

## 研究紹介

光防御関連遺伝子 *ELIP2* プロモーターから同定された強光、低温、UV-B ストレス応答を統合する転写制御配列<sup>§</sup>

<sup>1</sup> 岐阜大学 応用生物科学部 <sup>2</sup> 岐阜大学 大学院連合農学研究科 <sup>3</sup> 理化学研究所 BRC  
<sup>4</sup> 名古屋大学 遺伝子実験施設 <sup>5</sup> 理化学研究所 CSRS <sup>6</sup> JST ALCA  
 速水 菜月<sup>1,\*</sup> 坂井 優作<sup>1</sup> 時澤 睦朋<sup>2</sup> 井内 聖<sup>3</sup> 野元 美佳<sup>4</sup> 多田 安臣<sup>4</sup> 山本 義治<sup>1,2,5,6</sup>

強光、低温、及び UV-B ストレスは光阻害や ROS 生成を伴うという点で共通しており、光合成と非常に関係の深い環境ストレスである。筆者らは光防御関連遺伝子であるシロイヌナズナ *ELIP2* が強光、低温、及び UV-B に顕著に転写応答を行うことに注目し、そのプロモーター解析を行った。解析スキームとしては、1) マイクロアレイデータをもとにした転写制御配列の予測、2) 予測に基づく合成プロモーターの作成とその機能検証、の二段階で行った。得られた結果から、予測された3つの転写制御配列すべてが機能を持つこと、そのうち2つの組み合わせがストレス応答に必要かつ十分であることを明らかにした。また、機能解析及びプロモーター配列と発現応答のゲノムワイドな相関解析の結果から、同定されたエレメントの一つ（エレメント B、GGCCACGCCA）には強光、低温及び UV-B の3種類のシグナルを統合する働きがあるということが強く示唆された。

## 1. はじめに

動物とは異なり植物は不適な環境下にあっても逃げだすことができない。そのため、植物は多様な環境ストレスに対する高度な環境適応能力を発達させており、動物の生存戦略との大きな違いとなっている。植物の環境適応の分子メカニズムの中心は環境ストレスに対する転写応答にあり、多様な環境ストレスに対して応答する複雑な転写ネットワークにより支えられている。植物が持つ高度な環境適応能力を理解するためには、この転写ネットワークの解明が必須である。

通常一つのネイティブプロモーターには複数の転写制御配列が含まれており、その組み合わせにより遺伝子ごとの転写プロファイルが規定されていると考えられる。植物プロモーターに含まれる転写制御配列の同定のための、プロモーターデリーションによるラフマッピングからミュレーションスキニングを用いたファインマッピングへという手法はよく整備

されている。しかしこの解析手順に従うと転写制御配列の同定までに長い期間を要すること、ひとつのプロモーターからすべての転写制御配列を同定することが目的ではないためネイティブプロモーターの全体の構造理解にはなかなか繋がらないこと、の二点の問題があった。

一方、バイオインフォマティクスを用いて転写制御配列を予測する試みが行われており、マイクロアレイデータをもとに予測する手法としては Gibbs sampling や MEME といった、共通の制御を受けるプロモーター群からコンセンサス配列を抽出する方法が確立されている。しかしながら、これらの方法には低い検出感度および高い偽陽性頻度という問題があり、実用的な要求水準には達しないものであった<sup>1)</sup>。我々は配列の出現頻度比較による転写制御配列の予測法を新たに開発し<sup>2)</sup>、それを用いてシロイヌナズナ *ELIP2* の転写制御配列予測を行い、その結果をもとにして合成プロモーターを用いたプロモーター機能解析を行う、という解析スキームを確立した。本報告に紹介する内容は主に文献<sup>3)</sup>に公表されている。

<sup>§</sup>第4回日本光合成学会シンポジウム ポスター発表賞受賞論文

\*連絡先 E-mail: natsuki-hayami@hotmail.co.jp

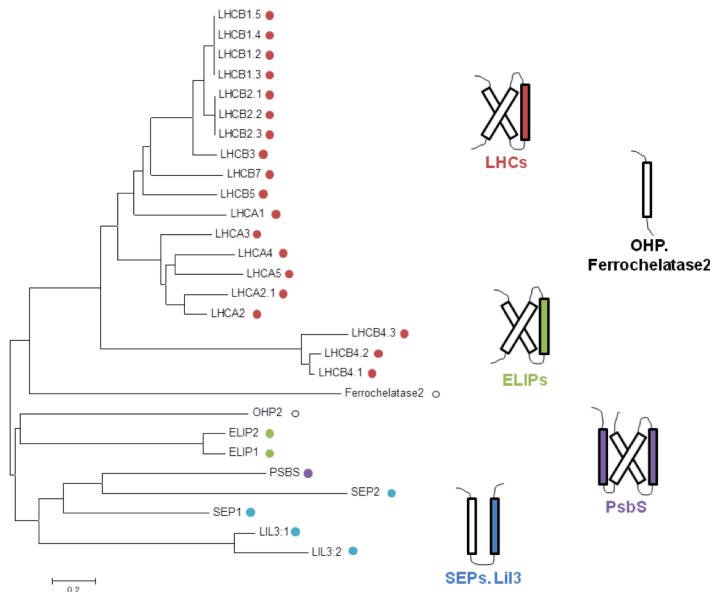


図 1. シロイヌナズナ LHC スーパーファミリー

シロイヌナズナ LHC スーパーファミリーに属する全長タンパク質の近隣接合法による系統樹 (左) とタンパク質の構造を示すイラスト (右)。左のパネルにおいて各タンパク質の右側にある色のついた丸印は左のパネルの色に対応する。右のパネルに示した白もしくは色付けされた長方形は  $\alpha$  ヘリックスからなるチラコイド膜貫通領域。白色で表したヘリックスは LHC スーパーファミリー全体において保存性が高いが、色付けされたヘリックスはそれぞれのグループごとに配列の違いが見られる<sup>9,10)</sup>。

2. 強光、低温、UV-B ストレスと光合成

日中の直射日光は植物の光飽和点の 10 倍程度の光量に達することがあり、過剰な光合成電子伝達鎖の駆動により光合成装置や葉緑体、植物組織にダメージを与える可能性がある。植物の光ストレスによる症状としては、光阻害、電子伝達鎖の過剰駆動による還元力の過剰供給、電子伝達鎖からの電子の漏出に伴う活性酸素種 (ROS) の生成が挙げられる。また、低温ストレス時の症状としては凍結/乾燥による細胞や組織へのダメージが最も深刻ではあるが、それ以外にも光阻害、カルビン酵素群の活性低下に伴う還元力の過剰供給、ROS の生成がある。強光、低温ストレス時には光合成電子伝達鎖の抑制がストレス緩和に役立つと考えられる。また、UV-B ストレス時における最も深刻な症状は DNA 損傷であるが、光阻害及び ROS 生成も知られている<sup>4)</sup>。従って 3 種の環境ストレスには光合成に与える影響としてある程度の類似性が存在する。

3. 環境ストレスによる ELIP2 の発現誘導

ELIP (Early Light Inducible Protein) はエンドウの緑化初期に発現する遺伝子として発見された<sup>5)</sup>。カロテノイド及びクロロフィル結合性のチラコイド膜タンパク質をコードする遺伝子であり<sup>6)</sup>、アミノ酸配列の相同性から LHC スーパーファミリーに分類される (図 1)。具体的な機能は不明であるが、光ストレス下におけるストレス緩和を行う光防御因子であると考えられて

いる<sup>7,8)</sup>。

シロイヌナズナ ELIP2 は強光ストレス及び UV-B ストレスにより発現活性化されることが知られていた

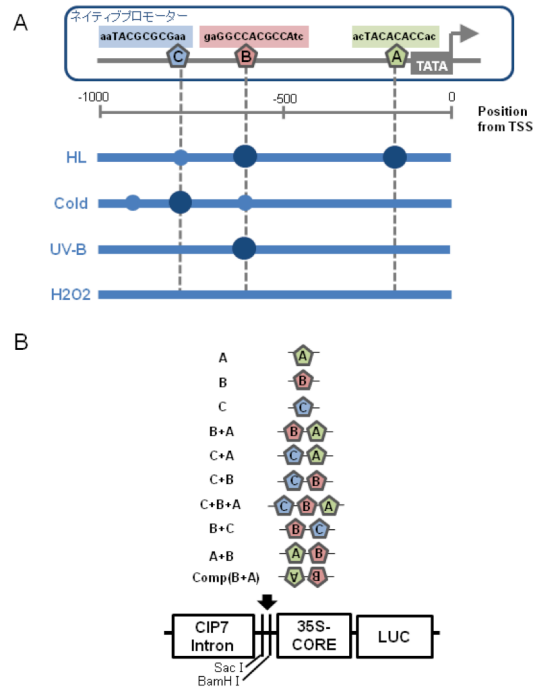


図 2. プロモーター上の転写制御配列の予測

(A) A、B、C の 3 つの元素が予測された。それぞれの出現位置及び塩基配列を示した。TATA は TATA ボックス、数字は転写開始点 (TSS) からの距離 (bp) を示す。(B) 合成プロモーターの模式図。それぞれの元素は 3 回繰り返りとして合成オリゴ DNA を用いて作成され、図最下段のベクターへ挿入された。

が、公開されているマイクロアレイデータを解析した結果、低温ストレスに対しても活性化が見られることを見いだした。上でも述べたとおり3つのストレスに共通する特徴として活性酸素種 (ROS) の生成が挙げられるが、シロイヌナズナ *ELIP2* は ROS のひとつである過酸化水素には応答しないこと<sup>11)</sup>から、これらの環境ストレスに対する *ELIP2* の活性化は過酸化水素ではない ROS、もしくは全く別の機構により行われるものと想像される。これまでに、*ELIP2* の強光ストレス応答が DCMU 処理により抑制されることからストレス認識にプラストキノンの還元状態が必須であることが示唆されている<sup>12)</sup>。これらの知見から、*ELIP2* の転写活性化は光合成に密接に関わる複数の環境ストレスに対して応答していると捉えることができる。我々は、強光、低温、UV-B を含む複数の環境ストレスに対する光防御応答の理解を目的として *ELIP2* プロモーターの解析を行った。

#### 4. *ELIP2* プロモーターに含まれる転写制御配列予測と合成プロモーターの作成

*ELIP2* 転写開始点上流 1000 塩基について、連続した 8 塩基配列のシロイヌナズナ全遺伝子中での出現頻度とストレス応答性遺伝子群中での出現頻度を比較することで転写制御配列を予測した (図 2A)。図 2A の各横線は転写開始点から上流 1000 塩基までのプロ

モーター配列をそれぞれ示しており、青丸はストレス応答性遺伝子群中での出現頻度が相対的に高い配列を、濃青丸はストレス応答性遺伝子群中での出現頻度が相対的に高かつ統計的に有意な配列の位置を示している。この予測結果から3つの転写制御配列候補としてエレメント A,B 及び C を決定した。

予測されたエレメントの機能検証をするために、ホタルルシフェラーゼ遺伝子上流に予測されたエレメントとカリフラワーモザイクウイルス 35S コアプロモーターをつないだ人工合成プロモーターを作成した。エレメント A,B 及び C を単独または組み合わせで持つ合計 10 系統を作成した (図 2B)。

#### 5. 合成プロモーターを用いた機能検証

図 2B のように作成した人工合成プロモーターとルシフェラーゼ遺伝子を導入した形質転換シロイヌナズナの芽生えのルシフェラーゼ活性を測定することで各エレメントの機能を検証した。ルシフェラーゼ活性の *in vivo* 計測は図 3A に示したような自動発光測定機を用いて行った。

UV-B 応答についてはエレメント B と A を組み合わせた合成プロモーター (B+A) で *ELIP2* ネイティブプロモーターと同程度の応答が確認された。一方で A または B の単独のエレメントを含む合成プロモーターは応答を示さなかった (図 3B)。強光、低温応答に関し

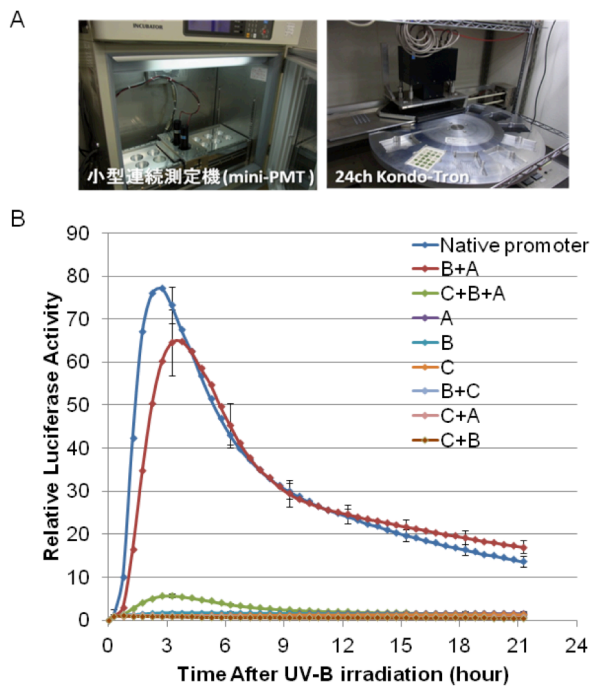


図 3. 合成プロモーター系統の UV-B 応答

(A) 使用した自動発光測定器。左は 3 cm φシャーレ、右は 24 穴プレートを用いる。光増倍管により発光測定する。(B) 22 °C、6 W・m<sup>-2</sup> で 1 週間栽培した植物にルシフェリンを添加し、UV-B を 6 W・m<sup>-2</sup> で 15 分間照射した後の植物体の *in vivo* ルシフェラーゼ活性を測定した。UV-B 照射前のルシフェラーゼ活性を 1 とした相対値を示す。

表 1. 合成プロモーター系統の環境ストレス応答性まとめ

ネイティブプロモーターと同等の高い応答性を示したものは◎、弱いながらも応答のあったものは○、応答のないものは×で示した。

	HL	UV-B	Cold
Native promoter	◎	◎	◎
A	×	×	×
B	×	×	ND
C	×	×	ND
B+A	◎	◎	◎
C+A	×	×	ND
C+B	×	×	ND
C+B+A	○	○	×
B+C	×	×	ND

ても UV-B 応答と同様に、B+A でのみネイティブプロモーターと同様の発現プロファイルが確認された (表 1)。これらの結果から、UV-B、強光、低温の3つの環境ストレス応答にはエレメント B もしくは A の単独では応答を示すには不十分であり、両者の組み合わせが必要であることが明らかになった。

さらに、B+A の順番を逆にする (A+B)、もしくは裏返した ((B+A)comp) と、UV-B 応答は影響を受けず、同等の応答性を示すことも明らかとなった (表 1)。

マイクロアレイデータ及びプロモーター配列情報をもとに、シロイヌナズナ全遺伝子におけるプロモーター中のエレメント A、B の有無とストレス応答との相関を解析した。その結果、エレメント B をプロモーター中に持つ遺伝子群では、エレメント A をプロモーター中に持つ遺伝子群やシロイヌナズナ全遺伝子群と比較して強光、低温、UV-B の環境ストレス応答性の遺伝子の割合が高いことが明らかになった (図 4)。エレメント B を持つ遺伝子のなかにはストレス応答性を持つものと持たないものが混在しているが、大まかに言うと3つのストレスすべてに応答性を示さないもの、3つのストレスすべてに正の応答性をもつもの、3つのストレスすべてに負の応答性をもつもの、のグループに分かれる傾向があることがわかった。従って、

エレメント B をプロモーターに持つ遺伝子群においては、強光、低温、UV-B というキューも認識機構も異なる3つのストレス応答がセットになって現れる、ということになる。これらのことからエレメント B はこれら3つの環境ストレス応答を統合する働きを持つということが強く示唆された。3つの環境ストレスシグナルの受容はエレメント B が行っており、その応答が起こるか起こらないか、正負どちらの応答になるかは、他の因子 (ELIP2 の場合でいえばエレメント A) との組み合わせにより決定されているのではないかと推測している。

エレメント A については図 4 にあるように、ストレス応答性との相関はエレメント B ほどは高くなく、A は発現応答の特異性を担うというよりはストレス応答について補助的な働きをしているものと想像される (図 4)。

UV-B に対する転写応答についてはシロイヌナズナの UV-B 受容体として唯一知られている UVR8 に依存性を示す低光量応答グループと UVR8 非依存性高光量応答グループの2種類が存在することが報告されている<sup>13)</sup>。ELIP2 の UV-B 応答についていえば、uvr8 において応答がほとんどみられなくなることから<sup>14)</sup>、

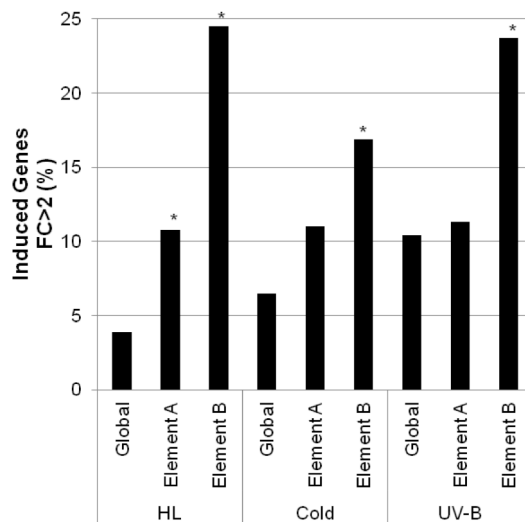


図 4. エレメント A、B と環境ストレス応答性の関係  
シロイヌナズナ全遺伝子群 (Global) と、エレメント A、B をプロモーター中に持つ遺伝子群 (それぞれ 236、71 遺伝子) におけるストレス誘導性遺伝子の割合 (%) を示した。ストレス誘導性遺伝子はマイクロアレイデータから各ストレス処理によって 2 倍以上誘導された遺伝子とした。\* はフィッシャーの正確確率検定 (Fisher's exact test) によりシロイヌナズナ全遺伝子群 (Global) と比較して 5% 水準で有意差があるものを示す。

UV-B受容体としてはUVR8のみで応答の説明はつく。また、光依存的な胚軸の伸長抑制、葉緑体の発達、といった芽生えの光形態形成を促進する働きを持つことが知られている転写因子であるHY5が、UV-Bに対する転写応答も促進することが明らかにされている。UVR8によるHY5の活性化は、転写活性化によるもの<sup>15)</sup>とタンパク質の安定化によるもの<sup>16)</sup>の二本立てで行われる。

我々の実験系（連続白色光下で育てた芽生えに白色光下でUV-Bをパルス照射しその後の応答を見る）においても *hy5* 変異体で *ELIP2* の UV-B 応答が部分的に減少することが確認された。また *in vitro* の DNA-タンパク質結合実験の結果から、HY5 がエレメント B に配列特異的な結合を示すことを発見した。エレメント B は HY5 結合配列として知られている G ボックス (TGACACGTGGCA,<sup>17)</sup> 中のコア配列 ACGT を持たないため、HY5 の結合は想定していなかった。

以上の結果を合わせると、*ELIP2* 活性化につながる UV-B シグナルは UVR8 からのみ生じ、そのシグナルにより HY5 が活性化（転写活性化とタンパク質の安定化）され、HY5 が *ELIP2* プロモーターのエレメント B に直接結合することで *ELIP2* の転写活性化を行う、というモデルができる（図 5）。モデルでは HY5 以外にも UVR8 由来の UV-B シグナルを伝達し、かつエレメント B に結合する未同定の転写因子を仮定しており、両経路の存在により *ELIP2* の十全な紫外線応答が実現されていると考えられる。

*ELIP2* の強光応答については、変異体を用いた解析から青色光/UV-A 受容体のひとつである CRY1 が部分的に関与すること、HY5 が部分的に関与することが示唆されていた<sup>18)</sup>。強光応答と光形態形成における青色光応答とは応答を与える光強度に大きな違いがあるため、青色光/CRY1/光形態形成についての知見をどこまで強光/CRY1/光ストレス応答に適用できるのかははっきりしないところはあるが、光形態形成の際には CRY1 の光受容により HY5 タンパク質が安定化すること<sup>19)</sup>、また、HY5 の遺伝子発現は顕著な強光応答を示さないこと<sup>18)</sup>から、CRY1 から HY5 への強光シグナル伝達は HY5 タンパク質の蓄積量を増加させることで行われている、という可能性がある。

我々の実験系（連続白色弱光で育てた芽生えへの強光処理）においても *ELIP2* の強光応答に対する HY5

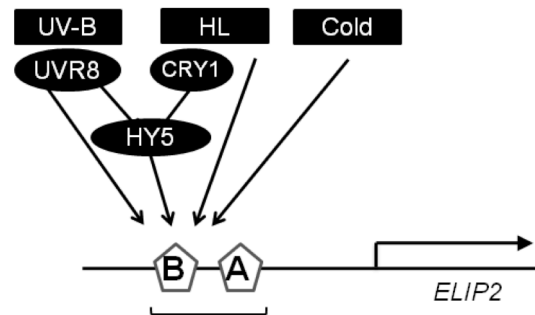


図 5. *ELIP2* の発現活性化の模式図

最上段に環境ストレスの種類、二段目の楕円は受容体タンパク質 (UVR8、CRY1)、三段目の楕円は転写因子タンパク質 (HY5)、最下段には *ELIP2* プロモーターの模式図を示した。*ELIP2* の UV-B 応答については受容体が UVR8 であること、強光応答の受容体としては部分的に CRY1 が働いていることが知られている。転写因子 HY5 はエレメント B と結合し、*ELIP2* の UV-B 応答及び強光応答の一部を担う。その他の強光、低温の受容体、及び各ストレス応答に関わる転写因子については現時点では不明であるが、複数の転写因子がエレメント B を通じて UV-B・強光・低温ストレスシグナルを伝達していることは明らかになった。

の部分的な関与は確認された。また先に述べた HY5 のエレメント B への結合と合わせて考えると、強光は CRY1 が認識し HY5 へシグナル伝達し、活性化（おそらくタンパク質蓄積量の増加）された HY5 が *ELIP2* のエレメント B に結合することで *ELIP2* の転写応答を誘導する、という UV-B と似た状況であることが考えられる。CRY1 以外からも強光シグナルが発せられ、未同定の転写因子に伝達されるが、これもエレメント B に結合するものと想像しており、両者が合わさり強光シグナルに対するフル応答が生じるものと考えている（図 5）。

低温ストレスに対する *ELIP2* の応答については、これまで注目されてこなかったということもあり文献情報に乏しい。その上低温ストレス応答に関与する受容体がひとつも同定されていないという状況があり、不明な点が多い。低温ストレス応答を担うマスタースイッチとして DREB/CBF 転写因子ファミリーが同定されており、ガラクトキノールやプロリンなどの適合溶質の生合成活性化等、細胞凍結に対する抗ストレス応答を担っていることが知られている<sup>20)</sup>。

*DREB1A* の過剰発現株において *ELIP2* の発現活性化は見られない<sup>20)</sup>ことから、*ELIP2* の低温ストレス応答は *DREB1A* が関与しない、未知の低温ストレスシグナ

ルにより制御されていることが示唆される。また、*hy5* 変異体において *ELIP2* の低温誘導が正常に見られたことから、UV-B や強光応答とは異なり *HY5* は *ELIP2* の低温ストレス応答には関与しないことが明らかになった。以上のことから未知の転写因子が低温ストレスシグナルを受けエレメント B に結合し、*ELIP2* の転写活性化を行うものと考えられた (図 5)。

## 6. おわりに

同定された *ELIP2* 発現応答に関わる環境ストレスシグナル伝達経路では、UV-B ストレスシグナルの認識は *UVR8* が、強光ストレスシグナルの認識は部分的に *CRY1* が担っているということになる。簡単に言えば光環境を光受容体が認識しストレス応答を誘導している、ということになる。これだけを見れば細胞の生理的な状態についてのインプットが見当たらず、細胞の状況とストレス応答との間に不都合な乖離が生じる可能性がある。この点を植物はどのように解決している (もしくはしていない) のか興味を持たれる。*ELIP2* の強光応答は DCMU 処理により阻害される<sup>12)</sup> が、この知見は図 5 には含まれていない。*ELIP2* 発現活性化における DCMU の作用点の同定が葉緑体から *ELIP2* へのフィードバック経路の解明に役立つ可能性がある。*ELIP2* のストレス応答は光受容体からの情報を受けるエレメント B だけでは行えず、エレメント A が必要であるが、エレメント A がどのような情報を受け取っているのかという点について、上記の視点からも興味を持たれる。

本研究ではマイクロアレイデータを用いた *in silico* での転写制御配列の推定を行い、それらの機能検証を合成プロモーターを用いて行った。3つの候補配列について検証し、3つとも機能配列であることが示された。予想された転写制御配列3つの機能検証のために、今回は10のコンストラクトを作成したが、必ずしもこれだけの数が必要という訳ではない。また、今回は1kb長のネイティブプロモーターに予想エレメントの破壊系統も同時に作成し、合成プロモーターにより得られた知見と参照しつつ解析した(未紹介)が、ネイティブプロモーターの構造解明が目的であればこちらは省略する訳にはいかないかも知れない。いずれにせよ、予想に基づきワンステップ(それでも2年はかかるが)で解析を終えることができる点は既存のアプ

ローチと比べると有利である。また、得られた合成プロモーター系統は精密分子マーカーとして以後の生理解析に利用できる。

植物の環境応答について、受容体から遺伝子発現応答まで分子のことで説明できる例がいくつか出てきている。現在は次のフェーズとして、野外で起きているストレス応答を理解するために複合ストレスに対するややこみいった応答の解析や、直接野外での遺伝子発現解析を細かく定量し環境変数との相関をとることで理解しようとする、といった試みが行われている。つまり、実験室から野外へ、という流れと、野外から実験室へという流れである。今後、両者が合流する地点でカラフルな知見が得られることを期待したい。

## 謝辞

本研究は新学術領域研究「植物環境感覚」(25120712)及びJST ALCAの支援を受けて行われました。ルシフェラーゼレポーターの活性測定システムの構築には近藤孝男博士(名古屋大学)及び青木撰之博士(名古屋大学)、小山時隆博士(京都大学)に御協力頂きました。また、低温応答の解析については上村松生博士(岩手大学)に有用なアドバイスを頂きました。ここに感謝申し上げます。

Received April 21, 2015; Accepted June 19, 2015;  
Published August 31, 2015

## 参考文献

1. Yamamoto, Y.Y. and Obokata, J. (2009) Extraction of position-sensitive promoter constituents, in *Computational biology: new research* (Russe, A.S., Ed.) pp. 361–373, Nova Science Publishers, Hauppauge, NY, U.S.A.
2. Yamamoto, Y.Y., Yoshioka, Y., Hyakumachi, M., Maruyama, K., Yamaguchi-Shinozaki, K., Tokizawa, M. and Koyama, H. (2011) Prediction of transcriptional regulatory elements for plant hormone responses based on microarray data. *BMC Plant Biol.* 11, 39.
3. Hayami, N., Sakai, Y., Tokizawa, M., Iuchi, S., Kurihara, Y., Matsui, M., Nomoto, M., Tada, Y. and

- Yamamoto, Y.Y. (in press) The responses of *Arabidopsis* ELIP2 to UV-B, high light, and cold stress are regulated by a transcriptional regulatory unit composed of two elements. *Plant Physiol.*
4. Hideg, É. and Vass, I. (1996) UV-B induced free radical production in plant leaves and isolated thylakoid membranes. *Plant Science* 115(2), 251–260.
  5. Meyer, G. and Kloppstech, K. (1984) A Rapidly Light-Induced Chloroplast Protein with a High Turnover Coded for by *Pea* Nuclear-DNA. *Eur. J. Biochem.* 138, 201–207.
  6. Adamska, I. (2001) The Elip family of stress proteins in the thylakoid membranes of pro- and eukaryota, in *Regulation of photosynthesis, Volume 8* (Eva, M.A. and Bertil, A., Eds.) pp. 487–505, Kluwer, Dordrecht, The Netherlands.
  7. Król, M., Ivanov, A.G., Jansson, S., Kloppstech, K. and Huner, N.P. (1999) Greening under high light or cold temperature affects the level of xanthophyll-cycle pigments, early light-inducible proteins, and light-harvesting polypeptides in wild-type barley and the chlorina f2 Mutant. *Plant Physiol.* 120, 193–204.
  8. Hutin, C., Nussaume, L., Moise, N., Moya, I., Kloppstech, K. and Havaux, M. (2003) Early light-induced proteins protect *Arabidopsis* from photooxidative stress. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 100, 4921–4926.
  9. Beverley, R.G. (2003) The evolution of light-harvesting antennas, *Light-harvesting antennas in photosynthesis, Volume 13* (Beverley, R.G. and William, W.P., Eds.) pp. 129–168, Kluwer, Dordrecht, The Netherlands.
  10. Jansson, S. (1999) A guide to the *Lhc* genes and their relatives in *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci.* 4, 236–240.
  11. Kimura, M., Yoshizumi, T., Manabe, T., Yamamoto, Y.Y. and Matsui, M. (2001) *Arabidopsis* transcriptional regulation by light stress via hydrogen peroxide-dependent and -independent pathways. *Genes Cells* 6, 607–617.
  12. Kimura, M., Manabe, K., Abe, T., Yoshida, S., Matsui, M. and Yamamoto, Y.Y. (2003) Analysis of hydrogen peroxide-independent expression of a high light-inducible gene for *Arabidopsis* *Early Light-Inducible Protein* with the aid of the *ELIP2* promoter-luciferase fusion. *Photochem. Photobiol.* 77, 668–674.
  13. Brown, B.A. and Jenkins, G.I. (2008) UV-B signaling pathways with different fluence-rate response profiles are distinguished in mature *Arabidopsis* leaf tissue by requirement for UVR8, HY5, and HYH. *Plant Physiol.* 146, 576–588.
  14. Brown, B.A., Cloix, C., Jiang, G.H., Kaiserli, E., Herzyk, P., Kliebenstein, D.J. and Jenkins, G.I. (2005) A UV-B-specific signaling component orchestrates plant UV protection. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 102, 18225–18230.
  15. Ulm, R., Baumann, A., Oravecz, A., Mate, Z., Adam, E., Oakeley, E.J., Schafer, E. and Nagy, F. (2004) Genome-wide analysis of gene expression reveals function of the bZIP transcription factor HY5 in the UV-B response of *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 101, 1397–1402.
  16. Favory, J.J., Stec, A., Gruber, H., Rizzini, L., Oravecz, A., Funk, M., Albert, A., Cloix, C., Jenkins, G.I., Oakeley, E.J., et al. (2009) Interaction of COP1 and UVR8 regulates UV-B-induced photomorphogenesis and stress acclimation in *Arabidopsis*. *EMBO J.* 28, 591–601.
  17. Chattopadhyay, S., Ang, L.H., Puente, P., Deng, X.W. and Wei, N. (1998) *Arabidopsis* bZIP protein HY5 directly interacts with light-responsive promoters in mediating light control of gene expression. *Plant Cell* 10, 673–683.
  18. Kleine, T., Kindgren, P., Benedict, C., Hendrickson, L. and Strand, A. (2007) Genome-wide gene expression analysis reveals a critical role for CRYPTOCHROME1 in the response of *Arabidopsis* to high irradiance. *Plant Physiol.* 144, 1391–1406.
  19. Osterlund, M.T., Hardtke, C.S., Wei, N. and Deng, X.-W. (2000) Targeted destabilization of HY5 during light-regulated development of *Arabidopsis*. *Nature*

- 405, 462–466.
20. Maruyama, K., Takeda, M., Kidokoro, S., Yamada, K., Sakuma, Y., Urano, K., Fujita, M., Yoshiwara, K., Matsukura, S., Morishita, Y., Sasaki, R., Suzuki, H., Saito, K., Shibata, D., Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. (2009) Metabolic pathways involved in cold acclimation identified by integrated analysis of metabolites and transcripts regulated by DREB1A and DREB2A. *Plant Physiol.* 150, 1972–1980.

Prediction-Oriented Promoter Analysis of *Arabidopsis ELIP2*, Revealed a Novel Transcriptional Regulatory Elements that Unites High Light, Cold and UV-B Stress Responses

Natsuki Hayami<sup>1,\*</sup>, Yusaku Sakai<sup>1</sup>, Mutsutomo Tokizawa<sup>2</sup>, Satoshi Iuchi<sup>3</sup>, Mika Nomoto<sup>4</sup>, Yasuomi Tada<sup>4</sup>, Yoshiharu Y. Yamamoto<sup>1,2,5,6</sup>

<sup>1</sup>Faculty Applied Biological Science, Gifu University, <sup>2</sup>United Graduate School of Agricultural Science, Gifu University, <sup>3</sup>RIKEN BRC, <sup>4</sup>Center for Gene Research, Nagoya University, <sup>5</sup>RIKEN CSRS, <sup>6</sup>JST ALCA



# 光合成研究

第 25 卷 第 2 号 (通巻 73 号) 2015 年 8 月  
NEWS LETTER Vol. 25 NO. 2 August 2015

THE JAPANESE SOCIETY OF PHOTOSYNTHESIS RESEARCH

研究紹介 光防御関連遺伝子 <i>ELIP2</i> プロモーターから同定された強光、低温、UV-B ストレス応答を統合する転写制御配列	
速水 菜月 (岐阜大) 坂井 優作 (岐阜大) 時澤 睦朋 (岐阜大) 井内 聖 (理研) 野元 美佳 (名古屋大) 多田 安臣 (名古屋大) 山本 義治 (岐阜大)	84
解説特集 「光合成の多様な世界について」	92
解説 C1 微生物-植物共生系による C1 炭素固定と植物生長促進	
由里本 博也 (京都大) 阪井 康能 (京都大)	92
解説 サンゴ共生藻における集光アンテナ複合体	
丸山 真一朗 (東北大)	100
解説 藻類の多様性を利用した光化学系研究	
鞆 達也 (東京理科大) 山田 聖人 (東京理科大) 清水 信介 (東京理科大) 伊藤 道俊 (東京理科大) 長尾 遼 (名古屋大)	106
解説特集 「光合成と脂質」	113
序文	
小林 康一 (東京大) 粟井 光一郎 (静岡大)	114
解説 光合成タンパク質複合体と脂質	
遠藤 嘉一郎 (東京大) 小林 康一 (東京大) 和田 元 (東京大)	116
解説 植物のチラコイド膜脂質の合成と葉緑体発達における役割	
小林 康一 (東京大)	126
解説 脂質による葉緑体分裂の制御	
岡崎 久美子 (東工大)	138
解説 光合成生物におけるガラクト脂質合成経路の分布と進化	
粟井 光一郎 (静岡大)	143
解説 光合成細菌の脂質	
塚谷 祐介 (東工大) 民秋 均 (立命館大) 溝口 正 (立命館大)	151
報告記事 第 6 回 日本光合成学会 (年会・公開シンポジウム) 開催報告	
松田 祐介 (関西学院大) 高橋裕一郎 (岡山大)	160
報告記事 第 7 回 日本光合成学会ワークショップ	
高橋裕一郎 (岡山大)	163
報告記事 若手の会活動報告～第 12 回セミナーの開催予告、サイエンスアゴラ 2015 での出展予告～	
浅井 智広 (立命館大)	164
集会案内 山田コンファレンス国際シンポジウム「Dynamics and Regulation of Photosynthesis」	165
事務局からのお知らせ	166
日本光合成学会会員入会申込書	167
日本光合成学会会則	168
幹事会名簿	170
編集後記・記事募集	171
「光合成研究」編集委員・日本光合成学会 2015 年度役員	172
賛助法人会員広告	