特集記事

コムギとオオムギの属間交雑およびオオムギ属の系統分化に関する細胞遺伝学的研究

武田 真

(香川大学農学部, 木田郡三木町, 香川県, 〒 761-0795)

Cytogenetic studies on wheat-barley intergeneric hybridization and the phylogeny of the genus *Hordeum*

Shin Taketa

(Faculty of Agriculture, Kagawa University, Kagawa 761-0795, Japan)

キーワード：コムギ, オオムギ, 属間交雑, 染色体, 野生種, 染色体添加系統

1. はじめに

種属間交雑は作物の遺伝変異を拡大するための有効な方法であり、数多くの作物の育種に利用され大きな成果をあげてきた。コムギではコムギ族 (Triticeae) の栽培種または野生種との種属間交雑が盛んに試みられ、複二倍体、異種染色体添加系統などの育種素材として有用な系統が多数作出されている。特に、エギロプス (*Aegilops*) 属、ライムギ (*Secale*) 属、カモジグサ (*Agropyron*) 属由来の病害抵抗性遺伝子はコムギの育種に重要な貢献をしている。

オオムギ属 (*Hordeum*) は、栽培オオムギ (*H. vulgare* subsp. *vulgare*) に加え、約 30 の野生種からなる。栽培オオムギは一般に早熟で耐塩性および耐旱性などの農業的に有用な特性を多く備えている。栽培オオムギの優れた特性をコムギへ導入することを目的として、栽培オオムギとコムギを交雑する試みは 19 世紀後半から試みられていた (Islam and Shepherd 1990)。しかし、遠縁関係にある栽培オオムギとコムギの雑種を獲得するには交雑法や胚培養法の改良を必要とし、初めて両者の雑種が報告されたのは今から 30 年前の 1973 年のことである (Kruse 1973)。この成功を契機として研究が活発になり、栽培オオムギのみならず一部のオオムギ属野生種とコムギの間で雑種が得られている。栽培オオムギとコムギの複二倍体は、不稔で得られないため、栽培オオムギの染色体 (断片) をコムギに導入する方向で研究が進められている。一方、オオムギ属の野生種である *H. chilense* とデュラムコムギの交雑からは複二倍体 ($\times$ Tritordeum) が育成され、新作物を目指した改良が精力的に進められている。このように、現在ではオオムギ属はコムギ育種の新

しい遺伝子源として期待されている。しかし、遺伝子源としての実用性は未定で、今後検討すべき課題が多い。

著者らは 1994 年以来コムギとオオムギの属間交雑に取り組み、独自のコムギ-オオムギ染色体添加系統の育成を進めながら、オオムギをコムギ育種の遺伝子源として利用する上で障壁となる事項について検討してきた。それと同時にオオムギ属野生種を今後のムギ類育種の重要遺伝子源と位置づけ、オオムギ属全体の類縁関係に関する細胞遺伝学的研究を進めてきた。本稿では、これまでの著者らの研究結果をまとめて概説する。なお、特に断らない限り、オオムギは栽培オオムギおよびその祖先野生種とされるスポンタニウム亜種 (*H. vulgare* subsp. *spontaneum*, 以下 *H. spontaneum* と略す) を指し、コムギは普通系コムギを指すものとする。また、オオムギの染色体番号は 1996 年の第 7 回国際大麦遺伝学シンポジウムで合意された、ゲノム記号を H とし、コムギとの同祖性に基づく命名法に従う。詳細は Linde-Laursen *et al.* (1997) を参照されたい。

2. コムギとオオムギの属間交雑

(1) 交雑率の品種変異

コムギとオオムギの属間交雑に関する初期の研究では、オオムギを母親とする交雑組合せから F_1 雑種が作出された (Islam *et al.* 1975, Thomas *et al.* 1977, Fedak 1980)。しかし、オオムギを母親とする F_1 雑種の戻し交雑後代は、オオムギの染色体が減少するにつれ、オオムギ細胞質とコムギ核の相互作用によるとみられる雄ずいの雌ずい化を起こし、著しい不稔を示す (Islam *et al.* 1975)。ただし、オオムギ細胞質を持ちながら自殖種子稔性のあるコムギ系統を得たという報告もある (Perschina *et al.* 1998)。そのため、現在ではコムギとオオムギの属間交雑はコムギを母親とする交雑に研究の重点が置かれている。コムギを母親とし、オオムギを花粉親とする交雑の成功率は逆交雑に比べて低く、雑種の獲得が難しい (Islam *et al.* 1981, Riera-Lizarazu *et al.* 1992, Molnar-Lang and Sutka 1994)。Koba *et al.* (1991) は日本の実用コムギ品種を用

を胚培養して得られた 94 個体の F_1 雑種の染色体構成を C-分染法を用いて調査した (Taketa *et al.* 1995). 染色体数には 21~36 の変異がみられた. コムギの半数体である $2n=21$ の個体が最も多く (45.7%), 期待される 28 本の染色体を持つ個体の割合は 18.1% と低かった. 同一個体内で根によって染色体数が異なるキメラ個体が 18 個体 (19.1%) あったが, キメラのセクター間で染色体構成は類似していることから, 染色体消失は雑種胚形成の初期段階で主に起こるとみられる. 消失しやすい染色体の種類はオオムギ親の遺伝子型によって異なり, 品種 'Betzes' との組合せでは Koba *et al.* (1991) が報告したのと同様に 1H 染色体の選択的消失が観察されたのに対し, 系統 OUH602 との組合せでは 4H 染色体の選択的な消失がみられた. このようなオオムギの染色体消失に関する品種間差は, 実際にオオムギ染色体をコムギへ導入する際に留意する必要がある.

コムギとオオムギの属間交雑では, 逆交雑を含め, 複二倍体 (ゲノム構成 AABBDDHH, $2n=8x=56$) は得られていない (Islam *et al.* 1975, 1981). 1H 染色体を欠く $2n=27$ の異数性の F_1 雑種をコルヒチン処理した場合は, 1H 染色体以外の 6 本のオオムギ染色体を対で持つ $2n=54$ ($27''$) の部分複二倍体を得られたことから (Taketa and Takeda 1997), 1H 染色体が関与する不稔性 (後述) が複二倍体の形成を妨げているとみられる.

コムギとオオムギの F_1 雑種は異数性雑種も含めて全て不稔であるため, コムギ花粉で戻し交雑が行われる. 戻し交雑の成功率はオオムギ染色体を多く有する F_1 雑種ほど低い傾向にある. F_1 雑種の 1 回目の戻し交雑の成功率が低いことがオオムギ染色体をコムギに導入する際の大きな障壁になっている.

(4) オオムギの優性形態マーカーのコムギにおける発現

コムギとオオムギの属間交雑による育種が成功するには, 目的とするオオムギ遺伝子がコムギの遺伝背景で発現することが前提となる. 著者らは, オオムギの優性遺伝子に支配される形態マーカー 7 種類を交雑によりコムギの遺伝背景に導入し, 形質発現を調査した (Taketa and Takeda 1997). 黒色穎 (*Blp*), 葉身毛 (*Pub*), 葉鞘毛 (*Hsh*) および三叉芒 (*Kap*) の各遺伝子に関しては F_1 雑種 (ABDH) で形質の発現が認められたが, その発現程度はオオムギ親系統におけるよりも弱かった. さらに, これらの遺伝子を戻し交雑によって六倍体コムギ (AABBDD) の遺伝背景に導入すると, 発現程度が低下したり, 発現が認められなくなった. これに対し, 小穂脱落性 (*Btr1/Btr2*), 青色糊粉層 (*Blx*) および上位葉短縮型 (*Sul*) 遺伝子に関しては, 調査したいずれの雑種世代でも発現が認められなかった. これらのことから, オオムギの優性の形態マーカーであってもコムギの遺伝背景で発現するとは限らないこと, オオムギ形態マーカーの発現程度はコムギゲノムのドーソが上昇するにつれて弱

まることが示された. オオムギ形態マーカーの発現が抑制される原因として, 同祖遺伝子を含めたコムギの遺伝背景との相互作用による発現抑制が考えられる.

(5) コムギースポンタニウム亜種染色体添加系統シリーズの育成

これまでに, コムギ品種 'CS' と栽培オオムギ品種 'Betzes' の交雑から 1H 染色体を除く 6 種類の染色体のダイソミック添加系統ならびに 1H 染色体長腕 (1HL) を除く 13 種類のダイテロソミック添加系統が育成され, コムギとオオムギ染色体の同祖性の解明やオオムギ遺伝子 (マーカー) の座乗染色体 (腕) の決定に有効に利用されてきた (Islam *et al.* 1981, Islam 1983). これ以外の交雑組合せからは一部の染色体に関する添加系統が得られているだけである (Koba *et al.* 1997). しかし, 1H 染色体単独の添加系統ならびに 1H 染色体長腕のテロソーム添加系統は不稔のため得られておらず (Islam and Shepherd 2000), 染色体マッピングに支障をきたしていた. そこで, 著者らはコムギ品種 '新中長' とオオムギスポンタニウム亜種系統 OUH602 の交雑から 1H 染色体の添加系統を含む完全な染色体添加系統シリーズを育成した (Taketa and Takeda 2001). '新中長' -OUH602 の添加系統シリーズで, 2H~7H 染色体に関する 6 系統はダイソミック添加で自殖による維持が可能である. 1H 染色体添加系統はモノソミック添加で, 完全不稔のため自殖による維持ができない. そのためこの系統は 1H 染色体と 6H 染色体のダブルモノソミック添加個体 ($2n=44$, 雌性可稔) に '新中長' を戻し交雑した後代から毎代選抜している (出現頻度は 7% 程度). さらに, 1H 染色体長腕 (1HL) のモノテロ添加系統 ($2n=42+t$, 完全不稔) を維持するシステムを開発した. '新中長' -OUH602 の添加系統シリーズでは 1H 染色体に関して短腕と長腕のテロソミック添加系統が揃っているため, 1H 染色体上のマーカーの座乗染色体腕を正確に決定できる. さらに, '新中長' -OUH602 の添加系統シリーズは 'CS' - 'Betzes' の添加系統シリーズで分子マーカーの座乗染色体を決定できないような場合でも有効に利用できる場合があり, 遺伝学的解析に極めて有用である.

'新中長' -OUH602 の添加系統シリーズの農業形質を調査した (Taketa and Takeda 2001). 形質ごとにオオムギ染色体添加の効果は異なり, たとえば出穂日では 2H, 4H および 6H 染色体の添加系統で '新中長' よりも有意な晩生化が観察された. '新中長' - 'ニューゴールドデン' の 5H 添加系統はコムギ親より 2.5 日早生であることが報告されたが (Koba *et al.* 1997), そのような効果は OUH 602 の 5H 染色体には認められず, 系統間で 5H 染色体の出穂期に及ぼす効果が異なることが示された (Kawahara *et al.* 2002).

(6) コムギの遺伝背景で不稔を引き起こすオオムギ遺伝子のマッピング

オオムギの 1H 染色体がコムギに添加されたときにあらわれる不稔性の原因遺伝子は長腕に座乗する (Shepherd and Islam 1992, Taketa and Takeda 2001). 1H 染色体 (長腕) 単独のモノソミック添加個体が最も著しい異常を示し, 雌雄両配偶子ともに完全不稔で, 倍数性の花粉母細胞を高頻度で発生する. 前述のように, 1H 染色体のモノソミック添加による不稔性は 6H 染色体 (長腕) が共存することで部分的に緩和され, しかも 6H 染色体のドーソに比例して稔性が回復する. すなわち, 6H 染色体がモノソミックの場合は部分的に雌性稔性を回復するが (Islam *et al.* 1981, Taketa and Takeda 2001), ダイソミックの場合は部分的に雄性稔性も回復し, 自殖種子稔性がみられる (Islam and Shepherd 2000). しかし, 1H 染色体と 6H 染色体のダブルダイソミック添加個体は不稔であるため (Islam and Shepherd 2000), 6H 染色体を共存させることで不稔の問題を完全に解決することはできない. したがって, 1H 染色体長腕上のオオムギ遺伝子をコムギに導入するためには, 目的遺伝子と不稔遺伝子との連鎖関係を断ち切る必要がある. そのような染色体操作を行うために, 不稔遺伝子のマッピングを行った (Taketa *et al.* 2002). 1H 染色体長腕に関する相互転座系統 (5 系統) をコムギ品種 '新中長' と交雑し, 戻し交雑後代で転座 1H 染色体が添加された系統を選抜し, それらの系統の種子稔性を調査した. その結果, 1H 染色体長腕上の動原体からの距離が 47%~72% の区間に不稔遺伝子が位置することがわかった. 不稔遺伝子は *Shw* (Sterility in hybrids with wheat) と命名した. さらに, この系統シリーズを用いて分子マーカーの物理マッピングを行い, *Shw* 遺伝子を遺伝地図 (Graner *et al.* 1993, Ramsay *et al.* 2000) 上に位置づけた (図 3). 現在は, コムギの近縁種である *Aegilops cylindrica* の 2C 染色体の染色体切断作用 (Endo 1988) を利用して, コムギの背景で 1H 染色体に構造変異を誘発し, *Shw* 遺伝子のさらに詳細な位置決定を進めている.

Shw 遺伝子は倍数性の配偶子を発生させるとともにオオムギ 6H 染色体長腕上の遺伝子とドーソ依存的に相互作用するユニークな不稔遺伝子である. この遺伝子はコムギとオオムギの分化に重要な役割を果たしたと考えられる. 倍数性の配偶子が生じる原因は減数分裂前における胞原細胞の細胞質分裂異常によるとみられるが, 不稔が生じるメカニズムの解明は今後の課題である.

3. オオムギ属の系統分化

(1) 4 基本ゲノムにおけるリボソーム RNA 遺伝子の比較マッピング

オオムギ属は 31 種 (45 分類群) に分けられ, ユーラシア大陸と南北アメリカ大陸を中心に広く分布する. 栽培種は二倍体 ($2n=2x=14$) であるが, 野生種には二倍体

図 3. コムギの遺伝背景で不稔を引き起こすオオムギ 1H 染色体長腕上の *Shw* 遺伝子のマッピング.

左右の遺伝地図はそれぞれ Ramsay *et al.* (2000) および Graner *et al.* (1993) によって作成されたもので, 中央の染色体物理地図と対応する部分を線で結んである.

のほかに四倍体と六倍体の倍数性がみられる (Bothmer *et al.* 1995, 図 4). 雑種の染色体対合に基づくゲノム分析により, オオムギ属には 4 つの基本ゲノム (H, I, X および Y) の存在が示された (Bothmer *et al.* 1995). 著者らは分子細胞遺伝学的手法を用いて, オオムギ属の系統分化に関する包括的な研究を行った. なお, Bothmer *et al.* (1995) はオオムギ (*H. vulgare*) および *H. bulbosum* のゲノム記号を Dewey (1984) に従い I としている. しかし, 新しいオオムギ染色体命名法ではこれら 2 種のゲノム記号に H が用いられる (Linde-Laursen *et al.* 1997). 本稿では, 混乱を避けるため, Bothmer *et al.* (1995) の提唱したゲノム記号で H と I を入れ替えた方式を用いる. すなわち, *H. vulgare* および *H. bulbosum* は H ゲノムを, *H. marinum* は X ゲノムを, *H. murinum* は Y ゲノムを, そして残りの種は I ゲノムをそれぞれ持つとする (Taketa *et al.* 1999b, 2001).

まず, オオムギ属の 4 基本ゲノムを代表する二倍種について 2 種類の rRNA 遺伝子, すなわち 18S-5.8S-25S rRNA 遺伝子 (18S-25S rDNA) と 5S rRNA 遺伝子 (5S rDNA) の中期染色体上での物理位置を蛍光 *in situ* ハイブリダイゼーション (FISH) 法により決定した (Taketa *et al.* 1999a, 図 5). スポンタニウム亜種の 1 系統では, 4H 染色体長腕上に 5S rDNA サイトが検出されないことを

図4. オオムギ属の代表的な種の穂.

左より, 栽培オオムギ (H ゲノム) の2系統 (六条種, 二条種), *H. murinum* (Y ゲノム) の3サイトタイプ (2x, 4x, 6x), I ゲノムの4種 (*H. chilense* 2x, *H. procerum* 6x, *H. brachyantherum* 4x, *H. jubatum* 4x), X ゲノムの2亜種 (*H. marinum* subsp. *marinum* 2x および subsp. *gussoneanum* 2x), ゲノム構成が XI の *H. capense* 4x の2系統.

図5. オオムギ属野生種における2種のrDNA遺伝子の物理マッピング結果.

rDNA 遺伝子のサイトを持つ染色体のみを示し, 相同染色体の一方のみを描いている. 栽培オオムギでは矢印で示した位置に弱い5S rDNAのシグナルが認められる.

除くと, 栽培オオムギ (Leitch and Heslop-Harrison 1993, Pedersen and Linde-Laursen 1994) で報告されたのと同じパターンが観察された. オオムギと同じくHゲノムを持つとされる *H. bulbosum* では主要な18S-25S rDNA サイト1対と5S rDNA サイト1対が, 別々の染色体上に観察された. I ゲノムを持つ *H. chilense* (図6参照), X ゲノ

図6. オオムギ属Iゲノム二倍種における2種のrDNA遺伝子の物理マッピング結果. rDNA 遺伝子のサイトを持つ染色体のみを示し, 相同染色体の一方のみを描いている. 矢印は推定される核型進化の方向を示す.

ムを持つ *H. marinum*, およびYゲノムを持つ *H. murinum* はそれぞれ2対の染色体上にrDNAサイトを持つが, 5S および18S-25S rDNAのサイト数ならびに相対的な位置関係はゲノムごとに異なり, それぞれ固有のパターンを示した. このように, オオムギ属の4つの基本ゲノム間でrDNAのパターンに明瞭な違いが認められ, ゲノム分析 (Bothmer *et al.* 1995) で示されたゲノムの分化が確認された. ただし, オオムギ (*H. vulgare*) と *H. bulbosum* は同じHゲノムを持つにも拘わらずrDNAパターンが大きく異なり, 前者がはるかに多くのrDNAサイトを有している. 両種が分化する過程でrDNAに大規模な変化が起こったと考えられる.

(2) オオムギ属における2種の縦列型反復配列の分布

オオムギ属の代表的な二倍種における2種類の縦列型反復配列 dpTa1 および pSc119.2 の分布をFISH法およびゲノミックサザン法により調査した (Taketa *et al.* 2000a). dpTa1 はコムギから単離された基本単位が340bpの反

復配列であり (Vershini *et al.* 1994), pSc119.2 はライムギから単離された基本単位が 120bp の反復配列である (McIntyre *et al.* 1990). dpTa1 は調査した全ての二倍種で多数のシグナルがみられ, そのパターンをもとに *H. bulbosum* を除く 4 種で染色体が完全に識別できた. *H. spontaneum* と *H. chilense* の同祖染色体の間で dpTa1 のバンドパターンに類似性がみられた. *H. marinum* (X ゲノム) および *H. murinum* (Y ゲノム) に関しては染色体の同祖群を推定できていない. 一方, pSc119.2 配列は *H. bulbosum* (H ゲノム), *H. marinum* (X ゲノム) および *H. chilense* (I ゲノム) の 3 種のみで検出され, シグナルは染色体端部に局在していた. pSc119.2 配列の有無に関して, 同じ H ゲノムを持つオオムギ (*H. vulgare*) と *H. bulbosum* の間で違いがみられることは興味深い. pSc119.2 配列は *H. murinum* の四倍体サイトタイプ (subsp. *murinum*) には存在するが二倍体サイトタイプ (subsp. *glaucum*) には検出されない. このことと rDNA の結果 (Taketa *et al.* 1999a, 図 5) を総合すると, *H. murinum* の四倍体サイトタイプは二倍体サイトタイプの単純な同質四倍体ではないと考えられる.

(3) I ゲノム二倍種および倍数種の rDNA マッピング

I ゲノム種はオオムギ属全 31 種のうち 25 種を占める最大のグループである. まず, I ゲノムの二倍体 16 種について 18S-25S rDNA および 5S rDNA の物理マッピングを行った (Taketa *et al.* 2001, 図 6). アジアに分布する 3 種 (*H. brevisubulatum*, *H. roshevitzii* および *H. bogdanii*) はそれぞれ固有の rDNA のパターンを示した. 一方, 南北アメリカ大陸の種では, 13 種中 9 種が共通のパターン (*chilense* タイプと呼ぶ) を有し, それ以外の種 (系統) も *chilense* タイプに極めて類似したパターンを示し, 変異が小さかった. アジアの I ゲノム二倍種とアメリカ大陸の I ゲノム二倍種の間には rDNA のパターンに不連続性が認められるため, 両グループの間には弱い遺伝的な分化があると考えられる.

rDNA のデータと地理的分布等の情報を総合して, I ゲノム二倍種の系統分化に関するモデルを提唱した (図 6). アジアに分布する 3 種の中で *H. brevisubulatum* は分布域, 生殖様式 (他殖性) の点から最も原始的な種とされる (Linde-Laursen *et al.* 1995). rDNA パターンの類似性から, *H. roshevitzii* は *H. brevisubulatum* から由来したと考えられる. しかし, *H. bogdanii* は rDNA のパターンが他の 2 種と大きく異なり, 独自の位置を占めるとみられる. I ゲノム種はユーラシア大陸からベーリング海峡を越えてアメリカ大陸に伝播し, 分布を拡大したとされる. *chilense* タイプは南北アメリカ大陸の基本型とみられ, それ以外のパターンは *chilense* タイプから派生したと考えられる. *chilense* タイプがどのアジア種から起源したかは不明である.

南北アメリカ大陸の I ゲノム四倍種 (5 種) ならびに

六倍種 (4 種) は, それぞれの倍数性レベルで類似した rDNA のパターンを有していた. それらの I ゲノム倍数種は, 異なる I ゲノム二倍種間の交雑によって生じたと推定される (Taketa *et al.* 1999a, 2000b, 投稿準備中). このように, FISH 法により二次狭窄を形成しない微弱な 18S-25S rDNA サイトと 5S rDNA サイトの情報が加わったことで, C-バンドパターンとサテライト染色体の形態に基づく, Linde-Laursen *et al.* (1995) の推定結果を発展させたより信頼度の高い核型進化モデルが得られたと考えられる.

(4) オオムギ属倍数種における異質倍数体の発見

オオムギ属倍数種のうち, ヨーロッパに分布する *H. secalinum* と南アフリカに 1 種のみ孤立して分布する *H. capense* の 2 つの四倍種のゲノム構成は不明であった (Linde-Laursen *et al.* 1995). 両四倍種は地理的には遠く離れて分布するが, 形態的に酷似している. 最近, 反復 DNA 配列をプローブとするゲノミックサザン分析で, *H. secalinum* と北アメリカ I ゲノム種である *H. brachyantherum* の六倍体のサイトタイプに *H. marinum* (X ゲノム) に特有のバンドが検出された (Svitashev *et al.* 1994). これをうけて, 著者らは *H. secalinum*, *H. capsense* および *H. brachyantherum* subsp. *brachyantherum* 6x の 3 倍数種 / サイトタイプに *H. marinum* の X ゲノムが含まれるかどうかを GISH (genomic *in situ* hybridization) 法で解析した (Taketa *et al.* 1999b). その結果, *H. secalinum* および *H. capense* は X ゲノム由来の 14 本の染色体と I ゲノム由来の 14 本の染色体を持ち, ゲノム構成は IIXX であることが明確に示された. なお, 調査した *H. capsense* の系統では 1 つのゲノム間相互転座が検出された. 南アフリカにオオムギ属野生種が 1 種だけ離れて分布することはオオムギ属の系統分化の研究で大きな謎であった. しかし, GISH 法によって *H. secalinum* と *H. capsense* が同一のゲノム構成を持つことが明らかとなったことから, *H. capense* はヨーロッパからの移住者によって *H. secalinum* が現地に持ち込まれて成立した可能性が高い. 一方, *H. brachyantherum* 6x では 14 本の X ゲノム由来の染色体と 28 本の I ゲノム由来の染色体が識別され, ゲノム構成は IIIIXX と結論された. このサイトタイプはアメリカ合衆国のカリフォルニア州の 1 集団しか確認されておらず, 比較的最近成立したものとみられる (Bothmer *et al.* 1995).

オオムギ属には 4 基本ゲノムに対応する H, I, X, Y の 4 グループに加え, X ゲノムと I ゲノムをあわせもつ第 5 のグループが存在することが明らかになった (図 7). 栽培オオムギを含む H ゲノムグループは他のグループとは遠縁である. I ゲノムグループと X ゲノムグループは自然交雑によって異質倍数性の新たな種 (またはサイトタイプ) を形成していることから, Komatsuda *et al.* (1999) も指摘しているように, 両者は比較的近い関係にあると考えられる.

図7. オオムギ属のゲノム構成からみた類縁関係。
オオムギ属はゲノム構成によって5つのグループに分類される。

4. おわりに

コムギ属 (*Triticum*) とオオムギ属 (*Hordeum*) は約1,100万年前に分岐したと推定されており、コムギ族の中で最も遠縁の関係にあたる (Huang *et al.* 2002)。しかし、交雑親和性の高い遺伝資源が見つかったことで、コムギとオオムギの F_1 雑種の作出は格段に容易になった (Koba and Shimada 1992, Taketa *et al.* 1995)。また、オオムギ遺伝子をコムギへの導入するために必要な、コムギ-オオムギ染色体添加系統等の育種素材が整備され、実験レベルではコムギゲノムにオオムギ染色体 (断片) を導入できることが示されている (Islam and Shepherd 1992, 濱ら 2002)。さらに、不稔を引き起こすためにコムギの遺伝背景に安定的に導入することが最後までできなかったオオムギ 1H 染色体についても、本研究ならびに Islam and Shepherd (2000) の研究によって、問題の解決が徐々に図られている。このような進展をうけて、コムギとオオムギの属間交雑の研究は、実際にオオムギの有用遺伝子を含む染色体 (断片) をコムギに導入し、オオムギ (属) の遺伝子源としての有用性を検証する段階に入っている。著者らは 1H 染色体の種子貯蔵タンパク質の遺伝子 (*Hor1*~3) ならびに 5H 染色体の出穂関連遺伝子 (特に春播性遺伝子 *Sgh2*) に注目して、染色体工学的手法によりコムギの遺伝背景への導入を試みている。

形態マーカーの形質発現の例で示したように、オオムギ遺伝子のコムギの遺伝背景での発現は予測困難で、コムギの遺伝背景との複雑な相互作用により抑制されてしまうこともある。その一方で、コムギにオオムギ染色体を添加することで新たな遺伝子相互作用が生じ、予想外の形質で有用変異が発現する可能性もあると考えられる。本研究で育成した '新中長' -OUH602 添加系統シリーズ等の材料は多方面からの形質評価を行う必要がある。

オオムギ遺伝子をコムギ育種に利用するためには、オ

オムギの有用遺伝子を含むできるだけ小さい染色体部分を染色体工学的手法でコムギのゲノムの中に導入する必要がある。オオムギの 5H 染色体に関しては, Murai *et al.* (1997) の提唱した方法で、同祖染色体対合抑制遺伝子 *Ph1* が座乗する 5B 染色体をナリソミック状態にすることで, *ph1b* 遺伝子を利用した場合 (Islam and Shepherd 1992) と同程度の頻度 (約2%) でコムギとオオムギ染色体の間で同祖対合を誘発できることが示された (濱ら 2002)。同祖染色体対合による組換えは染色体末端で起こりやすい傾向があるため、染色体介在部から基部にかけた領域でコムギとオオムギ染色体の組換えを効率的に誘発する方法を開発することが今後重要になる。配偶子致死遺伝子 (Shi and Endo 2000) や組織培養 (Nagy *et al.* 2002) によるコムギとオオムギ染色体間の転座誘発も検討に値する。

オオムギ属の系統分化に関しては、著者らの分子細胞遺伝学的な研究の他に、核および葉緑体の塩基配列情報をもとにした研究が進められており、多くの知見が得られている (Komatsuda *et al.* 1999, Terzi *et al.* 2001, El-Rabey *et al.* 2002, Nishikawa *et al.* 2002, Petersen and Seberg 2003)。オオムギ属野生種のなかには乾燥地や塩類土壌などの厳しい環境条件下で生育するものもあり、病害抵抗性のみならずストレス耐性育種の遺伝子源として期待される (Sato and Takeda 1997, Mano and Takeda 1998)。今後はオオムギ属の有用形質を栽培オオムギの育種に利用する研究の進展が望まれる。栽培オオムギは二倍体であるため種間交雑による異種からの遺伝子導入は困難で、成功例は同じ H ゲノムを持つ *H. bulbosum* からに限られている。H ゲノム以外の種とは、大部分の場合雑種は得られるものの、戻し交雑が不成功で遺伝子導入には至っておらず、この状況は将来的にも続く予想される (Pickering 2000)。今後は、遺伝子工学的手法を利用した遺伝子導入も検討する必要がある。

オオムギ属の細胞遺伝学的研究で残された最大の課題の1つとしてゲノム記号の問題がある。コムギとの同祖性に基づくオオムギ (*H. vulgare*) および *H. bulbosum* の新しい染色体命名法でゲノム記号 H を使用したため、コムギ族全体の中で両種に割り当てられたゲノム記号 I (Dewey 1984) との間に不整合が生じ、新たな混乱を引き起こすことになった。本来、ゲノム記号 H はオオムギ属野生種に対して与えられたものであり、H ゲノムは他にエゾムギ (*Elymus*) 属にも存在する。今後、X および Y ゲノムを含め、オオムギ属のゲノム記号についてコムギ族全体の中で調整を行う必要がある。

謝 辞

本研究は、岡山大学資源生物科学研究所で開始し、香川大学農学部で継続しているものである。研究を始める機会を与えていただき絶大なご支援を賜った岡山大学

武田和義教授に心より感謝申し上げます。香川大学 一井眞比古教授には暖かい励ましと数々のご援助を頂きました。また、英国レスター大学 J. S. Heslop-Harrison 教授ならびにスウェーデン農科大学 R. von Bothmer 教授には懇切丁寧なご教示とともに貴重な植物材料を提供頂きました。さらに、研究室の教職員・学生諸氏ならびに学外の多数の研究者の皆様から多大なご支援と激励を頂きました。これらの皆様方に厚くお礼申し上げます。

引用文献

- Bothmer, R von, N. Jacobsen, C. Baden, R.B. Jørgensen and I. Linde-Laursen (1995). In "An ecogeographical study of the genus *Hordeum*. 2nd ed." Systematic and Ecogeographical Studies on Crop Genepools 7 IBPGR, Rome.
- Dewey, D.R. (1984) In "Gene manipulation in plant improvement", Gustafson, J.P. (ed.), 209–279.
- El-Rabey, H.A., A. Badr, R. Schäfer-Pregl, W. Martin and F. Salamini (2002) Plant Biol. 4: 567–575.
- Endo, T.R. (1988) J. Heredity 79: 366–370.
- Fedak, G. (1980) Can. J. Genet. Cytol. 22: 117–123.
- Graner, A.E. Bauer, A. Kellermann, S. Kirchner, J.K. Muraya, A. Jahoor and G. Wenzel (1993) Barley Genet. Newslett. 23: 53–59.
- 濱絵里子・砂川 誠・清水智章・河原友子・武田 真・村井耕二 (2002) 育種学研究 4 (別 1) 189.
- Huang, S., A. Sirikhachornkit, X. Su., J. Faris, B. Gill, R. Haselkorn and P. Gornicki (2002) Proc. Natl. Acad. Sci. USA 99: 8133–8138.
- Islam, A.K.M.R. (1983) Proc. 6th Int. Wheat Genet. Symp. 233–238.
- Islam, A.K.M.R. and K.W. Shepherd (1990) In "Biotechnology in Agriculture and Forestry vol 13. Wheat" Bajaj, Y. P. S. (ed.), Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 128–151.
- Islam, A.K.M.R. and K.W. Shepherd (1992) Theor. Appl. Genet. 83: 489–494.
- Islam, A.K.M.R. and K.W. Shepherd (2000) Euphytica 111: 145–149.
- Islam, A.K.M.R., K.W. Shepherd and D.H.B. Sparrow (1975) Proc. 3rd Int. Barley Genet. Symp. 260–270.
- Islam, A.K.M.R., K.W. Shepherd and D.H.B. Sparrow (1981) Heredity 46: 161–174.
- Kawahara, T., S. Taketa and K. Murai (2002) Hereditas 136: 195–200.
- 木庭卓人 (1993) 農業および園芸 68: 515–523.
- Koba, T. and T. Shimada (1992) Hereditas 116: 187–192.
- Koba, T., T. Handa and T. Shimada (1991) Theor. Appl. Genet. 81: 285–292.
- Koba, T., S. Takumi and T. Shimada (1997) Euphytica 96: 289–296.
- Komatsuda, T., K. Tannno, B. Salomon, T. Bryngelsson and R. von Bothmer (1999) Genome 42: 973–981.
- Kruse, A. (1973) Hereditas 73: 157–161.
- Leitch, I. and J.S. Heslop-Harrison (1993) Genome 36: 517–523.
- Linde-Laursen, I., R. von Bothmer and N. Jaconbsen (1995) In "Kew Chromosome Conference IV," Brandham, P.E. and M.D. Bennett (eds.) Royal Botanic Gardens, Kew UK, 233–247.
- Linde-Laursen, I., J.S. Heslop-Harrison, K.W. Shepherd and S. Taketa (1997) Hereditas 126: 1–16.
- Mano, Y. and K. Takeda (1998) Euphytica 103: 137–141.
- McIntyre, C.L., S. Pereira, L.B. Moran, R. Appels (1990) Genome 33: 635–640.
- Molnar-Lang, M. and J. Sutka (1994) Euphytica 78: 53–58.
- Murai, K., S. Taketa, A.K.M.R. Islam and K.W. Shepherd (1997) Wheat Inf. Serv. 84: 53–55.
- Nagy, E.D., M. Molnar-Lang, G. Linc and L. Lang (2002) Genome 45: 1238–1247.
- Nishikawa, T., B. Salomon, T. Komatsuda, R. von Bothmer and K. Kadowaki (2002) Genome 45: 1157–1166.
- Pedersen, C. and I. Linde-Laursen (1994) Chromosome Res. 2: 65–71.
- Pershina, L.A., O.M. Numerova, L.I. Belova and E.P. Devyatkina (1998) In "Wheat: Prospects for Global Improvement" Braun, H.J. et al. (eds.), Kluwer. 305–310.
- Petersen, G. and O. Seberg (2003) Systematic Bot. 28: 293–306.
- Pickering, R. (2000) Proc. 8th Int. Barley Genet. Symp. Vol.I 223–230.
- Ramsay, L., M. Macaulay, S. degli Ivanissevich, K. MacLean, L. Carde, J. Fuller, K.J. Edwards, S. Tuveesson, M. Morgante, A. Massari, E. Maestri, N. Marmioli, T. Sjakste, M. Ganai, W. Powell, and R. Waugh (2000) Genetics 156: 1997–2005.
- Riera-Lizarazu, O., W.G. Dewey and J.G. Carman (1992) Crop Sci. 32: 108–114.
- Sato, K. and K. Takeda (1997) Euphytica 95: 179–185.
- Shepherd, K.W. and A.K.M.R. Islam (1992) In "Barley: Genetics, Biochemistry, Molecular Biology and Biotechnology" Shewry, P.R. (ed.), CAB International, Wallingford, 99–114.
- Shi, F. and T.R. Endo (2000) Chromosoma 109: 358–363.
- Svitashev, S., T. Bryngelsson, A. Vershinin, C. Pedersen, T. Säll and R. von Bothmer (1994). Theor. Appl. Genet. 89: 801–810.
- Taketa, S. and K. Takeda (1997) Genes Genet. Syst. 72: 101–106.
- Taketa, S. and K. Takeda (2001) Breed. Sci. 51: 199–206.
- Taketa, S., G.E. Harrison and J.S. Heslop-Harrison (1999a) Theor. Appl. Genet. 98: 1–9.
- Taketa, S., J. Kato and K. Takeda (1995) Theor. Appl. Genet. 91: 1203–1209.
- Taketa, S., H. Takahashi and K. Takeda (1998) Euphytica 103: 187–193.
- Taketa, S., H. Ando, K. Takeda and R. von Bothmer (1999b) Hereditas 130: 185–188.
- Taketa, S., H. Ando, K. Takeda and R. von Bothmer. (2000b) Proc. 8th Int. Barley Genet. Symp. Vol.II 59–61.
- Taketa, S., H. Ando, K. Takeda and R. von Bothmer (2001) Heredity 86: 522–530.
- Taketa, S., H. Ando, K. Takeda, G.E. Harrison and J.S. Heslop-Harrison (2000a) Theor. Appl. Genet. 100: 169–176.
- Taketa, S., M. Choda, R. Ohashi, M. Ichii and K. Takeda (2002) Genome 45: 617–625.
- Terzi, V., N. Pecchioni, P. Faccioli, L. Kučera and A.M. Stanca (2001) Genet. Res. Crop Evol. 48: 447–458.
- Thomas, J.B., A. Mujeeb-Kazi, R. Rodrigues and L.S. Bates (1977) Cereal Res. Commun. 5: 181–188.
- Tixier, M.H., P. Sourdille, G. Charmet, G. Gay, C. Jaby, T. Cadalen, S. Bernard, P. Nicolas and M. Bernard (1998) Theor. Appl. Genet. 97: 1076–1082.
- Vershinin, A., S. Svitashev, P-O. Gummesson, B. Salomon, R. von Bothmer, T. Bryngelsson (1994) Theor. Appl. Genet. 89: 217–225.