

令和 5 年 6 月 28 日現在

機関番号：82641

研究種目：若手研究

研究期間：2020～2022

課題番号：20K15633

研究課題名（和文）光合成経路の統合モデル構築およびそれに基づく個葉光合成特性推定手法の開発

研究課題名（英文）Model integrating photosynthetic pathways and estimation of leaf photosynthetic properties based on the model

研究代表者

地子 智浩（Jishi, Tomohiro）

一般財団法人電力中央研究所・グリッドイノベーション研究本部・主任研究員

研究者番号：60816479

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,200,000円

研究成果の概要（和文）：キュウリ葉の純光合成速度が電子伝達系およびカルビン回路の相互作用により決定するモデルを作成し、光合成有効量子束密度（PPFD）およびCO₂濃度が純光合成速度に及ぼす影響をある程度説明した。その結果、高CO₂濃度で栽培したキュウリ葉は、電子伝達系の最大反応速度と比較してカルビン回路の最大反応速度が小さい傾向があった。

さらに、一定周期で点滅する光照射したのクロロフィル蛍光強度変化を測定することで、構築したモデルのパラメータを算出する手法を提案した。これにより、施設園芸における補光やCO₂施用の効果推定に有用な技術開発を目指したが、実用的な推定精度には至っていない。

研究成果の学術的意義や社会的意義

電子伝達系およびカルビン回路の最大反応速度を本モデルにより算出し、栽培環境がそれらに及ぼす影響を解析することにより、植物に限られたリソースでいかに光合成量を大きくして成長速度を高めるために適応してきたかの生態学的研究に貢献する可能性がある。

また、農業分野において、環境を変化させた際の植物個葉または群落の純光合成速度をモデルにより推定しようとする場合に、光合成特性パラメータが植物の順化により変化するため、それらを固定して推定すると誤差が生じることを示した。

研究成果の概要（英文）：I have developed a model that assumes that the net photosynthetic rate of cucumber leaves is determined by the interaction between the electron transfer and the Calvin cycle. Then I have explained the effects of photosynthetic photon flux density (PPFD) and CO₂ concentration on the net photosynthetic rate. The results showed that cucumber leaves grown at high CO₂ concentrations tended to have a smaller maximum reaction rate of Calvin cycle compared to the maximum reaction rate of the electron transfer system.

Furthermore, I proposed a method to calculate the parameters of the constructed model by measuring the changes in chlorophyll fluorescence intensity under fluctuating light with a certain period. This method was intended to estimate the effects of supplemental light and CO₂ application in horticulture, but the accuracy of the estimation has not yet reached a practical level.

研究分野：生物環境工学

キーワード：電子伝達系 カルビン回路 補光 CO₂施用 クロロフィル蛍光

1. 研究開始当初の背景

(1) 光合成モデル

現在、一般的に用いられている光合成モデルでは、光合成速度は光合成の各反応段階の中で最も遅い反応に律速され決定すると考えられている(Farquhar, 1980 など)。しかし、光合成を構成する複数の反応は、中間代謝産物を合成し次の反応に利用する連鎖反応である(図1)。その全体の速度は最も遅い反応に強く影響を受けているだけに過ぎず、光化学系およびカルビン回路の反応は同程度の速度になりえることを踏まえると、片方を無視できるものではない。また、CO₂ 濃度の影響については、化学反応式に基づいた機構的モデルであるのに対して、光強度の影響については、飽和型の曲線である非直角双曲線を便宜的に採用していた。光強度の影響については近年の研究でメカニズムの多くの部分が解明され、機構的なモデル化が可能である。

電子伝達速度が光強度、CO₂ 濃度に影響を受ける機構のモデルを作成し、さらにカルビン回路の反応速度と相互に作用しながら純光合成速度に影響を及ぼす統合モデルが完成すれば、光合成経路の基礎研究において、純光合成速度の測定結果を用いて光合成経路の各反応の速度および相互作用を明らかにするプロセスにおいて役立つ。光合成の各反応の詳細が明らかになりつつある現在、全反応を通して純光合成速度が決定するメカニズムに取り組むべきと考えた。

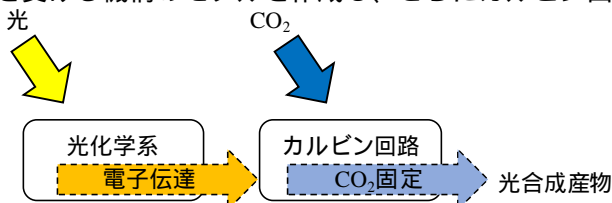


図1 光合成反応の模式図

(2) 光合成特性推定

純光合成速度が光強度、CO₂ 濃度に影響を受ける機構のモデルは農学の分野においても有用である。植物の成長は光合成に依存しており、植物の成長速度を高く維持するためや収穫量を見積もるために非破壊で純光合成速度を推定する手法が求められていた。1つの手段としてクロロフィル蛍光計測があり、葉から放射される蛍光を計測することで、その時点での電子伝達速度(図1)を推定することが可能である。さらに、環境が変化した場合に光合成の状態がどう変化するか(「光強度、CO₂ 濃度の値に対してどれだけ総光合成速度となるか」をここでは光合成特性と呼ぶ)を予測することが可能になれば、補光照射やCO₂ 施用の効果を見積もることができ、コストを考慮に入れた環境調節手法の選択に利用できる。現在の手法では、測定時の光合成の状態を推定可能であるが、環境が変化した場合については推定できなかった。

2. 研究の目的

本研究の目的は大きく分けて2つであった。一つ目は光合成反応の光強度律速とCO₂ 濃度律速を統合した光合成モデルを作成し、光強度およびCO₂ 濃度が純光合成速度曲線に及ぼす影響およびそれらの相互作用を定量的に説明可能にすることである。二つ目は、作成したモデルを利用して、クロロフィル蛍光測定を数秒行うだけで個葉の光合成特性を推定する技術を確認することである。

(1) 光合成モデル

光合成の各反応プロセスには未だ不明な点も多く、精密に光合成反応全体をモデル化することは多くの交互作用があるために難しい。本研究では光合成反応全体を扱うが、各反応を厳密に記述することに主眼を置かず、(2)光合成特性推定に使用可能なものを作成した。ただし、そのようなモデルでも光強度-総光合成曲線の凸度や、カルビン回路の最大反応速度に関する議論(Walker et al., 2014 など)など、観察される現象に対して従来のモデルでは生理学的意味付けを行えなかった現象に対して、理論的かつ定量的な説明を与えることを目的とした。

(2) 光合成特性推定

個葉のクロロフィル蛍光の経時変化を数秒測定することで、(1)で構築したモデルのパラメータを算出し、それにより葉の光強度-総光合成速度曲線およびCO₂ 濃度-総光合成速度曲線を推定することを目的とした。

3. 研究の方法

(1) 光合成モデル

モデル検討

電子伝達速度およびカルビン回路の反応速度が光強度、CO₂ 濃度および中間代謝産物濃度に影響を受ける数理モデルを作成した。各反応の速度は基質および補酵素の濃度に比例するとする。図2では全体の反応速度に影響を及ぼす中間代謝産物が2種であるとしているが、3種以上である場合や並列の反応(サイクリック電子伝達など)がある場合についても検討した。

バリデーション

実測によりキュウリ葉の純光合成速度に光強度およびCO₂濃度が及ぼす影響のデータを得た。交差検証を行い、作成したモデルを検証した。

(2) 光合成特性推定

クロロフィル蛍光計測

任意の青色パルス光を照射可能なシステムを構築し、さらに微弱光の強度を高い反応速度で測定できるシステムと光学フィルタを用いて、パルス光照射下で葉から放出される蛍光の強度時間変化を測定可能なシステムを構築した。これらのシステムを用いて0.01~10秒周期で光強度を変化させた際のキュウリ葉のクロロフィル蛍光強度の時間変化を測定した。

パラメータ推定

本研究で構築したモデルに基づき推定されるクロロフィル蛍光強度カーブと、実測されたカーブが最もフィットするようにパラメータを決定した。その際、パラメータ推定に最も効果的なパルス光周期を明らかにした。さらに、決定されたパラメータによりキュウリ葉の光-光合成曲線およびCO₂-光合成曲線を推定して、実測値と比較した。

4. 研究成果

(1) 光合成モデル

モデル検討

まずはシンプルなモデル(例えば図2)を用いた。強光で栽培したキュウリでは上流側の最大反応速度が小さく、高CO₂濃度環境で栽培したキュウリでは下流側の最大反応速度が小さい傾向があった。上流側を電子伝達系、下流側をカルビン回路と想定した仮説と一致する結果である。さらに、このモデルは、測定時のCO₂濃度が高いほど光-光合成曲線の凸度が小さいという既往報告の結果を理論的に説明できた。

また、サイクリック電子伝達や3つ以上のプールを想定した項を追加すると適合度が高くなった。純光合成速度決定にそれらが影響していることを無視できないことを示唆する結果であるが、モデルの項数が増えて自由度が高くなったことの影響を評価しきれていない。

レタス葉の純光合成速度データについても、キュウリと同様にシンプルなモデルでは、少なくとも定性的には仮説通りの結果が得られたが、複雑なモデルの評価手法が課題として残った。

バリデーション

モデルを複雑にした場合に、光強度やCO₂濃度に影響を受けないと仮定した項の係数や、相対的に値の小さい係数が、おそらくは測定誤差の影響を大きく受けてバラつきが大きかった。また、モデルに基づき算出される純光合成速度と実測値の誤差2乗和を最小とするようにフィッティングを行うと、フィッティングに用いた実測値の選択により結果が影響を受け、またパラメータのバラつきが正規分布にならない。測定誤差と植物個体のバラつきを考慮にいれたパラメータ決定方法が課題として明らかになった。

(2) 光合成特性推定

クロロフィル蛍光計測

パルス光照射下のクロロフィル蛍光強度変化の中で0.1~数秒程度の時間遅れ立ち上がりカーブを用いることが、本モデルのパラメータ決定に有効であった。10秒周期でDuty比50%の矩形パルス光下のクロロフィル蛍光強度変化を解析したところ、CO₂濃度が高いと下流側の反応が早く、強光パルス下では上流側の光合成中間代謝産物蓄積が早いことを示すカーブであり、仮説通りの結果であった。また、周期が短いほど蛍光強度の最低値が低いという結果が得られ、これは暗期の間に光合成中間代謝産物を消費しきらなかったためと考えられる。これらを踏まえると、明期の光強度および暗期時間を調節した複数種類のパルス光を用いることでより精密に各パラメータが推定でき、同時にモデルの妥当性評価も進むと考えられる。本研究期間内で達成できなかったが、同一個体に対する複数種のパルス光照射時のデータを蓄積して、パラメータ推定精度を向上させる予定である。

光合成特性推定

推定されたパラメータを用いて純光合成速度を推定した結果は、微弱なクロロフィル蛍光を測定する際の測定誤差の影響もあり、最大で50%以上の誤差があった。現時点では絶対値の推定は現実的でない。他方、その時点での光強度から光を強くした際に純光合成速度がどれほど高くなるかを示すパラメータ(光-光合成曲線の各点の傾き)は、絶対値には大きな誤差があったものの、CO₂濃度による差や葉による差においても実測値の大小関係を反映しており、補光効果の見積もりには一定の効果がある可能性が示された。

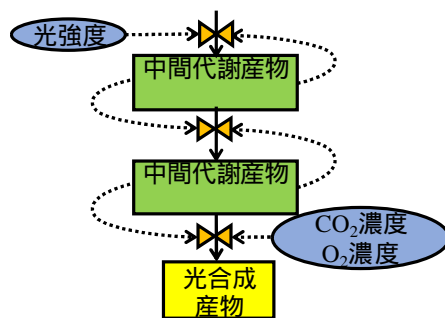


図2 光合成モデル略図の一例。

四角は物質の量を、楕円は環境条件を表す。実線はエネルギーの流れを、点線は影響を及ぼすことを示す。▶Xは反応速度が制御されていることを示す。

5. 主な発表論文等

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

1. 著者名 Murakami Keach, Jishi Tomohiro	4. 巻 20323
2. 論文標題 Appropriate time interval of PPFD measurement to estimate daily photosynthetic gain	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Functional Plant Biology	6. 最初と最後の頁 Online
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1071/fp20323	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1件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 村上貴一、地子智浩
2. 発表標題 日光合成量を光合成モデルから計算するために必要な光計測時間分解能
3. 学会等名 日本農業気象学会2021年全国大会
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

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
---------	---------