

新作物の創出

特集 プロジェクト研究

寺島 一郎*

Creation of New Crops

Key Words : photosynthesis, respiration, crop

1. はじめに

私たちは、1998年度から、農林水産省の「形態・生理機能の改変による新農林水産生物の創出に関する総合研究」の研究費をいただき、「植物に固有な呼吸調節メカニズムの解明」というテーマで研究している。飽食の時代などという罰当たりな言葉が流行する日本では、地球上の食糧が不足している実感はわからないが、実際には、世界の人口が増える一方で農作物の生産は追いつかないので、食糧は当然不足することになる。

「だから、バイオを駆使して新生物を！」小文のタイトルをご覧になって、そうお思いになった方もおいでだろう。しかし、そうではない。たしかにこのところ、この手のプロジェクトはいわゆるバイオ一点張りであった。ところが、やってみると、画期的な形質転換植物がそう簡単に得られるわけではない。行き詰まりの感もある。このような状況下、植物個体を対象として、生態学的あるいは生理学的な基礎研究をしている私たちにも声がかかるようになってきた。戦略を練り直すためには、比較生態学や比較生理学が必要であると思われ始めたせいだろうか。

農業生産は、究極的には太陽光のエネルギーを化学エネルギーの形に変換する光合成反応に依存している。そこで、ここでは、まず、太陽の光エネルギー

がどの程度の効率で炭水化物のもつ化学エネルギーとして固定されるのかを検討する。この作業を通して、新作物創出のターゲットは沢山あることを指摘したい。次に、植物個体の呼吸の比較生態生理学的な研究が、どのような貢献をする(と思っている)のか、弁明もしたい。

2. 太陽光のエネルギー

太陽の放射エネルギーの波長組成と量は、太陽の表面温度が約6000℃であることによって物理的に規定されている。大気圏外で太陽に垂直な面が受ける太陽からの放射エネルギー(太陽定数)は、約1400 Wm⁻²である。しかし、地上に到達するまでに、オゾン、CO₂、水蒸気などによって特定の波長の放射が吸収されるので、良く晴れた夏の日の南中時でも、地上に到達する太陽のエネルギーは約1000 Wm⁻²である。1m²あたり、気のきいた電気ストーブ1個なみのエネルギーである。このうち、光合成に用いられるのは、人間の可視域とほぼ同じ波長400nm～700nm光であり、これを光合成有効放射とよぶ。地上に到達する光合成有効放射は、太陽からのエネルギーの約半分であるから、最大500Wm⁻²程度である。

光量子1molあたりのエネルギーは、

$$E = N_0 h \nu = N_0 hc / \lambda \quad (1)$$

で表すことができる。ここでN₀はAvogadro数、hは、Planck定数、νは振動数(c/λに等しい)、cは光速、λは波長である。太陽光のうち波長巾1nmあたりの光量子数が最も多いのは600nmであるので、波長600nmの光量子1molのエネルギーを、(1)式によって求めると、200kJmol⁻¹である(Js⁻¹がWである)。ちなみに、地面に降り注ぐ光量子束密度は、光合成に有効な400nm～700nmについて、



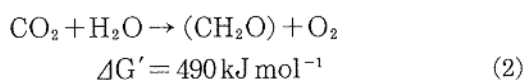
*Ichiro TERASHIMA
1957年5月28日生
1985年東京大学大学院理学系研究科博士課程修了
現在、大阪大学大学院理学研究科・生物科学専攻、教授、理学博士、植物生態生理学・植物生理解剖学
TEL 06-6850-5808
FAX 同上
E-Mail itera@chaos.bio.sci.osaka-u.ac.jp

真夏の太陽南中時に約 $2\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$ である。

3. 光合成による光エネルギー固定

光合成に利用されるのは、葉の中の光合成色素(おもにクロロフィル)に吸収される光量子である。普通の緑葉に当たった光合成有効放射のうち、葉に吸収されるのは約90%である。葉が緑色に見えるのは、緑色の光がクロロフィルに吸収されにくいのだが、その緑の波長域の光でさえも70~80%は吸収される。

光合成反応を、もっとも単純な化学式で表すと、



のようになる。光が弱く CO_2 が飽和した理想条件下では、1molの CO_2 分子を固定するためには8molの光量子が必要である。もし、葉に当たった光合成有効波長の光量子が全て葉の光合成色素に吸収されたとして、その光量子の波長が600nmであるとすれば、この反応のエネルギー効率は $490/(200 \times 8) = 0.306$ となる。これが、光合成による炭水化物生産の最大効率である。

この理想状態は、実験室以外では実現されない。まず、光合成速度は光強度とともに増加しやがて飽和する。したがって、光が強くなれば、エネルギー固定効率は低下する。強い光の下では、吸収された光のエネルギーが光合成に利用されないことになる。このような場合に、葉は、いったん吸収した光エネルギーを巧妙なメカニズムによって熱として放出する。これがうまくいかないと電子が O_2 にわたって活性酸素が生じてしまい、葉は不可逆的な害を受けることになる。

CO_2 を取り込む酵素反応系である Calvin サイクルの最初の酵素は、リビュロース1,5-二リン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼ(rubisco)である。この愛称は Nabisco ビスケットのスライドを写しながら提唱されたいきさつがある。光合成によるエネルギー固定効率を低下させるもう一つの原因は、この rubisco が、 CO_2 だけではなく O_2 を固定する性質を持つことである。 O_2 固定反応がおこると、その産物はエネルギーを消費しつつ光呼吸経路によって代謝され、その過程で CO_2 が放出される。 O_2 が消費され CO_2 が放出されるので、この過程には光呼吸という名前がついてしまった。この過程はミト

コンドリアで行われる呼吸とは全く別物であるが、呼吸という名前がついてしまったために、いまだに光呼吸とは光のもとで活性化される呼吸であると誤解している人が多い。ともかく、 O_2 固定反応がおこると、エネルギーを浪費することになってしまうばかりか、せっかく固定した炭素も失うことになってしまう。光呼吸によるエネルギー効率の減少は馬鹿にならない。たとえば、気孔がよく開いていて CO_2 を十分に取り込むことができる条件を仮定しても、30℃において炭水化物の形で蓄えられるエネルギーは、 O_2 固定反応が全く無く、 O_2 のかわりに CO_2 が固定されると仮定した場合の約半分になってしまうほどである。

Rubisco が、どのくらい O_2 固定反応行うかは、酵素の性質と酵素近傍の O_2 と CO_2 の濃度比によって決まる。この酵素は、分子量55,000と図体が大きく窒素栄養を多量に消費しており、1分子あたり8個の活性部位それぞれが1秒間に CO_2 を最大でたった2個しか固定できない遅い CO_2 固定速度をもち、25℃で空気中の CO_2 (濃度360ppm) が溶けた水 (CO_2 濃度は約 $12\mu\text{M}$) の中では最大速度の1/2以下の速度しか得られないほど CO_2 に対する親和性が低い、しかも、上にのべたように CO_2 だけではなく O_2 も基質にしてしまう。これらの弱点を改良すれば、光呼吸は抑えられるはずである。事実、分子生物学的な手法を使ってこれら酵素化学的な性質を改変する研究が行われている。しかし、画期的な酵素はなかなか得られない。光呼吸を抑えるもう一つのやり方は、 O_2 にくらべて CO_2 濃度を大きくすることである。これは、温室などの施設では容易であり、メロン栽培などでは CO_2 施肥として実用化されている。しかし、広面積の野外の耕地に CO_2 施肥をするのは現実的ではないし、 CO_2 排出削減が呼ばれている現在、このようなことはやってはいけない。

大気中の CO_2 濃度は、現在約360ppmであり、主として化石燃料の消費によって1.8ppm/年の割合で増えている。これが地球温暖化の原因となっている。もし気温が上昇しないとすれば、時代の進行とともに、だんだん光呼吸は抑えられることになる。明治以降の米の単位面積当たり収量の上昇には、 CO_2 濃度の上昇の寄与があると言う人もいるほどである。しかし、温室効果ガスである CO_2 濃度の上昇は気温の上昇をともなう。温度が高くなると、

O₂固定反応/CO₂固定反応の比率は大きくなる傾向にあるので、光呼吸がそれほど大きく抑えられることにはならない。

水不足などによって気孔が閉じると、葉の内部のCO₂濃度が低下し、rubiscoの回りのCO₂/O₂濃度も低下する。したがって、気孔が閉鎖しがちな条件では、炭水化物の形で蓄えられるエネルギーの効率はますます下がってしまう。

光合成によって作られた炭水化物は、供給源(source)である葉から、必要な場所に転流される。炭水化物の受入場所(sink、食用作物の収穫部位もここに当たる)が小さく、その成長も悪いと、炭水化物は葉にたまってしまい、フィードバック阻害によって光合成が阻害される。つまり、葉の光合成によい条件を整えてやっただけで生産が増えるかというと、そう話は簡単ではなく、光合成に応じて葉以外の部分のsink活性が大きくなっていくことも必要だと言うことである。空気中のCO₂濃度を現在の倍の700ppm程度にして植物を育てても、それほど成長が良くならない場合が多いのは、sinkが大きくなれないために、葉の光合成が阻害されてしまうからである。

転流された炭水化物の一部は貯蔵されるが、残りのうちのかなりの部分は呼吸系によって分解される。呼吸によってATPの形でとりだされたエネルギーは、生体の維持や、各種の生体物質の生合成のために使われる。また、分解過程で生じる中間産物も生体物質の生合成の材料として使われる。かくして、光合成によって固定された炭素の30～70%は、呼吸の際にCO₂として放出される。光合成の総生産量(gross production, Pg)から呼吸(respiration, R)をさしひいた残りを純生産量(net production, Pn)と呼ぶ。すなわち、 $Pn = Pg - R$ 。食用作物の場合、われわれの口に入ることになるのは、こうして残った純生産の一部である。

いったい、純生産として固定されるエネルギーは、太陽のエネルギーの何%ぐらいであろうか。実験室的な総生産の最大効率である約30%が、強光、空気中のO₂、土壌や大気乾燥、sink活性が小さいことによって葉にたまった炭水化物による光合成の阻害などで減じられ、さらに呼吸によってその半分程度になるのである。地球上の生態系における純生産効率の分布図を図に示す。いろいろなプロセスの結果、純生産として固定されるエネルギーは、ごく

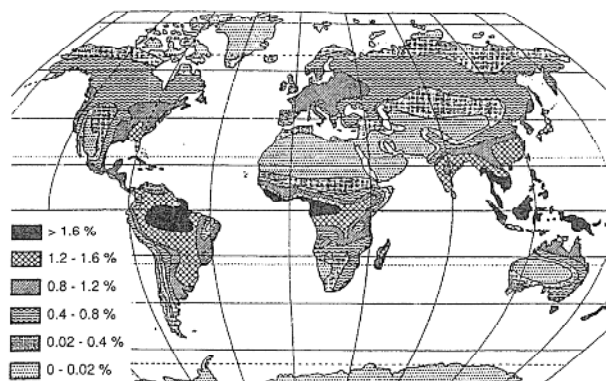


図 純生産として固定されるエネルギーが太陽光の光合成有効放射のエネルギーに占める割合(内嶋と清野による)。樹木は、非光合成器官が多いため、生産効率(Pn/Pg)は高くはないし、高温は光呼吸を増加させるが、その他の条件がいいので、熱帯多雨林で最高となる。良く管理した農業をおこなっても、この効率が10%をこえることはない。

わずかであることがわかる。

以上に概観したように、作物の生産性を上げるといふ問題には、多くのプロセスが絡む。また、ここまでは、効率、効率とのべてきたが、瞬間的には効率を犠牲にして、長期的な効率の上昇を期さなければならぬような場合も多い。たとえば、水分欠乏や高温のストレスに耐えるために、葉を立てて放射エネルギーをなるべく受けないようにしている植物(たとえばつる植物のクズ)を良く見かけるが、これはストレスによる障害を回避して生理機能を温存しておくために有効な方法である。ともかく、生産性向上のための解答は、一つではあり得ず、環境によって大きく異なる。「某遺伝子を導入した画期的な植物の誕生」などという記事が大新聞にも載るが、生産効率を規定する要因が多様であることを知れば、この手の植物が強いとしても、それはある限られた環境においてだけであることは明らかだろう。生物が何かをするためにはエネルギーが必要である、エネルギー保存則が成立する限り、いつでもどこでも強いというスーパー植物はできないのである。

4. なぜ呼吸の研究なのか

植物特有の反応である光合成の研究者(実は筆者もその一員である)の数に比べて、呼吸の研究者の数は極端に少ない。このためもあるが、生産を規定する種々の要因のうち、われわれの理解が最も貧しいのが呼吸の調節メカニズムである。実は、植物の

呼吸系にもユニークな点がある。それは、植物のミトコンドリアにはシアンに耐性の呼吸経路があることである。しかも、この経路を電子が流れてもATPができない。したがって、生産のエネルギー効率を研究するためには、この経路が生体内でどの程度働いているのかを知る必要がある。しかし、この経路も、ATPを作るシトクロム経路と同様にO₂を消費しCO₂を排出するので、ガス交換速度からATPの生産速度を推定することはできない。

シアン耐性経路がどの程度使われているのかを測定するためには、シトクロム経路とシアン耐性経路の末端酸素酵素の酸素の同位体分別が異なることを利用する。大変手のこんだ方法であるため、世界で3か所でしか測定できない。そのうちの一つが私たちの研究室であり、野口航助手がこのシステムを駆使して奮闘している。これまでに、うす暗い場所で生活する陰生植物は、この経路をもってはいるがほとんど使っていないこと、および、明るいところに生育する陽生植物では、特に、光合成による炭水化物生産が多いときに、シアン耐性経路を使って呼吸していることが明らかになった。また、生化学的な研究によって、これらの植物の呼吸の調節機構がかなり異なることもわかってきた。つまり、陰生植物は光合成によって得られた炭水化物からエネルギーを搾れるだけ搾り取る経済的な呼吸系をもっている。一方、陽生植物は炭水化物をかなり無駄使いするのである。高等植物の呼吸の調節機構にこのように大きな種間差があるとは、全く予想されていなかった。

植物の挙動を、種間や異なった環境条件下で、比較することによって、モデル生物だけを扱っていたのでは発見しえないような発見がある。様々な環境にあった作物を創出するためには、まず、様々な環境で生育する野生植物の挙動を、様々な手段で明ら

かにする比較研究が必要であると思う。植物は30億年以上も前に誕生し、現存の植物は、これまで進化という長い実験を経て生き残った物である。それぞれのおかれた環境で、きっと何かうまい事をやってきたからこそ生き残ってきたのに違いない。これらの生物の技を定量的に学ぼうという姿勢が、比較生態生理学である。このような基礎研究は、作物の生産性の向上のためには一見回り道に見えても、長期的には大きな寄与ができると信じている。

5. お わ り に

新しい技術が導入されそれを駆使した学問が流行するとき、それまでの学問はあっさりと葬り去られる。つい15年前までは、「陸下のご趣味と同じ学問ですね。」などと言われていたのどかな植物科学の世界でも、分子生物学的な手法を使った研究が開始されるや否や、分子生物学的手法を使わなければ時代遅れであるかのような風潮となってきた。全国の理学部の生物学科でも、研究室がすっかり入れ替わり、私たちは、あっと言う間に少数派となってしまった。少なくとも理学部では、世の中の流行だからという判断だけで研究室の存続を決めないで欲しいものだ。一昨年無くなった数学者の小平邦彦氏が、根本的が学問の発展は、きらびやかな最前線で起こるのではないと書いて居られるが、全く同感である。

生物学を、分子生物学(molecular biology)一辺倒にしてしまうのは単眼視的であり、こうなってはまさしくmonocular biologyである。多様な生物の生きざまを丹念に比較しつつ学ぶ基礎学問である比較生態生理学にも、種々の有力な測定機器が導入されてきて大きくパワーアップしている。比較生態生理学の存在を、ライフサイエンスのメッカ大阪大学からアピールしていきたいものである。