
新光合成：光エネルギー変換システムの再最適化

領域番号：3801

平成28年度～令和2年度

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）

（新学術領域研究（研究領域提案型））

研究成果報告書

令和5年6月

領域代表者 皆川 純

基礎生物学研究所

環境光生物学研究部門・教授

はしがき

本領域は、8つの計画班と第一期（2-3年目）に20の公募班、第二期（4-5年目）に23の公募班が参加し、「プロトン駆動力」という光合成研究の新基軸を共通のキーワードとして、光エネルギーの「利用」と「散逸」のバランスの調節機構の解明に挑戦して5年間の研究を展開した。8つの計画班から参加した班員で構成される総括班が領域全体の研究をとりまとめ、総括班に設置した2つのセンター「光合成機能解析センター」「光合成リソース・センター」を活用して班員間の研究資源・技術の共有を推進し、共同研究を展開した。その結果、素過程、制御理論、構造、システム等について順調に研究が発展し、予想を超えた進展が見られたものも含め、研究期間終了時の発表論文の総数は505報に上った。また、若手研究者の国際的競争力の育成とネットワーク形成を促すため、海外研究者を積極的に招聘して交流するとともに、若手研究者を海外に派遣した。さらに、分野をリードする研究者を集めた国内・国際シンポジウムを複数回開催し、「新光合成」の議論の醸成に務めた。これらの領域活動の全体について、公開シンポジウムの開催やニュースレターの発行、SNSや一般講演など、積極的にアウトリーチ活動を展開した。また2022年11月に領域活動の集大成として、神戸に世界の主要研究者を集めて国際会議「International Symposium on Photosynthesis and Chloroplast Regulation」を開催し、成果を披露した。

研究組織

計画研究

領域代表者 皆川 純（基礎生物学研究所・環境光生物学研究部門・教授）

（総括班）

研究代表者 皆川 純（基礎生物学研究所・環境光生物学研究部門・教授）

研究分担者 久堀 徹（東京工業大学・化学生命科学研究所・教授）

研究分担者 栗栖 源嗣（大阪大学・蛋白質研究所・教授）

研究分担者 宗景 ゆり（関西学院大学・理工学部・准教授）

研究分担者 鹿内 利治（京都大学大学院・理学研究科・教授）

研究分担者 高橋 裕一郎（岡山大学・異分野基礎科学研究所・教授）

研究分担者 園池 公毅（早稲田大学・教育・総合科学学術院・教授）

研究分担者 清水 浩（大阪大学大学院・情報科学研究科・教授）

研究分担者 矢守 航（東京大学大学院・農学生命科学研究科・准教授）

研究分担者 魚住 信之（東北大学大学院・工学研究科・教授）

研究分担者 坂本 亘（岡山大学・資源植物科学研究所・教授）

（国際活動支援班）

研究代表者 皆川 純（基礎生物学研究所・環境光生物学研究部門・教授）

研究分担者 高橋 裕一郎（岡山大学・異分野基礎科学研究所・教授）

研究分担者 鹿内 利治（京都大学大学院・理学研究科・教授）

(A01-1 班)

研究代表者 皆川 純 (基礎生物学研究所・環境光生物学研究部門・教授)

研究分担者 秋本 誠志 (神戸大学大学院・理学研究科・准教授)

研究分担者 園池 公毅 (早稲田大学・教育・総合科学学術院・教授)

(A01-2 班)

研究代表者 高橋 裕一郎 (岡山大学・異分野基礎科学研究所・教授)

研究分担者 坂本 亘 (岡山大学・資源植物科学研究所・教授)

研究分担者 田中 亮一 (北海道大学・低温科学研究所・准教授)

研究分担者 伊福 健太郎 (京都大学大学院・生命科学研究科・助教)

(A01-3 班)

研究代表者 鹿内 利治 (京都大学大学院・理学研究科・教授)

(A01-4 班)

研究代表者 久堀 徹 (東京工業大学・科学技術創成研究院・教授)

研究分担者 矢守 航 (東京大学大学院・農学生命科学研究科・准教授)

研究分担者 吉田 啓亮 (東京工業大学・科学技術創成研究院・准教授)

(A01-5 班)

研究代表者 宗景 ゆり (関西学院大学・生命環境学部・准教授)

研究分担者 松田 祐介 (関西学院大学・生命環境学部・教授)

研究分担者 古本 強 (龍谷大学・農学部・教授)

(A02-1 班)

研究代表者 魚住 信之 (東北大学大学院・工学研究科・教授)

研究分担者 川崎 寿 (東京大学・生物生産工学研究センター・特任教授)

研究分担者 池内 昌彦 (東京大学大学院・総合文化研究科・名誉教授)

(A02-2 班)

研究代表者 清水 浩 (大阪大学大学院・情報科学研究科・教授)

研究分担者 小山内 崇 (明治大学・農学部・准教授)

(A02-3 班)

研究代表者 栗栖 源嗣 (大阪大学・蛋白質研究所・教授)

研究分担者 齊藤 圭亮 (東京大学・先端科学技術センター・准教授)

公募研究

- 研究代表者 丸山 真一郎（東北大学大学院・生命科学研究科・助教）
研究代表者 川合 真紀（埼玉大学大学院・理工学研究科・教授）
研究代表者 榎本 麻衣（東京大学大学院・総合文化研究科・学術研究員）
研究代表者 曾我 直樹（東京大学大学院・工学系研究科・助教）
研究代表者 寺島 一郎（東京大学大学院・理学系研究科・教授）
研究代表者 増田 真二（東京工業大学・生命理工学院・准教授）
研究代表者 田中 寛（東京工業大学・科学技術創成研究院・教授）
研究代表者 加藤 祐樹（名古屋大学大学院・理学研究科・講師）
研究代表者 小俣 達男（名古屋大学大学院・生命農学研究科・教授）
研究代表者 大岡 宏造（大阪大学大学院・理学研究科・准教授）
研究代表者 中井 正人（大阪大学・蛋白質研究所・准教授）
研究代表者 須藤 雄気（岡山大学大学院・医歯薬学総合研究科・教授）
研究代表者 松下 智直（京都大学大学院・理学研究科・教授）
研究代表者 椎名 隆（摂南大学・農学部・教授）
研究代表者 野口 航（東京薬科大学・生命科学部・教授）
研究代表者 桶川 友季（岡山大学・資源植物科学研究所・助教）
研究代表者 浅井 智広（立命館大学・生命科学部・講師）
研究代表者 松村 浩由（立命館大学・生命科学部・教授）
研究代表者 山本 大輔（福岡大学・理学部・教授）
研究代表者 山崎 朋人（高知大学・教育研究部・助教）
研究代表者 泉 正範（理化学研究所・環境資源科学研究センター・上級研究員）
研究代表者 河合 寿子（山形大学・理学部・助教）
研究代表者 高橋 拓子（埼玉大学大学院・理工学研究科・助教）
研究代表者 宮下 英明（京都大学大学院・人間・環境学研究科・教授）
研究代表者 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）
研究代表者 長尾 遼（岡山大学・異分野基礎科学研究所・特任講師）
研究代表者 後藤 栄治（九州大学大学院・農学研究院・助教）

交付決定額（配分額）

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

主な研究発表

雑誌論文（全て査読あり。代表的なものを記載。）

1. *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.
2. 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 tricornutum*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* 113: 9828-9833.
3. 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.
4. 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 LHCII to photosystem I in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* 115: 3722-3727.
5. *Yoshida K, Hara A, Sugiura K, Fukaya Y, *Hisabori T (2018) Thioredoxin-like2/2-Cys peroxiredoxin redox cascade supports oxidative thiol modulation in chloroplasts. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* 115: E8296-E8304.
6. Takami T, Ohnishi N, Kurita Y, Iwamura S, Ohnishi M, Kusaba M, Mimura T, *Sakamoto W (2018) Organelle DNA degradation contributes to the efficient use of phosphate in seed plants. *Nat. Plants* 4: 1044-1055.
7. Nellaepalli S, Ozawa S, Kuroda H, *Takahashi Y (2018) The photosystem I assembly apparatus consisting of Ycf3-Y3IP1 and Ycf4 modules. *Nat. Comm.* 9: 2439.
8. *Schuller JM, Birrell JA, Tanaka H, Konuma T, Wulfhorst 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.
9. Sheng X, Watanabe A, Li A, Kim E, Song C, Murata K, Song D, *Minagawa J, *Liu Z (2019) Structural insight into light harvesting for photosystem II in green algae. *Nat. Plants* 5: 1320-1330.
10. Suga M, Ozawa S, Yoshida-Motomura K, Akita F, *Miyazaki N, *Takahashi Y (2019) Structure of the green algal photosystem I supercomplex with a decameric light-harvesting complex I. *Nat. Plants* 5: 626-636.
11. Aihara Y, Fujimura-Kamada K, Yamasaki T, *Minagawa J (2019) Algal photoprotection is regulated by the E3 ligase CUL4-DDB1^{DETI}. *Nat. Plants* 5: 34-40.
12. *Tokutsu R, Fujimura-Kamada K, Matsuo T, Yamasaki T, *Minagawa J (2019) The CONSTANS flowering complex controls the protective response of photosynthesis in the green alga *Chlamydomonas*. *Nat. Comm.* 10: 4099.
13. *Yamamoto H, *Shikanai T (2019) PGR5-dependent cyclic electron flow protects PSI under fluctuating light at donor and acceptor sides. *Plant Physiol.* 179: 588-600.
14. Wang C, *Shikanai T (2019) Modification of activity of the thylakoid H⁺/K⁺ antiporter KEA3 disturbs Δ pH-dependent regulation of photosynthesis. *Plant Physiol.* 181: 762-773.
15. 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.
16. Nagao R, Kato K, Ifuku K, Suzuki T, Kumazawa M, Uchiyama I, Kashino Y, Dohmae N, Akimoto S, Shen JR, *Miyazaki N, *Akita F (2020) Structural basis for assembly and function of a diatom photosystem I-light-harvesting supercomplex. *Nat. Comm.* 11: 2481.
17. 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.
18. 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.
19. *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.

20. Orkun Ç, Frank A, Tanaka H, Kawamoto A, El-Mohsawy E, Kato T, Namba K, *Gerle C, *Nowaczyk MM, *Kurusu G (2021) Cryo-EM structure of a functional monomeric Photosystem I from *Thermosynechococcus elongatus* reveals red chlorophyll cluster. *Comm. Biol.* 4: 304.
21. Kato Y, Odahara M, *Shikanai T (2021) Evolution of an assembly factor-based subunit contributed to a novel NDH-PSI supercomplex formation in chloroplasts. *Nat. Comm.* 12: 3685.
22. 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.
23. 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.
24. 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* 7: 1119-1131.
25. Sugo Y, Saito K, *Ishikita H (2021) Mechanism of the formation of proton transfer pathways in photosynthetic reaction centers. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* 118: e2103203118.
26. 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, *Commun. Biol.* 4: 343.
27. Yokochi Y, Fukushi Y, Wakabayashi KI, Yoshida K, *Hisabori T (2021) Oxidative regulation of chloroplast enzymes by thioredoxin and thioredoxin-like proteins in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 118: e2114952118.
28. Nellaepalli S, Kim RG, Grossman AR, and Takahashi Y (2021) Interplay of four auxiliary factors is required for the assembly of photosystem I reaction center subcomplex. *Plant J.* 106: 1075-1086.
29. Basso L, Sakoda K, Kobayashi R, Yamori W, *Shikanai T (2022) Flavodiiron proteins enhance the rate of CO₂ assimilation in *Arabidopsis* under fluctuating light intensity. *Plant Physiol.* 189: 375-387.
30. *Yamasaki T, Tokutsu R, Sawa H, Razali N N, Hayashi M, Minagawa J (2023) Small RNA-mediated silencing of phototropin suppresses the induction of photoprotection in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 120: e2302185120.
31. Ozawa S, Buchert F, Reuys R, Hippler M, *Takahashi Y (2023) Algal PETC-Pro171-Leu suppresses electron transfer in cytochrome b₆f under acidic lumenal conditions. *Plant Physiol.* 191: 1803-1817.
32. Ogawa T, Kobayashi K, Taniguchi YY, *Shikanai T, Nakamura N, Yokota A, & *Munekage YN (2023) Two cyclic electron flows around photosystem I differentially participate in C₄ photosynthesis. *Plant Physiol.* 191: 2288-2300.
33. Yamamoto H, Cheuk A, Shearman J, Nixon PJ, Meier T, *Shikanai T (2023) Impact of engineering the ATP synthase rotor ring on photosynthesis in tobacco chloroplasts. *Plant Physiol.* in press.

など多数

学会発表

*Jun Minagawa, Xiaowei Pan, Jianyu Shan, Ryutaro Tokutsu, Asako Ishii, Xin Sheng, Anjie Li, Eunchul Kim, Akimasa Watanabe, Makio Yokono, Chiyo Noda, Chihong Song, Kazuyoshi Murata, Kenji Takizawa, Tomohito Yamasaki, Li, Mei, and Zhenfeng Liu. Architecture of algal photosystem I in state 2. International Symposium on Photosynthesis and Chloroplast Regulation (2022年11月15-17日 Kobe, Japan) など多数

図書

Toru Hisabori, Toshiharu Shikanai. Advances in Botanical Research: ATP Synthase in Photosynthetic Organisms, Elsevier, 2020 など多数

産業財産権

- ・特願 2020-70136 「膜電位センサー」須藤雄気ら 2020.4.9
- ・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」曾我直樹ら 2017.7.5

ほか

研究の背景

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変動や食糧問題の解決は、今後、このエネルギー変換反応の効率の上昇ができるか否かにかかっている。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は至っていない。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。すなわち、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（ブレーキ）のバランスを保つことで、光合成を現在の形にまで進化させてきた。近年の研究で、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。そこで、現在の知見をもと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に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内部には、内膜系である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がチラコイドルーメン（内腔）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、プロトン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。プロトン駆動力は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。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CO₂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ばかりでなく、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。

研究の目的

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で、光エネルギーが反応の場に傷害（光阻害）をもたらす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。そして、光エネルギーの利用も、防御機構も、葉緑体のチラコイド膜を介したプロトン駆動力が鍵を握っている。現存する植物の光合成機能を向上させようとする場合には、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。そこで、本新学術領域は、プロトン駆動力を制御することによって光合成における光エネルギーの「利用」と「散逸」のバランスを最適化する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ために、基本を成す植物生理学、生化学、分子遺伝学、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って研究し、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。本領域研究により「プロトン駆動力制御」が解明されることで、光合成という自然界最大規模の光エネルギー変換システムを、われわれの望んだ環境に再最適化することができるようになる。それによって、これまで人類が活用できなかった環境にある非耕作地を新たに耕作地として活用する道や、自然界では見られないような屋外池で藻類を培養する道が開かれるなど、様々な波及効果が期待できる。本「新光合成」新学術領域は、植物光合成の潜在能力を新たに引き出す、すなわち、新光合成の確立を目指して領域研究を展開した。

研究成果

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。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、珪藻 PSII-FCPII 超複合体、緑藻 PSI-LHCI 超複合体、緑藻 PSI-LHCI-LHCII 超複合体、珪藻 PSI-FCPI 超複合体、シアノバクテリア PSI 複合体、シアノバクテリア NDH 複合体等であり、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、シロイヌナズナ PSI-NDH 超複合体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。フォトトロピンの下流では CUL4 型ユビキチンリガーゼと 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。NPQ の反応機構に関しては、光保護タンパク質 LHCSR1 が PS II から PS I への励起エネルギー伝達を誘導すること、LHCSR3 が LHCII から CP43 への励起エネルギー伝達を阻害することがわかり、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、まず斉藤がシトクロム b_6/f 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 b_6/f 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、光合成第二のブレーキの生理的意義は確立された。同変異を導入したクラミドモナスは、藻類における photosynthetic control の生理的意義を明らかにするため、今後も研究が続けられる。

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。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、PS I 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。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。

5) H⁺駆動力の成分制御 : KEA3

H⁺駆動力は ΔpH と膜電位差($\Delta\psi$)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、 $\Delta\text{pH}:\Delta\psi$ 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をもとに、KEA3がK⁺輸送活性を有することを示したことで、KEA3のK⁺/H⁺アンチポート活性によって ΔpH が $\Delta\psi$ 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。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。

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。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。

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っぱら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できる。宗景はC₄植物*Flaveria bidentis*のゲノムプロジェクトに貢献して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った。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。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。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HDH-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。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。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。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 $\Delta\psi$ 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

$\Delta\psi$ を使う葉緑体植物が作成された。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。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。

その他

特記すべきものなし