

科学研究費補助金（学術創成研究費）公表用資料  
〔研究進捗評価用〕

平成17年度採択分

平成20年 3月31日現在

研究課題名（和文）光合成電子伝達系のダイナミクス：  
未知のネットワークの解明

研究課題名（英文）New insight into the photosynthetic electron  
transport networks

研究代表者

鹿内 利治 (SHIKANAI TOSHIHARU)

京都大学・理学研究科・教授



推薦の観点：創造的・革新的・学際的学問領域を創成する研究

研究の概要：光合成電子伝達は教科書に記述される水から NADP<sup>+</sup>への単純な一本道ではなく複雑に分岐したネットワークからなる。本研究は、近年、その重要性が認識された光化学系 I サイクリック電子伝達について電子伝達経路の全貌の解明を目指すとともに、情報の乏しい電子伝達制御のネットワークについて分子遺伝学と生化学の両面から解明を目指すものである。

研究分野：生物学／基礎生物学

科研費の分科・細目：植物生理・分子

キーワード：光合成、電子伝達、葉緑体、サイクリック電子伝達、NDH、レドックス制御、チオレドキシン、銅、microRNA

#### 1. 研究開始当初の背景

光合成の明反応は光化学系 II の水分解に始まり、光化学系 I (PSI) を介して NADP<sup>+</sup> を還元するリニア電子伝達により説明される。この際チラコイド膜を介したプロトン勾配が形成され、ATP が合成される。これに対し、サイクリック電子伝達は PSI 周辺を電子が循環的に移動する。その発見は半世紀を遡るが、生理機能は長いこと理解されなかった。私たちは、高等植物のサイクリック電子伝達が、二つの経路からなること、さらには、両者が葉緑体の光障害回避と光合成そのものに必須であることを明らかにした。この発見により、光合成の明反応の基本メカニズムに修正が必要となった。

#### 2. 研究の目的

(1) 高等植物のサイクリック電子伝達のうち貢献の大きい PGR5 依存経路について、PGR5 タンパク質の機能と電子伝達経路の全貌を明らかにする。また、もう一つの経路を触媒する NDH 複合体の全サブユニット構成を明らかにする。  
(2) 光合成電子伝達はリニア電子伝達経路に加え、複雑に分岐する経路がネットワークを形成する。そのことが光合成の制御に重要である。この未知のネットワークを明らかにする。

#### 3. 研究の方法

シロイヌナズナを用いた遺伝学は未知の光合成制御機構を解き明かすブレイクスルーに有効である。また遺伝学で得られた知見は生化学による立証を行う。

#### 4. これまでの成果

(1) PGR5 依存経路の解明 PGR5 はシロイヌナズナ変異株から同定されたサイクリック電子伝達に必須なタンパク質である (図1参照)。我々は PGR5 がチラコイド膜ルーメン側に局在し、PSI と相互作用することを明らかにし、生理学解析の結果とあわせてフェレドキシン以降の電子分配を調節しているモデルを立てた。PGR5 の過剰発現はサイクリック電子伝達の活性を上昇させることから、サイクリック電子伝達に関わる PSI は全体の一部と考えられる。また、チラコイド膜を用いたサイクリック電子伝達活性を測定する系を確立し、サイクリック電子伝達はリニア電子伝達の電子受容体である NADP<sup>+</sup> と十分に競合できることが示された。サイクリック電子伝達は、光合成定常期でも十分機能し、このことは *pgr5* 変異株の表現型とも矛盾しない。さらに PGR5 依存サイクリック電子伝達の阻害剤であるアンチマイシン A に対するシロイヌナズナ耐性株を単離し、その解析から、アンチマイシン A の阻害部位を示唆する結果を得た。

(2) NDH 複合体の構造解明 シロイヌナズナの NDH 複合体に依存する微細なクロロフィル蛍光変化に着目し、葉緑体 NDH 活性を欠く *crr* 変異株を多数単離、解析した。*CRR1*、*CRR3*、*CRR6*、*CRR7*、*CRR23* 遺伝子に関して詳細な解析を行なった。また NDH 複合体が PSI と超複合体を形成することを明らかにした。

(3) チオレドキシンは光合成電子伝達に由来する還元力を様々なタンパク質に移す光合成制御の鍵タンパク質である。プロテオミクス解析により得られたチオレドキシンの標的となる候補タンパク質について生化学解析を行なった。さらにこのチオレドキシン経路がルーメンへ分岐している枝線の生化学的解析を行なった。

(4) SOD は活性酸素除去に機能するが、高等植物の葉緑体には銅/亜鉛と鉄を含む二つの酵素が存在する。植物は銅不足を感知すると、microRNA を発現し、細胞質と葉緑体の銅/亜鉛 SOD をコードする mRNA を特異的に分解することを明らかにした。活性酸素除去は替わって発現する鉄 SOD が担う。また銅濃度感知の初期過程に関わり、この銅欠乏に対応する遺伝子発現を制御する転写因子を明らかにした。

#### 5. 今後の計画

(1) PGR5 が結合するサイクリック電子伝達を仲介する複合体の全貌解明を目指す。生化学解析に加え、遺伝学によりアンチマイシン A 結合タンパク質を特定する。

(2) 同定した新規 *CRR* 遺伝子群の機能を解明する。NDH-PSI 超複合体の構造を明らかにする。

(3) チオレドキシンの標的および HCF164 を介したルーメンへの電子伝達を生化学的に特定する。

(4) 植物が銅濃度を根で感知し、その情報を葉に伝え、光合成電子伝達ネットワークを制御するメカニズムを解き明かす。

6. これまでの発表論文等 (受賞等も含む)

(1) Shimizu H, Peng L, Myouga F, Motohashi R, Shinozaki K, **Shikanai T** (2008) *Plant Cell Physiol.* in press.

(2) Okegawa Y, Kagawa Y, Kobayashi Y, **Shikanai T** (2008) *Plant Cell Physiol.* 49, in press.

(3) Hishiya S, Hatakeyama W, Mizota Y, Hosoya-Matsuda N, Motohashi K, Ikeuchi M, Hisabori T (2008) *Plant Cell Physiol* 49, 11-18.

(4) Okegawa Y, Long TA, Iwano M, Takayama S, Kobayashi Y, Covert SF, **Shikanai T** (2007) *Plant Cell Physiol.* 48, 1462-1471.

(5) Shimizu H, **Shikanai T** (2007) *Plant J.* 52, 539-547.

(6) Yamasaki H, Abdel-Ghany SE, Cohu CM, Kobayashi Y, **Shikanai T**, Pilon M. (2007) *J. Biol. Chem.* 282, 16369-16378.

(7) **Shikanai T** (2007) *Annu. Rev. Plant Biol.* 58, 199-217.

(8) Okuda K, Myouga F, Motohashi R, Shinozaki K, **Shikanai T** (2007) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 104, 8178-8183.

(9) Hisabori T, Motohashi K, Hosoya-Matsuda N, Ueoka-Nakanishi H, Romano PG (2007) *Photochem Photobiol.* 83, 145-151.

(10) Muraoka R, Okuda K, Kobayashi Y, **Shikanai T** (2006) *Plant Physiol.* 142, 1683-1689.

(11) Munshi MK, Kobayashi Y, **Shikanai T** (2006) *Plant Physiol.* 141, 737-744.

(12) Okuda K, Nakamura T, Sugita M, Shimizu T, **Shikanai T** (2006) *J. Biol. Chem.* 281, 37661-37667.

(12) Hara S, Motohashi K, Arisaka F, Romano PG, Hosoya-Matsuda N, Kikuchi N, Fusada N, Hisabori T (2006) *J. Biol. Chem.* 281, 32065-32071.

(13) Munshi MK, Kobayashi Y, **Shikanai T** (2005) *Plant J.* 44, 1036-1044.

(14) Okegawa Y, Tsuyama M, Kobayashi Y, **Shikanai T** (2005) *J. Biol. Chem.* 280, 28332-28336.

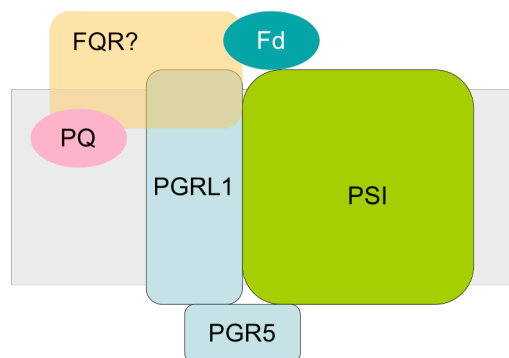


図1. サイクリック電子伝達装置のモデル

PGR5 は最近報告された PGRL1 を足場にし、チラコイド膜に結合している。この複合体は PSI とさらに結合する。PGRL1 のストロマに位置すると考えられる FQR の反応中心は未知である。