

令和 3 年 6 月 2 日現在

機関番号：12601

研究種目：若手研究

研究期間：2019～2020

課題番号：19K16162

研究課題名(和文)陸上植物の変動光への馴化と遠赤色光の役割：プロトン駆動力調節による光合成の最適化

研究課題名(英文)Photosynthetic acclimation to fluctuating light and roles of far-red light in regulating the proton motive force in land plants

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) 3,200,000円

研究成果の概要(和文)：野外植物の曝される光はその強度が激しく変動しており、変動光は葉緑体の光化学系Iを阻害する。変動光の背景光に遠赤色光を加えると、光阻害はほぼ完全に抑えられた。本研究は、「光合成に直接関与しない遠赤色光が光化学系Iを駆動することで共役しておこるイオンの流れがプロトン駆動力を大きくする」という仮説を検証した。遠赤色光の補光は変動光中の弱光期間の光合成速度を増加させる効果があった。この光合成促進は、遠赤色光が葉緑体チラコイド膜の膜電位に影響を与え、プロトン駆動力を大きくしていたことが原因の一つであった。これまで安定した環境下で、かつ光合成励起光下でのみ得られた光合成の知見とは異なる知見が得られた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

これまで光合成分野では無視されてきた遠赤色光が実は光合成の調節に欠かせないという知見は、変動光応答に関与する因子を植物が最大限かつ適切に利用する環境要因として、遠赤色光が必須であることを意味している。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きっかけになるはずである。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として位置付けられる。

研究成果の概要(英文)：Sunlight contains far-red light (FR, 700 - 800 nm) as well as visible light (400 - 700 nm). The irradiance also changes dynamically with time in the field. Plants utilize visible light to drive photosynthesis. When applied solely, FR cannot drive photosynthesis. It is well known that FR drives PSI photochemistry, but its effects on photosynthetic performance has received little attention. When leaves of land plants were irradiated with fluctuating light (FL), addition of FR accelerated the proton motive force across the photosynthetic membrane in the chloroplasts, resulted in the significant enhancement of photosynthesis. FR exerts beneficial effects on photosynthesis in FL. My work not only showed the importance of FR under FL conditions but also provided several seeds for future study.

研究分野：植物生態生理学

キーワード：光合成 陸上植物 変動光 遠赤色光 プロトン駆動力

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。

光合成には光が必要だが、過剰な光は光合成系を損傷する。この損傷は光化学系 II のみで起こるものと長年信じられてきた。ところが、野外の光環境に特徴的である強光と弱光の交互照射 (変動光; 図 1) は、光化学系 I を阻害する。モデル植物シロイヌナズナの *pgr5* 欠損体では変動光下で致死となることなどから、PGR5 経路が重要であるとされている (Suorsa et al. 2012, Kono et al. 2014)。また、光化学系 I の修復は、とても遅い。したがって、光化学系 I は極めて厳格に保護されなければならない。変動光下で、光化学系 I を保護しながら、光合成を維持する機構の解明が求められていた。

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、変動光下で起こる光合成装置 (特に光化学系 I) の阻害を回避するメカニズム、かつ光合成を促進するメカニズムを解明することであった。さらに、植物を変動光下で栽培することで、変動強光への耐性が付与されることから、その機構も探ろうとした。

3. 研究の方法

シロイヌナズナ、タバコ、クワズイモの野生型と各種変異体、およびホウレンソウを、定常光 (弱、中、強光) および、変動光 (強光/弱光) +/- 遠赤色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。

CO₂ 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) 弱光 強光下の光合成誘導

PGR5 経路と NDH 経路は、膜内へのプロトン取込を介して ATP 合成を促進することから、弱光 強光シフト (図 1) の光合成誘導にも寄与するとされる。シロイヌナズナの NDH 欠損体および PGR5 過剰発現体の暗所においた葉に、光合成飽和光強度よりも強い強光を照射したときの応答を遠赤色光の有無で比較した。加えた遠赤色光の強度は野外で観測される妥当な強度に設定した。野生型は遠赤色光の補光の影響を受けず、光化学系 II の電子伝達速度の誘導は同じであった。しかし、NDH 欠損体は、強光下に遠赤色光が存在すると、電子伝達速度は遠赤色光非存在下の速度よりも誘導が遅くなった。遠赤色光非存在下の電子伝達速度は野生型と同じであった。一方、PGR5 過剰発現体は、遠赤色光非存在下でのみ野生型よりも光合成誘導が速くなることを見出した。これらは、NDH 経路は遠赤色光によって駆動され、遠赤色光の有無で選択的に NDH 経路と PGR5 経路の寄与度が変わることを示唆していた。

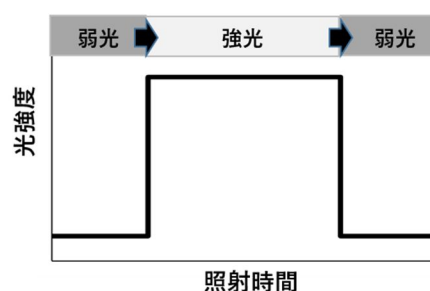


図 1. 変動光のイメージ。瞬間的に光強度が変化する。自然界では弱光/強光を繰り返す。

(2) 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がり、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、熱散逸活性の解消速度も遠赤色光の存在下で有意に速かった。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、熱散逸活性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。

（ 3 ）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た。KEA3 欠損体では、弱光シフト時に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。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。これらの結果から、KEA3 は遠赤色光特異的に活性が制御され、弱光シフト時の光合成調節に寄与していることが分かった（現在論文改訂中）。

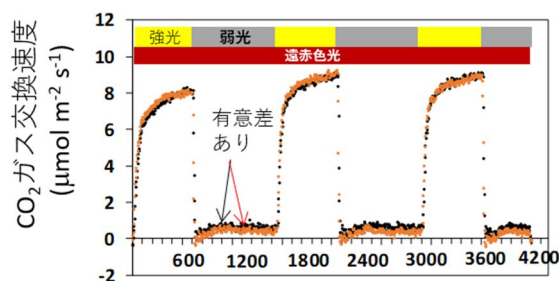


図 2. 変動光中の光合成応答を遠赤色光の補光あり（黒色）と補光なし（橙色）で比較した。変動光中に遠赤色光が存在すると、強光から弱光に切り替わったときの CO₂ ガス交換速度が高い (A)。これは、遠赤色光によって、吸収した光エネルギーの光合成利用と廃棄の速やかな切替が行われたためであった。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 2件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Kono Masaru, Kawaguchi Hikaru, Mizusawa Naoki, Yamori Wataru, Suzuki Yoshihiro, Terashima Ichiro	4. 巻 61
2. 論文標題 Far-Red Light Accelerates Photosynthesis in the Low-Light Phases of Fluctuating Light	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 192 ~ 202
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/pcp/pcz191	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 河野優	4. 巻 85
2. 論文標題 遠赤色光が光合成に与える影響	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 光合成研究	6. 最初と最後の頁 125-137
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	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 -

〔学会発表〕 計8件（うち招待講演 2件/うち国際学会 0件）

1. 発表者名 河野優
2. 発表標題 Thylakoid K ⁺ /H ⁺ antiporter KEA3 is involved in acceleration of the NPQ relaxation by far-red light upon transition from high- to low-light.
3. 学会等名 新学術領域「新光合成」2019年春期領域会議
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 河野優
2. 発表標題 Effect of the membrane potential on relaxation of NPQ.
3. 学会等名 新学術領域「新光合成」2019年春期領域会議
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kono Masaru, Yamori Wataru, Terashima Ichiro
2. 発表標題 Thylakoid K ⁺ /H ⁺ antiporter KEA3 is involved in acceleration of NPQ relaxation by far-red light upon transition from high- to low-light
3. 学会等名 新学術領域研究「新光合成主催の日米二国間セミナー」
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 河野優、寺島一郎
2. 発表標題 光合成における遠赤色光の役割
3. 学会等名 新学術領域「新光合成」2019年秋期領域会議
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 河野優、矢守航、寺島一郎
2. 発表標題 遠赤色光が光合成に与える影響
3. 学会等名 新学術領域「新光合成」2019年秋期領域会議
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kono Masaru, Terashima Ichiro
2. 発表標題 Effects of far-red light on photosynthesis in fluctuating light
3. 学会等名 第67回日本生態学会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 寺島一郎、河野優
2. 発表標題 光化学系I の阻害とその抑制機構
3. 学会等名 第67回日本生態学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Kono Masaru, Yamori Wataru, Terashima Ichiro
2. 発表標題 Roles of far-red light in efficient photosynthesis in fluctuating light
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会（招待講演）
4. 発表年 2020年

〔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
---------	---------