

## 八重咲きユリ ‘ダブリン’ の形態特性

深澤拓也・北村嘉邦

信州大学大学院総合理工学研究科

### 要 約

本研究では、オリエンタルトランペット (OT) ハイブリッド系のユリの ‘イエローウィン’ の変異体である緑色八重咲きユリの ‘ダブリン’ および ‘ダブリン’ から出現した変異体の黄色八重咲き ‘ダブリン’ の形態特性を明らかにした。前者は小花が緑色で花被片が展開しないのに対し、後者は小花が黄色で花被片が展開する。これら2つの系統について、花器官および栄養器官の形態を原品種の ‘イエローウィン’ と比較した。黄色八重咲き ‘ダブリン’ では、 ‘イエローウィン’ の雄蕊および心皮とは異なる形態を示す雄蕊様の器官および心皮様の器官が形成され、緑色八重咲き ‘ダブリン’ では雄蕊および心皮は形成されず、分裂組織が維持されていた。花被片の総数は ‘イエローウィン’ では6枚、黄色八重咲き ‘ダブリン’ では約46枚、緑色八重咲き ‘ダブリン’ では約80枚であり、3系統間で有意差が認められた ( $p < 0.05$ )。また、黄色八重咲き ‘ダブリン’ および緑色八重咲き ‘ダブリン’ では ‘イエローウィン’ の小花では見られない緑色の花被片が形成されていた。緑色八重咲き ‘ダブリン’ の小花に形成された緑色の花被片の色度および表皮細胞の密度は、 ‘イエローウィン’ の小花に形成された花被片と有意差が認められた ( $p < 0.05$ )。また、これらの値は開花前の ‘イエローウィン’ の100 mm 大の花蕾の花被片とほぼ同等であった。3系統間で花器官の形態が異なっていた一方で、草丈、葉数、葉の縦横比といった栄養器官の形態には、違いは認められなかった。以上より、 ‘ダブリン’ の緑色八重咲き形質には、雄蕊および心皮の形態形成に関わる AGAMOUS ホモログの変異、および花被片の伸長と着色に関与するジャスモン酸の低蓄積が寄与する可能性が高い。

キーワード：形態調査, ‘ダブリン’, 八重咲き, ユリ, 緑色花

### 緒 言

ユリ (*Lilium* spp.) は花束や供花としての需要が定着しており、農林水産省の統計データでは、平成29年の国内での切り花の出荷額がキクについて第2位の品目である<sup>1)</sup>。ユリの中には八重咲き品種がある。八重咲きユリは、その華やかさ、衣服を汚す花粉が形成されない点から、注目を集めている。

八重咲きユリの品種のひとつとして、 ‘ダブリン’ がある。 ‘ダブリン’ はオリエンタルトランペット (OT) ハイブリッドユリの黄色一重咲き品種である ‘イエローウィン’ の変異体であり、緑色八重咲き形質を持つ (Fig.1 A, B)。緑色八重咲きである ‘ダブリン’ は、小花が緑色であるという点で、一般的に知られている他の八重咲きユリとは異なる。さらに、 ‘ダブリン’ には緑色八重咲き系統 (緑色八重咲き ‘ダブリン’) から派生して生じた黄色八重咲き系統 (黄色八重咲き ‘ダブリン’) が存在する (Fig.1 C)。緑色八重咲き ‘ダブリン’ の花被片

は緑色で展開しないのに対し、黄色八重咲き ‘ダブリン’ の花被片は黄色で展開する。

緑色八重咲き形質を持つユリ品種は、 ‘ダブリン’ のほかに、 ‘ミステリードリーム’, ‘ノーブルリリー’ がある。さらに、クレマチス (*Clematis*)



Fig.1. Flowers of ‘Yelloween’, original ‘Doubleen’, and YC ‘Doubleen’.

A: ‘Yelloween’; B: Original ‘Doubleen’; C: YC ‘Doubleen’. Scale bars = 20mm

受付日 2019年12月22日

受理日 2020年2月3日

*hybrida*), サクラ属 (*Cerasus* Mill.), およびトルコギキョウ (*Eustoma grandiflorum*) などでは, 緑色八重咲き形質を示す品種が存在するが, その品種の数は少ない. しかし, 市場では緑色八重咲き形質を持つ花卉は, 高値で流通することが多く, その育種に対する要請は多い. 八重咲化が起こる分子生物学的なメカニズムについては, ヤマブキ (*Kerria japonica*), シクラメン (*Cyclamen persicum*), リンドウ (*Gentiana scabra*), アサガオ (*Ipomoea nil*), およびキイジョウロウホトトギス (*Tricyrtis macranthopsis*) などの多くの園芸植物で報告されている<sup>2-6)</sup>. 対して, 緑色八重咲化が起こるメカニズムは解明されていない. ‘ダブリン’の変異原因遺伝子の特定, および緑色八重咲化のメカニズムの解明により, 緑色八重咲き花卉の育種へ応用可能な知見が得られると期待される.

本研究では, ‘イエローウィン’, 緑色八重咲き ‘ダブリン’, および黄色八重咲き ‘ダブリン’の間で, 花器官の形態を比較した. また, ‘イエローウィン’の小花に形成される黄色の花被片および花蕾に形成される緑色の花被片と ‘ダブリン’の小花に形成される緑色の花被片の形態を比較した. さらに, 3系統間で栄養器官の形態も比較した. 最終的に, ‘ダブリン’の変異原因遺伝子および ‘ダブリン’の小花が緑色を示す要因を考察した.

## 材料および方法

### 1. 植物材料および管理方法

‘イエローウィン’の鱗茎は国華園 (大阪府) から購入し, 緑色八重咲き ‘ダブリン’ および黄色八重咲き ‘ダブリン’の鱗茎はJA 上伊那 (長野県) から2016年に分譲を受けた. 鱗茎は球周が18 cm から22 cm のものを用いた. 花器官の形態調査について2017年11月に, 栄養器官の形態調査について2018年1月に直径19.5 cm の7号鉢に鱗茎を定植した. 鉢はメトロミックス (Sun Gro Horticulture Canada CM Ltd, カナダ) とバーミキュライト (福島バーミ (株), 日本) を2:1の割合で混合した培地約4Lで満たした. 定植後, 信州大学農学部の実験圃場内のプラスチックハウスにて管理した. ハウス内の最低気温が10℃となるようにボイラーを設定し, 20℃を上回ると側窓が自動で開くように設定した. 適宜灌水し, 2週間に1回液肥として花工場 (N:P:K = 50:100:50; 住友化学園芸 (株), 日本) を1000倍希釈して施用した. また, ダニ, 病害虫, および病原菌の防除のため, 2週間に1回殺

ダニ剤, 殺虫剤, および殺菌剤を散布した. 花器官の形態調査には, 2018年6月, 7月, および8月に発達が進んだ ‘イエローウィン’の小花3つ, 緑色八重咲き ‘ダブリン’の小花7つ, および黄色八重咲き ‘ダブリン’の小花3つを用いた (Fig.1). また, 開花後の2019年8月に, ‘イエローウィン’3株, 緑色八重咲き ‘ダブリン’4株, および黄色八重咲き ‘ダブリン’3株を用いて栄養器官の形態調査をした.

### 2. 花器官の比較

‘イエローウィン’, 緑色八重咲き ‘ダブリン’, および黄色八重咲き ‘ダブリン’の小花を構成する花器官の数を記録し, それぞれの形態を観察した. 肉眼では判別が困難であった花器官については, トルイジンブルーで染色し, 実体顕微鏡を用いて観察した.

花被片の形態調査として, 表皮細胞の形態, 色度, および表皮細胞の密度を調査した. シロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) やシクラメン (*C. persicum*) では, 花卉と萼片とで背軸面の表皮細胞の形態が異なることが報告されている<sup>7,8)</sup>. そこで, ‘ダブリン’に形成される緑色の花被片が萼片様の器官であるか否かを判別するために, 背軸面の花被片表皮細胞の形態および表皮細胞密度を観察, 測定した. 花被片の背軸面にマニキュアを塗り, 乾いた後に剥がすことで, 表皮細胞のレプリカを作製した. 作製した表皮細胞のレプリカを, 光学顕微鏡を用いて観察した.

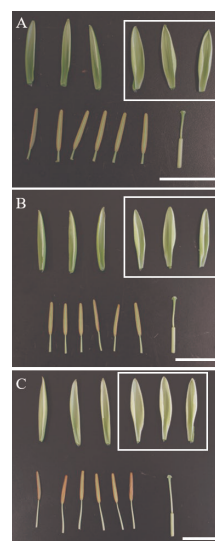


Fig.2. Floral organs of a ‘Yelloween’ flower bud.

A: 50 mm flower bud, B: 70mm flower bud, C: 90mm flower bud. White squares indicate inner tepals. Scale bars = 50mm.

バラ属 (*Rosa* spp.), カーネーション (*Dianthus caryophyllus*), トルコギキョウ (*Eustoma grandiflorum*), およびペチュニア (*Petunia × hybrida*) の多くの品種の花弁では, 背軸面と比較して向軸面で着色の程度が高いことが報告されている<sup>9,10</sup>. そこで, 花被片の色度は向軸面を測定した. 測色色差計 (ZE2000; 日本電色 (株), 日本) を用いて,  $L^*$ 値,  $a^*$ 値, および  $b^*$ 値を測定した. 'イエローウィン' の小花および 'イエローウィン' の 50 mm, 60 mm, 70 mm, 80 mm, 90 mm, 100 mm, 110 mm, 120 mm, および 130 mm 大の花蕾 (Fig.2) の内花被片, 緑色八重咲き 'ダブリン' の小花の緑色の花被片, 黄色八重咲き 'ダブリン' の小花の黄色の花被片, および黄色八重咲き 'ダブリン' の小花の緑色の花被片の形態を調査した.

### 3. 栄養器官の比較

草丈, 葉数, および葉の縦横比を調査した. 葉の縦横比については, 植物体の上位, 中位, および下位に形成された葉のうち, 平均的な形態を示すと考えられるものをそれぞれ 1 枚ずつ計測し, これら 3

つの平均値を算出した.

### 4. 統計解析

'イエローウィン', 緑色八重咲き 'ダブリン', および黄色八重咲き 'ダブリン' の間での, 花器官の数, 花被片の色度, 表皮細胞密度, 草丈, 葉数, および葉の縦横比の差を, Tukey 法により検定した.

## 結果および考察

### 1. 花器官の形態

#### 1) 小花を構成する花器官の数

'イエローウィン' では, 3 枚の黄色の外花被片, 3 枚の黄色の内花被片, 6 本の雄蕊, および 1 本の雌蕊 (3 枚の心皮) が形成されていた (Table1; Fig.3 A). 一方で, 緑色八重咲き 'ダブリン' では, 調査したすべての小花で雄蕊および心皮の形成は認められず, 茎頂分裂組織が維持されていた (Table1; Fig.3 B, C). また, 緑色八重咲き 'ダブリン' では, 'イエローウィン' で形成されていた黄色の花被片は形成されず, 緑色の花被片のみが形成され, その数は約 80 枚であった

Table 1 Number of floral organs of 'Yelloween', original 'Doubleen', and YC 'Doubleen'.

Line	n	Tepal <sup>z</sup>		Green tepal		Yellow tepal		Stamen and staminoid organ		Flower with carpeloid organ (%)
Yelloween	3	6	c <sup>y</sup>	0	b	6	b	6	a	100
Original Doubleen	3	79.7±7.8	a	79.7±7.8	a	0	c	0	c	0
YC Doubleen	7	46.3±1.8 <sup>x</sup>	b	25.3±0.9	b	20.7±2.3	a	2.3±0.9	b	100

<sup>z</sup> Sum of green and yellow tepals.

<sup>y</sup> Means followed by different letters are significantly different at  $P < 0.05$  by Tukey's multiple range test.

<sup>x</sup> Mean ± S.E.

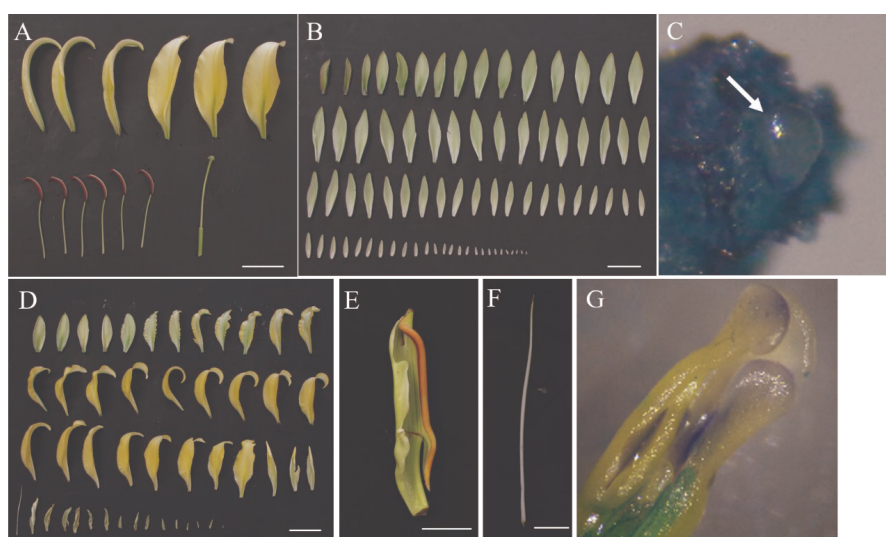


Fig.3. Floral organs of 'Yelloween', original 'Doubleen', and YC 'Doubleen'.

A: 'Yelloween'; B, C: Original 'Doubleen' (B: Floral organs, C: Shoot apical meristem); D-G: YC 'Doubleen' (D: Floral organs, E: Staminoid tepal, F: Filament like organ, G: Carpeloid organ). Scale bars in (A), (B), and (F) = 50mm, in (C) and (D) = 10mm. White allow in (C) indicates a shoot apical meristem.

(Table1; Fig.3 B). 黄色八重咲き ‘ダブルリン’ では, ‘イエローウィン’ の雄蕊および心皮とは異なる形態を示す雄蕊様の器官および心皮様の器官が形成されており, 雄蕊様の器官は花被片の一部が葯化したものや, 葯を欠く花糸のみで構成される器官が見られた (Table1; Fig.3 D, E, F). また, 黄色八重咲き ‘ダブルリン’ では ‘イエローウィン’ の花被片と類似した形態を示す黄色の花被片が形成され, その数は約21枚であり, ‘イエローウィン’ の花被片と比較して有意に多かった ( $p < 0.05$ ) (Table1; Fig.3 A, D). さらに, 黄色八重咲き ‘ダブルリン’ では, 緑色八重咲き ‘ダブルリン’ と類似した形態を示す緑色の花被片が形成されており, その数は約25枚であった (Table1; Fig.3 B, D). 花被片の総数は, ‘イエローウィン’ では6枚, 緑色八重咲き ‘ダブルリン’ では約80枚, 黄色八重咲き ‘ダブルリン’ では約46枚であり, 3系統間で有意差が認められた ( $p < 0.05$ ) (Table1).

花器官の形態形成を説明する ABC モデルに含まれる遺伝子群のうち, C クラス遺伝子の *AGAMOUS* (*AG*) は雄蕊および心皮の形態形成, および茎頂分裂組織の消失に関与する<sup>11)</sup>. また, シクラメン (*C. persicum*), リンドウ (*G. scabra*), キイジョウロウホトトギス (*T. macranthopsis*) などの多くの園芸植物の *AG* ホモログ低発現変異体では雄蕊と心皮が形成されず, 八重咲きを示すことが報告されている<sup>3,4,6)</sup>. そのため, 雄蕊と心皮が形成されず, 茎頂分裂組織が維持されていた緑色八重咲き ‘ダブルリン’ では *AG* ホモログの発現量が野生型の ‘イエローウィン’ と比較して少なく, *AG* ホモログまたはその上流遺伝子に変異が生じている可能性が高い. 個体間で雄蕊の弁化の程度が量的に異なる八重咲きユリの ‘エロディ’ では, *AG* の発現量が少ない個体で雄蕊の弁化の程度が強い<sup>12)</sup>. よって, 花被片, 雄蕊, および心皮の形態が ‘イエローウィン’ と緑色八重咲き ‘ダブルリン’ の中間的な形態を示した黄色八重咲き ‘ダブルリン’ では, *AG* ホモログの発現量が ‘イエローウィン’ と緑色

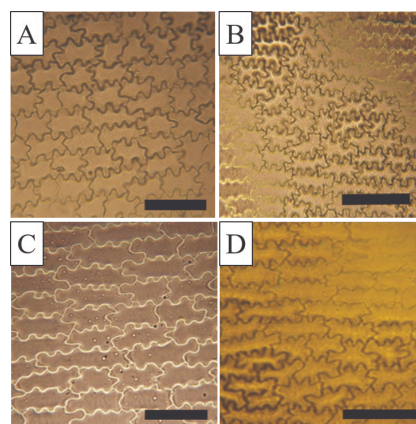


Fig.4. Epidermal cell morphology of inner tepals of ‘Yelloween’, original ‘Doubleen’, and YC ‘Doubleen’.

A: Yellow inner tepal of ‘Yelloween’; B: Green tepal of original ‘Doubleen’; C: Yellow tepal of YC ‘Doubleen’; D: Green tepal of YC ‘Doubleen’. Scale bars = 200 $\mu$ m

八重咲き ‘ダブルリン’ の中間的な値を示すと考えられた. 今後は, ‘イエローウィン’, 緑色八重咲き ‘ダブルリン’ および黄色八重咲き ‘ダブルリン’ の間で, 花蕾での *AG* ホモログの発現量, および *AG* ホモログの塩基配列を比較していく必要がある.

## 2) 花被片の形態

‘イエローウィン’ の内花被片, 緑色八重咲き ‘ダブルリン’ の緑色の花被片, 黄色八重咲き ‘ダブルリン’ の黄色の花被片, および黄色八重咲き ‘ダブルリン’ の緑色の花被片の背軸面に存在する表皮細胞はジグソーパズル型を呈していた (Fig.4). シロイヌナズナ (*A. thaliana*) やシクラメン (*C. persicum*) では, 花弁と萼片とで背軸面の表皮細胞の形態が異なることが明らかになっている<sup>7,8)</sup>. また, 緑色花ユリの ‘グリーンリアルブ’ に形成される萼片様の器官の背軸面の表皮細胞はジグソーパズル型ではなく, 扁平な形態をしていることが報告されている<sup>13)</sup>. そのため, 緑色八重咲き ‘ダブルリン’ および黄色八重咲き ‘ダブルリン’ に形成された緑色の花被片は, 萼片様の器官ではなく, ‘イエローウィン’ の内花被片と類似した器官であることが示唆され, ‘ダブルリン’ では花被片の形態形成に関与する A クラス遺伝子や B クラス遺伝子に変異が生

Table 2 The chromaticity and epidermal cell density of tepals in ‘Yelloween’, original ‘Doubleen’, and YC ‘Doubleen’.

Sample	n	$L^*$ value	$a^*$ value	$b^*$ value	Epidermal cell density (/mm <sup>2</sup> )
Yellow tepal of Yelloween	3	73.0 $\pm$ 1.4 <sup>z</sup> a <sup>y</sup>	-0.2 $\pm$ 0.8 a	62.0 $\pm$ 0.4 a	98.1 $\pm$ 2.1 d
Green tepal of original Doubleen	7	64.6 $\pm$ 1.4 b	-13.8 $\pm$ 1.3 c	39.3 $\pm$ 1.9 c	211.4 $\pm$ 2.5 a
Yellow tepal of YC Doubleen	3	74.1 $\pm$ 1.3 a	-4.0 $\pm$ 0.4 ab	47.9 $\pm$ 2.4 b	120.0 $\pm$ 8.1 c
Green tepal of YC Doubleen	3	73.9 $\pm$ 1.5 a	-9.5 $\pm$ 1.7 bc	35.4 $\pm$ 2.0 c	150.0 $\pm$ 4.0 b

<sup>z</sup> Mean  $\pm$  S.E.

<sup>y</sup> Means followed by different letters are significantly different at  $P < 0.05$  by Tukey’s multiple range test.

じている可能性は低いと考えられた。

緑色八重咲き ‘ダブリン’ の緑色の花被片では、他の3サンプルと比較して明度を示す  $L^*$  値が有意に低かった ( $p < 0.05$ ) (Table2). 彩度を示す  $a^*$  値および  $b^*$  値は、黄色八重咲き ‘ダブリン’ および緑色八重咲き ‘ダブリン’ の緑色花被片では、‘イエローウィン’ の内花被片と比較して有意に低かった ( $p < 0.05$ ) (Table2). 対して、黄色八重咲き ‘ダブリン’ の黄色花被片と ‘イエローウィン’ の内花被片との間で、 $a^*$  値に有意差は認められなかった ( $p > 0.05$ ) (Table2). 背軸面の表皮細胞密度は、‘イエローウィン’ の内花被片では  $98.1/\text{mm}^2$ 、緑色八重咲き ‘ダブリン’ の緑色の花被片では  $211.4/\text{mm}^2$ 、黄色八重咲き ‘ダブリン’ の黄色の花被片では  $120.0/\text{mm}^2$ 、および黄色八重咲き ‘ダブリン’ の緑色の花被片では  $150.0/\text{mm}^2$  であり、4サンプルの間で有意差が認められた ( $p < 0.05$ ) (Table2). 緑色八重咲き ‘ダブリン’ と黄色八重咲き ‘ダブリン’ の緑色の花被片では、‘イエローウィン’ の内花被片および黄色八重咲き ‘ダブリン’ の黄色の花被片と比較して表皮細胞密度が高く、緑色の花被片では黄色の花被片と比較して表皮細胞の大きさが小さいことが示された。以上より、緑色八重咲き ‘ダブリン’ と黄色八重咲き ‘ダブリン’ に形成される緑色の花被片は、‘イエローウィン’

の内花被片および黄色八重咲き ‘ダブリン’ の黄色の花被片と比較して、花被片の着色および細胞伸長の程度が小さいことが示された。

‘イエローウィン’ の花蕾では (50 mm 大の花蕾から開花に至るまで)、 $L^*$  値、 $a^*$  値、および  $b^*$  値は経時的に増加し、表皮細胞密度は経時的に低下した (Fig.5). 開花前の100 mm 大の花蕾の ‘イエローウィン’ では、 $L^*$  値が67.3、 $a^*$  値が-14.0、 $b^*$  値が39.9、表皮細胞の密度が  $197.8/\text{mm}^2$ 、緑色八重咲き ‘ダブリン’ では、 $L^*$  値が64.6、 $a^*$  値が-13.8、 $b^*$  値が39.3、表皮細胞の密度が  $211.4/\text{mm}^2$  であり、両者で類似した値を示した (Fig.5; Table2). これより、緑色八重咲き ‘ダブリン’ の小花に形成された緑色の花被片は、‘イエローウィン’ の100 mm 大の花蕾の花被片と着色および伸長の程度が同等であることが示され、緑色八重咲き ‘ダブリン’ の花被片では ‘イエローウィン’ の花蕾発達段階の後期で生じる花被片の着色、伸長過程が起こらないことが示唆された。

花卉の伸長および着色に関与する植物ホルモンとして、ジベレリンおよびジャスモン酸が知られており、特にジャスモン酸は花蕾発達段階の後期に大きく寄与することが報告されている<sup>14)</sup>。また、ジャスモン酸合成経路遺伝子のうち、ホスホリパーゼ  $A_1$  の一種である *DEFECTIVE ANTH*

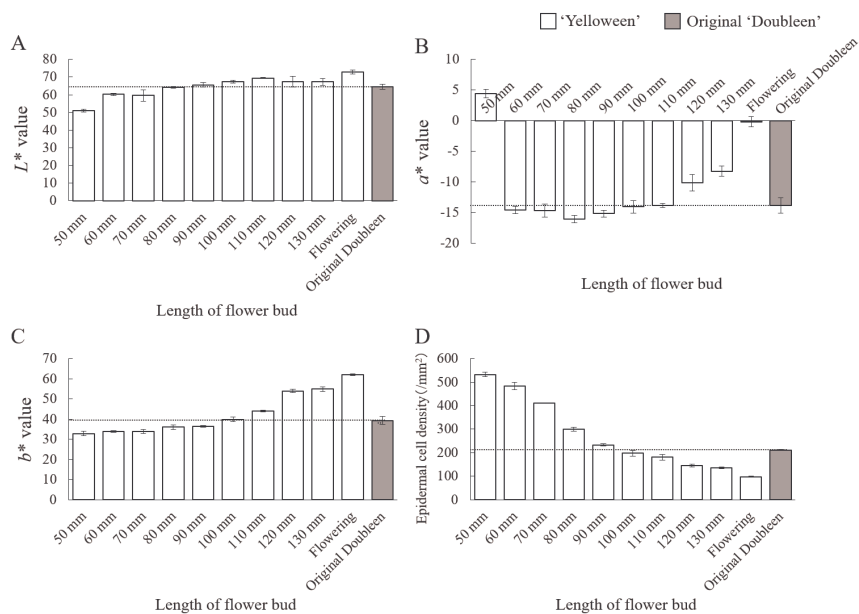


Fig.5. Changes of chromaticity and epidermal cell density on tepals of ‘Yelloween’ during flower bud development.

A:  $L^*$  value; B:  $a^*$  value; C:  $b^*$  value; D: Epidermal cell density. Dotted lines indicate the values of green colored tepals of original ‘Doubleen’. Vertical bars indicate standard error ( $n = 3$  and  $7$ , ‘Yelloween’ and original ‘Doubleen’, respectively.)

Table 3 The morphology of vegetative organs of 'Yelloween', original 'Doubleen', and YC 'Doubleen'.

Line	n	Plant height (cm)	Number of leaves	Length / width ratio of leaf
Yelloween	4	86.6±3.3 <sup>z</sup>	102.3± 1.8	6.4±0.3
Original Doubleen	4	76.0±4.9	93.8±11.0	5.7±0.4
YC Doubleen	3	81.2±2.9	90.7±11.2	5.8±0.4
Tukey's multiple test		N.S. <sup>y</sup>	N.S.	N.S.

<sup>z</sup> Mean ± S.E.

<sup>y</sup> N.S. indicates no significant difference.

DEHICIENCE 1 (DADI) は、AGにより転写促進されることが報告されている<sup>14)</sup>。さらに、八重咲きのトルコギキョウ (*E. grandiflorum*) で高頻度に発生する花卉の着色ムラが、外的なジャスモン酸メチルの処理により改善される例が報告されている<sup>15)</sup>。以上から、緑色八重咲き 'ダブリン' で花被片の着色、伸長が十分に起こらないのは、ジャスモン酸の低蓄積に起因する可能性がある。今後、ユリのAGホモログの低発現およびジャスモン酸の低蓄積が、'ダブリン' の緑色八重咲化に寄与するか否かを検証する必要がある。

緑色花化に関して、これまでに、Eクラス遺伝子の変異およびファイトプラズマの感染により花卉および装飾的萼片が葉化した例<sup>16-18)</sup>、Bクラス遺伝子の変異または発現量の低下で花卉が萼片化した例<sup>19-21)</sup>、およびクロフィル合成遺伝子の過剰発現により花卉が緑化した例が報告されている<sup>22,23)</sup>。しかし、Cクラス遺伝子のAGの変異が緑色花化に寄与する例はこれまでに報告されていない。そのため、今後 'ダブリン' の緑色花化の変異メカニズムを明らかにすることで、これまでとは異なる観点から緑色花の育種目標を提案することができるのではないかと考えられる。

## 2. 栄養器官の形態

草丈は、'イエローウィン' では86.6 cm、緑色八重咲き 'ダブリン' では76.0 cm、黄色八重咲き 'ダブリン' では81.2 cmであり、3系統間で有意差は認められなかった ( $p > 0.05$ ) (Table3)。葉数は 'イエローウィン' では約102枚、緑色八重咲き 'ダブリン' では約93枚、黄色八重咲き 'ダブリン' では約91枚であり、3系統間で有意差は認められなかった ( $p > 0.05$ ) (Table3)。さらに、葉の縦横比は 'イエローウィン' では6.4、緑色八重咲き 'ダブリン' では5.7、黄色八重咲き 'ダブリン' では5.8であり、3系統間で有意差は認められなかった ( $p > 0.05$ ) (Table3)。以上より、3系統間で栄養器官の形態に違いはないことが示された。

## おわりに

緑色八重咲き 'ダブリン' の小花では、原品種の 'イエローウィン' とは異なり、雄蕊および心皮が形成されていなかったことから、これらの形態形成に関わるAGホモログに変異が生じている可能性が高い。緑色八重咲き 'ダブリン' の花被片が緑色を示すのは、ユリの花蕾発達時の後期で生じる花被片の着色が起こらないことに起因することが示唆され、これはジャスモン酸の低蓄積に起因する可能性がある。AGホモログの変異およびジャスモン酸の低蓄積がユリの緑色八重咲化に寄与するか否かを、今後調査していく必要がある。

## 謝 辞

本研究を行うにあたり、JA 上伊那の織田和洋氏から緑色八重咲き 'ダブリン' および黄色八重咲き 'ダブリン' の鱗茎を提供頂いた。ここに記して謝意を表す。

## 引用文献

- 1) 農林水産省 花き産業振興総合調査 [https://www.e-stat.go.jp/stat-search/files?page=1&layout=datalist&toukei=00500510&tstat=000001046964&cycle=7&tclass1=000001046965&tclass2=000001132343&stat\\_infid=000031852698](https://www.e-stat.go.jp/stat-search/files?page=1&layout=datalist&toukei=00500510&tstat=000001046964&cycle=7&tclass1=000001046965&tclass2=000001132343&stat_infid=000031852698) (参照2019年12月15日)
- 2) Jiang, M., Shen X., Liu Z., Zhang D., Liu W., Liang H., Wang Y., He Z., and Chen F. 2018. Isolation and characterization of *AGAMOUS-like* genes associated with double-flower morphogenesis in *Kerria japonica* (Rosaceae). *Frontiers in Plant Science*. 9, 959.
- 3) Mizunoe, Y., Kubota S., Kanno A. and Ozaki Y. 2015. Morphological Variation and *AGAMOUS-like* Gene Expression in Double Flowers of *Cyclamen persicum* Mill. *The Horticulture Journal*. 84: 140-147.
- 4) Nakatsuka, T., Saito M., Yamada E., Fujita K.,

- Yamagishi N., Yoshikawa N. and Nishihara M. 2015. Isolation and characterization of the C-class *MADS-box* gene involved in the formation of double flowers in Japanese gentian. *BMC Plant Biology*. 15: 182.
- 5) Nitasaka, E. 2003. Insertion of an *En/Spm*-related transposable element into a floral homeotic gene *DUPLICATED* causes a double flower phenotype in the Japanese morning glory. *The Plant Journal*. 36: 522-531.
- 6) Sharifi, A., Oizumi N., Kubota S., Bagheri A., Shafaroudi S. M., Nakano M. and Kanno A. 2015. Double flower formation in *Tricyrtis macranthopsis* is related to low expression of *AGAMOUS* ortholog gene. *Scientia Horticulturae*. 193: 337-345.
- 7) Krizek, B. A., Prost V., and Macias A. 2000. *AINTEGUMENTA* promotes petal identity and acts as a negative regulator of *AGAMOUS*. *The Plant Cell*. 12: 1357-1366.
- 8) Lacob, B., Laryssa L., Lene L. C., and Hileman C. 2012. Evolution of petaloid sepals independent of shifts in B-class MADS box gene expression. *Development Genes and Evolution*. 222: 19-28.
- 9) 鳴海貴子・吉本知佳・深井誠一. 2016. バラ, カーネーション, およびトルコギキョウの表皮細胞の観察. 香川大学農学部学術報告. 68: 11-15
- 10) Qi, Y., Lou Q., Quan Y., Liu Y., and Wang Y. 2013. Flower-specific expression of the *Phalaenopsis* flavonoid 3', 5'-hydroxylase modifies flower color pigmentation in *Petunia* and *Lilium*. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. 115: 263-273.
- 11) Sieburth, L. E., Running M. P., and Meyerowitz E. M. 1995. Genetic Separation of third and fourth whorl function of *AGAMOUS*. *The Plant Cell*. 7. 1249-1258.
- 12) Akita, Y., Nakada M. and Kanno A. 2011. Effect of the expression of an *AGAMOUS*-like gene on the petaloidy of stamens in double-flowered lily, 'Elodie'. *Scientia Horticulturae*. 128: 48-53.
- 13) 滝村千明. 2015. 復帰変異が発生する緑色花のユリの特性と花器官決定遺伝子との関係. 平成26年度信州大学農学部専攻研究論文. 1-43.
- 14) Ito, T., Ng K. H., Lim T. S., Yu H. and Meyerowitz E. M. 2007. The homeotic protein *AGAMOUS* controls late stamen development by regulating a jasmonate biosynthetic gene in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*. 19: 3516-3529.
- 15) Mizuno, T., Fukuta N. and Shimizu-Yumoto H. 2017. Nonuniform coloration of harvested flower buds of double-flowered *Eustoma* is reduced by methyl jasmonate treatment. *The Horticulture Journal*. 86: 244-251.
- 16) Sawayanagi, T., Horikoshi N., Kanehira T., Shinohara M., Bertaccini A., Cousin M. T., Hiruki C., and Namba S. 1999. 'Candidatus Phytoplasma japonicum', a new phytoplasma taxon associated with Japanese Hydrangea phyllody. *International Journal of Systematic Bacteriology*. 49: 1275-1285.
- 17) Kitamura, Y., Hosokawa M., Uemachi T., and Yazawa S. 2009. Selection of ABC genes for candidate genes of morphological changes in hydrangea floral organs induced by phytoplasma infection. *Scientia Horticulturae*. 122: 603-609.
- 18) Mitoma, M. and Kanno A. 2018. The greenish flower phenotype of *Habenaria radiata* (Orchidaceae) is caused by a mutation in the *SEPALLATA*-like MADS-box gene *HrSEP-1*. *Frontiers in Plant Science*. 9, 831.
- 19) Asada, Y., Kasai N., Adachi Y., Kanno A., Ito N., Yun P.-Y. and Masuda K. 2006. A vegetative line of asparagus (*Asparagus officinalis*) with a homeotic change in flower development is correlated with a functional deficiency in class-B MADS-box genes. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. 81: 874-882.
- 20) Hirai, M., Ochiai T. and Kanno A. 2010. The expression of two *DEFICIENS*-like genes was reduced in the sepaloid tepals of viridiflora tulips. *Breeding Science*. 60: 110-120.
- 21) Otani, M., Sharifi A., Kubota S., Oizumi K., Uetake F., Hirai M., Hoshino Y., Kanno A., and Nakano M. 2016. Suppression of B function strongly supports the modified ABCE model in *Tricyrtis* sp. (Liliaceae). *Scientific Reports*. 6, 24549.
- 22) Ohmiya, A., Hirashima M., Yagi M., Tanase K., and Yamamizo C. 2014. Identification of genes associated with chlorophyll accumulation in flower petals. *PLoS ONE* 9: e113738. doi:10.1371/journal.pone.0113738 PMID: 25470367
- 23) Ohmiya, A., Sasaki K., Nashima K., Oda-Yamamizo C., Hirashima M., and Sumitomo K. 2017. Transcriptome analysis in petals and leaves of chrysanthemums with different chlorophyll levels. *BMC Plant Biology*. 17: 202. doi:10.1186/s12870-017-1156-6

## Morphological Characteristics of Double-Flowered Lily, 'Doubleen' and Derived Mutant

Takuya FUKASAWA and Yoshikuni KITAMURA

Graduate School of Science and Technology, Shinshu University

### Summary

In the present study, we identified the morphological characteristics of green colored double-flowered lily 'Doubleen' (original 'Doubleen'), a mutant of oriental-trumpet hybrid (OT hybrid) lily 'Yelloween'. Yellow-colored double-flowered mutant (YC 'Doubleen') derived from 'Doubleen' was also studied. YC 'Doubleen' has both green unexpanded tepals and yellow expanded tepals, whereas original 'Doubleen' has only green unexpanded tepals. The morphologies of vegetative organs and reproductive organs were compared among 'Yelloween', original 'Doubleen', and YC 'Doubleen'. YC 'Doubleen' had staminoid organs and carpeloid organs. On the other hand, original 'Doubleen' did not have stamen and carpel, and shoot apical meristems were maintained in flowers. Mean numbers of tepals were 6, 80, and 46 for 'Yelloween', original 'Doubleen' and YC 'Doubleen', respectively, and the differences were significant among 3 strains. Original 'Doubleen' and YC 'Doubleen' had green tepals, however 'Yelloween' did not. Chromaticity and epidermal cell density showed significant differences between yellow tepals of 'Yelloween' and green tepals of original 'Doubleen'. Those of original 'Doubleen' were almost equal to those of young tepals sampled from 100 mm-length flower buds of 'Yelloween' before anthesis. Although the distinct morphologies of reproductive organs were observed among 'Yelloween', original 'Doubleen', and YC 'Doubleen', no difference was found for vegetative organs such as plant height, the number of leaves, and length / width ratio of leaf among 3 strains.

**Key Words:** 'Doubleen', double-flower, green flower, lily, morphological observation