

2014年東京大会
シンポジウムの概要

植物栄養と数理モデルの接点 —数理モデルで植物栄養の仕組みを理解する

馬 建鋒^{1,6}・小林高範²・山地直樹¹・小林安文³・小山博之³・岩元明敏⁴・櫻井 玄⁵

1. はじめに

植物は生育に欠かせない14種類のミネラルを根により土壌から吸収し、根から地上部に輸送したあと、過不足無く各器官に分配する。近年これらのミネラルの吸収、転流、分配などに関与するトランスポーターが多く同定された。しかし、これらのトランスポーターは協調して働くと考えられるが、その統合的な理解はまだ不十分である。一方、植物は栄養不足やミネラル過剰などのミネラルストレスを常に受けているが、植物はこれらのストレスに対しても巧みな耐性機構を発達させてきた。近年ミネラルストレス耐性に関わる遺伝子が多く同定された。しかし、植物の細胞がどのようにこれらのミネラルストレスを感知し、またどのようにシグナルを下流に伝達するのかについてまだ研究が始まったばかりである。本資料では、若手研究者による最新の植物栄養学の成果を紹介するとともに、ミネラルの輸送を統合的に理解するために試みられているモデリングの研究を紹介し、植物栄養学の今後の発展の方向性を探りたい。(馬 建鋒)

2. 植物の鉄欠乏応答と鉄センシング

鉄は全ての動植物とほぼ全ての微生物にとって必須な元

素である。土壌中には鉄は豊富に存在するが、好気的な環境では難溶性となり植物に吸収されにくい。特に世界中に広く存在する石灰質土壌では、鉄欠乏は植物の生育の大きな制限要因となる。

植物は、鉄の不足を感知すると鉄の吸収や移行に関与する様々な遺伝子を発現誘導することにより、生育に必要な鉄を確保しようとする。植物の鉄獲得機構は、高城によるムギネ酸の発見を契機として、1986年にRömheldとMarschnerによりStrategy IとStrategy IIとに大別された。Strategy Iはイネ科以外の全ての高等植物が持つ機構であり、根表皮の三価鉄キレート還元酵素による鉄の還元と、それに続く二価鉄イオンの吸収を主体としている。一方、Strategy IIはイネ科植物特異的な三価鉄キレーターであるムギネ酸類によるものである。イネ科植物はムギネ酸類を合成し、根から分泌することにより土壌中の難溶性の三価鉄を溶かし出し、生成した三価鉄・ムギネ酸類複合体を吸収する。

1990年代後半から現在までに、これらの鉄獲得機構を担う遺伝子が全て同定され、RömheldとMarschnerのモデルが分子レベルで実証されたが、これまで考えられていたようにStrategy IとStrategy IIは互いに排他的なものではなく、Strategy II植物であるイネは三価鉄・ムギネ酸類複合体だけでなく二価鉄イオンも吸収することが明らかになり、Strategy I植物であるピーナッツは三価鉄・ムギネ酸類複合体を吸収できることが最近示唆された。

鉄は沈殿しやすい一方で、過剰な二価鉄イオンは酸化ストレスを引き起こすので、植物体内における鉄の可溶性と安全性を確保するために植物は様々なキレーターとトランスポーターを利用している。代表的な鉄キレーターとしてはクエン酸、ニコチアナミン、ムギネ酸類、フェノール性酸類が挙げられる。これらのキレーターを細胞外に分泌するトランスポーターであるFRDL, ENA, TOM, PEZが同定された。また、ニコチアナミンあるいはムギネ酸類と金属との複合体を細胞内へ輸送するトランスポーターであるYSLは多数存在し、これらが基質特異性や発現部位の違いにより機能を分担していると考えられるが、鉄の体内移行形態および動態についての詳細は不明のままである。

植物の鉄欠乏応答の制御機構を明らかにするために、著者らはこれまでに鉄欠乏応答性シスエレメント IDE1、

Jian Feng MA, Takanori KOBAYASHI, Naoki YAMAJI, Yasufumi KOBAYASHI, Hiroyuki KOYAMA, Akitoshi IWAMOTO and Gen SAKURAI: Connection of plant nutrition and mathematical modelling—Understanding mechanisms of plant nutrition using mathematical modelling

¹ 岡山大学資源植物科学研究所 (710-0046 倉敷市中央2-20-1)

² 科学技術振興機構さきがけ、石川県立大生物資源工学生物研究所 (921-8836 野々市市末松1-308)

³ 岐阜大学応用生物科学部 (501-1193 岐阜市柳戸1-1)

⁴ 東京学芸大学教育学部 (184-8501 小金井市貫井北町4-1-1)

⁵ 国立研究開発法人 農業環境技術研究所 (305-8604 つくば市観音台3-1-3)

⁶ maj@rib.okayama-u.ac.jp

2014年12月15日受付・2015年2月4日受理

日本土壌肥科学雑誌 第86巻 第3号 p.232~236 (2015)

IDE2をオオムギから同定し、これらに結合する転写因子 IDEF1, IDEF2をイネから同定した。IDEF1, IDEF2自身は鉄欠乏により発現誘導されないで鉄欠乏応答カスケードの比較的上流に位置すると考えられる。IDEF1の下流で、鉄欠乏誘導性転写因子 OsIRO2, OsIRO3等が鉄欠乏応答を制御している。非イネ科植物においては OsIRO2, OsIRO3のホモログである AtbHLH38, AtbHLH39, POPEYEなどと、イネ科植物には保存されていない FIT/FER等の転写因子が鉄欠乏応答を制御している。

これらの鉄欠乏応答の最上流に位置すると考えられる鉄センサーとシグナルの実体は明らかになっていないが、著者らは2種類の鉄結合因子が鉄センサーの候補分子であることを提唱している。一つは転写因子 IDEF1自身である。IDEF1は二価鉄および他の二価金属と可逆的に結合する。この金属結合ドメインを欠失させた IDEF1を導入した形質転換イネは、IDEF1全長を導入したイネとは異なり、鉄欠乏初期応答を増強させることができない。もう一種の鉄センサー候補は、イネの鉄欠乏誘導性 RING-finger 型ユビキチンリガーゼ OsHRZ1, OsHRZ2である。これらの発現を抑制したイネは鉄欠乏に耐性を示し、茎葉と種子に鉄を多く蓄積することから、これらは鉄欠乏応答の負の制御因子である。OsHRZ1, OsHRZ2は鉄および亜鉛と結合する。

以上のことから、イネの鉄欠乏応答においては、正の制御因子である IDEF1と負の制御因子である HRZの双方が、ともに鉄および他の金属と直接結合することにより、細胞内の鉄栄養条件を感知している可能性が考えられる。IDEF1はイネ科に特異的な因子であるが、HRZのホモログはシロイヌナズナの BRUTUS など植物・藻類の間で広く保存されている。また、似たドメイン構造の鉄センサー候補分子がヒトを含む動物にも存在することから、鉄の感知機構の根本は生物界で広く保存されている可能性が示唆される。(小林 高範)

3. 環境変動に対する輸送体の応答機構

近年、植物の栄養素の輸送に関わる輸送体タンパク質が数多く同定され、その輸送過程の1つ1つが分子レベルで説明されるようになりつつある。しかしながら植物が備える栄養素の輸送メカニズムは、1つの無機栄養素をとっていても、土壌から根への吸収、根から地上部への転流、地上部の各器官への分配、細胞内での分配や貯蔵といった様々なプロセスが組み合わさり、さらに、環境要因や生育段階に応じた協調的な制御を伴って初めて成立する。このようなメカニズムの全貌を明らかにするには、個々のプロセスを正確に理解し、それらの連携に基づいたシステム全体のモデルを構築して、その動態を見極める必要がある。本稿では、最近になって急速に明らかになったイネのマンガン輸送過程をモデルケースとして、5種類の Mn 輸送体の生理的役割を解説し、数理モデルの構築を見据えた Mn 輸送の動態解析を報告する。

イネが栽培される水田環境では、湛水-落水に伴う酸化

還元状態の変化によって可給態 Mn の濃度に数百倍以上の変動が起こる。イネはこのような Mn の環境変動に、生育に殆ど影響を及ぼすことなく対処する特筆すべき能力を備えており、その分子メカニズムが次第に解明されつつある。

まず、土壌から根への Mn の吸収は、主に OsNramp5 輸送体が担っていることが明らかになった (Sasaki *et al.*, 2012)。OsNramp5 タンパク質は根の外皮と内皮の二層に発現し、細胞の遠心側に極性局在する。nramp5 変異イネでは Mn 吸収能力が著しく低下し、Mn 欠乏によって生育が悪化した。更に最近、OsNramp5 と同じ根の外皮と内皮の二層に発現し、向心側に極性局在する Mn 排出型輸送体 OsMTP9 が同定された (Ueno *et al.*, 投稿中)。放射性同位体を用いた短期間の吸収実験の結果、nramp5 変異体では根への Mn の取り込みが殆ど失われたのに対し、mtp9 変異体では根への取り込みよりもシュートへの転流に大きな影響が見られた。また、両遺伝子とも外液の Mn 濃度変化に対する転写レベルの応答はみられなかったが、Mn 濃度を 0.5 から 200 μ M に上げて3日間の前処理を行ったところ、短期間の Mn 吸収能力は約 1/3 に低下し、何らかの転写後調節によって Mn 吸収能が変化することが明らかになった。

根から地上部へと送られた Mn は、節に高発現する OsNramp3 によってその分配をコントロールされていることが明らかになった (Yamaji *et al.*, 2013)。OsNramp3 は、維管束が葉へと転出する直前にあたる節の肥大維管束の木部と、より上位の節や穂へと通じる分散維管束の篩部の双方に発現し、節における Mn の維管束間輸送を媒介する。この働きにより Mn 制限条件下では、展開葉へと向かう蒸散流から、Mn が選択的に積み下ろされ、発達中の新葉や穂への優先的な分配が行われる。しかし Mn 過剰条件下では、OsNramp3 タンパク質は速やかに分解され、節での積極的な分配コントロールが行われなくなるため、大部分の Mn がより蒸散が活発な展開葉へと配分される。この過剰な Mn に応答した OsNramp3 タンパク質の分解はわずか数時間で完了することから、維管束の細胞における自律的な応答であろうと推測された。

展開葉へと分配された過剰な Mn は、2種類の輸送体 OsYSL6 と OsMTP8.1 によって無害化される。OsYSL6 は葉の全ての細胞で発現し、Mn とニコチアミンの錯体を輸送する。その変異体では葉のシンプラストの Mn が減少し、アポプラストの Mn が増加するため、下位葉に Mn 過剰害が現れる (Sasaki *et al.*, 2011)。OsMTP8.1 は葉の細胞の液胞膜に局在し、過剰な Mn を液胞へと隔離する。その変異体も過剰な Mn に対して感受性を示した (Chen *et al.*, 2013)。

このように、変動する Mn 環境に対して、イネは様々な段階で時間的・空間的にバランス良く輸送をコントロールし健全な生育を維持していることが明らかになってきた。このようなメカニズムを包括的に理解するためには、個々の輸送過程の定性的な記述だけでは不十分であり、その動

態を定量的に把握し、正しく記述しうる数理モデルを構築することが強く望まれる。(山地直樹・馬 建鋒)

4. SGCS モデルによる細胞膜表面の酸・アルミニウムストレスの評価

1) はじめに

酸性土壌での植物の生育阻害は、3価アルミニウム(Al^{3+})イオン(Al^{3+})及びプロトン(H^+)により引き起こされる。根部細胞膜表面(PM)には毒性イオンのターゲットとなるタンパク質が存在しており、PMに集積する毒性イオンは、根伸長の阻害だけでなく、遺伝子発現を含む細胞内の分子レベルでの応答にも強く関連することが予想できる。溶液化学に基づくイオン種の推定(GEOCHEM-EZ等)及びPMを均一に負に帯電した表面と捉え、静電的モデルに当てはめることによるPMでのイオン種の推定[Speciation Gouy-Chapman Stern (SGCS) プログラム]により計算される溶液及びPMでの各イオンの活動度が毒性イオンによるストレスの評価に用いられている。コムギでは、PMでの毒性イオン種及び軽減効果を示すカルシウムイオン(Ca^{2+})等のイオン種の推定を行い、それらを用いて根伸長阻害やイオンの吸収をシミュレートすることが可能であった。シロイヌナズナにおける酸(H^+)・ Al^{3+} 障害及び遺伝子発現応答について、上記のイオン種推定プログラムを用いて評価した研究について紹介する。

2) 細胞膜表面での静電的モデル

$0.5\mu\text{M}$ AlCl_3 を含む $200\mu\text{M}$ CaCl_2 溶液の各pHでの細胞膜表面電位(Ψ_{PM})、溶液中及びPMでのイオン活動度($\{\text{Ion}\}_{\text{bulk}}$ 及び $\{\text{Ion}\}_{\text{PM}}$)を用いて、PMでの静電的モデルについて説明する。溶液pHの上昇は、PMの弱酸性リガンドの解離により Ψ_{PM} の負電位が大きくなるため、誘引される Al^{3+} が増加し、 $\{\text{Al}^{3+}\}_{\text{bulk}}$ の減少にも関わらず $\{\text{Al}^{3+}\}_{\text{PM}}$ は維持される。同様に、 $\{\text{Ca}^{2+}\}_{\text{PM}}$ もpH4での $484\mu\text{M}$ に対してpH5.6では $7428\mu\text{M}$ と約15倍に増加する。PMでの Ca^{2+} の増加は Al^{3+} と競合するため、pH5を超えると $\{\text{Al}^{3+}\}_{\text{PM}}$ が減衰する。様々な Al^{3+} 、 Ca^{2+} 濃度及びpH条件で栽培したコムギの根伸長データより、 $\{\text{Al}^{3+}\}_{\text{PM}}$ 、 $\{\text{H}^+\}_{\text{PM}}$ 、 $\{\text{Ca}^{2+}\}_{\text{PM}}$ に対する根伸長応答をシミュレートできる。例えば、pH4.4以下では、過剰な H^+ による阻害が生じるが、 Ψ_{PM} の負電位が小さいため $\{\text{Al}^{3+}\}_{\text{PM}}$ は低下しており、 Al^{3+} による阻害は軽減される。pHの上昇に従い Ψ_{PM} の負電位は大きくなり、 $\{\text{Al}^{3+}\}_{\text{PM}}$ の増加による阻害が顕著に表われるが、pH5を超えると上述したように $\{\text{Ca}^{2+}\}_{\text{PM}}$ が大きく増加するため、 Al^{3+} による阻害が軽減される。

3) 細胞膜表面でのイオン種による生理及び分子生理的応答

Al 感受性を示すシロイヌナズナリンゴ酸トランスポーター(AtALMT1)、Aluminum Sensitive 3 (ALS3)変異株及び Al ・酸感受性を示すSensitive To Proton Rhizotoxicity 1 (STOP1)変異株の Al^{3+} ストレスによる根伸長阻害は、 $\{\text{Al}^{3+}\}_{\text{PM}}$ と高い相関を示した。また、 Ca^{2+} によるPMでの

Al^{3+} との静電的置換が $\{\text{Al}^{3+}\}_{\text{PM}}$ を減少させることにより根伸長阻害を軽減した。一方、 H^+ による根伸長阻害について、 $\{\text{Ion}\}_{\text{PM}}$ を用いた根伸長のシミュレーションより、 Ca^{2+} によるPMでの H^+ との静電的置換により生じる $\{\text{H}^+\}_{\text{PM}}$ の減少以外の軽減効果が予測された。 STOP1 変異株では、この効果が他の系統よりも低下しており、細胞壁の Ca^{2+} による安定化機構の欠損が原因の一つであることを確認した。また、バイオマーカーとなる Al 応答遺伝子の発現が $\{\text{Al}^{3+}\}_{\text{PM}}$ と関連していることを明らかにした。 AtALMT1 及び ALS3 発現は、 Al 感受性変異株の根伸長阻害の生じる $\{\text{Al}^{3+}\}_{\text{PM}}$ より低いレベルで誘導が認められた。これら耐性遺伝子発現が、その機能により根伸長阻害を生じない Al^{3+} 毒性レベル以下で応答し、毒性を回避するように制御されていることが示唆される。SGCSプログラムに基づく解析より、PMでの負電荷密度の増加が、 Al^{3+} 感受性形質に関連すると予想される。phosphatidatephosphohydrolase(PAH)活性を欠損した pah1pah2 変異株は、リン欠乏条件下においてPMの主な負電荷リガンドであるリン脂質の糖脂質への変換が起こらず、野生株と比較してPMの負電荷密度が高く維持される。 pah1pah2 は、リン欠乏条件での Al^{3+} ストレスにより、根部での Al^{3+} 集積が増加し、野生株と比較して有意に根の伸長が阻害されており、 Al^{3+} 感受性であることが示された。

これらのことから、根伸長応答等の生理的な応答だけでなく、遺伝子発現解析で示されたように細胞内での分子レベルでの応答をPMにおけるイオン種推定を用いて説明することは、 Al^{3+} 、 H^+ 毒性及び Ca^{2+} 軽減機構の検証につながると期待できる。(小林安文・小山博之)

5. アルミニウムがシロイヌナズナ根端成長に及ぼす影響の数理モデル解析

1) はじめに

植物の器官成長の主要な部分を担う先端成長は、最先端部の分裂域における活発な細胞増殖、そしてそれに続くいわゆる伸長域における細胞体積の急激な増大を特徴とする。栄養分の変化を含めた環境条件による器官成長の変化は、この2つの側面の差として捉えることができるが、これらは独立ではなく互いに関係し合っていると考えられる。

私達は、先端成長のモデルとしてシロイヌナズナ根端を選び、その皮層細胞列を解析対象として、この複合的な関係を数理モデルを用いて定量的に明らかにすることを目指している。

今回はこの手法を用いて、アルミニウムが根端成長に及ぼす影響についての定量的解析を行った。アルミニウムは酸性土壌中で植物の根端成長を著しく阻害し、農業上の大きな問題となっている(Ma et al., 2001)。しかし、アルミニウムが根端のどの位置で、細胞増殖・体積増大のどちらの面にどの程度の影響を与えることで成長阻害を引き起こしているかは明らかになっていない。

2) 細胞動力学的解析の結果

数理モデル解析のデータを得るため、アルミニウムを加

えた培地上で育成したシロイヌナズナ根端について、細胞動力学的手法による成長解析を行った。これは器官成長を一種の「細胞の流れ」としてとらえる解析手法で、具体的には、最初に根端の各部における体積増大速度と細胞体積という2つのキーパラメータを測定する。次に、この2つから細胞増殖率、細胞数、局所的体積増大率 (REGR)、局所的細胞増殖率 (LCPR) といった各パラメータを算出する。そして、測定および算出したこれらのパラメータを静止中心からの距離を横軸としてプロットすることで、各植物体の根端成長における各パラメータの空間パターンが得られる。

この細胞動力学的手法を用いてアルミニウム添加条件下の植物体の根端成長を解析し、通常条件下での解析結果と比較することで、アルミニウムが根端成長の空間パターンに与える影響を明らかにすることができる。

根端の成長阻害が生じる濃度のアルミニウム (塩化アルミニウム 1.2 mM) を含む酸性 (pH=5.0) 培地上で育成したシロイヌナズナの根端を解析した結果、アルミニウムを含まない培地 (0 mM) 上の根端と比べて細胞体積が根端全体で低下していた。一方で、体積増大速度にはほとんど違いが認められなかった。また、0 mM に比べて 1.2 mM では REGR におけるピークの位置が根端側にシフトしており、LCPR については0となる位置にはほとんど違いはなかったが、0になるまでの大きさは1.2 mM が上回っていた。このことは1.2 mM において細胞体積の増加が早まっていること、そして分裂域の広さには影響がないが、分裂活性は若干高まっていることを示している。

3) 数理モデル解析

次に、こうして得られたアルミニウム添加条件下での根端成長の各パラメータのデータを、独自の数理モデル (Iwamoto *et al.*, 2006 を改変) に適用することで細胞増殖と体積増大との複合的関係の定量化を行った。この数理モデルは下記の3つの条件をもとに構築されている。

- (1) 植物器官の成長活動量はその器官の総ゲノム量に比例する。
- (2) 器官成長の総量を規定する成長活動量は、ゲノム複製 (細胞増殖と核内倍加を合わせたもの)、体積増大、器官維持の総和となる。
- (3) 器官維持に必要な成長活動量は器官の総体積に比例する。

この数理モデル解析により各環境条件下における細胞増殖 (および核内倍加)、体積増大、器官維持という成長各側面のコスト係数 (= 効率) を算出することができる。このコスト係数を通常条件下のものと比較することにより、細胞増殖と体積増大の関係が環境条件によりどのように変化したかを明瞭に特徴づけることができる。

数理モデル解析の結果、アルミニウム 1.2 mM の条件下では 0 mM に比べてゲノム複製コストは少し低下するが、体積増大コストは大幅に上昇することが分かった。また、器官維持コストも大きく上昇していた。

これらのことから、この濃度のアルミニウムは体積増大と器官維持の効率を低下させることで、根端成長を阻害していることが明らかとなった。一方で、ゲノム増大コストは低下していたことから、細胞増殖の効率については上昇していることが分かった。先行研究では、アルミニウムは DNA を切断することで細胞分裂の効率を低下させることが示唆されている。今回の数理モデル解析の結果は、高濃度ではないアルミニウムは DNA 切断は引き起こさず、細胞体積の増加を抑制することで根端成長を阻害することを示唆している。

4) 今後の展望

今後は、数理モデル解析によって明らかとなったアルミニウムによる根端成長への影響を、理論的に相補すると考えられる変異体の選抜または遺伝子組み換え体の作出を行うことで、新たなアルミニウム耐性植物を確立することを目指したい。

(岩元明敏)

6. イネにおけるケイ素吸収・輸送モデルによる植物体構造とその意義の解明

植物が土壌から吸収するミネラル群のうち、ケイ素は病害虫からの防御や倒伏率の低下などにおいて重要な役割を果たしており、いかにケイ素を吸収させることができるかは、植物栄養の観点において非常に重要な要素である。特に、ケイ素集積植物であるイネの安定多収には、ケイ素は欠かせない栄養素であり、ケイ素が不足した場合には、コメの収量は大きく減少する。

これまでの研究で、イネでは、Lsi1 (OsLsi1) と Lsi6 (OsLsi6) という受動輸送のトランスポーターと Lsi2 (OsLsi2) という能動輸送のトランスポーターが細胞膜に発現していることが分かっている (Ma *et al.* 2006, 2007; Yamaji and Ma, 2014)。これらのトランスポーターは特徴的な発現をしており、根においては、Lsi1 と Lsi2 はカスバリー線の細胞でしか発現しておらず、また、Lsi1 は背軸方向に、Lsi2 は向軸方向に極性を持って発現していることが分かっている。一方、節では、Lsi2 とは別に Lsi6 という受動輸送のトランスポーターなど他の種類のトランスポーターが維管束間に発現しており、それぞれやはり特異的な位置に発現している。

なぜイネでは、トランスポーターがこのような特徴的な配置をしているのであろうか？ また、それがどのようにイネにおけるケイ素の高集積性に関係しているのであろうか？ これらの問題を検証することは、植物栄養素のトランスポーターの機能をより詳しく理解することになる上に、今後の品種改良などにおいても役に立つ可能性がある。筆者らは根、及び、節において、トランスポーターの配置とケイ素の輸送量の関係を記述する数理モデルを作成し、シミュレーション実験により解析を行うことを試みた。

植物内における栄養素のトランスポーターの配置とその栄養素の動態の関係を記述する数理モデルはまだほとんどない。しかし、植物ホルモンであるオーキシンに関しては、

そのトランスポーターの根における配置とオーキシンの動態の関係が2次元の拡散方程式を用いてモデル化されている (Grieneisen *et al.*, 2007). 著者らは、オーキシンのモデルを応用し、ケイ素のトランスポーターの配置とケイ素の動態の関係を記述するモデルを作成した。モデルでは、各細胞をシンプラスト領域とアポプラスト領域に分け、各領域はそれぞれの拡散係数に従い拡散させる。受動輸送のトランスポーターがある細胞膜では、膜内外のケイ素の濃度差に従いケイ素が移動し、能動輸送のトランスポーターがある細胞膜では、細胞内のケイ素濃度に従ってケイ素が移動するようにした。上記のような性質をもつ細胞モデルを様々なパターンで配置し、2次元の拡散方程式を数値計算によって解くモデルを作成した。

ただ、このモデル化における最大の課題は、モデルにおいて、トランスポーターの輸送活性をどのようにパラメータ設定すれば良いのかが分からないということである。植物体内において、それぞれのトランスポーターが、単位時間あたりにどの程度ケイ素を輸送し、また、細胞膜の単位面積あたりにどの程度の量が発現しているのかについてのデータはないからである。この問題を解決するために用いた方法が、統計的なパラメータの逆推定法である。著者らは、トランスポーターの輸送活性に関係するパラメータの乱数を大量に発生させた上でモデルを駆動し、導管におけるケイ素濃度のデータをよく再現することができるパラメータ値を取捨選択する (モンテカルロ法) という手法で、トランスポーターの輸送活性に関するパラメータの値の確率分布を推定した。このような手順で作成されたモデルは、トランスポーターの変異体のケイ素濃度も比較的良く予測することができるモデルとなり、現実的なシミュレーション実験をできるようになった。

著者らが特に注目したのは、カスパリー線の配置とトランスポーターの配置の関係である。具体的には、このモデルを利用して、まず、イネ特有の2重のカスパリー線がない場合にケイ素の輸送はどのように変化するかを検証した。その結果、カスパリー線がない場合、ケイ素の輸送量が大きく減少することが明らかになった。トランスポーターをカスパリー線以外のところで発現させた場合も大きく輸送量が減少した。これらのことから、カスパリー線とトランスポーターがセットになっていることが非常に重要であることが示唆された。

次に、様々なトランスポーター配置でモデルを計算し、どのような配置が最も効率よくケイ素を輸送することができるのかを解析した。その結果、カスパリー線を挟んで、向軸側に Lsi2 という能動輸送トランスポーターを背軸側に受動輸送トランスポーターを配置することが非常に効率的な輸送を実現していることが明らかになった。つまり、

実際のイネのトランスポーターの配置である。同様な結果が節においても得られ、やはり、実際のイネのトランスポーターの配置が効率的なケイ素の輸送を実現していることが分かった。これらの結果は、イネ以外の植物において、より効率的な栄養素輸送を実現する品種を開発するために、非常に重要な情報となり得る。

数理モデルを使うことの利点の一つは、実際には不可能な実験 (今回の場合は、トランスポーターの配置を様々なに変更するという実験) を検証することができるという点であろう。もちろんシミュレーション実験の値が現実の実験値をある程度反映しているという担保は必要である。したがって、今回の研究のように、数理モデルに実際の実験値の情報を融合させる手法を組み合わせることが重要になる。今後は、他の栄養素についても同様な手法を用いて、その機能を解析していきたい。

(櫻井 玄)

文 献

- Chen, Z., Fujii, Y., Yamaji, N., Masuda, S., Takemoto, Y., Kamiya, T., Yusuyin, Y., Iwasaki, K., Kato, S., Maeshima, M., Ma, J. F., and Ueno, D. 2013. Mn tolerance in rice is mediated by MTP8.1, a member of the cation diffusion facilitator family. *J. Exp. Bot.*, **64**, 4375-4387.
- Grieneisen, V. A., Xu, J., Marée, A. F. M., Hogeweg, P., and Scheres, B. 2007. Auxin transport is sufficient to generate a maximum and gradient guiding root growth. *Nature*, **449**, 1008-1013.
- Iwamoto, A., Satoh, D., Furutani, M., Maruyama, S., Ohba, H., and Sugiyama, M. 2006. Insight into the basis of root growth in *Arabidopsis thaliana* provided by a simple mathematical model. *J. Plant Res.*, **119**, 85-93.
- Ma, J. F., Ryan, P. R., and Delhaize, E. 2001. Aluminium tolerance in plants and the complexing role of organic acids. *Trend. Plant Sci.*, **6**, 273-278.
- Ma, J. F., Tamai, K., Yamaji, N., Mitani, N., Konishi, S., Katsuhara, M., Ishiguro, M., Murata, Y., and Yano, M. 2006. A silicon transporter in rice. *Nature*, **440**, 688-691.
- Ma, J. F., Yamaji, N., Mitani, N., Tamai, K., Konishi, S., Fujiwara, T., Katsuhara, M., and Yano, M. 2007. An efflux transporter of silicon in rice. *Nature*, **448**, 209-213.
- Sasaki, A., Yamaji, N., Xia, J. X., and Ma, J. F. 2011. OsYSL6 is involved in the detoxification of excess manganese in rice. *Plant Physiol.*, **157**, 1832-1840.
- Sasaki, A., Yamaji, N., Yokosho, K., and Ma, J. F. 2012. Nramp5 is a major transporter responsible for manganese and cadmium uptake in rice. *Plant Cell*, **24**, 2155-2167.
- Yamaji, N., Sasaki, A., Xia, J. X., Yokosho, K., and Ma, J. F. 2013. A node-based switch for preferential distribution of manganese in rice. *Nature Commun.*, DOI: 10.1038/ncomms3442.
- Yamaji, N., and Ma, J. F. 2014. The node, a hub for nutrient distribution in gramineous plants. *Trends in Plant Sci.*, **19**, 556-563.