

# 光合成研究

第 29 卷 第 2 号 (通巻 85 号) 2019 年 8 月  
NEWS LETTER Vol. 29 NO. 2 August 2019

THE JAPANESE SOCIETY OF PHOTOSYNTHESIS RESEARCH

ご案内	日本光合成学会 次期会長選挙のお知らせ	90
トピックス	サンゴの緑色蛍光は共生藻類の誘引にはたらく 相原 悠介 (名古屋大)	91
解説特集	「光質と光合成」	99
序文	高林 厚史 他 (北海道大)	100
解説	赤色光と青色光による気孔開口の誘導 安藤 英伍 他 (名古屋大)	102
解説	陸上の日射環境と光合成色素の吸収特性 —高精度分光日射観測によって明らかになってきたこと— 久米 篤 (九州大)	116
解説	遠赤色光が光合成に与える影響 河野 優 (東京大)	125
解説	人工光植物栽培における光質と光合成 村上 貴一 他 (農研機構)	138
解説	赤潮藻類の光応答 紫加田 知幸 他 (水産研)	147
解説	シアノバクテリアの光色順化の多様性と進化 広瀬 侑 (豊橋技科大)	156
表紙の紹介	“分裂リング”による色素体の分裂増殖機構 吉田 大和 (東京大)	171
特別企画	第 8 回「ミシガン・アナーバーでの 6 ヶ月」 藤井 祥 (京都大)	172
報告記事	第 18 回若手の会セミナー開催報告 清水 隆之 (東京大)	176
報告記事	光合成学会若手の会 第 18 回セミナーに参加して 高木 健輔 (埼玉大)	177
報告記事	10th International Conference «Photosynthesis and Hydrogen Energy Research for Sustainability – 2019» 参加報告 植野 嘉文 (神戸大)	178
報告記事	14 <sup>th</sup> International Conference on Tetrapyrrole Photoreceptors of Photosynthetic Organisms 参加報告 船越 大地 (立命館大)	180
集会案内	藍藻の分子生物学 2019 の開催案内 成川 礼 他 (静岡大)	181
事務局からのお知らせ		183
日本光合成学会会員入会申込書		184
日本光合成学会会則		185
「光合成研究」投稿規定		187
幹事会名簿		188
会員名簿		189
編集後記・記事募集		199
「光合成研究」編集委員・日本光合成学会 2019 年度役員		200
次期会長選挙 投票用紙		
賛助法人会員広告		

## ご案内：日本光合成学会 次期会長選挙のお知らせ

「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、次期会長選挙(任期:令和 3 年 1 月 1 日～令和 4 年 12 月 31 日の 2 年間)を行ないます。本会では任期一年前に新会長を選出し、会の円滑、継続的な運営をはかることになっています。この会報の末尾に添付されている投票用紙に会員の中から会長候補者 1 名の氏名を明記し、同封した返信用封筒に入れて選挙管理委員会宛に 9 月 30 日までにご返送下さい (消印有効)。会員名簿は本号の巻末をご覧ください。

これまでの本会会長は、宮地重遠、西村光雄、佐藤公行、金井龍二、井上頼直、高宮建一郎、村田紀夫 (二期)、伊藤繁 (二期)、池内昌彦 (二期)、田中歩、高橋裕一郎 (二期)、鹿内利治 (現会長:任期 平成 31 年 1 月 1 日～令和 2 年 12 月 31 日) の諸氏です。「会則 5 条の 1 では会長は二期を超えて再任されないこと」となっております。今回の選挙では村田紀夫、伊藤繁、池内昌彦、高橋裕一郎の四氏に被選挙権はありません。

日本光合成学会役員選出に関する申し合わせ (平成 27 年 5 月 27 日幹事会) 第 2 条「幹事は、会長選挙に推薦する候補者としてふさわしい会員を 3 名連記で投票する。投票結果が上位の会員について、常任幹事会は、本人の意向を確認した上で、若干名を推薦候補者として決定する。」に基づき、常任幹事会は以下の 2 名 (五十音順) を会長候補者として推薦します。

西山佳孝 (埼玉大学)、久堀徹 (東京工業大学)

日本光合成学会 選挙管理委員会

増田 建 (東京大学大学院総合文化研究科広域科学専攻)

和田 元 (東京大学大学院総合文化研究科広域科学専攻)

---

投票用紙の送付先

〒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 15-305A

和田研究室内

日本光合成学会選挙管理委員会 行き



## トピックス

## サンゴの緑色蛍光は共生藻類の誘引にはたらく

基礎生物学研究所

名古屋大学大学院 理学研究科 生命理学専攻 (現所属)

相原 悠介\*

サンゴ礁の海域では、緑をはじめとし、黄、赤など鮮やかな体色のサンゴを見ることができる。この体色は、サンゴが緑色蛍光タンパク質 (GFP) とその類縁の蛍光タンパク質を大量に産生していることに由来する。これらの蛍光タンパク質は生体内タンパク質を可視化する技術に応用され、その影響は今や生命科学全般に及ぶ。では、蛍光タンパク質はそもそもサンゴにとってどのような役割を持つのだろうか？最近我々は、「サンゴの緑色蛍光が共生藻類 (褐虫藻) の誘引にはたらく」ことを実験的に証明した。本成果は我々の知る限り、蛍光という物理現象が宿主から共生相手へのシグナルとしてはたらくことを初めて示すものである。

## 1. はじめに

造礁サンゴは、真核藻類である褐虫藻 (*Symbiodinium* spp.) を細胞内共生させることで (図1)、貧栄養な熱帯の海水域で繁栄し、サンゴ礁生態系の基盤を成している。この共生関係において、褐虫藻は宿主サンゴに光合成産物を供給し、サンゴは褐虫藻に無機養分を供給するという、効率的な代謝交換が実現している。褐虫藻との共生関係なしには、造礁サンゴは成長・生存することができない。

多くのサンゴ種は卵のステージでは褐虫藻を持たず、幼生<sup>1)</sup>もしくは幼ポリプ<sup>2)</sup>のステージで環境中から獲得する。また成体となっても、特にストレスを受けて体内の褐虫藻を失った後 (白化現象) などには環境中から新たな褐虫藻を獲得することができると考えられている<sup>3,4)</sup>。しかしながら、サンゴ礁海域における褐虫藻の存在密度は極めて低い<sup>5)</sup>。サンゴは一生のほとんどで固着生活を営む一方、環境中の褐虫藻は鞭毛を使って遊泳することができる<sup>6)</sup>ことから、褐虫藻の獲得効率を高めるために、サンゴが褐虫藻を呼び寄せるシグナルがあるのではないかと想定されてきた。

これまで最も受け入れられてきた仮説は、宿主サンゴから発せられる何らかの化学シグナルに褐虫藻が誘引されるというモデルである<sup>7,8)</sup>。もうひとつの仮説は、宿主サンゴからの光シグナルが誘引にはたらくとするモデルである<sup>9)</sup>。多くのサンゴ種は緑色蛍光タンパク質 (GFP) を産生することで、紫外～青色光の下で鮮やかな緑色を呈する (図1)<sup>10,11)</sup>。そこで Hollingsworth らは、サンゴの緑色蛍光が褐虫藻を誘引するという説を提唱した<sup>9)</sup>が、後述するように、実験的な裏付けは為されていなかった。そこで我々は、実験室環境および自然環境下での実験により、サンゴの緑色蛍光が褐虫藻を誘引するかどうかの検証を行った。

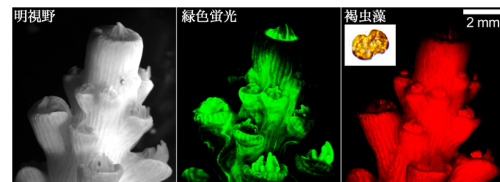


図1. ウスエダミドリイシ (*Acropora tenuis*) の枝内の緑色蛍光 (中央) と褐虫藻の自家蛍光 (右) の分布

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

## 2. 褐虫藻の走光性の作用スペクトル

Hollingsworth らは、自由遊泳状態の褐虫藻が白色光のプリズム分光のうち緑色の波長域に集合したという結果を基に蛍光誘引説を提唱した<sup>9)</sup>。しかしながら、蛍光現象には蛍光物質を励起するための別の光源（この場合は太陽光）が必要である。そのため、蛍光への誘引を実証するためには、まず「励起光源には誘引されずに蛍光光源に誘引される」という特性が褐虫藻にあるかどうかを検討する必要がある。そこで、紫外～遠赤色光域の様々な強度の光について、褐虫藻の走光性の作用スペクトルの測定を試みた。

最初に、褐虫藻の培養株の一つである OTcH-1 (クレード A) を用いて走光性を評価する実験系を確立した。角型の透明プラスチックコンテナに褐虫藻培養液を投入し、一方向から光を 10 分照射した後、入射側(P)とその反対側(D)とに培養液を分断した(図 2 A)。それぞれの側の細胞密度から、走光性のインデックスを  $[(P - D)/(P + D)]$  として算出した。このインデックスは-1 から 1 までの値を取り、正・負の値がそれぞれ正・負の走光性(光源に向かう・光源から逃げる)の強度を示す<sup>12)</sup>。先行研究により、褐虫藻の走光性の強度が日中の時間によって変化することが知られている<sup>6)</sup>。そこでこの実験系を用いて、12 時間/12 時間の明暗周期で生育した褐虫藻において、明期中の走光性の活性変化を解析した。培養液を 2 時間おきにサンプリングして緑色光に対する走光性インデックスを求めたところ、明期 2 - 8 時間で正の走光性が見られ、もっとも活性が高かったのは明期 4 時間であった<sup>13)</sup>。そこでこれ以降の走光性・誘引実験はすべて明期 2 - 5 時間の褐虫藻培養液を用いて行った。

次に、基礎生物学研究所の大型スペクトログラフ<sup>14)</sup>を用い、褐虫藻の走光性の作用スペクトルを詳細に解析した(図 2 B)。この装置により、360 - 700 nm の波長域の単色光をそれぞれ多段階の光強度 ( $0.01 - 60 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) で、多数のサンプルに同時照射できる。その結果、褐虫藻は紫外(400 nm ピーク)、青色(440 nm ピーク)、緑色(510 nm ピーク)、赤色(680 nm ピー

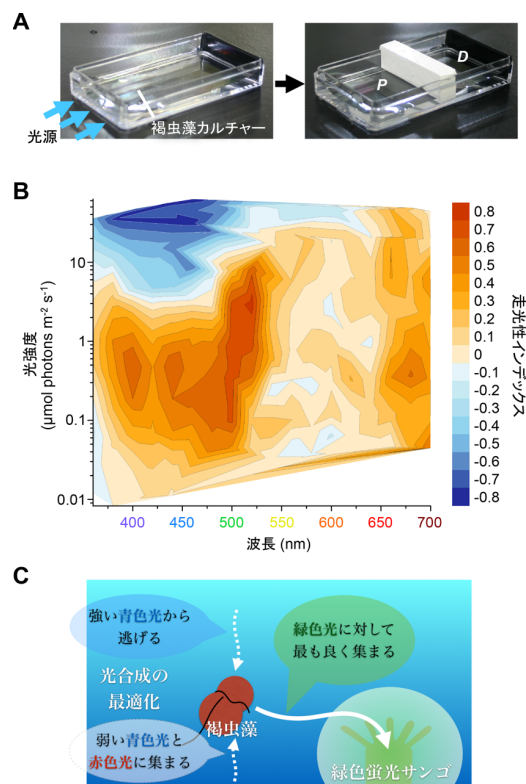


図2. 褐虫藻の走光性の特徴

A, 走光性アッセイに用いた実験装置。B, 褐虫藻 (OTcH-1) の走光性スペクトルを示す等値線図。3 回の独立した実験の平均を示す。Aihara et al. (2019)<sup>13)</sup>より引用。C, 走光性スペクトルから推測される、褐虫藻の走光行動の役割。

ク)の弱光に対して正の走光性を示した。加えて、紫外/青色(375 - 475 nm)の強光に対して顕著な負の走光性を示した。褐虫藻は光合成のために青～緑色域と赤色域の光を利用するが<sup>15)</sup>、強い紫外/青色光は光化学系 II の傷害を引き起こしてしまう<sup>16)</sup>。したがって、上述の走光性の特性は、褐虫藻が光合成に適した光環境を探して遊泳することを可能にしていると考えられる(図 2C)。一方、正の走光性が最も顕著に見られたのは、緑色光に対してであった。海中では水深が深いほど太陽光の長波長成分が水に吸収され、青色光が優勢な光環境となる。したがって  $3 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  より強い青色光環境であれば、正の走光性を誘導せず、サンゴの緑色蛍光に対する誘引が観察されるのではないかと考えられた(図 2C)。

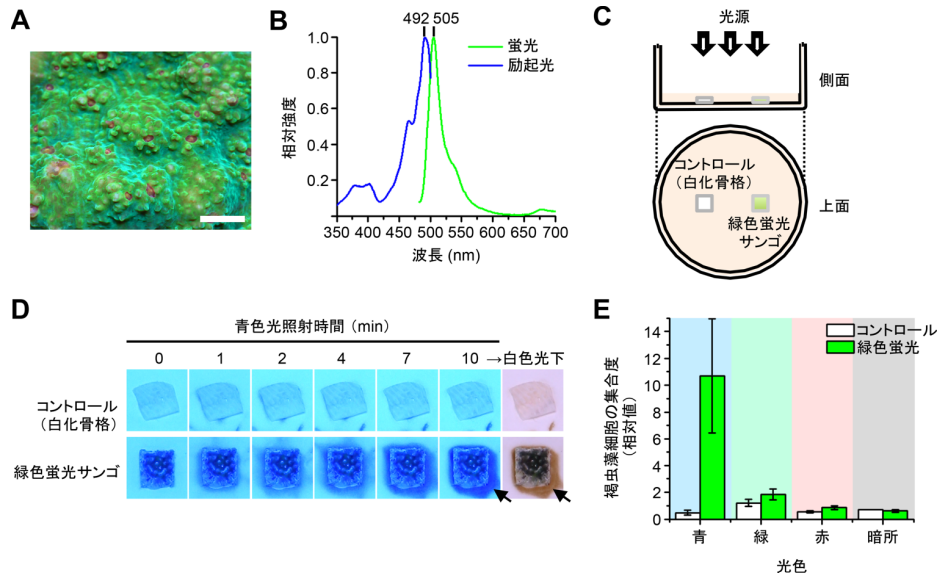


図3. 緑色蛍光サンゴによる褐虫藻の誘引

A, 本研究に用いたキッカサンゴ (*E. aspera*) の写真。撮影は自然の光条件による。バーは1 cm。B, A のサンゴの蛍光スペクトル (青: 励起光, 緑: 蛍光)。C, 蛍光誘引アッセイの模式図。D, 8 mm 四方のサンゴ骨格片に褐虫藻が誘引される様子の時間変化。矢印は褐虫藻の細胞群を示す。青色光の強度は  $20 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。E, 様々な色の光の下での蛍光サンゴの褐虫藻誘引効果。照射時間は 10 分間で、光強度は全て  $20 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。値は照射前の褐虫藻培養液の細胞密度に対する相対値。エラーバーは  $\pm\text{SE}$  で、3 回の独立した実験の平均を示す。Aihara et al. (2019)<sup>13)</sup>より引用。

### 3. 緑色蛍光による褐虫藻の誘引

そこで我々は、上記の光条件で緑色蛍光サンゴが褐虫藻を誘引できるかどうか検討した。今回用いたサンゴはキッカサンゴ (*Echinophyllia aspera*) の緑色群体 (図 3A) であり、青色光を吸収して緑色蛍光を発する。吸収・蛍光ピークはそれぞれ 492 nm, 505 nm であり (図 3B)、サンゴの GFP の特徴<sup>11)</sup>と一致した。このサンゴを 8 mm 四方サイズの断片にカットし、2つの断片を白色のプラスチックコンテナに静置した。そのうち一方は生きたサンゴをカットしたもの、もう一方は死んで白化した骨格をカットしたものである (図 3C)。サンゴが緑色蛍光を発する光条件、つまり青色光を上部から 10 分照射したところ、生きたサンゴ断片の周囲に褐虫藻細胞が集合することが観察され (図 3D)、その細胞数は白化骨格断片と比べて 10 倍にまで達した (図 3E)。対照的に、サンゴが緑色蛍光を発しない光条件、すなわち緑色光や赤色光を照射しても、この褐虫藻の誘引効果

は見られなかった。なお、この実験においてはサンゴ片を透明なプラスチックレジンで覆ったため、褐虫藻がサンゴの放出する何らかの化学物質に誘引されるという可能性は排除される。

サンゴ片で見られた褐虫藻の誘引が緑色蛍光と直接関係するかどうかを検討するため、人工の蛍光色素を用いた実験を行った。直径 8 mm のドーム型の白色プラスチックディスクを一对作成し、片方は緑色蛍光染料 (Green fluorescent dye: GFD) を塗布し、もう片方は塗布しないものを用意した。この GFD の蛍光スペクトルのピークは 504 nm であり (図 4A)、今回用いたキッカサンゴのそれとほとんど同じであった。青色光の下で観察したところ、サンゴ片の場合と同様、緑色蛍光ディスクに褐虫藻細胞が集まった (図 4B, C)。対照的に、GFD が緑色蛍光を発しない光条件、すなわち緑色光や赤色光を照射しても、この褐虫藻の誘引効果は見られなかった (図 4C)。これらの結果は GFD に由来する緑色蛍光が褐虫藻を

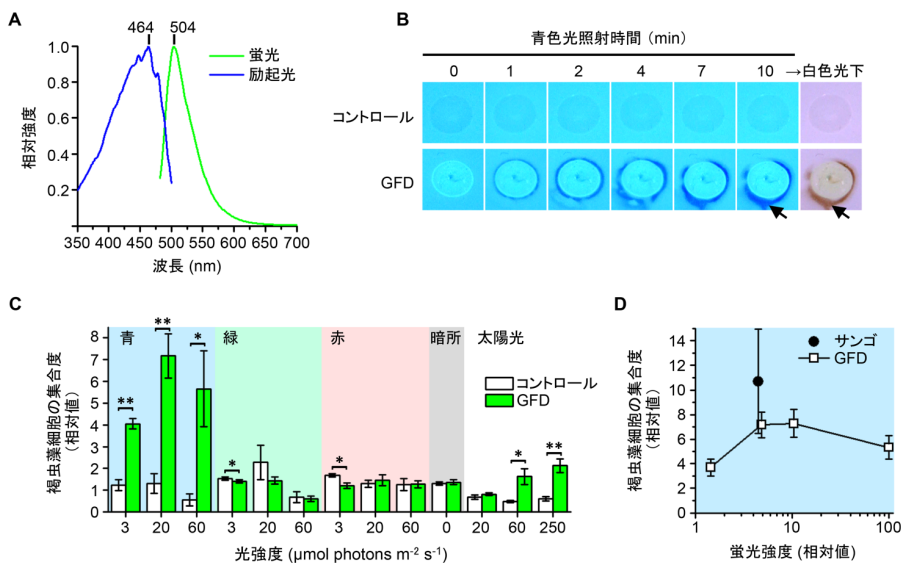


図4. 人工の緑色蛍光物体による褐虫藻の誘引

A, 本研究に用いた緑色蛍光染料 (Green fluorescent dye: GFD) の蛍光スペクトル (青: 励起光, 緑: 蛍光)。B, 直径 8 mm の緑色蛍光物体に褐虫藻が誘引される様子の時間変化。矢印は褐虫藻の細胞群を示す。青色光の強度は  $20 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。C, 様々な光条件における緑色蛍光物体の褐虫藻誘引効果。照射時間は 10 分間。値は照射前の褐虫藻培養液の細胞密度に対する相対値。 $**P < 0.01$  および  $*P < 0.05$  は Student's *t* 検定による。D, 緑色蛍光サンゴと GFD の蛍光強度と褐虫藻誘引効果との関係。C, D のエラーバーは  $\pm$ SE で、5 回の独立した実験の平均を示す。ただしサンゴの結果は図 3E の青色光条件と同一のもの。Aihara et al. (2019)<sup>13)</sup> より引用。

誘引するというを示しており、青色光の下でのサンゴ片の誘引効果も、GFP に由来する緑色蛍光が関与する、という我々の仮説を支持している。

様々な強度の青色光の下で GFD の誘引効果を検討したところ、弱光 ( $3 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) から強光 ( $60 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) までの幅広い強度で誘引効果が見られた (図 4C)。青色光は 50 m もの水深まで到達することから、緑色蛍光による褐虫藻の誘引は、広く浅場から深場に生息するサンゴで起こると考えられる。また単色の青色光のみならず、太陽光の下でも緑色蛍光染料の誘引効果が見られた (図 4C)。加えて、蛍光強度が今回用いた緑色蛍光サンゴの 25% しかない緑色蛍光染料においても誘引効果が見られた (図 4D) ことから、今回のキッカサンゴよりも蛍光強度が低いサンゴなどでも、褐虫藻を誘引することができるだろうと考えられる。以上を総合し、幅広い

生息環境や種類のサンゴが緑色蛍光により褐虫藻を誘引できると結論づけられた<sup>13)</sup>。

#### 4. サンゴ礁海域における緑色蛍光の褐虫藻誘引効果

上述の実験室における結果を踏まえて、我々は自然の光環境においても緑色蛍光が褐虫藻を誘引するかどうか検討した。沖縄県瀬底島のサンゴ礁海域の 9 箇所 (水深 3 - 6 m) に一対の海水トラップを沈めた。そのうち一つは白地 (コントロール) で、もう片方は白地に緑色蛍光ペイントを塗ったものである (図 5A)。晴れた日の日中に 3 時間設置した後にトラップ内の海水を回収し、その中の褐虫藻細胞の密度を褐虫藻特異的プライマー<sup>17)</sup>による定量 PCR にて推定した。その結果、緑色蛍光トラップにおける褐虫藻細胞数は、対応するコントロールトラップのものとは比べ、平均して 2.5 倍多かった (図 5B)。この結果より、



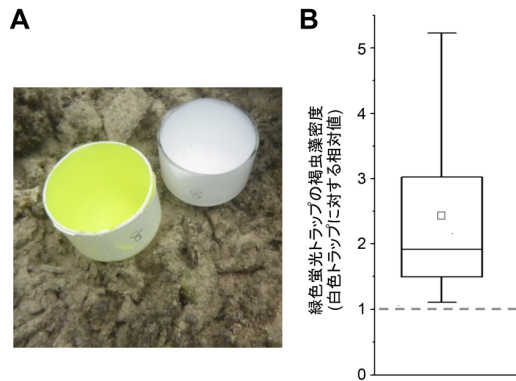


図5. サンゴ礁海域における、緑色蛍光トラップによる褐虫藻細胞の誘引

A, 緑色蛍光染料を塗布した海水トラップと塗布しなかった白色トラップの写真。B, 緑色蛍光トラップの褐虫藻密度の箱ひげ図。同一地点に設置した白色トラップにおける値に対する相対値を示す。箱内の四角は平均値。データは9箇所サンプリングサイトで取得した。Aihara et al. (2019)<sup>13)</sup>より引用。

自然のサンゴ礁の光環境でも、緑色蛍光は自由遊泳状態の褐虫藻を誘引する効果を持つことが示された<sup>13)</sup>。

## 5. サンゴの緑色蛍光と GFP 類の役割

造礁サンゴの生存にとって褐虫藻との共生関係は必要不可欠である。宿主サンゴの周囲の褐虫藻密度と共生効率に関連があることから<sup>18, 19)</sup>、今回見出された緑色蛍光による褐虫藻の誘引は、サンゴの共生成功率を高めることに寄与していると言えるだろう。今後はこの現象が、実際の自然界においてどの程度重要なはたらきをしているかを調べていく必要がある。

サンゴの持つ蛍光タンパク質の役割についてはこれまで数多くの研究の対象となっており、特に、サンゴに共生する褐虫藻の光合成を最適化するはたらきが提唱されてきた。具体的には、褐虫藻の光合成色素が効率よく吸収できる光質への変換に寄与しているという説<sup>10)</sup>や、逆に褐虫藻の光合成装置を有害な短波長光から守っていると説<sup>20)</sup>である。一方で、サンゴが蛍光タンパク質の発現を強く誘導するのは、共生成立

前の幼生や幼ポリプ<sup>21)</sup>、白化現象中<sup>22)</sup>といった状況であることが知られている。これらの状況ではサンゴ体内に褐虫藻がないか非常に少ないので、蛍光タンパク質が褐虫藻の光合成の最適化のための機能を果たしているとは考え難い。むしろいずれも新たな褐虫藻を環境中から必要とするタイミングであることから、これらの状況においてこそ、緑色蛍光による褐虫藻の誘引に大きな意義があることが示唆される。

褐虫藻と共生する海洋生物の多くは GFP を持つ<sup>23)</sup>ことから、GFP を用いた褐虫藻の誘引はサンゴ以外にも一般的な現象であることが示唆される。サンゴを含むこれらの生物種において、シアン、緑、黄、赤といった様々な蛍光色のバリエーションが知られる<sup>24, 25)</sup>が、その理由は、異なる蛍光色を選好する褐虫藻種をそれぞれ選択して誘引するためであるかもしれない。今回解析に用いた褐虫藻系統 (OTcH-1、クレード A) では緑色光への走性をもっとも顕著だったが、他にも遺伝的に離れた複数の褐虫藻系統の走光性を調べることでこの仮説に取り組むことができると考えている。一方で、褐虫藻と共生しない海洋生物の多くもまた GFP を持つ。走光性は運動能力を持つ生物に普遍的な現象である<sup>26)</sup>ことから考えると、これらの蛍光性の海洋生物は、蛍光によって餌となるプランクトンをおびき寄せているのかもしれない<sup>27)</sup>。

## 6. 緑色蛍光による誘引を可能にする分子メカニズム

本研究により、蛍光という物理現象が宿主から共生相手へのシグナルとなるしくみが初めて明らかとなった。最近 Cleves らは、サンゴの受精卵に CRIPR/Cas9 システムによるゲノム編集を適用することで GFP 遺伝子群を機能欠損させ、幼生の蛍光をほとんど失わせることに成功した<sup>28)</sup>。このシステムを用いれば、蛍光シグナルが共生の成功率にどれほど寄与するのかを明らかにすることが可能になるだろう。

褐虫藻の走光性を可能にするメカニズムについては、いまだほとんど不明である。褐虫藻は細胞内に眼点らしき構造体を持つ<sup>29)</sup>が、走光性に

関与する光受容体は知られていない。我々は褐虫藻のゲノム情報から光受容体遺伝子を探索した結果、3つの独立したオプシン遺伝子群を見出している<sup>13)</sup>。興味深いことに、そのうちの一群は褐虫藻系統に特有のオプシンであることがわかった。光合成色素や未知の光受容体などの可能性は残されているものの、これらのオプシン遺伝子が、それぞれの吸収波長域に対応した走光性に関与しているのではないかと考えられる。褐虫藻の遺伝子組換え手法を安定的に確立することができれば、この課題の突破口となるだろう。

## 7. おわりに

サンゴと褐虫藻の共生を成立・維持・崩壊させるメカニズムについては多くの説が提示され、様々な生態学的解析が為されてきた。本研究では生理学的解析を駆使することで、その実態の一端が明らかにすることができた。本研究のように多分野の解析手法を組み合わせることで、上記メカニズムの詳細に迫る研究が今後ますます盛んになると期待している。

## 謝辞

本研究は基礎生物学研究所の高橋俊一准教授、皆川純教授および東北大学の丸山真一朗助教とともに構想した。ジェームズクック大学（オーストラリア）の Andrew H. Baird 教授と産業総合研究所の井口亮博士にはサンゴ礁海域での海水サンプリングを担当していただいた。基礎生物学研究所の亀井保博准教授には大型スペクトログラフの使用法に関してご教授いただいた。基礎生物学研究所の佐治俊幸氏には、数々の実験装置の作成に関して助言をいただいた。この場を借りて心から感謝申し上げます。

本研究は日本学術振興会科学研究費補助金（18K19240、16K14814、16H06552）、基礎生物学研究所の共同研究利用プログラム（15-362、16-334、17-310）および Gordon & Betty Moor Foundation's Marine Microbiology Initiative（4985）の支援を受けて行われた。

Received Jul 8, 2019; Accepted Jul 22, 2019; Published Aug 31, 2019.

## 参考文献

1. Cumbo, V.R., Baird, A.H., and van Oppen, M.J.H. (2013) The promiscuous larvae: flexibility in the establishment of symbiosis in corals. *Coral Reefs* **32**, 111–120.
2. Abrego, D., Oppen, M.J.H.V., and Willis, B.L. (2009) Onset of algal endosymbiont specificity varies among closely related species of *Acropora* corals during early ontogeny. *Mol. Ecol.* **18**, 3532–3543.
3. Baker, A. C. (2001) Reef corals bleach to survive change. *Nature* **411**, 765.
4. Berkemans Ray and van Oppen Madeleine J.H. (2006) The role of zooxanthellae in the thermal tolerance of corals: a ‘nugget of hope’ for coral reefs in an era of climate change. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **273**, 2305–2312.
5. Yamashita, H., Suzuki, G., Hayashibara, T., and Koike, K. (2013) *Acropora* recruits harbor “rare” *Symbiodinium* in the environmental pool. *Coral Reefs* **32**, 355–366.
6. Fitt, W.K. and Trench, R.K. (1983) The relation of diel patterns of cell division to diel patterns of motility in the symbiotic dinoflagellate *Symbiodinium microadria ticum* freudenthal in culture. *New Phytol.* **94**, 421–432.
7. Fitt, W.K. (1984) The role of chemosensory behavior of *Symbiodinium microadriaticum*, intermediate hosts, and host behavior in the infection of coelenterates and molluscs with zooxanthellae. *Mar. Biol.* **81**, 9–17.
8. Takeuchi, R., Jimbo, M., Tanimoto, F., Tanaka, C., Harii, S., Nakano, Y., Yasumoto, K., and Watabe, S. (2017) Establishment of a model for chemoattraction of *Symbiodinium* and characterization of chemotactic compounds in *Acropora tenuis*. *Fish. Sci.* **83**, 479–487.
9. Hollingsworth, L.L., Kinzie, R.A., Lewis, T.D., Krupp, D.A., and Leong, J.-A.C. (2005) Phototaxis of motile zooxanthellae to green light may facilitate symbiont capture by coral larvae. *Coral Reefs* **24**, 523–523.
10. Kawaguti, S. (1969) Effect of the green fluorescent pigment on the productivity of the reef corals. *Micronesica* **5**, 121.

11. Matz, M.V., Fradkov, A.F., Labas, Y.A., Savitsky, A.P., Zaisky, A.G., Markelov, M.L., and Lukyanov, S.A. (1999) Fluorescent proteins from nonbioluminescent Anthozoa species. *Nat. Biotechnol.* **17**, 969.
12. Hartz, A.J., Sherr, B.F., and Sherr, E.B. (2011) Photoresponse in the heterotrophic marine dinoflagellate *Oxyrrhis marina*. *J. Eukaryot. Microbiol.* **58**, 171–177.
13. Aihara, Y., Maruyama, S., Baird, A.H., Iguchi, A., Takahashi, S., and Minagawa, J. (2019) Green fluorescence from cnidarian hosts attracts symbiotic algae. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **116**, 2118–2123.
14. Watanabe, M., Furuya, M., Miyoshi, Y., Inoue, Y., Iwahashi, I., and Matsumoto, K. (1982) Design and performance of the Okazaki large spectrograph for photobiological research. *Photochem. Photobiol.* **36**, 491–498.
15. Halldal, P. (1968) Photosynthetic capacities and photosynthetic action spectra of endozoic algae of the massive coral *Favia*. *Biol. Bull.* **134**, 411–424.
16. Karim, W., Seidi, A., Hill, R., Chow, W.S., Minagawa, J., Hidaka, M., and Takahashi, S. (2015) Novel characteristics of photodamage to PSII in a high-light-sensitive *Symbiodinium* phylotype. *Plant Cell Physiol.* **56**, 1162–1171.
17. LaJeunesse, T.C., Bhagooli, R., Hidaka, M., deVantier, L., Done, T., Schmidt, G.W., Fitt, W.K., and Hoegh-Guldberg, O. (2004) Closely related *Symbiodinium* spp. differ in relative dominance in coral reef host communities across environmental, latitudinal and biogeographic gradients. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **284**, 147–161.
18. Colley Nansi J., Trench R.K., and Smith David Cecil. (1983) Selectivity in phagocytosis and persistence of symbiotic algae by the scyphistoma stage of the jellyfish *Cassiopeia xamachana*. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **219**, 61–82.
19. Kinzie, R.A., Takayama, M., Santos, S.R., and Coffroth, M.A. (2001) The adaptive bleaching hypothesis: Experimental tests of critical assumptions. *Biol. Bull.* **200**, 51–58.
20. Salih, A., Larkum, A., Cox, G., Kühl, M., and Hoegh-Guldberg, O. (2000) Fluorescent pigments in corals are photoprotective. *Nature* **408**, 850.
21. Kenkel C.D., Traylor M.R., Wiedenmann J., Salih A., and Matz M.V. (2011) Fluorescence of coral larvae predicts their settlement response to crustose coralline algae and reflects stress. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **278**, 2691–2697.
22. Ricaurte, M., Schizas, N.V., Ciborowski, P., and Boukli, N.M. (2016) Proteomic analysis of bleached and unbleached *Acropora palmata*, a threatened coral species of the Caribbean. *Mar. Pollut. Bull.* **107**, 224–232.
23. Deheyn, D.D., Kubokawa, K., McCarthy, J.K., Murakami, A., Porrachia, M., Rouse, G.W., and Holland, N.D. (2007) Endogenous green fluorescent protein (GFP) in amphioxus. *Biol. Bull.* **213**, 95–100.
24. Labas, Y.A., Gurskaya, N.G., Yanushevich, Y.G., Fradkov, A.F., Lukyanov, K.A., Lukyanov, S.A., and Matz, M.V. (2002) Diversity and evolution of the green fluorescent protein family. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **99**, 4256–4261.
25. Alieva, N.O., Konzen, K.A., Field, S.F., Meleshkevitch, E.A., Hunt, M.E., Beltran-Ramirez, V., Miller, D.J., Wiedenmann, J., Salih, A., and Matz, M.V. (2008) Diversity and evolution of coral fluorescent proteins. *PLoS ONE* **3**, e2680.
26. Jékely Gáspár. (2009) Evolution of phototaxis. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **364**, 2795–2808.
27. Haddock, S.H.D. and Dunn, C.W. (2015) Fluorescent proteins function as a prey attractant: experimental evidence from the hydromedusa *Olindias formosus* and other marine organisms. *Biol. Open* **4**, 1094–1104.
28. Cleves, P.A., Strader, M.E., Bay, L.K., Pringle, J.R., and Matz, M.V. (2018) CRISPR/Cas9-mediated genome editing in a reef-building coral. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **115**, 5235–5240.
29. Yamashita, H., Kobiyama, A., and Koike, K. (2009) Do uric acid deposits in zooxanthellae function as eye-spots? *PLoS ONE* **4**, e6303.

## Green fluorescence from host corals attracts symbiotic algae

Yusuke Aihara

<sup>1</sup>National Institute of Basic Biology

<sup>2</sup>Current address: Division of Biological Science, Graduate School of  
Science, Nagoya University



解説特集

光質と光合成

Editor: 高林 厚史 (北海道大)、矢守 航 (東京大)

序文	高林 厚史 他 (北海道大)	100
解説 赤色光と青色光による気孔開口の誘導	安藤 英伍 他 (名古屋大)	102
解説 陸上の日射環境と光合成色素の吸収特性 —高精度分光日射観測によって明らかになってきたこと—	久米 篤 (九州大)	116
解説 遠赤色光が光合成に与える影響	河野 優 (東京大)	125
解説 人工光植物栽培における光質と光合成	村上 貴一 他 (農研機構)	138
解説 赤潮藻類の光応答	紫加田 知幸 他 (水産研)	147
解説 シアノバクテリアの光色順化の多様性と進化	広瀬 侑 (豊橋技科大)	156

## 解説特集

序文<sup>†</sup><sup>1</sup>北海道大学 低温科学研究所<sup>2</sup>東京大学大学院 理学系研究科高林 厚史<sup>1\*</sup>、矢守 航<sup>2</sup>

地球上の生物にとって太陽から降りそそぐ光は光合成の源であり、生命活動の源である。地表に届く太陽光のスペクトルは主に 250 nm~3000 nm の波長を含んでいる。これは大気圏外の太陽光スペクトルとは少し異なっており、とりわけ生物にとって重要な違いは地表に届くまでに紫外線の量が大幅に減少することである。これはオゾン層の存在によるものであり、300 nm 以下の紫外線はオゾン層で吸収されるため、生物に有害な紫外線の多くは地上には届かない。酸素発生型の光合成生物は一般的に光合成有効波長 (PAR) と呼ばれる 400 nm~700 nm の波長域の光を用いて光合成を行うが、クロロフィル *d* やクロロフィル *f* を持つシアノバクテリアはより長い波長の遠赤色光を光合成に利用することができる。地表に届く太陽光はこれら波長域の成分を多く含んでおり、光合成生物はこの豊富で、しかも、幅広い波長域の光エネルギーを用いて光合成を行っている。

地球上には砂漠や極地といった極限環境を含む多様な環境で独自に進化・適応した生態系が存在するが、一次生産者である光合成生物は様々な光環境に適応し光合成を行うことで、それぞれの場所で生態系を支えている。本特集号では、光環境の中でも、とりわけ入手可能な光の波長が環境によって大きく異なることに注目した。具体例を挙げると、森や林の中では赤色や青色の光の多くは林冠で吸収されるため、地表に届く光は緑色や遠赤色を比較的多く含んでいる。バクテリア (藻類) マットの内部でも同様であり、表面の光合成生物に吸収されにくい遠赤色光を豊富に含む光環境である。また、光合成生物は必ずしも太陽光を直接、つまり「直達光」を受け取れるわけではない。陸上環境だけを考えても、曇りの日は「散乱光」の割合が増える上に、日陰では「散乱光」の割合が多い。さらに、水中での光のスペクトルはさらに多様である。水中では水の分子振動などによる光の吸収とともに、水中の粒子による散乱などの影響を受ける。水中の粒子の量や種類は生息域によって大きく異なるため、光合成に利用できる波長域は生息域によって大きく異なる。光合成生物が様々な光合成色素を利用して多様な光化学系を構築するのは、このように生育域によって光環境が異なることが主な要因であると思われる。このように多様な光環境への適応機構としてアンテナ系を理解することは、藻類などのバイオマス生産や植物工場などへの応用面を考える上でも重要であろう。

また、光合成生物にとって光は光合成のエネルギー源であるだけでなく、シグナルでもある。例えば、植物は複数の光受容体を利用して、紫外線、青色、赤色、遠赤色をモニターすることができる。一方、シアノバクテリアは植物には存在しないシアノバクテリオクロムと呼ばれる光受容体群を有しており、より多様な光質に応答することができる。このように、光合成生物は生物種によって異なる多様な光受容体を有しており、シグナルとしての光を利用して外部環境の変化をモニターし、環境適応機構を巧みに調節している。このような光応答システムはまだ十分には解明されておらず、今後の研究の進展も楽しみである。

<sup>†</sup>解説特集「光質と光合成」

\*連絡先 E-mail: takabayashi@pop.lowtem.hokudai.ac.jp

本特集号では「光質」をテーマとし、シアノバクテリア、藻類、植物を研究材料とした、多様な研究内容を掲載した。まず、名古屋大学の安藤英伍氏らには気孔の開口における青色光と赤色光の作用について解説して頂いた。そして、九州大学の久米篤氏には光化学系の吸収スペクトルと日射スペクトルとの関係について解説して頂き、東京大学の河野優氏には光合成における遠赤色と緑色光の寄与について解説して頂いた。さらに、農研機構の村上貴一氏らには、人工光源を用いた植物栽培への応用という観点から、光質と光量が光合成に及ぼす影響について解説して頂いた。ここまでは主に陸上植物を材料とした研究の解説であるが、水産研究・教育機構の紫加田知幸氏には赤潮藻類の光応答について解説頂き、さらに豊橋技術科学大学の広瀬侑氏にはシアノバクテリアの光色順化の多様性と進化について解説頂いた。このように本特集号では様々な観点から「光質」と光合成生物の関係を解説、議論して頂いた。本解説記事が光合成生物における「光質」の重要性を再認識させ、本分野の発展の一助となることを願っている。

最後に、本特集の編集にあたっては、執筆者、査読者の方々には大変お世話になりました。この場を借りてお礼申し上げます。

## 解説

赤色光と青色光による気孔開口の誘導<sup>‡</sup><sup>1</sup>名古屋大学大学院 理学研究科 生命理学専攻<sup>2</sup>名古屋大学 トランスフォーマティブ生命分子研究所安藤 英伍<sup>1\*</sup>、木下 俊則<sup>1,2\*</sup>

植物は表皮に存在する一対の孔辺細胞からなる気孔の開閉制御を通じて、大気とのガス交換をコントロールする。光が気孔開口を誘導することは古くから知られ、特に赤色光と青色光が気孔開口に有効な波長であることが示された。青色光は孔辺細胞自律的な気孔開口を誘導し、その研究から、青色光の受容から気孔開口の駆動力形成に至るまでのシグナル伝達因子が解き明かされてきた。赤色光は光合成依存的に気孔開口を誘導し、昨今の研究からその分子基盤についても徐々に明らかになりつつある。本稿では特に孔辺細胞の細胞膜  $H^+$ -ATPase を介した気孔開口制御を中心に、光による気孔開口における赤色光と青色光の作用機序について、最新の発見を交えつつ解説する。

## 1. はじめに

## 1.1. 気孔開閉とその機能

気孔は植物の表皮に存在する一対の孔辺細胞と呼ばれる細胞からなる小孔であり、植物と大気間のガス交換におけるガスの出入り口として機能する。植物は環境中や内生の様々なシグナルに応答して気孔の開き具合を調節している。光合成を行う日中は、気孔を開いて光合成の基質となる二酸化炭素 ( $CO_2$ ) の取り込みを促進すると共に、蒸散を通じて根からの水分や栄養分の吸収も促す。蒸散は葉の温度の上昇を抑える役割もある。一方、暗条件や乾燥条件下では、植物は気孔を閉じて水分の損失を防いでいる (図 1)<sup>1,2)</sup>。

気孔開口の際、孔辺細胞にカリウムイオン ( $K^+$ ) が取り込まれて液胞内に蓄積し、その対イオンとして塩化物イオン ( $Cl^-$ ) やリンゴ酸などの液胞内への蓄積が起こる。その結果、孔辺細胞の水ポテンシャルが減少して水が流入し、細胞体積の増加により膨圧が上昇して気孔開口が駆動される。 $K^+$ は、細胞膜の過分極によって電位依存性の内向き整流性チャネルを通じて孔辺細胞へ取り込ま

れる。細胞膜の過分極は、細胞膜  $H^+$ -ATPase によって細胞外へ  $H^+$ が放出されることで引き起こされ、この際に必要な ATP は代謝を通じて供給される<sup>3,4)</sup>。一方、気孔閉鎖はアニオンチャネルの活性化による  $Cl^-$ などの放出や、それに伴う細胞膜の脱分極により、電位依存性の外向き整流性チャネルを通じた  $K^+$ の放出が起こり、孔辺細胞から水が流出することによる細胞体積の減少により駆動される<sup>5,6)</sup>。この様な、物質の出入りの制御に加えて、液胞の再構築<sup>7,8)</sup>や細胞骨格の構造変化<sup>7,9)</sup>が気孔の開閉に伴い起こることが知られている。

## 1.2. 光と気孔開口

気孔開口が光によって誘導されることは、19世紀末に Francis Darwin によって初めて報告された<sup>10)</sup>。これまでの研究から、赤色光と青色光が光による気孔開口を誘導する波長として知られている<sup>1)</sup>。赤色光による気孔開口は、強い赤色光を連続して照射することで誘導され、光合成電子伝達の阻害剤である 3-(3,4-ジクロロフェニル)-1,1-ジメチル尿素 (DCMU) によって阻害されることから、光合成依存的であることが示されている<sup>11-14)</sup>。一方、青色光はシグナルとして作

<sup>‡</sup>解説特集「光質と光合成」\*連絡先 E-mail: ando.eigo@g.mbox.nagoya-u.ac.jp,  
kinoshita@bio.nagoya-u.ac.jp

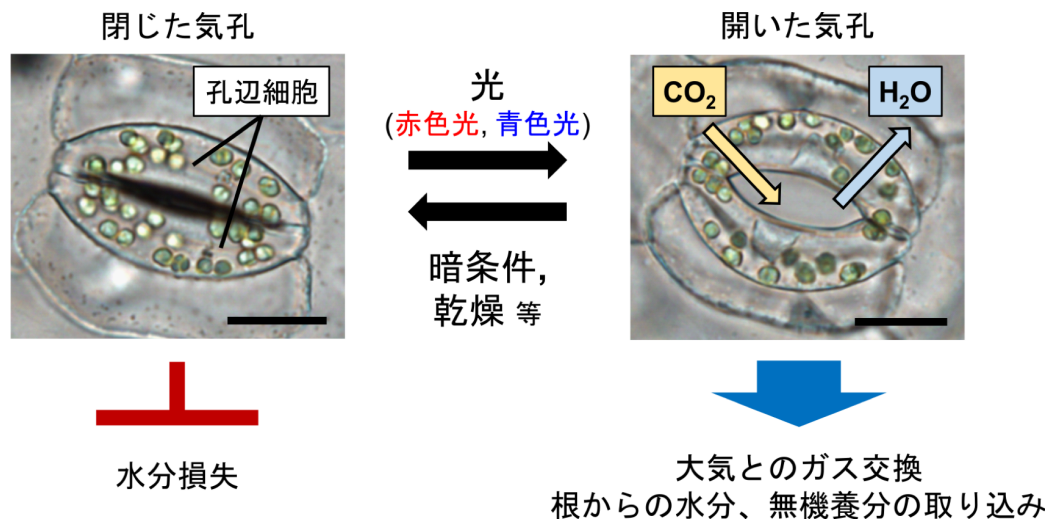


図1. 明暗に応答した気孔の開閉

気孔は一对の孔辺細胞から構成され、光に応じて開口し植物と大気間のガス交換を促進する一方、暗条件下などでは閉鎖する。写真の気孔はツユクサのものである。スケールバー: 20  $\mu\text{m}$

用し、強い赤色光下で光合成に影響しない程度の弱い青色光を追加するだけで、孔辺細胞自律的に気孔開口を促進する<sup>1,4)</sup>。近年、光は気孔開口を誘導する単なる刺激としてだけでなく、遺伝子発現制御を通じて間接的に気孔開口を調節することも示唆されている。転写因子の *MYB60* は気孔開口を促進する作用を持ち、赤色光・遠赤色光受容体のフィトクロム B の制御を受ける<sup>15,16)</sup>。また、日長は長期的な光環境情報であり、概日時計を介して花成誘導を制御することが知られるが(光周性経路<sup>17)</sup>)、光周性経路と同様の因子が気孔開口を正に調節することが示された<sup>18-20)</sup>。

## 2. 青色光と気孔開口

### 2.1. 細胞膜 $\text{H}^+$ -ATPase とその活性調節機構

これまでの主に青色光による気孔開口の研究から、細胞膜  $\text{H}^+$ -ATPase の活性化が気孔開口に重要であることが明らかにされてきた。細胞膜  $\text{H}^+$ -ATPase は P 型 ATPase に属し、ATP の加水分解エネルギーを利用して細胞外へ  $\text{H}^+$  を放出する一次輸送体であり、膜電位の形成や、電位依存性チャネルや  $\text{H}^+$  と共役する二次輸送体を介した物

質輸送の駆動などを担っている<sup>21)</sup>。モデル植物のシロイヌナズナのゲノム中には 11 のアイソフォームがコードされ (*AHA1-AHA11*)、孔辺細胞においては全ての転写産物が検出された<sup>22)</sup>。中でも *AHA1* が孔辺細胞の主要アイソフォームとして光による気孔開口に関与する<sup>23,24)</sup>。また近年、イネにおいても、細胞膜  $\text{H}^+$ -ATPase が光による気孔開口に関わることが遺伝学的に示された<sup>25)</sup>。

細胞膜  $\text{H}^+$ -ATPase は 10 回膜貫通型のタンパク質で、4 番目と 5 番目の膜貫通ドメインの間の細胞質側に触媒ドメイン、C 末端側に約 100 アミノ酸からなる自己阻害ドメインがあり、そのリン酸化修飾が活性調節に重要であることが示されている<sup>26,27)</sup>。気孔開口においては、C 末端から 2 番目のアミノ酸であるスレオニン (Thr) のリン酸化により、リン酸化部位に 14-3-3 タンパク質が結合し、C 末端による自己阻害が解除されて、細胞膜  $\text{H}^+$ -ATPase が活性化すると考えられている (図 2)<sup>28-34)</sup>。この C 末端から 2 番目の Thr のリン酸化を担うキナーゼは未だに明らかになっていない。一方、この Thr の脱リン酸化について

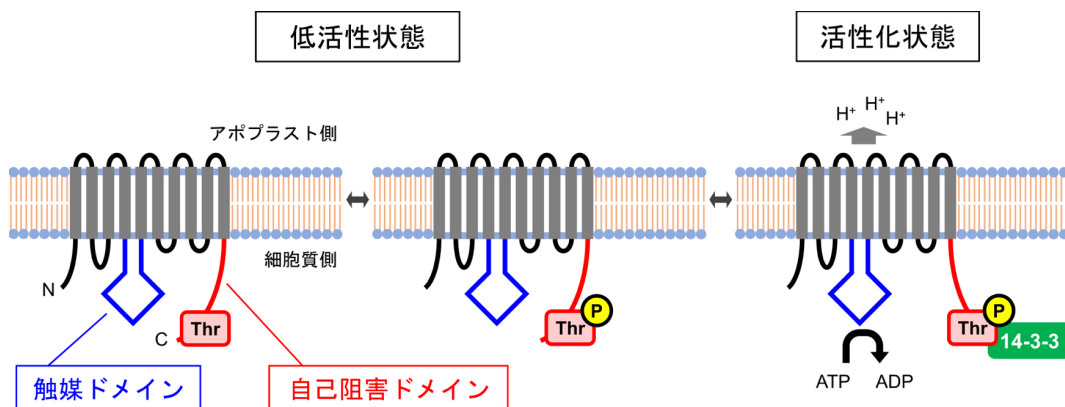


図2. 植物の細胞膜H<sup>+</sup>-ATPaseの構造と孔辺細胞における活性調節機構  
C末端から2番目のThrのリン酸化は、孔辺細胞の細胞膜H<sup>+</sup>-ATPaseの活性化における主要な翻訳後修飾と考えられている。

は、ソラマメ孔辺細胞の膜画分を用いた生化学的解析より、Mg<sup>2+</sup>・Mn<sup>2+</sup>要求性かつCa<sup>2+</sup>・Co<sup>2+</sup>非依存的という、Type2Cプロテインホスファターゼ (PP2C) 様の性質<sup>35)</sup>を示す膜局在型のプロテインホスファターゼの関与が示された<sup>36)</sup>。また近年、オーキシン初期応答性遺伝子群の中で一大ファミリーを形成し、胚軸の細胞伸長を正に制御するSMALL AUXIN UP RNA (SAUR) が細胞膜H<sup>+</sup>-ATPaseの正の制御因子であることが示された。SAURの相互作用因子の探索から、SAURがPP2CのDクレード (PP2C-D) と相互作用し、その相互作用がPP2C-Dの活性を抑制することが示された。さらに、PP2C-Dが細胞膜H<sup>+</sup>-ATPaseのC末端から2番目のThrを*in vitro*で脱リン酸化することが証明された。またPP2C-Dは*in vivo*で細胞膜H<sup>+</sup>-ATPaseと相互作用することも示された。以上の結果から、胚軸伸長の制御においてSAURによるPP2C-Dの抑制を介した細胞膜H<sup>+</sup>-ATPaseの活性化が関与することが提唱された<sup>37, 38)</sup>。SAUR19過剰発現体では切葉の水分損失が大きく、気孔閉鎖を誘導する植物ホルモン・アブシジン酸に応答した気孔閉鎖が抑制されることから<sup>37, 39)</sup>、SAURとPP2C-Dを通じた細胞膜H<sup>+</sup>-ATPaseのC末端Thrの脱リン酸化の制御が気孔開度調節に関与していることが示唆されるが、ここに光がどのように作用するかはまだ明らかにされていない。さらに、孔辺細胞以外の細胞に

おいて、C末端から2番目のThr以外のリン酸化部位が3つ明らかにされている (表1)。受容体キナーゼPSY1RによるThr881 (以下、番号はAHA2におけるもの) のリン酸化は細胞膜H<sup>+</sup>-ATPaseを活性化する<sup>40)</sup>。受容体キナーゼのFERONIAは899番目のセリン (Ser) のリン酸化を誘導し、細胞膜H<sup>+</sup>-ATPaseを抑制することが示唆されている<sup>41)</sup>。ただし、酵母を用いた相補実験において、Ser899のリン酸化を模倣したアスパラギン酸 (Asp) 置換型AHA2 (AHA2<sup>Ser899Asp</sup>) は、野生型AHA2ほど酵母の生育を回復させないが、リン酸化できないアラニン (Ala) 置換型 (AHA2<sup>Ser899Ala</sup>) よりも酵母を相補し、Ser899のリン酸化が細胞膜H<sup>+</sup>-ATPase活性を正に制御することが示唆されている<sup>42)</sup>。そしてSer/ThrキナーゼであるPKS5によるSer931のリン酸化は細胞膜H<sup>+</sup>-ATPaseと14-3-3の結合を阻害して細胞膜H<sup>+</sup>-ATPaseを抑制する<sup>43)</sup>。しかしながら、これらのリン酸化部位が気孔閉鎖制御に関与するかは分かっていない。

## 2.2. 青色光シグナル伝達による細胞膜H<sup>+</sup>-ATPaseの活性化

青色光は孔辺細胞に発現する青色光受容体フォトトロピン (phot1 および phot2) に受容され、細胞内シグナル伝達を通じて気孔開口を誘導する<sup>19, 44, 45)</sup>。Maoらは青色光受容体のクリプトク

表1. 細胞膜H<sup>+</sup>-ATPaseの活性制御に関わるC末端のリン酸化部位

アミノ酸残基	リン酸化の機能	キナーゼ ホスファターゼ	参考文献
Thr881 <sup>*1</sup>	細胞膜 H <sup>+</sup> -ATPase の活性化	PSY1R 不明	40
Ser899 <sup>*1</sup>	細胞膜 H <sup>+</sup> -ATPase の不活性化 <sup>*2</sup>	FERONIA <sup>*3</sup> 不明	41, 42
Ser931 <sup>*1</sup>	14-3-3 の結合阻害	PKS5 不明	43
Thr947	14-3-3 の結合誘導 自己阻害の解除	不明 PP2C D クレード <sup>*4</sup>	28-34, 37-39

アミノ酸の番号はAHA2におけるものを示す。

<sup>\*1</sup> 気孔開閉制御への関与は未解明

<sup>\*2</sup> 酵母においては細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase 活性を正に制御することが示唆されている<sup>42)</sup>

<sup>\*3</sup> 細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase を直接リン酸化する証拠は示されていない<sup>41)</sup>

<sup>\*4</sup> 孔辺細胞の細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase の活性制御への関与は未解明

ロム (cry1 および cry2) も青色光による気孔開口の促進に関与することを示唆したが<sup>46)</sup>、その後、Boccalandro らはクリプトクロムが青色光特異的な気孔開口を制御する光受容体ではないことを示した<sup>47)</sup>。さらに、クリプトクロムは光周性経路の光受容体として間接的に気孔開口に作用することが示された<sup>19)</sup>。青色光を受容したフォトトロピンは自己リン酸化により活性化される。この自己リン酸化は基質認識に関わると示唆されている<sup>48-50)</sup>。近年、青色光に応答した気孔開口に関する遺伝学的スクリーニングから、プロテインキナーゼの *BLUE LIGHT SIGNALING 1 (BLUS1)* が同定された。*blus1* 変異体では青色光による細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase の C 末端から 2 番目の Thr のリン酸化と気孔開口が抑制されることが示された。質量分析と生化学的解析から、BLUS1 はフォトトロピンによって青色光依存的に自身の Ser348 がリン酸化されることが明らかにされた。さらに Ser348 の Ala 置換型やキナーゼ活性が失われる Asp157 のアスパラギン置換型の BLUS1 が *blus1* 変異体を相補できないことから、BLUS1 のリン酸化とキナーゼ活性が青色光による気孔開口に必要なことが示された<sup>51)</sup>。また、Type I プロテインホスファターゼ (PP1) とその制御サブユニットである *PP1 REGULATORY SUBUNIT2-LIKE PROTEIN 1 (PRSL1)* が青色光に

よる細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase の C 末端から 2 番目の Thr のリン酸化と気孔開口に関与することが示唆されている<sup>52, 53)</sup>。さらに近年、Raf 様キナーゼの BLUE LIGHT-DEPENDENT H<sup>+</sup>-ATPASE PHOSPHORYLATION (BHP) が阻害剤スクリーニングを通じて発見され、BLUS1 と相互作用し、青色光による細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase の C 末端から 2 番目の Thr のリン酸化と気孔開口に関与することが示された<sup>54)</sup>。真菌の *Fusicoccum amygdali* が生産する毒素フシコクシン (FC) は細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase の C 末端から 2 番目の Thr のリン酸化を不可逆的に安定化して気孔開口を誘導する<sup>55)</sup>。*blus1* 変異体、*prsl1* 変異体、および *bhp* 変異体では、FC による細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase の活性化や気孔開口が観察されたことから、これらの因子はいずれも細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase の上流で機能し、BLUS1 と BHP が細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase を直接リン酸化するキナーゼではないことが示唆された<sup>51, 53, 54)</sup>。また、PP1 阻害剤のトウトマイシンは BLUS1 のリン酸化には影響しなかったことから、青色光による気孔開口において BLUS1 は PP1 に先行して機能する因子であることが示唆された<sup>51)</sup>。これらの知見から、フォトトロピン、BLUS1、および BHP から成る複合体と PP1 を介した青色光シグナル伝達機構が孔辺細胞において細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase の C 末端から 2 番目の Thr のリン酸化



を誘導すると考えられる (図3)。なお、BHP は *in vitro* で PP1 と相互作用するが、孔辺細胞において PP1 を直接の基質とするかは不明である<sup>54)</sup>。また、BLUS1 が BHP をリン酸化するのか、それが BHP の機能に必要なかどうか現時点では明らかになっていない。BLUS1 や BHP の基質および PP1 と細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase の C 末端から 2 番目の Thr のリン酸化を仲介する仕組みの解明は今後の課題である。

近年、フォトトロピンは孔辺細胞内の脂肪滴に蓄えられているトリアシルグリセロール (TAG) の分解を引き起こすことが報告された。TAG 分解は細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase に必要な ATP の合成を促進すると示唆されている<sup>56)</sup>。フォトトロピンと

TAG 分解を仲介するメカニズムは、BLUS1 や BHP が関わるかどうかも含めて不明であり、今後明らかにしていく必要がある。また、青色光は細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase を介して孔辺細胞の葉緑体に蓄えられているデンプンの分解を誘導して、気孔開口を促進することが示された。デンプンの分解は少なくともリンゴ酸の供給を担うことが示唆されている<sup>57)</sup>。細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase の活性化とデンプンの分解を仲介する仕組みも不明である<sup>58)</sup>。興味深いことに、リンゴ酸の合成に関わる孔辺細胞のホスホエノールピルビン酸カルボキシラーゼ (PEPC) も細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase の下流で活性化することが報告されており<sup>59-61)</sup>、PEPC の関与の是非も含め、デンプン分解に関連した細胞膜

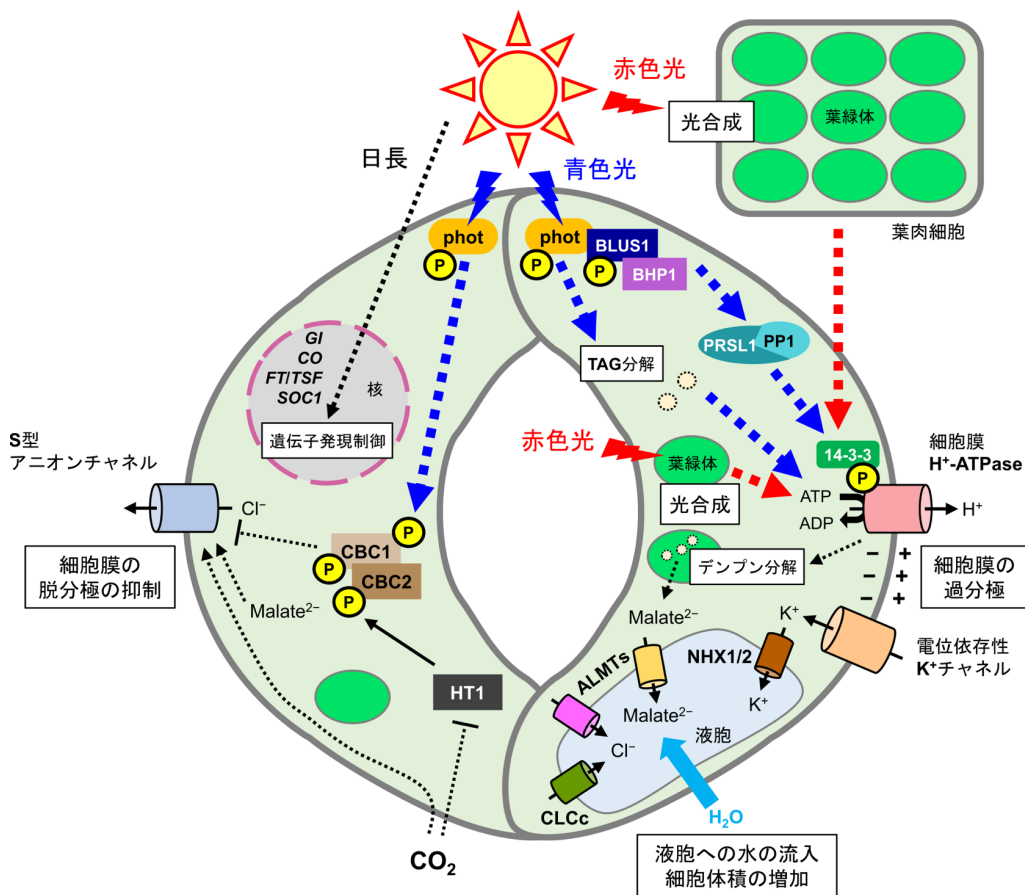


図3. 光による気孔開口における赤色光と青色光の作用

赤色光とシグナルとしての青色光の作用をそれぞれ赤色と青色の矢印で示す。破線は介在する因子が省略されている、または未解明であることを示す。NHX1/NHX2: H<sup>+</sup>/cation antiporter, ALMT: aluminum-activated malate transporter, CLCc: chloride channel c



H<sup>+</sup>-ATPase の活性化以降の分子基盤の解明が急がれる。

### 3. 赤色光と気孔開口

#### 3.1. 赤色光による気孔開口制御の特徴

先述した通り、赤色光は光合成依存的に気孔開口を誘導する。単離した表皮組織において赤色光が気孔開口をあまり促進しないこと<sup>14, 62)</sup>、孔辺細胞への局所的な光照射は気孔開口に寄与しないこと<sup>63, 64)</sup>、さらにオリヅルランの葉のアルビノ部分では、孔辺細胞の葉緑体は正常であるにも関わらず、赤色光による気孔開口が観察されないこと<sup>65)</sup>といった知見から、赤色光による気孔開口が主に葉肉細胞による光合成を通じて制御されることが示唆される。これに合致して、ツクサを用いた単離表皮組織の葉肉組織への移植実験において、特に光を事前に照射した葉肉組織上に単離表皮組織を移植すると、移植された表皮組織において光による気孔開口が促進されることから、気孔開口を制御する葉肉細胞に由来するシグナルの存在が示唆されている<sup>66, 67)</sup>。しかしながら、ラン科の *Paphiopedilum* 属を除いて、多くの植物は孔辺細胞も葉緑体を有し<sup>68, 69)</sup>、ソラマメやホウライシダの単離表皮組織において、赤色光が DCMU 感受性を示す気孔開口を誘導することから、植物種によっては孔辺細胞自身の光合成がこの応答に関与することが示唆される<sup>12, 70)</sup>。

葉肉細胞の光合成は、葉内 CO<sub>2</sub> 濃度 (C<sub>i</sub>) の低下を引き起こす。低 CO<sub>2</sub> 条件は気孔開口を、高 CO<sub>2</sub> 条件は気孔閉鎖を誘導することが知られる<sup>71)</sup>。この CO<sub>2</sub> 濃度変化に応答した気孔開閉制御には、遺伝学的スクリーニングから孔辺細胞に発現するプロテインキナーゼの *HIGH LEAF TEMPERATURE 1 (HTI)*<sup>72, 73)</sup> や Slow-type (S 型) アニオンチャネルの *SLOW ANION CHANNEL-ASSOCIATED 1 (SLAC1)*<sup>74, 75)</sup> が関与することが明らかにされた。また、孔辺細胞の細胞質において CO<sub>2</sub> から HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> への変換を触媒するカルボニックアンヒドラーゼ (CA) である *CA1/CA4* の欠損は、CO<sub>2</sub> 濃度変化に応答した気孔開閉を損なわせ、加えて *CA1/CA4* が遺伝学的に *HTI* の上流で機能することが示された<sup>76)</sup>。さらに、孔辺

細胞プロトプラスト (GCPs) を用いた電気生理学実験において、HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> は SLAC1 の活性化を引き起こし、HTI が SLAC1 の活性化における負の制御因子であることが示された<sup>76, 77)</sup>。また、*HTI* の抑制を誘導する上流因子として、MATE 様タンパク質をコードする *RESISTANT TO HIGH CO<sub>2</sub> 1 (RHCI)* や MAPK の *MPK4* と *MPK12* の関与が示されている<sup>78-81)</sup>。孔辺細胞における CO<sub>2</sub>/HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> の受容体はまだ明らかにされていない。これらの因子間の関係についての知見は断片的であるが、現在、孔辺細胞内で CO<sub>2</sub>/HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> が *HTI* を間接的に抑制して SLAC1 の活性化を誘導し、気孔閉鎖を促進するモデルが考えられている<sup>71)</sup>。また、高 CO<sub>2</sub> 条件は K<sup>+</sup> の放出と取り込み抑制も誘導することが示されている<sup>82)</sup>。さらに、*ht1* 変異体では赤色光に応じた気孔コンダクタンスの増加が抑制されることが示された<sup>83)</sup>。近年、孔辺細胞の葉緑体が欠損する新たな変異体として単離された *green less stomata 1 (gles1)* 変異体では、光や CO<sub>2</sub> に対する気孔の応答が損なわれることから、孔辺細胞の葉緑体が CO<sub>2</sub> を介した気孔の開閉制御に関わっていることが示唆される<sup>84)</sup>。しかしながら、人為的に C<sub>i</sub> を一定に保っても、赤色光は光強度と光合成活性に比例した気孔開口を誘導することが示されている<sup>85, 86)</sup>。加えて、*cal ca4* 二重変異体においても赤色光に応じた C<sub>i</sub> の低下と気孔コンダクタンスの増加が見られる一方、人為的に C<sub>i</sub> を下げても気孔コンダクタンスは増加しないことから、赤色光による気孔開口には C<sub>i</sub> の低下を通じたイオンチャネルの制御とは別のメカニズムの関与も示唆されていた<sup>83)</sup>。

#### 3.2 赤色光による気孔開口への孔辺細胞の細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase の関与の解明

赤色光による気孔開口においても、細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase を介した孔辺細胞への K<sup>+</sup> の蓄積が推論されていた<sup>87)</sup>。また、赤色光が孔辺細胞の葉緑体の光合成を通じて、細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase に ATP を供給することも示されていた<sup>88)</sup>。しかしながら今日に至るまで、葉において赤色光によって孔辺細胞の細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase は活性化されるのか、

仮に活性化されるとして、どの様に活性化されるのか明確にされてこなかった。

最近、筆者らは孔辺細胞の細胞膜  $H^+$ -ATPase の C 末端から 2 番目の Thr のリン酸化を検出する新たな手法として、シロイヌナズナ葉を直接用いる免疫組織化学法による解析法を確立した。この過程で、葉においては青色光だけでなく、赤色光も細胞膜  $H^+$ -ATPase のリン酸化を誘導することを発見した。AHAI のノックアウト変異体では赤色光による気孔コンダクタンスの増加が遅延することが報告されていたが<sup>23)</sup>、これに合致して、変異体では赤色光を照射した葉における気孔開度の増加が遅延することが示された。さらに、葉における赤色光による細胞膜  $H^+$ -ATPase のリン酸化はフィトクロムには依存しないこと、DCMU 処理した葉では赤色光による気孔開口だけでなく細胞膜  $H^+$ -ATPase のリン酸化も阻害されることが明らかにされた (図 4)<sup>24)</sup>。これらの結果は、葉において赤色光が孔辺細胞の細胞膜  $H^+$ -ATPase を C 末端から 2 番目の Thr の光合成依存的なリン酸化を通じて活性化して、気孔開口を促進することを強く示唆している。Boccalandro らは *cry1 cry2* 二重変異体では赤色光下でも気孔コンダクタンスの値が低下することを報告しており<sup>47)</sup>、変異体の葉において赤色光による孔辺細胞の細胞膜  $H^+$ -ATPase のリン酸化がどのような影響を受けているのか、今後の検証が必要と考えられる。また、これまでシロイヌナズナの GCPs や単離表皮組織において、赤色光による細胞膜  $H^+$ -ATPase の C 末端から 2 番目の Thr のリン酸化と気孔開口は観察されていないことから<sup>14, 89)</sup>、赤色光による細胞膜  $H^+$ -ATPase のリン酸化は主に葉肉細胞の光合成に依存していると考えられる (図 3)。葉肉細胞の光合成と孔辺細胞の細胞膜  $H^+$ -ATPase のリン酸化を仲介するメカニズムは現時点では明らかでないが、実験的に単離表皮組織を低  $CO_2$  条件に曝しても孔辺細胞の細胞膜  $H^+$ -ATPase のリン酸化は観察されなかったことから<sup>24)</sup>、葉肉光合成による  $C_i$  の低下に非依存的なメカニズムの関与が推察される。現在、我々は赤色光による細胞膜  $H^+$ -ATPase のリン酸化を誘

導するシグナルに焦点を当てて研究を進めている。

### 3.3. 赤色光と青色光の相乗作用

青色光による気孔開口は強い赤色光の下で見られ、それぞれの光単独で見られる気孔開口よりも大きな応答を示すことから、赤色光と青色光の相乗作用が示唆された<sup>1)</sup>。先述の通り、赤色光は光合成を通じて細胞膜  $H^+$ -ATPase へ ATP を供給する<sup>88)</sup>。葉緑体の分裂および数が異常になる *crumpled leaf (crl)* 変異体に見られる葉緑体を持たない孔辺細胞は ATP 含量が少なく、光による気孔開口が抑制される<sup>90)</sup>。Suetsugu らは、シロイヌナズナ GCPs に青色光のみを照射するよりも、赤色光下で青色光を照射する方が、GCPs からの  $H^+$ 放出が促進され、この赤色光の効果が DCMU によって抑制されることを示した<sup>14)</sup>。これらの結果から、赤色光は少なくとも光合成を介した ATP 供給を通じて青色光による気孔開口を支えていることが示唆される。さらに興味深いことに、GCPs に青色光のみを照射するよりも、赤色光下で青色光を照射する方が、細胞膜  $H^+$ -ATPase の C 末端から 2 番目の Thr のリン酸化レベルは大きく増加し、この赤色光の効果は DCMU によって阻害されないことが示されたが<sup>14)</sup>、この光合成非依存的な細胞膜  $H^+$ -ATPase のリン酸化の促進メカニズムは現時点では明らかにされていない。

青色光はフォトトロピン依存的にアニオンチャンネルの抑制も担うことが知られている<sup>91)</sup>。近年、孔辺細胞におけるリン酸化プロテオミクス解析から、植物の MAPKKK に分類される CONVERGENCE OF BLUE LIGHT AND  $CO_2$  1 (CBC1) が青色光によりリン酸化されるタンパク質として見つかった。GCPs を用いた電気生理学実験から、CBC1 はホモログの CBC2 と共に  $HCO_3^-$  による S 形アニオンチャンネルの活性化を青色光依存的に抑制することが示された。さらに、CBC1 は *phot1* に BLUS1 非依存的にリン酸化されること、CBC1 と CBC2 は HT1 にリン酸化される下流因子であることが明らかにされた (図 3)。これらの結果から、青色光はフォトトロピンを介して、赤色光は光合成による  $C_i$  の低下を介して、

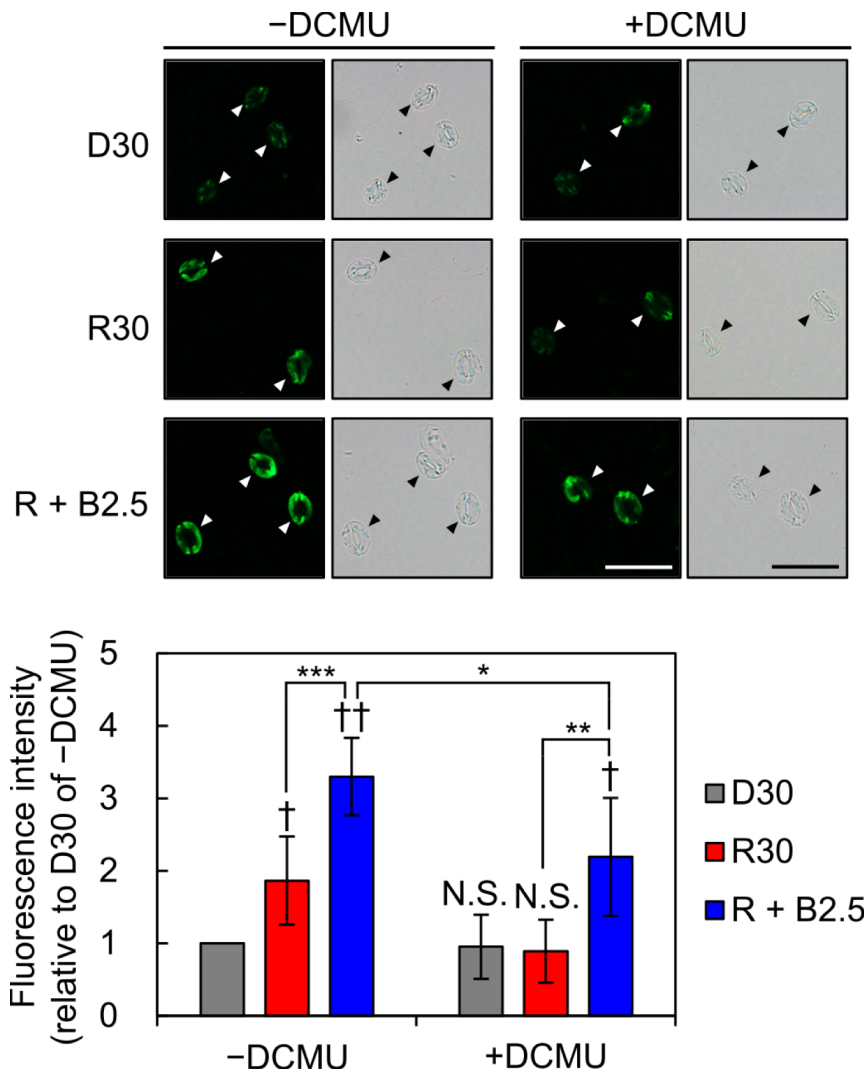


図4. 葉における孔辺細胞の細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase の光合成依存的なリン酸化

葉を用いる免疫組織化学法による孔辺細胞の細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase の検出技術の確立により、赤色光による細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase の C 末端から 2 番目の Thr のリン酸化が発見された。葉に赤色光 (600 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) を 30 分間照射すると (R30)、暗所 (D30) に静置した葉と比較して、孔辺細胞の細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase のリン酸化レベルが 2 倍程度に増加した。赤色光による細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase のリン酸化は DCMU による前処理 (+DCMU) により完全に抑制された。青色光 (5 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) を 2.5 分間、追加照射すると (R + B2.5)、DCMU 処理の有無に関係なくリン酸化レベルは増加した。スケールバーは 50 μm を示す。短剣符は相対値の平均が 1 より大きいことの、アスタリスクは 2 群間の差の統計学的有意性を示す († P < 0.05, †† P < 0.001, N.S., P > 0.58; \* P < 0.05, \*\* P < 0.01, \*\*\* P < 0.005; n = 5)。文献 24 より抜粋(www.plantphysiol.org; Copyright American Society of Plant Biologists.)。

CBC1 と CBC2 による S 形アニオンチャネルの抑制を促進することが示唆された<sup>92)</sup>。

#### 4. おわりに

これまでに明らかにされてきた知見から、赤色光は葉肉細胞の光合成を通じて細胞膜

H<sup>+</sup>-ATPase を C 末端から 2 番目の Thr のリン酸化により活性化し、加えて、孔辺細胞の光合成を通じて、活性化した細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase に必要な ATP を供給することで気孔開口を誘導すると考えられる。青色光は孔辺細胞内のシグナル伝達を通じて細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase をさらに活性化して、気孔開

口を促進すると考えられる。これと並行して、青色光と光合成による  $C_i$  の低下が S 型アニオンチャンネルを抑制して、活性化した細胞膜  $H^+$ -ATPase によりもたらされる細胞膜の過分極を維持すると考えられる (図 3)。気孔開口に際して、孔辺細胞に蓄積するイオンは最終的には液胞内に取り込まれる。中でもリンゴ酸は、自身も液胞へ取り込まれる中、細胞質側において液胞への  $Cl^-$  取り込みを促進することも知られる<sup>93)</sup>。ところが近年、気孔閉鎖に際して細胞質に放出されるリンゴ酸が S 型アニオンチャンネルの活性化を引き起こすことが報告された<sup>94)</sup>。このことから、リンゴ酸の代謝または液胞への出入りは、気孔の開閉に応じて適切にコントロールされる必要があると考えられる。孔辺細胞の代謝や液胞膜上のチャンネルと輸送体が光の下でどのような制御を受けるのかについては、今後の課題の一つと言えよう。ところで、これまでの光による気孔開口の研究は、主として赤色光と青色光の作用に焦点が当てられてきたが、当然のことながら、自然光たる太陽光には様々な波長の光が含まれる。中でも緑色光は葉全体での光合成効率の向上に寄与することが知られる<sup>95, 96)</sup>。ひまわり葉を用いた実験から、緑色光は単色で気孔開口を誘導し得ること、この気孔開口は DCMU に部分的に抑制されることが示され、緑色光が光合成依存的および非依存的な仕組みを通じて気孔開口を促進する可能性が示唆された<sup>13)</sup>。さらに、シロイヌナズナ葉を用いた実験から、強い赤色光下で光合成に影響しない程度の弱い緑色光を照射すると気孔開口が促進されること、青色光による気孔開口が青色光消灯後は維持されないのに対し、緑色光による気孔開口は緑色光消灯後も維持されることが示され、緑色光の作用機序は青色光とは異なることも示唆された<sup>13)</sup>。光環境に応じた植物の気孔開閉制御の分子基盤の理解を深めるためには、様々な波長の光やその組み合わせの下で、これまでに明らかにされた気孔開閉に関わる因子がどのように制御されるのかを解析していく必要があるだろう。

Received Jun 28, 2019; Accepted Jul 5, 2019; Published Aug 31, 2019.

## 参考文献

1. Shimazaki, K., Doi, M., Assmann, S.M. and Kinoshita, T. (2007) Light regulation of stomatal movement. *Annu. Rev. Plant Biol.* 58, 219–247.
2. Kinoshita, T. and Hayashi, Y. (2011) New insights into the regulation of stomatal opening by blue light and plasma membrane  $H^+$ -ATPase. *Int. Rev. Cell Mol. Biol.* 289, 89–115.
3. Daloso, D.M., Medeiros D.B., Dos Anjos, L., Yoshida, T., Araújo, W.L. and Fernie A.R. (2017) Metabolism within the specialized guard cells of plants. *New Phytol.* 216, 1018–1033.
4. Inoue, S. and Kinoshita, T. (2017) Blue light regulation of stomatal opening and the plasma membrane  $H^+$ -ATPase. *Plant Physiol.* 174, 531–538.
5. Jezek, M. and Blatt M.R. (2017) The membrane transport system of the guard cell and its integration for stomatal dynamics. *Plant Physiol.* 174, 487–519.
6. Saito, S. and Uozumi, N. (2019) Guard cell membrane anion transport systems and their regulatory components: an elaborate mechanism controlling stress-induced stomatal closure. *Plants* 8, E9.
7. Gao, X.Q., Wang, X.L., Ren, F., Chen, J. and Wang, X.C. (2009) Dynamics of vacuoles and actin filaments in guard cells and their roles in stomatal movement. *Plant Cell Environ.* 32, 1108–1116.
8. Andrés, Z., Pérez-Hormaeche, J., Leidi, E.O., Schlücking, K., Steinhorst, L., McLachlan, D.H., Schumacher, K., Hetherington, A.M., Kudla, J., Cubero, B. and Pardo, J.M. (2014) Control of vacuolar dynamics and regulation of stomatal aperture by tonoplast potassium uptake. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 111, E1806–E1814.
9. Khanna, R., Li, J., Tseng, T.S., Schroeder, J.I., Ehrhardt, D.W. and Briggs, W.R. (2014) COP1 jointly modulates cytoskeletal processes and electrophysiological responses required for stomatal closure. *Mol. Plant* 7, 1441–1454.
10. Darwin, F. (1898) Observations on stomata. *Phil. Trans. B.* 190, 531–621.
11. Sharkey, T.D. and Raschke, K. (1981) Effect of light quality on stomatal opening in leaves of *Xanthium strumarium* L. *Plant Physiol.* 68, 1170–1174.

12. Doi, M. and Shimazaki, K. (2008) The stomata of the fern *Adiantum capillus-veneris* do not respond to CO<sub>2</sub> in the dark and open by photosynthesis in guard cells. *Plant Physiol.* 147, 922–930.
13. Wang, Y., Noguchi, K. and Terashima, I. (2011) Photosynthesis-dependent and -independent responses of stomata to blue, red and green monochromatic light: differences between the normally oriented and inverted leaves of sunflower. *Plant Cell Physiol.* 52, 479–489.
14. Suetsugu, N., Takami, T., Ebisu, Y., Watanabe, H., Iiboshi, C., Doi, M. and Shimazaki, K. (2014) Guard cell chloroplasts are essential for blue light-dependent stomatal opening in *Arabidopsis*. *PLoS One* 9, e108374.
15. Cominelli, E., Galbiati, M., Vavasseur, A., Conti, L., Sala, T., Vuylsteke, M., Leonhardt, N., Dellaporta, S.L. and Tonelli, C. (2005) A guard-cell-specific MYB transcription factor regulates stomatal movements and plant drought tolerance. *Curr. Biol.* 15, 1196–1200.
16. Wang, F.F., Lian, H.L., Kang, C.Y. and Yang, H.Q. (2010) Phytochrome B is involved in mediating red light-induced stomatal opening in *Arabidopsis thaliana*. *Mol. Plant* 3, 246–259.
17. Shim, J.S., Kubota, A. and Imaizumi, T. (2017) Circadian clock and photoperiodic flowering in *Arabidopsis*: CONSTANS is a hub for signal integration. *Plant Physiol.* 173, 5–15.
18. Kinoshita, T., Ono, N., Hayashi, Y., Morimoto, S., Nakamura, S., Soda, M., Kato, Y., Ohnishi, M., Nakano, T., Inoue, S. and Shimazaki, K. (2011) *FLOWERING LOCUS T* regulates stomatal opening. *Curr. Biol.* 21, 1232–1238.
19. Ando, E., Ohnishi, M., Wang, Y., Matsushita, T., Watanabe, A., Hayashi, Y., Fujii, M., Ma, J.F., Inoue, S. and Kinoshita T. (2013) *TWIN SISTER OF FT*, *GIGANTEA*, and *CONSTANS* have a positive but indirect effect on blue light-induced stomatal opening. *Plant Physiol.* 162, 1529–1538.
20. Kimura, Y., Aoki, S., Ando, E., Kitatsuji, A., Watanabe, A., Ohnishi, M., Takahashi, K., Inoue, S., Nakamichi, N., Tamada, Y. and Kinoshita T. (2015) A flowering integrator, *SOCl*, affects stomatal opening in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* 56, 640–649.
21. Palmgren, M.G. (2001) Plant plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase: powerhouses for nutrient uptake. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 52, 817–845.
22. Ueno, K., Kinoshita, T., Inoue, S., Emi T. and Shimazaki, K. (2005) Biochemical characterization of plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase activation in guard cell protoplasts of *Arabidopsis thaliana* in response to blue light. *Plant Cell Physiol.* 46, 955–963.
23. Yamauchi, S., Takemiya, A., Sakamoto, T., Kurata, T., Tsutsumi, T., Kinoshita, T. and Shimazaki, K. (2016) The plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase AHA1 plays a major role in stomatal opening in response to blue light. *Plant Physiol.* 177, 2731–2743.
24. Ando, E. and Kinoshita, T. (2018) Red light-induced phosphorylation of plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase in stomatal guard cells. *Plant Physiol.* 178, 838–849.
25. Toda, Y., Wang, Y., Takahashi, A., Kawai, Y., Tada, Y., Yamaji, N., Ma, J.F., Ashikari, M. and Kinoshita, T. (2016) *Oryza sativa* H<sup>+</sup>-ATPase (OSA) is involved in the regulation of dumbbell-shaped guard cells of rice. *Plant Cell Physiol.* 57, 1220–1230.
26. Haruta, M., Gray, W.M. and Sussman, M.R. (2015) Regulation of the plasma membrane proton pump (H<sup>+</sup>-ATPase) by phosphorylation. *Curr. Opin. Plant Biol.* 28, 68–75.
27. Falhof, J., Pedersen J.T., Fuglsang A.T. and Palmgren, M. (2016) Plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase regulation in the center of plant physiology. *Mol. Plant* 9, 323–337.
28. Jahn, T., Fuglsang, A.T., Olsson, A., Brüntrup, I.M., Collinge, D.B., Volkmann, D., Sommarin, M., Palmgren, M.G. and Larsson, C. (1997) The 14-3-3 protein interacts directly with the C-terminal region of the plant plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase. *Plant Cell* 9, 1805–1814.
29. Olsson, A., Svennelid, F., Ek, B., Sommarin, M. and Larsson, C. (1998) A phosphothreonine residue at the C-terminal end of the plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase is protected by fusicoccin-induced 14-3-3 binding. *Plant Physiol.* 118, 551–555.
30. Fuglsang, A.T., Visconti, S., Drumm, K., Jahn, T., Stensballe, A., Mattei, B., Jensen, O.N., Aducci, P. and Palmgren, M.G. (1999) Binding of 14-3-3 protein to the plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase AHA2 involves the three C-terminal residues Tyr<sup>946</sup>-Thr-Val and requires phosphorylation of Thr<sup>947</sup>. *J. Biol. Chem.* 274, 36774–36780.
31. Kinoshita, T. and Shimazaki, K. (1999) Blue light activates the plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase by phosphorylation of the C-terminus in stomatal guard cells. *EMBO J.* 18, 5548–5558.

32. Svennelid, F., Olsson, A., Piotrowski, M., Rosenquist, M., Ottman, C., Larson, C., Oeking, C. and Sommarin, M. (1999) Phosphorylation of Thr-948 at the C terminus of the plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase creates a binding site for the regulatory 14-3-3 protein. *Plant Cell* 11, 2379–2391.
33. Maudoux, O., Batoko, H., Oeking, C., Gevaert, K., Vandekerckhove, V., Boutry, M. and Morsomme, P. (2000) A plant plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase expressed in yeast is activated by phosphorylation at its penultimate residue and binding of 14-3-3 regulatory proteins in the absence of fusicoccin. *J. Biol. Chem.* 275, 17762–17770.
34. Kinoshita, T. and Shimazaki, K. (2002) Biochemical evidence for the requirement of 14-3-3 protein binding in activation of the guard-cell plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase by blue light. *Plant Cell Physiol.* 43, 1359–1365.
35. Baudouin, E., Meskiene, I. and Hirt, H. (1999) Unsaturated fatty acids inhibit MP2C, a protein phosphatase 2C involved in the wound-induced MAP kinase pathway regulation. *Plant J.* 20, 343–348.
36. Hayashi, Y., Nakamura, S., Takemiya, A., Takahashi, Y., Shimazaki, K. and Kinoshita, T. (2010) Biochemical characterization of *in vitro* phosphorylation and dephosphorylation of the plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase. *Plant Cell Physiol.* 51, 1186–1196.
37. Spartz, A.K., Ren, H., Park, M.Y., Grandt, K.N., Lee, S.H., Murphy, A.S., Sussman, M.R., Overvoorde, P.J. and Gray, W.M. (2014) SAUR inhibition of PP2C-D phosphatases activates plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase to promote cell expansion in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 26, 2129–2142.
38. Ren, H. and Gray, W.M. (2015) SAUR proteins as effectors of hormonal and environmental signals in plant growth. *Mol. Plant* 8, 1153–1164.
39. Spartz, A.K., Lor, V.S., Ren, H., Olszewski, N.E., Miller, N.D., Wu, G., Spalding, E.P. and Gray, W.M. (2017) Constitutive expression of *Arabidopsis* *SMALL AUXIN UP RNA19* (*SAUR19*) in tomato confers auxin-independent hypocotyl elongation. *Plant Physiol.* 173, 1453–1462.
40. Fuglsang, A.T., Kristensen, A., Cuin T.A., Schulze, W.X., Persson, J., Thuesen, K.H., Ytting, C.K., Oehlenschläger, C.B., Mahmood, K. Sondergaard, T.E., Shabala, S. and Palmgren, M.G. (2014) Receptor kinase-mediated control of primary active proton pumping at the plasma membrane. *Plant J.* 80, 951–964.
41. Haruta, M., Sabat, G., Stecker, K., Minkoff, B.B. and Sussman, M.R. (2014) A peptide hormone and its receptor protein kinase regulate plant cell expansion. *Science* 343, 408–411.
42. Rudashevskaya, E.L., Ye, J., Jensen, O.N., Fuglsang, A.T. and Palmgren, M.G. (2012) Phosphosite mapping of P-type plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase in homologous and heterologous environments. *J. Biol. Chem.* 287, 4904–4913.
43. Fuglsang, A.T. Guo, Y., Cuin T.A., Qiu, Q., Song, C. Kristiansen, K.A., Bych, K. Schulz, A., Shabala, S., Schumaker, K.S., Palmgren, M.G. and Zhu, J.K. (2007) *Arabidopsis* protein kinase PKS5 inhibits the plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase by preventing interaction with 14-3-3 protein. *Plant Cell* 19, 1617–1634.
44. Kinoshita, T., Doi, M., Suetsugu, N., Kagawa, T., Wada, M. and Shimazaki, K. (2001) phot1 and phot2 mediate blue light regulation of stomatal opening. *Nature* 414, 656–660.
45. Doi, M., Shigenaga, A., Emi, T., Kinoshita, T. and Shimazaki, K. (2004) A transgene encoding a blue-light receptor, phot1, restores blue-light response in the *Arabidopsis* phot1 phot2 double mutant. *J. Exp. Bot.* 55, 517–523.
46. Mao, J., Zhang, Y.C., Sang, Y., Li, Q.H. and Yang, H.Q. (2005) A role for *Arabidopsis* cryptochromes and COP1 in the regulation of stomatal opening. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 102, 12270–12275.
47. Boccalandro, H.E., Giordano, C.V., Ploschuk, E.L., Piccoli, P.N., Bottini, R. and Casal, J.J. (2012) Phototropins but not cryptochromes mediate the blue light-specific promotion of stomatal conductance, while both enhance photosynthesis and transpiration under full sunlight. *Plant Physiol.* 158, 1475–1484.
48. Inoue, S., Kinoshita, T., Matsushita, M., Nakayama, K.I., Doi, M. and Shimazaki, K. (2008) Blue light-induced autophosphorylation of phototropin is a primary step for signaling. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 105, 5626–5631.
49. Inoue, S., Matsushita, T., Tomokiyo, Y., Matsumoto, M., Nakayama, K.I., Kinoshita, T. and Shimazaki, K. (2011) Functional analyses of the activation loop of phototropin2 in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 156, 117–128.

50. Inoue, S., Takemiya, A. and Shimazaki, K. (2010) Phototropin signaling and stomatal opening as a model case. *Curr. Opin. Plant Biol.* 13, 587–593.
51. Takemiya, A., Sugiyama, N., Fujimoto, H., Tsutsumi, T., Yamauchi, S., Hiyama, A., Tada, Y., Christie, J.M. and Shimazaki, K. (2013) Phosphorylation of BLUS1 kinase by phototropins is a primary step in stomatal opening. *Nat. Commun.* 4, 2094.
52. Takemiya, A., Kinoshita, T., Asanuma, M. and Shimazaki, K. (2006) Protein phosphatase 1 positively regulates stomatal opening in response to blue light in *Vicia faba*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 103, 13594–13554.
53. Takemiya, A., Yamauchi, S., Yano, T., Ariyoshi, C. and Shimazaki, K. (2013) Identification of a regulatory subunit of protein phosphatase 1 which mediates blue light signaling for stomatal opening. *Plant Cell Physiol.* 54, 24–35.
54. Hayashi, M., Inoue, S., Ueno, Y. and Kinoshita, T. (2017) A Raf-like protein kinase BHP mediates blue light-dependent stomatal opening. *Sci. Rep.* 7, 45586.
55. Kinoshita, T. and Shimazaki, K. (2001) Analysis of the phosphorylation level in guard-cell plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase in response to fusicoccin. *Plant Cell Physiol.* 42, 424–432.
56. McLachlan, D.H., Lan, J., Geilfus, C.M., Dodd, A.N., Larson, T., Baker, A., Hörak, H., Kollist, H., He, Z., Graham, I., Mickelbart, M.V. and Hetherington, A.M. (2016) The breakdown of stored triacylglycerols is required during light-induced stomatal opening. *Curr. Biol.* 26, 707–712.
57. Horrer, D., Flütsch, S., Pazmino, D., Matthews, J.S.A., Thalmann, M., Nigro, A., Leonhardt, N., Lawson, T. and Santelia, D. (2016) Blue light induces a distinct starch degradation pathway in guard cells for stomatal opening. *Curr. Biol.* 26, 362–370.
58. Santelia, D. and Lunn, J.E. (2017) Transitory starch metabolism in guard cells: unique features for a unique function. *Plant Physiol.* 174, 539–549.
59. Du, Z., Aghoram, K. and Outlaw W.H. (1997) *In vivo* phosphorylation of phosphoenolpyruvate carboxylase in guard cells of *Vicia faba* L. is enhanced by fusicoccin and suppressed by abscisic acid. *Arch. Biochem. Biophys.* 337, 345–350.
60. Meinhard, M. and Schnable, H. (2001) Fusicoccin- and light-induced activation and *in vivo* phosphorylation of phosphoenolpyruvate carboxylase in vicia guard cell protoplasts. *Plant Sci.* 160, 635–646.
61. Outlaw, W.H., Du, Z., Meng, F.X., Aghoram, K., Riddle, K.A. and Chollet, R. (2002) Requirements for activation of the signal-transduction network that leads to regulatory phosphorylation of leaf guard-cell phosphoenolpyruvate carboxylase during fusicoccin-stimulated stomatal opening. *Arch. Biochem. Biophys.* 407, 63–71.
62. Mott, K.A. (2009) Opinion: stomatal responses to light and CO<sub>2</sub> depend on the mesophyll. *Plant Cell Environ.* 32, 1479–1486.
63. Roelfsema, M.R.G., Steinmeyer, R., Staal, M. and Hedrich, R. (2001) Single guard cell recordings in intact plants: light-induced hyperpolarization of the plasma membrane. *Plant J.* 26, 1–13.
64. Mott, K.A., Sibbersen, E.D. and Shope, J. (2008) The role of the mesophyll in stomatal responses to light and CO<sub>2</sub>. *Plant Cell Environ.* 31, 1299–1306.
65. Roelfsema, M.R.G., Konrad, K.R., Marten, H., Psaras, G.K., Hartung, W. and Hedrich, R. (2006) Guard cell in albino leaf patches do not respond to photosynthetically active radiation, but are sensitive to blue light, CO<sub>2</sub> and abscisic acid. *Plant Cell Environ.* 29, 1595–1605.
66. Fujita, T., Noguchi, K. and Terashima, I. (2013) Apoplastic mesophyll signals induce rapid stomatal responses to CO<sub>2</sub> in *Commelina communis*. *New Phytol.* 199, 396–406.
67. Fujita, T., Noguchi, K., Ozaki, H. and Terashima, I. (2019) Confirmation of mesophyll signals controlling stomatal responses by a newly devised transplanting method. *Funct. Plant Biol.* 46, 467–481.
68. Zeiger, E. (1983) The biology of stomatal guard cells. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 34, 441–475.
69. Lawson, T. (2009) Guard cell photosynthesis and stomatal function. *New Phytol.* 181, 13–34.
70. Schwartz, A. and Zeiger, E. (1984) Metabolic energy for stomatal opening. Roles of photophosphorylation and oxidative phosphorylation. *Planta* 161, 129–136.
71. Zhang, J., De-Oliveira-Ceciliato, P., Takahashi, Y., Schulze, S., Dubeaux, G., Hauser, F., Azoulay-Shemer, T., Töldsepp, K., Kollist, H., Rappel, W.J. and Schroeder, J.I. (2018) Insights into the molecular mechanisms of CO<sub>2</sub>-mediated regulation of stomatal movements. *Curr. Biol.* 28, R1356–R1363.
72. Hashimoto, M., Negi, J., Young, J., Israelsson, M., Schroeder, J.I. and Iba, K. (2006) *Arabidopsis* HT1 kinase controls stomatal movements in response to CO<sub>2</sub>. *Nat. Cell Biol.* 8, 391–397.

73. Hashimoto-Sugimoto, M., Negi, J., Monda, K., Higaki, T., Isogai, Y., Nakano, T., Hasezawa, S. and Iba, K. (2016) Dominant and recessive mutations in the Raf-like kinase HT1 gene completely disrupt stomatal responses to CO<sub>2</sub> in *Arabidopsis*. *J. Exp. Bot.* 67, 3251–3261.
74. Negi, J., Matsuda, O., Nagasawa, T., Oba, Y., Takahashi, H., Kawai-Yamada, M., Uchimiyama, H., Hashimoto, M. and Iba, K. (2008) CO<sub>2</sub> regulator SLAC1 and its homologues are essential for anion homeostasis in plant cells. *Nature* 452, 483–486.
75. Vahisalu, T., Kollist, H., Wang, Y.F., Nishimura, N., Chan, W.Y., Valerio, G., Lamminmäki, A., Brosché, M., Moldau, H., Desikan, R., Schroeder, J.I. and Kangasjärvi, J. (2008) SLAC1 is required for plant guard cell S-type anion channel function in stomatal signalling. *Nature* 452, 487–491.
76. Hu, H., Boisson-Dernier, A., Israelsson-Nordström, M., Böhmer, M., Xue, S., Ries, A., Godoski, J., Kuhn, J.M. and Schroeder, J.I. (2010) Carbonic anhydrases are upstream regulators of CO<sub>2</sub>-controlled stomatal movements in guard cells. *Nat. Cell Biol.* 12, 87–93.
77. Xue, S., Hu, H., Ries, A., Merilo, E., Kollist, H. and Schroeder, J.I. (2011) Central functions of bicarbonate in S-type anion channel activation and OST1 protein kinase in CO<sub>2</sub> signal transduction in guard cell. *EMBO J.* 30, 1645–1658.
78. Tian, W., Hou, C., Ren, Z., Pan, Y., Jia, J., Zhang, H., Bai, F., Zhang, P., Zhu, H., He, Y., Luo, S., Li, L. and Luan, S. (2015) A molecular pathway for CO<sub>2</sub> response in *Arabidopsis* guard cell. *Nat. Commun.* 6, 6057.
79. Hörak, H., Sierla, M., Töldsepp, K., Wang, C., Wang, Y.S., Nuhkat, M., Valk, E., Pechter, P., Merilo, E., Salojärvi, J., Overmyer, K., Loog, M., Brosché, M., Schroeder, J.I., Kangasjärvi, J. and Kollist, H. (2016) A dominant mutation in the HT1 kinase uncovers roles of MAP kinases and GHR1 in CO<sub>2</sub>-induced stomatal closure. *Plant Cell* 28, 2493–2509.
80. Jakobson, L., Vaahtera, L., Töldsepp, K., Nuhkat, M., Wang, C., Wang, Y.S., Hörak, H., Valk, E., Pechter, P., Sindarovska, Y., Tang, J., Xiao, C., Xu, Y., Gerst Talas, U., Garcia-Sosa, A.T., Kangasjärvi, S., Maran, U. Remm, M., Roelfsema, M.R., Hu, H., Kangasjärvi, J., Loog, M., Schroeder, J.I., Kollist, H. and Brosché, M. (2016) Natural variation in *Arabidopsis* Cvi-0 accession reveals an important role of MPK12 in guard cell CO<sub>2</sub> signaling. *PLoS Biol.* 14, e2000322.
81. Töldsepp, K., Zhang, J., Takahashi, Y., Sindarovska, Y., Hörak, H., Ceciliato P.H.O., Koolmeister, K., Wang, Y.S., Vaahtera, L., Jakobson, L., Yeh, C.Y., Park, J., Brosche, M., Kollist, H. and Schroeder, J.I. (2018) Mitogen-activated protein kinases MPK4 and MPK12 are key components mediating CO<sub>2</sub>-induced stomatal movements. *Plant J.* 96, 1018–1035.
82. Brearley, J., Venis, M.A. and Blatt, M.R. (1997) The effect of CO<sub>2</sub> concentration of K<sup>+</sup> and anion channels of *Vicia faba* L. guard cells. *Planta* 203, 145–154.
83. Matrosova, A., Bogireddi, H., Mateo-Peñas, A., Hashimoto-Sugimoto, M., Iba, K., Schroeder, J.I. and Israelsson-Nordström, M. (2015) The HT1 protein kinase is essential for red light-induced stomatal opening and genetically interacts with OST1 in red light and CO<sub>2</sub>-induced stomatal movement responses. *New Phytol.* 208, 1126–1137.
84. Negi, J., Munemasa, S., Song, B., Tadakuma, R., Fujita, M., Azoulay-Shemer, T., Engineer, C.B., Kusumi, K., Nishida, I., Schroeder, J.I. and Iba, K. (2018) Eukaryotic lipid metabolic pathway is essential for functional chloroplasts and CO<sub>2</sub> and light responses in *Arabidopsis* guard cells. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 115, 9038–9043.
85. Messinger, S.M., Buckley, T.N. and Mott, K.A. (2006) Evidence for involvement of photosynthetic processes in the stomatal response to CO<sub>2</sub>. *Plant Physiol.* 140, 771–778.
86. Lawson, T., Lefebvre, S., Baker, N.R., Morison, J.I.L. and Raines, C.A. (2008) Reductions in mesophyll and guard cell photosynthesis impact on the control of stomatal responses to light and CO<sub>2</sub>. *J. Exp. Bot.* 59, 3609–3619.
87. Olsen, R.L., Pratt, R.B., Gump, P., Kemper, A. and Tallman, G. (2002) Red light activates a chloroplast-dependent ion uptake mechanism for stomatal opening under reduced CO<sub>2</sub> concentrations in *Vicia* spp. *New Phytol.* 153, 497–508.
88. Tominaga, M., Kinoshita, T. and Shimazaki, K. (2001) Guard-cell chloroplasts provide ATP required for H<sup>+</sup> pumping in the plasma membrane and stomatal opening. *Plant Cell Physiol.* 42, 795–802.
89. Hayashi, M., Inoue, S., Takahashi, K. and Kinoshita, T. (2011) Immunohistochemical detection of blue light-induced phosphorylation of the plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase in stomatal guard cell. *Plant Cell Physiol.* 52, 1238–1248.
90. Wang, S.W., Li, Y., Zhang, X.L., Yang, H.Q., Han, X.F., Liu, Z.H., Shang, Z.L., Asano, T., Yoshioka, Y.,



- Zhang, C.G. and Chen, Y.L. (2014) Lacking chloroplasts in guard cells of *crumpled leaf* attenuates stomatal opening: both guard cell chloroplasts and mesophyll contribute to guard cell ATP levels. *Plant Cell Environ.* 37, 2201–2210.
91. Marten, H., Hedrich, R. and Roelfsema, M.R.G. (2007) Blue light inhibits guard cell plasma membrane anion channels in a phototropin-dependent manner. *Plant J.* 50, 29–39.
92. Hiyama, A., Takemiya, A., Munemasa, S., Okuma, E., Sugiyama, N., Tada, Y., Murata, Y. and Shimazaki, K. (2017) Blue light and CO<sub>2</sub> signals converge to regulate light-induced stomatal opening. *Nat. Commun.* 8, 1284.
93. De Angeli, A., Zhang, J., Meyer, S. and Martinoia, E. (2013) AtALMT9 is a malate-activated vacuolar chloride channel required for stomatal opening in *Arabidopsis*. *Nat. Commun.* 4, 1804.
94. Wang, C., Zhang, J., Wu, J., Brodsky, D.E. and Schroeder, J.I. (2018) Cytosolic malate and oxaloacetate activate S-type anion channels in *Arabidopsis* guard cells. *New Phytol.* 220, 178–186.
95. Terashima, I., Fujita, T., Inoue, T., Chow, W.S. And Oguchi, R. Green light drives leaf photosynthesis more efficiently than red light in strong white light: revisiting the enigmatic question of why leaves are green. *Plant Cell Physiol.* 50, 684–697.
96. 寺島 一郎 (2010) 「葉が緑色なのは緑色光を効率よく利用するためである」 *光合成研究* 20, 15–20.

### Induction of stomatal opening by red light and blue light

Eigo Ando<sup>1</sup>, Toshinori Kinoshita<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Division of Biological Science, Graduate School of Science, Nagoya University

<sup>2</sup>WPI-ITbM, Nagoya University

## 解説

## 陸上の日射環境と光合成色素の吸収特性 —高精度分光日射観測によって明らかになってきたこと—<sup>‡</sup>

九州大学大学院 農学研究院  
久米 篤<sup>\*</sup>

陸上植物の吸収スペクトルに及ぼす光環境の重要性は常に強調されてきたにもかかわらず、実際の陸上の日射スペクトル特性を考慮した光合成研究はほとんど行われていない。そこで、直達・散乱分離型の分光放射計を開発して日射観測を行い、光合成色素や集光性タンパク質複合体の吸収スペクトルが日射吸収に及ぼす影響について、エネルギー（熱）と光子吸収の観点から解析した。クロロフィル *a* と *b* の吸収スペクトルの違いやカロテノイド類の吸収スペクトルには重要な意味があり、光化学系反応中心やタンパク質複合体の構成に大きな影響を与えている。陸上植物は、直達日射による過剰エネルギー吸収を避け、安全かつ有効に利用できる色素の組み合わせによって集光性タンパク質複合体を構成し、吸収スペクトルを高度に調節しているのだろう。

### 1. はじめに

地上の植物は太陽からの光を吸収して光合成を行っているが、野外の植物が実際に利用している光についての情報は限られている。植物研究者の多くは、光合成有効放射（PAR）が何  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  あるかを市販の PAR センサで測れば、それで光環境の情報は十分であると判断するが、PAR センサが正しく機能していたとしても（していないことも多い！<sup>1)</sup>）、葉による PAR 吸収は 400~700 nm の波長内でも異なっている<sup>2)</sup>。日射と植物の相互作用を考えるためには、放射源である太陽の放射特性、日射が通過する大気の光学特性、そして植物における吸収・反射・透過特性の理解が欠かせない。地上における入射日射を評価するには、大気影響の評価が重要である。たとえば、宇宙望遠鏡や月の表面で日射スペクトルを測定した場合、太陽から射出される放射スペクトルの形状とほぼ一致するが、地球の表面ではかなり異なった放射スペクトルが観測される。すなわち、大気を通過すると、雲粒や水蒸気、酸素、オゾン、

その他エアロゾル粒子によって光は散乱・吸収され、スペクトル特性や方向性が大きく変化した散乱日射となる。大気粒子によって入射光が散乱されて生じる（明確な影を作らない）散乱光の存在は、地球の放射環境を特徴付けるものであり、植物の形態や光合成特性にも大きな影響を与えている。散乱の結果として、太陽の方向から入射する（明確な影を作る）直達日射も影響され、天候や時刻、緯度などによって、放射強度やスペクトル特性は変化する。晴天時においては、全天日射に対する直達日射のエネルギー割合は 80% に達するが、完全曇天時には、ほぼ 0% となり、それに伴って放射強度やスペクトル特性も変化する。植物の光利用を考える場合、このような変化を考慮することは重要であろう<sup>3)</sup>。ところが、不思議なことに、植物生理生態学関係のどの教科書を開いてみても、地上における散乱日射のスペクトル特性を示したものはなかった。これは、海洋環境の光合成研究においては深度別放射スペクトルや光の方向性の影響がよく検討されてきたことは対照的である。

<sup>‡</sup> 解説特集「光質と光合成」

<sup>\*</sup> 連絡先 E-mail: akume@agr.kyushu-u.ac.jp

### 2. 放射の単位

光は電磁波であり、「波動性」と「粒子性」をあわせ持っており、電磁波(光量子)のエネルギーは、その波長に対して反比例することが知られている。つまり、1光量子あたりのエネルギー量は波長が短くなるほど大きくなる。波長 $\lambda$  [m]の光量子1 molのエネルギー $e_\lambda$ は次のように表せる。

$$e_\lambda = N_A hc / \lambda$$

ここで、 $N_A$ はアボガドロ数 ( $6.023 \times 10^{23}$ )、 $h$ はプランク定数 ( $6.63 \times 10^{-34}$  J s)、 $c$ は光速 ( $3 \times 10^8$  m s<sup>-1</sup>)である。そのため、日射の放射スペクトル分布は、エネルギー単位(分光放射照度) [W m<sup>-2</sup> nm<sup>-1</sup>]と光量子単位(分光光量子束密度) [ $\mu$ mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> nm<sup>-1</sup>]で表せるが、当然、その形状は異なる(図1)。一般に、日射の放射スペクトル分布はエネルギー単位で表されていることが多いが、光合成の光化学反応は光量子的性質に基づいて起こる。そのため、光合成の光利用効率を比較する場合には、光量子単位で評価するかエネルギー単位で評価するかで結果が違ってくる。たとえば、青色光(440 nm)の光量子は赤色光(660 nm)の光量子よりも50%エネルギーが多く、この50%のエネルギーは光合成には利用されず熱として放散されるため、光合成にとって青色光は質の低いエネルギー資源となる。しかし、量子効率では同等である。このような議論を行うためには、入射する光量子束のスペクトル情報が不可欠である。

### 3. 直達・散乱分光日射計

筑波大の秋津ら<sup>4)</sup>は、地上に入射するPARの変動要因を解析するために、回折格子型分光放射計を用いた高精度な分光日射観測を行っている。これは、分光放射計(MS-700 英光精機)を2台使用して直達日射と散乱日射に分けて測定する装置で、放射計の視野角は180°、波長範囲350~1050 nm、波長間隔3.3 nm、波長分解能10 nmである。分光放射計の観測波長のズレは、低圧水銀ランプ(L937-03 浜松ホトニクス)を用いて確認しており、PAR波長範囲内の波長ズレは最大で0.41 nmと十分に小さい。分光放射照度の精度は

宇宙航空研究開発機構(JAXA)の黒体放射炉と2種類の積分球を用い、視野角5°のコリメーションチューブをつけて検査している。その結果、PAR波長範囲内の分光放射照度の最大誤差は、波長400 nmのときに1.8%、平均誤差は0.95%であった。入射光の角度に対する応答、いわゆるコサイン応答については、気象庁気象測器センターの日射計用の角度特性検査装置(PCE-2000 プリード)を用いて検査しており、天頂角方向の応答誤差は、光源が天頂角80°の時に約6.6%で、天頂角60°の時の方位角方向の応答誤差は $\pm 2.2\%$ であった。これらの2台の分光放射計をそれぞれ別の太陽追尾装置(STR-22G-S 英光精機)に設置し、ひとつの分光放射計には5°の視野角を持つコリメーションチューブを取り付け、常に太陽を追尾させた。もうひとつ分光放射計には太陽の直達放射を遮るための視野角5°の大きさに相当するシャドーボールを取り付けて太陽を追尾させた。結果として、前者の装置では直達日射、後者の装置では散乱日射のみが測定され、誤差の少ない直達・散乱別の日射スペクトルデータが観測できるようになった(図1)。なお、この測定法では、完全曇天であっても太陽の方向からの放射が直達日射、それ以外の放射が散乱日射として計測される。これらを合わせた放射が全天日射である。

### 4. 日射スペクトルの日変化

空の色が様々であることは経験的にもよく知られているが、実際に入射している光の波長成分の違いについては、人は絶対値としては知覚できていない。その理由は、人の視細胞の感度波長域による制限に加えて、色順応によって赤色光や青色光の感度バランスを無意識のうちに変化させてしまうためである。結果として、実際に眼の視細胞で検知されている光刺激は異なっても、物体の色は光環境によらずほぼ同じように見える。実際には、日向と日陰の入射放射、晴天日と曇天日の放射スペクトル波形は大きく異なっているため、デジタルカメラによる撮影時には、見た目の色彩を再現するために赤・緑・青の画像センサ出力を調節して波長補正を行っている。晴天日の直達日射の放射照度スペクトルのピーク(図

1a) は、明け方には 700 nm 付近にあり、太陽が昇るにつれて短波長方向に移動し、南中時には 540 nm 付近に達する。直達日射は全天日射のエネルギーの約 80% を占め、ピーク波長では  $1.1 \text{ W m}^{-2} \text{ nm}^{-1}$  に達している。一方、散乱日射 (図 1b) のピーク位置は 455 nm でほとんど変化していな

い。直達日射の分光光量子束密度のスペクトル (図 1d) は、670 nm 付近に穏やかなピークを持ちほとんど変化せず、南中時には  $6.0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ nm}^{-1}$  に達している。一方、散乱日射のピーク位置は 480 nm でほとんど変化していない (図 1e)。曇天日の直達日射の放射照度 (図 1g) でも、ピー

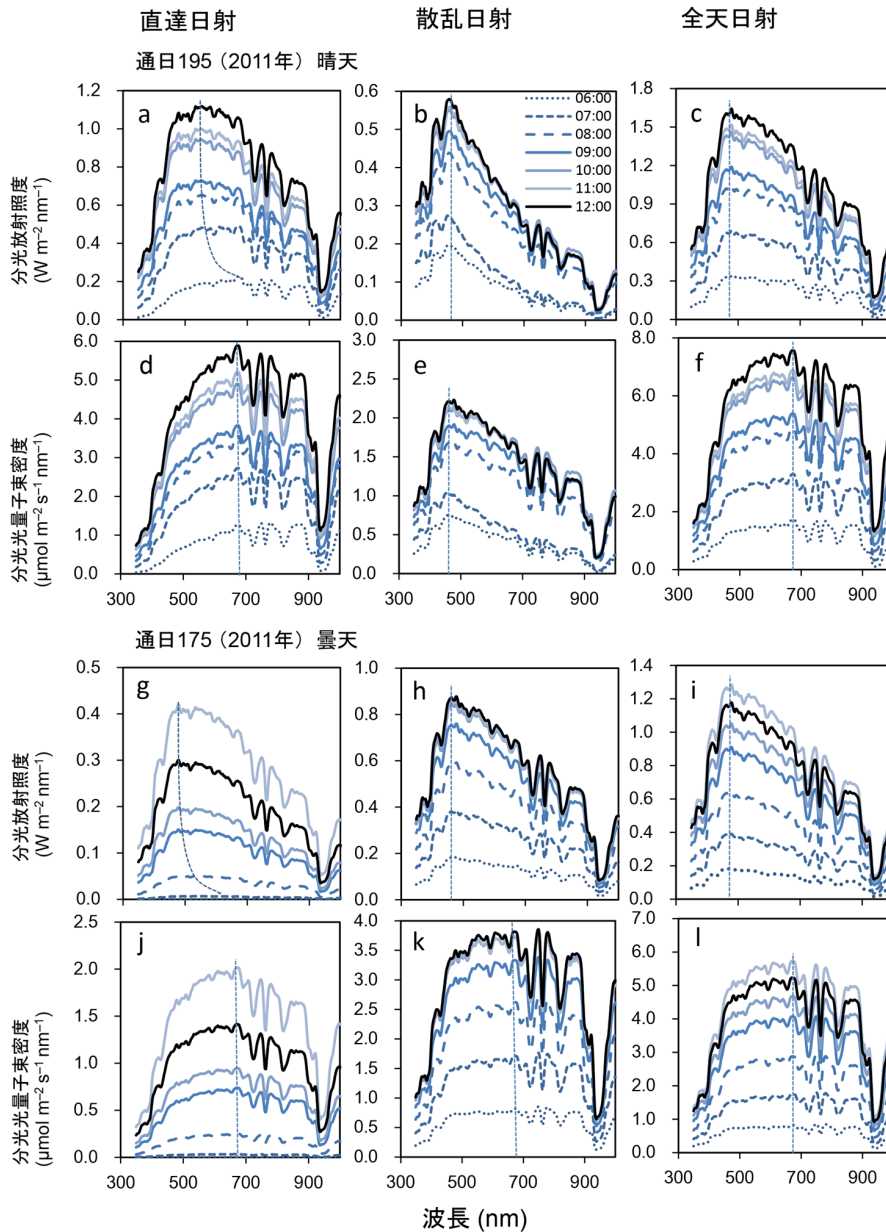


図 1. 分光放射照度と分光光量子束密度のスペクトル分布の午前中の時間変化

晴天 (a-f) と曇天 (g-l)。直達日射 (a, d, g, j)、散乱日射 (b, e, h, k)、全天日射 (c, f, i, l)。Kume et al. (2018) より描き直す<sup>11)</sup>。

ク位置は晴天日と同様に变化するが、少し短波長側にシフトする。そして全天日射に占めるエネルギー割合はかなり低くなり、日中の最大でも50%以下となっている。分光光量子束密度のスペクトルは、直達でも散乱でも500~700 nmにかけて緩やかな高原状になり、ピーク波長は670 nmでほとんど変化しない(図1j, k)。近赤外域の700~1000 nmでは、大気水蒸気の影響を受けるが940 nm付近の水蒸気による吸収波長域を除けば、大きな変化は無い。

これらの測定例から、地上に照射される日射は、入射方向や天候、時間によって様々なスペクトル波形の放射が組み合わさっているものの、それらが合算された全天日射ではほぼ同じようなスペクトル波形を示すことがわかる(図1c, f, i, l)。光量子単位で考えると、晴天時には赤色の波長域が卓越しており、晴天日の散乱日射(すなわち青空)を除くと、赤い放射ということになる。一方、エネルギー単位で考えると、直達日射は緑色の波長域が卓越しており、散乱日射は青い放射ということになる。

### 5. 光合成からみた日射スペクトル

全天日射の分光光量子束密度のスペクトルから考えると、600~700 nmの波長域は常に光量子束密度が高く、光合成利用に最適な波長域と考えられる。また、450~500 nmの波長域も特に晴天時の散乱日射の利用には適した波長域といえる。ただし、450~700 nmの波長域は連続して光量子束密度が高いため、単純に光合成への光利用だけを考えれば、緑ではなく灰色の葉緑体、あるいは水中の褐藻類や紅藻類のような集光システムを持つことで効率的にPARが利用できる可能性がある。しかし、地上の日射エネルギー密度は非常に高く、CO<sub>2</sub>濃度は相対的に低い。そのため、晴天時の日中の光合成に利用できる日射エネルギー割合は低くなり、理想的な群落光合成速度から推定される快晴時の変換効率でもせいぜい3%程度となる<sup>5)</sup>。葉緑体に吸収され利用されなかった日射エネルギーのほとんどは、熱放射(輻射)や熱伝導、あるいは気孔からの蒸散による潜熱の形で周辺環境に移動する。蒸散が制限されて

いる場合、日射エネルギーの吸収は葉温上昇をもたらす、葉面飽差の増大によって気孔開度の減少、ひいては光合成効率を低下させるため、できる限り不要な日射エネルギー吸収を避ける方向への選択圧がかかるだろう。そのような観点から見ると、後述するようにクロロフィル*a*および*b*の吸光度が500~600 nmの波長において低いことは、直達日射における最も強い放射エネルギー域を効果的に避けるという意味で、陸上環境の光合成にとっては適応的であると予想される。ただし、特に高等植物では、表皮や柵状組織など葉の内部断面構造を発達させることで緑色光の吸収効率が高められており、葉内部の位置の違いによる日射エネルギー吸収量の差が小さくなっている<sup>6,7)</sup>。結果として、人の眼には緑に見える高等植物の葉の多くは、日射に対して光学的にほぼ灰色体に近い吸収スペクトル特性を示す<sup>8)</sup>。光合成色素の吸収スペクトルや濃度分布、葉の内部構造がどのように葉緑体への熱集中を緩和するかについてはKume(2017)で解説している<sup>8)</sup>。なお、植物生理学的には、キサントフィルやルテインを介した非光化学的消光(NPQ)<sup>9)</sup>やwater-waterサイクル、光呼吸など、光阻害抑制のための様々な生理機構が知られているが、いずれも吸収した過剰な日射エネルギーを安全に熱に変換するための機構であり、葉緑体によるエネルギー吸収や熱そのものの発生を抑制するものではないため、全体的な熱収支にはほとんど影響を及ぼさない。

### 6. 陸上植物の光合成器官の吸収スペクトル

入射放射の吸収制御において重要な要素は、入射放射のスペクトルと光の吸収体を構成する色素の吸収スペクトル、そして色素の濃度である。色素の分光吸収特性は吸光度もしくは吸光係数スペクトルによって表されるが、一般に色素濃度が高くなると吸収波長域全体の吸収率が100%に近づいていくため、吸光率で見た場合の吸収スペクトルは平坦に近くなる。一方、濃度が低くなると吸光率が低下し、吸光度スペクトルに近くなる。多くの場合、植物の葉の実質的な放射吸収の基本単位は葉緑体であり、葉緑体の大きさや構造(内部膜構造や色素タンパク量)が変化し、柵状組織

や海綿状組織などに配置されることによって葉の吸光特性が決まる<sup>7,8)</sup>。Kume et al. (2016, 2018)では、各種クロロフィル (Chl) やカロテノイド、Chl-タンパク質複合体の吸収スペクトルと入射日射の各要素のスペクトルがどのような関係にあるかを詳細に解析しているが<sup>10,11)</sup>、ここではいくつかの重要な関係を説明する。

### 6.1. クロロフィル *a* の吸収スペクトル

まず注目すべきは、Chl *a* の吸収スペクトルの特異性である (図 2a)。400~680 nm の Chl *a* の分光吸光度は、晴天・南中時の全天日射の分光放射照度 (図 1c) と強い負の相関 ( $r = -0.86$ ) があり、日射の分光放射照度のピーク波長と Chl *a* の分光吸光度の最小波長が 480 nm 付近ではほぼ一致している<sup>10)</sup>。Chl *a* の吸収スペクトルはタンパク質複合体中では長波長側にシフトすることが知られているが、それを考慮しても、この傾向には大きな変化は無い。一方、Chl *a* の吸収スペクトルの長波長側のピーク波長 ( $Q_y$  帯) は全天日射の分光光量子束密度 (図 1f) のピーク位置付近 (660~680 nm) にある。すなわち、Chl *a* は陸上に照射される日射エネルギーが高い波長域を避けて、光量子束密度の高い波長域を選択するという観点からは、優れた吸収スペクトルを保持していると判断できる。一方で、PAR の高い 450~650 nm の波長域での吸光度は低いため、陸上の光合成色素としては吸光効率が低く、青~緑色光の卓越する水中においてはさらに効率が低いという側面がある<sup>11)</sup>。Chl *a* の分光吸光度と入射日射の分光放射照度との相関係数は、太陽高度が高まり放射照度が大きくなるほど強い負の値を取るようになる (図 3)。この傾向は、様々な Chl の中で Chl *a* が最も強く、熱エネルギーでみた場合の光の吸収割合が最も低いことを示している。

### 6.2. クロロフィル *b* の吸収スペクトル

水中では様々な Chl が光合成に利用されているが、陸上植物は Chl *a* と *b* のみを利用している。光吸収のほとんどは集光性 Chl-タンパク質複合体 (LHC) によって行われ、Chl *b* は LHC にしか含まれていないため、Chl *a* と Chl *b* の割合 ( $a/b$

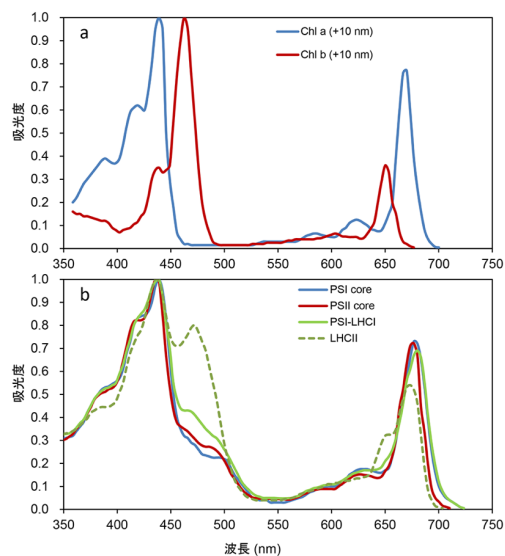


図2. クロロフィルや集光性タンパク質複合体の吸光度スペクトル

(a)クロロフィル *a* と *b* の吸光度スペクトル、ジエチルエーテルで得られたスペクトルを 10nm 長波長側にずらしたものを示す。縦軸の吸光度は最大値を 1 とした相対値である。(b) 光化学系 I コア (PSI core)、光化学系 II コア (PSII core)、光化学系 I 超分子複合体 (PSI-LHCI)、集光性クロロフィルタンパク質複合体 (LHCII) の吸光度スペクトル。Kume et al. (2018) より描き直す<sup>11)</sup>。

比) の調節は、光化学系のアンテナサイズを決める重要な要素である。通常、 $a/b$  比は 3 程度の値を示すが、直達日射があたりにくい環境で展開するいわゆる陰葉では Chl *b* の割合が増えて  $a/b$  比が低下する。Chl *a* と *b* の吸収スペクトルのピーク波長は 20 nm 程度異なっており (図 2a)、日射スペクトルに対して対照的な相関係数の変化を示す (図 3)<sup>11)</sup>。有機溶媒中の Chl *b* の短波長側の吸光ピーク (ソーレ帯) 波長は約 450 nm に位置しており、これは Chl の中でもっとも長波長側にある。そのため、他の Chl と比較して、散乱日射成分の最大光量子束密度の波長域 (470 nm) を吸収するのに適している。一方、長波長側のピーク ( $Q$  帯) 波長は約 640 nm と短く、吸光度も小さいため、日射の最大光量子束密度の波長域 (680 nm) における吸収には適していない。これは、Chl *a* の  $Q$  帯波長が Chl の中でもっとも長波



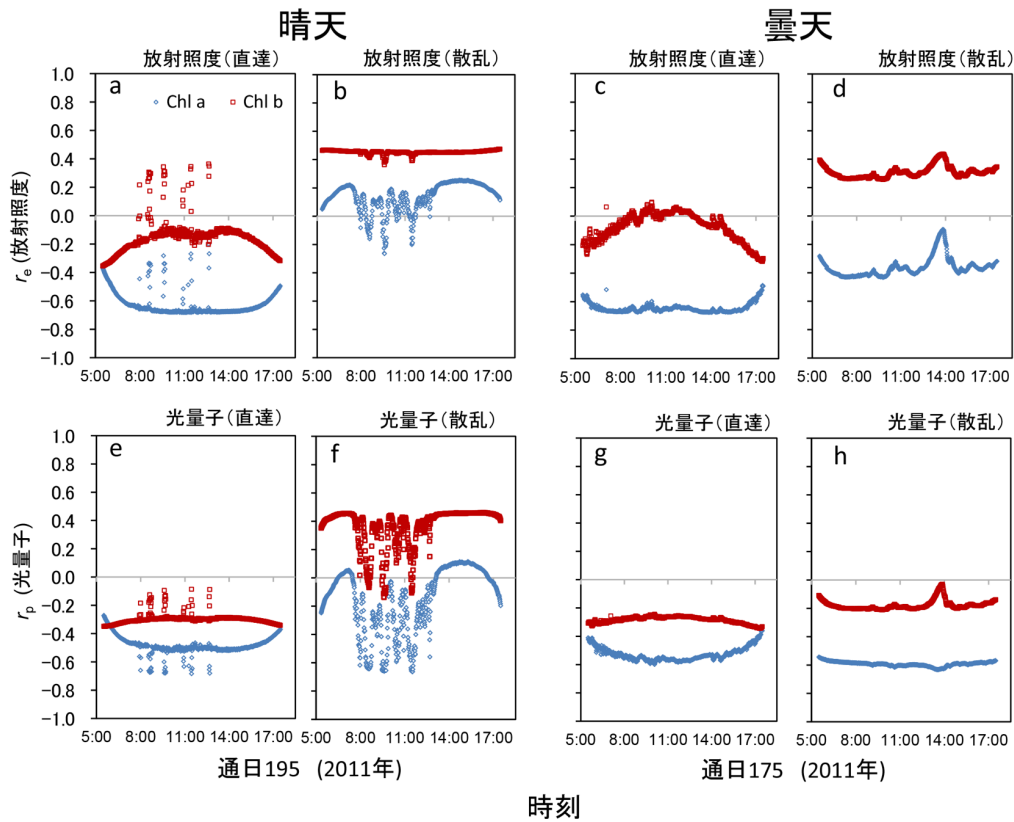


図3. 晴天日と曇天日におけるクロロフィル a, b の分光吸光度と各日射の分光放射照度・分光光量子束密度との相関係数の日中の経時変化  
 分光放射照度 ( $r_e$ ; a-d)、分光光量子束密度 ( $r_p$ ; e-h)。直達日射 (a, c, e, g)、散乱日射 (b, d, f, h)。Kume et al. (2018) より描き直す<sup>11)</sup>。

長側にあり、吸光度も大きいこととは対照的である。Chl b は Chl a に対して相補的に働くことで、特に散乱放射に対する光吸収効率を高め、直達日射があたらない環境に適した吸光特性をもたらしていると考えられる<sup>11)</sup>。結果として、Chl a と Chl b から構成される LHC では Chl a よりも大幅に光吸収効率が上がる<sup>10)</sup>。一方で、陸上環境では Chl b の吸収光量子数に対するエネルギー吸収量 (熱吸収比) は大きいため、反応中心に Chl b を持つ光合成生物は陸上に適応できなかったのではないかと考えられる<sup>11, 12)</sup>。実際、晴天日の全天日射のスペクトルに対して、Chl a と b の吸光度スペクトルを比較した場合、Chl b は Chl a よりも熱吸収比が 9%程度大きくなった<sup>10)</sup>。また、

吸光度スペクトルを吸収率スペクトルと見なし直達日射における熱吸収比を比較すると、Chl a と b でそれぞれ  $0.224 \text{ J } \mu\text{mol}^{-1}$ 、 $0.250 \text{ J } \mu\text{mol}^{-1}$  となった。

### 6.3. 集光性タンパク質複合体

Chl やカロテノイド類は集光性タンパク質複合体として機能しているため、LHC の吸収スペクトルが葉の吸収スペクトルに大きく影響している<sup>11)</sup>。タンパク質複合体の分光吸光度を縦軸に、分光放射照度を横軸にとって比較すると、基本的にいずれの複合体の場合でも、直達日射のエネルギーが最大になる波長域 (550 nm 付近) で吸光度は最低を示す (図 4a)。また、直達日射でも

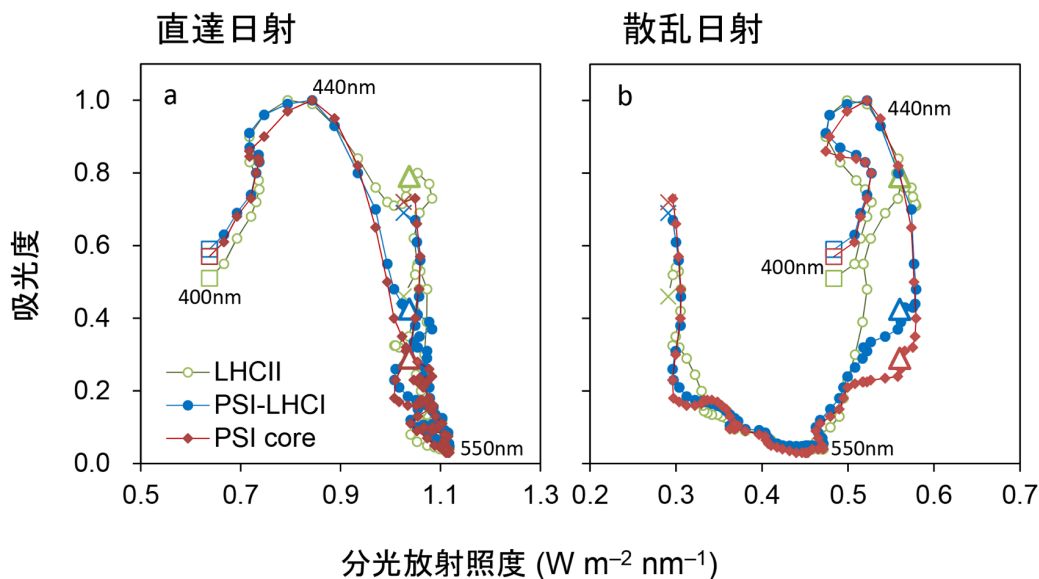


図4. PSI core、PSI-LHCI、LHCII の分光吸光度と晴天・正午の(a)直達日射、(b)散乱日射の分光放射照度との関係

y 軸に分光吸光度、x 軸に分光放射照度を 3.35 nm 刻みで 400–680 nm の範囲で描く。縦軸の吸光度は最大値を 1 とした相対値である。□(400 nm)から×(680 nm)に向かって波長の順に線で結んでいる。△は 470 nm における吸光度を示す (主に Chl *b* の含有率の差によって決まっている)。Kume et al. (2018) より描き直す<sup>11)</sup>。

散乱日射でも、吸光度は PSI core、PSI-LHCI、LHCII の順に高まる (図 4)。これは、主に Chl *b* による 470 nm 付近の吸収の増大によるものと考えられ (図 2b)、アンテナ割合の増大によって吸収波長範囲が効果的に拡大されるように見える。被陰された林床環境の分光光量子束密度に対して、Chl *b* は全天環境 ( $r = -0.32$ ) よりも弱い負の相関 ( $r = -0.2$ ) を示し、LHC も全天環境 ( $r = -0.68$ ) よりも弱い負の相関 ( $r = -0.53$ ) を示すことから、両者は被陰環境での光吸収効率を高めていると考えられる。

一方、分光光量子束密度と集光性タンパク質複合体の分光吸光度との関係をみると、晴天日の散乱日射を除いて、強い負の相関を示した<sup>11)</sup>。すなわち、タンパク質複合体は日射スペクトルの光量子束密度の高い波長域の放射を効率的に吸収する方向には構成されていない。これは、カロテノイド類の存在による、短波長域の強い吸収による影響が大きい。Chl によって吸収された過剰な

光エネルギーの安全な熱変換における  $\beta$  カロテンやルテイン、キサントフィルなどのカロテノイド類の働きについては、光阻害の基本的な防御機構として研究が進められているが<sup>9)</sup>、これらの色素は、光学的には青色光の効果的な吸収フィルターとしての機能も備えている。カロテノイド類に吸収される 520nm よりも短波長側の光量子のほとんどはその場で熱に変換され、光化学系に送られる熱割合の高い光量子は効果的に抑制される<sup>8)</sup>。

集光性タンパク質複合体における色素構成を俯瞰すると、陸上の日射エネルギーがもっとも集中する波長帯を避けると同時に、短波長域 (青色～紫色) の光量子がクロロフィルに吸収されることを抑制していることがわかる。日射スペクトルと吸収スペクトルの関係から考えると、安全で質の高い光量子成分が利用できるように光合成色素が絶妙に構成されていると解釈できるだろう。



## 7. おわりに

光合成生物は光量子を「餌」として生きている。波長の違う光量子は違った「味」や「栄養価」をもっており、その進行方向や密度分布は捕獲方法にも大きく影響している。このような光量子の吸収・利用機構は生態学的な採餌戦略の変形として扱うことも可能であろう。光合成における日射環境を考える上で重要な点は、植物に入射される光量子は同じ餌ではなく、様々な量や質を持った混合物であることで、例えば LED から供給される均質な光量子とは性質が全く異なっている。野外における植物の餌の性質についての研究は味や栄養価を無視した量的研究、すなわち光量子束密度のみによるものがほとんどであり、餌の質を考慮した研究を進めていくことが必要である。そのためには、植物生理学的な研究の進展はもちろん、植物の光合成機構を生物環境物理学的なシステムとして解析し、放射環境の把握を行うことで、環境適応度を評価していくことが重要となるであろう。

## 謝辞

本研究は、筑波大学の奈佐原顕郎博士と秋津朋子博士との共同研究です。分光放射計の開発は国立環境研究所、JAXA/EORC、気象庁高層気象台の共同研究の一部として行われ、校正作業や放射観測にあたっては、各研究機関の研究者から様々なサポートを受けています。

Received May 9, 2019; Accepted Jun 17, 2019; Published Aug 31, 2019.

## 参考文献

1. Akitsu, T., Nasahara, K. N., Hirose, Y., Ijima, O. and Kume, A. (2017) Quantum sensors for accurate and stable long-term photosynthetically active radiation observations. *Agric. For. Meteorol.* 237–238, 171–183.
2. Noda, H. M., Motohka, T., Murakami, K., Muraoka, H. and Nasahara, K.N. (2014) Reflectance and transmittance spectra of leaves and shoots of 22 vascular plant species and reflectance spectra of trunks and branches of 12 tree species in Japan. *Ecol. Res.* 29, 111.
3. Björn, L.O. (2015) Terrestrial Daylight, in *Photobiology* (Björn L., Eds). pp. 71–75, Springer, New York, [https://doi.org/10.1007/978-1-4939-1468-5\\_6](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-1468-5_6)
4. Akitsu, T., Kume, A., Hirose, Y., Ijima, O. and Nasahara, K.N. (2015) On the stability of radiometric ratios of photosynthetically active radiation to global solar radiation in Tsukuba, Japan, *Agric. For. Meteorol.* 209–210, 59–68.
5. Jones, H. (2016) 光合成と呼吸, in 植物と微気象 第3版 植物生理生態学への定量的なアプローチ pp. 189–256, 森北出版.
6. Koizumi, M., Takahashi, K., Mineuchi, K., Nakamura, T. and Kano, H. (1998) Light gradients and the transverse distribution of chlorophyll fluorescence in mangrove and Camellia leaves, *Ann. Bot.* 81, 527–533.
7. Terashima, I., Fujita, T., Inoue, T., Chow, W.S., and Oguchi, R. (2009) Green light drives leaf photosynthesis more efficiently than red light in strong white light: revisiting the enigmatic question of Why leaves are green. *Plant Cell Physiol.* 50, 684–697.
8. Kume, A. (2017) Importance of the green color, absorption gradient, and spectral absorption of chloroplasts for the radiative energy balance of leaves, *J. Plant Res.* 130, 501–514.
9. Ruwan, V.R. (2016) Nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching: Mechanism and effectiveness in protecting plants from photodamage, *Plant Physiol.* 170, 1903–1916.
10. Kume, A., Akitsu, T. and Nasahara, K.N. (2016) Leaf color is fine-tuned on the solar spectra to avoid strand direct solar radiation. *J. Plant Res.* 129, 615–624
11. Kume, A., Akitsu, T. and Nasahara, K.N. (2018) Why is chlorophyll b only used in light-harvesting systems? *J. Plant Res.* 131, 961–972
12. Kunugi, M., Satoh, S., Ihara, K., Shibata, K., Yamagishi, Y., Kogame, K., Obokata, J., Takabayashi, A. and Tanaka, A. (2016) Evolution of green plants accompanied changes in light-harvesting systems. *Plant Cell Physiol.* 57, 1231–1243.

Terrestrial solar radiation environment and absorption characteristics of  
photosynthetic pigments  
-New scape from high-precision spectral solar radiation observation-

Atsushi Kume

Faculty of Agriculture, Kyushu University

## 解説

遠赤色光が光合成に与える影響<sup>‡</sup>

東京大学 大学院理学系研究科 生物科学専攻  
河野 優\*

野外において地上に降り注ぐ太陽光には、可視領域の光以外に紫外域、近赤外域・中赤外域・遠赤外域の様々な波長域の光が含まれている。そのうち、陸上植物は 400–700 nm を光合成に利用する。光合成有効放射のうち、青色光領域と赤色光領域は特に光合成と気孔開口に重要とされ、植物工場等で見られる人工栽培環境や光合成測定装置などには緑色域を省いた赤色光と青色光が使われてきた。一方、700–800 nm の遠赤色領域の光も太陽光に豊富に含まれているが、この領域の単色光下では二酸化炭素固定の量子収率は急激に落ちる。そのため、遠赤色光は光合成に重要ではないとされ、長年その重要性が無視されてきた。しかし、近年、光合成酸素発生や二酸化炭素固定をほとんど駆動しないものの、光合成の調節に遠赤色光が絡んでくることが分かってきた。本稿では、光合成研究における遠赤色光の歴史を簡単に述べた後、著者が関わっている遠赤色光による光合成の調節について記述する。また、光合成への寄与が無視されがちな緑色光に関しても触れる。

## 1. はじめに

地球上のすべての生物は太陽光エネルギーの恩恵を受けている。光合成生物において太陽光エネルギーの恩恵を評価するには、量と同時に質、すなわち波長特性を考える必要がある。植物光合成においては、光化学反応を行わせる能力のある可視光域と一部紫外域の光が主な対象になる。陸域の光合成生産の大部分を担っている陸上植物と水域の藻類の光の利用範囲はほとんど変わらない。そのため、大部分の光合成生物が利用する 400 – 700 nm の範囲の光を、光合成有効放射 (photosynthetically active radiation, PAR) と呼ぶ。400 nm 以下と 700 nm 以上を境に光合成への光利用効率が 0 になるわけではないので、文献によっては、380 – 730 nm の範囲を PAR という場合もある。本稿では、遠赤色光 (700 – 800 nm) は PAR に含めずに扱う。

地表に入射する PAR と遠赤色光の量についてみる。図 1 左は、障害物のない開けた場所(裸

地)で初夏の晴天日に測定した光強度の日変化を光質ごとに分けて表示したものである。光を遮るものがないときは、光強度は太陽の日周運動に沿って変化する。しかし、このようなサイン曲線を示すことは珍しく、図 1 左の 10 時以降のように、光強度は雲の影響で複雑に変動することが多い。PAR の最大の光合成有効光子束密度 (photosynthetically active photon flux density, PPFD) は、図 1 の例で言えば、青色光 (400 – 500 nm) は  $450 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、赤色光 (600 – 700 nm) は  $700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  であるのに対して、遠赤色光の光子束密度 (PFD) は  $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  にもなる。緑色光 (500 – 600 nm) は  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  であった。遠赤色光も太陽光に豊富に含まれていることがわかる。裸地の場合、遠赤色光の PFD は常に赤色光の PPFD よりも低い値であることが多い。一方、初夏の落葉樹林の下層部 (林床) の光環境は、上層の樹木 (林冠) の影響を受けるので、さらに複雑になる (図 1 右)。太陽光の多くが上層樹木の葉によって吸収されるので、日中の大部分の光は、弱い散乱光が占める。図 1 右の初夏の場合は、まだ林冠の葉量がまばらなため、

<sup>‡</sup> 解説特集「光質と光合成」

\*連絡先 E-mail: konom07@bs.s.u-tokyo.ac.jp

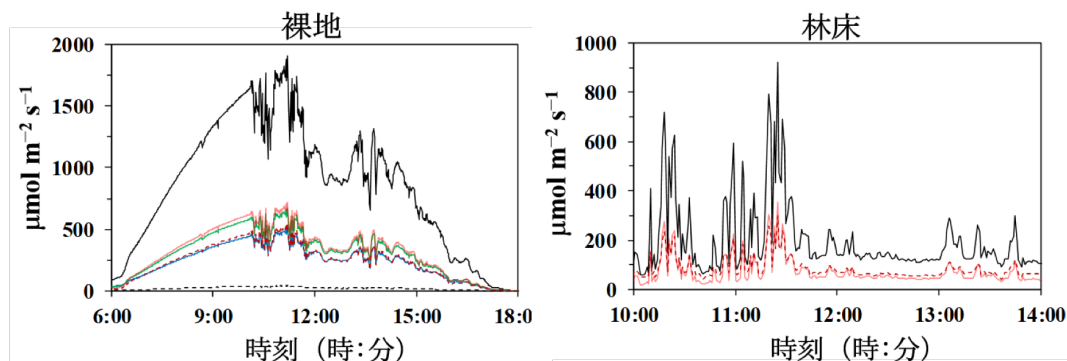


図1. 野外の光環境の日変化

(左図) 裸地の日変化。黒線: 400–700 nm、青線: 400–500 nm、緑線: 500–600 nm、薄い赤線: 600–700 nm、濃い赤点線: 700–780 nm、黒点線: 320–400 nm。(右図) 落葉樹林の初夏林床の日変化。変化の激しい10時–14時の間を示してある。黒線: 400–700 nm、薄い赤線: 600–700 nm、濃い赤点線: 700–780 nm。測定は2017年4月20日に神奈川県平塚市、神奈川大学構内の裸地と落葉樹林林床で行った。地上から約50 cmの高さに設置したライトアナライザー (LA-105、日本医化器械) を用いて、裸地は1分ごとに、林床は10秒ごとに光強度を測定・記録した。

散乱光の強度は平均  $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ほどを維持する。しかし、7月や8月になって林冠が葉で完全に覆われると、散乱光は  $10 - 30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  まで低下する。風などの影響で樹木の葉や枝が揺れると、その隙間を通り抜けた強光 (直達光; 初夏の場合  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  以上になる。真夏は  $200 - 500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  程度) が差し込む。この直達光はサンフレック (sunfleck) や陽斑 (sun patch) と呼ばれる。いわゆる、木漏れ日である。夏季林床のサンフレックの持続時間は数秒から数分と短い。裸地でも林床でも、PAR が変化すれば遠赤色光も同じく変化する。裸地とは異なり、林床では遠赤色光の PFD のほうが赤色光の PPFD よりも大きくなることが多い。

葉に届いた PAR のすべてが光合成に利用されるわけではない。葉の光合成色素によって吸収され、励起状態が光化学系 II (PSII) と光化学系 I (PSI) に伝わって、光化学反応が起こらなければならない。葉の表面に届いた光は一部が反射され、内部に入射した光は強く吸収される。吸収されなかった光は、裏面へ透過するか、散乱や反射によって表側に出ていく。葉での光の吸収、反射、透過の割合は植物種、あるいは葉齢 (若葉か成葉であるか) や陽葉か陰葉かによって異なる。陸上

植物の葉の平均としては、PAR の約 80% からそれ以上が吸収される<sup>1, 2)</sup>。波長域毎に見ると、赤色域や青色域は葉の吸収率は 0.85 以上になり、緑色域でも 0.8 ほどになる。一方、遠赤色光 (700–800 nm) はどうであろうか。葉の吸収率は 680 nm 付近を境に減少し始める。クロロフィルの吸収帯の裾野の 700–710 nm かけての吸収率は 0.6 ほどになる。それより長波長側では、720 nm あたりの吸収率で 0.3 ほどに、740 nm あたりの吸収率で 0.1 以下になる<sup>1)</sup>。光合成色素のクロロフィルに加えて、補助色素のカロテノイドがそれぞれ違った波長域の光吸収帯をもって存在していることで、可視域の光を広く捕らえられ、PAR の高い吸収率が可能となる。

## 2. 光合成研究の発展の一端を担った遠赤色光

光合成の発見と解析の始まりを概括する。今から、250 年ほど前の Priestley (1771) の実験が最初の発見とされている。彼は、植物による空気の純化改善効果を発見した。後に、これは植物による酸素発生が原因であったと実証される。Ingenhousz (1773) は、Priestley の示した効果が光の作用によるものであることを実証した。Senebier (1782) は空気中から二酸化炭素が取り

込まれていることを暗示し、de Saussure (1804) は水が光合成の資源として関与していることを指摘した。Mayer (1845) は光合成では光エネルギーが化学エネルギーに変換されると主張し、Sachs (1864) が光照射によって葉緑体内にデンプンが生成されることを証明した。Blackman (1905) は光合成曲線の解析から、光合成には光が関与する明反応と、その後起こる暗反応が存在することを指摘した。Emerson and Arnold (1932)<sup>3)</sup> は、クロロフィル分子が光を吸収する集まりを形成して、その構成単位あたりに二酸化炭素の還元と酸素発生の反応が行われるという、光合成単位の概念を提唱した。Hill (1937)<sup>4)</sup> は光による還元力の生成と酸素の発生を実証した (Hill 反応)。Arnon (1954)<sup>5)</sup> と Frenkel (1954)<sup>6)</sup> は、還元力の生成と酸素発生の反応を利用して ATP が作られることを示した。

遠赤色光は PSII での酸素発生や二酸化炭素固定を直接には駆動しないため、長年その重要性が無視される傾向にあった。くしくもそのきっかけとなったのが、2種類の光化学系の発見につながる重要な実験であった。当然、その実験は遠赤色光を無視して構わないことを示すためのものではない。ここでは、遠赤色光の話の導入として、光合成電子伝達反応 (明反応) についての重要な事実と概念の発見につながった歴史的な研究を紹介したい。

陸上植物の葉緑体や藻類のすべての光合成色素は PSI と PSII の二つの光化学系に分配されている。PSI はクロロフィル *b* 含量が比較的少ない。PSI には反応中心の P700 (クロロフィル *a* とそのエピマーからなる二量体) がある。PSII にはクロロフィル *b* 含量が多く、反応中心は P680 (クロロフィル *a* 二量体とされるが異論もある) とよばれる。2種類の光化学系は異なる色素組成と反応中心分子-電子伝達体の組み合わせをもっている。それらが異なる酸化還元反応を進めて、その反応が光と直接関連しない酸化還元系 (シトクロム *b<sub>6</sub>f* 複合体) を介して、並列ではなく直列に機能することで、光合成電子伝達反応を駆動する。われわれの現在の知識として当たり前のこととして受け入れられているこれらの反応系は、①

“Red drop 効果” と “Emerson 効果” の存在、② PSII と PSI の間に位置する電子伝達成分 (シトクロム *b<sub>6</sub>f* 複合体) の挙動、③ 光合成電子伝達の全体反応と電子伝達鎖の一部を取り出したときの部分反応との光化学過程のつながり、④ 2種類の光化学系の分離、つまり2種類の色素系と反応系を分離したときのそれらの反応の性質、という上記の根拠から支持されている。ここでは、Red drop 効果と Emerson 効果について説明する。

1 光量子あたりのエネルギーは波長によって異なる。波長の短い、つまり振動数の大きい青色光は、波長の長い、振動数の小さい赤色光よりも1光量子あたりのエネルギーは大きい。単独の光化学反応では、1光量子によって1分子が反応する。物質の反応分子数と光量子数とが1対1の比にならないのは、反応がいくつかの部分反応から成り立っているときである。光合成研究において、1光量子あたりに吸収される二酸化炭素の分子数、または発生する酸素分子数がいくつになるかという値、つまり光合成の量子収率が測定される。最初に光合成の量子収率が測定されたのは1923年で、単細胞藻クロレラを使って測定された<sup>7)</sup>。そのときは、紫外部で0.20、赤色光で0.23という値が得られた。その結果、光合成の量子収率は0.25、つまり4光量子毎に1分子の二酸化炭素の固定と1分子の酸素の発生が起こると結論付けられた。その後、多くの研究者によって求められた光合成の要求量子数は4-8にわたるが、1939年にEmersonが出した光合成の要求量子数、1分子あたり8光量子、つまり光合成の量子収率は0.125という値が現在一般に認められている<sup>8)</sup>。Emersonたちは、藻類や陸上植物において光合成の量子収率を異なる単色光の波長で測ると、クロロフィル *a* の赤色部での吸収帯 (生細胞内では680 nm 付近) よりも長波長のところで、量子収率が急激に低下する現象を発見した<sup>9-11)</sup>。この現象は“Red drop 効果 (赤色低下効果)”と呼ばれている (図2)。680 nm 付近より長波長側の光と同時に、それより短波長の光を照射すると“Red drop 効果”は見られなくなる。しかも、このときの量子収率は、2種類の光をそれぞれ単独で当てた時の量子収率の和よりも大きくなった。この現

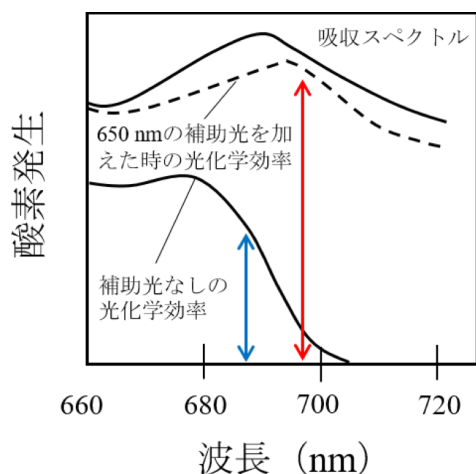


図2. “Red drop 効果”と“Emerson 効果”

青矢印は Red drop 効果を、赤矢印は増進効果を示す。

象は Emerson たちによって初めて見出されたので、“Emerson 効果”や“Emerson の増進効果”と呼ばれている<sup>10-16)</sup>(図2)。この実験は、光合成における2つの光化学系の作用についての根拠の一つになっている。2組の光化学系反応が存在し、それぞれが異なる色素-電子伝達体の組み合わせをもって酸化還元を行い、それが直列に並んで光合成が駆動されると考える。2組の光化学系は駆動の波長特性が異なるとすると、どちらか一方のみがよく駆動されて、もう一方は律速的になる場合が生じる。このとき、両方の光化学系を励起した場合の全体の電子伝達速度は、おもに一方のみを励起した場合の速度の和よりも大きくなる。なぜなら、一方の光化学系のみが励起されたときの全体の電子伝達速度は、律速されている光化学系の反応によって決定されるからである。後に、ある電子伝達体(例えばシトクロム*f*)がPSIIの反応では酸化され、PSIIによって還元されるという事実から、この2つの光化学系が直列に並んで反応が進むことが明らかになった<sup>17,18)</sup>。さらに後に、これはZスキームとしてまとめ上げられることになる。実は、2種類の光化学系の存在を暗示したのは、Warburgらのグループ(1954)<sup>19)</sup>で、彼らは緑色光効果というものを示した。赤色

強光を照射中のクロレラの細胞懸濁液に、青緑色光をわずかに補光するだけで、光合成の顕著な増加が観測できた。この実験によっても2つの光化学系の存在が暗示されたが、その後、再現実験はなされていない。

### 3. 変動光によるPSII光阻害

遠赤色光が光阻害を抑制するという話をする前に、変動光研究について少しバックグラウンドを述べる。著者は、陸上植物が変動光に対してどのような光合成応答をしているかを研究してきた。元々、1970年頃から盛んに行われるようになった変動光研究は、林床植物の光合成への興味から始まった。夏季林床で生育する植物にとって、サンフレックをうまく利用することは非常に重要である。特殊な変動光分野というより、暗所から葉に光が当たったときに、光合成反応を構築する種々の複雑な反応系に何が起きているのかという純粋な光合成への興味として、多方面の分野から研究が行われた。1980年代には、様々な陽生植物や陰生植物の野生型個体を、野外(変動光)や実験室内(定常光)で栽培して、光合成速度や気孔応答の種依存性や生育環境依存性が調べられた<sup>20)</sup>。それだけでなく、光強度が変化したときの、Rubiscoをはじめとする二酸化炭素固定経路の酵素の活性化状態や様々な中間代謝物量、またはATPや還元力プールサイズの変化が、細かい時間スケールで調べられている。1990年代に入ると、光合成解析装置の発展もあって、ガス交換速度の応答に加えて、PSIIを主にした光合成電子伝達系の応答もよく研究されるようになった。2000年代に入って遺伝学の発展に伴いモデル植物を用いた変異体の研究も盛んに行われるようになり、80年から90年代にかけて野生型個体で発見されてきた変動光応答のカラクリの詳細が分かるようになってきた。同時に、過去の先人たちの偉大な業績が再確認された。変動光研究に大きく貢献する重要な論文が多く発表されてきた<sup>21-25)</sup>。植物の変動光応答を要約すると、突然の強光(短いサンフレック)に曝されたときに素早く光合成を誘導し、最大光合成速度を実現すること(速い光合成誘導)と、強光後の弱光期

間において、なるべく長い時間、高い光合成速度を維持すること (post-illumination CO<sub>2</sub> assimilation) が重要である。これらを達成することで、受光量あたりの二酸化炭素の固定量を定常光下よりも高くすることができる。中長期の変動光への曝露になると、光強度の変化に追従して光合成電子伝達鎖のレドックス状態や炭酸固定経路の各代謝産物プールサイズを適切なレベルに保つことが生育に重要となってくる。また、気孔を介した二酸化炭素の取込みと水の損失のバランス調節も変動光下では重要となる<sup>25)</sup>。

著者らのグループも近年の変動光研究の新たな発見に関与してきた。変動光が PSI に影響を与えることが明らかとなり、その重要性が研究されるようになった。PSII は、定常強光などのストレスに対して感受性が高く損傷を受けやすい。しかし、変動光は、主として PSI を標的とした光阻害を起こすストレス要因であることが分かってきた<sup>24, 26)</sup>。光合成が失活している暗所や長時間弱光下に置かれた状態から突然強光に曝されると、光強度の上昇に追従した素早い光合成誘導を達成することができない。強光中で光合成が非定常状態下では、PSI の下流 (電子受容側、還元側) の電子伝達が大きく律速される。PSI 電子受容側の過還元は PSI での活性酸素生成を促し、PSI 損傷を引き起こす<sup>27-30)</sup>。

変動光による PSI の光阻害は、PSI の電子受容側の律速が大きくなることによって起こるため、電子受容側の律速を軽減することが PSI 光阻害の回避につながる。有効な機構は、酸素に電子が渡らないような電子伝達を駆動すること、それでも生成してしまった活性酸素を安全に無毒化することである。PSI まわりの循環的電子伝達経路 (cyclic electron flow around PSI, CEF-PSI) は、PSI から電子を受け取ったフェレドキシン (Fd) から NADP<sup>+</sup>ではなくシトクロム *b<sub>6</sub>f* 複合体に電子が流れ、再び PSI に流れ込む経路である。PSI から酸素に電子が渡る Pseudo cyclic pathway として、Water-water cycle や flavodiiron (FLV) 経路がある。これらの経路は、PSI 光阻害の回避に有効であるとされている<sup>31, 32)</sup>。チラコイドルーメン側の pH の低下に依存してシトクロム *b<sub>6</sub>f* 複合体での電

子伝達の制限、いわゆる光合成調節 (photosynthetic control) も PSI に流れ込む電子の量を抑えることができるので PSI 保護に有効である<sup>33, 34)</sup>。変動光による PSI 光阻害は PSII 由来の電子によって引き起こされるので、PSII アンテナ内での熱散逸機構 (NPQ) も効果的だといえよう<sup>21, 35)</sup>。

ここで疑問が生じる。シロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) の野生型は PSI 防御に有効とされる上記の alternative pathway を有している。しかし、複数の防御機構を持つ野生型でさえ変動光による PSI 光阻害を受けてしまう。図 3A は、短日条件 (PPFD 135 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) で栽培したシロイヌナズナ野生型の葉に、夏季林床を模した変動光を照射したときの PSI と PSII の光阻害の程度を示している。弱光 (0, 30, 135 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) を背景光に、約 1 秒間の強光 (1200 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) を 10 秒おきに照射した (FL-1200/LL と表記する)。最大 2 時間照射で、PSII はほとんど光阻害を受けないのに対し、PSI は変動光照射時間とともに光阻害の程度が顕著に大きくなった (図 3A)。弱光期の PPFD に依存して、弱光期が暗黒 (FL-1200/0) の場合に PSI 光阻害が最も大きく、PPFD が高くなると緩和された。これは、弱光期の PPFD が高くなることによって、二酸化炭素固定経路が活性化され、それにより強光パルス光に対する PSI 防御が有効にはたらいことを意味している。ここで大事なのは、さほど極端ではない変動光によって、野生型の PSI が失活することである。PSII は修復速度が非常に速いため、損傷を受けても速やかに修復される。しかし、PSI はターンオーバーが非常に遅く、一旦傷んでしまうと、1 週間後でも損傷前と同じレベルには達していないという報告もある<sup>36)</sup>。PSI に関しては修復というプロセスはなく、すべて新規合成されるのかもしれない<sup>37)</sup>。

#### 4. 遠赤色光による変動光光阻害の抑制

既述のように、野外は変動光が卓越する環境である。野外でみられる光変動の周期や強度の変動パターンの組み合わせは無制限であり、それらすべてに対応可能な光合成系を瞬時に物理的に構



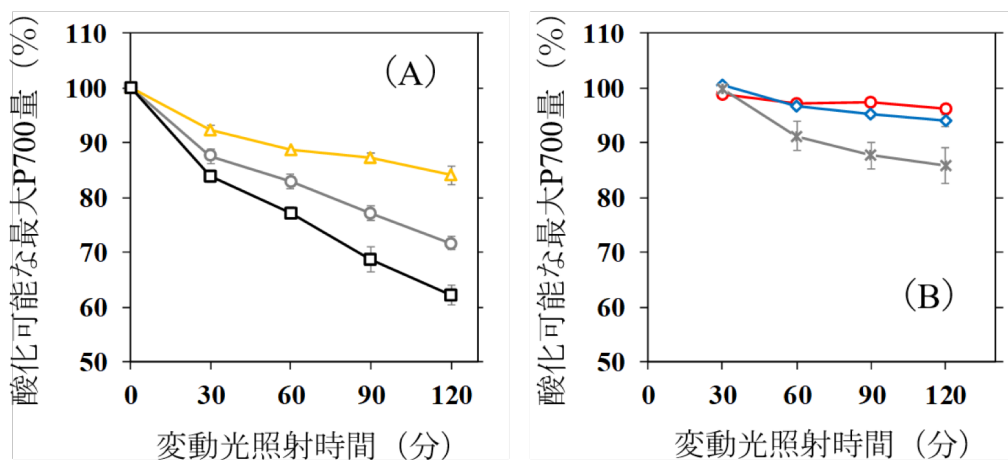


図3. 変動光によるPSI光阻害(A)と遠赤色光の補光の効果(B)

シロイヌナズナ野生型の暗処理した葉に、弱光を背景光に800 msの強光(1200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )を10秒おきに照射する変動光(FL-1200/LLと表記する)を最大2時間照射したときの酸化可能な最大P700量を示している。光阻害処理前の値を100%としたときの相対値で表してある。(A)では背景光のPPFDを135  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (黄色: FL-1200/135)、30  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (灰色: FL-1200/30)、0  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (黒色: FL-1200/0)に設定した。(B)は、FL-1200/30に一定強度の遠赤色光を加えた。遠赤色光の光強度は、いずれも野外で観測される光強度に近い値を用いて、高強度(赤色)、中強度(青色)、弱強度(灰色)の3種類で試した。遠赤色光は740 nmにピークをもつ遠赤色LEDを用いた。Kono et al. (2017)<sup>38)</sup>を改変。

築するのは不可能である。もし頻繁にPSIが傷んでいるようなら、植物の光合成と成長にとって致命傷になってしまう。野外で変動光に曝される植物は、なんらかのメカニズムでPSI光阻害を徹底的に抑制しているはずである。そこで、著者は野外光環境に目を向け、図1に示してあるように、太陽光には遠赤色光(700–800 nm)が豊富に含まれていることに気付いた。日々ダイナミックなPARの変動光に曝されている野外の植物は、同時に、遠赤色光にも常に曝されている。遠赤色光は上述したように、PSIIでの酸素発生や二酸化炭素固定をほとんど駆動しない。しかし、PSIは遠赤色光をよく吸収する。著者はこのことに注目して、遠赤色光がPSIを駆動する性質が変動光下でのPSI応答になにかしら影響を与えるのではないかと考えた<sup>38)</sup>。そこで、図3AのFL-1200/30の変動光に一定強度の遠赤色光を加えて光阻害実験を行ったところ、遠赤色光の補光によって見事にPSI光阻害が抑制された(図3B)。光阻害の緩和には遠赤色光の強度依存性が見られるも

の、野外でも観測される強度でPSI光阻害はほぼ完全に抑えられた。興味深いことに、遠赤色光の補光によって、PSII光阻害の緩和も見られた。生育光環境への馴化が変動光による光阻害への耐性に与える影響も調べた。シロイヌナズナを30、60、135、240、500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の光強度の蛍光灯下で栽培した個体の葉を用いて光阻害実験を行ったところ、135  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上で育った植物では耐性に差はなかったが、60と30  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ではPSI光阻害が起きやすかった。30  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ で育った個体は変動光照射30分で急激なPSI失活が見られ、それ以降の照射では失活の程度は緩やかだった。これはPSI失活の閾値のようなものを示しているのかもしれない。このようにシロイヌナズナでは可塑性の範囲は狭かったものの、生育光環境への馴化がPSIの光阻害耐性に影響を与えた<sup>39)</sup>。そこで、次に、野外で生育している植物個体の葉を採取してきて、実験室内で同様の変動光による光阻害実験を行った。遠赤色光を加えてないときの変動光によるPSI光阻害の程



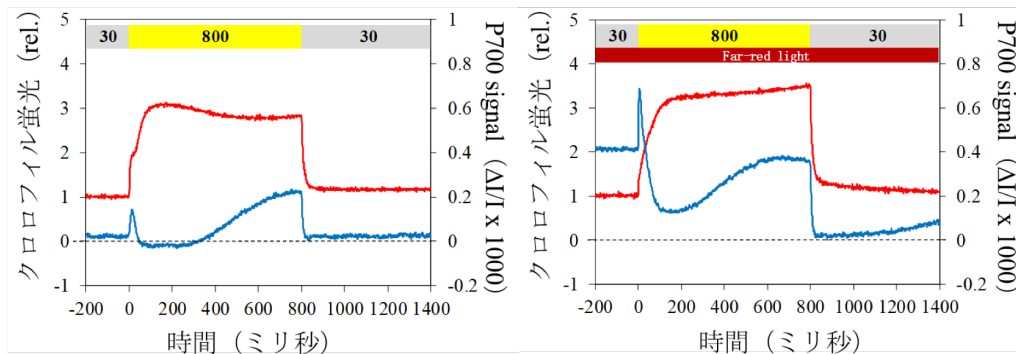


図4.1 回の強光パルス (800 ms) に対するクロロフィル蛍光 (PSII, 赤色) と 830 nm の吸収 (PSI, 青色) の変化を、遠赤色光の補光がないとき (左図) とあるとき (右図) とで比較した  
Kono et al. (2017)<sup>38)</sup> を改変。

度は、種や生育光環境の違いによってバラバラであった。しかし、遠赤色光の追加によって、PSI 光阻害はすべての植物個体で完全に抑えられた。このように遠赤色光による PSI 保護効果は野外植物でも有効であった。そうすると、野外のすべての植物種が遠赤色光の補光がないと PSI が傷んでしまうのかというと、そうでもないらしい。野外で栽培した陽生植物ヒマワリ (*Helianthus annuus*) の PSI においては、 $5000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  の強光パルス光まで光阻害耐性を示した。野外の真夏の炎天下の光強度が大体  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  であることを考えると、ヒマワリは PSI 失活のリスクはほとんどないのだろう。強光耐性型の馴化を示す陽生植物が変動光にも強いのは予想できるのだが、強光で PSII 光阻害を受けやすい超弱光下に生育する林床植物でも変動光に強い種が見つかっている (未発表)。

では、なぜ遠赤色光が存在すると、PSI が保護されるのであろうか。図4は1回のパルス強光に対する PSI (図4内、青線) と PSII (図4内、赤線) の応答を遠赤色光の有無で比較したものである。PSI は 830 nm の光に対する  $P700^+$  の吸収を見ているので、 $P700$  signal 値の増加は  $P700$  の酸化を意味する。遠赤色光の補光があると、弱光下での  $P700$  signal が高い、つまり弱光下で多くの  $P700$  が酸化されていた (全  $P700$  あたりの  $P700^+$

の割合が高い; 高  $P700^+/700$ ) ことが分かる。強光中も、比較的高い酸化状態を維持した。弱光中と強光中に飽和パルス光を照射して、PSI の酸化還元レベルを評価したところ、遠赤色光の存在下では PSI の電子供与側律速 ( $Y(\text{ND})$  というパラメータ) が、遠赤色光の非存在下よりも常に高かった。一方、遠赤色光の非存在下では弱光・強光下でともに PSI の電子受容側律速 ( $Y(\text{NA})$  というパラメータ) が大きかった。また、 $30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  とかなりの弱光なので、二酸化炭素固定経路の活性も低いはずである。酸化型  $P700$  ( $P700^+$ ) は安全なクエンチャーとして機能することが知られている<sup>40)</sup>。活性酸素生成を抑えるための alternative electron flow を駆動する前に、過剰な光エネルギーを熱に変換して逃がしてやるのが最も効果的であろう。さらに、遠赤色光は CEF-PSI を駆動すると予想されたので、シロイヌナズナで CEF-PSI の変異体とされている *pgr5* (*PGR5* 依存型 CEF-PSI 欠損) 変異体と *crr* (*NDH* 依存型 CEF-PSI 欠損) 変異体を用いて、同様の変動光による光阻害実験を行った。遠赤色光の非存在下では、変動光による PSI 光阻害の程度は野生型と変異体でおおよそ同じであった。*NDH* 経路がはたらきうる *pgr5* 変異体は遠赤色光の追加で、PSI 光阻害が顕著に緩和された。しかしながら、*NDH* 経路を欠く *crr* 変異体においては、遠

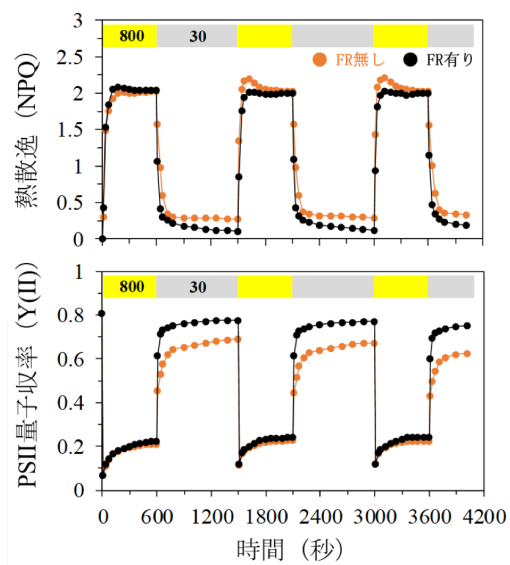


図 5. 変動光 + / - 遠赤色光 (FL-(800±far-red)/(30±far-red), 10分/15分周期) に対する PSII アンテナ内での熱散逸機構 (NPQ) と PSII 量子収率 (Y(II)) の応答 (未発表)  
シロイヌナズナ野生型を用いて測定した。●; 遠赤色光 (FR) の補光あり、○; 遠赤色光 (FR) の補光なし。黄色バーは強光を、灰色バーは弱光照射を示す。

赤色光があるにも関わらず、PSI 光障害の緩和はわずかであった。シロイヌナズナなどの C<sub>3</sub> 植物では PGR5 経路が CEF-PSI のメインな経路で、NDH 経路は寄与の小さいサブ経路とされてきた。今回の結果は、遠赤色光下では NDH 経路が PSI 保護の主経路になりうることを示唆した。NDH 経路が遠赤色光下での変動光による光障害回避に有効であるという結果を、イネとタバコの NDH 欠損変異体でも確認している (未発表)。しかし、遠赤色光下でのチラコイド NDH 複合体による PSI 防御機構の詳細はまだ明らかになっておらず、現在検証を進めているところである。いずれにしろ、遠赤色光は高 P700<sup>+</sup>/P700 を維持することで、変動光中の PSI 失活の回避に貢献していることが明らかになった<sup>38, 41, 42</sup>。

### 5. 遠赤色光による変動光弱光期の光合成速度の促進

遠赤色光は、光合成酸素発生や二酸化炭素固定を直接駆動はしないが、PSI を駆動する。遠赤色光は、変動光下での光合成を促進する役割があることも最近分かってきた。Kono et al. (2017)<sup>33</sup>)では夏季林床のサンフレック型変動光を想定したが、今度はより緩やかな変動光に対する遠赤色光の補光が光合成に与える影響を調べた。図 5 は、シロイヌナズナ野生型に赤色変動光 (FL-800/30、10分/15分周期) に一定強度の遠赤色光を加えたときの PSII の量子収率 (Y(II)) と PSII アンテナ内での熱散逸の指標 (非光化学的消光、NPQ) を、遠赤色光の有無で比較したものである。変動光の強光期への遠赤色光の補光は、見かけ上は光合成に影響を与えなかった。これは、赤色光と遠赤色光の吸収率の違いを反映したものであろう。一方、遠赤色光も PSI によく吸収されるであろう弱光期の光合成には顕著な違いが見られた。強光から弱光に切り替わったときの、NPQ の解消が遠赤色光存在下で顕著に速くなった。NPQ の解消は弱光切替直後の fast phase とその後の緩やかに解消する slow phase に分けられるが、その両 phase において遠赤色光が解消を促進した。このとき、Y(II)と二酸化炭素の吸収速度は遠赤色光存在下で有意に高かった。さらに、electrochromic carotenoid shift band (ECS) によるチラコイド ATP 合成酵素を介したプロトンの conductivity (gH<sup>+</sup>) の測定でも、弱光中の gH<sup>+</sup>は遠赤色光の存在下で有意に高かった。遠赤色光による弱光後の NPQ 解消の促進機構と光合成の促進機構の全貌はまだ不明だが、少しずつ解明の糸口が得られてきている。遠赤色光による NPQ の解消促進と光合成促進の効果は、変動光の光強度や遠赤色光の強度によっても異なってくる。これは野外の光環境が光の強度と質が変動する環境下において、野外植物の真の光合成応答の理解にも役に立つはずである。

### 6. 緑色光の光合成への寄与

光合成有効放射 (PAR) のど真ん中にありながら、光合成において無視されがちなのが緑色域の光 (500 – 600 nm) であろう。植物工場の栽培用光源や市販の光合成解析装置の励起光源をみて

も、緑色光を用いているものはほとんどない。現在のように発光ダイオード (LED) が発達する前の光合成励起光源は、400–700 nm を含むハロゲンランプやメタルハライドランプが用いられていた。それも、対費用効果や熱発生の問題もあって、現在はほとんどが赤色光や青色光の単色 LED 光源、もしくは赤色+青色の二色 LED 光源に替わってしまっている。植物育成用光源は緑色域と遠赤色域を含む蛍光灯を使っているところが多いように感じられるが、それでも徐々に LED 光源に置き換わってきているのが現状であろう。これらは、やはり「葉が緑色に見えるのは、葉が緑色光を吸収しないからである」とか「緑色光は吸収されないのだから、光合成には使われない」といったある意味偏見のようなものに由来するからだと思われる。実際に、抽出したクロロフィル溶液の吸光度スペクトルは、赤色域と青色域に強い吸収帯を持つのにに対し、緑色域にはほとんど吸収がみられない (図 6A)。図 6A は赤色域の吸光度のピークを 0.5、1.0、2.0、3.0 にして、溶液の色素濃度が変化したときの吸光度の変化を表している。実際の葉面積あたりのクロロフィル濃度に揃えて 0.3~0.5 mmol m<sup>-2</sup> とすると、赤色域

の吸光度のピークは約 1.73~2.88 になるので、図 6 の緑線 (赤色域ピーク 2.0) と青線 (同ピーク 3.0) に大体相当する。この吸光度をもとに計算した吸収率を示したものが図 6B になる。吸収率であらわすと、緑色域もよく吸収しているのが分かる。葉面積あたりのクロロフィル濃度 (図 6 緑線と青線) でみても、500–600 nm 領域の光を約 27–38% 吸収している。葉のレベルで見ると、緑色域の吸収率は 0.8 ほどになり、吸収された緑色光は効率よく光合成に使われる。緑色光による効率的な光合成は (おそらく) 遠赤色光の場合と違って、葉の解剖学的性質と光学的性質が重要になってくる。詳細は、本特集号の他の先生方の解説をお読み願いたい。また、過去の研究解説<sup>43)</sup>も参考になる。

図 6 で示したように、クロロフィル溶液では赤色光域と青色光域の強い吸収に比べて、緑色光域の吸収は弱い。しかし、これは 500–600 nm の光が PAR に含まれることから分かるように、緑色光が光合成に使われないということでない。葉緑体の緑色光の吸収率が低くだけで、一旦吸収されれば緑色光も光合成に利用される<sup>2, 44)</sup>。実際に、赤色光の二酸化炭素固定の量子収率が最も高く、

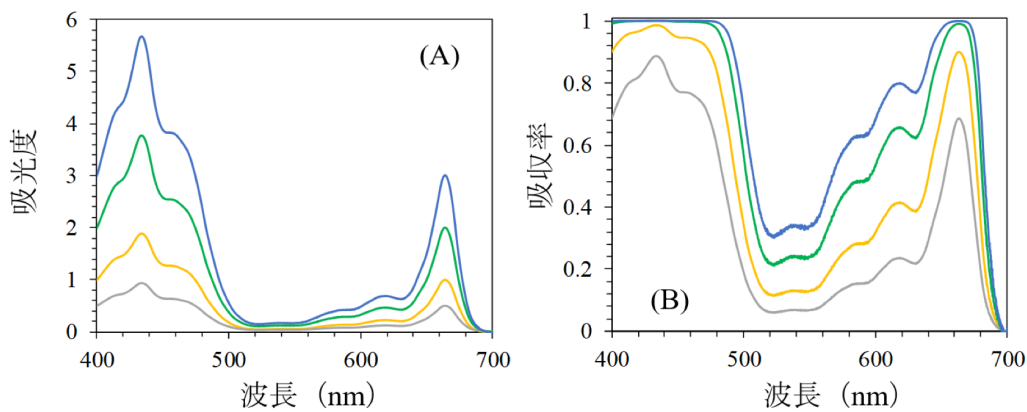


図 6. ホウレンソウ葉の 80% アセトン抽出液の吸光度スペクトル (A) と吸収率スペクトル (B)

クロロフィル濃度の違いによる吸光度と吸収率の違いを示すために、赤色域のピークの吸光度を 0.5 (灰色)、1.0 (黄色)、2 (緑色)、3 (青色) に揃え、これらの吸光度から吸収率を計算した。クロロフィル自体の緑色域の吸光度はかなり低いですが、溶液の濃度さえ濃ければ吸収する。

吸光度は、 $A = \log_{10}(I_0/I_t)$  で表すことができる。 $I_0$  は入射光の光量、 $I_t$  は透過光の光量。吸光度  $A$  は色素の濃度に比例する (Lambert-Beer の法則)。一方、吸収率、 $(I_0 - I_t)/I_0$ 、は色素の濃度には比例しない。

緑色光の二酸化炭素固定の量子収率は 550 nm より短波長側では青色光と同じくらい、緑色域の中でよりも長波長側だけの量子収率をみると、赤色域と同程度になる<sup>2,45)</sup>。同程度の高吸収率を示す赤色光と青色光で量子収率が異なるのは、青色域を吸収するカロテノイドには反応中心に光エネルギーを伝達しないものがあるためと考えられる。したがって、緑色光による光合成の高効率駆動には、いかに葉緑体に吸収させるか、ということが鍵になってくる。

葉の最外層の細胞層である表皮は、PAR を透過する。表皮の下にある光合成細胞の最上層の柵状組織細胞は、表皮と密着しているので大部分の PAR は葉の内部に入り込む。葉の表側から光を照射した場合、赤色光のような吸収の強い波長の光は、互いに平行な柱のような形をしている細胞が並ぶ柵状組織の上部でそのほとんどが吸収されてしまう。一方、緑色光はかなりの部分が、柵状組織下の海綿状組織にまで届く。海綿状組織細胞は不規則な形と配列をしており、この組織内の細胞間隙は大きい。そのため、光の反射や屈折の機会が多くなる（光散乱）。光散乱による葉内での光路長が長くなることによって、緑色光は葉緑体に遭遇する確率が増すため、結果的に緑色光もよく吸収される。このように柵状組織と海綿状組織からなる葉の解剖学的特性は、葉の中の個々の葉緑体の光吸収量を均一にするのに有効な性質であると言える。

葉内の光吸収量の違いは、同時に、葉内の光環境勾配を形成する。その勾配に従って葉内の葉緑体も光馴化する。つまり、葉の表側から裏側に向けて sun-type の葉緑体—shade-type の葉緑体が並ぶ。ただ、葉緑体の場合は、葉のレベルでの sun-type（陽葉）と shade-type（陰葉）ほど可塑性は広くないようである。葉内の光吸収の勾配の方が、葉緑体の最大光合成速度の勾配よりも大きくなる。つまり、表側の葉緑体の光合成が光飽和に達していても、裏側のほうに位置する葉緑体は光飽和していない場合があることを意味する。葉の組織分化（柵状組織と海綿状組織）や葉緑体の馴化は、葉の内部のすべての葉緑体が高効率で機能する方向に作用し、葉全体の光資源や窒素資源の

利用効率の上昇に大きく貢献しているはずである。光合成活性を十分に高くするためには、Rubisco による二酸化炭素の固定についても考慮しなくてはならない。詳細は寺島（2010）<sup>43)</sup>を参照していただくとして、二酸化炭素への親和性が低い Rubisco を大量にもち、かつそれらになるべく濃い二酸化炭素環境に配置することが重要になってくる（つまり、拡散速度の速い気相に最接近するように葉緑体を配置する）。Rubisco の oxygenation 反応を抑えつつ、二酸化炭素との接触を増やすには、葉の厚さを厚くすることで対応する必要がある。つまり、葉の厚さまで含めた葉の解剖学的特性は、葉全体での二酸化炭素の最大限の利用と、光吸収の最大化と、吸収した光の全葉緑体への均一な分配を満たすための総合的な結果だと考えられる。

弱光条件下では、吸収率の違いを反映して、緑色光よりも赤色光や青色光がよく光合成に利用される。強光条件下では、先述した葉内の光吸収量の違いによって、表側の葉緑体の光合成は光飽和してしまうが、裏側に近い葉緑体は光飽和していない状況になる。赤色光や青色光は葉の表側葉緑体によって吸収されてしまうが、緑色光は葉の奥深くまで届くことになり、葉の裏側付近にある光飽和に達していない葉緑体の光合成を駆動することができる。これは、白色光下に特定の領域の波長の光を加えた時にのみ光合成速度の上昇が顕著であったという、Emerson 効果の実験を彷彿とさせる方法で証明された<sup>44)</sup>。ヒマワリを用いて、強い白色光下（PPFD<sub>white</sub>）で光合成を十分に誘導させた状態（光合成速度；A<sub>white</sub>）で、弱い単色光（PPFD<sub>λ</sub>）を加えた時（PPFD<sub>white</sub>+PPFD<sub>λ</sub>）の光合成速度の増加分（A<sub>λ</sub>=ΔA）から微分的量子収率（Φ=ΔA/PPFD<sub>λ</sub>）を求めてやる。様々な強度の白色光に対して、赤色光、緑色光、青色光の単色光を様々な強度で加えた時の微分的量子収率から、ある強度の白色光中の単色光の平均量子収率を計算した。その結果、葉の表側葉緑体が光飽和していないような白色弱光下では赤色光追加による光合成促進効果が高く、表側葉緑体が光飽和するような白色強光下では、赤色光の追加よりも緑色光の追加で、光合成促進効果が高くなった。

これにほぼ追従して、緑色光の平均量子収率が赤色光よりも大きくなった。これらのことは、強い光の下では、緑色光のほうが、赤色光や青色光よりも効率よく光合成を駆動できることを意味している。これらの実験で用いた白色光光源はメタルハライドランプだが、野外太陽光は青緑赤域の光を万遍なく含んでいることを考慮すると、自然界における緑色光の光合成への寄与は赤色光とそれほど変わらないのかもしれない。この仮説を確実なものにするためにも、様々な植物種を用いた測定や太陽光下での測定で確認する必要がある。

## 7. おわりに

本稿では遠赤色光は 700 – 800 nm の領域の光として扱ってきたが、明確な定義はなされていないようである。何冊か高校の生物の教科書を眺めてみると、ファイトクロムの項目で遠赤色光という言葉が出てくるが、“700–800 nm の光”や“730 nm 付近の光”、もしくは図で示されている程度、と様々だった。日本工業規格 (Japanese Industrial Standard, JIS) Z8120 によれば、可視光の範囲は 360–400 nm から 760–830 nm とある！近赤外光は 700–2500 nm、中赤外光は 2500–4000 nm、遠赤外光は 4000 nm 以上となっている。遠赤色域については定義されていないが、遠赤色光は近赤外光の一部ということになる。実に曖昧な印象を受ける。“遠赤色光”という用語は、おもに植物学分野に限って使われるようだ。

陸上植物や藻類においては、720–740 nm の光合成の量子収率は 0.1 程度になる。750 nm あたりで吸収も量子収率もほぼゼロになる。PAR に比べるとかなり弱い、700–750 nm の領域でもある程度吸収はある。長い間その意味に注目されてこなかったが、光合成電子伝達体の PSI が遠赤色光をよく吸収すること、つまり 700–750 nm という狭い範囲の光が PSI のみを駆動することで、その影響が光合成の調節や変動光下の安定した光合成 (もしくは光合成の促進) に表れることが最近になって分かってきた。光合成を駆動しない遠赤色光の光合成調節に果たす役割は、「Far-red Biology」もしくは「光合成有効放射の再考」と

いう新たな課題を提示するだろう。また同様に、緑色光の扱いに関しても、植物は赤色域や青色域と変わらない効率で光合成を駆動できていることを明らかにしてきた。当研究室では、遠赤色光による光合成調節のメカニズムや、遠赤色光や緑色光を豊富に含む野外の光環境における植物の真の光合成応答を明らかにするために研究を進めている。

## 謝辞

本稿執筆の機会を与えてくださった日本光合成学会ならびに編集委員の方々に御礼申し上げます。また、原稿の表現の誤りを指摘していただいたり、読みやすい文章になるように修正をくださった査読者の方にも感謝申し上げます。

Received Jun 24, 2019; Accepted Jul 1, 2019; Published Aug 31, 2019.

## 参考文献

1. Smith, H. (1986) The perception of light quality, in *Photomorphogenesis in plants* (Springer) pp 187–217., Netherlands
2. Hogewoning, S.W., Wientjes, E., Douwstra, P., Trouwborst, G., van Ieperen, W., Croce, R. and Harbinson, J. (2012) Photosynthetic quantum yield dynamics: From photosystems to leaves. *Plant Cell* 24, 1921–1935.
3. Emerson, R. and Arnold, W. (1932) The photochemical reaction in photosynthesis. *J. Gen. Physiol.* 16, 191–205.
4. Hill, R. (1937) Oxygen evolved by isolated chloroplasts. *Nature* 139, 881–882.
5. Arnon, D.I., Allen, M.B. and Whatley, F.R. (1954) Photosynthesis by isolated chloroplasts. *Nature* 174, 394–396.
6. Frenkel, A. (1954) Light induced phosphorylation by cell-free preparations of photosynthetic bacteria. *J. Am. Chem. Soc.* 76, 5568–5569.
7. Warburg, O. and Negelein, E. (1923) Über den Einfluss der Wellenlänge auf den Energieumsatz bei der Kohlensäureassimilation. *Zeitschrift für Phys. Chemie* 106U.
8. Emerson, R. and Lewis, C.M. (1939) Factors influencing the efficiency of photosynthesis. *Am. J.*

- Bot.* 26, 808–822.
9. Emerson, R. and Lewis, C.M. (1943) The dependence of the quantum yield of chlorella photosynthesis on wave length of light. *Am. J. Bot.* 30, 165–178.
  10. Emerson, R., Chalmers, R. and Cederstrand, C. (1957) Some factors influencing the long-wave limit of photosynthesis. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 43, 133–143.
  11. Brody, M. and Emerson, R. (1959) The effect of wavelength intensity of light on the proportion of pigments in *Porphyridium cruentum*. *Am. J. Bot.* 46, 433.
  12. Emerson, R. (1958) The quantum yield of photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 9, 1–24.
  13. Emerson, R. and Rabinowitch, E. (1960) Red drop and role of auxiliary pigments in photosynthesis. *Plant Physiol.* 35, 477–485.
  14. Myers, J. and French, C.S. (1960) Relationships between time course, chromatic transient, and enhancement phenomena of photosynthesis. *Plant Physiol.* 35, 963–969.
  15. Myers, J. and French, C.S. (1960) Evidences from action spectra for a specific participation of chlorophyll *b* in photosynthesis. *J. Gen. Physiol.* 43, 723–736.
  16. Myers, J. and Graham, J.R. (1963) Enhancement in *Chlorella*. *Plant Physiol.* 38, 105–116.
  17. Witt, H.T., Müller, A. and Rumberg, B. (1961) Oxidized cytochrome and chlorophyll C<sup>2+</sup> in photosynthesis. *Nature* 192, 967–969.
  18. Duysens, L.N.M., Ames, J. and Kamp, B.M. (1961) Two photochemical systems in photosynthesis. *Nature* 190, 510–511.
  19. Warburg, O., Krippahl, G. and Schröder, W. (1954) Katalytische Wirkung des blaugrünen Lichts auf den Energieumsatz bei der Photosynthese. *Zeitschrift für Naturforsch. B* 9, 667–675.
  20. Percy, R.W. (1990) Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 41, 421–453.
  21. Külheim, C., Ågren, J. and Jansson, S. (2002) Rapid regulation of light harvesting and plant fitness in the field. *Science* 297, 91–93.
  22. Porcar-Castell, A., Bäck, J., Juurola, E. and Hari, P. (2006) Dynamics of the energy flow through photosystem II under changing light conditions: a model approach. *Funct. Plant Biol.* 33, 229.
  23. Alter, P., Dreissen, A., Luo, F.L. and Matsubara, S. (2012) Acclimatory responses of *Arabidopsis* to fluctuating light environment: Comparison of different sunfleck regimes and accessions. *Photosynth. Res.* 113, 221–237.
  24. Suorsa, M., Jarvi, S., Grieco, M., Nurmi, M., Pietrzykowska, M., Rantala, M., Kangasjarvi, S., Paakkari, V., Tikkanen, M., Jansson, S. and Aro, E.-M. (2012) PROTON GRADIENT REGULATION5 is essential for proper acclimation of *Arabidopsis* photosystem I to naturally and artificially fluctuating light conditions. *Plant Cell* 24, 2934–2948.
  25. Papanatsiou, M., Petersen, J., Henderson, L., Wang, Y., Christie, J.M. and Blatt, M.R. (2019) Optogenetic manipulation of stomatal kinetics improves carbon assimilation, water use, and growth. *Science* 363, 1456–1459.
  26. Kono, M., Noguchi, K. and Terashima, I. (2014) Roles of the cyclic electron flow around PSI (CEF-PSI) and O<sub>2</sub>-dependent alternative pathways in regulation of the photosynthetic electron flow in short-term fluctuating light in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* 55, 990–1004.
  27. Inoue, K., Sakurai, H. and Hiyama, T. (1986) Photoinactivation sites of photosystem I in isolated chloroplasts. *Plant Cell Physiol.* 27, 961–968.
  28. Sonoike, K., Terashima, I., Iwaki, M. and Itoh, S. (1995) Destruction of photosystem I iron-sulfur centers in leaves of *Cucumis sativus* L. by weak illumination at chilling temperatures. *FEBS Lett.* 362, 235–238.
  29. Sonoike, K. (1996) Degradation of *psaB* gene product, the reaction center subunit of photosystem I, is caused during photoinhibition of photosystem I: possible involvement of active oxygen species. *Plant Sci.* 115, 157–164.
  30. Takagi, D., Takumi, S., Hashiguchi, M., Sejima, T. and Miyake, C. (2016) Superoxide and singlet oxygen produced within the thylakoid membranes both cause photosystem I photoinhibition. *Plant Physiol.* 171, 1626–1634.
  31. Allahverdiyeva, Y., Suorsa, M., Tikkanen, M. and Aro, E.-M. (2015) Photoprotection of photosystems in fluctuating light intensities. *J. Exp. Bot.* 66, 2427–2436.
  32. Alboresi, A., Storti, M. and Morosinotto, T. (2018) Balancing protection and efficiency in the regulation of photosynthetic electron transport across plant evolution. *New Phytol.* 221, 105–109.
  33. Chau, F., Peltier, G. and Johnson, X. (2015) A security network in PSI photoprotection: regulation of photosynthetic control, NPQ and O<sub>2</sub> photoreduction

- by cyclic electron flow. *Front. Plant Sci.* 6, 1–7.
34. Kono, M. and Terashima, I. (2016) Elucidation of photoprotective mechanisms of PSI against fluctuating light photoinhibition. *Plant Cell Physiol.* 57, 1405–1414.
  35. Armbruster, U., Correa Galvis, V., Kunz, H.H. and Strand, D.D. (2017) The regulation of the chloroplast proton motive force plays a key role for photosynthesis in fluctuating light. *Curr. Opin. Plant Biol.* 37, 56–62.
  36. Kudoh, H. and Sonoike, K. (2002) Irreversible damage to photosystem I by chilling in the light: Cause of the degradation of chlorophyll after returning to normal growth temperature. *Planta* 215, 541–548.
  37. Li, L., Aro, E.M. and Millar, A.H. (2018) Mechanisms of photodamage and protein turnover in photoinhibition. *Trends Plant Sci.* 23, 667–676.
  38. Kono, M., Yamori, W., Suzuki, Y. and Terashima, I. (2017) Photoprotection of PSI by far-red light against the fluctuating light-induced photoinhibition in *Arabidopsis thaliana* and field-grown plants. *Plant Cell Physiol.* 58, 35–45.
  39. Takagi, D., Ihara, H., Takumi, S. and Miyake, C. (2019) Growth light environment changes the sensitivity of photosystem I photoinhibition depending on common wheat cultivars. *Front. Plant Sci.* 10, 686
  40. Trissl, H.W. (1997) Determination of the quenching efficiency of the oxidized primary donor of Photosystem I, P700<sup>+</sup>: Implications for the trapping mechanism. *Photosynth. Res.* 54, 237–240.
  41. Miyake, C. (2010) Alternative electron flows (water-water cycle and cyclic electron flow around PSI) in photosynthesis: Molecular mechanisms and physiological functions. *Plant Cell Physiol.* 51, 1951–1963.
  42. Shimakawa, G. and Miyake, C. (2018) Oxidation of P700 ensures robust photosynthesis. *Front. Plant Sci.* 9, 1–15.
  43. 寺島一郎 (2010) 葉が緑色なのは緑色光を効率よく利用するためである. *光合成研究* 20, 15–20.
  44. Terashima, I., Fujita, T., Inoue, T., Chow, W.S. and Oguchi, R. (2009) Green light drives leaf photosynthesis more efficiently than red light in strong white light: Revisiting the enigmatic question of why leaves are green. *Plant Cell Physiol.* 50, 684–697.
  45. McCree, K.J. (1972) The action spectrum, absorptance and quantum yield of photosynthesis in crop plants. *Agric. Meteorol.* 9, 191–216.

## Effect of far-red light on the regulation of photosynthesis

Masaru Kono

Graduate School of Science, The University of Tokyo



## 解説

人工光植物栽培における光質と光合成<sup>‡</sup><sup>1</sup> 農研機構 北海道農業研究センター<sup>2</sup> 電力中央研究所 エネルギーイノベーション創発センター<sup>3</sup> 東京大学 大学院農学生命科学研究科村上 貴一<sup>1†</sup>, 地子 智浩<sup>2†</sup>, 松田 怜<sup>3\*</sup>, 富士原 和宏<sup>3\*</sup>

人工光源を用いて植物の光合成促進や開花調節を行う施設園芸や人工光型植物工場における植物栽培は、人工光植物栽培の実用例である。人工光の光質（相対分光分布）は、地上における太陽光のそれとは大きく異なることから、植物の光合成および生長に及ぼす影響も太陽光のそれとは異なる。また人工光の光質が多様であることに伴いその影響も多様である。本稿では、まず人工光植物栽培において利用される主要な人工光源を簡単に紹介する。続いて、光質-光合成に関する最近の研究として「光質に対する光合成電子伝達の短期的な応答」と「光質および照射光強度の時間的変動が光合成速度および個体の生長に及ぼす影響」に関する研究を紹介する。

## 1. はじめに

太陽光や人工光源からの光の基本的な性質は、微小波長範囲に含まれる単位面積あたりの光子数や放射エネルギーを十分に広い波長範囲について図示したものである分光分布を用いて表すことができる。分光分布を任意の波長範囲内の最大値あるいは積分値で正規化したものを相対分光分布といい、本稿ではこの相対分光分布のことを光質と呼ぶ。

光質-光合成研究では、太陽光の光質のもとの光合成を調査することで生理生態学的な理解を深める、あるいは、人工光の光質をツールとして扱うことで光受容体の機能を解析する研究が多くなされてきた。これに対して、施設園芸学では、人工光源の利用により光質を制御し、光質-光合成応答を応用することで生産者にとって有益な結果を得ることを目的とした研究が行われてきた。施設園芸での人工光源の利用は、古くは花卉類の開花調節を目的とした電照栽培にお

けるものが主であった。他方、2000年代頃からは、花卉類・果菜類の栽培温室で、純光合成速度および収量の増大を目的とした補光が、とくにオランダなどのヨーロッパ北部や北米の高緯度地域で行われるようになってきた。さらに、近年広く注目を集めている人工光型植物工場（plant factory with artificial lighting あるいは vertical farm）では、栽培面積あたりの植物生産性の向上や生産物の品質の向上などを主な目的として、光質を含む光環境がより高度に制御される。これらの植物栽培施設で利用されるおもな光源は、高輝度放電ランプ（高圧ナトリウムランプなど）、蛍光ランプおよび発光ダイオード（LED）である（図1）。高輝度放電ランプ光および蛍光ランプ光は、波長帯が広いという点では太陽光と類似しているが、急峻なピークを示す狭波長帯光を含んでおり、その点では太陽光とは大きく異なる。LEDによる植物栽培や温室での補光では、半値幅数十 nm の狭波長帯の青色LEDと赤色LEDを組み合わせる利用することが多い。また最近では、黄色蛍光体を含む樹脂で青色LEDチップを包埋した白色LEDが安価かつエネルギー変換効率が高いことから、これを単独で利用する事例が増えている。

<sup>‡</sup> 解説特集「光質と光合成」<sup>†</sup> 共同筆頭著者\*連絡先 E-mail: RM: amatsuda@mail.ecc.u-tokyo.ac.jp,  
KF: afuji@mail.ecc.u-tokyo.ac.jp



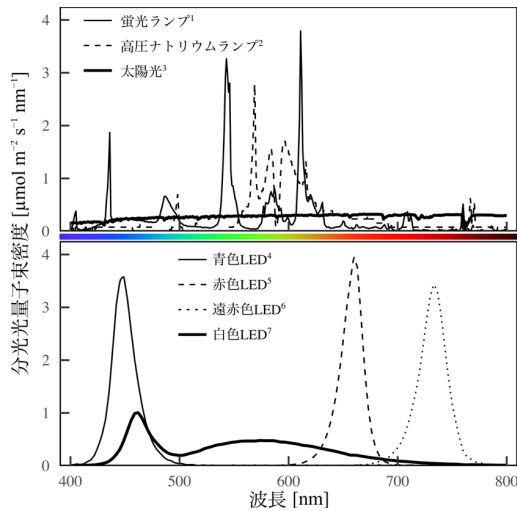


図1. 温室および人工光型植物工場で利用される人工光および太陽光の分光光子束密度分布の例  
 波長400–800 nmの光子束密度を  $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  として正規化した相対分光分布を表示。<sup>1</sup> 昼白色蛍光灯ランプ (FPL55EX-N、岩崎電気 (株) 製)、<sup>2</sup> 高圧ナトリウムランプ (NH220FLS、岩崎電気 (株) 製)、<sup>3</sup> 基準太陽光 (IEC60904-3<sup>1)</sup>)、<sup>4</sup> 青色 LED (HBL3-3S55-LE、(株) トリコン製)、<sup>5</sup> 赤色 LED (SRK3-3A80-LE、(株) トリコン製)、<sup>6</sup> 遠赤色 LED (L735-36AU、(株) エピテックス製)、<sup>7</sup> 黄色蛍光体利用白色 LED (NSPW310DS、日亜化学工業 (株) 製)

青、赤および白色 LED に遠赤色 LED や緑色 LED を組み合わせて利用する場合もある。LED 光の波長帯が植物の生育に及ぼす影響については、総説<sup>2,3)</sup> および書籍<sup>4,5)</sup> を参照されたい。

このような人工光源を用いた植物栽培 (以後、人工光植物栽培) に関する研究は、学術的および実用的に興味深いものを多く含み、またその進展も速い。本稿では、とくに人工光植物栽培における光質と光合成に焦点を当て、著者らの研究を中心に、最近の研究を紹介する。

2. 光質に対する光合成電子伝達の短期的な応答

光合成によるバイオマス生産量を大きくすることを目的とする人工光植物栽培では、投入電気エネルギーあたりの純光合成速度を高め得る光質を選択することが重要となる。人工光植物栽培では、特に LED の普及により光質選択の自由度

が高くなったため、何らかの根拠にもとづいて栽培光の光質を決定することになる。光質に対する光合成応答をシミュレートすることができれば、光質選択において 1 つの有効な手段となり得る。本節では、光質依存性を示すおもな光合成プロセスである光吸収と光化学反応に着目し、光質-光合成応答を定量的に議論する。

葉の光吸収率は波長がおおよそ 400–500 nm の青色光および 600–700 nm の赤色光では 90%程度、500–600 nm の緑色光ではやや小さく、700–750 nm の遠赤色光では著しく小さくなる (図 2)。この光吸収の波長依存性を反映して、葉面における光子束密度 (photon flux density、PFD) あたりの総光合成速度は緑色光ではやや小さく、遠赤色光では著しく小さくなる<sup>6)</sup>。また、青色光下では非光合成色素の光吸収により葉面 PFD あたりの総光合成速度が小さく、葉に吸収された PFD あたりの総光合成速度 (量子収率) で比較すると緑色光よりも小さい場合もある。すなわち、緑色光は葉に吸収されれば光合成の駆動力として効率よく作用する。また、同濃度のクロロフィルあたりで比較した場合の光吸収率は緑色光で小さいため、緑色光は青および赤色光と比較してより葉内深部の葉緑体に到達する<sup>7)</sup>。強光下で向軸側

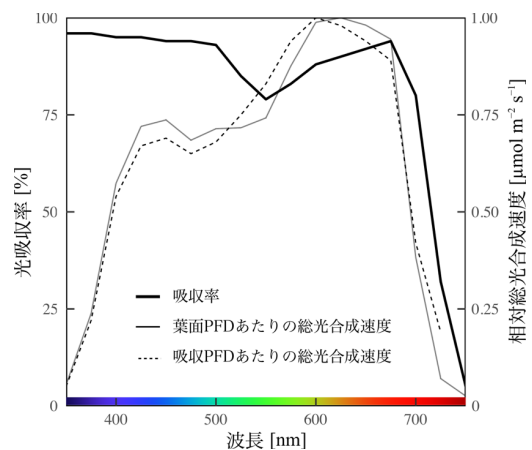


図2. キュウリ葉の光吸収率と総光合成速度の波長依存性

総光合成速度は葉面における PFD あたり (実線) と吸収した PFD あたり (破線) の値を最大値を 1 として正規化して表示した。文献 6 をもとに作図。

の葉緑体が光飽和した場合には、緑色光の添加により光飽和に達していない背軸側の葉緑体の光合成を駆動させることで、葉全体での総光合成速度が高くなる可能性がある<sup>8)</sup>。一方、遠赤色光のもとでは非光合成色素による光吸収は小さいにも関わらず、量子収率が著しく小さくなる<sup>9)</sup>。この原因は2つの光化学系 (PSI および PSII) の光吸収・励起のバランス (光分配) にあると説明される。結合する色素組成の違いから両光化学系の光吸収スペクトルは異なるため、その励起バランスは波長に依存する (図3)。PSI に極端に偏って吸収される光 (PSI 光) である遠赤色光下では PSII での光化学反応に電子伝達が律速されて光合成が進行せず、電子伝達の量子収率が小さくなる。光合成に有効であるとされる波長帯のうち遠赤色光より短い波長の光は、両光化学系に概ね均等にあるいはやや PSII に偏って吸収される光 (PSII 光) であり、量子収率の極端な低下は生じない。

以上のように、波長-電子伝達応答には、葉の光吸収、非光合成色素の光吸収および光分配の3つの要因が関与する。ただし、光質-電子伝達応答では、エマーソン効果<sup>12)</sup>を考慮する必要があ

る。すなわち、PSI 光と PSII 光を同時に照射したときの総光合成速度は、それぞれを単独で照射したときのそれらの和よりも大きくなる。これは、2つの光をそれぞれ単独で照射した場合には光分配の偏りに起因する光化学反応量子収率の低下が生じるが、同時照射した場合には光分配が改善され量子収率が上昇することに由来する。Hogewoning ら<sup>13)</sup>は、19の狭波長帯光下で測定した光合成量子収率を内挿することで得た量子収率スペクトルと、太陽光を模した人工光 (疑似太陽光) の分光分布について、波長ごとに両者の積をとり積分することで、エマーソン効果が生じないことを仮定した疑似太陽光下での量子収率を計算した。これを、疑似太陽光下での実測量子収率と比較したところ、エマーソン効果が生じないと仮定した計算値と比較して実測値は10-21%大きかった。この結果は、エマーソン効果の寄与が太陽光下でも無視できないことを示唆している。

光質に対する光合成応答をエマーソン効果を取り入れて表現することを目的として、既往の知見をもとに以下の3つの仮定から導かれる光合成電子伝達応答モデルが提案されている<sup>14,15)</sup>(図4)。(1) 光分配から PSI・PSII に吸収された PFD ( $E_I$  および  $E_{II}$ ) が決定され、各光化学系の最大光化学反応収率 ( $Y_{I,max}$  および  $Y_{II,max}$ ; 定数) との積がそれぞれの光化学系の電子伝達速度のポテンシャル ( $pETR_I$  および  $pETR_{II}$ ) となる。(2)  $pETR_I$  と  $pETR_{II}$  のうち小さい一方が電子伝達系全体の電子伝達速度 (ETR) となる。(3) 他方の光化学系での光化学反応収率は、 $E_I$  (または  $E_{II}$ ) との積が ETR に一致するよう低下する。すなわち、2つの光化学系で構成される一連の電子伝達反応には最小律様の制限がかかっており、非律速側の光化学系の光化学反応収率が受動的に制御される、というモデルである。このモデルを検証するため、赤色光と遠赤色光を組み合わせた混合弱光下でのキュウリ葉の ETR を推定する実験を行った。まず、数水準の組み合わせの混合光下で、クロロフィル蛍光および P700 吸光度から PSI・PSII の光化学反応収率を測定し、光化学系間での電子伝達の釣り合いを仮定した式の

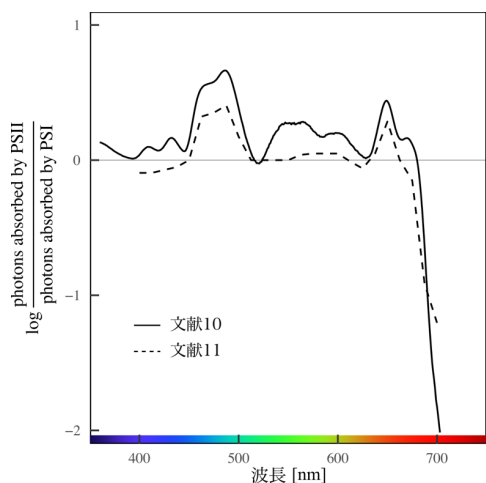


図3. 2つの光化学系間での光分配の波長依存性  
葉内 PSII・PSI 量をもとに計算した値<sup>10)</sup> および光分配の実測値に合うよう推定した葉内 PSII・PSI 量比から計算した値<sup>11)</sup>。縦軸の値が大きい (小さい) ほど PSII (PSI) へ偏って吸収されることを意味する。

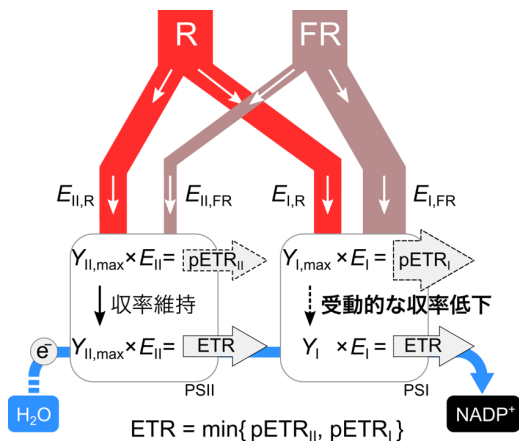


図4. 光分配に基づいた光質に対する光合成電子伝達応答モデルの概念図

赤色光 (R) および遠赤色光 (FR) の混合光下で、PSII での電子伝達が律速となっている場合の例。光質依存的に両光化学系が吸収した光子 ( $E_{II}$  および  $E_I$ ) に最大光化学反応収率 ( $Y_{II,max}$  および  $Y_{I,max}$ ; 定数) を乗じて計算した両光化学系の電子伝達のポテンシャル ( $pETR_{II}$  および  $pETR_I$ ) のうち、いずれか小さい一方を電子伝達系全体の電子伝達速度 (ETR) とみなす。矢印の太さは光子あるいは電子のフラックスを表す。文献 15 を一部改変。

フィッティングにより葉の赤色光および遠赤色光に対する  $E_{II}/(E_I+E_{II})$  を非破壊的に推定した<sup>14)</sup>。次に、 $E_{II}/(E_I+E_{II})$ 、実測された  $Y_{I,max}$  および  $Y_{II,max}$  を定数として持つ電子伝達応答モデルを用い、任意の PFD の組み合わせの下での赤色・遠赤色混合光下での ETR を推定した<sup>15)</sup>。この推定 ETR は、混合光下での  $CO_2$  交換速度の実測に基づいてモデルとは独立に算出した ETR をよく再現し、モデルの妥当性が示唆された。光質依存性の能動的な電子伝達制御機構が存在しないと仮定すれば、本モデルは任意の光質の光のもとでの電子伝達応答をシミュレート可能である。ただし、強光下のように律速側の光化学系でも収率が低下する場合、および循環的電子伝達により光化学系間での電子伝達の釣り合いが崩れる場合には、本モデルを適用できないことに注意しなければならない。

このモデルをもとに、光質-光合成応答シミュレーションの一例として、人工光植物栽培で光分配を改善するために PSI 光である遠赤色光を添加することの有効性について試算する。詳細は図

5 に示すが、合計葉面 PFD 一定の条件のもとでは、 $pETR_I$  と  $pETR_{II}$  が釣り合うよう組み合わせた赤色光と遠赤色光の混合光は、単独照射された赤色光よりも葉の総光合成速度を若干大きくすると計算された。すなわち、適当な PFD での遠赤色光の添加は、同じ PFD での赤色光の添加よりも有効である場合がある。実際に、青および赤色 LED 光または白色 LED 光に遠赤色 LED 光を添加することで、PPFD あたりの純光合成速度が大きくなったとする報告<sup>17)</sup>もある。以上のように、簡単なモデルを用いることで、光質が光合成速度に及ぼす影響を定量的に議論することが可能である。ただし、この結論は短期的な葉面積あたりの光合成応答のみに着目したものであることには注意しなければならない。人工光植物栽培のための光照射技術という観点からは、次節で紹介する光質による形態制御を介した生長促進の効果も考慮する必要がある。

	R	FR
光分配がバランスする吸収PFD比 <sup>15)</sup> :	20	1
葉の吸収率 <sup>15)</sup> :	90%	30%
葉面PFDあたりの総光合成速度 <sup>6)</sup> :	$A_R$	$A_{FR} = 0.05A_R$

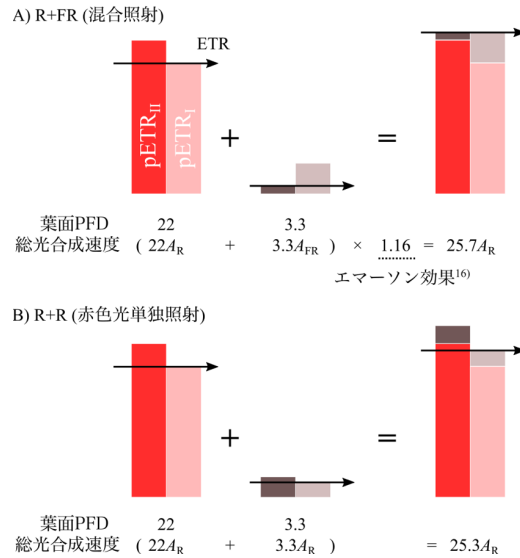


図5. 葉面 PFD の合計値を揃えた条件での A) 赤色光 (R) および遠赤色光 (FR) の混合照射下および B) R の単独照射下における電子伝達応答の概念図

図表中の文献に準じたパラメータを計算に使用した。

また、光合成生物は光質に順化し、短期的にはステート遷移<sup>18)</sup>、長期的には光化学系量比の調節<sup>19)</sup>により光分配を調節する。したがって、異なる光質に順化した葉の光合成特性を比較する場合、比較結果は測定光の光質に左右される<sup>20)</sup>。測定光依存のバイアスを取り除いて葉の光合成特性を評価するうえでも、葉の光質順化の生態学的役割を理解するうえでも、光分配を定量化し、種々の光質のもとでの電子伝達応答をシミュレートすることが有効であると考えられる。

### 3. 光質・照射光強度の時間変動の影響

栽培施設において植物に人工光を照射する際には、特定の光源を常設して用いることから、光照射中は光質および照射光強度を一定とする場合がほとんどである。しかし、複数種の LED から構成される LED 光源を用いる場合、各種類の LED の点灯時間を独立で制御することによって時間帯ごとに異なる光質で光を照射することが可能である。また、LED は蛍光灯とは異なり、短い時間間隔で点滅を繰り返しても寿命が短くならない性質を持つ。このような LED の特性を活用すべく、時間帯ごとに光質が異なる光照射やパルス光照射（1 秒程度以下の周期で点滅を繰り返す光照射）を行うことで、栽培植物の光合成速度や生長速度を増大させることを目標とした研究がなされてきた。

#### 3.1. 光質の時間変動（時間帯によって光質が異なる光照射）の影響

光質に対する短期的応答については、前節で述べた通りであるが、赤色光だけを用了栽培では、徒長や葉の歪曲が生じることが知られている。赤色光照射に青色光を添加することによって徒長が抑制され<sup>21)</sup>、おそらくは受光態勢の改善を要因として生長が促進される<sup>22)</sup>ことが報告されている。これらの報告を踏まえて青・赤色光の同時照射が植物の形態および生長に及ぼす影響がとくに詳細に調べられてきた。青・赤色光の同時照射と比較して、青色光と赤色光を交互に照射する光照射法（図 6A）でリーフレタスの生長が促進

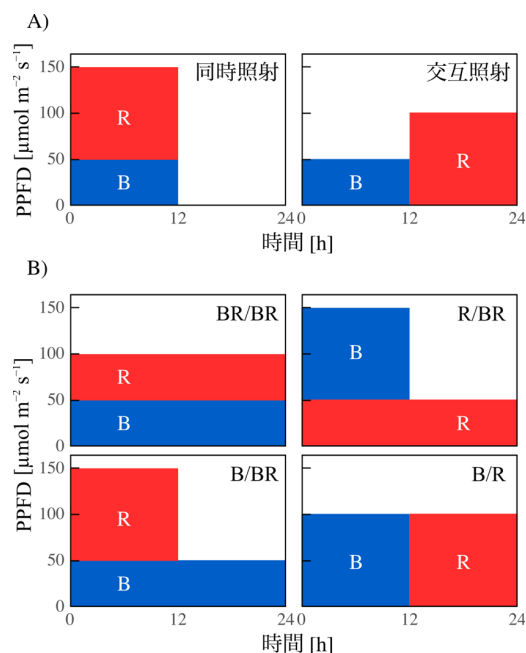


図 6. A) 下川ら (2013) が設定した試験区 (同時照射、交互照射) および B) Jishi et al. (2019; 投稿中) が設定した試験区

青・赤色光同時照射と比較して青・赤色光交互照射でリーフレタスの生長速度が大きかった。青色光単独照射を含まない BR/BR 区および R/BR 区と比較して、青色光単独照射を含む B/BR 区および B/R 区でコスレタスの伸長が促進され生長速度が大きかった。

されることが報告された<sup>23)</sup>。この報告は、人工光植物栽培に関係する研究者の注目を集めた。

Jishi et al. (2019、投稿中) は、青または赤色光の単独照射時間の存在が生長に及ぼす影響に注目し、青色 LED 光および赤色 LED 光を用了光照射パターン（図 6B）下でコスレタスを栽培した。そして、青色光単独照射が存在することで生長が促進されることを示した。青色光単独照射時間により葉の伸長に伴い受光面積が大きくなり、株あたりの純光合成量が大きくなった結果、生長が促進されたと考察した。青色光単独照射下では、可逆性を示す全フィトクロムに占める活性型フィトクロムの割合（フィトクロム光平衡）が低く（図 7）、これが葉の伸長を促進したと考察されている。フィトクロムの作用による葉の伸長促進効果は、遠赤色光が含まれる光の下でも顕著に



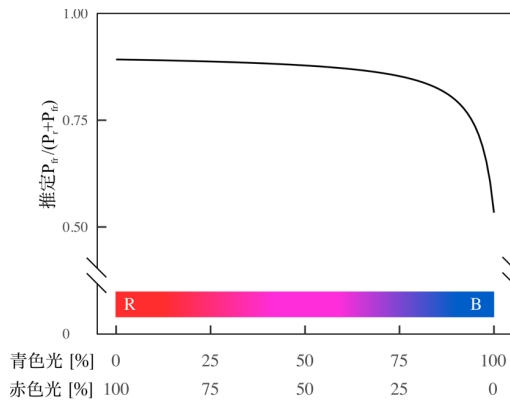


図7. 青色光 (460 nm) および赤色光 (660 nm) の葉面 PFD 比がフィトクロム光平衡 ( $P_n/(P_r+P_n)$ ) に及ぼす影響

文献 24 をもとに計算、作図。

観察されるため、遠赤色光を用いることでも類似の生長促進効果を得られる可能性がある。ただし、例えば人工光型植物工場のように、植物が密に植えられて相互に遮蔽している状況では、葉の伸長による受光量増大の効果は小さくなる。

### 3.2. 照射光強度の時間変動 (パルス光照射) の影響

パルス光の厳密な定義は存在しないが、ここでは 1 秒程度以下の周期で光照射時間 (明期) と非照射時間 (暗期) の組が繰り返され、光照射時間 (明期) 中は光合成有効 PFD (PPFD) が一定である光とする (図 8)。

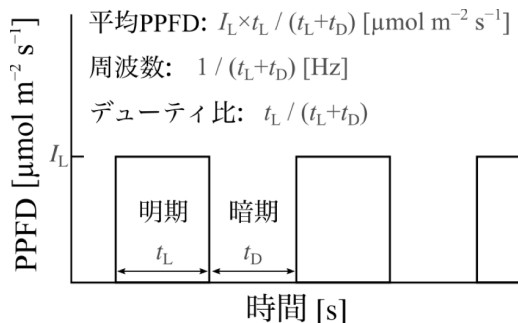


図8. パルス光の PPFD 変化波形およびパラメータ

等しい平均 PPFD の連続光とパルス光では、パルス光の明期にデューティ比に反比例した高い PPFD で光が照射される。一般に PPFD が高いほど照射された光量子の光合成への利用効率は低いため、パルス光下では平均 PPFD が等しい条件では、デューティ比が低いほど純光合成速度が低くなると予想することができる。しかし、パルス光下では、明期に吸収した光のエネルギーを用いて合成された NADPH 等の中間代謝産物を用いて、暗期の間にもカルビン回路の反応は進行し続けている<sup>25, 26)</sup>。いわば光合成中間代謝産物がバッファの役割を果たしている。そのため、周波数の高いパルス光下では 1 回の明期時間が短いために明期の間の中間代謝産物の蓄積量が小さく、光のエネルギーを光合成に利用する効率が大きく低下するには至らない。周波数の低いパルス光では長い明期の中に光合成中間代謝産物が飽和し (バッファ機能の限界を超え)、吸収した光エネルギーを熱として放散する割合が大きくなるため、純光合成速度は小さくなり、その低下の度合いは明期の PPFD が高いほど大きい。実際に連続光下で栽培したコスレタスの葉の純光合成速度をパルス光下で測定した結果、パルス光の周波数が 100 Hz 以上では平均 PPFD が等しい白色 LED 連続光下のそれと同程度であったが、周波数が低いほど、またデューティ比が低いほど小さかった (図 9)。この純光合成速度の低下は中間代謝産物蓄積量の経時変化を推定するモデルによって説明されている<sup>27)</sup>。

上述のように、平均 PPFD が等しい条件で比較した場合、パルス光が連続光と比較して純光合成速度を大きくすることはないが、周波数の高いパルス光は (バッファの存在により) 明期の PPFD が高いにもかかわらず、比較的高い純光合成速度を維持できることが基礎研究により示されてきた。このことから、パルス光が純光合成速度を高くするという誤解がしばしばなされ、人工光型植物工場における光照射法としてパルス光を利用することが検討されることがある。他方、既往の文献調査では、パルス光が連続光と比較して純光合成速度を大きくしたとする報告は 20 件のうち 1 件だけであると分析されている<sup>28)</sup>。藻類の培

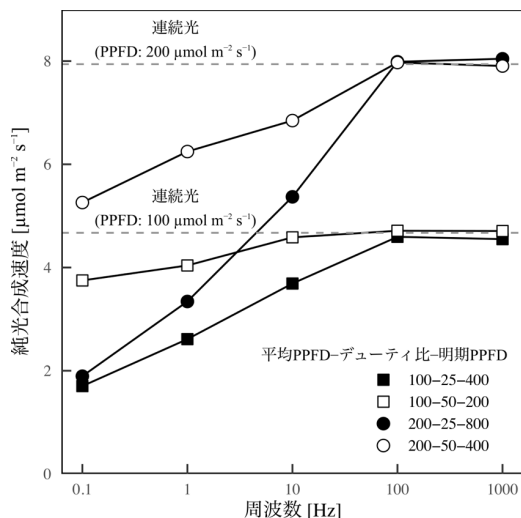


図9. 平均PPFDが100または200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ であり、デューティ比が25%または50%である白色LEDパルス光下のコスレタス葉の周波数-純光合成速度曲線

破線はPPFDが100または200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の連続光下における純光合成速度を示す。文献27を一部改変。

養において周波数が100 Hz程度のパルス光を用いることで連続光利用と比較して生長が促進されたと報告された例でも、その要因は純光合成速度が大きかったためではないとしている<sup>29)</sup>。純光合成速度を高くすることを目的としてパルス光を照射しても効果はないが、数日を超える栽培においてパルス光が植物の生長に及ぼす影響については検討の余地があると考えられる。

#### 4. まとめ

本稿では、人工光植物栽培のための応用技術としての利用を念頭に、光質が光合成に及ぼす影響に関するいくつかの研究を紹介した。また、本稿では紹介していないが、光質選択により、植物体内の機能性成分含有量の上昇<sup>30)</sup>あるいはプラスチックのredox制御を介した病虫害抵抗性の誘導<sup>31)</sup>のような質的な面での向上効果が得られる可能性もある。人工光植物栽培では、目的に応じてこれらの生理的応答と光合成応答を総合的に考慮し、適切な光質を選択することが求められる。

また、自然条件下での葉面における分光分布は気象条件および上層の植生に応じて時々刻々と変化する。光環境のダイナミクスが *in situ* の光合成に及ぼす定量的な影響は、近年活発に議論されている研究テーマである。変動するPPFDの影響に関する知見は数多く集積されている<sup>32)</sup>が、光質の変動に着目した研究は少ない。PPFD変動によるPSIの光阻害は遠赤色光の有無により異なるという報告<sup>33)</sup>があるように、光合成に及ぼす光の量的・質的な影響には相互作用がある。太陽光を含む種々の分光分布を高い正確度で再現し、かつ分光分布の経時的な変化をも制御可能な分光分布制御型の人工光源<sup>34)</sup>の利用は、光環境-光合成応答の解析による光合成生理生態学的知見の獲得および人工光植物栽培における有用な光環境調節技術の開発に寄与するものと考えられる。

Received Jun 25, 2019; Accepted Jul 5, 2019; Published Aug 31, 2019.

#### 参考文献

1. IEC60904-3 (2007) Photovoltaic devices - Part 3: Measurement principles for terrestrial photovoltaic (PV) solar devices with reference spectral irradiance data
2. Olle, M. and Viršilė, A. (2013) The effects of light-emitting diode lighting on greenhouse plant growth and quality. *Agric. Food Sci.* 22, 223-234.
3. 地子智浩 (2019) LED 光照射による植物の成長と形態の制御. *エネルギー・資源* 40, 20-24.
4. Kozai, T., Fujiwara, K. and Runkle, E.S. (2016) *LED lighting for urban agriculture*, Springer, Singapore.
5. Jishi, T. (2018) LED lighting technique to control plant growth and morphology, in *Smart Plant Factory: The next Generation Indoor Vertical Farms* (Kozai, T. Eds) pp 211-222, Springer, Singapore.
6. McCree, K.J. (1972) The action spectrum, absorptance and quantum yield of photosynthesis in crop plants. *Agric. Meteorol.* 9, 191-216.
7. Vogelmann, T.C. and Evans, J. (2002) Profiles of light absorption and chlorophyll within spinach leaves from chlorophyll fluorescence. *Plant Cell Environ.* 25, 1313-1323.
8. Terashima, I., Fujita, T., Inoue, T., Chow, W.S. and

- Oguchi, R. (2009) Green light drives leaf photosynthesis more efficiently than red light in strong white light: Revisiting the enigmatic question of why leaves are green. *Plant Cell Physiol.* 50, 684–697.
9. Emerson, R. and Lewis, C.M. (1943) The dependence of the quantum yield of chlorella photosynthesis on wave length of light. *Am. J. Bot.* 30, 165–178.
  10. Evans, J.R. (1987) The dependence of quantum yield on wavelength and growth irradiance, *Aust. J. Plant Physiol.* 14, 69–79.
  11. Murakami, K., Matsuda, R. and Fujiwara, K. (2017) A basis for selecting light spectral distribution for evaluating leaf photosynthetic rates of plants grown under different light spectral distributions. *Environ. Cont. Biol.* 55, 1–6.
  12. Emerson, R., Chalmers, R. and Cederstrand, C. (1957) Some factors influencing the long-wave limit of photosynthesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 43, 133–143.
  13. Hogewoning, S.W., Wientjes, E., Douwstra, P., Trouwborst, G., van Ieperen, W., Croce, R. and Harbinson, J. (2012) Photosynthetic quantum yield dynamics: From photosystems to leaves. *Plant Cell* 24, 1921–1935.
  14. Murakami, K., Matsuda, R. and Fujiwara, K. (2018) Quantification of excitation energy distribution between photosystems based on a mechanistic model of photosynthetic electron transport. *Plant Cell Environ.* 41, 148–159.
  15. Murakami, K., Matsuda, R. and Fujiwara, K. (2018) A mathematical model of photosynthetic electron transport in response to light spectrum based on excitation energy distributed to photosystems. *Plant Cell Physiol.* 59, 1643–1651.
  16. Inada, K. (1978) Photosynthetic enhancement spectra in higher plants. *Plant Cell Physiol.* 19, 1007–1017.
  17. Zhen, S. and van Iersel, M.W. (2017) Far-red light is needed for efficient photochemistry and photosynthesis. *J. Plant Physiol.* 209, 115–122.
  18. Allen, J.F. and Forsberg, J. (2001) Molecular recognition in thylakoid structure and function. *Trends Plant Sci.* 6, 317–326.
  19. Anderson, J.M., Chow, W.S. and Park, Y.-I. (1995) The grand design of photosynthesis: Acclimation of the photosynthetic apparatus to environmental cues. *Photosynth. Res.* 46, 129–139.
  20. Chow, W.S., Melis, A. and Anderson, J.M. (1990) Adjustments of photosystem stoichiometry in chloroplasts improve the quantum efficiency of photosynthesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 87, 7502–7506.
  21. Hoenecke, M.E., Bula, R.J. and Tibbitts, T.W. (1992) Importance of ‘blue’ photon levels for lettuce seedlings grown under red-light-emitting diodes. *HortSci.* 27, 427–430.
  22. Yorio, N.C., Goins, G.D., Kagie, H.R., Wheeler, R.M. and Sager, J.C. (2001) Improving spinach, radish, and lettuce growth under red light-emitting diodes (LEDs) with blue light supplementation. *HortSci.* 36, 380–383.
  23. 下川陽大・荒博則・殿岡裕樹・山内直樹・執行正義 (2013) 赤色および青色 LED の交互照射がリーフレタスの生育に及ぼす影響について. *園芸学研究 別冊* 12, 155.
  24. Sager, J.C., Smith, W.O., Edwards, J.L. and Cyr, K.L. (1988) Photosynthetic efficiency and phytochrome photoequilibria determination using spectral data. *Trans. ASAE* 31, 1882–1889.
  25. Emerson, R. and Arnold, W. (1932) A separation of the reactions in photosynthesis by means of intermittent light. *J. Gen. Physiol.* 15, 391–420.
  26. Kirschbaum, M.U.F. and Pearcy, R.W. (1988) Concurrent measurements of oxygen and carbon-dioxide exchange during light flecks in *Alocasia macrorrhiza* (L.) G. Don. *Planta* 174, 527–533.
  27. Jishi, T., Matsuda, R. and Fujiwara, K. (2018) Effects of photosynthetic photon flux density, frequency, duty ratio, and their interactions on net photosynthetic rate of cos lettuce leaves under pulsed light: explanation based on photosynthetic intermediate pool dynamics. *Photosynth. Res.* 136, 371–378.
  28. Sager, J.C. and Giger, W. (1980) Re-evaluation of published data on the relative photosynthetic efficiency of intermittent and continuous light. *Agric. Meteorol.* 22, 289–302.
  29. Nedbal, L., Tichý, V., Xiong, F. and Grobbelaar, J.U. (1996) Microscopic green algae and cyanobacteria in high-frequency intermittent light. *J. App. Phycol.* 8, 325–333.
  30. Ouzounis, T., Rosenqvist, E. and Ottosen, C.-O. (2015) Spectral effects of artificial light on plant physiology and secondary metabolism: A review. *HortSci.* 50, 1128–1135.
  31. Mühlenbock, P., Szechyńska-Hebda, M., Płaszczycza, M., Baudo, M., Mateo, A., Mullineaux, P.M., Parker, J.E., Karpińska, B. and Karpiński, S. (2008) Chloroplast signaling and *lesion simulating disease1* regulate crosstalk between light acclimation and



- immunity in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 20, 2339–2356.
32. Lawson, T. and Vialet-Chabrand, S. (2019) Speedy stomata, photosynthesis and plant water use efficiency. *New Phytol.* 221, 93–98.
33. Kono, M., Yamori, W., Suzuki, Y. and Terashima, I. (2017) Photoprotection of PSI by far-red light against the fluctuating light-induced photoinhibition in *Arabidopsis thaliana* and field-grown plants. *Plant Cell Physiol.* 58, 35–45.
34. Fujiwara, K., Eijima, K. and Yano, A. (2013) Second-generation LED-artificial sunlight source system available for light effects research in biological and agricultural sciences. In *Proceedings of the 7th Lux Pacifica* (Charusiri, W. Ed.) pp 140–145, Bangkok, Thailand.

### Effects of light spectrum on photosynthesis under artificial light

Keach Murakami<sup>1</sup>, Tomohiro Jishi<sup>2</sup>, Ryo Matsuda<sup>3</sup>, Kazuhiro Fujiwara<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Hokkaido Agricultural Research Center, National Agriculture and Food Research Organization (NARO)

<sup>2</sup>Energy Innovation Center, Central Research Institute of Electric Power Industry

<sup>3</sup>Graduate School of Life and Agricultural Sciences, The University of Tokyo

## 解説

赤潮藻類の光応答<sup>†</sup><sup>1</sup> (国研) 水産研究・教育機構 瀬戸内海区水産研究所<sup>2</sup> 埼玉大学大学院 理工学研究科紫加田知幸<sup>1\*</sup>、湯浅光貴<sup>2</sup>、西山佳孝<sup>2</sup>

赤潮とは微細藻類の大増殖により海色が変化する現象で、漁業や観光業などに悪影響を及ぼす場合がある。赤潮の原因となる微細藻のほとんどは独立栄養性あるいは混合栄養性で、光合成を行って増殖する。また、休眠期細胞の発芽や遊泳など赤潮を形成する上で重要とされる生理現象の制御にも光環境が密接に関与する。赤潮は、海域の中でも光環境の変動が激しい沿岸域で頻発するが、赤潮藻はその環境にうまく適応している。本稿では、赤潮を形成するラフィド藻、珪藻、渦鞭毛藻における光応答について新たな知見を紹介する。

## 1. はじめに

有害赤潮の発生は世界的な問題だが、近年、国内ではラフィド藻 *Chattonella antiqua* や渦鞭毛藻 *Karenia mikimotoi* (図 1) の赤潮により頻発している海面養殖業に対する甚大な被害が注目されている。長年、世界中で赤潮防除技術の開発が進められてきたが、赤潮を駆除する実用的な技術は確立されていない<sup>1)</sup>。一方で、養殖魚への餌止め、生簀避難および早期出荷など漁業被害を防止する技術(事前策)は考案されており、現場で実施されている。そのため、赤潮の分布を監視して気象・海象を見ながら、事前策を講じて凌ぐことが現在の赤潮対策である。また、赤潮が長期化すると、魚介類のへい死という直接的な被害だけでなく、品質低下や出荷遅延など事前策を講じることで生じる間接的な損失も生じる。こういったことから、現場から赤潮の動態予測技術の開発が切望されている。赤潮の発生および衰退を正確に予測できれば、事前策を適確なタイミングで実行し、そして最小限に留め、被害を減じることができるはずである。ただし、赤潮動態予測技術を確立するためには、赤潮発生・衰退メカニズムを詳細に

解明する必要がある。著者らはこれまで手薄だった光環境と赤潮藻の関係を室内外で解析し、赤潮現象の全ての過程(初期発生、発達、集積、衰退)において、光環境が重要な役割を果たすことを明らかにしてきた。本稿では、それらの研究成果を中心に赤潮藻の光応答について紹介したい。なお、本稿では様々な赤潮藻を取り扱うので表 1 に整理した。

## 2. 休眠期細胞の発芽過程

多くの赤潮藻はその生活環に休眠期を有する。休眠期細胞は、普段海底泥中に存在するが、環境条件が揃うと発芽して栄養細胞となり水中に供給される。そのため、休眠期細胞の発芽は赤潮の初期過程の一つとして広く認識されている<sup>2)</sup>。休眠期細胞の発芽には光が正または負の影響を及ぼす場合がある。ほとんどの珪藻は発芽に光を要求する<sup>3)</sup>。渦鞭毛藻の場合、光が発芽に必要な種や、光が発芽速度を上昇させる種、光が発芽にほとんど影響しない種が存在する<sup>4)</sup>。ラフィド藻は発芽に光を必要とせず<sup>5, 6)</sup>、*Chattonella* の場合はむしろ明条件下で発芽が阻害されるとの報告もある<sup>7)</sup>。また、ラフィド藻 *Heterosigma akashiwo* や渦鞭毛藻 *Alexandrium fundyense* の場合、光が発芽直後の細胞生残を促進する<sup>6, 8, 9)</sup>。

<sup>†</sup> 解説特集「光質と光合成」

\*連絡先 E-mail: shikatat@affrc.go.jp

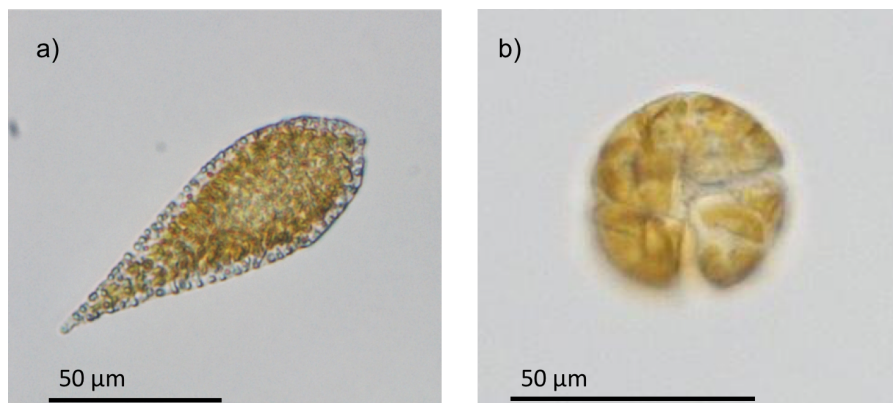


図1. 有害赤潮藻 *Chattonella antiqua* (a) および *Karenia mikimotoi* (b)の天然個体  
b.は瀬戸内海区水産研究所・坂本節子氏より提供。

発芽に光を要する場合、その光条件は種ごとに異なる。渦鞭毛藻 *Scrippsiella trochoidea* の発芽は、 $0.12 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上の光を僅か1秒照射することで誘導されるが<sup>10)</sup>、珪藻 *Leptocylindrus danicus* の場合、十分な発芽率を得るためには高い光量子束密度であっても8時間以上の光照射が必要である<sup>11)</sup>。さらに、光波長も発芽誘導に影響する。*S. trochoidea* では緑色光(550 nm)が発芽誘導に

最も有効である<sup>10)</sup>のに対し、*Skeletonema* や *Chaetoceros* などの珪藻においては青色光(430 nm)が最も有効である<sup>12)</sup>。また、著者らは、岡崎大型スペクトログラフ<sup>13)</sup>を用いて異なる波長下で *L. danicus* 休眠胞子の発芽率を計測した<sup>11)</sup>。その結果、青色領域(440 nm)を第一極大、赤色領域(680 nm)を第二極大とする反応スペクトルを得た(図2)。反応スペクトルは休眠胞子における葉緑体の吸収スペクトルと近似しており、発芽が光合成阻害剤 DCMU の投与により抑制されたことから、光合成が発芽誘導過程に関与する可能性が示唆された。以上のことから、*L. danicus* 休眠胞子は光合成を行ってエネルギーを作りな

表1. 本稿で取り扱う赤潮生物

綱	属・種
ラフィド藻	<i>Chattonella antiqua</i>
Raphidophyceae	<i>Heterosigma akashiwo</i>
珪藻	<i>Chaetoceros</i>
Diatomea	<i>Leptocylindrus danicus</i>
	<i>Skeletonema</i>
渦鞭毛藻	<i>Alexandrium fundyense</i>
Dinophyceae	<i>Alexandrium tamarense</i>
	<i>Heterocapsa circularisquama</i>
	<i>Karenia brevis</i>
	<i>Karenia mikimotoi</i>
	<i>Prorocentrum donghaiense</i>
	<i>Prorocentrum triestinum</i>
	<i>Scrippsiella trochoidea</i>

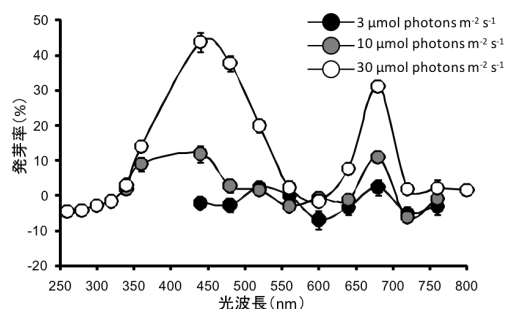


図2. 赤潮珪藻 *Leptocylindrus danicus* の休眠胞子における発芽の反応スペクトル  
Shikata et al. (2011)<sup>11)</sup>より転載。

がら細胞を伸長させ、脱殻（発芽）することが推察された。

休眠期細胞の発芽過程が光によって制御される赤潮藻の場合、光環境が赤潮発生時期に影響する可能性がある。著者らは、博多湾箱崎漁港において、「原則毎日」の高頻度調査を3年間行った。その結果、海底に  $200 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  を超える強い光が断続的に到達する4月～5月に、発芽過程が光によって促進される *H. akashiwo* や珪藻の栄養細胞が頻繁に観察されるようになり（初期発生）、その後5月下旬～6月中旬に年間で最初の赤潮が発生するというパターンを見出した<sup>8)</sup>。さらに、同港において各波長帯の光の透過を調査したところ、青色領域の光（400～500 nm）は普段クロロフィルによる吸収のため最も減衰しやすいが、初期発生の時期には連続的に良く透過することが分かった。

### 3. 増殖

ほとんどの赤潮藻は光合成生物であり、それらの増殖動態は光環境に多大な影響を受ける<sup>14,15)</sup>。赤潮藻について異なる光強度における増殖速度を調べた知見は数多く存在し、それらの一部は Lederman & Tett の直角双曲線モデル<sup>16)</sup>に基づいて増殖するために最低限必要な補償光強度 ( $I_0$ ) や最大増殖速度の半分を達成する光強度（半飽和定数、 $K_s$ ）を算出している。多くの種は、 $I_0$  が  $10 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  付近、 $K_s$  が  $40\sim 50 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  付近にある<sup>17)</sup>。しかし、*Prorocentrum donghaiense*（渦鞭毛藻）や *H. akashiwo* のように  $I_0$  や  $K_s$  が極端に低い種あるいは高い種も存在する。さらに、増殖のための光要求性は株間で異なる場合があることや、温度や塩分など他の環境条件から影響を受けることも知られている<sup>18)-22)</sup>。

光の強さだけでなく光の波長も赤潮藻の増殖に大きな影響を及ぼす。増殖は光合成により産生されたエネルギーを利用して行われるため、光強度が一定であれば光合成色素の吸収量に依存することになる。ほとんどの赤潮藻において、増殖速度は光合成色素の吸収が高い青色光下において最大となり、逆に吸収が低い黄色～橙色領域で低くなる<sup>12,22,23)</sup>。また、他生物と同様に赤潮藻の

細胞周期は体内時計によって調節されると考えられており、細胞分裂のタイミングなどは明暗周期や日長などに制御される<sup>24,25)</sup>。赤潮藻において、細胞周期や細胞分裂過程の光制御が細胞内で行われているかについてはほとんど分かっていないが、渦鞭毛藻 *Karenia brevis* では、青色光の受光によって S 期誘導が促進されることから、クリプトクロームなどの青色光受容体が細胞周期の制御に関与する可能性も指摘されている<sup>26)</sup>。これまでの室内研究から赤潮藻の増殖に青色光が促進的な作用を果たすことは間違いなさそうである。実際の現場環境中において、赤潮藻の個体群動態は青色光の水中透過率の変動と同期することが観察されている<sup>12)</sup>（図3）。

### 4. 遊泳

赤潮を形成する鞭毛藻のほとんどが昼間は表層に、夜間は底層に移動する日周鉛直移動を行う。この日周鉛直移動により、赤潮鞭毛藻は表層で光を獲得して光合成を行い、広範囲の深度層において栄養塩を取り込むことができるので、ほとんど遊泳できない珪藻などとの増殖競争に有利であると考えられている。また、日周鉛直移動は赤潮の集積度や鉛直分布にも大きな影響を及ぼす。赤潮鞭毛藻の日周鉛直移動パターンは様々な環境条件に影響を受けるが、基本的なリズムは走光性、重力走性および体内時計によって説明されてきた<sup>27-30)</sup>。昼間は光に向かって遊泳する（正の走光性）あるいは重力に逆らって遊泳し（負の重力走性）、夜間はその逆となる。しかしながら、ほとんどの鞭毛藻は日の出前から上昇を開始して日没前から下降を開始するので、こういった場合は走光性だけではリズムを説明できず、体内時計の関与を疑わざるを得ない。

赤潮鞭毛藻において、暗条件下では日周鉛直移動は観察されないため、鉛直移動リズムの維持には光が必要である<sup>31)</sup>。また、上昇開始と下降開始時刻（走性の符号切り替え時刻）は光によって調節される<sup>28,31-33)</sup>。その証拠として、明暗周期を変化させると、その当日あるいは翌日から鉛直移動リズムが新しい明暗周期に再同調することが観察されている<sup>31,33)</sup>。一般に、体内時計によって

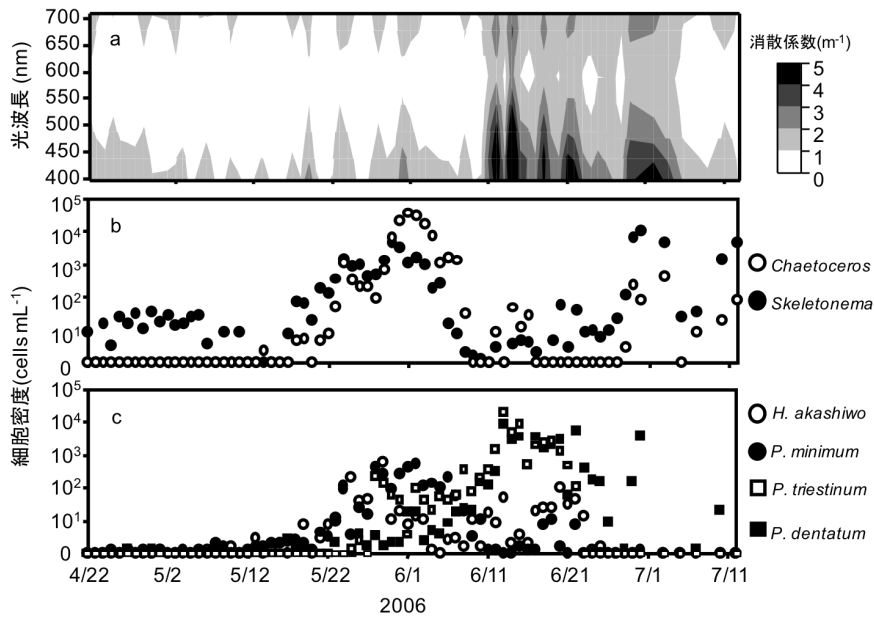


図3. 博多湾箱崎港における光質と植物プランクトン動態の関係

(a) 各波長帯における光の消散計数, (b) 珪藻および (c) 鞭毛藻の細胞密度の動態。Shikata et al. (2009)<sup>12)</sup>より転載。

生み出される生物リズムは暗期に受光すると位相が前進、あるいは後退することが知られている<sup>34)</sup>。このような現象は光位相変化と呼ばれ、赤潮鞭毛藻の日周鉛直移動リズムにおいても起こる。明期 14 時間、暗期 10 時間の明暗周期で培養した *C. antiqua* について、暗期中の異なる時間帯に 2 時間だけ光を照射すると、暗期 0~2 時間目から照射した場合、翌日の日周鉛直移動の上昇開始時刻が遅れるのに対して、暗期 6~8 時間目から照射した場合、翌日の日周鉛直移動の上昇開始時刻が早まる<sup>33)</sup>。また、このような日周鉛直移動リズムの位相変化に対して、 $0.03 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  程度の非常に微弱な UV~青色領域 (360~480 nm) の光が十分な効力を持つ<sup>33)</sup> (図 4)。なお、*H. akashiwo*、*K. mikimotoi* および *Heterocapsa circularisquama* (渦鞭毛藻) といった他の赤潮鞭毛藻においても、青色光が鉛直移動リズムの位相変化に有効であることが明らかとなっている<sup>31)</sup>。一方、日長や光位相変化に必要な光強度は生物種間で異なることも分かっている。*C. antiqua* や *K. mikimotoi* は日長が長くなると 1 日の上昇時間も

長くなるが、*H. akashiwo* や *H. circularisquama* は少なくとも日長が 8~16 時間の範囲にあれば、上昇時間は変化しない<sup>31)</sup>。

有明海において複数回実施された昼夜連続観測結果によると、*Chattonella* spp.は日射量に関係なく、昼間は海面に集積する<sup>35)</sup>。また、著者ら

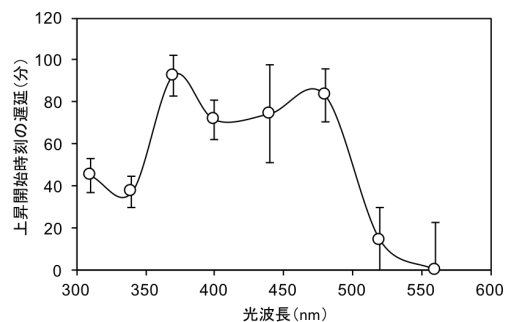


図4. *Chattonella antiqua* における日周鉛直移動リズムの光位相変化の反応スペクトル

Shikata et al. (2013)<sup>33)</sup>より転載。

はこの野外で観察された現象と矛盾しない室内実験結果を報告している<sup>36)</sup>。明期 12 時間、暗期 12 時間の明暗周期で培養した *C. antiqua* が上昇遊泳を示す明期に、上方から紫外～青色光 (320～480 nm) あるいは赤色光 (640～680 nm) を照射すると、容器の表層に集積する *C. antiqua* 細胞が減少して底面に集積する細胞が増加する (図 5)。青色光 (440 nm) の場合、この下降は  $10 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  以上、5 分間以上の照射で誘導される。次に、水平方向から青色光 (440 nm) を照射すると細胞は光源と逆側に集積するが、赤色光 (680 nm) を照射すると水平方向にはほとんど動かず、しばらくすると容器の底に集積する。これらのことから、*C. antiqua* は青色光に対して負の走光性を有すること、紫外～青色光および赤色光は本種の上昇遊泳を阻害することが示唆される。ただし、青色光と緑～橙色領域 (520～630 nm) の単色光を同時に照射すると、青色光の効果が打ち消され、*C. antiqua* は負の走光性を示さなくな

る (図 5)。黄色光 (560 nm) の場合、光量子束密度が青色光の 1/5 以上で混在すればこの打ち消しが起こる (図 5)。この現象と平常時の表層における波長構成のみを踏まえると、実環境中において *C. antiqua* の上昇遊泳が光環境によって阻害される可能性は低いと推測される。

一方で、一部の鞭毛藻は昼間海面まで上昇せず、垂表層や中層に集積することがあり、昼間の到達深度はその日の環境条件によって変化することが知られている<sup>37-39)</sup>。その代表的な環境条件として海水密度が挙げられる<sup>40-43)</sup>。例えば、表層に低塩分水塊が存在する場合、上昇しづらくなる<sup>42-43)</sup>。また、強光も昼間の上昇遊泳を阻害する環境条件となることが知られている。*Alexandrium tamarense* や *Prorocentrum triestinum* といった赤潮渦鞭毛藻において負の走光性は観察されていないが、野外で昼間の細胞の鉛直分布が水中の光量子束密度によって変化することが知られている<sup>38-39)</sup>。著者らは *K. mikimotoi* の集積深度における

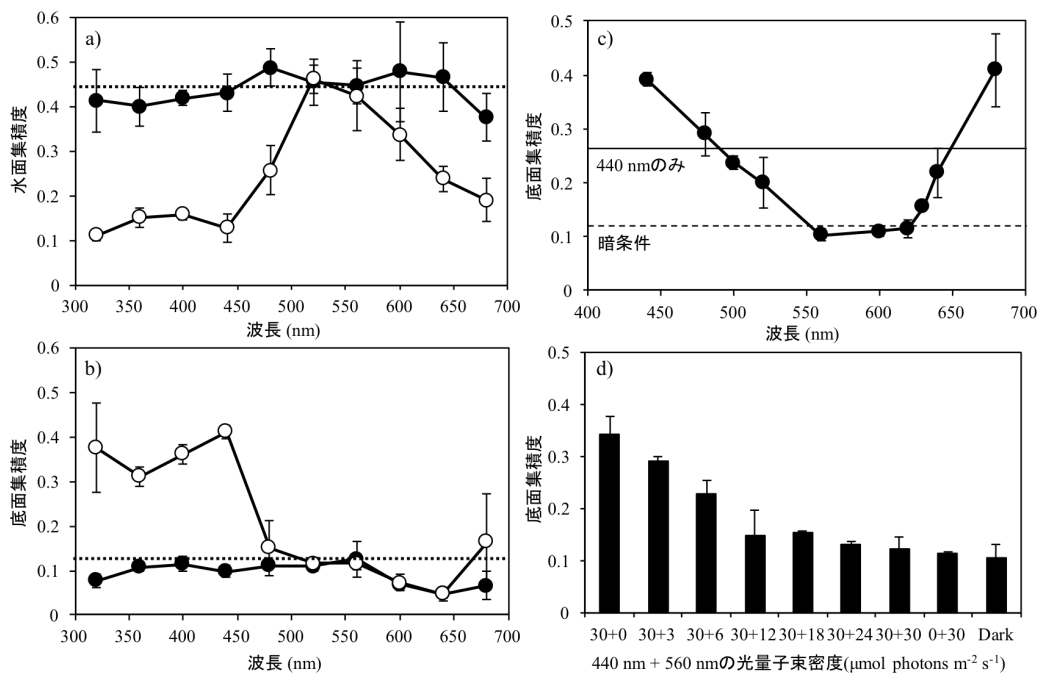


図 5. *Chattonella antiqua* の走光性

異なる光波長を上方から照射した場合の水面 (a) と容器底面の集積度 (b)。●: 照射直前、○: 照射 10 分後。青色光 (440 nm) と異なる波長の光を同時照射した場合の容器底面の集積度 (c)。青色光 (440 nm) と異なる強さの黄色光 (560 nm) を照射した場合の容器底面の集積度 (d)。Shikata et al. (2016)<sup>44)</sup>より転載。

光環境を詳細に調査してきた。八代海において48時間昼夜連続観測を実施し、本種の日周鉛直移動と光環境を観測した。その結果、昼間の到達深度は日ごとに変化したが、昼間の集積層における平均光量子束密度や一日の受光量は調査日間で大差なく、本種の光合成や増殖に必要な十分なレベルであることが分かった<sup>44)</sup>。また、集積層では青色光よりも緑色や黄色領域の光(500~600 nm)の量が多かった。他の赤潮藻と同様、*K. mikimotoi* は青色光下で最高増殖速度を示すが、緑色光下においても青色光に匹敵する速度で増殖する<sup>42)</sup>。これらのことから、*K. mikimotoi* は昼間、光合成や増殖に好適な光環境が存在する深度層に集積することが明らかとなった。

## 5. 細胞死

夏季の晴天時、表層には可視域だけで1,000~2,000  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  を超える強光が到達しており、赤潮藻の動態と環境条件との関係を考える上で光合成や生残増殖に及ぼす強光の影響を無視することはできない。実際に、強光や紫外線が藻類に有害な影響を及ぼすことを示唆する研究成果は多数報告されており<sup>45)</sup>、いくつかの赤潮藻においても、強光下における光合成の光阻害や、それに起因する増殖阻害が観察されている<sup>46-49)</sup>。一部の赤潮藻について、光阻害が観察できなかったと記された文献が複数存在するが、多くの場合、設定された光強度が現場環境中の最高値よりもずいぶん低いことや太陽光とは紫外線含量やスペクトルが異なる光源を用いて得られた実験結果であることを念頭に置く必要がある。*K. mikimotoi* 赤潮による漁業被害が頻発する豊後水道では、日照が少ない年に本種が発生しやすい傾向が認められている<sup>50)</sup>。他種と比して非常に低い光量子束密度でも増殖し<sup>51)</sup>、日周鉛直移動を持続できる<sup>31)</sup> という本種の生理特性はこの傾向と矛盾しない。一方で、著者らの室内研究により、*K. mikimotoi* は貧栄養(窒素欠乏)かつ強光条件下において、光阻害が促進し、死滅することも分かってきた<sup>52)</sup>。また、本種は室内実験により、栄養塩欠乏下では鉛直移動リズムを消失し、特に窒素欠乏条件下では表層に集積しやすくな

り、しかも強光を照射してもほとんど下降しないことが明らかとなった。以上のことから、栄養塩欠乏と強光が重なると赤潮藻の細胞死が促進する可能性が示唆され、赤潮衰退の一因となることが提案された。

## 6. 今後の展望

有害赤潮の原因となる鞭毛藻の光応答現象は室内外で長年観察されてきたが、特に野外での現象観察は他の微細藻と比べて充実している。一方で、光応答現象について分子レベルでの解析はほとんど進んでいない。その主たる理由として、赤潮藻のゲノム情報が少ないことや形質転換技術が確立されていないことが挙げられる。前者については、次世代シーケンサーを用いたRNA-seq解析に代表される分子生物学的技術の目覚ましい進展により、近年、赤潮鞭毛藻から光受容体タンパク質が次々に見出され始めている<sup>53-56)</sup>。今後、先端技術の導入を進めることにより、上記の障壁を克服して各光受容体の機能解析を進め、光環境を巡る赤潮藻の生理生態に関する理解を深化させていきたい。

Received May 9, 2019; Accepted Jun 17, 2019; Published Aug 31, 2019.

## 参考文献

- Anderson, D.M. (1997) Turning back the harmful red tide. *Nature* 388, 513.
- Anderson, D.M., and Wall, D. (1978) Potential importance of benthic cysts of *Gonyaulax tamarensis* and *G. excavata* in initiating toxic dinoflagellate blooms. *J. Phycol.* 14, 224-234.
- MaQuoid, M.R. and Hobson, L.A. (1996) Diatom resting stages. *J. Phycol.* 32, 889-902.
- Anderson, D.M., Taylor, C.D., Armbrust, E.V. (1987) The effects of darkness and anaerobiosis on dinoflagellate cyst germination. *Limnol. Oceanogr.* 32, 340-351.
- 今井一郎、伊藤克彦、安楽正照 (1984) 「播磨灘における *Chattonella* 耐久細胞の分布と発芽温度」日本プランクトン学会報 31, 35-42.
- Shikata, T., Nagasoe, S., Matsubara, T., Yamasaki, Y., Shimasaki, Y., Oshima, Y. and Honjo, T. (2007)



- Effects of temperature and light on cyst germination and germinated cell survival of the noxious raphidophyte *Heterosigma akashiwo*. *Harmful Algae* 6, 700–706.
7. Ichimi, K., Meksumpun, S. and Montani, S. (2003) Effect of light intensity on the cyst germination of *Chattonella* spp. (Raphidophyceae). *Plankton Biol. Ecol.* 50, 22–24.
  8. Shikata, T., Nagasoe, S., Matsubara, T., Yoshikawa, S., Yamasaki, Y., Shimasaki, Y., Oshima, Y. and Honjo, T. (2008) Factors influencing the initiation of blooms of the raphidophyte *Heterosigma akashiwo* and the diatom *Skeletonema costatum* in a port in Japan. *Limnol. Oceanogr.* 53, 2503–2518.
  9. Vahtera, E., Crespo, B.G., McGillicuddy, Jr. D.J., Olli, K. and Anderson, D.M. (2014) *Alexandrium fundyense* cyst viability and germling survival in light vs. dark at a constant low temperature. *Deep-Sea Res. II* 103, 112–119.
  10. Binder, B.J. and Anderson, D.M. (1986) Green light-mediated photomorphogenesis in a dinoflagellate resting cyst. *Nature* 322, 659–661.
  11. Shikata, T., Iseki, M., Matsunaga, S., Higashi, S., Kamei, Y. and Watanabe, M. (2011) Blue and red light-induced germination of resting spores in the red-tide diatom *Leptocylindrus danicus*. *Photochem. Photobiol.* 87, 590–597.
  12. Shikata, T., Nukata, A., Yoshikawa, S., Matsubara, T., Yamasaki, Y., Shimasaki, Y., Oshima, Y. and Honjo, T. (2009) Effects of light quality on initiation and development of meroplanktonic diatom blooms in a eutrophic shallow sea. *Mar. Biol.* 156, 875–889.
  13. 内川珠樹、紫加田知幸、亀井保博 (2014) 「大型分光照射装置 「岡崎大型スペクトログラフ」 の紹介とプランクトン研究への応用例」 *日本プランクトン学会報* 61, 95–98.
  14. Hitchcock, G.L. and Smayda, T.J. (1977) The importance of light in the initiation of the 1972-1973 winter-spring diatom bloom in Narragansett Bay. *Limnol. Oceanogr.* 22, 126–131.
  15. Sommer, U., Lengfellner, K. and Lewandowska, A. (2012) Experimental induction of a coastal spring bloom early in the year by intermittent high-light episodes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 446, 61–71.
  16. Lederman, T.C. and Tett, P. (1981) Problems in modeling the photosynthesis-light relationship for phytoplankton. *Bot. Mar.* 24, 125–134.
  17. 紫加田知幸 (2016) 「赤潮藻類の生理生態に及ぼす光環境の影響」 *有害有毒プランクトンの科学* (今井一郎ほか編) 恒星社厚生閣 東京 103–109.
  18. 山本民次、樽谷賢治 (1997) 「広島湾産有毒渦鞭毛藻 *Alexandrium tamarense* の増殖に及ぼす水温、塩分及び光強度の影響」 *藻類* 45, 95–101.
  19. Marshall, J.A. and Hallegraeff, G.M. (1999) Comparative ecophysiology of the harmful alga *Chattonella marina* (Raphidophyceae) from South Australia and Japanese waters. *J. Plankton Res.* 21, 1809–1822.
  20. 山口峰生 (1999) 「生理学的特性に基づく新型赤潮プランクトン優占化機構の解明」 *渦鞭毛藻・ラフィド藻等による新型赤潮の発生機構と出現予測技術の開発に関する研究 5 ヶ年の報告書* 7–20.
  21. Nishikawa, T. and Yamaguchi, M. (2006) Effect of temperature on light-limited growth of the harmful diatom *Eucampia zodiacus* Ehrenberg, a causative organism in the discoloration of *Porphyra thalli*. *Harmful Algae* 5, 141–147.
  22. Faust, M.A., Sager, J.C. and Meeson, B.M. (1982) Response of *Prorocentrum mariae-lebouriae* (Dinophyceae) to light of different spectral qualities and irradiances: growth and pigmentation. *J. Phycol.* 18, 349–356.
  23. Oh, S.J., Kim, D.-I., Sajima, T., Shimasaki, Y., Matsuyama, Y., Oshima, Y., Honjo, T. and Yang H.-S. (2008) Effects of irradiance of various wavelengths from light-emitting diodes on the growth of the harmful dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* and the diatom *Skeletonema costatum*. *Fish. Sci.* 74, 137–145.
  24. Nemoto, Y. and Furuya, M. (1985) Inductive and inhibitory effects of light on cell division in *Chattonella antiqua*. *Plant Cell Physiol.* 26, 669–674.
  25. Nemoto, Y., Kuroiwa, T. and Furuya, M. (1987) Photocontrol of nuclear DNA replication in *Chattonella antiqua* (raphidophyceae). *Plant Cell Physiol.* 28, 1043–1049.
  26. Brunelle, S.A., Hazard, E.S., Sotka, E.E. and Van Dolah, F.M. (2007) Characterization of a dinoflagellate cryptochrome blue-light receptor with a possible role in circadian control of the cell cycle. *J. Phycol.* 43, 509–518.
  27. Wada, M., Miyazaki, A. and Fujii, T. (1986) On the mechanisms of diurnal vertical migration behavior of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae). *Plant Cell Physiol.* 26, 431–436.
  28. Roenneberg, T., Grant, N.C. and Hastings, J.W. (1989) A circadian rhythm of population behavior in

- Gonyaulax polyedra*. *J. Biol. Rhythms* 4, 89–104.
29. Eggersdorfer, B. and Häder, D.-P. (1991) Phototaxis, gravitaxis and vertical migrations in the marine dinoflagellate *Prorocentrum micans*. *FEMS Microbiol. Lett.* 35, 319–326.
  30. Kamykowski, D., Milligan, E.J., Reed, R.E. and Liu, W. (1999) Geotaxis/phototaxis and biochemical patterns in *Heterocapsa* (=Cachonina) *illdefina* (Dinophyceae) during diel vertical migrations. *J. Phycol.* 35, 1397–1403.
  31. Shikata, T., Matsunaga, S., Nishide, H., Sakamoto, S., Onitsuka, G. and Yamaguchi, M. (2015) Diurnal vertical migration rhythms and their photoresponse in four phytoflagellates causing harmful algal blooms. *Limnol. Oceanogr.* 60, 1251–1261.
  32. Takahashi, M. and Hara, Y. (1989) Control of diel vertical migration and cell division rhythm of *Heterosigma akashiwo* by day and night cycles, in *Red tides biology, environmental science, and toxicity* (Okaichi, T., Anderson, D.M. and Nemoto T Eds.) pp 265–268, Elsevier, New York.
  33. Shikata, T., Matsunaga, S., Iseki, M., Nishide, H., Higashi, S., Kamei, Y., Yamaguchi, M., Jenkinson, I.R. and Watanabe, M. (2013) Blue light regulates the rhythm of diurnal vertical migration in the raphidophyte red-tide alga *Chattonella antiqua*. *J. Plankton Res.* 35, 542–552.
  34. 田澤仁 (2009) 「マメから生まれた生物時計—エルヴィン・ビュニングの物語」, 学会出版センター, 東京.
  35. Katano, T., Yoshida, M., Yamaguchi, S., Yoshino, K., Hamada, T., Koriyama, M. and Hayami, Y. (2014) Effect of nutrient concentration and salinity on diel vertical migration of *Chattonella marina* (Raphidophyceae). *Mar. Biol. Res.* 10, 1007–1018.
  36. Shikata, T., Matsunaga, S., Kuwahara, Y., Iwahori, S. and Nishiyama, Y. (2016) Light spectrum regulates cell accumulation during daytime in the raphidophyte *Chattonella antiqua* causing noxious red tides. *J. Photochem. Photobiol. B: Biol.* 160, 128–133.
  37. Honjo, T., Yamamoto, S., Nakamura, O. and Yamaguchi, M. (1990) Annual cycle of motile cells of *Gymnodinium nagasakiense* and ecological features during the period of red tide development, in *Toxic Marine Phytoplankton*. (Granéli, E., Sundström, B., Edler, L. and Anderson, D.M. Eds) pp 165–170, Elsevier, New York.
  38. Ault, T.R. (2000) Vertical migration by the marine dinoflagellate *Prorocentrum triestinum* maximises photosynthetic yield. *Oecologia* 125, 466–475.
  39. Fauchot, J., Levasseur, M. and Roy, S. (2005) Daytime and nighttime vertical migrations of *Alexandrium tamarense* in the St. Lawrence estuary (Canada). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 96, 241–250.
  40. Heaney, S.I. and Eppley, E.W. (1981) Light, temperature and nitrogen as interacting factors affecting diel vertical migrations of dinoflagellates in culture. *J. Plankton Res.* 3, 331–344.
  41. Bearon, R.N., Grünbaum, D. and Cattolico, R.A. (2006) Effects of salinity structure on swimming behavior and harmful algal bloom formation in *Heterosigma akashiwo*, a toxic raphidophyte. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 306, 153–163.
  42. Jephson, T., Fagerberg, T. and Carlsson, P. (2011) Dependency of dinoflagellate vertical migration on salinity stratification. *Aquat. Microb. Ecol.* 63, 255–264.
  43. Shikata, T., Sakamoto, S., Onitsuka, G., Aoki, K. and Yamaguchi, M. (2014) Effects of salinity on diel vertical migration behavior in two red-tide algae, *Chattonella antiqua* and *Karenia mikimotoi*. *Plankton Benthos Res.* 9, 1–9.
  44. Shikata, T., Onitsuka, G., Abe, K., Kitatsuji, S., Yufu, K., Yoshikawa, Y. and Honjo, T. and Miyamura, K. (2017) Relationships between light environment and subsurface accumulation during the daytime in the red-tide dinoflagellate *Karenia mikimotoi*. *Mar. Biol.* 164, 18.
  45. Pessoa, M.F. (2012) Harmful effects of UV radiation in algae and aquatic macrophytes – A review. *Emir. J. Food Agric.* 24, 510–526.
  46. Gao, K., Guan, W. and Helbling, E.W. (2007) Effects of solar ultraviolet radiation on photosynthesis of the marine red tide alga *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae). *J. Photochem. Photobiol.* 86, 140–148.
  47. Warner, M.E. and Madden, M.L. (2007) The impact of shifts to elevated irradiance on the growth and photochemical activity of the harmful algae *Chattonella subsalsa* and *Prorocentrum minimum* from Delaware. *Harmful Algae* 6, 332–342.
  48. Wu, H., Cockshutt, A.M., McCarthy, A. and Campbell, D.A. (2011) Distinctive photosystem II photoinactivation and protein dynamics in marine diatoms. *Plant Physiol.* 156, 2184–2195.
  49. Hennige, S.J., Coyne, K.J., MacIntyre, H. and Warner, M.E. (2013) The photobiology of *Heterosigma akashiwo*. Photoacclimation, diurnal periodicity, and

- its ability to rapidly exploit exposure to high light. *J. Phycol.* 49, 349–360.
50. Yanagi, T., Asai, Y. and Koizumi, Y. (1992) Physical conditions for red tide outbreak of *Gymnodinium mikimotoi*. *Bull. Jpn. Soc. Fish. Oceanogr.* 56, 107–112.
51. 山口峰生、本城凡夫 (1989) 「有害赤潮鞭毛藻 *Gymnodinium nagasakiense* の増殖におよぼす水温、塩分および光強度の影響」 *日本水産学会誌* 55, 2029–2036.
52. Yuasa, K., Shikata, T., Kuwahara, Y. and Nishiyama, Y. (2018) Adverse effects of strong light and nitrogen deficiency on cell viability, photosynthesis, and motility of the red-tide dinoflagellate *Karenia mikimotoi*. *Phycologia* 57, 525–533.
53. Armbrust, E.V., et al. (2004) The genome of the diatom *Thalassiosira pseudonana*: ecology, evolution, and metabolism. *Science* 306, 79–86.
54. Ishikawa, M., Takahashi, F., Nozaki, H., Nagasato, C., Motomura, T. and Kataoka, H. (2009) Distribution and phylogeny of the blue light receptors aureochromes in eukaryotes. *Planta* 230, 543–552.
55. Ji, N., Li, L., Lin, L. and Lin, S. (2017) Identification and expression analysis of blue light receptor aureochrome in the harmful alga *Heterosigma akashiwo* (raphidophyceae). *Harmful algae* 61, 71–79.
56. Shikata, T., Takahashi, F., Nishide, H., Shigenobu, S., Kamei, Y., Sakamoto, S., Yuasa, K., Nishiyama, Y., Yamasaki, Y. and Uchiyama, I. (2019) RNA-seq analysis reveals genes related to photoreception, nutrient uptake, and toxicity in a noxious red-tide raphidophyte *Chattonella antiqua*. *Frontiers Microbiol.*, 10, 1764.

### Photoresponses in red-tide algae

Tomoyuki Shikata<sup>1</sup>, Kouki Yuasa<sup>2</sup> and Yoshitaka Nishiyama<sup>2</sup>

<sup>1</sup>National Research Institute of Fisheries and Environment of Inland Sea,  
Japan Fisheries Research and Education Agency

<sup>2</sup>Graduate School of Science and Engineering, Saitama University

## 解説

シアノバクテリアの光色順化の多様性と進化<sup>‡</sup>

<sup>1</sup> 豊橋技術科学大学 大学院工学研究科 応用化学・生命工学系  
広瀬 侑\*

フィコビリソームとは、光化学系反応中心へとエネルギーを伝達する巨大なアンテナ複合体であり、シアノバクテリア・紅藻・灰色藻に分布する。フィコビリソームの構造や数、吸収波長、それらの調機構は生物種間で多様である。光色順化 (Chromatic acclimation) とは、シアノバクテリアのフィコビリソームの吸収波長が、生息環境の光の色に応じて調節される現象である。本解説では、筆者らが近年発見したフィコエリスロシアニンおよびロッド状フィコビリソームが制御されるタイプの光色順化を中心に、その多様性の分子基盤を紹介する。

## 1. フィコビリソームの構造と調節

フィコビリソームとは、シアノバクテリア・紅藻・灰色藻に見られる光合成アンテナ複合体である。フィコビリソームは、チラコイド膜内のストロマ側に結合する膜表在性のアンテナで、その吸収波長は種間で青～遠赤色光色領域までの多様性がある<sup>1)</sup>。フィコビリソームは光化学系 II (PSII) に主にエネルギーを伝達するが、近年の研究で、光化学系 I (PSI) にもエネルギーを伝達することが示されている<sup>2-6)</sup>。フィコビリソームの構造・吸収波長・数は光環境に応じて調節され、例えば、フィコビリソームから PSII と PSI へのエネルギー分配を調節するステート遷移<sup>7)</sup>、フィコビリソームの吸収波長が光質依存的に調節される光色順化<sup>8)</sup>などが知られ、光強度変化に伴う PSI/PSII 量比の調節<sup>9)</sup>とも連動して調節される。今回の総説では、筆者らがこれまで明らかにしてきた光色順化の分子機構の多様性について解説する。先に結論を述べると、光色順化の多様性は、波長依存的に調節されるフィコビリソーム成分の違いによって生じている。そのため、まずフィコビリソームの構造を説明する。

典型的なフィコビリソームの形態は、中心のコアから放射状のロッドが広がった半円状 (hemi-discoidal) で、横幅は約 45-70 nm 縦幅は約 30-50 nm 奥行は約 15 nm のサイズである<sup>1)</sup>。半円状フィコビリソームの質量は 4.5-15M Da で、質量 350-360 kDa の PSII や PSI と比べるとはるかに大きい<sup>1, 10, 11)</sup>。近年、紅藻 *Griffithsia pacifica* のフィコビリソームのクライオ電子顕微鏡解析により、14本のロッドからなるブロック状 (block-shaped) の構造が解明された<sup>12)</sup>。ロッドの本数やコアの詳細な構造、構成タンパク質の種類などは異なるが、6本のロッドと3つのコアシリンダーからなる構造については半円状フィコビリソームと共通だと考えられている (図 1A)。

フィコビリソームのロッドとコアのそれぞれは、開環テトラピロール色素が結合したフィコビリタンパク質と、それを連結するリンカータンパク質によって構成される。フィコビリタンパク質は $\alpha$ および $\beta$ サブユニットのヘテロ2量体を構成単位とし、それが3つ連なったディスクが2つ対合した構造、つまり $2 \times 3 \times 2$ の $(\alpha\beta)_6$ が1つのディスクを構成する (図 1A)。それぞれの $\alpha$ および $\beta$ サブユニットは、吸収波長によってフィコシアニン、フィコエリスリン、フィコエリスロシアニン、アロフィコシアニンに大別される (表 1)。これらの $\alpha$ および $\beta$ サブユニットの吸収波長、結

<sup>‡</sup> 解説特集「光質と光合成」

\*連絡先 E-mail: hirose@chem.tut.ac.jp

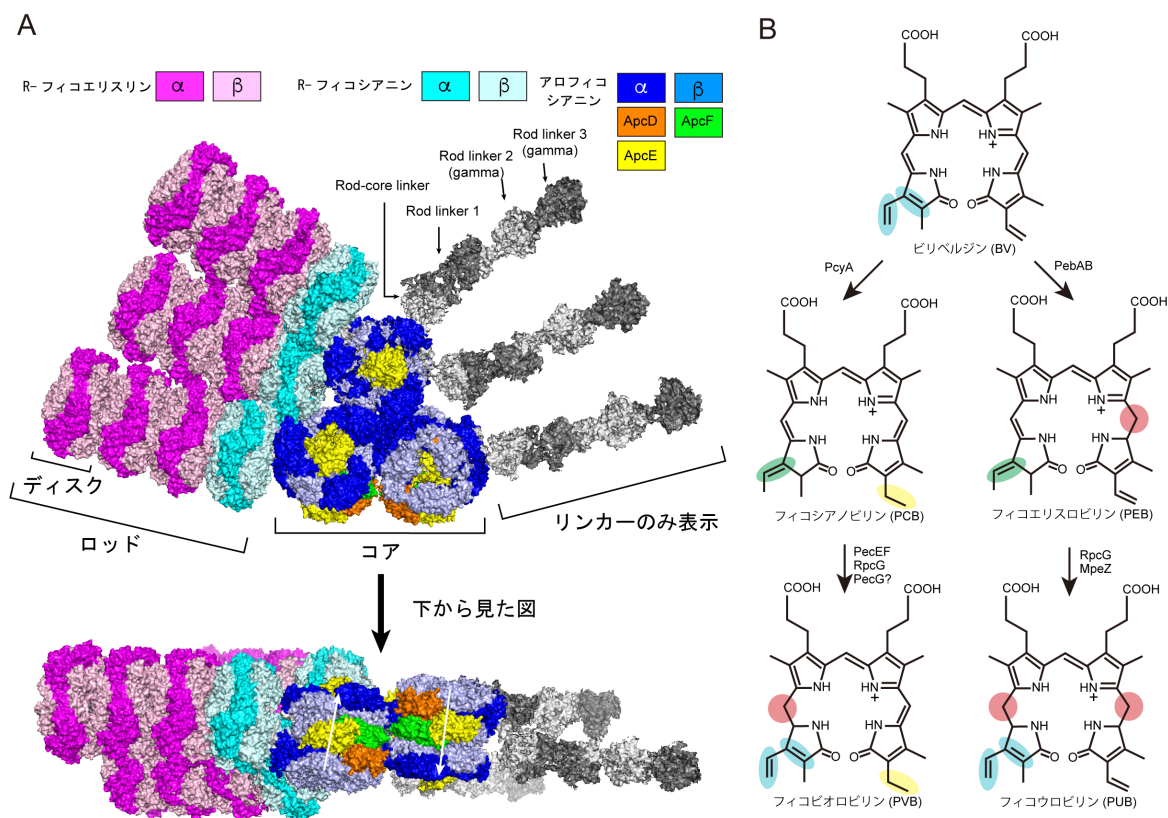


図 1. フィコビリソームの構造と、色素の構造

A, クライオ電子顕微鏡解析によって解明された紅藻 *Griffithsia pacifica* のフィコビリソーム (5Y6P) の構造の一部。シアノバクテリアの半円状フィコビリソームの構造と共通と考えられる6本のロッドと、3本のコアシリンダーを示す。ロッド内部のリンカータンパク質 (白色および灰色) を示すため、右側3本のロッドについては、ディスクを除いて描画した。B, フィコビリソームに結合する代表的なピリン色素とその合成経路。ビリベルジン (BV) を前駆体として、各種の色素合成酵素や、イソメラーゼ活性を持つリアーゼによって合成される。構造が変わっている部分を色付きの円で示す。特に、赤色の円は共役二重結合系の切断を示しており、吸収波長の大幅な短波長シフトを引き起こす。これらの色素はフィコビリタンパク質と共有結合を形成する。

合する開環テトラピロール色素の種類や数は生物種間で多様である (図 1B)。淡水性のシアノバクテリアでは、フィコシアニンとアロフィコシアニンにはフィコシアノビリリン (PCB)、フィコエリスロシアニンには PCB とフィコビオロビリリン (PVB)、フィコエリスリンにはフィコエリスロビリリン (PEB) が結合する (図 1B、表 1)<sup>13)</sup>。複数のリアーゼが、これらの開環テトラピロール色素の結合を触媒する<sup>13-15)</sup>。光エネルギーは、短波長吸収成分から長波長吸収成分、すなわちフィコエリスリンもしくはフィコエリスロシアニン→フィコシアニン→アロフィコシアニン→PSII

もしくは PSI へと伝達される。フィコエリスロシアニンとフィコシアニンの両方を保有するシアノバクテリアはこれまで見つかっていない<sup>16, 17)</sup>。海洋性のシアノバクテリアの一部や紅藻は、PCB と PEB の両方を結合する R-フィコシアニンや、PEB に加えてフィコウロビリリン (PUB) も結合するタイプの R-フィコエリスリンを持ち、より短波長の光を吸収できる<sup>18)</sup>。

(αβ)<sub>6</sub> ディスク同士を連結するのは、リンカータンパク質である。串団子に例えると、団子の部分がフィコビリタンパク質に相当し、串の部分がリンカータンパク質に相当する。リン

表1. 淡水性シアノバクテリアの主なフィコビリタンパク質

フィコビリタンパク質の種類	吸収波長 (nm)	αサブユニット (色素数・色素種)	βサブユニット (色素数・色素種)	色素結合を触媒するリアーゼ
フィコエリスリン	570	CpeA (2×PEB)	CpeB (3×PEB)	CpeY, CpeS, CpeF, (CpeU, CpeT)?
フィコエリスロシアニン	585	PecA (1×PVB)	PecB(2×PCB)	PecE/F, CpcT, CpcS(/U)
フィコシアニン	620	CpcA (1×PCB)	CpcB (2×PCB)	CpcE/F, CpcT, CpcS(/U)
アロフィコシアニン	650	ApcA (1×PCB) ApcD (1×PCB) ApcE (1×PCB)	ApcB (1×PCB) ApcF (1×PCB)	CpcS(/U) (ApcEはリアーゼ不要)

カータンパク質は、ロッド同士をつなぐロッドリンカー、ロッドとコアをつなぐロッド-コアリンカー、ロッドをチラコイド膜へと結合させるロッド-メンブレンリンカー、コアをチラコイド膜へと結合させるコア-メンブレンリンカー、コアに結合するコアリンカーに大別される (表 2) <sup>19)</sup>。リンカータンパク質の配列やドメイン構成には多様性があり、これがフィコビリソームの形態の多様性を生み出す原動力となっている。複数のリンカードメインを持つロッドリンカーからなる束状 (bundle-shaped) のフィコビリソームや <sup>20)</sup>、疎水ヘリックスを持つロッド-メンブレンリンカーからなるロッド状 (rod-shaped) フィコビリソームが、報告されている <sup>5, 6)</sup>。シアノバクテリアのアロフィコシアニンのディスクの集合体であるコアシリンダーの数には 2、3、5 個のバリエーションがあるが、異なるリンカードメイン数を持つ ApcE (2、3、4 個) が逆平行の 2 量体を形成することで生じていると考えられている (図

1A、白線) <sup>21)</sup>。今後の多様な形態のフィコビリソームの構造解析の進展に期待したい。フィコビリソームの構造機能に関しては、英文総説 <sup>19, 22, 23)</sup> や日本語の総説 <sup>24, 25)</sup> などが参考になる。

## 2. 光色順化の研究の歴史

補色順化 (Complementary chromatic acclimation) とは、シアノバクテリアの細胞の色が、緑色光下では赤色、逆に赤色光下では緑色と、照射光の色に対して補色的に調節される現象であり、その存在は、100 年以上も前から知られている (図 2A) <sup>26)</sup>。50 年以上前には定量的な解析が行われ、フィコビリソームに含まれるフィコエリスリンとフィコシアニンの組成が光色に応じて最適化される現象であることが示された <sup>27)</sup>。もともとは補色適応 (Complementary chromatic adaptation: CCA) とも呼ばれていたが、適応とは遺伝子の変化を伴う形質の変化を示すことから、2000 年代には補色順化と呼ばれるのが一般的になった <sup>28)</sup>。

表2. 淡水性シアノバクテリアの主なリンカータンパク質

リンカータンパク質の種類	代表的な遺伝子と結合するフィコビリタンパク質	ドメイン構造 (N末端からC末端)
ロッドリンカー	CpeC (フィコエリスリン) CpcC (フィコシアニン) PecC (フィコエリスロシアニン) CpcD (フィコシアニン)	Pfam_00427 + Pfam_01383 Pfam_00427 + Pfam_01383 Pfam_00427 + Pfam_01383 Pfam_01383
ロッド-コアリンカー	CpcG (フィコシアニン)	Pfam_00427 + 親水性配列
ロッド-メンブレンリンカー	CpcL (フィコシアニン)	Pfam_00427 + 膜貫通ヘリックス
コア-メンブレンリンカー	ApcE (アロフィコシアニン)	Pfam_00502 + Pfam_00427 (×2~×4)
コアリンカー	ApcC (アロフィコシアニン)	Pfam_01383

さらに、照射光と細胞色が補色関係にないタイプの順化も発見されたため、これらを含めて光色順化 (**Chromatic acclimation: CA**) と総称されている。

補色順化に多様性があることが示されたのは、1970年代に遡る。N. Tandeau de Marsac は、フィコエリスリンとフィコシアニンを持つシアノバクテリア 44 株に緑色光および赤色光照射を行い、粗抽出したフィコビリタンパク質の吸収スペクトルを測定した<sup>29)</sup>。その結果、フィコエリスリンとフィコシアニンのどちらも変動しないグループ (CA1)、フィコエリスリンだけが調節されるグループ (CA2)、フィコエリスリンとフィコシアニンの両方が調節されるグループ (CA3) に分類できることを発見した<sup>29)</sup>。CA3 がこれまで知られていた補色順化であり、新しく発見された CA2 は緑色光を照射すると細胞色は黒色になるため、厳密には補色順化に該当しない。CA3 と CA2 についてはフィコビリソームの構造変化モデルが電子顕微鏡解析によって提案された<sup>30)</sup> (図 5, CA2 および CA3)。CA1 はそもそも順化

ではないが、フィコエリスリン保有株の CA1-3 の分類は慣習的に行われているため<sup>31)</sup>、CA1 は光色順化として欠番である。D. M. Kehoe らが CA3 のフィトクロム様光受容体 (後にシアノバクテリオクロムと命名<sup>32, 33)</sup>) として RcaE 遺伝子とシグナル伝達経路の遺伝学的な単離に成功し<sup>34)</sup>、筆者らは CA2 の光受容体として緑・赤色変換能を持つ CcaS タンパク質の単離に成功した (図 2B)<sup>35)</sup>。その後、筆者らは、RcaE と CcaS が色素のプロトン脱着を介する共通の緑・赤色光変換能を持つ<sup>36, 37)</sup>、シグナル伝達経路やリン酸化活性型が異なり<sup>35, 38)</sup>、制御されるフィコビリソーム遺伝子にも種間で多様性があることを明らかにしてきた (図 2B)<sup>39)</sup>。光色順化の光色受容機構の研究に関する詳細については、以前の光合成研究の解説や<sup>40)</sup>、日本語総説を執筆している<sup>41)</sup>。シアノバクテリオクロム型光受容体については、最近の総説が参考になる<sup>42-44)</sup>。

これまでに見つかっていた光色順化は、緑色と赤色の光に応答するものであった。2001 年に海洋性 *Synechococcus* 属において、フィコエリス

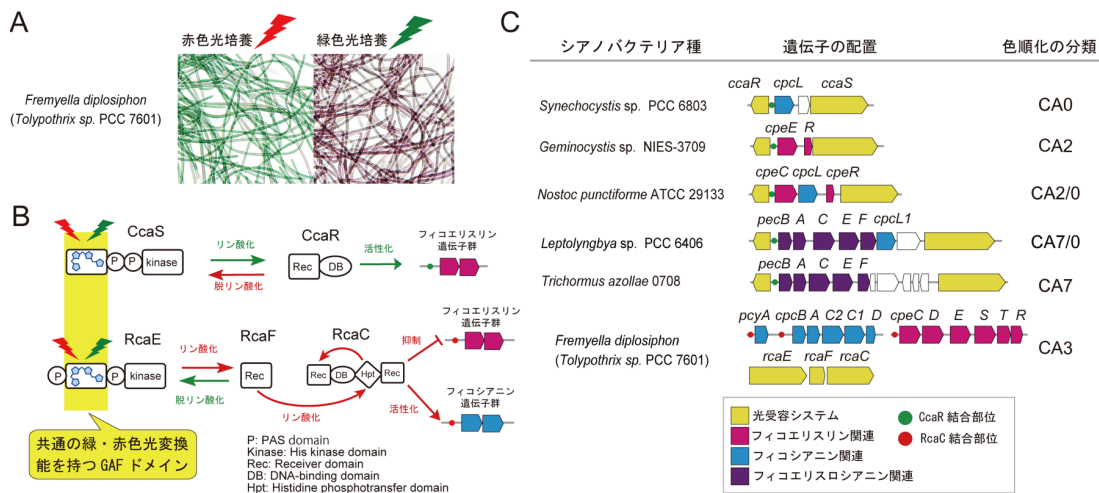


図 2. 緑・赤色応答型の光色順化の多様性

A, 典型的な補色順化 (CA3) を示す *Fremyella diplosiphon* の顕微鏡写真。B, CcaSR および RcaEFC システムによるフィコビリソーム遺伝子の発現制御経路 C, 緑・赤色応答型の光色順化において制御されるフィコビリソーム遺伝子の多様性。CcaSR システムによってロッド-メンブレンリンカー (CpcL)、フィコエリスリン、フィコシアニン、フィコエリスロシアニンのいずれか、もしくはそれらの組み合わせが制御される。RcaEFC システムによってフィコシアニンとフィコエリスリンの両方が制御される。これらの 6 つのタイプに加え、CA3 と CA0、CA3 と CA2/0 を併せ持つ種も存在し、合計で 8 つのタイプが存在する。



リンに結合する PEB と PUB の量比が青色光と緑色光によって調節されることが発見され、CA4 と命名された<sup>45, 46)</sup>。CA4 の光受容体はまだ見つからないが、複数の転写制御因子によるリアーゼの発現制御によって調節されていることが明らかとなっている<sup>47, 48)</sup>。CA4 については D. M. Kehoe らのグループが精力的に研究を進めており、光受容体の同定も間近であろう。*Acaryochloris marina* はクロロフィル *d* を用いて遠赤色光を受容する反応中心と<sup>49)</sup>、ロッド状フィコビリソームを持つシアノバクテリアである<sup>50)</sup>。2009 年に、M. Chen らのグループによって橙色光によってフィコシアニン量を増やす *Acaryochloris marina* が発見され<sup>51)</sup>、その応答は CA5 として分類されているが<sup>17, 52)</sup>、光受容体やその制御機構は不明である。2014 年に D. A. Bryant らのグループによって、遠赤色光下で長波長吸収型のフィコビリソームやクロロフィル *f* を含む光化学系遺伝子が誘導されることが発見され、遠赤色光順化 (**F**ar-red **l**ight **p**hotoacclimation: **FaRLiP**) と命名された<sup>53)</sup>。FaRLiP では、赤・遠赤色光を受容するフィトクロム **RfpA** によって、長波長吸収型のフィコビリソームおよび光化学系遺伝子の発現が誘導される<sup>54)</sup>。この現象は、微生物マット内部などの、散乱の影響を受けにくい長波長の遠赤色光が濃縮された環境への順化と考えられている<sup>55)</sup>。筆者らは FaRLiP におけるフィコビリソームの調節を CA6 に分類している<sup>17)</sup>。光色順化に関しては研究の進展が著しいため、最近の総説が参考になる<sup>8, 28, 56, 57)</sup>。

1970 年代に CA2 と CA3 がフィコエリスリン保有株にて発見されると、同様の現象がフィコエリスロシアニン保有株でも見られるのかどうか議論になった。1982 年に D. A. Bryant が、10 株のフィコエリスロシアニン保有株に対する光の波長と強度の影響を調査した。その結果、フィコエリスロシアニンは弱光のもとで増加するが、緑色光と赤色光によって調節されるものはないと結論した<sup>16)</sup>。その後の研究で、フィコエリスリン遺伝子が弱光下で誘導されることも確認された<sup>58)</sup>。一方で、別のフィコエリスロシアニン保有株において、緑色光と赤色光によってフィコエ

リスロシアニン量の変動すると報告されたが、その変動が微量であったり<sup>59)</sup>、光強度や温度変化のある野外での実験の結果であったため<sup>60)</sup>、その変動が光色の影響か、もしくは光強度や温度の影響を受けているのかを区別できていなかった。そのため、フィコエリスロシアニンは光色順化せず、強度によってのみ制御を受けるというのが通説となっていた。

2000 年代に、池内昌彦のグループにおいて、近藤久益子らは、*Synechocystis* sp. PCC 6803 における遺伝子破壊株の分光解析により、CpcL が PSI に効率よくエネルギー伝達を行うロッド状フィコビリソームの存在を初めて提唱した<sup>5, 61)</sup>。その後、渡邊麻衣らの *Anabaena* sp. PCC 7120 における電子顕微鏡解析により、PSI 特異的なロッド状フィコビリソーム複合体の存在がついに確認された<sup>6)</sup>。CpcL-PSI 複合体の研究に関しては以前の光合成研究の解説が参考になる<sup>62)</sup>。これらの研究の進行と同時期に、片山光徳らや筆者らは、*Synechocystis* sp. PCC 6803 や *Nostoc punctiforme* ATCC 29133 において、CcaS が *cpcL* を緑色光下で誘導することを見出していた<sup>38, 63)</sup>。この結果は、ロッド状フィコビリソームが制御されるタイプの光色順化が存在することを示唆しており、筆者らは CA0 と命名した (図 5, CA0)<sup>39)</sup>。ところが、ロッド状フィコビリソームの存在の一般性や、その光色順化による制御について、学会で厳しい意見を頂く機会もあった。その理由は、CpcL を含むロッド状フィコビリソームが、半円状フィコビリソームから解離したロッドとの区別が難しいこと、また、疎水性の高いロッド状フィコビリソームは通常精製法では多くが除去されてしまい、精製量が少ないこと、の 2 点である。新しいタイプの光色順化の存在を、多くの生化学者を納得させるためには、半円状フィコビリソームを分解させず、ロッド状フィコビリソームのみを大量に単離精製する手法を確立し、さらにはその波長依存的な制御を生化学的に示さなければならぬのであった。

### 3. CA7 および CA0 の発見

未解決の CA0 の存在は、緑色光および赤色光に応答するタイプの光色順化が、これまでに考えられていた CA2 と CA3 という 2 種類のみだけではなく、ロッド状フィコビリソームの制御を含めた、より多様な応答であることを示唆していた。光色順化の実態が特定のフィコビリソーム遺伝子の発現制御であるならば、発現制御されるフィコビリソームの遺伝子セットを調べれば、光色順化がどれほど多様だったとしても、その全てをデジタルに分類できるはずである。光受容体 CcaS は転写因子 CcaR のリン酸化を介して<sup>35,38)</sup>、光受容体 RcaE は転写因子 RcaF および RcaC のリン酸化を介して遺伝子発現制御を行う (図 2B)<sup>34, 64, 65)</sup>。CcaSR システムおよび RcaEFC システムによって発現制御される遺伝子は、ほとんどの場合にゲノム上でオペロン構造を形成する。また、それぞれの転写因子の結合部位も明らかとなっている<sup>38, 39, 65)</sup>。この視点から Genbank に登録された約 1300 株のシアノバクテリアのゲノム情報の全てを解析してみると、CcaS によって制御される遺伝子クラスターは、フィコエリスリン(*cpeC/E*)やロッド状フィコビリソーム基部 (*cpcL*) に加え、面白いことにフィコエリスロシアンニン遺伝子 (*pecBACDEF*) を持つ新しいタイプ、さらにはそれらの組み合わせたタイプが見つかった (図 2C)。筆者らは、フィコエリスリンのみが制御されるタイプを CA2、ロッド状フィコビリソームのみの制御を CA0、新たに見つかったフィコエリスロシアニンのみの制御を CA7、それらの組み合わせた CA7/0 と CA2/0 の 5 種類に分類した (図 2C)。さらに、RcaE によって制御される CA3 に加えて、RcaE と CcaS が共存する 2 つのタイプとして CA3 + CA2/0 (CA3/2/0) と CA3 + CA0 (CA3/0) も見つかった。つまり、緑・赤色光に応答する光色順化はシアノバクテリア門全体で、少なくとも 8 つの異なるタイプが存在することが明らかとなった。

筆者は、生化学的に存在が証明されていない CA7 と CA0 が組み合わせられた CA7/0 の解析に取り組むことにした。2018 年時点で GenBank データベースに登録されたシアノバクテリア約 1300

株のうち、CA7/0 型の遺伝子クラスターを持つものはわずか 6 株であり、その中に培養株である *Leptolyngbya* sp. PCC 6406 が含まれていたのは幸運であった。取り寄せた *Leptolyngbya* sp. PCC 6406 を緑色光下で培養するとフィコエリスロシアンニンが大量に蓄積し、逆に赤色光下ではほとんど蓄積しなかった (図 3A)。次世代シーケンサーを用いた RNA-Seq 解析によって *pecBACEF-cpcL1* オペロン (図 2) が緑色光下で約 700 倍誘導されていることが確認された。特に *pecA* と *pecB* については、全遺伝子の中で最も高レベルに発現する遺伝子の 2 つであり、強烈に発現が誘導されていることがわかった。これらの解析手法は以前の研究で確立していたため<sup>39, 66, 67)</sup>、1 ヶ月程度で完了した。あとはフィコビリソームの構造変化を生化学的に検証すればすぐに論文になる・・・と思われたが、その作業は困難を極め、最終的に約 2 年を要することとなった。

フィコビリソームの単離には、1970 年代に確立されたリン酸カリウム緩衝液と Triton X-100 を用いた水性二層分配法が一般的に用いられてきた<sup>25, 68)</sup>。この手法では、フィコビリソームを高濃度リン酸カリウム緩衝液中で可溶化し、膜タンパク質を含む Triton ミセル層を遠心によって除去し、水層に粗精製されたフィコビリソームをシュクロース密度勾配遠心法によって精製する。ところが、この方法では、疎水領域を持つロッド状フィコビリソームは Triton X-100 ミセル層に選択的に濃縮され、一部が除去されてしまった。さらに、水層には界面活性剤がほとんど含まれないため、二層分配時の遠心操作において半円状フィコビリソームが凝集沈殿し、解離したロッドやディスクが水層に濃縮されることが判明した。そこであらゆる条件とその組み合わせを検討したところ、水性二層分配をさせず、可溶化からシュクロース密度勾配遠心までの全工程に二種類の界面活性剤 (洗浄力の強い Triton X-100 とそのミセル化を防ぐ n-Dodecyl-β-D-maltoside) を存在させることで、フィコビリソームの凝集を大幅に抑制できることがわかった。さらに、シュクロース密度勾配分画後に緩衝液の濃度を高めてフィコビリソームのみを選択的に塩析精製することで、夾

雑タンパク質を除去できた。同時に、シュクロースやUV吸収を持つ Triton X-100 も除去でき、その後の解析へと直ちに移動することができた。この手法は、緩衝液濃度と pH については生物種ごとに最適化する必要があるが、それ以外のパラメーターは固定であり、凝集しやすい多様なフィコビリソームの単離精製を可能とするもので、今後幅広く普及するだろう。

さて、新しいフィコビリソームの精製法の確立によって *Leptolyngbya* sp. PCC 6406 のフィコビリソームの単離について成功した。シュクロース密度勾配遠心において、緑色光培養では2本 (G1 および G2)、赤色光培養では1本 (R1) の明確なフィコビリソームのバンドが確認できた (図 3B)。また、クロロフィル励起の低温蛍光スペクトル解析で、緑色光下では、PSI の量が PSII と比べて相対的に減少していることがわかった。新しい精製法では、フィコビリソームが PSII や PSI と比べてかなり大きいことや、緑色光下にお

ける PSI の減少が視覚的に理解できる (図 3B)。それぞれのバンドを塩析精製し、吸収スペクトルおよび 77K 低温蛍光スペクトル解析と、SDS-PAGE および LC-MS/MS 解析、電子顕微鏡観察をおこなった。その結果、G1 と R1 が6本のロッドと3個のディスクからなる半円状フィコビリソーム、G2 が4個のディスクと CpcL を含むロッド状フィコビリソームであることがわかった (図 3C、D)。さらに、緑色光によって誘導されたフィコエリスロシアニンが、半円状とロッド状の両方のフィコビリソームに結合していることが明らかとなった。また、ロッド状フィコビリソームの存在量が半円状フィコビリソームに吸収スペクトルベースで匹敵することも明らかとなった。

CA7/0 の光色順化の生理的意義はどのようなものであろうか。緑色光によって合成されたフィコエリスロシアニンは、半円状およびロッド状の両方のフィコビリソームに結合した。半円状の

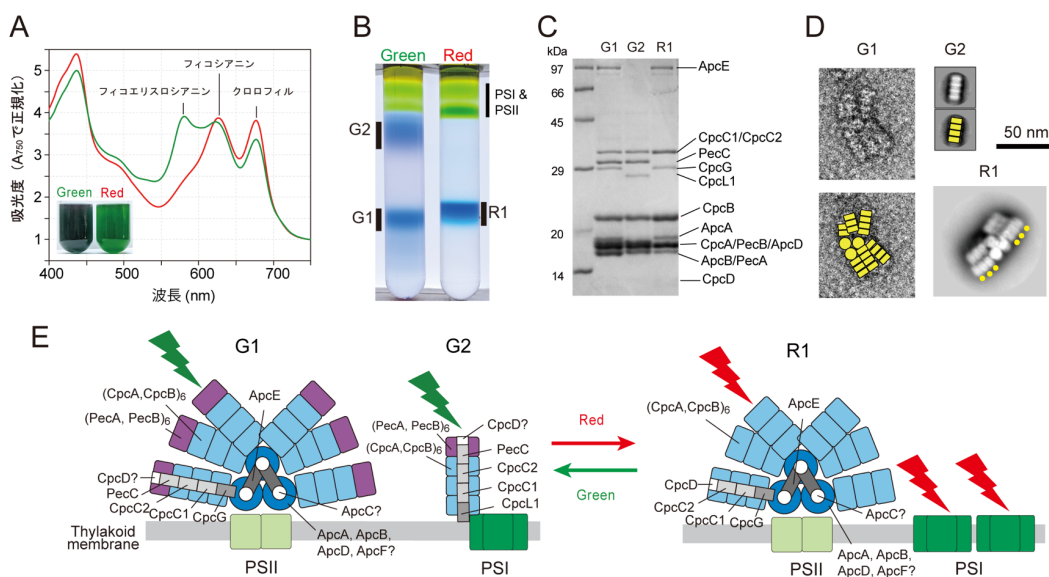


図 3. *Leptolyngbya* sp. PCC 6406 を用いた CA7/0 の解析

A, 緑色光 (緑) および赤色光 (赤) に順化させた細胞の吸収スペクトルと、培養液の写真。B, シュクロース密度勾配遠心による光化学系およびフィコビリソームの分離。C, バンド G1、G2 および R1 の SDS-PAGE と LC-MS/MS によるペプチド同定結果。D, 透過型電子顕微鏡を用いたフィコビリソームの観察。G2 および R1 由来のフィコビリソームについては、平均化した粒子像を示す。G1 は平均粒子像を得られなかったため、平均化前の粒子像を示す。E, CA7/0 におけるフィコビリソームの調節モデル。実際には、より沢山のロッド状フィコビリソームが PSI に結合していると考えられる。(Hirose et al. (2019) *Mol. Plant* 12(5):715-725 を一部改変。Elsevier 社の許可を得て転載)

フィコビリソームは PSII へと効率的にエネルギーを伝達するが、CpcL を含むロッド状フィコビリソームは PSI へと効率的にエネルギー伝達する<sup>5,6)</sup>。今回の解析では、緑色光培養下で PSI の量が PSII に比べて相対的に低下した<sup>17)</sup>。これらの結果をまとめると、CA7/0 では緑色光下においてフィコエリスロシアニンを合成して光捕集能を高めると同時に、PSI の光捕集能をロッド状フィコビリソームによって高めていると考えられた (図 3E)。反対に赤色光下では、PSII (クロロフィル *a* 分子 36 個含有) に比べて PSI (クロロフィル *a* 分子 96 個含有) は十分に励起されるため<sup>10,11)</sup>、ロッド状フィコビリソームを作る必要は無いと考えられた。これらの研究により、CA7 および CA0 に関するフィコビリソームの構造変化を遺伝子レベル・生化学レベル・分光レベルのデータを初めて 1 つにつなげることができた。また、生物学の研究で最も難しいのは生化学であるということを痛感した。学生の方々には生化学を一定期間学んでおくことをお勧めする。

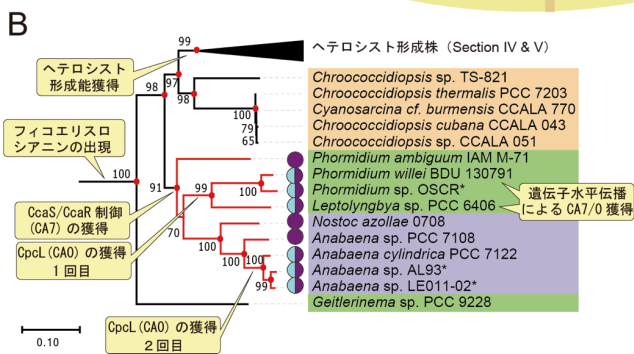
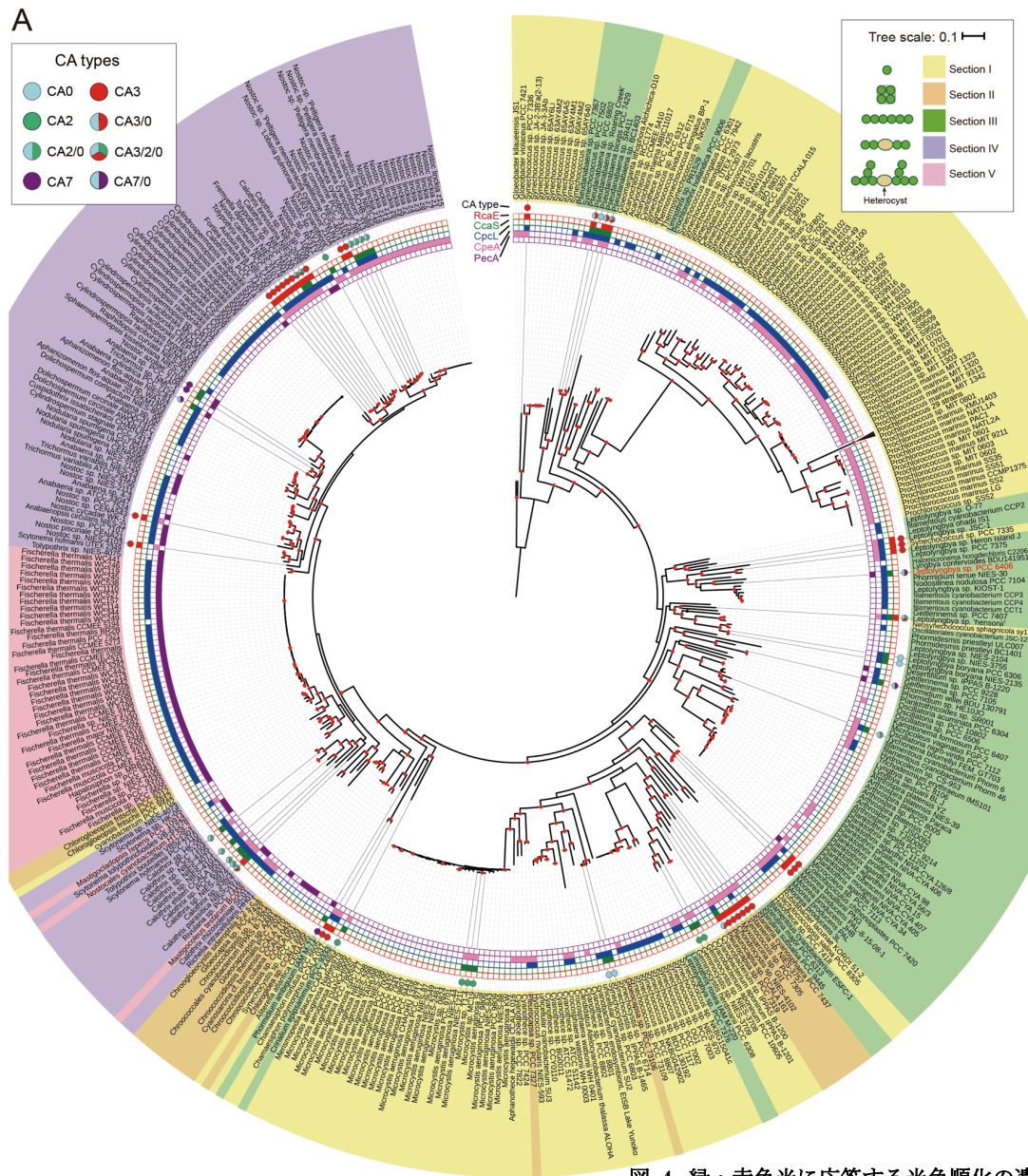
#### 4. CA 遺伝子の分布と進化

フィコエリスロシアニンおよびロッド状フィコビリソーム調節型の光色順化は、どのように生じ、どのように広まったのだろうか？それを調べるため、RefSeq に登録されたシアノバクテリア 445 株のゲノムの系統樹を、保存タンパク質の結合配列に基づいて作成し<sup>69)</sup>、光色順化によって制御される遺伝子と、それを制御する光受容システムの分布を調べた (図 4A)。さらに、フィコエリスロシアニン (PecA、PecB、PecC) と光受容システム (CcaS、CcaR) の配列の系統樹をそれぞれのタンパク質の結合配列に基づいて作成した。これらを比較してみると、光色調節を受けないフィコエリスロシアニンの系統関係はゲノムの系統関係とよく対応していた。このことは、フィコエリスロシアニンが基本的に垂直伝播によってシアノバクテリア門内に広まったことを示していた。一方で、CA7 によって制御されるフィコエリスロシアニンは単系統で (図 4B)、CcaSR システムも同様に単系統であった。これらは、フィコエリスロシアニン遺伝子が CcaSR シ

ステムの制御を獲得したのが、進化の過程で 1 回だけであることを示していた。また、ゲノムとの系統関係から、フィコエリスロシアニンと CA7 の出現は、単系統のヘテロシスト株の出現よりも前、それは、化石による年代推定から少なくとも約 21 億年以上前であることが示された (図 4A)<sup>70)</sup>。CA7/0 クラスターの保有株の系統樹はゲノムの系統関係との不一致が見られ、この遺伝子クラスターが遺伝子水平伝播によって獲得されたことを示していた。これまで水平伝播しなかったフィコエリスロシアニンが、光調節能の獲得した後に水平伝播するようになった理由は何故なのであろうか？推測だが、フィコエリスロシアニンはフィコシアニンと吸収波長が重複するため、恒常発現型のフィコエリスロシアニンの導入は水平伝播先の種の光吸収を阻害したのではないだろうか。光調節システムがあれば、緑色光存在下でのみフィコエリスロシアニンを作るので細胞毒性が軽減でき、ホストのフィコビリソームにフィコエリスロシアニンが正しく結合する変異が導入される時間を稼げたのかもしれない。

CA7/0 に含まれる CpcL は 2 つの異なる系統に別れた。このことは、CA7 遺伝子クラスターへの CpcL の挿入は 2 回以上独立して起こったことが示唆された。CpcG と CpcL はよく似たリンカードメインを N 末端に持つが、C 末端の疎水性領域のみが異なる。445 株のシアノバクテリアの CpcG および CpcL の系統樹を作成してみると、以前の報告と同様、CpcL は 3 つのクレードに分かれたことから<sup>5,6)</sup>、CpcG から CpcL への進化は 3 回生じたと考えられた。今回新たに、CpcL のクレードにも CpcG がモザイク状に分布しており、これは CpcL から CpcG への逆進化が何度も独立に起こったことが分かった<sup>17)</sup>。ロッド状フィコビリソームは全シアノバクテリアの 46% に存在し (図 4A)、海洋で最も広く分布する *Synechococcus* に保存されていることから<sup>71)</sup>、地球の炭素固定にも大きく寄与していることが明らかとなった。

今回のゲノム解析により緑・赤色光によって調節される光色順化は合計で 8 つの異なるタイプが存在することが明らかとなった。それによって



(Hirose et al. (2019) *Mol. Plant* 12(5):715-725 を一部改変。Elsevier 社の許可を得て転載)

図 4. 緑・赤色光にตอบสนองする光色順化の遺伝子の分布

A, RefSeq データベースに登録された 445 株のシアノバクテリアゲノムの系統樹を最尤法を用いて推定した。80%以上のブートストラップ値を赤丸で示す。また、シアノバクテリアの形態、光色順化関連遺伝子 (フィコエリスリン・フィコエリスロシアニン・ロッド状フィコビリソーム・CcaSR および RcaEFC 光制御系) の分布、それらの遺伝子組成に基づく CA 分類を示す。B, フィコエリスロシアニンタンパク質 (PecB, PecA, PecC の連結) の系統樹を NJ 法で推定した。ブートストラップ値 (%) を示す。推定されたイベントを黄色の吹き出しで示す。アウトグループにはフィコシアニンのロッドリンカーである CpcC を用いた。



生じるフィコビリソームの構造変化の予想図を示す(図5)。実際には、元々のフィコビリソームの形状や、コア数の違い、ロッドの長さの違い等が組み合わさり、より多様な形態変化が生じていると考えられる。これらの個々のタイプの光色順化は、どのような環境の下で有利に働くのであろうか? CA4 は海洋における数~数百 m 単位での水の深度<sup>8)</sup>、CA6 は数 mm 程度の微生物マットにおける光色応答<sup>55)</sup>と考えられている。CcaSR もしくは RcaEFC システムをもつシアノバクテリアの 87%は糸状性もしくは多細胞性のシアノバクテリアであった(図4A)。このことから筆者は、これらの光色順化の生理的な意義の1つは細胞の自己遮蔽を避けるための機構ではないかと考えている。この仮説が正しければ、微生物マットや細胞凝集体の数百 μm の表層において光

色順化の遺伝子は機能し、トータルの太陽光を効率よく利用するために機能しているのではないか。これらの仮説は、微生物マット表層のメタゲノムやメタトランスクリプトーム解析によって明らかになるであろう。

### 5. おわりに

1980 年代に D. A. Bryant はパスツールカルチャーコレクション(PCC)における10株のフィコエリスロシアニン保有株を解析したが、CA7の発見には至らなかった<sup>16)</sup>。ところが、本研究で使用した *Leptolyngbya* sp. PCC 6406 は当時、既に寄託されていたのである。フィコエリスロシアニン保有株に占める光色順化を示す株(CA7 および CA7/0)は、本研究では7.8%と計算された。この値を用いると、10 株のフィコエリスロシア

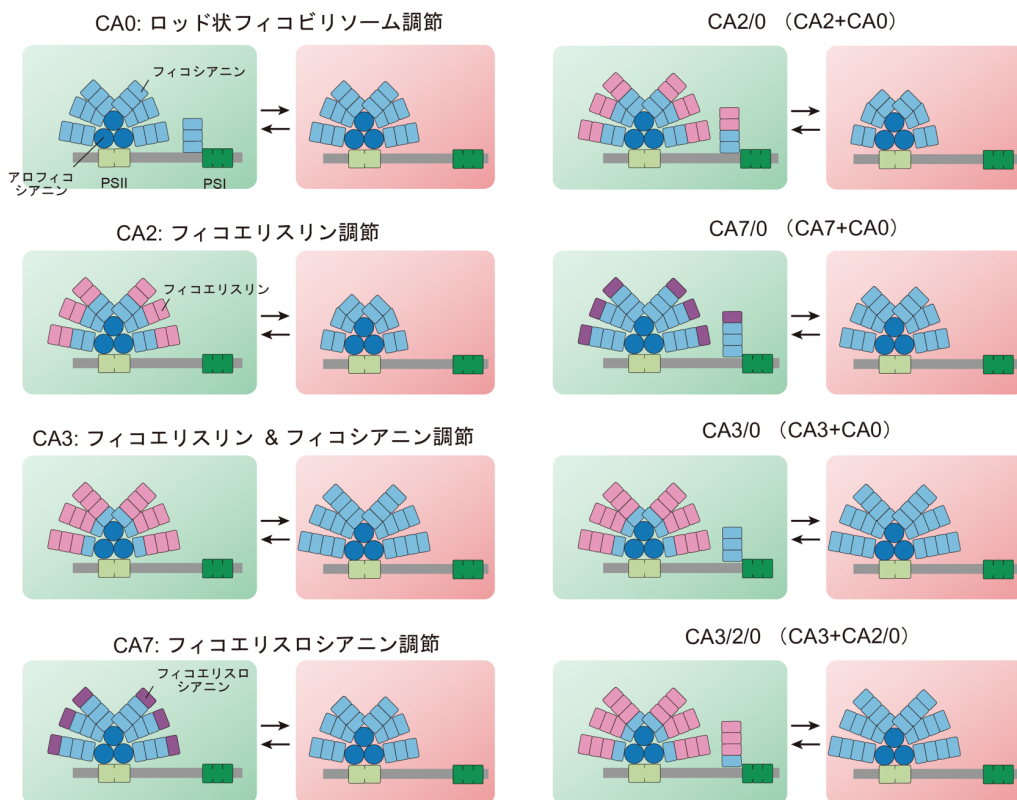


図5. 緑・赤色光応答型の光色順化の構造変化モデル

緑色光(左)もしくは赤色光(右)におけるフィコビリソームの構造モデルを示す。CA0、CA2、CA3、CA7とそれらの組み合わせにより、合計で8種類のタイプが存在する。実際には、コアの数やロッドの本数、長さにも多様性があるが、説明のため、ディスクの種類とロッド状フィコビリソームの変化のみを示す。

ニン保有株をランダムに解析し、1株以上の光色順化株に当たる確率は、 $1-(92.2/100)^{10}$ を計算して56%となり、悪くない確率である。もし彼が40株を解析していたら、その確率は $1-(92.2/100)^{40}$ を計算して96%となり、CA7は確実に発見されていたであろう。この事例は、少数の特定のモデル生物を研究の出発点とした場合、その結果が生物の多様性という氷山の一角に埋もれてしまう危険性を示唆している。さらに、もしモデルとして妥当だったとしても、その知見がどれくらい全体に普遍的なのかを、ゲノム情報を用いて定量的に示す必要が出てきていることを示している。この流れは、真核生物の研究や、遺伝子アノテーション作業においても同様であろう。

原核生物であるシアノバクテリアは、真核生物と比べてゲノム解析が容易であり、ゲノム情報が急速に蓄積している。筆者らは、大量のシアノバクテリアのゲノムにおける多様な光合成遺伝子の分布を詳細に調べれば、それらの進化の過程を解明できることを明らかにした<sup>17)</sup>。研究で明らかになったのは、遺伝子重複と分化、水平伝播、遺伝子の喪失を繰り返すことで光合成やその調節機能が多様化してきたという事実である。また、*cpcG*と*cplL*のように、一見すると同じ機能を持つ遺伝子が重複しているようにしか見えないが、一部のアミノ酸の配列の違いにより、実は機能が大きく異なるケースもある<sup>5,19)</sup>。このように、配列データのみを扱うドライの研究者ではなく、細胞やタンパク質に触れるウェットの研究者の視点から大量のゲノム情報を眺めてみると、今後面白い発見が次々と生まれるだろう。例えば、*Leptolyngbya* sp. PCC 6406のフィコビリタンパク質の中には、RNA-Seqでは相当の遺伝子発現が認められるが、LC-MS/MSではフィコビリソーム画分に全く検出できないものが存在する。これらのタンパク質は生体内で未知の複合体を形成しているかもしれない。

多数の多様なシアノバクテリアの全てを解析し尽くすことができるのは、現状ではゲノム解析によるアプローチのみである。しかし、ゲノム情報はあくまで手掛かりに過ぎず、本質的な知見を得るためには生化学・分光・構造解析が必須であ

り、それらの間の大きなギャップを埋めるためには、多様な培養株の確立とそれらのゲノム情報を整備しておくことが極めて重要である。国内では、国立環境研究所(NIES)微生物系統保存施設がシアノバクテリアのリソースを管理している。既存のNIESリソースを利用するのがもちろん簡単ではあるのだが、ユーザーの方々にはその整備に少しでも関わっていただけるとありがたい。リソース整備の律速となるのはゲノムシーケンズではなく、株の単離や寄託の作業などに関わった労働人数×労働時間となるからである。例えば、学生実習や研究室旅行等で採取したシアノバクテリア株を単離して、NIESに寄託していただいてもよい。シアノバクテリア特異的なプライマーを用いれば、無菌化せずとも16S rRNAの配列を調べることができる。NIESは非公開株としても寄託を受け付けてくれているため、ユーザーは研究独自性を保ったまま、貴重な株を失うリスクを回避できる。シアノバクテリアは真核藻類と比べると凍結保存が容易で植え継ぎ負担が少なく、NIESとしても受け入れメリットがある。これらの取り組みにより、シアノバクテリアの多様な光合成の基礎研究をより高い解像度で研究できるようになるだろう。

本研究を進めるにあたり、東京大学大学院総合文化研究科の池内昌彦教授と豊橋技術科学大学大学院工学研究科の浴俊彦教授に大変お世話になった。フライブルグ大学の渡邊麻衣博士には、フィコビリソームの単離精製法について貴重なアドバイスをいただいた。LC-MS/MS解析では基礎生物学研究所の川出健介特任准教授と牧野由美子さんにお世話になった。電子顕微鏡解析では生理学研究所の村田和義准教授とChihong Song特任助教にお世話になった。また、本研究に関わるこれまでの先行研究に敬意を表する。

Received Jul 17, 2019; Accepted Jul 28, 2019; Published Aug 31, 2019.

## 参考文献

1. Bryant, D.A., and Canniffe, D.P. (2018) How nature designs light-harvesting antenna systems: design



- principles and functional realization in chlorophototrophic prokaryotes. *J. Phys. B: Atomic, Molecular and Optical Physics* 51, 033001.
2. Liu, H., Zhang, H., Niedzwiedzki, D.M., Prado, M., He, G., Gross, M.L., and Blankenship, R.E. (2013) Phycobilisomes supply excitations to both photosystems in a megacomplex in cyanobacteria. *Science* 342, 1104-1107.
  3. Chang, L., Liu, X., Li, Y., Liu, C.C., Yang, F., Zhao, J., and Sui, S.F. (2015) Structural organization of an intact phycobilisome and its association with photosystem II. *Cell Res.* 25, 726-737.
  4. Yokono, M., Murakami, A., and Akimoto, S. (2011) Excitation energy transfer between photosystem II and photosystem I in red algae: Larger amounts of phycobilisome enhance spillover. *Biochim. Biophys. Acta* 1807, 847-853.
  5. 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.
  6. Watanabe, M., Semchonok, D.A., Webber-Birungi, M.T., Ehira, S., Kondo, K., Narikawa, R., Ohmori, M., Boekema, E.J., and Ikeuchi, M. (2014) Attachment of phycobilisomes in an antenna-photosystem I supercomplex of cyanobacteria. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 111, 2512-2517.
  7. Mullineaux, C.W. (2014) Electron transport and light-harvesting switches in cyanobacteria. *Front. Plant. Sci.* 5, 7.
  8. Wiltbank, L.B., and Kehoe, D.M. (2018) Diverse light responses of cyanobacteria mediated by phytochrome superfamily photoreceptors. *Nat. Rev. Microbiol.* 17, 37-50.
  9. Muramatsu, M., and Hihara, Y. (2012) Acclimation to high-light conditions in cyanobacteria: from gene expression to physiological responses. *J. Plant Res.* 125, 11-39.
  10. 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.
  11. 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.
  12. Zhang, J., Ma, J., Liu, D., Qin, S., Sun, S., Zhao, J., and Sui, S.F. (2017) Structure of phycobilisome from the red alga *Griffithsia pacifica*. *Nature* 551, 57-63.
  13. Scheer, H., and Zhao, K. H. (2008) Biliprotein maturation: the chromophore attachment. *Mol. Microbiol.* 68, 263-276.
  14. Bretaudeau, A., Coste, F., Humily, F., Garczarek, L., Le Corguille, G., Six, C., Ratin, M., Collin, O., Schluchter, W.M., and Partensky, F. (2013) CyanoLyase: a database of phycobilin lyase sequences, motifs and functions. *Nucleic Acids Res.* 41, D396-401.
  15. Kronfel, C.M., Biswas, A., Frick, J.P., Gutu, A., Blensdorf, T., Karty, J.A., Kehoe, D.M., and Schluchter, W.M. (2019) The roles of the chaperone-like protein CpeZ and the phycoerythrobilin lyase CpeY in phycoerythrin biogenesis. *Biochim. Biophys. Acta Bioenerg.* 1860, 549-561.
  16. Bryant, D.A. (1982) Phycoerythrocyanin and phycoerythrin: properties and occurrence in cyanobacteria. *J. Gen. Microbiol.* 128, 835-844.
  17. Hirose, Y., Chihong, S., Watanabe, M., Yonekawa, C., Murata, K., Ikeuchi, M., and Eki, T. (2019) Diverse chromatic acclimation processes regulating phycoerythrocyanin and rod-shaped phycobilisome in cyanobacteria. *Mol. Plant* 12, 715-725.
  18. Six, C., Thomas, J.C., Garczarek, L., Ostrowski, M., Dufresne, A., Blot, N., Scanlan, D.J., and Partensky, F. (2007) Diversity and evolution of phycobilisomes in marine *Synechococcus* spp.: a comparative genomics study. *Genome Biol.* 8, R259.
  19. Watanabe, M., and Ikeuchi, M. (2013) Phycobilisome: architecture of a light-harvesting supercomplex. *Photosynth. Res.* 116, 265-276.
  20. Koyama, K., Tsuchiya, T., Akimoto, S., Yokono, M., Miyashita, H., and Mimuro, M. (2006) New linker proteins in phycobilisomes isolated from the cyanobacterium *Gloeobacter violaceus* PCC 7421. *FEBS Lett.* 580, 3457-3461.
  21. Sidler, W.A. (1994) Phycobilisome and phycobiliprotein structures. Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
  22. Grossman, A.R. (1990) Chromatic adaptation and the events involved in phycobilisome biosynthesis. *Plant Cell Environ.* 13, 651-666.
  23. MacColl, R. (1998) Cyanobacterial phycobilisomes. *J. Struct. Biol.* 124, 311-334.
  24. 三室守、村上明男、菊地浩人 (1997) シアノバクテリアの集光性超分子会合体、フィコビリソーム、蛋白質核酸酵素 42 巻, 2613-2625.
  25. 近藤久益子、佐藤桃子、広瀬侑、渡邊麻衣、池内

- 昌彦 (2009) フィコビリソーム. 低温科学 67 巻, 295-301.
26. Gaidukov, N. (1902) Über den einfluss farbigen liches auf die färbung lebender oscillarien. *Abh. Preuss. Akad. Wiss.* 5, 8-13.
  27. Hattori, A., and Fujita, Y. (1959) Formation of phycobilin pigments in a blue-green alga, *Tolypothrix Tenuis*, as induced by illumination with colored lights. *J. Biochem.* 46, 521-524.
  28. Kehoe, D. M., and Gutu, A. (2006) Responding to color: the regulation of complementary chromatic adaptation. *Annu. Rev. Plant Biol.* 57, 127-150.
  29. Tandeau de Marsac, N. (1977) Occurrence and nature of chromatic adaptation in cyanobacteria. *J. Bacteriol.* 130, 82-91.
  30. Bryant, D.A., Guglielmi, G., de Marsac, N.T., Castets, A.-M., and Cohen-Bazire, G. (1979) The structure of cyanobacterial phycobilisomes: a model. *Arch. Microbiol.* 123, 113-127.
  31. Shih, P.M., Wu, D., Latifi, A., Axen, S.D., Fewer, D.P., Talla, E., Calteau, A., Cai, F., Tandeau de Marsac, N., Rippka, R., Herdman, M., Sivonen, K., Coursin, T., Laurent, T., Goodwin, L., Nolan, M., Davenport, K.W., Han, C.S., Rubin, E.M., Eisen, J.A., Woyke, T., Gugger, M., and Kerfeld, C.A. (2013) Improving the coverage of the cyanobacterial phylum using diversity-driven genome sequencing. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 110, 1053-1058.
  32. 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.
  33. Ikeuchi, M., and Ishizuka, T. (2008) Cyanobacteriochromes: a new superfamily of tetrapyrrole-binding photoreceptors in cyanobacteria. *Photochem. Photobiol. Sci.* 7, 1159-1167.
  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. 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. U.S.A.* 105, 9528-9533.
  36. Hirose, Y., Rockwell, N. C., Nishiyama, K., Narikawa, R., Ukaji, Y., Inomata, K., Lagarias, J. C., and Ikeuchi, M. (2013) Green/red cyanobacteriochromes regulate complementary chromatic acclimation via a protochromic photocycle. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 110, 4974-4979.
  37. Osoegawa, S. M., R.; Watanabe, K.; Hirose, Y.; Fujisawa, T.; Ikeuchi, M.; Unno, M. (2019) Identification of the deprotonated pyrrole nitrogen of the bilin-based photoreceptor by Raman spectroscopy with an advanced computational analysis. *J. Phys. Chem. B* 123, 3242-3247.
  38. 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. U.S.A.* 107, 8854-8859.
  39. Hirose, Y., Yonekawa, C., Nagao, N., Watanabe, M., Ikeuchi, M., and Eki, T. (2017) Characterization of the genuine type 2 chromatic acclimation in the two *Geminocystis* cyanobacteria. *DNA Res.* 24, 387-396.
  40. 広瀬侑 (2012) シアノバクテリオクロムと補色順化の研究の最近. 光合成研究 22 巻, 5-13.
  41. 広瀬侑、池内昌彦 (2016) シアノバクテリアの補色順化における光色感知機構. 化学と生物 54 巻, 403-407.
  42. Fushimi, K., and Narikawa, R. (2019) Cyanobacteriochromes: photoreceptors covering the entire UV-to-visible spectrum. *Curr. Opin. Struct. Biol.* 57, 39-46.
  43. Oliinyk, O.S., Chernov, K.G., and Verkhusha, V.V. (2017) Bacterial phytochromes, cyanobacteriochromes and allophycocyanins as a source of near-Infrared fluorescent probes. *Int. J. Mol. Sci.* 18.
  44. 成川礼 (2016) 光合成生物における開環テトラピロール結合型光受容体. 光合成研究 26 巻, 122-136.
  45. Everroad, C., Six, C., Partensky, F., Thomas, J.C., Holtzendorff, J., and Wood, A.M. (2006) Biochemical bases of type IV chromatic adaptation in marine *Synechococcus* spp. *J. Bacteriol.* 188, 3345-3356.
  46. Palenik, B. (2001) Chromatic adaptation in marine *Synechococcus* strains. *Appl. Environ. Microbiol.* 67, 991-994.
  47. Sanfilippo, J.E., Nguyen, A.A., Garczarek, L., Karty, J. A., Pokhrel, S., Strnat, J.A., Partensky, F., Schluchter, W.M., and Kehoe, D.M. (2019) Interplay between differentially expressed enzymes contributes to light color acclimation in marine *Synechococcus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 116, 6457-6462.
  48. Sanfilippo, J.E., Nguyen, A.A., Karty, J.A., Shukla, A., Schluchter, W.M., Garczarek, L., Partensky, F., and Kehoe, D.M. (2016) Self-regulating genomic island

- encoding tandem regulators confers chromatic acclimation to marine *Synechococcus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*
49. Miyashita, H., Ikemoto, H., Kurano, N., Adachi, K., Chihara, M., and Miyachi, S. (1996) Chlorophyll *d* as a major pigment. *Nature* 383, 402.
  50. Marquardt, J., Senger, H., Miyashita, H., Miyachi, S., and Morschel, E. (1997) Isolation and characterization of biliprotein aggregates from *Acaryochloris marina*, a *Prochloron*-like prokaryote containing mainly chlorophyll *d*. *FEBS Lett.* 410, 428-432.
  51. Duxbury, Z., Schliep, M., Ritchie, R.J., Larkum, A.W., and Chen, M. (2009) Chromatic photoacclimation extends utilisable photosynthetically active radiation in the chlorophyll *d*-containing cyanobacterium, *Acaryochloris marina*. *Photosynth. Res.* 101, 69-75.
  52. Björn, L.O. (2015) Spectral tuning in biology I: Pigments. In: Photobiology, the science of light and life--Björn, L.O., ed.: Springer-Verlag New York. 97-117.
  53. Gan, F., Zhang, S., Rockwell, N.C., Martin, S.S., Lagarias, J.C., and Bryant, D.A. (2014) Extensive remodeling of a cyanobacterial photosynthetic apparatus in far-red light. *Science* 345, 1312-1317.
  54. Zhao, C., Gan, F., Shen, G., and Bryant, D.A. (2015) RfpA, RfpB, and RfpC are the master control elements of far-red light photoacclimation (FaRLiP). *Front. Microbiol.* 6, 1303.
  55. Ohkubo, S., and Miyashita, H. (2017) A niche for cyanobacteria producing chlorophyll *f* within a microbial mat. *ISME J.* 11, 2368-2378.
  56. Gutu, A., and Kehoe, D.M. (2012) Emerging perspectives on the mechanisms, regulation, and distribution of light color acclimation in cyanobacteria. *Mol. Plant* 5, 1-13.
  57. Montgomery, B.L. (2017) Seeing new light: recent insights into the occurrence and regulation of chromatic acclimation in cyanobacteria. *Curr. Opin. Plant Biol.* 37, 18-23.
  58. Swanson, R.V., de Lorimier, R., and Glazer, A.N. (1992) Genes encoding the phycobilisome rod substructure are clustered on the *Anabaena* chromosome: characterization of the phycoerythrocyanin operon. *J. Bacteriol.* 174, 2640-2647.
  59. Thomas, J.C., Mousseau, A., and Hauswirth, N. (1984) Photocontrol of phycoerythrocyanin synthesis in an *Oscillatoria* strain (cyanobacteria). *Adv. Photosynth. Res.* 2, 691-694.
  60. Füglistaller, P., Widmer, H., Sidler, W., Frank, G., and Zuber, H. (1981) Isolation and characterization of phycoerythrocyanin and chromatic adaptation of the thermophilic cyanobacterium *Mastigocladus laminosus*. *Arch. Microbiol.* 129, 268-274.
  61. 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.
  62. 渡邊麻衣、池内昌彦 (2014) リンカーが決める 2つのフィコビリソーム. 光合成研究 24 巻, 4-7.
  63. 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.: Reserch Signpost, Kerala, India. 65-90.
  64. 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.
  65. 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.
  66. Hirose, Y., Katayama, M., Ohtsubo, Y., Misawa, N., Iioka, E., Suda, W., Oshima, K., Hanaoka, M., Tanaka, K., Eki, T., Ikeuchi, M., Kikuchi, Y., Ishida, M., and Hattori, M. (2015) Complete genome sequence of cyanobacterium *Geminocystis* sp. strain NIES-3708, which performs type II complementary chromatic acclimation. *Genome Announc* 3, e00357-00315.
  67. Hirose, Y., Katayama, M., Ohtsubo, Y., Misawa, N., Iioka, E., Suda, W., Oshima, K., Hanaoka, M., Tanaka, K., Eki, T., Ikeuchi, M., Kikuchi, Y., Ishida, M., and Hattori, M. (2015) Complete genome sequence of cyanobacterium *Geminocystis* sp. strain NIES-3709, which harbors a phycoerythrin-rich phycobilisome. *Genome Announc* 3, e00385-00315.
  68. Gantt, E., and Lipschultz, C.A. (1972) Phycobilisomes of *Porphyridium cruentum*. I. Isolation. *J. Cell Biol.* 54, 313-324.
  69. Wu, M., and Eisen, J.A. (2008) A simple, fast, and accurate method of phylogenomic inference. *Genome Biol.* 9, R151.
  70. Tomitani, A., Knoll, A. H., Cavanaugh, C.M., and Ohno, T. (2006) The evolutionary diversification of cyanobacteria: molecular-phylogenetic and paleontological perspectives. *Proc. Natl. Acad. Sci.*

- U.S.A.* 103, 5442-5447.
71. Flombaum, P., Gallegos, J. L., Gordillo, R.A., Rincon, J., Zabala, L.L., Jiao, N., Karl, D.M., Li, W.K., Lomas, M.W., Veneziano, D., Vera, C. S., Vrugt, J.A., and Martiny, A.C. (2013) Present and future global distributions of the marine cyanobacteria *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 110, 9824-9829.

## Diversity and evolution of chromatic acclimation in cyanobacteria

Yuu Hirose

Department of Applied Chemistry and Life Science, Toyohashi University of Technology

## 表紙の紹介

## “分裂リング” による色素体の分裂増殖機構

東京大学大学院 理学系研究科 生物科学  
吉田 大和

表紙は、原始的な単細胞紅藻であるシアニディオシゾン（通称“シゾン”）の分裂期細胞の蛍光顕微鏡像である。細胞内共生によって誕生したと考えられる色素体は、独自のゲノム DNA を持ち、分裂によってのみ増殖することが出来る<sup>1,2)</sup>。高等植物の細胞には数多くの色素体が存在し、また色素体分裂もランダムに発生するため、詳細な分裂過程の解析は非常に難しかった<sup>2,3)</sup>。しかし一つの細胞に色素体一つしかないシゾンでは、一度の細胞周期に必ず色素体も一度分裂する（表紙）。シゾン細胞から色素体分裂装置を大量に単離する手法が確立したことによって色素体の分裂増殖を担う機構の解析の道が拓け<sup>4)</sup>、単離した色素体分裂装置（裏表紙）のプロテオーム解析によって、その構成タンパク質やそれぞれのタンパク質の機能的役割も明らかとなってきている<sup>5)</sup>。現在は色素体分裂装置を部分的に酵母の細胞内で再構成する合成生物学的なアプローチも組み合わせ、色素体分裂装置の動作機構の解明を目指している<sup>6)</sup>。詳細は 2019 年 12 月号の解説記事にて紹介する予定である。

## 参考文献

1. Gray, M. W. (1992) *Int. Rev. Cytol.* 141, 233-357
2. Kuroiwa, T., Kuroiwa, H., Sakai, A., Takahashi, H., Toda, K., and Itoh, R. (1998) *Int. Rev. Cytol.* 181, 1-41
3. Yoshida, Y. and Mogi, Y. (2019) *Microscopy*, 68, 45-56
4. Yoshida, Y., Kuroiwa, H., Misumi, O., Nishida, K., Yagisawa, F., Fujiwara, T., Nanamiya, H., Kawamura, F. and Kuroiwa, T. (2006) *Science* 313, 1435-1438
5. Yoshida, Y., Kuroiwa, H., Misumi, O., Yoshida, M., Ohnuma, M., Fujiwara, T., Yagisawa, F., Hirooka, S., Imoto, Y., Matsushita, K., Kawano, S. and Kuroiwa, T. (2010) *Science* 329, 949-953
6. Yoshida, Y., Mogi, Y., Allan, D. T. and Osteryoung, K.W. (2016) *Nature Plants* 2, 16095

## 特別企画：若手研究者の海外留学レポート！

### 第8回「ミシガン・アナーバーでの6ヶ月」

東京大学大学院 総合文化研究科  
京都大学大学院 理学研究科（現所属）

藤井 祥

私は、2018年の6月から11月にかけて、日本学術振興会の若手研究者海外挑戦プログラムで、米国ミシガン州のミシガン大学に滞在しました（写真1）。ミシガンにはミシガン大学（University of Michigan）とミシガン州立大学（Michigan State University）があり、どちらも州立の名門校です。滞在先は、College of Literature, Science, and the Arts で植物のクロマチン構造や遺伝子発現制御について研究をしている Andrzej Wierzbicki（アンジェイ・ヴェルズビキ）准教授の研究室でした。研究テーマは、植物の色素体のDNA構造をクロマチン構造解析の手法を用いて解き明かすという挑戦的な内容で、その解析は現在も続いています。ここでは、研究内容には深入りせず、留学そのものの経験や研究を通じて感じたことを書かせていただきます。



写真1 研究室のある建物, Biological Science Building。キャンパスの中心部に新しくできた建物で、バス停（右端の大学バスが停まっているところ）が近くて便利です。

#### 1. 留学を決めるまで

学振の海外挑戦プログラムに応募したのは、東京大学の博士後期課程の2年生だった、2017年の春でした。このプログラムは博士課程の学生を対象に、3ヶ月以上1年以下の研究留学を支援するものです。2017年に創設された新しい制度ですので、当時は競争率が比較的低く、採用率は4~5割でした。もともと、私は海外志向が強いというわけではなかったのですが、折から周囲の先生方から「留学の経験もあるといいよ」と何度か留学を勧められていたのと、学部生時代からの先輩で、当時 Wierzbicki Lab でポスドクをしていた都筑正行さん（現・東京大・院・総合文化 助教）から声をかけていただいたことが重なって、応募を決めました。おそらく、みなさんは海外でのポスドクを勧められていたのではないかと思います。当時の私は、えいやー（善は急げ）と勢いで決めてしまったようです。学部生のときから和田元先生の研究室で色素体の分化や膜脂質について研究してきた私にとって、留学先はもう少し近い分野の研究室にするべきではないか、という悩みもありました。しかし、Andrzej が来日された時に、渡邊雄一郎先生のご紹介でお会いしたことがあって、信頼できる方だと分かっていたことと、都筑さんという心強い先輩がいらっしゃったことが決め手となりました。そんな経緯だったので、行き先を決めてから研究内容を考える、という形で申請書を書き上げました。

いざ行くことを決めたはいいいものの、私は長期間海外で暮らしたことも、アメリカに行ったこともありませんでした。VISA を取るにも資格がどれになるのか（J-1 になりました）、2-year role の適用対象なのか（短期かつ日本の資金だったためか適用されず）、家や保険はどうしたらいいのか、といった分からないことだらけで、準備には非常に苦労しました。もっとも大変だったのは家探しです。予約金まで払ったにもかかわらず、勝手に予約を反故にされたのです。私の行動の遅さが一因だったようですが、先方の大雑把な仕事ぶりにも驚かされました。最終的に、Wierzbicki Lab の学生が

別のアパートを押さえてくれたことで事なきを得ましたが、渡米前から文化や習慣の違いを思い知らされました。

## 2. ミシガンでの日常

ミシガン大学のあるアナーバーはデトロイトから車で1時間程度のところにあります。治安があまりよくないといわれるデトロイト(最近は改善傾向)に比べ、大学町のアナーバーは安全で非常に暮らしやすいところです(写真2、3)。とはいえ、最初の数週間はネットや電気・ガスの開通手続きに手間取ったり、よくわからないボイラーの故障に見舞われたりと、日本との勝手の違いを感じる事が多くありました。

研究室は小規模で、ボスの Andrzej (ポーランド人)のほか、日本人ポスドク1人、マレーシア、インド、ポーランドから来た博士課程の学生が計3人、私と同時期にメキシコから留学してきた学生が1人いて、途中からは唯一のアメリカ人学部生が加わりました(写真4)。設備は近隣の研究室と共用のものが多い分、かなり充実していました。研究室での暮らしは日本と大きく変わるといわけではありませんでした。朝出かけて実験や調べ物をし、研究室のメンバーと真剣な議論をしているうちに与太話が始まり、夜になったら帰る、といった調子です。このあたりの事情は研究室によるところは大きいと思いますし、もともと私が朝早くから夜遅くまで研究室にいることが少ないからかもしれません。ただ、何度か徹夜をする羽目になったときも、どこかからの研究室から人の気配がしていました。

## 3. 留学で得られた(とりたい)もの

研究に関しては、専門が私(色素体)と研究室(クロマチン構造)とで大きく異なっていたため、最初は理解しあうのに何かと時間がかかりました。それでも、根気よく話を続けるうちにお互いの理解が少しずつ進み、半年の間に考えの大筋は分かり合えるようになったのではないかと思います。実際に作業をして繰り返しデータを見せ合うという過程も、相互の理解を深めるうえで重要でした。言葉がうまく見つからず歯痒い瞬間は無数にありましたが、Andrzej からいただいた「君の英語は問題なく伝わっているよ」という励ましの言葉は大きな心の支えになっていました。学内の研究会で2回ほど発表の機会もいただけて、研究を理解しておもしろがってくれる人に出会えたのも嬉しい経験でした。万人ウケを狙うのが難しいのは国内でも同じことですし、とにかく自分のおもしろいと思うことを何とか伝えようと話し続けていけば、興味を抱いてくれる人はどこにも現れるという安心感にも繋がったように思います。

また、研究室のゼミや合同セミナー、講演会に参加するなかで、都筑さんと私が同じような傾向の質問をすることが見えてきました。同じ学部とはいえ、出身の研究室も専門分野も違うのに、似たことを考えるのは不思議なものです。偶然かもしれませんが、科学の考え方にも



写真2 キャンパス内にはリスがたくさんいます。日本のハトのような存在感で、餌をねだったり、よたよたと道を横切ったりします。深夜になると、ウサギが隊列をなして跳ね回っていたりもしました。



写真3 7月に開催される Ann Arbor Art Fair。全米から芸術家が集結します。大学構内を含めた Downtown 中にテントが立ち並び、活気にあふれます。

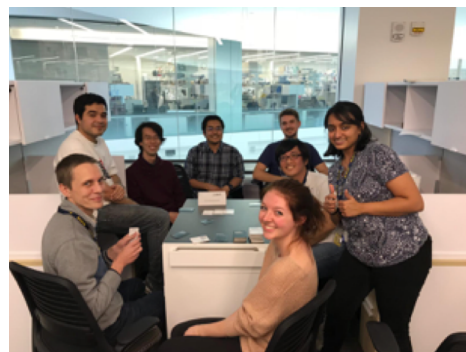


写真4 研究室のメンバー。とある金曜日の夕方、ピザパーティをした後、カードゲームで遊んでいます。左手前に座っているのが Andrzej、その右斜め後が筆者です。



お国柄みたいなものが少なからずあるのかもしれませんが。私が各国の考え方を明確に述べられるわけではありませんが、いろんな国から来た人たちが接しあうことで生まれる科学もあるという気がしています。大学町であるアナーバーには多様な文化背景をもつ人たちが生活しているためか大らかな雰囲気があり、そういった環境が斬新な発想を可能にし、科学の発展を育む側面もあるのかもしれませんが。また、考えの枠組みが違う人同士が集まって議論することも重要なのでしょう。帰国前日に Andrzej と話をしたとき、「研究に対する批判的な姿勢を見せてくれたのは研究室にとってよかったと思う。うちのメンバーは勢いで進みがちなところがあるからね」と言っていたのを記憶しています。

#### 4. 「日本の男はどこにいるの？」

今回の渡米には、ありがたいことに妻が同行してくれました。研究関係者でない妻は、人との交流の場を求めべく近隣の英会話教室に通っていました。英会話教室には、パートナーに随行してミシガンにやってきた人が一定数いたそうですが、その中で、日本人は女性の比率がとても高かったということです。パートナーがミシガンで研究をしているという中国人の男性は、妻に「日本人の男の子たちを見ないけれど、どこにいるの？」と不思議そうに尋ねたそうです。仕事で渡米する女性についてきた男性もいるはずだろうという考えだったので、それだけ日本人に一般的な家族のあり方が、想像しづらいものだったのではないかと思います。文化の違いと言ってしまえばそれまでかもしれませんが、私が言えた立場にはありませんが、今後も心に留めておきたい言葉です。

実際に、ミシガンで知り合った日本人の中には、仕事や留学で渡米した夫とそれに随行してきた妻という組み合わせを多く見かけました。パートナーの一方が研究留学や海外赴任、海外での就職をすることになった場合、他方は仕事を辞めてともに渡航するか、自国に残るか、という選択が多くなるでしょう。もちろん、現地で職を見つけたり、パートナーとは異なる場所で別の挑戦をしたりといった選択肢も存在はしています。しかし、日本人の女性たちは仕事を辞めて渡米している場合が多く、滞在中の過ごし方や帰国後の仕事について悩みを抱えていることも少なくなかったそうです。逆にいえば、海外赴任や留学といった、キャリアアップのための挑戦的な選択をできている（あるいは勤め先に修行させられている）のが、日本人ではとくに男性に偏っているように感じられました。研究者に限って言えば、日本人研究者の男性比率の高さが留学生男女比率の偏りの原因になっているとも思える一方、どちらも女性が挑戦的な選択をしづらいことに起因する現象だとも考えられます。例えば、最近5年間の学振PDと海外学振について、全分野の申請者数に対する女性の比率を算出してみたところ、一貫して海外学振のほうが女性の比率が小さくなっていました(図1)。これを困った問題だと安易に決めつけたくはありませんが、考え続けたい内容だと思っています。誤解のないように申し添えますと、個人々のやり方については尊重しつつ、社会あるいは研究者コミュニティの枠組みとして考えたい、ということです。

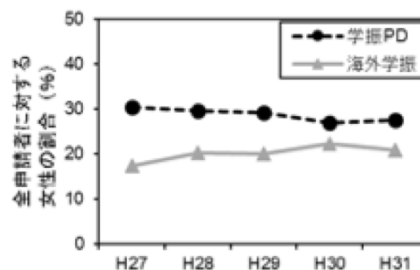


図1 平成27年度(H27)から31年度(H31)の5年間における日本学術振興会の特別研究員-PD(学振PD)と海外特別研究員(海外学振)の全申請者に対する女性の割合の推移。研究分野は区別していない。申請者総数の5年間の平均値は学振PDが約2600人、海外学振が860人。なお、学振PD申請者には特別研究員-RPD申請者を含まない。データは日本学術振興会のウェブページ([https://www.jsps.go.jp/j-pd/pd\\_saiyo.html](https://www.jsps.go.jp/j-pd/pd_saiyo.html) および [https://www.jsps.go.jp/j-ab/ab\\_shinsei.html](https://www.jsps.go.jp/j-ab/ab_shinsei.html))より、2019年7月1日参照。本来は日本以外のデータも出したいところなのですが、今後の課題ということでご容赦ください。



写真5 アナーバー市内を流れるヒューロン川でのカヤック。妻(右)が友人(手前のパドルの持ち主かつ撮影者)と約束をしてきてくれて、双方の夫もそれに乗りかかりました。

とはいえ、妻もミシガンでの暮らしを楽しむ方法を見つけていたようです。英会話教室で親しくなった人と出かけることもあり、現在もやり取りが続いているようです。また、大学で催されている講演会を聞きに行ったり、現地の日本人コミュニティー（ミシガン金曜会）で親しくなった女性たちと遊びに出かけたりもしていました。週末は夫たちも連れ出され、そのおかげでいろんな人と交流する機会が増えたのは、とてもありがたいことでした（写真 5）

## 5. 最後に

半年間と短い滞在でしたが、忙しくも楽しい時間を過ごすことができましたし、少しは度胸や自信をつけることもできたのではないかと自負しています。進路や研究の方向性について考えるうえでも、とてもよい機会になりました。また、人脈の大切さ、文化の違い、多様性の重要性といった、何となく分かったつもりでいたことを、肌で体感できたことも大きな収穫となりました。日本での生活のほうが楽で快適なのは事実ですが、息苦しさや世知辛さを感じることもあります。海外に出てそれを相対化できると、気楽になれるときもあるのだという発見もありました。

本稿の執筆を依頼してくださった、光合成学会若手の会会長の清水隆之さんにお礼を申し上げます。執筆にあたり、とくに第 4 節の内容には妻の有希からの助言をもらいました。日頃の相談相手としても、感謝は尽きません。日本学術振興会には資金面でのご支援をいただきました。渡米当時の指導教員であった和田元先生には、博士論文予備審査の日程を調整していただいたほか、急な話でいろいろご迷惑をおかけしました。そんなわがままな私にも嫌な顔一つせずに相談に乗って応援してくださったことに、心より感謝申し上げます。一連の出来事で、和田先生の偉大さを改めて感じました。最後に、私を誘ってくださった都筑さん、温かく迎え入れてくれた Andrzej とご家族、研究室のみなさま、いろんな相談に乗ってくださった日本およびミシガンのみなさま、本当にありがとうございます。おかげさまで、Andrzej との共同研究は今後も続けていくことができそうです。

## 報告記事

### 第 18 回若手の会セミナー開催報告

東京大学 大学院総合文化研究科  
清水 隆之

若手の会設立 10 周年を記念して開催した今回のセミナーは、5 月 26 日の光合成学会本会終了後に京都産業大学むすびわざ館の講義室をお借りして行いました。開催に際して、東北大学の本橋健先生には、会場準備において多大なご協力を頂きました。この場を借りて御礼申し上げます。セミナーの様子については、埼玉大の高木健輔さんに報告記事としてまとめて頂いたので、詳しくはそちらをご覧ください。

歴代の若手の会会長に講演をしていただいた今回のセミナーでは、総勢 27 名の参加があり、歴代会長の意志や研究姿勢について、その熱い想いを受け取りました。残念ながら、3 代目会長の榎本元さんはドイツで研究活動中であるため参加できませんでしたが、初代会長の成川礼さんと 2 代目会長の浅井智広さんにはご講演していただくことができ、非常に有意義な会になりました。

本若手の会は、成川さんを含めた数人によって設立されました。当初の基本的な活動は年 2 回のセミナーで、若手研究者の交流の場として活発な研究交流が行われていました。実際に、そこから発展した研究もありました。その後、浅井さんが、光合成研究と光合成学会を世の中に認識してもらいたいという思いから、アウトリーチ活動の一環としてサイエンスアゴラへの出展を数年にわたって毎年行いました。講演では、このように若手の会を盛り上げてきた歴代会長の若手の会に対する想いや考えを聞くことができ、私が 4 代目会長として幹事のみなさんと一緒に若手の会を運営していくにあたり、非常に参考になりました。お二方のご講演後に、今後の若手の会運営に関する私の想いを簡単に述べさせていただきました。そこでは、歴代会長の想いを受け継ぐだけでなく、皆さんと一緒に色々な企画に挑戦したい旨を話させていただきました。挑戦したい企画をお持ちの方がいらっしゃいましたら、ぜひご相談ください。また、幹事への参加は自由ですので、一緒に運営したいという方からのご連絡もお待ちしております(清水:ctshimizu@g.ecc.u-tokyo.ac.jp)。

今回は、8 月 29、30 日に神戸セミナーハウスにて、新学術「新光合成」との若手ジョイントワークショップを行います。みなさまの積極的なご参加をお待ちしております。



## 報告記事

## 光合成学会若手の会 第18回セミナーに参加して

埼玉大学大学院 理工学研究科  
博士前期課程2年  
高木 健輔

2019年5月25日から26日にかけて京都産業大学むすびわざ館にて開催された光合成学会年会およびシンポジウムの後、光合成学会若手の会第18回セミナーが開催されました。今回のセミナーでは若手の会設立10周年を記念して、歴代の若手の会会長を務めた先生方から、研究内容だけでなく若手の会への想いや、これまで若手の会で行われてきた活動についてのお話がありました。セミナーの最後にはスライドを用いた参加者全員の自己紹介が行われ、その後の懇親会は多様なバックグラウンドを持つ参加者同士が思い思いに語り合う機会となりました。

セミナーでは初代会長 成川礼先生(静岡大学大学学術院 理学領域)、2代目会長 浅井智広先生(立命館大学 生命科学部)、そして現会長 清水隆之先生(東京大学大学院 総合文化研究科)がご講演してくださいました。

最初に初代会長 成川礼先生からは「研究コミュニティの活性化と個人の研究活動の活性化は両立し得るか」という題で、若手の会を立ち上げた目的や、若手の会での活動が自身の研究に活かされた例などをお話して頂きました。続く2代目会長 浅井智広先生からは「学問分野「光合成学」を次世代研究者で作り上げるには」という題で、会長として行ってきた活動の数々や、他の学問分野と並列な「光合成学」の確立を目指す活動の必要性についてお話して頂きました。最後に現会長 清水隆之先生による「我々の飽くなき挑戦について」では、意志表明という形で、若手の会に求める交流の形と、それを踏まえたこれからの活動の展望をお話して頂きました。

今回の講演では、光合成という研究領域が多種多様な学問分野にまたがって存在していること、そしてそれ故に若手の会という多様な研究者が交流する場が求められたことが示されたと思います。実際に若手の会の参加者の研究分野は幅広く、他の参加者の方々の研究内容や、懇親会での議論は興味深いものばかりでした。今回若手の会に参加し、私は様々な学問分野が合流する光合成研究の面白さを再認識するとともに、各分野の研究を光合成の理解へと向ける活動の必要性を感じました。そうした活動を実現し得る場として、研究者同士の交流の機会を提供する若手の会は今後も重要性を増していくのではないかと考えております。セミナーを終えたいま、自身も光合成全体の理解の一助となる研究をするため、新たな気持ちで日々の研究に臨んでいます。

最後になりますが、セミナーの主催および本稿の執筆の機会を与您て下さいました清水隆之先生を初め、有意義な時間を共有して下さいました参加者の皆様に、この場をお借りして感謝申し上げます。



## 報告記事

# 10th International Conference «Photosynthesis and Hydrogen Energy Research for Sustainability – 2019» 参加報告

神戸大学大学院 理学研究科 秋本研究室  
植野 嘉文

2019年6月23日から28日にかけて、ロシア・サンクトペテルブルクのペロセーリスキー＝ペロジョールスキー宮殿において、10th International Conference «Photosynthesis and Hydrogen Energy Research for Sustainability – 2019»が開催されました。18名の日本人が参加し、全体として200人規模の会議となりました(写真1、集合写真)。私にとって同会議への参加は、2014年と2016年にロシア・プーチノで開催されて以来、3回目になりました。サンクトペテルブルクはロシア帝国時代の首都であり、その時代を反映する美しい建物が建ち並んでいました。また、白夜の期間であったためか、夜遅くになっても人が賑わっていました。

本会議では、光合成と水素エネルギーという2つのセッションに分かれて議論が行われ、また、「In honor of Kimiyuki Satoh, Tingyun Kuang, Cesare Marchetti, and Anthony Larkum」ということで、佐藤公行先生(岡山大学名誉教授、写真2)の栄誉を記念(他3名を含む)した講演も行われました。佐藤公行先生は、光化学系IIに関する優れた研究成果を多数挙げられており、光合成研究に多大な貢献をされています。私が光合成研究を始めたのは、光化学系IIの詳細な結晶構造(Umena et al., Nature 2011)が発表された後であったため、それ以前にどのような研究が積み重ねられてきたのか詳細を知りませんでしたが、佐藤公行先生の記念講演からその歴史を改めて認識することができました。Plenary lectureでは、沈建仁先生(岡山大学)やNathan Nelson先生(イスラエル)が光合成超複合体の構造を多数発表されていました。Tingyun Kuang先生(中国)も構造解析で優れた成果を挙げられています。近年では、ク



写真1. 宮殿内での集合写真



写真2. 佐藤公行先生の記念講演

ライオ電子顕微鏡単粒子解析の発達により様々な光合成生物の光合成超複合体の構造が以前にも増して報告されるようになっていきます。分光学的手法を主に利用している身としては、得られた結果と構造情報を合わせ考えていくことが、今後ますます重要になっていくと感じました。Anthony Larkum 先生(オーストラリア)の記念講演では、stromatolite に生息するクロロフィル *d* や *f* を持つ光合成生物の分布に関するお話がありました。クロロフィル *d* や *f* を持つ光合成生物の研究はまだ十分でないと感じており、講演内容は、低エネルギーの光利用可能なクロロフィルによるエネルギー変換機構を考える際の重要な知見になると思いました。私は、光強度や波長に応答した灰色藻 *Cyanophora paradoxa* の光捕集機能変化を調べた研究成果をポスター発表しました。普段とは異なる視点から助言を頂くことができ、今後の研究に活かしていきたいと思いました。また、同年代の研究者らと熱く議論できたことは、今後の研究のモチベーションにもなりました。同会議では、若手参加者の中から数名に賞が与えられますが、本会議でも日本人が選ばれており、日本の光合成研究が高く評価されていることを改めて感じました。

最後に、鞆達也先生(東京理科大)や秋本誠志先生(神戸大学)をはじめとする日本人参加者の方々、および、本会議においてサポートをくださった Suleyman I. Allakhverdiev 先生(ロシア)に、この場を借りて心からお礼申し上げます。

## 報告記事

# 14<sup>th</sup> International Conference on Tetrapyrrole Photoreceptors of Photosynthetic Organisms 参加報告

立命館大学大学院 生命科学研究所  
船越 大地

2019年7月21日から24日にかけてオーストラリアのシドニーで14th International Conference on Tetrapyrrole Photoreceptors in Photosynthetic Organisms (ICTPPO 2019) が開催されました。日本人の参加者は私を含めて4名でした。会議はKirribilli Clubという会場で行われました。参加人数は50名ほどでした(写真1、集合写真)。人数は多くはなかったですが、その分ほとんどの参加者と交流する機会を得ることが出来ました。

トピックは Chlorophyll and tetrapyrrole metabolism、Tetrapyrroles in Photosystems、Chlorophyll metabolism、Cyanobacteriochromes and photoreceptors、Phycobilisomes structure and function、Phycobiliprotein light acclimation、New techniques and Applications of phytochromes、New technologies and directions の八つで構成されていました。中でも Chlorophyll and tetrapyrrole metabolism では普段私が研究対象としている分子について生物学的なアプローチをしている研究が多く非常に興味



写真1. 学会参加者の集合写真

深かったです。クロロフィルを有機化学的に修飾し人工クロロゾーム構築を目的とする私のテーマとは少し分野が違いましたが、だからこそ知見が一層広がるような内容が多く大変勉強になりました。全体としては、環状よりも鎖状のテトラピロールの話が多かったように思います。

また、研究発表だけでなくシドニーの町並みを十分に楽しむことも出来ました。学会三日目の午後は市内の観光を楽しみました。動物園と水族館に行くグループとオペラハウスに行くグループに分かれてそれぞれ観光しました。その日の夜はナイトクルーズでディナーを頂きました。船上から見えるシドニーの夜景はとても美しくとても貴重な体験をすることが出来ました。また、船内では、ICTPPO では恒例行事となっている剣玉大会も行われ、とても盛り上がりました。

次回の ICTPPO は2年後の2021年に日本で開催される予定とのことです。

最後になりましたが、本稿を執筆する機会を与えて頂きました成川礼先生、本学会を主催して下さった Min Chen 先生、Robert Willows 先生を初め、お世話になりました参加者の皆様にこの場を借りて感謝申し上げます。



## 集会案内

### 藍藻の分子生物学 2019 の開催案内

期日： 2019年11月29日～11月30日  
場所： かずさアカデミアホール（千葉県）  
Website: <http://www.photosynthesis.jp/cyano/cyano2019.html>

第12回目となる「藍藻の分子生物学 2019」を11月29日（金）、30日（土）の二日間にわたり、かずさDNA研究所近くの「かずさアカデミアホール」で開催します。

「藍藻の分子生物学」は、日本の藍藻を用いた分子生物学者が一堂に会し、最新の研究成果について発表・議論する研究集会として、1998年から2年ごとに開催されています。近年では、分子生物学に限らず、広い研究領域の方々にも御参加いただいています。口頭発表は全て招待講演となっていますが、一般参加者からポスター発表も受け付けています。

今回も多くの方々に御参加、御発表頂き、活発なディスカッションができますようお願い申し上げます。

詳しくは上記のウェブサイトをご覧ください。

御不明な点がございましたら、御遠慮なくお問い合わせください。

「藍藻の分子生物学 2019」オーガナイザー  
成川礼、兼崎友、栗井光一郎、田畑哲之



## 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(ゼロイチキュウと入力)、当座、0730290 名前：ニホンコウゴウセイガクカイ）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。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、会費を納入ください。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。会費納入状況などにつきましては、ご遠慮なく事務局（[sonoike@waseda.jp](mailto:sonoike@waseda.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

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、\_\_\_\_\_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**非承諾**項目に×印をつけてください。

氏名 (必須)	振り仮名 漢字表記 ローマ字表記
[ ] 所属	
[ ] 所属住所 (学生の方は、なるべく研究室名までお願いします)	〒
会誌送付先住所 (必須)	<input type="checkbox"/> 所属先住所と同じ <input type="checkbox"/> 以下の住所に送付
[ ] 〒	
[ ] 連絡先電話番号	
[ ] E-mail (必須)	
<input type="checkbox"/> 会費納入済み (振り込み年月日)	年 月 日
<input type="checkbox"/> 会費振り込み予定 (振り込み予定年月日)	年 月 日

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、会誌への広告掲載料を含む)

\*会員資格は1月1日～12月31日を単位とします

口座振込先、学会の会則などは、学会ホームページの「当学会について」のページ

<http://photosyn.jp/aboutus.html>

をご覧ください。

ご不明の点は、学会事務局 (jspr@photosyn.jp) までメールでお問い合わせください。

## 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。役員の任期は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。幹事の任期は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。

### 日本光合成学会の役員選出に関する申し合わせ

平成27年5月27日 幹事会

#### 1. 選挙管理委員会

本会の選挙を公正に実施するため、選挙管理委員会を置く。選挙管理委員2名は常任幹事会が幹事会に推薦し、決定する。選挙管理委員の互選により委員長を選出する。

#### 2. 会長〔会則第5条第6項〕

##### 1) 幹事および常任幹事による若干名の候補者の推薦方法

幹事は、会長選挙に推薦する候補者としてふさわしい会員を3名連記で投票する。投票結果が上位の会員について、常任幹事会は、本人の意向を確認した上で、若干名を推薦候補者として決定する。選挙事務は事務局長が執り行う。

##### 2) 会長選挙

会長選挙の実施に当たっては、会員に推薦候補者を提示し、全会員による単記無記名投票を実施する。最高得票者を、次期会長とする。得票数が同数の場合は、抽選により決定する。選挙事務は選挙管理委員会が執り行う。

### 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。

## 「光合成研究」 投稿規定

### 総則

1. 「光合成研究」(本報)は光合成に関連する諸分野における記事を掲載する。
2. 1年に3回(4月、8月、12月号)冊子体として発行し、電子版を光合成学会のホームページ上に公開する。
3. 原稿がE-mailにおいて受付処理をされた日を以て受付日とし、編集委員が掲載可と判断した日を採択日とする。ただし原稿が本規定に合わない場合受け付けられないことがある。
4. 編集委員は、原稿の審査に際し、原則的に適切な査読者を選んで査読を依頼し、掲載の可否を判断する。
5. 掲載論文の著作権(冊子体および電子版)は日本光合成学会に属する。
6. 図やそこで使われる写真が過去論文として発表したものもしくは発表されたものであった場合は、それらの著作権問題を著者ら自身でクリアする必要がある。
7. 投稿に当たっては、全ての著者が投稿に同意し、かつ原稿の内容について責任を持たなければならない。また、全ての著者は代表著者が全著者を代表して原稿の掲載に関する事項を執り行うことに同意するものとする。

### 一般的事項

- (1) Microsoft Word ファイルを基本とする。字数制限は設けないが、「解説」はA4サイズ6~8ページ、「トピックス」、「研究紹介」は4ページ程度を目安にする。1ページ当りの文字数は、図表を含めて1800字程度。日本語はMS明朝、英数字はTimes New Roman とする。
- (2) 本文の最初に、日本語および英語での論文題名、著者所属機関名、氏名を記載する。
- (3) 句読点は「、」「。」「」に統一する。
- (4) 300字程度の日本語要旨を作成すること。
- (5) 参考文献、表、図のキャプションは、本文の後ろにつける。

- (6) 本文中に図の大体の位置を指示する。(図を貼り付けてもよい。)

### 参考文献

- (1) 参考文献は、本文中の該当箇所に、右上付きで、1)、1,2)、1-3) のように示す。
- (2) 参考文献の表記は下記のとおりとする。  
雑誌例
  1. Berthold, D.A., Babcock, G.T. and Yocum, C.F. (1981) A highly resolved, oxygen-evolving photosystem II preparation from spinach thylakoid membranes. EPR and electron-transport properties. *FEBS Lett.* 134, 231-234.
  2. Nanba, O. and Satoh, K. (1987) Isolation of a photosystem II reaction center consisting of D-1 and D-2 polypeptides and cytochrome *b*-559. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 84, 109-112.

### 書籍例

3. Diner, B.A. and Babcock, G.T. (1996) Structure, dynamics, and energy conversion efficiency in photosystem II, in *Oxygenic Photosynthesis: The Light Reactions* (Ort, D.R. and Yocum, C.F., Eds.) pp 213-247, Kluwer, Dordrecht, The Netherlands.

### 図/写真

- (1) 図、写真はグレースケールでも良い場合には、グレースケールで作成する。カラーの図や写真を希望する場合には、カラーの図や写真を送付すること。図や写真の枚数によっては、編集委員会との相談により、PDF版ではカラーになるが、冊子体ではグレイになる場合がある。
- (2) jpg あるいは tiff 形式等で本文とは別ファイルとして送付すること。解像度は300 dpi程度とする。

日本光合成学会「光合成研究」編集委員会  
2017年12月23日改訂



## 幹事会名簿

秋本誠志	神戸大学大学院理学研究科	高林厚史	北海道大学低温科学研究所
粟井光一郎	静岡大学学術院理学領域	田中 歩	北海道大学低温科学研究所
池内昌彦	東京大学大学院総合文化研究科	田中 寛	東京工業大学資源化学研究所
石北 央	東京大学大学院工学研究科	田中亮一	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	民秋 均	立命館大学総合理工学院
伊藤 繁	名古屋大学	田茂井政宏	近畿大学農学部生物機能科学科
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
伊福健太郎	京都大学大学院生命科学研究所	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
得平茂樹	首都大学東京大学院理工学研究科	輅 達也	東京理科大学理学部
大岡宏造	大阪大学大学院理学研究科	仲本 準	埼玉大学大学院理工学研究科
太田啓之	東京工業大学	永島賢治	神奈川大学
	バイオ研究基盤支援総合センター	成川 礼	静岡大学学術院理学領域
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	西山佳孝	埼玉大学大学院理工学研究科
	生物科学研究所	野口 航	東京薬科大学生命科学部
小俣達男	名古屋大学大学院生命農学研究科	野口 巧	名古屋大学理学研究科
垣谷俊昭	名古屋大学	長谷俊治	大阪大学蛋白質研究所
菓子野康浩	兵庫県立大学理工学部	林 秀則	愛媛大学プロテオサイエンスセンター
柏山祐一郎	福井工業大学環境情報学部	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所
神谷信夫	大阪市立大学複合先端研究機構	久堀 徹	東京工業大学大学院化学生命科学研究所
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	福澤秀哉	京都大学大学院生命科学研究所
小池裕幸	中央大学理工学部	藤田祐一	名古屋大学大学院生命農学研究科
小林正美	筑波大学大学院数理物質科学研究科	古本 強	龍谷大学農学部
坂本 亘	岡山大学資源生物科学研究所	前 忠彦	東北大学
佐賀佳央	近畿大学理工学理学部	牧野 周	東北大学大学院農学研究科
櫻井英博	早稲田大学	増田真二	東京工業大学
佐藤公行	岡山大学		バイオ研究基盤支援総合センター
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
鹿内利治	京都大学大学院理学研究科	松浦克美	首都大学東京都市教養学部
篠崎一雄	理化学研究所植物科学研究センター	松田祐介	関西学院大学理工学部
嶋田敬三	首都大学東京	真野純一	山口大学農学部
白岩義博	筑波大学生物科学系	皆川 純	基礎生物学研究所
沈 建仁	岡山大学異分野基礎科学研究所	宮尾光恵	東北大学大学院農学研究科
杉浦昌弘	名古屋大学	宮下英明	京都大学大学院地球環境学学
杉浦美羽	愛媛大学プロテオサイエンスセンター	宗景 (中島) ゆり	関西学院大学理工学部
杉田 護	名古屋大学遺伝子実験施設	村田紀夫	基礎生物学研究所
杉山達夫	名古屋大学	本橋 健	京都産業大学総合生命科学部
鈴木祥弘	神奈川大学理学部	本橋令子	静岡大学学術院農学領域
園池公毅	早稲田大学教育学部	矢守 航	東京大学大学院理学系研究科
高市真一	東京農業大学生命科学部	和田 元	東京大学大学院総合文化研究科
高橋裕一郎	岡山大学異分野基礎科学研究所		

## 編集後記

7月下旬から、静岡にも蝉時雨とともに本格的な夏が到来し、暑さに辟易しつつの日々です。皆様におかれましても、体調を崩されませんよう、お気をつけください。

さて、今号は「光質と光合成」という特集記事を高林さんと矢守さんに組んでいただき、安藤さん、久米さん、河野さん、村上さん、紫加田さん、広瀬さんに執筆いただきました。陸上植物から真核藻類・シアノバクテリアまで、光合成そのものから光制御まで、光という縦糸で紡がれながら多様な生物材料・研究領域を横断した素晴らしい特集記事に仕上がっていると思います。また、前号の表紙を担当いただいた相原さんによる、サンゴ GFP の生理的役割に関する記事も掲載されています。奇しくも「光」に関する記事が揃うことになりました。今号に関するご意見や本誌に対するご要望がございましたら、ぜひ私までご連絡ください。

一つ残念なお知らせがございます。本誌は日本光合成学会により運営されております。日本光合成学会の年会費は非常に良心的な値段設定になっており、それ故に、予算内に収めるための努力が必要となります。本誌が充実すればする程、予算枠に収めることが難しい状況が生まれてまいります。そこで、少しでも予算を抑えるために、本号からサイエンスと関係ない部分については、配布する冊子体ではグレースケール印刷とさせていただきます。具体的には、集会報告記事の集合写真などです。その代わり、HP 上にアップロードされる PDF では、オールカラーとなっております。ご理解のほど、どうぞよろしくお願いいたします。

また、研究紹介や解説を随時受け付けておりますので、奮ってご投稿ください。表紙に適した写真もよろしくお願ひします。

編集長・成川 礼（静岡大学）

## 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。書評も歓迎します。

記事の掲載を希望される方は、編集長の成川（narikawa.rei@shizuoka.ac.jp）までご連絡ください。

「光合成研究」編集委員会

編集長 成川 礼 (静岡大学)  
編集委員 高林 厚史 (北海道大学)  
編集委員 宗景 ゆり (関西学院大学)  
編集委員 矢守 航 (東京大学)

---

日本光合成学会 2019年度役員

会長 鹿内 利治 (京都大学)  
事務局長 園池 公毅 (早稲田大学)

常任幹事 杉浦 美羽 (愛媛大学) 年会 2017年  
常任幹事 古本 強 (龍谷大学) 年会 2017年  
常任幹事 石北 央 (東京大学)  
常任幹事 伊福 健太郎 (京都大学) 前編集長  
常任幹事 牧野 周 (東北大学) 年会 2018年  
常任幹事 宮尾 光恵 (東北大学) 年会 2018年  
常任幹事 本橋 健 (京都産業大学) 年会 2019年  
常任幹事 菓子野 康浩 (兵庫県立大学) 年会 2019年  
常任幹事 熊崎 茂一 (京都大学) 光生物学協会  
常任幹事 成川 礼 (静岡大学) 編集長  
常任幹事 矢守 航 (東京大学) ホームページ

会計監査 高橋 裕一郎 (岡山大学)  
選挙管理委員 和田 元 (東京大学) ・増田 建 (東京大学)

---

光合成研究 第29巻 第2号 (通巻85号) 2019年8月31日発行

日本光合成学会

〒606-8502 京都府京都市左京区北白川追分町

京都大学 理学研究科 鹿内利治 研究室内

TEL : 075-753-4247

FAX : 075-753-4257

e-mail : jspr@photosyn.jp

ホームページ : <http://photosyn.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ッカイ

---