

光環境への適応における葉緑体光定位運動の役割

後藤 栄治

九州大学 大学院農学研究院

〒819-0395 福岡県福岡市西区元岡 744

Role of chloroplast movement in adaption to ambient light environment

Eiji Gotoh

Faculty of Agriculture, Kyushu University

744 Motoooka, Nishi-ku, Fukuoka, 819-0395, Japan

Keywords: chloroplast movements, light adaptation, photoprotection, phototropin, plant biomass production

DOI: 10.24480/bsj-review.12a6.00199

地に根を張り移動能力を欠く植物は、周囲の光環境を感知し、最適な応答をすることで、変動する光環境に対して光合成を最適化することができる。葉緑体光定位運動は、植物の光環境への適応機構の一つであり、植物の生存において重要な役割を担う。本稿では、モデル植物における葉緑体光定位運動の生理学的意義に加えて、野外環境で生育する野生植物における葉緑体光定位運動の意義について解説する。

1. 葉緑体光定位運動の生理学的意義

葉緑体光定位運動は、光合成の場である葉緑体が光に応じて細胞内でその位置を変える応答であり、藻類から種子植物に至る多様な植物種にみられる生理現象である (Senn 1908)。葉緑体は、弱光下ではより明るい光を受けた場所に集まる (集合反応) が、強光下では強光を避けるように細胞の縁へ移動する (逃避反応) (図 1)。多くの植物種において、葉緑体光定位運動は青色光により誘導され、植物特有の青色光受容体フォトトロピン (phototropin) が機能する (Kong & Wada 2016)。一般に種子植物のフォトトロピンには 2 つの分子種 (phot1 と phot2) があり、集合反応は phot1 と phot2 により、逃避反応は主に phot2 により誘導される (Sakai et al. 2001, Jarillo et al. 2001, Kagawa et al. 2001, Ishishita et al. 2016, Shang et al. 2019)。フォトトロピンは主に細胞膜に局在するが、一部は葉緑体外膜にも局在する (Kong et al. 2013, Kodama 2016, Ishishita et al. 2020)。細胞膜に局在するフォトトロピン (phot1 と phot2) は集合反応を誘導し、

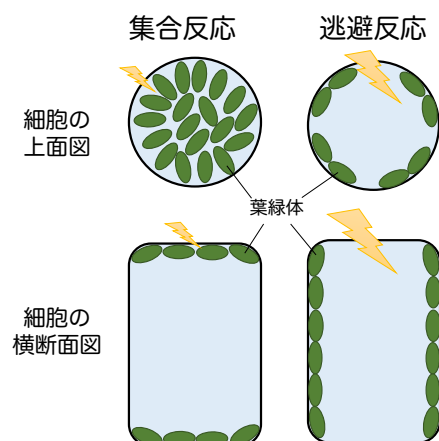


図 1 葉緑体光定位運動の模式図

葉緑体が細胞膜と接する部位の細胞膜および葉緑体外膜に局在するフォトトロピン (*phot2*) は逃避反応を誘導する (Preuten et al. 2015, Ishishita et al. 2020)。フォトトロピンによる光受容から葉緑体が動くまでのシグナル伝達の分子機構については、他の総説を参考にされたい (末次&和田 2013, Wada & Kong 2018)。

葉緑体光定位運動は、葉における光の吸収に影響を及ぼす (Inoue & Shibata 1973, Davis et al. 2011, Davis & Hangarter 2012, Gotoh et al. 2018b) (図 2)。弱光下では集合反応により葉緑体が細胞表面に集まるので、光の吸収量は増加する。一方、強光下では逃避反応により葉緑体が入射光に平行な細胞側壁に移動するので光の吸収量は減少する。フォトトロピンの変異株 (*phot1 phot2* 二重変異体) では葉緑体光定位運動が完全に欠損しているため、光に応答した光吸収量の変化はみられない (図 2)。シロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) の変異株を用いた解析により、葉緑体光定位運動による光の吸収量の調節が植物の生育にとって重要な役割を担うことが明らかになった。*phot2* 変異株は逃避反応を欠損しているが、*phot1* による集合反応が誘導されるため、強光下でも葉緑体は細胞表面に集合し、直接強光を受け続け、重大な光阻害を生じて最終的に枯死する (Kasahara et al. 2002, Gotoh et al. 2018b)。逆に、集合反応を欠損した *jac1* (*J-domain protein required for chloroplast accumulation response 1*;

Suetsugu et al. 2005) 変異株は、弱光環境においても葉緑体が表面および底面に集まらず細胞の側面に定位しているため、光合成に有効な光の吸収量が低下し、光合成活性が減少して植物のバイオマス量は減少する (Gotoh et al. 2018b)。つまり、固着生活を営む植物において、葉緑体光定位運動は変動する光環境で光の吸収量を調節し最適な光合成を行うために必須である。

葉緑体光定位運動における集合反応から逃避反応への切り替えは、青色光の光強度依存的に制御されているが、逃避反応が誘導される光強度は植物種によって異なる (Königer & Bollinger 2012)。シロイヌナズナにおいては、葉緑体集合反応は光補償点付近の非常に弱い光の下で最大となり、光補償点を超える強さの光では弱いながら逃避反応が誘導され始める (Gotoh et al. 2018b)。従って、光合成反応速度が光強度によって制限される光環境では、葉緑体は集合反応と逃避反応の中間のような配置を示す。弱光の下でも逃避反応が誘導される理由の一つとして、林床での木漏れ日のように不意に起こる突然の強光照射に対する安全弁として働くことが考えられる (Gotoh et al. 2018b)。植物は集合反応と逃避反応を緻密に制御す

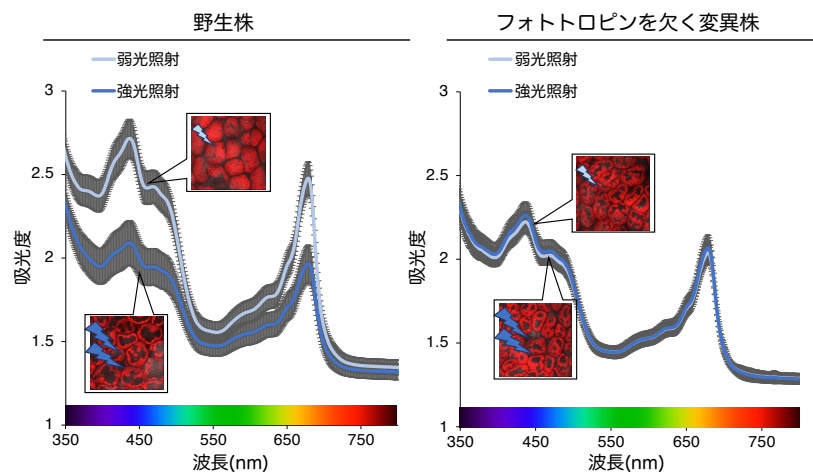


図 2 葉緑体光定位運動による光吸収量の変化

シロイヌナズナの野生株とフォトトロピンを完全に欠く (*phot1 phot2*) 変異株に弱青色および強青色光を照射した時の葉の光吸収スペクトル。吹き出し内の画像は、光照射時の葉肉細胞表面における葉緑体の分布を示す。

ることにより、植物の生育において重要な光阻害の回避と植物の生産性向上のトレードオフを実現していると考えられる。

2. 異なる光環境に生育する植物の葉緑体光定位運動

19世紀後半に葉緑体光定位運動が初めて発見されて以来、多岐にわたる野外環境に生育する植物種で現象の観察が行われてきた。特に、Gustav Senn 博士(1875-1945)は野外に生育する藻類、コケ植物、シダ植物、種子植物における葉緑体の様々な細胞内配置を調べ、強光および弱光照射下での葉緑体の細胞内配置変化を記述した(Senn 1908)。その後、ポーランドやドイツのグループによって葉緑体光定位運動の研究は続行されてきたが、現象の観察に留まっており、詳しい経時的な葉緑体の分布変化については解析されなかった。このような背景の中、日本のグループにより、葉緑体の細胞内分布の変化が葉の赤色光吸収量の変化によって間接的に評価できることが見出され、葉緑体光定位運動のレベルや変化を経時的に検出できるようになった(Inoue & Shibata 1974)。現在は赤色光の吸収量ではなく、赤色光の透過率によって葉緑体の分布変化を検出するのが一般的になっている(Augustynowicz & Gabryś 1999, DeBlasio et al. 2003, Wada & Kong 2011)。弱光照射下で集合反応が誘導されると、細胞表面に集まった葉緑体のクロロフィルにより赤色光が吸収される結果、葉における赤色光の透過率が低下する。集合反応を起こした葉に強光を照射すると逃避反応が誘導され、葉緑体が細胞の縁に逃避するためクロロフィルによる光の吸収量が減り、葉の透過率は上昇する。この一連の赤色光の透過率変化を測定することにより、間接的ではあるが葉緑体光定位運動を定量的に評価することができる。赤色光の透過率変化による解析は、コケ植物から種子植物の多岐にわたる植物種の葉緑体光定位運動を簡便に測定できる(Zurzycki 1961, Inoue & Shibata 1974, Augustynowicz & Gabryś 1999, DeBlasio et al. 2003, Wada & Kong 2011)。

Inoue & Shibata は、赤色光の吸収量の変化を指標に、単子葉 8 種(トウモロコシ(*Zea mays*), パンコムギ(*Triticum aestivum*)など)と双子葉 9 種(ホウレンソウ(*Spinacia oleracea*), ヨウシュヤマゴボウ(*Phytolacca americana*)など)の葉緑体光定位運動を解析し、16 種において明らかな葉緑体光定位運動を検出したがイネ(*Oryza sativa*)では検出できなかった(Inoue & Shibata 1974)。しかし最近、イネにおいても葉の透過率変化の解析により葉緑体光定位運動が検出された(Kihara et al. 2020)。栽培イネと様々な野生種の *Oryza* 属における葉緑体運動を調べたところ、水田のような直射日光による強光環境で生育する栽培イネに比べて、林床のような弱光環境で生育する種の方が葉緑体光定位運動の運動性が高いことがわかった(Kihara et al. 2020)。 *Oryza* 属以外の植物種においても、強光環境で生育する植物に比べて弱光環境で生育する植物の方が、葉緑体光定位運動の運動性は高い(Inoue & Shibata 1974, Brugnoli & Björkman 1992, Park et al. 1996, Trojan & Gabryś 1996, Higa & Wada 2016)。一方、一部のシダ植物においては、弱光環境で生育する植物に比べて、幅広い光環境に生育する種の方が葉緑体光定位運動の程度が大きいことがわかっている(Augustynowicz & Gabryś 1999)。生育する光環境の違いによって生じる種子植物における葉緑体光定位運動の程度の差は、柵状組織細胞の形状と関係がある(Davis et al. 2011, Kihara et al. 2020)。柵状組織細胞の形状は光強度に影響される。一般的に強光下で生育する植物の柵状組織細胞は細長い円柱形になる

が、弱光環境下で生育した植物の柵状組織細胞は立方体に近い形状を示す (Terashima & Saeki 1983, Terashima et al. 2006, López-Juez et al. 2007, Kozuka et al. 2011) (図 3)。柵状組織細胞が立方体である細胞よりも、細長い円柱形の細胞の方が、葉緑体が集合しうる細胞上面のスペースが小さい。例えば、シロイヌナズナの葉の細胞の形状に異常をきす *an*

(*ANGUSTIFOLIA*) 変異株では、同一栽培条件においても、細長い円柱形細胞では葉緑体光定位運動がほとんど起きない (Gotoh et al. 2018a)。つまり、生育光環境における葉緑体光定位運動の程度の差異は、葉緑体運動の能力の違いよりも、葉緑体が動きうるスペースの大小に起因している (Higa & Wada 2016, Gotoh et al. 2018a)。

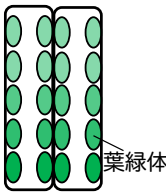
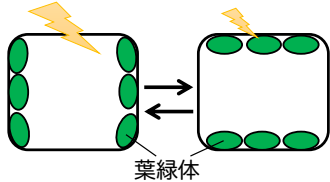
生育する光環境	常に強光	強光と弱光が頻繁に変わる
柵状組織細胞の横断面	細長い円柱 	立方体 
葉緑体光定位運動の運動性	運動性低	運動性高

図 3 生育光環境と柵状組織細胞の形状の模式図

つる植物やサバクオモト (*Welwitschia mirabilis*) のように

常に太陽光が直接あたるような強光環境に葉を展開する植物は、集合反応をほとんど示さず、常に逃避反応のような葉緑体の分布を示す (Higa & Wada 2016, Ishishita et al. 2016)。これらの植物の葉緑体は、常に柵状組織細胞の側壁に配置されているため、光は葉の深い部位まで届き得る (Vogelmann 1993, Terashima & Hikosaka 1995, Kume 2017)。また、細長い円柱形の細胞を密に詰めることで、葉の単位面積あたりの細胞膜の総面積は増加し、葉緑体は必ず細胞膜に接しているため、結果的には単位面積当たりの葉緑体数は増加する (Terashima & Hikosaka 1995, Higa & Wada 2016, Kume 2017)。さらに、表皮に密着した柵状組織細胞の上面ではなく、細胞の側面に葉緑体を配置することで、光合成の基質である CO_2 をより多く、また迅速に葉緑体に供給することができる (Terashima & Hikosaka 1995, Terashima et al. 2006)。つまり、葉緑体を細胞の側面に配置することは、葉全体とすれば、多くの葉緑体が光を吸収することができ、さらに光合成の基質である CO_2 が豊富に存在する環境で光合成を営むことができることである。常に強い光が照射される環境は強光に適応した植物にとっては理想的である。

3. まとめ

モデル植物シロイヌナズナを用いた変異株解析により、葉緑体光定位運動が植物の生存やバイオマスの制御に関わる現象であることが明らかにされてきた。その一方で、実際の野外に生育する植物の葉緑体光定位運動の運動性は様々であり、生育光環境によって大きく異なる (Williams et al. 2003)。野外で生育する植物にとって、葉緑体光定位運動が有効なのは、木漏れ日などによって光の強弱が頻繁に起こる林床環境である。光強度が比較的安定した環境で生育する植物にとって、葉緑体の局在を逐一変化させることはエネルギーを無駄に消費す

るので、メリットはあまりないと考えられる。実際に、強光環境で生育する植物は葉緑体光定位運動をほとんど行わず、その代わりに個葉レベルで光の吸収および光合成反応が最適になるように葉緑体を配置している。常に弱光環境で育つ植物はどのように葉緑体を配置しているのかについては、解析されている植物種が少ないため、よく分かっていない。今後、様々な光環境に適応・進化した植物を一つ一つ解析していくことで、我々がまだ知らない植物の光環境適応戦略がみつかるかもしれない。

謝辞

本稿を作成するにあたり貴重なご助言を賜った和田正三博士と末次憲之博士に御礼申し上げます。

引用文献

- Augustynowicz, J., & Gabryś, H. 1999. Chloroplast movements in fern leaves: correlation of movement dynamics and environmental flexibility of the species. *Plant Cell Environ* 34: 2047-2059.
- Brugnoli, E., & Björkman, O. 1992. Chloroplast movements in leaves: Influence on chlorophyll fluorescence and measurements of light-induced absorbance changes related to ΔpH and zeaxanthin formation. *Photosynth Res* 32: 23-35.
- Davis, P.A., Caylor, S., Whippo, C.W., & Hangarter, R.P. 2011. Change in leaf optical properties associated with light-dependent chloroplast movements. *Plant Cell Environ* 34: 2047-2059.
- Davis, P.A., & Hangarter, R.P. 2012. Chloroplast movement provides photoprotection to plants by redistributing PSII damage within leaves. *Photosynth Res* 112: 153-161.
- DeBlasio, S.L., Mullen, J.L., Luesse, D.R., & Hangarter, R.P. 2003. Phytochrome modulation of blue-light-induced chloroplast movement in Arabidopsis. *Plant Physiol* 133: 1471-1479.
- Gotoh, E., Suetsugu, N., Higa, T., Matsushita, T., Tsukaya, H., & Wada, M. 2018a. Palisade cell shape affects the light-induced chloroplast movements and leaf photosynthesis. *Sci Rep* 8: 1472.
- Gotoh, E., Suetsugu, N., Yamori, W., Ishishita, K., Kiyabu, R., Fukuda, M., Higa, T., Shirouchi, B., & Wada, M. 2018b. Chloroplast accumulation response enhances leaf photosynthesis and plant biomass production. *Plant Physiol* 178: 1358-1369.
- Higa, T., & Wada, M. 2016. Chloroplast avoidance movement is not functional in plants grown under strong sunlight. *Plant Cell Environ* 39: 871-882.
- Inoue, Y., & Shibata, K. 1973. Light-induced chloroplast rearrangements and their action spectra as measured by absorption spectrophotometry. *Planta* 114: 341-358.
- Inoue, Y., & Shibata, K. 1974. Comparative examination of terrestrial plant leaves in terms of light-induced absorption changes due to chloroplast rearrangement. *Plant Cell Physiol* 15: 717-721.
- Ishishita, K., Higa, T., Tanaka, H., Inoue, S., Chung, A., Ushijima, T., Matsushita, T., Kinoshita, T., Nakai, M., Wada, M. et al. 2020. Phototropin2 contributes to the chloroplast avoidance response at the chloroplast-plasma membrane interface. *Plant Physiol* 183: 304-316.
- Ishishita, K., Suetsugu, N., Hirose, Y., Higa, T., Doi, M., Wada, M., Matsushita, T., & Gotoh, E. 2016. Functional characterization of blue-light-induced responses and *PHOTOTROPIN 1* gene in

- Welwitschia mirabilis*. *J Plant Res* 129: 175-187.
- Jarillo, J.A., Gabryś, H., Capel, J., Alonso, J.M., Ecker, J.R., & Cashmore, A.R. 2001. Phototropin-related NPL1 controls chloroplast relocation induced by blue light. *Nature* 410: 952-954.
- Kagawa, T., Sakai, T., Suetsugu, N., Oikawa, K., Ishiguro, S., Kato, T., Tabata, S., Okada, K., & Wada, M. 2001. Arabidopsis NPL1: a phototropin homolog controlling the chloroplast high-light avoidance response. *Science* 291: 2138-2141.
- Kasahara, M., Kagawa, T., Oikawa, K., Suetsugu, N., Miyao, M., & Wada, M. 2002. Chloroplast avoidance movement reduces photodamage in plants. *Nature* 420: 829-832.
- Kihara, M., Ushijima, T., Yamagata, Y., Tsuruda, Y., Higa, T., Abiko, T., Kubo, T., Wada, M., Suetsugu, N. et al. 2020. Light-induced chloroplast movement in *Oryza* species. *J Plant Res* 133: 525-535
- Kodama, Y. 2016. Time gating of chloroplast autofluorescence allows clear fluorescence imaging *in planta*. *PLOS ONE* 11: e0152484.
- Kong, S.G., Suetsugu, N., Kikuchi, S., Nakai, M., Nagatani, A., & Wada, M. 2013. Both phototropin 1 and 2 localize on the chloroplast outer membrane with distinct localization activity. *Plant Cell Physiol* 54: 80-92.
- Kong, S.G., & Wada, M. 2016. Molecular basis of chloroplast photorelocation movement. *J Plant Res* 129: 159-166.
- Königer, M., & Bollinger, N. 2012. Chloroplast movement behavior varies widely among species and does not correlate with high light stress tolerance. *Planta* 236: 411-426.
- Kozuka, T., Kong, S.G., Doi, M., Shimazaki, K., & Nagatani, A. 2011. Tissue-autonomous promotion of palisade cell development by phototropin 2 in Arabidopsis. *Plant Cell* 23: 3684-3695.
- Kume, A. 2017. Importance of the green color, absorption gradient, and spectral absorption of chloroplasts for the radiative energy balance of leaves. *J Plant Res* 130: 501-514.
- López-Juez, E., Bowyer, J.R., & Sakai, T. 2007. Distinct leaf developmental and gene expression responses to light quantity depend on blue-photoreceptor or plastid-derived signals, and can occur in the absence of phototropins. *Planta* 227: 113–123.
- Park, Y.I., Chow, W.S., & Anderson, J.M. 1996. Chloroplast movement in the shade plant *Tradescantia albiflora* helps protect photosystem II against light stress. *Plant Physiol.* 111: 867-875.
- Preuten, T., Blackwood, L., Christie, J.M., & Fankhauser, C. 2015. Liquid anchoring of Arabidopsis phototropin 1 to assess the functional significance of receptor internalization: should I stay or should I go? *New Phytol* 206: 1038-1050.
- Sakai, T., Kagawa, T., Kasahara, M., Swartz, T.E., Christie, J.M., Briggs, W.R., Wada, M., & Okada, K. 2001. Arabidopsis nph1 and npl1: blue light receptors that mediate both phototropism and chloroplast relocation. *Proc Natl Acad Sci USA* 98: 6969-6974.
- Senn, G. 1908. Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzen-Chromatophoren. Engelmann, Stuttgart.
- Shang, B., Zang, Y., Zhao, X., Zhu, J., Fan, C., Guo, X., & Zhang, X. 2019. Functional characterization of GhPHOT2 in chloroplast avoidance of *Gossypium hirsutum*. *Plant Physiol Biochem* 135: 51-60.
- Suetsugu, N., Kagawa, T., & Wada, M. 2005. An auxilin-like J-domain protein, JAC1, regulates phototropin-mediated chloroplast movement in Arabidopsis. *Plant Physiol* 139: 151-162.

- 末次憲之 & 和田正三 2013. 陸上植物の光応答戦略 -陸上植物における葉緑体の運動メカニズムの新機軸- 植物科学最前線 4: 45.
- Trojan, A., & Gabryś, H. 1996. Chloroplast distribution in *Arabidopsis thaliana* (L) depends on light conditions during growth. *Plant Physiol* 111: 419-425.
- Terashima, I., Hanba, Y.T., Tazoe, Y., Vyas, P., & Yano, S. 2006. Irradiance and phenotype: Comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO₂ diffusion. *J Exp Bot* 57: 343-354.
- Terashima, I., & Hikosaka, K. 1995. Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. *Plant Cell Environ* 18: 1111-1128.
- Terashima, I., & Saeki, T. 1983. Light environment with a leaf 1. Optical properties of paradermal sections of *Camellia* leaves with special reference to differences in the optical-properties of palisade and spongy tissues. *Plant Cell Physiol* 24: 1493-1501.
- Vogelmann, T.C. 1993. Plant tissue optics. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 44: 231-251.
- Wada, M., & Kong, S.G. 2011. Analysis of chloroplast movement and relocation in *Arabidopsis*. *Methods Mol Biol* 774: 215-234.
- Wada, M., & Kong, S.G. 2018. Actin-mediated movement of chloroplasts. *J Cell Sci* 131: jcs210310.
- Williams, W.E., Gorton, H.L., & Witiak, S.M. 2003. Chloroplast movement in the field. *Plant Cell Environ* 26: 2005-2014.
- Zurzycki, J. 1961. The influence of chloroplast displacement on the optical properties of leaves. *Acta Soc Bot Pol* 30: 503-527.