

令和元年6月3日現在

機関番号：17102

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16H04868

研究課題名(和文) イネ科C4作物における群落レベルの光合成の実態と光環境順応・適応機構の解明

研究課題名(英文) Photosynthetic acclimation and adaptation of C4 grasses to low light environments

研究代表者

上野 修 (UENO, OSAMU)

九州大学・農学研究院・教授

研究者番号：70414886

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,400,000円

研究成果の概要(和文)：作物個体群の上層部と下層部では光環境が大きく異なる。イネ科C4作物のトウモロコシ個体群における光合成の光順応機構を明らかにするために、遮光実験により誘導した陽性陰性葉の光合成特性の反応、個体群下位葉の弱光順応、および葉層別光合成量を調査した。個体群の成長に伴い光環境が大きく変わる下位葉は、光環境への独特な再順応を行うことを明らかにした。また、トウモロコシ個体群では、かなりの葉が弱光に曝されているが、個体群全体の光合成に対して少なからず寄与していることを示した。一方、耐陰性イネ科C4植物は、葉の光合成特性や形態を弱光に適応させていることを見出した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

作物の光合成特性を圃場レベルで明らかにすることは農業上重要である。本研究は、圃場で個体群として栽培されるイネ科C4作物のトウモロコシについて、その光合成の実態を葉の置かれている光環境に着目して解明しようとするものである。また、強光を好むとされるC4植物の中にも陰性環境に適応したものがあり、これらの植物の光合成特性を明らかにすることは、C4作物の個体群光合成を改善していく上で重要な糸口となりうる。

研究成果の概要(英文)：The light environment greatly differs between the upper leaf layer and lower leaf layer in crop canopy. To elucidate the light acclimatization mechanism of leaves in C4 maize canopy, we investigated the photosynthetic responses in sun and shade leaves generated by shading experiment of pot-grown plants, the acclimatization of lower leaves in maize canopy to low light, and the photosynthetic capacity in each leaf layer of maize canopy. We revealed that the lower leaves of canopy, which experience a change of light condition from high to low light intensity with canopy growth, show an intriguing re-acclimatization to the light change. We also confirmed that, although a considerable amount of leaves in maize canopy is exposed to low light, these leaves significantly contribute to canopy photosynthesis. In addition, we found that a shade-tolerant C4 grass acquires unique photosynthetic and morphological adaptability of leaves to low light.

研究分野：植物生産生理学

キーワード：C4作物 トウモロコシ 弱光順応 弱光適応 葉構造 個葉光合成 個体群光合成 耐陰性C4植物

1. 研究開始当初の背景

C4 植物は2種類の光合成細胞の協働により光合成を行っており、C4 回路が C3 回路に対する CO₂ 濃縮ポンプとして働いている。このため、C4 植物では光呼吸が抑制されて高い光合成能力を発揮でき、乾物生産性も高く、穀物としてだけでなくエネルギー作物としての利用が期待されている。将来予想される食糧問題、化石エネルギーの枯渇、並びに CO₂ 削減の問題を解決して行く上で、C4 作物の利用と生産性のさらなる向上が求められている。

これまで、C4 植物の光合成特性については生理生化学的に多くの研究が行われてきた。C4 植物は強光・高温下で C3 植物に比べ高い光合成能力を発揮することができる。この理由として、C4 植物では Rubisco に対して CO₂ 濃縮ポンプが働くため、光呼吸が促進される高温下でも光呼吸を抑制して効率的に CO₂ を固定できるためと考えられている。一方、C4 光合成では1モルの CO₂ を固定するためには、C3 光合成に比べ余分に ATP を必要とし、エネルギー的には C4 光合成は非効率的である。このため、C4 光合成の作動には多くの光エネルギーを必要とし、このことが C4 植物が強光を好むことの理由とされている。

農業場面では、トウモロコシ、ソルガム、サトウキビなどのイネ科 C4 作物は圃場で個体群(群落)として栽培される。これらの C4 作物はかなりの密植状態で栽培され、草丈が数メートルに達することも多く、個体群の最上位では強光を受けるが、その下部では葉の相互遮蔽により光強度は低下し、むしろ弱光環境に曝されている。したがって、個葉レベルにおける C4 光合成の生理学的特性をそのまま個体群レベルの C4 光合成の理解に当てはめることはできない。C4 作物個体群内部の葉がどのような光合成を行っているのか、その実態については不明な点が多い。最近の研究では、弱光下におかれた C4 植物では維管束鞘細胞からの CO₂ の漏れが増加し、光合成効率が低下すると推定されている。しかし、実際の個体群における光合成ガス交換特性や光合成酵素などの生化学特性がどのようなものであるのかについては、十分なデータはない。また、葉緑体構造(受光と関連)や細胞壁構造(CO₂ 漏出と関連)などの葉の形態反応についてもほとんど調査されていない。したがって、作物個体群という視点から C4 光合成特性の空間的な分布を明らかにすることが必要である。一方、個体群の成長とともに葉の光環境は変化して行く。成長初期に強光下で形成された葉はやがて新たに形成された上位葉により遮蔽される。このとき一つの葉の中でどのような光順応が起こっているのかは知られていない。

自然界の植物に視点を広げると、必ずしも C4 植物は強光を好むものばかりではない。イネ科では、少数ではあるが林縁等の弱光環境に適応している C4 植物が知られている。陰性 C4 植物のコササキビでは、弱光領域での光合成効率は陽性 C4 植物より高いことが報告されている(玉垣・上野 2015, 第 239 回作物学会講要 71, 72)。イネ科ではこのほかにも陰性 C4 植物が知られており、これらの植物が持つ光合成特性は、C4 作物個体群の光合成能を向上させて行く上で重要なヒントを与えてくれる可能性がある。

2. 研究の目的

C4 植物は強光・高温下で高い光合成能力と物質生産性を示す。トウモロコシなどのイネ科 C4 作物は圃場で個体群として栽培されるため、上位葉は強光を受けるが、下位葉は弱光下におかれている。現在のところ、C4 作物個体群が空間的にどのような光合成を行っているのか不明な点が多い。一方、イネ科 C4 植物には林縁などの弱光環境に適応したものが少数ながら見られる。本研究では、トウモロコシを用いて C4 作物個体群の光合成特性の実態と葉の光環境順応を明らかにするとともに、イネ科耐陰性 C4 植物の光合成特性の光環境適応機構を解明することにより、C4 作物個体群の光合成能力を向上させる上で必要となる知見を得ることを目的とする。

3. 研究の方法

(1) トウモロコシの個葉レベルにおける弱光への順応性

トウモロコシ (品種 P1690)実生を 5 L ポットに移植して3週間後、寒冷紗を用いて弱光区(遮光率 80%)と遮光なしの強光区を設けて育成した。強光下で新しく展開したH葉、弱光下で新しく展開したL葉、また遮光処理開始前に強光下で展開後、それぞれ3週間の強光および弱光に曝された H-H 葉および H-L 葉の4種類の葉を調査した。これらの葉について、光合成ガス交換特性および光合成に関連した生理生化学的特性を調査した。また、エポン樹脂に包埋した葉より切片を作成して、顕微鏡で葉緑体の量的特性等を解析した。

(2) トウモロコシ個体群の下位葉における弱光への順応性

トウモロコシの栽培は5月中旬から8月にかけて九州大学農学部圃場で行った。栽植密度は、個体群下位葉の受光量を変化させるために、株間 24 cm の慣行区 (6.9 本 m^{-2})と株間 60 cm の疎植区 (2.8 本 m^{-2})を設けた。7月下旬から8月上旬に上位より第3葉(上位葉)と第9葉(下位葉)について光合成ガス交換特性を測定した。同時期の晴天日に光合成測定葉と同位置の光強度の日変化を測定した。また、葉のクロロフィル(Chl)含量と窒素含量を測定した。葉の形態的特性として葉厚と維管束間距離を測定するとともに、エポン樹脂包埋切片を用いて内部構造を観察した。

(3) トウモロコシ個体群光合成における下層部の寄与率

トウモロコシの栽培は上記(2)と同様に行い、株間 24 cm、条間 60 cm ($6900 \text{ 本 } 10 \text{ a}^{-1}$)とした。子実肥大期から黄熟期の個体群における異なる葉位の葉について光合成ガス交換を測定した。光合成曲線を非直角双曲線式で近似し、光飽和光合成速度、光合成曲線の曲率、光合成量子収率、暗呼吸速度を算出した。光量子センサーにより個体群内の相対光強度を測定後、層別刈取りを行った。葉内窒素含量と光合成の非直角双曲線のパラメーターとの関係および層別の光強度をもとに、Hirose and Werger (1987)の方法により個体群光合成速度を算出した。また、光環境のモデリングには直達光と散乱光を区別する Anten (1997)の方法を用いた。

(4) イネ科耐陰性 C4 植物における弱光環境への適応機構

実験に用いたオガサワラスズメノヒエ (*Paspalum conjugatum*)は、2016 年沖縄県西表島で採集した。本植物およびコントロールのトウモロコシを 5 L ポットで1ヶ月間育成後、遮光処理を開始した。強光区、中光区、弱光区を設けて 4 週間育成し、この間に形成された葉について内部構造と生理特性を調査した。また、葉の中間部について両葉縁を含むパラフィン横断切片を作成して、維管束師部の発達程度を評価した。

4. 研究成果

(1) トウモロコシの個葉レベルにおける弱光への順応性

光合成速度(P_n)は、強光域ではHおよびH-H葉がLおよびH-L葉よりも高かったが、弱光域ではLおよびH-L葉が高かった。光合成量子収率、光補償点および暗呼吸速度はHおよびH-H葉が高かった。葉内窒素含量、比葉重、Chl含量およびChl a/b比はH葉よりL葉で低く、H-L葉はL葉に近い値を示した。葉の構造特性については、葉厚、維管束間距離、および葉肉細胞(MC)と維管束鞘細胞(BSC)のサイズはH葉の方がL葉より高い値を示したが、H-H葉とH-L葉では差がなかった。BSCの葉緑体占有率はH-H葉がH-L葉よりも大きく、それぞれH葉およびL葉と同じ傾向を示した。MCとBSCの葉緑体数にはH葉とL葉、H-H葉とH-L葉の間に差は見られなかったが、BSCの葉緑体のサイズはH葉とH-H葉がL葉とH-L葉よりも大きかった。以上より、H-L葉は葉の基本的な組織構造を変化させずに、生理生化学的特性や細胞に含まれる葉緑体特性を変化させることにより、弱光に再順応することが明らかとなった。

(2) トウモロコシ個体群の下位葉における弱光への順応性

個体群下位葉における日中の平均光強度は慣行区と疎植区でそれぞれ上位葉の 16%と 37%であった。疎植区の下位葉では光強度が変化し、数十分から数時間、70~90%の強光が当たる時間帯が1日に数回見られたが、慣行区では見られなかった。Pn は、慣行区では 500 $\mu\text{mol PPF D m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 以上の光強度では上位葉が下位葉より高かったが、弱光 (20 $\mu\text{mol PPF D m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) 下では下位葉が上位葉よりも高かった。疎植区ではいずれの光強度でも葉位による Pn の差は見られなかった。慣行区では、Chl 含量には上位葉と下位葉に差はなかったが、Chl a/b 比は下位葉が低かった。また、慣行区では下位葉の葉内窒素含量は上位葉より低かったが、疎植区では上位葉と下位葉に差は見られなかった。葉の維管束間距離と葉厚には両栽植区とも上位葉と下位葉に差はなかった。一方、慣行区下位葉の BSC に含まれる葉緑体量は減少していたが、疎植区ではこの傾向は見られなかった。これらの結果は、上記(1)のポット育成個体の遮光実験の結果と一致しており、実際の圃場のトウモロコシ個体群でも下位葉の弱光への再順応が起きていることが明らかとなった。

(3) トウモロコシ個体群光合成における下層部の寄与率

草高約 3 m の個体群を 20 cm 毎の 15 層に分割した。個体群全体の積算葉面積は 6.21 $\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$ であり、葉の垂直分布は 190 cm 層をピークとした山型であった。日中最大光強度のときの各層の葉が受光する光強度は、最上層から 190 cm 層までに大きく低下し、230 cm 層以下では最上層の葉の 50% 以下、190 cm 層以下では 20% 以下となった。また、日中の最上層の 50% 以下および 20% 以下の受光強度の葉面積の割合は、それぞれ全体の 88% および 72% であった。層別の生理特性については、葉内窒素含量は上層から下層へと低下する傾向があった。Chl 含量は葉面積当りでは上層と下層で大きな差はなかったが、葉の乾物重当たりでは下層に行くに従い増加する傾向が見られた。以上より、本研究のトウモロコシ個体群ではほとんどの葉は最上層の葉の 50% 以下の弱光下で光合成を行っており、その割合は全体の約 4 割と推定された。

(4) イネ科耐陰性 C₄ 植物における弱光環境への適応機構

オガサワラスズメノヒエの葉では、どの光条件でも小維管束の構造は変異に富み、維管束鞘の内側に師部と木部を持つもの(通常の小維管束)、師部が退化し導管しかないもの、および師部木部ともに完全に退化し維管束鞘細胞しかないもの(distinctive cell と呼ばれている)まで見られた。この内、師部が退化した維管束の割合は弱光になるほど増加した。一方、トウモロコシではこのような形態反応は起こらず、維管束は常に師部と木部を持っていた。両種ともに光合成速度、葉窒素含量、Chl 含量、葉厚、SLW は弱光になるほど低くなったが、生育光強度の影響はトウモロコシよりもオガサワラスズメノヒエの方が小さかった。以上より、オガサワラスズメノヒエは弱光への順応力が高く、弱光下での低い光合成速度に対応して、維管束師部の発達を抑制していると考えられた。師部は転流に関わる生理的に活発な組織である。C₄ 植物の葉では緻密な維管束系が発達しているが、弱光下で光合成、転流速度が低くなると、このような維管束構造を保持することはエネルギー的に不利になるため、師部を退化させると考えられた。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計 2 件)

Yabiku T, Ueno O, Structural and photosynthetic re-acclimation to low light in C₄ maize leaves that developed under high light. *Annals of Botany*, 査読有, 2019, <https://doi.org/10.1093/aob/mcz092>

Yabiku T, Ueno O, Variations in physiological, biochemical, and structural traits of photosynthesis and resource use efficiency in maize and teosintes (NADP-ME-type C₄). *Plant Production Science*, 査読有, vol. 20, 2017, pp. 448–458.

[学会発表](計6件)

本郷茜, 屋比久貴之, 上野修 (2019) イネ科耐陰性 C₄ 植物で見出された生育光強度による葉の維管束師部形成の調節. 日本作物学会第 247 回講演会要旨集 166 (筑波大学)

屋比久貴之, 田坂朋子, 上野修 (2018) トウモロコシ(C₄) 個体群光合成における下層葉の寄与率の推定. 日本作物学会第 245 回講演会要旨集 107 (宇都宮大学)

屋比久貴之, 上野修 (2017) トウモロコシ(C₄) における光合成の光順応—強光下で形成された陽葉はどのように弱光に順応するのか. 日本作物学会第 244 回講演会要旨集 118 (岐阜大学)

Yabiku T, Ueno O (2017) Acclimation of photosynthetic traits in maize leaves to low light. How do sun leaves acclimate to shading? Plant Biology 2017, Hawaii Convention Center, Honolulu, Hawaii, June 24-28, 2017

屋比久貴之, 赤松沙耶, 上野修 (2017) トウモロコシ個体群の下位葉における光合成特性の弱光順応. 日本作物学会第 243 回講演会要旨集 7 (東京大学)

屋比久貴之, 上野修 (2016) トウモロコシ(C₄) の葉における光合成特性の弱光順応. 日本作物学会第 241 回講演会要旨集 188 (茨城大学)

6. 研究組織