

**京都大学教育研究振興財団助成事業
成 果 報 告 書**

2019年 4月23日

公益財団法人京都大学教育研究振興財団
会 長 藤 洋 作 様

所 属 部 局 農学研究科

職 名 特定助教

氏 名 間合 絵里

助 成 の 種 類	平成30年度 ・ 研究活動推進助成			
申請時の科研費 研究課題名	環境ストレスに応答した葉緑体の凝集運動がC4光合成に及ぼす影響の解明			
上記以外で助成金を 充当した 研究内容	圃場の光環境におけるC4植物葉肉葉緑体の配置と光合成関連形質の動態解析			
助成金充当に関 わる共同研究者	(所属・職名・氏名) なし			
発表学会文献等	(この研究成果を発表した学会・文献等) International Symposium on Photosynthesis and Chloroplast Biogenesis (ISPCB2018)			
成果の概要	研究内容・研究成果・今後の見通しなどについて、簡略に、A4版・和文で作成し、添付して下さい。(タイトルは「成果の概要／報告者名」)			
会 計 報 告	交付を受けた助成金額	1,000,000 円		
	使用した助成金額	1,000,000 円		
	返納すべき助成金額	0 円		
	助成金の使途内訳	費 目	金 額	
		物品費	776,380	
		旅費	209,540	
		その他(学会参加費)	14,080	
当財団の助成に ついて	(今回の助成に対する感想、今後の助成に望むこと等お書き下さい。助成事業の参考にさせていただきます。) 科研費の若手研究にほぼ相当する額を助成していただき、不自由なく研究を実施できました。ここに感謝申し上げます。			

成果の概要／間合 絵里

【研究の背景】

シコクビエ（英名：Finger millet）は東アフリカを原産とする一年生草本で、インドやアフリカ諸国で広く栽培され、栄養価にすぐれた雑穀である。古くから粉粥やパン、酒の原料として利用される他、グルテンフリーであることから、先進国では小麦粉の代替食品としての需要が急増している。近年、シコクビエのゲノムが解読されたことで、生産性や栄養価を高めるための育種の加速が期待されている。シコクビエの育種でターゲットとすべき生理特性の一つに、環境耐性が挙げられる。シコクビエは降水量の少ない乾燥地域でも生育できるため、世界の主要穀類であるコムギやダイズの栽培が困難とされる地域で選択的に栽培されてきた。こうした乾燥や強光などのストレス環境では、シコクビエの葉緑体は維管束鞘細胞側へ偏在化する‘凝集運動’を起こすことが知られる。環境に応じて葉緑体が細胞内を移動する現象は葉緑体運動と呼ばれ、コケやシダ、多くの陸上植物を対象にした研究から、光誘導性の逃避運動と集合運動は受光率の調節などの光合成機能の維持に関わると考えられている。しかし、葉緑体が特定の方向に移動する凝集運動はシコクビエが属する C₄ 植物に特有な現象であり、その生理的意義はわかっていない。凝集運動は C₄ 光合成回路における物質輸送距離の短縮や、維管束鞘細胞からの漏出 CO₂ の回収などの機能があると推測されているが、光合成への影響を調査した例はまだない。本研究では、光およびストレスに対する葉緑体配置および光合成活性を経時的に調査し、凝集運動と光合成機能の関係解明を目指した。

【研究内容および成果】

1) 凝集運動を誘導する光条件

光合成蒸散測定装置 LI6400XT（Li-Cor 社製）の測定チャンバーにシコクビエの葉を挟み、さまざまな光量（最小 100 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、最大 2,000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ）および照射時間（最小 30 分、最大 240 分）に対する葉緑体配置および光合成活性の変化を調査した。光源には LI6400XT に付属する LED（赤色光 90%、青色光 10%を含む）を用い、葉の向軸側から照射した。100 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ の光照射では、240 分間で葉緑体配置の変化は見られず、光合成速度は 120 分照射後もゆっくりと増加を続け、240 分照射後に 8 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ となった。500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ の光照射では、120 分後に向軸側の葉緑体が維管束鞘細胞側へわずかに凝集した。このときの光合成速度は 240 分後の 20 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ と同程度であったことから、最大光合成速度まで飽和していたといえる。1,000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ の光照射では、120 分後に向軸側の葉緑体が凝集運動、背軸側の葉緑体が逃避運動を示した。1,500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ の光照射では、30 分後に向軸側で凝集運動、背軸側で逃避運動がわずかに観察され、120 分および 240 分後に両運動は顕著に観察された。2,000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ の光照射では、30 分後から葉の両側で凝集運動が観察され、240 分後まで継続して確認された。2,000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ の光照射によって光合成速度は 30 分後には 28 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ と飽和に達した。光阻害の指標である

Fv/Fm 値は照射時間が長いほど、また、光強度が強いほど低下する傾向がみられ、 $2,000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ の光照射 240 分後には 0.56 となり、照射前の 0.77 と比較して低い値となった。

これらの結果から、光が強くなるほどシコクビエの葉緑体が凝集運動または逃避運動を起こすことがわかった。葉の向軸側の葉緑体は凝集運動を起こしやすい一方、背軸側では逃避運動を起こしやすく、より強い光条件で凝集運動に切り替わることがわかった。これまで凝集運動の誘導には $3,000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ を超える極強光の照射が必要とされていたが、本研究により $500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ の光照射によっても凝集運動が誘導されることが明らかとなった。葉緑体の凝集運動が光合成速度の飽和する前後どちらで起きるかを明確に見出すことはできなかったが、葉緑体配置の変化が見られなかった弱光条件では光合成速度の漸進的な増加がみられ、凝集運動が観察された以降に光照射を継続しても光合成速度は増加しなかったことから、光合成速度の増加に凝集運動が関与する可能性は低いと考えられた。

2) 圃場環境における葉緑体配置と光合成活性

農学研究科附属農場の圃場でシコクビエを栽培し、真夏の晴天日に 6 時から 24 時まで 3 時間毎に葉緑体配置、最大光合成速度、 Fv/Fm 値、相対水分含量を調査した。圃場で観測した光強度は 12 時に日最大値 $1,800 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ となった。最大光合成速度は 9 時に日最大の $40 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ となり、15 時には 6 時と同程度の $15 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ に低下した。 Fv/Fm 値、相対水分含量は 12 時から 15 時にかけて低下し、18 時以降上昇した。これは 12 時から 15 時に葉が光阻害および乾燥ストレスを受けていたことを示唆する。6 時および 9 時には葉緑体が葉肉細胞壁に沿って散在していた（通常配置）が、12 時および 15 時には向軸側で凝集運動が観察され、18 時以降は通常配置となった。これらの結果から、シコクビエの葉緑体は日中の環境変化に応答して迅速に細胞内配置を変化させることが明らかとなった。最大光合成速度が日最大となった 9 時に葉緑体は通常配置であり、光阻害および乾燥ストレスを受けていた 12 時から 15 時に凝集運動が起きた。このことから、葉緑体は光合成速度を高めるためではなく、ストレス下での光合成速度の維持のために凝集運動を起こす可能性が考えられた。

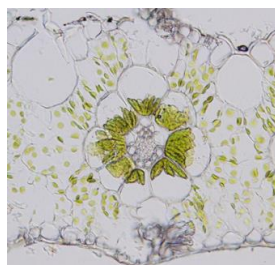
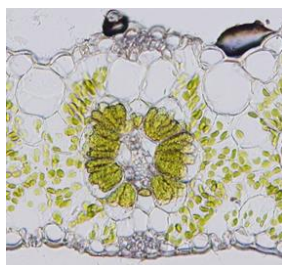


図. 真夏の圃場に生育するシコクビエの葉横断面.

(左) 15 時. 向軸側(写真上側)で葉緑体の凝集運動が見られる.

(右) 21 時. 葉緑体は細胞壁に沿って点在する通常配置をとる.

【今後の見通し】

葉緑体は 1 mm に満たない小さな器官だが、葉緑体が行う光合成は作物生産の根幹をなす重要な生化学反応である。今後、凝集運動の生理的意義、特に光合成機能への寄与を明らかにすることで、シコクビエの環境耐性の強化および作物生産性の向上につなげたい。