

2.2.5 植物栄養

(1) 研究開発領域の定義

光合成による二酸化炭素の吸収・同化（炭素の獲得）は、植物生産の中心である。また、様々な生体内分子に含まれる元素で、多量必須元素となっている窒素やリンは、植物の光合成機能を直接支えている栄養元素である。

本稿では、近年顕著な進展が見られる、生物的硝化抑制作用（Biological Nitrification Inhibition: BNI）を搭載した作物の開発、および植物体内における窒素獲得/リン獲得/光合成活性/成長速度等を調節するシグナル伝達ネットワークについて述べる。これら研究開発は、限られた資源を有効に活用し、持続可能な環境負荷の低い農業を目指す上で、極めて重要であるとされている¹⁾。

(2) キーワード

光合成、窒素利用効率、リン獲得効率、栄養シグナル伝達、硝酸シグナル、リン飢餓シグナル、栄養情報ネットワーク、個体闘魚、成長最適化、硝化細菌、生物的硝化作用（BNI）

(3) 研究開発領域の概要

【本領域の意義】

【生物的硝化抑制（Biological Nitrification Inhibition: BNI）】

国際肥料協会によると、世界で使用される窒素施肥量は年間約1億トンであり、そのうち18%はコムギに使われている。国連食料農業機関によれば、作物全体として、1961年から2011年までの50年間に窒素肥料の投入量は10倍まで増加しているのに対し、作物が吸収利用した窒素の量は3倍にしか増加していない。近代農業は、1840年にLiebigにより刊行された「化学の農業及び生理学への応用」により農業における無機栄養の重要性が指摘されたことに始まり、1906年にハーバー・ボッシュ法による工業的窒素固定の開発、CIMMYT（国際トウモロコシ・コムギ改良センター）のポーローグ博士により、コムギで始まった半矮性遺伝子の活用による高収量品種群を肥料投入と組み合わせる「緑の革命」を基礎としており、人類の生存に必要な食料を飛躍的に増産することに成功した。一方で、容易に入手可能な化石燃料により大気中から固定された窒素肥料を農地へ大量かつ連続して施用することで、生態系における窒素循環は大きく攪乱され、特にアンモニア態窒素（ NH_4^+ ）を酸化し硝酸を生成することでエネルギーを得る硝化菌は農地土壌において極めて高い活性を示すに至った。このため、近代農業では窒素利用効率が低く、作物によって使われずに農地から環境へと放出される窒素は、投入量の5～7割にも達する²⁾。農地に投入される窒素肥料は、工業的窒素固定由来のアンモニア態窒素、つまり硫酸アンモニウムや、尿素の形態が多いが、農地に投入された後、農地土壌中で、ほぼ数日で、硝化細菌の働きにより、速やかに硝酸態窒素（ NO_3^- ）へ変換される。土壌粒子は負の電荷を持ち、正に帯電するアンモニア態窒素を吸着するが、負に帯電する硝酸態窒素は吸着されず、農地土壌の水の動きに伴い、作物に吸収されることなく地下水系へと流亡し、農業生態系の外の水圏を汚染する。生態系の窒素循環では、土壌硝化菌により生成した硝酸態窒素は脱窒菌により、大気中の窒素へと戻るが、この際、二酸化炭素の298倍もの温室効果を持つ亜酸化窒素（ N_2O ）を生成し、大気中に放出される。このため、人類の活動に由来する亜酸化窒素発生の2/3が農業由来となっており、このうちの6割は農業生産のために肥料として投入された窒素の余剰分とされている。最近の報告では、世界の農地からの亜酸化窒素発生量は、二酸化炭素換算で約7億トンにものぼり、これは世界第6位の温室効果ガス排出となっているドイツの総排出量に匹敵する³⁾。2009年のRockstromらによるプラネタリーバウンダリー（人類が持続的に生存できる地球の限界）報告⁴⁾、及び2015年の報告⁵⁾では、人類の活動により生み出される環境中に過剰に放出される硝酸態窒素、亜酸化窒素などのいわゆる反応性窒素により、地球の窒素循環は既に地球生態系の処理し得る限界を超越し、「高リスク」とされている。

そこで、農業によって圃場から流出する窒素肥料分を削減する手段として、注目されているのが硫酸アンモニウム等を硝酸へ変換する硝化細菌の働きを抑制することである。窒素肥料と一緒に硝化抑制剤であるチオ尿素、アрилチオ尿素、ニトラピリンといった化学物質を散布することもあるが、特に欧州では農地への化学物質の投入制限がますます厳しくなることが予想されており、今後はこうした化学的硝化抑制剤の市場は縮小すると考えられている。一方で、イネ科植物の中には硝化細菌の活動を抑制する物質を根から分泌するものがあることが知られており、こうした機能をBNIと呼ぶ。BNIは農地への化学物質の投入をせずとも硝化抑制を達成できるネイチャーベースの技術として、近年、研究開発が盛んである。

【植物の栄養シグナルネットワーク】

土壌中には植物が窒素栄養やリン栄養として利用できる化学形態の窒素とリンに乏しく、農業では高い作物生産を得るために窒素、リンを主成分とした肥料を施肥している。特に、窒素の施肥量と光合成量や作物生産には強い相関があることが知られており、自然環境では多くの場合、窒素栄養の獲得量が成長制限因子となっているため、農地には大量の窒素、リンが施肥される。この大量の施肥は、前述の通り、環境汚染を引き起こしているため、施肥量を削減しても収量が確保できるような品種の育成は急務である。そこで、光合成、窒素の獲得・利用、リンの獲得・利用を包括的に制御している栄養応答ネットワークの仕組みと栄養関連情報の統合に基づく成長速度・量の最適化の仕組みが明らかになれば、少ない施肥でも生産性を維持する作物の分子育種を設計図に基づいて行うことが可能になると考えられる。

植物体内では個々の栄養シグナル伝達が個々の栄養素の獲得と利用を調節する一方で、植物体内では個々の栄養シグナル伝達のクロストークによって形成される栄養情報ネットワークによって個々の栄養素の獲得・利用バランスの最適化が行われている。例えば、糖は光合成活性を調節し、硝酸イオンやある種のリン酸化合物は窒素栄養とリン栄養の吸収をそれぞれ調節している。一方で、窒素栄養の供給量の増大は光合成を促進し、光合成量が増えると窒素の獲得を促進させることや、窒素欠乏環境ではリン獲得の抑制が起こり、リン欠乏環境では窒素獲得の抑制が起こる。個々の栄養シグナル伝達の分子メカニズムと直接の制御範囲を明らかにするとともに、どのようにして栄養応答ネットワークが多様な栄養環境で植物の成長を維持しているかを包括的に理解することが重要である。また、光合成は地上部で行われ、窒素栄養とリン栄養は地下部で獲得されることから、器官間の栄養情報のコミュニケーションも、植物個体レベルの栄養応答ネットワークの一部として明らかにされる必要がある。栄養シグナルの伝達から始まる栄養応答ネットワークが包括的に理解されれば、遺伝情報の改変により的確にかつ適切に植物の栄養応答を変化させ、様々な栄養環境（近未来の栄養環境を含む）で作物生産を向上させることが可能になる。さらには、トレードオフの関係によって生じる遺伝的改変の負の影響の事前予測も可能として、個々の栄養環境での生産性の最大化する栄養応答の遺伝的改変の設計を可能にすることが期待される。

【研究開発の動向】

【生物的硝化抑制（BNI）】

肥料由来の窒素汚染低減のためにとられるアプローチは以下の三つに大別できる。一つは施肥量を削減することで、具体的な方法としては、農地土壌の状態を把握し最適な窒素施肥になるよう施肥量を削減できるように農家を教育することや、地力窒素を考慮し窒素作物の成長期に合わせて施肥する農家の支援ツール⁶⁾、さらには穀物の窒素固定を補助するような微生物の施用⁷⁾などが挙げられる。もう一つは、1年生で運用される作物残渣由来の窒素が硝酸態窒素へと無機化されることで、前年に作物中に固定されていた窒素が放出され、硝酸態窒素として溶脱される⁸⁾抑制する方法である。多くの場合は冬期に、収穫後に窒素を吸収する植物がないまま放置されるため、これを被覆作物の導入で植物体内に窒素を蓄えて利用しようという試み⁹⁾もある。上記二つとは全く異なる三つ目の方法は、土壌粒子に留まることが出来るアンモニウム態窒素を可能な限り活用することである。つまり、アンモニウム態窒素が硝化されるのを抑制することで、アンモニウム態窒素を

活用する方法で、アンモニア態窒素の要求性が高いイネ科の作物に特に有効である。硝化を抑制することでアンモニア態窒素を有効活用するには、化学的硝化抑制剤を使用する方法と、BNIの二通りがあるが、化学的硝化抑制剤の散布は費用がかかること、農地への化学物質の投入量が増えること、効果が持続する期間が比較的短いことから、本稿ではネイチャーベースの解決策であるBNIについて述べる。

BNIとは、主としてイネ科植物の根から分泌される抗菌性の物質によって、硝化細菌の活動を抑制することでアンモニア態窒素の硝化を抑制する技術の活用である。この現象は、1960年代ごろから、無施肥の草原や森林において、イネ科植物の根から分泌される何らかの物質が土壌の硝化を抑制することが報告されたことが端緒¹⁰⁾となり、国際農林水産業研究センター（国際農研）のSubbaraoらによって、熱帯イネ科牧草 *Brachiaria humidicola*（ブラキアリア）の根から、化合物 ブラキアラクトンが滲出し、土壌の硝化菌、主に硝化古細菌に作用し、硝化を抑制することが発見¹¹⁾され、その存在が決定的となった。その後、CGIAR傘下の各センター等により、ソルガム¹²⁾、コムギ¹³⁾、トウモロコシ¹⁴⁾、陸稲¹⁵⁾、トウジンビエ¹⁶⁾、オオムギ、シコクビエなどの多くのイネ科穀物でのBNI現象が確認され、根から進出する抗菌物質の同定も精力的に進められている。国際農研を中心としたBNI国際コンソーシアムでは、様々なイネ科作物におけるBNIの活用について、活発な国際共同研究開発が展開されている。

BNIは作物が窒素を吸収する現場である根圏で作用するため、化学的硝化抑制剤と比較すると、化学物質の投入を伴わず、作物が農地で生育する間は機能し続け、そして農家にとっては播種する品種を変更するだけという低コストの代替手段となる。

作物によって窒素の形態の選好性はあり、アンモニア態窒素が多すぎれば、ほとんどの作物に有害であるものの、現在までの多くの研究の結果、アンモニア態窒素と硝酸態窒素を組合せ、良いバランスで供給出来れば、土壌の硝化により、一般的に実現可能となる硝酸態窒素のみでの栽培に比べ、収量が増加することが分かってきている。特に、主要作物である小麦やトウモロコシなどのイネ科作物では、供給する窒素の20～25%をアンモニア態窒素にすると、50～80%以上の成長増加がみられることが報告されている^{17, 18)}。また、小麦では、人工的に大気中のCO₂濃度を上昇させると硝酸態窒素同化が阻害されることが報告¹⁹⁾されており、将来的に大気中のCO₂濃度が上昇した環境では、アンモニア態窒素を増加させることが作物成長に有利になる可能性が高い。

【植物の栄養シグナルネットワーク】

窒素源として、硝酸態窒素とアンモニウム態窒素の両方が存在する時に植物の成長が最もよいことは昔から知られており、また、窒素飢餓状態の植物に硝酸イオン（硝酸態窒素）を与えると硝酸還元関連遺伝子の発現上昇などの遺伝子発現パターンの変化が起こることも1980年代までに明らかにされていた。1990年代初頭には、シロイヌナズナの硝酸還元酵素の変異体が単離され、この変異体においても硝酸イオン投与によって遺伝子発現の変化が起こることから硝酸イオン自体がシグナル伝達物質であると考えられるようになった。その後、硝酸イオン投与に応じて、窒素同化関連遺伝子のみならず、植物ホルモンの合成関連遺伝子などの様々な遺伝子発現が誘導されることが示され、硝酸イオンをシグナル伝達物質とした応答（硝酸シグナル応答）が様々な生理現象の制御に関わっていることが明らかになった。しかしながら、硝酸シグナル伝達の実体は長らく不明であった。

硝酸シグナル伝達の解明は、クラミドモナスという藻類から、NIT2というDNA結合タンパク質をコードする遺伝子の欠損が、硝酸還元酵素遺伝子の発現パターンの変化の原因であることが突き止められたことに始まる²⁰⁾。その後、NIT2と相同性を持つシロイヌナズナ遺伝子 *NLP7* の機能が解析され、*NLP7* は硝酸シグナル応答に関わることが示された²¹⁾。一方で、硝酸シグナル応答に必須な転写因子が結合するDNA配列（シス配列）は、2010年にシロイヌナズナの亜硝酸還元酵素遺伝子プロモーターの解析から、硝酸シグナル応答配列（NRE）が同定された²²⁾。このNREに結合し、硝酸シグナルに応答した発現を引き起こす転写因子としてNLP転写因子群が同定され、さらには、NLP転写因子は翻訳後制御により硝酸シグナルに応答して活

性化型となることが示された²³⁾。また、NLP7の核外排出を硝酸シグナルが抑制することで硝酸シグナルに応答した遺伝子発現が起こることが提唱されている²⁴⁾。上記の一連の解析により、硝酸シグナル伝達を担う因子がNLP転写因子であることが明らかとなり、硝酸シグナル伝達機構の解析が本格化した。NLP転写因子の活性化機構については、硝酸イオンの細胞内流入と同時に起こるカルシウムイオンによって活性化されるカルシウム依存型タンパク質リン酸酵素 (CPK10/30/32) がNLP転写因子の硝酸シグナル受容ドメイン中のセリン残基をリン酸化し、このリン酸化がNLP転写因子による硝酸シグナル応答型の遺伝子発現促進に必須であることが示されている²⁵⁾。こうした硝酸シグナル伝達経路の解明は、その後、硝酸シグナル伝達による植物の成長制御の仕組み解明へとつながっていった。

(4) 注目動向

【新展開・技術トピックス】

【生物的硝化抑制 (BNI)】

コムギでは、高収量品種及び遺伝資源に強いBNI能を持つコムギが見出されなかったが、野生コムギ近縁種の、*Leymus racemosus* (Lam.) Tzvelev (和名：オオハマニンニク) に強いBNI活性が見出された¹³⁾。オオハマニンニクは、ユーラシア大陸の砂地に分布する多年生植物であるが、コムギとの属間交配が可能である²⁶⁾。そこで、交配可能な野生コムギ近縁種のオオハマニンニクが持つBNI能を交配可能なコムギ品種(属間交配を抑制する遺伝子を持たない中国在来のコムギ品種、Chinese Spring) に導入し、戻し交配によって得られた異種染色体添加系統についてBNI能力が調べられた。その結果、オオハマニンニクのN染色体短腕 (Lr#N-SA) がコムギ3B染色体短腕と置換した系統のBNI能が高く、この組み合わせがBNI能強化に最適と考えられた。コムギは属間交配によって進化した6倍体であるため、異種染色体添加系統の作出が可能であること、属間交配は遺伝子組換えではないため、直ぐに圃場試験が可能なのが利点である。また、一度固定された異種染色体添加系統を使い、コムギ高収量品種へ染色体断片を導入することも可能であるため、南アジア向け高収量品種であるMunalにBNI能を持つLr#N-SAが戻し交配によって導入された。BNI強化MunalのBNI能力は、親系統のMunalに比べ、約2倍程度まで強化された²⁷⁾。

日本の圃場で行われた試験では、BNI強化Munalは、親系統に比べ、根圏土壌の硝化菌数のうち、硝化古細菌の抑制が見られ、土壌硝化速度は約30%減少し、根圏土壌からのN₂O排出量は約25%減少した。このことから、Lr#N-SAの導入によるBNI強化により、農地からの環境負荷が低減することが明らかになった。また、コムギ植物体においては、窒素代謝の変化が見られ、硝酸態窒素の取込みと硝酸態窒素を同化するための酵素(硝酸還元酵素)活性が低下することが観察されると共に、アンモニア態窒素を直接同化するために必要なグルタミン合成酵素活性の上昇も見られた²⁷⁾。この結果は、通常、ほとんどの施肥窒素が硝酸態窒素として供給され、アンモニア態窒素を有効に活用することが難しいコムギで、積極的にアンモニア態窒素を活用する代謝が活発になったと解釈できる。また、低窒素施肥条件では、地力窒素(土壌中の有機態窒素が主)からの窒素取り込み能が向上することも観察された。さらに、BNI強化Munalでは親系統に比べ、バイオマス生産量、子実収量、窒素吸収量が施肥量に関わらず優位に高くなった²⁷⁾。つまり、収量を低減せずに施肥量を低減することが出来、窒素施肥による農業からの環境負荷を低減することが期待できる。一方で、収穫されたコムギは、コムギ品質の指標であるタンパク質含量と製パン特性について、有意な差がなかった²⁷⁾。今後は、BNIを活用した地球にやさしいスーパー品種等の開発・普及に貢献することが期待されている。

【植物の栄養シグナルネットワーク】

このような硝酸シグナル伝達機構の研究の進展にもかかわらず、硝酸イオンと結合し、硝酸シグナルの受容体として働くタンパク質は長らく未同定であったが、2022年によく同定された。NLP転写因子は硝酸イオンに対して生理的に十分な結合能を有すること、また、この結合が硝酸シグナル応答型の遺伝子発現に必須であることが示された²⁸⁾。硝酸シグナル受容体が同定されたことにより、硝酸シグナル伝達機構の大枠が

確定した。

一方で、NLP転写因子の直接の標的遺伝子の解析により、硝酸シグナル伝達が直接、制御している生理反応が明らかになってきている。これにより、植物成長制御における硝酸シグナル伝達の重要性が明確になってきた。NLP転写因子は、硝酸輸送体遺伝子 (*NRT2.1*)、硝酸還元酵素遺伝子 (*NIA1*)、亜硝酸輸送体遺伝子 (*NITR2; 1*)、亜硝酸還元酵素遺伝子 (*NIR1*) の発現を一括制御していることが明らかにされており、また、NLP7はNAD (H) 合成に関わるアスパラギン酸オキシダーゼ遺伝子の発現制御によって代謝において重要なTCA回路の維持に関わっていることが示された²⁹⁾。一方で、種子で発現するNLP8は種子の休眠打破に必須な植物ホルモンのABA分解酵素の発現を促進する役割を持ち、この機能によって、硝酸態窒素存在化で発芽が起こることが示されている³⁰⁾。また、NLP7は硝酸イオンに応答した成長制御に関わる植物ホルモンのサイトカイニン合成を直接、制御していることがわかっている³¹⁾。さらに、NLP7は転写因子遺伝子HB52とHB54の発現を制御することで、葉緑体で光障害を受けたタンパク質の除去を担うタンパク質分解酵素FtsHの活性を調整し、光合成機能の維持に関わっていることも示された³²⁾。このように、硝酸シグナル伝達機構の解明により、窒素源として硝酸イオンが同化されることに伴って引き起こされるべき様々な生理反応が、硝酸イオンのシグナル伝達物質としての働きによって調節されていることが明らかになってきている。

シロイヌナズナを用いて硝酸シグナル伝達の分子機構の解析は進められてきたが、この分子機構の中心因子NLPの作物のホモログについても解析され始めており、中国のグループはイネでNLP (OsNLP4) を過剰発現させると窒素利用効率を向上させるという報告を行なっている³³⁾。

硝酸シグナル伝達機構や応答のネットワークについては、ビッグデータを用いたコンピューター解析やゲノムワイドな解析によっても進められている。例えば、トランスクリプトームデータを用いたコンピューター解析としては、硝酸応答の遺伝子発現パターンの経時変化と植物転写因子の結合部位に関する包括的データ³⁴⁾を組み合わせた硝酸シグナル伝達の経路を推定する試み³⁵⁾や窒素飢餓遺伝子の共発現解析³⁶⁾があり、ゲノムワイドな解析な解析としては、多数の窒素代謝関連遺伝子プロモーターを用いた関連転写因子のハイスループットな酵母ワンハイブリッドスクリーニング³⁷⁾等が上げられる。しかしながら、現時点では、まだ、これらの研究結果に基づいて新規重要因子は同定されてはいない。

植物の主要な栄養素である、硝酸シグナル (窒素) 伝達機構とリン飢餓シグナル伝達機構のクロストークのメカニズムの理解は、それぞれのシグナル伝達に関わる主要な因子が同定されたことで、やっと、ここ数年の間に進んできた。シロイヌナズナにおいてリン飢餓シグナル伝達機構に関わる因子、*PHR1*が同定され³⁸⁾、その後、*PHR1* (およびそのホモログ) に結合して*PHR1*活性を阻害するSPXタンパク質が同定された³⁹⁾。構造解析によって、*PHR1*とSPXタンパク質は、リン酸化合物 (特に、イノシトールリン酸) 存在下で結合することが示され^{40, 41)}、リン飢餓になると*PHR1*活性が誘導されるメカニズムが明らかになった。硝酸イオンの存在により活性化されたNLP転写因子は*NIGT1*転写抑制因子遺伝子の発現を促進し、NLPと*NIGT1*がそれぞれ硝酸輸送体遺伝子の発現促進因子と抑制因子として機能することで、窒素栄養環境の変化に合わせて硝酸輸送体遺伝子の発現が巧妙に調節されているが、*PHR1*は*NIGT1*遺伝子の活性化因子として働くことがわかり、リン飢餓が硝酸シグナル伝達や硝酸態窒素の獲得を抑制する仕組みが示された³¹⁾。一方で、*NIGT1*がリン飢餓シグナル伝達を阻害するSPX遺伝子の発現を抑止しており、これによって窒素栄養状態がリン飢餓応答に及ぼす仕組みが明らかとなった^{42, 43)}。しかしながら、栄養シグナル伝達のクロストーク機構は、複雑であることが予測され、今後、新たな分子メカニズムが発見される可能性は高い。

[注目すべき国内外のプロジェクト]

【国内】

- ・JST・CREST: 「植物頑健性」環境変動に対する植物の頑健性の解明と応用に向けた基盤技術の創出 (2015~2022)

2.2

俯瞰区分と研究開発領域 農業・生物生産

- ・ JST・SATREPS：生物的硝化抑制（BNI）技術を用いたヒンドゥスタン平原における窒素利用効率に優れた小麦栽培体系の確立（2021～2025）
- ・ 学術振興会の科学研究費補助金の基盤Sで、「リービッチの最小律の基礎となる植物栄養情報統合システムの解明」の研究開発課題が実施されている。

【国外】

- ・ Novo Nordisk Foundation、Bill & Melinda Gates Foundationなどの民間財団が、農業の環境負荷低減に関わる課題としてBNIに着目している他、CIMMYT、ICRISAT、CIAT、ILRIなど、BNI国際コンソーシアムメンバーである国際農業研究機関などもBNI技術の進展に注目している。
- ・ スウェーデンのThe Royal Swedish Academy of Agriculture and Forestry（王立農林アカデミー）が、2022年、植物栄養に関する研究開発を支援するプログラムを開始した。
- ・ 米国農務省（USDA）傘下のNational Institute of Food and Agriculture（NIFA）は、2018年の農場法で続行することが決定された、Agriculture and Food Research Initiative（AFRI）において、2022年からPhysiology of Agricultural Plants（農業用植物の生理学）というプログラムを開始し、800万ドル以上（約10億円以上）を投資することを発表した。このプログラムで助成される研究課題の中には肥料の使用効率を高めるための、分子生物学から個体レベルまでの基礎から応用研究が含まれる。
- ・ 米国の民間財団、ZEGAR FAMILY FOUNDATIONが助成する研究開発領域「環境とサステナビリティ（Environment and Sustainability）」の中で、植物栄養のシグナルネットワークの解明に関する研究が助成されている。

（5）科学技術的課題

【植物の栄養シグナルネットワーク】

硝酸シグナル受容体が同定され、硝酸シグナル伝達機構とリン飢餓シグナル伝達機構のクロストークのメカニズム解明が進み、これらのシグナルネットワークと植物の斉唱制御との関係の解明も少しずつ進んでいる。しかし、複雑な野外環境においては、栄養シグナル伝達のクロストーク機構が成長制御に与える影響もさまざまであることが予想され、今後も新たな分子メカニズムが発見される可能性は高い。また、得られた知見を環境負荷低減農業に活用するための育種や圃場試験が必要である。

【生物的硝化抑制（BNI）】

イネ科植物の根からの滲出物による生物的硝化抑制効果については、熱帯牧草ブラキラリア、ソルガム、トウモロコシでは、原因物質がいくつか同定されているが、その生合成経路や生合成及び滲出制御メカニズムは未解明である。ソルガムやトウモロコシでは原因物質は同定されているものの、圃場試験に供するようなBNI強化品種のプロトタイプがまだ作出されていないため、祖先種や遺伝資源、分子マーカーなどを活用したなどからBNI能を基礎とした遺伝集団の作成などが必要である。一方、コムギでは圃場試験や社会実装に向けたプロトタイプの作出が進んでいるものの、BNI能の原因物質がまだ同定されていないため、原因物質の同定、分子マーカーの作出、生合成経路や生合成制御メカニズムの解明が急務である。また、世界各地での社会実装を進めるための栽培試験や栽培方法最適化、さらなる実用品種の作出が必要である。

（6）その他の課題

植物の栄養応答を支える分子ネットワークを解明することは、より少ない施肥量でも収量を確保できるような品種の開発に貢献すると考えられるが、そのためには、多種多様な候補遺伝子群の中から、実際に圃場での窒素やリンの利用効率の向上に貢献する遺伝子群の同定が必須である。比較的均質で1～数個体ずつ、病害虫のない環境で栽培される実験室環境と、変動が激しく、大量の植物体が密植され、病害虫が多い野外環

境では、栄養応答や成長制御に関わるシグナルネットワークのうち、優位に機能する部分が異なることが容易に想像される。このため、実験室環境で見いだされた遺伝子の機能を、野外環境でテストすることは社会実装に向けて必須の過程と言える。この過程では、様々な遺伝子の機能をテストするため、まずは遺伝子組換え植物を用いた実験を行うのが一般的である。ここで野外圃場実験に供する遺伝子組換え体植物は、そのまま実用に供するのではなく、あくまで、どの遺伝子が野外に必要な効果を発揮できるかを試験するためのものであって、効果が確認されれば、その遺伝子をターゲットに、保存されている遺伝資源や近縁の野生種との交配や、SDN-1ゲノム編集、放射線育種等の様々な方法によって、目的の新品種を作出することが可能になる。特に近年では、カルタヘナ法で規制される「遺伝子組換え」を回避するための技術が様々な検討されつつあり、分子メカニズムの解明から得られた新知見を社会実装するには、遺伝子組換え作物の作出にしかつながらない、というような思い込みは過去のものとなりつつある。

換言すれば、最先端の植物科学の成果を社会実装するには、遺伝子組換え植物の野外圃場試験は必須であるが、社会実装するには、必ずしも遺伝子組換え体の作出は必須ではないということである。わが国においても遺伝子組換え植物やゲノム編集植物の野外試験は、法規制の上では合法に実施可能であるが、そのための圃場の数は極めて少なく、また手続きが周知されているとは言い難い状況であり、社会実装可能なシーズが世に出ることなく眠り続ける恐れが極めて高い状況である。このためにも、遺伝子組換え植物の野外圃場実験が迅速に実施できるような研究開発体制の充実が喫緊の課題である。

農業の環境負荷を低減するための植物栄養の理解に関する研究開発は、グローバルにも極めて重要な研究開発課題である。大量の食料・飼料を海外からの輸入に頼る日本は、世界の食糧輸出国の農業による環境負荷にも責任がある。日本の研究開発成果をグローバルに社会実装することで、日本が消費する食料・飼料への環境負荷が低減され、日本の食料安全保障が確保されるということを肝に銘じたい。

(7) 国際比較

国・地域	フェーズ	現状	トレンド	各国の状況、評価の際に参考にした根拠など
日本	基礎研究	◎	→	BNI研究を主導（BNI国際コンソーシアム会議）。東京大学農学部を中心に、植物栄養のシグナルネットワークの解明に多大な貢献あり。
	応用研究・開発	○	→	遺伝子組換え植物の圃場試験が非常に難しく、応用研究、実装研究が極めて弱い。また、BNI現象の解明を進める国際農研には育種部門が無くBNI強化作物のプロトタイプの実用は直接出来ない。
米国	基礎研究	◎	↗	長年、植物栄養のシグナルネットワークの解明に注力してきた。また、BNI作物の基礎研究にも投資している。
	応用研究・開発	○	↗	植物栄養のシグナルネットワークの解明から得られた知見は、社会実装にはまだ遠い。コムギ、トウモロコシ、ソルガムの大産地であり、BNIの育種による導入を検討中。
欧州	基礎研究	◎	↗	植物栄養のシグナルネットワーク研究者の層が厚く、基礎研究が充実している。圃場生態系における物質循環などマクロスケールの研究も充実している。民間財団、Novo Norden Foundationによる新たなプロジェクトによりBNI基礎研究が加速している。
	応用研究・開発	○	↗	民間企業（BASF社、モンデリーズ社）の関与による応用研究が進む。
中国	基礎研究	○	↗	植物栄養シグナルネットワークに関する研究を進める研究者層が厚い。また、BNI強化イネの研究例はあるが、還元状態の水田では効果が発揮しにくい。
	応用研究・開発	△	→	コムギ、トウモロコシ、ソルガムの大産地であるが、応用研究の例はあまりない。

2.2 俯瞰区分と研究開発領域
農業・生物生産

韓国	基礎研究	△	→	植物栄養の研究分野はあまり注目されていない。
	応用研究・開発	△	→	植物栄養の研究分野はあまり注目されていない。
カナダ	基礎研究	△	→	コムギ、オオムギに関しての基礎研究の実施が検討されている。
	応用研究・開発	○	↗	1CW (日本向け春小麦品種) へのBNI能 (Lr#N-SA) 導入がプロジェクト化されており、施肥の30%削減を目標としている。
ニュージーランド	基礎研究	○	↗	合成硝化抑制剤DCDの使用が禁止されたため、牧草地におけるN ₂ O排出削減の切り札としてのBNI研究への期待が高い。
	応用研究・開発	○	↗	CIATと組んだ温帯牧草のBNI能スクリーニングなどを実施している。

(註1) フェーズ

基礎研究：大学・国研などでの基礎研究の範囲

応用研究・開発：技術開発（プロトタイプの開発含む）の範囲

(註2) 現状 ※日本の現状を基準にした評価ではなく、CRDSの調査・見解による評価

◎：特に顕著な活動・成果が見えている

○：顕著な活動・成果が見えている

△：顕著な活動・成果が見えていない

×：特筆すべき活動・成果が見えていない

(註3) トレンド ※ここ1～2年の研究開発水準の変化

↗：上昇傾向、→：現状維持、↘：下降傾向

参考文献

- 1) Oldroyd, G. E. D & Leyser, O., A plant's diet, surviving in a variable nutrient environment. *Science* 368 (2020) : eaba0196
- 2) Ladha, J. K. et al., Global nitrogen budgets in cereals: A 50-year assessment for maize, rice, and wheat production systems. *Sci. Rep* 6 (2016) : 19355. doi: 10.1038/srep19355.
- 3) Tian, H. et al., A comprehensive quantification of global nitrous oxide sources and sinks. *Nature* 586 (2020) : 248-256. doi: 10.1038/s41586-020-2780-0
- 4) Rockstrom, J. et al., A safe operating space for humanity. *Nature* 461 (2009) : 472-475. doi: 10.1038/461472a
- 5) Steffen, W. et al., Planetary boundaries: Guiding human development on a changing planet. *Science* 347 (2015) : 736.
- 6) Sela, S. et al., Dynamic model-based N management reduces surplus nitrogen and improves the environmental performance of corn production. *Environ Res Lett* 13 (2018) : 054010. doi: 10.1088/1748-9326/aab908
- 7) Dent, D. & Cocking, E., Establishing symbiotic nitrogen fixation in cereals and other non-legume crops: The Greener Nitrogen Revolution. *Agric & Food Secur* 6 (2017) : 7. doi: 10.1186/s40066-016-0084-2
- 8) Radersma, S. & Smit, A. L., Assessing denitrification and N leaching in a field with organic amendments. *NJAS Wagening. J. Life Sci.* 58 (2011) : 21-29. doi: 10.1016/j.njas.2010.06.001
- 9) De Notaris, C., et al., Nitrogen leaching: A crop rotation perspective on the effect of N surplus, field management and use of catch crops. *Agric Ecosyst Environ* 255 (2018) : 1-11. doi: 10.1016/j.agree.2017.12.009
- 10) Rice, E. & Pancholy, S. K., Inhibition of nitrification by climax ecosystems. *Am J Bot* 59 (1972) : 1033-1040.
- 11) Subbarao, G. V., et al., Evidence for biological nitrification inhibition in *Brachiaria* pastures. *PNAS* 106 (2009), 17302-17307. doi: 10.1073/pnas.0903694106

- 12) Zakir, H. A. K. M., et al., Detection, isolation and characterization of a root-exuded compound, methyl 3- (4-hydroxyphenyl) propionate, responsible for biological nitrification inhibition by sorghum (*Sorghum bicolor*). *New Phytologist* 180 (2008) : 442-451. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02576.x
- 13) Subbarao, G. V., et al., Can biological nitrification inhibition (BNI) genes from perennial *Leymus racemosus* (Triticeae) combat nitrification in wheat farming? *Plant Soil* 299 (2007): 55-64. doi: 10.1007/s11104-007-9360-z
- 14) J Otaka, J., et al., Biological nitrification inhibition in maize — solution and identification of hydrophobic inhibitors from root exudates. *Biol. Fertil. Soils* 58 (2022) : 251-264. doi: 10.1007/s00374-021-01577
- 15) Sun, L., et al., Biological nitrification inhibition by rice root exudates and its relationship with nitrogen-use efficiency. *New Phytol.* 212 (2016) : 646-656. doi: 10.1111/nph.14057
- 16) Ghatak, A. et al., Root exudation of contrasting drought-stressed pearl millet genotypes conveys varying biological nitrification inhibition (BNI) activity. *Biol Fertil Soils* 58 (2022) : 291-306. <https://doi.org/10.1007/s00374-021-01578-w>
- 17) Cox, W. J. & Reisenauer, H. M., Growth and ion uptake by wheat supplied nitrogen as nitrate or ammonium or both. *Plant Soil* 38 (1973) : 363-380. doi: 10.1007/BF00779019
- 18) Wang, P. et al., Increased biomass accumulation in maize grown in mixed nitrogen supply is mediated by auxin synthesis. *J Exp Bot* 70 (2019) : 1859-1873. doi.org/10.1093/jxb/erz047.
- 19) Bloom, A. J. et al., Nitrogen assimilation and growth of wheat under elevated carbon dioxide. *PNAS* 99 (2002) : 1730-1735. doi: 10.1073/pnas.022627299.
- 20) Camargo, A. et al., Nitrate Signaling by the Regulatory Gene NIT2 in *Chlamydomonas*. *Plant Cell* 19 (2007) : 3491-3503.
- 21) Castaings, L. et al., The nodule inception-like protein 7 modulates nitrate sensing and metabolism in *Arabidopsis*. *Plant J* 57 (2009): 426-35. doi: 10.1111/j.1365-313X.2008.03695.x.
- 22) Konishi, M. & Yanagisawa, S., Identification of a nitrate-responsive cis-element in the *Arabidopsis NIT1* promoter defines the presence of multiple cis-regulatory elements for nitrogen response. *Plant J* 63 (2010) : 269-82. doi: 10.1111/j.1365-313X.2010.04239.x.
- 23) Konishi, M. & Yanagisawa, S., Arabidopsis NIN-like transcription factors have a central role in nitrate signalling. *Nat Commun* 4 (2013) : 1617. <https://doi.org/10.1038/ncomms2621>
- 24) Marchive, C. et al., Nuclear retention of the transcription factor NLP7 orchestrates the early response to nitrate in plants. *Nat Commun* 4 (2013) : 1713. <https://doi.org/10.1038/ncomms2650>.
- 25) Liu, Kh., et al., Discovery of nitrate-CPK-NLP signalling in central nutrient-growth networks. *Nature* 545 (2017) : 311-316 (2017). <https://doi.org/10.1038/nature22077>
- 26) Kishii, M. et al., Production of wheat-*Leymus racemosus* chromosome addition lines. *Theor Appl Genet* 109 (2004) : 255-60. DOI: 10.1007/s00122-004-1631-y
- 27) Subbarao, G. V. et al., Enlisting wild grass genes to combat nitrification in wheat farming: A nature-based solution. *PNAS* 118 (2021) : e2106595118. doi: 10.1073/pnas.2106595118
- 28) Liu, Kh., et al., NIN-like protein 7 transcription factor is a plant nitrate sensor. *Science* 377 (2022) : 1419-1425. doi: 10.1126/science.add1104.
- 29) Saito, M., et al., *Arabidopsis* nitrate-induced aspartate oxidase gene expression is necessary

- to maintain metabolic balance under nitrogen nutrient fluctuation. *Commun Biol* 5 (2022) : 432. <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03399-5>
- 30) Yan, D. et al., NIN-like protein 8 is a master regulator of nitrate-promoted seed germination in *Arabidopsis*. *Nat Commun* 7 (2016) : 13179. <https://doi.org/10.1038/ncomms13179>
- 31) Maeda, Y., et al., A NIGT1-centred transcriptional cascade regulates nitrate signalling and incorporates phosphorus starvation signals in *Arabidopsis*. *Nat Commun* 9 (2018) : 1376. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03832-6>
- 32) Ariga, T. et al., The *Arabidopsis* *NLP7-HB52/54-VAR2* pathway modulates energy utilization in diverse light and nitrogen conditions. *Curr Biol* 32 (2022) : 5344-5353. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.10.024>.
- 33) Wu, J. et al., Rice NIN-LIKE PROTEIN 4 plays a pivotal role in nitrogen use efficiency. *Plant Biotech J* 19 (2021) : 448-461. doi: 10.1111/pbi.13475.
- 34) O'Malley R. C. et al., Cistrome and epicistrome features shape the regulatory DNA landscape. *Cell* 165 (2016) : 1280-1292. doi: 10.1016/j.cell.2016.04.038.
- 35) Varala, K., et al., Temporal transcriptional logic of dynamic regulatory networks underlying nitrogen signaling and use in plants. *PNAS* 115 (2018) : 6494-6499. <https://doi.org/10.1073/pnas.1721487115>.
- 36) Ueda, Y., et al., Gene regulatory network and its constituent transcription factors that control nitrogen-deficiency responses in rice. *New Phytol* 227 (2020) : 1434-1452. <https://doi.org/10.1111/nph.16627>.
- 37) Gaudinier, A. et al., Transcriptional regulation of nitrogen-associated metabolism and growth. *Nature* 563 (2018) : 259-264. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0656-3>
- 38) Rubio, V. et al., A conserved MYB transcription factor involved in phosphate starvation signaling both in vascular plants and in unicellular algae. *Genes Dev* 15 (2001) : 2122-2133. doi : 10.1101/gad.204401
- 39) Puga, M. I., et al., SPX1 is a phosphate-dependent inhibitor of PHOSPHATE STARVATION RESPONSE 1 in *Arabidopsis*. *PNAS* 111 (2014) : 14947-14952. <https://doi.org/10.1073/pnas.1404654111>
- 40) Wild, R. et al., Control of eukaryotic phosphate homeostasis by inositol polyphosphate sensor domains. *Science* 352 (2016) : 986-990. DOI: 10.1126/science.aad9858
- 41) Zhou, J., et al. Mechanism of phosphate sensing and signaling revealed by rice SPX1-PHR2 complex structure. *Nat Commun* 12 (2021) : 7040. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-27391-5>
- 42) Takatoshi, K., et al., Repression of nitrogen starvation responses by members of the *Arabidopsis* GARP-Type Transcription Factor NIGT1/HRS1 Subfamily. *Plant Cell* 30 (2018) : 925-945. <https://doi.org/10.1105/tpc.17.00810>
- 43) Ueda Y., et al., Nitrate-inducible NIGT1 proteins modulate phosphate uptake and starvation signalling via transcriptional regulation of *SPX* genes. *Plant J* 102 (2020) : 448-466. <https://doi.org/10.1111/tpj.14637>