

令和 5 年 6 月 19 日現在

機関番号：17102

研究種目：基盤研究(B)（一般）

研究期間：2020～2022

課題番号：20H03033

研究課題名（和文）弱光環境で生育する植物の新奇適応機構の解明

研究課題名（英文）Development of plant light adaptation to weak light

研究代表者

後藤 栄治（Gotoh, Eiji）

九州大学・農学研究院・准教授

研究者番号：90614256

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 13,800,000円

研究成果の概要（和文）：森林の生物多様性の維持とその機能を最大化させる保全対策を確立するうえで、下層植生の生存戦略を理解することは非常に重要である。申請者らは、日本各地の様々な植生の林床に生育する150種以上の植物について、柵状組織細胞の形状および葉緑体の細胞内配置を調べ、細胞形状が光環境に適応していることを発見した。すなわち、暗い林床に生育している植物種の多くは、柵状組織細胞が逆円錐形であった。さらに、柵状組織細胞の形状が遺伝的に安定な植物種を用いて、逆円錐形細胞の形成を司る遺伝子を同定に成功した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

鬱蒼とした暗い林床でのみ生育に適している、逆円錐形の柵状組織細胞は、光の効率的な光受容には有効であるが、一方、強光下でも葉緑体が強光を回避し逃避する場所がないため、半日陰や時折強光を直接受ける（木漏れ日のある）場所では生育できない。このことは、柵状組織細胞の形状と葉緑体運動のパターンから、鬱蒼とした暗い林床でのみ生育可能な貴重種を特定することが可能となり、生物多様性の維持や森林生態系の機能を強化する保全対策を立案する上で重要な情報を提供できる。

研究成果の概要（英文）：Understanding the survival strategies of understory vegetation is critical to maintain forest biodiversity and maximize its functions. The applicants studied the shape of palisade cells and the intracellular arrangement of chloroplasts in more than 150 plant species growing on the forest floor of various vegetation types in various regions of Japan. They found that the palisade cell shape is adapted to the light environment. In other words, most plant species growing on the dark forest floor showed cones in their palisade cells. Furthermore, they identified the gene responsible for forming the cone-shaped cells using a plant species with a genetically stable palisade cell shape.

研究分野：植物生態生理学

キーワード：柵状組織細胞の形状 葉緑体光定位運動

1. 研究開始当初の背景

森林の生物多様性の維持とその機能を最大化させる保全対策を確立するうえで、下層植物の生存戦略を理解することは非常に重要である。植物にとって光は、成長・生存を左右する重要な環境要因であるため、国内外で盛んに研究をされている。

植物は、光の質や量、光の向きや強度を感じ、オルガネラ、細胞、組織・器官レベルの応答を通して、最適な光合成を行っている。その応答機構の一つが葉緑体光定位運動である。葉緑体は、弱光下で光のもとに集まり、強光下では光を避けるように細胞の縁に逃避する（図1）。モデル植物の変異株を用いた解析により、葉緑体が、光の強さに応じて、細胞内の空間配置を変えることで、光利用効率を調整し、周囲の光環境に適した光合成を行っていることが明らかとなっている。また、葉緑体光定位運動を

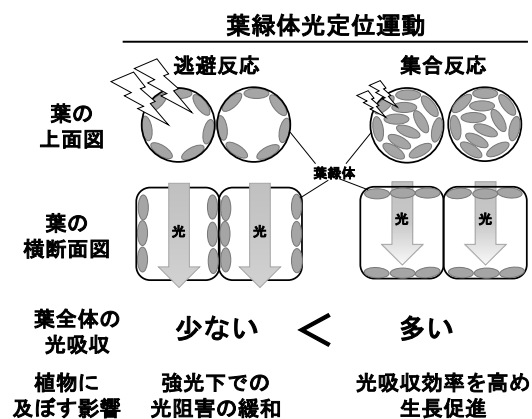


図1 葉緑体光定位運動の概略図

欠く変異株は弱光の下で成長量が減少し、強光の下では重大な光阻害が生じ枯死に至ることから、植物の生育において重要な応答であることが分かっている^(1,2)。葉緑体光定位運動については、藻類から高等植物まで様々な植物で観察されており^(3,4)、1世以上にわたり研究が進められており、研究の歴史は長い。日本では、首都大学東京の和田正三博士、海外では、アメリカの Hangarter 博士、ポーランドの Gabrys 博士のグループが精力的に研究を行っており、光受容体や信号伝達系の主要な制御因子が見出されてきた^(4,5,6)。一方で、野外で育つ植物の生長解析では、葉緑体光定位運動の寄与はほとんど考慮されてこなかった。

そこで申請者らは、西表島（沖縄）から足寄町（北海道）に至る日本広域の林床を対象として、多岐にわたる植物を採取し、葉緑体光定位運動の有無と葉緑体の細胞内配置を網羅的に解析した。その結果、葉緑体光定位運動は幾つかのパターンに分類できた。興味深いことに、林床に生育する植物種の約4割は、葉緑体光定位運動の運動性が低く、そのほとんどは西表島や奄美大島の照葉樹林帯の直射日光の到達しない林床に生育する植物であった。さらに、葉緑体光定位運動の運動性が低い植物種の柵状組織細胞は、葉面に対して逆円錐形をしており、その葉緑体は細胞表面（円錐の底面）ではなく、円錐の側壁に配置されている、ということの世界にさきがけて発見した。

柵状組織細胞の形状に関しては、古くから数多くの研究がなされており、多岐にわたる植物種について多くの知見が存在している。実際に、柵状組織細胞が逆円錐形を示す植物も確認されているが、逆円錐形に注目し、その意味を体系的に解析した例がなく、逆円錐形の生理学的、生態学的意義について述べた論文は、調べた限りでは無い。

2. 研究の目的

本研究では、弱光環境での新たな適応現象と考えられる逆円錐形の柵状組織細胞について、その生理学的意義と細胞形成のメカニズムを明らかにするために、以下の3つの項目を明らかにすることを目的とした。

- ① 逆円錐形細胞はどの程度効率よく光を吸収できるか？
- ② 逆円錐形細胞をもつ植物はどのような光環境での生育に適しているのか？
- ③ 細胞の形状を逆円錐形にする原因遺伝子は何か？

3. 研究の方法

研究テーマ① 逆円錐形細胞の光受容効率とは？

葉の切片を使った予備的な解析の結果、逆円錐形の細胞を持つ植物は、葉が薄く（細胞層の数が少ない）、葉緑体の多くは柵状組織の最上部にある逆円錐形細胞に集中しており、葉の表面の単位面積あたりの葉緑体数が少ない傾向があった。そこで、個葉レベルおよび細胞レベルに分けて光の吸収量を解析する。予備的な解析を基に、同じ採取地に生育している逆円錐形の細胞を示す植物種と立方体の細胞を示す植物種のセットを8パターン用意した（西表島のタイワンイワタバコ（逆円錐）とヒメショウジョウバカマ（立方体）のセットなど）。

個葉レベルでの解析は、生葉の光の吸収量を測定後、測定に使った葉を用いて面積あたりのクロロフィル量も測定した。葉面積あたりのクロロフィル量でノーマライズして光の吸収量を評価し、単位葉面積あたりどの程度光を吸収し得るかを明らかにした。また、申請者らが開発した測定法⁽⁸⁾を用いて、生葉に弱光と強光をそれぞれ照射したときの葉全体の可視光領域の光吸収スペクトルを測定し、細胞の形状が異なる植物種間で光の吸収量を比較した。

細胞レベルでの解析は、X線CTスキャンを用いることで、非破壊的に細胞形状を把握し、画像データを基に3D構築する。3D構築画像から得られる葉緑体の配置を基に、柵状組織細胞において、葉の上面からの距離に応じた光の受光量と入射量を算出し、細胞の形状が異なる植物種間で細胞レベルでの光の吸収効率を比較する。

研究テーマ② 逆円錐形細胞をもつ植物はどのような光環境に適しているのか？

同属内に逆円錐形細胞をもつ植物種と立方体型細胞をもつ植物種を複数パターン用意し、ガス交換装置を用いて光強度依存的なCO₂の固定量を測定し、細胞の形状が異なる植物種間で弱光領域と強光領域のCO₂固定量を比較した。また、植物体を上面から撮影できるようにタイムラプスカメラを設置し、植物体の個体レベルの変化（葉の枯死や葉の色の変化など）および葉面積の経時変化を観察した。

異なる光環境への適応の有無を評価するために、鉢植した植物を弱光環境から強光環境、強光環境から弱光環境へと移し、光障害の指標となる光化学系II最大量子収率（Fv/Fm）を測定し、細胞の形状（および葉緑体の局在変化の運動性）と異なる光環境への適応の有無に相関があるかを調べた。

研究テーマ③ 逆円錐形細胞の形成に関与する遺伝子を明らかにする。

同属（*Ainsliaea* 属）内にも関わらず細胞の形状が異なるホソバハグマ（立方体の柵状組織細胞）とキッコウハグマ（逆円錐形の柵状組織細胞）は、光環境を変えても細胞の形状は安定している。しかし両種の交配は可能であり、自然界に交配種が存在し、交配種の多くは立方体の柵状組織細胞を示す。これらの結果は、逆円錐形細胞の形状に関わる変異は劣性（潜性）であることを示している。そこで、人工交配で作り出したホソバハグマとキッコウハグマのヘテロ個体の自家受粉により得られる分離集団（F₂ 集団）の中から逆円錐形細胞を持つ植物体のみを選抜し、それらの植物体に保存されている変異を、次世代シーケンサーを用いて網羅的に解析した。

4. 研究成果

実際の細胞の形状と葉緑体の配置を基に、一細胞が光を受容できる光量を測定したところ、立方体の細胞に比べて、逆円錐形の細胞は効率よく光を獲得できる可能性が示唆された。その一方で、逆円錐形の細胞をもつ植物種は、直射日光の下では、重大な光阻害を生じ、生育することができないことも分かった。これらの結果から、逆円錐形の細胞形状と葉緑体の分布は、極めて暗い光環境で生育する植物にとって理想的であり、林床種が適応もしくは進化の過程で獲得したものである可能性が示唆された。

逆円錐形細胞をもつ植物群にのみ濃縮された変異の中から、アミノ酸置換が起こる遺伝子を抽出することにより、逆円錐形細胞の形成に関与する候補遺伝子群の同定を試みた結果、植物の主要な赤色光・遠赤色光受容体であるフィトクロムおよび光応答の遺伝子が濃縮された。そこで、モデル植物であるシロイヌナズナのフィトクロム遺伝子を欠く変異株の細胞形状を観察した結果、柵状組織細胞が逆円錐形を示すことが分かった。すなわち、フィトクロムによって細胞の形状が制御されていることを見出した。

鬱蒼とした暗い林床でのみ生育に適している、逆円錐形の柵状組織細胞は、光の効率的な光受容には有効であるが、一方、強光下でも葉緑体が強光を回避し逃避する場所がないため、半日陰や時折強光を直接受ける（木漏れ日のある）場所では生育できない。このことは、柵状組織細胞の形状と葉緑体運動のパターンから、鬱蒼とした暗い林床でのみ生育可能な貴重種を特定することが可能となり、生物多様性の維持や森林生態系の機能を強化する保全対策を立案する上で重要な情報を提供できる。

参考文献

- 1, Kasahara et al., 2002 *Nature* 420: 829-832
- 2, Gotoh et al., 2018 *Plant Physiol* 178: 1358-1369
- 3, Senn (1908) *Wilhelm-Engelmann, Leipzig*.
- 4, Wada et al. (2003) *Annu Rev Plant Biol* 54: 455-468
- 5, Kagawa et al. (2001) *Science* 291: 2138-2141
- 6, Jalliro et al. (2001) *Nature* 410: 952-954

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 6件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Bao Liang, Inoue Natsumi, Ishikawa Masaki, Gotoh Eiji, Teh Ooi-Kock, Higa Takeshi, Morimoto Tomoro, Ginanjar Eggie Febrianto, Harashima Hirofumi, Noda Natsumi, Watahiki Masaaki, Hiwatashi Yuji, Sekine Masami, Hasebe Mitsuyasu, Wada Masamitsu, Fujita Tomomichi	4. 巻 8
2. 論文標題 A PSTAIRE-type cyclin-dependent kinase controls light responses in land plants	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Science Advances	6. 最初と最後の頁 eabk2116
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1126/sciadv.abk2116	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 後藤栄治	4. 巻 31(2)
2. 論文標題 葉緑体集合反応は植物のバイオマスを増大させる	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 光合成研究	6. 最初と最後の頁 93, 100
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 後藤栄治	4. 巻 12: 45
2. 論文標題 光環境への適応における葉緑体光定位運動の役割	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 植物科学最前線	6. 最初と最後の頁 1-7
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.24480/bsj-review.12a6.00199	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kihara Miki, Ushijima Tomokazu, Yamagata Yoshiyuki, Tsuruda Yukinari, Higa Takeshi, Abiko Tomomi, Kubo Takahiko, Wada Masamitsu, Suetsugu Noriyuki, Gotoh Eiji	4. 巻 133
2. 論文標題 Light-induced chloroplast movements in Oryza species	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Plant Research	6. 最初と最後の頁 525 ~ 535
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10265-020-01189-w	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Ishishita Kazuhiro, Higa Takeshi, Tanaka Hidekazu, Inoue Shin-ichiro, Chung Aeri, Ushijima Tomokazu, Matsushita Tomonao, Kinoshita Toshinori, Nakai Masato, Wada Masamitsu, Suetsugu Noriyuki, Gotoh Eiji	4. 巻 183
2. 論文標題 Phototropin2 Contributes to the Chloroplast Avoidance Response at the Chloroplast-Plasma Membrane Interface	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 304 ~ 316
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1104/pp.20.00059	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 田中秀一、後藤栄治	4. 巻 68 (2)
2. 論文標題 福岡県におけるナガボノウルシの新産地	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 植物地理・分類研究	6. 最初と最後の頁 147-149
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18942/chiribunrui.0682-12	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計13件 (うち招待講演 3件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 後藤栄治
2. 発表標題 光センサーを介した葉構造変化
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 後藤栄治
2. 発表標題 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
3. 学会等名 日本農学進歩賞 受賞講演 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 後藤栄治
2. 発表標題 植物の光環境適応における光応答反応の意義に関する研究
3. 学会等名 日本植物学会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 後藤栄治
2. 発表標題 変動する光環境に対する葉緑体の細胞内局在変化
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 木原后紀、末次憲之、西浜竜一、河内孝之、後藤栄治
2. 発表標題 光合成に依存した葉緑体の局在変化には CHUP1 と KAC が関与する
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 平野麻子、木原后紀、後藤栄治
2. 発表標題 光合成依存の葉緑体運動の順遺伝学的解析
3. 学会等名 九州沖縄植物学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 丸山祐汰、田中秀一、後藤栄治
2. 発表標題 同一個体内の異なる光環境に生育する葉における葉緑体運動の役割
3. 学会等名 九州沖縄植物学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 田中秀一、丸山祐汰、後藤栄治
2. 発表標題 柵状組織細胞の逆円錐化は葉の光の吸収量を高める
3. 学会等名 九州沖縄植物学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 後藤栄治
2. 発表標題 葉緑体光定位運動における新たな制御機構
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 木原后紀、末次憲之、西浜竜一、河内孝之、後藤栄治
2. 発表標題 光合成依存の葉緑体光定位運動
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 田中秀一、孫田佳奈、瀬戸口浩彰、和田正三、後藤栄治
2. 発表標題 逆円錐形の柵状組織細胞は植物の弱光環境への適応機構である
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 後藤栄治
2. 発表標題 Chloroplast accumulation response enhances leaf photosynthesis and plant biomass production.
3. 学会等名 日本森林学会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 比嘉毅、後藤栄治、和田正三、中井正人
2. 発表標題 biochemical approach for discovery of novel factors involved in chloroplast photorelocation movement
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

<https://hyoka.ofc.kyushu-u.ac.jp/search/details/K004658/index.html>
<https://gotohlab2019.wixsite.com/mysite>

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------