

作物育種で持続可能な社会を創り出す

佐塚隆志*

〔キーワード〕: ソルガム, 雑種強勢, 高糖性, ゲノム育種, 循環型社会

2. ソルガムとは

1. はじめに

SDGsは17の目標と169のターゲットからなる。このうち「食」に関しては、古くから農学が関わってきた課題であり、植物育種学は品種育成を通してそれに貢献してきた。しかし、近年示されたSDGsのターゲットは食だけではない。その中には地球規模の環境課題も挙げられており、特に持続可能な社会（や持続可能な産業）をどのように創り出し、また維持するのもターゲットとなっている。このような課題は、これまで植物育種学ではあまり意識してこなかったことかもしれない。しかし、21世紀中盤以降の地球環境を考えた場合、これは人類にとって重要な課題であり、農学や育種学に深く関わる問題であることは間違いない。我々の研究グループは、この新たな視点から育種学的アプローチの可能性を検討してきた。つまり、従来の多収性、耐病性、食味などの「食」の育種目標を、「環境問題の解決やエネルギー・新規産業の創出」という新しい育種目標に置き換え、これまで蓄積してきた育種学的手法や技術も活用することによって、地球規模の環境改善や新規産業創出などの課題解決の糸口を掴めるのではないかと考えたのである。具体的には、作物に高バイオマス・高糖性を付与する育種改良を行い、国内外の休耕地などに作付けすることで、二酸化炭素の削減や、その炭素を使った（分解性や高機能性などの）バイオプラスチックなどの開発を加速できるのではないかと、ということである。

このような新しく挑戦的な育種は、従来のような型にはまった育種ではなく、例えば、大学研究者が基礎研究の延長に育種を位置づけ、その推進をするような冒険的挑戦である。我々は、このような育種は今後、必ず必要になると考え、この研究を始めた。

ソルガム (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) は、アフリカ北東部が原産の大型イネ科C₄作物であり、日本を含む世界各地で栽培されてきた。我々は、このソルガムが上記の地球規模課題解決の切り札になるのではないかと考え、研究を進めている。

食用穀物としてのソルガム（グレインソルガム）の栽培は歴史が古く、南エジプトのナブタ・プラヤ遺跡でも発見されており、その歴史は紀元前8千年まで遡る、まさに古代穀物である (Dahlberg and Wasylkova 1996)。その後、紀元前3千年ぐらい前から栽培化され始めとされ、西、中央、東アジアなどの各国を経て日本にも伝わり、またアフリカから南北アメリカへも栽培が広まった。特徴として、高温や乾燥に強いことが挙げられ、パールミレットとともに作物栽培が過酷な土地では貴重な穀物である。ソルガムは、トウモロコシ、コムギ、イネ、オオムギに次ぐ生産高世界第5位の穀物であり、日本においても、室町時代以来、種子を食用とするタカキビ、コウリヤンなどが栽培され、現代でも五穀米に入れる雑穀の一つ「タカキビ」としてコメと一緒に炊いて食されている。また、ソルガム穀粒は中国の白酒（パイチュウ）やアフリカのビールの原料にもなる。一方、スイートソルガムはサトウキビのように茎へ糖液を蓄積し、その搾汁糖液を食用シロップとしてきた（現在ではほとんど栽培されていない）。本稿とはあまり関係ないが、穂の長い枝梗を利用したホウキモロコシもソルガムと交配可能な近縁属であり、和箒の材料である。このように、様々な部位が、様々な目的に特化した形で育種改良され、利用されてきたことは興味深い。

現在の日本や先進各国では、茎葉部分の利用が盛んであり、ロールペールサイレージとしての家畜飼料生産に用いられている。全国の栽培は約1万6千haあり、主に九州地方の栽培が多い（約1万ha）。

このような大規模栽培では、その栽培や収穫において機械化体系が確立している。また、休耕地を乾田化した転換畑でも栽培が可能なることから、休耕地対策としても注目されている。近年、いくつかの大型の高バイオマス作物がエネルギー作物という名で呼ばれているが、その中でもソルガムは、ゲノムビッグデータを活用した、いわゆるゲノム育種研究が急速に進んでいる作物の一つである。

我々は、この作物が現代社会の抱える様々な課題（例えば、エネルギー問題、バイオリファイナリーによる新規産業の創出、マイクロプラスチックを始めとする環境問題、休耕地対策など）を解決する切り札の作物になるのではないかと考えている。

3. ソルガムのゲノムと重要形質

ソルガムゲノムは、20本の染色体 ($2n=2x=20$, 約732.2 Mb) から成り、そのゲノムDNAサイズはトウモロコシの約3割に相当する比較的小さなゲノムである。2倍体であることは、遺伝学及び迅速な育種を遂行する上で極めて重要である。2009年には米国品種 BTx623 の全ゲノム配列も公開された。現在に至っては、様々な品種の全ゲノムシーケンスについても、例えば、私たち研究室独自でもリシーケンシングできるレベルまでコストが低下し、急速にゲノムビッグデータの蓄積が進んでいる。

我々が上記の育種をすすめる上で、ソルガムに注目した第一のポイントは、その高バイオマス性である。バイオマスが大きければ、リグニンやセルロースなどの収量が大きくなるだけでなく、茎（稈）のバイオマスに比例して搾汁糖液が多くなる（下記参照）。ソルガムは草丈が4m以上にもなる品種もあり、茎葉部バイオマスは栽培イネの10倍以上になる。

第二のポイントは、スイートソルガムと呼ばれる品種群における搾汁液の高糖性である。スイートソルガムは、サトウキビと同様、稈に糖液を蓄積し、その糖度はサトウキビと同等かそれ以上（Brix値で20%以上）の品種もある。糖はバイオプラスチックやバイオ繊維など、バイオ製品を産生するバイオリファイナリーの基本原料である。最近では、プラスチックによる海洋汚染などが問題となっているが、植物原料からバイオリファイナリー技術による分解性バイオプラスチックの研究が注目されている。

また、従来のプラスチックを凌駕する高耐熱性高強度を有する高機能エンジニアリングプラスチックなどの開発も盛んである。しかし、ここで社会実装の障壁となっているのは、原料となる糖の確保である。セルロースなどを利用するには、セルラーゼによる酵素的分解か、もしくは化学的な糖化が条件となる。酵素法では（低価格化競争が進んでいるものの現状でも）酵素費用に多額にコストがかかること、化学法では廃液処理にコストがかかることが大きな問題である。このため、エネルギー収支（投入するエネルギーと回収するエネルギーの比）もコスト収支も見合わない。一方、セルロースではなく、サトウキビの搾汁液の糖を発酵する場合は糖化のステップがなく、それらが見合う。このことから、現在でもブラジルではバイオエタノール・バイオリファイナリー工場数は増加している。つまりポイントは、セルロースを糖化して使うのではなく、植物に糖を作らせることにある。しかし、サトウキビを用いたバイオエタノール生産の欠点は、砂糖価格に影響を与えることはさることながら、決定的なこととして、熱帯地方しか栽培できないことである。原料の輸送と保管にはさらなるエネルギーとコストが生じ、二酸化炭素も排出する。Life cycle assessment (LCA) 的にも産業的にも、地産地消は重要である。

そこで我々が注目したのはソルガムである。エネルギー作物と呼ばれる大型作物のうち、高糖性の搾汁液が得られるのは、サトウキビ以外ではスイートソルガムだけである。ソルガムの優位性として、次の三点が挙げられる。(1) 熱帯から温帯まで幅広い地域で栽培が可能である。(2) 播種後3~4ヶ月で収穫可能であり、年に複数回の収穫（多刈りと呼ばれる）が可能である。一方、サトウキビの夏植えでは栽培期間に約1年を要する。(3) ソルガムは比較的ゲノムサイズが小さくゲノム育種の手法が適応しやすい。これに比べサトウキビはゲノムサイズが大きく、高次倍数体化しており、染色体が100本を超えるものもあると言われ、正確な全ゲノムデータの決定やゲノム育種は容易ではない。

このように内在的ポテンシャルの高いソルガムをどのように育種改良すれば、上記の目標を達成できるのだろうか。ここでポイントと考えられた点として、ソルガムには高バイオマス型品種やスイート

型品種が存在するが、両者を兼ね備えた品種がないことであった。その理由として、「バイオマス」や「甘さ」といった形質がいわゆる量的形質（多数の遺伝子が関与する、もしくは環境による影響を受けやすい形質）であり、従来方法では育種が困難だったと考えられた。一方、上述のようにゲノムビッグデータに基づいたゲノム育種の状況は近年大きく進展している。このゲノム情報を十分に活用して、高バイオマス高糖性品種を創出できれば、上記課題解決への一歩を踏み出すことができると考えた。

4. 雑種一代 (F₁) の高バイオマス性とは

ソルガムの高バイオマス品種はほとんどが雑種強勢を利用した F₁ 品種である。例えば、日本の代表的な高バイオマス F₁ 品種である「天高」やその改良品種「炎龍」(下記参照)は、種子親、花粉親ともに 1.5m 程度であるが、F₁ は 4~5m にもなる。これは通常、雑種強勢と呼ばれている興味深い現象であるが、その詳しい遺伝的メカニズムは不明であった。そこで最初の疑問は、ここで使われている遺伝子は一体どういうもので、どのようなメカニズムなのか、ということであった。そこで我々は、「天高」を材料にこの解析を進めた。まず、天高 (F₁) の後代 (F₂) 集団の約 200 個体を用いた量的遺伝子座 (QTL) 解析を行った。その結果、開花期の QTL 解析では 2 つの QTL、稈長の QTL 解析では 4 つの QTL が検出された。つまり、(結論から言えば) 6 つの遺伝子の組合せによることが明らかとなったのである。開花期の QTL では *qFD-1* 及び *qFD-6* が検出された。*qFD-1* は種子親アレルが、*qFD-6* は花粉親アレルが優性で晩生型 (高バイオマス型) であった。稈長の QTL は *qCL-6a*、*qCL-7a*、*qCL-7b*、及び *qCL-9* が検出され、*qCL-6a* と *qCL-7a* は花粉親アレルが、*qCL-7b* と *qCL-9* は種子親アレルが優性で長稈型 (高バイオマス型) であった。つまり、この遺伝学解析の結果が意味するところは、6 つの遺伝子座における優性アレルの集積こそが、天高の高バイオマスを説明するということがあり、また、ヘテロで効果を示す遺伝子座が検出されなかったことから、超優性遺伝子座による雑種強勢は、天高では存在しない可能性が示唆された。

では、この 6 つの遺伝子座について、これまでの

ソルガムにおける遺伝学の知見からはどのように解釈されるのだろうか。これらの QTL のうち、その染色体座乗位置と、過去に報告されているソルガムの登熟期及び矮性遺伝子座との比較から、*qFD-6* 及び *qFD-1* は、それぞれソルガム登熟期遺伝子 *Ma6*、*Ma3* と推察され、*qCL-7b* 及び *qCL-9* はそれぞれソルガム矮性遺伝子座 *Dw3* 及び *Dw1* と推察された。この *Ma6*、*Ma3*、*Dw3* については、3 つの遺伝子全てにおいてバイオマスを下げる方の劣性アレルが機能欠失 (または低下) 型であると考えられた。一方、*Dw1* に関しては遺伝子が同定されていなかった。そこで、我々のグループでクローニングを行った。その結果、機能が既知の遺伝子とは相同性のない新規遺伝子であることが明らかとなった (Yamaguchi et al. 2016)。さらにこの機能を解析したところ、ブラシノステロイド信号伝達において極めて重要な抑制因子 BIN2 タンパク質と相互作用することが明らかとなり、DW1 タンパク質はブラシノステロイド信号伝達を正に制御する機能であることも明らかとなった (Hirano et al. 2017)。この遺伝子について、両親のゲノムをシーケンスしたところ、やはりバイオマスを下げる方の劣性アレルが機能欠失型であることが確認された。以上のことから、6 つの遺伝子のうち 4 つ (*Ma3*、*Ma6*、*Dw1*、*Dw3*) については、両親のゲノムにおいて劣性変異によってバイオマスが低下していることが明らかとなり、F₁ 天高では全てヘテロとなることで、両親の劣性ホモ型の表現型について相補されていることが示された (投稿論文準備中)。

ここで注意しなければならないのは、高バイオマス側の優性アレルである。天高はソルガム F₁ 系統の中でも特にバイオマスが大きい、つまり高バイオマスを指標に選抜された品種である。このことから、6 遺伝子座における高バイオマス側のアレルは、(1) 標準的な野生型アレルよりも活性が高いアレル、(2) あるいは活性の高い組合せという可能性があり得る。そこで現在、(1) 遺伝子が未同定な *qCL-6a*、*qCL-7a* の責任遺伝子を同定し、両親のアレルを確認すること、また、(2) この 6 つの QTL の高バイオマスアレルを純系 (inbred) に集積することで、天高のバイオマスが再現できるか、という遺伝学実験を行っている。

以上、天高が F₁ 高バイオマス品種として成立す

するためには、この6つの高バイオマスアレルが必須の屋台骨であり、育種観点で言えば、QTL集積育種を行う際には改変してはいけない遺伝子座である、という重要な知見が得られた。

5. 高糖性遺伝子座とは

我々は、ソルガム搾汁液のバイオリファイナリー利用に注目し、それに最適化するという目的で、高バイオマス性と高糖性を併せ持つ新品種の育成を目指してきた。しかしこれまで、高バイオマス品種と高糖性品種は全く別の品種であった。ある品種が持つ優良形質（本研究では高糖性）を別の優良品種（本研究では天高）へ集積するということは、交配、形質評価、選抜、戻し交雑という育種的手法を繰り返すことが一般的であるが、これまで高糖性については従来の育種的手法では困難があった。その理由として、次の三点が挙げられる。(1) 高糖性はいわゆる量的形質であり、その糖度は環境要因によって大きく左右されること。(2) 責任遺伝子座において、高糖性が劣性もしくは不完全劣性の場合、遺伝子座がヘテロでは評価ができず、後代の分離集団を評価せざるを得なくなり、時間を要すること。

(3) 高糖性品種は自殖系統であるが、高バイオマス品種は雑種強勢を利用したF₁品種である。このため、高糖性F₁品種を育種するには、まず三系法の三系統それぞれを育種し、その後F₁を検定する必要がある、これも時間を要すること、である。しかし、現代のゲノムビックデータを使えば、この育種も可能なのではないかと我々は考えた。

そこで高糖性遺伝子座を明らかにするため、次のQTL解析を行った。解析材料として、低糖性品種bmr-6と高糖性品種SIL-05を交配して得られたF₁の自殖集団(F₂)を供試し、形質(糖度)をBrix値によって評価することでQTL解析を行った(信州大学との共同研究)。また、糖度は生育ステージに伴って上昇するものなので、評価日を決めて集団内個体を全て調査したのでは、糖度特異的なQTLを同定するつもりが、開花期のQTLを同定してしまうという残念な結果になり得る。これを回避するため、集団内の各個体について個別に開花調査を行い、開花後30日のBrix値を個別に評価した。その結果、第6染色体長腕にSIL-05アレルが糖度を上げるQTL(*qBRX-6*)が検出された。このことから、

*qBRX-6*はSIL-05が高糖性であることの責任QTLであると考えられた。

6. 高バイオマス性、高糖性、汁性を併せ持つ新品種「炎龍」

次に我々はゲノム育種の手法を用いて、高バイオマス、高糖性を併せ持つ新品種の育成を目指した。上記のSIL-05が有する高糖性QTL(*qBRX-6*)は、不完全優性であることが明らかとなり、最初に糖度がとても低い花粉親から糖度改良育種をすることにした。ここでいう改良とは、交配を基本とした連続戻し交雑とDNAマーカー選抜による育種である。具体的には、種子親系統とSIL-05(*qBRX-6*とその近傍に汁性QTLを有する)を交配し、*qBRX-6*と汁性QTLの両端に設定したDNAマーカーを指標として、*qBRX-6*及び汁性QTLが残存した系統を選抜し、天高花粉親を戻し交雑親とした連続戻し交雑を行った。

このようにして、天高の花粉親(74LH3213)に*qBRX-6*と汁性QTLを導入した系統が、「74LH改0号」(品種登録申請中)である。74LH改0号の糖度を母本の74LH3213と比較したところ、有意に上昇していることが明らかとなり、また乾性は汁性になっていたことから、計画通りの品種が完成した。次に、この「74LH改0号」と、天高の種子親(MS79A)を交配し、新しいF₁系統「炎龍」(品種登録申請中)を作出した(図1中央)。この「炎龍」は、草型が天高と同等で、搾汁液は高い糖度を示し、汁性が増したことが明らかとなった。

7. 最後に

以上のように、高バイオマス、高糖性、汁性を併せ持つ新しいF₁品種「炎龍」が創出された。今後は、ソルガムの他のF₁品種も同様の手法で改良することも可能であり、また、他の作物への応用も考えられた。

このような高バイオマス、高糖性、汁性を併せ持つソルガム品種は、SDGsに対してどのように貢献できるのだろうか。それは、次のような農畜化学連携による循環型モデルが考えられる(図1)。まず、休耕地対策、砂漠化の増加阻止を目的に、国内外の休耕地にソルガムを作付けする。ソルガムによって吸収された二酸化炭素の炭素は糖の構成炭素へ変

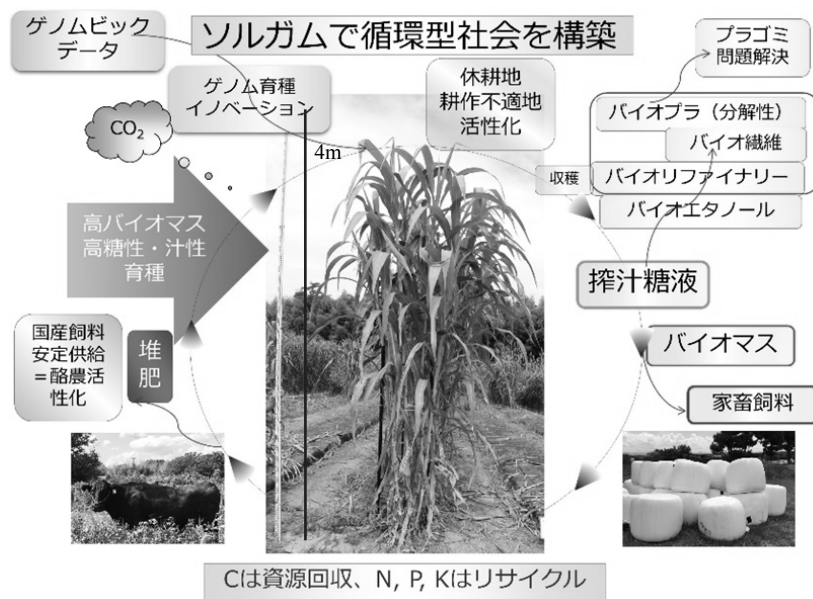


図1 高糖性、汁性、高バイオマスを合わせ持つ「炎龍」(中央写真、品種登録中)と循環型社会の構築

換され、搾汁によって得られる糖液はバイオリファイナリーの原料となる。その植物体残渣は、ロールペール発酵することにより、家畜飼料となる。また、家畜排泄物は堆肥化することで土壌へ還元される。この結果、リン酸、窒素などの元素は循環し、二酸化炭素由来の炭素がバイオリファイナリーに利用されることになる。この循環型社会を構築するには、いくつかの課題が残されているが(例えば、搾汁後残渣のロールペール化における機械化体系など)、最初の重要なポイントであったバイオリファイナリーに最適化した品種の創出という面では、社会実装の糸口を掴んだと言える。このように、ソルガム育種の成果が現実として循環型社会へ役立つことを期待している。

引用文献

- Dahlberg, J. A. & Wasylikowa, K. (1996) Veg. Hist. Archaeobot. 5, 293-299.
 Yamaguchi, M. et al. (2016) Sci. Rep. 6, 28366.
 Hirano, K. et al. (2017) Sci. Rep. 7.1, 126.

謝辞

この研究は、文部科学省・GRENE NC-CARP「植物を用いた CO₂ 資源化に向けた植物研究拠点ネットワーク」(2011年～2015年)、JST・戦略的創造研究推進事業(CREST)「高速ジェノタイピングを利用したエネルギー作物のテーラーメイド育種技術の開発」(2012年～2017年)、科学研究費挑戦的萌芽研究「バイオリファイナリー産業を加速化するソルガム高糖性遺伝子の同定」(2015年)、JST 未来社会創造事業「雑種強勢の原理解明によるバイオマス技術革新」(2017年～)、理研一名古屋大学科学技術ハブ「植物の生産性制御機構解明とイネ科作物への育種応用」(2018年～)などの支援を受けて行われた。また、この研究は信州大学・春日重光教授、及び名古屋大学生物機能開発利用研究センター・北野英己教授、松岡信教授のご指導、及び植物ゲノム育種研究室のスタッフ、学生の協力で進めた研究である。この場を借りて感謝の意を表す。