

脂質による光合成機能の制御

神保 晴彦

埼玉大学 大学院理工学研究科 生命科学部門 分子生物学領域
〒330-8570 埼玉県さいたま市桜区下大久保 255

Regulation of photosynthesis by lipids

Haruhiko Jimbo

Department of Biochemistry and Molecular Biology, Saitama university, 255
Shimo-okubo, Sakura-ku, Saitama, 338-8570, Japan

Keywords: Lipase, Lipids, Photoinhibition, Photosystem II

DOI: 10.24480/bsj-review.15c2.00267

1. はじめに

膜脂質は、細胞の境界を定義する重要な生体物質である。こうした観点から、膜脂質分子の機能は、膜の構造形成に注目して研究が進んできた。特に低温障害における膜脂質分子の機能については、脂肪酸不飽和化酵素の遺伝子欠損株を用いて研究されてきた。その結果、低温ストレス下において多価不飽和脂肪酸が合成されることで、膜の相転移温度を低下させ、低温下で起こる膜構造の崩壊を防ぐ役割があることが明らかとなった。脂質は、生体物質の中でも、特に多く細胞内に存在し、脂質の機能の普遍性・重要性は広く受け入れられている一方で、各脂質分子の生体内での機能の特異性は不明な点が多く存在する。

筆者らは、主に光合成微生物であるシアノバクテリアを用いて、光や CO₂ などの環境変化に応答した膜脂質の代謝回転について研究を行っている。最近、膜脂質の代謝回転が、特に光合成活性の維持に重要な働きをすることが明らかとなってきた。

本稿では、シアノバクテリアの脂質代謝から明らかになってきた、光合成の環境ストレス応答における膜脂質分子の役割について最近の進展を紹介するとともに、今後の研究展開についても解説する。

2. 光合成の機能における膜脂質の役割

光合成の電子伝達反応は、チラコイド膜で行われる。したがって、チラコイド膜を構成する膜脂質には、光合成電子伝達反応に必要な土台としての役割がある。チラコイド膜は、3種類の糖脂質であるモノガラクトシルジアシルグリセロール (MGDG) , ジガラクトシルジアシルグリセロール (DGDG) , スルホキノボシルジアシルグリセロール (SQDG) と主要なリン脂質であるホスファチジルグリセロール (PG) から主に構成されている (図1)。シアノバクテリア *Synechocystis* sp. PCC 6803 (*S. 6803*) において、チラコイド膜の 80%以上を占めるガラクト糖脂質 MGDG と DGDG を合成できない *mgdE* 変異株では、前駆体であるグルコ糖脂質 (モノグルコシルジアシルグリセロール: GlcDG) が蓄積しているが、チラコイド膜の構

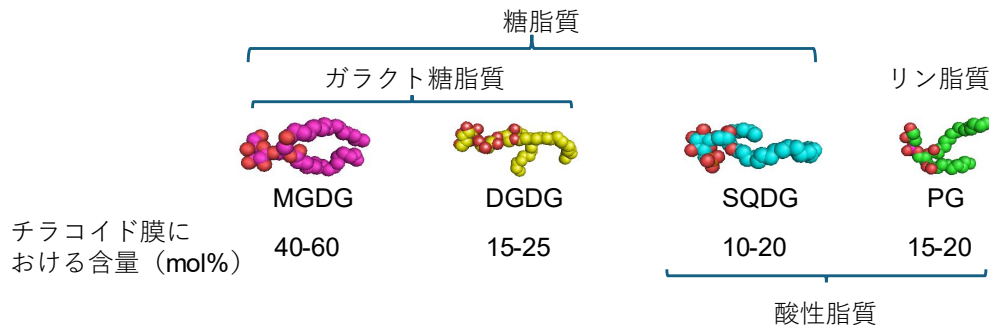


図 1. チラコイド膜を構成する主要な膜脂質

チラコイド膜は、全ての光合成生物において 4 種類のグリセロ脂質から構成される。その組成は、生物種によって異なるが、ほとんどのシアノバクテリア・植物では、ガラクトースを極性基にもつガラクト糖脂質である、モノガラクトシルジアシルグリセロール (MGDG)、ジガラクトシルジアシルグリセロール (DGDG) が、合計 55-85% を占める。スルホキノボシルジアシルグリセロール (SQDG) とホスファチジルグリセロール (PG) は酸性脂質であり、それぞれチラコイド膜の 10-20、15-20 % を占める。

造には大きな影響は見られなかった。したがって、チラコイド膜の構造には、ガラクト糖脂質は必須ではなく、グルコ糖脂質で代替できることがわかった (Awai *et al.*, 2014)。一方で、光化学系 II (PSII) の電子伝達速度は低下しており、光合成の機能において MGDG や DGDG に特異的な機能があることが示唆された (Awai *et al.*, 2014)。これまでに、結晶構造解析やクライオ電子顕微鏡解析から、多くの膜脂質分子が光合成電子伝達に関わる光化学系 I (PSI) や光化学系 II, シトクロム b_6f 複合体 (Cyt b_6f 複合体) に内包されていることが明らかとなっている (Yoshihara and Kobayashi, 2022)。したがって、それぞれの膜脂質分子は、チラコイド膜の構造維持だけではなく、膜タンパク質複合体の機能においても重要な役割を持つと考えられる。ここでは、光合成における膜脂質の役割について解説し、それぞれの膜脂質合成酵素遺伝子の欠損株における光合成の表現型について表 1 にまとめた。

MGDG は、多くの光合成生物のチラコイド膜において、最も含量が高い膜脂質であり、およそ 40-60 % を占める。MGDG 合成を完全に欠損したシロイヌナズナは、チラコイド膜構造が維持できず、発達初期段階で枯死してしまうため、その後の解析が困難となる (Kobayashi *et al.*, 2007)。また、MGDG 合成を完全に欠損してしまうと、MGDG を前駆体とする DGDG も同時に欠損してしまうため、MGDG と DGDG 両方が欠損した影響を複合的に解析することになる。シロイヌナズナ MGDG 合成酵素の 5'-UTR 領域に変異を持つ *mgdl-1* は、MGDG 含量が野生株の 42% まで低下しているが、DGDG は野生株と同程度以上、蓄積している (Jarvis *et al.*, 2000)。この *mgdl-1* 変異株では、PSII 電子伝達活性やプロトン駆動力 (Proton motive force: PMF)、非光化学的消光 (non-photochemical quenching: NPQ) が低下しており (Aronsson *et al.*, 2008)、MGDG が PSII の機能に関わることが示唆された。タバコの *Mgd1* 遺伝子を RNA-i でノックダウンした株においては、MGDG 量が 53% まで低下しており、*mgdl-1* と同様に NPQ の低下が観察されている (Wu *et al.*, 2013)。この変異株では、Cyt b_6f 複合体の蓄積量も減少しており、MGDG が、プロトン濃度勾配形成に関わる Cyt b_6f 複合体を介して NPQ や PSII 電子伝達活性に影響していることが示唆された (Wu *et al.*, 2013)。

表1. 異なる生物種の光合成活性におけるチラコイド膜脂質の影響

生物種	変異株	脂質	光合成における表現型	引用文献
S. 6803	<i>mgdE</i>	MGDGの欠失 DGDGの欠失 GlcDGの蓄積	PSII活性が低下	Awai et al. 2014
	<i>dgdA</i>	DGDGの欠失	PsbO, PsbU, PsbVの欠落 PSII活性が低下	Sakurai et al. 2007
	<i>sqdB</i>	SQDGの欠失	PSII活性が低下	Gluer et al. 1996 Aoki et al. 2012
	<i>pgsA</i>	PGの欠失	PSII活性が欠失 PSI及びPSIIが単体化 表在性タンパク質の欠落	Laczko-Dobos et al.2008 Sakurai et al. 2007 Gombos et al. 2002
S. 7942	<i>mgdE</i>	—	—	—
	<i>dgdA</i>	—	—	—
	<i>sqdB</i>	SQDGの欠失	通常条件で影響なし	Aoki et al. 2004
	<i>pgsA</i>	PGの欠失	PSII活性が欠失	Bogos et al. 2002
<i>A. thaliana</i>	<i>mgd1-1</i>	MGDGが野生株 の30%に減少	PMFの低下 PSII活性が低下	Aronsson et al. 2008
	<i>dgd1</i>	DGDGの欠失	PSI活性が低下	Hartel et al. 1997
	<i>sqd1</i>	SQDGの欠失	通常条件で影響なし	Yu et al. 2002
	<i>pgp1-2</i>	PGが野生株の 12%に減少	PSII活性が低下	Hagio et al. 2002

S. 6803 において, *dgdA* 変異株は DGDG 合成能を欠損している (Sakurai *et al.*, 2007)。 *dgdA* 変異株では, PSII の酸素発生複合体 (Oxygen-evolving Complex: OEC) に含まれる膜表在性タンパク質 PsbU が解離していることから, DGDG は PSII 活性に重要な働きを持つと考えられている (Sakurai *et al.*, 2007b)。 また, *dgdA* 変異体から His タグを用いて PS を精製した研究から, DGDG が PSI 三量体の安定化に寄与していることも示唆されている (Kubota *et al.*, 2010)。 シロイヌナズナにおいても, DGDG が PSI 複合体のルーメン側に結合する PsaD や PsaE の安定化に寄与するという知見とあわせると (Hartel *et al.*, 1997, Guo *et al.*, 2005), シアノバクテリアから被子植物に至るまで, DGDG が PSI の機能に広く関わるのが伺える。 しかし, *Synechococcus elongatus* PCC 7942 (S. 7942) など一部のシアノバクテリアにおいては, DGDG が生育自体に必須であることから, シアノバクテリアの種によっては, DGDG が, 光合成以外の別のエネルギー代謝に関わっている可能性がある (Maida and Awai, 2016)。 多くの真核光合成生物において, SQDG は葉緑体にのみ存在する脂質であるため, 光合成に特別な機能があるのではないかと推測されてきた (Shimojima, 2011)。 しかし, シロイヌナズナ、さらに

はシアノバクテリア *S. 7942* 株においても、SQDG を完全に欠損した変異株が、通常条件では光合成活性に異常を示さないことから、これらの種では SQDG は光合成には重要ではないと示唆されている (Guler *et al.*, 1996, Yu *et al.*, 2002, Aoki *et al.*, 2004)。一方、SQDG を欠損した *S. 6803* 株や緑藻 *Chlamydomonas reinhardtii* (*C. reinhardtii*) の *hf-2* 変異株では、SQDG の欠損により光合成活性が野生株の約 40%にまで低下することがわかっている (Aoki *et al.*, 2012, Sato *et al.*, 1995, Minoda *et al.*, 2002)。したがって、緑藻や一部のシアノバクテリアでは、SQDG が PSII 活性に重要な役割を持つ可能性があり、光合成における SQDG の役割には種間で差がある。

光合成における PG の役割については、これまでにかなり詳細に解析されている。PG は、チラコイド膜における唯一のリン脂質であるため、抽出したチラコイド膜に、リン脂質分解酵素であるホスホリパーゼ A を作用させることで、PG のみを分解することができる。この手法によって、PG が PSII 二量体の形成に必要であることが示唆された (Kruse *et al.*, 2000)。しかし、結晶解析から PG が PSII 二量体界面には存在しないこと (Umena *et al.*, 2011) や、PG がチラコイド膜の表在性タンパク質を安定化し、PSII の二量体化を促進すること (Sakurai *et al.*, 2007a) が明らかとなり、PSII 二量体形成への PG の寄与は間接的であった。また、*S. 6803* 株は、細胞外の PG 分子を取り込んで生育に利用することができる (Hagio *et al.*, 2000, Sato *et al.*, 2000)。したがって、PG 合成を欠損した *pgsA* 株を、PG 存在下で培養したのち、PG 非存在下に移すことで、細胞内の PG 含量を検出限界以下にすることができる。このような状態の *pgsA* 株を用いて光合成活性や PSII の電子伝達速度などを解析した結果、PG は、PSII における Q_A から Q_B への電子伝達 (Gombos *et al.*, 2002) や表在性タンパク質の結合 (Sakurai *et al.*, 2007a)、PSII の二量体化や CP43 タンパク質の結合 (Sakurai *et al.*, 2003, Laczko-Dobos *et al.*, 2008) に必要であることが明らかとなった。*S. 7942* やシロイヌナズナでも同様の結果が得られていることから (Bogos *et al.*, 2010, Kobayashi *et al.*, 2016)、PSII における PG の機能は種を超えて保存されているようである。

異なる生物種における脂質の機能については、脂質に結合した脂肪酸の機能も合わせて考える必要がある。例えば、*S. 7942* は、18:2 などの多価不飽和脂肪酸を持たないが、*S. 6803* は、18:2, 18:3, 18:4 などの複雑な脂肪酸分子種を持つ。脂質クラスに加えて、それぞれの脂質に結合した脂肪酸分子種の機能について考慮することで、生物種に特異的な脂質の機能について明らかになる可能性がある。

3. 光合成の環境ストレス応答における膜脂質の機能

光・CO₂・温度は、光合成を駆動する上で欠かせない要素であり、そのどれもが過剰であると光合成反応は破綻してしまう。特に光強度は常に一定ではなく、ダイナミックに変化している。したがって、光合成生物は、常に最適な光合成活性を維持するために、これらの環境ストレスに応答している。これまで、環境ストレス応答に関しては、転写・翻訳など、主にセントラルドグマの枠組の中で議論されており、その枠組みを外れた脂質分子に関しては、やや見過ごされてきたように感じる。ここでは、転写・翻訳ではなく、膜脂質の動態による光合成の環境ストレス応答について解説する。

光は、最もダイナミックに変動する環境要因であり、光合成生物は必ず光を感知する術を持っている。特に強光下では、過剰な光エネルギーが PSII を損傷させ、光合成活性の低下を引き起こす（光阻害）ため、光合成生物は損傷した PSII を迅速に修復することで、光合成活性を維持している。PSII 修復の過程は、損傷した PSII 複合体の解体、反応中心タンパク質である D1 の分解と新規合成、PSII 複合体の再構築に分けることができ、すべてチラコイド膜で行われる（図 2）。D1 タンパク質の分解と新規合成については、これまでに詳細な解析が

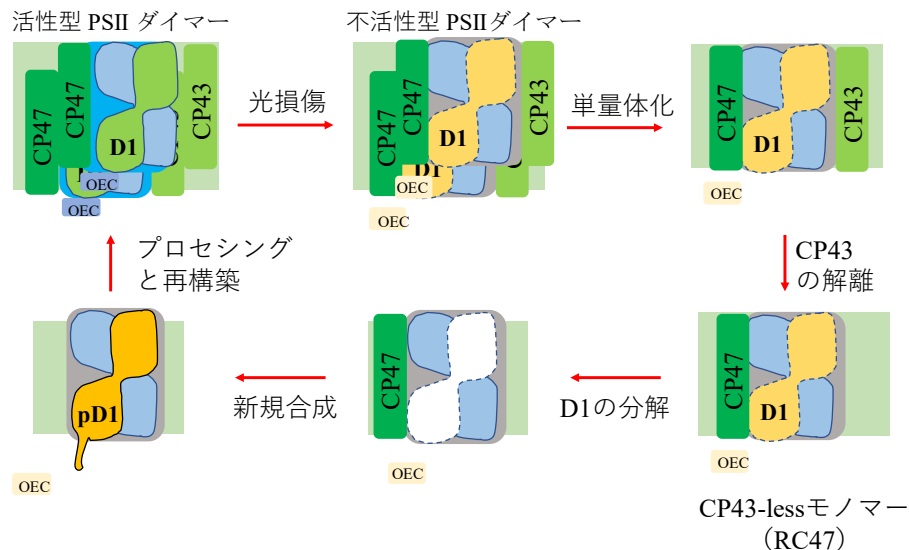


図 2. 光化学系 II (PSII) の修復サイクル

損傷した PSII 二量体は、単量体化および CP43 の解離を経て、CP43-less モノマー (RC47) となる。RC47 は、損傷した D1 を露出しており、チラコイド膜上のプロテアーゼ FtsH によって迅速に分解される。分解とほぼ同時に D1 タンパク質の新規合成・PSII 複合体への挿入が起こり、プレ D1 (pD1) となる。pD1 がプロセッシングされることで、表在性タンパク質・OEC の再構築が行われ、活性型の PSII へと修復が完了する。

行われているが、チラコイド膜脂質との関わりについては、未だに不明な点も多い。DGDG や PG に関しては、それぞれの合成酵素を欠損した変異株を用いた解析から、強光ストレスや高温ストレス下において損傷した PSII の修復に関わることがわかっている (Sakurai *et al.*, 2003, Mizusawa *et al.*, 2009a, Mizusawa *et al.*, 2009b)。筆者らは、膜脂質分子は PSII 複合体の中に内包されていることに着目し、膜脂質分子の分解が PSII 修復においてどのような役割があるのかについて研究を行なった。膜脂質は脂質分解酵素であるリパーゼによって分解される。筆者らは、脂肪酸分子をグリセロ脂質のグリセロール骨格から切り離すリパーゼ A に着目して *S. 6803* ゲノムからリパーゼ遺伝子の探索を行った。そのうち、*lipA* にコードされるリパーゼの基質特異性を生化学的に測定し、LipA が MGDG や DGDG, トリアシルグリセロール (TAG) などの脂質を分解することを明らかにした (Jimbo and Wada, 2023)。さらに、*lipA* 遺伝子を欠損した変異株を作製し、光合成の強光応答について解析したところ、LipA は、PSII を単量体することで、D1 タンパク質の分解及び PSII 修復を促進することを明らかにした (Jimbo and Wada, 2023)。PSII 二量体の結晶解析から、PSII の二量体界面には MGDG が 1 分子、SQDG が 2 分子、存在することがわかっている (Umena *et al.*, 2011, Yoshihara and Kobayashi, 2022)。 *Thermosynechococcus elongatus* BP-1 において、SQDG を欠損した *sqdB* 株では、PSII が単量体化することから、SQDG は PSII 二量体の安定化に関わることが示唆されている (Endo *et al.*,

2016)。 *In vitro* の結果から、LipA は SQDG を基質としないため、PSII 二量体界面に存在する MGDG の分解が鍵となって、SQDG 分子の乖離と PSII の単量体化を引き起こすことや、SQDG を基質とする他のリパーゼの存在が考えられる。また、非常に興味深いことに、シアノバクテリアと植物のどちらにおいても、PSII 複合体に含まれる MGDG 分子の極性基（ガラクトシル基）のほとんどは、ルーメン側を向いている（Yoshihara and Kobayashi, 2022）。LipA の基質特異性は、膜脂質の極性基に依存するため、LipA はルーメン側から作用する可能性がある。PSII 二量体のルーメン側には、PsbO などの表在性タンパク質が存在し、PsbO を欠損すると、PSII 二量体が不安定化することが明らかとなっている（Choo *et al.*, 2022）。したがって、PSII の損傷に伴って、表在性タンパク質の乖離することによって、LipA が MGDG にアクセスしやすくなり、PSII の単量体化を促進している可能性がある。これらの仮説を検証することで、OEC の崩壊による PSII の損傷過程と PSII 単量体化による修復過程をシームレスに繋げる機構を解明できると期待される。

4. 脂質を介した光合成活性の機能改変

膜脂質には、脂肪酸が結合しており、チラコイド膜脂質の主要な 4 つの脂質クラスの物性は結合する脂肪酸分子種によっても変化する。脂肪酸分子は、鎖長・二重結合の数・位置・シス/トランスなどの膨大な数の組み合わせが生じるため多様性に富んでいる。筆者らは、この脂肪酸分子の多様性に着目し、現在商業的に入手可能な 50 種類の脂肪酸分子を収集し脂肪酸分子ライブラリーを作成した。この脂肪酸分子ライブラリーを用いて、それぞれの脂肪酸分子種を *S. 6803* 細胞懸濁液に添加した際の PSII 光阻害への影響について網羅的に解析を行った。その結果、炭素数 16-18 の長鎖飽和脂肪酸は、PSII 光阻害を緩和したのに対し、炭素数 12-14 の中鎖脂肪酸は、PSII 光阻害を促進した。これらの飽和脂肪酸は、PSII 修復を促進あるいは阻害することで、PSII 光阻害の程度を変化させていた（Jimbo *et al.*, 2020）。さらに、不飽和脂肪酸についても同様の解析を行ったところ、18:1 などのモノ不飽和脂肪酸は、光阻害に影響がなかったのに対し、二重結合を 2 つ以上持つ多価不飽和脂肪酸は、PSII の損傷過程を促進することで、PSII 光阻害を促進した。これらの不飽和脂肪酸は、PG におけるグリセロール骨格の 2 番目の炭素（*sn*-2 位）に特異的にエステル結合し、Mn クラスターの崩壊を促進することで、PSII 光損傷を促進していた（Jimbo *et al.*, 2021）。これらの解析結果をまとめ、脂肪酸分子種と PSII 光阻害の構造相関解析を行うと、脂肪酸分子種の二重結合が 2 つ以上存在する場合、その位置に関わらず光合成活性を顕著に阻害することがわかった。また、鎖長についても C14 より短くなるほど阻害効果が高いことがわかった。これらの研究成果は、光合成生物の大量発生である、赤潮やアオコなどを防除するための薬剤などの開発につながる可能性がある。

脂肪酸の組成は、生物種に特有であり、その生育環境によって大きく異なる。シアノバクテリアの中でも特に海洋性シアノバクテリアは、淡水性のシアノバクテリアよりも鎖長が短い 14:0 脂肪酸を多く持っている（Kenyon *et al.*, 1972, Pittera *et al.*, 2018）。海洋は、日差しを遮るものがなく、常に照度が高いため、海洋性シアノバクテリアである *Cyanothece* や *Synechocystis* sp. PCC 7002 は、PSII 光阻害に対する耐性が高い。そこで筆者らは、14:0 と PSII

光阻害との関係を明らかにするため、14:0 を多く持つ窒素固定性シアノバクテリアである *Cyanothece sp.* 8801 のリゾホスファチジン酸アシルトランスフェラーゼ (LPAAT) を、*S.* 6803 の LPAAT と置換し、脂肪酸の鎖長を改変した T-1274 Δ 1848 株を作製した (Saito *et al.*, 2018)。T-1274 Δ 1848 株では、アンテナタンパク質による光化学系へのエネルギーの分配が変化し、強光下における一重項酸素 ($^1\text{O}_2$) の発生速度が低下した。その結果、 $^1\text{O}_2$ のターゲットとなる D1 の翻訳が促進し、PSII 修復が亢進した (Kurima *et al.*, 2024)。これまでに、*S.* 7942 に *S.* 6803 の不飽和化酵素の遺伝子 *desA* を導入し、脂肪酸の不飽和度を高めると、強光下における PSII 修復が促進することが明らかとなっている (Gombos *et al.*, 1997)。14:0 も、不飽和脂肪酸と同様に膜の流動性を向上させることから、14:0 の導入によってチラコイド膜の流動性が向上し、PSII 修復を促進している可能性がある。遺伝子改変による脂質分子の改変は、特異的な影響だけでなく、チラコイド膜の物性を変化させるほどの大きな変化を引き起こす。したがって、脂質に着目して環境ストレス耐性を向上させることで、光合成機能の飛躍的な向上が期待される。

5. 今後の展望

植物脂質の研究は、非常に歴史が長く、これまでに幅広い知識の蓄積がある。しかし、脂質の物性から、生物学で用いられる手法よりもどちらかといえば化学的な解析手法が多く、生物学者から扱うのを避けられているように思う。しかし、全ての生物にとって脂質は生存に必須な物質であり、また、その分子の多様性からも多くの機能があるに違いない。これまでの研究では、他の生体物質 (タンパク質や DNA, RNA) と同様に、その合成関連遺伝子の欠損変異株を用いた遺伝学で研究が進められ、脂質代謝経路については多くのことが明らかとなってきた。しかしながら、脂質合成遺伝子の欠損変異株の取得や解析は、シビアな表現型となり、その後の生理学的な解析がままならない場合が多い。近年、網羅的な脂質解析をゲノム解析と組み合わせたリポドーム-ゲノムワイド相関解析 (Lipidome-GWAS) によって、特定の脂質分子の機能を解明する試みがされている (Gazave *et al.*, 2020, Luzarowska *et al.*, 2023)。本稿で解説した光合成における脂質の機能についても、光合成機能を指標とした Lipidome-GWAS 解析を行うことで、光合成における脂質の機能について、新たな関係性が見えてくる可能性がある。また、光合成の機能は常に一定ではなく、生育環境に応じて、NPQ の発達や PSII 修復の促進などを通じてダイナミックに変化している。したがって、こうした光合成活性のフィットネスにおける脂質の関わりについても、解明していくことが必要である。

引用文献

Aoki, M., Sato, N., Meguro, A., Tsuzuki, M. (2004) Differing involvement of sulfoquinovosyl diacylglycerol in photosystem II in two species of unicellular cyanobacteria. *Eur J Biochem*, 271, 685-693. doi: 10.1111/j.1432-1033.2003.03970.x

- Aoki, M., Tsuzuki, M., Sato, N. (2012) Involvement of sulfoquinovosyl diacylglycerol in DNA synthesis in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *BMC research notes*, 5, 98. doi: 10.1186/1756-0500-5-98
- Aronsson, H., Schottler, M.A., Kelly, A.A., Sundqvist, C., Dormann, P., Karim, S., Jarvis, P. (2008) Monogalactosyldiacylglycerol deficiency in *Arabidopsis* affects pigment composition in the prolamellar body and impairs thylakoid membrane energization and photoprotection in leaves. *Plant Physiol*, 148, 580–592. doi: 10.1104/pp.108.123372
- Awai, K., Ohta, H., Sato, N. (2014) Oxygenic photosynthesis without galactolipids. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 111, 13571–13575. doi: 10.1073/pnas.1403708111
- Bogos, B., Ughy, B., Domonkos, I., Laczko-Dobos, H., Komenda, J., Abasova, L., Cser, K., Vass, I., Sallai, A., Wada, H., et al. (2010) Phosphatidylglycerol depletion affects photosystem II activity in *Synechococcus* sp. PCC 7942 cells. *Photosynth Res*, 103, 19–30. doi: 10.1007/s11120-009-9497-0
- Choo, P., Forsman, J.A., Hui, L., Khaing, E.P., Summerfield, T.C., Eaton-Rye, J.J. (2022) The PsbJ protein is required for photosystem II activity in centers lacking the PsbO and PsbV lumenal subunits. *Photosynth Res*, 151, 103–111. doi: 10.1007/s11120-021-00862-y
- Endo, K., Kobayashi, K., Wada, H. (2016) Sulfoquinovosyldiacylglycerol has an Essential Role in *Thermosynechococcus elongatus* BP-1 Under Phosphate-Deficient Conditions. *Plant Cell Physiol*, 57, 2461–2471. doi: 10.1093/pcp/pcw159
- Gazave, E., Tassone, E.E., Baseggio, M., Cryder, M., Byriel, K., Oblath, E., Lueschow, S., Poss, D., Hardy, C., Wingerson, M., et al. (2020) Genome-wide association study identifies acyl-lipid metabolism candidate genes involved in the genetic control of natural variation for seed fatty acid traits in *Brassica napus* L. *Industrial Crops and Products*, 145, 112080. doi: 10.1016/j.indcrop.2019.112080
- Gombos, Z., Kanervo, E., Tsvetkova, N., Sakamoto, T., Aro, E.M., Murata, N. (1997) Genetic enhancement of the ability to tolerate photoinhibition by introduction of unsaturated bonds into membrane glycerolipids. *Plant Physiol*, 115, 551–559. doi: 10.1104/pp.115.2.551
- Gombos, Z., Varkonyi, Z., Hagio, M., Iwaki, M., Kovacs, L., Masamoto, K., Itoh, S., Wada, H. (2002) Phosphatidylglycerol requirement for the function of electron acceptor plastoquinone Q(B) in the photosystem II reaction center. *Biochemistry*, 41, 3796–3802. doi: 10.1021/bi011884h
- Guler, S., Seeliger, A., Hartel, H., Renger, G., Benning, C. (1996) A null mutant of *Synechococcus* sp. PCC7942 deficient in the sulfolipid sulfoquinovosyl diacylglycerol. *J Biol Chem*, 271, 7501–7507. doi: 10.1074/jbc.271.13.7501

- Guo, J., Zhang, Z., Bi, Y., Yang, W., Xu, Y. and Zhang, L. (2005) Decreased stability of photosystem I in *dgd1* mutant of *Arabidopsis thaliana*. *FEBS Lett*, 579, 3619–3624. doi: 10.1016/j.febslet.2005.05.049
- Hagio, M., Gombos, Z., Varkonyi, Z., Masamoto, K., Sato, N., Tsuzuki, M., Wada, H. (2000) Direct evidence for requirement of phosphatidylglycerol in photosystem II of photosynthesis. *Plant Physiol*, 124, 795–804. doi: 10.1104/pp.124.2.795
- Hartel, H., Lokstein, H., Dormann, P., Grimm, B., Benning, C. (1997) Changes in the composition of the photosynthetic apparatus in the galactolipid-deficient *dgd1* mutant of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol*, 115, 1175–1184. doi: 10.1104/pp.115.3.1175
- Jarvis, P., Dormann, P., Peto, C.A., Lutes, J., Benning, C., Chory, J. (2000) Galactolipid deficiency and abnormal chloroplast development in the *Arabidopsis* MGD synthase 1 mutant. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 97, 8175–8179. doi: 10.1073/pnas.100132197
- Jimbo, H., Takagi, K., Hirashima, T., Nishiyama, Y., Wada, H. (2020) Long-chain saturated fatty acids, palmitic and stearic acids, enhance the repair of photosystem II. *Int J Mol Sci*, 21. doi: 10.3390/ijms21207509
- Jimbo, H., Wada, H. (2023) Deacylation of galactolipids decomposes photosystem II dimers to enhance degradation of damaged D1 protein. *Plant Physiol*, 191, 87–95. doi: 10.1093/plphys/kiac460
- Jimbo, H., Yuasa, K., Takagi, K., Hirashima, T., Keta, S., Aichi, M., Wada, H. (2021) Specific incorporation of polyunsaturated fatty acids into the *sn*-2 position of phosphatidylglycerol accelerates photodamage to photosystem II under strong light. *Int J Mol Sci*, 22. doi: 10.3390/ijms221910432.
- Kenyon, C.N., Rippka, R., Stanier, R.Y. (1972) Fatty acid composition and physiological properties of some filamentous blue-green algae. *Arch Mikrobiol*, 83, 216–236. doi: 10.1007/BF00645123
- Kobayashi, K., Endo, K., Wada, H. (2016) Multiple impacts of loss of plastidic phosphatidylglycerol biosynthesis on photosynthesis during seedling growth of *Arabidopsis*. *Front Plant Sci*, 7, 336–348. doi: 10.3389/fpls.2016.00336
- Kobayashi, K., Kondo, M., Fukuda, H., Nishimura, M., Ohta, H. (2007) Galactolipid synthesis in chloroplast inner envelope is essential for proper thylakoid biogenesis, photosynthesis, and embryogenesis. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 104, 17216–17221. doi: 10.1073/pnas.0704680104
- Kruse, O., Hankamer, B., Konczak, C., Gerle, C., Morris, E., Radunz, A., Schmid, G.H., Barber, J. (2000) Phosphatidylglycerol is involved in the dimerization of photosystem II. *Journal of Biological Chemistry*, 275, 6509–6514. doi: 10.1074/jbc.275.9.6509

- Kubota, H., Sakurai, I., Katayama, K., Mizusawa, N., Ohashi, S., Kobayashi, M., Zhang, P., Aro, E.M., Wada, H. (2010) Purification and characterization of photosystem I complex from *Synechocystis* sp. PCC 6803 by expressing histidine-tagged subunits. *Biochim Biophys Acta*, 1797, 98–105. doi: 10.1016/j.bbabi.2009.09.001
- Kurima, K., Jimbo, H., Fujihara, T., Saito, M., Ishikawa, T., Wada, H. (2024) High myristic acid in glycerolipids enhances the repair of photodamaged photosystem II under strong light. *Plant Cell Physiol.* 65, 790-797. doi: 10.1093/pcp/pcae021
- Laczko-Dobos, H., Ughy, B., Toth, S.Z., Komenda, J., Zsiros, O., Domonkos, I., Parducz, A., Bogos, B., Komura, M., Itoh, S., et al. (2008) Role of phosphatidylglycerol in the function and assembly of Photosystem II reaction center, studied in a *cdsA*-inactivated PAL mutant strain of *Synechocystis* sp. PCC6803 that lacks phycobilisomes. *Biochim Biophys Acta*, 1777, 1184–1194. doi: 10.1016/j.bbabi.2008.06.003
- Luzarowska, U., Russ, A.K., Joubes, J., Batsale, M., Szymanski, J., V, P.T., Luzarowski, M., Wu, S., Zhu, F., Endres, N., Khedhayir, S., et al. (2023) Hello darkness, my old friend: 3-KETOACYL-COENZYME A SYNTHASE4 is a branch point in the regulation of triacylglycerol synthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 35, 1984–2005. doi: 10.1093/plcell/koad059
- Maida, E., Awai, K. (2016) Digalactosyldiacylglycerol is essential in *Synechococcus elongatus* PCC 7942, but its function does not depend on its biosynthetic pathway. *Biochim Biophys Acta*, 1861, 1309–1314. doi: 10.1016/j.bbalip.2016.03.011
- Minoda, A., Sato, N., Nozaki, H., Okada, K., Takahashi, H., Sonoike, K., Tsuzuki, M. (2002) Role of sulfoquinovosyl diacylglycerol for the maintenance of photosystem II in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Eur J Biochem*, 269, 2353–2358. doi: 10.1046/j.1432-1033.2002.02896.x
- Mizusawa, N., Sakata, S., Sakurai, I., Sato, N., Wada, H. (2009a) Involvement of digalactosyldiacylglycerol in cellular thermotolerance in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Arch Microbiol*, 191, 595–601. doi: 10.1007/s00203-009-0486-7
- Mizusawa, N., Sakurai, I., Sato, N., Wada, H. (2009b) Lack of digalactosyldiacylglycerol increases the sensitivity of *Synechocystis* sp. PCC 6803 to high light stress. *FEBS Lett*, 583, 718–722. doi: 10.1016/j.febslet.2009.01.021
- Pittera, J., Jouhet, J., Breton, S., Garczarek, L., Partensky, F., Marechal, E., Nguyen, N.A., Dore, H., Ratin, M., Pitt, F.D., et al. (2018) Thermoacclimation and genome adaptation of the membrane lipidome in marine *Synechococcus*. *Environ Microbiol*, 20, 612–631. doi: 10.1111/1462-2920.13985

- Saito, M., Endo, K., Kobayashi, K., Watanabe, M., Ikeuchi, M., Murakami, A., Murata, N., Wada, H. (2018) High myristic acid content in the cyanobacterium *Cyanothece* sp. PCC 8801 results from substrate specificity of lysophosphatidic acid acyltransferase. *Biochimica et biophysica acta. Molecular and cell biology of lipids*, 1863, 939–947. doi: 10.1016/j.bbalip.2018.05.011
- Sakurai, I., Hagio, M., Gombos, Z., Tyystjarvi, T., Paakkarinen, V., Aro, E.M., Wada, H. (2003) Requirement of phosphatidylglycerol for maintenance of photosynthetic machinery. *Plant Physiol*, 133, 1376–1384. doi: 10.1104/pp.103.026955
- Sakurai, I., Mizusawa, N., Ohashi, S., Kobayashi, M., Wada, H. (2007a) Effects of the lack of phosphatidylglycerol on the donor side of photosystem II. *Plant Physiol*, 144, 1336–1346. doi: 10.1104/pp.107.098731
- Sakurai, I., Mizusawa, N., Wada, H., Sato, N. (2007b) Digalactosyldiacylglycerol is required for stabilization of the oxygen-evolving complex in photosystem II. *Plant Physiol*, 145, 1361–1370. doi: 10.1104/pp.107.106781
- Sato, N., Hagio, M., Wada, H., Tsuzuki, M. (2000) Requirement of phosphatidylglycerol for photosynthetic function in thylakoid membranes. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 97, 10655–10660. doi: 10.1073/pnas.97.19.10655
- Sato, N., Sonoike, K., Tsuzuki, M., Kawaguchi, A. (1995) Impaired photosystem II in a mutant of *Chlamydomonas reinhardtii* defective in sulfoquinovosyl diacylglycerol. *Eur J Biochem*, 234, 16–23. doi: 10.1111/j.1432-1033.1995.016_c.x.
- Shimajima, M. (2011) Biosynthesis and functions of the plant sulfolipid. *Prog Lipid Res*, 50, 234–239. doi: 10.1016/j.plipres.2011.02.003.
- Umena, Y., Kawakami, K., Shen, J.R., Kamiya, N. (2011) Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II at a resolution of 1.9 Å. *Nature*, 473, 55–60. doi: 10.1038/nature09913.
- Wu, W., Ping, W., Wu, H., Li, M., Gu, D., Xu, Y. (2013) Monogalactosyldiacylglycerol deficiency in tobacco inhibits the cytochrome b6f-mediated intersystem electron transport process and affects the photostability of the photosystem II apparatus. *Biochim Biophys Acta*, 1827, 709–722. doi: 10.1016/j.bbabi.2013.02.013.
- Yoshihara, A., Kobayashi, K. (2022) Lipids in photosynthetic protein complexes in the thylakoid membrane of plants, algae, and cyanobacteria. *J Exp Bot*, 73, 2735–2750. doi: 10.1093/jxb/erac017.

Yu, B., Xu, C., Benning, C. (2002) *Arabidopsis* disrupted in SQD2 encoding sulfolipid synthase is impaired in phosphate-limited growth. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 99, 5732–5737. doi: 10.1073/pnas.082696499