

葉と根を行き交うペプチドシグナルによる窒素吸収の調節機構

名古屋大学大学院
理学研究科
大久保 祐里

はじめに

私たちの体を構成するタンパク質やDNA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。空気中の窒素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イオンに変換される。植物は硝酸イオンを根から吸収し、アミノ酸を合成してタンパク質をつくりだす。私たち動物は植物が合成したアミノ酸やタンパク質を摂取することから、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イオンに由来すると言える。

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、窒素を過剰に吸収すると病気や虫への抵抗性が低下する。また、硝酸イオンは土壌に吸着しにくいいため雨水によって容易に流出してしまい、土壌中の硝酸栄養の分布は不均一になることが多い。そこで植物は土壌に存在する窒素量（供給）と生育に必要とする窒素量（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まで伝えることで、根における硝酸イオン吸収量を適切に維持している。神経を持たない植物が獲得したこのしくみは、“全体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（Drewら1975）、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渡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関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。

1. 根の窒素欠乏を伝える CEP-CEP 受容体-CEPD システム

土壌中に存在する硝酸イオンの分布は不均一であるため、周囲に硝酸イオン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、硝酸イオン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ペプチドホルモンの CEP (C-terminally encoded peptide) が作られる (Ohyamaら2008)。CEPは15アミノ酸からなる小さいペプチドで、道管（根から吸い取った水分・養分を葉へ送る管）を通して地上部まで長距離輸送される。葉では気孔は裏側に多いので、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（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 (Tabataら2014)、CEP が受容体に認識されると、師管内に二次シグナル CEPD (CEP

Downstream) が産生される。CEPD は約 100 アミノ酸からなる小さなタンパク質であり、師管を通過して根へと長距離移行し、師管より外側の細胞層へと拡散したのち細胞核へと蓄積する。その後 CEPD は、土壌中の硝酸栄養を細胞内へと吸収する硝酸輸送体 NRT2.1 の発現量を上昇させ、根における硝酸イオン吸収量を増加させている (Ohkuboら2017)。ここでひとつ注目しておきたいのは、CEPD 自体は周囲の窒素栄養の有無に関わらずどの根にも等しく移行するが、硝酸イオン輸送体の発現量が増えるのは周囲に硝酸イオンが十分に存在する根のみということである (図-1)。無駄なエネルギーを消費しないように、周囲に硝酸イオンがない根では硝酸イオン輸送体の量は増えないようになっている。つまり、根は土壌中に窒素栄養が十分存在するというローカルな情報と、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、硝酸イオン輸

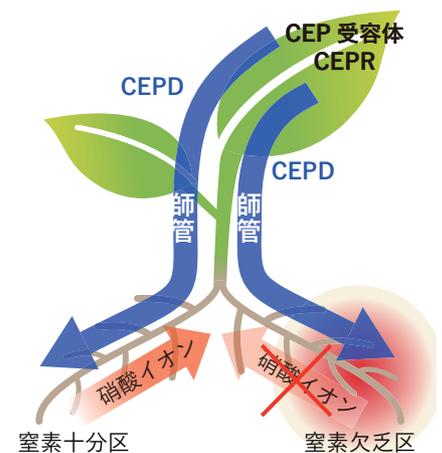


図-1 CEPD の作用機構

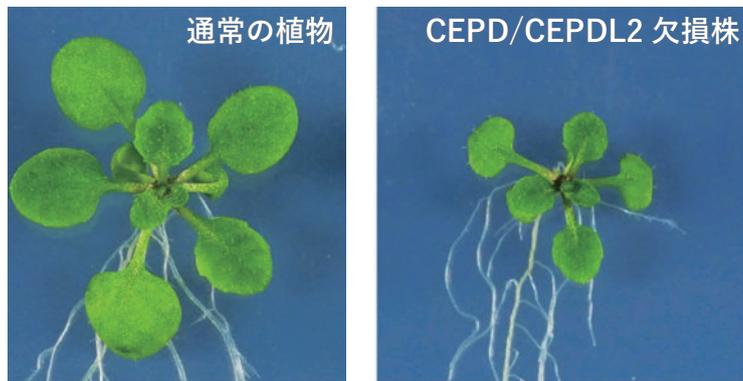


図-2 CEPD/CEPDL2 欠損株の地上部写真

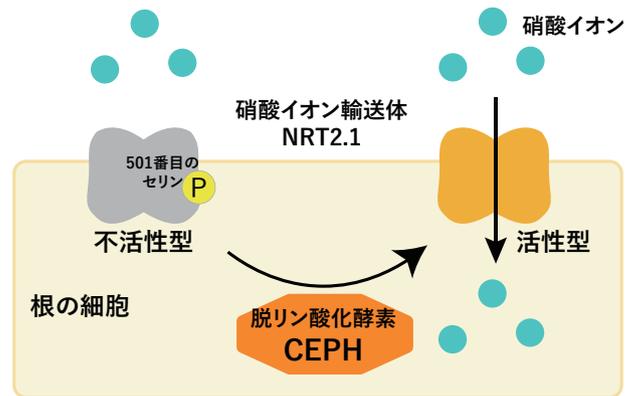


図-3 CEPH の作用機構

送体の量を調節しているようである。土壌中の硝酸イオンを感知するしくみについては、近年 NLP7 転写因子が硝酸センサーとして報告されたが(Liuら 2022), CEPD シグナルとの関係は分かっていない。

2. 葉の窒素要求を伝える CEPDL2 システム

上記の CEP-CEP 受容体-CEPD システムは、土壌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を適切に調節するシステムである。さらに植物は自身の窒素需要に応じて吸収を調整するシステムも持っている。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、根からより多くの窒素栄養を吸収する必要があるためだ。実は、モデル植物のシロイヌナズナには CEPD とよく似たポリペプチドが 21 個あるが、その中のひとつが地上部の窒素要求量を根に伝えて硝酸イオン吸収を促進することが明らかになった。

植物が葉を増やして大きく成長しようとする時期に、葉の師管では CEPD-like2 (CEPDL2) と呼ばれるポリペプチドが産生される (Otaら 2020)。CEPDL2 は CEPD と同様に葉の師管で特異的に作られ、師管を通過して根へ長距離輸送され、根で硝酸

イオン輸送体の発現を誘導する。しかし、CEPD と大きく異なるのは、根の窒素欠乏にはまったく反応しないという点である。植物の地上部と根を切り離し、地上部だけを窒素欠乏状態にする実験を実施したところ、葉における CEPD の生産量は変化しなかったのに対して、CEPDL2 の生産量は大きく増加した。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イオン吸収量を制御し、CEPDL2 は地上部の窒素要求量に応じて吸収量を制御する経路であることが明らかになった。CEPD および CEPDL2 を欠損した植物は著しい生育不良を示すことから、植物の生存に必須のシステムであることがわかる (図-2)。

3. 硝酸イオン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、根において硝酸イオン輸送体の発現を誘導することである。しかし、これは植物がまだ軽度の窒素欠乏状態であり、硝酸イオン輸送体を新規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。重度の窒素欠乏に陥った植物ではこのアミノ酸のストックが枯渇するが、このとき一体ど

のように硝酸イオン吸収を促進するのだろうか。

筆者らの最近の研究によって、重度の窒素欠乏時には、CEPD/CEPDL2 システムが硝酸イオン輸送体よりも脱リン酸化酵素 CEPH (CEPD-induced phosphatase) の産生を優先することが分かってきた (Ohkuboら 2021)。酵素 CEPH は窒素欠乏時に根で産生され、主要な硝酸イオン輸送体 NRT2.1 (この輸送体だけで根の硝酸イオン吸収の 70%以上を担う) の 501 番目のセリンを直接脱リン酸化している。実はこの 501 番目のセリンがリン酸化されると NRT2.1 は不活性型となり、硝酸イオン吸収活性が大幅に低下するのだが (Jacquotら 2020), CEPH は NRT2.1 を活性型へと切り替える働きを持つ (図-3)。実際に、CEPH を欠損した植物では根の硝酸イオン吸収活性が低下し、反対に CEPH を多く作る植物では吸収活性が増加する結果を得ている。植物は重度の窒素欠乏になってから硝酸イオン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イオン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イオン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イオン吸

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。

さいごに

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、根における硝酸イオン吸収量を制御している。筆者らのグループが発見した CEPD/CEPDL2 および CEPH は、単子葉類・双子葉類問わず多くの植物種が持つ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て効率よく栽培できるようになるかもしれない。一方でまだ解明できていない謎も多く残っている。例えば、土壌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

るシグナル伝達も同様である。また、CEPD/CEPDL2 が硝酸イオン輸送体や CEPH の発現を誘導するしくみも分かっていない。これらの謎の解明が次なる課題である。

引用文献

- Drew, M.C. & Saker, L.R. 1975. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley: II. Localized, compensatory increases in lateral root growth and rates of nitrate uptake when nitrate supply is restricted to only part of the root system. *J. Exp. Bot.* 26, 79-90.
- Ohyama, K., Ogawa, M. & Matsubayashi, Y. 2008. Identification of a biologically active, small, secreted peptide in *Arabidopsis* by *in silico* gene screening, followed by LC-MS-based structure analysis. *Plant J.* 55, 152-160.
- Tabata, R. *et al.* 2014. Perception of root-derived peptides by shoot LRR-RKs mediates systemic N-demand signaling. *Science* 346, 343-346.
- Ohkubo, Y., Tanaka, M., Tabata, R.,

Ogawa-Ohnishi, M. & Matsubayashi, Y. 2017. Shoot-to-root mobile polypeptides involved in systemic regulation of nitrogen acquisition. *Nat. Plants* 3, 1-6.

Liu, K.H. *et al.* 2022. NIN-like protein 7 transcription factor is a plant nitrate sensor. *Science* 377, 1419-1425.

Ota, R., Ohkubo, Y., Yamashita, Y., Ogawa-Ohnishi, M. & Matsubayashi, Y. 2020. Shoot-to-root mobile CEPD-like 2 integrates shoot nitrogen status to systemically regulate nitrate uptake in *Arabidopsis*. *Nat. Commun.* 11, 641-641.

Ohkubo, Y., Kuwata, K. & Matsubayashi, Y. 2021. A type 2C protein phosphatase activates high-affinity nitrate uptake by dephosphorylating NRT2.1. *Nat. Plants* 7, 310-316.

Jacquot, A. *et al.* 2020. NRT2.1 C-terminus phosphorylation prevents root high affinity nitrate uptake activity in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol.* 228, 1038-1054.