

イネ節間伸長による洪水耐性の分子機構の解明

永井啓祐（名古屋大学 生物機能開発利用研究センター）

nagai.k@nuagr1.agr.nagoya-u.ac.jp

イネは湛水環境でも栽培が可能であるが、完全に冠水するような洪水環境では呼吸ができず溺死してしまう。しかし浮イネと呼ばれるイネは、洪水時に節間を伸長させ葉を水面上に出し続けることで長期の洪水環境でも生育が可能である。これまでに私は浮イネの洪水依存的な節間伸長に関する研究において、節間伸長を制御する複数の原因遺伝子を同定し、その分子メカニズムを明らかにするとともに、節間伸長による洪水耐性イネの作出に取り組んできた。本講演ではこれらの研究概要をご紹介します。

はじめに

全ての生命にとって水は生存のために必要不可欠である。移動することのできない植物にとって水辺に生息することは、生存に必要な水の摂取を容易にする一方、長雨などによって洪水が発生すると溺死するというリスクを負うこととなる。東南アジアのモンスーン地帯では雨季になると水位が数メートルにも及ぶ洪水が毎年発生する。このような環境では一般的な水田イネは酸素不足により生存できないのに対して、浮イネと呼ばれるイネは水位の上昇に応じた茎（節間）伸長を行い、葉を水面上に出して呼吸や光合成を維持することで洪水という過酷な環境にも適応している（図1）。この浮イネが持つ節間伸長機

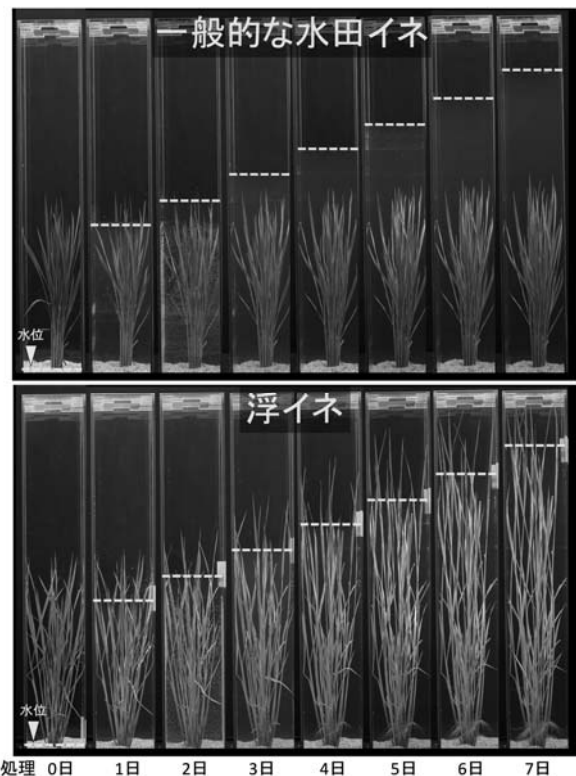


図1. 洪水環境下における一般的なイネと浮イネ

構を解明し、イネ育種に応用することは、今後、気候変動にともない多発すると予想される洪水による作物被害に対しての対抗策の一つになりうると考えられる。

浮イネ節間伸長の生理学および遺伝学的解析

これまでの浮イネを用いた生理学的研究によって、洪水環境下の浮イネでは体内の酸素レベルが低下し、これに伴いエチレンが蓄積することで節間伸長が引き起こされることが明らかとなっていた。さらに、体内に蓄積したエチレンが、節間伸長を負に制御する植物ホルモンであるアブシジン酸(ABA)の生合成量を低下させる一方、ABA と拮抗的に作用するジベレ

リン(GA)の生合成量を増加させることで節間伸長を促進することが明らかにされてきた^{1,2}。しかし、これまでに浮イネの節間伸長を制御する原因遺伝子の同定を行った研究がなかったため、我々の研究グループでは浮イネにおける節間伸長を制御する遺伝子の同定を目的とした QTL 解析を行なった^{3,4}。その結果、深水環境下において伸長した節間の長さの総和である総節間長 (TIL: Total Internode Length) を制御する *qTIL1* と *qTIL12* をそれぞれ第 1、第 12 染色体に検出し、早期節間伸長の指標である最低伸長節間 (LEI: Lowest Elongated Internode) を制御する *qLEI3* と *qLEI12* をそれぞれ第 3、第 12 染色体に検出した(図 2)。興味深いことに、独立した研究グループによって行われた同様の解析においても第 1、第 3、第 12 染色体に共通して QTL が検出された⁵⁻⁷(図 2)。以上の結果から浮イネの節間伸長においてこれらの QTL が極めて重要な役割を果たしていることが示唆された。

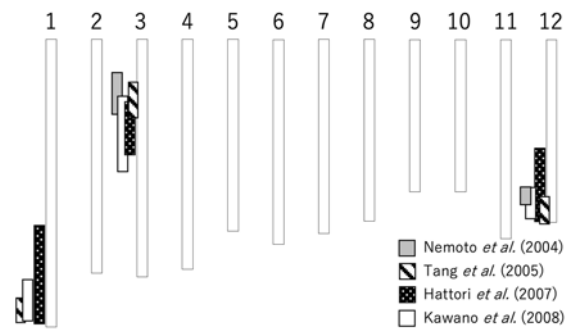


図 2. 浮イネの節間伸長を制御する QTL

浮イネの節間伸長を制御する QTL の原因遺伝子の同定

我々はまず節間伸長に対して最も効果の大きい *qTIL12* に関してポジショナルクローニング法によって原因遺伝子の探索を進めた結果、AP2/ERF ドメインを含んだ ERF ファミリーに属する 2 つの遺伝子、*SNORKEL1 (SK1)* と *SNORKEL2 (SK2)* を同定した⁸。*SK1* および *SK2* は深水環境下およびエチレン投与によって遺伝子発現が顕著に誘導され、また一般的な水田イネの中でこれらの遺伝子を過剰発現させた植物は節間伸長を促進したことから、*SK1* および *SK2* はエチレンに応答した節間伸長を制御しているものと考えられた。また、エチレンシグナル伝達経路において鍵となる転写因子 *OseIL1 (Oryza sativa EIN3-LIKE 1)* が *SK1* および *SK2* のプロモーター配列に結合することをゲルシフトアッセイによって証明した。以前からエチレンが浮イネの節間伸長において重要な役割を果たしていることが報告されていたが、本研究によってはじめてその分子実体の一部を明らかにすることができた(図 3)。その後、*qTIL1* の原因遺伝子として、GA の生合成酵素をコードする遺伝子のひとつである *GIBBERELLIN 20 OXIDASE 2 (GA20OX2)* を同定した⁹。浮イネ品種 C9285 と一般的な水田イネ T65 の *GA20OX2* のアミノ酸配列を比較したところ、一般的な水田イネの *GA20OX2* の 100 番目と 240 番目のアミノ酸が E (グルタミン酸) と Q (グルタミン) であるのに対し(EQ 型)、浮イネの *GA20OX2* では G (グリシン) と R (アルギニン) になっていた (GR 型)。これらのタンパク質の酵素活性を比較したところ一般的なイネの EQ 型 *GA20OX2* に比べて、浮イネ型の GR 型 *GA20OX2* の方が酵素活性が高いことを明らかにした。実際、内生 GA 量を測定したところ、一般的な水田イネと比較して浮イネの方が GA を高蓄積していた。さらに、*GA20OX2* の遺伝子発現量の比較を行ったところ、浮イネでは深水環境およびエチレン処理によって *GA20OX2* の発現が上昇した。そこで前述したエチレン情報伝達における鍵転写因子

である OsEIL1 を用いた *GA20OX2* 遺伝子のプロモーター解析を行なったところ、OsEIL1 が *GA20OX2* プロモーターに結合することで遺伝子発現を誘導していることが示唆された。以上の結果は浮イネではエチレン情報が GA 生合成へ伝達されるといった、エチレンから GA への植物ホルモン間の分子シグナルリレーの存在を明らかにした(図 3)。さらに、*qLEI3* に関してポジショナルクローニングを行なった結果、節間における GA の感受性を向上させることによって節間伸長を誘導する、機能未知のタンパク質をコードする遺伝子 *ACCELERATOR OF INTERNODE ELONGATION1 (ACE1)* を同定した¹⁰。また、*qLEI12* に関するポジショナルクローニングを進めた結果、ACE1 とは対照的に GA の感受性を抑制することで節間伸長を負に制御する、C₂H₂ 型 zinc-finger 転写因子をコードする遺伝子

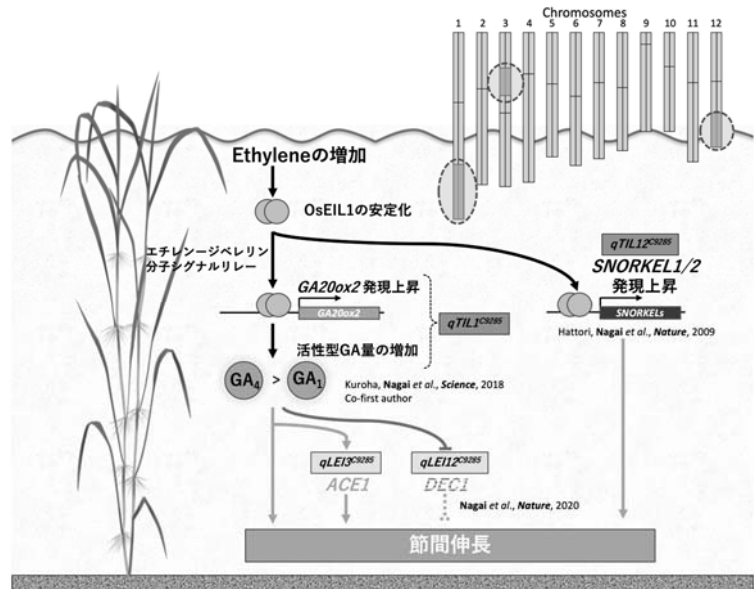


図 3. 浮イネの節間伸長の分子メカニズム

DECELERATOR OF INTERNODE ELONGATION1 (DECI) を同定した¹⁰。これらの遺伝子は浮イネの節間伸長において GA の応答性に拮抗的に関与しており、これらの遺伝子発現のバランスによって節間伸長が制御されていることを明らかにした (図 3)。

洪水耐性イネの作出への応用

私はこれまでに浮イネの節間伸長を制御する遺伝子の同定を行ってきたが、これらの遺伝子が洪水耐性作物の作出において育種的应用が可能であるかの検証を行った。戻し交雑法と DNA マーカー選抜法によって 3 か所の浮イネ QTL を一般的なイネに導入した遺伝子集積系統 NIL1+3+12 を 3 ヶ月間洪水環境で生育させた後に節間長と収量性の測定を行った。その結果、親系統である T65 (一般的な水田イネ) は 3 ヶ月間の人工的な洪水環境下において、溺死したのに対して、遺伝子集積系統では節間伸長によって洪水による溺死を回避しており、さらに種子を収穫することが可能であった。これらの結果は、これら 3 か所の QTL は節間伸長による洪水環境への適応に重要な役割を果たしており、これらの遺伝子を組み合わせることで、洪水耐性を獲得したイネを育種できる可能性を示した。

おわりに

20 世紀後半からの地球温暖化の進行に伴い、近年では世界各地で洪水による農作物への被害が多発している。このような現状の中、浮イネの節間伸長を制御する分子機構を明らかに

することは、イネの茎伸長の分子メカニズムの解明という生物学的視点のみならず、洪水耐性イネを育種するうえでも重要であると考え。さらに、将来的にはイネのみならずイネ科作物の洪水耐性育種において、これらの知見を組み合わせることで新たな育種が可能になると期待している。

謝辞

日本農学進歩賞の受賞にあたっては、名古屋大学生命農学研究科より推薦をいただきました。中園研究科長をはじめ推薦していただいた方々に御礼申し上げます。本研究は名古屋大学・芦荻基行教授のご指導のもと遂行して参りました。また、研究を進める上で多くの共同研究者の方々、学生、技術補助員の方々にご協力いただきました。心より感謝申し上げます。

引用文献

1. Hoffmann-Benning, S. & Kende, H. On the role of abscisic acid and gibberellin in the regulation of growth in rice. *Plant Physiol.* **99**, 1156–1161 (1992).
2. Kende, H., Van Knaap, E. Der & Cho, H. T. Deepwater rice: A model plant to study stem elongation. *Plant Physiol.* **118**, 1105–1110 (1998).
3. Hattori, Y. *et al.* A major QTL confers rapid internode elongation in response to water rise in deepwater rice. *Breed. Sci.* **57**, 305–314 (2007).
4. Hattori, Y. *et al.* Mapping of three QTLs that regulate internode elongation in deepwater rice. *Breed. Sci.* **58**, 39–46 (2008).
5. Nemoto, K., Ukai, Y., Tang, D.-Q., Kasai, Y. & Morita, M. Inheritance of early elongation ability in floating rice revealed by diallel and QTL analyses. *Theor. Appl. Genet.* **109**, 42–47 (2004).
6. Tang, D.-Q., Kasai, Y., Miyamoto, N., Ukai, Y. & Nemoto, K. Comparison of QTLs for Early Elongation Ability between Two Floating Rice Cultivars with a Different Phylogenetic Origin. *Breed. Sci.* **55**, 1–5 (2005).
7. Kawano, R., Doi, K., Yasui, H., Mochizuki, T. & Yoshimura, A. Mapping of QTLs for floating ability in rice. *Breed. Sci.* **58**, 47–53 (2008).
8. Hattori, Y. *et al.* The ethylene response factors SNORKEL1 and SNORKEL2 allow rice to adapt to deep water. *Nature* **460**, 1026–30 (2009).
9. Kuroha, T. *et al.* Ethylene-gibberellin signaling underlies adaptation of rice to periodic flooding. *Science* **186**, 181–186 (2018).
10. Nagai, K. *et al.* Antagonistic regulation of the gibberellic acid response during stem growth in rice. *Nature* **584**, 109–114 (2020).