

総説 (招待)

## 日本におけるソバ育種の現状と展望

大澤 良

(筑波大学・生命環境系)

この総説では、日本で育種されているソバ (*Fagopyrum esculentum* Moench.) の現状と展望がまとめられている。日本でこれまでに登録されてきた品種が、その育種母集団と育種方法に関する詳細な情報とともに紹介されている。ソバに用いられる主要な育種方法が集団選抜であることから、この方法のメリットとデメリットを遺伝率の観点から検討している。ソバに

は多くの育種目標があるが、本稿では高収量と収量安定性について論じている。将来のソバ育種の可能性に関して、ゲノム情報に基づいた自殖性と選抜方法の効果的な開発の見通しを検討している。

**Breeding Science 70: 3–12 (2020)**

## ソバの遺伝子マーカーシステムの進歩的な開発の歴史

安井康夫

(京都大学・農学研究科)

ジェノタイプングは、農学上有用な遺伝子の特定や集団構造の分析に不可欠な手法である。ソバ (*Fagopyrum esculentum* Moench) では、さまざまなタイプの遺伝的マーカーシステムが開発されてきた。1980年代には、形態学およびアロザイムマーカーが連鎖地図の構築に使用された。2000年代初頭まで、アロザイムマーカーは集団遺伝学研究で広く使用されていた。これらの研究によって、栽培化されたソバは中国の三江地域に起原した可能性が高いことが示された。1990年代後半から2000年代初頭にかけて、PCR技術の進歩により、連鎖地図作成で使用されるさまざまなDNAマーカーシステムが開発された。しかし、PCRベースのマーカーはゲノムを完全にはカバー

していなかったため、ソバの遺伝分析は困難であった。その後のゲームチェンジング・テクノロジーである次世代シーケンスの開発により、多くの種についてゲノムワイドな分析を行うことができるようになった。実際、最近になって756の遺伝子座にまたがる8,884個のマーカーが、ソバの8つの連鎖群にマッピングされた。これらのマーカーは、収量を増やすためのゲノミックセレクションに使用された。さらに、ドラフトゲノムシーケンスが [Buckwheat Genome DataBase \(BGDB\)](#) で利用できるようになった。この総説では、近代の遺伝マーカーシステムに基づいてソバの育種と遺伝分析の進歩を要約した。

**Breeding Science 70: 13–18 (2020)**

## 雑穀および疑似穀物におけるゲノム利用育種

矢部志央理<sup>1)</sup>・岩田洋佳<sup>2)</sup>

(<sup>1)</sup> 農研機構・次世代作物開発研究センター, <sup>2)</sup> 東京大学大学院・農学生命科学研究科)

雑穀および疑似穀物は、主要穀物と比較してより少ない投入量で成長でき、特有な栄養素を生産することができることから世界中の注目を集めている。これらの作物は一般に、育種集団の有する遺伝的多様性が大きいため、ゲノム利用育種の適用により、迅速な遺伝的改善が可能と考えられる。このレビューでは、雑穀および疑似穀物における、二親交配によるQTLマッ

ピング、ゲノムワイド関連解析、およびゲノミックセレクションに関連する研究について論じる。特に、疑似穀物であるソバの育種の現在の発展に焦点を当てる。特にこれらの作物において克服すべき問題を踏まえながら、雑穀および疑似穀物におけるゲノム利用育種の実用化の展望について、議論する。

**Breeding Science 70: 19–31 (2020)**

## ソバの異花柱型自家不和合性：遺伝学，ゲノミクス，および育種への応用

松井勝弘<sup>1,2)</sup>・安井康夫<sup>3)</sup>

(<sup>1)</sup> 農研機構・次世代作物開発研究センター，<sup>2)</sup> 筑波大学・生命環境科学研究科，<sup>3)</sup> 京都大学・農学研究科)

ソバ (*Fagopyrum esculentum* Moench  $2n=2x=16$ ) は、長花柱花および短花柱花と呼ばれる異形花による異型自家不和合性を有する他殖性の作物である。長花柱花を有する植物では、長い雌しべがそれより短い雄しべと小さな花粉粒の組合せを持ち、短花柱花を有する植物では、短い雌しべがそれより長い雄しべと大きな花粉粒の組合せを持つ。同形花内での自家不和合性と花の形態多型は S 遺伝子座と呼ばれる単一の遺伝子座によって制御されている。S 遺伝子座においては、短花柱花を持つ植物ではヘテロ接合 (Ss) であり、長花柱花を持つ植物は劣性ホモ接合 (ss) である。自家不和合性は、純系の確立と農学的に有用な遺伝子

を固定するための障害となっている。ソバの異型自家不和合性の分子メカニズムの解明は、四半世紀にわたって続けられてきた。最近の次世代シーケンシングを用いたゲノム解析およびトランスクリプトーム解析の進歩により、ソバの S 遺伝子座を含むゲノム領域の特定、およびこの遺伝子座において新規遺伝子を同定することが可能となってきた。本レビューでは、従来の分子遺伝学およびゲノミクスから得られたソバの異型花柱性に関するこれまでの知見を要約する。また、これらの研究のソバの育種への応用についても議論する。

**Breeding Science** 70: 32–38 (2020)

## ソバにおける収量性にかかわる重要な農業形質，生態型と生態型分化，穂発芽抵抗性，脱粒抵抗性および倒伏抵抗性

森下敏和<sup>1)</sup>・原 貴洋<sup>2)</sup>・原 尚資<sup>3)</sup>

(<sup>1)</sup> 農研機構・次世代作物開発研究センター，<sup>2)</sup> 農研機構・九州沖縄農業研究センター，<sup>3)</sup> 農研機構・北海道農業研究センター)

ソバは多くのタンパク質，無機物およびルチンを含むことから健康食品として認知されている。しかしながらソバの収量性は他の主要作物よりも低い。生育期間の短いこと，湿害，訪花昆虫の不足による結実不良，倒伏や脱粒による収量の損失等が低収かつ不安定の原因になっている。そのため多くのソバの育種研究者は様々な形質を改良することにより収量性の向上を試

みてきた。近年、収量性の向上のための新規育種目標として穂発芽抵抗性の強化，脱粒の低減，自家不和合性の導入，生態型および半矮性などが報告されている。ここではソバにおける重要な農業形質，生態型と生態型分化，穂発芽抵抗性，脱粒抵抗性および倒伏抵抗性などの研究について紹介する。

**Breeding Science** 70: 39–47 (2020)

## ソバの品質育種の現状と今後の展望

鈴木達郎<sup>1)</sup>・野田高弘<sup>2)</sup>・森下敏和<sup>3)</sup>・石黒浩二<sup>2)</sup>・大塚しおり<sup>2)</sup>・Andrea Brunori<sup>4)</sup>

(<sup>1)</sup> 農研機構・九州沖縄農業研究センター，<sup>2)</sup> 農研機構・北海道農業研究センター，<sup>3)</sup> 農研機構・次世代作物開発研究センター，<sup>4)</sup> ENEA, CR Casaccia, SSPT-PVS, Italy)

ソバは世界的に重要な作物であり、昔から麺，粒食，菓子，パン，発酵食品に加工利用されている。ソバの栽培と加工は地域の文化と深く関係し地域経済を支えている。ソバは香りや色を含め多くの特徴的な形質を有している。また、ソバは健康食品とされ、抗酸化，抗炎症，抗高血圧，抗肥満の効果を持つ生理活性物質を含有している。そのため、ソバの品質育種は取り

組むべき重要課題である。ほかの穀物と比較し、ソバの品質に関する基礎的な情報は十分ではない。一方最近では、いくつかの品種において品質に関する形質変化や改善がなされている。本総説ではソバの品質をめぐる課題，ソバの品質育種に関する現在の取り組み状況および将来展望を取りまとめている。

**Breeding Science** 70: 48–66 (2020)

## 栄養品質のためのソバ育種

Ivan Krefc<sup>1)</sup> • Meiliang Zhou<sup>2)</sup> • Aleksandra Golob<sup>3)</sup> • Mateja Germ<sup>3)</sup> • Matevž Likar<sup>3)</sup> • Krzysztof Dziedzic<sup>4,5)</sup> • Zlata Luthar<sup>3)</sup>

<sup>1)</sup>Research Project, Nutrition Institute, Slovenia, <sup>2)</sup>Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, China, <sup>3)</sup>Biotechnical Faculty, University of Ljubljana, Slovenia, <sup>4)</sup>Institute of Food Technology and Plant Origin, Poznan University of Life Sciences, Poland, <sup>5)</sup>Department of Pediatric Gastroenterology and Metabolic Diseases, Poznan University of Medical Sciences, Poland)

ソバ (*Fagopyrum esculentum* Moench, CB) とダツタンソバ (*Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn., TB) は、人間の栄養源として利用されている。低アミロース濃度に影響する遺伝子を半数体相でスクリーニングするというアイデアは、CB 集団の低アミロース (モチ) 遺伝子型の効果的な検索を可能とする。自家受粉したホモ接合の TB 植物体の利用により、胚乳の一部をアミロース含有量のスクリーニングに使用できる可能性がある。フェノール物質は、CB および TB タンパク質の消化を著しく阻害する作用があるため、代謝物はタンパク質の消化性に影響を与える可能性がある。消化抵抗性ペプチドは、主に胆汁酸の排出に関与する。ポリフェノールと抗栄養物質を減少させる育

種は、害虫、病気、および紫外線に対する植物の抵抗性にマイナスの影響を与える可能性がある。パンとパスタはポピュラーな CB と TB の料理であるが、生地製造中に CB または TB のルチンのほとんどは、ルチン分解酵素によってケルセチンに分解される。新しい trace-rutinosidase TB 品種では、粉からの最初のルチンが保存され、かなりの量のルチンを含む TB パンを作ることが可能になっている。大きな胚を持つ CB と TB の育種は、CB と TB の種子中のタンパク質、ルチン、必須ミネラルの濃度を高めることができる。

**Breeding Science** 70: 67-73 (2020)

## ソバにおけるフラボノイド系化合物の生合成と制御

松井勝弘<sup>1,2)</sup> • Amanda R. Walker<sup>3)</sup>

<sup>1)</sup>農研機構・次世代作物開発研究センター, <sup>2)</sup>筑波大学・生命環境科学研究科, <sup>3)</sup>CSIRO Agriculture & Food, Wine Innovation West, Hartley Grove, Waite Campus, Australia)

ソバにはポリフェノールなどの抗酸化物質が豊富に含まれており、機能性食品として知られている。ポリフェノールの中でも、フラボノイド系化合物は、花や葉の色、また、植物の成長のさまざまな段階において、複数の機能を有する。フラボノイド系化合物には抗酸化作用があり、がんや心血管疾患を予防す

ると考えられている。ここでは、ソバにおけるさまざまな器官に存在するフラボノイド系化合物とその合成についてまとめている。これらの情報を高機能で価値の高い品種育成のためにどのように利用するかについて考察した。

**Breeding Science** 70: 74-84 (2020)

## 人および動物におけるアレルギー反応を制御するためのソバアレルギーに関する知識

佐藤里絵<sup>1)</sup> • Erika Jensen-Jarolim<sup>2,3)</sup> • 手島玲子<sup>4)</sup>

<sup>1)</sup>農研機構・食品研究部門食品健康機能研究領域食品機能評価ユニット, <sup>2)</sup>Institute of Pathophysiology and Allergy Research, Center of Pathophysiology, Infectiology and Immunology, Medical University of Vienna, Austria, <sup>3)</sup>The Interuniversity Messerli Research Institute, University of Veterinary Medicine Vienna, Medical University Vienna, University of Vienna, Austria, <sup>4)</sup>岡山理科大学・獣医学部食品衛生講座)

ソバアレルギーは、特異的 IgE 抗体を介したアナフィラキシーを含む即時型過敏症反応である。ソバに含まれるいくつかの IgE 結合タンパク質は、臨床的に関連のあるソバアレルギーである可能性が報告されている。ソバはアジアで一般的に食されているが、ソバアレルギーはアジアだけでなくヨーロッパにおいても深刻な問題になりつつある。さらに、ソバは動物のアレルギー症状の原因物質であることもわかってきている。近年、

粗抽出物を用いた従来の食物アレルギー検査法に加えて、アレルギーコンポーネントを用いる検査法 (CRD) が開発され、これにより食物アレルギーの診断精度が向上した事例が報告されてきている。個々のアレルギーの同定は、CRD の構築に不可欠である。この総説では、同定された個々のソバアレルギーについて紹介し、それぞれのソバアレルギーがソバアレルギーの診断にどのように寄与するかについて説明する。また、ソバの

アレルギー誘発性の低減や、ソバアレルギー分子の低減に役立つソバアレルギーの解析についても紹介する。これらの知見は、人および動物におけるソバアレルギーを予防するのに有益な情

報であると思われる。

**Breeding Science** 70: 85–92 (2020)

## ソバ属植物の分類と系統関係

大迫敬義<sup>1)</sup>・Chengyun Li<sup>2)</sup>

(<sup>1)</sup>京都市立大学・生命環境科学研究科, <sup>2)</sup> State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Bio-Resources in Yunnan, Yunnan Agricultural University, China)

ソバ属 *Fagopyrum* (タデ科 *Polygonaceae*) には 30 程度の種が含まれる小さな属で、そのほとんどは中国南部への局所的分布を示す。同属はフツソバ *F. esculantum* ならびにダッタンソバ *F. tataricum* の 2 種の栽培種を含む。ソバ属は胚が瘦果の中心に位置するという形質によりタデ科の他属から明確に区別される。ソバ属は形態形質ならびに分子系統解析により 2 つの大きなグループ、すなわち *cymosum* グループと *urophyllum* グループに分かれる。最近の 30 年間で、日本ならびに中国の研究グ

ループによる新種発見によりソバ属の種数は従来の 2 倍程度に増加した。形態形質ならびに分子遺伝学的解析の結果、ほとんどの新種は *urophyllum* グループに属することが明らかにされた。また、ソバ属以外の属に含まれる既知種がソバ属新種ないし新規組み合わせとして記載されている不適切な扱いも分子系統解析により見出されている。

**Breeding Science** 70: 93–100 (2020)

### 原著論文

## ソバの生態型の差異に関連する日長反応性の遺伝解析

原 尚資<sup>1)</sup>・志間多詠子<sup>2)</sup>・永井博也<sup>2)</sup>・大澤 良<sup>2)</sup>

(<sup>1)</sup>農研機構・北海道農業研究センター, <sup>2)</sup>筑波大学・生命環境系)

ソバ (*Fagopyrum esculantum* Moench) における生態型育種は、適応性の高い品種の育成や他の栽培地域への導入のための重要な技術である。しかしながら、日長反応性と生態型の関係性の詳細は不明である。本研究では、日本各地の 15 の在来種の日長反応性を評価し、自家和合性系統（‘九系 SC2’ または ‘そば中間母本農 1 号’、開花まで日数が早い）と他殖性個体（開花まで日数が中間または遅い）との交配に由来する F<sub>2</sub> 分離集団を用いて、日長反応性の量的形質遺伝子座 (QTLs) 解析を

行った。その結果、(1) 日長反応性と生態型の違いは密接に関連する。(2) 日長反応性は、異なる生態型集団間で共通なくつかの QTLs により制御される。(3) *GIGANTEA* および *EARLY FLOWERING 3* のオーソログは、今後の普通ソバの日長反応性機構の詳細な解明に役立つマーカーとなることを明らかにした。本研究は、ソバでの地域適応と生態型育種における、ゲノムアシスト育種のための礎となる。

**Breeding Science** 70: 101–111 (2020)

## ソバ (*Fagopyrum esculantum*) の自家不和合性 (S) に関連するヘミ接合領域に連鎖した共優性マーカーの開発

松井勝弘<sup>1,2)</sup>・水野信之<sup>3)</sup>・上野まりこ<sup>3)</sup>・竹島亮馬<sup>1)</sup>・安井康夫<sup>3)</sup>

(<sup>1)</sup>農研機構・次世代作物開発研究センター, <sup>2)</sup>筑波大学・生命環境科学研究科, <sup>3)</sup>京都大学・農学研究科)

ソバ (*Fagopyrum esculantum*) は、2 つの異なる花の形態（長花柱花および短花柱花）を有する異形花型自家不和合性 (SI) 種である。その自家不和合性は、複数の遺伝子から構成される 1 つの遺伝子座 *S* によって制御されている。自家和合性 (SC) 系統は、*F. esculantum* と *F. homotropicum* の種間交雑により開発

され、これら自家和合性系統は、*s* 対立遺伝子に対しては優性で、*S* 対立遺伝子に対しては劣性の、自家和合性の対立遺伝子 *S*<sup>h</sup> を有している。*S* 遺伝子座上の候補遺伝子として同定された *S-ELF3* は、*S* および *S*<sup>h</sup> 対立遺伝子上には存在するが、*s* 対立遺伝子上には存在しない。*S*<sup>h</sup> 対立遺伝子においては、*S-ELF3* 遺

伝子は1ヌクレオチドの欠失により、フレームシフトを起こしている。遺伝子型が  $S^a S^a$  のホモ型の植物体と  $S^a s$  のヘテロ型の植物体を区別可能な共優性マーカーを開発するため、バルクセグレガント法と組合わせた次世代シーケンシング解析を実施し、 $S$  遺伝子座に連鎖した4つの共優性マーカーを開発した。また、自家和合性系統と日本の主要なソバ品種を対象とし、こ

れらのマーカーの多型頻度を調査した。開発した1つのSTSマーカーと花型の連鎖を見たところ、1000個体以上の分離集団を用いても、組換え型は認められなかった。開発したマーカーは、ソバ育種に有用であり、組換え近交系などの遺伝分析用の系統作成にも有用であろう。

**Breeding Science** 70: 112–117 (2020)

## ソバ (*Fagopyrum esculentum* M.) 種子貯蔵タンパク質 13S グロブリンにおけるトリプシン難消化型 0 回反復サブユニットの構造と多様性

Fakhrul Islam Monshi<sup>1,2)</sup>・Nadar Khan<sup>1)</sup>・木村康太郎<sup>1)</sup>・鈴木晴大<sup>1)</sup>・山本悠佳<sup>1)</sup>・田中朋之<sup>1)</sup>

(<sup>1)</sup>京都大学大学院・農学研究科, <sup>2)</sup> Faculty of Agriculture, Sylhet Agricultural University, Bangladesh, <sup>3)</sup> 現: Bio-Resources Conservation Institute, National Agricultural Research Centre (NARC), Pakistan)

ソバ (*Fagopyrum esculentum* Moench) 種子に含まれる 13S グロブリンの 0 回反復サブユニットは、反復挿入配列を持たず、トリプシン難消化性である。そのため、他のサブユニットに比べアレルゲン性が高いことが示唆されている。本研究では、0 回反復サブユニットの新規対立遺伝子を探索し多型を評価する目的で、日本の育成品種 2 種とパキスタンの在来種 15 種における多様性を調べた。その結果、既知の対立遺伝子 (*GlbNA*, *GlbNB*, *GlbNC*) の他に 2 つ (*GlbNA1*, *GlbNC1*) とさらに 3 つ (*GlbNA2*, *GlbNA3*, *GlbND*) の新規対立遺伝子を見出した。パキスタンの在来種では 1 系統を除く全ての系統で、*GlbNA* の対立遺伝子頻度が最も高かった (0.60–0.88)。その 1 系統で

は *GlbNB* の対立遺伝子頻度が最も高かった (0.50)。*GlbNA2* と *GlbNA3* では、*GlbNC* と同様に約 200 bp の MITE 様配列が終止コドン周辺に存在した。センス鎖の二次構造を予測すると、*GlbNC*, *GlbNA2*, *GlbNA3* の MITE 様配列はそれぞれ -78.95, -67.06, -29.90 kcal/mol の自由エネルギーをもつ強固なヘアピン構造を取りうる予測された。これらの高次構造は転写や翻訳に影響する可能性がある。*GlbNC* ホモ系統を作成し解析したところ、0 回反復遺伝子の転写産物は検出されなかった。このことから、この系統は低アレルゲンソバを開発する上で有用である可能性が示唆された。

**Breeding Science** 70: 118–127 (2020)

## ソバ胚軸由来のプロトプラストによる大規模解析を目指した高効率一過的遺伝子発現システム

坂本真吾<sup>1)</sup>・松井勝弘<sup>2)</sup>・大島良美<sup>1)</sup>・光田展隆<sup>1)</sup>

(<sup>1)</sup>産業技術総合研究所生物プロセス研究部門植物機能制御研究グループ, <sup>2)</sup>農研機構・次世代作物開発研究センター, カンショ・資源作物育種ユニット)

ソバ (*Fagopyrum esculentum*) は世界中で栽培されており、ソバ粉は様々な食品に使用されている。ソバ遺伝子の機能解析が強く望まれているが、これまでのところ安定した結果を提供できる方法は開発されていない。本研究において我々はソバの胚軸から単離したプロトプラストを 96 穴プレートを利用し、簡便かつ高効率一過的遺伝子発現法を開発した。本法における遺伝子導入効率はシロイヌナズナのプロトプラストを用いた方

法と同程度に高効率であった。また機能既知の転写因子の活性を本法で検証したところ安定した結果を得ることができた。本システムは従来法に比べて少ないサンプル量でなおかつ短い栽培期間の植物を使用することを可能にするもので植物における汎用的な方法になりうる可能性を示しており、ソバの効率的な育種のための新たな知見を提供できると考えられる。

**Breeding Science** 70: 128–134 (2020)