感受に関わる内皮細胞の形成に関わる転写因子であることが明らかになっているが、つる性植物の特徴である、支柱に巻き付く性質も同時に失われていることが明らかになっている(Kitazawa et al. 2005)(図1k)。多くのモデル植物は抽苔して、無限花序を付けるが、実際にはその後終結してしまう。アサガオは長日条件で維持すれば、

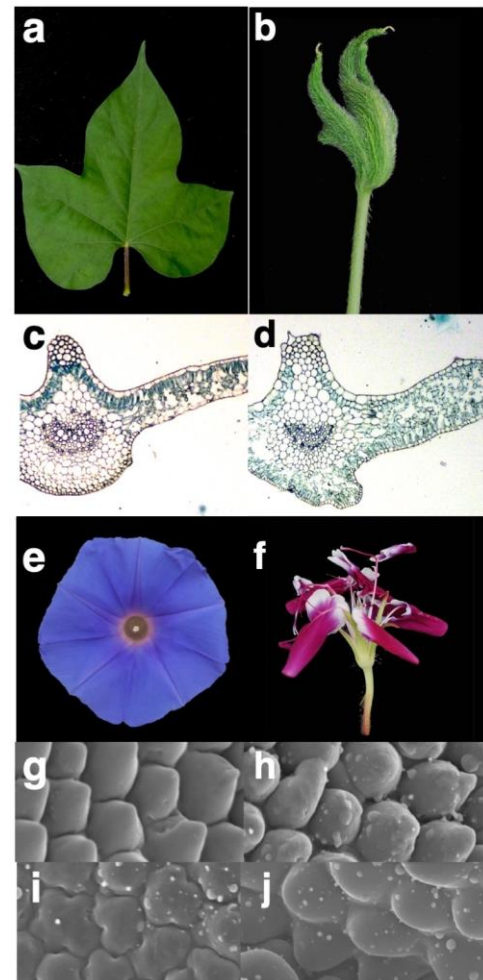


図5. 獅子変異体の形態

a, c, e, g, i は野生型(東京古型標準型)。b, d, f, h, j は獅子変異体(Q441)。a, b. 本葉。c, d. 葉の維管束を含む横断面。獅子変異体では葉の両側に柵状組織が形成されている。e, f. 花冠。g, h. 花弁の向軸側(表側)。円錐形の細胞から構成されている。i, j. 花弁の背軸側(裏側)。野生型ではフラットな形なのに対し、獅子では円錐形に近い形をしている。

ほぼ無限に成長を続けるため、この性質を不稔系統の維持に利用している。また、シュートは容易に接ぎ木をすることができるため、脆弱な系統を丈夫な台木系統に接ぎ木して成長促進や維持に利用することができるが、物質輸送の研究等への利用も期待される(図 1k, 図 4)。

アサガオは朝咲いて午前中には萎む典型的な一日花である。この脆弱な花卉を持つことを利用して花卉の老化に関する研究も進められており、細胞死を支配する転写因子である *EPHI* 遺伝子のノックダウン系統では花卉の寿命が著しく延びることも示されている(Shibuya et al. 2014)。

ゲノム編集は今後、生物学をリードしていく非常に重要な技術であるが、アサガオでも非常に高い効率で変異を導入できることが示されており、アントシアニン合成に関わる遺伝子や前述の *EPHI* 遺伝子のノックアウト系統が作製されている(Shibuya et al. 2018; Watanabe et al. 2017)。

6. ゲノム配列の解読と特徴

我々は 2016 年 11 月に、アサガオとしては初めて東京古型標準型(図 1a)のゲノム配列を公表した(Hoshino et al. 2016a)。アサガオの染色体数は $2n=30$ (Yasui 1928)、そのゲノムサイズはミヤコグサ(442 Mb)とトマト(958 Mb)との比較解析から 752 Mb と推定できた。当時最新鋭だった一分子リアルタイム DNA シーケンサー(Pac Bio RSII)で産出した平均 6.8 kb のロングリードをつなぎ合わせ、全ゲノムの 98% をカバーする 735 Mb の配列を、3,416 本の配列にまとめた。この配列のセットが、DDBJ などに登録しているバー

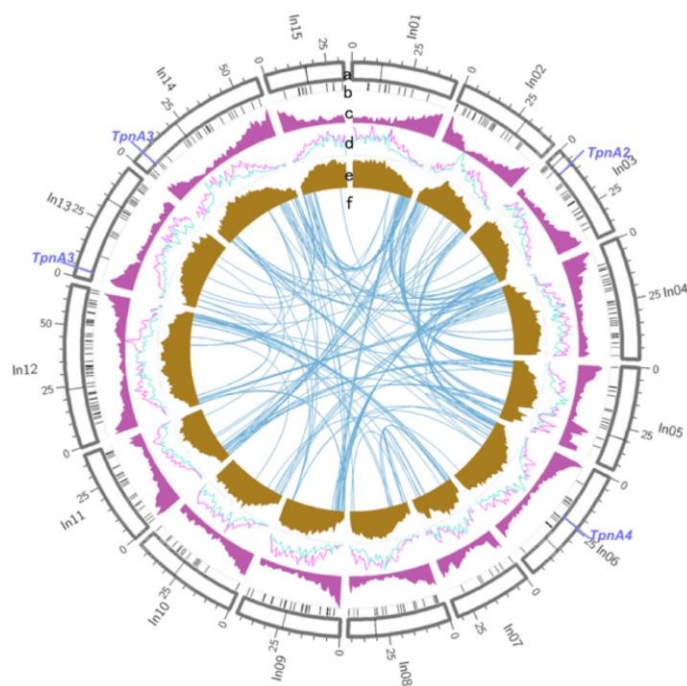


図 6. ゲノム配列の概要 (Hoshino et al. (2016a)より転載)

- 疑似染色体。In01~In15 は染色体番号。5 Mb 毎の目盛りと、*TpnA2*~*A4* の挿入位置。
- Tpn1* ファミリーのトランスポソンの挿入位置。
- 遺伝子の密度。
- LTR 型レトロトランスポソンの密度。ピンクと水色の線は、それぞれ *copia* と *gypsy* を表す。
- 反復配列の密度。
- パラログが集まったシンテニー領域の位置関係。各配列の密度は、1 Mb 当たりのコピー数で計算している。

ジョン Asagao_1.1 である。さらに、東京古型標準型とアフリカ系統(図 1h)の F2 集団の部分的なゲノム配列を解析して、3,733 の SNP マーカーからなる連鎖地図を作成し、その上にゲノム配列を配置することで、疑似的な 15 本の染色体配列(疑似染色体, pseudo-molecule)も作成した(図 6)。この 15 本の配列には、3,416 本の配列のうち 321 本が含まれており、その総延長は解読した 735 Mb のゲノム配列の 91% に当たる 672 Mb である。この 15 本の疑似染色体と、そこに含まれない 3,095 本を合わせた配列のセットはバージョン Asagao_1.2 であり、後述する NBRP のゲノム情報データベースから参照できる。Asagao_1.1 と Asagao_1.2 は、どちらも解読したゲノム配列の全てを含み、321 本の配列を疑似染色体としてまとめたかどうかだけの違いである。また、この核ゲノムの配列のほか、BAC クローンをサンガーシーケンサーで解読して 2 つのオルガネラ配列も全長を決定してい

る。

解読したゲノム配列には、以下 5 つの特徴がある。

- (1) 一つ一つ DNA 配列が長い。全体の半分にあたる 375 Mb は、2.88 Mb より長い配列である。この値 (N50 = 2.88 Mb) は、解読当時に公表されていた動植物のゲノム配列の中ではトップクラスである。
- (2) 古典連鎖地図と一致する。1956 年に作成された古典連鎖地図は 10 の連鎖群に 146 遺伝子座がマップされている(Hagiwara 1956)。そのうち対応する遺伝子がクローニングされている配列を目印として、疑似染色体の配列に染色体番号を割り当て、南北の方向を合わせた(表 1)。ただし、古典連鎖地図に染色体数より少ない連鎖群しかないことなどから、一致しない部分も残されている。
- (3) 我々の推定遺伝子の ID には染色体番号が付加されている。ID は INIL のあとに、染色体番号と「g」が続く。染色体の端から順に割り振った 5 桁の数字でおわる。例えば、INIL12g08537 は、染色体 12 の 8537 番目の遺伝子である。なお、疑似染色体にない遺伝子は、染色体番号を「00」としている。
- (4) テロメア、セントロメア、rDNA といった高度反復配列も一部が解読されている。
- (5) *Tpn1* ファミリーのトランスポゾンが 339 コピー推定されている。

ところで我々はアノテーションのツールとして AUGUSTUS を利用して推定した 42,783 の遺伝子を論文 (Hoshino et al. 2016a) に公表したが、NCBI も Gnomon を利用して 35,151 の遺伝子を推定している。NCBI や後述する KEGG のデータベースは後者だけを登録しているため、論文の推定遺伝子とは相違がある。この相違の一部を比較したところ、NCBI の方が正しく推定されている場合が多くみつけた。我々の推定では、1 つの遺伝子を 2 つの遺伝子として推定したケースが散見された。逆に NCBI の推定でも、本来 2 つの遺伝子を 1 つの遺伝子としているケースがみついている。どちらの推定遺伝子を利用する場合にも注意が必要である。なお、NCBI はタンパク質をコードする遺伝子のほかにも、11,254 のノンコーディング遺伝子、1,272 の偽遺伝子なども推定しており、以下のサイトで詳細が公表されている。

https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/annotation_euk/Ipomoea_nil/100/

染色体	古典連鎖地図	同定済みの遺伝子(変異)
1	1	捻梅
2	2	獅子、丸葉
3	3(北)	柿、黄葉、立田
4	4	南天、暗紅、枝垂(新)
5	5	a3白、渦、節間緑、白種(1)、淡色(不明)
6	6	牡丹
7	7	桔梗渦(不明)
8	8	
9	9	笹、木立
10	10	偽柿、紫(5)
11	3(南)	c1白、吹掛絞
12		r1白(3)
13		r3白(不明)
14		吹詰(新)
15		枝垂2(新)

表 1. 染色体と古典連鎖地図の関係

古典連鎖地図の第 3 連鎖群は、2 つの染色体を誤って 1 つにまとめていたと考えられる。その北側を 3 番、南側を 11 番の染色体に割り当てた。遺伝子名の右側の括弧内は、古典連鎖地図上の連鎖群。最新のデータから、第 14 染色体が古典連鎖地図の第 7 連鎖群に相当する可能性が指摘されている。遺伝子の後ろの括弧内は古典連鎖地図の連鎖群で、染色体番号と食い違う場合に記載。(不明)は古典地図の連鎖群が不明なもの、(新)は古典地図作成以降に見つかった変異を示している。

7. ゲノム関連のデータベースとツール

アサガオのゲノム情報を利用できる、おもなデータベースとツールを章末にまとめた。いずれも、ライフサイエンス関連のデータベースに馴染みのある方であれば、直感的に利用することができる。各データベースやツールは、その用途や特徴を考慮した上での使い分けが必要である。NBRP で整備しているデータベース(下のリストの 1)は、DNA クローンや系統などのバイオリソースにアクセスしやすいように構築しており、疑似染色体を含む Asagao_1.2 のゲノム配列を参照できる唯一のデータベースである。NCBI のデータベース(リスト 3)は、すでに利用されている方が大多数だと思うが、ほかの植物の DNA やアミノ酸配列だけでなく、文献などの膨大な情報が利用可能である。また、プライマー検索ツール、Primer-BLAST(リスト5)を使えば特異性を考慮した上で、アサガオの DNA 断片を増幅できるプライマーの設計が可能だ。ほかの有用なデータベースとしては、代謝経路のマッピングなどを利用できる KEGG(Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes)が挙げられる(リスト 4)。例えば、ある植物ホルモンに興味があるという方は、その植物ホルモンの生合成に関わるアサガオの遺伝子を代謝経路のマッピング上から探すことができる。日本のライフサイエンス統合データベースセンター(DBCLS)も、ウェットな実験に有用なツールを提供している(リスト 6 と 7)。

(1) NBRP・ゲノム情報データベース

<http://viewer.shigen.info/asagao/>

2つのゲノム配列(Asagao_1.1, Asagao_1.2)と、2種類の推定遺伝子(AUGUSTUS, Gnomon)を搭載。ゲノムブラウザー、BLAST と BLAT による検索、系統情報データベースとの相互リンク、RNA-seq を元にした発現情報が備わっており、遺伝子名からの配列検索や、DNA 配列の切り出しなども可能。

(2) NBRP・旧ゲノム情報データベース

<http://ipomoeanil.nibb.ac.jp/>

Asagao_1.1 を参照可能で、BLAST による EST や BAC クローンの検索に便利。

(3) NCBI・アサガオ関連データベース

<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/Browser/wwwtax.cgi?id=35883>

Asagao_1.1, NCBI の推定遺伝子(Gnomon)を参照可能。NCBI の各種データベースや検索ツールと連携しており、生物種横断的な検索などに便利。ただし、ゲノムブラウザー機能は動作が遅いので、(1)のNBRPのゲノムブラウザーを利用いただきたい。

(4) KEGG・アサガオ関連データベース

https://www.genome.jp/kegg-bin/show_organism?org=ini

Asagao_1.1, NCBI の推定遺伝子を参照可能。代謝経路のマッピングなどを利用できる。

(5) NCBI・Primer-BLAST

<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/tools/primer-blast/>

プライマー検索ツール。生物種(Organism)に「*Ipomoea nil*」を入力して使用する。

(6) DBCLS・CRISPRdirect

<http://crispr.dbcls.jp/>

CRISPR/Cas9によるゲノム編集のためのガイドRNAを設計するツール。Specificity checkで「Japanese morning glory (*Ipomoea nil*) Tokyo Kokei Standard (TKS) genome (Sep, 2016)」を選択して使用。

(7) DBCLS・GGGenome

<http://gggenome.dbcls.jp/asagao/>

BLAST が苦手とする短い塩基配列の類似性検索を“超高速”で行えるツール。アサガオ以外の生物種にも対応。

7. おわりに

アサガオは日本を代表する園芸植物としてだけでなく、モデル植物としても 100 年以上の長きにわたり、遺伝学や生理学分野の研究材料として利用されてきた。第二次世界大戦による研究や系統維持の中断を境にして、変異系統も散逸し、研究者も減少していた。しかし、NBRP を契機として変異系統や遺伝子情報の整備が進み、特に遅れていたゲノム解読に関しても高等植物の中でも最高レベルの高精度な配列が得られている。ゲノム配列とリソースの情報がリンクしたデータベースも整備が進んでおり、ゲノム編集も可能になるなど新規参入がしやすい環境が整ってきた。これらの情報やアサガオリソースの特性を利用した研究がさらに増えてくることを願ってやまない。

8. 引用文献

- Austin D.F., Kitajima K., Yoneda Y., & Qian L.F. 2001. A putative tropical American plant, *Ipomoea nil* (convolvulaceae), in pre-Columbian Japanese art. *Econ. Bot.* 55: 515-527.
- Azuma M., Morimoto R., Hirose M., Morita Y., Hoshino A., Iida S., Oshima Y., Mitsuda N., Ohme-Takagi M., & Shiratake K. 2016. A petal-specific *InMYB1* promoter from Japanese morning glory: a useful tool for molecular breeding of floricultural crops. *Plant Biotechnol. J.* 14: 354-363.
- Azuma M., Oshima Y., Sakamoto S., Mitsuda N., Ohme-Takagi M., Otagaki S., Matsumoto S., & Shiratake K. 2018. Dissecting promoter of *InMYB1* gene showing petal-specific expression. *Plant Biotech.* 35: 243-248.
- Fukada-Tanaka S., Inagaki Y., Yamaguchi T., Saito N., & Iida S. 2000. Colour-enhancing protein in blue petals. *Nature* 407: 581.
- Hagiwara T. 1956. Genes and chromosome maps in the Japanese morning glor. *Bull. Res. Coll. Agric. Vet. Sci. Nihon Univ.* 5: 34-56.
- Hayama R., Agashe B., Luley E., King R., & Coupland G. 2007. A circadian rhythm set by dusk determines the expression of *FT* homologs and the short-day photoperiodic flowering response in *Pharbitis*. *Plant Cell* 19: 2988-3000.
- Hoshino A., Jayakumar V., Nitasaka E., Toyoda A., Noguchi H., Itoh T., Shin I.T., Minakuchi Y., Koda Y., Nagano A.J., Yasugi M., Honjo M.N., Kudoh H., Seki M., Kamiya A., Shiraki T., Carninci P., Asamizu E., Nishide H., Tanaka S., Park K.I., Morita Y., Yokoyama K., Uchiyama I., Tanaka Y., Tabata S., Shinozaki K., Hayashizaki Y., Kohara Y., Suzuki Y., Sugano S., Fujiyama A., Iida S., & Sakakibara Y. 2016a. Genome sequence and analysis of the Japanese morning glory *Ipomoea nil*. *Nat. Commun.* 7: 13295.
- Hoshino A., Mizuno T., Shimizu K., Mori S., Fukada-Tanaka S., Furukawa K., Ishiguro K., Tanaka Y., & Iida S. 2019. Generation of yellow flowers of the Japanese morning glory by engineering its flavonoid biosynthetic pathway toward aurones. *Plant Cell Physiol.*: (in press).
- Hoshino A., Yoneda Y., & Kuboyama T. 2016b. A *Stowaway* transposon disrupts the *InWDR1* gene controlling flower and seed coloration in a medicinal cultivar of the Japanese morning glory. *Genes Genet. Syst.* 91: 37-40.

- Imai Y. 1938. Genetic literature of the Japanese morning glory. *Jpn. J. Genet.* 14: 91-96.
- Imamura S. 1953. Photoperiodic initiation of flower primordia in Japanese morning glory, *Pharbitis nil* Chois. *Proc. Jap. Acad.* 29: 368-373.
- Inagaki Y., Hisatomi Y., Suzuki T., Kasahara K., & Iida S. 1994. Isolation of a *Suppressor-mutator/Enhancer*-like transposable element, *Tpn1*, from Japanese morning glory bearing variegated flowers. *Plant Cell* 6: 375-383.
- Iwasaki M., & Nitasaka E. 2006. The *FEATHERED* gene is required for polarity establishment in lateral organs especially flowers of the Japanese morning glory (*Ipomoea nil*). *Plant Mol. Biol.* 62: 913-925.
- Kawasaki S., & Nitasaka E. 2004. Characterization of *Tpn1* family in the Japanese morning glory: *En/Spm*-related transposable elements capturing host genes. *Plant Cell Physiol.* 45: 933-944.
- 木原均. 1934. 朝顔の「雀斑」品種の遺傳研究. 植物及動物 (2): 1801-1814.
- Kitazawa D., Hatakeda Y., Kamada M., Fujii N., Miyazawa Y., Hoshino A., Iida S., Fukaki H., Morita M.T., Tasaka M., Suge H., & Takahashi H. 2005. Shoot circumnutation and winding movements require gravisensing cells. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 102: 18742-18747.
- Lu T.S., Saito N., Yokoi M., Shigihara A., & Honda T. 1991. An acylated peonidin glycoside in the violet-blue flowers of *Pharbitis nil*. *Phytochemistry* 30: 2387-2390.
- Morita Y., & Hoshino A. 2018. Recent advances in flower color variation and patterning of Japanese morning glory and petunia. *Breed. Sci.* 68: 128-138.
- Morita Y., Saitoh M., Hoshino A., Nitasaka E., & Iida S. 2006. Isolation of cDNAs for R2R3-MYB, bHLH and WDR transcriptional regulators and identification of *c* and *ca* mutations conferring white flowers in the Japanese morning glory. *Plant Cell Physiol.* 47: 457-470.
- Morita Y., Takagi K., Fukuchi-Mizutani M., Ishiguro K., Tanaka Y., Nitasaka E., Nakayama M., Saito N., Kagami T., Hoshino A., & Iida S. 2014. A chalcone isomerase-like protein enhances flavonoid production and flower pigmentation. *Plant J.* 78: 294-304.
- Shibuya K., Shimizu K., Niki T., & Ichimura K. 2014. Identification of a NAC transcription factor, *EPHEMERAL1*, that controls petal senescence in Japanese morning glory. *Plant J.* 79: 1044-1051.
- Shibuya K., Watanabe K., & Ono M. 2018. CRISPR/Cas9-mediated mutagenesis of the *EPHEMERAL1* locus that regulates petal senescence in Japanese morning glory. *Plant Physiol. Biochem.* 131: 53-57.
- 竹崎嘉徳. 1916. 朝顔の遺傳. 日本育種学会会報 (1): 12-13.
- 外山亀太郎. 1916. 一二の MENDEL 性質に就て. 日本育種学会会報 (1): 1-9.
- Watanabe K., Kobayashi A., Endo M., Sage-Ono K., Toki S., & Ono M. 2017. CRISPR/Cas9-mediated mutagenesis of the *dihydroflavonol-4-reductase-B* (*DFR-B*) locus in the Japanese morning glory *Ipomoea (Pharbitis) nil*. *Sci. Rep.* 7: 10028.
- Yamaguchi T., Fukada-Tanaka S., Inagaki Y., Saito N., Yonekura-Sakakibara K., Tanaka Y., Kusumi T., & Iida S. 2001. Genes encoding the vacuolar Na^+/H^+ exchanger and flower coloration. *Plant Cell Physiol.* 42: 451-461.
- Yasui K. 1928. Studies on *Pharbitis Nil*, CHOIS. II Chromosome number. *Bot. Mag. Tokyo* 42: 480-485.