

## 作物の環境ストレス耐性の強化に幅広く貢献する 根の通气組織の形成メカニズム

～根の細胞への酸素の供給と細胞を維持するためのコストの削減～

国立大学法人東海国立大学機構 名古屋大学生物機能開発利用研究センターの山内 卓樹 准教授と大学院生命農学研究科の中園 幹生 教授は、イネ科作物の根の皮層細胞の選択的細胞死によって形成される破生通气組織<sup>注1)</sup>のメカニズムに関して、主に耐湿性の観点から研究を展開してきました。これまでに、オーキシンやエチレン、活性酸素種などの植物ホルモンを介したシグナル伝達が、通气組織形成を複合的に制御することを発見しました。根の通气組織形成は、地上部から水田のように冠水した土壤中に存在する根の細胞に、酸素を効率よく供給するために重要な形質です。最近の研究では、通气組織が乾燥土壌や貧栄養土壌において、作物の根の細胞を維持するコストを削減し、限られたエネルギーを有効に利用することで根を深く広く張ることに貢献することも分かってきました。そこで本論文では、将来の通气組織研究の発展を目的として、冠水や乾燥、貧栄養に応答した通气組織形成メカニズムの理解についての現状を報告しました。

本研究成果は、2021年11月20日付イギリス科学誌「Trends in Plant Science」電子版に掲載されました。

本論文の発表は、国立研究開発法人 科学技術振興機構 戦略的創造研究推進事業 さきがけ (JPMJPR17Q8) および日本学術振興会 科学研究費助成事業「学術変革領域研究 (A)」(JP20H05912) の支援を受けて行われました。

## 【ポイント】

- ・破生通気組織は、根の皮層細胞の選択的な細胞死によって形成され、農業上重要なイネ科作物やマメ科作物の根に共通してみられる。
- ・耐湿性の強いイネは、酸素が豊富に存在する土壌でも恒常的に通気組織を形成するとともに、冠水に应答してその形成範囲を誘導的に広げる。一方、耐湿性の弱いイネ科畑作物では、冠水に应答して誘導的に通気組織を形成する<sup>注2)</sup>。
- ・恒常的通気組織形成にはオーキシシグナル伝達<sup>注3)</sup>が関与し、誘導的通気組織形成にはエチレンと活性酸素種によるシグナル伝達<sup>注4)</sup>が関与する。
- ・乾燥環境での通気組織形成のメカニズムは全く分かっておらず、貧栄養環境での通気組織形成過程では、根のエチレンに対する感受性が高まることが報告されている。

## 【研究背景と内容】

国連食糧農業機関（FAO）の2021年の統計では、2008年から2018年の世界の食料生産に干ばつ（34%）および冠水（19%）による被害が最も大きな影響を与えたことが報告されています。温暖化による気候変動は、悪化の一途を辿ることが懸念されており、作物の耐乾性や耐湿性を強化することが、今後より一層重要な農業上の課題になることが想定されます。

通気組織は、植物体内に形成される空隙であり、大気中に位置する地上部から冠水した根に酸素を供給することに貢献します（図1）。そのため、通気組織の形成は、作物の耐湿性の強弱を決める重要な形質の1つです。最近では、通気組織が乾燥土壌や貧栄養土壌において、根が深く広く伸長するために有効な形質であることも報告されています。その要因として、細胞死をともなう通気組織形成は、根の単位体積あたりの細胞の維持にかかるコスト（呼吸による代謝コスト）の削減に寄与することが挙げられます。

通気組織形成のメカニズムに関する研究は、耐湿性の観点から主にイネ科植物を対象として進められてきました。その中で、イネなどの湿生植物の恒常的通気組織形成には、転写因子 Auxin response factor（ARF）と転写抑制因子 AUX/IAA protein（IAA）を介したオーキシシグナル伝達が関与することが明らかにされました（図1）。また、冠水環境では酸素の欠乏に应答して、ACC合成酵素（ACC synthase; ACS）およびACC酸化酵素（ACC oxidase; ACO）の活性が高まります。生合成されたエチレンは、respiratory burst oxidase homolog（RBOH）<sup>注5)</sup>の発現を誘導し、活性酸素種の1種であるスーパーオキシドアニオンラジカル（ $O_2^{\cdot-}$ ）を生成することが示されました（図1）。この時、イネではカルシウム依存的リン酸化酵素（calcium-dependent protein kinase; CDPK）がRBOHをリン酸化して機能を活性化します。

乾燥環境や貧栄養環境でも、非湿生植物のトウモロコシやオオムギなどでは、通気組織形成が誘導されることが知られていますが、そのメカニズムの詳細は明らかにされていません。トウモロコシでは、窒素やリンの欠乏に应答してエチレンの合成は低下する一方、エチレンに対する感受性が高まるため、冠水環境と同様に、エチレンを介したシグナル伝達が、乾燥環境や貧栄養環境における通気組織形成に関与する可能性が想定されます（図1）。

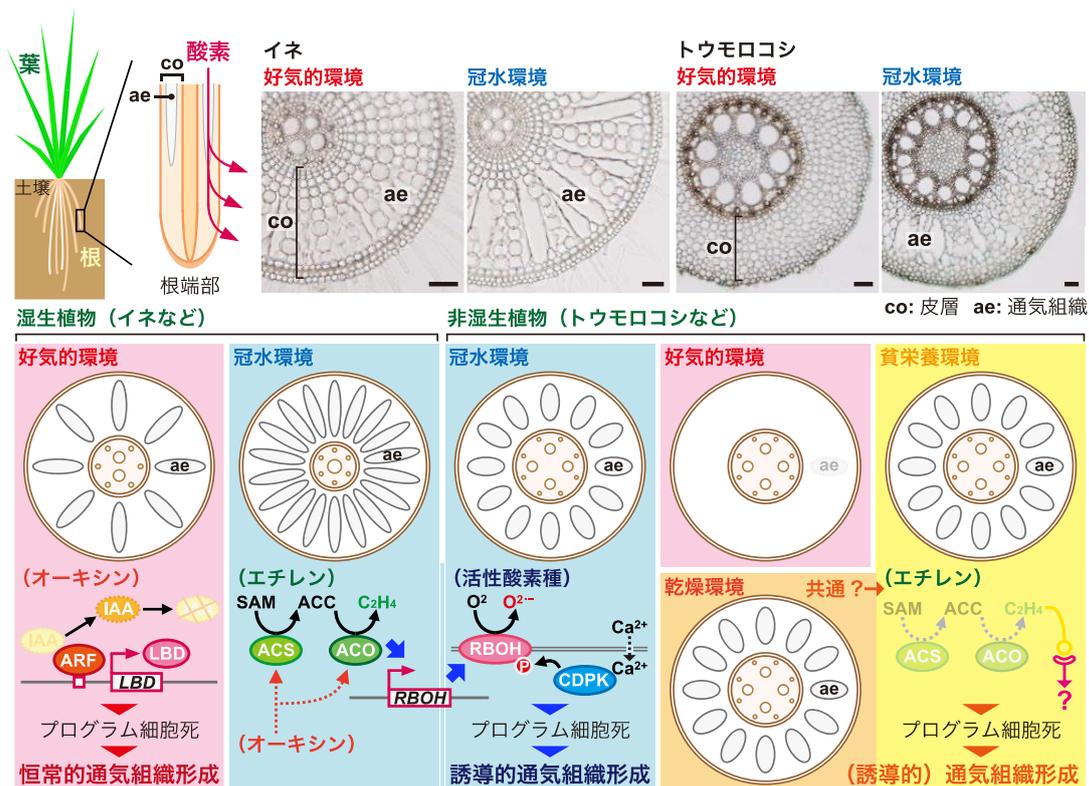


図1. 幅広い環境ストレスに应答した通気組織形成のメカニズムの概要

皮層細胞の選択的な細胞死によって形成される通気組織は、冠水環境において地上部から根に酸素を供給するとともに、乾燥環境や貧栄養環境において細胞を維持するコストを削減することにも貢献している。好气的環境では、イネにおいてオーキシン依存的に恒常的通気組織が形成されるが、イネ科の非湿生植物では通気組織形成はほとんどみられない。一方、冠水環境では、イネ科植物に共通してエチレンと活性酸素種を介した誘導的通気組織形成が起こる。貧栄養環境（窒素およびリンの欠乏など）では、エチレンに対する感受性が高まることで、エチレン依存的に通気組織形成が誘導される。乾燥環境での通気組織形成のメカニズムは未解明であるが、根の伸長を促進するという共通の目的から、貧栄養環境と同様にエチレン依存的に通気組織形成が誘導されることが想定される。

### 【成果の意義】

本論文では、2000年から現在までに耐湿性の観点から進められた、通気組織形成のメカニズムに関する研究の現状を総括しました。また、耐乾性や貧栄養耐性の

観点から通気組織形成の役割を考察した研究を紹介し、それらのメカニズムに関する理解の現状についても紹介しました。その上で、気候変動に起因する様々な環境ストレスに対して耐性をもつ作物の育成に向けて、通気組織形成が重要な役割を担う可能性について議論し、各環境に依存した通気組織形成メカニズムの共通点と相違点を包括的に理解することの重要性を提案しました。この論文を契機として、通気組織形成という重要な農業形質の研究が更に発展することを期待します。

### 【用語説明】

注 1) 破生通気組織：

イネ科植物の根の（破生）通気組織は、皮層細胞の選択的な細胞死（プログラム細胞死）によって形成される空隙である。冠水環境において、地上部から根端部への酸素の供給を担うことから、耐湿性の強弱を決める最も重要な形質の1つであると考えられている。

注 2) 恒常的・誘導的通気組織形成：

破生通気組織は、環境に依存せず根の成長にともない形成される恒常的通気組織と酸素の欠乏に応答して形成される誘導的通気組織に分けられる。イネなどの湿生植物は、好氣的環境で恒常的通気組織を形成するが、トウモロコシなどの非湿生植物は形成しない（図 1 参照）。

注 3) オーキシシンシグナル伝達：

オーキシシンは植物の成長を調節する植物ホルモンの一群である。イネの根では、インドール-3-酢酸（Indole-3-acetic acid; IAA）が主な機能を担っている。遺伝子の転写の ON/OFF を決めるタンパク質である転写因子 auxin response factor (ARF) に結合して、その機能を阻害するタンパク質 AUX/IAA protein (IAA) が、オーキシシン応答的に分解されて調節されるシグナル伝達経路（図 1 参照）。

注 4) エチレンと活性酸素種によるシグナル伝達：

エチレン ( $C_2H_4$ ) は、気体状の植物ホルモンであり、ACC 合成酵素および ACC 酸化酵素によって生合成される。活性酸素種はスーパーオキシドアニオンラジカル ( $O_2^{\cdot-}$ ) や過酸化水素 ( $H_2O_2$ ) に代表される酸素分子に由来する反応性の高い分子群である。外部環境に応答して、エチレン依存的に NADPH 酸化酵素（植物では respiratory burst oxidase homolog; RBOH）が活性化され、 $O_2^{\cdot-}$  が生成されることで調節されるシグナル伝達経路（図 1 参照）。

注 5) respiratory burst oxidase homolog (RBOH) :

動物の NADPH 酸化酵素と同様に、植物の細胞膜外で酸素 ( $O_2$ ) を活性酸素種の一つであるスーパーオキシドアニオンラジカル ( $O_2^{\cdot-}$ ) に変換する役割を担う酵素である。

### 【論文情報】

掲載誌 : Trends in Plant Science

論文タイトル : Mechanisms of Lysigenous Aerenchyma Formation under Abiotic Stress.

著者 : Takaki Yamauchi, Mikio Nakazono (山内 卓樹、中園 幹生)

DOI : 10.1016/j.tplants.2021.10.012

URL : <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/34810105/>