

『大麦や小麦は芒があって、何故イネは芒がないのか？』 ～イネが芒を失った理由の解明～

このたび、名古屋大学大学院生命農学研究科（研究科長：川北一人）博士課程3年の上原 奏子（うえはらかなこ）、同大学生物機能開発利用研究センター（センター長：中園幹生）の芦荻 基行（あしかりもとゆき）教授の研究グループは、イネの「芒（のぎ）」を制御する遺伝子の同定と機能解析に成功しました。また、オオムギやコムギには芒があるのに、何故イネには芒がないのか、その分子メカニズムの一端も明らかにしました。

芒とは、種子の先端に形成される突起状の構造物であり、長いものは十数 cm に達し、その表面には鋸歯状の細かい棘が形成されています。自然環境下では、鳥獣による食害から種子を保護する役割があり、また、細かい棘があるため動物の毛にからまって遠くへ種子を運搬させる役割があると言われていました。

このため、すべての野生イネでは種子先端に非常に長い芒が観察されますが、一方でほとんどの栽培イネではこの芒を保持していません。これは、農業を行う上で芒が形成されていると播種や収穫を煩雑にし、種子貯蔵の際の妨げになるとして栽培化の過程で選抜・除去されたからだと考えられています。

日本の山間部での稲作においては、イノシシの食害が問題となっています。現在、イノシシの食害防除に芒をもつ在来イネなどが利用され一定の効果が見えて来ます。今後イノシシなどによる農作物の鳥獣被害について、イネの芒の長さを遺伝子組み換えによらず交配のみで自由に調整し、鳥獣被害を防ぐ栽培にも期待ができます。

本研究成果は、米国アカデミー紀要である *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)* に平成 28 年 7 月 25 日（米国東部時間）付けで発表されます。

○ ポイント

- ・ イネの「芒（のぎ）」を制御する遺伝子の同定と機能解析に成功。
- ・ 原因遺伝子である *RAE2 (Regulator of Awn Elongation 2)* は新規の分泌型ペプチドであり、イネにおいて初めて同定された。
- ・ *RAE2* はアジアのイネの栽培化では機能喪失型が選抜されたが、アフリカのイネにおいては違う遺伝子が選抜されたことを示した。

1. 研究の背景

我々人類は穀物、野菜、果物などの農作物より多くのエネルギーを摂取しており、農作物は人類の生存と存続に絶対的に必要なものであります。人類にエネルギーを供給するこれらの作物（栽培種）はもともと地球上にあったわけではなく、野生種と呼ばれる植物を数千年～1万年かけて人類が改良してできたものです。野生種を栽培種に改良することを「栽培化」といいます。

例えば、私たちは毎日、甘くておいしい大きなトマトを食べていますが、大昔、このようにおいしいトマトはありませんでした。もともとは非常に小さくて、酸っぱく、色が悪くて、堅くて、おおよそ現在のトマトと似つかない野生のトマトを、長い年月をかけて、少しでも、大きく、甘く、おいしいトマトを選ぶという繰り返しを続けた結果、現在の大きくて甘いトマトができあがりました。このように、現在人類が利用している重要な作物は、野生種から「栽培化」を通して誕生しました。すなわち栽培化とは、野生の植物をより扱いやすく、より収量が高く安定的に採集でき、より食味のよいものへと改良していく取組みと言い換えることができます。

作物の中でも、イネ、コムギ、トウモロコシの3穀類は人間の摂取カロリーの約50%を供給しており、人類にとってもっとも重要な作物です。穀類もまた人類の手によって野生種から栽培種に栽培化されました。栽培化された形質はいくつもありますが、今回、我々は日本人の主食であるイネの「芒（のげ）」形質に着目し研究を進めました（図1）。

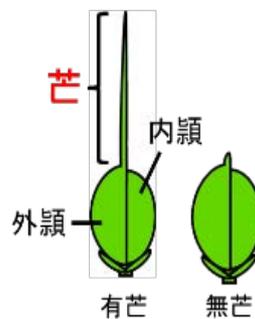


図1. イネの芒：外穎先端の突起状構造物

芒は、種子の先端に形成される突起状構造物で、長いものは十数cmに達し、その表面には鋸歯状の細かい棘が形成されるため、自然環境下では鳥獣による食害から種子を保護する役割、および動物の毛にからまって遠くに種子を運搬させる役割があると言われ、すべての野生イネでは種子先端に非常に長い芒が観察されます。しかし、ほとんどの栽培イネでは、この芒を保持していません。これは、芒は農業を行う上で、播種や収穫を煩雑にし、種子貯蔵の際の妨げになるとして栽培化の過程で選抜・除去されからだと考えられています。我々はイネがどうして芒を喪失したか遺伝子レベルで調べることにしました。

2. 研究の概要

芒遺伝子の同定

研究チーム（注1）はまず、栽培イネの染色体背景に野生種及び近縁種の染色体断片を置換した複数の系統群（染色体断片部分置換系統群 CSSLs: Chromosome Segment Substitution Lines）を用いて、芒の有無と遺伝子型を比較し、12本ある染色体のうち、第4、第8染色体の2つに芒形成の遺伝子があることを見いだしました。それぞれ、*Regulator of Awn Elongation 1 (RAE1)*、*RAE2*と命名し、今回、*RAE2* 遺伝子（*Os08g0485500*）を突き止めることに成功しました。芒のある野生イネの *RAE2* 遺伝子を栽培イネの1つであり芒の無い日本晴に導入したところ、芒が形成されました（図2）。また芒のある系統で *RAE2* 遺伝子の発現を抑制すると芒の長さが短くなりました。



図2. RAE2遺伝子の導入

遺伝子配列検索の結果、*RAE2*は *EPFL1*とよばれる分泌型ペプチドの一つであることが明らかになりました。分泌型ペプチドとは、N末端側に存在する分泌型シグナル配列をもち、小胞体やゴルジ体を経由して細胞外へ分泌される比較的短いペプチドのことを指します。この中には、様々な翻訳後修飾やプロテアーゼによる切断を受けて10アミノ酸程度となってから分泌されるものと（短鎖翻訳後修飾ペプチド）、分子内ジスルフィド結合の形成を経て比較的長鎖のまま分泌されるもの（システインリッチペプチド（CRP））の二種類に大別することができます。このうち *RAE2* は、システインリッチペプチド（CRP）に属していました。野生イネでは *RAE2* が正常に機能していますが、栽培イネで

は、この *RAE2* 遺伝子に突然変異が入り、機能が喪失していました（図3）。

これまで多くの植物の形態形成や細胞間情報伝達は、

サイトカイニンやオーキシンといった植物ホルモンによって制御されることが報告されてきましたが、近年、分泌型ペプチドを介した制御機構の存在が次々と明らかになってきています。今回、分泌型ペプチド *RAE2* がイネの芒形成に関与していることが明らかになりました。

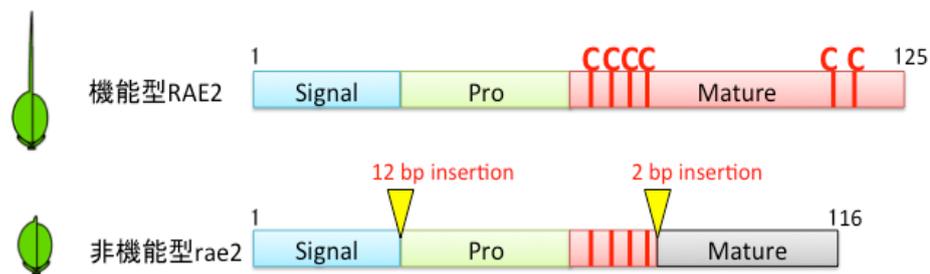


図3. RAE2への2塩基の挿入により、フレームシフトがおき、芒を作る機能を欠失。

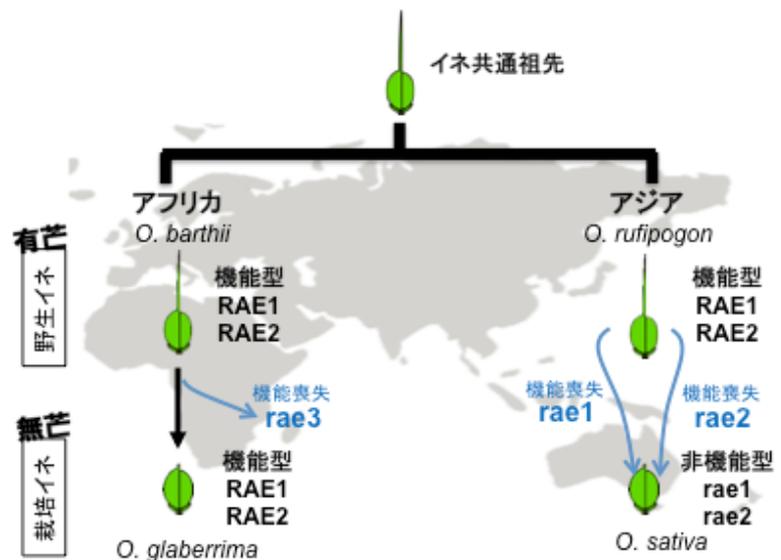
栽培化の過程での *RAE2* の選抜

イネは他の穀物とは異なり、単一起源では無く、アジアとアフリカという 2 ヶ所の栽培化が occurred。アジアでは野生種 *Oryza rufipogon* から *O. sativa* が、アフリカでは野生種 *O. barthii* から *O. glaberrima* が栽培化されましたが、両者とも栽培化の過程で芒を失っています。

アジアとアフリカの野生イネ、アジアとアフリカの栽培イネにおいて、*RAE2* 遺伝子の配列を比較してみると、アジアの栽培イネの多くは、*RAE2* 遺伝子に突然変異がはいていましたが、アフリカの栽培イネにはこの遺伝子に突然変異がありませんでした。この結果から、アフリカの栽培イネでは、これまでに同定された *RAE1*、*RAE2* とは異なる遺伝子 *RAE3* (未同定) が機能喪失していることが遺伝学的に証明されました。

これまで、アフリカとアジアにおけるイネの栽培過程では様々な共通した形質が選抜されてきました。例えば、白い種皮色の獲得、種子が穂から自然落下する脱粒性の喪失、収穫を容易にするための垂直な草型などです。これらの形質は *O. sativa* と *O. glaberrima* の 2 種で同一の遺伝子に異なる変異が occur、それぞれ同じ表現型になったことが知られています。しかし一方これまで、アフリカとアジアにおけるイネの栽培過程で同じ形質が誕生したにもかかわらず、違う遺伝子の選抜が原因だった例は見つかっていませんでした。本研究は、地理的に離れた 2 つの地域で栽培化された種において、芒を喪失するという同じ表現型を、異なる遺伝子が、すなわちアジアでは *RAE1* と *RAE2* が、アフリカでは *RAE3* を喪失したことによって無芒化されたことを示した、初の例となりました (図 4)。

本研究成果は、2016 年 7 月 25 日 (米国東部時間) 米国科学アカデミー紀要 (PNAS) に掲載されます。



論文に関する情報

タイトル : Loss of function at RAE2, a novel EPFL, is required for awnlessness in cultivated Asian rice.

著者名 : Kanako Bessho- Uehara, Diane R. Wang, Tomoyuki Furuta, Anzu Minami, Keisuke Nagai, Rico Gamuyao, Kenji Asano, Rosalyn B. Angeles-Shim, Yoshihiro Shimizu, Madoka Ayano, Norio Komeda, Kazuyuki Doi, Kotaro Miura, Yosuke Toda, Toshinori Kinoshita, Satohiro Okuda, Tetsuya Higashiyama, Mika Nomoto, Yasuomi Tada, Hidefumi Shinohara, Yoshikatsu Matsubayashi, Anthony Greenberg, Jianzhong Wu, Hideshi Yasui, Atsushi Yoshimura, Hitoshi Mori, Susan R. McCouch & Motoyuki Ashikari

研究チーム :

名古屋大学・生物機能開発利用研究センター（上原奏子、芦荻基行、古田智敬、南杏鶴、永井啓祐、Rico Gamuyao、米田典央、Rosalyn B. Angeles-Shim、清水義弘、綾野まどか）

名古屋大学・生命農学研究科（森仁志、土井一行）

名古屋大学・生命理学研究科（東山哲也、木下俊則、松林嘉克、多田安臣、奥田哲弘、戸田洋介、篠原秀文、野元美佳）

福井県立大学（三浦孝太郎）

北海道農業研究所（浅野賢治）

農業生物資源研究所（呉健忠）

九州大学（吉村淳、安井秀）

コーネル大学（Diane R. Wang、Anthony Greenberg、Susan R. McCouch）

掲載雑誌 : Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)