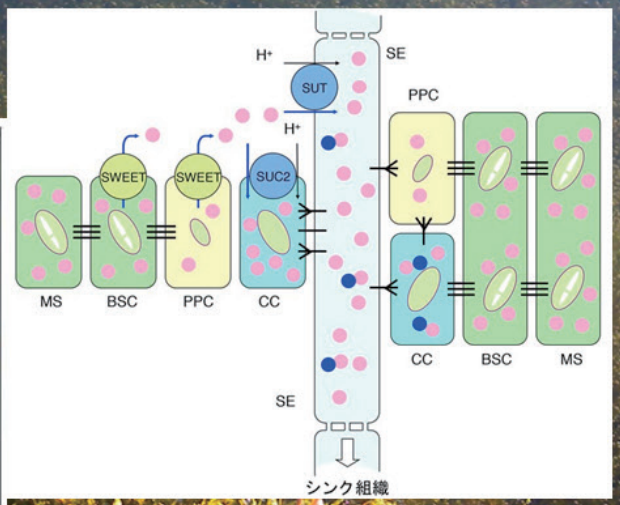
ニュースレターVol. 7
2013年 1月

CO2 Response

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　1

新学術領域からのニュース　2

新学術領域研究班からの論文紹介　3

研究班紹介
西田班　シロイヌナズナの二次原形質連絡形成メカニズムおよび糖転流経路に対する高 CO_2 環境の影響の解明　5

前島班　気孔開閉調節分子と特定アクアポリンの高濃度 CO_2 への応答と CO_2 供給系の理解　7

唐班　高 CO_2 環境下のイネの炭素・窒素栄養バランス高次統御に関わる窒素情報伝達系の解明　9

若手研究者研究紹介　12

アウトリーチ活動　17

新学術領域総括班からの報告　18

新学術領域総括班からの案内　22

表紙について：
冬が迫ったツンドラの水辺には意外に多くの植物が生きていまた（撮影：アラスカ）

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

Announce

東京大学 大学院理学系研究科　寺島一郎

この新学術領域もあと１年と少しを残すだけとなりました。「植物高 CO_2 応答」領域は、計画研究班の中にも CO_2 応答に取り組むのが初めての班が多く、スタートダッシュがやや遅い感がありました。しかし、おかげさまで、このところ成果がどんどん論文として公表されています。喜ばしい限りです。

中間評価で、取り組みが遅れていると指摘されたアウトリーチ活動も、大変活発になりました。また、小池孝良さんと彦坂幸毅さんのお世話で、「化学と生物」に、植物の高 CO_2 応答に関する総説を連載することになりました。植物に興味のある大学生なら理解のできるような総説集になる予定です。４月号には彦坂さんと私が鋭意執筆中の総論が出版され、以降毎月、12回の連載となる予定です。どうぞ、ご期待ください。

来年のはじめには、「植物高 CO_2 応答」に関する10余篇の論文を掲載した PCP の Special issue を刊行する予定です。PCP 編集実行委員でもある榊原均さんにお世話いただき、助言評価委員でもある山谷知行編集長にもご協力いただいております。是非、良いものにしたいと思います。執筆予定者はあらかじめ決めてありますが、どなたの論文でも本年８月末までに投稿いただければ Special issue に組み込むことが可能です。ふるって投稿いただければ幸いです。

寒い日が続きますが、熱い研究をどんどん進めましょう！

新学術領域研究からのニュース

News

小口理一さん日本植物学会奨励賞を受賞

廣瀬班で研究されている小口理一さん（東北大・院・生命科学）が第 9 回日本植物学会賞奨励賞を受賞しました。光強度上昇に対し光合成能力を上昇させる光順化と、光合成能力の低下を引き起こす光阻害のメカニズムについて、ニッチ分化や種の共存にかかわる種間差の要因を、葉内の CO_2 拡散など光合成における葉の解剖学的性質に着目して独創的な研究を展開してきた点が高く評価されました。

「化学と生物」で植物の高 CO_2 応答に関する総説を連載

公益社団法人日本農芸化学会が発行する学術雑誌「化学と生物」に、新学術研究参画者のオムニバス形式の連載を始めることになりました。2013 年 4 月号から 12 回の予定です。

化学と生物ウェブサイト

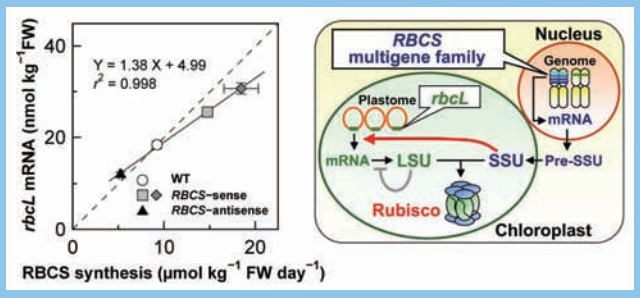
新学術領域研究からの論文紹介

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。

光合成炭酸固定酵素 Rubisco 生合成の分子メカニズム

光合成の炭酸固定反応は葉緑体に存在する酵素 Rubisco により行われています。高等植物の Rubisco は葉緑体遺伝子 *rbcL* によりコードされる大サブユニットおよび核遺伝子 *RBCS* によりコードされる小サブユニットから構成されています。Rubisco のホロ酵素が生合成されるときにはこれらの遺伝子が協調的に発現される必要がありますが、これまでは、*rbcL* mRNA の翻訳が RBCS タンパク質の生合成量に応じて調節されると考えられてきました。これに対して私たちは、*RBCS* 遺伝子を過剰発現または発現抑制した形質転換体イネを材料に、*rbcL* の mRNA 量が RBCS タンパク質の生合成量により正の制御を受けるという新奇のメカニズムを明らかにしました。今後は、高 CO_2 環境がこのような Rubisco 遺伝子の協調的発現にどのような影響を及ぼすのかを調べる予定です。

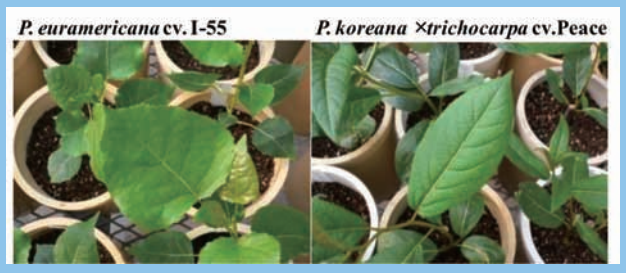


イネにおける Rubisco 生合成時の *RBCS* および *rbcL* の協調的遺伝子発現。RBCS タンパク質の生合成量が *rbcL* mRNA の量を正に制御する

Suzuki Y, Makino A (2012) Availability of Rubisco small subunit up-regulates the transcript levels of large subunit for stoichiometric assembly of its holoenzyme in rice. *Plant Physiology* 160: 533-540

高 CO_2 環境は光合成誘導過程における気孔制限を低下させる

自然環境下では、植物葉に当たる光強度が一定でなく、雲の量や風による葉の動きなどによって大きく変化します。このような光強度の「迅速な」変化に対して、葉の光合成速度はすぐに「光－光合成曲線」の関係で示した速度に達するわけではなく、安定した状態になるにはある程度の時間が必要です。特に、光強度の増加に伴う光合成速度の応答は、“ 光合成誘導反応 ” と呼ばれ、光変動環境下での植物の物質生産に強く影響することが分かっています。本研究では、光強度の変化に対する気孔応答が異なるポプラ 2 種を用いて、光合成誘導反応におよぼす高 CO_2 環境の影響を、「気孔要因」とそれ以外の「生化学的要因」に分け、定量的に評価しました。その結果、(1) 高 CO_2 環境は光合成誘導反応を加速させること、すなわち高 CO_2 環境は、光合成誘導反応の制限を相対的に低下させること、また、(2) 高 CO_2 環境は、光合成誘導反応の気孔制限と生化学的制限を共に低下させ、特に気孔制限を相対的に大きく低下させることが明らかになりました。これらの結果から、光強度が変化する自然環境下で生育する植物は、高 CO_2 環境に曝されたとき、光合成誘導反応の促進によって炭素獲得量を増加させることが示唆されました。

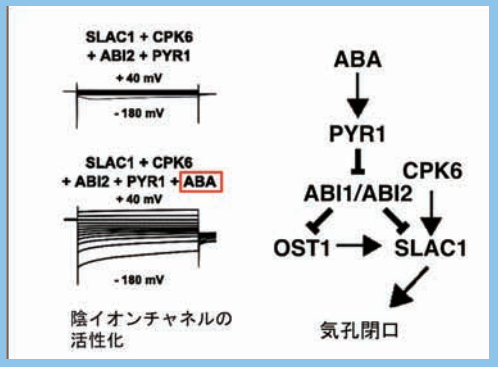


Populus euramericana cv. I-55 は、ポプラを代表する品種で光強度 の変化に対する気孔の開閉は普通である（写真左）。一方の *P. koreana* × *trichocarpa* cv. Peace は交雑種で、気孔の開閉は光強度の 変化に敏感でなく、開いたままである（写真右）。これら気孔応答の 異なる 2 種を用いることで、光合成誘導反応における気孔の影響を分 離評価した。

Tomimatsu H, Tang Y (2012) Elevated CO_2 differentially affects photosynthetic induction response in two *Populus* species with different stomatal behavior. *Oecologia* 169: 869-878.

アブシジン酸を感知して、陰イオンチャネル SLAC1 を活性化する機構を卵母細胞内で再現

気孔の閉鎖は、孔辺細胞から陰イオンが放出され、浸透圧の低下とそれに続く膨圧の低下によって起こります。SLAC1 は、陰イオン放出を担うイオンチャネルで、CO_2/ オゾン非感受性変異体の解析からその実体が明らかになりました。植物ホルモンの一つであるアブシジン酸（ABA）に応答して気孔が閉じる分子メカニズムの一つとして、近年同定された内在性の ABA レセプター PYR が ABA を感知し、シグナル伝達因子を介して SLAC1 が活性化され、気孔は閉じるというモデルが提唱されています（右図）。さらに、SLAC1 とシグナル伝達因子である OST1 キナーゼを卵母細胞で共発現させると、陰イオンチャネル活性が見られることが分かっていました。しかし、ABA を感知して、イオンチャネルを活性化させるまでのプロセスを再構成した例はなく、これまで知られているコアとなる ABA シグナル因子だけで十分なのか、それとも他の因子が必要なのか不明でした。本論文ではまず、ABA による気孔閉鎖に必要と報告されていたカルシウム依存性キナーゼ CPK6（Mori et al. 2006）に着目し、CPK6 が SLAC1 の N 末端部分（S59）をリン酸化し、SLAC1 を活性化することを明らかにしました。また CPK6 による SLAC1 の活性化は脱リン酸化酵素である ABI1/ABI2 によって阻害されることが分かりました。さらに PYR1、ABI2、CPK6（もしくは OST1）、SLAC1 を卵母細胞に発現させ、ABA を細胞に注入した結果、陰イオンチャネル活性が見られました（左図）。以上の結果より、ABA 感知から SLAC1 活性化までのプロセスをコア因子のみで再構成できることが明らかになりました。



ABA 感知から SLAC1 活性化までを再構成
ABA がない場合は ABI2 が SLAC1 の活性化を阻害しているが（左上図）、ABA を注入すると、ABI2 による阻害が解除され、SLAC1 が活性化した（左下図）

Brandt B, Brodsky DE, Xue S, Negi J, Iba K, Kangasjärvi J, Ghassemian M, Stephan AB, Hu H, Schroeder JI (2012) Reconstitution of abscisic acid activation of SLAC1 anion channel by CPK6 and OST1 kinases and branched ABI1 PP2C phosphatase action. *Proceedings of the National Academic Science of the United States of America* 109: 10593-10598.

高 CO_2 環境で生育したアカエゾマツ既存葉の開葉期の光合成特性評価

北海道に一般的な常緑針葉樹のアカエゾマツでは、春先、新しい葉が展開する直前に晩霜害を受けやすくなることが知られています。同じタイミングで低温下での光阻害感受性の増加が見られることから、光阻害が晩霜害の一因として考えられています。そこで、自然光型人工気象室を用いて、高 CO_2 条件でアカエゾマツの苗木を育て、クロロフィル蛍光反応測定により、開葉期の光合成特性の変化を調べました。常緑針葉樹では、新葉の展開に用いるため、開葉直前に既存の葉にデンプンが集積することが知られています。通常大気で生育したアカエゾマツの既存の葉でも開葉直前にはデンプンの集積が見られましたが、高 CO_2 で生育した場合には、さらに倍近くのデンプンが集積していました。一方で、高濃度のデンプン集積にもかかわらず電子伝達効率の低下は見られず、光合成のダウンレギュレーションは生じていないことが示されました。さらに、高 CO_2 環境では、寒冷地の樹木に晩霜害を引き起こす一因とされている春先の光阻害のリスクが緩和される可能性が示唆されました。

開葉直前のアカエゾマツの苗木
森林総合研究所北海道支所苗畑で撮影（高 CO_2 の実験ではなく、野外に植栽した苗木です）。開葉開始からおよそ一週間前の状態です。この時期の既存の葉（一年生葉）にはデンプンの集積と光阻害感受性の増加（Fv/Fm の低下）が見られます。

Kitao M, Tobita H, Utsugi G, Komatsu M, Kitaoka S, Maruyama Y, Koike T (2012) Photosynthetic traits around budbreak in pre-existing needles of Sakhalin spruce (*Picea glehnii*) seedlings grown under elevated CO_2 concentration assessed by chlorophyll fluorescence measurements. *Tree Physiology* 32: 998-1007.

研究班紹介

Research groups

研究班の研究内容を紹介します。本号では、西田班、前島班、唐班の研究内容を紹介します。

シロイヌナズナの二次原形質連絡形成メカニズムおよび糖転流経路に対する高 CO_2 環境の影響の解明

研究代表者：西田生郎　連携研究者：藤木友紀、森安裕二

植物の代表的なモデル植物であるシロイヌナズナの主要な糖転流経路として、アポプラスト経路による篩要素（篩管を構成するひとつひとつの細胞）へ積み込みが行われています。一方、シンプラスト経路では、葉肉細胞で合成された糖が篩部柔細胞や伴細胞のシンプラストから多数の原形質連絡を通じて篩管へ輸送されます。私たちは、シンプラスト経路の二次原形質連絡形成が異常となり、糖転流が部分的に阻害された変異株 *restricted sucrose export1* (*rsx1*) を単離しています。これまでの研究から、RSX は細胞壁中間層に多く存在するペクチン層を分解するペクチン酸リアーゼ活性を持ち、細胞間の原形質連絡に局在することを明らかにしています。以上をまとめると、*rsx1* 変異株ではペクチン層をうまく分解できないため、二次原形質連絡形成に異常を生じ、葉のソース化に伴う糖転流経路の構築がうまくゆかないと考えられます（投稿準備中）。さらに最近の研究結果では、RSX1 がアポプラスト経路の制御因子である SUC2 トランスポータ遺伝子が *rsx1* 変異株で発現上昇するという結果を得ており、アポプラスト経路と相関した発現のしくみの詳細について興味が持たれます。今後は、RSX1 ホモログの機能解析や RSX1 の組織特異的発現の意義を解明することにより、シロイヌナズナの糖の積み込み経路の全貌を解明することを目指しています（図 1）。

産業革命以降、大気 CO_2 濃度は上昇し続けています。特に 20 世紀後半から上昇傾向が著しいと報告され、近い将来、地球は高 CO_2 環境に変化していくと予想されています。植物は光合成によって大気中の CO_2 から生命活動を支えるエネルギー化合物である糖を合成しています。植物にとって高 CO_2 環境は生育に有利ですが、草本の場合、短期的には高 CO_2 条件下で光合成活性が上昇するものの、高 CO_2 条件では葉にデンプ

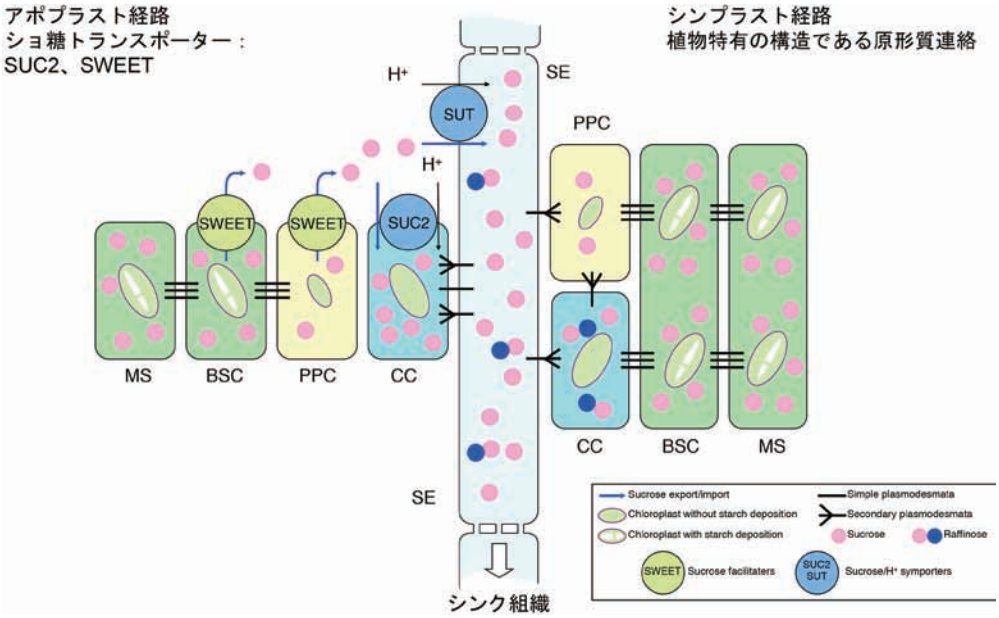


図 1　シロイヌナズナの糖転流模式図
MS：葉肉細胞、BSC：維管束鞘細胞、PPC：篩部柔細胞、CC：伴細胞、SE：篩細胞

ンや糖の蓄積が見られ、長期間の処理では光合成炭酸固定酵素ルビスコのタンパク量が低下し、光合成のダウンレギュレーションと呼ばれる光合成能力の低下が起こることがわかっており、そのため植物生産性の向上を必ずしももたらさないと予想されています。そこで、光合成活性低下の主要な原因である光合成産物の蓄積を解消するひとつの方法として、葉で合成された糖を効率よく転流させることが考えられます。近年、高 CO_2 環境応答に関する研究が増えてきましたが、高 CO_2 環境下での糖転流に関する報告は多くありません。糖転流経路の拡幅を可能にする新しいバイオテクノロジーを創出するには、シロイヌナズナの糖転流経路の解明、および高 CO_2 に応答する糖転流の変化を明らかにすることが重要です。

私たちは $^{14}CO_2$ 同化転流実験装置を用いて、高 CO_2 条件下（780 ppm）生育させた野生株シロイヌナズナが通常 CO_2 条件（390 ppm）に較べ、シンク組織（シンク葉と根）への転流を顕著に増加することを明らかにしました。また、高 CO_2 環境では、野生型バックグラウンドで RSX1 プロモーター GUS 発現が増強し、シンプラスト経路の制御因子 RSX1 の mRNA 発現量も増加することも分かりました。一方、アポプラスト経路の制御因子 SUC2 の発現量は変化が見られず、さらにアニリンブルー染色（原形質連絡マーカー）により間接的に原形質連絡形成の強化を明らかにしました。以上より、高 CO_2 環境に応答して、シロイヌナズナのシンプラスト間の連絡が増強され、RSX1 が高 CO_2 環境下の糖転流経路の構築に重要な役割を担っているというモデルを提唱しています。今後これらの知見を総合し、新たな篩部積み込み経路を構築することによって、高 CO_2 環境に適応する植物の創出を進めたいと考えています。

気孔開閉調節分子と特定アクアポリンの高濃度 CO_2 への応答と CO_2 供給系の理解

班代表：前島正義　　研究協力：土平絢子、永田千咲子、三輪智佳、相羽孝亮

研究の背景

私たち細胞ダイナミクス研究分野では、気孔開閉調節に関わるタンパク質 PCaP1（plasma membrane cation-binding protein）および水分子・CO_2 透過性アクアポリンに焦点を当てています。通常の研究スタイルであれば、気孔開閉調節に関わる分子は何か、あるいは CO_2 の生体膜透過を担う分子は何か、という切り込み方をするのが一般的です。私たちは、逆の進み方をしてきました。自分たちで見出した分子を大切にして構造と機能をていねいに見る、そしてその分子から細胞を見る、という姿勢です。アクアポリン研究の内容は、担当の土平さんがニュースレター第 6 号に紹介していますので、ここではPCaP1 とよぶ分子と気孔との関係を寄り道しながら述べます。

植物の液胞膜プロトン輸送性ピロホスファターゼ（H^+-PPase）の研究をする過程で、この酵素がカルシウムに阻害されることを見出し、H^+-PPase とカルシウムの結合性を検証するため、精製した H^+-PPase とともに様々な植物の液胞膜試料も合わせて電気泳動し、そのゲルを「Stains-all」という試薬で染色しました。「Stains-all」はカルモジュリンなどのカルシウム結合タンパク質を染める試薬として知られています。目的の H+-PPase は染まらず、ダイコン液胞膜画分の 1 つの分子が赤紫色に鮮明に染まりました。これを RVCaB と名付けて生化学的特性を解析しました（Plant Physiol 2000, PMB 2001 等）。RVCaB のシロイヌナズナでの類縁分子として PCaP1 と PCaP2 を見出し、それぞれの構造と機能を解明する研究を進めています（J Exp Bot 2007, FEBS J 2008, JB 2008, PCP 2010, PLoS Pathogens 2012 等）。気孔開閉と PCaP1 の関係を研究することになったのは、この分子の孔辺細胞内での偏在です。その説明の前に PCaP1 の生化学的な特徴をまとめておきます。

PCaP1 の分子構造と生化学的機能

シロイヌナズナの PCaP1 は 225 残基で構成され、グルタミン酸（44 残基）、リジン（35 残基）、バリン（25 残基）を多く含む酸性タンパク質です。特定の酵素機能はなく、既知の機能領域をもたない点も特徴です。アミノ末端 2 残基目のグリシンを介してミリストイル基が共有結合し、この脂質により PCaP1 は細胞膜に固定されています。緑色蛍光タンパク質（GFP）標識した PCaP1 はどのような生理条件でも細胞膜から遊離することなく安定した局在を示します。アミノ末端側 25 残基部分（N 端領域）はホスファチジルイノシトールリン酸（PtdInsPs）と結合する性質をもちます（図 1）。N 端領域

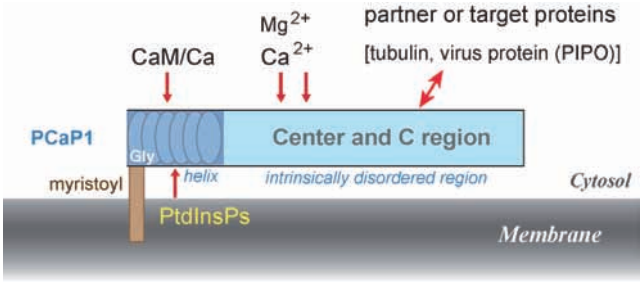


図 1　細胞膜に局在する PCaP1。N 端のミリストイル基の結合により細胞膜に安定に固定される。N 端領域はαヘリックス構造をもち、その負荷電領域がホスファチジルイノシトールリン酸（PtdInsPs）と相互作用する。また、この領域は CaM/Ca とも相互作用し、CaM/Ca の結合が PtdInsPs を排除する。酸性残基の多い中央および C 端領域（CC 領域）は Ca^{2+} などの金属イオンと結合する。この領域は天然変性領域であり、他のタンパク質と相互作用すると推定している。

のαヘリックス構造の片面に正電荷をもつリジン残基が並び、この部分が PtdInsPs のリン酸部分と結合すると予測されます。興味深いことに、PCaP1 はカルモジュリン（CaM）/Ca^{2+} 複合体とも結合し、CaM/Ca^{2+} が PCaP1 の N 端領域に結合すると、それまで結合していた PtdInsPs を排除します。このことは、細胞内 Ca^{2+} 濃度が上昇し CaM/Ca^{2+} 複合体が形成されると、PCaP1 に結合している PtdInsPs が遊離することを強く示唆します。

こうした特徴から、PCaP1 は細胞膜上でカルシウム情報をホスファチジルイノシトールシグナルに変換する分子であると推測しています。PtdInsPs は情報伝達あるいは機能分子の活性調節の役割をもちます。通常は PCaP1 の結合によりその役割がマスクされ、組織あるいは細胞が刺激を受けて細胞内カルシウム濃度が上昇すると、CaM/Ca^{2+} を介して PtdInsPs が遊離すると推定できます。遊離した PtdInsPs それ自身が、あるいは PtdInsPs がホスホリパーゼにより加水分解してホスファチジルイノシトール三リン酸（PI3）とジアシルグリセロール（DAG）を生成し、これらの新たな分子がイオンチャネル等の活性調節に関わると推定されます（Plant Signal & Behav 2010）。私たちは、この調節の一つが気孔開閉である可能性を掴みました。

PCaP1 の孔辺細胞での局在特性と役割

PCaP1 は、根、茎、葉、花弁などの組織に確認することができます。GFP を付した PCaP1 を自己プロモーター制御下で発現させタンパク質の分布を解析してみました。いずれも細胞

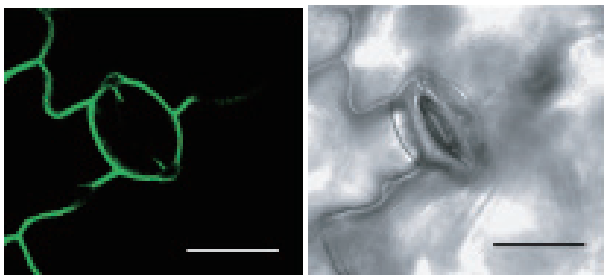


図 2　1 週齢植物（PCaP1prom::*PCaP1*-GFP）のロゼット葉の気孔。緑色蛍光が気孔の外縁領域にのみ観察される。

膜に均一に分布するのですが、孔辺細胞では特徴が見られます。図 2 をご覧下さい。孔辺細胞の気孔側部分には PCaP1-GFP の蛍光がほとんど見えず、外側部分の細胞膜にのみ蛍光が観察されます。つまり、同一細胞の外側半円球の細胞膜にしか存在しないのです。孔辺細胞の専門家に尋ねても、こうした局在を示す分子は珍しいとのことです。

常套手段ですが、PCaP1 の T-DNA 挿入株での表現型を気孔に注目しつつ解析しました。そうすると、暗期に閉口すべき気孔が、きちんと閉じないという現象が見られました（図 3）。気孔の閉口は、イオンチャネルが開口し溶質イオンが細胞外に出て浸透圧の逆転が生じ、アクアポリンを介して水が細胞外に出た結果として細胞容積が小さくなることで成立します。とくに孔辺細胞の気孔外縁に沿った細胞膜のチャネルがイオンの出し入れに重要です。PCaP1 はイオンチャネルの開口シグナル伝達に関わっていると推測されます。その詳細解析はこれからです。PCaP1 の気孔開閉調節における役割を通して、CO_2 供給システムの解明に繋がればと期待しています。幸い、気孔開閉機構研究は日本のグループ（射場先生、島崎先生、木下先生等）が大きな貢献をされ、詳細が明らかになっていますので、種々ご協力頂きながら実験を進めています。

PCaP1 の素顔

PCaP1 は、孔辺細胞を含めて多種多様な細胞で発現しています。中国のグループは PCaP1 を microtubule-associate protein 18（MAP18, Plant Cell 2007）と名付けています。表層微小管との結合は私たちの実験では確認できていませんが、孔辺細胞の膨潤収縮には微小管が関連しますので MAP としての機能も考慮しつつ実験を進めています。PCaP1 の N 端領域は CD 解析でも α ヘリックス構造を支持しますが、他の領域はヘリックスあるいは β 構造の割合が小さく、天然変性領域が大きな部分を占めます。つまり、分子の大きな部分は「ふらふら」した構造です。こうした天然変性タンパク質（intrinsically disordered protein、ID タンパク質）は、転写因子や DNA 結合タンパク質など核内タンパク質のほか、情報変換のハブとして機能する分子にも見られます。単独分子としては「ふらふら」した構造ですが、パートナー分子と結合すると確定的な構造に

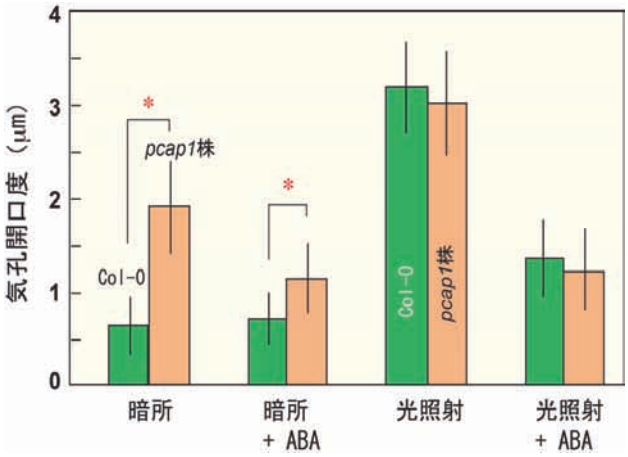


図 3　T-DNA 挿入 PCaP 遺伝子破壊株（*pcap1*）は、気孔の閉口が不完全。野生株（Col-0）と遺伝子破壊株（*pcap1*）を同じ条件で比較している。4 週齢の植物からロゼット葉を切り出して測定した。$n = 50$、$^* P < 0.05$。

変化する点は ID タンパク質の特徴です。私たちは結晶化を目指していましたが、「百年掛けても結晶は得られない」ということが判明し、他の手法で構造を分析しています。

ID タンパク質は多様なタンパク質あるいはリガンドと結合するという特徴があります。米国との共同研究により、植物のポティウイルスの感染・増殖に関与することが判明しました（PLoS Pathogens 2012）。植物ウイルスは、感染した細胞から他の細胞に移動しなければ増殖できないので、プラズモデスマータ（細胞間連絡）を移動するための仕組みと装置を産み出しています。PCaP1 はウイルスコートタンパク質を輸送する装置として機能していることが明らかになりました。

PCaP1 の T-DNA 挿入遺伝子破壊株は、播種後 1、2 週間の初期生育の段階での生育が良いという表現型も見られ、とくに高 CO_2（700 ppm）条件でその傾向が顕著です（未発表）。PCaP1 は情報転換装置の一つとしての性質があると考えていますが、それは生理機能のブレーキ役でもあると推測されます。細胞内の種々の機能を抑制しており、遺伝子欠失によりそのブレーキが解除されると生育がよくなると推測しています。こうした点の全容解明が研究の大きな目的です。なお、根の表皮細胞に特徴的に発現する PCaP2 は、根毛の形成・発達にクリティカルな役割を果たしています（投稿中）。

PCaP1 というユニークな分子、そして CO_2 透過性をもつアクアポリンの解明を通じて植物の高 CO_2 応答の理解を深化させたいと考えています。

高 CO_2 環境における光合成誘導反応の生化学的・気孔的制限とその生態学的意義

研究代表者：唐　艶鴻　連携研究者：冨松　元、深山　浩

自然環境下では、植物の葉に照射する光の強度は時間的に大きく変化します。雲や葉の動きによって数秒の内に光強度は数百倍も変わります。このような光強度の変化に対して、葉の光合成速度も迅速に応答することがわかっています。しかし、ダイナミックな光強度に対する光合成応答のプロセスやメカニズム及び生態学的意義については、多くが不明のままです。

光強度の変化は、基本的に上昇と低下の二つのパターンとして考えられます。光強度の上昇に対して、葉の光合成速度はすぐに上昇しますが、強光下で安定した光合成速度に達するまでには、常に時間を要します。このような光強度の増加に伴う光合成速度の応答過程は、光合成システムの活性化過程でもあり、光合成誘導反応といいます。光合成誘導反応過程の光合成量は、定常状態で測定した光強度と光合成速度の関係から求めた光合成量に比べ、低いことが分かっています。一方、光強度の低下に応じて、光合成速度は素早く下がります。蓄積した中間代謝産物を使って多少 CO_2 を吸収することもありますが、ほとんどの場合数秒以内で弱光下での光合成速度に到達するため、物質生産の推定には大きな影響がないとの見方もあります。いずれの場合も、植物の種や葉の生理状態、そして様々な環境要因によって、光強度の変化が光合成量に及ぼす影響が異なります。従って、自然環境下での植物光合成量を正確に推定または予測するためには、変動する光強度と光合成速度の関係、特に光合成誘導反応過程について、様々な条件下で把握することが必要です。

近年の大気 CO_2 濃度の上昇により、光合成と CO_2 の関係が再び大きく注目されるようになりました。CO_2 は光合成の基質であり、CO_2 濃度の上昇に伴い光合成速度も上昇します。一方、植物は環境中の CO_2 濃度の変化に対して生理的に順応し、遺伝的にも適応できるのではないかといわれています。しかし、いままで CO_2 濃度と光合成の関係に関する知見はほとんど光強度が一定の条件で得られたものです。光強度が変化する場合、例えば光合成誘導反応に及ぼす CO_2 濃度の影響は、短期的についても長期的についても、あまり調べられてはいません。限られた研究結果では、高 CO_2 条件下では、光合成誘導反応が速いことを示唆している報告もあれば、CO_2 の影響がないとする報告もあります。将来の高 CO_2 環境下で植物の炭素収支を正確に評価するためには、変動する光環境下で高 CO_2 によるダイナミックな光合成への影響を把握する必要があります。

このような背景で、私たちの研究班は、2009 年度から光合成誘導反応に及ぼす CO_2 濃度の影響について実験研究を展開しています。これまで主な研究として、以下のようなものがあります。まず、私たちは将来の高 CO_2 環境を考え、異なる CO_2 濃度環境下での光合成誘導反応特性の解明に着目しました。次に、このような着目点から、高 CO_2 濃度環境下で光合成誘導反応に対する光合成システムの順化についての検討を試みました。そして現在、高 CO_2 環境下で光合成誘導反応過程のメカニズム究明の一環として、光合成酵素系の活性化に関する実験も進めています。ここでは、二つの研究内容についてすこし詳しく紹介します。

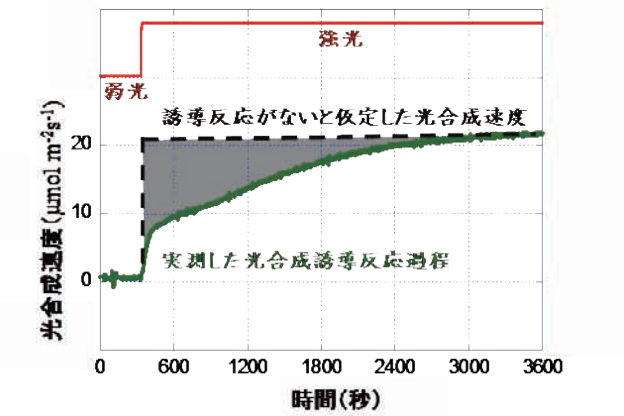


図 1：光合成誘導反応の模式図：光強度が弱光（20 μmol $m^{-2}s^{-1}$）から強光（800 μmol $m^{-2}s^{-1}$）に変化させてからのポプラ *Populus euramericana*, cv. I-55 の光合成速度変化過程。光強度と光合成はいずれも実測データ。影の面積は、誘導反応がないと仮定した場合に比べ、実測した光合成誘導反応によって「損失」した積算光合成量を表す。

生育環境の CO_2 濃度がポプラ 2 種の光合成誘導反応に及ぼす影響

IPCC(2007) の予測では、今世紀末に大気中の CO_2 濃度は 700-1000 ppm まで上昇するとされています。本研究では、将来の高 CO_2 環境下で光合成を予測することも考慮し、実験植物を栽培する CO_2 濃度を現在の大気 CO_2 濃度に近い 380 ppm と、今世紀末の予測大気 CO_2 濃度の 700、1020 ppm にしました。実験材料はポプラの二種、*Populus euramericana,* cv. I-55 と *P. koreana*×*trichocarpa,* cv. Peace です（次項，写真）。これらの植物は、 挿し木で簡単に繁殖できます。同じ母樹からの挿し木は遺伝的な違いがないため、観察された光合成の違いはほとんど環境変化に由来するものと考えられます。また、同じ実験処理では個体間の差異が少ないことからも、光合成の測定個体が少なくても、十分に統計解析できる利点もあります。

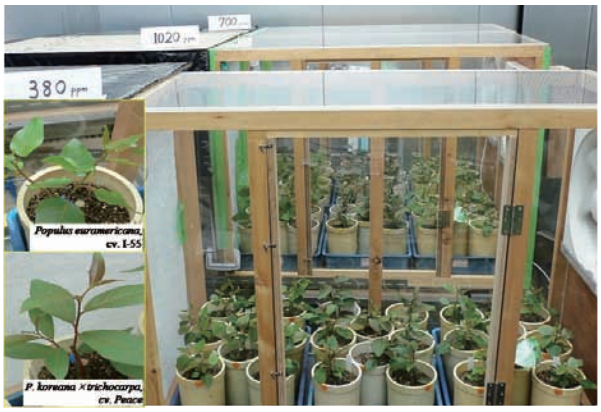
また、これらのポプラは、挿し木の生長が速く、実験室内ではおよそ一ヶ月程度で葉が完全に展開できるので、実験期間を比較的短くすることができます。

光合成誘導反応は二つの主なプロセス、気孔開放と光合成酵素系の活性化によって律速されています。それぞれプロセスの律速タイミングと律速強度が異なることが報告されていますが、高 CO_2 濃度環境下でそれぞれがどう変わるかは興味深いです。また、これらのプロセスに及ぼす高 CO_2 の影響を的確に把握することは、高 CO_2 濃度環境下での光合成誘導反応の予測にも必要です。そこで、本研究では、光合成酵素系の制限と気孔による制限プロセスをより明確に検討できるように、光強度の変化に気孔の応答が極めて少ない交雑品種 *P. koreana*×*trichocarpa*, cv. Peace を利用しました。

この二種のポプラを上記の三つの CO_2 濃度下で栽培し、栽培した CO_2 濃度下で光合成誘導反応を測定しました。誘導反応の測定では光強度を 20 μmol m^{-2} s^{-1} から 800 μmol m^{-2} s^{-1} まで上昇させてから、光合成速度を約 1 秒の間隔で記録しました。この誘導反応過程を解析した結果、以下のようなことがわかりました。

強光下で安定した光合成速度の 50% と 90% に到達した時間を誘導反応時間の目安として、誘導反応の速さに及ぼす CO_2 濃度環境の影響を評価しました（図 2）。ポプラの二種とも高 CO_2 濃度では誘導反応時間が有意に短くなり、すなわち、光合成誘導反応が速くなることがわかりました。ただし、誘導反応過程に気孔コンダクタンスの変化が殆どない Peace 植物では、誘導反応速度に及ぼす CO_2 環境の影響は明らかではありましたが、高 CO_2 濃度環境の促進効果は普通の気孔開放を持つ I-55 に比べ極めて少ないことがわかりました。例えば、Peace では、380 ppm 環境下での植物に比べ 700 ppm 環境下での植物は、強光下安定した光合成速度の 50％に到達する時間がわずか 26 秒程度しか短縮していません。しかし、I-55 の場合では、同じ時間で、390 秒近く短縮したことが示されました。

このことから、高 CO_2 濃度環境による光合成誘導反応の促進に対して、気孔開放速度が非常に大きく寄与していることが示唆されました。一方、気孔開放の影響がほぼ無視できる Peace では、高 CO_2 環境による光合成誘導反応の促進が統計的に有意であったことから、光合成酵素系の活性化が誘導反応の促進にも有意に貢献していることが確認できました。単純比較には問題がありますが、もし光合成酵素系の活性化速度が I-55 と Peace で同程度であると仮定できれば、高 CO_2 環境下での気孔開放による誘導反応の促進は 90％以上気孔制限の低下が寄与していると考えられます。すなわち、光合成誘導反応に及ぼす高 CO_2 の影響を考えるときには、気孔の役割が大変重要であることが注目される必要があります。ただし、我々の進行中の解析では、誘導反応に及ぼす光合成酵素系の活性の影響は、二種の間でかなり異なる可能性も示唆されています。従って、今後、誘導反応過程に及ぼす気孔制限の寄与に関する定量評価をさらに進める必要があります。



CO_2 暴露実験チャンバーと実験植物

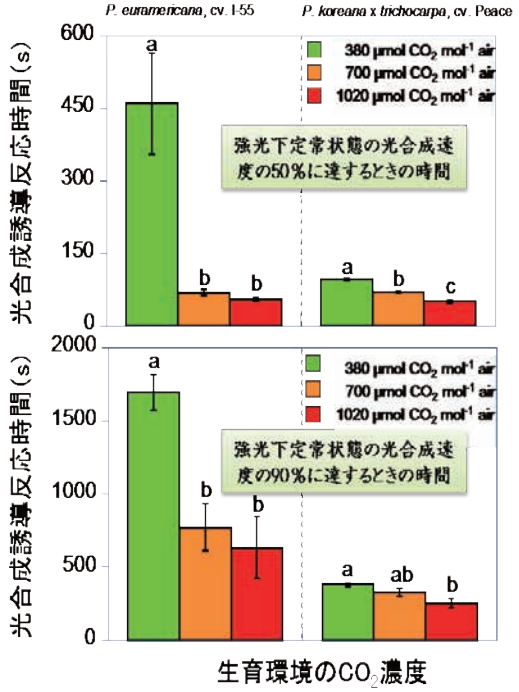


図 2 ポプラ 2 種の光合成誘導反応時間（Tomimatsu and Tang 2012 より再作図）

高 CO_2 環境下での光合成誘導反応の促進は、葉の炭素収支にも影響を与える可能性が示されています。誘導反応による積算光合成量の低減は、誘導反応の初期には大きく、その後徐々に低下することになります。誘導反応が終わった段階で、積算光合成量の低減は、CO_2 が 380 ppm の環境では、誘導制限が全くないと仮定した場合に比べ約 20％程度少なかったことに対して、700 ppm の環境では、その低下が 10％程度になります。一方、気孔の影響が少ない Peace では、誘導制限による積算光合成量の低下は僅かであり、高 CO_2 環境による影響も非常に少ないです。

CO_2 の基質効果と順応効果

高 CO_2 環境下では、光合成の基質として CO_2 濃度が増加したため、誘導反応が促進された可能性があります。一方、高 CO_2 環境に対して葉の生理的順応が生じ、順応の影響で誘導反応が促進された可能性もあり得ます。ここでは、前者を基質効果、後者を順応効果とよびます。高 CO_2 環境下での誘導反応促進は、どちらの効果によるものか、またはどちらの効果が大きいかについては、これまでまったく評価ができていませんでした。また、上記の実験測定するだけでは、このような問題を解決することはできません。

そこで、基質効果と順応効果を評価するため、さらに一つの実験を組みました。上記の 2 種を 380 ppm と 1020 ppm CO_2 環境下で栽培し、すべての植物について、この二つの CO_2 濃度下で光合成誘導反応を測定しました。生育環境の CO_2 濃度と測定した時の CO_2 濃度がそれぞれ誘導反応速度に及ぼす影響を検討してみました。

I-55 の場合、生育環境の CO_2 濃度が同じであれば、光合成誘導反応に対して測定 CO_2 濃度（380 ppm と 1020 ppm）の影響には明らかな違いがありませんでした。一方、同じ測定 CO_2 濃度の場合、生育環境の CO_2 濃度が高くなると、光合成誘導時間は明瞭に短くなり、特に測定 CO_2 濃度が高い場合、光合成誘導時間に及ぼす生育環境の CO_2 濃度の影響がさらに大きいことが示されました。このことから、光合成誘導反応の促進は、I-55 では基質効果よりも順応効果が大きいことが考えられます。

一方、大変興味深いことに、光強度の変化に対して気孔コンダクタンスの変化が極めて小さい Peace においては、上記のような順応効果は明瞭ではありませんでした。むしろ、生育環境の CO_2 濃度が同じ場合は、測定の CO_2 濃度が高くなると、誘導反応速度が高くなることが示されています。すなわち、Peace の場合では、光合成誘導反応の促進は、順応反応より基質効果の寄与が大きかったことが示唆されました。

上記のような研究に加えて、我々は、代表的な植物（木本、草本、蘚苔類など）の光合成誘導反応に及ぼす高 CO_2 濃度の影響、特に物質生産への影響の実験を引き続き展開しています。また、高 CO_2 環境に伴う気温の変化による光合成誘導反応の影響究明も進めています。さらに、高 CO_2 環境に対する植物応答を明らかにし、領域の最終目的の一つでもある、高 CO_2 環境下で植物の物質生産を予測することを進めて行きたいと考えています。

若手研究者研究紹介

Young Researchers

樋口美栄子　Higuchi-Takeuchi Mieko

（理研・植物科学センター・研究員）

本領域での担当

私は本研究領域において、花田班の研究課題である“高二酸化炭素条件下で変動する遺伝子群とその進化起源解析”のうち、遺伝子発現解析とシロイヌナズナ形質転換体作成を主に担っています。

植物を高 CO_2 濃度下で生育させると、通常の大気条件と比較して植物体の生重量の増加や光合成活性の変化などの現象を引き起こすことが知られています。しかし、この変化にどのようなシグナルが働いているかはわかっていません。植物の成長には茎頂分裂組織におけるシグナル伝達が重要な役割を果たしており、このシグナル伝達にはペプチドホルモンと呼ばれる分泌性の短いアミノ酸が関与しています。我々は既知遺伝子以外にも新規ペプチドホルモン様遺伝子が存在する可能性があるのではないかと考え、遺伝子間隙に存在する短いタンパク質をコードする Short open reading frames (sORFs) を検出する手法を開発しました。そしてこれらの sORFs と既知遺伝子を搭載したカスタムマイクロアレイを作成し、高 CO_2 濃度条件で機能する遺伝子の同定を目的に発現解析を行い、さらに過剰発現体の作成・表現型解析を行っています。この研究を通じて、高 CO_2 濃度に応答し、植物の成長を変化させるペプチドホルモン様遺伝子の同定・遺伝子機能の解明を目指しています。

過去・現在の研究内容

私の研究経歴は修士課程における酸素発生系の解析に始まり、博士課程ではクロロフィル蛍光スクリーニングにより、光合成の alternative 電子伝達に関与するシロイヌナズナ変異体を単離しました。理化学研究所においては、イネ完全長 cDNA 過剰発現シロイヌナズナ変異体ラインを用いて光合成関連遺伝子の同定を行いました。途中で少し方向性が変わり、最近は高等植物における Short open reading frames (sORFs) の機能を解析しています。今回は理化学研究所における研究内容について紹介したいと思います。

1．イネ完全長 cDNA 発現シロイヌナズナ形質転換体ライン（イネ FOX ライン）を用いた光合成関連遺伝子の探索

約 13,000 のイネ完全長 cDNA をシロイヌナズナにおいてランダムに過剰発現させたイネ FOX（full-length cDNA overexpressor）ラインを用いて、有用なイネ遺伝子の同定を目指した研究を行いました。植物のバイオマスや生産性の増加の研究は、CO_2 濃度増加による環境変化や急増するバイオエネルギー需要への要求を満たすために重要な課題となってきています。そこで、私は生産性増加の重要な要因のひとつである光合成反応に注目し、イネ FOX ラインを用いて光合成に関与するイネ遺伝子を単離することにしました。

クロロフィル蛍光は光合成の状態を反映するものとして昔から光合成研究に用いられています。このクロロフィル蛍光を二次元で測定できるシステムを用いたスクリーニングにより、約 10,000 のイネ FOX ラインから野生型と異なる蛍光挙動を示すイネ FOX ラインを単離しました (Kondou, Higuchi et al. 2009 Plant Journal)。単離した FOX ラインには、光合成電子伝達鎖

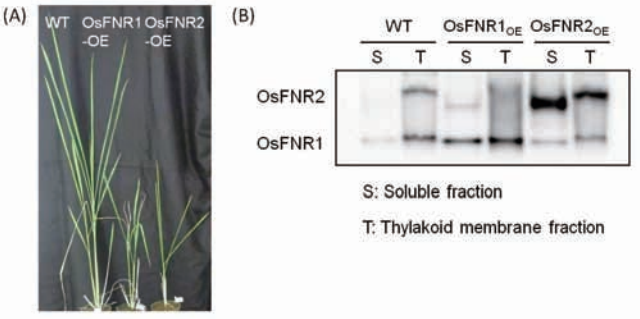


図1. (A)土壌成育させたイネFNR1・FNR2過剰発現体、(B) FNR1・FNR2過剰発現体から単離した葉緑体のFNR抗体を用いたウエスタン解析

の構成因子であるフェレドキシン -$NADP^+$ レダクターゼ（FNR）をコードする FNR1 と FNR2 の２つのアイソフォームが導入されていました。イネの FNR1・FNR2 過剰発現体においても FOX ラインと同様なクロロフィル蛍光の野生型との違いが見られました。２つの過剰発現体は土壌で生育させると著しい成育阻害が見られますが（図 1A）、その阻害部位は異なっていることがわかりました。FNR1 の過剰発現体は、光合成活性は正常ですが、窒素代謝に影響があり、窒素などの栄養が豊富な液体培地で生育させると成育が回復することがわかりました。逆に FNR2 の過剰発現体は、窒素代謝の経路は正常ですが、光合成電子伝達と光化学系 I 循環的電子伝達の経路が阻害されていることがわかりました。また FNR1・FNR2 過剰発現体における２つのアイソフォームの発現量を比較した結果、FNR1 過剰発現体では FNR2 量が減少し、FNR2 過剰発現体では FNR1 量が減少していました（図 1B）。以上の結果から FNR の２つのアイソフォームの量比が変化すると、CO_2 固定と窒素代謝への電子伝達が変化することが示唆され、FNR が２つの経路を制御する重要な因子であることが明らかになりました (Higuchi-Takeuchi et al. 2011 Plant Physiology)。

２．高等植物における短い遺伝子の機能解析に関する研究

シロイヌナズナにおいて、既知の遺伝子間隙に 30 から 100 アミノ酸をコードする短い遺伝子 (Short open reading frame: sORF, 図 2A) が約 7,000 存在することが予測されています (Hanada et al. 2007 Genome Research)。この sORF は、シロイヌナズナ以外にも 10 種類以上の植物種において相同性のある配列が保存されていることがわかっています。しかし、これらの sORF が植物において機能しているかどうかは不明であることから、私は sORF の機能解明を目指して研究しています。まず sORF が転写されているかどうか調べるため、sORF と既知遺伝子を搭載したシロイヌナズナ・イネのカスタムマイクロアレイを構築し、２つの植物の様々な組織や環境ストレス条件において、多くの sORF の発現を検出しました。また、イネとシロイヌナズナの sORF の過剰発現体を作成し表現型を観察したところ、野生型と異なる形態を示す過剰発現体がイネ・シロイヌナズナ共に見出されました。これらの表現型は植物体のサイズや草丈、稔性、葉の形態など多岐に渡っていました（図 2B）。このように sORF を過剰発現することにより形態や生育に様々な影響が見られたことから、植物において sORF は発生段階や生育に重要な役割を持つことが明らかになりました（Hanada, Higuchi-Takeuchi et al. PNAS in press）。

次に sORF の転写単位を同定するため、5'-RACE と 3'-RACE により、複数の sORF について ORF をカバーする完全長 cDNA を同定しました。次に sORF が翻訳されているかどうかおよび細胞内局在を明らかにするために、ORF の上流 1 kb のプロモーター領域と ORF 配列（終止コドンなし）に GUS（β - グルクロニダーゼ）遺伝子を融合させたコンストラクトを発現させた形質転換植物を作成しました。その結果、複数の形質転換体において GUS のシグナルが検出されました。これにより、sORF は植物内で翻訳されてペプチドとして存在することが明らかとなりました。また GFP 融合タンパク質を用いた細胞内局在観察の結果、GFP のシグナルが細胞間隙で観察される sORF も存在し、ペプチドが細胞外に分泌されている可能性も示唆されています。

これまでに報告されているほとんど全ての植物のホルモン様の機能を示すペプチドは、細胞外に分泌され細胞間のシグナル伝達に関与することがわかっています。しかし報告されている遺伝子数は未だ少なく、多くのホルモン様ペプチドが未知のまま残されていると考えられます。これまでの研究結果は sORF の中に機能性ペプチドの有力な候補遺伝子が多く存在することを強く示唆しており、今後の解析において新たな機能性ペプチドの発見につながることを期待しています。

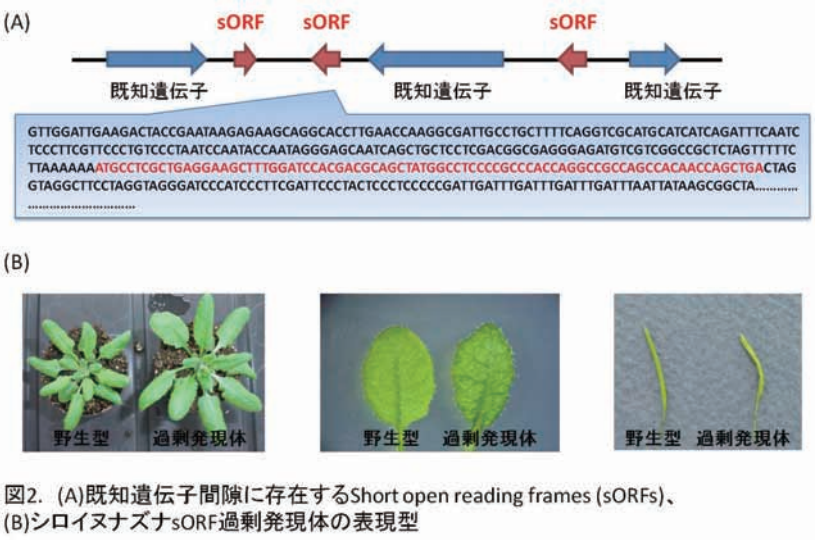


図2. (A)既知遺伝子間隙に存在するShort open reading frames (sORFs)、
(B)シロイヌナズナsORF過剰発現体の表現型

前川修吾　Shugo Maekawa

（北大・院・生命・博士後期課程）

本領域での担当

私は本プロジェクトのなかで、植物の「炭素 / 窒素バランス（C/N）」が「病害応答」に与える影響に着目した研究をしています。

植物において、糖（炭素源、C）と窒素（N）の代謝はクロストークしており、両者の量比（C/N）を適切に制御することで、生育の最適化がなされています。この C/N は、生育段階の相転換やシンク―ソースの制御のみならず、病害応答にも影響を与えることが古くから言われていますが、詳しい分子メカニズムはほとんど明らかになっていません。私たちの研究室では、C/N 制御因子である ATL31 の解析を行っており、ATL31 がどのように C/N 応答を制御しているのかについて徐々に理解を深めています。そこで私は、この ATL31 を C/N 制御のモデル遺伝子として用い、C/N と病害応答をつなぐ分子メカニズムを明らかにしようと、研究を行っています。

私たちの研究成果により、CO_2 や土壌栄養の変化がどのように植物の生産性に影響を与えるかについて、純粋な生育への影響のみならず、微生物との相互作用という要素を加え、包括的に議論出来るようになることを目指しています。

これまでの研究

~C/N 制御因子 ATL31・ATL6 の病害応答への関与 ~

私たちの研究室では *ATL31* 遺伝子を用いて植物 C/N 応答の解析を行っています。*ATL31* の過剰発現体は極度の C/N ストレス条件にも耐性を示し、また *atl31* 変異体ではその逆に C/N ストレスに過剰応答します。ATL31 が属している ATL ファミリーは、シロイヌナズナでは 80 あり、全てに共通して膜貫通領域と、ユビキチンリガーゼ活性に重要な RING ドメインをもっています。実際に ATL31 が主に細胞膜に局在し、ユビキチン化活性をもつことを明らかにしています（Sato et al. 2009 Plant J.）（詳しくは Vol. 5 の若手研究者研究紹介、佐藤の記事をご覧ください）。

このATL ファミリーは、その多くが栄養応答ではなく、病害応答に関わるものとして多数報告されていました。そこで、私たちは ATL31 と、ATL31 に最も相同性の高い ATL6 について、病害応答に関する解析を行いました。手始めに、病原菌がもつ鞭毛由来のペプチド（flg22）や、細胞壁成分を植物に処理すると、*ATL31/6* の遺伝子発現が大きく誘導されることが分かりやはり両遺伝子は病害応答時になにか機能していることが予想されました。次に、*ATL31* の過剰発現体は野生型に比べ、flg22 処理した後の防御反応が亢進していること、また、それと逆に *atl31 atl6* 二重変異体では防御反応が抑えられていることが分かりました。そして、これらを支持するように、*ATL31/6* 両過剰発現体は、病原菌である *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000（*Pst.* DC3000）への抵抗性が増大しており、逆に *atl31 atl6* は抵抗性が減少していることが分かりました（図 1）。加えて、病害応答に関わる遺伝子の発現が、植物の生育 C/N 条件に応じて変動することが分かりました。以上のことから、ATL31/6 が C/N 応答だけでなく病害応答をも制御していることが明らかになりました。それと共に、ATL31/6 は、病原体感染に応答して細胞内 C/N を制御することによって、病害応答にも寄与していることが示唆されました（Maekawa et al. 2012 Plant Mol. Biol.）。

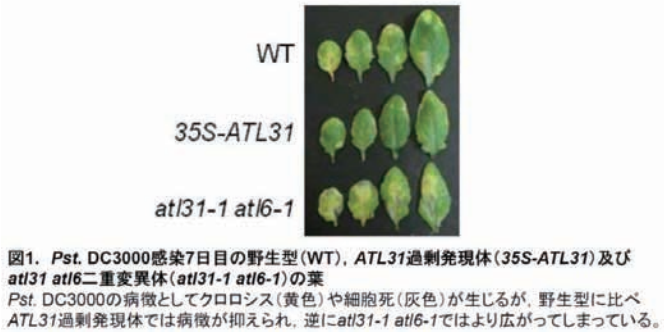


図1．*Pst.* DC3000感染7日目の野生型（WT），*ATL31*過剰発現体（*35S-ATL31*）及び *atl31 atl6*二重変異体（*atl31-1 atl6-1*）の葉
Pst. DC3000の病徴としてクロロシス（黄色）や細胞死（灰色）が生じるが，野生型に比べ *ATL31*過剰発現体では病徴が抑えられ，逆に*atl31-1 atl6-1*ではより広がってしまっている。

現在の研究内容

~ATL31 の SYP121 との相互作用及びうどんこ病菌抵抗性への関与 ~

次に私は、ATL31 の新規相互作用因子の探索を行いました。ユビキチンリガーゼ活性を失わせた ATL31 に、FLAG タグを融合させ、過剰発現させた培養細胞を材料にして、抗 FLAG 抗体を用いた免疫沈降を行い、ATL31 と共沈降してきたタンパク質を MS 解析により同定しました。この際、ATL31 が局在している細胞膜上で相互作用しているタンパク質に着目するために、細胞膜から可溶化する前の段階で架橋処理を施しました。その結果得られた相互作用タンパク質候補群の中から、SNARE の一つである SYP121 との相互作用の確認が取れました。SNARE とは、細胞内の小胞輸送を制御する因子で、輸送

小胞と標的膜との繋留を司っています。その中でも SYP121 は、うどんこ病菌への応答に重要な機能を果たしていました。植物はうどんこ病菌が侵入しようとする部位にパピラと呼ばれる物理的障壁を作る（細胞壁を硬化する）ことでその侵入を阻止しようとしています。SYP121 はそのパピラ形成部位に集合し、パピラ構成成分を運んできた輸送小胞を受け止めるはたらきをしていると考えられています。ATL31 がこの SYP121 と相互作用していることから、うどんこ病菌への抵抗性にも ATL31 が関与しているのではないかと考え、解析を進めています。これまでのところ、ATL31 が細胞壁の硬化に関わることを示唆する結果が得られています。もしかすると、ATL31 は細胞内の C/N を制御することで、病原体感染時に起きる細胞壁の硬化に影響を与え、病害応答に寄与しているのかもしれません。

今後の展望

ここまで、ATL31 が 14-3-3 タンパク質群の安定性を制御することで C/N 応答を制御していること、及び、ATL31 が SYP121 と相互作用しており、病害応答にも関与していることが分かってきました。しかしながら、ATL31 の病害応答への関与が、C/N 制御を介したものなのか、あるいは独立したものなのかについてはまだ分かっていません。

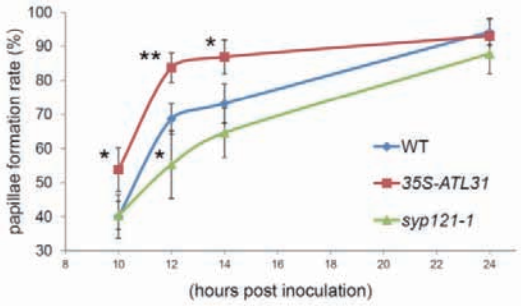


図2　WT, *35S-ATL31*及び*syp121*変異体におけるうどんこ病菌感染後のパピラ形成率の測定
うどんこ病菌感染に応答して，*35S-ATL31*ではWTよりも早くパピラ形成が起きた。
ネガティブコントロールとして用いた*syp121-1*は野生型よりもパピラ形成が遅い。

現在、当研究室では「ATL31 による C/N 応答制御」の全体像解明に向け、留学生の Thais（D1）により ATL31 の転写制御機構、安田（D2）により ATL31 と 14-3-3 タンパク質群との相互作用の詳細、そして佐藤助教により ATL31 の 14-3-3 安定性制御を介した C/N 制御の詳細についての研究を進めています。その中で、私はこれまで述べてきたように " 主流から外れた " 研究をしていますが、将来的には、これら全ての研究が大きくまとまり、植物が ATL31 を用いてどのように C/N を " 病原体との相互作用も含めて " 最適化しているかについて総合的に理解出来ることを目指しています。

羽島知洋　Tomohiro Hajima

（JAMSTEC・特任研究員）

本領域での担当

私の所属する伊藤班では、高 CO_2 環境に対する陸域生態系の応答、特に広域スケールにおける応答に関する研究が行われています。主な手法は陸域生態系モデルを用いたシミュレーション (数値計算) や観測研究の全球メタ解析等がありますが、私は陸域生態系モデルを用いたシミュレーションを用いて研究を進めています。私は文部科学省による気候変動予測プロジェクト (21 世紀気候変動予測革新プログラム , ~H23; 気候変動リスク情報創生プログラム , H24~H28) の研究員なのですが、これらのプロジェクトでは " 地球システムモデル " という気候変動予測用の数値計算モデルの開発や、それを用いたシミュレーション研究等を行っています。この数値計算モデルの結果を解析することにより、高 CO_2 環境に対する陸域生態系・物質循環の応答を解明し、本領域に貢献したいと考えています。ゲノムレベルから植物の高 CO_2 応答を調べることがボトムアップ的研究であるならば、私のアプローチはより広域・長期的な研究からトップダウン的に高 CO_2 応答の解明を目指す、ということになります。

これまでの研究

1．地球システムモデルの開発

IPCC(気候変動に関する政府間パネル) の報告書等で目にする温暖化の予測は、気候モデルと呼ばれる数値計算モデルを用いて行われています。先に説明した地球システムモデルもその一つです。本来、気候モデルは全球における大気・海洋・陸面の力学過程やその他重要な物理過程 (例えば大気では放射や降水) を数値計算するためのものですが、これに生物地球化学過程 (物質循環過程) や大気化学の過程といった気候と強く作

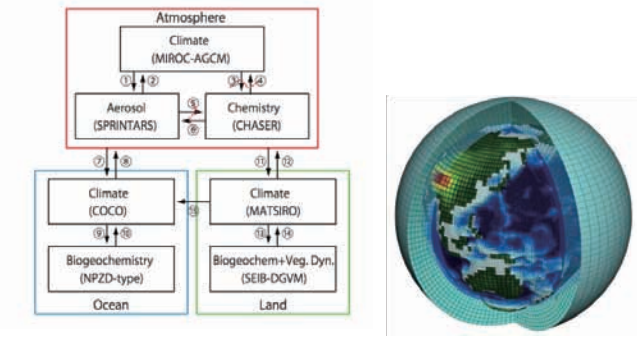


図 1 MIROC-ESM を構成する要素とサブモデル (左：Watanabe et al., 2012 より)。大気、海洋、陸域における物理過程と地球化学・生物地球化学過程が組み込まれている。これらの各プロセスの変化が、3 次元立体格子の組み合わせで表現された全球の各格子内で数値計算される (右)。

用する要素を加えたものが、地球システムモデルになります。私の所属する研究所では、東京大学大気海洋研究所や国立環境研究所の協力の下、地球システムモデル "MIROC-ESM (Watanabe et al., 2011, GMD), 図 1" を開発し、温暖化予測や古気候研究等に用いてきました。私は主に、陸域生態系モデル "SEIB-DGVM" (Sato et al., 2007, Ecol. Model) を MIROC-ESM に結合することを担当してきました。陸域生態系モデルでは大気 CO_2 濃度、気温、降水といった環境変化に対する植物の応答や土壌有機物の分解過程などが扱われているため、陸域生態系モデルを気候モデルに導入することにより、気候と炭素循環の相互作用を明示的に取り扱えるようになります。

2．地球システムモデルを用いた数値実験

地球システムモデルを用いた実験のうち主要なものは、CMIP5 (Coupled Model Intercomparison Project Phase 5) で取り決められた統一的な実験プロトコルに従いながら、多数の研究者の協力のもと実施されました (もちろん、研究者独自の実験設定に基づく研究も多数行われています)。CMIP5 プロトコルは複数の実験群で構成されており、各種感度実験や古気候を含めた過去再現実験、将来予測が含まれています。過去再現実験では、人為活動による毎年の温室効果ガス排出量に加え、土地利用の変化や火山噴火イベント、太陽放射の周期的変化などがモデル外部から与えられ、モデルが駆動されます。MIROC-ESM を用いた過去再現実験では、前代のモデルに比べて 20 世紀の気温変化がさらに的確に表現可能になったことに加え、陸域における地上・地下部の炭素分布や全球積算での炭素動態も良く再現することが出来ました (Watanabe et al., 2011, GMD)。予測実験では、Representative Concentration Pathway (RCP, 図 2 左) と呼ばれる新たな温室効果ガス排出シナリオ (4 種) を用いて予測が行われており、MIROC-ESM を用いた予測実験では、2100 年の気温は 20 世紀末に比べ最大で約 5.2 度上昇するとの結果が得られました (図 2 右)。また、RCP シナリオの一つである RCP2.6 は、大気 CO_2 濃度が 21 世紀後半に低下するシナリオとなっていますが、その全球平均気温は大気 CO_2 濃度の低下にすぐに追随せず、また、大気 CO_2 濃度を減少させるためにはかなり早い段階で人為排出量を負にする (つまり人為的に大気 CO_2 を固定する) 必要があることがわかりました。陸域生態系の炭素循環では、将来の大気 CO_2 濃度や予測される気候変化に加え、人間の土地利用変化が陸域炭素循環に大きなインパクトを与えうることが明らかになりました (Hajima et al., 2012, JMSJ)。これらはあくまでも単一のモデルによる結果ですが、モデル間の相互比較等を通してその結果の確からしさが確認され、今後のモデル改良に生かされていく予定です。

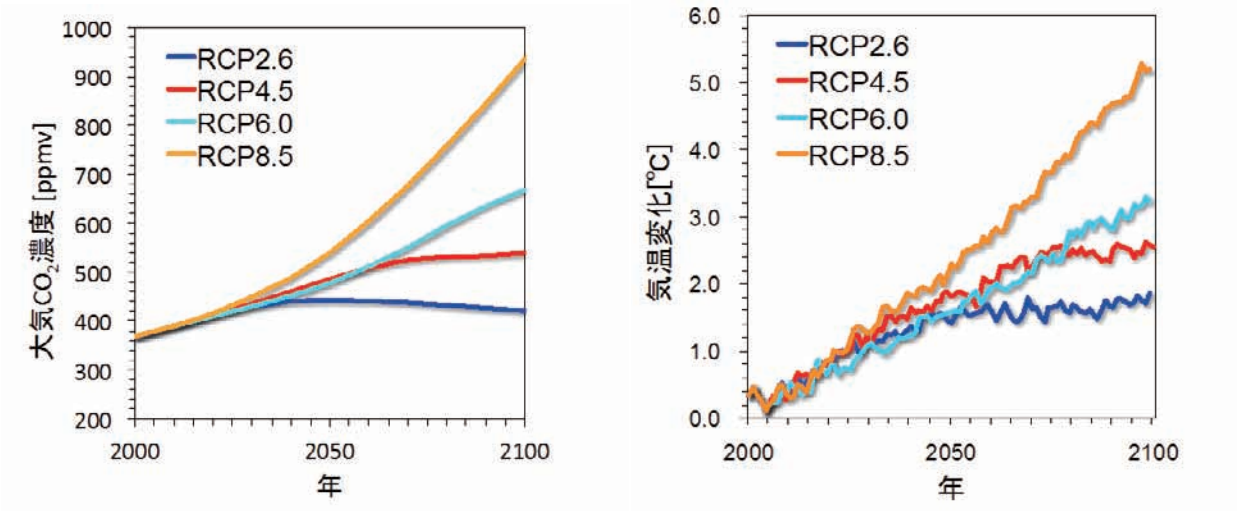


図 2　Representative concentration pathway シナリオ (左) とそれを用いた MIROC-ESM による予測 (全球平均気温の変化 , 1980 - 1999 年平均からの変化として算出)。

３．陸域炭素循環のフィードバック解析

RCP シナリオは CO_2 だけではなく、他の温室効果ガスや土地利用変化のシナリオも含んでいます。このような複雑なシナリオを用いた実験は、より現実的な地球システムの振る舞いを再現することを期待されますが、個々のプロセスが気候の変化にどの程度影響しているのかが見えにくくなります。そこで、各過程の感度分析をするための実験が重要になります。例えば陸域の炭素循環プロセスは、大きく分けて２つのプロセスを介して気候に作用 (フィードバック) します。1 つは CO_2- 炭素循環フィードバックです。大気 CO_2 濃度が上昇し光合成や植物の成長が促進される結果、陸域生態系全体の正味の炭素吸収量が増える (= 大気 CO_2 濃度の増加を抑える) フィードバックです。もう 1 つは気候 - 炭素循環フィードバックです。温暖化することにより生態系の呼吸速度が増加 (減少) し、陸域における正味の炭素吸収量が減る (増える) フィードバックプロセスです。この陸域炭素循環の２つのフィードバックの強度を特殊な実験設定のもと計測してみると、大気 CO_2 濃度が 1 ppmv 上昇すると濃度換算で 0.37 ppmv 分の炭素が CO_2- 炭素循環フィードバックにより吸収され、全球平均気温が 1℃上昇すると CO_2 濃度換算で 42 ppmv の炭素が気候 - 炭素循環フィードバックにより大気へと放出される、という結果が得られました (140 年間分の変化を線形として算出 , Hajima et al., 2012, JMSJ)。また複数のモデルで比較したところ、MIROC-ESM のこれらの感度は他モデルと比較して相対的に ” 悲観的である (CO_2 の施肥効果が弱く、気温上昇による生態系呼吸の増加割合が大きい)” ということがわかりました (Arora et al., submitted, J. Clim.)。さらに、モデル比較を通じて、この陸域生態系の CO_2- 炭素循環フィードバックというものは、モデル間の推定差が大きく、かつ気候へフィードバックする度合いも極めて大きい事が明らかになりつつあります。CO_2- 炭素循環フィードバックは本新学術領域が関連しているプロセスそのものであり、これらの解析をさらに進めることにより、本領域に貢献していきたいと考えています。

つくばみらい市の FACE 実験施設

アウトリーチ活動

Outreaches

佐藤栄学園・花咲徳栄高等学校

埼玉大学　西田生郎

10 月 13 日に佐藤栄学園・花咲徳栄高等学校二年生の生徒 25 名が埼玉大学を訪問し、体験実習に参加しました。分子生物学の基本的な実験技術を学んだ後、新学術領域研究で取り組んでいる「高 CO_2 環境下での作物の生産力強化」について紹介しました。写真は、この研究テーマに取り組んでいる大学院生の段中瑞君が、高 CO_2 環境の原因と課題について、ユニークなイラストを交えながら解説しているところです。

新潟大学オープンキャンパス

新潟大学　三ツ井敏明

8 月 10 日に新潟大学の五十嵐キャンパスで行われたオープンキャンパスで模擬講義を行いました。「暑さに強い稲の開発」と題して、猛暑による米の品質低下のメカニズム、CO_2 濃度上昇による高温障害の助長効果、加えて高温・高 CO_2 耐性稲の開発の現状などについて話をしました。講義終了後、「なぜ高 CO_2 濃度によって稲体温があがるのか不思議でした」などの感想が寄せられました。

新学術領域班からの報告

Information

新学術領域「植物の高 CO_2 応答」第 3 回若手ワークショップオーガナイザー側からの報告

伊藤昭彦・飯尾淳弘・安立美奈子・千田昌子（国環研）、羽島知洋（JAMSTEC）

第 3 回若手ワークショップが 2012 年 10 月 6 ～ 8 日（2 泊 3 日）にて開催され、伊藤班はその企画・運営を担当させていただきました。今回は神奈川県三浦市のマホロバマインズ三浦を会場に、全国から 70 余名の参加者を得ることができました。秋が深まり行く中、温暖な三浦海岸で海の幸と温泉をご堪能いただけたのではないかと思います。ですが、全館貸し切りの施設を見つけることができなかったため、若手ワークショップにしてはちょっと大人し目になってしまったかなという反省はあります。

今回は初日午後から 3 日目午前までを若手研究者による口頭発表にあてたため、一人あたりの発表時間を延ばし（12 分）、かつ 2 日目午後にリフレッシュタイムをとることができました。3 日目午後に勉強会「気孔応答」が行われましたので、全体のスケジュールに余裕を持たせつつも濃密な 3 日間となったのではないかと思います。口頭発表 39 件に加え、別室に 7 件のポスターを掲示していただき休憩時間などに活発な議論を行っていただきました。新たに公募班として参加される岡山大・森泉さんから発表をいただき、大阪大・高木慎吾さんにもご参加いただきました。新学術領域も 4 年目、若手ワークショップは 3 回目ということで、お互いの研究分野について理解が深まってきていることが実感できました。発表には必ずしも植物高 CO_2 応答に直結するものではないものもありましたが、植物に対する異なったアプローチを知るだけでも有意義でしたし、そこから新しい研究の萌芽が生まれる可能性も十分にあると思います。例によって、会場での議論は懇親会・二次会と深夜まで及ぶこととなりました。リフレッシュタイム中は近隣の海岸に行かれた方も多いとのことで、多忙な日常の中、束の間の息抜きをしていただけたようです。望むべくは、多くの方が新たな活力と刺激を得て研究室に戻っていただけたら、担当班としてこれ以上の喜びはありません。

3 日目には「気孔応答」勉強会が行われました。若手ワークショップのプログラムも、それに合わせて気孔に関係する発表を 3 日目午前に集めました。九州大・島崎研一郎さんには青色光による気孔開口メカニズムに関して過去の経緯から丁寧に解説していただきました。島崎さんはこのご研究で植物学会学術賞を受賞されているように研究内容の素晴らしさもさることながら、一度は公害研究所で環境問題に取り組みつつも、それにはより深い基礎研究が重要とのお考えから大学で気孔に関す

る研究を発展させられた経緯に感銘を受けました。岡山大・村田芳行さんには気孔の電気生理をテーマに、主に気孔閉口メカニズムについて解説していただきました。論文に掲載された図の見方といった基礎的なところからパッチクランプ法の実際まで幅広く説明していただき、文字通り勉強になったご講演でした。東京大・桧垣匠さんには気孔のイメージング解析をテーマにご講演いただきました。多くの研究者が顕微鏡写真などの画像を使っていますが、画像解析を高度化することでここまで新しいことが出来るという刺激に満ちたご講演でした。北海道大・渡辺誠さん、星加康智さんには気孔のオゾン応答について、ご自身の樹木を対象とした実験結果に基づいて紹介していただきました。さらに現在の光合成・気孔モデルにオゾン影響を取り入れる試みも示され、個人的にも非常に興味を惹かれました。多くの方が語っておられましたが、植物の中でも例外的に素早い応答を示す気孔ですが、そのメカニズムは奥深く研究者を魅了するテーマであることを再認識しました。

最後になりますが、本ワークショップ開催にあたり、事務全般を取りまとめていただいた寺島班・岩本由香里様、ご講演と議論に参加いただいた全ての皆様に心からお礼申し上げます。2013 年度の若手ワークショップで皆様と再会できることを楽しみにしております。

以下は、参加した若手からの報告を掲載いたします。

浅岡真理子（名大・院・生命農学）

今回で若手ワークショップは３回目ということでしたが、私は初めての参加でした。私の研究はこの研究領域とは多少異なっているのですが、今まで学会のシンポジウム等でお話を聞く機会等があり興味をもっていたので、当日をすごく楽しみにしていました。やはり初日のプログラムでは、知らない方ばかりの戸惑いや、馴染みのない研究テーマも多く、理解することに必死であったりしました。しかし、緊張しつつどこか落ち着いている雰囲気で、発表者の方も、他分野の方にも分かりやすいよう用意していただいていることを感じました。全体の印象としても、参加する前では、この領域が大きな輪を作っていて、私の研究はその外にいるように捉えていましたが、実際は各研究が独立する中で、貪欲にお互いを理解しおう、自分に吸収しようと組織がなっていて、私も研究会の一員としてとけ込みやすいように思いました。口頭発表をさせてもらったのですが、新鮮な意見を頂けてとても勉強になりました。

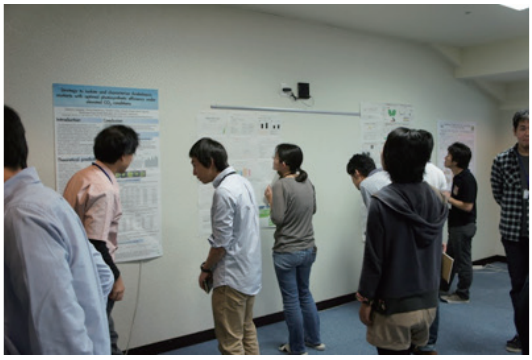
夜の宴会では、美味しい海鮮御膳を頂き、たくさんの方とお話することができました。当たり前ではありますが、色々な立場の方がいて、その分研究に対する考え方も違っていて、自分とは立場の違う方からのアドバイスはとても参考になりました。修士論文を書く際の心構えや、博士のうちにやっておくと良いことなど、海外での研究の話など多くのことを教えていただき、自分の糧となっています。

３日間はあっというまでしたが、とても有意義な時間でした。同室の渡辺さん、須藤さん、信定さん、とてもお世話になりました！仲良くしていただいて嬉しかったし、部屋でお話をする時間も楽しかったです。そして最後に、伊藤班の皆様、すばらしい企画、運営をありがとうございました。また来年も参加できるよう、頑張る原動力となりました！

原　悠子　（北大・院・農）

2012 年 10 月 6 ～ 8 日に三浦海岸で行われた第三回の若手ワークショップは、２回目の参加でした。昨年のワークショップは、小池班が企画の担当で、運営の手伝いという形での参加であったので、発表するのは今回が初めてでした。私は、樹木を対象とした実験を行っています。本プロジェクト内のなかでは、実験対象が比較的大きなスケールなので、興味を持っていただけるか不安に思っていましたが、予想以上に多くの質問やアドバイスをいただくことができました。私の実験は、夏場の野外実験での測定がメインです。そのため、５月に葉が開き、11 月に葉が落ちるまで、測定に追われています。測定と並行しての発表準備は大変でした。しかしながら、自身の研究を紹介し、様々分野で研究されてきた方々とお話したことで、自分の実験を振り返る機会となり、有意義な時間となったと思います。

このワークショップの魅力は、発表や勉強会はもちろん、懇親会、散策にも十分時間がとられていることにあると思います。



2 日目のお昼には、海岸に行く時間がありました。初日から天気がすぐれなかったのですが、この時は、少し晴れ間ものぞき、気持ちのいい秋の陽気になりました。部活動をしている中学生やヨットに乗っている人達を眺めながら、ゆったりとした時間をすごせました。同じ研究室のポスドクと先輩は海に入っていました…。10 月に海に入るなんて北海道では考えられません。今年も懇親会、2 次会では、お酒を片手に、いろいろな方とお話する時間になりました。昨年お会いした方や、初対面の方、このワークショップがなければ、会うことのなかった方々と、研究のこと、仕事のことなどを話す機会となりました。

私にとって、このワークショップは不思議空間です。私も含む、学部、修士課程の学生から長く研究をされてきた先生方、研究者を目指す方, 社会に出て企業で働く道に進む方など。様々に人とお話することで，自分自身のこれからを考える貴重な時間となりました。

森田耕一（神戸大・院・農）

私にとって今回の植物の高 CO_2 応答若手ワークショップは前年に続いて 2 度目の参加となりました。若手の会での口頭発表も 2 度目だったため、前回よりも要領をよく理解して発表に臨めたと思いました。このワークショップでは、植物と高 CO_2 との関係に関わりのある非常に幅広い専門分野から気鋭の研究者が集まり、終始和やかな雰囲気の中で高度な議論が自由に交わされているため、参加することで収穫できるものは多く、極めて意義深い会であると感じています。私にとっては日本中の研究者と交流できる貴重な機会の一つでもあるので、昼の研究発表や夜の懇親会の際に様々な方のお話を聞けたことは今後の研究や生活への良い刺激になりました。また、今回も自分の専門分野であるか否かを問わず見聞を広めたり、若い研究者の方々と親交を深めたりできたことは貴重な経験・財産となったと思います。今後も研究目標を達成するため常に準備を怠らず、自分に厳しくを心がけ勉強と実験にハードワークをして、好機を逃さぬよう鋭意努力しようと思います。

また、会場となった神奈川県三浦市は風光明媚な観光地でもあり、太平洋を臨む港町の雰囲気を感じながら海浜を散策したことに加えて、温泉とおいしい海産物を満喫・堪能できたことは、日常の生活のリフレッシュになるとともに忘れられない良き思い出ともなりました。

最後になりましたが、このようなありがたいワークショップの企画や準備、開催に携わって下さったスタッフの皆様に心から深く感謝申し上げます。

安田盛貴（北大・院・生命科学）

若手ワークショップへの参加も伊東で開かれた第 1 回から数えて、早いもので 3 回目となりました。初めて参加したときは右も左も分からず、普段聞きなれない異分野の話にひたすら圧倒されたことを覚えています。この時の苦い思い出を教訓に、以降は専門分野に捕らわれず多くの研究発表に足を延ばしその理解に努めてきました。そのおかげで、今回は多くの研究内容を把握することができました。そして何より、自身に広い視野が身に付いてきたことを実感しました。私は元々ミクロな現象に強い興味を抱いていたので、自分の研究に対して当初は狭い視点で捉えることが多々ありました。しかし、本ワークショップで多種多様な研究に触れることで、全体像を意識しながら研究を進めることの重要性を認識すると共に、その力が自分にも徐々に備わってきていることを感じました。

本ワークショップの最大の魅力は、何と言っても年齢や肩書を問わず気軽に研究に関する議論や苦労話などを交わせることです。今回も多くの人と交流し、普段は聞けないような話もたくさん聞かせてもらえました。時間を忘れて話していたらいつのまにか夜遅くになっていたということも… 発表の場では話せなかったことに関しても議論し、多くの意見を頂けたことはとても嬉しかったです。密なスケジュールでしたが、とても充実した三日間でした。

最後に、本会を企画・運営して頂いた皆様に厚く御礼申し上げます。来年度の若手ワークショップも是非参加したいと思います。

第 7 回班会議

本領域の第 7 回班会議が、2013 年 1 月 24 日 (土) から 25 日 (日) まで、九州大学箱崎キャンパス 50 周年記念講堂にて開かれました。外は雪もちらつく寒さでしたが、活発な研究発表と議論が行われました。領域終了まで 1 年余を迎え、まとめを意識した発表が多かったと思われました。

本会議は、九大の射場班を中心にして開催されました。お忙しいなか、ご尽力ありがとうございました。

第 5 回総括班会議　議事録

日時：2013 年 1 月 26 日（土）11:30 ～ 12:50

場所：九州大学箱崎キャンパス 50 周年記念講堂会議室

出席者：寺島一郎（代表者），及川武久，杉山達夫，山谷知行，和田英太郎（以上，評価委員），真野昌二（以上，学術調査官），各計画班代表者，彦坂幸毅（広報誌編集委員長），楠見健介（HP 管理者），種子田春彦（広報誌編集委員）

議題　寺島領域代表の挨拶に続いて，以下の審議を行った。

1．次回班会議と若手の会、勉強会の開催時期と場所について

来年度､成果報告を行う班会議を 2014 年 1 月 25 日(土)―26 日(日)に名古屋大学農学部で(小俣班担当)開催することとした。若手の会は廣瀬班の担当で、2013 年 10 月あるいは 11 月に宮城県で行う予定となったが、詳細は未定である。

2．アウトリーチ活動の開催について

各班で行われているアウトリーチ活動については、HP とニュースレターに掲載している。講演としてのアウトリーチ活動として、東京大学の五月祭で市民セミナーとして、寺島代表が講演を行うことになった。また、9 月に札幌で開催される予定の日本植物学会と日本植物分子細胞生物学会の間の期間に市民講座を行う予定であったが、平日に当るために中止を決定した。市民セミナーは東京以外の場所でも行う予定になった。また学会でのシンポジウムとして、日本植物学会（2013 年 9 月、担当：寺島)、日本植物生理学会（2014 年 3 月、担当:小俣、榊原、柳澤)、日本生態学会（2014 年 3 月、担当:彦坂、伊藤）において、行うこととした。

3．その他

真野学術調査官、杉山評価委員、和田評価委員からアドバイスがあった。

領域からの案内

第 8 回班会議

日時：2014 年 1 月 25 日（土）から 26 日（日）

場所：名古屋大学農学部

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　7 号

2013 年 1 月発行

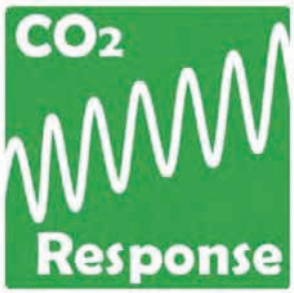
発行人　　**寺島 一郎**

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 7 号