

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 11 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2011～2013

課題番号：23370015

研究課題名(和文) 個体光合成系構築にかかわるシステミック・糖センサー・レドックス制御系の包括的解析

研究課題名(英文) Comprehensive analyses of regulation systems for construction of the optimum photosynthetic system at the plant individual level.

研究代表者

寺島 一郎(Terashima, Ichiro)

東京大学・理学(系)研究科(研究院)・教授

研究者番号：40211388

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,100,000円、(間接経費) 4,230,000円

研究成果の概要(和文)：シロイヌナズナを用いて、成熟葉の光環境が発生途上の葉に及ぼす影響を調べた。若い葉の葉身の長軸/短軸比、解剖学的性質は自身の光環境とともに成熟葉の光環境に影響された。

植物ホルモンのジベレリン(GA)とサイトカイニン(CK)が光環境やN条件に応じて植物体内の物質分配を調節するシグナルである可能性を検証した。材料としてイタドリを用い、強光・弱光、高N・低N条件下で栽培し、外生GA、CK、GA合成阻害剤を添加したときの形態的・生理的形質の変化を解析した。外生GA、CKによってL/Rは増加し、GA阻害剤によってL/Rが低下した。また、外生GAはLMAを低下させ、GA合成阻害剤はLMAを増加させた。

研究成果の概要(英文)：Effects of the mature leaves on leaf development were studied with Arabidopsis. Partial shading experiments revealed the strong influence of mature leaf photosynthesis and/or light environment.

Seedlings of *Polygonum cuspidatum* were grown under various light and nitrogen availabilities. We exogenously sprayed solutions of gibberellin (GA3), benzyl adenine (BA), uniconazole (an inhibitor of GAs synthesis) or their mixtures on the aboveground parts. The morphological traits were markedly changed by the spraying. Biomass allocation to leaves was increased by GA3 and BA, whereas it decreased by uniconazole. GA3 decreased the leaf mass per area, while uniconazole increased it. We found close relationships among the morphological traits, physiological traits such as photosynthetic rate and net assimilation rate, and relative growth rate under all the growth conditions. These phytohormones may be involved in regulation of biomass allocation in various light and/or nitrogen availabilities.

研究分野：基礎生物学

科研費の分科・細目：植物分子・生理

キーワード：システミック調節 植物ホルモン 相対成長率 成熟葉ファクター

## 1. 研究開始当初の背景

葉群 (群落) 内には、上部は明るく下部にいくほど暗いという光環境勾配が存在する (門司正三・佐伯敏郎 1953)。この光環境勾配に対応して、葉面積あたりの窒素含量 (Narea) や最大光合成速度 (Pmax) にも最上部の葉でもっとも高く、下部の葉ほど低いという垂直勾配がある。光環境勾配と平行する Narea や Pmax の勾配は、葉群全体の光合成速度や窒素利用効率を著しく上昇させる、きわめて重要な性質である (Field 1983, 廣瀬忠樹・Wenger 1987)。廣瀬らは、光環境勾配が大きくなるほど Narea や Pmax の垂直勾配が大きくなることから、光環境勾配そのものが、Narea や Pmax の垂直勾配をもたらす要因として重要であることを指摘した。彦坂幸毅ら (1994) は、つる植物を水平にはわせ、各葉の光環境を自由に制御することができる実験系を開発し、無機栄養が十分ならば葉の Narea は主として光環境に依存して決まることを実証した。N 栄養が不十分だと、齢の進んだ葉から優先的に Narea が減少し、N は若い葉に転流される。また、若い展開途中の葉を被陰し、その光合成速度を低下させると、被陰されていない成熟葉の老化は著しく抑制される (小野清美ら 2001)。このように、個体内の各葉の光合成系は、光環境や N をはじめとする無機栄養、他の葉 (=ソース器官) とのバランス、ソース器官とシンク器官 (成長部分や根、茎) 間のバランスなどによって、個体全体の生産性を高める方向に制御されている。

光合成系の遺伝子発現は、主に糖センサー (Krapp et al. 1991, Sheen 1994) と光合成系のレドックス状態 (藤田喜彦 1997, Huner 1998) によって制御されている。植物ホルモンが、糖センサーによる制御の感度調節をすることも明らかになってきた。上部の葉ほど陽葉化することに、蒸散によって上部の葉に優先的に運ばれるサイトカイニンが関与している可能性もある (Pons et al. 2001)。植物ホルモンがより広汎な役割をはたしている可能性もある。

## 2. 研究の目的

植物個体の光合成系構築・維持に寄与する分子メカニズムがいくつか提唱されている。しかし、これらのそれぞれが、どのような局面で、どの程度、植物の挙動を制御しているのかは不明である。本研究では、われわれが先駆的に研究してきた若い葉の性質が成熟葉からのシグナルによって決まるというシステム制御の分子機作を追求するとともに、いろいろな局面で、これらのシステム制御を含む種々の制御メカニズムが、どの程度個体光合成系の最適化に寄与するのかを、

植物ホルモンの定量などの植物分子生理診断システムを駆使して明らかにする。

## 3. 研究の方法

### 研究 I

陽葉陰葉分化に関与するシステム的な制御因子の探索に向けて、モデル植物シロイヌナズナを用いて解析を進めた。まず、シロイヌナズナを強光下 ( $360 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) または弱光下 ( $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) で水耕栽培し、陽葉と陰葉の形成を観察した。次に、成熟葉シグナルが発生初期の葉の陽葉陰葉分化を規定するというシロザの知見が、シロイヌナズナで再現されるか否かを調べるため、部分被陰処理を行って未熟葉の切片を観察した (図 1)。

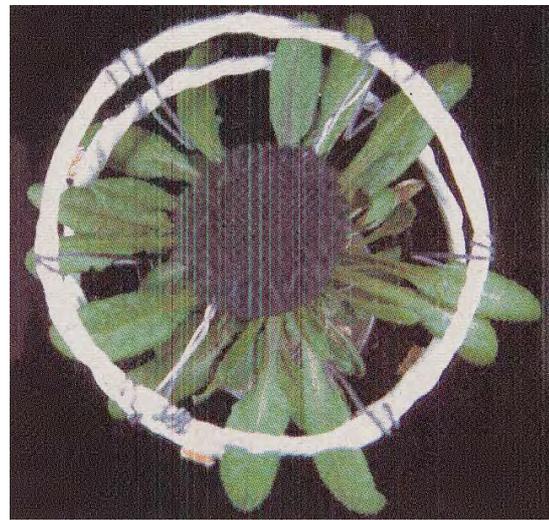


図 1 若い成長中の葉を被陰した様子

### 研究 II

植物ホルモンの添加実験および内生植物ホルモンの定量結果から、植物ホルモンであるジベレリン (GA) とサイトカイニン (CK) が個体レベルの葉と根のバランス調節に果たす役割を調べた。

これまでの研究から、植物個体レベルの葉/根比 (L/R)、葉面積あたりの重さ (LMA,  $\text{g m}^{-2}$ ) や葉面積あたりの N 濃度 (Narea,  $\text{g N m}^{-2}$ ) などの物質分配パターンは、光環境に応じた葉の N 需要および土壌からの N 供給に応じて、相対成長速度 (RGR,  $\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$ ) を最大化させるように調節されていることが示唆された。そこで、本研究では植物ホルモンのジベレリン (GA) とサイトカイニン (CK) が光環境や N 条件に応じた物質分配を調節するシグナルである可能性を検証した。

材料としてイタドリ (*Polygonum cuspidatum*) を用い、強光・弱光、高 N・低 N 条件下で生育させたときの、(1) 外生 GA、CK、GA 合成阻害剤を添加したときの形態

的・生理的形質の変化の解析、(2) 光環境や N 条件の変化や、葉と根のバランスの変化に応じた内生 GA、CK の定量的な解析を行った。

#### 4. 研究成果

シロイヌナズナのロゼット葉は、強光下で細長く、弱光下で平たくなった。強光下の葉と弱光下の葉とでは、葉身縦横比が強光下の葉で有意に大きくなり、葉重あたりの葉面積が弱光下の葉で有意に大きくなった。このことから、シロイヌナズナは、強光下で細長く厚い葉を形成し、弱光下で平たく薄い葉を形成することがわかった (図 2)。葉の切片を観察したところ、シロイヌナズナの陽葉と陰葉とで明確な柵状組織の細胞層数の違いは認められず、代わりに陽葉の柵状組織細胞が陰葉のそれよりも細長くなっていったことから、シロイヌナズナ陽葉の厚みは、柵状組織細胞の伸長によるものと考えられた。

部分被陰処理後の未熟葉切片では、成熟葉への光強度により厚みの違いがみられるものの、柵状組織細胞の伸長度合いに明確な違いはみられなかった。シロイヌナズナでは、葉に厚みをもたせる柵状組織細胞の伸長に、未熟葉自身の光環境も関与している可能性がある。一方、部分被陰処理後の未熟葉の縦横比は、未熟葉自身は弱光下にある場合でも、成熟葉が強光下であれば縦横比が大きくなった。未熟葉が細長くなるか平たくなるかは、成熟葉の光環境によることがわかった。

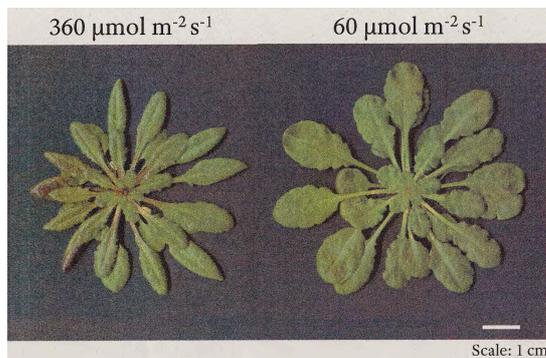


図 2 明るい環境 (左) と暗い環境 (右) で栽培したシロイヌナズナ

イタドリ実験 (1) から、外生 GA、CK によって L/R が増加し、GA 合成阻害剤によって L/R が低下した。また、外生 GA は LMA を低下させ、GA 合成阻害剤は LMA を増加させた。これらの形態的变化を通じて NAREA や光合成能力、RGR が決定されていた。

イタドリ実験 (2)からは、L/R が高い個体ほど内生 GA、CK 濃度が高いことが分かった。また、高 N 条件下で生育させた個体を低 N 条件に変化させたとき、葉への物質分配は低下し、摘葉によって葉の量を減らしたときは

葉への物質分配パターンは大きく増加した。このときの内生 GA 濃度は、葉への物質分配比と高い相関を示し、GA が環境条件の変化に対応して最終的に葉への C 分配のバランスをとるシグナルである可能性が示された。茎頂や個葉ごとの GA 濃度を解析したところ、上位の葉ほど GA 濃度が高く、そのような個体では茎頂の GA 濃度も高かった。よって、上位の葉で合成された GA が茎頂に輸送され、茎頂における新葉の成長が促進された可能性が示唆された。

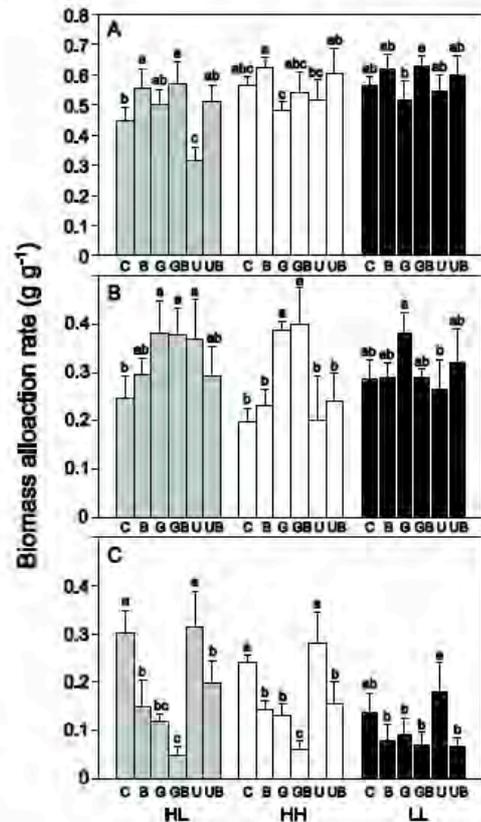


図 3 植物体重に対する葉の重量 (A)、植物体重に対する茎重量 (B)、植物体重に対する根重量 (C) に及ぼすホルモン及びその阻害剤の影響。C、対照；B、ベンジルアデニン処理；G、ジベレリン処理、U、ウニコナゾール (ジベレリン合成阻害剤) 処理。HL、強光低 N；HH、強光高 N；LL、弱光低 N。

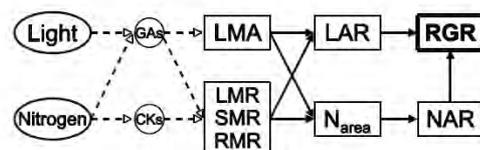


図 4 光や窒素に応答したジベレリンやサイトカイニンが成長パラメータに及ぼす影響の模式図。

## 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 11 件)

③以外は全て査読付きの論文である。③は査読なし。

- ① Hachiya T, Sugiura D, Kojima M, Sato S, Yanagisawa S, Sakakibara H, Terashima I, Noguchi K (2014) High CO<sub>2</sub> triggers preferential root growth of *Arabidopsis thaliana* via two distinct systems at low pH and low N stresses. *Plant Cell Physiol*, 55, 269-280. (doi: 10.1093/pcp/pcu001)
- ② Watanabe CK, Sato S, Yanagisawa S, Uesono Y, Terashima I, Noguchi K (2014) Effects of elevated CO<sub>2</sub> on levels of primary metabolites and transcripts of genes encoding respiratory enzymes and their diurnal patterns in *Arabidopsis thaliana*: Possible relationships with respiratory rates. *Plant Cell Physiol*, 55, 341-357. (doi: 10.1093/pcp/pct185)
- ③ 溝上 祐介, 寺島 一郎 (2014) 植物の高CO<sub>2</sub> 応答 9. 葉肉コンダクタンス 化学と生物 52, 54-58.
- ④ 溝上 祐介, 小嶋 美紀子, 榊原 均, 野口 航, 寺島 一郎 (2013) 葉肉コンダクタンス低下へのABAの関与 光合成研究 23, 4-7.
- ⑤ Fujita T, Noguchi K, Terashima I (2013) Apoplastic mesophyll signals induce rapid stomatal responses to CO<sub>2</sub> in *Commelina communis*. *New Phytol*, 199, 395-406. (doi: 10.1111/nph.12261)
- ⑥ Hachiya T, Watanabe C, Fujimoto M, Ishikawa T, Takahara K, Kawai-Yamada M, Uchimiya H, Uesono Y, Terashima I, Noguchi K (2012) Nitrate addition alleviates ammonium toxicity without lessening ammonium accumulation, organic acid depletion and inorganic cation depletion in *Arabidopsis thaliana* shoots. *Plant Cell Physiol*, 53, 577-591. (doi: 10.1093/pcp/pcs012)
- ⑦ Taneda H, Terashima I (2012) Co-ordinated development of the leaf midrib xylem with the lamina in *Nicotiana tabacum*. *Ann Bot*, 110, 35-45. (doi: 10.1093/aob/mcs102)
- ⑧ Oitate H, Noguchi K, Sone K, Terashima I, Suzuki AA (2011) Patterns of photoassimilate translocation to reproductive shoots from adjacent shoots in *Camellia sasanqua* by manipulation of sink-source balance between the shoots. *J Plant Res*, 124, 131-139. (doi: 10.1007/s10265-010-0362-1)
- ⑨ Wang Y, Noguchi K, Terashima I (2011) Photosynthesis-dependent and -independent responses of stomata to blue, red and green monochromatic light: Differences between the normally oriented and inverted leaves of sunflower. *Plant Cell Physiol*, 52, 479-489.

(doi: 10.1093/pcp/pcr005)

- ⑩ Terashima I, Hanba YT, Tholen D, Niinemets U (2011) Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis. *photosynthesis. Plant Physiol*, 155, 108-116. (doi:10.1104/pp.110.165472)
- ⑪ Yoshida K, Watanabe CK, Hachiya T, Tholen D, Shibata M, Terashima I, Noguchi K (2011) Distinct responses of the mitochondrial respiratory chain to long- and short-term high light environments in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ*, 34, 618-628. (doi: 10.1111/j.1365-3040.2010.02267.x)

[学会発表] (計 6 件)

- ① Sugiura, D. Kojima, M., Sakakibara, H. and Terashima, I. Phytohormonal regulation of leaf-to root ratio in response to changes in light and nitrogen availabilities. INTECOL 2013, 2013年8月18-23日、ExCel, London, 英国
- ② Fujita, T. and Terashima, I. The analysis of the mesophyll roles that control the stomatal responses in C3 and CAM plants. 16<sup>th</sup> International Photosynthesis Congress. 2013年8月11-16日、Hyatt Regency at the Arch, St. Louis, 米国
- ③ Terashima, I., Betsuyaku, E. and Sugiura, D. Effects of artificial changes of the sink-source relationships by reciprocal grafting using leafy and radish cultivars of *Raphanus sativus* on photosynthesis and plant growth. 2013年8月11-16日、Hyatt Regency at the Arch, St. Louis, 米国
- ④ 寺島 一郎、別役 恵理子、ダイコンの肥大が光合成と成長に及ぼす影響：ハツカダイコンとハダイコンの接ぎ木実験、日本植物生理学会、2013年3月21-23日、岡山大学津島キャンパス、岡山市
- ⑤ 杉浦 大輔、小嶋美紀子、榊原均、寺島 一郎、植物個体レベルの地上部地下部比調節メカニズムの解析：植物ホルモンによるローカルおよびシステミックな調節、日本生態学会、2013年3月5-9日、静岡県コンベンションアーツセンター、静岡市
- ⑥ 杉浦 大輔、寺島 一郎、植物ホルモンによる個体内C/N分配のローカルおよびシステミックな調節メカニズムの解明、日本植物学会、2012年9月15日-17日、兵庫県立大学、姫路市

[図書] (計 1 件)

- ① 寺島一郎 (2013) 植物の生態-生理機能を中心に 裳華房、280頁。

[産業財産権]

○出願状況 (計 0 件)

名称 :

発明者：  
権利者：  
種類：  
番号：  
出願年月日：  
国内外の別：

○取得状況（計 0 件）

名称：  
発明者：  
権利者：  
種類：  
番号：  
取得年月日：  
国内外の別：

〔その他〕

## 6. 研究組織

### (1)研究代表者

寺島 一郎 (TERASHIMA, Ichiro)  
東京大学・大学院理学系研究科・教授  
研究者番号：40211388

### (2)研究分担者

( )

研究者番号：

### (3)連携研究者

( )

研究者番号：