

光照射下の葉の呼吸系の働き

東京大学 大学院理学系研究科

野口 航*

1. はじめに

植物の呼吸系の研究をしていると、「光が当たっている葉では呼吸系がどれくらい働いているか」と訊かれることがある。一概に呼吸系といっても、光照射下では、CO₂発生に関わるミトコンドリアマトリックスにおける炭素代謝系と、O₂消費に関わるミトコンドリア内膜における呼吸電子伝達系とは光への応答が異なる上に、まだ議論がまとまっていない部分もある。質問されるたびに、頭の中でそれぞれの応答を整理できず、明確に答えられないことが多い。この解説記事を書く機会に、光照射下の葉の呼吸系の応答や働きについてまとめる。ここでは、主にC₃植物の葉の呼吸系の応答や働きについて紹介する。

2. 光照射下の葉の呼吸速度 (CO₂発生速度)

光照射下のC₃植物の葉では、RubiscoとPEPCaseによるCO₂固定、光呼吸経路のグリシン脱炭酸酵素複合体 (GDC) からのCO₂発生 (R_{PR}) と、ピルビン酸脱水素酵素複合体 (PDC) やTCA回路からのCO₂発生 (R_{day}, R_dとも略される) が同時に起こる。そのため、ガス交換測定装置などでは、直接、R_{day}を測定できない。これまで、carboxylation速度などのRubisco kineticsのパラメータを求めたりや総光合成速度を求めために、光照射下におけるR_{day}を推定する方法がいくつか報告されている。それらの方法や問題点については、光合成研究法 (2.1.c章) に簡単にまとめたので、ここでは省略させていただく。これらの方法を用いた研究結果をみると、R_{day}は暗呼吸速度 (R_n) の25から100%程度という値になる。つまり、光照射により葉の呼吸速度は、CO₂発生速度で見積もった場合は、ある程度は暗呼吸速度より低下している場合が多いと考えられる。

ここで例として、¹⁴CO₂のパルスチェイス実験からR_{day}を推定したPärnikとKeerbergの研究²⁾を紹介する。彼らは、あらかじめ¹⁴CO₂を葉に光合成でとりこませ、その葉を¹²CO₂中におき、光照射下の¹⁴CO₂発生を測定した。そして、測定中のO₂濃度やCO₂濃度を変えて、光照射下の葉のR_{PR}やR_{day}を推定した。さらに、3%という高い¹²CO₂中で¹⁴CO₂発生を測定したデータから、ミトコンドリアで発生したCO₂が葉内でRubiscoによって再固定される速度 (R_{rf}) も推定した。再固定率は種や測定条件によって変わるが、5から50%程度のものである。彼らは、光合成産物としてデンプンを主に蓄積する種 (ヒマワリなど) と蓄積しない種 (コムギなど) を4種ずつの結果を比較し、暗呼吸速度 (R_n) に対するR_{day}の割合 (R_{day}/R_n) をそれぞれ26%と51%と報告している。光合成産物をデンプンとして葉緑体に蓄積する植物種では、光照射下においてそれらの呼吸系による消費が少ないことを示している。一方、光呼吸速度 (R_{PR}) はどちらのタイプの種でも、R_{day}の6-7倍程度であったと報告している。

3. 光照射下の葉のミトコンドリアマトリックスの代謝系

ミトコンドリア内の呼吸系のCO₂発生は、PDCとTCA回路のNAD-イソクエン酸脱水素酵素 (NAD-IDH) と2-オキソグルタル酸脱水素酵素複合体 (OGDC) で行われる (図1)。光照射下のC₃植物の葉では光呼吸が行われるため、GDC-セリンヒドロキシメチルトランスフェラーゼ (SHMT) により、NH₄⁺、NADH、CO₂がミトコンドリアマトリックスで生じる。そのとき、この光呼吸系からのNH₄⁺により、ピルビン酸脱水素酵素キナーゼ (PDK) の活

*連絡先 E-mail: knoguchi@biol.s.u-tokyo.ac.jp

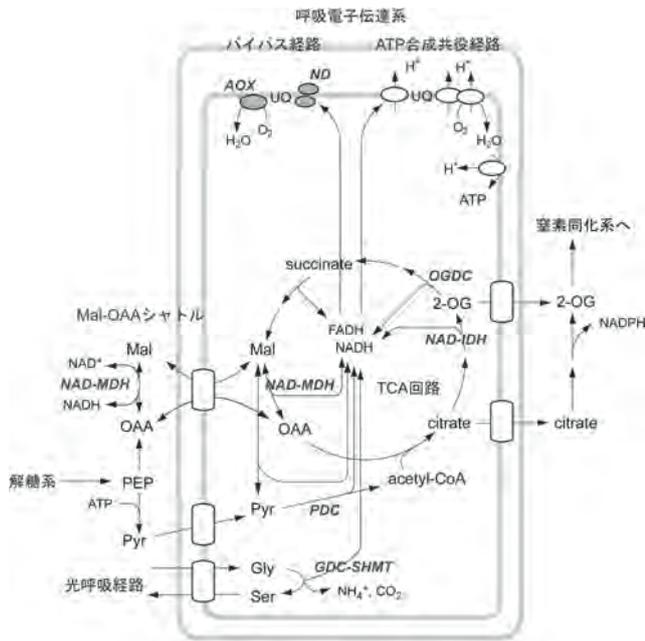


図1 植物ミトコンドリアの呼吸系。

イタリックは酵素を示す。PDC: ビルビン酸脱水素酵素複合体、GDC-SHMT: グリシン炭酸酵素複合体—セリンヒドロキシメチルトランスフェラーゼ、NAD-IDH: NAD-イソクエン酸脱水素酵素、OGDC: オキソグルタル酸脱水素酵素複合体、NAD-MDH: NAD-リンゴ酸脱水素酵素、ND: II型NAD(P)H脱水素酵素、AOX: alternative oxidase。

性を介して、PDC活性が可逆的に阻害されると考えられている³⁾。また、光照射下で光呼吸系が働いているときには、ミトコンドリア内のNADH/NAD⁺比やNADPH/NADP⁺比が高くなる⁴⁾。したがって、光呼吸により生じたNADHにより、PDCだけではなく、NAD-IDHのような呼吸系脱水素酵素もフィードバック阻害を受けると考えられていた。

Tcherkezらは、¹³Cラベルをしたビルビン酸とグルコースをインゲンの葉に取り込ませ、葉から発生する¹³CO₂とNMRを用いた中間代謝産物の測定から、光照射下の葉のCO₂発生速度R_{day}や¹³Cが取り込まれる代謝産物を調べた⁵⁾。彼らの実験の画期的だった点は、基質内の¹³Cをラベルする炭素の位置を変えることにより、PDCからの¹³CO₂とTCA回路からの¹³CO₂とを分離したことである。彼らの結果から、光照射下の葉では、解糖系によるグルコースの分解は進まないこと、TCA回路からのCO₂発生は95%も低下していたことが分かった。一方、予想に反して、PDCからのCO₂発生は27%しか低下していなかった。光合成による

CO₂の再固定も考えると、PDCからのCO₂発生の低下は5%程度と計算された。彼らの結果は、光照射下のミトコンドリアのPDC活性は光呼吸由来のNH₄⁺により可逆的に阻害されるという報告と矛盾するようであるが、彼らは光照射下で阻害されずに活性を示すPDCは葉緑体型PDCかもしれないと考察している。彼らはさらに、O₂濃度やCO₂濃度を変えて同様の実験を行い、光呼吸速度が増加する低CO₂条件では通常のCO₂条件に比べ、光照射下のTCA回路からのCO₂発生の低下が40%程度にまで緩和されていると報告した⁶⁾。解糖系によるグルコース分解の光照射による低下も、低CO₂条件下では緩和されていた。光照射下の葉では、光呼吸系からの産物(NADHやNH₄⁺)がミトコンドリアPDCやTCA回路のNAD-IDHの活性を阻害していると考えられていたが、Tcherkezらのデータを考慮すると必ずしもそう単純ではないのかもしれない。

話題をNADHに変えよう。GDC-SHMTで生じたNADHは、ペルオキシソームにあるヒドロキシビルビン酸還元酵素(HPR)(最近では細胞質型HPRも報告されている⁷⁾)に消費されるため、ミトコンドリアから細胞質に輸送される必要がある。GDC-SHMTで生じるNADHとHPRで消費されるNADHは等量だが、ミトコンドリアから運ばれるNADHは30-50%程度で、残りは葉緑体から輸送されており、細胞質に輸送されなかったNADHは呼吸電子伝達系で酸化されていると考えられている⁸⁾。GDCは比較的低濃度のNADHで阻害される(K_i = 15 μM)⁹⁾ので、光呼吸で生じたNADHがミトコンドリア内の呼吸電子伝達系ですばやく酸化されることは重要だと思われる。ミトコンドリアから細胞質へのNADHの輸送は、主にリンゴ酸(Mal)-オキサロ酢酸(OAA)シャトルを介していると考えられる(図1)。ここで注意しなければならないのは、Mal-OAAシャトルを介してNADHが細胞質に輸送されるためには、TCA回路におけるNAD-リンゴ酸脱水素酵素(NAD-MDH)の反応とは逆反応が起こる必要がある。Mal-OAAシャトルとTCA回路で働くNAD-MDHの局在性が異なる可能性¹⁰⁾や、光照射下ではTCA回路が部分的にしか働いていない可能性などが考えられているが、その実態については未だ不明である。

光呼吸系を維持するためにはNADHの酸化だけでなく、同じくGDC-SHMTから生じるNH₄⁺の再固定が必

表1 PärnikとKeerberg²⁾の光呼吸速度 R_{PR} 、光照射下の呼吸速度 R_{day} 、暗呼吸速度 R_n のデータの平均値をもとに推定した、光照射下と暗黒下それぞれのNADH生成速度と、それらの比(光/暗黒比)。

光合成産物として主にデンプンを蓄積する種(SA種、ヒマワリ、ジャガイモ、シロイヌナズナ、ヘラオオバコ)と蓄積しない種(SD種、コムギ、ライムギ、オオムギ、オオスズメノカタビラ)それぞれのデータを用いて推定した。計算には、光呼吸系のGDCから生成するNADHの40%がミトコンドリアから輸送されること、呼吸系では3分子のCO₂発生の際に、解糖系とTCA回路からNADHとFADH₂が合わせて6分子生成され、光呼吸経路では1分子のCO₂発生の際に、1分子のNADHが生成されることを仮定した。速度の単位は $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ である。

	R_{PR}	R_{day}	R_n	光照射下のNADH生成速度	暗黒下のNADH生成速度	光/暗黒比
SA種	2.49	0.36	1.37	2.21	2.74	80.9%
SD種	2.47	0.42	0.82	2.32	1.64	141.5%

須である。葉緑体でのグルタミン合成酵素(GS)-グルタミン酸合成酵素(Fd-GOGAT)によるNH₄⁺の再固定のための炭素骨格、2-オキソグルタル酸(2-OG)は、ペルオキシソームのグルタミン酸-グリオキシル酸アミノトランスフェラーゼ(GGAT)によってもたらされる。GGAT活性が1割程度に低下したシロイヌナズナの遺伝子破壊株は通常のCO₂条件下において、著しく成長が抑制される¹¹⁾。しかし、NH₄⁺の再固定ではなく、新規の窒素同化のための炭素骨格としては、TCA回路によるクエン酸(Cit)もしくは2-OGが重要である(図1)。クエン酸合成酵素(CS)の活性が約50%低下したジャガイモでは窒素代謝に影響があった¹²⁾が、NAD-IDHの活性が43-92%低下したシロイヌナズナでは、窒素代謝はほとんど影響されていなかった¹³⁾。これらから考えると、TCA回路からは主にCitが炭素骨格として窒素代謝系に供給されているのだろう。

最近、光呼吸経路に付加的に働きうる酵素が植物ミトコンドリアに局在していると報告されている¹⁴⁾。例えば、ミトコンドリアに局在するグリコール酸脱水素酵素(GLYDH)はグリコール酸をグリオキシル酸に変換する。その酵素の活性が低いシロイヌナズナでは、低CO₂下で光呼吸活性が低下していたと報告されている¹⁵⁾。またFd-GOGATがミトコンドリアにも局在し、SHMTと相互作用しているという報告もある¹⁶⁾。それらの酵素が、教科書で書かれているメインの光呼吸経路に対して、どの程度のフラックスを支えているかは不明であるが、高温や気孔が閉鎖する乾燥下で、光呼吸系が光散逸系として重要なときには有用な経路として働くのかもしれない。

ドイツのFerneらのグループではTCA回路の各酵素遺伝子のアンチセンス株や突然変異株を用いて、生理学的な解析やメタボローム解析を行い、TCA回路の

各酵素の生体内での役割を解明しようとしている¹⁷⁾。アコニターゼやNAD-リンゴ酸脱水素酵素(NAD-MDH)の活性が低いトマトでは光合成速度が増加したと報告している^{18,19)}。彼らの解析からだけでは、まだこれらの変異トマトで光合成速度が高い理由は明確ではない。今後その増加が、どのようなメカニズムで引き起こされているかを明確にする必要がある。

4. 光照射下の葉のミトコンドリア呼吸電子伝達系

光照射下の葉では、PDC・TCA回路から生じたNADHに加え、光呼吸経路のGDC-SHMTから生じたNADHの一部が呼吸電子伝達系で酸化される。植物のミトコンドリア呼吸電子伝達系には、ATP合成と共役している複合体I、シトクロム経路とも呼ばれる複合体III、IVとともに、それらのバイパス経路であるII型のNAD(P)H脱水素酵素(ND)とalternative oxidase(AOX)が電子伝達に関わっている(図1)。呼吸電子伝達系による葉緑体からの還元力の散逸機構と、そのときのAOXの重要性については吉田²⁰⁾により詳しく書かれているので省略する。ここでは、光照射下の葉のO₂消費速度の推定と、呼吸電子伝達系コンポーネントの突然変異体や形質転換体の研究結果についてまとめる。

まず、NADH生成速度から光照射下の葉のO₂消費速度を推定し、暗黒下のそれと比較してみよう。ここでは、PärnikとKeerberg²⁾の光照射下の葉の光呼吸速度(R_{PR})とCO₂発生速度(R_{day})、暗呼吸速度(R_n)のデータの平均値を用いて計算してみる(表1)。計算の前提として、光照射下でも暗黒下でも呼吸系では解糖系とTCA回路が働くこと、光呼吸経路のGDC-SHMTで生成したNADHの40%は細胞質に輸送され、

残りが呼吸電子伝達系で酸化されること、呼吸系では3分子のCO₂発生のときに、解糖系とTCA回路からNADHとFADH₂が合わせて6分子生成され、光呼吸経路では1分子のCO₂発生のときに、1分子のNADHが生成されることを仮定する。計算の結果を表1に示す。暗黒下に対する光照射下のNADH生成速度は、光照射下の葉でデンプンを蓄積する種(SA種)でも80.9%、デンプンを蓄積しない種(SD種)では141.5%となった。NADH生成速度とO₂消費速度は比例するので、光照射下の葉のO₂消費速度は、暗黒下に比べて、81-142%程度であることを示している。暗呼吸速度(R_n)に対するR_{day}の割合(R_{day}/R_n)が、26-51%であることを考えると、光照射下の葉のO₂消費速度はCO₂発生速度と同じように低下しているわけではなく、逆に高い可能性がある。

この計算には含まれていないが、強光下では葉緑体からの過剰な還元力がミトコンドリアに輸送されるので、呼吸電子伝達系で酸化される還元力の量は増える^{20,21)}。このように、光照射下の葉のO₂消費速度が高いこと、つまり呼吸電子伝達系で酸化されるNADH量が暗黒下よりも増加することは、ユビキノン(UQ)の酸化還元レベルのデータからも推察される。弱光下で栽培したシロイヌナズナの葉を暗黒下から強光下に移すと、PQの酸化還元レベルとともに、UQの酸化還元レベルも還元側にシフトした(吉田ら、未発表)。UQの酸化還元レベルに応じて、AOXやATP合成と共役しているシトクロム経路はO₂消費反応を行うので、O₂消費速度が光照射下の方が暗黒下よりも高い可能性が支持される。そのような場合には、ATP消費過程による律速を受けないAOXやNDといったバイパス経路が効率よく働き、呼吸電子伝達系が還元状態になるのを防いでいると考えられる。それらの経路の遺伝子発現が強光下で誘導されるという結果²²⁾も、この考察とよく一致する。

光照射下でも機能していると考えられる呼吸電子伝達系であるが、そのコンポーネントの量が変化した形質転換植物や突然変異体の光合成代謝はどのような影響を受けているだろうか。ATP合成と共役しているコンポーネント(複合体I, III, IV)の突然変異体には、成長や葉緑体の発達に影響するものが数多く知られている²³⁾。特に、複合体Iの機能が低下したタバコやキュウリの突然変異体は、光合成系を含めた一次代謝系について詳しく調べられてきた^{24,25)}。その2

種の植物を用いた結果をまとめてみると、どちらの種でも突然変異体では成長は抑制され、葉面積あたりの光合成速度(CO₂吸収速度)が低下し、光呼吸速度が増加していた。突然変異体のATP/ADP比やNAD(P)H/NAD(P)⁺比などは2種で応答が異なり、これらのパラメータからは突然変異体の光呼吸速度の増加は説明できなかった。しかし、どちらの種の葉でもCO₂の内部コンダクタンス(g_m)が低下し、葉緑体内のCO₂濃度が低下したために、光呼吸速度が高くなっていったようであった^{24, 25)}。複合体IやIVのサブユニットに変異の入ったトウモロコシ(NCS突然変異体)では、葉緑体の発達が影響を受け、縞模様の葉を形成する²³⁾。今のところ、なぜ呼吸電子伝達系の複合体Iの機能が低下したCMSIIやMSC9では、g_mが下がるのかは全く不明である。葉緑体の発達・形成機構が影響を受けた結果かもしれない。

一方、ATP合成と共役していないバイパス経路の量が変化した形質転換体や突然変異体の研究例はまだ少ない。複合体Iのバイパス経路であるII型NDでは、シロイヌナズナAtNDA1の遺伝子破壊体やジャガイモNDB1の過剰発現タバコが報告されている^{26, 27)}。タバコNDB1の過剰発現株ではNADPH/NADP比が下がっていたが、いずれの場合も成長には大きな変化はなかった。シトクロム経路のバイパスであるAOXに関しては、タバコやシロイヌナズナの変異体で詳しく調べられている^{28,29)}。それらの結果では、通常の生育条件下では野生型と変異体では差がないが、ストレス下では光合成系IIが影響を受ける場合があることが報告されている。AOXが強光下で過剰な葉緑体還元力を散逸するために働く可能性が示唆されているが、その散逸機構の重要性、フラックスや分子機構などは不明である^{20,30)}。今後は、ATP合成と共役している複合体I, III, IVとバイパス経路との役割の違いや散逸機構を詳細に明らかにしていく必要がある。

5. 葉緑体呼吸とPTOX

ここまでの、光照射下の葉のミトコンドリアの呼吸系の働きについてまとめてきたが、いわゆる葉緑体呼吸と言われる経路は光照射下の葉ではどのようなのだろうか。葉における葉緑体呼吸は、プラストキノン(PQ)を還元する2つの経路、I型のNDH複合体とPGR5経由の経路とPQを酸化するplastoquinol terminal oxidase (PTOX)によって構成されると考えられてい

る。最近、II型のNDの1つであるNDC1がミトコンドリアの内膜だけではなく、シロイヌナズナの葉緑体にも局在することが示された³¹⁾。葉緑体内でのNDC1の生理機能は不明であるが、循環的電子伝達のバイパス経路として有効かもしれない。

この記事ではPTOXに注目する。PTOXとAOXのアミノ酸配列は非常に似ており、PTOXとAOXはもともと第二鉄カルボキシレートファミリー (the di-iron carboxylate family)として同じタンパク質であったと考えられている³²⁾。細胞内共生がおきる以前に両者が分かれ、植物は細胞内共生により、AOXとPTOXそれぞれをミトコンドリアと葉緑体に有したようである。葉におけるPTOXの役割の一つは、PQH₂の酸化を介して、カロチノイド合成のphytoene desaturase (PDS) の反応を進ませることである³³⁾。PTOXの変異体では、白色のC₄₀カロチノイド中間体であるフィトエンが蓄積し、葉が斑入りになる。葉におけるもう一つの役割として、PQの過還元を防ぐ安全弁として働く可能性が示唆されていた。高温ストレス下でPTOXが誘導されることや、高山の植物種ではPTOX量が多いことなども、間接的にその仮説を支持している³⁴⁾。しかし、突然変異体や過剰発現体を使った結果からは、期待されたほどの安全弁として働いていないようである。シロイヌナズナのPTOXを過剰発現したタバコ³⁵⁾ やシロイヌナズナのPTOXの過剰発現体と突然変異体*immutans*との比較³⁶⁾ では、連続光照射下や光合成誘導期にクロロフィル蛍光パラメータのレベルが若干違っていたこと以外には大きな違いがなく、RossoらはPTOXの安全弁としての働きにはかなり否定的である。しかし、トマトのPTOXの突然変異体*ghost*を使った結果ではシロイヌナズナの結果とは違っており、Fv/Fmや1-q_pに野生型との差があった³⁷⁾。トマトとシロイヌナズナの結果の差は不明であるが、PQの安全弁としてのPTOXの役割は光合成誘導期や変動環境下に限定されているのかもしれない。

6. おわりに

ここでは、光照射下の葉におけるミトコンドリア呼吸系の働きを、CO₂発生系であるPDC・TCA回路とO₂消費系である呼吸電子伝達系とに分けてまとめてみた。CO₂発生系は光照射下ではある程度抑制されているが、O₂消費系は暗黒下とほぼ同じかそれ以上に働いていると言える。しかし、始めに述べた定量的

な問題に関しては、植物種や測定環境に大きく依存する。統一的な見解を得るには、まだ研究が不足している。これまでの研究の多くは、ストレスがなく、かつ光強度や温度条件が一定である定常状態の植物を用いている。野外で見られる変動環境や光呼吸系が働くような高温や乾燥下では、AOXやNDのようなバイパス経路を含めて呼吸系はより重要な働きをしていると考えられる。

謝辞

本稿を作成するにあたり、吉田啓亮、寺島一郎両氏に適切なお助言を頂いた。

Received July 7, 2009, Accepted July 21, 2009, Published August 31, 2009

参考文献

1. 彦坂幸毅 (2008) 個葉の光合成速度が決まるしくみと測定原理, 光合成研究法 低温科学67, 67-71.
2. Pärnik, T., and Keerberg, O (2007) Advanced radiogasometric method for the determination of the rates of photorespiratory and respiratory decarboxylations of primary and stored photosynthates under steady-state photosynthesis, *Physiol. Plant.* 129, 34-44.
3. Tovar-Mendez, A., Mierniyk, J. A., and Randal, D. D. (2003) Regulation of pyruvate dehydrogenase complex activity in plant cells, *Eur. J. Biochem.* 270, 1043-1049.
4. Igamberdiev, A. U., and Gardeström, P. (2003) Regulation of NAD- and NADP-dependent isocitrate dehydrogenases by reduction levels of pyridine nucleotides in mitochondria and cytosol of pea leaves, *Biochem. Biophys. Acta* 1606, 117-125.
5. Tcherkez, G., Cornic, G., Blligny, R., Gout, E., and Ghashghaie, J. (2005) In vivo respiratory metabolism of illuminated leaves, *Plant Physiol.* 138, 1596-1606.
6. Tcherkez, G., Blligny, R., Gout, E., Mahe, A., Hodges, M., and Cornic, G. (2008) Respiratory metabolism of illuminated leaves depends on CO₂ and O₂ conditions, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105, 797-802.
7. Timm, S., Nunes-Nesi, A., Pärnik, T., Morgenthal, K., Wienkoop, S., Keerberg, O., Weckwerth, W., Kleczkowski, L. A., Fernie, A. R., and Bauwe, H. (2008) A cytosolic pathway for the conversion of hydroxypyruvate to glycerate during photorespiration in Arabidopsis, *Plant Cell* 20, 2848-2859.
8. Krömer, S., Hanning, I., and Heldt, H.W. (1992) On the sources of redox equivalents for mitochondrial oxidative phosphorylation in the light, in *Molecular, Biochemical and Physiological Aspects of Plant Respiration* (Lambers, H., and van der Plas, L.H.W.,

- Eds) pp. 167-175, SPB Academic Publishing, The Hague.
9. Oliver, D.J. (1994) The glycine decarboxylase complex from plant mitochondria. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **45**, 323-337.
 10. Wiskich, J. T., and Meidan, E. (1992) Metabolic interactions between organelles in photosynthetic tissue: a mitochondrial overview, in *Plant Organelles* (Tobin, A.K. Ed) pp. 1-19, Cambridge University Press, Cambridge.
 11. Igarashi, D., Miwa, T., Seki, M., Kobayashi, M., Kato, T., Tabata, S., Shinozaki, K., and Ohsumi, C. (2003) Identification of photorespiratory glutamate:glyoxylate aminotransferase (*GGAT*) gene in *Arabidopsis*. *Plant J.* **33**, 975-987.
 12. Sienkiewicz-Porzucek, A., Nunes-Nesi, A., Sulpice, R., Lisec, J., Centeno, D. C., Carillo, P., Leisse, A., Urbanczyk-Wochniak, E., and Fernie, A. R., (2008) Mild reductions in mitochondrial citrate synthase activity result in a compromised nitrate assimilation and reduced leaf pigmentation but have no effect on photosynthetic performance or growth, *Plant Physiol.* **147**, 115-127.
 13. Lemaitre, T., Urbanczyk-Wochniak, E., Flesch, V., Bismuth, E., Fernie, A.R., and Hodges, M. (2007) NAD-dependent isocitrate dehydrogenase mutants of *Arabidopsis* suggest the enzyme is not limiting for nitrogen assimilation. *Plant Physiol.* **144**, 1546-1558.
 14. Foyer, C. H., Bloom, A. J., Queval, G., and Noctor, G. (2009) Photorespiratory metabolism: Genes, mutants, energetics, and redox signaling, *Annu. Rev. Plant Biol.* **60**, 455-484.
 15. Niessen, M., Thiruveedhi, K., Rosenkranz, R., Kebeish, R., Hirsch, H.-J., Kreuzaler, F., and Peterhansel, C. (2007) Mitochondrial glycolate oxidation contributes to photorespiration in higher plants, *J. Exp., Bot.* **58**, 2709-2715.
 16. Jamai, A., Salome, P. A., Schilling, S. H., Weber, A. P. M., and McClung, R. (2009) *Arabidopsis* photorespiratory serine hydroxymethyltransferase activity requires the mitochondrial accumulation of ferredoxin-dependent glutamate synthase, *Plant Cell*, **21**, 595-606.
 17. Nunes-Nesi, A., Sweetlove, L. J., and Fernie, A. R. (2007) Operation and function of the tricarboxylic acid cycle in the illuminated leaf. *Physiol. Plant.* **129**, 45-56.
 18. Carrari, F., Nunes-Nesi, A., Gibon, Y., Lytovchenko, A., Loureiro, M. E., and Fernie, A. R. (2003) Reduced expression of aconitase results in an enhanced rate of photosynthesis and marked shifts in carbon partitioning in illuminated leaves of wild species tomato. *Plant Physiol.* **133**, 1322-1335.
 19. Nunes-Nesi, A., Carrari, F., Lytovchenko, A., Smith, A. M. O., Loureiro, M. E., Ratcliffe, R. G., Sweetlove, L., J., and Fernie, A. R. (2005) Enhanced photosynthetic performance and growth as a consequence of decreasing mitochondrial malate dehydrogenase activity in transgenic tomato plants, *Plant Physiol.* **137**, 611-622.
 20. 吉田啓亮 (2006) ミトコンドリアによる葉緑体の強光防御機構, 光合成研究 **46**, 14-19.
 21. Yoshida, K., Terashima, I., and Noguchi, K. (2007) Up-regulation of mitochondrial alternative oxidase concomitant with chloroplast over-reduction by excess light. *Plant Cell Physiol.* **48**, 606-614.
 22. Yoshida, K., and Noguchi, K. (2009) Differential gene expression profiles of the mitochondrial respiratory components in illuminated *Arabidopsis* leaves. *Plant Cell Physiol.* in press.
 23. Newton, K. J., Gabay-Laughnan, S., and De Paepe, R. (2004) Mitochondrial mutants in plants, in *Plant Mitochondria: From Genome to Function* (Day, D.A., Millar, A.H., and Whelan, J. Eds), pp. 121-142, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
 24. Priault, P., Tcherkez, G., Cornic, G., De Paepe, R., Naik, R., Ghashghaie, J., and P. Streb, P. (2006) The lack of mitochondrial complex I in a CMSII mutant of *Nicotiana glauca* increases photorespiration through an increased internal resistance to CO₂ diffusion, *J. Exp. Bot.* **57**, 3195-3297.
 25. Juszczuk, I. M., Flexas, J., Szal, B., Dabrowska, Z., Ribas-Carbo, M., and Rychter, A. M. (2007) Effect of mitochondrial genome rearrangement on respiratory activity, photosynthesis, photorespiration and energy status of MSC16 cucumber (*Cucumis sativus*) mutant, *Physiol. Plant.* **131**, 527-541.
 26. Moore, C. S., Cook-Johnson, R. J., Rudhe, C., Whelan, J., Day, D. A., Wiskich, J. T., and Soole, K. L. (2003) Identification of AtNDI1, an internal non-phosphorylating NAD(P)H dehydrogenase in *Arabidopsis* mitochondria. *Plant Physiol.* **133**, 1968-1978.
 27. Liu, Y.-J., Norgerg, F. E. B., Szilágyi, A., De Paepe, R., Akerlund, H.-E., and Rasmusson, A. G. (2008) The mitochondrial external NADPH dehydrogenase modulates the leaf NADPH/NADP⁺ ratio in transgenic *Nicotiana glauca*, *Plant Cell Physiol.* **49**, 251-263.
 28. Giraud, E., Ho, L. H. M., Clifton, R., Carroll, A., Estavillo, G., Tan, Y.-F., Howell, K. A., Ivanova, A., Pogson, B. J., Millar, A. H., and Whelan, J. (2008) The absence of ALTERNATIVE OXIDASE1a in *Arabidopsis* results in acute sensitivity to combined light and drought stress. *Plant Physiol.* **147**, 595-610.
 29. Watanabe, C.K., Hachiya, T., Terashima, I., and Noguchi, K. (2008) The lack of alternative oxidase at low temperature leads to a disruption of the balance in carbon and nitrogen metabolism, and to an up-regulation of anti-oxidant defense systems in *Arabidopsis thaliana* leaves. *Plant Cell Environ.* **31**, 1190-1202..
 30. Noguchi, K., and Yoshida, K. (2008) Interaction between photosynthesis and respiration in illuminated leaves. *Mitochondrion* **8**, 87-99.

31. Carrie, C., Murcha, M. W., Kuehn, K., Duncan, O., Barthet, M., Smith, P. M., Eubel, H., Meyer, E., Day, D. A., Millar, A. H., Whelan, J. (2008) Type II NAD(P)H dehydrogenases are targeted to mitochondria and chloroplasts or peroxisomes in *Arabidopsis thaliana*, *FEBS Lett.* 582, 3073-3079.
32. McDonald, A. E., and Vanlerbergh, G. C. (2006) Origins, evolutionary history, and taxonomic distribution of alternative oxidase and plastoquinol terminal oxidase, *Comp. Biochem. Physiol., Part D, 1*, 357-364.
33. Aluru, M. R., Yu, F., Fu, A., and Rodermel, S. (2006) *Arabidopsis* variegation mutants: new insights into chloroplast biogenesis, *J. Exp. Bot.* 57, 1871-1881.
34. Rumeau, D., Perlier, G., and Cournac, L. (2007) Chlororespiration and cyclic electron flow around PSI during photosynthesis and plant stress response, *Plant Cell Env.* 30, 1041-1051.
35. Joët, T., Genty, B., Josse, E. M., Kuntz, M., Cournac, L., and Peltier, G. (2002) Involvement of a plastid terminal oxidase in plastoquinone oxidation as evidenced by expression of the *Arabidopsis thaliana* enzyme in tobacco, *J. Biol. Chem.* 277, 31623-31630.
36. Rosso D., Ivanov, A. G., Fu, A., Geisler-Lee, J., Hendrickson, L., Geisler, M., Stewart, G., Krol, M., Hurry, V., Rodermel, S. R., Maxwell, D. P., and Hüner, N. P. A. (2006) IMMUTANS does not act as a stress-induced safety valve in the protection of the photosynthetic apparatus of *Arabidopsis* during steady-state photosynthesis, *Plant Physiol.* 142, 574-585.
37. Shahbazi, M., Gilbert, M., Labouré, A.-M., and Kuntz, M. (2007) Dual role of the plastid terminal oxidase in tomato, *Plant Physiol.* 145, 691-702.

Roles of the Respiratory System in Illuminated Leaves

Ko Noguchi*

Graduate School of Science, The University of Tokyo