特集記事

イネとオオムギにおける脱粒性の基本的な遺伝機構は共通か？

武田和義

(岡山大学資源生物科学研究所, 倉敷市, 〒 710-0046)

Is the genetic mechanism of shattering in the rice and the barley basically common?

Kazuyoshi Takeda

(Research Institute for Bioresources, Okayama University, Kurashiki, 710-0046, Japan)

キーワード：イネ, オオムギ, 脱粒性, 系統進化

いささか旧聞に属するが, 平成 13 年度の大学入試センター試験の生物 1B の問題にオオムギの脱粒性の遺伝が取り上げられたのを御存知だろうか. 野生の種子植物において種子や果実の脱粒, 脱落性は繁殖のための必須の形質であるが, 栽培化においては最初に除かれるべき形質でもある. そのため脱粒, 脱落性の遺伝的機構は作物の栽培化や系統進化を解く鍵として注目されてきた.

オオムギでは非脱粒性の栽培品種間の雑種が脱粒性を示すことがすでに 1889 年に報告され, それが二つの補足遺伝子 *Bt Bt2* (現在は *Btr1 Btr2*) に支配されることが広く認められるようになった (Takahashi 1955). 野生オオムギ *Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum* の遺伝子型は *Btr1Btr1 Btr2Btr2* であり, 主に東アジアに分布する栽培品種は *Btr1Btr1 btr2btr2* (E 型), 西半球に分布する栽培品種は *btr1btr1 Btr2Btr2* (W 型) の遺伝子型を持ち, 二重劣性の *btr1btr1 btr2btr2* (ew 型) の品種は現在まで検定された 2,191 品種中で 1 品種しか確認されていない. 脱粒の難易は熟度, 気候 (乾湿) などにも影響され, 脱粒性の程度を支配する変更遺伝子も見出されているが, 基本的にオオムギの脱粒性の遺伝は *Btr1 Btr2* システムで説明できるとされている.

さて, 冒頭のセンター試験の問題では *Btr1* と *Btr2* は独立の遺伝子で, 東洋型 (高橋は東亜型と呼んだ) と西洋型 (同じく西域型) の雑種第 2 代では脱粒性と非脱粒性が 9:7 に分離するとしているが, これは事実と異なり, *Btr1* と *Btr2* が同一の染色体に強く連鎖して座乗することが Takahashi and Hayashi (1964) の緻密な解析によって実証されている.

高橋と林の実験は連鎖分析を目的として, 致死性の *xc* (キサンタ) 遺伝子なども関与した複雑な遺伝子構成を持つ材料を用いているために分離様式はかなり複雑である. そこで, 可能な限り単純化して結果を示すと, *xc* 遺伝子の関与しない E 型 × W 型の F_2 215 個体は脱粒性に

関して 105 (脱): 110 (非脱) に分離し, 期待分離比を 9:7 とすると χ^2 は 5% 水準で有意となり, 1:1 とすると良く一致した (表 1).

もちろん分離比だけから遺伝子構成を云々することは危険であるから, 高橋と林はこの 215 個体に対して E 型と W 型のテスターを交配し, その次代の脱粒性によって F_2 個体の遺伝子型を判定するという大変手間のかかる, しかし, 当時としては最も確実な方法を採用した.

F_2 215 個体のうち 144 個体で検定交雑が成功し, 定量的に十分なデータが得られたが, その結果は極めて意外なもので, E 型と F_1 型と W 型が 1:2:1 に分離し, ew 型は現れなかった (表 2). この分離比だけからみると *Btr1* と *Btr2* が複対立遺伝子であるという解釈も成り立つが, それでは脱粒性の *spontaneum* が同型接合ではなく *Btr1* / *Btr2* のヘテロ型になるという矛盾が生じる. 結局, この時の連鎖分析によって *Btr1* と *Btr2* は第 3 染色体 (現在の 3H) 上に強く連鎖して座乗すると結論された.

Btr1 Btr2 の構造は図 1 のように模式化されよう. すなわち, 野生種では *Btr1* と *Btr2* が共に機能して穂軸に離層が形成され, 種子が脱落する. 一方, *Btr1*, *Btr2* あるいはその双方が機能を失った変異体では離層が形成されず, 非脱粒型となる.

多数の品種の脱粒性遺伝子型を検定してみるとオオムギの栽培化は一元的でなく, *Btr2* の突然変異によって非脱粒化した E 型 (*Btr1Btr1 btr2btr2*) の栽培種は主として中国本土, 朝鮮半島南部, 日本南部などの東亜に分布し, 一方, *Btr1* が機能を失った W 型 (*btr1btr1 Btr2Btr2*) は西域に分布を広げ, これが旧満州, 朝鮮半島北部, 日本北部に導入されたと考えられる (表 3-A). ここで, 日本および朝鮮半島の北部とは, おおむね北緯 38 度以北の春播地域であり, 中国東北部の旧満州も春播地帯であ

表 1. オオムギの E 型と W 型の交雑 F_2 における脱粒性の分離 (Takahashi and Hayashi 1964 改写)

脱/非脱	脱粒	非脱粒性	計
個体数	105	110	215

$$\chi^2 (9:7) = 4.820 \quad P = 0.02 \sim 0.05$$

$$\chi^2 (1:1) = 0.116 \quad P = 0.7 \sim 0.8$$

表 2. オオムギの E 型と W 型の交雑 F₂ に E 型および W 型のテスターを検定交雑した結果
(Takahashi and Hayashi 1964 改写)

脱／非脱 遺伝子型	非脱粒性 <i>Btr1Btr1 btr2btr2</i>	脱粒性 <i>Btr1btr1 Btr2btr2</i>	非脱粒性 <i>btr1btr1 Btr2Btr2</i>	計
個体数	42	69	33	144

$$\chi^2 (1:2:1) = 1.375 \quad P = 0.2 \sim 0.3$$

図 1. オオムギの脱粒性に関する *Btr1*, *Btr2* 遺伝子の概念図

表 3. 世界各地の栽培オオムギの脱粒性遺伝子型の頻度 (%)
(A) Takahashi 1955

地 域	E 型	W 型	ew 型	品種数
日本南部	96	4	0	85
朝鮮半島南部	95	5	0	62
中国本土	100	0	0	53
日本北部	38	62	0	26
朝鮮半島北部	22	72	6	18
旧満州	33	67	0	23
インド	0	100	0	12
西南アジア	38	62	0	13
トルコ	22	78	0	60
ロシア	12	84	4	56
ヨーロッパ	13	87	0	61
米国・カナダ	27	69	4	26
計 (品種数)	256	235	4	495

(B) 2003 年現在

地 域	E 型	W 型	ew 型	品種数
日 本	82	18	0	118
朝鮮半島	82	18	0	109
中 国	81	19	0	91
ネパール	57	43	0	164
西南アジア (含インド)	58	42	0.2	473
トルコ	14	86	0	234
ヨーロッパ (含旧ソ連)	20	80	0	377
北アフリカ	93	7	0	203
エチオピア	4	96	0	364
北米・その他	41	59	0	58
計 (品種数)	965	1,225	1	2,191

る。ちなみに E 型の分布する東アジアには後述するネパールの山岳部を含めて二条型の在来種は存在しないという共通点が認められる。

世界各地の栽培オオムギの脱粒性遺伝子型の検定はそ

の後も続けられ、現在までに 2,191 品種のデータが得られている (表 3-B)。その大勢は Takahashi (1955) の結果と一致するが、ネパールには E 型と W 型の両方があり、山岳地帯に分布する六条裸性の品種群が主として E 型であるのに対して、インドに連なる低地で栽培される六条皮性の品種群は主として W 型である。インド、パキスタン、アフガニスタン、イラン、イラクの品種群では W 型よりも E 型の方が多い。トルコとヨーロッパ (旧ソ連を含む) はサンプルを増しても W 型が多い。エチオピアの品種は圧倒的に (364 品種中 348 品種) W 型であるのに対して、エチオピアを除く北アフリカ諸国の 203 品種では 9 割以上が E 型である。などの追加的な知見が得られ、E 型が東アジア、W 型が西側を特徴づける品種群であることが再確認された。エチオピアの品種群は多くの形質においてボトルネック効果によるとみられる特異性を示すことが知られており、脱粒性に関しても W 型にはほぼ収斂しているが、エジプト、アルジェリア、チュニジア、モロッコなどの北アフリカの品種群 (検定された品種はすべて六条皮性) のほとんどが E 型である理由は良く分からない。

なお、表 3-A に示される Takahashi (1955) の総括表では 495 品種中 4 品種が ew (二重劣性) 型とされているが、再確認の結果、これらは E 型または W 型と判定され、現在までに検定した 2,191 品種のうち ew 型とされるのは、パキスタン由来の 1 品種 (六条、皮性) のみである。この二重劣性型の由来については E 型品種と W 型品種の交雑後代に生じた稀な組換えによるか、E 型品種の *Btr1* あるいは W 型品種の *Btr2* に起こった機能喪失型の遺伝子突然変異によると考えられる。パキスタンの六条皮性品種には E 型と W 型の両型が存在するので、両型間の自然交雑も、また E 型 → ew 型または W 型 → ew 型の突然変異も起こり得たと考えられる。いずれにしても、オオムギの *Btr1* と *Btr2* が染色体上でどのくらい離れているのか、もしかすると繋がっているのか、早く知りたいものである。

そんな事を考えていた著者にとって、Rice Genetics Newsletter No.19 の Nagai *et al.* (2002a, 2002b) のイネの脱粒性に関する報告は大変興味深いものであった。その大要は栽培イネと同じ A ゲノムに属する野生イネ *O. glumaepatula* (南米)、*O. meridionalis* (オーストラリア)、*O. rufipogon* (アジア) ならびにアフリカ栽培稲の *O. glaberrima* は第 4 染色体長腕に座乗する同座の脱粒性遺伝子 *Sh3-glum*, *Sh3-mer*, *Sh3-ruf* および *Sh3-gla* を持ち、

さらに *Sh3-gla* にはその劣性抑制遺伝子 *iSh3* が強連鎖する (131 サンプルで組換えなし) というものである。

Nagai *et al.* (2002b) が *O. glaberrima* に台中 65 号を連続戻交雑した BC₃ F₃ の脱粒性個体を自殖した F₄ 集団 131 個体の脱粒性と、それと強連鎖する (131 サンプルで組換えなし) RFLP マーカー *R1427* の分離は表 4 の通りである。

ここで注目されることは脱粒性遺伝子に強連鎖するマーカーの遺伝子型からみて *Sh3* 座に関して同型接合とみられる TT の 29 個体と GG の 40 個体がいずれも非脱粒性となり、同じく異型接合と見られる TG の 62 個体が脱粒性となって、これらは 1:2:1 ($\chi^2=2.221$, $P=0.3\sim0.5$, 脱粒性と非脱粒性は 1:1, $\chi^2=0.374$, $P=0.5\sim0.7$) に分離すると見られることである。つまり、永井らの結果は脱粒性が強連鎖する優性の補足遺伝子 *Sh3G* (*glaberrima* 由来) と *Sh3T* (台中 65 号由来) に支配され、*Sh3GSh3G sh3Tsh3T*, *sh3Gsh3G Sh3TSh3T* および二重劣性の *sh3Gsh3G sh3Tsh3T* は非脱粒性となるというオオムギの場合と同様の遺伝子仮説でも説明できることになる。(ある遺伝子が優性の補足遺伝子であるか、劣性の抑制遺伝子であるかは分離比だけでは判断できない)。すなわち、A ゲノムに属するイネの第 4 染色体長腕に座乗する基本的な脱粒性の遺伝子型は *Sh3GSh3G Sh3TSh3T* であり、アフリカ栽培種 *O. glaberrima* の場合はその祖先種とされる *O. barthii* の *Sh3G* が機能を失って非脱粒性化し (*sh3Gsh3G Sh3TSh3T*)、アジア栽培種 *O. sativa* の台中 65 号ではその祖先野生種 *O. rufipogon* の *Sh3T* が機能を失って非脱粒性化し (*Sh3GSh3G sh3Tsh3T*)、その交雑後代に二重優性の脱粒性個体が現れたとみるわけである。図 1 において *Btr1* を *Sh3G*、*Btr2* を *Sh3T* に置き換えて見るとこの仮説によるイネとオオムギの相同性が理解される。前述の高橋と林の時代には個々の F₂ 個体にテスターを交配するという手間のかかる方法で遺伝子型を判定せざるを得なかったが、標的の遺伝子と強連鎖するマーカーが得られれば検定交雑をしなくてもこのような解析が可能となる。

台中 65 号 (台湾で育成されたジャポニカ) は多くの遺伝実験に用いられているが、台中 65 号とジャポニカの交雑後代から野生種並の脱粒性が現れたという話は聞かないので、ジャポニカの脱粒性の起源は一元的で、台中 65 号型 (*Sh3GSh3G sh3Tsh3T*) しか存在しないのであろう。一方、日印間の遠縁交雑などでは脱粒性の個体が分離し

て来ることがあるので、インディカの中には *sh3Gsh3G Sh3TSh3T* 型が分化している可能性も考えられよう。

Kadam (1936) はインドの野生種とビルマの改良品種 (Paungbalaung 3) の交雑後代 162 個体が脱粒性 147:非脱粒性 15、すなわち 15:1 ($\chi^2=2.665$ $P=0.1\sim0.2$) に分離し、F₃ 48 系統が脱粒性に固定する 21 系統、15:1 に分離する 15 系統、3:1 に分離する 9 系統、非脱粒性に固定する 3 系統に分離して、重複遺伝子によって期待される F₃ の分離比 7:4:4:1 に対して $\chi^2=1.500$, $P=0.5\sim0.7$ で適合することを見出し、この重複遺伝子を *Sh1 Sh2* と名づけた。

これとは別に Nagao and Takahashi (1963) は第 11 染色体に座乗する劣性の主働遺伝子 *sh1*, Oba *et al.* (1990) は第 1 染色体に座乗する劣性の *sh2* を見出した。これを受けて Eiguchi and Sano (1990) は第 4 染色体に座乗する優性の脱粒性遺伝子を *Sh3* と名づけたが、この *Sh3* が Kadam (1936) の *Sh1* あるいは *Sh2* と同座である可能性が無いわけではない。

一方、Rao and Misro (1968) はインディカの栽培品種 (AC. 4155) と雑種由来の脱粒性系統 (hybrid 1) の F₂ 911 個体が脱粒性 515:非脱粒性 396 に分離し、補足遺伝子によって期待される 9:7 に良く適合する ($\chi^2=0.029$, $P=0.8\sim0.9$) ことを見出し、この補足遺伝子を *Sha* と *Shb* と名づけた。

このように、イネの脱粒性には複数の遺伝子座が関与しており、野生種と栽培品種の交雑後代は脱粒性に関して複雑な分離を示すのが普通である。Cai and Morishima (2002) は野生種と栽培品種 (インディカ) との交雑後代から育成した recombinant inbred lines を用いて脱粒性の QTL 解析を行い、第 4 染色体上の RFLP マーカー *R1427* と連鎖するものを含めて 5 個の QTL を見出している。*R1427* の領域に見出された QTL は *Sh3* と同座の可能性があろう。

イネの第 4 染色体長腕に座乗する *Sh3* の遺伝機構がオオムギの 3H に座乗する *Btr1 Btr2* システムと同様であり、オオムギでは *Btr2* → *btr2* の遺伝子突然変異によって東亜型、*Btr1* → *btr1* の突然変異によって西域型の栽培種が起源し、一方、イネでは A ゲノムに属する野生種の基本型が *Sh3G Sh3T* で、*O. barthii* では *Sh3G* の突然変異によって非脱粒性の *O. glaberrima* が生じ、*O. rufipogon* では *Sh3T* の突然変異によって非脱粒性のジャポニカが生じた (インディカの全体については不明) という仮説はイネの系統進化の観点からも一考の価値があるのではなかろうか。

表 4. イネの *Sh3* 座と強連鎖する RFLP マーカー *R1427* と脱粒性の分離 (Nagai *et al.* 2002b 改写)

脱/非脱 マーカー	非脱粒性 TT	脱粒性 TG	非脱粒性 GG	計
個体数	29	62	40	131

TT: 台中 65 号型 GG: *O. glaberrima* 型 TG: ヘテロ型
 χ^2 (1:2:1) = 2.221 $P=0.3\sim0.5$

引用文献

- Cai, H.W. and H. Morishima (2002) Theor. Appl. Genet. 104: 1217–1228.
 Eiguchi, M. and Y. Sano (1990) Rice Genetics Newsletter 7: 105–107.

- Kadam, B.S. (1936) Proc. Ind. Acad. Sci. Sect. B 4: 224–229.
- Nagai, Y.S., Sobrizal, P.L. Sanchez, T. Kurakazu, K. Doi and A. Yoshimura (2002a) Rice Genetics Newsletter 19: 74–76.
- Nagai, Y.S., K. Doi and A. Yoshimura (2002b) Rice Genetics Newsletter 19: 76–77.
- Nagao, S. and M. Takahashi (1963) J. Fac. Agr. Hokkaido Univ. 53: 72–130.
- Oba, S., F. Kikuchi and K. Maruyama (1990) Japan J. Breed. 40: 13–20.
- Rao, A.S. and B. Misro (1968) Oryza 5: 5–9.
- Takahashi, R. (1955) Advances in Genetics 7: 227–266. Academic Press, New York.
- Takahashi, R. and J. Hayashi (1964) Ohara Inst. landw. Biol. Okayama Univ. 12: 99–105.