

品種改良の設計図を読み解く

誌名	京大農場報告 = Bulletin of the Experimental Farm, Kyoto University
ISSN	09150838
著者	齊藤, 大樹
巻/号	20号
掲載ページ	p. 11-14
発行年月	2011年12月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat





品種改良の設計図を読み解く

齊藤大樹*

京都大学大学院農学研究科附属農場 (〒 569-0096 高槻市八丁畷町 12 - 1)

Toward understanding plant molecular design for future breeding

Hiroki Saito

Experimental farm, Graduate School of Agriculture, Kyoto University

(Hatchonawate 12-1, Takatsuki, Osaka 569-0096, Japan)

Summary

Ten thousand years ago human societies around the globe began to transition from hunting and gathering to agriculture. Ancient peoples began a plant-breeding program that transformed hundreds of wild plant species into domesticated crops. Recent research has begun to reveal the genes responsible for this agricultural revolution. Additional in-depth functional analyses and characterizations of these genes will provide valuable information to understanding plant molecular design for future breeding.

Key Words: rice (*Oryza sativa* L.), plant molecular design, breeding

はじめに

我々人類は野生に生息する植物を採集するだけでなく、様々な野生植物の中から利用できる性質をもつものを長い年月をかけて丹念に選抜し、栽培に適した栽培品種へと改良してきた。現在栽培されている品種の野生種をみると、栽培品種に特徴的な性質(大きな食用部、多様な有用成分)をもち合わせていない。このような優れた性質はどのようにして生まれたのか。また、植物のもつ多種多様な形・性質はどのように設計されているのか。20世紀後半の生命科学の発展により、その答えが明らかになってきた。

植物の設計図

我々が利用する高等植物は水とタンパク質からできている。様々なタンパク質が植物の葉や茎などの骨格を作り、様々な代謝反応を担っている。これらのタン

パク質は20種類のアミノ酸が数珠つなぎに並び、各アミノ酸がもつ化学的特性によりタンパク質の立体構造が決定される。この立体構造がタンパク質の機能を決め、様々な役割を果たす。タンパク質の構造の変化、すなわちアミノ酸の種類や配列の変化が、植物に見られる多種多様な形・性質の差異を生み出している。

どのようなタンパク質を作り出すのか、植物を形作るタンパク質の「設計図」が、細胞の中にある核内に保存されている。核には、A(アデニン)、G(グアニン)、C(シトシン)およびT(チミン)と呼ばれるヌクレオチド(塩基)から成るDNAが存在し、DNAが数百から数十億個の塩基対が並び一つの「設計図」を構成している。DNA上には数十から数万個の塩基対から成る遺伝子が存在し、遺伝子上の3つの塩基を一つの単位とし、20種類のアミノ酸が合成される。遺伝子上の塩基の並び方にに基づき、種々のアミノ酸が連結され、一つのタンパク質が作られる。したがって、遺伝子内の塩基の置換、欠失あるいは挿入などの変化(変異)に

よって、産出されるアミノ酸の種類や並びが変化し、そのことによってタンパク質の構造・機能が変わり、結果として様々な目に見える形質の変化として現れる。

設計図を読み解く

我々が利用する栽培植物の多くは、祖先野生種のもつDNAに変異が生じ、その結果現れた様々な形質の中から有用なものを選抜してきたものである。近年の分子遺伝学的研究の進展により、現在の栽培植物がもつ優れた形質について、どのような遺伝子にどのような変異が生じたのか、「設計図」上の変化について徐々に解明されつつある (Doebley et al. 2006 を参照)。

野生のイネでは、種子が発熟すると穂から簡単に離脱する脱粒性という性質をもっているが、現在栽培されているイネでは、発熟しても種子が離脱しない。我々がイネを食料として利用する過程で、収穫時の損失を少なくするために、脱粒しにくいイネを選抜してきたと考えられる。この脱粒性について、栽培イネ品種では *qSH1* および *sh4* という遺伝子に変異が生じ、脱粒しにくくなることが明らかにされている (Konishi et al. 2006, Li et al. 2006)。また、トマトでは、野生種のトマトは実が小さく食用できる部位がほとんどないのに対し、栽培品種では大きな実をつける。この変化は、*fw2.2* という遺伝子の転写調節領域に変異が生じ、発現プロファイルが変化したこと由来する (Frery et al. 2000, Nesbitt and Tanksley 2002)。以上のように、植物のもつ様々な形質について、設計図であるDNA上にある遺伝子がどのような機能をもつのが明らかにされ、設計図のどのような変化が形質の変化に結びついたのが解明されつつある。

さらに、設計図であるDNAの塩基配列すべて (Genome) を解読するという試みが多くの植物で行われ、すでにイネ、トウモロコシ、オオムギといった主要作物において解読が完了している。ゲノム解読によってどのような遺伝子がいくつ存在するのかが明らかにされ、多くの遺伝子について、生成されるアミノ酸の配列やタンパク質の構造から、そのタンパク質がもつ機能が推測されている。これらの成果をもとに、遺伝子レベルで生産性や不良環境に対する抵抗性向上を目指す研究も盛んに行われている。その一つがイネの出穂期に関する研究であり、これまでの研究から分子遺伝学的制御機構が明らかになってきた。

イネの出穂期は、穂がいつ出るといふ時期を表し、イネにおいて花成誘導がいつ起こったかを知る一つの指標である。出穂期は、様々な環境条件に応答し決定されることから、生産性を保障し品種の地域適応性に関わる重要な形質の一つである。種々の環境条件の中

でも、特に日長条件は年次変動なく一定であるため、イネはきわめて巧妙な日長反応性を有し、日長がある一定時間より短くなると花芽を誘導し、長日条件下では花成誘導を抑制する。これまでの研究から、イネの出穂期制御に関与する遺伝子が同定され、どのようにイネが日長を認識し、花芽誘導を行うのか、その設計図が徐々に明らかにされてきている (Izawa 2007, Tsuji et al. 2011)。

日長を測る仕組みは、長日植物のモデル植物であるシロイヌナズナでよく研究されており、明暗サイクルの光シグナルと体内の遺伝子発現の概日リズムを統合し、外部一致モデルが提唱されている (図1)。花成誘導において長日、短日の違いはあるが、イネにおいても同様のメカニズムを用いて、日長を認識している。近年の分子遺伝学的解析から、日長反応性に関与する遺伝子が単離されている。光受容に重要な役割を果たす発色団合成に関わる遺伝子の突然変異系統を用いた実験から、イネにおいてもファイトクロムが光受容に重要な役割を果たし、花成を抑制することが明らかにされている (Izawa et al. 2000)。また、Ishikawa et al. (2005) は夜間中断 (暗期に光パルス照射) 処理を用いた研究から、光受容体の一つである PhyB がイネの花成抑制に関与することを明らかにしている。一方、出穂期制御遺伝子、特に日長反応性に関与する遺伝子のうち、概日リズムの制御を受け日周期変動の発現様式を示す遺伝子として、*Se1* (=Hd1) が挙げられる。*Se1* (=Hd1) は、シロイヌナズナの花成制御遺伝子 *CONSTANS* のオースログで、*Se1* (=Hd1) の機能が失われると日長反応性を喪失する (Yano et al. 2000)。*Se1* (=Hd1) の発現は日中低く、日の入り前から徐々に上昇し始め、夜間に発現量がピークに達し、日の出前から徐々に減少する (Hayama et al. 2003)。*Se1* (=Hd1) の発現の日周期変動は日長に関係なく一定で、長日条件下の日の入り直前に *Se1* (=Hd1) の発現が上昇し始めたときに光シグナルが受容されることによって、花成

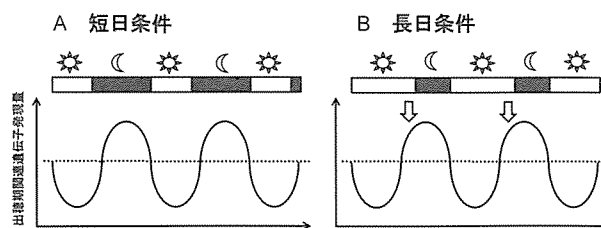


図1. 外部一致モデルをもとにした日長反応性メカニズムの模式図。

光の受容と日周期変動を示す内在性遺伝子の一定レベル以上の発現とが一致した時、ある生理的反応が引き起こされる。(A) 短日条件下では、内在性遺伝子の発現が明条件の時に閾値を超えないが、(B) 長日条件下では、内在性遺伝子の発現が日の入りの明条件で閾値を超えるため (矢印)、生理的反応が誘導される。図中の点線は閾値を示す。

誘導を抑制しているとされる。最近単離された *Ghd7* は、日の入り前から夜間にかけての赤色光照射に応答し発現が誘導され、下流の出穂期促進遺伝子の発現を抑制することが明らかにされている (Itoh et al. 2010)。著者らは、光シグナルと概日リズムとを統合し、出穂期制御において新たに Gate 効果を通じた制御機構があることを示しており、今後の更なる研究が期待される。以上のように、出穂期制御における日長反応性の仕組みが徐々に明らかにされているにも関わらず、シロイヌナズナに比べると依然として未知の部分が多い。その原因の一つには、シロイヌナズナに比べて、出穂期突然変異系統を体系的に収集し、これらを用いた解析が少ないことが挙げられる。

Tanisaka et al. (1992) は品種銀坊主の種子にガンマ線を照射した突然変異系統を作出し、多数の出穂期突然変異系統を見出した。筆者はこれまでこれらの出穂期突然変異系統を用いて、いくつかの遺伝子を単離してきた (Saito et al. 2009, 2011, Yuan et al. 2009)。これらのうち、極早生突然変異系統 X61 は、原品種と比べて1ヶ月以上出穂が早く、日長反応性を完全に失っている (図2)。この早生化の原因遺伝子座 *Se13* 座は、染色体1に座乗し、発色団合成に関わる遺伝子 *OsHY2* の第1エクソンに1塩基挿入があり、これによってフレームシフト突然変異 (アミノ酸配列中にストップコドンが誘発) が生じていることが明らかになった (Saito et al. 2011)。したがって、X61 は発色団合成酵素の変異により光シグナルの受容と伝達が機能しなくなることにより日長反応性を喪失したと考えられた。このほかにも、いくつかの早生突然変異系統はこれまで報告のない領域に座乗する新規の遺伝子に変異があることが明らかになっている (Asami et al. 2009)。これらの系統の中には、光シグナルや概日リズム制御以外の機能に関わる

遺伝子に変異をもつものもあることから、今後の更なる調査によって新たな制御機構が明らかとなり、より詳細な日長反応性の設計図を描けると考えられる。

新たなニーズに応える

長日条件下で出穂が遅延する性質は、日本のような温帯地域で栽培において、生育期間を長く確保するのに有効である。しかし、近年田園地帯の都市化に伴う街灯や生活照明によって24時間明期条件に曝される光害が問題となっている。イネの場合、5lux以上の微弱な光によっても反応するため、街灯などの光によって部分的な出穂遅延が引き起こされる。出穂遅延は、一斉刈り取りを行う今の稲作体系では未熟粒の混入につながり、品質低下の一因となる。京都大学附属農場の西側には関西電力の変電所があり、そこに使われている電灯により西側の田んぼの一部において出穂期の遅延が観察された (齊藤ら 2009)。

Se13 は、既知の日長反応性に関与する遺伝子 *Se1* (= *Hd1*) や *Ghd7* より上位で機能することから、この遺伝子の機能喪失型対立遺伝子である *se13* は、1遺伝子を導入することで日長反応性を完全に喪失させることができる。早生遺伝子 *Efl* (= *Ehd1*) の機能喪失型突然変異遺伝子 *efl-h* と *se13* との二重突然変異系統 DMG2 は、日長反応性を完全に失っているにも関わらず、*efl-h* の効果によって出穂が遅延し、原品種の銀坊主と同等の到穂日数を示す (齊藤ら 2009)。この系統を出穂遅延が起こった圃場で栽培したところ、光害による出穂遅延が認められなかった。このことから、X61 のもつ機能喪失型突然変異遺伝子 *se13* は光害回避に適用できると考えられ、今後の実用化が期待される。

以上のように、遺伝子のもつ機能が徐々に明らかにされてきている。イネの設計図となるゲノムが解読されて10年近くがたつが、未だに機能が解明されていない遺伝子も多数あり、更なる研究が望まれる。一方で、解読された設計図をもとに新たな品種を育成する試みもなされている。品種改良のための設計図がより詳細に明らかにされていくことによって、細かなニーズに素早く対応できるデザイン育種の可能性も広がっている。

キーワード：イネ、植物の設計図、育種

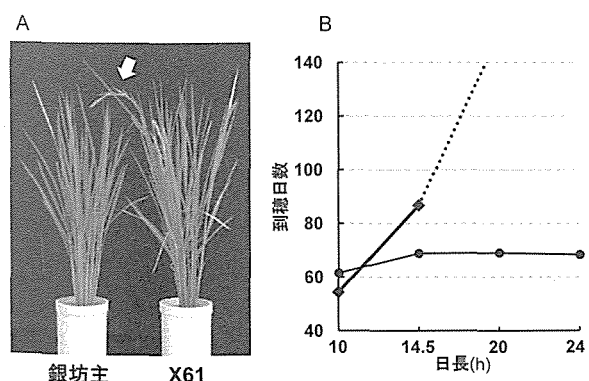


図2. 極早生突然変異系統 X61 と原品種銀坊主の到穂日数に関する比較。

(A) 自然日長条件下で播種後50日目に撮影した早生突然変異系統 X61 (右) と原品種銀坊主 (左)。矢印は出穂した穂を示す。

(B) 日長の違いによる到穂日数の変化。●は X61 を、◆は銀坊主を示す。銀坊主は20時間以上の日長条件下では140日を超えても出穂しない。

引用文献

- Asami, T., Y. Okumoto, H. Saito, Q. Yuan, Y. Monden, M. Teraishi, T. Tsukiyama and T. Tanisaka (2005) Physical mapping of two novel photoperiod sensitivity genes, *se14* and *se15* using *mPing* SCAR markers. *J. Crop Res.* 54: 85-89.
- Doebley, J. F., B. S. Gaut and B. D. Smith (2006) The molecular genetics of crop domestication. *Cell* 127: 1309-1321.
- Frary, A., T. C. Nesbitt, S. Grandillo, E. Knaap, B. Cong, J. Liu, J. Meller, R. Elber, K. B. Alpert and S. D. Tanksley (2000) *fw2.2*: a quantitative trait locus key to the evolution of tomato fruit size. *Science* 289: 85-88.
- Hayama, R., S. Yokoi, S. Tamaki, M. Yano and K. Shimamoto (2003) Adaptation of photoperiodic control pathways produces short-day flowering in rice. *Nature* 422: 719-722.
- Ishikawa, R., S. Tamaki, S. Yokoi, N. Inagaki, T. Shinomura, M. Takano and K. Shimamoto (2005) Suppression of the floral activator *Hd3a* is the principal cause of the night break effect in rice. *Plant Cell* 17: 3326-3336.
- Itoh, H., Y. Nonoue, M. Yano and T. Izawa (2010) A pair of floral regulators sets critical day length for *Hd3a* florigen expression in rice. *Nat. Genet.* 42: 635-638.
- Izawa, T. (2007) Daylength measurements by rice plants in photoperiodic short-day flowering. *Int. Rev. Cytol.* 256: 191-222.
- Izawa, T., T. Oikawa, S. Tokutomi, K. Okuno and K. Shimamoto (2000) Phytochromes confer the photoperiodic control of flowering in rice (a short-day plant). *Plant J.* 22: 391-399
- Konishi, S., T. Izawa, S. Y. Lin, K. Ebana, Y. Fukuta, T. Sasaki and M. Yano (2006) An SNP caused loss of seed shattering during rice domestication. *Science* 312: 1392-1396.
- Li, C., A. Zhou and T. Sang (2006) Rice domestication by reducing shattering. *Science* 311: 1936-1939.
- Nesbitt, T. C., and S. D. Tanksley (2002) Comparative sequencing in the genus *Lycopersicon*. Implications for the evolution of fruit size in the domestication of cultivated tomatoes. *Genetics* 162: 365-379.
- 齊藤大樹・吉竹良洋・奥本 裕・谷坂隆俊 (2009) 不感光性突然変異系統 X61 のもつ新規突然変異遺伝子の単離およびその育種的利用. *育種学研究* 11 (別2) : 234.
- Saito, H., Q. Yuan, Y. Okumoto, K. Doi, A. Yoshimura, H. Inoue, M. Teraishi, T. Tsukiyama and T. Tanisaka (2009) Multiple alleles at *Early flowering 1* locus making variation in the basic vegetative growth period in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor. Appl. Genet.* 119: 315-323.
- Saito, H., Y. Okumoto, Y. Yoshitake, H. Inoue, Q. Yuan, M. Teraishi, T. Tsukiyama, H. Nishida, T. Tanisaka (2011) Complete loss of photoperiodic response in the rice mutant line X61 is caused by deficiency of phytochrome chromophore biosynthesis gene. *Theor. Appl. Genet.* 122: 109-118.
- Tanisaka, T., H. Inoue, S. Uozu and H. Yamagata (1992) Basic vegetative growth and photoperiod sensitivity of heading-time mutants induced in rice. *Jpn. J. Breed.* 42: 657-668.
- Tsuji, H., K. Taoka and K. Shimamoto (2011) Regulation of flowering in rice: two florigen genes, a complex gene network, and natural variation. *Curr. Opin. Plant Biol.* 14: 45-52.
- Yano, M., Y. Katayose, M. Ashikari, U. Yamanouchi, L. Monna, T. Fuse, T. Baba, K. Yamamoto, Y. Umehara, Y. Nagamura and T. Sasaki (2000) *Hdl*, a major photoperiod sensitivity quantitative trait locus in rice, is closely related to the Arabidopsis flowering time gene *CONSTANS*. *Plant Cell* 12: 2473-2484.
- Yuan, Q., H. Saito, Y. Okumoto, H. Inoue, H. Nishida, T. Tsukiyama, M. Teraishi and T. Tanisaka (2009) Identification of a novel gene *ef7* conferring an extremely long basic vegetative growth phase in rice. *Theor. Appl. Genet.* 119: 675-684.