

## 植物の環境ストレス応答

東京大学大学院先端生命科学専攻 助教授 園池公毅  
(現早稲田大学教授)

おそらく、多くの人にとって、「ストレス」と言えば、人間が仕事などで感じるストレスを最初に思い浮かべるのではないだろうか。そのせいか、「植物のストレス」と言うと、「植物でもストレスを感じるのでしょうか?」という質問を受けることが多い。植物がストレスを「感じる」かどうかは別として、通常の生育環境とは異なる環境に置かれた植物では、その環境に応答して、さまざまな生理的変化が起こる。環境変化が激烈であれば、生育自体が阻害され、場合によっては枯死するだろうが、ゆるやかな環境変動に対しては、遺伝子発現や酵素反応などを制御することによって、その環境変動を乗り切ろうとする。植物にとって環境ストレスになり得る要因は、高温、低温、強光、暗黒、乾燥、降雨、塩などさまざまであり、植物がまったくストレスを受けていない理想的条件で生育できる可能性はほとんどないと言ってよい。つまり植物の生育は、どのようにストレスを乗り切るかに依存していることになり、農業的な生産性の向上や、砂漠緑化による環境改善などのためには、植物のストレス応答の理解が必須である。本稿では、植物の環境ストレス応答とそのメカニズムについて概説したい。



### 1. 植物の環境ストレス応答とは

動物は環境の変動に對して体内の恒常性を保とうとするが、植物は直接影響を受ける場合が多い

植物は外界の変化に体内が影響を受けても生存できるように対処する

植物の環境ストレス応答はどのような特徴を持っているのであるか。動物と植物の環境との関わりを考えた場合、いちばん大きな違いとなるのは動物の体の恒常性である。とくに恒温動物の場合に顕著であるが、動物では外界の環境が変動しても体内の状態を常に一定に保ち、そうすることによって生存のための各種の化学反応が円滑に進行するようになっている。これに対して植物では、環境の変化は体内の状態に直接影響を及ぼす場合が多く、たとえば厳寒期の樹木などにおいては、細胞自体の温度もマイナス数10°Cになる。

このような動物と植物の違いは、そのストレスに対する対処法の違いにもつながる。動物では、外界の環境が変動したときに、いかに体の恒常性を保つかが重要であるが、植物では、体内の環境が変動することを前提に、そのような状況のなかで、いかに生存し続けるかが重要である。

このことは、植物が移動能力を持たないことによってさらに顕著となっている。植物では、強い太陽光が照りつけるからといって日

## 植物の環境ストレス応答

植物は代謝反応の変化などで、環境ストレスに応答する

陰に入ることもできず、また、雨を避けることもできない。移動能力を持っていれば避け得るストレスも、植物は甘受しなければならないのである。

植物はそのような条件のなかで、ストレスによる阻害を最小限に抑え、生存に必要な化学反応を何とか進行させ続けるために、自らの代謝反応などをその状況に合ったものに作り替える。動物が体の状態を変化させないことによって生命を維持しているとすれば、植物は環境に応じて体の状態を積極的に変化させることによって生命を維持しており、そのような変化こそが、植物のストレス応答の本質であると言えよう。

### 2. 植物にとってのストレス環境とは

それでは、植物にとってはどのような環境がストレスとなるのであろうか。一般的によく知られているのは、強光ストレス、低温ストレス、高温ストレス、乾燥ストレスなどである。このほか、降雨や連續暗黒もストレスになり得る。

光は、光合成により生育に必要なエネルギーを得ている植物にとって必要不可欠なものである。しかし、同時に光エネルギーは、潜在的に活性酸素の生成などを通じて光合成を阻害し得る。実際に、過剰な光の存在は強光ストレスとして光合成反応を阻害する。植物は、その生育を光合成に負っており、強光で光合成が阻害されれば当然生育も阻害されることになる。

ここで注目したいのは、そのほかのストレスにおける光の存在の影響である。高温ストレスの場合であれ、低温ストレスの場合であれ、単独の温度ストレスとしては致命的でないような温度であっても、同時に光が当たっていると、顕著な生育阻害が引き起こされる（後述）。これはそのほかのストレスの場合でも同様であり、暗所では生育に支障のない乾燥ストレスでも、光が当たっていると障害を引き起こす。

このような相乗効果は、一般に光のストレスが光合成反応を阻害することによって起こっている。通常、植物は光のある場所で生育しているわけであるから、そのほかのストレスが単独で存在することはほとんどあり得ない。実際の環境下においては、種々のストレスは光との複合ストレスである場合が多く、その場合は、光による光合成の阻害からの回避がストレス応答の重要なポイントになる。

光は光合成に必要不可欠のものであるが、過剰な光はむしろ光合成を阻害する

光はそのほかのストレスとの相乗効果を持つ

光合成の阻害からの回避が、光と複合したストレスに対する応答の重要なポイントである

### 3. 環境ストレス応答のメカニズム

植物の環境ストレス応答のメカニズムは、そのストレスの種類によって大きく異なる。以下にそれぞれの場合に分けて簡単に紹介する。

#### ①強光ストレス

植物は通常の光の強さのとき光合成を行ない、強光のときはそれに対する防御機構を発動する

日の出から日没までの間に、太陽の光の強さは大きく変動する。もし、最も光が強いときにもストレスとならないような光合成の仕組みをつくったとすると、光がそれより弱いときに光合成の効率が下がってしまう。そこで植物は、中程度の光の強さに適応した光合成系を持ち、かつ、強い光があったときにはそれに対する防御機構を発動する、という生存戦略を採用していることが多い。

強光に対する防御機構としては、過剰な光エネルギーを熱エネルギーに変換して発散させる“非光化学消光”と呼ばれるシステムや、過剰なエネルギーによって生成した活性酸素を消去する“活性酸素消去系”などが知られている。これらの防御系が働かないと、光合成の2つある光エネルギー変換系のうち、光化学系Ⅱ<sup>\*1</sup>と呼ばれる部分で活性酸素の一重項酸素が生成し、これによって光化学系Ⅱが阻害される。

#### ②温度ストレス

温度ストレスのうち高温ストレスにおいては、タンパク質の変性や複合体の解離などによる機能喪失が生育阻害の直接的な原因となると考えられる。

高温ストレスに対する応答は、タンパク質の一次構造（アミノ酸同士の結合の仕方）の変化による熱耐性の獲得などの進化的な適応と、タンパク質の変性を防ぐ（もしくは変性から回復するのを助ける）作用のある“熱ショックタンパク質”的の発現<sup>\*2</sup>などの短い時間スケールでの応答が、植物のおもな対処手段となる。

低温ストレスは、freezingと呼ばれる凍結ストレスと、chillingと呼ばれる0～10°Cぐらいの温度の低温ストレスに分けられる。

freezingにおいては、細胞内で氷の結晶が成長することによる細胞の物理的な破壊と、細胞外で水が凍ることによって細胞内の水が失われ、浸透圧が上昇することによる障害が、おもな生育阻害の原因となる。このため、耐凍性を持つ植物では、細胞内液をいわば不凍液化して細胞内の凍結を防ぎ、さらに細胞内に浸透圧調節物質を

高温ストレスに対しては、熱ショックタンパク質産生などで対処する

\*2 热ショックタンパク質は、熱などによって產生する

freezing（凍結ストレス）に対し耐凍性を持つ植物では、細胞内液を不凍液化して細胞内の凍結を防ぐことで対処する

## 植物の環境ストレス応答

chilling（低温）でしかも光が当たる環境の場合、相乗効果によりさらに成育が阻害される

乾燥による水分喪失を防ぐために葉の気孔を閉じる対処法では、二次的に低二酸化炭素ストレスを引き起こす

\*3 電子伝達系では、水から取り出された電子が光化学系Ⅱ、光化学系Ⅰを経てNADPHへと渡される

貯めることによって浸透圧の上昇による障害を回避するシステムが存在する。このようなシステムは、凍らない程度の低温によって誘導されるため、徐々に温度が低下したときには、freezingに対処できるが、暖かいところから突然温度が低下したときには対処できず大きな生育阻害を受ける。

一方、chillingは単独でもストレスになり得るが、通常は光との複合ストレスを示す典型的な例である<sup>①</sup>。低温ストレス単独の場合は、たとえ低温に弱い植物であっても、0℃付近に24~48時間さらされて初めて阻害が引き起こされるのであるが、光が当たっていると、それが太陽の直射日光の20分の1程度の弱い光であっても、4℃付近に数時間置かれただけで光合成活性が完全に失われる。この低温・光ストレスによる阻害部位は、光合成の光エネルギー変換の場のひとつである光化学系Ⅰであることがわかっている<sup>②</sup>。

chillingストレスにおいては、低温における生体膜の物性の変化が重要な役割を果たしていると考えられ、生体膜を構成する不飽和脂肪酸の変化とストレス耐性の間の相関が報告されている。

### ③乾燥ストレスと降雨ストレス

乾燥ストレスは、細胞から水分が失われる点では前述のfreezingストレスと同様であり、乾燥ストレスによって誘導される遺伝子群などは、freezingストレスの場合と共通のものが多い。

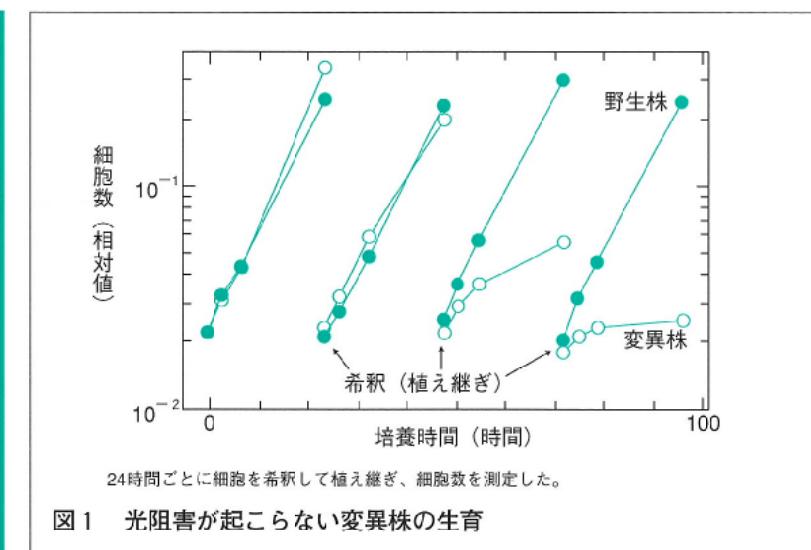
また、乾燥ストレスの下では、植物は水分の損失を防ぐため葉の気孔を閉じて蒸散を抑えている。しかし、光合成の基質である二酸化炭素は気孔を通じて取り込まれるため、乾燥ストレスの下では、葉の中の二酸化炭素濃度が低下する。したがって、乾燥ストレスは二次的に低二酸化炭素ストレスを引き起こす。

興味深いことに、乾燥ストレスの対極とも思われる降雨も、低二酸化炭素ストレスを引き起こす。これは、葉の表面の濡れが気孔の閉鎖をもたらすためである。降雨ストレス<sup>③</sup>や低二酸化炭素ストレス<sup>④</sup>では、電子伝達系<sup>\*3</sup>のうち2つの光化学系の間をつなぐ部分が阻害部位であると報告されている。

## 4. 「阻害」と「調節」

### ①強光ストレス環境下における光合成活性低下の意義

上述のように環境ストレス下においては、光合成活性が低下するなどのさまざまな阻害が見られる。しかし、その阻害が必ずしも、



植物にとって有害な反応であるとは限らない。以下にそのような例を見てみよう。

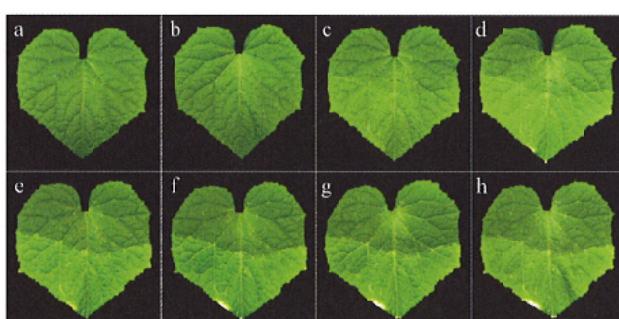
シアノバクテリアは原核单細胞生物でありながら高等植物のような光合成を行なうため、植物の光合成反応のモデル生物としてよく研究されている。このシアノバクテリアで、強光ストレスによる光化学系IIの光阻害が起こらないような変異株の生育を調べると、確かに24時間以内の短期的な生育では、変異株が野生株を上回る。ところが、2日、3日と強光条件が続くと変異株の生育速度は低下し、やがて死滅してしまう（図1）。

これは、野生株では、光化学系IIの活性を低下させることによって強光下での活性酸素の生成を抑え、強光下での持続的な生育を可

能にしているためと考えられる<sup>5)</sup>。つまり、この場合は、光合成の阻害が強光ストレス環境下を生き延びるために必要不可欠であったことを意味する。

## ②低温ストレスにより葉が退色する意味

別の例を見てみよう。キュウリの葉は、chillingストレスを受けた直後では見た目に変化はないが、常温に戻ったのち、3日ぐらいの間に葉の退色が見られる（図2）。このような低温ス



a : 未処理の葉  
b : 低温処理直後  
c, d, e, f, g, h : 低温処理後室温に戻し、それぞれ1日目、2日目、3日目、4日目、5日目、6日目。葉の約下半分が低温処理を受けている（約上半分は比較のため未処理のまま）

図2 キュウリの葉の低温ストレス後の外観の変化

## 植物の環境ストレス応答

低温ストレスにより葉の退色が進行するのは、光化学系Ⅰ失活による活性酸素の増加を防ぐための、光化学系Ⅰ分解の結果であった

ストレス後の障害の進行は古くから知られてきたが、なぜ、ストレスがなくなったにもかかわらず、かえって傷害が進行するのかは不明であった。

最近行なった筆者らの実験では、キュウリの葉を低温環境に置いた直後に、光化学系Ⅰの活性が不可逆的に（修復に向かわない形で）失活していることが明らかとなった。低温ストレスのもたらす障害により光化学系Ⅰは失活し、吸収した光エネルギーを利用できない。行き場を失い過剰となった光エネルギーは、活性酸素生成に利用されてしまう。その活性酸素により、細胞構成成分のさらなる破壊が進む。

これを避けるために植物はストレスを受けたのち、不可逆的に活性を失った光化学系Ⅰを分解し始め、その結果として光化学系Ⅰで光を吸収していたクロロフィル（色素）が失われ、葉が退色しているものと考えられる<sup>6)</sup>。すなわち、葉の退色の進行は、低温ストレスがもたらす活性酸素によるさらなる傷害を避けるための、植物の積極的な方策の結果なのである。

## 5. ストレス応答研究の応用に向けての問題点

環境ストレスによる生育阻害は、必ずしも植物にとって害であるとは限らない場合もあるなど、研究を応用するにはまだ課題が多い

植物のストレス応答のメカニズムの解明は、ストレス耐性植物の作出につながり、農業生産性の向上や環境改善に寄与すると期待される。しかし、メカニズムの解明が着々と進行する一方で、その応用に関してはまだまだ課題が多い。これにはいくつかの原因があると考えられる。

そのなかのひとつの問題として、上述のように、阻害が必ずしも植物にとって害であるとは限らないことがある。前項のシアノバクテリアの例で見られたように、ストレスによる阻害を回避できるような植物をつくり出すと、かえって生育が低下する場合さえあるかもしれないからである。

別の問題として、阻害部位の同定の困難さが挙げられる。たとえば、chillingストレスにおいては、過去に多様な条件によって、まったく異なるさまざまな阻害部位が報告され、ストレス応答の理解に混乱をもたらしていた。これは、chillingストレスが前述のように通常複合ストレスとして表れ、ストレス時の光強度によって阻害部位が異なっていたことがひとつ的原因であった。また、ストレス条件が厳しい場合には複数の部位が阻害されるが、個々の研究によって

表1 弱光処理による光化学系Iの阻害

材料	キュウリ (低温感受性)		ホウレンソウ (低温耐性)	
	低温	室温	低温	室温
葉	阻害	正常	正常	正常
チラコイド膜	阻害	阻害	阻害	阻害

チラコイド膜を単離して弱光を照射すると、低温、室温、低温感受性植物、低温耐性植物の差異に関係なく、光化学系Iが阻害される。

注目する部位が異なると、報告によって阻害部位が異なることになってしまふことも原因のひとつとして挙げられよう。

chillingストレスの阻害部位は、現実の環境でのストレス条件を考え、そのなかで最も阻害を受けやすい部位を検討することによって初めて明らかとなった。1日のなかでいちばん冷え込むのは明け方であり、その際の光条件としては弱光が想定される。そして、低温・弱光条件で阻害を受ける部位のなかで最も感受性の高い部位を探索することによって、阻害部位が明らかとなったのである。ごく当たり前のことであるが、現実の環境での条件を無視したストレス条件における実験では、応用面の成果は期待できない。

もうひとつの問題としては、阻害部位の解明だけではストレス耐性の付与につながらないということがある。前述のとおり、キュウリは典型的な低温感受性を示す低温感受性植物であり、弱光下のchillingによって光化学系Iが阻害される。しかし、光合成の場である葉緑体のチラコイド膜<sup>\*4</sup>を単離して弱光を照射すると、温度に関係なく、またキュウリ以外の植物、たとえば低温ストレスへの耐性を持つホウレンソウの場合でも、光化学系Iが阻害される（表1）。

このことから、本来、光によって阻害を受けやすい光化学系Iが、葉の中では何らかの機構によって保護されており、その保護機構こそが低温感受性に関与していると結論できる。つまり、この場合、阻害部位は光化学系Iであるが、低温感受性植物を低温感受性たらしめているのは、光化学系Iではなく、それを保護する未知のメカニズムであることになる。

\*

\*

植物のストレス応答の研究は、ようやくその分子メカニズムに手が届き始めた段階である。前項に述べたような問題点を考えると、

現実の環境でのストレス条件を考慮に入れて研究することが重要である

阻害部位の解明だけではストレス耐性のメカニズム解明とはいえない

\*4 チラコイド膜：チラコイドは葉緑体の内部に存在する扁平状の袋。その膜において光化学反応が行なわれる

## 植物の環境ストレス応答

ストレス応答研究の成果を応用に生かすためには、単に、ストレスによる阻害部位を決定するという局所的な目的にとらわれず、植物の環境ストレス応答全体を大きなシステムとして理解することが必要不可欠であると思われる。

【参考文献】(筆者が直接関わった仕事についてのみ原著論文もしくは総説を挙げておく)

- 1) Sonoike, K.: Various Aspects of Inhibition of Photosynthesis under Light/Chilling Stress: "Photoinhibition at Chilling Temperatures" versus "Chilling Damage in the Light". *J. Plant Res.* 111, 121-129, 1998
- 2) Sonoike, K.: Photoinhibition of Photosystem I: Its Physiological Significance in the Chilling Sensitivity of Plants. *Plant Cell Physiol.* 37, 239-247, 1996
- 3) Ishibashi, M., Sonoike, K. and Watanabe, A.: Photoinhibition of Photosynthesis during Rain Treatment: Identification of the Intersystem Electron-Transfer Chain as the Site of Inhibition. *Plant Cell Physiol.* 38, 168-172, 1997
- 4) Ishibashi, M., Sonoike, K. and Watanabe, A.: The Inhibition of Photosynthesis after Exposure of Bean Leaves to Various Low Levels of CO<sub>2</sub>. *Plant Cell Physiol.* 38, 619-624, 1997
- 5) Sonoike, K., Hihara, Y. and Ikeuchi, M.: Physiological Significance of the Regulation of Photosystem Stoichiometry upon High Light Acclimation of *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Plant Cell Physiol.* 42, 379-384, 2001
- 6) Kudoh, H. and Sonoike, K.: Development of chlorophyll bleaching in cucumber leaves after light-chilling stress — Irreversible nature of PSI photoinhibition — . in Proceedings of XIIth International Congress on Photosynthesis, CSIRO Publishing, in press, 2001

### 園池公毅先生略歴/SONOIKE KINTAKE

1961年東京都生まれ。88年東京大学大学院理学系研究科修了（理学博士）。89年理化学研究所勤務。90年東京大学理学部生物学科植物学教室助手、99年より同大学大学院新領域創成科学研究科・先端生命科学専攻助教授。研究分野は植物生理学。現在の研究課題は植物の低温感受性、植物のストレス応答、光化学系反応中心の構造と機能。現在(社)日本植物学会副専務理事、日本植物生理学会評議員、日本光合成研究会幹事のほか、宮内庁式部職嘱託（宮中歌会始披露など）、衣紋道研究会幹事（衣冠・束帯など伝統装束の着装法の伝承）なども務める。