

令和 5 年 6 月 15 日現在

機関番号：15401

研究種目：国際共同研究加速基金（国際共同研究強化）

研究期間：2018～2022

課題番号：17KK0156

研究課題名（和文）クラスター状の根を形成する植物の貧栄養適応戦略の解明

研究課題名（英文）Study on strategies of cluster root forming plants to cope poor nutrient conditions

研究代表者

和崎 淳（Wasaki, Jun）

広島大学・統合生命科学研究科（生）・教授

研究者番号：00374728

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 11,200,000円

渡航期間： 3ヶ月

研究成果の概要（和文）：本研究は、極めて貧栄養な土壤に分布する特徴的な根を形成する植物を対象とし、オーストラリアと日本に分布する植物との間で比較解析を行い、これらの植物の低リン耐性への寄与と土壤環境へ及ぼす影響を調査することを目的とした。成熟葉の元素組成は季節変動や年変動の影響をあまり受けない一方、地形の影響を受けることが示唆された。クラスター根形成種ではP、N、K濃度が低い特徴が示された。Alなどの元素については高集積する種や科があることが示された。現地調査と栽培試験に基づく根圏土壤の解析結果より、全てのヤマモガシ科植物で菌根菌に依存せず、細菌ではBurkholderia属が優占することが示された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究課題では、クラスター状の根を形成して低リン耐性を示す植物の生態学的機能とこれに関わる生理機能に注目した。これらの植物のルーツとも言える西オーストラリアと日本在来種の比較解析を行うことで、貧栄養環境にこれらの種がどのように適応してきたかについて、根分泌物の影響がどの範囲に及ぶかなど、理解が深まった。得られた情報は今後の地球規模での課題である貧栄養環境における農業の推進にも重要な知的基盤を提供し、食糧の持続的生産などの持続可能な社会に貢献する。また、各分野での世界的権威である共同研究者に加え、若手を含むネットワークを構築できたことから、今後この分野の学術的展開をさらに進めることが期待される。

研究成果の概要（英文）：Some specific plants in nutrient impoverished soils form unique root structures so-called cluster roots (CRs). This study aimed to investigate the low-P tolerance and impact on soil environments of CR-forming plant species grown in Australia and Japan. The ion profiles of matured leaves were different among locational profiles, whereas these were not influenced by seasonal and annual differences. CR-forming plants showed lower concentration in P, N, and K. Some species or families hyper-accumulated any specific elements, such as Al. Based on both of field studies and pot culture experiments, analyses on microbial community structure revealed that the Proteaceae species independent on mycorrhizal symbiosis. Genus Burkholderia was most predominant group in the rhizosphere soil of CRs of Proteaceae species.

研究分野：植物栄養学・土壤微生物学

キーワード：根圏 分泌 クラスター根 リン 有機酸 ホスファターゼ ヤマモガシ科 カヤツリグサ科

1. 研究開始当初の背景

リン酸質肥料の原料であるリン鉱石資源は涸渇に瀕しており、持続的な食料生産のためにはリンの有効活用が必要である。そのためには低リン環境で生育可能な「低リン超耐性植物」の耐性を理解し、そのしくみを活用する必要がある。マメ科ルピナス属やヤマモガシ科等の低リン超耐性植物はクラスタ根を形成して適応するが、低リン環境でのクラスタ根形成や有機酸分泌など機能発現のしくみの多くは未解明である。また、難利用性リンを可給化するクラスタ根分泌物には、未同定や機能未知の物質が含まれる。その根分泌物は、クラスタ根と根圏を共有させて主作物のリン吸収を高める利用可能性があり、農業面での応用が期待される。また、クラスタ根を形成する植物には周辺植生に対する生態学的調節機能を果たす可能性がある。以上のことを踏まえ、本研究の基課題(基盤研究 B(一般)「根分泌科学の新展開:農業生産への活用と生態学的機能」)ではクラスタ根の形成や機能発現のしくみを明らかにするとともに、低リン超耐性植物の農業利用の可能性および生態学的機能について追究した。

2. 研究の目的

本研究は、基課題において進めてきた根分泌物による農業生産への活用と生態学的機能のうち、特に生態学的機能とこれに関わる生理機能に注目した。特に西オーストラリアの極めて貧栄養な土壤に多く分布するヤマモガシ科植物とカヤツリグサ科植物を、わが国に分布する同じ科の植物と比較解析を行い、これらの植物の低リン耐性への寄与と土壤環境へ及ぼす影響を調査することが主要な課題である。本研究課題においては、西オーストラリアにおける現地調査と日本における栽培調査、現地調査を組み合わせ、植物の栄養生態調査および生理機能の調査を行うとともに、土壤微生物学的調査を行うことで、クラスタ根の根がもたらす土壤生態系におけるインパクトを明らかにすることを目的として実施した。

3. 研究の方法

以下に、本研究の方法について経年的に記す。なお、研究期間のうち2020年度以降は新型コロナウイルス感染症の拡大に伴い、訪問滞在が困難となったため、2022年度まで本研究の実施期間を延長して、実質的に可能な範囲での訪問と共同研究を実施した。

【2018年度】極めて貧栄養土壤からなる西オーストラリアの Alison Baird Reserve を調査地として選び(Fig.1)、訪問先の西オーストラリア大学 Hans Lambers 教授と共にヤマモガシ科植物等のクラスタ根を形成する植物および周辺に生育する植物について、7月訪問時に植生調査を行った。また、宮島など日本に自生するヤマモガシ科植物、カヤツリグサ科植物について多地点において採取し、これらの成熟葉を採取し、湿式分解後に発色法による窒素、リン濃度の測定、ICP-MS による多元素の一斉分析に供した。また、9月にはドイツ・ホーヘンハイム大学渡航中には根圏微生物の群集構造解析および生理機能解析における技術習得を行い、栽培試験におけるこれらの手法について具体的な適用方法の検討を進めた。3月に西オーストラリア大学に訪問した際に、Alison Baird Reserve において多数のクラスタ根形成種および周辺に自生する植物について成熟葉の採取を行った。

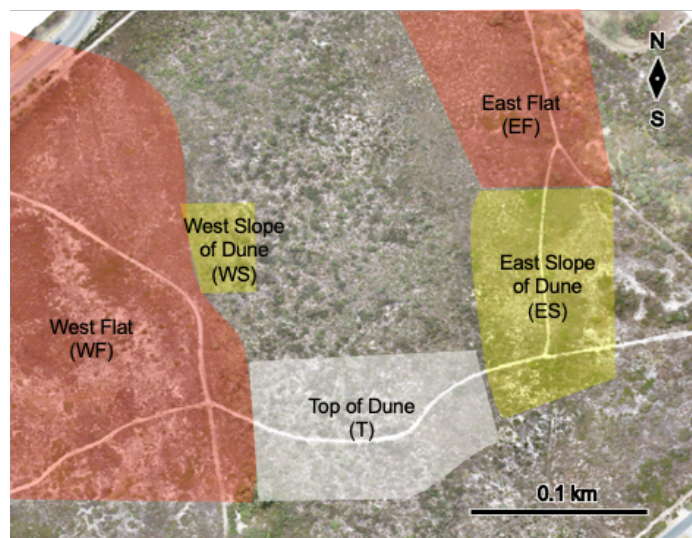


Fig.1 Map of study site in Western Australia. Left; location of Alison Baird Reserve, right; the map of Alison Baird Reserve.

【2019年度】前年度までに分析した植物種に加え、西オーストラリアおよび日本に自生するヤマモガシ科植物、マメ科植物、貧栄養に多くみられる食虫植物などを採取し、これらの成熟葉を対象に多元素一斉分析を行った。基本的な方法は前年度と同じである。また、12月の西オース

トラリア大学への渡航中には Alison Baird Reserve を調査地として合同で調査を行った。この際に、根圏土壌を回収して DNA を抽出し、微生物の群集構造解析に着手した。

【2020 年度、2021 年度】新型コロナウイルス感染症の影響を受けて全く渡航できない状況になったため、それまでに採取した試料の分析を進めるとともに、日本においてポット栽培試験を実施した。オーストラリア由来のヤマモガシ科 *Banksia* 属、*Hakea* 属植物に加え、日本在来のヤマモガシ科ヤマモガシ *Helicia cochinchinensis* を対象に、宮島で採取した同一種類の土壌を用いて約 1 年間温室内で栽培試験を行い、地上部（葉身、茎）と根にわけて採取を行った。また、根圏土壌と非根圏土壌に分けて採取して DNA を抽出した。これらは、2019 年度に Alison Baird Reserve で採取した試料の土壌 DNA と合わせて、16S rDNA 配列および ITS 配列に基づく微生物群集構造解析に供した。

【2022 年度】感染状況が改善したことから、10 月に西オーストラリア大学を訪問し、これまでに採取した植物の元素分析データを中心に議論を行い、共著の投稿論文の執筆を進めた。また、貧栄養土壌に生育する植物においては新葉が緑になるのが遅れる現象が見られることに着目し、植物体の採取を行った。また、宮島でも同様の現象が見られる植物群が存在することから、比較するために春に調査を進めることとした。今後のさらなる共同研究のため、多元素一斉分析等の解析を進めている。

#### 4. 研究成果

##### ○Alison Baird Reserve に生育するクラスター根形成種と非形成種の元素濃度比較

全体で草本植物を 9 種、木本植物を 36 種について調査を行った (Table 1)。このうち、15 種がクラスター根形成種である。また、草本植物のうち 4 種が食虫植物である。また、複数年かつ異なる時期に調査を行うことができたことから、同一種でも異なる年や時期に採取を行った。

Table 1 List of harvested plant species in Alison Baird Reserve.

Type	Family	Species	Strategies of Nutrient Acquisition <sup>1)</sup>	Mycorrhization <sup>2)</sup>	Location <sup>3)</sup>	Sampling Date <sup>4)</sup>	n	
Herbaceous	Droseraceae	<i>Drosera erythrorhiza</i>	CARN	-	T	F	5	
		<i>Drosera indumenta</i>	CARN	-	WF	F	5	
		<i>Drosera tubaestylis</i>	CARN	-	WF	F	5	
		<i>Drosera zoneria</i>	CARN	-	T	F	5	
	Goodeniaceae	<i>Dampiera linearis</i>	MYC	AM	T	H	5	
		<i>Goodenia pulchella</i>	MYC	AM*	EF	H	5	
		<i>Scaevola lanceolata</i>	MYC	AM	EF	B	5	
	Haemodoraceae	<i>Anigozanthus viridis</i>	SB	-	WF	B	5	
		<i>Conostylis juncea</i> cf.	SB	-	EF	B	5	
	Woody	Casuarinaceae	<i>Allocasuarina humilis</i>	CR, NF	ECM/AM	ES	A, E	10
Dilleniaceae		<i>Hibbertia hypericoides</i>	MYC	AM	T	B	5	
		<i>Hibbertia racemosa</i>	MYC	AM	ES	G	5	
Fabaceae		<i>Acacia huegelii</i>	MYC, NF	ECM/AM*	T	C	5	
		<i>Acacia pulchella</i>	MYC, NF	ECM/AM	T	D, F	10	
		<i>Acacia saligna</i>	MYC, NF	ECM/AM*	EF	A	5	
		<i>Acacia stenoptera</i>	MYC, NF	ECM/AM*	ES-EF	C	5	
		<i>Bossiaea eriocarpa</i>	MYC, NF	AM	T	C	5	
		<i>Daviesia physodes</i>	CR, NF	CR, NM	ES, T, WF	B, D, E	20	
		<i>Jacksonia floribunda</i>	MYC, NF	ECM/AM	T	A	5	
		<i>Jacksonia furcellata</i>	MYC, NF	ECM/AM*	ES	C	5	
		<i>Viminaria juncea</i>	CR, MYC, NF	AM	EF	A, E	10	
		Myrtaceae	<i>Beaufortia squarrosa</i>	MYC	ECM/AM	WF	B	5
<i>Calothamnus hirsutus</i>			MYC	ECM/AM	EF	A	5	
<i>Calytrix aurea</i>			MYC	AM	EF	G	5	
<i>Corymbia calophylla</i>			MYC	ECM/AM	EF	A, E	10	
<i>Hypocalymna suave</i>			MYC	AM	ES	G	5	
<i>Kunzea micrantha</i> subsp. <i>micrantha</i>			MYC	ECM/AM	WF	B	5	
<i>Melaleuca raphiophylla</i>			MYC	ECM/AM*	WF	H	5	
<i>Melaleuca seriata</i>			MYC	ECM/AM*	WF	H	5	
<i>Regelia ciliata</i>			MYC	ECM/AM*	ES	G	5	
<i>Verticordia acerosa</i> var. <i>preissii</i>			MYC	AM	EF	B	5	
<i>Verticordia pulmosa</i> var. <i>brachyphylla</i>		MYC	AM	EF	B	5		
Proteaceae		<i>Adenanthos cygnorum</i>	CR, but not functional	-	-	T, T-ES, WS	A, D	15
		<i>Banksia attenuata</i>	CR	-	-	T	C	5
		<i>Banksia dallanneyi</i> subsp. <i>dallanneyi</i>	CR	-	-	ES	C	5
		<i>Banksia menziesii</i>	CR	-	-	T	C, E	10
	<i>Banksia telmatiaea</i>	CR	-	-	EF, WF	A, C	10	
	<i>Grevillea thelemanniana</i>	CR	-	-	EF	A, E	10	
	<i>Hakea ceratophylla</i>	CR	-	-	WF	C, F	10	
	<i>Hakea sulcata</i>	CR	-	-	WF	B	5	
	<i>Hakea varia</i>	CR	-	-	WF	C	5	
	<i>Petrophile seminuda</i>	CR	-	-	WF	C	5	
	<i>Stirlingia latifolia</i>	CR, but not functional	-	-	T	C	5	
	<i>Synaphea</i> sp. <i>Fairbridge</i>	CR	-	-	EF	A	4	
	Xanthorrhoeaceae	<i>Xanthorrhoea preissii</i>	MYC	AM	EF	A	5	

1) CARN, carnivorous; CR, cluster root forming; MYC, mycorrhizal; NF, nitrogen fixing; SB, sand-binding root forming.

2) AM, arbuscular mycorrhizal; ECM, ectomycorrhizal; -, non-mycorrhizal. \* estimated from other species in that genus.

3) EF, East Flat; ES, East Slope of dune; T, Top of dune; WF, West Flat; WS, West Slope of dune.

4) A, August 24, 2018 (Wet season); B, October 5, 2018 (Dry season); C and D, March 26 and 27, 2019 (Dry season); E and F, August 7 and 14, 2019 (Wet season); G and H, December 12 and 16, 2019 (Dry season)

成熟葉のイオンプロファイルを元に PCA 解析を行ったところ、草本植物と木本植物の間で大きな違いが見られた (Fig.2)。Alison Baird Reserve で採取した植物種のうち草本植物にはクラスター根形成種が見られないことから、クラスター根の影響に関して考察を行う場合には木本植物のみで検討することとした。

成熟葉のイオンプロファイルは、季節変動や年変動の影響をあまり受けない一方、地形の影響を受けることが示唆された。また、同じ科の植物であれば傾向は類似するが、*Acacia* 属は種により異なる傾向が強いことが示された。調査したグループではヤマモガシ科のリン、窒素、カリウム濃度が低い特徴が示された一方、リンとカリウムは食虫植物で高い濃度を示した。さらに、いくつかの元素については高集積する科があることが新たに示された。

木本植物のうち、クラスター根形成種と非形成種で比較すると、興味深いことにリン、窒素を含む多くの多量元素の濃度がクラスター根形成種で非形成種より有意に低かった(Table 2)。一方で、必須元素ではないアルミニウム濃度はクラスター根形成種で有意に高かった。このことは、クラスター根の特性である多量の有機酸分泌に伴って土壤中アルミニウムの溶解性が高まることと関係があると考えられた。また、非菌根性の種では菌根性の種よりも多くの元素濃度が低い傾向にあった。窒素固定を行う種と行わない種で比較すると、窒素固定種において窒素、硫黄に加えてリン濃度が有意に高かった。

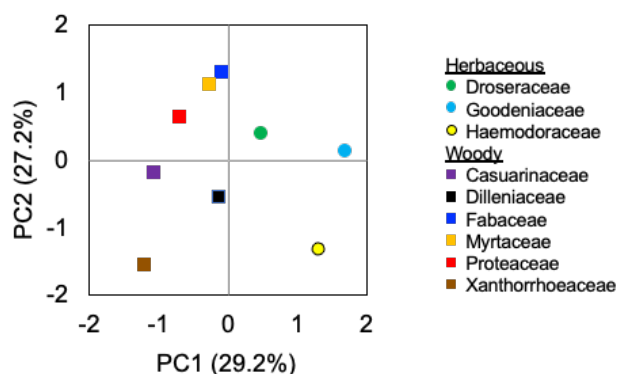


Fig.2 2D plot of PCA (Principal Component Analysis) for average values of families.

Top 10 contributed elements:

PC1: Na, Mg, Zn, Cd, S, Cu, Li, N, Rb, P

PC2: Ni, V, Al, Fe, As, Cr, Co, B, K, Cs

Table 2 Comparison of mineral element concentrations of mature leaves of woody plant species, having different nutrient acquisition strategies. Data represent means  $\pm$  SE. Different letters indicate significant differences between families among herbaceous or woody species for same element. No letters indicate non-significant differences.

(a) Major Elements							
Properties	Ca (mg g <sup>-1</sup> DW)	K (mg g <sup>-1</sup> DW)	Mg (mg g <sup>-1</sup> DW)	N (mg g <sup>-1</sup> DW)	P (mg g <sup>-1</sup> DW)	S (mg g <sup>-1</sup> DW)	
Non-CR forming	9.33 $\pm$ 0.48	5.76 $\pm$ 0.28 b	2.54 $\pm$ 0.11 b	8.94 $\pm$ 0.39 b	0.361 $\pm$ 0.017 b	2.02 $\pm$ 0.12 b	
CR forming	9.22 $\pm$ 0.72	3.74 $\pm$ 0.13 a	1.81 $\pm$ 0.07 a	6.30 $\pm$ 0.27 a	0.262 $\pm$ 0.011 a	1.50 $\pm$ 0.05 a	
Non-Mycorrhizal	9.16 $\pm$ 0.78	3.71 $\pm$ 0.14 a	1.85 $\pm$ 0.08 a	6.29 $\pm$ 0.29 a	0.259 $\pm$ 0.012 a	1.53 $\pm$ 0.05 a	
Mycorrhizal	9.37 $\pm$ 0.44	5.62 $\pm$ 0.26 b	2.46 $\pm$ 0.11 b	8.74 $\pm$ 0.37 b	0.355 $\pm$ 0.016 b	1.95 $\pm$ 0.11 b	
Non-N <sub>2</sub> Fixing	9.63 $\pm$ 0.60	4.67 $\pm$ 0.21	2.13 $\pm$ 0.08	5.86 $\pm$ 0.15 a	0.290 $\pm$ 0.010 a	1.64 $\pm$ 0.07 a	
N <sub>2</sub> Fixing	8.53 $\pm$ 0.55	4.73 $\pm$ 0.23	2.21 $\pm$ 0.14	11.01 $\pm$ 0.50 b	0.345 $\pm$ 0.023 b	1.97 $\pm$ 0.13 b	
(b) Minor Elements							
Properties	B ( $\mu$ g g <sup>-1</sup> DW)	Cu ( $\mu$ g g <sup>-1</sup> DW)	Fe ( $\mu$ g g <sup>-1</sup> DW)	Mn ( $\mu$ g g <sup>-1</sup> DW)	Mo ( $\mu$ g g <sup>-1</sup> DW)	Ni ( $\mu$ g g <sup>-1</sup> DW)	Zn ( $\mu$ g g <sup>-1</sup> DW)
Non-CR forming	63.8 $\pm$ 3.9 b	5.30 $\pm$ 0.37 b	133.0 $\pm$ 9.7	110.5 $\pm$ 10.0	0.274 $\pm$ 0.087	1.73 $\pm$ 0.11	36.0 $\pm$ 2.4
CR forming	42.5 $\pm$ 2.3 a	2.39 $\pm$ 0.11 a	113.4 $\pm$ 8.8	118.8 $\pm$ 12.7	0.326 $\pm$ 0.089	1.64 $\pm$ 0.15	30.1 $\pm$ 2.9
Non-Mycorrhizal	44.3 $\pm$ 2.4 a	2.32 $\pm$ 0.12 a	116.0 $\pm$ 9.4	125.1 $\pm$ 13.6	0.328 $\pm$ 0.095	1.70 $\pm$ 0.17	29.4 $\pm$ 3.1
Mycorrhizal	60.3 $\pm$ 3.7 b	5.13 $\pm$ 0.35 b	129.0 $\pm$ 9.0	105.2 $\pm$ 9.4	0.276 $\pm$ 0.081	1.67 $\pm$ 0.11	36.2 $\pm$ 2.3
Non-N <sub>2</sub> Fixing	52.0 $\pm$ 2.9	3.21 $\pm$ 0.24 a	117.2 $\pm$ 8.2	113.6 $\pm$ 11.2	0.229 $\pm$ 0.073	1.63 $\pm$ 0.12	29.5 $\pm$ 2.3 a
N <sub>2</sub> Fixing	53.7 $\pm$ 3.9	4.90 $\pm$ 0.38 b	133.9 $\pm$ 10.5	117.6 $\pm$ 10.1	0.450 $\pm$ 0.116	1.79 $\pm$ 0.18	39.9 $\pm$ 3.3 b
(c) Non-essential Elements, higher concentration							
Properties	Al (mg g <sup>-1</sup> DW)	Ba ( $\mu$ g g <sup>-1</sup> DW)	Cr ( $\mu$ g g <sup>-1</sup> DW)	Li ( $\mu$ g g <sup>-1</sup> DW)	Na (mg g <sup>-1</sup> DW)	Rb ( $\mu$ g g <sup>-1</sup> DW)	Sr (mg g <sup>-1</sup> DW)
Non-CR forming	0.134 $\pm$ 0.008 a	9.2 $\pm$ 0.7	0.779 $\pm$ 0.057	0.776 $\pm$ 0.066 b	1.42 $\pm$ 0.12 a	6.54 $\pm$ 0.35 b	0.052 $\pm$ 0.005
CR forming	0.197 $\pm$ 0.016 b	12.3 $\pm$ 2.4	0.958 $\pm$ 0.106	0.632 $\pm$ 0.032 a	3.69 $\pm$ 0.21 b	4.53 $\pm$ 0.35 a	0.081 $\pm$ 0.015
Non-Mycorrhizal	0.204 $\pm$ 0.017 b	12.9 $\pm$ 2.6	0.960 $\pm$ 0.114	0.659 $\pm$ 0.034	3.82 $\pm$ 0.22 b	4.63 $\pm$ 0.38 a	0.084 $\pm$ 0.016 b
Mycorrhizal	0.132 $\pm$ 0.008 a	9.0 $\pm$ 0.6	0.792 $\pm$ 0.054	0.739 $\pm$ 0.062	1.48 $\pm$ 0.11 a	6.29 $\pm$ 0.34 b	0.051 $\pm$ 0.004 a
Non-N <sub>2</sub> Fixing	0.165 $\pm$ 0.011	12.4 $\pm$ 1.9	0.885 $\pm$ 0.085	0.702 $\pm$ 0.042	2.52 $\pm$ 0.15	5.04 $\pm$ 0.33 a	0.078 $\pm$ 0.012 b
N <sub>2</sub> Fixing	0.172 $\pm$ 0.018	7.7 $\pm$ 0.8	0.850 $\pm$ 0.075	0.695 $\pm$ 0.066	2.83 $\pm$ 0.31	6.38 $\pm$ 0.38 b	0.044 $\pm$ 0.005 a
(d) Non-essential Elements, lower concentration							
Properties	As ( $\mu$ g g <sup>-1</sup> DW)	Cd (ng g <sup>-1</sup> DW)	Co ( $\mu$ g g <sup>-1</sup> DW)	Cs (ng g <sup>-1</sup> DW)	Se ( $\mu$ g g <sup>-1</sup> DW)	V ( $\mu$ g g <sup>-1</sup> DW)	
Non-CR forming	0.118 $\pm$ 0.012	0.010 $\pm$ 0.001	0.172 $\pm$ 0.019 b	0.021 $\pm$ 0.002 a	0.150 $\pm$ 0.023 a	0.223 $\pm$ 0.018	
CR forming	0.092 $\pm$ 0.007	0.016 $\pm$ 0.002	0.111 $\pm$ 0.009 a	0.029 $\pm$ 0.002 b	0.314 $\pm$ 0.044 b	0.224 $\pm$ 0.027	
Non-Mycorrhizal	0.096 $\pm$ 0.007	0.016 $\pm$ 0.003 b	0.115 $\pm$ 0.010 a	0.029 $\pm$ 0.002 b	0.339 $\pm$ 0.047 b	0.236 $\pm$ 0.029	
Mycorrhizal	0.112 $\pm$ 0.011	0.010 $\pm$ 0.001 a	0.164 $\pm$ 0.017 b	0.021 $\pm$ 0.002 a	0.140 $\pm$ 0.021 a	0.210 $\pm$ 0.017	
Non-N <sub>2</sub> Fixing	0.085 $\pm$ 0.005 a	0.013 $\pm$ 0.002	0.123 $\pm$ 0.013 a	0.024 $\pm$ 0.002	0.272 $\pm$ 0.034	0.213 $\pm$ 0.018	
N <sub>2</sub> Fixing	0.143 $\pm$ 0.017 b	0.014 $\pm$ 0.002	0.174 $\pm$ 0.017 b	0.027 $\pm$ 0.002	0.165 $\pm$ 0.039	0.245 $\pm$ 0.035	

### ○日本在来種とオーストラリア在来種間の比較

Alison Baird Reserve に生育するヤマモガシ科に特徴的な傾向として、アルミニウム濃度が高いことが示されたことから、宮島で採取したヤマモガシの元素組成と比較したところ、ヤマモガシでは極めてアルミニウム濃度が高く、ハイノキ科植物と同様に超集積植物であることが明らかとなった。また、ヤマモガシのクラスター根圏では難溶性有機態リンの減少が大きいことから、有機酸とホスファターゼの寄与が大きいことが示唆された。このことと考え合わせると、有機酸分泌により可溶化したアルミニウムがクラスター根圏から吸収されているものと考えられる。ヤマモガシと同じ土壌で栽培した場合、*Hakea* 属と *Banksia* 属植物ではその濃度は高くなかった。アルミニウム吸収の仕組みはヤマモガシ科にある程度共通するが、西オーストラリアに在来する植物種ではヤマモガシほど強くないものと考えられた。

宮島の貧栄養土壌に生育するヤマモガシやヤマモモなど多数の植物種と比較したところ、

Alison Baird Reserve で採取した植物の方が多量栄養素の濃度が概して低い傾向にあった。宮島で採取した植物のうち、ヤマモモはリン濃度が極めて低く、老化葉では 0.03 mg-P/gDW 以下になっていた。一方で、調査した水耕栽培条件において有機酸分泌能はあまり高くないことが示された。これらのことから、ヤマモモはクラスタ根を形成するものの、その分泌能力がヤマモガシ科の多くの植物のように発揮されるわけではなく、リンの獲得能力よりはリンを有効利用する能力がその低リン耐性には重要な形質であるものと考えられた。

#### ○土壌微生物群集に及ぼすクラスタ根のインパクト

Alison Baird Reserve で採取した植物のうち、一部の根圏土壌の群集構造解析を行った結果、全てのヤマモガシ科植物で菌根菌の存在は認められず、菌根菌に依存せずにリンを吸収していることが推察された。また、これまでにシロバナルーピンのクラスタ根で特異的に多くなることが示唆されている *Burkholderia* 属細菌がヤマモガシ科植物においても多くなることが示唆された。また、その細菌群集はクラスタ根で通常根と比べて多様性が低下し、Proteobacteria が増加する傾向にあった。クラスタ根圏では Proteobacteria の中でも *Burkholderia* 属細菌が高い割合を占める植物が多く、ルーピンで報告されているクラスタ根圏での結果と類似していた。また、真菌においては全てのヤマモガシ科植物で Glomeromycota がほとんど見られず、アーバスキュラー菌根菌との共生関係はなく、菌根菌に依存せずにリンを吸収していることが示唆された。

宮島で採取した土壌を用いて、ヤマモガシおよびオーストラリア在来の *Banksia* 属および *Hakea* 属植物のポット栽培試験を実施した。成熟葉のリン濃度は 0.17-0.30 mg-P/gDW と自生地程度であり、短期間の栽培試験でも自生地程度の栄養条件を再現できているものと考えられた。このときの微生物群集構造をクラスタ根圏、通常根の根圏、非根圏に分けて調査を行ったところ、真菌、細菌ともに通常根の根圏は非根圏と異なるが、クラスタ根圏ではさらに群集構造を大きく変えていることが示唆された。真菌には Glomeromycota がほとんど見られないことが再現された。また、細菌については非根圏でも Proteobacteria が 30%以上と優占しているが、クラスタ根圏では最大でその割合が 60%を超えており、その中でも非根圏では平均でも 1%程度の *Burkholderia* 属細菌が *Hakea* 属植物で最大 21%を占め、他のヤマモガシ科植物を含めて最も優占していた。この結果は Alison Baird Reserve における調査と一致しており、ヤマモガシ科植物のクラスタ根圏に特異的に起きている有機酸等の分泌物が特異な微生物群集構造に強いインパクトを与えているものと考えられた。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計18件（うち査読付論文 18件 / うち国際共著 5件 / うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Honda Soichiro, Yamazaki Yumiko, Mukada Takumi, Cheng Weiguo, Chuba Masaru, Okazaki Yozo, Saito Kazuki, Oikawa Akira, Maruyama Hayato, Wasaki Jun, Wagatsuma Tadao, Tawaraya Keitaro	4. 巻 12
2. 論文標題 Lipidome Profiling of Phosphorus Deficiency-Tolerant Rice Cultivars Reveals Remodeling of Membrane Lipids as a Mechanism of Low P Tolerance	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 1365 ~ 1365
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants12061365	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 和崎 淳	4. 巻 60
2. 論文標題 植物の低リン適応戦略 -肥料三要素の一つリンをめぐる知見の温故知新-	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 化学と生物	6. 最初と最後の頁 410-415
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1271/kagakutoseibutsu.60.420	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Kan Ayane, Maruyama Hayato, Aoyama Nao, Wasaki Jun, Tateishi Yoshiko, Watanabe Toshihiro, Shinano Takuro	4. 巻 68
2. 論文標題 Relationship between soil phosphorus dynamics and low-phosphorus responses at specific root locations of white lupine	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Soil Science and Plant Nutrition	6. 最初と最後の頁 526 ~ 535
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/00380768.2022.2104103	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Takao Atsuhide, Wasaki Jun, Fujimoto Hisae, Maruyama Hayato, Shinano Takuro, Watanabe Toshihiro	4. 巻 -
2. 論文標題 Possible solubilization of various mineral elements in the rhizosphere of <i>Lupinus albus</i> L.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Soil Science and Plant Nutrition	6. 最初と最後の頁 1 ~ 8
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/00380768.2021.1980355	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Yamada Hirotsuna, Nishida Sho, Wasaki Jun	4. 巻 -
2. 論文標題 Ethylene works as a possible regulator for the rootlet elongation and transcription of genes for phosphorus acquisition in cluster roots of <i>Lupinus albus</i> L.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Soil Science and Plant Nutrition	6. 最初と最後の頁 1~10
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/00380768.2022.2050662	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Matsushima Chisato, Shenton Matthew, Kitahara Ayaka, Wasaki Jun, Oikawa Akira, Cheng Weiguo, Ikeo Kazuho, Tawaraya Keitaro	4. 巻 203
2. 論文標題 Multiple analysis of root exudates and microbiome in rice ( <i>Oryza sativa</i> ) under low P conditions	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Archives of Microbiology	6. 最初と最後の頁 5599~5611
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00203-021-02539-5	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 山田 大綱、和崎 淳	4. 巻 92
2. 論文標題 リンの輸送・吸収とホメオスタシス機構.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 日本土壤肥科学雑誌	6. 最初と最後の頁 92~98
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 和崎 淳	4. 巻 92
2. 論文標題 低リン耐性植物の根分泌物による難利用性リン可給化機構に関する研究.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 日本土壤肥科学雑誌	6. 最初と最後の頁 408~411
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Masuda Genki, Maruyama Hayato, Lambers Hans, Wasaki Jun	4. 巻 461
2. 論文標題 Formation of dauciform roots by Japanese native Cyperaceae and their contribution to phosphorus dynamics in soils	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant and Soil	6. 最初と最後の頁 107 ~ 118
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11104-020-04565-6	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Lambers Hans, Wright Ian J., Guilherme Pereira Caio, Bellingham Peter J., Bentley Lisa Patrick, Boonman Alex, Cernusak Lucas A., Foulds William, Gleason Sean M., Gray Emma F., Hayes Patrick E., Kooyman Robert M., Malhi Yadvinder, Richardson Sarah J., Shane Michael W., Staudinger Christiana, Wasaki Jun, et al.	4. 巻 461
2. 論文標題 Leaf manganese concentrations as a tool to assess belowground plant functioning in phosphorus-impooverished environments	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant and Soil	6. 最初と最後の頁 43 ~ 61
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11104-020-04690-2	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Dissanayaka D.M.S.B., Wasaki Jun	4. 巻 35
2. 論文標題 Complementarity of two distinct phosphorus acquisition strategies in maize-white lupine intercropping system under limited phosphorus availability	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Crop Improvement	6. 最初と最後の頁 234 ~ 249
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/15427528.2020.1808868	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Dissanayaka D M S B, Ghahremani Mina, Siebers Meike, Wasaki Jun, Plaxton William C	4. 巻 72
2. 論文標題 Recent insights into the metabolic adaptations of phosphorus-deprived plants	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Experimental Botany	6. 最初と最後の頁 199 ~ 223
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jxb/eraa482	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する



1. 著者名 橋本 洋平、和崎 淳、谷 昌幸、海野 佑介、俵谷 圭太郎、佐藤 匠、丸山 隼人	4. 巻 90
2. 論文標題 リン最前線-分子から圃場レベルの土壤肥料学と植物栄養学の連携-	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 日本土壤肥料学雑誌	6. 最初と最後の頁 230 ~ 235
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.20710/dojo.90.3_230	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Yamamoto Akihiro, Wasaki Jun, Funatsu Yuichi, Nakatsubo Takayuki	4. 巻 33
2. 論文標題 Distribution and stress tolerance of <i>Fimbristylis dichotoma</i> subsp. <i>podocarpa</i> (Cyperaceae) growing in highly acidic solfatara fields	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Ecological Research	6. 最初と最後の頁 971 ~ 978
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11284-018-1605-1	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Wasaki Jun, Sakaguchi Junya, Yamamura Takuya, Ito Susumu, Shinano Takuro, Osaki Mitsuru, Kandeler Ellen	4. 巻 64
2. 論文標題 P and N deficiency change the relative abundance and function of rhizosphere microorganisms during cluster root development of white lupin ( <i>Lupinus albus</i> L.)	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Soil Science and Plant Nutrition	6. 最初と最後の頁 686 ~ 696
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/00380768.2018.1536847	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Maruyama Hayato, Sasaki Takayuki, Yamamoto Yoko, Wasaki Jun	4. 巻 60
2. 論文標題 AtALMT3 is Involved in Malate Efflux Induced by Phosphorus Deficiency in <i>Arabidopsis thaliana</i> Root Hairs	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 107 ~ 115
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcy190	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Imai Kaoru, Sugihara Soh, Wasaki Jun, Tanaka Haruo	4. 巻 9
2. 論文標題 Effects of White Lupin and Groundnut on Fractionated Rhizosphere Soil P of Different P-Limited Soil Types in Japan	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Agronomy	6. 最初と最後の頁 68 ~ 68
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/agronomy9020068	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Wu Liujie, Kobayashi Yuriko, Wasaki Jun, Koyama Hiroyuki	4. 巻 64
2. 論文標題 Organic acid excretion from roots: a plant mechanism for enhancing phosphorus acquisition, enhancing aluminum tolerance, and recruiting beneficial rhizobacteria	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Soil Science and Plant Nutrition	6. 最初と最後の頁 697 ~ 704
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/00380768.2018.1537093	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計29件 (うち招待講演 5件 / うち国際学会 7件)

1. 発表者名 Wasaki, J., Aihara, T., Okamura, T., Yamada, H., Tsubota, H.
2. 発表標題 Uptake and utilization of phosphorus by cluster root forming woody plants grown in poor nutrient soils in western Japan.
3. 学会等名 7th Phosphorus in Soils and Plants Symposium (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Yamada, H., Nishida, S., Wasaki, J.
2. 発表標題 Involvement of hormones in function and development of cluster roots of white lupin ( <i>Lupinus albus</i> L.).
3. 学会等名 7th Phosphorus in Soils and Plants Symposium (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 山田 大綱、佐々木 孝行、和崎 淳
2. 発表標題 ヤマモガシ科植物Hakea laurinaの低リン耐性の解析. - HIALMT1(リンゴ酸分泌にかかわる輸送体)の機能解析
3. 学会等名 植物の栄養研究会 第7回研究交流会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 花城 清俊、和崎 淳
2. 発表標題 低リン環境下におけるシロバナルーピン(Lupinus albus)の 脂質組成の変化
3. 学会等名 植物の栄養研究会 第7回研究交流会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 愛原 健司、坪田 博美、和崎 淳
2. 発表標題 アクチノリザル植物ヤマモモのクラスター根の特性
3. 学会等名 植物の栄養研究会 第7回研究交流会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Yamada, H., Nishida, S., Wasaki, J.
2. 発表標題 The cause that cluster root forms short rootlets in white lupin (Lupinus albus L.).
3. 学会等名 11th Symposium of the International Society of Root Research (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 和崎 淳
2. 発表標題 低リン耐性植物の根分泌物による難利用性リン可給化機構に関する研究
3. 学会等名 日本土壌肥料学会2021年度北海道大会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 和崎 淳
2. 発表標題 クラスター根を形成する植物の養分吸収
3. 学会等名 植物の栄養研究会 第6回研究交流会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 山田 大綱、西田 翔、和崎 淳
2. 発表標題 シロバナルーピンのクラスター根形成におけるエチレンの役割
3. 学会等名 日本土壌肥料学会2021年度北海道大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 愛原 健司、坪田 博美、和崎 淳
2. 発表標題 クラスター根形成種ヤマモモの低リン耐性
3. 学会等名 日本土壌肥料学会2021年度北海道大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 山田 大綱、西田 翔、和崎 淳
2. 発表標題 シロバナルーピンのクラスター根における小根伸長停止の要因
3. 学会等名 植物の栄養研究会 第6回研究交流会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 愛原 健司、坪田 博美、和崎 淳
2. 発表標題 クラスター根形成種ヤマモモの低リン耐性
3. 学会等名 植物の栄養研究会 第6回研究交流会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 山田 大綱、西田 翔、和崎 淳
2. 発表標題 低リン耐性植物ハケアが形成するクラスター根の遺伝子発現解析
3. 学会等名 日本土壤肥料学会2020年度岡山大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 和崎 淳、岡村 惟史、山田 大綱、愛原 健司、坪田 博美、渡部 敏裕
2. 発表標題 中国地方の貧栄養な花崗岩質土壤に生育する木本植物の養分吸収特性
3. 学会等名 日本土壤肥料学会2020年度岡山大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Okamura, T., Sano, T., Furutani, H., Yamada, H., Tsubota, H., Lambers, H., Wasaki, J.
2. 発表標題 What is the actual merit of cluster root formation in phosphorus uptake from real soil?
3. 学会等名 Rhizosphere 5 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 佐野 鼓、西田 翔、俵谷 圭太郎、和崎 淳
2. 発表標題 ルービンの示す低リン耐性形質の品種間差.
3. 学会等名 日本土壤肥料学会2019年度静岡大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 海野 佑介、尹 永根、橋本 洋平、和崎 淳
2. 発表標題 農耕地土壌におけるイノシトールリン酸資化性細菌の分布.
3. 学会等名 日本土壤肥料学会2019年度静岡大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 松島 千智、北原 綾華、Matthew Shenton、和崎 淳、及川 彰、程 為国、俵谷圭太郎
2. 発表標題 リン欠乏状態における野生イネと栽培イネの根の浸出物のメタボローム解析.
3. 学会等名 日本土壤肥料学会2019年度静岡大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 山田 大綱、岡村 惟史、西田 翔、坪田 博美、和崎 淳
2. 発表標題 低リン環境下でヤマモガシが形成するクラスター根の機能分析.
3. 学会等名 植物の栄養研究会 第5回研究交流会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 齋藤 百花、西田 翔、依谷 圭太郎、和崎 淳
2. 発表標題 米とコシヒカリのリンリサイクル能の違い.
3. 学会等名 植物の栄養研究会 第5回研究交流会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 丸山 隼人、和崎 淳
2. 発表標題 植物による根圏有機態リン利用の分子機構
3. 学会等名 日本土壤肥料学会2018年度神奈川大会シンポジウム「リン最前線：分子から圃場レベルの土壤肥料学と植物栄養学の連携」(招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 和崎 淳
2. 発表標題 クラスター状の根を形成する植物の根圏におけるリン動態
3. 学会等名 植物の栄養研究会 第4回研究交流会(招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 西田 翔、福田 牧葉、笥 雄介、嶋田 幸久、和崎 淳、藤原 徹
2. 発表標題 長鎖ノンコーディングRNAを介した植物の低窒素・低リン適応戦略
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Wasaki, J., Yamamoto, A., Saito, T., Tsubota, H., Watanabe, T., Nakatsubo, T.
2. 発表標題 Properties of mineral accumulation of solfatara plants in western Japan.
3. 学会等名 10th International Symposium on 'Plant-Soil Interactions at Low pH'（国際学会）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Furutani, H., Hanashiro, K., Fujii, Y., Maruyama, H., Sasaki, T., Wasaki, J.
2. 発表標題 Characterization of LaMATE-PI1, a candidate of citrate transporter isolated from cluster roots of white lupin.
3. 学会等名 6th Symposium on Phosphorus in Soils and Plants（国際学会）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Okamura, T., Watanabe, T., Tsubota, H., Wasaki, J.
2. 発表標題 Mobilization of unavailable phosphate in the rhizosphere soil by cluster roots of <i>Helicia cochinchinensis</i> .
3. 学会等名 6th Symposium on Phosphorus in Soils and Plants（国際学会）
4. 発表年 2018年



1. 発表者名 岡村 惟史、渡部 敏裕、坪田 博美、和崎 淳
2. 発表標題 日本在来種ヤマモガシのクラスター根におけるリン可給化能
3. 学会等名 日本土壌肥料学会2018年度神奈川大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 和崎 淳、松山 理絵、栢田 元気、渡部 敏裕
2. 発表標題 日本に在来するカヤツリグサ科植物のダウシフォーム根形成と低リン耐性
3. 学会等名 日本土壌肥料学会2018年度神奈川大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 古谷 浩章、花城 清俊、藤井 友美、西田 翔、佐々木 孝行、和崎 淳
2. 発表標題 シロバナルーピンのクラスター根で発現するMATEファミリートランスポーターの解析
3. 学会等名 植物の栄養研究会 第4回研究交流会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 Wasaki, J., Dissanayaka, D.M.S.B.	4. 発行年 2021年
2. 出版社 Wiley-Blackwell	5. 総ページ数 464
3. 書名 Root Systems in Sustainable Agricultural Intensification	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
主たる渡航先の主たる海外共同研究者	ランパース ハンス  (Lambers Hans)	西オーストラリア大学・School of Plant Biology・Professor	
主たる渡航先の主たる海外共同研究者	カンデラー エレン  (Kandeler Ellen)	ホーヘンハイム大学・Institute of Soil Science・Professor	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関			
オーストラリア	University of Western Australia			
ドイツ	University of Hohenheim			