

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 5 月 30 日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2014～2016

課題番号：26292012

研究課題名(和文) 異形根性に注目した作物根系水吸収・輸送構造の解明

研究課題名(英文) Hydraulic architecture of crop root system with special emphasis on heterorhizy

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) 12,100,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、根系を、種類と齢が異なる個根によって形成される不均一な組織体として捉えることで、水吸収輸送構造の詳細な解明を目指した。主に水耕栽培したイネ幼植物を実験に用いた。吸水機能の評価軸として、根系の吸水速度を規定する、根表面積および単位根表面積当たりの水通導性を用い、それらの形質に対する主軸根と異形側根の貢献差およびその解剖学的要因を調べた。さらに、根系の大部分を構成する異形側根の発達位置・時期と吸水速度を評価した。

本研究は、イネの吸水機構の重要な知見として、主軸根と異形側根間に機能的役割分担が存在すること、水輸送に有利な側根発育様式が備わっていることを示した。

研究成果の概要(英文)： This study attempted to establish an elaborated model of hydraulic architecture on plant root system by paying special attention to its heterogeneity in types (heterorhizy) and ages of constituting roots. Hydroponically-grown rice seedlings were mainly used. For analysis, we used root surface area and hydraulic conductivity that mainly determine water uptake rate, and evaluated relative contributions of axile and two types of lateral roots as well as anatomical features to those traits. We also determined the relationship of position of emergence of the lateral roots that constitute major surface area of the entire root system along the axile root and its timing of emergence with the water uptake rate.

Results showed that the axile roots and the lateral roots of two types exhibit different functional roles in water uptake, and the developmental pattern of laterals in terms of emergence position and timing ensures efficient water uptake in rice plant.

研究分野：作物学

キーワード：異形根性 水通導性 通気組織 QTL解析

1. 研究開始当初の背景

イネ根系の水吸収機能とその機構を解明するためには、根系を、種類と年齢が異なる個根によって形成される不均一な組織体として捉えることが不可欠である。イネの根系は主軸根である種子根と節根、および主軸根から発生する側根で構成される。中でも根系の総根長および表面積の大部分を占める側根に存在する2種類の異形側根の発育および水吸収機能を評価する必要がある。L型側根は長く、太く、高次の側根を発達させる能力を有し、S型側根は短く、細く、分枝する能力がない。また、これら異形側根の差異として、維管束、皮層内厚壁組織および下皮の発達、環境変化に対する発育応答、発生の遺伝的制御、発育に寄与する養分などが断片的に明らかにされている。一方で、根系の水吸収速度を規定する、根表面積および単位根表面積当たりの水通導性に対する、主軸根と異形側根の貢献差とその要因の解明が残されていた。さらに、これらの個根がどのような規則性をともなって組み合わさっているかは、依然未解明である。

そこで本研究では、作物「根系」を不均一な組織体と捉え、その実態としての「異形根性」に注目し、システムとしての水吸収・輸送構造の解明を目指した。そのために、根系内のアポプラストならびにシンプラストにおける水通導抵抗の大きさと位置を評価しようとした。また、吸水の大部分を担う側根の発育と、そのエネルギーと材料を供給すると考えられる皮層崩壊の結果生ずる通気組織との定量的関係、それらの水通導性における機能的意義、ならびにその遺伝制御(QTL解析)についての解明を目指した。これらを踏まえ、水ストレスの発生機構の解明に加え、耐旱性作物育種戦略を立てる上での基礎的知見を提供しようとした。

具体的な目的としては次のものが挙げられる。

- (1) 根系の水通導性から見た水吸収能力の評価と異形側根間の役割分担
- (2) 種子根系を構成する種子根軸および異形側根の水吸収速度、量の比較
- (3) 根系を構成する異形側根間の形態学的差異の解明
- (4) 種子根軸上の細胞のシンプラストによる水透過率の評価

そのために、以下のような仮説を立て検証しようとした。

(1) 異形側根間で機能的役割分担が存在する。主として、側根が水吸収、輸送の中心的な役割を担う。中でも発生数が圧倒的に多く、また、直径が比較的小さいため、相対的に、根軸方向に比べて通導抵抗が高いとされる放射方向の通導抵抗が低いことが予想されるS型側根が主として吸水機能を担う。L型側根は、1次高次のS型側根によって集められた水を、1次低い主軸根(側根が発生している親根)に輸送する役割を担う。主軸

根自体は、通気組織やカスパリー帯の存在により、水通導抵抗が大きく、また根系全体に占める長さも小さいので、吸水に対する貢献度は低い。一方、通気組織は、主軸根先端に酸素を供給し、また側根発達を促進することによって、根系全体の水通導性に大きく貢献する。

(2) 各側根は、主軸根内の連結先の導管が成熟した部位(とくに隔壁が消失し、水通導性が高まる位置より基部側)に発生が限定される。異形根によって、連結する導管の種類(中央後生木部大導管(LMX)と後生木部導管(EMX))も、それらの成熟する位置も異なる。

(3) 主軸根(側根の場合はL型側根)とそこから発生するS型側根が、水吸収・輸送機能の最小単位で、この基本単位が、水通導性が最も高くなるように連結し組み合わさって水の吸収・輸送構造が構築される。

(4) 通気組織形成は、主軸根の伸長ならびにそこからの側根発育を促進することによって、水通導性を増加させる一方、単位根長当たりの水通導性を低下させる。

(5) 土壌水分環境によってこれらの側根は発育的可塑性を発揮し、その可塑性を制御するQTLが存在する。

2. 研究の目的

(1) 根系全体の水吸収速度に対する、根表面積、単位根表面積当たりの水通導性(Hydraulic conductivity, L_p)および水ポテンシャル差の貢献を明らかにしようとした。

(2) 根系全体の表面積に対する、主軸根(種子根、節根)および異形側根(L型側根、S型側根)の貢献を明らかにしようとした。

(3) 根の表皮から導管までのアポプラスト経路における L_p に影響を与えると考えられるリグニン蓄積、スベリンラメラ形成および皮層内厚壁組織形成を、主軸根と異形側根について明らかにしようとした。

(4) 根の表皮から導管までのCell-to-cell経路(シンプラスト経路+細胞膜横断経路)における L_p に影響を与えると考えられる通気組織形成と細胞層数を、主軸根と異形側根について明らかにしようとした。

(5) 根軸方向の水通導性(Hydraulic conductance, K)に影響を与えると考えられる導管の成熟、直径、本数、さらに、ポアズイユ-ヘーガン則を適用し推定できる K の相対値を主軸根と異形側根について明らかにしようとした。

(6) 根系全体と主軸根系(主軸根+側根)の L_p と、各根系の表面積に占める主軸根と異形側根の割合との関係を調べることによって、主軸根と異形側根の L_p を相対的に推定しようとした。さらに、主軸根系における各水輸送経路の L_p を比較しようとした。

(7) 異形側根と主軸根との間における導管連絡が、導管の種類に特異的であることに着目し、「各側根は、主軸根内の連結先の特定の導管が成熟した部位(とくに隔壁が消失し、 K が高まる位置より基部側)に発達が限定される」という仮説を検証しようとした。このとき、異形側根の発育が量的にも空間的にも異なると予想された水耕と土耕の栽培を行い、比較した。

(8) 根の種類と齢ごとの水吸収速度を相対的に定量化しようとした。これにより、目的(7)で検証した側根の発達位置・時期が、側根の水吸収速度の最大化に貢献しているかどうかを明らかにしようとした。また、目的(3、4、6)で推定した L_p と解剖学的形質が水吸収速度に貢献しているかどうかを検証しようとした。

3. 研究の方法

上述の目的に対するすべての実験に共通して、人工気象器内で栽培したイネ品種日本晴を用いた。

(1) 水耕で栽培した、播種後5、7、10、15および20日目の個体を用いた。根表面積は画像解析ソフトWinRHIZOによって測定した。水吸収の駆動力が主に静水圧差のときの L_p (Hydrostatic L_p)と駆動力が浸透ポテンシャル差であるときの L_p (Osmotic L_p)をそれぞれ調べた。根系全体のHydrostatic L_p を、蒸散速度、根表面積および葉身と水耕液との間の水ポテンシャル差から算出した。根系全体のOsmotic L_p は、出液速度、根表面積および導管液と水耕液との間の浸透ポテンシャル差から算出した。

(2) 根系全体の根表面積に占める主軸根と異形側根の割合を調べた。根の種類ごとに典型的な直径範囲を調べ、WinRHIZOの直径別根表面積測定手法を用いた。播種後5日目から20日目までの割合の増加速度を求めた。

(3) 播種後5、10、15日目の種子根を用いた。種子根軸の10 mm区画ごと、およびその区画に発生した異形側根の5 mm区画ごとに横断切片を作成し、Phloroglucinol染色によってリグニン蓄積と皮層内厚壁組織形成、Fluorol Yellow 088染色と蛍光観察によってスベリン蓄積を調べた。

(4) (3)と同様の組織切片を用い、画像解析ソフトImage Jによって通気組織面積率を、顕微鏡の明視野観察によって表皮から主要導管までの細胞層数を観察した。

(5) 導管成熟は、導管構成細胞間の隔壁の消失を指標とした。ImageJによって導管直径を、顕微鏡明視野観察によって導管の本数を調べた。そして、ポアズイユ-ヘーガン則を適用し、成熟した導管の半径の4乗を算出し、成熟したすべての導管分を合計した値について、根の種類と齢ごとに相対値を算出し、 K の相対値とした。

(6) 根系全体におけるHydrostatic L_p とOsmotic L_p は(1)と同様に算出した。

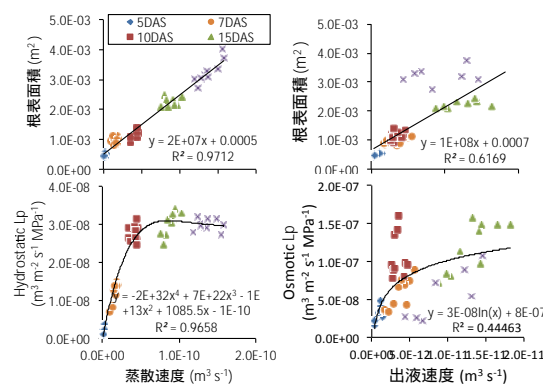
主軸根系のHydrostatic L_p をルートプレッシャーチャンバーによる出液速度、根表面積、使用した静水圧から算出した。主軸根系のOsmotic L_p は根系全体の場合と同様の手法を用いた。根系全体の根表面積に占める主軸根と異形側根の割合を(2)と同様に調べた。各 L_p と各根の割合との相関関係を調べた。さらに、Hydrostatic L_p をアポプラスト経路の L_p 、Osmotic L_p をCell-to-cell経路の L_p と仮定し、各水輸送経路の L_p を比較した。

(7) 導管成熟を定量的に取り扱うために、多数の試料を計測する必要があり、そのための簡便な観察手法を開発した。種子根軸の1 cm区画ごとに導管の成熟と異形側根の本数を数えた。各区画の代表的な異形側根について導管の成熟度を調べ、種子根軸の各導管の成熟部位との位置関係を調べた。

(8) 蛍光色素sulforhodamine G水溶液で一定時間栽培したのちに、根の種類および齢が異なる根断片に蓄積した色素量を測定し、水吸収速度を推定した。

4. 研究成果

(1) 有意な正の相関関係が、蒸散速度と根表面積との間、出液速度と根表面積との間、蒸散速度とHydrostatic L_p との間、および出液速度とOsmotic L_p との間に認められた。一方、蒸散速度と水ポテンシャル差との間、および出液速度と水ポテンシャル差との間には、有意な相関関係は認められなかった(第1図)。



第1図 イネ幼植物体の生育に伴う水吸収速度の変化に対する根表面積と水通導性の関係。蒸散速度とHydrostatic L_p の値は無傷の蒸散個体から取得し、出液速度とOsmotic L_p の値は幼植物体の根系から取得した。

(2) 播種後5日目から20日目にかけて、S型側根は、L型側根および主軸根と比較して、根表面積の増加速度が高かった。

(3) S型側根では、内皮および下皮にリグニンが蓄積しなかったことから、L型側根と種子根より、アポプラスト経路の L_p が高いと示唆された。また、細胞壁の肥厚を伴うスベリンラメラは種子根においてのみ観察された。

(4) S形側根では、通気組織が形成されず、L型側根および種子根よりも細胞層数が優位に少なかったことから、Cell-to-cell経路の L_p がより高いと示唆された。

(5) L型側根は、出現後1日目から3日目にかけて、中央後生木部大導管を成熟させた。すべての導管が成熟した場合において、S型側根の K を1とした場合、L型側根の K は1.3、種子根軸の K は1000を示した。

(6) 根系全体のHydrostatic L_p および根系全体と主軸根系のOsmotic L_p は、各根系の表面積に占めるS型側根の割合との間に有意な正の相関関係があった。一方、L型側根および主軸根の割合との間には有意な負の相関関係があった。以上より、S型側根のHydrostatic L_p とOsmotic L_p は、L型側根と主軸根の値より高いことが示唆された。さらに、主軸根系においてOsmotic L_p がHydrostatic L_p よりも高かったことから、Cell-to-cell 経路の L_p がアポプラスト経路の L_p よりも高いことが示唆された。

(7) 水耕で栽培されたイネの種子根系においては、各側根は、主軸根内の連結先の特定の導管が成熟した部位(とくに隔壁が消失し、 K が高まる位置より基部側)に発達が限定されることが明らかとなった。すなわち、L型側根は、種子根の中央後生木部大導管(LMX)が成熟した部位に発達が限定していた。また、S型側根は、種子根の後生木部導管(EMX)が成熟した部位に発達が限定されていた。一方、土耕で栽培されたイネの種子根系においては、L型側根が種子根のより根端側の部位にも多数発達し、2次側根を伴うL型側根が、種子根のLMXが未成熟な部位にも発達していた。このことから、水耕に比べ土耕では、側根と主軸根との連絡部においてより大きい水通導抵抗が発生している可能性が示唆された。

(8) 種子根のLMXが成熟した範囲の2次側根を伴うL型側根では、種子根のLMXが未成熟な範囲の2次側根が未発達なL型側根に比べ、単位根表面積当たりの水吸収速度が大きくなる傾向が認められた。また種子根の根端から基部にかけての広い範囲で、S型側根の単位根表面積当たりの水吸収速度が種子根とL型側根より大きいことが明らかとなった。S型側根の相対的に高い水吸収速度は、成果(3、4)の解剖学的形質と成果(6)の高い L_p によって支持された。これらの結果から、水耕において、側根から茎葉部への根軸方向の効率的な水輸送を保障するように、L型側根とS型側根の発達位置と時期が別々に決定され、その結果として、発達したそれぞれの側根の水吸収速度が最大化されることで、効率的な水吸収・輸送の仕組みが構築されていることが明らかとなった。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計2件)

Emi Kameoka, Roel Suralta, Shiro Mitsuya and Akira Yamauchi. Matching the Expression of Root Plasticity with Soil

Moisture Availability Maximizes Rice Productivity under Drought. Plant Production Science. 査読有、18巻、2015、267-276

DOI: 10.1626/ppls.18.267

Jonathan M. Niones, Yoshiaki Inukai, Roel R. Suralta and Akira Yamauchi. QTL associated with lateral root plasticity in response to soil moisture fluctuation stress in rice. Plant and Soil. 査読有、391巻、2015、63-75

DOI: 10.1007/s11104-015-2404-x

〔学会発表〕(計13件)

仲田(狩野)麻奈, 三屋史朗, 犬飼義明, 山内 章、イネ根系の土壤乾燥ストレス応答に關与する通気組織形成と根呼吸特性、日本作物学会第243回講演会、2017年3月30日、東京大学農学部(東京都文京区)

Takuya Kabuki, Wieland Fricke, Saoirse Tracy, Mana Kano-Nakata, Shiro Mitsuya, Akira Yamauchi. Rice root system development and changes in its hydraulic conductivity with seedling growth in relation to heterorhizy. 第45回根研究集会、2016年10月1日、岡山大学資源植物科学研究所(岡山県倉敷市)

仲田(狩野)麻奈, 三屋史朗, 犬飼義明, 山内 章、土壤乾燥ストレス下のイネ根系発育に關わる炭素収支、第45回根研究集会、2016年10月1日、岡山大学資源植物科学研究所(岡山県倉敷市)

山内 章、作物根系の構造およびその可塑性の機能的意義、日本作物学会第241回講演会、2016年3月28日、茨城大学水戸キャンパス(茨城県水戸市)

Wasilwa Jackline Nekesa, Owusu Nketia Stella, Daniel Menge, Yoshiaki Inukai, Shiro Mitsuya, Mana Kano-Nakata, Roel Suralta Rodriguez, Akira Yamauchi. Functional Roles of Root Developmental Plasticity and its Contribution to Dry Matter Production under Soil Moisture Fluctuation in New Rice for Africa(NERICA). 日本作物学会第241回講演会、2016年3月28日、茨城大学水戸キャンパス(茨城県水戸市)

Takuya Kabuki, Shiro Mitsuya, Akira Yamauchi. Anatomical analysis related to hydraulic conductivity of two types of lateral roots in rice seminal root system. 第9回国際根研究学会シンポジウム、2015年10月6日、キャンベラ(オーストラリア)

株木拓也, 仲田(狩野)麻奈, 三屋史朗, 山内 章, 異型根性を考慮したイネ種子根系の水吸収機構の解明、第 43 回根研究集会、2015 年 10 月 1 日、東京農業大学農学部厚木キャンパス(神奈川県厚木市)

株木拓也, 三屋史朗, 仲田(狩野)麻奈, 山内 章, イネ種子根系の異形側根における水通導性関連組織の解剖学的差異、日本作物学会東海支部第 146 回講演会、2015 年 8 月 26 日、静岡大学(静岡県静岡市)

今吉興志郎, 三屋史朗, 山内 章, 異なる土壌リン条件下におけるイネ根系の皮層空隙形成と側根発育との関係、第 42 回根研究集会、2015 年 6 月 6 日、秋田県立大学(秋田県秋田市)

Mana Kano-Nakata, Jiro Tatsumi, Yoshiaki Inukai, Shuichi Asanuma and Akira Yamauchi. ^{13}C fluctuation among plant organs grown under various intensities of drought stress in rice. 第 8 回アジア作物学会議、2014 年 9 月 24 日、ハノイ(ベトナム)

Takuya Kabuki, Shiro Mitsuya, Akira Yamauchi. Hydraulic architecture in the relationship of lateral root development with the maturity of xylem vessels in the seminal root system of soil-grown seedlings in rice. 第 8 回アジア作物学会議、2014 年 9 月 24 日、ハノイ(ベトナム)

Emi Kameoka, Shiro Mitsuya, Roel R. Suralta and Akira Yamauchi. Toposequence position-dependent phenotypic plasticity for rice root distribution patterns in depths in response to water conditions. 第 8 回アジア作物学会議、2014 年 9 月 24 日、ハノイ(ベトナム)

亀岡 笑, 三屋史朗, 山内 章, ラインソーススプリングラー法を用いたイネ根系の土壌水分勾配に対する応答評価、第 40 回根研究集会、2014 年 5 月 17 日、北海道医療大学(北海道当別町)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

山内 章 (YAMAUCHI, Akira)
名古屋大学・大学院生命農学研究科・教授
研究者番号: 30230303

(2) 研究分担者

犬飼 義明 (INUKAI, Yoshiaki)
名古屋大学・農学国際教育協力センター・准教授
研究者番号: 20377790

三屋 史朗 (MITSUYA, Shiro)
名古屋大学・大学院生命農学研究科・講師
研究者番号: 70432250

仲田 麻奈 (NAKATA, Mana)
名古屋大学・高等研究院(農)・特任助教
研究者番号: 70623958

(3) 連携研究者

()

研究者番号:

(4) 研究協力者

株木 拓也 (KABUKI, Takuya)