

# 栽培イネの成立に関与した遺伝子の同定と栽培化過程の解明

石川 亮 (神戸大学 大学院 農学研究科)  
r-ishika@port.kobe-u.ac.jp

人類の主要作物の1つである栽培イネ(*Oryza sativa*)は、熱帯アジアの野生イネ(*O. rufipogon*)から栽培化されたことが知られている。栽培化の過程では、農耕に都合の良い形質が選抜されることで現在の栽培イネが作り上げられてきた。本研究では、栽培イネと野生イネを交雑した研究材料を用いて、イネの栽培化に関わった重要な形質として穂の開帳性および種子脱粒性の喪失に焦点を当て、関与する遺伝子座の同定を行うと共にイネの栽培化過程の解明を試みた。

## はじめに

作物の栽培化とは、野生植物が人間の都合の良い性質を併せ持つとともに新たな生物種が成立していく過程でもある。栽培化は、それまで人類の主流であった狩猟・採集生活から農耕を定着させ、文明を高度に発展させることに寄与した。そのため栽培化の解明の研究は、農学、進化学、遺伝学、歴史学、考古学、文化人類学など広い学問分野からのアプローチによって、人間と植物の相互作用を通じてそれぞれの本質を究明する研究である。

世界の多くの人々の主食でもある栽培イネ(*Oryza sativa*)は、祖先野生種である熱帯アジアの野生イネ(*O. rufipogon*)から栽培化されたことが知られている<sup>1)</sup>。栽培イネと野生イネの形態を比較すると、種子脱粒性、種子休眠性、有芒性(種子上の突起物)、株ならびに穂の開帳性、繁殖様式、収量性などに関して大きな違いが見られる。イネの栽培化の歴史は1万年ほど前から始まったと推定されている。我々の祖先は収量向上や栽培に適した形質を、生物の進化に比べるとはるか短い期間で選抜・淘汰することにより野生イネの形態を劇的に変化させ、作物であるイネを作り上げてきた。さらにイネは近代育種によって、様々な改良が加えられコムギやトウモロコシと並び人類の発展に欠かせない食料としての地位を築いた。

## 穂の開帳性の喪失に関わった遺伝子座の同定

作物の栽培化において、最も注目される形質は、可食部の収量を上げる種子脱粒性の喪失であろう。イネにおいてこの変化に関わった遺伝子座が2006年に相次いで報告された。全ての栽培イネで変異型の対立遺伝子が保存されている *sh4* 座<sup>2)</sup>、日本や中国東北部、朝鮮半島で多く栽培されるジャポニカ型栽培イネの多くに変異型の対立遺伝子が保存されている *qSH1* 座<sup>3)</sup>である。これら2つの遺伝子座は効果が大きく、イネの栽培化に役割を果たしたと考えられていた。

イネの栽培化は、野生イネを対象として行われてきたものである。そこで、栽培イネ(*O. sativa* 日本晴)を野生イネ(*O. rufipogon* W630)で連続戻し交雑することによって、*qSH1* と *sh4* 座の日本晴の非脱粒性遺伝子を野生イネの遺伝的背景にそれぞれ導入した実験系統を作出し、変異の効果を調べた。当初は種子の落ちない野生イネができることを目論んでいたが、その予想は見事に外れ、強い脱粒性を示すことが判明した<sup>4)</sup>。この結果は、イネの栽培化を考える上で重要な疑問点を挙げた。種子脱粒性の喪失はこれら2つの遺伝子座の変異だけでは容易に達成されなかった可能性があり、脱粒性が失われる前に他に栽培化を促した形質があるのではないかと考えられた。

そこで着目した形質が穂の開帳性の喪失である<sup>5)</sup>。野生イネの穂は傘を開いたような形状をしているが、栽培イネは傘を閉じたような形状をしている(図1)。野生イネには種子の先端に芒(のげ)と呼ばれる細長い器官が存在する。この器官は微風や接触によって効率的に種子を飛散させることに機能している。穂の開帳性を支配する遺伝子座として *SPR3* がこれまでに同定されていた<sup>6)</sup>。そこで栽培イネ日本晴の *SPR3* 対立遺伝子を連続戻し交雑によって野生イネの遺伝背景に導入したところ、閉じた穂を持つ野生イネを再現することができた。これは、種子脱粒性の喪失に関わった *sh4* などの場合と異なり、1つの遺伝子座における変異が比較的簡単に形質変化に反映されることを示している。

この閉じた穂を持つ野生イネの系統を栽培すると、開いた穂を持つ系統に比べて成熟種子が穂に長く残ることが判明した<sup>5)</sup>。これは、下位に位置する種子の長い芒が、先に開花して成熟していく種子の自然脱粒を抑制し、穂に維持していたためである。さらに実験圃場における収穫実験からも穂が閉じることによって、収量性が向上することが確認された<sup>5)</sup>。

穂が閉じることで収量性が向上したが、それに加えて開花様式にも大きな変化が見られた。下位の種子の長い芒が上位の小穂を覆うことになり、長い雄ずいと雌ずいの外部への露出が抑えられ、同じ花の中の花粉で受粉が促進される(自殖)ことになった<sup>5)</sup>。自殖性は遺伝的に均一な農業形質が求められる作物にとって非常に重要な性質である。我々人類の祖先は、その日の食料を多く得るために収量の上がる閉じた穂を選抜したと考えられるが、作物として重要な自殖性も向上させるという一石二鳥の結果であったことまでは知らなかったであろう。

詳細な連鎖解析の結果、穂の開帳性を支配する *SPR3* 遺伝子座は、イネ第4染色体の長腕側の9.3kbの領域に存在することが分かった<sup>5)</sup>。この領域にはタンパク質をコードする遺伝子は座乗していなかったが、同じ染色体上の下流にイネの葉と葉舌の形態形成に関与する *OsLGI* 遺伝子が存在していた<sup>5,6)</sup>。原因とされた9.3kbの領域に加えて *OsLGI* 遺伝子を含む染色体断片を導入した形質転換実験から、9.3kbの領域は *OsLGI* の遺伝子発現を調節する部位であることが明らかになった<sup>5)</sup>。実際に穂の基部における *OsLGI* 遺伝子の発現を調べると、野生イネは栽培イネに比べて *OsLGI* の発現が上昇していた<sup>5)</sup>。我々の祖先は、*OsLGI* の発現が低下して穂が閉じた自然変異を持つ野生イネを選抜したと考えられた。

### 種子脱粒性の喪失に関わった遺伝子座の同定

閉じた穂によって、種子が穂に残り収量性が上昇した。しかしながら、種子基部に形成され、種子と枝梗を分離する離層は正常に機能している。イネの収量性を確実に向上させるためには、離層構造に欠損を持つ植物が選ばれる必要があった(図2)。前項で述べたように、イネの種子脱粒性の喪失に繋がった主要遺伝子座 *sh4* と *qSH1* における変異はそれぞれ単独で野生イ

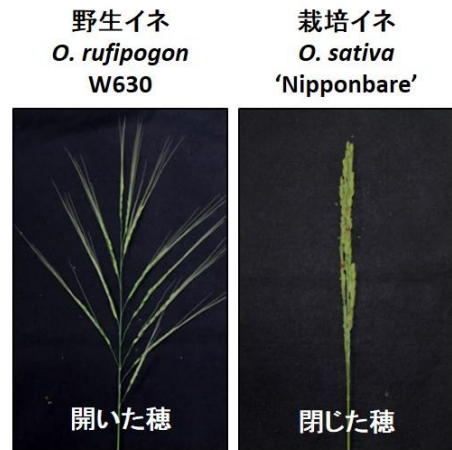


図1. 野生イネと栽培イネの穂形態の違い

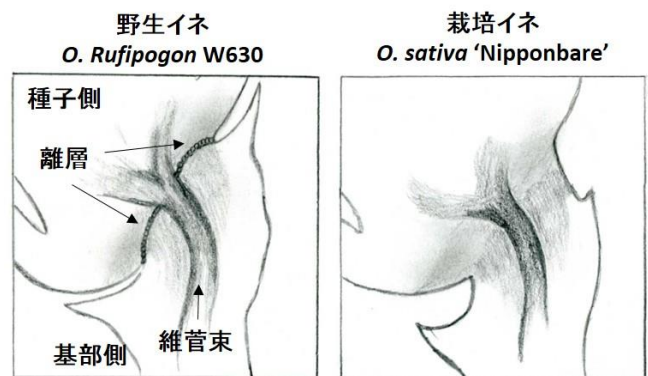


図2. 野生イネと栽培イネの種子脱粒性の原因となる離層の形成。栽培イネの日本晴では離層が完全に失われている(絵はDr. Hun氏による)。

ネの遺伝背景に導入しても完全脱粒性を示した<sup>4)</sup>。さらに *sh4* と *qSH1* 座における変異を共に野生イネに導入した系統においてもなお強い脱粒性が見られた<sup>7)</sup>。そこで、野生イネには、*sh4* や *qSH1* 座と共に種子脱粒性を促進する遺伝子座が存在すると考え、両遺伝子座において日本晴の対立遺伝子を持った系統を再び日本晴と交雑し、*sh4* と *qSH1* 座が日本晴の変異型の対立遺伝子で固定された F<sub>1</sub> 植物を得た。さらにこの F<sub>1</sub> 植物を自殖して得られた F<sub>2</sub> 分離集団を栽培すると、種子脱粒性に明瞭な分離が認められたことから、これら各系統の全ゲノムをカバーする分子マーカーの遺伝子型を調べ、脱粒程度との相関から関与する遺伝子座を探索した。その結果、イネ第3染色体に *qSH3* 遺伝子座を同定した<sup>7)</sup>。原因遺伝子の同定は今後の研究の進展が待たれる。*qSH3* 遺伝子座について日本晴由来の染色体断片を単独で導入した野生イネは、野生イネと同様に強い脱粒性を示したが、*sh4* と *qSH1* 座における変異と重複することで、脱粒性が大きく抑制されることがわかった<sup>7)</sup>。

ところで、*qSH1* 座における変異はジャポニカ型イネの多くで保存されているが、熱帯アジアで栽培されるインディカ型栽培イネは野生イネと同じく機能型の対立遺伝子を持っている。そこで、イネの脱粒性の喪失に *qSH3* 座における変異が関わっている可能性を考えて、野生イネの遺伝背景において *sh4* と *qSH3* 座に日本晴の対立遺伝子を挿入した実験系統を作出し、変異の相互作用について調べた。その結果、*sh4* と *qSH3* 座における変異が重複することで、維管束基部の離層形成が部分的に阻害され、種子と枝梗部分が接着することが判明した(図3)<sup>8)</sup>。部分的な脱粒性の抑制は、農耕に高度な器具が使用されるまでは都合が良かったと考えられる。このように、種子脱粒性の喪失は、収穫に用いられる農器具の発展と共に複数の遺伝子座における変異が段階的に選抜されたと推察された。

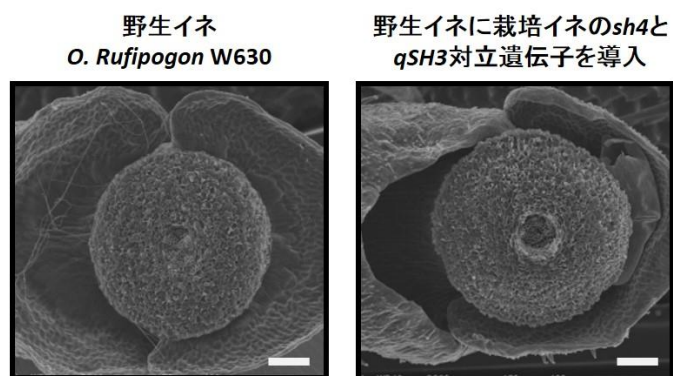


図3. 野生イネの遺伝背景において *sh4* と *qSH3* 座における栽培イネ対立遺伝子の相互作用は種子基部の離層形成を部分的に阻害する。野生イネならびに *sh4* と *qSH3* に栽培イネ対立遺伝子を導入した系統の離層組織の電子顕微鏡写真。 Bars = 100μm  
Inoue et al. (2015) Genes Genet Syst. 表紙写真より

### イネの栽培化過程の推定

イネのゲノムが解明されて 15 年以上になる。この間、イネの栽培化関連形質を支配する原因遺伝子の単離・同定が加速した<sup>1)</sup>。さらに、集団遺伝学的手法によるイネの栽培化起源地も議論されている。イネの栽培化過程を推定するには、形質変化に伴う変異の情報が非常に有益である。特に種子脱粒性の喪失には複数の遺伝子座における変異が集積したことで段階的に非脱粒性が確立された。遺伝学的研究から、ジャポニカ型イネの非脱粒性には *qSH1*、*qSH3*、*sh4* に加えて、さらなる遺伝子座の関与が示唆されている<sup>7)</sup>。また、インディカ型栽培イネの非脱粒性にも *qSH3* と *sh4* に加えて異なる新規な遺伝子座が関与している可能性がある<sup>8)</sup>。同様に、種子の先端に存在する芒の喪失にも複数の遺伝子座の関与が報告されている<sup>9)</sup>。これらの形質に関与する変異の情報は、イネの栽培化や伝搬を明らかにしていく上で非常に重要である。さらに、水田遺跡などに埋没したイネ遺物の DNA から栽培化形質の変異の有無などを知ることにより時間軸に沿った栽培化過程の追跡が可能になりつつある。これらのアプローチはイネの栽培化過程を推定していく上で今後、重要な研究になると思われる。

## おわりに

作物の栽培化における有用農業形質の選抜は、偶発的に野生植物に生じた変異を目にした我々の祖先によりなされてきた。この選抜は環境や偶然に左右され、必ずしも計画的・戦略的であったとは言えない。野生イネには選抜に漏れたがために栽培化に使われなかったが次世代の育種に有用な農業形質が多く潜在している。栽培化過程の解明は、人類の英知を垣間見ることであると共に、今後増え行く人口を養うための食糧増産に対して有益な戦略を示唆してくれると思われる。

## 謝辞

日本農学進歩賞の受賞にあたっては、神戸大学大学院農学研究科より推薦を頂きました。河端俊典研究科長には深く感謝申し上げます。本研究を行うにあたり神戸大学大学院農学研究科の石井尊生教授には研究の基盤形成、ならびに多くの御指導と御鞭撻を賜りました。この場を借りて心から御礼申し上げます。本受賞につながった研究成果の大半は、苦楽を共にした学生諸氏との共同研究によるものです。共に研究をできたことに感謝いたします。本研究は、神戸大学大学院農学研究科において日本学術振興会科学研究費補助金、二国間交流事業を受けて実施されました。

## 引用文献

- 1) Ishii T. and Ishikawa R.: Domestication loci controlling panicle shape, seed shattering and seed awning. Rice Genomics, Genetics and Breeding, Chapter 12, Springer Nature (2017).
- 2) Li C., Zhou A. and Sang T.: Rice domestication by reducing shattering. Science 311 1936-1939 (2006).
- 3) Konishi S., Izawa T., Lin S.Y., Eban K., Fukuta Y., Sasaki T. and Yano M.: An SNP caused loss of seed shattering during rice domestication. Science 312: 1392-1396 (2006).
- 4) Ishikawa R., Thanh P.T., Nimura N., Htun T.M., Yamasaki M. and Ishii T.: Allelic interaction at seed-shattering loci in the genetic backgrounds of wild and cultivated rice species. Genes Genet Syst. 85: 265-271 (2010).
- 5) Ishii T., Numaguchi K., Miura K., Yoshida K., Thanh P.T., Htun T.M., Yamasaki M., Komeda N., Matsumoto T., Terauchi R., Ishikawa R. and Ashikari M.: *OsLGI* regulates a closed panicle trait in domesticated rice. Nature Genetics 45: 462-465 (2013).
- 6) Lee J., Park J.J., Kim S.L., Yim J. and An G.: Mutations in the rice liguleless gene result in a complete loss of the auricle, ligule, and laminar joint. Plant Mol. Biol. 65: 487-499 (2007).
- 7) Htun T.M., Inoue C., Orn C., Ishii T. and Ishikawa R.: Effect of quantitative trait loci for seed shattering on abscission layer formation in Asian wild rice *Oryza rufipogon*. Breed Sci. 64: 199-205 (2014).
- 8) Inoue C., Htun T.M., Inoue K., Ikeda K., Ishii T. and Ishikawa R.: Inhibition of abscission layer formation caused by an interaction of two seed-shattering loci, *sh4* and *qSH3*, in rice. Genes Genet Syst. 90: 1-9 (2015).
- 9) Ishikawa R., Nishimura A., Htun T.M., Nishioka R., Oka Y., Tsujimura Y., Inoue C. and Ishii T.: Estimation of loci involved in non-shattering of seeds in early rice domestication. Genetica 145: 201-207 (2017).
- 10) Ikemoto M., Otsuka M., Thanh P.T., Phan P.D.T., Ishikawa R. and Ishii T.: Gene interaction at seed-awning loci in the genetic background of wild rice. Genes Genet Syst. 92: 21-26 (2016).