

## 養分吸収は人類生存の基盤

西澤 直子

東京大学大学院農学生命科学研究科教授

農学国際専攻新機能植物開発学研究室

改めて述べるまでもなく、植物が環境中から17種類の無機元素を取り込み、光のエネルギーを使って有機物を合成することによってヒトの生存は支えられている。植物の必須元素のうち、鉄は生体内の酸化還元反応系において不可欠な元素であり、生命の維持に必須であるため、植物のみならず全ての生物にとって必須元素となっている。ヒトの生命活動に必須な元素として食物から摂取する鉄は、動物性食品にせよ、植物性食品にせよ、海産物を除けば究極的には植物が土壌中から取り込んだ鉄に由来する。従って土壌中からの鉄の吸収と体内移行は、農業生産を支える植物の生育にとって必須であるばかりではなく、これを食糧とするヒトの健康にとっても食品としての栄養価を左右する重要な事項である。

鉄は地殻中に約5%存在し、全元素の中でも第4番目に多く含まれるが、よく耕された好気的な土壌では、鉄は三価の鉄化合物である $\text{Fe}(\text{OH})_3$ などの難溶態として存在するため、土壌溶液中に溶けている量は非常に少ない。植物は、このわずかに溶け出した鉄を吸収して生育している。しかしながら、珊瑚礁起源の炭酸カルシウムが高濃度集積した石灰質アルカリ土壌では、土壌溶液のpHが8-10以上と高いために $\text{Fe}(\text{OH})_3$ の溶解度が極めて低くなり、鉄がほとんど溶け出してこないため、植物は十分に鉄を吸収できず鉄欠乏となる。その結果、植物はクロロフィル合成が阻害されて葉脈間の黄白化症（クロロシス）を呈し、生長が抑制され、症状が重い場合にはやがて枯死してしまう。

土壌中の難溶性の鉄を吸収して利用するために、植物は大きく分けて2つの鉄吸収機構を進化的に発達させてきた。イネ、ムギ、トウモロコシ、サトウキビなど主要な作物が属するイネ科の植物は、キレート物質であるムギネ酸類を根から分泌して、土壌中の不溶態の三価鉄を水に溶けやすいキレート化合物「三価鉄・ムギネ酸類」とし、土壌溶液中に溶けた「三価鉄・ムギネ酸類」を吸収するというキレート戦略をとっている。鉄欠乏によって、ムギネ酸類の合成と分泌は、飛躍的に上昇し、分泌されるムギネ酸類の種類と量によって、イネ科植物の鉄欠乏への耐性が決定される。ムギネ酸類やその前駆体であるニコチアミンは、植物体内での鉄の移行にも関与し、植物が効率的に鉄を利用するために重要な役割を果たしている。一方、イネ科以外の植物は、根の表面の三価鉄還元酵素によっ

て、三価鉄を水に溶解しやすい二価鉄に還元して、二価鉄イオンの形で吸収する還元戦略をとっている。還元戦略においても、鉄欠乏によって三価鉄還元酵素活性、二価鉄イオントランスポーター活性は共に著しく上昇する。

このように植物は鉄欠乏に応答して、鉄の吸収・体内利用機構に関与する遺伝子群の発現を制御しているが、この遺伝子発現制御の分子機構はほとんど解明されていなかった。このメカニズムを明らかにしたいというのは、私達のいわば悲願であった。ご承知のように生物は「シス配列」、「転写因子」とよばれる遺伝子スイッチを使って巧妙に遺伝子発現の調節を行っている。そこでまず鉄欠乏に応答する遺伝子発現の制御系を明らかにするために、鉄欠乏で発現が誘導される遺伝子のプロモーター領域に存在する鉄欠乏応答性「シス配列」と、この「シス配列」と相互作用する「転写因子」の同定を目指した。オオムギの *IDS2* (ムギネ酸類のアゼチジン環の水酸化酵素遺伝子) のプロモーター領域から、2つの鉄欠乏応答性の「シス配列」を同定し、*IDE1*、*IDE2* と名付けた。

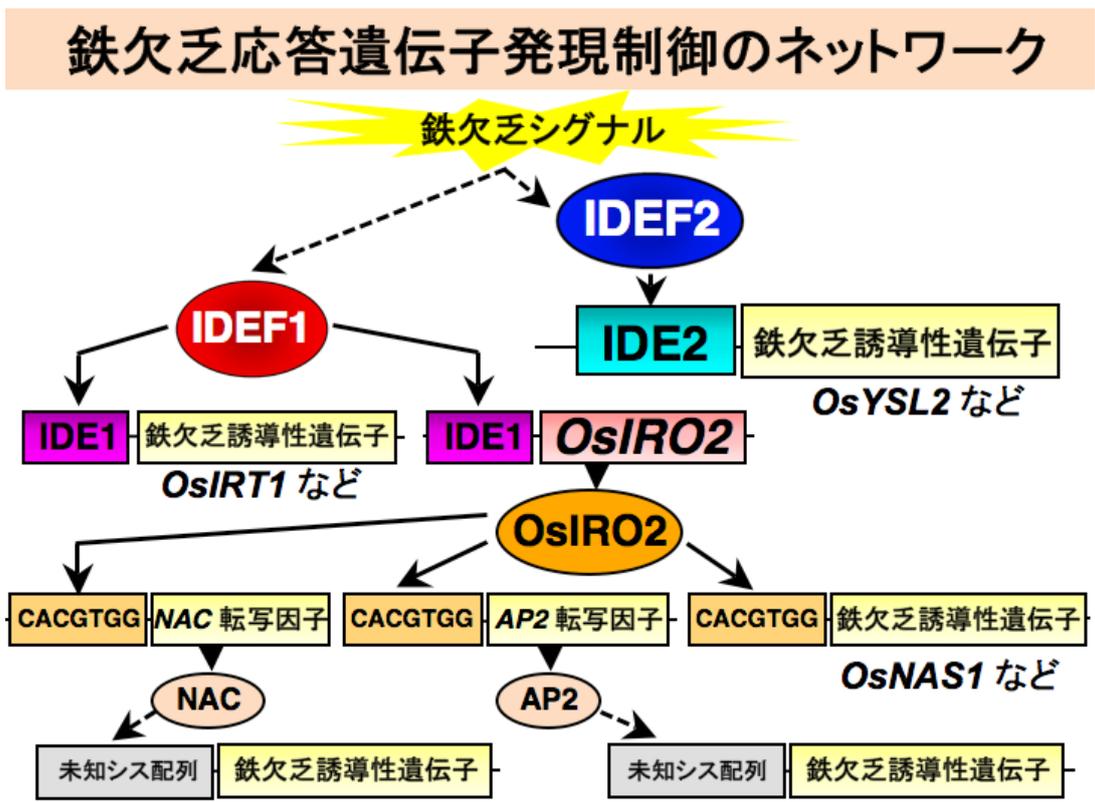


図1 鉄欠乏応答性遺伝子発現制御のネットワーク

長い道のりを経て、2007年には、もう一方の構成要素である「転写因子」の一つを発見し、*IDEF1* と名づけた。*IDEF1*は、*IDE1*に結合して遺伝子の発現をオンに切り替える転写因

子である。また、IDEF1によりスイッチがオンになる遺伝子の中には、私達が既に発見していた鉄欠乏応答性転写因子（IRO2）の遺伝子が含まれており、このIRO2転写因子によって次のスイッチがオンになることにより、多段階での調節が行われていることを明らかにした。そして2008年の5月に、もう一つの「シス配列」である IDE2 に結合する「転写因子」IDEF2 の同定に成功した。IDEF2 によりスイッチがオンになる遺伝子の中には、IDEF1 などによりスイッチがオンにならない遺伝子も多く含まれており、IDEF1 などとは独立した新たな経路で遺伝子発現を調節していることがわかってきた。特に、鉄の体内輸送に関わる重要な「鉄・ニコチアナミン」複合体のトランスポーターである OsYSL2 は、直接 IDEF2 により制御されている。IDEF2 の機能を抑制したイネは、植物体内の鉄の分配に異常をきたした。これらのことから、IDEF2 は OsYSL2 などの発現を制御することによって、植物体内の鉄の移行に深く関わっていると考えられた。この発見は鉄を多く含む栄養価の高い穀物を作るためにも大きく貢献すると考えられる。これらの「シス配列」と「転写因子」による遺伝子スイッチ調節の発見は、これまで全く解明されていなかった植物の鉄欠乏応答メカニズムを理解する上で非常に大きな一歩になった。（図1、鉄欠乏応答遺伝子発現制御のネットワーク）

世界人口は今なお年間 7600 万人の割合で急速に増加している。現在ですら世界人口を支えるだけの穀物の生産は十分とは言えず、世界では 8 億人以上が栄養不足に苦しんでいる。さらに地球温暖化の進行が耳目を集め、石油の代替と期待されるバイオエタノールの増産に伴う「食糧から燃料への転換」も穀物需給の逼迫を加速している。昨今の新聞には連日のように「食糧高騰」、「食糧の有限性、鮮明に」、「食糧騒動」「温暖化、農業に悪影響」、「食糧危機の解決へ向けて」等々の見出しが踊っている。このように今後も不足が予想される食糧の増産をいかに達成するかは、人類にとって重要な課題である。「人類生存の基盤を強固にするために植物の生産性をさらに向上させること」がますます要請されるであろう。これまで「緑の革命」をはじめとして単位面積当たりの収穫量を増加させることにより、人口の増加に対応してきたが、主要穀物については単位面積当たりの収穫量は既に頭打ちになってきており、これ以上の収穫量の飛躍的な増加は期待できない。この深刻な問題の有力な解決方法のひとつは耕地面積の拡大であろう。すなわち、今までは農耕地として利用されていなかった、もしくは利用されてはいても高い収量を確保出来なかった、世界中に 67% も存在する不良土壌の活用に問題解決の糸口がある。不良土壌の約半分は石灰質アルカリ土壌である。前述のように、石灰質アルカリ土壌における植物生産を阻害しているのは、鉄欠乏である。私達はオオムギのムギネ酸類合成酵素遺伝子をイネに導入することによって、キレート戦略を強化した石灰質アルカリ土壌耐性のイネを作出することに既

に成功している。また進化工学的に酵母の遺伝子を改変し「アルカリ条件でも高い三価鉄還元酵素活性を示す酵素」の遺伝子を作成し、この改変型三価鉄還元酵素の遺伝子をイネに導入することにより、本来イネが持つキレート戦略に加えて、イネ科以外の植物が持つ還元戦略で強化された石灰質アルカリ土壌耐性イネを作成している。新たに明らかになった「転写因子」を強化することによって、鉄の吸収と体内移行に関わる多数の遺伝子群の発現を制御した石灰質アルカリ土壌耐性イネも作成している。

キレート戦略を強化したイネについては、東北大学大学院農学研究科附属複合生態フィールド教育研究センター内の隔離圃場における検定を2005年と2006年の2年間にわたって実施し、石灰質アルカリ土壌耐性を圃場レベルでも確認している。石灰質アルカリ土壌における植物生産性を向上することができれば、食糧の増産ばかりでなく、二酸化炭素の減少による地球温暖化防止や砂漠化の防止などの環境問題への貢献、バイオマスエネルギー増産などによるエネルギー問題の解決にも貢献することが期待できよう。

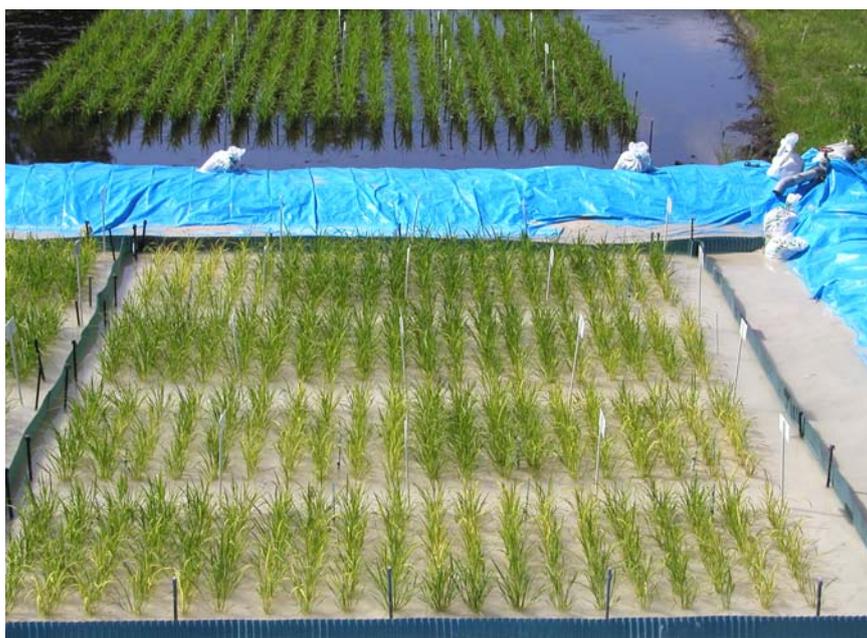


図2 東北大学大学院農学研究科附属複合生態フィールド教育研究センター内の隔離圃場における形質転換植物の生育検定。2006年6月24日の全景。

手前のアルカリ土壌水田では非形質転換イネはクロロシスとなるが、形質転換イネは耐性であった（詳しくは図3を参照のこと）。奥の黒ボク土壌水田（ブルーのシートの向こう側）では、双方の生育に顕著な差は見られない。

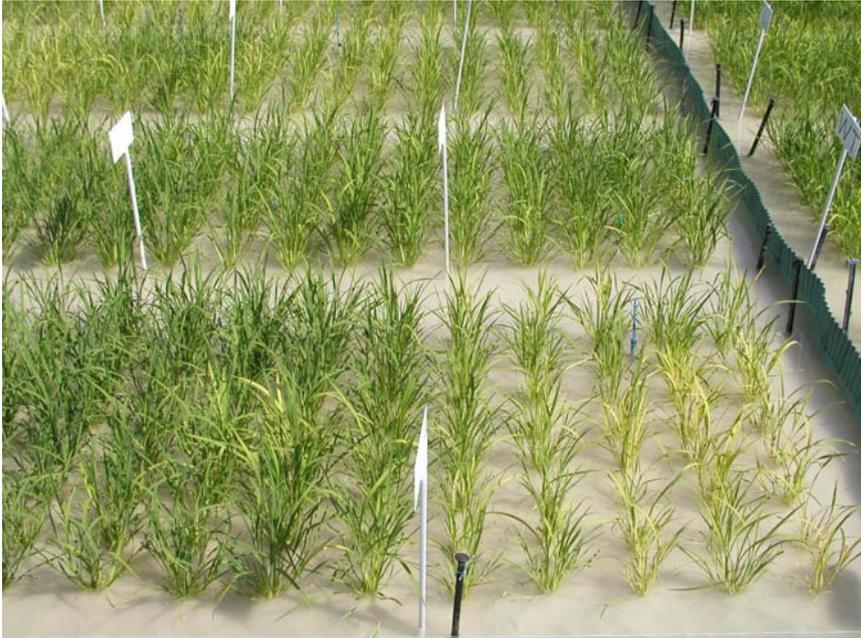


図3 2006年6月24日（図2の一部拡大）。

形質転換イネと非形質転換イネの生育の比較。左側のゲノム *IDS3*（ムギネ酸合成酵素遺伝子）導入イネは、アルカリ土壤に耐性であるが、右側の非形質転換体は鉄欠乏クロロシスにより黄白化した。形質転換イネとの境界部分の生育がやや良いのは、となりの形質転換イネから分泌されたムギネ酸類の効果を示唆している。