

ダイズの生育と根圏微生物

Soybean growth and its rhizosphere microbes.

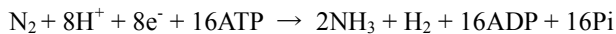
杉山 暁史*

Akifumi Sugiyama*

1. 植物の生育に必要な元素

植物は太陽エネルギーを用いて光合成により水と二酸化炭素から糖を作ることができるが、その生育には17種類の元素が必要である。植物が生長し種子（次世代）を残すためになくてはならない元素のことを必須元素と呼び、窒素、リン、カリウムなどのように多量に必要な多量必須元素と鉄やマンガンなどのように必要量の少ない微量必須元素がある。植物は水や二酸化炭素に含まれる水素、炭素、酸素以外の元素を土壤中から根から吸収する。特に窒素は植物の生育にとって最も重要かつ不足しやすい元素で、農業でも窒素肥料が大量に使われている。まず、この窒素が生存圏をどのように循環しているのかについて紹介する（図1）¹⁾。

大気の約80%は窒素（N₂）だが、この大気中の窒素はNが三重結合でつながった非常に安定な構造をしているため、ほとんどの生物は直接利用することができない。植物はアンモニウムイオン（NH₄⁺）や硝酸イオン（NO₃⁻）の形態で土壌から窒素を吸収し、私たち動物は植物や他の動物が吸収して有機物となったタンパク質などを食べることで必要な窒素を獲得する。地球上にはこの安定なN₂をアンモニアに変換して生育できる微生物も存在する。窒素固定細菌と呼ばれるこれらの微生物は、ニトロゲナーゼという酵素の力を使って大気中の窒素を次の反応でアンモニアに変換することができる。



生成したアンモニアは微生物の中で有機物に変換されて利用されるが、微生物の死滅により窒素を含む有機物が土壌に蓄積する。これらは分解されNH₄⁺となり、さらに硝化作用を持つ微生物によってNO₂⁻、NO₃⁻と変換される。多くの植物はこのNO₃⁻を根から吸収して生長している。このように大気中の窒素を酵素（ニトロゲナーゼ）の力でアンモニアに変換することを生物学的窒素固定という。従来、植物が利用する窒素は、この生物学的窒素固定によるものと、雷の放電や紫外線により窒素ガスが酸化され、これらが雨水に溶けることで土壌に供給される物理学的窒素固定によるものや、有機物の分解により生じたアンモニウムイオンや硝酸イオンであった。

2. 農業のはじまり

地球上に誕生した私たちの祖先は、自然の中に生育する植物を採集し動物を狩猟するという生活様式だったが、約1万年前の新石器時代に農耕が始まったと考えられている。鍬や鋤の原型のような道具を使って土を耕し、栽培しようとする植物の集団に淘汰を加えていった²⁾。現在では様々な農業機械が開発され、有用な形質（収量、食味、耐性など）を持った作物の品種を大規模に栽培するようになった。農業の発展で最も重要な出来事の一つとして、化学肥料の開発が挙げられる。今から200年近く前、19世紀の初頭では、植物は土の中の腐植（動植物の遺体や排泄物が、土壌中の微生物によって分解されてできた有機化合物の総称）を吸収して生長するという腐植栄養説が受け入れられており、堆肥が広く用いられていた。しかし、植物は窒素やリン、カリウムなどの無機元素を吸収して生長す

* 〒611-0011 宇治市五ヶ庄 京都大学生存圏研究所森林圏遺伝子統御分野 E-mail: akifumi_sugiyama@rishi.kyoto-u.ac.jp

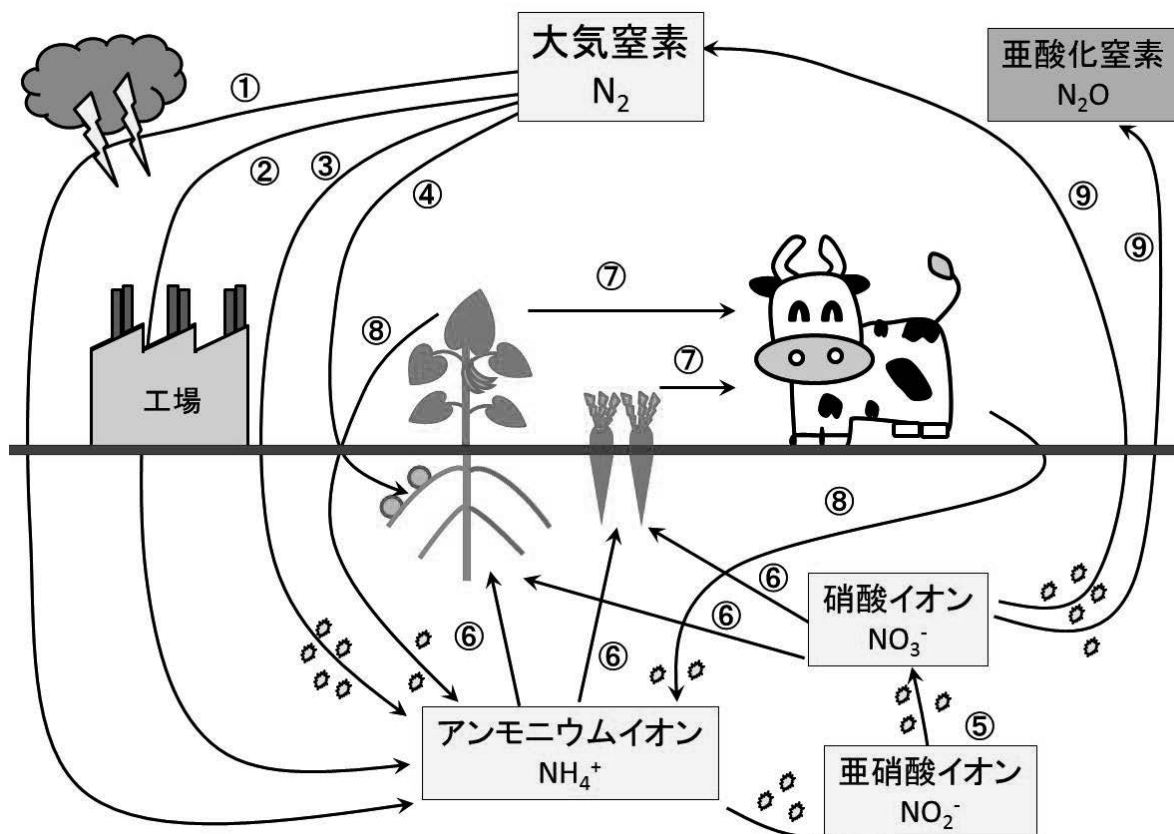
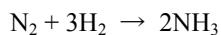


図1 生存圏における窒素循環

大気中の窒素は形態を変化させ生存圏を循環する。①物理的窒素固定、②化学的窒素固定、③生物学的窒素固定、④共生窒素固定（生物学的窒素固定）、⑤硝化、⑥植物の吸収、⑦栄養の摂取、⑧枯死、死滅、⑨脱窒。

るという植物無機栄養説が提唱され始め、1860年にはこの説が証明された。無機元素が作物の肥料として用いられると分かったので、まずは鉱物（グアノやチリ硝石）が肥料として用いられた。さらに、約100年前には、工業的に窒素と水素からアンモニアを製造するハーバー・ボッシュ法が発明された。ハーバー・ボッシュ法では、以下の反応でアンモニアが合成される。



工業的にアンモニアを合成できるようになったことにより、鉱物や堆肥とことなり大気中の窒素から肥料が供給されるようになった。現在、年間1億トン以上の窒素肥料が利用されているが、その多くはハーバー・ボッシュ法により生産されたものである。ハーバー・ボッシュ法は、窒素と水素を高温・高圧（500℃・300気圧）の条件で反応させるため、多くのエネルギーを必要とし、世界の年間消費エネルギーの1%以上がハーバー・ボッシュ法に使用されていると言われている。

ハーバーボッシュ法により生産された窒素肥料は食糧増産のために不可欠なものであった。しかし、その生産に多量のエネルギーが必要であることや、農地への大量投入により地下水の汚染や温室効果ガスである亜酸化窒素の増加を引き起こすという問題もある。21世紀中には増え続ける人口を賄うための食糧増産やバイオマス燃料（バイオエタノール）の生産のため、今後ますます大量の窒素肥料が必要となると考えられている。持続可能な方法で植物の生育に必要な窒素を供給することが極めて重要になってきている。

3. ダイズと根粒菌

世界的にみると、ダイズはトウモロコシ、イネ、小麦に次いで4番目に多く生産されている作物である。日本では豆腐、醤油、味噌など私たちの食卓に欠かせない大豆製品を思い浮かべるが、世界中で生産されるダイズの約90%は油の原料に使われており、さらにその絞りかすは脱脂大豆として家畜の飼料として利用されている。乾燥したダイズの40%はタンパク質で（白米は5%）、「畑の肉」とも呼ばれているが、ビタミンEやサポニン、イソフラボンなどの機能性成分も豊富に含み、私たちの健康的な生活を支える上で最も重要な作物の一つある³⁾。

ダイズはイネやトウモロコシにはない面白い性質がある。ダイズの根を掘り起こしてみると、根に丸いコブがついているのが観察できる（図2）。これは「根粒」という器官で、この中には根粒菌と呼ばれる土壤細菌が共生し、根粒菌のニトロゲナーゼの力により大気中の窒素がアンモニアに変換されている。そのため、ダイズは土壌中から硝酸イオンなどの窒素以外に、直接大気中の窒素を栄養源として利用することができる。この共生窒素固定という性質は、マメ科植物の多くで見られるが、共生窒素固定によりマメ科植物は土壌中に窒素が少ない環境でも生育することができるため、荒廃地の植生回復にマメ科植物が利用されることが多く、インドネシアやマレーシアの荒廃地の造林にもマメ科樹木であるアカシアマンギウムが利用されてきた。日本でも春にマメ科のレンゲソウが咲いているのが以前は多く見られたが、これはレンゲソウが共生窒素固定により獲得した窒素を稲作に利用しようとする古くからの知恵である。

土壌中には何億という微生物がいるが、その中でダイズは *Bradyrhizobium japonicum* や *Bradyrhizobium elkanii* など特定の根粒菌のみと共生する。このお互いを認識するメカニズムには、化学物質を介したシグナル分子の交換が重要な役割を担っている。まず、ダイズは、根からフラボノイドなど根粒菌を誘引する物質を分泌する。フラボノイドは共生するプロセスの開始スイッチとなるタンパク質である NodD を活性化させる。根粒菌は NodD タンパク質を活性化させると、ダイズへのシグナル分子である Nod ファクターを生合成して、分泌する。Nod ファクターは根粒菌の種類により構造が少しずつ異なるので、これにより共生する相手を区別していると考えられている。ダイズが根粒菌の Nod ファクターを認識すると、ダイズの根毛がカーリングし、根粒菌は感染糸（侵入するための管のようなもの）を形成してマメ科植物の根に侵入する。ダイズは根粒菌を囲い込む場所を作るため、細胞分裂を活発に行い、根粒菌はペリバクテロイド膜という植物の膜で囲まれた「シンビオソーム」と呼ばれるオルガネラ（細胞内小器官）の内に取り込まれ、ここで共生窒素固定が行われる。シンビオソームに取り囲まれた根粒菌は、生育に必要な栄養源をダイズからの供給に依存する。ハーバーボッシュ法では大量のエネルギーを必要とするが、根粒菌のニトロゲナーゼも一分子の N_2 をアンモニアに変換するのに16分子ものATP（生体内のエネルギー）を必要とする。ATPは、植物から供給されるリンゴ酸等の有機酸を用いて生産されるので、ダイズは光合成で生産したショ糖を葉から根粒に輸送し、ショ糖を有機酸に分解してシンビオソーム内の根粒菌に受け渡している。

ダイズと根粒菌の共生関係はお互いに互恵的にも見えるが、ダイズの生産に必要な窒素がすべて根粒菌の窒素固定によって賄われているわけではない。生育環境にもよるが、ダイズの生育に必要な窒素の50~60%程度が根粒菌の窒素固定によるもので、残りはダイズが土壌から吸収している。そのため、マメ科植物であるもののダイズの生産には多くの窒素肥料が用いられている。根粒菌はダイズの生長を助けるために窒素固定をしているのではなく、根粒菌自身の生存のため（栄養分をダイズからもらうため）に「必要最低限の」窒素固定をしているとも考えられている。窒素肥料に依存しない農業を進める上で、根粒菌の力をもっと利用できるようにするためはどうすればよいかさまざまな研究が世界中で進められている。



図2 マメ科植物の根に着生する根粒
(A) 京都府の黒ダイズ畑、(B) ダイズの根に着生した根粒

4. 持続可能な生存圏の基盤となる農業生産

根粒菌以外にも根の周りには多種多様な微生物が存在する。根のごく近傍を「根圏」といい、そこに生息する微生物を根圏微生物と呼ぶが、ダイズに共生する根粒菌の例からもわかるように、根圏微生物は植物の生長に重要な役割を担っている。たとえば、菌根菌はダイズのみならず地上の約8割の植物と共生し、植物にリンを供給している。さらに、まだ機能のよくわかっていない多くの微生物がコンソーシアムを形成していることが明らかになっており、根圏微生物は私たちの腸に生息する腸内細菌と似ているのではないかと考えられている。近年の研究で、腸内細菌は私たちの健康（アレルギー、免疫、肥満など）と関連していることが報告されているが、根圏微生物も植物の健全な生長に大きな影響を与えていると推測されている。

根圏微生物の研究はシャーレの上で多様な微生物を培養してその機能を調べたり、分子生物学の手法を用いて遺伝子情報を解析するなど、盛んに行われてきた。近年では、シーケンサーという遺伝子の配列を解析する装置の性能が格段に向上し、ごくわずかなサンプルから何億という微生物の情報を取り出せるようになった。この技術を用いてダイズの根圏微生物を調べたところ、ダイズの生育過程で根圏微生物相を形成する細菌の種類が大きく変化していくことが明らかになった⁴⁾。その中には植物の生育を促進することが報告されている微生物 (PGPR : Plant Growth Promoting Rhizobacteria) の仲間も多く見いだされた。ダイズは栄養生長 (体を大きくする時期) ⇒生殖生長 (花を咲かせ種子をつける時期) と転換する過程で私たちが腸内環境を整えるかのように根圏微生物相を変えているのかもしれない。

地球上の人口は今世紀中には 90 億人を超えると予想されているが、肥料を大量に投入して多くの作物を得るという方法では 90 億人分の食糧を生産することは困難である。そのため、根粒菌、菌根菌を含め、根圏微生物の力を活用して、肥料や農薬の使用を抑えて、かつ収量を高めていく「次世代型の持続可能な農業」を確立していくことが、私たちの生存圏を支える上で極めて重要である。

参考文献

- 1) 「生存圏科学への招待」京都大学生存圏研究所, 2014.
- 2) 山末祐二編集, 作物生産の未来を拓く (生物資源から考える21世紀の農学), 京都大学学術出版会, 2008.
- 3) 農林水産省編, 平成26年度 食料・農業・農村白書, 一般財団法人農林統計協会, 2014.
- 4) Sugiyama A, Ueda Y, Zushi T, Takase H, Yazaki K, Changes in the bacterial community of soybean rhizospheres during growth in the field. PLoS One. 9(6):e100709. 2014.