

令和 4 年 9 月 6 日現在

機関番号：63904

研究種目：新学術領域研究（研究領域提案型）

研究期間：2016～2020

課題番号：16H06553

研究課題名（和文）プロトン勾配による集光のフィードバック制御

研究課題名（英文）Feedback regulation of Light-harvesting via proton gradient

研究代表者

皆川 純（Minagawa, Jun）

基礎生物学研究所・環境光生物学研究部門・教授

研究者番号：80280725

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 117,000,000円

研究成果の概要（和文）：過剰エネルギーの熱散逸を行う機構は不明であったが、強光環境で培養した緑藻クラミドモナスからPSII-LHCII超複合体を精製し調べることで、LHCSR3分子が熱散逸をおこすこと、LHCSR1はPSIへエネルギーを逃がすことを明らかにした。さらに強光誘導性であるLHCSR3遺伝子やUV誘導性であるLHCSR1遺伝子の発現誘導解析から、そのシグナル伝達系を明らかにした。また、新たに両親媒性高分子であるamphipolを用いた精製法を開発しPSII-LHCII超複合体の構造を初めて明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

これまでのnon-photochemical quenching (NPQ) 研究は断片的で、植物がいかに安全に光合成を行っているかの総理解には迫っていなかった。そのような状況の中、初動である過剰光シグナルの受容、そのシグナル伝達、過剰エネルギー熱散逸の場であるPSII超複合体の構造、そして実際の熱散逸過程の詳細に至るまで、本研究では緑藻をモデルに集中的な研究が行われたことで、NPQの総理解へ向けた道筋が示された。これは、進化を生き延びた結果自然光合成が備えるに至った大事な形質と考えられるため、今後の植物改良や人工光合成の方向を考える上でも意義がある。

研究成果の概要（英文）：The mechanism of thermal dissipation of excess energy of light has been unknown, but by purifying and examining the PSII-LHCII supercomplex from a green alga *Chlamydomonas reinhardtii* grown in high light, it was clarified that the LHCSR3 induces non-photochemical quenching and that LHCSR1 transfers excess energy to PSI. Furthermore, the gene expression analysis of the high light-inducible LHCSR3 and the UV-inducible LHCSR1 revealed their signal transduction pathways. We also developed a new purification method using amphipol, an amphiphilic polymer, and revealed the structure of the PSII-LHCII supercomplex for the first time.

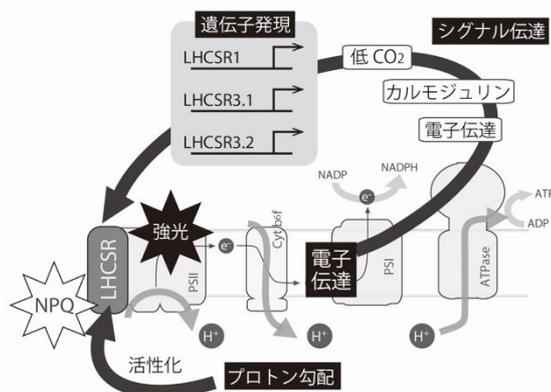
研究分野：光合成

キーワード：光合成 葉緑体 エネルギー

1. 研究開始当初の背景

光合成反応は「光を集めそのエネルギーを利用して CO₂ を固定する」反応である。本新学術領域は、その機能を特定の環境に再最適化するためのプロトン駆動力の調節に着目している。本計画は光合成の入り口となる反応：集光における制御の重要性に着目する。一般に光合成生物は、強光に晒されると集光システム環境適応(順化)機構を作動し、緊急避難的に強光照射に備える。そのしくみの一つが NPQ (非光化学的エネルギー消光) である。光量が増えると電子伝達が上昇し、さらにチラコイド内腔のプロトン濃度が上昇する(プロトン勾配の形成)(下図)。こうした過剰光条件で発動し、集めたエネルギーを逃してプロトン勾配に負のフィードバックをかける反応が NPQ である。NPQ は強光、低 CO₂ 環境等での生存に不可欠であり、その分子実体の研究は現在世界中で進められている。私たちは、緑藻クラミドモナスを用いて、強光照射によって LHCSR3 が光化学系 II (PSII) に結合し NPQ 超複合体を形成することを明らかにした (PNAS 2013)。しかし、NPQ がいかに誘導されるのか、いかに実現されるのか等、強光によって始まる一連の反応の全体はわかっていない。

私たちは、過去 10 年余の間、超複合体の動的リモデリング(組み直し)という新しい視点に基づく光合成系の環境適応機構研究を集中的に行ってきた。2つの光化学系の励起バランスを取る状態遷移においては、『遊動型集光アンテナの同定 (PNAS 2006)』、『光化学系 II のリモデリング (Plant Cell 2008)』、『ライブイメージング (PNAS 2010)』、『非侵襲技術によるチラコイド膜構造変化 (PNAS 2014)』などにより従来像を一変させ、さらに状態遷移時に葉緑体電子伝達が切り替わることを利用しサイクリック電子伝達の分子実体を解明した (Nature 2010)。



同じ視点に基づき強光適応の解析を始めた。強光に晒された植物や藻類では光化学系の損傷がおこるが(光阻害)、同時に NPQ が駆動されその被害は軽減される(Plant Cell 2013)。実際の NPQ の発生部位は長年の謎であったが、強光に晒したクラミドモナスから PSII を単離した際、そこに LHCSR3 と呼ばれる特別な集光アンテナが結合していることを見出した(NPQ 超複合体; JBC 2012; PNAS 2013)。さらに新たな疑問が次々に湧いた。LHCSR3 タンパク質内で NPQ が起こるのか? LHCSR3 が結合する PSII の構造はどうなっているのか? エネルギー消去の物理素過程はどうなっているのか? また、私達は LHCSR3 が強光で誘導されるタンパク質であることも明らかにしたが (PCP 2014)、その強光はどのように感知されるのか? これらの課題はもはや一つの研究グループで研究できる枠を超えており、生物物理学、遺伝学、システム生物学、構造生物学等の専門家との連携が必須である。こうした集学的研究を可能にするため本研究を着想した。

2. 研究の目的

本計画は光合成の最初の反応：集光に着目する。光合成生物はそれぞれの生育環境(ローカルミニマム)で最適に集光するよう集光アンテナを適応させたが、同時に不利な環境(光の不足/過剰)にも瞬時に対応できるようその制御機構を発達させた。今世紀に入りこの制御機構の理解は飛躍的に進んでいる。その一つが「余分な光エネルギーを安全に排除する」NPQ (non-photochemical quenching; 非光化学的エネルギー消去) である。NPQ は光合成電子伝達に伴って生じるチラコイド膜内外のプロトン勾配の上昇が引き起こす光合成の負のフィードバック制御である。NPQ は強光、低温、低 CO₂ 等の過剰光環境での生存に不可欠であり、その分子実体の研究が世界中で進められている。本研究は、クラミドモナス PSII-LHCII-LHCSR 超複合体 (NPQ 超複合体) を起点に、NPQ がどう誘導されるのか、どう実現されるのか等、強光によって開始される一連の NPQ 反応の全体像解明を目的とする。

3. 研究の方法

本申請は、NPQ の全容解明に向け以下の課題に分けて研究を進めた。

(1) NPQ 作動原理の解明

プロトン化 LHCSR3 が結合する光化学系 II 超複合体を野生株、各種 npq 変異株、LHCSR3 過剰発現株より調製し、NPQ 反応場を明らかにするとともに、生化学解析および集光アンテナ内励起エネルギー移動解析により、NPQ 時における励起エネルギー熱変換過程を明らかにする。具

体的には以下の項目を行う。

- amphipol を用いた無傷光化学系 II 超複合体単離法の開発
- 光化学系 II 超複合体の構造解析
- 光化学系超複合体の NPQ 機能解析
- 光化学系 II 超複合体高次構造解析

(2) 強光シグナル伝達系の解明

NPQ 発現変異株の単離/解析、阻害剤解析、NPQ アクションスペクトル解析により、強光シグナルを検知した細胞が NPQ を発動するに至る強光シグナル伝達系を明らかにする。具体的には以下の項目を行う。

- 緑藻クラミドモナスにおける NPQ 活性及び光保護タンパク遺伝子 *LHCSR* 遺伝子発現のアクションスペクトル解析
- LHCSR* 遺伝子発現誘導変異株の取得
- LHCSR* 遺伝子発現誘導変異株の解析

4 . 研究成果

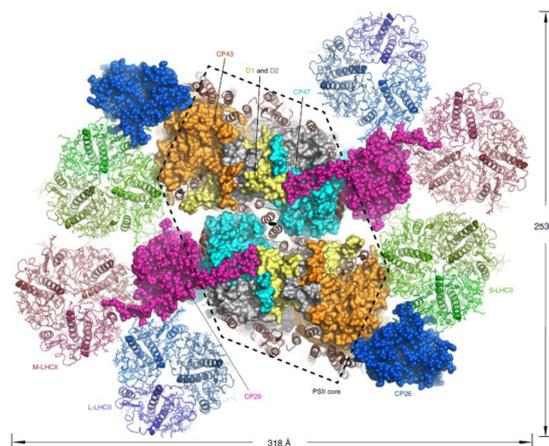
(1) NPQ 作動原理の解明

amphipol を用いた光化学系 II 超複合体単離手法の開発

PSII-LHCII 超複合体は従来型の界面活性剤の存在下では複合体が不安定になり、その構造と機能研究に支障が出ていた。そこで、我々は両親媒性高分子 amphipol A8-35 によって -DDM を置換する新しい方法を開発した。得られた超複合体は高活性であり、精製 4 日後でも LHCII の解離はほとんど見られなかった。また、電子顕微鏡観察により、構造の均一性が飛躍的に向上したことがわかった。

光化学系 II 超複合体の構造解析

緑藻クラミドモナスの $C_2S_2M_2L_2$ 型 PSII-LHCII 超複合体は現在知られている PSII-LHCII 超複合体の中で最大の となっている。ここでは、これまで知られていなかったクラミドモナスの $C_2S_2M_2L_2$ 型 (および C_2S_2 型) について、前項で確立した新しい手法による標品を用いて低温電子顕微鏡による近原子レベルでの構造解析が行われた (右図)。その結果、強結合 LHCII の三量体 S として、LhcbM1-LhcbM2/7-LhcbM3 ヘテロ三量体が同定された。また、LhcbM1 サブユニットが、ガラクト脂質 2 分子を通して CP43 と会合していることがわかった。さらに、弱結合 LHCII の三量体 L は CP29 と密接に相互作用し、さらに CP47 と結合してサブコンプレックスを形成し、その結果、三量体 L から PSII 反応中心へのエネルギー移動の直接経路と、いくつかの間接経路が解明された。これらの結果は、緑藻類 PSII の光捕集プロセスに関する詳細な議論の基盤となるものである。



解明されたクラミドモナス PSII-LHCII 超複合体の構造

光化学系超複合体の NPQ 機能解析

緑藻類では、光保護タンパク質 LHCSR3 が、吸収した光エネルギーを pH 依存的に熱散逸させ、高照度環境下での生存に不可欠な NPQ 機能を担っている。LHCSR3 は PSII-LHCII 超複合体に結合し、酸性条件下でエネルギー散逸型に変換するが、その分子機構は不明であった。ここでは、クラミドモナスの PSII-LHCII-LHCSR3 超複合体を含む画分の蛍光減衰関連スペクトル解析により、高照度下で PSII-LHCII 超複合体が LHCSR3 と結合すると、LHCII から CP43 への励起エネルギー移動が CP47 への移動に比べて選択的に抑制され、過剰な励起エネルギーが反応中心を過負荷しないことを明らかにした。さらに、フェムト秒アップコンバージョン蛍光キネティクスを解析した結果、PSII-LHCII-LHCSR3 超複合体の pH および LHCSR3 依存の消光は、684 nm を中心とする蛍光発光を伴い、その減衰時定数が 18.6 ps であったことをもとに LHCSR3 による NPQ モデルを提唱した。

クラミドモナスで NPQ 機能を担っている光保護タンパク質には、青色光誘導型の LHCSR3 の他に紫外線誘導型の LHCSR1 がある。LHCSR3 と比べ LHCSR1 の役割はほとんどわかっていなかった。ここでは LHCSR1 の分子機能を明らかにするため、生化学的および分光学的実験を行い、低 pH 環境において PSII-LHCII 超複合体の LHCII 部分から PSI への励起エネルギーを移動を LHCSR1 が促進することを見出した。この結果は、LHCSR1 が促進する新しいタイプの PSI 依存の光保護機構の存在を示唆している。

光化学系 II 超複合体高次構造解析

維管束植物のチラコイド膜において semi-crystalline array と呼ばれる分子構造が報告されている。これは、PSII-LHCII 超複合体の配列で低照度下でのみ出現するが、その機能的役割は明確ではなかった。ここでは低照度順化させたホウレンソウ葉を用い、amphipol A8-35 存在下でショ糖密度勾配超遠心法を用いて PSII-LHCII 超複合体を調製しその構造を単粒子解析により解析したところ、低照度環境では多量体が多く、高照度環境では単量体が多いことがわかり、低照度環境では PSII-LHCII 超複合体は semi-crystalline array を構成しているが、高照度環境ではそれが単量体に分解されることが考えられた。さらに蛍光機能解析により、多量体は単量体よりも光捕集能力は高いが、NPQ 能力は低いことが明らかになったため、PSII-LHCII 超複合体のこうした高次構造変換が、植物の環境光適応の構造基盤である可能性が示唆された。

(2) 強光シグナル伝達系の解明

緑藻クラミドモナスにおける NPQ 活性及び光保護タンパク遺伝子 *LHCSR* 遺伝子発現のアクションスペクトル解析

植物や藻類では、光は光合成のエネルギー源であると同時に、特定の感覚光受容体を介して細胞応答を引き起こす生体信号としての役割を担う。光受容は、光合成の閾値よりはるかに低い光から、光合成による CO₂ 同化能力を超える値まで、数桁の光量差に亘る。ここでは光受容のステップに注目し、NPQ 活性や *LHCSR* 遺伝子発現誘導のアクションスペクトルを解析した。その結果、高照度環境では青色受容体であるフォトトロピンが光保護タンパク質である *LHCSR3* の発現を誘導することにより NPQ を引き起こしていることを突き止めた。このとき、フォトトロピン上の LOV ドメインによる青色光の感知、フォトトロピンのキナーゼ活性による *LHCSR3* 遺伝子発現の誘導、*LHCSR3* タンパク質による PSII 上での熱散逸が必要であり、このことはフォト取り品 遺伝子を欠損した変異体の生育が過剰光条件で著しく低下したことにより確かめられた。

LHCSR 遺伝子発現誘導変異株の取得

LHCSR3 誘導に関与するフォトトロピンや *LHCSR1* 誘導に関与する *UVR8* が過剰光の最初の光受容に関わっていることがわかってきたが、その下流のシグナル伝達機構は不明であった。ここでは、まず下流のシグナル伝達経路をさらに解明するために、ルシフェラーゼを利用した生物発光レポーターアッセイ系を構築し、紫外線誘導性 *LHCSR1* 遺伝子発現変異体の系統的なスクリーニング系を確立した。さらにランダム変異導入スクリーニングの結果、紫外線照射下でも *LHCSR1* 遺伝子が発現しない変異体を複数単離することに成功した。これらの変異株は紫外線照射下で *LHCSR1* 遺伝子を発現できず、生存することができない。

LHCSR3 誘導にかかわるフォトトロピンの下流のシグナル伝達因子を明らかにするため、フォトトロピン欠失変異株 (*phot*) の復帰変異を 2 株単離することに成功した。親株である *phot* が高照度環境で *LHCSR3* を発現せず生存できないのに対し、これらの変異株は高照度環境で *LHCSR3* を発現し生存することができる。

LHCSR 遺伝子発現誘導変異株の解析

前項で得られた *LHCSR1* の発現変異株を解析した結果、変異は転写因子 *CONSTANS* と核転写因子 *Y(NF-Ys)* に見られることがわかり、これらの *CONSTANS* 関連因子をさらに詳しく調べた。その結果 *CONSTANS* と *NF-YB*、*NF-YC* が複合体を形成し、光依存的な光保護応答を支配していることが明らかとなった。また、光受容から *CONSTANS/NF-Ys* 複合体へのシグナルは、*COPI/SPA1* 依存の E3 ユビキチンリガーゼによって直接的に抑制されることも明らかとなった。クラミドモナス光合成の光保護で見られたこの *COPI/SPA1* 依存 E3 ユビキチンリガーゼと *CONSTANS/NF-Ys* 複合体を介する負の制御は、高等植物で見られる開花制御とよく似た仕組みであるため、我々は植物の陸上化以前はこの仕組みは水中での光合成装置の光保護に、陸上化を果たした顕花植物が登場したころには開花誘導に流用されたとする仮説を提唱した。

前項で得られた *phot* の復帰変異株は、*de-etiolated 1 (det1)* と *damaged DNA-binding 1 (ddb1)* として同定された。酵母 2 ハイブリッド解析と阻害剤解析により、これら 2 つの遺伝因子が *CUL4* を含む CDD 型 E3 ユビキチンリガーゼの一部であることが明らかとなり、E3 ユビキチンリガーゼ *CUL4-DDB1^{DET1}* が、*LHCSR1* および *LHCSR3* 遺伝子発現に関与していることが明らかとなった。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計79件（うち査読付論文 79件 / うち国際共著 11件 / うちオープンアクセス 12件）

1. 著者名 Hippler M, Minagawa J, Takahashi Y	4. 巻 pcab139
2. 論文標題 Photosynthesis and chloroplast regulation-Balancing photosynthesis and photoprotection under changing environments	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Ogawa T, Suzuki K, Sonoike K	4. 巻 12
2. 論文標題 Respiration interacts with photosynthesis through the acceptor side of photosystem I, reflected in the dark-to-light induction kinetics of chlorophyll fluorescence in the cyanobacterium <i>Synechocystis</i> sp. PCC 6803	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 717968
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Pan X, Tokutsu R, Li A, Takizawa K, Song C, Murata K, Yamasaki T, Liu Z, Minagawa J, Li M	4. 巻 7
2. 論文標題 Structural basis of LhcbM5-mediated state transitions in green algae	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 1119-1131
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Sheng X, Liu Z, Kim E, Minagawa J	4. 巻 pcab072
2. 論文標題 Plant and algal PSII-LHCII supercomplexes: structure, evolution and energy transfer	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Tokutsu R, Fujimura-Kamada K, Yamasaki T, Okajima K, Minagawa J	4. 巻 185
2. 論文標題 UV-A radiation rapidly activates photoprotective mechanisms in <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 1894-1902
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Shukla MK, Watanabe A, Wilson S, Giovagnetti V, Moustafa EI, Minagawa J, Ruban AV	4. 巻 295
2. 論文標題 A novel method produces native LHCII aggregates from the photosynthetic membrane revealing their role in NPQ	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Biological Chemistry	6. 最初と最後の頁 17816-17826
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Kim E, Kawakami K, Sato R, Ishii A, Minagawa J	4. 巻 11
2. 論文標題 Photoprotective capabilities of light-harvesting complex II trimers in a green alga <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Physical Chemistry Letters	6. 最初と最後の頁 7755-7761
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kim E, Watanabe A, Duffy CDP, Ruban AV, Minagawa J	4. 巻 295
2. 論文標題 Multimeric and monomeric photosystem II supercomplexes represent structural adaptations to low- and high-light conditions	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Biological Chemistry	6. 最初と最後の頁 14537-14545
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1074/jbc.RA120.014198	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Kato H, Tokutsu R, Kubota-Kawai H, Burton-Smith RN, Kim E, Minagawa J	4. 巻 183
2. 論文標題 Characterization of a giant photosystem I supercomplex in the symbiotic dinoflagellate Symbiodiniaceae	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 1725-1734
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1104/pp.20.00726	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Nagao R, Kato K, Ifuku K, Suzuki T, Kumazawa M, Uchiyama I, Kashino Y, Dohmae N, Akimoto S, Shen JR, Miyazaki N, Akita F	4. 巻 11
2. 論文標題 Structural basis for assembly and function of a diatom photosystem I-light-harvesting supercomplex	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 2481
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Sheng X, Watanabe A, Li A, Kim E, Song C, Murata K, Song D, Minagawa J, Liu Z	4. 巻 5
2. 論文標題 Structural insight into light harvesting for photosystem II in green algae	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 1320-1330
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41477-019-0543-4	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Tokutsu R, Fujimura-Kamada K, Matsuo T, Yamasaki T, Minagawa J	4. 巻 10
2. 論文標題 The CONSTANS flowering complex controls the protective response of photosynthesis in the green alga Chlamydomonas	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 4099
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-019-11989-x	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Watanabe A, Kim E, Burton Smith RN, Tokutsu R, Minagawa J	4. 巻 593
2. 論文標題 Amphipol assisted purification method for the highly active and stable photosystem II supercomplex of <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 FEBS Letters	6. 最初と最後の頁 1072-1079
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/1873-3468.13394	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Tokutsu R, Fujimura-Kamada K, Matsuo T, Yamasaki T, Minagawa J	4. 巻 9
2. 論文標題 Isolation of photoprotective signal transduction mutants by systematic bioluminescence screening in <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 2820
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-019-39785-z	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Kubota-Kawai H, Burton-Smith RN, Tokutsu R, Song C, Akimoto S, Yokono M, Ueno Y, Kim E, Watanabe A, Murata K, Minagawa J	4. 巻 294
2. 論文標題 Ten antenna proteins are associated with the core in the supramolecular organization of the photosystem I supercomplex in <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Biological Chemistry	6. 最初と最後の頁 4304-4314
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Aihara Y, Maruyama S, Baird AH, Iguchi A, Takahashi S, Minagawa J	4. 巻 116
2. 論文標題 Green fluorescence from cnidarian hosts attracts symbiotic algae	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America	6. 最初と最後の頁 2118-2123
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.1812257116	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Aihara Y, Fujimura-Kamada K, Yamasaki T, Minagawa J	4. 巻 5
2. 論文標題 Algal photoprotection is regulated by the E3 ligase CUL4-DDB1(DET1)	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 34-40
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41477-018-0332-5	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Nagao R, Kato K, Suzuki T, Ifuku K, Uchiyama I, Kashino Y, Dohmae N, Akimoto, S, Shen JR, Miyazaki N, Akita F	4. 巻 5
2. 論文標題 Structure basis for energy harvesting and dissipation in a diatom PSII-FCPII supercomplexes	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 890-901
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kato K, Nagao R, Jiang TY, Ueno Y, Yokono M, Chan SK, Watanabe M, Ikeuchi M, Shen JR, Akimoto S, Miyazaki N, Akita F	4. 巻 10
2. 論文標題 Structure of a cyanobacterial photosystem I tetramer revealed by cryo-electron microscopy	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 4929
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Yokono M, Umetani I, Takabayashi A, Akimoto S, Tanaka A	4. 巻 139
2. 論文標題 Regulation of excitation energy in Nannochloropsis photosystem II	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Photosynthesis Research	6. 最初と最後の頁 155-161
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kosuge K, Tokutsu R, Kim E, Akimoto S, Yokono M, Ueno Y, Minagawa J	4. 巻 115
2. 論文標題 LHCSR1-dependent fluorescence quenching is mediated by excitation energy transfer from LHClI to photosystem I in <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America	6. 最初と最後の頁 3722-3727
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.1720574115	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Nagao R, Ueno Y, Yokono M, Shen JR, Akimoto S	4. 巻 1859
2. 論文標題 Alternation of pigment composition and their interactions in response to different light conditions in the diatom <i>Chaetoceros gracilis</i> by time-resolved fluorescence spectroscopy	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Biochimica et Biophysica Acta	6. 最初と最後の頁 524-530
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kim E, Akimoto, S, Tokutsu R, Yokono M, Minagawa J	4. 巻 292
2. 論文標題 Fluorescence lifetime analyses reveal how the high light-responsive protein LHCSR3 transforms PSII light-harvesting complexes into an energy-dissipative state	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Biological Chemistry	6. 最初と最後の頁 18951-18960
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Misumi M, Sonoike K	4. 巻 7
2. 論文標題 Characterization of the influence of chlororespiration on the regulation of photosynthesis in the glaucophyte <i>Cyanophora paradoxa</i>	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 46100
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Petroutsos D, Tokutsu R, Maruyama S, Flori S, Greiner A, Magneschi L, Cusant L, Kottke T, Mittag M, Hegemann P, Finazzi G, Minagawa J	4. 巻 537
2. 論文標題 A blue light photoreceptor mediates the feedback regulation of photosynthesis	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Nature	6. 最初と最後の頁 563-566
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/nature19358	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

[学会発表] 計52件 (うち招待講演 14件 / うち国際学会 16件)

1. 発表者名 Minagawa, J.
2. 発表標題 Algal Photoprotection: Signal Transduction and the Mechanism
3. 学会等名 11th Asian Photochemistry Conference (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Minagawa, J.
2. 発表標題 Algal photoprotection: Signal transduction and the mechanism
3. 学会等名 Digital symposium "Chloroplasts; the green hubs of plant biology" (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Minagawa, J.
2. 発表標題 Multimeric and monomeric PSII supercomplexes represent structural adaptations to low- and high-light conditions
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会大会国際シンポジウム (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 山崎 朋人
2. 発表標題 microRNAによって制御される生理機能の探索
3. 学会等名 第13回クラミドモナス研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Jun Minagawa
2. 発表標題 Algal photoprotection: Signal transduction and the mechanism
3. 学会等名 The 9th Asia and Oceania Conference on Photobiology
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Jun Minagawa
2. 発表標題 IL-Algal photoprotection: Mechanism and signal transduction
3. 学会等名 2019 ESP-IUPB WORLD CONGRESS (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Eunchul Kim
2. 発表標題 Configurational changes of photosystem II supercomplex modulate light-harvesting property
3. 学会等名 Gordon Research Conference - Photosynthesis (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Ryutaro Tokutsu
2. 発表標題 Phosphorylation of light-harvesting complex II controls excitation energy spillover between photosystems
3. 学会等名 Gordon Research Conference - Photosynthesis (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 得津 隆太郎
2. 発表標題 花成計時因子CONSTANSは緑藻の強光適応を制御する
3. 学会等名 第10回日本光合成学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Jun Minagawa
2. 発表標題 Algal photoprotection Mechanism and Signal Transduction
3. 学会等名 International Symposium on photosynthesis and chloroplast biogenesis (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 河合(久保田) 寿子
2. 発表標題 Structural analysis of photosystem I-ferredoxin complex
3. 学会等名 International Symposium on photosynthesis and chloroplast biogenesis (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 皆川純
2. 発表標題 Regulation of photosynthesis by the power of proton
3. 学会等名 日本植物生理学会シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 加藤弘樹、得津隆太郎、河合（久保田）寿子、Ray Burton-Smith、皆川純
2. 発表標題 サンゴ共生褐虫藻におけるPSI-LHCI超複合体の機能構造解析
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 園池公毅	4. 発行年 2020年
2. 出版社 JASCO	5. 総ページ数 5
3. 書名 Jasco Report	

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>基礎生物学研究所 環境光生物学研究部門HP https://www.nibb.ac.jp/photo/</p>

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	秋本 誠志 (Akimoto Seiji) (40250477)	神戸大学・理学研究科・准教授 (14501)	
研究分担者	園池 公毅 (Sonoike Kintake) (30226716)	早稲田大学・教育・総合科学学術院・教授 (32689)	

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
連携研究者	高橋 俊一 (TAKAHASHI SHUNICHI) (80620153)	基礎生物学研究所・環境光生物学研究部門・准教授 (63904)	
連携研究者	得津 隆太郎 (TOKUTSU RYUTARO) (60613940)	基礎生物学研究所・環境光生物学研究部門・助教 (63904)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関