

令和 5 年 5 月 31 日現在

機関番号：12601

研究種目：若手研究

研究期間：2021～2022

課題番号：21K15118

研究課題名（和文）光合成における遠赤色光の役割：光化学系Iの駆動を介した新しい光合成調節機構

研究課題名（英文）Role of far-red light in photosynthesis: A new mechanism of photosynthesis regulation via driving photosystem I

研究代表者

河野 優 (Kono, Masaru)

東京大学・大学院理学系研究科（理学部）・特任助教

研究者番号：40838265

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,600,000円

研究成果の概要（和文）：光合成励起光が強光→弱光にシフトすると、光合成速度は急激に低下するが、光合成励起光に加え光合成を駆動しない遠赤色補光があると、ない場合に比べて光合成速度が高くなる。このメカニズムには、光合成チラコイド膜に局在しK<sup>+</sup>/H<sup>+</sup>交換体として提唱されているKEA3が関与していることを明らかにした。遠赤色光があることで、KEA3を介したチラコイド膜ストロマ側へのH<sup>+</sup>排出によりプロトン濃度勾配を小さくし、光化学系保護機構である熱散逸系の駆動解除を速めたことが光合成増大につながった。KEA3は、弱光シフト後の120秒間の光合成増大に寄与した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

「光合成を駆動しない遠赤色光が光合成機能を最適化する。そして、この効果は野外の自然光環境のような光強度が激しく変動する条件下で最も機能する」、という光合成における遠赤色光の意義の解明は、変動光分野だけでなく、光合成研究における先導的な結果を与えるものと考えている。また、野外植物が自然光下で行う真の光環境応答を知る上での手がかりになる重要な研究であるとも位置づけられる。実験室内で行う植物の光に対する応答、特に光合成を扱う分野における“光の扱い方”に、より焦点があてられるようになるはずである。

研究成果の概要（英文）：When the photosynthetic actinic light shifts from high light to low light, the photosynthetic rate drops sharply. We clarified that KEA3, which is localized in the thylakoid membrane in chloroplast and proposed as a K<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> exchanger, is involved in this mechanism. The presence of far-red light (700 - 750 nm) reduced the proton concentration gradient across the thylakoid membrane by releasing H<sup>+</sup> to the stroma side of the thylakoid membrane via KEA3, and accelerated the release of the heat dissipation system, which is the photoprotective mechanism in the photosystem II antenna, leading to increased photosynthesis. KEA3 contributed to enhancement of photosynthesis for 120 seconds upon the transition from high- to low-light.

研究分野：植物生理生態学

キーワード：光合成 変動光 遠赤色光 緑色植物 電子伝達系 プロトン駆動力 循環的電子伝達経路 イオン輸送体

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

葉緑体の光合成電子伝達反応は、**400–700 nm** の光 (光合成駆動光) によって **2** つの光化学系 (**II** と **I**) が駆動されることで起こる。しかし、過剰な光は光化学系を損傷する。植物は、いくつかの過剰光散逸機構と、光化学系 **I** まわりの **2** つの循環的電子伝達経路 (**PGR5** 経路と **NDH** 経路) をもっている。これらは電子伝達と共役したプロトンの膜内腔への取込によって形成されるプロトン駆動力や光化学系 **I** の酸化側・還元側の電子伝達のバランスに応じて誘導される。光化学系を保護しつつ効率良く光合成を行うためには、光強度の変化に対応してプロトン駆動力の大きさ、プロトン駆動力成分の分配比 (プロトン濃度勾配: 膜電位) を適切に調節する必要がある。

野外の光環境は、その強度が激しく変動する変動光環境である。自然条件下の植物は変動光に対応して生育していると考えられるが、変動光に対する応答は光強度が一定の定常光に対する応答とは全く異なる。過剰な光は光合成系を損傷するが、植物は過剰な光エネルギーを熱に変換して安全に散逸する **NPQ** という機構を有している。変動光下では、強光照射時に素早く **NPQ** を起ち上げて、光合成装置を保護する必要がある。一方で、強光 弱光シフト時には、速やかに **NPQ** を解消しないと光合成量が低下してしまう。申請者はこれまで、自然界に豊富に存在する **700–750 nm** の遠赤色光は、直接、光合成を駆動しないが、光合成駆動光と共存することで、変動光下の光合成を促進することを示してきた。

### 2. 研究の目的

本研究の目的は、光合成に直接寄与しない遠赤色光が、変動光下で光合成を促進するメカニズムを解明することであった。

### 3. 研究の方法

シロイヌナズナの野生型と各種変異体を。定常光下で栽培し供試した。典型的な野外植物からチラコイド膜の単離が容易な植物を探しだし、それらについても以下の測定を行い、一般性を確認した。

**CO<sub>2</sub>** ガス交換測定によって光合成速度を測った。クロロフィル蛍光 **PAM** 測定法によって光化学系 **II** の量子収率および過剰光の熱散逸活性 (**NPQ**) を測った。光化学系 **II** の量子収率から光化学系 **II** を通る電子の伝達速度を求めた。光化学系 **I** の応答は **830 nm** の吸収をモニターすることで、光化学系 **I** の量子収率、および電子伝達の律速部位を見積もった。**515 nm** の吸収をモニターすることで、光合成チラコイド膜を介した膜電位の応答を測定した。

### 4. 研究成果

#### (1) 強光 弱光下の光合成促進

植物は、光化学系 **II** に吸収された光のうち、光合成に使えない過剰な光エネルギーを安全に熱に変換して散逸する機構を持っている。この熱散逸機構は強光照射下で、チラコイド膜内腔の **pH** の低下に依存して活性があり、光阻害の回避に役立っている。一方で、強光 弱光シフト時 (図 1) には、速やかに活性を解消してやらないと、本来光合成に利用できるはずの光エネルギーまでも散逸してしまうおそれがある。シロイヌナズナの野生型の葉に強光と弱光を約 **10** 分という比較的緩やかな周期で交互照射した。強光 弱光シフトにより、光合成速度は急激に低下するが、遠赤色補光があると、ない場合にくらべて光合成速度が有意に高かった (図 2)。この時、熱散逸活性 (**NPQ**) の解消速度も遠赤色光の存在下で有意に速かった (図 3)。これは、弱光シフト数分間が特に顕著であった。弱光シフト数分後の光合成促進の要因は、遠赤色光が膜電位成分を増大させプロトン駆動力を高めたことであった。また、膜電位成分が大きくなることで、プロトン勾配成分が小さくなったことが、**NPQ** の速やかな解消に寄与したと考えられた (Kono et al. 2020)。このことから、遠赤色光特異的に活性が制御されるイオン輸送体の存在を示唆した。

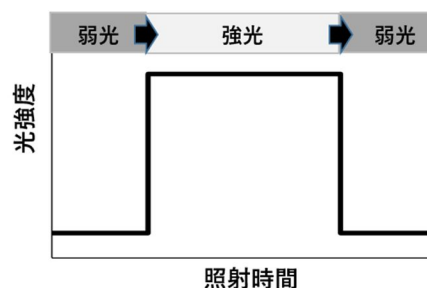


図 1. 変動光のイメージ。瞬間的に光強度が変化する。自然界では弱光/強光を繰り返す。

#### (2) 遠赤色光によって特異的に活性が制御される光合成膜イオン輸送体の存在

シロイヌナズナの光合成膜に存在するプロトン輸送体のうち、**ATP** 合成酵素の他に、カリウム/プロトン交換体 **KEA3** が提唱されている (Armbruster et al. 2014)。強光 弱光シフト直後の **NPQ** 解消には、**KEA3** が関与していることがすでに分かっているが、遠赤色光存在下での寄与は分かっていなかった。**KEA3** 欠損体では、弱光シフト後の **120** 秒間は遠赤色光が存在しても、

光合成の促進効果および熱散逸活性の解消促進はほとんど見られなかった（図 4）。光合成膜には他にもカリウム輸送体、塩化物イオン輸送体などの存在が提唱されており、それらの欠損変異体では、すべてにおいて遠赤色光の促進効果が見られた。変異体を使った実験結果からは、**KEA3** が遠赤色光特異的に活性制御され、弱光シフト時の光合成調節に寄与していることが示された（現在論文改訂中）。さらに、野生型の葉や単離チラコイドを用いて、様々な光合成阻害剤やイオノフォアを用いた解析からは、遠赤色光下ではカリウムイオンと塩化物イオンが協調して膜内外を移動しないとプロトン駆動力の調節がうまくいかないことも見出しつつある。

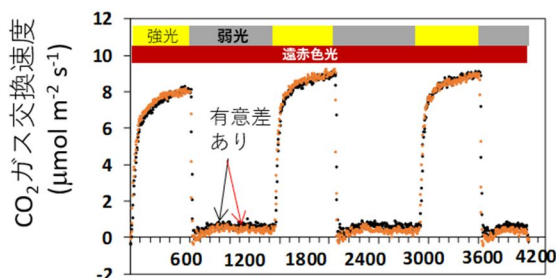


図 2. 変動光中の光合成応答を遠赤色光の補光あり（黒色）と補光なし（橙色）で比較した。変動光中に遠赤色光が存在すると、強光から弱光に切り替わったときの CO<sub>2</sub> ガス交換速度が高い。

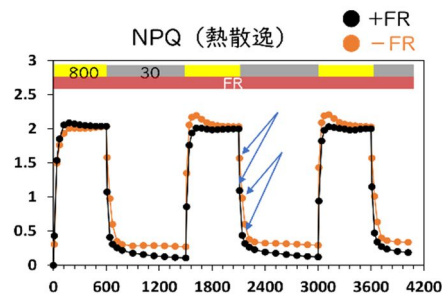


図 3. 変動光中の過剰光の熱散逸活性（NPQ）を遠赤色光の補光あり（黒色）と補光なし（橙色）で比較した。変動光中に遠赤色光が存在すると、強光から弱光に切り替わったときの NPQ の解消が速い。これは、遠赤色光によって、吸収した光エネルギーの光合成利用と廃棄の速やかな切替が行われたためであった。

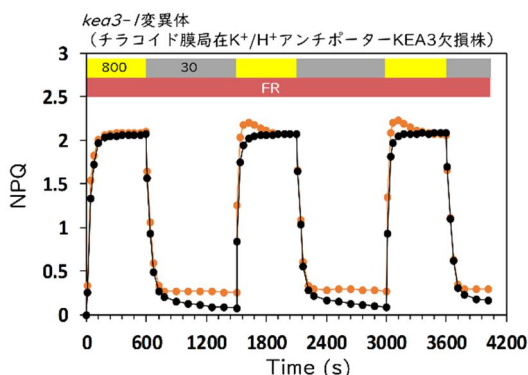


図 4. 光合成膜上に局在して、K<sup>+</sup>/H<sup>+</sup>イオン交換体として提唱されている KEA3 を欠損させたシロイヌナズナ変異体を用いて、変動光中の過剰光の熱散逸活性（NPQ）を遠赤色光の補光あり（黒色）と補光なし（橙色）で比較した。強光 弱光シフト後 120 秒間は、遠赤色光による NPQ 解消促進効果は消失した。遠赤色光による NPQ 解消促進に KEA3 が関与することが示唆された。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Terashima Ichiro, Matsuo Mitsutoshi, Suzuki Yoshihiro, Yamori Wataru, Kono Masaru	4. 巻 149
2. 論文標題 Photosystem I in low light-grown leaves of <i>Alocasia odora</i> , a shade-tolerant plant, is resistant to fluctuating light-induced photoinhibition	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Photosynthesis Research	6. 最初と最後の頁 69 ~ 82
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11120-021-00832-4	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Kono Masaru, Matsuzawa Sae, Noguchi Takaya, Miyata Kazunori, Oguchi Riichi, Terashima Ichiro	4. 巻 -
2. 論文標題 A new method for separate evaluation of PSII with inactive oxygen evolving complex and active D1 by the pulse-amplitude modulated chlorophyll fluorescence	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Functional Plant Biology	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1071/FP21073	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Goto Susumu, Mori Hideki, Uchiyama Kentaro, Ishizuka Wataru, Taneda Haruhiko, Kono Masaru, Kajiya-Kanegae Hiromi, Iwata Hiroyoshi	4. 巻 12
2. 論文標題 Genetic Dissection of Growth and Eco-Physiological Traits Associated with Altitudinal Adaptation in Sakhalin Fir ( <i>Abies sachalinensis</i> ) Based on QTL Mapping	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Genes	6. 最初と最後の頁 1110 ~ 1110
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/genes12081110	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Luu Trinh Mai Duy, Miyazaki Daichi, Ono Sumire, Nomata Jiro, Kono Masaru, Mino Hiroyuki, Niwa Tatsuya, Okegawa Yuki, Motohashi Ken, Taguchi Hideki, Hisabori Toru, Masuda Shinji	4. 巻 24
2. 論文標題 The evolutionary conserved iron-sulfur protein TCR controls P700 oxidation in photosystem I	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 iScience	6. 最初と最後の頁 102059 ~ 102059
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.isci.2021.102059	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計0件

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------