

多様な日長条件下においてロバストな代謝を可能にする 植物概日時計の位相応答

大原隆之¹, 関元秀², Webb A.A.R.³, 佐竹暁子²

¹北海道大学環境科学院, ²九州大学理学研究院, ³Department of Plant Sciences, University of Cambridge

1. はじめに

地球上で生活している生物は、24時間周期の光環境の変化や、1年を通して起きる日長変化の影響を日々受けている。そのような様々に変わりゆく環境の中で、生物はエネルギーを獲得し、日々の活動に繋げている。動物とは違い動くことの出来ない植物は、環境変動に否応無しに曝されることになる。そのため植物には、環境変化を直接的に受けながらも、成長を維持していくためのメカニズムが必要となる。

まず、1日単位で起きる昼夜の変化に対して、植物がどのように対応しているのかを考える。独立栄養生物である植物が、光合成の出来ない夜間に新たなエネルギー獲得を行うことは不可能である。そのため植物は、光のある昼間に光合成によってデンプンを蓄積し、それを分解することで、呼吸や成長に必要なショ糖を、昼夜を問わず利用している。したがって、1日を通して活動を続けるためには、特にデンプン代謝のコントロールが重要となる。

そのデンプン代謝には、特徴的なパターンが存在する(図1)。まず、シロイヌナズナやその他の植物では、デンプン量は昼夜にわたりほぼ一定の傾きで、つまり線形に増減する。また、夜の長い短日条件では、昼間のデンプン蓄積速度が速くなり、逆に夜間の減少速度は遅くなる、というような調節が行われ、結果としてどのような日長条件でも1日の終わりにデンプンが残るようになっている¹⁾。さらに、代謝速度の調節を植物は即座に行うことが出来る。日長12時間の条件で育てていた植物に、4時間早い夕暮れ(つまり日長8時間の条件)を経験させると、暗期におけるデンプン減少の傾きは長い夜に適した小さなものとなり、デンプンの枯渇が回避された²⁾。

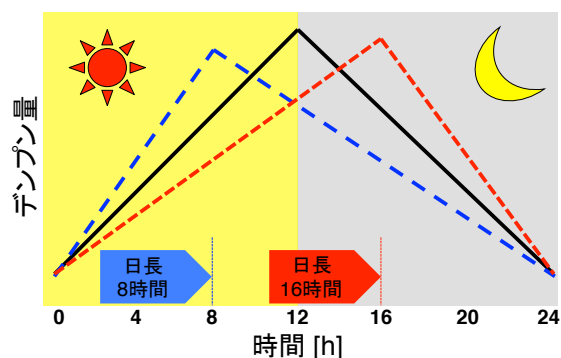


図1 デンプン量の日変化。日長12時間(黒色)、日長8時間(青色)、日長16時間(赤色)の条件での増減パターンを示す。各日長条件において、デンプン量は一定の傾きで(つまり線形に)増減する。

本研究では、これらの特徴的な代謝パターンの背後にあるメカニズムを説明するために、生物固有のペースメーカーである概日時計の制御を受ける炭水化物代謝を数理モデル化する。さらに、近年の研究で明らかとなった、ショ糖刺激による概日時計の制御をモデルに組み込むことで、植物の適応的な炭素代謝には、外的な光刺激だけでなく、内的なショ糖刺激も用いた概日時計の同調が必要であることを示す。

2. 方法

本研究で用いる数理モデルを以下に示す(図2)。

$$\frac{dS(t)}{dt} = aL(t)(1 - \gamma) + \beta(\phi)C(t)^{\epsilon} - HS(t) \quad (1)$$

$$\frac{dC(t)}{dt} = aL(t)\gamma - \beta(\phi)C(t)^{\epsilon} \quad (2)$$

$$\frac{d\phi(t)}{dt} = \omega + \epsilon_S Z_S(\phi) f_S(\tilde{S}) + \epsilon_L Z_L(\phi) f_L(t) \quad (3)$$

ここで、式(1),(2)は炭水化物代謝を表す。 a は光合成速度、 $L(t)$ は光利用関数を表し、明条件で1、暗条件で0をとる。光合成産物の総量 $aL(t)$ のうち γ の割合がデンプンに、残りの $1-\gamma$ の割合がショ糖に分配されるとする。 H は呼吸やシンクへの輸送など、ショ糖の利用速度を表す。デンプンは β の速度で分解され、ショ糖に変換されるとする。式(3)は概日リズムの位相を表す。 ω は固有振動数、 Z_S, Z_L はそれぞれショ糖と光に対する位相感受関数を表す。また、 f_S, f_L はそれぞれショ糖入力と光入力を表す。 ϵ_S, ϵ_L は任意定数である。

光刺激による概日リズムの同調については、日没や夜明けなどの急激な光環境の変化によって生じるノンパラメトリック同調と、明期や暗期の照度依存的に決まるパラメトリック同調という2つの概念が存在する³⁾。本研究では、前者の概念に基づいて、式(3)の第3項を以下の式で置き換える。

$$\epsilon_L Z_L(\phi) f_L(t) = (t - \phi(t))\delta(t - t_{dawn}) + (t - \phi(t))\delta(t - t_{dusk}) \quad (4)$$

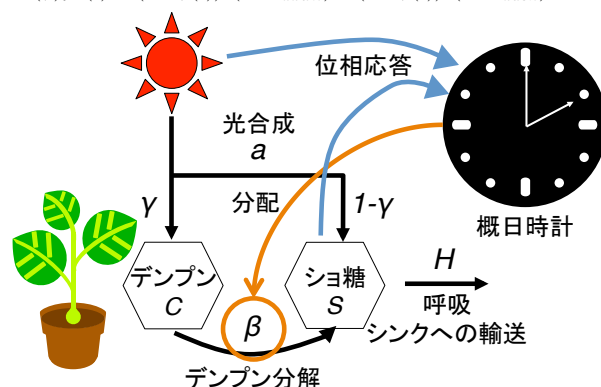


図2 数理モデルが記述する、概日時計と糖代謝の相互作用の模式図。

ここで、 $\delta(t)$ はDiracのデルタ関数である。つまり、夜明けと夕暮れにおいて、光刺激によって位相が実時間(t)と同じ位相にリセットされるとしている。シヨ糖刺激を表す式(3)の第2項については後述する。

3. 結果

まず、シヨ糖刺激による位相の調節が無い状況(i.e. $\epsilon_S=0$)を考える。我々のこれまでの研究から、デンプン代謝が線形に起こること(i.e. $dC/dt=定数$)と、シヨ糖量が一定に保たれること(i.e. $dS/dt=0$,以後、シヨ糖ホメオスタシスと呼ぶ)は同値であることがわかった。さらに、シヨ糖ホメオスタシスを達成するために最適なデンプンの分解速度 β を計算すると、夜明けに最大値、夕暮れに最小値を持つような双曲線型の関数となることがわかった⁴⁾。概日時計によって測られる日長に応じて、最小値の位置が移動することになる。

次に、日長12時間の条件で育てていた植物を、突然日長8時間または16時間の条件に移すシミュレーションを行った(図4,破線)。8時間に短縮した場合は、より小さな傾きで夜間のデンプン減少が起こり、結果として枯渇が回避された。この結果は、過去の生理実験の観測と一致する²⁾。つまり、植物が双曲線型のデンプン分解速度を持っていれば、移された先の日長を完全に知っていなくても、各日長に適したデンプン減少の傾きが即座に得られる、ということになる。

一方で、昼間のデンプン蓄積速度は時間が経っても変化しなかった。上述のように、植物は短日または長日条件の下では、蓄積速度を早く、または遅くする。さらに、シヨ糖代謝に注目すると、日長を変化させた場合は、シヨ糖量の変動は大きいままとなる。以上の2点が、モデルと実験との間の矛盾として存在する。

炭素代謝の柔軟な日長応答を実現するために、シヨ糖刺激による位相の調節を導入する(i.e. $\epsilon_S \neq 0$)。まず、位相感受関数 Z_S に注目して、シヨ糖ホメオスタシスを達成するために最適な Z_S の関数形を求める。そのために、過去の生理実験⁵⁾で行われたものと同様の、植物にシヨ糖パルスを与えるシミュレーションを行った。まず、ある時間に植物にシヨ糖を与える。これによりシヨ糖量は一時的に増加するが、植物はホメオスタシスを維持したいのでシヨ糖量を減少させる。この時に、位相 ϕ をどのように変化させると、シヨ糖変動を最小限に抑えられるかを調べる。そのために、以下

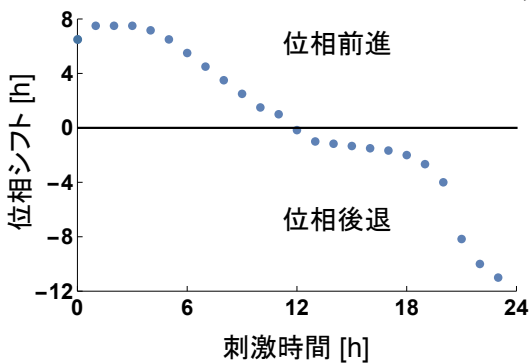


図3 コスト関数 $p(Z)$ を最小とするような位相応答。

のようなコスト関数を考える。

$$p(Z) = \int_{t_0}^{t_1} (S(t, Z) - \hat{S})^2 dt \quad (5)$$

$p(Z)$ は、シヨ糖量のある値 \hat{S} からのばらつきを表す。また、 $p(Z)$ の値は \hat{S} の値に依存しないことが数学的に証明出来る⁴⁾。この関数を最小とするような位相変化を、概日リズム1周期にわたって計算した。その結果、朝には位相を前進、夜には後退させるという位相の調節が、ホメオスタシスの維持に最適であることがわかった(図3)。これは、対応する生理実験の結果と定性的に一致する⁵⁾。この結果は、概日時計のシヨ糖応答が、シヨ糖ホメオスタシスの維持と大きく関わっていることを示唆している。

得られた関数 Z_S を用いて、再び日長条件を変化させるシミュレーションを行った。シヨ糖入力を表す関数 f_S については、入力が徐々に飽和していくと仮定し Hill 関数を用いた。また、植物はシヨ糖量の変化率をシグナルとして感知していると仮定し、 $\dot{S} = dS/dt$ とした。シヨ糖応答がある場合には、シヨ糖変動が全体として小さくなった(図4a,b)。また、短日条件ではデンプン蓄積速度が徐々に大きくなり、長日条件では小さくなった。これらはいずれも、生理実験での観測と一致する¹⁾。

4. 結論

本研究では、数理モデルを用いて、シロイヌナズナの特徴的なデンプン代謝の背後にあるメカニズムを調べた。シミュレーションの結果から、概日時計のシヨ糖シグナルへの応答が、シヨ糖ホメオスタシスの達成に必要なだけでなく、デンプン代謝の環境応答特性の向上にも繋がるということがわかった。

参考文献

- 1) Zeeman et al. *Funct. Plant Biol.* **34** 465-473 (2007)
- 2) Graf et al. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **107** 9458-9463 (2010)
- 3) Johnson et al. *Chronobiol. Int.* **20** 741-774 (2003)
- 4) Seki et al. unpublished
- 5) Haydon et al. *Nature* **502** 689-692 (2013)

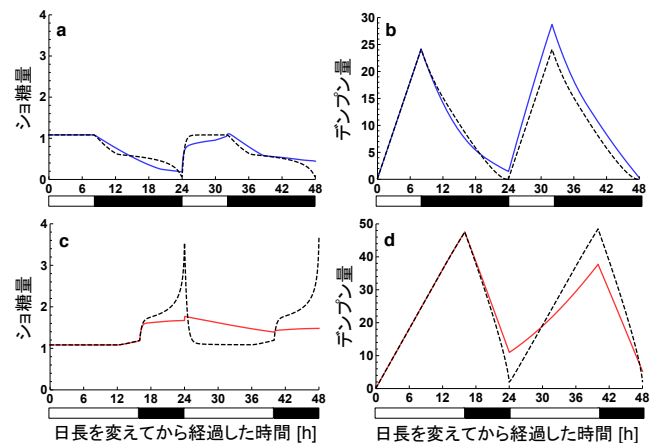


図4 概日時計の位相応答は、糖代謝の適応的な日長応答を可能にする。(a),(b)日長を8時間に短縮した場合。(c),(d)日長を16時間に延長した場合。青線(a,b)と赤線(c,d)は、概日時計のシヨ糖応答がある場合の代謝パターンを示す。破線はシヨ糖応答が無い場合の代謝パターンを示す。横軸は、日長を12時間から変化させた後経過した時間を表す。