

機関番号：63904

領域設定期間：平成28年度～令和2年度

領域番号：3801

研究領域名（和文）新光合成：光エネルギー変換システムの再最適化

研究領域名（英文）New Photosynthesis：Reoptimization of the solar energy conversion system

領域代表者

皆川 純（MINAGAWA Jun）

基礎生物学研究所・環境光生物学研究部門・教授

研究者番号：80280725

交付決定額（領域設定期間全体）：（直接経費）1,057,500,000円

研究成果の概要

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、予想を超えた研究の進展が見られたものも含めて、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。

研究分野：植物生理学 生体エネルギー学 生化学 構造生物学

キーワード：プロトン駆動力 光合成 生体膜 葉緑体

1. 研究開始当初の背景

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と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こり、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った。

2. 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。本領域研究では、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す。

3. 研究の方法

「新光合成」は8つの計画班で構成され、5年計画で研究を進めた。計画班だけではカバーできない技術、材料等を補完するため、2年目に20の公募班、4年目に23の公募班が参加し、それぞれ2年間の研究を行った。8つの計画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、共同研究を促した。個々の班員は共同研究を通じて「新学術」研究を進めたが、領域は班員が研究成果を発表して議論する領域会議を年に2回、また、多数の「新光合成」に関連するシンポジウムを開催することで、これを後押しした。さらに、若手の会、ワークショップ、光合成道場等を行うことにより、領域の若手研究者の育成に努めた。また、国際活動支援班を組織し国際共同研究を支援した。その活動は、国際会議の主催共催のみならず、若手研究者の海外共同研究や国際学会での発表の支援、海外の第一線の研究者を国内に招聘して共同研究を展開することをサポートするなど多岐にわたった。また、長年多くの若手研究者を育成・輩出してきた海外著名研究者による領域若手研究者に対するチューター制度を導入した。これらの活動は、領域ウェブサイト、ニュースレター、および、SNSなどのアウトリーチ活動等を通じて社会に発信した。

4. 研究の成果

本領域は植物生理学、生化学、遺伝学、生物物理学、構造生物学、生態学など幅広い学問領域を横断する研究者が8つの計画班を構成して発足した。5年間で関わった研究者は研究代表者35名、研究分担者13名、研究協力者は約200名であった。領域発足以来、全班員が「プロトン駆動力」という光合成研究の新基軸を念頭におき、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研究を展開した。素過程、制御理論、構造、システム等について、一部では予想を超えた研究の進展も見られ、研究期間終了時には班員による発表論文の総数は505報（重複なし436報）に上った（内訳：計画班から総数334報（重複なし308報）、公募班から総数171報（重複なし128報））。これらの中には、*Nature*, *Cell*, *Science*を始めインパクトの大きな論文が多数含まれている。このうち139報（重複なし79報）が領域内共同研究の成果であり、領域研究という枠組みが大きな効果をもたらしたことが明らかである。国内の大学・研究機関等との間の共同研究は延べ601件、海外の大学・研究機関等との間の共同研究は延べ180件、国内の企業・公共団体等との間の共同研究が計32件に上った。これらの共同研究の多くは、総括班に設置した2つセンター「光合成機能解析センター」および「光合成リソースセンター」に支援されて行われた。二つのセンターは、専門性の高い機器が多いため、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て、その成果が70件の国際誌に発表されるなど十分な役割を果たした。

「プロトン駆動力が光合成システム全体を制御している」という捉え方そのものが光合成研究分野では全く新しい概念であり、試行錯誤を重ね時間をかけて議論を深める必要があったが、最終的には「プロトン駆動力を生み出す超分子複合体の構造」「第一のブレーキNPQ」「第二のブレーキphotosynthetic control」「サイクリック電子伝達によるプロトン駆動力の大きさ制御」「KEA3によるプロトン駆動力の成分制御」「ATP合成酵素の活性調節」「プロトン駆動力制御の

進化形 C4光合成」「光合成再最適化のデザインと実証」の8つのポイントとしてまとめられ、「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領域としての回答を示すに至った。さらに、「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」と「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」の成功により、「光エネルギー変換システムの再最適化」という領域の最大の目的が達成された。個々の成果については、凸凹はあるものの500報強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自己評価している。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重視していたが、当初の予想を遥かに超えた研究の進展が見られた。これは、クライオ電顕技術の発達によるものが大きい、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生物として、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することに成功し、もっとも解明の進んだNPQシステム系となった。こうした「新光合成」の概念や成果は、共催シンポジウムや一般向け講演、領域ウェブサイト、プレスリリース、SNSなど多くのアウトリーチ活動を通して、学会や国民に広く周知された。

国際連携活動としては、第58/60/62回日本植物生理学会年会の国際シンポジウム(2017.3/2019.3/2021.3、鹿児島/名古屋/オンライン)、The 4th International conference of Molecular Life of diatoms (2017.7、神戸)、CLS, Tokyo Tech. International Forum 2018「Redox regulation of protein functions, transcription, translation and folding」(2018.3、東京)、RIIS International Symposium「Photosynthesis Research for the Future」(2019.11、岡山)、第84回日本植物学会大会の国際シンポジウム(2020.9、オンライン)等を共催し、それぞれで外国人講演者を招聘して「新光合成」について議論を行った。また、2018.11には倉敷にて「International Symposium on Photosynthesis and Chloroplast Biogenesis」を、2019.10には京都にて「第一回日米二国間セミナー」を主催し、海外から招待した多数の第一線の研究者と「新光合成」について濃密な議論を展開した。領域の総まとめの国際会議を2020.11に開催する予定であったが、COVID-19感染拡大の影響で開催が延期され、改めて2021.11に行う予定である。その他、「若手研究者海外派遣制度」では、5年間に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。「海外研究者招聘制度」では、延べ16名の海外の第一線の研究者を招聘し領域の研究者との共同研究を促進した。また、長年多くの若手研究者を育成・輩出してきた海外の2名の著名研究者による領域若手研究者に対するチュータープログラムを実施し、延べ45名の若手研究者が英語でそれぞれの自身の研究を議論する機会を得た。

領域の若手研究者独自の取り組みも活発に行われた。若手主体のワークショップ(2017、2019)、技術講習会(後半は光合成道場と称した、2016*2回、2017*2回、2019)が開催され、知識技術の底上げが図られた。これらの活動については、総括班から資金援助はするが、シニアの研究者はオブザーバー出席するのみで企画内容には関わらず、若手研究者の独自の運営に任せた。領域内の若手研究者へのこうした育成支援が結果し、領域全体では研究代表者以外の32名の研究者がアカデミックポジションで採用・栄転・昇任した。また、領域内の7名の学生や博士号取得者が日本学術振興会特別研究員DCに、1名が海外特別研究員に採用され、本領域内で育成された若手研究者が、次世代の光合成研究を発展させるべく研究を続けている。領域内の若手研究者によるこうした活発な学術活動とそれに対する高い社会的評価は、領域終了後も関係分野の発展に向けて大きな力となるものと確信している。

5. 主な発表論文(受賞等を含む)

*責任著者、研究代表者、研究分担者

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 tricorutum*. *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 LHCI 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-like 2/2-Cys peroxidoredoxin 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^{DET1}. *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 ΔpH-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-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.
 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* (in press).
 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* (in press).

ホームページ等

<http://photosynthesis.nibb.ac.jp/>