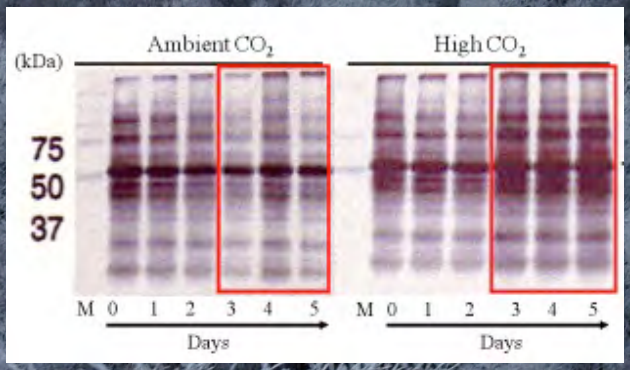
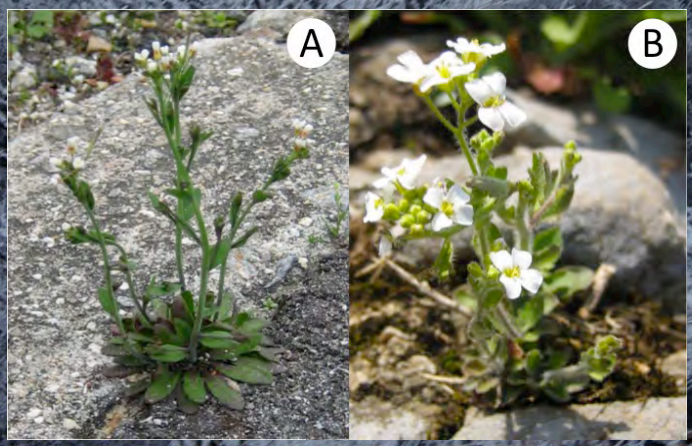
ニュースレターVol. 5
2012年 1月

植物高CO_2応答

新学術領域研究
「植物生態学・分子生理学コンソーシアムによる
陸上植物の高CO_2応答の包括的解明」





目次

Contents

巻頭言：志の高い研究を！　1

新学術領域研究班からの論文紹介　3

研究班紹介

三宅班　高CO_2順化に必須の遺伝子探索とその機能解析：植物は、なぜ糖尿病を患わないのか？　5

森長班　CO_2濃度上昇に対する進化的応答の分子古生物学的解析　7

宮尾班　高CO_2応答に関与する炭水化物シグナルの同定　9

若手研究者研究紹介　11

関連集会報告　17

新学術領域総括班からの案内　19

表紙について：
冬の山には白と黒だけの別世界が広がり、植物は静かに春を待っています（撮影：長野県）

著作権は執筆者本人にございますので、複製・転載の場合は各執筆者にご確認ください。

巻頭言：志の高い研究を！

Announce

東京大学　大学院理学系研究科　寺島一郎

あけましておめでとうございます。昨年は、3月11日の地震で被害を受けた研究室にとって、復旧に向けた努力の年だったと思います。本当に、ご苦労さまでした。

9月1日に、柳澤修一さん、野口航さんに文部科学省に同行いただき、中間評価のヒアリングを受けました。プレゼンテーションは練習どおりにほぼできて、ヒアリング自体はうまく行ったように思ったのですが、評価はA-（研究領域の設定目的に照らして、概ね期待どおりの進展が認められるが、一部に遅れが認められる）で、以下のような文書がついて来ました。アウトリーチ活動や国際会議などは後回しにしており、確信犯的なところもあるのですが、みなさんの素晴らしい成果を十分に伝えることができなかったことを反省しています。

10月7 ~ 9日には、北大の小池孝良さん、渡辺誠さんのお世話で、支笏湖畔の国民休暇村で、大変アットホームな若手の会をもつことができました。小池さん、小池さんの研究室のみなさんに厚くお礼を申し上げます。あまりにも楽しかったので、私自身は羽目を外してしまいました（もちろん、研究上の議論も楽しみましたが）。みなさんもきっと楽しんでいただけたと思います。このような、構えない、親密な、そして突っ込んだ議論が、知らず知らずのうちに次の発展の基礎となっているように思います。次回の若手の会は、2012年の秋頃、国立環境研究所の伊藤昭彦さんが担当してくださることになりそうです。

このところそれほど大きな研究プロジェクトのなかった光合成分野で、ALCA、CREST、GRENEなど、われわれの領域とも関連するプロジェクトが次々に新設されています。これらのプロジェクトとも連携をとりながら、われわれのコンソーシアムの研究をさらに発展させたいものです。ただ、つつましやかだった光合成分野にとっては、バブルの気配もないではありません。こういう時にこそ、堅実に、志の高い（©山口淳二さん）基礎研究を進めなければならないと思います。われわれのコンソーシアムが、ブレずに前進できるよう、今後とも、どうぞご協力ください。

植物生態学・分子生理学コンソーシアムによる陸上植物の高CO2応答の包括的解明　【領域番号3103】 寺島　一郎（東京大学・大学院理学系研究科・教授）
総合所見
本研究領域は、高濃度CO_2の植物への影響を包括的に理解するために組織されたものである。この目的を達成するため、生態学・農学と分子生理学などの研究者によるコンソーシアムが形成され、Free Air CO_2 Enrichment (FACE) 栽培施設やメタボローム、ホルモノーム解析拠点などの重要な研究拠点が整備されつつある点は評価できる。一方で、領域の目指す目標がやや具体性に欠け、個別研究の集積的であり、コンソーシアムでの共同研究の推進が不十分であるという意見があった。今後、本研究領域で整備されたプラットフォームを利用し、連携的な共同研究の推進によって、統一的理解を深めるような総合的な成果の創出を期待したい。また、大気CO_2濃度の急増は社会的要請の強い重要な環境問題であり、本領域の研究成果をさらに発展させ、地球環境や食料生産という点からも、社会に還元されるような研究が今後とも展開されることを期待する。
評価の着目点毎の所見
(a) 研究の進展状況
「異なる学問分野の研究者が連携して行う共同研究等の推進により、当該研究領域の発展を目指すもの」とする本研究領域において、複雑な現象を分子レベルからフィールドレベルの研究まで包括的に理解しようとする意欲的な試みは評価できる。また、「多様な研究者による新たな視点や手法による共同研究等の推進により、当該研究領域の新たな展開を目指すもの」として、Free Air CO_2 Enrichment (FACE) 栽培施設やメタボローム、ホルモノーム解析などのプラットフォームを確立すると共に、共通して使用できる手法の開発を進めた点は評価できる。一方、これらを用いた連携的共同研究の成果は不十分であるといった意見があった。また、「当該領域の研究の進展が他の研究領域の発展に大きな波及効果をもたらすもの」において、研究成果の公開やシンポジウム、ホームページを通した活動を通して、本領域から他の領域への波及効果を試みている点は評価できる。

(b) 研究成果
異なる学問分野の研究者が連携して行う共同研究等の推進により、当該研究領域の発展を目指すもの」とする本研究領域において、異分野の研究者による共通のプラットフォームを利用した研究が開始され、シロイヌナズナのエコタイプの違いによるCO_2応答の詳細な解析などいくつか重要な知見が得られた点は評価できるが、共同研究は始まったばかりで現状ではその成果は十分とは言えないという意見や、個別の優れた研究を統合して、将来的にどう生かすかといった検討をして欲しいとの意見もあった。また、「多様な研究者による新たな視点や手法による共同研究等の推進により、当該研究領域の新たな展開を目指すもの」、および「当該領域の研究の進展が他の研究領域の発展に大きな波及効果をもたらすもの」において、領域の方向性に見合ったシーズが出てきた段階であり、特段の努力が必要であるものの、今後の展開が期待できる。一方で、成果を論文としてまとめるのをこれまで以上に早くすべきとの意見があったため、今後の進展のスピードが速くなることを期待したい。
(c) 研究組織
本研究領域における研究が遂行可能となるのは、領域代表者が生態学から生理学までの幅広い分野に精通していることに依るものでもある。分子生理学、生態学、農学研究者からなる計画班員から構成されており、公募研究を含め高CO_2応答を研究する体制が整っている点は評価できる。一方で、現時点では各研究項目間の横の連携が分りにくく、統一的な解析を行う組織にするために、フィールドワークと分子生物学の融合をより積極的に進めてほしいとの意見があった。また、オーム解析で得られるデータを基に数理モデル化を行って統合モデルの構築が行えるような研究体制が必要であること、公募研究に若手研究者が少ないという意見もあった。
(d)研究費の使用
東日本大震災で大きな被害を被った班員は、その影響から完全に回復していないことから、領域内での互助や、総括班からのサポートが必要である。また、本領域は社会的関心の高い分野であるため、より具体的な情報を発信するアウトリーチ活動をこれまで以上に行ってほしいとの意見があった。
(e)今後の研究領域の推進方策
今後、個別の研究を進展させるのに加えて、領域としての具体的な目標を絞り込み、プラットフォームを十分に利用して、コンソーシアムを生かした異分野間での連携をすすめ、本研究領域の統合的理解が進展することを期待したい。網羅的解析方法については数理モデルの方法論など、一層の手法開発を期待したい。また、大気中のCO_2濃度の上昇に応答して進化が誘導される可能性についての研究を要望する意見があった。加えて、生態学的成果を分子生理学的な言葉で理解するような努力を期待する意見があった。

新学術領域研究班からの論文紹介

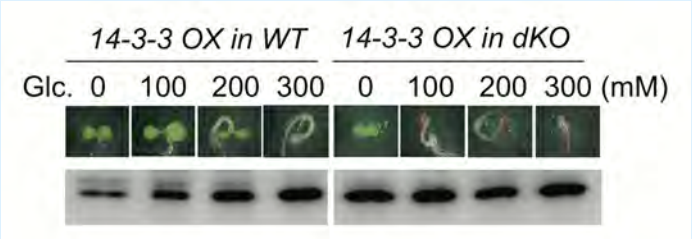
Research manuscripts

新学術領域研究班が最近発表した論文の一部をご紹介します。

C/N応答制御因子ATL31のユビキチン化ターゲットの同定

糖（炭素源，C）と窒素（N）は広範な代謝過程のなかで密に関わり合っているため，細胞内での量的バランス「C/N」は植物の生育を左右する重要な因子として注目されています。ただし，CやN単独のシグナル伝達経路に関する解析に比べて，それらを統合したC/Nシグナリングを担う分子機構についてはほとんど分かっていませんでした。

私たちは，これまでに独自のスクリーニング条件を用いて単離したC/N応答制御異常変異体 *cni1-D* (*carbon*/*nitrogen insensitive 1-D*) の解析を行い，原因遺伝子である新規ユビキチンリガーゼATL31の機能解析を行ってきました（Sato et al., 2009, Plant J）。プロテオミクス解析の結果，14-3-3タンパク質がATL31と直接結合し，ユビキチン化されることが示されました。また，各C/Nストレス条件下での14-3-3の安定性を調べたところ，14-3-3がC/Nストレスに応じて蓄積し，その安定性制御がATL31依存的であることが分かりました。さらに，14-3-3過剰発現体はC/Nストレスへの耐性が低下することが示されました。これらのことから，ATL31はユビキチン－プロテアソーム系による14-3-3安定性制御を介して植物のC/N応答を制御することを明らかにしました。

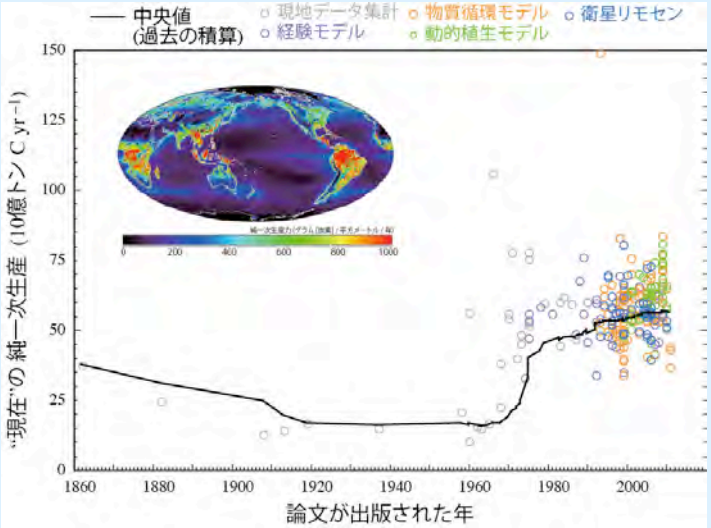


C/Nに応答した14-3-3タンパク質安定性の変化

Sato T, Maekawa S, Yasuda S, Domeki Y, Sueyoshi K, Fujiwara M, Fukao Y, Goto DB, Yamaguchi J (2011) Identification of 14-3-3 proteins as a target of ATL31 ubiquitin ligase, a regulator of the C/N response in Arabidopsis. *Plant Journal*, 68:137-146.

地球上の陸域植生による純一次生産はどれだけか：メタ解析の結果

地球上の全植物による正味の光合成生産（生態学の用語で純一次生産）の総量は、食料や木材・繊維の供給ポテンシャルだけでなく、炭素循環を通じた生物圏のはたらきを解明する上でも重要な指標です。これは古くて新しい問題でもあり、過去に多くの推定が行われてきましたが、測定誤差や基礎データの不足などが原因で大きな不確実性が残されていました。本研究では、過去150年間に行われた251件の推定例を集めてメタ解析を行い、それらの最も代表的な値（中央値）として年間564億炭素トンという値を得ました。これらは現地データの集計、統計的モデル、生態系モデル、そしてリモートセンシングを用いて推定されたものです。今後は、大気CO_2濃度上昇や気候変動、そして森林破壊など人間活動によって、この値がどう変わっていくかを注視していく必要があります。



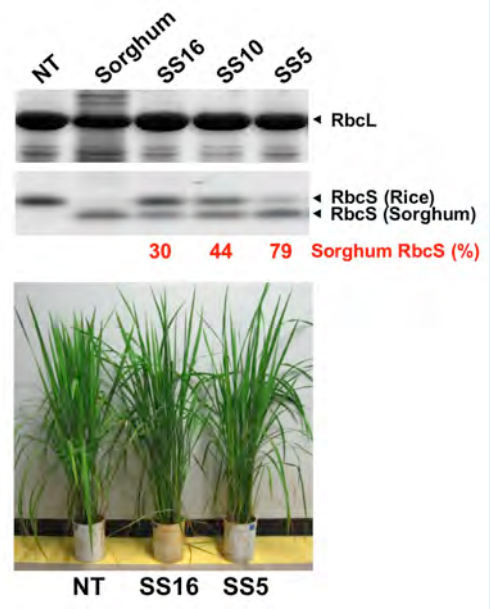
陸上植物の純一次生産に関する推定結果と出版年の関係
黒線はその年までの推定データにおける中央値を示す。図中に地球上の純一次生産マップを示した（国立環境研究所および海洋研究開発機構による推定例）。

Ito A (2011) A historical meta-analysis of global terrestrial net primary productivity: Are estimates converging? *Global Change Biology* 17: 3161-3175.

ソルガムRbcSの高発現によりイネRubiscoの酵素特性を高CO_2型に改変

RubiscoはCO2固定の初発反応を触媒する酵素です．C3植物のRubiscoの触媒速度はとても遅く，光合成ならびに生産性の主要な制限要因であることが指摘されてきました．そのため，これまでにRubiscoを改良する試みが盛んに行われてきましたが，目立った成果は得られていませんでした．我々は，C3植物から進化した二酸化炭素濃縮回路をもつC4植物が高CO2環境に適した触媒速度の高いRubiscoを持つことに着目して研究を進めました．RubiscoはRbcLとRbcSの２種類のタンパク質で構成される酵素ですが，RbcSの役割に関してはよく分かっていませんでした．このRbcSが触媒速度に重要ではないかと考え，イネRubiscoの2.5倍の触媒速度を示すC4植物ソルガムのRubiscoのRbcSをイネに導入しました．その結果，イネRubiscoの触媒速度を約1.5倍に高めることに成功しました．この方法は，イネ以外のC3植物にも応用可能であり，将来的な高CO2環境での作物の増産，安定供給に貢献し得る技術と考えられます．

Ishikawa C, Hatanaka T, Misoo S, Miyake C, Fukayama H (2011) Functional incorporation of sorghum small subunit increases the catalytic turnover rate of Rubisco in transgenic rice. *Plant Physiology*,156: 1603-1611.



ソルガムRbcSを高発現する形質転換イネ
SDS-PAGE（CBB染色）による発現解析と播種後60日目の非形質転換イネ (NT) と形質転換イネ (SS)

高CO_2環境への光合成馴化に関する新たな知見:イネの展開葉と老化葉に見る葉身窒素含量とRubisco量への影響

高CO2環境下に馴化した植物の光合成能力は低下していることが指摘されています。本論文では、100 Pa CO2で生育したイネの展開葉と老化葉について、光合成能力が低下した要因を調べました。高CO2環境では、Rubisco律速の光合成速度のみならず電子伝達系律速の光合成速度の両者が減少していて、その割合は展開葉より老化葉で大きいものでした。その減少率は、Rubiscoのタンパク量や葉身全窒素量の減少率と非常に高い相関関係にありました。光合成産物であるショ糖とデンプンの蓄積は認められましたが、その蓄積割合と光合成速度の減少との間には相関はありませんでした。展開葉では、葉に分配される窒素量が減少していて、その分配窒素量がRubiscoの二つのサブユニット遺伝子*RBCL*と*RBCS*の転写産物量およびRubiscoのタンパク量を決定していました。また、老化葉では、葉の老化の進行が促進されていて、その結果が光合成の低下につながっていました。

Seneweera S, Makino A, Hirotsu N, Norton R, Suzuki Y (2011) New insight into photosynthetic acclimation to elevated CO2: The role of leaf nitrogen and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in rice leaves. *Environmental and Experimental Botany*, 71: 128-136.

高CO_2制御人工気象室で育つイネ
高CO2による光合成のダウンレギュレーションは、展開葉では葉身への窒素分配量が減少することにより、下位葉は老化進行が促進されることによる。糖やデンプンの蓄積は、ダウンレギュレーションの要因ではなく結果である。

研究班紹介

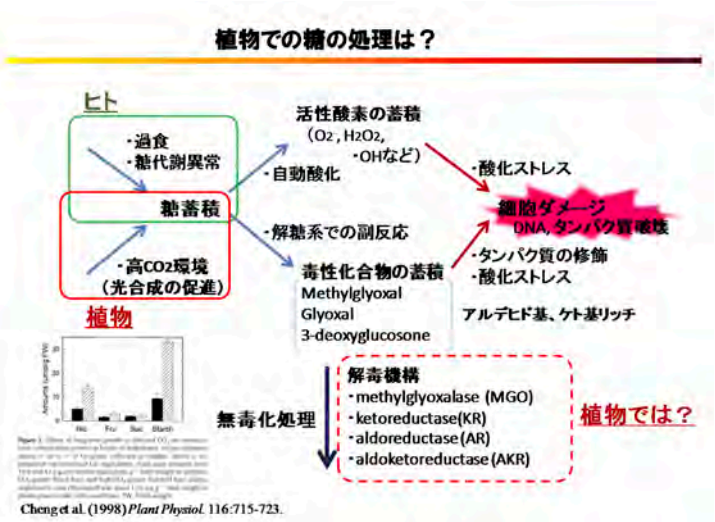
Research group

研究班の研究内容を紹介します。本号では三宅班・森長班・宮尾班の研究内容を紹介します。

高CO_2順化に必須の遺伝子探索とその機能解析：植物は、なぜ糖尿病を患わないのか？

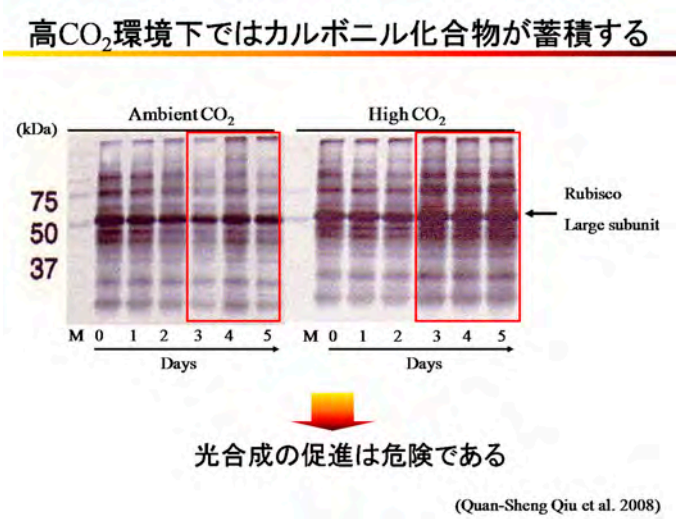
研究代表者：三宅 親弘

成人病を代表する糖尿病は、過食あるいは糖代謝異常による血中糖濃度の増大がもたらす疾病です。細胞内で、還元糖であるグルコースが解糖系で代謝される過程において、反応性に富む毒性化合物（メチルグリオキサール、グリオキサール、3-デオキシグルコソンなどの糖アルデヒド）が生成することが疾病の原因の一つです。これら化合物は、アルデヒド・ケト基に富み、DNA塩基あるいはタンパク質アミノ基を修飾し、生体代謝を阻害することにより細胞機能障害をもたらします(Thornalley et al. 1999)。ヒト細胞は、毒性化合物の解毒メカニズム：メチルグリオキサラーゼ (MGO) またはアルドケトレダクターゼ (AKR) などの酵素群をもち、アルデヒドあるいはケト基を還元することによりその毒性を不活化しています(Kang et al. 2008)。



植物は、光合成という独自のシステムで、光エネルギーを用いて大気中の無機化合物（二酸化炭素 CO_2）から有機化合物である糖を合成します。細胞内糖濃度は、毒性化合物の生成をもたらす高い値に達します (Stitt 1996)。植物もまたMGOおよびAKRをもっており、この脅威に対する解毒システムをもつことが示唆されています (Singla-Pareek et al. 2003, Simpson et al. 2009)。環境ストレス（浸透圧、塩）下で、非組換え体植物内でグリオキサールが蓄積し、酸化障害を被ったのに対し、遺伝子組換え技術によりMGOを細胞内に大量発現させた植物では障害が軽減されていたという実験事実から、植物でも糖尿病が発症することが示唆されました (Singla-Pareek et al. 2003)。この酸化障害が植物における糖尿病と定義されます。その後、グリオキサールを中心とする毒性化合物が葉緑体に酸化障害を与え、光合成機能を阻害することがin vitroの再構築系で確認されました (Mano et al. 2009)。これらの報告は、環境ストレスによる糖代謝異常が糖尿病をもたらしたことを示唆します。

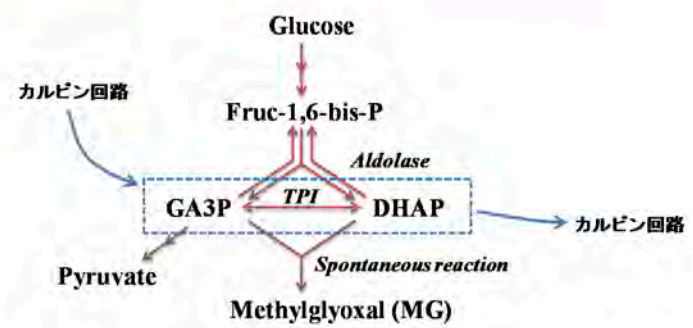
私たちは、植物が光合成により細胞内に糖を高蓄積するにもかかわらず、糖尿病を患わないことに興味を抱いてきました。先に述べたように、環境ストレス下、植物においても糖尿病の発症があり得ること、そして解毒システムの必要性が認識され始めました。今後、地球大気CO_2分圧が上昇し、高CO_2環境を迎える状況下では光合成の促進が期待されます。これは、植物にとって細胞内に高濃度の糖を蓄積 (Cheng et al. 1998) せざるを得ないという危険な状況に突入することを意味します。実際、高CO_2環境に暴露された植物では、毒性化合物によるタンパク質のカルボニル化が促進していることが示されています(Quan-Sheng Qiu et al. 2008)。



私たちは、高等植物がいまだかつて経験したことのない高CO_2環境下で糖尿病の危険性を評価、また毒性化合物による酸化障害を解析し、植物糖尿病の発症メカニズムおよび解毒システムの全容を明らかにすることを目的として、本新学術領域研究に参加しています。

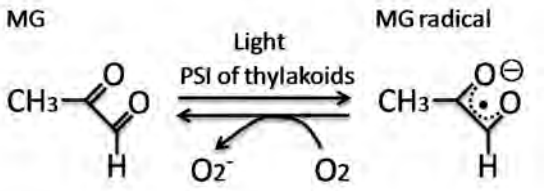
ここでは、私たちが最近明らかにした植物糖尿病発症のメカニズムの一つを紹介します。メチルグリオキサール(methyl glyoxal, MG) は、上述したように解糖系の副産物として生成されます。MGの生成過程としては、dihadroxyacetone phosphate (DHAP) とglyceraldehyde-3-phosphate (GA3P) との直接反応によるものと、triose phosphate isomerase (TPI) による反応副産物としての生成があります。

葉緑体内でのメチルグリオキサール生成の可能性



私たちは、GA3PおよびDHAPがカルビン回路中間体であることに着目し、葉緑体でのMG代謝の解明を試みました。その結果、NADPH（カルビンサイクルで利用される還元剤）を電子供与体としてMGを還元無毒化する酵素AKRの活性 (NADPH + MG → $NADP^+$ + acetal) が葉緑体にあることを世界で初めて見出すことに成功しました。この反応が継続的にMGを消去し続けるためには、AKRの電子供与体であるNADPHが再生され続けなければなりません。ところが、AKR反応によって生じたNADP+が再還元される速度は、MGの生成速度よりも遅いという事実を見出しました。このことは、葉緑体に存在するAKRがMGを効率的に消去無毒化することができていないことを示します。

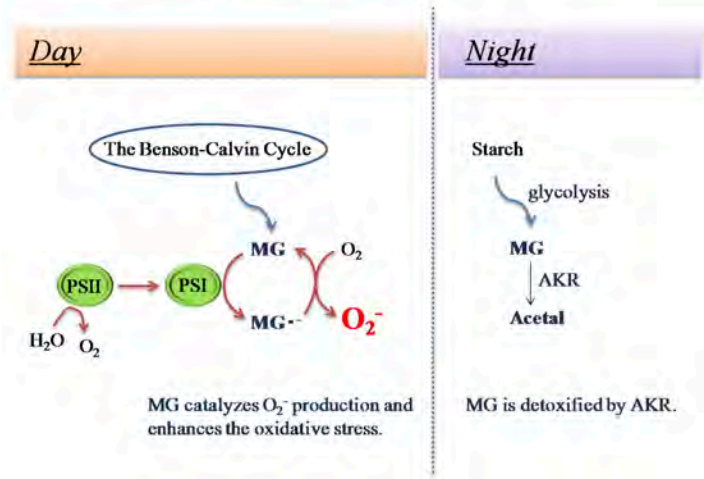
さらに私たちは、PSIによるMG光還元の結果、活性酸素であるスーパーオキシドアニオンラジカル(O_2^-)が生成することを見出しました。MGは、PSIにより一電子還元され、ラジカル(MG radical)に変換されます。MG radicalは、O_2へ一電子渡すことでMGへ戻ります。つまり、MGは、O_2光還元メディエーターとして機能します。MGは400 μM h^{-1}の速度で生成することが予想されます。したがって、ストロマで速やかにMGが消去されなければ、約15分でO_2^-生成の最大速度を与えるMG濃度に達します。そして、このO_2^-生成速度は、葉緑体で観測されるO_2光還元速度に匹敵します。これは、MGが、葉緑体において活性酸素障害を引き起こす分子的実体である可能性を示唆します。



MGが、PSIのどの成分と反応しているかは現在解析中です。MGの標準酸化還元電位は、-330 mVであり、チラコイド膜PSI還元側の電子伝達体はすべてMGを還元する可能性があります。

以上まとめると、葉緑体内糖代謝（カルビン回路を中心として）において日中不可避的に生成するメチルグリオキサール(MG)は、アルドケトレダクターゼ (AKR) により消去されることなく、葉緑体チラコイド膜光化学系I (PSI) により一電子還元され、スーパーオキシドラジカル (O_2^-) の生成を促進します。この反応が、光合成が促進される高CO_2環境下で増大し、葉緑体での毒性化合物生成をさらに促進し、植物細胞の糖尿病を誘発していると考えられます。AKRは、おそらく、夜間の糖代謝で生成するMGの無毒化に貢献していると考えられます。AKRの細胞内での機能、高CO_2環境下での必要性は、シロイヌナズナ欠損株などを用いて現在解析中です。

Metabolism of MG in Chloroplasts



(From Saito et al. (2011) Plant Cell Environ 34, 1454-1464)

CO_2濃度上昇に対する進化的応答の分子古生物学的解析

研究代表者：森長 真一　連携研究者：伊藤 元己、彦坂 幸毅

産業革命以降、大気CO_2濃度は上昇を続けており、ハワイのマウナ・ロアでの観測によれば、この50年の間に315ppmから380ppmへと変化しています。このようなCO_2濃度の変化は、それを利用する野生植物に大きな影響を与えていると考えられますが、これまではその進化的応答を解析する事は容易ではありませんでした。しかしながら、遺伝子解析技術の発展は、過去に存在していた生物の遺伝子解析を可能にし、数十年という時間スケールでの生物進化研究にもブレイクスルーをもたらしています。つまり、過去の生物と現在の生物の遺伝子を比較する事で、直接的にその進化的応答を明らかにすることができるようになったのです。そこで私たちの班では、CO_2濃度上昇に対する野生植物の進化的応答を明らかにするために、モデル植物シロイヌナズナ（図1A）に最も近縁なハクサンハタザオ(図1B)の標本個体と現生個体を用いて、CO_2応答関連遺伝子の時空間動態を解析することを目的に研究を行なってきました。

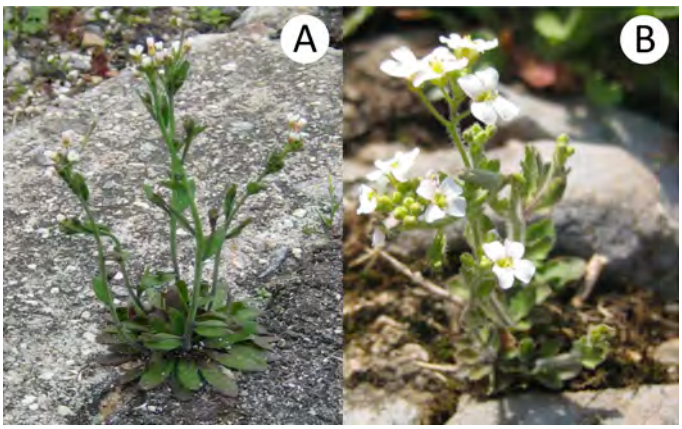


図1　A 愛知県岡崎市の道端のシロイヌナズナ。B 滋賀県伊吹山山頂付近のハクサンハタザオで、種内変種としてイブキハタザオとも呼ばれている。

ハクサンハタザオ（*Arabidopsis halleri* ssp. *gemmifera*）は東アジアに分布するアブラナ科シロイヌナズナ属の多年生草本です。モデル植物であるシロイヌナズナ（*A. thaliana*）に最も近縁な二倍体種で、これまでのシロイヌナズナを用いた研究で蓄積されている膨大な形態学的・生理学的・分子生物学的・ゲノム学的知見を最大限に利用することができます。また低地から高地、乾燥地から湿潤地などの多様な環境に生育し、様々な生態型や変種に分化しています。さらには、100年以上も前から多くの研究者や愛好家らによって様々な場所で採取され、その標本が全国の博物館などに多数収蔵されており（図2A、B)、その標本を遺伝子解析に利用する事ができるのです。

はじめに行なったのは、ゲノム配列の解読です。シロイヌナズナに近縁とは言え、シロイヌナズナのゲノム情報だけに依拠して複数の遺伝子を単離するのはとても手間がかかります。そこで、滋賀県と岐阜県の県境の伊吹山（図3A）の山頂付近で採取した個体を対象に、次世代シーケンサーIllumina GA *IIx*を用いてゲノム配列の解読を行ないました。de novo assembly解析を行い、CO_2応答に関与する複数の遺伝子（*TMM*、*FLP*、*MYB88*、*SDD1*、*YDA*、*ER*、*ERL1*、*ERL2*、*SPCH*、*MUTE*、*FAMA*、*MAPKK4*、*MAPKK5*、*MAPK3*、*MAPK6*、*AGL16*、*EPF1*、*SCRM1*、*SCRM2*、*EPF2*、*BASL*、*CHAL*、*STOMAGEN*、*HIC*、*HT1*、*SLAC1*）をはじめ、様々な遺伝子を同定することができました。

伊吹山に加えて三重県と滋賀県の県境の藤原岳（図3B）は、日本のハクサンハタザオ集団の中でも特に古くから多くの標本が採取されています。そこで、伊吹山と藤原岳の集団を対象に、上述の遺伝子のうち集団内においてアミノ酸変異を持つ8個の遺伝子について、過去と現在の対立遺伝子頻度の変化について解析を行ないました。その結果、*HIC*、*MKK4*、*EPF2*において、アミノ酸置換をもたらす一塩基多型（SNP）の対立遺伝子頻度に時間的変動が見られることが明らかとなりました。中でも*HIC*は、CO_2濃度に対して適切に気孔密度を調節するための遺伝子であり、CO_2濃度に依存した進化がおきている可能性が示唆されました。

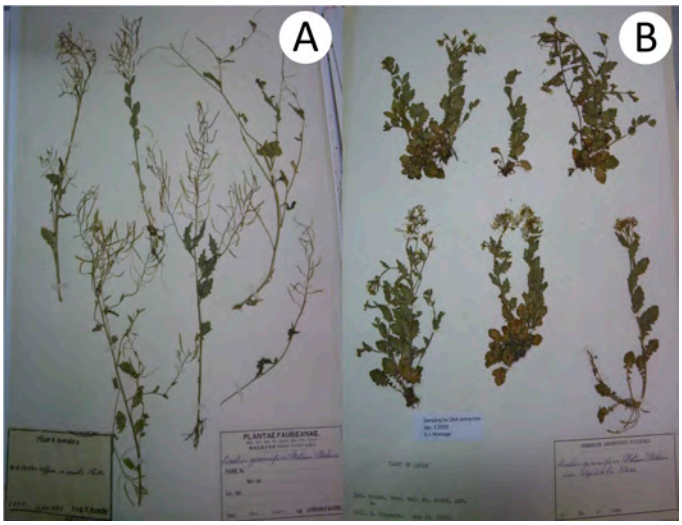


図2　A 滋賀県伊吹山の登山口付近で採取された標本。B 同山頂付近で採取された標本。

これまでの研究では、少数のCO_2応答関連遺伝子の時空間動態を解析してきましたが、ゲノム全体の時間的動態を考慮できていないという大きな問題があります。ゲノム全体の動態を解析できていないために、*HIC*遺伝子などで明らかとなったCO_2応答関連遺伝子の時間的変動が、自然選択や人為選択ではなく遺伝的浮動 (単なる偶然) や遺伝子流動 (集団全体の移動) によって生じた可能性を否定できません。一方で、もし「ゲノム全体の動態」と「対象とする遺伝子の動態」が有意に異なる場合には、その遺伝子に特有の選択が働いたと解釈することができます。そこで今後は、次世代シーケンサーを用いた標本個体と現生個体の全ゲノム解析を行い、過去100年の間に選択が働いたCO_2応答関連遺伝子を探索したいと考えています。

選択が働いたCO_2応答関連遺伝子が見つかった場合には、そのアミノ酸変異がどのような生理生態学的機能の違いをもたらすかを考察するとともに、シロイヌナズナを用いた分子遺伝学的な解析にも着手したいと思っています。また、CO_2濃度の上昇に伴って選択が働いた遺伝子を明らかにする事で、将来的には、高CO_2濃度下における最適な育種選抜を行う際の標的遺伝子として利用する事も可能になると考えています。

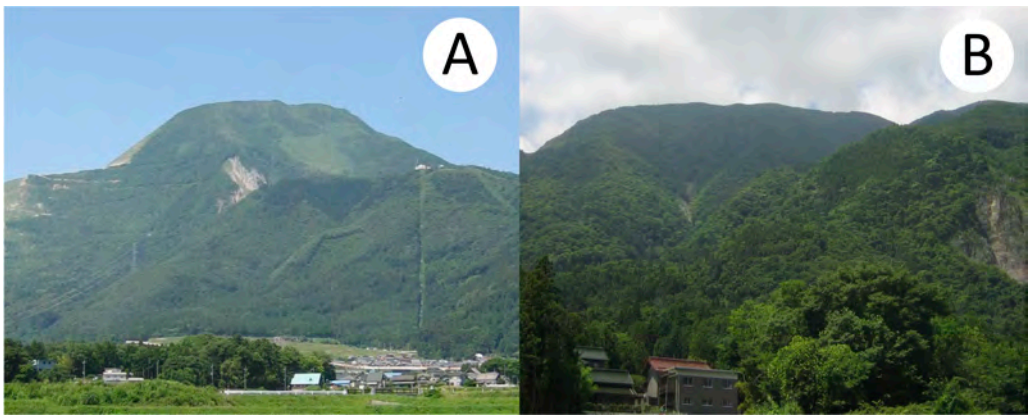


図3　A 伊吹山。B 藤原岳。ともに、登山道沿いにハクサンハタザオが生育している。

高CO_2応答に関与する炭水化物シグナルの同定

研究代表者：宮尾 光恵

高CO_2環境下で植物を育成すると、生育初期は光合成と生育がともに促進されますが、その効果は持続せず、生育後期には葉面積あたりの窒素（タンパク質）含量と炭酸固定酵素Rubisco含量が低下し、光合成速度が低下します。この光合成のダウンレギュレーションは高CO_2環境に対する順化とされており、植物自身の生育に必要な光合成が確保できれば、むしろ積極的に光合成能を低下させると考えられています。では、植物はどうやって光合成が過剰になったことを感知するのでしょうか。

高CO_2環境下の光合成のダウンレギュレーションの原因として、無機窒素の供給制限、ショ糖やデンプンなどの光合成産物（炭水化物）の過剰蓄積、シンク容量の制限等が提唱されていますが、結論には至っていません。また、これらの要因が高CO_2環境下で光合成を行っている葉に直接作用するのか、あるいは何らかのシグナルを介して葉原基あるいは発達中の葉に作用するのかも未解決です。私たちは、イネを材料に、高CO_2環境が葉のどの発達段階で感知されるのか明らかにするとともに、高CO_2環境を伝達するシグナル分子を同定することを目的に研究を進めています。

高CO_2環境下では、光合成のダウンレギュレーション以外にも、気孔が減少する、葉が厚くなる等、葉構造が変化することが知られています。私たちはまず、これらの様々な高CO_2応答が葉のどの発達段階で高CO_2環境を感知し引き起こされるのか（高CO_2環境シグナルの作用点）を調べました。大気条件で育成したイネを1,000 ppm CO_2のグロースチャンバー（図１）に移し、新たに完全展開した葉身を順次解析しました。イネの場合、最上位の葉が完全に展開すると、６枚上位の葉原基が分化しています（図２）。高CO_2処理を始めてから何枚目の葉で高CO_2応答が現れるか調べることで、高CO_2環境シグナルが作用する葉の発達段階を特定することができます。

図１　CO_2付与装置付きグロースチャンバー

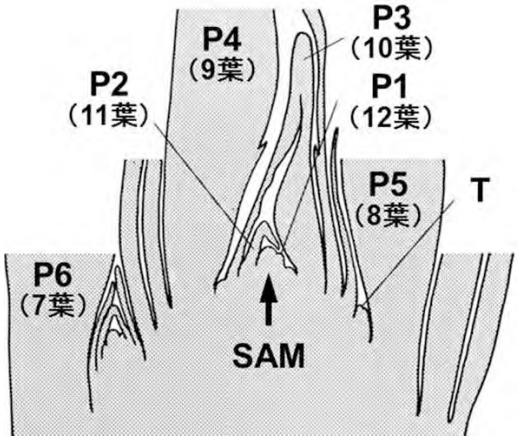


図２　栄養成長期のイネのシュート頂端部の葉の配置（縦断面）
P1~P6，葉の発達ステージ；T，分げつ芽；SAM，茎頂分裂組織.
「稲学大成」より

完全に展開した葉の葉身では光合成のダウンレギュレーションは起こらないとされてきましたが、窒素欠乏条件では、形態的に完全展開した葉（第7葉；P6）に高CO_2処理を施すと葉面積当たりの水溶性タンパク質含量とクロロフィル含量が低下することがわかりました。また、高CO_2 処理で葉身のサイズ（幅と長さ）が減少し、葉身が厚くなること、これらの変化は早い発達段階（P2~P3；P2はフード型葉原基、P3は幼葉）で高CO_2環境が感知され起こることがわかりました。葉身幅と葉身長の減少は、高CO_2処理だけでなく、窒素欠乏でも引き起こされましたが、葉身が厚くなるのは高CO_2処理に特異的な現象であることもわかりました。様々な植物で高CO_2処理によって気孔が大幅に減ることが知られていますが、イネでは顕著な気孔パラメーターの変化は認められませんでした。

現在、完全展開後のどの時期に高CO_2処理を施すと光合成のダウンレギュレーションが起こるのか、すなわち、どの時期の葉身が高CO_2感受性なのかを調べています。今後は、葉身1枚のみを高CO_2で処理するシステム（図３）を用いて、どの葉が高CO_2環境を感知し光合成のダウンレギュレーションを引き起こすのか調べるとともに、高CO_2環境を伝達するシグナルの探索と同定を進める予定です。

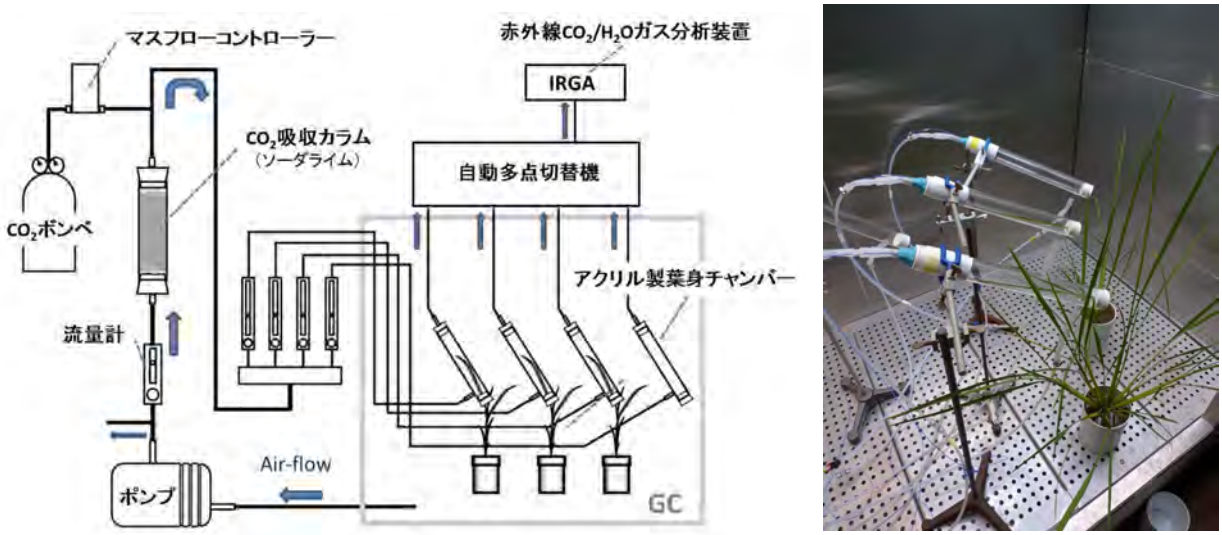


図３　個葉の高CO_2処理システム概念図（左）とイネ葉身の高CO_2処理の様子（右）

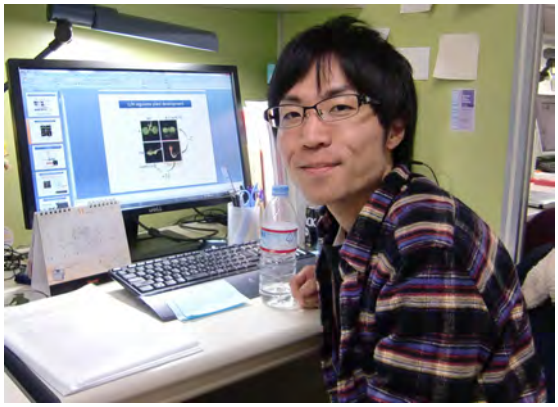
若手研究者研究紹介

Young researcher

本領域に関連して研究している若手研究者の研究内容を紹介します。本号では、山口班の佐藤長緒さん、馳澤班の桧垣匠さん、伊藤班の飯尾淳弘さんを紹介します。

佐藤長緒　Takeo Sato

（北大・院・理・助教）



本領域での担当

私は植物の「C/Nバランス応答」の分子メカニズムに着目した研究をしています。C/N応答は、本領域で注目する「高CO_2が植物生育に与える効果」を考えるうえで基盤となる植物の成長制御機構の１つです。私たちの研究成果により、高CO_2環境や貧栄養土壌における植物の生き方や食料増産に関する理解が進むことを目指しています。

過去・現在の研究内容

私は植物の環境応答、特に利用可能な糖（炭素源、C）と窒素（N）のバランス「C/N」に対する植物の適応機構に着目し研究をしています（図1）。これまでに、C/N応答異常変異体*cni1-D*を単離し、原因遺伝子であるユビキチンリガーゼATL31の機能解析を中心に研究を行ってきました。加えて、最近は細胞内でのC/Nシグナリング・代謝制御機構の全体像を理解するために各種網羅解析を試みています。そして、より生理的な条件でのC/N応答解析を目的に高CO_2処理を用いた植物のCO_2/N応答解析に取り組んでいますので、紹介させて頂きます。

1. 植物C/N応答異常変異体の単離とユビキチンリガーゼATL31の機能解析

私たちの研究室では、植物C/N応答解析の第一歩としてFOX (Full-length cDNA overexpessor)ラインを用いたC/N応答異常変異体スクリーニングを行いました。その結果、極度のC/Nストレス条件に耐性を示し、子葉の緑化がおこる植物体を得ました。このC/N応答異常変異体の原因遺伝子をクローニングし、再現性を得ることから私の解析がスタートしました。当初、私は新鮮なホウレンソウを購入し、低温室にこもってプロテアソームを精製するという研究室内でも異色の作業を任されていました。そんな中やっとシロイヌナズナを用いた変異体解析に携われ、とてもうれしかったのを覚えています。そのうちの1つが新規のユビキチンリガーゼをコードする*ATL31*遺伝子の挿入個体でした。*ATL31*の過剰発現体はC/Nストレス耐性を、逆に機能欠損変異体は高感受性を示すことから（図2）、ATL31をC/N応答制御因子として更なる解析を続けました。

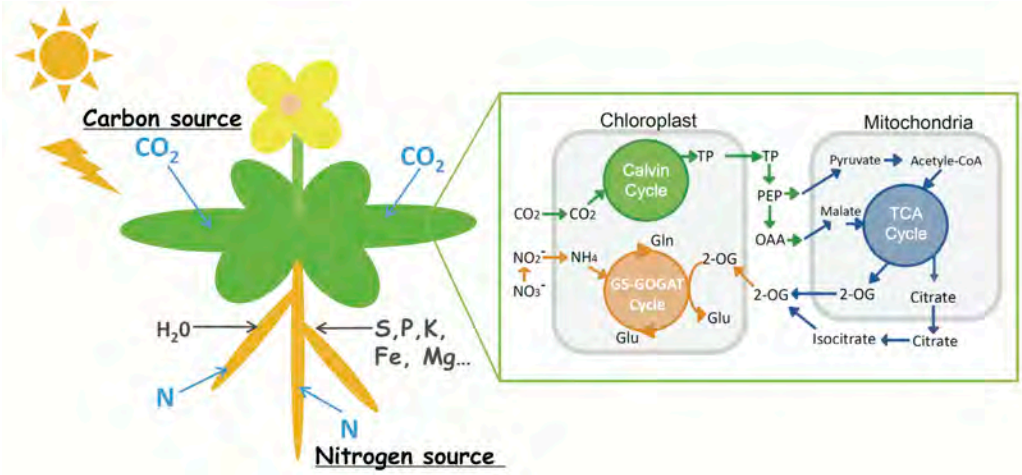


図1. C, N代謝のクロストーク

ATL31はATLファミリーという高等植物に特徴的な遺伝子ファミリーに属しています。ATLはシロイヌナズナでは約80種、イネでは120種以上のメンバーが存在する大きなファミリーを形成していますが、機能はほとんど未解明でした。ATLで最も特徴的なのがRINGと呼ばれるユビキチンリガーゼに保存されたドメインです。in vitroでの再構成実験からATL31が実際にユビキチンリガーゼ活性を有することを確認しました。また、ATLファミリーはN末付近に疎水性アミノ酸領域をもち、 ATL31が細胞膜に局在することも明らかにしました。加えて、RINGドメインやN末疎水性領域を欠損した*ATL31*過剰発現体がC/Nストレス耐性を失うことから、ATL31が膜上に存在するユビキチンリガーゼとして植物のC/N応答を制御することを証明しました（Sato et al., Plant J, 2009, 60: 852-864）。

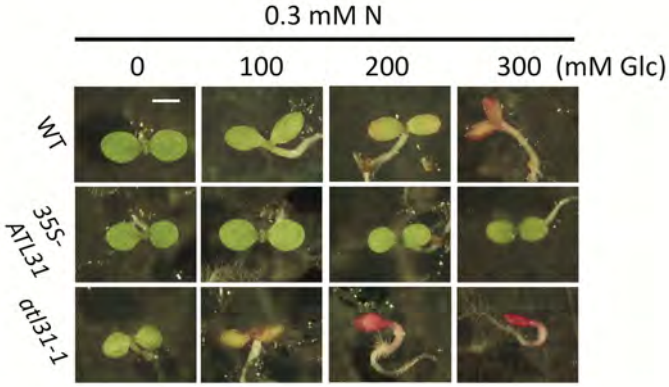


図2. シロイヌナズナ（上から野生型、ATL31過剰発現体、KO変異体）のC/N応答

2. C/N応答制御因子ATL31のユビキチン化標的の探索・同定

ATL31のユビキチン化ターゲットは何か？これをつきとめることが次の重要課題でした。そこで、FLAGタグを用いたアフィニティー精製とMS解析によるATL31相互作用因子の探索を行いました。それまで当研究室ではこのような手法でタンパク質機能解析を行った事が無かったため、FLAGビーズの使い方やサンプル量等について一から検討していきました。また、より効果的にユビキチン化標的を捕捉するために、上述のRING変異型ATL31（不活性型）-FLAGを発現する形質転換体を用いることにしました。精製産物のMS解析の結果、複数の14-3-3タンパク質群が相互作用因子として同定されました。14-3-3タンパク質はリン酸化された多様な酵素タンパク質に結合し、その活性を制御する分子です。C、N代謝との関連も深く面白い分子です。相互作用の確認に加え、ATL31が14-3-3をポリユビキチン化することが示されました。また、14-3-3は実際にシロイヌナズナの発芽後成長時にATL31制御下でC/Nストレスに応じて安定性が変動し、さらに14-3-3過剰発現体がC/Nストレス高感受性を示しました。これらの結果から、ATL31はC/Nに応じた14-3-3安定性の調節を介して、植物の発芽後成長を制御すると結論づけました。これにより、今まで不明であった高等植物のC/N応答制御機構の一端が明らかになり、そこにはユビキチン－プロテアソーム系による特異的タンパク質分解が関与するという植物独自の栄養ストレス応答機構が存在することが分かりました（Sato et al., Plant J, 2011, 68: 137-146）。

3. C/N応答の全体像の解明に向けたリン酸化プロテオームとメタボローム解析

ATL31に着目した解析から、植物のC/N応答における制御機構の一端を明らかにできた一方で、C/Nシグナリングから代謝変動までの全体像はなかなか見渡せない状態でした。そこで、これまで得たATL31と14-3-3の情報を活かしつつ、C/N変動に関するプロテオームとメタボローム解析を行うことでより全体的な植物細胞内の応答を捉えることを試みています。その1つがリン酸化プロテオームによるC/Nシグナリング機構の解明です。動物ではmTOR複合体を中心としたリン酸化シグナルカスケードが栄養応答に重要な事が明らかになっています。植物でもSnRKファミリーが栄養素シグナリングで重要な役割を担うという報告がありますが、その詳細や他の因子については不明です。また、リン酸化は14-3-3による標的酵素への結合・活性制御も直接的に制御することから注目すべきシグナル経路です。ただし、当研究室にMSが無いことと一度エキスパートのもとでしっかり技術を習得したいと思い、昨年度ドイツMax-Planck研究所に短期滞在しリン酸化プロテオームの実験を開始しました。本領域とも関わりの深いNitorgen2010でWaltraud Schulze博士が日本に来ており、学会で直接お会いできたことも幸いしスムーズに共同研究を開始する事が出来ました。現在も北大で一過的なC/Nストレス処理後のリン酸化シグナル変動について解析を続けています。また、これと並行して実際にC/N環境変動時に植物体内でどんな代謝制御が起こっているのかを明らかにするために、各C/N環境下でのメタボローム解析を行っています（草野都博士・斉藤和季博士（理研・植物科学センター）との共同研究）。これら網羅解析データと14-3-3標的酵素の活性変動データを組み合わせることで、C/Nシグナリングから代謝変動までを包括的かつ具体的に理解することを目指しています。

4. 高CO_2処理によるC/N応答解析の発展

「土に砂糖は入ってないよね?」とよく言われます。従来の糖応答実験からそうですが、私たちも培地に糖を加えることで各種C/N処理を行ってきました。これは実験上大変便利でもあり、一方で生理的な機能を考える上で大きな問題でもありました。これを打開すべく、最近私たちはCO_2濃度制御と培地窒素濃度処理を組み合わせた植物C/N応答解析に取組んでいます。昨年CO_2制御型のチャンバーも完成し（改修を重ね、結構良い精度のものが出来ました）、本領域で色々勉強させてもらいな

がらせっせと実験に取り組んでいます。これまでの解析から、糖添加培地でのC/N解析と同様に、CO_2とN条件のバランスが植物バイオマスの増加・根の形態形成に重要であることが確認できました。また、一方で高CO_2が葉の老化を促進することを確認しています。老化ステージでは、古い葉から新しい葉や花芽・種子といった器官への栄養素の分配・再利用が起こり、こうした現象もC/Nにより大きな影響を受けると言われています。面白いことに、*ATL31*遺伝子の発現も老化に伴い誘導されることが分かっています（図3）。現在、ATL31の機能も含めて老化とCO_2/Nに関する解析を進めています。この研究により、これまで行ってきたC/N応答解析をもう一歩先の、より生理的意義のある研究に発展させたいと思っています。

＊CO_2制御装置の作製にあたっては九州大学・射場先生、祢冝さんから大変お世話になりました。有難うございました。

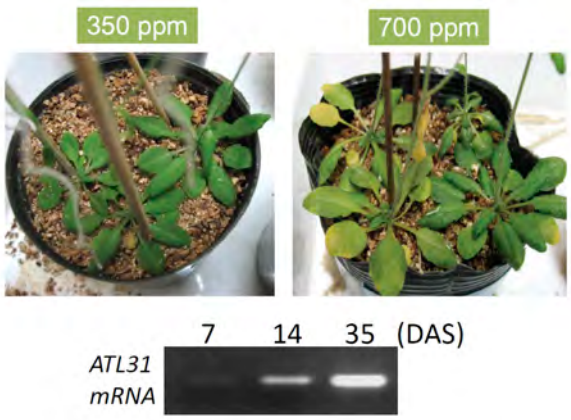


図3. 高CO_2応答による老化促進（上）とATL31遺伝子発現パターン（下）

桧垣　匠　Takumi Higaki

（東大・院・新領域・特任助教）

本領域での担当

本領域において、私は東京大・馳澤班で高CO_2環境が気孔の密度と分布に及ぼす影響を、顕微鏡観察と画像解析によって可視的・定量的に明らかにする研究を担当しています。

これまでの研究

学生時代は培養細胞を用いて植物細胞が分裂する際の細胞骨格のダイナミックな構造変化の過程を顕微鏡で観察していました。

1. 細胞分裂面の方向決定と形成に関する研究

植物細胞は細胞壁で覆われているため、基本的には自身の位置を変えることができません。そのため、細胞分裂面の方向は組織レベルでの形態形成に重要です。例えば、根では重力方向に対して常に垂直に分裂面が形成されることによって重力方向に対して細長く伸びた根が形成されます。このような細胞分裂面方向の決定には細胞骨格である微小管とアクチン繊維が深く関わることが知られていました。特に、分裂期特異的に出現する微小管の構造であるプリプロフェーズバンド（PPB）とアクチン繊維の構造であるアクチン繊維欠失領域（ADZ）が将来の細胞分裂面を予見する構造として提案されていました。しかし、アクチン繊維は化学固定染色法では本来の構造が人為的に壊されている可能性がありました。私はアクチン繊維結合タンパク質AtFIM1のアクチン繊維結合ドメインABD2とGFPとの融合タンパク質GFP-ABD2により、生きた細胞内でアクチン繊維を観察できるようにしました(Higaki et al. 2008 COPB)（図1）。タバコ培養細胞BY-2を用いて細胞分裂過程におけるアクチン繊維の動態を経時的に追跡したところ、ADZのより詳細な構造を記述し、これを新たにMFTPとして再定義しました（Sano and Higaki et al. 2005 Plant J）。また、細胞周期依存的なアクチン繊維構造の再編成の観察から、アクチン繊維は間期では主に液胞膜近傍に、分裂期では逆に細胞膜や細胞板近傍に局在することを生体膜との二重生体可視化により明らかにしました（Higaki et al. 2006 PCP, Higaki et al. 2007 PCP, Higaki et al. 2008 BMC Plant Biol）。

上記の観察を通して、植物のアクチン繊維のことをより深く知りたいと思うようになり、博士課程の途中から孔辺細胞のアクチン繊維の研究を始めました。一連の研究は現在も進行中です。

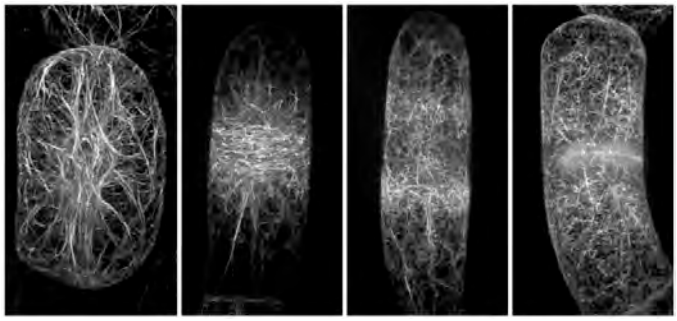


図１　GFP-ABD2により可視化したタバコ培養細胞BY-2のアクチン繊維構造

左からS期、G2期、分裂中期、分裂終期。細胞周期の進行に伴ってアクチン繊維の構造がダイナミックに変化する。

2. 日周期依存的な気孔開閉運動の研究

上記のGFP-ABD2を発現するシロイヌナズナを観察する過程で、日周期依存的な気孔開閉運動にアクチン繊維が関与する可能性に気付きました。そこで、日周期を網羅するように多数の孔辺細胞におけるアクチン繊維を立体的に撮影しました。また、アクチン繊維の構造を定量的に評価するため、顕微鏡画像から配向、束化、密度に関する数値指標を考案し、それらの数値パターンにより画像をクラスタリングする解析法を開発しました（http://hasezawa.ib.k.u-tokyo.ac.jp/zp/Kbi/HigStomata）（図２）。一連の解析の結果、気孔開口過程において一過的な束化と放射状への配列化、閉鎖過程では細胞長軸方向への配列化が起こることを見出しました。さらに、アクチン繊維の恒常的な束化を引き起こした場合、気孔開口が抑制されることから、アクチン束の解消が気孔開口を促進する可能性を示唆しました（Higaki et al. 2010 Plant J）。

また、植物細胞のアクチン繊維は様々なオルガネラと相互作用することが知られているため、オルガネラの可視化解析にも取り組んでいます。各種オルガネラのマーカー蛍光タンパク質を発現するシロイヌナズナ形質転換体を作出・収集し、孔辺細胞の画像を網羅的に取得しました。これらの画像は顕微鏡画像データベースLIPS（Live Images of Plant Stomata）（http://hasezawa.ib.k.u-tokyo.ac.jp/lips/）として23,000枚以上の光学切片像を公開しています。本データベースを用いて、気孔開閉運動過程における細胞内構造の形状や動態の定量的・統計的な記述を実施しました（投稿準備中）。

現在の研究

本領域において、高CO_2環境が気孔の発生に及ぼす影響を顕微鏡的に明らかにしたいと考えています。これまでに、高CO_2環境下で栽培したシロイヌナズナの子葉では、気孔密度は顕著な変化が認められず、最近傍にある気孔どうしの距離が狭まるといった気孔の分布に乱れが生じることがわかりました。この気孔分布の乱れは葉面積が3平方ミリメートル以上の比較的大きな子葉で顕著であったため、子葉の展開後に既存の気孔と近い位置で気孔が新たに発生したと考えられます。予備的な実験結果から、この気孔配置の乱れには微小管が関与すると予想しており、現在、詳細な解析を進めています。また、高CO_2環境により乱される気孔発生パターンの機能的な意味を、気孔開閉能などに着目して、考察したいと思っています。

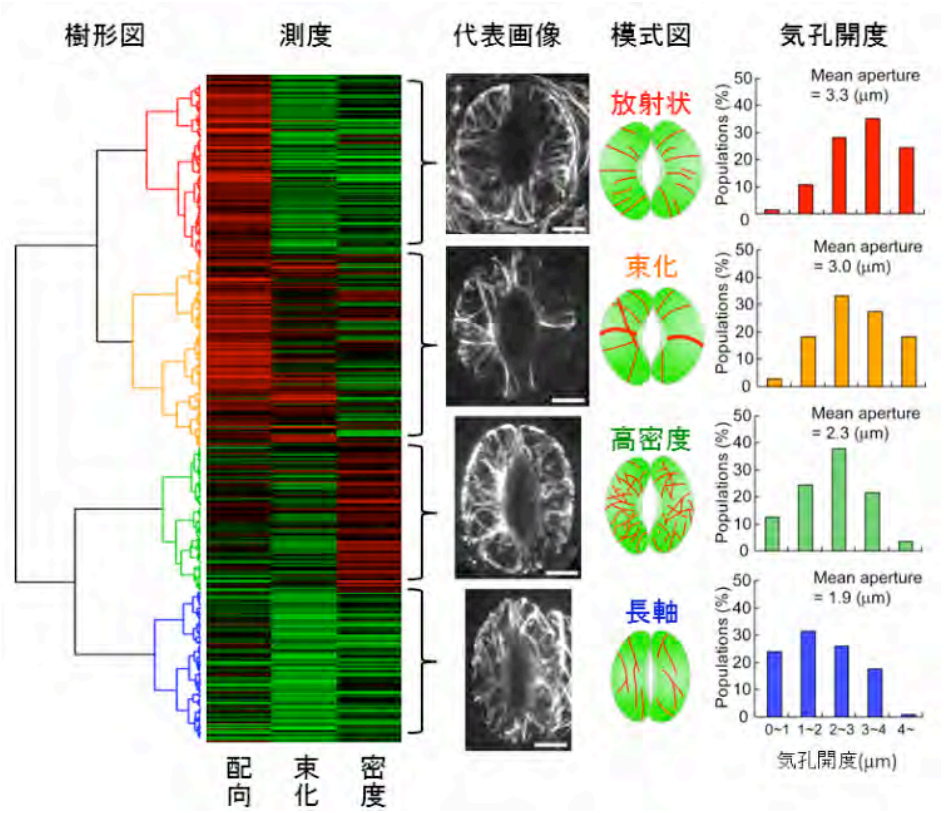


図2　アクチン繊維構造に基づく孔辺細胞のクラスタリング

日周期を網羅して撮影したおよそ500枚の顕微鏡画像を、アクチン繊維構造に関する3つの測度に基づいてクラスタリングし、４つのグループに分類した。各グループ間で気孔開度に顕著な差があり、アクチン繊維の構造と気孔開閉が密接な関係にあることが示唆された。

飯尾淳弘　Atsuhiro Iio

（国立環境研究所・特別研究員）

苗場山ブナ林のタワーにて

本領域での担当

私の所属する伊藤班の目標は、コンソーシアムで得られた知見を陸域生態系モデル（VISIT）に取り入れ、高CO_2環境が生態系の動態や物質循環に与える影響を地球規模で評価することです。植物の環境応答特性は生育条件や種で異なるため、そのような評価を行うには、植物の機能を深く掘り下げた知見だけでなく広域的に普遍性を持った情報も必要となります。そこで、私は過去に行われた高CO_2付加実験やVISITを構成するパラメータの文献調査（メタ分析）を行い、それらの普遍的な傾向の抽出に取り組んでいます。現在は、VISITの重要な構成要素である葉面積指数や窒素循環に関するパラメータのメタ解析を行っています。

これまでの研究

私は大学4年生の頃から、ブナ天然林を対象とした光合成量の推定モデルの開発に取り組んできました。森林の光合成量の予測にはさまざまなアプローチがありますが、現状の定量的な評価だけでなく気象変動や攪乱、伐採などの影響を予測するには、光吸収から光合成に至るまでのプロセスを明確に記述したモデルが必要です。しかし、巨大で構造が複雑な森林を対象としてそのようなモデルを構築した研究は少なく、モデルを利用する際には不確かな仮定が数多く置かれます。そこで、モデルの構成要素となる１）葉の光合成能力、２）光吸収量、３）葉量、の時間的・空間的な変化を詳しく調べ、できる限り不確かさを排除したモデルの開発を行ってきました。ここではモデルの構築過程で得られた２つの結果を紹介します。

1. 光合成能力の年次変化に関する研究

葉の光合成能力は樹冠（森林において葉が占める空間）内での位置や季節で大きく変化しますが、それらの年次変化を調べた研究は少ないです。同じ季節であっても年によって気象要因は大きく異なるために、光合成特性もそれに応じて変化する可能性があります。そのような光合成の長期的な環境応答特性を知るために、2002～2005年まで樹冠部の光合成能力の季節変化を測定しました。2002年は晴天日が多く夏に緩やかな乾燥が起こりましたが、2003年は対象的な冷夏の年であり、2004年と2005年はそれらの中間的な気象でした。ブナは乾燥に敏感であることが知られているので、「年次変化＝乾燥による光合成能力の低下」になると予想していました。しかし、実際には、光合成能力が最も高かったのは乾燥した2002年の夏で、最も低下したのは湿潤な2003年の夏という、予想と逆の結果が得られました（図１）。光合成能力の低下は主に樹冠上部で起こっており、2002年の約半分まで低下していました。また、葉の窒素含有量や形態特性、クロロフィル含有量などに変化はありませんでした。気象要因と光合成能力の関係を解析した結果、冷夏による長期間（20～30日）の高湿度環境が低下の原因であることが示唆されました。適度な湿潤状態は光合成能力にプラスに作用すると考えられていますが、作用の期間によってその方向は大きく変化することがわかりました。地球環境変化の影響評価など、光合成量を長期にわたり予測する際には、このような環境の作用時間の影響を考慮する必要があります。

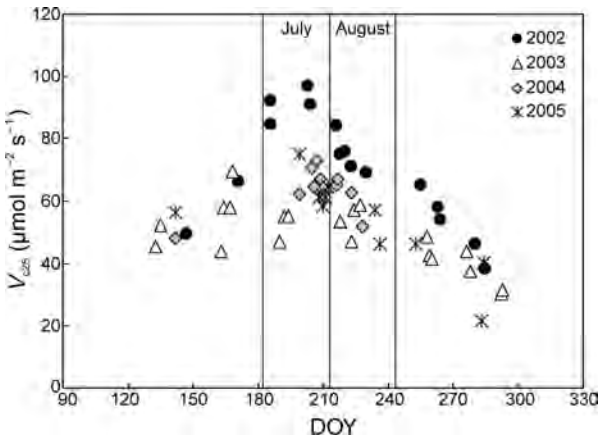


図１　樹冠最上部における葉の光合成能力（V_{c25}；25℃における最大カルボキシレーション反応速度）の季節変化
夏期に大きな年次変化が見られ、冷夏だった2003年のV_{c25}は乾燥した2002年の約半分程度であった

気になる現象として、2003年の9月にブナさび病の胞子が大発生しました（図２）。2002年には見られなかった現象です。そのため、高湿度の影響は直接的な作用ではなく、病害を介した間接的な作用ではないかと考えています。しかし、予期せぬ現象だったために、残念ながら病害と光合成能力の因果関係を定量的に評価するには至りませんでした。地球環境変動の影響

予測では温暖化や乾燥に注目した研究をよく目にしますが、降水の増加が予想される地域もあります。そのような場所では湿度が上昇し、このような長期的な高湿度の作用が重要になるかもしれません。（Iio et al. 2008 Tree Physiol）

図２　2003年に大発生したブナさび病の胞子（9月に撮影）
春に中間宿主であるツガから感染すると考えられているが、光合成に与える影響は不明。2002年ではこのような胞子は観察されなかった。

2. 葉の3次元的な空間分布の調査と、光吸収量の予測モデルの開発

森林の光合成量を推定する過程において最も研究が不足しているのが、葉分布と光吸収量の再現に関する部分です。とくに葉面の光環境は1本の枝内であっても大きなバラツキを持っているのですが（図３）、光吸収量や光合成量を計算する際には葉はランダムに分布していると仮定され、そのようなバラツキは無視されます。葉面の光強度と光合成速度の関係は非線形なので、そのような簡略化は光合成量推定の際に大きな誤差を引き起こす危険性があります。そこで、ブナ樹冠の葉分布と枝の遮光特性を詳細に調べ、樹冠内の個々の葉の光環境を確率的に再現するモデルを開発しました。モデルの予測値は実測値とよく一致し、被陰された場所にある枝であっても、時折入射する強い光（サンフレック）のために大きなバラツキが生じていることがわかりました（図４左）。このような光のバラツキを考慮した場合と無視した場合でブナ林全体の光合成量を比較すると、無視した場合には日光合成量を最大で22%も過大評価することがわかりました。また、そのような誤差は、林内の明るい場所、暗い場所に関わらず起こっており、光のバラツキをモデルに考慮する重要性が示唆されました。ただし、この分析では光合成速度の定常状態（ある環境で安定した状態）を仮定しているため、誤差が発生し易くなっています。今後の課題として、非定常状態での分析が必要です。
（Iio et al. 2009 Trees、Iio et al. 2011 Agric For Meteorol）

図３　樹冠最上部にある枝の様子
１本のシュート内であっても葉面の光環境には大きな違いがある。葉面の青いものは光センサーを固定するための両面テープ。

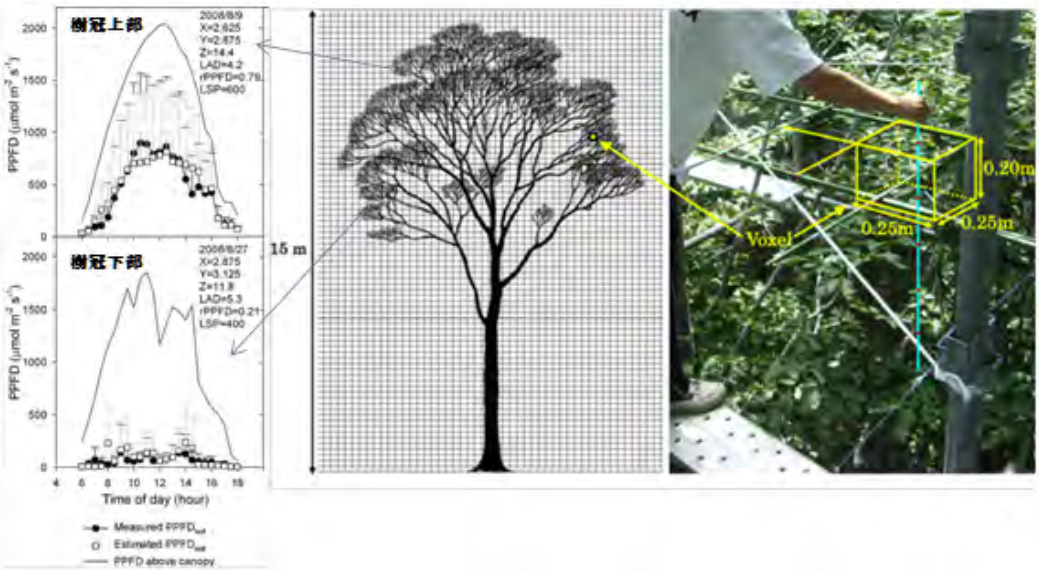


図４　ブナ樹冠における葉分布調査の様子（右側）とモデルで予測された光量子束密度（PPFD）と実測されたPPFDの日変化の比較（左側）
樹冠内を一辺約25cmの立方体（voxel）に分割し、全てのvoxelに対してPPFDを30分間隔で予測した。PPFDのバラツキはStenberg（1994)の方法で確率的に計算される（左図のエラーバー）。

関連集会報告

Meeting report

ここでは、本領域に関連して行われたシンポジウムなどの学術集会の報告・宣伝を行います。今回は植物学会と生化学会で行われたシンポジウムの報告を掲載します。

盛況だった植物学会シンポジウム ー「C/Nバランスの研究を通して植物高CO_2応答を読み解く」

東大・理　寺島一郎・蜂谷卓士

東京は駒場で行われた日本植物学会の、１日目9月17日（土）の午前中、名古屋大学の小俣達男さんと寺島とがオーガナイザーをつとめ、「C/Nバランスの研究を通して植物高CO_2応答を読み解く」というシンポジウムを開きました。

小俣さんのオーバービューの後、本学術領域コンソーシアムの研究班、公募班の研究者が話題を提供しました。

小西美稲子さんは、シロイヌナズナの亜硝酸還元酵素のプロモータ領域に硝酸に応答する疑似回文様の配列があることを見いだしました。他の植物の亜硝酸還元酵素にも類似の配列がありました。また、シロイヌナズナの硝酸還元酵素では、この配列が、なんと、転写終結部位よりも下流に存在するということです。探し出すのに大層苦労したそうです。この配列に結合する転写因子も同定されました。硝酸同化が高CO_2条件で抑制されるという、Arnold Bloomらの説が注目されています。今後、硝酸応答におよぼす高CO_2の効果を詳細に解析する上で、小西さんの発見した硝酸応答システムの検討は重要な課題となるはずです。

早川俊彦さんは、アンモニアに応答してイネの根に発現するOsACTPK（アミノ酸を結合するACTドメインを有するタンパク質リン酸化酵素）について報告しました。*Tos17*の挿入によるこの遺伝子の破壊株を対照と比較すると、通常レベルのアンモニア（1　mM）で、根の乾物量が減少しましたが、地上部の乾物量は増加しました。このとき、根にはアンモニアが蓄積するにもかかわらず、高親和性のNH_4^+吸収活性が上昇しました。過剰にアンモニアを与えると、地上部の乾物量も減少しました。高CO_2条件では、通常レベルのアンモニアでも地上部の乾物量の減少が見られるようになりました。このリン酸化酵素は、アンモニアの過剰な吸収を防ぐ働きをしているようです。高CO_2条件下におけるふるまいの詳細な解析が楽しみです。

佐藤長緒さんは、C/N応答にユビキチン-プロテアソーム系が関与していることを見いだし、さらに、そのターゲットが14-3-3タンパク質であることを突き止めた研究を紹介してくれました。ユビキチンリガーゼであるATL31によって14-3-3タンパク質にユビキチンが付加されるか否か、これが発芽時の植物におけるC/N応答を決定しているようです。このシステムは過剰な糖の添加時だけではなく、高CO_2条件下でも極めて重要な役割を果たしているはずです。現在、CO_2応答についても研究を進めているとのことですので、結果を楽しみにしています。

木羽隆敏さんは、高CO_2応答にサイトカイニンがどのように関与しているのかをまさに直球勝負で研究しています。高CO_2条件では、地上部器官の成長の促進と、*trans*-zeatin型サイトカイニンの顕著な増加が見られました。木羽さんらは、これまでにiso-pentenyl型と*trans*-zeatin型の役割の違いを詳細に調べ、*t*Z型サイトカイニンが地上部の成長を正に制御することを見いだしています。今回の高CO_2実験の結果は、高CO_2における地上部成長に、*t*Z型サイトカイニンが重要な役割を果していることを、明確に示しています。

段中瑞さんは、二次原形質連絡ができないシロイヌナズナの突然変異体について報告しました。この変異体（*rsx1, restricted sucrose export1*）では、ソース葉からシンクへの糖の転流が部分的に阻害されます。この遺伝子がコードしているのは、原形質連絡の新成に関与しているペクチン酸リアーゼであることも分かりました。この変異体や過剰発現体を高CO_2に置くと、前者ではアントシアニンの蓄積等がみられ、後者では根への転流が増強されました。シンク—ソース関係は、高CO_2応答解明の鍵です。この遺伝子の発現量を調節して転流パターンを制御することができれば素晴らしいと思います。

領域外からも50名以上の聴衆があり、質疑応答も活発に行われました。次々に新たな発見が続くのは喜ばしいことです。これらのメカニズムが、CO_2応答のどういう局面でどれだけ寄与するのか、定量的解明が楽しみです。

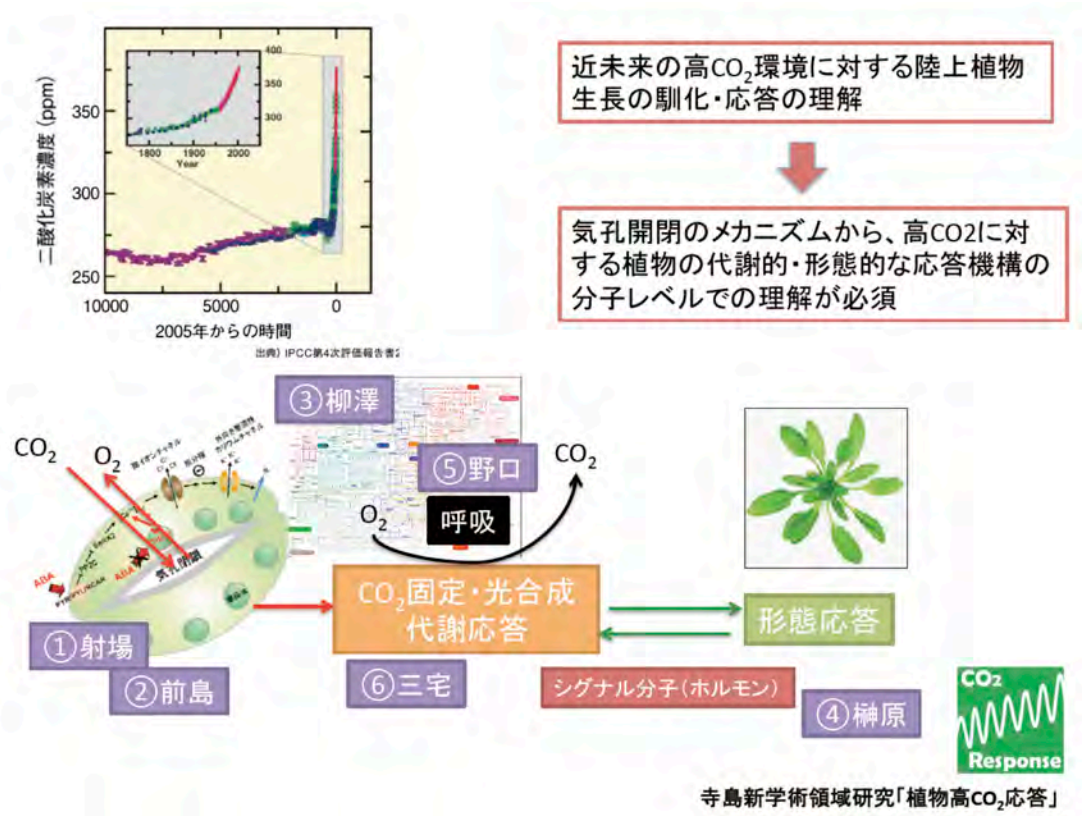
第84回日本生化学会大会（京都）シンポジウム
「高CO_2な近未来環境で植物はどうなるか？—その解明のための生化学的アプローチ」

榊原　均（理研植物科学研究センター）

9月21日の午後3時過ぎより、国立京都国際会館で上記のシンポジウムが開催されました（オーガナイザー：柳澤さん、榊原）。植物研究者が多くない学会であること、複数の植物関連のシンポジウムが同時に進行したことから、参加人数を気にしていましたが、実際は会場がほぼいっぱいになるほどの聴衆が集まり、盛況なシンポジウムになりました。これは先の案内にも書きましたが、本大会の会頭が西村いくこ先生で、植物研究者の参加勧誘が非常に精力的に行われたおかげであると思います。

発表は射場さん（九州大）の気孔開閉関係の変異体の話に続き、前島さん（名古屋大）の気孔開閉に関わるintrinsic disordered protein (PCaP1) に関する研究成果、柳澤さん（東京大）が高CO_2条件下での包括的な代謝動態の変化を概説し、榊原（理研）が高CO_2条件で植物成長が促進される原因の１つと目されるホルモンの話をしました。そして野口さん（東大）が呼吸代謝の応答の詳細について、三宅さん（神戸大）が糖代謝におけるアルドケト化合物の代謝機構についての最新の成果を発表しました。下の図（榊原がシンポジウムのイントロに使用したもの）にもあるように、CO_2の入口である気孔から徐々に代謝、形態応答とマクロな応答に話を進めたのですが、どの発表も活発な議論は繰り広げられました。

夕刻からはスピーカーの皆さん＋αで鴨川沿いの川床料理屋で夕食会を開きました（良い場所をセレクトしてくれた柳澤さんに感謝）。関東地方では昼から台風が直撃し、交通機関に大きな被害を与えた日であるのですが、京都では涼風を楽しみながら杯を傾け、研究談義に花を咲かせました。本シンポジウムで本領域研究も3年目を迎え次々に新しい知見が出てきていることが実感できました。今後の2年のさらなる発展が楽しみです。



新学術領域総括班からの報告

Information

新学術領域「植物の高CO_2応答」第2回若手ワークショップオーガナイザー側からの報告

渡辺　誠・小池孝良（北海道大学）

第2回若手ワークショップが2011年10月7～9日（2泊3日）に開催され、北大・小池班は本ワークショップの企画を担当させて頂きました。北海道千歳市支笏湖温泉で開催された本ワークショップは、昨年、伊東温泉で開催された第1回若手ワークショップに引き続き、北は北海道から南は九州まで、全国から67名に参加して頂きました。北国北海道では、ちょうど紅葉が始まった頃で、美しい風景をお楽しみになられたのではないかと思います。ただ、今回は若手の研究発表と同時に「代謝とメタボロミクス」勉強会も同時に行われ、スケジュールがタイトになってしまったため、散策できる時間が短くなってしまったかなと反省しています。

初日、2日目に行われた学生・若手研究者による研究発表では、合計38題の発表が行われました。また時間が限られた口頭発表（質疑を含めて10分）だけでは議論しきれないという事で、今回は希望者にポスターの掲示もして頂きました。発表後にポスターの前で議論している参加者も多く見られ、一定の効果があったように思います。本新学術領域の特徴を反映して、今回も生態学から分子生物学まで幅広い分野の発表がありましたが、発表者の皆さんの工夫により、分野の異なる研究者にも分かりやすい発表が多く見られました。本新学術領域の評価委員である杉山達夫先生からも「前回より、さらに発表が良くなっている」とのお言葉を頂きました。今回も研究議論は夕食宴会・二次会へと続き、初日、2日目とも朝3時頃まで盛り上がりを見せていました。第二回目の若手ワークショップという事で、学生・若手研究者も既にお互いを知っているケースが多く、より深い議論まで発展できたようです。

3日目には「代謝とメタボロミクス」勉強会が行われました。勉強会では理化学研究所の杉山達夫先生（演題：酵素から生理学へ ―わが研究の遍歴―)、東京大学の有田正規先生(メタボロミクスの現状とデータベース)、北海道大学の山口淳二先生（ゲノム科学時代の代謝研究-包括的解析と志の高い個別研究の融合を目指して: 糖代謝・輸送・センシングを例として)、東京大学の佐藤滋先生（植物主要代謝のメタボローム分析とその応用)に講演して頂き、異分野の研究者にとっては、難しく感じる「代謝やメタボロミクス」という分野について、基礎から最新の情報、さらには具体的な測定手法について、分かりやすく概説して頂きました。また、ご自身の研究遍歴も紹介された杉山先生の講演は「研究者とはどのようにあるべきか？」を考えされられる素晴らしい講演であり、小池にとっては自らがこの道へ入ったきっかけを頂いた先生であることも再認識しました。最後になりましたが、今回のワークショップの開催にあたり、多くの方からご助力を頂きました。事務全般、参加者への連絡、諸々の確認事項など、多くのお力添えを頂きました東大寺島班の野口航様と岩本由香里様、セッションの座長を快諾頂いた若手研究者の皆様、今回のワークショップを盛り上げて頂いた、すべての参加者の皆様に、心よりお礼申し上げます。2012年度の若手ワークショップでの再会を今から楽しみにしております。

以下は、実際に参加した若手からの報告を掲載いたします。

藤田貴志（東大・院・理）

新千歳空港着、天候は曇り。なおかつ風邪気味からスタートした今回の若手セミナー。滑り出しは悪かったものの、二日目からは気持ちよい秋晴れとなり、支笏湖畔でいち早く紅葉の始まりを楽しめました。ちょうど流星群の現れる時期に重なっており、寒空の下、ガタガタ震えながら多数の流れ星を見るという貴重な経験もできました。もちろん抜かりなく北海道の「食」も満喫してきました。

前回に引き続きワークショップに参加したため顔馴染みの方が多くいらっしゃり、初日からリラックスして過ごせました。特に印象深かった発表は小池先生のグループの研究発表で、今年度の結果が前年度以前の状態に依存して変化し、昨年度と同じ傾向の結果にならなかったことが報告されました。野外での長期応答は複合的な要因で変化するためか、実験室内の短期応答の単純なスケールアップでは説明できない複雑さをおもしろく思いました。また、メタボロミクス勉強会を催してもらい、利用する予定はまだ先のものの、具体的な研究手法等を教えていただき大変勉強になりました。

学会の懇親会よりも、自分の研究分野に大変近い方と密に話せるため、多くの情報を持ち帰ることができました。複数の人が私の研究に関する種々のアドバイスを下さり、今後の研究の進め方を考える上で大きな利点となりそうです。

一つだけ要望があります。普段あまり話を聞くことがない研究内容を“しっかりと”理解するには、8分の口頭発表を聞くだけでは厳しいと感じました。馴染みのない研究手法が主体の研究ですと、方法とデータの見方がよく分かっていないまま次のスライドに移行することが多々有りました。そこで、時間の都合がつくようでしたらポスターセッションのようにしっかりとポスターを読み、ポスター製作者と話ができる時間を設けていただけけると嬉しいです（時間あっても、お酒を飲んでばっかりだったとお叱りを受けるかもしれませんが…）。

最後に、企画・運営をして下さった先生方、皆様に御礼申し上げます。今年度の若手ワークショップも大変楽しむことができました。来年度も楽しみにしております。

角田穂奈美（東北大・院・農）

今回、10月に北海道の支笏湖で開催された若手の会に初めて参加させていただきました。学会などの参加経験がない私にとっては外で発表する初めての機会で、不安や緊張で落ち着かないまま当日を迎えました。しかし、実際に参加してみると和やかな雰囲気の中で活発に議論が交わされており、程良い緊張感の中で楽しく過ごすことができました。食事・宿泊など常に交流の場が設けられており、色々な大学の様々な研究をされている方と話すことができ、充実した密度の濃い3日間となりました。

高CO_2というテーマのもと多くの方が研究成果を発表されていましたが、ひとくちに高CO_2といっても、想像以上に様々な視点からのアプローチがあることを知り、大変興味深い話題をたくさん聞くことができました。発表を聞いて学問的な理解を深めるきっかけとなっただけでなく、研究者の方々のお話を直接聞くという貴重な機会を得たことや同年代の大学院生と触れ合ったことで刺激を受け、自分を振り返るとともに今後について改めて考えるきっかけとなりました。

3日間はあっという間に過ぎ、帰ってきた今、非常に多くのものを吸収することができた経験であったと感じています。また、同時に自身の知識の少なさを痛感した3日間でもありました。今後は今回学んだことを活かし、研究、学生生活に励んでいきたいと思います。最後になりましたが、今回企画・運営してくださいました皆様にこの場をお借りして、厚く感謝を申し上げます。

甲州 努(新潟大・院・自然科学)

今回初めてワークショップへと参加させていただきました。私が想像していたよりも多様な研究があり、皆様が様々な視点から本プロジェクトに臨まれているということを肌で感じました。今回のワークショップでの最大の収穫は皆様の研究に「インスパイア」されたことです。私の研究対象はイネです。イネを用いた研究はもちろんのこと、他の植物についての研究においても「自分の研究に活かせる」という感覚を強く感じました。そのためか新潟に帰るまでの間に、もの凄く実験をしたくなってウズウズしたのを覚えています。多くの先生や学生さんから、私の発表に興味を持っていただけたことも非常に嬉しく感じました。2泊3日のスケジュールの中で、多くの学生さんとも仲良くなり、散策しすぎて疲れ果てたことも良い思い出になりました。

これからも現在行っている研究と今回のワークショップのおかげで思いついた新たな研究に精進したいと思います。皆様、ありがとうございました。

秋田佳恵（東京大・院・新領域）

若手ワークショップへの参加は、今回が二度目でした。前年度の反省から、今年度は異分野の基礎的な知識をあらかじめ学ぶことと、研究の大局を掴む聞き方をすることを心掛けました。その上で見えた今年度の反省点は、自分の研究が解析手法の開発に没頭してしまいがちな点でした。質疑応答でもご指摘いただきましたが、本来の目的である生理学的な意義への考察が不十分な発表になってしまったと反省しています。今後は観察、解析の段階から生理学的な意義を常に意識して取り組むことが必要であると強く感じました。

また、初日の夜に九大の楠見さんや橋本さんたちと見た星空が印象に残っています。まるで普段顕微鏡下で見ているゴルジ体マーカーを夜空一面に散りばめたような光景に、スケールの違いはありますが、光という共通のキーワードを通じて、双方の美しさを再発見することができました。スケール差を考えれば、今回のワークショップも分子レベルから生態系レベルと様々な分野を同時に学べる素晴らしい機会でした。異分野の交流は決して容易いものではありませんが、高CO_2を共通のキーワードとして、スケールを超えた双方向の新発見が今後増えていくのではないかと感じました。そして自分自身は、スケールのギャップを繋ぐことに貢献できるような細胞レベルの研究をしたいと思いました。最後になりましたが、このような素敵な会を企画、運営して下さった皆様に深く感謝いたします。

領域からの案内

第5回班会議

日時：2012年 1 月21日 (土) 10:00　～　22日(日) 15:00

場所：東北大学大学院農学研究科・農学部　講義棟第10番教室

アクセスマップ：　http://www.agri.tohoku.ac.jp/agri/ad2.html

キャンパスマップ：　http://www.agri.tohoku.ac.jp/agri/ad3.html

記事募集

ニュースレターは年2回の発行となります。計画研究や、公募研究の内容紹介、そして領域の大きな目標の一つである若手研究者育成のため、若手の自己紹介を積極的に行っていく予定です。さらに、研究成果の紹介も行いたいと思います。記事の寄稿をお願いいたします。

掲載を希望される方は編集委員会の彦坂幸毅または愛知真木子までお気軽にご連絡ください。掲載希望がない場合は、編集委員会が人選し、記事執筆を依頼します。その際には是非ともお引き受けくださいますよう、よろしくお願いいたします。

植物高CO_2応答ニュースレター　5号

2012年1月発行

発行人　寺島 一郎

編集委員会　野口 航・種子田 春彦・愛知 真木子・楠見健介・彦坂 幸毅（編集長）

表紙　安立美奈子

連絡先　彦坂 幸毅　hikosaka@mail.tains.tohoku.ac.jp

愛知 真木子　makiko@isc.chubu.ac.jp

植物高CO_2応答ニュースレター　第5号