

# 光合成研究

第22巻 第1号 (通巻63号) 2012年4月

NEWS LETTER Vol. 22 NO. 1 April 2012  
THE JAPANESE SOCIETY OF PHOTOSYNTHESIS RESEARCH

---

2013~2014年 日本光合成学会 次期会長選挙 開票結果報告 光合成学会特別賞「光と緑の賞」贈呈のお知らせ	1
池内 昌彦 (東大)	2
第3回日本光合成学会 (年会、公開シンポジウム) 開催のお知らせ 皆川 純 (基生研)、寺島 一郎 (東大)	3
解説 シアノバクテリオクロムと補色順化の研究の最近 広瀬 侑 (豊橋技術科学大)	5
解説 光合成の進化 伊藤 繁 (名大)	14
解説特集「植物、藻類等を利用した物質生産の新しい展開とその課題」 序文	31
太田 啓之 (東工大)	32
解説 微細藻類ユーグレナの特徴と食品・環境分野への応用 嵐田 亮 (株ユーグレナ)	33
解説 海洋ハプト藻類のアルケノン合成経路の解明とオイル生産への基盤技術の開発に向けて 鈴木 岩根、白岩 善博 (筑波大、JST CREST)	39
解説 植物による物質生産 横田 明穂 (奈良先端大)	44
解説 水分解酸素反応を可能とさせるPhotosystem IIにおけるクロロフィル上の電荷配置* 石北 央 (京大、さきがけ)、齊藤 圭亮 (京大)	48
集会案内 第19回 光合成の色素系と反応中心に関するセミナー開催予告	54
集会案内 若手の会活動報告 ~第六回セミナー開催告知~	55
事務局からのお知らせ	55
日本光合成学会会員入会申込書	56
日本光合成学会会則	57
幹事会名簿	59
編集後記	60
記事募集	60
賛助法人会員広告	

---

\* 本記事は光合成研究21巻第3号に掲載したのですが、図2に誤りがあったため再掲載させていただきます。

## 2013～2014年 日本光合成学会 次期会長選挙 開票結果報告

「日本光合成学会会則（平成21年6月1日施行）第5条」に基づき、平成24年1月31日を投票締切日（消印有効）として実施した次期会長選挙について、2月14日に選挙管理委員久堀徹と太田啓之が、オブザーバー（養父知子）立ち会いのもとに行った開票作業の結果を報告します。

### 1. 投票状況

投票総数： 67 票  
 有効投票数： 67 票  
 無効投票数： 0票

### 2. 開票結果

順位	氏名	得票数
1	田中 歩	19
2	寺島 一郎	17
3	高橋 裕一郎	6
4	小俣 達男	5
4	鹿内 利治	5

その他 9名 3~1票、白票 1票

(得票数同数の場合には、五十音順に表示)

以上の結果から、次期会長として田中 歩氏が選出されました。

次期会長の任期は平成25年1月1日～平成26年12月31日です。

平成24年2月14日

日本光合成学会 次期会長選挙管理委員

久堀 徹

太田 啓之

## 日本光合成学会特別賞「光と緑の賞」贈呈のお知らせ

日本光合成学会 会長  
池内 昌彦

世界中の光合成研究者の長年の夢であった光合成酸素発生系「光化学系II反応中心複合体の立体構造」を決定された以下4名の方々の、光合成研究への多大な貢献を讃え、記念するために、本年2月1日に、日本光合成学会特別賞「光と緑の賞」を贈呈しました。今後さらに光合成研究の発展に貢献いただけますよう、願っています。なお、6月の年会にて授賞式を予定しています。

受賞者の皆様、誠におめでとうございます。

### 受賞者

梅名 泰史（大阪市立大学 複合先端研究機構 特任准教授）

川上 恵典（大阪市立大学 複合先端研究機構 特任准教授）

沈 建仁（岡山大学大学院自然科学研究科 教授）

神谷 信夫（大阪市立大学・複合先端研究機構 教授）

### 研究成果

「酸素発生光化学系IIの1.9 Å分解能における結晶構造」の決定

Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II at a resolution of 1.9 Å  
発表雑誌：Nature 473, 55–60 (05 May 2011)

Umena, Y., Kawakami K., Shen J.-R., Kamiya N.

## 集会案内

第3回日本光合成学会および公開シンポジウム  
「光合成と藻類バイオテクノロジー」  
「植物とCO<sub>2</sub>」

2012年6月1日(金) 12:30 ~ 2日(土) 15:00

東京工業大学すずかけキャンパス (すずかけ台大学会館 (すずかけホール))

今年の第3回日本光合成学会および公開シンポジウムは、東京工業大学において開催します。概略は以下の通りです。また、一般講演(口頭発表)およびポスター発表を予定しておりますので、若い学生の方々のご参加を、先生方は是非おすすめください。

日時： 2012年6月1日(金) 12:30 ~ 2日(土) 15:00

場所： 東京工業大学すずかけキャンパス (すずかけ台大学会館 (すずかけホール))

<http://www.sok.titech.ac.jp/gakugai/gakum/horule.htm>

参加費： 無料

公開シンポジウム1 (6月1日)

### 「光合成と藻類バイオテクノロジー」

オーガナイザー 皆川 純 (基礎生物学研究所)

昨今、バイオ燃料等と結びつけて光合成が、そしてそのプラットフォームとして藻類が持てはやされている。しかし、そうした視点で藻類を見ている研究者と、もともと藻類を用いて光合成関連分野の研究を行っている研究者はやや乖離している感がある。そこで、藻類エンジニアリングの高い技術を用いて光合成エネルギー代謝やその周辺の研究を展開している研究者にご講演をお願いした。「藻類を用いることで何をどこまで研究できるのか」議論してみたい。

講演予定者

田中 寛 (東京工業大資源化学研究所)

「紅藻シゾン *Cyanidioschyzon merolae* における代謝制御」 (仮題)

福澤 秀哉 (京都大学大学院生命科学研究所)

「緑藻クラミドモナスにおけるCO<sub>2</sub>の濃縮とセンシングならびに代謝変換」

松田 祐介 (関西学院大理工学部生命科学科)

「珪藻エンジニアリングによるCO<sub>2</sub>固定研究」

原山 重明 (中央大学理工学部生命科学科)

「バイオエネルギー生産と藻類バイオテクノロジー」 (仮題)

公開シンポジウム2 (6月2日)

「植物とCO<sub>2</sub>」

オーガナイザー 寺島 一郎 (東京大学大学院)

過去150年間、大気CO<sub>2</sub>濃度は増加し続けている。今後、CO<sub>2</sub>濃度の増加速度は緩和されるかもしれないが、産業革命以前の280 ppmの2倍の濃度になるのは避けられないだろう。これは、光合成生物にとって、基質濃度の激増を意味している。このシンポジウムでは、植物のCO<sub>2</sub>応答を長年研究してきたパイオニアの基調講演に加えて、公募による講演やポスターも含めて、植物や藻類のCO<sub>2</sub>応答を多角的に議論したい。

## 講演予定者

牧野 周 (東北大学大学院農学研究科)

「高CO<sub>2</sub>環境とC<sub>3</sub>光合成の窒素利用」

長谷川 利拡 (農業環境技術研究所)

「つくばみらいFACE実験によるイネの高CO<sub>2</sub>応答の検証」

深山 浩 (神戸大学大学院農学研究科)

「高CO<sub>2</sub>環境に適したRubiscoの導入によるイネの光合成能力の改良」

多くの方々のご参加をお待ちしています。なお、参加費は無料ですが、発表には学会入会が必要です。また、優秀発表賞（ポスター賞と口頭発表賞）を選出します。沢山の発表申し込みをお待ちしています。尚、口頭発表の演題数が決まっていますので、口頭発表で申し込まれてもオーガナイザーから変更をお願いするかもしれません。参加ご希望の方は、電子メール（[photosymposia@bio.c.u-tokyo.ac.jp](mailto:photosymposia@bio.c.u-tokyo.ac.jp)）でご登録をお願いします。シンポジウムは公開で誰でも参加できます。一般講演（口頭発表）およびポスター発表は会員に限らせていただきます（非会員で発表を希望される方はご入会ください。シンポジウム当日ご入会いただくことも可能です）。Web上（<http://www.soc.nii.ac.jp/photosyn/>）でも詳細をお知らせします。

電子メールでの登録内容（申し込み締切 平成24年5月25日）

氏名：

所属：

連絡先（住所、電話/FAX、E-mail）：

懇親会参加希望（一般 3000円、学生 2000円の予定）： 有 無

発表希望： 有 無、 一般講演（口頭発表） ポスター発表

タイトル：

発表者氏名・所属：

内容（2~3行程度）：

シアノバクテリオクロムと補色順化の研究の最近<sup>§</sup>

豊橋技術科学大学

広瀬 侑\*

## 1. シアノバクテリオクロムの発見と研究の進展

フィトクロムは、植物から見つかった光受容タンパク質であり、赤色光吸収型と遠赤色光吸収型の間を可逆的に光変換する。植物のフィトクロムには、開環テトラピロールであるフィトクロモビリン (PΦB) が色素として結合する (図1)。光照射によってPΦBのD環に異性化 (C15-ZとC15-Eの間の変換) が起こり、これがタンパク質の全体の構造変化を引き起こす<sup>1)</sup>。植物のフィトクロムは、光照射によって核内へと移行し、Phytochrome Interaction Factorとの相互作用を介して、種子発芽や避陰応答などの様々な光応答を制御すると考えられている<sup>2)</sup>。

1996年、かずさDNA研究所の金子貴一ら (現京都産業大) によって、シアノバクテリア *Synechocystis* sp. PCC 6803 のゲノムが、全生物の中で5番目に解読された<sup>3)</sup>。その翌年、カリフォルニア大の Clark Lagarias 研究室の Kuo-Chen Yeh 博士らによって、*Synechocystis* のゲノムからフィトクロム Cph1 が発見された<sup>4)</sup>。これは、植物以外の生物における最初のフィトクロムの発見であった。その後もゲノム解析に伴ってフィトクロ

ム遺伝子の探索競争が行われ、放射線耐性菌、緑膿菌、土壌細菌、真菌などからもフィトクロム遺伝子が見つかった<sup>5)</sup>。これらの解析により、シアノバクテリアのフィトクロムはフィコシアノビルン (PCB) もしくはビリベルジン (BV)、それ以外の生物のフィトクロムはBVを結合する事が明らかとなった (図1)<sup>6)</sup>。PCBはGAFドメイン内のCys残基に共有結合するが、BVはN末端のCys残基に共有結合する。結晶構造解析の進展により、これらのCys残基の位置の違いにも関わらずGAFドメイン内に包まれた開環テトラピロール色素の構造は高度に保存されていることが示された<sup>7,8)</sup>。これらの植物以外のフィトクロムは、色素の共役二重結合の長さの違いによって吸収波長に若干の違いはあるものの、いずれも赤色光吸収型と遠赤色光吸収型の間で光変換する。これらのフィトクロムの多くはヒスチジンキナーゼドメインを持ち、リン酸化を介してシグナルを伝達すると考えられているが、生理的な機能の解析はあまり進んでいない。

このような時代背景下、筆者の博士課程の指導教官であった池内昌彦博士 (東京大学) は、ゲノムが解読

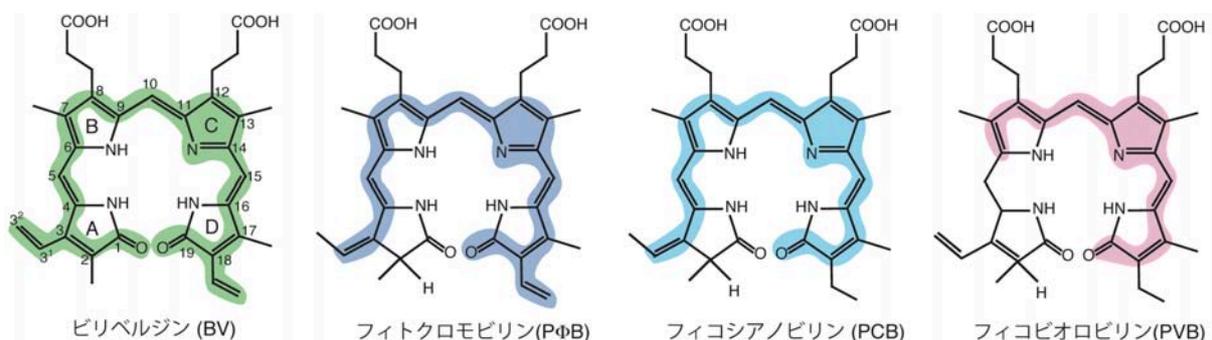


図1 フィトクロムやシアノバクテリオクロムに結合する様々な開環テトラピロール色素。吸収波長の長さはBV>PΦB>PCB>PVBであり、色付きで示した共役二重結合の長さとも相関がある。

<sup>§</sup> 第2回日本光合成学会シンポジウム 発表賞受賞論文 (口頭発表)

\* 連絡先 E-mail: hirose@eiiris.tut.ac.jp

された *Synechocystis* sp. 6803 の走光性の解析を始めた。当時学生であった吉原静恵博士（現大阪府立大）らは、*Synechocystis* の持つ走化性遺伝子ホモログを破壊すると、光に向かって進んでいた細胞が、逆に光から遠ざかるように進むことを発見し、2000年に報告した<sup>9)</sup>。その遺伝子の一つである *syPixJ1* がフィトクロム様のGAFドメインをコードすると予測されたため、そのタンパク質を*Synechocystis*細胞から単離したところ、開環テトラピロール色素を結合し、これまでに全く報告例のない青色光吸収型と緑色光吸収型の間の可逆光変換を示した<sup>10)</sup>。さらに、SyPixJ1に近縁なGAFドメインを持つ遺伝子群は、シアノバクテリアのゲノムに複数存在する事が明らかとなった。この新規光受容体遺伝子群はシアノバクテリアのゲノムのみが存在が確認されたことから「シアノバクテリオクロム」と命名され<sup>11)</sup>、近年、その呼び名が浸透してきている。ちなみに、「この論文を何故Natureに投稿しなかったんだい？」という質問を、筆者は海外の研究者から度々聞かされる。その後、大阪府立大学に移られた吉原博士らは、SyPixJ1をPCB合成酵素と共に大腸菌で発現させると、*Synechocystis* 細胞を用いた場合と同様に青／緑色光変換能を示すことを、2006年に報告した<sup>12)</sup>。これはSyPixJ1がPCBを基質として取り込んでいることを示唆していた。しかし、SyPixJ1を変性させて色素自身の吸収スペクトルを調べてみると、その吸収スペクトルはPCBよりも明らかに短波長シフトしており、色素に何らかの修飾が起こっている可能性が強く示唆された。同年、池内研究室に在籍していた石塚量見博士（現医薬品医療機器総合機構）らは、*Thermosynechococcus elongatus* BP-1のシアノバクテリオクロムであるTePixJを、*Synechocystis*細胞における過剰発現系を用いて高純度に精製し、TePixJがSyPixJ1と同様の青／緑色光変換能を持つことを示した<sup>13)</sup>。石塚博士らは、酸変性スペクトル解析によって、TePixJの色素がPCBではなくフィコビオロピリン（PVB）であることを見いだした<sup>14)</sup>。その後の *in vitro* の再構成試験によって、TePixJが実際にPCBからPVBへの変換を触媒することが証明された<sup>15)</sup>。

さて、フィトクロムの色素であるBV、PΦB、PCBは、いずれも4つのピロール環の共役二重結合が繋がっている（図1）。一方、PVBは共役二重結合がA環とB環の間で切れており、PCBよりも短波長の光を吸収する。そのため、PCBからPVBへ異性化する事が、

SyPixJ1やTePixJがフィトクロムに比べてかなり短波長の光を受容する原因であると考えられていた。ところが2008年、Lagarias 研究室のNathan Rockwell 博士らは、PVB結合型シアノバクテリオクロムに特異的に保存されたCys残基を変異させると、光変換反応が進行しなくなる事を発見した<sup>16)</sup>。彼らはこの結果をもとに、PVBのA-B環に加え、B-C環間の共役二重結合がCys残基の脱着によって切断されるという光反応機構を提唱した。この機構は、2011年の石塚博士らによるTePixJのFTIR測定にて、実際にチオール基の消失／出現が観測されたことによって裏付けられた<sup>15)</sup>。さらに、Rockwell博士らは、他のシアノバクテリオクロムではGAFドメインの様々な場所にCys残基が存在し、色素と反応する事を明らかにした<sup>17)</sup>。現修士課程の榎本元君らは、PVB結合型シアノバクテリオクロムTlr1999（図2）を用いて、Cys残基の脱着に伴う吸収スペクトル変化を解明し、外部から添加したチオール基がCys残基と同様の機能を果たすことを示した<sup>18)</sup>。これら一連の研究によって、Cys残基を介したシアノバクテリオクロムの短波長光吸収機構が明らかになりつつある。

さて、*Synechocystis*細胞を用いてシアノバクテリオクロムを発現・精製する方法は、細胞培養に時間がかかり、さらに内在のクロロフィル等のコンタミがしばしば問題になった。2006年、河内孝之博士（京都大学）のグループの向川佳子博士らは、HemeからPCBへの変換を触媒するシアノバクテリアの色素合成遺伝子 (*hoI*と*pcyA*) を大腸菌に導入し、PCBを産生する大腸菌を開発した<sup>19)</sup>（この系は上述のSyPixJ1の解析にも用いられた）。この大腸菌に、シアノバクテリオクロム遺伝子を発現させることで、PCB結合タンパク質を容易に発現・精製する事が可能となり、様々な光を受容するシアノバクテリオクロムが見つかった。池内研究室現助教の成川礼博士らは*Anabaena* sp. PCC 7120に存在するSyPixJ1ホモログであるAnPixJを解析し、赤／緑色光で可逆的に光変換をすることを2008年に明らかにした（図2）<sup>20)</sup>。同時期に、成川博士らはAnPixJの結晶化にも成功しており、この構造情報を元に今後の光反応機構の解析が大きく進むことが予想される<sup>21)</sup>。*Synechococcus elongatus* PCC 7924のCikAは概日リズムをリセットすると報告されているが<sup>22)</sup>、成川博士らは *Synechocystis* のCikA ホモログが、紫／黄色光を受容することを2008年に明らかにした（図2）

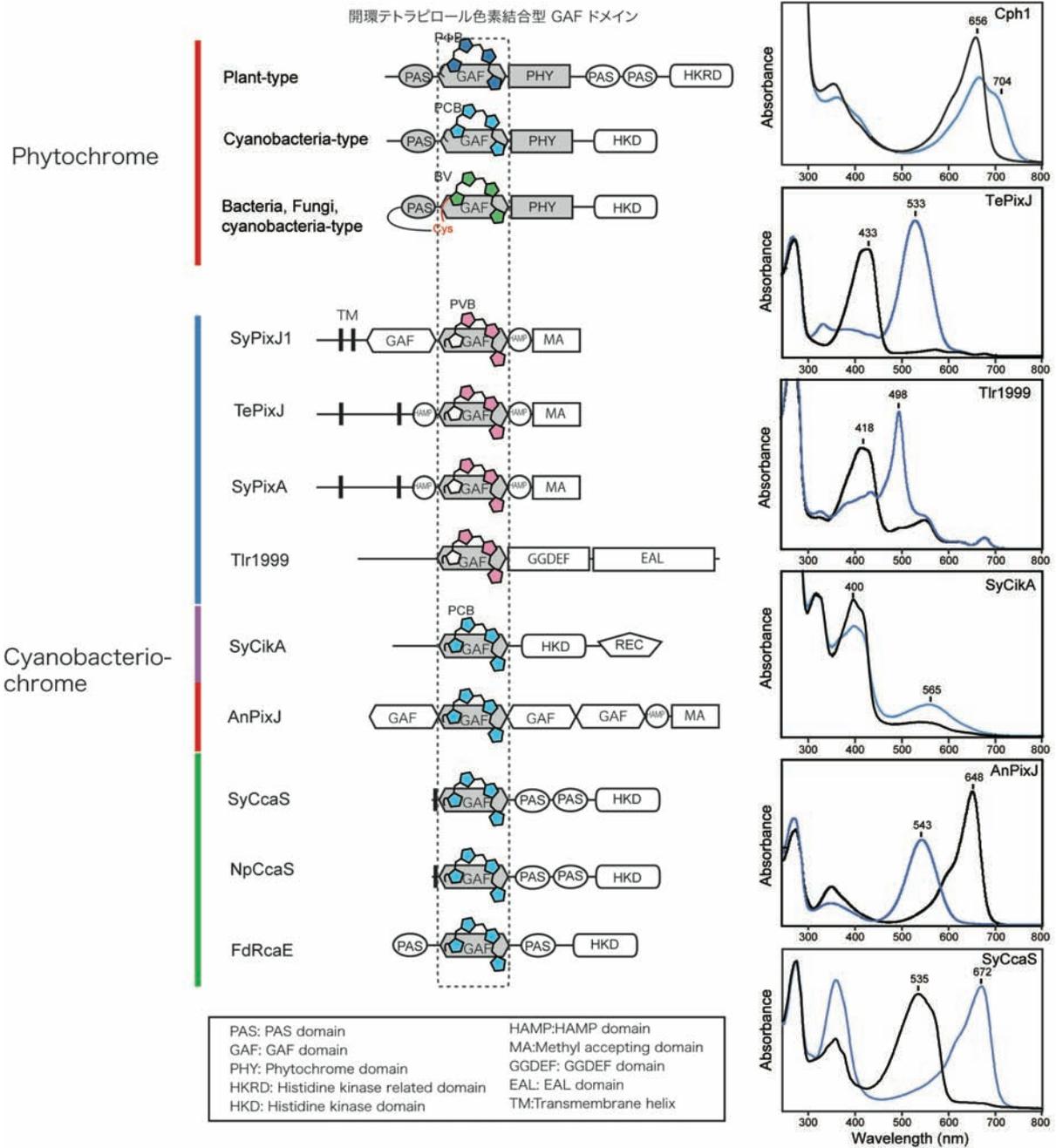


図2 一般的なフィトクロムと、池内研究室にて発見されたシアノバクテリオクロムのドメイン構成の一覧。代表的な吸収スペクトルを右のグラフに示す。これらの光受容体の光変換では、D環の構造がC15-ZとC15-Eの間で変換する。C15-Zの吸収スペクトルを黒線、C15-Eの吸収スペクトルを青線で示す。

23). さらに2011年、成川博士らは、SyPixJ1と同様に走光性に関わると考えられるSyPixAも青/緑色光変換能を持つことを示した<sup>24)</sup>。また、Rockwell博士らもPCB合成大腸菌を用いて*Nostoc punctiforme*の全てのシアノバクテリオクロムの生化学解析を進めている<sup>17,25)</sup>。今後は、個別のシアノバクテリオクロムの光反応機構を、分光光学や構造生物学的手法を用いて解析することが大きな課題であろう。また、個別のシアノバ

クテリオクロムの生理機能の解析も重要な課題である。シアノバクテリオクロムの分光情報が揃った*Nostoc punctiforme*や、内在のシアノバクテリオクロム遺伝子数の少ない*Thermosynechococcus elongatus*は、光応答の生理を研究する上で良いモデル材料となると考えられる。

## 2. 補色順化の研究の歴史

シアノバクテリアは光化学系IIと光化学系Iを用いて酸素発生型の光合成を行う。フィコビリソームはシアノバクテリアの持つ集光タンパク質複合体であり、主に光化学系IIに光エネルギーを伝達する事が知られている<sup>26)</sup>。一部のシアノバクテリアはフィコビリソームを構成する集光色素タンパク質として、緑色光を吸収するフィコエリスリンと、赤色光を吸収するフィコシアニンを持つ。それらのシアノバクテリア種の多くは、緑色光の下ではフィコエリスリンを増やして、緑色光を利用して光合成を行い、逆に赤色光の下ではフィコシアニンを増やして、赤色光を利用して光合成を行う。この現象は、1902年にGaiducocvらが発見しており<sup>27)</sup>、これは1952年の(フィトクロムによる)赤/遠赤色光によるレタス種子発芽の制御の発見よりも50年も昔である<sup>28)</sup>。この現象は長らくComplementary chromatic adaptation (補色適応)と呼ばれていた。しかし、adaptationという単語は遺伝子の変化を伴う現象を差すことが多いので、最近ではComplementary chromatic acclimation (補色順化)と呼ばれるのが、一般的になってきている。

1950-1960年代には、当時東京大学におられた服部明彦博士、藤田善彦博士らによって補色順化の詳細な解析が進められた。彼らは*Tolypothrix tenuis* PCC 7101を用いて、フィコエリスリンとフィコシアニン合成の作用スペクトルを測定し、それぞれの合成が540 nm付近の緑色光と、640 nm付近の赤色光によって誘導される事を見いだした<sup>29)</sup>。緑色光照射はフィコエリスリンの合成を誘導し、同時にフィコシアニンの合成を抑制する。一方、赤色光はフィコシアニンの合成を誘導し、同時にフィコエリスリンの合成を抑制する<sup>30)</sup>。このように、緑色光と赤色光はお互いの光の効果を打ち消すことがわかった。この現象は光合成阻害剤の影響を受けないことから、電子伝達鎖の酸化還元状態ではなく、光受容体によって制御されると考えられた<sup>29)</sup>。1970年代には、フィコシアニン合成の作用スペクトルが、赤色光に加えて360 nm付近にもピークをもつことが示され<sup>28,29)</sup>、これは開環テトラピロール色素の短波長の吸収帯(Soret吸収帯)によく対応する。これらの点から、緑色光と赤色光を受容する特異なフィトクロム型の光受容体の存在が議論されていた。1976年には、シアノバクテリア細胞の粗抽出液に緑/赤色光によって光変換する成分が見いだされ、これが補色順

化の光受容体であるとして「フィコクロム(phycochrome)」と命名された<sup>31)</sup>。しかし、1979年に大城香博士(現福岡県立大学)らの解析により、それは変性フィコビリソームタンパク質に結合した開環テトラピロール色素の光変換であり、アーティファクトであることが示された<sup>32)</sup>。フィトクロムタンパク質が植物体から高純度に精製できたことと対照的に、シアノバクテリアは多量の開環テトラピロール結合タンパク質を集光アンテナとして持つ事が、生化学的な手法による補色順化の光受容体の同定を大きく妨げたのである。

補色順化の光受容体の実態の解明が大きく進展したのは、スタンフォード大学のArthur Grossman博士らのグループが分子生物学的手法を開発したことによる。彼らは、*Fremyella diplosiphon* (別名 *Tolypothrix* sp. PCC 7601) という糸状シアノバクテリア種より、フィラメントが短くてコロニーを形成できるFd33と呼ばれる変異体をスクリーニングした。このFd33を補色順化の野生株として、Tn5や内在のトランスポゾンによって遺伝子をランダムに破壊した変異体を作製し、緑色光と赤色光に応答できない変異体コロニーを単離した。その変異体を野生株のゲノムライブラリを用いて相補することで、補色順化能が復帰した株の原因遺伝子を次々と特定した。彼らはこの手法を用いて、1992年に転写因子RcaC<sup>33)</sup>、1996年に光受容体RcaE<sup>34)</sup>、1997年にリン酸基転移タンパク質RcaF<sup>35)</sup>の遺伝子を同定した。この研究の流れの詳細は、rcaEを発見したDavid Kehoe博士(現インディアナ大学)らによって書かれた総説にわかりやすくまとめられている<sup>36)</sup>。このRcaE遺伝子は、フィトクロムに似たGAFドメインを持つため、緑色光と赤色光を受容することが予想された。2004年には、当時Kehoe研究室に在籍していた寺内一姫博士(現立命館大学)らによって、RcaEにテトラピロール色素の結合を示唆する結果が発表された<sup>37)</sup>。また、寺内博士らとLina Li博士らによる詳細な遺伝学的解析によって、RcaEが赤色光の元でRcaFをリン酸化し、RcaFがRcaCへとリン酸基を転移し、RcaCがフィコエリスリンとフィコシアニンの両方の遺伝子群のプロモータに結合し、その転写を制御することが示された(図3)<sup>37-39)</sup>。2004年にSyPixJ1の発見によってシアノバクテリオクロムの概念が提唱されると、rcaEもシアノバクテリオクロム遺伝子の一つであることが判明したが、その分光性質は未だ明らかでな

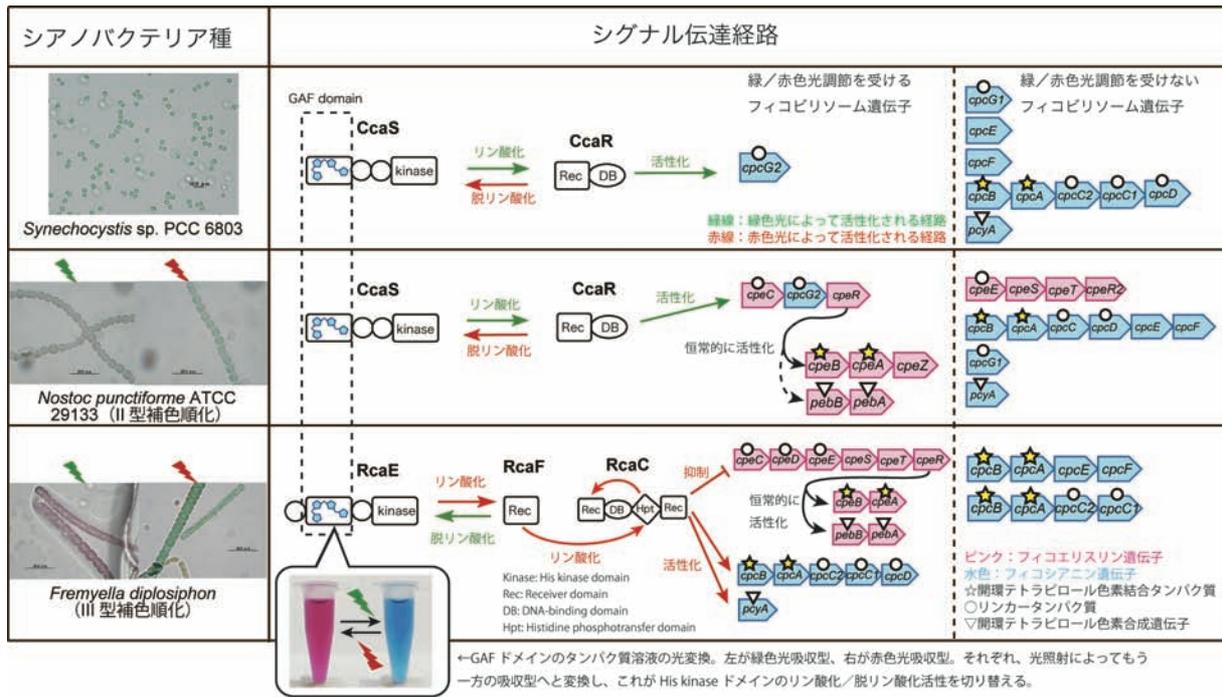


図3 これまでに明らかになった補色順化のメカニズム。

*Synechocystis*ではCcaS/CcaRによって*cpcG2*が発現制御を受ける。*Nostoc punctiforme*ではCcaS/CcaRによって*cpeC-cpcG2-cpeR*が発現制御を受ける (II型補色順化)。*Fremyella diplosiphon*ではRcaE/RcaF/RcaCによって、より多くの遺伝子セットが発現制御を受ける (III型補色順化)。CcaSとRcaEは共通の緑/赤色光受容体GAFドメインを持つが(吹き出し写真参照)、そのリン酸化の活性型とシグナル伝達経路、制御されるフィコビリソーム遺伝子セットは異なる。

かった。

### 3. シアノバクテリオクロムによる補色順化の制御機構の解明

さて、舞台は再び日本に戻る。ゲノムの解読された *Synechocystis* sp. PCC 6803にはGT株とP株という2種類の野生株が存在する<sup>40)</sup>。GT株はP株よりも細胞のフィコシアニン量が少ないことが、池内研究室では経験的に知られていた。さらにGT株では、シアノバクテリオクロム遺伝子の1つである*sll1473*がトランスポゾンによって壊れていることから<sup>41)</sup>、*sll1473*がフィコシアニン量の調節を行っている可能性が考えられた。*sll1473*の近傍には、OmpR型の転写因子である*slr1584*と、フィコシアニンのリンカータンパク質である*cpcG2*が存在する。当時、池内研究室の助教であった片山光徳博士(現日本大学)は、*sll1473*と*slr1584*の破壊株を作製し、どちらの破壊株でも*cpcG2*の発現が大きく低下することを、マイクロアレイ解析によって明らかにした<sup>42)</sup>。これによって*sll1473*が光を受容して*Slr1584*をリン酸化し、*cpcG2*の発現を制御するというシグナル伝達経路の存在が提唱され(図3)、*sll1473*

と*Slr1584*はそれぞれCyanobacterial Chromatic Acclimation Sensor (CcaS) および Regulator (CcaR)と命名された。

奇妙であったのは、CcaSはRcaEと同一性の高いGAFドメインを持つが、*Synechocystis*はフィコエリスリンを持たず、典型的な補色順化能を持たないことであった。また、CcaSとCcaRによって発現制御を受けると考えられた*cpcG2*は、他のリンカータンパク質には見られない膜貫通ヘリックスを介してチラコイド膜に局在し、光化学系Iへのエネルギー伝達に関与することが、近藤(小山内)久益子博士(現理化学研究所)らによって提唱されていた<sup>43-45)</sup>。これらのことから、*cpcG2*の発現制御は補色順化ではなく、別の光応答現象ではないかと考えられていた。この時期に修士課程に入学した筆者が、CcaSをPCB産生大腸菌およびシアノバクテリア細胞から精製したところ、どちらも新規の緑色光吸収型と赤色光吸収型の可逆光変換を示した(図2)。さらにCcaSの自己リン酸化活性が緑色光照射によって活性化されること、また、CcaSからCcaRへのリン酸化転移が起こる事を*in vitro*で実証した。これらの実験結果をまとめて2008年に報告した<sup>46)</sup>。CcaSに結合したPCBの近傍のアミノ酸残基はRcaE

でも高度に保存されており、RcaEも同様の緑／赤色光変換能を持つと考えられた。実際、CcaSの緑色光吸収型と赤色光吸収型の吸収スペクトルは、補色順化におけるフィコエリスリンとフィコシアニン合成の作用スペクトルとよく一致していた<sup>47,48</sup>。これらの点から筆者は、CcaSは補色順化の光受容体であり、*Synechocystis*における*cpcG2*の発現制御はそのバリエーションの一つではないかと考えた。

これまでの通説では、フィコエリスリンとフィコシアニンの両方の色素を持つシアノバクテリア種のみが補色順化を行うとされていた。1977年にパスツール研究所の Tandeau de Marsac 博士は、フィコエリスリンとフィコシアニンを持つ種が、緑／赤色光照射によって色素組成が変動しない種（グループI）、フィコエリスリンだけが変動する種（グループII）、フィコエリスリンとフィコシアニンの両方が変動する種（グループIII）に大別されることを報告した<sup>49</sup>。これまでの補色順化の詳細な解析は、グループIIIの *Tolypothrix tenuis* や *Fremyella diplosiphon* にて行われ、グループIIの種ではほとんど解析がされていなかった。2001年、グループIIの補色順化能を持つ *Nostoc punctiforme* ATCC 29133のゲノムが、カリフォルニア大学のJack Meeks博士らによって解読された<sup>50</sup>。面白い事に*ccaS*と*ccaR*の遺伝子セットは*Nostoc punctiforme*にも存在し、その遺伝子の近傍には*cpcG2*に加え、フィコエリスリン遺伝子(*cpeC*, *cpeR*)が存在し、*cpeC-cpcG2-cpeR*というオペロンを形成していた。Meeks博士の協力を得て*Nostoc punctiforme*において*ccaS*と*ccaR*の破壊株を作製したところ、どちらの破壊株でも、緑色光／赤色光による*cpeC-cpcG2-cpeR*オペロンの転写量と、細胞のフィコエリスリン量の変動が無くなった。また、ゲルシフトアッセイによってCcaRの*cpeC-cpcG2-cpeR*プロモータへの結合も確認された。これらの結果より、CcaSとCcaRは*cpeC-cpcG2-cpeR*オペロンの転写制御を介してグループIIの補色順化を制御していたことが示された（図3）。これらの結果をまとめて2010年に報告した<sup>51</sup>。

*ccaS*破壊株<sup>51</sup>と*rcaE*破壊株<sup>34</sup>)では、制御されるフィコビリソーム遺伝子が、緑色光と赤色光のどちらの下でも弱く発現した。このことから、どちらのシアノバクテリオクロムも、片方の吸収型ではリン酸化活性を持ち、もう一方の吸収型では脱リン酸化活性を持つことが示唆された。この2つの活性を持つことで、フィ

コビリソーム遺伝子の発現のON/OFFが厳密に制御されると考えられた。さて、CcaSの*in vitro*の自己リン酸化活性は緑色光で活性化され、これは*ccaR*破壊株ではフィコエリスリンが蓄積せず細胞が緑色になるという*in vivo*の結果と良く合う。ところが、*rcaF*と*rcaC*破壊株では、フィコエリスリンが蓄積し続けて細胞が赤色になるという結果が*in vivo*で示されていた<sup>33,35</sup>。筆者らがRcaEタンパク質をPCB産生大腸菌より精製してみると、RcaEもCcaSと同じ緑／赤色光変換能を示し、その*in vitro*の自己リン酸化活性は赤色光で活性化された（未発表）。これらの結果と過去の報告を統合すると、①CcaSとRcaEは共通の緑／赤色光変換機構を持つが、②そのリン酸化／脱リン酸化の活性型は逆、かつシグナル伝達経路に違いがあり、③発現制御を受けるフィコビリソーム遺伝子にも多様性がある、という事が明らかとなった（図3）。RcaEによって調節を受けるフィコビリソーム遺伝子セットはCcaSに比べるとかなり複雑であるため、CcaSからRcaEへの進化が過去に起こったのではないかと、筆者らは想像している。もしこの仮説が正しければ、CcaSとRcaEの中間型の補色順化種が見つかるはずであり、この可能性についても現在探索している。

さて、CcaSとRcaEの緑／赤色光変換においては、PCBのC15-Z/C15-E異性化が起こっている<sup>46</sup>。しかし、CcaSやRcaEは色素と反応するCys残基を持たないため、このメカニズムだけはフィトクロムとの分光特性の大きな違いを説明出来ないことが大きな問題であった。ある日筆者は、嶋田崇史博士（島津製作所）との共同研究で、質量分析のためのPCB結合ペプチドの調製を行っていた。その際、低pHのBufferをタンパク質溶液に加えたところ、溶液の色が赤から青へと変わることを偶然発見した。これは光変換においてプロトンが重要な役割を果たすことを強く示唆する実験結果であり、さらなる追加実験を行ってプロトンを介した光変換のモデルを構築した。その翌週より半年間、学術振興会の海外派遣プログラムによってカリフォルニア大学のLagarias博士の研究室に滞在し、RcaEタンパク質のアミノ酸置換変異体を数十個作製＆精製し、詳細なpH滴定実験を行う事でこのモデルの検証を行った。アメリカの豊富な実験設備と教員の雑務の少なさ、これに日本人のハードワークが合わさって、研究が非常に早く進んだのが印象的であった。本来であれば、その内容を本トピックにて執筆す

るはずであったが、残念ながら論文の受理が間に合わなかったため、このような総説を書くことになったというのが事の次第である。

#### 4. おわりに

さて、筆者らの研究が比較的順調に進んだと思われる要因は、明確な実験仮説を設定したこと、自分自身でたくさん手を動かしたこと（そして、数々の失敗談・苦労話・ネガティブデータが書かれていないこと）にあると思う。しかし、卒業して振り返ってみると、その種は自分が入学する何年も前から蒔かれていたものであり、自分はその収穫期にたまたま立ち会っただけということがよくわかる。博士号を取得したこれからは、ちゃんと畑を換え、自分で蒔いたオリジナルな研究を始めていきたい。さて、本文を読んで頂けると、シアノバクテリオクロムや補色順化の研究が、ゲノムサイエンスの発展によって大きく前進したことを感じて頂けたと思う。これは光受容という現象が、ゲノムによって規定されるタンパク質分子のスケールを舞台としているためであろう。このような観点から、筆者はゲノム情報を用いて新たな光応答現象を探索するべく、高速DNAシーケンサーを用いた解析に取り組んでいる。さて、北海道大学の学部時代の成績表は可ばかり、ちなみに分子生物学は不可、おまけに修士課程入学時もプラスミドとは何かさえ知らなかった自分であるが、ここまで成長出来たのもひとえに東京大学の池内昌彦先生の5年間に渡る熱い指導と、自由奔放に実験をさせていただいたおかげに他ならず、大変大きく感謝している。また、池内研究室で関わった全ての人達、駒場キャンパスの先生方、国内外の研究者の方々、そして両親に感謝する。弱冠12歳ながらこの突貫工事執筆を大きく支えてくれたJohnnie Walker氏にも感謝する。字数の都合、本トピックで触れる事のできなかつた数々の優れた研究にも敬意を表し、文章を終える。

Received March 26, 2012, Accepted March 29, 2012,  
Published April 30, 2012

#### 参考文献

1. Rockwell, N. C., Su, Y. S., and Lagarias, J. C. (2006) Phytochrome structure and signaling mechanisms,

*Annu. Rev. Plant. Biol.* 57, 837-858.

2. Quail, P. H. (2002) Phytochrome photosensory signalling networks, *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 3, 85-93.
3. Kaneko, T., Sato, S., Kotani, H., Tanaka, A., Asamizu, E., Nakamura, Y., Miyajima, N., Hirose, M., Sugiura, M., Sasamoto, S., Kimura, T., Hosouchi, T., Matsuno, A., Muraki, A., Nakazaki, N., Naruo, K., Okumura, S., Shimpo, S., Takeuchi, C., Wada, T., Watanabe, A., Yamada, M., Yasuda, M., and Tabata, S. (1996) Sequence analysis of the genome of the unicellular cyanobacterium *Synechocystis* sp. strain PCC6803. II. Sequence determination of the entire genome and assignment of potential protein-coding regions, *DNA Res.* 3, 109-136.
4. Yeh, K. C., Wu, S. H., Murphy, J. T., and Lagarias, J. C. (1997) A cyanobacterial phytochrome two-component light sensory system, *Science* 277, 1505-1508.
5. Auldridge, M. E., and Forest, K. T. (2011) Bacterial phytochromes: More than meets the light, *Crit. Rev. Biochem. Mol. Biol.* 46, 67-88.
6. Lamparter, T. (2004) Evolution of cyanobacterial and plant phytochromes, *FEBS Lett.* 573, 1-5.
7. Wagner, J. R., Brunzelle, J. S., Forest, K. T., and Vierstra, R. D. (2005) A light-sensing knot revealed by the structure of the chromophore-binding domain of phytochrome, *Nature* 438, 325-331.
8. Essen, L. O., Mailliet, J., and Hughes, J. (2008) The structure of a complete phytochrome sensory module in the Pr ground state, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105, 14709-14714.
9. Yoshihara, S., Suzuki, F., Fujita, H., Geng, X. X., and Ikeuchi, M. (2000) Novel putative photoreceptor and regulatory genes required for the positive phototactic movement of the unicellular motile cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Plant Cell Physiol.* 41, 1299-1304.
10. Yoshihara, S., Katayama, M., Geng, X., and Ikeuchi, M. (2004) Cyanobacterial phytochrome-like PixJ1 holoprotein shows novel reversible photoconversion between blue- and green-absorbing forms, *Plant Cell Physiol.* 45, 1729-1737.
11. Ikeuchi, M., and Ishizuka, T. (2008) Cyanobacteriochromes: a new superfamily of tetrapyrrole-binding photoreceptors in cyanobacteria, *Photochem. Photobiol. Sci.* 7, 1159-1167.
12. Yoshihara, S., Shimada, T., Matsuoka, D., Zikihara, K., Kohchi, T., and Tokutomi, S. (2006) Reconstitution of blue-green reversible photoconversion of a cyanobacterial photoreceptor, PixJ1, in phycocyanobilin-producing *Escherichia coli*, *Biochemistry* 45, 3775-3784.
13. Ishizuka, T., Shimada, T., Okajima, K., Yoshihara, S., Ochiai, Y., Katayama, M., and Ikeuchi, M. (2006) Characterization of cyanobacteriochrome TePixJ from a thermophilic cyanobacterium *Thermosynechococcus elongatus* strain BP-1, *Plant Cell Physiol.* 47, 1251-1261.

14. Ishizuka, T., Narikawa, R., Kohchi, T., Katayama, M., and Ikeuchi, M. (2007) Cyanobacteriochrome TePixJ of *Thermosynechococcus elongatus* harbors phycoviolobin as a chromophore, *Plant Cell Physiol.* 48, 1385-1390.
15. Ishizuka, T., Kamiya, A., Suzuki, H., Narikawa, R., Noguchi, T., Kohchi, T., Inomata, K., and Ikeuchi, M. (2011) The Cyanobacteriochrome, TePixJ, isomerizes its own chromophore by converting phycocyanobilin to phycoviolobin, *Biochemistry* 50, 953-961.
16. Rockwell, N. C., Njuguna, S. L., Roberts, L., Castillo, E., Parson, V. L., Dwojak, S., Lagarias, J. C., and Spiller, S. C. (2008) A second conserved GAF domain cysteine is required for the blue/green photoreversibility of cyanobacteriochrome Tlr0924 from *Thermosynechococcus elongatus*, *Biochemistry* 47, 7304-7316.
17. Rockwell, N. C., Martin, S. S., Feoktistova, K. and Lagarias, J. C. (2011) Diverse two-cysteine photocycles in phytochromes and cyanobacteriochromes, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108, 11854-11859.
18. Enomoto, G., Hirose, Y., Narikawa, R. and Ikeuchi, M. (2012) Thiol-based photocycle of the blue and teal light-sensing cyanobacteriochrome Tlr1999. *Biochemistry in press.*
19. Mukougawa, K., Kanamoto, H., Kobayashi, T., Yokota, A., and Kohchi, T. (2006) Metabolic engineering to produce phytochromes with phytochromobilin, phycocyanobilin, or phycoerythrobilin chromophore in *Escherichia coli*, *FEBS Lett.* 580, 1333-1338.
20. Narikawa, R., Fukushima, Y., Ishizuka, T., Itoh, S., and Ikeuchi, M. (2008) A novel photoactive GAF domain of cyanobacteriochrome AnPixJ that shows reversible green/red photoconversion, *J. Mol. Biol.* 380, 844-855.
21. Narikawa, R., Muraki, N., Shiba, T., Ikeuchi, M., and Kurisu, G. (2009) Crystallization and preliminary X-ray studies of the chromophore-binding domain of cyanobacteriochrome AnPixJ from *Anabaena* sp. PCC 7120, *Acta crystallographica. Section F, Structural biology and crystallization communications* 65, 159-162.
22. Schmitz, O., Katayama, M., Williams, S. B., Kondo, T., and Golden, S. S. (2000) CikA, a bacteriophytochrome that resets the cyanobacterial circadian clock, *Science* 289, 765-768.
23. Narikawa, R., Kohchi, T., and Ikeuchi, M. (2008) Characterization of the photoactive GAF domain of the CikA homolog (SyCikA, Slr1969) of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803, *Photochem. Photobiol. Sci.* 7, 1253-1259.
24. Narikawa, R., Suzuki, F., Yoshihara, S., Higashi, S., Watanabe, M. and Ikeuchi, M. (2011) Novel photosensory two-component system (PixA-NixB-NixC) involved in the regulation of positive and negative phototaxis of cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803, *Plant Cell Physiol.* 52, 2214-2224.
25. Rockwell, N. C., Martin, S. S., Gulevich, A. G., and Lagarias, J. C. (2012) Phycoviolobin formation and spectral tuning in the DXCF cyanobacteriochrome subfamily, *Biochemistry* 51, 1449-1463.
26. Grossman, A. R., Schaefer, M. R., Chiang, G. G., and Collier, J. L. (1993) The phycobilisome, a light-harvesting complex responsive to environmental conditions, *Microbiol. Rev.* 57, 725-749.
27. Gaiducov, N. Ü (1902) ber den Einfluss farbigen Lichtes auf die Färbung lebender Oscillarien, *Abh. Preuss. Akad. Wiss.* 5, 8-13.
28. Borthwick, H. A., Hendricks, S. B., Parker, M. W., Toole, E. H., and Toole, V. K. A (1952) Reversible photoreaction controlling seed germination, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 38, 662-666.
29. Fujita, Y., and Hattori, A. (1962) Photochemical interconversion between precursors of phycobilin chromoproteids in *Tolypothrix tenuis*, *Plant Cell Physiol.* 3, 209-220.
30. Fujita, Y., and Hattori, A. (1960) Effect of chromatic lights on phycobilin formation in a blue-green alga, *Tolypothrix tenuis*, *Plant Cell Physiol.* 1, 293-303.
31. Bjorn, G. S., and Bjorn, L. O. (1976) Photochromic pigments from blue-green algae: phycochrome-a, phycochrome-b, and phycochrome-c, *Physiol. Plant.* 36, 297-304.
32. Ohki, K., and Fujita, Y. (1979) Photoreversible absorption changes of guanidine-HCl-treated phycocyanin and allophycocyanin isolated from the blue-green alga *Tolypothrix tenuis*, *Plant. Cell. Physiol.* 20, 483-490.
33. Chiang, G. G., Schaefer, M. R., and Grossman, A. R. (1992) Complementation of a red-light-indifferent cyanobacterial mutant, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89, 9415-9419.
34. Kehoe, D. M., and Grossman, A. R. (1996) Similarity of a chromatic adaptation sensor to phytochrome and ethylene receptors, *Science* 273, 1409-1412.
35. Kehoe, D. M., and Grossman, A. R. (1997) New classes of mutants in complementary chromatic adaptation provide evidence for a novel four-step phosphorelay system, *J. Bacteriol.* 179, 3914-3921.
36. Kehoe, D. M., and Gutu, A. (2006) Responding to color: the regulation of complementary chromatic adaptation, *Annu. Rev. Plant. Biol.* 57, 127-150.
37. Terauchi, K., Montgomery, B. L., Grossman, A. R., Lagarias, J. C., and Kehoe, D. M. (2004) RcaE is a complementary chromatic adaptation photoreceptor required for green and red light responsiveness. *Mol. Microbiol.* 51, 567-577.
38. Li, L., and Kehoe, D. M. (2005) *In vivo* analysis of the roles of conserved aspartate and histidine residues within a complex response regulator, *Mol. Microbiol.* 55, 1538-1552.
39. Li, L., Alvey, R. M., Bezy, R. P., and Kehoe, D. M. (2008) Inverse transcriptional activities during complementary chromatic adaptation are controlled by the response regulator RcaC binding to red and green

- light-responsive promoters, *Mol. Microbiol.* 68, 286-297.
40. Ikeuchi, M., and Tabata, S. (2001) *Synechocystis* sp. PCC 6803 - a useful tool in the study of the genetics of cyanobacteria, *Photosynth. Res.* 70, 73-83.
41. Okamoto, S., Ikeuchi, M., and Ohmori, M. (1999) Experimental analysis of recently transposed insertion sequences in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803, *DNA Res.* 6, 265-273.
42. Katayama, M., and Ikeuchi, M. (2006) Perception and transduction of light signals by cyanobacteria, in *Frontier in Life Sciences* (Fujiwara, M., Sato, N., and Ishiura, S. Eds.) pp 65-90, Reserch Signpost, Kerala, India.
43. 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.
44. 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.
45. 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.
46. Hirose, Y., Shimada, T., Narikawa, R., Katayama, M., and Ikeuchi, M. (2008) Cyanobacteriochrome CcaS is the green light receptor that induces the expression of phycobilisome linker protein, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105, 9528-9533.
47. Diakoff, S., and Scheibe, J. (1973) Action spectra for chromatic adaptation in *Tolypothrix tenuis*, *Plant Physiol.* 51, 382-385.
48. Vogelmann, T. C., and J. Scheibe. (1978) Action spectra for chromatic adaptation in the blue-green alga *Fremyella diplosiphon*, *Planta* 143, 233-239.
49. Tandeau de Marsac, N. (1977) Occurrence and nature of chromatic adaptation in cyanobacteria, *J. Bacteriol.* 130, 82-91.
50. Meeks, J.C., Elhai, J., Thiel, T., Potts, M., Larimer, F., Lamerdin, J., Predki, P., and Atlas, R. (2001) An overview of the genome of *Nostoc punctiforme*, a multicellular, symbiotic cyanobacterium, *Photosynth. Res.* 70, 85-106.
51. Hirose, Y., Narikawa, R., Katayama, M., and Ikeuchi, M. (2010) Cyanobacteriochrome CcaS regulates phycoerythrin accumulation in *Nostoc punctiforme*, a group II chromatic adapter, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107, 8854-8859.

## Recent progress in studies of cyanobacteriochrome and complementary chromatic acclimation

Yuu Hirose\*

Electronics-Inspired Interdisciplinary Research Institute (EIIRIS), Toyohashi University of Technology

解説

## 光合成の進化

名古屋大学 遺伝子実験施設  
伊藤 繁\*

### 1. 生命進化と光合成

惑星地球は真空中で絶対温度 3 K の宇宙空間に浮かび、物質の出入りはほとんどない。太陽光が流入し、一部は吸収され、波長を変えて熱として再び出てゆく(図1)。しかし、このバランスが変化すると、地球は凍結や温暖化し、生命も大きく変わる。CO<sub>2</sub>濃度の急増でこのバランスが変わり温暖化が始まっているのだろうか? 低酸素、高CO<sub>2</sub>の原始大気のもとで、生命は細菌として生まれ、酸素を出さない光合成をはじめたらしい。太陽光のエネルギーは、光合成を通じて生命に流れ込み進化を促した。やがてシアノバクテリアが生まれ、その酸素発生型光合成は大気を変え、大きく生命進化の方向を変えたい。光合成は太陽光のエネルギーを生物界にとり込む。エネルギーを得られる生物は栄え、足りない生物は絶滅した。現在の地球では、太陽光エネルギーで駆動される大きなエネルギー循環が成り立っている。海中にはシアノバクテリ

ア、藻類が栄え、地上では植物がはびこり、光合成でCO<sub>2</sub>を固定しつつO<sub>2</sub>を出す。動物はこれをを食べ、O<sub>2</sub>呼吸で分解してエネルギーを得る。しかし、これは、生命誕生時とは異なる。地球と生命は酸素発生型光合成の出現で予期しなかった姿に変わったのかも知れない。光合成と生命、地球の進化を、よく知られた事実をもとに考えてみたい。引用文献は最小限なので、個々の事実の詳細は最新の光合成教科書等を参照してください。

### 2. 光合成生物の分子系統樹：光合成は細菌の中で完成された

光合成生物はいつ生まれたのだろうか? 図2はrRNA配列から作られる生物の進化での光合成生物の分布を示す。光合成は古細菌 (Archaea) の系統にはまったくみられず、真正細菌 (Eubacteria) と真核生物 (Eucarya) に分布する。青と赤は各々I型、II型の光合成反応中心複合体 (RC) を持つ細菌をしめす。真正細菌中での光合成は、クロロフレクサス (滑走性糸状細菌、緑色無硫黄細菌などともいわれる)、緑色硫黄細菌、ヘリオバクテリア、紅色光合成細菌に分布し、シアノバクテリアが最後に分岐する。クロロフレクサスと紅色光合成細菌はII型RCのみで光反応を行い、緑色硫黄細菌とヘリオバクテリアはI型RCのみをもつ。どちらも非酸素発生型光合成 (Anoxygenic Photosynthesis) である。シアノバクテリアは、I型RCと、Mn原子を結合したII型RCを併せもち、これらを直列につないで、細菌で唯一、酸素発生型光合成 (Oxygenic Photosynthesis) を行う。

みかけの色の違いで命名された緑色と紅色細菌は光反応系だけでなく、含有する光合成色素、炭酸固定代謝系もすこしづつ異なる。ミトコンドリアの祖先と考えられる好気性細菌や、大腸菌、鉄酸化細菌、根粒

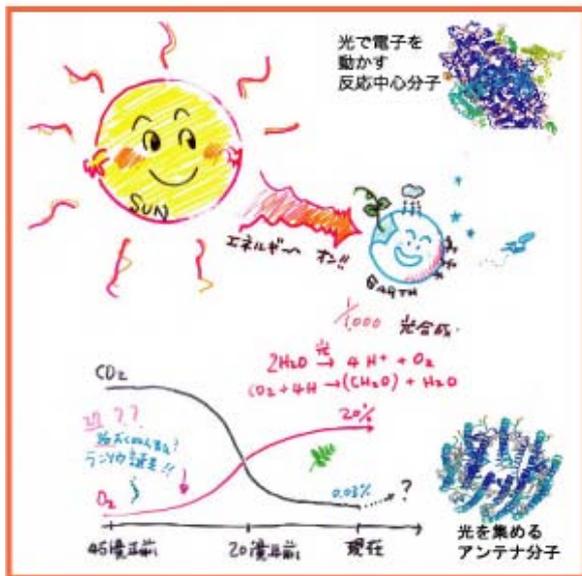


図1 光合成と地球環境。  
生命は低O<sub>2</sub>高CO<sub>2</sub>大気の原始地球で生まれた。

\* 連絡先 E-mail: itoh@bio.phys.nagoya-u.ac.jp

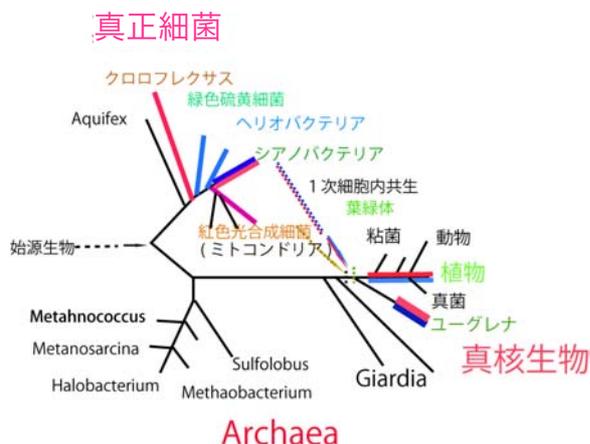


図2 rRNAによる生命系統樹と光合成。

菌など光合成をしない細菌も系統樹中では紅色光合成細菌と混在する。光合成能力の広い分布から、真正細菌の多くはいったん獲得した光合成能を失ったとも考えられる。緑色硫黄細菌とグラム陽性菌のヘリオバクテリアは、絶対嫌気性で酸素大気中では生きられない。紅色細菌には絶対嫌気性、微好気、好気性菌がある。クロロフレクサスは微好気、シアノバクテリアは好気である。シアノバクテリアの形状、種類は多様であり、そのゲノムサイズは他の細菌より桁違いに大きく、最も進化した細菌群といえる。これらの細菌は、時には共存して生きる。たとえば、温泉の微生物マットでは好熱性シアノバクテリアや緑藻が最表層に、この1 mm 下にクロロフレクサスがいて、その分布も昼と夜で変わる。より温度が高いと色のない硫黄細菌がふえ、温度が下がると光合成細菌や通常の緑藻が増える。酸素を出さない光合成細菌は近赤外光を吸収するバクテリオクロフィルを使い、酸素をだすシアノバクテリアは赤色光を吸収するクロロフィル $a$ を使うので光も分け合い共存できる。地球史の前半は細菌だけの世界だった。

### 3. 真核生物（植物）の光合成

真核生物は、菌類、植物、動物に大きく分けられるが（図2）、光合成能力は植

物（藻類と陸上植物）だけがもつ。光合成は、細胞内器官である葉緑体の酸素発生光合成として、途中から突然始まる。細胞核の分裂様式や、膜形態に基づいて Sagan<sup>2)</sup> は、ミトコンドリアは好気性細菌が、葉緑体はシアノバクテリアが、大型細胞（真核細胞）内に細胞内共生してできたと提案した。最近のゲノム解析結果はこれを支持する。細胞内共生説とゲノム比較からは、真核細胞内に、まずミトコンドリアの祖先となった好気性細菌が共生し、さらにシアノバクテリアが共生し、まず紅藻や緑藻が生まれたと考える。宿主となった真核生物の起源は未解明である。つぎに真核生物間の共生で褐藻や珪藻などの黄色植物や石灰藻などの灰色植物が生まれ（二次細胞内共生）、海中では様々な藻類が分化したと考えられる（図3）。このうち、緑色植物だけが地上に進出し、多様化し大繁殖する。

酸素呼吸；酸素呼吸は、面白いことに真正細菌、古細菌どちらの系統にもみられ、シアノバクテリア（酸素発生光合成）以前に出現したと推定される。低酸素分圧に適したシトクロム $bd$ 複合体、より高い分圧で働くシトクロム $bo$ や $aa3$ などが広範な細菌に分布する。これらを環境条件で使い分ける細菌も多い。シアノバクテリアも呼吸系をもつ。太古の地球で、シアノバクテリアの酸素発生により大気酸素濃度はゆっくりと増大する。これににあわせて、酸素呼吸系も進化し、有機物から酸素へと電子を流し効率よくエネルギーを得る細菌が増え出す。さらに細胞内共生でミトコンドリアを獲得した真核生物は多様で大型になる。葉緑体の

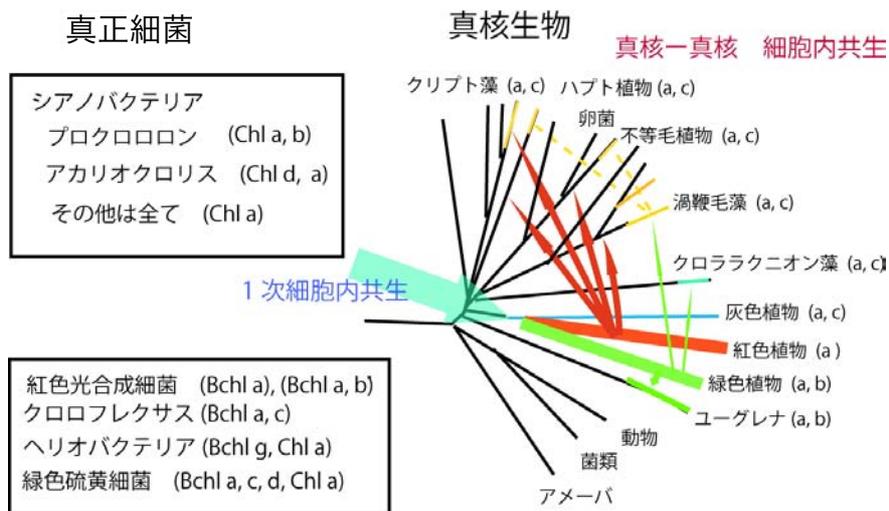
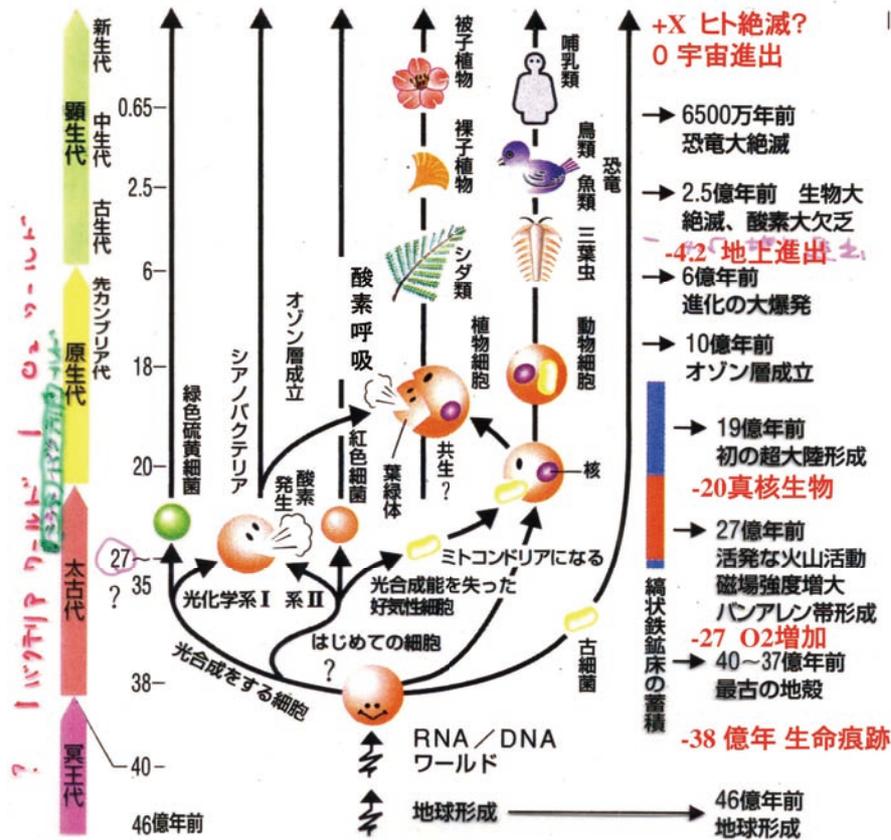


図3 細胞内共生による光合成の進化とクロロフィル。

2009 NBRP ALGAEを簡略化 ([http://www.shigen.nig.ac.jp/algae\\_tree/Tree.html](http://www.shigen.nig.ac.jp/algae_tree/Tree.html))。



生命は地球史のかなり早い時期に現れた(図4)。太古の地球大気にはCO<sub>2</sub>が多く分子状酸素はとても少なかったともいわれる(図1参照)。現時点での確かな光合成の痕跡はシアノバクテリアが残したと考えられる堆積物ストロマトライトで、光に向かって成長したような縞模様をもち27-18億年前に多量に蓄積された。現在でも似た構造物がオーストラリアのシャーク湾で見られる)。また、O<sub>2</sub>で酸化されたい鉄酸化物(縞状鉄鉱床、25-20億年前をピークに35-6億年前に堆積した鉄鉱石)もみることができる。図5は20億年前の中国産のストロマトライトで、シアノバクテリアがシリカなどの鉱物を周囲に沈着させてできた

図4 地球の生命進化と光合成。

獲得で藻類もうまれた。さらに真核-真核の細胞内二次共生が多様な藻類群をうみだした。ミトコンドリアや葉緑体では遺伝子情報の一部が細胞核へと移動して、分離不可能である。この程度は生物種により若干違い、共生後の変化を示す。この他に、珊瑚(動物細胞内への褐虫藻の共生)や地衣類(菌類細胞内への緑藻やシアノバクテリアの共生)を始めとした独立個体間の共生で光合成を行う生物があり、これらの場合は内部共生藻のみを分離培養可能なことが多い。

4. 地球史の中での光合成

生命の始まり：46億年といわれる地球史前半の約20億年間、地球は低酸素で細菌だけの世界だったらしい。最古の生命の兆しはグリーンランドの岩石中に残された38億年前の水の痕跡と有機炭素にみられる。36億年前のオーストラリアの岩石中の細菌化石は現生シアノバクテリアと似てフィラメント状の細胞形をしており、酸素発生をしていたのではないかと推定された<sup>3)</sup>。しかし、最近の研究ではその地層は深海底だともいわれ、この化石を残した生物が光合成をしていたかどうか、はまだわからない<sup>4)</sup>。この化石が示すように

たと解釈される。その縞一つ一つがどの位の年月を示すかは興味深い。その当時の状況を記録しているはずであるが、未解読である。

シアノバクテリアの酸素発生光合成は、海中に大量に存在した2価鉄を何億年にもわたって酸化沈殿させ

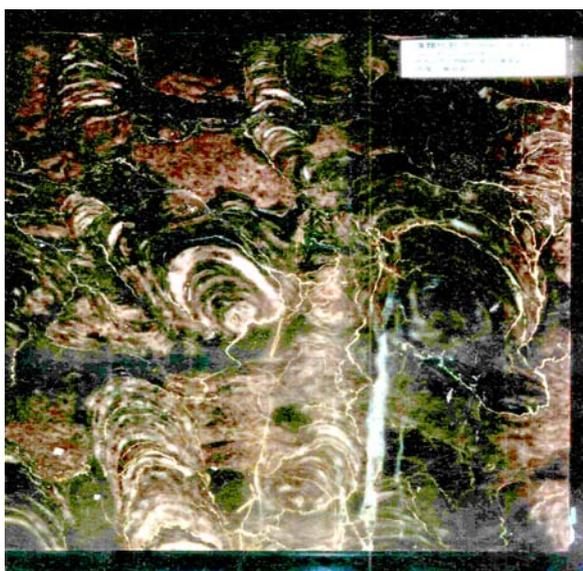


図5 ストロマトライト化石。中国産20億年前：三省堂で買った。

つつ、大気酸素濃度を上げ、地球環境を変えたい。現在でも世界のあちこちに大量のストロマトライトと縞状鉄鉱床が残る。これ以前、27億年前より以前に起こった出来事は想像するしかないが、別の酸素発生光合成細菌がいた証拠はいまのところなく、酸素を出さない光合成細菌はいただろう。現在の嫌気性光合成細菌のような、火山や熱水噴出口からの硫黄化合物や窒素化合物を代謝する細菌が物質循環をしていたのだろう。細菌としては最も複雑でゲノムサイズも大きいシアノバクテリアの存在した時期には既に多種の細菌が生まれ、ストロマトライト中で多様な共生関係がもたれていたのだろう。

## 5. 真核生物（藻類）の出現

シアノバクテリア光合成による大気酸素濃度上昇にともない、より大きな生物（真核細胞）が出現し、細菌の大量堆積物ストロマトライトは消えていく（図4）。21億年前のグリバニアと呼ばれる化石生物が大型細胞をもつ真核生物の最初の証拠とされる<sup>4)</sup>。大気酸素が増えれば、有機物を酸素で燃やす酸素呼吸を利用して効率よいエネルギー獲得ができる。他の生物を食べるだけで繁殖する真核生物である動物が生まれる。藻類（シアノバクテリアを細胞内共生させた真核生物群）も生まれる。光合成生物は光を集めるのに、多くの色素を集めたアンテナ系を反応中心複合体の周りに発達させたが、酸素大気のもとでは自らは光合成をしない生物達でも、光合成生物をたべることで、どこでも、間接的に太陽光からのエネルギーを横取りして利用できるようになった。エネルギーの自己生産から解放された生命は、大量のエネルギーを得て、より大きく、より高い運動能力も獲得していく。

## 6. 地上進出

さらにカンブリア紀の生物大爆発（7億年前）を経て、デボン期には三葉虫やサンゴ、甲兜魚、甲殻類など現在につながる動植物が生まれた。しかし、まだ彼らは地上に上がれない。植物（そして、これに依存する動物）の地上進出にはなぜか4.2億年前のシルル紀まで待たなくてはならない。地上進出には酸素大気が生み出したオゾン層による紫外線の減少や、大陸の増大などの環境変動、それに生物機能の変化がかみ合った大変動が必要だったのであろう。どういうわけか、地上進出を果たした植物は緑藻の仲間だけだった。他

の藻類は海にとどまった。これにはいろいろな理由があげられているがまだ決定的なものはない。

葉緑体の単一系統性；藻類を生み出した葉緑体はゲノムからは単一起源らしい。多くの細菌種が生まれ、その中で酸素発生をする細菌シアノバクテリアが生まれ、シアノバクテリアにも多数の種が生まれ、そしてまたそのうちの一種が細胞内共生を始め、多彩な藻類が生まれ、2次共生もおこる。そして緑藻類が地上に上がったようにみえる。本当は生き残れなかったたくさんの試みがあったのだろうか？ただの偶然か必然か？本当にたった一種だったのか？

## 7. 地上緑色植物の繁栄

植物の地上進出で急速に地球は変わる。コケ、シダ、裸子、被子植物と植物は急速に多様化し、生物死骸の腐食で表土ができ、栄養塩や窒素の循環でより多くの植物が生まれる。上陸後6千万年後には石炭紀を迎え、地表は緑に覆われる。植物に取り込まれたCO<sub>2</sub>の一部は地下に埋没し石炭や石油となり、CO<sub>2</sub>は減少する。高CO<sub>2</sub>で生まれた光合成生物の炭酸固定酵素にとっては終わることのないCO<sub>2</sub>欠乏時代が始まる。昆虫との共進化ともいえる共生関係を維持した被子植物が繁殖し、幾多の氷河期や大陸移動が繰り返される。何度もの生物大絶滅を経て、植物も動物も変わり、動植物を食べ、さらに化石燃料も使うヒトが最近生まれた。この生物と地球の相互作用の今後また変化するのだろう。

図4に見られるように長い地球史を通して、地球では生命はうまく進化したようにも見える。ともかく地球大気中の酸素は増え、生物種の数も量も増え、われわれヒトも生まれた。現在まだ数%しかわかっていないといわれ、つぎつぎと新種が見つかりつつある細菌も、地球表面を覆って大繁殖する植物も共存し、同じように太陽光を利用して光合成をする。多様な光合成生物や、新型の光合成生物、人工光合成なども含めて生物の進化と共生、地球環境との共進化を考えたい。

## 8. いってみよう、ストロマトライトを掘りに、進化を見にいこう

上記のような光合成進化の話をもとに1994年に始まった「全地球史解説」プロジェクトの会合で、話しました。すると代表、地球物理の熊沢峰夫さん（当時名大）が、「伊藤さん、生命進化を知りたいなら、いつ



図6 ストロマトライトの上をある磯崎さん(カナダイエローナイフ)。

て自分で見てきたまえ!」、「でも、私のような地球科学や地質学の素人がいったら、邪魔でしょう?」、「私のような年寄り、行って何をするとおもいます?調査隊全体をみて困ったことがないかをみるくらいですよ、それくらいできるでしょう?」、「行かせてください!」。おそろおそろ素人の私が、7月末カナダ北極圏のイエローナイフでの、20億年前のストロマトライト化石調査に参加しました(図6)。人口1万の町で、工事用の発電機などをレンタルして、日本から運んだ機材と共に100km離れたグレートスレーブ湖中のブランシェット島へ女性パイロットの操縦する飛行艇で移動しました。テントで10日間、地質学の磯崎行雄(東大)、地球物理の川上紳一(岐阜大)、高野雅夫(名大)各氏と院生数人と、化石を削り、採集した。現地についてキャンプを設定、地図と当時では最新のGPSを使いながら、モーターボートで島を探し、ストロマトライトを調べました。初めて見た広大なストロマトライト上では全員ただただ足下の岩を見つめ、写真を撮り、沈黙。昼はひたすら石堀り、夕食後は、1mもあるマスやパイクを釣り、薄明の夏の夜空にはオーロラが走りました。夏の北極圏は最高!(図6)。おまけに我々の食べ残しのマスを食べるに熊もできて、大変でした。我々が熊の縄張りに勝手にはいったのです。

こんなに広大にバクテリアの堆積物がたまり続ける時代があったのです。27-20億年前の長い間、低酸素の大気下でたまる細菌マットは捕食者がいないので大量に生まれ堆積した。この酸素で大量の鉄も酸化され鉄鋼床ができる。おそらくストロマトライト中には様々な細菌が共生し、様々な光合成がためされたのでしょう。やがて20-15億年前くらいから大気酸素の増大とともに、大きな生物(真核生物)が出現し、このような堆積物はなくなっていく。広大な無人の世界(ヒト以外の生物は沢山いましたが)の中、3ヶ月も広大な自然の中で一人石を調べる研究者もあり、他

方、私のように実験室中で想像だけする研究者もいます。「知っている」と、「実際に見る」との違いはそれなりに大きく、理解の深さも違うようです。

私がきれいな花の写真を撮っていると他のメンバーは皆、「何で花なんか撮るんですか?」といました。彼らは植物を引っっこ抜き、石の写真だけをとりとうと努力していました。専門研究者は見たいものしか見えないのかも知れません。広大なストロマトライト上には沢山の地衣類やコケが生え、これをトナカイが食べる。実際にみたり、触ったりすることで、考え方も変わりました。地質学を知らない初めてストロマトライトを見る私の質問は、それなりに地質と地球物理、若者と先生の混成の隊員たちの理解に貢献したようです。どの科学分野でも、まず通常の科学者には受け入れられない「気違いと天才の時代」があり、やがて一部の科学者が理解しだす「ロマンスの時代」がおとずれ、データが加わり皆が認める「科学の時代」がやってくる。ここでは、立派な科学者や分野が生まれるとともに、異端が排斥される。そして、その後役に立つ科学を進める「ビジネス科学の時代」へと進化してゆく。「ビジネスの科学」も必ずしも悪くはない、そこでは立派な研究所ができ、沢山の研究員が働く。熊沢峰夫さんの教えでした。最初に伺った時は今ひとつわからなかったのですが、自然の中で何となくわかったような気がしました。化石を見て考える自分。実験室の中でレーザーで反応を見る自分。トヨタ自動車と共同研究をする自分。私一人の中にも、このような違ったステージが併存しているようです。科学者一人一人、そのスペクトルが違うようです。それまでは、流行を追い群れて研究費を追う研究スタイルに批判的でしたが、それなりに理解できるような気がし出しました。でも、私はロマンスの時代が好き!巨大な化石は重かった!

## 9. いってみよう、アラスカ:生物はどこにでもいる

そして、2005年、名大物理に2000年に転職してレーザー実験を進める私に「万博・ウオードの箱」プロジェクトへのお誘いがあり、プロジェクトチームに加わりました。そして、半年の会議の後、私たち以外の偉い人たちは、自分では行く気がない事がわかり、私たちがアラスカ最北端「バロー」へ行く事になりました。8月初旬の白夜の北極圏で、高知の牧野植物園の若



図7 アラスカ、ポイントバローの白夜と流水上の私と宇津巻さん (2005/8月)。

手、大阪さくやこの花館の先生と植物を採集し、PAM実験をしました。極地の植物はどれも強い蛍光消光を示し、寒冷での高光量に適應していました。ツンドラ湿原には大陸移動の結果残され矮化した多様な植物が共存し、冷害のおこるような低温、高照度、高紫外線下で夏のみ光合成をする。植物を集め、コンテナ内の赤と青のLEDをつけた特性恒温インキュベータ中にいれ、テレビクルーと一緒にアラスカ最北端のポイントバローから空輸と、トラックでのアラスカハイウエーの1000 km縦断を行いました (図7)。その後アンカレッジからの1ヶ月の無人船輸送の末、植物は無事に名古屋に着き、万博で展示されました。感動的でした。極北の植物達は強い非光化学的蛍光消光(NPQ)を示しました。この、巧妙な地衣類の光エネルギー利用機構にこの時点では気付いていませんでした。2010年に偶然に乾燥地衣類のピコ秒レーザー実験をしていて、やっとこれが全く新しいNPQ機構であることに気付きました。現在も研究を続けています。

生命はどれも、共生と進化の記憶を残しつつ生きてきたようです。研究上で何かを知りたい、やりたいと思ひ、もし迷ったら、見たり、やったりしながら考えるのもよいようです。自然はどれもつながっている。冒険にも報いてくれる。実験は嘘をつかない。解釈は間違えることはあってもデータはいつも答えてくれる。ほら、これに気付いてよといっているようです。その時はわからなくても、ある時すつといろいろなことが見えてくる。

科学者とは、生き方なのだと思います。近代は科学者という職業専門家を生み出しましたが、私たちが何かを知りたいと思うのは、職業だからだけではな

い。当たり前のことですね。そして、チャンスは何度でもある、が、同じ事は二度ない。行ってよかった!

### 10. 光合成はどのように変わってきたか

2系統、4つの光合成反応中心;細菌の中で発達した光合成だが、内部分子の違い (表1) やタンパク質のアミノ酸配列などから、光合成RCはI型とII型の2系統、大きく4種にわけられる (図8)。

I型は還元側に鉄硫黄センターF<sub>X</sub>、F<sub>A</sub>、F<sub>B</sub>を共通してもつ。緑色硫黄細菌とヘリオバクテリアは同じタンパク質2本からなるホモダイマー型RC (PscA)<sub>2</sub>、(PshA)<sub>2</sub>をもち、シアノバクテリアと植物葉緑体は、相同性の高い2つのタンパク質からなるヘテロダイマー型(PsaA/PsaB)のPSIをもつ。

II型RCではキノン (Q<sub>B</sub>) が共通した最終電子受容体で、クロロフレクサス、紅色光合成細菌のRCは (PufL/PufM型RC)、PSIIは (D1/D2あるいは、PsbA/PsbD) があり、全てヘテロダイマーである。現在までに紅色光合成細菌<sup>5)</sup> と光化学系 I<sup>6)</sup>、II<sup>7)</sup>の立体構造は示されたが、まだホモダイマー反応中心の構造はわかっていない。

表1 反応中心タンパク質とクロロフィル。

	RC	主要	電子受容体	アンテナ	
	タンパク質	Chl		ナ	
I型	緑色硫黄細菌	PscA × 2	Bchl a	8-OH-Chl a	Bchl c, d, e
	ヘリオバクテリア	PshA × 2	Bchl g	8-OH-Chl a	
	PSI: 植物とシアノバクテリア	PsaA/PsaB	Chl a	Chl a	
II型	クロロフレクサス	PufA/PufB	Bchl a	Bphe a	Bchl c
	紅色細菌	L/M	Bchl a	Bphe a	Bchl a (Bchl b)
	PSII: シアノバクテリア	D1/D2	Chl a	Phe a	
	PSII: アカリオクロリス	D1/D2	Chl d	Phe a	(Chl a)
	PSII: プロクロロン	D1/D2	divinyl-Chl a	divinyl-Phe a	divinyl-Chl b
	PSII: 緑藻と高等植物	D1/D2	Chl a	Phe a	Chl b
	PSII: 珪藻と褐藻	D1/D2	Chl a	Phe a	Chl c
PSII: 紅藻	D1/D2	Chl a	Phe a		

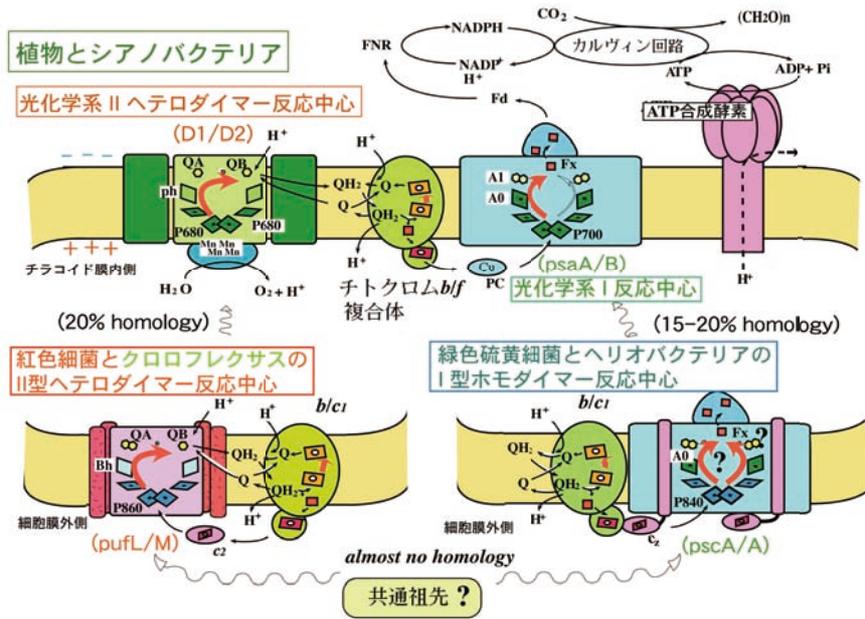


図8 4種の光合成反応中心の比較。

### 11. シアノバクテリアと植物の光化学系I、II反応中心の構造

シアノバクテリア、藻類と地上植物の葉緑体の光合成は、よく知られるように光化学系Iと光化学系II反応中心複合体と、シトクロム $b_6f$ 複合体、炭酸固定系などをもつ(図8上)。

光化学系II反応中心の構造をみると(図9)、中核は各5本の膜貫通ヘリックスからなるD1/D2タンパク質(PsbA/PsbD)からなるヘテロダイマー。その中にクロロフィル $a$ (Chl  $a$ )が50分子程度ついていて(図9中)、中核に電子移動担体分子がついている(図9下)。光励起でChl  $a$ の2量体(P680)→フェオフィチン→プラストキノン(Q<sub>A</sub>)→(Q<sub>B</sub>)と電子が移動する(表2)。2電子と2H<sup>+</sup>を結合したQH<sub>2</sub>は、同じ膜上のシトクロム $b_6f$ 複合体に電子を与え、内部で電子を動かし、H<sup>+</sup>の膜内外濃度差を作る一方、酸化されたP680はクロシン残基(Y<sub>2</sub>)を経由してMnクラスターを酸化し水を分解する。6本の膜貫通ヘリックスからなるCP47、CP43タンパク質が外側に結合しMn部分にも配位している。電子はQ<sub>A</sub>側のみをながれる。

光化学系I反応中心の中核は膜貫通ヘリックス11本をもつ2つのタンパク質PsaAとPsaBからなるヘテロダイマーである(図9右)。11本ヘリックスのうち、中心側(C端側)5本はD1、D2と似た立体構造をとり、同様部位にChl  $a$ のMgを結合する残基であるHisをもち、2分子のキノン、1分子の鉄硫黄センターF<sub>X</sub>をも

つ。PsaAとPsaBの中心から離れた外側(N端)部分各6本の膜貫通ヘリックスの立体構造はPSIIのCP43、CP47に似ている。中心部でのChl  $a$ やキノンの内部配置はPSIIと似ているが、角度、位置は少しずれている。光励起されたChl  $a$  - 2量体(P700)→A<sub>0</sub>(690 nmに吸収極大をもつChl  $a$ 単量体)→フィロキノン(A<sub>1</sub>)→3種の4Fe-4S型鉄硫黄クラスター(F<sub>X</sub>、F<sub>A</sub>/F<sub>8</sub>)と電子はながれる。PSIIと一見似た色素配置だが、PSIIのフェオフィチンの代わりに

Chl  $a$ 、非ヘム鉄位置の近くにF<sub>X</sub>があり、その外に4Fe-4S型2つ(F<sub>A</sub>/F<sub>8</sub>)を含む細菌型フェレドキシンタンパクPsaCがつき、さら外部溶液中から2Fe-2S型のフェレドキシンが随時結合する。電子はさらにフェレドキシン→フェレドキシン-NADP還元酵素(FNR)→NADPへと移動し、CO<sub>2</sub>固定系に還元力を与える。PsaA/PsaBヘテロダイマーPSIではほぼ対称的に配置された電子伝達成分(図9下)の両方を電子は異なった比でP700からF<sub>X</sub>へ流れ、この比は生物ごとに少しこ

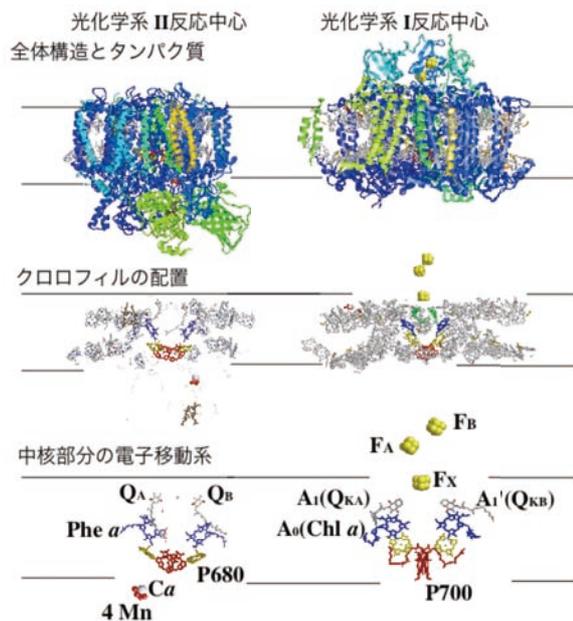


図9 PSIIとPSI反応中心の比較。

となる。

2つの反応中心を比べると、PSIIは(5+6)本×2という膜貫通ヘリックス構造をD1,D2,CP47,CP43で作るのに対し、PSIは11本×2構造をPsaA/PsaBで作り、電子はChl *a*-2量体→Chl *a* (PSIIではフェオフィチン)、キノン、さらにはF<sub>X</sub> (PSIIでは電子移動に直接関与しない⇒非ヘム鉄の位置にある)をもち配置は基本的に似ている。どちらもChl *a*を主要色素とし、それにカロテノイドが加わる。P→Chl (Phe)→キノン→鉄 という基本構造は保たれ、還元側はPSIでは鉄硫黄クラスターで、非対称化の進んだPSIIでは非ヘム鉄を介してQ<sub>B</sub>へと電子が流れる点が違う、酸化側は、PSIIに 水→Mn→チロシン→P680というCP43、CP47膜外部分も使った装置がついている点が違う。アンテナクロロフィルは、PSI、PSIIともに外側6本ヘリックス部分にのり、Chl *a*の数はPSIでは合わせて90、PSIIでは約50をもつ。

### 12. 紅色光合成細菌とクロロフレキサスの酸素を出さないII型反応中心の構造と反応

嫌気から好気と幅広い分布を示し、污水処理などにも使われる紅色光合成細菌は、酸素を出さないII型反応中心(PSIIからMn結合部位を除いたD1、D2に対応する部分(L、MとHタンパク質)だけをもつ。バクテリオクロロフィル*a* (Bchl *a*) 2量体P860→バクテリオフェオフィチン→Q<sub>A</sub>→Q<sub>B</sub>の電子移動が2回の結果、膜内に還元型ユビキノン(QH<sub>2</sub>)が放出され、電子移動(電流)に伴い細胞外側が正の電圧差(膜電位)ができる。QH<sub>2</sub>は近くのシトクロム*b<sub>c</sub>1*複合体に電子を与える。水の分解をするMn複合体はなく、その代わりに外部電子供与体としてシトクロム*c*が働き、これにシトクロム*b<sub>c</sub>1*複合体からの電子が供給される点はPSIとも似ている(図8下)。

シトクロム*b<sub>c</sub>1*複合体では二つの*b*ヘム間の電子の流れが膜電位を増加させる。全体で2分子のQH<sub>2</sub>酸化で1分子のQH<sub>2</sub>が作られ、1分子のQH<sub>2</sub>の還元力のみが消費される(Qサイクル)。電子は水溶性のシトクロム*c*<sub>2</sub>あるいはRC結合性シトクロム*c*を介して再びP860に戻される。この電子の1回転ごとに細胞内から外へ1H<sup>+</sup>が動き、膜電位の増加とあわせて膜を隔てたH<sup>+</sup>の電気化学エネルギー差(自由エネルギー差)が高まり<sup>8)</sup>、これを利用してATP合成酵素内部が回転しATPが合成される。シトクロム*b<sub>c</sub>1*複合体は呼吸系やS代謝系

などとも共通して使われる。光エネルギーの大半はこの循環的電子伝達系でATP合成に使われるが、一部の酸化還元力は硫黄、炭素、窒素化合物などとの反応にも使われる。

PSIIとの違いはMn-水分解クラスター部分をもたない、Bchl *a*を主要色素とする、CP43、CP47アンテナタンパク質をもたず、別種のリング状のアンテナLH1、LH2を持つことである。

クロロフレキサスもほぼ同様な反応中心をもつが、LH2の代わりに膜外部に巨大なアンテナBchl *c*の会合体(クロロゾーム)をもち、炭酸固定系も異なる。クロロゾームを持たない種もある。(表2)。

### 13. 緑色硫黄細菌とヘリオバクテリアのI型反応中心

緑色硫黄細菌はI型反応中心複合体(gRC)のみをもつ。大岡らの<sup>9)</sup>嫌気下での反応中心精製が進み、反応の特性とタンパク質類似性からPSIと似た構造が予測される(図8)。反応中心結合性の2個のシトクロム*c*<sub>2</sub>(PscC)がシトクロム*b<sub>c</sub>1*複合体との反応をつなく。主要色素はBchl *a*。同じPscAタンパク質2本からなるホモダイマーの反応中心は左右対称構造をもつと考えられる。Bchl *a*-2量体(P840)→電子受容体A<sub>0</sub>(670 nmに吸収をもつChl *a*類似色素)→(メナキノン;完全に確定していない)→F<sub>X</sub>、F<sub>A</sub>、F<sub>B</sub>と電子が

表2 反応中心電子移動系。

MQ;メナキノン、PQ;プラスとキノン、UQ;ユビキノン、Qk;フィロキノン、Phe;フェオフィチン。

型	電子移動の順番
<b>II型</b>	
PSII: 植物と	P680→Phe <i>a</i> →Q <sub>A</sub> →Q <sub>B</sub>
シアノバクテリア	P680=(Chl <i>a</i> ) <sub>2</sub> , Q <sub>A</sub> , Q <sub>B</sub> =PQ
PSII: <i>Acaryochloris</i>	P725→Phe <i>a</i> →Q <sub>A</sub> →Q <sub>B</sub> P725=(Chl <i>d</i> ) <sub>2</sub>
pRC: 紅色細菌	P860→Bphe <i>a</i> →Q <sub>A</sub> →Q <sub>B</sub> P860=(BChl <i>a</i> ) <sub>2</sub> , Q <sub>A</sub> =UQ(or MQ), Q <sub>B</sub> =UQ
pRC: <i>Acidphillum</i>	P850→P860→Bphe <i>a</i> →Q <sub>A</sub> →Q <sub>B</sub> P850=(Zn-BChl <i>a</i> ) <sub>2</sub> , Q <sub>A</sub> =MQ, Q <sub>B</sub> =UQ
<b>I型</b>	
PSI: 植物と	P700→A <sub>0</sub> →Q <sub>k</sub> →F <sub>X</sub> →F <sub>A</sub> /F <sub>B</sub>
シアノバクテリア	P700=(Chl <i>a</i> ) <sub>2</sub> , A <sub>0</sub> =Chl <i>a</i> , Q <sub>k</sub> =phyllloquinone
PSI: <i>Acaryochloris</i>	P740→A <sub>0</sub> →Q <sub>k</sub> →F <sub>X</sub> →F <sub>A</sub> /F <sub>B</sub> P740=(Chl <i>d</i> ) <sub>2</sub> , A <sub>0</sub> =Chl <i>a</i> , Q <sub>k</sub> =MQ
hRC: homodimer	P800→A <sub>0</sub> →Q <sub>k</sub> →F <sub>X</sub> →F <sub>A</sub> /F <sub>B</sub>
ヘリオバクテリア	P800=(BChl <i>g</i> ) <sub>2</sub> , A <sub>0</sub> =8-OH-Chl <i>a</i> , Q <sub>k</sub> =MQ
gRC: homodimer	P840→A <sub>0</sub> →Q <sub>k</sub> ?→F <sub>X</sub> →F <sub>A</sub> /F <sub>B</sub>
緑色硫黄細菌	P840=(BChl <i>a</i> ) <sub>2</sub> , A <sub>0</sub> =8-OH-Chl <i>a</i> , Q <sub>k</sub> =MQ

移動する。外部シトクロム、あるいはシトクロム *b c<sub>1</sub>* 複合体→反応中心結合性のシトクロム *c<sub>2</sub>*→P840の電子移動が起こり、S代謝系ともつながっている。

gRCはPSIより少ない35分子程度のBchl *a*をアンテナとして持つ。(より多くのアンテナを同程度のタンパク質上に載せる方向にPSIは進化したらしい)。膜外部アンテナとして Bchl *a* タンパク質 FMO を3分子還元側に結合し、その上にクロロフレキサスよりも大型の Bchl *c* を高密度に含むクロロゾームと呼ばれる巨大アンテナ構造をもつ。

ヘリオバクテリアは水田の土中などから採取された絶対嫌気性の、光合成細菌では唯一のグラム陽性菌で、酢酸発酵でも生育する。780 -800 nm に吸収をもつ Bchl *g* を電子担体とアンテナとして使う。Bchl *g* はバクテリオクロリン環をもち800nmの光を吸収する。しかしクロリン環を持ち環外に余分な二重結合をもつ Chl *a* と二重結合の数は同じで、Chl *a* の異性体ともいえる(図13参照)。電子移動はBchl *g* 2量体 (P800) →受容体A<sub>0</sub> (670 nm に吸収をもつOH-Chl *a*) →F<sub>X</sub>、F<sub>A</sub>、F<sub>B</sub>→フェレドキシンとPSIやgRC同様に進む。キノンの反応は長く未同定だったが、最近我々が確認した。キノンの反応と結合位置はPSIと少しちがうPSIIにやや近く結合力も弱い。PshAタンパク質1種2本だけからなるホモダイマー型で、アミノ酸配列はPscAに比べややPsaA/PsaBに近い。電子供与体シトクロム *c* は脂質と結合して反応中心に結合(表2)している、RC上にはBchl *g* 以外のアンテナはなく、他にアンテナもない最も簡単な光合成系だが、嫌気条件下での実験が必要であり、研究者は非常に少なかったが、最近遺伝子情報がわかり、研究がふえている。

#### 14. 反応中心タンパク質の分子系統樹

2系統4種類のRCタンパク質のアミノ酸配列から作成した無根分子系統樹を図10に示す。I型とII型は殆ど

### Phylogeny of RC proteins

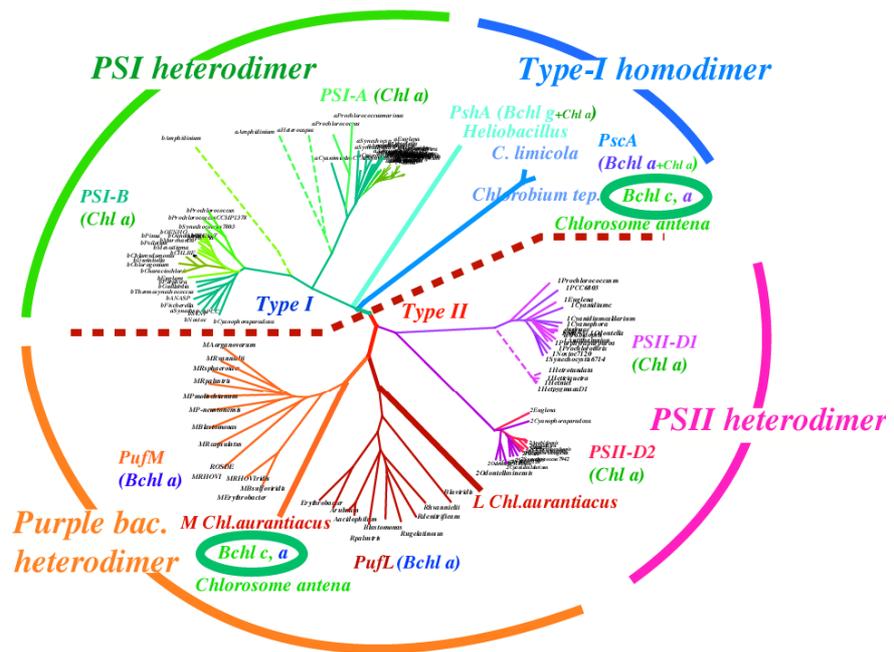


図10 光合成反応中心タンパク質サブユニットのアミノ酸配列から作る分子系統樹。

相同性を示さないのでアミノ酸配列からは同一祖先から派生したかは何ともいえない。しかし、反応中心の立体構造、特に中心部分の5本膜貫通ヘリックス部分上のクロフィルやキノン位置とタンパク質の関係などの類似性から、共通祖先をもつと考えられる。

II型反応中心のタンパク質には、PSIIのD1、D2、紅色細菌のL、Mがある。LMの分岐後、D1/D2共通祖先が分岐し、さらにD1、D2が分化し、どこかで酸素発能を獲得した事を示唆する。D1枝上にはシアノバクテリア、藻類、高等植物が混じる。D2についても基本的には同じことがいえる。奇妙なのは渦鞭毛藻類のD1、D2で、ともに、他の藻類やシアノバクテリアとはかなりはずれた長い枝を示す。葉緑体ゲノムとは別にミニサーキュラーDNAと呼ばれるDNAをいくつかもち、その上の光合成遺伝子の変異が非常に大きい事が知られている。この反応中心の性質はまだよくわかっていない。

LM型とD1D2型RC内部の色素配置はよく似ており、片方だけ(Q<sub>A</sub>側)しか電子移動には使わず、Q<sub>B</sub>のみがプロトン化する事も共通している。したがって、まずLMの機能分離が起こり、これがD1D2に引き継がれたようにも思える。しかし、系統樹ではこの機能分化は後から独立に起こったように見える。LとMはお互い大きく違い、L同士、M同士の中でもかなり

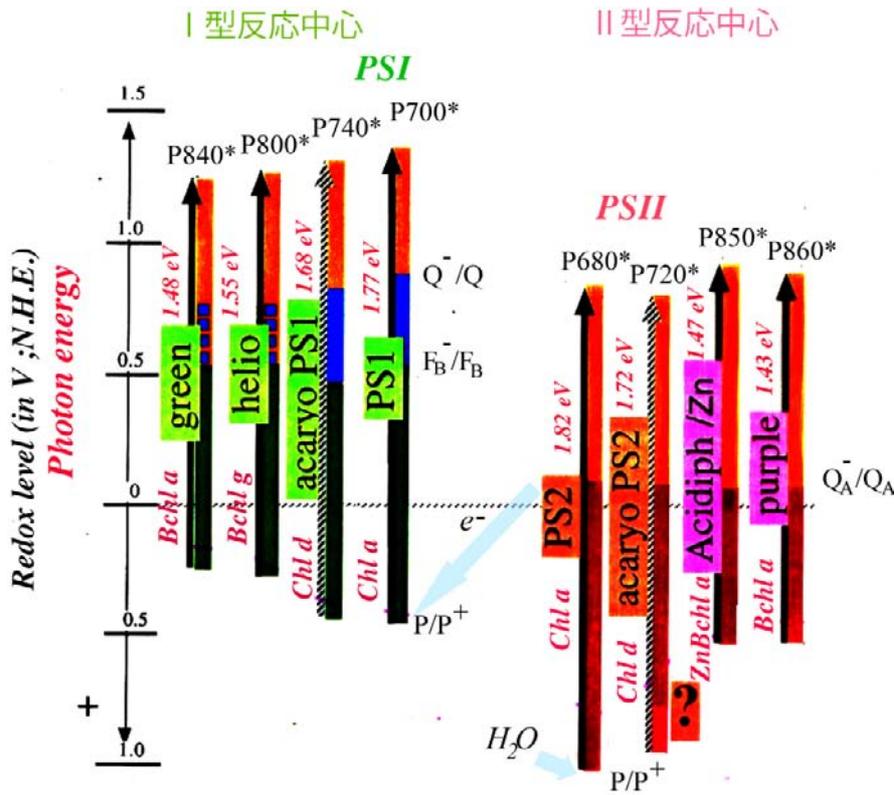


図11 6種の反応中心の使う光エネルギーと酸化還元電位。縦軸は酸化還元電位（N.H.E.標準水素電極を基準）。上向き矢印全体はeV単位で書き込まれた光子エネルギーの強さを示す。P/P<sup>+</sup>、FB<sup>-</sup>/FB、Q<sup>-</sup>/Qの酸化還元中点電位も示す。左I型、右II型RCのエネルギーレベル。

中心全体の進化を考えてみよう。

紅色細菌 (bRC) と光化学系II (PSII) RC機能の比較

両者は補欠分子の配置はお互いによく似ているが、クロロフィル、フェオフィチン、キノンの分子種は違う。酸素を出すか、出さないかが大きく違う。PSIIのP680とbRCのP860の酸化還元電位も違う。しかし、最終的に安定にQ<sub>A</sub>還元型として作り出される還元力はともに Em=0~-200 mV程度と良く似ている(図11)。上向き矢印で示されるように、各々が吸収する赤(680 nm)と近赤外(860 nm)の光子のエネルギー(1.8 eVと1.5 eV)が違うが、Pの酸化還元電位を変えるこ

深い分岐をしている。まだQ<sub>A</sub>、Q<sub>B</sub>機能が未分化で両者の性質をもつようなキノンをもちつホモダイマーからLMやD1D2系統がわかれのかもかもしれない。

I型反応中心では、PSIのPsaA、PsaBと、緑色硫黄細菌ホモダイマーRCのPscA、ヘリオバクテリアのホモダイマーRCのPshAがある。生物種間の大きな違いを反映してRCタンパク質のアミノ酸配列も大きく違う。PsaA/PsaBとPscAやPshAは各々根元付近から分岐し、相同性は低いが、ともに11本膜貫通ヘリックスと、補欠分子の結合部位アミノ酸残基の多くは保存されている。この系統樹でもrRNAでもヘリオがややPSIに近い。PsaAとPsaBでも渦鞭毛藻類が異常に長い枝を示す。PSIのみがヘテロダイマー化した理由や、機能との関係は未解明である。最近、ヘリオバクテリアのキノンQ<sub>K</sub>の反応がPSIとは少し違うことがわかった<sup>10)</sup>。I型とII型の間系かもしれない。

15.2系統の反応中心：機能面での違いと進化

図11に4種の反応中心中の電子伝達成分のエネルギーレベルの簡略図を示す。これを使って光合成反応

とで、同じ還元力を生みだしている。P680とP860の構造、周りのアミノ酸配置を変化させる事で、酸化還元電位を大きく変え、これに光子のエネルギーを足してえられる還元力を調節し、最終出力となるキノンの酸化還元電位をほぼ同じくらいに調整している。P860<sup>+</sup>(酸化還元中点電位 Em=+400~+500 mV)に電子を再供給するのは外部のシトクロムc (Em=+300~+400 mV)であり、これはI型反応中心とほぼ同じである。一方酸化還元電位の高いP680<sup>+</sup> (Em=+1000 mV)を再還元する電子供与体として水(Em=+800 mV)が働くことがPSIIの最大の特徴であり。このPの酸化還元電位の大きな変化が還元側には影響しないように設計されている。PSIIが出来た後、P680<sup>+</sup>の酸化力が後から高くなったのだろうと考えられる。

I型RCの構造と特徴

PSIの構造は解明されたが、gRCとhRCの構造は未解明である。hRCとgRCは反応特性は少し異なるが、PSIと同じようなF<sub>A</sub>/F<sub>B</sub>型鉄硫黄センタータンパク質(PshBやPscB)を外結合する。ただしこれらのタ

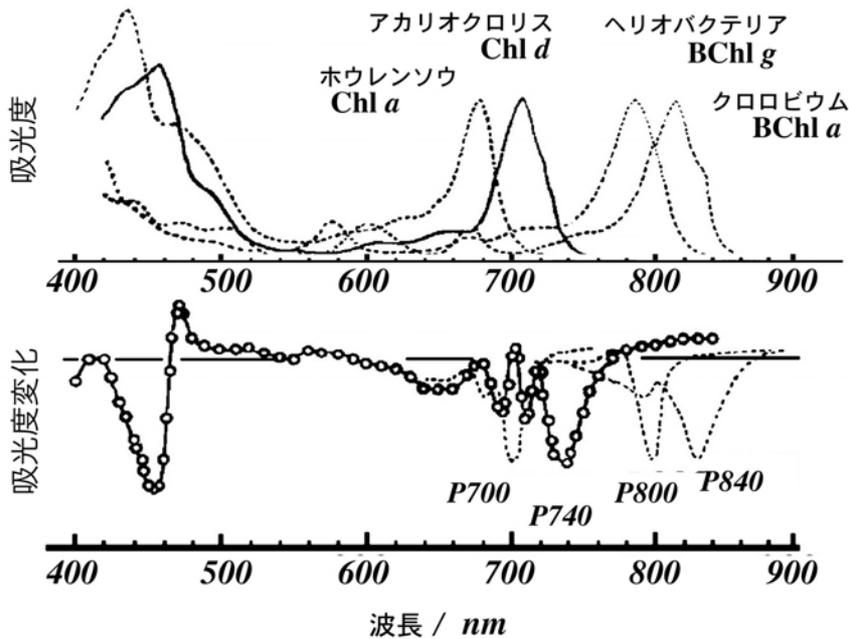


図12 クロロフィルの異なるI型4種の光合成反応中心複合体の吸収スペクトルと(上)、そのスペシャルペアの還元-酸化の差スペクトル(下)。

ンパク質とPsaCとのホモロジーは低い。ホモダイマー型hRCとgRCではA<sub>1</sub>(メナキノン)が働くが、確証は長く得られていなかった。我々は、キノンの反応を初めて実証した<sup>10)</sup>。これらのRCでは還元力は最終的に鉄硫黄センターにわたり、その後、外部のフェレドキシン→NADPへと渡される。クロロフィルの違いで吸収する光エネルギーは違うが、還元力としての出力は変わらない。Pへの外部電子供与体シトクロムcあるいはプラスタシアニンの酸化還元電位も異なる。II型RCの場合と同様、違うクロロフィルをもち吸収する光波長は違うが、Pの酸化還元電位がうまく調整されているので、出力としての還元力はあまり変わらない<sup>20)</sup>。図12にハウレンソウ(Chl a型)とアカリオクロリス(Chl d型)のPSI<sup>11)</sup>、hRC(Bchl g)、gRC(Bchl a)<sup>9)</sup>の吸収スペクトルと、その中で働く電子供与体P700、P740、P800、P840の光誘起差スペクトルをしめす<sup>20)</sup>。吸収波長は大きく異なるが、ほぼ同じ還元力が出される。自然はNADPを還元するという目的を達成するために、違うクロロフィルを使う、どれもほぼ最適化された4通りの反応中心をうみだした。違うクロロフィルを使う事で、これらの生物は共存可能である。

### 16.2系統の光合成反応中心の目的

図11のPSIとPSIIのZ-スキームからわかることは、  
1) クロロフィルa; PSIとPSIIのP680とP700はとも

にChl aの2量体だが酸化還元電位が違う。2) 電子受容体; PSIのA<sub>0</sub>は同じChl aでも電子受容体として働く。一方PSIIではフェオフィチンがはたらく。3) キノン; PSIIのプラストキノン(Q<sub>A</sub>)とPSIのフィロキノン(A<sub>1</sub>)は有機溶媒中では殆ど同じ(後者が少し正)酸化還元電位をしめす。しかしQ<sub>A</sub>では溶媒中より、大きく正、A<sub>1</sub>では負となっている<sup>12)</sup>。タンパク質は溶媒として必要に合わせてキノンの電位を大きく変えていることがわかった。

また4) Q<sub>A</sub>は1電子還元、

Q<sub>B</sub>は2電子還元をする。この違いは、周囲タンパク質の溶媒効果(負荷電状態をより安定、不安定化する、還元時にH結合を許すなど)の差である。従って、両RCのタンパク質部分は異なる還元力を出すために違う方向で最適化されているといえる。このようなPSIとPSIIの還元側の特性は、I型とII型RCの間でも維持されている。

I型RC相互の比較からわかる事は、違うクロロフィルでできたPが吸収する光のエネルギー(太い矢印)が各RCで違う。Pの酸化還元電位はかなり違うが、これとPの吸収する光子エネルギーの和として還元力はほぼ同じである。電子受容体A<sub>0</sub>は皆Chl aまたはその誘導体でほぼ同じ。キノンの酸化還元電位も似ているだろう(未決定)。3種の鉄硫黄センターを持つ事は共通するが、そのタンパク質はかなり異なり、各々別の、相同性も低い2核4Fe-4S細菌型フェレドキシンを結合したと考えられる。Pへの電子供与体は水溶性シトクロムc<sub>6</sub>かプラスタシアニン(PSI)、RC結合性シトクロムc<sub>z</sub>(gRC)、膜結合性シトクロムc(hRC)と異なり、その酸化還元電位もP合わせて違う。従って、I型RCの目的はNADPを還元する強い還元力をだす事で、クロロフィル(入射光)の違いにあわせてPの酸化還元電位を調整することで、この目的を達成している。RC上のアンテナクロロフィルがPSIでは2倍以上に増えているのも大きな違いで、これは

環境の違いとPSIとPSIIが共存するようになった影響かもしれない。

II型RC相互の比較からわかることは、各RCはクロロフィルが異なり、利用する光のエネルギー（太い矢印）が違う。Pの酸化還元電位も大きく違う。しかし、これとPの吸収する光子のエネルギーの和としてでてくる還元力はよく似ている。電子受容体はフェオフィチンまたはバクテリオフェオフィチンで酸化還元特性は似ている。QA、QBキノンの酸化還元電位も似ている。Pへの電子供与体は紅色細菌RCでは水溶性シトクロムc<sub>2</sub> (pRC)だが、PSIIでは水→Mn→チロシンZ→P680と大きく異なる。これらの特徴から、II型RCはQH<sub>2</sub>の形で還元力を出す事が元々の目的で、PSIIではPの周辺だけでなく、さらに外側表面でCP47、CP43の一部も利用してMnを使うことで、電子供与体をシトクロムではなく水に帰ることに成功したらしい。

I型II型の比較でわかることは、両者は還元力が異なる。この原因はスペシャルペアの酸化還元電位の調節の違いにあるが、それと同時にクロロフィルaとフェオフィチンという異なる電子受容体の使用、次に類似のキノンでも、その環境を変えて還元力を変えることで達成されていることがわかる。I型では還元力を減らさず、さらに遠くのFAFBまで電子を運ぶことで、II型では還元力はおちてもいいからQBをII電子還元にしてHを結合させることで、逆反応を防いでいる。この為にキノンの位置や反応速度も変えて最適化していることがキノンの置き換え実験などから示されている<sup>17,20</sup>。おそらく、同じ形で始まった光合成RCが、フェレドキシンとシトクロムbc<sub>1</sub>という異なる電子利用系に還元力を渡す上で変化したのだろう。

### 17. クロロフィルの多様性

細菌型光合成は主にバクテリオクロロフィルaを、

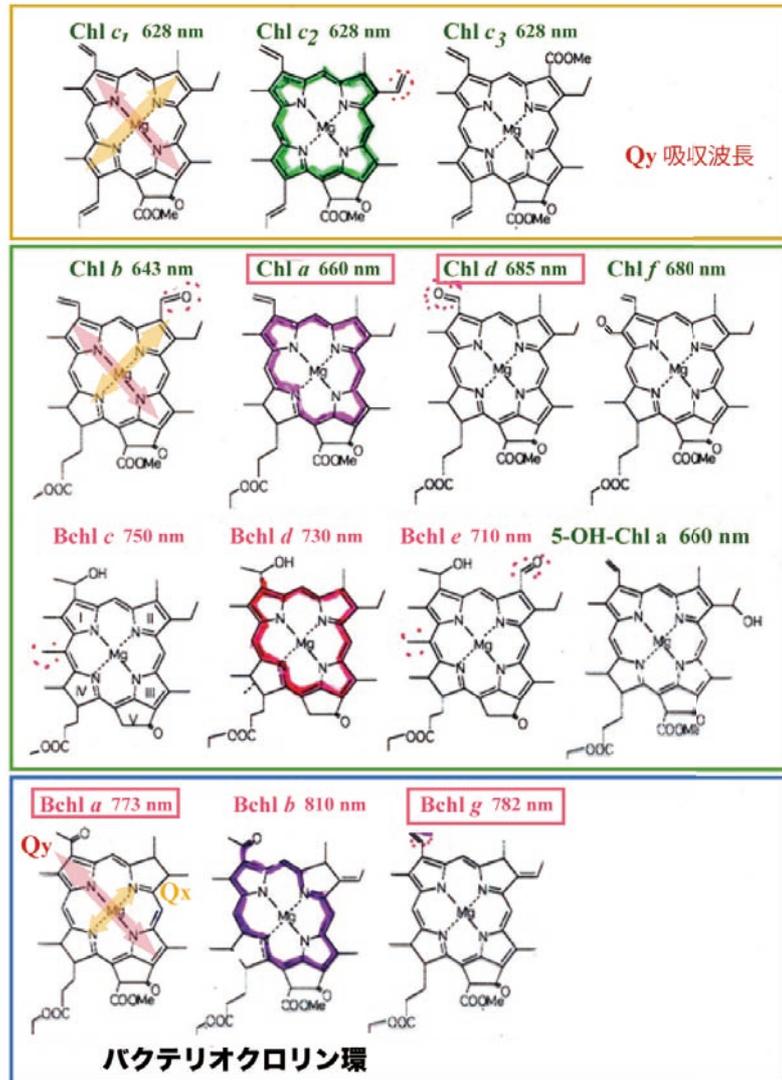


図13 光合成に使われるクロロフィルの構造。QyとQx帯の振動子の方向も簡単に示す。赤棒はスペシャルペアとしても使われるクロロフィル。

酸素発生型光合成では主にクロロフィルaを使い、どちらが古いかなどが議論される。図13に光合成系で使われているクロロフィルを示す。クロロフィルはMg-ポルフィリン環状分子の総称である。

物理化学的性質から全体を概観してみよう。図13はクロロフィルの分子構造と吸収波長（有機溶媒中）をしめす。クロロフィル合成系では、まずポルフィリン環ができ、それにMg-キラーターゼがはたらき、Mg<sup>2+</sup>を中心にもつクロロフィルの生合成が始まる。環の一部の還元で二重結合がきれたクロロリン環、さらにもう一方が還元されたバクテリオクロロリン環がつけられ、環の周辺も修飾される。可視部の吸収帯は、エネルギーの低い順（赤から青の順）に、Q<sub>y</sub>、Q<sub>x</sub>、Soret帯とよばれ、光励起後、最低励起順位であるQ<sub>y</sub>帯から

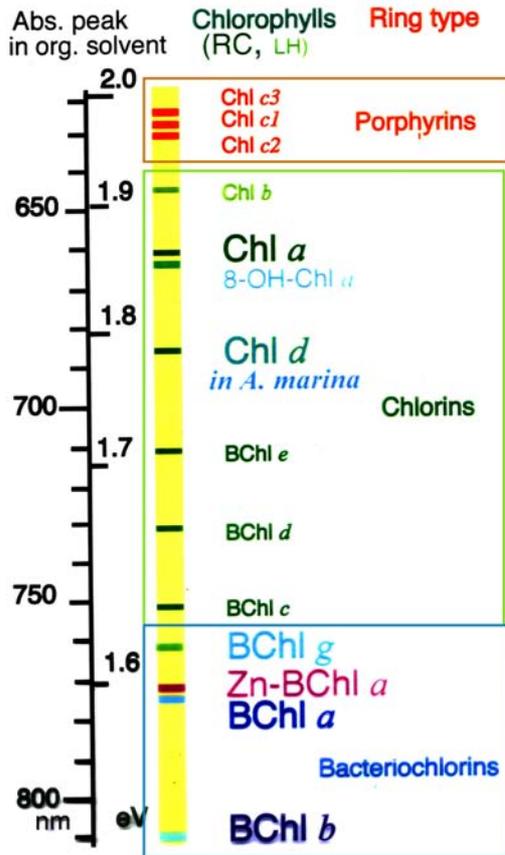


図14 光合成に使われるクロロフィルの吸収波長と吸収光子のエネルギー。  
太字はスペシャルペアとしても使われるクロロフィルを示す。

電子移動や蛍光放出が行われる。

対称な分子構造をもつポルフィリン環では $Q_x$ 、 $Q_y$ 帯の差がなく、分子軌道が縮退して一緒のバンドになり600 nm付近に吸収を示し、Soret帯が非常に強い。この特徴は基本的にヘム（鉄ポルフィリン）と同じである。パイ電子系が非対称化したクロリン環、バクテリオクロリン環ではこの縮退がとけて、 $Q_x$ と $Q_y$ が分離し、 $Q_y$ レベルはより低くなり長波長に吸収帯がシフトし、分子吸光係数も高くなる。パイ電子系をより非対称化させる方向への環の2重結合の還元解裂や側鎖二重結合の付加 (>C=O基など) が、長波長に $Q_y$ 帯をシフトさせ、逆に $Q_x$ 方向を伸ばし対称化すると $Q_y$ が短波長シフトする。

この他に開環型のポルフィリン誘導体ともいえるフィコシアニンや、これとは別系統のカロテノイドがアンテナとして働き、これらの場合も分子がより平面的で二重結合が広がりパイ電子系が伸びた構造をとると吸収帯が長波長シフトする。直線状の分子と、環状の

クロロフィル ( $Mg^{2+}$ を中心金属とするポルフィリン誘導体) が組み合わされ、光合成のアンテナはうまく光を集める。したがって、これらの分子の生合成系の進化は、光合成系の進化を記録しているはずである。多様なクロロフィルの合成には、数多くの酵素がはたらく。進化系統樹は、酵素ごとに、微妙にことなり、複雑な遺伝子の変異と転移を示唆する。これらについては、クロロフィルやカロテノイドの本を参照ください。

図13からわかることは、1)光合成系は $Mg^{2+}$ を中心金属とするポルフィリン、クロリン、バクテリオクロリンからなる多様なクロロフィルを使う。環の二重結合の部分還元による $\pi$ 電子系の非対称化は吸収帯を大きく長波長シフトさせる。2) 環の端部分の修飾で、*a*、*b*、*c*、*d*、*e*、*f*といわれるような類似化合物がクロロフィルでもバクテリオクロロフィルでも作られる。電子供与性/電子球引性のクロロフィルの修飾基は環の $\pi$ 電子系をより対称/非対称にするので、短波長/長波長に吸収帯をずらす。3) クロロフィル、バクテリオクロロフィルという呼び名は、環がクロリン環、バクテリオクロリン環であることは必ずしも一致しない。4) 生合成系ではポルフィリンから、クロリン、バクテリオクロリンの順で造られ、この順に酵素系が進化したとも推定される。5) これは、光合成細菌がバクテリオクロロフィルを使い、酸素発生光合成でクロロフィル*a*がつかわれることと一見、逆である。しかし、緑色硫黄細菌やヘリオバクテリアは各々Bchl *a*、Bchl *g*とともに、Chl *a*誘導体をI型反応中心の $A_0$ としてもつので、Chl *a*も古い。6) 光合成細菌ではクロリンとバクテリオクロリンの生合成は同時におこるともいえる。7) ヘリオバクテリアのもつ、Bchl *g*はChl *a*異性体ともいえる構造で、酸素気下では自然にChl *a*と同じ吸収をしめず-OH誘導体になる。8) Zn-Bchl *a*、Chl *d*、Chl *f*等のように合成酵素が未同定のものがある。

### 18. スペシャルペアとなるクロロフィルの選び方

これらのクロロフィルを $Q_y$ 吸収帯の波長に従って並べ、反応中心内でスペシャルペアとして使われるクロロフィル分子を太字で書いた (図14)。なぜこれらがスペシャルペアになるのだろうか？赤外光を吸収するBchl *a*では水を分解してフェオフィチンを還元するのに必要なエネルギー (1.5~1.7 eV) に足りないので、

660-700 nm光を吸収するChl *a*ができて初めてPSIIの酸素発生がうまれたと考えられる\*。しかし、新型のシアノバクテリア、アカリオクロリスは700-740 nm光を吸収するChl *d*でも酸素発生をする。ではどうして他のクロロフィルではいけないのか？一方、I型RCではPとしてChl *a*、Chl *d*、Bchl *g*、Bchl *a*がつかわれるが、全てChl *a*が電子受容体として使われている。

### 19. アンテナとRCクロロフィルの選択律

RCやアンテナタンパク質のクロロフィル選択則はそれほど厳密ではないようでもある。Chl *a*のみをもつシアノバクテリア種にChl *b*を多量に造らせると、反応中心内部にもChl *b*が結合した<sup>19)</sup>。しかし、Chl *b*を元々もつ緑色植物ではChl *a*とChl *b*は正しく認識区別される。アカリオクロリスでは、タンパク質アミノ酸配列は他のシアノと殆ど違わないのにChl *d*が主要色素としてうまく機能する。紅色細菌 *Acidiphilium* は、Zn-Bchl *a*を反応中心とLH1にもち<sup>13)</sup>、問題なく機能させている。化学的性質と光吸収波長が許容範囲にあれば、クロロフィルの選択率はそれほど厳しくないらしい。ではどうして、Pには図14中に太字で書いた特定のクロロフィルしか使われないのだろうか？よくわからない。二量体を作る特性とか、酸化型の安定性が重要かもしれない。

初期の光合成では、最適でなくても色素分子を使うしかないだろう。この際、Fe-ポルフィリンは励起寿命が短く、光反応をしにくい。Mg-やZn-ポルフィリン、金属なしのポルフィリンは励起寿命も長く反応性高いので、人工光合成などで使われる。最初の光合成はフェオフィチンや、ポルフィリン、Zn-ポルフィリンで始まったのかもしれない。これらはヘム合成系があれば、すぐできる。

スペシャルペアにエネルギーを集める必要がある。これは、タンパク質を変えるだけでも達成しうる。エネルギーレベルをいわば溶媒効果でずらし、クロロフィル分子間にエネルギー勾配をつけ、エネルギーを集めることは、実際に、PSI、PSIIで行なわれている。

またクロロフィル分子間距離を近づけて会合状態を作らせてπ電子系を大きくして、波長をより長波長に(エネルギーレベルを低く)することもできる。二量体クロロフィルはエネルギーレベルが下がるので励起エネルギーを他のクロロフィルから受け取りやすく、内部での電荷分離もしやすい。しかし、二量体形成は色々なクロロフィルで可能である。

逆にアンテナを増やすにはどうするか？アンテナ複合体LH1、LH2、FMO、クロロゾームのように、クロロフィルを接近させれば、電子軌道が一体化して(exciton化し)エネルギーを高速に共有できる。しかしこの際に吸収帯が長波長になるので、エネルギーを受け取るスペシャルペアもできるだけ長波長にする必要がでてくる。本来800 nmに吸収をもつBchl *a*が紅色細菌LH2中ではB850、LH1中ではB870と呼ばれる長波長exciton吸収帯をつくり、スペシャルペアP860にエネルギーをわたすのはわかりやすい。PSIでもChl *a*会合帯が長波長700-720 nmの吸収帯をつくる。しかし、会合で短波長のみ伸ばすのは難しい。このためには別のクロロフィルや、色素が必要となる。その一つがカロテノイドで、全ての光合成系でエネルギー獲得に使われている。しかし、その励起寿命が短いことと、クロロフィルとの吸収の重なりが小さいこととで、エネルギー移動効率は1/3位である。アンテナとスペシャルペアの組み合わせが大事かもしれない。

### 20. 新クロロフィルが生まれるとどうなるか？

新しいクロロフィルが加わると何がおこるだろう。新種が元のクロロフィルより短波長を吸収すれば、波長範囲を広げかつエネルギーを元のクロロフィルにも与えるので光捕集効率があがる。新種がより長波長を吸収すると、アンテナとしては不適だが、反応中心にはいりスペシャルペア機能を代替えできれば、エネルギーの許す限りより広い波長範囲の光を使える。おそらくこの両方のプロセスで沢山のクロロフィルが試され、一部はアンテナに一部は反応中心に残ったのではないだろうか？

\* 酸素発生型光合成には、+0.8 Vの酸化還元電位をもつ水を分解して、フェオフィチン(〜-0.5 V)を還元するために必要なエネルギーは(-0.5)-0.8=-1.3 Vだから、これに逆反応を減らす為の余裕や、活性化エネルギー分を足すと、1.5-1.7 Vの光子エネルギーがある。I型RCでA<sub>0</sub>(-1 V位)やA<sub>1</sub>(-0.8 V)を還元するが、これと同時に水を分解させようとするなら、1.8 eVを与えるChl *a*ではエネルギーが足りない。従って、水分解とNADP還元を一つの光反応でさせるには赤色光では足りない。青色ならできるが、この場合はクロロフィルでない色素が必要になる。

ケーススタディ；プロクロロンとアカリオクロリス；

クロロフィル進化の面白い例がChl *d*を主にChl *a*を数%もつアカリオクロリスである。分子系統樹上ではシアノバクテリアに近く（図10参照）、RCやアンテナタンパク質は殆どおなじで、Chl *d*は既存のChl *a*結合部位に結合する。Chl *a*は数%しかもたず、主要アンテナは長波長を吸収するChl *d*である。このおかげで、他のChl *a*型シアノバクテリアと共存しても、日陰にならずに長波長光をえられるらしい（図11参照）。もしRCがChl *a*ならば、Chl *d*はアンテナとしてはエネルギーが低く、使いづらいと私たちは考えた。実際にPSIではP700でなくChl *d*の2量体が働き、P740と命名した<sup>11)</sup>。PSIIでも725 nmの吸収変化をみつけ、P725と命名した<sup>12)</sup>。しかし、他グループはPSIIはChl *a*を必要とするはずだから少量のChl *a*がP680として働くと考えた。しかし、最終的にChl *d*の2量体P725が機能し、電子受容体はフェオフィチン*a*だときまった<sup>14)</sup>。PSIでもPSIIでもPはChl *d*でもよい事がわかった。ところがPSIのA<sub>0</sub>はChl *a*のまま、PSIIはフェオフィチン*a*で、スペシャルペアは変えても電子受容体は変えていない。

もう一つの不思議は最近発見された、やはり長波長吸収をするChl *f*をもつシアノバクテリアである<sup>18)</sup>。構造はChl *d*に似ている（図13）。Chl *f*は少量で機能はわかっていない。RCタンパク質への結合や、2量体形成に差があり、特定タンパク質だけにとりいられるのかもしれない。しかし、Chl *d*や*f*を使う種は少ない。安定性などが原因かもしれない。一般に、分子の還元が進むほど、酸素大気下では不安定となる。例えば嫌気下では安定なBchl *g*は、酸素下では、ヘリオバクテリア菌体中でも不安定で数分で色が変わる。

他のクロロフィルとの組み合わせ、分子の安定性、既存RCやアンテナタンパク質との結合力、酸素大気の出現、生態的な制約などの中で限定されつつ多様性が生まれたのだろう。未知の光合成系もまだ存在するのだろう。逆にヒトが作り出す人工環境下に適したクロロフィルや光合成系を人工的に作れるかも知れない。光デスクや光増感太陽電池などに使われるフクロシアニンやポルフィリン環を強化した色素だし、RCを人工的に作る試みもつづけられている。pRCやPSII全体をシリカガラス細孔中にいれて安定化することも出来る<sup>15,16)</sup>。

このほかに、対称性は必要なことなのか、あるいは進化の名残りが議論されてきた。不可欠ではないらしい。遺伝子操作や、内部分子の入れ替えなどの実験から<sup>17)</sup>、電子移動は距離とエネルギー差で決まることが示され、タンパク質は位置を決め、溶媒として分子のエネルギーレベルを調節し、同じクロロフィルやキノン分子に異なる機能をもたせることが明らかになった。タンパク質内部を実験の場とする物理化学も進んだ。

## 21. 進化は続く

酸素発生型光合成の起源；酸素発生型光合成が生まれるには、(1)異なった細菌中で発達したI、II型RCが遺伝子転移や細胞融合などで単一生物中に入り、(2)Bchl *a*がChl *a*に変わる、(3) II型RC表面に4原子のMnとCP43、CP47が加わり酸素を出す、(4) 新生物シアノバクテリアが生まれる、が必要だっただろう。このどれか一つを欠くような生物は知られていないので、これらが同時に起こりシアノバクテリアが生まれたように思えるが、これは難しいだろう。一つずつ別々に起こったと考えたらどうだろう。Chl *a*の機能は、Chl *d*でも置き換え得る。Chl *a*型色素は緑色細菌やヘリオバクテリアは既に持っている。

アンテナ系；様々な色素がつかわれ、構造も多様であり、制約はゆるいのだろう。違う生物は違うアンテナ系をもつ。RC上のいわば内部アンテナの他、膜外アンテナとしては、Bchl *c*と脂質からなる緑色細菌の持つクロロソーム、FMOタンパク質、シアノバクテリアと紅藻のもつフィコビリゾーム。膜内アンテナとしては紅色細菌とクロロフレクサスのLHI、紅色細菌の一部がもつLH2、緑色植物がもつChl-*ab*タンパク質、黄色や灰色植物などのもつChl-*ac*-フィコキサンチンタンパク質、など生物種ごとに多様に発展している。励起エネルギー移動は、距離とエネルギーレベルの差に依存するが、その距離依存性は、電子移動速度の依存性よりも弱いことがこの多様性をもたらすのだろう。

## 制御方法

反応中心は殆ど変わらなくとも、NPQ（非光化学的蛍光消光）、循環的電子伝達系、C4光合成など、変動する太陽光や、乾燥、高温、寒冷などにあわせて様々な制御系、調節系を発達させてきた。これらは現在も進化が続く。

## 22. 光合成系成立のシナリオ

### 初めての光合成

太古の地球で光合成系が生まれ、光のエネルギーで電子を動かしATPと還元力を作り出した。おそらく光合成より前にヘムタンパク質が生まれ、シトクロム *bc<sub>1</sub>* 複合体やキノンを利用するような化学呼吸系、酸素呼吸系が生まれていた。鉄硫黄タンパク等も生まれていたのだろう。ポルフィリンは存在し、Mg-ポルフィリンも少量ならつくられたろう。小分子フラビンで電子を出す青色光光合成もあったかもしれない。しかしポルフィリン誘導体を使えば、より長波長の光をつかえ、アンテナが作りやすい。

### II系統の反応中心

ポルフィリン→キノンの光電子移動系はさらに進化し、途中で様々なクロロフィルが生まれ、反応中心やアンテナとして機能し始める。おそらく嫌気光合成の時代にほぼ全てのクロロフィルがためされ、やがて安定性と原始の海中の太陽光にあわせ、より広い波長範囲の光を集められるBchl *a*が主となり、他はアンテナとして残る。長波長を吸収するBchl *a*のスペシャルペアを利用することで効率が向上し、他のクロロフィルからもエネルギーをうけとれる。キノンを還元し、安定に還元力を保持するII型反応中心、と嫌気大気中でいっそうキノンの還元力を高め、フェレドキシンの還元を行うI型RCの、2方向へと分化する。両者は違う環境に住む細菌中で別々に進化し、SやN化合物を電子供給源として使い、ふんだんにあるCO<sub>2</sub>を還元し、生命界にエネルギーと有機物をふやす。やがて、電子供与体獲得の競争がはじまる。

### PSIIの始まり

Bchlを使うI型、II型両方のRCは水を分解するほどの強い酸化力を出せない。Chl *a*で、Mnを電子供与体として酸化するRCがいつか出来て、この一部が水の分化活性をもつようになったのではないだろうか。例えば、I型RCをもつ生物にII型RCが取り込まれる。するとA<sub>0</sub>として働いていたChl *a*がII型RCにも入り、強い酸化力を作り出す。この酸化力でMn酸化が可能となり、やがて結合したMnが複合体をつくり、この一つが水分解を触媒するようになったのではないだろうか？暗所で育った裸子植物のPSIIや、トリス処理し

て不活性化したPSIIでMn部分を活性化するには光が必要だということも、Mn酸化反応が先行した事を示すように見える。今はない可能性の検証には、新型生物を探すか、進化を検証できるようなモデルを人工的につくる必要があるだろう。進化の話は結論と原因が区別つかないのが面白い。

## 23. 何かわかるかも知れない：新型生物と想像の世界

多様な光合成系の比較や、人工改変した反応中心の研究を通して、私は光合成の隠れた可能性を知り、一方では太古の光合成を求め、ストロマトライト化石探索に加わったりした。人工光合成でしか使われないと思われていた「Zn-Bchl *a*」を使う紅色細菌アシディフィリウムが岩手の鉱山酸性廃水中から発見され<sup>13)</sup>機能が確認され<sup>21)</sup>、アカリオクロリスもパラオのホヤから分離され、クロロフィル*d*がPSI<sup>11)</sup>やPSII<sup>12,14)</sup>で働くこともわかった。太古の地球で、光合成は何色の光で始まったのだろうか？少数派の生物の中に太古の地球の姿が残り、ありえたかも知れない進化や、未来の可能性が秘められている。私もいつの間にか地衣類<sup>22)</sup>やコケ<sup>23)</sup>の乾燥誘導NPQを研究するようにもなりました。

一つの楽しみは、想像の世界です。もし、酸素発生が始まらなかったら？酸素呼吸が発展せずに酸素発生光合成だけが進んでいたら？共生がなかったら？細胞内共生や地上進出が単一起源でなかったら？今でも、われわれヒトを含めて頻りに細胞内共生で新種の生物が生まれるなら？...ありえたかも知れない地球や生命の姿を想像するのはとてもスリリングですね。そして、それはもう始まっていて、未来の地球を考えることにも、宇宙生命を考えることにも繋がるのかもしれない。職業や専門を超えて、ロマンチックな、夢のある科学が素敵です！

Received December 7, 2011, Accepted March 26, 2012,  
Published April 30, 2012

### 参考文献

- 1) 北村 博、森田茂広、山下仁平編 (1984) 光合成細菌学会出版センター
- 2) Sagan, L. (1967) On the origin of mitosing cells, *J.*

- Theor. Biol.* 14, 225-274.
- 3) Schopf, J. (1993) Microfossils of the early archean apex chert : new evidence of the antiquity of life, *Science* 260, 640-646
  - 4) 丸山茂徳・磯崎行雄 (1998) 生命と地球の歴史, 岩波新書 岩波書店
  - 5) Roy, C., and Lancaster, D. (1995) The structure of photosynthetic reaction centers from purple bacteria as revealed by x-Ray crystallography, in *Anoxygenic Photosynthetic Bacteria* (Blankenship, R.E. and Madigan, M. T. Eds.) pp 510-526, Kluwer, Dordrecht, The Netherland.
  - 6) Schubert, W.-D., Klukas, O., Saenger, W, Witt, H. T., Fromme, P., and Krauss, N. (1998) A common ancestor for oxygenic and anoxygenic photosynthetic systems : a comparison based on the structural model of photosystem I, *J. Mol. Biol.* 280, 297-314.
  - 7) Umena, Y., Kawakami, K., Shen, J.-R., and Kamiya, N. (2011) Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II at a resolution of 1.9 Å, *Nature* 473, 55-60.
  - 8) Mitchell, P. (1966) Chemiosmotic coupling in oxidative and photosynthetic phosphorylation, *Glynn Res.*
  - 9) Oh-Oka, H., Kakutani, S., Kamei, S., Matsubara, H., Iwaki, M., and Itoh, S. (1995) Highly purified photosynthetic reaction center (core/cytochrome *cz*) complex of the green sulfur bacterium *Chlorobium limicola*, *Biochemistry* 34, 13091-1309.
  - 10) Kondo, T., Mino, H., Matsuoka, M., Azai, C., Oh-oka, H., and Itoh, S. (2011) Detection of quinone function in the homodimeric type-I reaction center of *Heliobacterium modesticaldum*, in *Photosynthesis, Energy from the sun* (Allen, J. F., Gantt, E., Golbeck, J. H. and Osmond, B., Eds.) Chap 23, pp 123-126.
  - 11) Hu, Q., Miyashita, H., Iwasaki, I., Kurano, N., Miyachi, S., Iwaki, M., and Itoh, S. (1998) A photosystem I reaction center based on chlorophyll *d*, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 95, 13319-13323.
  - 12) Itoh, S., Mino, H., Itoh, K., Shigenaga, T., Uzumaki, T. and Iwaki, M. (2008) Function of chlorophyll *d* in reaction centers of photosystems I and II of the oxygenic photosynthesis of *Acaryochloris marina*, *Biochemistry* 46, 12473-12481
  - 13) Wakao, N. Yokoi, N., et al. (1996) Discovery of photosynthesis based on Zn-containing bacteriochlorophyll *a* in an aerobic bacterium, *Plant Cell Physiol*, 37, 889-893.
  - 14) Tomo, T., Okubo, T., Akimoto, S., Yokono, M., Miyashita, H., Tsuchiya, T., Noguchi, T., and Mimuro M. (2007) Identification of the special pair of photosystem II in a chlorophyll *d*-dominated cyanobacterium, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104, 7283-7288.
  - 15) Noji, T., Kamidaki, C., Kawakami, K., Shen, J.-R., Kajino, T., Fukushima, Y., Sekitoh, T., and Itoh, S. (2011) Photosynthetic Oxygen Evolution in Mesoporous Silica Material: Adsorption of Photosystem II Reaction Center Complex into 23 nm Nanopores in SBA, *Langmuir* 27, 705-713.
  - 16) Oda, I., Iwaki, M., Fujita, D., Tsutsui, Y., Ishizaka, S., Dewa, M., Nango, M., Kajino, T., Fukushima, Y., and Itoh, S. (2010) Photosynthetic electron transfer from reaction center pigment-protein complex in silica nanopores, *Langmuir* 26, 13399-406.
  - 17) Iwaki, M., Kumazaki S., Yoshihara, K., Erabi, T. and Itoh, S. (1996) ΔG dependence of the electron transfer rate in photosynthetic reaction center of plant photosystem I, *J. Phys. Chem.* 100, 10802-10809.
  - 18) Chen, M, Schliep, M., Willows, R. D., Cai, Z. I., Neilan, B. A., and Scheer, H. (2010) A red-shifted chlorophyll, *Science* 329, 1318-1319.
  - 19) Satoh S., Ikeuchi M., Mimuro M. and Tanaka A. (2001) Chlorophyll *b* expressed in cyanobacteria functions as a light-harvesting antenna in photosystem I through flexibility of the proteins, *J. Biol. Chem.* 276, 4293-4297.
  - 20) Itoh, S., Iwaki, M. and Ikegami, I. (2001) Modification of photosystem I reaction center by the extraction and exchange of chlorophylls and quinones, *Biochim, Biophys. Acta* 1507, 115-138.
  - 21) Tomi, T., Shibata, Y., Ikeda, Y., Taniguchi, S., Chosrowjan, H., Mataga, N., Shimada, K. and Itoh, S. (2007) Energy and electron transfer in the photosynthetic reaction center complex of *Acidiphilium rubrum* containing Zn-bacteriochlorophyll *a* studied by femtosecond up-conversion spectroscopy, *Biochim. Biophys. Acta* 1767, 22-30.
  - 22) Komura, M., Yamagishi, A., Shibata, Y., Iwasaki, I., Itoh, S. (2010) Mechanism of strong quenching of photosystem II chlorophyll fluorescence under drought stress in a lichen, *Physciella melanclha*, studied by subpicosecond fluorescence spectroscopy, *Biochim. Biophys. Acta* 1797, 331-338.
  - 23) Yamakawa, H., Fukushima, Y., Itoh, S., Heber, U. (2012) Three different mechanisms of energy dissipation of a desiccation-tolerant moss serve one common purpose: to protect reaction centres against photo-oxidation, *J. Exp. Bot.* in press.

## Evolution of Photosynthesis

Shigeru Itoh\*

Center for Gene Research, Nagoya University

## 解説特集

# 「植物、藻類等を利用した物質生産の 新しい展開とその課題」

Editor

太田 啓之

(東京工業大学 バイオ研究基盤支援総合センター)

序文

太田 啓之

(東京工業大学 バイオ研究基盤支援総合センター)

P. 32

微細藻類ユーグレナの特徴と食品・環境分野への応用

嵐田 亮

(株式会社ユーグレナ)

P. 33 ~ 38

海洋ハプト藻類のアルケノン合成経路の解明と  
オイル生産への基盤技術の開発に向けて

鈴木 石根、白岩 善博

(筑波大学 生命環境、JST CREST)

P. 39 ~ 43

植物による物質生産

横田 明穂

(奈良先端科学技術大学院大学 バイオサイエンス研究科)

P. 44 ~ 47

序文<sup>‡</sup>

東京工業大学 バイオ基盤センター

太田 啓之\*

平成22年度から23年度にかけて、植物・藻類等を主な研究対象とした物質生産・エネルギー資源開発に関わる大型研究プロジェクトが相次いで発足した。それらは、CREST・さきがけに関する2研究領域「藻類・水圏微生物の機能解明と制御によるバイオエネルギー創成のための基盤技術の創出（平成22年度開始）」「二酸化炭素の効率的資源化の実現のための植物光合成機能やバイオマスの利活用技術等の基盤技術の創出（平成23年度開始）」に、さらに先端的低炭素化技術開発（ALCA）のバイオテクノロジー領域を加えた3つのJSTによる研究プログラムである。このような大型研究プロジェクトの相次いで発足は、ここ数年、植物科学のコミュニティが一丸となって、日本の植物科学研究のレベルの高さや、その基盤を活かした応用研究への意気込みを強く訴えてきたことによるところが大きい。それを表す一つの大きなイベントとして、平成22年5月29日に都内で行われた日本学術会議主催シンポジウム「植物を活かす」には500人近い植物科学関連の研究者が集まり、その熱気の高まりは植物科学のコミュニティ内外から大きな注目を集めた。

それらの研究プロジェクトの発足を受け、光合成学会では、本特集号と同じタイトルで昨年6月にシンポジウムを企画した。シンポジウムでは、我々研究者が光合成生物を用いた研究によって実際、物質生産、バイオエネルギー生産、低炭素化社会の実現などにどのように取り組むことができるかを、企業の現場やこれらの研究プログラムで課題に実際に取り組んでおられる先生方にお聞きし、議論を深めることを目的とした。本特集号では、その際の演者のうち3人に改めてその時の話を中心に解説の執筆をお願いした。

ユーグレナの嵐田氏には、氏の所属する企業で材料として用いている微細藻類「ユーグレナ」の特性と企業での応用展開、研究開発の実際について、筑波大の鈴木、白岩両先生にはCRESTで取り組んでおられるパプト藻類が生産するアルケノンに着目したバイオエネルギー資源開発の取り組みについて、奈良先端大横田先生には、ALCAで開始された、イモ類による物質生産の取り組みについてそれぞれ詳しく紹介していただいた。

昨年のシンポジウムの折にはこれらの3グループに加えて、名古屋大の小俣先生にシアノバクテリアを用いた物質生産の可能性と課題について話していただいたが、小俣先生はすでに本光合成学会に同様の内容で記事を書いておられる(小俣ら、光合成微生物は資源・エネルギー分野で人類に貢献できるか?—生産性を規定する諸要因の分析— 20 (2) 65-71,2010)ので、本特集号では取り上げていない。詳しくは先の論文を参照されたい。

光合成生物に関する大型研究プロジェクトの相次いで発足は、同時に光合成に関する研究が社会的にも大きな出口を求められていることを意味している。研究のトレンドが社会の要請に大きく依存することは研究者として避けられないことである。そのような環境の中では、それらの研究に携わる研究者が実際出口を見据えて研究を展開しない限り、光合成研究に対する大きな期待に応えることはできないだろう。今まさに光合成研究者の社会的な責務が一段と増していることを我々も認識しなければならない。本特集号に寄稿していただいた3つの解説が光合成研究の出口へと向けた手がかりとなれば幸いである。

<sup>‡</sup> 解説特集「植物、藻類等を利用した物質生産の新しい展開とその課題」

\* 連絡先 E-mail: ohta.h.ab@m.titech.ac.jp

## 解説

微細藻類ユーグレナの特徴と食品・環境分野への応用<sup>‡</sup>株式会社ユーグレナ  
嵐田 亮<sup>\*</sup>

## 1. はじめに

微細藻類を原料としたバイオ燃料化技術の開発は、近年アメリカを中心に急速に進展している。2008年にビル・ゲイツ氏所有の投資会社が米国の藻類系ベンチャー企業 Sapphire Energy 社に100億円規模の出資をしたことを契機に、藻類系ベンチャー企業に対する投資が活発化したと考えられている。2009年7月には、米石油最大手企業のエクソンモービルが、ヒトゲノムの解読に貢献した著名科学者クレイグ・ベンター博士が設立した藻類系ベンチャー企業 Synthetic Genomics 社に、6億ドル規模の投資を行ったことは大きな注目を集めた。これほどまでに微細藻類に注目が集まった理由は微細藻類の生産性ポテンシャルの高さにあり、同じ土地面積でも他のエネルギー作物に対して10倍以上のバイオマス生産が可能であると言われている<sup>1)</sup>。

バイオ燃料の原料としての微細藻類は、第三世代バイオマスと呼ばれている。バイオ燃料が本格的に普及し始めた当初、その原料はトウモロコシやサトウキビであったが、これらは食糧と競合するため食糧価格の高騰を引き起こし、バイオ燃料に対する批判が噴出した。そこで、食糧と競合しないジャトロファ（バイオディーゼル）、スイッチグラス（セルロース系エタノール）、木質チップ、稲わら等が第二世代バイオマスとして注目されるようになった。しかし、第二世代バイオマスの中には、確かに食用には適さないものの、栽培する土地が作物と競合する場合もあり、間接的に食糧と競合すると指摘する声もあった。微細藻類は耕作不適地でも生産することが可能であるため、第二世代バイオマスの欠点を補うものとして、第三世代バイオマスと呼ばれるようになった。

バイオ燃料化技術の開発において、生物種を選択は

最初に直面する重要な課題である。一般的には候補となる複数の種の中から、増殖速度、油脂含有率、油脂組成、温度・pH等の環境耐性等の様々な観点から総合的に判断し、目的に合った種を選択することになる。条件に適合する種が見つからない場合は、遺伝子組換え技術や品種改良を既存の種に対して行い目的の形質に近づける工夫も検討する必要がある。

著者らは会社名に示す通りユーグレナ（属名：*Euglena*、和名：ミドリムシ）を選択して食品用途およびバイオ燃料化技術の開発を進めている。本稿ではユーグレナの生物学的特徴と、食品・環境分野の両面においてユーグレナを選択した理由について概説する。

## 2. ユーグレナの特徴

## 2.1. ユーグレナとは

ユーグレナは光合成をして増殖する微生物であり、0.1ミリメートル程の大きさである（図1）。*Euglena* 属には多くの種が含まれるが、生化学実験等で一般的に使われるのは増殖が速く扱いやすい *Euglena gracilis* という種である。以下本稿において単に「ユーグレナ」と呼ぶときは *Euglena gracilis* のことを示すものと

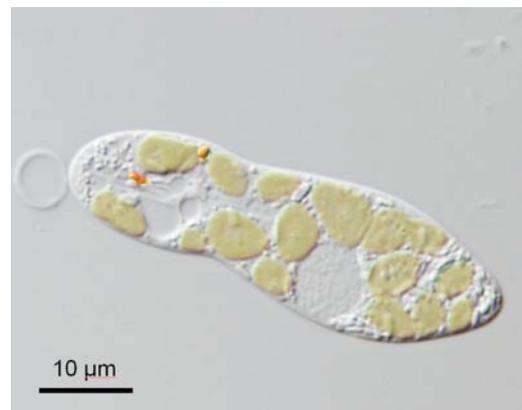


図1 *Euglena gracilis*の光学顕微鏡写真。

<sup>‡</sup> 解説特集「植物、藻類等を利用した物質生産の新しい展開とその課題」

<sup>\*</sup> 連絡先 E-mail: arashida@euglena.jp

する。

多くのユーグレナ近縁種は池・沼・水田等の淡水域に広く分布し、海水・汽水域にも生息する。ユーグレナは葉緑体を持ち、光合成をおこなう植物的特徴と、鞭毛と体のねじりによる運動性を持つ動物的特徴を併せ持つユニークな生物として知られる。原生動物であったユーグレナの祖先が、真核光合成生物である緑色藻類を細胞内に取り込む二次共生と呼ばれる現象によって植物化したことが進化的要因と考えられている<sup>2)</sup>。

## 2.2. 食糧・飼料としてのユーグレナ

ユーグレナは栄養価が高いことから、将来の食糧・飼料として活発に研究が行われてきた<sup>3)</sup>。過去には飼料として実用化もされており、近年では機能性食品としての利用やクッキー等の一般食品に添加する形での利用がなされている。ユーグレナに含まれるタンパク質は、必須アミノ酸のバランス評価指標であるアミノ酸価で80以上の高い値を示し、他の藻類、酵母と比較して優れた栄養価を有する<sup>4)</sup>。同じ微細藻であるクロレラのアミノ酸価は63、スピルリナは51であるが、これらに比較してユーグレナのアミノ酸価が高いのは他の微細藻では律速因子となっているメチオニンやシステインといった含硫アミノ酸の割合が高いためである<sup>4)</sup>。

ユーグレナは培養液に含まれる脂肪酸を取り込む性質がある<sup>5-7)</sup>。培養液にドコサヘキサエン酸(DHA)を添加することで総脂肪酸中の約60%をDHAが占めるユーグレナ細胞も作成可能である<sup>7)</sup>。このDHA強化ユーグレナをワムシ等の動物プランクトンの餌として与えることで、プランクトンを介してDHAがマダイ仔魚にも蓄積し、生存率の向上が認められた<sup>7)</sup>。脳卒中易発症性高血圧自然発症ラット(SHRSP)にDHA強化ユーグレナを飼料として与えると、血圧上昇抑制作用、脳血管病変の発症抑制および延命作用が認められた<sup>8)</sup>。

## 2.3. パラミロン (炭水化物) の代謝

高等植物の場合、光合成によって獲得した炭水化物を葉から根に輸送し、デンプンとして蓄えるが、ユーグレナの場合はパラミロン (paramylon) と呼ばれる独自の貯蔵多糖を蓄える。増殖の時期や培養条件によっては、パラミロン含有率が乾燥重量あたり50%を

超える場合もある<sup>9)</sup>。パラミロンはデンプンと同じグルコースの重合体 (重合度 700-750) で、 $\beta$ -1,3-結合のみで構成されるという特徴を持つ<sup>10)</sup>。グルコースが $\beta$ -1,3-結合で構成された多糖は一般に $\beta$ グルカンと呼ばれ、酵母の細胞壁、アガリクス、靈芝等に含まれることが知られている。作用機序において未知の点が多いが、 $\beta$ グルカンには抗酸化作用、免疫賦活作用、抗腫瘍効果等の機能性があるといわれている。ラットにパラミロンを経口投与した実験では、四塩化炭素による肝臓障害からの肝保護作用があることがわかり、パラミロンが抗酸化作用を有することが示唆された<sup>11)</sup>。皮膚炎を自然発症するマウス (NC/Ngaマウス) に対してパラミロンを経口投与した実験では、血中 IgE、interleukin-4 等がパラミロン非投与の対照群に対して有意に低下しており、見た目にもアトピー性皮膚炎の症状が改善されていることから、パラミロンにはアトピー性皮膚炎の改善効果があることが示唆された<sup>12)</sup>。以上のように、ユーグレナに含まれるパラミロンにも他の生物由来の $\beta$ グルカンと同じような機能性を有することが示唆されているため、主に食品用途としてパラミロンの研究開発が進められている。これまでの研究は動物実験が主体であるため、ヒトに対する有効性があるか否かを判断するにはさらなる研究結果の蓄積が必要である。

## 2.4. ワックスエステル発酵

一般に、生物は嫌気条件下におかれると呼吸によるATP生産ができなくなり、解糖系等の基質レベルのATP生産系を働かせてATPを獲得する。ユーグレナの場合は他の生物とは異なり、嫌気条件下においては脂肪酸と脂肪アルコールがエステル結合したワックスエステルを最終産物とする代謝系を働かせてATPを獲得する。この代謝系はユーグレナ独自のものであり、ワックスエステル発酵と命名された<sup>13)</sup>。

ユーグレナは嫌気条件下におかれると、パラミロンをグルコース単位まで分解し、解糖系によってピルビン酸を合成する。ピルビン酸はミトコンドリアに輸送されアセチル-CoAになる。アセチル-CoAはミトコンドリアにおいて $C_2$ 供与体として働き、還元力供与体であるNADHと協働して炭素数14のミスチン酸を主成分とする脂肪酸が合成される<sup>9)</sup>。脂肪酸の一部はアルコールまで還元を受け、脂肪酸と縮合することによりワックスエステルが生成する (図2)。ワックス

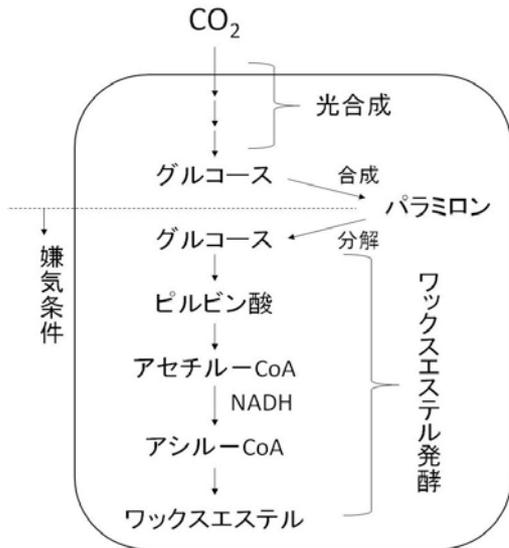


図2 ワックスエステル発酵の簡略図。

エステルを構成する脂肪酸等の炭素数が14主体である理由は、ユーグレナのミトコンドリアに存在するエノイル-CoAレダクターゼの酵素活性に鎖長特異性があるためである<sup>14)</sup>。詳細は後述するが、「炭素数14が主体」であることがユーグレナ油脂の大きな特徴である。

### 3. 発電所排ガスを利用したユーグレナの培養

ユーグレナは優れた光合成能力を持ち、15~20%の高濃度の二酸化炭素（以下、CO<sub>2</sub>）環境下でも生育することができる<sup>15)</sup>。一般的な火力発電所の排ガス中には15%前後のCO<sub>2</sub>が含まれているため、火力発電所の排ガスを用いてユーグレナを培養すれば、CO<sub>2</sub>排出削減につながると考えられていたが、これまで実際に火力発電所の排ガスを用いてユーグレナの生育を確かめた例はなかった。そこで著者は電力会社のご協力のもと、石炭火力発電所の排ガスを利用したユーグレナ培養の実証実験を行った。火力発電所敷地内にユーグレナ培養槽（容量500リットル）を設置し、発電所の煙道に配管をつないで排ガスをユーグレナ培養槽に通気する実証試験装置を構築した。ボイラで石炭を燃焼することにより発生した排ガスは、脱硝装置、電気集塵器、脱硫装置を経ることにより、硫酸化物、窒素酸化物、煤塵等の量が排出基準値以下に抑えられる。本実証試験では、煙突に向かう直前の煙道にバルブを設置し、配管を通じてユーグレナ培養槽に排ガスを引き込んだ。煙道付近の排ガスは高温のため、培養槽の水溫上昇が懸念されたが、

配管を通る過程で冷却され、ユーグレナ培養槽の通気口付近では常温程度になっていた。

ユーグレナの排ガス培養試験は4週間実施した。最初の3週間は排ガスを通気し、4週間は対照区として空気を通気した。その結果、排ガスを通気した培養では、培養初日には薄い黄緑色だった培養液が7日目には濃い緑色になっており、細胞数の計測や結果からもユーグレナが増殖していたことが確認できた（図3）。一方で、空気を通気した4週間目の培養では、培養4日目から細胞数が減少に転じていた。培養液を顕微鏡観察したところ、ワムシ等の原生動物にユーグレナが捕食されていることが確認された。高濃度CO<sub>2</sub>ガスを含む排ガスの通気を止めたことによって培養液のpHが上昇し、原生動物が繁殖しやすい環境になったためと考えられる。以上より、火力発電所の排出ガスを通気してもユーグレナは増殖可能であること、空気を通気して培養した場合よりも火力発電所の排出ガスを通気して培養した場合の方がユーグレナの増殖が速いこと、高濃度の二酸化炭素を通気することによって培養液中のpHが低下すること等により、ユーグレナ以外の他の生物の増殖が抑えられることが示された。

このように、火力発電所等から排出される高濃度のCO<sub>2</sub>を含むガスを、ユーグレナのような微細藻類の培養に利用し、有機物資源として固定化することでCO<sub>2</sub>排出削減効果が期待できる。しかし、その実用化にはいくつかの解決すべき課題がある。一般的な火力発電所が一日当たり約4900トンのCO<sub>2</sub>を排出し、藻類の炭素含量が45%と仮定する。この場合、排ガス中の1%のCO<sub>2</sub>を削減するとしても一日当たり約30トンの藻類が生産されることになる。そのため、大量に生産された藻類を食糧にするのか飼料にするのか、販

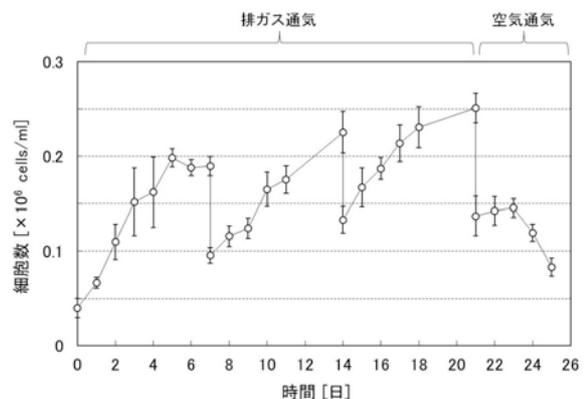


図3 排ガスを用いて培養したユーグレナの増殖曲線。

路をどう確保するのか等、予め十分に検討しておくことが必要である。また、藻類の生産には膨大な土地面積が必要になる。一日当たり30トンの藻類を生産するためには、1 m<sup>2</sup>当たりの藻類の生産量を30 g/dayとすると、1 km<sup>2</sup>の土地が必要となる。発電所等の周辺に藻類培養のための広大な土地面積を確保しなければならない。最も懸念される点は、CO<sub>2</sub>排出削減によって得られる利益が小さいことである。CO<sub>2</sub>の排出量取引が行われているヨーロッパでは、CO<sub>2</sub>の取引価格は2005年から2008年の間、1トン当たり20ユーロ前後で推移している<sup>16)</sup>。仮に1ユーロ110円として計算すると1トンのCO<sub>2</sub>排出削減当たり2,200円となる。上記の例で1日49トンのCO<sub>2</sub>を微細藻によって固定化したとしても、107,800円の売上げにしかならない。これでは採算性のある事業は成り立たない。発電所等に微細藻の培養槽を設置する場合は、排ガスに含まれるCO<sub>2</sub>を固定化するためというより、高濃度CO<sub>2</sub>ガスの排出源として利用するためと考えた方が良いと思われる。

#### 4. ユーグレナを原料としたバイオジェット燃料の開発

##### 4.1. バイオ燃料の製造プロセス

微細藻由来バイオ燃料の製造は、一般に培養、分離・濃縮、乾燥、油脂抽出、燃料化の工程から成る。各工程で高難度の技術開発が必要であり、例えば培養工程では単位面積当たりの生産性向上、油脂含有率の向上、コンタミネーションの防止、培養液成分の低コスト化等が挙げられる。培養より下流の工程では共通して低コスト化が主な課題となる。微細藻の培養方法には、光合成のみによって行う光独立栄養培養と有機炭素源を利用した従属栄養培養の2通りがある。光独立栄養培養の場合、培養槽の水深は光が届く距離に制限されるため広大な土地面積が必要になる。プール型のオープン培養であれば培養槽の建設コストは比較的安価であり、工場の排ガス等の高濃度二酸化炭素を用いればCO<sub>2</sub>の排出削減にもつながることが期待できる。従属栄養培養の場合、光の影響を考慮する必要がなくなるため培養槽の設置面積が小さくできることに加え、光独立栄養培養の10倍以上の増殖速度を示す。しかし、グルコース等の有機炭素源を加えると細菌やカビ等の目的とする微細藻以外の生物が増殖しやすくなるため対策が必要になる

こと、有機炭素源の調達コストが藻類バイオマスの生産コストを圧迫すること、藻類バイオマスの生産可能性が有機炭素源の調達可能性に律速されること等のデメリットがある。

ユーグレナからバイオ燃料を製造することを考えた場合、グルコース等の有機炭素源を利用した従属栄養培養も可能であるが、有機炭素源の調達コストや閉鎖型培養槽の設備コストを計算すると採算性のある事業にすることは難しいと著者らは考えた。独立栄養培養でも、蛍光灯やLED等の光源を使って補光することにより増殖速度を高めることも可能であるが、光源の調達コスト、電力コスト、照明のための電力を生み出すのにCO<sub>2</sub>を排出すること等を考慮し、太陽光のみを光源とした独立栄養培養を主軸にバイオジェット燃料の研究開発を行なっている。

##### 4.1. バイオジェット燃料の必要性

地球温暖化が社会問題化している昨今において、二酸化炭素を始めとする温室効果ガスの排出削減が世界的に急務となっている。温室効果ガス排出削減に向けて、欧州連合（E U）は域内排出権取引制度（EU-ETS）を2005年から開始した<sup>17)</sup>。2006年末には温室効果ガス排出規制を航空部門にも導入するという指令案を欧州委員会が発表し、2012年1月1日から排出規制が導入された。その規制とは、航空各社はEU域内の空港を発着する全ての便について、2004年～2006年の3年間におけるCO<sub>2</sub>排出量の平均値を基準に3%削減するというものであり、超過分は排出権取引によって調達しなければならない<sup>17)</sup>。航空会社は機体や貨物の軽量化による燃費向上も進めているが、燃料面からはバイオジェット燃料の導入がCO<sub>2</sub>排出削減として唯一の対策である。なぜならジェット燃料は単位体積当たりの熱量が大きく搭載性に優れた「液体」燃料が必須だからである。上空を飛行するジェット機はマイナス40℃以下の外気温にさらされるため、ジェット燃料の品質として凍結しにくい低温性能が求められる。化石燃料由来の既存のジェット燃料は灯油に近い組成であり、炭素数分布10～16のパラフィン又はナフテンが中心となる。植物油脂や一般的な藻類の成分は主骨格の炭素分布が16以上であり、軽油あるいはそれよりも重質な石油留分に相当するが、ユーグレナに含まれる油脂は炭素数14を中心とした脂肪酸及びアルコールで構成されるため、

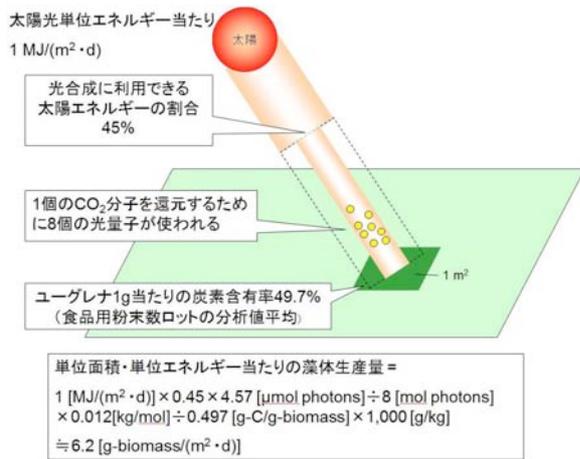


図4 独立栄養培養の考え方。

容易にジェット燃料に精製可能である。このように、バイオジェット燃料の開発には社会的な要請があり、少なくとも油脂組成の面においてユーグレナは他の植物、微細藻よりもジェット燃料化に適したバイオマスである。加えてユーグレナはその生産性においても高いポテンシャルをもっている。

### 4.3. 太陽光の光エネルギーを基準にした目標値設定の考え方

屋外における光独立栄養培養を想定する場合、微細藻の生産性は単位面積当たりに照射される太陽光エネルギーに律速されるため、その生産性は単位面積当たりの乾燥重量増加 (g/m<sup>2</sup>) で評価しなければならない。光合成に利用できる光の波長は400~700 nmの範囲であり、この範囲に入るエネルギーは太陽光全体の45%になり、1個のCO<sub>2</sub>分子を還元するために8個の光量子が使われる<sup>18)</sup>。ユーグレナの場合、乾燥藻体1g当たり49.7%の炭素が含有されていることを考慮すると、太陽光1 MJ/(m<sup>2</sup>・d)当たり6.2 g/(m<sup>2</sup>・d)のバイオマスが生産されることになる(図4)。

上記計算方法を元に沖縄付近の標準的な日射量として18 MJ/(m<sup>2</sup>・d)を想定し、増殖速度の目標値を設定した。18 MJ/(m<sup>2</sup>・d)の太陽光エネルギーから生産されるバイオマスは約112 g/(m<sup>2</sup>・d)となるが、この数値には光の散乱や光呼吸による減少分を考慮していないため、高等植物の例を参考に57%の損失があると仮定したところ、48 g/(m<sup>2</sup>・d)となった。著者らはこの値の約80%にあたる38 g/(m<sup>2</sup>・d)を増殖速度の目標値に設定した。

### 4.4. 小型培養槽を用いた屋内培養実験

上記の考え方をもとに、屋外培養に近い環境条件で増殖速度を評価できる実験装置を考えた。光源は太陽光の波長組成に近く、晴天時の屋外に相当する光量を照射できるメタルハイドランプを使用した。培養槽はアクリル製の容器(幅10 cm×奥行10 cm×高さ30 cm)を用い、水面の一方のみから受光するように側面をアルミフォイルで遮光して光源の直下に置いた。光照射エネルギーが18 MJ/(m<sup>2</sup>・d)になるようにするため、光照射時間は1日12時間とし、照射強度は光合成有効波長領域で約900 μmol/(m<sup>2</sup>・s)程度となるように培養液の水面とメタルハイドランプとの距離を調節した。攪拌は6 cmの磁気攪拌子を用い、300 rpmの回転速度で行った。水温を一定に保つため、培養槽は温度制御可能な水槽の中に設置した。このような設備を用いて、CO<sub>2</sub>ガスの通気濃度、培養液の水深をパラメータとし、バッチ培養方式で培養実験を行った結果、通気CO<sub>2</sub>濃度15%、水深20 cmの条件で終濃度が200 g/m<sup>2</sup>以上を示し、区間値では目標を超える40.0 g/(m<sup>2</sup>・d)のデータも得られた(図5)。

ここで紹介した屋内培養実験は、平成23年度 独立行政法人新エネルギー産業技術総合開発機構「戦略的次世代バイオマスエネルギー利用技術開発事業(次世代技術開発)」に係る研究開発委託事業の成果の一部である。

### 5. おわりに

原油価格の高騰や脱原発・自然エネルギー回帰の流れから微細藻由来バイオ燃料の早期実用化が望まれ

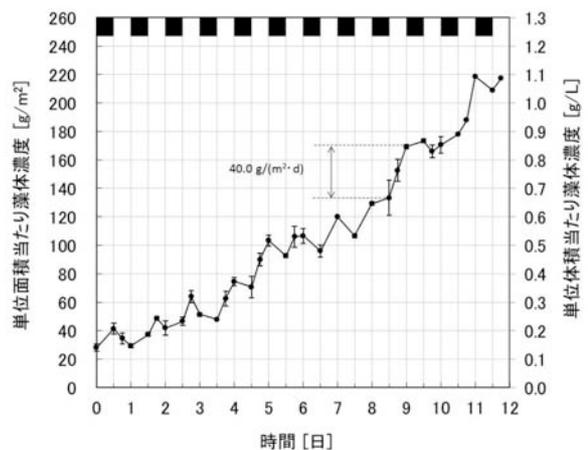


図5 屋内小型培養槽におけるユーグレナの増殖曲線。水深20 cm、通気CO<sub>2</sub>濃度15% (通気流量0.1 vvm)、上部の黒線は暗期を示す。

るが、技術課題が山積しているため、長期的視点で取り組まなければならない。微細藻由来バイオ燃料は化石燃料の需要の一部を補うことはできても完全に置き換えることは難しいということも理解する必要がある。微細藻類は単位面積当たりの生産性が高く、必要な土地面積が陸上植物よりも小さくてすむといわれるが、高い生産性を屋外環境で発揮させることは非常に難しい。季節や天候による気温・日射量の変動、コンタミネーションの影響その他予期しない様々な要因により、生産性が大きく低下してしまうためである。現在のところ、技術開発は微細藻の新種の探索、遺伝子組換え・品種改良の検討、実験室レベルの培養技術開発に集中しているが、今後は実証規模の屋外培養を通年で実施し、失敗経験も含め、屋外における生産性向上に向けたデータを蓄積していくことが重要だろう。

過度の期待は禁物であるが、微細藻由来バイオ燃料が実用化した際には、CO<sub>2</sub>の排出量削減、化石エネルギー依存からの一部脱却、エネルギー自給率の向上だけでなく、新たな産業・雇用の創出も期待できる。「光合成」を応用した一大産業の創出に向けて、今後も技術開発に取り組んでいきたい。

Received March 7, 2012, Accepted March 26, 2012,  
Published April 30, 2012

## 参考文献

1. Chisti, Y (2007) Biodiesel from microalgae, *Biotechnology Advances* 25, 294-306.
2. 井上勲 (2004) 生物進化と共生説, 遺伝 58, 29-35.
3. 北岡正三郎, 細谷圭助 (1977) *Euglena gracilis* タンパク質の栄養価決定のための培養条件の検討と細胞の一般成分およびアミノ酸組成, 日本農芸化学会誌 8, 483-488.
4. 林正弘, 榎本俊樹 (2004) 未来飼料・食糧・新素材の可能性を求めて, 遺伝 58, 71-76.
5. 林雅弘, 戸田享次, 三澤嘉久, 北岡正三郎 (1993) エイコサペンタエン酸およびドコサヘキサエン酸強化 *Euglena gracilis* の調製, 水産増殖 41, 169-176.
6. Masahiro H., Tsugiyo, Y. and Bong-Sun P. (2002) Distribution of docosahexaenoic acid in DHA-enriched *Euglena gracilis*, *Fisheries Science* 68, 1002-1003.
7. 林雅弘, 戸田享次, 米司隆, 佐藤修, 北岡正三郎 (1993) ユーグレナ *Euglena gracilis* による生物飼料の栄養強化とマダイ仔魚に対する飼料価値, 日本水産学会誌 59, 1051-1058.
8. 村上哲男, 小川博, 林雅弘, 吉栖肇 (1995) 脳卒中易発症性高血圧自然発症ラットの血圧, 脳血管病変および寿命に及ぼすDHA強化ユーグレナ (*Euglena gracilis* Z) の影響, 日本栄養・食糧学会誌 48, 209-215.
9. 北岡正三郎 編 (1989) 「ユーグレナ生理と生化学」学会出版センター
10. 宮武和孝, 竹中重雄, 山地亮一, 中野長久 (1995) 原生動物の作り出すバイオ粒子, パラミロンの性質と利用, *J. Soc. Technol. Japan.* 32, 566-572.
11. Sugiyama, A., Suzuki, K., Mitra, S., Arashida, R., Yoshida, E., Nakano, R., Yabuta, Y. and Takeuchi, T. (2009). Hepatoprotective Effects of Paramylon, a  $\beta$ -1,3-D-Glucan Isolated from *Euglena gracilis* Z, on Acute Injury Induced by Carbon Tetrachloride in Rats, *J. Vet. Med. Sci.* 71, 885-890.
12. Sugiyama, A., Hata, S., Suzuki, K., Yoshida, E., Nakano, R., Mitra, S., Arashida, R., Asayama, Y., Yabuta, Y. and Takeuchi, T. (2010) Oral administration of paramylon, a beta-1,3-D-glucan isolated from *Euglena gracilis* Z inhibits development of atopic dermatitis-like skin lesions in NC/Nga mice, *J. Vet. Med. Sci.*, 72, 755-763.
13. Inui, H., Miyatake, K., Nakano, Y. and Kitaoka, S. (1982) Wax ester fermentation in *Euglena gracilis*, *FEBS Lett.* 150, 89-93.
14. Inui, H., Miyatake, K., Nakano, Y. and Kikaoka, S. (1984) Fatty acid synthesis in mitochondria of *Euglena gracilis*, *Eur. J. Biochem.* 142, 121-126.
15. 中野長久, 浜崎和恵, 竹中重雄, 宮武和孝, 谷晃, 相賀一郎 (1995) . CELSS学会誌, Vol. 7, No.2, 15-18.
16. European Commission (2009) EU action against climate change, The EU emissions Trading Scheme, [http://ec.europa.eu/clima/publications/docs/ets\\_en.pdf](http://ec.europa.eu/clima/publications/docs/ets_en.pdf)
17. European Commission (2011) Allocation of aviation allowances in an EEA-wide Emissions Trading System [http://ec.europa.eu/clima/policies/transport/aviation/allowances/index\\_en.htm](http://ec.europa.eu/clima/policies/transport/aviation/allowances/index_en.htm)
18. 山崎巖 (2011) 「光合成の光化学」, 講談社.

Characteristics of the microalgae *Euglena* and its applications in foods and ecological field

Ryo Arashida\*  
euglena Co.Ltd.

## 海洋ハプト藻類のアルケノン合成経路の解明と オイル生産への基盤技術の開発に向けて<sup>‡</sup>

筑波大学 生命環境系、JST-CREST  
鈴木 石根<sup>\*</sup>、白岩 善博

### 1. はじめに

近年の発展途上国での石油資源の需要の増加に加え、政情不安による産油国の原油生産量の減少の問題に加え、地球環境問題に関わる二酸化炭素の放出量の低減の必要性からも石油資源に代わる代替エネルギーの開発・生産が求められている。その上、昨年の東日本大震災に伴う福島第一原子力発電所の事故による原子力エネルギーからのシフトの圧力も強く、新たな再生可能エネルギーとしてのバイオマス生産の技術開発は様々な方面から注目が集まっている。石油に代わるエネルギー源としては、前記の原子力に加え、太陽光・太陽熱・風力・水力・波力・潮力・地熱・バイオマス等様々なエネルギー資源が検討されているが、原子力・地熱を除き太陽の輻射エネルギーに起因するものである点が注目される。また、バイオマス以外のエネルギー源は現時点では主に電力の供給を目指したものであり、現在の石油エネルギーの内燃機関の液体燃料および化学工業原料として真の代替エネルギー資源と考えるには不十分である。すなわち現時点で想定される代替エネルギーのうち、バイオマスだけが液体燃料および工業原料を供給できるポテンシャルを有する点を考慮する必要がある。

バイオマスとは藻類や植物の光合成産物に由来する生物由来の有機物の総称のことである。従属栄養性の生物による利用価値の高いバイオマスへの変換は、現時点で有用な生産手段である。例えばサトウキビやトウモロコシ由来のショ糖やデンプンを酵母や発酵細菌によりアルコール発酵によりエタノールを生産する技術は、ブラジルなどいくつかの国において実用段階にある。しかしながら、バイオマス燃料の

生産利用の効率の面から、光合成生物の藻類や植物から直接利用できる形態であることが望ましい。陸上植物を活用したバイオマス生産は、食糧生産のための耕作地と土地利用の点で競合する。地球上の利用可能な耕作地は徐々に減少しており、また、発展途上国を中心に人口の増加傾向は継続していることから、食糧生産と競合が少ないバイオマス生産系の開発が望まれている、微細藻類は水中で増殖するため、水資源の確保が可能であれば耕作不適地においても生産が可能であり、さらに単位面積あたりの生産量は高等植物のそれに比べてもはるかに高いことが示され<sup>1)</sup>、近年特に着目されている。藻類の中には湖沼や海洋において自発的に大増殖 (Bloom) を起こす種が多数知られており、限られたスペースで大規模培養を行うポテンシャルは高いといえる。ただし現時点で大量培養が可能な藻類株は数種類に限定されており、有用な形質の藻類の大量培養技術の開発が必要である。

### 2. 海産性微細藻類のメリット

微細藻類の大規模増殖には培養液作製のための大量の水が必要であり、淡水性の微細藻類の培養には十分な真水 (淡水) の確保が必要である。一般に耕作不適当地は降水量が乏しく灌漑水が不足するが故に耕作不適当地となっている場合が多く、そのような環境では淡水性藻類の大量培養には水問題という困難が伴うことが予想される。一方、海産性の藻類は海水をベースとした培養液で培養が可能であることから、海上あるいは海岸付近に培養施設を設置することにより、培養に必要な清浄水を獲得する事がより容易であると想像できる。

<sup>‡</sup> 解説特集「植物、藻類等を利用した物質生産の新しい展開とその課題」

<sup>\*</sup> 連絡先 E-mail: iwanes6803@biol.tsukuba.ac.jp

### 3. ハプト藻とは

ハプト藻はクロモアルベオラータに属する植物プランクトンで、紅藻に由来する葉緑体（プラスチド）を有する二次共生藻である<sup>2)</sup>。葉緑体は4重の包膜で覆われており、2重膜を持つプラスチドを含む陸上植物や緑藻・紅藻などの一次共生藻とは異なっており、光合成産物の細胞質への輸送とそれらを含めた代謝経路の全容の理解はまだ十分とはいえない<sup>3)</sup>。ハプト藻の多くは海洋性で低緯度から高緯度まで幅広く生息する。その一方で、淡水や塩湖に分布する種も知られている。海洋特に外洋においてそのバイオマスは膨大であり、一次生産者として特に重要な地位を占めている。ハプト藻類の中で、細胞表面に鱗片として炭酸カルシウムの精巧な構造の円盤状の結晶（円石・ココリス）を持つグループは、円石藻と呼ばれる。円石藻は光合成による二酸化炭素の有機物への固定に加えて、円石として炭酸カルシウムの結晶としても無機炭素を細胞に固定し、その死骸が海底に沈降することによる炭素の生物ポンプとして働くことから、地球上の炭素循環を考える上で特に重要な生物群といえる<sup>4)</sup>。円石藻はジュラ紀中期に誕生し、白亜紀に生息域を広く拡大した。かつて大増殖した円石藻の死骸の堆積に起因する石灰岩層が白亜紀の名称の元となった。現生の円石藻の中では、*Emiliania huxleyi* はその代表種であり、世界の様々な海域に生殖する株が知られ、ブルームを形成する種である。*E. huxleyi* を含むイソクリシス目に属する種の中には、アルケノンと呼ばれる独特な長鎖不飽和ケトンを合成し細胞内に蓄積するものが知られており、石油の起源となった生物群とその化合物の1つと考えられている<sup>5)</sup>。

### 4. ハプト藻が蓄積するアルケノン（長鎖不飽和ケトン）

アルケノンは、炭素数が37-39の直鎖のメチルケトン、あるいはエチルケトンである（図1）。円石藻の細胞では全有機物の重量の20-30%にも相当するアルケノンが細胞内に蓄積される。分子内に2から4個の不飽和結合を有し、たいへん興味深いことにその二重結合は全てトランス型であり、一般的な膜脂質脂肪酸やトリグリセリドの脂肪酸の二重結合がシス型であるのとは異なっている<sup>6)</sup>。不飽和結合の位置はアルケノンの炭素-炭素結合に正確に7つおきに導入されて

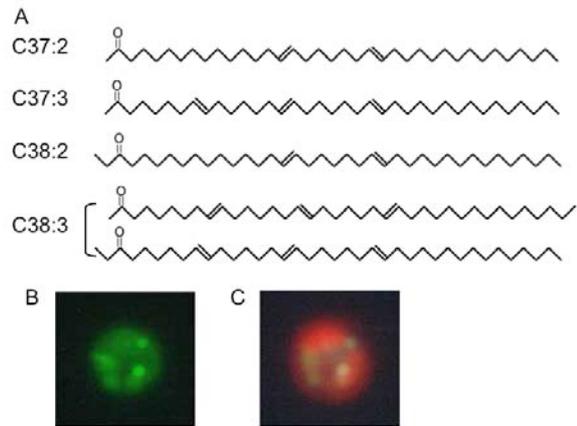


図1 代表的なアルケノンの構造 (A) と *E. huxleyi* 細胞のナイルレッド染色蛍光顕微鏡像 (B)、ナイルレッド染色像にクロロフィル蛍光画像を重ねた図 (C)。細胞内の球形の粒子がアルケノンの集合体。

いる。一般的な膜脂質やトリグリセリドに含まれる多価不飽和脂肪酸中の不飽和結合は3つおきであることと比較しても、既知の膜脂質脂肪酸の不飽和化反応とは異なる独自の不飽和化機構の存在が示唆されている。アルケノン自体は微生物による分解を受けにくく、化学的にも安定な化合物のため、かつてその海域や湖沼で生息した植物プランクトンに由来する海底や湖底の堆積物からも発見・同定され、円石藻類の生育環境復元のための指標化合物とされている。さらに興味深いことには、細胞内のアルケノン分子の不飽和結合の数は、低温により増加することが知られており、海底堆積物中のアルケノン分子の不飽和結合の数をを用いて、その物質が堆積した古代の海洋温度の推定を行う分子温度計としても活用されている<sup>7)</sup>。先述したようにアルケノン分子の不飽和結合はトランス型であり、トランス型の不飽和結合は温度の低下による分子の流動性の低下を抑制する効果が少ないと想定されることから、低温による不飽和度の上昇の生理的意義は不明である。いずれにしてもアルケノンに関する研究は、これまで生物学的視野からの解析は少なく、有機地球環境科学の分野から進められることが多かったことは、アルケノンのこのような性質によるものであり、今後は生物学的知見からの解析がより一層進められることが期待される。

円石藻イソクリシス目による、アルケノン蓄積の生理的意義は明確にはされていない。以前は円石を形成し比重が増した細胞に浮力を与えるためという説もあったが<sup>8)</sup>、現在では貯蔵炭素化合物の一種と考える

説が一般的となっている<sup>9)</sup>。培地中のリン酸塩などの栄養塩の枯渇や低温あるいは増殖により光条件が生育を制限するような環境条件となると、アルケノンの蓄積が促進される。アルケノンを蓄積した細胞を暗所におくなどして光合成を停止させると、細胞のアルケノン含量の低下が見られたことから、貯蔵炭素化合物であると考えられている。

アルケノンを蓄積する *E. huxleyi* 細胞を材料として、Pyrolysis（非酸素存在下での熱分解）を行うと、アルケノンは温度条件により異なる分子種に分解を受ける<sup>10)</sup>。200-300°Cではガソリンや軽油などの液体燃料に含まれる炭化水素種に分解され、400-500°Cでは液体成分は減少し、メタンやエタンなどの天然ガス成分に分解を受ける<sup>11)</sup>。この性質はアルケノンが石油や天然ガスの起源となった物質の1つであることを示唆するとともに、円石藻の大量培養により人工的にアルケノンを大量生産できれば、石油代替資源として活用可能である事を示す結果である。

## 5. アルケノンの合成経路の解明と生産性向上に向けて

アルケノンの大量生産系の構築のためには、円石藻のアルケノン合成経路の解明とその合成経路の人工的な改変が必要とである。円石藻 *E. huxleyi* のゲノムプロジェクトは、カリフォルニア州立大学サンマルコ校の Betsy Read 博士のグループが中心となって、アメリカエネルギー省の DOE Joint Genome Institute (JGI) で進められ、ドラフト配列が公開されている (<http://genome.jgi-psf.org/Emihu1/Emihu1.home.html>)。また、EST配列の収集も盛んに行われ2012年3月現在、13万を超える配列がデータベースに登録されている<sup>12-14)</sup>。しかしながらアルケノン合成系に関わる代謝酵素遺伝子を配列情報から抽出することは容易ではない。我々の研究室では、脂肪酸合成の縮合反応を阻害するセルレニンの添加によりアルケノンの合成が阻害されることを見出している<sup>15)</sup>。セルレニンは脂肪酸の伸長反応に加えて、ポリケチド合成酵素の縮合反応も阻害することから、i) 脂肪酸の伸長系を経て超長鎖の脂肪酸から直鎖のケトンが合成されるか、ii) 脂肪酸が縮合して直鎖のケトンが合成されるか、iii) アルケノン合成に特化したポリケチド合成酵素が存在するのか、iv) あるいは全く未知の代謝系による経路であるのか、現時点では判断できる状況にはない。円石

藻は細胞膜脂質にドコサヘキサエン酸 (DHA) やエイコサペンタエン酸 (EPA) を多量に含む<sup>16)</sup>。したがって、いわゆる超長鎖脂肪酸の合成経路が存在し、その実体は酵素遺伝子レベルでかなり明らかとなっている<sup>16)</sup>。しかしながら、DHAやEPAの合成は複数のシス型不飽和結合の導入と密接に関連しており、アルケノン分子のトランス型の不飽和結合を複数含みそれぞれが7つおきに存在すること、また炭素数22のDHAよりさらに炭素数の多いことから考えても超長鎖脂肪酸の合成系とは独立した経路を想定する方が自然であろう。他の生物で知られる脂肪酸の縮合反応に関わる酵素のホモログ<sup>17)</sup>は、*E. huxleyi* のゲノムや ESTライブラリーからは見出されていない。また、ラン藻 *Anabaena* sp. PCC7120 のヘテロシストの細胞表面の脂質はポリケチド合成酵素により合成されることが示されており<sup>18,19)</sup>、ポリケチド合成系によるアルケノンの合成の可能性は排除できないが、実体は明らかとなっていない。*E. huxleyi* のゲノム・EST情報からこれまで見出されていないタイプの複数の脂肪酸不飽和化酵素のホモログが同定されており、これらのうちのいずれかがアルケノンのトランス型の不飽和結合の導入に関わる可能性が示唆されているが、その詳細は今後の解析を待たねばならない。

また我々の研究室では、アルケノン合成の中間体を網羅的に同定することにより、アルケノンの合成経路を明らかにする試みをはじめている。これまで全く知られていなかった新奇の代謝経路・代謝経路によりアルケノンが合成されている可能性は否定できず、この種のアプローチは未知の代謝経路の同定には有効であると考えている。

また、多数の *E. huxleyi* の培養株をカルチャーコレクションより入手し、そのアルケノン分子種を解析したところ、予想以上に株間で蓄積する分子種に偏りがあることがわかった。それら優先するアルケノン分子種が異なる株間で遺伝子発現レベルを網羅的に解析することで、その原因遺伝子の同定が可能となることも期待される。

一方で、アルケノン含量の増加・有用性の高い分子種あるいは代謝中間体の大量生産に不可欠な遺伝子操作技術の確立にも力を入れている。円石藻 *E. huxleyi* のゲノム塩基配列の特徴は、GC含量が極めて高く (70%超)、外来遺伝子の発現は容易ではないと思われるので、内在性の遺伝子配列を用いた遺伝子操

作系の構築を目指している。

上記のようなアプローチを組み合わせ、海産性の微細藻類の利点をいかして近い将来石油に取って代わる有用バイオマスの生産システムの構築を目指している。なお本研究は、科学技術振興機構 (JST) の、戦略的創造研究推進事業 (CREST) 「藻類・水圏微生物の機能解明と制御によるバイオエネルギー創成のための基盤技術の創出」により助成を受けている。

Received March 26, 2012, Accepted March 26, 2012,  
Published April 30, 2012

### 参考文献

- Chisti, Y. (2007) Biodiesel from microalgae, *Biotechnol. Adv.* 25, 294-306.
- Vesteg, M., Vacula, R., and Krajcovic, J. (2009) On the origin of chloroplasts, import mechanisms of chloroplast-targeted proteins, and loss of photosynthetic ability -review, *Folia Microbiol.* 54, 303-321.
- Tsuji, Y., Suzuki, I., and Shiraiwa, Y. (2009) Photosynthetic carbon assimilation in the coccolithophorid *Emiliania huxleyi* (Haptophyta): Evidence for the predominant operation of the c3 cycle and the contribution of  $\beta$ -carboxylases to the active anaplerotic reaction, *Plant Cell Physiol.* 50, 318-329.
- Shiraiwa, Y. (2003) Physiological regulation of carbon fixation in the photosynthesis and calcification of coccolithophorids, *Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol.* 136, 775-783.
- Jordan, R. W., and Kleijne, A. (1994) A classification system for living coccolithophores, in *Coccolithophores* (Winter, A. and Siesser, W. G. Eds.), pp. 83-105, Cambridge University Press, Cambridge.
- Rechka, J. A. and Maxwell, J. R. (1988) Characterisation of alkenone temperature indicators in sediments and organisms, *Org. Geochem.*, 13, 727-734.
- Brassell, S. C. (1993) Applications of biomarkers for delineating marine paleoclimatic fluctuations during the Pleistocene, in *Organic Geochemistry*, (Engel, S. C. and Macko, S. A. Eds.), pp. 699-737, Plenum Press, New York.
- Fernandez, E., Balch, W. M., Maranon, E., and Holligan P. M. (1994) High rates of lipid biosynthesis in cultured, mesocosm and coastal populations of the coccolithophore *Emiliania huxleyi*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 114, 13-22.
- Epstein, B. L., D'Hondt, S., and Hargraves, P. E. (2001) The possible metabolic role of C<sub>37</sub> alkenones in *Emiliania huxleyi*, *Org. Geochem.* 32, 867-875.
- Wu, Q., Shiraiwa, Y., Takeda, H., Sheng, G., and Fu, J. (1999) Liquid-Saturated Hydrocarbons Resulting from Pyrolysis of the Marine Coccolithophores *Emiliania huxleyi* and *Gephyrocapsa oceanica*, *Mar. Biotechnol.* 1, 346-352.
- Wu, Q., Dai, J., Shiraiwa, Y., Sheng, G., and Fu, J. (1999) A renewable energy source-hydrocarbon gasses resulting from pyrolysis of the marine nanoplanktonic alga *Emiliania huxleyi*, *J. Applied Phycol.* 11, 137-142.
- Wahlund, T. M., Hadaegh, A. R., Clark, R., Nguyen, B., Fanelli, M., and Read, B. A. (2004) Analysis of expressed sequence tags from calcifying cells of marine coccolithophorid (*Emiliania huxleyi*), *Mar. Biotechnol.* 6, 278-290.
- Kegel, J., M. J. Allen, K. Metfies, W. H. Wilson, D. Wolf-Gladrow, and K. Valentin. (2007) Pilot study of an EST approach of the coccolithophorid *Emiliania huxleyi* during a virus infection, *Gene* 406, 209-216.
- von Dassow, P., Ogata, H., Probert, I., Wincker, P., Da Silva, C., Audic, S., Claverie, J. M., and de Vargas, C. (2009) Transcriptome analysis of functional differentiation between haploid and diploid cells of *Emiliania huxleyi*, a globally significant photosynthetic calcifying cell, *Genome Biol.* 10, R114.
- Shiraiwa, Y., Kubota M., Sorrosa, P., and von Wettstein-Knowles, P. (2005) Alkenone synthesis in *Emiliania huxleyi* probed with radiolabeled substrate and a fatty acid synthesis inhibitor, in *Recent Advances in Marine Science and Technology*, 2004. (Saxena, N. Ed.) pp 27-36, PACON International, Hawaii.
- Sayanova, O., Haslam, R. P., Calerón, M. V., López, N. R., Worthy, C., Rooks, P., Allen, M. J., and Napier, J. A. (2011) Identification and functional characterisation of genes encoding the  $\omega$ -3 polyunsaturated fatty acid biosynthetic pathway from the coccolithophore *Emiliania huxleyi*, *Phytochemistry.* 72, 594-600.
- Beller, H. R., Goh, E. B., and Keasling, J. D. (2010) Genes involved in long-chain alkene biosynthesis in *Micrococcus luteus*, *Appl. Environ. Microbiol.* 76, 1212-1223.
- Fan, Q., Huang, G., Lechno-Yossef, S., Wolk, C. P., Kaneko, T., and Tabata, S. (2005) Clustered genes required for synthesis and deposition of envelope glycolipids in *Anabaena* sp. strain PCC 7120, *Mol. Microbiol.* 58, 227-243.
- Awai, K., and Wolk, C. P. (2007) Identification of the glycosyl transferase required for synthesis of the principal glycolipid characteristic of heterocysts of *Anabaena* sp. strain PCC 7120, *FEMS Microbiol. Lett.* 266, 98-102.

Elucidation of the synthetic pathway of alkenones in marine Haptophyceae  
and development of fundamental technologies to oil production

Iwane Suzuki\*, Yoshihiro Siraiwa

Faculty of Environmental Sciences, University of Tsukuba, CREST, Japan Science and Technology Agency

## 植物による物質生産<sup>‡</sup>

奈良先端科学技術大学院大学 バイオサイエンス研究科  
横田 明穂<sup>\*</sup>

### 1. はじめに

現在の人類の繁栄は紛れもなく、科学技術に負っている。紀元元年の世界人口はおよそ3億人、20世紀はじめには15億人だった。現在では70億人と見積られる。前世紀の人口爆発は科学技術の進歩によって支えられたことは明らかである。世界の総人口は今後も増加の一途をたどると予測される。2050年には少なくとも見積もっても92億人に達すると見積もられている。生態学が教える通り、増えすぎた人類は地球環境に負のインパクトを与えはじめた。大量生産大量消費によるCO<sub>2</sub>等による環境汚染とそれによって引き起こされる急速な温暖化と地球の乾燥化が生物の存続すら脅かすようになった。それらの原因である人口増加を抑制することは最重要、かつ緊急の課題であるが、21世紀中の減少は期待できないとされる。今後四半世紀の間には、持続可能な低炭素化社会を構築するために、植物のCO<sub>2</sub>固定化能力を飛躍的に高め、地球規模でのバイオマス生産増加や乾燥、強光ストレス深刻な地帯でのバイオ資源生産を計らなければならない<sup>1)</sup>。

この目的の達成のためには、難耕作地帯での栽培が可能で、環境への付加が少なく、地球温暖化を迎えても人口増に見合う生産性が確保でき、石油に代わる工業原料を提供し、エネルギー供給に貢献する植物や作物の創成が重要である。

次に、どの植物を対象に、どこで、どのように実施するのか、深い考察が不可欠である。限られた耕地面積で、太陽エネルギー固定効率が優れた植物を使い、それらの植物がもっとも生産機能を発揮できる地域で栽培可能な植物を材料に、それらの植物が数億年の進化の過程で不可避免的に保持してしまったゲノム中の遺伝子の組合せの不都合が原因となっている生産機能不全を取り除くことによって世界の主要作物の生産性を3~4倍向上させる技術開発を本研究の第一の目標とした。

### 2. どの植物（作物）を対象に、どこで栽培する植物を選ぶか？

太陽光は南北回帰線で挟まれた地域で最も豊富である。ここでの太陽光は地上表面で光合成有効波長

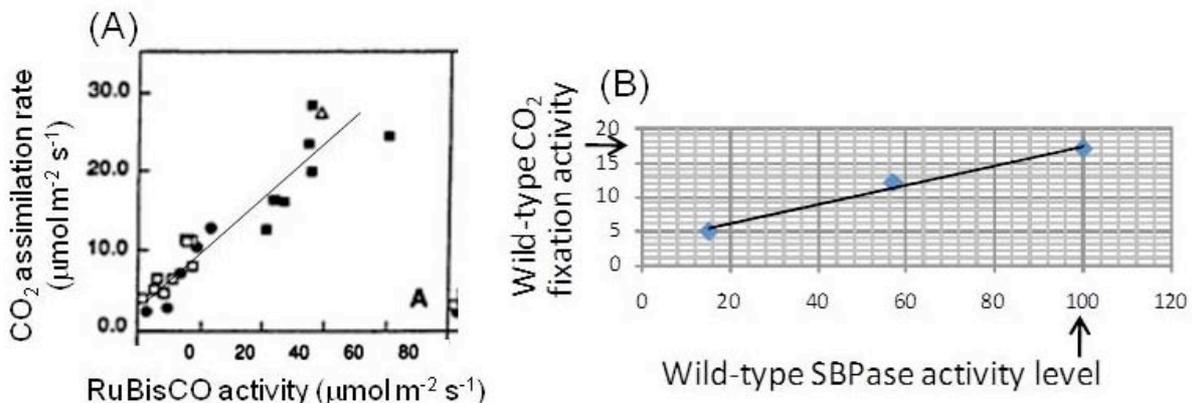


図1 antisense法によるRuBisCO及びSBPaseの発現制御が代謝fluxに及ぼす影響。(A) RuBisCO、(B) SBPase。

<sup>‡</sup> 解説特集「植物、藻類等を利用した物質生産の新しい展開とその課題」

<sup>\*</sup> 連絡先 E-mail: yokota@bs.naist.jp

域に  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  程度の光量子に達する。この光量子をくまなく有効に使うには、単位耕作面積当たり最大の収穫量を持ち、ハーベストインデックスが最も高い植物を選ぶべきである。耕作面積当たりの収穫量は日本の農水の統計では、ナタネやダイズで約2 t/ha、イモ類で約30 t/ha、コムギやイネで4 - 5 t/ha、インドネシアのキャッサバで21 t/ha である。また、イモ類のハーベストインデックスは70 - 80%と群を抜いている。

このような考察を基に、我々の先端的低炭素化技術開発 (ALCA) 研究ではジャガイモ、サツマイモ及びキャッサバを研究対象にした。これらの3種のイモ植物を使うことによって、熱帯から夏の北海道や北欧域まで栽培地として利用可能になる。

### 3. どのように実施するのか？

1988年にRodemel, AbbottとBogoradはantisenseRNAを使うRuBisCO小サブユニット遺伝子発現抑制手法を開発した<sup>2)</sup>。その後多くのカルビン回路酵素のcontrol coefficientが決定された<sup>1)</sup>。カルビン回路で機能する11酵素の内、control coefficientが0、すなわち代謝系全体の代謝速度に重要性を持たない酵素が大半で、この値がほぼ1に近い値を示した酵素がRuBisCO<sup>3)</sup>とSedoheptulose 1,7-bisphosphatase (SBPase)<sup>4)</sup>であった(図1)。

これらSBPase反応とFBPase反応は、緑藻や高等植物では異なる酵素によって触媒されるが、ラン藻では1遺伝子にコードされた1酵素タンパク質 (FBP/SBPase) が触媒する<sup>5)</sup>。また、植物のFBPaseやSBPaseと異なり、ラン藻のFBP/SBPaseはthioredoxinを介した光活性化を受けない。言い換えれば酸化ストレス抵抗性を持つ酵素である。そこで、Miyagawaら<sup>6)</sup>はFBP/SBPase 遺伝子をtransit sequenceを付けてタバコ核染色体に導入した。この導入によって、光合成CO<sub>2</sub>固定とバイオマス生産の顕著な促進が見られた。その後、タバコ (図2)<sup>7)</sup>やレタス<sup>8)</sup>の葉緑体ゲノムへのこの遺

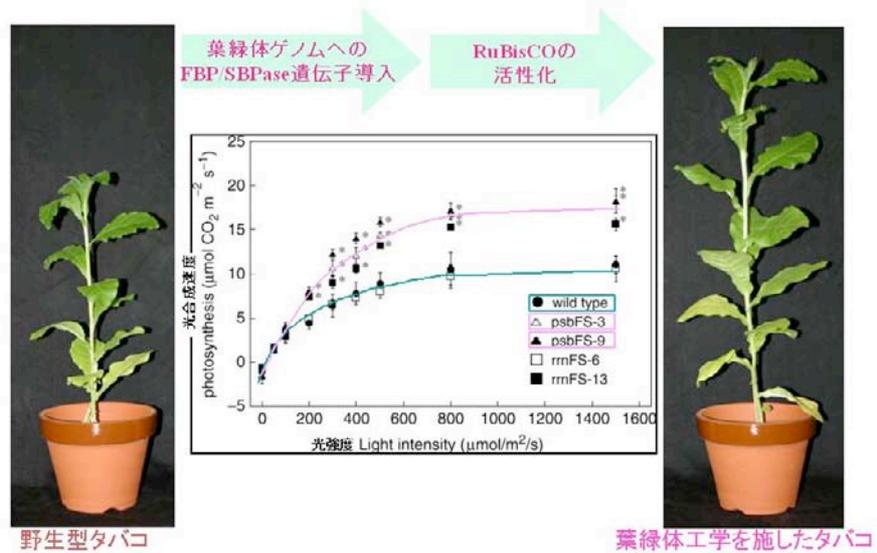


図2 タバコ葉緑体ゲノムへのラン藻FBP/SBPase 遺伝子導入による光合成と生産性の向上

伝子の導入によって、より顕著なバイオマス生産の強化が達成された。

しかし、興味あることに、タバコやレタスは同化産物の貯蔵 (sink) 組織が非常に貧弱で、同化された炭素は植物体の巨大化に使われるのみであった。この酵素遺伝子を巨大なsinkを持つイモ植物に導入した場合何が起るのか、大いに興味を持たれた。

### 4. sink能強化遺伝子の偶然の発見

もし、乾燥地帯で乾燥時期を乗り切ることができるとC<sub>3</sub>植物が実在するのであれば、C<sub>3</sub>植物の光合成機構から考えて、そのような植物は強光や乾燥に優れた耐性を持つに違いない。そのように考えていた矢先、たまたまNHKラジオのインタビュー番組で、ポツワナのカラハリ砂漠に自生する野生種スイカの話聞いた。これがきっかけで野生種スイカの環境応答機構の研究を始めた<sup>9)</sup>。その過程で、土壌乾燥時に野生種スイカは活発に根を発達させることに気付いた(図3)。そこで土壌乾燥時の根のプロテオーム解析から、乾燥初期には野生種スイカは根の形態形成に関わる遺伝子を主に発現させ、後期には根組織の乾燥抵抗性遺伝子を発現させることを見出した<sup>10)</sup>。その中にRANGTPaseが含まれていた。このタンパク質に関連するRANGTPase-binding proteinはシロイヌナズナの側根形成に関わると報告されていたことから<sup>11)</sup>、このタンパク質に大いに興味を持った。この遺伝子をシロイヌナズナやジャガイモに導入すると、これらの植物の根系は顕著な発達を見せた。

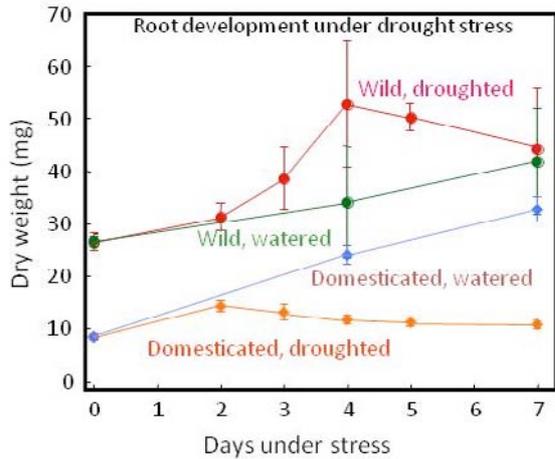


図3 野生種及び栽培種スイカ根の土壤乾燥への応答。10日間十分灌水下で栽培し、その後灌水停止によって乾燥ストレスを与えた。

### 5. ALCAイモプロジェクト

2と3で議論したように、ALCAプロジェクトではできるだけ巨大なsink組織を持つ植物に対してsourceとsink両機能を同時に強化することを考えた。これまで見出てきた2遺伝子、FBP/SBPaseとRANGTPaseはその期待に応える可能性を秘めた遺伝子である。そこで、これら2遺伝子やさらに現在研究を進めているその他の野生種スイカ根遺伝子等を、ジャガイモ、サツマイモ、キャッサバで機能させることで、現在の一毛作での生産性 (30 - 40 t/ha) をさらに大きく拡大出来る筈である。ジャガイモを使った我々のパイロット試験では、生産性は3.5倍に上昇した。

FAOStatによればドイツのジャガイモ栽培例では年間生産性は44 t/haで、計算上デンプン含量は8 t/ha、その他多糖等が10 t/ha生産される。ALCAジャガイモが達成されれば、30 t/ha以上のデンプンと39 t/ha以上の多糖類生産が可能になる。

この生産性を使ってALCAジャガイモの太陽エネルギー固定効率を計算した(図4)。図中の光合成のエネルギー変換効率は植

物葉で吸収された光エネルギーが最大効率で化学エネルギーに変換され、その化学エネルギーが大気中でカルビン回路でのCO<sub>2</sub>の固定と還元によってC-C間、C-H間、C-OH間に蓄エネされる最大効率を示している。ここでの最大のロスもRuBisCOによるO<sub>2</sub>固定とそれによって引き起こされる光呼吸によるロスである。さらに、残ったエネルギーの60 - 70%は明日の光合成のための体つくりと暗呼吸に使われる。総じて、植物葉で補足された太陽エネルギーの5 - 7%が有機炭素に蓄エネされることになる。

一方、ALCAジャガイモの太陽光エネルギーの変換効率を計算してみた。畑では、耕作面積当たりの葉面積、いわゆる葉面積指数は4程度になる。図4の右の図では、耕地面積1 haで光合成に関与している全葉面積で補足できる太陽エネルギー量は1.5 × 10<sup>4</sup> GJ/ha/yである。一方、ドイツでのジャガイモ生産が我々のALCAイモ技術で3.5倍に向上したとすると、そこで塊茎内に蓄積される太陽エネルギーは一毛作であっても1.1 × 10<sup>3</sup> GJ/ha/yとなる。エネルギー変換効率は7.4%に達し、ほぼ理論的な光合成効率になる。

ALCAイモの蓄エネ能力は太陽光発電の効率をはるかに凌駕している。太陽光発電の太陽光エネルギー変換効率は2012年現在で世界最高記録で24%である。しかし、太陽光発電では蓄電は不可能で、太陽電池生産に必要なエネルギーはこの計算には考慮されていない。一方、ALCAイモの場合、体作りのコストも固定太陽光エネルギーで賄いながら、運搬可能で長期保存可能な有機炭素中に蓄エネできる。

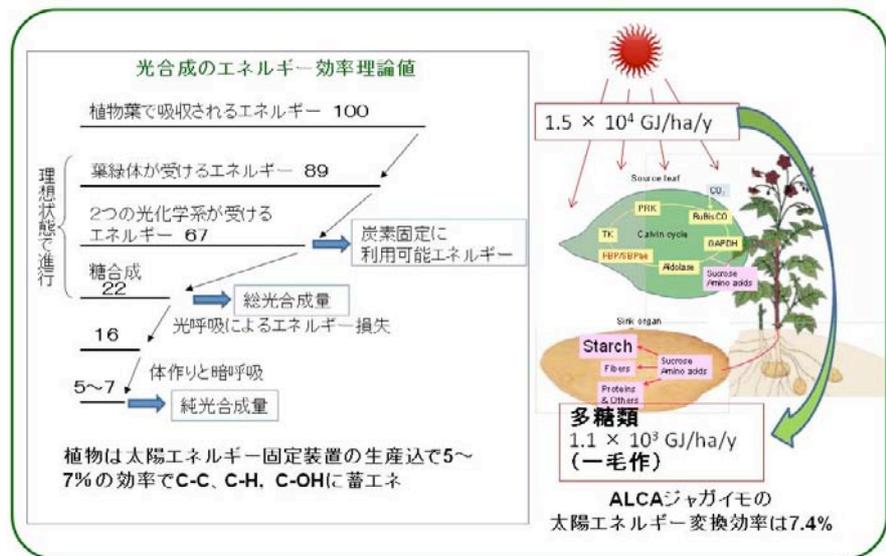


図4 ALCAジャガイモの太陽光エネルギー変換効率。

## 6. おわりに

我々のALCAプロジェクトはまだ始まったばかりで、我々が注目している2遺伝子がイモ類のsourceとsink機能の強化を実現し、人口気象器で得られた結果を再現できるかどうかは今後の研究を待たなければならぬ。その意味で読者には今後期待して頂きたい。

学術振興機構では、藻類並びに高等植物のバイオマス生産能力強化を目指す基盤研究をCRESTならびにさきがけ研究として実施している。今年度も研究提案が募集されている。多くの若き研究者にはこの分野に果敢に望んで頂きたい。基礎研究は重要で、科学の基礎、基盤を構築したり、新しい分野を切り開くためには不可欠である。一方で、基礎研究の成果をどのようにうまく応用分野に役立てていくか、それも科学者が担うべきである。この分野への多くの若き研究者の参加を期待している。

Received March 26, 2012, Accepted March 26, 2012,  
Published April 30, 2012

## 参考文献

1. Yokota, A. and Shigeoka, S. (2008) Engineering photosynthetic pathways, in *Bioengineering and Molecular Biology of Plant Pathways, Volume 1* (Bohnert, H. J. and Nguyen, H. T. Eds.), in *Advances in Plant Biochemistry and Molecular Biology* (Lewis, N. G. Elsevier, Executive Editor.), pp 81-105, Elsevier, Dordrecht, The Netherlands.
2. Rodermel, S. R., Abbott, S., and Bogorad, L. (1988) Nuclear-organelle interactions: nuclear antisense inhibits ribulose biphosphate carboxylase enzyme levels in transformed tobacco plants, *Cell* 55, 673-681.
3. Hudson, G. S., Evans, J. R., von Caemmerer, S., Arvidsson, Y. B. C., and Andrews, T. J. (1992) Reduction of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase content by antisense RNA reduces photosynthesis in transgenic tobacco plants, *Plant Physiol.* 98, 294-302
4. Harrison, E. P., Willingham, N. M., Lloyd, J. C., and Raines, C. A. (1998) Reduced sedoheptulose-1,7-bisphosphatase levels transgenic tobacco lead to decreased photosynthetic capacity and altered carbohydrate accumulation, *Planta* 204, 27-36
5. Tamoi, M., Murakami, A., Takeda, T., and Shigeoka, S. (1998) Acquisition of a new type of fructose-1,6-bisphosphatase with resistance to hydrogen peroxide in cyanobacteria: molecular characterization of the enzyme from *Synechocystis* PCC 6803, *Biochim. Biophys. Acta* 1383, 232-244.
6. Miyagawa, Y., Tamoi, M., and Shigeoka, S. (2001) Overexpression of cyanobacterial fructose-1,6-/sedoheptulose-1,7-bisphosphatase in tobacco enhances photosynthesis and growth, *Nature Biotechnol.* 19, 965-969.
7. Yabuta, Y., Tamoi, M., Yamamoto, K., Tomizawa, K., Yokota, A., and Shigeoka, S. (2008) Molecular designing of photosynthesis-elevated chloroplasts for mass accumulation of a foreign protein, *Plant Cell Physiol.* 49, 375-385
8. Ichikawa, Y., Tamoi, M., Sakuyama, H., Maruta, T., Ashida, H., Yokota, A., and Shigeoka, S. (2010) Generation of transplastomic lettuce with enhanced growth and high yield, *GM Crops*, 1, 322-326.
9. Yokota, A., Kawasaki, S., Iwano, M., Nakamura, C., Miyake, C., and Akashi, K. (2002) Citrulline and DRIP-1 protein (ArgE homologue) in drought tolerance of wild watermelon, *Ann. Bot.* 89, 825-832.
10. Yoshimura, K., Masuda, A., Kuwano, M., Akashi, K., and Yokota, A. (2008) Programmed proteome response for drought avoidance/tolerance in the root of a C<sub>3</sub> xerophyte, wild watermelon under water deficits, *Plant Cell Physiol.* 49, 226-241.

## Biomass Production with Plants

Akiho Yokota\*

Graduate School of Biological Sciences, Nara Institute of Science and Technology (NAIST)

解説

## 水分解酸素反応を可能とさせるPhotosystem IIにおける クロロフィル上の電荷配置<sup>‡</sup>

<sup>1</sup>京都大学 生命科学系キャリアパス形成ユニット  
<sup>2</sup>JSTさきがけ「光エネルギーと物質変換」領域  
石北 央<sup>1,2,\*</sup>、斉藤 圭亮<sup>1</sup>

### 1. はじめに

光合成反応では、太陽光の光エネルギーを生物が利用しやすい電気化学エネルギーに変換する。この過程は、生体膜中の光合成反応中心蛋白質で行われる。シアノバクテリアから高等植物では、Photosystem II (PSII) とPhotosystem I (PSI) の二つの反応中心蛋白質が共役して行う(図1)。PSIIの反応中心ではクロロフィル (Chl) 二量体が一对(PSIIではP680)、その近傍に単量体のChl (アクセサリ-Chl) 1対、フェオフィチン(Pheo)1対、キノン (Q) 1対、そして非ヘム鉄が存在する。これらは、Chl二量体の中点と非ヘム鉄を結

ぶ疑似  $C_2$  対称軸に配置されているため、二つの電子移動経路が存在するように見える。しかし、実際の電子移動は、一方の電子移動経路 (PSII : D1)でのみ観測され、もう一方の電子移動経路 (PSII : D2) は不活性である。PSIでも同様なコファクター配置が見受けられる (例えばP700と呼ばれるChl二量体を持つ) が、Pheoの代わりにChl、非ヘム鉄の代わりに3つの鉄・硫黄クラスターが存在する。さらに、疑似  $C_2$  対称軸に対して存在する二つの電子移動経路共に電子移動活性がある<sup>1)</sup>。なお、PSIIのP680はP<sub>D1</sub>とP<sub>D2</sub>、PSIのP700はP<sub>A</sub>とP<sub>B</sub>、と呼ばれるChl単量体のペアである。

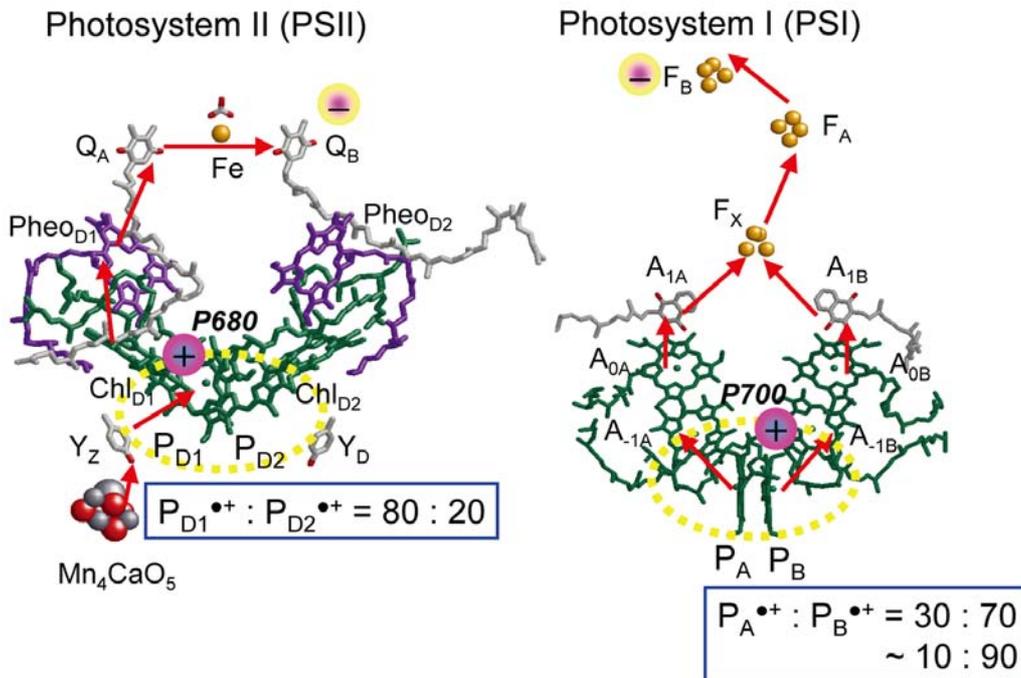


図1 PSI (右)、PSII (左) の光合成反応中心における酸化還元活性コファクターの配置および電子移動経路 (赤矢印)。

<sup>‡</sup> 解説特集「光合成の光エネルギー変換メカニズム—物理学的手法によるアプローチ—」

\* 連絡先 E-mail: hiro@cp.kyoto-u.ac.jp

(D1 / D2, A / B, は、各々のChl単量体が存在する蛋白質サブユニット名である。)

私たちは、蛋白質立体構造を理論化学的手法で解析することにより、「蛋白質の構造と機能の関係」を明らかにすべく研究を行っている。ここでは、最新のPSII高分解能 (1.9 Å) 結晶構造<sup>2)</sup>をもとにPSIIを解析することで明らかになった、「PSII蛋白質環境がP<sub>D1</sub> / P<sub>D2</sub> クロロフィルのエナジェティクスに与える影響」について述べる。

## 2. PSIIおよびPSI反応中心における実験的手法によるクロロフィルの正電荷分布測定

PSIIにおける水分解反応は、反応中心に存在するクロロフィルP680における光励起・電荷分離反応によって開始される。電荷分離反応では電子がPheoからQへと流れていくのに対し、正電荷はクロロフィル上、特にP<sub>D1</sub>/P<sub>D2</sub>のクロロフィル2量体上に分布する。ENDOR測定によるとspinach PSIIでは (P<sub>D1</sub>, P<sub>D2</sub>を区別はしていないが) P<sub>D1</sub>もしくはP<sub>D2</sub>のいずれかに82%のスピンの局在化する<sup>3)</sup>。後の *Synechocystis* 6803 PSII coreにおける吸収スペクトルによる解析では、大部分の正電荷はP<sub>D1</sub>側に存在することが示唆された<sup>4)</sup>。以上の二つの解析結果を勘案すれば、P<sub>D1</sub>, P<sub>D2</sub>における電荷 (スピン) 分布は、P<sub>D1</sub><sup>+</sup>/P<sub>D2</sub><sup>+</sup> = ~80 / 20のように帰属できるだろう<sup>4)</sup> (注; ここではスピンと電荷の分布は、ほぼ同義であると見なして良い)。FTIRによる *Thermosynechococcus elongatus* の PSII core における解析でも同様にP<sub>D1</sub>もしくはP<sub>D2</sub>のいずれかに70-80%の正電荷がある、との結論が得られている<sup>5)</sup> (P680<sup>+</sup>/P680のFTIRスペクトルに関しては文献<sup>6)</sup>も参照)。

これに対し、PSIにおけるP700光励起後のスピン分布比は、P<sub>A</sub> / P<sub>B</sub> = 15 / 85 ~ 25 / 75 (3, 7, 8)となっている。FTIRでは、電荷分布比P<sub>A</sub><sup>+</sup>/P<sub>B</sub><sup>+</sup> = 33 / 67 ~ 50 / 50 と決定されている<sup>9)</sup>。

## 3. PSII反応中心クロロフィル上の正電荷分布の解析

PSIIとPSIの電子移動の様子は大きく異なるため (図1)、電子移動のエナジェティクスの違いを議論するためにも、正電荷のP<sub>D1</sub> / P<sub>D2</sub>, P<sub>A</sub> / P<sub>B</sub>上での分布のエナジェティクスは明らかにすべきである。しかし、正電荷やスピンの分布比測定値そのものは以前から知られているものの、そのような分布比である理

由や、蛋白質内の特定のアミノ酸残基やコファクターからの寄与を明示した論文は皆無であった。

私たちは最新の *Thermosynechococcus vulcanus* (*T. vulcanus*) 由来のPSII高分解能 (1.9 Å) 結晶構造<sup>2)</sup>の原子配置において、quantum mechanical / molecular mechanical (QM / MM) approachを用い、結晶構造中の全てのアミノ酸残基、コファクター存在下で、P<sub>D1</sub> / P<sub>D2</sub>クロロフィル2量体上における正電荷およびスピン分布を計算した。その結果として、PSII全原子存在下において、電荷分布比P<sub>D1</sub><sup>+</sup> / P<sub>D2</sub><sup>+</sup> = 77 / 23、スピン分布比P<sub>D1</sub> / P<sub>D2</sub> = 81 / 19を得た<sup>10)</sup>。これらの値は、実験的手法による測定値<sup>3, 4)</sup>と良い一致を見せた。*T. vulcanus* PSII のD1 / D2サブユニットのアミノ酸配列は *T. elongatus* のそれと極めて近い。したがって、*T. elongatus* PSII core における FTIR 解析で見られた70-80%の正電荷<sup>5, 6)</sup>の正体は、今回の計算結果から、「P<sub>D1</sub><sup>+</sup>である」と結論づけるのが妥当である。過去の文献<sup>5)</sup>に指摘されているように、ここでも電荷分布はスピン分布に比べて (わずかではあるが) 両クロロフィル分子間全体により非局在化している様子が見て取れる。なお、私たちの計算では、P<sub>D1</sub> / P<sub>D2</sub>クロロフィルを量子化学的に取り扱っている。従って、PSII内の全アミノ酸残基やクロロフィル等のコファクターのみならず、P<sub>D1</sub>, P<sub>D2</sub>の構造の影響 (P<sub>D1</sub> / P<sub>D2</sub>両クロロフィル分子間のビニル基、エチル基、フィトル鎖の配向の違いによる影響<sup>2)</sup>) も当然、電荷分布への寄与として計算に取り込まれている (詳細は文献<sup>10)</sup>参照)。

PSII蛋白質環境を全て取り払い、P<sub>D1</sub> / P<sub>D2</sub> だけが存在する状態でQM / MM計算を行うと、電荷分布比P<sub>D1</sub><sup>+</sup> / P<sub>D2</sub><sup>+</sup> = 57 / 43となり、P<sub>D1</sub><sup>+</sup>の割合が大幅に減少した<sup>10)</sup>。つまり、PSII蛋白質環境からの相互作用がない場では正電荷は両クロロフィルにかなり均等に分布する。従って、(P<sub>D1</sub><sup>+</sup> / P<sub>D2</sub><sup>+</sup> = 77 / 23のように) 非対称的に分布させる原因は、PSII蛋白質環境にあることが実証された。具体的にPSII蛋白質のどの要素・部位が P<sub>D1</sub> / P<sub>D2</sub> に影響を与えるかを調べるため、私たちは、D1 / D2 サブユニットとそこに埋め込まれたコファクターを残し、それ以外の原子をPSII蛋白質結晶構造から全て除去することで「D1/D2 PSII」を作った。得られたD1/D2 PSIIに対してQM / MM計算を行った。D1/D2 PSIIでは、P<sub>D1</sub><sup>+</sup> / P<sub>D2</sub><sup>+</sup> = 72 / 28、スピン分布比P<sub>D1</sub> / P<sub>D2</sub> = 76 / 24との結果を得た<sup>10)</sup>。依然として電荷、スピン共に圧倒的にP<sub>D1</sub>側に局在化しているた

め、電荷・スピンの非対称分布の根源は D1 / D2 蛋白質にあることは確定的である。

なお、D1 / D2 PSII を作成するには、近接するサブユニットCP43やCP47も除去する必要がある。しかし、CP43はMn<sub>4</sub>CaO<sub>5</sub>のO原子と近接するCP43-Arg357やMn原子のリガンドとなるCP43-Glu354をもつため、現実の系でCP43を取り除けば少なくともMn<sub>4</sub>CaO<sub>5</sub>周辺の構造はintactなPSIIに比べて大きく変化するの間違いはない。同時に、電荷のバランスも崩れたりバルク溶液への露出度も変化するのでMn<sub>4</sub>CaO<sub>5</sub>周辺の解離性アミノ酸残基のprotonation状態も大きく変わるだろう。また、Y<sub>D</sub> (D2-Tyr160) は水素結合ネットワークを介してD2-Arg294とつながっているが、このArgはさらにCP47-Glu364とsalt-bridgeを形成し、サブユニット間をつなぐ相互作用の一助となっている。CP47の除去は、Y<sub>D</sub>周辺の水素結合ネットワークを乱すことになり、新たにバルク水に露出することになるD1 / D2蛋白質の表面構造は大きくリラックスする(ゆるむ)はずである。残念ながら、これに準じる蛋白質の結晶構造は現在のところ公開されておらず、起こりうる構造変化の詳細は不明である。私たちは、あくまでもintactなPSII内での相互作用を明らかにすることに興味があるので、「D1 / D2 PSII」作成においても、intact PSIIと同じ原子座標・解離性残基のprotonation状態を用いた。また、現実の系ではサブユニット除去に伴いMn<sub>4</sub>CaO<sub>5</sub>の構造も不安定になることが予想される。一方、私たちはサブユニット除去における電荷分布比P<sub>D1</sub><sup>+</sup> / P<sub>D2</sub><sup>+</sup> への影響が何より知りたかったため、CP43-Glu354とCP43-Arg357のCβ炭素をメチル化してその側鎖部位を系に含めた(つまりMn<sub>4</sub>CaO<sub>5</sub>配位子場環境はintact PSIIと同じである)。D1, D2, cytochrome b559, PsaIのみで構成されるRC complexのFTIR測定では、P<sub>D1</sub><sup>+</sup> / P<sub>D2</sub><sup>+</sup> ≈ 50 / 50であることがわかっている<sup>5,11)</sup>。おそらくRC complexでは上述したような変化により、本来のintactなPSIIと異なるP<sub>D1</sub> / P<sub>D2</sub> 周辺環境を持つことが予想される。

#### 4. PSII機能に重要といわれているD1/D2アミノ酸残基こそ非対称電荷分布の根源

D1 / D2 蛋白質のアミノ酸配列は比較的良好に似ているが、明らかにアミノ酸ペアの性質が異なる箇所が見受けられる。それらは、突き詰めればMn<sub>4</sub>CaO<sub>5</sub>がD1側に位置することに起因すると考えられる。D1側

では金属性のMn<sub>4</sub>CaO<sub>5</sub>を保持するため負電荷を帯びた酸性アミノ酸残基が明らかに多く分布する。一方、対応するD2側は、中性・塩基性アミノ酸残基であることが多い。そういったアミノ酸ペアがPSII蛋白質内においてP<sub>D1</sub><sup>+</sup> を (P<sub>D2</sub><sup>+</sup> に対して) 相対的に安定化させることで、P<sub>D1</sub><sup>+</sup> / P<sub>D2</sub><sup>+</sup> = 77 / 23という分布比を生み出していることが私たちの解析により明らかとなった。特に大きな影響力を与えているペアとして以下のものが挙げられる。D1-Asn181/D2-Arg180, D1-Asn298/D2-Arg294, D1-Asp61/D2-His61。電位計算の結果、これらのアミノ酸はPD1、PD2両クロロフィルの電位に40 mV以上も差を生じさせる原因となっていた<sup>10)</sup>。D2-Arg180変異体ではP680<sup>+</sup>とQ<sub>A</sub>間の電荷再結合の様子が大きく変わることが知られている<sup>12)</sup>。D2-Arg294変異体は光阻害を受けやすい<sup>13)</sup>。さらにD1-Asn298 / D2-Arg294はそれぞれY<sub>Z</sub> / Y<sub>D</sub>と水素結合ネットワークを形成しており、Y<sub>Z</sub>とY<sub>D</sub>の電位差の一要因となっている<sup>14)</sup>。またD1-Asp61は、水分解反応で放出されるプロトンH<sup>+</sup>の排出パスの一部である<sup>15,16)</sup>。以上のようにこれらのアミノ酸はintactなPSIIでの機能、特に水分解反応との関連も深いことから、電荷分布比P<sub>D1</sub><sup>+</sup> / P<sub>D2</sub><sup>+</sup> = 77 / 23は水分解可能なintactなPSIIにおいて当然の帰結、と結論づけられる<sup>10)</sup>。

#### 5. PSI反応中心クロロフィル上の正電荷分布

同様の解析をPSIのP700を構成する P<sub>A</sub> / P<sub>B</sub> クロロフィルについて行った。T. *elongatus*由来のPSI結晶構造(分解能2.5 Å)<sup>17)</sup>の原子配置においてQM/MM計算を行ったところ、私たちは電荷分布比P<sub>A</sub><sup>+</sup> / P<sub>B</sub><sup>+</sup> = 28 / 72、スピン分布比P<sub>A</sub> / P<sub>B</sub> = 22 / 78という結果を得た<sup>18)</sup>。この結果はスピン分布比 P<sub>A</sub> / P<sub>B</sub> = 15 / 85 ~ 25 / 75<sup>3,7,8)</sup>に近いといえる。また、FTIRによる電荷分布比のうちP<sub>A</sub><sup>+</sup> / P<sub>B</sub><sup>+</sup> = 33 / 67<sup>9)</sup>に関しては今回得られた値に近い。PSIのP700におけるFTIR測定による電荷分布比とEPR測定によるスピン分布比の差は、(いくつかの文献で強調されているような)「食い違い」ではなく、「電荷分布はスピン分布よりも非局在化傾向にある」だけであり、本質的には同一の事象であることが今回の計算結果から示唆される。

PSIIではD1/D2アミノ酸ペアでP<sub>D1</sub>、P<sub>D2</sub>の電位差を増大させるようなペアが複数存在した。これに対し、PSIでは、P<sub>A</sub>とP<sub>B</sub>の電位差 |E<sub>m</sub>(P<sub>A</sub>) - E<sub>m</sub>(P<sub>B</sub>)| を大きく生じさせるようなPsaA / PsaBアミノ酸ペアはほと

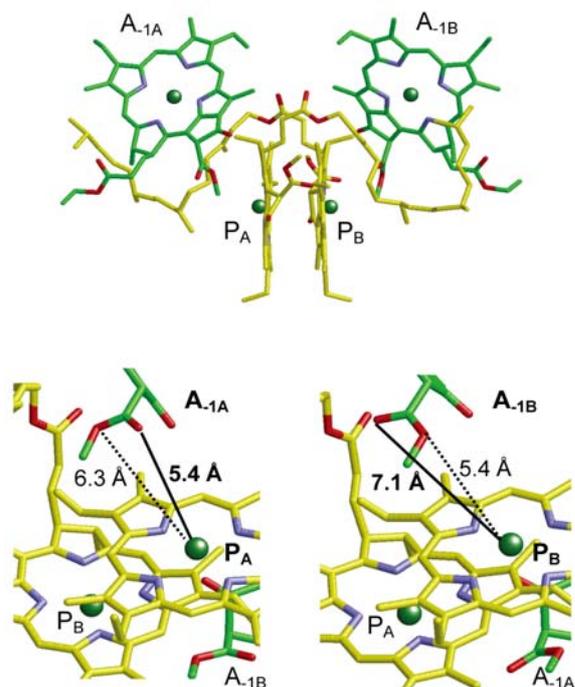


図2 (上) PSIにおけるクロロフィル2量体 $P_A$  /  $P_B$ に対するアクセサリクロロフィル $A_{-1A}$ 、 $A_{-1B}$ の位置関係。(左下)  $A_{-1A}$ のmethyl-ester基と $P_A$ との位置関係。methyl-ester基のcarbonyl酸素と $Mg^{2+}$ との距離を太線で示す。また、ester酸素と $Mg^{2+}$ との距離を点線で示す。(右下)  $A_{-1B}$ のmethyl-ester基と $P_B$ との位置関係。

んど存在しない。 $E_m(P_A) > E_m(P_B)$ に最も寄与しているペアはArg-A750 / Ser-B734であるが、それでも17 mV程度である<sup>18)</sup>。

一方 $E_m(P_A) < E_m(P_B)$ に最も寄与しているペアは、意外にもアクセサリクロロフィル $A_{-1A}$ 、 $A_{-1B}$  (28 mV)であった<sup>18)</sup>。さらに興味深いことに、これらのアクセサリクロロフィル $A_{-1A}$ 、 $A_{-1B}$ の存在は $P_A$ と $P_B$ の電位を下げる(= $P_A^{*+}$ 、 $P_B^{*+}$ を安定化させている)要因であることも今回初めて示された。それについて以下詳述する。

私たちの研究で初めて指摘した事実であるが<sup>18)</sup>、実はPSI結晶構造(分解能2.5 Å)<sup>17)</sup>では、クロロフィルのmethyl-ester基の配向が $A_{-1A}$ と $A_{-1B}$ において真逆である(図2)。A側においては、 $P_A$ の $Mg^{2+}$ に対して、 $A_{-1A}$ のmethyl-ester基を構成するcarbonyl酸素がより近い位置(5.4 Å)に存在し、ester酸素がより遠い位置(6.3 Å)に存在する。ところがB側では、 $P_B$ の $Mg^{2+}$ に対して、 $A_{-1B}$ のmethyl-ester基を構成するcarbonyl酸素はより遠い位置(7.1 Å)に存在し、ester酸素がより近い位置(5.4 Å)に存在する<sup>18)</sup>。つまり、(i)  $A_{-1A}$ 、 $A_{-1B}$ の

methyl-ester基の極性酸素が、 $P_A^{*+}$ 、 $P_B^{*+}$ 上の正電荷を安定させることができるため、 $P_A$ と $P_B$ の電位を下げるのが可能である。さらに、(ii) carbonyl酸素の方がester酸素より極性が高いため、 $P_A^{*+}$ の方が、 $P_B^{*+}$ よりも安定化効果を受けやすい。

もし、 $A_{-1A}$ 、 $A_{-1B}$ のmethyl-ester基がPSI蛋白質環境内で自由に回転できるのなら、methyl-ester基の配向の違いに応じて異なった電荷分布比 $P_A^{*+} / P_B^{*+}$ のバリエーションがあってもよいはずである。その考えに基づいて $A_{-1A}$ 、 $A_{-1B}$ のmethyl-ester基の配向を完全に反転させたコンフォメーションで計算を行うと、 $A_{-1B}$ のcarbonyl酸素近接効果により $P_B^{*+}$ がより安定化するので、電荷分布比 $P_A^{*+} / P_B^{*+} = 22 / 78$ 、スピン分布比 $P_A / P_B = 15 / 85$ を得る<sup>18)</sup>。興味深いことに、このスピン分布比は、*T. elongatus* PSIの $P_A / P_B = 15 / 85$ <sup>8)</sup>と(偶然かもしれないが)非常に近い。EPR測定によるスピン分布比に、 $P_A / P_B = 15 / 85 \sim 25 / 75$ <sup>3,7,8)</sup>のように幅が見られることは、種や測定条件の違いだけでなく、もしかしたらこのような $P_A / P_B$ 近傍のコンフォメーションがいくつか存在することに起因しているのかもしれない。なお、methyl-ester基のcarbonyl酸素とester酸素との区別は、分解能2.5 Åのこの構造では十分に可能であり、少なくとも結晶構造内ではこのコンフォメーションをとっていることは確実である(W. Saenger, Free University of Berlin, personal communication, 2011)。分解能2.5 Åあたりから結晶水は徐々に見えてくるので、もしかしたら未だ同定されていない結晶水が存在し、 $A_{-1A}$ 、 $A_{-1B}$ のmethyl-ester基の向きを指定しているのかもしれない。

上述したように、PSIでは、PsaA / PsaB 両サブユニット間において蛋白質の静電的性質に大きな差がない。そのため、電荷分布比 $P_A^{*+} / P_B^{*+}$ は、静電場環境よりも、クロロフィル分子への水素結合の有無やクロロフィル分子骨格といった、 $P_A / P_B$ クロロフィル分子の内部エネルギーに左右される。Thr-A743から $P_A$ への水素結合は、水素結合の中でも決して強くはないが、 $P_A$ のエネルギーは影響を受ける。また、Chl *a*のC132異性体である $P_A$ は、(天然に多く存在するのは異性体ではないChl *a*であることから想像できるように)通常のChl *a*と比べれば(大きくないもの)わずかにエネルギーは高いはずである。これを踏まえた上で改めてPSIIを見れば、非対称な電荷分布状態 $P_{D1}^{*+} / P_{D2}^{*+} = 77 / 23$ を作り出すPSII蛋白質の静電的性

質は、D1とD2においていかに大きく異なっているか明らかであり、対照的である。PSI、PSII両蛋白質の電子移動経路との関連からも、上述の点は今後更に考慮すべき特徴なのかもしれない。

## 6. おわりに 「計算」「実験」「机上の空論」

多くの蛋白質研究にとって、蛋白質の立体構造は重要である。たいていの場合は、構造を「眺める」、せいぜい「原子間距離を測る」ことで十分である。一方、原子間の相互作用は、系に原子が2個以上存在すれば必ず存在する。そして、原子間相互作用は、原子種や原子の相互配置（座標）が決まれば、物理・化学の法則により一義的に決まるはずである。それが成り立たないのなら、たとえば、高校や大学教養の授業で物理・化学の法則を習うことは無意味になってしまう。

つまり、蛋白質立体構造の適切な原子座標が得られれば、本来そこにはすでに「蛋白質内における原子、アミノ酸残基、コファクター間の相互作用」が存在していることになる。（あまりに不安定な力が存在しているのなら、そもそも蛋白質はその形で結晶化しない。）私たちの理論化学的手法では、単に、個々の計算手法の長所・短所（適応範囲）を見極め、適切に運用して「蛋白質」の物理化学的性質に関するデータを得ているに過ぎない。従って、計算によって得られたデータは、純粋に蛋白質結晶構造に基づいているものであり、また、その結果はあくまで「利用した結晶構造」の性質を反映しているものである。たとえば、結晶構造の信頼性が低く明らかに原子の置き方にミスがある場合は、得られた計算結果もおかしな結果を示すことが多い。計算結果は何らマジックやスペキュレーション、妄想ではなく、あくまで利用している構造情報を反映しているものだということを強調しておきたい。

蛋白質立体構造に基づいた理論化学的手法による研究の現実は、「対象に応じて適切な手法を選択し組み合わせる研究を進めていく実験的研究」と全く同じプロセスである。計算結果が「机上の空論」となってしまう場合とは、(1) 適応範囲を超えた計算手法の運用をした場合、(2) 得られた結果の解釈の不適切さ、である場合がほとんどである。ここで、「計算手法」を「実験手法」に置き換えて考えてみれば、実験研究においても同様に当てはまること、と理解

していただけると思う。上記 (1) には、「一つの実験的手法で全てが解き明かされるわけではない」ように「一つの計算手法でオールマイティなものはない」ということも含まれる。上記 (2) に関しては、検証作業の重要性が挙げられる。重要な検証作業の一つとして、私たちはかなりの時間を蛋白質構造を見ることだけに費やす。大変シンプルで当たり前の作業ではあるが、「得られた計算結果は必ず構造から説明できる」必要があり、「予期せぬ計算結果」が得られている場合は、たいてい計算過程に何らかの問題（入力ミス、あるいは適用した手法の不適切さ等）がある場合が多い。

しかし、「予期せぬ計算結果」が出てても正しい場合もある（注；ミスを一切していないという前提において）。人間の感覚は概して主観的なものである。蛋白質の立体構造を眺める際も、既存の論文で（根拠が弱くても）主張されている説があれば、ついそれを念頭に置いて見てしまいがちである。その点、計算的手法を立体構造に適用すれば、主観の陰に隠れてしまうような相互作用でも、客観的に、システムティックに考慮される。「予期せぬ計算結果」に疑いを持ちつつも改めて構造を眺めると、確かに構造はそう語っており、己の主観とはいかに危険であるか、再認識させられる。また、そういった場合こそ大きな発見であることがしばしばである。たとえば、今回PSIの解析結果として、 $A_{-1A}$ 、 $A_{-1B}$ が $P_A$ 、 $P_B$ の電位を下げ、さらにmethyl-esterの配向が対称的でないことによりその影響力が異なっていたことを報告した。PSIの結晶構造<sup>17)</sup>が2001年に発表されてからすでに10年たつが、いったいこの間何人がこの事実を指摘して実際に研究を行ったであろうか。いきなりこの計算結果を持ち出せばにわかには信じがたいことかもしれないが、構造を改めて見れば誰でも納得できる極めて単純なことである。このように私たちは「計算を通して構造をさらに解釈する」姿勢で研究を進めていきたい。このような、単純ではあるが誰も指摘できなかった小さな「コロンブスの卵」を積み重ねていくことこそ、サイエンスには大切だと私たちは考える。先入観を持たずにサイエンスをしていかなくは、と自戒してやまない。

## 謝辞

第2回日本光合成学会公開シンポジウムでの講演

(2011年6月3日)の機会を与えてくださいました野口巧先生(名古屋大学)、池内昌彦先生(東京大学)に感謝いたします。

Received October 25, 2011, Accepted October 28, 2011,  
Published December 31, 2011

## 参考文献

- Guergova-Kuras, M., Boudreaux, B., Joliot, A., Joliot, P., and Redding, K. (2001) Evidence for two active branches for electron transfer in photosystem I, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98, 4437-4442.
- Umena, Y., Kawakami, K., Shen, J.-R., and Kamiya, N. (2011) Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II at 1.9 Å resolution, *Nature* 473, 55-60.
- Rigby, S. E. J., Nugent, J. H. A., and O'Malley, P. J. (1994) ENDOR and special triple resonance studies of chlorophyll cation radicals in photosystem 2, *Biochemistry* 33, 10043-10050.
- Diner, B. A., Schlodder, E., Nixon, P. J., Coleman, W. J., Rappaport, F., Lavergne, J., Vermaas, W. F. J., and Chisholm, D. A. (2001) Site-directed mutations at D1-His198 and D2-His197 of photosystem II in *Synechocystis* PCC 6803: sites of primary charge separation and cation and triplet stabilization, *Biochemistry* 40, 9265-9281.
- Okubo, T., Tomo, T., Sugiura, M., and Noguchi, T. (2007) Perturbation of the structure of P680 and the charge distribution on its radical cation in isolated reaction center complexes of photosystem II as revealed by fourier transform infrared spectroscopy, *Biochemistry* 46, 4390-4397.
- Sugiura, M., Rappaport, F., Brettel, K., Noguchi, T., Rutherford, A. W., and Boussac, A. (2004) Site-directed mutagenesis of *Thermosynechococcus elongatus* photosystem II: the O<sub>2</sub>-evolving enzyme lacking the redox-active tyrosine D, *Biochemistry* 43, 13549-13563.
- Davis, I. H., Heathcote, P., MacLachlan, D. J., and Evance, M. C. W. (1993) Modulation analysis of the electron spin echo signals of *in vivo* oxidised primary donor <sup>14</sup>N chlorophyll centres in bacterial, P870 and P960, and plant Photosystem I, P700, reaction centres, *Biochim. Biophys. Acta* 1143, 183-189.
- Kass, H., Fromme, P., Witt, H. T., and Lubitz, W. (2001) Orientation and electronic structure of the primary donor radical cation P700<sup>+</sup> in Photosystem I: a single crystals EPR and ENDOR study, *J. Phys. Chem B* 105, 1225-1239.
- Breton, J., Navedryk, E., and Leibl, W. (1999) FTIR study of the primary electron donor of Photosystem I (P700) revealing delocalization of the charge in P700<sup>+</sup> and localization of the triplet character in <sup>3</sup>P700, *Biochemistry* 38, 11585-11592.
- Saito, K., Ishida, T., Sugiura, M., Kawakami, K., Umena, Y., Kamiya, N., Shen, J.-R., and Ishikita, H. (2011) Distribution of the cationic state over the chlorophyll pair of photosystem II reaction center, *J. Am. Chem. Soc.* 133, 14379-14388.
- Noguchi, T., Tomo, T., and Inoue, Y. (1998) Fourier transform infrared study of the cation radical of P680 in the photosystem II reaction center: evidence for charge delocalization on the chlorophyll dimer, *Biochemistry* 37, 13614-13625.
- Manna, P., LoBrutto, R., Eijkelhoff, C., Dekker, J. P., and Vermaas, W. (1998) Role of Arg180 of the D2 protein in photosystem II structure and function, *Eur. J. Biochem.* 251, 142-154.
- Ermakova-Gerdes, S., Yu, Z., and Vermaas, W. (2001) Targeted random mutagenesis to identify functionally important residues in the D2 protein of photosystem II in *Synechocystis* sp. strain PCC 6803, *J. Bacteriol.* 183, 145-154.
- Ishikita, H., and Knapp, E. W. (2006) Function of redox-active tyrosine in photosystem II, *Biophys. J.* 90, 3886-3896.
- Iwata, S., and Barber, J. (2004) Structure of photosystem II and molecular architecture of the oxygen-evolving centre, *Curr. Opin. Struct. Biol.* 14, 447-453.
- Ishikita, H., Saenger, W., Loll, B., Biesiadka, J., and Knapp, E.-W. (2006) Energetics of a possible proton exit pathway for water oxidation in Photosystem II, *Biochemistry* 45, 2063-2071.
- Jordan, P., Fromme, P., Witt, H. T., Klukas, O., Saenger, W., and Krauss, N. (2001) Three-dimensional structure of cyanobacterial photosystem I at 2.5 Å resolution, *Nature* 411, 909-917.
- Saito, K., and Ishikita, H. (2011) Cationic state distribution over the P700 chlorophyll pair in Photosystem I, *Biophys. J.* 101, 2018-2025.

## Cationic State Distribution Over The P680 Chlorophyll Pair in Photosystem II

Hiroshi Ishikita<sup>1,2,\*</sup>, Keisuke Saito<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Career-Path Promotion Unit for Young Life Scientists, Kyoto University

<sup>2</sup>JST, PRESTO

## 集会案内

### 第20回 光合成の色素系と反応中心に関するセミナー開催予告

期日： 平成24年6月30日（土）午後2時から7月1日（日）午後4時まで

場所： 大阪大学 理学研究科 （豊中キャンパス）

開催の目的： 光合成の光反応系に関して、物理学、化学、生物学を融合した討論を行う。また、光合成生物、光化学反応系の進化に関する事項についても討論する。

内容：

講演会

<テクニカルセミナー>

「（AFMの原理と操作、観察について）」出羽毅久\*・角野歩（名工大、\*JSTさきがけ）

<光合成研究の最前線>

「（電子移動について）」石北央（京都大学生命科学系、JSTさきがけ）

ポスター発表 （図1枚を使い、3分間以内で要旨の説明を行う）

口頭発表 （討論を含めて一人15分を予定）

申込：

発表申し込み締め切り 平成24年6月22日（金）

参加申し込み締め切り 平成24年6月26日（火）

参加費：（6月30日の懇親会費、7月1日の昼食代を含む）

一般 5,000円（予定）

学生 3,000円（予定）

世話人： 大岡宏造（大阪大学）、大友征宇（茨城大学）、永島賢治（首都大学東京）

問い合わせ先： 今後の案内の配布を希望される方は、世話人代表・大岡（e-mail address: ohoka@bio.sci.osaka-u.ac.jp）までお知らせ下さい。案内はすべて電子メールにて配布いたします。また下記ホームページにて、更新情報を随時、掲載いたします。

[http://www.bio.sci.osaka-u.ac.jp/~ohoka/photosyn\\_seminar\\_2012/top.html](http://www.bio.sci.osaka-u.ac.jp/~ohoka/photosyn_seminar_2012/top.html)

その他： このセミナーでは、光合成生物の進化も含めた光反応系の基礎から応用までを幅広く議論し、異分野の学生・研究者が楽しく交流できる場を提供していきたいと考えています。また新しい研究テーマや方向性のヒントが得られることも期待しています。今後の運営・内容等に関してご意見等がありましたら、遠慮無く世話人代表までメールをいただければ幸いです。

## 集会案内

### 若手の会活動報告 ～第六回セミナー開催告知～

6月1～2日に東京工業大学にて光合成学会シンポジウムが開催されますが、2日のシンポジウム終了後に、若手の会第六回セミナーもあわせて開催予定です。今回は人工光合成、生態、代謝などをキーワードに、多岐に渡った視点でのセミナーを企画中です。様々な分野の最先端研究について勉強することで、個別の研究へのフィードバックと新たな研究分野の開拓の場となることを期待しています。現在までに決定している内容を載せますので、是非ご参加くださいますよう、よろしくお願い致します。また、<http://sites.google.com/site/photosynwakate/>にて、最新情報を掲載予定ですので、そちらもご参照下さい。

日時：2012 年6月2日 シンポジウム終了後～19時

場所：東京工業大学 すずかけホール内会議室

参加費：お茶代として300円程度を予定

問い合わせ・申し込み

成川礼（東京大・総文・助教）

tel: 03-5454-4375, mail: narikawa@bio.c.u-tokyo.ac.jp

## 事務局からのお知らせ

### ★入会案内

本会へ入会を希望される方は、会費（個人会員年会費：¥1,500、賛助法人会員年会費：¥50,000）を郵便振替（加入者名：日本光合成学会、口座番号：00140-3-730290）あるいは銀行振込（ゆうちょ銀行、019店(ゼロイチキョウと入力)、当座、0730290 名前：ニホンコウゴウセイガツカイ）にて送金の上、次ページの申し込み用紙、または電子メールにて、氏名、所属、住所、電話番号、ファックス番号、電子メールアドレス、入会希望年を事務局までお知らせください。

### ★会員名簿管理方法の変更と会費納入のお願い

学会の運営は、皆様に納めていただいております年会費によりまかなわれております。昨年度、会費滞納者を名簿から削除するの願いをいたしました。当該年度の会費が未納の場合、光合成研究が送られてくる封筒に、会費未納が印字されています。ご都合のつくときに、会費を納入下さい。1年間会費を滞納された場合、次年度よりお名前が会員名簿から削除され、光合成研究は届かなくなります。再入会される場合は、未納の分もあわせてお支払いいただきます。2011年1月に名簿の変更を行いましたので、複数年度の会費滞納者はおられなくなりました。会費納入状況などにつきましては、ご遠慮なく事務局（shikanai@pmg.bot.kyoto-u.ac.jp）までお問い合わせください。会員の皆様のご理解とご協力をお願い申し上げます。

## 日本光合成学会会員入会申込書

平成 年 月 日

日本光合成学会御中

私は日本光合成学会の趣旨に賛同し、平成 年より会員として入会を申し込みます。

]内に会員名簿上での公開承諾項目に○印をつけてください

] 氏名 (漢字) (必須)

氏名 (ひらがな)

氏名 (ローマ字)

] 所属

] 住所1

〒

] 住所2 (自宅の方または会誌送付先が所属と異なる場合にのみ記入)

〒

] TEL1

] TEL2 (必要な方のみ記入)

] FAX

] E-mail

個人会員年会費 1,500 円 (会誌、研究会、ワークショップなどの案内を含む)

賛助法人会員年会費 50,000 円 (上記と会誌への広告料を含む)

(振込予定日：平成 年 月 日) (会員資格は1月1日～12月31日を単位とします)

\*複数年分の会費を先払いで振り込むことも可能です。その場合、通信欄に(何年度～何年度分)とお書き下さい。

### 連絡先

〒153-8902 東京都目黒区駒場3-8-1

東京大学 大学院総合文化研究科 広域科学専攻 生命環境科学系

池内・成川研究室 日本光合成学会

TEL: 03-5454-6641, FAX: 03-5454-4337

E-mail: photosyn@bio.c.u-tokyo.ac.jp

ホームページ: <http://photosyn.c.u-tokyo.ac.jp>

郵便振替口座 加入者名：日本光合成学会 口座番号：00140-3-730290

銀行振込の場合 ゆうちょ銀行、019店(ゼロイチキョウと入力)、当座、0730290

名前：ニホンコウゴウセイガツカイ

## 日本光合成学会会則

### 第1条 名称

本会は日本光合成学会（The Japanese Society of Photosynthesis Research）と称する。

### 第2条 目的

本会は光合成の基礎および応用分野の研究発展を促進し、研究者相互の交流を深めることを目的とする。

### 第3条 事業

本会は前条の目的を達成するために、シンポジウム開催などの事業を行う。

### 第4条 会員

#### 1. 定義

本会の目的に賛同する個人は、登録手続を経て会員になることができる。また、団体、機関は、賛助会員になることができる。

#### 2. 権利

会員および賛助会員は、本会の通信および刊行物の配布を受けること、本会の主催する行事に参加することができる。会員は、会長を選挙すること、役員に選出されることことができる。

#### 3. 会費

会員および賛助会員は本会の定めた年会費を納めなければならない。

### 第5条 組織および運営

#### 1. 役員

本会の運営のため、役員として会長1名、事務局長1名、会計監査1名、常任幹事若干名をおく。役員任期は2年とする。会長、常任幹事は連続して二期を越えて再任されない。事務局長は五期を越えて再任されない。会計監査は再任されない。

#### 2. 幹事

幹事数名をおく。幹事任期は4年とする。幹事の再任は妨げない。

#### 3. 常任幹事会

常任幹事会は会長と常任幹事から構成され、会長がこれを招集し議長となる。常任幹事会は本会の運営に係わる事項を審議し、これを幹事会に提案する。事務局長と会計監査は、オブザーバーとして常任幹事会に出席することができる。

#### 4. 幹事会

幹事会は役員と幹事から構成され、会長がこれを招集し議長となる。幹事会は、常任幹事会が提案した本会の運営に係わる事項等を審議し、これを決定する。

#### 5. 事務局

事務局をおき、事務局長がこれを運営する。事務局は、本会の会計事務および名簿管理を行う。

#### 6. 役員および幹事の選出

会長は会員の直接選挙により会員から選出される。事務局長、会計監査、常任幹事は会長が幹事の中から指名し、委嘱する。幹事は常任幹事会によって推薦され、幹事会で決定され

る。会員は幹事を常任幹事会に推薦することができる。

#### 第6条 総会

1. 総会は会長が招集し、出席会員をもって構成する。議長は出席会員から選出される。
2. 幹事会は総会において次の事項を報告する。
  - 1) 前回の総会以後に幹事会で議決した事項
  - 2) 前年度の事業経過
  - 3) 当年度および来年度の事業計画
3. 幹事会は総会において次の事項を報告あるいは提案し、承認を受ける。
  - 1) 会計に係わる事項
  - 2) 会則の変更
  - 3) その他の重要事項

#### 第7条 会計

本会の会計年度は1月1日から12月31日までとする。当該年度の経理状況は、総会に報告され、その承認を受ける。経理は、会計監査によって監査される。本会の経費は、会費および寄付金による。

#### 付則

- 第1 年会費は個人会員1,500円、賛助会員一口50,000円とする。
- 第2 本会則は、平成14年6月1日から施行する。
- 第3 本会則施行後第一期の会長、事務局長、常任幹事にはそれぞれ、第5条に定める規定にかかわらず、平成14年5月31日現在の会長、事務局担当幹事、幹事が再任する。本会則施行後第一期の役員および幹事の任期は、平成14年12月31日までとする。
- 第4 本会則の改正を平成21年6月1日から施行する。

#### 日本光合成学会の運営に関する申し合わせ

1. 幹事会：

幹事は光合成及びその関連分野の研究を行うグループの主催者である等、日本の光合成研究の発展に顕著な貢献をしている研究者とする。任期は4年とするが、原則として再任されるものとする。
2. 事務局：

事務局長の任期は2年とするが、本会の運営を円滑に行うため、約5期（10年）を目途に再任されることが望ましい。
3. 次期会長：

会長の引き継ぎを円滑に行うため、次期会長の選挙は任期の1年前に行う。
4. 常任幹事会：

常任幹事会の運営を円滑におこなうため、次期会長は常任幹事となる。

## 幹事会名簿

秋本誠志*	神戸大学大学院理学研究科	園池公毅	早稲田大学教育学部
浅田浩二	京都大学	高市真一	日本医科大学生物学教室
池内昌彦	東京大学大学院総合文化研究科	高橋裕一郎	岡山大学大学院自然科学研究科
池上 勇	帝京大学	田中 歩	北海道大学低温科学研究所
泉井 桂	近畿大学生物理工学部生物工学科	田中 寛*	東京工業大学資源化学研究所
伊藤 繁	名古屋大学	民秋 均*	立命館大学総合理工学院
井上和仁	神奈川大学理学部	都筑幹夫	東京薬科大学生命科学部
白田秀明	帝京大学医学部	出羽毅久*	名古屋工業大学大学院工学研究科
榎並 勲	東京理科大学	寺島一郎	東京大学大学院理学系研究科
遠藤 剛*	京都大学大学院生命科学研究科	徳富(宮尾)光恵	農業生物資源研究所 光合成研究チーム
大岡宏造	大阪大学大学院理学研究科		
大杉 立	東京大学大学院農学生命科学研究科	鞆 達也	東京理科大学理学部
太田啓之	東京工業大学 バイオ研究基盤支援総合センター	仲本 準*	埼玉大学大学院理工学研究科
		永島賢治*	首都大学東京大学院理工学研究科
大友征宇*	茨城大学理学部	南後 守	大阪市立大学大学院理学研究科
大政謙次	東京大学大学院農学生命科学研究科	西田生郎	埼玉大学大学院理工学研究科
小川健一	岡山県農林水産総合センター 生物科学研究所	西山佳孝	埼玉大学大学院理工学研究科
		野口 巧	名古屋大学理学研究科
小野高明	茨城大学工学部生体分子機能工学科	長谷俊治	大阪大学蛋白質研究所
小俣達男	名古屋大学大学院生命農学研究科	林 秀則	愛媛大学 無細胞生命科学工学研究センター
垣谷俊昭	名古屋大学		
菓子野康浩*	兵庫県立大学理工学部	原登志彦	北海道大学低温科学研究所
金井龍二	埼玉大学	彦坂幸毅	東北大学大学院生命科学研究科
神谷信夫*	大阪市立大学大学院理学研究科	久堀 徹	東京工業大学資源化学研究所
熊崎茂一*	京都大学大学院理学研究科	日原由香子*	埼玉大学大学院理工学研究科
栗栖源嗣*	大阪大学蛋白質研究所	檜山哲夫	埼玉大学
小池裕幸	中央大学理工学部	福澤秀哉	京都大学大学院生命科学研究科
小林正美	筑波大学大学院数理物質科学研究科	藤田祐一	名古屋大学大学院生命農学研究科
坂本 亘	岡山大学資源生物科学研究所	前 忠彦	東北大学
櫻井英博	早稲田大学	牧野 周	東北大学大学院農学研究科
佐藤和彦	兵庫県立大学	増田真二*	東京工業大学 バイオ研究基盤支援総合センター
佐藤公行	岡山大学		
佐藤直樹	東京大学大学院総合文化研究科	増田 建	東京大学大学院総合文化研究科
佐藤文彦	京都大学大学院生命科学研究科	松浦克美	首都大学東京都市教養学部
鹿内利治	京都大学大学院理学研究科	松田祐介*	関西学院大学理工学部
重岡 成	近畿大学農学部	真野純一*	山口大学農学部
篠崎一雄*	理化学研究所植物科学研究センター	皆川 純	基礎生物学研究所
島崎研一郎	九州大学大学院理学研究院	宮下英明*	京都大学大学院地球環境学堂
嶋田敬三	首都大学東京	宮地重遠	海洋バイオテクノロジー研究所
白岩義博*	筑波大学生物科学系	村田紀夫	基礎生物学研究所
沈 建仁	岡山大学大学院自然科学研究科	山谷知行	東北大学大学院農学研究科
杉浦昌弘	名古屋市立大学 大学院システム自然科学研究科	横田明穂	奈良先端科学技術大学院大学 バイオサイエンス研究科
杉田 護	名古屋大学遺伝子実験施設	和田 元	東京大学大学院総合文化研究科
杉山達夫	名古屋大学		
鈴木祥弘	神奈川大学理学部		

\*平成23年より新幹事

## 編集後記

2012年度が始まりました。冬の寒さが続いたこともあり、今年の東京での桜の開花は遅めで、この号の編集を終える、4月第1週の週末にようやく満開を迎えそうです。昨年度は震災後の混乱から、落ち着かない気分の中で始まった1年でしたが、今年度は徐々に以前の日常を取り戻しつつあります。しかし震災以前とは、私たちの価値観は大きく変わり、また殆どの原子力発電所が停止をする中、日本のエネルギー事情も大きく変化しました。この号の特集にもあるように、光合成による物質生産の利用はますます重要性を増し、注目を浴びる分野となり、私たち光合成研究者の本領を問われる段階に来ています。実際、本学会の活動には、他分野の研究者からの大きく期待されているようです。さて「日本光合成研究会」から「日本光合成学会」に名称を変えて始まった現会長体制も、2期の最後の年を迎え、次期会長も決定しました。新会長による新機軸を楽しみにしつつ、残る任期を責任を持って終えたいと存じます。

＜東京大学 増田 建＞

## 記事募集

日本光合成学会では、会誌に掲載する記事を会員の皆様より募集しています。募集する記事の項目は以下の通りです。

- トピックス：光合成及び関連分野での纏まりのよいトピックス的な記事。
- 解説：光合成に関連するテーマでの解説記事。
- 研究紹介：最近の研究結果の紹介。特に、若手、博士研究員の方々からの投稿を期待しています。
- 集会案内：研究会、セミナー等の案内。
- 求人：博士研究員、専門技術員等の募集記事。
- 新刊図書：光合成関係、または会員が執筆・編集した新刊図書の紹介。書評も歓迎いたします。

記事の掲載を希望される方は、会誌編集担当、増田 (ctmasuda@mail.ecc.u-tokyo.ac.jp) まで御連絡下さい。

\*\*\*\*\*

「光合成研究」編集委員会

編集担当 増田 建 (東京大学)  
発行担当 和田 元 (東京大学)  
編集委員 栗栖源嗣 (大阪大学)  
編集委員 野口 航 (東京大学)  
編集委員 増田真二 (東京工業大学)

\*\*\*\*\*

日本光合成学会 2010-2011年役員

会長 池内昌彦 (東京大学)

事務局 鹿内利治 (京都大学)

常任幹事 沈 建仁 (岡山大学) (日本光生物学協会)  
常任幹事 和田 元 (東京大学) (会誌担当)  
常任幹事 増田 建 (東京大学) (会誌担当)  
常任幹事 佐藤直樹 (東京大学) (ホームページ担当)  
常任幹事 寺島一郎 (東京大学) (企画担当)  
常任幹事 高市真一 (日本医科大学) (企画担当)  
常任幹事 小川健一 (岡山県農林水産総合センター生物科学研究所) (企画担当)  
常任幹事 西田生郎 (埼玉大学) (企画担当)  
常任幹事 小林正美 (筑波大学) (企画担当)  
常任幹事 原登志彦 (北海道大学) (企画担当)  
常任幹事 牧野 周 (東北大学) (企画担当)  
常任幹事 伊藤 繁 (名古屋大学 名誉教授) (企画担当)  
常任幹事 太田啓之 (東京工業大学) (企画担当)  
常任幹事 皆川 純 (基礎生物学研究所) (企画担当)

会計監査 田中 歩 (北海道大学)

\*\*\*\*\*

光合成研究 第22巻 第1号 (通巻63号) 2012年4月30日発行

日 本 光 合 成 学 会

〒153-8902 東京都目黒区駒場3-8-1

東京大学 大学院総合文化研究科 広域科学専攻 生命環境科学系

池内・成川研究室内 日本光合成学会

TEL: 03-5454-6641, FAX: 03-5454-4337

E-mail: photosyn@bio.c.u-tokyo.ac.jp

ホームページ: <http://photosyn.c.u-tokyo.ac.jp>

郵便振替口座 加入者名: 日本光合成学会 口座番号: 00140-3-730290

銀行振込の場合 ゆうちょ銀行、019店(ゼロイチキュウと入力)、当座、0730290

名前: ニホンコウゴウセイガツカイ