

## 植物の栄養感知機構の解明と栄養応答統御

Mechanisms of Nutrient Sensing and  
Coordination of Responses in Plants

課題番号：19H05637

藤原 徹 (FUJIWARA Toru)

東京大学・大学院農学生命科学研究科・教授



## 研究の概要（4行以内）

植物は土壌の無機栄養条件を感知し巧みに代謝や成長を制御する。栄養の感知は細胞内、細胞膜、細胞壁でそれぞれ起こっていると考えられ、本研究ではそれぞれの細胞内画分での栄養感知機構を明らかにすると共に、感知された栄養条件の情報の統合について調査し植物の低栄養への適応機構の一端を解明する。得られた知見は低肥料での農業に貢献する可能性がある。

研究分野：植物栄養学

キーワード：リボソーム、細胞膜、細胞壁、無機栄養、統合解析

## 1. 研究開始当初の背景

施肥は歴史的に食料増産に貢献し、現代農業においても不可欠であるが、環境汚染や資源枯渇が問題である。植物は進化により不良栄養環境に対する高い適応能を獲得しているが、栄養条件に応じた反応が起こるためには、植物が栄養濃度を感知することが不可欠であり、栄養濃度の感知に基づき栄養輸送、代謝制御、成長制御が協調して起こり、個体全体としての適応反応を示す。これまでの研究から栄養の感知は細胞内（細胞質）、細胞膜、細胞壁で起こりうるということが明らかになってきておりその仕組みや相互関係の解明が待たれていた。

## 2. 研究の目的

本研究では植物の無機栄養の植物細胞の細胞内（細胞質）、細胞膜、細胞壁での栄養感知機構の解明と感知後に起こる様々な下流の栄養適応現象を統合的に理解することを目的としている。

## 3. 研究の方法

栄養の感知と応答は栄養濃度を感知する生体物質の化学変化とそれに伴って起こる連鎖反応によって起こる。細胞質における栄養感知は翻訳過程で起こることをホウ酸輸送体をコードする *NIP5;1* で見出しており本研究では翻訳を担うリボソームの構造解析や栄養との相互作用で影響を受ける翻訳段階の解明等を進める。また、感知に伴って起こる現象の解析としては、**ribosome profiling** を利用した翻訳制御の網羅解析や成長に及ぼす影響を検討する。

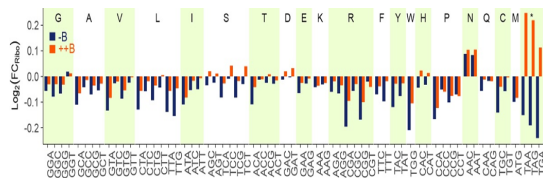
栄養感知の場としては細胞質以外にも細

胞膜や細胞壁が考えられ、輸送体タンパク質の変異の影響や細胞壁多糖と栄養との相互作用、相互作用がもたらす、組織内の栄養分布、輸送体などの遺伝子発現や生育に及ぼす影響などを網羅的に解析し、栄養感知の場の違いによる反応の違いや成長に及ぼす影響を明らかにする。

## 4. これまでの成果

細胞内感知については、低ホウ素、高ホウ素条件で収集したリボソームの **Cryo-EM** による構造解析を理化学研究所との共同研究で行い、3 Å レベルの構造が得られ、ホウ酸存在下での構造や生化学実験の結果、ホウ酸が **eRF1** の A 部位の結合の安定化を導くこと、すなわち、翻訳終結反応をホウ酸という低分子が制御していることを示唆した。

また、*NIP5;1* mRNA のホウ素依存的な分解に異常を示す変異株の原因遺伝子として **CID7** を同定し *NIP5;1* の mRNA の切断に関与することを示した。また、パン酵母に **AUG-stop** 配列を導入したところ、ホウ酸制御が有意に認められ、制御の共通性が示唆された (Tsednee et al *Yeast* 2020)。ホウ素条件を変化させて栽培した植物を用いて **ribosome profiling** を行い翻訳制御の網羅解析を行ったところ、63 遺伝子について **AUG-stop** でのホウ素濃度に応答したリボソーム結合上昇が見られた。さらにホウ素処理により、終止コドン上に存在するリボソームの割合が増加することが明らかになった（次ページ右上の図、コドン毎の低ホウ素条件-B 及び高ホウ素条件：++B でのリボソーム存在割合を相対値で示したもの。上段には一文字表記でそれぞ



これらのコドンがコードするアミノ酸を示している。右端の3つの終止コドンでリボソームの存在比がホウ素過剰条件で高まっている。これは、ホウ酸が終止コドン上のリボソームの挙動に普遍的に影響を与えるという、これまで生物界で知られていないホウ酸の効果を見出したものである (Sotta et al *Plant J* 2021)。

また、細胞内感知としては、マグネシウム欠乏に対する適応にスプライシングが重要であることを示した (Feng et al *Plant Phys* 2020)。

細胞膜に存在するホウ酸輸送体 BOR1 の変異型タンパク質の酵母を用いた輸送活性・植物におけるユビキチン化や分解の相関関係を解析したところ、輸送活性・ユビキチン化・分解の程度に明確な相関が見出されるなどし、BOR1 が細胞内外のホウ酸濃度を感知し、その輸送サイクルにおけるコンフォメーション変化を通して感知し自身のユビキチン化と分解を制御する可能性を発表した (Yoshinari et al. *Plant Cell* 2021)。

細胞壁感知としては、ホウ素栄養条件に応じた生育異常を示す変異株の原因遺伝子 *TMN1* の解析を通じ、ペクチン RG-II 量が成長を制御することを支持する結果を得た (Hiroguchi et al. *J Exp Bot* 2021)。また、カルシウムについても、カルシウム欠乏条件で生育異常を示す変異株の原因遺伝子としてカロース合成酵素を見出し、カロース合成によってカルシウム欠乏条件で引き起こされる細胞死が抑制されていることを見出した (Shikanai et al *Plant Phys* 2020)。

さらにこれらの知見を統合する研究に着手している。低ホウ素及び高ホウ素条件での翻訳制御の網羅解析 (Sotta et al. *Plant J* 2021) で見出されたあるメチル基転移酵素遺伝子について、シロイヌナズナの変異株を取得し、成長を解析したところ、低濃度ホウ酸条件での成長が抑制されていることを見出された。メチル基転移酵素遺伝子は細胞壁に影響を与えている可能性も考えられ、細胞内感知の下流にある遺伝子が細胞壁感知に影響する可能性について今後研究を進めていく予定である。

## 5. 今後の計画

これまでの異なる画分での感知機構やその下流現象の解析を進めると共に、感知された情報の統合について網羅解析を通じて明らかにしていく計画である。

## 6. これまでの発表論文等 (受賞等も含む)

Hiroguchi et al. 2021 A Golgi-localized AtTMN1/EMP12 functions in the deposition of rhamnogalacturonan II and I for cell growth in Arabidopsis. *Journal of Experimental Botany*, in press (doi: 10.1093/jxb/erab065)

Sotta et al 2021 Global analysis of boron-induced ribosome stalling reveals its effects on translation termination and unique regulation by AUG-stops in Arabidopsis shoots. *The Plant Journal*, published online (doi:10.1111/tbj.15248)

Yoshinari et al 2021 GNOM-dependent endocytosis maintains polar localization of the borate exporter BOR1 in Arabidopsis *Biol Cell*, published online ([doi.org/10.1111/boc.202000106](https://doi.org/10.1111/boc.202000106))

Yoshinari et al 2021 Transport-coupled ubiquitination of the borate transporter BOR1 for its boron-dependent degradation *Plant Cell* published online (doi.org/10.1093/plcell/koaa020)

Wang et al 2020 Growth and nitrate reductase activity are impaired in rice *osnlp4* mutant supplied with nitrate *Plant and Cell Physiology* published online (doi.org/10.1093/pcp/pcab035)

Shikanai et al. 2020 Callose synthesis suppresses cell death induced by low-calcium conditions in leaves, *Plant Physiology* 182(4) 2199-2212

Feng et al 2020 An SMU Splicing Factor Complex Within Nuclear Speckles Contributes to Magnesium Homeostasis in Arabidopsis thaliana *Plant Physiology* doi: 10.1104/pp.20.00109 (2020)

Wang et al 2020 Involvement of boron transporter BOR1 in growth under low-boron and high-nitrate conditions in Arabidopsis thaliana *Physiol Plant*.doi.org/10.1111/ppl.13249

Tsednee et al 2020 Boron-dependent regulation of translation through AUGUAA sequence in yeast., *YEAST* 37(12) 638 - 646

Yamazaki et al 2020 A positive tropism toward a nutrient source, *Plant and Cell Physiology* 10:590

## 7. ホームページ等

<http://park.itc.u-tokyo.ac.jp/syokuei/>