

# 光合成研究

第21巻 第1号 (通巻60号) 2011年4月

NEWS LETTER Vol. 21 NO. 1 April 2011  
THE JAPANESE SOCIETY OF PHOTOSYNTHESIS RESEARCH

集会案内 第2回日本光合成学会および公開シンポジウムのお知らせ	1
追悼 三室先生	
池内 昌彦 (東大)	3
報告記事 光合成による光エネルギー利用の過去・現状・未来	4
報告記事 シンポジウム「光合成による光エネルギー利用の過去・現状・未来」の報告	
田中 歩 (北大)	5
追悼 三室 守 先生	
伊藤 繁 (名大・名誉教授)	6
追悼 「あお」に魅せられて	
村上 明男 (神戸大)	8
「光合成の色素系と反応中心に関するセミナー」の新たな展開への期待	
三室 守	10
書評 クロロフィル –構造・反応・機能– (執筆: 三室守、垣谷俊昭、民秋均)	14
トピックス 青色光とABAに応答したC4植物葉肉葉緑体の運動	
間合 絵里、三宅 博、谷口 光隆 (名大)	16
トピックス 光合成酸素発生反応におけるプロトン放出過程	
鈴木 博行 (東京理科大)	20
解説特集「最新の光合成研究と未来」	25
序文	
西田 生郎 (埼玉大)	26
解説 光化学系I複合体の分子集合	
高橋 裕一郎 (岡山大)	27
解説 「C4回路で機能するナトリウム依存性ピルビン酸輸送機構の解明」にまつわる話	
古本 強 (広島大)	35
解説 気孔密度の調節機構とその環境応答	
嶋田 知生、菅野 茂夫、西村 いくこ (京大)	39
集会案内 若手の会活動報告 ～第四回セミナー開催告知～	
成川 礼 (東大)	46
集会案内 第19回 光合成の色素系と反応中心に関するセミナー開催予告	47
集会案内 ICTPPO 2011開催のお知らせ	48
お知らせ ICTPPO 2011 参加助成事業のお知らせ	48
集会案内 Photosynthesis Research for Sustainability 開催案内	49
集会案内 The 5th Asia and Oceania Conference for Photobiology (AOCP 2011)	49
お知らせ 佐藤公行先生が、みどりの学術賞を受賞されました	50
事務局からのお知らせ	50
日本光合成学会会員入会申込書	51
日本光合成学会会則	52
幹事会名簿	54
編集後記	55
記事募集	55
賛助法人会員広告	



## 集会案内

第2回日本光合成学会および公開シンポジウム  
**光合成の光エネルギー変換と物質生産**

2011年6月3日(金)、4日(土)

京都大学百周年時計台記念館 (百周年記念ホール、国際交流ホール)

本年の第2回日本光合成学会および公開シンポジウムは、京都大学において開催します。概略は以下の通りです。また、一般講演 (口頭発表) およびポスター発表を予定しておりますので、若い学生の方々のご参加を、先生方は是非おすすめください。

日時： 2011年6月3日 (金) 12:15 ~4日 (土) 11:45

場所： 京都大学百周年時計台記念館 (百周年記念ホール、国際交流ホール)

[http://www.kyoto-u.ac.jp/ja/access/campus/map6r\\_y.htm](http://www.kyoto-u.ac.jp/ja/access/campus/map6r_y.htm)

参加費： 無料

### 第2回光合成学会および公開シンポジウム

#### 「光合成の光エネルギー変換と物質生産」

#### 6月3日 (金)

12:15~12:20 会長挨拶

12:20~12:35 三室守氏追悼

12:35~12:40 休憩

#### 公開シンポジウム「光合成の光エネルギー変換と物質生産」

##### セッション1「光合成の光エネルギー変換メカニズム —物理化学的手法によるアプローチ—

12:40~12:45 はじめに：野口巧 (オーガナイザー)

12:45~13:15 沈 建仁、梅名泰史、川上恵典、神谷信夫 (岡山大、大阪市立大)

光合成水分解を可能にする光化学系IIの原子構造

13:15~13:45 石北 央 (京都大)

蛋白質の立体構造が語るPhotosystem II電子移動のenergetics

13:45~14:15 柴田 穰 (名古屋大)

超高速蛍光実験と理論計算の融合で見てきた光捕集ダイナミクス

14:15~14:35 休憩

14:35~17:20 一般講演 (口頭発表) 9題程度を予定

17:20~17:30 休憩

- 17:30~18:30 ポスター 奇数番号 (60分間)  
18:30~19:30 ポスター 偶数番号 (60分間)  
19:30~21:00 懇親会

## 6月4日 (土)

### セッション2 「植物、藻類等を活用した物質生産の新しい展開とその課題」

- 9:00~9:05 はじめに：太田啓之（オーガナイザー）  
9:05~9:35 横田明穂（奈良先端大）  
植物による物質生産  
9:35~10:05 鈴木石根 白岩善博（筑波大）  
海洋ハプト藻類のアルケノン合成経路の解明と  
オイル生産への基盤技術の開発に向けて  
10:05~10:35 嵐田亮（株）ユーグレナ）  
微細藻ユーグレナの特徴と食品・環境分野への応用  
10:35~11:05 小俣達男（名古屋大）  
物質生産におけるシアノバクテリアの活用とその課題  
  
11:05~11:10 休憩  
11:10~11:45 総会、表彰  
11:45 閉会

多くの方々のご参加をお待ちしています。なお、参加費は無料ですが、発表には学会入会が必要です。また、優秀発表賞（ポスター賞と口頭発表賞）を選出します。沢山の発表申し込みをお待ちしています。尚、口頭発表の演題数が決まっていますので、口頭発表で申し込まれてもオーガナイザーから変更をお願いするかもしれません

参加ご希望の方は、電子メール（[photosymposia@bio.c.u-tokyo.ac.jp](mailto:photosymposia@bio.c.u-tokyo.ac.jp)）でご登録をお願いします。シンポジウムは公開で誰でも参加できます。一般講演（口頭発表）およびポスター発表は会員に限らせていただきます（非会員で発表を希望される方はご入会ください。シンポジウム当日ご入会いただくことも可能です）。Web上（<http://wwwsoc.nii.ac.jp/photosyn/>）でも詳細をお知らせします。

### 電子メールでの登録内容（申し込み締切 平成23年5月24日）

氏名：
所属：
連絡先（住所、電話/FAX、E-mail）：
懇親会参加希望（一般 3000円、学生 2000円の予定）： 有 無
発表希望： 有 無、 一般講演（口頭発表） ポスター発表
タイトル：
発表者氏名・所属：
内容（2~3行程度）：

## 追悼

## 追悼 三室 守先生

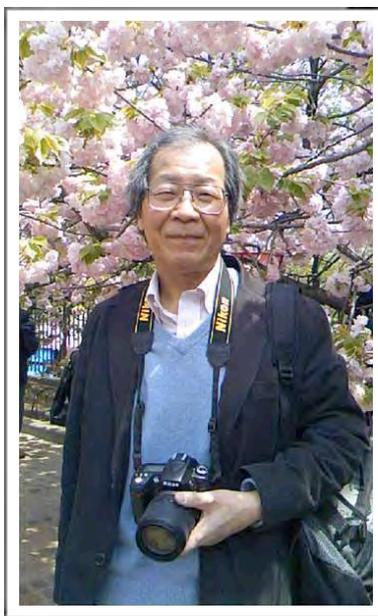
日本光合成学会 会長 池内昌彦

2011年2月8日、本学会の幹事、三室守先生は、現役の京大教授のままご病気のため、ご自宅でお亡くなりになりました。日本光合成学会としましては、光合成の分野で大きな足跡を残された三室先生のご冥福を祈り、謹んで哀悼の意を表します。

三室先生は、大学院のころから一貫して、フィコビリソームなど光合成色素の特性と色素間エネルギー転移のしくみや過剰な光に対する防御とのかかわりを、実験と理論の両面から明らかにしてきました。また、最近ではチラコイド膜をもたない原始的なものやクロロフィル *d* をもつ特異なシアノバクテリアを用いて、光捕集系や光化学反応中心の構造と色素の特性を明らかにしました。これらの研究は普遍的な光合成のしくみを進化における多様性の観点から切り拓くものであり、また光合成のキーワードで生物学、物理学、化学が連携するよき模範でもありました。また、共同研究は国際的でその幅広さは多彩な人脈を形成し、多くの関連研究者から慕われていました。

さらに三室先生は基生研時代に、「光合成の色素系と反応中心に関するセミナー」(\*これは現在の名前)を立ち上げ、異分野間の交流と若手の啓発に務めてこられました。この会は、単なる研究発表の場を提供するだけでなく、若手の教育のため、初歩的な教育講座を常に配する異色のプログラムで、毎年人気を集めていました。また、三室先生ご自身は生物系の出身でしたが、化学や物理、応用、地球環境など幅広い人脈をもち、国際会議の開催や国際学会の運営においても高い見識で貴重な意見を述べ、強いリーダーシップを発揮してくれました。同じ分野の私たちにとって、非常に心強く、またあるときは耳の痛い厳しい意見を言ってくれる人でした。本学会の前身の日本光合成研究会が2009年に日本光合成学会へ移行した時も、決して内向きでなく、幅広い分野をカバーして日本を代表するために何をするのかを強く問われました。

このような大きな影響力を持つ先達を現役のまま亡くしたことは痛恨の極みです。残された私たちは三室先生のご冥福をお祈りするとともに、光合成分野のさらなる発展のために努力していきたいと思えます。



## 報告記事

# 光合成による光エネルギー利用の過去・現状・未来

2010年12月29日 (水) 10:00～  
(京都大学理学部 セミナーハウス)

### プログラム

はじめに	田中 歩 (北大・低温研)
色を極める	三室 守 (京大院・人間・環境)
ガラスナノ空間中でのエネルギー移動、光応答、酸素発生の実現	伊藤 繁 (名大)
緑色光合成細菌：進化・光捕集・そして生態へ	松浦克美 (首都大院・理工)
光合成の超高速素過程と葉緑体レベル顕微分光観察	熊崎茂一 (京大院・理)
クロロフィルの光化学	民秋 均 (立命館大・薬)
ゲラニルゲラニル還元酵素による (バクテリオ) クロロフィルGGの還元過程	大岡宏造 (阪大院・理)
光合成酸素発生研究：試料系と分光測定のカップリング	野口巧 (名大院・理)
シアノバクテリアのアンテナの多様性と統一性	池内昌彦 (東大院・総合文化)
光合成細菌の光捕集系についての研究	大友征宇 (茨城大・理)
渦鞭毛藻の葉緑体遺伝子と光化学系II	村上明男 (神戸大学・内海域環境教育研究センター)
光化学系Iサイクリック電子伝達装置の構造	鹿内利治 (京大院・理)
緑藻クラミドモナスの光化学系I複合体の分子集合	高橋裕一郎 (岡山大院・自然科学)
CO <sub>2</sub> 濃縮機構の光による制御	福澤秀哉 (京大院・生命科学)
高等植物における光化学系II酸素発生系タンパク質の進化と機能	伊福健太郎 (京大院・生命科学)
プラスチドシグナルに関する最近の話題	望月伸悦 (京大院・理)
<i>Acaryochloris marina</i> の形質転換の現状と可能性	土屋 徹 (京大院・人間・環境)
終わりに	河内孝之 (京大院・生命科学)

後援：日本光合成学会、京都大学植物環境科学ネットワーク  
世話人：池内昌彦、河内孝之、鹿内利治、田中歩



## シンポジウム

## 「光合成による光エネルギー利用の過去・現状・未来」の報告

北海道大学低温科学研究所

田中 歩\*

昨年12月29日、京都大学理学部セミナーハウスにて、光合成学会と京都大学植物環境科学ネットワークの後援で、シンポジウムが開催されました。急な計画であり、また年末にもかかわらず、116名の参加のもと、17の話題が提供されました。

昨年の12月の初め、私と河内孝之氏（京都大学）が三室先生とお会いした時に、光合成色素に関するシンポジウムを開催する話が持ち上がりました。現在、光合成研究には新しい発展が期待されています。モデル生物に加え、多くの生物においてもゲノム情報が利用できるようになり、また光合成の構造も明らかになりつつあります。さらに、地球環境問題を考える上でも、食糧問題の取り組みにおいても、光合成研究の発展が期待されています。これらを背景に、現在の光合成研究を考えるのが、本シンポジウムを企画した第一の目的です。もう一つの目的は、このような光合成研究を長年支えてこられた三室先生の功績を記念し、またお礼の気持ちを伝えることでした。

シンポジウムでは、まず三室先生が「色を極める」という演題で講演されました。光合成生物は、その進化の過程で、ポリフィリン環にマグネシウムを導入するなど、難しい反応を進めてクロロフィルを作り上げました。何故光合成がクロロフィルを使うようになったのか？当たり前の疑問ですが、三室先生の研究は、この問いに正面から答えることが一つの目的でした。また、光合成の特徴の一つは、高次のシステムによって作り上げられている点にあります。現在のシステムを調べることは行われているが、どのよ

うにして（何故）このシステムが作られたのか、については不明のままです。三室先生は、この点を説明することの大切さを主張されました。演題の「色を極める」という言葉には二つの意味が込められています。一つは、システムを含め、光合成の多くの過程は分光学的に明らかにできる、色の中に様々な情報が含まれていることを述べられました。三室先生の研究の柱そのものであり、また三室先生の信念でもあります。さらに、「色を極める」という言葉の中に、三室先生の光合成研究に対する、並々ならぬ情熱を込められました。そして、最後に、光合成研究が若い人たちに引き継がれ、発展することの期待を述べられました。極めて悲しいことではありますが、これが三室先生の最後の講演となりました。

三室先生の講演の後、伊藤繁氏、松浦克美氏、熊崎茂一氏、民秋均氏、大岡宏造氏、野口功氏、秋本誠司氏、池内昌彦氏、大友征宇氏、村上明男氏、鹿内利治氏、高橋裕一郎氏、伊福健太郎氏、望月伸悦氏、土屋徹氏の講演がありました。クロロフィルによる光エネルギー捕集機能に関する物理的・化学的解析、システムとしての光化学系に関する生理学的・生化学的研究、クロロフィル合成や光化学系の構築や、光合成の進化に関する研究など、多岐にわたって報告がありました。これらの報告の多くは、三室先生が興味を持たれ、先導された研究でもありました。

三室先生の光合成研究への貢献に感謝し、先生のご冥福を心よりお祈りいたします。

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

## 追悼

### 追悼 三室 守 先生

名古屋大学 名誉教授、放送大学 名古屋センター 客員教授  
伊藤 繁

初めてお会いしたのは、'74年春、まだ修士課程の三室先生がアナバナの細胞をもって、遅延蛍光の測定をしに東大海洋研藤田善彦先生の研究室から本郷弥生町の高宮研残り組（村田紀夫、森田茂広（故人）両先生がいました）の東大理3号館二階生物化学の研究室にこられた時でした。私は遅延蛍光のD論をまとめたところでした。遅延蛍光やシアノ細胞の蛍光測定はその後三室先生の天職ともなりました。私はその後、東大→英国→九州大学と移り、'82より、岡崎基礎生物学研究所に新設の藤田研究室に、三室先生や村上明男さんと加わりました。大城香、松浦克美、岩城雅代各氏もすぐ加われ、沢山の共同研究がはじまりました。藤田先生の夢のせて、三室さんはシアノバクテリアの中でのフィコエリスリン→フィコシアニン→光化学系IIへのエネルギー移動をピコ秒刻みで直接示すことに成功しました。分子研山崎巖先生、浜松ホトニクスと共同で装置改良が進み、私も高速分光やESR分光を始めました。ある意味、三室さ

んが一番使命感にもえていました。

思い出の一つは、佐藤公行先生の光化学系II-D1D2反応中心試料での測定です。その年3月の植物生理学会で反応中心はCP47にあると、両佐藤（もう一人は佐藤和彦先生）先生が激しく議論したのに、6月には農業結合部位でしかないはずのD1D2が反応中心と公行先生が言い出し、夏の国際会議で発表。紅色細菌反応中心構造を決めたMichelらにノーベル賞が決まった時で、PSIIの話題は始め静かに、そして熱狂をもって迎えられました。細菌と植物の光合成がつながった時でもありました。三室先生はこの試料での測定に入っており、すぐにエネルギー移動の論文を発表しました。私たちの共同研究が日常となりました。

助手時代が長かった三室先生には道は必ずしも平坦ではありませんでした。しかし、91年の光合成研究会（現在の学会の前進）会報1号には、国際光合成会議名古屋についての村田紀夫先生の予告と、岡崎での研究会の報告がのり、次号には、世話人三室、高宮



写真、日米光合成会議（ハワイ1990年）での写真、左から  
Katsumi Matsuura, Mamoru Mimuro, R. Blankenship, Shigeru Itoh

建一郎（元会長）、「色素系: Molecular structure and function..」のサテライト（三田）の予告があります。この会は盛況で、これを続ける形で広く物理や化学の研究者をいれた「光合成色素系の研究会」を三室さんがずっと主催され、熱心な活動が始まりました。これについてはご本人の報告をご覧ください。この中から、理論や物理実験から生理学までいれた細菌から植物をカバーする、日本の光合成研究の新しい潮流が生まれました。長い間、自分の身を粉にして、この世話をされた三室さんに改めて感謝します。その強い使命感に敬意を表します。

若い時自分は不遇だったとよく言われました。そうです、優秀な研究者の多くは皆若い時には不遇なのでしょう。でもそれをバネに「若手を伸ばしたい」と努力された君の姿を、どちらかといえば好き勝手に動く私は、尊敬します。不遇とは、大事なものを持っていた、との意思表示でもあります。ご自分の育った植物学の枠に飽き足りずに、物理の理論や先端レーザー実験に飛び込み、学び、新しい研究領域をこの国の分野孤立の環境で開き、その経験をさらに若手の人たちに伝えたいと最後まで努力されました。この貴重な人物を我々の仲間から失うのは本当に残念です。

岡崎での生活では、単に研究だけでなく、よく飲み、遊び、ともに学びました。研究室や専門の枠にこだわらず勉強する「フリートーク」の会を共にし、年の近い助教授、助手として真剣に競いあい協力しました。昨年12月29日のコンファランスでお会いした時、「こんな勉強会もっと続けたい」と思いました。残念です。そうです、君は生物の会では生物の話、物理や化学の会ではそれにあわせ、どこかbilingualでもあり同時に根無し草、だから「色素系の勉強会」を一生懸命にやったんですね。それが、宇宙の根源の一つ＝光と生物との関わりを知る、光合成の理解には必要だったのですね。ご苦労様！

で思いました。そう私たちは共に「光合成学」をやろうとしていたのだから。そうです、「光合成学者の三室先生」、私生活、研究ともに、一緒に学び、真剣に競い、本当に楽しかったです。まだまだ、論文の中に、ピコ秒実験の最中に君にあえるとおもいます。レーザー実験の結果を考えながら、君だったら何ていっただろう、「当たり前」っていうのかなといつも考えます。

私はもう少し「光合成学」をつづけます。また、会いましょう！

## 追悼

### 「あお」に魅せられて

神戸大学・内海域環境教育研究センター

村上 明男\*

三室守さん（京都大学大学院人間・環境学研究科教授）は平成23年2月8日未明、3年におよぶ病魔との闘いの末ご逝去されました（享年61歳）。最後の3か月間の自宅療養中にも、近刊の「クロロフィル」の校正作業、修士論文の指導、共著論文の執筆を精力的に続けられ、さらに共同研究者への叱咤激励も含めそれ以前にも増して研究と教育に情熱を注いでおられました。また、昨年12月29日に急遽企画されたシンポジウム「光合成による光エネルギー利用の過去・現状・未来」では、三室さんご自身のライフワークの集大成と次世代への道標を示されましたが、今となっては覚悟のメッセージだったと思います。

三室さんは40年間の研究生活の中で、東京、岡崎（スイス、アメリカ）、山口、京都と拠点を移して来られました。多くの方々には、三室さんの研究テーマは終始一貫して「光合成色素の生物物理学」であるように思われていたかもしれませんが、拠点を移す度に、葉緑体共生（進化）や光合成一次生産（生態・環境）なども視野にいれ、培養困難な藻類も使ったチャレンジングなテーマにも果敢に挑戦されておられました。もちろん、三室さんのご研究は、昭和53年に取得された学位のタイトル「Studies on the Constitution of Photosynthetic Pigment System II in Blue-green Algae」にもあるように、光合成色素の機能の解



三室守さんが、在外研究としてスイス（1年間）とアメリカ（半年間）で研究を発展させる契機になったフィコピリタンパク質とフィコピリソームに関する日米セミナーにて：前列左側：三室守さん、前列右から2人目が Hugo Zuber 博士（当時 Eidgenössische Technische Hochschule）、前列右から4人目が Elisabeth Gantt 博士（当時 Smithsonian Institution）

\* 連絡先 E-mail: akiomura@kobe-u.ac.jp

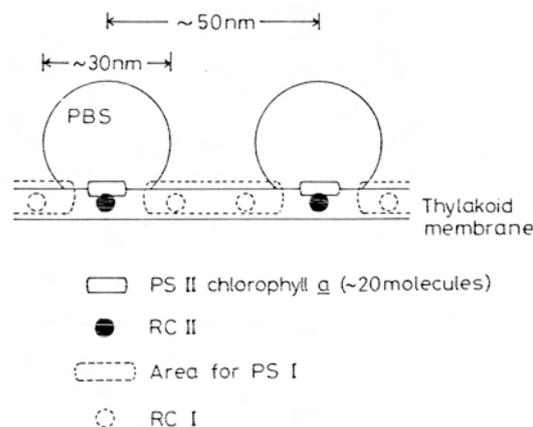
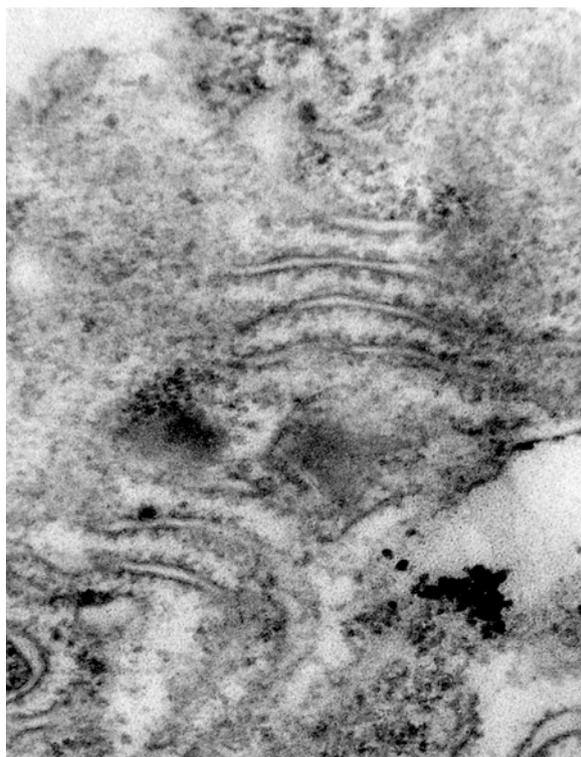
明が根底にあったと思います。研究を始められてから最初の十数年間は、主にフィコビルンを中心に進め、さらにクロロフィルへと展開されてきました。平成の時代に入る頃にはカロテノイドへと解析対象を拡げ、多くの共同研究の中で三大色素を制覇し、最近はまだクロロフィル研究に戻り始めておられました。

三室さんがこの10年来取り組んでこられた大きな仕事は、光合成色素の教科書3部作の制作です。既刊の「カロテノイド」（編集高市真一、執筆三室守他）に続き、2作目の「クロロフィル」（編集三室守、執筆三室守他）が店頭に並ぶのを心待ちにしながら、亡くなられる直前まで最終原稿の校正作業を進めておられたようです。しかし一番心に留めておられた3作目の「フィコビルン」は、構想作りの段階で遺されてしまいました。

三室さんとは故藤田善彦先生（基礎生物学研究所名誉教授および福井県立大学名誉教授）のラボに於いて、背中合わせの席と向い合わせの実験機で長い間共に過ごし、公私ともにお世話になりました。初期の頃に共に進めた研究では、フィコシアニンとアロフィコシアニンが呈する鮮やかな青色が、発色団フィコシアノビルンとアポタンパク質の相互作用により規

定されていることを明らかにしました。その後もフィコビルンタンパク質については、いくつかの論文、総説、技術解説などに名前を連ねる機会を与えて頂きました。

ご葬儀の際、奥様は「主人の好きな色は“あお”と“みどり”」と紹介されていましたが、研究の初期から関わられたフィコビルン、特に青い（アロ）フィコシアニンには相当強い思い入れがあったのかもしれません。フィコビルンは、酸素発生型光合成生物の共生進化の過程においては捨てられた色素という一面もありますが、現在でも海洋の一次生産者がもつ色素としては決して軽視できない存在です。発色団とアポタンパク質の組み合わせで多様な彩りをかもしだすことで、フィコビルンは海の中の青色や緑色の光を効率的に集めています。最後の共著論文では、より効率的に青色の光を集めることができるジビニル型クロロフィル**b**を持つ藍藻を取り上げました。三室さんの愛された碧（あお・みどり）の彩（いろ）は、三室さんにとって生命満ち溢れる地球の心象風景だったのかもしれません。



#### 三室さんの学位論文に掲載されている図

左：電子顕微鏡写真（Fig.1-1の原図）は、三室さんご自身が調製・観察した藍藻 *Anabaena cylindrica* のフィコビルソームを保持している膜フラグメント。顆粒状のフィコビルソーム（平均直径33nm）がチラコイド膜の外表面に等間隔（53nm）に配向している。上：藍藻の色素系モデル（Fig. 4.1の一部）。フィコビルソーム（PBS）と光化学系II（PSII）の量的関係とジオメトリーを示す。

## 「光合成の色素系と反応中心に関するセミナー」の新たな展開への期待

京都大学 大学院 人間・環境学研究科  
三室 守\*

### 1. はじめに

2010年7月10日から11日まで、第18回「光合成の色素系と反応中心に関するセミナー」を開催し、私はそのお世話を致しました。1993年、基礎生物学研究所で第1回目を開催して以来、毎年、続けてきたセミナーを無事に閉じることができました。92年の名古屋で開催された国際光合成会議でのアンテナ系に関するサテライト会議（参加者約100名）のお世話以来、実質18年にわたる私なりの活動を終えました。第1回目から連続してご出席をいただいた方をはじめ、過去の集会にご参加いただいたすべての方々に感謝致します。

このセミナーは2004年の第12回までは、「光合成細菌の色素系と反応中心に関するセミナー」と称していましたが、細菌の二文字を取って、より門戸を広げた形で継続されました。第10回までの活動内容は、故高宮会長の時に刊行された「光合成研究」にまとめてありますので、そちらを参照して下さい。

私の役目は、全くのボランティアで、毎年この会を開催し、物理学、化学、生物学、工学などの学問の垣根を越えて、光合成の光反応系の理解のために、多くの方にご参加いただけるように、話題の選定や講演者への依頼をすることでした。サテライト会議開催から一貫して、基生研からの協力や援助等は全くなく、支援はどこからも受けず、この会の趣旨に賛同していただける方に無理をお願いし、やがては、私の研究室のスタッフ、学生の協力を得ながら、会の運営を行ってきました。以下に何故、このような形態でセミナーを続けてきたのか、少し、述べさせていただきます。

### 2. 光合成研究の本質

発酵から光合成へ至る原核生物のエネルギー獲得代謝系のなかで、光合成が特異である理由は、光という物理的なエネルギーを生物の化学結合エネルギーに変

換することにより、光合成研究は、まさにこの点の解明を目指す学問である、という点に尽きます。光の吸収のために（バクテリオ）クロロフィルという物質が導入（考案）され、本来持っている物性（吸収、蛍光、酸化還元電位、反応性など）が、タンパク質というマトリックスとの相互作用の結果、改変され、さらに複数の色素-タンパク質からなるサブシステムができ、それらが空間的に配置され高度なシステムとなり、反応系を構成しているのが光合成系です。また、システムの制御や維持のための機構も必要となり、植物全体の代謝系に関わるシステムになっています。

光合成研究で知るべきことは、色素に代表される素子から光合成システムの構築の原理原則を明らかにすることであり、私はこのことを「色を極める」と表現しています。素子の物性変化は必ず色の変化に還元することができるからです。このことは同時に、色の変化を解くことこそが研究の本質であることを示しています。

### 3. セミナー開始時期の光合成研究

1985年、スイスのグリンデルバルドで開催された原核光合成生物の国際会議で、紅色光合成細菌の結晶構造が示され、それを契機として、光合成のエネルギー変換反応過程や機構が総て解明されるのではないかと、という機運が世界中で一挙に高まりました。同じ時期に、分光学や生化学の画期的な進歩があり、構造生物学を基礎とした反応素過程を含む光化学反応系の解明が精力的に進められました。日本でも同じで、物理学、化学、をはじめとして多くの分野の研究者も、この研究に参加しました。電子移動だけではなく、エネルギー移動についても、多くの研究が行われました。89年のストックホルム、92年の名古屋の国際光合成会議は、その象徴ともいえる時であったと思います。

\* 三室先生は平成23年2月8日未明にご逝去されました。本稿はご生前に頂いたものです。ご冥福を心からお祈りいたします。

こうした時代背景とともに、このセミナーは開始されました。光合成細菌の色素系と反応中心に特化し、議論をすることで、光合成エネルギー変換系の本質を明らかにするという意図を持って始められたものです。参加者は、はじめは約25名と少なかったものの、分野横断的な研究者の参加を得ることができ、オリジナルなデータに基づいた興味深い議論を続けることができたと思います。最も参加者が多かった時には130名を越える方々にご参加いただきました。

#### 4. セミナーの変質

光合成エネルギー変換系の本質を明らかにするという研究の中心的課題が変わることは実質的には少ないはずですが、方法論、達成感などの変化に伴って、見かけ上の課題が変わっていくのはしばしば起こることです。10回目を迎える頃、日本での光合成研究は、エネルギー変換系の本質的な議論よりも、分子生物学を中心的な技法とする遺伝子発現制御、人工光合成という名の下に行われた光化学反応中心の模倣系の開発などが、研究費の配分の影響で大きな位置を占めるようになりました。私は研究内容が研究費によって過度に振れた不幸な時期であったと考えています。こうした時期だからこそ、我々のセミナーを大切に育てること

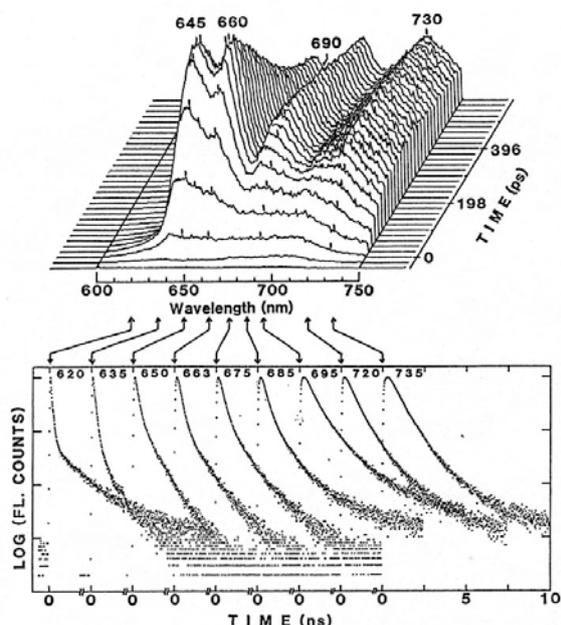
が重要という意識を改めて持つことになりました。この頃から生物系の研究者を主体とするセミナー（光合成研究会のセミナーもこれに該当）と、化学、物理学の研究者を主体とするセミナーとが分離を始め、互いの交流は希薄になっていきました。

我々のセミナーへの参加者も変質を始めました。参加人数は増えるのに、議論は盛り上がらない、学生の仲間内でポスターディスカッションをすれば、よく話しをするように見えるのに、本質的なことは話していない、口頭発表に関する質問は若い人からは出ない、という状態が目立つようになりました。そこで、こうした状況に対処するために、セミナーの初めに、「初習者のための基礎講座」を設け、広い視野から光合成を考える時間を持つようにしました。同時にオリジナルな仕事については、初習者のレベルとは異なるレベルでの議論を行う、という2段階の内容に変えました。温暖化、第一次生産性、様々な方法論、基礎的な概念、などのトピックスを専門家に話してもらい、広い視野からの考察と知識とを必要とする光合成を理解するのに必要なバックグラウンドを身につけてもらうことを狙いました。その成果を問うことができるのは少し先になるでしょう。

#### 5. 光合成研究の広がり と セミナーの役割

日本光合成研究会が編集し、学会出版センターから刊行された「光合成事典」の内容を見ますと、系統分類学から、生態学、生理学、生化学、分子生物学、生物物理学、化学、工学、農学、などの多岐にわたる内容が記載されており、植物学よりも遙かに広い領域の知識がまとめられています。これはとりもなおさず、光合成研究が内包する学問分野を象徴的に示すものです。ところが、最近の光合成関連のセミナーを見ると、学問領域の内容が単純で、生物学、特に分子生物学に特化したようなセミナーが多く開催されています。これはとても残念なことです。本来持っている可能性の一部だけを使っているに過ぎません。

一方、光合成研究を取り巻く環境を見ると、エネルギー、食料、環境などと言った喫緊の問題に直結した課題が山積しており、光合成研究はそれぞれの分野への寄与が可能な大きな学問領域となっています。地球温暖化への対応策として、植物の生産性を利用し、エネルギーを得るようなプロジェクト研究が、日本の各省庁からこぞって提案され、プロジェクトの募集が行



シアノバクテリア *Anabaena variabilis* (M-3) 細胞における液体窒素温度でのエネルギー移動経路の可視化。(各波長で測定された蛍光減衰曲線(下)を基に、上の時間分解蛍光スペクトルを得た。三室1990)

われています。こうした動きにも迅速に対応できる組織があれば、個人レベルの研究から組織的な研究へと発展していくでしょう。光合成学会だけでなく、このセミナーへの参加者を中心とした新たな枠が形成されることもあろうかと思えます。

幸いにして、このセミナーは残ることになりました。大岡氏（阪大）、大友氏（茨城大）、永島氏（首都大東京）を世話役として、新たな歴史が作られていきます。新しい問題への対応も可能となるわけです。私は、このセミナーはどのような形であれ、継続させるだけの理由があった、ということ私が行ってきた活動への評価と受け止めています。個人的には大きな喜びです。

## 6. 光合成学会への期待

2005年8月31日、日本学術会議は、「新分野の創成に資する光科学研究の強化とその方策について」のあり方に関する声明を発表しました (<http://www.scj.go.jp/ja/info/kohyo/division-2.html>)。日本の持つ科学と技術を結合し、世界のこの分野の牽引役になることを謳った声明です。そこでは新しいレーザーの開発や、JSTを通して実現されてきているいくつもの課題が列記され、実質化が行われつつあります。この声明の基になった内容は、強光子場科学研究懇談会が刊行した「光科学研究の最前線」 (<http://www.atpress.ne.jp/view/3417>) に詳細に記載されています。この中でも光生物学はひとつの柱として提言されていますが、光医学の潜在的可能性や、農学、水産学などの利用による生産性の向上というような内容はありますが、残念ながら光合成の基礎研究に関する内容は、ほとんどありません。この声明は、徐々に具体化され、日本における現在の研究体制の構築に大きな影響力を持っています。2009年には「光科学研究の最前線」の改訂版が刊行され、依然として、大きな影響力を持っています ([http://www.jils.jp/publication/con\\_hikarikagaku\\_02.pdf](http://www.jils.jp/publication/con_hikarikagaku_02.pdf))。光合成研究は、直接的、間接的にこうした大きなうねりに左右されていると思います。

一方、この声明が出されたことを光合成研究会のメンバーはどの程度、ご存じだったのでしょうか。多くの方が認識されていたとは思いません。2010年、光合成研究会は光合成学会に名称の変更が行われました。実質的な変容は今後を持ち越されると思いますが、学会は内向きの情報を交換するだけでなく、学問領域を

取り巻く環境を知り、それを基にして、戦略的に発展を図る機能を持つ組織であってほしいと切に願います。日本光生物学協会など、他の研究組織との連携も重要です。私の率直な印象は、光合成学会は、研究内容、研究組織などにおいて、生物学への指向が強く、持てる潜在能力を十分には発揮できていない組織である、ということです。ただ、現状のまま推移していく可能性も十分にあり、会長はじめ、常任幹事らの、今後を展望した活動に期待しています。10年後には、日本のエネルギー、食料、環境のどの分野にも、人と意見を発信している組織となっていることを願っています。そのための人作りは今日から始めなければならぬ課題です。付け焼き刃では人も領域も育ちません。今後の光合成研究の発展を祈念しています。

## さいごに

私の研究に対する信念の一端を書かせてもらっています。私は、自分の気持ちに僅かでも余裕があるのなら、自らの所属する研究組織（広義・狭義を問わず）に対して、それなりの貢献をする、ということ常々考えてきました。基生研にいた頃、私は研究に没頭できましたが、大学にいる同僚の中には過大な教育、管理の義務を負わされていた人もありました。私が当時考えたことは、彼らの代わりにできることがあれば行う、ということで、このセミナーをはじめとして、いくつも国際会議、国内会議、シンポジウムの手伝いを行うことを、自分に課したところがあります。同じように「糊」となることを目指しました。異なるフィールドの人を繋ぐ、この点はかなり意図的に活動したつもりです。「糊」であることは、私の研究にも思いもよらぬほどの活性を与えました。原著論文の約2割は、物理化学、化学物理領域の雑誌に掲載されました。

稿を終えるに際して、この稿を書くことをお勧めいただいた、会長、編集長にお礼を申し上げます。今日までの研究生活を、陽になり、陰になり支えて下さった総ての方々に、心からのお礼を申し上げます。

2011. 1. 25

三室 守

参考資料

初習者のための基礎講座で講演をいただいた方々をご紹介します、改めてお礼を申し上げます。

11回：2003. 6. 20

土屋 徹 先生 (京大・地球環境)

「光合成研究のためのやさしい分子生物学」

小林 正美 先生 (筑波大学・物質工学系)

「クロロフィルの分離と同定」

住 斉 先生 (筑波大学・物質工学系)

「電子および励起エネルギー移動の理論における基本中の基本」

12回：2004. 6. 26

橋本 秀樹 先生 (大阪市立大学大学院理学研究科, さきがけ研究21)

「紅色光合成細菌の光反応中心及びコア複合体の構造」

熊崎 茂一 先生 (京都大学大学院理学研究科)

「光化学系Iの構造」

野口 巧 先生 (筑波大院・物質工学)

「光化学系IIの構造と酸素発生」

13回：2005. 6. 18

栗栖 源嗣 先生 (東大・総合文化研究科)

「X線結晶構造解析の実際：光合成電子伝達タンパク質を例に」

田中 歩 先生 (北大・低温研)

「クロロフィル代謝」

14回：2006. 6. 24

園池 公毅 先生 (東大・院・新領域)

「パルス変調クロロフィル蛍光測定の実理」

秋本 誠志 先生 (北大・院・工)

「時間分解蛍光分光法：測定の実理と光合成系への応用」

伊福 健太郎 先生 (京大・院・生命)

「酸素発生を制御する表在性タンパク質の構造と機能」

15回: 2007. 6. 30

加藤 祐樹 先生 (東大・生産技術研)

「光合成反応中心の分光電気化学計測」

小川 健一 先生 (岡山県生物科学総合研究所)

「葉緑体内の代謝とレドックス制御」

16回: 2008. 6. 14

渡辺 正 先生 (東大・生産技術研)

「光合成屋の見た地球温暖化問題」

倉田 学児 先生 (京大・院・地球環境)

「気候変動と大気組成変化の将来予測」

横田 明穂 先生 (奈良先端大学院大・バイオサイエンス研究科)

「炭酸ガス固定能力強化を目指して」

17回：2009. 7. 11

櫻井 英博 先生 (神奈川大学光合成水素生産研究所)

「シアノバクテリアによる海面を利用した水素の光生物的大規模生産の可能性と課題」

今堀 博 先生 (京都大学物質-細胞統合システム拠点)

「人工光合成と有機太陽電池」

18回: 2010. 7. 10

三野 広幸 先生 (名大院・理)

「ESR(電子スピン共鳴)法でみる酸素発生系：ESR法で何がわかるのか？どこまでわかるのか？」

三室 守 先生 (京大院・人環)

「発光による光合成系の解析：蛍光、遅延蛍光で何を理解できるか？」

## クロロフィル —構造・反応・機能—

執筆：三室守、垣谷俊昭、民秋均

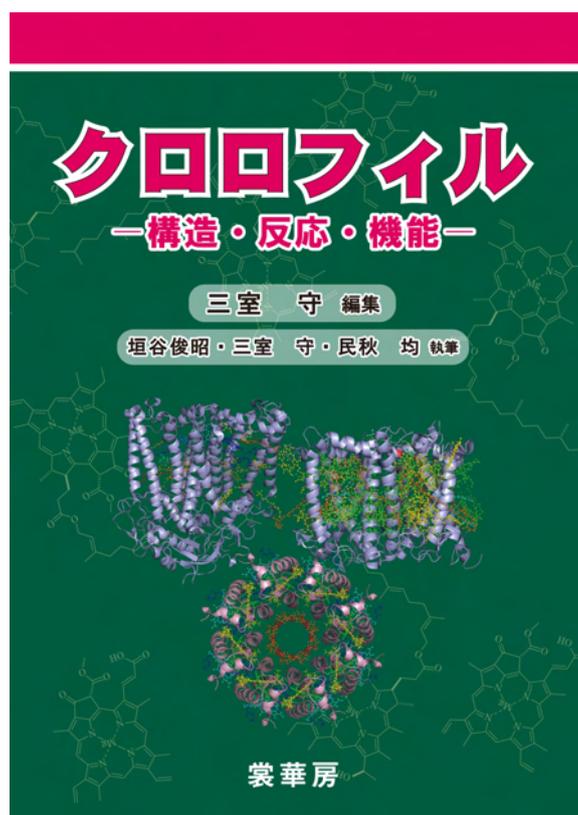
出版：裳華房 A5判／324頁／定価4200円

クロロフィルは古くから幅広い分野で研究者の興味を引いてきた。生物学者は光合成におけるクロロフィルの様々な機能を探ってきた。有機化学者はクロロフィルの化学合成に取り組み、さらに応用展開を目指している。物理学者にとっても、多くの特徴をもったクロロフィルは興味深い研究対象であった。

本書は、植物生理学、有機化学、物理学を専門とする3人の著者によって執筆されており、クロロフィルを多様な側面から解説した初めての教科書である。

第1章では、クロロフィルの構造や種類、生物種における分布、構造、さらにクロロフィル研究の今後の課題と可能性を述べている。第2章ではクロロフィルの化学的側面から見た解説を行っている。クロロフィルの光物性や、よく問題になるエピマー化やアロ

マー化などの化学反応性や今後の利用法に至るまで、詳しく解説されている。さらに、生物との関連を説明しながら、クロロフィルの化学的諸性質を解説している。例えば、化学的見地によるクロロフィル生合成経路の合理性を解説するなど、大変面白く、役に立つ。第3章では、クロロフィルの物理的解説を試みている。この章は数式を中心に解説がなされているため、この章を理解するためには、物理学の基本的素養が必須である。残念ながら、生物学を専攻する研究者の殆どにとっては、理解が難しい内容になっている。クロロフィルが生物だけでなく、化学や物理学など多分野の研究者の興味を引いている現状では、このような解説は必要なのだろう。第4章では、クロロフィルが関係する生物の現象について幅広く解説してい



る。集光や電子伝達など光合成に関して、殆ど全ての光合成生物について解説している。光合成の解説としてもよく書かれている。また、クロロフィル代謝や色素の多様化と関連させた光合成生物の進化も取り上げられている。第5章は、クロロフィルの分析法である。クロマトグラフィーや分光法によるクロロフィルの分離同定から、蛍光やPAM、円偏光二色性など分光学を用いた光合成の解析法まで詳しく解説している。また付録も充実している。

クロロフィルや光合成の研究者、また光合成の講義を行う教員にとって、クロロフィルを幅広く、深く理解するのは重要である。評者も体系的にクロロフィルを学べるこのような教科書を望んでいた。本書は、そのような目的に十分応えた内容である。

## 主要目次

### 1. クロロフィルと光合成

- 1.1 クロロフィルの研究の歴史
- 1.2 分子構造と名称
- 1.3 クロロフィルの分布
- 1.4 今後の展望

### 2. クロロフィルの化学

- 2.1 光物性
- 2.2 化学反応性
- 2.3 化学合成
- 2.4 利用法

### 3. クロロフィルの物理学

#### 3.1 クロロフィル分子の特徴

#### 3.2 共役分子の性質

#### 3.3 分子の構造と振電状態

#### 3.4 光吸収と蛍光

#### 3.5 クロロフィル分子の光学的性質

#### 3.6 分子会合体の電子状態

#### 3.7 状態間の遷移

#### 3.8 生体電子移動反応

#### 3.9 生体励起エネルギー移動能性

### 4. クロロフィルの生物学

#### 4.1 光合成系での機能

#### 4.2 電子伝達系

#### 4.3 非光合成器官（系）での機能

#### 4.4 生合成

#### 4.5 分解経路

#### 4.6 光合成生物の多様性と色素・色素系の進化

### 5. クロロフィルの分析法

#### 5.1 分離精製法

#### 5.2 分析方法

#### 5.3 定量法

#### 5.4 蛍光測定法

#### 5.5 蛍光偏光法

#### 5.6 パルス変調時間分解蛍光法（PAM法）

#### 5.7 円偏光二色性

#### 5.8 直線二色性

#### 5.9 特殊な解析法（過渡吸収法、時間分解蛍光法）

### 付 録

青色光とABAに応答したC<sub>4</sub>植物の葉肉細胞における葉緑体の運動<sup>§</sup>

名古屋大学大学院 生命農学研究科

間合 絵里\*、三宅 博、谷口 光隆

## 1. はじめに

葉緑体は光、低温、接触刺激などの外的刺激に反応して細胞内を移動する<sup>1,2)</sup>。このうち、光によって誘導される葉緑体光定位運動は藻類、コケ植物、シダ植物、種子植物で確認されており、葉緑体は弱光下では入射光と直角な細胞表面に集まり（集合運動）、強光下では入射光に対して平行な細胞表面に移動する（逃避運動）。集合運動では、葉緑体が光を吸収できるような位置に定位することで光合成効率を高める役割を担い<sup>3,4)</sup>、逃避運動では、葉緑体が光をできるだけ吸収しないような位置に定位することで光損傷を防ぐ役割を担うと考えられている<sup>5,6)</sup>。C<sub>3</sub>植物の葉緑体運動は一般的に青色光によって誘導され、青色光受容体であるフォトトロピンを介するのに対し<sup>7,8)</sup>、シダ植物、コケ植物、緑藻の葉緑体運動は、青色光だけでなく赤色光でも誘導され、赤色光受容体であるフィトクロムも介する<sup>9)</sup>。これらの植物の葉緑体運動については盛んに研究されているが、C<sub>4</sub>植物の葉緑体運動に関する報告は非常に少ない<sup>10,11)</sup>。

一般的なC<sub>4</sub>植物の葉組織では、発達した葉緑体を含む一層の維管束鞘細胞が維管束を取り囲み、さらにその外側を一層の葉肉細胞が放射状に取り囲む Kranz 構造を形成している（図1）。この両細胞にまたがって機能するC<sub>4</sub>ジカルボン酸回路によってCO<sub>2</sub>を濃縮し、Calvin-Benson 回路にCO<sub>2</sub>を受け渡している。また、C<sub>4</sub>植物は脱炭酸酵素の違いにより、NADP-ME型、NAD-ME型、PCK型の3つのサブタイプに分類される。これら3つのサブタイプの維管束鞘葉緑体は維管束側または葉肉細胞側に局在しているのに対し、葉肉葉緑体は細胞膜周辺に均一に分布している。

我々のグループは以前に、NAD-ME型 C<sub>4</sub>植物であるシコクビエが、極強光（3,000 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>）、乾

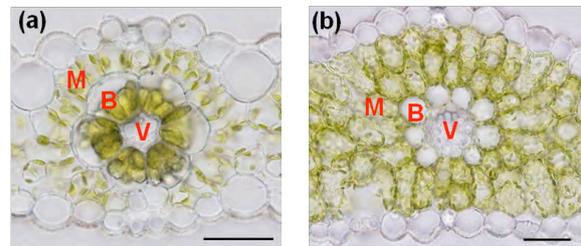


図1 (a) C<sub>4</sub>植物シコクビエおよび、(b) C<sub>3</sub>植物オオムギの葉内構造

シコクビエでは維管束 (V) の周りを発達した葉緑体を含む維管束鞘細胞 (B) と、一層の葉肉細胞 (M) が取り囲む Kranz 構造をとり、両細胞が連携して光合成が行われている。オオムギでは維管束鞘細胞の外側に数層の葉肉細胞が取り囲んでいる。維管束鞘細胞の葉緑体は少なく、主に葉肉細胞が光合成の場となる。Scale bars: 50 μm

燥、塩といった環境ストレスにさらされると、葉肉葉緑体は維管束鞘細胞側へ集合するように移動（凝集運動）し、この運動には光とABAが関与することを報告した<sup>12)</sup>。乾燥、塩、高浸透圧のいずれのストレスも植物体内のABA含量を増加させることから、環境ストレスによりABAが生成され、葉緑体の移動を誘導すると考えられた。

ここでは、C<sub>4</sub>植物の葉緑体運動を誘導する光質およびABAとの関係について検討した結果を紹介する<sup>13)</sup>。

## 2. 葉肉葉緑体の凝集運動に対するABAと光照射時間との関係

まず、シコクビエ葉肉葉緑体のABAに応答した凝集運動の経時変化を調べた。葉片に 30 μM ABA 溶液を減圧浸透させ、ABA溶液上に浮かべて100 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>の白色光を1~20時間照射した結果、光照射6時間後に葉肉葉緑体が維管束鞘細胞側へ凝集し始め、8時間以後、明白な凝集運動が見られた（図2）。明処

§ 第1回日本光合成学会シンポジウム ポスター賞受賞論文

\* 連絡先 E-mail: maai.eri@h.mbox.nagoya-u.ac.jp

理の -ABA 区、暗処理の -ABA 区および +ABA 区ではいずれも葉肉葉緑体の移動は見られなかったため、光と ABA が必須であることがわかる。シコクビエ植物体に着生したままの葉に極強光を照射した際に見られる凝集運動が 1 時間以内に起こるのに対して<sup>12)</sup>、葉片をインキュベーションする実験では運動が起こるまでに時間を要するが、この実験系を用いることで各種化合物の影響を調べることができるようになった。その結果、ABA 以外の植物ホルモンや活性酸素は凝集運動に関与していないことを明らかにしている<sup>13)</sup>。

研究が進んでいる C<sub>3</sub> 植物シロイヌナズナにおいては、シコクビエと比較してより弱い光強度かつ、より短時間で葉緑体逃避運動が起こる<sup>14,15)</sup>。シコクビエの葉緑体運動は、C<sub>3</sub> 植物の葉緑体運動とは大きく異なる側面をもつが、以下のように共通した側面も見られる。

### 3. 葉肉葉緑体の凝集運動を誘導する光質

シコクビエの葉緑体運動には光が必要である。前述のように、C<sub>3</sub> 植物の葉緑体運動には青色光あるいは赤色光が関与しており、シコクビエの葉緑体運動においてもこれらの光が関与する可能性が考えられた。そこで、シコクビエ葉片に、30 μM ABA を含む、または含まない溶液を減圧浸透後、同様の溶液に浮かべ、向軸側から赤色 (660 nm) あるいは青色 (450 nm) の LED 光を 8 時間照射して葉肉葉緑体の挙動を観察した。

赤色光を照射した場合には、100 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>、500 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> のいずれの光強度においても、ABA の有無に関わらず葉緑体の移動は見られなかった。

一方、青色光を照射した場合には、凝集運動に加えて、シロイヌナズナで見られるような逃避運動も観察された (図3)。興味深いことに、移動方向の異なるこの2種類の葉緑体運動は ABA と青色光強度に依存して変化することがわかった。20 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> の青色光を照射した場合、-ABA 区では葉緑体運動は観察されなかったが (図3a)、+ABA 区においては凝集運動が誘導された (図3b)。次に、100 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> の青色光を照射したところ、-ABA 区では逃避運動が誘導され (図3c)、+ABA 区では向軸側 (光照射面) で逃避運動、背軸側で凝集運動が誘導された (図3d)。さらに、500 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> の青色光を照射したところ、-ABA 区では向軸側 (光照射面) で逃避運動、背軸側

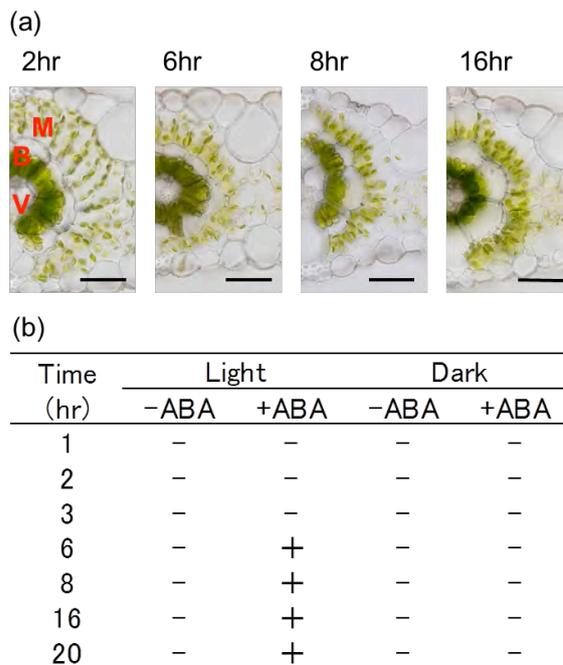


図2 (a) 光と ABA に応答した葉肉細胞における葉緑体凝集運動の経時変化および、(b) シコクビエ葉肉細胞における葉緑体凝集運動に対する光と ABA の効果

表中の - は凝集運動が見られなかったことを、+ は見られたことを示している。Scale bars: 50 μm

で凝集運動が誘導されたのに対し (図3e)、+ABA 区では向軸側、背軸側ともに凝集運動が誘導された (図3f)。これらの結果から、シコクビエ葉肉葉緑体には逃避運動と凝集運動の両機構が存在するが、青色光強度と ABA のバランスにより、それらの運動の優位性が異なることが示唆された。つまり、ある程度の青色光により逃避運動が誘導されるが、ABA が共存すると凝集運動の反応性が高くなると考えられる。しかし、100 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> の青色光を照射した +ABA 区に向軸側と背軸側で反応が異なった理由はうまく説明できていない。また、500 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> の青色光は逃避運動を十分に誘導しうる強光であったと推測されるが、強光ゆえに葉内で ABA が生成され、-ABA 区の背軸側で凝集運動が誘導されたという可能性が考えられる。そこで、-ABA 区の葉の両面に 500 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> の青色光を照射したところ、向軸側、背軸側ともに凝集運動が誘導された。このように、青色光強度と ABA の関連性は単純なものでなく、謎解きにはまだ時間がかかりそうである。

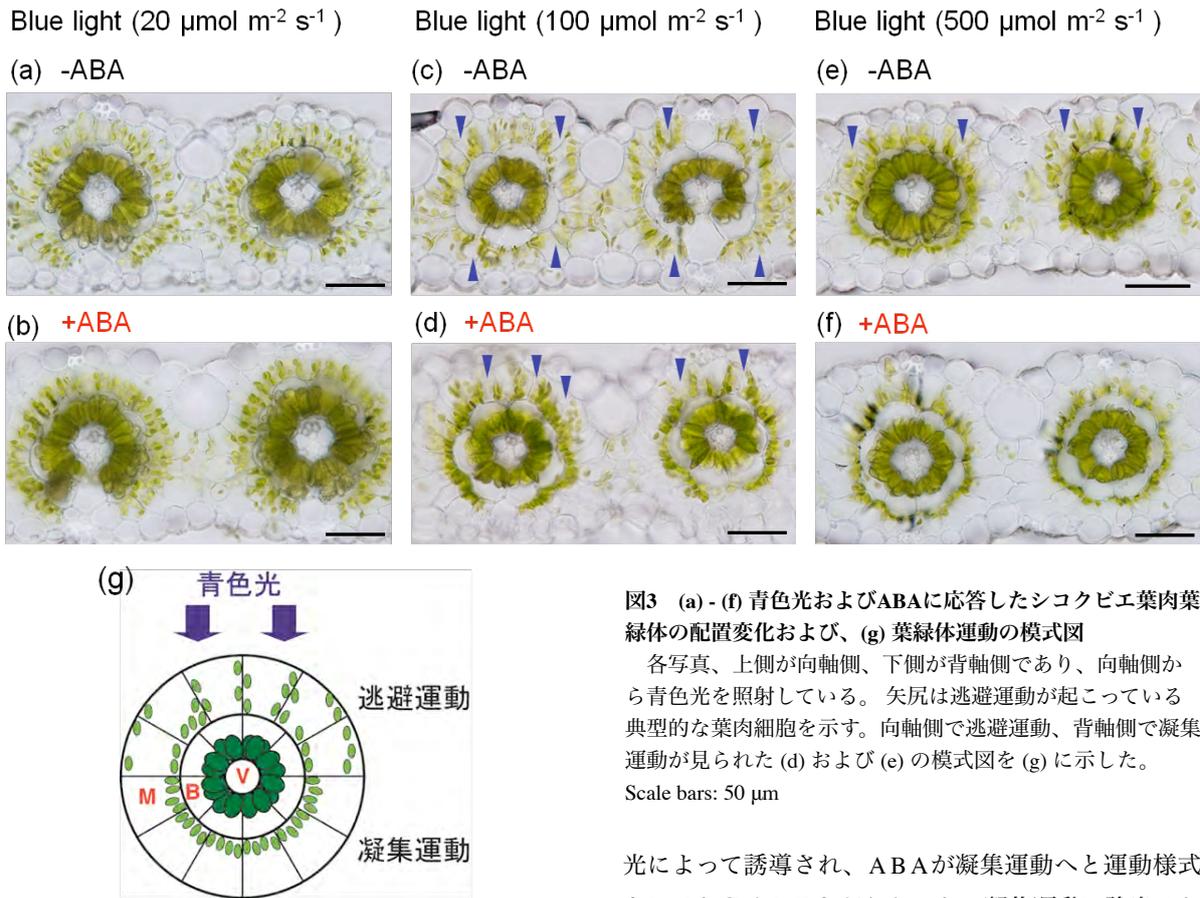


図3 (a) - (f) 青色光およびABAに反応したシコクビエ葉肉葉緑体の配置変化および、(g) 葉緑体運動の模式図

各写真、上側が向軸側、下側が背軸側であり、向軸側から青色光を照射している。矢尻は逃避運動が起こっている典型的な葉肉細胞を示す。向軸側で逃避運動、背軸側で凝集運動が見られた(d)および(e)の模式図を(g)に示した。

Scale bars: 50  $\mu\text{m}$

#### 4. トウモロコシの葉緑体運動

シコクビエで見られた葉肉葉緑体の凝集運動が、他の  $C_4$  植物においても見られるか確かめるため、NADP-ME 型  $C_4$  植物であるトウモロコシを用いてシコクビエと同様の青色光照射実験を行った。100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  の青色光をトウモロコシ葉片の向軸側から8時間照射し、葉肉葉緑体を観察したところ、-ABA 区では向軸側、背軸側ともに逃避運動がみられ、+ABA 区では向軸側で逃避運動、背軸側で凝集運動が見られた。これは、同条件のシコクビエの葉緑体運動と一致する結果であった。この結果は、 $C_4$  植物が種を越えて、青色光とABAに反応した葉緑体運動の機構を保持していることを示唆している。一方、同じイネ科の  $C_3$  植物オオムギにおいては凝集運動は誘導されなかった。さらに、塩や乾燥などの環境ストレスに反応した葉肉葉緑体の凝集運動がイネ科  $C_4$  植物の3種のサブタイプで起こることも確認しており、葉肉葉緑体の凝集運動は  $C_4$  植物共通の特徴だと考えられる<sup>13)</sup>。

#### 5. おわりに

今回の研究では、 $C_4$  葉肉葉緑体の逃避運動が青色

光によって誘導され、ABAが凝集運動へと運動様式をシフトさせることがわかった。凝集運動は強光ストレスでも誘導されることから、葉肉葉緑体が維管束側へ集まることで強光による光阻害を回避する役割があるのかもしれない。加えて、葉肉葉緑体の凝集運動は、維管束鞘細胞から漏出した  $\text{CO}_2$  を再固定し、環境ストレスに伴う光合成効率の低下を抑える役割も果たしている可能性がある。このような葉肉葉緑体の凝集運動は真夏の炎天下で乾燥土壌に生育する  $C_4$  植物でも起こっており、曇天や夜間などストレスが軽減した際には均一配置へ戻ることが確認されている<sup>12)</sup>。凝集運動は  $C_4$  植物のサブタイプを越えて共通な機構で起こることが確認されたが、現在のところ、 $C_3$  植物における報告はない。葉緑体が細胞内で凝集配置をとる例は、単一細胞で  $C_4$  光合成を行う植物<sup>16)</sup> や塩ストレスにさらされた CAM 植物<sup>17)</sup> で報告されている。 $C_4$  植物の葉緑体凝集運動は  $C_3$  植物の葉緑体光定位運動と同じくアクチノシン系が関与することが明らかとなっている<sup>12)</sup>。また、どのような条件でも維管束鞘葉緑体は全くその位置を変えない。 $C_4$  植物は  $C_3$  植物から進化する過程で、光合成細胞の分化と細胞特異的な葉緑体凝集運動機構を獲得することで、環境ストレス耐性を向上してきたのかもしれない。

今後、青色光およびABAの受容から葉緑体運動誘起までの情報伝達、方向性をもった葉緑体の移動メカニズムを明らかにするとともに、凝集運動がC<sub>4</sub>植物の環境ストレス耐性能にどの程度貢献しているのかを調べ、凝集運動の生理的意義を解明していきたいと考えている。

Received March 11, 2011, Accepted March 17, 2011,  
Published April 30, 2011

### 参考文献

1. 末次憲之, 和田正三 (2007) 光環境と光ストレスに対する葉緑体光定位運動による適応. 蛋白質 核酸 酵素. 52, 587-593.
2. Sato, Y., and Kadota, A. (2007) Chloroplast movement in response to environmental signals, in *The Structure and Function of Plastids* (Wise, R. R., and Hooper, J. K., Eds.) pp 527-537, Springer, Heidelberg, Germany.
3. Zurzycki, J. (1957) The destructive effect of light on the photosynthetic apparatus. *Acta Soc. Bot. Pol.* 26, 157-175.
4. Park, Y.-I., Chow, W.S., and Anderson, J.M. (1996) Chloroplast movement in the shade plant *Tradescantia albiflora* helps protect photosystem II against light stress. *Plant Physiol.* 111, 867-875.
5. Zurzycki, J. (1955) Chloroplast arrangement as a factor in photosynthesis. *Acta Soc. Bot. Pol.* 24, 27-63.
6. Kasahara, M., Kagawa, T., Oikawa, K., Suetsugu, N., Miyao, M., and Wada, M. (2002) Chloroplast avoidance movement reduces photodamage in plants. *Nature* 420, 829-832.
7. Haupt, W., and Scheuerlein, R. (1990) Chloroplast movement. *Plant Cell Environ.* 13, 595-614.
8. Wada, M., Kagawa, T., and Sato, Y. (2003) Chloroplast movement. *Annu. Rev. Plant Biol.* 54, 455-468.
9. Kawai, H., Kanegae, T., Christensen, S., Kiyosue, T., Sato, Y., Imaizumi, T., Kadota, A., and Wada, M. (2003) Responses of ferns to red light are mediated by an unconventional photoreceptor. *Nature* 421, 287-290.
10. Inoue, Y., and Shibata, K. (1974) Comparative examination of terrestrial plant leaves in terms of light-induced absorption changes due to chloroplast rearrangements. *Plant Cell Physiol.* 15, 717-721.
11. Lal, A., and Edwards, G.E. (1996) Analysis of inhibition of photosynthesis under water stress in the C<sub>4</sub> species *Amaranthus cruentus* and *Zea mays*: Electron transport, CO<sub>2</sub> fixation and carboxylation capacity. *Aust. J. Plant Physiol.* 23, 403-412.
12. Yamada, M., Kawasaki, M., Sugiyama, T., Miyake, H., and Taniguchi, M. (2009) Differential positioning of C<sub>4</sub> mesophyll and bundle sheath chloroplasts: Aggregative movement of C<sub>4</sub> mesophyll chloroplasts in response to environmental stresses. *Plant Cell Physiol.* 50, 1736-1749.
13. Maai, E., Shimada, S., Yamada, M., Sugiyama, T., Miyake, H., and Taniguchi, M. (2011) The avoidance and aggregative movements of mesophyll chloroplasts in C<sub>4</sub> monocots in response to blue light and abscisic acid. *J. Exp. Bot.* (in press).
14. Luesse D.R., DeBlasio, S.L., and Hangarter, R.P. (2010) Integration of phot1, phot2, and PhyB signaling in light-induced chloroplast movements. *J. Exp. Bot.* 61, 4387-4397.
15. DeBlasio, S.L., Luesse, D.L., and Hangarter, R.P. (2005) A plant-specific protein essential for blue-light-induced chloroplast movements. *Plant Physiol.* 139, 101-114.
16. Edwards, G.E., and Voznesenskaya, E.V. (2011) C<sub>4</sub> photosynthesis : Kranz forms and single-cell C<sub>4</sub> in terrestrial plants, in *C<sub>4</sub> Photosynthesis and Related CO<sub>2</sub> Concentrating Mechanisms* (Raghavendra, A. S., and Sage, R. F., Eds.) pp 29-61, Springer, Heidelberg.
17. Kondo, A., Kaikawa, J., Funaguma, T., and Ueno, O. (2004) Clumping and dispersal of chloroplasts in succulent plants. *Planta* 219, 500-506.

## Movement of Chloroplasts in C<sub>4</sub> Mesophyll Cells in Response to Blue Light and Abscisic Acid

Eri Maai\*, Hiroshi Miyake, Mitsutaka Taniguchi  
Graduate School of Bioagricultural Sciences, Nagoya University

## 研究紹介

光合成酸素発生反応におけるプロトン放出過程<sup>§</sup>東京理科大学 理学部  
鈴木 博行\*

## 1. はじめに

植物やシアノバクテリアに代表される酸素発生型光合成生物は、光エネルギーを用いて水分子を酸化することにより電子を取り出す。その結果として、水分子は、酸素分子とプロトンに分解される。この水分解反応は光化学系IIタンパク質複合体上に存在する水分解系で行われる<sup>1,2)</sup>。水分解系の活性中心は、4つのマンガニオンと1つのカルシウムイオンからなるマンガニオクラスターであり<sup>3-5)</sup>、その配位子や近傍アミノ酸が反応に関与すると考えられている。水分解反応は5つの中間状態 ( $S_0$ - $S_4$ ) のS状態サイクル (図1) により進行し、2分子の水が4つのプロトンと1分子の酸素に分解される。酸素分子は、不安定な中間状態である $S_4$ 状態と $S_0$ 状態の間で放出されることが知られている<sup>1-2)</sup>。しかしながら、プロトン放出過程の詳細は明らかとなっていない。

光合成水分解反応のプロトン放出過程の研究では、pH指示色素やガラス電極を用いて、各S状態遷移

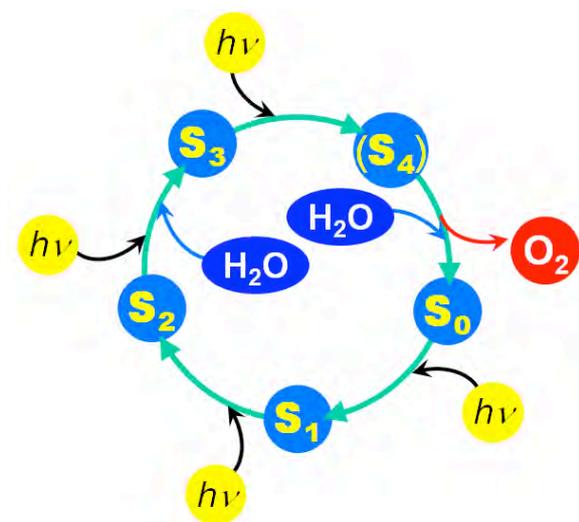


図1 S状態サイクル

におけるプロトン放出パターンが調べられてきた<sup>6,9)</sup>。チラコイド膜を用いた初期の研究では、 $S_0 \rightarrow S_1 \rightarrow S_2 \rightarrow S_3 \rightarrow S_0$ 遷移におけるプロトン放出パターンは1:0:1:2であると報告され、このパターンが基質水分子のプロトンに由来すると考えられた<sup>10-12)</sup>。しかしながら、その後の研究において、プロトン放出パターンはpHや試料形態に依存し、非整数値をとるという実験結果が報告された<sup>6,9,12-19)</sup>。さらに、高等植物由来の光化学系IIコア複合体では、グリセリン非存在下で1:1:1:1というパターンが報告された<sup>16,18)</sup>。このように、基質水分子に由来するプロトンの放出パターンについての最終的な結論は得られていなかった。

本稿では、フーリエ変換赤外(FTIR)分光法を利用した新規なプロトン検出法の開発と、それを用いた光合成水分解反応のプロトン放出過程の研究<sup>29)</sup>について解説する。

## 2. FTIR法による新規な放出プロトン検出法の概要

FTIR法を用いた新規なプロトン検出法では、光化学系IIの緩衝能を超える高濃度の緩衝液を使用する。このことにより、光化学系IIから放出されたプロトンは緩衝剤にすべてトラップされる。また、電子受容体としてフェリシアン化カリウムを用い、電子受容体によるプロトンの取り込みの寄与を除外する。

放出プロトンは、緩衝剤のプロトン化反応を光誘起FTIR差スペクトル法で測定することにより検出する。しかしながら、FTIR差スペクトル法では、緩衝剤のプロトン化のシグナルのほかに酸素発生反応に由来する蛋白質変化のシグナルも現れる。そこで、同位体ラベルされた緩衝剤を用いて蛋白質由来のシグナルを取り除き、緩衝剤のみのFTIRシグナルを得る。こ

<sup>§</sup> 第1回日本光合成学会シンポジウム ポスター賞受賞論文

\* 連絡先 E-mail: ookinasora@hotmail.com

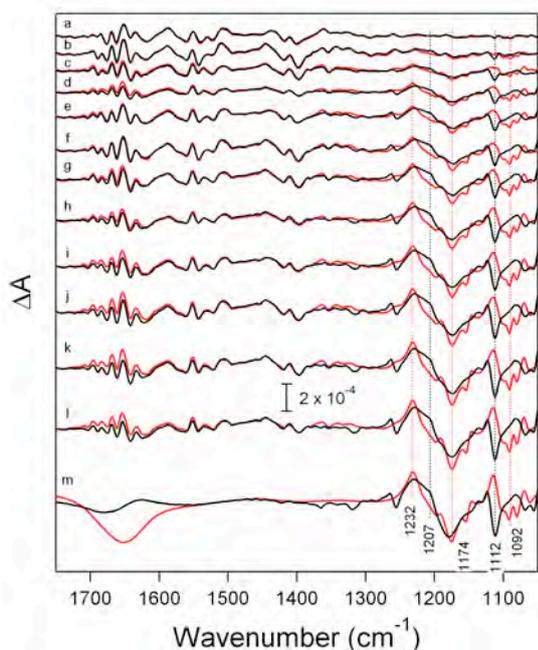


図2 光化学系IIタンパク質の閃光誘起FTIR差スペクトル、及びMes分子のプロトン化/脱プロトン化差スペクトル

(a)~(l) : H<sub>13</sub>-Mes (黒線) およびD<sub>13</sub>-Mes (赤線) 緩衝液中の1~12閃光の差スペクトル、(m) : H<sub>13</sub>-Mes (黒線) およびD<sub>13</sub>-Mes (赤線) 分子の脱プロトン化差スペクトル。

の緩衝剤のシグナル強度は、蛋白質から放出されたプロトン量と一致する。したがって、緩衝剤のシグナルの閃光数強度依存性から各S状態遷移のプロトン放出パターンを見積もることができる。また、副次的電子伝達コファクターの反応の有無や反応量は、各S状態遷移のFTIR差スペクトルから評価する。

### 3. 光化学系IIタンパク質複合体の閃光誘起FTIR差スペクトル

好熱性シアノバクテリア *Thermosynechococcus elongatus* 由来の光化学系 II コア試料を未置換 Mes (H<sub>13</sub>-Mes) 及び重水素化 Mes (D<sub>13</sub>-Mes) の高濃度緩衝液 (pH 6.0) に懸濁し、その試料に12回の閃光照射を施した。閃光誘起FTIR差スペクトルは、閃光照射前のスペクトルと各閃光照射後のスペクトルの差を計算することにより得られた。H<sub>13</sub>-MesおよびD<sub>13</sub>-Mes 緩衝液中における光化学系IIタンパク質の各閃光誘起FTIR差スペクトルを図2のa-lに示す。1700-1600 cm<sup>-1</sup>の領域では、タンパク質骨格のC O伸縮振動 (アミド I)、1600-1450 cm<sup>-1</sup>の領域では、タンパク質骨格のCN+NH振動 (アミドII) とカルボキシル基逆対称伸縮振動が、また、1450-1350 cm<sup>-1</sup>の領域では、カルボ

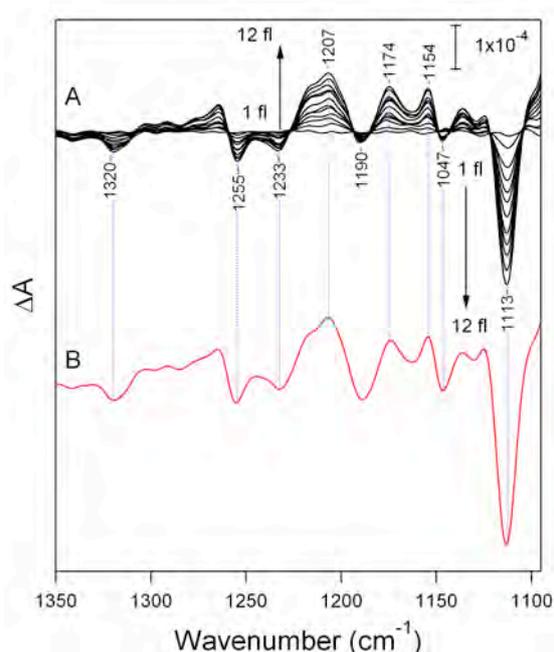


図3 (A) 光化学系IIタンパク質の閃光誘起FTIR差スペクトルおよび (B) Mes分子のプロトン化/脱プロトン化差スペクトルのH<sub>13</sub>-Mes /D<sub>13</sub>-Mes二重差スペクトル

キシル基対称伸縮振動が現れる<sup>23)</sup>。これらのシグナルは、マンガククラスター周辺の蛋白質構造や、マンガククラスターの配位子構造の変化を表している。

1700-1350 cm<sup>-1</sup>の領域では、両試料のスペクトルの形状は基本的に同じであった。一方、1300-1050 cm<sup>-1</sup>の領域では、両試料のスペクトルの形状は互いに異なり、閃光数に従ってそのスペクトルの強度が増大した。後者の領域のシグナルを帰属するために、高pHに調製したMes水溶液のFTIRスペクトルと低pHに調製したMes水溶液のFTIRスペクトルを測定した。Mes水溶液を高pHに調製することで、ほぼすべてのMes分子は脱プロトン化し、また、低pHに調製することで、ほぼすべてのMes分子がプロトン化する。したがって、それらのスペクトルの差スペクトルは、プロトン化したMesと脱プロトン化したMesのシグナル変化が現れる。そのH<sub>13</sub>-Mes及び、D<sub>13</sub>-Mes分子のプロトン化/脱プロトン化の差スペクトルを図2mに示す。これらの形状は、閃光誘起FTIR差スペクトル (図2a-l) において強度が増大するバンドと基本的に一致した。このことから、これらのバンドは、緩衝剤であるMes分子に由来すると考えられる。

### 4. プロトン放出パターンの見積もり

Mesのバンド強度を正確に見積もるために、H<sub>13</sub>-Mes緩衝液中のスペクトルからD<sub>13</sub>-Mes緩衝液中の差スペクトルの二重差スペクトルを計算した。各閃光における二重差スペクトルを図3Aに示す。これらのスペクトルは、D<sub>13</sub>-Mesのプロトン化/脱プロトン化の差スペクトルとH<sub>13</sub>-Mesの差スペクトルとの二重差スペクトル(図3B)と良く一致している。このことは、Mes緩衝剤がプロトンをトラップしている事を示している。また、これらの強度は、閃光数の増加に従って増大しており、プロトンが光化学系IIからバルク中に放出され、それをMes分子がトラップしていることを示している。

放出プロトン量はMes分子のプロトン化量と一致している。そこで、放出プロトン量を見積もるため各閃光におけるMesシグナルの強度を、標準スペクトル(12閃光の二重差スペクトル)でフィッティングした。見積もられた各閃光誘起Mesシグナル強度(プロトン放出数)の閃光数依存性では(図4赤丸)、3、7、11閃光目に最大値を、1、5、9閃光目に最小値を示す4閃光周期振動が観測された。このような周期振動は、酸素発生反応に典型的なものであることから、水分解系から放出されたプロトンが主に検出されたことを意味している。

プロトン放出パターンをKokパラメータのミスファクターと各遷移のプロトン放出数の関係式を用いてシミュレーションを行った。シミュレーションにより得

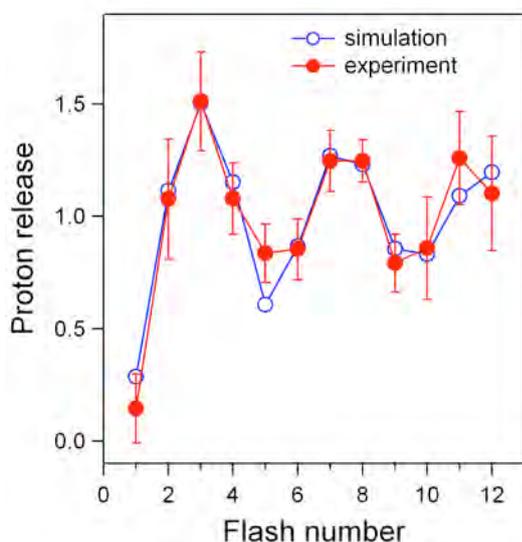


図4 プロトン放出数の閃光数依存性

赤丸は実験値、青白抜丸はシミュレーション値を示す。プロトン放出数は、1閃光あたりの平均値で規格化した。

られたプロット(図4青白抜丸)は、実測値を良く再現した。ミスファクターは12±3%、各遷移で放出されるプロトン数は、S<sub>0</sub>→S<sub>1</sub>、S<sub>1</sub>→S<sub>2</sub>、S<sub>2</sub>→S<sub>3</sub>、S<sub>3</sub>→S<sub>0</sub>遷移で、それぞれ、0.94±0.20、0.28±0.11、1.20±0.15、1.57±0.16と見積もられた。このプロトン放出パターンは、1:0:1:2のパターンに非常に近いと考えられる。

### 5. プロトン放出パターン

Scholdder と Witt は、pH 6.0 における光化学系IIコア試料(*T. elongatus*)のプロトン放出パターンをガラス電極で測定し、1.0:0.2:1.0:1.8というパターンを見積もった<sup>19)</sup>。このパターンは、本研究の新規プロトン検出法で得られたパターンとほぼ一致している。また、類似のパターンがpH 6-7の範囲で、チラコイド膜<sup>14,18)</sup>や光化学系II膜標品<sup>13)</sup>、グリセリン存在下の光化学系IIコア試料<sup>18)</sup>においても観測されている。これらのことから、基質水分子由来のプロトンは、S<sub>0</sub>→S<sub>1</sub>→S<sub>2</sub>→S<sub>3</sub>→S<sub>0</sub>遷移において1:0:1:2のパターンで放出されることが示唆される。これは、遷移効率がS<sub>1</sub>→S<sub>2</sub>遷移ではpHに依存せず、その他の遷移では低pH側で低下するという結果<sup>27,28)</sup>と一致している。

*T. elongatus*のS<sub>1</sub>→S<sub>2</sub>、S<sub>3</sub>→S<sub>0</sub>におけるプロトン放出数は、整数値よりわずかに外れている。この原因のひとつにY<sub>D</sub>·/Y<sub>D</sub>、Fe<sup>2+</sup>/Fe<sup>3+</sup>の酸化還元反応のプロトン化・脱プロトン化<sup>21,22)</sup>が考えられるが、各S状態遷移のFTIR差スペクトルにこれらのシグナルが観測されないことから、これらの寄与はほとんどないと考えられる。

有力な原因として考えられるのは、水分解系のアミノ酸側鎖のプロトン化・脱プロトン化反応の寄与である。この反応は、各S状態のマンガンクラスターの正味の電荷量変化に対応して誘起されると考えられている<sup>9,19)</sup>。これらのアミノ酸側鎖の候補としてAsp、Glu、His、Cys、Arg、Lys、Tyr が挙げられる。本研究のFTIR解析では、S状態遷移に伴って、プロトン化・脱プロトン化するカルボキシル基はほとんど観測されなかった。それに加えて、これまでのFTIR研究において、S<sub>1</sub>→S<sub>2</sub>遷移に観測されたHisのイミダゾール基のCN伸縮振動バンドは、重水素置換によって影響を受けないことが報告されている<sup>24)</sup>。また、S<sub>3</sub>→S<sub>0</sub>遷移のスペクトルにはHisのCN伸縮振動バンドが観測されなかった<sup>25)</sup>。これらの結果は、His側鎖はS状態遷移に伴ってプロトン化や脱プロトン化を起こさないこと

を示している。さらに、CysのSH基のシグナルがS状態遷移のFTIR差スペクトルに現れないことから、Cysも除外できる。したがって、S<sub>1</sub>→S<sub>2</sub>遷移で脱プロトン化しS<sub>3</sub>→S<sub>0</sub>遷移でプロトン化するアミノ酸側鎖候補は、Arg、Lys、Tyrであると考えられる。

このように、プロトン放出と蛋白質の反応のFTIR解析から、S<sub>1</sub>→S<sub>2</sub>、S<sub>3</sub>→S<sub>0</sub>遷移におけるプロトン放出数の整数値からのずれは、Mnクラスター周辺のプロトン化可能なアミノ酸側鎖に由来することが強く示唆された。このことは、Mnクラスター近傍の正味の電荷量変化が0:1:0:-1<sup>26</sup>)であるという結果と一致している。

## 6. おわりに

FTIR法を利用した新規プロトン検出法を用いることで放出プロトンの検出だけでなく、その過程で起こる蛋白質やアミノ酸側鎖の反応も追跡が可能となった。今後は、試料形態やpHの違う試料に対してこの手法を適用し光合成プロトン放出過程の解明を目指していく予定である。

## 謝辞

本稿は、野口巧教授（名古屋大学）および杉浦美羽准教授（愛媛大学）との共同研究の一部である。ここに謝辞を申し上げる。

Received March 15, 2011, Accepted March 27, 2011,  
Published April 30, 2011

## 参考文献

1. Debus, R. J. (1992) The manganese and calcium ions of photosynthetic oxygen evolution, *Biochim. Biophys. Acta.* 1102, 269-352.
2. Renger, G. (2007) Oxidative photosynthetic water splitting: energetics, kinetics and mechanism, *Photosynth. Res.* 92, 407-425.
3. Ferreira, K. N., Iverson, T. M., Maghlaoui, K., Barber, J., and Iwata, S. (2004) Architecture of the Photosynthetic Oxygen-Evolving Center. *Science* 19, 1831-1838.
4. Loll, B., Kern, J., Saenger, W., Zouni, A., and Biesiadka, J. (2005) Towards complete cofactor arrangement in the 3.0 Å resolution structure of photosystem II, *Nature* 438, 1040-1044.
5. Yano, J., Kern, J., Sauer, K., Latimer, M. J., Pushkar, Y., Biesiadka, J., Loll, B., Saenger, W., Messinger, J., Zouni, A., and Yachandra, V. K. (2006) Where water is oxidized to dioxygen: structure of the photosynthetic Mn<sub>4</sub>Ca cluster. *Science* 314, 821-825.
6. Lavergne, J., and Junge, W. (1993) Proton release during the redox cycle of the water oxidase, *Photosynth. Res.* 38, 279-296.
7. Haumann, M., and Junge, W. (1996) Protons and charge indicators in oxygen evolution, in *Oxygenic Photosynthesis: The Light Reactions* (Ort, D. R., and Yocum, C. F., Eds) pp 165-192, Kluwer, Dordrecht, The Netherlands.
8. Junge, W., Haumann, M., Ahlbrink, R., Mulikidjanian, A., and Clausen, J. (2002) Electrostatics and proton transfer in photosynthetic water oxidation, *Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B.* 357, 1407-1417.
9. Rappaport, F., and Lavergne, J. (2001) Coupling of electron and proton transfer in the photosynthetic water oxidase, *Biochim. Biophys. Acta* 1503, 246-259.
10. Fowler, C. F. (1977) Proton evolution from photosystem II. Stoichiometry and mechanistic considerations, *Biochim. Biophys. Acta* 462, 414-421
11. Saphon, S., and Crofts, A. R. (1977) Protolytic reactions in photosystem II: a new model for the release of protons accompanying the photooxidation of water, *Z. Naturforsch.* 32C, 617-626.
12. Förster, V., and Junge, W. (1985) Stoichiometry and kinetics of proton release upon photosynthetic water oxidation, *Photochem. Photobiol.* 41, 183-190.
13. Rappaport, F., and Lavergne, J. (1991) Proton release during successive oxidation steps of the photosynthetic water oxidation process: stoichiometries and pH dependence, *Biochemistry* 30, 10004-10012.
14. Jahns, P., Lavergne, J., Rappaport, F., and Junge, W. (1991) Stoichiometry of proton release during photosynthetic water oxidation: a reinterpretation of the responses of Neutral red leads to a non-integer pattern *Biochim. Biophys. Acta* 1057, 313-319.
15. Jahns, P., and Junge, W. (1992) Proton release during the four steps of photosynthetic water oxidation: induction of 1:1:1:1 pattern due to lack of chlorophyll a/b binding proteins, *Biochemistry* 31, 7398-7403.
16. Lübbers, K., Haumann, M., and Junge, W. (1993) Photosynthetic water oxidation under flashing light. Oxygen release, proton release and absorption transients in the near ultraviolet — A comparison between thylakoids and a reaction-centre core preparation, *Biochim. Biophys. Acta* 1183, 210-214.
17. Haumann, M., and Junge, W. (1994) Extent and rate of proton release by photosynthetic water oxidation in thylakoids: electrostatic relaxation versus chemical production, *Biochemistry* 33, 864-872.
18. Haumann, M., Hundelt, M., Jahns, P., Chroni, S., Bgershausen, O., Ghanotakis, D., and Junge, W. (1997) Proton release from water oxidation by photosystem II: similar stoichiometries are stabilized in thylakoids and PSII core particles by glycerol, *FEBS Lett.* 410,

- 243-248.
19. Schlodder, E., and Witt, H. T. (1999) Stoichiometry of proton release from the catalytic center in photosynthetic water oxidation. Reexamination by a glass electrode study at pH 5.5-7.2. *J. Biol. Chem.* **274**, 30387-30392.
  20. Renger, G. (1987) Mechanistic aspects of photosynthetic water cleavage, *Photosynthetica* **21**, 203-224.
  21. Berthomieu, C., and Hienerwadel, R. (2001) Iron coordination in photosystem II: interaction between bicarbonate and the QB pocket studied by Fourier transform infrared spectroscopy. *Biochemistry* **40**, 4044-4052.
  22. Hienerwadel, R., Gourion-Arsiquaud, S., Ballottari, M., Bassi, R., Diner, B. A., and Berthomieu, C. (2005) Formate binding near the redox-active tyrosine D in photosystem II: consequences on the properties of tyrD. *Photosynth. Res.* **84**, 139-144.
  23. Noguchi, T., and Sugiura, M. (2003) Analysis of flash-induced FTIR difference spectra of the S-state cycle in the photosynthetic water-oxidizing complex by uniform <sup>15</sup>N and <sup>13</sup>C isotope labeling. *Biochemistry* **42**, 6035-6042.
  24. Noguchi, T., Inoue, Y., and Tang, X.-S. (1999) Structure of a histidine ligand in the photosynthetic oxygen-evolving complex as studied by light-induced fourier transform infrared difference spectroscopy. *Biochemistry* **38**, 10187-10195.
  25. Kimura, Y., Mizusawa, N., Ishii, A., and Ono, T. (2005) FTIR detection of structural changes in a histidine ligand during S-state cycling of photosynthetic oxygen-evolving complex. *Biochemistry*, **44**, 16072-16078.
  26. Saygin, Ö., and Witt, H. T. (1984) On the change of the charges in the four photo-induced oxidation steps of the water-splitting enzyme system S: Optical characterization at O<sub>2</sub>-evolving complexes isolated from *Synechococcus* *FEBS Lett.* **176**, 83-87.
  27. Bernát, G., Morvaridi, F., Feyziyev, Y., and Styring, S. (2002) pH dependence of the four individual transitions in the catalytic S-cycle during photosynthetic oxygen evolution. *Biochemistry* **41**, 5830-5843.
  28. Suzuki, H., Sugiura, M., and Noguchi, T. (2005) pH dependence of the flash-induced S-state transitions in the oxygen-evolving center of photosystem II from *Thermosynechococcus elongatus* as revealed by Fourier transform infrared spectroscopy. *Biochemistry* **44**, 1708-1718.
  29. Suzuki, H., Sugiura, M., and Noguchi, T. (2009) Monitoring Proton Release during Photosynthetic Water Oxidation in Photosystem II by Means of Isotope-Edited Infrared Spectroscopy *J. Am. Chem. Soc.* **131**, 7849-7857.

## FTIR Study on the Proton Release Pattern during Photosynthetic Water Oxidation

Hiroyuki Suzuki\*

Department of Biology, Faculty of Science, Tokyo University of Science

## 解説特集

### 「最新の光合成研究と未来」

Editor

西田 生郎

(埼玉大学 理学部)

序文

西田 生郎

(埼玉大学 理学部)

P. 24

光化学系1複合体の分子集合

高橋 裕一郎

(岡山大学 大学院 自然科学研究科)

P. 25 ~ 32

「C4回路で機能するナトリウム依存性ピルビン酸輸送機構の解明」  
にまつわる話

古本 強

(広島大学大学院 理学研究科 生物科学専攻)

P. 33 ~ 36

気孔密度の調節機構とその環境応答

嶋田 知生、菅野 茂夫、西村 いくこ

(京都大学 大学院理学研究科 植物学系)

P. 37 ~ 43

序文<sup>‡</sup>

埼玉大学 大学院理工学研究科 生命科学部門

西田 生郎<sup>\*</sup>

光合成研究はたいへん分野が広く、最新の研究でしかも3つのトピックスと限定された場合、おのずと分野に選者のバイアスがかかります。私は、植物分子生理学、植物脂質生化学が専門なので、分子の視点から離れることができませんでした。高橋先生には、「系 I の構造と機能のダイナミクス」という題目で講演をお願いしました。高橋先生は、クラミドモナスの系 I の研究をされていたのは知っていましたが、Plant Cell (2009) 21: 2424–2442 に最新のお仕事を拝見し、迷わずお願いしました。光合成系膜タンパク質複合体の解析は、Blue Native Page と SDS-PAGE を組み合わせた二次元電気泳動で解析されていますが、高橋先生はこれにパルスラベル法という古典的ではあるが、ダイナミックな視点で挑まれ、タンパク質複合体の構築プロセスをみごとに解明しています。私の研究室の大学院生にとってもたいへん勉強になり、未来を担う大学院生の研究にインパクトを与える内容だったと思います。

古本先生は、「C4回路で機能するナトリウム依存性ピルビン酸輸送機構の解明」というタイトルで、ピルビン酸輸送体の話をお願いしました。ピルビン酸は、脂肪酸の生合成基質として重要で、プラスチドのピルビン酸デヒドロゲナーゼのはたらきで、アセチルCoAに変換されます。油脂生産を高めるためには、脂肪酸合成酵素を強化するのもひとつですが、基質の供給をしっかりと行うことも重要で、プラスチドのピルビン酸トランスポーターには期待があります。一方、細胞質の PEP をストロマに取り込む PEP トランスロケータはすでに知られており、さらにピルビン酸トランスポータが必要なのかというのも脂質生化学者としては興味ある点です。古本先生はC4植物の葉肉細胞と維管束鞘細胞の遺伝子発現の違いに注目し、ナトリウム交換型ピルビン酸トランスポータの遺伝子同定に成功しています。未発表データをお話いただきましたが、その後、論文作成に向けた着実な取り組みがされていると聞いております。今回は、研究の動機と展開について寄稿をいただきました。学生諸君にとってはとても参考になる内容になっています。また、研究者にとっても、共感する部分の多い内容となっています。

嶋田先生の研究は、光合成自体の研究と言うよりは、分子発生学の分野で優れた業績であり、しかし、気孔の数を支配するペプチドホルモンの単離と解析という、光合成研究者にとって魅力的な研究であると考え、「光合成組織による気孔密度の新たな調節機構」という演題で講演をお願いしました。本稿では、気孔形成に関する分子遺伝学的研究の紹介とともに、気孔形成の生理生態学的考察、進化的考察を含め、光合成研究者にとってたいへん興味深い内容になっています。

ちかごろ、研究者には自分のディシプリンを超えて学際的に、異分野の研究者と交流し、アイデアを融合させて新たな研究分野を開拓することが望まれています。その意味で、光合成研究者が今回の解説記事に刺激され、新たな融合研究を推進していただくきっかけになれば幸いです。最後に、高橋先生、古本先生、嶋田先生には、年度末のお忙しいところご寄稿をいただきありがとうございます。しかしながら、東北太平洋沖地震発生に伴う諸事情で、編集作業が一月遅れてしまい、申し訳ありませんでした。この場を借りてお詫び申し上げます。

<sup>‡</sup> 解説特集「最新の光合成研究と未来」<sup>\*</sup> 連絡先 E-mail: nishida@molbiol.saitama-u.ac.jp

光化学系1複合体の分子集合<sup>‡</sup>岡山大学 大学院 自然科学研究科  
高橋 裕一郎\*

## 1. はじめに

光合成反応で最も重要な反応の一つである光エネルギー変換反応は、光化学系の反応中心が担う。光化学系は光エネルギーを捕集するアンテナ色素と光エネルギーを変換して得られた酸化還元エネルギーを安定化する複数の電子供与体と受容体から構成される複雑な構造をもつ。酸素発生型光合成電子伝達系では、光化学系1 (系1) と光化学系2 (系2) が直列に機能し、 $H_2O$ から $NADP^+$ への電子移動を駆動する。異なる光環境下で光合成電子伝達反応を効率的に進めるため、光化学系の量比を調節したり、アンテナ複合体の量を増減したり、アンテナ複合体から2つの光化学系へ励起エネルギーを再分配 (ステート遷移) して、光化学系の活性が適切に調節されている。

光化学系複合体の生合成の解析は、光合成器官の生合成過程の一端を明らかにするだけでなく、光合成生物が異なる光環境へ馴化する分子機構の解明にも重要である。不安定な光エネルギーを効率よく変換するため、アンテナ色素と電子伝達成分を秩序正しく配置するように光化学系の構造は精密に構築されている。光化学複合体の生合成過程は複雑であるが、迅速に進むため解析は容易でない。系1は系2に比べて代謝回転が遅いため、その分子集合過程の解析は実験技術的にも難しく、解決すべき課題が多く残されている。

## 2. 系1の構造と機能

系2により $H_2O$ から引き抜かれた電子はプラストキノン (PQ)、シトクロム $b_6f$  (Cyt.  $b_6f$ )、プラストシアニン (Pc) もしくはシトクロム $c$  (Cyt.  $c$ ) を経て系1へ伝達される。系1はこの電子を用いてフェレドキシン (Fd) を還元する。この様な直鎖型電子伝達反応の他に、ある条件下ではFdの電子がPQを経て再び

系1へ戻る循環型電子伝達反応も起こる。したがって、系1は2種の電子伝達反応に関与し、その活性の制御にも関わっている。

酸素発生型光合成を行うシアノバクテリア、藻類、高等植物の系1コア複合体の主要な構造と機能はよく保存されている。コア複合体には大部分のコア・アンテナ色素と全ての電子伝達成分が存在する。図1に示すように、初期光化学反応 (電荷分離反応) を起こす

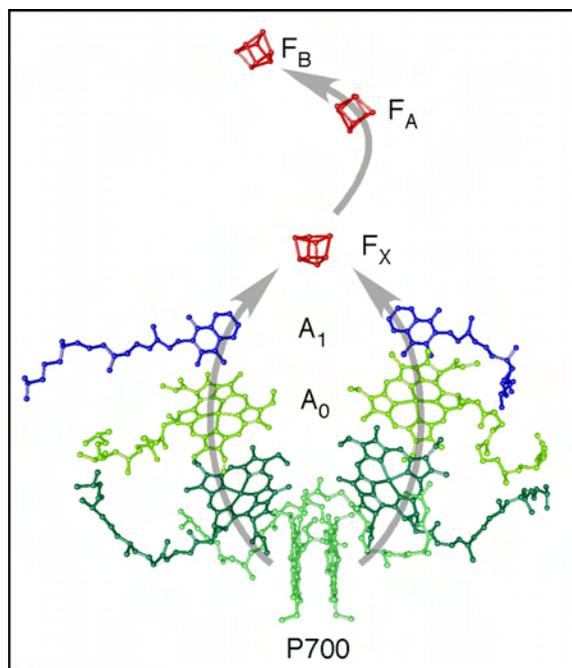


図1 系1電子伝達系の空間配置

シアノバクテリアの系1複合体の結晶構造解析から得られた電子伝達成分の配置を示す。図の一番下のクロロフィル2量体が初期電子供与体P700で、そこから矢印で示したように鉄硫黄中心の2次電子受容体 $F_x$ まで2通りの経路を電子が移動する。P700から $F_x$ まではそれぞれの経路には2分子のChlaと1分子のナフトキノンが存在する。P700から $F_x$ までの成分は反応中心サブユニットPsaAとPsaBに結合する。 $F_x$ から電子は $F_A$ と $F_B$ を経て、Fdが還元される。2つの鉄硫黄中心は反応中心のストロマ側に存在するPsaCに結合する。

<sup>‡</sup> 解説特集「最新の光合成研究と未来」

\* 連絡先 E-mail: taka@cc.okayama-u.ac.jp

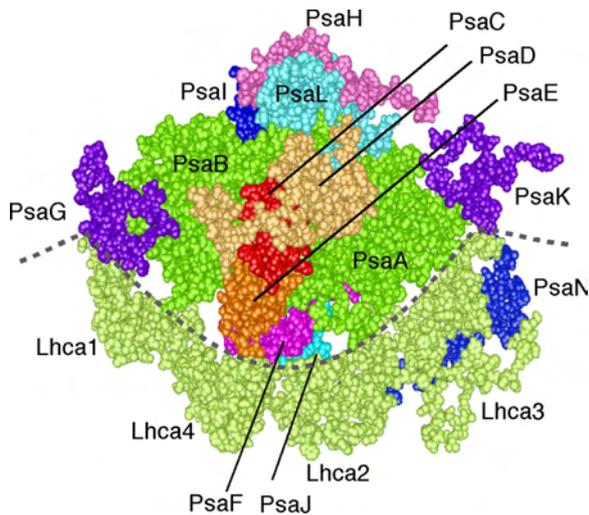


図2 系1複合体のサブユニット構造

植物の系1複合体の結晶構造解析により明らかにされたサブユニット構造を示す。系1コアとアンテナ複合体 (LHCI) から構成されるPSI-LHCI超分子複合体が形成されているのをストロマ側から見た構造である。点線が系1コア複合体とLHCI複合体の境界を示す。反応中心サブユニットPsaAとPsaBのストロマ側にPsaC/D/Eが結合する。LHCIと接する部位にそれぞれ膜を貫通するヘリックスを1本もつPsaFとPsaJが存在する。反応中心に対して反対側にPsaH/I/Lが存在する。PsaOはこの構造には含まれていないが、PsaHとPsaLの近傍に存在する。LHCI 4量体の両端に PsaG と PsaK が存在する。また、Lhca2とLhca3のルーメン側にPsaNが結合する。

初期電子供与体 (P700) と電子受容体 (A<sub>0</sub>) が近接して存在し、電荷分離を安定化する役割を果たす一連の電子受容体 (A<sub>1</sub>, F<sub>X</sub>, F<sub>A</sub>, F<sub>B</sub>) が整然と並んでいる<sup>1)</sup>。その結果、A<sub>0</sub>の電子はF<sub>B</sub>まで迅速に伝達され、P700<sup>+</sup>への電子の逆流 (逆反応) が抑えられ、効率的にFdが還元される。

図2に示したのは、ストロマ側から見た植物の系1複合体のサブユニット構造である<sup>2)</sup>。各サブユニットを色分けしたが、数が多いため詳細は分かりにくいかもしれない。点線の上側の構造が系1コア複合体で、周辺部のサブユニット組成に多少に違いがあるが、シアノバクテリアと高等植物で本質的な差はほとんどない。しかし、シアノバクテリアではコア複合体が3量体を形成するが<sup>1)</sup>、高等植物ではコア複合体にアンテナ複合体 (LHCI) が結合した超分子複合体が単量体で存在する<sup>2)</sup>。表1にシアノバクテリア、緑藻クラミドモナス、高等植物の系1複合体のサブユニット組成をまとめた。P700からF<sub>X</sub>までの電子伝達成分は反応中心サブユニットであるPsaAとPsaBに結合する。一方、鉄硫黄中心F<sub>A</sub>とF<sub>B</sub>は反応中心サブユニッ

トのストロマ側に存在する小型サブユニットPsaCに結合する。系1コアには約100分子のクロロフィルa (Chla) と約20分子のβ-カロテン (β-Car) が存在するが、そのほとんどは反応中心サブユニットに結合し、コアアンテナとして光捕集をする。PsaC、PsaD、PsaEはストロマ側にFd結合部位を形成する。一方、PsaFはPsaJと隣接しルーメン側のPcもしくはCyt. c 結合部位の一部を形成する。また、PsaIとPsaLは反応中心を挟んでPsaFの反対側に存在し、クラスターを形成する。シアノバクテリアでは3量体形成の安定化にこれらのサブユニットが関与している。しかし、高等植物にはシアノバクテリアはもたないPsaHとその近傍にPsaOが存在する<sup>3)</sup>。さらにこれらのサブユニットはステート遷移の過程で系1へ移動するアンテナ複合体の結合に関与する。その他に、高等植物にはPsaGとPsaKがLHCI 4量体の両端に対称的に存在し、LHCIの結合を安定化している<sup>4,5)</sup>。シアノバクテリアにはPsaGが存在しないがPsaMをもつ。

### 3. 系1複合体の分子集合の解析に有利な緑藻クラミドモナス

光化学系複合体の分子集合の解析にはシアノバクテリア、クラミドモナス、タバコやシロイヌナズナがモデル生物としてよく使われる。その理由は、(1)ゲノム

表1 系1複合体のサブユニット組成

サブユニット	植物	クラミドモナス	シアノバクテリア
PsaA	+	+	+
PsaB	+	+	+
PsaC	+	+	+
PsaD	+	+	+
PsaE	+	+	+
PsaF	+	+	+
PsaG	+	+	-
PsaH	+	+	-
PsaI	+	+	+
PsaJ	+	+	+
PsaK	+	+	+
PsaL	+	+	+
PsaM	-	-	+
PsaN	+	+	-
PsaO	+	+	-
PsaP	+	-	-
PsaX	-	-	+
Lhca1	+	+	-
Lhca2	+	+	-
Lhca3	+	+	-
Lhca4	+	+	-
Lhca5	+	+	-
Lhca6	+	+	-
Lhca7	-	+	-
Lhca8	-	+	-
Lhca9	-	+	-



図3 緑藻クラミドモナス

単細胞で鞭毛を2本もち、細胞体積の40%を占める葉緑体を1つもつ。光独立栄養的に生育し、酢酸塩存在下では従属栄養的に生育する。

解析が進んでいる、(2)核と葉緑体遺伝子の形質転換系が確立している、(3)光化学系複合体の変異株が単離されている、(4)高度な生化学的解析が可能である、などである。複合体の生合成は多数の構成サブユニットやコファクターが生合成された後の分子集合過程を詳細に調べる必要があるため、(4)の条件は重要である。単細胞の真核藻であるクラミドモナス (*Chlamydomonas reinhardtii*) は系1複合体の分子集合の解析に最も適したモデル生物の一つであり(図3)、これまでにその解明に大きく貢献してきた<sup>6)</sup>。光化学系複合体の生合成の様々な段階で欠損をもつ変異株のコレクションがあり、主要な光化学系複合体サブユニットをコードする葉緑体遺伝子の特異的形質転換が容易であり、構成サブユニットの生合成後の分子集合過程を分析する上で必須なタンパク質のパルスラベル法が確立している。その他に研究室での培養が容易であるなどの長所をもつ。しかし、シロイヌナズナに比べて核遺伝子にコードされた分子集合に関与する因子の解析が容易でない欠点がある。今後、変異株の核ゲノム上の原因遺伝子の効率的なクローニング法の開発が進めば、事情が大幅に改善されると期待される。

#### 4. 分子集合に関与する因子

機能的な系1複合体が生合成されるには、多数の構成成分が秩序正しく分子集合されなければならない。多数の成分が自発的に集合して機能的な構造体が形成されるとは考えにくく、緻密な分子集合過程を介添えする因子や装置が存在するはずである。

系1複合体の合成に影響を与える因子は多数存在する。それは、系1サブユニットの遺伝子発現に関与す

る因子やコファクターの生合成に関与する酵素が多数存在するため、その一つが変異を受けると系1複合体の蓄積に影響を受けるからである。したがって、系1複合体の分子集合に直接関与する因子の変異株は、系1サブユニット遺伝子の発現(系1遺伝子のmRNAの蓄積と系1タンパク質の合成)やコファクター生合成は正常であるにもかかわらず、系1複合体の蓄積が正常に行われないことを指標にスクリーニングしなければならない。

葉緑体ゲノムにコードされるYcf3とYcf4はこれまでに最も解析が進んでいる因子で、系1サブユニットの翻訳後の過程で重要な役割を果たしていると考えられている<sup>7-9)</sup>。これらは酸素発生理型光合成生物に保存されている。Ycf3は膜貫通ヘリックスをもたないチラコイド膜の表在性タンパク質で、TPR (tetra-rico peptide repeat) モチーフをもつことから他のタンパク質と相互作用すると予想されている。クラミドモナスのycf3遺伝子を欠損させると系1サブユニットの遺伝子発現は正常であるが、系1複合体の蓄積は検出限界以下になる<sup>7)</sup>。TPRモチーフを欠損させた変異株は正常に系1複合体を蓄積するので、TPRモチーフは系1複合体の分子集合に必須ではない。しかし、大腸菌に大量発現させたYcf3は系1サブユニットのPsaAとPsaDと相互作用するので、系1サブユニットの分子集合に直接関与すると考えられている<sup>10)</sup>。シアノバクテリアのYcf3はチラコイド膜と細胞膜の結合部位に局在し、そこが反応中心複合体の合成部位であると指摘されている<sup>11)</sup>。しかし、葉緑体のチラコイド膜の特定の部位にYcf3が局在することを示す証拠は得られていない。葉緑体とシアノバクテリアの間には、系1複合体が分子集合する部位に違いがあるのかもしれない。

Ycf4はN末端側に2つの膜貫通ヘリックスをもつチラコイド膜に局在するタンパク質である。この遺伝子の欠損株はシアノバクテリアで最初に作出された<sup>12)</sup>。この欠損株は光合成的に生育し、系2に対する系1の量比が大きく減少していたため、Ycf4は光合成機能に必須ではないが光化学系の量比を調節する機能を持つ因子であると結論された。これに対して、クラミドモナスの欠損株は系1複合体を検出限界以下にしか蓄積しなかったため、Ycf4は系1複合体の生合成に必須な因子である<sup>7)</sup>。興味深いことに、チラコイド膜を非イオン性界面活性剤で温和に可溶化しショ糖密度勾配超遠心法にかけると、Ycf4は大きな分子量の画分

に分離され、複合体の成分であることが示唆された。そこで、タグを融合したYcf4を発現するクラミドモナスの形質転換株からYcf4を含む複合体をアフィニティークロマトグラフィーで精製しその成分を分析すると、Ycf4複合体には新規に合成された系1反応中心サブユニット (PsaAとPsaB) の他にPsaF、PsaC、PsaD、PsaE が存在することが明らかにされた<sup>13)</sup>。さらに、これらのサブユニットはクロロフィルとカロテノイドを結合した複合体を形成していたため、系1コア複合体はYcf4複合体上で形成されると考えられる。Ycf4複合体は系1複合体の分子集合を効率化したり、中間体を安定化したりする足場タンパク質の役割を果たしていると考えられる。

シアノバクテリアで同定されたYcf3<sup>78)</sup>もしくはシロイヌナズナで同定されたオーソログのPyg7 (pale yellow green 7)<sup>14)</sup>も系1複合体の蓄積に関与する因子である。Ycf3と同様にTPRモチーフをもち、チラコイド膜に局在し、系1複合体と相互作用する。シアノバクテリアの欠損株では系1複合体が30%程度減少するに過ぎないが、系1コア複合体の3量体形成が影響を受ける。一方、シロイヌナズナの欠損株では系1タンパク質は合成されるが複合体は蓄積しない。Pyg7はYcf4と同様にシアノバクテリアでは必須ではないが、葉緑体では必須である。

その他にも表2にまとめたように系1複合体の蓄積に関与する因子が報告されている。しかし、これらの

表2 系1複合体の分子集合に関与する因子

因子	特徴・機能など	文献番号
Ycf3	TPRモチーフ	7, 9, 10
Ycf4	系1分子集合に必須複合体を形成	7, 13
Pyg7(Ycf37)	足場タンパク質RPRモチーフ	8, 14, 26
Hcf44	系1分子集合PsaCの分子集合	27
FtsH	AAA protease系1の蓄積	28
BtpA	系1の蓄積	29
viridis-zb	系1の蓄積に必須	30
Apo1, CnfU, Hcf101	鉄硫黄中心の合成	31-33

因子の機能の詳細はほとんど明らかにされていない。また、系1に存在する3種の鉄硫黄中心の形成に関与する因子が見つかった。これらの因子の欠損は系1複合体の合成を損なうことから、鉄硫黄中心の形成は系1複合体の分子集合もしくは安定性に重要な役割を果たしていると考えられる。

これまでに報告された因子の中には、系1複合体の蓄積に対してシアノバクテリアでは必須ではないが、クラミドモナスや高等植物では必須であるものがある。欠損株の表現型に差が生じる理由は明確ではないが、シアノバクテリアでは同等の機能をもつ複数の因子が関わっているのかもしれない。さもないければ、これらの因子は分子集合中間体の安定化や分解に対する保護の役割を果たしているのかもしれない。この場合、葉緑体の方がシアノバクテリアより分子集合中間体を分解・除去する活性が高いのかもしれない。例えば、光化学系複合体の構成サブユニットの一つを欠損させると (例えば系1のPsaC<sup>15)</sup>や系2のPsbK<sup>16)</sup>など)、葉緑体の方が不完全な複合体が速く分解される。これは、損傷を受けたり、構造が不完全であったりするタンパク質を除去する活性が葉緑体の方が高いことを示唆している。

### 5. 系1複合体の段階的分子集合

系1複合体は多数の成分から構成されるが、各成分の分子集合は中心成分 (反応中心複合体) から周辺成分 (小型サブユニット) へと段階的に進むはずである (図4)。したがって、反応中心を形成する2種の相同な反応中心サブユニットPsaAとPsaBの分子集合が最初の過程であると考えられる。確かに、反応中心サブユニットが欠損すると他の構成成分は合成されたとしても速やかに分解してしまう。これに対して、複合体の周辺に結合するサブユニットを欠損させても系1複合体の主要部分は分子集合することが多い。反応中心サブユニットは11の膜貫通領域を含むため極めて疎水性が高く、多数のChlaとβ-Car、2分子のナフトキノン、鉄硫黄中心などのコファクターを結合するため、反応中心の分子集合過程は最も複雑で困難な過程である。反応中心サブユニットの合成とコファクターの結合は同時に起こるのだろうか。これに明確に答えるのは難しい。タンパクが蓄積しないとコファクターは存在しないし、コファクターの合成を阻害すると反応中心の蓄積は著しく抑えられる。例えば、

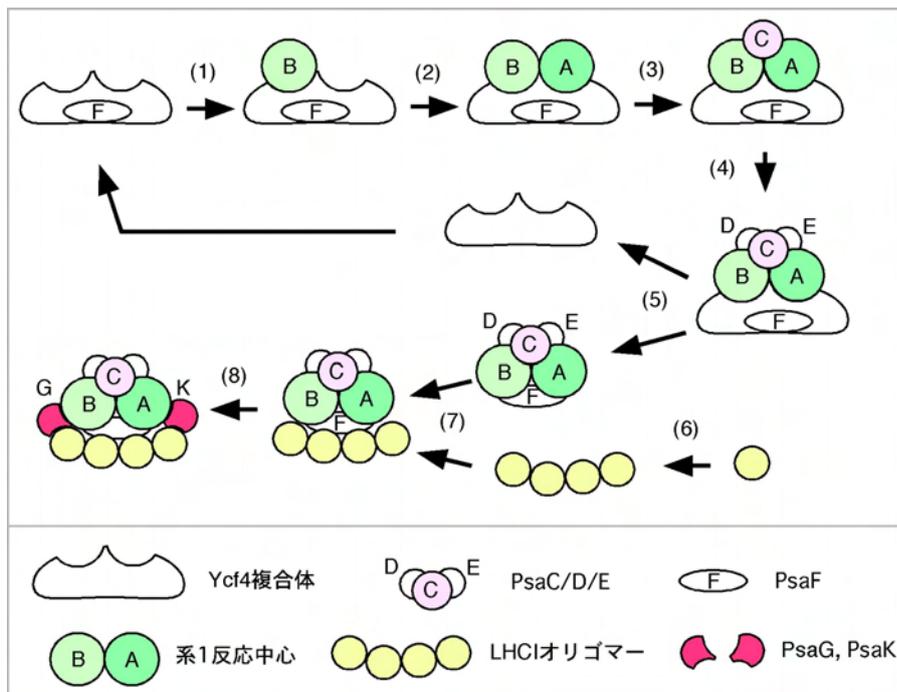


図4 系1複合体サブユニットの分子集合モデル

葉緑体のチラコイド膜上で系1サブユニットが段階的に分子集合する過程を示す。足場タンパク質の役割を果たすサイズの大きなYcf4とPsaFを含む複合体上にPsaBが分子集合し (1)、その次にもう一つの反応中心サブユニットPsaAが分子集合し、反応中心複合体が形成される (2)。その後、ストロマ側に存在するPsaCが分子集合する (3)。PsaDとPsaEがPsaCに隣接して分子集合し、Fd結合部位が形成される (4)。この段階の前でPsaFが反応中心に移動し、系1コア複合体が形成され、Ycf4複合体と遊離する (5)。Ycf4複合体は再び分子集合過程に再利用される。ここまでの分子集合過程はかなり迅速に進む分子集合の初期段階であり、Ycf4以外にもYcf3やPgy7などの因子が関与すると考えられる。LHCIの合成とオリゴマー化は系1欠損株でも起こるため、系1複合体の合成とは独立して行われる (6)。その後、系1コア複合体とLHCIのオリゴマーは結合して、PSI-LHCIが形成される (7)。分子集合過程の最終段階は、未成熟のPSI-LHCIにPsaGとPsaKが結合する過程である (8)。

Chl<sub>a</sub>が合成されないと反応中心サブユニットの合成および反応中心複合体の安定性が著しく低下し、系1複合体は形成されない<sup>17)</sup>。クラミドモナスではカロテノイドは系1複合体の合成もしくは安定性に重要であるが、*Scenedesmus*では系1複合体の分子集合には必ずしも必要でない。また、鉄硫黄中心の合成が欠損した変異株では系1複合体の蓄積は著しく減少するため、このコファクターが系1複合体の合成もしくは安定性に重要である (表2)。おそらくコファクターの存在は系1反応中心サブユニットの合成を促進し、またコファクターが結合するとサブユニットが安定化されるため、タンパクの合成とコファクターの結合は同時もしくは連続して起こると考えるのが妥当であろう。

真核光合成生物ではPsaA/B/Cは葉緑体ゲノムにコードされ、葉緑体内で合成される。これらの合成と分

子集合の制御機構はクラミドモナスで詳しく調べられている。PsaAの欠損株ではPsaBは合成されるが、PsaBの欠損株ではPsaAはほとんど合成されない。この結果は、PsaBが最初に合成され、そこにPsaAが分子集合することを示唆している<sup>18)</sup>。この時、PsaBが存在しないため分子集合できないPsaAが*psaA*のmRNAと相互作用し翻訳を自己制御する。このようにPsaAはPsaBの発現量と一致させる分子機構が存在する<sup>19)</sup>。同様な制御機構がシアノバクテリアにもあるかどうかは分かっていない。さらに、PsaAとPsaBから構成される反応中心が形成された後、鉄硫黄中心を結合するPsaCが分子集合する。反応中心が存在しないと分子集合できないPsaCはPsaAと同様

の機構により*psaC*のmRNAと相互作用し翻訳が自己制御される。したがって、系1複合体の合成の初期は、PsaB、PsaA、PsaCの順番で分子集合すると言える。ところで、PsaCはストロマ側に存在するサブユニットで、PsaDとPsaEと共にFd結合部位を形成している。結晶構造からも明らかなように、PsaCが内側に、PsaDとPsaEがそれを覆うように存在している。PsaC欠損株ではPsaDの蓄積しなくなることから、PsaCが分子集合した後、PsaDとPsaEが分子集合すると考えられる<sup>20,21)</sup>。精製したYcf4複合体に反応中心の他に、PsaC、PsaD、PsaEが存在したことから、反応中心複合体とストロマ側の3種のサブユニットはYcf4複合体上で分子集合すると考えられる。

葉緑体の系1コア複合体の周辺部には、PsaH、PsaI、PsaL、PsaOがクラスターを形成して存在する。シアノバクテリアにはPsaHとPsaOは存在せず、PsaIと

PsaLの領域が3量体形成の安定化に関与する。一方、植物や藻類では、この領域はステート遷移に伴うアンテナ複合体の可逆的結合に関与する。このクラスターの形成はコア複合体の分子集合後に起こるのであろう。シアノバクテリアでは3量体形成の前に起こることは容易に想像できる。コア複合体の構造からPsaLとPsaIが最初に分子集合し、その後PsaHが、最後にPsaOが結合すると考えられる。PsaOのknock-down株でも正常に系1複合体が形成されることから、この順番は支持されている<sup>3)</sup>。PsaFとPsaJはアンテナ複合体とコア複合体の境界領域に存在する。Ycf4複合体にPsaFが存在し、系1コア複合体の分子集合の後半に、このサブユニットがYcf4複合体からコア複合体へ移動して結合すると考えられる。しかし、PsaFおよびPsaJを欠損させてもコア複合体の蓄積は大きく損なわれることはない<sup>22,23)</sup>。しかし、欠損株ではアンテナ複合体(LHCI)の結合が弱くなることから、コア複合体とLHCIの結合の安定化に関与している。PsaFとPsaJはその存在部位を考慮するとLHCIの結合より前に分子集合すると考えるのは合理的であろう。

PsaFとPsaJ以外に3つのサブユニットPsaG、PsaKとPsaNもLHCIの近傍に存在する。PsaGとPsaKはLHCIの4量体の両端に存在し、LHCIの構造の安定化に関与する。興味深いことに、活発に系1複合体を合成する対数増殖期の緑藻クラミドモナスではPsaGとPsaKが結合していない系1複合体が2-3%程度蓄積することが示された<sup>24)</sup>。タンパク質のパルス・チェースラベル実験から、このサブ複合体は一過性的に蓄積し、他の分子集合過程と比べてかなりゆっくりと成熟型の複合体へ変換されることが示された。このサブ複合体にはすでにLHCIが結合しているが、PsaGとPsaKが存在しないためLHCIの結合は弱く、分析のためチラコイド膜を温和な条件で可溶化しても遊離してしまったと考えられる。LHCIのオリゴマー形成は系1複合体に結合してから起こるのではなく、オリゴマーを形成し終えてから系1複合体へ結合すると考えられる。その理由は、クラミドモナスでは系1欠損株でもLHCIはほぼ正常に合成され、オリゴマー形成するからである<sup>25)</sup>。LHCIのオリゴマーが系1複合体へ結合するとき、PsaGとPsaKが存在するとその結合過程が妨害されるのかもしれない。そして、LHCIオリゴマーが分子集合した後、その結合を安定化するためPsaGとPsaKが結合するのであろう。この過程は系1複合体の

分子集合過程の中では最もゆっくり進むが(30分くらい)、すでに機能上重要な構造は形成されているので、それでも問題ないのであろう。興味深い課題として残されているのは、PsaNである。このサブユニットはLHCIを持たないシアノバクテリアには存在しないが、その結合部位はLHCIのLhca2とLhca4のルーメン側である。PsaNは系1サブユニットとされているが、奇妙なことにLHCIとより密接に結合している。それでは系1複合体の合成過程でPsaNはどのように分子集合するのであろうか。今のところ明確な答えは得られていないが、PsaNのLHCIへの結合は、LHCIのオリゴマー化の時か、LHCIオリゴマーが系1コア複合体へ結合した後ではないかと考えられる。

## 6. 今後の展望

光化学系複合体の分子集合過程の解析は実験技術上の難しさがあり解明すべき課題が多く残されている。特に、分子集合過程が速く進行すること、多数の成分が関与すること、十分の量の分子集合の中間体が得られないこと、などが障害となっていた。これからは、タンパク質の質量分析技術やコファクターの分析の高度化・微量化、分子遺伝学的手法の発展などにより新しい研究が展開されるであろう。また系2やシトクロム<sub>b<sub>6</sub>f</sub>複合体の分子集合の解析の進展も系1複合体の分子集合の解明にとって大きく貢献すると期待される。

Received April 19, 2011, Accepted April 19, 2011,  
Published April 30, 2011

## 参考文献

1. 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.
2. Amunts, A., Toporik, H., Borovikova, A., and Nelson, N. (2010) Structure determination and improved model of plant photosystem I, *J. Biol. Chem.* 285, 3478-3486.
3. Jensen, P. E., Haldrup, A., Zhang, S., and Scheller, H. V. (2004) The PSI-O subunit of plant photosystem I is involved in balancing the excitation pressure between the two photosystems, *J. Biol. Chem.* 279, 24212-24217.
4. Varotto, C., Pesaresi, P., Jahns, P., Lessnick, A., Tizzano, M., Schiavon, F., Salamini, F., and Leister, D.

- (2002) Single and double knockouts of the genes for photosystem I subunits G, K, and H of Arabidopsis. Effects on photosystem I composition, photosynthetic electron flow, and state transitions, *Plant Physiol.* **129**, 616-624.
5. Jensen, P. E., Rosgaard, L., Knoetzel, J., and Scheller, H. V. (2002) Photosystem I activity is increased in the absence of the PSI-G subunit, *J. Biol. Chem.* **277**, 2798-2803.
  6. Harris, E. H. (2009) *The Chlamydomonas Sourcebook* Second Edition.
  7. Boudreau, E., Takahashi, Y., Lemieux, C., Turmel, M., and Rochaix, J. D. (1997) The chloroplast *ycf3* and *ycf4* open reading frames of *Chlamydomonas reinhardtii* are required for the accumulation of the photosystem I complex, *EMBO J.* **16**, 6095-6104.
  8. Wilde, A., Lunser, K., Ossenbuhl, F., Nickelsen, J., and Borner, T. (2001) Characterization of the cyanobacterial *ycf37*: mutation decreases the photosystem I content, *Biochem J.* **357**, 211-216.
  9. Ruf, S., Kossel, H., and Bock, R. (1997) Targeted inactivation of a tobacco intron-containing open reading frame reveals a novel chloroplast-encoded photosystem I-related gene, *J. Cell. Biol.* **139**, 95-102.
  10. Naver, H., Boudreau, E., and Rochaix, J. D. (2001) Functional studies of Ycf3: its role in assembly of photosystem I and interactions with some of its subunits, *Plant Cell* **13**, 2731-2745.
  11. Zak, E., and Pakrasi, H. B. (2000) The BtpA protein stabilizes the reaction center proteins of photosystem I in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803 at low temperature, *Plant Physiol.* **123**, 215-222.
  12. Wilde, A., Hartel, H., Hubschmann, T., Hoffmann, P., Shestakov, S. V., and Borner, T. (1995) Inactivation of a *Synechocystis* sp strain PCC 6803 gene with homology to conserved chloroplast open reading frame 184 increases the photosystem II-to-photosystem I ratio, *Plant Cell* **7**, 649-658.
  13. Ozawa, S., Nield, J., Terao, A., Stauber, E. J., Hippler, M., Koike, H., Rochaix, J. D., and Takahashi, Y. (2009) Biochemical and structural studies of the large Ycf4-photosystem I assembly complex of the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*, *Plant Cell* **21**, 2424-2442.
  14. Stockel, J., Bennewitz, S., Hein, P., and Oelmuller, R. (2006) The evolutionarily conserved tetratricopeptide repeat protein pale yellow green7 is required for photosystem I accumulation in Arabidopsis and copurifies with the complex, *Plant Physiol.* **141**, 870-878.
  15. Takahashi, Y., Goldschmidt-Clermont, M., Soen, S. Y., Franzen, L. G., and Rochaix, J. D. (1991) Directed chloroplast transformation in *Chlamydomonas reinhardtii*: insertional inactivation of the *psaC* gene encoding the iron sulfur protein destabilizes photosystem I, *EMBO J.* **10**, 2033-2040.
  16. Takahashi, Y., Matsumoto, H., Goldschmidt-Clermont, M., and Rochaix, J. D. (1994) Directed disruption of the *Chlamydomonas* chloroplast *psbK* gene destabilizes the photosystem II reaction center complex, *Plant Mol. Biol.* **24**, 779-788.
  17. Herrin, D. L., Battey, J. F., Greer, K., and Schmidt, G. W. (1992) Regulation of chlorophyll apoprotein expression and accumulation. Requirements for carotenoids and chlorophyll, *J. Biol. Chem.* **267**, 8260-8269.
  18. Girard-Bascou, J., Choquet, Y., Schneider, M., Delosme, M., and Dron, M. (1987) Characterization of a chloroplast mutation in the *psaA2* gene of *Chlamydomonas reinhardtii*, *Curr. Genet* **12**, 489-495.
  19. Wostrikoff, K., Girard-Bascou, J., Wollman, F. A., and Choquet, Y. (2004) Biogenesis of PSI involves a cascade of translational autoregulation in the chloroplast of *Chlamydomonas*, *EMBO J.* **23**, 2696-2705.
  20. Yu, J., Smart, L. B., Jung, Y. S., Golbeck, J., and McIntosh, L. (1995) Absence of PsaC subunit allows assembly of photosystem I core but prevents the binding of PsaD and PsaE in *Synechocystis* sp. PCC6803, *Plant Mol. Biol.* **29**, 331-342.
  21. Mannan, R. M., Pakrasi, H. B., and Sonoike, K. (1994) The PsaC protein is necessary for the stable association of the PsaD, PsaE, and PsaL proteins in the photosystem I complex: analysis of a cyanobacterial mutant strain, *Arch. Biochem. Biophys.* **315**, 68-73.
  22. Farah, J., Rappaport, F., Choquet, Y., Joliot, P., and Rochaix, J. D. (1995) Isolation of a *psaF*-deficient mutant of *Chlamydomonas reinhardtii*: efficient interaction of plastocyanin with the photosystem I reaction center is mediated by the PsaF subunit, *EMBO J.* **14**, 4976-4984.
  23. Fischer, N., Boudreau, E., Hippler, M., Drepper, F., Haehnel, W., and Rochaix, J. D. (1999) A large fraction of PsaF is nonfunctional in photosystem I complexes lacking the PsaJ subunit, *Biochemistry* **38**, 5546-5552.
  24. Ozawa, S., Onishi, T., and Takahashi, Y. (2010) Identification and characterization of an assembly intermediate subcomplex of photosystem I in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*, *J. Biol. Chem.* **285**, 20072-20079.
  25. Takahashi, Y., Yasui, T. A., Stauber, E. J., and Hippler, M. (2004) Comparison of the subunit compositions of the PSI-LHCI supercomplex and the LHCI in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*, *Biochemistry* **43**, 7816-7823.
  26. Duhring, U., Ossenbuhl, F., and Wilde, A. (2007) Late assembly steps and dynamics of the cyanobacterial photosystem I, *J. Biol. Chem.* **282**, 10915-10921.
  27. Heck, D. A., Miles, D., and Chitnis, P. R. (1999) Characterization of two photosynthetic mutants of maize, *Plant Physiol.* **120**, 1129-1136.
  28. Mann, N. H., Novac, N., Mullineaux, C. W., Newman, J., Bailey, S., and Robinson, C. (2000) Involvement of an FtsH homologue in the assembly of functional photosystem I in the cyanobacterium *Synechocystis* sp.

- PCC 6803, *FEBS Lett.* 479, 72-77.
29. Bartsevich, V. V., and Pakrasi, H. B. (1997) Molecular identification of a novel protein that regulates biogenesis of photosystem I, a membrane protein complex, *J. Biol. Chem.* 272, 6382-6387.
30. Nielsen, V. S., Scheller, H. V., and Moller, B. L. (1996) The photosystem I mutant *viridis-zb63* of barley (*Hordeum vulgare*) contains low amounts of active but unstable photosystem I, *Physiol. Plant.* 98, 637-644.
31. Amann, K., Lezhneva, L., Wanner, G., Herrmann, R. G., and Meurer, J. (2004) *ACCUMULATION OF PHOTOSYSTEM ONE1*, a member of a novel gene family, is required for accumulation of [4Fe-4S] cluster-containing chloroplast complexes and antenna proteins, *Plant Cell* 16, 3084-3097.
32. Yabe, T., Morimoto, K., Kikuchi, S., Nishio, K., Terashima, I., and Nakai, M. (2004) The Arabidopsis chloroplastic NifU-like protein CnfU, which can act as an iron-sulfur cluster scaffold protein, is required for biogenesis of ferredoxin and photosystem I, *Plant Cell* 16, 993-1007.
33. Stockel, J., and Oelmuller, R. (2004) A novel protein for photosystem I biogenesis, *J. Biol. Chem.* 279, 10243-10251.

## Photosystem I Complex Assembly

Yuichiro Takahashi\*

The Graduate School of Natural Science and Technology, Okayama University

## 「C4回路で機能するナトリウム依存性ピルビン酸輸送機構の解明」 にまつわる話<sup>‡</sup>

広島大学大学院 理学研究科 生物科学専攻  
古本 強

### 1. 序

2010年の6月に東京大学駒場キャンパスにて第一回光合成学会が開催されました。この記念すべき学会のシンポジウムに光栄にも招かれ、そこで「C4回路で機能するナトリウム依存性ピルビン酸輸送機構の解明」と題した講演を行いました。この講演内容は、プラスチド局在型のナトリウム依存性ピルビン酸輸送体の単離と解析について近年著者が行っている実験結果を報告したものです。そして、この講演内容を本欄において紹介することが流れ上求められているのですが、実はこの原稿を書いている時点においてまだ論文文化にいたっておらず、研究内容を公表する事態は避けねばならないこととなっています。シンポジウムを企画された埼玉大学の西田先生は、この事態を想定されており、こうした場合には周辺の話題提供でかまいませんと、とても親切な提案をくださいました。ここではそのお言葉に甘えて、当該輸送体の単離・解析に至るまでの道のりの中でも論文では触れななさそうな話題、とくに研究背景について記述しようと思います。

### 2. 「ピルビン酸輸送体を単離してみたい」と思ったきっかけ

そもそもピルビン酸輸送体を単離してみたいと思ったいきさつは何だったのか、それを思い出してみるところから始めようと思います。筆者は、10年以上も前に京都大学農学部の泉井桂研究室でトウモロコシの初期炭酸固定酵素「ホスホエノールピルビン酸カルボキシラーゼ (PEPC)」のリン酸化を介した活性制御機構の解明を研究テーマに卒業研究に取り組んでいました。その当時は、植物にカルシウム依存性プロテイン

キナーゼ (CDPK) が存在するという発見が Nature 誌に報告されるなど、リン酸化シグナルカスケードやプロテインキナーゼやらといった言葉が各ジャーナルをにぎわせており、また PCR の開発がノーベル賞の対象になるなど、分子生物学が盛んになりつつある状況でした。トウモロコシ PEPC もリン酸化により生化学的性状が変わるのでこれに関わるキナーゼ分子を同定するべく、日夜 PCR をしていました。この実験過程で、本来の目的とは異なるのですが、CDPK に類似したプロテインキナーゼを単離することに成功しました。その生化学的特徴が一風変わっていると確認できましたので、これをネタに、ゴードン会議という国際会議に出かけました<sup>1)</sup>。これが私の学会デビューでした。

その会場で、当時名古屋大学におられた榊原さん（現在、理化学研究所）と谷口さん（現在、名古屋大学農学部）に出会いました。そして「君の単離した遺伝子はトウモロコシの葉肉細胞、それとも維管束鞘細胞、どちらに発現しているの？」と質問されたのです。実は、それまでトウモロコシを育てたこともなく、二つの細胞で光合成がなされるというC4光合成の基礎すら理解していませんでした。泉井教授の植物生理学の授業では聴いていたに違いないのですが、自分の実験とどうつながるか考えたこともなかった、というのが正直な気持ちでした。もちろん返答できません。榊原さんは、さらにいくつかの質問の後、そんな私を指して「Kanai & Edward も知らないなんて、泉井先生、この学生は勉強不足です。」と今から思えば極めて的を得た指摘をくださいました。

Kanai & Edward<sup>2)</sup>とは、この光合成学会の皆様なら

<sup>‡</sup> 解説特集「最新の光合成研究と未来」

\* 連絡先 E-mail: tfurumoto@hiroshima-u.ac.jp

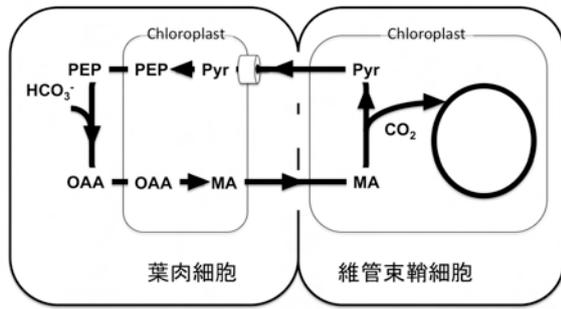


図1 トウモロコシにおけるC4光合成炭素代謝回路の模式図とピルビン酸輸送体の位置

ホスホエノールピルビン酸 (PEP)、ピルビン酸 (Pyr)、オキサロ酢酸 (OAA)、リンゴ酸 (MA)。簡略化のためカルビン回路は丸で示している。

きっとご存知の論文かもしれません。1973年にPlant Physiology誌に記載された金井龍二先生の論文のことです。この論文ではC4植物において葉肉細胞と維管束鞘細胞の二つを分離する技術を確認したことが報告されています。この論文の後、この技術を元にそれぞれの細胞での代謝酵素の偏りが広く調査され、現在のC4光合成炭素代謝回路の理解が飛躍的に進歩しました。なお、金井先生はその手法を確認された後、葉肉細胞葉緑体の包膜にピルビン酸輸送活性があることを突き止められました(図1)。さらに、それがC4光合成の重要な輸送機能を担っていることを明らかにされ、この性状解析を行われました。輸送体の解析は一般にとっても難しいです。膜に正確に配置されてこそ輸送活性を示しうるということは、単離・精製を中心とする生化学的解析には持ち込みにくいことを意味しています。結果、現在のこのポストゲノムの時代にあっても、植物を含むヒト・酵母・線虫・昆虫のミトコンドリアやプラスチドなどの細胞内オルガネラに存在するピルビン酸輸送体は、その重要性にもかかわらずいまだに同定されていません。

分子生物学的手法には習熟していた私は、mRNAの配列から攻めれば生化学的な難しさを回避してC4回路上で機能する葉緑体ピルビン酸輸送体の分子実体に近づけるのではと考えました。これはかっこよく表現しただけで、本当は、前述のKanai & Edwardの論文に刺激され、この技術と自分の分子生物学的手法を組み合わせれば何か出るかも、と思ったにすぎません。その「何か」のうちの一つにC4光合成で機能するピルビン酸輸送体ははいっているかとも思いました。

トウモロコシの葉肉細胞と維管束鞘細胞を分離し、

各々からmRNAを回収します。そしてこれを鋳型に放射標識すると、葉肉細胞あるいは維管束鞘細胞に発現するmRNAの質および量を表したプローブができます。これをトウモロコシ全葉から調製したcDNAライブラリーに対してハイブリダイズさせ、シグナル強度を比較すれば二つの細胞種で発現量が異なる遺伝子を探ることができます。当時、泉井研究室の助教授であった畑信吾先生(現在名古屋大学 農学部)の授業で習ったディファレンシャルスクリーニング(plus/minus)法の原理に基づいた方法です。「きっとピルビン酸輸送は葉肉細胞葉緑体と維管束鞘細胞葉緑体とで向きが違っているから異なる分子によってコードされているに違いない」として「きっと高発現しているに違いない」、この二つの仮説が満たされるのであれば、「とれる」と考えました。

このディファレンシャルスクリーニングは、半分期待通りに機能しました<sup>3)</sup>。そして、私がドクターを修了するに十分な全くその存在を予期しなかった遺伝子(ホスホエノールピルビン酸カルボキシキナーゼ(PCK))の発見<sup>4)</sup>に結びつきました(図2)。後にわかったことですが、トウモロコシPCKは失活しやすいタンパク質で、維管束鞘細胞の調製の際に部分的に不活性化されている可能性が考えられました。それで酵素活性を主とするそれまでの解析からはトウモロコシ中に高発現するとは考えられないでいた訳です。つまり、不活性化しやすいタンパク質についてもmRNAから攻めれば単離できることがわかりました。ここで明らかになったトウモロコシにおいて二つの脱炭酸酵素(NADP依存性リンゴ酸酵素とPCK)が機能する理由については、未だにわかっていません。また、こうした成果の一方で、結局ピルビン酸輸送体の候補遺伝子を発見するには至りませんでした。

### 3. 転機

博士課程修了後、東京大学に職を得ました。シロイヌナズナの葉の糖代謝調節について研究した後<sup>5)</sup>、一年半後には再び京都に戻りました。その頃の泉井研究室の研究状態は大きな転機を迎えていました。PEPCの結晶構造解析と生化学的解析という研究テーマについては独自性を保てていましたが、もう一つの中心的研究テーマだったPEPCリン酸化酵素遺伝子の探索がついにイギリスのNimmo博士によってなされ<sup>6)</sup>、長らく競争していた案件が終了していたのです。PEPC-PK

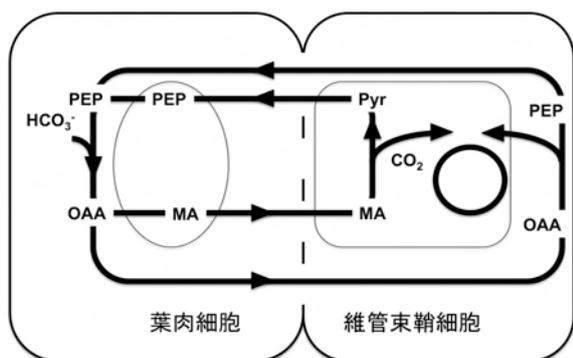


図2 トウモロコシにおけるNADPリンゴ酸酵素による代謝回路（内側）とPCKによる代謝回路（外側）の存在を示した模式図

グループ出身の私には、とてもショックな出来事でした。

その当時、泉井研究室ではフラベリア属の植物を扱い始めていました。この属の植物では、つい最近C4化への進化が始まったとされ、典型的なC4種以外にもC3種が存在するほか、なんと中間的な性状を示す種までが存在します<sup>7)</sup>。「つい最近」というのがみそで、それぞれの種間での遺伝的背景が近く、遺伝子配列は各々の遺伝子で酷似しています。また*Flaveria bidentis*という種では比較的容易な形質転換法が確立されており<sup>8)</sup>、次世代のモデルC4植物ともくされてきました。話が若干ずれますが、この形質転換が容易という特徴を生かし、C4植物種 (*F. bidentis*) からPEPC-PK遺伝子を単離し、この機能抑制植物を作成するために、オーストラリアに渡りました。形質転換植物の後代について生理解析を行い、その結果については論文にしましたが<sup>9)</sup>、これはずいぶん後の話です。いずれにしても私が泉井研究室に赴任する前に、すでにフラベリアという植物を扱う研究土壌が泉井研究室には用意されており、赴任後にはこのフラベリアなる植物をうまく研究にいかせないかと考えていました。

これまではKanai & Edwardの論文に影響されて、葉肉細胞と維管束鞘細胞のDifferenceに着目し、その観点から離れることができないでいましたが、ある日、C3種とC4種間での発現比較はどうだろうと思ひ立ちました。今回のこの寄稿を機にノートを見直したところ、このアイデアの元となるメモがあり、「教授室で議論の際に」という一文が添えられていました。これまで長らく自分だけの思いつきと思っていたのですが、泉井先生との会話の中でたアイデアというのが

本当のようです。このアイデアの骨子は、フラベリア属植物の遺伝的背景の近さを利用してC4種フラベリアに高発現する遺伝子を探すというものです。C4光合成関連の既知の遺伝子はすべてC4植物に高発現していますから、C4光合成に関連する輸送体も同様に高発現している可能性があります。

この考えに同調し、研究テーマをかえたのがその当時修士の学生だった山口君（現在UCバークレイでポスドク）でした。そして100個ほどのC4種フラベリアに高発現する遺伝子クローンのなかから、新規輸送体候補を見つけたのです。解析を始めてから比較的日の浅いときでした。その後、8年ほどの時間を要した一連の解析を経て（ここは論文の肝なので、略します）、この遺伝子がプラスチド局在型のナトリウム依存性ピルビン酸輸送体の分子実体であるとわかったのです。

#### 4. 結び

「犬も歩けば棒に当たる」を体現するかのような、まさに人にあたりながら意見をもらいながらの輸送体の探索でした。もっともはじめのアイデア時点での失敗もあり、時間もかかりました。それらの失敗からめげずに次のアイデアを考えて、そしてやっこのことでピルビン酸輸送体の候補を見つけることができました。ここでは記述できなかったその機能証明にも、多くの人に教えてもらいまた多くの失敗を重ねました。でもなにかを探すというのはこういうことなのかもしれません。最近、また違う研究テーマに出会い、また別の歩き方をしてみたくなっているので、引き続き犬のように歩いて棒にあたってみようと思います。今回は研究に至る背景について記述したために、発見に際して感じたことを述べることはできませんでした。別の機会があれば、そこで述べることにします。

Received March 17, 2011, Accepted March 26, 2011,  
Published April 30, 2011

#### 参考文献

1. Furumoto, T., Ogawa, N., Hata, S., and Izui, K. (1996) Plant calcium-dependent protein kinase-related kinases (CRKs) do not require calcium for their activities,

- FEBS Lett.* 396, 147-151.
2. Kanai, R., and Edwards, G. E. (1973) Separation of mesophyll protoplasts and bundle sheath cells from maize leaves for photosynthetic studies, *Plant Physiol.* 51, 1133-1137.
  3. Furumoto, T., Hata, S., and Izui, K. (1999) cDNA cloning and characterization of maize phosphoenolpyruvate carboxykinase, a bundle sheath cell-specific enzyme, *Plant Mol. Biol.* 41, 301-311.
  4. Furumoto T., Hata S., and Izui K. (2000) Isolation and characterization of cDNAs for differentially accumulated transcripts between mesophyll cells and bundle sheath strands of maize leaves, *Plant Cell Physiol.* 41, 1200-1209.
  5. Furumoto T., Teramoto M., Inada N., Ito M., Nishida I., and Watanabe A. (2001) Phosphorylation of a bifunctional enzyme, 6-phosphofructo-2-kinase/fructose-2,6-bisphosphate 2-phosphatase, is regulated developmentally in rosette leaves of *Arabidopsis thaliana*, *Plant Cell Physiol.* 42, 1044-1048.
  6. Hartwell J., Gill A., Nimmo G.A., Wilkins M.B., Jenkins G.I., and Nimmo H.G. (1999) Phosphoenolpyruvate carboxylase kinase is a novel protein kinase regulated at the level of expression, *Plant J.* 20, 333-342.
  7. Ku M. S, Wu J., Dai Z., Scott R. A., Chu C., and Edwards G. E. (1991) Photosynthetic and photorespiratory characteristics of flaveria species, *Plant Physiol.* 96, 518-28.
  8. Chitty J. A., Furbank R. T., Marshall J. S., Chen Z. H., and Taylor W. C. (1994) Genetic transformation of the C<sub>4</sub> plant, *Flaveria bidentis*, *Plant J.* 6, 949-956.
  9. Furumoto T., Izui K., Quinn V., Furbank R. T., and von Caemmerer S. (2007) Phosphorylation of phosphoenolpyruvate carboxylase is not essential for high photosynthetic rates in the C<sub>4</sub> species *Flaveria bidentis*, *Plant Physiol.* 144, 1936-1945.

An Accompanying Story for  
"Identification of a Plastidial Sodium-Dependent Pyruvate Transporter"

Tsuyoshi Furumoto \*

Department of Biological Science, Graduate School of Science, Hiroshima University

## 気孔密度の調節機構とその環境応答\*

京都大学 大学院理学研究科 植物学系  
 嶋田 知生\*、菅野 茂夫、西村 いくこ

### 1. はじめに

葉の表面には無数の気孔が存在し、植物体と大気との間のガス交換に機能している。気孔を通して植物は光合成の基質である二酸化炭素 (CO<sub>2</sub>) を取り込むが、このとき同時に植物体からは水分が失われる。このため、気孔のガス交換効率を調節することは植物の生存にとって非常に重要である。ガス交換の調節システムとしては、気孔の開閉がよく知られている<sup>1)</sup>。また、より長期的な調節システムとして、気孔の数すなわち気孔密度の調節も存在する<sup>2)</sup>。植物は環境に合わせて新しく展開する葉の気孔密度を変化させることができるのである。

近年、モデル植物シロイヌナズナを用いた分子遺伝学的解析から、気孔形成に関与する遺伝子群とそれらの機能が明らかになってきた<sup>3,4)</sup>。気孔ができるとき、

表皮組織では気孔形成のフィードバック抑制が働いており、この抑制性シグナルとして機能する分泌性ペプチドが明らかになっている<sup>5-7)</sup>。一方、最近私たちを含め3つのグループが気孔形成を促進するという逆の機能をもつ分泌性ペプチドを報告した<sup>8-10)</sup>。この促進性ペプチドは葉の内部組織に由来することから、光合成組織と表皮の間の組織間シグナリングの存在が浮上してきた。本稿では、私たちの研究成果を含め、気孔密度の調節機構とその環境応答について解説する。

### 2. シロイヌナズナにおける気孔の形成過程

図1に示すように、気孔は葉の表皮の未分化な細胞から複数のステップを経て形成される<sup>11,12)</sup>。まず、原表皮細胞 (Protoderm) がメリステモイド母細胞 (MMC) に分化し、それが非対称分裂して三角形の

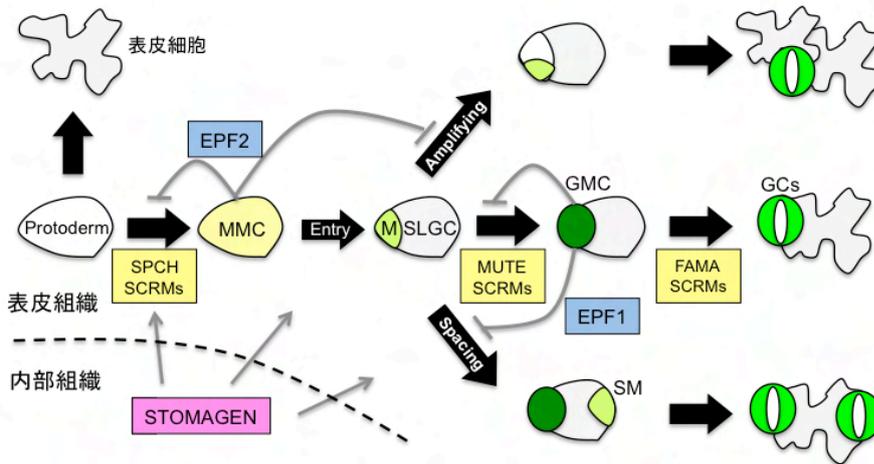


図1 シロイヌナズナ葉における気孔形成とその制御

気孔は葉の発生初期に決まった細胞系譜を経て形成される。気孔系列の細胞系譜の進行はbHLH型の転写因子によって制御されている。各ステップはEPFLファミリーの分泌ペプチドが調節している。各細胞の名称と制御因子の詳細は本文参照。

小さなメリステモイド (M) と大きな姉妹細胞 (SLGC、後述) を生み出す。この非対称分裂は気孔系列に入る最初の細胞分裂であり、Entry divisionと呼ばれる。メリステモイドは幹細胞的な性質をもち、さらに非対称分裂を1-3回繰り返して娘細胞を生み出す。この細胞分裂は細胞数を増加させるため、Amplifying divisionと呼ばれる。メリステモイドはやがて円形の孔辺母細胞

\* 解説特集「新しい光合成研究と未来」

\* 連絡先 E-mail: tshimada@gr.bot.kyoto-u.ac.jp

(GMC)に分化し、それが対称分裂することにより孔辺細胞 (GC) すなわち気孔が形成される。メリステモイドとともに形成される姉妹細胞は気孔系列グラウンド細胞 (SLGC) と呼ばれる。気孔系列グラウンド細胞はSpacing divisionと呼ばれる非対称分裂を行い、先にできたメリステモイドに接しないようにサテライトメリステモイド (SM) を形成する。このため、気孔は隣同士に接することはなく、one-cell spacing ルールと呼ばれている。葉の発生初期では多くの表皮細胞が孔辺細胞への分化能をもつが、発生が進むにつれてその分化能を失い、ジグソーパズル型の表皮細胞になっていく。以上のようにして、葉の表皮における気孔の密度とパターンが形成される。

遺伝子レベルで気孔形成はどのように制御されているのだろうか？気孔形成の細胞系譜の進行は2つのクラスの basic helix-loop-helix (bHLH) 型の転写因子によって制御されている (図1)<sup>13)</sup>。1つ目のクラスはSPEECHLESS (SPCH)、MUTE、およびFAMAの3つのパラログからなり、細胞系譜の別々のステップを制御している。SPCHは気孔系列の最初のステップである原表皮細胞からメリステモイド母細胞への分化に関与している<sup>14)</sup>。このため、*spch*変異体の表皮には気孔は形成されず、ジグソーパズル型の表皮細胞のみが存在する。*mute*変異体の表皮にも気孔は形成されないが、非対称分裂を繰り返した異常なメリステモイドが存在する。このため、MUTEはメリステモイドの非対称分裂を制御し、孔辺母細胞への分化を促進すると考えられる<sup>15)</sup>。*fama*変異体の表皮にも正常な気孔は形成されず、孔辺母細胞が何度も分裂し連なった未成熟な孔辺細胞が形成される。このことから、FAMAは気孔形成の最終ステップで孔辺母細胞の対称分裂を1回に制限し、孔辺細胞のアイデンティティーの確立に必要なと考えられる<sup>16)</sup>。2つ目のクラスはSCREAM/ICE1 (SCRM) とSCRM2の2つのbHLH型転写因子である。SCRM遺伝子の機能獲得型アリルである*scrm-D*の変異体では表皮が気孔だらけになる<sup>17)</sup>。SCRMとSCRM2は気孔系列細胞にずっと発現しており、SPCHやMUTEまたはFAMAとヘテロダイマーを形成し細胞系譜の進行を制御している。

気孔形成に関わる転写因子の活性調節にはMAPキナーゼカスケードが関与している (図2)。シロイヌナズナにはMAPキナーゼ (MAPK)、MAPキナーゼキナーゼ (MAP2K)、MAPキナーゼキナーゼキナーゼ

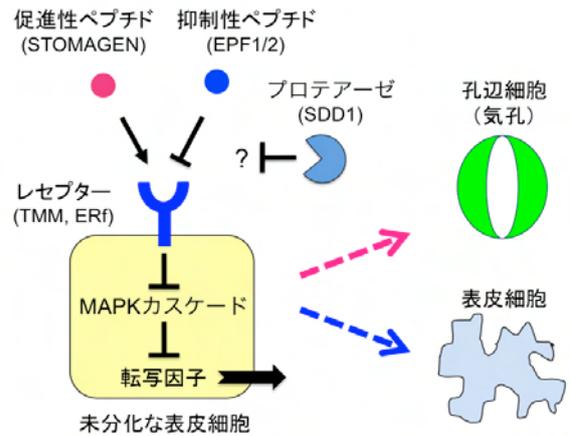


図2 気孔形成を制御する情報伝達系

気孔形成の各ステップは細胞外から細胞内に至る情報伝達系によって調節されている。制御因子の作用を示す矢印およびT字は最終的な気孔分化の促進または抑制を意味し、下流の制御因子への作用の意味ではない。

(MAP3K) をコードする遺伝子がそれぞれ20、10、80個と多数存在している<sup>18,19)</sup>。このうち、YODA (MAP3K) とMKK4/5/7/9 (MAP2K) とMPK3/6 (MAPK) の組み合わせが、メリステモイド母細胞からメリステモイドへのステップとメリステモイドから孔辺母細胞へのステップで気孔形成を負に制御していることが示されている<sup>20-22)</sup>。前者は転写因子SPCHが、後者はMUTEが制御するステップである。実際に、メリステモイド母細胞におけるSPCHのリン酸化状態はMAPキナーゼカスケードによって制御されている<sup>21)</sup>。一方、孔辺母細胞から孔辺細胞への最終ステップはYODAとMKK7/9 (MAP2K) の組み合わせが正に制御していることが示唆されている<sup>22)</sup>。MAPキナーゼカスケードは植物において様々な環境応答に機能することが知られている。このため、MAPキナーゼカスケードが気孔の発生プログラムと環境応答を統合している可能性も示唆されている。

### 3. 表皮組織におけるネガティブフィードバック制御

気孔形成を制御する細胞間シグナル因子としてEPIDERMAL PATTERNING FACTOR (EPF) ファミリーに含まれるシステイン残基に富む分泌性ペプチドが明らかとなってきた<sup>23,24)</sup>。EPF1とEPF2は気孔形成の負の制御因子であり、過剰発現させると気孔数が減少する<sup>5-7)</sup>。EPF1とEPF2 (以下両者をまとめてEPF1/2と

表記) のアミノ酸配列は互いによく似ているが、EPF2は気孔形成の初期に原表皮細胞からメリステモイド母細胞へのステップで機能するのに対し、EPF1はサテライトメリステムを生み出す Spacing division の分裂面の決定など後期のステップで機能している (図1)。EPF1/2はこれらの機能を反映し、時期および空間特異的に発現している。すなわち、EPF2の発現はメリステモイド母細胞や若いメリステモイドに、EPF1の発現は孔辺母細胞や若い孔辺細胞に見られる。EPF1またはEPF2を過剰発現すると、それぞれを発現する細胞への分化が抑制される。このことから、EPF1/2はアポプラストに分泌され、近くの気孔系列細胞に作用しネガティブフィードバックで気孔形成の特定のステップを抑制していると考えられる。このフィードバック抑制は気孔密度を一定に保つために適した制御系といえる (図3)。すなわち、気孔密度が高くなる方向に傾くと、抑制シグナルが強くなりブレーキがかかる。逆に気孔密度が低くなる方向に傾くと、抑制シグナルが弱まり気孔ができやすくなる。

EPF1/2を受容するレセプターは、レセプター様膜タンパク質であるTOO MANY MOUTHS (TMM)<sup>25,26</sup>とレセプター型キナーゼであるERECTAファミリータンパク質 (ERf)<sup>27</sup>と考えられている (図2)。これらのタンパク質は細胞外ドメインにロイシンリッチリピートモチーフをもつ。ERfファミリーはERECTAとERL1とERL2の3つからなり、部分的にオーバーラップした機能を有している。TMMとERfファミリーは細胞膜上で複合体を形成して機能していると考えられている。TMMは細胞内のキナーゼドメインをもたないため、細胞外シグナルはERfのキナーゼを介して細胞内に伝えられると考えられる。TMMもERfも気孔形成の負の制御因子であり、それらの変異体では気孔密度が上昇する。

スブチリシン様プロテアーゼであるSTOMATAL DENSITY AND DISTRIBUTION 1 (SDD1) も気孔形成の負の制御因子として知られている (図2)。sdd1変異体では気孔密度が上昇し、気孔が隣同士にできクラスタを形成する<sup>28,29</sup>。SDD1はEPF1/2などの負のシグナル因子の活性化に関与すると考えられてきた。しかし、EPF1/2をsdd1変異体で過剰発現させても気孔数を減らす効果がみられることから、これらのシグナル因子の機能はSDD1とは独立であることが示唆されている<sup>5,7</sup>。別の可能性として、SDD1はTMMやERfなど

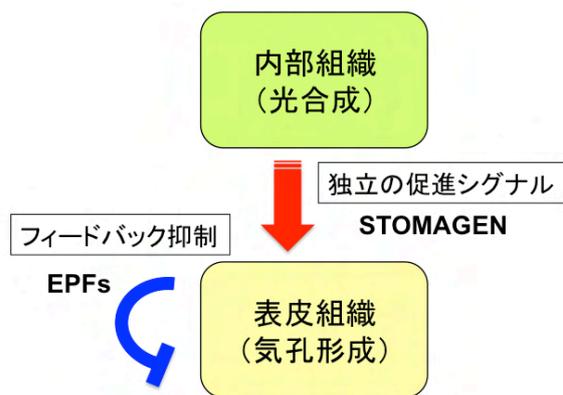


図3 組織間シグナルによる気孔密度の調節モデル

光合成を担う内部組織は促進シグナルを合成・分泌し、表皮の気孔密度を調節する。表皮組織では気孔密度を一定に保つためのフィードバック抑制が働いている。

の他の負の制御因子に作用するのかもしれない。あるいは、気孔形成を促進する因子 (後述) の分解を担っている可能性も考えられる。

#### 4. 内部組織に由来する気孔制御因子

上記の負の制御因子とは対照的に、気孔形成を正に制御する因子としてSTOMAGEN/EPFL9の存在が明らかとなった<sup>8-10</sup>。STOMAGENを過剰発現させると気孔数が増加し、STOMAGENをノックダウンすると気孔数が減少する。気孔形成における効果は正反対であるが、STOMAGENもEPF1/2と同じペプチドファミリーに属し、システイン残基の位置は保存されている (図4)。STOMAGENの成熟型は3本のジスルフィド結合をもつ45アミノ酸からなるペプチドである。化学合成した45アミノ酸のSTOMAGENをシロイヌナズナの芽生えに与えると、気孔形成を誘導することができる。興味深いことに、気孔形成におけるSTOMAGENの正の効果に、負の制御因子であるTMMが必要であることが判明した。このことから、促進性ペプチドSTOMAGENと抑制性ペプチドEPF1/2が同じレセプターに拮抗的に作用することにより、気孔形成が制御されるというモデルが提唱されている (図2)。植物においては、同じレセプターに異なるシグナルが拮抗的に作用する例は知られておらず、新たな制御系として位置づけられる。

STOMAGEN遺伝子は、気孔が形成される表皮ではなく内部組織で発現していることが判明した<sup>9,10</sup>。これは、他の気孔制御遺伝子が主に表皮組織で発現して

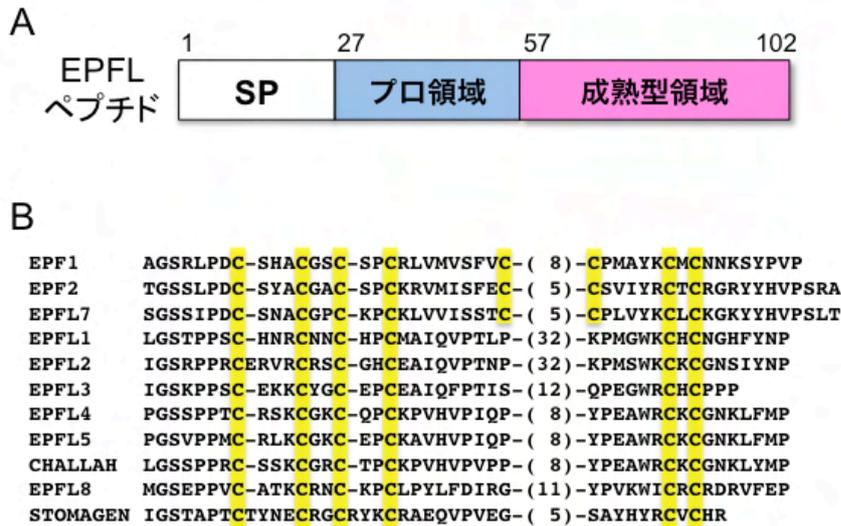


図4 EPFLファミリーペプチドの特徴

(A) EPFLファミリーペプチドの構造模式図。SPは分泌のためのシグナルペプチド。数字はSTOMAGENの場合のアミノ酸残基数。(B) シロイヌナズナの11個のEPFLファミリーペプチドの成熟型領域の配列アライメント。黄色で示すシステイン残基はよく保存されている。

いるのとは対照的である。気孔形成において、初めて組織間のシグナル伝達の存在が明らかとなった。組織間の情報伝達が存在している生理学的な意味は何であろうか？上述のように表皮組織におけるフィードバック抑制は、気孔密度を一定に保つために適した制御系といえる。一方で気孔密度は外部環境に適応して変化することが知られている。表皮組織における制御系だけでは、環境応答で気孔密度を変化させるには不向きなのかもしれない。内部組織なら表皮組織の気孔密度に関係無くシグナルを発信することができる(図3)。内部組織で発現するSTOMAGENは環境応答で気孔密度を変化させるときに有効に機能しているという可能性が考えられる。

最近、EPFファミリーに属するCHALLAH (CHAL/EPFL6)も内部組織に由来することが明らかとなった<sup>30)</sup>。CHALを過剰発現させると気孔密度が低下するため、CHALはEPF1/2と同様に抑制性ペプチドである。CHALの機能はERfには依存するが、TMMとは独立であることが示されている。CHAL遺伝子は主に胚軸や茎で発現し、葉や子葉では発現がみられないため、器官特異的な気孔形成に関わっていると思われる。

5. 気孔形成の環境応答

植物はCO<sub>2</sub>の取り込みと蒸散のバランスを最適化するために、環境に応じて気孔密度を調節している。植

物標本の気孔密度を調べた結果、産業革命以降の大気中CO<sub>2</sub>濃度の上昇に伴って、様々な植物種の気孔密度が低下していることが報告された<sup>31)</sup>。実際に、CO<sub>2</sub>濃度を上げて植物を生育させると、多くの植物種で気孔密度が減少する<sup>2)</sup>。モデル植物シロイヌナズナも多くのエコタイプで気孔密度が減少するが、ほとんど反応しないエコタイプや逆に気孔密度が増加するエコタイプも存在する<sup>32)</sup>。気孔密度に影響を与える環境要因として、CO<sub>2</sub>とともに光

強度も知られている。強い光照射により気孔密度は上昇する<sup>33)</sup>。特に赤色光が有効であり、赤色光受容体のphytochrome Bやその下流の転写因子であるPIF4が気孔密度の光応答に関わっている<sup>6)</sup>。

気孔密度の環境応答の分子メカニズムはまだよく分かっていない。気孔密度のCO<sub>2</sub>応答に異常を示す変異体として、シロイヌナズナhic変異体が報告されている<sup>34)</sup>。高CO<sub>2</sub>条件で生育すると野生型シロイヌナズナC24の気孔密度は低下もしくは変化しないが、hic変異体では上昇する。(同じ著者らの最近の報告では野生型シロイヌナズナC24の気孔密度は高CO<sub>2</sub>条件で上昇している<sup>35)</sup>。) HIC遺伝子は3-ketoacyl-CoA synthaseをコードしており、ワックス合成における超長鎖脂肪酸の伸長反応に関与すると思われる。HIC遺伝子は孔辺細胞特異的に発現しており、気孔形成に関わる拡散性のシグナルの透過性が変化し、気孔密度の制御に異常が起こる可能性が示唆されている。

環境に応じて気孔密度を調節するとき、植物はどこでCO<sub>2</sub>を感受しているのだろうか？1つの可能性として、孔辺細胞自身がCO<sub>2</sub>の感受に関わっていることが示唆されている。CO<sub>2</sub>に応答した気孔の開閉に異常を示す変異体として単離されたβ-carbonic anhydraseのβCA1とβCA4の二重欠損変異体が、気孔密度にも異常を示すことが報告されている<sup>36)</sup>。気孔特異的にβ-carbonic anhydraseを発現させると表現型が回復するこ

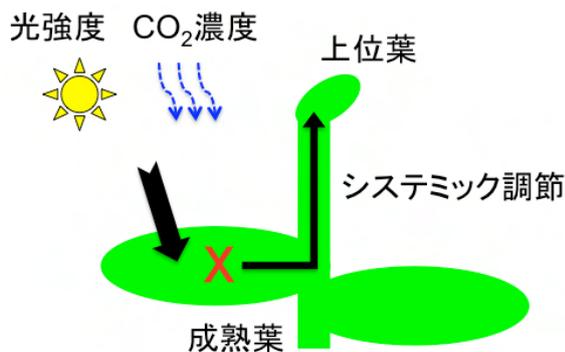


図5 気孔密度のシステムック調節モデル

植物は成熟葉で環境刺激を受容し、上位葉の気孔密度を変化させることができる。成熟葉から上位葉に未知のシステムックシグナル (X) が伝達されると考えられている。

とから、CO<sub>2</sub>の感受場所は孔辺細胞であると考えられる。それでは、どの部位の孔辺細胞がCO<sub>2</sub>シグナルを受容しているのだろうか？植物は成熟した下位葉でCO<sub>2</sub>や光などのシグナルを受け、新しく展開する上位葉の気孔密度を変化させていることが報告されている<sup>37-39</sup>。いわゆるシステムック調節の存在が示唆され、何らかのシグナルが植物体内を長距離伝達されている可能性がある (図5)。しかし、そのシグナル実体については全く分かっていない。

## 6. おわりに

現在までに、気孔形成の各ステップを制御する遺伝子が多数明らかとなってきた。面白いことに、各ステップではよく似た制御因子 (分泌ペプチド、レセプター、転写因子など) がセットとして機能している。このことから、気孔形成の制御因子は遺伝子重複と新規機能の獲得でできてきたと思われる。例えば、気孔形成の促進性ペプチドであるSTOMAGENは抑制性ペプチドの遺伝子重複から誕生したと考えられる。レセプター結合能を保持したままシグナル伝達能を喪失すると、本来の抑制性ペプチドと競合するため促進性ペプチドとして機能しうるからである。STOMAGEN様の遺伝子は多くの被子植物とシダ植物のイヌカタヒバ (*Selaginella moellendorffii*) には存在するが、陸上植物の基部に位置するコケ植物には見つかっていない<sup>10</sup>。

植物が最初に気孔を獲得したとき、気孔形成は単一のステップからなる抑制的な制御系だったと想像される。その後、進化の過程でステップを重複させ改良す

ることにより、気孔形成は複雑化してきたと思われる。この複雑化により気孔の密度調節とパターン形成が可能になったのだろう。気孔密度の調節は、水から上がった植物が乾燥した陸上で生き残るための適応の1つと考えられる。生育環境に合わせて気孔密度をより精密に制御することにより、植物は今の繁栄を手に入れたのかもしれない。今後、さらに多くの植物のゲノム情報とその機能解析が進むと、気孔形成に関わる遺伝子がいつ獲得され、気孔形成の制御系がどのように進化してきたか、より詳細に議論できるようになるだろう。

Received March 5, 2011, Accepted March 28, 2011, Published April 30, 2011

## 参考文献

- Kim, T.-H., Böhrer, M., Hu, H., Nishimura, N., and Schroeder, J. I. (2010) Guard cell signal transduction network: advances in understanding abscisic acid, CO<sub>2</sub>, and Ca<sup>2+</sup> signaling, *Annu. Rev. Plant Biol.* 61, 561-591.
- Hetherington, A. M., and Woodward, F. I. (2003) The role of stomata in sensing and driving environmental change, *Nature* 424, 901-908.
- Serna, L. (2009) Cell fate transitions during stomatal development, *BioEssays* 31, 865-873.
- Dong, J., and Bergmann, D. C. (2010) Stomatal patterning and development, *Curr. Top. Dev. Biol.* 91, 267-297.
- Hara, K., Kajita, R., Torii, K. U., Bergmann, D. C., and Kakimoto, T. (2007) The secretory peptide gene *EPFL* enforces the stomatal one-cell-spacing rule, *Genes Dev.* 21, 1720-1725.
- Casson, S. A., Franklin, K. A., Gray, J. E., Grierson, C. S., Whitlam, G. C., and Hetherington, A. M. (2009) phytochrome B and PIF4 regulate stomatal development in response to light quantity, *Curr. Biol.* 19, 229-234.
- Hara, K., Yokoo, T., Kajita, R., Onishi, T., Yahata, S., Peterson, K. M., Torii, K. U., and Kakimoto, T. (2009) Epidermal cell density is autoregulated via a secretory peptide, EPIDERMAL PATTERNING FACTOR 2 in *Arabidopsis* leaves, *Plant Cell Physiol.* 50, 1019-1031.
- Hunt, L., Bailey, K. J., and Gray, J. E. (2010) The signalling peptide EPFL9 is a positive regulator of stomatal development, *New Phytol.* 186, 609-614.
- Kondo, T., Kajita, R., Miyazaki, A., Hokoyama, M., Nakamura-Miura, T., Mizuno, S., Masuda, Y., Irie, K., Tanaka, Y., Takada, S., Kakimoto, T., and Sakagami, Y. (2010) Stomatal density is controlled by a mesophyll-derived signaling molecule, *Plant Cell Physiol.* 51, 1-8.

10. Sugano, S. S., Shimada, T., Imai, Y., Okawa, K., Tamai, A., Mori, M., and Hara-Nishimura, I. (2010) Stomagen positively regulates stomatal density in *Arabidopsis*, *Nature* 463, 241-244.
11. Nadeau, J. A., and Sack, F. D. (2002) Stomatal development in *Arabidopsis*, in *The Arabidopsis Book* (Meyerowitz, E. M. and Somerville, C. R., Eds.), American Society of Plant Biologists Rockville, MD, doi/10.1199/tab.0066, <http://www.aspb.org/publications/arabidopsis>.
12. Bergmann, D. C., and Sack, F. D. (2007) Stomatal development, *Annu. Rev. Plant Biol.* 58, 163-181.
13. Serna, L. (2009) Emerging parallels between stomatal and muscle cell lineages, *Plant physiol.* 149, 1625-1631.
14. MacAlister, C. A., Ohashi-Ito, K., and Bergmann, D. C. (2007) Transcription factor control of asymmetric cell divisions that establish the stomatal lineage, *Nature* 445, 537-540.
15. Pillitteri, L. J., Sloan, D. B., Bogenschutz, N. L., and Torii, K. U. (2007) Termination of asymmetric cell division and differentiation of stomata, *Nature* 445, 501-505.
16. Ohashi-Ito, K., and Bergmann, D. C. (2006) *Arabidopsis* FAMA controls the final proliferation/differentiation switch during stomatal development, *Plant Cell* 18, 2493-2505.
17. Kanaoka, M. M., Pillitteri, L. J., Fujii, H., Yoshida, Y., Bogenschutz, N. L., Takabayashi, J., Zhu, J.-K., and Torii, K. U. (2008) *SCREAM/ICE1* and *SCREAM2* specify three cell-state transitional steps leading to *Arabidopsis* stomatal differentiation, *Plant Cell* 20, 1775-1785.
18. Colcombet, J., and Hirt, H. (2008) *Arabidopsis* MAPKs: a complex signalling network involved in multiple biological processes, *Biochem. J.* 413, 217-226.
19. Rodriguez, M. C., Petersen, M., and Mundy, J. (2010) Mitogen-activated protein kinase signaling in plants, *Annu. Rev. Plant Biol.* 61, 621-649.
20. Wang, H., Ngwenyama, N., Liu, Y., Walker, J. C., and Zhang, S. (2007) Stomatal development and patterning are regulated by environmentally responsive mitogen-activated protein kinases in *Arabidopsis*, *Plant Cell* 19, 63-73.
21. Lampard, G. R., MacAlister, C. A., and Bergmann, D. C. (2008) *Arabidopsis* stomatal initiation is controlled by MAPK-mediated regulation of the bHLH SPEECHLESS, *Science* 322, 1113-1116.
22. Lampard, G. R., Lukowitz, W., Ellis, B. E., and Bergmann, D. C. (2009) Novel and expanded roles for MAPK signaling in *Arabidopsis* stomatal cell fate revealed by cell type-specific manipulations, *Plant Cell* 21, 3506-3517.
23. Rowe, M. H., and Bergmann, D. C. (2010) Complex signals for simple cells: the expanding ranks of signals and receptors guiding stomatal development, *Curr. Opin. Plant Biol.* 13, 1-8.
24. Rychel, A. L., Peterson, K. M., and Torii, K. U. (2010) Plant twitter: ligands under 140 amino acids enforcing stomatal patterning, *J. Plant Res.* 123, 275-280.
25. Yang, M., and Sack, F. D. (1995) The *too many mouths* and *four lips* mutations affect stomatal production in *Arabidopsis*, *Plant Cell* 7, 2227-2239.
26. Nadeau, J. A., and Sack, F. D. (2002) Control of stomatal distribution on the *Arabidopsis* leaf surface, *Science* 296, 1697-1700.
27. Shpak, E. D., McAbee, J. M., Pillitteri, L. J., and Torii, K. U. (2005) Stomatal patterning and differentiation by synergistic interactions of receptor kinases, *Science* 309, 290-293.
28. Berger, D., and Altmann, T. (2000) A subtilisin-like serine protease involved in the regulation of stomatal density and distribution in *Arabidopsis thaliana*, *Genes Dev.* 14, 1119-1131.
29. Von Groll, U., Berger, D., and Altmann, T. (2002) The subtilisin-like serine protease SDD1 mediates cell-to-cell signaling during *Arabidopsis* stomatal development, *Plant Cell* 14, 1527-1539.
30. Abrash, E. B., and Bergmann, D. C. (2010) Regional specification of stomatal production by the putative ligand CHALLAH, *Development* 137, 447-455.
31. Woodward, F. I. (1987) Stomatal numbers are sensitive to increases in CO<sub>2</sub> from pre-industrial levels, *Nature* 327, 617-618.
32. Woodward, F. I., Lake, J. A., and Quick, W. P. (2002) Stomatal development and CO<sub>2</sub> : ecological consequences, *New Phytol.* 153, 477-484.
33. Schoch, P., Zinsou, C., and Sibi, M. (1980) Dependence of the stomatal index on environmental factors during stomatal differentiation in leaves of *Vigna sinensis* L.: 1. Effect of light intensity, *J Exp. Bot.* 31, 1211-1216.
34. Gray, J. E., Holroyd, G. H., van der Lee, F. M., Bahrami, A. R., Sijmons, P. C., Woodward, F. I., Schuch, W., and Hetherington, A. M. (2000) The HIC signalling pathway links CO<sub>2</sub> perception to stomatal development, *Nature* 408, 713-716.
35. Lake, J. A., and Woodward, F. I. (2008) Response of stomatal numbers to CO<sub>2</sub> and humidity: control by transpiration rate and abscisic acid, *New Phytol.* 179, 397-404.
36. 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.
37. Lake, J. A., Quick, W. P., Beerling, D. J., and Woodward, F. I. (2001) Plant development. Signals from mature to new leaves, *Nature* 411, 154.
38. Thomas, P., Woodward, F., and Quick, W. (2004) Systemic irradiance signalling in tobacco, *New Phytol.* 161, 193-198.
39. Coupe, S. A., Palmer, B. G., Lake, J. A., Overy, S. A., Oxborough, K., Woodward, F. I., Gray, J. E., and Quick,

W. P. (2006) Systemic signalling of environmental cues in *Arabidopsis* leaves, *J. Exp. Bot.* 57, 329-341.

## The Control of Stomatal Density and Its Environmental Response

Tomoo Shimada\*, Shigeo S. Sugano, Ikuko Hara-Nishimura  
Department of Botany, Graduate School of Science, Kyoto University

## 集会案内

### 若手の会活動報告 ～第四回セミナー開催告知～

東京大学 大学院総合文化研究科

成川 礼

まずは、過日発生した東日本大震災において被災された皆様には、謹んでお見舞いを申し上げます。一日も早い復興を心よりお祈り申し上げます。6月3～4日に京都大学にて光合成学会シンポジウムが開催されますが、4日のシンポジウム終了後に、若手の会第四回セミナーもあわせて開催予定です。今回の原子力発電所の事故により、再生可能なクリーンエネルギーの開発に、より一層大きな期待が寄せられ、光合成研究はその期待を背負うべき大きな柱と考えられます。また、基礎研究としても、光化学系 II 複合体の高分解能構造解明など、今後の研究の方向性が問われるような最新成果が続々と報告されています。そこで、今回は『これからの光合成研究に求められること』と題して、多岐に渡った視点でのセミナーを企画しています。現在までに決定している内容を載せますので、是非ご参加くださいますよう、よろしく願い致します。また、<http://sites.google.com/site/photosynwakate/>にて、最新情報を掲載予定ですので、そちらもご参照下さい。

日時： 2011年6月4日 13時～18時（その後、懇親会の予定）

場所： 京都大学・理学部セミナーハウス

講演：

「光合成と酸化還元酵素の新たな組み合わせによる光駆動物質生産系の設計」

伊原 正喜 先生

(信州大学農学部応用生命科学科・JSTさきがけ「光エネルギーと物質変換」)

「光化学系II複合体結晶構造解析の今後（仮）」

川上 恵典 博士

(大阪市立大学大学院理学研究科)

「色素分子構造改変による光合成超分子の機能化」

佐賀 佳央 先生

(近畿大学理工学部)

「RuBisCOの機能進化研究 ～RuBisCO-like proteinの解析を通して～」

蘆田 弘樹 先生

(奈良先端科学技術大学院大学・バイオサイエンス研究科)

参加費：お茶代として300円程度を予定

問い合わせ・申し込み

成川礼（東京大・総文・助教）

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

## 集会案内

### 第19回 光合成の色素系と反応中心に関するセミナー開催予告

期日： 平成23年7月9日（土）午後2時から7月10日（日）午後4時まで

場所： 大阪大学 理学研究科 （豊中キャンパス）

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

#### 内容：

講演会（予定）

ポスター発表（図1枚を使い、3分間以内で要旨の説明を行う）

口頭発表（討論を含めて一人15分を予定）

#### 申込：

発表申し込み締め切り（予定） 平成23年7月1日（金）

参加申し込み締め切り（予定） 平成23年7月5日（火）

参加費：（7月9日の懇親会費、7月10日の昼食代を含む）

一般 5,000円（予定）

学生 3,000円（予定）

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

問い合わせ先： 今後の案内の配布を希望される方は、世話人代表・大岡（e-mail address: ohoka@bio.sci.osaka-u.ac.jp）までお知らせ下さい。案内はすべて電子メールにて配布いたします。

その他： 昨年まで三室守先生が開催されてきたセミナーを引き続き、開催していくことになりました。このセミナーでは、光合成生物の進化も含めた光反応系の基礎から応用までを幅広く議論し、異分野の学生・研究者が楽しく交流できる場を提供していきたいと考えています。また新しい研究テーマや方向性のヒントが得られることも期待しています。今後の運営・内容等に関してご意見等がありましたら、遠慮無く世話人代表までメールをいただければ幸いです。

## 集会案内

### ICTPPO 2011開催のお知らせ

(International Conference on Tetrapyrrole Photoreceptors of Photosynthetic Organisms 2011)

<http://www.mpibac.mpg.de/ictppo2011/>

日時： 2011年7月24日～28日

場所： ドイツ・ベルリン Harnack-House

参加締切： 2011年6月30日まで

## お知らせ

### ICTPPO 2011 参加助成事業のお知らせ

2007年に京都で開催された7th ICTPPO 開催事業の延長として、2011年7月24-28日にドイツ・ベルリンで開催されるICTPP 2011参加助成事業を行います。

1. 助成内容： 旅費
2. 助成対象者： 日本の大学に在籍する大学院学生、博士研究員（ポスドク）、常勤研究者。ただし、大学院学生と博士研究員を優先する。
3. 助成人数： 6名程度
4. 申請書類： 履歴書、業績リスト、発表内容要旨、推薦書（大学院生）。履歴書、業績リストの様式は任意。大学院生の場合は指導教員の推薦書が必要（所定の様式を使用のこと）。
5. 申込締切日： 2009年5月20日（金）午後5時
6. 書類送付先： 選考委員長 田中歩（北大低温研）[ayumi@pop.lowtem.hokudai.ac.jp](mailto:ayumi@pop.lowtem.hokudai.ac.jp) まで、電子メールで送付。
7. 選考結果： 選考委員会（委員長：田中歩、委員：増田建、塩井祐三、藤田祐一、河内孝之で構成）で審査を行い、結果は本人宛に通知します。なお、河内孝之（京都大）が会計担当者となり、事務手続きを行います。
8. 問い合わせ先： 本件に関する問い合わせは、田中 歩（[ayumi@pop.lowtem.hokudai.ac.jp](mailto:ayumi@pop.lowtem.hokudai.ac.jp)）にお願いします。

## 集会案内

### **Photosynthesis Research for Sustainability 開催案内**

日時： 2011年7月24日—30日

場所： アゼルバイジャン Baku

発表申し込み締め切り：2011年6月30日 (参加費の事前払い込みは2011年5月30日まで)。

ホームページ： <http://www.photosynthesis2011.cellreg.org/index.php>

## 集会案内

### **The 5th Asia and Oceania Conference for Photobiology (AOCP 2011)**

日時： 2011年7月30日—8月1日

場所： 奈良

発表申し込み締め切り：2011年5月1日 (参加費の事前払い込みは2011年4月30日まで)。

ホームページ: <http://www.med.osaka-u.ac.jp/pub/radbio/www/AOCP2011/index-jp.html>

光合成のセッションも予定されているので奮ってご参加ください。

## お知らせ

### 佐藤公行先生が、みどりの学術賞を受賞されました

<http://www.cao.go.jp/midorisho/>

岡山大学名誉教授の佐藤公行先生が、みどりの学術賞を受賞されました。佐藤先生は長年、光化学系IIの研究で数々のブレイクスルーとなる多数の研究をされてきました。また、当学会の前身である、日本光合成研究会の第3代会長として、光合成研究の普及・発展に貢献されてきました。また、昨年6月の光合成学会シンポジウムでのご講演していただきましたので、皆様も記憶に新しいと思います。佐藤先生のご研究については、光合成研究の前号（20巻3号）に光化学系II反応中心の研究に関する回顧記事を執筆していただきましたので、ご覧下さい。

佐藤先生、本当におめでとうございます。

## 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）にて送金の上、次ページの申し込み用紙、または電子メールにて、氏名、所属、住所、電話番号、ファックス番号、電子メールアドレス、入会希望年を事務局までお知らせください。

### ★会員名簿管理方法の変更と会費納入のお願い

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

## 日本光合成学会会員入会申込書

平成 年 月 日

日本光合成学会御中

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

]内に会員名簿上での公開承諾項目に○印をつけてください

] 氏名（漢字）（必須）

氏名（ひらがな）

氏名（ローマ字）

] 所属

] 住所1

〒

] 住所2（自宅の方または会誌送付先が所属と異なる場合にのみ記入）

〒

] TEL1

] TEL2（必要な方のみ記入）

] FAX

] E-mail

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

賛助法人会員年会費 50,000円（上記と会誌への広告料を含む）

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

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

### 連絡先

〒153-8902 東京都目黒区駒場3-8-1

東京大学 大学院総合文化研究科 広域科学専攻 生命環境科学系

池内・成川研究室内 日本光合成学会

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

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

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

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

## 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ができる。

#### 3. 会費

会員および賛助会員は本会の定めた年会費を納めなければならない。

### 第5条 組織および運営

#### 1. 役員

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

#### 2. 幹事

幹事数名をおく。幹事任期は4年とする。幹事の再任は妨げない。

#### 3. 常任幹事会

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

#### 4. 幹事会

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

#### 5. 事務局

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

#### 6. 役員および幹事の選出

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

る。会員は幹事を常任幹事会に推薦することができる。

#### 第6条 総会

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

#### 第7条 会計

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

#### 付則

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

#### 日本光合成学会の運営に関する申し合わせ

1. 幹事会：

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

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

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

常任幹事会の運営を円滑におこなうため、次期会長は常任幹事となる。

## 幹事会名簿

- 浅田浩二 福山大学生命工学部  
池内昌彦 東京大学大学院総合文化研究科  
池上 勇 帝京大学薬学部  
泉井 桂 近畿大学生物理工学部生物工学科  
伊藤 繁 名古屋大学大学院理学系研究科  
井上和仁 神奈川大学理学部  
臼田秀明 帝京大学医学部  
榎並 勲 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  
大杉 立 東京大学大学院農学生命科学研究科  
太田啓之 東京工業大学  
バイオ研究基盤支援総合センター  
大政謙次 東京大学大学院農学生命科学研究科  
小川健一 岡山県生物科学総合研究所  
小野高明 茨城大学工学部生体分子機能工学科  
小俣達男 名古屋大学大学院生命農学研究科  
垣谷俊昭 名城大学理工学部教養教育/  
総合学術研究科  
金井龍二 埼玉大学 (名誉教授)  
小池裕幸 中央大学理工学部  
小林正美 筑波大学大学院数理物質科学研究科  
坂本 亘 岡山大学資源生物科学研究所  
櫻井英博 早稲田大学 (名誉教授)  
佐藤和彦 兵庫県立大学大学院生命理学研究科  
佐藤公行 岡山大学 (名誉教授)  
佐藤直樹 東京大学大学院総合文化研究科  
佐藤文彦 京都大学大学院生命科学研究科  
鹿内利治 京都大学大学院理学研究科  
重岡 成 近畿大学農学部  
島崎研一郎 九州大学大学院理学研究院  
嶋田敬三 首都大学東京都市教養学部  
沈 建仁 岡山大学大学院自然科学研究科  
杉浦昌弘 名古屋市立大学  
大学院システム自然科学研究科  
杉田 護 名古屋大学遺伝子実験施設  
杉山達夫 中部大学生命健康科学研究所
- 鈴木祥弘 神奈川大学理学部  
園池公毅 東京大学大学院新領域創成科学研究科  
高市真一 日本医科大学生物学教室  
高橋裕一郎 岡山大学大学院自然科学研究科  
田中 歩 北海道大学低温科学研究所  
都筑幹夫 東京薬科大学生命科学部  
寺島一郎 東京大学大学院理学系研究科  
徳富(宮尾)光恵 農業生物資源研究所  
光合成研究チーム  
鞆 達也 東京理科大学理学部  
南後 守 名古屋工業大学応用化学科  
西田生郎 埼玉大学大学院理工学研究科  
西山佳孝：埼玉大学理工学研究科  
野口 巧 筑波大学大学院数理物質科学研究科  
長谷俊治 大阪大学蛋白質研究所  
林 秀則 愛媛大学  
無細胞生命科学工学研究センター  
原登志彦 北海道大学低温科学研究所  
彦坂幸毅 東北大学大学院生命科学研究科  
久堀 徹 東京工業大学資源化学研究所  
檜山哲夫 埼玉大学理学部 (名誉教授)  
福澤秀哉 京都大学大学院生命科学研究科  
藤田祐一 名古屋大学大学院生命農学研究科  
前 忠彦 東北大学大学院農学研究科  
牧野 周 東北大学大学院農学研究科  
増田 建 東京大学大学院総合文化研究科  
松浦克美 首都大学東京都市教養学部  
皆川 純 北海道大学低温科学研究所  
三室 守 京都大学大学院地球環境学堂  
宮地重遠 海洋バイオテクノロジー研究所  
村田紀夫 基礎生物学研究所  
山本 泰 岡山大学大学院自然科学研究科  
山谷知行 東北大学大学院農学研究科  
横田明穂 奈良先端科学技術大学院大学  
バイオサイエンス研究科  
和田 元 東京大学大学院総合文化研究科

## 編集後記

この度の東日本大震災において、被害に遭われた皆様に心よりお見舞い申し上げるとともに、犠牲になられたお一人お一人とその遺族の皆様に対し、深くお悔やみ申し上げます。本学会員の皆様の中にも、被災された方がおられると存じます。1日も早く研究の場を復興できる事をお祈りしております。また、本号の巻頭にもありますように、本学会の幹事であり、現役の京大教授のままお亡くなりになりました三室守先生のご冥福を心からお祈りします。この号を編集している段階では悲しい出来事が多く起こりました。福島原子力発電所で起こった事故は、科学技術そのものに対する不信感を生み出したのではないかと懸念しています。首都圏では夏場の電力不足など様々な障害が予想されますが、協力しながら再建に向けて取り組んで行きたいと存じます。新年度が始まり、キャンパス内は多くの学生であふれています。これからの日本を背負っていく人材を育てるべく、教育と研究に取り組んでいく事が、まず自分が果たすべき事だと考えています。

＜東京大学 増田 建＞

## 記事募集

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

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

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

\*\*\*\*\*

「光合成研究」編集委員会

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

\*\*\*\*\*

日本光合成学会 2010-2011年役員

会長 池内昌彦 (東京大学)

事務局 鹿内利治 (京都大学)

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

会計監査 小池裕幸 (中央大学)

\*\*\*\*\*

光合成研究 第21巻 第1号 (通巻60号) 2011年4月30日発行

日 本 光 合 成 学 会

〒153-8902 東京都目黒区駒場3-8-1

東京大学 大学院総合文化研究科 広域科学専攻 生命環境科学系

池内・成川研究室内 日本光合成学会

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

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

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

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