

光による気孔開口制御の仕組みを解明
 ～高い光合成能力とストレス耐性能力を併せ持つ植物の開発に期待～

山口大学大学院創成科学研究科の武宮淳史准教授、細谷桜子大学院生（研究当時）らの研究グループは、植物の気孔開度が青色光と赤色光により厳密に制御される仕組みを明らかにしました。

植物の表皮に存在する気孔は、太陽光にตอบสนองして開口し、光合成に必要な二酸化炭素（CO₂）の取り込みを促進します。光による気孔開口には、青色光特異的なメカニズムと光合成に依存したメカニズムの2つが存在します。気孔は青色光と光合成を引き起こす強い赤色光を同時に照射することで大きく開口することが知られていますが、その仕組みは解明されていませんでした。

今回、研究チームは遺伝子操作により、青色光により活性化されるタンパク質リン酸化酵素 BLUS1（BLUE LIGHT SIGNALING 1）^{※1} を常に活性化させた形質転換植物を作製することに成功しました。この植物を用いた詳細な解析から、気孔が開くには青色光による BLUS1 の活性化に加え、赤色光による光合成を介した葉内の CO₂ 濃度の低下が同時に起こることが重要であることを発見しました（図1）。さらに青色光には気孔を開かせる作用に加え、気孔が開き過ぎないように開口を抑制する作用があることを初めて示しました。

本研究によって、植物が青色光と光合成の情報を用いて気孔開度を厳密に制御する分子メカニズムが明らかになりました。この研究成果は、植物の環境応答・情報統御メカニズム研究の新たな展開を切り拓くとともに、これらのメカニズムを人為的に制御し気孔開度を操作することで、高い光合成能力とストレス耐性能力を併せ持つ実用植物の開発に貢献することが期待されます。

本研究成果は、2021年3月1日に米国科学雑誌「The Plant Cell」の電子版に掲載されました。

【発表のポイント】

- 気孔開口には青色光による BLUS1 の活性化と赤色光による光合成を介した葉内 CO₂ 濃度の低下が同時に起こることが重要であることを発見
- 青色光には気孔開口の誘導に加え、気孔開口を抑制する作用があることを発見
- 気孔開口の人為的制御により、高い光合成能力・ストレス耐性能力を併せ持つ植物の開発に期待

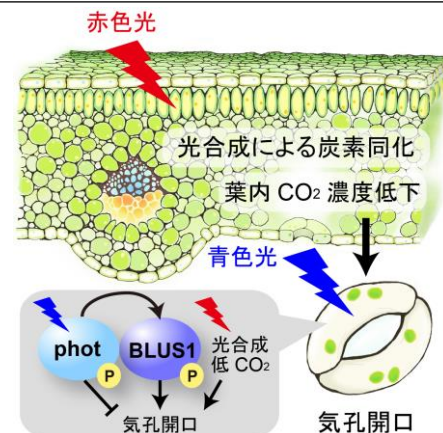


図1. 今回発見した青色光と赤色光による気孔開口制御の概念図

【研究背景】

気孔は陸上植物の表皮に存在する孔であり、太陽光にตอบสนองして開口し、光合成に必要な CO₂ の取り込みや蒸散による水蒸気の放出を促進します。この蒸散には、根から無機養分を含む水の吸収を促進する働きがあります。気孔が光にตอบสนองして開く仕組みには、光合成反応に依存したメカニズムと、青色光受容体であるフォトトロピン（phot）^{※2} を介した青色光特異的なメカニズムの2つが存在します。研究グループは以前の研究で、青色光により活性化され気孔開口に必須なタンパク質リン酸化酵素 BLUS1 を発見しました（Takemiya et al., *Nature Commun.* 2013）。しかしながら、BLUS1 が気孔開口を誘導する詳しいメカニズムは不明でした。また、青色光による気孔開口は、光合成を引き起こす強い赤色光を同時に照射することで大きく促進されることが知られていますが、その仕組みについては明らかになっていませんでした。

【研究手法と成果】

今回、研究グループは BLUS1 が気孔を開口させる詳しいメカニズムを明らかにすることを目指し、遺伝子操作技術を用いて、BLUS1 の C 末端領域を 30 アミノ酸ずつ欠損させた様々な断片タンパク質をシロイヌナズナに発現させ、気孔応答を詳しく解析しました。その結果、BLUS1 の C 末端領域には自身のリン酸化酵素（キナーゼドメイン）の働きを抑制する領域（調節ドメイン）が存在することを発見し、青色光受容体であるフォトトロピンは、この領域内のアミノ酸を特異的にリン酸化することでこの抑制を解除し、BLUS1 を活性化させることを突き止めました（図 2）。

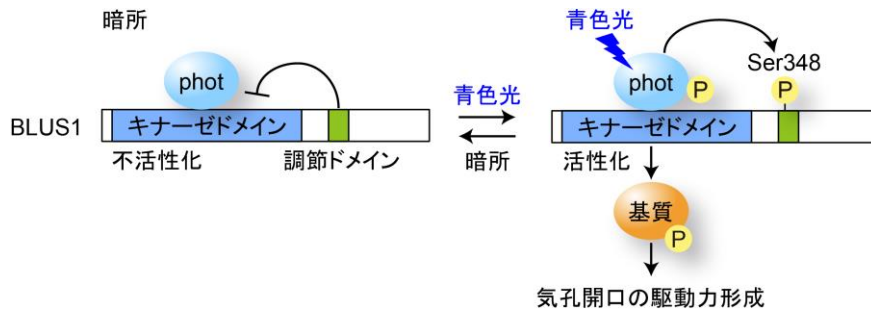


図 2. 青色光による BLUS1 の活性制御モデル

左：暗所では BLUS1 のキナーゼ活性は C 末端の調節ドメインによって抑制されている。右：青色光照射下では、光受容により活性化したフォトトロピンは BLUS1 の調節ドメイン内の 348 番目のセリン残基をリン酸化する。それにより調節ドメインによるキナーゼドメインの抑制が解除される。活性化した BLUS1 は下流の因子をリン酸化することでシグナルを伝達し、気孔開口の駆動力を形成する。

意外なことに、C 末端領域の調節ドメインを欠く BLUS1 発現株では、BLUS1 が常に活性化しているにも関わらず、暗所では気孔開口を示さず（図 3、①）、光合成が飽和する強い赤色光照射下で野生株よりも大きな開口を示すことを発見しました（図 3、②）。気孔は光に加え葉内の CO₂ 濃度を感知して開閉することが知られており、低 CO₂ 濃度に応じて開口し、高 CO₂ 濃度に応じて閉鎖します。詳細な解析の結果、この形質転換植物では BLUS1 の活性化に加え、赤色光による光合成炭素同化により葉内 CO₂ 濃度が低下することで、気孔が大きく開口することが分かりました。

さらにこの C 末端領域欠損型 BLUS1 発現株では、青色光を照射すると野生株とは反対に気孔が著しく閉鎖することを見出しました（図 3、③）。この現象はフォトトロピンを欠損させると見られなくなることから、フォトトロピンは気孔開口のみならず、気孔閉鎖を制御することが明らかとなりました。

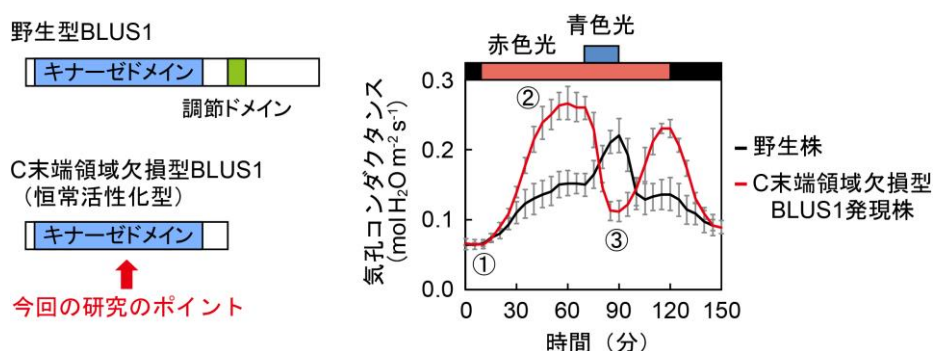


図 3. シロイヌナズナの C 末端領域欠損型 BLUS1 発現株における気孔応答

左：発現させた BLUS1 タンパク質の構造。右：赤色光と青色光に応答した気孔運動。野生株では光合成を飽和させる強い赤色光を照射すると気孔開口が誘導され、微弱な青色光を赤色光に重ねて照射するとさらなる開口が誘導される。一方、C 末端領域欠損型 BLUS1 発現株では、赤色光を照射すると野生株よりも大きな気孔開口が誘導され、青色光を照射すると反対に著しい気孔閉鎖が誘導される。

【今後の期待】

本研究により、植物は BLUS1 を介して青色光の情報を伝達するとともに、葉内 CO₂ 濃度を介して光合成の状態を把握し、両者の情報を用いて気孔開口を統合的に制御していることが明らかになりました。さらに、フォトトロピンは BLUS1 を介して気孔開口を促進する一方で、気孔が開き過ぎないように開口を抑制し、光環境下で気孔開度を厳密に制御していることが初めて示されました。今後、これらのメカニズムを人為的に制御できるようになれば気孔開度を自在に操作することが可能となり、高い光合成能力とストレス耐性能力を併せ持つ実用植物の開発につながることを期待されます。

【発表論文の情報】

論文名： A BLUS1 kinase signal and a decrease in intercellular CO₂ concentration are necessary for stomatal opening in response to blue light

(BLUS1 キナーゼを介したシグナルと細胞間隙 CO₂ 濃度の低下は青色光に応答した気孔開口に必要である)

著者： Sakurako Hosotani, Shota Yamauchi, Haruki Kobayashi, Saashia Fuji, Shigekazu Koya, Ken-ichiro Shimazaki, Atsushi Takemiya

(細谷桜子、山内翔太、小林遥貴、富士彩紗、古屋繁一、島崎研一郎、武宮淳史)

掲載誌： The Plant Cell (2021 年)

DOI： 10.1093/plcell/koab067

掲載日： 2021 年 3 月 1 日付

【研究費】

本研究は、科学研究費助成事業 (18H02468, 26711019, 15K14552, 20H05420)、日本応用酵素協会などの支援を受けて行われました。

【用語解説】

※1 BLUS1 (BLUE LIGHT SIGNALING 1)

植物の気孔を構成する孔辺細胞に特異的に発現するタンパク質リン酸化酵素 (プロテインキナーゼ)。フォトトロピンによってリン酸化される基質であり、青色光による気孔開口に必須の役割を果たす。

※2 フォトトロピン (phot)

植物に特有の青色光受容体タンパク質。分子内にタンパク質のリンを触媒するキナーゼドメインをもち、青色光によって活性化し下流の因子をリン酸化することで情報を伝達する。フォトトロピンは気孔開口の他にも、光屈性や葉緑体光定位運動、葉の展開などの多様な光応答を制御し、植物の光合成・成長を促進する。