

植物の栄養ストレス応答とその耐性メカニズムに関する研究

植田 佳明 (国際農林水産業研究センター 生産環境・畜産領域)

ueday0428@jircas.go.jp

植物は17種類の元素をその生長に必要とするが、世界の農業地域には土壤中の栄養供給量が適切でなく、栄養の欠乏や過剰症状の発生する地域が多く見られる。植物はその時々々の環境において栄養状態を認識し、遺伝子発現の変動を伴って生理状態を変化させることにより、このような環境に適応する。本発表では、植物が外界の栄養環境を認識し、その利用を調節するメカニズム、および世界の農業の現場で植物の栄養ストレス耐性を向上させるための手法について、筆者らの実施した研究を中心に述べる。

はじめに

植物は常に変動する土壤栄養環境に曝されている。その固着性のため、植物は外界の複数の栄養環境を認識し、遺伝子発現の変動を引き起こすことにより形態や生理的機能を変化させ、適応する。近年の研究で、植物が窒素やリンといった栄養環境を認識するメカニズムについて多くのことが明らかになってきたが^{1,2)}、特に植物が複数の栄養条件に応じて複雑な形質を発現するメカニズムについては不明な点が多い。また、実験室(ラボ)と圃場(フィールド)での知見の間には乖離があり、実際の圃場における栄養ストレス耐性の向上に有効な遺伝生理的メカニズムについては多くの点が不明である。本発表では、これらの課題を乗り越えるべく演者らがラボとフィールドにおいて行った、植物の栄養ストレス応答とその耐性メカニズムに関する遺伝生理学的研究について紹介する。

複数の栄養素への応答メカニズム

古くから、リン欠乏応答が窒素条件依存的に引き起こされるなど、窒素とリンの応答の間に相互作用があることが知られていた。シロイヌナズナにおける先行研究で、硝酸イオン応答性の転写因子、Nitrate-Inducible GARP-type Transcriptional repressor 1 (NIGT1) が硝酸イオンの輸送や利用に関わる遺伝子の発現を抑制する³⁾ことが知られていたが、そのリン応答への関与は明らかになっていなかった。シロイヌナズナのNIGT1転写因子の4つのホモログを欠損させた変異体においては、根毛の伸長、アントシアニンの蓄積、リン吸収能力の上昇といった、正常なリン欠乏応答が見られないことを明らかにした。また、NIGT1転写因子がリン欠乏応答を正に調節する機能が、リン欠乏応答の抑制因子SPX遺伝子の発現を抑制することにより発揮されることを明らかにした⁴⁾。加えて、NIGT1転写因子がオリゴマーとして機能し、NIGT1-NIGT1相互作用がその正常な効果の発揮に有用であることを示した⁵⁾。このようなメカニズムにより、植物は窒素条件依存的にリンの利用を調整することが明らかとなった。

NIGT1の発現は硝酸応答の制御因子であるNLPタンパク質により誘導される。NLPタンパク質は、硝酸輸送体遺伝子NRT2など、硝酸の利用に関わる遺伝子の発現を正に調節することから、NLP-NIGT1-NRT2制御モジュールは、フィードフォワードループ(図1A)を形成する⁶⁾。このモジュールの持つ生理的意義を検証するため、微分方程式を用いた数理モデルによりNRT2

の発現の時系列パターンを、野生型、および *NIGT1* 変異体背景においてモデル化した。モデルに基づくシミュレーションの結果、*NIGT1* の上流因子である *NLP* の活性を変化させた場合、*NIGT1* の存在により *NRT2* の発現変動幅が抑えられることが明らかとなった (図 1B)。また、シロイヌナズナとイネの DNA 配列の自然変異の解析の結果、*NRT2* 遺伝子のプロモーターにおける *NLP* と *NIGT1* の結合配列が高度に保存されていることから、*NLP-NIGT1-NRT2* モジュールは自然界で生存に有利な形質を付与してきたことが示唆された⁷⁾。

イネにおいて栄養応答に重要な因子を探索するため、異なる窒素条件に曝された 20 品種のイネの根サンプルを用いた、多検体 RNA シーケンス解析を実施した。発現データを用いた共発現解析および機械学習を用いた制御経路の推定⁸⁾により、イネの根の窒素欠乏応答の制御において *OsHHO3* などの新規因子が重要な役割を果たすことを示唆した⁹⁾。その後の解析により *OsHHO3* は実際に窒素利用効率に影響することが示され¹⁰⁾、このようなアプローチが重要因子の発掘に有用であることが示唆された。また、リン利用効率の異なる複数のイネ系統の比較解析の結果、リン利用効率の高い系統において、硝酸イオンの利用能力および硝酸イオン輸送体遺伝子 *NRT1.1B* の発現が高く、アンモニウムイオンの利用能力およびアンモニウムイオン輸送体遺伝子 *AMT1;1/2* の発現が低い傾向にあることを示した¹¹⁾。このように、植物の窒素応答・利用パターンと他の栄養素の間の関連について包括的に明らかにした。

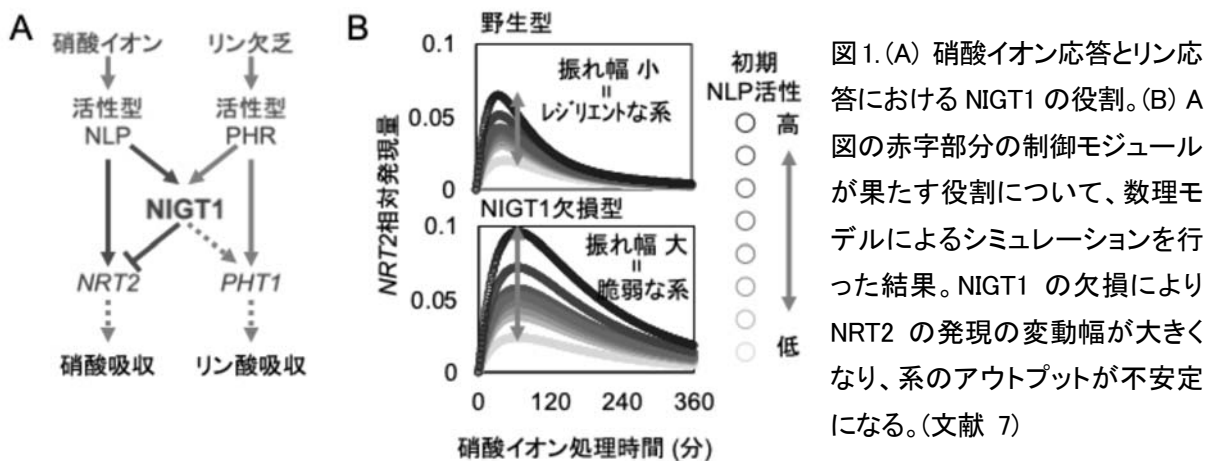


図 1. (A) 硝酸イオン応答とリン応答における *NIGT1* の役割。(B) A 図の赤字部分の制御モジュールが果たす役割について、数理モデルによるシミュレーションを行った結果。*NIGT1* の欠損により *NRT2* の発現の変動幅が大きくなり、系のアウトプットが不安定になる。(文献 7)

鉄過剰ストレス応答と圃場における耐性に重要な因子の同定

鉄は植物の必須元素であるが、サブサハラ・アフリカや東南アジアの水田地域では、過剰な鉄の供給により引き起こされる鉄過剰ストレスが大きな問題となっている¹²⁾。しかし、鉄過剰ストレスへの応答メカニズムおよび耐性に重要な遺伝生理学的要因については不明な部分が多く、植物の耐性向上の試みもほとんど進められていない。これを受けて演者らは、イネの鉄過剰ストレス応答とその耐性に重要な因子の探索を行った。

植物体内の過剰な鉄が引き起こす酸化ストレスが、植物の鉄過剰応答の理解を困難にする一因であると考え、鉄過剰応答と酸化ストレス応答の比較トランスクリプトーム解析により、鉄過剰応答に特有の新規因子の発掘を試みた。鉄過剰ストレス条件および酸化ストレス条件に供したイネの根の比較トランスクリプトーム解析および遺伝子共発現解析から、鉄特異的に応答する遺伝子群が、アルミニウム応答時に誘導される遺伝子と有意に重複することを示した。アルミニウム応答を制御する転写因子である *ART1* の変異体では、*FRDL4* などの鉄過剰誘導性遺伝

子の発現誘導が抑えられており、ART1 が根において鉄過剰ストレス応答時の転写制御の一端を担うことが明らかとなった¹³⁾。

変異体の解析から、鉄過剰ストレス耐性に関わる因子の発掘を試みた。イネの変異体スクリーニングの結果、導管へのクエン酸の輸送を担う輸送体 FRDL1 のノックダウン体において、鉄過剰ストレスが軽減されることを示した。ミネラル解析の結果、FRDL1 のノックダウン体において、鉄過剰ストレス条件の葉身の鉄濃度が減少することが明らかとなり、根から地上部への鉄輸送を抑制することにより鉄過剰ストレス耐性を向上させることが示唆された¹⁴⁾。

世界の農業の現場に有用な知見を提供するため、圃場における鉄過剰ストレス耐性の遺伝生理学的要因についても解析を行った。インドネシアの鉄過剰ストレス圃場で高い耐性を示す育成系統 KA-28 において、光合成活性や鉄過剰応答性遺伝子の発現の応答性が鈍化していること¹⁵⁾のほか、必須元素であるマグネシウムの供給が圃場において葉の褐変症状を軽減させること、およびその関連メカニズム¹⁶⁾を示唆した。

鉄過剰ストレスは主に実験施設およびリソースの限られた開発途上地域で発生することから、圃場における植物の分子生理学的応答の理解がボトルネックとなっていた。開発途上地域の圃場における遺伝子発現解析を容易にするため、冷凍庫や凍結剤を使用しない遺伝子発現解析の手法を確立し(図2)、栄養状態を反映した植物の分子応答の捕捉に有効であることを示した¹⁷⁾。この手法を用いて、鉄過剰ストレスが顕著なマダガスカル の圃場において実施した RNA シーケンス解析の結果、耐性イネ系統 KA-28 において鉄過剰応答性遺伝子の発現変動が感受性系統に比べて小さいことが明らかとなり、水耕栽培で見いだされたメカニズムが圃場においても機能することが明らかとなった。現在、マダガスカル の圃場で生育ステージを通した遺伝子発現変動の比較解析を進めており、圃場での耐性の向上に有効な遺伝子の特定を進めている。その他にも、マダガスカル の主要イネ品種のゲノム配列を明らかにしたり¹⁸⁾、マダガスカル の鉄過剰ストレス圃場で耐性と収量の向上に有効な在来系統 DJ123¹⁹⁾由来の遺伝的要因を見いだしたりするなど、開発途上地域におけるイネの栄養ストレス耐性向上に向けた育種の基盤を整備した。これらの基盤を活用して現在進めている、鉄過剰ストレス耐性の向上したアフリカおよび東南アジアのイネ品種の開発を通して、開発途上地域をはじめとする世界の土壤栄養不均衡地域におけるイネの生産性が向上することが将来的に期待される。

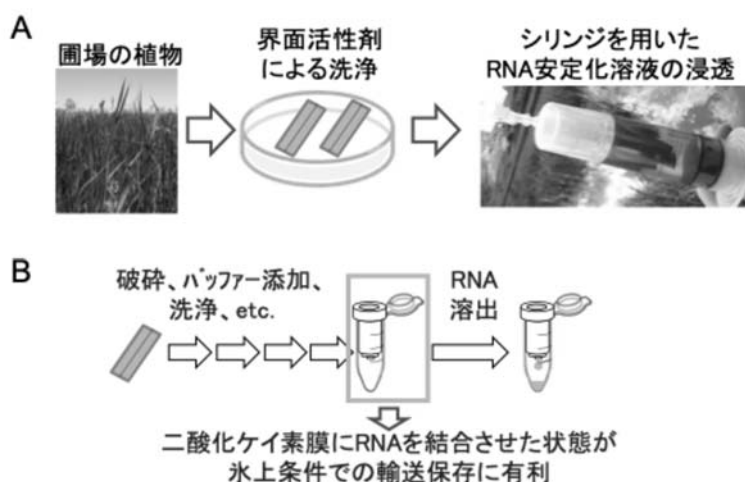


図2. (A) 圃場の植物由来の RNA を凍結剤を使用せずに安定に保つ手法。シリンジを用いて RNA 安定化溶液を細胞間隙に浸透させることで、保護される細胞の割合を増加させる。(B) 抽出した RNA を凍結剤を使用せずに安定に持つ手法。RNA を二酸化ケイ素膜に結合させた状態で輸送することにより、顕著な RNA の分解を防ぐことができる。(文献 17)

謝辞

本賞の受賞にあたり、国立研究開発法人国際農林水産業研究センターよりご推薦を賜りました。小山修理事長をはじめ、関係者の皆様感謝いたします。これまで植物栄養の分野で研究指導を賜り、一連の研究の基礎をご教授いただきました、東京大学アグロバイオテクノロジー研究センターの柳澤修一教授ならびに国際農林水産業研究センターの Matthias Wissuwa 博士（現ボン大学）、また研究を支えてくださった研究室やマダガスカルの連携研究者の皆様に心より御礼を申し上げます。また、研究者となるための基礎を教えてくださいました、東京大学農学生命科学研究科の山川隆特任教授ならびに小林和彦名誉教授、ボン大学の Michael Frei 教授（現ギーセン大学）に心より感謝を申し上げます。

引用文献 (*責任著者;#共同筆頭著者)

- 1) Ueda Y., Konishi M., Yanagisawa S*. *Soil Science and Plant Nutrition* 63: 329–341 (2017).
- 2) Ueda Y., Sakuraba Y., Yanagisawa S*. *Plant and Cell Physiology* 62: 573–581 (2021).
- 3) Maeda Y., Konishi M., Kiba T., Sakuraba Y., Sawaki N., Kurai T., Ueda Y., Sakakibara H., Yanagisawa S*. *Nature Communications* 9: 1376 (2018).
- 4) Ueda Y., Kiba T., Yanagisawa S*. *Plant Journal* 102: 448–466 (2020).
- 5) Ueda Y., Nosaki S., Sakuraba Y., Miyakawa T., Kiba T., Tanokura M., Yanagisawa S*. *Plos Genetics* 16: e1009197 (2020).
- 6) Ueda Y., Yanagisawa S*. *Journal of Experimental Botany* 70: 3709–3717 (2019).
- 7) Ueda Y., Yanagisawa S*. *Plant Physiology* 193: 2865–2879 (2023).
- 8) 植田 佳明*, 柳澤 修一. *日本土壌肥料学雑誌* 94: 210–215 (2023).
- 9) Ueda Y., Ohtsuki N., Kadota K., Tezuka A., Nagano A.J., Kadowaki T., Kim Y., Miyao M., Yanagisawa S*. *New Phytologist* 227: 1434–1452 (2020).
- 10) Liu K., Sakuraba Y., Ohtsuki N., Yang M., Ueda Y., Yanagisawa S*. *Plant Biotechnology Journal* 21: 2169–2172 (2023).
- 11) Ueda Y., Wissuwa M*. *Plant and Soil* 481: 547–561 (2022).
- 12) Kirk GJD.*, Manwaring HR., Ueda Y., Semwal VS., Wissuwa M. *Plant Cell and Environment* 45: 705–718 (2022).
- 13) Ueda Y.*, Yamaji N., Wissuwa M. *Physiologia Plantarum* 177: e70398 (2025).
- 14) Ueda Y.* *Plant Biology*: doi.org/10.1111/plb.70107 (2025).
- 15) Rosdianti I., Ueda Y.*, Nakanishi H., Utami DK., Yuriyah S., Takanashi H., Wissuwa M. *Plant and Soil*: doi.org/10.1007/s11104-025-07587-0 (2025).
- 16) Rajonandraina T., Ueda Y.*#, Wissuwa M., Kirk GJD., Rakotoson T., Andriamananjara A., Razafimbelo T. *Frontiers in Plant Science* 14: 1213456 (2023).
- 17) Ueda Y.* *Plant Methods* 20: 187 (2024).
- 18) Pariasca-Tanaka J., Ueda Y.#, Kondo K., Prodhan MA., Rajonandraina T., Ranaivo HN., Rakotondramanana MF., Saito H., Dinh TL., Wissuwa, M*. *Current Plant Biology* 42: 100469 (2025).
- 19) Ueda Y.*, Kondo K., Saito H., Takanashi H., Ranaivo HN., Rakotondramanana M., Wissuwa M. *Molecular Breeding* 44: 57 (2024).