

光合成研究

第 30 卷 第 1 号 (通巻 87 号) 2020 年 4 月

Vol. 30 NO. 1 April 2020

JOURNAL OF THE JAPANESE SOCIETY OF PHOTOSYNTHESIS RESEARCH

ご案内	第 11 回日本光合成学会年会およびシンポジウム中止のお知らせ	2
トピックス	シアノバクテリアの細胞内レドックス状態の電気化学的モニタリング 田中 謙也 他 (大阪大)	3
トピックス	高い promiscuous 活性を持つ酵素の水平伝播をもたらすクロロフィル分解系の進化 小畑 大地 他 (北海道大)	9
解説特集	「藻類と環境との対話」	17
序文	菓子野 康浩 他 (兵庫県大)	18
解説	南極露岩域に生育するナンキョクカワノリの光合成適応戦略 小杉 真貴子 (アストロバイオロジーセンター)	19
解説	海洋珪藻に感染するウイルスの分類と生理生態学研究の現状 木村 圭 (佐賀大)	26
解説	サンゴ共生藻と環境との対話、宿主との対話 丸山 真一郎 (東北大)	35
解説	珪藻の光環境変化応答の多様性 菓子野 康浩 (兵庫県大)	46
表紙の紹介	緑藻の光防御反応における細胞内シグナル伝達経路 得津 隆太郎 (基礎生物学研)	55
特別企画	第 9 回「海外留学をしなかった (したかった?) 研究者から」 伊福 健太郎 (京大)	56
報告記事	第 20 回若手の会セミナー開催報告と若手研究者の実態調査 神保 晴彦 (東京大)	59
報告記事	Young Researchers Seminar of Japanese Society of Photosynthesis Research Impression Atika Hanoum Rahasta (大阪大)	60
集会案内	第 28 回「光合成セミナー2020: 反応中心と色素系の多様性」の開催案内 大岡 宏造 (大阪大)	61
事務局からのお知らせ		63
日本光合成学会会員入会申込書		64
日本光合成学会会則		65
「光合成研究」投稿規定		67
幹事会名簿		68
編集後記・記事募集		69
「光合成研究」編集委員・日本光合成学会 2020 年度役員		70
賛助法人会員広告		

第 11 回日本光合成学会年会およびシンポジウム中止のお知らせ

5月30日から静岡大学で行なわれる予定でした第11回年会およびシンポジウムですが、コロナウィルスの感染拡大が収まらず、たいへん残念ですが、中止することになりました。静岡大学の準備委員の方々には、ここまで準備をして頂いたのに、大変残念です。また発表を予定されていた会員の皆様にも、お詫びを申し上げます。どうぞご理解下さい。

年会準備委員の方々からは、シンポジウム「諸刃の剣：光合成との付き合い方」につきましては、今回の問題が落ち着いた時点で、何らかの形で開催したいと伺っています。学会HPなどを通してお知らせします。

令和2年4月6日

日本光合成学会会長 鹿内 利治

トピックス

シアノバクテリアの細胞内レドックス状態の電気化学的モニタリング[‡]¹大阪大学大学院 基礎工学研究科²名古屋大学大学院 工学研究科³大阪大学 太陽エネルギー化学研究センター田中 謙也^{1*} 石川 聖人^{2,3} 中西 周次^{1,3}

光合成生物の細胞内レドックス状態は、多種多様な光環境適応機構と互いに密接な関係にあることが知られている。従って、時々刻々と変化する細胞内レドックスをリアルタイムで把握することは、光合成生物に備わる光環境適応能に関する理解を深める上において有効である。我々は、細胞内レドックス状態をリアルタイムで追跡可能な電気化学的手法を開発してきた。本稿では、この手法を細胞内レドックスの概日リズム測定に適用した研究について紹介する。

1. はじめに

光合成生物における光—化学エネルギー変換は、クロロフィルでの光電荷分離に端を発したレドックス反応の連鎖により支えられている。従って、外界の光環境の変動は、細胞内のレドックス状態、ひいては光合成そのものに大きな影響を与え得るが、光合成生物にはそうした環境下でも恒常性を維持するための種々の適応機構が備わっている。外界光環境と共に連動する細胞内レドックスが、こうした“事後応答型”の光環境適応機構の制御因子として機能することが今ではよく知られている¹⁾。

一方、光合成生物は、光環境適応機構のもう一つの制御系として概日時計を進化させてきた。概日時計は、昼夜サイクルに伴う光環境変動に前もって備える“事前準備型”のシステムであり、約 24 時間周期でリズムを刻む振動体から構成され、多くの遺伝子の発現に大きな影響を及ぼしている²⁾。

このように、光合成生物には、事後応答型および事前準備型の光環境適応機構が備わる。光合成反応や活性酸素種 (ROS) 代謝の変化に起因する細胞内レドックス変化の程度が昼夜で異なるこ

とを勘案すると、細胞内レドックス状態と概日時計との間には深い相関があるものと予想される。実際、近年になり、概日時計によりエネルギー代謝が時間的に切り替えられる (夜間：エネルギー貯蓄、昼間：細胞分裂) ことがシアノバクテリアにおいて明らかになった³⁾。この切替えが上手くいかない場合には、細胞内レドックスが健全に維持されず、やがて細胞死が引き起こされる⁴⁾。他にも、ペルオキシレドキシシン(Prx)のレドックス状態に概日リズムがあることや、シロイヌナズナにおける ROS 蓄積量/ROS 応答遺伝子群が概日時計の制御下にあることなどが相次いで見いだされている^{5,6)}。しかし、こうした研究事例は未だ少なく、細胞内レドックスと概日時計とのクロストークに関する体系的理解が得られるには至っていない。

上に挙げた Prx や ROS の概日リズムの測定では、いずれも一定時間ごとにサンプリングを行う必要がある。これには大きな実験的労力がかかるうえ、その結果はリアルタイムでは分らない。簡便に細胞内レドックス状態の経時変化をモニタリングできる手法があれば、従来法と相補的に使用することで、細胞内レドックス/概日時計間

*連絡先 E-mail: tanaka@rcsec.chem.es.osaka-u.ac.jp

のクロストークに関する研究も加速効率化されるであろう。こうした期待のもと、我々は、*in vivo* かつリアルタイムで簡便に細胞内レドックス状態を制御・計測する電気化学的手法を開発してきた。本稿では、この手法をシアノバクテリア *Synechococcus elongatus* PCC7942 (*S. elongatus*) に適用し、細胞内レドックスと概日時計との関係を調べた筆者らの最近の研究を紹介する。

2. 細胞内レドックスの電気化学測定

まず本手法の原理について概説する (図 1)。細胞を含んだ培地を電極がセットしてある容器 (電気化学リアクタ) に入れる。電極は電位を制御および測定できる装置 (ポテンショスタット) に接続する。細胞は絶縁性の細胞膜に覆われているため、このままでは外部の電極から細胞内に電気化学的にアクセスすることはできない。電極-生細胞を電気化学的に接続するためには、細胞膜を横断透過できるレドックス種 (電子メディエーター) を系に加える必要がある。電極で酸化されたメディエーターは細胞膜を透過して細胞内へ拡散した後、細胞内のレドックス種を酸化する (メディエーター自身は還元される)。還元体となったメディエーターは再び細胞外へと拡散し、電極で再酸化される。この一連のプロセスの速度が電流として定量的に計測される。

従来、メディエーターとしてはビタミン K3 やフェリシアン化カリウムの小分子が主に使用されてきた⁷⁻¹⁰⁾。しかし、ビタミン K3 などのキノンは細胞毒性を示し、概日時計のような長時間を要する実験には適用できない^{11,12)}。一方、フェリシアン化カリウムは親水的であるため細胞膜透過性が低いという問題を抱える。こうした背景の下、我々は、細胞親和性の高いレドックスポリマー型の電子メディエーターを開発した¹³⁾。このポリマーは 2-メタクリロイルオキシエチルホスホリルコリン (MPC) をベースとする。このレドックスポリマーの高い細胞親和性は、MPC 材料に一般に備わる低いタンパク質吸着特性に起因する¹⁴⁾。この MPC ポリマーに疎水性のレドックス部位を共重合させることで、細胞膜透過能を有する両親媒性のレドックスポリマーを得ることができる¹⁵⁾。

このレドックスポリマーを用いて細胞内レドックスを測定するには、標的とする細胞内レドックス種と酸化還元電位の近いレドックス部位を選択する必要がある。例えば、MPC とオクタメチルフェロセンを重合した pMFc-Me₈ は、電子伝達鎖中のプラストキノン (PQ) と近い電位 (+0.18 V vs. SHE) を有する¹⁶⁾。そのため、PQ のレドックス状態の変化は、pMFc-Me₈ のレドック

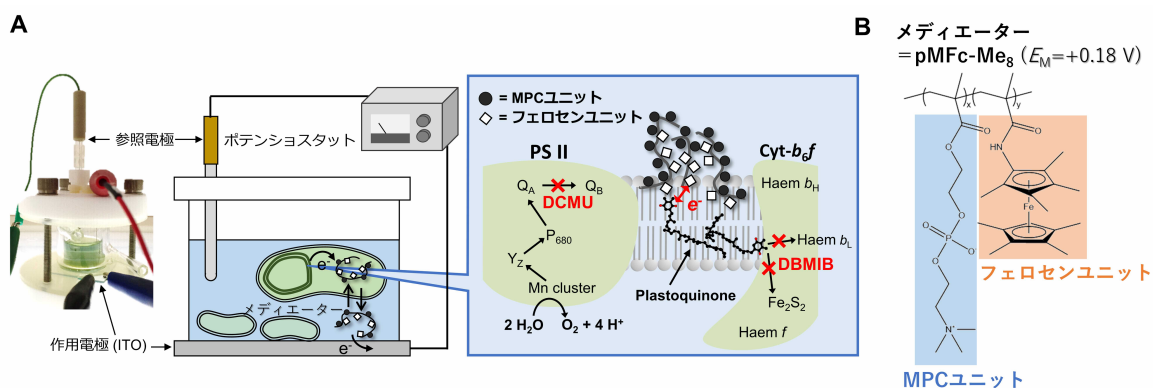


図1. 細胞内レドックス状態の電気化学的モニタリング手法

(A) 実験系の写真および説明模式図。メディエーターは細胞内の種々のレドックス種と反応する。(B) メディエーターとして用いた pMFc-Me₈ の分子構造。(Tanaka et al., 2019²²⁾を改変。Copyright Springer Nature Switzerland AG)

ス状態、ひいては開放電位 (Open circuit potential; OCP) に反映されると期待された。そこで実際に、この手法を *S. elongatus* に適用し、上記の仮説を検証した。OCP 値は、PQ の上流を阻害する DCMU を加えた際は正方向 (酸化方向) にシフトした一方、下流を阻害する DBMIB を加えた際は負方向 (還元方向) にシフトした (図 2)。この結果は、pMFC-Me₈ を用いることにより PQ のレドックス変化の電気化学検出が可能であることを示す¹⁷⁾。

3. レドックスリズムの電気化学検出

シアノバクテリアの概日時計の中心振動体は KaiA, KaiB, KaiC (KaiABC) という 3 つのタンパク質で構成される^{18,19)}。この中心振動体の制御によって KaiC のリン酸化をはじめとする種々のプロセスが約 24 時間周期で自律振動することがよく知られている一方で、細胞内レドックスリズムの存否に関しては、以下に述べるように明らかにされてはいなかった。まず、*S. elongatus* では 12 時間/12 時間の明暗サイクルで蓄積レベルが変動するタンパク質が極めて少ない²⁰⁾。また、恒明条件下において、酸素発生速度は概日リズムを示さない²¹⁾。さらに近年になり、Prx のレドックス状態の概日変動が *kaiA* 欠損株において観測され、KaiABC を中心とした概日時計とは別のレドックス振動機構の存在可能性に関する議論すら湧き上がっている⁵⁾。

先に述べたように、pMFC-Me₈ をメディエーターとして用いれば、細胞内レドックスの変動をモニタリングできることが分かった。この手法を適用すれば、細胞内レドックスと概日時計との関係に関する上記の問に答えることができるものと期待された。*S. elongatus* と pMFC-Me₈ を含む培地の OCP を細胞外電極により測定したところ、OCP は約 24 時間周期で自律振動した (図 3、黒線)。また、この OCP の概日リズムは温度補償性を示した¹⁶⁾。*kaiABC* 遺伝子欠損株で同様の実験を行ったところ、OCP の概日リズムは消失した (青線)。以上の結果は、*S. elongatus* における細胞内レドックスが、KaiABC 振動体の制御の下、概日リズムを示すことを明確に示している²²⁾。

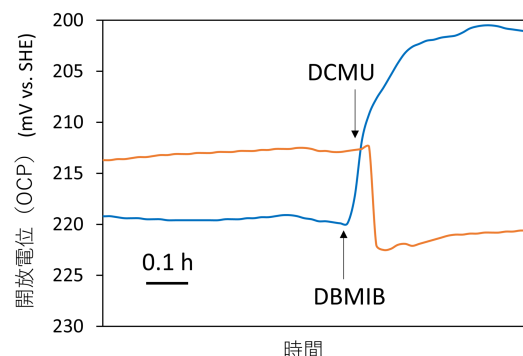


図2. DCMU, DBMIBを加えた際の開放電位 (OCP) の応答

DCMU (橙線) および DBMIB (青線) を矢印で示した時間に加えた。

次に、KaiABC の概日リズムを遺伝子発現へ出力する経路を担う *sasA*, *cikA*, *rpaA* それぞれの欠損株を用い OCP 変動を測定した。RpaA は DNA に直接結合する転写因子であり、リン酸化されると自身のレギュロンの転写を活性化する²³⁾。SasA は RpaA をリン酸化するキナーゼで二成分制御系を構成する。SasA のキナーゼ活性は KaiC がリン酸化状態のとき活性化する²⁴⁾。逆に、CikA

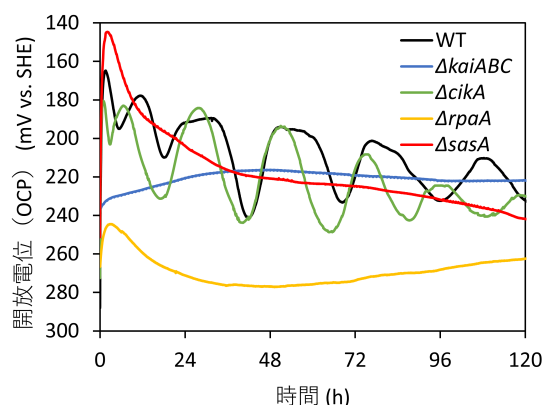


図3. 開放電位の時間変化

野生株および種々の時計遺伝子変異株における光強度 $30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 連続明条件下での OCP 測定結果を示す。細胞を 12 時間ずつ明暗サイクルに事前暴露することにより、概日時計の位相は事前に同調されている。(Tanaka et al., 2019²²⁾を改変。Copyright Springer Nature Switzerland AG)

はRpaAの脱リン酸化を行うホスファターゼであり、その活性はKaiCが脱リン酸化状態のとき活性化する²⁴⁾。したがってKaiCのリン酸化リズムがSasA、CikAを通じてRpaAのリン酸化状態の概日リズムを生み出し、遺伝子発現の転写リズムが生み出される。図3に各欠損株を用いて測定したOCPの経時変化を示す。*cikA*欠損株の遺伝子発現リズムは約22時間に短周期化すること²⁵⁾、また*rpaA*欠損株では遺伝子発現リズムが消失することがそれぞれ知られているが²⁶⁾、OCP変動はこれらによく対応した挙動を示した(緑線、橙線)。遺伝子発現リズムが顕著に低振幅化する*sasA*欠損株²⁷⁾では、OCPリズムは観測されなかった(赤線)。これは*sasA*欠損株における細胞内レドックスリズムの振幅が、当該手法の検出感度以下レベルで小さいことを意味する。以上の結果は、細胞内レドックスリズムがKaiABCによる遺伝子発現制御によって表出することを示している²²⁾。

こうした内因性の細胞内レドックスの周期変動は、どの程度“大きい”のだろうか？細胞内レドックスが多くの光合成機能に影響を及ぼすグローバルな制御因子であることを考えると、これは重要な問いである。そこで、概日時計の周期が光強度依存的に変化する事実²⁸⁾を利用して、内因性の細胞内レドックスリズムの“大きさ”について調べた。我々の実験系では、光強度を20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ から70 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ にすると生物発光リズムの周期が0.4h短周期化する(図4A)。この事実は、細胞が光強度20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ と70 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の違いを認識することを意味する。この短周期化は光強度変化による細胞内レドックス状態変化によって引き起こされることが示唆されているが²⁹⁾、この光強度の違いは約9 mVのOCP値の変化($\Delta\text{OCP}_{\text{int}}$)をもたらす(図4B)。一方、恒明条件においてOCPは10~40 mVの振幅をもって概日リズムを刻んだ(図3)。以上のように、概日時計に誘起される内因性の細胞内レドックス変動は、外因性のレドックス変動よりも大きくなる場合があることが明らかになった。このことは、内因性のレドックスリズムが、他の細胞内

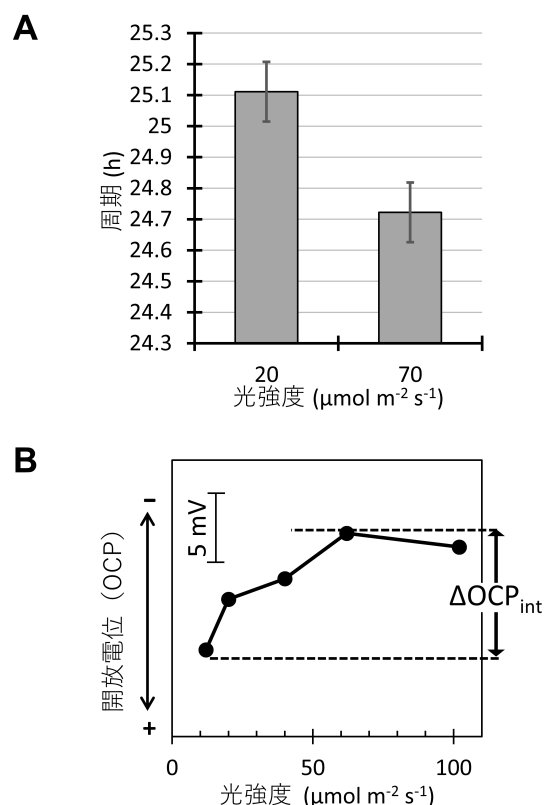


図4. 光強度変化が概日時計の周期と開放電位に及ぼす影響

(A) 20 および 70 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ での生物発光によって測定した概日リズムの周期。(B) 様々な光強度での開放電位。 $\Delta\text{OCP}_{\text{int}}$ は 12、62 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 間の開放電位の差を表す。(Tanaka et al., 2019²²⁾を改変。Copyright Springer Nature Switzerland AG)

プロセスを誘起するレベルであることを意味している²²⁾。

4. おわりに

本稿では、細胞内レドックスの時間変動をリアルタイムで簡便に測定可能にする電気化学的手法について解説した。また、その適用事例の一つとして、光合成に大きな影響を与える細胞内レドックスと概日時計との相関が、本手法により簡便に追跡できることを紹介した。一方、本手法には選択性の観点から大きな改良の余地がある。例えば、pMFC-MesによりPQのレドックス変化が追跡可能であることを先に述べたが、pMFC-MesとPQの反応選択性は完全ではない。実際、pMFC-

Me₈は細胞内のグルタチオンやNADPHとも反応することが分かっている²²⁾。こうした課題は、当該ポリマーのレドックス部位の分子設計、ならびにポリマー二次構造の設計などを通して、次第に克服されていくであろう。本稿で紹介した電気化学的手法は、クロロフィル蛍光法などの従来から存在する手法と干渉せず、互いに相補的に利用することができることは特筆に値する。今後、本手法のさらなる改良が、光合成の本質的理解の一助となることを期待している。

Received Dec 24, 2019; Accepted Jan 16, 2020; Published Apr 30, 2020.

参考文献

1. Foyer, C.H. and Noctor, G. (2009) Redox regulation in photosynthetic organisms: signaling, acclimation, and practical implications. *Antioxid. Redox Signal.* 11, 861–905.
2. Oakenfull, R.J. and Davis, S.J. (2017) Shining a light on the Arabidopsis circadian clock. *Plant Cell Environ.* 40, 2571–2585.
3. Lambert, G., Chew, J. and Rust, M.J. (2016) Costs of Clock-Environment Misalignment in Individual Cyanobacterial Cells. *Biophys J.* 23, 883–891.
4. Diamond, S., Rubin, B.E., Shultzaberger, R.K., Chen, Y., Barber, C.D. and Golden, S.S. (2017) Redox crisis underlies conditional light-dark lethality in cyanobacterial mutants that lack the circadian regulator, RpaA. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 114, E580–E589.
5. Edgar, R.S., Green, E.W., Zhao, Y., van Ooijen, G., Olmedo, M., Qin, X., Xu, Y., Pan, M., Valekunja, U.K., Feeney, K.A., Maywood, E.S., Hastings, M.H., Baliga, N.S., Mellow, M., Millar, A.J., Johnson, C.H., Kyriacou, C.P., O'Neill, J.S. and Reddy, A.B. (2012) Peroxiredoxins are conserved markers of circadian rhythms. *Nature* 485, 459–464.
6. Lai, A.G., Doherty, C.J., Mueller-Roeber, B., Kay, S.A., Schippers, J.H. and Dijkwel, P.P. (2012) *CIRCADIAN CLOCK-ASSOCIATED 1* regulates ROS homeostasis and oxidative stress responses. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 109, 17129–17134.
7. Rabinowitz, J.D., Vacchino, J.F., Beeson, C. and McConnell, H.M. (1998) Potentiometric measurement of intracellular redox activity. *J. Am. Chem. Soc.* 120, 2464–2473.
8. Baronian, K.H., Downard, A.J., Lowen, R. and Pasco, N. (2002) Detection of two distinct substrate-dependent catabolic responses in yeast cells using a mediated electrochemical method. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 60, 108–113.
9. Coman, V., Gustavsson, T., Finkelsteinas, A., von Wachenfeldt, C., Hägerhäll, C. and Gorton, L. (2009) Electrical wiring of live, metabolically enhanced *Bacillus subtilis* cells with flexible osmium-redox polymers. *J. Am. Chem. Soc.* 131, 16171–16176.
10. Vostiar, I., Ferapontova, E. and Gorton, L. (2004) Electrical “wiring” of viable *Gluconobacter oxydans* cells with a flexible osmium-redox polyelectrolyte. *Electrochem. Commun.* 6, 621–626.
11. Monks, T.J., Hanzlik, R.P., Cohen, G.M., Ross, D. and Graham, D.G. (1992) Quinone chemistry and toxicity. *Toxicol. Appl. Pharmacol.* 112, 2–16.
12. Sikkema, J., de Bont, J.A. and Poolman, B. (1995) Mechanisms of membrane toxicity of hydrocarbons. *Microbiol. Rev.* 59, 201–222.
13. Nishio, K., Nakamura, R., Lin, X., Konno, T., Ishihara, K., Nakanishi, S., and Hashimoto, K. (2013) Extracellular electron transfer across bacterial cell membranes via a cytocompatible redox-active polymer. *ChemPhysChem* 14, 2159–2163.
14. Ishihara, K., Nomura, H., Mihara, T., Kurita, K., Iwasaki, Y. and Nakabayashi, N. (1998) Why do phospholipid polymers reduce protein adsorption? *J. Biomed. Mater. Res.* 39, 323–330.
15. Goda, T., Goto, Y., and Ishihara, K. (2010) Cell-penetrating macromolecules: direct penetration of amphipathic phospholipid polymers across plasma membrane of living cells. *Biomaterials* 31, 2380–2387.
16. Nishio, K., Pornpitra, T., Izawa, S., Nishiwaki-ohkawa, T., Kato, S., Hashimoto, K. and Nakanishi, S. (2015) Electrochemical detection of circadian redox rhythm in cyanobacterial cells via extracellular electron transfer. *Plant Cell Physiol.* 56, 1053–1058.
17. Tanaka, K., Kaneko, M., Ishikawa, M., Kato, S., Ito, H., Kamachi, T., Kamiya, K. and Nakanishi, S. (2017) Specific interaction between redox phospholipid polymers and plastoquinone in photosynthetic electron transport. *ChemPhysChem* 18, 878–881.
18. Ishiura, M., Kutsuna, S., Aoki, S., Iwasaki, H., Andersson, C.R., Tanabe, A., Golden, S.S., Johnson,

- C.H. and Kondo, T. (1998) Expression of a gene cluster *kaiABC* as a circadian feedback process in cyanobacteria. *Science* 281, 1519–1523.
19. Nakajima, M., Imai, K., Ito, H., Nishiwaki, T., Murayama, Y., Iwasaki, H., Oyama, T. and Kondo, T. (2005) Reconstitution of circadian oscillation of cyanobacterial KaiC phosphorylation in vitro. *Science* 308, 414–415.
 20. Guerreiro, A.C., Benevento, M., Lehmann, R., van Breukelen, B., Post, H., Giansanti, P., Maarten Altaar, A.F., Axmann, I.M. and Heck, A.J. (2014) Daily rhythms in the cyanobacterium *Synechococcus elongatus* probed by high-resolution mass spectrometry-based proteomics reveals a small defined set of cyclic proteins. *Mol. Cell Proteomics* 13, 2042–2055.
 21. Yen, U., Huang, T. and Yen, T. (2004) Observation of the circadian photosynthetic rhythm in cyanobacteria with a dissolved-oxygen meter. *Plant Sci.* 166, 949–952.
 22. Tanaka, K., Ishikawa, M., Kaneko, M., Kamiya, K., Kato, S. and Nakanishi, S. (2019) The endogenous redox rhythm is controlled by a central circadian oscillator in cyanobacterium *Synechococcus elongatus* PCC7942. *Photosynth. Res.* 142, 203–210.
 23. Markson, J.S., Piechura, J.R., Puszynska, A.M. and O’Shea, E.K. (2013) Circadian control of global gene expression by the cyanobacterial master regulator RpaA. *Cell* 155, 1396–1408.
 24. Gutu, A. and O’Shea, E.K. (2013) Two antagonistic clock-regulated histidine kinases time the activation of circadian gene expression. *Mol. Cell* 50, 288–294.
 25. Schmitz, O., Katayama, M., Williams, S.B., Kondo, T. and Golden, S.S. (2000) CikA, a Bacteriophytochrome that resets the cyanobacterial circadian clock. *Science* 289, 765–768.
 26. Takai, N., Nakajima, M., Oyama, T., Kito, R., Sugita, C., Sugita, M., Kondo, T. and Iwasaki, H. (2006) A KaiC-associating SasA-RpaA two-component regulatory system as a major circadian timing mediator in cyanobacteria. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 103, 12109–12114.
 27. Iwasaki, H., Williams, S.B., Kitayama, Y., Ishiura, M., Golden, S.S. and Kondo, T. (2000) A KaiC-interacting sensory histidine kinase, SasA, necessary to sustain robust circadian oscillation in cyanobacteria. *Cell* 101, 223–233.
 28. Katayama, M., Kondo, T., Xiong, J. and Golden, S.S. (2003) *ldpA* encodes an iron-sulfur protein involved in light-dependent modulation of the circadian period in the cyanobacterium *Synechococcus elongatus* PCC7942. *J. Bacteriol.* 185, 1415–1422.
 29. Ivleva, N.B., Bramlett, M.R., Lindahl, P.A. and Golden, S.S. (2005) LdpA: a component of the circadian clock senses redox state of the cell. *EMBO J.* 24, 1202–1210.

Electrochemical monitoring of intracellular redox state in cyanobacteria

Kenya Tanaka¹, Masahito Ishikawa^{2,3}, Shuji Nakanishi^{1,3}

¹Graduate School of Engineering Science, Osaka University

² Graduate School of Engineering, Nagoya University

³ Research Center for Solar Energy Chemistry, Osaka University

トピックス

高い promiscuous 活性を持つ酵素の水平伝播がもたらすクロロフィル分解系の進化[‡]¹北海道大学・生命科学院²北海道大学・低温科学研究所小畑 大地^{1,2*}、高林 厚史²、田中 亮一²、田中 歩²、伊藤 寿²

生理的に無意味な (promiscuous な) 酵素活性は新規酵素誕生の源であり、代謝系進化の原動力の一つである。先行研究では、この新しい酵素 (promiscuous な酵素) は他の代謝系に組み込まれる過程で、最初はその活性が低いものの、その後の選択圧によって活性が上昇すると考えられてきた。これに対し、我々はクロロフィルから Mg を脱離する酵素 (STAY-GREEN; SGR) を研究する過程で、1) 細菌が SGR のホモログを持ち、2) さらにそのホモログが極めて「高い」クロロフィル—Mg 脱離活性を示すことを発見した。それら細菌は光合成を行わず、クロロフィルを持たないため、この Mg 脱離活性は promiscuous な活性である。本稿ではクロロフィル分解系を例として、「高い」promiscuous な活性を持つ酵素の水平伝播が代謝系の進化をもたらすという新しい仮説を提唱したい。

1. はじめに

秋になると落葉植物は赤や黄色に色づき、多くの人の目を楽しませている。これは葉に含まれるクロロフィルが分解されることで引き起こされる現象である。クロロフィルは集光アンテナ色素として光エネルギーを吸収し、化学エネルギーと還元力の生産に寄与する。しかし、環境ストレスなどにより光阻害が生じると、クロロフィルの励起エネルギーや電子伝達鎖の電子は分子状酸素へと渡され、活性酸素を発生させてしまう。従って、秋にクロロフィルが分解されれば、冬の低温ストレスによる活性酸素発生量は抑制され、植物体を保護できる。また、クロロフィルの分解は同時に光合成タンパク質の分解とそれを通した窒素栄養の転流にも影響し、植物のライフサイクル完結の一助となっている。

陸上植物は集光アンテナ色素としてクロロフィル *a* と *b* を持つ。これらのクロロフィルの分解はクロロフィル *b* から *a* への転換とクロロ

フィル *a* の分解の2段階で構成される¹⁾。クロロフィル *a* の分解は分子の中心に位置する Mg を脱離することより始まり、この反応は STAY-GREEN (SGR) という酵素により触媒される (図 1)²⁾。

SGR が触媒するクロロフィル *a* からの Mg 脱離反応は金属原子—有機分子間の結合の切断する珍しい反応であり、STAY-GREEN ドメインというタンパク質構造が担っている。このドメインのアミノ酸配列は、構造既知のタンパク質のアミノ酸配列と一切相同性を示さない。そのため、その立体構造は全く分かっていない。また、SGR はただクロロフィル *a* を分解するだけではなく、クロロフィルの分解を通してクロロフィル分解の関連遺伝子の発現制御やクロロフィル結合タンパク質の分解といった老化の進行に影響を及ぼす^{3,4)}。このように SGR によるクロロフィル分解

[‡]第 10 回日本光合成学会年会 ポスター発表受賞論文

*連絡先 E-mail: d-obata@eis.hokudai.ac.jp

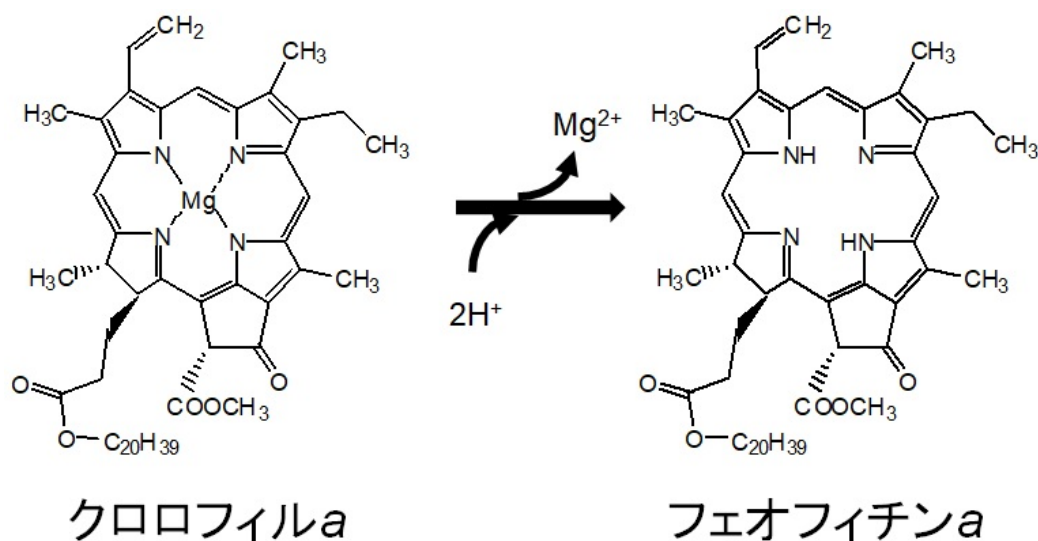


図1. クロロフィルのマグネシウムの脱離

クロロフィルの中心金属のマグネシウムがプロトンと置換され、フェオフィチンに変換されることによってクロロフィル分解が始まる。この反応は酸性条件下で非酵素的に容易に進行する。この反応を触媒する Mg 脱離酵素の遺伝子は、枯れても緑色を維持する (Stay-Green) 変異体より単離されたため SGR と呼ばれている。また、メンデルが遺伝の法則の発見に使ったエンドウの緑色の種子の原因遺伝子も SGR である¹⁹⁾。

は、光合成だけではなく酵素反応や植物の成長という面からも重要な研究課題である。

本稿において、光合成を行わない細菌がクロロフィル—Mg 脱離活性を示す酵素を持つという発見を通して酵素の進化を考察したい⁵⁾。また最後にやや長くなるが SGR によるクロロフィル分解の研究で残された課題について考えたい。

2. SGR の系統的分布

シロイヌナズナには SGR としてアミノ酸配列の相同性の高い AtSGR1 (AT4G22920)、AtSGR2 (AT4G11910)、およびこれらより少し短い AtSGR-LIKE (AtSGRL) (AT1G44000) の 3 種類が存在する。AtSGR1 のアミノ酸配列と相同性のある遺伝子をデータベースで検索したところ、陸上植物や緑藻には相同な遺伝子が広く分布していた (図 2)。ただし、陸上植物の起源になったと考えられている車軸藻 *Klebsormidium* のゲノム上には相同な遺伝子が見つからなかった。意外なことに、光合成を行わない細菌や古細菌にも SGR と相同な遺伝子が多数見つかった。これ以降、本

稿では「SGR ホモログ」は、これらの SGR と相同な細菌の遺伝子を指すこととし、陸上植物や緑藻の SGR とは区別して議論する。我々が調べた限りでは、光合成細菌やシアノバクテリア、紅藻には SGR と相同な遺伝子は見つからなかった。これらの光合成生物がどのように (バクテリア) クロロフィルを分解しているのかは不明である。クロロフィル生合成の酵素の大半はシアノバクテリアから緑藻、陸上植物へ受け継がれたと考えられているが、以上のことから SGR の起源はシアノバクテリアではないと考えられる。

光合成を行わない細菌が SGR ホモログを持つことから、それらの細菌は植物のクロロフィルを分解するために、植物から SGR の遺伝子を取り込んだ可能性も考えられる。その場合、植物のある系統から細菌の SGR ホモログが分岐したような系統樹になるはずである。しかし実際は、細菌のある系統から植物の系統が分岐する形の系統樹が得られた。そのため、細菌の SGR ホモログが植物に水平伝播したことが示唆された (図 2)。もしも細菌の SGR ホモログにとってクロロフィ

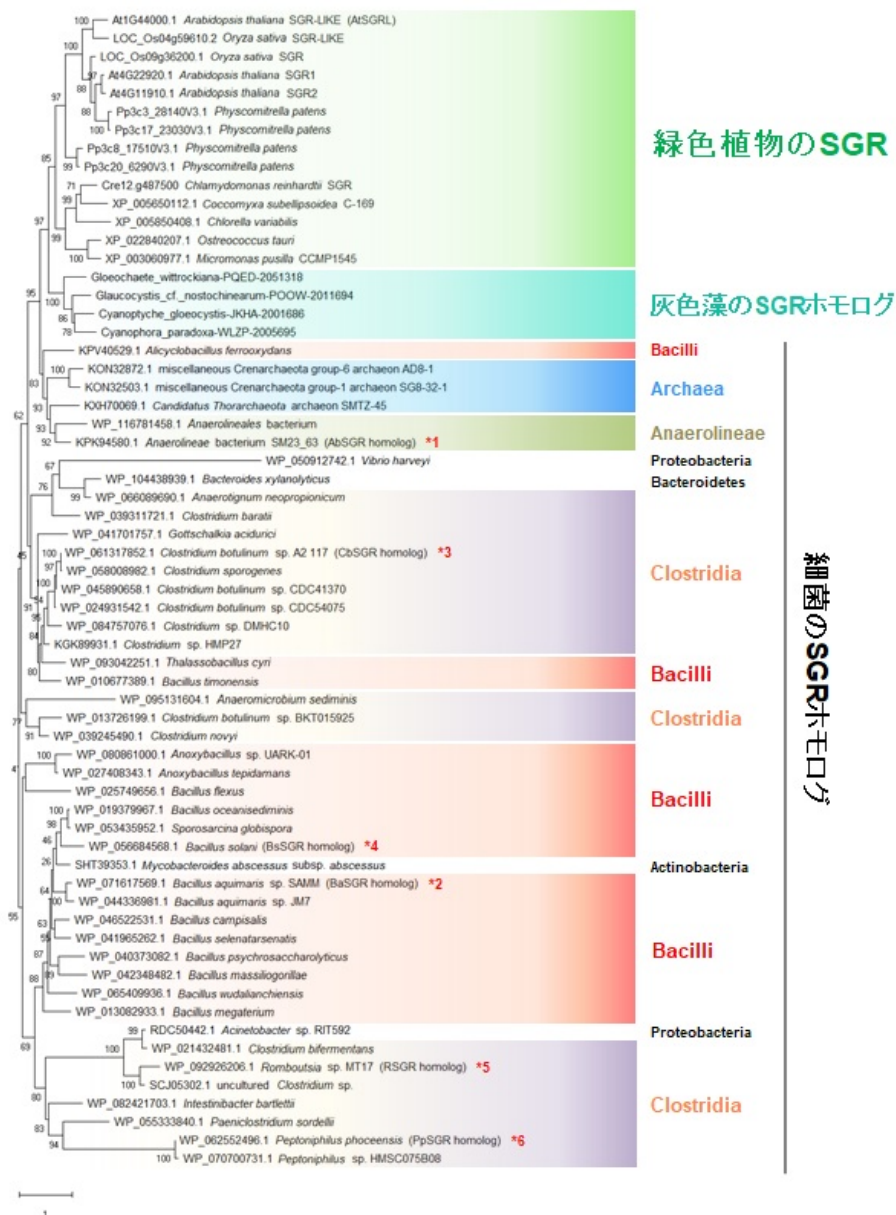


図2. SGRの系統樹

陸上植物、緑藻、灰色藻、細菌ならびに古細菌のSGR（ホモログ）のアミノ酸配列を用いて最尤法系統樹を作成した。細菌SGRホモログの系統から陸上植物と緑藻、灰色藻の系統が分岐している。SGRホモログはBacilli綱細菌およびClostridia綱細菌に広く分布しており、両細菌グループはともにFirmicutes門に属する細菌である。星印をつけた細菌のSGRホモログを活性測定に使用した。星の隣の番号が若いほどSGR (AtSGR1) に配列が似ている。

ル分解が promiscuous な活性であり、それが植物に水平伝播してクロロフィル分解酵素として進化したのであれば、非常に興味深い事例である。しかし、細菌のSGRホモログがMg脱離活性を

持つかどうかは、配列の相同性だけでは判断できない。そこで、細菌のSGRホモログの組み換えタンパク質を調製し、Mg脱離酵素としての活性を持つかどうかを次に検証した。

3. 細菌の SGR ホモログが持つ強力な promiscuous な活性

当研究室では、シロイヌナズナおよびクラミドモナス SGR に関しては、すでに組み換えタンパク質を用いた活性測定の報告を行ってきた^{2,6)}。クラミドモナスの SGR に関しては大腸菌発現系を用いた活性測定が可能であったものの、シロイヌナズナの SGR は大腸菌で活性型では発現せず、その活性測定のためには無細胞タンパク質合成系を使う必要があった。無細胞タンパク質合成系は目的タンパク質の発現量が低い上に高価であり、様々な実験条件で酵素の活性測定を行う際には必ずしも適した方法ではない。そこで大腸菌の発現ベクターを改めて検討した結果、大阪大学蛋白質研究所で開発された FATT タグベクター⁷⁾を利用するとシロイヌナズナの SGR も大腸菌で発現し、活性を示すことが明らかとなった。このタグは、天然変性タンパク質としての性質を持つアミノ酸配列からなり、溶解度を高めたものである。そこでこのベクターを利用して細菌の SGR ホモログを大腸菌で発現し、シロイヌナズナの SGR と比較した。シロイヌナズナの SGR としては最も活性の高かった AtSGRL を用いた。6 種類の細菌の SGR ホモログを検討したところ、*Anaerolineae bacterium* SM23_63、*Clostridium botulinum* sp. A2 117、*Bacillus aquimaris* sp. SAMM の 3 種類のはクロロフィル *a* から Mg を脱離する活性を示した (図 3)。意外なことに、活性のあった細菌の SGR ホモログは AtSGRL よりも高い活性を示した。

次に、様々な基質に対する活性の測定を行った。その結果、AtSGRL は基質特異性が高く、クロロフィル *a* とその合成前駆体であるクロロフィリド *a* だけを基質にするのに対して、細菌の SGR ホモログは AtSGRL が基質にできないクロロフィル *b* やクロロフィル *c*、およびプロトクロロフィルからも Mg を脱離できることが示された (図 4)。クロロフィル *a* の Mg を Zn に置換した分子は細菌の SGR ホモログの基質にならなかった。酸性条件下においても Zn は Mg より脱離しにくいことが知られている⁸⁾。Znの方がMg

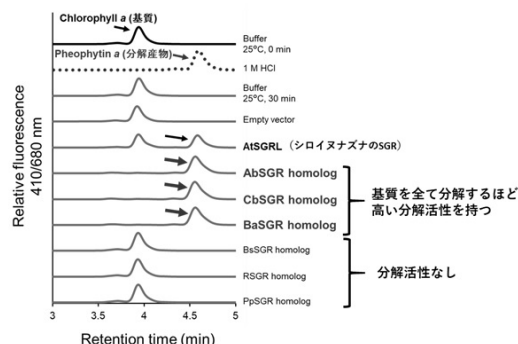


図3. 細菌のSGRホモログのクロロフィル*a*からのMg脱離活性

18 μ M のクロロフィル *a* と 1.5 μ M の発現タンパク質を含む大腸菌可溶化液を 25°C で 30 分反応させ、HPLC により色素を分析した。AtSGRL: *Arabidopsis thaliana* SGR-LIKE、AbSGR homolog: *Anaerolineae bacterium* SM23_63 SGR ホモログ、CbSGR homolog: *Clostridium botulinum* sp. A2 117 SGR ホモログ、BaSGR homolog: *Bacillus aquimaris* sp. SAMM SGR ホモログ、BsSGR homolog: *Bacillus solani* SGR ホモログ、RSGR homolog: *Romboutsia* sp. MT17 SGR ホモログ、PpSGR homolog: *Peptoniphilus phoceensis* SGR ホモログ。

よりクロリン環の窒素と強く結合しているためだと考えられる。

4. 植物の SGR の基質特異性の進化

細菌の SGR ホモログは植物の SGR と比較して、様々な基質を代謝することができ、またその活性も高いことが示された。酵素は基質特異性を高めると活性が低下することが知られている。例えば RubisCO は二酸化炭素と酸素の両方を基質にすることができる。この時、酸素の取り込みが抑制されている、つまり基質特異性の高い RubisCO は二酸化炭素の取り込み活性も低く、逆に嫌気的な環境に住む生物の RubisCO は酸素の取り込み量も多いが二酸化炭素の取り込み量も多いことが知られている⁹⁾。SGR については細菌の SGR ホモログは様々な基質から Mg を脱離することができ、クロロフィル *a* に対しても高い活性を示す。この結果は、酵素の低い特異性と高い活性という一般的な傾向と一致する。細菌の SGR ホモログが植物に取り込まれたとき、クロロフィ

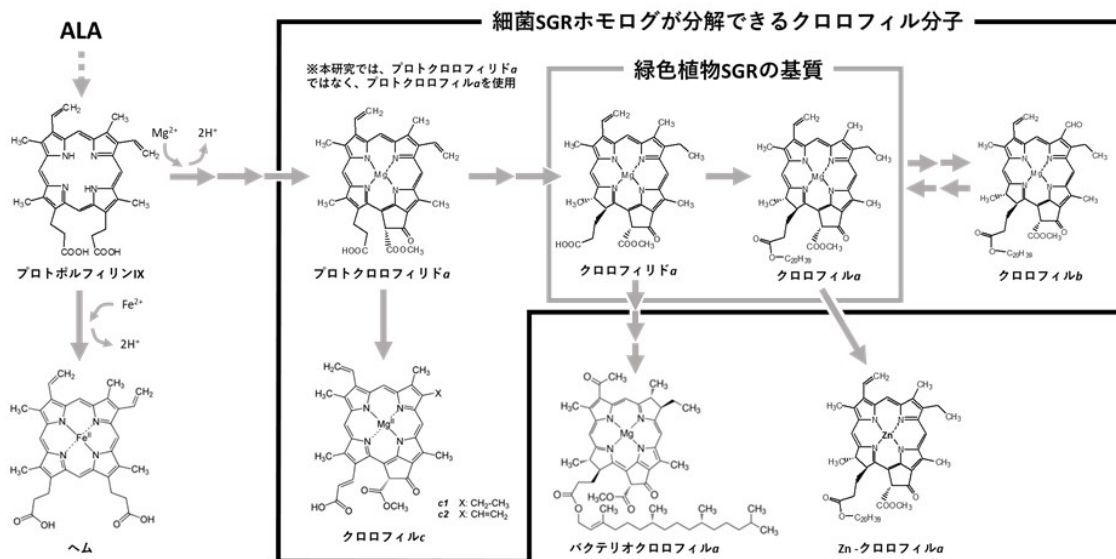


図4. SGRの基質特異性

シロイヌナズナの SGRL がクロロフィル a とその合成前駆体のクロロフィド a のみを基質にするのに対して、細菌の SGR ホモログは様々なクロロフィル類を基質にできる。本研究では、クロロフィル合成中間体のプロトクロロフィド a ではなく、フィチル基のついたプロトクロロフィル a を使用してプロトクロロフィル a が基質になることを確認したが、プロトクロロフィド a でも Mg の脱離のしやすさは変わらないので、同様に基質になると考えられる。

ル b やクロロフィル合成中間体のプロトクロロフィドから Mg を外してしまうと、その生成物はそれ以上代謝されずに蓄積してしまい、光障害の原因になってしまう恐れがある。それに対して、クロロフィル a やクロロフィド a であれば Mg が外れてもさらに分解を進める代謝経路を植物は持っている。そのため、細菌の SGR ホモログが植物に取り込まれたとき、クロロフィル b などを代謝しないように基質特異性を高め、結果的にクロロフィル a に対する活性も低下したのではないかと推測している。

5. promiscuous な活性の観点から見た酵素の進化

新しい遺伝子の獲得方法としては、遺伝子重複により生じた余分な遺伝子の変異をして新規で有用な性質を持つようになる場合と¹⁰⁾、原核生物であれば遺伝子の水平伝播による獲得が考えられる¹¹⁾。この時、どちらの場合であっても選択圧がかかった状態での進化を想定している。それに対して、植物の SGR は真核生物であるにもかか

わらず細菌から水平伝播で取り込まれたと考えられる点が特徴的なだけでなく、水平伝播前の細菌の中ではクロロフィル—Mg 脱離活性に対して選択圧がかかっていなかったという点に特徴がある。つまり SGR ホモログの本来の機能はまだ不明であるが、クロロフィル代謝と関係ないものであり、クロロフィル—Mg 脱離活性は偶然に持っていた promiscuous な活性であると考えられる。promiscuous な活性は通常は選択圧がかからない。そのため、細菌の持つ SGR ホモログには全く Mg 脱離活性を持たないものから、極めて高い活性を持つものまで、さまざまなものが存在したのだと考えられる。以上より、我々は植物の SGR の進化仮説として以下のようなシナリオを提唱する。1) SGR ホモログの集団中に高いクロロフィル—Mg 脱離活性 (promiscuous な活性) を持つものが存在した。2) 陸上植物と緑藻の祖先は活性の高いものを水平伝播で取り込んだ。3) そして、基質特異性が変化し、SGR となったという説である。つまり、選択圧のかからない環境に

偶然生じた潜在的な酵素活性を代謝系の進化に利用したと考えている。

6. 残された課題

SGR はクロロフィル分解の最初の反応を触媒し、クロロフィル分解量を制御する重要な酵素である。この遺伝子は細菌由来であり、緑藻に取り込まれたのちにクロロフィル代謝系を制御するために基質特異性を高めたことを示唆する結果を得た。しかし、本研究においては以下のように多くの未解決な問題が残されている。

(1) 細菌の SGR ホモログの細菌内での機能は Mg 脱離ではなく、偶然 promiscuous に極めて高い Mg 脱離活性を持っていたことを想定している。しかし一般に酵素による触媒反応は高度に設計された分子で実現できるものであり、偶然反応が進むことは直感的には困難であると思われる。SGR ホモログの promiscuous な活性としての Mg 脱離反応を理解するためにはタンパク質の構造や触媒機構に関する情報を引き続き集める必要がある¹²⁻¹⁵⁾。

(2) 細菌の中で SGR ホモログがどのような役割を果たしているのか不明である。主に Firmicutes 門に属する細菌 (バチルス、クロストリジウム) に広く分布しているように見えるが、我々が調べた限りでは特定の遺伝子クラスターに含まれているという傾向は見つからなかった。細菌の SGR ホモログの本来の機能を明らかにすることは植物の SGR の機能の理解にも重要だと考えられる。

(3) 本稿では直接は触れなかったことだが、緑藻 (クラミドモナス) の SGR は陸上植物の SGR と同様に Mg 脱離活性を触媒する。しかし、両者での生理的役割は異なり、陸上植物では老化時のクロロフィル分解に関わる一方で、クラミドモナスの SGR は PSII の構築に関与しているようである¹⁶⁾。クラミドモナスは窒素飢餓条件で簡単にクロロフィル分解を誘導できるが¹⁷⁾、*sgr* 欠損株を用いてもクロロフィル分解は野生株と変わらずに誘導された。それよりも SGR が欠損したことで、PSII 活性とフェオフィチン *a* の量の減少が見られた。この実験からは、クラミドモナス SGR が PSII にフェオフィチン *a* を直接供給しているか

は不明である。しかしこのことは、クラミドモナスにおける SGR の本来の機能が老化プロセスとしてのクロロフィルの分解でないことを示唆するとともに、緑藻では陸上植物とは異なる方法でクロロフィルを分解していることを示している。緑藻のクロロフィル分解はしばしば研究対象となっており、クロロフィルを分解できない変異体が報告されている¹⁸⁾。そのため、クロロフィル分解の変異体などから緑藻特有のクロロフィル分解経路が解明されると期待される。

(4) SGR がクロロフィルから Mg を外す機構としては、SGR の酸性アミノ酸の側鎖がプロトン供与体となる可能性がある。しかし通常は、酸性アミノ酸の側鎖は水溶液中ではプロトンが外れた塩基として存在している。そのため、SGR が Mg 脱離反応を触媒するためには、酸性アミノ酸側鎖がタンパク質中の疎水的環境に埋もれるなどして、プロトンを結合した状態になる必要がある。考えられる別の反応機構としてヒスチジンなどがクロロフィルの Mg に配位して Mg を外れやすくし、プロトンは溶媒から供給される可能性も考えられる。いずれにしても、反応機構の解明のためには結晶構造の解明が必要である。

(5) 最後に、SGR の研究について回る大きな問題として、光化学系に含まれているフェオフィチンやバクテリオフェオフィチンを生成する反応は何か、という問題がある。クラミドモナスでは SGR がフェオフィチンの合成に関わっていることが示唆されている¹⁶⁾。しかし本稿でも述べたように、光合成細菌やシアノバクテリアには SGR と相同な遺伝子が見つからない。また、紅藻なども SGR と相同な遺伝子を持たないにもかかわらず、フェオフィチンを作っている。さらに、シロイヌナズナの *sgr* 欠損株は成長時期には野生株と何ら違いはなく、健全な光化学系を構築している¹⁶⁾。これらのことは (バクテリオ) クロロフィルから Mg を外す方法が必ずもう一つは存在することを示している。この課題についてもこれまで (バクテリオ) フェオフィチン合成の変異体が報告されていないのが不思議である。紅色光合成細菌の L、M サブユニット、あるいはシアノバクテリアや植物の D1、D2 タンパク質が Mg 脱離活性

を持つことも考えられる。この問題は光合成装置の構築過程の解明という観点からも残された重要な課題である。

謝辞

本研究は日本学術振興会特別研究員奨励費(18J20898)、科研費(16H06554、17K19420、17K07430)および新学術領域(新光合成:光エネルギー変換システムの最適化)の支援を受けて行われました。

Received Mar 17, 2020; Accepted Mar 23, 2020; Published Apr 30, 2020.

参考文献

1. Tanaka, R., and Tanaka, A. (2011) Chlorophyll cycle regulates the construction and destruction of the light-harvesting complexes. *Biochim. Biophys. Acta* 1807, 968–976.
2. Shimoda, Y., Ito, H., and Tanaka, A. (2016) *Arabidopsis* STAY-GREEN, Mendel's green cotyledon gene, encodes magnesium-dechelate. *Plant Cell* 28, 2147–2160.
3. Ono, K., Kimura, M., Matsuura, H., Tanaka, A., and Ito, H. (2019) Jasmonate production through chlorophyll *a* degradation by Stay-Green in *Arabidopsis thaliana*. *J. Plant Physiol.* 238, 53–62.
4. Sato, T., Shimoda, Y., Matsuda, K., Tanaka, A., and Ito, H. (2018) Mg-dechelation of chlorophyll *a* by Stay-Green activates chlorophyll *b* degradation through expressing Non-Yellow Coloring 1 in *Arabidopsis thaliana*. *J. Plant Physiol.* 222, 94–102.
5. Obata, D., Takabayashi, A., Tanaka, R., Tanaka, A., and Ito, H. (2019) Horizontal transfer of promiscuous activity from nonphotosynthetic bacteria contributed to evolution of chlorophyll degradation pathway. *Mol. Biol. Evol.* 36, 2830–2841.
6. Matsuda, K., Shimoda, Y., Tanaka, A., and Ito, H. (2016) Chlorophyll *a* is a favorable substrate for *Chlamydomonas* Mg-dechelate encoded by STAY-GREEN. *Plant Physiol. Biochem.* 109, 365–373.
7. Chen, Y., Porter, K., Osawa, M., Augustus, A. M., Milam, S. L., Joshi, C., Osteryoung, K. W., and Erickson, H. P. (2017) The chloroplast tubulin homologs FtsZA and FtsZB from the red alga *Galdieria sulphuraria* co-assemble into dynamic filaments. *J. Biol. Chem.* 292, 5207–5215.
8. Saga, Y., and Tamiaki, H. (2012) Demetalation of chlorophyll pigments. *Chem. Biodiv.* 9, 1659–1683.
9. Whitney, S. M., Houtz, R. L., and Alonso, H. (2011) Advancing our understanding and capacity to engineer nature's CO₂-sequestering enzyme, Rubisco. *Plant Physiol.* 155, 27–35.
10. O'Brien, P. J., and Herschlag, D. (1999) Catalytic promiscuity and the evolution of new enzymatic activities. *Chem. Biol.* 6, R91–R105.
11. Treangen, T. J., and Rocha, E. P. (2011) Horizontal transfer, not duplication, drives the expansion of protein families in prokaryotes. *PLoS Genet.* 7, e1001284.
12. Martinez-Nunez, M. A., Rodriguez-Escamilla, Z., Rodriguez-Vazquez, K., and Perez-Rueda, E. (2017) Tracing the repertoire of promiscuous enzymes along the metabolic pathways in archaeal organisms. *Life* 7, 30.
13. Gatti-Lafranconi, P., and Hollfelder, F. (2013) Flexibility and reactivity in promiscuous enzymes. *ChemBioChem* 14, 285–292.
14. Babbie, A., Tokuriki, N., and Hollfelder, F. (2010) What makes an enzyme promiscuous? *Curr. Opin. Chem. Biol.* 14, 200–207.
15. Aharoni, A., Gaidukov, L., Khersonsky, O., Mc, Q. G. S., Roodveldt, C., and Tawfik, D. S. (2005) The 'evolvability' of promiscuous protein functions. *Nat. Genet.* 37, 73–76.
16. Chen, Y., Shimoda, Y., Yokono, M., Ito, H., and Tanaka, A. (2019) Mg-dechelate is involved in the formation of photosystem II but not in chlorophyll degradation in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant J.* 97, 1022–1031.
17. Siaut, M., Cuiné, S., Cagnon, C., Fessler, B., Nguyen, M., Carrier, P., Beyly, A., Beisson, F., Triantaphylidès, C., Li-Beisson, Y., and Peltier, G. (2011) Oil accumulation in the model green alga *Chlamydomonas reinhardtii*: characterization, variability between common laboratory strains and relationship with starch reserves. *BMC Biotechnol.* 11, 1–15.
18. Kajikawa, M., Sawaragi, Y., Shinkawa, H., Yamano, T., Ando, A., Kato, M., Hirono, M., Sato, N., and Fukuzawa, H. (2015) Algal dual-specificity tyrosine phosphorylation-regulated kinase, triacylglycerol accumulation regulator1, regulates accumulation of triacylglycerol in nitrogen or sulfur deficiency. *Plant Physiol.* 168, 752–764.

19. Sato, Y., Morita, R., Nishimura, M., Yamaguchi, H., and Kusaba, M. (2007) Mendel's green cotyledon gene encodes a positive regulator of the chlorophyll-degrading pathway. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 104, 14169–14174.

Contribution of horizontal transfer of promiscuous activity to evolution of chlorophyll degradation pathway

Daichi Obata¹, Atsushi Takabayashi², Ryouichi Tanaka², Ayumi Tanaka², and Hisashi Ito²

¹Graduate School of Life Science, Hokkaido University

²Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University

解説特集

藻類と環境との対話

Editor: 菓子野 康浩 (兵庫県大)、伊福 健太郎 (京都大)

序文	菓子野 康浩 他 (兵庫県大)	18
解説	南極露岩域に生育するナンキョクカワノリの光合成適応戦略 小杉 真貴子 (アストロバイオロジーセンター)	19
解説	海洋珪藻に感染するウイルスの分類と生理生態学研究の現状 木村 圭 (佐賀大)	26
解説	サンゴ共生藻と環境との対話、宿主との対話 丸山 真一郎 (東北大)	35
解説	珪藻の光環境変化応答の多様性 菓子野 康浩 (兵庫県大)	46

解説特集

序文[†]¹ 兵庫県立大学 大学院生命理学研究科² 京都大学 大学院生命科学研究科菓子野 康浩^{1*}、伊福 健太郎²

生物は、常に環境との間の相互作用、つまり対話を通して生命活動を営んでいる。藻類はもとより、光合成生物の場合、光や温度といった物理的環境因子は、生命活動を支えるエネルギー獲得活動に直結し、種類ごとの生息地を限定する。そして、それらの物理的環境因子の変動を受けて、光合成生物は代謝機能の調節を行うなどの対処を行い、他方でそのような光合成生物の存在そのものが環境の変化をもたらす。さらに生物とウイルスとの関わりや、共生生物とその宿主生物との関わりといった他生物種との関わりは、物理的環境因子と同じく、光合成生物の生命活動を強く規定することになる。

このような光合成生物と周囲の環境との相互作用は、光合成研究を進める上で常に念頭におくべき重要なテーマである。そこで、2019年5月25日、26日に京都産業大学のむすびわが館にて開催された第10回日本光合成学会のシンポジウム2では、「藻類と環境との対話」と題し、特に藻類と環境との関わりについてのシンポジウムを企画した。南極の陸生緑藻と光環境（アストロバイオロジーセンター・小杉真貴子博士）、珪藻とウイルス（佐賀大学・木村圭博士）、サンゴ共生藻と環境（東北大学・丸山真一朗博士）、海洋性珪藻と光環境変化（兵庫県立大学・菓子野）、という藻類を軸としつつも、多様なテーマで講演をいただき、光合成生物と環境との関わりについて新たな認識を得ることができた。そして本解説特集では、シンポジウムで講演いただいた諸先生に解説記事をご寄稿いただいた。

小杉博士には、南極の陸上域に分布するナンキョクカワノリが、南極の強光下で光阻害を避けるために多層化を進めたこと、及び、その結果として弱光環境に置かれる下層の細胞が有効な光合成を行うために獲得した仕組みを紹介いただいた。木村博士には、2004年の珪藻ウイルスの発見からその生態学的意義まで、珪藻ウイルス研究について幅広く紹介いただいた。ウイルスは、天然環境では珪藻が多く存在する時期に出現するものの、珪藻を死滅に追い込むことは無いということで、そのバランスを司るメカニズムと、ウイルス感染と珪藻の光合成機能との関わりも興味深いところである。丸山博士からは、サンゴ共生藻である褐虫藻と、宿主であるサンゴとの共生の成立から崩壊までの分かり易い解説ともに、共生の分子レベル、遺伝子レベルでのメカニズムまで切り込んだ研究が紹介されている。最後に、菓子野からは、海洋性珪藻が環境との直接対話のもとに光合成活動、生命活動を営んでいる事例を紹介した。これらの藻類と環境との対話に関する様々な局面の話題を通し、藻類そのものへの興味と理解が深まり、新たな光合成研究のきっかけとなれば幸いである。

最後に、本特集の編集に当たっては、年度末のお忙しい中、執筆者、査読者の方々にはたいへんお世話になった。この場を借りて御礼を申し上げる。

[†] 解説特集「藻類と環境との対話」

*連絡先 E-mail: kashino@sci.u-hyogo.ac.jp

解説

南極露岩域に生育するナンキョクカワノリの光合成適応戦略[‡]¹自然科学研究機構 アストロバイオロジーセンター（現所属）²中央大学 理工学部生命科学科小杉 真貴子^{1,2*}、伊藤 美空²、小池 裕幸²

南極の陸上域は、低温や凍結、乾燥、強い日射、紫外線などに晒され、光合成生物を含む多くの生物にとって過酷な環境である。南極には、藻類、ラン藻、蘚類、地衣類を中心に限られた種の光合成生物が生育しており、その優れた環境ストレス耐性に着目した研究がなされてきた。光合成の純生産量に大きな影響を及ぼす光化学系の損傷は主に光ストレスにより引き起こされるが、損傷回復系や炭酸固定系の活性が阻害されやすい低温下および乾燥下では損傷がさらに促進される。そのため、これらの複合環境ストレスに対する防御機構は南極に生育する光合成生物の適応戦略と密に関わっている。我々は、南極の過酷な環境下に生育する地衣類、蘚類、緑藻類について、南極の陸上環境における生理生態学的な適応戦略を明らかにすることを目的として研究を進めている。本稿では南極の陸上域に広範囲に分布するナンキョクカワノリ (*Prasiola crispa*, 緑藻トレボウクシア藻綱) に焦点を当て、光の獲得と防御をめぐる適応戦略について紹介する。

1. 南極における光合成生物の生育環境

南極地域（南緯 60°以南）の陸上部は、気候の違いから海洋性気候（Maritime Antarctica）と大陸性気候（Continental Antarctica）の2つの地域に大きく分けられる¹⁻⁴。海洋性南極は、年間を通じて気温差が少なく降水量が多い温暖・湿潤な気候で、南極大陸の西部に位置する南極半島とその周辺の島々が含まれる。大陸性南極は南極大陸の大半と周辺の島が含まれ、海洋性南極に比べて降水量が砂漠並みに少なく乾燥している。生物地理学上、島が点在する南緯 46°から 60°の地域、亜南極地域（Subantarctica）も南極と同列に扱われることが多い。冬と夏の平均気温はそれぞれ、大陸性南極沿岸で-30°Cと-3°C、海洋性南極で-12°Cと+2°C、亜南極で-2°Cと+8°Cほどである⁵。陸上植生は温暖湿潤な環境ほど豊かである。維管束植物は大陸性南極に分布しないが、海洋性南極には2種（ナンキョクコメススキ、ナンキョクナデシ

コ）、亜南極には60種が分布している⁵。極域の植生で大きな生物量を占める蘚類も、大陸性南極では25種であるのに対して、海洋性南極では100種、亜南極では250種が分布している⁵。光合成生物の多くは、氷河が後退してできた露岩域（ice-free area）に生育する。降水量の少ない大陸性南極の露岩域においては、水環境が光合成生物の分布に大きく影響を与えており、湖沼、氷河融解水の流路、“スノードリフト”（障害物の風下に形成される雪だまり）の周辺が主な生育地となっている（図1）。また、湖沼の深部を除き陸上部で生物が利用可能な液体の水が存在する期間は夏季に限定される。そのため、陸上に生育する地衣類、蘚類、緑藻、ラン藻は共通して水分可変型の乾燥耐性を有する。これらの光合成生物は、長期間の乾燥に休眠状態として耐え、水が利用可能になると吸水後に代謝を迅速に回復させる能力を持つ⁶⁻⁸。

[‡] 解説特集「藻類と環境との対話」

*連絡先 E-mail: kosugi@bio.chuo-u.ac.jp



図1. 南極露岩域に自生するナンキョクカワノリ
昭和基地近くのスカルプスネス露岩域において、スノードリフトからの融解水が流れる岩の間隙に発達したナンキョクカワノリのコロニー。2013年1月撮影。

2. ナンキョクカワノリの生理学特性と適応戦略

トレボウクシア藻綱に属する *Prasiola* 属は、日本を含めて世界中に 35 種類ほどが知られている。南極では数種が記載されていたが、分子系統解析および形態と生態に基づく分類の見直しによりナンキョクカワノリ *P. crispera* (気生藻)、と *P. glacialis* (気生藻)、*P. borealis* (地衣類 *Mastodia tessellata* の共生藻) の 3 種に集約されている^{9,10}。海洋性、大陸性南極の両地域の露岩に広く分布するナンキョクカワノリは、鳥の営巣地の周辺など富栄養環境に分布する傾向がみられる。海洋性南極では一面に広がる大きなコロニーを形成することが多い¹¹。ナンキョクカワノリは一層の細胞からなる葉状体が広がるように成長し、複数の葉状体が重なって層構造を形成する (図 2)。一方、*P. glacialis* は貧栄養環境を好み、*Nostoc* などの窒素固定ラン藻と混生することが多く、ロス

海に面した米国観測基地マクマード基地周辺や乾燥したマクマードドライバレー周辺で生育が確認されている¹⁰。また、*P. borealis* を共生させている地衣類 *M. tessellata* は海洋性南極に分布する。なお、*P. crispera* と *M. tessellata* の乾燥応答には有意差が認められない¹²。

これまでナンキョクカワノリの乾燥や強光に対する優れた耐性に着目した研究がなされて来たが^{8,13,14}、極域の地衣類や蘚類に比べると報告が少なく、両者の生理生態学的な特性と比較されることは無かった。我々は南極の環境における適応戦略の多様性と緑藻と地衣類、蘚類の生理学特性の違いに着目し、生育に大きな影響を与える光損傷の波長依存性を大型スペクトログラフ^{15,16}を利用して測定した。その結果、地衣類や蘚類と比較すると吸水時のナンキョクカワノリは光損傷を受けやすく、特に紫外線照射では照射エネルギーに対する光化学系 II (系 II) 不活性化の反応係数は地衣類や蘚類より 7 倍大きかった¹⁷。このことは、南極の環境で光合成を維持するため、ナンキョクカワノリは光損傷の回復のために地衣類や蘚類に比べて余分なコストを割いているこ

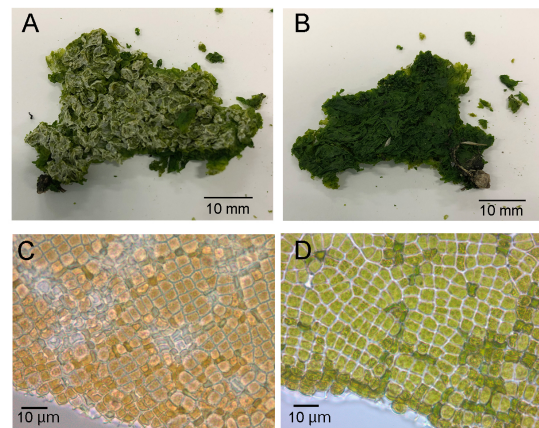


図2. ナンキョクカワノリのコロニーおよび葉状体組織の写真

A, B: 南極で採集された *P. crispera* のコロニー。上層面 (A) と下層面 (B)。
C, D: 南極で採集された *P. crispera* コロニーの上層面 (C) と下層面 (D) の葉状体細胞組織。上層面の細胞組織は直射日光に晒され部分的に白色化している。

とを示唆している。一方で、野外群落のナンキョクカワノリは葉状体が密集し、重なって層構造を形成するコロニーを形成することが多い(図2)。そのため、コロニー表層とコロニー内部では光環境が大きく異なることが予測された。日射の強い環境で採集したコロニーでは上層の一部が白色化し(図2A,C)、下層ほどクロロフィル量が多く弱光条件に順化していると考えられる(図2B,D)。最近の研究から、ナンキョクカワノリにおいて710 nmに顕著な吸収ピークを持つ長波長クロロフィルが遠赤色光による光化学系IIの励起を可能にしていることが明らかになった¹⁸⁾。この長波長クロロフィルの吸収帯は、コロニーの表層より下層において顕著に発現することから、遠赤色光の割合が高い環境で光合成生産量を高めることに役立っていると考えられる(図3)。ナンキョクカワノリの酸素発生活性の作用スペクトルを大型スペクトログラフにより測定すると710 nmに明瞭なピークが確認された。藻体の吸収率スペクトルにおける680 nmと710 nmのピーク高の比率は、作用スペクトルにおけるピーク高の比率とほぼ同じであった¹⁸⁾。このことは、藻体に吸収された光量子数に対する系IIの励起

頻度が680 nmと710 nmで変わらないことを示唆している。遠赤色光のエネルギーは可視光に比べて低く、系IIの反応中心が一般的な藻類と同じP680であるならば、大きなアップヒル型の励起エネルギー移動を伴うため、励起効率は大きく下がるはずである。現在、ナンキョクカワノリが遠赤色光のエネルギーで系IIを励起するメカニズムを明らかにすることを目指して研究を進めている。

遠赤色光により系IIが励起される証拠は、P700酸化還元測定の結果でも示された¹⁸⁾。620 nmに発光ピークを持つオレンジ光と遠赤色光の2つのLED光源を励起光としてP700の酸化還元変化を測定すると、長波長クロロフィルを発現しているナンキョクカワノリは、遠赤色光においてもオレンジ光と同様に系IIから系Iへの電子の流入によるP700の再還元が確認された。更に、DCMU存在下でP700の酸化レベルが同じになるようにオレンジ光と遠赤色光の強度を調整した条件で、系IIによるP700再還元の程度を比較すると2つの光源ではほぼ同じであった。このことは、遠赤色光照射時の系Iと系IIの励起バランスがオレンジ光での励起バランスと同程度であるこ

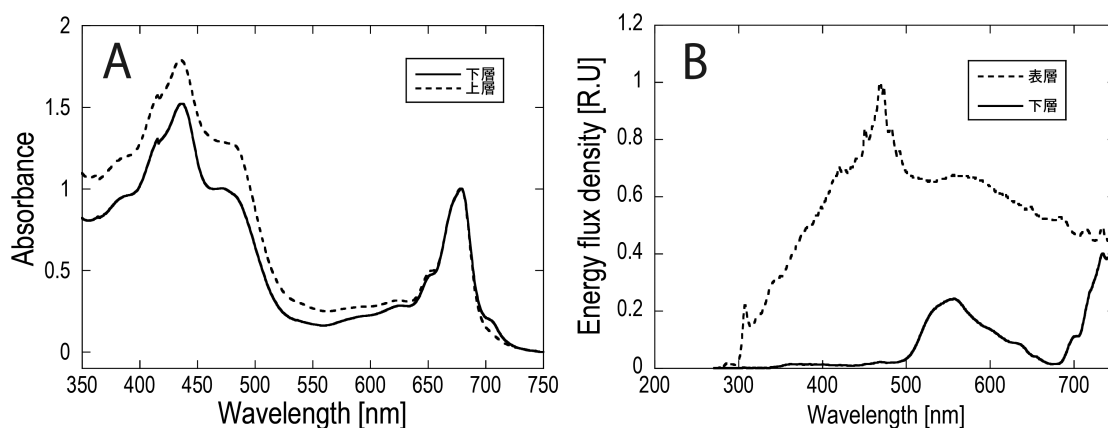


図3. ナンキョクカワノリの吸収スペクトルとコロニー内光環境

A: チラコイド膜の吸収スペクトル

チラコイド膜は乾燥状態のコロニーを上層(破線)と下層(実線)に分離してそれぞれ調整した。吸光度は750 nmを0、679 nmを1として標準化した。

B: コロニーの表面(破線)と内部(実線)の光環境

南極自生地の直射日光暴露時の光環境を推定するため、ソーラーシミュレーター(HAL-100、朝日分光)と分光器(Black Commet, StellaNet Inc.)を用いた。内部の光環境は、吸水処理した上層組織を石英ガラスに挟んで測定した。

とを示している。一般的に植物や緑藻ではオレンジ光によって系 I と系 II の両方が効率よく励起されるが、近赤外光では励起バランスがレドクロロフィルを有する系 I に大きく傾くはずである¹⁹⁾。ナンキョクカワノリは遠赤色光に偏った光環境においても系 II を効率的に励起することで系 I との励起バランスを保ち、電子伝達反応をスムーズに行っていると考えられる。

3. 酸素発生型光合成生物における遠赤色光利用

遠赤色光を酸素発生型光合成に利用する生物としてラン藻のアカリオクロリスが発見されて以降²⁰⁾、ラン藻においてクロロフィル *d* や *f* を産生する種が複数報告されている²¹⁻²³⁾。これまでに系 II 反応中心の初期電子供与体となるクロロフィル *a* がクロロフィル *d* あるいは *f* に置き換わることが報告されている。これにより、アップヒル型の励起エネルギー移動は熱エネルギーで補正される範囲で説明が可能とされた²⁴⁾。一方で、フィコビリソームから光化学系タンパク質へのエネルギー移動や、クロロフィル *f* が結合した系 I 複合体内部においても、大きなアップヒル型の励起エネルギー移動が生じていることが提唱されている²⁵⁻²⁸⁾。

真核の光合成生物における遠赤色光の利用に関しては、Myers らがエマーソン効果を測定した際、710 nm においても酸素発生が光量に依存して起こることを報告している²⁹⁾。その後、系 II 励起が可能な長波長限界がホウレンソウやヒマワリを用いて測定され、絶対量としては少ないものの 750-800nm においても高い量子収率で系 II が励起されていることが示された³⁰⁻³²⁾。しかし、そのメカニズムは不明である。

1990 年代から顕著な長波長吸収帯を持ち遠赤色光を積極的に光合成に利用する真核藻類が報告されるようになり、現在までに *Ostreobium* sp. (緑藻)^{33,34)}、*Phaeodactylum tricornutum* (珪藻)³⁵⁾、*Chromera velia* (アルベオラータ)^{36,37)}、*Trachydiscus minutus* (黄緑藻)³⁸⁾、*Eustigmatophyceae* sp. (真眼点藻)^{39,40)}、そしてナンキョクカワノリ¹⁸⁾ が知られている。ナンキョクカワノリ以外は海産種で、サンゴ群体内に生育す

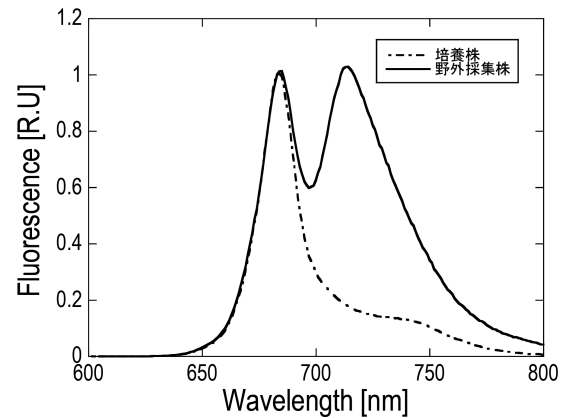


図4. ナンキョクカワノリの蛍光スペクトル

南極の露岩で採集したナンキョクカワノリのチラコイド膜 (実線) および、長波長成分を発現していないナンキョクカワノリ培養株の—チラコイド膜 (破線) の蛍光発光スペクトル (励起波長 435 nm、室温)。蛍光強度は 600 nm を 0、683 nm を 1 として標準化した。

る種も含まれる。これらの藻類は系統学的に離れているにもかかわらず、以下のような共通した生理学的特性を示す。すなわち、光環境に応じて長波長吸収帯が誘導されること、710 nm 付近の吸収帯と 715 nm 付近に室温での蛍光発光ピークを示すこと (図 4)、遠赤色光が系 II を高い量子収率で励起することである。一部の種では長波長フォームのクロロフィルが結合するタンパク質が LHCI と近い配列を持つことが示唆されている。今後更に遠赤色光利用型の真核光合成生物が発見されることが期待される。

4. おわりに

地衣類や蘚類が非常に優れた光阻害防御機構を持つものに対して、光損傷を受けやすいナンキョクカワノリは層状に重なったコロニーを形成することによって疑似的な細胞組織化を実現している。イシクラゲや藻類マットでも同様に「重なる」ことで良好な光合成環境を得ている例は沢山ある。ナンキョクカワノリで今回発見された遠赤色光による系 II の励起現象は、コロニー全体の光合成効率と純生産量を増加することに役立っていると考えられ、南極におけるナンキョクカワ

ノリの生育優位性を高めている可能性がある。ナンキョクカワノリや他の真核藻類に見られる遠赤色光利用型の光合成システムがどのような進化の経路を経て獲得されたのかは興味深く、今後の生理学的、分子生物学的な研究の進展が期待される。

謝辞

ここで紹介したナンキョクカワノリに関する研究は、科研費 [24770030、17K19431] および住友財団 [151376] からの助成と、国立極地研究所、基礎生物学研究所の共同利用の支援を得て行われました。蛍光発光スペクトル測定に用いたナンキョクカワノリの培養株は島根大学の太谷修司先生から提供して頂きました。また、岡山大学の高橋裕一郎先生、小澤真一郎博士、兵庫県立大学の菓子野康浩先生、名古屋大学の伊藤繁先生、基礎生物学研究所の亀井保博先生、国立極地研究所の工藤栄先生には研究に多大なお力添えを頂きました。ここに厚く御礼申し上げます。

Received Mar 3, 2020; Accepted Mar 31, 2020; Published Apr 30, 2020.

参考文献

1. Holdgate, M.W. (1964) Terrestrial ecology in the maritime Antarctic. *Biologie Antarctique*, (Carrick R., Eds.) Hermann, Paris, pp 181–194.
2. Holdgate, M.W. (1970) *Antarctic Ecology, Vol. 2*, Academic Press, London.
3. Terauds, A., Chown, S.L., Morgan, F., Peat, H.J., Watts, D.J., Keys, H., Convey, P. and Bergstrom, D.M. (2012) Conservation biogeography of the Antarctic. *Diversity and Distributions* 18, 726–741.
4. Terauds, A. and Lee, J.R. (2016) Antarctic biogeography revisited: updating the Antarctic Conservation Biogeographic Regions. *Diversity and Distributions* 22, 836–840.
5. Convey, P. (2006) Antarctic Terrestrial Ecosystems: Responses to Environmental Change. *Polarforschung* 75, 101–111.
6. Heber, U., Lange, O.L. and Shuvalov, V.A. (2006) Conservation and dissipation of light energy as complementary processes: homoiohydric and poikilohydric autotrophs. *J. Exp. Bot.* 57, 1211–1223.
7. Satoh, K., Hirai, M., Nishio, J., Yamaji, Y., Kashino, Y. and Koike, H. (2002) Recovery of photosynthetic systems during rewetting is quite rapid in a terrestrial cyanobacterium, *Nostoc commune*. *Plant Cell Physiol.* 43, 170–176.
8. Kosugi, M., Katashima, Y., Aikawa, S., Tanabe, Y., Kudoh, S., Kashino, Y., Koike, H. and Satoh, K. (2010) Comparative study on the photosynthetic properties of *Prasiola* (chlorophyceae) and *Nostoc* (cyanophyceae) from Antarctic and non-Antarctic sites. *J. Phycol.* 46, 466–476.
9. Pérez-Ortega, S., Ríos Ade, L., Crespo, A. and Sancho, L.G. (2010) Symbiotic lifestyle and phylogenetic relationships of the bionts of *Mastodia tessellata* (Ascomycota, incertae sedis). *Am. J. Bot.* 97, 738–752.
10. Moniz, M.B., Rindi, F., Novis, P.M., Broady, P.A. and Guiry, M.D. (2012) Molecular phylogeny of Antarctic *Prasiola* (Prasiolales, Trebouxiophyceae) reveals extensive cryptic diversity. *J. Phycol.* 48, 940–955.
11. Broady, P.A. (1996) Diversity, distribution and dispersal of Antarctic terrestrial algae, *Biodivers. Conserv.* 5, 1307–1335.
12. Fernández-Marín, B., López-Pozo, M., Perera-Castro, A.V., Arzac, M.I., Sáenz-Ceniceros, A., Colesie, C., De Los Ríos, A., Sancho, L.G., Pintado, A., Laza, J.M., Pérez-Ortega, S. and García-Plazaola, J.I. (2020) Symbiosis at its limits: ecophysiological consequences of lichenization in the genus *Prasiola* in Antarctica. *Ann. Bot.* 124, 1211–1226.
13. Lud, D., Buma, A.G.J., Van de Poll, W., Moerdijk, T.C.W. and Huiskes, A.H.L. (2001). DNA damage and photosynthetic performance in the Antarctic terrestrial alga *Prasiola crispa* ssp. *Antarctica* (Chlorophyta) under manipulated UV-B radiation. *J. Phycol.* 37, 459–467.
14. Holzinger, A., Karsten, U., Lütz, C. and Wiencke, C. (2006) Ultrastructure and photosynthesis in the supralittoral green macroalga *Prasiola crispa* from Spitsbergen (Norway) under UV exposure. *Phycologia*. 45, 168–177.
15. Watanabe, M. (1995) Action spectroscopy: photomovement and photomorphogenesis spectra. In: Horsepool WM, Song P-S. CRC handbook of organic photochemistry and photobiology. Boca Raton, FL: CRC Press, 1276–1288.
16. Watanabe, M., Furuya, M., Miyoshi, Y., Inoue, Y., Iwahashi, I. and Matsumoto, K. (1982) Design and

- performance of the OKAZAKI large spectrograph for photobiological research. *Photochem. Photobiol.* 36, 491–498.
17. Kosugi, M., Maruo, F., Inoue, T., Kurosawa, N., Kawamata, A., Koike, H., Kamei, Y., Kudoh, S. and Imura, S. (2018) A comparative study of wavelength-dependent photoinactivation in photosystem II of drought-tolerant photosynthetic organisms in Antarctica and the potential risks of photoinhibition in the habitat. *Ann. Bot.* 122, 1263–1278.
 18. Kosugi, M., Ozawa, S.I., Takahashi, Y., Kamei, Y., Itoh, S., Kudoh, S., Kashino, Y. and Koike, H. (2020) Red-shifted chlorophyll *a* bands allow uphill energy transfer to photosystem II reaction centers in an aerial green alga, *Prasiola crispa*, harvested in Antarctica. *Biochim Biophys Acta Bioenerg.* 1861, 148139.
 19. Laisk, A., Oja, V., Eichelmann, H. and Dall'Osto, L. (2014) Action spectra of photosystems II and I and quantum yield of photosynthesis in leaves in State 1, *Biochim. Biophys. Acta Bioenerg.* 1837, 315–325.
 20. Miyashita, H., Ikemoto, H., Kurano, N., Adachi, K., Chihara, M. and Miyachi, S. (1996) Chlorophyll *d* as a major pigment. *Nature* 383, 402.
 21. Chen, M., Li, Y., Birch, D. and Willows, R.D. (2012) A cyanobacterium that contains chlorophyll *f* – a red-absorbing photopigment. *FEBS Lett.* 586, 3249–3254.
 22. Li, Y., Lin, Y., Loughlin, P.C. and Chen, M. (2014) Optimization and effects of different culture conditions on growth of *Halomicronema hongdechloris* – a filamentous cyanobacterium containing chlorophyll *f*. *Front. Plant Sci.* 5, 67.
 23. Itoh, S., Ohno, T., Noji, T., Yamakawa, H., Komatsu, H., Wada, K., Kobayashi, M. and Miyashita, H. (2015) Harvesting far-red light by chlorophyll *f* in photosystems I and II of unicellular cyanobacterium strain KC1. *Plant Cell Physiol* 56, 2024–2034.
 24. Nürnberg, D.J., Morton, J., Santabarbara, S., Telfer, A., Joliot, P., Antonaru, L.A., Ruban, A.V., Cardona, T., Krausz, E., Boussac, A., Fantuzzi, A. and Rutherford, A.W. (2018) Photochemistry beyond the red limit in chlorophyll *f*-containing photosystems. *Science* 360, 1210–1213.
 25. Mielke, S.P., Kiang, N.Y., Blankenship, R.E. and Mauzerall, D. (2013) Photosystem trap energies and spectrally-dependent energy-storage efficiencies in the Chl *d*-utilizing cyanobacterium, *Acaryochloris marina*. *Biochim. Biophys. Acta Bioenerg.* 1827, 255–265.
 26. Schmitt, F.J., Campbell, Z.Y., Bui, M.V., Hüls, A., Tomo, T., Chen, M., Maksimov, E.G., Allakhverdiev, S.I. and Friedrich, T. (2019) Photosynthesis supported by a chlorophyll *f*-dependent, entropy-driven uphill energy transfer in *Halomicronema hongdechloris* cells adapted to far-red light. *Photosynth. Res.* 139, 185–201.
 27. Kurashov, V., Ho, M.Y., Shen, G., Piedl, K., Laremore, T.N., Bryant, D.A. and Golbeck J.H. (2019) Energy transfer from chlorophyll *f* to the trapping center in naturally occurring and engineered photosystem I complexes. *Photosynth. Res.* 141, 151–163.
 28. Gisriel, C., Shen, G., Kurashov, V., Ho, M., Zhang, S., Williams, D., Golbeck, J.H., Fromme, P. and Bryant, D.A. (2020) The structure of photosystem I acclimated to far-red light illuminates an ecologically important acclimation process in photosynthesis. *Sci. Advance* 6, eaay6415.
 29. Myers, J. and Graham, J.R. (1963) Enhancement in *Chlorella*. *Plant Physiol.* 38, 105–116.
 30. Pettai, H., Oja, V., Freiberg, A. and Laisk, A., (2005) The long-wavelength limit of plant photosynthesis. *FEBS Lett.* 579, 4017–4019.
 31. Pettai, H., Oja, V., Freiberg, A. and Laisk, A., (2005) Photosynthetic activity of far-red light in green plants. *Biochim. Biophys. Acta* 1708, 311–321.
 32. Thapper, A., Mamedov, F., Mokvist, F., Hammarström, L. and Styring, S. (2009) Defining the farred limit of photosystem II in spinach. *Plant Cell* 21, 2391–2401.
 33. Koehne, B., Elli, G., Jennings, R.C., Wilhelm, C. and Trissl, H. (1999) Spectroscopic and molecular characterization of a long wavelength absorbing antenna of *Ostreobium* sp. *Biochim. Biophys. Acta Bioenerg.* 1412, 94–107.
 34. Wilhelm, C. and Jakob, T. (2006) Uphill energy transfer from long-wavelength absorbing chlorophylls to PS II in *Ostreobium* sp. is functional in carbon assimilation. *Photosynth. Res.* 87, 323–329.
 35. Fujita, Y. and Ohki, K. (2004) On the 710 nm fluorescence emitted by the diatom *Phaeodactylum tricorutum* at room temperature. *Plant Cell Physiol.* 45, 392–397.
 36. Kotabová, E., Jarešová, J., Kaňa, R., Sobotka, R., Bína, D. and Prášil, O. (2014) Novel type of redshifted chlorophyll *a* antenna complex from *Chromera velia*. I. Physiological relevance and functional connection to photosystems. *Biochim. Biophys. Acta Bioenerg.* 1837, 734–743.

37. Bina, D., Gardian, Z., Herbstová, M., Kotabová, E., Koník, P. and Litvín, R. (2014) Novel type of red-shifted chlorophyll *a* antenna complex from *Chromera velia*: II. Biochemistry and spectroscopy. *Biochim. Biophys. Acta Bioenerg.* 1837, 802–810.
38. Bina, D., Dürchan, M., Kuznetsova, V., Vácha, F., Litvín, R. and Polívka, T. (2019) Energy transfer dynamics in a red-shifted violaxanthin-chlorophyll *a* light-harvesting complex. *Biochim. Biophys. Acta Bioenerg.* 1860, 111–120.
39. Wolf, B.M., Niedzwiedzki, D.M., Magdaong, N.C.M., Roth, R., Goodenough, U. and Blankenship, R.E. (2018) Characterization of a newly isolated freshwater Eustigmatophyte alga capable of utilizing far-red light as its sole light source. *Photosynth. Res.* 135, 177–189.
40. Niedzwiedzki, D.M., Wolf, B.M. and Blankenship, R.E. (2019) Excitation energy transfer in the far-red absorbing violaxanthin/vaucheriaxanthin chlorophyll *a* complex from the eustigmatophyte alga FP5. *Photosynth. Res.* 140, 337–354.

Adaptation strategy in photosynthesis of *Prasiola crispa* growing in the ice-free area of Antarctica

Makiko Kosugi^{1,2}, Miku Itoh², Hiroyuki Koike²

¹Astrobiology Center, National Institutes of Natural Sciences

²Faculty of Science and Engineering, Chuo University

解説

海洋珪藻に感染するウイルスの分類と生理生態学研究の現状[‡]

佐賀大学 農学部

木村 圭*

珪藻は水圏環境の光合成の多くを担う重要な生物である。2004年には日本で初めて珪藻ウイルスが発見され、それ以降、珪藻の動態に「死」という形で影響を及ぼすウイルスについて注目され、様々な研究が行われてきた。珪藻のウイルスには、一本鎖 RNA と一本鎖 DNA をゲノムに持つ2つのウイルス群がある。これらのウイルスは、無菌培養系では、珪藻を完全に死滅させるほど強力で、その宿主特異性は極めて高いという特徴がある。一方、天然環境では、珪藻が多く存在する時期に出現するものの、培養系ほど珪藻を死滅に追い込むことは無い。それにはまだ理解できていない、ウイルス感染性状、抵抗性等、様々な要因があるだろう。本稿ではこれまでの珪藻ウイルス研究を網羅的に紹介し、その要因の一部を紹介してみたい。

1. はじめに

珪藻は、あらゆる水圏環境に生息する植物プランクトンであり、海洋における総光合成量の多くを珪藻が担っていると言われている¹⁻³⁾。ある海域では、珪藻の生産量が、全生産者の3~7割をも占めることが報告されており、珪藻の光合成量は無視できないものである^{1,2,4)}。ところで、1980年代末に、海洋環境中に多量のウイルス様粒子が存在すると報告され、それ以降、水圏のウイルス研究が盛んになってきた^{5,6)}。海洋におけるウイルスの数は、富栄養水域では1mL中に約 10^8 粒子であるとされ、近年はそれすら過小評価されていると指摘されている⁷⁻⁹⁾。この海水中のウイルスの多くは、最もバイオマス量の大きいバクテリアを宿主とすると考えられているが、藻類に感染するウイルスはそれに次ぐ量であると考えられおり、中でも珪藻のウイルスはその宿主量から考えても非常に大きいものと推定される。珪藻ウイルスは、珪藻の動態に「死」という形で影響を及ぼす生物学的因子であり、珪藻が関わる水圏環境の炭素循環等にも寄

与し、さらには珪藻の遺伝的多様性にすら影響を与える^{11,12)}。そこで本稿では、水圏の光合成生物として極めて重要な珪藻を対象に、この珪藻に感染するウイルスが如何なるものなのかを、これまでのウイルスの探索の事例と珪藻ウイルスの生理生態学的研究を中心に紹介したい。「光合成研究」とは直接関係はしないものの、重要な水圏一次生産者である珪藻の「死」をめぐる話題に、少しお付き合い頂けたら幸いである。

2. 珪藻ウイルスの特徴と分類

世界で最初の珪藻ウイルスの発見は、*Rhizosolenia setigera* に感染するウイルス RsetRNAV で、このウイルスは一本鎖 RNA (ssRNA) をゲノムに持つ、Picornavirus のグループに属するウイルスであった¹³⁾。この発見を皮切りに、現在までに22種のウイルスが分離、同定されたと報告されている(表1、2)¹⁴⁻³¹⁾。今のところ、これまでに発見されてきた珪藻ウイルスは、全く異なる2つのグループに分けられている。一

[‡] 解説特集「藻類と環境との対話」

*連絡先 E-mail: kimurak@cc.saga-u.ac.jp

表1. 珪藻に感染するssDNAウイルスの特徴

ウイルス名	宿主	粒子直径 (nm)	粒子局在部位	潜伏期間 (h)	バーストサイズ	宿主死滅時期	ゲノムサイズ (nt)	Gene ID	参照論文
CdebDNAV	<i>Chaetoceros debilis</i>	32	核	12-24	55	対数増殖期	~7 knt	AB504376	14
ClorDNAV	<i>Chaetoceros lorenzianus</i>	34	核	48	2.2 × 104	定常期	5813	AB553581	15
CsalDNAV	<i>Chaetoceros salsugineum</i>	38	核	12-24	325	後期対数増殖期	6000	AB193315	16
CsetDNAV	<i>Chaetoceros setoensis</i>	33	核	48	2.0 × 104	対数増殖期	5836	AB781089	17
CtenDNAV type-I	<i>Chaetoceros tenuissimus</i>	37	核	96	320	定常期	5639	AB597949	18
CtenDNAV type-II	<i>Chaetoceros tenuissimus</i>	37	核	<24	1737	後期対数増殖期	5570	AB971658	19
Csp05DNAV	<i>Chaetoceros</i> sp. strain TG07-C28	33	核	<24	ND	対数増殖期?	5785	AB647334	20
Csp07DNAV	<i>Chaetoceros</i> sp. strain SS628-11	34	核	<12	29	後期対数増殖期	5552	AB844272	21
CwNIV	<i>Chaetoceros</i> cf. <i>wighamii</i>	30	核	8	26 396	対数増殖期	ND	ND	22
CspNIV	<i>Chaetoceros</i> cf. <i>gracilis</i>	25	核	<24	ND	対数増殖期?	ND	ND	23
TnitDNAV	<i>Thalassionema nitzschoides</i>	35	核	ND	ND	ND	5573	AB781284	24

表2. 珪藻に感染するssRNAウイルスの特徴

ウイルス名	宿主	粒子直径 (nm)	粒子局在部位	潜伏期間 (h)	バーストサイズ	宿主死滅時期	ゲノムサイズ (nt)	Gene ID	参照論文
CtenRNAV type-I	<i>Chaetoceros tenuissimus</i>	31	細胞質	<24	1.0 × 104	定常期	9431	AB37547	25
CtenRNAV type-II	<i>Chaetoceros tenuissimus</i>	35	細胞質	24-28	136	定常期	9562	AB971661	19
CsfRNAV	<i>Chaetoceros socialis</i> f. <i>radians</i>	22	細胞質	<48	66	定常期	9467	AB469874	26
Csp03RNAV	<i>Chaetoceros</i> sp. strain SS08-C03	32	細胞質	<48	ND	後期対数増殖期	9417	AB639040	27
GdelRNAV	<i>Guinardia delatcutula</i>	35	細胞質	<12	9.34 × 104	対数増殖期	9,233	MH706768	28
RsetRNAV	<i>Rhizosolenia setigera</i>	32	細胞質	48	3100	定常期	8847	AB243297	13
SpalV	<i>Stephanopyxis palmiriana</i>	25-30	細胞質	<80	92	?	ND	ND	29
ScosV	<i>Sketionema costatum</i>	45-50	細胞質	<48	90-250	?	ND	ND	30
AglRNAV	<i>Asterionellopsis glacialis</i>	31	細胞質	ND	ND	ND	8842	AB973945	24
NitReRNAV	<i>Nitzschia reversa</i>	30	細胞質	ND	ND	ND	-9 knt	LC466844, LC466845, LC466846, LC466847	31

つは、環状一本鎖 DNA (single stranded (ss) DNA) をゲノムに持つウイルスの Bacilladnavirus 科に属するウイルスで、もう一つは前述の RsetRNAV を含む、線状の ssRNA をゲノムに持つウイルス Bacillarnavirus 科のウイルスである。両ウイルス共、中心目珪藻を宿主とするウイルスが多く発見されているものの、羽状目珪藻を宿主とするウイルスの分離報告もあり、広く珪藻に感染するウイルス群として存在しているのであろう。また中心目珪藻では、特に *Chaetoceros* 属珪藻を宿主とするウイルスが多く発見されている。この理由は、ウイルスを分離する為の宿主の無菌培養が容易か、そうでないかの差によるところがあり、*Chaetoceros* 属珪藻は、他の珪藻に比べると容易に培養できることから、多くのウイルスが分離されてきたものと推察される。

次に 2 つの珪藻ウイルスグループの中の ssDNA である、Bacilladnavirus 科のウイルスの特徴を紹介する。Bacilladnavirus 科のウイルス (以下、Bacilladnavirus と表記) は、現在までに 11 種のウイルスが単離報告されており、このウイルスは、粒径が 25-38 nm で、小型の正二十面体ウイルスと考えられている (表 1、図 1)。このグループのウイルスは、宿主珪藻細胞の核で複製される

点で全てのウイルスが共通している。また多くのウイルスで、感染が起こっている細胞核の観察から、複製されているウイルスの近傍にはロッド型の構造が見られることがある。この構造が何なのかはまだわからないが、一つの仮説として未成熟のウイルス殻やウイルスの殻の前駆体という可能性が考えられている^{19,20}。Bacilladnavirus の一般的なゲノム構造は、5-7 kb の閉環状一本鎖 DNA であり、ゲノム上には 3-4 個の ORF が存在している。これらの ORF のうち、少なくとも 1 つが DNA 複製酵素、一つがウイルス殻等の構造タンパク質を、それぞれコードすると推定されている (図 1-C)。また、このウイルス群は、ゲノム中に 1 kbp 以下の短い相補鎖領域を持つものが多く、部分的二本鎖領域を持つというユニークなゲノム構造が見られる。これは他の真核生物感染性 ssDNA ウイルスにはみられない特徴である。複製酵素に基づいた真核生物感染性の ssDNA ウイルスの系統樹を作成すると、Bacilladnavirus が単系統を形成し、また他の ssDNA ウイルスとは系統的に離れていることが分かる (図 2)。珪藻の ssDNA ウイルスは、新属の *Bacilladnavirus* として初めて登録されて以降、分類の変更が行われ、現在は複製酵素中に保存性のあるモチーフが存

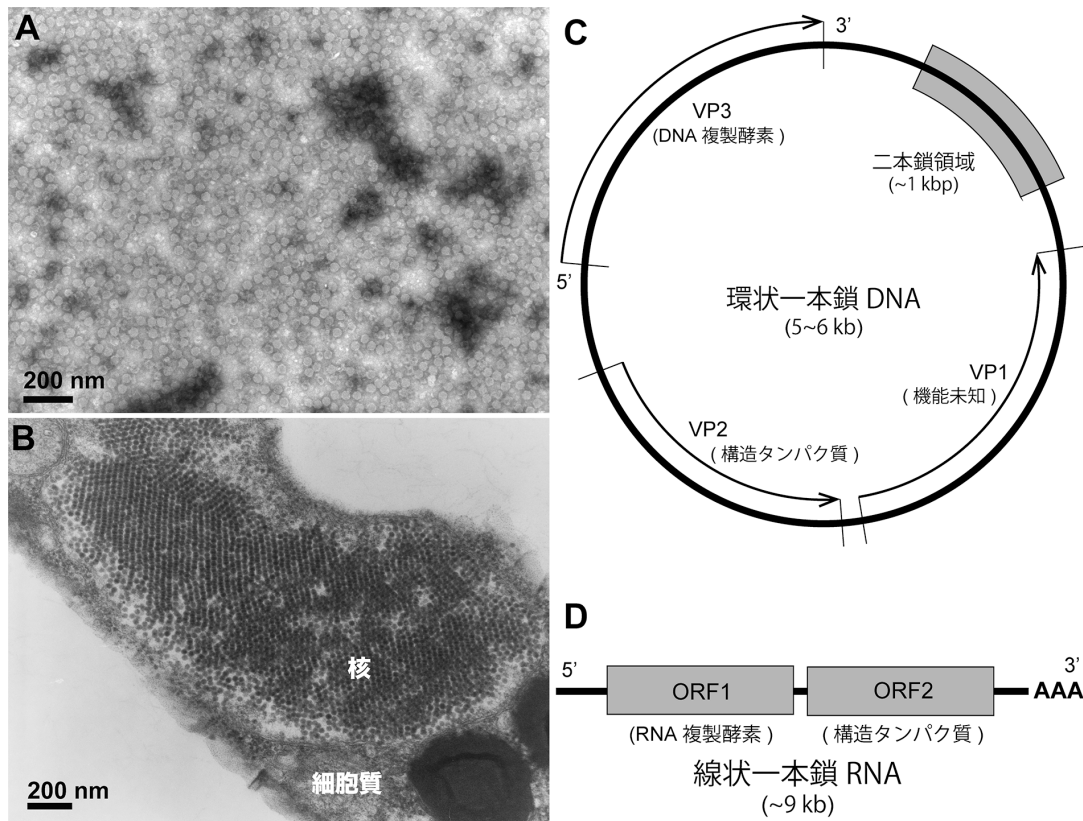


図1. 珪藻ウイルスの形態構造とゲノム構造

A. CtenDNAV type-II 粒子のネガティブ染色像。B. 珪藻 *Chaetoceros tenuissimus* 細胞核内で増殖した CtenDNAV type-II 粒子の透過型電子顕微鏡像。C. 珪藻 ssDNA ウイルスの一般的なゲノム構造の模式図。D. 珪藻 ssRNA ウイルスの一般的なゲノム構造の模式図。

在することに基づいて、軟体動物のウイルスを含む Bacilladnavirus 科のウイルスの一群として分類されている³²⁾。

もう一つの珪藻ウイルスグループである、Bacillarnavirus は、これまでに 10 種のウイルスが報告されている。Bacillarnavirus は、粒径 22-50 nm の正二十面体で、エンベロープを持たない(表 2)。約 9 kb の直鎖状ゲノムを持ち、その中には RNA-dependent RNA polymerase (RdRP) やヘリカーゼ等の複製酵素群をコードする ORF と、ウイルス殻等の構造タンパク質をコードする ORF が含まれている(図 1-D)³³⁾。また粒子径などは Bacilladnavirus とほぼ同じでありながら、Bacillarnavirus は宿主細胞質内で複製される点で、Bacilladnavirus と大きく異なっている。種々の特徴は、Picornavirales (ピコルナウイルス目: 夏風邪、手足口病の原因となるエンテロウイルスや、

ポリオウイルス、口蹄疫ウイルス等が含まれるウイルスのグループ) の特徴と同じであり、系統的

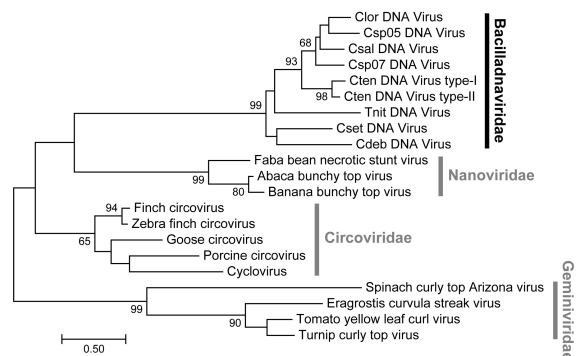


図2. 珪藻ssDNAウイルスを含む、真核生物感染性ssDNAウイルスの系統樹 (ML法, Bootstrap回数1000回)。

にも Picornavirus に近いウイルスであることが分かっている (図 3)。この Bacillarnavirus の近縁には、珪藻と同じストラメノパイル生物の一種であるラフィド藻の *Heterosigma akashiwo* に感染する ssRNA ウイルスの HaRNAV³⁴⁻³⁶⁾ や、ストラメノパイル生物であるラビリンチュラに感染する ssRNA ウイルス (AuRNAV 等)^{38, 39)} が位置しており、これらのウイルスは、ストラメノパイル生物の進化と呼応しつつ進化してきたものと推察される。一方で、他のストラメノパイル生物に感染するウイルスは、まだ報告されておらず、その分類学的位置や関係は今後の情報蓄積に委ねられているところである。

3. 珪藻ウイルスの感染性状

次に、珪藻ウイルスの感染生理や特性を紹介する。珪藻ウイルスは、宿主の珪藻に感染すると細胞内で複製され、一つの宿主細胞から 10^1 - 10^4 の新たなウイルス粒子が放出されると考えられている (この数をバーストサイズと呼ぶ) (表 1、2)。これまでに分離された珪藻ウイルスのバーストサイズは幅が広いが、感染された宿主の電子顕微鏡観察像を見ると、非常に多くのウイルス粒子が宿主細胞内で増殖していることが分かる¹⁵⁾。珪藻ウイルスのバーストサイズが大きいことは、一度感染が起こると爆発的にその数を増やすことに繋がる為、ウイルスが珪藻個体群に与える影響は無視できなくなる。珪藻ウイルスの生態学的役割を理解するためには、珪藻ウイルスの正確なバーストサイズの解明は重要であるが、まだ信頼性のあるバーストサイズ算出法が確立しておらず、これを正確に測定できるようにすることが先決であろう。

珪藻の増殖フェーズとウイルス感染との関係についても興味深い現象がある。珪藻の対数増殖期と定常期という異なる増殖フェーズでウイルス感染性状を比較すると、例えば珪藻とは異なる植物プランクトンである渦鞭毛藻の *Heterocapsa circularisquama* では、対数増殖期では HcRNAV 潜伏期間が短くなり、バーストサイズが大きくなる⁴⁰⁾。珪藻ウイルスの中でも、GdelRNAV に代表されるように、対数増殖期にウイルスが複製され、

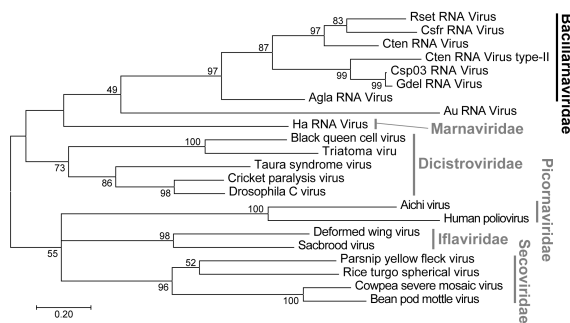


図3. 珪藻ssRNAウイルスを含む、Picornavirus群の系統樹 (ML法, Bootstrap回数1000回)。

宿主細胞が減少するケースも報告されている。一方で、ほとんどの珪藻ウイルスでは、定常期あるいは対数増殖期の後期において、ウイルス存在下で急速に珪藻個体群が死滅する^{13, 15, 16, 18, 19, 21, 25-27)}。しかしながら、興味深いことに、このケースでも多くのウイルスの複製はウイルス添加直後の対数増殖期に起こっており、珪藻個体群の死滅が起こる時期にウイルス数が急激に上昇することもない (図 4)。つまり、このケースでは、珪

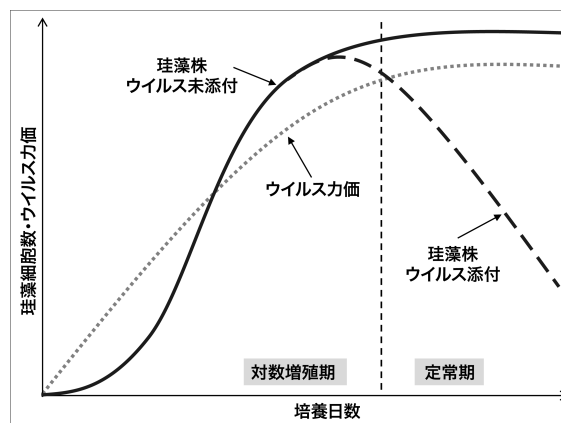


図4. 無菌系の珪藻にウイルスを感染させた時の感染特性の模式図

ウイルスを接種しない未添加系 (実線) の定常期になるタイミングで、ウイルスを接種したウイルス添加系 (破線) の珪藻細胞数は急激に減少する。珪藻の死滅が顕著では無い対数増殖期でも、ウイルス力価 (点線) は継続して増加する。一方で、珪藻の細胞数が急減するタイミングでも、ウイルス力価が急増することは無い。

藻個体群の死滅とウイルス感染が完全には関連しておらず、珪藻個体群が急激に崩壊する現象には他の要因も関わっている可能性が考えられる。この要因が何か、今は想像もつかないが、珪藻個体群の減耗に関わることであり生態学的にも重要な問いになっていると著者は考えている。

珪藻ウイルスの感染性状を理解するには、ウイルス感染特異性も無視できない。これまでに分離されてきた珪藻ウイルスの *Bacilladnavirus* と *Bacillarnavirus* は、報告のある限りでは感染できる宿主が極めて限定的であることが知られている^{14-16, 18-20, 22, 23, 28-30}。感染可能宿主は、珪藻の種類だけでなく、株まで限定される極めて狭い感染範囲を持つことも知られている。これまでに同一の海域内で分離されてきたウイルスが、別の近縁の珪藻にも感染しないことから、珪藻とウイルスの種間関係性は、極めて狭い範囲に限定されたものであると考えられる。一方で、*CtenRNAV type-II* では、分離宿主の *C. tenuissimus* 以外の *Chaetoceros* に感染可能であることも分かっている¹⁹。限定した宿主-ウイルス関係だけでなく、一部感染が可能な範囲を持って感染を拡大できることは、ウイルスの生存戦略として理にかなっている。珪藻ウイルスの宿主範囲をより詳細に解析していくことで、珪藻ウイルスが持つ珪藻個体群への生態学的影響をより深く理解することにつながるだろう。

珪藻の生育環境とウイルス感染との関係に注目して、著者らが行った研究もある。水圏環境で、最も基本的な因子である水温に注目した実験では、*C. tenuissimus* とそれに感染する ssRNA ウイルスと ssDNA ウイルスを使い、複数の水温条件で感染試験を行っている⁴¹。この実験では、ssRNA ウイルスを感染させた系で、ssDNA ウイルスよりも比較的低温で、珪藻の死滅が速く進んでいた。続いて、新たに見つかった *C. tenuissimus* に感染する DNA/RNA ウイルスを加え、水温だけでなく塩分に対する感染応答についても検証する培養実験を行った。結果的に、様々な DNA/RNA ウイルス単離株と *C. tenuissimus* 株との組合せにおいて、それらの感染の成否や程度が大きく変動する事が明らかになり、種の組み合わせ

せによる感染特性の差は、予想以上に複雑であることが分かってきた⁴²。*C. tenuissimus* の生育する沿岸域は、気象変化等に伴って水温や塩分が大きく変化しやすい環境であり、*C. tenuissimus* は激しい環境変化の中で、種々のウイルスと攻防を繰り返していることが想像される。

4. 珪藻のウイルス抵抗性

珪藻がウイルス感染に対して抵抗性を示すことも知られている。*C. tenuissimus* を用いた実験系において、一日あたりの分裂回数が2回になるように調整した半連続培養法で *C. tenuissimus* を培養し、そこにウイルスを接種した場合の細胞密度の減少率を測定した。その結果、常に分裂を繰り返す環境、つまり対数増殖期にある *C. tenuissimus* 細胞集団のうち、ウイルス感染で死ぬ細胞の割合は数パーセントで、9割以上の細胞がウイルス存在下にもかかわらず分裂・増殖が可能であるものと推察された⁴¹。つまり *C. tenuissimus* を個体群として見た時、細胞増殖が盛んな状況にある場合は、その多くの細胞はウイルス感染を許容しない、抵抗性の状態であることが分かってきた。前述のように、*Chaetoceros* 属珪藻の多くは、ウイルス存在下でも、対数増殖期においてその個体群は増殖を続ける。つまり、珪藻では盛んに増殖している個体群では、多くの細胞がウイルス感染から回避し、死から逃れる事ができるものと予想される。そして、珪藻細胞の増殖生理とウイルス感染の間には何らかの関係があるとも推察される。現在、光合活性や遺伝子発現、代謝物変化等を増殖活性の指標とし、珪藻のウイルス応答とこれらの関係を評価しようと考えており、今後新たな知見が蓄積されていくものと期待している。

一方、珪藻 *C. tenuissimus* と *CtenRNAV* を用いた研究から、興味深い現象が見出されている。珪藻に付随するバクテリアによって、珪藻のウイルス抵抗性が誘導される事も分かってきた⁴³。通常、珪藻とウイルスの関係を調べる場合、珪藻とウイルスの両方をバクテリアが存在しない無菌状態にして作業をおこなっている。無菌化された実験系の中では、ウイルスを接種された珪藻培養は完全に死滅し、それが復活することはない。

ところが、珪藻培養内に棲み着いていたバクテリアを除外しないでウイルス接種をおこなったところ、珪藻の一部は生残し再増殖することが明らかになった。これらのバクテリアの一部は *Nautella* sp.、*Sulfitobacter* sp.、ならびに *Polaribacter* sp. といったバクテリアであることが明らかになっている。そこで、無菌の珪藻とウイルスの培養系に、これらのバクテリアを添加するという実験を行うと、ウイルス存在下でも、バクテリアが存在すると珪藻はウイルスによる完全な崩壊から免れることが明らかになった。今の所、珪藻がバクテリアの存在によってウイルス感染を逃れることができるという現象について、それがなぜ起きるのかという機構まで説明することはできていない。天然環境では、珪藻のほか多くのバクテリアが海水中に含まれており、珪藻はこれらのバクテリアと関係しながらウイルスへの複雑な応答をしていると推察される。

5. 珪藻の動態とウイルスとの関係

これまで知られている微細藻類に感染するウイルスの多くは、赤潮（ブルーム）を形成する藻類に感染するものが多くを占めている。これは、ブルーム形成が水産や環境面で無視できない現象であり、対象微細藻の生態学的理解に取り組んできた過程で、ウイルスの働きが調べられてきたことを反映している。これらの研究から、天然環境における微細藻類とウイルスの関係の一端が調べられてきた。例えば、日本各地で初夏に赤錆色の典型的な赤潮を形成し、魚類斃死の原因となる *Heterosigma akashiwo* や、二枚貝を特異的に斃死させる赤潮の原因藻である *Heterocapsa circularisquama* では、ブルーム期間中にこれらに感染するウイルスが、特異的に発生することが確認されている^{44,45)}。これらのウイルスが宿主微細藻類ブルームの減耗要因として、どれほどの影響をもたらしているのかはまだわからないが、自然界において、ウイルスが微細藻類個体群の挙動に何らかの影響を与えている事は確かである。

一方、珪藻については、夏季にブルームを形成する *C. tenuissimus* について報告がある。この報告によると、夏季のブルーム期に合わせて本藻に

感染するウイルスが出現するが、本藻のブルームは、ウイルス出現後も完全に崩壊することはない⁴⁶⁾。そこで著者は、この *C. tenuissimus* を対象に、数年間にわたって広島湾の定点における宿主珪藻とウイルスの出現動態を調査した。*C. tenuissimus* に感染するウイルスは、ssDNA ウイルスと ssRNA ウイルスの、どちらのウイルス群にも存在し、*C. tenuissimus* は、今のところ唯一、多数のウイルス感染を受ける珪藻である。調査期間中、毎年7~9月に *C. tenuissimus* に感染するウイルスは検出され、興味深いことに、7月には ssRNA ウイルスが優占的に出現する一方で、8月以降の高水温期には ssDNA ウイルスが優占的に出現した（図5）。この傾向は毎年同様であり、*C. tenuissimus* に感染する ssRNA および ssDNA ウイルスは、時期を分けて同じ宿主に感染する、棲み分けがウイルス間で起こっていると示唆された。それぞれのウイルス出現期は、大きくは水温が異なる環境であるため、水温がウイルスの棲み分けに関与している可能性が考えられる。しかしながら、前述のように水温環境とウイルス感染性を室内で調べた実験では、現場の結果を説明できるものではなかった⁴¹⁾。今後、ウイルスが時期を分けて棲み分けしている要因を特定することは、珪

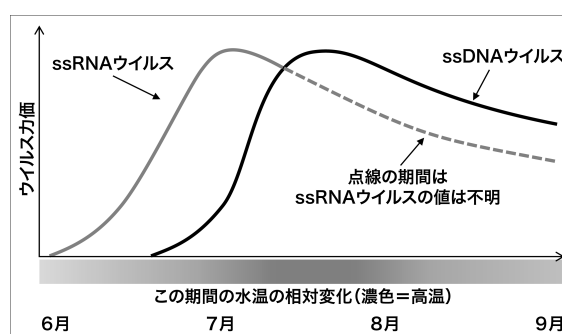


図5. 天然環境における珪藻ウイルスの遷移の模式図
夏季の珪藻細胞が多い時期に ssRNA ウイルス（グレー線）、ssDNA ウイルス（黒線）共に増殖する。ssRNA ウイルスは、ssDNA ウイルスよりも早い時期に出現する。ssDNA ウイルスはそれより後に出現して優占する。両者の出現時期を明確に分ける環境要因は明確では無いものの、ssRNA ウイルスは比較的低水温期に、ssDNA ウイルス比較的高水温期に出現する傾向が見られる。

藻とウイルスの関係の理解に重要になると考えられる。また、有害赤潮藻のブルームとは異なり、珪藻 *C. tenuissimus* では、ウイルスの出現とともにブルーム崩壊が起こるわけではなく、*C. tenuissimus* はウイルス存在下でも個体群を維持し続けることも明らかになった。前述のように、珪藻にはウイルスに抵抗する能力があると考えられ、これらの能力がこの現象に関わっているかもしれない。珪藻の動態をより深く理解するためにも、ウイルス感染性や抵抗性に関する更なる解析と、それに基づいた調査・実験が必須であろう。

6. おわりに

珪藻が多く生息する沿岸域では、急な降雨などによる水温や塩分の短期間の変化が大きく、外洋と比べて激しい環境変化が起こっている。今回の調査では、珪藻ウイルスの出現は夏季に多く、大きな塩分低下の後にウイルスが増える傾向も見られており、環境変化に伴う珪藻の生理変化が、ウイルス感染性に影響を与えていることも想像される。さらに、珪藻の生活に影響を及ぼす因子は水温や塩分ばかりではなく、光、栄養塩等の種々の因子が関係する。これらの因子が複雑に絡みあって、珪藻自身の生理、そしてウイルス感染性や抵抗性等に影響を与えていると考えられる。各環境変化に対する珪藻とウイルスとの感染関係を、様々な角度から一つ一つ理解していくことが必要であると考えられる。

謝辞

本稿で紹介した調査・研究については、水産研究・教育機構瀬戸内海区水産研究所の外丸裕司博士の助力を得て実施したものです。

Received Mar 9, 2020; Accepted Mar 25, 2020; Published Apr 30, 2020.

参考文献

1. Nelson, D.M., Tréguer, P., Brzezinski, M.A., Leynaert, A. and Quéguiner, B. (1995) Production and dissolution of biogenic silica in the ocean: Revised global estimates, comparison with regional data and

- relationship to biogenic sedimentation. *Global Biogeochem. Cycles* 9, 359–372.
2. Rousseaux, C.S. and Gregg, W.W. (2014) Interannual variation in phytoplankton primary production at a global scale. *Remote Sens.* 6, 1–19.
3. Field, C.B., Behrenfeld, M.J., Randerson, J.T. and Falkowski, P. (1998) Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281, 237–240.
4. Armbrust, E.V. (2009) The life of diatoms in the world's oceans. *Nature* 459, 185–192.
5. Bergh, Ø., Børsheim, K.Y., Bratbak, G. and Heldal, M. (1989) High abundance of viruses found in aquatic environments. *Nature* 340, 467–468.
6. Wommack, K.E. and Colwell, R.R. (2000) Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 64, 69–114.
7. Suttle, C. A. (2007) Marine viruses - major players in the global ecosystem. *Nat. Rev. Microbiol.* 5, 801–812.
8. Tomaru, Y. and Nagasaki, K. (2007) Flow cytometric detection and enumeration of DNA and RNA viruses infecting marine eukaryotic microalgae. *J. Oceanogr.* 63, 215–221.
9. Holmfeldt, K., Odić, D., Sullivan, M.B., Middelboe, M. and Riemann, L. (2012) Cultivated single-stranded DNA phages that infect marine Bacteroidetes prove difficult to detect with DNA-binding stains. *Appl. Environ. Microbiol.* 78, 892–894.
10. Fuhrman, J.A. (1999) Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. *Nature* 399, 541–548.
11. Brussaard, C.P.D. (2004) Viral control of phytoplankton populations. *J. Euk. Microbiol.* 51, 125–138.
12. Brussaard, C.P.D., Wilhelm, S.W., Thingstad, F., Weinbauer, M.G., Bratbak, G., Heldal, M., Kimmance, S.A., Middelboe, M., Nagasaki, K., Paul, J.H., Schroeder, D.C., Suttle, C.A., Vaqué, D. and Wommack, K.E. (2008) Global-scale processes with a nanoscale drive: The role of marine viruses. *ISME J.* 2, 575–578.
13. Nagasaki, K., Tomaru, Y., Katanozaka, N., Shirai, Y., Nishida, K., Itakura, S. and Yamaguchi, M. (2004) Isolation and characterization of a novel single-stranded RNA virus infecting the bloom-forming diatom *Rhizosolenia setigera*. *Appl. Environ. Microbiol.* 70, 704–711.
14. Tomaru, Y., Shirai, Y., Suzuki, H., Nagumo, T. and Nagasaki, K. (2008) Isolation and characterization of

- a new single-stranded DNA virus infecting the cosmopolitan marine diatom *Chaetoceros dehilis*. *Aquat. Microb. Ecol.* 50, 103–112.
15. Tomaru, Y., Takao, Y., Suzuki, H., Nagumo, T., Koike, K. and Nagasaki, K. (2011) Isolation and characterization of a single-stranded DNA virus infecting *Chaetoceros lorenzianus* Grunow. *Appl. Environ. Microbiol.* 77, 5285–5293.
 16. Nagasaki, K., Tomaru, Y., Takao, Y., Nishida, K., Shirai, Y., Suzuki, H. and Nagumo, T. (2005) Previously unknown virus infects marine diatom. *Appl. Environ. Microbiol.* 71, 3528–3535.
 17. Tomaru, Y., Toyoda, K., Suzuki, H., Nagumo, T., Kimura, K., and Takao, Y. (2013) New single-stranded DNA virus with a unique genomic structure that infects marine diatom *Chaetoceros setoensis*. *Sci. Rep.* 3, 3337.
 18. Tomaru, Y., Shirai, Y., Toyoda, K. and Nagasaki, K. (2011) Isolation and characterisation of a single-stranded DNA virus infecting the marine planktonic diatom *Chaetoceros tenuissimus*. *Aquat. Microb. Ecol.* 64, 175–184.
 19. Kimura, K. and Tomaru, Y. (2015) Discovery of two novel viruses expands the diversity of single-stranded DNA and single-stranded RNA viruses infecting a cosmopolitan marine diatom. *Appl. Environ. Microbiol.* 81, 1120–1131.
 20. Toyoda, K., Kimura, K., Hata, N., Nakayama, N., Nagasaki, K. and Tomaru, Y. (2012) Isolation and characterization of a single-stranded DNA virus infecting the marine planktonic diatom *Chaetoceros* sp. (strain TG07-C28). *Plankt. Benthos Res.* 7, 20–28.
 21. Kimura, K. and Tomaru, Y. (2013) Isolation and characterization of a single-stranded DNA virus infecting the marine diatom *Chaetoceros* sp. strain SS628-11 isolated from western Japan. *PLoS One* 8, e82013.
 22. Eissler, Y., Wang, K., Chen, F., Wommack, K.E. and Coats, D. W. (2009) Ultrastructural characterization of the lytic cycle of an intranuclear virus infecting the diatom *Chaetoceros* cf. *wighamii* (bacillariophyceae) from Chesapeake Bay, U.S.A. *J. Phycol.* 45, 787–797.
 23. Bettarel, Y., Kan, J., Wang, K., Williamson, K.E., Cooney, S., Ribblett, S., Chen, F., Wommack, K.E. and Coats, D.W. (2005). Isolation and preliminary characterisation of a small nuclear inclusion virus infecting the diatom *Chaetoceros* cf. *gracilis*. *Aquat. Microb. Ecol.* 40, 103–114.
 24. Tomaru, Y., Toyoda, K., Kimura, K., Hata, N., Yoshida, M. and Nagasaki, K. (2012) First evidence for the existence of pennate diatom viruses. *ISME J.* 6, 1445–1448.
 25. Shirai, Y., Tomaru, Y., Takao, Y., Suzuki, H., Nagumo, T. and Nagasaki, K. (2008) Isolation and characterization of a single-stranded RNA virus infecting the marine planktonic diatom *Chaetoceros tenuissimus* Meunier. *Appl. Environ. Microbiol.* 74, 4022–4027.
 26. Tomaru, Y., Takao, Y., Suzuki, H., Nagumo, T. and Nagasaki, K. (2009) Isolation and characterization of a single-stranded RNA virus infecting the bloom-forming diatom *Chaetoceros socialis*. *Appl. Environ. Microbiol.* 75, 2375–2381.
 27. Tomaru, Y., Toyoda, K., Kimura, K., Takao, Y., Sakurada, K., Nakayama, N. and Nagasaki, K. (2013) Isolation and characterization of a single-stranded RNA virus that infects the marine planktonic diatom *Chaetoceros* sp. (SS08-C03). *Phycol. Res.* 61, 27–36.
 28. Arsenieff, L., Simon, N., Rigaut-Jalabert, F., Le Gall, F., Chaffron, S., Corre, E., Com, E., Bigeard, E. and Baudoux, A. (2019) First viruses infecting the marine diatom *Guinardia delicatula*. *Front. Microbiol.* 9, 3235.
 29. Kim, J., Yoon, S. and Choi, T. (2015) Isolation and physiological characterization of a novel virus infecting *Stephanopyxis palmeriana* (Bacillariophyta). *Algae* 30, 81–87.
 30. Kim, J., Kim, C., Youn, S. and Choi, T. (2015) Isolation and physiological characterization of a novel algicidal virus infecting the marine diatom *Skeletonema costatum*. *Plant Pathol. J.* 31, 186–191.
 31. Toyoda, K., Kimura, K., Osada, K., Williams, D. M., Adachi, T., Yamada, K. and Tomaru, Y. (2019) Novel marine diatom ssRNA virus NitRevRNAV infecting *Nitzschia reversa*. *Plant Ecol. Evol.* 152, 178–187.
 32. Kazlauskas, D., Dayaram, A., Kraberger, S., Goldstien, S., Varsani, A. and Krupovic, M. (2017) Evolutionary history of ssDNA bacilladnaviruses features horizontal acquisition of the capsid gene from ssRNA nodaviruses. *Virology* 504, 114–121.
 33. Shirai, Y., Takao, Y., Mizumoto, H., Tomaru, Y., Honda, D. and Nagasaki, K. (2006) Genomic and phylogenetic analysis of a single-stranded RNA virus infecting *Rhizosolenia setigera* (Stramenopiles: Bacillariophyceae). *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 86, 475–483.
 34. Tai, V., Lawrence, J.E., Lang, A.S., Chan, A.M., Culley, A.I. and Suttle, C.A. (2003) Characterization of

- HaRNAV, a single-stranded RNA virus causing lysis of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae). *J. Phycol.* 39, 343–352.
35. Lang, A.S., Culley, A.I. and Suttle, C.A. (2004) Genome sequence and characterization of a virus (HaRNAV) related to picorna-like viruses that infects the marine toxic bloom-forming alga *Heterosigma akashiwo*. *Virology* 320, 206–217.
 36. Carstens, E.B. and Ball, L.A. (2009) Ratification vote on taxonomic proposals to the International Committee on Taxonomy of Viruses (2008). *Arch. Virol.* 154, 1181–1188.
 37. Suttle, C.A. (2011) Marnavirus, in *The Springer Index of Viruses* (Tidona, C. and Darai, G., Eds.) pp 835–837, Springer-Verlag, New York, U.S.A.
 38. Takao, Y., Mise, K., Nagasaki, K., Okuno, T. and Honda, D. (2006) Complete nucleotide sequence and genome organization of a single-stranded RNA virus infecting the marine fungoid protist *Schizochytrium* sp. *J. Gen. Virol.* 87, 723–733.
 39. Tomaru, Y. and Nagasaki, K. (2011) Diatom viruses in the diatom world, in *Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology* (Seckbach, J. and Kocielek, J., Eds.) pp 211–225, Springer, London, The United Kingdom.
 40. Nagasaki, K., Tomaru, Y., Tarutani, K., Katanozaka, N., Yamanaka, S., Tanabe, H. and Yamaguchi, M. (2003) Growth characteristics and intraspecies host specificity of a large virus infecting the dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama*. *Appl. Environ. Microbiol.* 69, 2580–2586.
 41. Tomaru, Y., Kimura, K. and Yamaguchi, H. (2014) Temperature alters algicidal activity of DNA and RNA viruses infecting *Chaetoceros tenuissimus* Meunier. *Aquat. Microb. Ecol.* 73, 171–183.
 42. Kimura, K. and Tomaru, Y. (2017) Effects of temperature and salinity on diatom cell lysis by DNA and RNA viruses. *Aquat. Microb. Ecol.* 79, 79–83.
 43. Kimura, K. and Tomaru, Y. (2014) Coculture with marine bacteria confers resistance to complete viral lysis of diatom cultures. *Aquat. Microb. Ecol.* 73, 69–80.
 44. Tomaru, Y., Tarutani, K., Yamaguchi, M. and Nagasaki, K. (2004) Quantitative and qualitative impacts of viral infection on a *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) bloom in Hiroshima Bay, Japan. *Aquat. Microb. Ecol.* 34, 227–238.
 45. Tomaru, Y., Hata, N., Masuda, T., Tsuji, M., Igata, K., Masuda, Y., Yamatogi, T., Sakaguchi, M. and Nagasaki, K. (2007) Ecological dynamics of the bivalve-killing dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* and its infectious viruses in different locations of western Japan. *Environ. Microbiol.* 9, 1376–1383.
 46. Tomaru, Y., Fujii, N., Oda, S., Toyoda, K. and Nagasaki, K. (2011) Dynamics of diatom viruses on the western coast of Japan. *Aquat. Microb. Ecol.* 63, 223–230.

Current state of the classification and physiological and ecological study of Diatom viruses

Kei Kimura

Faculty of Agriculture, Saga University

解説

サンゴ共生藻と環境との対話、宿主との対話[†]

東北大学大学院生命科学研究科

石井 悠、丸山 真一朗*

褐虫藻は宿主刺胞動物と安定的な細胞内共生を営むことで知られ、特に熱帯・亜熱帯海域では、一次生産者としてサンゴ礁生態系を支えるなど、重要な生態学的役割を果たしている。この細胞内共生は互いが完全に依存しあう「絶対共生」と思われがちだが、実際多くは宿主と共生体それぞれが、あるいはどちらか一方は独立栄養生活が可能で「可塑的な共生」であり、その共生の成立や崩壊の要因も多様であると考えられる。我々はこれまで、高温ストレスにより刺胞動物から褐虫藻が失われる白化現象に着目して、共生崩壊の分子メカニズムを解明するため網羅的遺伝子発現量解析を行ってきた。本解説では、我々の解析結果を世界的な研究動向と関連付けながら、未だ謎の多い共生メカニズムを探る研究を紹介する。

1. はじめに

1.1. 光合成生物と共生すること

地球上のほぼ全ての生物は自身以外の生物と同所的に共存しており、共生は普遍的現象と言えるが、特に光合成生物と動物細胞が共生することは、他の一般的な共生現象に比べ困難を伴うと考えられている^{1,2)}。光合成生物との共生では、光合成が行われる過程で発生する酸化還元エネルギーを安全に制御するため、宿主は共生体が必要とする二酸化炭素などを渡し、光合成で固定された炭水化物などを受け取るという複数のタスクを並列処理しなければならない。つまり、光合成生物を手なずけることができなければ光合成生物との共生は成し得ないと言ってもよいだろう。動物（後生動物）でも、このような光合成生物との共生に成功した例はしばしば見られ、渦鞭毛藻類と海産無脊椎動物との共生関係の組み合わせは非常に多様化している。中でもサンゴ礁に代表される褐虫藻と刺胞動物の共生は生態学・環境学・商業的にも重要であり、長い研究の歴史を持つ。

1.2. 刺胞動物と褐虫藻の共生

褐虫藻（Symbiodiniaceae 科の渦鞭毛藻）と刺胞動物との細胞内共生系では、褐虫藻が刺胞動物の内胚葉細胞に共生し細胞内で光合成を行うことで、貧栄養の熱帯・亜熱帯海域の生態系を支えている。褐虫藻は造礁サンゴだけでなく様々な生物（刺胞動物、軟体動物、海綿、無腸動物、繊毛虫）と共生することも知られており、褐虫藻の持つ「他の生物と共生する」という能力は褐虫藻の共通祖先で獲得されたと考えられる³⁾。一方、宿主の刺胞動物では、花虫綱の六放サンゴ亜綱に属するイシサンゴ科（造礁サンゴ）やイソギンチャク類、鉢虫綱の根口クラゲ目であるタコクラゲやサカサクラゲが褐虫藻と共生する⁴⁾が、刺胞動物の進化過程のどの段階で褐虫藻と共生する能力を獲得したかはよく分かっていない⁵⁾。この刺胞動物と褐虫藻の共生関係では、あたかも宿主がすみかと無機栄養塩を、共生体が光合成産物を提供することで

[†] 解説特集「藻類と環境との対話」

*連絡先 E-mail: maruyama@tohoku.ac.jp

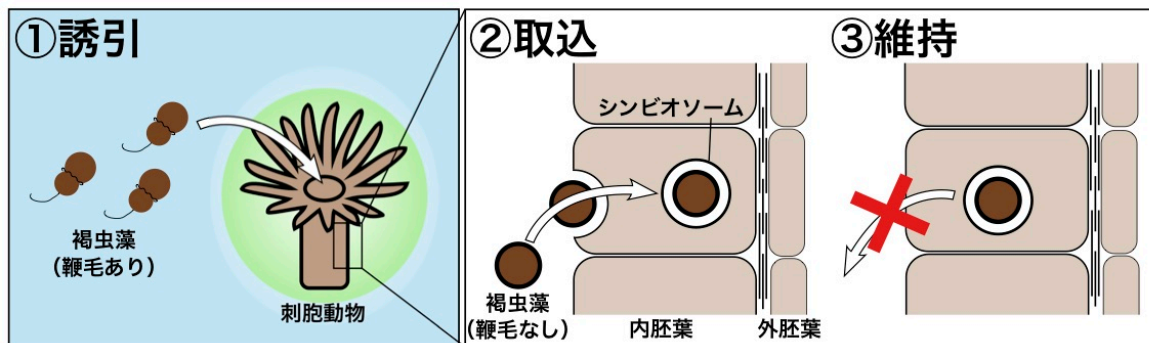


図1. 刺胞動物と褐虫藻の共生の成立過程

共生の成立の過程は刺胞動物による褐虫藻の①誘引、②取込、③維持、という3つのステップに分けられる。このモデルでは、共生が成立する際、①褐虫藻は刺胞動物の緑色蛍光に走光性を示し、②サイズ依存的に食作用で取込まれ、③共生できる褐虫藻は刺胞動物細胞内から排出されず維持される。褐虫藻は生活環において、自由生活では鞭毛を持ち、共生生活では鞭毛を失う。

やりとりしており、刺胞動物と褐虫藻が互いを認識し、関係を維持しているように見える。

1.3. 共生の成立過程

共生の成立過程は、刺胞動物が褐虫藻を誘引し、取込み、維持する、という3つのステップに分けられる(図1)。誘引のステップでは、刺胞動物の緑色蛍光が褐虫藻の誘引に関係している⁶⁾。また、取込の効率には褐虫藻細胞の大きさが影響していることが示されている⁷⁾。このように、誘引・取込に関しては光波長や粒子径という非生物的要因が一端を担っていることが明らかになっている。一方、一度取り込まれた共生体がどのようにしてその後も維持されるのか、については不明な点が多い。

1.4. 食胞、共生胞、リソソーム

刺胞動物は餌(栄養源)、異物、褐虫藻(共生体)を食作用によりサイズ依存的に内胚葉細胞内の食胞に取り込むと考えられる(図2)。餌を取り込んだ食胞はリソソームの融合を受け、中身は分解され宿主に吸収される。異物を取り込んだ食胞は異物を細胞外に排出する。この排出の行程は、共生能力のないChromerid類などの微細藻類を刺胞動物に共生させた研究から、哺乳類の白血球細胞などで見られるVomocytosis(ボモサイトーシ

ス:細胞消化を伴わない排出過程)に似た機構である可能性が示されつつある⁸⁾。共生体である褐虫藻の入った食胞は共生胞という特殊な構造をとり細胞内に維持される。共生胞はこれまで成熟抑制されたファゴソームであるという認識が一般的であったが⁹⁾、むしろそれがリソソーム

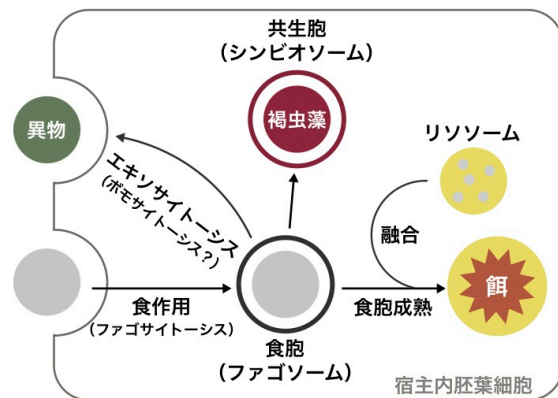


図2. 刺胞動物細胞に取り込まれた餌(栄養源)、異物、褐虫藻(共生体)の挙動モデル

宿主内胚葉細胞は餌、異物、褐虫藻などの外因的な粒子をサイズ依存的に食作用で細胞内に取込む。その後、餌を取込んだ食胞はリソソームの融合を受け中身が消化・吸収される。異物を取込んだ食胞はエキソサイトーシスにより細胞外に排出される。褐虫藻を取込んだ食胞は共生胞という構造の中に維持される。

的な機能を持っているのではないかという仮説も提唱されている¹⁰⁾。

1.5. 高温ストレスによる刺胞動物の個体レベルでの共生崩壊：白化現象

サンゴが海水温の上昇による高温ストレスを受けると、個体レベルで見た時に色が抜け、いわゆる「白化」と呼ばれる現象が起きる。サンゴが白化状態になると、サンゴ本体が死に至るほど重篤な影響を受け生態系に大きな影響を与える。白化の原因には様々な環境ストレス（光および紫外線、pH、バクテリア、海水温）が指摘されており¹¹⁾、特に高温ストレスの影響は大きいとされている¹²⁾。1998年、2002年、2016年に起きた大規模なサンゴ礁の白化現象にも高温ストレスが関与していることが示されており、将来的な地球温暖化のサンゴ礁への影響が懸念されている¹³⁾。このように白化現象のメカニズムの解明のため、生態系などマクロレベルでの白化と環境応答との関係を中心とした多くの研究がなされてきた。

1.6. 細胞レベルで見る白化現象

その一方で、個体あるいは細胞などマイクロレベルでの白化現象の研究はそれほど多くはない。

「白化」と一言と言っても、実際には「共生藻類の持つ色素の減少」と「宿主細胞における藻類自体の喪失」の2種類あり¹⁴⁾、どちらも高温ストレスにより誘導される。藻類の色素の減少は光合成系 II の修復が阻害されることにより引き起こされることが明らかになっており¹⁵⁾、この「藻類の色素減少」による白化は、環境ストレスのない（小さい）状態に戻れば短期間で回復する。一方、「藻類自体の喪失」はエキソサイトーシスや刺胞動物細胞のアポトーシスなど様々な経路があると考えられているが、どのような分子メカニズムで起こっているかは未知の部分が多い¹⁶⁾。この「藻類自体の喪失」は、光合成生物である褐虫藻と刺胞動物細胞との相互作用を介した共生の成立や維持、崩壊の決定に直接関わる生物学的に重要なプロセスでもある¹⁷⁾。また、この過程は環境ストレスのない状態に戻っても簡単には回復しないため、個体レベル、あるいはサンゴ礁

レベルでの生態系保全の観点からも重要であり、分子メカニズムの解明は急務である。

2. 共生モデル系を用いた白化関連遺伝子の探索

本解説では白化を引き起こす高温ストレスが、分子レベルでどのような遺伝子発現および代謝経路に影響を与え共生崩壊を引き起こすのかを明らかにしようとする試みについて、我々の行った研究¹⁸⁾を中心で紹介する。

2.1. 新たな共生モデル生物であるセイタカイソギンチャク

屋内での飼育が困難なサンゴに代わる褐虫藻と刺胞動物の共生モデルとして、同じ花虫綱六放サンゴ亜綱のセイタカイソギンチャク (*Exaiptasia diaphana*) が注目されている¹⁹⁾。セイタカイソギンチャクは非共生状態でも長期間生育可能であり、共生・非共生状態を人為的に変化させることが可能である。さらに、単為生殖で作成した系統が存在し、遺伝的バックグラウンドを揃えた実験を行うことができる。

2.2. トランスクリプトームによる遺伝子発現比較

高温ストレスによる白化の過程で、共生状態依存的に変動する遺伝子を検出することを目的として、共生・非共生状態のセイタカイソギンチャク株両方について、高温処理と常温処理の個体を解析した。共生・非共生状態のセイタカイソギンチャクを高温 (33°C) または常温 (25°C) で 24hr インキュベートし、個体全体をすりつぶして RNA を抽出し、次世代シーケンサーによる RNAseq 解析を行った。得られたデータはセイタカイソギンチャクと褐虫藻の両方のゲノム配列にマッピングし、発現量が変化した遺伝子（発現変動遺伝子、Differentially Expressed Genes [DEGs]）を検出した。

2.3. 宿主セイタカイソギンチャクにおける高温白化関連遺伝子

高温による共生崩壊に関わる遺伝子を検出するため、宿主の高温ストレス応答と共生状態の変

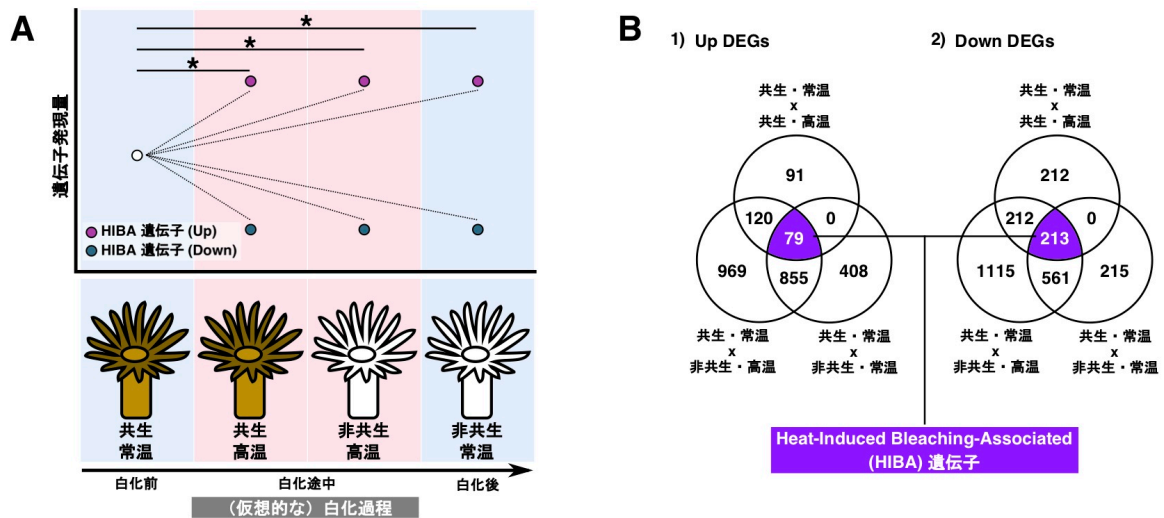


図3. セイタカイソギンチャクのHIBA遺伝子の検出

A, 本研究で定義した HIBA 遺伝子の発現パターン。共生・常温状態を基準として、共生・高温、非共生・高温、非共生・常温の3群で同じ方向に発現量が変動したものを HIBA 遺伝子と定義する。アスタリスクは発現量の有意な差を示す。

B, 複数の比較条件で検出された発現変動遺伝子数を示したベン図。Up DEGs と Down DEGs はそれぞれ共生・常温条件を基準とした。Ishii et al. (2019)¹⁸⁾より改変。

化の両方に関わる遺伝子の探索を行った(図3)。共生・常温を基準として発現量増加(Up DEGs)または減少(Down DEGs)した遺伝子を検出し、共生・高温、非共生・高温、非共生・常温の全てにおいて同じ増減傾向を示したものを、高温による白化に関連する可能性が高い遺伝子(Heat-Induced Bleaching-Associated [HIBA] genes)として定義した(図3A)。発現量が増加した79個、減少した213個を合わせ、合計292個のHIBA遺伝子が検出された(図3B)。HIBA遺伝子において機能の偏りを調べるための解析(Gene ontology term enrichment analysis: GO解析)を行ったところ、HIBA遺伝子群の機能はゲノム全体と比べて酸化還元、リソソーム、炭水化物代謝、膜輸送などに偏っていることが明らかになった(図4)。

これらのリソソーム関連遺伝子の中には炭水化物代謝関連の遺伝子(Alpha-N-acetylgalactosaminidase NAGAB; Lysosomal alpha-mannosidase MA2B1)とタンパク質分解酵素(Beta-glucuronidase BGLR; Palmitoyl-protein thioesterase 1 PPT1; Cathepsin proteases CATB,

CATL, CYSP)が含まれており、宿主のリソソームあるいはシンビオソームの中での糖鎖および糖タンパク質の代謝が、高温白化過程で影響を受けると推察される。また、これらで代謝された物質はグルコース輸送体(glucose transporters GTR1 (GLUT1), GTR8 (GLUT8))やモノカルボン酸輸送体(monocarboxylate transporters MOT8, MOT10)により宿主細胞内に輸送されていることが示唆される。

2.4. 共生体褐虫藻における高温白化関連遺伝子

褐虫藻がセイタカイソギンチャク体内で高温に晒された際に発現量が変化する遺伝子を探索したところ、発現変動遺伝子が123個検出された。褐虫藻の発現変動遺伝子の機能の偏りを調べるためGO解析をしたところ、ストレス応答に関わる機能が多く検出された。またGO解析では検出された特定の機能とは関連付けられなかった遺伝子も詳細に調べたところ、共生に関わる可能性が高いと考えられる遺伝子として、糖ヌクレオチドトランスポーター(GDP-mannose transporter

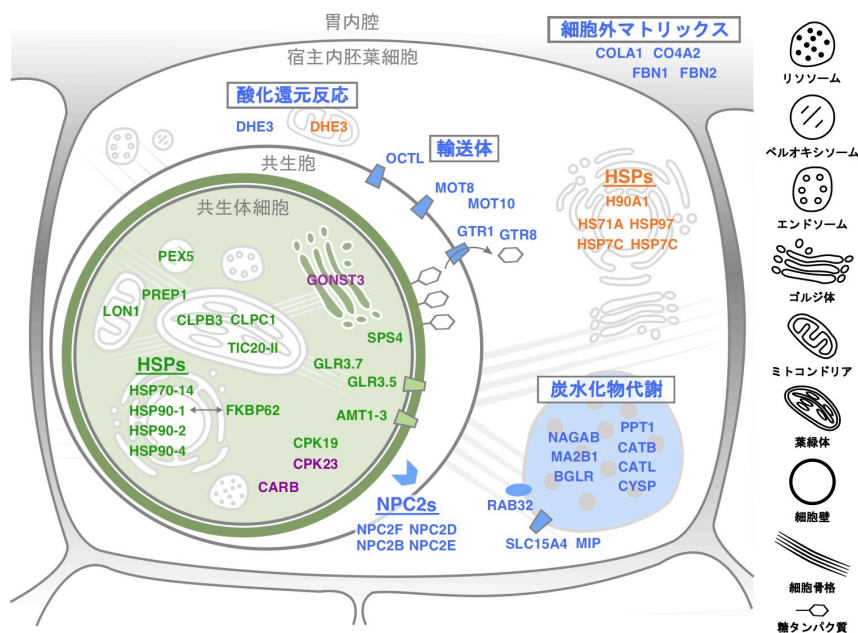


図4. 高温白化に関わると予想される遺伝子群

高温ストレスと白化に関わる候補遺伝子と、それらの働くオルガネラを示す。遺伝子名は、褐虫藻を共生している細胞において高温で発現量が増加した遺伝子（オレンジ）、発現量が減少した遺伝子（青）、共生体の細胞において高温で発現量が増加した遺伝子（紫）、発現量が減少した遺伝子（緑）を示す。Ishii et al. (2019)¹⁸⁾より改変。

GONST3)、スクロースリン酸合成酵素 (probable sucrose-phosphate synthase 4 SPS4)、アンモニオトランスポーター (Ammonium transporter 1 member 3 AMT1-3) などの糖代謝およびアンモニア輸送に関わる遺伝子の発現量が変動していた(図4)。

2.5. 白化関連遺伝子から見る共生崩壊メカニズム

今回の解析で得られた共生崩壊に関わる遺伝子産物の予想される細胞内局在を図4に示す。刺胞動物側の HIBA 遺伝子としてリソソームに関連する遺伝子が多く検出され、それらは全て高温で発現が抑制されていた。この結果から予想されることとして、共生が成立している状態でのシンビオソームは、通常これらの遺伝子の発現が高いためリソソーム的な挙動を示すが、共生が崩壊する過程では遺伝子発現が抑制されるため、シンビオソームが初期ファゴソームに戻る方向に再プログラムされ、共生体を維持することがなくなるのではないかと考えられる。

一方、褐虫藻では、高温になると光合成関連の遺伝子などの発現が抑制されることから、刺胞動物に渡される光合成産物が減少する可能性がある。また、同時にアンモニオトランスポーターの遺伝子発現量も減少することから、刺胞動物側から受け取る窒素源が減少するなど、細胞内での代謝制御が高温白化条件では大きな影響を受けると予想される。さらに細胞壁の糖ヌクレオチド合成に関わる GONST3 の発現が変動しており、褐虫藻細胞表面の糖ヌクレオチドが共生の維持に関わる何らかのシグナルとして働いている可能性がある。

3. 白化研究の現状

3.1. これまでのオミクス研究

これまで宿主である刺胞動物に着目した解析では、共生状態の異なるイソギンチャクの間での比較トランスクリプトーム^{20, 21)}や、高温処理した時の比較オミクス解析^{22, 23)}がなされてきた。さらに最近では、個体レベルから一步踏み込んだ

細胞レベルでの遺伝子発現量解析もなされつつある^{8,10)}。また、サンゴ・イソギンチャク共に遺伝子導入法の成功が報告され^{24,25)}、今後さらに詳細な分子レベルでの解析が行われることが期待される。

一方、褐虫藻に着目した解析では、サンゴに共生する褐虫藻の共生状態と非共生状態で遺伝子発現パターンが大きく変化しない²⁶⁾という報告がなされ、その後しばらくは遺伝子発現量解析が積極的には行われない傾向があったためか、先行してイソギンチャク体内で高温処理された褐虫藻のメタボローム比較研究が報告された^{27,28)}。褐虫藻で共生状態と非共生状態で遺伝子発現パターンが大きく変動しないと考えられた理由としては、その特徴的なゲノム構造や転写システムが関係している可能性が考えられる。褐虫藻の染色体はヌクレオソーム構造が見られない特殊な構造をしており、配列中には同じ遺伝子がタンデムに繰り返し並んで存在するなどの構造的特徴も報告されている。転写産物が別々に生合成された mRNA 前駆体上のスプライシング部位を用いてトランススプライシングによって生成されることやプロモーター配列の違いも報告されている²⁹⁾。このように褐虫藻では一般的な真核生物とは異なる転写システムを利用しているため、通常のトランスクリプトーム解析での発現変動遺伝子の検出とは異なる方法論を今後検討する必要があるのかもしれない。

その後の研究で、褐虫藻において温度環境変化や共生状態によって遺伝子の発現パターンが有意に変動することが確認され、褐虫藻に着目した遺伝子発現量解析も再び脚光を浴びている³⁰⁻³²⁾。このように褐虫藻側の共生の分子メカニズムに関するデータは蓄積されつつあるものの、これらデータに基づく遺伝子機能の実証にまでは至っていない。メカニズムの解明には宿主・共生体両方の細胞レベルの実証研究が必要であり、宿主では遺伝子導入や遺伝子破壊による研究が進みつつあるが、褐虫藻では利用可能な手法の開発について手詰まり感は否めず、細胞レベルの解析や遺伝子の機能解析の新たな手法の開発が望まれている³³⁾。褐虫藻の遺伝子機能解析の強力なツ

ルとして期待される遺伝子導入法の開発に関してはいくつかのグループから報告があったが^{34,35)}、再現性の高い一般的な手法の確立には至っていない³⁶⁾。我々は近年遺伝子導入法の開発に応用可能なウラシル合成酵素に変異を持つ褐虫藻株の単離に成功した³⁷⁾。今後このような株を用いた遺伝子導入条件のブラッシュアップにより、「誰でもできる」褐虫藻の形質転換法の開発が期待される。

3.2. 共生の維持に関連する代謝経路

共生パートナーとの物質のやりとり、特に褐虫藻から刺胞動物に渡される分子には、大きく分けて脂質と光合成産物があることが示されている。特に我々が注目すべきだと考えるのは、ステロールとグルコースである(図5)。

これまでの研究で、刺胞動物はステロール合成ができないため^{38,39)}、食物や褐虫藻からの産物に依存しており⁴⁰⁾、ステロール輸送に関わる NPC2 ステロールトランスポーターが共生状態特異的に発現している事が示されている^{20,38,41)}。また、刺胞動物では NPC2 遺伝子の数が増加しており、刺胞動物特異的遺伝子ファミリーに属する NPC2 トランスポーターが pH の低い共生胞でのステロール輸送に関わる可能性が指摘されてい

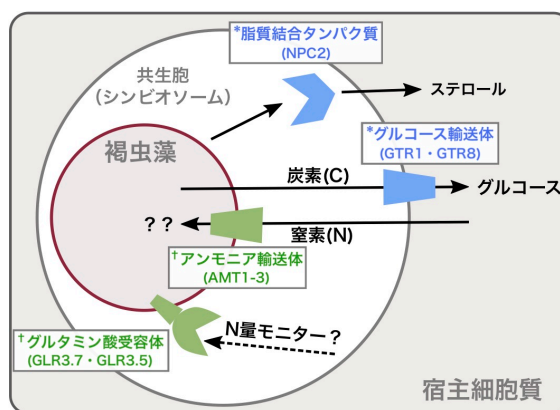


図5. 褐虫藻と刺胞動物のやりとりする物質

褐虫藻から宿主へは脂質と炭素源 (C) が渡され、宿主から褐虫藻へは窒素源 (N) が渡される。物質の輸送に関わる可能性の高い遺伝子として宿主で発現するもの (*)、褐虫藻で発現するもの (†) を示す。

る⁴²⁾。我々の研究でも、セイタカイソギンチャクの NPC2 ホモログ 6 つのうち 4 つは HIBA 遺伝子として検出されており、これらの遺伝子は共生状態の維持だけでなく、高温による共生の崩壊にも重要な役割を担っている可能性が示唆された。

光合成産物に代表される炭水化物代謝に関しては古くから研究がなされているが^{43,44)}、光合成産物がどのような分子の形で、どのような経路を通して褐虫藻から刺胞動物に渡されているかについて、その全貌は未だ明らかになっていない。従来褐虫藻から刺胞動物に受け渡される光合成産物はグリセロールの形を取っているという認識であったが^{17,44-46)}、近年の報告により主な分子種はグルコースであるという理解が広く受け入れられつつある⁴⁷⁾。近年、褐虫藻がグルコース過多の環境で培養すると細胞形態が大きく変化し従属栄養的な形態をとり、高グルコース濃度環境で培養された褐虫藻は刺胞動物に共生しにくい、という報告がなされた⁴⁸⁾。この結果自体は褐虫藻から刺胞動物への輸送物質がグルコースであるという説を支持するものではないが、褐虫藻の中の光合成産物に関わる生理状態を変化させた時に共生能力がどのようになるか、という実証研究は新しい試みであると言える。我々の研究でも複数の炭水化物代謝酵素が褐虫藻の発現変動遺伝子と刺胞動物 HIBA 遺伝子として検出された。こうしたことから、炭水化物代謝は単なる光合成産物の輸送だけでなく、高温による共生の崩壊に重要なシグナル経路としても働いている可能性が考えられる。

また、光合成産物については C/N バランスという観点からも研究が行われている³²⁾。この研究では刺胞動物細胞内に生育する褐虫藻はアンモニオトランスポートなどの窒素代謝・輸送に関わる遺伝子の発現が高くなっていること、共生している褐虫藻の C/N 比が増加している（炭素源に比べ相対的に窒素源が欠乏傾向にある）ことから、刺胞動物側が窒素供給をコントロールすることにより、褐虫藻が体内に増えすぎるのを調整しているという仮説を提唱している。興味深いことに、宿主体内の褐虫藻では、窒素代謝関連遺伝子は窒素欠乏時に典型的な発現パターンを示す

にも関わらず、光合成活性や光合成関連遺伝子の発現パターンは変化しないことから、刺胞動物と藻類の共進化によって窒素欠乏と光合成の分断による代謝の組換え・統合が起こっているのではないかという考えも提示されている³²⁾。我々の研究で褐虫藻の発現変動遺伝子として検出された、アンモニオトランスポート (AMT1-3) や植物の様々な環境変動への応答が報告されているグルタミン酸レセプター⁴⁹⁾ (GLR3.7, GLR3.5) も、刺胞動物から供給される窒素化合物の代謝に関連しているかもしれない (図 5)。

3.3. 糖代謝経路の刺胞動物と褐虫藻の互いの認識への関与

褐虫藻の糖代謝に関しては、物質のやりとりだけではなく、共生パートナーの認識に関わっている可能性があるという研究もある。糖タンパク質に結合するレクチンを介して、宿主が褐虫藻細胞表面のグルコース残基を共生体の認識に使用しているという研究はその代表例と言える⁵⁰⁻⁵²⁾。褐虫藻側が複数の糖鎖を提示しているという報告もあり、糖鎖の合成を阻害したり、レクチンでマスクした際の共生実験なども行われているが、糖鎖自体が褐虫藻の共生能力 (あるいは共生に適しているかいないかという性質) を直接的に示す指標となり得るかは未だ明確にはされていない⁵³⁻⁵⁵⁾。我々の研究でも褐虫藻の糖タンパク質の合成に関わる遺伝子が変動遺伝子として検出されたことから、糖タンパク質が共生崩壊のスイッチとして働いている可能性は、今後の研究で明らかにすべき重要な課題と考えられる。

4. おわりに

4.1. 刺胞動物と褐虫藻のやりとり

最近の研究で、共生可能な褐虫藻と共生できない藻類の共生実験の結果から、成立には免疫反応が重要な役割を担っている可能性が示唆された⁹⁾。さらに、褐虫藻を取り込んだファゴソーム (プレリンピオソーム) 特異的に宿主 mTORC1 が局在し、それが LAMP1 をリクルートすることでオートファジーを抑制し、共生を成立させるという仮説が提唱されている^{8,10)}。もしこれらの仮説

が正しいとすれば、褐虫藻から渡される光合成産物や脂質が減少したときに、これらの共生に関わると唆される免疫反応に関わる経路がどのように働くのか、は興味深い点である。また、褐虫藻と刺胞動物との物質的やりとりが共生維持メカニズムとどのように結びついているのか、も今後の重要な課題である。これらを明らかにするためには、褐虫藻と刺胞動物の物質のやりとりを細胞・分子のレベルで詳細に明らかにしていく必要がある。

4.2. 今後の展望

刺胞動物と褐虫藻は物質を介した「対話」をしているという例えが用いられることも多い。しかし、共生を必ずしも擬人的に捉える必要はなく、宿主・共生体それぞれが独立に、刺激に対して応答をする、という「一方向の応答」が同所的に重ね合わされたものを「共生」と捉えることができるという見方もできるのではないだろうか。例えば、褐虫藻は、ある特徴的な環境（pH や窒素濃度変化）に適応するために光合成産物を細胞外に排出する能力を獲得し、たまたまそれが今は宿主細胞内という場所でよく見られるということかもしれない。また宿主動物も、通常のオルガネラのメンテナンスの一環として、細胞内の食胞における炭水化物や脂質の増加に対処するために輸送体の制御を行っている、と見ることもできる。すなわち、宿主と共生体それぞれが互いを認識することなく、独立の細胞内外の環境応答を維持することでも共生現象は説明可能である。あるいは実際に、宿主と共生体はお互い相性がよく「なかよし」だから共生しているという相利共生の一般的なイメージの方が現実に即しているのだろうか？これを検証するには、宿主と共生体を別々の生物として捉え直し、共生に関わると考えられた分子メカニズムがどの程度共生状態に依存しているのかを丁寧に分析していく必要がある。これにより、なぜ褐虫藻が様々な生物と共生する能力を獲得できたのか、ひいては光合成生物が動物細胞内という特異なニッチを獲得することができたのか、という疑問を解決できると考えられる。

また、今回紹介したように光合成産物である糖や脂質がやりとりされていることは明らかになっているが、それらが具体的にどのような分子の形で、どのようなトランスポーターを介して輸送されているのかは未だ明らかになっておらず、今後のホットトピックと言える。これらを明らかにすることで、褐虫藻と刺胞動物が実際に「対話」をしているのか？しているとすればその「言語」は何なのか？など、共生進化の根幹に関わる謎について、科学的な立場からの答えを手にすることができるだろう。

Received Feb 26, 2020; Accepted Mar 17, 2020; Published Apr 30, 2020.

参考文献

1. Kashiyama, Y., Yokoyama, A., Shiratori, T., Hess, S., Not, F., Bachy, C., Gutierrez-Rodriguez, A., Kawahara, J., Suzaki, T., Nakazawa, M., Ishikawa, T., Maruyama, M., Wang, M., Chen, M., Gong, Y., Seto, K., Kagami, M., Hamamoto, Y., Honda, D., Umetani, T., Shihongi, A., Kayama, M., Matsuda, T., Taira, J., Yabuki, A., Tsuchiya, M., Hirakawa, Y., Kawaguchi, A., Nomura, M., Nakamura, A., Namba, N., Matsumoto, M., Tanaka, T., Yoshino, T., Higuchi, R., Yamamoto, A., Maruyama, T., Yamaguchi, A., Uzuka, A., Miyagishima, S., Tanifuji, G., Kawachi, M., Kinoshita, Y., and Tamiaki, H. (2019) Taming chlorophylls by early eukaryotes underpinned algal interactions and the diversification of the eukaryotes on the oxygenated Earth. *ISME J.* 13, 1899–1910.
2. Uzuka, A., Kobayashi, Y., Onuma, R., Hirooka, S., Kanesaki, Y., Yoshikawa, H., Fujiwara, T., and Miyagishima, S.-Y. (2019) Responses of unicellular predators to cope with the phototoxicity of photosynthetic prey. *Nat. Commun.* 10, 1–17.
3. LaJeunesse, T.C., Parkinson, J.E., Gabrielson, P.W., Jeong, H.J., Reimer, J.D., Voolstra, C.R., and Santos, S.R. (2018) Systematic revision of symbiodiniaceae highlights the antiquity and diversity of coral endosymbionts. *Curr. Biol.* 28, 2570–2580.e6.
4. Djeghri, N., Pondaven, P., Stibor, H., and Dawson, M.N. (2019) Review of the diversity, traits, and ecology of zooxanthellate jellyfishes. *Mar. Biol.* 166, 147.

5. Rodríguez, E., Barbeitos, M.S., Brugler, M.R., Crowley, L.M., Grajales, A., Gusmão, L., Häussermann, V., Reft, A., and Daly, M. (2014) Hidden among sea anemones: The first comprehensive phylogenetic reconstruction of the order Actiniaria (Cnidaria, Anthozoa, Hexacorallia) reveals a novel group of Hexacorals. *PLoS One* (Colgan, D. J., Ed.) 9, e96998.
6. Aihara, Y., Maruyama, S., Baird, A.H., Iguchi, A., Takahashi, S., and Minagawa, J. (2019) Green fluorescence from cnidarian hosts attracts symbiotic algae. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 116, 2118–2123.
7. Biquand, E., Okubo, N., Aihara, Y., Rolland, V., Hayward, D.C., Hatta, M., Minagawa, J., Maruyama, T., and Takahashi, S. (2017) Acceptable symbiont cell size differs among cnidarian species and may limit symbiont diversity. *ISME J.* 11, 1702–1712.
8. Jacobovitz, M.R., Rupp, S., Voss, P.A., Gornik, S.G., and Guse, A. (2019) Dinoflagellate symbionts escape vomocytosis by host cell immune suppression. *bioRxiv* 73, 864579.
9. Mohamed, A.R., Cumbo, V., Harii, S., Shinzato, C., Chan, C.X., Ragan, M.A., Bourne, D.G., Willis, B.L., Ball, E.E., Satoh, N., and Miller, D.J. (2016) The transcriptomic response of the coral *Acropora digitifera* to a competent *Symbiodinium* strain: the symbiosome as an arrested early phagosome. *Mol. Ecol.* 25, 3127–3141.
10. Voss, P.A., Gornik, S.G., Jacobovitz, M.R., Rupp, S., Dörr, M.S., Maegele, I., and Guse, A. (2019) Nutrient-dependent mTORC1 signaling in coral-algal symbiosis. *bioRxiv* 6, 723312.
11. Brown, B.E. (1997) Coral bleaching: causes and consequences. *Coral Reefs* 16, S129–S138.
12. Hoegh-Guldberg, O. (1999) Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Mar. Freshw. Res.* 50, 839–866.
13. Hughes, T.P., Kerry, J.T., Álvarez-Noriega, M., Álvarez-Romero, J.G., Anderson, K.D., Baird, A.H., Babcock, R.C., Beger, M., Bellwood, D.R., Berkelmans, R., Bridge, T.C., Butler, I.R., Byrne, M., Cantin, N.E., Comeau, S., Connolly, S.R., Cumming, G.S., Dalton, S.J., Diaz-Pulido, G., Eakin, C.M., Figueira, W.F., Gilmour, J.P., Harrison, H.B., Heron, S.F., Hoey, A.S., Hobbs, J.-P.A., Hoogenboom, M.O., Kennedy, E.V., Kuo, C.-Y., Lough, J.M., Lowe, R.J., Liu, G., McCulloch, M.T., Malcolm, H.A., McWilliam, M.J., Pandolfi, J.M., Pears, R.J., Pratchett, M.S., Schoepf, V., Simpson, T., Skirving, W.J., Sommer, B., Torda, G., Wachenfeld, D.R., Willis, B.L., and Wilson, S.K. (2017) Global warming and recurrent mass bleaching of corals. *Nature* 543, 373–377.
14. Glynn, P.W. (1993) Coral reef bleaching: ecological perspectives. *Coral Reefs* 12, 1–17.
15. Takahashi, S., Whitney, S., Itoh, S., Maruyama, T., and Badger, M. (2008) Heat stress causes inhibition of the de novo synthesis of antenna proteins and photobleaching in cultured *Symbiodinium*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 105, 4203–4208.
16. Weis, V.M. (2008) Cellular mechanisms of Cnidarian bleaching: stress causes the collapse of symbiosis. *J. Exp. Biol.* 211, 3059–3066.
17. Davy, S. K., Allemand, D., and Weis, V.M. (2012) Cell biology of cnidarian-dinoflagellate symbiosis. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 76, 229–261.
18. Ishii, Y., Maruyama, S., Takahashi, H., Aihara, Y., Yamaguchi, T., Yamaguchi, K., Shigenobu, S., Kawata, M., Ueno, N., and Minagawa, J. (2019) Global shifts in gene expression profiles accompanied with environmental changes in cnidarian-dinoflagellate endosymbiosis. *G3 (Bethesda)* 9, 2337–2347.
19. Weis, V.M., Davy, S.K., Hoegh-Guldberg, O., Rodriguez-Lanetty, M., and Pringle, J.R. (2008) Cell biology in model systems as the key to understanding corals. *Trends Ecol. Evol.* 23, 369–376.
20. Lehnert, E.M., Mouchka, M.E., Burriesci, M.S., Gallo, N.D., Schwarz, J.A., and Pringle, J.R. (2014) Extensive differences in gene expression between symbiotic and aposymbiotic cnidarians. *G3 (Bethesda)* 4, 277–295.
21. Matthews, J.L., Crowder, C.M., Oakley, C.A., Lutz, A., Roessner, U., Meyer, E., Grossman, A.R., Weis, V.M., and Davy, S.K. (2017) Optimal nutrient exchange and immune responses operate in partner specificity in the cnidarian-dinoflagellate symbiosis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 114, 201710733–13199.
22. Desalvo, M.K., Sunagawa, S., Voolstra, C.R., and Medina, M. (2010) Transcriptomic responses to heat stress and bleaching in the elkhorn coral *Acropora palmata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 402, 97–113.
23. Oakley, C.A., Durand, E., Wilkinson, S.P., Peng, L., Weis, V.M., Grossman, A.R., and Davy, S.K. (2017) Thermal shock induces host proteostasis disruption and endoplasmic reticulum stress in the model symbiotic cnidarian *Aiptasia*. *J. Proteome Res.* 16, 2121–2134.

24. Cleves, P.A., Strader, M.E., Bay, L.K., Pringle, J.R., and Matz, M.V. (2018) CRISPR/Cas9-mediated genome editing in a reef-building coral. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 115, 201722151–5240.
25. Jones, V.A.S., Bucher, M., Hambleton, E.A., and Guse, A. (2018) Microinjection to deliver protein, mRNA, and DNA into zygotes of the cnidarian endosymbiosis model *Aiptasia* sp. *Sci. Rep.* 8, 16437.
26. Barshis, D.J., Ladner, J.T., Oliver, T.A., and Palumbi, S.R. (2014) Lineage-specific transcriptional profiles of *Symbiodinium* spp. unaltered by heat stress in a coral host. *Mol. Biol. Evol.* 31, 1343–1352.
27. Hillyer, K.E., Tumanov, S., Villas-Bôas, S., and Davy, S.K. (2016) Metabolite profiling of symbiont and host during thermal stress and bleaching in a model cnidarian-dinoflagellate symbiosis. *J. Exp. Biol.* 219, 516–527.
28. Hillyer, K.E., Dias, D.A., Lutz, A., Roessner, U., and Davy, S.K. (2017) Mapping carbon fate during bleaching in a model cnidarian symbiosis: the application of ¹³C metabolomics. *New Phytol.* 214, 1551–1562.
29. Shoguchi, E., Shinzato, C., Kawashima, T., Gyoja, F., Mungpakdee, S., Koyanagi, R., Takeuchi, T., Hisata, K., Tanaka, M., Fujiwara, M., Hamada, M., Seidi, A., Fujie, M., Usami, T., Goto, H., Yamasaki, S., Arakaki, N., Suzuki, Y., Sugano, S., Toyoda, A., Kuroki, Y., Fujiyama, A., Medina, M., Coffroth, M. A., Bhattacharya, D., and Satoh, N. (2013) Draft assembly of the *Symbiodinium minutum* nuclear genome reveals dinoflagellate gene structure. *Curr. Biol.* 23, 1399–1408.
30. Bellantuono, A.J., Dougan, K.E., Cifuentes, C.G., and Lanetty, M.R. (2019) Free - living and symbiotic lifestyles of a thermotolerant coral endosymbiont display profoundly distinct transcriptomes under both stable and heat stress conditions. *Mol. Ecol. mecl.15300*.
31. Landaw, K.M., van Oppen, M. J.H., and McFadden, G.I. (2019) Symbiotic lifestyle triggers drastic changes in the gene expression of the algal endosymbiont *Breviolum minutum* (Symbiodiniaceae). *Ecol. Evol.* 14, 704.
32. Xiang, T., Lehnert, E., Jinkerson, R.E., Clowe, S., Kim, R. G., DeNofrio, J.C., Pringle, J.R., and Grossman, A.R. (2020) Symbiont population control by host-symbiont metabolic interaction in Symbiodiniaceae-cnidarian associations. *Nat. Commun.* 11, 1–9.
33. 石井悠、丸山真一郎。(2017) サンゴ共生藻における形質転換技術開発の現状と展望. *BSJ-review* 8, 160.
34. Lohuis, ten, M.R., and Miller, D.J. (1998) Genetic transformation of dinoflagellates (Amphidinium and Symbiodinium): expression of GUS in microalgae using heterologous promoter constructs. *Plant J.* 13, 427–435.
35. Ortiz-Matamoros, M.F., Islas-Flores, T., Voigt, B., Menzel, D., Baluška, F., and Villanueva, M.A. (2015) Heterologous DNA Uptake in Cultured *Symbiodinium* spp. Aided by *Agrobacterium tumefaciens*. *PLoS One* 10, e0132693–16.
36. Chen, J.E., Barbrook, A.C., Cui, G., Howe, C.J., and Aranda, M. (2019) The genetic intractability of *Symbiodinium microadriaticum* to standard algal transformation methods. *PLoS One* (Citovsky, V., Ed.) 14, e0211936.
37. Ishii, Y., Maruyama, S., Fujimura-Kamada, K., Kutsuna, N., Takahashi, S., Kawata, M., and Minagawa, J. (2018) Isolation of uracil auxotroph mutants of coral symbiont alga for symbiosis studies. *Sci. Rep.* 8, 3237.
38. Baumgarten, S., Simakov, O., Esherick, L. Y., Liew, Y. J., Lehnert, E. M., Michell, C.T., Li, Y., Hambleton, E.A., Guse, A., Oates, M.E., Gough, J., Weis, V.M., Aranda, M., Pringle, J.R., and Voolstra, C.R. (2015) The genome of *Aiptasia*, a sea anemone model for coral symbiosis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 112, 11893–11898.
39. Gold, D.A., Grabenstatter, J., de Mendoza, A., Riesgo, A., Ruiz-Trillo, I., and Summons, R.E. (2016) Sterol and genomic analyses validate the sponge biomarker hypothesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 113, 2684–2689.
40. Goad, L.J. (1981) Sterol biosynthesis and metabolism in marine-invertebrates. *Pure Appl. Chem.* 53, 837–852.
41. Dani, V., Ganot, P., Priouzeau, F., Furla, P., and Sabourault, C. (2014) Are Niemann-Pick type C proteins key players in cnidarian-dinoflagellate endosymbioses? *Mol. Ecol.* 23, 4527–4540.
42. Hambleton, E.A., Jones, V.A.S., Maegele, I., Kvaskoff, D., Sachsenheimer, T., and Guse, A. (2019) Sterol transfer by atypical cholesterol-binding NPC2 proteins in coral-algal symbiosis. *eLife* 8, 607.
43. Muscatine, L. (1990) The role of symbiotic algae in carbon and energy flux in coral reefs, in *Ecosystems of*

- the World* (Dubinsky, D., Ed.) pp 75–87, Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
44. Yellowlees, D., Rees, T.A.V., and Leggat, W. (2008) Metabolic interactions between algal symbionts and invertebrate hosts. *Plant Cell Environ.* 31, 679–694.
 45. Muscatine, L. (1967) Glycerol excretion by symbiotic algae from corals and tridacna and its control by the host. *Science* 156, 516–519.
 46. Venn, A.A., Loram, J.E., and Douglas, A.E. (2008) Photosynthetic symbioses in animals. *J. Exp. Bot.* 59, 1069–1080.
 47. Burriesci, M.S., Raab, T.K., and Pringle, J.R. (2012) Evidence that glucose is the major transferred metabolite in dinoflagellate-cnidarian symbiosis. *J. Exp. Biol.* 215, 3467–3477.
 48. Xiang, T., Jinkerson, R.E., Clowez, S., Tran, C., Krediet, C.J., Onishi, M., Cleves, P.A., Pringle, J.R., and Grossman, A.R. (2018) Glucose-induced trophic shift in an endosymbiont dinoflagellate with physiological and molecular consequences. *Plant Physiol.* 176, 1793–1807.
 49. Wang, P.-H., Lee, C.-E., Lin, Y.-S., Lee, M.-H., Chen, P.-Y., Chang, H.-C., and Chang, I.-F. (2019) The glutamate receptor-like protein GLR3.7 interacts with 14-3-3 ω and participates in salt stress response in *Arabidopsis thaliana*. *Front. Plant Sci.* 10, 996.
 50. Yamashita, H., Suzuki, G., Kai, S., Hayashibara, T., and Koike, K. (2014) Establishment of coral-algal symbiosis requires attraction and selection. *PLoS One* (Medina, M., Ed.) 9, e97003.
 51. Takeuchi, R., Jimbo, M., Tanimoto, F., Tanaka, C., Harii, S., Nakano, Y., Yasumoto, K., and Watabe, S. (2017) Establishment of a model for chemoattraction of Symbiodinium and characterization of chemotactic compounds in *Acropora tenuis*. *Fish Sci.* 83, 479–487.
 52. Huang, K.-J., Huang, Z.-Y., Lin, C.-Y., Wang, L.-H., Chou, P.-H., Chen, C.-S., and Li, H.-H. (2017) Generation of clade- and symbiont-specific antibodies to characterize marker molecules during Cnidaria-Symbiodinium endosymbiosis. *Sci. Rep.* 7, 5488.
 53. Lin, K.L., Wang, J.T., and Fang, L.S. (2000) Participation of glycoproteins on zooxanthellal cell walls in the establishment of a symbiotic relationship with the sea anemone, *Aiptasia pulchella*. *Zool. Stud.* 39, 172–178.
 54. Parkinson, J.E., Tivey, T.R., Mandelare, P.E., Adpressa, D.A., Loesgen, S., and Weis, V.M. (2018) Subtle Differences in Symbiont Cell Surface Glycan Profiles Do not explain species-specific colonization rates in a model cnidarian-algal Symbiosis. *Front. Microbiol.* 9, 36.
 55. Tivey, T.R., Parkinson, J.E., Mandelare, P.E., Adpressa, D.A., Peng, W., Dong, X., Mechref, Y., Weis, V.M., and Loesgen, S. (2020) N-linked surface glycan biosynthesis, composition, inhibition, and function in cnidarian-dinoflagellate symbiosis. *Microb. Ecol.* 28, 1–14.
 56. Mohamed, A.R., Cumbo, V.R., Harii, S., Shinzato, C., Chan, C.X., Ragan, M.A., Satoh, N., Ball, E.E., and Miller, D.J. (2018) Deciphering the nature of the coral-*Chromera* association. *ISME J.* 12, 776.

How coral symbiont algae communicate with their environments and hosts

Yuu Ishii, Shinichiro Maruyama

Graduate School of Life Sciences, Tohoku University

解説

珪藻の光環境との対話[†]

兵庫県立大学大学院生命理学研究科

菓子野 康浩*

珪藻は、地球上の全光合成の約 25%を担う微細藻類で、歴史的にも、また現代でも地球の炭素循環に大きく関わっている。珪藻は、一般に弱光適応生物と考えられているが、その種数の多さを反映し、また、多様な環境に進出していることから、光環境変化への応答の仕組みはどれも同じであるわけではない。本稿では、10 万種以上とも言われる珪藻の中から我々の研究グループが研究対象としている 2 種類の珪藻が見せる光環境への異なる応答の仕組みを紹介する。

1. はじめに

珪藻は、珪酸質の殻で包まれている単細胞の二次共生生物である。地球上に出現したのは比較的新しく、約 2 億年前のジュラ紀から白亜紀にかけての時代とされている¹⁾。珪藻は、中心目と羽状目に分けられ、羽状目は中心目から派生したと考えられている。珪藻は比較的新しい生物群ではあるが、その種数は 1 万とも 10 万ともされ^{1,2)}、水圏で最も成功した生物群と言うことが出来るであろう。そして、その生息環境も多様である。例えば、河川清水域や海洋はもとより、温泉³⁾、南氷洋の氷の内部や直下、pH1.0 の強酸性の温泉、pH11 の強アルカリ性のケニア・ナクル湖、塩分濃度が海水の 3 倍もあるアメリカ・グレートソルト湖、鉱山の処理排水中、BOD が 20 以上もある強腐水河川、といった特殊な環境にも進出している⁴⁾。

珪藻は、その種数が多いだけでなく、水圏の重要な一次生産者として位置づけられ、地球の炭素循環に大きく関わっている。実際、現代の地球上の全光合成的 CO₂ 固定の 20~25%をも担っており⁵⁾、これは熱帯雨林の光合成量⁶⁾に匹敵するほどである。このような大きな生産性は現代に限ったことではないようである。我々は

珪藻土を生活に活用しているが、珪藻土の厚い地層があることは、歴史上、珪藻の大増殖があったことを示すものであろう。また珪藻は、我々が多量に消費している原油の起源生物のひとつでもある^{7,8)}。このように地球の歴史において炭素循環に多大な影響を与えてきた生物であることから、生態学のみならず、再生可能エネルギー生産生物としても現代では注目される存在となっている。そのような背景を反映し、すでに 4 種の珪藻のゲノムが解読され、報告されている⁹⁻¹²⁾。しかし、珪藻の光合成についての生理学的理解はまだ十分ではない。珪藻は、多くの酸素発生型光合成生物と異なり、正常な状態で褐色をしている。これは、光合成の補助色素であるフコキサンチンを多量に含むためである。このことより、緑色の光合成生物とは利用する光の質が異なり、したがって光環境への応答の様式や仕組みも異なる場所があると推測される。本稿では、珪藻の光環境応答の多様性の一端として、10 万種以上とも言われる珪藻の中のはんの 2 種であるが、光環境への応答の仕組みについて分かりつつあることを、簡単ではあるが紹介する。

[†] 解説特集「藻類と環境との対話」

*連絡先 E-mail: kashino@sci.u-hyogo.ac.jp

表 1. 2種の珪藻 *C. gracilis* and *P. tricornutum* の増殖と TAG 蓄積量に対する塩分濃度の効果.

		培地の NaCl 濃度 (%)					
		0	0.5	1	2	3	4
<i>C. gracilis</i>	倍加時間 (h)	11.1	9.52	9.16	9.75	11.3	15.7
	培養 10 日目の細胞密度 (10^6 cells/mL)	3.89	5.30	6.29	6.47	3.63	2.71
	培養 10 日目の培地あたりの TAG 量(mg/L)	223	234	272	223	172	69.3
	培養 10 日目の細胞あたりの TAG 量(pg/cell) ^{a)}	73.1	46.2	47.0	35.5	25.5	19.3
<i>P. tricornutum</i>	倍加時間(h)	n.d.*	n.d.	14.6	15.8	15.4	19.0
	培養 10 日目の細胞密度 (10^6 cells/mL)	n.d.	n.d.	16.4	16.6	14.9	13.8
	培養 10 日目の培地あたりの TAG 量(mg/L)	n.d.	n.d.	183	180	158	161
	培養 10 日目の細胞あたりの TAG 量(pg/cell)	n.d.	n.d.	11.2	10.9	10.6	11.7

2. 光強度の強弱が増殖に与える影響

本稿では、羽状目の海洋性珪藻 *Phaeodactylum tricornutum* と中心目の海洋性珪藻 *Chaetoceros gracilis* との比較を中心に紹介する。*P. tricornutum* は、汽水域から海水まで広く分布し、一属一種の生物である。培養時はほとんどの細胞が紡錘型をしているが、三放射線型 (triradiate) の細胞形態を取ることがあり、これが種小名の由来とされている。モデル珪藻として研究の歴史があり、分子生物学的手法も早くから導入され、すでにゲノムが解読されている¹⁰⁾。このような背景から、再生可能エネルギー生産生物としての研究も進められてきている¹³⁾。*C. gracilis* (ツノケイソウ) も世界中に広く分布している珪藻である。日本では二枚貝の稚貝の餌料として利用され¹⁴⁾、東南アジアではエビ養殖の餌料として用いられ¹⁵⁾、漁業にも重要である。他の珪藻と異なり、凍結・融解処理のみで珪酸質の殻を破壊して健全なチラコイド膜を得ることができるので¹⁶⁾、チラコイド膜上

のタンパク質複合体の生化学的解析に有利である^{17,18)}。光捕集色素タンパク質を結合した光化学系 II 複合体の構造も既にクライオ電子顕微鏡解析により報告されている¹⁹⁾。我々の研究グループによりゲノムの解読も進められ、まもなく報告の予定である。

P. tricornutum Bohrin は、塩分濃度の大きな変化が起こる汽水域で採取されたもので、塩分濃度の変化には高い柔軟性があると考えられる。*C. gracilis* は海洋性の珪藻であるが、こちらも環境中の塩分濃度の変化には高い柔軟性が認められ、NaCl がほぼ含まれない培地でも遜色のない増殖を示した (表 1)。どちらの種も、光合成産物の貯蔵物質は中性脂質のトリグリセライド (TAG) である。興味深いことに、*P. tricornutum* は、実験を行った NaCl 濃度 1% から 4% まで細胞当たりの TAG 量はほとんど変わらないのに対し、*C. gracilis* では NaCl 濃度が低いほど、細胞当たりの TAG 蓄積量が大きくなっている。海水相当の 3%

NaCl と比べ、0% NaCl では細胞当たりの TAG 蓄積量がほぼ 3 倍となった。

このような特性を持った両珪藻を 50 または 300 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ の連続光下で、70 mL の f/2 培地を含む試験管を用い、23 度、空気通気により培養した結果が図 1 である。*P. tricornutum* は、この培養条件では 50 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ の光強度で約 1 週間後には細胞密度が 1×10^7 cells mL^{-1} 程度に達し、対数増殖期の倍加時間は約 31 時間であった。光強度が 300 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ に上がると、定常期の細胞密度は低く、対数増殖期の倍加時間も約 49 時間と増殖が抑えられていた。一方、*C. gracilis* は、どちらの光強度でも *P. tricornutum* より迅速に増殖し、対数増殖期の倍加時間は 50 または 300 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ の光強度でそれぞれ約 13 時間と約 10 時間であった。このことから、*C. gracilis* は強光に対して *P. tricornutum* よりも高い耐性があると考えられることができる。

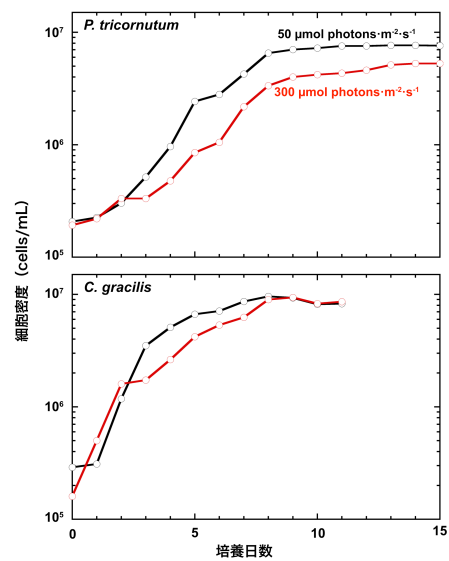


図1. 強光および弱光下での *P. tricornutum* (上) と *C. gracilis* (下) の増殖

昼白色の LED による 50 または 300 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ の連続光下で、70 mL の f/2 培地を含む試験管を用い、23 度、空気通気により培養した。

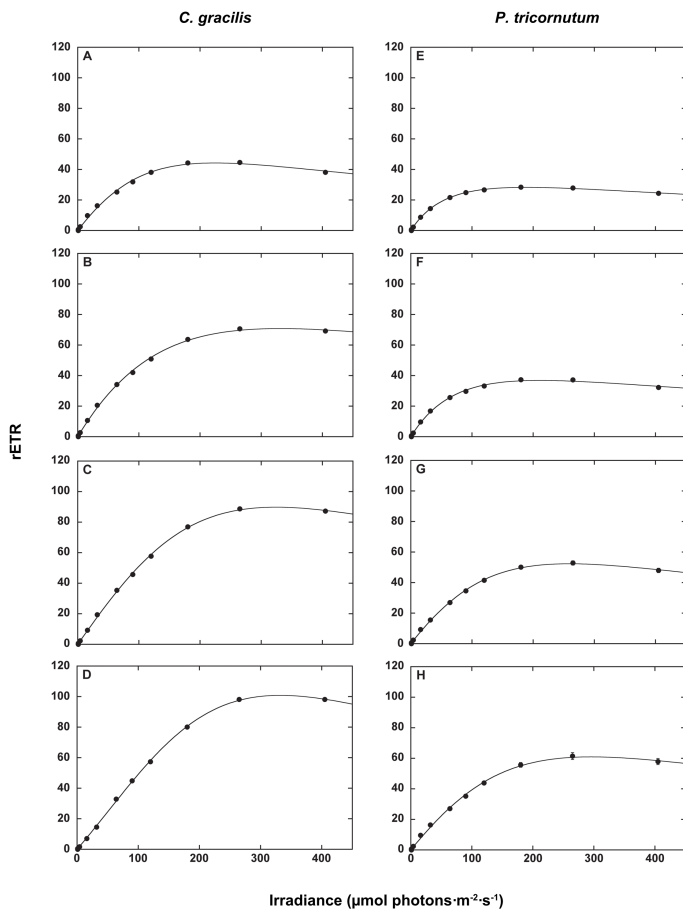


図2. 培養光強度に応じた *C. gracilis* (左) と *P. tricornutum* (右) のライトカーブの変化

70 mL の f/2 培地を含む試験管を用い、25 度、空気通気により培養した。培養光強度は、各列、上から 3、20、100、350 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ の連続光で、150W のハロゲンランプからの距離を変えることによって光強度を調整した。ライトカーブは、Walz 社の PhytoPAM を用い、制御ソフト Phyto-Win の Rapid Light Curve プロトコルにより測定した。光合成速度は、次の式による。

$$rETR = [F_m' - F] / F_m' \times PAR$$

ここで、rETR は電子伝達速度 (relative electron transfer rate) で、いわゆる ETR であるが、高等植物で用いられる係数 0.84 が珪藻に適用は難しいと考えられ、また系 I と系 II の比が 1:1 とは限らないため、係数の 0.5 は乗じていない。そのため、rETR と「r」を付した。F および F_m' はそれぞれ任意の時間の蛍光強度および最大蛍光強度、PAR は光合成的有効光強度 (photosynthetically available radiation; $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 。

24)より許可を得て転載。

3. 培養光強度の強弱が光合成活性に与える影響

図2は、両種の珪藻を異なる光強度 (3 ~ 350 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) で培養し、クロロフィル蛍光測定 (Pulse Amplitude Modulation; PAM) により得たライトカーブ (光-光合成曲線) を示したものである。*C. gracilis* は、培養時の光強度が高くなるにしたがって (A → D)、光への馴化の程度を表す E_k 値 (光合成電子伝達速度が飽和し始める光強度) および、光合成電子伝達速度 (rETR) の最大値が増大した。この実験の培養光強度の範囲では、培養条件の光強度に応じて光合成機構の調節を行い、その光強度が大きいほど高い光合成能力を有していると考えられる。

P. tricornutum も *C. gracilis* と似た傾向を示した。しかし、この実験の培養光強度の範囲では、同じ光強度の *C. gracilis* よりも光合成活性は低かった。図1に示したように、*P. tricornutum* の増殖速度が *C. gracilis* よりも遅いことは、低い光合成活性を反映していると考えられる。一方で、*P. tricornutum* の場合、300 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ の培養光強度での増殖は、50 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ よりも遅かった。この結果については、同様の説明は困難であるが、*P. tricornutum* では余剰な還元力の消去にコストがかかっているのかもしれない。図2の測定では、培養光強度が大きくなると最大ETRが増大し、各培養光強度の細胞ではライトカーブ測定時に励起光が大きくなってもETRの顕著な低下が見られなかったことから、培養光強度が大きくても、顕著な光阻害は生じていないと考えられる。

4. *Chaetoceros gracilis* の強光下での生育

珪藻は弱光適応生物と考えられている²⁰⁾。一方で、香川県高松市内の新川・春日川の河口干潟域で採取され、30°C、700 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ の強光下で倍加時間1.3時間という驚異的な速さで増殖するツノケイソウ属の *C. salsugineum*²¹⁾ が報告されている。*C. gracilis* も前述のように強光への適応性が見られたため、次に野外解放系で自然光下での培養を試みた結果を紹介する。図3は、8月上旬に、300 Lの培地を水深30 cmに調整した培養プールで、野外で培養した結果である。水温

は、屋外の気温を反映し、25度と35度の間で日周変動をした。光強度は、日中に最高では1,500 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ となり、水面には強い光が注ぐ環境であった。培養初期、まだ細胞密度が低く水中まで十分に光が届くような状況下では、日中に倍加時間8時間弱での増殖を示した。*C. gracilis* は中心目の珪藻であるが、羽状目の珪藻でも野外培養の例が報告されている。ここで示した *C. gracilis* と直接比較できる測定ではないが、*Fistulifera solaris* の10 m³の培地を用いた水深50 cmでの培養では、7、8月の光強度の大きな期間にも6~10 g/m²/dayという、*Chlorella*²²⁾等と同等のバイオマス生産を示している²³⁾。これら二つ

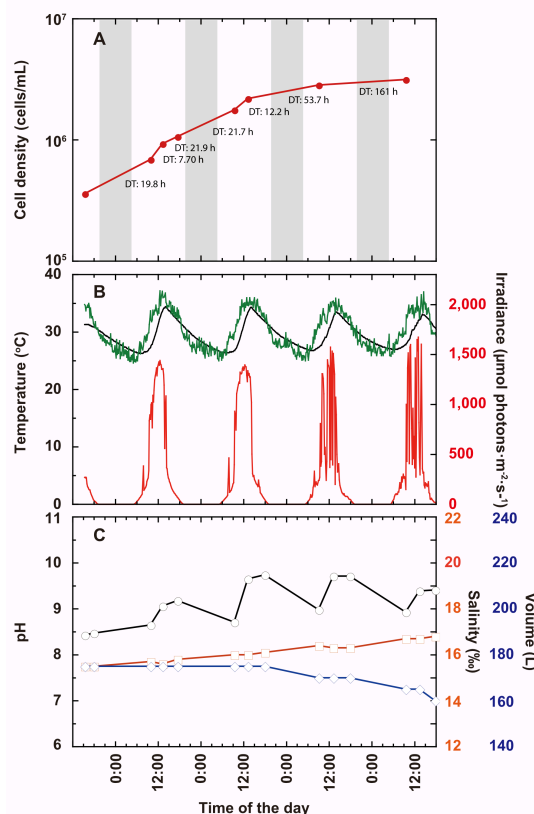


図3. *C. gracilis* (右) の野外大量培養

A 細胞密度の変化。DT は2測定間の倍加時間。B 気温 (緑)、水温 (黒)、光強度 (赤) の日周変化。C pH (黒)、塩分濃度 (赤)、培地の体積 (青) の変化。実験は2015年8月3~7日の間に実施された。

³⁰⁾より許可を得て転載

の例は水深 30 または 50 cm という条件であり、常に珪藻細胞が水面の強い光強度に晒されているわけではないが、培養初期には細胞密度が小さく水中にも十分に光が届く環境下で、攪拌により頻りに水面の強い光強度を経験しつつ速い増殖を示すことから、弱光適応生物とはいえ、比較的強い光強度下でも良好に増殖することができる珪藻がいることを示すものである。

5. 培養光強度による強光保護機構の変化

一方、*C. gracilis* よりも強光への耐性が低いとみられる *P. tricornutum* については、弱光下で特徴的な応答が見出されつつある。図 4 は、図 2 と同様に両種の珪藻を異なる光強度 (3 ~ 350 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)

で培養し、PAM により測定した NPQ の変化を示したものである。培養光強度が 20 から 350 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ の範囲では (図 4, F → H)、培養光強度の増加に伴って NPQ の誘導レベルが高くなり、強光保護機構が活性化されていることが示唆された。例えば、同じ 180 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ の光を照射しても、培養光強度が大きかった方が NPQ はより迅速に立ち上がり、光照射の間、より高いレベルを維持していた (図中、■印)。培養光強度に応じてキサントフィルサイクル色素の含量が増大^{24,25)}していることに対応しているとみられる。また、*P. tricornutum* では光によって複数の *Lhcx* 遺伝子が誘導され、とくに *Lhex2* タンパク質の蓄積が顕著となること

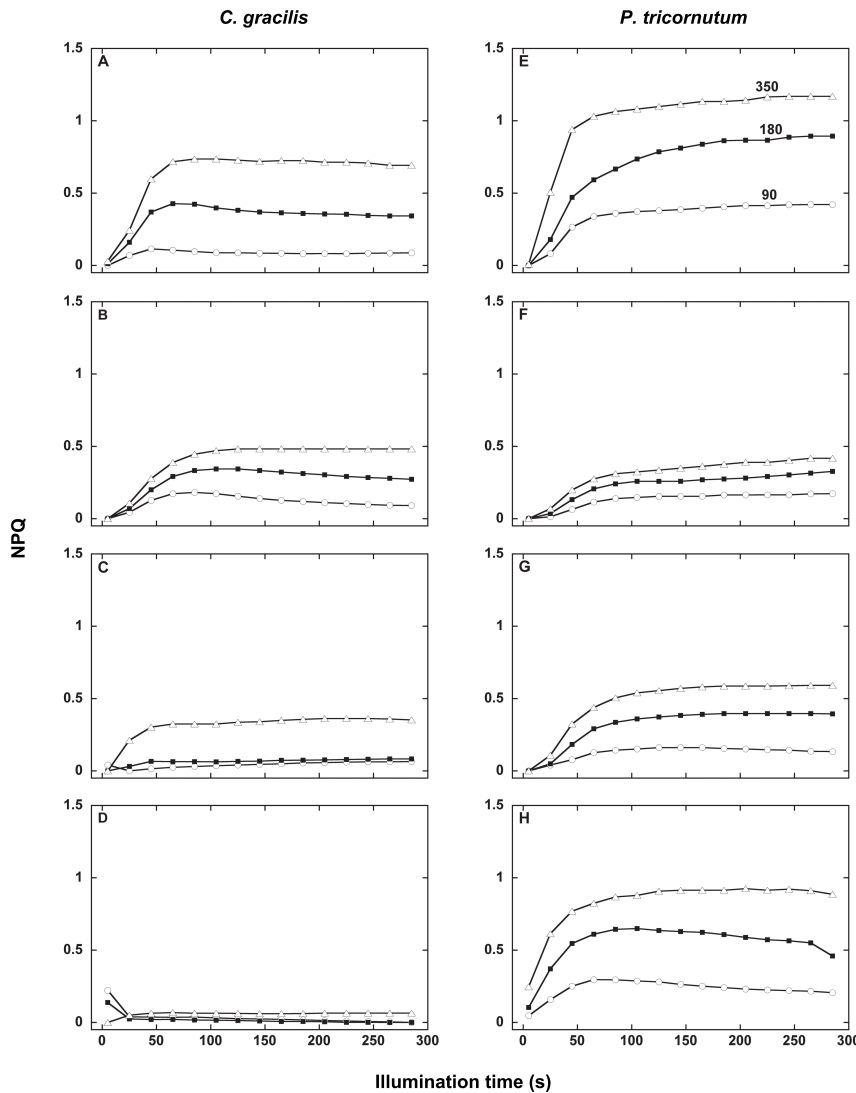


図4. 培養光強度の変化に応じたNPQの変化

左 ; *C. gracilis*、右 ; *P. tricornutum*。培養光強度は各列、上から 3、20、100、350 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。それぞれの光強度で培養した珪藻に 90 (○)、180 (■)、350 (Δ) の光を照射して測定したもの。Walz 社の PhytoPAM を用い、制御ソフト Phyto-Win により測定した。NPQ は、次の式による。

$$\text{NPQ} = (\text{Fm} - \text{Fm}') / \text{Fm}'$$

²⁴⁾より許可を得て転載。

が報告されている。さらに、Lhcx2 タンパク質の蓄積量と NPQ の大きさが良い相関関係にあることも示され、Lhcx2 タンパク質の蓄積量を制御することで NPQ 能を調節するとされている²⁵⁾。そして、Lhcx1 または Lhcx2 遺伝子のノックアウト株では NPQ が消失あるいは著しく低下することから、Lhcx タンパク質がキサントフィルサイクルと連携して、光化学系の強光保護に重要な役割を果たしていることが考えられている²⁶⁾。このようなことから、図4の F → H での NPQ の挙動の変化は、培養光強度が高くなることで、Lhcx タンパク質の蓄積量の増大を伴ったものと考えられることができるであろう。

興味深いことに、この実験で最も光強度の小さい $3 \mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ では (図 4E)、NPQ のレベルが $350 \mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ で培養された場合よりも高かった。キサントフィルサイクル色素の含量は、 $20 \mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ で培養されたものと同レベルであり、この高い NPQ をキサントフィルサイクル活性に帰することはできない。培養光強度の変化に対するこの特異な応答の仕組みの解明は今後の課題であるが、生育環境中の光の質によって異なる光捕集色素タンパク質が誘導されるという報告²⁷⁾がこの問題の解決の糸口となるかもしれない。即ち、*P. tricornutum* では黄色または赤色の光の下で培養した細胞では、より長波長の光を吸収する光捕集色素タンパク質が増加し、光捕集能が向上する。長波長光と弱光という違いはあるが、今後、Lhcx タンパク質等の挙動も含めて、詳細に検討する必要がある。

一方、*P. tricornutum* と異なり、*C. gracilis* では培養光強度が大きくなると、図4に示した光強度の範囲では、培養光強度が大きくなるほど、逆に NPQ 誘導能が小さくなっていくという現象が観察された。この結果は、培養光強度が小さい場合は、その光強度よりも大きな光に対して NPQ 誘導能を備え、培養光強度が大きい場合、それよりも小さな光に対して NPQ を誘導しないとも考えられる。少なくとも、*C. gracilis* と *P. tricornutum* では、環境中の光強度に対する応答戦略が異なると考えることができる。*C. gracilis* の光強度が変わったときにどのように対処しているかを解明

するためには、*P. tricornutum* に対して実施されている様にタンパク質レベルでの詳細な解析や分子生物学的手法を用いた解析が必要である。最近、*C. gracilis* でも黄色または赤色光の下で培養した細胞で、より長波長の光を吸収する光捕集色素タンパク質が増加するもすることが報告された²⁸⁾。それらは光捕集というよりは、系 II に結合して消光の機能を果たしていると考えられており、*P. tricornutum* と似た変化が起こるものの、それによって誘導される結果が異なると考えられる。これについても、光強度と光質の違いはあるが、両種の光環境応答戦略の違いを反映していると考えられる。*C. gracilis* のゲノム解読が進み、かつ、形質転換法も開発されたため²⁹⁾、分子レベルでのより詳細な解析の進展が期待される。

6. おわりに

珪藻は多様な環境に生育しており、淡水産の種も多く存在するが、ここでは海洋性の珪藻2種についてのみ比較を行った。これら2種の珪藻は、海洋性ではあるが、どちらも塩分濃度の変化に柔軟に対処することができる。また、一般に珪藻は弱光適応生物と考えられているが、どちらも $300 \mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 程度の光強度であれば増殖が可能であった。即ち、両者ともに環境の変化をしっかりと受け止め、適切な応答を行うという、環境との直接対話の元に光合成活動、生命活動を営んでいることがわかる。我々の結果からは、*C. gracilis* の方が *P. tricornutum* よりも強光に対してより高い耐性があると考えられた。そして、これら2種の珪藻の培養光強度の変化に対する応答戦略に違いがあることが明らかとなり、一口に珪藻といっても、光環境変化に対する対応の仕組みにはバラエティがあることが示唆された。

謝辞

個々のデータ取得に関わった方の名前を挙げませんが、多くの院生、学生や共同研究者の力によるものであり、ここに感謝申し上げます。

Received Mar 03, 2020; Accepted Mar 27, 2020; Published Apr 30, 2020.

参考文献

1. Sims, P.A., Mann, D.G. and Medlin, L.K. (2006) Evolution of the diatoms: insights from fossil, biological and molecular data. *Phycologia* 4:361–402.
2. Falkowski, P.G. and Raven, J.A. (2007) *Aquatic Photosynthesis* (Princeton University Press, Princeton, USA) 2nd Ed p 484.
3. 長島秀之 (2010) 温泉微生物と社会. *温泉科学* 60:278-286.
4. 千原光雄 (1997) *藻類多様性の生物学* (内田老鶴圃, 東京) p 386.
5. Nelson, D.M., Tréguer, P., Brzezinski, M.A., Leynaert, A. and Quéguiner, B. (1995) Production and dissolution of biogenic silica in the ocean: Revised global estimates, comparison with regional data and relationship to biogenic silica sedimentation. *Global Biogeochem. Cy.* 9, 359–372.
6. Field, C.B., Behrenfeld, M.J., Randerson, J.T. and Falkowski, P. (1998) Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281, 237–240.
7. Ramachandra, T.V., Mahapatra, D.M., Karthick, B. and Gordon, R. (2009) Milking diatoms for sustainable energy: biochemical engineering versus gasoline-secreting diatom solar panels. *Ind. Eng. Chem. Res.* 48, 8769–8788.
8. 井上勲 (2007) *藻類 30 億年の自然史—藻類からみる生物進化・地球・環境* (東海大学出版会) p 643.
9. Armbrust, E.V., Berges, J.A., Bowler, C., Green, B.R., Martinez, D., Putnam, N.H., Zhou, S., Allen, A.E., Apt, K.E., Bechner, M., Brzezinski, M.A., Chaal, B.K., Chiovitti, A., Davis, A.K., Demarest, M.S., Detter, J.C., Glavina, T., Goodstein, D., Hadi, M.Z., Hellsten, U., Hildebrand, M., Jenkins, B.D., Jurka, J., Kapitonov, V.V., Kroger, N., Lau W.W., Lane, T.W., Larimer, F.W., Lippmeier, J.C., Lucas, S., Medina, M., Montsant, A., Obornik, M., Parker, M.S., Palenik, B., Pazour, G.J., Richardson, P.M., Rynearson, T.A., Saito, M.A., Schwartz, D.C., Thamatrakoln, K., Valentin, K., Vardi, A., Wilkerson, F.P. and Rokhsar, D.S. (2004) The genome of the diatom *Thalassiosira pseudonana*: ecology, evolution, and metabolism. *Science* 306, 79–86.
10. Bowler, C., Allen, A.E., Badger, J.H., Grimwood, J., Jabbari, K., Kuo, A., Maheswari, U., Martens, C., Maumus, F., Otiillar, R.P., Rayko, E., Salamov, A., Vandepoele, K., Beszteri, B., Gruber, A., Heijde, M., Katinka, M., Mock, T., Valentin, K., Verret, F., Berges, J.A., Brownlee, C., Cadoret, J.P., Chiovitti, A., Choi, C.J., Coesel, S., De Martino, A., Detter, J.C., Durkin, C., Falciatore, A., Fournet, J., Haruta, M., Huysman, M.J., Jenkins, B.D., Jiroutova, K., Jorgensen, R.E., Joubert, Y., Kaplan, A., Kroger, N., Kroth, P.G., La Roche, J., Lindquist, E., Lommer, M., Martin-Jezequel, V., Lopez, P.J., Lucas, S., Mangogna, M., McGinnis, K., Medlin, L.K., Montsant, A., Oudot-Le Secq, M.P., Napoli, C., Obornik, M., Parker, M.S., Petit, J.L., Porcel, B.M., Poulsen, N., Robison, M., Rychlewski, L., Rynearson, T.A., Schmutz, J., Shapiro, H., Siat, M., Stanley, M., Sussman, M.R., Taylor, A.R., Vardi, A., von Dassow, P., Vyverman, W., Willis, A., Wyrwicz, L.S., Rokhsar, D.S., Weissenbach, J., Armbrust, E.V., Green, B.R., Van de Peer, Y. and Grigoriev, I.V. (2008) The *Phaeodactylum* genome reveals the evolutionary history of diatom genomes. *Nature* 456, 239–244.
11. Mock, T., Otiillar, R.P., Strauss, J., McMullan, M., Paajanen, P., Schmutz, J., Salamov, A., Sanges, R., Toseland, A., Ward, B.J., Allen, A.E., Dupont, C.L., Frickenhaus, S., Maumus, F., Veluchamy, A., Wu, T., Barry, K.W., Falciatore, A., Ferrante, M.I., Fortunato, A.E., Glockner, G., Gruber, A., Hipkin, R., Janech, M.G., Kroth, P.G., Leese, F., Lindquist, E.A., Lyon, B.R., Martin, J., Mayer, C., Parker, M., Quesneville, H., Raymond, J.A., Uhlig, C., Valas, R.E., Valentin, K.U., Worden, A.Z., Armbrust, E.V., Clark, M.D., Bowler, C., Green, B.R., Moulton, V., van Oosterhout, C. and Grigoriev, I.V. (2017) Evolutionary genomics of the cold-adapted diatom *Fragilariopsis cylindrus*. *Nature* 541, 536–540.
12. Tanaka, T., Maeda, Y., Veluchamy, A., Tanaka, M., Abida, H., Marechal, E., Bowler, C., Muto, M., Sunaga, Y., Tanaka, M., Yoshino, T., Taniguchi, T., Fukuda, Y., Nemoto, M., Matsumoto, M., Wong, P.S., Aburatani, S. and Fujibuchi, W. (2015) Oil accumulation by the oleaginous diatom *Fistulifera solaris* as revealed by the genome and transcriptome. *Plant Cell* 27, 162–176.
13. d'Ippolito, G., Sardo, A., Paris, D., Vella, F.M., Adelfi, M.G., Botte, P., Gallo, C. and Fontana, A. (2015) Potential of lipid metabolism in marine diatoms for biofuel production. *Biotechnol. Biofuels* 8, 28.
14. Masuda, A., Kosaka, S., Horaguchi, K. and Murakami, K. (2005) High efficiency mass production of micro algae as foods for oyster seedlings. *Eco-Eng.* 17, 17–22.

15. Nhu, C.V. (2004) A comparison of yield and quality of the rotifer (*Brachionus plicatilis* – L-strain) fed different diets under aquaculture conditions, Vietnam. *Asian Fish. Sci.* 17, 357–363.
16. Ikeda, Y., Satoh, K. and Kashino, Y. (2005) Characterization of photosystem I complexes purified from a diatom, *Chaetoceros gracilis*. *Photosynthesis: Fundamental Aspects to Global Perspectives*, eds van der Est A. & Bruce D. (Alliance Communications Group, Kansas), Vol 1, pp 38–40.
17. Ikeda, Y., Komura, M., Watanabe, M., Minami, C., Koike, H., Itoh, S., Kashino, Y. and Satoh, K. (2008) Photosystem I complexes associated with fucoxanthin-chlorophyll-binding proteins from a marine centric diatom, *Chaetoceros gracilis*. *Biochim. Biophys. Acta* 1777, 351–361.
18. Nagao, R., Ishii, A., Tada, O., Suzuki, T., Dohmae, N., Okumura, A., Iwai, M., Takahashi, T., Kashino, Y. and Enami, I. (2007) Isolation and characterization of oxygen-evolving thylakoid membranes and Photosystem II particles from a marine diatom *Chaetoceros gracilis*. *Biochim. Biophys. Acta* 1767, 1353–1362.
19. Nagao, R., Kato, K., Suzuki, T., Ifuku, K., Uchiyama, I., Kashino, Y., Dohmae, N., Akimoto, S., Shen, J.R., Miyazaki, N. and Akita, F. (2019) Structural basis for energy harvesting and dissipation in a diatom PSII-FCPII supercomplex. *Nat Plants* 5, 890–901.
20. Ikeya, T., Kashino, Y., Kudoh, S., Imura, S., Watanabe, K. and Fukuchi, M. (2000) Acclimation of photosynthetic properties in psychrophilic diatom isolates under different light intensities. *Polar Biosci.* 13, 43–54.
21. Ichimi, K., Kawamura, T., Yamamoto, A., Tada, K. and Harrison, P.J. (2012) Extremely high growth rate of the small diatom *Chaetoceros salsugineum* isolated from an estuary in the eastern Seto Inland Sea, Japan. *J. Phycol.* 48, 1284–1288.
22. Bechet, Q., Munoz, R., Shilton, A. and Guieysse, B. (2013) Outdoor cultivation of temperature-tolerant *Chlorella sorokiniana* in a column photobioreactor under low power-input. *Biotechnol Bioeng* 110, 118–126.
23. Matsumoto, M., Nojima, D., Nonoyama, T., Ikeda, K., Maeda, Y., Yoshino, T. and Tanaka, T. (2017) Outdoor cultivation of marine diatoms for year-round production of biofuels. *Mar. Drugs* 15, 94.
24. Ban, A., Aikawa, S., Hattori, H., Sasaki, H., Sampei, M., Kudoh, S., Fukuchi, M., Satoh, K. and Kashino, Y. (2006) Comparative analysis of photosynthetic properties in ice algae and phytoplankton inhabiting Franklin Bay, the Canadian Arctic, with those in mesophilic diatoms during CASES 03-04. *Polar Biosci.* 19, 11–28.
25. Lepetit, B., G elin, G., Lepetit, M., Sturm, S., Vugrinec, S., Rogato, A., Kroth, P.G., Falciatore, A. and Lavaud, J. (2017) The diatom *Phaeodactylum tricornerutum* adjusts nonphotochemical fluorescence quenching capacity in response to dynamic light via fine-tuned Lhcx and xanthophyll cycle pigment synthesis. *New Phytol.* 214, 205–218.
26. Buck, J.M., Sherman, J., R io B artulos, C., Serif, M., Halder, M., Henkel, J., Falciatore, A., Lavaud, J., Gorbunov, M.Y., Kroth, P.G., Falkowski, P.G. and Lepetit, B. (2019) Lhcx proteins provide photoprotection via thermal dissipation of absorbed light in the diatom *Phaeodactylum tricornerutum*. *Nat. Commun.* 10, 4167
27. Oka, K., Ueno, Y., Yokono, M., Shen, J.-R., Nagao, R. and Akimoto, S. (2020) Adaptation of light-harvesting and energy-transfer processes of a diatom *Phaeodactylum tricornerutum* to different light qualities. *Photosynth. Res.* <https://doi.org/10.1007/s11120-020-00714-1>
28. Akimoto, S., Ueno, Y., Yokono, M., Shen, J.-R. and Nagao, R. (2020) Adaptation of light-harvesting and energy-transfer processes of a diatom *Chaetoceros gracilis* to different light qualities. *Photosynth. Res.* <https://doi.org/10.1007/s11120-020-00713-2>
29. Ifuku, K., Yan, D., Miyahara, M., Inoue-Kashino, N., Yamamoto, Y.Y. and Kashino, Y. (2014) A stable and efficient nuclear transformation system for the diatom *Chaetoceros gracilis*. *Photosynth. Res.* 123, 203–211.
30. Tokushima, H., Inoue-Kashino, N., Nakazato, Y., Masuda, A., Ifuku, K. and Kashino, Y. (2016) Advantageous characteristics of the diatom *Chaetoceros gracilis* as a sustainable biofuel producer. *Biotechnol. Biofuels* 9, 235.

Diverse strategies of diatom to adapt/acclimate to the environments

Yasuhiro Kashino

Graduate School of Life Science, University of Hyogo

表紙の紹介

緑藻の光防御反応における細胞内シグナル伝達経路

自然科学研究機構 基礎生物学研究所
得津 隆太郎

太陽からの光は地球上の光合成生物にとって必要不可欠なエネルギー源である一方、うまく付き合わなければ細胞死へ繋がるストレス源でもあります。特に日中の太陽光は、多くの場合光合成反応の許容量を超過する「強すぎる光」であり、植物や藻類はこのような強すぎる光に対する防御システムを持っています。私たちは、これまでに単細胞緑藻クラミドモナスを利用し、その光防御システムの全容解明へ向けて取り組んできました。数年前に私たちは、緑藻の光防御において中心的役割を果たす因子 LHCSR が光の「強さ」のみではなく、「色」によっても発現制御されることを見出しました¹⁾。最近では、光の受容から光防御の活性化に至る一連の細胞内シグナル伝達系の全容を明らかにすべく、LHCSR の発現を指標とした大規模スクリーニングを行い²⁾、その結果として幸運にも LHCSR の遺伝子発現を直接的に制御する転写因子 CONSTANS と、その活性を負に制御する COP1・SPA1 型 E3 ユビキチンリガーゼ複合体の関与を見出すことに成功しました³⁾。これらの研究内容の詳細については、次号以降で紹介させていただく予定です。本号の表紙には、私が最も心惹かれたサイエンスイラストを製作されている高宮ミンディ氏に依頼し、私たちの研究から見えてきた緑藻の光防御シグナル伝達系の全体像をイラスト化していただきました。

参考文献

1. Petroutsos, D., et al. (2016) A blue light photoreceptor mediates the feedback regulation of photosynthesis. *Nature* 537, 563–566.
2. Tokutsu, R., Fujimura-Kamada, K., Yamasaki, T., Matsuo, T., Minagawa, J. (2019) Isolation of photoprotective signal transduction mutants by systematic bioluminescence screening in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Sci. Rep.* 9, 2820..
3. Tokutsu, R., Fujimura-Kamada, K., Matsuo, T., Yamasaki, T., Minagawa, J. (2019) The CONSTANS flowering complex controls the protective response of photosynthesis in the green alga *Chlamydomonas*. *Nat. Commun.* 10, 4099.

特別企画：若手研究者の海外留学レポート！

第10回「海外留学をしなかった（したかった？）研究者から」

京都大学 大学院生命科学研究所

伊福 健太郎

本企画は、海外で活躍されている若手研究者が、海外の研究環境やご自身のご経験などをご紹介いただくものです。私自身は長期の留学（海外研究）の経験がなく、どちらかといえば「若いうちにやっておけば良かった」という気持ちもあり、この企画の記事はある種の憧れを持って読ませて頂いていました。そんな海外留学（研究）経験不足の中堅研究者に、本記事の依頼を頂いた時には、正直、とても戸惑いました。ご依頼頂いた若手の会のご担当（横山さん）に何うと、今回は趣向を変えて、「海外留学をしなかった人が、国際的にうまく立ち回るにはどうしたら良いか？」を書いて欲しいとのことでした。そこで改めて周りを見渡してみますと、昨今は若い研究者で海外に出なくても良い仕事をされている方がたくさんおられます。そうした留学しなくてもなんとかなる状況だと、若手が学位取得後に海外に出る意義について考えることが、むしろ増えているのかもしれませんが。そこで、前編集長時代には若手の会には大いに助けられましたし、ご恩返しのつもりで、自分自身の体験を振り返りつつ、私見を書かせて頂くことにしました。国内でたくさん活躍されている若手がいる中で、私が適任かどうか迷うところではあるのですが、よろしければ少しお付き合いください。

1. 若き日の海外経験

私には長期の海外経験がない、と書きましたが、学生時代に半年ほど海外で研究する機会があり、それが研究者の道に進む決定的な要因となりました。当時、京都大学農学部農芸化学科の4年生で、佐藤文彦先生の研究室に配属されたのですが、体育会で部活をしていたこともあり、研究中心の生活ではありませんでした。そのまま大学院に進学したのですが、修士卒で就職するつもりで、心持ちは大きく変わりませんでした。それを見兼ねたのか、佐藤先生から、植物の乾燥（塩）ストレス耐性の研究で有名だったアリゾナ大の Hans Bohnert 教授（現、イリノイ大学名誉教授、図1）のところで数ヶ月、実験してくるお話を頂きました。少し退屈していたところもあり、あまり深く考えずに飛びついて、修士2年の春にアリゾナへと旅立ちました。



図1. Hans Bohnert 教授（中央）と学生時代の著者（左奥）

渡米に当たって佐藤先生から頂いたお題は、ABA 非感受性のタバコ変異体に、水分ポテンシャルを維持する適合溶質を蓄積させる遺伝子を導入することで、ストレス環境下でも気孔を閉じないで光合成と生長を維持できるかを検証する、というものでした。佐藤先生は「楽観的適応仮説」と言われていましたが、Bohnert 研のセミナーでその発表をすると「お前が楽観的だ」とよくからかわれたものです。残念ながら、タバコ変異体が重粒子線照射で得られたもので、表現型が安定しない状態だったことや、形質転換に要する時間の制約等で、未熟な私にはまともな成果は残せませんでした。今思うと、気孔が閉じない変異植物での成長促進は報告されていますし、結構、先進的な提案だったと思います。

思った成果は残せませんでした。研究面では大いに鍛えられました。Bohnert 研は当初、ポストドク相当が来ると思っていたらしく、現地に着くと“Dr. Ifuku’s Seminar”と書かれた告知が掲示板に貼られていて、修士さえ持たない私は驚愕したのを覚えています。やって来たのが修士学生だとわかると、Hans から明日までに研究計画をまとめて持って来なさい、との指示がありました。当時は個人のPCなどありませんでしたので、必死にレポート用紙に手書きで図表と原稿を書いて翌朝に持って行きました。それを見て、Hans は色々と提案をしてくれるのですが、実行するための場所、試薬、機材は、周りの学生やテクニシャンなどを捕まえて自分で何とかせねばなりません。唯でさえ英語が拙いのに、他所から来た修士学生の研究のお手伝いを外国人に頼み、実行するのは、とても苦労しました。研究と生活の両面で、近くのラボにおられた石谷学さん（現、国際熱帯農業センター (CIAT) 上級研究員）、山口健一さん（現、長崎大学水産学部准教授）のご助力なしにはやっていけなかったと思います。とにかく、研究と生活の全てに全力でしたが、自分で考えて遂行する研究は面白く、結局、期間を延長して、日本に戻ったのは修士2年の冬になっていました。その頃には就職活動期間も終わっていましたし、そのまま晴れて博士課程進学、となったわけです。

2. 海外経験で得たかったもの

博士課程では、テーマを真面目に考えて、光合成、特に光化学系 II に関する基礎研究にシフトすることに決めました。当時はシグナル伝達や形態形成に関する分子遺伝学が花形で、光合成研究はやや下火な時期でしたが、流行りに乗るより裏を張りたい気持ちもあって、自分の興味に従った選択をしました。具体的には、光化学系 II の膜表在性サブユニットに関する研究を始めたのですが、このあたりの経緯は過去に何度か本誌に記事を書かせていただきましたので、ここでは割愛します。学位取得後、ポストドク時代は当時の理化学研究所播磨研究所（加藤博章先生のラボ）で X 線結晶構造解析を経験し、現在の所属で職を得て、今に至ります。研究テーマの進展だけでなく、生活面や様々なライフイベントの関係で、長期の海外留学は経験しないままとなりました。

振り返ると、学生時代の短い海外経験は、外国人と交渉する度胸と博士課程に進学する覚悟を決める上では重要でした。その一方で、より研究経験を積んだ学位取得後に行けば、もっと有意義だったかもしれない、という思いもあります。自分もそうでしたが、外国では言葉や文化の壁があり、後ろ盾もない中で思った研究を進めるには、能力と人間性の全てをかけて勝負しなくてはならない場面が増えるでしょう。若い時のそうした経験は、うまく乗り越えられれば、自分の能力と人間性を見つめ直す機会になり、飛躍的な成長につながると思います。さらに自分の全てをさらけ出した上で築いた人間関係は、長続きするケースが多いものです。外国人とそうした関係を持つのは、国内にいてはなかなか難しく、その後の研究人生の大きな糧となるでしょう。これまで本企画にご寄稿頂いた皆さんの記事からも、そうしたご苦労話と喜びが伺え、羨ましく思います。

もちろん、語学や、日本にはないテーマや技術、海外の優れた研究者の考え方を学ぶことも、海外留学の重要な目的です。しかしながら、これからの超情報化社会への流れの中では、日本国内でもそうした情報の入手と学びは可能とも考えられ、むしろ人的ネットワークの構築も含めた「人間力」を鍛える意味で海外留学しておきたかった、というのが個人的な思いです。もちろん日本国内での学生生活やポストドクでも様々なプレッシャーがあって大変な場合も多いと思いますが、公私にわたって日本とは全く異なる環境に適応しなくてはならないという点で、自分のような流されやすい人間は、一度、海外に出ておくべきだったかもしれません。

3. 日本で研究することのメリット

では次に、日本で研究を続けたことの利点についても考えてみたいと思います。夫婦共働きなどの経済的な部分や子供の教育、親の介護などの生活面での事情は、人それぞれかと思しますので、ここでは述べません。しかしながら、個人的にはその面で日本にいて助かったと思う点は多々ありましたので、現実には日本で研究することを選択する大きな理由になると思います。また研究面では、将来的に日本でポジションを得ることを目指すのであれば、やはり自分の研究力と人物像を国内の研究者によく知ってもらう機会が多いことがメリットかと思えます。外国の有名ラボで有名雑誌にいくつか論文を出したとしても、本人の貢献をしっかりと評価してもらえないこともあると聞きます。国内ラボ所属の場合、それぞれの研究室の事情はそれなりに伝わりますし、様々な発表の機会を捉えて発表・交流しておけば、成果だけでなく人物像も研究コミュニティに伝えることができます。そうした情報は、職を得る上で大事だけでなく、将来的に予算を獲得する上でも重要となるでしょう。さらに日本で

の研究費獲得やラボの運営の仕方を学び、かつ、ある程度の教育の経験と実績を積むことも可能かと思えます。その上で、海外で経験を積んでいないデメリットを十分認識して、語学の研鑽や自分を追い込む気持ちを継続する克己心を持つことができれば、必ずしも長期間、海外で留学しなくても活躍できるのではないかと思います。

一方で、今の世の中は、海外にいても SNS などを介した情報発信や、日本国内の学会への参加などを通じて、自身の研究情報を発信できる時代です。Skype や Zoom などを使えば、日本国内の研究者との共同研究も密に連絡を取りながら可能でしょう。もちろん、日本の科研費が取れない、教育経験が積めない、などのデメリットはあるかと思えます。従って、海外にいる場合は、先に挙げた日本で研究している人のメリットを逆に意識して、うまく情報通信技術を扱えば、海外にいることのデメリットをかなり減らせるのではないのでしょうか。即ち、国内外を問わず、置かれた環境のメリット、デメリットを理解し、それを将来に生かす長期的な展望を持つことが大事なのかと思えます。

4. 日本で研究する事を選択した皆さんへ

ここまで読まれて、度胸づけと経験に、ひとつ海外に出てみようか、と感じた若い方もおられるかもしれません。しかしながら、私のように、タイミングや個人的事情で海外に長期間、出たくても出られない方もおられるでしょう。そうした場合に、国際的にうまく立ち回るためには、どの様な事を心がけておいたほうが良いのでしょうか。まず、当然ですが、海外の研究者にも認知してもらえる顔となる仕事（論文）を出すことは極めて重要です。良くも悪くもこの業界はやった仕事（論文）で評価されますので、そこは前提としてあるかと思えます。その際、日本では、いわゆる CNS などの有名雑誌に出すことが色々な評価につながりますが、海外（特に欧州）だと、中堅雑誌にしっかりとした手堅い仕事を出し続けることも、評価されているように感じます。皆さんも外国の偉い先生が、マニアックな自分の論文を読んで声をかけてくれて、驚いた経験はないのでしょうか。さらに国際学会などの機会を捉えて、著名な研究者と話すだけでなく、駆け出しぐらいの年代同士で、良い外国人の友人を作ることをお勧めしたいです。筆者も大学院生時代に国際学会等のポスター発表等で知り合った友人との交流がずっと続いて、海外での招待講演や共同研究、研究費申請につながった経験があります。また、彼らを介して知り合いのネットワークが広がり、信頼してもらえる間柄の外国人研究者が次第に増えれば、さらに好循環が期待できます。その過程では、雑誌の編集や論文の査読を頼まれることもあるかと思えますが、できる限り真摯に対応し、期待に応える努力をすることが大切です。中には、研究の上でのライバルとなる間柄となることもあるかもしれませんが、そういう時こそ、真の信頼関係を築けるチャンスです。

また、外国の方は、自分が持っている個性や強みを分析し、それらを戦略的に開発・アピールする「セルフプロデュース」を早くから教え、常に実践しているように感じます。話を私の学生時代に戻しますと、Hans は、当時すでに有名な先生でしたが、自分の研究者としての reputation をいつも気にして、その大切さをよく教えてくれました。自分の論文や発表の質だけでなく、学生の学会発表なども納得しなければ自分の名前を入れさせず、他人の発表への質問の内容に至るまで、かなり徹底していました。一方で、近くにいた石谷さんのボスだった Jian-Kan Zhu (現、Purdue 大学卓越教授) は、研究だけでなく人生をもっと楽しめ、とよく声をかけてくれました。彼は当時、次々に良い論文を出して出世しているところで、研究に厳しい事でも有名だったので意外でしたが、おそらく、外国で研究ばかりしている学生に、人間としての幅(魅力)も磨くように教えてくれていたように思います。最近では、日本の若い方でもこうした「セルフプロデュース」が上手な方が増えてきていますので、心配ないのかもしれませんが、海外にいとその部分を自然と学ぶ機会が多い様に思われますので、日本にいる人は意識しておいた方が良いかと思えます。最後はなんだかビジネスの指南書みたいになってきましたが、サイエンスの世界も様々な利害関係が絡む人間活動ですから、やるべきことは同じだと考えています。

以上、私が考える海外留学の意義と、日本で研究する上で心がけていた事を書きました。私自身も、まだまだ次の職を求めている立場で、偉そうな事を書いて恐縮なのですが、内省も込めて、という事でご容赦いただければ幸いです。まとまりのない散文を読んでいた皆様に感謝いたします。今の若い皆さんは、色々な選択肢が可能な分、自分が何をしたいのか、どう生きたいのかを早くから考える事を、早い段階で求められているように思います。行き当たりばったりでのんびりやってきた人間からは、ちょっと気の毒な気もしますが、反面教師として、本稿が若い皆様の参考になれば幸いです。

報告記事

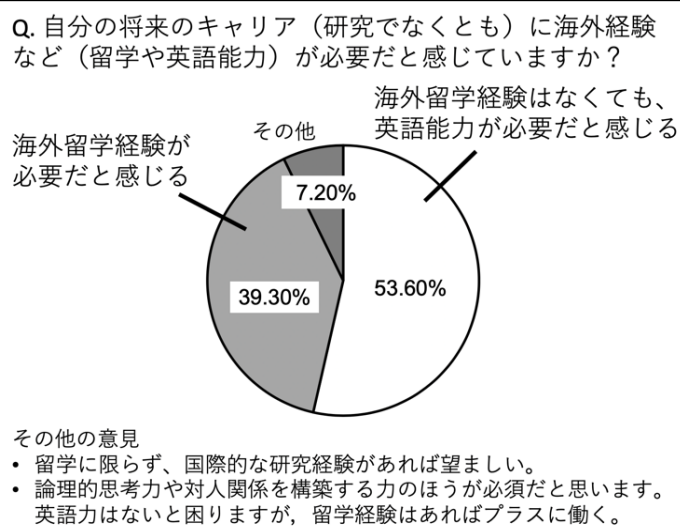
第 20 回若手の会セミナー開催報告と若手研究者の実態調査

東京大学 大学院総合文化研究科
神保 晴彦

2019年11月23日(土)に、東京大学駒場キャンパスに於いて第20回若手の会セミナーを開催いたしました。セミナーは全て英語で行い、国内留学生として、Atika Hanoum Rahastaさん、Jia Xinyueさん、Mohit Kumar Sainiさん、Leonardo Bassoさんの4名と、留学経験のある若手研究者として、神保晴彦、西村健司博士、伏見圭司博士の3名に、研究内容と留学に至る経緯や動機を発表していただきました。留学生の発表を通して、多くの留学生が日本の文化や言葉(音)に魅力を感じて日本に来ていることがわかりました。また、若手研究者が研究留学をする場合は、本人の“留学したい”と言う強い意志だけでなく周りのサポートも大きな後押しとなっていることがうかがえました。セミナーには総勢14名の参加があり、研究における議論・アドバイスだけでなく、留学生と日本人学生との交流も盛んに行われ、盛況にて終えました。詳しいセミナーの様子については、大阪大学大学院工学研究科のAtika Hanoum Rahastaさんに報告記事をまとめて頂きましたので、ご覧ください。

また、報告記事を書くにあたって、2020年2月13-18日の期間に光合成若手の会会員を対象に簡単な択一式(記述可)のアンケートを実施いたしました(左図)。27名の「博士課程に進学(予定)あるいは卒業している人」および1名の「博士課程に進学予定ではない人」から回答を得ました。以下の結果にあるように、若手研究者の中でも、英語能力にのみ必要性を感じている人と、海外留学を通じた国際的な経験に必要性を感じている人で二極化している実態が明らかになりました。

また、海外留学を阻む要因としては、時間的制約が33.3%と最も多く、金銭的制約・機会の制約がそれぞれ同率(22.2%)になりました。また、これら全てであるという回答(11.1%)や英語能力の不安(7.4%)、動機の欠如(3.7%)といった回答もありました。これらの結果から、多くの若手研究者が、海外留学を通して得られる能力・経験や成果に対して懐疑的か自信が持てないように思われます。しかし、私の周りを見ても上の世代を見ても海外留学経験は今後ますます評価されることになるでしょう。今後も若手の会としては、海外留学に対するハードルを少しでも下げられるように、様々な活動をしていくつもりですが、海外留学で最も重要なのは周りのサポートです。周りのサポートを得るためにまずは手を挙げる、声を上げることが大事なのではないかと思います。



報告記事

Young Researchers Seminar of Japanese Society of Photosynthesis Research Impression

Graduate School of Engineering, Osaka University
Atika Hanoum Rahasta

On Saturday, November 23rd 2019 and Sunday, November 24th 2019 I joined the 20th Young Researchers Seminar of Japanese Society of Photosynthesis Research held at the University of Tokyo in Komaba. I arrived welcomed by rain and it was also very crowded on the campus because a lot of students were there to enjoy the University of Tokyo Festival. I realized how different it is compared to Osaka University right away. The university of Tokyo has old buildings that are still beautifully preserved. Compared to Osaka University, the building at the University of Tokyo are more modern looking. The seminar started at 13:00 with the first talk from the committee, Assistant Professor Haruhiko Jimbo where he spoke about the topic of ‘how to beat UC Berkeley students’. From his talk, I learned that UC Berkeley is the number one public school in US and he spent some time doing research there. He said one of the key to compete with them is by having good presentation skills. At UC Berkeley, there are no classes about presentation skills, yet there are classes about scientific writing and writing in general. He felt that there is the need for us to have good presentation skills to compete with the UC Berkeley students. As an interesting approach to improve presentation skills, we had an example of presentation competition where the presenter was given a random graphic with no information, and the presenter explains this graphic as good and as interesting as they can.

After this session, I presented my research which is related to photosynthesis and plant morphology change. I attended this seminar to immerse myself in photosynthetic and plant research in general, and to receive feedback to find a better approach for my study. So thankfully, I was able to fulfill this aim. They suggested much about how to check oxygen and carbon dioxide, stomata quantification and also photosynthesis activity. Overall, it was a very good environment to exchange information and discuss many ideas. I also received a very constructive feedback. I was really glad that I have joined the seminar. Thank you for the opportunity given and all the fun we had.



集会案内

第 28 回「光合成セミナー2020：反応中心と色素系の多様性」開催案内

期日：2020年6月27日（土）午後2時から28日（日）午後4時まで

場所：大阪大学理学研究科南部陽一郎ホール (<https://www.sci.osaka-u.ac.jp/ja/nambu-hall/>)
 (交通) 阪急電車「石橋」駅から徒歩約25分、大阪モノレール「柴原」駅から徒歩約7分

開催の目的：光合成に関して、物理学、化学、生物学を融合した討論を行う。光合成の進化、物質変換、人工光合成などについても討論する。第一線の研究者に専門分野の解説をしていただくとともに、参加者の口頭・ポスター発表を行う。

協賛：日本光合成学会

内容：

1. 講演会
 - 加藤公児（岡山大学）
「立体構造解析のイロハ ～光化学系膜タンパク質複合体を例に～」
 - 宮下英明（京都大学）
「微細藻類の遠赤色光への順化と適応」
2. 口頭発表（討論を含めて、一人10分から15分を予定）
3. ポスター発表（2分程度のポスタープレビューも併せて行う）

申込：発表申し込み締め切り 2020年6月8日（月）
 参加申し込み締め切り 2020年6月8日（月）

参加費：（6月27日の懇親会費、6月28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：秋本誠志（神戸大学）、大岡宏造（大阪大学）、大友征宇（茨城大学）、
 出羽毅久（名古屋工業大学）、永島賢治（神奈川大学）、宮武智弘（龍谷大学）

申し込み・問い合わせ先：大阪大学大学院 理学研究科 大岡宏造
 (E-mail: ohoka@bio.sci.osaka-u.ac.jp, Tel: 06-6850-5424)

プログラムおよび今後の案内は下記ホームページにて、更新情報を随時、掲載いたします。
http://www.bio.sci.osaka-u.ac.jp/~ohoka/photosyn_seminar/index.html

宿泊：大阪地下鉄御堂筋沿線・大阪モノレール沿線でお泊まりください。ホームページを参照。

その他：光合成生物の進化も含めた光反応・色素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、遠慮無くメール（上記メールアドレス宛）をいただければ幸いです。

新型コロナウイルス感染症拡大のため、開催については4月末に再検討することになっています。

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）あるいは銀行振込（ゆうちょ銀行、019店(ゼロイチキュウと入力)、当座、0730290 名前：ニホンコウゴウセイガッカイ）にて送金の上、次ページの申し込み用紙、または電子メールにて、氏名、所属、住所、電話番号、ファックス番号、電子メールアドレス、入会希望年を事務局までお知らせください。

★会費納入のお願い

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

日本光合成学会会員入会申込書

年 月 日

日本光合成学会御中

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

[] 内に会員名簿上での公開**非承諾**項目に×印をつけてください

	振り仮名
氏名 (必須)	漢字表記
	ローマ字表記

[] 所属

[] 所属住所 (学生の方は、なるべく研究室名までお願いします)

〒

会誌送付先住所 (必須)

所属先住所と同じ 以下の住所に送付

[] 〒

[] 連絡先電話番号

[] E-mail (必須)

会費納入済み (振り込み年月日) 年 月 日

会費振り込み予定 (振り込み予定年月日) 年 月 日

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

賛助法人会員年会費 50,000 円 (上記と会誌への広告料を含む)

(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

〒606-8502 京都府京都市左京区北白川追分町

京都大学 理学部研究科 鹿内利治 研究室内

日本光合成学会

TEL : 075-753-4247, FAX : 075-753-4257, ホームページ: <http://photosyn.jp/>

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

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

名前 : ニホンコウゴウセイガッカイ

日本光合成学会会則

第1条 名称

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

第2条 目的

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

第3条 事業

本会は前条の目的を達成するために、シンポジウム開催などの事業を行う。

第4条 会員

1. 定義

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

2. 権利

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

3. 会費

会員および賛助会員は本会の定めた年会費を納めなければならない。

第5条 組織および運営

1. 役員

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

2. 幹事

幹事数名をおく。幹事任期は4年とする。幹事の再任は妨げない。

3. 常任幹事会

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

4. 幹事会

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

5. 事務局

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

6. 役員および幹事の選出

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

第6条 総会

1. 総会は会長が招集し、出席会員をもって構成する。議長は出席会員から選出される。

2. 幹事会は総会において次の事項を報告する。

1) 前回の総会以後に幹事会で議決した事項

2) 前年度の事業経過

3) 当年度および来年度の事業計画

3. 幹事会は総会において次の事項を報告あるいは提案し、承認を受ける。

- 1) 会計に係わる事項
- 2) 会則の変更
- 3) その他の重要事項

第7条 会計

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

付則

第1 年会費は個人会員1,500円、賛助会員一口50,000円とする。

第2 本会則は、平成14年6月1日から施行する。

第3 本会則施行後第一期の会長、事務局長、常任幹事にはそれぞれ、第5条に定める規定にかかわらず、平成14年5月31日現在の会長、事務局担当幹事、幹事が再任する。本会則施行後第一期の役員および幹事の任期は、平成14年12月31日までとする。

第4 本会則の改正を平成21年6月1日から施行する。

日本光合成学会の役員選出に関する申し合わせ

平成27年5月27日 幹事会

1. 選挙管理委員会

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

2. 会長 [会則第5条第6項]

1) 幹事および常任幹事による若干名の候補者の推薦方法

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

2) 会長選挙

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

日本光合成学会の運営に関する申し合わせ

1. 幹事会

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

2. 事務局

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

3. 次期会長

会長の引き継ぎを円滑に行うため、次期会長の選挙は任期の1年前に行う。

4. 常任幹事会

常任幹事会の運営を円滑におこなうため、次期会長は常任幹事となる。

「光合成研究」 投稿規定

総則

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

一般的事項

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

- (6) 本文中に図の大体の位置を指示する。(図を貼り付けてもよい。)

参考文献

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

書籍例

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

図/写真

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

日本光合成学会「光合成研究」編集委員会
2017年12月23日改訂

幹事会名簿

秋本誠志	神戸大学大学院理学研究科	高林厚史	北海道大学低温科学研究所
栗井光一郎	静岡大学学術院理学領域	田中 歩	北海道大学低温科学研究所
池内昌彦	東京大学大学院総合文化研究科	田中 寛	東京工業大学資源化学研究所
石北 央	東京大学大学院工学研究科	田中亮一	北海道大学低温科学研究所
泉井 桂	近畿大学生物理工学部生物工学科	民秋 均	立命館大学総合理工学院
伊藤 繁	名古屋大学	田茂井政宏	近畿大学農学部生物機能科学科
井上和仁	神奈川大学理学部	都筑幹夫	東京薬科大学生命科学部
伊福健太郎	京都大学大学院生命科学研究所	出羽毅久	名古屋工業大学大学院工学研究科
得平茂樹	首都大学東京大学院理工学研究科	寺島一郎	東京大学大学院理学系研究科
大岡宏造	大阪大学大学院理学研究科	輛 達也	東京理科大学理学部
太田啓之	東京工業大学	仲本 準	埼玉大学大学院理工学研究科
	バイオ研究基盤支援総合センター	永島賢治	神奈川大学
大友征宇	茨城大学理学部	成川 礼	静岡大学学術院理学領域
大政謙次	東京大学大学院農学生命科学研究科	南後 守	大阪市立大学大学院理学研究科
小川健一	岡山県農林水産総合センター	西田生郎	埼玉大学大学院理工学研究科
	生物科学研究所	西山佳孝	埼玉大学大学院理工学研究科
小俣達男	名古屋大学大学院生命農学研究科	野口 航	東京薬科大学生命科学部
垣谷俊昭	名古屋大学	野口 巧	名古屋大学理学研究科
菓子野康浩	兵庫県立大学理工学部	長谷俊治	大阪大学蛋白質研究所
柏山祐一郎	福井工業大学環境情報学部	林 秀則	愛媛大学プロテオサイエンスセンター
金井龍二	埼玉大学	原登志彦	北海道大学低温科学研究所
神谷信夫	大阪市立大学複合先端研究機構	彦坂幸毅	東北大学大学院生命科学研究所
熊崎茂一	京都大学大学院理学研究科	久堀 徹	東京工業大学研究院化学生命科学研究科
栗栖源嗣	大阪大学蛋白質研究所	日原由香子	埼玉大学大学院理工学研究科
小池裕幸	中央大学理工学部	福澤秀哉	京都大学大学院生命科学研究所
小林正美	筑波大学大学院数理物質科学研究科	藤田祐一	名古屋大学大学院生命農学研究科
坂本 亘	岡山大学資源生物科学研究所	古本 強	龍谷大学農学部
佐賀佳央	近畿大学理工学理学科	牧野 周	東北大学大学院農学研究科
櫻井英博	早稲田大学	増田真二	東京工業大学
佐藤公行	岡山大学		バイオ研究基盤支援総合センター
佐藤直樹	東京大学大学院総合文化研究科	増田 建	東京大学大学院総合文化研究科
鹿内利治	京都大学大学院理学研究科	松浦克美	首都大学東京都市教養学部
篠崎一雄	理化学研究所植物科学研究センター	松田祐介	関西学院大学理工学部
嶋田敬三	首都大学東京	真野純一	山口大学農学部
白岩義博	筑波大学生物科学系	皆川 純	基礎生物学研究所
沈 建仁	岡山大学異分野基礎科学研究所	宮尾光恵	東北大学大学院農学研究科
杉浦昌弘	名古屋大学	宮下英明	京都大学大学院地球環境学堂
杉浦美羽	愛媛大学プロテオサイエンスセンター	宗景 (中島) ゆり	関西学院大学理工学部
杉田 護	名古屋大学遺伝子実験施設	村田紀夫	基礎生物学研究所
杉山達夫	名古屋大学	本橋 健	京都産業大学総合生命科学部
鈴木祥弘	神奈川大学理学部	本橋令子	静岡大学学術院農学領域
園池公毅	早稲田大学教育学部	矢守 航	東京大学大学院農学生命科学研究科
高市真一	東京農業大学生命科学部	和田 元	東京大学大学院総合文化研究科
高橋裕一郎	岡山大学異分野基礎科学研究所		

編集後記

昨年末に端を発し、世界中に感染が広がった新型コロナウイルスの被害が、日を追うごとに甚大なものとなり、心を痛める日々が続いています。皆様におかれましても、どうか体調にご留意し、不要不急の外出をお控えください。今回のウイルス禍の影響を受けて、第11回日本光合成学会年会も中止となりました。私は本年会の準備委員も兼任しており、魅力的なシンポジウムも企画していましたので、今回の中止は残念至極ではありますが、何より皆様のご健康を優先すべきと考えています。私達が企画したシンポジウム「諸刃の剣: 光合成との付き合い方」に関しては、本案件が収束した際に、何らかの形で開催を検討しています。

さて、今号は第10回日本光合成学会年会において、菓子野さんがオーガナイズされたシンポジウム「藻類と環境との対話」の講演者の小杉さん、木村さん、丸山さん、菓子野さんに解説記事をご執筆いただきました。また、同年会にてポスター賞を受賞された小畑さんと最近、原著論文を出版された田中さんにも旬なトピックを提供いただきました。今号に関するご意見や本誌に対するご要望がございましたら、ぜひ私までご連絡ください。

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

現在、研究室に行くことが制限されていたり、実験をできなかつたりという状況の方も多いと思います。学位取得や雇用などに年限のある方達におかれましては、非常に厳しい状況かと思いますが、研究は手を動かすことによってのみ進展するわけではないはずで、この機に、今できることを模索して、この危難を乗り越えていただければと思います。

編集長・成川 礼 (静岡大学)

記事募集

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

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

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

「光合成研究」編集委員会

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

日本光合成学会 2020年度役員

会長 鹿内 利治 (京都大学)
事務局長 園池 公毅 (早稲田大学)

常任幹事 久堀 徹 (東京工業大学) 次期会長
常任幹事 古本 強 (龍谷大学) 年会 2017年
常任幹事 石北 央 (東京大学)
常任幹事 伊福 健太郎 (京都大学) 前編集長
常任幹事 牧野 周 (東北大学) 年会 2018年
常任幹事 宮尾 光恵 (東北大学) 年会 2018年
常任幹事 本橋 健 (京都産業大学) 年会 2019年
常任幹事 菓子野 康浩 (兵庫県立大学)
常任幹事 熊崎 茂一 (京都大学) 光生物学協会
常任幹事 成川 礼 (静岡大学) 編集長、年会 2020年
常任幹事 矢守 航 (東京大学) ホームページ
常任幹事 藤田 祐一 (名古屋大学)
常任幹事 沈 建仁 (岡山大学)

会計監査 高橋 裕一郎 (岡山大学)

光合成研究 第30巻 第1号 (通巻85号) 2020年4月30日発行

日本光合成学会

〒606-8502 京都府京都市左京区北白川追分町

京都大学 理学研究科 鹿内利治 研究室内

TEL : 075-753-4247

FAX : 075-753-4257

e-mail : jspr@photosyn.jp

ホームページ : <http://photosyn.jp/>

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

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

名前 : ニホンコウゴウセイガッカイ
