

作物根系の構造およびその可塑性の機能的意義

山内 章 (名古屋大学大学院生命農学研究科)

作物の根系に関する情報は、多様な環境ストレス下における生育や収量を解析するうえで重要な知見となる。山内氏は、作物個体の根の総体である根系全体を形態や機能が異なる個々の根からなるシステムとして捉え、その構造および土壌環境に対する発育的反応を定量的に解析し、その機能的意義や作物生産における役割を解明してきた。主要な研究成果は以下に要約される。

1. 根系の構造解析

世界で栽培されている主要な作物(業績1, 2, 7)の根系構造を、種子根や節根などの主軸根と、それらから発生し量的に大部分を占める側根との組み合わせとして捉えつつ定量的に比較解析した。また、ストレス耐性(耐旱性・耐湿性)や収量性と、根系構造との間に密接な関係が存在することを指摘し、根系構造の機能的な意義について考察した(業績9, 13, 14, 15)。また、研究を進める過程で、根系構造を可視化するために根箱-ピンボード法を開発し(業績3)、この方法を利用して根系構造の定量的な解析を進めた。また、根長計測にパソコンを利用した画像解析法を先駆的に導入することに取り組み(業績6)、これらの成果が根系構造のフラクタル解析(業績19)やトポロジー解析の展開や、根系構造の定量的解析の発展に貢献した。

2. 根系を構成する根の異形性

根系構造を解析する過程で、根系を構成している根の中に形態的・組織学的に異なるものが存在する、すなわち異形根性が認められることを明らかにした。具体的には、イネ科作物の側根には異形性が認められ、長く、太く、さらに高次の分枝を発生させる能力を持つL型側根と、比較的細く、短くそれ以上分枝しないS型側根があり(業績1)、この異形根性は各分枝次元の側根に認められることを指摘した(業績1, 9)。さらに、従来認められていた側根に加えて、主軸根にも異形根性が存在することを見出した(業績5)。

さらに異形根間では、上述のような形態・組織学的な形質における差異に加え、土壌環境に対する反応性も異なることに注目して、根系構造の乾燥(業績8, 19)、過湿・湛水(業績4, 24)、土壌水分変動(業績12, 20)などの土壌環境に対する発育反応をイネ科・マメ科作物、イモ類を対象にして解析し、個体成長にとってこうした根系発育反応が重要な役割を果たしていることを明らかにした。たとえば、モロコシの耐湿性機構を根系の面からくわしく解析した結果、一時的な湛水处理あるいは適湿状態への復帰処理などに対する反応は、種子根系と節根系とは明らかに異なり、節根系が耐湿性に強く関わることを明らかにした(業績4)。また、コムギでは、耐湿性にとって、過湿条件下での節根における通気組織形成能力、それと強く連動した側根発育、ならびに節根の伸長と発生能力が重要な役割を果たしていることを明らかにした(業績24)。

また、これらの過程で、変化しやすい形質と、変化しにくい形質とを分類・整理することを試みつつ、従来進化学の中で発展してきた「可塑性」の概念を、根系構造の機能的理解のために導入した(業績9, 15)。可塑性は単なる環境要因に対する応答とは異なり、進化学では生存や次世代の繁殖、作物学では成長や収量に対して有利に働く発育・形態的反応ができる植物の能力を指す。

3. 土壌水分変動ストレスに対する作物の適応における可塑性の役割とその遺伝的制御

実際に作物が栽培される圃場の環境は、空間的に不均一であるとともに、時間とともに変動することが特徴である。これからの世界のイネの生産性向上にとって極めて重要な位置を占める天水田は、その典型である。すなわち、天水田の最も大きな特徴は、乾燥条件と嫌気条件(降雨による湛水)が繰り返り起こることであり、それは単純な乾燥よりも、ストレス強度が大きい。そのような条件下において、イネ根系が具備すべき形質を検討するために(業績25)、畑条件と天水田条件下におけるイネの生育を比較した結果、乾燥条件下の場合、供試したすべての品種で、適湿条件下で生育した対照個体に比較して抑制されていた。これに対して水分変動条件下の場合は、乾燥条件下で生育した後の再灌水に対する反応(発育的可塑性)に明確な品種間差異が現われた。すなわち、適応性が強い品種や系統では、適湿条件下に比べ、再灌水条件下で茎葉部から分配された乾物がより効率的に利用され、すでに出現している節根における側根の発育が促進され、さらに新しい節根が発生し、全根長が増加した。また同時に、根乾物重と水吸収速度も増加した(業績10, 11, 16, 17)。

続いて、異なる品種や種を比較するよりも、遺伝的背景を可能な限り揃えた材料を用いた方が、可塑性の機能的意義の評価の精度が上がると考えた。そこで、具体的には、日本晴/Kasalathの戻し交雑によって作成された、計54系統の染色体断片置換系統群を用い、研究を進展させた。その結果、系統47番は、日本晴に比べ乾燥ストレス条件を経て嫌気条件に移された場合には、根端への酸素輸送機能を担う通気組織の形成能力が高く、また逆に、嫌気条件を経て乾燥ストレス条件に移された場合には、側根発生能力が高く、その結果、地上部、根系発育ともに優れ、こうしたストレス条件への適応能力を備えていることを明らかにした(業績18, 21, 22)。

さらに、土壌水分変動条件下での根の可塑性に関わって、側根発生に関わるQTLを第12染色体上に、そして根への乾物分配に関わるQTLを第6染色体上に、根の通気組織形成に関わるQTLを第12染色体に同定した(業績23, 26)。

これらの研究により、圃場で繰り返り起こる土壌水分変動条件下において発揮される根系の発育的可塑性には遺伝的変異が存在し、そのことが成長、乾物生産、収量の差異を引き起こしていることを明らかにした。とくに、通気組織形成能力と側根発達能力による根系発達の可塑性が、土壌水分変動条件への適応能力の鍵であり、このような根系発育の可塑性における遺伝変異は、天水田などのように、土壌水分が変動する環境条件に対するイネの適応能力を遺伝的に改良するためには必須の遺伝資源として重要であることを指摘した。

以上のように、山内氏は、作物「根系」の本質はその不均一性にあり、その実態は「異形根性」にあること、根系を構成する根の中で量的にも機能的にも重要なのは側根であること、さらに異形根間で土壌環境に対して発揮する可塑性が異なり、このことが根系全体が発揮する可塑性の実態となっていて、土壌環境ストレスに対する作物個体の適応性・耐性にとって重要な形質となっていることを明らかにしてきた。これらの知見は、根系機能研究に重要な視点を与えるものであり、学問的な発展に寄与するだけでなく、とくにストレス環境条件下での作物栽培技術の改善や、根系形質に注目した育種にも大いに貢献するものであり、日本作物学会賞にふさわしい業績として高く評価される。

研究業績

1. Yamauchi, A., Kono, Y. and Tatsumi, J. 1987. Quantitative analysis on roots system structures of upland rice and maize. *Jpn. J. Crop Sci.* 56: 608-617.
2. Yamauchi, A., Kono, Y. and Tatsumi, J. 1987. Comparison of root system structures of 13 species of cereals. *Jpn. J. Crop Sci.* 56: 618-631.
3. Kono, Y., Yamauchi, A., Nonoyama, T., Tatsumi, J. and Kawamura, N. 1987. A revised experimental system of root-soil interaction for laboratory work. *Environ. Control Biol.* 25: 141-151.
4. Pardales, J.R.Jr, Kono, Y. and Yamauchi, A. 1991. Response of the different root system components of sorghum to incidence of waterlogging. *Environ. Exp. Bot.* 31: 107-115.
5. Galamay, T.O., Yamauchi, A., Tatsumi, J. and Kono, Y. 1992. Cortical sclerenchyma development in axile roots of cereal crops. *Jpn. J. Crop Sci.* 61: 494-502.
6. Tanaka, S., Yamauchi, A. and Kono, Y. 1995. Easily accessible method for root length measurement using an image analysis system. *Jpn. J. Crop Sci.* 64: 144-147.
7. Mia, M.W., Yamauchi, A. and Kono, Y. 1996. Root system structure of six food legume species: Inter- and intraspecific variations. *Jpn. J. Crop Sci.* 65: 131-140.
8. Mia, M.W., Yamauchi, A. and Kono, Y. 1996. Plasticity in taproot elongation of several food legume species. *Jpn. J. Crop Sci.* 65: 368-378.
9. Yamauchi, A., Pardales Jr.J.R. and Kono, Y. 1996. Root system structure and its relation to stress tolerance. In *Dynamics of roots and nitrogen in cropping systems of semi-arid tropics* (eds. Ito, O. et al.). pp.211-233. Japan International Research Center for Agricultural Sciences, Tsukuba.
10. Bañoc, D.M., Yamauchi, A., Kamoshita, A., Wade, L.J. and Pardales, Jr.J.R. 2000. Dry matter production and root system development of rice cultivars under fluctuating soil moisture. *Plant Prod. Sci.* 3: 197-207.
11. Bañoc, D.M., Yamauchi, A., Kamoshita, A., Wade, L.J. and Pardales, Jr.J.R. 2000. Genotypic variations in response of lateral root development to fluctuating soil moisture in rice. *Plant Prod. Sci.* 3: 335-343.
12. Pardales Jr.J.R. and Yamauchi, A. 2003. Regulation of root development in sweetpotato and cassava by soil moisture during their establishment period. *Plant Soil* 255: 201-208.
13. 山内章. 2003. 理想型根系とは、根のデザイン原論 (森田茂紀 編). 養賢堂, 東京 pp.10-17.
14. 山内章. 2004. 根系. 山崎耕宇・久保祐雄・西尾敏彦・石原邦監修. 新編農学大事典. 養賢堂. 東京. 668-675.
15. Wang, H. and Yamauchi, A. 2006. Growth and function of roots under abiotic stress in soil. In *Plant-Environment Interactions* (3rd ed. Huang, B.). CRC Press, New York. pp.271-320.
16. Suralta, R.R., Inukai, Y. and Yamauchi, A. 2008. Genotypic variations in responses of lateral root development to transient moisture stresses in rice cultivars. *Plant Prod. Sci.* 11: 324-335.
17. Suralta, R.R. and Yamauchi, A. 2008. Root growth, aerenchyma development, and oxygen transport in rice genotypes subjected to drought and waterlogging. *Environ. Exp. Bot.* 64:75-82.
18. Suralta, R.R., Inukai Y. and Yamauchi, A. 2008. Utilizing chromosome segment substitution lines (CSSLs) for evaluation of root responses under transient moisture stresses in rice. *Plant Prod. Sci.* 11: 457-465.
19. Wang, H., Siopongco, J.D.L.C., Wade, L.J. and Yamauchi, A. 2009. Fractal analysis on root systems of rice plants in response to drought stress. *Environ. Exp. Bot.* 65: 338-344.
20. Subere, J.O.Q., Bolatete, D., Bergantin, R., Pardales, A., Belmonte, J.J., Mariscal, A., Sebidos, R. and Yamauchi, A. 2009. Genotypic variation in responses of Cassava (*Manihot esculenta* Crantz) to drought and rewatering. I. Root system development. *Plant Prod. Sci.* 12: 462-474.
21. Suralta, R.R., Inukai, Y. and Yamauchi, A. 2010. Dry matter production in relation to root plastic development, oxygen transport and water uptake of rice under transient soil moisture stresses. *Plant Soil* 332: 87-104.
22. Niones, J.M., Suralta, R.R., Inukai, Y. and Yamauchi, A. 2012. Field evaluation on functional roles of root plastic responses on dry matter production and grain yield of rice under cycles of transient soil moisture stresses using chromosome segment substitution lines. *Plant Soil* 359: 107-120.
23. Niones, J.N., Suralta, R.R., Inukai, Y. and Yamauchi, A. 2013. Roles of root aerenchyma development and its associated QTL in dry matter production under transient moisture stress in rice. *Plant Prod. Sci.* 16: 205-216.
24. Hayashi, T, Yoshida, T., Fujii, K., Mitsuya, S., Tsuji, T., Okada, Y., Hayashi, E., and Yamauchi, A. 2013. Maintained root length density contributes to the waterlogging tolerance in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Res.* 152: 27-35.
25. Wade, L.J., Bartolome, V., Mauleon, R., Vasant, V.D., Prabakar, S.M., Chelliah, M., Kameoka, E., Nagendra, K., Reddy, K.R.K., Varma, C.M.K., Patil, K.G., Shrestha, R., Al-Shugeairy, Z., Al-Ogaidi, F., Munasinghe, M., Gowda, V., Semon, M., Suralta, R.R., Shenoy V, Vadez, V., Serraj, R., Shashidhar, H.E., Yamauchi, A., ChandraBabu, R., Price, A., McNally, K.L., Henry, A. 2015. Environmental response and genomic regions correlated with rice root growth and yield under drought in the OryzaSNP panel across multiple study systems. *PLoS ONE* 10 (4): e0124127. doi:10.1371/journal.pone.0124127
26. Niones, J.N., Inukai, Y., Suralta, R.R. and Yamauchi, A. 2015. QTL associated with lateral root plasticity in response to soil moisture fluctuation stress in rice. *Plant Soil* 391: 63-75.