

領域略称名：新光合成

領域番号：3801

平成30年度科学研究費補助金「新学術領域研究
(研究領域提案型)」に係る中間評価報告書

「新光合成：光エネルギー変換システムの再最適化」

(領域設定期間)

平成28年度～平成32年度

平成30年6月

領域代表者 (基礎生物学研究所・環境光生物学研究部門・教授・皆川 純)

目 次

研究領域全体に係る事項

1. 研究領域の目的及び概要	6
2. 研究の進展状況	8
3. 審査結果の所見において指摘を受けた事項への対応状況	11
4. 主な研究成果（発明及び特許を含む）	13
5. 研究成果の公表の状況（主な論文等一覧、ホームページ、公開発表等）	16
6. 研究組織（公募研究を含む）と各研究項目の連携状況	21
7. 若手研究者の育成に関する取組状況	23
8. 研究費の使用状況（設備の有効活用、研究費の効果的使用を含む）	24
9. 総括班評価者による評価	25
10. 今後の研究領域の推進方策	26

研究組織 (総：総括班, 支：国際活動支援班, 計：総括班及び国際活動支援班以外の計画研究, 公：公募研究)

研究項目	課題番号 研究課題名	研究期間	代表者氏名	所属機関 部局 職	構成員数
X00 総	16H06552 新光合成：光エネルギー 変換システムの再最適化	平成 28 年度～ 平成 32 年度	皆川 純	基礎生物学研究所・環境光生物学研究 部門・教授	11
Y00 支	16K21737 新光合成：光エネルギー 変換システムの再最適化	平成 28 年度～ 平成 32 年度	皆川 純	基礎生物学研究所・環境光生物学研究 部門・教授	3
A01 計	16H06553 プロトン勾配による集光 のフィードバック制御	平成 28 年度～ 平成 32 年度	皆川 純	基礎生物学研究所・環境光生物学研究 部門・教授	3
A01 計	16H06554 プロトン駆動力による電 子伝達のフィードバック 制御	平成 28 年度～ 平成 32 年度	高橋 裕一郎	岡山大学・異分野基礎科学研究所・教 授	4
A01 計	16H06555 プロトン駆動力制御ネッ トワークの遺伝学解析	平成 28 年度～ 平成 32 年度	鹿内 利治	京都大学・理学研究科・教授	1
A01 計	16H06556 ATP 合成酵素によるプ ロトン駆動力制御	平成 28 年度～ 平成 32 年度	久堀 徹	東京工業大学・科学技術創成研究院・ 教授	3
A01 計	16H06557 C4 光合成を可能にした プロトン駆動力制御の進 化	平成 28 年度～ 平成 32 年度	宗景 ゆり	関西学院大学・理工学部・准教授	3
A02 計	16H06558 イオン輸送によるプロト ン駆動力成分制御	平成 28 年度～ 平成 32 年度	魚住 信之	東北大学・工学研究科・教授	2
A02 計	16H06559 プロトン駆動力による細 胞内代謝制御	平成 28 年度～ 平成 32 年度	清水 浩	大阪大学・情報科学研究科・教授	2
A02 計	16H06560 構造を基盤としたプロト ン排出の戦略的分子設計	平成 28 年度～ 平成 32 年度	栗栖 源嗣	大阪大学・蛋白質研究所・教授	2
総括・支援・計画研究 計 10 件					
A01 公	17H05713 プロトン駆動力生成を支 える集光アンテナ複合体 の起源と進化	平成 29 年度～ 平成 30 年度	丸山 真一郎	東北大学・生命科学研究所・助教	1

A01 公	17H05714 プロトン駆動力と NADP 量的制御のクロストーク	平成 29 年度～ 平成 30 年度	川合 真紀	埼玉大学・理工学研究科・教授	1
A01 公	17H05716 シアノバクテリアの光化 学系 I への光エネルギー 分配の分子機構と生理的 役割の解明	平成 29 年度～ 平成 30 年度	榎本 麻衣	東京大学・総合文化研究科・学術研究 員	1
A01 公	17H05717 光合成における F 型 ATP 合成酵素の H ⁺ 透過機構 の解明	平成 29 年度～ 平成 30 年度	曾我 直樹	東京大学・工学系研究科・助教	1
A01 公	17H05718 光合成有効放射再考：光 化学系 I のみを駆動する 遠赤光の役割の徹底解明	平成 29 年度～ 平成 30 年度	寺島 一郎	東京大学・理学系研究科・教授	1
A01 公	17H05719 酸素発生型光合成生物に 保存された新規プロトン 濃度最適化機構の解明	平成 29 年度～ 平成 30 年度	増田 真二	東京工業大学・バイオ研究基盤支援総 合センター・准教授	1
A01 公	17H05720 光合成明反応の作動状況 を認識する 2 種ヒスチジ ンキナーゼの機能解析	平成 29 年度～ 平成 30 年度	田中 寛	東京工業大学・科学技術創成研究院・ 教授	1
A01 公	17H05721 プロトン駆動力による光 化学系 II 電子伝達反応 における制御機構の解明	平成 29 年度～ 平成 30 年度	加藤 祐樹	名古屋大学・理学研究科・講師	1
A01 公	17H05722 膜脂質の脱アシル化の制 御による強光耐性型 PSII の創出	平成 29 年度～ 平成 30 年度	小俣 達男	名古屋大学・大学院生命農学研究科・ 教授	1
A01 公	17H05724 タイプ 1 光合成生物のシ トクロム複合体と反応中 心の始原型共役反応機構	平成 29 年度～ 平成 30 年度	大岡 宏造	大阪大学・理学研究科・准教授	1
A01 公	17H05725 葉緑体のプロトン駆動力 生成の根幹を支えるチラ コイド膜形成機構の解析	平成 29 年度～ 平成 30 年度	中井 正人	大阪大学・蛋白質研究所・准教授	1
A01 公	17H05726 ロドプシンによる葉緑体 プロトン勾配制御システ	平成 29 年度～ 平成 30 年度	須藤 雄気	岡山大学・大学院医歯薬学総合研究科 (薬学系)・教授	1

	ムの確立と植物応答解析への展開				
A01 公	17H05727 フィトクロムシグナルによる葉緑体タンパク質の細胞内局在変化を介した光合成制御	平成 29 年度～ 平成 30 年度	松下 智直	九州大学・農学研究院・准教授	1
A01 公	17H05728 Ca ²⁺ シグナルによるプロトン駆動力制御と光合成遺伝子発現抑制機構の解明	平成 29 年度～ 平成 30 年度	椎名 隆	京都府立大学・大学院生命環境科学研究科・教授	1
A01 公	17H05729 絶滅危惧種タマノカンアオイの葉の光合成系と過剰光エネルギー散逸系の季節変化の解析	平成 29 年度～ 平成 30 年度	野口 航	東京薬科大学・生命科学部・教授	1
A01 公	17H05730 チオレドキシニンによる光化学系 I サイクリック電子伝達の制御機構解明	平成 29 年度～ 平成 30 年度	桶川 友季	京都産業大学・総合生命科学部・研究助教	1
A01 公	17H05731 光合成細菌のタイプ 1 光合成反応中心によるプロトン駆動力生成機構の解明	平成 29 年度～ 平成 30 年度	浅井 智広	立命館大学・生命科学部・講師	1
A01 公	17H05732 光量変動と代謝調節をつなぐ新規分子の定量的手法を取り入れた構造機能解析	平成 29 年度～ 平成 30 年度	松村 浩由	立命館大学・生命科学部・教授	1
A01 公	17H05733 NPQ に伴うチラコイド膜タンパク質構造動態変化の高速 AFM による測定	平成 29 年度～ 平成 30 年度	山本 大輔	福岡大学・理学部・准教授	1
A01 公	17H05734 光合成能力の最適化を制御する miRNA の動態解明	平成 29 年度～ 平成 30 年度	山崎 朋人	高知大学・教育研究部自然科学系理工学部門・助教	1
公募研究 計 20 件					

研究領域全体に係る事項

1. 研究領域の目的及び概要（2 ページ以内）

研究領域の研究目的及び全体構想について、応募時に記述した内容を簡潔に記述してください。どのような点が「我が国の学術水準の向上・強化につながる研究領域」であるか、研究の学術的背景（応募領域の着想に至った経緯、応募時までの研究成果を進展させる場合にはその内容等）を中心に記述してください。

1) 学術的背景

・応募研究領域の着想に至った経緯

植物は、それぞれの生育環境（ローカルミニマム）にあわせて光合成機能を最適化させるように進化した。しかし、光合成システムには、光エネルギーの利用効率を上げると反応の場に傷害（光阻害）が起きやすくなるという、悩ましくも不可避な問題がある。そこで、植物は「光を使う」機能と「光を捨てて過剰光から防御する」機能の適切なバランスを保ち障害を避けつつも最大限の光合成を行ってきた。この2つの機能はトレードオフの関係にあり、その最適バランスは環境に依存する（図1）。生育環境が

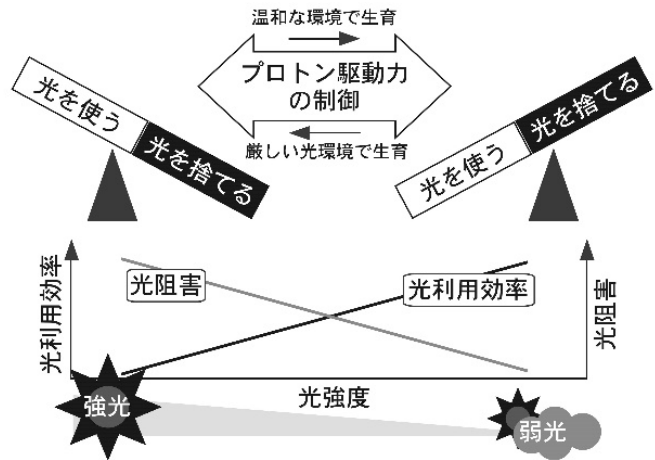


図1

整った圃場では、作物にはより多くの光を利用できる伸びしろがあるため、“光を使う”側にバランスを傾ける必要がある一方、**非耕作地**のような過酷な環境でエネルギー作物を栽培する場合は、“光を捨てる”側にバランスを傾けなければならない（図1）。

・「プロトン駆動力の制御機構」に着目

我々は光合成の調節を多様な視点、技術で研究してきた基礎科学者であるが、環境に応じた「光エネルギー利用効率」と「過剰光からの防御」のバランス制御の鍵因子の解明に何が必要か議論を重ねた結果、「**プロトン駆動力の制御機構**」の理解であるとの結論にたどり着いた。

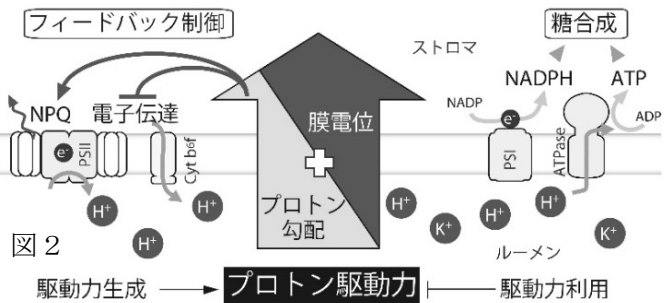


図2

光によって駆動される電子伝達は、チラコイド膜のストロマ側（外側）からルーメン側（内腔）へのプロトン輸送と連動する（図2）。プロトンは正電荷を持つため、これにより**プロトンの濃度勾配（プロトン勾配）と膜電位**が生じる。このプロトン勾配と膜電位の総和が**プロトン駆動力**であり、化学浸透圧説で知られるようにATP合成に利用される。一方、プロトン勾配は過剰な光エネルギーを散逸させる（光を捨てる）反応であるNPQ（non-photochemical quenching）を誘導する（図2、Minagawa and Tokutsu, *Plant J* 2015）。つまりプロトン駆動力はATPの合成速度を規定するエネルギー源であるが、同じ駆動力のもとでも、駆動力の成分（プロトン勾配と膜電位）の配分を変えることで、「光エネルギー利用効率」と「過剰光からの防御」のバランスの支点がシフトする。したがって、**光合成機能の再最適化の鍵を握るのは、「プロトン駆動力の制御」である**。この考えは本申請の基盤であり、我々も早くから注目してきたが、世界の光合成研究を牽引するリーダー達の共通認識になりつつある（Shikanai, *Curr Opin Biotech* 2014）。光合成は、地球の大気組成に影響を及ぼし生物の爆発的な進化を決定づけた巨大なエネルギー変換反応であるが、その活性は**チラコイド膜**という微小空間で起こるマイクロな反応、「**プロトン駆動力の制御**」によって調節されている。

2) 研究目的

光合成反応は、その駆動に光エネルギーを必要とする一方、光エネルギーが反応の場に傷害をもたらす（光阻害）というトレードオフを内包している。そのため傷害からの防御機構（エネルギー散逸機構）が発達した。

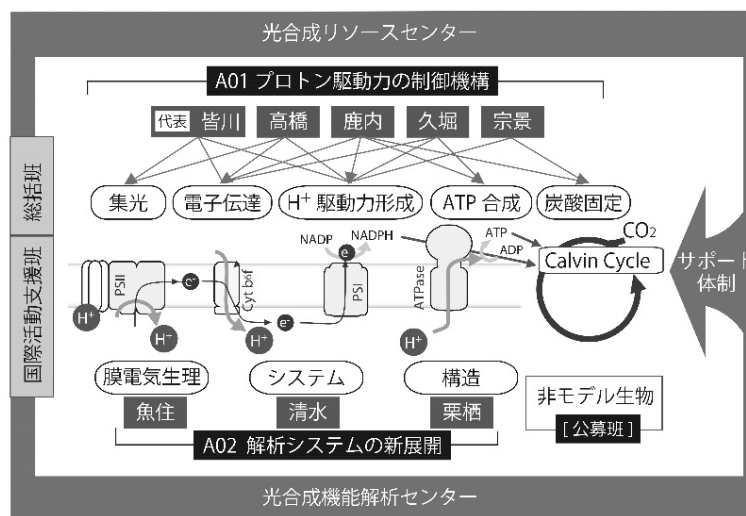
すなわち、現存する植物の光合成機能を向上させようとする場合、その環境における光の「利用」と「散逸」を調節し、合成と防御の最適バランスをとることが重要である。本領域の目的は、将来的な光合成機能向上への道を拓くことを目標に、葉緑体チラコイド膜を介したプロトン駆動力の制御によってこのバランスを再最適化するしくみを分子レベルからシステムレベルまで解析し、光合成システムの光エネルギー変換機能再最適化戦略を解明することである。

3) 全体構想

計画研究は、プロトン駆動力制御ネットワークを介した光合成再最適化の解明に注力する。◆A01 は植物/藻類の光合成機能を直接解析し、制御に関わる因子の生理機能と制御ネットワークを明らかにする。◆A02 は、電気生理学と構造生物学の技術で◆A01 をサポートすると同時に、独自の研究成果を◆A01 にフィードバックする。さらに、システム生物学によるプロトン駆動力制御を組み込んだモデルをもとに全体計画を立案し、実際の解析結果をシステム生物学に持ち込むことで再最適化への道筋を示す。公募研究は若手を多く採用して人材育成に努めるとともに、非モデル光合成生物、次世代モデル生物研究を取り込み、多様な環境への光合成機能再最適化の可能性を広げる。

◆研究項目 A01「プロトン駆動力の制御機構」を組織するのは、光化学系 II に作用し NPQ を誘導するエネルギー散逸型集光アンテナ研究で先駆的研究を続ける皆川、プロトン勾配を作り出す光化学系 II や光化学系 I 超複合体のアセンブリ過程を生化学的に追究する高橋、植物のサイクリック電子伝達の生理機能や関連したトランスポーター因子の遺伝学的研究を展開する鹿内、プロトン駆動力を利用して ATP を合成する ATP 合成酵素の活性制御を解明した久堀、そして、 C_3/C_4 植物でサイクリック電子伝達の機能を解明した宗景が代表を務める5つの計画班である。

◆研究項目 A02「解析システムの新展開」を組織するのは、イオン輸送体の異種宿主発現系を構築して輸送体の構造と機能を解明しており、電気生理学と生化学を駆使してイオン輸送体/チャネルの解析を行う魚住、シアノバクテリアを題材とした代謝数理モデル構築をはじめ、システム生物学分野で実績を上げており、プロトン駆動力を組み込んだゲノムスケール代謝モデルを構築する清水、シトクロム *b₆f* 複合体、FNR-フェレドキシン共結晶など、光合成関連複合体の結晶構造等を明らかにしてきた栗栖が代表を務める3つの計画班である。



4) どのような点が「我が国の学術水準の向上・強化につながる新たな研究領域」であるか

本領域は、光合成の将来的な活用という目標を見据えた「光合成の基礎研究」である。近年、我が国の植物系応用研究は少数の遺伝子の改変から実用化を安易に急ぐ傾向にあるが、そうした応用研究の基盤となる光合成基礎研究はこれまで存在してこなかった。そのような基礎研究として、我々は、世界的にも新しいプロトン駆動力制御の解明を提案し、全力でこれに取り組む。このような研究を推進するにあたっては、すでに成果を上げている「生化学」「植物生理学」「遺伝学」と言ったアプローチの他に、特に「電気生理学」、「システム生物学」、「構造生物学」の技術、概念、情報を最大限に活用した新たな研究領域を創造する。従って、本領域では、活発な共同研究が成功の鍵を握ることとなる。このような試みが全体として、我が国の学術水準の向上に資するものとなる。

2. 研究の進展状況〔設定目的に照らし、研究項目又は計画研究ごとに整理する〕（3ページ以内）

研究期間内に何をどこまで明らかにしようとし、現在までにどこまで研究が進展しているのか記述してください。また、応募時に研究領域として設定した研究の対象に照らして、どのように発展したかについて研究項目又は計画研究ごとに記述してください。

本領域では、光合成の異なる光環境に対する適応を「光を使う機能」と「光を捨てて過剰光から防御する機能」の間のトレードオフの最適化と捉えている。またその本質は、 H^+ 駆動力の大きさと成分の調節に他ならない。捨てる（あるいは抑制する）反応は、研究項目 A01 が扱う（1）NPQ (A01-1)、（2）電子伝達の抑制 (A01-2)、（3） H^+ 駆動力の成分制御 (A01-3)、（4）ATP 合成の制御 (A01-4) などの反応から成る。また我々は、（5） H^+ 駆動力制御の改変による光合成の再最適化（特定の光環境からの解放）の例を C_4 光合成の画期的な進化に見いだしている (A01-5)。光合成研究に新しいシステムを導入する研究項目 A02 は、電気生理学 (A02-1) と構造生物学・理論解析 (A02-3) を通して A01 と連携して光合成再最適化という問いの解決にあたる。一方で、（6） H^+ 駆動力制御を取り込んだ代謝モデルを確立し (A02-2)、 H^+ 駆動力制御を環境に再最適化することで、作物のローカルミニマムからの解放への道筋を探している。

（1） H^+ 駆動力を介した光化学系 II (PSII) での光エネルギー利用効率の調節

PSII は電子の流入口であり、光エネルギーの利用効率は ΔpH をモニターすることで厳密に制御される。クロロフィルが吸収した過剰な光エネルギーは熱として安全に捨てられ、その過程はクロロフィル蛍光の減少 (NPQ) として観察される。本領域は、NPQ 誘導と PSII での光エネルギーの利用効率の最適化の分子機構を理解することを目指す。皆川 (A01-1) は、単細胞緑藻クラミドモナスを用いて NPQ 誘導に関わる LHCSR3 を結合した PSII 超複合体にクロロフィルルテインに起因する熱変換センター（エネルギーの捨て口）を発見した (JBC 2017)。また別の NPQ 制御因子である LHCSR1 が ΔpH 形成時に集光アンテナから光化学系 I (PSI) へエネルギー伝達を仲介する結果を得た (PNAS 2018)。公募班の丸山は、単細胞紅藻シズンの LHCR がクラミドモナスの LHCSR1 様の機能をもつことを示唆する結果を得ている。NPQ と集光という異なる機能に関わるタンパク質が、進化の早い時期に獲得されたと考えられる。クラミドモナスにおいて LHCSR は強光による誘導を受けるが、皆川は、この誘導が青色光レセプターであるフォトトロピンに依存することを示した (Nature 2016)。また下流のシグナル伝達経路にはユビキチン E3 リガーゼが関わることを明らかにした。また公募班の山崎は、最上流のフォトトロピンの発現が、microRNA による調節を受けることを発見した。

PSII は、 ΔpH による抑制制御を受けるだけではなく、水の分解により ΔpH の形成も行う。そのメカニズムの解明は、現代生物学の最重要課題の一つとも言えるものである。本領域では、理論解析とクラミドモナスを用いた形質転換体の作成の戦略から大きな貢献を目指す。斎藤と石北 (A02-3) は、MnCa 錯体における水分解・酸素発生機構について理論解析により新たな知見を得た。さらに酸素発生系からルーメンへの H^+ 排出チャネルに参与すると考えられる PSII のアミノ酸を結晶構造と量子化学計算により推定した (Nat Commun 2018)。高橋 (A01-2) は、この結果に基づき、クラミドモナスの葉緑体形質転換を用いてそれらを置換し、その機能の一部を明らかにしている。

（2）電子伝達装置による H^+ 駆動力制御

シトクロム *b₆f* 複合体は、Q サイクルにより H^+ 駆動力形成に寄与するだけでなく、 ΔpH （チラコイドルーメンの酸性化）による電子伝達抑制の標的であり、 H^+ 駆動力制御の中心とも言える存在である。本領域では、複合体がルーメン酸性化を感知するメカニズムの解明を目指す。高橋は、複合体の結晶構造 (栗栖、A02-3) と量子化学計算 (斎藤) によりルーメン酸性化により解離状態が変化する酸性アミノ酸を推定し、それを置換した形質転換体を作出した。また高橋は、シロイヌナズナ *pgr1* 変異株で発見された複合体のルーメン酸性化への感受を増大させる変異をクラミドモナスに導入した。栗栖は、この変異型サブユニットの構造を決定している。また斎藤は、本研究課題の核心部に関わる pKa 計算手法を確立し、その有用性を光合成において重要な役割を担うキノン分子の pKa を算出することで示した (Photosynth Res 2017)。また栗栖は、好熱性シアノバクテリア

の PSI-Fd 複合体の構造解析に成功し、PSI からの電子分配調節の分子機構解明に貢献した (*Nature Plants* 2018)。

光合成細菌の RC1 は、PSI のプロトタイプと考えられてきたが、最近、キノン還元活性をもつことが示唆された。しかし、2017 年に米国のグループが発表したヘリオバクテリアの RC には、キノンが存在しなかった。栗栖は公募班の大岡と協力して構造解析を行い、電子伝達経路上にキノンが存在することを突きとめた。また公募班の浅井は、緑色硫黄細菌の RC1 において、キノンが関わると考えられる電子移動反応を高速分光法で捉えることに成功した。これらの研究は、RC1 の基本的な反応を見直すと同時に、H⁺駆動力制御の主役の一つであるサイクリック電子伝達による H⁺駆動力形成メカニズムの進化的成立過程の解明に繋がるものであり、領域研究から生まれた新しい展開である。

(3) チラコイド膜を介したイオン輸送の制御系

ΔpH と膜電位 ($\Delta\psi$) から成る H⁺駆動力の成分は、チラコイド膜を介したイオンの動きで制御され、それが光合成のブレーキとアクセルの切り替えになる。本領域では、制御に関わる因子を特定し、それらが電子伝達などにより受けるフィードバック制御を明らかにすることで、ネットワークの実体を明らかにすることを目指す。この分野の研究は世界的に見ても始まったばかりであり、葉緑体での情報は限られている。魚住 (A02-1) は、シアノバクテリアの Na⁺/H⁺アンチポーターの NhaS2、Nha3 と Nha4 と陰イオンチャネル *sl1024* がチラコイド膜で機能することを示すとともに、葉緑体 KEA3 のホモログである Nha3 が光合成プロトン駆動力の調節に関与することを明らかにした。一方鹿内 (A01-3) は、シロイヌナズナにおいてチラコイド膜に局在する H⁺/K⁺アンチポーター KEA3 が、 ΔpH から $\Delta\psi$ への変換を行うことで変動する光環境に対応し光合成のブレーキとアクセルを適切に踏み替えていることを明らかにした (*Plant J* 2017)。また魚住は、組換え KEA3 タンパク質の K⁺排出輸送活性を検出し、KEA3 の活性を昂進する *dpgr* 変異の導入により K⁺輸送活性が上昇することを示した。現在知られている制御装置は極くわずかであり、分子情報の収集が重要である。鹿内と矢守 (A01-4) は研究協力者の明賀と連携し、調節に関わるシロイヌナズナ新規変異株の大規模なスクリーニングを行った。

(4) ATP 合成酵素の調節とレドックス制御

ATP 合成酵素は H⁺駆動力の最大の消費者である。光合成を行っている際に光合成のペースメーカーとなる。H⁺駆動力の大きさを適切に維持するには、ATP 合成酵素の活性を厳密に制御する必要がある。ATP 合成酵素は、明暗で、チオレドキシシン (Trx) を介したレドックス制御を受けることが古典的に知られる。しかし、日中、光強度によって変動する電子伝達速度に対し、どのように活性が微調整されているかは理解されていない。領域では、その分子機構と H⁺駆動力制御ネットワークへの貢献を明らかにする。久堀 (A01-4) は、シアノバクテリア ATP 合成酵素の簡易精製によって、再構成リポソームによる機能評価を実現した。また、 ΔpH を実測する新規発光型 pH センサータンパク質を開発し、ATP 合成と光合成活性のリアルタイムモニターによる両者の関係の検証が可能になった。公募班の曾我は、一分子計測系の開発を目指し、均一粒径 (~100 aL まで縮小可) のリポソームを開発した。好熱菌由来 F₀F₁-ATP 合成酵素を発現させ、H⁺の輸送活性を確認している。

Trx を介したレドックス制御は、ATP 合成酵素のみならず、光合成の制御に重要な役割を果たす。本領域では、レドックス制御が H⁺駆動力制御に果たす役割を明らかにする。久堀と吉田 (A01-4) は、Trx を介した還元力フローの速度論的解析を進めるとともに、電子伝達速度と還元力伝達速度との関連性を見出した。新規の葉緑体内の酸化因子を含む複数の制御因子や、チラコイド膜上の標的タンパク質候補を新たに同定した。また栗栖は、フェレドキシシン-Trx 還元酵素 (FTR) と Trx との複合体構造解析を目指し、既に FTR-Fd 複合体の微小結晶を得る事に成功している。一方公募班の桶川は、*m* 型 Trx がサイクリック電子伝達を抑制することを示唆する結果を得ており、ネットワークの一端を解明している。

(5) H⁺駆動力制御の生理機能

H⁺駆動力ネットワークの全貌解明には、それぞれの制御反応の抑制や強化が、光合成全体に与える影響を調べるのが有効である。生理学的に H⁺駆動力制御の重要性が顕著に見られるのは、光強度が変動する際に起き

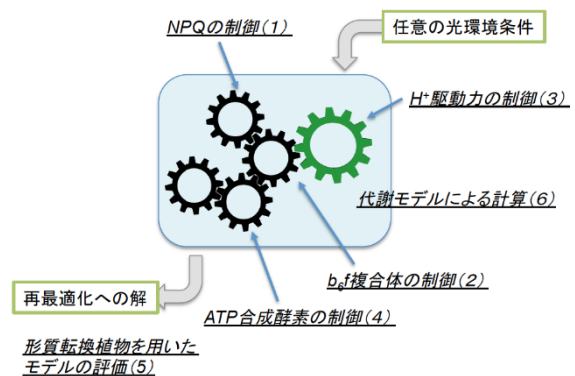
る PSI の光傷害であり、自然光下で見られる光傷害として、近年注目されている。H⁺駆動力は、(2) で述べたように、シトクロム *b₆f* 複合体で電子伝達 (PSI への電子供給側) を抑制する。同時に ATP の合成を促すことで PSI からの電子受容体を確保し、PSI に電子がトラップされることを回避して光傷害を防ぐ。鹿内は、強すぎるシトクロム *b₆f* 複合体での電子伝達抑制が、逆に PSII の光阻害を招くことを示した。このトレードオフのため、十分な受容側の確保も必要である。また鹿内は、研究協力者の牧野とともに被子植物が失ったヒメツリガネゴケ由来の Flv の導入することで、PSI からの電子受容能を強化し、イネの PSI の光傷害を軽減できることを示した (*Plant Physiol* 2018)。

植物は、光合成効率を著しく低下させる光呼吸の問題を回避するため、CO₂濃縮機能を獲得した。C₄光合成はその一つであるが、CO₂濃縮に余分な ATP が必要ばかりでなく、細胞ごとに光合成を分業させる必要がある。還元力がつくられる葉肉細胞では、C₃植物同様に電子伝達のブレーキが必要である。一方、維管束鞘細胞では、サイクリック電子伝達により不足する ATP のみを合成し、PSII からの過剰な電子の流入がないため、電子伝達を阻害しない膜電位を利用する方が望ましい。本領域では、C₄植物の進化には、H⁺駆動力の大きさと成分の制御の革新的な進化が必要だったと考え、藻類を含め、CO₂濃縮能力を獲得した植物の H⁺駆動力制御システムの解明を目指している。宗景 (A01-5) は、C₄種フラベリアにおける2つのサイクリック電子伝達経路の変異体を作成し、光合成解析を行っている。また鹿内と協力して、KEA3 の機能を細胞特異的に改変し、C₄植物における H⁺駆動力成分制御の機能の解明を目指している。さらに宗景と古本 (A01-5) は、CP12-3 タンパク質が、C₄光合成調節の鍵因子であることを明らかにしており、公募班の松村と協力して、CP12-3 の標的因子を特定し、C₄光合成調節における機能の解明を目指している。

(6) 光合成の再最適化のための代謝モデルの構築とシステムとしての理解

光合成反応は、H⁺駆動力制御を含むいくつかのトレードオフの上に成り立つ複雑なネットワークである。本領域の目指す光合成の新しい光環境への再最適化には、このネットワークを理解する必要があり、H⁺駆動力制御を盛り込んだ光合成反応のモデルが必要である。清水 (A02-2) は、光合成と代謝を包括的に表現するゲノムスケール代謝モデル (GMM) を開発し、光合成反応をシステムとして統合理解することを目指しており、シアノバクテリアの電子伝達と代謝反応のフラックスを決定するモデルを構築した。光呼吸に関わる遺伝子の発現量を変化させた場合の変化をシミュレーションし、GMM が細胞の状態を表現できることを実験的に示した (*Bioprocess Biosyst Eng* 2017)。また光強度などが変化した際の光合成関連タンパク質と代謝産物の変動を定量的に解析し、かつ代謝物内の動きを解析するシステムを開発した。開発した解析システムを用いて、環境変化が光合成や中枢代謝に与える影響について定量的情報を得た (*PCP* 2017)。

本領域は、ゲノムスケール代謝モデル (6) を基に、プロトン駆動力制御の改変による光合成の再最適化のデザインを目指している。モデルの正当性は形質転換体などの生理学解析により評価できる (5)。また、領域研究の成果に基づいたパラメータをモデルに組み込むことが可能になった (1~4)。計画作成時、作物のローカルミニマムからの解放は遥かに遠い目標であったが、領域研究の3年目において、現実的な研究課題となった。



3. 審査結果の所見において指摘を受けた事項への対応状況（2 ページ以内）

審査結果の所見において指摘を受けた事項があった場合には、当該コメント及びそれへの対応策等を記述してください。

所見

・本研究領域は、日本が世界をリードする光合成科学に関するこれまでの知見の集積を下地とし、光合成の「再最適化」を目的に掲げて、自然界に現存する光合成システムの原理解明、さらには人工的な改善をも視野に含めた、当該分野で我が国の指導的地位を強固にする上でも重要な提案である。光合成に関して近年進められてきた応用志向型の大型研究とは一線を画し、光合成におけるプロトン駆動力の制御機構の解明に焦点を絞って植物生理学・構造生物学・酵素学・膜電気生理学・システム生物学等を融合して多角的に研究を展開する独創性のある計画であり、格段の発展が期待される。研究組織は、光合成システムの機能解析に関して多分野に渡り国際的にも実績のある研究者をバランスよく配置した研究体制となっており、高く評価できる。

ご評価いただいているように、当領域は近年の応用志向型の大型研究とは一線を画し、人工的な改善をも視野にいたした光合成システムの原理解明を目的に掲げている点で重要な提案を行っている。その実現のために議論を重ねた上で実績のある研究者をバランス良く配置した体制をあらかじめ構築したことが、運営上大いに役に立っている。しかし、これは計画班に対して言えることであり、当初計画（12班）よりも多く（20班）参加していただいた公募班と計画班の間で、あるいは公募班同士の間でどのように化学反応が起こるのかについてはまだ模索している段階である。これまでの活動で成功しつつあるのは、共同研究の大奨励と、その仕掛けとして、領域会議での未発表データの発表”強要”であろう。まだ論文にも学会にも未発表の驚くような生データを目にした”同業者”は、惹きつけられ、思わず共同研究を申し込むという仕掛けである。実際、本新学術領域発足以来、領域内で始まった新しい共同研究申し込みは78件に上る。新しい学術分野ができつつある手応えを感じさせるものである。

・応用研究者との連携を図り、得られた基礎的な知見を光合成機能の改良や人工光合成系の開発等に有機的につなげていくことができれば、領域全体としてより一層の推進が期待できる。本研究領域が目指すプロトン駆動力調節機構の統合的理解は、多分野におけるそれぞれの発展や分野間の連携を必要とし、学術的な波及効果は大きいと考えられる。また、光合成能力の向上はエネルギー・食糧問題に関しても有効な対応策を提供するなど応用的発展性も期待される。

ご指摘を踏まえ、応用系の研究者として、海外市場を舞台に藻類大量培養事業を展開する（株）DIC から太郎博之プロジェクトリーダー、および LED 等の人工光を用いた野菜工場分野の専門家である伊藤善一講師（明治大）を総括班に研究協力者として迎えた。これら応用系の二人の研究者からは総括班会議、領域会議等で多様なアドバイスを得ることができ、領域研究に応用面での幅が出てきた。また、代表の皆川は、H29年に発足した新学術領域「光合成分子機構の学理解明と時空間制御による革新的光—物質変換系の創製」に講師として招かれるなど、人工光合成系の研究者との有機的な交流も始まっている。

留意事項

・総括班に設置される光合成機能解析センター及び光合成リソースセンターについては、拠点が分散したバーチャルな組織であるため、配置される機器や技術補佐員を領域全体として有効に活用できるよう工夫が必要である。

本領域の光合成解析センター及び光合成リソースセンターの特徴は、ご指摘の通り拠点が分散されていることにあり、それは計画当初から領域代表の所属する研究室に機器類を集中させない方針を取った結果である。その理由は、総括班の全メンバーが、その専門に基づいて支援項目を決め、必要な器材を自身の研究室に措置し、それを用いて自身の研究室で支援活動を行うのがもっとも効率的であるとの判断に基づくものであった。もちろん、センターがバーチャルで実態のないものであってはならないことは総括班の共通理解になっており、領域内の共同研究が活発化してくるにつれ、解析センターの利用件数も増加の一途をたどっており問題はない。一方で、リソースセンターに関しては、運営方法について領域にとって、より効率のよい形を検討中である。シロイヌナズナについては、遺伝子破壊株リソースの供給元として米国のTAIR (The Arabidopsis Information Resource) が従来から国際的に活用されている。国内でも理化学研究所がリソース提供を行っている。また、緑藻クラミドモナスの遺伝子破壊株リソースについても、米国のCLiPライブラリプロジェクト (<https://www.chlamylibrary.org/>) が急速に充実度を高めており (2018年4月時点で全ゲノムの86%をカバーする65,500の変異株を配布)、多くの研究者がこれらに依存して研究を進めることがより一般的となった。このため、光合成リソースセンターとしては、今後は技術講習や技術支援を中心とした活動により、領域研究を支援することを検討している。

・公募研究において期待される非モデル生物を用いた多様な光合成様式の解明や、若手研究者の育成といった観点を踏まえ、公募研究の予算も含め採択予定件数を当初の計画より充実させること。

公募研究については、当初計画では400万円 x 12件 (計4800万円) で計画したが、上記のご指摘を受け、400万円 x 5件 + 300万円 x 11件 (計5300万円) の計16件の条件で公募を行った。その結果、例えば高速AFMやFT-IRなどの計画班ではカバーし切れない手法による研究、紅藻シゾンやタマノカンアオイなどの非モデル生物を用いた研究、さらに30歳代—40歳代前半のPI、女性研究者など合計20件 (5300万円) を採択することができ、公募研究を充実させることができた。これらの公募研究からは後述するような当初の予想をはるかに超えた成果が次々と出てきている。

参考意見

・CREST等の大型研究に参画している計画研究代表者が多く含まれているため、実施に当たっては不合理な重複が生じないように切り分けを更に明確にし、研究を遂行することが望まれる。

本新学術領域発足以降、新規に採択された大型研究はない。発足以前から計画班員が継続していた大型研究も、新学術領域発足以降次々に終了時期を迎えており、最後のCREST1件「植物の環境適応を実現する過渡的超分子複合体の構造基盤」(代表:栗栖)もH30年度に終了する。どの大型研究も応用の側面が大きいのに対して、本新学術領域は純粋基礎研究を行うという点でも、研究分野の明確な切り分けがなされている。領域代表は班員の研究資金取得状況を把握しており、この切り分けは明確になされている。

4. 主な研究成果（発明及び特許を含む）[研究項目ごとに計画研究・公募研究の順に整理する] （3 ページ以内）

本研究課題（公募研究を含む）により得られた研究成果（発明及び特許を含む）について、新しいものから順に発表年次をさかのぼり、図表などを用いて研究項目ごとに計画研究・公募研究の順に整理し、具体的に記述してください。なお、領域内の共同研究等による研究成果についてはその旨を記述してください。記述に当たっては、**本研究課題により得られたものに厳に限る**こととします。

研究項目 A01 計画研究

- ✓ **皆川班**により、緑藻におけるもう一つの NPQ エフェクター LHCSR1 によるクエンチング効果について、欠損株と対照株を用いて時間分解蛍光分光法で解析した。その結果、LHCSR1 によるクエンチング効果は、従来考えられていた LHCII からの蛍光のクエンチング効果に加え、光化学系 I からの蛍光のクエンチングにより大きく及ぶことがわかった。これは、LHCSR1 はチラコイド膜内腔が酸性の時に LHCII から光化学系 I へエネルギー伝達を仲介すること、そして光化学系 I は電荷分離によりクエンチング効果をもたらすことを意味しており、新しい NPQ 機構が明らかとなった（Kosuge, K., *et al. PNAS*, 2018, 図 1）[プレスリリース]。
- ✓ **皆川班**では、パルス変調クロロフィル蛍光測定法により、緑藻、紅藻、灰色藻および、それらの藻類の葉緑体の進化的起源であるシアノバクテリアの強光応答を比較した。その結果、（1）電子伝達鎖の暗所での還元と（2）非調節型蛍光収率の増大は、シアノバクテリアの強光応答であると考えられることが明らかとなった。灰色藻 *Cyanophora paradoxa* でも基本的にはシアノバクテリアと同じ強光応答を示した。このことは、原核生物と真核生物の違いを考えると驚くべきことであり、光合成生物における強光応答の重要性を示している（Misumi and Sonoike, *Sci. Rep.* 2017, 図 2）[プレスリリース]。
- ✓ アンテナ複合体には主に PSI にエネルギーを渡す LHCI と主に PSII に渡す LHCII が存在する。**高橋班**では、緑藻クラミドモナスの Chl *b* 欠損株の詳細な解析から、LHCI と LHCII の機能と安定性には Chl *b* は必須ではないことを明らかにした。しかし、PSI と一定の量比で機能的に結合する LHCI は Chl *b* を欠損すると過剰に蓄積することが分かり、PSI と LHCI の量比の調節に Chl *b* が一定の役割を果たすことが初めてわかった（Bujaldon, S., *et al., Molecular Plant*, 2017）。
- ✓ シロイヌナズナ *dpgr* 変異株は、CO₂ フリー、5%O₂ 大気中、弱光で ΔpH 形成能力が低い変異株として単離された。チラコイド膜局在 H⁺/K⁺ アンチポーター KEA3 にミスセンス変異をもち、恒常的に KEA3 の活性が上昇した優性の異常を示した。**鹿内班**で、KEA3 のノックアウト株である *kea3-1* とともに、詳細な表現型解析を行った。その結果、KEA3 は、光合成の誘導時に不活性化されることで ΔpH 形成を介して NPQ が誘導されるが、CO₂ 固定が始まると活性化され、ΔpH を ΔΨ に置き換えることで素早く NPQ を解消することに寄与することを明らかにした（Wang, C., *et al. Plant J.*, 2017, 図 3）。
- ✓ **久堀班**で、光合成の機能制御に重要な還元経路の機能を解析することを目的として、チオレドキシ還元酵素からチオレドキシンを解した還元力フローの速度論的解析を進めた。植物レベルの解析で、クロロフィル蛍光を並行してモニターし、光合成電子伝達速度と還元力伝達速度との関連性を見出した。また、シアノバクテリアの酸化還元調節を受けている酵素の制御の分子機構を詳細に調べた（Yoshida, K. and Hisabori, T., *Biochem. J.*, 2017）。

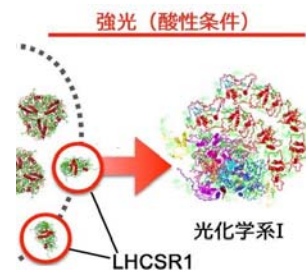


図 1. NPQ エフェクター LHCSR1 の新たに発見された役割を示す模式図

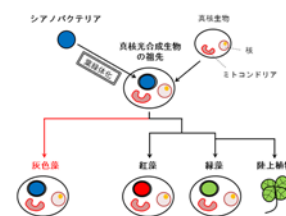


図 2. 代謝から見た新たな光合成生物進化の概略図

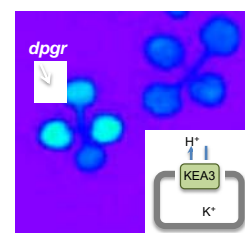


図 3. *dpgr* 変異株が KEA3 活性を制御出来ず高い蛍光を発している図

- ✓ LHCSR3 の“強光誘導”は知られていたが、そのメカニズムは全く判っていなかったため、**皆川班**でアクションスペクトルを決定した。その結果、クロロフィルに加え、青色光受容体が必要であることが判った。変異株を用いた解析より、その青色光受容体がフォトロピンであることが明らかとなった(Petroutsos, D., *et al. Nature*, 2016, 図4) [プレスリリース]。
- ✓ **宗景班**で、無機炭素を濃縮して光合成の基質とする藻類葉緑体の仕組みを海洋性珪藻 *P. tricornutum* を用いて調べた。その結果、珪藻葉緑体内の炭酸固定化酵素 RubisCO が集積するピレノイドと呼ばれる領域内を貫通するチラコイド膜内腔に、生育に必須な全く新しい新規炭酸脱水酵素 θ 型 CA と見いだした。チラコイド内腔における炭酸の平衡反応が無機炭素濃縮及び光化学系 *pmf* の維持に深く関わることが強く示唆された。 θ -CA は珪藻のみならず緑藻やラン藻にも広く存在し、独自に進化した水中型の CO_2 濃縮に重要な因子となる可能性を見いだした (Kikutani, S., *et al. PNAS*, 2016) [プレスリリース]。

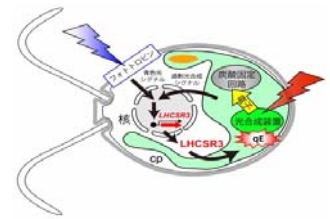


図4. 青色光受容体がNPQエフェクターLHCSR3の発現を誘導する模式図

研究項目 A01 公募研究

- ✓ 領域内の**プロトン駆動力解析担当センター** (基生研・皆川研究室) との共同研究により、紅藻シズンなどへの適用を計画していた細胞学的・光合成解析技術をサンゴ共生藻である褐虫藻に応用することにより、**丸山班**において世界で初めての褐虫藻の自然発生的栄養要求性突然変異体の解析を行うことができた (Ishii, Y., *et al. Sci. Rep.*, 2018)。
- ✓ プラストキノン分子の PSII などタンパク質中における酸化還元特性を原子レベルで理解するためには、水溶液中での酸化還元電位を知ることが望まれる。そこで、**加藤班**では**栗栖班**との共同研究により、計算科学的手法によりプラストキノン分子の水溶液中における酸化還元電位を計算し、実際の PSII 複合体中の実験値と比較検証を行った。その結果、この手法の妥当性が示され、タンパク質中における相互作用など電位に関わる因子の解析が期待される (Kishi, S., *et al. Photosynth. Res.*, 2017)。
- ✓ モデル生物ではないヘリオバクテリアを用いて、**大岡班**では**浅井班**と共同で、長く議論的となっていた二次電子受容体キノン A1 (MQ) の質量分析 (LC/MS) から、反応中心 P800 当たり 0.8 個の MQ-8/MQ-9 が存在することが確認できた。また、ヘリオバクテリアの膜標品や単離精製 RC 標品において $\text{P800}^+\text{MQ}^-$ に由来する電子スピン分極信号が観察されることを報告した (Kondo, T., *et al. J. Phys. Chem. B.*, 2018)。
- ✓ 松下班は、領域内の**光合成物質収支解析担当センター** (東大・矢守グループ) との共同研究により、様々な光合成機能に関わる数百という数の葉緑体蛋白質コード遺伝子が、フィトクロムによる制御を受けて転写開始点を変化させることで、それぞれある光環境において細胞質局在型アイソフォーム蛋白質を発現し、それが植物の光合成機能を様々な光環境へと適応させることに働くことを実証した (Ushijima, T. *et al. Cell*, 2017, 図5)。

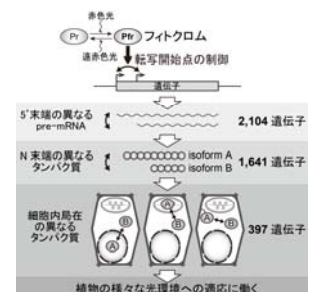


図5. フィトクロムによる転写開始点制御を受け多くの葉緑体蛋白質が細胞内局在を変化させる

研究項目 A02 計画研究

- ✓ 葉緑体包膜やチラコイド膜は異種発現系で、目的の生体膜に移行することは機能測定に重要である。シロイヌナズナ K^+ チャネルの KAT1 は卵母細胞における電気生理気測定が可能であるが、AKT2 はできない。**魚住班**で植物の K^+ 輸送体の一つ Kup の機能を大腸菌 Kup を対象に検討し、 Cs^+ および Rb^+ 透過性の生存維持に貢献することを明らかにした (Saito, S., *et al. Channels*, 2017; Tanudjaja, E., *et al. Sci. Rep.*, 2017)。
- ✓ **清水班**では、光合成電子伝達の活性維持には転写因子 RpaA の量を適切に保つことが必須であることを突き止めた。これらの光合成・転写・代謝の統合解析と共に、シアノバクテリアの炭素代謝の鍵酵素 PEPC

の生化学解析を進めた (Ito, S., *et al.*, *Sci. Rep.*, 2017; Takeya, M., *et al.* *Sci. Rep.*, 2017) [プレスリリース]。

- ✓ さらに「清水班」では、シアノバクテリア細胞全体の代謝反応のフラックスも決定できるモデルを構築した。シミュレーションによって予測された代謝の変化は実験において確認され、GMM が *Synechocystis* sp. PCC 6803 野生株 (GT 株) の光化学系、代謝系の状態を表現できることがわかった (Yoshikawa, K., *et al.* *Bioproc. Biosys. Eng.*, 2017)。
- ✓ 「栗栖班」では、PSII の MnCa 錯体における水分解・酸素発生の機構について、近傍のアミノ酸残基の変異体構造を理論的に予測し、酸素発生反応に伴うプロトン放出の解析を行った。この結果を野生型と比較し、変異体で光合成活性が落ちるのは MnCa 錯体近傍に存在する Asp が担っていたプロトン移動能の低下に起因することを明らかにした (Saito, K. *et al.* *Aust. J. Chem.*, 2016; Kawashima, K. *et al.* *Nature Commun.*, 2018, 図 6)。

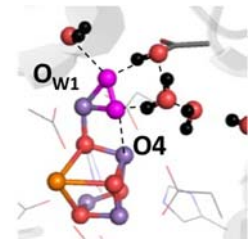


図 6. 酸素分子を生成する瞬間の予想構造

5. 研究成果の公表の状況（主な論文等一覧、ホームページ、公開発表等）（5 ページ以内）

本研究課題（公募研究を含む）により得られた研究成果の公表の状況（主な論文、書籍、ホームページ、主催シンポジウム等の状況）について具体的に記述してください。記述に当たっては、本研究課題により得られたものに厳に限ることとします。

- 論文の場合、新しいものから順に発表年次をさかのぼり、研究項目ごとに計画研究・公募研究の順に記載し、研究代表者には二重下線、研究分担者には一重下線、連携研究者には点線の下線を付し、corresponding author には左に*印を付してください。
- 別添の「(2) 発表論文」の融合研究論文として整理した論文については、冒頭に◎を付してください。
- 補助条件に定められたとおり、本研究課題に係り交付を受けて行った研究の成果であることを表示したもの（論文等の場合は謝辞に課題番号を含め記載したもの）について記載したもののについては、冒頭に▲を付してください（前項と重複する場合は、「◎▲・・・」と記載してください。）。
- 一般向けのアウトリーチ活動を行った場合はその内容についても記述してください。

1) 主な論文等一覧（発表論文・著書 等）

計画班は採択後約1.5年間、公募班は採択後約1年間で、原著論文（査読有）の総数は99編、著書（共著）の総数は7編であった。

計画研究：A01-1（皆川班）（総数15編、原著論文（全て査読有）15編、著書0編）

- ▲ Kosuge K, Tokutsu R, Kim E, Akimoto S, Yokono M, Ueno Y, *Minagawa J (2018) LHCSR1-dependent fluorescence quenching is mediated by excitation energy transfer from LHCI to photosystem I in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 115: 3722-3727.
- ▲ Ogawa T, *Sonoike K (2018) Evaluation of the Condition of Respiration and Photosynthesis by Measuring Chlorophyll Fluorescence in Cyanobacteria. *Bio-protocol* 8: e2834.
- ▲ Kim E, Tokutsu R, *Minagawa J (2018) Investigation on the thermodynamic dissociation kinetics of photosystem II supercomplexes to determine the binding strengths of light-harvesting complex. *J. Phys. Chem. B.* 122: 1627-1630.
- ▲ Ueno Y, Shimakawa G, Miyake C, *Akimoto S (2018) Light-harvesting strategy during CO₂-dependent photosynthesis in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *J. Phys. Chem. Lett.* 9: 1028-1033.
- ▲ Yokono M, *Akimoto S (2018) Energy transfer and distribution in photosystem super/megacomplex of plants. *Curr. Opin. Biotechnol.* 54: 50-56.
- ▲ *Nagao R, Ueno Y, Yokono M, Shen JR, *Akimoto S (2018) Alternation of pigment composition and their interactions in response to different light conditions in the diatom *Chaetoceros gracilis* by time-resolved fluorescence spectroscopy. *Biochim. Biophys. Acta* 1859: 524-530.
- ▲ *Yokono M, Umetani I, Takabayashi A, Akimoto S, Tanaka A (2018) Regulation of excitation energy in *Nannochloropsis* photosystem II. *Photosynth. Res.* (in press).
- ▲ Kim E, Akimoto S, Tokutsu R, Yokono M, *Minagawa J (2017) Fluorescence lifetime analyses reveal how the high light-responsive protein LHCSR3 transforms PSII light-harvesting complexes into an energy-dissipative state. *J. Biol. Chem.* 292: 18951-18960.
- ◎▲ Takizawa K, Minagawa J, Tamura M, Kusakabe N, *Narita N (2017) Red-edge position of habitable exoplanets around M-dwarfs. *Sci. Rep.* 7: 7561.
- ◎ Ho S-H, Nakanishi A, Kato Y, Yamasaki H, Chang J-S, Misawa N, Hirose Y, Minagawa J, *Hasunuma T, Kondo A (2017) Dynamic metabolic profiling together with transcription analysis reveals salinity-induced starch-to-lipid biosynthesis in alga *Chlamydomonas* sp. *JSC4. Sci. Rep.* 7: 45471.
- ▲ Misumi M, *Sonoike K (2017) Characterization of the influence of chlororespiration on the regulation of photosynthesis in the glaucophyte *Cyanophora paradoxa*. *Sci. Rep.* 7: 46100.
- ▲ Ogawa T, Misumi M, *Sonoike K (2017) Estimation of photosynthesis in cyanobacteria by pulse amplitude modulation chlorophyll fluorescence: problems and solutions. *Photosynth. Res.* 133: 63-73.
- ▲ Onishi A, Aikawa S, Kondo A, *Akimoto S (2017) Energy transfer in *Anabaena variabilis* filaments adapted to nitrogen-depleted and nitrogen-enriched conditions studied by time-resolved fluorescence. *Photosynth. Res.* 133: 317-326.
- ▲ Hamada F, Murakami A, *Akimoto S (2017) Adaptation of divinyl chlorophyll *a/b*-containing cyanobacterium to different light conditions: Three strains of *Prochlorococcus marinus*. *J. Phys. Chem. B* 121: 9081-9090.
- ▲ *Petroustos D, Tokutsu R, Maruyama S, Flori S, Greiner A, Magneschi L, Cusant L, Kottke T, Mittag M, Hegemann P, *Finazzi G, *Minagawa J (2016) A blue light photoreceptor mediates the feedback regulation of photosynthesis. *Nature* 537: 563-566.

計画研究：A01-2（高橋班）（総数10編、原著論文（全て査読有）9編、著書1編）

- ▲ Nellaepalli S, Ozawa S, Kuroda H, and *Takahashi Y (2018) The photosystem I assembly apparatus consisting of Ycf3-Y3IP1 and Ycf4 modules. *Nat. Comm.* (in press).
- ▲ Ohnishi N, Zhang L, *Sakamoto W (2018) VIPP1 involved in chloroplast membrane integrity has GTPase activity *in vitro*. *Plant Physiol.* (in press).
- ▲ *Sakamoto W, Takami T (2018) Chloroplast DNA dynamics: copy number, quality control, and degradation. *Plant Cell Physiol.* (in press).
- ◎▲ Asada M, Nishimura T, Ifuku K, *Mino H (2018) Location of the extrinsic subunit PsbP in photosystem II studied by pulsed electron-electron double resonance. *Biochim. Biophys. Acta-Bioenergetics* 1859: 345-399.
- ▲ Bujaldon S, Kodama N, Rappaport F, Subramanyam R, de Vitry C, *Takahashi Y, Wollman F-A (2017) The functional accumulation of antenna proteins in chlorophyll b-less mutants of *Chlamydomonas*. *Mol. Plant* 10:

115-130.

6. ▲ Kato Y, Yokono M, Akimoto S, Takabayashi A, Tanaka A, *Tanaka R (2017) Deficiency of the stroma-lamellar protein LIL8/PSB33 affects energy transfer around PSI in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol.* 58: 2026-2039.
7. ▲ Hu X, Kato Y, Sumida A, Tanaka A, *Tanaka R (2017) The SUFBC2D complex is required for the biogenesis of all major classes of plastid Fe-S proteins. *Plant J.* 90: 235-248.
8. ▲ Hu X, Page MT, Sumida A, Tanaka A, Terry MJ, *Tanaka R (2017) The iron-sulfur cluster biosynthesis protein SUFB is required for chlorophyll synthesis, but not phytochrome signaling. *Plant J.* 89: 1184-1194.
9. ▲ Nishimura T, Sato F, *Ifuku K (2017) In vivo system for analyzing the function of the PsbP protein using *Chlamydomonas reinhardtii*. *Photosynth. Res.* 33: 117-127.

<著書>

10. *Takahashi Y (2016) Recent Understanding on Photosystem I: *In Solar to Chemical Energy Conversion; Theory and Application*. eds. by M. Sugiyama, K. Fujii and S. Nakamura, Springer International Publishing. pp. 403-415.

計画研究 : A01-3 (鹿内班) (総数 6 編、原著論文 (全て査読有) 6 編、著書 0 編)

1. ▲ Araki R, Mermod M, Yamasaki H, Kamiya T, Fujiwara T, *Shikanai T (2018) SPL7 locally regulates copper-homeostasis-related genes in *Arabidopsis*. *J. Plant Physiol.* 224-225: 137-143.
2. ▲ Otani T, Kato Y, *Shikanai T (2018) Specific substitutions of light-harvesting complex I proteins associated with photosystem I are required for supercomplex formation with chloroplast NADH dehydrogenase-like complex. *Plant J.* 94: 122-130.
3. ▲ Wada S, Yamamoto H, Suzuki Y, Yamori Y, Shikanai T, *Makino A (2018) Flavodiiron protein substitutes for cyclic electron flow without competing CO₂ assimilation in rice. *Plant Physiol.* 176: 1509-1518.
4. ▲ Otani T, Yamamoto H, *Shikanai T (2017) Stromal loop of Lhca6 is responsible for the linker function required for the NDH-PSI supercomplex formation. *Plant Cell Physiol.* 58: 851-861.
5. ▲ Wang C, Yamamoto H, Narumiya F, Munekage YN, Finazzi G, Szabo I, *Shikanai T (2017) Fine-tuned regulation of the K⁺/H⁺ antiporter KEA3 is required to optimize photosynthesis during induction. *Plant J.* 89: 540-553.
6. ▲ *Shikanai T, Yamamoto H (2017) Contribution of cyclic and pseudo-cyclic electron transport to the formation of proton motive force in chloroplasts. *Mol. Plant* 10: 20-29.

計画研究 : A01-4 (久堀班) (総数 10 編、原著論文 (全て査読有) 6 編、著書 4 編)

1. ◎▲ Mihara S, Wakao H, Yoshida K, Higo A, Sugiura K, Tsuchiya A, Nomata J, Wakabayashi K, *Hisabori T (2018) Thioredoxin regulates G6PDH activity by changing redox states of OpcA in the nitrogen-fixing cyanobacterium *Anabaena* sp. PCC 7120. *Biochem J.* 475: 1091-1105.
2. ▲ *Yoshida K, *Hisabori T (2017) Distinct electron transfer from ferredoxin-thioredoxin reductase to multiple thioredoxin isoforms in chloroplasts. *Biochem. J.* 474: 1347-1360.
3. ▲ Seta A, Tabara M, Nishibori Y, Hiraguri A, Ohkama-Ohtsu N, Yokoyama T, Hara S, Yoshida K, Hisabori T, Fukudome A, Koiwa H, Moriyama H, Takahashi N, *Fukuhara T (2017) Post-translational regulation of the dicing activities of Arabidopsis DICER-LIKE 3 and 4 by inorganic phosphate and the redox state. *Plant Cell Physiol.* 58: 485-495.
4. ◎▲ Mihara S, Yoshida K, Higo A, *Hisabori T (2017) Functional significance of NADPH-thioredoxin reductase C in the antioxidant defense system of cyanobacterium *Anabaena* sp. PCC 7120. *Plant Cell Physiol.* 58: 86-94.
5. ▲ Kondo K, Takeyama Y, Sunamura EI, Madoka Y, Fukaya Y, Isu A, *Hisabori T (2017) Amputation of a C-terminal helix of the γ subunit increases ATP-hydrolysis activity of cyanobacterial F1 ATP synthase. *Biochim Biophys Acta.* 1859: 319-325.
6. ▲ *Kono M, Yamori W, Suzuki Y, Terashima I (2017) Photoprotection of PSI by Far-red Light Against the Fluctuating Light-induced Photoinhibition in *Arabidopsis thaliana* and Field-grown Plants. *Plant Cell Physiol.* 58: 35-45.

<著書>

7. *吉田 啓亮, 久堀 徹 (2017) 葉緑体機能を統御するレドックス制御ネットワーク. *生化学*(日本生化学会編), 第 89 巻, pp. 432-435.
8. *吉田 啓亮 (2018) レドックスを基盤とした葉緑体の機能統御ネットワーク. *光合成研究*(日本光合成学会編), 第 28 巻(1), pp. 39-50.
9. *木村 遼希, 寺島 一郎, 矢守 航 (2018) 環境変動に対する気孔と光合成の応答. *光合成研究*(日本光合成学会編), 第 28 巻(1), pp. 29-38.
10. *久堀 徹 (2018) チオレドキシシンファミリーとエネルギー代謝. *実験医学*, vol. 36 (5) pp. 87-93.

計画研究 : A01-5 (宗景班) (総数 8 編、原著論文 (全て査読有) 7 編、著書 1 編)

1. ▲ *Ewe D, Tachibana M, Kikutani S, Gruber A, Rio Bártulos C, Konert G, Kaplan A, Matsuda Y, Kroth PG (2018) The intracellular distribution of inorganic carbon fixing enzymes does not support the presence of a C₄ pathway in the diatom *Phaeodactylum tricorutum*. *Photosynth. Res.* (in press).
2. ▲ *Matsuda Y, Hopkinson BM, Nakajima K, Dupont CL, Tsuji Y (2017) Mechanisms of carbon dioxide acquisition and CO₂ sensing in marine diatoms – A gateway to carbon metabolism. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 372: 20160403.
3. ▲ Tsuji Y, Mahardika A, *Matsuda Y (2017) Evolutionary distinct strategies for the acquisition of inorganic carbon from seawater in marine diatoms. *J. Exp. Bot.* 68: 3949-3958.
4. ▲ Tsuji Y, Nakajima K, *Matsuda Y (2017) Molecular aspects of the biophysical CO₂-concentrating mechanism and its regulation in marine diatoms. *J. Exp. Bot.* 68: 3763-3772.
5. ▲ Shimakawa G, Matsuda Y, Nakajima K, Tamoi M, Shigeoka S, *Miyake C (2017) Diverse strategies of O₂ usage for preventing photo-oxidative damage under CO₂ limitation during algal photosynthesis. *Sci. Rep.* 7: 41022.
6. ▲ Kikutani S, Nakajima K, Nagasato C, Tsuji Y, Miyatake A, *Matsuda Y (2016) Thylakoid luminal θ -carbonic anhydrase critical for growth and photosynthesis in the marine diatom *Phaeodactylum tricorutum*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 113: 9828-9833.

7. ▲ *Hopkinson BM, Dupont CL, Matsuda Y (2016) The physiology and genetics of CO₂ concentrating mechanisms in model diatoms. *Curr. Opin. Plant Biol.* 31: 51-57.

< 著書 >

8. *Tsuji Y, Yoshida M (2017) Biology of haptophytes: complicated cellular processes driving the global carbon cycle. In "Advances in Botanical Research Vol. 84, Secondary Endosymbioses" edited by Hirakawa, Y., Academic Press, London, United Kingdom, Chapter 7, pp. 219-261.

計画研究 : A02-1 (魚住班) (総数 9 編、原著論文 (全て査読有) 9 編、著書 0 編)

1. ▲ Toh S, Inoue S, Toda Y, Yuki T, Suzuki K, Hamamoto S, Fukatsu K, Aoki S, Uchida M, Asai E, Uozumi N, Sato A, *Kinoshita T (2018) Identification and characterization of compounds that affect stomatal movements. *Plant Cell Physiol.* (in press).
2. ◎▲ Saito S, Hamamoto S, Moriya K, Matsuura A, Sato Y, Muto J, Noguchi H, Yamauchi S, Tozawa Y, Ueda M, Hashimoto K, Köster P, Qiuyan D, Held K, Kudla J, Utsumi T, *Uozumi N (2018) N-myristoylation and S-acylation are common modifications of Ca²⁺ regulated *Arabidopsis* kinases and are required for activation of the SLAC1 anion channel. *New Phytol.* 218: 1504-1521.
3. ▲ Kera K, Nagayama T, Nanatani K, Saeki-Yamoto C, Tominaga A, Souma S, Miura N, Takeda K, Kayamori S, Ando E, Higashi K, Igarashi K, *Uozumi N (2018) Reduction of spermidine content resulting from inactivation of two arginine decarboxylases increases biofilm formation in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *J. Bacteriol.* 200: E00664-17.
4. ◎▲ Hamamoto S, Mori Y, Yabe I, *Uozumi N (2018) *In vitro* and *in vivo* characterization of modulation of the vacuolar cation channel TRPY1 from *Saccharomyces cerevisiae*. *FEBS J.* 285: 1146-1161.
5. ◎▲ Chang D, Sakuma S, Kera K, Uozumi N, *Arai F (2018) Measurement of mechanical properties of single *Synechocystis* sp. strain PCC6803 cells in different osmotic concentrations using robot integrated microfluidic chip. *Lab Chip* 18: 1241-1249.
6. ▲ Tanudjaja E, Hoshi N, Su Y-S, Hamamoto S, *Uozumi N (2017) Kup-mediated Cs⁺ uptake and Kdp-driven K⁺ uptake coordinate to promote cell growth during excess Cs⁺ conditions in *Escherichia coli*. *Sci. Rep.* 7: 2122.
7. ▲ Tatsumi D, Nanatani K, Koike Y, Kamagata K, Takahashi S, Konno A, Furuta T, Sakurai M, *Uozumi N (2017) Probing native metal ion association sites through quenching of fluorophores in the nucleotide binding domains of the ABC transporter MsbA. *Biochem. J.* 474: 1993-2007.
8. ◎▲ Saito S, Hoshi N, Zulkifli L, Widyastutib S, Goshima S, Dreyer I, *Uozumi N (2017) Identification of regions responsible for the function of the plant K⁺ channels KAT1 and AKT2 in *Saccharomyces cerevisiae* and *Xenopus laevis* oocytes. *Channels* 11: 510-516.
9. ▲ Mishima E, Sato Y, Nanatani K, Hoshi N, Lee J-K, Schiller N, von Heijne G, Sakaguchi M, *Uozumi N (2016) The topogenic function of S4 promotes membrane insertion of the voltage-sensor domain in the KvAP channel. *Biochem. J.* 473: 4361-4372.

計画研究 : A02-2 (清水班) (総数 17 編、原著論文 (全て査読有) 17 編、著書 0 編)

1. ▲ Ogawa, K, Yoshikawa, K, Matsuda F, Toya Y, *Shimizu H (2018) Transcriptome analysis of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803 and mechanisms of photoinhibition tolerance under extreme high light conditions, *J Biosci Bioeng* (in press).
2. ▲ Tokumaru Y, Uebayashi K, Toyoshima M, Osanai T, Matsuda F, *Shimizu H (2018) Comparative targeted proteomics of the central metabolism and the photosystems in the *SigE* mutant strains of *Synechocystis* sp. PCC 6803, *Molecules* (in press).
3. ◎▲ Ueda K, Nakajima T, Yoshikawa K, Toya Y, Matsuda F, *Shimizu H (2018) Metabolic flux of the oxidative pentose phosphate pathway under low light conditions in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *J Biosci Bioeng* (in press).
4. ◎▲ Arisaka, S., Sukigara, H., *Osanai T (2018) Genetic manipulation to overexpress *rpaA* altered photosynthetic electron transport in *Synechocystis* sp. PCC6803. *J Biosci Bioeng* (in press).
5. ◎▲ Takeya M, Iijima H, Sukigara H, *Osanai T (2018) Cluster-level relationships of genes involved in carbon metabolism in *Synechocystis* sp. PCC 6803: development of a novel succinate-producing strain. *Plant Cell Physiol.* 59: 72-81.
6. ◎▲ Matsusako T, Toya Y, Yoshikawa K, *Shimizu H (2017) Identification of alcohol stress tolerance genes of *Synechocystis* sp. PCC 6803 by using adaptive laboratory evolution. *Biotechnol for Biofuel* 10: 308.
7. ◎▲ Yoshikawa K, Toya Y, *Shimizu H (2017) Metabolic engineering of *Synechocystis* sp. PCC 6803 for enhanced ethanol production based on flux balance analysis. *Bioprocess Biosystems Engineering* 40: 791-796.
8. ◎▲ Nakajima T, Yoshikawa K, Toya Y, Matsuda F, *Shimizu H (2017) Metabolic flux analysis of *Synechocystis* sp. PCC6803 *nrtABCD* mutant reveals a mechanism for metabolic adaptation to nitrogen-limited conditions. *Plant Cell Physiol.* 58: 537-545.
9. ◎▲ *Matsuda F, Tomita A, Shimizu H (2017) Prediction of hopeless peptides unlikely to be selected for targeted proteome analysis. *Mass Spectrometry* 6: A0056.
10. ▲ Ito S, Takeya M, *Osanai T (2017) Substrate specificity and allosteric regulation of a D-lactate dehydrogenase from a unicellular cyanobacterium are altered by an amino acid substitution. *Sci. Rep.* 7: 15052.
11. ▲ Yasuda C, Iijima H, Sukigara H, *Osanai T (2017) Incubation of cyanobacteria under dark, anaerobic conditions and quantification of the excreted organic acids by HPLC. *Bio-protocol* 7: e225.
12. ▲ *Osanai T, Kuwahara A, Otsuki H, Saito K, Hirai M (2017) ACR11 is an activator of plastid-type glutamine synthetase GS2 in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* 58: 650-657.
13. ▲ *Osanai T, Park YI, Nakamura Y (2017) Editorial: biotechnology of microalgae, based on molecular biology and biochemistry of eukaryotic algae and cyanobacteria. *Frontiers in Microbiology* 8: 118.
14. ▲ Takeya M, Hirai M, *Osanai T (2017) Allosteric inhibition of phosphoenolpyruvate carboxylases is determined by a single amino acid residue in cyanobacteria. *Sci. Rep.* 7: 41080.
15. ◎▲ Namakoshi K, Nakajima T, Yoshikawa K, Toya Y, *Shimizu H (2016) Combinatorial deletions of *glgC* and

16. ◎▲ *phaCE* enhance ethanol production in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *J. Biotechnol* 10: 13-19.
17. Tomita Y, Yoshioka K, Iijima H, Nakashima A, Iwata O, Suzuki K, Hasunuma T, Kondo A, Hirai M, *Osanai T (2016) Succinate and lactate production from *Euglena gracilis* during dark, anaerobic conditions. *Frontiers in Microbiology* 7: 2050.
17. Ueda S, Kawamura Y, Iijima H, Nakajima, M, Shirai T, Okamoto M, Kondo A, Hirai M, *Osanai T (2016) Anionic metabolite biosynthesis enhanced by potassium under dark, anaerobic conditions in cyanobacteria. *Sci. Rep.* 6: 32354.

計画研究：A02-3 (栗栖班) (総数 13 編、原著論文 (全て査読有) 13 編、著書 0 編)

1. ▲ Kawashima K, *Ishikita H (2018) Energetic insights into two electron transfer pathways in light-driven energy-converting enzymes, *Chem. Sci.* (in press).
2. ▲ Kawashima K, Takaoka T, Kimura H, Saito K, *Ishikita H (2018) O₂ evolution and recovery of the water-oxidizing enzyme, *Nat. Commun.* 9: 1247.
3. ▲ *Saito K, Suzuki T, Ishikita H (2018) Absorption-energy calculations of chlorophyll *a* and *b* with an explicit solvent model, *J. Photochem. Photobiol. A* 358: 422-431.
4. ◎ Kubota-Kawai H, Mutoh R, Shinmura K, Sétif P, Nowaczyk M.M, Rögner M, Ikegami T, Tanaka H, *Kurusu G (2018) X-ray structure of an asymmetrical trimeric ferredoxin-photosystem I complex. *Nature Plants* 4: 218-224.
5. ◎ Charoenwattanasatien R, Tanaka H, Zinzus K, Hochmal AK, Mutoh R, Yamamoto D, Hippler M, *Kurusu G (2018) X-ray crystallographic and high-speed AFM studies of peroxiredoxin 1 from *Chlamydomonas reinhardtii*. *Acta Crystallogr F* 74: 86-91.
6. ▲ Watanabe H C, Yamashita Y, *Ishikita H (2017) Molecular dynamics simulations do not provide functionally relevant values of redox potential in MtrF, *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 114: E10029-E10030.
7. ▲ Kishi S, Saito K, Kato Y, *Ishikita H (2017) Redox potentials of ubiquinone, menaquinone, phylloquinone, and plastoquinone in aqueous solution, *Photosynth. Res.* 134: 193-200.
8. ▲ *Watanabe HC, Kubillus M, Kubar T, Stach R, Mizaikoff B, Ishikita H (2017) Cation solvation with quantum chemical effects modeled by size-consistent multi-partitioning quantum mechanics/molecular mechanics method, *Phys. Chem. Chem. Phys.* 19: 17985-17997.
9. ▲ Ikeda T, Saito K, Hasegawa R, *Ishikita H (2017) Existence of isolated H₃O⁺ in the protein interior, *Angew. Chem. Int. Ed. Engl.* 56: 9151-9154.
10. ▲ Sakashita N, Watanabe HC, Ikeda T, Saito K, *Ishikita H (2017) Origins of water molecules in the photosystem II crystal structure, *Biochemistry* 56: 3049-3057.
11. ▲ Hasegawa R., Saito K., Takaoka T., *Ishikita H (2017) pK_a of ubiquinone, menaquinone, phylloquinone, plastoquinone, and rhodoquinone in aqueous solution, *Photosynth. Res.* 133:297-304.
12. ▲ Kawashima K, *Ishikita H (2017) Structural factors that alter the redox potential of quinones in cyanobacterial and plant photosystem I, *Biochemistry* 56: 3019-3028.
13. ▲ Kimu JY, Nakayama M, Toyota H, *Kurusu G, *Hase T (2016) Structural and mutational studies of an electron transfer complex of maize sulfite reductase and ferredoxin, *J. Biochem.*, 160: 101-109.

公募研究 (総数 18 編、原著論文 (全て査読有) 17 編、著書 1 編)

1. ▲ *Nakai M (2018) New perspectives on chloroplast protein import. *Plant Cell Physiol.* (in press).
2. ▲ Ishii Y, *Maruyama S, Fujimura-Kamada K, Kutsuna N, Takahashi S, *Kawata M, Minagawa J (2018) Isolation of uracil auxotroph mutants of coral symbiosis alga for symbiosis studies. *Sci Rep.* 8: 3237.
3. ▲ *Teramoto T, Azai C, Terauchi K, Yoshimura M, Ohta T (2018) Soft X-ray imaging of cellular carbon and nitrogen distributions in heterocystous cyanobacterium. *Plant Physiol.* 177: 52-61.
4. ▲ Azai C, Kobayashi M, Mizoguchi T, Tamiaki H, Terauchi K, *Tsukatani Y (2018) Rapid C8-vinyl reduction of divinyl-chlorophyllide a by BciA from *Rhodobacter capsulatus*. *J. Photochem. Photobiol. C* 353: 661-666.
5. ▲ Honoki R, Ono S, Oikawa A, Saito K, *Masuda S (2018) Significance of accumulation of the alarmone (p)ppGpp in chloroplasts for controlling photosynthesis and metabolite balance during nitrogen starvation in *Arabidopsis*. *Photosyn. Res.* 135: 299-308.
6. ◎▲ Kondo T, Matsuoka M, Azai C, Kobayashi M, Itoh S, *Oh-oka H (2018) Light-induced electron spin-polarized (ESP) EPR signal of the P800⁺ menaquinone⁻ radical pair state in oriented membranes of *Heliobacterium modesticaldum*: Role/location of menaquinone in the homodimeric type I reaction center. *J. Phys. Chem. B* 122: 2536-2543.
7. ▲ Inoue S, Yoshizawa S, Nakajima Y, Kojima K, Tsukamoto T, Kikukawa T, *Sudo Y (2018) Spectroscopic characteristics of *Rubricoccus marinus* xenorhodopsin (RmXeR) and a putative model for its inward H⁺ transport mechanism. *Phys. Chem. Chem. Phys.* 20: 3172-3183.
8. ◎ Nii K, *Maruyama M, Okada S, Adachi H, Takano K, Murakami S, Yoshikawa HY, Matsumura H, Inoue T, Imanishi M, Tsukamoto K, Yoshimura M, Mori Y (2018) Improvement of metastable crystal of acetaminophen via control of crystal growth rate. *Appl. Phys. Express.* 11: 035501.
9. ▲ Kishi S, Saito K, Kato Y, *Ishikita H (2017) Redox potentials of ubiquinone, menaquinone, phylloquinone, and plastoquinone in aqueous solution. *Photosynth. Res.* 134: 193-200.
10. ▲ Sato R, Kono M, Harada K, Ohta H, Takaichi S, *Masuda S (2017) Fluctuating-Light-Acclimation Protein1, conserved in oxygenic phototrophs, regulates H⁺ homeostasis and non-photochemical quenching in chloroplasts. *Plant Cell Physiol.* 58: 1622-1630.
11. ▲ Kawashima R, Sato R, Harada K, *Masuda S (2017) Relative contributions of PGR5- and NDH-dependent photosystem I cyclic electron flow in the generation of a proton gradient in *Arabidopsis* chloroplasts. *Planta* 246: 1045-1050.
12. ▲ Shimmura S, Nozoe M, Kitora S, Kin S, Matsutani S, Ishizaki Y, Nakahira Y, *Shiina T (2017) Comparative analysis of chloroplast *psbD* promoters in terrestrial plants. *Front. Plant Sci.* 8: 1186.
13. ▲ Ushijima T, Hanada K, Gotoh E, Yamori W, Kodama Y, Kusano M, Fukushima A, Tokizawa M, Yamamoto Y,

- Tada Y, Suzuki Y, *Matsushita T (2017) Light controls protein localization through phytochrome-mediated alternative promoter selection. *Cell* 171: 1316-1325.
14. ◎▲ Fujita J, Maeda Y, Mizohata E, Inoue T, Kaul M, Parhi AK, LaVoie EJ, *Pilch DS, *Matsumura H (2017) Structural flexibility of an inhibitor overcomes drug resistance mutations in *Staphylococcus aureus* FtsZ. *ACS Chem. Biol.* 12: 1947-1955.
15. ◎ Fujita J, *Harada R, Maeda Y, Saito Y, Mizohata E, Inoue T, Shigeta Y, *Matsumura H (2017) Identification of the key interactions in structural transition pathway of FtsZ from *Staphylococcus aureus*. *J. Struct. Biol.* 198: 65-73.
16. ◎ Kajiura H, Suzuki N, Tokumoto Y, Yoshizawa T, Takeno S, Fujiyama K, Kaneko Y, Matsumura H, *Nakazawa Y (2017) Two *Eucommia* farnesyl diphosphate synthases exhibit distinct enzymatic properties leading to end product preferences. *Biochimie* 139: 95-106.
17. ◎ Murata D, Okano H, Angkawidjaja C, Akutsu M, Tanaka S, Kitahara K, Yoshizawa T, Matsumura H, Kado Y, Mizohata E, Inoue T, Sano S, Koga Y, Kanaya S, *Takano K (2017) Structural basis for the *Serratia marcescens* lipase secretion system: Crystal structures of the membrane fusion protein and nucleotide-binding domain. *Biochemistry* 56: 6281-6291.

<著書>

18. *加藤祐樹 (2017) 光化学系 II における電子伝達制御機構の解明: 分光電気化学法による機能分子の酸化還元電位計測. *化学と工業*, 第 70 巻(10), pp. 935-936.

2) ホームページと Facebook について

領域発足後間もない 2016 年 9 月 1 日にホームページを開設し (<http://photosynthesis.nibb.ac.jp/>)、最新情報を随時更新している。2018 年 6 月 1 日の段階で、10,717 件のアクセスがあった。Google に「新光合成」のキーワードを入れると、1 番目に出てくる。班員名簿からは各班の HP にリンクが貼られている。特徴ある企画としては、年 2 回の頻度で発行しているニュースレターが挙げられる。現在、第 3 号までを発行しており、最新の研究論文の紹介、各班の代表者が執筆する研究紹介、集会などの情報を掲載している。紙媒体での発行はせず、PDF 版がダウンロードできるようにしている。

また、2016 年 10 月 1 日から Facebook の運用を開始し (<https://www.facebook.com/newphotosynthesis/>)、本領域から発表された最新学術論文について、日本語の説明文付きで紹介したり、技術講習会やシンポジウム企画などの情報を掲載している。これまでに 70 件の情報を公開し、2018 年 6 月 1 日の段階で、11,743 件の閲覧があった。

3) 公開発表(本領域主催のシンポジウムなど)

シンポジウム、セミナー、ワークショップを数多く開催してきた。その他、本領域研究の成果に基づく勉強会やワークショップを延べ 10 回以上、主催した。以下には、本領域が主催した主なシンポジウムを示す。また、ページ数の関係で省略するが、領域メンバーによる海外の招待講演は 25 回、また、国内の招待講演は 41 回にのぼる。

- ① 第 58 回 日本植物生理学会年会(鹿児島大学): 2017 年 3 月 16 日 14:00~17:00
シンポジウム名: A new horizon in photosynthesis research: Regulation via Proton Motive Force
企画者: Jun Minagawa (NIBB), Yuichiro Takahashi (Okayama University), Toshiharu Shikanai (Kyoto University)
発表者: Jun Minagawa (NIBB), David M. Kramer (Michigan State University), Giovanni Finazzi (Universite Grenoble Alpes), Ildiko Szabo (University of Padova), Toshiharu Shikanai (Kyoto University)
- ② 第 8 回 日本光合成学会(龍谷大学): 日時: 2017 年 5 月 28 日 9:00~12:00
シンポジウム名: 変動する光量への光合成機能の調節
オーガナイザー: 古本 強(龍谷大学)
発表者: 矢守 航(東京大学)、吉田 啓亮(東京工業大学)、谷口 幸美(関西学院大学)
- ③ The 73rd Fujihara Seminar (Ikuta Shrine Hall): 2017 年 7 月 9 日~7 月 13 日
シンポジウム名: The 4th International Conference "Molecular Life of Diatoms"
企画者: Yusuke Matsuda (Kwansei Gakuin University)
発表者: Jun Minagawa (NIBB), Jonathan Zehr (UCSC), Bernard Lepetit (University of Konstanz), Vasco Giovagnetti (Queen Mary University of London)を含め、海外招待講演 45 人、国内招待講演 15 人
- ④ 第 81 回大会 日本植物学会 (東京理科大学): 2017 年 9 月 8 日 午前 9:30~12:15
シンポジウム名: 環境に応じた光合成機能の最適化
企画者: 矢守 航(東京大学)、高橋 俊一(基生研)
発表者: Yin Wang (名古屋大学)、島田 裕士(広島大学)、泉 正範(東北大学)、古本 強(龍谷大学)、山本 宏(京都大学)、河野 優(東京大学)
- ⑤ CLS, Tokyo Tech. International Forum 2018 (Tokyo Institute of Technology): 2018 年 3 月 4 日~3 月 5 日
シンポジウム名: Redox regulation of protein functions, transcription, translation and folding
企画者: Toru Hisabori (Tokyo Institute of Technology), Yoshitaka Nishiyama (Saitama University), Kenji Inaba (Tohoku University)
発表者: Toru Hisabori (Tokyo Institute of Technology), Mitsumasa Hanaoka (Chiba University), Yukako Hihara (Saitama University), Karl-Josef Dietz (Bielefeld University, Germany), Thomas Pfannschmidt (Université Grenoble-Alpes, France)を含め、海外招待講演 6 人、国内招待講演 11 人

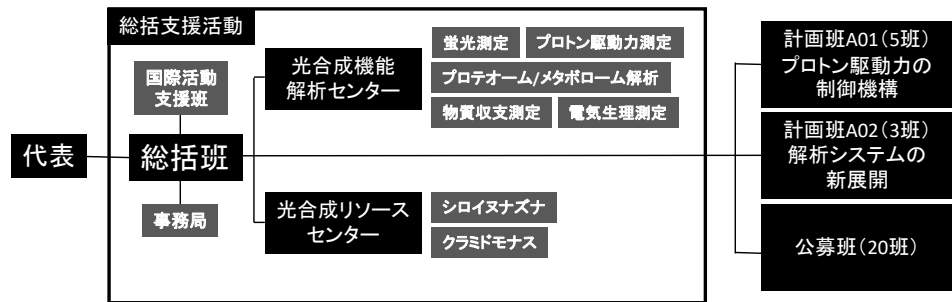
4) アウトリーチ活動

本領域の研究課題「新光合成」は社会的にも関心が高く、中・高校生や一般市民のみならず、産業界や研究者に向けた講演やセミナーを行う意義が大きい。計画班メンバーそれぞれが主体的にアウトリーチ活動を行っており、これまでに中・高校生向けの公開講座を 7 回、また、産業界や研究者を対象に 5 回、一般市民を対象に 3 回の光合成に関する講演を行ってきた。また、その他に、NHK E テレ: 高校講座 生物基礎 (2018 年 5 月 8 日) や NHK ラジオ (2018 年 4 月 25 日) に出演し、「植物」や「光合成」に関する解説も行ってきた。今後も本領域研究の成果に基づいた報告会やセミナーを企画する予定である。

6. 研究組織（公募研究を含む）と各研究項目の連携状況（2 ページ以内）

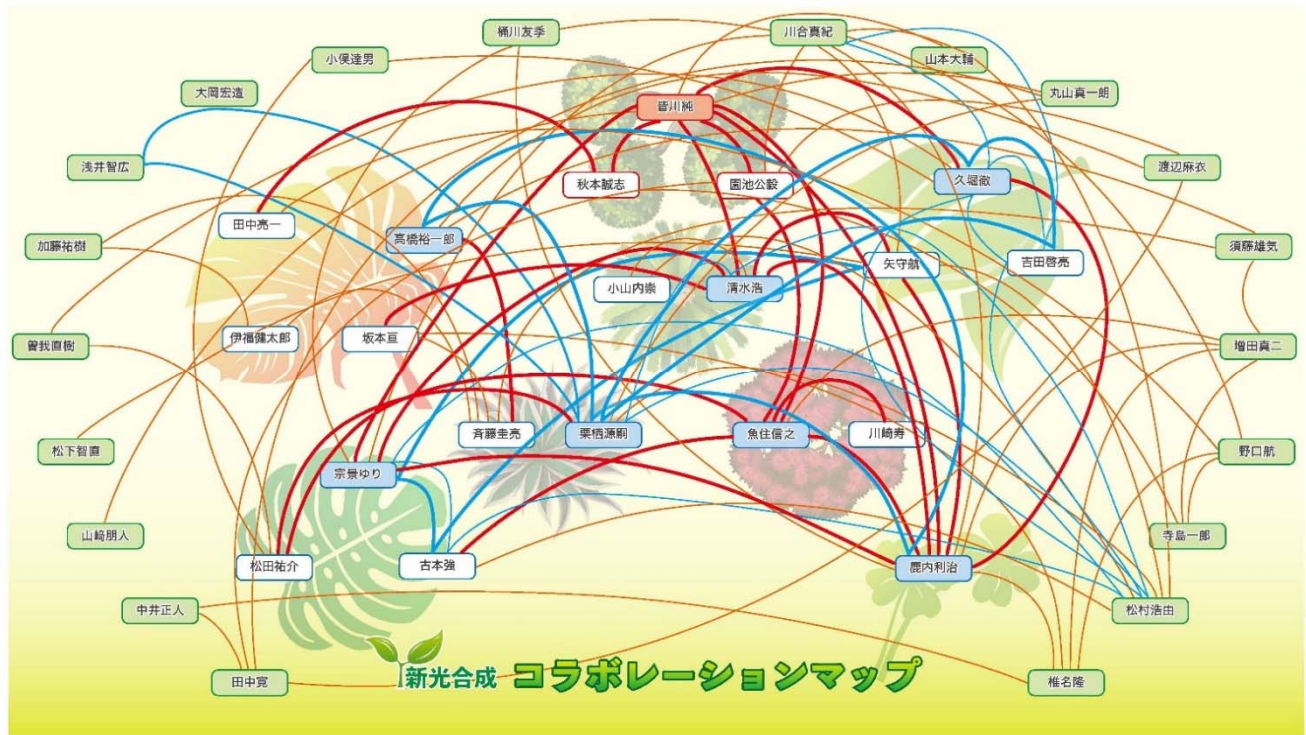
領域内の計画研究及び公募研究を含んだ研究組織と領域において設定している各研究項目との関係を記述し、研究組織間の連携状況について組織図や図表などを用いて具体的かつ明確に記述してください。

本領域では、光合成の光環境適応機構に関して、**プロトン駆動力を調節するネットワーク**として捉え直すことを目指している。光合成研究は、生理学、生



理学、構造生物学、生態学など幅広い分野から成る複合領域としての性格がもともと強い。本領域は、さらに目的達成のため**世界的にも類を見ない試みとして、電気生理学とシステム生物学を専門とする研究者を計画研究に取り込んだ**。計画班は二つの研究項目から成り、光合成研究を専門とする A01 に皆川 (NPQ)、高橋 (電子伝達制御)、鹿内 (プロトン駆動力の制御)、久堀 (ATP 合成酵素とレドックスによる制御)、宗景 (C₄ 光合成) と新しい解析システムを導入する A02 に魚住 (電気生理学)、清水 (システム生物学)、栗栖 (構造生物学) を配している。計画班員は、研究項目の枠を超えて密接に連携しており、下図に示すように、領域研究のコアを形成するグループ研究を行っている。また 20 名の公募班員は、研究項目に分かれず、計画班や公募班間で積極的な共同研究を行っており、領域全体で 80 近い共同研究がリストされている (下図)。また、総括班内に光合成機能解析センター (清水、皆川、園池、矢守、魚住が担当) とリソースセンター (高橋、鹿内が担当) を設置し、高度な光合成解析の支援とモデル生物のリソースの提供を行うことで、必ずしもコアな光合成の研究者ではなくても、領域の目的に沿った研究を行うことが可能な体制を整えた。

領域内の共同研究 領域ホームページ (<http://photosynthesis.nibb.ac.jp/member.html>) には、下図に示すような、それぞれの共同研究の内容が誰でも一覧できる共同研究関連図を掲載している。計画班間の共同研究は赤の太線で、計画班と公募班の共同研究は青線で、公募班間の共同研究はオレンジ線で示されている。



以下、研究課題ごとに、具体的に連携の状況を説明する。

NPQ メカニズムの解明では、領域代表・皆川（A01-1）を中心に公募班・山本、丸山、山崎がそれぞれ互いを相補するような研究を行っている。PSII の水分解と H⁺チャンネルに関する研究では、計画班の高橋（A01-2）が、齋藤（A02-3）と連携し、研究を進めている。また加藤と小俣は、計画研究にはなかった視点を領域研究にもちこんでいる。

電子伝達制御の研究では、A01-2 の高橋（クラミドモナスでの形質転換）、栗栖 A02-3（構造生物学）、齋藤（理論解析）が、シトクロム *b₆f* 複合体のΔpH による活性抑制のメカニズム解明に向けて強い連携のもと研究を行っている。また、RC1 の研究については、栗栖は公募班の大岡、浅井と協力し、共同研究を展開している。これは、公募班の参加によってもたらされた、領域の新しい核となる共同研究である。

光合成研究に電気生理の手法を持ち込むのは、本領域の一つの挑戦である。プロトン駆動力の調整の研究では、鹿内（A01-3）が公募班の増田とともに、魚住（A02-1）と連携して研究を進めている。一方、須藤は、ロドプシンを葉緑体に導入する斬新なアイデアのもと、光合成研究者と活発な共同研究を行っている。領域研究開始前には、交流のなかった研究者の間の共同研究であり、新しい展開が拓けることが期待される。

ATP 合成酵素の活性制御とレドックス制御に関しては、久堀（A01-4）を中心に栗栖と公募班の川合、曾我、桶川が連携し研究を行っている。レドックス制御の研究は歴史が長いですが、領域研究から、その流れを変える成果が出始めている。

計画班主導のコアな光合成研究に加えて、公募班には、計画班がカバーできない視点から H⁺駆動力制御との関連を研究しているグループがある。川合、渡辺、中井、田中寛、椎名、松下は、それぞれ独自の視点からプロトン駆動力に関する提案を行い、領域内の光合成のコアの研究者と共同研究を行うことで、領域の目指す方向で研究を行っている。これまで、同じオルガネラを扱っていながら、光合成研究（生物物理学、生理学など）と葉緑体研究（分子生物学）の間には距離があった。本領域では、光合成機能解析センターなどを利用し、公募班が積極的に光合成解析を行っており、この溝が解消されている。また松下の発表した選択的なプロモータの利用に関する情報は領域内に公開され、光合成研究者が分子生物学の視点をもつ機会となっている。

C₄ 光合成を含むプロトン駆動力制御の生理機能の解明は、宗景（A01-5）を中心に鹿内と公募班の寺島と野口が連携して研究を行っている。光合成解析センターの園池と矢守は、コアの光合成研究者以外にも連携し、光合成解析を支援している。プロトン駆動力制御のネットワークを理解するには、葉緑体、個葉レベルでの生理学評価が必須であり、装置あるいは分子のレベルで研究を行うグループと相補的な関係を保ち、領域の目標達成を目指している。

また清水（A02-2）は、プロトン駆動力制御の概念を取り込んだ代謝モデルの構築を目指している。主に計画班を中心に共同研究を展開しており、領域研究期間内で、挑戦的な試みから成果を生み出すことを目指している。

7. 若手研究者の育成に係る取組状況（1 ページ以内）

領域内の若手研究者の育成に係る取組状況について記述してください。

光合成分野は歴史の長い学問分野であるが、近年その解析に、より多面的な取り組みが必要とされるなかにあつて、必ずしも新規参加者が多くないという問題をかかえている。本領域では多くの有望な若手研究者を当初から意識して取り込み、また公募研究においても助教、特任助教クラスの若い研究者の参加を呼びかけた。領域活動の中でも、若手主体の1) ワークショップ、2) 技術講習会を開催し、知識技術の底上げを図っている。

(1) 若手研究者ワークショップ

「新光合成&光合成若手の会ジョイント若手ワークショップ」

日程：平成 29 年 8 月 30-31 日 会場：神戸市立神戸セミナーハウス

実施内容：先駆的な若手研究者を講師として招聘して講演会を行い、若手研究者や学生による口頭発表（9 題）およびポスター発表（18 題）を行い、活発な議論・情報交換を行った。本ワークショップは合宿形式で行い学生を中心とした若手研究者 41 人が参加した。

プログラム概要：

招待講演 1 「光合成生物の枠を超えた C02 固定酵素 RuBisCO の機能進化」 蘆田弘樹（神戸大学）

招待講演 2 「Holliday ジャンクション解離酵素 MOC1 は葉緑体核様体の形態・分配を保障する」

小林優介（国立遺伝学研究所）

(2) 光合成解析技術講習会

- ・ 第一回「光合成道場」（参加人数 8 名）

日程：平成 28 年 12 月 9 日 会場：京都大学農学部総合館

実施内容：「光合成膜タンパク質複合体の可溶化、分離、精製」をテーマに講師を招き、膜タンパク質の可溶化についての基礎的な講義および、Blue-Native PAGE と二次元電気泳動の実習を行った。

- ・ 第二回「光合成道場」（参加人数 18 名）

日程：平成 29 年 6 月 20-21 日 会場：岡山大学資源植物科学研究所

実施内容：「パルス変調クロロフィル蛍光測定と微小吸収変化測定による P700 の酸化還元測定を中心とした Dual-PAM の講習会」をテーマに講師を招き、一日目にパルス変調クロロフィル蛍光測定法および微小吸収変化測定による P700 の酸化還元の解析法の講義後、Dual-PAM の操作を体験し、二日目にシアノバクテリアと藻類のクロロフィル蛍光測定に関する講義と Dual-PAM を用いた測定実習を行った。

- ・ 第三回「光合成道場」（参加人数 10 名）

日程：平成 30 年 3 月 9 日 会場：東北大学青葉山キャンパス

実施内容：「電気生理学的手法を理解するセミナー」をテーマに講師を招き、電気生理測定法やパッチクランプ法の原理について講義を行い、輸送体測定装置を用いて測定実習を行った。

<若手研究者の受賞>

- ・ Watanabe HC, Yamashita Y, Ishikita H. “Strategic modeling of channelrhodopsins and MtrF based on the correlation between protein structures and functions” 第 54 回生物物理学会若手招待講演賞（2016 年 11 月）
- ・ 小川敬子「クロロフィル蛍光測定によるシアノバクテリアの代謝系相互作用の解析」日本植物学会若手奨励賞（2017 年 9 月）
- ・ 小山内崇 「微細藻類を用いたバイオプラスチック生産法の開発」第 24 回連合駿台会学術奨励賞（2018 年 1 月）
- ・ 吉田啓亮 「レドックスを基盤とした植物オルガネラの機能統御ネットワーク」日本植物生理学会奨励賞。（2018 年 3 月）
- ・ 吉田啓亮 「植物オルガネラ機能を支えるレドックス制御ネットワークの包括的解析」日本植物学会賞奨励賞（2018 年 9 月）

8. 研究費の使用状況（設備の有効活用、研究費の効果的使用を含む）（1ページ以内）

領域研究を行う上で設備等（研究領域内で共有する設備・装置の購入・開発・運用・実験資料・資材の提供など）の活用状況や研究費の効果的使用について総括班研究課題の活動状況と併せて記述してください。

本領域研究においては、総括班の下にバーチャルな組織として各専門家が担当する光合成機能解析センターを設置し、各計画班、公募班と密な連携を行って、研究設備、実験材料を広く共有し、領域研究の活用効果を上げている。また、光合成リソースセンター（シロイヌナズナ・クラミドモナス）を設置し、光合成リソースの共有や有効利用を行っている。

以下に示すように、光合成機能解析センター各担当センターにおいて以下のような設備を購入し運用している。これらの解析センターの設備、利用方法、解析例は、領域内で情報共有するとともにホームページで広く公開し効果を上げている (<http://photosynthesis.nibb.ac.jp/center/index.html>)。また生物資源を広く共有し、研究の効率を上げている。

<光合成機能解析センター>

プロトン駆動力解析担当センター（基礎生物学研究所・皆川）：本領域で購入された蛍光寿命装置用光源（D0-470L）、光合成電子伝達反応解析装置（JTS-10）は、当該研究室の SPAD 検出器・モジュールなどと組み合わせて利用され、高精度の蛍光寿命スペクトル測定を可能にし、主に藻類標品の光化学系反応中心周辺励起エネルギー移動計測およびプロトン駆動力解析に利用されている。

蛍光解析担当センター（早稲田大・園池）：本領域で購入された顕微イメージング PAM（パルス変調クロロフィル蛍光顕微イメージング装置）などは、当該研究室の蛍光測定に関する種々の機器と組み合わせて利用され、クロロフィル蛍光を中心とした分光法により光合成機能解析を行う研究者支援を行っている。

プロテオーム・メタボローム解析担当センター（大阪大・清水）：本領域で購入された液体クロマトグラフ質量分析計（nano LC-MS/MS）に加えて、当該研究室設備であるガスクロマトグラフ質量分析計（GC-MS）などの設備を用いて共同利用、研究者支援を行っている。光合成および細胞全体の代謝をシステムとして理解するためのプロテオーム・メタボロームの計測に利用されている。

膜輸送・電気生理学解析担当センター（東北大・魚住）：本研究で購入したシリンジポンプ PHD ULTRA-RW は当該研究室の設備とともに電気生理学測定に利用されている。また、迅速に溶液交換を行うことができる溶液供給装置を用いた電気生理学測定の利用講習会も実施している。

光合成物質収支解析担当センター（東京大・矢守）：包括的に光合成機能を解析するため、ガス交換・クロロフィル蛍光・P700 酸化還元レベルの同時測定を行う研究を支援している。CO₂ 固定速度、気孔開度、光化学系 I や光化学系 II の電子伝達速度を生葉レベルで定量的かつ非破壊的に解析することが可能である。また、複数の栽培環境における植物の表現型解析の支援も行っている。

<光合成リソースセンター>

シロイヌナズナ（京都大・鹿内）：理化学研究所で作成されたシロイヌナズナ葉緑体膜タンパク質変異体ライン 1042 ラインを領域内で共同研究を行うための材料として共有し利用を促進している。

クラミドモナス（岡山大・高橋）：リソースセンターに有している株の中で 84 株がすでに利用されている。

これらのセンターにおいては、本研究の領域内の共同研究（計画班、公募班）30 件、測定機器利用法や実験の実施方法のコンサルティングを含めて領域外の共同研究が 17 件実施されている。領域研究の計画に沿った共同研究、公募班との共同研究、領域外の研究者との共同研究を含め、本研究で購入された設備の共同利用により得られた研究成果は、*Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 誌 1 件、*Cell* 誌 1 件、*New Phytologist* 誌 1 件、*Plant Physiology* 誌 1 件、*Scientific Reports* 誌 2 件、*Plant and Cell Physiology* 誌 4 件、*FEBS Journal* 誌 1 件をはじめ、センターの活動に関連する研究のみで 17 件の成果が国際学術雑誌にすでに掲載され公表されている。また、共同利用の計測機器の利用講習会 2 回、市民や高校生に向けたシンポジウムを合計 9 回開催し、本領域研究の研究内容、研究成果、利用可能な設備を広く公開している。

9. 総括班評価者による評価（2 ページ以内）

総括班評価者による評価体制や研究領域に対する評価コメントを記述してください。

小野高明（前茨城大学工学部／教授）

北潔（長崎大学大学院熱帯医学・グローバルヘルス研究科／研究科長）

植物にとって光エネルギーは光合成反応の駆動に必須であると同時に、反応場に障害を与える主な原因でもある。植物は、効率よく光エネルギーを利用するシステムと、障害となる光エネルギーを散逸させ障害を防御するシステムを備えている。通常、植物個体が生育している、短時間で光の強度と質が大きく変化する自然環境では、全体として高い効率で光合成反応を行うため、光エネルギーの“利用”と“防御”のバランスを即時に再最適化する仕組みが必須である。しかし、これまで光合成機能の再最適化戦略に的を絞り、それらを統合的に理解しようとする試みはほとんど無い。本学術領域研究では、「光合成電子伝達に伴いチラコイドで形成される“プロトン駆動力”の制御が光合成再最適化の鍵を握っている」との全く新しい切り口で、プロトン駆動力制御機構の解明を通じて光合成再最適化戦略を明らかにすることを目指している。そのために「プロトン駆動力の制御機構」と「解析システムの新展開」の研究項目について、プロトン駆動力をキーワードに、光合成研究者ばかりではなく、第一線で活躍している広範な分野の研究者が多数参集して研究が進められている。一年半余りの期間ではあるが、総括班でその全体像を把握するのが困難なほど多くの共同研究がなされている。総括班に設置されている光合成機能解析センターと光合成リソースセンターは、これらの共同研究を推進する核として十分に機能を発揮しているが、光合成以外の分野を専門としている研究者にとって、より使いやすいシステムを模索する必要があると思われる。研究結果は Nature、Nature 姉妹誌、PNAS、Cell などを含む専門誌に多くの論文として発表され、領域メンバーは国外・国内で数多くの招待講演を依頼されている。領域として順調に研究が進んでいると評価できる。

研究活動を含め、若手研究者・学生に対し、海外派遣、勉強会開催等、積極的な支援が行われている。また、若手・学生の積極的な参加をエンカレッジするように領域会議開催場所・方法等に関しても細やかな配慮がなされている。本領域研究課題は地球環境問題とも密接に結びついており、社会に成果を発信する意義は極めて大きい。公開講座、講演会、Facebook 等により積極的な情報発信がなされていることは高く評価できる。

これまで得られた成果は、光合成とプロトン駆動力の制御は、お互い不可分なシステムとして機能していることを示している。今後は、個々の研究課題をさらに発展させ、得られた結果を統合することにより“プロトン駆動力制御”による光合成再最適化の基本戦略が解明され、新たな光合成の原理が浮かび上がってくることを期待している。

10. 今後の研究領域の推進方策（2ページ以内）

今後どのように領域研究を推進していく予定であるか、研究領域の推進方策について記述してください。また、領域研究を推進する上での問題点がある場合は、その問題点と今後の対応策についても記述してください。また、目標達成に向け、不足していると考えているスキルを有する研究者の公募研究での重点的な補充や国内外の研究者との連携による組織の強化についても記述してください。

今後の領域運営・管理体制について

本領域では、領域代表のリーダーシップのもと、総括班が運営の中心を担っている。毎月1回の定例スカイプ会議がこれまでに定着し、領域における活動とその連携を確認している。研究の進捗はもとより、年2回の領域会議（H30年4月までに4回開催）、国際活動支援班による若手国際派遣・招へい、各種シンポジウム開催と共同研究の推進、光合成研究センターによる研究者支援、光合成道場、若手ワークショップ開催、などの取組を検討し、当初の予定通りに進んでいる。特に、光合成道場と光合成研究センターにより研究者支援体制が整えられ、共同研究が想定以上に増えつつある（H30.6.1時点で78件）。領域会議では融合的な研究成果の発表も始まっているため、研究成果につながるよう領域と全体でサポートを継続していく。また、このような取組にポスドクや助教といった若手研究者も積極的に参加しているため、今後は彼らのプロモーションの機会の増加にもつながっていくものと予想される。

国内外の研究者連携

本領域では異分野的な光合成の共同研究を積極的に推進しており、これらが実際に成果につながりつつあるので、今後も継続して共同研究をプロモート・サポートする。国際共同研究も、各班員の実績に基づいて着実に行われている。H30年11月に、光合成と葉緑体分化の国際シンポジウムを150-200名規模で岡山にて開催する。光合成・葉緑体研究をリードする14名の海外研究者（うち7名が女性研究者）が来日するだけでなく、新たな試みとして、それぞれの研究室から1名の大学院生・ポスドクを同伴して会議参加を依頼し、国際的な若手交流を推進する予定である。その他、H31年度には日米二国間セミナーを開催することが決定している。それはその後参加者の中からその次の日米二国間セミナーをJSPSに申請できるよう、継続性の重要度も考慮している。

領域研究を推進する上での問題点

本領域では、若手研究者による国際共同研究促進の方策として、計画班代表以外の若手研究者が行う海外派遣・招聘による共同研究（1件数週間～4ヶ月程度）を国際活動支援班で支援している。共同研究による成果は上がっているが、応募者が当初予想より少ない状況にある。そこで、平成30年度より派遣と招聘の条件を緩和し、光合成研究にとって重要かつ密な議論を行う小規模の国際会議（ゴードン会議など）への参加も旅費支援の対象に広げ、若手育成を拡充することを決定した。この変更に伴い派遣事業の応募者が増えつつある。その他の取組については、問題は生じていない。