

[植物と情報処理] &lt;カテゴリ① 植物の情報処理機能&gt;

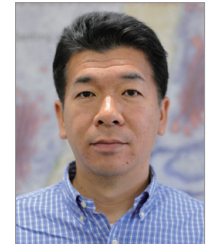
# 1.4 植物の窒素吸収を制御する 長距離情報伝達



—葉と根のコミュニケーションによる需要と供給の調節機構—

大久保祐里 松林嘉克

名古屋大学 大学院理学研究科



## 植物の全身的な窒素要求シグナル伝達

私たちの体を構成するタンパク質には必ず窒素が含まれている。ではその窒素はどこからやってくるのだろうか。空気中の窒素 ( $N_2$ ) は土壌などに存在する窒素固定菌や硝酸菌のはたらきによって主に硝酸 ( $NO_3^-$ ) に変換される。植物は硝酸を根から吸収し、アミノ酸を合成してタンパク質をつくりだす。そして、私たちは植物が合成したアミノ酸やタンパク質を摂取する。つまり、私たちの体に含まれる窒素は植物が根から吸収した硝酸に由来する。もちろん、植物にとっても窒素は重要な栄養素である。窒素の欠乏は農作物の収量や品質に大きな影響を与える一方で、過剰に吸収すると病気や害虫への抵抗性が低下する。また、雨水による流出や他の植物との奪い合いによって、土壌中の硝酸栄養の分布は不均一になることが多い。

そこで植物は根における硝酸吸収量を適切に維持するため、土壌中の窒素量（供給）と生育に必要なとす量（需要）を常にモニタリングし、その情報を根から葉、葉から根へと離れた部位に伝える仕組みを進化させた。神経を持たない植物が獲得したこの仕組みは、“全身的窒素要求シグナリング”と呼ばれている。この仕組みは1970年代に最初に報告され、多くの植物窒素栄養分野の研究者たちの興味を集めてきたが、その分子メカニズムは長年にわたって未解明の

ままだった。このような背景の中、筆者らのグループは、このシグナル伝達にかかわる主要なシグナル分子群を相次いで同定し、ここ数年でメカニズムの理解が大きく進むことになった。

## 根の窒素欠乏を伝える CEP-CEP 受容体-CEPD

土壌中に存在する硝酸の分布は不均一であるため、周囲に硝酸が十分に存在する根とそうでない根に分かれてしまう。そこで植物は、硝酸が十分に存在する根での吸収効率を上げ、不足した分を補うことで個体全体として窒素量を維持している。このとき、植物体内では何が起きているのだろうか。土壌の窒素欠乏を感知した根では CEP というシグナル分子が作られる。CEP は 15 アミノ酸からなるペプチド（小さなタンパク質）で、道管（根が吸い取った水分や養分を葉へ送る管）を通過して地上部へと長距離輸送される。葉の裏側には水蒸気を逃がす気孔が多いため、葉の道管から裏側方向に滲み出た CEP は、蒸散で濃縮されながら道管のすぐ下（葉の裏側方向）にある師管（葉で作られた栄養分を他組織に送る管）に到達する。葉の師管には CEP 受容体が存在しており、CEP が受容体に認識されると、師管内に二次シグナル CEPD が産生される。CEPD は約 100 アミノ酸からなるペプチ

## 特集

## Special Feature

ドであり、師管を通して根へと移行する。根の組織内に拡散した CEPD は、硝酸輸送体 NRT2.1 の量を増やすことで、根の硝酸吸収量を増加させる。

ここで注目すべきは、CEPD 自体は周囲の窒素栄養の有無にかかわらずどの根にも等しく移行するが、硝酸輸送体の量が増えるのは周囲に硝酸が十分に存在する根のみという点である。このことは「片側窒素欠乏処理」という手法を用いて調べられた。この手法は1つの植物から出る根を2つに分け（スプリットルート栽培）、一方は窒素を十分に含む培地へ、もう一方は窒素を含まない培地に置くことで自然界の土壤における不均一な窒素環境を再現するシステムである（図-1）。植物は、無駄なエネルギーを消費しないように、周囲に硝酸がない根では硝酸輸送体の量を増やさない。つまり、根は土壤中に窒素栄養が十分存在するか否かと、地上部から CEPD が送られてきたかどうかを複合的に判断し、硝酸輸送体の量を調節しているようである（図-2）。なお、土壤中の硝酸の有無を根がどのように感知しているかについては、残念ながらまだ分かっていない。

## 葉の窒素要求を伝える CEPDL2

CEP-CEP 受容体-CEPD システムは、土壤中の不均一な窒素分布に応じてそれぞれの根における吸収量



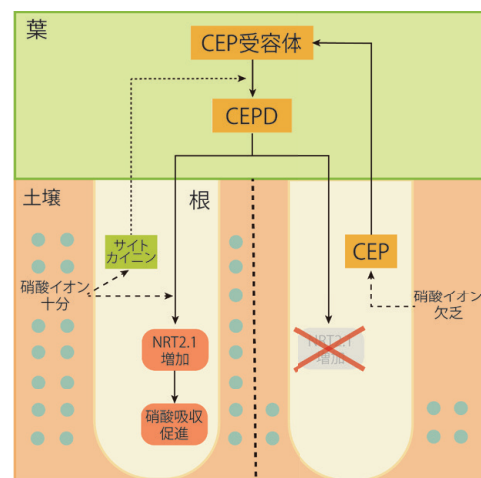
■ 図-1 片側窒素欠乏処理  
根を2つに分け、一方は窒素十分な培地（左側）、もう一方は窒素欠乏培地（右側）に置く。

を適切に調節するシステムである。一方、植物側でも成長段階に応じて窒素要求量変動していく。つまり、地上部（葉）が成長する時期には窒素要求量が増加するため、より多くの窒素栄養を根から吸収する必要がある。実は、モデル植物のシロイヌナズナには CEPD とよく似たペプチド (CEPD-like) が 21 個あるが、その中の1つが地上部の窒素要求量を根に伝えて硝酸吸収を促進することが明らかになった。

葉が大きく成長する時期に、葉の師管では CEPD-like2 (CEPDL2) が産生される。CEPDL2 は CEPD と同様に葉の師管で特異的に作られ、師管を通して根へ輸送された後、硝酸輸送体の量を増やす。しかし、CEPDL2 は CEPD と大きく異なり、根の窒素欠乏にはまったく反応しない。すなわち、CEP-CEP 受容体-CEPD システムは根の窒素欠乏に応じて硝酸吸収量を制御し、CEPDL2 は地上部の窒素要求量に応じて吸収量を制御するシグナル分子であることが明らかになった。

## サイトカニンとの関係

植物ホルモンのサイトカニンは、土壤中に窒素栄養が十分存在するという情報を地上部へ伝達するシ



■ 図-2 CEPD の作用機構  
周囲に硝酸がない根（右）で CEP が産生され、葉の CEP 受容体に認識される。その下流で CEPD が産生されすべての根へ移行する。CEPD は周囲に硝酸が十分に存在する根（左）だけで硝酸輸送体 NRT2.1 を増加させ、硝酸吸収を促進する。



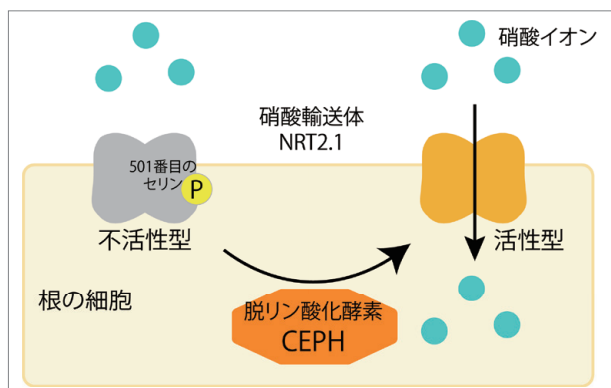
## 特集

## Special Feature

グナル分子である。そして、CEPD/CEPDL2 システムとサイトカイニンが協調して機能していることが分かってきた。植物の根は、土壤中の窒素栄養に応答してサイトカイニンを合成し、道管を通じて地上部へと輸送する。この輸送ができない変異体植物では、窒素欠乏状態でも CEPD や CEPDL2 の産生が抑制される。土壤に窒素栄養が存在するという情報は、サイトカイニンを介して地上部へと伝達され、その情報を踏まえて窒素要求シグナル CEPD/CEPDL2 の産生量を決定していると考えられる。たとえ窒素欠乏状態であっても、土壤中のどこにも窒素栄養がなければ吸収することはできないため、無駄に CEPD/CEPDL2 を合成しないようサイトカイニンで調整していると仮定すれば、合理的なシステムといえる。

## 硝酸輸送体を活性化する脱リン酸化酵素 CEPH

これまでに分かっている CEPD/CEPDL2 システムの主な役割は、根において硝酸輸送体の量を増加させることである。しかし、これは植物がまだ軽度の窒素欠乏状態にあり、それ自体がタンパク質である硝酸輸送体を新規に合成するために必要なアミノ酸が残っているからこそ可能な制御である。では、重度の窒素欠乏に陥った植物ではアミノ酸のストックが枯渇するが、そのときは一体どのようにして硝酸吸収を促進するのだろうか。



■図-3 CEPHの作用機構  
根において CEPH は硝酸輸送体 NRT2.1 を活性化型に切り替え、硝酸吸収を促進する。

筆者らの最新の研究によって、重度の窒素欠乏時に CEPD/CEPDL2 システムは、硝酸輸送体よりも脱リン酸化酵素 CEPH の産生を優先することが分かってきた。硝酸輸送体 NRT2.1 は、リン酸化という化学修飾によって活性が低下するが、CEPH はリン酸化された NRT2.1 を元の状態に戻す。つまり、CEPH は NRT2.1 の活性低下を抑える働きを持つ(図-3)。植物は重度の窒素欠乏になってから硝酸輸送体を大量に新規合成することはできないため、窒素があるうちに余分に硝酸輸送体を不活性型で準備しておき、重度の窒素欠乏時には触媒量で済む CEPH を合成して予備の硝酸輸送体を活性化する方針に切り替えているのである。このように、植物は窒素環境に応じて硝酸吸収量の制御方法を切り替えることで、個体全体での窒素恒常性を維持していることが明らかとなった。

## 今後の展望

植物は、成長に必須となる窒素栄養を適切に吸収するために、根と葉のあいだで窒素情報をやりとりし、根における硝酸吸収量を制御している。本稿で紹介した CEPD/CEPDL2 および CEPH は、多くの植物種に普遍的なシステムである。これらのシステムを強化した作物を作出できれば、肥料の使用量を抑えた効率の良い栽培ができるかもしれない。一方で未解明の点も多く残っている。たとえば、植物は土壤の窒素欠乏をどのように感知して CEP の産生に繋げているのだろうか。葉の窒素要求から CEPDL2 産生に繋がる情報伝達系路も未解明である。これらの謎の解明が次なる課題である。

(2021年8月31日受付)

■大久保祐里 ookubo.yuuri@f.mbox.nagoya-u.ac.jp

名古屋大学理学研究科生命理学専攻 博士後期課程。2020年より、日本学術振興会特別研究員(DC1)。

■松林嘉克 matsu@bio.nagoya-u.ac.jp

名古屋大学理学研究科生命理学専攻 教授。名古屋大学生命農学研究科 助手、准教授、および自然科学研究機構 基礎生物学研究所 教授を経て、2014年より現職。