



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	シアノバクテリアのステート遷移とユニバーサルストレスタンパク質
Author(s)	園池, 公毅; Sonoike, Kintake
Citation	低温科学, 83, 99-107
Issue Date	2025-03-29
DOI	https://doi.org/10.14943/lowtemsci.83.99
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/94814
Type	departmental bulletin paper
File Information	10_p099-107_LT83.pdf



シアノバクテリアのステート遷移と ユニバーサルストレスタンパク質

園池 公毅¹⁾

2024 年 12 月 16 日受付, 2024 年 12 月 28 日受理

シアノバクテリアの光環境応答メカニズムの一つであるステート遷移は、周辺集光装置であるフィコビリソームから光化学系 I と光化学系 II へのエネルギー分配を、秒から分単位で調節する。陸上植物や緑藻の周辺集光装置LHCIIからのエネルギー分配が調節される同様のメカニズムの解明が比較的進んでいるのに対して、シアノバクテリアのステート遷移には未解明の点が多い。本稿では、ステート遷移のメカニズムとそれに関わる因子を概説した後、ごく最近になってステート遷移にかかわることが示されたUniversal Stress Proteinの一種であるSlr0244について紹介する。最後に、Universal Stress Proteinによるシグナル伝達の様々な可能性について考察する。

State transition in cyanobacteria and Universal Stress Protein

Kintake Sonoike¹

State transitions, one of the light-environment response mechanisms of cyanobacteria, regulate the distribution of energy from the phycobilisome, a peripheral light-harvesting apparatus, to photosystem I and photosystem II on a second-to-minute scale. While the similar regulatory mechanism of energy distribution from the peripheral antenna LHCII to photosystems in land plants and green algae is relatively well understood, the state transition in cyanobacteria is still largely unexplored. In this paper, after outlining the mechanism of state transitions and the factors involved, we introduce Slr0244, a type of Universal Stress Protein that has recently been shown to be involved in state transitions. Finally, the various possibilities of the signal transduction by the Universal Stress Protein is discussed.

キーワード：光合成, 呼吸, シアノバクテリア, ステート遷移, USP

Photosynthesis, Respiration, Cyanobacteria, State transition, USP

1. ステート遷移のメカニズム

1.1 光合成におけるステート遷移

1.1.1 ステート遷移の概略

陸上植物と藻類, シアノバクテリアの光合成において
は、光化学系 I と光化学系 II が直列に機能して電子伝達

を駆動しているため、2種類の光化学系が不均等に励起された場合には、電子伝達の収率が低下するのみならず、光阻害が誘発され得る。これを避けるために光化学系 I と II の存在量自体を変化させる馴化応答である光化学系量比調節が知られているが、これには単細胞生物の場合でも完了まで通常12時間程度が必要とされる (Hihara and

連絡先

園池 公毅

早稲田大学 教育・総合科学学術院

〒162-8480 東京都新宿区若松町 2-2

Tel: 03-5369-7306

Email: sonoike@waseda.jp

1) 早稲田大学 教育・総合科学学術院

Faculty of Education and Integrated Sciences, Waseda University, Tokyo, Japan

Sonoike 2001). 他方、過剰に励起された光化学系から、もう一方の光化学系へ、集光性のアンテナ複合体が移動することにより、励起を均等化する仕組みがステート遷移である (Allen 1992). このステート遷移は、数秒から数分の間で誘導され得る応答であり、1969年の発見 (Murata 1969, Bonaventura and Myers 1969) 以来、光合成の制御機構の一つとして、そのエネルギー分配調節の仕組みが研究されてきた。

陸上植物と緑藻では、アンテナ複合体として働くのは、クロロフィル a とクロロフィル b を含む集光性クロロフィルタンパク質複合体 (LHCP) である。この内、光化学系Ⅱの周辺集光装置として働くLHCIIは、クロロフィル a/b 比が1.2程度であるのに対して、光化学系Ⅰの周辺集光装置として働くLHCIのクロロフィル a/b 比は4程度である。コア集光装置は光化学系Ⅱでも光化学系Ⅰでもクロロフィル a のみでクロロフィル b を含まないことを考えると、クロロフィル b を選択的に励起する光、例えば450 nm付近や660 nm付近の光が照射された場合には、光化学系Ⅱが主に励起されて2種類の光化学系の励起バランスが崩れることになる。そのような条件下で、通常は光化学系Ⅱの周辺集光装置として働くLHCIIが光化学系Ⅰの周辺集光装置として働くようになり、結果として励起バランスを回復させる仕組みがステート遷移である。光化学系Ⅱがより選択的に励起される状態をステート2、光化学系Ⅰがより選択的に励起される状態をステート1と呼び、光環境の変化に応じてステート1からステート2への、あるいは逆へのステート遷移が引き起こされる (van Thor et al. 1998)。

LHCIIが吸収した光エネルギーが二種類の光化学系のどちらに分配されるのかは、LHCIIと光化学系の相互作用が重要な役割を果たしており、実際に、ステート2の条件において誘導される光化学系ⅠとLHCIIが結合した様々な超複合体が生化学的に単離されている (Minagawa 2011)。他方、周辺集光装置と光化学系の結合による調節とは別に、光化学系間のエネルギー移動(スピルオーバー)の調節の存在も示唆されている。

1.1.2 ステート遷移における光環境感知機構

ステート遷移における励起バランスの感知にはプラストキノン (PQ) プールのレドックス状態が利用されている。光化学系Ⅱが主に励起され、光化学系Ⅰの活性がそれに追いつかない場合、光化学系間の電子伝達成分は、光化学系Ⅱからの電子によって還元されることになる。したがって、PQプールが還元されている状態は、ステート2であり、LHCIIが吸収した光エネルギーを光化学系Ⅰへと渡すよう

にステート遷移を起こすことにより励起バランスが回復され、逆にPQプールが酸化されている状態はステート1であり、LHCIIが吸収した光エネルギーを光化学系Ⅱへと渡すようにステート遷移を起こすことにより励起バランスを回復できる。陸上植物では、暗順応した植物のPQプールは酸化的であり、光照射によって還元されるため、光質の変化だけでなく、光量の変化もPQプールのレドックス状態を変化させる。強光条件において誘導されるステート遷移は、励起バランスの調節というよりは、強光からの光合成、特に光化学系Ⅱの保護に働いている可能性が考えられる (Bellafore et al. 2005, Fujimori et al. 2005)。

PQプールのレドックス状態の具体的な感知メカニズムについては、詳細まで解明されたとは言い難いものの、少なくとも陸上植物と緑藻においては筋の流りが明らかとなってきた (Minagawa 2011)。還元型のPQがシトクロム b_6/f 複合体のキノン酸化サイト (Qo) に結合すると複合体、特にリスケ (Rieske) タンパク質の構造変化が誘導される (Vener et al. 1995, 1997, Zito et al. 1999)。この構造変化は、サブユニットIVを通してこれに結合したセリン・スレオニンキナーゼを活性化し (Dumas et al. 2017)、キナーゼは複合体から遊離してLHCIIをリン酸化し (Depège et al. 2003, Bellafore et al. 2005)、ステート2への遷移を誘導する。このセリン・スレオニンキナーゼは、緑藻のクラミドモナスで最初に発見され、Stt7と命名された。シロイヌナズナでのオルソログはStn7と呼ばれている。他方、PQプールが酸化されると、キナーゼが不活性化されるとともに、フォスファターゼ (TAP38あるいはPPH1) によりLHCIIが脱リン酸化されてステート1に移行する (Pribil et al. 2010, Shapiguzov et al. 2010)。

1.2 シアノバクテリアのステート遷移

上述の陸上植物や緑藻とは異なり、シアノバクテリアでは、クロロフィルを結合したLHCPを持たず、周辺集光装置としてフィコビリソームが用いられている。フィコビリソームは一部の藻類(紅藻、灰色藻など)とシアノバクテリアに見られ、陸上植物には見られない。LHCPがチラコイド膜を貫通する α ヘリックスを持つ膜タンパク質であるのに対して、フィコビリソームは、開環テトラピロール構造を持つ発色団ビルンを結合した水溶性タンパク質(フィコビリタンパク質)の巨大な複合体であり、光化学系Ⅱの周辺集光装置として働く (Glazer 1984, Zilinskas and Greenwald 1986)。アンテナの性質は大きく異なるものの、陸上植物のLHCPと同様に、シアノバクテリアのフィコビリソームにおいても、光環境変化に応答して光化学系Ⅰへとエネルギー

ギーを分配するステート遷移がみられる (Mullineaux 1992, 1994). アンテナが, LHCPであってもフィコビリソームであっても, そのステート遷移のメカニズムには共通点が多くみられ, その制御にはPQプールのレドックスがかかわっている (Mao et al., 2002). また, フィコビリソームはチラコイド膜上を実際に動き得ることが蛍光消光からの回復測定 (FRAP: Fluorescence recovery after photobleaching) によって明らかとなっている (Mullineaux et al. 1997, Sarcina et al. 2001). ただし, フィコビリソームと光化学系 I の相互作用がどのようにステート遷移を誘導するのかには不明の点が多い. 陸上植物においてみられたシトクロム b_6f 複合体とリン酸化反応の関与に関しては, フィコビリソームのリン酸化が報告され, シアノバクテリアでも同様なメカニズムが存在するという考え方が一方で, シトクロム b_6f 複合体は直接ステート遷移にはかかわらず, フィコビリソームのリン酸化もステート遷移に必須ではないという報告もあり, 決定的な結論は得られていない (Calzadilla and Kirilovsky 2020).

フィコビリソームの発色団の吸収極大は, その種類によって異なるが, フィコシアノビルンで620 nm付近, フィコエリスロビルンで550 nm付近と, いずれもクロロフィルの吸収が小さい緑色から橙色にかけての領域である. 他方, クロロフィルの結合数は, 光化学系 II のコア集光装置では40程度であるのに対して, 光化学系 I のコア集光装置では100程度と大きい (Rögner et al. 1990). 従って, 基本的にフィコビリソームが吸収する波長の光は光化学系 II 励起光, クロロフィルが吸収する波長の光は光化学系 I 励起光として働く. ビリンとクロロフィルの間では, 吸収波長が大きく異なることから, 照射される光の波長のシアノバクテリアのステート遷移に対する影響は, 陸上植物の場合よりも格段に大きい.

1.3 シアノバクテリアの呼吸とステート遷移

シアノバクテリアは原核生物であり, 光合成と呼吸の代謝の反応は, 同じ細胞区画に共存しているのみならず, 電子伝達系の一部を共有している. 具体的には, 通常の呼吸系におけるユビキノ (UQ) プールとシトクロム bc_1 複合体の代わりに, チラコイド膜上に存在するPQプールとシトクロム b_6f 複合体が, 光合成と呼吸に共通して使われる (Aoki and Katoh 1982, Peschek and Schmetterer 1982). 従って, 呼吸の電子伝達の初発部位であるNADHデヒドロゲナーゼ様複合体 (NDH複合体) からの電子は, PQプールに入ったのち, シトクロム b_6f 複合体を経て, チラコイド内腔に存在するシトクロム c からシトクロム c 酸化酵素

(末端酸化酵素) 複合体へ渡り, 最終的に酸素へと抜けることになる.

暗順応したシアノバクテリアの細胞のPQプールは, 陸上植物とは異なって還元的であると報告されており (Mullineaux and Allen 1986, Schreiber et al. 1995, Campbell and Öquist 1996), これは, この光合成と呼吸の相互作用を反映したものであると考えられている. すなわち, 呼吸系の電子伝達のみが働く暗所において, NDH複合体の活性が下流の末端酸化酵素シトクロム c 酸化酵素複合体の活性より高いため, 途中のPQプールは還元状態になると考えられる. 結果として, 十分に暗順応したシアノバクテリア細胞は, 還元的なPQプールによりステート遷移が誘導されてステート2になり (Mullineaux and Allen 1990), 生育光程度の光が照射されると光合成の電子伝達が働くためにPQプールがより酸化されてむしろステート1に移行する (Campbell and Öquist 1996, Campbell et al. 1998). さらに照射光量を上げると, 光合成の電子伝達がシトクロム b_6f 複合体によって律速されるため, PQプールは再び還元されてステート2となる.

光量の増加に伴うステート2→ステート1→ステート2という変化は, 多くの種のシアノバクテリアに見られるが, 暗所でステート1になる種も存在する (Misumi et al. 2015). また, 同様なステート遷移の変化と暗所でのPQプールの還元は藻類でも見られ, 典型的には灰色藻の*Cyanophora paradoxa*で報告されている (Misumi and Sonoike 2017). 同じようなPQプールのレドックス状態の変化は, 緑藻でも見られるが, 種や培養条件によってその程度はさまざまである. 藻類における暗所でのPQプールの還元は, 葉緑体呼吸によるものだと考えられるが, そのメカニズムには不明の点が多い.

2. シアノバクテリアのステート遷移にかかわる因子

2.1 フィコビリソームおよび光化学系 I の因子

破壊するとステート遷移に異常がみられる遺伝子は数多く知られている. 例えば, フィコビリソームのコアと光化学系をつなぐApcDおよびApcEをコードする遺伝子の破壊株においては, ステート遷移が見られなくなる (Ashby and Mullineaux 1999a). ただし, ApcD/Eの遺伝子の破壊や変異がもたらす影響は複雑であり, ステート遷移に対する影響と, 光化学系へのエネルギー移動に対する影響は, 数多くの報告の中で必ずしも一致していない (Calzadilla and Kirilovsky 2020). ApcD/Eは, ステート遷移とエネルギー移動の両方に影響を与えており, ステート遷移への

直接的な影響と、エネルギー移動に対する影響の間接的な影響を同時に観察している可能性がある。また、シアノバクテリアの種によってもその影響は異なるように思われる。

Synechocystis sp. PCC 6803においては、フィコビリソームのサブユニットのリンカーとして働くCpcGタンパク質にCpcG1とCpcG2の2コピーがあり、このうち、CpcG1をコードする遺伝子を破壊するとステート遷移が見られなくなることが報告されている (Kondo et al. 2009)。このことは、CpcG1がステート遷移を制御していることを意味するのではなく、CpcG2を含むフィコビリソームが、光化学系 I のアンテナとして働いているために (Kondo et al. 2005, 2007) ステート遷移に関与していないことを反映していると考えられる。同様に光化学系 I のアンテナとして働くフィコビリソームとして、CpcLを含むものが知られている (Watanabe et al. 2014)。

他方、光化学系 I 側の因子としては、PsaK2が報告されている (Fujimori et al. 2005)。*Synechocystis* sp. PCC 6803において、光化学系 I サブユニットの発現は強光下で抑制されるが、その構成サブユニットの内、唯一PsaK2のみが強光で発現が誘導されることが知られていた (Hihara et al. 2001)。PsaK2は、*slr0629*遺伝子にコードされた光化学系 I のサブユニットであり、強光条件下で発現が誘導されて光化学系 I 複合体に組み込まれる。強光馴化した細胞においては、PsaK2の欠損によりステート遷移が見られなくなるが、興味深いことに、弱光に馴化した細胞においては、PsaK2欠損株であっても野生株並みのステート遷移が見られる (Fujimori et al. 2005)。このことは、弱光馴化した細胞と強光馴化した細胞では、異なるメカニズムによるステート遷移が働いており、PsaK2は、強光馴化細胞におけるステート遷移にのみ働いていることを意味している。PsaK2の欠損株は強光条件での生育低下がみられることから、強光条件で見られるPsaK2依存のステート遷移は、光質変化に応答した光合成効率の維持ではなく、光量変化に応答した強光からの光合成系の保護に働いていると考えられる。なお、PsaK2の強光による発現誘導自体は少なくとも数十分の時間を必要とする馴化過程であるのに対して、一度PsaK2が光化学系 I に組み込まれると、ステート遷移の応答自体は秒から分単位で誘導される。

2.2 その他の因子

2.2.1 代謝関連変異株とステート遷移

ステート遷移は、PQプールのレドックス状態の変化に依存して誘導されるため、シアノバクテリアにおいては、

呼吸の電子伝達、あるいはより一般的な代謝系の変化によっても影響を受ける。例えば、呼吸の電子伝達においてキノンの還元を担うNDH複合体のサブユニットNdhF1の欠損株では、暗順応した細胞においてもPQプールへの電子の流入が抑制されるため、PQプールは酸化状態に保たれる。従って、暗順応によりPQプールを還元してステート2を誘導する簡便な方法ではPQプールは酸化されたままになり、光化学系 II の Q_A から Q_B への電子伝達の阻害剤であるDCMUの存在下で光照射をしてPQプールを酸化し、その状態との差によってステート遷移を検出しようとしても、見かけ上、ステート遷移は観察されない (Ogawa et al. 2013)。さらに、呼吸系の電子伝達の出発点となるNADPHは、シアノバクテリアにおいては主に酸化的ペントースリン酸回路によって生成されるため、酸化的ペントースリン酸回路を構成する酵素の一つ6-ホスホグルコン酸デヒドロゲナーゼを欠く欠損株 (Δgnd) においても、やはり見かけ上ステート遷移は見られなくなる (Ogawa et al. 2021)。しかし、このような場合でも、シトクロムc酸化酵素を阻害するシアン化カリウムを添加して暗順応した場合には、ステート2を誘導することが可能であり、間接的な代謝の影響を排除してステート遷移を評価することが可能になる。

2.2.2 *rpa*遺伝子

ランダムに変異を入れた*Synechocystis* sp. PCC 6803のコロニーのクロロフィル蛍光イメージングにより集光機能の調節に異常を示す変異株をスクリーニングした結果、*rpaA*と*rpaB*が単離された (Ashby and Mullineaux 1999b)。これらの遺伝子の変異株は、フィコビリソームから光化学系へのエネルギー伝達に異常を示すが、これらの遺伝子は転写因子として働くOmpR型のレスポンスレギュレーターをコードしており、その制御はステート遷移ではなく、遺伝子発現レベルのものであると考えられる。どちらの遺伝子も、代謝のグローバルな調節に働いている (Riediger et al. 2019, Scheurer et al. 2021) ことが明らかになっていることから、前節で述べたような代謝の間接的な影響を観察していた可能性が考えられる。他方、同様に単離された*rpaC*については、短期的な応答であるステート遷移に働いていると報告されているが (Emlyn-Jones et al. 1999)、その具体的なメカニズムについては不明である。

2.2.3 *slr0244*遺伝子

ごく最近、比較ゲノムの手法を用いてステート遷移に

関わる新しい因子が単離された(Fukunaga et al. 2024). フィコビリソームをアンテナ系として持つシアノバクテリアの中で、*Prochlorococcus*, *Prochlorothrix*, *Acaryochloris*の3属はフィコビリソームを持たないと考えられる。フィコビリソームが独立に3回失われたとすれば、この3属の種のゲノムには存在せず、残りの多くの種のゲノムに存在する遺伝子は、フィコビリソームの機能に関与する可能性が高いと考えられる。実際に、そのような解析によりリストアップされた上位の10遺伝子のうち、5遺伝子はフィコビリソームの構成タンパク質の遺伝子、2遺伝子はフィコビリソームの発色団の合成にかかわる遺伝子、1遺伝子はフィコビリソーム内での過剰なエネルギー制御にかかわるカロテノイドタンパク質OCPの遺伝子であった。残る2遺伝子の内、*slr0244*は、後述するUSPモチーフがタンデムに2つ並んだ機能未知遺伝子であったが、その破壊株は、フィコビリソーム含量とPQプールの酸化還元は正常でありながら、ステート遷移の能力が失われていた。*Slr0244*は、ステート遷移におけるPQプールのレドックス感知か、それ以降の過程にかかわると考えられるが、その具体的な機能については、現時点では明らかではない。

3. Universal Stress Proteinと環境応答

3.1 Universal Stress Proteinの特徴

Universal Stress Protein (USP)は、定常期(stationary phase)を含む様々なストレス条件下における大腸菌のプロテオーム解析において、共通に発現が上昇するタンパク質として同定された(van Bogelen et al. 1990)。その発現は、グローバル転写調節因子の支配下にはない一方、セカンドメッセンジャーとして知られるグアノシン4リン酸(ppGpp)により発現が調節されていることが示されている。発現調節に必要な因子や、調節のメカニズム、そして緊縮応答やSOS応答との関係については、非常に多くの研究が行われているが、個々のタンパク質の機能についての知見は少ない(Kvint et al. 2003)。USPは、細菌、アーキア、菌類、植物に広く存在するが、動物にはあまり見られない。全長がほぼ単独のUSPモチーフだけからなるもの、2つのUSPモチーフがタンデムに並んでいるもの、トランスポーターの下流に1つまたは2つのUSPモチーフが並んでいるもの、キナーゼの下流に1つまたは2つのUSPモチーフが並んでいるものなどが、典型的にみられる。USPモチーフの一部はATPの結合部位を持ち、ATP加水分解活性を持つことが示唆されている。

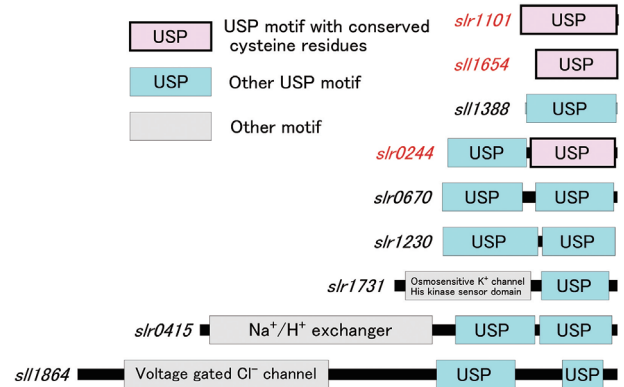


図1: *Synechocystis* sp. PCC 6803のゲノムに見られるUSPモチーフを持つ遺伝子

保存されたシステインを持つUSPモチーフを桃色で、それ以外のUSPモチーフを青で示す。赤字で示した3つの遺伝子が、保存されたシステインが存在するUSPモチーフを持っている。

3.2 シアノバクテリアのUSP

Synechocystis sp. PCC 6803の場合、USPモチーフを持つ遺伝子は、ゲノム上に9つ存在する(図1)。このうち、*slr1101*, *slr1654*, *slr1388*は、ほぼ全長が単独のUSPモチーフからなる遺伝子であるのに対して、*slr0244*, *slr0670*, *slr1230*はタンデムに並ぶ2つのUSPから構成されている。残る*slr1731*, *slr0415*, *slr1864*は、トランスポーターなどの下流にUSPモチーフが現れるタイプの遺伝子である。この内、*slr0415*がコードするのは、*Synechocystis* sp. PCC 6803が持つ6つの Na^+/H^+ のアンチポーター NhaS1 ~ NhaS6のうちのひとつNhaS5であり、細胞膜に存在する(Tsujii et al. 2024)。このNhaS5の生理的な機能はわかっていないが、サイクリックdi-AMPの結合タンパク質のスクリーニングにおいて候補タンパク質として挙げられており(Selim et al. 2021)、サイクリックdi-AMPが浸透圧ストレス応答のシグナル伝達に働く例があることを考えると、浸透圧の恒常性維持に関与している可能性がある。その場合、推定ATP結合部位は、実際にはサイクリックdi-AMPを結合しているのかもしれない。

*Slr0244*は、グルタレドキシンとの相互作用の網羅的な解析から、グルタレドキシンと相互作用する標的タンパク質の候補として挙げられている(Li et al. 2007)。*Slr0244*に存在する4つのシステイン残基の内、2番目のUSPドメインの推定ATP結合部位の前後にある2つのシステインは、全長がUSPモチーフからなる*Slr1101*と*Slr1654*にも保存されており、これらのUSPは、光化学系Iの還元側のレドックス状態による制御を受けている可能性が考えられる。*Slr0244*がかかわるステート遷移は、PQプールのレドックス

				Possible ATP-binding domain	
slr1101	GSPGKI	ICQRAKQDNSDI	IVVGHGRWGLSETLLGS	VGNVVFHHAH	CCVFVVP
slr1654	GMASFTI	CDVADEVNADLIV	MGCRGLGLTTEGVAES	VTARVINLSP	CPVLVVP
Chloroflexus	LPPAEAI	IEYAENHNVDLIV	IATHGRSGLSRWVF	GSVTQKVQVAPT	PVLVIR
E. coli	GSPKDRIL	ELAKKIPAHMII	IASH-RPDITTYLL	GSNAAAVVRHAE	CSVLVVR
Paenibacillus	GDPASVI	CESAKQEKADMI	IMGTRGQGLVSEL	ILGSVSHHVIOHAP	CPVLTVK
Methanococcus	GTPSKEI	VEYAEAKNADLIV	MGTGKTGLDKLL	GSVAERVLKKS	CPVLLVK
Cryptococcus (fangi)	KNARHML	IDLIDFLEPTMVI	VGSRLGKLQGI	LLGSTSHYLVQKSS	VPVMVA-
Physcomitrium (moss)	GDPKEKI	CNSVVDAPLDFL	IMGCRGLSRLRRSIL	GSVSNYVSNNVP	CPVTIVK
Selaginella (fern)	GDPRDSI	CAVEKIHADLLVM	GSRGHGAIKRTFL	GSVSDYCTHNAK	CPVLIVR
A. thaliana	GNPKEAI	CEAAEKLGVDM	LVVGSHGKGA	LQRTFLGSVSNYCVNNAK	CPVLVVR
O. sativa	GDPDRVIC	DATEKMAADLLVM	GTGTYGLIQRAEL	GSVSNHCAQNC	KCPVLIVK

図2：様々な生物のUSPの推定ATP結合部位周辺のアミノ酸配列

ATP結合にかかわると推定されるアミノ酸残基の内保存されているものと、前後をはさむ2つのシステインの内保存されているものを、それぞれ黄色と赤色で示す。

ス状態により制御されているはずであるが、シアノバクテリアの場合、光合成の電子伝達のレドックス状態は、1.3節で述べたように、暗所や弱光条件下では呼吸系の電子伝達の影響も受けることから、光合成と呼吸の状態を切り分けて応答するために、レドックス状態を異なる場所で感知してシグナルを統合している可能性などが考えられる。クロロフィル蛍光挙動データベースFluorome(<https://photosyntheis.jp/fluorome/>)による解析においては、*slr0244*の破壊株は*rpaB*の破壊株と蛍光挙動の類似性を示すことが示されており、RpaBとの相互作用により代謝の制御にかかわっている可能性も考えられる(Fukunaga et al. 2024)。実際にSlr0244がどのように状態遷移を制御しているのかの具体的なメカニズムの解明はこれからの課題である。

3.3 USPと環境からのシグナルの伝達

ストレス条件下における様々なUSPの発現調節にかかわる研究例は多いものの、その調節は、個別の遺伝子によって異なり、例えば、上述の*slr0244*では、強光下(Hihara et al. 2001)や重金属(Mehta et al. 2014)などのストレス条件でその発現はむしろ低下する。少なくとも、一部のUSPについては、USP自体の発現調節というよりも、結合ヌクレオチドによる制御やレドックス制御によって、その機能が調節されている可能性が高い。

推定ATP結合部位は多くのUSPにある程度保存されているものの、すべてのUSPがATPを結合しているわけではなく、ATP結合型のものとATP非結合型のものが存在する(Kvint et al. 2003)。ATP結合型のものについては、ATP加水分解活性を持っている可能性があることから、GTPを結合して環境シグナルを伝達するGタンパク質のように、環境からのシグナルの入力によりATP結合型になったのち、

時間が経過するとその加水分解活性によりADP結合型に戻ることにシグナルをスイッチングする可能性が指摘されているが、これまで、個別のUSPの実際の機能についての知見がほとんどなかったことから、その実態は不明である。3.2節で述べたように、サイクリックdi-AMPが結合して浸透圧ストレス応答のシグナル伝達に働く可能性なども考えられる。

レドックス応答との関係においては、推定ATP結合部位の周辺のアミノ酸配列を他の生物種のUSPと比較すると、その前後にシアノバクテリアの一部のUSPに見られた1対のシステイン残基が陸上植物にまで保存されている(図2)。従って、このシステイン残基ペアをもつUSPは、レドックス型USPとして、光合成生物などの様々なレドックス応答に関与している可能性が考えられる。

アデニンヌクレオチドの結合の有無によるATP結合型とATP非結合型、システイン残基ペアの有無によるレドックス型と非レドックス型が、様々な生物種においてどのような関係にあるのかの詳細な解析はまだなされていない。しかし、これらのUSPは、極めて多様な生物種と様々な環境変化において働いているシグナル伝達因子であることは間違いないと考えられる。今後、幅広い生物種においてこのUSPの機能が明らかにされることを期待したい。

謝辞

本稿の初期の原稿に対してご意見をくださった東京都立大学の渡辺麻衣博士に感謝申し上げます。ここで紹介した研究の一部はJSPS科研費22H02651および23H04961の助成を受けて行われました。

参考文献

- Allen, J. F. (1992) Protein phosphorylation in regulation of photosynthesis. *Biochim. Biophys. Acta* 1098: 275–335.
- Aoki, M. and Katoh, S. (1982) Oxidation and reduction of plastoquinone by photosynthetic and respiratory electron transport in a cyanobacterium *Synechococcus* sp. *Biochim. Biophys. Acta* 682: 307–314.
- Ashby, M.K. and Mullineaux, C.W. (1999a) The role of ApcD and ApcF in energy transfer from phycobilisomes to PS I and PS II in a cyanobacterium. *Photosynth. Res.* 61: 169–179.
- Ashby, M.K. and Mullineaux, C.W. (1999b) Cyanobacterial *ycf27* gene products regulate energy transfer from phycobilisomes to photosystems I and II. *FEMS Microbiol. Lett.* 181: 253–260.
- Bellafore, S., Barneche, F., Peltier, G. and Rochaix, J.-D. (2005) State transitions and light adaptation require chloroplast thylakoid protein kinase STN7. *Nature* 433: 892–895.
- Bonaventura, C., and Myers, J. (1969) Fluorescence and oxygen evolution from *Chlorella pyrenoidosa*. *Biochim. Biophys. Acta* 189: 366–383.
- Calzadilla, P.I. and Kirilovsky, D. (2020) Revisiting cyanobacterial state transitions. *Photochem. Photobiol. Sci.* 19: 585–603.
- Campbell, D. and Öquist, G. (1996) Predicting light acclimation in cyanobacteria from nonphotochemical quenching of photosystem II fluorescence which reflects state transition in these organisms. *Plant Physiol.* 111: 1293–1298.
- Campbell, D., Hurry, V., Clarke, A.K., Gustafsson, P. and Öquist, G. (1998) Chlorophyll fluorescence analysis of cyanobacterial photosynthesis and acclimation. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 62: 667–683.
- Depège, N., Bellafore, S. and Rochaix, J.-D. (2003) Role of Chloroplast Protein Kinase Stt7 in LHCII Phosphorylation and State Transition in *Chlamydomonas*. *Science* 299: 1572–1575.
- Dumas, L., Zito, F., Blangy, S., Auroy, P., Johnson, X., Peltier, G. and Alric, J., (2017) A stromal region of cytochrome *b₆f* subunit IV is involved in the activation of the Stt7 kinase in *Chlamydomonas*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 114: 12063–12068.
- Emlyn-Jones, D., Ashby, M.K., and Mullineaux, C.W. (1999) A gene required for the regulation of photosynthetic light-harvesting in the cyanobacterium *Synechocystis* 6803. *Mol. Microbiol.* 33: 1050–1058.
- Fujimori, T., Hihara, Y., and Sonoike, K. (2005) PsaK2 subunit in photosystem I is involved in state transition under high light condition in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *J. Biol. Chem.* 280: 22191–22197.
- Fukunaga, T., Ogawa, T., Iwasaki, W. and Sonoike, K. (2024) Phylogenetic profiling analysis of the phycobilisome revealed a gene encoding novel state-transition regulator in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Plant Cell Physiol.* 65: 1450–1460.
- Glazer, A. N. (1984) Phycobilisome a macromolecular complex optimized for light energy transfer. *Biochim. Biophys. Acta* 768: 29–51.
- Hihara, Y. and Sonoike, K. (2001) Regulation, inhibition and protection of Photosystem I. in Regulation of Photosynthesis, pp.507–531 (E.-M. Aro and B. Andersson eds.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Hihara, Y., Kamei, A., Kanehisa, M., Kaplan, A., and Ikeuchi, M. (2001) DNA microarray analysis of cyanobacterial gene expression during acclimation to high light. *Plant Cell* 13: 793–806.
- Kondo, K., Geng, X.X., Katayama, M. and Ikeuchi, M. (2005) Distinct roles of CpcG1 and CpcG2 in phycobilisome assembly in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Photosynth. Res.* 84: 269–273.
- Kondo, K., Ochiai, Y., Katayama, M. and Ikeuchi, M. (2007) The membrane associated CpcG2-phycobilisome in *Synechocystis*: a new photosystem I antenna. *Plant Physiol.* 144: 1200–1210.
- Kondo, K., Mullineaux, C.W. and Ikeuchi, M. (2009) Distinct roles of CpcG1-phycobilisome and CpcG2-phycobilisome in state transitions in a cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Photosynth. Res.* 99: 217–225.
- Kvint, K., Nachin, L., Diez, A. and Nyström, T. (2003) The bacterial universal stress protein: function and regulation. *Current Opinion in Microbiology* 6: 140–145.
- Li, M., Yang, Q., Zhang, L., Li, H., Cui, Y. and Wu, Q. (2007) Identification of novel targets of cyanobacterial glutaredoxin. *Arch. Biochem. Biophys.* 458: 220–228.
- Mao, H. B., Li, G. F., Ruan, X., Wu, Q. Y., Gong, Y. D., Zhang, X. F., and Zhao, N. M. (2002) The redox state of plastoquinone pool regulates state transitions via cytochrome *b₆f* complex in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *FEBS Lett.* 519: 82–86.
- Mehta, A., Lpez-Maury, L. and Florencio, F.J. (2014) Proteomic pattern alterations of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803 in response to cadmium, nickel and cobalt. *J.*

- Proteomics* 102: 98–112.
- Minagawa, J. (2011) State transitions - The molecular remodeling of photosynthetic supercomplexes that controls energy flow in the chloroplast. *Biochim. Biophys. Acta* 1807: 897–905.
- Misumi, M., Katoh, H., Tomo, T., Sonoike, K. (2015) Relationship between photochemical quenching and non-photochemical quenching in six species of cyanobacteria reveals species difference in redox state and species commonality in energy dissipation. *Plant Cell Physiol.* 57: 1510–1517.
- Misumi, M. and Sonoike, K. (2017) Characterization of the influence of chlororespiration on the regulation of photosynthesis in the glaucophyte *Cyanophora paradoxa*. *Scientific Reports* 7: 46100.
- Mullineaux, C. W. (1992) Excitation energy transfer from phycobilisomes to Photosystem I in a cyanobacterium. *Biochim. Biophys. Acta* 1100: 285–292.
- Mullineaux, C. W. (1994) Excitation energy transfer from phycobilisomes to photosystem I in a cyanobacterial mutant lacking photosystem II. *Biochim. Biophys. Acta* 1184: 71–77.
- Mullineaux, C.W. and Allen, J.F. (1986) The state 2 transition in the cyanobacterium *Synechococcus* 6301 can be driven by respiratory electron flow into the plastoquinone pool. *FEBS Lett.* 205: 155–160.
- Mullineaux, C.W. and Allen, J.F. (1990) State 1–State 2 transitions in the cyanobacterium *Synechococcus* 6301 are controlled by the redox state of electron carriers between photosystems I and II. *Photosynth. Res.* 23: 297–311.
- Mullineaux, C. W., Tobin, M. J., and Jones, M. R. (1997) Mobility of photosynthetic complexes in thylakoid membranes. *Nature* 390: 421–424.
- Murata, N. (1969) Control of excitation transfer in photosynthesis I. Light-induced change of chlorophyll *a* fluorescence in *Porphyridium cruentum*. *Biochim. Biophys. Acta* 172: 242–251.
- Ogawa, T., Harada, T., Ozaki H. and Sonoike, K. (2013) Disruption of the *ndhF1* gene affects chlorophyll fluorescence through state transition in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803, resulting in the apparent high efficiency of photosynthesis. *Plant Cell Physiol.* 54: 1164–1171.
- Ogawa, T., Suzuki, K. and Sonoike, K. (2021) Respiration interacts with photosynthesis through the acceptor side of photosystem I, reflected in the dark-to-light induction kinetics of chlorophyll fluorescence in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Frontiers in Plant Science* 12: 717968.
- Peschek, G.A. and Schmetterer, G. (1982) Evidence for plastoquinol-cytochrome *f/b*₅₆₃ reductase as a common electron donor to P700 and cytochrome oxidase in cyanobacteria. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 108: 1188–1195.
- Pribil, M., Pesaresi, P., Hertle, A., Barbato, R. and Leister, D. (2010) Role of plastid protein phosphatase TAP38 in LHCII dephosphorylation and thylakoid electron flow. *PLoS Biol.* 8: e1000288.
- Riediger, M., Kadowaki, T., Nagayama, R., Georg, J., Hihara, Y., Hess, W.R. (2019) Biocomputational analyses and experimental validation identify the regulon controlled by the redox-responsive transcription factor RpaB. *iScience* 15: 316–331.
- Rögner, M., Nixon, P. J., and Diner, B. A. (1990) Purification and characterization of photosystem I and photosystem II core complexes from wild-type and phycocyanin-deficient strains of the cyanobacterium *Synechocystis* PCC 6803. *J. Biol. Chem.* 265: 6189–6196.
- Sarcina, M., Tobin, M. J., and Mullineaux, C. W. (2001) Diffusion of phycobilisomes on the thylakoid membranes of the cyanobacterium *Synechococcus* 7942. *J. Biol. Chem.* 276: 46830–46834.
- Scheurer, N.M., Rajarathinam, Y., Timm, S., Köbler, C., Kopka, J., Hagemann, M., Wilde, A. (2021) Homologs of circadian clock proteins impact the metabolic switch between light and dark growth in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Front Plant Sci.* 12: 675227.
- Schreiber, U., Endo, T., Mi, H. and Asada, K. (1995) Quenching analysis of chlorophyll fluorescence by saturation pulse method: particular aspects relating to the study of eukaryotic algae and cyanobacteria. *Plant Cell Physiol.* 36: 873–882.
- Selim, K.A., Haffner, M., Burkhardt, M., Mantovani, O., Neumann, N., Albrecht, R., Seifert, R., Krüger, L., Stülke, J., Hartmann, M.D., Hagemann, M. and Forchhammer, K. (2021) Diurnal metabolic control in cyanobacteria requires perception of second messenger signaling molecule c-di-AMP by the carbon control protein SbtB. *Science Advances* 7: eabk0568.
- Shapiguzov, A., Ingelsson, B., Samol, I., Andres, C., Kessler, F., Rochaix, J.-D., Vener A.V. and Goldschmidt-Clermont, M. (2010) The PPH1 phosphatase is specifically involved in LHCII dephosphorylation and state transitions in Arabidopsis.

- Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 107: 4782–4787.
- Tsujii, M., Kobayashi, A., Kano, A., Kera, K., Takagi, T., Nagata, N., Kojima, S., Hikosaka, K., Oguchi, R., Sonoike, K., Azai, C., Inagaki, T., Ishimaru, Y. and Uozumi, N. (2025) Na⁺-driven pH regulation by Na⁺/H⁺ antiporters promotes photosynthetic efficiency in cyanobacteria. *Plant Physiol.* 197: kiae562.
- van Thor, J. J., Mullineaux, C. W., Matthijs, H. C. P., and Hellingwert, K. J. (1998) Light harvesting and state transitions in cyanobacteria. *Bot. Acta* 111: 430–443.
- Van Bogelen R.A., Hutton M.E. and Neidhardt F.C. (1990) Gene-protein database of *Escherichia coli* K-12: edition 3. *Electrophoresis* 11: 1131–1166.
- Vener, A.V., van Kan, P.J., Gal, A., Andersson, B. and Ohad, I. (1995) Activation/deactivation cycle of redox-controlled thylakoid protein phosphorylation. *J. Biol. Chem.* 270: 25225–25232.
- Vener, A.V., van Kan, P. J., Rich, P.R., Ohad, I. and Andersson, B. (1997) Plastoquinol at the quinol oxidation site of reduced cytochrome *b_f* mediates signal transduction between light and protein phosphorylation: Thylakoid protein kinase deactivation by a single-turnover flash. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 94: 1585–1590.
- Watanabe, M., Semchonok, D.A., Webber-Birungi, M.T., Ehira, S., Kondo, K., Narikawa, R., Ohmori, M., Boekema, E.J. and Ikeuchi, M. (2014) Attachment of phycobilisomes in an antenna-photosystem I supercomplex of cyanobacteria. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 111: 2512–2517.
- Zilinskas, B. A., and Greenwald, L. S. (1986) Phycobilisome structure and function. *Photosynth. Res.* 10: 7–35.
- Zito, F., Finazzi, G., Delosme, R., Nitschke, W., Picot D. and Wollman, F.A. (1999) The Qo site of cytochrome *b₆f* complexes controls the activation of the LHCII kinase. *EMBO J.* 18: 2961–2969.