

2012年鳥取大会
シンポジウムの概要

植物栄養の基礎研究から見えてきた応用への可能性

小山博之¹・信濃卓郎²・大津直子³・丸山明子⁴・三輪京子⁵・小林 優⁶・渡部敏裕⁷・
上野大勢⁸・中村進一⁹・小林佑理子¹・高橋美智子¹⁰

1. は じ め に

植物栄養学領域が「資源」、「食料」と「環境」に関する様々な問題を解決するために果たす役割は大きい。今回のシンポジウムは、この領域で活躍する若手の皆さんを中心にご自身の研究を、応用する視点とともに紹介していただいた。限られた時間の中で、ごく一部の方にしかお話いただくことはできなかったことはお詫びしなければならないが、提供された話題は、2010年代のこの領域の研究の方向性と意思を感じさせるものであった。

シロイヌナズナ(2000年)とイネ(2004年)の全ゲノム塩基配列決定に象徴される2000年代は、バイオリソースの整備や-Omics研究手法の開発と相まって、遺伝子機能の理解が飛躍的に深まった。トランスポーター研究の目覚ましい進展やイオノミクス研究はその典型例である。2010年代に入ると、次世代シーケンシング技術の革新に

よる多品種高密度SNPsの整備や各種植物のゲノム解析が実現し、革新的な遺伝学手法と比較作物学の基盤も手に入れた。いよいよ、複雑な現象を究め、それを応用する時が来たと信じていたい。

今回は、このような時代の流れに対応したチャレンジに加え、新しいストレス生理学の方向性や、バイオマーカーの利用など実用技術開発を目指す話題が提供された。これからの10年は、「本当に基礎研究を役立てる(応用する)」ことが、植物栄養学には求められていることが実感できた。農業研究は食糧生産のみならず、環境等への影響も包含した研究を常に意識する必要がある。若手の研究者の人たちが様々な関連する研究に触れる事により、広い視野を持ち研究に携わることを期待したい。話題を提供した演者の皆さんと、活発な議論に加わっていただいた聴衆の皆様に感謝申し上げます。(小山博之・信濃卓郎・大津直子)

2. 硫黄同化・代謝系の理解と応用展開 作物の“質”を支える元素として

硫黄は必須多量元素の一つであり、土壌中の硫黄量や植物の硫黄同化効率は作物の生産性に大きく影響する。植物の硫黄同化は、環境中からの硫酸イオンの吸収に始まり、その後、数段階の還元反応を経て生じた硫化物イオンがシステインへと同化される。植物は環境中の硫酸イオンを有機物に変換する主たる生物であり、自然界における硫黄循環に大きな役割を果たす。植物が生合成する含硫化合物には、補酵素類や医薬、病害虫の忌避物質や重金属の解毒に働くものなど、植物の“質”を支えるものが多く存在する。この“質”を支える元素としての硫黄の役割に着目し、基礎研究の成果と応用展開について議論した。

1) 生物間相互作用における硫黄の役割

病虫害抵抗性に関わる含硫化合物として知られるのがグルタチオンおよびグルコシノレートである。グルタチオン生合成酵素であるγ-グルタミルシステイン合成酵素に変異が入ると、シュードモナス属の病原菌に対する植物の抵抗性が減じる。また、病原菌の感染時にグルタチオン量が増すという報告も数多くなされている。

グルコシノレート(GSL)はアブラナ科植物に含まれ

Hiroyuki KOYAMA, Takuro SHINANO, Naoko OHKAMA-OHTSU, Akiko MARUYAMA-NAKASHITA, Kyoko MIWA, Masaru KOBAYASHI, Toshihiro WATANABE, Daisei UENO, Shin-ichi NAKAMURA, Yuriko KOBAYASHI and Michiko TAKAHASHI: Potential of basic researches in plant nutrition for better agroproduction.

¹ 岐阜大学・応用生物科学部(501-1193 岐阜市柳戸1-1)

² (独) 農研機構 北海道農業研究センター(062-8555 北海道札幌市豊平区羊ヶ丘1番地)

³ 東京農工大学大学院農学研究院(183-8509 東京都府中市幸町3-5-8)

⁴ 九州大学大学院農学研究院(812-8581 福岡県福岡市東区箱崎6-10-1)

⁵ 北海道大学創成研究機構(001-0021 北海道札幌市北区北21条西10丁目)

⁶ 京都大学大学院農学研究科(606-8502 京都市左京区北白川追分町)

⁷ 北海道大学大学院農学研究院(060-8589 北海道札幌市北区北9条西9丁目)

⁸ 高知大学農学部(783-8502 高知県南国市物部乙200)

⁹ 秋田県立大学生物資源科学部(010-0195 秋田県秋田市下新城中野字街道端西241-438)

¹⁰ 宇都宮大学農学部(321-8505 栃木県宇都宮市峰町350)

2012年12月26日受付・2013年2月4日受理

日本土壌肥科学雑誌 第84巻 第2号 p.136~141 (2013)

る含硫二次代謝物質であり、その分解産物であるイソチオシアネートとともに、病害虫に対する忌避物質として知られる。農業上の有用性から、多くの GSL 生合成酵素が単離されてきた。GSL の内、メチオニン由来 GSL (mGSL) 及びその分解で生じるイソチオシアネートは、発ガン抑制効果を示す。mGSL 生合成の調節因子として、mGSL 生合成の促進に働く MYB 転写因子 PMG、硫黄欠乏に応じた硫黄同化系の促進とグルコシノレート生合成の抑制を制御する転写因子 SLIM1 が見出されており、これらの間をつなぐ情報伝達因子の存在が予測される。これらの調節因子を活用することで、アブラナ科作物の mGSL 含量を調節することが可能である。

ネギ属に含まれるアリシンも病害虫に対する忌避物質であるとともに発ガン抑制成分であることが知られている。アブラナ科のモデル植物から得られた知見が他の作物由来の含硫二次代謝物の代謝調節にも応用できる可能性がある。

2) 重金属耐性における硫黄の役割

グルタチオンおよびフィトケラチンは、重金属の液胞への隔離を助けるとともに、生体内の酸化還元バランスを維持することにより耐性に寄与すると考えられている。遺伝子組み換えによりフィトケラチンの生合成を向上させ、重金属耐性の付与に成功した例もある。これらの化合物の生合成基質であるシステインの供給源としての硫黄同化系の強化が重要であると考えられる。

3) 種子貯蔵タンパク質

メチオニンは動物の必須アミノ酸である。家畜飼料の原料となる植物体中に不足するメチオニンは外部から添加されている。豆科植物の種子タンパク質中のメチオニン含量を増やす試みがなされている。メチオニンの多くは発達中の種子内で合成されており、発達中の種子への硫酸イオン輸送の活性化、種子内のメチオニン合成およびメチオニンを多く含む種子貯蔵タンパク質合成の促進、これらの安定的な貯蔵などについても基礎研究からの知見を役立てることができると考えている。(丸山明子)

3. 真の栄養欠乏耐性を目指して

一栄養利用効率を制御する遺伝子同定の試みー

今後、低エネルギー投入型の持続的な形態で、食料・バイオマスの生産性の向上を達成する必要がある。この実現には、肥沃度の低い不良な栄養環境でも少ない施肥で高い生産性をもつ作物品種の開発が有効な方法である。低ミネラル環境で単に生存できるというだけでなく、少ないミネラル吸収量で高い収量をもつ“真の必須ミネラル欠乏耐性”が、植物栄養学が目指すべき一つの方角であると考えられる。

1) 化学肥料に支えられてきた多収

1970 年代から現在まで、コムギ、イネ、トウモロコシ、ナタネの単位面積あたりの収量は継続的に増加してきた。

増収の主な要因は、半矮化と化学肥料への高い反応性を基にした品種の選抜と多量の化学肥料の投入であった。現在の高い生産性は化石燃料由来のエネルギーに依存し、必要なエネルギーの 3 分 1 以上は窒素を中心とした化学肥料の施用にかかるものと計算されている。同時に、作物生産コストは原油価格の変動に直接影響を受け、近年、急激な増加傾向を示している。持続的な生産には、低ミネラル土壌環境でも少ない施肥で高い生産性を示す植物が必須である。

2) 吸収増加が伴ったこれまでの低栄養耐性

筆者はこれまで不良栄養環境での植物生産向上を目指し、ホウ酸輸送体 BOR1 と BOR4 の発現上昇によりホウ酸欠乏・過剰耐性の付与に成功した。過剰耐性付与は有毒な高濃度ホウ酸の細胞外への排出で、単純かつ最適な戦略と考えられる。一方、欠乏耐性は根から地上部へのホウ酸輸送を上昇させるもので、低ホウ素環境で野生型株と比較して生育改善するが、土壌からのホウ素収奪には変わりがない。一時点でのホウ素欠乏症発生の防止には有効だが、長期的には継続的な施肥が不可欠となる。

これまで、低ミネラル環境での生育を改善させる遺伝子は複数同定されている。しかし、いずれの場合もミネラル吸収の増加を伴うものであった。低ミネラル環境で生育ができることに加えて、ミネラル総量あたりの収穫量・バイオマス量が上昇した、高い体内のミネラル利用効率をもつ“真のミネラル欠乏耐性”が必須である。

3) ミネラル利用効率を向上させる遺伝子単離の試み

筆者らはミネラル利用効率に関わる遺伝子同定の新たな戦略として、地上部ミネラル濃度が減少した変異株にさらに変異を導入し、「地上部ミネラル濃度は低いままだが、バイオマス量が回復した」ミネラル利用効率が向上した変異株の探索に取り組んでいる。

ホウ酸輸送体 BOR1 の機能欠損株であるシロイヌナズナ変異株 *bor1-1* は、低ホウ素濃度条件で地上部のホウ素濃度が著しく低下し、地上部の生育抑制が観察される。*bor1-1* に EMS で変異原処理を行ったところ、地上部ホウ素濃度は *bor1-1* と同様に低下するものの、低ホウ素栄養条件下での地上部生育量や稔実性が回復したサプレッサー変異株が一株単離された。単離されたサプレッサーはホウ素の体内利用効率が向上した／要求量が低下した変異株であると考えられた。

栄養の利用効率や要求量は植物種間や品種間で異なることが知られているが、その分子基盤は明らかではない。必須ミネラル利用効率を制御する新たな遺伝子の同定は、種や品種間の違いを説明することに加えて、肥料投入量削減に向けた植物開発に直結することが期待される。

(三輪京子)

4. 細胞壁ペクチンの生理機能

—ホウ素・カルシウム栄養を手がかりとして—

1) はじめに

植物の細胞壁多糖ペクチンはカルシウム (Ca) とホウ素 (B) で架橋されたゲルとして細胞壁に存在する。ペクチンゲルは細胞壁の構造維持に寄与する他、分子内のカルボキシル基の pH 緩衝・イオン吸着作用によりアポプラスト環境の恒常性を維持すると推定されているが、その実態は未だ十分に理解されていない。

ペクチンゲルの完全性は環境ストレス耐性とも関連する。Al 毒性、低 pH、塩類過剰による生育阻害の少なくとも一部はペクチンゲルの構造攪乱が原因と考えられ、実際にペクチンの架橋構造を安定化すると障害は軽減される (Koyama *et al.*, 2001; Marschner, 2011)。しかしその攪乱がなぜ、どのように生育阻害につながるのかは、ペクチンゲルの生理機能が未解明の現状では説明が困難である。この機作を明確にすることは、土壌由来ストレスによる生育阻害メカニズムやそれに対する植物の適応機構を理解するために重要である。そこで我々は B・Ca 架橋の攪乱が植物の成長や代謝に及ぼす影響の解析を進めており、本稿ではこれまでに得られた結果について報告する。

2) ペクチンゲル形成因子 B, Ca の欠乏の影響

架橋因子 B, Ca が欠乏しペクチンがゲル化しないなどのような影響が生じるか解析した。水耕栽培シロイヌナズナを B 不含培地に移すと、1 時間以内に根の伸長領域に細胞死が発生した。同じ領域に活性酸素分子種が蓄積することから、この細胞死は酸化障害によると考えられる。Ca を培地から除去した場合も伸長領域の細胞死が発生するが、カリウム欠除処理ではこの応答は見られず、ペクチンが架橋されないために起こる応答であることが示唆された。このようにペクチンの架橋不全は致死性である。細胞死が伸長領域に限定されることから、既存のゲルの分解ではなく、新規細胞壁の合成に際し分泌されたペクチンが架橋されないことが応答のトリガーと考えられる。

3) 架橋部位の構造異常の影響

KDO (2-ケト-3-デオキシオクトン酸) は、ペクチン分子内のホウ酸架橋部位 RG-II の特異的構成糖である。KDO 残基の生成を阻害すると RG-II の構造に異常が生じ、ペクチンゲル構造も攪乱される可能性がある。そこで KDO 残基合成経路上の酵素 CTP:KDO シチジリル転移酵素の発現を RNAi 法で抑制したシロイヌナズナを作出したところ、根・地上部ともに生育は著しく抑制された。根端では分裂組織の細胞数が野生型株に比べ減少しており、細胞分裂の抑制が示唆された。この生育阻害はペクチンゲルを安定化する処理 (培地 Ca 濃度あるいは pH の上昇) で軽減された。

4) 今後の課題

以上の解析を通じて植物の成長・発達におけるペクチンゲルの重要性が改めて明らかとなった。一方で、ゲル構造

の攪乱は重大な影響を生じるため、変異株の取得・解析は容易でないことも明らかとなってきた。今後はペクチンあるいは RG-II を増加させた変異株の作出等も試みる必要がある。本研究は現時点では基礎研究の段階を出ていないが、ペクチンゲルの性質・機能について、その改変の可能性も含めて追究することで、将来的には植物の生産性や環境適応能力の向上に貢献し得ると考える。(小林 優)

文 献

- Koyama, H., Toda, T., and Hara, T. 2001. Brief exposure to low-pH stress causes irreversible damage to the growing root in *Arabidopsis thaliana*: pectin-Ca interaction may play an important role in proton rhizotoxicity. *J. Exp. Bot.*, 52, 361-368.
Marschner, P. Ed, 2011. Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants, 3rd Edition. Academic Press.

5. 植物イオノミクスの基礎と応用

1) はじめに

「イオノミクス (ionomics)」は、ある生物に含まれる全ての元素の集合体 (イオノームという) を体系的にプロファイリングするものである (Salt, 2004)。筆者らの研究室は2006年にハイスループットなイオノミクスの手法を本格的に植物栄養学に導入した。この手法を駆使することで必須元素だけではなく非必須微量元素も含めた元素の一斉解析が可能となった。今回は、土壌肥科学的な視点からイオノミクス研究の基礎と応用についての事例を紹介する。

2) ミヤコグサ元素集積変異体の獲得

約2000系統の EMS 変異処理を施したミヤコグサ MG-20 変異体を必須元素および非必須元素を含む培養液で水耕栽培し、地上部に含まれる元素の一斉分析を行った。全てのデータから得られる元素含有率のデータを母集団としてこれから一定比率で含有率が異なる系統を選抜したところ、31系統において特定の元素あるいは複数の元素の集積に変異が生じている個体を獲得した。酵母で報告されているようにミヤコグサにおいても Ni, Mg, Co, P の4元素の集積が同調している可能性が示され、植物の元素吸収において体内でのイオンホメオスタシスも関わっている可能性が示唆された (Chen *et al.*, 2009)。

3) 植物の進化に伴う元素集積特性の変化

植物における元素の集積特性は多様であり、その傾向に系統分類学的な側面があることは古くから知られている (例: 単子葉植物で Ca 含有率が低い等)。そこで、元素の集積特性の変化と植物進化の関係を包括的に明らかにするため、植物全体をほぼ網羅する約850種の植物の葉を北海道大学植物園で採取し、イオノーム解析を行った。その結果、含有率の植物種間における変動は必須元素と比べて非必須元素で遥かに大きいことが明らかになった。種間における変動が大きかった複数元素について各目レベルでの平均含有率を算出し、それらを変数として主成分分析を行った。その結果、原始的な植物は元素集積傾向が特異的である一方で、被子植物では同

じクレイドに含まれる目で類似した集積の傾向がしばしば認められた。

4) ファイトレメディエーションに適した植物の選抜

植物に有害な元素を吸収させて土壌から有害元素を低減させるファイトレメディエーションの効率を高める手段の1つとして、対象とする元素の集積能が高い植物種を適用することがあげられる。前述の植物園で栽培されている植物種のイオノーム解析では、植物全体をほぼ網羅するサンプルを調査しているため、あらゆる元素において集積能が高い植物種を見つけ出すことができる。例えば、先の福島第一原子力発電所事故では、大気中に放出された放射性物質、特に放射性セシウムによる土壌汚染が問題とされた。植物全体のイオノーム解析結果から、セシウム集積が植物ではどの程度多様であるか、どのような植物種がセシウム集積能が高くファイトレメディエーションに利用できる可能性があるかという情報を迅速に提供できた。

5) 野菜のイオノーム解析

作物の可食部の元素組成を明らかにすることは、その作物の栄養的価値や安全性を高めることに貢献できる。しかし、正確かつ農産物として意味のあるデータを得るためには、よく管理された均一な圃場における栽培試験が必要である。そこで、複数品種の様々な野菜類を圃場で同一施肥条件のもと栽培し、可食部における元素の一斉分析を行った。その結果、可食部位の違い、種の違い、および品種の違いによる各元素の変動を明らかにすることができた。また、各作物種の葉について同族元素間の相関を調べたところ、CaとSrは極めて高い正の相関を示した一方で、ZnとCdは科によって異なる傾きの相関を示した。

6) おわりに

以上のように、イオノミクスは基礎から応用まで様々な研究において有用な解析手法となりうる。今後は他のオミクス研究との統合解析や、各元素の量だけではなく形態や集積部位も考慮した研究への発展が期待される。

(渡部敏裕)

文 献

- Chen, Z., Watanabe, T., Shinano, T., Okazaki, K., and Osaki, M. 2009. Rapid characterization of plant mutants with an altered ion-profile: a case study using *Lotus japonicus*. *New Phytol.*, 181, 795–801
- Salt, D. E. 2004. Update on Plant Ionomics. *Plant Physiol.* 136, 2451–2456.

6. 植物のマンガンホメオスタシス

マンガンは植物の必須微量元素であり、マンガン含有酵素として光化学系IIにおける酸素生成や、ミトコンドリアにおけるMnSOD、あるいは35種類余りの酵素の補因子としてTCA回路における各種酵素反応や、C₄光合成のPEPカルボキシキナーゼなどの活性化に関与する。様々な酸化数を取り得るその化学的性質から、土壌中の可給態マンガン濃度はpHや水分、微生物活性などの影響を強く受ける。そのため、

農作物のマンガン過剰と欠乏の問題は世界各地で散見する。これらを解決するためには、植物のマンガン輸送機構の理解が必要であるが、鉄や亜鉛、またはカドミウムと比較すると知見が乏しいのが現状である。

植物体内のミネラルの生理的濃度は、根における吸収や根から地上部への移行といった組織レベルの輸送と、細胞レベルの局在化により維持されている。我々は、最近マンガン集積植物であるイネにおいて、それらの輸送過程に関与する一部のマンガントランスポーターを同定した。今回のシンポジウムでは、我々の研究を含め植物のマンガンホメオスタシスについて紹介し、応用への展開についての提案を行った。

根圏からのマンガン吸収は二価鉄や亜鉛の輸送体により拮抗的に行われると考えられている。イネにおいてOsNramp5は根で外皮と内皮の遠心側の細胞膜に局在する。変異株では体内のマンガン濃度が大幅に低下し、低マンガン処理条件下で生育が阻害されたことから、OsNramp5はマンガン吸収における主要なトランスポーターであると考えられた。重金属イオンの地上部への移行に関与する輸送体としてはP_{1B}-type ATPaseやferroportinが報告されているが、どれもマンガンへの輸送活性は示されていない。我々はイネの網羅的遺伝子発現に関するデータベースを利用して、根の中心柱で高発現する複数のトランスポーター遺伝子の中からCDFファミリーに属するOsMTP9を選抜して解析を行った。OsMTP9遺伝子が欠損すると、根から地上部へのマンガンの移行が著しく阻害された。また、このタンパク質は細胞膜に局在し、主に根において内皮と外皮の向心側に偏在することから、OsNramp5と共同で高効率なマンガン吸収システムを構成していると考えられた。細胞外へのマンガンの放出、及び地上部への移行（正確には根の中心柱への移行）に関わる輸送体は初めての発見であった。細胞質の過剰なマンガンはCAX、VIT1、CCX3などの輸送体により、カルシウムや鉄、あるいはカリウムと共に液胞に排出される事がシロイヌナズナで知られている。我々はイネ地上部由来のcDNAライブラリーから、マンガン耐性に関わる遺伝子をスクリーニングし、同じくCDFファミリーに属するOsMTP8.1を単離した。このタンパク質は葉身全体に分布し、液胞膜に局在していた。酵母を用いた輸送基質の解析と変異株の解析から、OsMTP8.1は報告されている他の輸送体とは異なりマンガンの特異的に液胞へと輸送し無毒化する事が示された。

現在までに得られているマンガン輸送に関する知見を基に応用を展開するなら、トランスポーターの基質特異性や局在性、発現量の改変などによる耐性作物の創成が考えられる。遺伝子組み換え技術に依存しないなら、マンガン耐性植物であるイネと感受性作物との違いを明らかにし、有用形質を持つ系統を育種するなどの選択肢が挙げられる。しかし、依然とし植物のマンガンホメオスタシスについては特に発現制御に関する理解が不足しており、基礎研究による解明が必要であると考えられる。

(上野大勢)

7. グルタチオンを用いて植物体内の重金属の動きを変える

文 献

1) はじめに

近年、食の安全に関して様々な問題が生じている。このような食の安全を脅かす問題の一つに、有害重金属元素であるカドミウム (Cd) の農作物への蓄積がある。Cd 蓄積量の基準値が様々な農作物に対して定められつつあり、農作物に蓄積する Cd 量を低減する技術を確認することは急務となっている。このような研究ニーズを実用化技術に結び付けるためには、植物栄養学的な研究アプローチを駆使した研究シーズの応用展開が必須である。これまでの研究で、アブラナの Cd 処理にตอบสนองして、篩管内に存在するグルタチオン (GSH) の濃度が上昇することを確認した (Nakamura *et al.*, 2005)。このような篩管における GSH 濃度の上昇は、シンク組織における GSH 要求性の高まりに応えた篩管への GSH の積み込みの活性化に起因すると考えられた。そこで、GSH を部位特異的に施用し、それらが Cd 動態に及ぼす影響を調べた。その結果、植物の根に与えた GSH が植物体の地上部への Cd の移行と蓄積を選択的に抑制する現象を見出すことができた (Nakamura *et al.*, 2013)。ここでは、農作物に蓄積する Cd 量を低減する栽培技術の確立に向けて、これまでに行ってきた研究の内容を紹介する。

2) 根に与えた含硫化合物が Cd 動態に及ぼす影響

本研究で使用する GSH は比較的高価な物質である。そのため、この研究シーズの実用化を考えた場合、GSH 施用コストが実用化への障壁となる可能性が考えられた。そこで安価な含硫化合物を用いて、それらの物質が Cd 動態に及ぼす影響を検証した。その結果、システイン等の含硫化合物では Cd 動態に及ぼす影響が GSH とは異なることが明らかになった。

3) 根圏の Cd 濃度・土耕が GSH の効果に及ぼす影響

土壌の Cd 含量は様々である。そこで、植物の Cd 処理濃度が GSH の効果に及ぼす影響を検証した。植物が吸収した Cd の地上部への移行率は、Cd 処理濃度に応じて変化していた。また、土耕栽培試験では、GSH の施用効果が水耕栽培時とは異なっていた。

4) 今後のために

本研究シーズを実用化技術へと応用展開することができれば、遺伝子組換え技術を用いることなく、農作物に蓄積する Cd 量を低減することが可能になる。今後の最も重要な研究課題は、水耕栽培で得られた実験結果を土耕栽培試験で再現することである。同時に、この現象の分子メカニズムを解明することは、学術的に意義あることに加え、研究者によるこの技術に対する説明責任を果たすことに繋がる。実現可能性を評価する栽培試験と分子メカニズム解明のための基礎研究を両輪にして、研究を推進していくことでこの研究シーズを実用化技術にまで応用展開していく可能性を一層高めていくことが期待できる。

(中村進一)

Nakamura, S., Maruyama, K., Watanabe, A., Hattori, H., and Chino, M. 2005. Response of glutathione in the sieve tube of *Brassica napus* L. to cadmium treatment. In K. Saito., L. J. De Kok., I. Stulen., M. J. Hawkesford., and E. Schnug. (eds.) Sulfur transport and assimilation in plants in the Post Genomic Era, p229–232.

Nakamura, S., Suzui, N., Nagasaka, T., Komatsu, F., Ishioka, N. S., Ito-Tanabata, S., Kawachi, N., Rai, H., Hattori, H., Chino, M., and Fujimaki, S. 2013. Application of glutathione to roots selectively inhibits cadmium transport from roots to shoots in oilseed rape. *J. Exp. Bot.*, doi: 10.1093/jxb/ers388.

7. ゲノムワイド関連解析から見るミネラルストレス耐性の多様性

今後増加する世界人口の食料を満たすためには食糧生産を70%増やす必要があるとされている。貧困国での施肥不足や作物生産に適さない不良土壌や環境では生産性が著しく低い。よって、作物生産に適さない不良土壌や環境において省エネルギー投入で農業生産を行えるようにすることは、作物生産にとって重要な課題の一つである。その問題の解決策の一つに環境ストレス耐性植物の利用が挙げられる。環境ストレス耐性機構や関連遺伝子の個々の機能解明は急速に進んでいるが、環境ストレス耐性植物の作出利用とその戦略は構築できていないように思われる。その理由の一つは、環境ストレス耐性はポリジーン系すなわち、多数の遺伝子が相互作用を及ぼす複雑な遺伝子間ネットワークに支配されており、それらを明らかにできていないところにある。したがって、効率的な品種改良にはポリジーン系を分子レベルで明らかにし、厳密な制御による耐性システムを構築することがカギとなると考えられる。

これまでに、QTL解析、マイクロアレイ遺伝子発現解析を行い、重金属汚染土壌や酸性土壌などで問題となるミネラル過剰ストレス耐性形質はポリジーン系によって制御されていることを報告した (e. g. Kobayashi *et al.*, 2005; Sawaki *et al.*, 2009; Tazib *et al.*, 2009; Zhao *et al.*, 2009)。一方、シロイヌナズナのミネラルストレス耐性には遺伝的多様性が存在することを見出しているが、その遺伝要因は完全にわかっていない。それらを解明することができれば、ポリジーン形質の理解が進み、環境ストレス耐性植物の作出や育種に寄与すると思われる。

ゲノムワイド関連解析 (GWAS) では、全ゲノムにわたる一塩基多型 (SNP) と形質値の相関解析から原因遺伝子領域を網羅的に推定することができる。高密度 SNP マーカーが整備されたイネ、トウモロコシ、シロイヌナズナにおいて GWAS が行われるようになった。シロイヌナズナアクセッションを用いたミネラルストレス耐性の GWAS の結果、既知の塩耐性遺伝子領域に SNPs が検出された。また、複数のミネラルストレス耐性に特異的な関連 SNPs や共通する関連

SNPsが検出され、QTLとも一致した。今後は関連遺伝子座の機能を明らかにすること、小効果の耐性多型の集まりによる耐性効果の説明を明らかにすることやexpression-GWASなどの利用も有益であると考えている。(小林佑理子)

文 献

- Kobayashi, Y., Furuta, Y., Ohno, T., Hara, T., and Koyama, H. 2005. Quantitative trait loci controlling aluminum tolerance in two accessions of *Arabidopsis thaliana* (Landsberg erecta and Cape Verde Islands). *Plant Cell Environ.*, 28, 1516–1524.
- Sawaki, Y., Iuchi, S., Kobayashi, Y., Kobayashi, Y., Ikka, T., Sakurai, N., Fujita, M., Shinozaki, K., Shibata, D., Kobayashi, M., and Koyama, H. 2009. Stop1 regulates multiple genes that protect arabidopsis from proton and aluminum toxicities. *Plant Physiol.*, 150, 281–294.
- Tazib, T., Ikka, T., Kuroda, K., Kobayashi, Y., Kimura, K., and Koyama, H. 2009. Quantitative trait loci controlling resistance to cadmium rhizotoxicity in two recombinant inbred populations of *Arabidopsis thaliana* are partially shared by those for hydrogen peroxide resistance. *Physiol Plant.*, 136, 395–406.
- Zhao, C.R., Ikka, T., Sawaki, Y., Kobayashi, Y., Suzuki, Y., Hibino, T., Sato, S., Sakurai, N., Shibata, D., and Koyama, H. 2009. Comparative transcriptomic characterization of aluminum, sodium chloride, cadmium and copper rhizotoxicities in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biol.*, 9, 32.

9. 生殖生長と種子成熟の植物栄養学からめざす作物の収量増加と機能性向上

世界には作物に養分欠乏や過剰害を引き起こし、正常に生育できないあるいは十分な収量を得られない様々な不良土壌が存在する。植物では、鉄、亜鉛、銅、マンガンなど必須金属元素の欠乏により葉や根の生育障害がおきるだけでなく、花粉など生殖組織形成の異常、不稔、収量低下が起こる。一方、これらの必須元素が適度に供給される条件下においても植物体内の金属結合能をもつ化合物やタンパク質、トランスポーターが機能しなければ正常に生育できず、不稔や収量の低下が起きると考えられる。栄養生長および生殖生長に共通して不可欠な過程の一つは細胞内の金属元素の制御であり、細胞内では金属結合タンパク質や金属結合化合物により金属元素の受け渡しが起こり、これによりタンパク質の機能発現および細胞内金属元素の恒常性の維持が行われると考えられる。多くのタンパク質が機能発現に金属を必要とすることがわかっ

ているものの、そのタンパク質への金属元素の供与形態やタンパク質と結合した金属元素の調節機構、細胞内における金属元素の形態や挙動、金属元素の恒常性の維持のための機構の多くは未解明である。特に植物の生殖生長、受精、胚発生、種子成熟における金属元素の役割および制御機構の詳細の多くは明らかになっていない。

我々はこれまでイネの胚発生や種子成熟期を中心に解析してきた。イネ完熟胚では亜鉛、鉄、マンガンの濃度が高く、開花1日後（受精1日後）の胚においても亜鉛濃度が高い。完熟種子の胚乳でも亜鉛濃度が高い。またイネの受精前後や種子成熟期の子房では、特に受精前後や胚発生期に亜鉛、鉄、マンガンの取り込みが高いことを明らかにしている。さらに、完熟胚では植物体内の金属のキレーターであるニコチアミンの濃度が高いことを明らかにしている。ニコチアミンは先述のように植物に広く存在する金属のキレーターであり、植物体内の金属輸送や金属の恒常性の維持に関係すると考えられている。一方で胚乳ではデオキシムギネ酸の濃度が高い。デオキシムギネ酸はイネ科植物が鉄欠乏時に根から分泌する3価の鉄のキレーターであるが、植物体内においても鉄の輸送を行うと考えられている。加えて、受精前後と種子成熟期の子房を12段階にわけて行ったメタボローム解析によりイネの胚発生および種子成熟期に、ニコチアミンおよびデオキシムギネ酸のみならず、金属結合能をもつ有機酸が高い濃度で存在することを明らかにしそれらの重要性を示唆してきた。

本研究では植物の生殖生長、受精、胚発生、種子成熟における元素の役割および制御機構の詳細を明らかにすることを目的としており、このことは収量の増加につながると考えられる。さらに、これらの過程における元素の制御機構を明らかにすることはヒトや家畜にとって有用な元素を種子や果実に蓄積させることで作物の機能性を高めることにもつながると考えられる。逆に有害な元素を種子や果実に蓄積させない場合も同様である。一方で、植物の土壌の元素に対するストレス耐性機構は植物体内の耐性と連動しており、植物の元素に対するストレス耐性機構は機能性作物の開発に応用できると考えられる。現在、ヨウ素過剰耐性機構を明らかにすることで貧血と並び世界3大栄養疾患の一つであるヨウ素欠乏の予防に貢献するヨウ素に関する高機能作物の開発も試みている。元素に対するストレス耐性機構の解明と生殖生長の植物栄養学を結びつけることによって、機能を高めつつ安全で収量の高い作物の作出に貢献することが可能と考えている。

(高橋美智子)