

平成 30 年 5 月 15 日現在

機関番号：12601

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2016～2017

課題番号：16K20962

研究課題名(和文) 高等植物における光化学系Iサイクリック電子伝達の新たな生理学的役割

研究課題名(英文) A novel physiological role of cyclic electron transport around photosystem I

研究代表者

矢守 航 (Yamori, Wataru)

東京大学・大学院理学系研究科(理学部)・准教授

研究者番号：90638363

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,200,000円

研究成果の概要(和文)：光は植物の光合成に必須であるが、過剰な光の受容は活性酸素の生成を招き、植物の光合成装置に障害を与える。この光阻害を回避するための適応戦略として、サイクリック電子伝達経路の機能が重要であると考えられている。高等植物では、PGR5-PGRL1タンパク質とNDH複合体の二つがサイクリック電子伝達に関与することが知られているが、それらの生理機能は不明な点が多かった。本研究結果によって、2つのサイクリック電子伝達経路が共に働くことで、「変動する光環境ストレス」による光合成阻害を回避して身を守るという植物の調節メカニズムが明らかとなった。

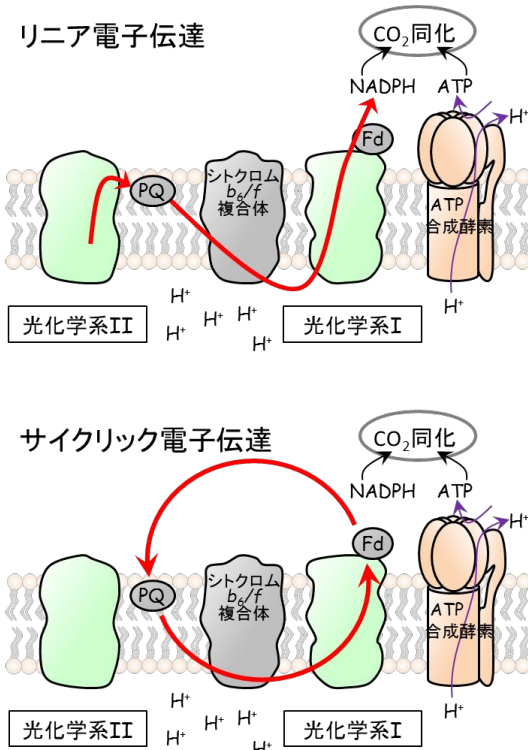
研究成果の概要(英文)：Since plants experience a highly variable light environment over the course of the day, plants need a highly responsive regulatory system to keep photosynthetic light reactions in balance with the needs and restrictions of the downstream metabolism. To reveal the molecular mechanisms of their photosynthetic response to fluctuating light, we examined the role of two cyclic electron flows around photosystem I (CEF-PSI); one depending on PGR5 (PROTON GRADIENT REGULATION 5) and PGRL1 (PGR5-LIKE PHOTOSYNTHETIC PHENOTYPE 1) proteins and one on chloroplast NADH dehydrogenase-like (NDH) complex. The present study revealed that both PGR5/PGRL1-dependent and NDH-dependent CEF-PSI have physiological roles in sustaining photosynthesis and growth of rice under fluctuating light.

研究分野：植物生理生態、植物分子生理、作物生産

キーワード：光合成 電子伝達 炭素同化 環境応答 変動光 NDH complex PGR5

1. 研究開始当初の背景

植物は太陽の光エネルギーを吸収して、電子伝達反応によって、そのエネルギーを一旦 NADPH と ATP に変換し、それらを利用して CO<sub>2</sub> を固定し糖やデンプンを生産する。このように、光は植物の光合成に必須であるが、過剰な光の受容は活性酸素の生成を招き、植物の光合成装置に障害を与える。この光障害を回避するための適応戦略として、サイクリック電子伝達経路の機能が重要であると考えられている(図1)。一般には、サイクリック電子伝達経路が駆動することによって、チラコイド膜内外のプロトン濃度勾配(ΔpH)が形成され、ATP の供給や過剰エネルギーの熱放散過程(NPQ)を活性化すると考えられている(Yamori & Shikanai 2016, Annu Rev Plant Biol)。しかし、サイクリック電子伝達経路自体は半世紀前に発見されたにもかかわらず、現在もなお、その光合成の調節機構としての役割はよく分かっていない。



(図1) 二つの光合成電子伝達経路：  
リニア電子伝達とサイクリック電子伝達

高等植物では、PGR5-PGRL1 タンパク質と NDH 複合体の二つがサイクリック電子伝達に関与することが知られている(以降、PGR5 依存経路と NDH 依存経路)。PGR5 依存経路の分子実体は不明な点が多いが、PGR5 欠損シロイヌナズナを用いた研究によって、PGR5 依存経路は強光下において重要な役割を果たすと報告されている(Suorsa et al. 2012 Plant Cell)。一方、NDH 依存経路については、PGR5 経路に比べて分子情報が蓄積している。植物における葉緑体 NDH 複

合体は、光化学系 I と超複合体を形成することが明らかになってきた(Peng et al. 2012, Plant Cell)。これまでの先行研究では、NDH 欠損イネやタバコが、乾燥・高温・低温ストレスなどに感受性を示すことから、NDH 依存経路はストレス環境下における葉緑体での過剰エネルギーの散逸に重要であると考えられてきた(Shikanai 2014, Curr Opin Biotech)。しかし、これらの先行研究では、過剰な環境ストレスを与えた場合にも、NDH 欠損による光合成能力の減少は僅かであった。それゆえ、NDH 依存経路の生理的条件下の機能について疑問視されてきた。そのような中、申請者は、主要作物であるイネを実験材料に、NDH 依存経路は“強光環境”よりも、むしろ“弱光環境”における光合成電子伝達反応の最適化に重要であることを、世界に先駆けて報告した(Yamori et al. 2015, Sci. Rep.)。

PGR5 依存経路と NDH 依存経路それぞれが強光環境や弱光環境において重要であるとする、弱光と強光を繰り返すような変動する光環境下において、それらのサイクリック経路は光合成の光利用効率の調整に重要な役割を果たしていることが予想される。野外では、天候の影響や隣り合う植物同士が影になることで弱光と強光を繰り返すため、植物の受ける光強度は一日を通して常に変動している。このような野外環境では、サイクリック経路は光合成制御の中核とも言える役割を果たす可能性が出てきた。

2. 研究の目的

イネを実験材料として、二つのサイクリック電子伝達経路の機能解明を目的に、『短期的』と『長期的』な変動光環境における光合成応答を解析する。これらの研究成果によって、高度に制御された光合成機能を解明し、光合成能力強化の方策を確立するための第一歩になると期待される。得られた知見を基盤として、変動光環境下における電子伝達から CO<sub>2</sub> 固定反応までの光合成全体の統合的理解から、自然環境下における植物の光合成機能の強化、および、光合成機能の環境適応能力の強化の方策を確立することを目標とする。

3. 研究の方法

サイクリック電子伝達経路の新たな生理学的役割を解明するため、PGR5 依存経路と NDH 依存経路それぞれを欠損した変異体イネを用いて実験を行う。PGR5 依存経路と NDH 依存経路それぞれを欠損した変異体イネを定常光環境(800 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)と変動光環境(150 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>と 800 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>を 10 分毎に交互に照射)で栽培する。植物栽培 63 日目を目途に、完全展開葉を用いた光合成解析を行い、その後、植物個体の乾燥重量を測定する。光合成解析では、ガス交換

解析による炭酸固定速度・気孔コンダクタンス（気孔開度の指標）・クロロフィル蛍光解析と P-700 吸光解析による電子伝達速度（リニア電子伝達とサイクリック電子伝達）の 3 つの部分反応を同時測定する。さらに、クロロフィル蛍光解析によって過剰エネルギーの熱放散過程（NPQ）も同時評価する。

これらの研究によって、葉緑体内の代謝調節機構としてのサイクリック電子伝達の役割を明らかにし、サイクリック電子伝達経路の改善に基づく光合成効率向上のための技術基盤を作る。

#### 4. 研究成果

主要作物であるイネを材料に、PGR5 依存経路や NDH 依存経路を欠損させた変異体を用いて、光合成の 2 つの電子伝達経路（リニア電子伝達経路とサイクリック電子伝達経路）と CO<sub>2</sub> の取り込み速度を同時解析した。一定の光環境で栽培し、その栽培条件で 2 つの電子伝達速度と CO<sub>2</sub> 固定速度を測定したところ、野生株と変異株の間で差は見られなかった。しかし、変動する光条件で光合成を解析したところ、PGR5 依存経路や NDH 依存経路が欠損することによって、サイクリック電子伝達経路が関わる光化学系 I の電子伝達速度が大きく減少し、その結果として、リニア電子伝達経路が関与する光化学系 II の電子伝達速度と CO<sub>2</sub> 同化速度は共に減少することが分かった（図 2）。さらに、長期間、変動する光環境下で植物を栽培したところ、PGR5 依存経路の欠損によって植物成長が 49.7% 減少し、また、NDH 依存経路の欠損によって植物成長が 31.7% 減少することが明らかとなった（図 3）。本研究成果によって、2 つのサイクリック経路が共に働くことで、「変動する光環境ストレス」による光合成阻害を回避して身を守るといふ植物の調節メカニズムが明らかとなった（図 4）。

図 2A

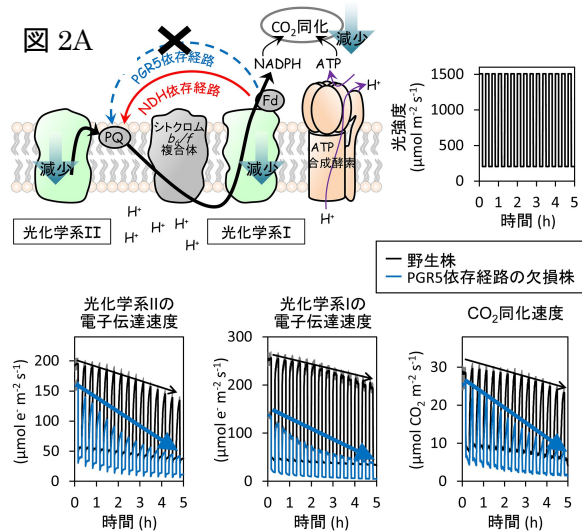
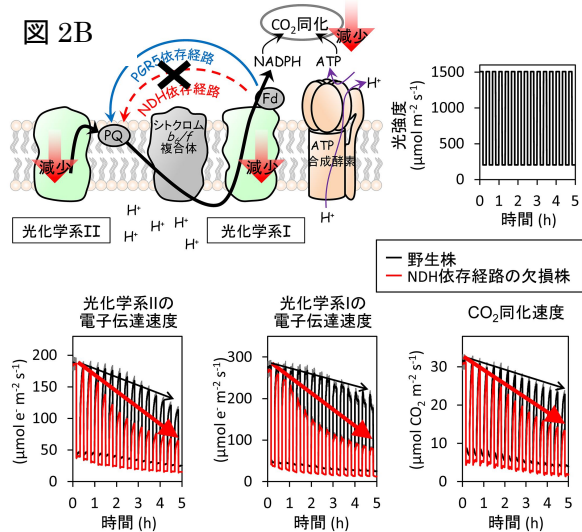


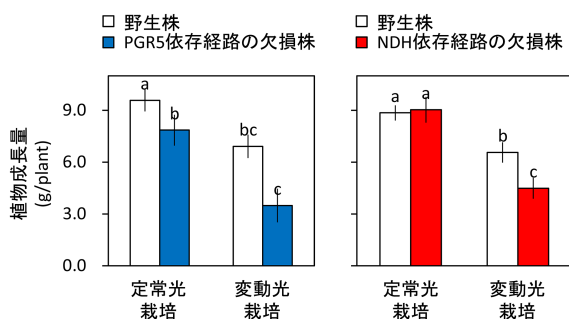
図 2B



（図 2）変動光環境下における光合成応答に及ぼすサイクリック電子伝達経路の影響

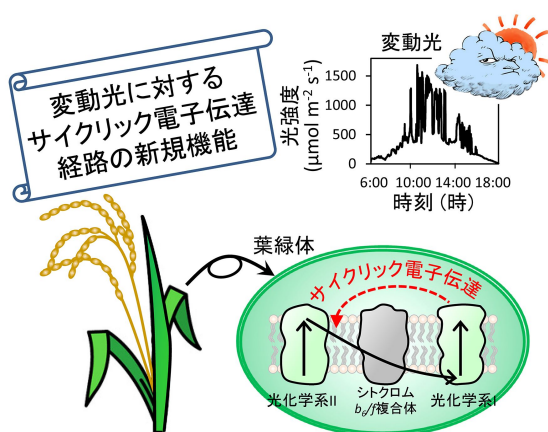
野生株と PGR5 依存経路の欠損株（図 2A）、NDH 依存経路の欠損体（図 2B）を用いて、変動光環境下において、光化学系 I と光化学系 II の電子伝達速度と、CO<sub>2</sub> 固定速度を同時測定した。変動する光環境として、強光（1500 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>）と弱光（200 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>）を 10 分間ずつ交互に合計 5 時間繰り返した。野生株は、変動する光環境下では上述する全ての光合成パラメーターが少し減少する程度であったが、PGR5 依存経路や NDH 依存経路が欠損することによって、サイクリック電子伝達経路が関わる光化学系 I の電子伝達速度が大きく減少し、その結果として、リニア電子伝達経路が関わる光化学系 II の電子伝達速度や CO<sub>2</sub> 同化速度が減少した。





(図3) 変動光環境下における植物成長に及ぼすサイクリック電子伝達経路の影響

野生株とPGR5依存経路の欠損株、NDH依存経路の欠損体において、変動光環境下における植物成長を解析した。発芽後に500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の光強度で30日間栽培し、その後、光強度が一定の環境(定常光)と変動する光環境(変動光)それぞれの環境で、50日間の植物栽培を続けた。定常光栽培は明期14時間の強光(800  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )として、変動光環境では、明期14時間で強光(800  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )と弱光(150  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )を10分間ずつ交互に繰り返した。PGR5依存経路の欠損によって、定常光栽培でも野生株に比べて成長量がやや減少する傾向にあったが、変動光栽培では著しい減少を招いた。また、NDH依存経路の欠損では、定常光栽培において野生株と比べて成長量に差が見られなかったが、変動光栽培では大きく減少した。



(図4) 2つのサイクリック電子伝達経路は、変動光ストレス環境における光合成の調節機構として重要な役割を果たす。

## 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

(雑誌論文)(計12件;すべて査読有り)

Ushijima T., Hanada K., Gotoh E., Yamori W., ... & Matsushita T.\* (2017). Light Controls Protein Localization through Phytochrome-Mediated Alternative Promoter Selection. *Cell*. 171, 1316-1325.

<https://doi.org/10.1016/j.cell.2017.10.018>

Lu N., Bernardo E.L., Tippayadarapanich C., Takagaki M., Kagawa N., Yamori W.\* (2017) Growth and Accumulation of Secondary Metabolites in *Perilla* as Affected by Photosynthetic Photon Flux Density and Electrical Conductivity of the Nutrient Solution. *Frontiers in Plant Science*. 8, 708.

<https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00708>

Joshi J., Zhang G., Shen S., Supaibulwatana K., Watanabe C.K.A., Yamori W.\* (2017) A combination of downward lighting and supplemental upward lighting improves plant growth in a closed plant factory with artificial lighting. *HortScience*. 52, 831-835.

doi: 10.21273/HORTSCI11822-17

Makabe S., Yamori W., Kong K., Niimi H., Nakamura I.\* (2017) Expression of rice 45S rRNA promotes cell proliferation, leading to enhancement of growth in transgenic tobacco. *Plant Biotechnology*. 34, 29-38.

<https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.17.0216a>

Kono, M.\*, Yamori W., Suzuki, Y., & Terashima, I. (2017). Photoprotection of PSI by Far-Red Light Against the Fluctuating Light-Induced Photoinhibition in *Arabidopsis thaliana* and Field-Grown Plants. *Plant & Cell Physiology*. 58, 35-45.

<https://doi.org/10.1093/pcp/pcw215>

Yamori W.\*, Makino A., Shikanai T. (2016) A physiological role of cyclic electron transport around photosystem I in sustaining photosynthesis under fluctuating light in rice. *Scientific Reports* 6, 20147.

doi:10.1038/srep20147

Tewelde F.T., Lu N., Shiina K., Maruo T., Takagaki M., Kozai T., Yamori W.\* (2016) Nighttime Supplemental LED Inter-lighting Improves Growth and Yield of Single-truss Tomatoes by Enhancing Photosynthesis in Both

Winter and Summer. *Frontiers in Plant Science* 7, 448.

<https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00448>

Watanabe C.K.A.\*, Yamori W., Takahashi S., Terashima I., Noguchi K. (2016) Mitochondrial Alternative Pathway-Associated Photoprotection of Photosystem II is Related to the Photorespiratory Pathway. *Plant and Cell Physiology* 57, 1426–1431.

<https://doi.org/10.1093/pcp/pcw036>

Yamori W.\*, Kondo E., Sugiura D., Terashima I., Suzuki Y., Makino A. (2016) Enhanced leaf photosynthesis as a target to increase grain yield: Insights from transgenic rice lines with variable Rieske FeS protein content in the Cytochrome b6/f complex. *Plant, Cell & Environment* 39, 80–87.

<https://doi.org/10.1111/pce.12594>

Maneejantra N., Tsukagoshi S.\*, Lu N., Supaibulwatana K., Takagaki M., Yamori W. (2016) A Quantitative Analysis of Nutrient Requirements for Hydroponic Spinach (*Spinacia oleracea* L.) Production Under Artificial Light in a Plant Factory. *J Fertil Pestic* 7:170.

doi: 10.4172/2471-2728.1000170

Yamori W.\*, Shikanai T. (2016) Physiological Functions of Cyclic Electron Transport Around Photosystem I in Sustaining Photosynthesis and Plant Growth. *Annual Review of Plant Biology* 67:81–106.

<https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-043015-112002>

Yamori W.\* (2016) Photosynthetic response to fluctuating environments and photoprotective strategies under abiotic stress. *Journal of Plant Research* 129:379–395.

<https://doi.org/10.1007/s10265-016-0816-1>

-1

[学会発表](計 10 件)

木村 遼希, 橋本(杉本) 美海, 射場 厚, 寺島 一郎, 矢守 航 (2018) 気孔応答を促進する PATROL1 の光合成環境応答における役割について. 日本植物生理学会

Wataru Yamori (2017) Regulation of photosynthesis under dynamic light conditions. Commemorative workshop for Prof. Graham Farquhar, 2017 Kyoto Prize laureate.

Haruki Kimura, Ichiro Terashima and Wataru Yamori (2017) Increased stomatal conductance induces rapid changes to photosynthetic rate in response to fluctuating light conditions.

Gordon Research Conference.

矢守 航 (2017) 光環境の変動に対する光合成制御メカニズム. 日本光合成学会  
木村 遼希, 橋本(杉本) 美海, 射場 厚, 寺島 一郎, 矢守 航 (2017) 気孔開度の上昇は光合成誘導反応を短縮する. 植物生理学会

木村 遼希, 橋本(杉本) 美海, 射場 厚, 寺島 一郎, 矢守 航 (2017) 気孔開度は光合成誘導反応を律速する. 日本植物学会

河野 優, ドル 有生, 藤島 航大, 川口 ひかる, 鈴木 祥弘, 矢守 航, 寺島 一郎 (2017) 野外変動光環境下での光化学系 I の応答と光阻害. 日本植物学会

河野 優, 矢守 航, 寺島 一郎 (2017) 可視光変動光が光合成に与える影響と遠赤色光による補光効果. 日本植物学会

寺島 一郎, 矢守 航, 河野 優 (2017) 超耐陰性植物クワズイモの光阻害耐性機構について. 日本植物学会

杉浦 大輔, 河野 優, 矢守 航, 寺島 一郎 (2017) ダイズとインゲンにみる光合成ダウン/アップレギュレーションの生理生態学的意義. 日本作物学会

[図書](計 0 件)

[産業財産権]

○出願状況(計 0 件)

○取得状況(計 0 件)

[その他]

ホームページ等

<http://wataruyamori.web.fc2.com/>

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

矢守 航 (YAMORI Wataru)

東京大学・大学院理学系研究科・准教授

研究者番号: 90638363