

令和 6 年 6 月 4 日現在

機関番号：17102

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2021～2023

課題番号：21K05542

研究課題名(和文) 環境に適応した巧妙な栄養繁殖：ヤマイモの塊茎形成・肥大機構の統合的理解と応用

研究課題名(英文) Integrated understanding and application of tuber formation and enlargement mechanisms in water yam (*Dioscorea alata* L.)

研究代表者

濱岡 範光 (Hamaoka, Norimitsu)

九州大学・熱帯農学研究センター・准教授

研究者番号：40778669

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,200,000円

研究成果の概要(和文)：地上(ムカゴ)と地下(新芋)に塊茎を形成して栄養繁殖するヤマイモの特性に着目し、ダイジョの塊茎形成・肥大機構を検討した。短日に応答した新芋肥大にはFTを介した制御メカニズムが関与することが明らかとなり、地上部-地下部の連絡を介して肥大を制御する2つのFT遺伝子を見出した。また、突然変異体群を育成し、長日下でも新芋が肥大する早生系統を選抜した。ムカゴの形成が地下部の環境ストレスに応答して促進することが明らかとなり、本特性には(1)根でのストレス感知に起因した地上部でのアブシジン酸生合成等の促進および(2)新芋への転流抑制による葉腋での糖濃度の上昇が関与すると考えられた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

ヤマイモは根菜農耕文化の基幹作物として重要な食料源であるが、その生理生態は不明な点が多く、栽培技術や品種の改良が遅れている。本研究成果は、世界で最も広く栽培されているダイジョについて、塊茎の肥大成長への転換にFTが関与することを示唆した初めての報告となった。本知見は、安定的な作物生産に重要な早晩性の改変に繋がり、広域適応性の強化に寄与することが期待される。一方、ムカゴの形成は環境ストレスに応答して促進し、植物ホルモン等により巧妙に制御されることを見出した。このことは、ムカゴ形成の人為的制御などの農業応用につながるだけでなく、熱帯作物の巧妙な生存・繁殖戦略を理解するための基盤的知見となるだろう。

研究成果の概要(英文)：Dioscorea ssp. has unique characteristic of vegetative propagation through the formation of bulbil and underground tuber. In this study, we investigated the mechanism of tuber formation and enlargement in one species, *Dioscorea alata* L. (water yam). It was revealed that FT-mediated control mechanisms are involved in tuber enlargement in response to short-day, and two FT genes were identified that regulate enlargement through aboveground-underground communication. Also, mutant lines were developed and early maturing lines were selected. Bulbil formation was demonstrated to be accelerated in response to environmental stresses in the underground parts. These characteristics were thought to be related to (1) the enhancement of above-ground abscisic acid biosynthesis and other factors resulting from stress sensing in the roots, and (2) an increase in sugar concentration in the leaf axils due to suppression of translocation to underground tuber.

研究分野：熱帯作物学

キーワード：ヤマノイモ ダイジョ 塊茎肥大 早生性 ムカゴ形成 環境ストレス 植物ホルモン 突然変異体

様式 C - 19、F - 19 - 1 (共通)

1. 研究開始当初の背景

ヤマノイモ属植物の食用種であるヤマイモは、重要な食料源として熱帯から温帯にかけて広く栽培されている。一般にヤマイモは、種子は実るものの、そのほとんどが不稔となるため種子繁殖はあまり行われず、新芋(地下塊茎)やムカゴ(地上塊茎)による栄養生殖を行う。すなわち、ヤマイモの栽培・育種においては、可食部である新芋とムカゴの形成を制御することが肝要であると考えられるが、これらに関わる因子がほとんど未解明であったことから、他の作物と比べて栽培技術の改良や品種育成が遅れている。地下部と地上部に塊茎を形成するというユニークな特性をもつヤマイモにおいて、塊茎肥大を制御する生理機構および主因子(遺伝子)はどのようなものなのだろうか。一方で、ムカゴが形成・肥大するというヤマイモの特性は、いくつかの植物種で見られるものの、土地利用型作物の中では本種に特異的な形質であり、その生理的メカニズムを明らかにすることは、安定生産および品種育成につながるとともに、植物の繁殖戦略を紐解く鍵となることから、植物学的にも大変興味深い。

これまでに申請者は、ダイジョの塊茎肥大機構について研究を進めており、(1)地下部塊茎(新芋)の肥大は短日条件下で開始され、短日・赤色光感知に起因するフロリゲン(FT ホモログタンパク質)を介した肥大制御機構が存在することを示し、調節因子の作用がジャガイモ等の塊茎作物と異なる可能性があることを見出している。一方で、(2)地上部塊茎であるムカゴについては、その形成が促進される環境条件(短日+高土壌水分)を特定し、アブシジン酸が主たる制御因子であることを示唆する結果を得ている。このように、「地下のイモは地上(葉)の環境」により、また「地上のイモは地下(根)の環境」により、肥大制御を受けるという地上部と地下部の連絡を介した巧みな環境応答メカニズムの一端を明らかにしている。本申請課題では、個体レベルで生じているシンク形成・肥大の生理学的機作を明らかにすることで、ヤマイモの生産性向上に向けた基盤的知見の獲得を目指す。

2. 研究の目的

本研究では、地上(ムカゴ)と地下(新芋)に塊茎を形成し栄養繁殖するヤマイモのユニークな繁殖様式に着目し、これをヤマイモの一種であるダイジョの生産性向上の鍵として栽培・育種に応用すべく、作物生理学のアプローチから塊茎形成・肥大機構の全容を解明することを目的とした。また、ダイジョ突然変異体パネルの育成を進め、新芋肥大・ムカゴ形成に着目し、それぞれ早生系統(早期塊茎肥大)とムカゴ高着生系統の選抜を図る。

3. 研究の方法

課題1. 地下塊茎：新芋の肥大制御メカニズムの解明

供試材料として‘やまとまこうしゃ’を用いた。ダイジョ塊茎から3g程度の種芋を約2000個体作成し、30°C暗条件下で不定芽誘導を行った後、表皮面に放射線を照射した(照射時吸収線量20Gy、九州シンクロトロン光研究センター)。新芋肥大を抑制する*DaFT1*をターゲットとして、本遺伝子の機能が欠損した突然変異体をスクリーニングするため、表現型解析として長日条件下で栽培した変異体群の新芋肥大を調査した。塊茎肥大に関する候補遺伝子である*DaFT1*および*FaFT2*について、個体内での機能的役割を明らかにするため、塊茎肥大開始期における葉と塊茎での遺伝子発現の日変化を検討した。

課題2. 地上塊茎：環境ストレスにより誘導されるムカゴ形成の機構解明

供試材料として、ムカゴ多着生ダイジョ品種である‘ナガイモ丸系’を用い、ロングポットを用いた屋外での栽培試験を実施した。移植後1.5カ月から短日処理(明期10h/暗期14h、植物日長処理装置)を行うことで新芋肥大を誘導し、その4週間後から半湛水処理を開始した。ムカゴ形成数の調査は過湿処理後7日毎に行い、主蔓・分蔓の葉腋において着生位置別に評価した。両処理区において、ムカゴ形成・非形成の葉腋を固定し、縦断切片を光学顕微鏡で観察した。過湿処理後0、30、50日において器官別サンプリング(葉・ムカゴ・茎・新芋・根)を行い、乾物重の変化を調査した。また、ムカゴ形成が生じる前後に炭素安定同位体がラベルされた¹³C₂を葉に同化させ、その後の¹³Cの分配から同化産物の転流特性を検討した。

アブシジン酸がムカゴ形成に直接的に関与すること、並びにジベレリンがムカゴ形成を阻害することを実証するため、植物ホルモン処理実験を行った。慣行区ではアブシジン酸を、湛水区ではジベレリンを3日毎に全葉腋に塗布し、ムカゴ着生数を対照区(未処理の慣行区・湛水区)と比較した。

課題3. 収量性：省力栽培下での高生産性に関わる鍵形質の同定

一般にヤマイモでは、支柱を用いた栽培が主流であり、支柱の使用により塊茎収量は増加する傾向が認められているが、高い資材コストと労働コストがかかる。省力的な栽培システムの構築に向けて、支柱を使用しない無支柱栽培に注目した。栽培方法の違い(支柱・支柱なし)がダイジョ6品種の収量、収量構成要素、地上部形質および塊茎形状に及ぼす影響について、2年間の圃場試験を行い、無支柱での省力栽培における高収量性に関与する形質について解析した。

4. 研究成果

課題1. 地下塊茎：新芋の肥大制御メカニズムの解明

短日処理後 20-30 日の間で塊茎肥大が開始することが明らかになった。FT-like 遺伝子の発現パターンから、長日下では *DaFT1* が塊茎肥大を抑制すること、並びに短日下では *DaFT2* が塊茎の肥大成長を促進することが示唆された。暗期の赤色光により塊茎肥大が抑制されたことから、ダイジョの塊茎肥大には光周性があり、赤色光感知による短日応答には FT を介した制御メカニズムが関与すると考えられた。

また、葉と塊茎における *DaFT1* および *DaFT2* の遺伝子発現の日変化を調査した結果、両者に相互作用があることが示唆された。さらに、新規育成した突然変異体群の中から、長日下で塊茎肥大する早生性の候補系統 (12 系統) を選抜できたため、それらのゲノム解析と形質評価を行っている。

課題2. 地上塊茎：環境ストレスにより誘導されるムカゴ形成の機構解明

個体のムカゴ形成数は、過湿区では処理後著しく増加し、処理後 42 日目までに対象区で 6.4 個であったのに対し、過湿区で 33.0 個のムカゴが着生した。また、全葉腋に対するムカゴ形成率も過湿区で 44% であり対象区 (10%) よりも高かった。さらに、これらを着生位置別にみると、両区ともに主蔓・分蔓の上位節で早期にムカゴを形成する傾向があったが、過湿区では中位節まで広範囲に多くのムカゴを着生することが明らかとなった。形態観察の結果、葉腋には腋芽と副芽が存在し、ムカゴは副芽上部組織が貯蔵器官として発達したものであることが確認された。

次に、葉液へのアブシジン酸およびジベレリン処理がムカゴ形成に及ぼす影響について検討した。その結果、ジベレリンは土壌過湿条件においてもムカゴ形成を抑制する一方、アブシジン酸は非ストレス条件においてもムカゴ形成を誘導することが明らかになった。これまでの研究結果を統合して考察すると、ダイジョのムカゴ形成には、地下部での過湿感知をシグナルとして、地上部のアブシジン酸レベルが高まること、並びに新芋への転流抑制により地上部の同化産物蓄積が増加して、葉腋の糖濃度が高まることに関与すると考えられた。

次いで、ムカゴ形成におけるアブシジン酸の機能的役割を明らかにするため、遺伝子発現解析実験を行った。環境ストレスに応答して根と葉腋において特定のアブシジン酸生合成関連遺伝子の発現が高まり、これが他の植物ホルモンの生合成・代謝関連遺伝子の発現変動と同調することを見出した。現在、それらのクロストークに着目した解析を進めながら、ムカゴ形成を制御する栽培技術について検討している。

突然変異体群の中から、ムカゴを多く着生する候補 2 系統を見出したことから、系統増殖を図るとともに、それらのゲノム解析と形質評価を行っている。

課題3. 収量性：省力栽培下での高生産性に関わる鍵形質の同定

年次 (2 年) および品種 (6 品種) のデータを平均すると、塊茎収量は無支柱栽培の方が支柱栽培よりも 19% 有意に低かった。塊茎収量においては、栽培法と品種の間に交互作用が認められた。支柱栽培では有意な品種間差はみられなかった一方、無支柱栽培では 'やまとまこうしゃ' と '白こうしゃまん 1' が他の品種より塊茎収量が高く、支柱栽培と同程度の収量を示した。地上部乾物重および蔓数は、いずれの栽培条件でも収量と密接に関連していたが、塊茎の長さ/幅比 (塊茎形態の指標) の低さは、無支柱栽培でのみ収量の高さと強く関連していた。

以上の結果から、'やまとまこうしゃ' と '白こうしゃまん 1' の塊茎は、他の品種よりも球形度が高く、無支柱栽培において蔓数を多く確保できたことから、地上部の生育が促進され、高い塊茎収量を維持することが示唆された。球型の塊茎形態と高い蔓数は、無支柱省力栽培におけるダイジョ高生産に向けたターゲット形質になると考えられた。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 3件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Hamaoka, N., Moriyama, T., Suriyasak, C., Taniguchi, T., Ishibashi, Y.	4. 巻 12
2. 論文標題 Identification of phenotypic traits associated with tuber yield performance in non-staking cultivation of water yam (<i>Dioscorea alata</i> L.).	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Agronomy	6. 最初と最後の頁 2323
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/agronomy12102323	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 Hamaoka, N., Nabeshima, M., Moriyama, T., Kozawa, Y., Ishibashi, Y.	4. 巻 12
2. 論文標題 Photoperiodic regulation of tuber enlargement in water yam (<i>Dioscorea alata</i> L.).	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Agronomy	6. 最初と最後の頁 2939
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/agronomy12122939	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 Hamaoka, N., Moriyama, T., Taniguchi, T., Suriyasak, C., Ishibashi, Y.	4. 巻 13
2. 論文標題 Bulbil formation on water yam (<i>Dioscorea alata</i> L.) is promoted by waterlogged soil.	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Agronomy	6. 最初と最後の頁 484
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/agronomy13020484	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3件（うち招待講演 1件/うち国際学会 0件）

1. 発表者名 濱岡 範光, 森山 貴仁, 谷口 琢紀, Suriyasak Chetphilin, 石橋 勇志
2. 発表標題 ヤマイモにおける過湿土壌に応答したムカゴの形成促進
3. 学会等名 第255回日本作物学会講演会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 濱岡 範光
2. 発表標題 ヤムイモにおける塊茎の形成肥大・品質を司る因子を探る
3. 学会等名 第16回 九州育種談話会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 森山 貴仁、Suriyasak Chetphilin、濱岡 範光、石橋 勇志
2. 発表標題 ダイジョ塊茎における酸化的褐変制御機構の解析
3. 学会等名 日本作物学会第253回講演会
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

九州大学 熱帯農学研究センター http://www.agr.kyushu-u.ac.jp/tropic/ 九州大学 作物学研究室 https://kyudai-crop.com/
--

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	石橋 勇志 (Ishibashi Yushi) (50611571)	九州大学・農学研究院・教授 (17102)	

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
---------	---------