

令和元年6月4日現在

機関番号：63904

研究種目：若手研究(A)

研究期間：2015～2018

課題番号：15H05599

研究課題名(和文) 光合成超分子複合体を駆使した消光メカニズムの解明

研究課題名(英文) Investigation of non-photochemical quenching mechanisms triggered by photosynthetic supercomplexes

研究代表者

得津 隆太郎 (Tokutsu, Ryutaro)

基礎生物学研究所・環境光生物学研究部門・助教

研究者番号：60613940

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 18,100,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、ほぼ全ての光合成生物が持つ光防御反応(NPQ)のメカニズム解明を目指して研究を進めた。陸上植物と類似した光合成システムを持つ単細胞緑藻を用いることで、これまで不明であったNPQを駆動するタンパク質複合体の単離を試みた。その結果、実に様々な光合成タンパク質複合体が異なる形式でNPQを駆動することがわかり、これまでNPQと言われていた光防御反応は複数の生体反応の組み合わせにより起きていることが明らかとなってきた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

自然界では時として光合成の許容量を上回る強度の光が降り注ぐ。このような過剰な光は、光合成生物の生存を脅かす危険なエネルギーとなり得る。このような危険なエネルギーを安全に処理するために、植物や藻類はNPQと呼ばれる光防御メカニズムを持っている。本研究では、単細胞緑藻を用いて光防御メカニズムを遺伝子・タンパク質レベルで解き明かした。この結果を利用することで、日照量・強度が過剰になりがちな環境においても効率的な光合成生産を維持可能な光合成生物(作物・燃料藻類)の創出が期待される。

研究成果の概要(英文)：In this study, I investigated molecular mechanisms of the protective response against excess light (NPQ) in photosynthetic organisms. Using an unicellular green alga, I succeeded to isolate several photosynthetic supercomplexes, and revealed that those supercomplexes triggered different types of NPQ in the green alga. Considering together with the physiological researches of NPQ, these biochemical results suggest that photoprotective response in photosynthetic organisms is governed by several different molecular NPQ mechanisms.

研究分野：植物生理学

キーワード：環境応答 光防御 光合成

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

酸素発生型光合成は、その誕生から 28 億年に渡り地球環境の形成に最も大きな影響を与えた生化学プロセスであり、その反応機構の解明は、地球環境の変遷および生物の発生・進化を知る上で重要な情報を与えてくれる。特に、光合成生物がどのように地球上の様々な環境へ適応しているのかを理解することは現代の環境科学、植物科学の最重要課題の一つである。これまでの研究では、光合成に関与する主要タンパク質群（光化学系や ATP 合成酵素など）の個別の機能に関してはある程度解明されているものの、これらタンパク質間の動的相互作用となると未解明な部分が多い。特に、光環境適応の際に短時間かつダイナミックに起きる『集光アンテナの発現制御』や『チラコイド膜タンパク質間の相互作用』については、統一的理解からは程遠い。

2. 研究の目的

本研究では、植物の光環境適応 (NPQ) における膜タンパク質の高次構造および動的相互作用の解明を目的とした。植物は、光を受容する集光アンテナタンパク質の発現・解離・再結合により、様々な光合成超分子複合体を形成し、光環境適応を行っている。特に、強光ストレスから光合成システムを守る強光適応 (消光メカニズム: NPQ) の存在は植物研究者の多くが知るところであるが、NPQ の分子基盤に関与する超分子複合体の形成メカニズムは未解明な部分が多い。本研究では、植物の NPQ に直接作用する集光アンテナの発現制御機構の解明と、それらのタンパク質が光化学系反応中心へ結合した NPQ 超分子複合体の形成メカニズムおよび動的な構造解明を目的とする。以上により、長年謎であった、光エネルギーを『捕集から消去』へと切り替える NPQ の仕組みの解明に挑戦した。

3. 研究の方法

本研究では、“遺伝子発現からタンパク質複合体の形成・機能活性化までを通して”植物の強光適応である NPQ の分子基盤を明らかにしようと試みた。この目標の達成には、強光適応を制御する膜タンパク質 (LHCSR) の発現メカニズムの解明が必要となるため、下記(1)を進めた。また、強光適応時に形成される NPQ 超分子複合体の機能と、NPQ 駆動時の構造変化を明らかにするため、下記(2)の実験を行った。

- (1) 光受容体変異株における LHCSR タンパク質の発現解析
- (2) 過渡的 NPQ 超分子複合体の蛍光寿命解析による NPQ 評価

4. 研究成果

LHCSR のうち LHCSR1 と呼ばれるタンパク質が紫外線依存・光合成非依存的に発現誘導されることを見いだした。さらに、LHCSR1 の生理機能を調べたところ、光化学系に直接結合して光防御を駆動する LHCSR3 と異なり、集光アンテナタンパク質の励起エネルギーを特定の光化学系へと受け渡し、光化学反応依存的に消光を促進していることを見いだした。また、LHCSR1 が紫外線依存・光合成非依存的に発現誘導される特徴を指標として変異体スクリーニングを行なった。その結果、複数の LHCSR1 発現誘導および NPQ 不良株の取得に成功した。一方で、状態遷移と呼ばれる光適応メカニズムが、従来の集光アンテナ移動モデルとは異なり、光化学系同士が密接に相互作用することで発生する、直接的な励起エネルギー移動であることを明らかにした。さらに、上記の光化学系同士の相互作用には光化学系 I の集光アンテナが重要であることを明らかにし、NPQ の駆動時におけるダイナミックな光合成タンパク質複合体の動態を見出した。

5 . 主な発表論文等

〔雑誌論文〕（計 10 件）

Isolation of photoprotective signal transduction mutants by systematic bioluminescence screening in *Chlamydomonas reinhardtii*. **R Tokutsu**, K Fujimura-Kamada, T Yamasaki, T Matsuo, J Minagawa. Scientific reports 9 (1), 2820, 2019. 査読有り

Ten antenna proteins are associated with the core in the supramolecular organization of the photosystem I supercomplex in *Chlamydomonas reinhardtii*. H Kubota-Kawai, R N Burton-Smith, **R Tokutsu**, C Song, S Akimoto, M Yokono, Y Ueno, E Kim, A Watanabe, K Murata, J Minagawa. Journal of Biological Chemistry, 294, 4304-4314, 2019. 査読有り

LHCSR1-dependent fluorescence quenching is mediated by excitation energy transfer from LHCI to photosystem I in *Chlamydomonas reinhardtii*. K Kosuge, **R Tokutsu**, E Kim, S Akimoto, M Yokono, Y Ueno, J Minagawa. Proceedings of the National Academy of Sciences 115 (14), 3722-3727, 2018. 査読有り

Investigation on the thermodynamic dissociation kinetics of photosystem II supercomplexes to determine the binding strengths of light-harvesting complexes. E Kim, **R Tokutsu**, J Minagawa. The Journal of Physical Chemistry B 122 (5), 1627-1630, 2018. 査読有り

Fluorescence lifetime analyses reveal how the high light-responsive protein LHCSR3 transforms PSII light-harvesting complexes into an energy-dissipative state. E Kim, S Akimoto, **R Tokutsu**, M Yokono, J Minagawa. Journal of Biological Chemistry 292 (46), 18951-18960, 2017. 査読有り

Eyespot-dependent determination of the phototactic sign in *Chlamydomonas reinhardtii*. N Ueki, T Ide, S Mochiji, Y Kobayashi, **R Tokutsu**, N Ohnishi, K Yamaguchi, S Shigenobu, K Tanaka, J Minagawa, T Hisabori, M Hirono, K Wakabayashi. Proceedings of the National Academy of Sciences 113 (19), 5299-5304, 2016. 査読有り

Chloroplast-mediated regulation of CO₂-concentrating mechanism by Ca²⁺-binding protein CAS in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. L Wang, T Yamano, S Takane, Y Niikawa, C Toyokawa, S Ozawa, **R Tokutsu**, Y Takahashi, J Minagawa, Y Kanesaki, H Yoshikawa, H Fukuzawa. Proceedings of the National Academy of Sciences 113 (44), 12586-12591, 2016. 査読有り

A blue-light photoreceptor mediates the feedback regulation of photosynthesis. D Petroutsos*, **R Tokutsu***, S Maruyama, S Flori, A Greiner, L Magneschi, L Cusant, Y Kottke, M Mittag, P Hegemann, G Finazzi, J Minagawa. Nature 537 (7621), 563, 2016. *Equal contribution 査読有り

PSBR is required for efficient binding of LHCSR3 to photosystem II-light-harvesting supercomplexes in *Chlamydomonas reinhardtii*. H Xue, **R Tokutsu**, SV Bergner, M Scholz, J Minagawa, M Hippler. Plant Physiology, 167, 1566-1578, 2015. 査読有り

Dynamic regulation of photosynthesis in *Chlamydomonas reinhardtii*. J Minagawa, **R Tokutsu**. The Plant Journal 82 (3), 413-428, 2015. 査読有り

〔学会発表〕（計 9 件）

陸上植物における花成の起源は水圏藻類の光防御にあった。得津 隆太郎，鎌田（藤村）このみ，松尾 拓哉，山崎 朋人，皆川 純。1LBA-124，第 60 回日本植物生理学会年会，2019。

花成モジュール CONSTANS/NF-Y の起源は光防御のコントロールにあった。得津 隆太郎，鎌田（藤村）このみ，松尾 拓哉，山崎 朋人，皆川 純。1LBA-124，第 41 回日本分子生物学会年会，2018。

A primordial CONSTANS/NF-Y flowering module functions in protective response of algal photosynthesis. Ryutaro Tokutsu, Konomi Fujimura-Kamada, Takuya Matsuo, Tomohito Yamasaki, Jun Minagawa. P-20, International Symposium on Photosynthesis and Chloroplast Biogenesis 2018, 2018.

花成モジュール CONSTANS/NF-Y の起源は光防御のコントロールにあった。得津 隆太郎，鎌田（藤村）このみ，松尾 拓哉，山崎 朋人，皆川 純。第 20 回光生物学協会年会，2018。

過剰な光を受け流す光合成超分子複合体。得津 隆太郎。第 19 回植物オルガネラワークショップ，2017。

集光アンテナ装置 LHClI のリン酸化は光化学系間のスピルオーバーを制御する。得津 隆太郎，Eunchul Kim，秋本 誠志，鎌田 このみ，渡邊 顕正，大西 紀和，皆川 純。P-221，第 58 回日本植物生理学会年会，2017。

緑藻クラミドモナスの NPQ における細胞内シグナル伝達。得津 隆太郎，Petroutsos Dimitris，Finazzi Giovanni，皆川 純。1R30，第 56 回日本植物生理学会年会，2016。

光合成タンパク質複合体のダイナミクスおよび環境応答の仕組み。得津 隆太郎。1pSH02，日本植物学会第 79 回大会，シンポジウム「これからの光合成研究：ローカルミニマムからの解放を目指して」，2015。

多様な光環境における光合成タンパク質超複合体のダイナミクス。得津 隆太郎。シンポジウム 1「若手光合成研究者による光合成研究の新展開」，2015。

〔図書〕（計 0 件）

〔産業財産権〕

出願状況（計 0 件）

名称：

発明者：

権利者：

種類：

番号：

出願年：

国内外の別：

取得状況（計 件）

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
取得年：
国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等

6．研究組織

(1)研究分担者

研究分担者氏名：
ローマ字氏名：
所属研究機関名：
部局名：
職名：
研究者番号（8桁）：

(2)研究協力者

研究協力者氏名：
ローマ字氏名：

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。