

Root Research

Japanese Society for Root Research

ISSN 0919-2182
Vol.25, No.3
September 2016

目 次

【巻 頭 言】	
会員の皆様へ	45
【総 説】	
ROL バリア：湿生植物の過湿状態の土壌への適応を支えるしくみ 塩野克宏	47
【原著論文】	
耐倒伏性が高いソバ（ <i>Fagopyrum esculentum</i> Moench）品種, 「にじゆたか」の根の特性 村上敏文・由比真美子・天羽弘一	63
【情 報】	
カレンダー	73
【会 告】	
2016 年度 根研究学会賞の決定について	75

根の研究
根研究学会(JSRR)

会員の皆様へ



告 示

○2016 年度根研究学会賞の決定 [概要]

根研究学会会則第3条ならびに根研究学会学術賞規定に基づき、2016年度の研究会賞の推薦を受け付けました。審査の結果、学術特別賞1件の授賞が決定しました。詳細は、本号に掲載の告知をご覧ください。授賞式と受賞講演は、第45回根研究集会で行います。

○根研究学会 2016 年度総会の開催

第44回根研究集会が中止になったことから、第45回で2016年度の定例総会を開催します。皆様ご参加下さい。

開催日：2016年9月30日(金)13:30～14:30、開催地：岡山県倉敷市、倉敷市芸文館203会議室。

予定されている主な議題：2015年度活動報告・決算、2016年度活動方針・予算、規定等の変更について（審議事項については、その場でもご提案頂けますが、時間をかけて議論すべき議題や、資料の配付を必要とする議題については、なるべく事前に事務局までご提案下さい）。

事務局からのお知らせ

1. 2017 年の根研究集会

春の第46回は富山大学（富山県富山市）が開催地で6月の週末で開催に向けて準備中です。なお、秋の第47回の開催地は未定です。

2. 電子版会誌のダウンロードについて

根研究学会ホームページより電子版会誌のダウンロードができるようになりました。また、J-Stage から最新の論文やレビューを読むことが出来ます。詳しいダウンロード方法につきましては1号に掲載しています。

根研究学会電子版会誌の URL <http://www.jsrr.jp/rspnsv/download.html>

J-Stage の URL <https://www.jstage.jst.go.jp/browse/rootres/-char/ja>

3. 根研究学会ホームページのリニューアル

根研究学会ホームページがリニューアルされ、スマートフォンからも閲覧しやすいように対応しています。また、入会・登録変更フォーム・退会フォームのサイトから簡単に手続きできるようにしています。一部では旧ホームページを利用していますが、今後はすべてリニューアルする予定です。

4. 投稿のお願い

会誌「根の研究」では、原著論文のほかに、ご自身の一連の研究を他分野の会員にも分かりやすく解説したミニレビューを重視しています。学術功労賞・学術奨励賞の要件である、本会における研究成果の報告は、ミニレビューによる解説も認められていますので、積極的にご寄稿下さい。また、研究方法や学生向けの実験・実習法の解説なども歓迎します。

5. 名簿データ更新のお願い（異動のないかたもご協力下さい）

住所・所属・研究テーマ等に変更のある方は根研究学会ホームページ（<http://www.jsrr.jp/>）の「諸手続きー名簿データ更新」のコーナーをご参照頂き、データをお送り下さい。また、各種調査に備えて今後会員の性別と学生・社会人の別を集計することにしました。特に変更のない方も名簿データの更新にご協力ください。これら追加データは、主に会員構成（男女比など）を把握するために使わせて頂きます。

6. 会費納入のお願い

2016年度の会費をまだお支払い頂いていない方は、下記の郵便振替口座に納入をお願いします。請求書等の伝票をご希望の方は、事務局までお知らせ下さい。

年会費（2016年）： 電子版個人3,000円、冊子版（＋電子版）個人4,000円、冊子版団体9,000円（年度は1月－12月です）

郵便振替口座 口座名義（加入者名）：根研究学会， 口座番号：00100－4－655313
[他の銀行から振込の場合：ゆうちょ銀行 〇一九店（ゼロイチキユウテン） 「当座」0655313]

根研究学会所在地・連絡先： 〒104-0033 東京都中央区新川 2-22-4 新共立ビル 2F

（株）共立内 根研究学会事務局 TEL：03-3551-9891／FAX：03-3553-2047

- ・メールアドレス 事務局：*neken2016@jsrr.jp* 『根の研究』編集委員長：*editor2016@jsrr.jp*
Plant Root 編集委員長：*editor2016@plantroot.org*
- ・Web サイト 根研究学会：*http://www.jsrr.jp/*
Plant Root：*http://www.plantroot.org/*

ROL バリア : 湿生植物の過湿状態の土壌への適応を支えるしくみ

塩野克宏

福井県立大学・生物資源学部

要 旨 : 過湿状態の土壌は低酸素になるだけでなく、還元化による有毒物質が増加するため、ほとんどの植物の生育が阻害される。イネやヨシなどの湿生植物は、根に酸素を通気する細胞間隙である通気組織を発達させて過湿土壌に適応している。酸素は拡散によって通気組織内を移動するため、根の基部において、酸素は根端方向に向かうだけでなく、放射方向にも拡散し、放射状酸素放出 (radial oxygen loss, ROL) として酸素が根から失われる。湿生植物の多くは根の基部に放射状酸素放出を抑制する「ROL バリア」を形成し、根端までの酸素の長距離輸送を可能にしている。根端に届けられた酸素は細胞の呼吸に利用されるだけでなく、根から放出され、還元化した土壌を酸化する。これによって、有毒物質を無毒化し、根端を保護する。根の基部では、ROL バリアの主要成分であるスベリンが外皮に蓄積し、酸素の流出を妨げるだけでなく、有毒物質の根への流入も防ぐと考えられている。ROL バリアの形成には WRKY, AP2, NAC, MYB 型転写因子が制御するスベリン生合成遺伝子が関わりと予想されている。しかし、これまで ROL バリアを形成できない変異体は得られていない。さらに、どのような環境要因が ROL バリア形成の引き金になるのかも不明である。今後、湿生植物の過湿土壌への適応を理解するために、ROL バリア形成に関わる遺伝子、植物ホルモンやシグナル伝達系の特定が求められている。

キーワード : ROL バリア (酸素漏出バリア), 根圏酸化, 湿害, スベリン, 通気組織。

A barrier to radial oxygen loss enables wetland plants to grow under waterlogged conditions : Katsuhiko SHIONO (Department of Bioscience, Fukui Prefectural University, 4-1-1 Matsuoka-Kenjojima, Eiheiji, Fukui 910-1195 Japan)

Abstract : Roots can suffer from hypoxia when soils become waterlogged. Additionally, phytotoxic compounds can accumulate in waterlogged soils. These conditions negatively affect the growth and survival of most plants. The exceptions are wetland species that are well adapted to such conditions. In many wetland species, radial oxygen loss (ROL) is usually greatest near the root tip and declines rapidly with increasing distance from the tip, i.e., in the basal part of roots due to the presence of an ROL barrier. By preventing ROL, the barrier enhances diffusional oxygen transport from the root-shoot junction to the root tip, where it is used for root respiration. However, a positive effect of ROL from the root tip is that it detoxifies reduced phytotoxic-compounds in the rhizosphere. The ROL barrier partly consists of well-suberized cell layers in the outer part of roots. In addition to reducing ROL, the barrier inhibits the entry of phytotoxic compounds from soil. The ROL barrier allows wetland plant to grow under waterlogged conditions. Based on a gene expression analysis, WRKY, AP2, MYB, and NAC transcription factors appear to be involved in regulating suberin biosynthesis during ROL barrier formation. However, so far no mutant defective in an ROL barrier has been found. How the ROL barrier is formed as well as the environmental signals that trigger its formation remain unclear. Further studies are needed to determine the genes, plant hormones, and the signals involved in formation of the ROL barrier in order to understand how wetland plants adapt to waterlogged conditions.

Keywords : Aerenchyma, Barrier to radial oxygen loss (ROL), Rhizosphere oxidation, Suberin, Waterlogging.

1. はじめに

水は植物が生きていくために欠かせない。しかし、多すぎる水は植物の生育を阻害する。降雨や灌漑、洪水などにより供給された水が土壌から適切に排水されない場合、土壌間隙は水で満たされて土壌に占める気相の割合が減少する。水中の酸素拡散速度は大気中の

約 1 万分の 1 と低いいため、過湿状態となった土壌 (waterlogged soil) では大気から土壌への酸素供給が滞る。土壌に残存した酸素も植物の根や微生物の呼吸により消費され、土壌の酸素濃度は急激に低下する [酸素濃度の低下は土壌の種類、状態によっても異なるが概ね 1 日 (高井, 1980) から 5 日 (Gao et al., 2002) 程度かかる]。土壌の分子状酸素が不足すると、微生物が

有機物の酸化分解のために別の形態の酸素 (NO_3^- , MnO_2 , $\text{Fe}(\text{OH})_3$, SO_4^{2-} など) を利用する。これによって土壌の酸化還元電位は低下する (高井, 1980; 木村, 1991)。土壌の還元化に伴い、植物が過剰に吸収すると有毒なイオン (たとえば Mn^{2+} , Fe^{2+} , S^{2-}) が増加する (Laanbroek, 1990)。このように、過湿土壌では酸素の消失、還元化にともなう有毒物質の発生が時間経過とともに引き起こされていく。このような環境にあって、多くの植物は低酸素状態での生存のため、酸素を必要としない解糖系によるエネルギー生産に移行する。しかし、解糖系によるエネルギー生産量はクエン酸回路・酸化的リン酸化での数%にすぎず、低酸素状態の継続は植物のエネルギー不足をもたらす。加えて、根は土壌の還元化により発生した有毒物質の侵入に対する対応を強いられる。ほとんどの植物にとって過湿土壌は生育に適さない過酷な環境であり、生育阻害 (湿害) を受ける。

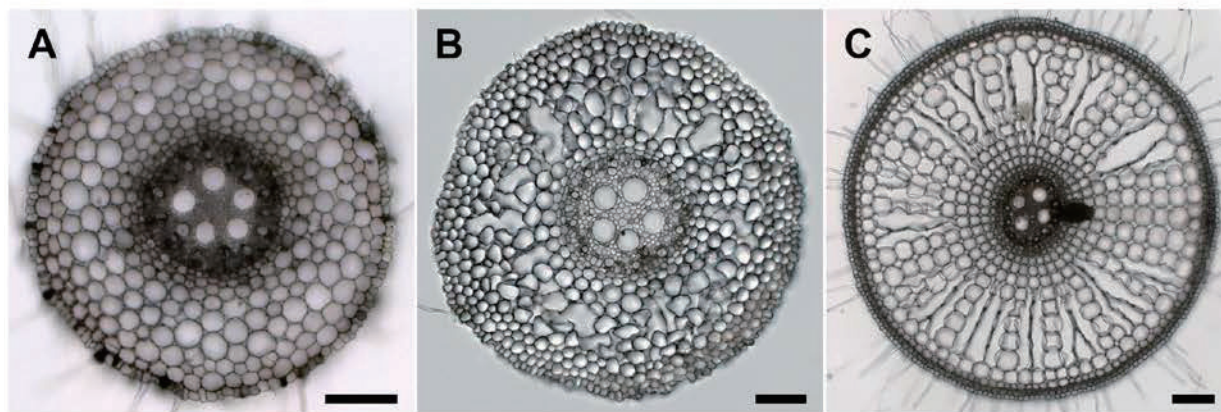
湿生植物 (wetland plant) はそのような湿地、河畔に適応した陸上植物の生物群である。湿生植物が過湿状態の土壌に適応できる背景には根の酸素通気と根から放出される酸素が根圏を酸化状態に維持できることが関与する。このことは 100 年以上も前から植物の湿地への適応に関わる重要なトピックであり (Molisch, 1887; 塩野・山口, 2008)、現在でも根の放射状酸素放出 (radial oxygen loss, ROL) は重要なトピックであり続けている。1960 年代、円筒型酸素電極 (cylindrical electrode) 法が確立し、根からの放射状酸素放出量の定量が可能になったことは根の酸素通気についての研究を大きく進展させた。興味深いことに、湿生植物の一つであるイネ (*Oryza sativa*) は根の基部からの酸素放出を抑制していた (Armstrong, 1964, 1971, 1979)。この根の基部にある放射状酸素放出の障壁は英語で

“barrier to radial oxygen loss”, 日本語では「ROL バリア」と呼ばれる。ROL バリアにより基部での酸素損失を少なくすることは酸素要求性の高い根端までの酸素の長距離輸送を可能にする (Armstrong, 1964, 1971, 1979; Colmer, 2003a)。ここ 10 年の間、組織化学的研究によって ROL バリアを構成する物質についての知見が積み上げられてきた。さらに、ROL バリアの形成に関わる分子生物学的知見も散見されるようになってきた。ROL バリアの機能や植物生理学的な側面については Colmer (2003a) に詳しいものの、最近の組織化学的研究や分子生物学的研究についてまとめられていない。そこで、本稿では最新の ROL バリア研究の成果と課題を中心にまとめることとした。なお、放射状酸素放出と土壌、根の相互作用については桑野・山口 (2008) に、植物の過湿ストレスからの回避反応における ROL バリアの位置づけは塩野ら (2008, 2010) にまとめられている。また、根からの酸素放出の測定法は Colmer (2003a) に詳しいため割愛する。

2. ROL バリアと植物の耐湿性

2-1. 根の酸素通気と放射状酸素放出による根圏の酸化

過湿土壌において、根の酸素通気は好気的なエネルギー生産の継続と放射状酸素放出による土壌の有毒物質の無毒化に重要な役割を果たす。地上部から根に運ばれる酸素は通気組織 (aerenchyma) と呼ばれる、茎葉部から根端近くまでを連結する細胞間隙を通じて運搬される (Armstrong, 1979) (第 1 図)。通気組織は酸素を大気中から根に向かって輸送するだけでなく、土壌に蓄積した気体 (二酸化炭素, エチレン, メタン) を大気中に放出する役割も担う (Colmer, 2003a)。通気組織はその形成プロセスの違いにより、(1) 皮層細胞の選択的なプログラム細胞死によって形成される破



第 1 図 通気組織

通気組織は地上部と根をつなぐ細胞間隙である。酸素は通気組織の中を濃度勾配に応じた拡散により移動する。植物種によって通気組織をまったく形成しないもの (A: ミナトカモジグサ, *Brachypodium distachyon*)、土壌が過湿状態になると誘導的に形成するもの (B: オオムギ, *Hordeum vulgare*)、過湿状態にならなくても排水性のよい土壌状態で恒常的に形成するものがある (C: イネ, *Oryza sativa*)。この図では破生通気組織を形成するイネ科植物を例に示した。Bars = 100 μm 。

第1表 様々な植物種における通気組織の分類とROLバリアの形成能力

種名	分布域	通気組織の分類	ROL バリア	
			分類	誘導性
双子葉植物				
<i>Arabidopsis thaliana</i> シロイヌナズナ	非湿地帯	非形成 ^{a,1}	n.a.	-
<i>Brassica napus</i> セイヨウアブラナ	非湿地帯	非形成 ²	Weak ²	-
<i>Glycine max</i> ダイズ	非湿地帯	破生 ^{3,4}	n.a.	-
<i>Pisum sativum</i> エンドウ	非湿地帯	非形成 ^{b,5}	Weak ⁶	-
<i>Bruguiera gymnorhiza</i> オヒルギ ^c	汽水域	破生	Tight	n.a.
<i>Caltha palustris</i> エンコウソウ (広義)	湿地帯	離生 & 破生 ^{d,7}	Tight ⁷	誘導的 ⁷
<i>Ranunculus sceleratus</i> タガラシ	湿地帯	離生 & 破生 ^{d,7}	Weak ⁷	-
<i>Rumex crispus</i> ナガバギシギシ	低湿地	離生 ⁸	Pertial ⁸	-
<i>Rumex palustris</i> ルメックス・パルストリス	湿地帯	離生 ⁷	Partial ⁷	-
<i>Salix martiana</i> サリックス・マルチアナ ^c	湿地帯	破生 ⁹	Partial ^{9,10}	-
<i>Tabernaemontana juruana</i> タベルナエモンタナ・ジュルアナ ^c	湿地帯	非形成 ¹⁰	Tight ^{9,10}	n.a.
単子葉植物				
<i>Brachypodium distachyon</i> ミナトカモジグサ	非湿地帯	非形成 ¹¹	n.a. ¹¹	-
<i>Hordeum murinum</i> ssp. <i>glaucum</i> ムギクサの変種	非湿地帯	n.a.	Weak ¹²	-
<i>Hordeum vulgare</i> オオムギ	非湿地帯	破生 ¹³	Weak ^{12,13}	-
<i>Sorghum bicolor</i> ソルガム (モロコシ)	非湿地帯	破生 ^{14,15}	Weak ¹⁴	-
<i>Triticum aestivum</i> パンコムギ	非湿地帯	破生	Partial ¹⁶	-
<i>Zea mays</i> ssp. <i>mays</i> トウモロコシ	非湿地帯	破生 ¹⁷	Weak ¹⁸	-
<i>Cyperus eragrostis</i> メリケンガヤツリ	湿地帯	破生 ⁸	Tight ⁸	恒常的 ⁸
<i>Critesion marinum</i> ハマムギクサ ^c	湿地帯	破生 ¹³	Tight ¹³	誘導的 ¹³
<i>Echinochloa crus-galli</i> var <i>mitis</i> イヌビエ (広義)	湿地帯	n.a.	Tight ^{13,14}	恒常的 ^{13,14}
<i>Glyceria maxima</i> グリセリア・マキシマ	湿地帯	破生 ¹⁹	Tight ¹⁹	n.a. ¹⁹
<i>Halophila ovalis</i> ウミヒルモ ^f	汽水域	離生 ²⁰	Tight ²⁰	n.a.
<i>Hordeum marinum</i> ssp. <i>marinum</i> (Acc. H21) ハマムギクサ	湿地帯	破生	Tight ^{12,21}	誘導的 ^{12,21}
<i>Hordeum marinum</i> ssp. <i>marinum</i> (Acc. H90) ハマムギクサ	湿地帯	破生	Partial ²²	-
<i>Juncus effusus</i> イグサ	湿地帯	破生 ⁷	Tight ⁷	恒常的 ⁷
<i>Oryza sativa</i> イネ	湿地帯	破生	Tight ²³	誘導的 ²³
<i>Paspalidium geminatum</i> スズメノキビ	湿地帯	破生 ⁸	Partial ⁸	-
<i>Phragmites australis</i> ヨシ	湿地帯	破生 ²⁴	Tight ²⁴	n.a.
<i>Zea nicaraguensis</i> ニカラグアテオンシント	湿地帯	破生 ¹⁷	Tight ¹⁸	誘導的 ¹⁸

代表的な植物種について、好氣的養液条件（排水性の良い土壌）から脱酸素 0.1% 寒天養液条件（過湿状態の土壌）に移した場合にみられる通気組織（皮層にみられるもののみ）と ROL バリアの形成能力をまとめた。脱酸素 0.1% 寒天養液条件とは寒天を溶かすために水耕液を加熱した水耕液を常温に戻した後、窒素ガスで脱気したもの。脱酸素 0.1% 寒天養液は過湿状態の土壌と同じように低酸素状態となり、エチレン、二酸化炭素が増加する (Wiengweera et al., 1997)。ROL バリアは第3図に従い、tight（強固なもの）、partial（部分的なもの）、weak（不十分なもの）に分類した。なお、強固な ROL バリアを形成する植物種についてはその誘導性も明記した。誘導的：好氣的養液条件（排水性の良い土壌）ではみられない強固な ROL バリアが脱酸素 0.1% 寒天養液条件または過湿状態の土壌で栽培することでみられる場合。恒常的：好氣的養液条件（排水性の良い土壌）でも強固な ROL バリアが形成される場合。n.a.: 不明。

^a シロイヌナズナでは胚軸の通気組織は確認されている¹。しかし、これまでシロイヌナズナの根の通気組織が形成されたという報告はない。^b エンドウの根では皮層の通気組織は確認できないが、中心柱に通気組織が形成されることがある⁵。^c 木本植物。

^d タガラシとエンコウソウははじめ離生通気組織を形成する。その後、不規則な大きい破生孔ができる⁷。^e 原著では *Critesion marinum* とある¹³。本稿では *Critesion marinum* は *Hordeum marinum* のシノニムであるので、和名はハマムギクサとしている。

^f 海草。出典：¹ Mühlenbock et al. (2007), ² Voesenek et al. (1999), ³ Bacanamwo and Purcell (1999), ⁴ 島村ら (1997), ⁵ Gladish and Niki (2000), ⁶ Healy and Armstrong (1972), ⁷ Visser et al. (2000), ⁸ Manzur et al. (2015), ⁹ De Simone et al. (2002), ¹⁰ De Simone et al. (2003), ¹¹ Shiono and Yamada (2014), ¹² Garthwaite et al. (2003), ¹³ McDonald et al. (2001a), ¹⁴ McDonald et al. (2002), ¹⁵ Promkhambut et al. (2011), ¹⁶ McDonald et al. (2001b), ¹⁷ Mano et al. (2006), ¹⁸ Abiko et al. (2012), ¹⁹ Soukup et al. (2007), ²⁰ Connell et al. (1999), ²¹ Malik et al. (2011), ²² Malik et al. (2009), ²³ Colmer et al. (1998), ²⁴ Armstrong and Armstrong (2001)。

生通気組織 (lysigenous aerenchyma) と (2) 細胞死を伴わずに細胞層が離れることによって形成される離生通気組織 (schizogenous aerenchyma) に大別される (Jackson and Armstrong, 1999; Seago et al., 2005; Jung et al., 2008; Shiono et al., 2008). 破生通気組織はイネやヨシ (*Phragmites australis*) のような湿生植物だけでなくオオムギ (*Hordeum vulgare*), パンコムギ (*Triticum aestivum*), トウモロコシ (*Zea mays ssp. mays*) といった主要作物にもみられる (第1表). 一方, 離生通気組織は湿生植物の中でも双子葉植物に多い (第1表) (Seago et al., 2005; Jung et al., 2008). 根の空隙率 (porosity, 間隙体積 / 組織体積) で比べると, 離生通気組織の方が破生通気組織よりも根端に近い部位まで高い空隙率を示す傾向がある. 例えば, 離生通気組織を形成するギシギシ属 [e.g. ルメックス・パルストリス (*Rumex palustris*; Visser et al., 2000), ナガバギシギシ (*R. crispus*) やルメックス・マリタイムス (*R. maritimus*; Laan et al., 1989)] では根端から 0.5–1 cm まで高い空隙率を維持する. それに対して, 破生通気組織を形成する種 [カレックス・アクタ (*Carex acuta*; Visser et al., 2000), イグサ (*Juncus effusus*; Visser and Bögemann, 2003), オニウシノケグサ (*Festuca arundinacea*; Visser and Bögemann, 2003), イネ (Armstrong, 1971) やパンコムギ (Thomson et al., 1992)] では高い空隙率となるのは根端から 2–6 cm というように, 根端からある程度離れている. この通気組織の種類の違いが酸素通気能力に与える影響は十分に検討されていないが, 根端に近いところまで空隙を形成する離生通気組織の方が根端への酸素供給量が高いと考えられている (Visser et al., 2000). いずれにしても, 根へ酸素を輸送するシュノーケルのような役割を果たすという点ではどちらの通気組織も同じ機能を果たす.

酸素は通気組織をどのように移動するのか? 酸素移動の駆動力は拡散 (diffusion) と貫通流 (through-flow) によって説明される. 拡散は酸素分子の多い場所から少ない場所への濃度勾配に依存する分子拡散が原動力となる. 拡散による移動が継続的におこなわれるためには, 酸素の濃度勾配が維持されていなければならない. 地上部が大気中 (酸素濃度 21%) にあるのに対して, 根のある過湿土壌は低酸素状態となるので根の酸素濃度は相対的に低くなる. さらに, 分裂組織や伸長帯のある根端は呼吸活性が高いため, 酸素の消費は多い. これにより, 地上部から根端までの酸素の濃度勾配を維持し, 継続的な根への酸素輸送が可能になる.

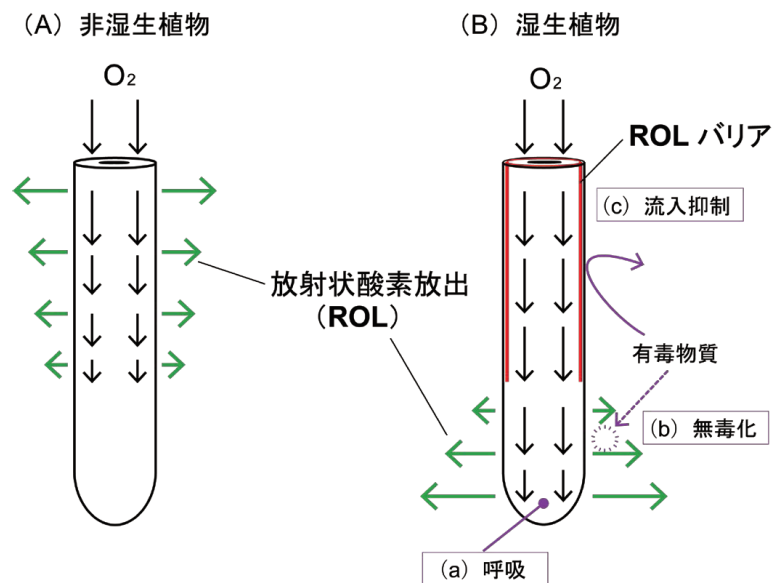
貫通流は圧力勾配と通気系の流れ抵抗によって決まり, 拡散だけによる酸素輸送と比べると輸送効果が格段に高い. 貫通流はヨシやスイレン科のセイヨウコウホネ (*Nuphar luteum*) の根茎内の通風で確認されてい

る. 貫通流には (i) 湿度依存的な圧力勾配による「生きた地上部から地下茎を經由して死んだ地上部への流れ」と (ii) ヴェンチェリ効果 (Venturi effect) による「折れた短い地上部から地下茎を經由して折れた長い地上部へと向かう流れ」の2つが知られている. 湿度依存的な圧力勾配は, 生きた地上部の水蒸気濃度が大気よりも高いとき (水蒸気の濃度差があるとき) に大気中の空気が気孔を通じて植物体内へ流入するため, 枯死した組織よりも生きている組織内で圧力が高くなることに起因する (Armstrong et al., 1992; Colmer, 2003a). この湿度依存的な圧力勾配はいくつかの湿生植物で確認されている (Brix et al., 1992). もう一つのヴェンチェリ効果依存的な圧力勾配は, 高い部分にある地上部が折れて通気組織が開いた状態にあるときに強い風が吹くことにより植物体内の気体が大気中に吸引されることによる減圧が誘引する. さらに, 低い部分にある地上部の開口部では風が弱く, 減圧は相対的に小さくなることで圧力勾配が生じる (Armstrong et al., 1992). これまでのところ, ヴェンチェリ効果依存的な貫通流が確認されているのはヨシだけである (Armstrong et al., 1992; Colmer et al., 2010). このように, いくつかの湿生植物は貫通流によって根茎の酸素濃度を高めることで, 根茎から伸びる根での酸素拡散による酸素輸送能力を向上させている (Colmer et al., 2010).

では, 根茎を經由, または地上部から直接に根に入った酸素はどのように移動するのか? 酸素は拡散によって通気組織内を移動する際, 近傍の細胞に消費されるだけでなく, その多くが根から土壌へと放出されている. この根から土壌への酸素放出は放射状酸素放出 (ROL, radial oxygen loss) と呼ばれている. この放射状酸素放出量には表皮近傍の細胞による酸素消費, 外皮や表皮周辺組織の酸素拡散に対する物理的抵抗, 根圏土壌と通気組織内の酸素濃度勾配が関わる (Armstrong, 1979). 根から根圏土壌に酸素が放出されることで, 土壌が還元状態から酸化状態になる. これにより, 還元状態になり増加していた根圏土壌の有毒物質量が減少する (Laanbroek, 1990; Begg et al., 1994). さらに, 放射状酸素放出は根圏土壌の微生物構成 (Gilbert and Frenzel, 1998) や養分の形態 (Saleque and Kirk, 1995) を酸化的状態に変化させる. このように, 通気組織を通じて地上部から根に運ばれる酸素が根から放出されることによる, 根圏の酸化は植物の過湿土壌への適応に重要である (Colmer, 2003a).

2-2. ROL バリアの機能

通気組織により運ばれる酸素は, 放射状酸素放出によって還元状態の根圏を酸化状態にするだけでなく, 根の細胞の好氣的なエネルギー生産を維持するために



第2図 ROLバリアの機能

過湿状態の土壌では、酸素は通気組織を通じて地上部から根端まで輸送される（黒矢印）。酸素は拡散によって通気組織内を移動するため、根の基部において酸素は根端方向に向かうだけでなく、放射状酸素放出（radial oxygen loss, ROL）として根から放出される（緑矢印）。非湿生植物は根の基部から放射状酸素放出として失われる酸素が多いために、根端まで供給できる酸素量が少なくなる（A）。湿生植物（wetland plants）は根の基部側に放射状酸素放出を抑制するはたらきをもつ「ROLバリア（barrier to ROL）」を形成することで根端までの酸素の長距離輸送を可能にしている（B, 赤色線）。ROLバリアは植物の湿害抵抗性を高める3つの機能を果たすと考えられている（紫色）。まず、根端に届けられた酸素は活性の高い細胞の呼吸に利用される（a）。さらに、根端から酸素を放出することで還元化した土壌を酸化する。これによって、有毒物質を無毒化し、根端の保護を可能にする（b）。一方、根の基部側では、ROLバリアの主要成分である疎水性の極長鎖脂肪酸であるスベリンが外皮において、酸素の流出を妨げるだけでなく、有毒物質の根への流入も防ぐのだろう（c）。Jackson & Drew 1984を参考に作図した。

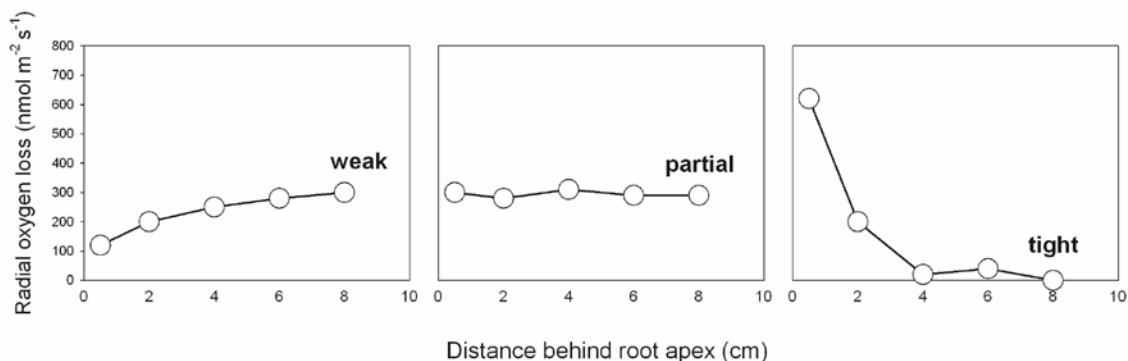
利用される。細胞数や分裂活性が高い成長点や伸長帯がある根端の酸素消費量は古い細胞の多い根の基部のものよりも高くなる。これにより生じる酸素の濃度勾配が通気組織内の酸素拡散による移動を支えることは前述の通りである（Jackson and Armstrong, 1999）。しかし、通気組織の外側に位置する組織の細胞膜や細胞壁空間（アポプラスト, apoplast）を酸素が透過してしまう。そのため、酸素透過を抑制するバリアがない場合には通気組織を移動する酸素のうち30–40%が放射状酸素放出として根圏土壌に放出される。その結果として酸素要求量の高い根端への酸素供給量は少なくなる（Armstrong, 1979）（第2図A）。多くの畑作物は通気組織をつくることはできるものの、根端までの十分な酸素供給ができない。このために畑作物が被害を受けると考えられる。

湿生植物には根の基部からの放射状酸素放出を抑制することで地上部から根端までの酸素の長距離輸送を可能にしている植物がみられる。この根の基部からの放射状酸素放出（ROL）を抑制するのが「ROLバリア」である（酸素漏出バリアとも呼ばれることもある）（第2図B）。植物の耐湿性の向上にROLバリアはどのように寄与しているのだろうか？ROLバリアを形

成することは植物の過湿状態の土壌への適応に3つのメリットがあると考えられている（Colmer, 2003a）（第2図B）。まず、（a）基部からの酸素放出を抑制することにより、酸素要求性の高い根端まで酸素の供給を可能にする。さらに、（b）根端ではROLバリアが形成されないため、根端近くの土壌では酸素放出により土壌が酸化される。これにより、還元化によって生じる有毒物質の発生を抑制できる。結果として、嫌気状態かつ還元化した根圏土壌での根を伸ばすことが可能となる。一方、根の基部ではROLバリアが形成されるため放射状酸素放出による根圏の酸化効率が下がる。後述するようにROLバリアの構成成分と考えられているスベリンはアポプラストのイオンの移動を抑制する。（c）根の基部はスベリン化されることにより、還元化により生じる有毒物質の流入を防いでいると考えられている。このように、ROLバリアは根端の細胞に十分な酸素を供給するとともに根圏を酸化して根端を保護する役割をもつ。

根からの放射状酸素放出は円筒型酸素電極や微小酸素電極（micro electrode）によって定量することができ、ROLバリアは定量された酸素放出パターンの違いから強固なもの（tight）、部分的なもの（partial）、不十

(A) 不十分なROLバリア (B) 部分的なROLバリア (C) 強固なROLバリア



第3図 ROLバリアの分類

ROLバリアは根の基部から根端までの放射状酸素放出のパターンから、強固なもの(tight)、部分的なもの(partial)、不十分なもの(weak)に分類される。不十分なROLバリア('weak' barrier to ROL)は根の基部側の酸素放出量が多く、根端付近で少なくなるパターン(A)。部分的なROLバリア('partial' barrier to ROL)は根の基部から根端まで酸素放出量が変わないパターン(B)。強固なROLバリア('tight' barrier to ROL)は根の基部からの酸素放出量が少なく、根端での酸素放出が多いパターン(C)。なお、図はイメージ図である。

分なもの(weak)の3つに分類される(Colmer, 2003a)(第3図)。湿生植物でしかみられない、強固なROLバリア('tight' barrier to ROL)とは、根の基部からの酸素放出は非常に少ないが、根端で酸素が多く放出されるパターンのものである(第1表, 第3図C)。一方、非湿生植物に多い不十分なROLバリア('weak' barrier to ROL)は根の基部側の酸素放出量が高く、根端付近では放出される酸素が少なくなるパターンを示す(第1表, 第3図A)。もう一つのパターンは中間型となる、部分的なROLバリア('partial' barrier to ROL)であり、根の基部から根端までほぼ一定の酸素量出のパターンを示す。この部分的なROLバリアは非湿生植物だけでなく湿生植物にも散見される(第1表, 第3図B)。

植物種の分類, 通気組織の種類, 分布は強固なROLバリアの形成と関連があるのだろうか? ROLバリアの形成と, 植物種の分布域, 分類, 通気組織の種類を第1表にまとめた。これまでの研究によると, 強固なROLバリアは通気組織の種類に関係なく, 破生, 離生通気組織をもつ植物種の両方で確認されている(Visser et al., 2000)(第1表)。また, 単子葉植物だけでなく湿生の双子葉植物でもその形成が確認されている(Visser et al., 2000)(第1表)。さらに, 強固なROLバリアを形成する植物種は草本植物に限らない。これまでに調べられている植物種は少ないものの, アマゾン川流域に分布する木本植物のタベルナエモンタナ・ジュリアナ(*Tabernaemontana juruana*; De Simone et al., 2003), マングローブ樹種のひとつであるオヒルギ(*Bruguiera gymnorhiza*; Cheng et al., 2012)や海草のウミヒルモ(*Halophila ovalis*; Connell et al., 1999)においてもその存在が確認されている。一方, 乾燥地の植物種(McDonald

et al., 2002)やいくつかの畑作物(Healy and Armstrong, 1972; Voesenek et al., 1999; McDonald et al., 2001a, 2002; Garthwaite et al., 2003; Abiko et al., 2012)ではこれまでに強固なROLバリアを形成できるものは見つかっていない。総じていえるのは, 通気組織は湿生植物と非湿生植物の両方でみられるのに対して, 強固なROLバリアは耐湿性の高い湿生植物だけにみられる形質である。このことから, ROLバリアは植物の高い耐湿性と密接に関わると考えられている。

全ての湿生植物がROLバリアを形成するわけではない。湿地帯に分布するいくつかの植物では根の基部からの酸素放出が多く, ROLバリアが不十分なもの(タガラシ, *Ranunculus sceleratus*; Visser et al., 2000)や部分的なもの[ルメックス・パルストリス(Visser et al., 2000), サリックス・マルチアナ(*Salix martiana*; De Simone et al., 2002), スズメノキビ(*Paspalidium geminatum*; Manzur et al., 2015)]が確認されている。この湿生植物の種間における放射状酸素放出パターンの違いはそれぞれの植物種の分布域に関係するのかもしれない(Colmer, 2003b)。というのも, 還元化が進みにくい有機物の少ない砂質土壤に分布する植物種では, 還元化した土壤のものに比べて基部からの酸素放出が多くなる(Smits et al., 1990)。場所によっては酸素不足や土壤の還元化, 湛水の期間や頻度も異なるため, 湿地内に形成される細かいニッチが湿生植物における放射状酸素放出パターンの違いに影響する可能性がある(Smits et al., 1990; Colmer, 2003b)。

1960 - 70年代にROLバリアが発見されてから, 長い間, 強固なROLバリアは恒常的に形成されていると考えられていた。1998年にColmerら(Colmer et al., 1998)が強固なROLバリアを形成するイネが過湿状態の土壤

に誘導的に形成されることを発見した。これに追従して様々な植物種において ROL バリアの誘導性が調べられてきたが、恒常的なバリアを形成する種〔メリケンガヤツリ (*Cyperus eragrostis*; Manzur et al., 2015)、イヌビエ (広義) (*Echinochloa crus-galli var mitis*; McDonald et al., 2001a, 2002)、イグサ (Visser et al., 2000)、ナガバシギシ (Manzur et al., 2015)〕だけでなく、誘導的なバリアを形成する種〔ハママギクサ (*Hordeum marinum*; Garthwaite et al., 2003) やエンコウソウ (広義) (*Caltha palustris*; Visser et al., 2000)〕がいくつか存在することが分かってきた。強固な ROL バリアの形成には品種間差やエコタイプによる違いがみられるのか？これについてはイネやハママギクサを材料に評価された。興味深いことにハママギクサのエコタイプの中には強固な ROL バリアを形成しない H546 (不十分な ROL バリア) や H90 (部分的な ROL バリア) が見つかっている (Malik et al., 2009; Malik et al., 2011)。イネにおいては水稲、陸稲、浮稲品種を含む 12 品種の ROL バリアが比較された (Colmer, 2003b)。その結果、陸稲や浮稲品種でもバリアを形成するものがあり、栽培型と ROL バリア形成の間に単純な相関はみられなかった。しかし、陸稲品種の戦捷と IAC1131 は強固な ROL バリアを形成しない (部分的な ROL バリア) と報告された。このように、同じ種内においても品種間差、エコタイプ間差がある。

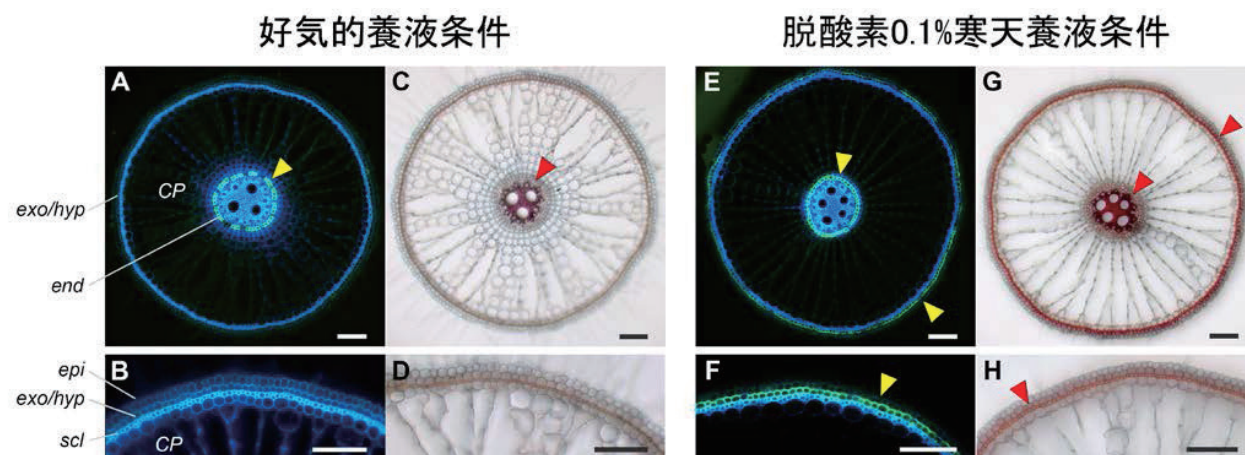
イネを 2–3 週間程度の長期間、過湿状態の土壌を模した水耕法である脱酸素 0.1% 寒天養液 (deoxygenated stagnant 0.1% agar nutrient solution) で栽培すると多くの根で ROL バリアが形成される。では、ROL バリアが形成された根の基部周辺の根圏は全く酸化されないか？というところというわけではない。我々は ROL バリアの形成と根長の関係を明らかにするため、脱酸素 0.1% 寒天養液条件で 2 週間生育したイネ (日本晴品種) の全ての根において、根長別に ROL バリア形成の有無をメチレンブルー染色法により調査した。その結果、根長 10 cm 程度の根ではほぼ全ての根で ROL バリアが確認できた (100% 程度)。一方、根長 4 cm 未満の短い根 (若い根) では ROL バリアを形成した根は 50% 以下と、バリアを形成しない根も多くみられた (塩野・山田, 未発表)。このように、同一個体内でも根長の違いによって酸素放出のパターンに違いがみられる。同様に土耕したイネでも ROL バリアをつくっていない短く若い根から酸素が漏れることが確認されている (Larsen et al., 2015)。一本の長い根に注目すると、主根 (main root) や不定根 (adventitious root) の根端だけでなく、それらの根の基部に形成される短い側根 (lateral root) の近くでも放射状酸素放出が高くなる (Larsen et al., 2015)。植物の根、

全体として放射状酸素放出と ROL バリアを考えた場合、主根や不定根の根端、側根の根端からの酸素放出を高く維持することで、土壌の還元化による影響から根端を保護し、ROL バリアの形成により主根や不定根からの酸素放出が低下する基部側では、短い根や側根が根圏の酸化に寄与するのだろう。また、ROL バリアの構造的な性質は、土壌の還元化による有毒物質の侵入を防ぐと考えられている (Armstrong, 1979; Colmer, 2003a; Cheng et al., 2012)。このように、根圏土壌の酸化と ROL バリアが密接に関わり合いながら、湿生植物は過湿土壌に適応する。

3. ROL バリアは何からできているのか？

ROL バリアの機能を理解するためには、バリアの形成される組織、構成成分とその配位を知ることが大切である。これまでに生理学的、組織化学的研究が進められてきたが、依然として ROL バリアの実態は明らかにされていない (Colmer, 2003a; Nishiuchi et al., 2012; Watanabe et al., 2013)。微小酸素電極を用いて根の組織における酸素濃度を調べると、通気組織の形成される皮層から表皮にかけて酸素濃度が急激に低下する (Armstrong et al., 2000)。このことから、ROL バリアが厚壁組織や外皮など、通気組織よりも外側にある根の表皮側 (outer part of root) につくられることは確かである (Armstrong et al., 2000; De Simone et al., 2003; Soukup et al., 2007)。しかし、その構成成分や形態的特徴となると明らかにされていない部分が多い。

いくつかの ROL バリアを形成する植物は根の表皮側の細胞間隙が最小化するように細胞が配置されるという形態的特徴を持つ。理論的には細胞間隙は細胞が立方配置されるよりも六方配置された方が小さくなる。このことから細胞間隙が狭くなるような配位が酸素移動の障壁として働くと考えられている (Justin and Armstrong, 1987)。実際に、強固な ROL バリアを形成するカレックス・アクタやイグサでは根の表皮側の細胞は六方配置している (Visser et al., 2000)。さらに、強固な ROL バリアを形成するヨシは細胞間隙を最小化するように細胞が配位するだけでなく、根の外皮と厚壁組織にそれぞれスベリンとリグニンが蓄積する。このことから、スベリンやリグニンが ROL バリアの構成成分として酸素の移動を妨げると考えられてきた (Armstrong et al., 2000; Colmer, 2003a)。この予想に対する最初の実験的な検証はアマゾンに分布する木本植物のスベリン、リグニンの蓄積量と ROL バリア形成の比較研究であった (De Simone et al., 2003)。強固な ROL バリアを形成するタベルナエモンタナ・ジュリアナは、バリアを形成しないサリックス・マルチアナよりもスベリンの脂肪酸成分を根の表皮側の細胞に多く

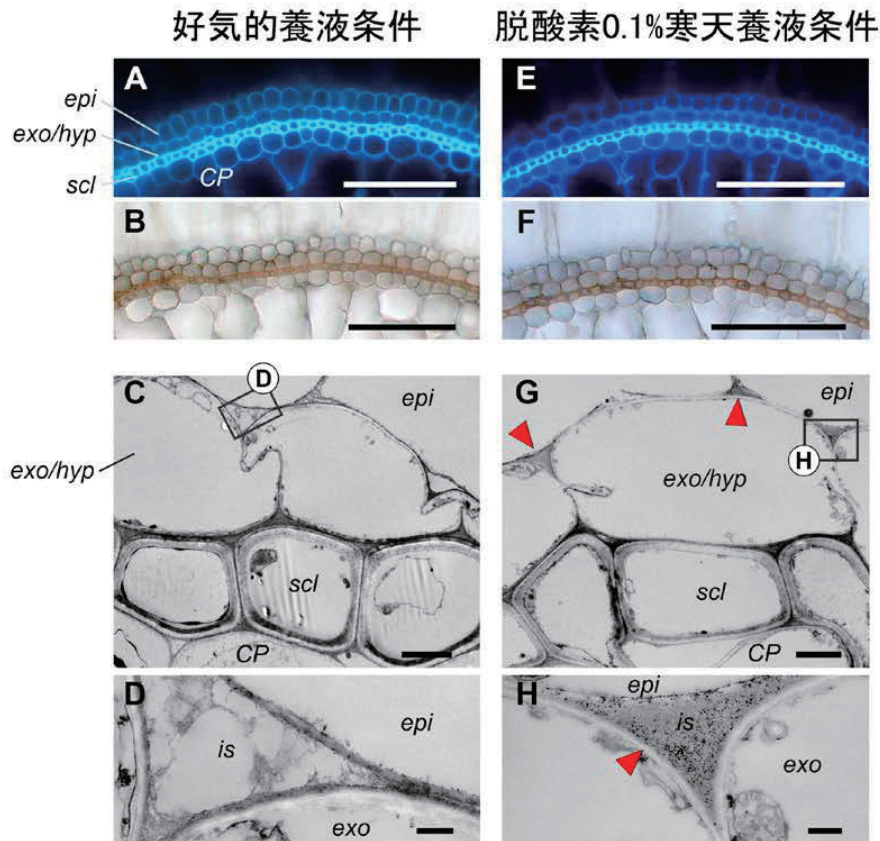


第4図 根のスベリン化とリグニン化される組織

14 - 21 日間の長期間、過湿ストレス処理をしたイネ（日本晴）の根の基部におけるスベリンラメラとリグニンの局在。好氣的養液条件ではスベリンラメラとリグニンの内皮での蓄積は確認できるものの外皮/下皮では検出されない（A-D）。それに対し、脱酸素 0.1% 寒天養液条件では内皮だけでなく、外皮/下皮でもスベリンラメラとリグニンが蓄積する（E-H）。スベリンラメラは黄緑色の蛍光として検出される（黄色矢頭, Fluorol Yellow 088 法）。自家蛍光は青白色に検出される（A, B, E & F）。リグニンは赤色として検出される（赤色矢頭, Phloroglucinol-HCl 法; C, D, G & H）。8 - 9 日間好氣的な養液で水耕栽培した後、14 - 21 日間、脱酸素 0.1% 寒天養液で栽培をした。好氣的な養液で水耕栽培を継続したものを対照区とした。脱酸素 0.1% 寒天養液条件では強固な ROL バリアが形成されているものの、好氣的養液条件の根は ROL バリアを形成していない（Shiono et al. 2011）。好氣的養液条件（A-D）。脱酸素 0.1% 寒天養液条件（E-H）。根の表皮側の拡大図（B, D, F & H）。CP: cortical parenchyma（皮層柔組織）, end: endodermis（内皮）, epi: epidermis（表皮）, exo/hyp: exodermis/hypodermis（外皮/下皮）, scl: sclerenchyma（厚壁組織）。Bars = 100 μ m. Shiono et al. 2011 より改変。

蓄積していた。しかし、両種における根の表皮側の細胞のリグニン量は変わらなかった。この種間比較からスベリンが ROL バリアの構成成分であることが示された（De Simone et al., 2003）。続いて、草本植物で、強固な ROL バリアを形成するヨシの根を材料にスベリンとリグニンの蓄積量が比較された。その結果、ヨシにおいても酸素放出量の高い根端よりも ROL バリアが形成された基部の方がスベリンの蓄積が多いという傾向がみられた（Soukup et al., 2007）。さらに、放射状酸素放出量の減少と外皮のスベリン化に呼応するように、アポプラストトレーサー（過ヨウ素酸）がそのスベリン化した外皮を通過できなくなっていた。この時、アポプラストトレーサーがリグニン化した組織を透過していたことから、スベリンが ROL バリアの主要成分であることが支持された（Soukup et al., 2007）。さらに、ROL バリアとスベリンを関連付ける事例がヨシで観察されている。放射状酸素放出は短い側根だけでなく、これから側根が出現する部位でも高くなるのである（Armstrong et al., 2000）。ヨシではこの酸素放出が高い部位と重なるように、これから側根が発生する部位においてスベリン化された外皮のスベリンが消失する現象が確認されている（Armstrong et al., 2000）。以上の結果はスベリンが ROL バリアの構成成分であるか、少なくとも重要なことを示している。

続いて、誘導的に強固な ROL バリアを形成するイネでも、同様に ROL バリアとスベリン、リグニンの蓄積量の比較がおこなわれた（Kotula et al., 2009）。スベリンとリグニンの蓄積はバリアを形成していない根よりもバリアを形成した根の基部で多かった。しかし、放射状酸素放出がほとんどない根の基部でスベリンだけでなく、リグニンも増加していた（Kotula et al., 2009）。そのため、イネにおいてスベリンとリグニンのどちらが ROL バリアに寄与しているかの判断はできなかった（Kotula et al., 2009）（第4図 E - H）。NMR を使ったメタボローム解析によって、スベリン生合成に使われるリンゴ酸（malic acid）と極長鎖脂肪酸（very long chain fatty acids）が ROL バリアを形成した根で増加することが分かった（Kulichikhin et al., 2014）。さらに、外皮周辺の組織だけを用いたトランスクリプトーム解析によって、ROL バリア形成中の根の表皮側の細胞で発現が上昇する 98 個の遺伝子が同定された（Shiono et al., 2014b）。興味深いことに、その遺伝子の多くはリグニン生合成ではなくスベリン生合成に関わる遺伝子であった（Shiono et al., 2014b）。このように、タベルナエモンタナ・ジュリアナやヨシだけでなく、誘導的に ROL バリアを形成するイネでも ROL バリアの構成成分としてスベリンが寄与することは明らかである。



第5図 ROLバリア形成直後の表皮側組織のスベリン化、リグニン化と微細構造

2日間の短期間、過湿ストレス処理をしたイネ（日本晴）の根の基部におけるスベリンラメラ、リグニンの局在と微細構造。脱酸素0.1%寒天条件では、根の基部からの放射状酸素放出量は $1.9 \text{ ng cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ と、強固なROLバリアが形成されていた（Shiono et al. 2011）。一方、好氣的養液条件ではROLバリアは形成されていない。この時、脱酸素0.1%寒天養液条件において根の表皮側のスベリン化、リグニン化は認められなかった（A, B, E & F）。そこで、透過型電子顕微鏡で外皮周辺の微細構造を観察すると、外皮と表皮の間の細胞間隙が何らかの物質で充填されていることが分かった（G & H; 赤色矢頭）。Fluorol Yellow 088 法でのスベリンラメラ染色（A & E, スベリンラメラは黄緑色の蛍光、自家蛍光は青白色）。Phloroglucinol-HCl 法での（B & F, リグニンは赤色に呈色）。3–4週間好氣的な養液で水耕栽培した後、2日間の脱酸素0.1%寒天養液で栽培を続けた。好氣的な溶液で水耕栽培を継続したものを対照区とした。好氣的養液条件（A–D）。脱酸素0.1%寒天養液条件（E–H）。CP: cortical parenchyma（皮層柔組織）, epi: epidermis（表皮）, exo/hyp: exodermis/hypodermis（外皮/下皮）, is: intercellular space（細胞間隙）, scl: sclerenchyma（厚壁組織）。Bars = $100 \mu\text{m}$ (A, B, E & F), $2 \mu\text{m}$ (C & G), $0.2 \mu\text{m}$ (D & H)。Shiono et al. 2011 より改変。

しかし、スベリンの関与だけでは強固なROLバリアの形成を説明しきれない事例がいくつか報告されている。例えば、トウモロコシ（Mi29 と Seneca Horizon）を脱酸素0.1%寒天養液で栽培すると外皮はスベリンラメラを形成して、よくスベリン化される（Enstone and Peterson, 2005; Abiko et al., 2012）。しかし、トウモロコシ（Mi29）は不十分なROLバリアのパターンを示し、強固なROLバリアは形成されない（Abiko et al., 2012）。湿地に分布するグリセリア・マキシマ（*Glyceria maxima*）も強固なROLバリアを形成する（Soukup et al., 2007）。しかし、グリセリア・マキシマでは外皮にスベリンラメラは形成されず、外皮をアポプラストレーサー（過ヨウ素酸）が通過していた。それだけで

なく、基部で放射状酸素放出量が減少しているにも関わらず、根の表皮側の細胞のスベリン量には差がなかったのである（Soukup et al., 2007）。イネは好氣的養液から脱酸素0.1%寒天養液に移すと長い根（約10 cm）に強固なROLバリアを24時間以内に誘導的に形成する（Insalud et al., 2006; Shiono et al., 2011）。しかし、強固なROLバリアが形成された直後には外皮のスベリンラメラの形成は確認できない（第5図E & F, Shiono et al., 2011）。これらの矛盾に対する説明として、以下のようにいくつかの可能性が考えられているものの、完全に説明しきれないとは言い難い。（i）ROLバリアが形成されるのに必要なスベリンの蓄積が組織染色法によって検出限界以下であった可能性がある。

そのために、ROL バリアが形成されているにもかかわらず、スベリンラメラが染色されなかったのかもしれない (Shiono et al., 2011). また, (ii) スベリンはフェノール性化合物を含む極長鎖脂肪酸の総称であり, その構成成分や構成比の違いやスベリン分子の細胞壁における空間的配位が酸素の移動に影響をした可能性も考えられる (Soukup et al., 2007). (iii) スベリン化がみられたにもかかわらず, トウモロコシが強固な ROL バリアを形成しない理由として, トウモロコシ (Mi29) のスベリンラメラは外皮を完全には囲っておらず, 所々パッチ状にスベリンラメラが形成されない外皮がみられたことから, このスベリンラメラの隙間を通じて漏れた酸素が高い酸素放出量を示す原因だと考えられている (Abiko et al., 2012).

矛盾を説明するもう一つの可能性として, スベリンやリグニンの蓄積の他に細胞外空間が何らかの物質によって閉鎖されることが強固な ROL バリアの形成に寄与するという可能性がある. 先述のように, 好気的養液から脱酸素 0.1% 寒天養液に移すと, イネは 24 時間以内に長い根で強固なバリアを誘導する. しかし, この ROL バリアの形成を確認した根の組織染色では, 表皮側の細胞のスベリンラメラとリグニンの沈着は確認できない (第 5 図 E & F, Shiono et al., 2011). そこで, 透過型電子顕微鏡により微細構造を観察したところ, ROL バリアを形成していると考えられる外皮と表皮の間の細胞外空間に何らかの顆粒を伴った物質が充填されていた (第 5 図 G & H, Shiono et al., 2011). このような細胞外空間の充填は根粒でも見られる. 根粒は気体状態の窒素をニトロゲナーゼによりアンモニアに還元するために, 内部を嫌気状態に保っている. そのため, 根粒にも拡散による酸素の移動を抑制するバリアが形成されることが知られている (Denison, 1998). 根粒の場合には, 皮層内層 (inner cortex) の細胞間隙が糖タンパク質 (glycoprotein) を伴った充填物により閉鎖されることにより酸素拡散のバリアが形成される (Parsons and Day, 1990; James et al., 1991). さらに, 皮層内層の外側にあるスベリン化された根粒の内皮細胞 (nodule endodermis) はよくスベリン化されている (Hartmann et al., 2002). 根粒の酸素バリアと ROL バリアで同様の議論が成り立つとすれば, イネで確認されている細胞外空間の充填物も ROL バリアとして酸素の透過を防ぐかもしれない.

4. ROL バリアをとりまくいくつかの疑問

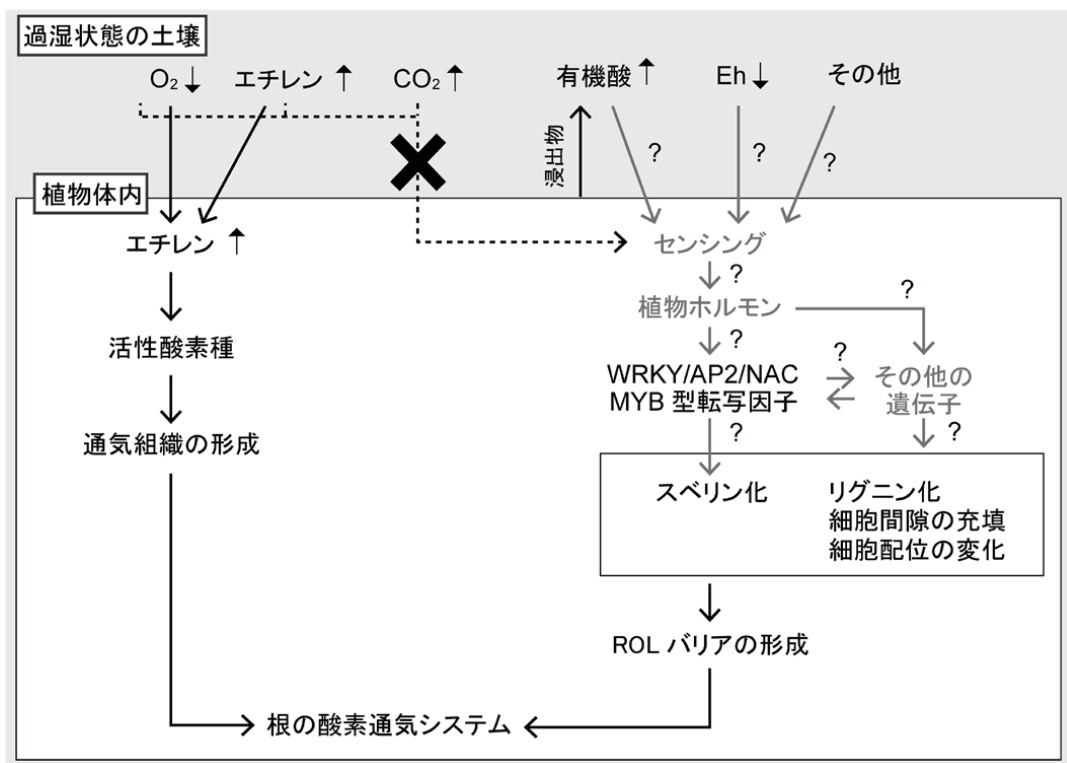
根圏が酸化されることは養分の可給性にも影響を与える. また, イオンや酸素の通り道であるアポプラストはカスパリー線によって隔てられている. ROL バリアとこれらの現象との関わりについてここでまとめた.

4-1. 養水分の吸収と ROL バリア

前述のように ROL バリアの構成成分としてスベリンが最有力といえるが, 決定的な証明は未だなされていない. しかし, ROL バリアの構成成分は酸素の輸送を物理的に阻害する物質であると想定されるので, バリアが形成されることによって養分や水分の吸収能力が低下する可能性が言われてきた (Armstrong, 1979; Enstone et al., 2003; Soukup et al., 2007). この想定に基づいて, ROL バリアを誘導的に形成するイネやハママギクサを用いて, バリアの形成の前後で養分や水の透過性に変化がみられるのが調べられた. 水の透過性に関しては強固な ROL バリアを誘導的に形成するハママギクサで調べられている. その結果, 根の水の透過性はハママギクサの ROL バリア形成の前後で違いはなかった (Garthwaite et al., 2006). さらに, ROL バリアを形成し, 外皮のカスパリー線が形成され, スベリン化, リグニン化していることを確認したイネの根において水の透過性と NaCl の透過性が詳細に調べられた. この根においても ROL バリアの形成前後で水の透過性に違いはなかった. 一方, ROL バリアを形成している根で NaCl の透過性が著しく低下していた (Ranathunge et al., 2011). しかし, イネが強固な ROL バリアを形成する前後において根の硝酸態窒素の吸収能に違いはみられていない (Rubinigg et al., 2002). このように酸素の透過性が低下したとしても, 必ずしも養水分の透過性が低下するとは限らない. このことは, 水がバルク流として移動するのに対して酸素は拡散で移動するという輸送メカニズムの違いや移動経路の違い (例えば, 主に酸素は細胞膜を透過し, 水はアポプラストを透過するという仮説) に起因するかもしれない (Ranathunge et al., 2011). 今後, 根における酸素の透過性や輸送経路を特定し, 養水分と酸素の輸送の違いを明らかにすることが望まれる.

4-2. 鉄プラークと ROL バリア

湿生植物の根の表面にはしばしば, 水酸化鉄を主成分とする鉄プラーク (iron plaque) と呼ばれる結晶性の金属沈着がみられる (Christensen and Sand-Jensen, 1998). 鉄プラークは根から放射状酸素放出として漏れ出た酸素と還元土壌由来の Fe^{2+} が会合することで形成される (Bartlett, 1961; Davison and Seed, 1983). 鉄プラークの主要な構成要素は鉄とマンガンである (Mendelsohn and Postek, 1982; Sand-Jensen et al., 1982) が, 栄養素やその他の重金属の沈着物も含まれている (Hansel et al., 2001). それは水酸化鉄は金属に高い親和性を示すため, 多くの金属が複合体として鉄プラークに吸着するからである (Greipsson and Crowder, 1992; Tripathi et al., 2014). そのため, 鉄プラークは養分吸



第6図 想定される通气組織とROLバリアの誘導モデル

過湿状態の土壌は大气から土壌への酸素供給が滞り、微生物や根によって酸素が消費されることで低酸素状態となる。さらに低酸素状態となった土壌では、エチレンと二酸化炭素の増加、根や微生物による有機酸の分泌、土壌の酸化還元電位 (Eh) の低下がみられる。破生通气組織は低酸素状態で増えるエチレンが活性酸素種を介したプログラム細胞死を引き起こすことによって形成されることが知られている (山内・中園, 2015)。しかし、ROLバリアについては、どのような環境要因が引き金となってROLバリアを形成するのかわかっていない。少なくとも、酸素濃度の低下やエチレンと二酸化炭素が増加してもROLバリアの形成は誘導されない (Colmer et al., 2006)。水耕液に有機酸を添加するとROLバリアが形成されるが、有機酸は毒性物質であるため、二次的な影響でROLバリアが形成されている可能性を排除できない (Armstrong and Armstrong, 2001; Voesenek and Sasidharan, 2013)。何らかのトリガーをセンシングしたとして、それらの情報は植物ホルモンや遺伝子を介した適応応答へと変換されると考えられる。これにはWRKY, AP2, NAC, MYB型転写因子が制御するスベリン生合成遺伝子が関わりと予想されている (Shiono et al., 2014b)。しかし、これまでにROLバリアを形成できない変異体は得られておらず、バリアの形成に関わる植物ホルモンや遺伝子は不明のままである。いずれにしても、適応応答の結果として起こる根の表皮側でのスベリン化、リグニン化、細胞間隙の充填、細胞の配位の変化がROLバリアとして酸素放出を抑止するのだろう。このように、ROLバリアは通气組織と協同して根の酸素通気に重要な役割を果たすが、その形成メカニズムはほとんど分かっていない。

収や重金属に対する物理的なバリアとして働くと考えられている (Tripathi et al., 2014)。では、鉄プラークは根からの放射状酸素放出量は減少させ、酸素のバリアとして機能するのだろうか？この疑問に回答すべく、Møller and Sand-Jensen (2008) は湿生植物の一つであるロベリア・ドルトマンナ (*Lobelia dortmanna*) の鉄プラークが均一に形成された根と鉄プラークのない根の酸素放出量を比較した。円筒型酸素電極により酸素放出量を定量したところ、鉄プラークの形成をしていない根だけでなく、形成した根においても不十分なROLバリアのパターン (i.e. 第3図A, 根の基部側の酸素放出量が高く、根端では放出される酸素が少なくなるというパターン) を示した。このことから、根に

鉄プラークが形成されたとしてもイネやヨシのように強固なROLバリアの酸素放出パターンにはならない。しかし、鉄プラークを形成した根の酸素放出量は、鉄プラークのない根よりも1/2程度少なくなり、鉄プラークの形成により酸素の透過性は抑制されていた (Møller and Sand-Jensen, 2008)。鉄プラークがつくられることにより酸素放出量がゼロになるような強固なROLバリアを根の基部に形成することはないものの、鉄プラークはいくら放射状酸素放出量を減じさせるようである。

5. ROLバリア形成を制御するシグナル伝達系とは？

ROLバリアを形成する植物の全てが環境条件に依存

せずに常にROLバリアを形成しているわけではない。イネをはじめとするいくつかの植物種では、環境条件の変化に応じて誘導的に強固なROLバリアを形成する(第1表)。このことは、植物が環境状態の変化を感知し、それを植物体内でシグナルに変換し、遺伝子発現の変化などを伴ってROLバリアを誘導的につくるという可能性を予見させる。イネは脱酸素0.1%寒天養液条件でROLバリアを誘導的に形成する(Colmer et al., 1998)。根の長さによっても反応は異なるが、イネの長い根(10 cm程度)の基部では脱酸素0.1%寒天養液への移行後、数時間で酸素放出量の低下がみられ、24時間で強固なバリアとなる(Shiono et al., 2011)。そこで、我々は脱酸素0.1%寒天養液への移行9時間後に急激に酸素放出量が低下してROLバリアを形成しているイネの根の外皮周辺組織をレーザーマイクロダイセクションで回収し、マイクロアレイによる網羅的な遺伝子発現解析をした(Shiono et al. 2014b)。その結果、*CYTOCROME P450 (CYP)*, *GLYCEROL-3-PHOSPHATE ACYL TRANSFERASE (GPAT)*といったスベリン合成に関わる遺伝子の発現が高まることを確認した。この際、*WRKY*, *AP2*, *NAC*, *MYB* ドメインをもった転写因子の発現が高まるだけでなく、発現上昇が確認された遺伝子の7割近くがそのプロモーター領域に*WRKY*, *AP2*, *NAC*, *MYB* 遺伝子の *cis*-element を持っていた(Shiono et al., 2014b)。このことから*WRKY*, *AP2*, *NAC*, *MYB* 型転写因子のROLバリア形成への関与が予想される。しかし、これまでにROLバリアを形成しない変異体の報告はなく、ROLバリア形成に関わる遺伝子やそのネットワークは不明である。

ROLバリア形成の全体像を把握するためには、ROLバリアの構成成分や形成に関わる遺伝子だけでなく、どのような環境要因が引き金(trigger)となって植物がROLバリアを形成するかを理解することが必要である。根の酸素通気に関わる通気組織とROLバリアの形成について、これまでの研究から想定される誘導モデルを第6図にまとめた。過湿状態の土壌では酸素濃度が低くなるとともに、エチレンや二酸化炭素濃度が高まる(第6図)。Colmer et al. (2006) は水耕液に窒素ガスを送り込み低酸素状態とした水耕液でイネがROLバリアを形成するかどうかを調べた。興味深いことに、過湿状態の土壌で最も特徴的な環境要因である低酸素状態はROLバリアを誘導しなかった(Colmer et al., 2006)。それだけでなく、通気組織の形成、不定根の発達、嫌気代謝といった低酸素ストレス応答を正に制御する植物ホルモンであるエチレンを外生的に与えてもROLバリアは誘導されなかった(Colmer et al., 2006)。同様に水耕液中の二酸化炭素濃度を高くしてもROLバリアは誘

導されなかった(Colmer et al., 2006)。また、過湿状態の土壌では微生物や根から有機酸(酢酸、プロピオン酸、酪酸、カブロン酸)が分泌される(第6図)。根に有機酸を処理すると、スベリンとリグニンが蓄積して根の基部からの酸素放出はほとんどなくなり、イネとヨシ(Armstrong and Armstrong, 2001)、ハマムギクサ accession H21 (Kotula et al., 2014) では、根に強固なROLバリアが形成された。しかし、毒性物質である有機酸が根を損傷してしまうため、この酸素放出量の低下が損傷の結果による二次的な影響であるという可能性はぬぐいきれしていない(Armstrong and Armstrong, 2001; Voesenek and Sasidharan, 2013; Kotula et al., 2014)。その他の物質としては過湿状態の土壌で増加する有毒物質である硫化水素(Armstrong and Armstrong, 2005)や二価鉄(Mongon et al., 2014)でもイネのROLバリアが誘導される。しかし、有機酸のケースと同じく、二次的な影響を排除できないため、これら有毒物質がROLバリア形成のトリガーとなると言い切れていない(Armstrong and Armstrong, 2001; Voesenek and Sasidharan, 2013)。なお、イネを高濃度のケイ素条件で水耕栽培すると外皮のスベリン化と厚壁組織のリグニン化がみられるだけでなく、ROLバリアがつけられることが報告されている(Fleck et al., 2011)。しかし、ケイ素の形態や量は土壌の水分状態で変動しないため、自然状態においてROLバリア形成のトリガーとなることは考えにくい。ROLバリア形成の引き金となる環境因子は不明であるが、おそらくはエチレンが介在する他の低酸素ストレスに対する応答とは別のシグナル伝達経路が存在するのだろう(Colmer et al., 2006; Shiono et al., 2008; Shiono et al., 2011)。

6. 展望

ROLバリアは湿生植物が過湿状態の土壌に適応するために獲得した重要形質の一つである。ここ10年ほどで、その構成物質や形成メカニズムの研究が進展し、イネを用いた分子生物学的な研究によりROLバリア形成に関連する可能性の高い遺伝子までが同定されるに至った(Fleck et al., 2011; Kulichikhin et al., 2014; Shiono et al., 2014b)。しかし、これまでにROLバリア形成機能を失った変異体はなく、バリア形成に直接関与する遺伝子は同定されていない。最近、我々はABCトランスポーターの*REDUCED CULM NUMBER1/OsABCG5*のイネ変異体(*reduced culm number1*)が、ROLバリアの構成成分と考えられているスベリンの長鎖脂肪酸成分を根の外皮に蓄積しないことを確認した(Shiono et al., 2014a)。*rcn1*変異体は過湿状態の土壌において生育阻害を受けて根は短く異常な形態を示すだけでなく、外皮のアポプラスト輸送バリア機能を

失っていた。 *rcn1* 変異体は ROL バリアの形成することができるのか？ *rcn1* 変異体を用いた研究は ROL バリアの構成成分や湿生植物の過湿土壌への適応の理解につながると期待されている (Voesenek and Bailey-Serres, 2015; Pauluzzi and Bailey-Serres, 2016) 。 さらに、我々は ROL バリア形成を制御する植物ホルモンがアブシシン酸であることを突き止めている (吉川・塩野, 未発表) 。 これは ROL バリア形成のシグナル伝達に関わる最初の発見であり、これを基礎に ROL バリアに関する感知、形成に関わるネットワークが理解できるのではないかと考えている。

畑作物の湿害による収量や品質の低下は我が国だけでなく、世界各地で問題となっている (間野・小柳, 2009; Bailey-Serres et al., 2012) 。 主要作物であるコムギ、オオムギ、トウモロコシは耐湿性が低く、いずれも強固な酸素量出バリアを形成できない (McDonald et al., 2001b; Abiko et al., 2012) 。 コムギと交配することができるハママギクサ (Garthwaite et al., 2003) 、 トウモロコシと交配できるニカラグアテオシント (*Zea nicaraguensis*; Abiko et al., 2012) の中には強固な ROL バリアを形成できるものがある。これらを利用して強固な ROL バリア機能の付与により耐湿性の低いコムギやトウモロコシの耐湿性を強化する試みが進んでいる (Malik et al., 2011; 渡邊ら, 2013) 。 これらの遺伝学的な取り組みと分子生物学的研究の融合により ROL バリアの形成機構が解明され、耐湿性品種が育種されることが期待される。

謝辞

本稿の執筆にあたり Timothy D. Colmer 教授、Lukasz Kotula 博士より貴重な意見を頂いた。中園幹生教授、高橋智子さん、山田淑葉さんには初稿への貴重なコメントを頂いた。また、植物分類について赤井賢成さんより助言を頂いた。本項の内容の一部は科研費 (23880024, 25850006) 、日本学術振興会海外特別研究員制度、北陸産業活性化センター R&D 推進・研究助成事業の支援を受けて実施した。

引用文献

- Abiko, T., Kotula, L., Shiono, K., Malik, A.I., Colmer, T.D., Nakazono, M. 2012. Enhanced formation of aerenchyma and induction of a barrier to radial oxygen loss in adventitious roots of *Zea nicaraguensis* contribute to its waterlogging tolerance as compared with maize (*Zea mays* ssp. *mays*). *Plant Cell Environ.* 35: 1618-1630.
- Armstrong, W. 1964. Oxygen diffusion from roots of some British bog plants. *Nature* 204: 801-802.
- Armstrong, W. 1971. Radial oxygen losses from intact rice roots as affected by distance from the apex, respiration and waterlogging. *Physiol. Plant.* 25: 192-197.
- Armstrong, W. 1979. Aeration in higher plants. *Adv. Bot. Res.* 7: 225-332.
- Armstrong, J., Armstrong, W. 2001. Rice and *Phragmites*: effects of organic acids on growth, root permeability, and radial oxygen loss to the rhizosphere. *Am. J. Bot.* 88: 1359-1370.
- Armstrong, J., Armstrong, W. 2005. Rice: Sulfide-induced barriers to root radial oxygen loss, Fe^{2+} and water uptake, and lateral root emergence. *Ann. Bot.* 96: 625-638.
- Armstrong, J., Armstrong, W., Beckett, P.M. 1992. *Phragmites australis*: venturi- and humidity-induced pressure flows enhance rhizome aeration and rhizosphere oxidation. *New Phytol.* 120: 197-207.
- Armstrong, W., Cousins, D., Armstrong, J., Turner, D.W., Beckett, P.M. 2000. Oxygen distribution in wetland plant roots and permeability barriers to gas-exchange with the rhizosphere: a microelectrode and modelling study with *Phragmites australis*. *Ann. Bot.* 86: 687-703.
- Bacanamwo, M., Purcell, L.C. 1999. Soybean root morphological and anatomical traits associated with acclimation to flooding. *Crop Sci.* 39: 143-149.
- Bailey-Serres, J., Fukao, T., Gibbs, D.J., Holdsworth, M.J., Lee, S.C., Licausi, F., Perata, P., Voesenek, L.A.C.J., var Dongen, J.T. 2012. Making sense of low oxygen sensing. *Trends Plant Sci.* 17: 129-138.
- Bartlett, R. J. 1961. Iron oxidation proximate to plant roots. *Soil Sci.* 92: 372-379.
- Begg, C.B.M., Kirk, G.J.D., Mackenzie, A.F., Neue, H.-U. 1994. Root-induced iron oxidation and pH changes in the lowland rice rhizosphere. *New Phytol.* 128: 469-477.
- Brix, H., Sorrel, B.K., Orr, P.T. 1992. Internal pressurization and convective gas flow in some emergent freshwater macrophytes. *Limnol. Oceanogr.* 37: 1420-1433.
- Cheng, H., Chen, D.-T., Tam, N.F.-Y., Chen, G.-Z., Li, S.-Y., Ye, Z.-H. 2012. Interactions among Fe^{2+} , S^{2-} , and Zn^{2+} tolerance, root anatomy, and radial oxygen loss in mangrove plants. *J. Exp. Bot.* 63: 2619-2630.
- Christensen, K.K., Sand-Jensen, K. 1998. Precipitated iron and manganese plaques restrict root uptake of phosphorus in *Lobelia dortmanna*. *Can. J. Bot.* 76: 2158-2163.
- Colmer, T.D. 2003a. Long-distance transport of gases in plants: a perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots. *Plant Cell Environ.* 26: 17-36.
- Colmer, T.D. 2003b. Aerenchyma and an inducible barrier to radial oxygen loss facilitate root aeration in upland, paddy and deep-water rice (*Oryza sativa* L.). *Ann. Bot.* 91: 301-309.
- Colmer, T.D., Atwell, B.J., Ismail, A.M., Pedersen, O., Shabala, S., Sorrell, B., Voesenek, L.A.C.J. 2010. Waterlogging and submergence. Colmer, T.D., ed., *Plants in action* (Second edition), On-line text book (<http://plantsinaction.science.uq.edu.au/content/chapter-18-waterlogging-and-submergence>).
- Colmer, T.D., Cox, M.C.H., Voesenek, L.A.C.J. 2006. Root aeration in rice (*Oryza sativa*): evaluation of oxygen, carbon dioxide, and ethylene as possible regulators of root acclimatizations. *New Phytol.* 170: 767-778.

- Colmer, T.D., Gibberd, M.R., Wiengweera, A., Tinh, T.K. 1998. The barrier to radial oxygen loss from roots of rice (*Oryza sativa* L.) is induced by growth in stagnant solution. J. Exp. Bot. 49: 1431-1436.
- Connell, E.L., Colmer, T.D., Walker, D.I. 1999. Radial oxygen loss from intact roots of *Halophila ovalis* as a function of distance behind the root tip and shoot illumination. Aquat. Bot. 63: 219-228.
- Davison, W., Seed, G. 1983. The kinetics of the oxidation of ferrous iron in synthetic and natural waters. Geochim. Cosmochim. Ac. 47: 67-79.
- De Simone, O., Haase, K., Müller, E., Junk, W.J., Gonsior, G., Schmidt, W. 2002. Impact of root morphology on metabolism and oxygen distribution in roots and rhizosphere from two Central Amazon floodplain tree species. Funct. Plant Biol. 29: 1025-1035.
- De Simone, O., Haase, K., Müller, E., Junk, W.J., Hartmann, K., Schreiber, L., Schmidt, W. 2003. Apoplastic barriers and oxygen transport properties of hypodermal cell walls in roots from four Amazonian tree species. Plant Physiol. 132: 206-217.
- Denison, R.F. 1998. Decreased oxygen permeability: a universal stress response in legume root nodules. Bot. Acta 111: 191-192.
- Enstone, D.E., Peterson, C.A. 2005. Suberin lamella development in maize seedling roots grown in aerated and stagnant conditions. Plant Cell Environ. 28: 444-455.
- Enstone, D.E., Peterson, C.A., Ma, F. 2003. Root endodermis and exodermis: structure, function, and responses to the environment. J. Plant Growth Regul. 21: 335-351.
- Fleck, A.T., Nye, T., Repenning, C., Stahl, F., Zahn, M., Schenk, M.K. 2011. Silicon enhances suberization and lignification in roots of rice (*Oryza sativa*). J. Exp. Bot. 62: 2001-2011.
- Gao, S., Tanji, K.K., Scardaci, S.C., Chow, A.T. 2002. Comparison of redox indicators in a paddy soil during rice-growing season. Soil Sci. Soc. Am. J. 66: 805-817.
- Garthwaite, A.J., Steudle, E., Colmer, T.D. 2006. Water uptake by roots of *Hordeum marinum*: formation of a barrier to radial O₂ loss does not affect root hydraulic conductivity. J. Exp. Bot. 57: 655-664.
- Garthwaite, A.J., von Bothmer, R., Colmer, T.D. 2003. Diversity in root aeration traits associated with waterlogging tolerance in the genus *Hordeum*. Funct. Plant Biol. 30: 875-889.
- Gilbert, B., Frenzel, P. 1998. Rice roots and CH₄ oxidation: the activity of bacteria, their distribution and the microenvironment. Soil Biol. Biochem. 30: 1903-1916.
- Gladish, D.K., Niki, T. 2000. Factors inducing cavity formation in the vascular cylinders of pea roots (*Pisum sativum* L., cv. Alaska). Environ. Exp. Bot. 43: 1-9.
- Greipsson, S., Crowder, A.A. 1992. Amelioration of copper and nickel toxicity by iron plaque on roots of rice (*Oryza sativa*). Can. J. Bot. 70: 824-830.
- Hansel, C.M., Fendorf, S., Sutton, S., Newville, M. 2001. Characterization of Fe plaque and associated metals on the roots of mine-waste impacted aquatic plants. Environ. Sci. Technol. 35: 3863-3868.
- Hartmann, K., Peiter, E., Koch, K., Schubert, S., Schreiber, L. 2002. Chemical composition and ultrastructure of broad bean (*Vicia faba* L.) nodule endodermis in comparison to the root endodermis. Planta 215: 14-25.
- Healy, M.T., Armstrong, W. 1972. The effectiveness of internal oxygen transport in a mesophyte (*Pisum sativum* L.). Planta 103: 302-309.
- Insalud, N., Bell, R.W., Colmer, T.D., Rerkasem, B. 2006. Morphological and physiological responses of rice (*Oryza sativa*) to limited phosphorus supply in aerated and stagnant solution culture. Ann. Bot. 98: 995-1004.
- Jackson, M.B., Armstrong, W. 1999. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. Plant Biol. 1: 274-287.
- Jackson, M.B., Drew, M.C. 1984. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. In Kozlowski, T.T., ed., Flooding and plant growth. Academic Press, New York, pp. 47-128.
- James, E.K., Sprent, J.I., Minchin, F.R., Brewin, N.J. 1991. Intercellular location of glycoprotein in soybean nodules: effect of altered rhizosphere oxygen concentration. Plant Cell Environ. 14: 467-476.
- Jung, J., Lee, S.C., Choi, H.-K. 2008. Anatomical patterns of aerenchyma in aquatic and wetland plants. J. Plant Biol. 51: 428-439.
- Justin, S.H.F.W., Armstrong, W. 1987. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. New Phytol. 106: 465-495.
- 木村真人 1991. 土壌中の微生物とその働き (その7) - 水田の微生物 - , 農土誌 59: 1187-1194.
- Kotula, L., Colmer, T.D., Nakazono, M. 2014. Effects of organic acids on the formation of the barrier to radial oxygen loss in roots of *Hordeum marinum*. Funct. Plant Biol. 41: 187-202.
- Kotula, L., Ranathunge, K., Schreiber, L., Steudle, E. 2009. Functional and chemical comparison of apoplastic barriers to radial oxygen loss in roots of rice (*Oryza sativa* L.) grown in aerated or deoxygenated solution. J. Exp. Bot. 60: 2155-2167.
- Kulichikhin, K., Yamauchi, T., Watanabe, K., Nakazono, M. 2014. Biochemical and molecular characterization of rice (*Oryza sativa* L.) roots forming a barrier to radial oxygen loss. Plant Cell Environ. 37: 2406-2420.
- 桑野美緒, 山口武視 2008. 湛水土壌・底質における酸素を放出する根と微生物作用との相互作用. 森田茂紀, 田島亮介 監訳, de Kroon, H., Visser, E.J.W. 編, 根の生態学. シュプリンガー・ジャパン, 東京. pp. 303-331.
- Laan, P., Berrevoets, M.J., Lythe, S., Armstrong, W., Blom, C. W.P.M. 1989. Root morphology and aerenchyma formation as indicators of the flood-tolerance of *Rumex* species. J. Ecol. 77: 693-703.
- Laanbroek, H.J. 1990. Bacterial cycling of minerals that affect plant growth in waterlogged soils: a review. Aquat. Bot. 38: 109-125.
- Larsen, M., Santner, J., Oburger, E., Wenzel, W.W., Glud, R.N. 2015.

- O₂ dynamics in the rhizosphere of young rice plants (*Oryza sativa* L.) as studied by planar optodes. *Plant Soil* 390: 279-292.
- Malik, A.I., English, J.P., Colmer, T.D. 2009. Tolerance of *Hordeum marinum* accessions to O₂ deficiency, salinity and these stresses combined. *Ann. Bot.* 103: 237-248.
- Malik, A.I., Islam, A.K.M.R., Colmer, T.D. 2011. Transfer of the barrier to radial oxygen loss in roots of *Hordeum marinum* to wheat (*Triticum aestivum*): evaluation of four *H. marinum* – wheat amphiploids. *New Phytol.* 190: 499-508.
- Mano, Y., Omori, F., Takamizo, T., Kindiger, B., Bird, R.M., Loaisiga, C.H. 2006 Variation for root aerenchyma formation in flooded and non-flooded maize and teosinte seedlings. *Plant Soil* 281: 269-279.
- 間野吉郎, 小柳敦史 2009. イネ科作物の耐湿性研究の現状と今後の展開方向. 日作紀 78: 441-448.
- Manzur, M.E., Grimoldi, A.A., Insausti, P., Striker, G.G. 2015. Radial oxygen loss and physical barriers in relation to root tissue age in species with different types of aerenchyma. *Funct. Plant Biol.* 42: 9-17.
- McDonald, M.P., Galwey, N.W., Colmer, T.D. 2001a. Waterlogging tolerance in the tribe Triticeae: the adventitious roots of *Critetion marinum* have a relatively high porosity and a barrier to radial oxygen loss. *Plant Cell Environ.* 24: 585-596.
- McDonald, M.P., Galwey, N.W., Colmer, T.D. 2002. Similarity and diversity in adventitious root anatomy as related to root aeration among a range of wetland and dryland grass species. *Plant Cell Environ.* 25: 441-451.
- McDonald, M.P., Galwey, N.W., Ellneskog-Staam, P., Colmer, T.D. 2001b. Evaluation of *Lophopyrum elongatum* as a source of genetic diversity to increase the waterlogging tolerance of hexaploid wheat (*Triticum aestivum*). *New Phytol.* 151: 369-380.
- Mendelssohn, I.A., Postek, M.T. 1982. Elemental analysis of deposits on the roots of *Spartina alterniflora* Loisel. *Am. J. Bot.* 69: 904-912.
- Molisch, H. 1887. Über wurzelausscheidungen und deren einwirkung auf organische substanzen. *Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Math. Nat. Kl.* 96: 84-109.
- Møller, C.L., Sand-Jensen, K. 2008. Iron plaques improve the oxygen supply to root meristems of the freshwater plant, *Lobelia dortmanna*. *New Phytol.* 179: 848-856.
- Mongon, J., Konnerup, D., Colmer, T.D., Rerkasem, B. 2014. Responses of rice to Fe²⁺ in aerated and stagnant conditions: growth, root porosity and radial oxygen loss barrier. *Funct. Plant Biol.* 41: 922-929.
- Mühlenbock, P., Plaszczyca, M., Plaszczyca, M., Mellerowicz, E., Karpinski, S. 2007. Lysigenous aerenchyma formation in *Arabidopsis* is controlled by *LESION SIMULATING DISEASE1*. *Plant Cell* 19: 3819-3830.
- Nishiuchi, S., Yamauchi, T., Takahashi, H., Kotula, L., Nakazono, M. 2012. Mechanisms for coping with submergence and waterlogging in rice. *Rice* 5: 2
- Parsons, R., Day, D.A. 1990. Mechanism of soybean nodule adaptation to different oxygen pressures. *Plant Cell Environ.* 13: 501-512.
- Pauluzzi, G., Bailey-Serres, J. 2016. Flexible Ion Barrier. *Cell* 164: 345-346.
- Promkhambut, A., Polthanee, A., Akkasaeng, C., Younger, A. 2011. Growth, yield and aerenchyma formation of sweet and multipurpose sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) as affected by flooding at different growth stages. *Aust. J. Crop Sci.* 5: 954-965.
- Ranathunge, K., Lin, J., Steudle, E., Schreiber, L. 2011. Stagnant deoxygenated growth enhances root suberization and lignifications, but differentially affects water and NaCl permeabilities in rice (*Oryza sativa* L.) roots. *Plant Cell Environ.* 34: 1223-1240.
- Rubinigg, M., Stulen, I., Elzenga, J.T.M., Colmer, T.D. 2002. Spatial patterns of radial oxygen loss and nitrate net flux along adventitious roots of rice raised in aerated or stagnant solution. *Funct. Plant Biol.* 29: 1475-1481.
- Saleque, M.A., Kirk, G.J.D. 1995. Root-induced solubilization of phosphate in the rhizosphere of lowland rice. *New Phytol.* 129: 325-336.
- Sand-Jensen, K., Prah, C., Stokholm, H. 1982. Oxygen release from roots of submerged aquatic macrophytes. *Oikos* 38: 349-354.
- Seago, J.L. Jr., Marsh, L.C., Stevens, K.J., Soukup, A., Votrubová, O., Enstone, D.E. 2005. A re-examination of the root cortex in wetland flowering plants with respect to aerenchyma. *Ann. Bot.* 96: 565-579.
- Shiono, K., Ando, M., Nishiuchi, S., Takahashi, H., Watanabe, K., Nakamura, M., Matsuo, Y., Yasuno, N., Yamanouchi, U., Fujimoto, M., Takanashi, H., Ranathunge, K., Franke, R.B., Shitan, N., Nishizawa, N.K., Takamure, I., Yano, M., Tsutsumi, N., Schreiber, L., Yazaki, K., Nakazono, M., Kato, K. 2014a. RCN1/OsABCG5, an ATP-binding cassette (ABC) transporter, is required for hypodermal suberization of roots in rice (*Oryza sativa*). *Plant J.* 80: 40-51.
- Shiono, K., Ogawa, S., Yamazaki, S., Isoda, H., Fujimura, T., Nakazono, M., Colmer, T.D. 2011. Contrasting dynamics of radial O₂-loss barrier induction and aerenchyma formation in rice roots of two lengths. *Ann. Bot.* 107: 89-99.
- Shiono, K., Takahashi, H., Colmer, T.D., Nakazono, M. 2008. Role of ethylene in acclimations to promote oxygen transport in roots of plants in waterlogged soils. *Plant Sci.* 175: 52-58.
- Shiono, K., Yamauchi, T., Yamazaki, S., Mohanty, B., Malik, A.I., Nagamura, Y., Nishizawa, N.K., Tsutsumi, N., Colmer, T.D., Nakazono, M. 2014b. Microarray analysis of laser-microdissected tissues indicates the biosynthesis of suberin in the outer part of roots during formation of a barrier to radial oxygen loss in rice (*Oryza sativa*). *J. Exp. Bot.* 65: 4795-4806.
- Shiono, K., Yamada, S. 2014. Waterlogging tolerance and capacity for oxygen transport in *Brachypodium distachyon* (Bd21). *Plant Root.* 8: 5-12.
- 塩野克宏, 高橋宏和, 中園幹生 2008. 植物は過湿土壌にどのように適応しているのか. 化学と生物 46: 245-251.

- 塩野克宏, 高橋宏和, 中園幹生 2010. 過湿土壌に対する作物の応答と適応機構. 坂上潤一, 中園幹生, 島村聡, 伊藤治, 石澤公明編, 湿地環境と作物 – 環境と調和した作物生産をめざして –. 養賢堂, 東京, pp. 123-133.
- 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. 日作紀 66: 208-213.
- Smits, A.J.M., Laan, P., Thier, R.H., van der Velde, G. 1990. Root aerenchyma, oxygen leakage patterns and alcoholic fermentation ability of the roots of some nymphaeid and isoetid macrophytes in relation to the sediment type of their habitat. Aquat. Bot. 38: 3-17.
- Soukup, A., Armstrong, W., Schreiber, L., Franke, R., Votrubová, O. 2007. Apoplastic barriers to radial oxygen loss and solute penetration: a chemical and functional comparison of the exodermis of two wetland species, *Phragmites australis* and *Glyceria maxima*. New Phytol. 173: 264-278.
- 高井康雄 1980. 水田土壌の動態に関する微生物学的研究I. 肥料科学 3 : 17-55.
- Thomson, C.J., Colmer, T.D., Watkin, E.L.J., Greenway, H. 1992. Tolerance of wheat (*Triticum aestivum* cvs Gamanya and Kite) and triticale (*Triticosecale* cv. Muir) to waterlogging. New Phytol. 120: 335-344.
- Tripathi, R.D., Tripathi, P., Dwivedi, S., Kumar, A., Mishra, A., Chauhan, P.S., Norton, G.J., Nautiyal, C.S. 2014. Roles for root iron plaque in sequestration and uptake of heavy metals and metalloids in aquatic and wetland plants. Metallomics 6: 1789-1800.
- Visser, E.J.W., Colmer, T.D., Blom, C.W.P.M., Voesenek, L.A.C.J. 2000. Changes in growth, porosity, and radial oxygen loss from adventitious roots of selected mono- and dicotyledonous wetland species with contrasting types of aerenchyma. Plant Cell Environ. 23: 1237-1245.
- Visser, E.J.W., Bögemann, G.M. 2003. Measurement of porosity in very small samples of plant tissue. Plant Soil 253: 81-90.
- Voesenek, L.A.C.J., Bailey-Serres, J. 2015. Flood adaptive traits and processes: an overview. New Phytol. 206: 57-73.
- Voesenek, L.A.C.J., Armstrong, W., Bögemann, G.M., McDonald, M.P., Colmer, T.D. 1999. A lack of aerenchyma and high rates of radial oxygen loss from the root base contribute to the waterlogging intolerance of *Brassica napus*. Aust. J. Plant Physiol. 26: 87-93.
- Voesenek, L.A.C.J., Sasidharan, R. 2013. Ethylene – and oxygen signalling – drive plant survival during flooding. Plant Biol. 15: 426-435.
- 渡邊宏太郎, 西内俊策, 大森史恵, 間野吉郎, 中園幹生 2013. トウモロコシとテオシントを用いた酸素漏出バリア関連形質の解析. 根の研究 22: 161.
- Watanabe, K., Nishiuchi, S., Kulichikhin, K., Nakazono, M. 2013. Does suberin accumulation in plant roots contribute to waterlogging tolerance? Front. Plant Sci. 4: 178.
- Wiengweera, A., Greenway, H., Thomson, C.J. 1997. The use of agar nutrient solution to simulate lack of convection in waterlogged soils. Ann. Bot. 80: 115-123.
- 山内卓樹, 中園幹生 2015. イネ科植物の根における過湿環境への形態的な応答・適応機構. 根の研究 24: 23-35.

耐倒伏性が高いソバ (*Fagopyrum esculentum* Moench) 品種, 「にじゆたか」の根の特性

村上敏文^{*1}・由比真美子²・天羽弘一^{2,3}

1) 農研機構東北農業研究センター福島研究拠点 〒960-2156 福島県福島市荒井字原宿南 50

2) 農研機構東北農業研究センター 〒020-0198 岩手県盛岡市下厨川字赤平 4

3) 農研機構畜産研究部門畜産飼料作研究拠点 〒329-2793 栃木県那須塩原市千本松 768

要 旨 : ソバは我が国においては主に麺として食されるポピュラーな作物であるが, 2014 年度の平均収量は 520 kg ha⁻¹ と低い. 低収の要因のひとつに倒伏があり, この改善が重要な育種課題となっている. これを受けて農研機構東北農業研究センターは耐倒伏性に優れる品種の育成を行い, 2011 年に「にじゆたか」を品種登録した. しかし, 耐倒伏性と根の形質の関係については十分に調べられていない. そこで, 標準品種の「階上早生」を対照に 3 カ所の圃場で, 播種密度を変えて栽培し, 根形質を中心に生育ステージを追って調査を行った. その結果「にじゆたか」は「階上早生」に比べて, 主根から出た一次側根の数が多く, 側根の硬い部分の張り出し長が長く, 開帳角度がより水平方向に向き, 全長が長くなっており, これらが地上部を支え, 倒れにくくしていると考えられた. また, 両品種とも播種密度が低いほど, これらの形質が耐倒伏の方向に強化された. この情報は今後の品種育成や栽培技術開発に役立つと思われる.

キーワード : ソバ, 倒伏, にじゆたか, 根, 播種密度.

Root characteristics of lodging-resistant variety of buckwheat *Fagopyrum esculentum* Moench 'Nijiyutaka' : Toshifumi MURAKAMI^{*1}, Mamiko YUI² and Koichi AMAHA^{2,3} (¹)NARO Tohoku Agricultural Research Center, Fukushima Research Station, 50 Harajukuminami, Arai, Fukushima City 960-2156, Japan, (²)NARO Tohoku Agricultural Research Center, 4 Akahira, Shimo-Kuriyagawa, Morioka City 020-0198, Japan, (³)Present address NARO Institute of Livestock and Grassland Science, Nasu Research Station, 768 Senbonmatsu, Nasushiobara City 329-2793, Japan)

Abstract : Buckwheat is one of the most popular cereal crops in Japan, and is consumed as noodles. In 2014, 59,000 ha was used for buckwheat cultivation, but the average yield was only 520 kg ha⁻¹. One of the reasons for the low yield is lodging. Therefore, improvement of lodging resistance is an important issue in breeding programs. To resolve this issue, NARO Tohoku Agricultural Research Center released a lodging-resistant variety, 'Nijiyutaka,' in 2011. However, root characteristics related to lodging resistance were not well studied. We cultivated the new variety 'Nijiyutaka' and the control variety 'Hashikami-wase' at different seeding densities in three fields and analyzed root characteristics at different growth stages. We found that 'Nijiyutaka' had a larger number of lateral roots, a wider extension of hard lateral roots in the horizontal direction, a larger hard lateral root spreading angle and a larger hard lateral root length than 'Hashikami-wase.' These root characteristics supported stability of shoot and prevented lodging. Further, we found that decreasing the seeding density enhanced these root characteristics in both varieties. Our results are useful for the future development of new varieties and cultivation techniques.

Keywords : Buckwheat *Fagopyrum esculentum* Moench, Lodging, Nijiyutaka, Root, Seeding density.

緒言

ソバは, 我が国では主に麺として食される最も身近な穀類のひとつで, 2014 年度の作付面積は約 59,000 ha となっている. しかし, 収量水準は低く, 年次変動も大きいことがしばしば問題となっている. 2014 年度の全国平均収量はわずか 520 kg ha⁻¹ で, 水稻の 1/10 程度であった (農林水産省, 2015). 収量が低い主な原

因としては, 結実率が 10% 程度と低いこと, 子実が一斉成熟をせず気象条件の影響を受けやすいこと, 倒伏しやすいことがあげられる (西牧, 1983). このなかで倒伏は収量を著しく低下させるため, その改善は重要な育種目標となっている (西牧, 1983; Minami et al., 1999). 倒伏には, 地上部形質が関係する挫折型 (茎が節間で折れる), 湾曲型 (茎が節で曲がる), 開帳型 (分げつが広がる) と根形質が関係する転び型 (茎が地

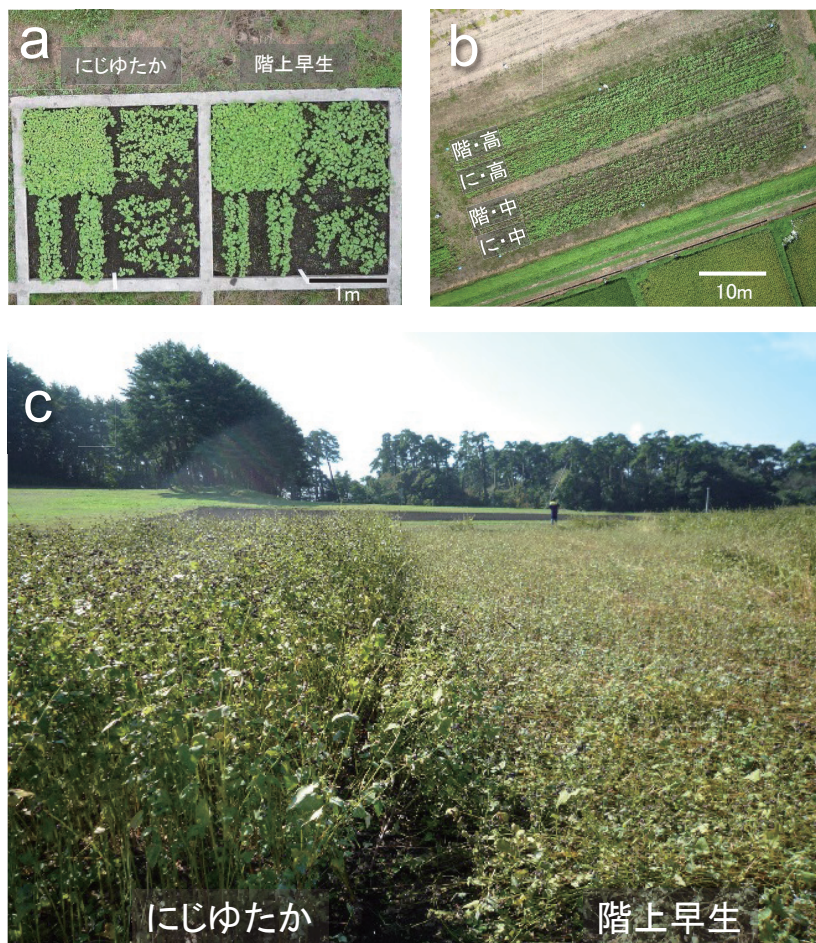
際から倒れる)が知られている。イネ、ムギ、トウモロコシ等の研究では、根の形質(根の開帳角度、根量・根数、根の内部形態)や、根に影響する栽培条件(播種深度、播種密度、施肥、水管理、株鎮圧、気象)が倒伏に影響することが明らかになっている(宮坂, 1974)。しかし、ソバでは根の形質と倒伏の関係を調べた研究はほとんどない(足立ら, 1999)。そこで、著者らは、東北農業研究センターが育成した耐倒伏性の高い「にじゆたか」(系統名東北1号, 2011年品種登録)を用い、根の形質から見た耐倒伏性の要因を調べた(Yui et. al., 2010; 由比ら, 2012)。その結果、「にじゆたか」の耐倒伏性が高い理由としては、標準品種の「階上早生」と比較して主茎が太いこと、主茎の肉厚が厚いこと、主根が太いこと、一次側根の数が多きこと、根全体のボリュームが大きいことによると推定した。

本研究では、さらに詳しい情報を得るため、播種密度を変えて両品種を栽培し、生育ステージを追って地上部および根の形質を調査し、耐倒伏要因を明らかにして今後の育種材料の開発に役立てようとした。なお本研究の一部は、空撮による倒伏推定の試験として実施されており、由比ら(2012)、Murakamiら(2012)によりデータの一部が公表済である(第2表の脚注に記載)。

材料および方法

(1) 耕種概要(第1図)

ソバの栽培は、2010年に東北農業研究センター福島研究拠点の場内柵圃場(以下、福島柵圃場)と同センター本所のB6-9圃場(以下、盛岡B圃場)およびD11-2圃場(以下、盛岡D圃場)の計3カ所で実施した。福島柵圃場の位置は、北緯37度43分、東経140度23分で標高は165mである。土壌は表層腐植質黒ボク土壌で、土性はLiC(軽埴土、砂44.9%, シルト28.9%, 粘土26.2%)である。盛岡B圃場およびD圃場の位置は、北緯39度45分、東経141度8分で標高は167mである。土壌は表層腐植質黒ボク土壌で土性はSiL(シルト質壤土、砂48.3%, シルト49.1%, 粘土2.6%)である。用いた品種は「にじゆたか」および対照品種の「階上早生」の2品種で、倒伏程度は前者が 0.9 ± 0.6 、後者が 2.7 ± 0.3 (6段階評価法による5カ所の標準栽培試験の5年間の平均値 $\pm$ 標準偏差)であり、「にじゆたか」の耐倒伏性は際立っている(由比ら, 2012)。



第1図 各圃場における栽培の様子

- a: 福島柵圃場(播種後14日目, 6月21日), 各柵の左上隅から時計回りに, 超高密度区, 中密度区, 低密度区, 条播種区。
- b: 盛岡D圃場の一部(播種後28日目, 8月26日), ‘階’は「階上早生」, ‘に’は「にじゆたか」, ‘高’は高密度播種区, ‘中’は中密度播種区を表す。発芽不良で地肌が見えており, 特に階上早生の被害が大きい。
- c: 盛岡B圃場(播種後70日目, 10月6日), 左の「にじゆたか」は立っているが, 右の「階上早生」はほとんどの株が倒れている。

1) 福島柞圃場

播種密度を変えた4処理区を設定した。低密度区 (121 粒 m^{-2})、条播区 (条間 48 cm, 列間 2.1 cm, 播種密度 188 粒 m^{-2})、中密度区 (242 粒 m^{-2})、超高密度区 (1212 粒 m^{-2}) の4区で、縦 2 m × 横 2 m × 深さ 1 m (無底) のコンクリート製柞圃場を4等分し、1区あたりの面積を $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$ とした (2品種 × 4播種密度 × 1反復)。6月7日に各品種を手で散播あるいは条播し、覆土を行って播種深度を 2–3 cm とした。施肥条件は、窒素・リン酸・カリ ($\text{N-P}_2\text{O}_5\text{-K}_2\text{O}$, $1.2\text{-}5\text{-}3.6 \text{ kg } 10\text{a}^{-1}$) および苦土石灰 ($200 \text{ kg } 10\text{a}^{-1}$) とし、播種直前に施用した。なお、除草剤は散布しなかった。この試験は、盛岡での試験の予備試験として極端に播種密度が異なる条件下で根の形質を調べるために実施した。

2) 盛岡 B 圃場

播種密度を変えた3処理区を設定した。低密度区 (90 粒 m^{-2})、中密度区 (180 粒 m^{-2})、高密度区 (270 粒 m^{-2}) の3区で、1区あたりの面積は横 25 m × 縦 4.8 m で3反復の乱塊法とした (2品種 × 3播種密度 × 3反復)。7月28日にロータリ浅耕同時散播機で播種した。播種深度は 0–4 cm で鎮圧は行わなかった。施肥条件は、窒素・リン酸・カリ ($\text{N-P}_2\text{O}_5\text{-K}_2\text{O}$, $1.8\text{-}7.5\text{-}5.4 \text{ kg } 10\text{a}^{-1}$) とし、播種の7日前に施用した。播種前日に除草剤 (グリホサート) を散布した。

3) 盛岡 D 圃場

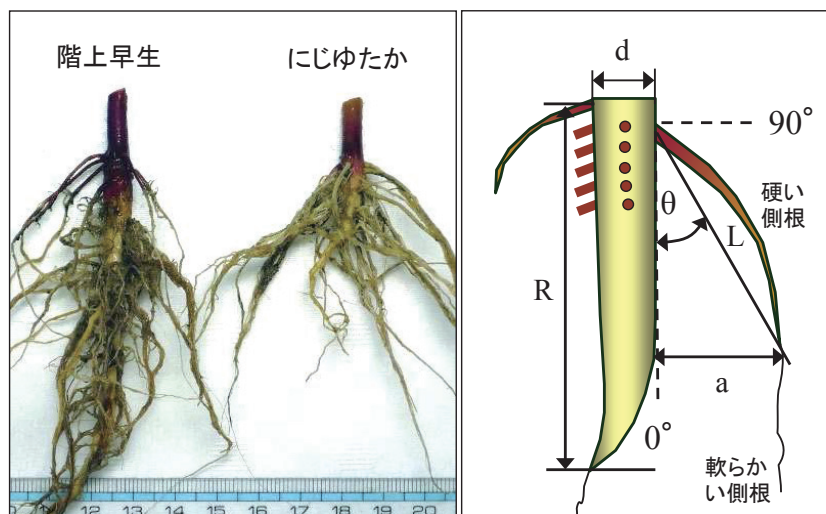
播種密度を変えた2処理区を設定した。中密度区 (200 粒 m^{-2}) および高密度区 (300 粒 m^{-2}) の2区で、1区あたりの面積は横 50 m × 縦 4.8 m で2反復の乱塊

法とした (2品種 × 2播種密度 × 2反復)。7月29日にチゼルプラウシーダを使い、耕起、施肥、播種を同時に行った。播種深度は 0–15 cm で鎮圧は行わなかった。施肥条件は、窒素・リン酸・カリ ($\text{N-P}_2\text{O}_5\text{-K}_2\text{O}$, $1.9\text{-}7.9\text{-}5.7 \text{ kg } 10\text{a}^{-1}$) とした。前日の28日に除草剤 (グリホサート) を散布した。なお、ここで用いた播種機は、盛岡 B 圃場で用いたものよりも碎土が粗くなるが、作業スピードは3倍程度速くなるという特徴がある。

(2) 調査法

1) 福島柞圃場

地上部形質の調査は、播種後14日目 (栄養成長期, 6月21日), 28日目 (開花初期, 7月5日), 42日目 (開花最盛期, 7月19日), 70日目 (収穫期, 8月16日) に各処理区から20株をひとかたまりで採取した (残りの株の播種密度を変えないため)。草丈は物差しで計測し、主茎は長径をデジタルノギス (CD-15PS, ミットヨ製作所, 神奈川) で測定した (最大の直径; 茎断面は真円でないため)。地上部乾物重は 80°C で24時間乾燥後、電子天秤で測定した。また第一次分枝数を調査した。地上部を刈り取り後、株周囲から約 15 cm 離れた位置にスコップを深さ 25 cm まで入れて根を掘り上げ、水洗後に根の形質調査を行った (播種後14日目は調査しなかった)。第2図に示すように、主根長は最上位の一次側根 (以下、側根) が出た位置から太い主根の先端までとし、物差しで測定した。主根直径は最上位側根が出た位置でデジタルノギスで計測した。側根は主根から十字型で4方向に密に出ており、硬くて横に張り出した部分とその先の軟らかい垂れ下がった部分から成っていた。硬い側根が主根から横へ



第2図 ソバの根と測定項目

左の根は開花期 (7月8日) のもの。右は根の測定方法を示す。側根は硬いもののみを測定対象とした。d: 主根直径, R: 主根長, θ : 側根開帳角度, a: 側根張り出し長, L: 側根長, $L = a/\sin \theta$ で計算した。

張り出した長さを側根張り出し長とし、物差しで測定した。硬い側根が水平方向に広がる角度を側根開帳角度とし、分度器を使用して5度刻みで測定した。併せて株あたりの側根数（主根から発生した一次側根数）を計測した。硬い側根の長さ（以下、側根長）は、以下の式で算出した。

$$L = a/\sin(\theta)$$

ただし、 L は側根長、 a は側根張り出し長、 θ は側根開帳角度とする。側根を硬いものに限定したのは、これが土に刺さって地上部を支えるアンカーの役割をしていると考えたためである。土壌モノリスを使った根系の観察では(Yui et al., 2010)、第3図に示すように根の品種間の違いは土層全体よりも地際の部分でははっきりわかるので、そこを中心に調査した。なお、側根開帳角度が 0° (真下向き)の場合は側根張り出し長は測定せず、一律に0 mmとした。この場合、上の式から側根長は計算できないことになるので、データを無しとした。

2) 盛岡 B および盛岡 D 圃場

地上部形質の調査は、B 圃場では、播種後 29 日目（開花最盛期、8 月 26 日）、42 日目（開花&結実期、9 月 8 日）、70 日目（収穫期、10 月 6 日）の 3 回実施した。D 圃場は、播種後 28 日目（8 月 26 日）および 69 日目（10 月 6 日）の 2 回実施した。各区の長辺の中央で、通路から畑側へ 1 m 入った位置で 10 株を地際で刈り取り、福島梓圃場と同様の方法で草丈、主茎長径、地上部全重、第一次分枝数（B 圃場のみ）、平均分枝長（B 圃場のみ）を調査した。倒伏調査は、地上において達観で 0 の「倒伏無」から 5 の「甚」までの 6 段階法により評価した（野上, 1987）。B 圃場では、空撮による 3D

画像を使った平均草冠高さも計測した（Murakami et al., 2012）。子実収量は、10 月 7 日に全刈りを行って、水分率を 15% に換算して計測した。根の調査は、8 月 26 日および 10 月 6 日の 2 回、福島梓圃場と同様な方法で行った。D 圃場では苗立ち調査を 8 月 13 日に実施した。50 cm 角のコドラートを用いて区あたり 3 カ所で出芽数をカウントし、播種時の消費種子重量と千粒重から求めた播種粒数で除して苗立ち率を算出した。

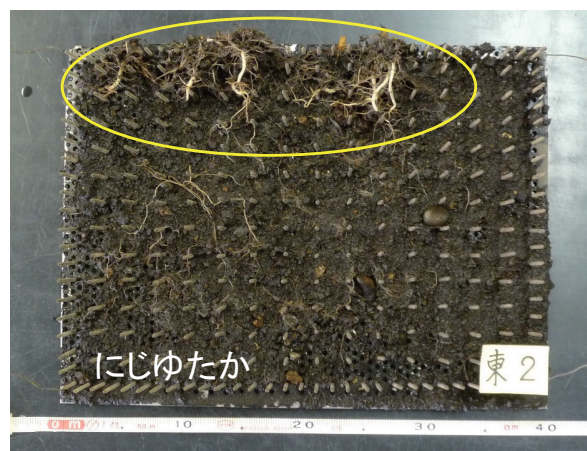
3) 3 カ所の圃場共通

ソバの生育の様子は、自作の簡易気球（Murakami et al., 2012）を用いて空撮した。統計処理は、StatView Ver. 4.45 (Abacus Concepts Inc.) で行った。福島梓圃場は、ブロックの設定がないので、播種密度間の比較は、品種（梓）ごとに分けて行った（分散分析の結果が 5% 水準で有意の場合のみ、平均値の多重比較検定を行った）。品種間の比較は、 t 検定（5% 水準）で行った。盛岡 B、D 圃場は、2 元配置による分散分析を行った。

結果

(1) 地上部形質

福島梓圃場では、第 1 表に示すように、草丈および主茎長径に品種間差はなかったが、播種密度が低いほど大きくなる傾向が見られ、14 日目以外では低密度区は超高密度区に比べ、草丈が 1.3-2.0 倍、主茎長径が 1.3-3.1 倍になった（数値は有意差があった生育ステージのもの、以下同じ）。第一次分枝数の品種間差ははっきりしなかったが、播種密度が低いほど増加する傾向で、超高密度区はほぼ 0 本、低密度区は 2.0-3.1 本であった。地上部乾物重の品種間差はなかったが、播種密度が低いほど重くなっており、低密度区は超高



第 3 図 「にじゆたか」および「階上早生」の根分布の違い

2009 年 10 月 5 日に、モノリスを打ち込んで、横 40 cm × 縦 30 cm × 幅 5 cm の土壌ブロックを採取した。それにピンボードを差し、土ごと鍋で 20 分煮沸し、土を流水で除去した。細い根は流されているので土層全体の根の分布は不明だが、地際（円で囲んだところ）の根の違いがわかる。試験内容は、Yui ら（2010）で述べられているが、この図はここで初出となる。

第1表 福島杵圍場におけるソバ2品種の地上部および根の形質の比較

6月21日										
14 日目	草丈 (cm)	主茎長径 (mm)	地上部乾物重 (g)	主根長 (cm)	主根直径 (mm)					
品種										
階上早生	12.1	2.33	0.11	1.80	1.92					
にじゆたか	12.7	2.19	0.09	1.69	2.01					
播種密度										
階上早生・超高	16.6 b	1.92 a	0.07 a	1.79	1.66 a					
中	11.1 a	2.64 b	0.13 c	1.94	2.09 b					
条	10.7 a	2.09 a	0.09 ab	1.73	1.76 a					
低	10.2 a	2.67 b	0.13 bc	1.75	2.15 b					
にじゆたか・超高	15.9 c	1.76 a	0.06 a	1.55	1.68 a					
中	11.3 a	2.22 b	0.09 b	1.77	2.15 c					
条	13.3 b	2.53 c	0.11 b	1.69	2.26 c					
低	10.5 a	2.24 b	0.10 b	1.77	1.96 b					
全サンプル数	160	160	160	160	160					

7月5日										
28 日目	草丈 (cm)	主茎長径 (mm)	地上部乾物重 (g)	主根長 (cm)	主根直径 (mm)	側根数 (本・株 ⁻¹)	側根張り出し長 (mm)	側根開帳角度 (度)	側根長 (mm)	
品種										
階上早生	58.6 b	3.93	0.70	2.6	3.28	15.9	9.2 a	50.0 a	12.0 a	
にじゆたか	53.1 a	3.62	0.68	2.5	3.27	16.2	9.7 b	58.6 b	12.6 b	
播種密度										
階上早生・超高	52.1 a	2.26 a	0.20 a	1.5 a	2.12 a	7.3 a	6.8 a	44.7 a	9.9 a	
中	59.1 b	3.87 b	0.61 b	2.8 b	3.37 b	16.0 b	8.9 b	51.6 c	12.0 b	
条	58.0 b	4.29 b	0.70 b	2.9 b	3.41 b	22.6 c	10.0 c	47.3 b	13.9 c	
低	65.2 c	5.28 c	1.29 c	3.2 b	4.25 c	17.7 b	9.4 bc	53.1 c	12.9 b	
にじゆたか・超高	42.6 a	2.01 a	0.17 a	1.6 a	1.95 a	6.7 a	6.1 a	58.1 ab	7.4 a	
中	49.6 b	3.47 b	0.54 b	2.5 b	3.21 b	18.1 b	9.1 b	56.9 a	11.4 b	
条	60.3 c	3.91 b	0.84 c	3.0 b	3.62 c	21.3 b	9.5 b	58.4 a	11.5 b	
低	60.1 c	5.11 c	1.17 d	3.0 b	4.31 d	18.8 b	11.9 c	60.6 b	14.7 c	
全サンプル数	160	160	160	160	160	2565	2565	160	160	

7月19日										
42 日目	草丈 (cm)	主茎長径 (mm)	地上部乾物重 (g)	主根長 (cm)	主根直径 (mm)	側根数 (本・株 ⁻¹)	側根張り出し長 (mm)	側根開帳角度 (度)	側根長 (mm)	第1次分枝数 (本・株 ⁻¹)
品種										
階上早生	86.1	4.20	1.78	3.6	3.67	22.5	17.8 a	56.6 b	22.5 a	1.8
にじゆたか	83.4	3.91	1.65	2.9	3.67	26.6	21.4 b	54.6 a	27.8 b	1.5
播種密度										
階上早生・超高	67.5 a	2.31 a	0.32 a	1.9 a	2.13 a	5.6 a	11.1 a	57.7 ab	14.5 a	0.1 a
中	88.4 b	4.16 b	1.39 b	3.6 b	3.70 b	23.3 b	17.0 b	55.7 a	21.5 b	2.0 b
条	88.3 b	4.40 b	1.56 b	3.9 b	3.85 b	25.9 b	17.4 b	55.0 a	22.6 b	2.0 b
低	100.3 c	5.93 c	3.83 c	4.9 c	5.01 c	35.3 c	19.8 c	58.3 b	24.5 c	3.1 c
にじゆたか・超高	63.1 a	2.26 a	0.38 a	1.6 a	2.12 a	9.9 a	15.8 a	53.8 b	20.9 a	0.0 a
中	80.6 b	3.73 b	1.25 b	3.2 b	3.52 b	23.5 b	22.9 c	50.5 a	31.4 c	1.3 b
条	90.1 c	4.03 b	1.97 c	3.2 b	3.93 b	34.6 c	18.2 b	54.3 b	23.9 b	2.0 b
低	99.6 d	5.64 c	3.00 d	3.7 b	5.11 c	38.4 c	24.8 d	57.5 c	30.8 c	2.9 c
全サンプル数	160	160	160	160	160	160	3927	3927	3927	160

結果は平均値で、各処理区で異なるアルファベットを付した場合は、t-検定または分散分析 (Fisher の多重検定) で有意差があることを示す (P<0.05)。

品種間差が有意の場合、高い方の値を太字で示す。

第1表つづき

8月16日										
70 日目	草丈 (cm)	主茎長径 (mm)	地上部乾物重 (g)	主根長 (cm)	主根直径 (mm)	側根数 (本・株 ⁻¹)	側根張り出し長 (mm)	側根開帳角度 (度)	側根長 (mm)	第1次分枝数 (本・株 ⁻¹)
品種										
階上早生	95.3	4.30	1.81 a	3.4 b	3.75	21.4	21.2 a	57.2 a	26.9 a	0.9
にじゆたか	93.9	4.17	2.46 b	2.8 a	3.87	26.3	24.9 b	62.2 b	29.2 b	1.2
播種密度										
階上早生・超高	77.7 a	2.44 a	0.47 a	1.7 a	2.30 a	6.8 a	14.5 a	58.4 b	17.9 a	0.1 a
中	96.9 b	4.27 b	1.44 b	2.8 b	3.63 b	18.7 b	20.4 b	54.0 a	27.0 b	0.6 ab
条	102.8 b	4.82 b	2.31 c	4.3 c	4.40 c	26.5 c	23.0 c	57.8 b	29.0 c	1.1 b
低	103.8 b	5.67 c	3.02 c	4.8 c	4.66 c	33.6 d	21.7 b	58.3 b	27.0 b	2.0 c
にじゆたか・超高	62.6 a	2.08 a	0.32 a	1.5 a	2.11 a	5.1 a	13.1 a	63.0 bc	15.4 a	0.0 a
中	79.2 b	3.35 b	1.23 b	2.6 b	3.21 b	16.5 b	20.2 b	56.4 a	25.6 b	0.6 ab
条	111.5 c	4.74 c	2.96 c	3.1 c	4.54 c	34.8 c	24.2 c	61.0 b	29.0 c	1.6 b
低	122.5 d	6.50 d	5.35 d	4.1 c	5.64 d	48.9 d	27.8 d	64.8 c	32.0 d	2.8 c
全サンプル数	160	160	160	160	160	160	3812	3812	3797 §	160

結果は平均値で、各処理区で異なるアルファベットを付した場合は、t-検定または分散分析 (Fisher の多重検定) で有意差があることを示す (P<0.05)。

品種間差が有意の場合、高い方の値を太字で示す。

§ 側根開帳角度が0度 (真下向き) の場合は側根長が計算できない、そのためデータ数が少なくなる。

第2表 盛岡 B 圃場におけるソバ2品種の地上部および根の形質の比較

8月26日								
29 日目	草丈 # (cm)	主茎長径 # (mm)	主根長 # (cm)	主根直径 # (mm)	側根数 # (本・株 ⁻¹)	側根張り出し長 (mm)	側根開帳角度 (度)	側根長 (mm)
品種								
階上早生	94.1 b	6.14 b	5.0	4.70	29.9 a	15.7 a	36.2 a	29.1 a
にじゆたか	86.8 a	5.74 a	4.8	4.67	39.4 b	18.0 b	39.1 b	31.4 b
播種密度								
高	88.8	5.58	4.8	4.25	31.4	15.4	35.3	29.3
中	91.0	5.61	4.9	4.50	28.5	17	38.2	30.3
低	91.7	6.64	5.0	5.31	42.9	18.3	39.6	31.3
階上早生・高	92.1	5.81 a	4.7	4.29 a	27.7 a	13.7 a	34.2 a	26.9 a
中	96.3	6.03 b	5.1	4.72 ab	25.2 a	17.6 c	39.4 b	30.5 b
低	93.9	6.59 b	5.2	5.08 b	34.3 b	15.9 b	35.5 a	29.9 b
にじゆたか・高	85.5	5.35	5.0	4.20 a	35.0 a	16.7 a	36.1 a	31.1 ab
中	85.6	5.20	4.8	4.28 a	31.8 a	16.6 a	37.2 a	30.2 a
低	89.4	6.68	4.8	5.54 b	51.4 b	19.9 b	42.3 b	32.2 b
分散分析 P-値								
品 種	< 0.0001	0.0005	0.5407	0.8561	< 0.0001	< 0.0001	0.0002	< 0.0001
播種密度	0.0994	< 0.0001	0.8686	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001
交互作用	0.0735	0.0045	0.3724	0.0233	0.0369	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001
全サンプル数	180	180	180	180	180	6230	6230	5035 §

9月8日					
42 日目	草丈 # (cm)	第1次分枝数 # (本・株 ⁻¹)	平均分枝長 # (cm・株 ⁻¹)	3D 草冠高 [¶] (cm)	倒伏スコア #
品種					
階上早生	114.8	2.7	40.4 b	50.2 a	5.0 b
にじゆたか	118.7	2.6	31.7 a	101.2 b	0.3 a
播種密度					
高	109.6 a	2.2	28.6 a	65.6	2.7
中	120.3 b	2.5	37.4 b	77.6	2.7
低	120.5 b	3.2	42.1 b	83.8	2.7
階上早生・高	109.6	2.2 a	32.5	33.7 a	5.0
中	120.1	2.8 b	44.6	52.7 b	5.0
低	114.9	3.0 b	44.2	64.1 b	5.0
にじゆたか・高	109.6	2.2 a	24.8	97.5	0.3
中	120.5	2.2 a	30.3	102.6	0.3
低	126.2	3.3 b	39.9	103.5	0.3
分散分析 P-値					
品 種	0.0965	0.4534	0.0003	< 0.0001	< 0.0001
播種密度	0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.0005	ns
交互作用	0.0837	0.0382	0.2130	0.0116	ns
全サンプル数	180	180	180	18	18

結果は平均値で、各処理区で異なるアルファベットを付した場合は、分散分析 (Fisher の多重検定) で有意差があることを示す (P<0.05)。

品種間差が有意の場合、高い方の値を太字で示す。主効果が有意でかつ交互作用がある場合は、下段の各処理の平均値にアルファベットを付す。

分散分析の P 値のうち、0.05 以下のものを太字で示す。§ 側根開帳角度が0度 (真下向き) の場合は側根長が計算できない、そのためデータ数が少なくなる。

由比ら (2012) による、倒伏スコアは地上で観測した達観による値 (0 無-5 甚までの6段階評価)。

¶ Murakami et al. (2012) による、3D 草冠高は空撮画像から計算した処理区の平均の高さ。

密度区に比べ、1.7-16.7 倍となった。なお、生育期間を通じて、いずれの区においても倒伏はみられなかった。

盛岡 B 圃場では、第 2 表に示すように、草丈および主茎長径に一貫した品種間差はなかったが、播種密度が低いほど大きくなる傾向であった。低密度区は高密度区に比べ、草丈が 1.1 倍、主茎長径が 1.2 倍となった。第一次分枝数に品種間差はなかったが、播種密度が低いほど増加し、低密度区は高密度区に比べ 1.5 倍になった。播種密度の高低に関わらず収穫時の全重および子実重は、いずれも「にじゆたか」の方が 1.3 倍程度大きかった。播種後 29 日目の時点では倒伏は観察されなかったが（データ省略）、37 日目に強風に起因すると思われる倒伏が発生した。播種後 42 日目、70 日目の地上での達観による倒伏判定では、「階上早生」は全て 5（甚）、「にじゆたか」は平均 0.3（無～微）となった。地上調査より詳細な倒伏程度がわかる空撮画像による 3D 草冠高さ解析では「階上早生」において播種密度が低いほど倒伏が軽減される傾向がみられた（草冠高さが高い＝倒伏が少ない）。

盛岡 D 圃場では、第 3 表に示すように、草丈および主茎長径は、播種後 28 日目では品種間差が見られたが、69 日目では差がなく、播種密度による差も 69 日

目の主茎長径でのみ見られ、一貫した傾向はなかった。全重に品種間差はなかったが、子実収量は「にじゆたか」の方が 1.5 倍高かった。この圃場は、第 1 図 b に示すように、播種後の湿害により出芽が悪かったため、播種密度は設定より低くなり、さらに不均一であった。平均の苗立ち率は、「にじゆたか」が 22.7%、「階上早生」が 16.7%であった。草丈は 100 cm 以下で倒伏は見られなかった。

(2) 根形質

福島杵圃場では第 1 表に示すように、29 日目および 42 日目には主根長に品種間差がなかったが、70 日目のみ「階上早生」の方が 1.2 倍長くなった。播種密度による差は 28 日目以降に見られ、密度が低いほど長くなり、低密度区は超高密度区に比べ、1.9-2.8 倍長かった。全生育期間を通じて主根直径に品種間差はなかったが、播種密度が低いほど太くなり、低密度区は超高密度区に比べ、1.2-2.8 倍太くなった。側根数は品種間差がなかったが、播種密度は低いほど多くなり、低密度区は超高密度区に比べ、2.4-9.6 倍となった。側根張り出し長は、「にじゆたか」の方が 1.1-1.2 倍長く、播種密度が低いほど長くなり、低密度区は超高密度区

第 2 表 つづき

10 月 8 日												
70 日目	草丈 # (cm)	主茎長径 # (mm)	主根長 # (cm)	主根直径 # (mm)	側根数 # (本・株 ⁻¹)	側根張り出し長 (mm)	側根開帳角度 (度)	側根長 (mm)	全重 # (g m ⁻²)	子実重 # (g m ⁻²)	3D 草冠高 † (cm)	倒伏スコア #
品種												
階上早生	122.8	5.98	6.1	5.08	38.3 a	15.5 a	38.8 a	28.1 a	389 a	123 a	34.7 a	5.0 b
にじゆたか	122.3	5.77	6.2	5.25	57.3 b	18.9 b	43.6 b	30.7 b	514 b	165 b	82.1 b	0.3 b
播種密度												
高	115.0 a	5.19 a	5.2	4.49 a	36.5 a	15.0	40.1	26.6	482	146	52.5	2.7
中	127.9 b	6.10 b	6.5	5.32 b	51.2 b	17.1	42.3	28.7	451	147	58.7	2.7
低	124.8 b	6.32 b	6.8	5.69 c	55.8 b	19.6	42.2	32.6	423	140	64.0	2.7
階上早生・高												
中	130.3	6.32	6.8 b	5.41	42.7	16.2 b	38.6	29.2 b	403	131	35.7	5.0
低	124.3	6.35	7.0 b	5.49	42.7	16.1 b	38.5	29.5 b	362	119	42.1	5.0
にじゆたか・高												
中	125.5	5.88	6.2	5.22	59.6	17.8 b	45.2 b	28.3 a	499	163	81.8	0.3
低	125.2	6.29	6.6	5.87	68.9	21.8 c	44.4 b	34.3 b	483	160	85.9	0.3
分散分析 P-値												
品 種	0.8050	0.1212	0.7160	0.2491	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.0002	0.0012	<0.0001	<0.0001
播種密度	<0.0001	<0.0002	<0.0001	<0.0001	0.0003	<0.0001	0.0328	<0.0001	0.1751	0.8275	0.1998	ns
交互作用	0.4333	0.4766	0.0085	0.2077	0.4221	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.5569	0.7216	0.7763	ns
全サンプル数	180	180	180	180	180	8525	8525	6719 §	18	18	18	18

結果は平均値で、各処理区で異なるアルファベットを付した場合は、分散分析（Fisher の多重検定）で有意差があることを示す（ $P < 0.05$ ）。

品種間差が有意の場合、高い方の値を太字で示す。

主効果が有意でかつ交互作用がある場合は、下段の各処理の平均値にアルファベットを付す。

分散分析の P 値のうち、0.05 以下のものを太字で示す。

§ 側根開帳角度が 0 度（真下向き）の場合は側根長が計算できない。そのためデータ数が少なくなる。

由比ら（2012）による。倒伏スコアは地上で観測した達観による値（0 無 -5 甚までの 6 段階評価）。

† Murakami et al. (2012) による。3D 草冠高は空撮画像から計算した処理区の平均の高さ。

第3表 盛岡D圃場におけるソバ2品種の地上部および根の形質の比較

8月26日								
28日目	草丈 (cm)	主茎長径 (mm)	主根長 (cm)	主根直径 (mm)	側根数 (本・株 ⁻¹)	側根張り出し長 (mm)	側根開帳角度 (度)	側根長 (mm)
品種								
階上早生	66.1 b	5.12 b	4.5	4.69	30.6	20.2	48.5	30.3
にじゆたか	60.1 a	4.78 a	4.7	4.36	31.8	19.9	47.0	29.3
播種密度								
高	62.9	4.90	4.7	4.31 a	32.2	20.3	47.1	30.7 b
中	63.2	5.00	4.5	4.74 b	30.1	19.3	48.5	28.7 a
階上早生・高	67.6	5.14	4.5	4.47	32.6	20.8	47.3	31.7
中	64.6	5.10	4.5	4.91	28.7	19.6	50.0	28.7
にじゆたか・高	58.3	4.67	4.9	4.16	31.9	19.8	46.9	29.8
中	61.8	4.90	4.5	4.57	31.7	19.0	47.1	28.8
分散分析 P - 値								
品 種	0.0046	0.0514	0.6701	0.0597	0.6748	0.1180	0.0903	0.1615
播種密度	0.9034	0.5503	0.6608	0.0138	0.4506	0.0586	0.1378	0.0018
交互作用	0.1117	0.4108	0.5630	0.9090	0.4964	0.7700	0.2003	0.1454
全サンプル数	80	80	80	80	80	2486	2486	2141 §

8月26日										
69日目	草丈 (cm)	主茎長径 (mm)	主根長 (cm)	主根直径 (mm)	側根数 (本・株 ⁻¹)	側根張り出し長 (mm)	側根開帳角度 (度)	側根長 (mm)	全重 (gm ²)	子実重 (gm ²)
品種										
階上早生	94.3	5.60	5.9	6.29	37.4 a	20.4	63.1 b	24.9 a	292	86
にじゆたか	97.2	5.75	5.3	6.97	47.0 b	21.2	60.4 a	26.6 b	346	129
播種密度										
高	98.5	5.95 b	5.8	6.49	40.3	20.2	62.1	24.8 a	303	111
中	93.0	5.40 a	5.4	6.77	44.2	21.4	61.1	26.8 b	335	104
階上早生・高	99.1	5.91	6.5	6.31	38.6	20.6	64.5 b	24.6	285	97
中	89.6	5.29	5.4	6.27	36.3	20.2	61.7 a	25.2	299	75
にじゆたか・高	98.0	6.00	5.2	6.66	42.1	19.7 a	60.0	25.1	321	134
中	96.5	5.51	5.5	7.28	52.0	22.3 b	60.7	27.9	371	125
分散分析 P - 値										
品 種	0.3186	0.4674	0.2367	0.0587	0.0079	0.2033	0.0008	0.0042	0.3211	–
播種密度	0.0617	0.0112	0.4655	0.4212	0.2771	0.0265	0.1921	0.0020	0.5402	–
交互作用	0.1765	0.7344	0.2168	0.3612	0.0869	0.0024	0.0288	0.0553	0.7259	–
全サンプル数	80	80	80	80	80	3377	3377	3133 §	8	4

結果は平均値で、各処理区で異なるアルファベットを付した場合は、分散分析 (Fisher の多重検定) で有意差があることを示す (P<0.05)。

品種間差または播種密度間差が有意の場合、高い方の値を太字で示す。

主効果が有意でかつ交互作用がある場合は、下段の各処理の平均値にアルファベットを付す。

分散分析の P 値のうち、0.05 以下のものを太字で示す。

§ 側根開帳角度が 0 度 (真下向き) の場合は側根長が計算できない。そのためデータ数が少なくなる。

に比べ、1.4-2.1 倍となった。側根開帳角度は、「にじゆたか」の方が 28 日目と 70 日目では 5.0-8.6 度大きく (より水平方向)、42 日目は階上早生の方が 2 度大きかった。また、播種密度が低いほど大きくなっており、低密度区は超高密度区に比べ、2.5-8.4 度大きくなった。側根の長さは、「にじゆたか」の方が 1.1-1.2 倍長く、播種密度が低いほど長くなっており、低密度

区は超高密度区に比べ、1.3-2.0 倍長かった。

盛岡 B 圃場では第 2 表に示すように、主根長に品種間差はなく、播種密度による差は「階上早生」の 70 日目に見られたにとどまった。主根直径に品種間差はなかったが、播種密度が低いほど太くなり、低密度区は高密度区に比べ、1.2-1.3 倍となった。側根数は「にじゆたか」の方が「階上早生」より 1.3-1.5 倍多く、

播種密度が低いほど増加し、低密度区は高密度区に比べ、1.4-1.5 倍となった。側根張り出し長は「にじゆたか」の方が 1.1-1.2 倍長く、播種密度が低いほど長くなり、低密度区は高密度区に比べ、1.1-1.2 倍となった。開帳角度は「にじゆたか」の方が 3.1-4.9 度大きく、播種密度が低いほど大きく、低密度区は高密度区に比べ、2.0-4.7 度大きかった。側根の長さは、「にじゆたか」の方が 1.1 倍長く、播種密度が低いほど長く、低密度区は高密度区に比べ、1.1-1.2 倍長かった。

盛岡 D 圃場では第 3 表に示すように、品種や播種密度による形質の差が見られたが、一定の傾向がなかった。主根長および主根直径に品種間差および播種密度間差はなかった。側根数は「にじゆたか」が 1.0-1.5 倍で、播種密度による差はなかった。側根張り出し長は品種間差がなく、播種密度による差は 69 日目の「にじゆたか」でのみ見られた。開帳角度は 69 日目において、「にじゆたか」で 1.5-2.7 度小さく、播種密度の差は、「階上早生」の高密度区の方が 2.8 度大きかった。この点は他の圃場の結果と一致していなかった。側根長さは、69 日目のみ「にじゆたか」の方が 1.1 倍長く、中密度区の方が長かった。

考察

全体的な傾向として、地上部および根の形質とも、品種の違いよりも播種密度の違いの影響が大きかった。ほとんどの形質で、品種と播種密度の交互作用がみられたが、品種ごとに分けて解析した場合も主効果の傾向とあまり変わらなかったため、主効果を対象に結果の分析を行った。

(1) 地上部の形質

地上部の形質をまとめると以下のとおりである。草丈に品種間差があるとは言えなかった。草丈は低いほど倒れにくいという報告もあるが (Hagiwara et al., 1999)、高くても倒伏しにくい例も知られており (手塚・森下, 1999; 丸山ら, 2010)、他の形質 (肉厚など) との組み合わせも影響しているのかもしれない。第一次分枝数に品種間差はなかったが、平均分枝長は「にじゆたか」の方が短かった (第 2 表)。分枝長が短いほど耐倒伏性が高くなることは村山ら (2004) も報告している。主茎長径は「階上早生」の方が「にじゆたか」より太いか同等であった。著者らの 2009 年の結果 (Yui et al., 2010) では、「にじゆたか」の方が太くなっておりこれとは逆であった。主茎長径は太いほど倒伏しにくいという結果がある一方で (手塚・森下, 1999)、倒伏とは関係がないとする結果 (Pinthus, 1967) もあり、さらなる検討が必要である。これらの地上部の形質は両品種とも播種密度の影響を受け、密

度が低いほど値が増加した。子実収量は「にじゆたか」の方が高く、両品種とも播種密度の影響はなかった。低密度でも収量が低下しなかった理由は、第 1 次分枝数の増加により花房数が増え結実数が補われたためと思われる。盛岡 B 圃場で、倒伏した「階上早生」の子実収量が「にじゆたか」より低かったのは、倒伏後の分枝の生育が旺盛になって収量が伸びなかったためと思われる。また盛岡 D 圃場で「階上早生」の方が低収量となったのは、湿害による苗立ち率が「にじゆたか」より低かったためと考えられる。

(2) 根の形質

根の形質についてまとめると以下のとおりである。主根長および主根直径に品種間差はないが、播種密度が低いほど増加する傾向が見られた。側根数は、「にじゆたか」の方が多く、播種密度が低いほど増加した。側根数が多いことは根全体の体積が増えることになるので、耐倒伏性が高まると思われる。根のタイプは異なるが、コムギでは根数×根直径指数が大きいほど倒伏しにくいことが報告されており (小柳ら, 1988)、今回の結果と一致している。由比らの 2009 年の試験結果では (Yui et al., 2010)、側根数の結果は一致しているが、主根直径は「にじゆたか」の方が太く結果が異なっていた。2009 年の試験は盛岡 D 圃場で行われ、播種密度は中の 200 粒 m^{-2} で栽培条件はほぼ本試験と同じであった。ただし、散播では差があったが、条播では差がなかった。主根が太いほど土壌にしっかりと刺さり倒れにくいと思われるが、はっきりとした結果は得られなかった。側根張り出し長は「にじゆたか」の方が長かったが、その差は最大でも 3.7 mm (福島稗 70 日目) であった。しかし、側根は上から見ると、主根から 4 方向へ十字型に出ているので、この差は根系をより大きくして耐倒伏性を高くするのに貢献しているかもしれない。コムギでは、冠根が囲んだ円錐型の土塊の直径が大きいほど耐倒伏性が高いことが報告されており (Crook and Ennos, 1993)、この考え方が支持される。側根の開帳角度は「にじゆたか」の方が 1.5-8.6 度大きく、側根は地表面に対してより水平方向に伸長していた。Pinthus (1967) のコムギの試験では、開帳角度がわずか 5 度大きいだけで耐倒伏性が顕著に高まることが示されている。したがって本試験の角度の増加は、耐倒伏性に貢献していると思われる。なお、Pinthus (1967) は、1 株の根の開帳角度を測定し、著者らは側根の開帳角度を測定している点が異なる。それはコムギのひげ根型とソバの主根型の違いによるもので、どちらも根の広がり指標としては同じといえる。硬い側根の長さは「にじゆたか」の方が長く、播種密度が低いほど長くなった。側根が長ければ地上部

を支える力は強くなると考えられる。播種密度がこれらの6つの根形質におよぼす影響は、盛岡D圃場でははっきりとしなかったが、福島枠圃場と盛岡B圃場では顕著であった。両品種とも密度が低いほど、これらの根形質の値は増加しており、耐倒伏性は高くなったと言える。実際、盛岡B圃場の「階上早生」では、播種密度が低いほど倒伏が軽減されていた(第2表の3D草冠高が高くなっている、すなわち倒れが少ない)。播種密度が低くなれば、根の広がるスペースが広がるので、根の形質が変化した可能性が考えられた。盛岡D圃場で播種密度の効果が不明瞭であった原因は、おそらく出芽不良により播種密度が不均一に低くなり、設定した播種密度が乱れたためであったと思われる。

(3) 福島の前備試験の意義

福島枠圃場では条播区を設定したが、これは現場において条播種を行うことを想定したためである。条播種は、密植部分と疎植部分が混在するが(第1図参照)、ほとんどの地上部や根部の形質は、低密度区と中密度区の中間の値をとっていた。条播種区の平均播種密度は低密度区と中密度区の間になっているので、播種密度が結果に影響したと考えられた。また、極端な超高密度区では、地上部の小型化と根の縮小化が起こり、側根数や側根開帳角度等の根の形質の把握に役立つ情報が得られた。

(4) 結論

以上のことから、「にじゆたか」が「階上早生」よりも倒れにくいのは、根の形質では、株あたりの一次側根の数が多く、側根の硬い部分が横により長く張り出し、その開帳角度が大きくより水平に向いており、側根の硬い部分がより長いためであると思われる。これらの根の形態変化は、播種密度が低いほどより顕著になることが認められた。播種密度は収量には影響しなかったため、両品種とも収量を確保しつつ倒伏を防ぐには、低密度の播種が有利と思われる。この結果は2品種のみの比較で得たものであるが、きわめて倒伏しにくい「にじゆたか」と標準品種とされる「階上早生」の比較であるので、今後の品種育成に役立つ情報と言える。

謝辞

本研究を実施するにあたり、農研機構東北農業研究センターの井沢憲行氏、伊藤幸子氏には収量調査をお手伝いいただき、斎藤みき子氏には根の分析をお手伝いいただきました。また同センター業務第1科の皆様には栽培管理でお世話になりました。農研機構九州沖

縄農業研究センターの小柳敦史領域長には、本稿を読んでいただき貴重なコメントをいただきました。同じく中央農業研究センターの石川哲也主任研究員には、有益なコメントをいただきました。ご支援をいただいた皆様に心より御礼を申し上げます。なお、本研究は、東北農業研究センター所内活性化プロジェクトの資金を得て実施されました。

引用文献

- 足立泰二, 相井城太郎, 長野美緒 1999. 最近におけるソバの育種研究とその展望: 第7回国際ソバシンポジウム(カナダ・マニトバ州)での議論を踏まえて. 育種学研究 1: 91-95.
- Crook M. J., Ennos A. R. 1993. The mechanics of root lodging in winter wheat, *Triticum aestivum* L. J. Exp. Bot. 44: 1219-1224.
- Hagiwara, M., Izusawa, H., Inoue, N., Matano, T. 1999. Varietal differences of shoot growth characters related to lodging in Tartary buckwheat. *Fagopyrum* 16: 67-72.
- 丸山秀幸, 村山敏, 中山利明, 矢ノ口幸夫, 松永哲, 岡本潔 2010. ソバ新品種「タチアカネ」の育成と特性. 北陸作物学会報 45: 78-81.
- Minami, M., Ujihara, A., Campbell, C.G. 1999. Morphology and inheritance of dwarfism in common buckwheat line, G410, and its stability under different growth conditions. *Breed. Sci.* 49: 27-32.
- 宮坂昭 1974. 作物の倒伏と根—作物の形態と機能12—. 農業技術 29: 107-112.
- Murakami, T., Yui, M., Amaha, K. 2012. Canopy height measurement by photogrammetric analysis of aerial images: Application to buck wheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) lodging evaluation. *Comput. Electron. Agric.* 89: 70-75.
- 村山敏, 宮本和俊, 矢ノ口幸夫 2004. 品種, 施肥量および播種密度がソバの倒伏発生に及ぼす影響. 北陸作物学会報 40: 78-81.
- 西牧清 1983. ソバ栽培の現状と技術的課題. 農と園 58: 140-146.
- 野上弘 VII 作物の栽培基準と調査法. 1987. 農作業試験法編集委員会編 農作業試験法. 農業技術協会, 東京. pp. 206.
- 農林水産省 2015. 平成26年度特定作物統計調査-ソバ. <http://www.e-stat.go.jp/SG1/estat/List.do?lid=000001129556> (2016年1月30日確認).
- 小柳敦史, 佐藤暁子, 江口久夫 1988. 関東以西におけるコムギ品種の収量水準から見た耐倒伏性. *NARC 研究速報* 5: 13-17.
- Pinthus, M.J. 1967. Spread of the root system as indicator for evaluating lodging resistance of wheat. *Crop Sci.* 7: 107-110.
- 手塚隆久, 森下敏和 1999. ソバ在来種の倒伏程度と諸特性の関係. *日作紀九支報* 65: 79-80.
- Yui, M., Murakami, T., Amaha, K. 2010. Evaluation of characteristics relating to lodging resistance of "Tohoku No1", a new bred buckwheat line. *Advance in Buckwheat Research, Proceedings of the 11th International Symposium on Buckwheat*. pp. 443-447. (注: Tohoku No1は「にじゆたか」の系統名)
- 由比真美子, 山守誠, 本田裕, 加藤晶子, 川崎光代 2012. ソバ新品種「にじゆたか」の育成. *東北農研報* 114: 11-21.

【カレンダー】

植物・土壌・環境など、根に関わりのある学術集会の情報をお寄せ下さい(E-mail : neken2016@jsrr.jp)
国内・海外、規模の大小を問いません。

2月、5月、8月、11月の月末までに情報をお寄せ頂くと、その翌月に発行の会誌に掲載できます。
急ぎのものであれば、根研のメールニュースでも告知も可能です。

※各会議の正確な情報はご自身でご確認下さい。国際会議では、開催日や申込締切日に変更されることはよくあります。申し込み・問い合わせは、直接主催者までコンタクトして下さい。

※海外での会議の日本語名称は、根研究学会事務局で便宜的に意識したものです。

2016 年

第45回根研究集会

9月30日(金)～10月1日(土)

岡山大学資源植物科学研究所(倉敷市)

http://www.jsrr.jp/co_45kurashiki.htm

国際園芸学会シンポジウム 10月5-7日

植物の水状態を測る一方法と園芸学での利用

ISHS Symposium 2016

Sensing Plant Water Status - Methods and

Applications in Horticultural Science

October 5-7, 2016; Potsdam/Berlin, Germany

<http://www.spws2016.atb-potsdam.de/>

熱帯温帯の園芸に関する国際シンポジウム

11月20-25日

International Symposia on Tropical and Temperate
Horticulture

November 20-25, 2016; Great Barrier Reef, Australia

<http://www.istth2016.org/>

2017年

持続的農業と生物経済学国際会議2017 *New!*

2月27日-3月2日

AGBIO2017 International Conference on
Sustainable Agriculture and Bioeconomy 2017

February 27-March 2, 2017; Bangkok, Thailand

要旨登録締切: 2016年9月30日

<http://www.agbio2017.com>

第2回農業と気候変動会議 3月26-28日

2nd Agriculture and Climate Change Conference

March 26-28, 2017; Meliá Sitges, Sitges, Spain

要旨登録締切: 2016年10月17日

<http://www.agricultureandclimatechange.com/>

第9回アジア作物学会議 6月5-7日 *New!*

9th Asian Crop Science Association Conference (9th
ACSAC) June 5-7, 2017; Jeju, South Korea

<http://www.acsac2017.com/>

第46回根研究集会 6月17日(土) *New!*

富山大学 詳細は次号に掲載します

第7回国際樹木根会議 6月26-29日 *New!*

7th International Symposium on Physiological
Processes in Roots

June 26-29, 2017; University of Tartu, Estonia

登録開始 2016年12月,

要旨登録締切 2017年3月

<https://sisu.ut.ee/woodyroot/node/11221>

第19回国際植物学会議 7月23-29日

XIX International Botanical Congress

July 23-29, 2017; Shenzhen, China (深圳)

要旨登録開始: 2016年8月末ごろに延期

<http://www.ibc2017.cn/>

第18回国際植物栄養学会議 8月21-24日

XVIII International Plant Nutrition Colloquium

August 21-24, 2017; Copenhagen, Denmark

<http://www.ipnc2017.org/>

第13回果実生産における成長調整物質国際会議

8月27-31日

XIII International Symposium on Plant Bioregulators
in Fruit Production

Chiba, Japan(柏市); August 27-31, 2017

<http://www.pgr-fruit2017.org/>

世界ダイズ研究会議10 9月10-15日

World Soybean Research Conference Ten

September 10-15, 2017; Savannah, Georgia, USA

<http://wsr10.net/>

植物ゲノム進化2017 10月1-3日 *New!*

Plant Genome Evolution 2017 - A Current Opinion in
Plant Biology Conference

October 1-3, 2017; Meliá Sitges, Sitges, Spain

要旨登録締切: 2017年4月14日

<http://www.plantgenomeevolution.com>

2018年

第30回国際園芸学会議 8月12-16日

XXX International Horticultural Congress: IHC2018

Istanbul, Turkey; August 12-16, 2018

<http://www.ihc2018.org/>

第10回国際根研究学会シンポジウム *New!*

7月8-12日

The 10th Symposium of the International Society
for Root Research

ISRR-10 Exposing the Hidden Half

July 8-12, 2018; Ma'ale HaHamisha, Israel

要旨登録開始: 2017年2月 (予定)

<http://www.ortra.com/events/isrr10>



国際誌 Plant Root にご投稿ください

問い合わせ先: editor2016@plantroot.org

原書論文・短報・総説のほかに「ミニレビュー」の寄稿も募集しています。ご自身のこれまでの研究紹介や大学院生の勉強にもなりますので、積極的にご検討ください。

Plant Root は Web of Science™ Core Collection に追加された新データベース Emerging Sources Citation Index (ESCI) に収録されています。論文掲載数が増えれば、Impact factor の集計対象となる Science Citation Index (SCI) Expanded に昇格して収録される可能性があります。

以下は、今年度掲載の論文です。

(電子版をご覧の方は URL をクリックして論文のサイトを呼び出せます)



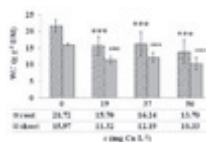
Original research article **OPEN ACCESS**

Chemical and air pruning of roots influence post-transplant root traits of the critically endangered *Serianthes nelsonii*

Thomas Marler, Cameron Musser

Plant Root 10:21-25. doi:10.3117/plantroot.10.21 May 10, 2016

論文サイト https://www.jstage.jst.go.jp/article/plantroot/10/0/10_21/_article



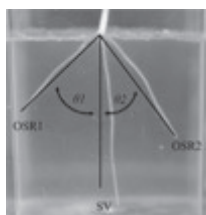
Original research article **OPEN ACCESS**

Se(IV), Se(VI), Cu and Zn phytotoxicity in correlation to their accumulation in *Sinapis alba* L. seedlings

Molnárová M and Fargašová A

Plant Root 10:11-20. doi:10.3117/plantroot.10.11 May 10, 2016

論文サイト https://www.jstage.jst.go.jp/article/plantroot/10/0/10_11/_article



Short report **OPEN ACCESS**

Comparison of root growth angles of wheat cultivars grown in a hydrogel polymer medium

Ito H, Kaneko M, Nakamura T, Nakazawa Y, Yoshida H

Plant Root 10: 4-10. doi:10.3117/plantroot.10.4 March 14, 2016

論文サイト https://www.jstage.jst.go.jp/article/plantroot/10/0/10_4/_article

2016 年度 根研究学会賞 の決定について

今年度の根研究学会賞については、本誌『根の研究』の前号（第 25 巻第 2 号）において候補募集の告示を致しました。推薦があった業績について、専門分野に近い複数の会員に評価を依頼し、その答申に基づいて正副会長で審議の結果、下記の通り、学術特別賞 1 件の授賞が決定しました。なお、他の賞には推薦がありませんでした。ここに、会員の皆様にご報告します。

授賞式は、9 月 30 日－10 月 1 日に開催される第 45 回根研究集会において、9 月 30 日に開催し、併せて受賞記念講演を行います。受賞者には、賞状と副賞（根研ロゴ入りユニクロ・パーカー）をお贈りします。

学術特別賞の授賞が決定した業績とその概要

＊「業績の概要」は、推薦状や審査報告を基に、根研究学会事務局が要約したものです。

業 績：イネにおけるアクアポリンの機能と環境応答に関する研究

受賞者：石川（櫻井） 淳子（農研機構次世代作物開発研究センター）

羽田野 麻理（農研機構東北農業研究センター）

林 秀洋（農研機構東北農業研究センター）

推薦者：且原 真木（岡山大学）

松波 麻耶（農研機構東北農業研究センター・日本学術振興会特別研究員 RPD）

業績の概要：アクアポリンは細菌から動植物まで生物界に広く存在する膜タンパク質であり、水や各種分子を透過するチャンネルである。水吸収・輸送は従来おもに形態との関係で解析されていたが、水の透過性に質的に影響をおよぼす膜タンパク質としてアクアポリンが発見されて以来、本分野の研究は新たな展開段階に入った。受賞者ら早くからアクアポリンに着目し、イネにおいてその分子基盤を明らかにしたパイオニア的業績の意義は大きく、関連業績は多くの論文に引用されている。研究内容は、水透過性を担う分子種の特定に始まり、部位別の分子種、温度や窒素など環境要因応答へと幅広く展開されている。近年農業生産を取り巻く自然環境は大きく変動しており、このような状況の中でより安定した作物生産を行ううえで、水吸収と輸送メカニズムの解明は気候変動に強いイネが持つべき特性の解明にとって重要なテーマであり、本研究の今後の発展に期待したい。

業績（関連の論文等）

1. Junko Sakurai, Fumiyoshi Ishikawa, Tomoya Yamaguchi, Matsuo Uemura and Masayoshi Maeshima (2005) Identification of 33 rice aquaporin genes and analysis of their expression and function. *Plant Cell Physiol.* 46: 1568-1577.
2. Junko Sakurai, Arifa Ahamed, Mari Murai, Masayoshi Maeshima and Matsuo Uemura (2008) Tissue- and cell-specific localization of rice aquaporins and their water transport activities. *Plant Cell Physiol.* 49: 30-39.
3. Junko Sakurai-Ishikawa, Mari Murai-Hatano, Hidehido Hayashi, Ahamed Arifa, Keiko Fukushi, Tadashi Matsumoto, Yoshichika Kitagawa (2011) Transpiration from shoots triggers diurnal changes in root aquaporin expression. *Plant Cell Environ.* 34: 1150-1163.
4. Hidehiro Hayashi, Junko Ishikawa-Sakurai, Mari Murai-Hatano, Arifa Ahamed and Matsuo Uemura (2015) Aquaporins in developing rice grains. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 79: 1422-1429.
5. Mari Murai-Hatano, Tsuneo Kuwagata, Hidehiro Hayashi, Junko Ishikawa-Sakurai, Masahisa Moriyama and Masumi Okada (2015) Rice plants sense dairy weather and regulate aquaporin gene expressions in the roots –Close correlation with potential evaporation. *J. Agric. Meteor.* 71: 124-135.

他に、原著論文2編、総説3編を含む9編の業績。

Root Research 根の研究

編集委員長	松村 篤	大阪府立大学大学院生命環境科学研究科
副編集委員長	小川 敦史	秋田県立大学生物資源科学部
	中野 明正	農研機構・野菜茶業研究所
編集委員	宇賀 優作	農業生物資源研究所
	大段 秀記	農研機構・九州沖縄農業研究センター
	亀岡 笑	酪農学園大学循環農学類
	唐澤 敏彦	農研機構・中央農業総合研究センター
	草場新之助	農研機構・果樹研究所
	久保 堅司	農研機構・東北農業研究センター
	塩野 克宏	福井県立大学生物資源学部
	田島 亮介	東北大学大学院農学研究科
	辻 博之	農研機構・北海道農業研究センター
	仲田(狩野)麻奈	名古屋大学大学院生命農学研究科
	福澤加里部	北海道大学北方生物圏フィールド科学センター
	松波 麻耶	農研機構・東北農業研究センター
	南 基泰	中部大学応用生物学部
	山崎 篤	農研機構・東北農業研究センター
	森 茂太	山形大学農学部

事務局 〒104-0033 東京都中央区新川 2-22-4 新共立ビル 2F
株式会社共立内 根研究学会事務局
Tel : 03-3551-9891
Fax : 03-3553-2047
e-mail : neken2016@jsrr.jp

根研究学会ホームページ <http://www.jsrr.jp/>

年会費 電子版個人 3,000 円, 冊子版 (+電子版) 個人 4,000 円, 冊子版団体 9,000 円

根の研究 第25巻 第3号 2016年9月15日印刷 2016年9月20日発行
発行人：犬飼義明 〒464-8601 愛知県名古屋市千種区不老町
名古屋大学農学国際教育協力研究センター
印刷所：株式会社共立 〒104-0033 東京都中央区新川 2-22-4 新共立ビル 2F

Root Research

Japanese Society for Root Research

Review

A barrier to radial oxygen loss enables wetland plants to grow under waterlogged conditions

Katsuhiko SHIONOETA 47

Original Paper

Root characteristics of lodging-resistant variety of buckwheat *Fagopyrum esculentum* Moench 'Nijiyutaka'

Toshifumi MURAKAMI Mamiko YUI and Koichi AMAHA 63