

作物における光合成系の温度馴化機構の解明

矢守 航 (千葉大学 環境健康フィールド科学センター)

wataru.yamori@chiba-u.jp

要約

地球環境変化に伴って、植物が遭遇する温度は上昇し続けており、温度変化が植物の光合成や成長に及ぼす影響を理解することは重要である。本研究では、生理生態学的観点と分子生理学的観点の双方から、光合成系の温度馴化機構を体系的に明らかにした。また、その科学的知見をもとに、分子遺伝学の技術を用いて、イネにおいて「高温環境下における光合成能力の強化」に成功し、作物の収量増加に貢献し得る重要な知見を得た。

はじめに

植物葉の光合成速度の温度応答は栽培温度に応じて変化することが知られており、これは「光合成系の温度馴化」と呼ばれる現象である。よく知られている現象の一つとして、栽培温度に伴って温度-光合成曲線の形が変化することが挙げられる。これは栽培温度下において効率の良い光合成を行うための応答であると考えられている。しかし、温度-光合成曲線の形がどのようなメカニズムで決定されているのか明らかになっていなかった。そこで、光合成系の温度馴化の一連のメカニズムを、生理生態学的観点と分子生理学的観点の双方から研究を行った。また、現在、それらの科学的知見をもとに、作物の生産性向上を目指して研究を行っている。

(1) 光合成系の温度馴化機構の包括的解明

植物は太陽から光エネルギーを吸収して、化学エネルギーや還元力に変換する(電子伝達反応)。それらのエネルギーを利用して、炭酸固定酵素ルビスコが CO_2 を固定して、糖やデンプンが合成される(炭酸固定反応)。光合成モデルによると、光合成速度は 1) ルビスコの炭酸固定反応と 2) チラコイド膜における電子伝達反応のどちらか遅い反応によって決定される(図1)。これまでの光合成系の温度馴化に関する研究では、電子伝達反応の温度応答が重要な要因と考えられてきた。一方で、ルビスコ反応の温度応答の研究はほとんど行われていないにも関わらず、光合成系の温度馴化には重要でないと考えられていた。そこで、ホウレンソウを実験材料に用いて、光合成系の温度馴化に対する“電子伝達の役割”と“ルビスコの炭酸固定反応の役割”を分割して詳細に検討した結果、ルビスコの炭酸固定反応の温度応答そのものが光合成の温度応答を規定していることを見出した¹⁾²⁾。

さらに分子生理学的な解析に踏み込んだ。ルビスコの炭酸固定反応の温度応答に影響を及ぼす要因として、1) 基質となる葉緑体内の CO_2 濃度、および 2) ルビスコ自体の活性とを挙げるこ

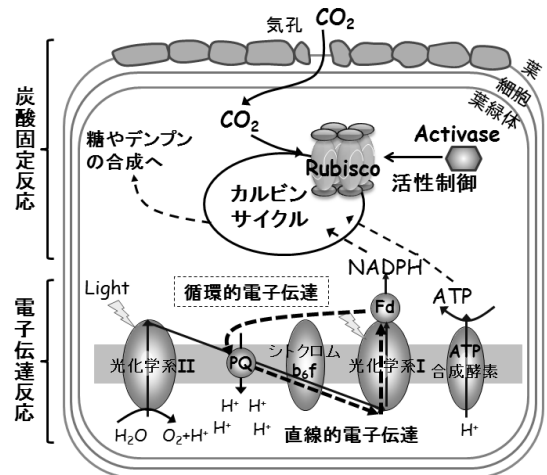


図1: 光合成反応の概略図

とができる (図 2)。葉緑体内の CO_2 濃度は、外気から気孔腔への CO_2 拡散抵抗 (気孔抵抗) と気孔腔から葉緑体内への CO_2 拡散抵抗 (葉肉抵抗) によって決まる。一方で、ルビスコの活性は、ルビスコ活性化状態に大きく依存する。そこで、これらの全ての要因に着目して研究を行うことによって、「光合成速度の温度応答が変化する一連のメカニズム」を体系的に明らかにした³⁾⁴⁾ (図 2)。これまでに明らかにしてきた光合成の温度馴化メカニズムに基づいて既存の光合成モデルを改良したところ、実際に測定した光合成速度の温度応答とよく一致することが明らかとなり、地球環境変化による植物の光合成応答を、幅広い温度に渡って解析可能であることを示した⁵⁾⁶⁾。さらに、これらをスケールアップして 10 種類の農作物を実験材料に用いて、その他の多くの農作物にも適用できることを示した⁷⁾⁸⁾⁹⁾¹⁰⁾。

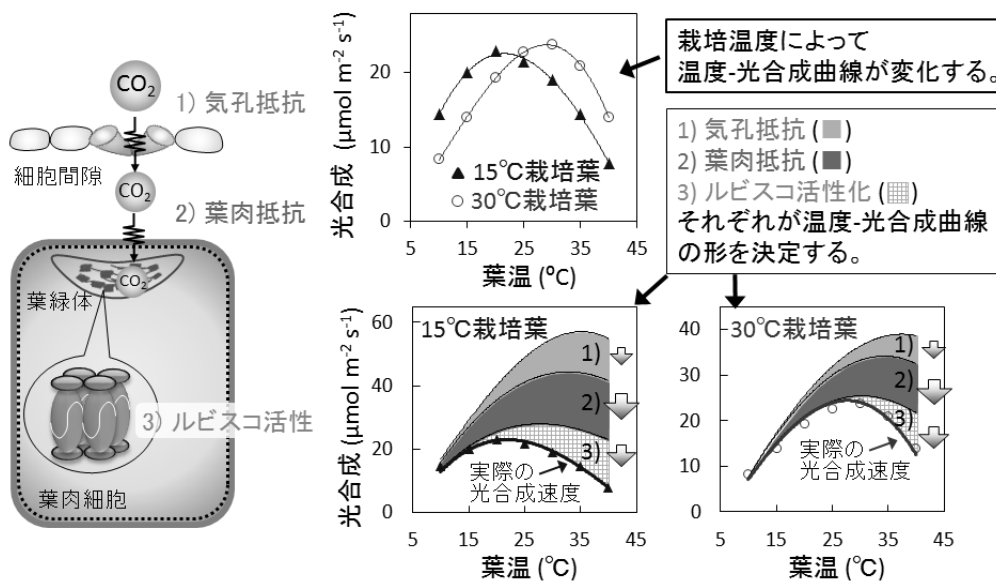


図 2: 炭酸固定反応の概略図とその温度応答
 温度-光合成曲線は栽培温度によって変化する。そのメカニズムとして、1) 気孔抵抗、2) 葉肉抵抗、3) ルビスコ活性化の全ての温度応答が起因していることが明らかになった。

(2) 光合成能力の強化と収量増大に向けての取り組み

現在、人口増加・地球環境変化に伴う食糧不足は深刻化し、将来において穀物・作物を安定的に供給できるような対策が必要である。葉の光合成能力の改善によって、作物の成長・収量が增加するかどうかは明確にされていなかった¹¹⁾。光合成能力を改変した形質転換体イネを用いて解析した結果、作物のバイオマス・収量は、主に炭水化物供給者としての葉の光合成能力に依存していることを明確に示した (図 3)。つまり、葉の光合成効率の改善こそが植物の生育向上と収量増加の鍵になることを示した。現在では、これまで明らかにした基礎的なデータを元に、世界の食糧生産の向上に寄与できるように研究を行っている。

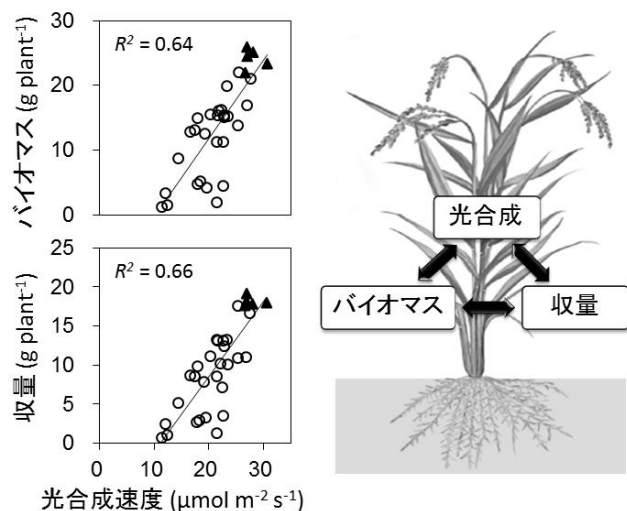


図 3: 光合成速度、バイオマス、収量の関係性

将来の温暖化環境下における光合成能力の強化

高温における光合成速度を決定する要因の1つとして、ルビスコ活性化率の減少が挙げられる¹²⁾。高温でルビスコ活性化率が減少するメカニズムとして、ルビスコ活性化の調節を担うアクチベース量や熱安定性が律速要因だと提案されている。そこで、1) 野生体イネ、2) アクチベース量を増加した形質転換体、3) アクチベース量を減少した形質転換体を用いて、ルビスコ活性化率と光合成速度の温度応答を調べた。25°C以下では、アクチベース量の増加・減少に関わらず、ルビスコ活性化率と光合成速度はほとんど変化しなかった。一方で、40°Cでは、アクチベース量の減少と共にルビスコ活性化率と光合成速度が減少し、アクチベース量を増加させると、ルビスコ活性化率と光合成速度が増加した¹³⁾。イネにおいてアクチベースを過剰発現することによって、高温領域における光合成能力の強化に成功し、これらは作物の収量増加に貢献する重要な知見となった。

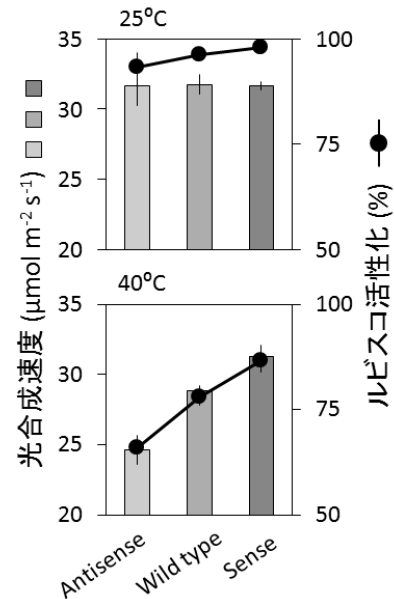


図4: アクチベース量を減少(antisense)、および、増加(sense)させた形質転換体における光合成特性

低温環境下における光合成能力の強化にむけて

地球環境の変化に伴って、予期せぬ異常低温の発生が増えると予想されている。低温環境において強い光環境下では過剰な光エネルギーを生み出し、活性酸素の生成を介して光合成装置が破壊されてしまう(光障害)。そこで、低温環境における過剰エネルギーの散逸経路について変異体イネを用いて解析したところ、機能未知とされていた光化学系Iにおける循環的電子伝達経路(図1)が重要な役割を果たすことを分子遺伝学的に明らかにした¹⁴⁾。今後、循環的電子伝達能力の強化によって、光合成の環境適応能力を強化することが可能であるという重要な知見を得た。

おわりに

地球レベルの急激な人口増加と環境変化は深刻な食糧不足を招きつつあり、いかに作物の収量を増加させるかは植物科学研究の社会貢献において最も重要な課題である。そこで、今後、将来の地球環境条件下における光合成能力や植物成長の強化に取り組み、世界の食糧生産の向上に寄与できるような研究を行いたいと考えている¹⁵⁾。また、これまで明らかにした科学的知見を環境制御性が高い植物工場における作物生産性の一層の向上に応用し、さらにその応用研究を通して、基礎的研究の新たな展開を図りたいと考えている。

謝辞

今回の受賞にあたり、本賞に推薦をいただきました日本農学アカデミー理事の古在豊樹先生(千葉大学名誉教授、NPO植物工場研究会理事長)はじめ、高垣美智子教授(千葉大学)、丸尾達教授(千葉大学)、関係の先生方に心より感謝申し上げます。また、受賞研究を行うにあたり、ご指導ご鞭撻を賜りました寺島一郎教授(東京大学)、野口航准教授(東京大学)、彦坂幸毅教授(東北大学)、牧野周教授(東北大学)に心より御礼申し上げます。また、本研究は、多くの共同研究者ならびに研究室の皆様のご協力によるものであり、ここに深く感謝の意を表します。

引用文献

1. Yamori W^{*}, Noguchi K, Terashima I (2005) Temperature acclimation of photosynthesis in spinach leaves: analyses of photosynthetic components and temperature dependencies of photosynthetic partial reactions. *Plant, Cell & Environment* 28: 536-547.
2. Yamori W^{*}, Noguchi K, Kashino Y, Terashima I (2008) The role of electron transport in determining the temperature dependence of the photosynthetic rate in spinach leaves grown at contrasting temperatures. *Plant & Cell Physiology* 49: 583-591.
3. Yamori W^{*}, Suzuki K, Noguchi K, Nakai M, Terashima I (2006) Effects of Rubisco kinetics and Rubisco activation state on the temperature dependence of the photosynthetic rate in spinach leaves from contrasting growth temperatures. *Plant, Cell & Environment* 29: 1659-1670.
4. Yamori W^{*}, Noguchi K, Hanba YT, Terashima I (2006) Effects of internal conductance on the temperature dependence of the photosynthetic rate in spinach leaves from contrasting growth temperatures. *Plant & Cell Physiology* 47: 1069-1080.
5. Yamori W^{*}, K Hikosaka, Way D (2013) Temperature response of photosynthesis in C₃, C₄ and CAM plants: Temperature acclimation and Temperature adaptation. *Photosynthesis Research* (DOI 10.1007/s11120-013-9874-6).
6. Way D^{*}, Yamori W (2013) Thermal acclimation of photosynthesis: on the importance of definitions and accounting for thermal acclimation of respiration. *Photosynthesis Research* (DOI 10.1007/s11120-013-9873-7).
7. Yamori W^{*}, Noguchi K, Hikosaka K, Terashima I (2009) Cold-tolerant crop species have greater temperature homeostasis of leaf respiration and photosynthesis than cold-sensitive species. *Plant & Cell Physiology* 50: 203-215.
8. Yamori W^{*}, Noguchi K, Hikosaka K, Terashima I (2010) Phenotypic plasticity in photosynthetic temperature acclimation among crop species with different cold tolerances. *Plant Physiology* 152: 388-399.
9. Yamori W^{*}, Evans JR, von Caemmerer S (2010) Effects of growth and measurement light intensities on temperature dependence of CO₂ assimilation rate in tobacco leaves. *Plant, Cell & Environment* 33: 332-343.
10. Yamori W^{*}, Nagai T, Makino A (2011) The rate-limiting step for CO₂ assimilation at different temperatures is influenced by the leaf nitrogen content in several C₃ crop species. *Plant, Cell & Environment* 34: 764-777.
11. Yamori W^{*}, Takahashi S, Makino A, Price GD, Badger MR, von Caemmerer S (2011) The roles of ATP synthase and the cytochrome b₆/f complexes in limiting chloroplast electron transport and determining photosynthetic capacity. *Plant Physiology* 155: 956-962.
12. Yamori W^{*}, von Caemmerer S (2009) Effect of Rubisco activase deficiency on the temperature response of CO₂ assimilation rate and Rubisco activation state: Insights from transgenic tobacco with reduced amounts of Rubisco activase. *Plant Physiology* 151: 2073-2082.
13. Yamori W^{*}, Masumoto C, Fukayama H, Makino A (2012) Rubisco activase is a key regulator of non steady-state photosynthesis at any leaf temperature and, to a lesser extent, of steady-state photosynthesis at high temperature. *The Plant Journal* 71: 871-880.
14. Yamori W^{*}, Sakata N, Suzuki Y, Shikanai T, Makino A (2011) Cyclic electron flow around photosystem I via chloroplast NAD(P)H dehydrogenase (NDH) complex performs a significant physiological role during photosynthesis and plant growth at low temperature in rice. *The Plant Journal* 68: 966-976.
15. Yamori W^{*} (2013) Improving photosynthesis to increase food and fuel production by biotechnological strategies in crops. *Journal of Plant Biochemistry & Physiology* 1: 113 (doi:10.4172/2329-9029.1000113).

Mechanisms of temperature acclimation for photosynthesis in crops

Wataru Yamori (Chiba University)

wataru.yamori@chiba-u.jp