植物生物学

Genetics of high-rise rice

浮イネの洪水回避遺伝子

Laurentius A. C. J. Voesenek and Julia Bailey-Serres

Nature Vol. 460(959-960)/20 August 2009

浮イネは、水田が冠水すると、茎を上に伸ばして生き残る。冠水に対するイネの応答の遺伝的背景を知ることは、稲作の生産性の向上に役立つだろう。

浮イネは、その名にたがわず、深さ 4 メートルものゆっくりした水位上昇に応じて生長する品種のイネだ。このほど名古屋大学の服部洋子ら[1]が、*Nature* 2009 年 8 月 20 日号の 1026 ページで、この脅威の伸長応答に寄与している 2 つの遺伝子、*SNORKEL1* と *SNORKEL2* を同定したと発表した。

コメ、つまりイネ（*Oryza sativa*）の種子は、全世界で数十億人もの食糧となっている。1 ヘクタール当たりの収量は 1960 年代から 2 倍以上に伸びているが、2050 年までに予測される必要量を満たすには、さらに倍増させなければならないと考えられている[2,3]。アジアの稲作地の 30% 以上、アフリカの稲作地の 40% 以上では、低地水田（水深 15 ～ 50 センチメートル）または深水水田（水深 50 センチメートル超）で耕作が行われている。しかし、天水田では水深を制御できないことが深刻な問題となる場合がある。水田耕作地は、イネの生長期に水位がどんどん上昇して数メートルに達するような地域もあれば、突発的な洪水により数日から数週間にわたってイネが完全に冠水する地域もある。そして高収量のイネ品種は、そのどちらの環境でも生育することができない。そのため、洪水の多い地域の中には古来の土着品種を栽培しているところがあり、そうした品種には、冠水の誘発で 1 日当たり 25 センチメートルも伸長するという驚くべき能力をもっていたり、15 日間の冠水に耐えることができたりするものがある。しかし、一般に、こうした冠水に強いイネの収量は、高収量品種の 5 分の 1 程度しかない。

服部ら[1]は、染色体上で浮イネの冠水誘導性の茎の伸長を調節している部分を 3 か所特定した。そして、交配により高収量のイネ（ジャポニカ種）にその領域を導入すると、部分的な冠水に応答して伸長する能力を獲得した。服部らは、深水応答の 30% に関与する 12 番染色体の 1 区画に着目し、水面下で茎の伸長を刺激する 2 つの遺伝子、*SNORKEL1* と *SNORKEL2* を同定した。どちらの遺伝子もエチレン応答性転写因子（ERF）ファミリーに属しており、冠水した茎で大量に発現する。この 2 つの *SNORKEL* 遺伝子は、ジャポニカ種や、栽培種の 2 つある祖先の 1 つである野生種 *Oryza nivara* など、深水伸長応答を示さないイネには存在しないか、あるいは存在しても機能していない。ところが、もう一方の祖先である野生種 *Oryza rufipogon* には、機能性の *SNORKEL* 遺伝子をもった深水伸長を示す集団が存在する。このことから、*SNORKEL* 遺伝子座は *Oryza rufipogon* に由来すると考えられる。

冠水は、細胞の揮発性ホルモン「エチレン」の増加を促進することによって茎と葉の伸長を引き起こす。エチレンは、アブシジン酸という植物ホルモンを抑制し、それに続いてジベレリン酸の合成とそれに対する応答を促進する[4,5]（図 1）。ジベレリン酸とタンパク質受容体との相互作用は、一般に細胞の伸長を制限する DELLA 転写因子の分解を誘導する。服部ら[1]は、主として空気中よりも水中でガスの拡散が遅いことにより、冠水した器官でエチレン[4]が蓄積し、*SNORKEL1* と *SNORKEL2* を活性化させていることを発見した。この 2 つの *SNORKEL* 遺伝子の作用は、エチレンの下流、ジベレリン酸の上流で機能していると考えられる（図 1a）。ただし、服部ら[1]が浮イネの冠水組織で観察したような生物活性をもつジベレリン酸の大幅な増加が、*SNORKEL* によるものなのかどうかを確認するには、さらに研究を進める必要がある。

SNORKEL 遺伝子座は、ERF をコードした、水面下の生長を調節するイネの多重遺伝子領域としては、2 番目に同定されたものだ。最初に見つかったのは第 9 染色体上にある *SUBMERGENCE-1*（*SUB1*）遺伝子領域で、完全な冠水への応答を規定する ERF を 2 ～ 3 個コードしている（SUB1A、SUB1B、SUB1C）[6]。*SUB1* は、2 週間を超える冠水にも耐

© 2009 NPG Nature Asia-Pacific. All rights reserved

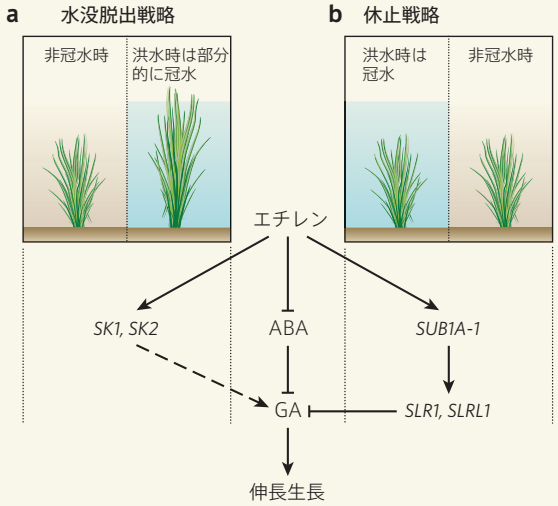

図1 エチレンとイネの冠水耐性戦略
茎と葉の細胞の伸長は、ジベレリン酸（GA）というホルモンによる正の調節を受けている。通常の状態では、アブシジン酸（ABA）という別のホルモンがGAの活性を阻害している。植物体が冠水すると、エチレンというガス状の植物ホルモンの拡散速度が、水中では低いために蓄積する。これがABAの分解を促進し、GAの産生やGAへの応答性を増大させ、最終的に細胞の伸長を刺激する。**(a)** 浮イネ品種の水没脱出戦略では、水面の上まで茎が高速で伸長する。この場合、2つのエチレン調節性遺伝子*SNORKEL1*と*SNORKEL2*（*SK1*、*SK2*）がコードする転写因子によって、伸長生長と、おそらくはGAの蓄積または作用が刺激される（破線矢印）[1]。**(b)** 冠水耐性品種の休止戦略では、一過性の冠水の条件下で茎の伸長を抑制し、炭水化物を節約・温存することによって生存率を高める。この場合、生長阻害遺伝子*SLENDER RICE-1*（*SLR1*）および*SLR LIKE-1*（*SLRL1*）に対する*SUBMERGENCE*遺伝子（*SUB1A-1*）のエチレン誘導性作用によって、GAのシグナル伝達、ひいては伸長が阻害される。

えられる在来種から発見された。冠水した浮イネにみられる茎の急速な伸長とは異なり、*SUB1A-1*遺伝子をもつ系統は、エチレンが活性化する伸長生長を抑制することによって冠水のストレスを乗り切る（図1b）。そうすることで、水が引いた後の再生長に必要な貴重な炭水化物を温存できるのだ[6,7]。これは、冠水した茎の中で、DELLAタンパク質（SLENDER RICE-1；SLR1）とそれに近縁の非DELLAタンパク質（SLR LIKE-1；SLRL1）の減少を最小化することによって行われている[8]。こうしてエチレンは、驚いたことに、水面下の伸長の促進（SNORKEL）と抑制（SUB1）という正反対の結果を引き起こすことができるのだ。

冠水が誘導する急速な茎の伸長は、洪水の多い生態系で生長する一部の野生植物の特徴でもある。通気組織（迅速なガス拡散のためのスノーケルに似た管）の存在[9]など、ほかの形質とあいまって、冠水時の水面下の伸長は、河川の氾濫地域やそれと類似した環境における植物種の分布や種類を規定している。野生植物でも、水面下の急速な生長は、エチレンとジベレリン酸との相互作用による調節を受けており、細胞壁を弛緩させるエクスパンシンのような下流の標的タンパク質も一翼を担っている[4]。このような冠水が誘導する伸長は、長期にわたって浅く水没する場所で生育する植物にみられる。一方、一時的に深く水没する場所にみられる種は、休止戦略を採ったイネのように、冠水時の茎の伸長を制限する[4]。

こうした冠水時に茎の生長を休止する湿地の種でも、冠水した組織ではエチレンを蓄積し、非冠水条件ではジベレリン酸に応答することができる[4]。このことは、エチレンが促進する茎の伸長と、その結果生じた多くの湿地植物の生態学的分布とが、エチレン依存的にジベレリン酸の産生と応答を制御する因子によって調節されていることを示唆している。我々は、あらゆる種の植物が、SNORKELやSUB1といったERFに近縁の転写因子によって冠水応答を調節し、洪水の多い環境で生き延びているのではないかと推測している。ERFの発現とそのタイミング、機能、そして組織特異性は、自然選択のターゲットとなっている可能性があり、また、さまざまな種でさまざまな量のエチレンが媒介する極めて多様な生長応答を規定しているのかもしれない[10]。

服部らによる深水条件での伸長を制御する遺伝子の同定[1]には、実用的に大きな意義がある。高収量品種に高速伸長形質を導入することにより、深く冠水しやすい地域のイネの収穫量を増大させる手段が得られるのだ。これは、一過性の洪水に見舞われる地域において強い冠水耐性をもつ*SUB1*イネの品種開発の成功に一役買うだろう[6]。イネを深水条件で栽培した場合、通常、イネは高速で伸長する水面下の器官に炭素を振り分けなければならず、また、水が引けば背が高すぎるために実の重みで倒れてしまうので、水深が浅い水田ほどの収量が得られない。しかし、先進的な育種戦略によって高収量品種に*SNORKEL*と*SUB1*が導入されれば、河川に近い水田で生産されるコメの品質と収量は向上するだろう。
（小林盛方 訳）■

Laurentius A. C. J. Voesenek、ユトレヒト大学環境生物学研究所（オランダ）
Julia Bailey-Serres、カリフォルニア大学リバーサイド校植物細胞生物学センター（米国）

1. Hattori, Y. *et al. Nature* **460**, 1026–1030 (2009).
2. Khush, G. S. *Nature Rev. Genet.* **2**, 815–822 (2001).
3. Food and Agriculture Organization of the United Nations. *The State of Food and Agriculture 2008. Biofuels: Prospects, Risks and Opportunities* (FAO, 2008).
4. Bailey-Serres, J. & Voesenek, L. A. C. *J. Annu. Rev. Plant Biol.* **59**, 313–339 (2008).
5. Kende, H., van der Knaap, E. & Cho, H.-T. *Plant Physiol.* **118**, 1105–1110 (1998).
6. Xu, K. *et al. Nature* **442**, 705–708 (2006).
7. Fukao, T. *et al. Plant Cell* **18**, 2021–2034 (2006).
8. Fukao, T. & Bailey-Serres, J. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **105**, 16814–16819 (2008).
9. Colmer, T. D. *Plant Cell Environ.* **26**, 17–36 (2003).
10. Pierik, R. *et al. Trends Plant Sci.* **11**, 176–183 (2006).

© 2009 NPG Nature Asia-Pacific. All rights reserved