

研究題目 **高等植物の生体情報システムとしての
光合成の source-sink 調節機構の研究**
Photosynthetic source-sink regulation as bio-information system in higher plants

代表者	弘前大学 理学部 教授	澤田 信一
	Prof., Faculty of Science, Hirosaki University,	Shinichi SAWADA
協同研究者	埼玉大学 理学部 教授	金井 龍二
	Prof., Faculty of Science, Saitama University,	Ryuji KANAI
	東京農工大学 農学部 教授	石原 邦
	Prof., Faculty of Agriculture, Tokyo university of Agriculture and Technology, Kuni ISHIHARA	
	東北大学 農学部 教授	前 忠彦
	Prof., Faculty of Agriculture, Tohoku University,	Tadahiko MAE
	帝京大学 医学部 助教授	白田 秀明
	Assoc. Prof., School of Medicine, Teikyo University,	Hideaki USUDA
	地球環境産業技術研究機構 主任研究員	横田 明穂
	Head Researcher, Research Institute of Innovative Technology for the Earth, Akio YOKOTA	
	筑波大学 生物科学系 助教授	寺島 一郎
	Assoc. Prof., Institute of Biological Sciences, University of Tsukuba, Ichiro TERASHIMA	
	弘前大学 理学部 助教授	葛西 身延
	Assoc. Prof., Faculty of Science, Hirosaki University,	Minobu KASAI

The photosynthetic source-sink system was controlled by RuBPCase activity which was regulated through change of Pi level in chloroplasts and also by the content of this enzyme which was related to contents of nitrogen and hydrocarbons in leaves when the plants were placed under sink-limited conditions which were induced through environmental stresses such as high CO₂ pressure and phosphate deprivation. Furthermore, in leaves of which age was progressing, the content of the enzyme might be also regulated by m-RNA level of small subunit of this enzyme which was conversely controlled by the hydrocarbon level. The result that sucrose has inhibitory effects on H⁺-ATPase activity on plasma membranes prepared from roots and leaves suggests a possibility that active transport of sucrose from source to sink organs may also participate in source-sink regulatory system. High yielding rice varieties with extremely larger number of cryopsis/ear which functions as large sink capacity were used to examine the hypothesis that the large sink capacity may expand a source capacity.

研究母植物は与えられた一つの生活環境下でその一生を終える点で、動物と大きく異なる。また、植物は光合成生産を行う葉、水分や栄養塩類の吸収を行う根系、生殖器官としての花器とこれらを支持する莖等の機能と構造の異なった器官で構成されているが、動物の様に感覚器官、神経系の様な情報伝達および脳の様な情報処理機構を発達させていない。しかし、植物の各器官は様々な機構を通じて相互に密接に関連しあっており、莖を中心とした一つのシステムとなっている。この機構の一つが光合成のsource-sink調節機構である。すなわち、光合成産物を生産し供給する(source)器官である多数の葉と光合成産物の需要(sink)器官である莖、根系、生殖器官そして展開中の幼葉等の器官との相互調節機構によって、バランス良く生長過程を営んでいる。これらのsource器官とsink器官は個別に外部環境に対応しているが、同時に両者を統合するための情報の伝達機構と相互調節のための生体情報システム(ここでは光合成のsource-sink調節機構と呼ぶ)が存在し、植物個体として統一のとれた環境適応を行っていると考えられる。

これまで、環境要因による光合成代謝の制御機構について個別に研究を行ってきた研究者が共同研究を行う事により、環境要因による光合成炭素代謝と光合成のsource-sink調節機構の制御について相互理解を深め、植物体に存在する生体情報処理システムを総合的に解明しようとするのが本研究の目的である。

1) 光合成のsource-sinkモデル植物を用いた研究

研究経過 澤田はダイズの一枚の葉に発根させ、光合成のsource-sinkモデル植物を開発し、これを用い環境要因による光合成のsource-sink調節機構について解析をおこなってきた。これまでに解明したsource-sink調節機構が植物個体において、どの程度対応

が可能かについて検証した。更に、高CO₂環境下でのsource-sink調節機構の解析と新たにアマランサスの葉からC₄モデル植物の開発を行った。

研究成果 ボット植えのダイズ植物個体から花芽を除去し、sink器官である鞘を欠如し、sink-limit状態にした場合も、source-sinkモデル植物においてこれまでに解明した光合成のsource-sink調節機構が同様に機能していることを確認した。すなわち、sink-limit状態における光合成能の低下はクロロプラスト内のPi levelの低下によるRuBPcase活性の低下に起因していることが明らかになった。

高CO₂環境下においても、source-sinkモデル植物はsink-limit状態となり、この場合の光合成能低下の機構は、これまでに解明した光合成のsource-sink調節機構によることが明かとなった。本研究で開発したsource-sink C₄モデル植物をsink-limit状態に置いた場合に、光合成能の低下と同時に、RuBPcase活性およびPEPcase活性が低下する事が明かとなった。

2) 無機リン酸(Pi)によるRuBPcase活性の調節機構に関する研究

研究経過 横田は光合成のsource-sink調節機構において、明かとなったPi levelによるRuBPcase活性の制御機構について酵素学的に解析を行った。更に、クロロプラスト内におけるRuBPcaseの活性化の状態について、直接活性測定法を用いて解析した。

研究成果 PiによるRuBPcase活性の制御機構は、この酵素の活性部位へのCO₂結合をPiがactivatorとして制御することによることが明かとなった。特に夜間は、クロロプラスト内のRuBPcaseはCO₂とMg²⁺によっては全く活性化されていないが、低濃度のPiが存在する場合には、活性化が強く促進された。これらの結果から、in vivoにおいては、RuBPcaseの活性化はPiによって制御されていると結論

された。

3) 高CO₂環境下におけるイネの個葉の光合成と成長に関する研究

研究過程 前らは、高CO₂環境下で長期間栽培したイネの個葉、個体レベルでの光合成のsource-sink調節機構を解析した。

研究成果 長期間の高CO₂環境下では葉のRuBPcase含量は減少し、それに伴って光合成能の低下が認められた。この結果は高CO₂環境下における光合成能の低下がsink-limitによるRuBPcase活性の低下に基づくのではなく、葉身の窒素含量の減少で説明された。すなわちイネが高CO₂環境に積極的に適応したRuBPcase含量を適量化する能力を持っていない事を意味すると考えられる。

4) 葉の老化における光合成のsource-sink調節機構の体内情報システムとしての役割

研究経過 寺島らは、ヒマワリを用いて、葉の老化現象を個体の生長と炭水化物と窒素化合物のバランスするメカニズムとして、トウモロコシのプロトプラストにおいて発見されたhexose-phosphateが光合成系遺伝子の発現を抑制する効果（Sheen効果）が働いている可能性を検討した。

研究結果 老化が進行している葉では、炭水化物含量が高く、またglucose量も多く、RuBPcaseのsmall subunitのm-RNAレベルが低下し、RuBPcase含量が減少した。これらの事実は、葉の老化において、in vivoでもSheen効果が見られることを示唆している。

5) リン酸欠乏下の植物体内における栄養塩（リン、窒素）のリサイクルに関する研究

研究経過 白田らは、植物のリン酸欠乏環境下での順化機構を明らかにする為に、トウモロコシをリン酸欠乏下で生育させ、その影響を解析した。

研究成果 リン酸欠乏により、下位葉の光合

成能は低下し、リン酸含量、タンパク含量も大きく低下した。しかし、植物体の地上部の全リン酸含量はほぼ一定で、上位葉の光合成能は比較的高く安定していた。これらの結果は、下位葉から展開中の上位のsink能を持つ葉へのリン酸と窒素のリサイクルが積極的に起きている事を示唆している。この示唆される、リン酸欠乏下での下位葉のタンパク質分解の促進と上位葉への窒素とリン酸のリサイクルの間を取り持つ体内の情報伝達機構について解析中である。

6) 原形質膜のH⁺-ATPase活性におよぼすsucroseの影響に関する研究

研究経過 葛西はsource器官からsink器官へのsucrose転流に関与する原形質膜のsucrose能動輸送系の制御機構を解析し、その機構が光合成のsource-sink調節機構に関与しているかを検討した。

研究結果 コムギの葉と根から単離した原形質膜を用いて、sucrose能動輸送の駆動力であるH⁺-ATPase活性（ATP加水分解活性、ATP依存H⁺輸送活性）におよぼすsucroseの影響を調べた結果、sucroseはいずれの原形質膜のH⁺-ATPase活性に対しても抑制効果を持つ事が明かとなった。この結果とこれまでの知見から、植物体内におけるsucroseの転流速度もsource能/sink能比の増大によって、feed-back inhibitionを受けると推論された。

7) 多収性水稻品種における光合成のsource-sinkの関係の研究

研究経過 近年育成された多収性品種は一種当りのえい花数が非常に多く、すなわちsink capacityが非常に大きいという、共通した特徴を持っている。この事から、多収性はsink capacityが増加したことによってsourceのcapacityすなわち、光合成能が高く維持された結果であるという仮説がなり立つ。この仮説を検討するのが本研究の目的である。そこ

で、石原は水稲品種日本晴を用いて、穂を切除した個体と切除しない個体について、物質生産諸因子を比較した。

研究成果 穂切除個体の乾物生長は対照個体より大きかった。光合成速度も穂切除個体で大きかったが、拡散伝導度は両個体で相違なかった。クロロフィル含量、RuBPCase含量は時間の経過に伴って減少したが、穂切除個体でより高かった。これらの結果は、穂切除個体の乾物生長が大きかったのは葉の老化がおそく、高い光合成速度を長く維持していたのが要因であることを示している。

結論として、穂切除は葉への炭水化物蓄積を通じたsink-limit状態でのfeedback inhibitionによる光合成能の低下をもたらさないことを示している。従って、多収性品種の収量が高いことを一穂当りのえい花数が多い事(sink capacityが大きいこと)によって葉の光合成活性が促進されたり、長期間維持されたりする事では説明が不可能であることを示している。

今後の課題と発展

本研究の成果に新たな成果を加え、光合成のsource-sink調節機構の生体情報システムとしての役割を総合的に解明する為には、今後も共同研究を続けることが必要である。また、本研究の成果については関係学会でシンポジウムを開催する事を考えている。

発表論文リスト

- 1) Sawada, S. et al. (1995) Regulation of the activity of Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase in response to changes in the photosynthetic source-sink balance intact soybean plants. *Plant Cell Physiol.* 36: 551-556.
- 2) Sawada, S. & Kasai, M. (1996) Studies of photosynthetic source-sink regulatory mechanism by using single rooted leaves.

New Phytol. (in press).

- 3) Kasai, M. et al. (1996) The effects of short-term ambient CO₂ enrichment on activities of photosynthetic CO₂ fixation and RuBPCase in soybean source-sink model plants placed under a sink-limited condition. *Plant Cell Physiol.* (in press).
- 4) Anwaruzzaman et al. (1995) Regulation of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activation by inorganic phosphate through stimulating the binding of the activator CO₂ to the activation site *Plant Cell Physiol.* 36: 425-433.
- 5) Anwaruzzaman et al. (1996) Different location in dark-adapted leaves of *Phaseolus vulgaris* of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and 2-carboxyarabinitol-phosphate. *FEBS letters* 388: 223-227.
- 6) Usuda, H. (1995) Phosphate deficiency in maize. V. Mobilization of nitrogen and phosphorus within shoots of young plants and its relationship to senescence. *Plant Cell Physiol.* 36: 1041-1049.
- 7) Usuda, H. & Shimogawara, K. (1995) Phosphate deficiency in maize. VI. Changes in the two-dimensional electrophoretic patterns of soluble proteins from second leaf blades associated with induced senescence. *Plant Cell Physiol.* 36: 1149-1155
- 8) Nakano, H. et al. (1995) Effects of panicle removal on the photosynthetic characteristics of the flag leaf of rice plants during the ripening stage. *Plant Cell Physiol.* 36: 653-659.
- 9) Ono, K. et al. (1996) Interaction between nitrogen deficit of a plant and nitrogen content in the old leaves. *Plant Cell Physiol.* (in press).