

## 普通ソバの自殖性作物化にむけた遺伝育種学的研究

松井勝弘（農業・食品産業技術総合研究機構 九州沖縄農業研究センター）

matsuik@affrc.go.jp

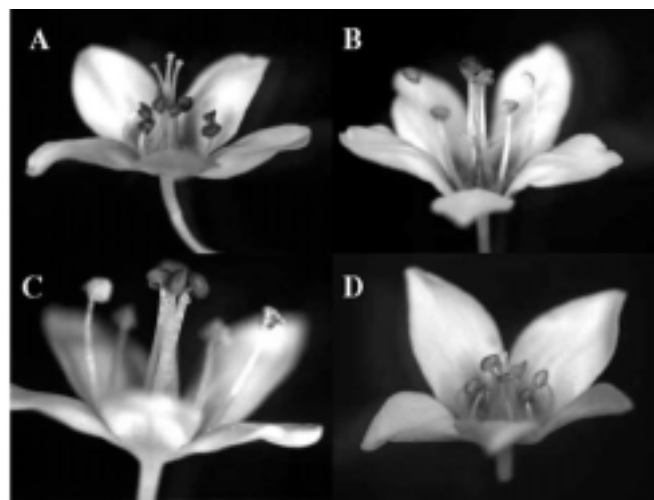
普通ソバは他殖性のため、育種、栽培の両面で多くの問題を抱えている。これを解決するため、普通ソバの自殖性作物化に向けた遺伝育種学的研究を実施し、普通ソバの自殖性および子実脱落性の遺伝様式を解明した。これらをもとに、自家和合性遺伝子を普通ソバに効率的に導入する交配法と子実脱落性を除去する方法を開発した。そして、これらの手法を利用して子実脱落性のない自殖系統を開発した。

### はじめに

ソバ（普通ソバ）は伝統食品として古くから親しまれ、水田転作作物、また、中山間地域を支える作物として重要である。機能性食材としても注目され重要性を増している。しかし、普通ソバは自家不和合性に起因する他殖性であるため、稔実には蜂などの昆虫が必要で収量が不安定なことや、遺伝的にヘテロなために品質が不均一である等の短所が多い。他殖性であることは、品種開発を困難にする最大の要因でもあり、栽培、育種両面から生産拡大を阻んでいる。本研究の目的は、他殖性作物である普通ソバを自殖性作物に改良し、受粉の安定化による収量向上と遺伝的均一性の獲得による子実の均質化を図ること、そして、ソバ育種の飛躍的効率化を可能にする方法を開発することである。そこで、これまでに開発されてきた自殖性ソバ系統の諸特性を整理し、実用可能な自殖性品種の育成には、自殖性遺伝様式を解明して自殖性ソバ系統を効率的に作出する方法を開発すること、さらに、自殖性ソバ作出の交配母本となる自殖性野生種の子実脱落性を除去する必要があることを確認し、研究を行った。

### 普通ソバの自家不和合性と *S* supergene

自家不和合性とは雌雄の両生殖器官が正常であるにもかかわらず、自家の花粉が自家の雌蕊に受粉しても、受精に至らない現象をいう。普通ソバは花形と関係する異形花型自家不和合性で、雌蕊の長さが雄蕊の長さより短い短花柱花（第1図）と雌蕊の長さが雄蕊の長さより長い長花柱花（第1図）の2種類からなり、この異なる花形の個体間でのみ受精が可能である。この花形および自家不和合性は *S* 遺伝子座に支配され、普通ソバ集団中の *S* 遺伝子座は2つの対立遺伝子 *S* と *s* からなる。遺伝子型が *Ss* の場合、花形は短花柱花となり、花粉側の自家不和合性の表現型は、遺伝子型が *S* と *s* に分離するものの、全て *S* となる。また、雌蕊側の自家不和合性の表現型は胚珠の遺伝子型が *S* と *s* に分離するものの、自家不和合性反応は花粉と雌蕊の反応でおこるため、胞子体の遺伝子型 *Ss* の表現型である *S* (*S* が *s* に対して優性であるため) になる。一方、遺伝子型が *ss* の場合、その個体の花形は長花柱花とな



第1図 普通ソバの花形 A:長花柱花、B:短花柱花、C:長等花柱花、D:短等花柱花 CおよびDは自殖性

り、自家不和合性の遺伝子型は花粉および胚珠とも  $s$  になり、表現型は花粉側および雌蕊側とも  $s$  となる。よって普通ソバは長花柱花個体と短花柱花個体間のみ受精が行われ、長花柱花個体の雌蕊には必ず短花柱花個体の花粉が、また短花柱花個体の雌蕊には長花柱花個体由来の花粉が受精する。後代は長花柱花に着粒した種子および短花柱花個体に着粒した種子それぞれから、常に長花柱花個体と短花柱花個体が 1 : 1 に出現する。遺伝子型が  $SS$  の個体は不和合性反応により、受精結実せず、通常出現しない。

普通ソバの自家不和合性はこのような、1 遺伝子で説明できる遺伝現象の他に、複数の密接に連鎖した遺伝子  $S$  supergene モデルによっても説明出来る。このモデルは、もともとは普通ソバと同じ異形花型自家不和合性植物であるプリムラで考えられ、普通ソバでは雌蕊の長さを支配する遺伝子 ( $g$ )、雄蕊の長さを決定する遺伝子 ( $a$ )、雌蕊側の認識特異性決定遺伝子 ( $i^s$ )、花粉側の認識特異性を決定する遺伝子 ( $i^p$ ) および花粉の大きさを支配する遺伝子 ( $p$ ) の少なくとも 5 遺伝子が  $S$  遺伝子座上に座乗するというモデル説である。この説によると  $s$  対立遺伝子の各遺伝子はこれら全ての遺伝子が劣性であり、 $S$  対立遺伝子の各遺伝子は全て優性で働く。私は自家和合性のソバ系統を用いた交配実験からこのモデルが正しいことを明らかにしたが、それについては次項の普通ソバが自殖性になる機構で詳しく述べる。また、以後、花形が長花柱花と短花柱花の他に、雌蕊と雄蕊の長さが共に長い花形や共に短い花形が出てくるが、本稿においては前者を長等花柱花とし、後者を短等花柱花と呼ぶこととする。

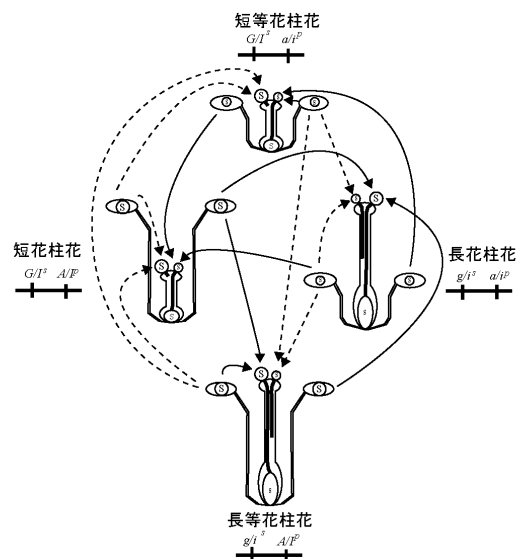
### 普通ソバの自殖性機構

他殖性の普通ソバが自殖性になる機構には少なくとも 2 つあることを明らかにした<sup>1), 2), 3), 6), 7)</sup>。第 1 が  $S$  supergene を構成する  $S$  遺伝子座の  $S^h$  対立遺伝子による機構であり、第 2 がその  $S$  遺伝子座以外の遺伝子による機構である。

#### (1) 対立遺伝子 $S^h$ による自家和合性

$S^h$  対立遺伝子は、ソバの近縁野生種 *F. homotropicum* より由来し、自家不和合性対立遺伝子の  $S$  や  $s$  と同じ  $S$  遺伝子座の対立遺伝子の 1 つである。この  $S^h$  対立遺伝子をホモ型または  $S^h s$  で持つ個体では高い自殖稔性を示し、花形が雄蕊と雌蕊が共に長くなる花形 (長等花柱花) になる。これらの 3 つの対立遺伝子間には  $s < S^h < S$  の優劣関係が存在する。これらの対立遺伝子をもつ系統の交雑和合・不和合性を花粉管伸長観察法を用いて調査したところ、 $S^h$  対立遺伝子をホモに持つ自殖系統の花粉は長花柱花に対しては和合性だが、短花柱花に対しては不和合性であった。また、この自殖系統の雌蕊は長花柱花の花粉に対しては不和合性であったのに対し、短花柱花の花粉に対しては和合性であった。この現象は  $S$  supergene の存在を仮定すると説明ができる。

対立遺伝子  $S^h$  は  $S$  supergene 内の組換えにより、雌蕊の長さを支配する遺伝子 ( $g$ ) と雌蕊側の認識特異性決定 (自家不和合性の表現型を決定する) 遺伝子 ( $i^s$ ) は  $s$  対立遺伝子に由来し、雄蕊の長さを決定する遺伝子 ( $a$ ) と花粉側の認識特異性を決定する遺伝子 ( $i^p$ ) は  $S$  対立遺伝子に由来して出来た  $g i^s A i^p$  と推定した (第 2 図)。すなわち、この対立遺伝子内では花粉側の認識特異



第 2 図  $S$  supergene 内の遺伝子に基づいた花形と交雑和合/不和合性 実線は和合、点線は不和合の組合せ。

性を決定する  $i^p$  遺伝子は  $S$  対立遺伝子に由来するため花粉側の自家不和合性の表現型は  $S$  であり、雌蕊側の認識特異性を決定する  $i^s$  遺伝子は  $s$  対立遺伝子に由来するため雌蕊側の自家不和合性の表現型は  $s$  になる。このことから同一個体内で花粉側と雌蕊側の  $S$  遺伝子の表現型が異なることにより自家和合性になるというものである。

自家和合性が上記の理由で起こっているとすると交配種子は自殖性（長等花柱花）個体の花粉を長花柱花に交配した方が短花柱花に交配するよりも効率よく得られると考えられるが（第2図）、実際にそのような結果を得た。

分子レベルで研究が進んでいる同形花胞子体型自家不和合性のアブラナ科では、 $S$  遺伝子座上に雌蕊側の認識特異性決定遺伝子( $SRK$ )と花粉側の認識特異性を決定する遺伝子( $SPII$ )が存在することが明らかとなっており、ソバにおいて  $i^s$  および  $i^p$  遺伝子が存在することは必然性が高い。

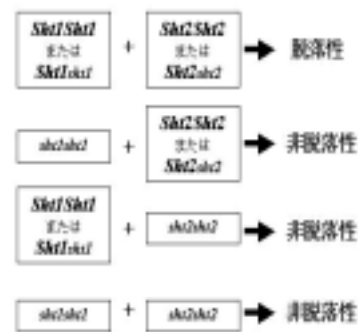
### (2) $S$ 遺伝子座以外による自殖性

$S$  遺伝子座以外により、高い自殖稔性を示す場合があることを、Pennline 10 を用いて明らかにした<sup>2)</sup>。Pennline 10 は Marshall が開発した自殖系統で、雌蕊と雄蕊が共に短かい（短等花柱花）花形をしている（第1図）。この短等花柱花がもし、 $S$  supergene 内の組換えにより、生じたとすると、その遺伝子型は  $Gf^i a$  と考えられ、これに基づく、この系統の交雑和合性および不和合性反応は図2に示すようになると考えられるが、そのような結果は得られなかった<sup>2), 3), 7)</sup>。また、この系統を長花柱花や短花柱花に交配して、その後代における花形の分離を調査した結果、花形は  $S$  遺伝子座以外の遺伝子により支配されていることが明らかとなった。さらに、Pennlin10 自身の自家和合性および不和合性を花粉管伸長観察で調べたところ、不和合性反応を起こす場合が多々観測された。これらのことから、Pennline 10 の高自殖稔性は  $S$  遺伝子座の自家和合性反応ではなく、自家不和合性の強弱を支配している量的遺伝子によるものと推定した。

### 脱粒性（子実脱落性）機構

普通ソバの近縁野生種である *F. homotropicum* を用いて最初に作出した自家和合性系統は野生種の特徴である脱粒性形質を保有していた。野生種の脱粒性は古くから普通ソバの栽培種で問題となっている登熟期に 1,2 割程度の子実を落とす脱粒性と異なり、登熟期になるとほとんど全ての子実を脱落させる。本稿ではそれを子実脱落性と呼び、脱落しない形質を子実非脱落性と呼ぶこととする。子実脱落性は収量を激減させるため、この形質を取り除かない限り自家和合性ソバの品種化はあり得ない。

そこで、この形質を取り除くために、子実脱落性の遺伝解析を行ったところ、子実脱落性は少なくとも2つの独立遺伝する補足遺伝子 ( $sht1$  および  $sht2$ ) に支配されていること、子実非脱落性はそのどちらか一方の遺伝子座が劣性のホモ型になることにより起こることが分かった（第3図）<sup>4), 6), 7)</sup>。さらに、効率的に子実非脱落性の自殖系統を作成するため、これらの遺伝子が普通ソバ集団中でどのような遺伝子型をしているかを調査した。その結果  $sht1$  遺伝子は自家不和合性遺伝子を支配している  $S$  遺伝子座に連鎖し、栽培品種は全て劣性のホモ型で存在していると推定した<sup>4), 5), 6), 7)</sup>。また、 $sht2$  遺伝子座に関しては優性のホモ型、ヘテロ型および劣性のホモ型が存在していると推定した。このことから、普通ソバと交配しても子実脱落性を示さない自家和合性系統を作出するには  $sht1$  を劣性のホモ型に持たせることが効率的であることが分かった。



第3図 普通ソバの子実脱落性機構

さらに、幼植物時に子実脱落系統であるか非脱落系統であるかを判定するため、*sht1* 遺伝子座に連鎖している DNA マーカーを開発している<sup>5),7)</sup>。

### 自殖性ソバ品種開発に向けて

昨年度、私たち研究グループは自殖性中間母本品種「九州 P L 4 号」の出願申請を行ったが、同じ年にカナダで自殖性の品種が開発された。子実脱落性の除去方法や効率的な自殖系統の作出方法が開発された今、普通ソバの育種も他の自殖性作物と同じような育種方法を行うことにより、他殖性の普通ソバよりも初期生育が早く、収穫までに植物体が大きくなり、かつ結実粒の多い品種が育成できると考えている。

### 謝辞

本研究を遂行するにあたり、終始懇切なる御指導と激励を賜った岐阜大学教授・古田喜彦博士、東北大学教授・西尾剛博士ならびに農業生物資源研究所・小松田隆夫博士に深なる感謝の意を表します。また、貴重な材料を提供して頂いた京都大学教授・大西近江博士に心から感謝申し上げます。また、本研究の遂行にあたり、終始親切な御助言を戴いた国際農林水産業研究センター・松井重雄博士、九州沖縄農業研究センター・杉本明博士、同手塚隆久博士、同原貴洋氏、さらに終始協力の労を惜しまず多大なご支援を頂いた食品総合研究所・大谷敏郎博士、日本大学・倉内伸幸博士、東北大学植物遺伝育種学研究室の関係各位、岐阜大学遺伝育種学研究室の関係各位、日本大学熱帯農業研究室の関係各位、並びに九州沖縄農業研究センターの関係各位に深く感謝申し上げます。

### 引用文献

- 1) Matsui K, Tetsuka T, Nishio T, Hara T. (2003) Heteromorphic incompatibility retained self-compatible plants produced by a cross between common and wild buckwheat. *New Phytologist* 159:701-708.
- 2) Matsui K, Nishio T, Tetsuka T. (2004) Genes outside the *S* supergene suppress *S* functions in buckwheat (*Fagopyrum esculentum*). *Annals of Botany* 94: 805-809.
- 3) Matsui K, Nishio T, Tetsuka T. (2006) Use of self-compatible and modifier genes for breeding and genetic analysis in common buckwheat (*Fagopyrum esculentum*). *JARQ* (in press)
- 4) Matsui K, Tetsuka T, Hara T. (2003) Two complementary gene loci controlling non-brittle pedicels in buckwheat. *Euphytica* 134:203-208
- 5) Matsui K, Kiryu Y, Komatsuda T, Kurauchi N, Ohtani T, Tetsuka T. (2004) Identification of AFLP markers linked to non-seed shattering locus (*sht1*) in buckwheat and conversion to STS markers for marker assisted selection. *Genome* 47:469-474
- 6) 松井勝弘、手塚隆久、(2005) 自殖性普通ソバに関する研究と品種開発 農業技術協会出版 農業技術 60 : 112-116
- 7) 松井勝弘 (2006) 自殖性ソバ品種育成のための異形花型自家不和合性と子実脱落性の遺伝育種学的研究. 九州沖縄農業研究センター研究報告 第 47 号 1-42

### The genetic and breeding study for production of self-compatible buckwheat cultivars

Katsuhiro Matsui (National Agricultural Research Center for Kyushu Okinawa Region)

matsuik@affrc.go.jp