

# 麦の花序構造を決める遺伝子

鳥取大学農学部  
佐久間 俊

## はじめに

イネ科植物は多様な花序構造を示し、世界中に繁茂している。なかでもイネ、コムギ、トウモロコシ、オオムギは世界四大穀物と呼ばれ、世界各地で消費されている。日本で麦と総称される植物にはコムギ、オオムギ、ライムギなどが含まれ、これらは全て別の属に分類される。世界人口の増加に伴い、穀物消費量は増加の一途を辿る。生産量も消費量に呼応し増加しているが、その主な要因は単位面積あたり収量の向上によるところが大きい。栽培面積は過去60年間でほぼ一定で今後の増加もあまり期待できないため単収を増加させる必要がある。花序構造は穀粒数、穀粒サイズを決定する鍵となるため最終的な穀粒収量に大きく影響する。本稿では、麦類作物の花序構造を制御する遺伝子について紹介する。

## 1. 麦類の花序構造と栽培化

麦類にはコムギ (*Triticum aestivum*)、オオムギ (*Hordeum vulgare*)、ライムギ (*Secale cereale*)、エンバク (*Avena sativa*) など世界的に重要な食用作物が含まれる。これらの植物は約一万年前に野生種から栽培化され、品種改良が継続的に行われている。その結果、野生種と比較して格段に高い収量性、品質、均一な栽培などが可能になった。特に花序は収量性に直結するため栽培化・品種改良の過程でその形態お

よび構造が劇的に変化した。イネ科作物で共通して見られる変化は脱粒性の喪失である。野生種では穀粒が成熟すると穂がバラバラになり、穀粒が地面に落ちてしまう脱粒性を示す。この性質は子孫を残すため、および自生地を拡大する上で重要である。一方で栽培種は成熟しても穂がバラバラにならず全ての穀粒を容易に収穫することができる。この変化は栽培化の初期段階で起こり、非脱粒性の個体がヒトの手によって選抜された。麦類の脱粒性には *Btr1* 遺伝子と *Btr2* 遺伝子が鍵となることが日本の研究グループによって明らかになった (Pourkheirandish *et al.* 2015)。野生オオムギでは機能型 *Btr1* 遺伝子と機能型 *Btr2* 遺伝子が穂軸の節で働いて細胞壁を薄く脆くしている。穂が成熟して乾燥すると風や動物の接触など物理的な衝撃によって細胞壁が砕け、穂がバラバラになることがわかった。オオムギと近縁のコムギにも

*Btr1* と *Btr2* の相同遺伝子が存在しており、*Btr1* 相同遺伝子の機能喪失変異により栽培1粒系コムギと栽培2粒系コムギの非脱粒化が生じたことがわかった (Avni *et al.* 2017; Pourkheirandish *et al.* 2018)。麦類で共通した遺伝子が独立に選抜されたのは興味深い。

## 2. 麦類の花序構造を決める遺伝子

麦類の穂は穂状(すいじょう)花序と呼ばれる枝分かれしないシンプルな構造をとる(図-1A)。イネやトウモロコシの穂と比較すると非常にすっきりしている。この構造は穂軸に対して小穂が直接着き、しかも互生(ごせい)することによる。小穂はイネ科植物特有の花構造で1対の苞穎に包まれた小花からなる。小花は雌蕊、雄蕊、リンピの各花器官が外穎と内穎に取り囲まれた構造をしている(図-1B)。リ



図-1 オオムギの花序構造  
(A) 二条穂(左)と六条穂(右)。六条穂は二条穂に比べて約3倍の穀粒が実る。(B) 小花の構造。内部の花器官を見えるように外穎は取り除いた。スケールは2mm。

ンピは花卉の相同器官と見なされており、イネ科では開花時にリンピが膨らむことで外穎と内穎を押し広げる役割を持つ。1節あたり何個の小穂がつくのか、1小穂あたり何個の小花がつくかは種によって異なる。例えばコムギは1節あたり1小穂、1小穂あたり複数小花が生じ、この構造は麦類で最も多いタイプである (Sakuma *et al.* 2011)。一方で近縁のオオムギは1節あたり3小穂、1小穂あたり1小花というユニークな構造をとる。麦類の小花構造は保存されており、2個のリンピ、3本の雄蕊、1本の雌蕊が形成され、稔実すると一つの穀粒が作られる。稔実した小花の総数が穂あたりの穀粒数となる。

イネ科植物の祖先はイネやソルガムのように分枝のある花序をもつと考えられており、麦類が示す分枝のない花序は比較的最近進化したと推測される (Kellogg *et al.* 2013)。二倍体ゲノムを持つオオムギは人為的突然変異誘発処理によって表現型が顕在化するため多様な突然変異体が豊富に蓄積している。これら変異体コレクションの中で分枝穂を示す *com1* と *com2* が同定された。いずれの変異体も穂の基部側に分枝が生じる。分子遺伝学解析の結果、*com1* および *com2* 変異体の原因はそれぞれ TCP 型転写因子、AP2 型転写因子をコードする遺伝子の機能喪失変異であることが判明した (Poursarebani *et al.* 2015; Poursarebani *et al.* 2020)。二重変異体はよりシビアな分枝穂を示すことから *Com1* 遺伝子と *Com2* 遺伝子は

それぞれ独立の経路で分枝穂の発生を抑制していることが示唆される。コムギの分枝穂突然変異体の原因遺伝子は *com2* 相同遺伝子 (*bh*) の変異によって生じることも明らかになった。これらの遺伝子が麦類特有の分枝のない穂の進化に深く貢献したと考えられる。

### 3. 麦の小花稔性を決める遺伝子

麦類の小穂には1個以上の小花が分化するが、その全てが正常に発達し穀粒を形成するわけではない。この小花稔性を制御する鍵遺伝子がオオムギとコムギで明らかになった。オオムギは1節あたり3小穂が必ず分化する。3小穂の稔性によって二条性と六条性がある。二条性は3小穂のうち真ん中に位置する主列小穂のみ穀粒を作り、両側二つの側列小穂は不稔になる。六条性は3小穂全てに粒を実らせる。この性質の違いを条性と呼ぶ。条性はホメオボックス型転写因子をコードする *Vrs1* 遺伝子によって決まる (Komatsuda *et al.* 2007)。二条性では機能型 *Vrs1* 遺伝子が側列小穂で限定的に働き、特に雌蕊の発達を抑制するため受粉することができない。六条性では *Vrs1* 遺伝子の機能が壊れているので発達抑制が解除されて穀粒を生産することができる。この遺伝子は麦類で特有の遺伝子重複を経て進化したものであることがわかった。コムギの *Vrs1* 相同遺伝子 (*GNII*) も小花の発達抑制機能を有しており、*GNII* 遺伝子は

をノックダウンすると小花が発達して穀粒数が増える (Sakuma *et al.* 2019)。

### おわりに

作物の遺伝育種研究は次世代シーケンサーの活用、ゲノム編集技術の開発など近年の技術革新によって劇的に進歩している。気候変動下の農業生産を支えるために作物の品種改良への期待は非常に大きい。多様な遺伝子は品種改良の原資であり、本稿で紹介した遺伝子はいずれも長い年月をかけて進化し、多くの研究者が多大なエフォートをかけて解明されたものである。麦類の花序を改良する上でこうした地道な研究成果が貢献することを信じてさらなる研究の進展に期待したい。今後はさまざまな気象・栽培条件においてこれらの遺伝子発現および形質発現がどのような影響を受けるか調査していく必要がある。

### 引用文献

- Avni, R. *et al.* 2017. Wild emmer genome architecture and diversity elucidate wheat evolution and domestication. *Science* 357, 93-97.
- Kellogg, E. A. *et al.* 2013. Early inflorescence development in the grasses (Poaceae). *Front Plant Sci.* 4, 250.
- Komatsuda, T. *et al.* 2007. Six-rowed barley originated from a mutation in a homeodomain-leucine zipper I-class homeobox gene. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104, 1424-1429.
- Pourkheirandish, M. *et al.* 2018. On the Origin of the Non-brittle Rachis Trait of Domesticated Einkorn Wheat. *Front*

Plant Sci. 8, 2031.  
Pourkheirandish, M. *et al.* 2015. Evolution of the grain dispersal system in barley. Cell 162, 527-539.  
Poursarebani, N. *et al.* 2015. The Genetic Basis of Composite Spike Form in Barley and 'Miracle-Wheat'. Genetics 201, 155-165.

Poursarebani, N. *et al.* 2020. COMPOSITUM 1 contributes to the architectural simplification of barley inflorescence via meristem identity signals. Nat. Commun. 11, 5138.  
Sakuma, S. *et al.* 2019. Unleashing floret fertility in wheat through the mutation

of a homeobox gene. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 116, 5182.  
Sakuma, S. *et al.* 2011. The domestication syndrome genes responsible for the major changes in plant form in the Triticeae crops. Plant Cell Physiol. 52, 738-749.

### 田畑の草種

## 大金鶏菊 (オオキンケイギク)

キク科ハルシャギク属の一年草あるいは多年草。全国の路傍、河川敷、線路際などの荒地、海岸などに多い。背丈は30cmから70cm。花はコスモスに似た形状で、径5～7cmほど。花茎の先端に黄色の頭状花を1つ付ける。特に高速道路の法面緑化に使われた関係で、花期である5月から7月の高速道路脇が黄色く染まるのはこの花である。

1998年の夏、武田鉄矢氏創作の童話「二十六夜まわり」をベースにしたテレビドラマが終戦特別企画として放映された。ドラマは和久井映見演じる小学校教師が、急死した祖母の遺品を持って、祖母の人生の謎の部分を探るため鹿児島県開聞町へ向かうところから始まる。ヒロインはそこで戦争に翻弄された祖母の悲恋を知ることになる。戦争末期、翌朝にも特攻隊として出撃していく若い隊員たちがいた。彼らは出撃の前夜、地元の宿に投宿し親元のように寛ぐのだが、物資が少ない中、地元の人たちは彼らに自分たちの食べ物を惜しみなく振る舞った。

翌朝、宿の女将さんと少女は、特攻隊として出撃する隊員に裏山の土手から摘んできたという黄色い花束を手渡す。ドラマのタイトルは「二十六夜参りー特攻花・学術名不詳ー」とあり、その花が何かは明らかにしていないが、手渡した花束はオオキ

(公財)日本植物調節剤研究協会  
兵庫試験地 須藤 健一

ンケイギクを思わせる黄色い花束であった。

戦後、鹿児島島の基地のあった周辺で群生するようになった黄色い花を「特攻花」と呼ぶようになり、さらに特攻隊の悲劇が語られていく中で特攻花＝オオキンケイギクという図式が出来上がっていったように思う。さらにそのことがこのドラマに続いていくのである。

しかし、武田氏の原作童話は完全な創作であるとしながらも、山桜、タンポポ、サクラソウ、スマレは出てくるがオオキンケイギクは出てこない。オオキンケイギクは明治時代中頃に鑑賞を目的にアメリカから導入されたが、それから半世紀、終戦の頃に鹿児島県南部に繁茂していたのかどうか。

鹿児島県にある知覧特攻平和会館が発行する「知覧特攻平和会館紀要」には、女学生が綴った日記の研究などが記されているが、そこに出てくる「花」は「八重桜、山吹、木蓮、つつじ、れんげ草、菜の花、椿」などでオオキンケイギクはない。

オオキンケイギクは2006年に「外来生物法」に基づく特定外来生物に指定された。原則として栽培、譲渡、販売、輸出入が禁止される。違反すると個人なら3年以下の懲役または300万円以下の罰金、法人なら1億円以下の罰金が科せられることになる。