

領域略称名：新光合成

領域番号：3801

令和3年度科学研究費助成事業
「新学術領域研究（研究領域提案型）」
に係る研究成果報告書（研究領域）兼
事後評価報告書

「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～令和2年度

令和3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

研究組織

1 総括班・総括班以外の計画研究	2
2 公募研究	3

研究領域全体に係る事項

3 交付決定額	7
4 研究領域の目的及び概要	8
5 審査結果の所見及び中間評価結果の所見で指摘を受けた事項への対応状況	10
6 研究目的の達成度及び主な成果	12
7 研究発表の状況	17
8 研究組織の連携体制	22
9 研究費の使用状況	23
10 当該学問分野及び関連学問分野への貢献の状況	25
11 若手研究者の育成に関する取組実績	26
12 総括班評価者による評価	27

研究組織

(令和3年3月末現在。ただし完了した研究課題は完了時現在、補助事業廃止の研究課題は廃止時現在。)

1 総括班・総括班以外の計画研究

研究項目[1]	課題番号 研究課題名	研究期間	研究代表者 氏名	所属研究機関・部局・職	人数 [2]
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 ～ 令和2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 国	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 ～ 令和2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 ～ 令和2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 ～ 令和2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 ～ 令和2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 ～ 令和2年度	久堀 徹	東京工業大学・化学生命科学研究科・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 ～ 令和2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 ～ 令和2年度	魚住 信之	東北大学・工学研究科・教授	3
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 ～ 令和2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 ～ 令和2年度	栗栖 源嗣	大阪大学・蛋白質研究所・教授	2
総括班・総括班以外の計画研究 計 10 件 (廃止を含む)					

[1] 総：総括班、国：国際活動支援班、計：総括班以外の計画研究、公：公募研究

[2] 研究代表者及び研究分担者の人数（辞退又は削除した者を除く。）

2 公募研究

研究項目[1]	課題番号 研究課題名	研究期間	研究代表者 氏名	所属研究機関・部局・職	人数 [2]
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・生命科学研究科・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・特任研究員	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・工学系研究科応用化学専攻・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
A02 公	17H05726 ロドプシンによる葉緑体プロトン勾配制御システムの確立と植物応答解析への展開	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

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
A02 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
A01 公	19H04712 プロトン駆動力の破綻シグナルと光合成調節におけるその役割の解明	令和元年度～ 令和2年度	泉 正範	国立研究開発法人理化学研究所・環境資源科学研究センター・研究員	1
A01 公	19H04713 プロトン駆動力生成を支える集光アンテナ複合体の始原的機能とその多様化	令和元年度～ 令和2年度	丸山 真一朗	東北大学・生命科学研究科・助教	1
A01 公	19H04714 プロトン勾配の消費と生成のバランスをとる光化学系I-アンテナ複合体の構造基盤解明	令和元年度～ 令和2年度	河合 寿子 (久保田寿子)	山形大学・理学部・助教	1
A01 公	19H04715 葉緑体NADP供給とプロトン駆動力のバランス制御機構の解明	令和元年度～ 令和2年度	川合 真紀	埼玉大学・理工学研究科・教授	1

A01 公	19H04716 プロトン駆動力制御機構の解明と 光合成機能増加型植物の作出に向け て	令和元年度 ～ 令和2年度	高橋 拓子	埼玉大学・理工学研究科・ 助教	1
A01 公	19H04718 光合成チラコイド膜反応における 遠赤光の役割	令和元年度 ～ 令和2年度	寺島 一郎	東京大学・大学院理学系研 究科(理学部)・教授	1
A01 公	19H04719 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	令和元年度 ～ 令和2年度	増田 真二	東京工業大学・生命理工学 院・准教授	1
A01 公	19H04720 光合成明反応系を守るシアノバク テリア2成分制御系ネットワーク	令和元年度 ～ 令和2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	19H04722 光化学系 II におけるプロトン駆動 力がもたらす電子伝達制御機構の 解析	令和元年度 ～ 令和2年度	加藤 祐樹	名古屋大学・理学研究科・ 講師	1
A01 公	19H04723 微細藻類の遠赤色光順化における プロトン駆動力維持機構とその多 様性に関する研究	令和元年度 ～ 令和2年度	宮下 英明	京都大学・人間・環境学研 究科・教授	1
A01 公	19H04724 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	令和元年度 ～ 令和2年度	大岡 宏造	大阪大学・理学研究科・准 教授	1
A02 公	19H04725 パターン化人工膜を用いた光合成 分子機構の再構成と機能解析	令和元年度 ～ 令和2年度	森垣 憲一	神戸大学・バイオシグナル 総合研究センター・准教授	1
A01 公	19H04726 赤色進化系統におけるプロトン駆 動力により制御される光捕集適応 機構の解明	令和元年度 ～ 令和2年度	長尾 遼	岡山大学・異分野基礎科学 研究所・特任講師	1
A02 公	19H04727 ロドプシンによる葉緑体プロトン 勾配制御システムの確立と植物応 答解析への展開	令和元年度 ～ 令和2年度	須藤 雄気	岡山大学・医歯薬学総合研 究科・教授	1
A01 公	19H04728 光合成能力の最適化を制御する miRNA の動態解明	令和元年度 ～ 令和2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
A01 公	19H04729 光合成依存の葉緑体運動の分子機 構解明	令和元年度 ～ 令和2年度	後藤 栄治	九州大学・農学研究院・助 教	1

A01 公	19H04730 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	令和元年度 ～ 令和2年度	松下 智直	京都大学・理学研究科・教授	1
A01 公	19H04731 葉緑体による新しい気孔制御メカニズム	令和元年度 ～ 令和2年度	椎名 隆	摂南大学・農学部・教授	1
A01 公	19H04732 落葉樹林下の常緑草本のストレス環境下での光合成電子伝達系の維持システムの解析	令和元年度 ～ 令和2年度	野口 航	東京薬科大学・生命科学部・教授	1
A01 公	19H04733 m 型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	令和元年度 ～ 令和2年度	桶川 友季	京都産業大学・植物科学研究センター・研究員	1
A01 公	19H04734 ホモダイマー光合成反応中心における pH 依存的な電子移動反応の同定	令和元年度 ～ 令和2年度	浅井 智広	立命館大学・生命科学部・講師	1
A02 公	19H04735 C4 光合成を調節する新規分子の動的構造機能解析	令和元年度 ～ 令和2年度	松村 浩由	立命館大学・生命科学部・教授	1
A01 公	19H04736 プロトン駆動力制御に伴う光合成タンパク質構造動態変化の高速 AFM による解析	令和元年度 ～ 令和2年度	山本 大輔	福岡大学・理学部・教授	1
公募研究 計 43 件 (廃止を含む)					

[1] 総：総括班、国：国際活動支援班、計：総括班以外の計画研究、公：公募研究

[2] 研究代表者及び研究分担者の人数（辞退又は削除した者を除く。）

研究領域全体に係る事項

3 交付決定額

年度	合計	直接経費	間接経費
平成 28 年度	277,420,000 円	213,400,000 円	64,020,000 円
平成 29 年度	274,430,000 円	211,100,000 円	63,330,000 円
平成 30 年度	274,430,000 円	211,100,000 円	63,330,000 円
令和元年度	274,170,000 円	210,900,000 円	63,270,000 円
令和 2 年度	274,300,000 円	211,000,000 円	63,300,000 円
合計	1,374,750,000 円	1,057,500,000 円	317,250,000 円

4 研究領域の目的及び概要

研究領域全体を通じ、本研究領域の研究目的及び全体構想について、応募時の領域計画書を基に、具体的かつ簡潔に2頁以内で記述すること。なお、記述に当たっては、どのような点が「革新的・創造的な学術研究の発展が期待される研究領域」であるか、研究の学術的背景や領域設定期間終了後に期待される成果等を明確にすること。

【学術的背景】

光合成は、太陽の光エネルギーを生命が利用できる化学エネルギーに変換する過程である。人類が直面する地球環境や食糧の問題の解決は、このエネルギー変換反応の効率の上昇にかかっている。しかし野生植物の栽培化以来、長い育種の過程でも、光合成反応そのものの効率を上げる遺伝子は選抜されてこなかった。また遺伝子組換え技術の導入による挑戦も、実用化に繋がっていない。その理由の一つは、光合成が光に依存する一方で、過剰な光の受容が活性酸素の生成を招き光合成装置を破壊する（光傷害）ところにある。光合成反応のアクセル（積極的な光の利用）を踏み過ぎると、植物は光傷害を受けるのである。植物は、光の積極的利用と光傷害の回避のバランスを保ち、光合成を現在の形まで進化させてきた。近年、過剰な光の下で、植物が光合成に逆にブレーキをかける仕組みが明らかになってきた。真摯に光合成の増強を考えると、光合成のアクセルとブレーキのバランスを植物の生育環境に再最適化するところその可能性が残されているという結論に至る。では、その再最適化はどのように行うのか、そのための新たな学理が求められている。

光合成の場である葉緑体の中には、内膜系のチラコイド膜が存在する。光エネルギーはチラコイド膜上の電子伝達を駆動し、それに連動してプロトン (H^+) がチラコイドルーメンに取り込まれる。こうして膜を介する形で形成されたプロトン駆動力 (H^+ 濃度勾配 (ΔpH) と膜電位差 ($\Delta\psi$) から成る、後述) は、ATP 合成酵素によって ATP の化学エネルギーに変換される。しかし、受容した光が「光合成システムで使い切れないほど過剰」であれば、 H^+ 駆動力の形成と消費のバランスが崩れてチラコイドルーメンの酸性化がおり、それが光合成電子伝達にブレーキをかける。 H^+ 駆動力は ATP 合成を駆動する光合成のアクセルであるが、これが増大してルーメンが酸性化すると、光合成にブレーキがかかる (Fig.1)。ブレーキにより電子伝達が減速すると、やがてルーメンの酸性化は解消されブレーキは解除される。このように植物は負のフィードバック制御を受けることで、環境の光や CO_2 量に合わせて最適な光合成を行っている。この制御系の全体像を理解し、さらに利用していくためには、各電子伝達コンポーネントの機能はもちろんのこと、全体をネットワークとして統合的に理解する必要がある。

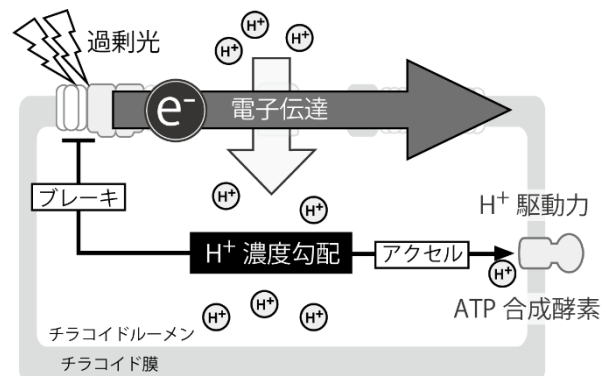


Fig.1. 光合成システムは H^+ 駆動力によって制御されている

【本領域の目的】

本領域は、基本を成す植物生理学、生化学、分子遺伝学に、構造生物学、電気生理学、システムバイオロジー等を融合し、集学的なアプローチにより、プロトン駆動力による光合成制御ネットワークの分子基盤を明らかにする、そして光合成システムを生育環境に再最適化するための戦略を示すことを目的とする。

【研究領域の概要と到達目標】

領域の目的を達成するため、以下の6つの研究課題を設定した。全体像を Fig.2 に示す。

- 1) NPQ (non-photochemical quenching) は電子伝達の最上流である光化学系 (PS) II のエネルギー利用効率を下げる光合成の第一のブレーキであり、ここにブレーキをかけることで電子伝達系全体を守ることができる。NPQ はチラコイド膜ルーメンの酸性化により誘導され、過剰なエネルギーを熱に変換するとされるが、その仕組みの全貌を解明する。緑藻では、NPQ に必要な光保護タンパク質は強光時にのみ発現するが、細胞が強光を感受して保護装置を蓄積するまでのシグナル伝達機構を明らかにする。
- 2) シトクロム *bf* 複合体は PSI から PSII への電子伝達を仲介し、 H^+ を取り込んで H^+ 駆動力を形成する一方で、ルーメン酸性化の影響を受けてその電子伝達活性は低下する。近年、この第二のブレーキ (photosynthetic control) が、野外の光環境で PSI を保護するのに重要であることがわかってきた。NPQ

に比べて理解が遅れている photosynthetic control の実体を解明する。また PS II は比較的容易に光傷害を受け、電子伝達系に過剰に電子が流入することを防ぐ「ヒューズ」としての機能も備える。このヒューズ機構を支える PS II の修復（切れたヒューズの交換）機構を明らかにする。

- 3) サイクリック電子伝達は、電子が PSI の下流からシトクロム *b₆f* 複合体に還流する機構であり、 H^+ 駆動力を上昇させる (Fig.2)。近年、分子実態の理解が進んだサイクリック電子伝達は、 H^+ 駆動力制御の主役の一つである。 H^+ は正の電荷をもつため、 H^+ 駆動力は、 H^+ 濃度勾配成分 (ΔpH) とともに他のイオンの不均等な勾配にも起因する膜電位差成分 ($\Delta \psi$) によって構成されている。このうち ΔpH のみがブレーキ誘導に関係する。そこで H^+ 駆動力成分の分配を変えることができる。この H^+ 駆動力成分分配に関わるのがチラコイド膜局在のイオントランスポーター、チャンネルである。この H^+ 駆動力制御の影の主役の詳細を解明する。

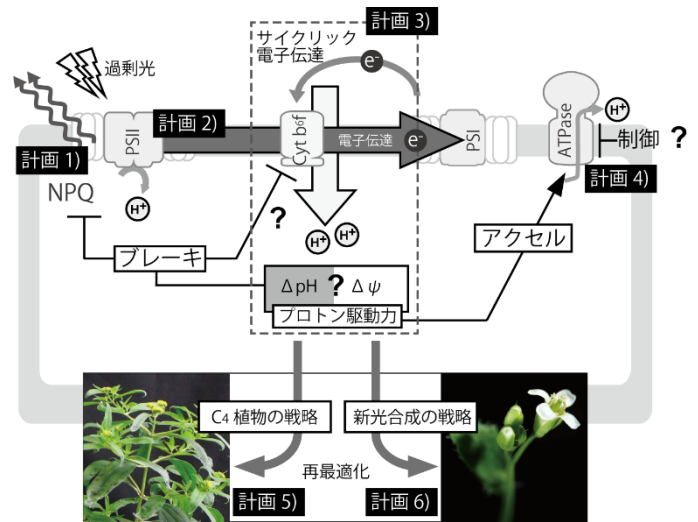


Fig.2. 本領域研究計画の全体像

- 4) ATP 合成酵素が H^+ 駆動力を消費すると光合成のブレーキは自然と解除される。ATP 合成酵素制御の分子実体を解明し、 H^+ 駆動力制御に働いているか、検証する。
- 5) C_4 光合成は、光合成進化の致命的な「誤り」とも言える光呼吸の問題を（部分的にでも）解決するために植物が選んだ戦略である。それを可能にしたのは光合成の細胞ごとの分業であり、細胞ごとの違いから H^+ 駆動力再最適化の実例を学ぶ。
- 6) システムバイオロジーを用いて、 H^+ 駆動力制御をモデル化し、さらにモデル植物シロイヌナズナの自然変異等を活用して、光合成の再最適化が可能であることを実証する。

【本領域に革新的・創造的な学術研究の発展が期待された点】

本領域は、光合成研究者が社会から求められる「光合成の強化」の可能性がどこに残されているのかという議論から出発している。そして、「長い育種の過程で光合成反応そのものの効率を上げることはできなかった」という事実をもとに、光合成強化の可能性は「積極的な光の利用（光傷害を犠牲）」と「過剰光からの保護（光合成効率を犠牲）」のバランス再最適化にあるという結論に至った (Fig.3)。領域発足時は、植物はこのバランス調節の仕組みをもともと備えていることがわかりつつあった時期でもあり、「プロトン駆動力」こそが、そのバランス調節の核心であると考えられた。このような先駆的かつ外連味の無いアイデアの下で大きな研究チームを組織することで、これまでの光合成研究になかった概念がまとまり、技術が産み出されることが期待された。

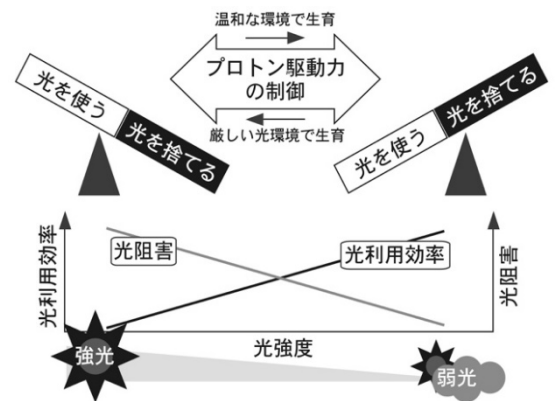


Fig.3. 光合成強化の可能性はバランスの再最適化にある

新しく「プロトン駆動力学」を立ち上げるには、従来の光合成研究の枠組みは通用しない。プロトン駆動力成分分配ではチラコイド膜を介したイオンの移動を把握する必要があり、電気生理学との融合は必然であった。多数の因子が H^+ の移動に関与する光合成電子伝達系では、因子をネットワークとして捉えなければプロトン駆動力の全体像は捉えきれない。領域がシステムバイオロジーを取り込んだ理由はそこにあった。また、近年の光合成研究においては、X線結晶解析に加えクライオ電顕技術の発展により、構造を基盤とした理解も射程距離にはいつてきた。本領域の研究対象においても、最新構造生物学との協働は大きな柱の一つだった。計画班は、このような明確な目的意識を持って組織され、そこに斬新な技術、アイデア、研究材料をもった若手を数多く含む公募班が加わることで、光合成研究の新展開が期待された。

5 審査結果の所見及び中間評価結果の所見で指摘を受けた事項への対応状況

研究領域全体を通じ、審査結果の所見及び中間評価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、当該指摘及びその対応状況等について、具体的かつ簡潔に2頁以内で記述すること。

【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】

- ・ 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。
- ・ 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。
- ・ 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。

ご指摘に応じて、DIC 株式会社で藻類の商業培養を手掛ける太郎田博之プロジェクトリーダー、および LED 等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招聘した。彼らのセミナー（2019.3.4 東京・田町）を企画するなど、応用分野との連携を意識して領域活動を行った。

総括班設置の二つのセンターは、専門性の高い機器が多くあえて拠点を分散させる形を取ったが、それぞれの拠点で責任を持つ体制が功を奏し、70 件の国際誌に発表されるなどその役割は十分果たされた。

所見に従い、予算も含め公募班を大幅に拡充した（当初予定：12 件（48,000 千円）→第一期 20 件（53,000 千円）→第二期 23 件（53,000 千円）。公募班からは、当初の領域計画になかった成果も数多く得られ（次項「6. 研究目的の達成度及び主な成果」2）の◎を参照）、また多くの若手研究者の人材育成に貢献した（昇進の項参照）。

【中間評価結果の所見において指摘を受けた事項への対応状況】

一方、個々の研究から、中心課題である光合成における光エネルギー変換システムの再最適化へとどのようにつなげていくのかが不明瞭である。目標の達成に向けた、各計画研究と公募研究の連携を推進するための具体的な道筋も明確になっておらず、領域代表者と中核の計画研究代表者が常にこれらを意識し、個々の成果を吟味しつつ、研究全体の方向性をリードしていくことを期待する。

本領域は基礎研究を行うものであり、領域全体でアウトプットを目指すものではないが、個々が再最適化の問題意識を共有した上で研究を行うことは徹底した。そしてそれを年に2回の領域会議ごとに一つの形に積み上げる作業を繰り返した。さらにニュースレターでその確認を行った。また、いくつかの計画班は、絶えずそれを念頭においた研究を行い、研究全体の方向性の舵取りを行った。

・プロトン駆動力が光合成システム全体をどのように制御しているかという中心的な問いに対し、本研究領域が終了した時点でどの程度の答えが与えられるかを、研究領域全体で共有する必要がある。そのために、研究期間の後半期に入る現時点で、領域代表者が中心となり、再度、全体目標と各自が担当する研究目的を具体的に確認して、意識を高めることが望ましい。

当初、領域内でプロトン駆動力やこれによる制御（NPQ、photosynthetic control、サイクリック電子伝達等）を扱っていた研究者は限られていた。ご指摘を受け、領域の基本を成すプロトン駆動力の概念の再共有に努めた。そのために、後述するような各種講演会、セミナー、シンポジウム、ワークショップ、光合成道場、技術交流会、チューター制度などが多数企画され、公募班を含め、多くの班員の積極的な参加により浸透が図られた。

その結果、次項「6. 研究目的の達成度及び主な成果」の「プロトン駆動力による光合成再最適化機構」（Fig.4）という形で領域としての到達点を示すことができた。また、コンピュータの中で「光合成の再最適化」を行い、これを「実験的に検証する」（Fig.5）あるいは、突然変異により「崩れたバランスを人為的な変異により立て直す」（Fig.6）という初期の目標を達成することができた。

・公募研究を含めた研究領域全体の論文数は99件であり、必ずしも多いとは言えない。各計画研究間で、研究の進捗度合いにばらつきも見られ、研究成果が少ない計画研究などについては、成果発表へ向けた一層の努力が求められる。

99報という数字は、中間評価時期（領域発足後1年半経過／公募研究開始1年経過時）のものであり、発足前の準備期間の成果が公表されたものが多く領域研究の“初速”に過ぎない。しかし、この“所見”により領域メンバー全員に火がついたことは明らかで、その後、爆発的に論文が発表されていった。

領域研究終了後（令和3年6月末）の段階で、総数**505報**（重複なし**436報**）、（内訳：計画研究から総数334報（重複なし308報）、公募研究から総数171報（重複なし128報））の論文が発表され、うち139報（重複なし79報）が領域内共同研究の成果である。その中には、後述するようにインパクトの大きい論文も多数含まれており、領域研究という枠組みが絶大な成果をもたらしたことを物語っている。

6 研究目的の達成度及び主な成果

(1) 領域設定期間内に何をどこまで明らかにしようとし、どの程度達成できたか、(2) 本研究領域により得られた成果について、具体的かつ簡潔に5頁以内で記述すること。(1)は研究項目ごと、(2)は研究項目ごとに計画研究・公募研究の順で記載すること。なお、本研究領域内の共同研究等による成果の場合はその旨を明確にすること。

(1) 領域設定期間内になにをどこまで明らかにしようとし、どの程度達成できたか

【達成度】当初は事象の捉え方にも曖昧さが残っていた。それは申請時の研究項目の切り分けにもあらわれていたが、議論が深まるにつれ整備が進んだ。ここでは、「プロトン駆動力が光合成システム全体をどのように制御しているか」という中心的な問いについての本領域の到達点を8つの項目に分けて説明する (Fig.4 に概念図を示す)。

「コンピュータで光合成を再最適化した上での実験的な検証」 (Fig.5) そして「遺伝子改変により崩れたバランスのさらなる遺伝子改変による再最適化」 (Fig.6) の成功により、領域の最大の目的は達成された。

個々の成果については、凸凹はあるものの500余の一流国際誌論文が示すように、おしなべて期待以上の達成度であったと考えられる。特筆すべきものとしては、構造生物学とNPQ研究の進展が挙げられる。構造生物学は当初より研究項目A02の柱として領域としても重視していたが、ここまで研究が進むとは予測していなかった。クライオ電顕技術の発達によるものが大きいですが、この研究情勢の変化に十分に対応し期待以上の成果を得た。NPQ研究に関しては、比較的マイナーな研究材料であった緑藻をモデルに、NPQ機能の中心をなす光保護タンパク質の発現誘導から反応機構までを一気通貫に解明し、もっとも解明の進んだNPQシステム系となった。以下、全体が一体となって研究を行ったため、A01/A02の項目を分けず詳細を記載した。

※原則として本領域メンバーが筆頭著者あるいは責任著者を務めた業績を引用している。

1) プロトン駆動力を生み出す超分子複合体の構造と生化学解析

領域の発足した2016年は構造生物学にとって、そして光合成分野において節目となる重要な年であった。この年、クライオ電顕を用いた初めての巨大超分子複合体構造が報告されたが、それはホウレンソウのPSII-LHCII超複合体であった (Wei et al. 2016, *Nature*)。本領域は発足当初よりクライオ電顕技術も取り込み、領域期間中に多くの複合体の高分解能構造を世に出した。代表的なものを以下に挙げる - 緑藻PSII-LHCII超複合体 (*Nat Plants* 2019a)、珪藻PSII-FCPII超複合体 (*Nat Plants* 2019b)、緑藻PSI-LHCI超複合体 (*Nat Plants* 2019c)、緑藻PSI-LHCI-LHCII超複合体 (*Nat Plants* 2021)、珪藻PSI-FCPI超複合体 (*Nat Comm* 2020a)、シアノバクテリアPSI複合体 (*Nat Plants* 2018a; *Nat Comm* 2019a; 2020b; 2021a; *Comm Biol* 2020)、シアノバクテリアNDH複合体 (*Science* 2019) 等であり、いずれもプロトン駆動力形成に深く関与する複合体である。また、緑藻PSI-LHCI超複合体 (*Nat Comm* 2018a)、シロイヌナズナPSI-NDH超複合体 (*Nat Comm* 2021b)の生合成過程も明らかになった。

2) 第一のブレーキ: NPQ

NPQは重要な光合成のブレーキであり、チラコイドルーメンのpHをモニターして過剰な光エネルギーを光化学反応に回さず、熱として排出する。緑藻では、NPQに必要な光保護タンパク質LHCSR3は強光により発現誘導される。クラミドモナスを用い、青色光を受容したフォトトロピンからのシグナルがLHCSR3の発現を誘導することが明らかになった (*Nature* 2016)。フォトトロピンの下流ではCUL4型ユビキチンリガーゼ (*Nat Plants* 2019d) とCOP1ユビキチンリガーゼが働くこと、さらに下流には、被子植物で花成を誘導するCONSTANCEが転写因子として働く一連のシグナル伝達系が解明された (*Nat Comm* 2019b)。NPQの反応機構に関しては、光保護タンパク質LHCSR1がPSIIからPSIへの励起エネルギー伝達を誘導すること (*PNAS* 2018a)、LHCSR3がLHCIIからCP43への励起エネルギー伝達を阻害すること (*JBC* 2017) がわかり、これらの光保護タンパク質の働きによって、強光環境では光合成に第一のブレーキがかかることが明らかとなった。

3) 第二のブレーキ: photosynthetic control

シトクロム b_6/f 複合体は、PSIIからPSIへの電子移動を仲介し ΔpH を形成する一方で、 ΔpH からのフィードバック

ク制御 (photosynthetic control) を受け、強光環境で光合成に第二のブレーキをかける。photosynthetic control は屋外環境では重要な仕組みであることがわかりつつあるが、その実体は不明であった。そこで、まず齊藤がシトクロム *b₆f* 複合体において結晶構造と量子化学計算から pH 感受性アミノ酸残基を推定し、高橋がクラミドモナスにおける一連の置換ラインを確立した。鹿内はシロイヌナズナを材料に、植物の陸上化に伴い変化した残基を中心に、一連のアミノ酸置換を導入した。これら多数の変異と photosynthetic control との関連は現在解析中である。鹿内はシロイヌナズナのシトクロム *b₆f* 複合体 *pgr1* 変異 (Munekage et al. 2001, *Plant J.*) では photosynthetic control が強化されていることを突き止め、その *pgr1* 株にて PSI が変動光による障害から保護されていることが明らかになったため (**Plant Phys 2019a**)、光合成第二のブレーキの生理的意義は確立された。高橋は同変異をクラミドモナスに導入し、藻類における photosynthetic control の生理的意義をさらに詳しく調べている。

4) H⁺駆動力の大きさ制御 : サイクリック電子伝達

サイクリック電子伝達には PGR5/PGRL1 タンパク質依存の経路と NDH 複合体依存の経路があり、どちらも H⁺駆動力の大きさを決定する (Fig.4)。被子植物で優勢である PGR5/PGRL1 タンパク質依存のサイクリック電子伝達が、PSIをいかに変動光による光傷害から保護しているのか、そのメカニズムが明らかになった (**Plant Phys 2019a**)。また *m* 型チオレドキシニンが、PGRL1 を介して、このサイクリック電子伝達活性を最適化していることも明らかになった (**Plant Cell 2020**)。もう一方のサイクリック電子伝達を触媒する NDH 複合体の構造から電子供与体がフェレドキシンであることが証明され、長い議論に終止符が打たれた (**Science 2019**)。

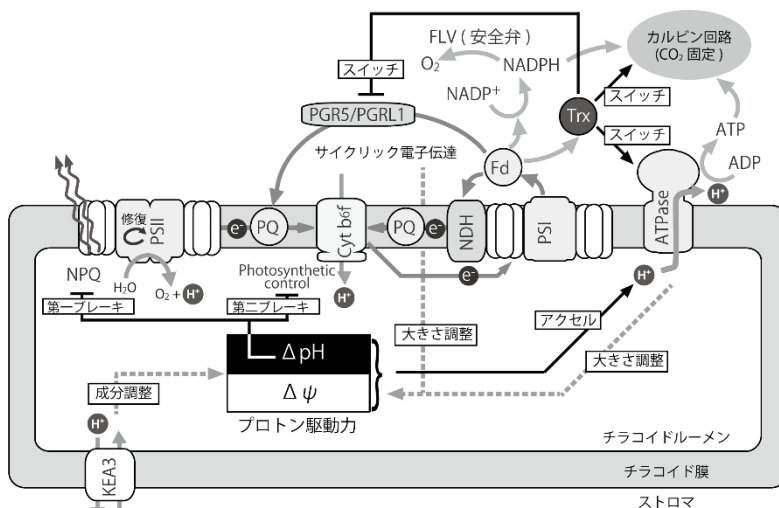


Fig.4. プロトン駆動力によって制御される光合成システムの全体像

5) H⁺駆動力の成分制御 : KEA3

H⁺駆動力はΔpH と膜電位差 (Δψ) の2つの成分によって構成されどちらも ATP 合成に寄与するが、電子伝達にブレーキを掛けるのはΔpHのみである。したがって、H⁺駆動力が同じ大きさでも、ΔpH : Δψの比によりブレーキのかかり具合は変化する。この比の調節方法は不明だったが、チラコイド膜局在のイオントランスポーター KEA3 の欠損株ではブレーキの解除ができないとの報告 (Armbruster et al. 2014, *Nat Comm*) をもとに、KEA3 が K⁺輸送活性を有することを示したことで (**Sci Rep 2019**)、KEA3 の K⁺/H⁺アンチポート活性によってΔpH がΔψに置換されブレーキが解除されるしくみが明らかとなった (**Plant J 2017**)。また KEA3 は NDH 複合体と協調し、ΔpH の大きさを最適化して効率的な光合成の始動を助けていることもわかった (**Plant Phys 2020**)。

6) ATP 合成酵素の活性調節

ATP 合成酵素は、H⁺駆動力の大部分を消費することで H⁺駆動力の大きさを決定する。このため、強光下では主としてΔpH を介したブレーキの誘導に関わる。葉緑体 ATP 合成酵素は、複数のレドックス制御を受けることで夜間に不活性化/昼間に活性化されるが、その制御の詳細が明らかになった (**BBA 2018 他**)。いずれの制御機構も光照射により瞬時に誘導されるため、光環境変動に対して H⁺駆動力を最適化するものではなく、昼夜切り替え時の ON/OFF 反応であることがわかった。また、暗所でレドックス制御に鍵をかける酸化システムの実体が初めて明らかになった (**PNAS 2018b**)。

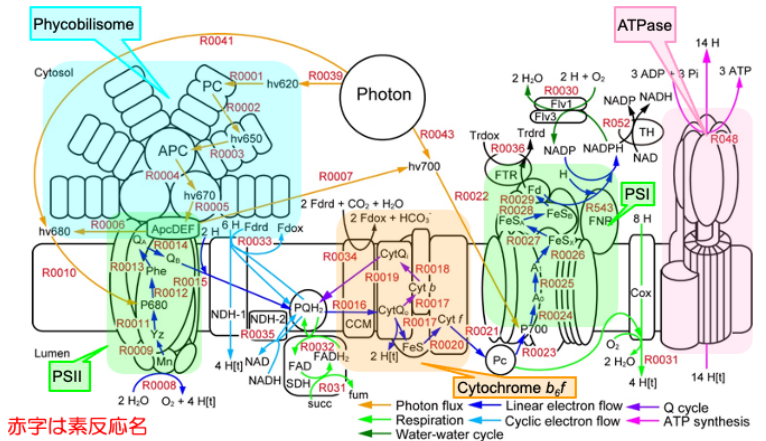
7) H⁺駆動力制御の進化 : C₄ 光合成

現在の多くの光合成生物が行う C₃ 光合成では、CO₂ 固定酵素 Rubisco が O₂ と誤反応することにより光呼吸が起

こり、光合成効率が大きく低下している。C₄植物は、光合成を二種類の細胞で分業し、前室に相当する細胞でCO₂を一次固定し、Rubiscoを含む別の細胞で再放出することで、そこにCO₂を濃縮し、光呼吸を防ぐ。このとき、より多くのATPがCO₂濃縮回路の駆動に必要とされる。C₄植物は、さらに電子伝達を分業させ、Rubiscoを含む細胞では、NDH複合体によるサイクリック電子伝達でもつぱらH⁺駆動力を作り出す。ここにH⁺駆動力再最適化の進化を見ることが出来る。宗景はC₄植物 *Flaveria bidentis* のゲノムプロジェクトに貢献して (**Plant Genome 2021**) モデル植物化を行い、C₄植物におけるH⁺駆動力制御の生理機能解析を行った。また、宗景はPGR5依存サイクリック電子伝達経路がPSIの光保護に働いていることを示し、二つのサイクリック経路が植物のC₄化に独立して貢献した道筋を明らかにした。

8) 光合成再最適化のデザインと実証

本領域の最も挑戦的な課題が、光合成の再最適化の実証である。シアノバクテリアを材料に、電子伝達と代謝産物の動きを包括的に表現するゲノムスケール代謝モデル (GMM) が開発された (**Photosynth Res 2020**)。GMMは、光呼吸に関わる遺伝子の発現を変化させた時の細胞の応答を正確に予測した。さらにH⁺駆動力によって変化するPSI・PSIIの励起比情報がGMMに取り込まれ、異なる光環境での光化学系の電子伝達、代謝フラックスが予測された (**Plant Sci 2021**)。GMMによるシミュレーションは、シアノバクテリアは環境光の波長により、光合成にアクセルをかけるときはNDH依存サイクリック電子伝達経路を、光合成にブレーキをかけるときはNDH-2依存電子伝達経路を使い分けることを示した。この予測はNDH欠損株を用いることで証明された (**Plant Sci 2021**)。これにより、葉緑体の起源であるシアノバクテリアにおいて、光合成再最適化のコンピュータデザインは確立された (Fig.5)。このモデルは、次の段階である単細胞藻類への応用の基盤となる。単細胞藻類モデルでは、葉緑体がシアノバクテリアに相当するため、今度は細胞質における代謝、そして葉緑体と細胞質の物質移動のモデル化が新たな課題である。



赤字は素反応名
 Fig.5. *Synechocystis* sp. PCC6803における光合成反応を素反応レベルで記述し、ゲノムスケールモデルを構築した (反応数、代謝物数、約500)。

単細胞藻類への応用の基盤となる。単細胞藻類モデルでは、葉緑体がシアノバクテリアに相当するため、今度は細胞質における代謝、そして葉緑体と細胞質の物質移動のモデル化が新たな課題である。

高等植物での再最適化はさらに挑戦的な課題であり、シロイヌナズナでの遺伝子改変による実証実験を行っている。H⁺駆動力の成分のうちΔpHをΔψに置換するKEA3を過剰発現し、ミトコンドリアのようにH⁺駆動力としてΔψを使う葉緑体植物が作成された (**Plant Phys 2019b**)。この植物はΔpHに依存するブレーキが効かないため、野外のように光強度が変化する環境下では光傷害を受けやすかった。鹿内はこの植物にコケ植物由来の電子の安全弁因子 (Flv) を導入したところ、暴走した電子は安全に処理され、植物は変動光に対して耐性となった。この結果は、ブレーキ除去のような大きな変化があっても、適切な対処法があれば植物はこれを許容できることを示しており、光合成の再最適化の可能性が実験的に証明された (Fig.6)。

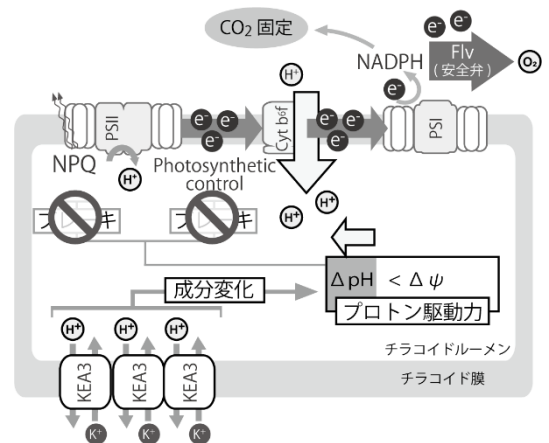


Fig.6. ブレーキが効かないシロイヌナズナの“電子暴走組換え株”に安全弁Flvを導入した

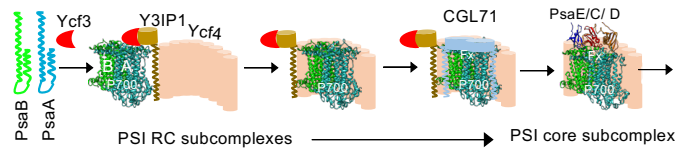
7) 予想外に進展した結果

当初予想をはるかに超えて進展した結果もある。特に (2) の◎印をつけた成果にご注目いただきたい。

(2) 本研究領域により得られた成果 第1期のみ公募班には*印を、第2期のみ公募班に**印を附す。
 計画 A01-1 皆川班 H⁺駆動力を作り出すPSII超複合体およびH⁺駆動力の大きさ調節に関与するPSI超複合体、およびステート遷移状態のPSI超複合体の構造解析に成功した (*Nat Plants* 2019a; 2021 他)。ΔpHによる光合成の負

のフィードバック NPQ に必要な光保護タンパク質 LHCSR の発現誘導のシグナル伝達系を解明した (*Nature* 2016; *Nat Plants* 2019d; *Nat Comm* 2019b 他)。光保護タンパク質 LHCSR1/3 の NPQ 機能を明らかにした (*JBC* 2017; *PNAS* 2018a 他)。強光適応に関与する PSII 結晶アレイに関する新しい仮説を発表した (*JBC* 2020) 長尾班と共同でシアノバクテリア PSI 複合体の構造と機能を解明した (秋本) (*Nat Comm* 2019a, *Comm Biol* 2020 他)。灰色藻キアノフォラの光合成が葉緑体呼吸によって制御されていることを解明した (園池) (*Sci Rep* 2017)。

計画 A01-2 高橋班 緑藻の PSI に結合するアンテナ複合体の配置を決定し (*Plant Physiol* 2018; *BBA* 2020)、PSI の立体構造を明らかにするとともに (*Nat Plants* 2019c; *Nat Comm* 2021a)、その分子集合過程を解明した (*Nat Comm* 2018a 右図; *Plant J* 2021)。酸素発生系からルーメンへの H⁺ 輸送に関与するアミノ酸を同定し (*BBA* 2021 齊藤 (栗栖班) と共同研究)、PSII 膜表面性タンパク質の光合成電子伝達鎖における新機能を見出した (伊福) (*PCP* 2020 他)。PSII アセンブリに関わる複合体の組成、クロロフィル代謝が光化学系の分解におよぼす影響を明らかにした (田中) (*Plant Sci* 2021 矢守 (久堀班) との共同研究)。PSII 修復における FtsH プロテアーゼの新たな作用を明らかにした (*Plant Phys* 2018)。葉緑体 DNA 分解の新たな生理作用を明らかにするとともに (*Nat Plants* 2018b)、H⁺ 駆動力の維持に不可欠となるチラコイド膜リモデリングを説明する VIPP1 のオリゴマー構造をクライオ電顕で解明した (坂本) (*Cell* 2021)。



計画 A01-3 鹿内班 H⁺/K⁺ アンチポーター KEA3 が NDH 複合体と協調し、光合成の誘導を最適化することを示した (*Plant J* 2017; *Plant Phys* 2020)。NDH 複合体が PSI と超複合体を形成する際のリンカータンパク質の機能と超複合体での位置 (*PCP* 2017; *Plant J* 2018)、超複合体とアセンブリ過程の進化 (*Plant J* 2018; *Nat Comm* 2021) を明らかにした。サイクリック電子伝達が変動光下で PSI を護るメカニズムを明らかにした (*Plant Phys* 2019a)。KEA3 の過剰蓄積により、H⁺ 駆動力として膜電位を積極的に使う植物を作出した (*Plant Phys* 2019b)。

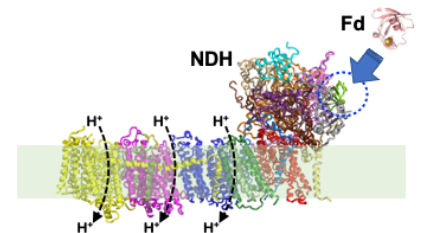
計画 A01-4 久堀班 ATP 合成酵素等のレドックス制御を受ける酵素の構造機能解析を行い、複数の制御機構を明らかにした (*Biochem J* 2018; *PNAS* 2018b; *JBC* 2019; *BBA* 2020)。新規生体内モニタータンパク質を開発し、光合成に伴う細胞内変化を可視化した (*JBC* 2019, 2020; *PNAS* 2020)。変動光に対する葉内 CO₂ 輸送の挙動を捉え (*Plant Phys* 2021)、CO₂ の取り込みを促進することによって、野外の変動光環境における植物の成長促進に成功した (矢守) (*FPS* 2019; *PCE* 2020)。

計画 A01-5 宗景班 熱ストレス依存的な葉緑体 FtsH プロテアーゼの基質候補を見出した (*Plants* 2021)。ΔpH を CO₂ 発生に利用すると考えられる因子である新規酵素、葉緑体チラコイド内腔型炭酸脱水酵素を珪藻で発見し、θ 型 CA と名付けた (*PNAS* 2016)。また、葉緑体包膜系のアクアポリンがアンモニアを透過することで強光耐性に寄与することを明らかにした (松田) (*Plant Phys* 2018)。

計画 A02-1 魚住班 ΔpH の調節に関与する複数のホモロギオン輸送体の同定と機能の解明を行った (*FEBS J* 2018; *J Bacteriol* 2018; *JBC* 2019; *Sci Rep* 2020; *Biochem J* 2021)。光合成と連携して気孔の開閉に関わる K⁺ チャネルの組み込み様式と Ca²⁺ による調節様式を明らかにした (*Biochem J* 2017; *Channels* 2017, 2020)。CO₂ 吸収と光合成と連携して開閉する孔辺細胞イオンチャネル制御する Ca²⁺ 依存性因子の膜移行機構を明らかにした (*New Phytol* 2018)。鹿内班と共同でチラコイド膜の過剰な H⁺ 駆動力形成を抑制する複数のイオン輸送体の機能を明らかにした (*Sci Rep* 2019)。

計画 A02-2 清水班 細胞レベルで光合成と代謝を統合的に議論することが可能なゲノムスケール代謝モデル (GMM) を開発した (*Photosyn Res* 2019)。強光に耐性を示す進化株の取得と必要変異の解明 (*Comm Biol* 2021)、代謝レベルでの生化学研究 (*Sci Rep* 2017; *Front Microbiol* 2020; *Plant J* 2021)、代謝フラックス解析 (*PCP* 2017; *J Biosci Bioeng* 2021) を統合し光合成電子伝達の機構をシステムとして明らかにした。代謝物質生産への戦略についても議論した (*Biopro Biosys Eng* 2017)。

計画 A02-3 栗栖班 H⁺ 駆動力調節に重要な役割を担う NDH 複合体の構造・機能解析に成功した (*Science* 2019 右図)。H⁺ 放出を伴う PSII の反応機構に計算分子科学の視点で新しい知見を多数見出した (*Nat Comm* 2018b; *PNAS* 2020, 2021; *Comm Chem* 2020)。久堀班他と共同で、H⁺ 駆動力制御に関与するレドックス蛋白質の構造基盤について詳細を報告した (*BBA* 2019; *Protein Sci* 2020; *JBC* 2020, 2021; *Comm Biol* 2021)。高橋班と共同で PSII における H⁺ 放出の分子機構を明らかにした (*BBA* 2021)。須藤班と共同で H⁺ 輸送に関わる新規ロドプシンの構造・機能相関を計算分子科学のアプローチで明らかにした (*Sci Rep* 2020)。



公募 A01 泉班** チラコイド膜の障害が、葉緑体をターゲットとするオートファジーを誘導するシグナル系に、葉緑体をユビキチン化する酵素は直接関わらないことを明らかにした (*Plant Phys* 2020)。鹿内班と共同で行った逆遺伝学解析、阻害剤アッセイにより、上記シグナル系に H⁺ 駆動力に関わることを発見した。

公募 A01 丸山班 原核・真核光合成生物を用いた進化遺伝学的解析から、H⁺ 駆動力制御に重要な集光アンテナ複合体の多面的機能を明らかにした。光合成真核生物の起源に関する新しい理論を報告した (著書)。皆川班と共同で、サンゴ共生藻の光合成特性と共生安定性との関係を解析した (*Sci Rep* 2018 他)。

公募 A01 川合理 光還元力分配変異体である inap1 が Fd/Trx 還元酵素の機能欠損であり、タンパク質のレドックスシグナルネットワークが攪乱されることにより光合成電子伝達が異常になることを久堀班と共同で明らかにした (*Plant J* 2018)。NAD kinase による NADP プールサイズ制御の機構を明らかにした (*PCP* 2021 他)。

公募 A01 高橋 (拓) 班** 久堀班と共同で ΔpH 形成に重要なサイクリック電子伝達因子 PGRL1 の C 末端側シス

テインが、PGRL1 の安定性および PSI の強光耐性に重要であることを示した (植物生理学会年会 2021 年 3 月)。
公募 A01 寺島班 遠赤色光は PSI の光阻害を抑制し、弱光相の熱散逸活性のスイッチオフが迅速化され光合成速度も上昇させることが明らかになった (PCP2020 科学新聞で報道)。弱光下で栽培した耐陰性植物では、遠赤色光の非存在下の変動光に耐性を示すことを見出し、そのメカニズムを解明した (Photosyn Res 2021)。

公募 A01 増田班 魚住班他と共同で、葉緑体の H⁺駆動力最適化に関与する新規因子を複数同定し、その機能を明らかにした (PCP2019 他)。久堀班他と共同で、H⁺駆動力制御に関与する PSI 以降の電子伝達体を同定した (iScience 2021)。

公募 A01 田中班 シアノバクテリアから葉緑体にまで保存されたシグナル伝達系のうち、2種のセンサーキナーゼ NblS と Hik2 が明反応電子伝達系の作動状態センサーであることを明らかにした。生物時計シグナル伝達の転写因子 RpaA による、生育温度範囲調節機能を園池 (皆川班) と共同で明らかにした (FEBS Lett 2021)。

公募 A01 加藤班 PSII の電子伝達系末端で機能する第一キノン電子受容体 Q_A の酸化還元特性を、赤外分光電気化学計測により明らかにした (BBA 2019 他)。

公募 A01 大岡班 ヘリオバクテリア反応中心において、一次電子供与体 P800 とキノン分子間のスピン分極信号を検出した (JPCB 2018)。また極低温 1 分子解析において red Chls の存在を示唆した (JPCL 2020)。

◎**公募 A01 長尾班**** 秋本班と共同で珪藻の光化学系-LHC 超分子複合体の立体構造および機能解明に成功した (Nat Plants 2019b; Nat Comm 2020a)。シアノバクテリアの PSI 複合体の構造を解明した (Nat Comm 2019a, 2020b)。

公募 A01 後藤班** 光合成機能解析センターの矢守博士との共同で葉緑体集合反応が植物の生育において重要な意義をもつことを実証した (Plant Phys 2018)。

◎**公募 A01 松下班** 矢守班他と共同で、植物の主要な光受容体フィトクロムの働きにより、ゲノムワイドに 2000 を越える遺伝子の転写開始点が光環境の変化に応じて変化し、様々な場面で光合成に関わる数多くの葉緑体タンパク質の細胞内局在が変化することを発見した (Cell 2017 右図)。

公募 A01 椎名班 光化学系反応中心遺伝子の発現制御での葉緑体シグマ因子 Sig5 の役割を解析した (PPL 2020)。増田班との共同研究で、葉緑体内 Ca²⁺濃度上昇による光合成制御の可能性を示した (PCP2021)。

公募 A01 野口班 圃場栽培のイネでは、高 CO₂ 濃度や低窒素条件が PSI と PSII のバランスを変化させることや呼吸鎖が光合成電子伝達を保護していることを明らかにした (IJMS 2019 等)。

◎**公募 A01 桶川班** m 型チオレドキシニンが、H⁺駆動力の調節に重要な PGR5/PGRL1 依存の PSI サイクリック電子伝達を制御する分子機構を明らかにした (Plant Cell 2020)。鹿内班と共同で、チオレドキシニンと PGR5 が光合成誘導期に協調的に働き、効率的な光合成誘導に寄与することを報告した (Plant Phys 2020)。

公募 A01 小俣班* 窒素不足条件において Galp1 による膜脂質の脱アシル化が PSII への新規 D1 タンパク質のアッセンブリーを促進する可能性を示した。

公募 A01 曾我班* ATP 加水分解による H⁺輸送に伴ったりポソーム内の pH 低下を検出することに成功した。H⁺の ionophore である nigericin を加えたところ、蛍光強度は元の値にまで回復することが確認でき、TFoF1 の H⁺輸送により形成された ΔpH の解消が確認できた。その時の H⁺輸送活性は 100 s⁻¹であった。

◎**公募 A01 中井班*** 松下班、後藤班との共同で、葉緑体外膜に局在する光受容体が葉緑体逃避反応を誘導できることを明らかにした (Plant Phys 2020)。

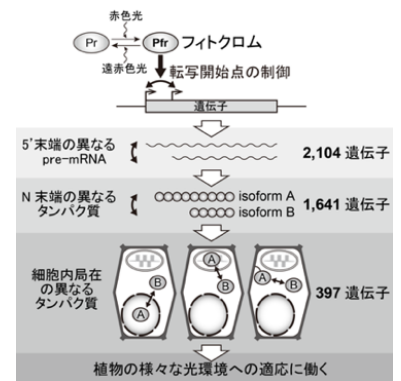
公募 A01 榎本班* CpcL がフィコビリソームに挿入されることにより色素の蛍光波長が長波長シフトすることが、PSI へのエネルギー伝達に重要であることがわかった。

公募 A01 河合班** クラミドモナスの PSI-LHCI 超複合体の構造をクライオ電顕により決定し 10 個の LHCI サブユニットが結合していることを示した (JBC 2019 皆川班との共同研究)。

公募 A02 森垣班** ガラス基板表面に形成されたパターン化人工膜に、植物由来のチラコイド膜を再構成し、PSII および PSI の電子伝達活性を計測することに成功した (Langmuir 2020)。皆川班と共同で、再構成された分子群の密度、エネルギー移動などを評価してパターン化人工膜を光合成研究に活用するための知見を得た (Small 2021)。

公募 A02 須藤班 新規 H⁺輸送型ロドプシンを多数発見しその機能を明らかにするとともに (Sci Rep 2020 (栗栖班との共同研究) 他)、細胞・個体の光操作技術を開発した (JPCL 2020, 特願 2020-70136 他 3 件)。

◎**公募 A02 松村班** 光合成 CO₂ 固定反応を担う酵素 Rubisco の触媒活性を大幅に増加させることに成功した。具体的にはイネ RbcL とソルガム RbcS のハイブリッド Rubisco はイネの Rubisco の約 2 倍の触媒活性を示した。さらに、タンパク質の構造解析から Rubisco の触媒活性を決定するメカニズムを提案した (Mol Plant 2020)。



7 研究発表の状況

研究項目ごとに計画研究・公募研究の順で、本研究領域により得られた研究成果の発表の状況（主な雑誌論文、学会発表、書籍、産業財産権、ホームページ、主催シンポジウム、一般向けアウトリーチ活動等の状況。令和3年6月末までに掲載等が確定しているものに限る。）について、具体的かつ簡潔に5頁以内で記述すること。なお、雑誌論文の記述に当たっては、新しいものから順に発表年次をさかのぼり、研究代表者（発表当時、以下同様。）には二重下線、研究分担者には一重下線、corresponding author には左に*印を付すこと。

現在までに、総数 505 報（重複なし 436 報）、（内訳：計画研究から総数 334 報（重複なし 308 報）、公募研究から総数 171 報（重複なし 128 報））の論文として発表し、うち 139 報（重複なし 79 報）が領域内共同研究の成果である。以下に示す論文はすべて査読あり論文であり、重複はない。代表例のみ示す。|]は領域内における共同研究を示す。PR：プレスリリース

A01-1 (計画班・皆川純) 総数 77 件 (論文 75 件 書籍・刊行物 2 件)

- 1 Pan X, Tokutsu R, Li A, Takizawa K, Song C, Murata K, Yamasaki T, *Liu Z, *Minagawa J, *Li M (2021) Structural basis of LhcbM5-mediated state transitions in green algae. *Nat. Plants*, in press. [山崎班]
- 2 Kim E, Watanabe A, Duffy CDP, Ruban AV, *Minagawa J (2020) Multimeric and monomeric photosystem II supercomplexes represent structural adaptations to low- and high-light conditions. *J. Biol. Chem.* 295: 14537-14545. [Editor's Pick]
- 3 *Akita F, Nagao R, Kato K, Nakajima Y, Yokono M, Ueno Y, Suzuki T, Dohmae N, *Shen JR, *Akimoto S, *Miyazaki N (2020) Structure of a cyanobacterial photosystem I surrounded by octadecameric IsiA antenna proteins. *Comm. Biol.* 3: 232. [長尾班]
- 4 Sheng X, Watanabe A, Li A, Kim E, Song C, Murata K, Song D, *Minagawa J, *Liu Z (2019a) Structural insight into light harvesting for photosystem II in green algae. *Nat. Plants* 5: 1320-1330. [PR]
- 5 *Tokutsu R, Fujimura-Kamada K, Matsuo T, Yamasaki T, *Minagawa J (2019b) The CONSTANS flowering complex controls the protective response of photosynthesis in the green alga *Chlamydomonas*. *Nat. Comm.* 10: 4099. [山崎班] [PR]
- 6 Aihara Y, Fujimura-Kamada K, Yamasaki T, *Minagawa J (2019d) Algal photoprotection is regulated by the E3 ligase CUL4-DDB1^{DETI}. *Nat. Plants* 5: 34-40. [山崎班] [PR]
- 7 Kato K, Nagao R, Jiang TY, Ueno Y, Yokono M, Chan SK, Watanabe M, Ikeuchi M, *Shen JR, *Akimoto S, *Miyazaki N, *Akita F (2019a) Structure of a cyanobacterial photosystem I tetramer revealed by cryo-electron microscopy. *Nat. Comm.* 10: 4929. [長尾班] [PR]
- 8 Kosuge K, Tokutsu R, Kim E, Akimoto S, Yokono M, Ueno Y, *Minagawa J (2018a) 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. [PR]
- 9 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.
- 10 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. [PR]
- 11 *Petroutsos 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. [丸山班] [PR]

A01-2 (計画班・高橋裕一郎) 総数 42 件 (論文 34 件 書籍・刊行物 8 件)

- 1 Gupta TK, Klumpe S, Gries K, Heinz S, Wietrzynski W, Ohnishi N, Niemeyer J, Schaffer M, Rast A, Strauss M, Plitzko JM, Baumeister W, Rudack T, Sakamoto W, *Nickelsen J, *Schuller JM, *Schroda M, *Engel BD (2021) Structural basis for VIPP1 oligomerization and maintenance of thylakoid membrane integrity. *Cell*, in press. [PR]
- 2 Nellaepalli S, Kim RG, Grossman AR, *Takahashi Y (2021) Interplay of four auxiliary factors is required for the assembly of photosystem I reaction center subcomplex. *Plant J.* 106: 1075-1086.
- 3 Chen Y, Yamori W, Tanaka A, Tanaka R, *Ito H (2021) Degradation of the photosystem II core complex is independent of chlorophyll degradation mediated by Stay-Green Mg²⁺ dechelataase in *Arabidopsis*. *Plant Sci.* 307: 110902. [A01-4 矢守研]
- 4 Hamaguchi T, Kawakami K, Shinzawa-Itoh K, Inoue-Kashino N, Itoh S, Ifuku K, Yamashita E, Maeda K, Yonekura K, *Kashino Y (2021a) Structure of the far-red light utilizing photosystem I of *Acaryochloris marina*. *Nat. Comm.* 12: 2333. [PR]
- 5 Bujaldon S, Kodama N, Rathod MK, Tourasse N, Ozawa SI, Sellés J, Vallon O, *Takahashi Y, *Wollman FA (2020) The BF4 and p71 antenna mutants from *Chlamydomonas reinhardtii*. *Biochim. Biophys. Acta* 1861: 148085.
- 6 Ishikawa N, Yokoe Y, Nishimura T, Nakano T, *Ifuku K (2020) PsbQ-like protein 3 functions as an assembly factor for the chloroplast NADH dehydrogenase-like complex in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol.* 61: 1252-1261.
- 7 Suga M, Ozawa S, Yoshida-Motomura K, Akita F, *Miyazaki N, *Takahashi Y (2019c) Structure of the green algal photosystem I supercomplex with a decameric light-harvesting complex I. *Nat. Plants* 5: 626-636. [PR]
- 8 Takami T, Ohnishi N, Kurita Y, Iwamura S, Ohnishi M, Kusaba M, Mimura T, *Sakamoto W (2018b) Organelle DNA degradation contributes to the efficient use of phosphate in seed plants. *Nat. Plants* 4: 1044-1055.
- 9 Ozawa S, Bald T, Onishi T, Xue H, Matsumura T, Kubo R, Takahashi H, *Hippler H, *Takahashi Y (2018) Configuration of ten light-harvesting chlorophyll a/b complex I subunits in *Chlamydomonas reinhardtii* photosystem I. *Plant Physiol.* 178: 583-595.
- 10 Nellaepalli S, Ozawa S, Kuroda H, *Takahashi Y (2018a) The photosystem I assembly apparatus consisting of Ycf3-Y3IP1 and Ycf4 modules. *Nat. Comm.* 9: 2439.
- 11 Kato Y, Hyodo K, *Sakamoto W (2018) Photosystem II repair cycle requires proper FtsH turnover through EngA GTPase. *Plant Physiol.* 178: 596-611.

A01-3 (計画班・鹿内利治) 総数 20 件 (論文 19 件 書籍・刊行物 1 件)

- 1 Kato Y, Odahara M, *Shikanai T (2021b) Evolution of an assembly factor-based subunit contributed to a novel NDH-PSI supercomplex formation in chloroplasts. *Nat. Comm.* 12: 3685.
- 2 Yamamoto H, *Shikanai T (2020) Does the *Arabidopsis* proton gradient regulation 5 mutant leak protons from the thylakoid membrane? *Plant Physiol.* 184: 421-427.
- 3 Basso L, Yamori W, Szabo I, *Shikanai T (2020) Collaboration between NDH and KEA3 allows maximally efficient photosynthesis after a long dark adaptation. *Plant Physiol.* 184: 2078-2090. [A01-4 矢守研]

- 4 *Yamamoto H, *Shikanai T (2019a) PGR5-dependent cyclic electron flow protects PSI under fluctuating light at donor and acceptor sides. *Plant Physiol.* 179: 588-600.
- 5 Wang C, *Shikanai T (2019b) Modification of activity of the thylakoid H⁺/K⁺ antiporter KEA3 disturbs ΔpH-dependent regulation of photosynthesis. *Plant Physiol.* 181: 762-773.
- 6 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.
- 7 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.
- 8 *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.
- 9 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. [A01-5 宗景研]
- A01-4 (計画班・久堀徹) 総数 63 件 (論文 56 件 書籍・刊行物 7 件)
- 1 *Sakoda K, *Yamori W, Groszmann M, Evans JR (2021) Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis during induction. *Plant Phys.* 185: 146-160. [PR]
- 2 Sekiguchi T, Yoshida K, Okegawa Y, Motohashi K, Wakabayashi KI, *Hisabori T (2020) Chloroplast ATP synthase is reduced by both f-type and m-type thioredoxins. *Biochim. Biophys. Acta* 1861: 148261. [桶川班]
- 3 *Yamori W, Kusumi K, Iba K, Terashima I (2020). Increased stomatal conductance induces rapid changes to photosynthetic rate in response to naturally fluctuating light conditions in rice. *Plant Cell Environ.* 43: 1230-1240. [寺島班]
- 4 Yoshida K, Ohtaka K, Hirai MY, Hisabori T (2020) Biochemical insight into redox regulation of plastidial 3-phosphoglycerate dehydrogenase from *Arabidopsis thaliana*. *J. Biol. Chem.* 295: 14906-14915.
- 5 Sugiura K, Mihara S, Fu N, *Hisabori T (2020) Real-time monitoring of the in vivo redox state transition using the ratiometric redox state sensor protein FROG/B. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 117: 16019-16026. [PR]
- 6 Shimadzu S, Seo M, Terashima I, *Yamori W (2019) Whole irradiated plant leaves showed faster photosynthetic induction than individually irradiated leaves via improved stomatal opening. *Front. Plant Sci.* 10: 1512. [寺島班] [PR]
- 7 Yokochi Y, Sugiura K, Takemura K, Yoshida K, Hara S, Wakabayashi KI, Kitao A, *Hisabori T (2019) Impact of key residues within chloroplast thioredoxin-f on recognition for reduction and oxidation of target proteins. *J. Biol. Chem.* 294: 17437-17450.
- 8 Sugiura K, Yokochi Y, Fu N, Fukaya Y, Yoshida K, Mihara S, *Hisabori T (2019) The thioredoxin (Trx) redox-state sensor protein can visualize Trx activities in the light-dark response in chloroplasts. *J. Biol. Chem.* 294: 12091-12098. [PR]
- 9 Murakami S, Kondo K, Katayama S, Hara S, Sunamura EI, Yamashita E, Groth G, *Hisabori T (2018) Structure of the γ-ε complex of cyanobacterial F₁-ATPase reveals a suppression mechanism of the γ subunit on ATP hydrolysis in phototrophs. *Biochem. J.* 475:2925-2939.
- 10 *Yoshida K, Hara A, Sugiura K, Fukaya Y, *Hisabori T (2018b) Thioredoxin-like2/2-Cys peroxiredoxin redox cascade supports oxidative thiol modulation in chloroplasts. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 115: E8296-E8304. [PR]
- A01-5 (計画班・宗景ゆり) 総数 14 件 (論文 13 件 書籍・刊行物 1 件)
- 1 Taniguchi YY, Gowik U, Kinoshita Y, Kishizaki R, Ono N, Yokota A, Peter W, *Munekage YN (2021) Dynamic changes of genome sizes and gradual gain of cell-specific distribution of C4 enzymes during C4 evolution in genus *Flaveria*. *The Plant genome* e20095.
- 2 *Nishimura K, Nakagawa R, Hachisuga C, Munekage YN (2021) Deciphering the proteotoxic stress responses triggered by the perturbed thylakoid proteostasis in *Arabidopsis*. *Plants* 10: 519
- 3 Matsui H, Hopkinson BM, Nakajima K, *Matsuda Y (2018) Plasma membrane-type aquaporins from marine diatoms function as CO₂/NH₃ channels and provide photoprotection. *Plant Physiol.* 178: 345-357.
- 4 *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.
- 5 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.
- 6 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.
- 7 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.
- A02-1 (計画班・魚住信之) 総数 32 件 (論文 28 件 書籍・刊行物 4 件)
- 1 Sugawara K, Toyoda H, Kimura M, Hayasaka S, Saito H, Kobayashi H, Ihara K, Ida T, Akaike T, Ando E, Hyodo M, Hayakawa Y, Hamamoto S, *Uozumi N (2021) Loss of cell wall integrity genes cpxA and mrcB causes flocculation in *Escherichia coli*. *Biochem. J.* 478: 41-59.
- 2 Kera K, Yoshizawa Y, Shigehara T, Nagayama T, Tsujii M, Tochigi S, *Uozumi N (2020) Hik36-Hik43 and Rre6 act as a two-component regulatory system to control cell aggregation in *Synechocystis* sp. PCC6803. *Sci. Rep.* 10: 19405.
- 3 Uehara C, Takeda K, Ibuki T, Furuta T, Hoshi N, Tanudjaja E, *Uozumi N (2020) Analysis of *Arabidopsis* TPK2 and KCO3 reveals structural properties required for K⁺ channel function. *Channels* 14: 336-346.
- 4 Amemiya S, Toyoda H, Kimura M, Saito H, Kobayashi H, Ihara K, Kamagata K, Kawabata R, Kato S, Nakashimada Y, Furuta T, Hamamoto S, *Uozumi N (2019) The mechanosensitive channel YbdG from *Escherichia coli* has a role in adaptation to osmotic up-shock. *J. Biol. Chem.* 294: 12281-12292.
- 5 Tsujii M, Kera K, Hamamoto S, Kuromori T, Shikanai T, *Uozumi N (2019) Evidence for potassium transport activity of *Arabidopsis* KEA1-KEA6. *Sci. Rep.* 9: 10040. [A01-3 鹿内研]
- 6 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.
- 7 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.

- 8 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.
- 9 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.
- 10 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.

A02-2 (計画班・清水浩) 総数 45 件 (論文 44 件 書籍・刊行物 1 件)

- 1 Ito S, Hakamada T, Ogino T, *Osanai T (2021) Reconstitution of oxaloacetate metabolisms in the tricarboxylic acid cycle in *Synechocystis* sp. PCC 6803: discovery of important factors that directly affect the conversion of oxaloacetate. *Plant J.* 105: 1449-1458. **PR**
- 2 Yoshikawa K, Ogawa K, Toya Y, Akimoto S, Matsuda F, *Shimizu H (2021) Mutations in hik26 and slr1916 lead to high-light stress tolerance in *Synechocystis* sp. PCC6803. *Comm. Biol.* 4: 343. **[A01-1 秋本研] PR**
- 3 Toyoshima M, Yamamoto C, Ueno Y, Toya Y, Akimoto S, *Shimizu H (2021) Role of type I NADH dehydrogenase in *Synechocystis* sp. PCC 6803 under phycobilisome excited red light. *Plant Sci.* 304: 110798. **[A01-1 秋本研]**
- 4 Ito S, Iwazumi K, Sukigara H, *Osanai T (2020) Fumarase from *Cyanidioschyzon merolae* stably shows high catalytic activity for fumarate hydration under high temperature conditions. *Front. Microbiol.* 11: 2190. **PR**
- 5 Toyoshima M, Toya Y, *Shimizu H (2020) Flux balance analysis of cyanobacteria reveals selective use of photosynthetic electron transport components under different spectral light conditions. *Photosynth. Res.* 143: 31-43.
- 6 Yoshikawa K, Toya Y, *Shimizu H (2017) Metabolic engineering of *Synechocystis* sp. PCC 6803 for enhanced ethanol production based on flux balance analysis. *Bioprocess Biosyst. Eng.* 40: 791-796.
- 7 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.

A02-3 (計画班・栗栖源嗣) 総数 39 件 (論文 36 件 書籍・刊行物 3 件)

- 1 Sugo Y, Saito K, *Ishikita H (2021) Mechanism of the formation of proton transfer pathways in photosynthetic reaction centers. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, in press. **PR**
- 2 Orkun Ç, Frank A, Tanaka H, Kawamoto A, El-Mohsnawy E, Kato T, Namba K, *Gerle C, *Nowaczyk MM, *Kurisu G (2021) Cryo-EM structure of a functional monomeric Photosystem I from *Thermosynechococcus elongatus* reveals red chlorophyll cluster. *Comm. Biol.* 4: 304.
- 3 Kuroda H, Kawashima K, Ueda K, Ikeda T, Saito K, Ninomiya R, Hida C, *Takahashi Y, *Ishikita H (2021) Proton transfer pathway from the oxygen-evolving complex in photosystem II substantiated by extensive mutagenesis. *Biochim. Biophys. Acta* 1862: 148329. **[A01-2 高橋研]**
- 4 Tohda R, Tanaka H, Mutoh R, Zhang X, Lee Y, Konuma T, Ikegami T, Migita TC, *Kurisu G (2021) Crystal structure of higher plant heme oxygenase-1 and its mechanism of interaction with ferredoxin. *J. Biol. Chem.* 296:100217.
- 5 Juniar L, Tanaka H, Yoshida K, Hisabori T, *Kurisu G (2020) Structural basis for Thioredoxin isoform-based fine tuning of Ferredoxin-Thioredoxin Reductase activity. *Protein Sci.* 9: 2538-2545. **[A01-4 久堀研]**
- 6 Charoenwattanasatien R, Zinzus K, Scholz M, Wicke S, Tanaka H, Brandenburg JS, Marchetti GM, Ikegami T, Matsumoto T, Oda T, Sato M, *Hippler M, *Kurisu G (2020) Calcium sensing via EF-hand 4 enables thioredoxin activity in the sensor-responder protein calredoxin in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *J. Biol. Chem.* 295: 170-180.
- 7 Tamura H, Saito K, *Ishikita H (2020) Acquisition of water-splitting ability and alteration of charge-separation mechanism in photosynthetic reaction centers. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 117: 16373-16382.
- 8 *Saito K, Nakagawa M, *Ishikita H (2020) pKa of the ligand water molecules in the oxygen-evolving Mn4CaO5 cluster in photosystem II. *Comm. Chem.* 3: 89.
- 9 *Schuller JM, Birrell JA, Tanaka H, Konuma T, Wulforst H, Cox N, Schuller SK, Thiemann J, Lubitz W, Sétif P, Ikegami T, Engel BD, *Kurisu G, *Nowaczyk MM (2019) Structural adaptations of photosynthetic complex I enable ferredoxin-dependent electron transfer. *Science* 363: 257-260. **PR**
- 10 Kawashima K, Takaoka T, Kimura H, Saito K, *Ishikita H (2018b) O₂ evolution and recovery of the water-oxidizing enzyme. *Nat. Comm.* 9: 1247.

以下公募班

泉正範 (総数 5 件) Kikuchi Y, Nakamura S, Woodson JD, Ishida H, Ling Q, Hidema J, Jarvis RP, Hagihara S, *Izumi M (2020) Chloroplast autophagy and ubiquitination combine to manage oxidative damage and starvation responses. *Plant Physiol.* 183: 1531-1544. **PR**

丸山真一郎 (総数 3 件) Ishii Y, *Maruyama S, Fujimura-Kamada K, Kutsuna N, Takahashi S, *Kawata M, Minagawa J (2018) Isolation of uracil auxotroph mutants of coral symbiont alga for symbiosis studies. *Sci. Rep.* 8: 3237. **[A01-1 皆川研] PR**

川合真紀 (総数 8 件) 1. Ishikawa Y, Cassan C, Kadeer A, Yuasa K, Sato N, Sonoike S, Kaneko Y, Miyagi A, Takahashi H, Ishikawa T, Yamaguchi M, Nishiyama Y, Hihara Y, Gibon Y, *Kawai-Yamada M (2021) The NAD kinase Slr0400 functions as a growth repressor in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Plant Cell Physiol.* **[A01-1 園池研] PR** 2. *Hashida S, Miyagi A, Nishiyama M, Yoshida K, Hisabori T, Kawai-Yamada M (2018) Ferredoxin/thioredoxin synthesis and degradation system plays an important role in the chloroplastic NADP status of Arabidopsis. *Plant J.* 95: 947-960. **[A01-4 久堀研]**

高橋拓子 (総数 4 件) Takahashi H, Kusama Y, Li X, Takaichi S, *Nishiyama Y. (2019) Overexpression of orange carotenoid protein protects the repair of photosystem II under strong light in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Plant Cell Physiol.* 60: 367-375.

寺島一郎 (総数 8 件) 1. Terashima I, Matsuo M, Suzuki Y, Yamori Y, *Kono M (2021) Photosystem I in low light-grown leaves of *Alocasia odora*, a shade-tolerant plant, is resistant to fluctuating light-induced photoinhibition. *Photosynth. Res.* **[A01-4 矢守研] PR** 2. *Kono M, Kawaguchi H, Mizusawa N, Yamori W, Suzuki Y, Terashima I (2020) Far-red light accelerates photosynthesis in the low-light phases of fluctuating light. *Plant Cell Physiol.* 61: 192-202. **[A01-4 矢守研] PR**

増田真二 (総数 20 件) 1. Trinh MDL, Miyazaki D, Ono S, Nomata J, Kono M, Mino H, Niwa T, Okegawa Y, Motohashi K, Taguchi H, Hisabori T, *Masuda S (2021) The evolutionary conserved iron-sulfur protein TCR controls P700 oxidation in photosystem I. *iScience* 24: 102059. **[A01-4 久堀研] [桶川班]** 2. Harada K, Arizono T, Sato R, Trinh MDL, Hashimoto A, Kono M, Tsujii M, Uozumi N, Takaichi S, *Masuda S (2019) DAY-LENGTH-DEPENDENT DELAYED-GREENING1, the *Arabidopsis* homolog of

- the cyanobacterial H⁺-extrusion protein, is essential for chloroplast pH regulation and optimization of non-photochemical quenching. *Plant Cell Physiol.* 60: 2660-2671. [A02-1 魚住研]
- 田中寛 (総数 19 件) Hasegawa H, Tsurumaki T, Imamura S, Sonoike K, *Tanaka K (2021) The circadian rhythm regulator RpaA modulates photosynthetic electron transport and alters the preferable temperature range for growth in a cyanobacterium. *FEBS Lett.* 595: 1480-1492. [A01-1 園池研]
- 加藤祐樹 (総数 5 件) *Kato Y, Ohira A, Nagao R, *Noguchi T (2019) Does the water-oxidizing Mn₄CaO₅ cluster regulate the redox potential of the primary quinone electron acceptor Q_A in photosystem II? A study by Fourier transform infrared spectroelectrochemistry. *Biochim. Biophys. Acta* 1860: 148082.
- 大岡宏造 (総数 6 件) 1. *Kondo T, Mutoh R, Tabe H, Kurisu G, Oh-oka H, Fujiyoshi S, Matsushita M (2020) Cryogenic single-molecule spectroscopy of the primary electron acceptor in photosynthetic reaction center. *J. Phys. Chem. Lett.* 11: 3980-3986. [A02-3 栗栖研] 2. 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. [浅井研]
- 長尾遼 (総数 21 件) 1. Nagao R, Kato K, Ifuku K, Suzuki T, Kumazawa M, Uchiyama I, Kashino Y, Dohmae N, Akimoto S, Shen JR, *Miyazaki N, *Akita F (2020a) Structural basis for assembly and function of a diatom photosystem I-light-harvesting supercomplex. *Nat. Comm.* 11: 2481. [A01-1 秋本研] [A01-2 伊福研] PR 2. Nagao R, Kato K, Suzuki T, Ifuku K, Uchiyama I, Kashino Y, Dohmae N, Akimoto S, *Shen JR, *Miyazaki N, *Akita F (2019b) Structural basis for energy harvesting and dissipation in a diatom PSII-FCPII. *Nat. Plants* 5: 890-901. [A01-1 秋本研] [A01-2 伊福研] PR 3. Kato K, Shinoda T, Nagao R, Akimoto S, Suzuki T, Dohmae N, Chen M, Allakhverdiev SI, *Shen JR, *Akita F, *Miyazaki N, *Tomo T (2020b) Structural basis for the adaptation and function of chlorophyll *f* in photosystem I. *Nat. Comm.* 11:238. [A01-1 秋本研]
- 後藤栄治 (総数 3 件) 1. Ishishita K, Higa T, Tanaka H, Inoue S, Chung A, Ushijima T, Matsushita T, Kinoshita T, Nakai M, Wada M, Suetsugu N, *Gotoh E (2020) Phototropin 2 contributes to the chloroplast avoidance at the chloroplast-plasma membrane interface. *Plant. Physiol.* 183:304-316 [松下班] [中井班] 2. *Gotoh E, Suetsugu N, Yamori W, Ishishita K, Kiyabu R, Fukuda M, Higa T, Shirouchi B, Wada M (2018) Chloroplast accumulation response enhances leaf photosynthesis and plant biomass production. *Plant Physiol.* 178: 1358-1369. PR [A01-4 矢守研]
- 松下智直 (総数 2 件) 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. [A01-4 矢守研] [後藤班] PR
- 椎名隆 (総数 6 件) 1. Ono S, Suzuki S, Ito D, Tagawa S, Shiina T, *Masuda S (2020) Plastidial (p)ppGpp synthesis by the Ca²⁺-dependent Re;A-SpoT homolog regulates the adaptation of chloroplast gene expression to darkness in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol.* 61: 2077-2086. [増田班] 2. Nozoe M, Tsunoyama Y, Ishizaki Y, Nakahira Y, *Shiina T (2020) Selective activation of chloroplast *psbD* light-responsive promoter and *psaA/B* promoter in transplastomic tobacco plants overexpressing *Arabidopsis* sigma factor AtSIG5. *Protein Pept. Lett.* 20: 1-8. 3. 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.
- 野口航 (総数 3 件) 1. Jiang Z, Watanabe CKA, Miyagi A, Kawai-Yamada M, Terashima I, *Noguchi K (2019) Mitochondrial AOX supports redox balance of photosynthetic electron transport, primary metabolite balance, and growth in *Arabidopsis thaliana* under high light. *Int. J. Mol. Sci.* 20: 3067. [寺島班] [川合班]
- 桶川友季 (総数 4 件) 1. Okegawa Y, *Motohashi K (2020) M-type thioredoxins regulate the PGR5/PGRL1-dependent pathway by forming a disulfide-linked complex with PGRL1. *Plant Cell* 12: 3866-3883. PR 2. *Okegawa Y, Basso L, Shikanai T, Motohashi K (2020) Cyclic electron transport around photosystem I contributes to photosynthetic induction with thioredoxin *f*. *Plant Physiol.* 184: 1291-1302. [A01-3 鹿内研]
- 小俣達男 (総数 1 件) 1. Sakamoto T, Takatani N, Sonoike K, Jimbo H, Nishiyama Y, *Omata T (2021) Dissection of the mechanisms of growth inhibition resulting from loss of the PII protein in the cyanobacterium *Synechococcus elongatus* PCC 7942. *Plant Cell Physiol.* [A01-1 園池研] PR
- 菅我直樹 (総数 1 件) Soga N, Ota A, Nakajima K, Watanabe R, Ueno H, *Noji H (2020) Monodisperse liposomes with femtoliter volume enable quantitative digital bioassays of membrane transporters and cell-free gene expression. *ACS Nano* 14: 11700-11711. PR
- 中井正人 (総数 4 件) 1. Ramundo S, Asakura Y, Salomé PA, Strenkert D, Boone M, Mackinder LCM, Takafuji K, Dinc E, Rahire M, Crèvecoeur M, Magneschi L, Schaad O, Hippler M, Jonikas MC, Merchant S, *Nakai M, *Rochaix JD, *Walter P (2020) Coexpressed subunits of dual genetic origin define a conserved supercomplex mediating essential protein import into chloroplasts. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 117: 32739-32749. PR 2. Kikuchi S, Asakura Y, Imai M, Nakahira Y, Kotani Y, Hashiguchi Y, Nakai Y, Takafuji K, Bédard J, Hirabayashi-Ishioaka Y, Mori H, Shiina T, *Nakai M (2018) A Ycf2-FtsHi heteromeric AAA-ATPase complex is required for chloroplast protein import. *Plant Cell* 30: 2677-2703. [椎名班] PR
- 森垣憲一 (総数 10 件) 1. Meredith SA, Yoneda T, Hancock AM, Connell SD, Evans SD, Morigaki K, Adams PG (2021) Model lipid membranes assembled from natural plant thylakoids into 2-D microarray patterns as a platform to assess the organization and photophysics of light-harvesting proteins. *Small* 17, 2006608. 2. Yoneda T, Tanimoto Y, Takagi D, *Morigaki K (2020) Photosynthetic model membranes of natural plant thylakoid embedded in a patterned polymeric lipid bilayer. *Langmuir* 36: 5863-5871.
- 須藤雄気 (総数 10 件) 1. Kojima K, Miyoshi N, Shibukawa A, Chowdhury S, Tsujimura M, Noji T, Ishikita H, Yamanaka A, *Sudo Y (2020) Green-sensitive, long-lived, step-functional anion channelrhodopsin-2 variant as a high-potential neural silencing tool. *J. Phys. Chem. Lett.* 11: 6214-6218. PR 2. Kojima K, Ueta T, Noji T, Saito K, Kanehara K, Yoshizawa S, Ishikita H, *Sudo Y (2020) Vectorial proton transport mechanism of RxR, a phylogenetically distinct and thermally stable microbial rhodopsin. *Sci. Rep.* 10: 282. [A02-3 栗栖研]
- 松村浩由 (総数 6 件) *Matsumura H, Shiomi K, Yamamoto A, Taketani Y, Kobayashi N, Yoshizawa T, Tanaka S, Yoshikawa H, Endo M, Fukayama H (2020) Hybrid Rubisco with complete replacement of rice Rubisco small subunits by sorghum counterparts confers C4-plant-like high catalytic activity. *Mol. Plant* 13: 1570-1581. PR
- 河合寿子 (総数 8 件) 1. Kubota-Kawai H, Mutoh R, Shinmura K, Sétif P, Nowaczyk M, Rögner M, Ikegami T, Kurisu G, Tanaka H, *Kurisu G (2018a) X-ray structure of an asymmetrical trimeric ferredoxin-photosystem I complex. *Nat. Plants* 4: 218-224. [A02-3 栗栖研] 2. Kubota-Kawai H, Burton-Smith RN, Tokutsu R, Song C, Akimoto S, Yokono M, Ueno Y, Kim E, Watanabe A, Murata K, *Minagawa J (2019) Ten antenna proteins are associated with the core in the supramolecular organization of the photosystem I supercomplex in *Chlamydomonas reinhardtii*. *J. Biol. Chem.* 294: 4304-4314. [A01-1 皆川研]

山崎朋人 (総数 4 件) *Tokutsu R, Fujimura-Kamada K, Yamasaki T, Matsuo T, *Minagawa J (2019) Isolation of photoprotective signal transduction mutants by systematic bioluminescence screening in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Sci Rep.* 9:2820. [A01-1 皆川研]

浅井智広 (総数 8 件) *Azai C, Harada J, Fujimoto S, Masuda S, Kosumi D (2020) Anaerobic energy dissipation by glycosylated carotenoids in the green sulfur bacterium *Chlorobaculum tepidum*. *J. Photochem. Photobiol. A* 403: 112828.

山本大輔 (総数 1 件) Charoenwattanasatien R, Tanaka H, Zinzius 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 Cryst. F* 74: 86-91. [A02-3 栗栖研]

【書籍・刊行物】

領域全体で、総数 46 件の書籍・刊行物について分担執筆や編集に参画した。主な書籍は以下の通りである。

- 1 Photosynthesis: Molecular approaches to solar energy conversion, *Springer-Nature*, 2021 (Akimoto S, Ifuku K)
- 2 Physiological, Molecular Breeding and Genetic Perspectives, *Springer-Nature*, 2021 (Yamori W)
- 3 Advances in Botanical Research: ATP Synthase in Photosynthetic Organisms, *Elsevier*, 2020 (Hisabori T, Shikanai T)
- 4 Methods in Molecular Biology: Phytochromes, *Springer-Nature*, 2019 (Matsushita T)
- 5 The leaf: A platform for performing photosynthesis, *Springer*, 2018 (Terashima I)
- 6 Applied Bioengineering: Innovations and Future Directions, *Wiley-VCH*, 2017 (Shimizu H)
- 7 Solar to Chemical Energy Conversion; Theory and Application, *Springer*, 2016. (Takahashi Y)

【産業財産権】特願 計 4 件

出願番号	発明の名称	日付け	発明者
特願 2020-70136	膜電位センサー	2020.4.9	須藤雄気ら
特願 2017-131882	脂質膜小胞の形成方法およびマイクロリアクタチップ	2017.7.5	曾我直樹ら

【主催のシンポジウム】

領域主催または共催の国際シンポジウムを 13 回開催した。また、領域主催または共催の研究集会およびシンポジウムを 7 回開催した。なお、2020 年に開催を予定していた国際シンポジウムはコロナ禍のため 2021 年に延期とした。

主なシンポジウム (*は国際シンポジウム)	日程	場所
「光エネルギー変換システムの再最適化—構造・機能・システムの視点から」 日本植物生理学会第 62 回年会シンポジウム	2021.3.14	オンライン
* 「Regulation of Cyclic electron flow, A to Z」 日本植物学会第 84 回大会	2020.09.19	オンライン
* 「Photosynthesis Research for the Future」 RIIS International Symposium	2019.11.19-20	岡山大学理学部
* 第一回 日米二国間セミナー	2019.10.1-3	京都国際交流会館
「光合成と呼吸をプロトン駆動力の視点で理解する」 第 92 回日本生化学会大会	2019.9.18-20	パシフィコ横浜
* 「Find out the mechanism supporting C ₄ photosynthesis」 日本植物生理学会第 60 回年会シンポジウム	2019.3.14	名古屋大学
* International Symposium on Photosynthesis and Chloroplast Biogenesis	2018.11.7-10	倉敷国際ホテル
「エネルギーを使う、捨てる光合成の再最適化—光合成生物工学にむけた未踏研究—」 第 70 回日本生物工学会大会シンポジウム	2018.9.5-7	関西大学
* 「Redox regulation of protein functions, transcription, translation and folding」 CLS, Tokyo Tech. International Forum 2018	2018.3.4-5	東京工業大学
「環境に応じた光合成機能の最適化」 第 81 回大会日本植物学会	2017.9.8	東京理科大学
* The 4th International Conference of Molecular Life of Diatoms	2017.7.9-13	生田神社会館
「変動する光量への光合成機能の調節」 第 8 回日本光合成学会	2017.5.28	龍谷大学
* 「A new horizon in photosynthesis research: Regulation via Proton Motive Force」 日本植物生理学会第 58 回年会シンポジウム	2017.3.16	鹿児島大学

【アウトリーチ活動】

1. 新聞、TV 等各種メディア

研究成果のプレスリリースを 59 回行い、55 の新聞や TV で報道された。主な報道内容は以下の通りである。

- (1) 2021.03.18 日刊工業新聞『微細藻類、強い光でも生育』【清水研】
- (2) 2020.10.12 朝日新聞『酵素改良 光合成の速度アップ』【松村研】
- (3) 2020.04.30 朝日新聞『植物も「寝起き」よければ』【矢守研】
- (4) 2019.10.02 日経産業新聞『開花遺伝子、緑藻で光防御機能』【皆川研】
- (5) 2019.01.29 NHK 他『サンゴ、緑色の光で藻をおびき寄せ』【皆川研】
- (6) 2018.11.25 日本経済新聞、産経新聞、NHK 『葉緑体を集めて成長促進』【後藤研】
- (7) 2018.10.15 日本経済新聞『葉緑体に不可欠な 7 つのたんぱく質』【中井研】
- (8) 2018.02.15 日本経済新聞、読売新聞、西日本新聞『同じ遺伝子が作る異なるたんぱく質』【松下研】
- (9) 2016.09.15 朝日新聞、日本経済新聞、毎日新聞他『藻の光合成 青で「止まれ」』【皆川研】

2. 一般向け講演

領域全体で、合計 18 件のアウトリーチ活動を実施し、中・高校生や一般市民のみならず、産業界や研究者に向けて、「植物」や「光合成」に関する解説を行った。主な活動は以下の通りである。(1) 2021.2.24 RSK ラジオ「技術の森」；(2) 2021.2.17 RSK ラジオ「技術の森」；(3) 2020.12.5 ISFRCB|WiSJ (Women in Science, Japan) キャリアセミナー；(4) 2018.5.8 NHK E テレ：高校講座 生物基礎；(5) 2018.4.25 NHK ラジオ；(6) 2017.06.05-06 ひらめき・ときめきサイエンス

3. ホームページ

ホームページ(<http://photosynthesis.nibb.ac.jp/>)では、領域の基本情報、研究トピックやニュース、シンポジウム開催情報、業績など、定期的な情報公開に務めた。研究成果の速報を掲載する Facebook (<https://www.facebook.com/newphotosynthesis/>)では 2021 年 6 月 1 日現在までに 461 回の投稿を行い、それに対して延べ 2.3 万以上の閲覧があった。

4. ニュースレター

ホームページ(<http://photosynthesis.nibb.ac.jp/news/>)を介して、毎年 2 号のペースでニュースレターを発刊した。総括班が自前で編集した PDF 版とし、オンラインで不定期発行することで編集・発行の自由度を確保し内容の充実を図った。コンテンツは、領域が主催するワークショップやセミナー、講習会のレポート、プレスリリースや今後の予定など共有すべき情報を積極的に掲載して公開した。セミナーや講習会に参加した学生・博士研究員に積極的に感想を書いてもらい、若手研究者の意見を汲み取る場としての役割も果たした。COVID-19 の影響で延期した国際シンポジウムも 2021 年版として掲載する計画である。

8 研究組織の連携体制

研究領域全体を通じ、本研究領域内の研究項目間、計画研究及び公募研究間の連携体制について、図表などを用いて具体的かつ簡潔に1頁以内で記述すること。

計画研究及び公募研究間の具体的成果

新光合成は、生物化学や分子生物学を基盤として、遺伝学、有機化学、分析化学、物理化学、電気生理学、計算科学など多岐にわたる手法を用いた解析が必要となる。このため領域の研究の推進のために連携研究は必須であり、125件の共同研究が行われた(下図)。さらに、総括班を主体とする5つの光合成機能解析センターが研究の支援を積極的に行った。

具体的な成果として領域内の連携研究から79報の共同研究論文が生まれた。この内、計画班内の代表者と分担者による共同研究論文は5報である(共同研究者が異なる研究室に属する場合のみに限定)。このことは、班の垣根を越えた連携研究が活発に行われて具体的な成果に結実したことを示している。

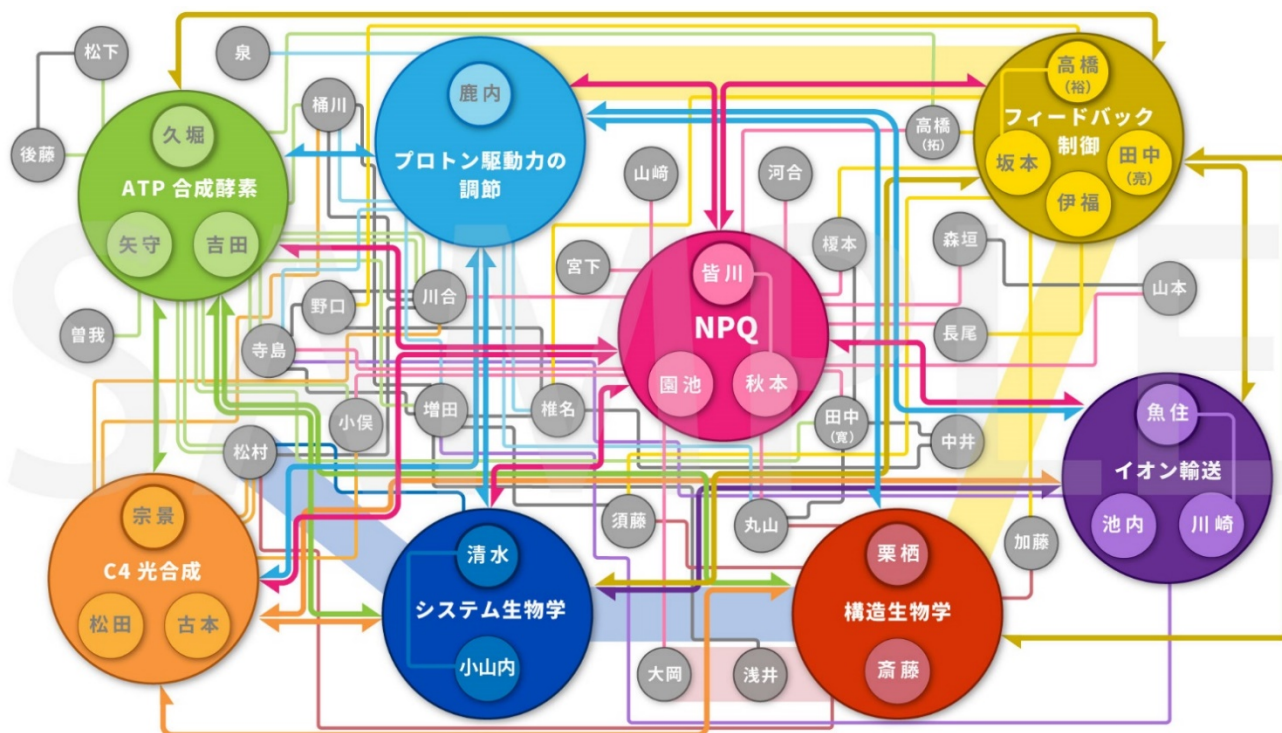
皆川⇔秋本 JBC2017, PNAS 2018, 皆川⇔秋本⇔河合 JBC2019, 皆川⇔河合 PlantPhysiol2020, 清水⇔坂本⇔皆川 JBB2019, 秋本⇔清水 PlantSci.2021, JBB2021, CommBiol2021, 秋本⇔長尾 NatComm2019, CommBiol2020, JPC2020, BBA2021, PhotosynthRes2021, 秋本⇔伊福⇔長尾 Nat.Plants2019, NatComm2020, BBA2021, 小俣⇔園池 PCP2021, 皆川⇔丸山 SciRep2018, PNAS2019, ISME2020, 皆川⇔山崎 NatComm2019, Nat.Plants2019, PlantPhysiol2021, NatPlants2021, 川合⇔園池 PCP2021, 田中寛⇔園池 FEBSLett.2021, 斎藤⇔高橋 BBA2021, 坂本⇔高橋 PhotosynthRes2021, 田中亮⇔秋本 PCP2017, 矢守⇔田中亮 PlantSci2021, 矢守⇔鹿内 PlantPhysiol2018, 2019, 宗景⇔鹿内 PlantJ2017, 魚住⇔鹿内 SciRep2019, 桶川⇔鹿内 PlantPhysiol2020, 矢守⇔川合⇔清水 JExpBot2019, 川合⇔久堀 PNAS2021, 久堀⇔清水 JBiochem2021, 栗栖⇔久堀 BBA2019, ProtinSci.2020, 後藤⇔矢守 PlantPhysiol2018, 久堀⇔桶川 BBA2020, 寺島⇔矢守 JXB2020, PCP2020, 2021, PCE2021, PhotosynthRes2021, 松下⇔矢守 Cell2017, 川合⇔久堀 PlantJ2018, 増田⇔久堀⇔桶川 iScience2021, 増田⇔魚住 PCP2019, 小山内⇔清水 Molecules2018, 須藤⇔斎藤 SciRep2020, BBA2021, 大岡⇔浅井 JPC2018, JPP2020, 野口⇔寺島⇔川合 Int.J.Mol.Sci2019, 中井⇔椎名 PlantCell2018, 後藤⇔松下⇔中井 PlantPhysiol2020 他20報の共著論文がある。

<光合成機能解析センター>

光合成研究を加速するために、総括班が中心となって5つの光合成機能解析センターを開設して研究支援を行った。上記の連携研究の成果の中には、この光合成機能解析センターを利用した論文も35報含まれており、総括班による領域全体の研究の促進活動が有効に機能したことを示している。

<光合成リソースセンター>

シロイヌナズナ(京都大・鹿内)とクラミドモナス(岡山大・高橋)を中心にリソースの共同利用を推進した。前者については、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た。また後者のクラミドモナスについては、リソースセンターに有している株の中で84株が利用された。



領域内の連携状況

9 研究費の使用状況

研究領域全体を通じ、研究費の使用状況や効果的使用の工夫、設備等（本研究領域内で共用する設備・装置の購入・開発・運用、実験資料・資材の提供など）の活用状況について、総括班研究課題の活動状況と併せて具体的かつ簡潔に2頁以内で記述すること。また、領域設定期間最終年度の繰越しが承認された計画研究（総括班・国際活動支援班を含む。）がある場合は、その内容を記述すること。

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、公募班と緊密な連携を行って、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た。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た。各光合成機能解析センターにおいて以下のような設備を購入し運用することで研究推進の効率化を図った。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た（<http://photosynthesis.nibb.ac.jp/center/index.html>）。また、生物資源を広く共有し、領域の研究の効率を上げた。国際活動支援班では、世界一流の研究者を招き先端的研究に関するシンポジウム、ワークショップを実施した。さらに、本領域の若手研究者を中心に海外の研究機関に派遣を行い、国際性を身に付けさせるとともに国際共同研究を積極的に支援した。若手研究者を支援する取り組みとしては、若手研究者ワークショップ、光合成解析技術講習会を定期的実施した。

令和2年に世界的に起こったCOVID-19感染拡大による出校制限等の影響を受け、予定していた研究の一部は令和3年度に持ち越さざるを得なかった。このため、総括班・光合成解析センター、国際支援班、5つの計画班では、最終年度の経費繰越しを申請し、いずれも承認された。令和3年度内の研究活動、国際シンポジウム開催、研究者派遣などを予定している。

<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）：本領域研究で購入し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ることで高精度の蛍光寿命スペクトル測定が可能となり、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した。

蛍光解析担当センター（早稲田大・園池）：本領域研究で購入し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活用し、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た。

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）：本領域研究で購入した液体クロマトグラフ質量分析計、および、当該研究室設備であるガスクロマトグラフ質量分析計などの設備を用いて、令和3年3月までにのべ53件の依頼のサンプルについて5900件以上の分析を実施し共同利用、研究者支援を行った。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活用した。

膜輸送・電気生理学解析担当センター（東北大・魚住）：本領域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。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た。令和3年3月までに、のべ15件以上の解析支援を行った。

光合成物質収支解析担当センター（東京大・矢守）：本センターでは、CO₂固定速度、気孔開度、PSIやPSII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り、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た。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た。令和3年3月までに行った解析支援のうち、合計17編の論文が受理された。

<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研究を行った。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た。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。

<国際活動支援班>

平成28年度は、第一回国際シンポジウム（鹿児島、参加者150名）を開催し、その後第一回国際ワークショップ（指宿、参加者30名）を実施した。平成29年度は第二回国際ワークショップ（岡山、参加者80名）を実施した。平成30年度は、生化学国際シンポジウム International symposium on Photosynthesis and Chloroplast Biogenesis（倉敷、参加者180名）を開催し、8名の研究者を招聘した。令和元年には日米二国間シンポジウム（京都、参加者100名）と RIIS International Symposium “Photosynthesis Research for the Future”（倉敷、参加者50名）を開催し、8名の研究者を招聘した。

若手研究者の海外派遣事業は、平成28年から令和2年までの間にのべ32人を対象に行われ、10ヶ国（カリフォルニア大学バークレー校、カリフォルニア大学ロスアンゼルス校、オックスフォード大学、グラスゴー大学、フランス国立農学研究所、ビールフェルト大学など）の海外研究機関や国際会議に若手研究員が派遣された。

<若手研究者育成に関する取り組み>

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や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た。

(1) 若手研究者ワークショップ

平成28年度「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」を実施した。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（17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。令和元年も招待講演3名 口頭発表3題 ポスター発表14題で実施し、33名が参加した。

(2) 光合成解析技術講習会

○平成28年度・第一回：「光合成膜タンパク質複合体の可溶化、分離、精製」
 ○平成29年度・第二回：「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」
 ○平成29年度・第三回：「電気生理学的手法を理解するセミナー」
 ○令和元年、第四回：「光合成タンパク質の翻訳後修飾：酸化還元制御の解析例」を行った。

本領域で研究活動に共同利用した主な機器	
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）	
蛍光寿命装置測定装置用光源（装置本体は既設）	1,998,000 円
光合成電子伝達反応解析装置（JTS-10）	8,143,200 円
蛍光解析担当センター（早稲田大・園池）	
顕微イメージング（パルス変調クロロフィル蛍光顕微イメージング装置）	3,240,000 円
蛍光測定機器	既設
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）	
液体クロマトグラフ質量分析計	24,948,000 円
ガスクロマトグラフ質量分析計	既設
膜輸送・電気生理学解析担当センター（東北大・魚住）	
電気生理学装置	既設
シリンジポンプ	918,000 円
光合成物質収支解析担当センター（東京大・矢守）	
リアルタイムPCR システム	3,499,200 円
イメージング PAM	既設

以上のように、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、*Nat. Plants* 誌2件、*Nat. Comm.* 誌1件、*Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 誌2件、*Cell* 誌1件、*New Phytologist* 誌1件、*Plant Physiology* 誌4件、*Scientific Reports* 誌3件、*Plant and Cell Physiology* 誌8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70件の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。また、国際活動支援や若手研究者支援の経費は、若手研究者を中心に海外の研究機関に派遣し共同研究につなげさせることや本研究領域で重要な解析技術の講習や技術交流を行って人材育成に効果的に利用された。

10 当該学問分野及び関連学問分野への貢献の状況

研究領域全体を通じ、本研究領域の成果が当該学問分野や関連学問分野に与えたインパクトや波及効果などについて、「革新的・創造的な学術研究の発展」の観点から、具体的かつ簡潔に1頁以内で記述すること。なお、記述に当たっては、応募時に「①既存の学問分野の枠に収まらない新興・融合領域の創成を目指すもの」、「②当該領域の各分野発展・飛躍的な展開を目指すもの」のどちらを選択したか、また、どの程度達成できたかを明確にすること。

本領域は、応募時に「②当該領域の格段の発展・飛躍的な展開を目指すもの」を選択している。最終年度は、新型コロナウイルス感染拡大によって、本領域研究も少なからず影響を受けたのは残念であった。しかしながら、オンライン会議の活用などで対応し、5年間の研究期間を終えて、光合成を自分が基盤とする研究手法を超えて、多面的に研究することができる人材が増えてきており、新しい研究領域が立ち上がった手応えは感じている。

【当該学問分野に与えた影響】

光合成研究は、日本の科学の優秀さを世界に伝えてきた分野であった。本領域研究の成果は、「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 - 物質変換系の創成」(代表: 沈建仁) とともに、日本の光合成研究のレベルの高さを世界に強く印象付けた。最終年度である2020年度に予定されていた国際シンポジウムは、2021年度に延期になったが、2018年度に倉敷で行われた国際シンポジウムや2019年度に京都で行われた日米二国間シンポジウムでは、日本の光合成研究者集団の世界での立ち位置の重要性が改めて認識された。

本領域の目指した「プロトン駆動力学」の創成は、トレードオフが複雑に絡み合う光合成反応をネットワークとして正しく捉えるアカデミアの育成であり、従来、個々の因子の反応に注目してきた光合成研究の次元を一段階上げるものである。このような研究は、世界的に見ても大きな研究チームに育った例はない。本領域では、広い分野から研究者が集まったにもかかわらず、各メンバーが領域の中心課題の本質を理解し、新しい技術を使って光合成制御の本質を理解しようという共通認識のもとで領域が醸成された。本領域からは、チラコイド膜規模で分子集団のダイナミクスを可視化する技術、一分子で複合体の活性をモニターする技術、構造から環境応答に関する領域を予測する計算科学など、本領域研究から光合成研究の新しいアプローチも築かれている。日本の光合成研究の優位性を後世に繋げる土台が築かれたと自己評価している。

【関連学問分野に与えた影響】

光合成研究は、生物を対象としながらも、物理学や化学的な学問背景が非常に重要であり、また農学、海洋学や生態学等、広範な周辺領域を持ち、従来は専門外の研究者が容易には参入できない分野と見なされていた。本領域は、プロトン駆動力という、一般的な生物学では捉えにくい概念を扱いながらも、これを5年間の研究の進展とともに熟成させた。その結果、例えば気孔の開閉制御のような研究でも、形質転換体の光合成能力を正しく評価し、科学的に価値のある成果を上げることに成功している。また、企業の研究者によるセミナーなどを通し、特に藻類を利用したエネルギー生産の技術開発では、応用研究へのつながりも出来上がりつつある。

以下に、領域の関係者の受賞状況をまとめるが、これも本領域の波及効果の一例を表している。

受賞者名	賞の名称 (授与団体)	受賞年月
矢守航	2017年度東京大学卓越研究員 (東京大学)	2017年12月
吉田啓亮	平成30年度日本植物生理学会奨励賞 (日本植物生理学会)	2018年3月
吉田啓亮	第15回日本植物学会学会奨励賞 (日本植物学会)	2018年9月
清水浩	平成30年日本生物工学会 生物工学功績賞/生物工学論文賞 (日本生物工学会)	2018年9月
鹿内利治	Highly Cited Researchers 2018 (Clarivate Analytics 社)	2018年12月
矢守航	2019年度日本植物学会 JPR 論文賞 (Most-Cited paper 賞) (日本植物学会)	2019年9月
栗栖源嗣	第37回大阪科学賞(大阪科学技術センター)	2019年11月
松下智直	第16回 (令和元年度) 日本学術振興会賞(日本学術振興会)	2020年2月
松下智直	第16回 (令和元年度) 日本学士院学術奨励賞(日本学士院)	2020年2月

11 若手研究者の育成に関する取組実績

研究領域全体を通じ、本研究領域の研究遂行に携わった若手研究者（令和3年3月末現在で39歳以下。研究協力者やポスドク、途中で追加・削除した者を含む。）の育成に係る取組の実績について、具体的かつ簡潔に1頁以内で記述すること。

＜若手研究者育成に関する取り組み＞

本領域では多くの若手研究者を意識して取り込み、公募研究においても助教クラスの若い研究者の参加を呼びかけた。若手主体のワークショップ、技術講習会を開催し、知識技術の底上げを図った。また、国際活動支援班による若手育成プログラムを実施し、国際的に活躍できる若手研究者の育成を目指した。

【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
平成29年8月30-31日(神戸) 参加者41名
- 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
令和元年8月29-30日(神戸) 参加者33名



若手ワークショップ(神戸市)

【技術講習会】

- 代謝シミュレーション技術交流会 平成28年11月19-20日(阪大) 参加者20名
- 第1回「光合成道場」平成28年12月9日「光合成膜タンパク質複合体の可溶化、分離、精製」(京大) 参加者8名
- 第2回「光合成道場」平成29年6月20-21日「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」(岡山大) 参加者18名
- 第3回「光合成道場」平成29年3月9日「電気生理学的手法を理解するセミナー」(東北大) 参加者10名
- 第4回「光合成道場」令和元年7月26日「光合成タンパク質の翻訳後修飾：酸化還元制御の解析例」(東工大) 参加者9名

【国際活動支援班による若手育成プログラム】

- (1) 若手研究者のチューター制度：海外著名研究者と研究成果を英語で個別に議論する機会の提供
多くの研究者を輩出した2名研究者(Matthias Rogner 教授、Jean-David Rochaix 教授)をチューターとして招聘し、東京(8名)、埼玉(2名)、京都(21名)、大阪(5名)、岡山(9名)であわせて45名の若手研究者が英語で議論する機会を得た。
- (2) 若手研究者海外派遣制度：若手研究者の国際学会での発表や海外での共同研究のサポート
13名の若手研究者の海外学会での発表をサポートし、海外での見聞を広げることに貢献した。また7名の若手研究者を海外で共同研究に従事するために派遣し、新しい技術の習得や情報交換、今後の共同研究の継続の機会を提供した。
- (3) 海外研究者招聘制度：若手研究者に海外の研究者と共同研究を進めることの重要性を伝え、その機会を提供
ドイツ、英国などから海外の研究者を招聘し、若手研究者との共同研究を促進した。
- (4) 国際ワークショップ：若手研究者への最新の技術の普及を目的としたワークショップの開催
ドイツからSimon Keltrborn氏を講師として迎え、京都と岡山で「クラミドモナスのCRISPR-Cas9ワークショップ」を開催した。22名が参加し、最新のゲノム編集技術を習得する機会を得た。

【研究倫理講習会】

若手研究者への研究倫理教育を目的として「研究データの取り扱いに関する講習会“適正なデータ処理を学ぶ”」(講師 久堀徹)を令和3年2月17日にZoomで開催し、80名が参加した。

＜若手研究者の研究終了時の動向＞

【若手研究者の昇進】

本領域の5年間の研究期間中に5名の若手研究代表者(右表・太字)と、28名の研究代表者以外の研究者(学生を含む)、あわせて33名が昇進した。表に記載した以外にも11名が助教に昇進した。また、日本学術振興会特別研究員DCに7名、PDに2名、海外特別研究員に1名、外国人特別研究員に1名が採用された。

【若手研究者の受賞、助成金の獲得など】

代表的な受賞を右表に示した。右表以外にも32件の学会賞、2件の論文賞などあわせて43件の受賞があった。また5年間の研究期間内に財団からの8件の助成を受け、16件の科研費に採択された。このように若手研究者の育成効果が昇進や受賞、助成金の獲得という実績につながったと判断できる。

若手研究者の昇進		
氏名	前職	昇進後の職
泉正範	理化学研究所研究員	理化学研究所上級研究員
浅井智広	立命館大学助教	立命館大学講師
長尾遼	岡山大学特任助教	岡山大学特任講師
河合寿子	基礎生物学研究所研究員	山形大学助教
橋川友季	京都産業大学研究員	岡山大学助教
戸谷吉博	大阪大学助教	大阪大学准教授
渋川敦史	岡山大学助教	北海道大学准教授
田中俊一	立命館大学助教	京都府立大学准教授
小川敬子	関西学院大学研究員	早稲田大学講師
若手研究者の受賞		
受賞者氏名	賞	受賞年
泉正範	文部科学省表彰若手科学者賞	平成31年度
泉正範	日本土壌学会奨励賞	令和2年度
後藤栄治	日本植物学会奨励賞	令和3年度
後藤栄治	日本森林学会奨励賞	令和3年度
得津隆太郎	文部科学省表彰若手科学者賞	令和3年度
見原翔子	笹川科学研究奨励賞	令和元年度

12 総括班評価者による評価

研究領域全体を通じ、総括班評価者による評価体制（総括班評価者の氏名や所属等）や本研究領域に対する評価コメントについて、具体的かつ簡潔に2頁以内で記述すること。

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）

生物による太陽光（物理）エネルギーの化学エネルギーへの変換システム、すなわち光合成は、人類を含め、大部分の地球生命活動の根幹をなす。その為、光合成研究は、主にこの変換過程とそれを駆動するシステムの理解に努力が向けられてきた。解明には、日本の研究者も大きく貢献し、現在では、その詳細についてはほぼ明らかとなっている。この過程で、光合成に必須な光エネルギーは、同時に光合成システムに損傷を与える（光損傷）要因にもなることが示され、植物は光損傷に対する回避・防御システムを備えていることが明らかとなった。ただし、このシステム駆動により光合成反応の効率が低下する（ブレーキがかかる）為、その位置付けはあくまでも二次的な安全弁であり、光合成という全体的な枠組みで回避・防御反応を捉えた研究は、ほぼ皆無であった。本領域研究は、「光損傷に対する回避・防御システムは、光エネルギー補足システムと共に光合成の本質を担うものであり、二つのシステムはチラコイド膜を介して形成されるプロトン駆動力によってリンク・制御（再最適化）され、光合成が進行する」とする、新たなコンセプトに基づき光エネルギー変換システムを理解し、新たな光合成像を確立することを目的としている。領域代表者は研究組織立ち上げに際し、既に、明確な研究遂行ビジョンを持ち、その結果、これまで光合成研究には直接関与していない、多くの異なる専門分野の研究者の参加が可能な、光合成研究では類を見ない研究組織が構築された。研究開始当初は、異分野の研究をどのように光エネルギー変換システムの再最適化に集約するかについて若干の試行錯誤もあったと思われるが、領域内で行われた非常に多くの活発な共同研究の結果、5年の領域研究が終了する現在、各研究の成果は見事に、再最適化とは何かという問いに答えるものとなっている。

本領域研究の結果、光エネルギー変換システムの再最適化の具体的なメカニズムの解明が飛躍的に進歩した。再最適化を担う、重要な超分子複合体の構造が次々と明らかとなり、量子化学計算・アミノ酸置換ラインなどの結果と組み合わせることにより、過剰な光エネルギー入力を抑制する NPQ のメカニズムを分子レベルで解明した。また、複合体を構成するタンパク質合成の光制御も明らかにした。さらに、 ΔpH による光合成電子移動反応の制御（photosynthetic control）の生理的意義を具体的に示すことに成功した。サイクリック電子伝達系によるプロトン駆動力の強度の制御、 ΔpH /膜電位比を介した光合成電子移動反応の制御メカニズムを解明した。プロトン駆動力の多くを消費する ATP 合成酵素の明暗活性調節の詳細も明らかにした。さらに、再最適化のゲノムスケールモデルを確立した。また、 C_4 植物においても、再最適化の重要性が示された。特筆すべきは、これらの結果により、光エネルギー変換システムの再最適化が短時間で強度が大きく変化する光環境（すなわち、通常の植物の生育環境）下の光合成において必須な役割を果たしていることが、世界で初めて、実験的証拠により明らかになった点にある。本領域研究は、応用研究を目的としたものではないが、人類が直面する食料・環境問題の解決に向けた、より効率的な植物光合生反応の実現へ明確な指針を示すことが出来た。本領域研究では、公募研究においても多くの異分野の研究者が参加し多くの優れた研究成果を挙げた。光エネルギー変換システムの再最適化と直接結びつく成果はもちろん、現時点では再最適化との関連がかならずしも自明ではないが、将来、広く光合成システムの再最適化への理解を推進する世界的に見ても先進的な成果が多く得られた。これらの成果には、光エネルギー変換（光合成）システムの再最適化をも内包する、光による植物システムの再最適化を予感させるものも含まれている。中間評価の段階で 99 報であった原著論文数は、年々増加し、最終年度（令和 2 年度）には 159 報を数え（期間総数 505 報）、領域研究の進展をそのまま反映したものとなっている。

本領域研究では光合成以外の多くの研究者が参加したにも関わらず、非常に多くの共同研究が行われ成果に結びついた。活発な共同研究を支えた要因の一つは、本領域研究課題に密接に関係した、研究技術支援組織（光合成機能解析センター）と生物資源提供組織（光合成リソースセンター）を設定し利用を推奨したことにある。結果として、多くの領域研究者が利用し共同研究の核として機能した。また、光合成機能解析センターが中心となり、若手研究者を対象に研究技術講習会が開催され、知識・技術の共有化が図られたことも高く評価したい。国際会議の開催や海外派遣の推奨など国際色豊かな若手人材の育成にも力がそそがれたが、一部、COVID-19 感染拡大の影響を受けざるを得なかったことは、評価者としても残念であった。

本学術領域研究は目標とした、「光エネルギー変換システムの再最適化の制御メカニズムの解明」という当初の野心的な目的をほぼ達成したと評価できる。得られた結果は、一步進んだ光合成の概念を提出するものであり、光合成の効率化という長年の課題へも進むべき方向を示すものである。また、日本の光合成研究の高さを国際的に示したという点においても高く評価したい。

-以上-