

## 【参加報告】 Volvox ML への伊藤政夫さんの投稿記事

### 植物の環境に応じた水輸送調節の仕組み～アクアポリンのはたらきを探る～

奈良女子大学 研究院 自然科学系生物科学領域 奈良久美 准教授

水分子は極性をもつため、水分子同士が水素結合をつくる。この水素結合は1兆分の1秒で切れて、また形成されることを繰り返している。一方細胞膜は脂質二重層とタンパク質で構成されているため、非荷電の小さな極性分子である水分子は細胞膜に対して小さな透過性しか持たない。

2003年にノーベル化学賞を受賞したPeter Agre教授は、1992年にアフリカツメガエルの赤血球にアクアポリンタンパク質を発現させて、水チャネルタンパク質として発表した。卵母細胞にヒトアクアポリン (AQP1) のRNAを注入して発現させて、低張液に浸すと水透過性が高くなり早く膨張して、3分後には破裂してしまう。

アグレ教授と京大の藤吉好則教授の共同研究によって、AQP1の立体構造や水を選択的に通すしくみが明らかにされた。AQP1には砂時計のような形をしている直径3 Åの孔があり、これは2.8 Åの直径の水分子とほぼ同じである。孔を通り抜ける水分子どうしは水素結合して、流れるように通り抜けているが、プロトンはこの水分子に沿って伝えられてしまう。しかし、このAQP1の細孔中央近くに2つのアスパラギン残基があり、水分子がこのアスパラギンと水素結合をつくるため、水分子どうしの水素結合を切断してH<sup>+</sup>の透過を妨げる結果となり、水の選択的透過性に重要な役割を果たしている。AQP1による水輸送速度は1秒間に約10億個である。水を移動させるには、水ポテンシャルの差が必要である。

ヒトには13種類のアクアポリンがあり、AQP0が変異すると白内障になりやすく、AQP2の変異では腎性尿崩症になりやすい。中にはCO<sub>2</sub>やホウ酸、亜ヒ酸、アンモニア、尿素、グリセリンなど水以外の分子を通すタイプのものもある。

植物では種類がもっと多く、シロイヌナズナでは4つのファミリーに分けられる35種類が知られていて、細胞内の様々な場所に局在している。植物は動けないために、水や養分を効率よく吸収する目的でたくさんのアクアポリンを持っていると考えられている。植物にとって水は、①吸水成長・膨圧の維持、②光合成などの代謝、③無機養分や糖などの輸送、④気化による葉温の低下、⑤さまざまな物質を溶かす溶媒などの役割を担っている。外部から植物体内への水の移動には、細胞膜の外部空間を通る経路（細胞壁や道管）と細胞膜の内部空間を通る経路（細胞質、篩管）がある。外部空間を通る経路も、内皮のカスパリー線を透過できないので、内皮細胞に一度入ってから中心柱へ出ていくことが必要になる。そのため、水分子の透過性を調節できるアクアポリンの存在が重要となる。

植物内の水の移動には、水ポテンシャルの概念が重要となる。水ポテンシャルは、浸透圧にマイナスの符号をつけた浸透ポテンシャルと、膨圧や蒸散によって生じる圧ポテンシャルなどがあり、葉からの蒸散では、空気の水ポテンシャル-94MPaと葉の内部の-0.5MPaの差や、道管液-0.5MPaと葉肉細胞内-2.5MPaといった水ポテンシャルの勾配によって水が移動する。純水では水ポテンシャルの値は0、溶質が溶けると値はマイナスとなる。植物が水を輸送するためには、水ポテンシャル勾配を大きくする必要がある。また、水を失いたくないときには、気孔を閉じて水の気化を抑えることが必要となる。植物ホルモンのアブシシン酸は、孔辺細胞のアクアポリンの

細胞質側にあるセリンをリン酸化させることで、ペプチド鎖の立体構造を変化させて孔を開く。それによって孔辺細胞の水が失い、気孔を閉じるというしくみが明らかになってきた。

こうしたアクアポリンの研究を元に、高校生物の教科書の記述を考えると、「アクアポリンが水だけを通す」「吸水量を変化させるにはアクアポリンの数を変える」のは、水以外の分子を通す場合があることや、量の調節以外に、孔の開閉や細胞内局在の調節なども行われていることなどの点が補足としてあげられる。

またなぜ水分子が選択的に運ばれるのかというしくみについても、知っておいてもよいのではないか。（このあたりのニュアンスは正確に再現できていないです。すみません）

講演後に質問をさせていただきました。「いわゆるトリチェリの実験を水で行うと 10m しか管内を上げることしかできないが、根圧というものが重要であると考えて良いのか？」という問いに対して、道管の周りの木部柔組織からイオンや糖が道管内に移動することによって、道管内の水ポテンシャルを下げて、周囲から水を引き込み、それが水を上部へ押し上げる根圧になっているという説明をいただきました。

アクアポリンの登場によって、浸透圧という概念は古い考え方になっているのかなとも思っていました。矛盾するものではなく整合性はとれていると理解しました。

## 奈良先生からいただいたコメント

昨日、お答えできなかった質問について少し調べましたので、もし参加者の方々に連絡する機会がありましたら、お伝えください。

まず、動物で ER に局在するアクアポリンがあるかというご質問について、AQP11 が細胞内（ER）ではたらいしていることを示唆する論文が出ていました。AQP11 は、昨日お話した AQP1 とは、細孔の中心部のアミノ酸配列が少し異なっていて、スーパーアクアポリンと呼ばれるサブファミリーに属しています。ノックアウトマウスを使った実験から、細胞内での水輸送を円滑にすることで、ホメオスタシスの維持にはたらいしていることがと予想されています。

それから、個体間での相互作用にアクアポリンが関係しているという報告があるかというご質問を、他感作用の研究をしていらっしゃる先生からいただきました。植物とアーバスキュラー菌根菌との共生に関して、菌根を形成した根において植物側のアクアポリンの発現が促進されていることや、菌根菌のアクアポリンの発現が宿主植物へのリン酸の供給に必要なことなどが報告されています。植物と菌根菌との相互作用にアクアポリンがはたらいしているということで、ここからは、私の想像で考察させていただきます。異なる植物個体の根が土壌中において菌根によってつながっていて栄養をやりとりできることが報告されているので、菌根から宿主への栄養の移動にアクアポリンが関与するならば、菌根によってつながった宿主の植物同士でも何らかの相互作用をアクアポリンを介してできる可能性があると思いました。

## 実施後のアンケート結果

2022年11月26日(土)、オンライン版トーク&ディスカッション「植物の環境に応じた水輸送の仕組み〜アクアポリンのはたらきを探る〜」を開催した。参加者は話題提供者を除き20名、事後アンケートへの回答者は13名であった。

### 1. 回答者の年代

30代(2) 40代(4) 50代(3) 60代(4)

### 2. 今回の催しをどのようにして知りましたか。

メーリングリスト(7) 主催者からの直接の案内(5)

KOBE 金曜 EveLabo のHPにて(1)

### 3. 今回のテーマについて

とても興味深かった(13)

### 4. 内容の難易度

やや難しかった(3) ふつう(9) とても易しかった(1)

### 5. 講師への質問やコメントがあればお書きください。(感謝の言葉は略)

\*引用文献を用いていたので、根拠にアクセスして確認ができるので、有難いです。

\*アクアポリンの具体的なはたらき(気孔を閉じるときの仕組み)を教えてもらって大変興味深かったです。NIPが光屈性が起こる現象の時に細胞内での局在を変化させることによって、オーキシンの濃度差を作り、細胞成長の偏りを引き起こすという記述がありました。NIPは膜貫通型タンパク質としかおさえていなかったのですが、これがアクアポリンの一種だということが分かり理解が深まりました。また腎臓での水の再吸収の仕組みもアクアポリンの細胞での局在変化によることがわかり、とても面白かったです。塩ストレスに対する根でのアクアポリンの細胞内への取り込みが促進されるとありましたが、エタノール処理した乾燥種子は塩ストレスに耐性を持つという論文を見たことがあるのですが、これもアクアポリンの関係を考えてみよりモノなのでしょうか？まだ現象しか知られていない論文だったのですが。大変有意義な時間を過ごさしていただきました。

### 【奈良先生のコメント】

NIPではなく、PIN(オーキシンを細胞内から排出する輸送タンパク質)の局在の変化のことではないでしょうか？

また、同じ先生より、エタノール処理した種子の塩ストレス耐性に関する質問がありましたが、エタノール処理によって、細胞内のさまざまな成分が溶出してしまうことが種子の細胞にストレスを与えそうだと感じました。種子が乾燥種子なのか、吸水種子なのかがわからないのですが、乾燥種子ならば、エタノールに溶けるような脂質などが、吸水種子ならば水も奪われてしまいそうです。一度、吸水してから脱水されたら、乾燥ストレスがかかるので、細胞の中ではさまざまなストレス反応が起こります。カルシウムイオンや過酸化水素の濃度が上昇し、

それを発端にしてストレスシグナル伝達が起きて、ストレスに耐性を与える遺伝子（アブシン酸の合成や、過酸化水素の消去系の酵素、適合溶質の合成に関わる酵素など）の発現が起きると思います。その結果、塩ストレスに強くなるのではないのでしょうか？

\*水ポテンシャルのことは今までよくわからなかったのですが、先生のご説明で理解のきっかけをいただきました。アクアポリンのはたらきの原理についてもぼんやりしていたところが非常によくわかりましたし、授業のネタになりそうなこともいろいろいただきました。理科の各科目の内容のつながりの大事さも感じるお話でした。

\*植物が非常に動的なものであると、今更ですが実感できて非常に興味深かったです。アクアポリンがただのトンネルくらいに思っていたので、そのままだとプロトンが輸送されてしまうことまで全く意識にありませんでした。何か質問したい！と思っていたのですが、頭がいっぱいですので、何かの折にはまたどうぞよろしくお願ひいたします。

\*資料が非常にわかりやすくまとまっていて、理解するのに大変役立ちました。

\*植物のアクアポリンについて、よくわかりました。

\*植物にとって水の輸送は非常に重要だと思います。アクアポリンについて知る良い機会となりました。

\*どなたかの質問に、アクアポリンが細胞膜上でプロトンポンプやいろいろなトランスポーターと共に存在していて、水を動かす原動力はそのような膜タンパク質の働きや外部環境との関係で生じた水ポテンシャルの差であって、アクアポリンだけがあっても水が動くわけではない、という説明があったと思います。そうですそうです、そこを、高校ではなかなかうまく伝えられていない状況にある、それがとても気持ち悪い、と、PCの前で何度もうなづいておりました。アクアポリンの中での水分子の状態や、蒸散時の細胞周りの水の動き、気孔を閉じるときのアクアポリンのはたらきなど、細かな場面の説明がとても解りやすかったです。

大きな植物が、器官や組織ごと、あるいは細胞ごとに、小さなアクアポリンの使い方を調節しながら、外界の環境の変化に応じた水の輸送（それも、細胞内外というレベルから植物全体という長距離の動きまで）ができるようにしていること、また、そういった水の動きが生じるように各所で水ポテンシャルのコントロールがなされていくことに、改めて面白さを感じました。ご紹介くださった岩手生物工学研究センターのプレスリリースも読みました。サツキのつぼみの細胞のデンプン粒が開花時に分解されることを観察する実験を生徒たちとしたことがあって、そのときに、アクアポリンの働きも考えないと観察したことの説明がしにくい、と感じていたので、とても興味深かったです。

\*全く知識がなく参加しましたが、丁寧な図をたくさん載せてくださり、お話も解りやすく、とてもとても興味深いお話でした。

質疑応答でもそんな風に考えるのかと新たな発見ばかりで、脳に汗をかきました!!

\*水素結合をしている水分子がプロトンを伝達できるということと ヒト AQ P1 のアスパラギン残基がそれと阻止しているということが特に面白かったです。もしアスパラギン残基がなければプロトンを移動させる穴になるのでしょうか？

昔の授業、細胞膜のリン脂質二重層を物質がその性質や大きさで通過したり出来なかつたり

の説明に苦労したのを思い出しました。水はアクアポリンですんなり？通過できてたんですね。詳しく知ることができて良かったです。

\*植物細胞膜の透水性はアクアポリンなどを考えなくても十分にあると思っていたので、植物の場合何のために存在するのか不思議に思っていました。孔辺細胞や葉枕運動、藻類の低張ストレス応答などならば、使い道にも納得ですが、高等植物が通常運転で水輸送を行う場合にアクアポリンが必要な場面というのがどうも想像つきません。質疑応答をお聴きしていた限りでは、分子構造や局在性などの詳細は分かってきたものの、機能についてのそこら辺の疑問はいまだにナゾなのかなあと思いました。奈良先生が仰ったように、溶質輸送や維管束構造も絡めて考えないといけないのでしょうか、そこが解明できたら、とても面白いだろうな—と思います。

\*正直、高校の教科書で取り上げていても、知識を伝達する程度しかないくらいでした。今回、その辺りはだいぶ深まったと思います。

全生物が持っているけれども、まだまだ謎が多い分野であることも分かりました。今後の研究で分かってくるのが色々あるのだと思います。期待しております。

6. 今後取り上げてほしいテーマ・ご感想・ご意見などがあれば自由にお書きください。

\*植物のアレロパシーについて よろしく願いいたします。

\*CRISPR-Cas9 について聞いてみたいです。

\*現在、免疫を教えているところですが、あまり自信をもって教えられてはいません。同時にいろいろなことが起こっている気がして、それをうまく生徒の理解につなげられていないのではないかと感じています。何を自分が解決したいのかというところをうまく表現できませんが、学び直したい、専門の方からの力点を置くべきポイントを聞きたいといったところです。

\*植物ホルモンの働きを、調節遺伝子の側面から詳しくしりたいです。教科書にのっていますが、いまいちしっくりきません。

\*花と昆虫の関係、エボデボなど。

\*今回のテーマもすごく良くて勉強になりました。

\*急用が入り、後半からの参加になってしまい失礼しました。前半聴けなかったのが残念ですが、オンラインという形式のおかげでちょっとでも話が聴けてありがたかったです。質疑応答の内容もとても興味深かったです。

\*いつも、T&Dは楽しみにしております。忙しくても極力参加したいといつも思っておりますので、今後ともよろしくお願い致します。