

嫌気条件下のダイズにおける通気組織ならびに根系形成に関する研究

望月俊宏（九州大学大学院農学研究院）・島村聡（農研機構東北農業研究センター）

ダイズ栽培が主として水田転換畑で行われる我が国においては、湿害回避は極めて重要な課題である。高地下水位や排水不良による土壌の過湿によって、出芽や生育は障害を受けやすい。様々な耕種的対応が試みられているが、依然として育種的な解決はなされていない。作物の耐湿性に関与する形質として、1) 好気的な地上部から嫌気的な地下部に酸素を供給する“通気組織の形成”および2) 湛水下においても比較的酸素分圧の高い条件にある地表面近傍における“根系の形成”が重要であると指摘されているが、ダイズに関する知見は極めて限定的である。これまでに、望月俊宏・島村聡の両氏は、嫌気条件下のダイズにおける通気組織の形成ならびに根系の形成について詳細に検討し、多くの先駆的な成果をあげた。なかでも、島村氏は通気組織の形成について生理学的観点から、望月氏は根系の形成について遺伝学的観点から画期的な知見を見出した。これらの知見は、耐湿性ダイズ品種育成への道を開くとともに、湿害に対する新たな耕種的対策の開発にも貢献するものである。主要な研究成果は以下に要約される。

1. 嫌気条件下のダイズにおける通気組織形成

イネなどの湿性植物の根には皮層細胞の崩壊による細胞間隙（一次通気組織）が形成され、通気組織として機能していることが知られている。従来、ダイズにはこの組織は形成されないと考えられてきたが、望月・島村の両氏は、ダイズを含む9種19品種のマメ科作物を供試し、湛水条件下においてダイズ胚軸根の皮層には明瞭な派生細胞間隙が形成されるとともに、供試作物の中でも高い形成能を持つことを明らかにした（業績2）。さらに、6種10品種のマメ科作物とツルマメ1系統を供試し、ダイズの胚軸には一次通気組織とは異なる二次通気組織が形成され、この組織の形成能も他のマメ科作物に比べて高く、形成量の大きいほど耐湿性が強いことを明らかにした（業績3）。この組織はコルク形成層から新しい組織として二次的に形成されるものであり、多量の空隙を含む白色スポンジ状の組織である。ダイズにおいては胚軸のみならず、主根、不定根および根粒にも形成される（業績7）。二次通気組織が形成されたダイズは、常時湛水下においても生育を全うし、子実を収穫することが可能である（業績6）。根粒は窒素固定能を維持するが、空気の取り込み口である皮目をパラフィンで覆うと、生育量や根粒活性が著しく低下することから、この組織が実際に通気機能を持っていることが示されている（業績5）。通気機能については、 $^{18}\text{O}_2$ を用いて酸素の移動を追跡した実験においても証明されている（業績10）。圃場試験やポット試験において、ダイズの生育量や収量からみた耐湿性には品種間差異のあることが明らかであった（業績1, 8）が、二次通気組織形成量にも品種間差異が認められ（業績4）、形成量の多い品種は耐湿性に優れることを見出した（業績8）。さらに、二次通気組織の機能と形成要因について詳細に検討した。その中で、湛水処理した *Luffa cylindrica* の胚軸と不定根には、形態的には二次通気組織に似た組織が形成されるが、発生的には一次通気組織であることが明らかとなり、多様な適応戦略のあることが示された（業績9）。また、ダイズの二次通気組織形成には、アブシジン酸は阻害的に作用すること（業績12）、オーキシンの関与は明瞭でないこと（業績14）、ショ糖の供給が不可欠であることなどが明らかにされた（業績17）。

望月・島村両氏は、これらの知見を著書・総説としても著しており（業績19, 20, 21, 22, 23）、国内外において多数引用されるとともに、一般に向けてもダイズ湿害研究の現状についての啓蒙に務めている（業績18, 24）。

2. 嫌気条件下のダイズにおける根系形成

ダイズ栽培において、早期培土による地表面近傍への不定根の誘導が湿害回避対策となることが知られている。一方、湛水条件下における不定根発根能力の品種間差異については明らかにされていない。本研究において、湛水条件下で地表面近傍に不定根が発達する程度には品種間差異があり、根系全体で見ても総根長が長く、根重が大きい品種ほど地上部生育量が維持されることが示された（業績13）。湛水条件下における根系形成能の大量解析を行うため、好気条件と嫌気条件を設定できる水耕栽培法を開発した。この方法を用いてダイズ92系統の幼苗について解析を行ったところ、嫌気条件下における根重の低下率には明らかな系統間差異が認められ、その程度は根長および根表面積の低下率との相関が高かった（業績11）。さらに解析精度をあげるため、水耕栽培法を改良するとともに、処理前後の根形質を測定できる実験方法を開発した。この方法を用いて、伊豫大豆（嫌気耐性系統；嫌気条件下において根の伸長がほとんど抑制されない）とタチナガハ（嫌気感受性系統；嫌気条件下において根の伸長が著しく抑制される）の交配に由来する組み換え近交系91系統を供試し、量的形質遺伝子座（QTL）解析を行ったところ、嫌気条件下における根の伸長に関与するQTLs（*Qrl1-12*；嫌気条件下における根の長さ、*Qrl1d-12*；嫌気処理前後における根の伸長量）を連鎖群H上に検出し、両者とも伊豫大豆の対立遺伝子が正の相加効果を示した。候補遺伝子の生産現場における有効性について検証するため、親系統および、タチナガハを遺伝的背景として候補領域を伊豫大豆型で持つ準同質遺伝子系統（NIL-9-4-5）を供試し、ポットによる土耕栽培実験を行った。その結果、幼苗期における1週間の湛水処理期間中、水耕栽培実験の結果と同様、タチナガハの根の伸長は著しく抑制されたのに対して、伊豫大豆およびNIL-9-4-5の根の伸長は僅かに抑制されるか、ほとんど変わらなかった（業績15）。また、農業生物資源ジェノバンクが提供しているダイズコアコレクションから世界的コアコレクション79系統、日本のコアコレクション78系統およびタチナガハと伊豫大豆を含むその他5系統を供試し、同様の水耕栽培実験を行った。その結果、本研究に供試した親系統（タチナガハおよび伊豫大豆）は、コアコレクションの中においても、それぞれ嫌気感受性および嫌気耐性系統に分類されることが示されるとともに、伊豫大豆に匹敵する嫌気耐性を持つ新たな遺伝資源として、国府7号、前津江在来90Bおよび矢作の3系統が見いだされた（業績16）。

以上のように、望月・島村両氏の研究は、ダイズの耐湿性に関して、特に根の形態と機能の面から詳細な解析を行い、通気組織および根系形成の意義を明らかにするとともに、それらにおける遺伝変異を見出し、さらに根系形成について遺伝要因を明らかにしたものである。これらの成果は、耐湿性ダイズ品種育成への道を開くだけでなく、湿害に対する新たな耕種的対策の開発にも貢献するものである。またこれら一連の研究は、形態学、生理学、生態学、さらには遺伝学の幅広い視点から、圃場実験からモデル実験までの異なるスケールの実験を有機的に組み合わせて実施したものであり、今後の作物学研究の方向性を示すものとしても重要と考える。よって、日本作物学会賞を授与するに値するものと評価される。

研究業績

1. 望月俊宏・松本重男 1991. 秋ダイズの耐湿性の品種間差異. 日本作物学会紀事 60 (3): 380-384.
2. 島村聡・望月俊宏・井之上準 1997. 数種マメ科作物の胚軸根における破生細胞間隙の形成. 日本作物学会紀事 66 (2): 208-213.
3. 望月俊宏・高橋卯雪・島村聡・福山正隆 2000. 数種夏作マメ科作物の胚軸における二次通気組織の形成. 日本作物学会紀事 69 (1): 69-73.
4. 島村聡・望月俊宏・福山正隆 2001. 湛水条件下においてダイズの胚軸に形成される二次通気組織量の品種間差異. 九州大学農学部農場研究報告 10: 19-24.
5. Shimamura, S., T. Mochizuki, Y. Nada and M. Fukuyama 2002. Secondary aerenchyma formation and its relation to nitrogen fixation in root nodules of soybean plants (*Glycine max*) grown under flooded conditions. *Plant Production Science* 5 (4): 294-300. (日本作物学会論文賞)
6. 島村聡・望月俊宏・名田陽一・福山正隆 2003. 湛水条件下で栽培したダイズにおける二次通気組織の形成と生育・収量. 日本作物学会紀事 72 (1): 25-31.
7. Shimamura, S., T. Mochizuki, Y. Nada and M. Fukuyama 2003. Formation and function of secondary aerenchyma in hypocotyle, roots and nodules of soybean (*Glycine max*) under flooded conditions. *Plant and Soil* 251 (2): 351-359.
8. 島村聡・望月俊宏・名田陽一 2006. 湛水条件下で栽培したダイズの生育・収量に対する尿素葉面散布の効果. 九州大学大学院農学研究院学芸雑誌 61 (1): 63-67.
9. Shimamura, S., S. Yoshida and T. Mochizuki 2007. Cortical aerenchyma formation in hypocotyl and adventitious roots of *Luffa cylindrica* Roem. subjected to soil flooding. *Annals of Botany* 100 (7): 1431-1439.
10. Shimamura, S., R. Yamamoto, T. Nakamura, S. Shimada and S. Komatsu. 2010. Stem hypertrophic lenticels and secondary aerenchyma enable oxygen transport to roots of soybean in flooded soil. *Annals of Botany* 106 (2): 277-284.
11. Sakazono, S., T. Nagata, R. Matsuo, S. Kajihara, M. Watanabe, M. Ishimoto, S. Shimamura, K. Harada, R. Takahashi and T. Mochizuki 2014. Variation in root development response to flooding among 92 soybean lines during early growth stages. *Plant Production Science* 17 (3): 228-236.
12. Shimamura, S., T. Yoshioka, R. Yamamoto, S. Hiraga, T. Nakamura, S. Shimada and S. Komatsu. 2014. Role of abscisic acid in flood-induced secondary aerenchyma formation in soybean (*Glycine max*) hypocotyles. *Plant Production Science* 17 (2): 131-137.
13. Nguyen, V. L., T. B. Vu, T. H. Dienh, T. Mochizuki and V. L. N. Nguyen 2015. Genotypic variation in morphological and physiological response of soybean to waterlogging at flowering stage. *International Journal of Agricultural Science Research* 4 (8): 150-157.
14. Shimamura, S., T. Nishimura, T. Koshihara, R. Yamamoto, S. Hiraga, T. Nakamura and S. Komatsu. 2016. Effects of anti-auxins on secondary aerenchyma formation in flooded soybean hypocotyls. *Plant Production Science* 19 (1): 154-160.
15. Nguyen, V. L., R. Takahashi, S. M. Githiri, T. O. Rodriguez, N. Tsutsumi, S. Kajihara, T. Sauama, M. Ishimoto, K. Harada, K. Suematsu, T. Abiko and T. Mochizuki 2017. Mapping quantitative trait loci for root development under hypoxia conditions in soybean (*Glycine max* Merr.). *Theoretical and Applied Genetics* 130 (4): 743-755.
16. Suematsu, K., T. Abiko, V. L. Nguyen and T. Mochizuki 2017. Phenotypic variation in root development of 162 soybean accessions under hypoxia condition at the seedling stage. *Plant Production Science* 20 (3): 323-335.
17. Takahashi, H., Q. Xiaohua, S. Shimamura, A. Yanagawa, S. Hiraga and M. Nakazono. 2018. Sucrose supply from leaves is required for aerenchymatous phellem formation in hypocotyl of soybean under waterlogged conditions. *Annals of Botany* 121 (4): 723-731.
18. 望月俊宏 2001. 水をためてダイズ栽培—その可能性. 現代農業. 2002年1月号 pp.105-107.
19. 島村聡・望月俊宏 2004. 湛水条件下で形成されるダイズの通気組織. 農業技術体系作物編第6巻 農文協, 東京, 基本編 52: 2-6.
20. 島村聡・望月俊宏 2005. 二次通気組織の形成と植物の耐湿性. 根の研究 14 (4): 149-155.
21. 国分牧衛・島村聡 2010. 第4章 作物の冠水害・湿害 4. ダイズ. 湿地環境と作物, 養賢堂, 東京, pp.156-162.
22. Mochizuki, T., S. Sakazono, S. Kajihara and S. Shimamura 2013. Secondary aerenchyma formation and root growth response of soybean (*Glycine max*) seedlings under flooded conditions. *Proceedings of the 7th Asian Crop Science Association Conference*, pp. 169-174. September 2011, Bogor, Indonesia. (招待講演)
23. Yamauchi, T., S. Shimamura, M. Nakazono and T. Mochizuki 2013. Aerenchyma formation in crop species: A review. *Field Crops Research* 152: 8-16.
24. 島村聡 2014. 湛水ダイズには通気組織ができる. 現代農業. 2014年10月号 pp.98-101.