

オオムギ *brachytic1* 矮性遺伝子†

本多一郎*, 伊藤歩惟**, 中山明*

1 はじめに

広辞苑によると「ムギ」とは、イネ科植物のうちオオムギ、コムギ、ハダカムギ、ライムギ、エンバクなどの総称、またはその穀実と記されている。古来より米（イネ）を主食とする本邦では、「ムギ」は雑穀として扱われていたため「ムギ」と総称されたと考えられる。英語には「ムギ」に相当する単語は存在せず、文化的にも「ムギ」の扱いは欧米と本邦では異なると思われる。

農林水産省は「ムギ」のうち、生産量が多く比較的重要な「ムギ」を「四麦」と称し、その作付、生産量を毎年度調査している。農林水産省分類の「四麦」とは、小麦粉を生産するための「小麦」、はったい粉や、麦茶、押麦に使用される「大麦」、ビール醸造に使用される「ビール麦」、押麦や麦味噌の原料に使用される「はだか麦」であるが、これらは利用目的での分類であり、植物学的には「大麦」、「ビール麦」、「はだか麦」はすべてオオムギ (*Hordeum vulgare* L.) に属し、それぞれが持つ特定の遺伝子変異による形質をもとに分類されているものである。すなわち「大麦」は穂に6つの種子が並列に並ぶ「六条性」を持ち、種皮に穀皮が貼りついて剥がれない「皮性」をもつオオムギを指すが、「ビール麦」は「大麦」において並列する6つの種子を構成する穎花のうちの4つが退化し稔実せず、2つの種子のみ稔実する「二条性」を持つ。また「はだか麦」は「大麦」において種皮に貼りついている穀皮が容易にはがれる「はだか性」を持つ。

2 矮性遺伝子の意義

イネ、コムギ、オオムギなどのイネ科作物は、その生長の最終段階で植物体の最上部に穂を形成する。植物体最上部に形成された穂についた花が受粉したのち、ここに葉による光合成産物が転流し、種子を形成するため、肥料、日射などが好適な条件で十分に生長したイネ科植物の穂は重くなり、穂を垂れる状態となる。穂の重さに対し茎の強度が低いイネ科植物は、しばしば倒伏に見舞われる。イネ科植物は、いずれも種子（胚乳）に蓄えられるでんぷんを食用とするが、このでんぷんは植物にとっては、種子の発芽、初期生長時の主要なエネルギー源である。倒伏により地面等に接したイネ科植物は、その種子でんぷんの分解による食品としての品質の低下に見舞われることになる。

すなわちイネ科植物において、倒伏を避けるための植物改良は育種の最重要テーマの一つである。この倒伏を

避けるための育種改良に古くから利用されてきたのが、背丈を低くする「矮性」遺伝子の利用であり、なかでも適度な矮性をもたらす「半矮性」遺伝子の導入と利用が進められてきた。この半矮性の育種利用により、世界的なコムギの大増産「緑の革命」が達成され、これに貢献した Borlaug 博士に 1971 年にノーベル平和賞が授与された。「緑の革命」は日本のコムギ「農林 10 号」を起源とする半矮性遺伝子 (*RhtB1, D1*) によって達成されている。

コムギ同様、イネにおいても日本のイネ「レイメイ」や台湾在来イネ「低脚烏尖」を起源とする半矮性遺伝子 (*sd1*) の導入による半矮性化がイネの多収に貢献し、イネ版の「緑の革命」に寄与している。またオオムギにおいては欧米品種「Diamant」由来の *denso/sdw1* 矮性遺伝子が欧米品種を中心に広汎に導入されていることが知られている。また、国内では在来の渦性矮性遺伝子 (*uzu*) が、国内の「はだか麦」のほぼすべて、「大麦」の約半数の品種に導入され半矮性化と多収に貢献している。

3 矮性遺伝子の同定

上述の矮性遺伝子のうち、コムギ「農林 10 号」、イネ「低脚烏尖」、オオムギ渦性は、その半矮性形質のもととなる特定の遺伝子変異の起源が不明な自然突然変異体であるが、イネ「レイメイ」やオオムギ「Diamant」は、突然変異処理により作成された半矮性系統である。

イネ、オオムギなど 2 倍体植物は変異体獲得が比較的容易なため、世界各地で突然変異処理が行われ、各種系統が獲得されている。得られた系統を相互に交換し、各遺伝子同士の関係を明らかにする、特定の系統に戻し交配する、これらをカタログ化する、組織的に配布することなども世界各所で行われている。オオムギでは、矮性を含む 729 種類の遺伝子がカタログ化され、これらを有する系統の多くが国際機関から無償配布されている。

従来これらの遺伝子は、染色体上の遺伝学的な位置は知られているものの、その本体は不明であったが、近年の分子生物学、ゲノム解読技術の発達により、その遺伝子が DNA レベルで解明されるようになってきた。

たとえば「緑の革命」遺伝子 *RhtB1, D1* は植物ホルモン「ジベレリン(GA)」のシグナル伝達を負に制御するタンパク質をコードしていることが 1999 年に明らかにされた¹⁾。*sd1* および *denso/sdw1* は GA の生合成、*uzu* は植物ホルモン「ブラシノステロイド (BR)」の受容体タン

† 原稿受理 平成 30 年 2 月 28 日 Received February 28, 2018

* 生物工学科 (Department of Biotechnology)

** 大学院工学研究科生物工学専攻 (Graduate School of Engineering, Division of Biotechnology)

パク質の遺伝子をコードすることもすでに明らかにされている²⁾。

このような遺伝子本体の DNA レベルの解明は、植物の生長現象の根本的な理解と当該遺伝子の完全連鎖マーカーの獲得による育種の加速など、基礎から応用に至る様々な波及効果が得られる成果であり、実用上価値の高い遺伝子、学問的価値の高い遺伝子の解明では、世界各地で熾烈な解明競争が繰り広げられているのが現状であろう。

4 オオムギ *brachytic1* 矮性遺伝子の同定

オオムギ *brachytic1* (*brh1*) は、古くから知られているオオムギ矮性遺伝子であり、729 のオオムギ遺伝子のカタログにおいて、その 1 番目に登録されているものである。写真 1 に示すように、*brh1* が導入されると、その草丈は原系統の 60–70% になるほか、穂、芒や種子も短縮化する(写真 1)。*brh1* はこれまで実用育種において利用はされていないが、*brh1* の導入により収量性は損なわず耐倒伏性が向上するとの例も示されている。*brh1* はオオムギ第 7 染色体短腕に座上することが報告されているが、その遺伝子本体は長らく不明であった。



写真 1 Bowman (野生型) *brh1* 導入系統
brh1 gene *brh1.a* *ari-i.38* *brh1.e* *brh1.t* *brh1.x* *brh1.z* *brh1.aa*
 GSHO No. 1820 1821 1822 1823 1824 2179 2180

写真 1 さまざまな *brh1* 導入系統 (bar= 60cm)

一方 *brh1* と *uzu* との二重変異体は極端に矮化することから *uzu* と *brh1* の関係が古くから示唆されていた³⁾。*uzu* は BR の受容体をコードする。筆者らは *brh1* の BR 反応に興味を持ち、これを調査したところ、*brh1* の根は *uzu* 同様、BR 反応が弱まっていることが判明した。さらに地上部の BR 反応、GA 反応や、これらの植物ホルモン含量、暗形態形成反応などを調査し、既知の矮性変異体と比較したところ、イネ *d1*、シロイヌナズナ *gpa1* など、ヘテロ三量体 G タンパク質 α サブユニット ($G\alpha$) の変異体の反応に *brh1* との類似点が多いことが判明した。

オオムギゲノムサイズは 51 億塩基対とされ、イネ (3.9 億塩基対; 2004 年に完全解読) に約 10 年遅れて 2012 年にその全ゲノム解読が報告された⁴⁾。オオムギゲノムの約 8 割は反復配列であるとされ、その最新のデータは Web (<http://webblast.ipk-gatersleben.de/barley/>) 公開

されている。この公開データを用いてオオムギ $G\alpha$ 遺伝子を調査したところ、遺伝学的に報告されている *brh1* のきわめて近傍に位置することが明らかとなった。そこで、 $G\alpha$ を *brh1* の候補遺伝子と考え、その配列を 5 種類の *brh1* 導入系統 (GSHO1820~24) を用いて調査したところ、いずれの材料でもタンパク質の異常につながる塩基配列の変異が見いだされた。すなわち Bowman (野生型) の $G\alpha$ は 383 アミノ酸で構成されるが、*brh1* 導入系統はいずれも $G\alpha$ 遺伝子に変異が存在し、その結果正常型とは異なった $G\alpha$ タンパク質が生成しており (図 1)、この変異が *brh1* 導入系統の示す矮性や、その他の特徴的な形態 (写真 1) に関わっていることを世界で初めて見出し報告することができた⁵⁾。

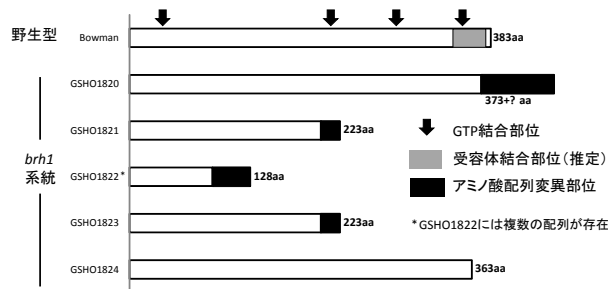


図 1 *brh1* 導入系統 $G\alpha$ の推定アミノ酸配列

$G\alpha$ は様々なシグナル伝達にかかわる重要タンパク質である。動物 $G\alpha$ は複数存在し、その機能が詳細に明らかになっている。一方、植物は $G\alpha$ をひとつしか持たないほか、その機能は不明な点が多い。*brh1* 系統における $G\alpha$ の変異はさまざまであるが、その形態に大きな差は無いことは興味深い。

本研究をさらに発展させ、植物の $G\alpha$ の機能解明につなげていきたい。

参考文献

- 1) J. Peng et al., 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators, *Nature*, **400**, 256–261 (1999).
- 2) M. Chono et al., A semidwarf phenotype of barley *uzu* results from a nucleotide substitution in the gene encoding a putative brassinosteroid receptor, *Plant Physiol.*, **133**, 1209–1219 (2003).
- 3) R. Takahashi and J. Hayashi, Genetic studies of barley crosses involving two brachytic genes. *Jap. J. Genet.*, **31**, 250–258 (1956).
- 4) The International Barley Genome Sequencing Consortium, A physical, genetic and functional sequence assembly of the barley genome. *Nature*, **491**, 711–716 (2012).
- 5) A. Ito et al., *Brachytic 1* of barley (*Hordeum vulgare* L.) encodes the α subunit of heterotrimeric G protein, *J. Plant Physiol.*, **213**, 209–215 (2017).