

総説 (招待)

オオムギ, コムギの穂発芽耐性に関わる種子休眠遺伝子

中村信吾

(農研機構・次世代作物開発研究センター)

穂発芽は, オオムギ (*Hordeum vulgare*) やコムギ (*Triticum aestivum*) 生産上の積年の問題である. 発芽のタイミングを調節している種子休眠性は, 穂発芽の発生を防ぐための鍵となる形質である. 種子休眠性の強弱に関与する配列多型の同定は, 穂発芽耐性の改良に役立つ. この配列多型の同定は簡単ではない. 特に, 主要穀物の中でゲノム配列の解読が最後になったオオムギやコムギにおいては難しい. だが, 最近, オオムギやコムギ品種の種子休眠性の強弱を調節している幾つかの重要な配列多型が明らかになった. 本総説では, ムギ類の穂発芽耐性形

質の改良に役立つ配列多型の同定についての最近の成果についてまとめた. こうした研究から, 収穫期に雨が多くの気象条件に適応するよう選抜されてきた東アジアのオオムギやコムギ品種は, 種子休眠性を強くする対立遺伝子の宝庫である可能性も明らかになってきた. かつて日本のコムギ品種由来の半矮性遺伝子が緑の革命で収量の増加に貢献したように, 新たに同定された休眠を強くする働きを持つ対立遺伝子は, 世界のムギ類の穂発芽耐性の改良に役立つであろう.

Breeding Science 68: 293–304 (2018)

原著論文

イネの葉面温度に関する新奇 QTL は気孔伝導度と個葉光合成に影響する

福田篤徳<sup>1)</sup>・近藤勝彦<sup>1,2)</sup>・一家崇志<sup>1,3)</sup>・高井俊之<sup>1,2)</sup>・七夕高也<sup>1,4)</sup>・山本敏央<sup>1)</sup>

(<sup>1)</sup>農研機構・次世代作物開発研究センター, <sup>2)</sup>現: 国際農林水産業研究センター, <sup>3)</sup>現: 静岡大学, <sup>4)</sup>現: かずさ DNA 研究所)

葉面温度は, 気孔伝導度の良い指標となり得る. イネ (*Oryza sativa* L.) の標準品種と多収性品種の間に存在する気孔伝導度の違いを遺伝学的に理解するために, 葉面温度に関する量的形質遺伝子座 (QTL) の解析を行った. 標準的な収量性を示す日本型品種「コシヒカリ」と多収性インド型品種「タカナリ」に由来する正逆の戻し交雑自殖系統群 (BC<sub>1</sub>F<sub>6</sub>) を作出して解析した結果, 安定した1つの QTL (*qCTd11*) が, 第11染色体短腕に検出された. この QTL はそれぞれの系統群において

10.4% 及び 19.8% の寄与率を示し, 「タカナリ」型の対立遺伝子が葉面温度を低下させた. 「タカナリ」型の *qCTd11* をもつ染色体断片置換系統の葉面温度は, 背景親の「コシヒカリ」よりも低く, 気孔伝導度と個葉光合成速度については高かった. 以上の結果から, *qCTd11* は葉面温度だけではなく, 気孔伝導度と個葉光合成速度にも関係する QTL であることが示唆された.

Breeding Science 68: 305–315 (2018)

F<sub>1</sub> への連続戻し交雑によって *BoFLC2* が導入された *Brassica rapa* の育成とその特性

シェア ダニエル<sup>1)</sup>・戸丸祐貴<sup>1)</sup>・板橋悦子<sup>2)</sup>・中村友理<sup>1)</sup>・宮崎俊夫<sup>3)</sup>・柿崎智博<sup>2)</sup>・トヌ ナズムーン ナハ<sup>4)</sup>・清水元樹<sup>5)</sup>・藤本 龍<sup>6)</sup>・深井英吾<sup>1)</sup>・岡崎桂一<sup>1)</sup>

(<sup>1)</sup>新潟大学大学院・自然科学研究科, <sup>2)</sup>農研機構・野菜花き研究部門, <sup>3)</sup>(株) 日本農林社, <sup>4)</sup>シェレバングラ農科大学, <sup>5)</sup> Bangladesh, <sup>6)</sup>岩手生物工学研究所, <sup>6)</sup>神戸大学大学院・農学研究科)

開花時期は *Brassica rapa* に属する作物にとって重要な農業形質である. ブラシカ作物では, 開花形質以外の農業形質がドナー種から, 受容種へ導入された研究が多く, ブラシカ *FLC* 対立遺伝子を別種の外来 *FLC* 対立遺伝子で置き換えた雑種は育成

されていない. 本稿では, *B. rapa* のゲノムバックグラウンドへ *B. oleracea* の *FLC* 遺伝子 (*BoFLC2*) をホモ接合型で導入した染色体部分置換系統 (CSSL) の育成経過を報告するほか, 育成した CSSL 系統の特性を親品種と比較して評価した結果を報告

する。また、CSSL系統の育成過程において、異種染色体がどのように分離・伝達されるか調査した結果についても議論され

ている。

**Breeding Science** 68: 316–325 (2018)

## イネ S-アシルトランスフェラーゼ遺伝子 *OsPAT15* のナタネ (*Brassica napus* L.) における異種発現は分枝数と収量の増加をもたらす

Dan Peng<sup>1,6</sup>・Xiaofeng Tan<sup>2,3,4</sup>・Lin Zhang<sup>2,3,4</sup>・Deyi Yuan<sup>2,3,4</sup>・Jianzhong Lin<sup>5</sup>・Xuanming Liu<sup>5</sup>・Yueqiao Jiang<sup>1</sup>・Bo Zhou<sup>1,5,6</sup>

<sup>1</sup>Faculty of Life Science and Technology, Central South University of Forestry and Technology, China, <sup>2</sup>Key Laboratory of Cultivation and Protection for Non-Wood Forest Trees, Ministry of Education, Central South University of Forestry and Technology, China, <sup>3</sup>Key Laboratory of Cultivation and Protection for Non-Wood Forest Tree, Central South University of Forestry and Technology, China, <sup>4</sup>Collaborative Innovation Central of Cultivation and Utilization for Non-Wood Forest Tree Central South University of Forestry and Technology, China, <sup>5</sup>Key Laboratory of Plant Function Genomic for Development and Regulation, Hunan University, China, <sup>6</sup>Forestry Biotechnology Hunan Key Laboratories, China)

分枝はナタネ (*Brassica napus* L.) 種子の収量に影響する植物体構造の中で最も重要な要素である。イネの DHHC タイプのジンクフィンガータンパク質遺伝子である *OsPAT15* (*OsDHHC1*) は分げつの制御を介して植物の形を変えることが報告されているが、この単子葉由来の *OsPAT15* を双子葉のナタネで高発現させた場合に同様の分枝の増加と収量の増加が起こるのかは明らかになっていない。本論文では、この *OsPAT15* が S-アシルトランスフェラーゼ活性を持つことを酵母の *ark1Δ* 変異体を用いた補完実験で示した。 *OsPAT15* を異種的に高発

現するナタネの組換え体をアグロバクテリウムのフローラルディップ法により作出したところ、期待通り分枝数と収量の増加が確認された。 *OsPAT15* 形質転換体では、非組換え体と比較して一次分枝数の増加 (1.58–1.76 倍) と着鞘数の増加 (1.86–1.89 倍) が見られ、その結果種子収量が増加した (2.39–2.51 倍)。このように、ナタネでの S-アシルトランスフェラーゼ遺伝子 *OsPAT15* の過剰発現は種子収量の増加による優良品種の作出に利用可能である。

**Breeding Science** 68: 326–335 (2018)

## *sucrose synthase 3* (*Sus3*) の温度応答性アリルはイネに高温登熟耐性を付与する

竹原佳那<sup>1</sup>・村田和優<sup>2</sup>・山口琢也<sup>2</sup>・山口航平<sup>1</sup>・茶谷弦輝<sup>1</sup>・木戸慎太郎<sup>1</sup>・岩崎行玄<sup>1</sup>・荻原均<sup>3</sup>・蛭谷武志<sup>2</sup>・三浦孝太郎<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>福井県立大学・生物資源学部, <sup>2</sup>富山農林水産総合技術センター, <sup>3</sup>農研機構・次世代作物開発研究センター)

イネの登熟期間中の高温ストレスは、白未熟粒の増加による玄米品質の低下を引き起こす。以前、我々は日本型品種コシヒカリの遺伝的背景にインド型品種ハバタキの染色体断片を有する染色体部分置換系統を用いた QTL 解析で *Appearance quality of brown rice 1* (*Apq1*) 座を見出し、その遺伝子候補領域を第 7 染色体上の 48 kb に特定した。本研究では、この QTL の玄米外観品質に対する機能とメカニズムを明らかにするために、遺伝子のファインマッピングと高温耐性試験を実施した。遺伝子マッピングの結果、*Apq1* の候補領域を 19.4 kb に特定すること

ができ、この領域内には 3 つの遺伝子が予測されていた。これら 3 つの内、*sucrose synthase 3* (*Sus3*) の高発現する時期が高温感受性となる時期と良く一致し、ハバタキアリルの *Sus3* は高温条件下で高発現することが明らかになった。さらに、ハバタキの *Sus3* を日本晴に形質転換したところ、高温耐性を獲得した。これらの結果から、*Apq1* の原因遺伝子は温度応答性 *Sus3* アリルで、この *Sus3* が高温登熟条件下で高発現することで、イネに高温耐性を付与すると結論した。

**Breeding Science** 68: 336–342 (2018)

## *Oryza* 属の AA ゲノム近縁種 *Oryza glaberrima* の持つ雑種不稔遺伝子座の中立対立遺伝子

Jing Li<sup>1)</sup>・Jiawu Zhou<sup>1)</sup>・Peng Xu<sup>1)</sup>・Xianneng Deng<sup>1)</sup>・Wei Deng<sup>1)</sup>・Mingzhu He<sup>2)</sup>・Ying Yang<sup>1)</sup>・Yu Zhang<sup>1)</sup>・Dayun Tao<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup>Food Crops Research Institute, Yunnan Academy of Agricultural Sciences (YAAS), P. R. China, <sup>2)</sup>East China Normal University, P. R. China)

*Oryza sativa* と *O. glaberrima* には雑種不稔があり、これが *O. glaberrima* から *O. sativa* へ有用遺伝子を導入する場合の大きな生殖的な障害となっている。この不稔は不稔遺伝子座の対立遺伝子間の相互作用により生じる。各遺伝子座における中立対立遺伝子が発見できれば、二つのイネの栽培種間の不稔を乗り越えることができる可能性がある。本研究では、*O. sativa* の品種「Dinajiangyu 1 (DJY1)」とこの品種に不稔対立遺伝子 *S1-glab*, *S19-glab*, *S20-glab*, *S37-glab*, *S38-glab*, *S39-glab* をそれぞれ一個ずつ持たせた準同質遺伝子系統 (NISs) を検定親とし、*O. glaberrima*, *O. rufipogon*, *O. nivara*, *O. glumaepatula*,

*O. barthii*, *O. meridionalis*, *O. sativa* と交配し、これらの不稔遺伝子座の中立対立遺伝子の探索を試みた。組合せた F<sub>1</sub> の花粉稔性を 2 シーズンに渡って評価した。さらに、遺伝子型の分離をいくつかの F<sub>2</sub> 集団の花粉稔性の調査により解析した。S38-n と S39-n の中立対立遺伝子が、花粉稔性と遺伝的な分離解析により初めて明らかになった。ここで検出された不稔遺伝子座に対する中立対立遺伝子は、種間雑種の解明に有用であるのみでなく、*O. sativa* と *O. glaberrima* の種間の雑種不稔の克服にとっても有用である。

**Breeding Science** 68: 343–351 (2018)

## ダイズの伸育型が一粒重及び一粒重の均一性に及ぼす影響

加藤 信<sup>1)</sup>・佐山貴司<sup>2)</sup>・石本政男<sup>3)</sup>・湯本節三<sup>3)</sup>・菊池彰夫<sup>1)</sup>・西尾 剛<sup>4)</sup>

<sup>1)</sup>農研機構・東北農業研究センター, <sup>2)</sup>農研機構・西日本農業研究センター, <sup>3)</sup>農研機構・次世代作物開発研究センター, <sup>4)</sup>東北大学大学院・農学研究科)

ダイズ (*Glycine max* (L.) Merrill) の無限伸育型品種の花形成の時期と種子の肥大期間の長さは、有限伸育型よりばらつきやすい。これらのばらつきは、食用ダイズの加工品質を左右する一粒重やその均一性に影響を及ぼすことが仮定される。我々は、無限伸育型の 1 品種 (供与親)、及び、大粒の有限伸育型の 3 品種 (反復親) を用いて、伸育型の異なる準同質遺伝子系統を作成し、伸育型が一粒重及びその均一性に及ぼす影響を評価した。各準同質遺伝子系統は無限伸育型の 5 系統、有限伸育型の 5 系統の BC<sub>4</sub>F<sub>4</sub> 系統からなり、2 反復の栽培試験に 2 場所、2

年供試した。一次因子を交配組合せ、二次因子を伸育型とする分割区分散分析の結果、無限伸育型系統の一粒重は有限伸育型よりわずかに重く、一粒重の均一性においては伸育型間に有意な差が認められなかった。伸育型が粒重の均一性に及ぼす影響は遺伝的背景により異なるものの、伸育型間の差は遺伝的背景間の差より小さかった。したがって、無限伸育型の導入は、一粒重や一粒重の均一性にあまり大きな影響を及ぼさないことが示された。

**Breeding Science** 68: 352–359 (2018)

## ユリ品種における透明化法を用いた組織学的観察による雌性配偶子の稔性評価

星野洋一郎<sup>1)</sup>・兼松紀子<sup>2)</sup>・三位正洋<sup>2,3)</sup>

<sup>1)</sup>北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター, <sup>2)</sup>千葉大学・園芸学部植物細胞工学研究室, <sup>3)</sup>千葉大学・環境健康フィールド科学センター)

ユリは重要な花卉園芸作物の一つである。多くのユリ品種が種間交雑に由来することから複雑なゲノム構成を持ち、そのため正常な配偶子が形成されないことがある。交雑によるユリ品種の開発を進めるためには、雌雄両方の配偶子形成の評価とその稔性について解析する必要がある。雄性配偶子については、顕微鏡を用いた花粉管伸長の観察や花粉の染色によって比較的容易に稔性を評価することができるが、雌性配偶子については、

子房内の胚珠でその発達が進行することから、その観察や評価は困難である。ユリ属植物は、フリチラリア型 [半数性の卵細胞と二つの助細胞から成る卵装置、二つの極核 (一つは半数性、もう一つは三倍性)、三つの三倍性の反足細胞から構成] の胚嚢を持つ。一般的なタデ型の胚嚢と比べ、フリチラリア型の胚嚢の構成はより複雑である。我々は、透明化法による効率的な胚珠の顕微鏡観察法を適用し、ユリ品種で生じる雌性配偶子形

成の異常パターンを分類して、その頻度を明らかにした。さらに、ユリ品種間における正常胚嚢、花粉の染色率、種子形成率

のデータをもとにその関係性について考察した。

**Breeding Science** 68: 360–366 (2018)

## 13年間の乾燥状態：*Eucalyptus cladocalyx* の開花・樹幹型・成長の複合形質に関連するマーカーの開発

Osvin Arriagada<sup>1)</sup>・Antonio Teixeira do Amaral Junior<sup>2)</sup>・Freddy Mora<sup>1)</sup>

(<sup>1)</sup>Institute of Biological Sciences, University of Talca, Chile, <sup>2)</sup>Laboratório de Melhoramento Genético Vegetal, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Brazil)

我々は、チリのアタカマ砂漠南部に設定した49オープン交配による母樹系統由来子孫群の長期成長試験地を使って、少雨地域に適応する樹木である *Eucalyptus cladocalyx* の開花、樹幹型、成長に関連する7つの重要な形質に対する関連解析を行った。長期試験は年平均降水量が152 mmの乾燥条件下で実行された。ユーカリ属のコンセンサスマップ由来の Single sequence repeats (SSR) マーカーが245個体のジェノタイピングに利用された。23マーカーが形質と有意に関連しており、これは表現型変異の5.9～23.7%を説明した。LG10上の56.5 cMに位

置するマーカー EMBRA101は、胸高直径と樹高を同時に関連づけた。9SSRマーカーは、樹形や通直性と関連しており、変異の5.9～14.8%を説明した。我々の知る限り、これはマップベースでSSRマーカーをユーカリ属の樹形と関連づけた初めての報告である。本研究の結果は、乾燥条件下で *E. cladocalyx* を育成する上で重要な形質の遺伝的基礎を理解するための新規かつ価値ある情報を提供する。

**Breeding Science** 68: 367–374 (2018)

### ノート

## ハクサイ一代雑種品種の両親系統を用いたゲノムリシークエンス、SNP解析及び遺伝子地図の作製

シェア ダニエル<sup>1)</sup>・清水元樹<sup>2)</sup>・板橋悦子<sup>3)</sup>・宮路直実<sup>4)</sup>・宮崎順司<sup>5)</sup>・長部謙二<sup>6)</sup>・加治 誠<sup>7)</sup>・岡崎桂一<sup>1)</sup>・藤本 龍<sup>4)</sup>

(<sup>1)</sup>新潟大学大学院・自然科学研究科, <sup>2)</sup>岩手生物工学研究所, <sup>3)</sup>農研機構・野菜花き研究部門, <sup>4)</sup>神戸大学大学院・農学研究科, <sup>5)</sup>ラ・トローブ大学, オーストラリア, <sup>6)</sup>沖縄科学技術大学院大学, <sup>7)</sup>(株)渡辺採種場)

品種間または近交系統間の一塩基多型 (SNP) をゲノム全体で解析することは、植物育種において重要な遺伝子マーカーの作製に貢献する。表現型の多様性に影響を及ぼす遺伝子の多型に基づいて作製した機能的DNAマーカーは、植物育種において特に価値がある。本研究では、ハクサイの市販F<sub>1</sub>品種“W77”の両親系統の全ゲノムリシークエンス解析について報告する。それぞれの親に存在するSNPsやIndelsをゲノム全体で同定し、分類することで、我々は両親系統において、それぞれ約1,500個の機能が喪失していると予測される遺伝子を同定した。また、

我々は、両親系統の制限酵素 *Eco* RI 認識サイトに生じた突然変異を利用してCAPS (cleaved amplified polymorphic sequence) マーカーを設計し、“W77”に由来する96個体のF<sub>2</sub>集団を用いて連鎖地図を作製し、CAPSマーカーのメンデル型の分離を確認した。我々の結果やデータは、今後のハクサイの遺伝子機能の研究やメタゲノム研究にとって、有用なゲノムリソースとなるだろう。

**Breeding Science** 68: 375–380 (2018)

## 凍結マイクロームによるイネ全粒の簡易切片作成

邱 琬貽<sup>1,2)</sup>・梅根一夫<sup>3)</sup>・川本忠文<sup>4)</sup>・前川雅彦<sup>2)</sup>

(<sup>1)</sup>岡山大学大学院・環境生命科学研究科, <sup>2)</sup>岡山大学・資源植物科学研究所, <sup>3)</sup>基礎生物学研究所, <sup>4)</sup>鶴見大学・歯学部 RI 研究センター)

イネの成熟粒の生化学的, 解剖学的解析に適した明瞭かつインタクトな切片を得るために, 特殊なノリがついたフィルムを利用した川本法が凍結マイクロームとともに用いられた。縦断切片, 矢状切片や横断切片が容易に得られ, 成熟粒における細胞の特徴が明確に区別できた。川本法は成熟した粒のような硬

組織の切片作成に適用できることが示された。インタクトな切片は植物組織におけるトランスクリプトーム解析や酵素解析を研究するために有用であると考えられた。

**Breeding Science** 68: 381–384 (2018)

## 根こぶ病菌病原型第 3 群に抵抗性を示す合成カラシナ

Muhammad Jakir Hasan • Habibur Rahman

(Department of Agricultural, Food and Nutritional Science, University of Alberta, 410 Agriculture/Forestry Centre, Canada)

油糧用カラシナは様々な有用形質を持つが, 根こぶ病菌 (*Plasmodiophora brassicae*) に対する抵抗性は見られない。我々は, 根こぶ病抵抗性をもつ近縁種のカブ *B. rapa* ssp. *rapifera* と感受性のクロガラシ *B. nigra* 2 系統で種間交雑を行い, 雑種の自殖後代における抵抗性の安定性を調査し, 根こぶ病抵抗性の合成カラシナ系統をはじめて育成したことを報告する。合成カラシナ系統の種間雑種性は A および B ゲノム特異的な SSR マーカーおよび核 DNA のフローサイトメトリーにより確認した。

合成系統の自殖後代 ( $S_1$  および  $S_2$ ) を用いて根こぶ病菌病原型第 3 群に対する抵抗性を評価したところ, 1 系統の雑種由来の  $S_1$  および  $S_2$  後代は抵抗性を示した。もう 1 系統の雑種の  $S_2$  後代の 6 ~ 13% の個体は抵抗性を示さなかった。これは減数分裂異常により抵抗性遺伝子を持つゲノム領域が脱落したことが原因であると考えられる。

**Breeding Science** 68: 385–391 (2018)