

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 5 年 5 月 25 日現在

機関番号：63904

研究種目：若手研究

研究期間：2021～2022

課題番号：21K15129

研究課題名（和文）光化学系II超複合体における集光効率調節機構の解明

研究課題名（英文）Regulation of light-harvesting systems in photosystem II supercomplexes

研究代表者

金 恩哲（Kim, Eunchul）

基礎生物学研究所・環境光生物学研究部門・助教

研究者番号：30836359

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,600,000円

研究成果の概要（和文）：緑色植物の光化学系1（PSI）と2（PSII）は光捕集複合体とメガ複合体（PSI-PSIIとPSII-PSII）を形成して光捕集特性を調節している。本研究によりpH、PsbS、温度、光の因子が光化学系のメガ複合体形成に影響を与えることが明らかになった。さらに、植物種による多様性があることが分かった。シロイヌナズナは両方のメガ複合体を形成するが、ホウレンソウは主にPSII-PSIIメガ複合体を形成する。イネのPSI-PSIIメガ複合体は、シロイヌナズナのメガ複合体より安定で遅いスピルオーバーを示すことが明らかになった。本研究により、緑色植物の光化学系メガ複合体の調節因子および多様性が解明された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

光合成は地球上の生態系の保全に重要な役割を果たし、再生可能エネルギーの源としても注目されている。この研究により、光化学系における配列形態やメガ複合体の形成に影響を与える因子が明らかになり、緑色植物の光合成制御メカニズムを理解する上で重要である。さらに、異なる植物種が独自の光捕集機構を持っていることが示唆され、植物の進化と適応に関する理解を深めることができる。また、この研究の成果は光合成メカニズムの理解を深め、より効率的な再生可能エネルギーの開発に貢献することが期待される。このように、本研究の成果は基礎科学の進歩だけでなく、環境保全やエネルギー技術の発展にも重要な貢献をする研究成果である。

研究成果の概要（英文）：Photosystem I (PSI) and Photosystem II (PSII) in green plants form light-harvesting complexes and megacomplexes (PSI-PSII and PSII-PSII) to regulate light-harvesting properties. This study revealed that factors such as pH, PsbS, temperature, and light influence the arrangement of the photosynthetic system and the formation of megacomplexes. Furthermore, it was found that different plant species exhibit variations. *A. thaliana* forms both megacomplexes, while Spinach prefers the formation of PSII-PSII megacomplexes, and *C. reinhardtii* does not form stable megacomplexes. Additionally, it was evident that the PSI-PSII megacomplex derived from *O. sativa* exhibits stable and slower spillover compared to *A. thaliana*. This research elucidates the regulation factors and diversity of green plant photosynthetic megacomplexes.

研究分野：植物物理化学

キーワード：光合成 集光 光防御 光化学系II 光化学系I 光化学系メガ複合体 メガ複合体 配列形態

様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

「PSII 超複合体の集光性質を調節する配列形態はどのように変容されるのか？」

植物の光化学系 II は、集光装置と超複合体 (PSII 超複合体) を形成し、独特な光依存性の半結晶性アレイ配列形態を形成する (Simpson *Carlsberg Res. Commun.* 1978、Kirchhoff et al. *Biochemistry* 2007)。代表者はこの配列形態の変容によって PSII 超複合体の「集光性質」が調節されることを明らかにした (Kim et al. *J. Biol. Chem.* 2020)。弱光条件で形成される「半結晶性アレイ配列形態」は集光能力をおよそ 2 倍に高め、光エネルギーの効率的な使用を可能にする。強光条件では PSII 超複合体の半結晶性アレイは分解され「モノマー形の無秩序形態」になる。この無秩序形態は、光防御能力 (NPQ: non-photochemical quenching) をおよそ 3 倍に高め、過剰な光エネルギーによる損傷から光化学系を保護する。このように、PSII 超複合体の配列形態の変容は、効率的・安定的な光合成のために非常に重要である。しかし、どのような調節因子がこの配列形態を変容させるかなどのメカニズムはまだ明らかにされていない。

2. 研究の目的

本研究では、PSII 超複合体の配列形態を変容させる因子を明らかにすることを目的とする。これにより、PSII 超複合体の集光調節機構の解明に貢献できると期待される。

代表者は、光条件の変化が誘発する光合成機構の変化を研究してきた。これまでの自らの研究結果から、光条件によって変化する NPQ 調節因子 (pH、PsbS の活性、リン酸化など) が PSII 超複合体の構造を変化させることが分かってきた。これらの調節因子が PSII 超複合体の配列形態を変容させている可能性に着目し本研究を構想した。

3. 研究の方法

本研究では、これらのような調節因子が PSII 超複合体の配列形態変容にどのように関わっているかを明らかにするために、代表者が開発した独自の方法で解析する。PSII 超複合体の配列形態状態を分析するために、Amphipol を使った Sucrose density gradient (SDG)-超遠心分離法 (図 3) (Kim et al. *J. Biol. Chem.* 2020) にて安定的な PSII 超複合体を精製する。さらに、シロイヌナズナの変異株を用いて知られている NPQ 調節因子が PSII 超複合体の配列形態変容にどのように関わっているかを分析する。これにより、PSII 超複合体同士の結合エネルギーが調節因子によってどのように変わるのかを分析することが可能になる。

4. 研究成果

(1) NPQ 調節因子の影響についての分析

・ Amphipol を用いた Sucrose density gradient (SDG)-超遠心分離法を用いて、可溶性の際の pH による PSII 超複合体と光合成タンパク質の配列形態状態を分析した (図 1)。pH が低下すると、aggregates (集合体) が増加することが明らかになった。

SDS-PAGE と分光分析により、これらの aggregates は主に集光タンパク質 (LHCII) であることが判明した。この結果はチラコイド膜状態で起きる蛍光寿命 (PSII 超複合体の状態や効率を評価するための指標) の変化と一致した。

・ 光合成集光タンパク質のリン酸化酵素 (STN7) の欠損変異株 (*stn7*) を用いて、リン酸化による PSII 超複合体の配列形態状態を分析した。*stn7* では、光条件による違いは観察されなかった (図 2)。つまり、STN7 遺伝子の欠損によって、

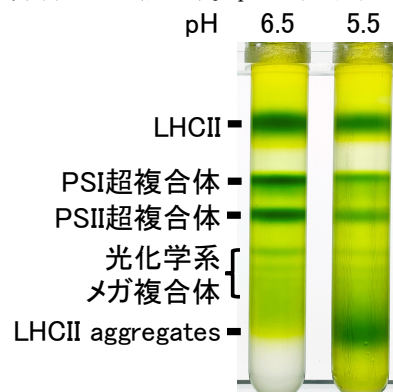


図1 pHによる光合成タンパク質の配列形態状態分析

PSII 超複合体の形態や状態に光条件が与える影響が見られなかった。

・PsbS の欠損変異株 (*npq4*) を用いて、PsbS の存在による PSII 超複合体の配列形態状態を分析した (図 2)。PsbS 欠損変異株でも、光条件による違いは観察されなかった。つまり、PsbS タンパク質の欠損によっても、PSII 超複合体の形態や状態に光条件が与える影響が見られなかったということである。

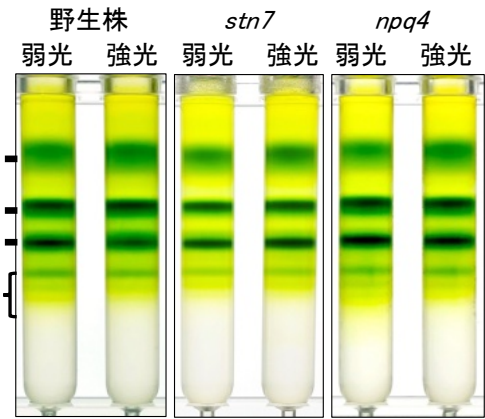


図2 STN7とPsbSの存在と光強度依存による光合成タンパク質の配列形態状態分析

(2) 新たに明らかになった因子

光化学系メガ複合体化による集光調節機構は種によって異なることが分かった (図 3) (Kim et al. *Plant Cell Physiol.* 2023)。緑藻 (*C. reinhardtii*) では光化学系メガ複合体が形成されていないことが分かったが、陸上植物では光化学系メガ複合体が形成されていることが分かった。また、陸上植物の中でも多様性が見つかった。ほうれん草 (Spinach) では PSII-PSII メガ複合体が主に形成され、シロイヌナズナ (*A. thaliana*) とイネ (*O. sativa*) では PSI-PSII メガ複合体が主に形成された。さらに、分光分析および電子顕微鏡分析の結果、シロイヌナズナとイネの PSI-PSII メガ複合体が異なる形態を持っていることが分かった。また、周辺温度が光化学系メガ複合体化に影響を与えることが明らかになった。

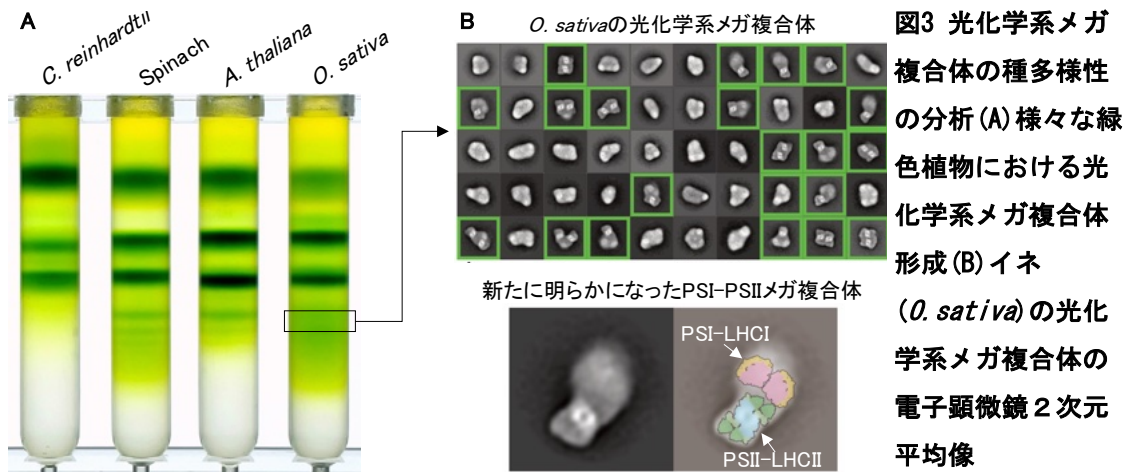


図3 光化学系メガ複合体の種多様性の分析 (A) 様々な緑色植物における光化学系メガ複合体形成 (B) イネ (*O. sativa*) の光化学系メガ複合体の電子顕微鏡 2 次元平均像

(3) 配列形態の変容による集光機構の調節メカニズムについての研究

緑藻 *C. reinhardtii* の 3 種類の光化学系超複合体における同一の LHCII3 量体の公開構造を比較することで、LHCII のコンフォメーション差異について検討した。その結果、LHCII の結合位置によって、クロロフィルの配置やポリペプチドのコンフォメーションに違いがあることがわかった。このような構成の違いは、LHCII の機能を容易に変化させ、光合成ス超複合体上の励起エネルギーの流れを変化させる可能性を提案した (Kim et al. *J. Phys. Chem. B* 2022)。

<引用文献>

- ① Simpson (1978) *Carlsberg Res. Commun.*, 43, 365-389
- ② Kirchhoff et al. (2007) *Biochemistry*, 46, 11169-11176
- ③ Kim et al. (2020) *J. Biol. Chem.*, 295(43), 14537-14545
- ④ Kim et al. (2023) *Plant Cell Physiol.* in press
- ⑤ Kim et al. (2022) *J. Phys. Chem. B*, 126, 5855-5865

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 7件/うち国際共著 5件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Kim Eunchul, Kubota-Kawai Hisako, Kawai Fumihiro, Yokono Makio, Minagawa Jun	4. 巻 126
2. 論文標題 Conformation of Light-Harvesting Complex II Trimer Depends upon Its Binding Site	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 The Journal of Physical Chemistry B	6. 最初と最後の頁 5855 ~ 5865
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1021/acs.jpcc.2c04061	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 Komatsu Yu, Hori Yasunori, Kuzuhara Masayuki, Kosugi Makiko, Takizawa Kenji, Narita Norio, Omiya Masashi, Kim Eunchul, Kusakabe Nobuhiko, Meadows Victoria, Tamura Motohide	4. 巻 942
2. 論文標題 Photosynthetic Fluorescence from Earthlike Planets around Sunlike and Cool Stars	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 The Astrophysical Journal	6. 最初と最後の頁 57 ~ 57
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3847/1538-4357/aca3a5	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 Eunchul, Kubota-Kawai Hisako, Kawai Fumihiro, Yokono Makio, Minagawa Jun	4. 巻 122
2. 論文標題 Regulation of light-harvesting systems in plants: Flexible conformation of light-harvesting complex II trimer depending on its binding site	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Biophysical Journal	6. 最初と最後の頁 242a ~ 242a
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bpj.2022.11.1411	査読の有無 無
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 Ishii Asako, Shan Jianyu, Sheng Xin, Kim Eunchul, Watanabe Akimasa, Yokono Makio, Noda Chiyo, Song Chihong, Murata Kazuyoshi, Liu Zhenfeng, Minagawa Jun	4. 巻 12
2. 論文標題 The photosystem I supercomplex from a primordial green alga <i>Ostreococcus tauri</i> harbors three light-harvesting complex trimers	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 eLife	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) 10.7554/eLife.84488	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 Wilson Sam, Kim Eunchul, Ishii Asako, Ruban Alexander V., Minagawa Jun	4. 巻 -
2. 論文標題 Overexpression of LHCSR and PsbS enhance light tolerance in Chlamydomonas reinhardtii	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology	6. 最初と最後の頁 112718 ~ 112718
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jphotobiol.2023.112718	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 Eunchul, Yokono Makio, Tsugane Kazuo, Ishii Asako, Noda Chiyo, Minagawa Jun	4. 巻 -
2. 論文標題 Formation of a stable PSI-PSII megacomplex in rice that conducts energy spillover	5. 発行年 2023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) 10.1093/pcp/pcad037	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 Xin Sheng, Zhenfeng Liu, Eunchul Kim, Jun Minagawa	4. 巻 62
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 1108 ~ 1120
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcab072	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 Thomas Roach, Eunchul Kim, Lijin Tian, Bernard Lepetit	4. 巻 13
2. 論文標題 Editorial: Regulation of Light-Harvesting Systems During Acclimation of Photosynthetic Organisms	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	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) 10.3389/fpls.2022.914047	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

〔学会発表〕 計6件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 4件）

1. 発表者名 Eunchul Kim, Asako Ishii, Chiyo Noda, Jun Minagawa
2. 発表標題 Investigation on the Function and Regulatory Factor of Multimeric PSII Supercomplexes
3. 学会等名 International Congress on Photosynthesis Research 2022 (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Eunchul Kim, Jun Minagawa
2. 発表標題 タンパク質間相互作用による光合成集光システムの調節
3. 学会等名 第60回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Eunchul Kim, Jun Minagawa
2. 発表標題 Heterogeneity of photosystem megacomplexes in green plants
3. 学会等名 International Symposium on Photosynthesis and Chloroplast Regulation (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Eunchul Kim, Hisako Kubota-Kawai, Fumihiro Kawai, Makio Yokono and Jun Minagawa
2. 発表標題 Regulation of light-harvesting systems in plants: Flexible conformation of light-harvesting complex II trimer depending on its binding site
3. 学会等名 67th Biophysical Society Annual Meeting (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Eunchul Kim, Akimasa Watanabe, Keisuke Kawakami, Ryoichi Sato, Asako Ishii, Christopher D. P. Duffy, Alexander V. Ruban, Jun Minagawa
2. 発表標題 Regulation of light-harvesting systems by inter-protein interactions in green algae and plants
3. 学会等名 The 11th Asian Photochemistry Conference (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Eunchul Kim、川上 恵典、鎌田 このみ、石井 麻子、皆川 純
2. 発表標題 緑藻クラミドモナスにおける LHClI サブユニットの光防御機能解析
3. 学会等名 第15回クラミドモナス研究会
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

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
---------------------------	-----------------------	----

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
---------	---------