

植物の弱光環境適応における葉緑体運動の意義に関する研究

後藤 栄治（九州大学大学院農学研究院）

eiji.gotoh@agr.kyushu-u.ac.jp

植物にとって光は、光合成反応のエネルギー源として重要である。しかしながら、植物の光環境は、日なたのように太陽光の直達光を受ける強光環境から、林床のように日なたの数百分の一の弱光環境に至るまで様々である。そこで植物は、光を生育場所の光環境を把握するための情報源としても利用し、自らの形態や代謝を光環境に合わせることで、光合成量を最適化している（光応答）。演者は、共同研究者と共に、光応答の一つである葉緑体光定位運動に注目し、葉緑体光定位運動がどのように制御されているのか、植物の光環境適応にどの程度寄与しているのかについて知見を提供してきた。本発表では、最近の研究成果を中心に、植物の生存における葉緑体光定位運動の生理学的意義とその制御機構について紹介する。

植物の生育における葉緑体集合反応の生理学的意義

葉緑体光定位運動（以後“葉緑体運動”）とは、葉緑体の細胞内局在が光強度依存的に変化する現象である。光合成の場である葉緑体は、弱光のもとでは光受容を最大にするために細胞の上面と底面側（光に対して垂直の向き）に集まる（集合反応、図1）一方で、強光のもとでは直射光を避けて細胞の側壁側（光に対して平行な向き）に移動する（逃避反応、図1）。モデル植物であるシロイヌナズナ（*Arabidopsis thaliana*）の葉において、弱光下で集合反応が誘導されると、葉緑体は細胞の表面と底面に集まるので、光の吸収量は増加する。その一方で、強光下で逃避反応が誘導されると、葉緑体は入射光に平行な細胞側壁に移動するので光の吸収量は減少する（図1）。このような葉緑体運動による光の吸収量調節は、植物の生育において重要な役割を担う。逃避反応を欠く植物は、強光に曝されると重大な光阻害を生じ枯死に至ることから、逃避反応が植物の生育にとって重要な役割を担うことが国内の研究グループにより実証された¹⁾。一方で、集合反応は弱光環境で光の受光効率を高めるのに有効であると考えられていたものの、その生理学的意義は実証されていなかった。

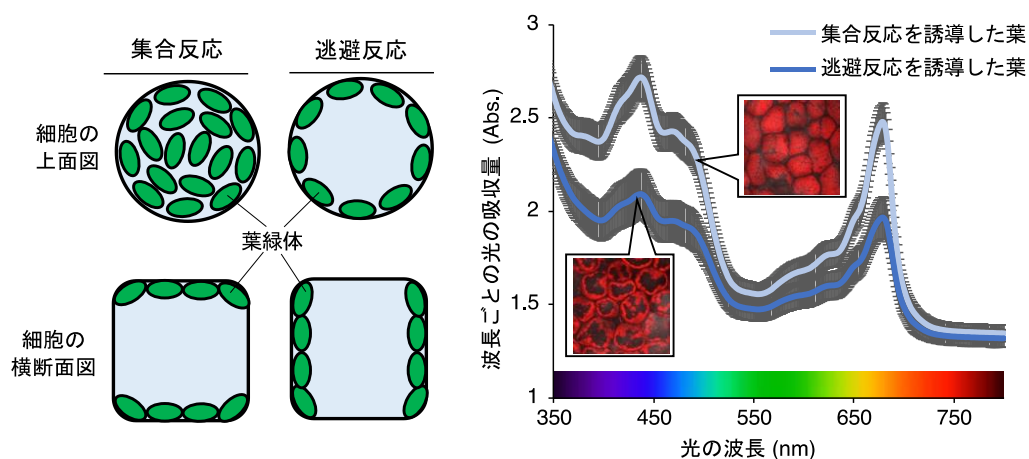


図1 葉緑体運動の模式図（左）と葉緑体運動による葉の光の吸収量変化（右）

演者らは、シロイヌナズナの葉緑体運動の変異体を利用して、細胞表面に存在する葉緑体の割合を制御することにより、集合反応により葉緑体が細胞表面に局在する割合に比例して、葉全体での光の吸収量が増大し、その結果光合成量とバイオマスが増大することを明らかにした²⁾。つまり、集合反応が弱光環境で生育する植物にとって重要な反応であることを明らかにした²⁾。その一方で、光合成が光強度によって律速されるような弱光環境では、集合反応を誘導し光合成を促進することが理想的であるが、実際の植物は完全な集合反応を示さないことを見出した。シロイヌナズナにおいて、集合反応は光補償点付近の非常に弱い光の下で最大となり、光補償点を超える強さの光では弱いながら逃避反応が誘導され始める²⁾。したがって、光合成反応速度が光強度に依存している光強度の下では、葉緑体は集合反応と逃避反応の間のような配置、すなわち葉緑体は細胞の上面と底面にまばらに存在する。このように光合成が阻害されない比較的弱い光環境下でも逃避反応が誘導される理由の一つとしては、陽斑（サンフレック）のように林床で不意に起こる突然の強光照射による光阻害を軽減することが考えられる。実際に、シロイヌナズナにおいて逃避反応の程度に依存して、弱光と強光を繰り返し照射（変動光）による光阻害は軽減される²⁾。つまり、弱光環境でみられる集合反応と逃避反応の間のような葉緑体の局在パターンは、集合反応による光合成促進と逃避反応による光阻害回避のトレードオフの結果であり、林床のような光強度が大きく変動する環境に生育する植物の生存戦略の一つであると考えられる。

葉緑体運動の改変による植物の生産性向上

農作物の生産性向上は農学における最重要課題の一つである。そこで演者らは、葉緑体運動を改変することで植物の生産性を向上できるか検証するために、シロイヌナズナの野生株に加えて、*phot2* 変異株（常に集合反応と同じ葉緑体の局在を示す）と、*jac1* 変異株（常に逃避反応と同じ葉緑体の局在を示す）、*phot2 jac1* 二重変異株（集合反応と逃避反応の間のような葉緑体局在を示す）を用いて、様々な光強度で生長解析を行った。その結果、光阻害が生じない光環境では、集合反応の程度に応じて植物のバイオマス量が増大することを見出した²⁾。解析に用いた全ての栽培条件（光強度：50, 120, 300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ）において、野生株では逃避反応が誘導される結果、逃避反応を示さない *phot2* 変異株のバイオマス量は野生株に比べて大きくなった。また、集合反応を誘導できない *jac1* 変異株のバイオマス量は、弱光や弱光と強光の中程度の光環境（50, 120 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ）の下では野生株より低下する一方で、野生株が完全に逃避反応を示す強光（300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ）では野生株と同程度であった。また、*phot2 jac1* 二重変異株は、集合反応と逃避反応の間のような葉緑体の局在、すなわち葉緑体は細胞の上面と底面にまばらに存在する局在パターンを示し、そのバイオマス量は、*phot2* 変異株と *jac1* 変異株の間の値を示した。弱光と強光の中程度の光強度（120 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ）で育てた植物体の葉における光の吸収量は、葉緑体の集合反応の程度に依存して増加し、*phot2* 変異株のバイオマス量は野生株の 1.5 倍以上大きくなった（図 2）²⁾。一方で、変異株や野生株間の葉緑体の細胞内局在の差

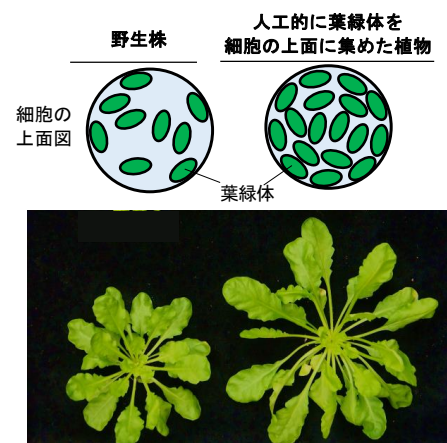


図 2 葉緑体集合反応による植物生長促進

を無視できる葉肉細胞プロトプラストで O_2 発生量を測定したところ、野生株や変異株の間に有意差はなかった²⁾。すなわち、光合成が阻害されない光環境では、葉緑体の集合反応の程度に依存して、葉における光の吸収量が増加する結果、光合成活性および植物の生産性が向上した。これらの結果は、葉緑体運動を改変することで植物の生産性を向上できることを示唆する。

青色光受容体フォトトロピンの細胞内局在と葉緑体運動の切り替え

葉緑体運動の重要性は明確になったものの、植物がどのように光の強弱を感知し、集合反応と逃避反応を切り替えているかは、不明なままである。一般的に、葉緑体運動は、青色光によって誘導され、植物特有の青色光受容体フォトトロピンが光の強弱を感知することによって誘導される。従来、葉緑体運動の詳細な観察により、フォトトロピンの細胞内局在によって応答が制御される、すなわち、細胞膜に局在する光受容体が集合反応を誘導し、葉緑体外膜に局在する光受容体が逃避反応を誘導すると考えられていた。そのような状況のなか、演者らは、オルガネラ移行シグナルを光受容体に融合することで、光受容体の細胞内局在を細胞膜と葉緑体外膜に限定した形質転換植物体の作出に成功した(図3)。形質転換植物の葉緑体運動を観察した結果、これまでの通説とは反して、細胞膜に局在する光受容体が集合反応と逃避反応を誘導し、葉緑体外膜に局在する光受容体は逃避反応を誘導することが明らかとなった³⁾。細胞膜に局在する光受容体がどのようにして光の強弱を感知し、運動方向を切り替えるのかは今後の課題であるが、本研究成果は植物の光シグナル伝達を考える上での重要な知見を提供した。

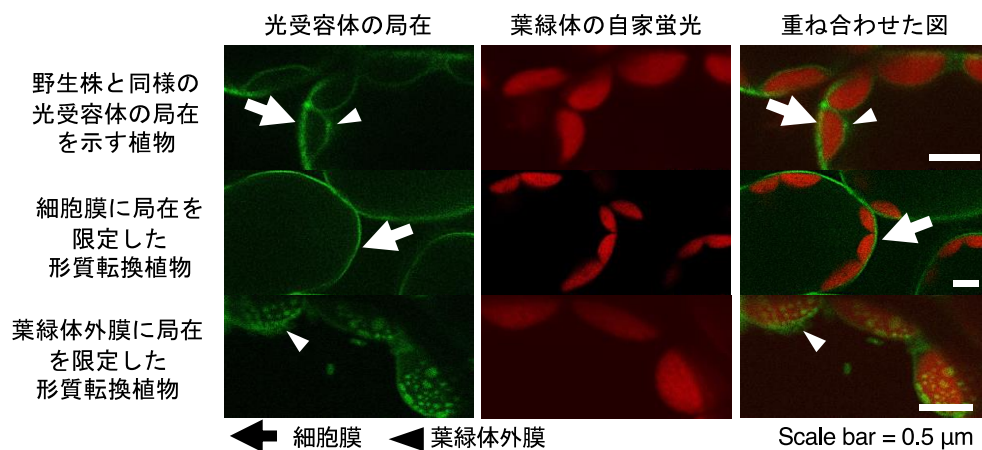


図3 光受容体フォトトロピンの細胞内局在を限定した植物の顕微鏡写真

野生植物における葉緑体運動

実際の野外環境に生育する植物の葉緑体運動の程度は様々である。古くから、陰生植物の葉緑体運動は陽性植物の葉緑体運動に比べて顕著であることが知られていたが、その原因はまったくわかっていなかった。実際に強光環境下の砂漠に生息するキソウテンガイ(*Welwitschia mirabilis*)の幼植物では、葉緑体集合反応を誘導する機能的な光受容体をもつにもかかわらず、明確な集合反応は観察されなかった⁴⁾。演者らは、陽葉のように柵状組織細胞が縦長になるシロイヌナズナ変異株では葉緑体運動が小さいことを見出し、葉の細胞の形状が葉緑体運動の運動の程度に多大な影響を及ぼすことを明らかにした⁵⁾。また、様々な光環境に生息する

イネの野生種における葉緑体運動と葉の葉肉細胞の形状を調べた結果、直射日光にさらされるイネの多くは、細胞が凹凸の激しい形を示し、葉緑体運動が非常に弱い一方で、より暗い林床環境に適したイネは、葉緑体が動きやすい丸い細胞の形状をしており、葉緑体運動の運動性が高いことを明らかにした⁶⁾。これらの結果から、実際の野外環境で生育する植物の葉緑体運動の運動性の違いは葉の細胞構造に依存することが明らかとなり、植物は周囲の光環境に適した葉の細胞構造と葉緑体運動を制御することにより、生育光環境における光合成反応を最適化していることを示した。

まとめ

葉緑体運動の研究の歴史は長く 19 世紀後半には現象が報告されており、緑藻類から種子植物に至る幅広い植物種において葉緑体運動は観察されている。集合反応が常に誘導される植物体は、太陽光が直接照射されると重大な光阻害を生じるが、光合成が阻害されないような光環境では光を効率的に吸収できるため、植物の生産性が向上する。実際に、実験室内の光阻害が生じない光環境では、常に多くの葉緑体を細胞上面に集合させた変異株は、通常の植物に比べて植物体が 1.5 倍以上も大きくなることを演者らは見出した。これらの結果から、葉緑体運動を人工的に制御することができれば、植物の生長や生産性を自在に制御できると考えられる。しかしながら、葉緑体運動の分子機構に関しては未解明な点が多く存在している。今後、遺伝学的解析や生化学的解析を駆使し、葉緑体運動に関する理解を深めていくことで、将来的には、解明した機構に基づいて葉緑体運動を人工的に制御し、植物の生長を自在に操る技術を創出し、農学の発展に貢献したいと考えている。

謝辞

日本森林学会よりご推薦いただき、本賞を賜りました。丹下健会長および井鷲裕司表彰担当理事をはじめ学会関係の皆様には厚く御礼を申し上げます。本研究の遂行にあたり、多くのご助言を賜りました和田正三先生（東京都立大学）と末次憲之先生（東京大学）に、心よりお礼申し上げます。本研究は、九州大学大学院農学研究院で実施したものであり、研究を進める上でお力添えいただいた松下智直先生（現：京都大学）に厚く御礼申し上げます。最後になりますが、本研究を支えてくださいました研究室のメンバーに厚く御礼申し上げます。

参考文献

- 1) Kasahara M. et al. (2002) Chloroplast avoidance movement reduces photodamage in plants. *Nature*, 420, 829-832.
- 2) Gotoh E. et al. (2018) Chloroplast accumulation response enhances leaf photosynthesis and plant biomass production. *Plant Physiology*, 178, 1358-1369.
- 3) Ishishita K. et al. (2020) Phototropin2 contributes to the chloroplast avoidance response at the chloroplast-plasma membrane interface. *Plant Physiology*, 183, 304-316.
- 4) Ishishita K. et al. (2016) Functional characterization of blue-light-induced responses and *PHOTOTROPIN 1* gene in *Welwitschia mirabilis*. *Journal of Plant Research*, 129, 175-187.
- 5) Gotoh E. et al. (2018) Palisade cell shape affects the light-induced chloroplast movements and leaf photosynthesis. *Scientific Reports*, 8, 1472.
- 6) Kihara M. et al. (2020) Light-induced chloroplast movements in *Oryza* species. *Journal of Plant Research*, 133, 525-535.