

植物による物質生産[‡]

奈良先端科学技術大学院大学 バイオサイエンス研究科
横田 明穂^{*}

1. はじめに

現在の人類の繁栄は紛れもなく、科学技術に負っている。紀元元年の世界人口はおよそ3億人、20世紀はじめには15億人だった。現在では70億人と見積られる。前世紀の人口爆発は科学技術の進歩によって支えられたことは明らかである。世界の総人口は今後も増加の一途をたどると予測される。2050年には少なくとも見積もっても92億人に達すると見積もられている。生態学が教える通り、増えすぎた人類は地球環境に負のインパクトを与えはじめた。大量生産大量消費によるCO₂等による環境汚染とそれによって引き起こされる急速な温暖化と地球の乾燥化が生物の存続すら脅かすようになった。それらの原因である人口増加を抑制することは最重要、かつ緊急の課題であるが、21世紀中の減少は期待できないとされる。今後四半世紀の間には、持続可能な低炭素化社会を構築するために、植物のCO₂固定化能力を飛躍的に高め、地球規模でのバイオマス生産増加や乾燥、強光ストレス深刻な地帯でのバイオ資源生産を計らなければならない¹⁾。

この目的の達成のためには、難耕作地帯での栽培が可能で、環境への付加が少なく、地球温暖化を迎えても人口増に見合う生産性が確保でき、石油に代わる工業原料を提供し、エネルギー供給に貢献する植物や作物の創成が重要である。

次に、どの植物を対象に、どこで、どのように実施するのか、深い考察が不可欠である。限られた耕地面積で、太陽エネルギー固定効率が優れた植物を使い、それらの植物がもっとも生産機能を発揮できる地域で栽培可能な植物を材料に、それらの植物が数億年の進化の過程で不可避免的に保持してしまったゲノム中の遺伝子の組合せの不都合が原因となっている生産機能不全を取り除くことによって世界の主要作物の生産性を3~4倍向上させる技術開発を本研究の第一の目標とした。

2. どの植物（作物）を対象に、どこで栽培する植物を選ぶか？

太陽光は南北回帰線で挟まれた地域で最も豊富である。ここでの太陽光は地上表面で光合成有効波長

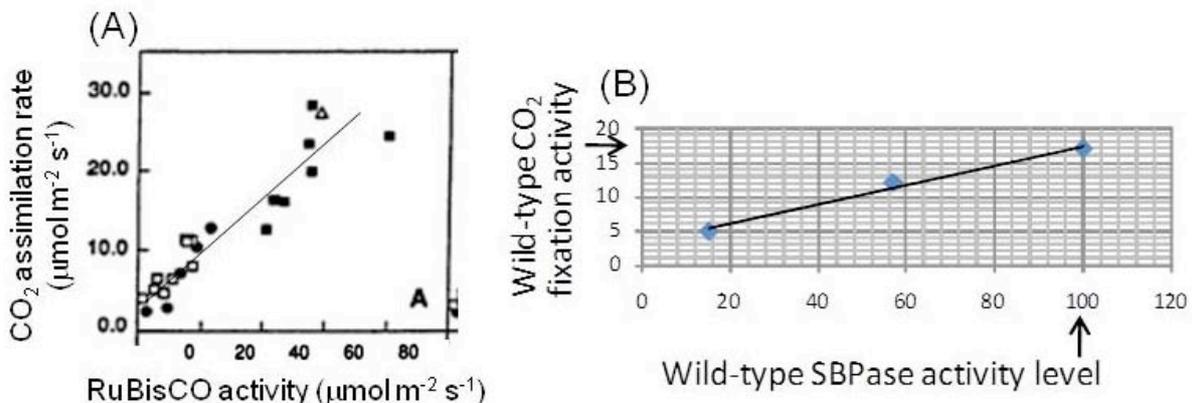


図1 antisense法によるRuBisCO及びSBPaseの発現制御が代謝fluxに及ぼす影響。(A) RuBisCO、(B) SBPase。

[‡] 解説特集「植物、藻類等を利用した物質生産の新しい展開とその課題」

^{*} 連絡先 E-mail: yokota@bs.naist.jp

域に 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 程度の光量子に達する。この光量子をくまなく有効に使うには、単位耕作面積当たり最大の収穫量を持ち、ハーベストインデックスが最も高い植物を選ぶべきである。耕作面積当たりの収穫量は日本の農水の統計では、ナタネやダイズで約2 t/ha、イモ類で約30 t/ha、コムギやイネで4 - 5 t/ha、インドネシアのキャッサバで21 t/ha である。また、イモ類のハーベストインデックスは70 - 80%と群を抜いている。

このような考察を基に、我々の先端的低炭素化技術開発 (ALCA) 研究ではジャガイモ、サツマイモ及びキャッサバを研究対象にした。これらの3種のイモ植物を使うことによって、熱帯から夏の北海道や北欧域まで栽培地として利用可能になる。

3. どのように実施するのか？

1988年にRodemel, AbbottとBogoradはantisenseRNAを使うRuBisCO小サブユニット遺伝子発現抑制手法を開発した²⁾。その後多くのカルビン回路酵素のcontrol coefficientが決定された¹⁾。カルビン回路で機能する11酵素の内、control coefficientが0、すなわち代謝系全体の代謝速度に重要性を持たない酵素が大半で、この値がほぼ1に近い値を示した酵素がRuBisCO³⁾とSedoheptulose 1,7-bisphosphatase (SBPase)⁴⁾であった(図1)。

これらSBPase反応とFBPase反応は、緑藻や高等植物では異なる酵素によって触媒されるが、ラン藻では1遺伝子にコードされた1酵素タンパク質 (FBP/SBPase) が触媒する⁵⁾。また、植物のFBPaseやSBPaseと異なり、ラン藻のFBP/SBPaseはthioredoxinを介した光活性化を受けない。言い換えれば酸化ストレス抵抗性を持つ酵素である。そこで、Miyagawaら⁶⁾はFBP/SBPase 遺伝子をtransit sequenceを付けてタバコ核染色体に導入した。この導入によって、光合成CO₂固定とバイオマス生産の顕著な促進が見られた。その後、タバコ (図2)⁷⁾やレタス⁸⁾の葉緑体ゲノムへのこの遺

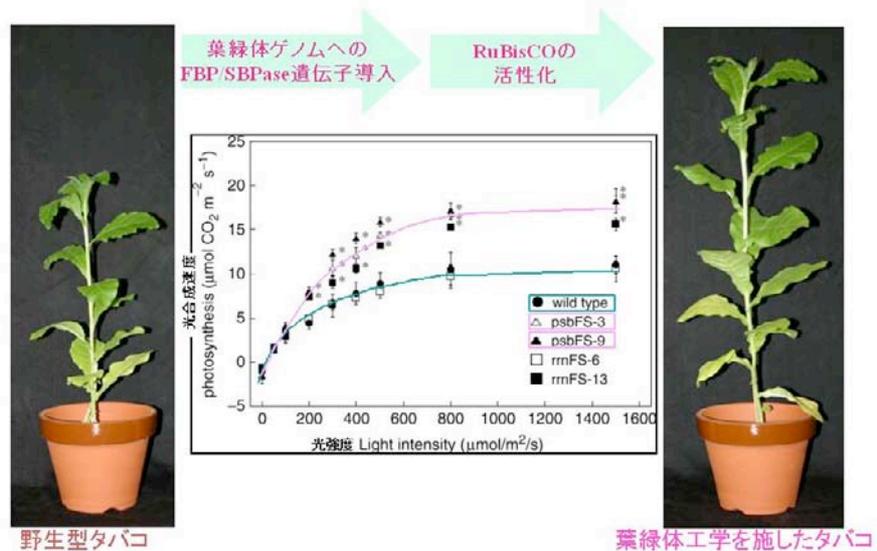


図2 タバコ葉緑体ゲノムへのラン藻FBP/SBPase 遺伝子導入による光合成と生産性の向上

伝子の導入によって、より顕著なバイオマス生産の強化が達成された。

しかし、興味あることに、タバコやレタスは同化産物の貯蔵 (sink) 組織が非常に貧弱で、同化された炭素は植物体の巨大化に使われるのみであった。この酵素遺伝子を巨大なsinkを持つイモ植物に導入した場合何が起るのか、大いに興味を持たれた。

4. sink能強化遺伝子の偶然の発見

もし、乾燥地帯で乾燥時期を乗り切ることができるといえるC₃植物が実在するのであれば、C₃植物の光合成機構から考えて、そのような植物は強光や乾燥に優れた耐性を持つに違いない。そのように考えていた矢先、たまたまNHKラジオのインタビュー番組で、ボツワナのカラハリ砂漠に自生する野生種スイカの話聞いた。これがきっかけで野生種スイカの環境応答機構の研究を始めた⁹⁾。その過程で、土壌乾燥時に野生種スイカは活発に根を発達させることに気付いた(図3)。そこで土壌乾燥時の根のプロテオーム解析から、乾燥初期には野生種スイカは根の形態形成に関わる遺伝子を主に発現させ、後期には根組織の乾燥抵抗性遺伝子を発現させることを見出した¹⁰⁾。その中にRANGTPaseが含まれていた。このタンパク質に関連するRANGTPase-binding proteinはシロイヌナズナの側根形成に関わると報告されていたことから¹¹⁾、このタンパク質に大いに興味を持った。この遺伝子をシロイヌナズナやジャガイモに導入すると、これらの植物の根系は顕著な発達を見せた。

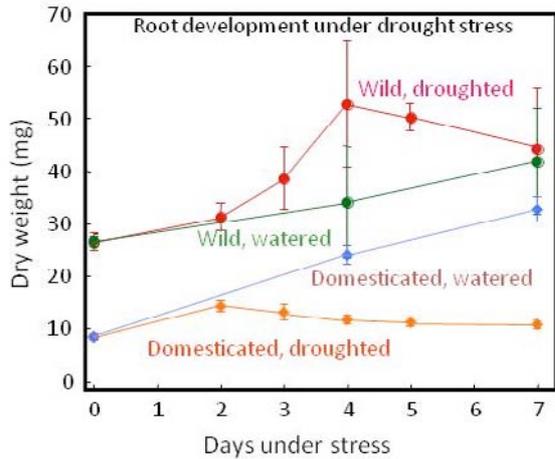


図3 野生種及び栽培種スイカ根の土壤乾燥への応答。10日間十分灌水下で栽培し、その後灌水停止によって乾燥ストレスを与えた。

5. ALCAイモプロジェクト

2と3で議論したように、ALCAプロジェクトではできるだけ巨大なsink組織を持つ植物に対してsourceとsink両機能を同時に強化することを考えた。これまで見出てきた2遺伝子、FBP/SBPaseとRANGTPaseはその期待に応える可能性を秘めた遺伝子である。そこで、これら2遺伝子やさらに現在研究を進めているその他の野生種スイカ根遺伝子等を、ジャガイモ、サツマイモ、キャッサバで機能させることで、現在の一毛作での生産性 (30 - 40 t/ha) をさらに大きく拡大出来る筈である。ジャガイモを使った我々のパイロット試験では、生産性は3.5倍に上昇した。

FAOStatによればドイツのジャガイモ栽培例では年間生産性は44 t/haで、計算上デンプン含量は8 t/ha、その他多糖等が10 t/ha生産される。ALCAジャガイモが達成されれば、30 t/ha以上のデンプンと39 t/ha以上の多糖類生産が可能になる。

この生産性を使ってALCAジャガイモの太陽エネルギー固定効率を計算した(図4)。図中の光合成のエネルギー変換効率は植

物葉で吸収された光エネルギーが最大効率で化学エネルギーに変換され、その化学エネルギーが大気中でカルビン回路でのCO₂の固定と還元によってC-C間、C-H間、C-OH間に蓄エネされる最大効率を示している。ここでの最大のロスもRuBisCOによるO₂固定とそれによって引き起こされる光呼吸によるロスである。さらに、残ったエネルギーの60 - 70%は明日の光合成のための体つくりと暗呼吸に使われる。総じて、植物葉で補足された太陽エネルギーの5 - 7%が有機炭素に蓄エネされることになる。

一方、ALCAジャガイモの太陽光エネルギーの変換効率を計算してみた。畑では、耕作面積当たりの葉面積、いわゆる葉面積指数は4程度になる。図4の右の図では、耕地面積1 haで光合成に関与している全葉面積で補足できる太陽エネルギー量は1.5 × 10⁴ GJ/ha/yである。一方、ドイツでのジャガイモ生産が我々のALCAイモ技術で3.5倍に向上したとすると、そこで塊茎内に蓄積される太陽エネルギーは一毛作であっても1.1 × 10³ GJ/ha/yとなる。エネルギー変換効率は7.4%に達し、ほぼ理論的な光合成効率になる。

ALCAイモの蓄エネ能力は太陽光発電の効率をはるかに凌駕している。太陽光発電の太陽光エネルギー変換効率は2012年現在で世界最高記録で24%である。しかし、太陽光発電では蓄電は不可能で、太陽電池生産に必要なエネルギーはこの計算には考慮されていない。一方、ALCAイモの場合、体作りのコストも固定太陽光エネルギーで賄いながら、運搬可能で長期保存可能な有機炭素中に蓄エネできる。

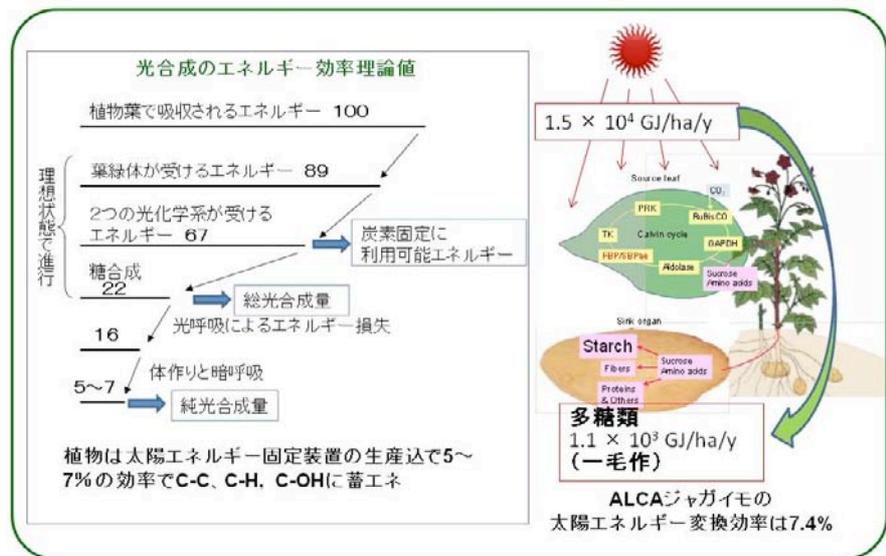


図4 ALCAジャガイモの太陽光エネルギー変換効率。

6. おわりに

我々のALCAプロジェクトはまだ始まったばかりで、我々が注目している2遺伝子がイモ類のsourceとsink機能の強化を実現し、人口気象器で得られた結果を再現できるかどうかは今後の研究を待たなければならぬ。その意味で読者には今後期待して頂きたい。

学術振興機構では、藻類並びに高等植物のバイオマス生産能力強化を目指す基盤研究をCRESTならびにさきがけ研究として実施している。今年度も研究提案が募集されている。多くの若き研究者にはこの分野に果敢に望んで頂きたい。基礎研究は重要で、科学の基礎、基盤を構築したり、新しい分野を切り開くためには不可欠である。一方で、基礎研究の成果をどのようにうまく応用分野に役立てていくか、それも科学者が担うべきである。この分野への多くの若き研究者の参加を期待している。

Received March 26, 2012, Accepted March 26, 2012,
Published April 30, 2012

参考文献

1. Yokota, A. and Shigeoka, S. (2008) Engineering photosynthetic pathways, in *Bioengineering and Molecular Biology of Plant Pathways, Volume 1* (Bohnert, H. J. and Nguyen, H. T. Eds.), in *Advances in Plant Biochemistry and Molecular Biology* (Lewis, N. G. Elsevier, Executive Editor.), pp 81-105, Elsevier, Dordrecht, The Netherlands.
2. Rodermel, S. R., Abbott, S., and Bogorad, L. (1988) Nuclear-organelle interactions: nuclear antisense inhibits ribulose biphosphate carboxylase enzyme levels in transformed tobacco plants, *Cell* 55, 673-681.
3. Hudson, G. S., Evans, J. R., von Caemmerer, S., Arvidsson, Y. B. C., and Andrews, T. J. (1992) Reduction of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase content by antisense RNA reduces photosynthesis in transgenic tobacco plants, *Plant Physiol.* 98, 294-302
4. Harrison, E. P., Willingham, N. M., Lloyd, J. C., and Raines, C. A. (1998) Reduced sedoheptulose-1,7-bisphosphatase levels transgenic tobacco lead to decreased photosynthetic capacity and altered carbohydrate accumulation, *Planta* 204, 27-36
5. Tamoi, M., Murakami, A., Takeda, T., and Shigeoka, S. (1998) Acquisition of a new type of fructose-1,6-bisphosphatase with resistance to hydrogen peroxide in cyanobacteria: molecular characterization of the enzyme from *Synechocystis* PCC 6803, *Biochim. Biophys. Acta* 1383, 232-244.
6. Miyagawa, Y., Tamoi, M., and Shigeoka, S. (2001) Overexpression of cyanobacterial fructose-1,6-/sedoheptulose-1,7-bisphosphatase in tobacco enhances photosynthesis and growth, *Nature Biotechnol.* 19, 965-969.
7. Yabuta, Y., Tamoi, M., Yamamoto, K., Tomizawa, K., Yokota, A., and Shigeoka, S. (2008) Molecular designing of photosynthesis-elevated chloroplasts for mass accumulation of a foreign protein, *Plant Cell Physiol.* 49, 375-385
8. Ichikawa, Y., Tamoi, M., Sakuyama, H., Maruta, T., Ashida, H., Yokota, A., and Shigeoka, S. (2010) Generation of transplastomic lettuce with enhanced growth and high yield, *GM Crops*, 1, 322-326.
9. Yokota, A., Kawasaki, S., Iwano, M., Nakamura, C., Miyake, C., and Akashi, K. (2002) Citrulline and DRIP-1 protein (ArgE homologue) in drought tolerance of wild watermelon, *Ann. Bot.* 89, 825-832.
10. Yoshimura, K., Masuda, A., Kuwano, M., Akashi, K., and Yokota, A. (2008) Programmed proteome response for drought avoidance/tolerance in the root of a C₃ xerophyte, wild watermelon under water deficits, *Plant Cell Physiol.* 49, 226-241.

Biomass Production with Plants

Akiho Yokota*

Graduate School of Biological Sciences, Nara Institute of Science and Technology (NAIST)