バイオテクノロジーによる青果物の品質改良

永田 雅 靖*

Breeding of Vegetables and Fruits through Biotechnology

NAGATA Masayasu*

** National Institute of Vegetable and Tea Science,
National Agricultural Research Organization
360, Kusawa, Ano-cho, Age-gun, Mie 514-2392*

1. バイオテクノロジーとは

バイオテクノロジー (Biotechnology) は、Biology (生物学) と Technology (技術) の合成語であり、生物が持つ機能を効率的に利用する技術である^{1),2)}。

広い意味では、生物そのものや、生産物を利用する農林水産業、あるいは、発酵など生物の能力を利用する食品産業の技術もバイオテクノロジーであるといえるが、一般的にバイオテクノロジーといった場合には、細胞や遺伝子等を対象にして、生物の持つ遺伝、繁殖、成長、代謝等の機能を直接的に利用したり、改良したりする技術革新の著しい分野を指す²⁾。これらの分野は、ここ四半世紀ほどの間に、急速に発展してきた。

植物のバイオテクノロジーでは、細胞の培養技術を根幹にして、細胞融合や遺伝子操作などさまざまな周辺技術の開発も行われてきた。近年、バイオテクノロジー研究の進展によって、植物のもつ多様な能力を利用する可能性が大きく広がっていくとともに、一方では、バイオテクノロジーを利用した作物を実用化するにあたっての問題点も次第に明らかになってきた。

ここでは、植物バイオテクノロジーにおける代表的な技術を紹介するとともに、青果物の品質との関連を概観したい。

2. 「オールドバイテク」と「ニューバイテク」

植物バイオテクノロジーの根幹をなすものは、組織および細胞の培養技術 (図1) である³⁾。これには、

植物のもつ「全能性 (totipotency)」が重要な役割を果たしている。即ち、植物の特徴は、たったひとつの細胞でも、適当な条件で培養することにより、ひとつの植物個体に再生する能力をもっていることである⁴⁾。植物細胞の全能性は、植物バイオテクノロジーの基本原理となっている⁵⁾。

これに対し、動物細胞の場合、とくに、ほ乳類では、胚などを除いて全能性はないと長らく考えられてきた。しかし、1997年にイギリスのロスリン研究所で行われた体細胞クローン羊「ドリー」の実験では、乳腺細胞の核を、核を除去した未受精卵に移植し、子宮に戻すことにより、個体の再生に成功している⁶⁾。その後も、同様なテクニックにより、牛や、その他の動物で個体の再生が成功し、分化したほ乳動物の細胞でも、条件によっては、全能性を回復できるものと考えられている。ただ、植物の場合には、動物に比べて、多様な組織、器官において全能性を回復しやすいことや、試験管内で個体再生の段階まで培養することが可能なことなど、比較的取り扱いが容易なため、関連する研究の蓄積も多い。

この技術を応用して、従来にはなかった性質をもつ野菜が作られている。成長点の組織を培養して大量の苗を得る茎頂培養や、胚培養、蒴培養など、植物のもつ発生分化能力を利用したさまざまな培養技術³⁾は、「オールドバイテク」とも呼ばれる⁵⁾。これらの技術は、ウイルス・フリー (virus-free) 苗の供給や、品種の育成にも利用され、着実な成果が出ている。今後こ

* 農業技術研究機構野菜茶業研究所 (〒514-2392 三重県安芸郡安濃町草生360)

図1 植物細胞培養技術の相互関係

(関谷次郎：植物バイオテクノロジー (東京化学同人), p.6 (1996))

これらの技術は、大いに利用されるものと考えられる。一方、細胞融合や遺伝子組換え植物の作出は、組織や細胞の培養技術などオールドバイオテクの上に成り立った新しい品種育成技術であり、「ニューバイオテク」とも呼ばれ、21世紀には、さらに発展するものと期待がかけられている⁵⁾。

(1) 茎頂培養

野菜などの作物がウイルスに感染すると、葉が縮れたり、ウイルス感染に特有なモザイク模様ができたりするだけでなく、生育が悪くなり、収量や品質も低下する。現在のところ、ウイルス病に効果のある農薬は開発されていない⁵⁾。ウイルスによる被害は、種子から栽培する作物よりも、苗で供給されるイチゴやニンニク、イモ類で大きな問題となっている。

植物の成長点は、ウイルスの感染速度に比べて細胞の分裂速度が速いためにウイルスのない(ウイルス・フリー)状態になっていると考えられる。そこで、0.5mm程度の大きさの成長点だけを切り取って、

無菌培養し、植物体にすることにより、ウイルスに感染していない苗を得ることができる。

イチゴでは、全国にウイルス・フリー苗の生産供給施設があり、栽培面積の6割以上でウイルス・フリー苗が利用され、高品質のイチゴの供給に役立てられている⁷⁾。

(2) 組織培養

野菜の組織培養は、同じ遺伝子をもった個体、いわゆるクローン(clone)を大量に増殖させることに利用される。また一方では、培養の間に起こる突然変異を積極的に利用して、新たな性質をもった個体を選抜することにも用いられている。

組織培養を利用して育成された主な野菜の品種には、イチゴ「アキタベリー」「ひまつり」「スマイルハート」、スイカ「天鈴」、トマト「越のルビー」、ワケギ「さが乙女」などがある(表1)^{1), 2), 8)}。

また、組織培養の技術は、3倍体の種なしスイカの株の増殖、苗生産にも用いられている⁸⁾。

表1 組織培養を利用して育成された主な野菜の品種

種類および品種名	登録期日等	登 録 者	特 徴 等
スイカ 「キミワレッドシードレス」 「キミワボールシードレス」	1989年7月登録	みかど育種農場	3倍体の種なしスイカの株を組織培養により大量培養して、苗を生産。形の揃いが良く、品質の優れた種なしスイカ。
トマト 「越のルビー」	1992年1月登録	福井県	青枯病抵抗性を有する系統後代にミニタイプの選抜系の「ミニ16」を交配し、雑種第三代を組織培養により増殖した品種。乱形果の発生が少なく、果実の大きさは45g前後で、無加温ハウス栽培に適する品種。
イチゴ 「アキタベリー」	1992年9月登録	秋田県	「盛岡16号」の茎頂培養株から選抜して育成されたもので、黒斑病抵抗性が高く、露地と寒冷地の半促成栽培に適する。
スイカ 「天鈴」	1992年9月登録	タキイ種苗	小玉スイカ固定系の4倍体選抜系統を交配して組織培養により増殖した固定品種。果肉が赤肉色で、小型の種なしスイカ。
イチゴ 「ひまつり」	1995年8月登録	東海大学	「とよのか」の茎頂培養による変異個体から育成。果皮が鮮赤色、果肉が橙赤色、果形が円錐で、果実の大きさはやや大で、一季成の促成栽培に向く。
ワケギ 「さが乙女」	1997年3月登録	佐賀県	組織培養で発見した稔性を有する「4倍体ワケギ」に、「長崎在来夏ネギ」を交配して、得られた実生を選抜した品種で、耐暑性があり、高温期の栽培に適する。
イチゴ 「スマイルハート」	1998年7月登録	四国総合研究所	「アイベリー」の子房を組織培養し、疫病に強いものを選抜した品種。「アイベリー」に比べて、成熟期が早く、うどんこ病と根腐病抵抗性が強い。

農林水産技術会議事務局バイオテクノロジー課：バイオテクノロジー研究開発の推進の現状（1995），
 農林水産技術会議事務局先端産業技術研究課：バイオテクノロジー等先端産業技術研究開発の推進の現状（2000），
 および、品種登録ホームページ（<http://www.hinsyu.maff.go.jp>）を参考に作成。

(3) 胚 培 養

異なった性質を持つ植物のかけあわせによって、新しい性質をもった品種を育成することは、古くから行われてきた。しかし、交配は、同じ種の植物の間でのみ可能であった。これは、生物が、種としての独自性を保つ機構をもっているためである。

通常、キャベツ (*Brassica oleracea*) とハクサイ (*Brassica campestris*) は、種が違うために交雑しない。それは、キャベツとハクサイの交雑によって、それぞれの遺伝子を含む胚は形成されるものの、その胚は、子房の中で正常に発育しないためである。そこで、交配によってできた胚を子房から取り出して、人工的に培養することにより、両方の性質をもった最初の植物が得られ、1959年に報告された。この新しい植物は、ハクサイとキャベツ（カンラン）の雑種ということで、ハクランと名付けられた⁵⁾。

一般的に、種の異なるかけあわせでは、染色体の数

が異なる場合が多く、正常な減数分裂が行われない場合には種子が得られない。そのため、コルヒチンを用いた染色体の倍加処理により、種子の得られる植物が作られた。

ハクランはその後、品種の選抜が行われ、カラシナとの交配系統の後代からは、「岐阜グリーン」などの品種が育成されている。これらは、ハクサイとキャベツの長所を兼ね備えている。例えば、ハクサイは軟腐病に弱い、ハクランは、キャベツに似て軟腐病に強い¹⁾。その一方で、貯蔵性の高さは、ハクサイに由来するものと考えられる。しかし、ハクランの中には、栽培したときに、玉が巻かないものが一部に現れることや、キャベツのようでもありハクサイのようでもある中間的な性質のために、新しいジャンルの野菜として広く受け入れられるまでには至っていない⁹⁾。

一方、コマツナとキャベツ等のかけあわせによって作られたたれ千宝菜は、暑い夏場の栽培も可能で、キ

ヤベツの甘みをもつ葉もの野菜として市場に送り出された。最近では、小型のカボチャ「プチーニ」やナバナ用のナタネ品種「はなっこりー」の育成過程に胚培養が用いられている。胚培養を利用して育成した主な品種を表2に示す^{1), 2), 8)}。

(4) 薬 培 養

薬培養は、雄しべの先端の薬の中にある花粉を培養して、植物体を得るものである。普通、植物は、複数の染色体を1組ずつもつ二倍体(2n)である。一方、

減数分裂を経た花粉を培養した個体は、半数体と呼ばれ、普通の植物の半分の染色体(n)しかもたない。半数体の植物は、優性・劣性の対立遺伝子をもたないため、遺伝形質と表現形質が一致する。これらの植物は、コルヒチンによる染色体の倍加処理により、同じ染色体を1組ずつもつた二倍体にして、種子を得ることができるようになるので、品種育成の素材としても、たいへん有用である⁹⁾。

薬培養を利用して育成した主な品種を表3に示

表2 胚培養を利用して育成された主な野菜の品種

種類および品種名	登録期日等	登 録 者	特 徴 等
ハクラン 「岐阜グリーン」	1984年9月登録	岐阜県	「ハクサイ」×「キャベツ(カンラン)」。ハクサイとキャベツの長所を兼ね備えており、ハクサイで問題になっている軟腐病にもキャベツに似て強い。生食、煮物、漬物など幅広い用途をもつ。
在来ナタネ 「千宝菜1号」 「千宝菜2号」	1987年11月登録	トキタ種苗	1号は「キャベツ」×「コマツナ」のF ₁ 同士、2号は「キャベツ」×「ハクサイ」および「キャベツ」×「コマツナ」の複2倍体同士のF ₁ 。味はキャベツの甘みがあり、くせがなく、和洋中華いずれにもよく合う。耐暑性・生育性に優れているため、葉菜類が不足する夏場も栽培が可能。
カボチャ 「プチーニ」	1998年3月登録	サカタのタネ	「ミニ・マックス」に「みやこ後代系」を交配し、胚培養によって育成した選抜後代に「オレゴン・ハニー」を交配、選抜した「MK」を母系とし、「MKJ」を父系とした交雑品種。果実は扁円形でかなり小さく、果面は地色が黄色で模様がある。
ナタネ 「はなっこりー」	1999年8月登録	山口県	「早生系サイシン」にブロッコリー「女王」を交配して胚培養を行い、コルヒチン処理により複2倍体化後、選抜育成した種間雑種。抽だい性が極早く、花茎を食用とする。

農林水産技術会議事務局バイオテクノロジー課：バイオテクノロジー研究開発の推進の現状(1995)，
農林水産技術会議事務局先端産業技術研究課：バイオテクノロジー等先端産業技術研究開発の推進の現状(2000)，
および、品種登録ホームページ(<http://www.hinsyu.maff.go.jp>)を参考に作成。

表3 薬培養を利用して育成された主な野菜の品種

種類および品種名	登録期日等	登 録 者	特 徴 等
ハクサイ 「オレンジクイン」	1990年4月登録	タキイ種苗	((ハクサイ×カブ)×ハクサイ)×ハクサイ。歯ざわりが良く、カラフルなオレンジ色ハクサイであるため、漬物用・煮物用に有望。
ブロッコリー 「スティックセニョール」	1994年3月登録	サカタのタネ	「中里早生×ド・シコー」の選抜後代を母系とし、「緑嶺の選抜後代×芥藍」を薬培養して得た系統を父系とする交雑品種で、側枝花らしいの収量が高い極早生品種。
イチゴ 「アンテール」	1994年12月登録	茨城県	「女峰」の薬培養で得られたカルス選抜・育成品種。「女峰」に比べて花芽分化が早く、乱形果の形が双頭状。

農林水産技術会議事務局バイオテクノロジー課：バイオテクノロジー研究開発の推進の現状(1995)，
農林水産技術会議事務局先端産業技術研究課：バイオテクノロジー等先端産業技術研究開発の推進の現状(2000)，
および、品種登録ホームページ(<http://www.hinsyu.maff.go.jp>)を参考に作成。

す^{1), 2), 8)}。実際の品種としては、中心部がオレンジ色のハクサイ「オレンジクイン」や、収量が多く極早生のブロッコリー「スティックセニョール」、もとの品種よりも10日程度早く収穫が可能なイチゴ「アンテル」などが知られている。

(5) 細胞融合

植物細胞のまわりの細胞壁を酵素で分解して、ひとつひとつの細胞になったものがプロトプラスト (protoplast) である。細胞壁をもたない動物細胞の場合には、細胞融合が可能であることが古くから知られていたが、植物由来のプロトプラストも、ポリエチレングリコールなどの試薬を用いることにより細胞融合を行うことが可能である⁵⁾。この技術を用いれば、通常は交雑が不可能な植物の種の間でも雑種の植物を得ることができる。

例えば、「ポマト (pomato)」は、ジャガイモ (potato) とトマト (tomato) の細胞融合によって作られた¹⁰⁾。ポマトは、花の色や葉の形がトマトとジャガイモの間を示すものの、地下茎にイモができず、果実も大きくなかった。また、稔性がないために種子ができなかった。このことは、細胞融合によって作られた作物の実用化の難しさを象徴している⁵⁾。

その後も、電気刺激を利用した電気融合法が考案され、各種の植物の組み合わせによる細胞融合の成功例が多く報告されている⁵⁾。

野菜では、ナス台木品種「カレヘン」とナスの栽培品種「千両2号」の細胞融合により、草丈が高く、茎の太さが太く、青枯病抵抗性を有するナス台木「ナクロス」が育成された⁸⁾。柑橘類ではオレンジとカラタチの細胞融合によって作られた通称「オレタチ」な

ど⁸⁾、細胞融合によって数系統の品種育成素材が作り出され、新品種育成への利用が期待されている。

今後は、実用化に向けて、比較的近縁のもの同士の細胞融合が検討される一方で、かけ離れたものの雑種を作る非対称細胞融合など、応用技術の開発も進められるものと考えられる⁵⁾。

(6) 遺伝子組換え

遺伝子組換えは、目的とする遺伝子のDNAを導入することにより、生物に新しい性質をもたせる技術である。そのためには、目的とする遺伝子を単離して、その塩基配列を解析する技術、遺伝子を植物の遺伝子に導入する技術、そして、目的とする遺伝子が導入された細胞を培養し、効率的に選抜する技術のそれぞれが完成していなければならない。したがって、遺伝子組換えは、高度な組み合わせ技術であり、現在のところ、遺伝子組換えが容易にできる植物の種類は、あまり多くない⁵⁾。

1) 遺伝子組換えの方法 遺伝子の導入には、さまざまな方法があるが、土壌細菌の一種であるアグロバクテリウム・ツメファシエンス (*Agrobacterium tumefaciens*) が利用される場合が多い¹¹⁾。もともと、この細菌が感染すると、細菌自身が持っている遺伝子の一部が、植物染色体の中に組み込まれ、感染された植物にはクラウンガール (crown gall) と呼ばれる腫瘍組織が形成される (図2)¹²⁾。このしくみを利用して、アグロバクテリウムから植物に組み込まれる遺伝子の部分を、遺伝子操作によって他の配列に置き換えると、置き換えられた部分が植物のDNAに組み込まれることになる¹²⁾。現在では、遺伝子を組み込む働きのある部分 (vir 遺伝子) と、組み込むべき遺伝子

図2 アグロバクテリウムの感染による遺伝子導入の機構

(原田 宏: 植物バイオテクノロジー (日本放送協会出版), p.147 (1989) を改変)

(T-DNA) の部分を別々にしたバイナリーベクター (binary vector) と呼ばれる実験系が多く用いられている。また、組み込まれた遺伝子が植物の中で働くと、新しい性質 (形質) を示すようになるため、遺伝子組換えは、形質転換 (transformation) とも呼ばれる。

遺伝子組換えによって、従来の育種では不可能であったような異種の生物、例えば微生物や動物の遺伝子を、植物の中で発現させることも可能である。その一方で、特定の遺伝子の発現を抑制するアンチセンス RNA の技術も開発された。このような、遺伝子を加えたり、抑制したりする技術により、従来には無いような性質をもった植物を作り出す可能性が広がってきた^{13), 14)}。

2) アンチセンス遺伝子 普通、DNA の遺伝情報をもとに mRNA を経てタンパク質が作られるときには、二本鎖の DNA のうち、片方だけが鋳型 (template) となって、一定方向に mRNA が作られる。この mRNA は、アミノ酸の配列に翻訳されて、機能をもったタンパク質がつくられるので、センス (sense: 意味をもった) RNA と呼ばれる。それとは逆に、もう一方の DNA 配列が鋳型となって作られた RNA は、アンチセンス (antisense: 反対の意味をもった) RNA と呼ばれる。

遺伝子工学の手法を用いて、ある遺伝子のアンチセンス RNA を大量に作るような人工の遺伝子 (アンチセンス遺伝子) を作成し、それを、標的とする生物の遺伝子に組み込んで働かせると、他の遺伝子の発現にはほとんど影響せず、目的とした特定の遺伝子の発現だけを特異的に抑制することができる。

この技術を利用して、トマト果実にポリガラクトナーゼ (PG) のアンチセンス遺伝子を導入した研究が発表された^{15), 16)}。PG は、細胞壁の主要な成分であるペクチン (ポリガラクトuron酸) を分解する酵素で、トマト果実の成熟に伴って活性が急激に増大する。そのため、PG の活性を低下させることによって、成熟に伴う軟化を抑制することができるものと考えられていた。しかし、アンチセンス PG 遺伝子の組換えによって、PG の活性が正常な果実の100分の1になった果実でも、成熟に伴う軟化は抑制されなかった^{17), 18)}。PG の遺伝子組換えを利用したその他の実験結果から、トマト果実の軟化は、予想外に複雑な現象であることがわかった。

その後、アンチセンス PG 遺伝子を組み込んだトマトは、日持ち性の良いトマトとして、「フレーバー・セーバー (FLAVR SAVR)」の名でアメリカで発売

された¹⁹⁾。遺伝子組換えにより PG 活性が抑制されたトマトは、加工した際の粘度低下が少ないので、ジュースやケチャップなどの加工トマトの材料として有利であると考えられている²⁰⁾。

その他にも、トマト果実の成熟に伴って生成するエチレンが、成熟だけでなく、品質の低下も促進するため、アンチセンス遺伝子を利用して、エチレン生成を抑制し、トマト果実の日持ち性を向上させる研究が行われている^{21)~25)}。

3) その他の遺伝子組換え作物 植物ウイルスの遺伝子の一部を植物に導入することによって、ウイルス抵抗性を持たせたトマトやメロン、キュウリ、また、雄性不稔および除草剤の影響を受けないカリフラワーやブロッコリー、キチナーゼ遺伝子の導入により病害に抵抗性のキュウリなどが実用化に向けて検討されている^{1), 2), 13), 14)}。

最近の研究では、ヒトに対して病原性を示すウイルスの一部分の遺伝子をトマトに組み込んで発現させ、ワクチンとして使う試みもなされている²⁶⁾。

先に、アンチセンス遺伝子の導入によって、特定の遺伝子の発現を抑制する技術を紹介したが、植物が持っている遺伝子と同じ遺伝子 (センス遺伝子) を導入することによっても、もともと植物が持っている遺伝子と、外部から導入した遺伝子の両方の発現が強く抑制される現象が知られている。これは、コサプレッション (co-suppression) あるいは、センスサプレッションとも呼ばれているが、詳しい機構については、ほとんど解明されていない。

このように、遺伝子組換えにより、従来の品種改良では実現できなかったような新規な性質をもった作物の開発が、野菜だけでなく、イネ、ナタネ、ダイズ、トウモロコシ、ジャガイモ、タバコ、ワタ、ペチュニアやカーネーションなどで進められている²⁾。

さらに、近年では、植物生理学の発展により、青果物の品質に関連する、エチレン生成^{21)~25)}、エチレン感受性^{27), 28)}、カロテノイド代謝²⁹⁾、アスコルビン酸代謝^{30), 31)}、糖代謝³²⁾、クロロフィル分解³³⁾、細胞壁分解^{34), 35)}などのメカニズムが、遺伝子レベルで明らかにされてきており、今後、それらの成果を応用した作物が作られるものと期待される。

3. 今後の課題

遺伝子組換え野菜が実際に市場に出回るまでには、栽培環境に与える影響が、何段階にもわたって調査されるとともに、食品としての安全性等が厳しくチェッ

クされる³⁶⁾。アメリカで販売が許可されたアンチセンス PG トマトは、そのひとつの例であり³⁷⁾、トウモロコシ、ナタネ、ダイズなどの遺伝子組換え作物についても安全性の確認が行われている^{2), 13), 14)}。

しかし、遺伝子組換え作物が市場に定着するかどうかについては、食べ物として社会に受け入れられるかという「パブリック・アクセプタンス (public acceptance)」の問題や、商業ベースで考えた場合、アメリカなど外国の企業が保持している遺伝子組換えの基本的な特許に対する特許料の支払い等の問題も解決していく必要がある^{13), 14), 38)}。さらに、今後、遺伝子組換えによって作られた野菜が普通に出来るようになると、遺伝子組換えによって作られた野菜は、従来の野菜に比べ、何らかの点で圧倒的に有利な性質をもたない限り、大きなシェアを占めることは難しく、当面は、特定の用途に的をしぼった研究開発が行われるものと考えられる³⁹⁾。

このように、遺伝子組換え技術によって、人類は新たな性質を持った植物を作る大きな可能性を手に入れたが、夢のような野菜や果実を作り出すためには、さらに研究を深めていくとともに、多くの現実的な問題をひとつずつ解決していく必要がある。

文 献

- 1) 農林水産技術会議事務局バイオテクノロジー課：バイオテクノロジー研究開発の推進の現状 (1995)
- 2) 農林水産技術会議事務局先端産業技術研究課：バイオテクノロジー等先端産業技術研究開発の推進の現状 (2000)
- 3) 関谷次郎：植物バイオテクノロジー (東京化学同人), p. 6 (1986)
- 4) 駒嶺穆：植物全能性の分子生物学 (朝倉書店), p. 3 (1991)
- 5) 大澤勝次：植物バイオテクの基礎知識 (農文協), (1994)
- 6) WILMUT, I., SCHNIEKE, A. E., MCWHIR, J., KIND, A. J. and CAMPBELL, K. H.: *Nature*, **385**, 810 (1997)
- 7) 小林美盛：種苗界, **45**, 5 (1992)
- 8) 品種登録ホームページ (<http://www.hinsyu.maff.go.jp>)
- 9) 伊藤道夫：植物バイオテクノロジー (東京化学同人), p. 82 (1986)
- 10) 長田敏行：自然, **35**, 26 (1980)
- 11) 内宮博文：植物遺伝子操作マニュアル (講談社サイエンティフィク) (1990)
- 12) 原田 宏：植物バイオテクノロジー (日本放送協会出版), p. 147 (1989)
- 13) 日野明寛：遺伝子組換え農作物 (幸書房) (1999)
- 14) 日本農芸化学会編：遺伝子組換え食品 (学会出版センター) (2000)
- 15) SMITH, C. J. S., WATSON, C. F., RAY, J., BIRD, C. R., MORRIS, P. C., SCHUCH, W. and GRIERSON, D.: *Nature*, **334**, 724 (1988)
- 16) SHEEHY, R. E., KRAMER, M. and HIATT, W. R.: *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **85**, 8805 (1988)
- 17) SMITH, C. J. S., WATSON, C. F., MORRIS, P. C., BIRD, C. R., SEYMOUR, G. B., GRAY, J. E., ARNOLD, C., TUCKER, G. A., SCHUCH, W., HARDING, S. and GRIERSON, D.: *Plant Mol. Biol.*, **14**, 369 (1990)
- 18) SCHUCH, W., KANCZLER, J., ROBERTSON, D., HOBSON, G., TUCKER, G., GRIERSON, D., BRIGHT, S. and BIRD, C.: *HortScience*, **26**, 1517 (1991)
- 19) KRAMER, M. G. and REDENBAUGH, K.: *Euphytica*, **79**, 293 (1994)
- 20) KRAMER, M., SANDERS, R., BOLKAN, H., WATERS, C., SHEEHY, R. E. and HIATT, W.: *Postharvest Biol. Technol.*, **1**, 241 (1992)
- 21) HAMILTON, A. J., LYCETT, G. W. and GRIERSON, D.: *Nature*, **346**, 284 (1990)
- 22) OELLER, P. W., LU, M. W., TAYLOR, L. P., PIKE, D. A. and THEOLOGIS, A.: *Science*, **254**, 437 (1991)
- 23) KLEE, H. J., HAYFORD, M. B., KRETZMER, K. A., BARRY, G. F. and KISHORE, G. M.: *Plant Cell*, **3**, 1187 (1991)
- 24) GOOD, X., KELLOGG, J. A., WAGONER, W., LANGHOFF, D., MATSUMURA, W. and BESTWICK, R. K.: *Plant Mol. Biol.*, **26**, 781 (1994)
- 25) NAGATA, M., MORI, H., TABEL, Y., SATO, T., HIRAI, M. and IMASEKI, H.: *Acta Horticulturae*, **394**, 213 (1995)
- 26) MCGARVEY, P. B., HAMMOND, J., DIENELT, M. M., HOOPER, D. C., FU, Z. F., DIETZSCHOLD, B., KOPROWSKI, H. and MICHAELS, F. H.: *Bio/Technology*, **13**, 1484 (1995)
- 27) CHANG, C., KWOK, S. F., BLEECKER, A. B. and MEYEROWITZ, E. M.: *Science*, **262**, 539 (1993)
- 28) WILKINSON, J. Q., LANAHAN, M. B., CLARK, D. G., BLEECKER, A. B., CHANG, C., MEYEROWITZ, E. M. and KLEE, H. J.: *Nature Biotechnol.*, **15**, 444 (1997)
- 29) BARTLEY, G. E. and SCOLNIK, P.: *Plant Cell*, **7**,

- 1027 (1995)
- 30) WHEELER, G. L., JONES, M. A. and SMIRNOF, N.: *Nature*, **393**, 365 (1998)
- 31) DAVEY, M. W., GILOT, C., PERSIAU, G., ØSTERGAARD, J., HAN, Y., BAUW, G. C. and VAN MONTAGU, C.: *Plant Physiol.*, **121**, 535 (1999)
- 32) OHYAMA, A., ITO, H., SATO, T., NISHIMURA, S., IMAI, T. and HIRAI, M.: *Plant Cell Physiol.*, **36**, 369 (1995)
- 33) MATILE, P., HORTENSTEINER, S., THOMAS, H. and KRAUTLER, B.: *Plant Physiol.*, **112**, 1403 (1996)
- 34) ROSE, J. K., LEE, H. H. and BENNETT, A. B.: *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **94**, 5955 (1997)
- 35) BRUMMEL, D. A., HARPSTER, M. H. and DUNSMUIR, P.: *Plant Mol. Biol.*, **39**, 161 (1999)
- 36) 栗飯原景昭：バイオ食品の安全性 (建帛社) (1992)
- 37) REDENBAUGH, K., HIATT, W., MARTINEAU, B. and EMLAY, D.: *Trends Food Sci. Technol.*, **5**, 105 (1994)
- 38) 農林水産技術会議事務局：農林水産・食品分野のバイオテクノロジー実用化推進方策 (1994)
- 39) 永田雅靖：栄養と健康のライフサイエンス, 1 (3), 15 (1996)
-