

11.1 光応答の基礎

11.1.1 光化学反応

11.1.2 光量と光応答

11.1.3 作用スペクトル

11.1.4 生体の光応答

11.2 光生理応答

11.2.1 光発芽

11.2.2 芽生えの緑化

11.2.3 光屈性

11.2.4 避陰反応

11.2.5 花芽形成

11.2.6 気孔開口と葉緑体定位

11.3 光形態形成と植物ホルモン

11.4 植物の光受容体

11.4.1 フィトクロム

11.4.2 クリプトクロム

11.4.3 フォトリポニン

11.5 核内の光形態形成抑制因子

11.6 光周性と概日時計

11.6.1 概日時計

11.6.2 光周性と「外的一致モデル」

11.7 紫外線応答

1

11.1 光応答の基礎

11.1.1 光化学反応

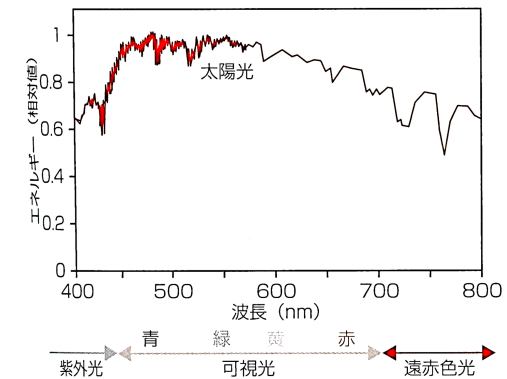


図11.1 波長と光

太陽光のスペクトル分布。太陽光は可視光領域を中心に、広い範囲の波長の光を含む。

光合成のと同じだが、遠赤色光も関係してくる

2

11.1.2 光量と光応答

光応答は光子数で決まる場合と
光強度で決まる場合がある

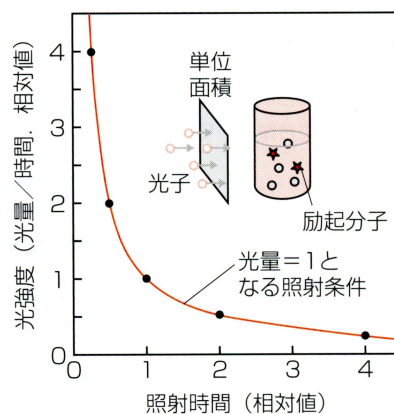


図 11.2 照射時間と光強度

光化学反応の相反則。光化学反応の反応量は、光強度や照射時間ではなく、入射(吸収)された総光子数によって決まる。

3

11.1.3 作用スペクトル

11.1.4 生体の光応答

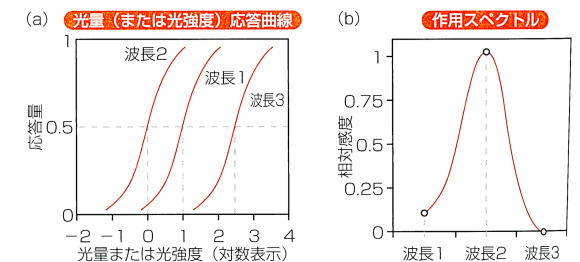


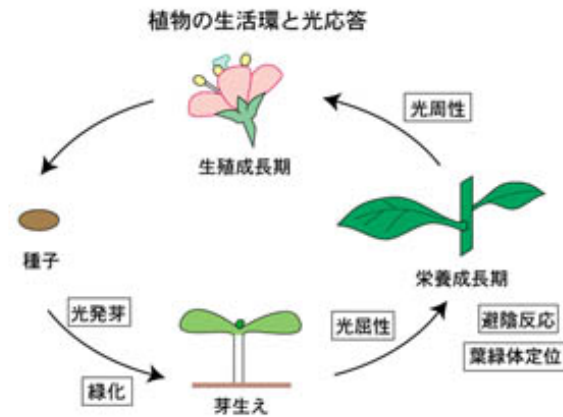
図 11.3 光量と光応答(a)および作用スペクトル(b)

作用スペクトルは、さまざまな波長で光量(または光強度)応答曲線を描き(a)、これをもとに波長に対して相対感度をプロットする(b)。なお、相対感度とは応答に必要な光量(強度)の逆数のこと。

4

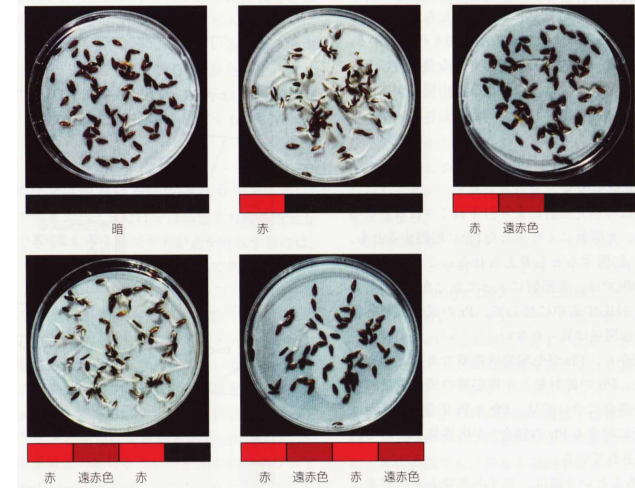
11.2 光生理応答

植物の一生の様々なプロセスで光が形態形成に関わっている



京都大学理学研究科植物学教室長谷研究室HPから 5

11.2.1 光発芽



最後に与えた光がレタスの種子発芽を促進・抑制する

どっちがどっち？

6

11.2.2 芽生えの緑化

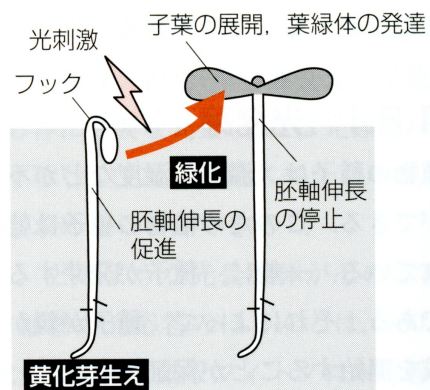


図 11.4 黄化芽生えの緑化
黄化芽生えは、光刺激により緑化した芽生えへと変化する。

7



黄化芽生え

プロプラスチドが
葉緑体に分化せず
エチオプラストで留まっている

緑化

光で葉緑体へ分化する

土の中で最適な環境で発芽して
生育する手段

8

11.2.3 光屈性

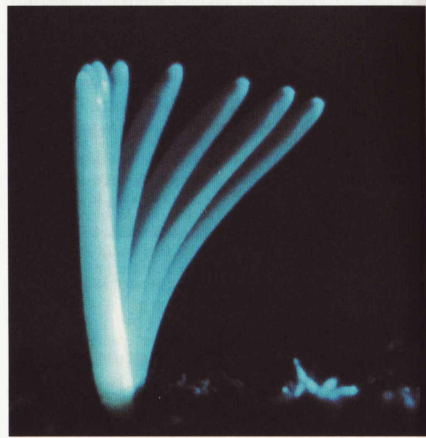


図 18.3 右側からの青色光方向に成長しているトウモロコシ子葉鞘の低速度撮影写真。30 分間連続青色光照射を行った。子葉鞘の屈曲に従って屈曲角度が増加する。(M. A. Quinones の好意による)

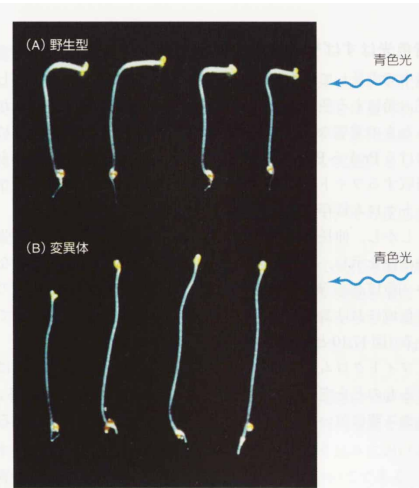


図 18.4 シロイヌナズナの野生型 (A) と変異体 (B) 芽ばえの光屈性。右側から光照射した。(Eva Huala の好意による)

9

11.2.4 避陰反応

葉の陰になったところでは赤色光が低下する
なぜでしょうか？

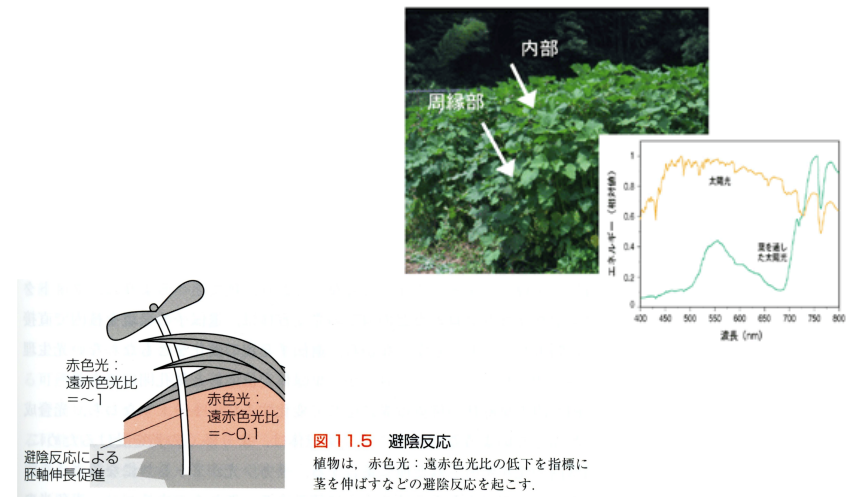


図 11.5 避陰反応

植物は、赤色光：遠赤色光比の低下を指標に茎を伸ばすなどの避陰反応を起こす。

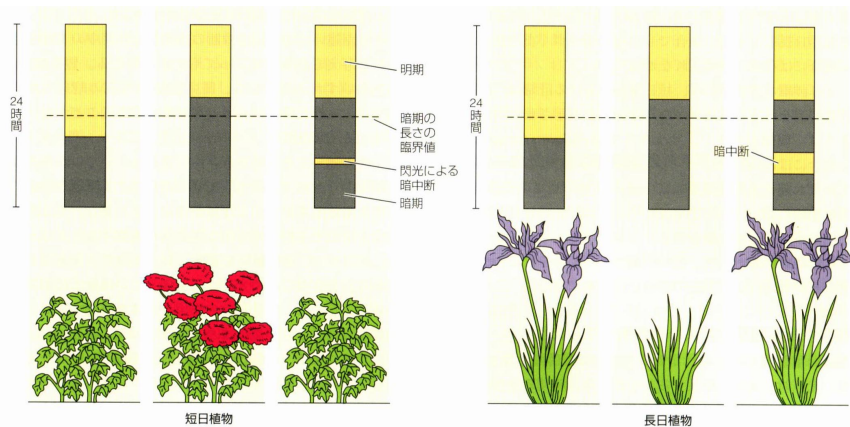
R/FRが低下することを植物は認識して形態を変化させる

10

11.2.5 花芽形成

短日植物＝秋に咲く花

長日植物＝春に咲く花



短日（長夜）植物は、夜の長さがある臨界値を超えた場合に花を咲かせる。暗期を短い光照射（暗中断）処理により中断すると、花成が妨げられる。

長日（短夜）植物は、夜の長さがある臨界値より短い場合に花を咲かせる。長日植物の中には、夜の中断処理により暗期を短くすることで花成が誘導されるものがある。

11

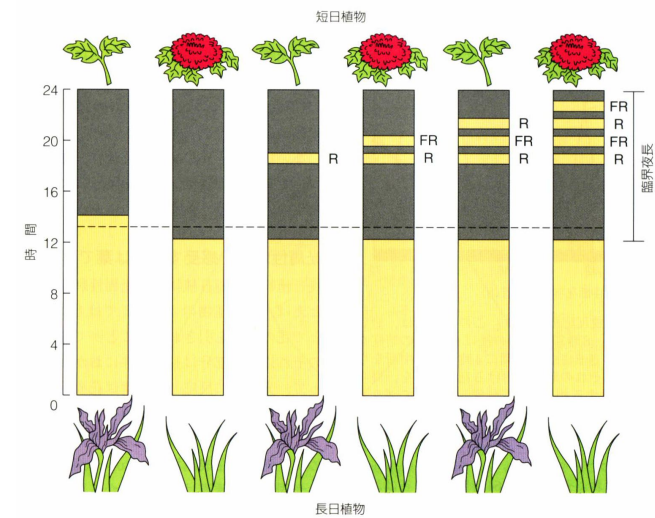


図 24.22 フィトクロムを介した赤色光 (R) と遠赤色光 (FR) による花成の制御。長日植物では、暗期中の赤色光の閃光照射が花成を誘導する。この反応はフィトクロムの関与を示唆する。短日植物では、赤色光の閃光照射は花成を阻害し、その効果は遠赤色光の閃光照射により打ち消される。

12

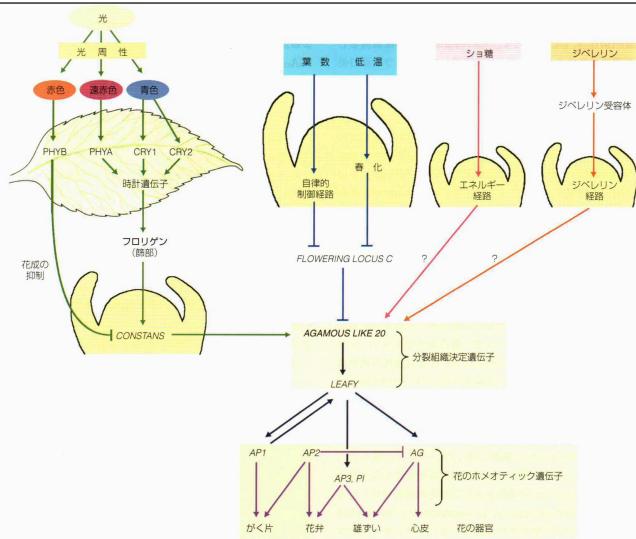


図 24.32 シロイヌナズナの花成を制御する四つの経路。光周期による制御経路、自律的な制御経路/春化による制御経路、糖による制御経路、ジベレリンによる制御経路。葉からの伝達性花成刺激（フロリゲン）は、光周期による制御経路にのみ関わっている。（Blazquez 2000 を改変）

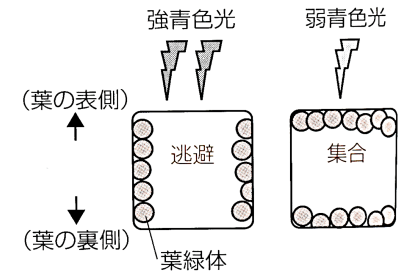
FTと呼ばれるタンパク質がフロリゲンであることがわかっている
どのようにしてFTが見つかったかを考えてみる

13

11.2.6 気孔開口と葉緑体定位

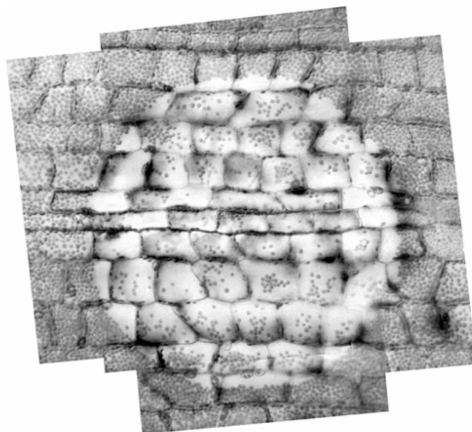
図 11.6 葉緑体の定位運動

植物の葉肉細胞の中心部は液胞で占められており、葉緑体は細胞の表面側に分布する。光を受けた細胞では、光の強度に応じて、葉緑体が光から逃避したり集合したりする。



14

セキショウモ(水棲被子植物)の葉緑体の光定位運動



写真提供: 堂本記公子、
高木慎吾
(大阪大学大学院
理学研究科)

15

どの光がどの光生理応答をするかを整理してみること

- 11.2.1 光発芽
- 11.2.2 芽生えの緑化
- 11.2.3 光屈性
- 11.2.4 避陰反応
- 11.2.5 花芽形成
- 11.2.6 気孔開口と葉緑体定位

11.3 光形態形成と植物ホルモン

植物ホルモンについては、別に講義があります

16

11.4 植物の光受容体

11.4.1 フィトクロム

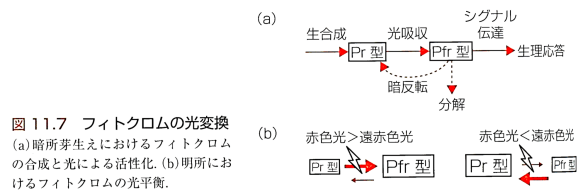


図 11.7 フィトクロムの光変換
 (a) 暗所芽生えにおけるフィトクロムの合成と光による活性化。 (b) 明所におけるフィトクロムの光平衡。

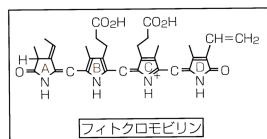
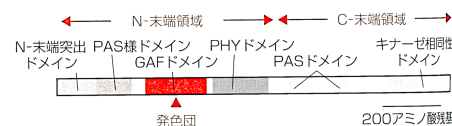


図 11.8 フィトクロムの分子構造
 フィトクロムは、モノマーあたり1分子のフィトクロモビリンを発色団として共有結合している。

17

フィトクロムは赤色光と遠赤色光でことなる吸収スペクトルを示す

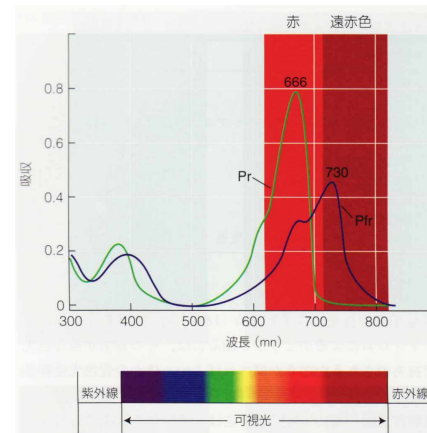
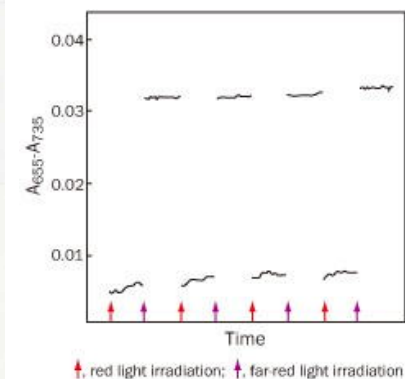


図 17.3 精製オートムギフィトクロムの Pr 型 (緑) と Pfr 型 (青) の吸収スペクトル。両者は部分的に重なる。(Vierstra and Quail 1983 より)

可逆的な変化である



18

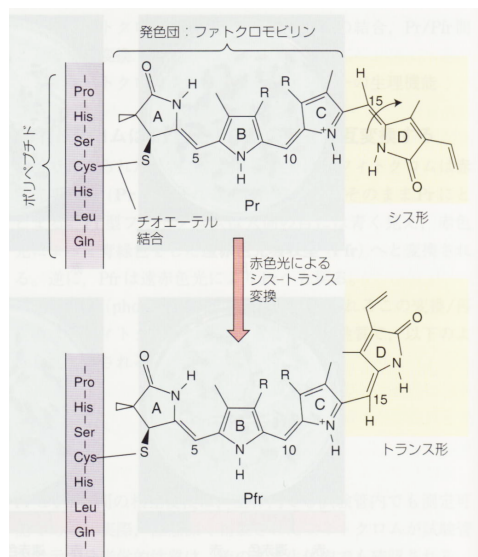
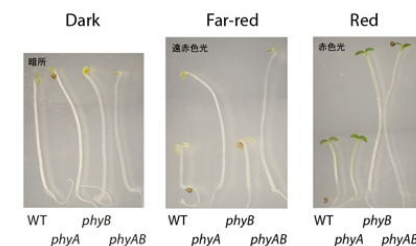


図 17.4 Pr 型と Pfr 型の発色団 (フィトクロモビリン) の構造。発色団はチオエーテル結合を介してペプチド部分と結合している。発色団は赤色光や遠赤色光を吸収し、15位の炭素原子の両側でコンフォメーション変化をおこす。(Andel et al. 1997)

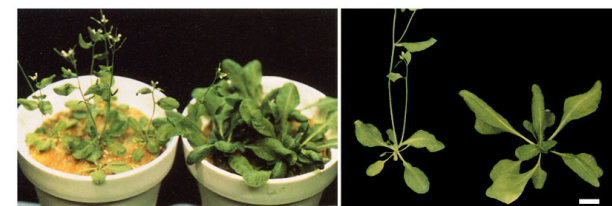
19

シロイヌナズナの突然変異体の解析により光受容体や形態形成の研究が飛躍的に進んだ(分子遺伝学的研究)

よく知られた変異体について考えてみましょう



phyA
phyB



京都大学生命科学研究科分子代謝制御学分野HPから

20



Arabidopsis thaliana

シロイヌナズナ

植物ゲノム研究のモデル
(2000年12月ゲノム(128Mb)解読)

遺伝実験の好適材料

形質転換が容易

解析ツールが充実

21

光応答しない変異



光応答を正に制御する遺伝子の役割がわかる

光受容体とそれらに関わるタンパク質が
明らかになった

22

光がなくても光形態形成を起こしてしまう変異体もある

何を意味する？

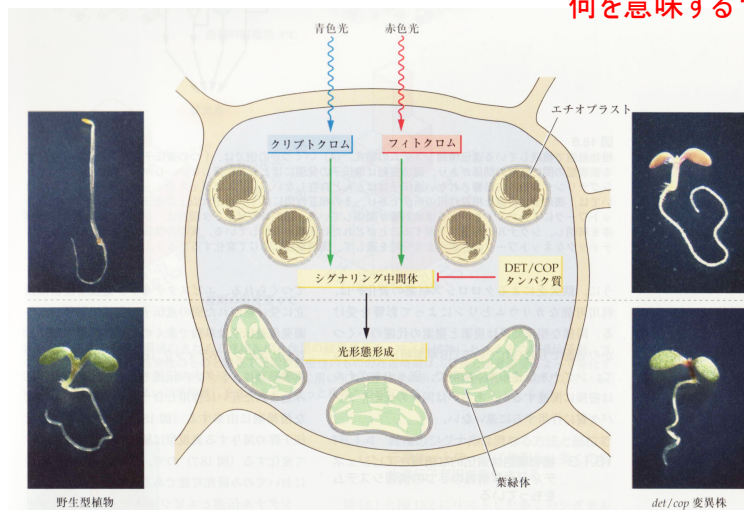


図 18.4
青色光と赤色光はしばしば相互作用し、植物の形態形成におけるその作用は重複する。DET (deetiolated, 緑化した) と COP (constitutively photomorphogenic, いつも光形態形成が起こる) と呼ばれる2セットのタンパク質群は、通常、暗黒条件下で植物が黄化プログラムを維持することに寄与している。光の効果はDETとCOP活性のスイッチを切り、光形態形成を開始させることである。

DETとCOP活性の抑制は青色光受容体(クリプトクロム)や赤色光受容体(フィトクロム)、光形態形成に活性をもつ光の存在に依存する。緑化に対する赤色光と青色光の効果から、2つの光受容経路のシグナリング中間体は相互作用するネットワークを形成することを示している。

23

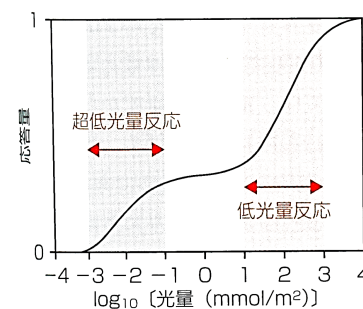


図 11.9 フィトクロムの生理応答様式
どちらの反応も光量依存的な反応であるが、超低光量反応はより敏感である。このため、超低光量反応は遠赤色光の照射によっても起こる。

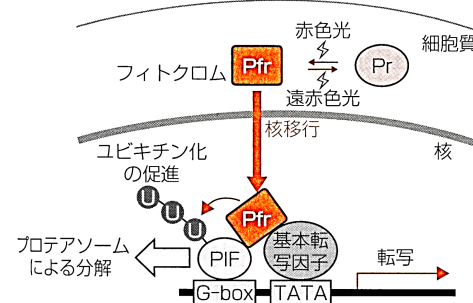
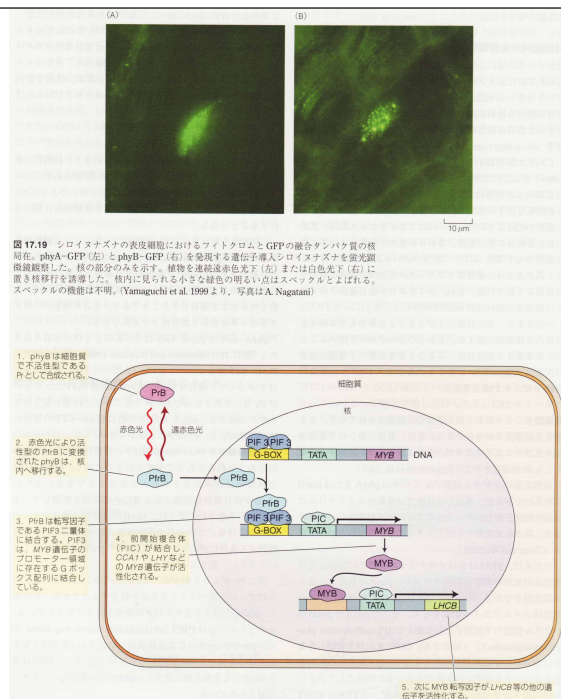
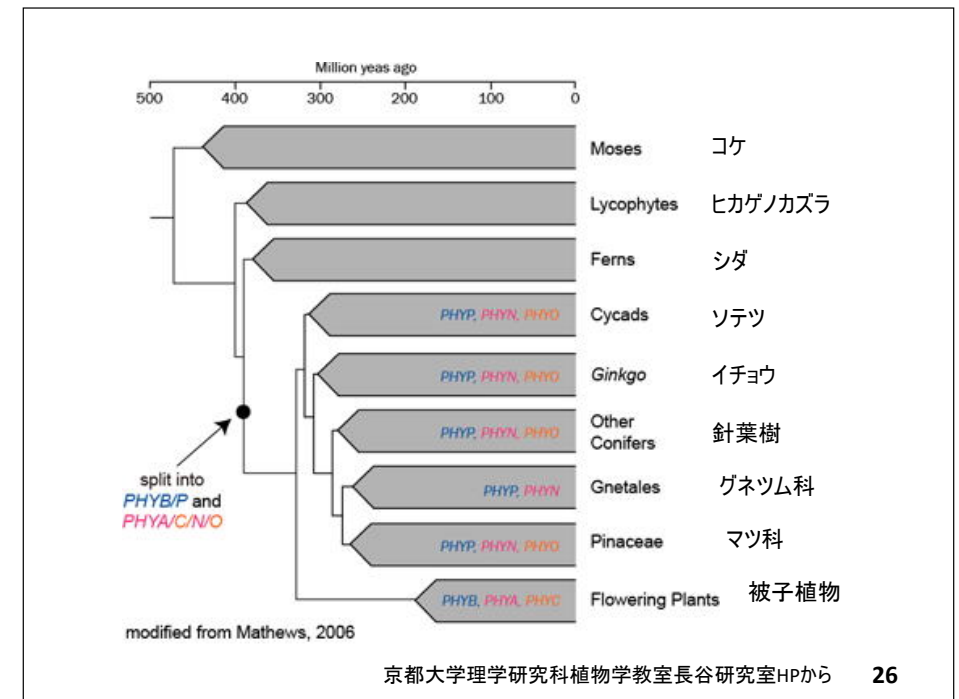


図 11.10
フィトクロムの細胞内情報伝達
活性化されて Pfr 型となったフィトクロムは核内に移行し、PIF とよばれる転写因子と結合して転写を制御していると考えられている。

24



25



26

11.4.2 クリプトクロム

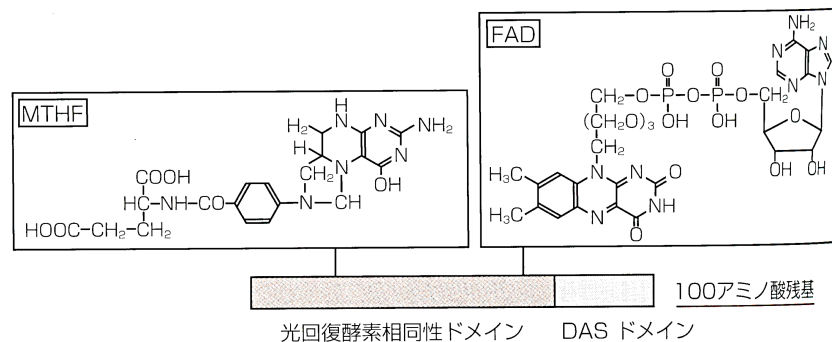


図 11.11 クリプトクロムの分子構造

クリプトクロムは光回復酵素と相同性を示し、フラビンアデニンジヌクレオチド(FAD)とメチルテトラヒドロ葉酸(MTHF)を1分子ずつ非共有的に発色団として結合している。

27

11.4.3 フォトリポリン

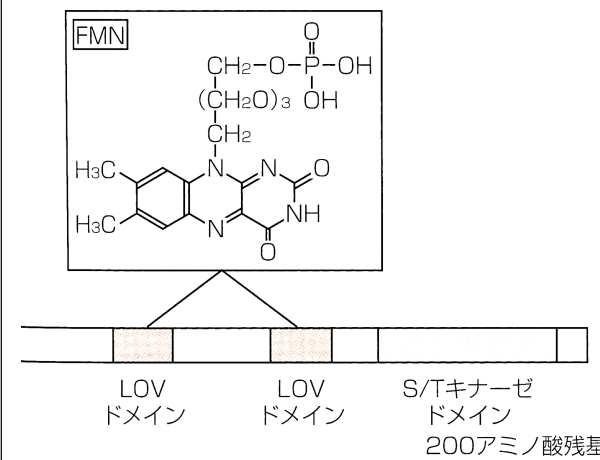


図 11.12 フォトリポリンの分子構造

フォトリポリンは、発色団としてフラビンモノヌクレオチド(FMN)を非共有的に結合する LOV ドメインを2つ、C-末端にはキナーゼドメインをもつ。

28

11.5 核内の光形態形成抑制因子

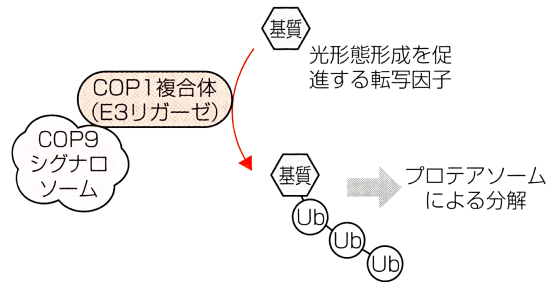


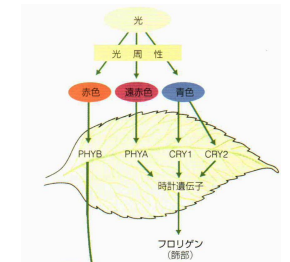
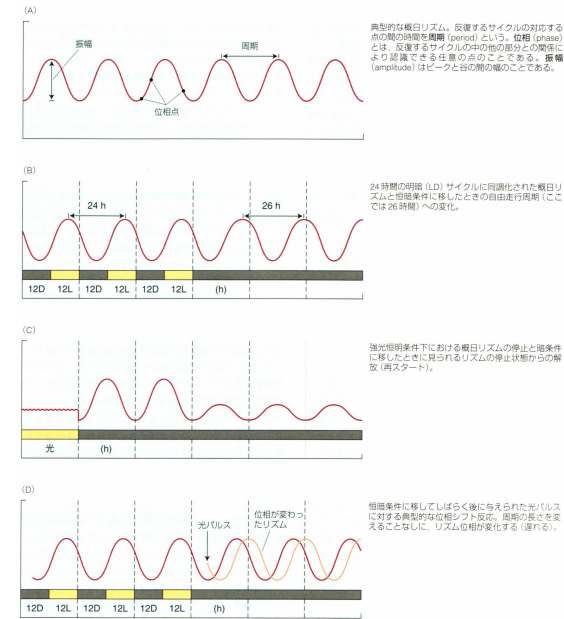
図 11.13

核内の光形態形成抑制機構

これらの因子は、さまざまな複合体を形成して、光応答に関わる因子 (LAF1, HFR1, HY5, HYH など) の核内における分解に関わる。

29

11.6 光周性と概日時計



時計遺伝子
(転写のフィードバック制御)

30

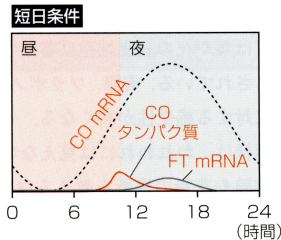
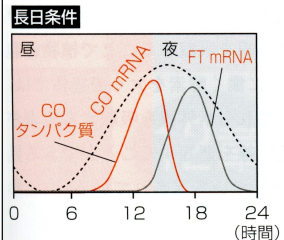


図 11.14 光応答と光周性

生物時計により発現時期が定められている CO mRNA から翻訳される CO タンパク質の安定性は、光条件により左右される。このため、夕刻の明暗によって、花芽形成を誘導する FT 遺伝子の発現が抑制される。

31

練習問題

- 1 植物の光応答の特徴を、われわれの視覚と比較しつつ説明しなさい。
- 2 フィトクロムによる光発芽にジベレリンが関与するとした場合、どのような機構により発芽が誘導されると考えられるか、その過程をできるだけ詳しく記述しなさい。
- 3 クリプトクロムとフォトトロピンにはないフィトクロムの特徴を1つ挙げ、その性質が植物の生存にどのように役立っているか考察しなさい。

32