

日本発の発見から約 30 年 植物の低温光阻害を引き起こす新たな分子機構を解明

概要

植物にとって、太陽の光はいつも恵みとは限りません。とりわけ寒い日の光は、光合成を担う光化学系 I (PSI) での電子の蓄積が起こるため、活性酸素が発生して、PSI や植物自身を傷つけることがあります。この現象は、今から 30 年以上前の 1994 年に寺島一郎博士、園池公毅博士らがキュウリを用いて世界に先駆けて報告した日本発の重要な発見であり、「低温 PSI 光阻害」として知られています。以後 30 年にわたりそのメカニズムについて研究が行われてきましたが、植物が低温から PSI を守る仕組みについては、十分に分かっていませんでした。

神戸大学大学院農学研究科の竹内航特命助教（2025 年度京都大学大学院農学研究科博士後期課程修了）、および京都大学大学院農学研究科の播本慎太郎（2025 年度修士課程修了）と伊福健太郎教授らは、イネとキュウリを用いて、葉緑体に存在する『NDH 複合体』が低温で PSI から電子を逃す安全弁として PSI を守ることを明らかにしました。NDH を欠損したイネでは低温による PSI の損傷が著しく進行した一方、別の経路から余剰電子を安全に逃がす FLV タンパク質を導入したイネでは、PSI の光阻害がほぼ完全に抑えられました。さらに、キュウリでは低温と光にさらしてからわずか 1 時間以内に、NDH 複合体が崩れ始め、NDH の働きが失われることを発見しました。NDH が働かないと、PSI では電子が消去できず、キュウリは活性酸素による光阻害を受けました。

本研究の成果は、日本で発見された低温における PSI 光阻害に約 30 年ぶりに新たな一章を加えるものです。植物が低温から PSI を守る仕組みだけでなく、その仕組みが低温下で壊れる分子過程も明らかにしました。本成果は、植物の低温ストレス耐性機構への理解を深め、低温でも光合成能力を損なわない作物を探索・開発するための新たな手がかりになると期待されます。

本成果は、2026 年 9 月 20 日に植物分野の権威ある国際学術誌「*New Phytologist*」に掲載されました。

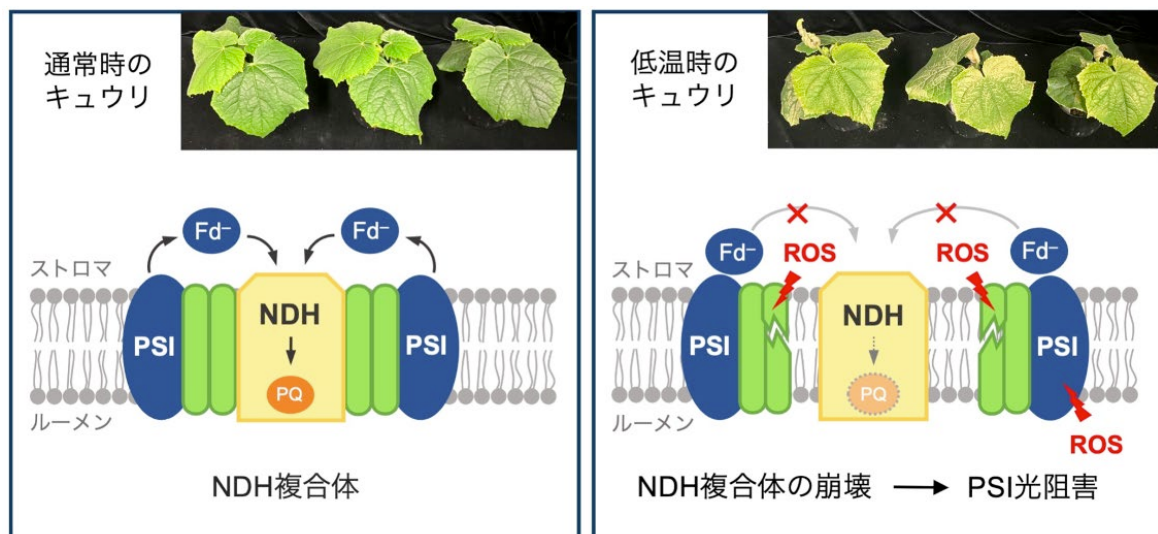


図1 寒さで壊れる光合成の安全弁

通常時、NDHは光化学系I (PSI) のフェレドキシン (Ferredoxin, Fd) から電子を受け取り、PSIを守る

(左)。低温ストレスにさらされたキュウリでは、NDH複合体が不安定化して電子が蓄積し、活性酸素が発生する。これによりPSI光阻害とキュウリの葉の白化が進行する(右)(竹内 航、神戸大学大学院農学研究科 植物栄養学研究室)。

1. 背景

地球温暖化により、夏野菜は秋や春に栽培されることが増え、低温ストレスにさらされる機会が増えています。また、冬季のハウス栽培では低温障害を防ぐために多くのエネルギーが費やされています。そのため、植物の低温ストレス障害の軽減や、低温耐性機構の解明が重要です。1990年代、東京大学のグループが中心となり、低温で葉緑体の光化学系I (PSI) が光阻害^(注1)を受けることを発見しました^(注2)。それを機に、PSIの光阻害を防ぐメカニズムの解明が世界中で進められてきました。その中で、多くのメカニズムが明らかになった一方、低温・光ストレスの初期に何が起き、どの防御機構が最初に破綻するのかは未解明のままでした。

2. 研究手法・成果

本研究チームの竹内と伊福らは、2022年に低温に強いキュウリ品種と弱いキュウリ品種が存在することを発見し^(注3)、2025年には、PSIの電子を受け取るタンパク質である葉緑体 NADH dehydrogenase-like complex (NDH)^(注4)の活性が低下することが低温に弱い原因であることを明らかにしました^(注5)。さらに今回、低温でのNDHの活性低下の詳細なメカニズムが明らかとなりました。

通常、NDHはPSIと結合しており、「PSI-NDH超複合体」として機能します。しかし、今回の研究においてキュウリの葉に低温で光を当てる処理を施したところ、わずか1時間以内にこのPSI-NDH超複合体が分解し、機能が低下することが明らかとなりました。さらに、この超複合体の不安定化には、複合体の形成に関与するPSI集光アンテナタンパク質複合体 (Light-harvesting complex I, LHCI)^(注6)への障害が関与していることが示唆されました。低温下での光によって発生した活性酸素種^(注7)がLHCIを傷つけ、PSI-NDH超複合体を不安定化させることで、NDHの“安全弁”としての機能が失われると考えられました(図2)。

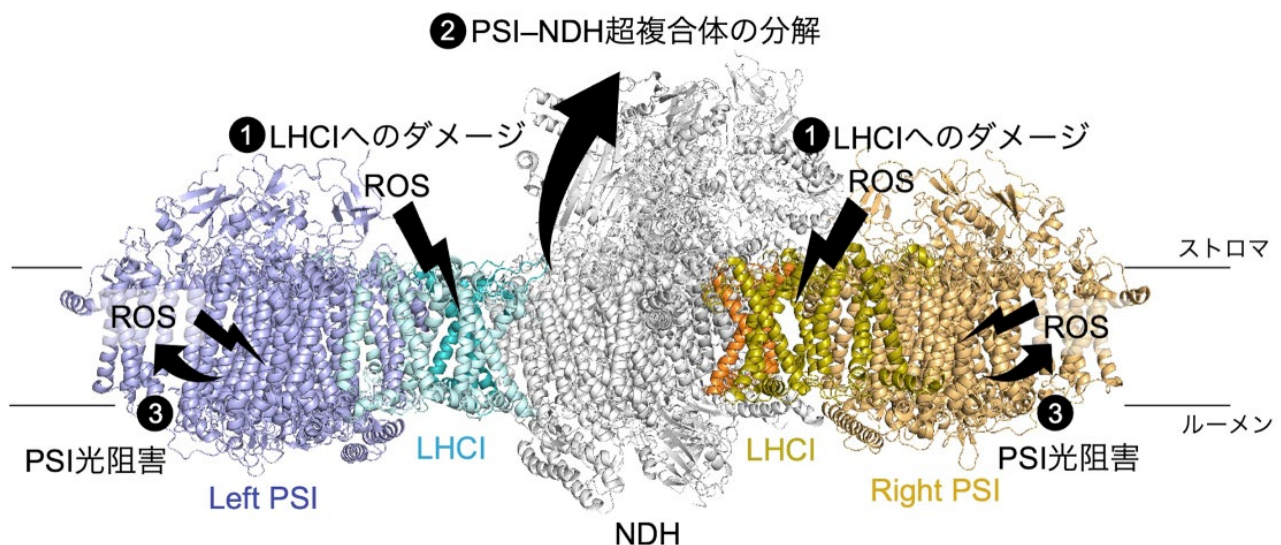


図 2. 低温での光合成のダメージの始まり

低温では 1. PSI と NDH の結合に関与する LHCI への障害が起こり、2. NDH が PSI から乖離し、3. PSI 光阻害が起こる。これらは全て、低温時の光による活性酸素種（ROS）が原因である。図は PSI-NDH 超複合体の構造を元に作成した（PDB ID: 7WG5^(注8)）。

NDH の低温耐性への重要性を確かめるために、通常のイネ（野生型）と NDH 欠損イネ^(注9) に 24 時間の低温・光ストレスを与え、光合成活性を測定しました。その結果、低温 24 時間後に活性を維持していた PSI は、野生型のイネでは処理前の約 80%であったのに対し、NDH 欠損イネでは約 40%にまで低下しました（図 3A）。NDH 欠損イネでは PSI に電子が過剰に蓄積していることも確認されました。

さらに研究グループは、PSI の過剰な電子を酸素へ安全に受け渡す FLV タンパク質^(注10)を導入したイネを解析しました。FLV 導入イネでは、低温でも PSI に電子が蓄積しにくく、PSI 光阻害は全く確認されませんでした（図 3B）。同様に、PSI を保護する光である遠赤色光を照射した場合にも、PSI の損傷が軽減されました。これらの結果は NDH や FLV のような電子の“安全弁”が、低温下で PSI を守る決定的な役割を果たすことを示しています。

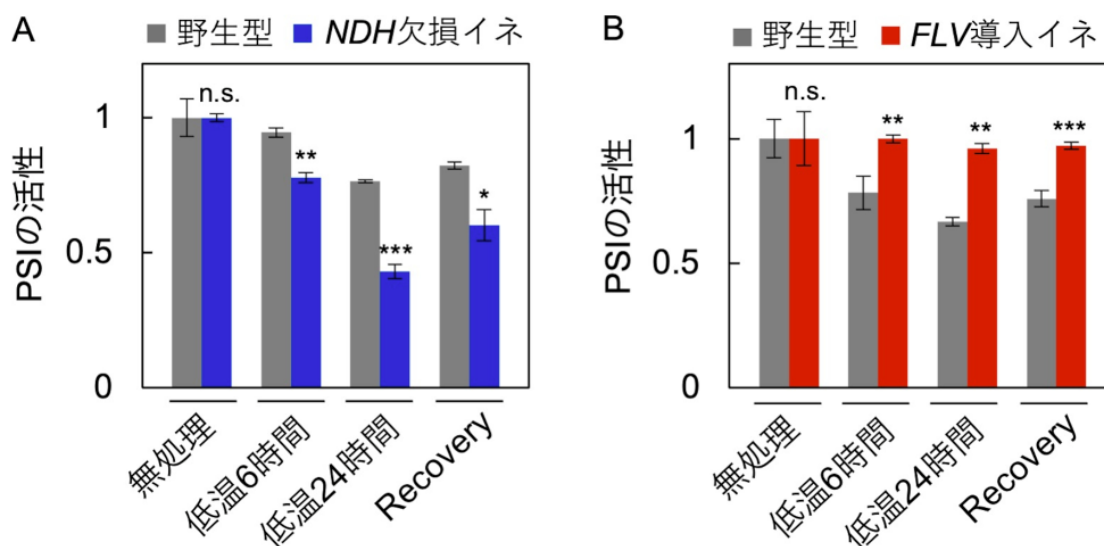


図 3. イネの変異体を用いて確かめた電子消去の重要性

イネに低温ストレス（4℃, 250 $\mu\text{mol photons s}^{-1}\text{m}^{-2}$ ）を与えた際の PSI の活性変化、および低温ストレス後 1 日常温で回復させたイネの PSI 活性。(A) 野生型（WT）および NDH 欠損イネ（*crr6*）の結果。(B) WT および FLV 導入イネの結果。アスタリスク (*, **, ***) は統計的有意差（それぞれ $p < 0.05$, $p < 0.01$, and $p < 0.001$ ）を表し、‘n.s.’ は有意差なし（ $p > 0.05$ ）を表す（Student’s *t*-test）。

3. 波及効果、今後の予定

本研究は、日本で発見されてから 30 年以上にわたり研究されてきた低温下の PSI 光阻害について、植物が PSI を守る仕組みと、その防御機構が低温下で崩壊する過程を分子レベルで示したものです。NDH は、PSI-NDH 超複合体を形成することで、低温などの環境ストレスから光合成装置を守る重要な役割を果たしていることが明らかになりました。低温による光合成障害は、イネやキュウリをはじめとする多くの作物の初期生育や収量を制限する要因です。本成果は、NDH の活性や PSI-NDH 超複合体の安定性を指標として、低温に強い品種を

探索・選抜するための新たな視点を提供します。また、FLV によって PSI 光阻害を抑制できたことは、余剰電子の“逃げ道”を強化することが低温耐性を高める戦略となることを強く示しています。

4. 研究プロジェクトについて

本研究は、JST CREST (JPMJCR15O3, JPMJCR17O2), JSPS (JP23KJ1357), 京都大学いしずえ 2026 による支援を受けて実施されました。

<脚注>

注 1: 光阻害. 光による光合成の機能低下を指す。特に光化学系 I (PSI) の光阻害を PSI 光阻害と呼ぶ。

注 2: 以下の論文である。「Terashima I, Funayama S, Sonoike K. 1994. The site of photoinhibition in leaves of *Cucumis sativus* L. at low temperatures is photosystem I, not photosystem II. *Planta* 193, 300–306」.

注 3: 以下の論文である。「Takeuchi K, Che Y, Nakano T, Miyake C, Ifuku K. 2022. The ability of P700 oxidation in photosystem I reflects chilling stress tolerance in cucumber. *Journal of Plant Research* 135, 681–692」.

注 4: 葉緑体 NADH dehydrogenase-like complex (NDH) . ミトコンドリアの呼吸鎖の NADH dehydrogenase のサブユニットと相同性のある葉緑体タンパク質。葉緑体において PSI から電子を受け取る能力を持つ。

注 5: 以下の論文である。「Takeuchi K, Harimoto S, Che Y, Kumazawa M, Satoh H, Maekawa S, Miyake C, Ifuku K. 2025. The protective role of chloroplast NADH dehydrogenase-like complex (NDH) against PSI photoinhibition under chilling stress. *New Phytologist* 248, 2262–2279」.

注 6: PSI 集光アンテナタンパク質複合体 (Light-harvesting complex I, LHCI) . PSI に結合し、吸収した光エネルギーを PSI の反応中心へ伝えるタンパク質複合体。複数の Lhca タンパク質から構成され、このうち Lhca5 と Lhca6 は PSI と NDH の結合に関与する。

注 7: 活性酸素種 (ROS) . 酸素 (O_2) から発生する反応性の高い分子種で、光化学系における余剰な電子が原因となって発生する。光化学系から発生する主な活性酸素はスーパーオキシドアニオン ($O_2^{\cdot-}$) や一重項酸素 (1O_2) である。

注 8: PSI-NDH 超複合体の構造図に示した構造モデルは、シロイヌナズナの PSI-NDH 超複合体の立体構造 (PDB ID: 7WG5) を基に作製した。構造の出典は以下の論文である。「Su X, Cao D, Pan X, Shi L, Liu Z, Dall'Osto L, Bassi R, Zhang X, Li M. 2022. Supramolecular assembly of chloroplast NADH dehydrogenase-like complex with photosystem I from *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Plant* 15, 454–467」.

注 9: NDH 欠損イネ. イネの *CRR6* 遺伝子に変異をもち、機能的な NDH 複合体を蓄積しない。

注 10: FLV タンパク質. Flavodiiron protein という PSI から電子を受け取り、酸素を水まで安全に還元する酵素。藻類、コケ植物、シダ植物、裸子植物などに存在するが、被子植物では進化の過程で失われている。

<研究者のコメント>

人間が考えた植物研究の仮説はハズれることが多いと思いますが（しかしそれが醍醐味でもある）、この成果は幸運にも仮説が次々と当たり導かれた成果でした。博士課程最終年のラッキーだと思います。6 年間ご指導いただいた伊福健太郎先生、研究を共に進めた後輩の播本くんとこの成果を世に出せたことを嬉しく思います。（神戸大学 竹内 航）

<論文タイトルと著者>

タイトル： The PSI-NDH supercomplex prevents chilling-induced PSI photoinhibition

(PSI-NDH 超複合体は低温ストレスによる PSI 光阻害を抑制する)

著 者： Ko Takeuchi, Shintaro Harimoto, and Kentaro Ifuku

掲 載 誌： *New Phytologist*

DOI：10.1111/nph.71594