

# コムギの温暖地適応を可能にした幻の遺伝子を発見

コムギ類, 出穂期, 分子遺伝, 安定生産, 環境変動



## Identification of the *VERNALIZATION 4* gene reveals the origin of spring growth habit in ancient wheats from South Asia

Nestor Kippes<sup>a</sup>, Juan M. Debernardi<sup>a</sup>, Hans A. Vasquez-Gross<sup>a</sup>, Bala A. Akpinar<sup>b</sup>, Hikmet Budak<sup>b</sup>, Kenji Kato<sup>c</sup>, Shiaoman Chao<sup>d</sup>, Eduard Akhunov<sup>e</sup>, and Jorge Dubcovsky<sup>a,f,1</sup>

<sup>a</sup>Department of Plant Sciences, University of California, Davis, CA 95616; <sup>b</sup>Faculty of Engineering and Natural Sciences, Sabanci University, Orhanli, Tuzla-Istanbul, 34956, Turkey; <sup>c</sup>Graduate School of Environmental and Life Science, Okayama University, Okayama, 700-8530, Japan; <sup>d</sup>Biosciences Research Lab, US Department of Agriculture–Agricultural Research Service, Fargo, ND 58102; <sup>e</sup>Department of Plant Pathology, Kansas State University, Manhattan, KS 66506; and <sup>f</sup>Howard Hughes Medical Institute, Chevy Chase, MD 20815

Contributed by Jorge Dubcovsky, August 3, 2015 (sent for review May 25, 2015; reviewed by Richard M. Amasino and Simon Griffiths)

Wheat varieties with a winter growth habit require long exposures to low temperatures (vernalization) to accelerate flowering. Natural variation in four vernalization genes regulating this requirement has favored wheat adaptation to different environments. The first three genes (*VRN1–VRN3*) have been cloned and characterized before. Here we show that the fourth gene, *VRN-D4*, originated by the insertion of a ~290-kb region from chromosome arm 5AL into the proximal region of chromosome copy of *VRN-A1* that regulatory regions. This is *VRN-D4*: cosegregates with the absence of vernalization in delayed flowering ancient subspecies *Triticum aestivum* ssp. *sphaerococcum* from South Asia. This subspecies showed a significant reduction of genetic diver-

(7–9). The photoperiod and vernalization pathways converge at the regulation of *FT1* (= *VRN3* in wheat) (10), which encodes a mobile protein that travels from leaves to the shoot apical meristem (SAM) (11, 12). Once in the SAM, FT1 becomes part of a florigen activation complex that binds to the *VRN1* promoter, inducing its transcription (13–15). In common wheat, most genes exist in three copies (homeologs), which are designated using their respective

岡山大学大学院環境生命科学研究科(農学系)  
植物遺伝育種学研究室  
教授 加藤 鎌司

*DEFICIENS/SRF* axis meristem identity vernalization (16) the SAM from the varieties carrying the

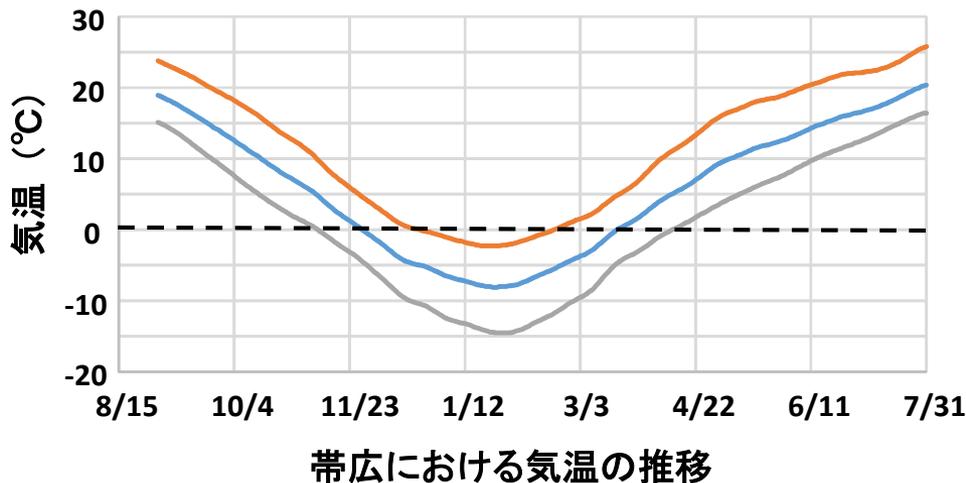
ancestral *VRN1* allele have a strong vernalization requirement and are classified as “winter wheats.” Mutation in the *VRN1* promoter (17, 18), or large deletions in the first intron (20), greatly reduce

# コムギ

世界三大穀物. 作付け面積は最も広い.  
赤道地域～北極圏

唯一の冬作物. 寒さに強い

凍結耐性だけで対応できるか？



生長点を寒さから守る仕組み — 春化 —

低温期には生長点を地中で保護 (右図参照)

幼穂形成が始まると節間伸張開始 → 凍霜害

低温期の幼穂形成はNG

一定期間の低温を経験し終わるまで幼穂形成を抑制

春化完了 → 幼穂形成 → 生長点が地上部に → 出穂

作物	耕作面積 (百万ha)	生産量 (百万トン)
トウモロコシ	157.5	781.4
コムギ	224.2	682.4
イネ	155.6	434.3

— 最高気温  
— 平均気温  
— 最低気温

タケの生長点

冬  
地中で保護

春  
節間が伸張し、  
地上へ



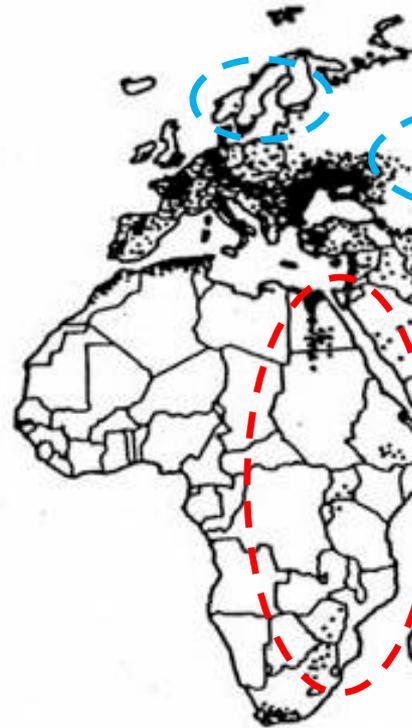
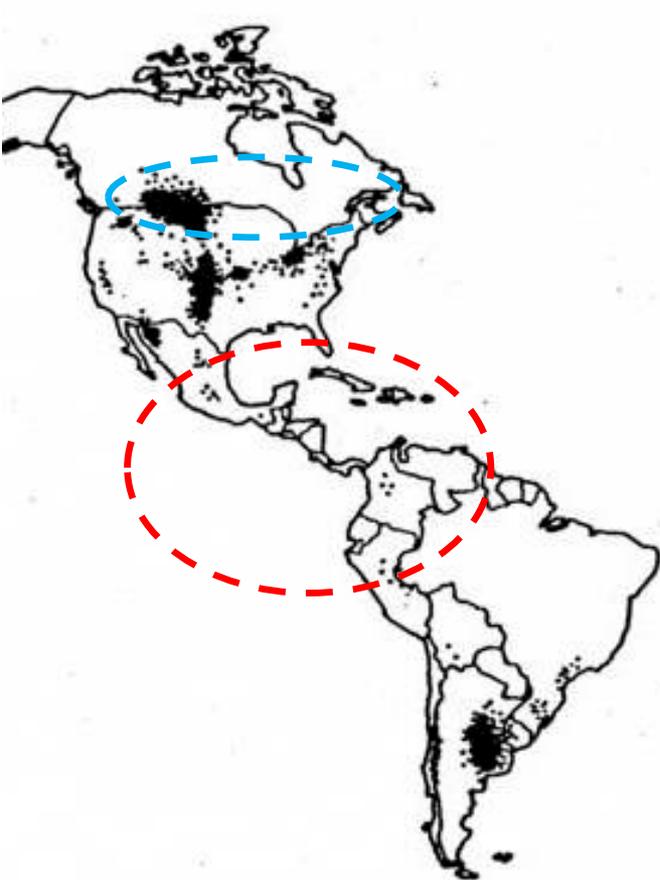
冬季の寒さへの適応

# コムギの栽培地域と最寒月の平均気温

帯広でも  $-7.5^{\circ}\text{C}$

最寒月の平均気温が  $-10^{\circ}\text{C}$  以下で冬季が長いため、コムギは越冬不可。

→ 春に播種する。春化されない？



秋播型

春播型

鹿児島でも  $8.5^{\circ}\text{C}$

温暖地域でも出穂する春播型コムギ

最寒月の平均気温が  $10^{\circ}\text{C}$  以上で、春化されない温暖地域。

コムギ栽培は不可能なはずだが？ ← 春化が不要なコムギ

# 春化が不要なコムギ（春播型コムギ）

幼穂の凍霜害



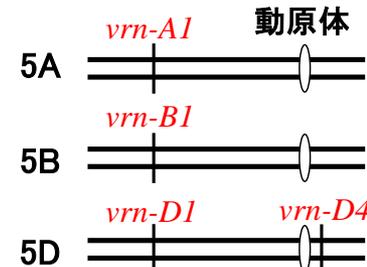
温暖な地域でのコムギ栽培を可能にした。

（しかし、北海道や東北地方で栽培すると、越冬できずに枯死してしまう）

コムギ類では、先行研究により、

1. 春播性遺伝子（*Vrn* 遺伝子）の突然変異により誕生  
劣性遺伝子が秋播性，優性遺伝子が春播性を示す
2. 鍵遺伝子は、*Vrn-1*, *Vrn-2*, *Vrn-3*, *Vrn-4* の4種類の遺伝子
3. パンコムギでは、*Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Vrn-D4* の4つ（右図）
4. *Vrn-1* 遺伝子の突然変異 → 春播型 → 温暖地適応を実証（下図）

パンコムギは6倍体なので、染色体が3セットあり、*Vrn-1* 遺伝子も3つ持つ。



## 研究が最も遅れた *Vrn-D4*

← *Vrn-D4* の実験系統（Triple Dirkの準同質遺伝子系統 **TDF**）が間違っていた！

岡山大学保有系統はOK

Kato et al. (1993)

Kato et al. (2003)

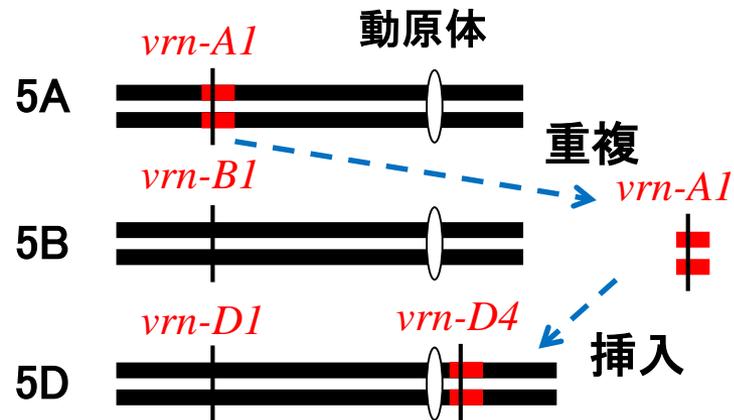
Yoshida et al. (2010)

Kippes et al. (2014)

系統	播性	春播性遺伝子			
TDC	秋播性	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>vrn-D4</i>
TDF	春播性	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<b><i>Vrn-D4</i></b>

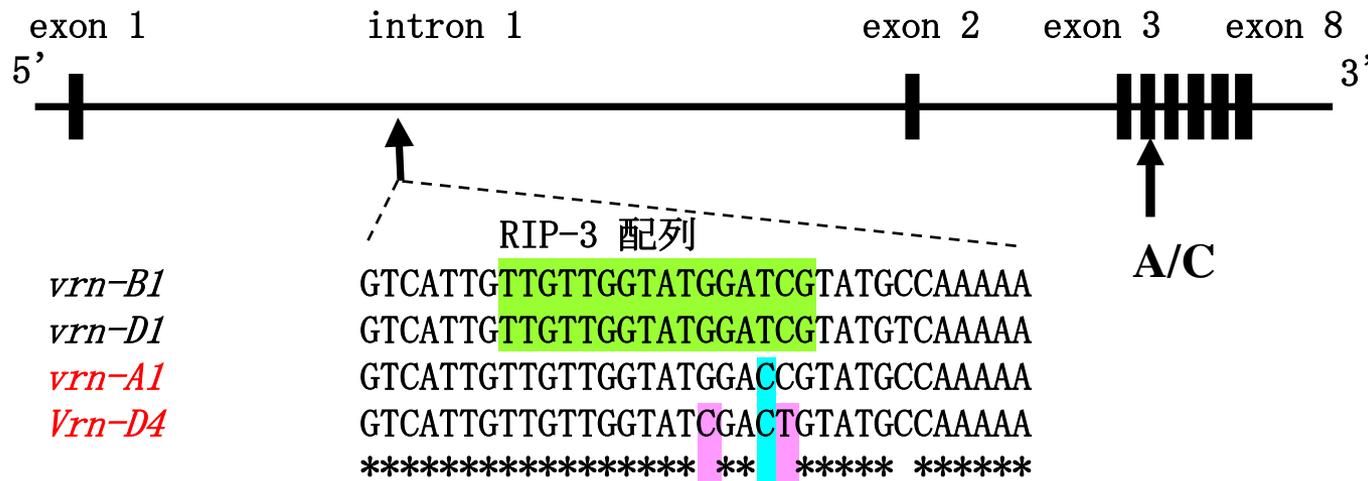
# 本研究の結論 遺伝子の特定と配列変異

5A染色体長腕の *vrn-A1* (秋播性) を含む  
 約290kbの配列が重複  
 → 5D染色体短腕の動原体近傍に挿入  
 → これが *Vrn-D4* (春播性)



重複・挿入されただけで春播性になるのか？ **No!**  
*vrn-A1* (秋播性) と *Vrn-D4* (春播性) は配列が一部異なる  
 exon 4 の SNP (A367C), intron 1 の **RIP-3 配列** に2つのSNPs

SNPs ; 一塩基置換



# 本研究の結論 春播性のメカニズム

常温では, (右図上)

GRP2がpre-mRNAに結合

- RNAのスプライシング阻害
- *Vrn-1* のmRNAが合成されない
- 幼穂形成しない

低温では, (右図下)

VER2がGRP2に結合するので,  
GRP2はpre-mRNAのRIP-3配列に結合しない

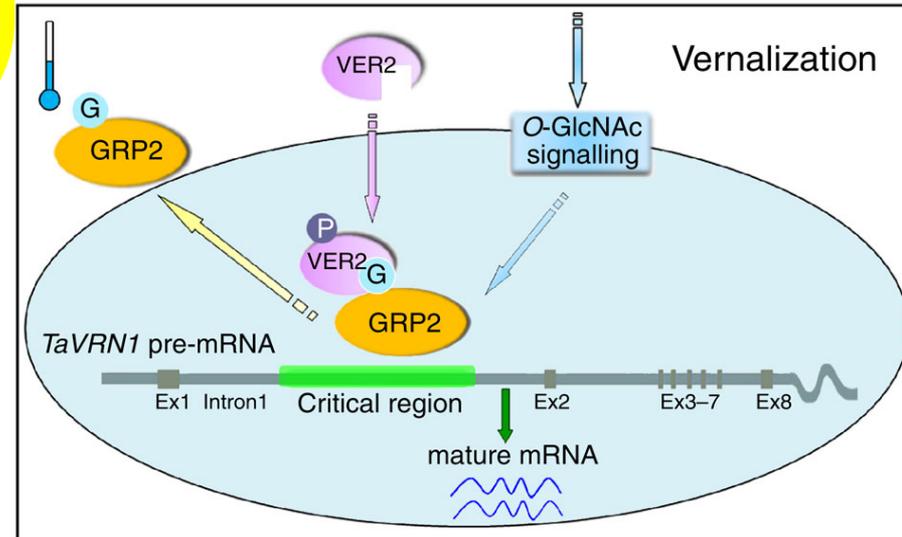
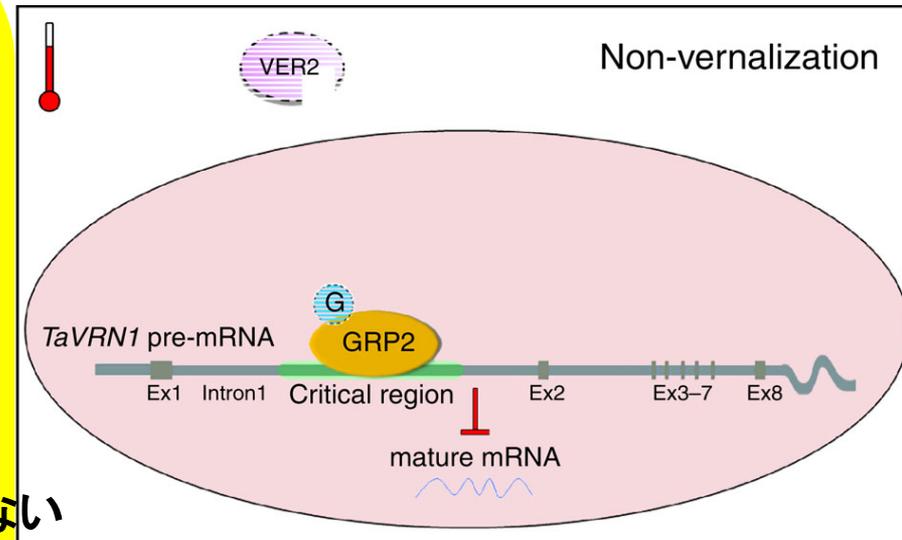
- *Vrn-1* のmRNAが合成され,
- 幼穂形成のスイッチが入る

*Vrn-D4* では,

2つのSNPsによりGRP2の結合低下

- *Vrn-D4* のmRNA合成
- 常温でも *Vrn-D4* 発現. 春播性.

## RIP-3はRNA結合タンパクGRP2の結合配列



# 本研究の結論 *Vrn-D4* の分布

## コムギ遺伝資源の解析

5AL配列の挿入, exon 4のSNP (A367C), CNV, *Vrn-A1* tandem duplication

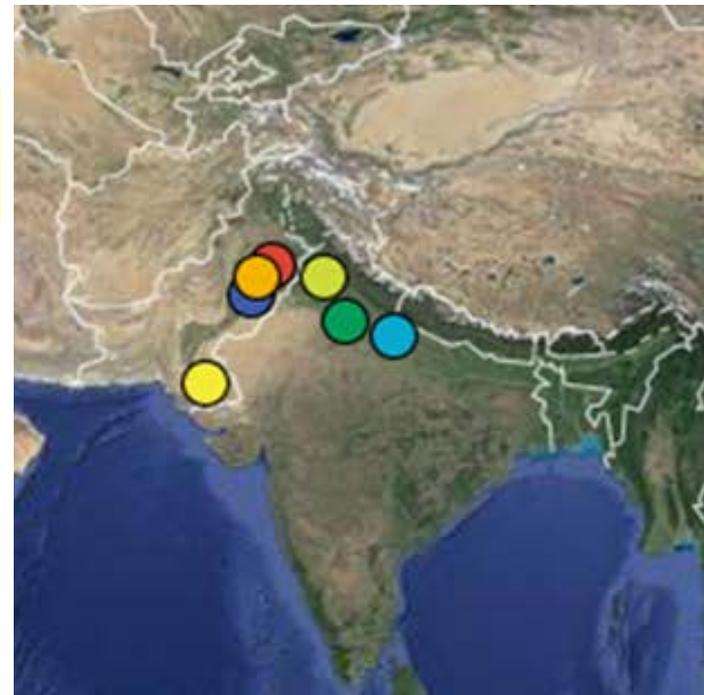
**パンコムギ**; Iwaki et al. (2001) により *Vrn-D4* 保有とされた春播型19系統  
について *Vrn-D4* 保有を確認. (***Vrn-1* 座の春播性遺伝子と併せもつ系統が多い**)  
内訳は, インド(5), ネパール(4), ブータン(2), パキスタン(3), アフガニスタン(1),  
トルコ(1), エジプト(3)

**インド矮性コムギ** (*T. sphaerococcum*); インド, パキスタンの23系統**すべてが**  
***Vrn-D4* を保有**. 春播型だが, ***Vrn-1* 座はすべて秋播性遺伝子**

インドの**パンジャブ**地方周辺に固有の6倍性コムギで,  
草丈が低く、穀粒が丸くて小さい. 古い時代にインド周  
辺において**突然変異によりパンコムギより分化した**.



インド矮性コムギ  
の採集地点



パンコムギ (左, Triple Dirk, 7.2mm) および  
インド矮性コムギ (右, KU-161, 5.7mm) の種子

# 本研究の結論 *T. sphaerococcum*の成立と温暖地適応

## コムギの温暖地適応と *Vrn-D4*

**パンコムギ**; インド周辺の春播型品種の一部が *Vrn-D4* を保有

多くが *Vrn-1* 座の春播性遺伝子ももつので, ***Vrn-D4* がなくとも温暖地適応可能**

**インド矮性コムギ** (*T. sphaerococcum*); すべての系統が春播型で, *Vrn-D4* を保有.

*Vrn-1* 座はすべて秋播性遺伝子. → ***Vrn-D4* により温暖地適応**



## *Vrn-D4* が誕生したのはパンコムギか, インド矮性コムギか?

インドの**パンジャブ地方周辺**に導入された**秋播性コムギ**,  
冬季温暖な低地では出穂しないか, 極端に晩生になる  
ため**定着できない**

そのような集団で**突然変異** (重複・挿入を含む)

***Vrn-D4* を獲得した株は冬季温暖な低地でも正常に出穂 → 定着**  
***s1* 座での突然変異も併発?** → 形態的に違うので, 区別され,  
固有のコムギとして分化し, *T. sphaerococcum*が成立

## パンコムギへの *Vrn-D4* の導入

*T. sphaerococcum* は6倍性コムギで, パンコムギとの雑種は簡単にできる  
自然交雑により, パンコムギに *Vrn-D4* が導入された



秋播型

春播型

# 見込まれる成果

## 基礎研究

ムギ類において知られている4種類の春播性遺伝子がすべて特定された

*Vrn-3*; シロイヌナズナ *FT* 遺伝子のオーソログ (同祖遺伝子), 機能も同じ

*Vrn-1*, *Vrn-4*; シロイヌナズナ *FUL/AP1* のオーソログ, 機能は異なる

*Vrn-2*; **ムギ類に固有**で, イネにもない

→ 4遺伝子間での相互作用解析 → **ムギ類に固有の春化要求性調節機構の解明**

## 応用研究

### *Vrn-D4* 遺伝子の育種利用

気候変動 (温暖化, 不安定化, 極端化) 下での安定生産には,  
**年によって変動する各地域の適期に出穂・収穫できるコムギ品種**の育成が不可欠

← **多様な出穂期遺伝子**を組み合わせたデザイン育種が必要

*Vrn-D4* は *Vrn-A1* のコピーであるが, **変異の入り方がユニーク**

→ **温暖地適応遺伝子のユニークなピース**として *Vrn-D4* 遺伝子利用の可能性