

遺伝子の変化から見たイネの起源

誌名	日本醸造協会誌 = Journal of the Brewing Society of Japan
ISSN	09147314
著者名	井澤,毅
発行元	日本醸造協会
巻/号	112巻1号
掲載ページ	p. 15-21
発行年月	2017年1月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



遺伝子の変化から見たイネの起源

これまでに多くの諸説が発表されている我が国の栽培イネの起源について、最新のゲノム情報と脱粒性などの「栽培化」により選抜された変異情報を結び付けて展開していただいた。日本の温帯ジャポニカ誕生への進化の流れをわかりやすく解説していただいている。

井 澤 毅

1. はじめに

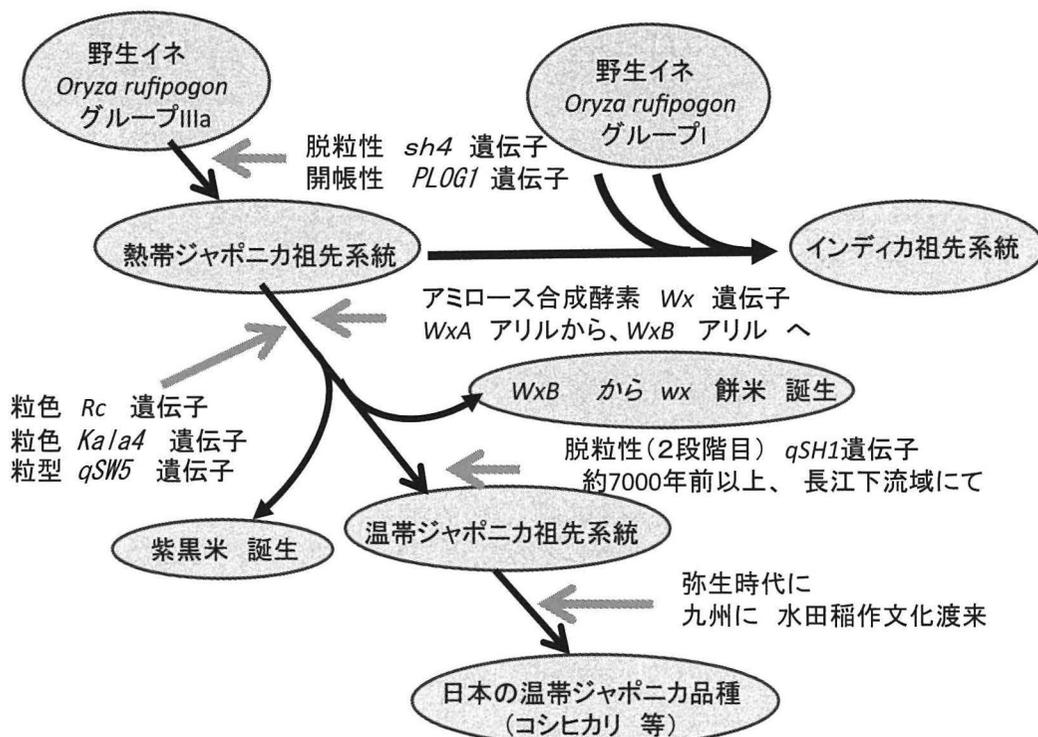
本解説では、イネの起源に関する最近の知見を総括するが、それに関するエピソードの紹介から始めたいと思う。つい先日のことであるが、突然、NHKの某様から電話をいただいた。なんでも、最近、彼らが制作した番組の内容に、視聴者から問い合わせがあり、イネの起源に関して、小生が論文発表した内容と異なるのではとの指摘であったので、確認させていただきたいとのことであった。その視聴者からの指摘内容は、小生らが既に発表した論文で、水田稲作が朝鮮半島から日本に伝来したという仮説は否定されたというものであったそうである。全くの寝耳に水の話で、かなり、驚いたのだが、いろいろと説明を聞くうちに、もしかして？という「図」に思い当たった。もう、8年ほど前になるが、東南アジアや中国や日本のイネ在来種の作物としてのイネの起源にかかわる遺伝子配列を調べて、論文を発表した。その中で、アジア地図に、円弧の矢印を書き込んで、東南アジアから、中国を経て、日本へ、矢印の方向に、イネの起源に関する遺伝子の変化が蓄積していることを示す図を掲載したことがあった。その際は、朝鮮半島の在来種は一切解析していないので、我々の成果からは、日本のイネが朝鮮半島のイネと関連が深いかどうかは議論できないし、どこにも朝鮮半島のことは記述していないのであるが、アジアの地図の上に書いた矢印が朝鮮半島をかすっていなかったため、誤解を与えたようなのである。多分、問い合わせをした視聴者の方にとっては自分が信じる説に近

い「矢印」であったのだと推察できる。できることなら、我々が書いた論文を読んだ上で、NHKに問い合わせをしていただきたかったが、このエピソードで、改めて、多くの日本人がイネの起源に興味を持っていることを痛感させられた。また、人によって、関心のあるポイントが微妙に異なっていることにも驚いた。

そこで、ここでは、まず、イネの起源の定義について再考することから始めようと思う。イネは作物であり、この解説では、生物としての起源ではなく、作物としてのイネの起源を扱う。つまり、野外に自生する野生種から、古代の人が、栽培し、収穫をする栽培種に変化したイベントである、専門用語でいうところの、「栽培化」を扱う。そうなると、答えるべき質問は、非常に明確で、いつ、どこで、どんなふう、イネの栽培化が起こったのか、まさに、これらのことに関する知見がイネの起源を知ることになる。一方で、上記の例にあるように、我々、日本人にとっては、日本にいつ稲作が渡来したのかも、イネの起源に関する重要な知見のひとつである。つまり、広義でいえば、イネの起源は、ある瞬間のイベントを指すと考えるより、イネという作物が誕生した過程に関する知見である。また、イネという作物が持つ多様性にも注意が必要である。我々日本人が普通に食べているおコメは、温帯ジャポニカ種と呼ばれるイネ亜種に属する品種からの収穫物であり、一方で、世界で栽培されているイネの95%以上はインディカ種というイネ亜種に属する品種である（F1品種を除外して）。つまり、こういったイネ品種・系統の多様性がいかに生まれたかもイネの

Understanding of Rice Domestication Process based on DNA Changes in Domestication-trait Genes.

Takeshi IZAWA (*Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo*)



第1図 イネの栽培化過程と栽培化関連遺伝子の変化

第1表 イネの栽培化で変化した主な遺伝子

栽培化過程で変化した形質	原因となる遺伝子	文献	遺伝子の機能	選抜の状況
易脱粒性から難脱粒性へ	<i>sh4</i>	7)	転写因子	部分離層へ、すべての品種に、遺伝子移入。
開帳性から直立性へ	<i>qSH1</i>	8)	転写因子	離層無しへ、温帯ジャポニカで。
細粒から太粒へ	<i>PLOG1</i>	10, 11)	不明	直立性草型へ、すべての品種に。
赤米から白米・黒米へ	<i>Rc</i> <i>Kala4</i>	4, 5) 6)	転写因子 転写因子	白米の原因変異 遺伝子移入による伝播も。 紫黒米の原因変異 遺伝子移入による伝播も。
高アミロース（低粘度）から低アミロース（高粘度）へ	<i>qSW5</i> <i>Wx</i>	9) 12, 13)	不明 アミロース合成酵素	主に、ジャポニカ種。一部、遺伝子移入も。 まず、熱帯ジャポニカ種で、 <i>WxA</i> から <i>WxB</i> アリルに、一部に、 <i>wx</i> の餅変異。

起源に関する知見である。つまり、イネの栽培化が一回だけであったという前提を持つことさえも危険なのである。加えて、イネの栽培化と言え、日本人は、灌漑された水田での栽培を考えるのがふつうであるが、東南アジアや、日本の一部でも、畑で栽培する陸稲栽培も現存する。こういった栽培法や、食文化の変化等も、イネの起源を理解するための重要な側面である。

こういった要素をすべて抱合する「イネの起源」で

あるが、我々の研究チームでは、現存しているイネ品種（在来種）に関して、ゲノム（すべての遺伝子情報）多様性の変化と、脱粒性など、栽培化時に選抜を受けたと考えられる農業形質の変化と、その原因と考えられる遺伝子の変化等を、同定することで、イネの栽培化に関する、研究を進めている。その中で、これまで同定された重要な農業形質の変化を起こした遺伝子の変化の多くが、熱帯ジャポニカと呼ばれるイネ亜

種の祖先系統に起こった変異であり、現在のインデカ品種や温帯ジャポニカ品種に、自然交配による遺伝子移入により移っていったことを明らかにしている。現存する栽培品種の重要な遺伝子変異の蓄積の様子から、現在、インドネシアやフィリピンで栽培されているイネ在来種に、栽培化直後の状態に近いと考えられる、あまり、古代人による選抜を強く受けていない品種がまだ多く存在し、その後、インドシナ半島の在来種、中国の在来種、日本の在来種へと、古代人が選抜した遺伝子の変異が蓄積している様子を明らかにした¹⁾。この事実は、イネの栽培化当時の地域的な起源を明らかにしたわけではないが、それでも、イネの起源を知るための貴重な知見を提供できたと自負している。

読者の中で、最近のDNA解析の現状に詳しい人は、遺跡から発掘されるイネの遺物、例えば、炭化米のDNAを解析をなぜしないのかと疑問に持たれるかもしれない。我々の研究チームでは、炭化米の解析を試みたことはないのであるが、京都大学の佐藤洋一郎先生のご著書の中に、そういったDNA解析の紹介がある²⁾。しかしながら、科学雑誌に技術的な詳細を発表されておらず、炭化米のDNA調整法等、未だ、確立した技術になっていないというのが現状である。長い時間、風雨にさらされているため、DNAが分解している可能性が高く、保存状況のいい米遺物から、他のDNAが混じる可能性がない状況で、充分量のイネのDNAを調整することは、現在の技術を使っても、そう簡単ではないのである。

本解説では、我々の研究成果を中心に、他のグループの解析結果も概説しながら、イネの起源に関して、現在の知見を総括してみたいと考えている。

2. ゲノム（全遺伝子の配列情報）によるイネの分類

2012年、中国の研究グループと、日本の遺伝研の倉田のり教授（現農研機構理事）の研究グループとの共同研究で、非常に大規模な、栽培イネと野生イネのゲノム配列解読が報告された³⁾。ゲノムというのは、生き物がもつ、全遺伝子の配列情報を指す。分かりやすいイメージで言うと、全染色体の端から端までのDNA配列のことである。そして、この全配列を決定することをゲノム解読と呼ぶのである。彼らは、世界のイネ（*Oryza sativa*）の品種を1083種、アジアから

収集された野生イネ（*Oryza rufipogon*）を446系統、それらのゲノムを解読したのである。配列の解読精度があまり高くなく、品種間・系統間の違いを議論するには不十分なデータ量ではあったが、多様なイネの分類をこれまでになく正確に記述した稀有な研究結果である。その解析結果によると、栽培イネは、大きく二つに分類でき、これまでの分類でいうところの、熱帯ジャポニカと温帯ジャポニカを含む栽培イネ群は、野生イネの一部の集団とゲノム配列が非常に似通っていた。このことから、イネジャポニカ種は、一回の栽培化で生まれたと考えられる。また、熱帯ジャポニカ種に属するイネ品種が、温帯ジャポニカ種よりDNA配列が多様であり、熱帯ジャポニカ種の一部が、強い人為選抜を受けて、現在の温帯ジャポニカ種が生まれたと考えられた。一方で、世界のコメ生産の9割以上を占めるインデカ種の栽培イネ群は、野生種との区別が非常に難しく、ゲノムが多様であった。つまり、インデカ種は何度も栽培化を受けている可能性がある。ここで特筆すべきは、ジャポニカ種に近い野生イネの系統群は、中国の南方にある真珠江付近に自生している野生イネであることが分かったことである。これらの野生イネが、イネの栽培化の初期の時代にも、真珠江近辺に自生していたかどうかは不明であるし、自生地は常に変化していると考えるのが妥当かもしれないが、イネの起源に関して、非常に貴重な知見が得られたわけである。一方、残念ではあったが、野生イネに近いゲノム配列を持つイネ品種がどこの在来種であるのかは記載されていなかった。

3. 粒色の遺伝子

ここからは、栽培化における個々の農業形質の変化に注目して、総括する。まずは、粒色の変化を取り上げる。実はこれまで、報告がある野生イネ *Oryza rufipogon* は、すべて、赤米である。一方で、ほとんどのイネ在来種は、白米である。つまり、栽培化過程で、イネは、赤米が、白米に変化したのである。もちろん、一部のイネ品種は赤米であるので、この変化は、イネの栽培化過程の初期段階で、広がった変化であると考えられる。アメリカのS.McCouch博士らのグループが、この変化の原因となった遺伝子の変化を明らかにしており、*Rc* 遺伝子と名づけられた遺伝子が特定のDNA変異により機能を失ったことで、白米が生まれ

たことが明らかになっている^{4,5)}。その解析結果から、熱帯ジャポニカ種の祖先種に、その特定の DNA 変異が起こり、その DNA の変異が、そのまま、インディカ品種や温帯ジャポニカ品種に受け継がれていることが明らかになっている。特に、インディカ品種への遺伝は、自然交配を繰り返しながら、白米の形質がインディカ種の主流になったことが明らかになっている。この事実は、ジャポニカの栽培化が、インディカの栽培化の前に起こっていることを示唆する結果である。

古代米の名で、スーパー等で売られているおコメには、赤米以外に、黒米（紫黒米）も存在する。野生イネは赤米であるから、黒米は、栽培化過程で生まれた、それまで存在しなかった農業形質である。我々は、最近、この黒米を誕生させた DNA の変化を同定し、その原因遺伝子を明らかにした⁶⁾。我々が、*Kala4* という名前を付けた、黒米の原因遺伝子は、普段、ほとんど働いていない遺伝子であったが、遺伝子の働き方を決めている領域に、大きな DNA 配列の変化が起こり、常に働く遺伝子に変化することで、イネ種子の果皮の着色を起こしたことが明らかになったのである。その変異が起こったのは、やはり、熱帯ジャポニカの祖先種であり、*Rc* の変異による白米化と、大きく変わらない時期に起こった変異であることもわかった。古代中国では、黒米は、当時の皇帝しか食することができない貴重なおコメだったとの記録があるが、中国の在来種の黒米は、インディカ種であることが我々の解析から明らかとなっており、これも、自然交配の繰り返しによる熱帯ジャポニカからインディカへの遺伝子移入によることが明らかとなっている。また、温帯ジャポニカ種の黒米は、人工交配技術が確立した近代育種で育成された品種である。これらのことから、粒色の変化は、熱帯ジャポニカに起こった遺伝子の変異が広まって起こったことがわかった。

4. 脱粒性の遺伝子

イネの栽培化過程において、脱粒性の変化は、自生する野生種では、種子の拡散を助長する脱粒しやすい形質が求められ、栽培では、収穫量を確保するために、その逆が求められる。このことから、脱粒性は、典型的な栽培化関連形質と呼ばれる形質である。これまでに、アメリカのグループが同定した *sh4* 遺伝子⁷⁾と、我々が同定した *qSHI* 遺伝子⁸⁾が、イネの栽培化の過

程で変化した遺伝子として報告されている。この中で、*sh4* 遺伝子の変化は、調査されたすべてのイネ品種が同じ変異を持っていることが分かっていて、まさに、栽培化遺伝子であり、野生イネの中にも、同じ変異を持つ系統が複数同定されていることから、野生イネの中に脱粒程度が変化した系統があり、その変異をもつ系統を古代人が選抜したことで、栽培種が生まれたと考えられている。一方、*qSHI* 遺伝子の変異は、中国の温帯ジャポニカ種の一部に確認できる変異で、かつ、日本の品種の大部分が持っている変異である。野生イネの大部分が、種子成熟の頃に、穂から完全に落ちてしまう自然脱粒形質を示すのに対し、*sh4* 遺伝子の変異は、成熟した種子がまだ穂に残る形質への変化をおこす。一方、*qSHI* 変異は、籾の基部の離層が完全になくなり、千歯こきのような器具や脱穀機のような機械を使わないと収穫できないまでに難脱粒性を示す。つまり、イネの栽培化過程で、脱粒性の程度はすくなくとも、2段階の変化として起こったことが明らかとなったのである。当然、*qSHI* 変異を持っている品種が、新しい変化を持っている品種といえる。

5. 粒形の遺伝子

粒形の変化も、イネの栽培化過程で、大きく変わった変異で、直接、収量性の変化につながる変異である。しかしながら、外国のおコメをみると明らかのように、粒型は、非常な多様性が現存する農業形質の一つであり、その変化の過程は、複雑であると考えられる。いくつかの遺伝子が栽培化の過程で変化していると考えられているが、その中で、我々は、*qSW5* 遺伝子という遺伝子⁹⁾が、熱帯ジャポニカで欠失し、それにより、粒幅が大きくなったことを発見し、報告している。この変異は、主に、丸い形の多いジャポニカ種では、主流な変異であると考えられ、一部のインディカ種への移入も確認されている。この遺伝子以外にも、いくつかの遺伝子の変異で、コメの粒型が変化したことがわかっているが、粒型に関する遺伝子変異の全体像の解析はまだ報告がない。

6. 草型の遺伝子

草型も、典型的な栽培化形質である。草型は、野生イネにも、大きな多様性があるが、先に述べた、品種にゲノム配列に近い野生イネは、開帳性が強い系統で、

現在の品種とはそこが大きく異なる。中国のグループがこの開帳性に関する遺伝子として、*PLOG1* 遺伝子の変化が、開帳性の変化を起こしたと報告している^{10,11)}。しかしながら、どの変異が栽培化過程で選抜された変異であるかは、まだ、はっきりとしていない。現時点では、栽培化以前に、野生イネの段階で入った変異が選抜された可能性が示唆されている。

7. 味に関わる遺伝子

二十数年前に、冷夏でコメの収穫量が減って、コメを緊急輸入したことがあったが、そのときに、タイ米がパサパサで日本人の口に合わないということが話題になったことがある。このおコメのモチモチ感を決めている遺伝子は、アミロース合成酵素のひとつである *Wx* 遺伝子であることが知られていて、パサパサになる *Wx* 遺伝子を *Wx^A* アリル、日本人が好むもちもちになる *Wx* 遺伝子を *Wx^B* アリルと呼んで区別されている。DNA 配列上のどの違いが A アリルと B アリルの機能の違いを生み出しているかに関して、我々を含む複数の研究チームが明らかにしている^{12,13)}。その変異をジャポニカ種の *Wx* 遺伝子に関して調査すると、熱帯ジャポニカ種も、インディカ種もともと *Wx^A* 型で、インドネシアやフィリピンの熱帯ジャポニカ品種は *Wx^A* アリルが主である。そこにモチモチ型の *Wx^B* アリルが生まれ、インドシナ半島の在来種に、*Wx^B* 型が散見されるようになる。また、同じ *Wx* 遺伝子の完全な機能欠損型アリルは、モチ米になるのであるが、モチ米は、*Wx^B* 型に、さらに機能完全欠損の変異が起こりモチ米になっていることが明らかになっている。モチ米を調理することは、おコメを炊く文化に、おコメを蒸す文化が加わるということで、調理器具への変化との関係性も興味深く、今後の解析が待たれるところである。そして、このインドシナ半島で始まったであろうモチモチしたおコメを好む文化は、中国のジャポニカや日本のジャポニカが、基本、*Wx^B* 変異を持っていることから明らかのように、広くアジアに広がっていったのである。ここでも、おコメの食感の変化と地理的な関係が明らかになっている。ただし、約 1000 年前に、当時のベトナム周辺から、高い収量性を示すインディカ種が、中国に伝わったことが文献的に明らかになっており、その後、中国南部では、*Wx^A* をもつインディカ品種が中心に栽培されるよう

になったという歴史がある。実は、日本にも、このインディカ品種は導入されたのであるが、あまり広がらず、明治以降の近代育種を経て、*Wx^B* をもつ温帯ジャポニカ品種が主流のままとなっている。

8. 考古学の知見からの起源

考古学の知見からはっきりしているイネの起源は、120 トンもの粃とわらの遺物が出土した河姆渡（かぼと）遺跡に代表される中国の長江下流域に散在する遺跡から、今から、約 7000 年前（紀元前 5000 年前）、長江の下流域に、かなり大規模なイネ水田稲作が普及し、大量なイネ種子を保存する文化が生まれていたことがはっきりしている¹⁴⁾。中には、水田跡が見つかったと報道されている遺跡もある。佐藤洋一郎博士が 1992 年に発表された論文で、「ジャポニカ長江起源説」を発表され、その後、一般書等でも、広く紹介されたので、現在は、この説が、日本で一番よく知られたイネ起源に関する知見となっている。佐藤先生の主張は、それまで、自生している野生イネの多様性から、イネの起源地と考えられていたアッサム・雲南地方が起源地ではなく、少なくとも、ジャポニカ種に関しては、長江の中・下流域に起源があるという説である。その後、長江中流域の王蟾岩（ぎょくせんがん）遺跡からは、12000 年前より古い地層からイネ種子が出土しているそうであるし、長江より北の准河流域にいろいろな形のイネ種子が出土したか覃糊（かこ）遺跡があり、この遺跡が約 8000 年前のもと考えられている。その種子が、野生イネのものか、栽培イネのものかの議論を含め、さらなる知見が待たれるところである。しかしながら、イネ種子を大量に保存する文化、それは、当時、既になんらかの政治組織が存在したと考えるのが妥当であろうが、約 7000 年前に、水田稲作文化が長江流域にあったことは、疑いようもない事実である。

もうだいふ前のことになるが、私は考古学の知見と、DNA 学の知見を論理的に融合して解釈することができないかと考えたことがあった。というのはその当時、ふと見つけた論文に、中国の長江下流域で発見される炭化米の、粃の基部の観察を行った論文¹⁵⁾があった。考古学の論文である。その論文によると、発見された粃遺物の約半分が、きれいに脱粒しており、残りの半分が枝を残したままの脱粒であったという報告であっ

た¹⁵⁾。筆者らは、これを理由に、長江流域で栽培化が進んだと考えたのである。我々が単離した *qSH1* 遺伝子の機能変化が、まさに、枝付きから、枝なしへの変化を起こす変異でかつ、中国の温帯ジャポニカに、両方のタイプが存在しているわけであるから、約 7000 年前に、長江の流域で、この選抜が進んだと考えれば、遺伝子の変化と考古学の結果が結び付くと考えたのである。しかしながら、この思いつきを、論文等で発表することはなかった。なぜかという、2009 年に、別のグループにより、炭化米の初めに関するより大規模な解析が論文発表され、その中で、枝付き初めは、測定から排除されていたのである¹⁶⁾。根拠は、その論文の筆者らが、“immature harvest”，つまり、未成熟な収穫によるエラーと解釈したからであった。そして、この筆者らが、栽培化の違いと考えたのは、粒が落ちるのに必須な離層細胞層の曲面の曲がり具合であった。深くはみをもつのが栽培イネで、浅いのが野生イネということらしい。我々は、いろいろなイネの離層細胞層を観察してきたが、曲面の曲がり具合が、野生イネと品種で、大きく変わったという相違点を明確には認識できていない。しっかりとデータを取って、差を見たわけでないので断言はできないが、*sh4* の有無でも、*qSH1* の有無でも、そういった変化は起きず、むしろ、離層細胞層が、部分離層になるとか、完全になくなるとかといった変化が主な変化である。その論文を読んだときに、考古学を主に解析をしている先生方との非生産的な論争が頭に浮かび、詳しく解析をする意欲がなくなったのであった。というのは、おこめの粒を細くしている *qSW5* 遺伝子と栽培化での欠失変化を発表した時⁹⁾、補足として、古代人による選抜をあまり受けていない古い品種が東南アジアの島々に現存することを記載し、古代人により選抜を受けたであろう変異の蓄積が東南アジアの島々から、インドシナ半島を経て、中国、日本の在来種の中で増えていると書いた^{1,9)}ところ、考古学の知見と矛盾しない複雑なモデルを提案しないのはおかしいとクレームを申し出た学者がいて、対応に苦労したことがある。実はその人がとりまとめをしている研究グループが、上記の初め付きイネの論文を発表していて、水掛け論になるのが容易に想像できたからである。個人的には、自分自身のデータに自信を持った上で発表し、その中で、想定できる一番単純なモデルを提案するのが研究

者のあるべき姿だと考えているが、完全に異分野の手法による解析結果に対し、自分たちのモデルに合うように訂正を求める感覚をもつ方々とは論理的な議論はできそうもないと考えたのである。今年になって、はじめに紹介した枝付きの初めを数えているグループから、我々が同定した *qSH1* 変異が、約 7000 年以上前に、長江流域で選抜が始まった仮説を支持する考古学に基づく論文が発表された¹⁷⁾。やれやれである。

9. まとめ

これまでに、明らかになったイネの起源に関する知見は、大きくまとめると 3 つになる。まずは、①佐藤先生が考古学の知見をベースに提案されたように、ジャポニカ種は、約 7000 年前に、長江中流域で、大規模栽培が始まっていた。②中国のグループや倉田先生が発表されたように、ジャポニカ種と近いゲノムを持つ野生イネが、現在、中国の珠江流域に自生している。③我々が明らかにしてきたように、ジャポニカ種の在来種を調べたところ、古代人による選抜をあまり受けていない品種がインドネシアやフィリピンの品種に散見される。また、熱帯ジャポニカに比べ、温帯ジャポニカ種は、多くの選抜を受けた遺伝子を持つ品種群であり、熱帯ジャポニカに比べ、多様性が低い。これらの一見、矛盾する結果は、最終的には、論理的に整合性を持って説明できるようになると信じているが、そのためには、関与する研究者が安心して利用できる「共通のものさし」のようなものが必要なかもしれない。

〈東京大学 大学院 農学生命科学研究科〉

参考文献

- 1) 井澤 毅 科学 78 1055-1057 (2009)
- 2) 佐藤 洋一郎 DNA が語る稲作文明 日本放送出版協会 (1996?)
- 3) Huang et al. Nature 490 497-501 (2012)
- 4) Sweeney et al. Plant Cell 18 283-294 (2006)
- 5) Sweeney et al. PLoS Genet. 3 e133 (2007)
- 6) Oikawa et al. Plant Cell 27 2401-2414 (2015)
- 7) Li et al. Science 311 1936-1939 (2006)
- 8) Konishi et al. Science 312 1392-1396 (2006)
- 9) Shomura et al. Nat Genet. 40 1023-1028 (2008)
- 10) Tan et al. Nat Genet. 40 1360-1364 (2008)
- 11) Wang et al. Nat Genet. 40 1370-1374 (2008)

- 12) Hirano et al. *Mol Biol Evol* 15 978-987 (1998) 1660 (2007)
- 13) Isshiki et al. *Plant J* 15 133-138 (1998) 16) Fuller et al. *Science* 323 1607-1610
- 14) 佐藤 洋一郎 イネが語る日本と中国 農文協 (2003) 17) Zheng et al. *Scientific Reports* 6 28136; doi: 10.1038/srep28136 (2016)
- 15) Zheng et al. *Chinese Science Bulletin* 52 1654-
-