アブシジン酸誘導気孔閉口におけるカルシウムシグナル制御機構 明らかになった植物のカルシウムシグナル暗号解読システム

カルシウムイオン (Ca^{2+}) は、ほぼすべての真核生物において重要なセカンドメッセンジャーとして機能する。植物において Ca^{2+} は、非生物学的ストレス応答 (塩・乾燥など)、病害応答、ミネラル吸収、光感知など数多くの重要な生理学的過程の調節に関与することが知られている (図1)。さまざまな環境刺激は、細胞質遊離 Ca^{2+} 濃度 ($[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cyt}}$) の上昇を誘導する。 $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cyt}}$ 上昇は、カルモジュリンや Ca^{2+} 依存性タンパク質リン酸化酵素 (Ca^{2+} -dependent protein kinase; CPK) などの Ca^{2+} センサータンパク質によって認識され、下流のシグナル伝達を活性化する。モデル植物であるシロイヌナズナのゲノム上には、EFハンド (Ca^{2+} 結合モチーフ) を有する Ca^{2+} センサータンパク質をコードする遺伝子が200個以上存在することが示されており⁽¹⁾、多くの細胞で複数の Ca^{2+} センサータンパク質が同時発現していることが明らかとなっている。ここで起こる疑問は、数多くのシグナル伝達で働く共通メッセージである Ca^{2+} を、植物はどのように解読して入力刺激を判別し、適切な生理応答へと導くのか、という点である (図1)。植物におけるこの Ca^{2+} シグナル暗号解読機構の一端が近年明らかとなった。

陸生高等植物の葉の表皮に存在する気孔は、一対の孔辺細胞と呼ばれる細胞から形成された小孔である。植物は気孔を開くことで、光合成に必要な二酸化炭素を吸収し、また同時に蒸散により水蒸気を放出することで土壌

中の栄養を根から吸収するために必要な駆動力を得ている。しかし水の利用が限られた乾燥ストレス下では、植物は気孔を速やかに閉口し水分損失を抑制する必要がある。この乾燥ストレスに応答した気孔閉口を制御する植物ホルモンがアブシジン酸 (ABA) である。ABA は乾燥ストレス下で生合成され、気孔閉口を誘導することで過度の蒸散による水分損失を抑制する。気孔閉口運動を制御する孔辺細胞 ABA シグナル伝達において、 Ca^{2+} は重要なセカンドメッセンジャーとして機能することが20年以上も前から明らかとなっている⁽²⁾。ABA に応答して速やかに孔辺細胞 $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cyt}}$ の上昇が起こる。 $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cyt}}$ 上昇によって、 Ca^{2+} センサータンパク質 CPK が活性化する。活性化した CPK は、孔辺細胞原形質膜に存在する陰イオン排出チャネル SLAC1 をリン酸化する。リン酸化された SLAC1 は孔辺細胞から陰イオンの排出を誘導する。その結果、原形質膜が脱分極し電位依存性カリウムイオンチャネル GORK によるカリウムイオンの流出、浸透圧の低下に伴う水の流出が起こり、膨圧が低下し最終的に気孔が閉口する (図2)。

過去の多くの研究によって、孔辺細胞 $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cyt}}$ 上昇は、ABA 処理せずとも一定の割合で観察されることが報告されている。また興味深いことに Ca^{2+} は、気孔閉口を誘導する青色光のシグナル伝達においても正の調節因子として機能することが示唆されている⁽³⁾。気孔の開口と閉口、その両方の調節に関与するメッセンジャー

図1 ■ Ca^{2+} はさまざまな生理応答を制御するセカンドメッセンジャーである

図2 ■ 孔辺細胞における ABA シグナル伝達の模式図

Ca^{2+} 、いったい孔辺細胞はこの Ca^{2+} 暗号をどのように解読しているのだろうか？

米国カリフォルニア大学サンディエゴ校 Julian Schroeder 博士らの研究グループは、ABA シグナル伝達の負の制御因子であるタンパク質脱リン酸化酵素 2C (PP2C) を機能欠損したシロイヌナズナ変異体が、非特異的な孔辺細胞 $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cyt}}$ 上昇に応答することを見いだした⁽⁴⁾。野生株では、孔辺細胞 $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cyt}}$ 上昇を人為的に誘導しても、ABA が存在しなければ SLAC1 チャネルの活性化は起こらない。ところが PP2C 遺伝子破壊変異体では、ABA が存在せずとも、 $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cyt}}$ 上昇に応答して SLAC1 チャネル活性化が起こる⁽⁴⁾。

ABA シグナルの初期応答は、ABA 受容体である PYR/PYL/RCAR, PP2C, そして Ca^{2+} 非依存性タンパク質リン酸化酵素 SnRK2 によって制御される (図2)。ABA 非存在下では、PP2C が SnRK2 を脱リン酸化することで下流のシグナル伝達を抑制している。SnRK2 は、CPK と同様に SLAC1 をリン酸化して活性化することが報告されている。最近の研究によって、PP2C が SnRK2 に加えて、SnRK2 と CPK の基質である SLAC1 を直接脱リン酸化することが明らかとなった^(4, 5)。

以上の研究成果をまとめると⁽⁶⁾、ABA シグナルが「OFF」の状態—すなわち、PP2C が SLAC1 を脱リン酸化している状態—では、 $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cyt}}$ 上昇によって CPK が活性化し SLAC1 をリン酸化しても、PP2C が速やかに SLAC1 を脱リン酸化する (図2: 左側)。そのため SLAC1 は活性化せず、気孔は閉口しない。つまり非特異的 $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cyt}}$ 上昇による SLAC1 活性化、それに続く気孔閉口応答を PP2C が抑制しているのである。反対に ABA シグナルが「ON」の状態—すなわち、ABA が受容体 PYR/PYL/RCAR によって認識されて PP2C が不活性化している状態—では、SnRK2 と CPK によってリン酸化された SLAC1 が活性化し、気孔が閉口する (図2: 右側)。以上の研究成果は、PP2C による SLAC1 の脱リン酸化が、孔辺細胞 Ca^{2+} シグナルの特異性を決定するキーステップであることを示すものである。

SnRK2 が媒介する Ca^{2+} 非依存性経路と CPK が媒介する Ca^{2+} 依存性経路に何らかのクロストーク機構が存在することが示唆されている⁽⁴⁾ (図2: 右側)。しかしその詳細は不明である。またアフリカツメガエル卵母細胞を用いた異種発現系での解析によって、CPK とは別タイプの Ca^{2+} 感受性タンパク質リン酸化酵素による SLAC1 活性制御機構の存在も示唆されているが、植物体を用いた解析はまだ行われておらずその生理学的意義は不明である⁽⁵⁾。今後の研究により植物における Ca^{2+} シグナルの理解が進むことが期待される。

- 1) I. S. Day, V. S. Reddy, G. Shad Ali & A. S. Reddy: *Genome Biol.*, **3**, research0056.1 (2002).
- 2) M. R. McAinsh, C. Brownlee & A. M. Hetherington: *Nature*, **343**, 186 (1990).
- 3) K. Shimazaki, M. Doi, S. M. Assmann & T. Kinoshita: *Annu. Rev. Plant Biol.*, **58**, 219 (2007).
- 4) B. Brandt, S. Munemasa, C. Wang, D. Nguyen, T. Yong, G. P. Yang, E. Poretsky, F. T. Belknap, R. Waadt, F. Aleman *et al.*: *eLife*, **4**, e03599 (2015).
- 5) T. Maierhofer, M. Diekmann, J. N. Offenborn, C. Lind, H. Bauer, K. Hashimoto, K. A. S. Al-Rasheid, S. Luan, J. Kudla, D. Geiger *et al.*: *Sci. Signal.*, **7**, ra86 (2014).
- 6) S. Munemasa, F. Hauser, J. Park, R. Waadt, B. Brandt & J. I. Schroeder: *Curr. Opin. Plant Biol.*, **28**, 154 (2015).

(宗正晋太郎, 岡山大学大学院環境生命科学研究科)

プロフィール

宗正 晋太郎 (Shintaro MUNEMASA)
 <略歴>2004年岡山大学農学部総合農業科学科卒業/2009年同大学大学院自然科学研究科博士後期課程修了/同年日本学術振興会特別研究員PD (DCからの資格変更)/2010年カリフォルニア大学サンディエゴ校博士研究員/2012年日本学術振興会海外特別研究員/同年岡山大学大学院環境生命科学研究科助教、現在に至る<研究テーマと抱負>植物のイオンチャネル活性制御機構・カルシウムシグナル伝達機構の解明<趣味>モータースポーツ観戦、麻雀、ポケモン対戦。釣りとテニスも始めたいです

Copyright © 2017 公益社団法人日本農芸化学会
 DOI: 10.1271/kagakutoseibutsu.55.666