

令和 5 年 6 月 21 日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2018～2021

課題番号：18H02188

研究課題名(和文) 異形根性に基づく水吸収輸送モデルの構築：細胞 根系間の階層的な水分生理情報の統合

研究課題名(英文) Hydraulic architecture model based on heterorhizy: integration of hierarchical hydraulic information between cells and root system

研究代表者

山内 章 (Yamauchi, Akira)

名古屋大学・生命農学研究科・教授

研究者番号：30230303

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,200,000円

研究成果の概要(和文)：イネ根系の異形根性に着目し、構成根毎に水通導性と、水流を制御する形質を定量した。S型側根は、より単純な組織構造を有し、その表面積割合が大きいほど、根系全体および個根の水通導性が増加した。さらに、スベリン量が構成根間で最少で、アクアポリン遺伝子の発現が最も高く、これらの形質がS型側根の高い吸水能力に寄与していた。一方で、主軸根とL型側根は、より太い導管を多数形成し、水を効率良く地上部へ輸送し、通気組織を形成して、根の発育や分枝による根系の表面積拡大に貢献していた。本研究は、各構成根が、根系の水吸収・輸送機能において異なる役割を担っている実態を明らかにし、異形根性の機能的役割を明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究の最大の特徴は、従来は均質な組織として捉えられていた根系を、構成根間の差に着目し解析した点である。このような観点から、作物根の水吸収に関わる水分生理について取り組んでいる研究グループは他に例を見ない。とくに、S型側根が構成根の中で相対的に高い水通導性を有することを示し、構成根間の役割分担によって根系機能が制御されるとする、従来になかった新しい考え方を実証した。構成根毎の機能の遺伝子制御に関わる研究の進展と相まって、理想的根系をデザインし、その基づいた根系生理機能に関わる育種の可能性を、本研究成果はより現実的なものとした。

研究成果の概要(英文)：This study showed the functional significance of heterorhizy and specifically that the roles in water uptake were different among the component roots. We identified that S-type LR had fewer cell layers across the radial pathway, lack of aerenchyma in mid cortex, less suberin deposition in the endodermis, lack of an exodermis, and high aquaporin activities, which resulted in lower hydraulic resistance for the radial water flow in roots. Namely, S-type LR had the highest water uptake ability among the three component roots, and thereby contributed more to the water uptake of the whole root system. On the other hand, main roots and L-type LR might contribute to overall water uptake by producing laterals and expanding root surface area of S-type LR. In addition, formation of aerenchyma in mid cortex of main roots facilitates diffusion of oxygen from shoot to root tips that is essential for metabolic activities, branching, and elongation of roots.

研究分野：作物学

キーワード：アクアポリン 異形根 スベリン プレッシャーチャンパー 水通導性 ルートプレッシャープローブ

1. 研究開始当初の背景

根の吸水経路は、Cell-to-cell 経路(シンプラスト経路 + 細胞膜横断経路)とアポプラスト経路から構成される。そして、各経路における水通導性 (hydraulic conductivity) が、根全体の吸水・輸送能力を決める。そして、吸水・輸送は、水ポテンシャル勾配を駆動力として生じるが、それが静水圧勾配の場合には水は両方の経路を通るが、浸透ポテンシャル勾配の場合には、Cell-to-cell 経路が主要になることが知られている (Steudle, 2000)。さらに、このような「個」根から構成される根「系」の水吸収能 (hydraulic conductance) は、根系表面積、および単位根表面積当たりの水通導性 (hydraulic conductivity) によって規定される (Suku et al., 2013) と整理できる。しかし、実際には、一個体の根系の吸水・輸送の実態、さらにはそれを規定している形質については、定量的にはほとんど解明されていない。したがって、その生理的機構や、その成果に基づいた、遺伝制御機構の解明や、作物根系の吸水能を強化する観点からの育種においては、見るべき研究成果がこれまでほとんど挙がっていない。

これは、従来の研究が、根系を均質なものとみなし、吸水・輸送過程を解析しており、異なる要素から構成されていてシステムとして機能しているという視点が欠落していることと、その視点がある場合にあっても、それを正確に計測する実験技術がないことに起因している。

2. 研究の目的

作業仮説：形態学的・遺伝学的に明らかに異なる 4 種類の異形根 (種子根軸、節根軸、それらから発生する側根 (L 型と S 型)) は、その種類と齢ごとに、固有の水通導性 (hydraulic conductance/conductivity) を有し、それらの異形根の、発育と根系内の分布が、特徴的な水ポテンシャル勾配を形成することによって、根系全体の吸水・輸送の構造を決定する。

目的：イネ根系の異形根性に着目し、各構成根の吸水における機能と役割を明らかにする。

根の吸水能力は、その指標となる水通導性 (L_{pr}) を用いて以下の式で表すことができる。

$$\text{水通導性 (m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}\text{)} = \text{出液速度 (m}^3 \text{ s}^{-1}\text{)} / \text{吸水の駆動力 (MPa)}$$

根内部の放射方向の水流に対する駆動力は、蒸散によって生じる静水圧差 (Hydrostatic L_{pr}) と、細胞間の浸透圧差 (Osmotic L_{pr}) に分けられ、前者による水流は表皮から中心柱の導管に向けて、より通導抵抗 (通導性の逆数) の小さいアポプラスト経路を主に経由し、後者は細胞を介した Cell-to-cell 経路を主に経由する。また、それぞれの経路には水流を制御する根系形質が存在する。本研究では、水通導性に影響を及ぼすことが報告されている、根の直径 (放射方向の細胞層数)、通気組織率、内皮・外皮におけるスベリン蓄積およびアクアポリン活性を測定し、構成根間で比較しようとした。

さらに、根系全体の水通導性 (L_{pr} (根系全体)) と各構成根の水通導性 (L_{pr} (各構成根))

との関係を、以下の式で表すモデルが提唱されている。

$$Lpr(\text{根系全体}) = [Lpr(\text{各構成根}) \times (\text{各構成根の表面積}/\text{根系全体の表面積})]$$

そこで本研究では、このモデルに従って、各構成根の水通導性は根系全体の水通導性と各構成根が根系全体の表面積に占める割合から推定できると考え、解析を進めた。

3. 研究の方法

1) 主軸根、L型側根およびS型側根の形態学的・解剖学的諸形質の差異を整理し、根系全体の水通導性と各構成根の表面積割合から、根系全体の吸水に対する貢献度を構成根間で比較した。

2) イネ2品種(IRAT 109、台中 65)を湛水および土壌乾燥ストレス条件下でポットを用い土耕栽培し、出穂2週間後の根系全体の水通導性(Lpr)をプレッシャーチャンバーを用いて測定した。

3) S型側根の表面積割合と「根系全体」の水通導性との正の相関関係を、「個根」レベルで検証するために、ルートプレッシャープローブを用いて個根の水通導性(Lpr)を測定した。まず、水耕栽培における浸透圧ストレス(10% ポリエチレングリコール 6000, -0.25MPa)処理に対して、構成根間で表面積割合における応答が大きく異なった3品種(IRAT 109、Swarna、日本晴)を選抜し、対照および浸透圧ストレス条件を設けて水耕栽培したイネ個体の根系から、側根を分枝した主軸根をサンプリングして水通導性(Lpr)を測定した。

4) 各構成根におけるスベリン蓄積およびアクアポリン活性を定量的に解析し、S型側根の高い吸水能力を制御する根系形質の同定を試みた。イネの根は、発達に従い外皮と内皮にカスパリー帯・スベリンラメラを形成し、アポプラストバリアとして水流を抑制すると考えられている。一方で、アクアポリンは水チャンネルタンパク質として知られ、細胞・液胞膜上に存在し、細胞内外に水を透過させる働きを持つ。したがって、構成根の中で、S型側根でスベリン蓄積量が最も少なく、アクアポリン遺伝子の発現量が最も高いという仮説を立て、検証した。

対照および浸透圧ストレス条件下で IRAT 109、Swarna、日本晴を水耕栽培し、ガスクロマトグラフィー質量分析法(GC/MS)でスベリン量を測定した。さらに、先行研究において根での特異的な発現および高い吸水機能が報告されているアクアポリン OsPIP2;4 および OsPIP2;5 について、各構成根における mRNA の発現量をリアルタイム PCR 法で測定した。

4. 研究成果

1) 構成根間の内部組織構造の差異として、L型側根は、主軸根に比べ、直径が小さく、木部導管の直径が小さく数も少ないが、根を構成する基本組織には差がないことを明らかにした。これらの根では外皮・内皮におけるカスパリー帯の形成、スベリンやリグニンの蓄積、さらに通気組織の形成が観察された。一方で、S型側根は表皮、下皮、1-2層の皮層柔細胞、内皮および中心柱から構成される単純な組織構造を有し、下皮への疎水性物質の蓄積および通気組織形成は観察されなかった。

2) 各構成根の根系全体に占める表面積割合と根系全体の水通導性(Lpr)との相関関係を

調べたところ、S型側根で有意な正の相関が認められた一方で、主軸根とL型側根では有意な負の相関が認められた。これらの結果から、構成根の中でS型側根は、放射方向の水通導抵抗が小さいと考えられ、根系全体の吸水に対する貢献度が相対的に高い可能性が示唆された。

3) その水通導性(L_{pr})と、総(主軸)根表面積に占めるS型側根の表面積割合との間のみ有意な正の相関関係が認められた。したがって、S型側根は根系全体に加え、個根レベルにおいても、相対的に高い水通導性を有することが実証された。

4) スベリン量は主軸根、L型側根、S型側根の順で高く、フルオロロイエロー染色した横断切片の蛍光顕微鏡観察結果ともよく一致した。また、浸透圧ストレス条件下ではスベリン量が増加する傾向が認められた。

アクアポリン遺伝子発現量には品種間差があり、IRAT 109では対照条件下のS型側根でOsPIP2;4の発現量が最も高く、浸透圧ストレス処理により急激に減少した。Swarnaおよび日本晴における発現量は対照条件下では構成根間で有意な差はなかったが、浸透圧ストレス条件下ではS型側根における発現が有意に増加した。浸透圧ストレス処理によるOsPIP2;5発現量は、IRAT 109のみでS型側根で有意に減少した。両遺伝子において、S型側根、L型側根、主軸根の順で発現量が高い傾向が認められた。

本研究ではイネ根系を構成する主軸根・L型側根・S型側根の異形根性に着目し、吸水能力の指標である水通導性(L_{pr})を構成根毎に評価した。さらに、各構成根の水通導性を決定づけると考えられる、放射方向の水流を制御する形質を定量し、構成根間で比較した。構成根の中で、S型側根は、主軸根とL型側根と比較してより単純な組織構造を有し、その表面積割合が大きいほど、根系全体および個根の水通導性(L_{pr})が増加した。さらに、S型側根ではアポプラストバリアとして機能するスベリン量が構成根間で最も少なく、水を透過するアクアポリン遺伝子の発現が最も高く、これらの形質がS型側根の高い吸水能力に寄与していると考えられた。一方で、主軸根やL型側根は、S型側根に比べてより太い導管を多数形成し、吸収した水を効率良く地上部へ輸送する一方で、通気組織を形成して根端に酸素を供給し、根の発育や分枝による根系の表面積拡大に貢献する役割を担っていると推察された。以上より、本研究は、それぞれの構成根が、根系の水吸収・輸送機能において異なる役割を担っている実態を明らかにし、異形根性の機能的役割に関する新しい知見を提供した。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 2件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Watanabe Y, Mitsuya S, Yamauchi A.	4. 巻 16
2. 論文標題 Root sampling method for aquaporin gene expression analysis in rice.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant Root	6. 最初と最後の頁 11-20
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3117/plantroot.16.11	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 Watanabe Yumika, Kabuki Takuya, Kakehashi Takahiro, Kano-Nakata Mana, Mitsuya Shiro, Yamauchi Akira	4. 巻 23
2. 論文標題 Morphological and histological differences among three types of component roots and their differential contribution to water uptake in the rice root system	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Production Science	6. 最初と最後の頁 191～201
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1080/1343943X.2020.1730701	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 -

〔学会発表〕 計21件（うち招待講演 1件/うち国際学会 6件）

1. 発表者名 仲田(狩野)麻奈, 若山正隆, 門脇里恵, Deshabandu KHST, 山崎竜太郎, 三屋史朗, 山内章, 江原宏
2. 発表標題 乾燥ストレス後の再灌水がイネ器官間の代謝変動に与える影響.
3. 学会等名 日本作物学会第254回講演会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 野田康貴, 松山恵美子, 黒木隆一, 土井一行, 榎原大悟, 山内章, 江原宏, 仲田(狩野)麻奈
2. 発表標題 FOEAS圃場を活用したイネの水ストレス適応性評価
3. 学会等名 第152回日本作物学会東海支部講演会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Kano-Nakata M, Yamauchi A., Inukai, Y, Hiroshi Ehara
2. 発表標題 Strategy of adaptation and plasticity of crop root under water stress environment
3. 学会等名 The 11th Global Plasma Forum
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Akira Yamauchi
2. 発表標題 Root plasticity as a key trait for stable crop production with strengthened climate stress resilience
3. 学会等名 2023 Annual meeting and conference of agronomy society of Taiwan (招待講演)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Akira Yamauchi, Mana Kano-Nakata, Shiro Mitsuya, Yoshiaki Inukai, Yumika Watanabe, Kaho Inoguchi, Roel Suralta, Jonathan Niones
2. 発表標題 Root water uptake ability in relation to developmental plasticity and hydraulic conductivity under various types of water stresses
3. 学会等名 11th Symposium of the International Society of Root Research (ISRR11) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 仲田(狩野)麻奈・三屋史朗・江原宏・山内章
2. 発表標題 根系形態と根呼吸に着目したイネの乾燥ストレス適応反応
3. 学会等名 第53回根研究集会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Akira Yamauchi, Mana Kano-Nakata, Shiro Mitsuya, Yoshiaki Inukai, Roel Suralta, Jonathan Niones
2. 発表標題 Functional Significance of Roots for Adaptation and Productivity of Crop Plants Grown under Various Environmental Stresses
3. 学会等名 The 10th Asian Crop Science Association Conference (ACSAC 10) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Yumika Watanabe, Shiro Mitsuya, Akira Yamauchi
2. 発表標題 Differences in Aquaporin Expression and Their Response to Osmotic Stress among Component Roots in a Rice Root System
3. 学会等名 The 10th Asian Crop Science Association Conference (ACSAC 10) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 渡邊友実加・三屋史朗・山内章
2. 発表標題 ルートプレッシャープローブを用いたイネ個根の水通導性測定及び異形根の水吸収能力の評価
3. 学会等名 第54回根研究集会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Y Watanabe, T Kabuki, M Kano-Nakata, S Mitsuya, A Yamauchi
2. 発表標題 FUNCTIONAL SIGNIFICANCE OF HETERORHIZY IN A ROOT SYSTEM FOR WATER UPTAKE IN RICE PLANT
3. 学会等名 Rhizosphere 5 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 井ノ口華帆, 三屋史朗, 仲田(狩野)麻奈, 山内章
2. 発表標題 変動水分条件に対してイネ根が發揮する側根發育および通氣組織形成に関わる可塑性と水通導性との関係
3. 学会等名 第50回記念根研究集会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 丹下美咲, 仲田(狩野)麻奈, 三屋史朗, 山内章
2. 発表標題 変動土壌水分条件に対してイネ根系が發揮する發育的可塑性に関わるQTL 解析
3. 学会等名 第50回記念根研究集会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 渡邊友実加, 三屋史朗, 仲田(狩野)麻奈, 山内章
2. 発表標題 イネ根系を構成する異形根間のアクアポリン遺伝子発現量差異とその根系水通導性に対する機能的役割おける品種間比較
3. 学会等名 第50回記念根研究集会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 井ノ口 華帆, 渡邊 友実加, 三屋 史朗, 仲田 麻奈, 山内 章
2. 発表標題 浸透圧ストレス解除に対してイネ異形側根が發揮する發育的可塑性と水通導性との関係
3. 学会等名 日本作物学会第250回講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 渡邊友実加, 株木拓也, 掛橋孝洋, 三屋史朗, 仲田(狩野)麻奈, 山内 章
2. 発表標題 異なる土壌水分条件に対するイネ異形根におけるリグニン・スベリン蓄積および通気組織形成応答の品種間差異
3. 学会等名 第48回根研究集会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Yumika Watanabe, Takuya Kabuki, Takahiro Kakehashi, Emi Kameoka, Mana Kano-Nakata, Shiro Mitsuya, Akira Yamauchi
2. 発表標題 Enhanced Osmotic Hydraulic Conductivity and Respiration Leading to Active Water Transport in Response to Rewatering after Drought in Rice Root
3. 学会等名 10th Symposium of the International Society of Root Research (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Yumika Watanabe, Takuya Kabuki, Takahiro Kakehashi, Mana Kano-Nakata, Shiro Mitsuya, Akira Yamauchi
2. 発表標題 Root hydraulic conductivity increase upon rewatering after drought in upland rice cultivar IRAT 109 and its relationship with developmental and histological responses examined based on heterorhizy
3. 学会等名 The 5th International Rice Congress 2018 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 渡邊友実加, 三屋史朗, 仲田(狩野)麻奈, 山内 章
2. 発表標題 浸透ポテンシャル勾配が駆動力となるときの水移動における根齡と異形根の機能の関係
3. 学会等名 第49回根研究集会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 植田夏実, 三屋史朗, 山内 章, 仲田(狩野)麻奈
2. 発表標題 異なる土壌水分条件に対する炭素分配と根系発育反応におけるイネ科作物の種間比較
3. 学会等名 日本作物学会第247回講演会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 山崎竜太郎, 仲田(狩野)麻奈, 三屋史朗, Stella Owusu-Nketia, 山内 章
2. 発表標題 水ストレス下におけるイネの生育と糖動態との関係
3. 学会等名 日本作物学会第247回講演会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 渡邊友実加, 仲田(狩野)麻奈, 三屋史朗, 山内 章
2. 発表標題 プレッシャーチャンバー法を用いたイネ根系の水通導性評価
3. 学会等名 日本作物学会第247回講演会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 Mana Kano-Nakata, Shiro Mitsuya, Yoshiaki Inukai, Roel Suralta, Jonathan Niones, Tsubasa Kawai and Akira Yamauchi	4. 発行年 2023年
2. 出版社 Springer Nature Singapore Pte Ltd.	5. 総ページ数 0
3. 書名 Root Plasticity for Adaptation and Productivity of Crop Plants Grown under Various Water Stresses	

〔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
研究 分 担 者	三屋 史朗 (Mitsuya Shiro) (70432250)	名古屋大学・生命農学研究科・准教授 (13901)	
研究 分 担 者	仲田 麻奈 (Nakata Mana) (70623958)	名古屋大学・農学国際教育研究センター・助教 (13901)	

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