

平成 27 年 6 月 1 日現在

機関番号：13901

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2013～2014

課題番号：25660003

研究課題名(和文) ダイズの二次通気組織形成を誘導する葉由来の長距離シグナルの探索

研究課題名(英文) Identification of leaf-derived signal for inducing the secondary aerenchyma formation in soybean

研究代表者

中園 幹生 (Nakazono, Mikio)

名古屋大学・生命農学研究科・教授

研究者番号：70282697

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,100,000円

研究成果の概要(和文)：ダイズの二次通気組織の形成誘導には、湛水・明条件で葉由来のシグナルが胚軸に輸送されることが必要である。本研究では、その葉由来シグナルを同定し、二次通気組織形成の誘導調節機構の解明を目指した。二次通気組織の形成速度の異なるダイズ品種アソアオガリとエンレイを用いて、相互に接木の実験を行った結果、アソアオガリの二次通気組織を早く発達させるという形質の制御には、胚軸そのものが関与していることが示唆された。さらに、光合成産物であるスクロースが、葉から師管を通して胚軸に供給されることによって、二次通気組織の形成が誘導されることが分かり、葉由来シグナルはスクロースであることが明らかになった。

研究成果の概要(英文)： Under waterlogged conditions, soybean forms secondary aerenchyma (SA) in the hypocotyl. In this study, I used 2 cultivars, Asoagari and Enrei. The SA formation is 1-2 days earlier in Asoagari than in Enrei. The grafting of the 2 cultivars showed that the SA formation-promoting factors of Asoagari exist in the hypocotyl, but not in leaves. On the other hand, I found that the SA formation was inhibited in the darkness or CO2 deficiency even under waterlogged conditions. The SA formation was inhibited under waterlogged conditions when we cut seedlings above the epicotyl, but sucrose loading to the cut surface recovered its formation. In the heat-girdled seedling under waterlogged conditions, the SA was formed only above the heat-girdled position. Moreover, sucrose was highly accumulated in the hypocotyl under waterlogged conditions. These results suggest that sucrose transport from leaves is important for the SA formation in soybean hypocotyls under waterlogged conditions.

研究分野：植物分子遺伝学

キーワード：ダイズ 二次通気組織 耐湿性 葉由来シグナル

1. 研究開始当初の背景

我が国において、ダイズの耐湿性向上は重要な農業課題となっている。ダイズの耐湿性付与に関わる重要形質として、胚軸や根の基部における二次通気組織の形成が挙げられる。二次通気組織は、湛水ストレスにตอบสนองして胚軸や根の皮層の内側に新たに形成される空隙の多いスポンジ状の組織で、地上部から地下部への酸素供給に寄与することが知られている。これまで、ダイズの二次通気組織の形成機構は不明であったが、研究代表者は、暗処理や葉の遮光もしくは切除によって、湛水条件下であっても二次通気組織の形成が阻害されることを明らかにした。このことから、ダイズにおける二次通気組織の形成は光依存性の葉由来シグナルによって制御されている可能性が示唆された。

2. 研究の目的

湛水ストレス時にダイズの胚軸や根の基部に形成される二次通気組織は、地下部へ酸素を供給する組織として、植物の耐湿性付与に重要な働きをする。これまでに、二次通気組織の形成誘導には、(1) 胚軸部分が湛水状態になること、(2) 光存在下で葉由来のシグナルが胚軸に輸送されることの両方が必要であることが明らかになってきた。そこで、二次通気組織の形成条件下において、葉由来シグナルを同定し、二次通気組織形成の誘導調節機構を解明することが本研究の目的である。

3. 研究の方法

(1) 葉による二次通気組織形成の制御に関する品種間差を用いた評価

これまでの解析からダイズの品種アソアオガリは他の品種(エンレイなど)と比べ、湛水処理後に二次通気組織を早く発達させることを明らかにしている。そこで、二次通気組織の形成誘導には、胚軸部分が湛水状態になることと、光存在下で葉由来のシグナルが胚軸に輸送されることの両方が必要であることを利用し、アソアオガリとエンレイを用いた接木実験を行うことで、アソアオガリの形質が葉と胚軸のどちらに由来するのかを調査した。このような接木実験を行い、アソアオガリとエンレイの二次通気組織形成の品種間差を決定する因子が、葉と胚軸のどちらに起因するのかを明らかにした。

(2) 葉由来のシグナルの探索

二次通気組織の形成誘導には、光存在下で葉由来のシグナルが胚軸に輸送されることが必要であることから、光合成産物である可能性が考えられた。そこで、その可能性を確かめるために、密閉したコンテナ内の二酸化炭素を除去して、光存在下でダイズ幼植物体

を湛水処理し、二次通気組織の形成の有無を観察した。これにより、光合成産物が葉由来のシグナルであるかどうかを調査した。また、光合成産物としてスクロースなどの糖がシグナルである可能性が考えられた。光合成産物であるスクロースなどの糖がシグナルとして機能するかどうかを確かめるために、ダイズの胚軸を切断して、切断面よりスクロースなど数種類の糖を処理し、二次通気組織の形成が回復するかどうかの調査をした。さらに、師部を介した物質輸送が二次通気組織形成に関与するかどうかを明らかにするために、ヒートガードリングによって、師部を破壊した場合に、その部位の上側と下側で二次通気組織の形成に差異が生じるかどうかを調査した。最後に、湛水条件下での胚軸におけるスクロース濃度を経時的に測定した。

4. 研究成果

(1) 葉による二次通気組織形成の制御に関する品種間差を用いた評価

研究代表者は、これまでの解析からダイズの品種アソアオガリは品種エンレイと比べ、二次通気組織を早く発達させることを明らかにしている。アソアオガリとエンレイを用いた接木実験を行うことで、アソアオガリの形質が葉と胚軸のどちらに由来するのかを調査した。その結果、アソアオガリを穂木にしてエンレイを台木にすると、二次通気組織の形成速度はエンレイを共台した場合と同程度であり、穂木の品種を変えたことによる二次通気組織形成への影響は観察されなかった(図1)。同様に、エンレイを穂木にしてアソアオガリを台木にすると、アソアオガリを共台した場合と同程度であった。これらの結果より、アソアオガリがエンレイと比べて二次通気組織を早く発達させるという

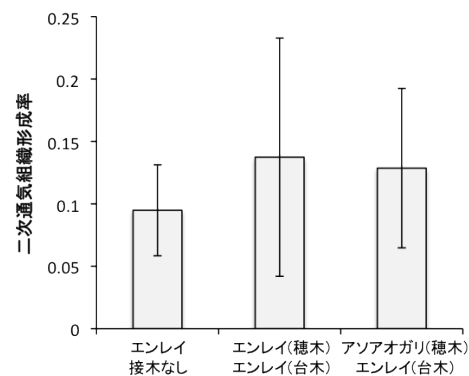


図1. 接木による二次通気組織形成への影響. 通気組織形成速度の異なる品種アソアオガリを穂木として品種エンレイに接木を行った。湛水条件下で5日間栽培後、二次通気組織形成率を測定したが、形成率に有意な変化は観察されなかった。

形質を制御しているのは、胚軸そのものであり、葉由来シグナルが関与していないことが示唆された。

(2) 葉由来のシグナルの探索

二次通気組織の形成誘導には、光存在下で葉由来のシグナルが胚軸に輸送されることが必要であることから、光合成産物がシグナルである可能性が考えられた。そこで、密閉したコンテナ内の二酸化炭素を除去して、光存在下でダイズ幼植物体を湛水処理したところ、二次通気組織の形成は阻害された(図2)。その後、二酸化炭素除去処理を解除して、空気にさらしたところ、二次通気組織の形成を開始することが分かった(図2)。この結果より、二次通気組織の形成には、光合成が重要であることが示唆された。

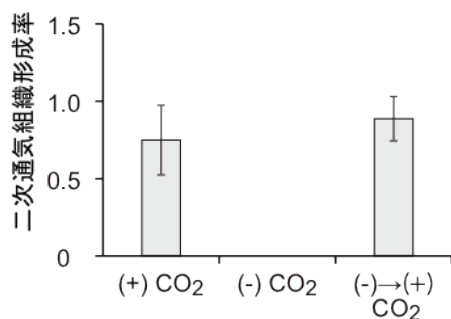


図 2. 二酸化炭素除去による二次通気組織形成への影響. 二酸化炭素を除去した環境下では、湛水処理5日後であっても二次通気組織は形成されなかった。しかし、二酸化炭素存在下にもどすと、二次通気組織の形成が開始した。

これまでの結果から、二次通気組織形成には、光合成産物が必要であることが明らかとなった。特に、光合成産物であるスクロースやその他の糖は、シグナル物質として機能することも報告されていることから、二次通気組織形成においても糖が関与している可能性が考えられた。そこで、糖の輸送が関与することを明らかにするために、子葉より上を切除したダイズ幼植物体を用いて実験を行った。子葉より上を切除したダイズ植物体では、湛水条件下であっても二次通気組織は形成されないが、切断面にスクロース、グルコース、フルクトースなどの糖の溶液を処理したところ、スクロースを与えたときにのみ、二次通気組織の形成が回復することが明らかになった(図3)。また、処理するスクロース濃度は0.5 M程度の高濃度である必要があり、師管内のスクロース濃度と近い値であることが明らかとなった。これらの結果より、葉由来のシグナルの少なくとも1つは光合成産物であるスクロースであることが示唆された。

さらに、二次通気組織形成に関わる物質が

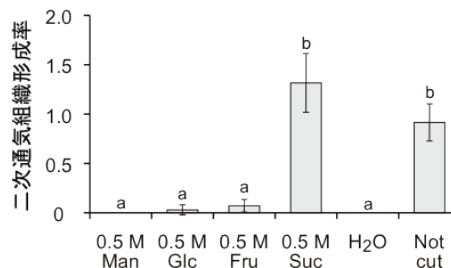


図 3. 糖の二次通気組織形成への影響. 上胚軸を切断したダイズは、湛水条件下でも二次通気組織を形成することが出来ないが、切断面に複数の糖を処理したところスクロースで処理した時のみ、非切断時と同程度まで二次通気組織形成が回復した。Man: マンニトール、Glc: グルコース、Fru: フルクトース、Suc: スクロース、H2O: 水、No cut: 胚軸非切断時。

師管を通して輸送されていることを明らかにするために、ヒートガードリングによって、師部を破壊した場合に、その部位の上側と下側で二次通気組織の形成に差異が生じるかどうかを調査した。その結果、ヒートガードリング処理をした部位の上側では二次通気組織が形成されたのに対して、下側では全く形成されなかった(図4)。この結果より、葉において光合成によって生成されたスクロースが師部を通して胚軸に供給され、それがシグナルとなって二次通気組織の形成を誘導していることが示唆された。

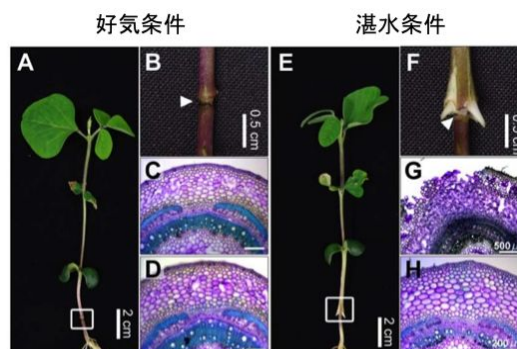


図 4. ヒートガードリング処理の二次通気組織形成への影響. 胚軸の師部までヒートガードリングによる熱処理を施した。その後、好気条件下(A)または湛水条件下(E)で7日間栽培した。湛水条件下においても、ヒートガードリング処理を行った部位より上でのみ二次通気組織が形成された。B、Fは、A、Eにおける白樫内の拡大図。ヒートガードリングを行った部位より上(C、G)または下(D、H)の胚軸の横断切片。

さらに、湛水条件下での胚軸におけるスクロース濃度を経時的に測定したところ、湛水処理を施すと胚軸内のスクロースおよびグルコース量が増加することが明らかになっ

た(図5)。これらの糖の増加は、好気条件下に加え、湛水条件下であっても二次通気組織が形成されない暗所においても観察されないことから、胚軸内のスクロースまたはグルコース量の増加が二次通気組織形成の促進に寄与している可能性が考えられた。さらに、なぜ湛水条件下で胚軸内のスクロース量が増加するのかを解明する必要があると考えられた。

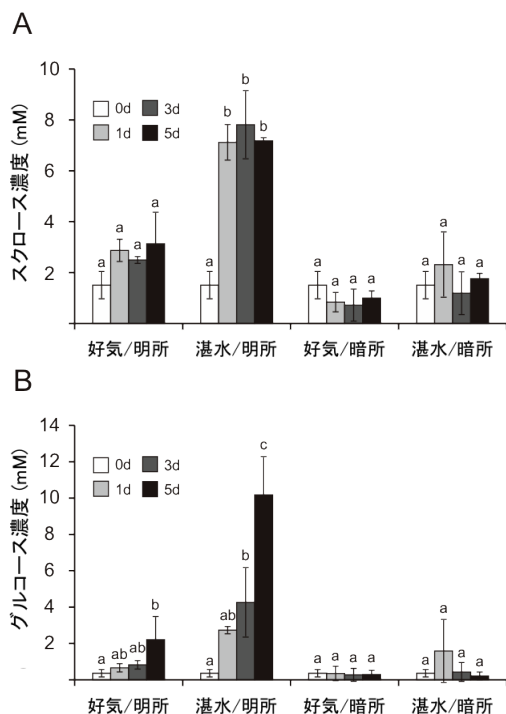


図5. 二次通気組織形成時の胚軸におけるスクロース及びグルコース濃度の変化。胚軸におけるスクロース及びグルコース濃度の変化を経時的に測定したところ、二次通気組織が形成される湛水/明所において処理1日目から糖濃度の上昇が観察された。

今後、葉由来シグナルとしてのスクロースが、師部においてどのように遺伝子発現を制御し、二次通気組織形成を誘導しているのかについて解明する必要がある。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

〔雑誌論文〕(計0件)

〔学会発表〕(計2件)

高橋宏和、中園幹生：ダイズにおける挿し木時の不定根と二次通気組織の形成へのオーキシンの影響。第39回根研究集会。2013.11.9. 那須。

高橋宏和、斉暁花、平賀勸、島村聡、中園幹生：糖によるダイズ二次通気組織形成の制御機構の解明。第125回日本育種学会講演会。

2014.3.22. 仙台。

〔図書〕(計1件)

Takahashi, H. Yamauchi, T., Colmer, T.D. and Nakazono, M.: Aerenchyma formation in plants. Plant Cell Monographs: Low-Oxygen Stress in Plants. J. T. van Dongen and F. Licausi (Eds.), Springer, 21:247-265 (2014)

〔産業財産権〕

出願状況(計0件)

取得状況(計0件)

〔その他〕なし

6. 研究組織

(1) 研究代表者

中園 幹生 (NAKAZONO MIKIO)
名古屋大学大学院生命農学研究科・教授
研究者番号：70282697

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし