光合成研究

第 32 巻 第 2 号 (通巻 94 号) 2022 年 8 月 Vol. 32 NO. 2 August 2022

JOURNAL OF THE JAPANESE SOCIETY OF PHOTOSYNTHESIS RESEARCH

トピックス	、 チラコイド膜の形成と構造維持に関与する膜リモ	デリング分子	
		小川 由 他(岡山大)	64
解説特集	「光化学系Ⅰの構造の多様性と光環境適応」		
序文		高林 厚史(北海道大)	76
解説 光環	境に適応する光化学系 Iーアンテナ超複合体の多彩	な構造	
		菅 倫寛 他(岡山大)	78
解説 クロ	ロフィルfを結合した光化学系Iの構造機能相関		
	雀	筿田 稔行 他(東京理科大)	87
解説 Chl	dを持つAcaryochloris marinaの新型光化学系 I 複合(本の構造	
		上 恵典 他(理化学研究所)	95
表紙の紹介	* 世界最小細胞数の多細胞生物・シアワセモ	若林 憲一(東京工業大)	107
若手の会特	別企画 第15回「チェコより帰国しました」	増田 貴子 (水産研)	108
報告記事	第 24 回光合成学会若手の会セミナー開催報告	神保 晴彦(東京大)	111
報告記事	光合成学会若手の会 第24回セミナーに参加して	松井 啓晃(関西学院大)	112

事務局からのお知らせ	113
日本光合成学会会員入会申込書	114
日本光合成学会会則	115
「光合成研究」投稿規定	117
幹事会名簿	118
編集後記・記事募集	119
「光合成研究」編集委員・日本光合成学会 2022 年度役員	120
賛助法人会員広告	

トピックス

チラコイド膜の形成と構造維持に関与する膜リモデリング分子

岡山大学資源植物科学研究所 小川 由、坂本 亘*

光合成における光エネルギー転換反応の場であるチラコイド膜は、葉緑体分化に並行して発生するこ とが知られ、形成された後はその特徴ある構造を維持するが、こうした過程には膜を変形させる、ある いは変形に関与する「チラコイド膜リモデリング分子」の存在が欠かせない。その中でも特に葉緑体研 究者の注目を集める VIPP1 分子のオリゴマー構造が最近決定された。ここでは VIPP1 を中心に、これ まで報告されている他の膜リモデリング分子を葉緑体膜輸送因子候補およびチラコイド膜形状維持因 子に分類して、最新の知見を交えながらそれらの発見された経緯や役割について解説する。

1. はじめに

光合成生物が持つチラコイド膜は、光合成電子 伝達の場として重要なことはもちろんのこと、特 に陸上植物の葉緑体チラコイド膜の複雑な形状 ーディスク状のグラナが積み重なり扁平なスト ロマラメラで整然と繋がれている構造(図 1A) ーは特徴的である。近年、トモグラフィー電子顕 微鏡による3次元的なチラコイド膜の観察も進 み、そこに内包されるタンパク質超複合体の配置 も可視化されるようになってきた。このような構 造解明が進む一方で、葉緑体がプロプラスチドか ら分化する時のようにチラコイド膜がダイナ ミックに形成される過程、あるいは、形成された チラコイド膜がその独自の構造を維持するメカ ニズムについてはまだまだ謎が多い。21世紀に なり、こうした過程への関与が想定されるタンパ ク質因子がいくつか同定されている(表1)。本 稿では、これら一連の分子を広く「チラコイド膜 リモデリング分子」と定義し、最近オリゴマー構 造が明らかになった VIPP1 を中心に、それらの 同定された経緯と予想される機能について解説 する。



図1. 陸上植物葉緑体とシアノバクテリアのチラコイド膜

(A)シロイヌナズナ葉緑体の電子顕微鏡写真。ディスク状の膜が積み重なったグラナと扁平なストロマラメラより成る。

(B) Synechocystis sp. PCC 6803の電子顕微鏡写真。グラナは無く、チラコイド膜が数層細胞膜に平行して並ぶ。 白矢頭が示すように、チラコイド膜の端が細胞膜に向かって収束するconvergence zone (CZ)が存在する。チラ コイド膜の端は、葉緑体のグラナの端と同様、膜が屈曲している。写真はHeinz et al. (2016)より引用²⁴。

^{*}連絡先 E-mail: saka@okayama-u.ac.jp

2. チラコイド膜の形成を担う膜輸送因子の探索

陸上植物のチラコイド膜は、プロプラスチドか らの葉緑体への分化に伴って形成されることが 知られており、形成様式は主に包膜からの陥入、 或いは包膜からの小胞輸送の二通りが広く受け 入れられている¹。前者に関しては、チラコイド 膜一包膜接触点(後述)の観察例が報告されてお り²、特にシロイヌナズナ *mgd1* 変異体のそれは 明瞭である³。後者の小胞については、低温条件 や各種阻害剤の添加により蓄積する小胞の観察 系が確立されている²⁴。これらの解析に基づき、 チラコイド膜形成におけるダイナミックな膜輸 送を実現させる因子の候補が調べられている。

最初の候補が報告されたのは 2001 年である⁵。 シロイヌナズナで解析された high-chlorophyll fluorescence (hcf)変異体の一つ hcf155 はチラコイ ド膜の発達に異常があり、低温条件で蓄積するは ずの葉緑体小胞が観察されなかったことから、そ の原因遺伝子は小胞輸送によるチラコイド膜形 成因子と提唱され、VIPP1 (vesicle-inducing protein in plastids 1)と名付けられた⁵。この遺伝子がコー ドする VIPP1 タンパク質は、1994 年にエンドウ

表1 これまでに報告されているチラコイド膜リモデリング分子

	生物種	ID	タンパク質の情報	参考文献
VIPP1	シアノバクテリア クラミドモナス シロイヌナズナ	sll0617 (Synechocystis sp. PCC 6803) SynPCC7002_A0294 (Synechococcus sp. PCC 7002) Cre13.g583550 (VIPP2 は Cre11.g468050) At1g65260	ESCRTIII スーパーファミ リータンパク質	28,34,35,39-41, 43,44,47-51,53 32,33,45,46,54 5 30 36-38 42 52
CPSAR1	シロイヌナズナ	At5g18570	細胞内小胞輸送において小 胞形成を開始する低分子量 G タンパク質 Sarl のホモ ログ	11,13,14
CPRabA5e	シロイヌナズナ	At1g05810	細胞内小胞輸送において小 胞のターゲット膜への繋留 に寄与する Rab ファミリー 低分子量 G タンパク質のホ モログ	12
CPSFL1	クラミドモナス シロイヌナズナ	Cre10.g448051 At5g63060	細胞内小胞輸送において小 胞形成に寄与すると考えら れる Sec14 のホモログ	55 15
FZL	クラミドモナス シロイヌナズナ	Cre14.g616600 At1g03160	ダイナミン様タンパク質	17 16,18,19
AncM	シアノバクテリア	slr2070	ーつの膜貫通ドメインと機 能未知ドメイン DUF1868 を持つ新規タンパク質	26
CURT1/ CurT	シアノバクテリア シロイヌナズナ	slr0483 At4g01150, At2g46820, At1g52220, At4g38100 (ホモログを4つ持つ。)	二つの膜貫通ドメインと両 親媒性ヘリックスを持つ新 規タンパク質	24 20-23

葉緑体で報告された分子量約 30 kDa のタンパク 質 IM30 と同一であり、包膜とチラコイド膜の両 方に局在する特徴から膜機能への関与が以前か ら示唆されていた⁶。しかしながら、VIPP1 が小 胞輸送に関与する直接の証拠は現在まで得られ ておらず、後述するようにチラコイド膜形成と維 持に多面的に関わるリモデリング分子と考える べきである。

VIPP1 は遺伝学的に同定されたが、それとは別 に葉緑体膜輸送因子を探索する試みもなされた。 葉緑体では低温条件下やフォスファターゼの阻 害剤 microcystin LR を含む各種阻害剤を加えた時 におそらくターゲット膜との融合が阻止される ことで小胞が蓄積するが、これは細胞質膜交通と 共通する特徴である 7。そこで、シロイヌナズナ で葉緑体局在の膜交通因子相同タンパク質がバ イオインフォマティクス解析によって調べられ た結果、細胞質膜交通の一つ COPII 経路に相当 する膜交通因子が葉緑体に 50 以上見出された ^{8,9,10}。その中で、小胞形成に関与する Sar1 と小胞 とターゲット膜の融合に関与する Rab のそれぞ れに相同な GTPase タンパク質、CPSAR1 と CPRabA5e (CP=chloroplast)が実験的に解析されて いる^{11,12}。CPSAR1は、Sar1よりもむしろリボソー ムの機能に関与する Obg のファミリーに属する との報告もあるため注意が必要であるが^{13,14}、シ ロイヌナズナ cpsarl 欠損変異体はチラコイド膜 が発達せず胚発生にも異常があること、そして、 CPSAR1 は細胞質の Sar1 と同様に小胞への局在 が免疫染色により示されていることは興味深い ¹¹。一方、CPRabA5eの欠損変異体は野生株と同 様の生育を示し、表現型は比較的弱い¹²。低温条 件下、及び酸化ストレス下における葉緑体小胞の 数が比較的多いことから小胞輸送への関与も議 論されているが、これのみでは間接的な結果の可 能性が否定できない。

これらの因子とは別に、最近 CPSFL1 が報告された¹⁵。葉緑体内の膜輸送因子候補を見つけるために、脂質結合ドメインを持ち、且つ、プロテオームデータで葉緑体局在が実験的に確かめられているタンパク質が洗い出され、その中で酵母の膜交通因子 Sec14 と相同のタンパク質が

chloroplast-localized Sec14-like protein (CPSFL1) \succeq 名付けられて解析された。シロイヌナズナ cpsfl1 欠損変異体は、cpsarl 変異体と異なり胚発生は正 常だが、チラコイド膜の発達が不十分である。 CPSFL1 は、葉緑体膜輸送因子候補の中で唯一、 欠損変異体で低温条件における葉緑体小胞の蓄 積が見られないことと、当タンパク質が小胞に局 在することの両方を示している。従って、CPSFL1 は現時点でもっとも葉緑体小胞輸送因子と呼ぶ のに相応しいタンパク質であろう。さらに、cpsfl1 変異体では未発達なチラコイド膜が包膜と直接 接触していることも報告され、小胞輸送の欠如に よるチラコイド膜―包膜の連絡が、両膜間の直接 的な連結で補われている可能性を指摘している。 但し、細胞質膜交通における Sec14 の具体的な役 割が未だに明らかになっていないことと、 CPSFL1と Sec14 はともに脂質(疎水性分子) 輸 送活性を持つ因子であり小胞輸送以外の機能も 考えられることは留意すべき点である。

3. FZL、CURT1/CurT および AncM―チラコイ ド膜の形状を支える膜リモデリング分子―

前項で述べた、膜輸送因子候補とは別に、形成 されたチラコイド膜の特徴的な形状(図1)を維 持する働きで注目されるリモデリング分子につ いてここでは説明する。

3.1 FZL (FZO-Like)

FZLは、菌類や動物でミトコンドリアの融合を 媒介するダイナミンタンパク質 FZO の植物にお ける相同タンパク質であり、FZO-like/FZL と名付 けられたが、植物細胞では、ミトコンドリアでは なく葉緑体局在である¹⁶。FZL がチラコイド膜の 融合を媒介することは実際に *in vivo* で示されて いる¹⁷。FZL の葉緑体内でのサブオルガネラ局在 は、報告間で FZL-GFP 融合タンパク質で解析し ていたり、異なる生物種で調べたりしているため か若干異なるが¹⁶⁻¹⁹、筆者らのシロイヌナズナを 用いた解析では Patil *et al.* (2018)の免疫染色の結 果と一致して¹⁸、グラナの端、グラナとストロマ ラメラの境界部或いはグラナマージンへの局在 が確認されている(未発表データ)。シロイヌナ ズナ fcl 欠損変異体は、野生株と同様に生育し、 表現型は比較的弱い。クロロフィル蓄積量がやや 低く、チラコイド膜の発達自体に影響が出ている ことも否定できないが、特に目を引くのはチラコ イド膜の構造の異常である。野生株に比べて、グ ラナの膜の積み重なりのずれが大きく、ストロマ ラメラを介したグラナ同士の繋がりが不明瞭で あることが特徴的である^{16,19}。この形状の異常か ら、FZL はグラナマージンでグラナとストロマラ メラの膜を融合し、強固に繋がれたチラコイド ネットワークを維持する働きがあると推測され る。しかし、このチラコイド膜の構造の異常が如 何にその機能、ひいては光合成に影響を与えてい るかは未解明な部分が多く、筆者らは現在、それ を具体的に明らかにすべく解析を進めている。

3.2 CURT1 (CURVATURE THYLAKOID1)/CurT

CURT1 は、既知の光合成遺伝子と共発現する 未知遺伝子としてシロイヌナズナで同定された、 膜貫通ドメインと両親媒性ヘリックスをもつ新 規タンパク質である²⁰。curtl 欠損変異体は正常 に生育し、葉緑体の組成も野生株と変わらず、チ ラコイド膜の発生自体には問題が無いが、野生型 と比べて半径が大きく平たくなったグラナが特 異的に観察された。CURT1 過剰発現変異体では 逆に、半径の小さく高く積み重なったグラナが観 察された。加えて、CURT1 タンパク質は葉緑体 内で FZL と同じくグラナマージンに局在してい ることと、さらに in vitro において、恐らくその 両親媒性ヘリックスにより脂質膜を折り曲げる 働きがあることが示されている。以上から、 CURT1 はグラナマージンでチラコイド膜を折り 曲げることでグラナの半径と高さを決定する因 子であると結論づけられ、CURVATURE THYLAKOID1/CURT1 と名付けられた。生理学的 には、CURT1 は、グラナの半径を保つことで、 ステート遷移や光化学系 Ⅱ の修復サイクルにお ける LHCII や光化学系 II タンパク質のグラナー ストロマラメラ間の移動、或いは、グラナからス トロマラメラに渡る電子伝達を最適化している と提唱されている^{21,22}。さらに最近では、CURT1 は葉緑体のチラコイド膜のみならず、その前駆体 とも言えるエチオプラストのプロラメラボディ の構造、及びその主な構成要素の一つであるクロ ロフィル合成系酵素 LPOR タンパク質の蓄積量 に影響を与え、子葉の速やかな緑化過程に寄与す ることも報告された²³。

以上は主に陸上植物における CURT1 の機能で あるが、CURT1 はチラコイド膜にグラナを持た ないシアノバクテリアにまで広く保存されてい ることが知られ、シアノバクテリア Synechocystis sp. PCC 6803 の CURT1 相同遺伝子 CurT の機能 も解析されている²⁴。野生株のチラコイド膜は、 全体として細胞膜に平行に数層並ぶが、所々でチ ラコイド膜の端が細胞膜に向かって収束してい る convergence zone (CZ)が特徴的である (図 1B)。 一方で CurT 変異体では CZ が無くなり、チラコ イド膜はもはや細胞膜に沿わない。また、CZ は 光化学系 II の初期アセンブリの場であることが 知られ biogenesis center とも言われるが²⁵、この 領域を持たない CurT 変異体では、光化学系Ⅱの 蓄積及びアセンブリに異常がある²⁴。CZ は膜が 屈曲している領域を含んでおり(図 1B)、以上 のことから、CurT はそこで膜を曲げることで CZ/biogenesis center を形成し、光化学系 II の生合 成を促進すると考えられている。但し、CurTは、 CZ に留まらず他のチラコイド膜領域にも局在し、 さらには浸透圧ストレス下で細胞膜に局在を移 すことも観察されており、他の機能も持つことも 示唆されている。

3.3 AncM (anchor of convergence membranes)

AncMは、Synechocystis sp. PCC 6803CurT変異 体の光合成活性と生育速度の表現型に着目した サプレッサースクリーンで見つけられた新規タ ンパク質である²⁶。AncMはシアノバクテリアの 中では広く保存されているが、藻類や陸上植物に はその相同タンパク質が存在しない。AncM変異 体は、CZ がそのままの形状を残したまま細胞膜 から乖離していることが特徴的であり、このこと から CZ を細胞膜に繋ぎ止める(anchor)役割を 想定して anchor of convergence membranes/AncM と名付けられた。近年のクライオ電子顕微鏡トモ グラフィーによる観察で、CZ と細胞膜が 2-4 nm の正体不明の構造を介して連結しているのが確認されたが²⁷、AncMは少なくともその一部を構成しているのではないか、と推測されている。 AncM⁻変異体も光化学系IIの生合成に異常を示し、 CurT と同様 biogenesis center を正常に保つ働きを しているようだが、では何故 CurT 変異体の光合 成における表現型が AncM 変異により抑制され るのか、説明されていない。CZ のような特定の チラコイド膜領域の形成とタンパク質複合体生 合成の複雑な関係が示唆される。

4. VIPP1—Very Important Protein in Plastids !?—

最後に、チラコイド膜リモデリング分子の中で 最も研究され、最近そのオリゴマー構造も明らか となった VIPP1 について解説する。

4.1 VIPP1 の進化的由来

VIPP1 が同定された経緯は上述の通りで最初 はシロイヌナズナで調べられたが、並行してシア ノバクテリア Synechocystis sp. PCC 6803 の VIPP1 ノックダウン変異体も解析され、シロイヌナズナ と同様チラコイド膜が大きく損なわれることが 示された²⁸。よって、VIPP1 は、光合成生物に広 く共通する、チラコイド膜形成に重要な因子であ るといえる。

VIPP1は、進化的にはバクテリアのPspAタン パク質/Phage shock protein Aに由来する²⁹。PspA は、熱、エタノール、浸透圧ストレス、膜孔形成 タンパク質、セクレチン分泌異常、脂質合成異常 などの細胞膜ストレスに応答して誘導され、細胞 膜を保護することで膜を介したプロトン駆動力

(PMF)の維持に働く。加えて、Sec 経路や Tat 経路による膜へのタンパク質の挿入、或いは膜を 介したタンパク質の輸送を促進することも報告 されている³⁰。シアノバクテリアが PspA と VIPP1 の両方を持つことや、VIPP1 特異的に C 末端側 のアミノ酸配列があること(後述)、相互の相補 実験などから、VIPP1 のみが光合成生物に生じ、 チラコイド膜形成に関わるようになったと認識 されている²⁹。

4.2 VIPP1 の多面的な生理的機能

VIPP1 は当初小胞輸送因子として提唱された が、後に、それ以外の多面的機能が報告された。 まず、PspA と同様に、膜タンパク質、特にチラ コイド膜タンパク質の挿入や輸送を促進する働 きが報告されている。陸上植物においては、エン ドウのチラコイド膜を用いた in vitro の系で VIPP1 が Tat 経路を促進することが示されている ³¹。緑藻クラミドモナスでは、VIPP1 が、光化学 系 I・II の正常な蓄積・アセンブリに寄与する Alb3.2 と相互作用することが報告され³²、さらに、 膜タンパク質の挿入・輸送に関与する他のタンパ ク質 Alb3.1 と SECA (葉緑体 Sec 経路因子)の欠 如で、VIPP1の発現量が増加することも示されて いる³³。シアノバクテリア Synechocystis sp. PCC 6803 の VIPP1 も、Ycf48 のような光化学系 II の 生合成因子などとの相互作用が認められており ³⁴、VIPP1-GFP が CZ/biogenesis center にクラス ターを形成するのも観察されている 35。

そして、これも PspA と同様であるが、葉緑体 膜の保護機能が挙げられる。シロイヌナズナの葉 緑体においても VIPP1-GFP 融合タンパク質が巨 大なクラスターを形成するのが観察されるが、細 胞や葉緑体を低張条件下に置くと脱会合し、 VIPP1-GFP が膨張した包膜へとリクルートされ るのが確認される³⁶。このダイナミックな挙動は、 細胞膜にストレスが与えられた時の PspA の動き と共通するものであり、膜の保護機能が示唆され た。関連して、*vipp1 ノックダウン*変異体では包 膜が膨らんだ葉緑体が観察され、さらに VIPP1-GFP の過剰発現は植物に、酸化ストレス³⁷ 及び 熱ストレス³⁸ に対する耐性を与えることが示さ れている。

さらに最近では、VIPP1 がチラコイド膜と包膜 の接触を媒介することも示唆された。生体内の特 定分子の存在箇所を高解像度で観察できる CLEM(光-電子相関顕微鏡法)により、クラミド モナスにおいて、VIPP1-GFPの分子集合体がチラ コイド膜と包膜の連続領域を囲っているのが観 察されたのである³⁹。

では、小胞形成を含め、これらの機能が如何に チラコイド膜の形成や維持に寄与するのか、或い は、いずれが主に重要なのだろうか。現時点では 明確な答えは得られておらず、系統あるいは種に よって異なることも示唆されている。特にシアノ バクテリアでは、VIPP1 は膜自体の形成よりもむ しろ光化学系の生合成を通じて間接的にチラコ イド膜の形成・維持に寄与している可能性も議論 されている^{35,40}。例えば、*Synechococcus* sp. PCC



図2. VIPP1分子の立体構造

(A)クライオ電子顕微鏡単粒子解析で決定されたシアノバクテリア*Synechocystis* sp. PCC 6803のVIPP1のオリゴマー (C16)の立体構造。異なる色で示されたリングが6段積み重なって中央部が膨らんだ「鳥の巣」のような構造を成す。

(B) VIPP1分子の二次構造。各 α ヘリックスH1-H7を長方形で示す。

(C)決定されたオリゴマー立体構造中のVIPP1モノマーにおける各αヘリックスの配置。点線で囲まれたH7含 むC末領域はおそらくその天然変性性のため、構造決定に至らなかった。

(D) 14-18回対称のオリゴマー(C14-C18)の立体構造。C14-C16では6段、C17-C18では7段の構造を成す。

(E)(A)のオリゴマーの上から3段目のリングの構造。 リングを構成する各モノマー(それぞれ濃さの異なる青色)の配置を示す。

(F)単粒子解析で得られた電子像から推測された、VIPP1オリゴマーに結合していたヌクレオチド(赤色)と脂質(橙色)およびその配置。ヌクレオチドは1段目と2段目のリングの間に、脂質はVIPP1オリゴマーを裏打ちするH1の疎水性領域を覆うように結合していた。

(G) VIPP1オリゴマーが葉緑体膜(グレー)と結合するモデル。H1の疎水性領域が膜中の酸性脂質(黄色)と 結合することで、オリゴマーに膜が引き込まれている。図のVIPP1オリゴマーはリングを4段しか含まないが、 さらにモノマーが会合し、リングが積み重なっていくことで、さらに膜の変形が大きくなることが推測され る。図はGupta *et al.* (2021)より一部を改変して引用³⁹。 7002 の VIPP1 は光化学系 I の生合成に特化して いることを示唆する報告がある⁴¹。また、緑藻や シアノバクテリアでは、低温条件においても陸上 植物のように葉緑体小胞が蓄積しないことが知 られており、類似の膜輸送システムの存在が疑問 視されているが、系統間でチラコイド膜の形成様 式そのものが異なることも考えられる。

4.3 VIPP1 オリゴマー構造の解明

図2に示すように、VIPP1 タンパク質は6つの α ヘリックス (H1~H6) が連なった構造をしてお り(後述の決定された構造ではH4とH5は1つ のヘリックス構造とみなされたので正しくは5 つのヘリックスであるが、便宜上 6 つとしてい る)、PspA とよく似ているが、VIPP1 ではさら に C 末端側に特異的な天然変性性の α ヘリック ス(H7)が付加されている(図2B.C)。 膜貫通 ドメインは持たず、膜には表在的に結合する 42。 そして VIPP1 タンパク質は1 MDa 以上の大きな ホモオリゴマーを形成し、特にシアノバクテリア Synechocystis sp. PCC 6803 O VIPP1 (synVIPP1) ではリング状の構造を取ることがネガティブ染 色による電子顕微鏡観察で報告されている⁴³。そ のリングは、7-22回の様々な対称性を取り、大 きさは、高さ約14nm、半径25-33nm である⁴⁴。 PspA も同じようなリング状の複合体を形成する が、9回対称のものだけであり、リングの大きさ の多様性、柔軟性は VIPP1 の特徴と言える。 クラ ミドモナスの VIPP1 (crVIPP1) では、むしろ棒・ チューブ状の構造を取りやすく 45,46、シロイヌナ ズナの VIPP1 (atVIPP1) では球状の構造も観察 されており³⁸、系統間で VIPP 1 分子の振舞いが 異なることが示唆されるが、やはり両者ともに同 様のリング状の構造も確認されている^{30,46}。

昨年、シアノバクテリア Synechocystis sp. PCC 6803 の VIPP1 オリゴマー (14-18 対称のもの、以 下 C14-18) のリング構造がクライオ電子顕微鏡 単粒子解析で 3.8-5.0 Å の解像度で決定され、中 央部が膨らんだ「鳥の巣」のような構造が明らか になった³⁹ (図 2A,D)。各モノマーの H2 と H3 のヘアピン構造、そしてそれに続く H4/H5 から 成る棒状の構造(図 2C) が斜めに組まれてでき たリング (図 2E) が、C14-16 では6 段、C17-18 では7段積み重なり(図2D)、それらの内側を H1 が垂直に裏打ちし、外から H6 が支えている ような構造である(図 2A,C,E)。積まれたリング の半径の不均一性は、各モノマーにおけるヘリッ クス間領域の柔軟性により実現されている。H7 は天然変性性を持つランダムコイルのため構造 の決定には至らなかったが、外側のH6に続いて いることから、外に突き出ていることが考えられ、 実際の VIPP1 オリゴマーは"hairy basket"のよう な形になるのだろう。また、VIPP1 は後述のよう に、GTP/ATP 分解活性を持つが、この高解像度 の分子構造の解明は、ヌクレオチド結合領域の予 測も可能にした(図2F)。さらに、リングを裏打 ちするH1は両親媒性の特徴を持ち、この疎水性 領域をリングの内腔側に向けて整列するが、そこ に脂質の結合も確認された(図2F)。よって、こ こに膜が入り込むことが示唆されるが(図2G)、 実際、リポソームを用いた系でそのような構造が 確認されている⁴⁷。興味深いことに、この VIPP1 のモノマーおよびオリゴマーの構造は、真核生物 での多胞体形成やウイルスの出芽、オートファ ジーの膜融合、核膜の保護など多面的に寄与する 膜リモデリング分子 ESCRT-III と似ており、系統 解析からも VIPP1 (光合成生物) と PspA (バク テリア)が ESCRT-III(真核生物細胞質)のスー パーファミリーに属することが明確に示された 47

4.4 VIPP1 の膜リモデリング機能

以上に述べた ESCRT-III との共通性から VIPP1 が膜のリモデリングに直接関与することが強く 示唆され、リポソームを用いた *in vitro* の解析が 盛んに行われている。

まず結合する膜の選択性について、*syn*VIPP1 はチラコイド膜の主要な酸性脂質 (PG や SQDG) に結合しやすいことが報告されている⁴⁸。膜に結 合した *syn* VIPP1 は Mg²⁺が存在しない条件下で は、膜の流動性を下げ、安定化させる一方で⁴⁹、 Mg²⁺の存在下では膜の融合を促進する⁵⁰。 *syn*VIPP1 はリングの対称性に関係無く膜と結合 し、融合を媒介するが、膜の結合・融合に伴って

そのリングを解体させる可能性が示唆されてい る⁵⁰。実際に、*syn*VIPP1 はリングの他に、膜を覆 うような高さ 0.7~1.9 nm のカーペット状の構造 を取ることも原子間力顕微鏡 (AFM) により確認 されている⁵¹。PspA でも膜を覆う足場のような 構造を組むことで膜を保護することが示唆され ているが、VIPP1 でも同様のことが言えるのかも しれない。一方で、crVIPP1は、PGではなく PIP (フォスファチジルイノシトールリン酸)に特異 的に結合することが報告されており、結合する脂 質の選択性が異なるようである⁴⁵。PIPは、PGや SQDG に比べて葉緑体膜には数%しか存在せず、 シアノバクテリアには全く存在しないが、前述の CPSFL1を含め、膜の変形に関与する様々な因子 が結合する脂質であることが知られている。 crVIPP1 は前述の通り、リング状よりも一続きの 棒・チューブあるいはらせん状の構造をとりやす いが、リポソームと混合すると、その内部に膜が 引き込まれているのが観察されている。これと同 様な構造は、CLEM により、in vivo でも確認され ている⁴⁵。以上から、VIPP1 は生物種による違い もありそうだが、ESCRT-IIIと同様に、直接膜の 融合及び変形といったリモデリングを媒介する 機能があることが実際に示された。

4.5 VIPP1 による膜リモデリングの機能制御

VIPP1 は多面的な機能を持つと共に、GFP 融合 タンパク質の観察や in vitro の解析からも分かる ようにダイナミックな挙動を示す。これらの機能 の切り替えや挙動はどのように制御されている のだろうか。synVIPP1の膜に対する作用が Mg²⁺ 依存的であることは既に述べたが、このようなス トロマ・細胞質のイオン環境の他に、膜側の変化 が VIPP1 に影響を与える可能性もある。例えば synVIPP1 では、特に曲がり (SCE: Stored Curvature Elastic Stress)の入った膜に結合しやすいことが 報告されているが48、傷んで平らでなくなった膜 を選択的に認識して、保護しているのかもしれな い。他のタンパク質因子による制御に関しては、 VIPP1 は熱ショックタンパク質 Hsp70/DnaK と相 互作用することが知られており、特に crVIPP1 は in vitro で HSP70B-CDJ2-CGE1 シャペロンマシナ

リーにより会合と脱会合の両方が促進されるこ とが示されている⁴⁶。また、syn VIPP1 は特に強 光下で DnaK と強く相互作用することが示され ており³⁴、ストレス下に特異的な機能が調節され ているのかもしれない。一方で、VIPP1 自体が、 ATP/GTP 分解活性を持つことが報告されており ^{52,53}、それによって膜融合活性が調節されること も示唆されている。他に VIPP1 分子内在的な制 御としては、PspA にはない、VIPP1 特有のC末 領域(H7)の役割が興味深い。どのVIPP1にお いてもオリゴマー形成自体に H7 は必要ないが、 atVIPP1 と synVIPP1 は、その領域がなくなると リングが凝集する傾向が強くなり、逆に crVIPP1 の場合は、もはや棒状の構造をつくらず、ちょう ど atVIPP1 や synVIPP1 のようなリングを作るこ とが示されている 54。

以上、VIPP1 は、光合成生物に広く共通する、 チラコイド膜形成に重要性な因子として 2001 年 に提唱されて以来、遺伝学、生化学、光学・電子 顕微鏡観察、構造生物学、リポソームを用いた *in vitro* 解析等、様々な手法で研究され多くの知見 が集積しつつある。しかしながら、例えば VIPP1 が膜タンパク質の挿入や輸送を促進する具体的 な仕組みが未解明であるように、細胞あるいは葉 緑体の中で実際に VIPP1 がどのように振舞い、 チラコイド膜の形成と維持に寄与しているのか、 体系的な理解にはまだ至っていない。系統・種間 の違いも考慮したさらなる機能解析が待たれる。

5. おわりに

本稿では、葉緑体膜輸送因子候補、チラコイド 膜形状維持因子、そして多機能な VIPP1、といっ たチラコイド膜リモデリング分子を紹介した。チ ラコイド膜形状維持因子は、チラコイド膜の独特 の形状の意義を探る手がかりになるのはもちろ んのこと、特にシアノバクテリアにおける CurT と AncM が作り上げる biogenesis center のように、 チラコイド膜上の特定領域の存在およびその役 割を教えてくれる。一方で、葉緑体膜輸送因子や VIPP1は、小胞の形成、膜の融合などほんの一瞬 で終わってしまう過程に関与するため、その振舞 いを捉えるのは困難である。しかしながら、 CLEM を始めとする近年の技術革新により、そう したことが次第に可能となり、さらにチラコイド 膜形成過程の理解が進むことが期待される。

Received Jun 29, 2022; Accepted Jul 12, 2022; Published Aug 31, 2022.

参考文献

- Adam Z, Charuvi D, Tsabari O, Knopf RR, Reich Z. Biogenesis of thylakoid networks in angiosperms: knowns and unknowns. *Plant Mol Biol* 76, 221-234 (2011).
- Morre DJ, Sellden G, Sundqvist C, Sandelius AS. Stromal low temperature compartment derived from the inner membrane of the chloroplast envelope. *Plant Physiol* 97, 1558-1564 (1991).
- Kobayashi K, *et al.* Role of galactolipid biosynthesis in coordinated development of photosynthetic complexes and thylakoid membranes during chloroplast biogenesis in Arabidopsis. *Plant J* 73, 250-261 (2013).
- Westphal S, Soll J, Vothknecht UC. A vesicle transport system inside chloroplasts. *FEBS Lett* 506, 257-261 (2001).
- 5. Kroll D, *et al.* VIPP1, a nuclear gene of Arabidopsis thaliana essential for thylakoid membrane formation. *Proc Natl Acad Sci U S A* **98**, 4238-4242 (2001).
- Li HM, Kaneko Y, Keegstra K. Molecular cloning of a chloroplastic protein associated with both the envelope and thylakoid membranes. *Plant Mol Biol* 25, 619-632 (1994).
- Karim S, Aronsson H. The puzzle of chloroplast vesicle transport - involvement of GTPases. *Front Plant Sci* 5, 472 (2014).
- Andersson MX, Sandelius AS. A chloroplast-localized vesicular transport system: a bio-informatics approach. *BMC Genomics* 5, 40 (2004).
- Khan NZ, Lindquist E, Aronsson H. New putative chloroplast vesicle transport components and cargo proteins revealed using a bioinformatics approach: an Arabidopsis model. *PLoS One* 8, e59898 (2013).
- Lindquist E, Alezzawi M, Aronsson H. Bioinformatic indications that COPI- and clathrin-based transport systems are not present in chloroplasts: an Arabidopsis model. *PLoS One* 9, e104423 (2014).

- Garcia C, Khan NZ, Nannmark U, Aronsson H. The chloroplast protein CPSAR1, dually localized in the stroma and the inner envelope membrane, is involved in thylakoid biogenesis. *Plant J* 63, 73-85 (2010).
- Karim S, *et al.* A novel chloroplast localized Rab GTPase protein CPRabA5e is involved in stress, development, thylakoid biogenesis and vesicle transport in Arabidopsis. *Plant Mol Biol* 84, 675-692 (2014).
- Chigri F, Sippel C, Kolb M, Vothknecht UC. Arabidopsis OBG-like GTPase (AtOBGL) is localized in chloroplasts and has an essential function in embryo development. *Mol Plant* 2, 1373-1383 (2009).
- Bang WY, *et al.* AtObgC, a plant ortholog of bacterial Obg, is a chloroplast-targeting GTPase essential for early embryogenesis. *Plant Mol Biol* **71**, 379-390 (2009).
- Hertle AP, *et al.* A Sec14 domain protein is required for photoautotrophic growth and chloroplast vesicle formation in Arabidopsis thaliana. *Proc Natl Acad Sci* USA 117, 9101-9111 (2020).
- Gao H, Sage TL, Osteryoung KW. FZL, an FZO-like protein in plants, is a determinant of thylakoid and chloroplast morphology. *Proc Natl Acad Sci U S A* 103, 6759-6764 (2006).
- Findinier J, Delevoye C, Cohen MM. The dynaminlike protein Fzl promotes thylakoid fusion and resistance to light stress in Chlamydomonas reinhardtii. *PLoS Genet* 15, e1008047 (2019).
- Patil M, Seifert S, Seiler F, Soll J, Schwenkert S. FZL is primarily localized to the inner chloroplast membrane however influences thylakoid maintenance. *Plant Mol Biol* 97, 421-433 (2018).
- Liang Z, *et al.* Thylakoid-Bound Polysomes and a Dynamin-Related Protein, FZL, Mediate Critical Stages of the Linear Chloroplast Biogenesis Program in Greening Arabidopsis Cotyledons. *Plant Cell* 30, 1476-1495 (2018).
- Armbruster U, *et al.* Arabidopsis CURVATURE THYLAKOID1 proteins modify thylakoid architecture by inducing membrane curvature. *Plant Cell* 25, 2661-2678 (2013).
- Pribil M, et al. Fine-Tuning of Photosynthesis Requires CURVATURE THYLAKOID1-Mediated Thylakoid Plasticity. Plant Physiol 176, 2351-2364 (2018).
- 22. Hohner R, *et al.* Plastocyanin is the long-range electron carrier between photosystem II and

photosystem I in plants. *Proc Natl Acad Sci U S A* **117**, 15354-15362 (2020).

- 23. Sandoval-Ibanez O, *et al.* Curvature thylakoid 1 proteins modulate prolamellar body morphology and promote organized thylakoid biogenesis in Arabidopsis thaliana. *Proc Natl Acad Sci U S A* **118**, (2021).
- 24. Heinz S, *et al.* Thylakoid Membrane Architecture in Synechocystis Depends on CurT, a Homolog of the Granal CURVATURE THYLAKOID1 Proteins. *Plant Cell* **28**, 2238-2260 (2016).
- 25. Nickelsen J, Rengstl B, Stengel A, Schottkowski M, Soll J, Ankele E. Biogenesis of the cyanobacterial thylakoid membrane system--an update. *FEMS Microbiol Lett* **315**, 1-5 (2011).
- 26. Ostermeier M, *et al.* Thylakoid attachment to the plasma membrane in Synechocystis sp. PCC 6803 requires the AncM protein. *Plant Cell* **34**, 655-678 (2022).
- 27. Rast A, *et al.* Biogenic regions of cyanobacterial thylakoids form contact sites with the plasma membrane. *Nat Plants* **5**, 436-446 (2019).
- 28. Westphal S, Heins L, Soll J, Vothknecht UC. Vipp1 deletion mutant of Synechocystis: a connection between bacterial phage shock and thylakoid biogenesis? *Proc Natl Acad Sci U S A* **98**, 4243-4248 (2001).
- 29. Vothknecht UC, Otters S, Hennig R, Schneider D. Vipp1: a very important protein in plastids?! *J Exp Bot* 63, 1699-1712 (2012).
- Aseeva E, Ossenbuhl F, Eichacker LA, Wanner G, Soll J, Vothknecht UC. Complex formation of Vipp1 depends on its alpha-helical PspA-like domain. *J Biol Chem* 279, 35535-35541 (2004).
- Lo SM, Theg SM. Role of vesicle-inducing protein in plastids 1 in cpTat transport at the thylakoid. *Plant J* 71, 656-668 (2012).
- Gohre V, Ossenbuhl F, Crevecoeur M, Eichacker LA, Rochaix JD. One of two alb3 proteins is essential for the assembly of the photosystems and for cell survival in Chlamydomonas. *Plant Cell* 18, 1454-1466 (2006).
- Theis J, et al. VIPP2 interacts with VIPP1 and HSP22E/F at chloroplast membranes and modulates a retrograde signal for HSP22E/F gene expression. *Plant Cell Environ* 43, 1212-1229 (2020).
- 34. Bryan SJ, *et al.* Localisation and interactions of the Vipp1 protein in cyanobacteria. *Mol Microbiol*, (2014).

- 35. Gutu A, Chang F, O'Shea EK. Dynamical localization of a thylakoid membrane binding protein is required for acquisition of photosynthetic competency. *Mol Microbiol* **108**, 16-31 (2018).
- Zhang L, Kato Y, Otters S, Vothknecht UC, Sakamoto W. Essential role of VIPP1 in chloroplast envelope maintenance in Arabidopsis. *Plant Cell* 24, 3695-3707 (2012).
- Zhang L, Kusaba M, Tanaka A, Sakamoto W. Protection of Chloroplast Membranes by VIPP1 Rescues Aberrant Seedling Development in Arabidopsis nyc1 Mutant. *Front Plant Sci* 7, 533 (2016).
- Zhang L, Kondo H, Kamikubo H, Kataoka M, Sakamoto W. VIPP1 Has a Disordered C-Terminal Tail Necessary for Protecting Photosynthetic Membranes against Stress. *Plant Physiol* **171**, 1983-1995 (2016).
- Gupta TK, *et al.* Structural basis for VIPP1 oligomerization and maintenance of thylakoid membrane integrity. *Cell* 184, 3643-3659 e3623 (2021).
- Gao H, Xu X. Depletion of Vipp1 in Synechocystis sp. PCC 6803 affects photosynthetic activity before the loss of thylakoid membranes. *FEMS Microbiol Lett* 292, 63-70 (2009).
- Zhang S, Shen G, Li Z, Golbeck JH, Bryant DA. Vipp1 is essential for the biogenesis of Photosystem I but not thylakoid membranes in Synechococcus sp. PCC 7002. *J Biol Chem* 289, 15904-15914 (2014).
- 42. Otters S, Braun P, Hubner J, Wanner G, Vothknecht UC, Chigri F. The first alpha-helical domain of the vesicle-inducing protein in plastids 1 promotes oligomerization and lipid binding. *Planta* **237**, 529-540 (2013).
- Fuhrmann E, Bultema JB, Kahmann U, Rupprecht E, Boekema EJ, Schneider D. The vesicle-inducing protein 1 from Synechocystis sp. PCC 6803 organizes into diverse higher-ordered ring structures. *Mol Biol Cell* 20, 4620-4628 (2009).
- 44. Saur M, *et al.* A Janus-Faced IM30 Ring Involved in Thylakoid Membrane Fusion Is Assembled from IM30 Tetramers. *Structure* **25**, 1380-1390 e1385 (2017).
- 45. Theis J, *et al.* VIPP1 rods engulf membranes containing phosphatidylinositol phosphates. *Sci Rep* **9**, 8725 (2019).
- 46. Liu C, *et al.* The chloroplast HSP70B-CDJ2-CGE1 chaperones catalyse assembly and disassembly of

VIPP1 oligomers in Chlamydomonas. *Plant J* **50**, 265-277 (2007).

- 47. Liu J, *et al.* Bacterial Vipp1 and PspA are members of the ancient ESCRT-III membrane-remodeling superfamily. *Cell* **184**, 3660-3673 e3618 (2021).
- McDonald C, Jovanovic G, Ces O, Buck M. Membrane Stored Curvature Elastic Stress Modulates Recruitment of Maintenance Proteins PspA and Vipp1. *mBio* 6, e01188-01115 (2015).
- Heidrich J, *et al.* Organization into Higher Ordered Ring Structures Counteracts Membrane Binding of IM30, a Protein Associated with Inner Membranes in Chloroplasts and Cyanobacteria. *J Biol Chem* 291, 14954-14962 (2016).
- 50. Hennig R, *et al.* The IM30/Vipp1 C-terminus associates with the lipid bilayer and modulates membrane fusion. *Biochim Biophys Acta Bioenerg* **1858**, 126-136 (2017).
- 51. Junglas B, *et al.* IM30 IDPs form a membraneprotective carpet upon super-complex disassembly. *Commun Biol* **3**, 595 (2020).

- 52. Ohnishi N, Zhang L, Sakamoto W. VIPP1 Involved in Chloroplast Membrane Integrity Has GTPase Activity in Vitro. *Plant Physiol* **177**, 328-338 (2018).
- Junglas B, Siebenaller C, Schlosser L, Hellmann N, Schneider D. GTP hydrolysis by Synechocystis IM30 does not decisively affect its membrane remodeling activity. *Sci Rep* 10, 9793 (2020).
- Gao F, Wang W, Zhang W, Liu C. alpha-Helical Domains Affecting the Oligomerization of Vipp1 and Its Interaction with Hsp70/DnaK in Chlamydomonas. *Biochemistry* 54, 4877-4889 (2015).
- Garcia-Cerdan JG, *et al.* Chloroplast Sec14-like 1 (CPSFL1) is essential for normal chloroplast development and affects carotenoid accumulation in Chlamydomonas. *Proc Natl Acad Sci U S A* 117, 12452-12463 (2020).

Membrane remodeling molecules involved in the biogenesis and structural maintenance of the thylakoid membrane

Yu Ogawa and Wataru Sakamoto*

Institute of Plant Science and Resources, Okayama University

解説特集

光化学系Ⅰの構造の多様性と光環境適応

	Editor: 高林 厚史(オ	比海道大)
序文	高林 厚史(北海道大)	76
解説	光環境に適応する光化学系 Iーアンテナ超複合体の多彩な構造 菅 倫寛、沈 建仁(岡山大)	78
解説	クロロフィルfを結合した光化学系lの構造機能相関 篠田 稔行 他(東京理科大 他)	87
解説	Chl dを持つ Acaryochloris marina の新型光化学系 I 複合体の構造 川上 恵典 他(理化学研究所 他)	95

解説特集

序文[‡]

北海道大学 低温科学研究所 高林 厚史^{*}

酸素発生型光合成生物は2つの光化学系(PSI および PSII)を協調して駆動することで効率的な光合 成電子伝達を可能にしている。興味深いことに各光化学系は反応中心クロロフィル以外に集光アンテ ナを有しており、1つの反応中心に対して~150個のアンテナクロロフィルを含んでいる。これは太陽 から地球に降り注ぐ光エネルギーが「弱い」からであると考えられており、実際に1つのクロロフィ ルが1秒間に補足する光子は10個程度であると推定されている¹。つまり、アンテナクロロフィルが なければ、つまり反応中心クロロフィルが光子を補足するのが律速になってしまえば光合成の速度は とても遅くなるため、集光アンテナは光合成に必須である。生育環境によって光の強度も波長も大き く変わることを考えると、集光アンテナの多様性は光合成生物の環境適応能に大きく貢献していると 考えられる。光合成生物が砂漠や極圏のような極限環境も含めた地球上の様々な環境で1次生産者と してそのエコシステムを支えていることを考え合わせると、この集光アンテナの多様性の理解は極め て重要なことであろう。

また、集光アンテナのタンパク質組成や構造だけでなく、集光アンテナに結合する光合成色素、例え ばクロロフィルやカロテノイド色素も多様であることが明らかになっている。クロロフィルに限って も、とりわけシアノバクテリアでは、クロロフィル a 以外にクロロフィル b、クロロフィル d、クロロ フィル fを用いる種の存在が知られており、特にクロロフィル dやfを持つ光化学系はシアノバクテリ ア以外には見つかっていないことからも、その光化学系の構造や機能の研究は大変興味深い。

本特集号では、まず岡山大学の菅 倫寛氏と沈 建仁氏に最新の知見に基づいて、PSI-アンテナ超複 合体の多様性について、シアノバクテリア、藻類、植物の比較を通じて、その構造の違いがどのような 進化的・光環境適応的な意義を持ちえるのかを解説して頂いた。近年の Crvo-EM を用いた構造解析技 術の発展により、様々な光合成生物の PSI の構造が報告されており、それら構造についての第一人者 によるこのレビューは大変有益で貴重なものである。次に、東京理科大学の篠田 稔行氏らにクロロ フィルfを持つシアノバクテリア Halomicronema hongdechlorisの PSI の構造について解説して頂いた。 クロロフィル f は普遍的なクロロフィル a と比べて吸収帯が長波長シフトしており、遠赤色光を吸収 することができる。一方で、クロロフィルfからクロロフィルaへのエネルギー移動は up-hill 反応で ありそのエネルギー移動の機構は謎であった。本解説記事では、その構造解析の知見を基にして、PSI の構造、クロロフィルfの結合位置、さらにはクロロフィルfの集光やエネルギー移動の機構について とても興味深い議論が展開されている。最後に、理化学研究所の川上 恵典氏らにはクロロフィル dを 持つシアノバクテリア Acaryochloris marina の PSI の構造について解説して頂いた。クロロフィル d は クロロフィルfと同様にクロロフィルaと比べて吸収帯が長波長シフトしている。しかも Acaryochloris marinaの PSI は集光アンテナだけでなく、反応中心クロロフィル(スペシャルペア)までもがクロロ フィル a ではなく、クロロフィル d であり、どのようにして弱い光エネルギーで光化学反応を成し得 ているのかという興味を持たれてきた。本解説記事では、やはり PSI の構造に基づいて、現在までに

[‡]解説特集「光化学系 I の構造の多様性と光環境適応」

^{*}連絡先 E-mail: takabayashi@lowtem.hokudai.ac.jp

明らかになっていること、現時点での課題、今後の研究展開について議論して頂いた。また、Cryo-EM を用いた構造解析の解析やデータの解釈の際に注意すべきことについても議論されており、この点も 含めてとても興味深い内容になっている。

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

参考文献

1. Croce R and van Amerongen H Light harvesting in oxygenic photosynthesis: Structural biology meets spectroscopy. *Science* **369** (2020)

解説

光環境に適応する光化学系 Iーアンテナ超複合体の多彩な構造[‡]

¹岡山大学異分野基礎科学研究所 ²岡山大学大学院自然科学研究科

菅 倫寛^{1,2*}、沈 建仁^{1,2}

光化学系I(PhotosystemI、PSI)は光合成ではたらく2つの光化学系のうちのひとつであり、光のエ ネルギーを利用して二酸化炭素を固定する還元力を生み出している。シアノバクテリアにおいて PSI は反応中心とコアアンテナからなる PSI コアとして存在する。高等植物では PSI は PSI コアが光捕集 アンテナ複合体I(Light Harvesting Complex I、LHCI)に囲まれて PSI-LHCI 超複合体として存在する。 これまでに様々な生物種に由来する PSI コアや PSI-アンテナ複合体の立体構造が報告されている。本 稿ではこれらの立体構造を比較して、異なる生物種間での違いを強調して解説する。PSI コアは良く保 存されているが、サブユニットの組成や集合状態に差異が見られる。これに対しアンテナ複合体はサ ブユニット組成や集合状態、結合する集光色素などに大きな差異が見られる。これらの全ての物理構 造の変化は光合成生物が様々な光環境に効率良く適合してきた結果として説明できる。

1. はじめに

地球上では、様々な藻類や植物による酸素発生 型光合成が、酸素と有機化合物の主要な生産源と なっている。このプロセスでは、太陽からの光エ ネルギーが様々なタンパク質に結合した様々な 色素に吸収されることによって、電荷分離と一連 の電子移動反応を開始し、最終的に光エネルギー が様々な生命活動の駆動に必要な化学エネル ギーに変換される¹。光による電子移動反応は、 光化学系 I (PSI) と光化学系 II (PSII) という2つ の光化学系が担っており、そのうち PSII は水分 解と酸素発生反応を触媒し、PSIは PSII の水分解 で生じた電子を用いてフェレドキシンを還元す る還元力を発生させる²。PSI が生成する還元電 位は自然界で最も負の電位であり、NADP*を NADPH に還元し、その後の光合成暗反応におけ る炭素固定化を駆動する。

PSI と PSII はいずれも膜に埋め込まれた色素 タンパク質複合体で、反応中心コアを光捕集アン テナ複合体(LHC)が取り囲む構造をしている²。 LHC は光エネルギーを吸収して PSI や PSII の反 応中心コアに伝達し、それを利用して電荷分離や 電子移動反応が駆動される。25 億年以上の進化 の過程で、PSIと PSII の両コアのタンパク質サブ ユニットや色素などの構成要素はよく保存され ているが、LHC では、サブユニットの数、構造、 色素組成のすべてにおいて大きな変異が見られ る^{3,4}。これは、水中での弱い光から陸上での強い 光までさまざまな環境下で、生物がいかにして効 率よく光エネルギーを利用して適応するか、とい う光合成の本質的な問いに答えるためのもので あると思われる。この解説記事では、様々な光合 成生物が生息する様々な光環境に適応するため に、PSI コアとその光捕集アンテナ (LHCI) の構 造が進化の過程でどのように変化してきたかを

^{*}解説特集「光化学系 I の構造の多様性と光環境適応」

^{*}連絡先 E-mail: michisuga@okayama-u.ac.jp

見ていきたい。なお本稿は筆者らによる総説を手 直ししたものである⁵。

PSI コアの構造は、シアノバクテリアの PSI の X 線結晶構造解析によって初めて解明されてい る⁶。その後、高等植物の LHCI との複合体 (PSI-LHCI)の構造が X 線結晶構造解析により解析さ れ、次々と分解能の向上した構造が解析されてい る⁷⁻⁹。さらに近年、クライオ電子顕微鏡構造解析 技術の急速な発展により、紅藻¹⁰ や緑藻 2 種を 含む数種の真核藻類¹¹⁻¹³から PSI-LHCI の構造が クライオ電子顕微鏡により決定されている。これ らの構造から、酸素発生型光合成生物の全てに保 存された PSI の反応中心コアの構造と電子伝達 鎖が明らかとなり、さらに様々な生物由来の PSI 構造の多様性を比較することができるように なった。これらの比較は、光合成生物が様々な光 環境に如何にして適応し、また光エネルギーを最 大限に活用するために、PSI-LHCI をどのように 進化させてきたかを知る重要な手がかりとなる。

2. 原核生物 PSI コア

好熱性ラン藻の PSI コアは、11 種類のタンパ ク質と 127 種類の補因子から構成されている⁶。 疑似 C2 対称に配置された 2 つの大きな相同膜貫



図1 さまざまな生物種のPSIとPSI-LHCI超複合体の立体構造。

(a)シアノバクテリア*Thermosynechococcus elongatus*の三量体PSIコア (PDBコード 1jb0)。図の'Type 1'はふたつ の単量体間の境界面を表す。(b)シアノバクテリア*Anabaena*の四量体PSIコア (6jeo). 'Type 1'と'Type 2' はそれ ぞれ2種類の単量体間の相互作用を表す。(c) 紅藻*Cyanidioschyzon merolae*のPSI-5Lhcrs (5zgb). (d) 緑藻 *Chlamydomonas reinhardtii*のPSI-LHCI-LHCII (7D0J). (e) 高等植物*Zea mays*のPSI-LHCI-LHCII (5zji). 全てのパネ ルについてPSIコアのサブユニットは同色で,一文字のアルファベットで表す(例えば'A'はPsaAサブユニット を指す)。全ての構造はルーメン側から見たものであり,ストロマ側に存在する3つの表在性サブユニットPsaC, D,Eは省略した。配色はPsaA (緑), PsaB (シアン), PsaF (灰色), PsaH (黄緑), PsaI (紫), PsaJ (オレンジ), PsaK (ピン ク), PsaL (青), PsaM (マゼンタ), PsaN (ライム), PsaO (タール), PsaX (黄), そしてLHCI, LHCIIタンパク質はさま ざまな色で塗り分けた。図は参考文献⁵のものを改変した。 通タンパク質である PsaA と B を中心として、6 つの小さな膜貫通サブユニット(PsaF、J、K、L、
M、X)が取り囲んでいる。また、ストロマ(細 胞質)側には3つの表在性サブユニット(PsaC、
D、E)が付着している。ほとんどのシアノバク テリアでは、PSIコアは三つ葉のクローバーの形 に似たホモ三量体として

存在しており^{6,14}、PsaL サブユニットのC 末端 のモチーフ(VDGIMTGLFN)が三量体の形成に 必須であることが構造から示唆されている(図1a) ^{6,15}。しかし、最近、藍藻 Anabaena sp. PCC 7170¹⁶ や Chroococcidiopsis sp. TS-832¹⁷では四量体の PSI の存在が報告され、その立体構造も 2.4-3.3 Å 分 解能で報告されている¹⁸⁻¹⁹。この構造から、PSI 四 量体は二量体が二つ組み合わさって組織化され ており、そのため単量体の間には二つの異なる境 界面が存在することがわかっている(図1b)。こ れら境界面の一方は二量体の間にあり(図 1b の タイプ1、A-モノマーとB-モノマーの間のもの)、 これらは標準的な PSI 三量体で見られるものと 似ているがコンパクトな相互作用になっている。 一方、もう一方の境界面は四量体にのみ見られる 新しいものである(図1bのタイプ2、A-モノマー と B'-モノマーの間)。この第2の境界面は、一 方の単量体の PsaA/PsaK/PsaL と他方の単量体の PsaB'との間の相互作用によって形成されている (図 1b)。三量体と比較して、四量体ではその中 心に大きな空間があり(図 la、b、2a)、四量体 中の単量体はより緩やかに結合し、それゆえより 容易に分解される可能性があることが示唆され ている。

構造解析の結果から四量体 PSI を形成するラ ン藻の PsaL の N 末端、C 末端領域および中央の 領域には、PSI 三量体の形成を妨げるかさ高いア ミノ酸残基があり、その結果、四量体を形成して いることがわかった¹⁹。これらのかさ高い残基に は、PsaL-T58、F60、R61、N140、S144 があり、 これらは PSI 四量体を形成するラン藻では保存 されているが、PSI 三量体を形成するラン藻では 保存 されているが、PSI 三量体を形成するラン藻では 小さな残基に置き換わっていることが明らかに なった。これらの構造に基づく推察は、*psaL* 遺伝 子を不活性化した *Anabaena* 7120 株 (Δ*psaL*) は PSI コア単量体のみを形成するが、Anabaena 7120 由来の野生型 psaL 遺伝子を相補したものは 4 量 体を、Synechococcus 7002 由来の psaL 遺伝子を相 補したものは 3 量体を形成することを示す実験 結果からも支持される¹⁸。

興味深いことに配列解析の結果、上述した PSI 四量体形成に特徴的な PsaL 配列がヘテロシスト 形成シアノバクテリア間で保存されていること がわかり、これらのシアノバクテリアは PSI 三量 体ではなく、PSI 四量体を持つことが示唆された ¹⁹⁻²⁰. このことは、様々なシアノバクテリアの PSI のオリゴマー状態をブルーネイティブ電気泳動 で分析した生化学的研究によっても支持されて いる²⁰。現在のところ、シアノバクテリアが異な る PSI オリゴマー状態をとることの生理的意義 は明らかにされていない。Anabaena 7120 由来の PSI 単量体、二量体、四量体の時間分解蛍光スペ クトルでは、730 nm でモニターされる四量体か らの蛍光の減衰が単量体や二量体からのそれよ りもわずかに速く、上述の四量体にのみ存在する 二量体と二量体の境界面がより速いエネルギー 消光を促進する役割を果たしている可能性が示 唆されている¹⁹. また、強光条件下で PSI 四量体 の含量がわずかに増加することも報告されてい る²¹。これらの知見は、PSI 四量体が高照度条件 への適応に起因しているのではないかという考 えを支持する。しかし、PSI 四量体の機能的重要 性を明らかにするためには、さらなる詳細な証拠 が必要である。

3. 真核生物の PSI コア

シアノバクテリアの PSI コアが三量体や四量 体であるのに対し、真核生物の PSI コアはほとん どが単量体で存在する。これは、PSI コアの構造 がシアノバクテリアと比べていくつか変化して いることに起因している。まず、PsaL の C 末端 にある 14 残基の短いヘリックス(上記のモチー フを含む)は、シアノバクテリアの PSI には存在 し、PSI の三量体化に重要な役割を果たしている が、真核藻類や植物の PSI ではこの領域がないか 短くなっており、また三量体形成のためのモチー フの配列も変化している^{15,22,23}。次に、PsaM はシ

Subunits	Cyanobacteria	Red algae	Green algae	Higher plants
PsaA	+	+	+	+
PsaB	+	+	+	+
PsaC	+	+	+	+
PsaD	+	+	+	+
PsaE	+	+	+	+
PsaF	+	+	+	+
PsaG	-	-	+	+
PsaH	-	-	+	+
Psal	+	+	+	+
PsaJ	+	+	+	+
PsaK	+	+	+	+
PsaL	+	+	+	+
PsaM	+	+	-	-
PsaN	-	-	+	+
PsaO	-	+	+	+
PsaX	+	-	-	-
Lhcr	-	3 or 5	-	-
Ihca	_	_	8 or 10	Λ

表1. さまざまな生物のPSIとPSI-LHCI/PSI-LHCR超複合体のサブユニット組成

アノバクテリアの PSI のみに存在するが、PsaO は紅藻とすべての真核生物の PSI に存在し、シア ノバクテリアの PSI には存在しない(表 1)。PsaO は PsaL^{9, 24, 25} に隣接して存在し(図 1c、d、e)、 シアノバクテリアの PSI 三量体と重ねると(図 2b) 隣に存在する PSI 単量体の PsaB/PsaM と干 渉してしまうため、三量体の形成を阻害している 可能性がある。PsaO は高等植物 PSI の結晶構造 には見られず⁷⁻⁹、紅藻 PSI¹⁰や緑藻²⁴や高等植物 ²⁵の PSI-LHCI-LHCII のクライオ電子顕微鏡構造 に見られることから、PSI コアと緩やかに結合し ていることが示唆される。最後に、緑色系統の光 合成生物(表 1)では、サブユニット PsaH が見 つかっており(図 1d、1e)^{8,9,24,25}、このサブユ ニットは PsaL に近い場所に位置している。PsaH は、シアノバクテリアの PSI 三量体で隣接する単 量体の PsaL サブユニット近くにまで伸びるよう に結合しており、その存在によって三量体の形成 が阻害されることが明らかである。興味深いこと に、PsaH と PsaO は、PSII が励起されやすいス テート遷移の条件下で形成される PSI-LHCI-LHCII 超複合体のうち、リン酸化した LHCII が 結合するための部位を提供している(図 1d、1e) ^{24,25}。ステート遷移に伴う LHCII の移動は真核生 物のみで見られる現象であり、シアノバクテリア のステート遷移は、一部のフィコビリタンパク質 が PSII から PSI へ移動することによって起こる。 フィコビリタンパク質はストロマ側の膜表面で 会合する親水性タンパク質であるため^{26.27}、これ らが移動して PSI と結合しても、チラコイド膜内 の PSI コアの構成には影響を与えることはない。 このように、PsaH と PsaO サブユニットの出現 と、真核生物タイプのステート遷移には関係がみ られる。

4. 光捕集アンテナ

真核生物の PSI コアのほとんどが単量体であ るさらに重要な理由は、PSI コアの周囲に様々な 数の膜貫通型光捕集アンテナタンパク質 LHC を 結合させる必要があるためと考えられる。シアノ バクテリアでは、膜貫通型 LHC は存在せず、PSI コアはアンテナと結合していないか、場合によっ ては少数の親水性フィコビリタンパク質と結合 している。フィコビリタンパク質はチラコイド膜 の表面に付着しているため、膜内での PSI 三量 体または四量体の形成を妨げない。そのようなオ リゴマーの形成では PSI コアの表面積が減るた め、膜内での安定性が高まる、あるいはモノマー 間の励起エネルギーの移動が促される可能性が ある。この例外は、シアノバクテリアの鉄欠乏条 件下で見られる、鉄ストレス誘導型タンパク質 A

(IsiA) の発現である^{28,29}。IsiA は、PSII コアの 内在性アンテナサブユニットである CP43 と配列 の相同性を持つ膜貫通型アンテナであり、多くの クロロフィルを結合する。複数の IsiA サブユニッ トが発現し、3 量体の PSI コアを取り囲んでいる 会合状態をとる。最近、Synechocystis sp. PCC 6803 と Synechococcus sp. PCC 7942 から PSI-IsiA 超複 合体のクライオ電子顕微鏡構造が解明され、各 PSI コア単量体が 18 個の IsiA サブユニットに囲 まれ完全に閉じた環を形成していることが明ら かになっている^{30,31}。これに対して、真核生物で は、様々な膜貫通型 LHCI サブユニットが PSI コ アに結合しているため、PSI オリゴマーの形成が 妨げられ、PSI コアはもっぱら単量体となる。た だし、この例外として Chlamydomonas reinhardtii の二量体の電子顕微鏡構造も報告されている³²。

LHC ファミリータンパク質は、真核生物の最 も原始的な藻類の一つである紅藻類³³に最初に 出現し、*lhcr* 遺伝子によってコードされていると 考えられている。クライオ電子顕微鏡解析により、 紅藻の PSI-LHCR 超複合体には 2 つの形態があ ることがわかった¹⁰. 一つは、3 つの Lhcr タンパ ク質、Lhcr1、Lhcr2、Lhcr3(それぞれ 3 つの遺伝 子 CMP142C、CMN234C、CMN235C によってコー ドされている³⁴)が、植物の PSI-LHCI の Lhca4、 Lhca2、Lhca3 と似ているがわずかにずれた位置 で PsaA/F/J 側に結合する PSI-3Lhcr 型である⁸⁹。 もう一つは、PSI-3Lhcr型で観察される 3 つの Lhcr タンパク質の反対側に、Lhcr1*と Lhcr2*という 2 つの Lhcr タンパク質が追加で結合している PSI-5Lhcr 型である(図 1c)。この 2 つの Lhcrs*は、



図2 さまざまな生物種のPSIとPSI-LHCI超複合体の立体構造の比較

(a)シアノバクテリアの三量体PSIコア(色付き)と四量体PSIコア(グレー)の比較。(b)シアノバクテリアのPSI コア(グレー)と紅藻のPSI-5Lhcr(色付き)の比較。紅藻PSI-5Lhcrのみに存在するサブユニットを赤字で、シ アノバクテリアPSIコアのPsaXサブユニットを黒字でラベルしている。(c)シアノバクテリアのPSIコア(グ レー)と高等植物のPSI-LHCI-LHCII(色付き)の比較。高等植物PSI-LHCI-LHCIIにのみ存在するサブユニット を赤字で、シアノバクテリアのPSIコアのみに存在するサブユニットを黒字でラベルした。(d)緑藻のPSI-LHCI (6jo5)(グレー)と高等植物のPSI-LHCI-LHCII(色付き)の比較。高等植物PSI-LHCI-LHCIIにのみ存在するサ ブユニットを赤字で、緑藻PSI-LHCIのみに存在するサブユニットを黒字でラベルした。(e)紅藻PSI-5Lhcr(グ レー)と高等植物PSI-LHCI-LHCII(色付き)の比較。全ての構造はルーメン側から見たものであり、ストロマ 側に存在する3つの表在性サブユニットPsaC, D, Eは省略している。色付きのPSIコアの配色は図1と同じであ る。図は参考文献⁵のものを改変した。 シアノバクテリアの三量体において、隣接する PSIコア単量体から PsaA と PasL が占めるスペー スに伸びており(図 2b)、これが紅藻や他の真核 生物において PSI が単量体を形成する理由の1つ であると考えられる。

低照度条件下ではより多くの Lhcr が必要であ るため、Lhcr の数が異なる 2 種類の PSI が存在 することは、紅藻の異なる光強度への適応を示唆 する。また、Lhcr1*を追加することで、Lhcr1*か ら PsaB への励起エネルギー伝達経路を効率的に 確保することができる¹⁰。したがって、PSI-5Lhcrs は、水生環境下での光強度の低い条件に適応した 形態である可能性がある。2つのPSI-LHCRのPSI コアは、Lhcr1*とLhcr2*の追加の結合を除いて同 ーであり、追加された2つのLhcr*はコアに弱く 結合し、光強度の高い条件に適応するために容易 に剥離する可能性が示唆された。従って、紅藻細 胞には2つの形態のPSI(それぞれ3個のLhcrと 5個の Lhcr を持つ) がもともと存在し、その量は 光強度に対応して調節されている可能性も考え られる。

紅藻の lhcr 遺伝子は、緑色系統の生物では lhca 遺伝子に変化し、一定の相同性と高度に保存され た構造を持っている。lhca 遺伝子がコードする LHCI タンパク質は、紅藻類の PSI で見られるの と同様の2つの位置で緑藻類の PSI に結合する ことが見出された(図 1c、d、2d)¹¹⁻¹³。しかし、 緑藻類 PSI の顕著な特徴は、紅藻類や高等植物 PSI に見られる数よりもはるかに多い 10 個の LHCIを含んでいることである。そのうち2つは 紅藻 PSI の 2 つの Lhcrs*と同様の位置に結合し ており、8 つは紅藻や高等植物 PSI で見られる LHCI の主要な四量体のベルト構造と同様に PSI コアの PsaA/F/J 側で結合して 2 重の四量体のべ ルト構造を形成している(図1c、d、2d)。緑藻 Chlamydomonas reinhardtii では、2 つの LHCI タ ンパク質が PSI コアから容易に解離することが 報告されており、10 個の LHCI タンパク質のア センブリーが緑藻類に内在する PSI-LHCI の形態 であり、強い光条件下では2つのLHCIタンパク 質が切り離される可能性が示唆される。しかし、 PSI-8 LHCI の形態が緑藻細胞に内在しているの か、それとも精製時に部分的に分解された生成物 なのかは不明である。サイズが大きいにもかかわ らず、緑藻類の PSI-LHCI は、4 つの LHCI タン パク質のみと結合する植物の PSI-LHCI と同程度 の励起エネルギー移動の平均寿命を持つ³⁵こと から、緑藻類の PSI-LHCI では励起エネルギー伝 達が非常に効率的であることが示唆される。

高等植物の PSI では、紅藻や緑藻の PSI で見ら れた2つのLHCIが失われ、1つのベルト構造で 4 つの LHCI だけがコアの PsaA/F/J 側に結合する ⁷⁻⁹(図 1e)。これらを合わせると、LHCR/LHCIの 数は紅藻の 3~5 個から緑藻の 10 個、そして高等 植物では4個に変化していることになる。これら の変化に付随して、LHCIから PSI コアに至る励 起エネルギー伝達の経路にも変化が見られる 6-13.36。これらの変化は、進化だけでなく、光強度 への適応という観点からも説明することができ る。紅藻も緑藻も水中で生活しており、多くの場 合、光強度はかなり変動する。従って、水中での 生育を確保するためには、陸上の植物よりも原理 的に多くのLHCI が必要となる。原始的な真核藻 類のグループとして、紅藻は PSI のアンテナとし て3つのLhcr遺伝子を生みだした。紅藻が採用 したアプローチの1つは、同じ遺伝子からより多 くのアンテナタンパク質を発現させることであ る。その結果、紅藻の PSI は、3 つの Lhcr 遺伝子 から発現した3つのLhcr サブユニットと結合す る形態と、5 つの Lhcr サブユニット (うち 2 つ は同じ Lhcr 遺伝子からそれぞれ発現している) と結合する形態の2種類を持つようになった。3 つの Lhcr サブユニットは PsaA/F/J 側に結合し、 その位置は緑色系統の生物でほぼ維持されてい る。一方、追加された2つのLhcr*サブユニット は、低光量下での光捕集能力を高めるために、PSI コアの反対側に結合している。これらの構造的特 徴は、紅藻における PSI-LHCI 超複合体の原始的 で未熟な形態をよく反映している。緑藻類では、 水中の弱く変化する光環境に対応するため、Lhca 遺伝子の数が 8-9 に増え ³⁷、LHCI サブユニット の数も PSI コアごとに 10 に増えている^{38,39}。陸 上植物に進化すると、光強度は劇的に増加し、特 に夏場は光過剰になることもあるため、Ihca 遺伝 子数は 5-6 個に減少し、高等植物の PSI コアは、 紅藻類や緑藻類の PSI で見られた主要な LHCI ベ ルトと同様の位置に4個の LHCI のみを結合する ようになった。これらの変化は、PSI-LHCI の構 造が様々な光合成生物で大きな多様性を持って いる理由を説明するものである。

タンパク質の配列や組織の変化だけでなく、 LHCIの種類ごとに結合している色素の種類や数 にも変化が見られる。紅藻はクロロフィル(Chl) aのみを合成するため、そのLhcrはChlaのみを 結合し、1つのLhcrに11-13個のChlaが存在す る¹⁰。緑藻類や高等植物はChlaに加えてChlb を持ち、そのLHCIも短波長の光を吸収するChl bを結合する。また、紅藻のLhcrに結合するChl の数は11~13であるのに対し¹⁰、C. reinhardtiiで は14~17、緑藻 Bryopsis corticulansでは12~18、 高等植物のPSIでは14~15と増えている¹³。Chl の数や種類の変化は光吸収と励起エネルギー伝 達の特性の変化をもたらし、光環境に対する適応 を反映していると考えられる。

5. おわりに

PSI コアの中央部はシアノバクテリアから高 等植物まで高度に保存されており、光合成生物全 体で不変の光誘起電子伝達系であることが反映 されている。この電子伝達の駆動源は太陽光であ り、そのスペクトル特性や強度は水中と陸上で大 きく異なる。光合成生物は、PSI-LHCI 超複合体 の構造を、オリゴマー化状態、サブユニット組成、 PSI コアの構造、LHCI アンテナのサブユニット 数、組成において変化させている。さらに、光捕 集アンテナに結合する色素の種類と数にも変化 が見られる。これらの変化は、生物によって生息 する光環境に対応し、異なる条件下で光エネル ギーを最適に利用するために生じている。これま で、シアノバクテリア、紅藻、緑藻、高等植物か ら PSI-LHCI の構造が解明され、さらに最近に なって珪藻の PSI-FCPI の構造も解明され、PSI コ アに結合する FCPI の数と色素にさらに大きな変 化があることが示された^{40,41}。しかしながら、褐 藻など他の重要な真核藻類からの構造は報告さ れていない。これらの構造を明らかにして光合成

生物の PSI-LHCI の構造と比較することで進化に おける変化と適応がさらに明らかになると期待 される。

謝辞

本研究をまとめるにあたり、JSPS 科学研究費 (JP22H04916 [M.S. and J.R.S.]、JP20H03226 [M.S.]、 JP22H04754 [M.S.])、JST PREST JP18069982 [M.S.]の助成を頂いた。

Received Jul 10, 2022; Accepted Jul 15, 2022; Published Aug 31, 2022

参考文献

- 1. Blankenship RE. Molecular mechanisms of photosynthesis, John Wiley & Sons, (2014).
- Nelson N, Junge W. Structure and energy transfer in photosystems of oxygenic photosynthesis. *Annu Rev Biochem*, 84:659-683 (2015).
- Hohmann-Marriott MF, Blankenship RE. Evolution of photosynthesis. *Annu Rev Plant Biol*, 62:515–548 (2011).
- 4. Nelson N. Evolution of photosystem I and the control of global enthalpy in an oxidizing world. *Photosynth Res*, **116**:145-151 (2013).
- Suga M., and Shen J.R. Structural variations of photosystem I-antenna supercomplex in response to adaptations to different light environments. *Curr Opin Struct Biol*, 63:10-17 (2020).
- Jordan P. *et al.* Three-dimensional structure of cyanobacterial photosystem I at 2.5 Å resolution. *Nature*, 411:909-917 (2001).
- Ben-Shem A., Frolow F., Nelson N. Crystal structure of plant photosystem I. *Nature*, 426:630-635 (2003).
- Qin X., Suga M., Kuang T., Shen J.R. Structural basis for energy transfer pathways in the plant PSI-LHCI supercomplex. *Science*, 348:989-995 (2015).
- Mazor Y., Borovikova A., Caspy I., Nelson N. Structure of the plant photosystem I supercomplex at 2.6 Å resolution. *Nat Plants*, 3:17014 (2017).

- Pi X. *et al.* Unique organization of photosystem I-light-harvesting supercomplex revealed by cryo-EM from a red alga. *Proc Natl Acad Sci U S A*, **115**:4423-4428 (2018).
- Su X. *et al.* Antenna arrangement and energy transfer pathways of a green algal photosystem-I-LHCI supercomplex. *Nat Plants*, 5:273-281 (2019).
- Suga M. *et al.* Structure of the green algal photosystem I supercomplex with a decameric light-harvesting complex I. *Nat Plants*, 5:626-636 (2019).
- Qin X. *et al.* Structure of a green algal photosystem I in complex with a large number of light-harvesting complex I subunits. *Nat Plants*, 5:263-272 (2019).
- Malavath T. *et al.* Structure and function of wildtype and subunit-depleted photosystem I in Synechocystis. *Biochim Biophys Acta Bioenerg*, 1859:645-654 (2018).
- Jolley C., Ben-Shem A., Nelson N., Fromme P. Structure of plant photosystem I revealed by theoretical modeling. *J Biol Chem*, 280:33627-33636 (2005).
- Watanabe M. *et al.* Novel supercomplex organization of photosystem I in *Anabaena* and *Cyanophora paradoxa*. *Plant Cell Physiol*, 52:162-168 (2011).
- Li M, Semchonok DA, Boekema EJ, Bruce BD. Characterization and evolution of tetrameric photosystem I from the thermophilic cyanobacterium Chroococcidiopsis sp TS-821. *Plant Cell*, 26:1230-1245 (2014).
- Zheng L. *et al.* Structural and functional insights into the tetrameric photosystem I from heterocyst-forming cyanobacteria. *Nat Plants*, 5:1087-1097 (2019).
- 19. Kato K. *et al.* Structure of a cyanobacterial photosystem I tetramer revealed by cryo-electron microscopy. *Nat Commun*, **10**:4929 (2019).
- 20. Li M. *et al.* Physiological and evolutionary implications of tetrameric photosystem I in cyanobacteria. *Nat Plants*, **5**:1309-1319 (2019).
- 21. Semchonok DA, Li M, Bruce BD, Oostergetel GT, Boekema EJ. Cryo-EM structure of a tetrameric cyanobacterial photosystem I complex reveals novel subunit interactions. *Biochim Biophys. Acta*, **1857**:1619–1626 (2016).

- 22. Vanselow C, Weber AP, Krause K, Fromme P. Genetic analysis of the Photosystem I subunits from the red alga, *Galdieria sulphuraria*. *Biochim Biophys Acta*, **1787**:46-59 (2009).
- 23. Busch A, Hippler M. The structure and function of eukaryotic photosystem I. *Biochim Biophys Acta*, **1807**:864-877 (2011).
- 24. Huang Z. *et al.* Structure of photosystem I -LHCI-LHCII supercomplex from the green alga *Chlamydomonas reinhardtii* in state 2. *Nat Commun*, **12** (2021).
- 25. Pan X. *et al.* Structure of the maize photosystem I supercomplex with light-harvesting complexes I and II. *Science*, **360**:1109-1113 (2018).
- Li W. *et al.* Phycobiliproteins: Molecular structure, production, applications, and prospects. *Biotechnol Adv*, **37**:340-353 (2019).
- Adir N, Bar-Zvi S, Harris D. The amazing phycobilisome. *Biochim Biophys Acta Bioenerg*, 1861:148047 doi:10.1016/j.bbabio.2019.07.002 (2020).
- Laudenbach DE, Straus NA. Characterization of a cyanobacterial iron stress-induced gene similar to PsbC. *J Bacteriol*, **170**:5018-5026 (1988).
- Burnap RL, Troyan T, Sherman LA. The highly abundant chlorophyll-protein complex of irondeficient *Synechococcus* sp. PCC7942 (CP43') is encoded by the isiA gene. *Plant Physiol*, 103:893-902 (1991).
- Toporik H, Li J, Williams D, Chiu PL, Mazor Y. Structure of the stress-induced photosystem I-IsiA antenna supercomplex. *Nat Struct Mol Biol*, 26:443-449 (2019).
- Cao P. *et al.* Structural basis for energy and electron transfer of the photosystem I-IsiAflavodoxin supercomplex. *Nat Plants*, doi: 10.1038/s41477-020-0593-7 (2020).
- 32. Caspy I. *et al.* Dimeric and high-resolution structures of Chlaydomonas Photosystem I from a temperature-sensitive Photosystem II mutant. *Communications. Biology*, **4**:1380 (2021).
- Wolfe GR, Cunningham FX, Durnford D, Green BR, Gantt E. Evidence for a common origin of chloroplasts with light-harvesting complexes of different pigmentation. *Nature*, 367:566-568 (1994).
- 34. Matsuzaki M. et al. Genome sequence of the ultrasmall unicellular red alga *Cyanidioschyzon merolae* 10D. *Nature*, 428:653-657 (2004).

光合成研究 32 (2) 2022

- 35. Le Quiniou C. *et al.* PSI-LHCI of *Chlamydomonas reinhardtii*: Increasing the absorption cross section without losing efficiency. *Biochim Biophys Acta*, 1847:458-467 (2015).
- 36. Suga M., Qin X., Kuang T., Shen J.R. Structure and energy transfer pathways of the plant photosystem I-LHCI supercomplex. *Curr Opin Struct Biol*, 39:46-53 (2016).
- Tokutsu R. *et al.* The light-harvesting complex of photosystem I in *Chlamydomonas reinhardtii*: protein composition, gene structures and phylogenic implications. *Plant Cell Physiol*, 45:138-145 (2004).
- 38. Ozawa SI. *et al.* Configuration of ten lightharvesting chlorophyll *a/b* complex I subunits in

Chlamydomonas reinhardtii photosystem I. *Plant Physiol*, 178:583-595 (2018).

- Kubota-Kawai H. *et al.* Ten antenna proteins are associated with the core in the supramolecular organization of the photosystem I supercomplex in *Chlamydomonas reinhardtii*. J Biol Chem, 294:4304-4314 (2019).
- 40. Nagao, R. *et al.* Structural basis for assembly and function of a diatom photosystem I-light-harvesting supercomplex. *Nat. Commun.* **11**, (2020)
- 41. Xu, C *et al.* Structural basis for energy transfer in a huge diatom PSI-FCPI supercomplex. *Nat Commun.* **11**, 1-12 (2020)

Structural variations of photosystem I-antenna supercomplex in response to adaptations to different light environments.

Michihiro Suga^{1,2*} and Jian-Ren Shen^{1,2}

¹ Research Institute for Interdisciplinary Science, Okayama University

² Graduate School of Natural Science and Technology, Okayama University

解説

クロロフィル f を結合した光化学系 I の構造機能相関[‡]

1東京理科大学大学院理学研究科

²高輝度光科学研究センター構造生物学推進室

³岡山大学異分野基礎科学研究所

4神戸大学大学院理学研究科

⁵理化学研究所環境資源科学研究センター

⁶筑波大学生存ダイナミクス研究センター

篠田 稔行^{1*}、加藤 公児²、長尾 遼³、秋本 誠志⁴、鈴木 健裕⁵、

堂前 直⁵、沈 建仁³、秋田 総理³、宮崎 直幸⁶、鞆 達也^{1*}

クロロフィル (Chl) は光合成の光捕集・エネルギー伝達・電荷分離反応において重要な役割をもつ色 素であり多様な種類が存在する。遠赤色光照射時に Chl f を蓄積する糸状性シアノバクテリア Halomicronema hongdechloris は 2010 年にオーストラリアのストロマトライト内で発見された。Chl f は酸素発生型光合成で機能する Chl 種の中で最も吸収帯が長波長シフトした色素である。H. hongdechloris から調製した光化学系 I 複合体 (PSI) をクライオ電子顕微鏡により解析したところ、83 分子の Chl a と 7 分子の Chl f の局在部位が同定された。PSI において Chl f は電子伝達鎖には局在せ ず、PsaA/B サブユニットの周辺部位にアンテナ色素として存在した。遠赤色光下で誘導される一連の 光化学系関連遺伝子の発現により、PSI の再構築とともに Chl f が挿入され、Chl f は遠赤色光の捕集と "up-hill"なエネルギー移動を強化するように機能していると考えられる。本解説では、PSI における、 Chl f の局在部位と機能について紹介する。

1. はじめに

酸素発生型光合成においてクロロフィル (Chl) は光の捕集、エネルギー移動や電荷分離、 電子伝達といった役割を担っている。光合成生物 は、地球上に無尽蔵に降り注ぐ太陽光を用いてエ ネルギー変換を行うために、分子構造や吸収領域 を変化させた種々の Chlをもつように進化・適応 した。既知の酸素発生型光合成生物では可視光領 域に吸収帯をもつ Chl a、b、c (Prochlorococcus で は Chl a、b の代わりに divinyl-Chl a, b、Chl c は 少なくとも 11 種の多様性がある)が光捕集、エ ネルギー伝達し、初期電子供与体である Chl a で 電荷分離を行い、化学エネルギーへと変換してい る。1996年に宮下らにより Chl *a* よりも長波長側 に吸収極大をもつ Chl *d* を主要光合成色素とする シアノバクテリア Acaryochloris marina が発見さ れ¹、光化学系 I 複合体 (PSI) おける反応中心 Chl 種は、Chl *d* であることが報告された^{2,3}。光化学 系 II おける反応中心 Chl 種は Chl *d* か *a* かの議論 は残っている⁴⁻⁶。

これらの Chl 種に加えて、吸収帯をさらに長波 長シフトした Chl fをもつ糸状性シアノバクテリ ア Halomicronema hongdechloris がオーストラリ アのハメリンプールに現生するストロマトライ トから 2010 年に Chen らによって発見された ⁷。 ストロマトライトは、主にシアノバクテリアに

^{*} 解説特集「光化学系 I の構造の多様性と光環境適応」

^{*}連絡先 E-mail: t.shinor@gmail.com, tomo@rs.tus.ac.jp

よって作られる層状の堆積物で鉱物を含む微生 物マットである。

ChlfはChlaのクロリン環のC2位がメチル基 からフォルミル基に変化することで、Chlaより 吸収極大が有機溶媒中において40nm程度、低エ ネルギーシフトし、既知の酸素発生型光合成生物 のChl類の中で最も低エネルギー光を利用する ことができる(図1)。

図 2 に地表に到達する太陽光のスペクトルと シアノバクテリアのモデル生物である Synechocystis sp. PCC6803 培養液を太陽光が通過 後のスペクトルを示す。この結果から700 nm よ り長波長側の光は一般的なシアノバクテリアは あまり利用しておらず、Chl f 生物は一般的なシ アノバクテリアを含むストロマトライト内にお いて十分に太陽光を利用可能なことを示してい る。

H. hongdechloris の Chl f 蓄積量は、培養時の光 質に依存し、白色光 (white) 下で培養したときは Chl f は検出されないが、遠赤色光 (far-red) 下 (> 700 nm) においては全 Chl 量の 8~12.5%蓄積す る。また、本研究で用いた以外のいくつかのシア ノバクテリア種においても Chl f をもつ種の存在 が報告されている⁸⁻¹²。これらのシアノバクテリ アは、遠赤色光順化 (far-red light photoacclimation; FaRLiP) による遺伝子発現により、Chl f を合成 するとともに、PSI、PSII のコアサブユニットお よびフィコビリソームを大幅に再構築する^{10,13}。 また Chl f 合成酵素は FaRLiP 遺伝子クラスター



図1 Chl aとfの分子構造



図2 地表に到達する太陽光(黒)と一般的なシア ノバクテリア培養液透過後(青)の太陽光スペク トル

内に位置している PsbA のパラログであると報告 されている¹⁴。

PSI は、チラコイド膜のルーメン側に位置する プラストシアニン(またはシトクロム c6)から電 子を受け取り、ストロマ側のフェレドキシンへ電 子伝達を行う環元力を合成する複合体である。 PSI コアタンパク質の PsaA および PsaB サブユ ニットは、初期電子供与体 (P700) として Chl a' /Chl aを結合し、電子受容体として A_0 (Chl)、 A_1 (キノン)、および Fx (4Fe-4S クラスター) を結合する。 2018 年に報告された Chl f をもつ PSI の分光解析では、Chlf が P700 と A₀ の間にあ るA₁サイトに存在する可能性があることが提案 された¹⁵。しかし PSI での Chl f の局在について の構造生物学的証拠は報告されていなかった。本 研究では、white 光もしくは far-red 光条件下で培 養した H. hongdechloris 細胞から単離精製した PSI コア複合体をそれぞれ white PSI、far-red PSI とし、生化学的解析、分光解析および低温電子顕 微鏡法により Chl f を結合した PSI の構造機能相 関を明らかにすることを試みた¹⁶。

2. white PSI および far-red PSI の構造

white 光および far-red 光下で培養した *H. hongdechloris* のチラコイド膜をそれぞれ 2% *n*-dodecyl-β-D-maltoside で可溶化し、遠心分画、陰 イオンクロマトグラフィー、密度勾配超遠心によ



図3 white PSI単量体の構造 青色のstick表示: Chl a

り PSI コア標品を単離精製し、諸性質の解析を 行った。

単離精製標品をクライオ電子顕微鏡単一粒子 解析に供し、white、far-red PSI 標品の構造を 2.35 Å、2.41 Åの分解能で明らかにした¹⁶(図 3.4)。 両 PSI の全体的な構造は、Chl a 型の好熱性シア ノバクテリア Thermosynechococcus elongatus とよ く類似していた。ただし、PsaX は遺伝子レベル で存在していなかった。white PSIは、単量体あた り5つの膜貫通サブユニット(PsaA、PsaB、PsaI、 PsaL、および PsaM) と3つのストロマ側に位置 するサブユニット (PsaC、PsaD、および PsaE) が含まれていた(図3)。white PSIのPsaF、PsaJ、 および PsaK の密度マップは、他のサブユニット のものと比べてかなり低下していたため、これら 3 つのサブユニットは構造から除いてモデル構 築を行った。しかし PsaF、PsaJ および PsaK は white PSI 溶液試料の SDS-PAGE で存在は確認で きている(図 5)。これらのサブユニットと PSI との親和性が低く、クライオ電子顕微鏡のグリッ ド調製中に部分的に解離したことにより、密度 マップの低下の原因となった可能性がある。

一方で、far-red PSI は、単量体あたりに6つの

膜貫通サブユニット(PsaA、PsaB、PsaI、PsaK、PsaL、および PsaM)と3つのストロマ側のサブ
ユニット(PsaC、PsaD、および PsaE)が確認で
きた(図4)。far-red PSI においても PsaF と PsaJの密度マップは低下していた。これらの2つのサ
ブユニットは white PSI と同様に PSI 溶液試料の



図4 far-red PSI単量体の構造 青色のstick表示: Chl a、赤色のstick表示: Chl f

SDS-PAGE において検出されたため、PSI コアと の親和性が低いと推測できる。PsaF および PsaJ の親和性が低い理由の1つは、far-red 光条件下に おいて PsaA、PsaB だけでなく PsaF、PsaI、PsaL、 および PsaJ タンパク質が white 光時と置き換わ ること(FaRLiP)に起因する可能性がある^{10,13}。

white PSI、far-red PSIの両 PSI コアの全体的な 構造には大きな類似性があるが、培養光環境に よって遺伝子発現が変化し、PSIを構成するサブ ユニットが再構築する。そのため、far-red PSIの 構造にあるいくつかのサブユニットの配列は、 white PSI の配列とは異なっている。我々が明ら かにした構造では、white PSIの PsaA_2、PsaB_2、 PsaI_3、および PsaL_2 が、far-red PSIの PsaA_1、



図5 white, far-red PSI標品のSDS-PAGE 左:CBB染色、右:銀染色

PsaB_1、PsaI_2、および PsaL_1 (それぞれの数字 は別の遺伝子にコードされていることを示す)に それぞれ置き換わっていた。これら以外のサブユ ニットは far-red PSI と white PSI 間では同じ遺伝 子によってコードされていた¹³。H. hongdechloris では、far-red PSIと white PSIの4つのサブユニッ ト、PsaA、PsaB、PsaI、および PsaL の配列の相 同性は、それぞれ 74.6%、80.9%、36.8%、および 43.4%であった。H. hongdechloris と同様に FaRLiP を生じることが報告されたシアノバクテリア Leptolyngbya sp. JSC-1 株および Chroococcidiopsis thermalis PCC7203 \geq H. hongdechloris \mathcal{O} 4 $\mathcal{O}\mathcal{O}$ \oplus ブユニット(PsaA、PsaB、PsaI、およびPsaL)の配 列について比較すると、white 光または far-red 光 条件下で発現した同じサブユニット同士の相同 性は特に PsaA と PsaI で低かった。far-red 光下で 発現した PsaB 同士の 3 種間における相同性は 83.9%、white 光下で発現したもの同士では 86.9% であり、far-red 光下と white 光下で発現した3種 間の相同性は 81.4%とあまり低下していなかっ た。しかし PsaA についての3種間の相同性は farred 光と white 光の条件下で発現したものはそれ ぞれ 84.4% と 83.2% であったが、far-red 光と white 光下で発現した PsaA 同士を比較した相同性は 76.2%と低下した。さらに、far-red 光と white 光 の条件下で発現した PsaI に関する3種間の相同 性はそれぞれ 65.0% と 51.8% であったが、光質が 異なるもの同士を比較すると相同性は 38.6%に 大幅に低下した。

このような white 光と far-red 光下で発現する サブユニット間での配列の差異は white PSI、farred PSI 間の構造の違いにとって重要である。図 6 に white PSI と far-red PSI とを重ね合わせた構造 を示す。 PsaA において white PSI のルーメン側 にある loop1 (Ala232-Asp244) が far-red PSI で欠 損していた。またストロマ側では far-red PSI に loop2 (Pro331-Asn338) が挿入されていた。また、 far-red PSI のルーメン側にアミノ酸配列の挿入 (Gly503-Gly528) が確認された。次に PsaL にお

いては、loop3 (Thr8-Leu28) と loop4 (Gln117-Pro134) が far-red PSI のストロマ側に挿入されて いた。興味深いことに、これら全ての loop の欠



図6 white PSIとfar-red PSI単量体の重ね合わせ 水色:white PSI、薄い紅色:far-red PSI、深紅色の stick:Chlf、loop1は青色、loop2~4は赤色で示した。

損と挿入は、PSI 単量体の構造において多くの Chlfが位置する PsaA-PsaL 側(図4)に片寄って 存在していた。loop1 と loop4 はどちらも他のサ ブユニットと直接相互作用しないが、loop3 は PsaA と PsaD 間の境界にまで伸びており、loop2 の構造的安定性に寄与していた。また white PSI に存在する Chl a865 (以降 a865A と記す、a は Chl a, A は PsaA に結合していることを、数字は PDB に記載した Chl の番号を示す。以降の他の Chl 表記も同様である) 近傍は、far-red PSI では loop2 が挿入されてその空間が占有されていた。 さらに white PSI で存在した a865A は、far-red PSI では存在しなかった。far-red PSI における loop2 の挿入は明らかに、a865Aの結合を妨げていると 考えられる。この loop2 は、Chl a 型シアノバク テリアの Synechocystis sp. PCC6803 および T. elongatusの PsaA にも存在せず、H. hongdechloris の white PSI と同様に a865A を結合していた。 loop2は、Chlfを有する Leptolyngbya sp. JSC-1株 および Chroococcidiopsis thermalis PCC7203 にお ける far-red 光条件下で発現する psaA 遺伝子でも 同様に保存されていたが、white 光条件下で発現 される遺伝子には存在しなかったこともこの構 造変化が重要なことを示している。

これらの結果は far-red 光によって発現が誘導 される *psaA、psaB、psaI、*および *psaL* 遺伝子、 特に *psaA* 遺伝子の配列の違いによる far-red 光下



図7 PSI標品の光励起酸化還元差スペクトル 赤線: far-red PSI、黒線: T. elongatus PSI

で生じた loop 領域の削除と挿入が、PSI の構造変 化を引き起こしたことを示している。

3. Chlfの結合部位と機能

好熱性シアノバクテリア Thermosynechococcus elongatus PSI と H. hongdechloris の far-red PSI に ついて、光励起酸化還元差スペクトルを測定した ところ、2つの PSI の初期電子供与体の吸収変化 位置はほぼ同じであった(図 7)。このことは、 どちらの初期電子供与体も Chl a で構成されてい て、いわゆる P700 であることを示している。

far-red PSI のクライオ電子顕微鏡で得た密度 マップとその Chl を全て Chl a に割り当てたモデ ルとの差分から Chl f の候補を選び、さらにクラ イオ電子顕微鏡で得た white PSI と far-red PSI の 密度マップとを比較することで、far-red PSI 単量 体中に7分子の Chlf が局在していることを特定 できた。この中で5分子 (f826A、f827A、f830A、 f832A、およびf844A) はPsaA に、残りの2分子 (f810B、f825B) は PsaB に帰属する(図 8)。先 の5分子のクロリン環同士間の距離は10.0~13.3 Åで Chlf ネットワークを形成していた。さらに f810B も PsaA 近傍に位置し、f844A まで距離は 18.0 Å であった。これら2つの Chl f 分子間には BCR102I (PsaI に結合した β-carotene) が存在して いる。したがって f810B は Chlf ネットワークの 一部とみなすことができる。また7つの Chl f分 子のうち、f826A、f832A、f844Aの3分子はloop2-4 の近くに局在し、Chl a から Chl f への置換は



図8 far-red PSIタンパク質内の長波長側シフトし たChlとそれら近傍のカロテノイドの位置 赤のstick: Chl f、青のstick: Chl a 本文で示した色素を英数字で示した。

loop 領域で生じた構造変化との密接な相関関係 を示唆している。

多くのシアノバクテリアの PSI コアには、初期 電子供与体 P700 よりも低エネルギーの Chl、redshifted Chls (red Chls) が存在している。red Chls の候補として、a836B-a835B-a834B、a841A-a842A、 a839A-a840A が存在し(図 8)、これらは white PSIと far-red PSI の両方に保存されていた。特に a839A-a840A は f832A、f827A の近傍に存在して いることから、red Chls a クラスターが6つの Chl f ネットワークと密接に関係をもち、励起エネル ギーを共有している可能性がある。また a840Ba844A と a810B-a835A も red Chls の候補である。 このうち a844A と a810B は far-red PSI において Chl f に置き換わり、f844A と f810B に変更され ている。その結果、a840Bと a835A も Chlf ネッ トワークに加わる。これにより a835A と f844A が BCR102I を介して相互作用できるようになる。ま た f825B は他の 6 つの Chlf ネットワークから離 れて存在し、4.3 Åの距離で BCR847B (PsaB に結 合した β -carotene) と相互作用する。この Chl *f* と β-carotene の近接は過剰なエネルギーの消光の機 能を担っていると考えられる。

図 9 に PSI 標品の 80 K における定常吸収スペ クトルを示す。white PSI は Chl a 型の T. elongatus の三量体 PSI の吸収スペクトルとよく 一致していた。また両 PSI は Chl a の Qy 帯の吸



図9 PSI標品の80 K定常吸収スペクトル 赤線:far-red PSI、青線:white PSI、黒線:T. elongatus PSI

収極大 (680 nm 近傍) に加えて、710 nm 付近に 吸収帯を有し、これらの帰属は red Chls に由来す る。一方で、far-red PSI は、これらの red Chls の 吸収帯よりも長波長側の 737 nm、752 nm、795 nm に少なくとも 3 成分の Chl f に由来すると考えら れる吸収帯が存在した。また 77 K における定常 および時間分解蛍光スペクトル測定からは red Chl a から Chl f への迅速な励起エネルギー移動 が観測され ¹⁶⁻¹⁸、このことは生理温度においては Chl f から red Chl a への "up-hill" なエネルギー 移動が生じることを示唆している。



図10 far-red PSI三量体の構造 単量体それぞれを別の色で示した。Chlfを赤色に、

単重体それそれを別の色で示した。 他の色素を緑および灰色で示した。 Nürnberg らの分光解析により、Chl_{A-1}サイトに Chl f が結合することが提案¹⁴されていたが、本 研究において 7 つの全ての Chl f 分子は、PSI コ アの周辺領域と、PSI 単量体間の境界領域に局在 し(図 10)、初期電子供与体 Chl や初期電子受容 体 Chl_{A0}およびそれらの間に位置する Chl_{A-1}に は Chl a が位置していることが明らかとなった。 これらの結果は、Chl f 分子が電荷分離や電子伝 達反応には直接関与せず、"up-hill" なエネル ギー移動および (または)消光の役割で機能する ことを示している。

4 おわりに

本研究では、酸素発生型光合成でもっとも長波 長側に吸収極大を位置する Chl f を結合した光化 学系 I の構造を示すことができた。初期電子供与 体が Chl a であるため、アンテナ色素としてはた らく Chl f から Chl a への励起エネルギーは"uphill"な移動が生じる必要がある。また、多くの生 物の光化学系 I は Chl a が red Chl として存在し ている。この熱力学的に不利な長波長シフトした Chl の一部はクラスターを形成することにより互 いにエネルギーを共有していることを構造から 読み解くことができた。300 K における k_BT は 25 meV であることから、このエネルギー差より小 さい吸収シフトを積み重ねることにより、低エネ ルギーでもアンテナ色素として機能することが 明らかとなった。

謝辞

本稿執筆の機会をくださりました本誌編集委 員の皆様に御礼申し上げます。また、適切なご指 摘を迅速にくださった査読者の方にも感謝申し 上げます。

本研究はオーストラリア、シドニー大学の Min Chen 博士とロシア科学アカデミーの Suleyman I. Allakhverdiev 教授との共同研究により得られた ものであり、御礼申し上げます。この研究の一部 は文部科学省科学研究費補助金新学術領域研究 「光合成分子機構の学理解明と時空間制御によ る革新的光-物質変換系の創製」の補助を受けて います。 Received Jun 30, 2022; Accepted Jul 25, 2022; Published Aug 31, 2022

参考文献

- Miyashita, H., Ikemoto, H., Kurano, N., Adachi, K., Chihara, M. & Miyachi, S. Chlorophyll *d* as a major pigment. *Nature* 383, 402 (1996).
- Hu, Q. et al. A photosystem I reaction center driven by chlorophyll *d* in oxygenic photosynthesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **95**, 13319–13323 (1998).
- Tomo, T. et al. Characterization of highly-purified photosystem I complexes from the chlorophyll *d*dominated cyanobacterium *Acaryochloris marina*, MBIC 11017. *J. Biol. Chem.* 283, 18198–19208 (2008).
- Tomo, T. et al. Identification of the special pair of photosystem II in a chlorophyll *d*-dominated cyanobacterium. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 104, 7283–7288 (2007).
- Allakhverdiev, S.I. et al. Redox potential of pheophytin *a* in photosystem II of two cyanobacteria having the different special pair chlorophylls. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 107, 3924–3929 (2010).
- Itoh S. et al. Function of chlorophyll *d* in reaction centers of photosystems I and II of the oxygenic photosynthesis of *Acaryochloris marina*. *Biochemistry* 46, 12473–12481 (2007).
- Chen, M. et al. A red-shifted chlorophyll. *Science* 329, 1318–1319 (2010).
- 8. 大久保智司 (2012) 新しく発見されたクロロ フィルf. 光合成研究 22, 80-86.
- Ohkubo, S. & Miyashita, H. A niche for cyanobacteria producing chlorophyll *f* within a microbial mat. *ISME J.* 11, 2368–2378 (2017).
- Gan, F. et al. Extensive remodeling of a cyanobacterial photosynthetic apparatus in far-red light. *Science* 345, 1312–1317 (2014).

- 11. Airs, R. et al. Chlorophyll *f* and chlorophyll d are produced in the cyanobacterium *Chlorogloeopsis fritschii* when cultured under natural light and near-infrared radiation. *FEBS Lett.* **588**, 3770–3777 (2014).
- Behrendt, L. et al. Chlorophyll *f*-driven photosynthesis in a cavernous cyanobacterium. *ISME J.* 9, 2108–2111 (2015).
- Chen, M., Hernandez-Prieto, M. A., Loughlin, P. C., Li, Y. & Willows, R. D. Genome and proteome of the chlorophyll f-producing cyanobacterium *Halomicronema hongdechloris*: adaptative proteomic shifts under different light conditions. *BMC Genomics* 20, 207 (2019).
- Ho, M.-Y., Shen, G., Canniffe, D. P., Zhao, C. & Bryant, D. A. Light-dependent chlorophyll *f* synthase is a highly divergent paralog of PsbA of photosystem II. *Science* 353, aaf9178 (2016).
- Nürnberg, D. J. et al. Photochemistry beyond the red limit in chlorophyll *f*-containing photosystems. *Science* 360, 1210–1213 (2018).
- Kato, K., Shinoda, T., Nagao, R. et al. Structural basis for the adaptation and function of chlorophyll *f* in photosystem I. *Nat. Commun.* 11, 238 (2020).
- Tomo, T., Shinoda, T., Chen, M., Allakhverdiev, S. I. & Akimoto, S. Energy transfer processes in chlorophyll f-containing cyanobacteria using timeresolved fluorescence spectroscopy on intact cells. *Biochim. Biophys. Acta* 1837, 1484–1489 (2014).
- Akimoto, S., Shinoda, T., Chen, M., Allakhverdiev, S. I. & Tomo, T. Energy transfer in the chlorophyll fcontaining cyanobacterium, *Halomicronema hongdechloris*, analyzed by time-resolved fluorescence spectroscopies. *Photosynth. Res.* 125, 115–122 (2015).

Structure-function relationship of photosystem I bound with chlorophyll f

Toshiyuki Shinoda^{1*}, Koji Kato², Ryo Nagao³, Seiji Akimoto⁴, Takehiro Suzuki⁵, Naoshi Domae⁵, Jian-Ren Shen³, Fusamichi Akita³, Naoyuki Miyazaki⁶, Tatsuya Tomo^{1*}

¹Graduate School of Science, Tokyo University of Science

²Overview of Structural Biology Division, Japan Synchrotron Radiation Research Institute (JASRI)

³Research Institute for Interdisciplinary Science and Graduate School of Natural Science and Technology,

Okayama University

⁴Graduate School of Science, Kobe University

⁵Biomolecular Characterization Unit, RIKEN Center for Sustainable Resource Science (Wako)

⁶Life Science Center for Survival Dynamics, Tsukuba Advanced Research Alliance, University of Tsukuba

解説

Chl d を持つ Acaryochloris marina の新型光化学系 I 複合体の構造[‡]

¹理化学研究所 放射光科学研究センター
 ²名古屋大学大学院 理学研究科
 ³兵庫県立大学大学院 理学研究科
 川上 恵典^{1*}、伊藤 繁²、菓子野 康浩^{3*}

植物、藻類、シアノバクテリアの酸素発生型光合成で働く光化学反応ではクロロフィル (Chl) a が反応中心として働いている。唯一の例外は、約 25 年前に日本の研究者により発見された Chl d を使うシアノバクテリア Acaryochloris の仲間である。Acaryochloris は、遠赤色光も吸収できる Chl d を主色素として光合成を行う。Chl d の励起によって得られる遠赤色光のエネルギーは、他の酸素発生型光合成生物が用いる Chl a が吸収する赤色光のエネルギーより 80mV も低い。しかし、Acaryochloris marinaの持つ光化学系 I、II 反応中心の構造や、その中で光化学反応がどのように働き他の酸素発生型光合成と同等の機能を発揮するかの詳しい仕組みは明らかではなかった。我々の共同研究グループは、冷陰極電界放出型の電子銃を備えた新型の国産クライオ電子顕微鏡 CRYOARM300 を用いて、A. marinaのもつ二つの光化学系のうち、光化学系 I の原子レベルでの構造を 2.6 オングストローム分解能での決定に成功した。その詳細を報告する。

1. はじめに

植物、藻類、シアノバクテリアおよび光合成細 菌が営む光合成は、タイプIとタイプIIと呼ばれ る2種類の光化学反応系で駆動される。反応中心 構造はタイプI同士、タイプII同士である程度似 ている。しかし結合する色素は各々で違い、タン パク質のアミノ酸配列もかなり違い、弱い相同性 しか示さない。高等植物や藻類、シアノバクテリ アの酸素発生型光合成ではそれぞれタイプIとタ イプIIに属する光化学系I(PSI)と光化学系II (PSII)が直列に働く¹。PSI²、PSII³反応中心は、 可視光のみを吸収する Chlaを主要色素として結

合し、Chl b, cやフィコビリン色素などは周辺の アンテナ複合体に結合する。一方、非酸素発生型 の光合成細菌は、タイプ I かタイプ II のどちらか の反応中心だけをもち、主として 800–900 nm の 領域の近赤外光を吸収するバクテリオクロロ フィル(BChl)を結合している。しかし、本稿で扱 うシアノバクテリア Acaryochloris marina は、新 タイプの色素 Chl d を主要色素としてもつ酸素発 生型光合成生物として、1996 年に宮下らにより パラオで発見された⁴。Chl d は、可視光だけでな く700-750 nm 領域の遠赤色光も吸収できる。そ れまで藻類の一部が Chl d を少量含有する事が知 られていたが、これは他のクロロフィルの分解産 物だと考えられていた。しかし、A. marina は Chl dを 95%以上含むので、当初この光合成系の発見 は、可視光のみを吸収する Chl a を使う「酸素発 生型光合成」と、近赤外光も吸収できるバクテリ オクロロフィルを使う「光合成細菌の非酸素発生 型光合成」を、橋渡しするミッシングリンクの発 見であるとも考えられた。

Chl d の Qy 吸収帯の極大波長は有機溶媒中では 686 nm (生体中では 700-750 nm) で、Chl a の

hyogo.ac.jp

^{*}解説特集「光化学系 I の構造の多様性と光環境適応」

^{*}連絡先 E-mail: kawakami.k@spring8.or.jp, kashino@sci.u-

661 nm (生体中では 670–700 nm) よりも 25 nm 長 い。このため、Chl *d* が吸収し光化学反応に利用 できる光の最低エネルギーは Chl *a* よりも 80 mV 低いことになる。この低い光エネルギーで *A*. *marina* の PSI、PSII が Chl *a* 型と同様の光化学反 応を如何に駆動するのかは、長い間の疑問であっ た。

A. marina は、パラオ諸島のホヤから単離され た Acaryochloris 6 種の一つで、試験管内で培養、 同定された。発見以降、その低光エネルギー駆動 の光合成のメカニズムを明らかにすべく、多くの 研究が行われてきた。A. marina は Chl d 以外に 5%程度の Chl a を持つので、Chl d が光を集める だけのアンテナ色素なのか、それとも Chl a のよ うに光化学反応も担うのかははっきりせず、Chl d の機能が詳細に検討されてきた。単離された PSI のポリペプチド組成は Chl a 型光合成系の PSI とほぼ同じであったが⁵、光で誘起される酸化還 元差スペクトルの吸収極大波長は 740 nm で、既 知の PSI 反応中心の示す極大 700 nm より 40 nm も長波長であった⁵。既知の PSI の反応中心色素

(Chl *a*- Chl *a*' スペシャルペア)は 700nm に吸 収極大を示し、P700 と呼ばれていた。これにあ わせて、*A. marina*の PSI 反応中心色素は P740 と 名づけられた⁵。これで*A. marina*の PSI では反応 中心にも Chl *d* が使われていることが示された。 P700 が Chl *a* と *a*'のヘテロダイマーであること から^{2,67}、P740 は Chl *d* と *d*'のヘテロダイマーと 推測された⁸⁻¹⁰。

このように、A. marina の PSI は Chl a 型の PSI とは色素に相違があるものの、他の電子伝達成分 (3種の鉄硫黄センターやキノンなど)や、反応 中心色素の酸化還元電位などの、生化学的、分光 学的性質にはあまり相異はなかった ^{5-8,11,12} した がって、遠赤色光の弱い光子エネルギーで、どの ようにして Chl a 型の光合成生物と同じような光 化学反応を行えるのかという、もっとも基本的で 重要な疑問はまだ完全には解決されていない。 PSI、II 反応中心の構造解明がこの解決に役立つ と期待されてきた。

現在までに知られているタイプI反応中心複合体は、Chl a を主色素とする高等植物、藻類、ほ

とんどのシアノバクテリアの系 I、ヘリオバクテ リアや緑色硫黄光合成細菌のような光合成細菌 の I 型反応中心、Chl f を持つシアノバクテリア の系 I、Chldを持つシアノバクテリアの系Iの4 種に大きく分けられる。これらのうち、前3者の 構造がすでに解析ずみである。これらは、お互い に色素の種類、数、性質も異なる。もっとも早く 構造が解明されたのは、Chl a を主要色素とする 好熱性シアノバクテリア Thermosynechococcus elongatus の PSI 反応中心の構造²で、これがタイ プI型反応中心の全体像の解明にも大きく貢献し た。さらに高等植物の PSI 構造も解明された¹³。 最近2020年には他の特異なシアノバクテリア種、 Halomicronema hongdechloris および Fischerella thermalisの PSI 構造も、明らかにされた^{14,15}。こ れらの種は、Chl d よりも少し長波長の遠赤色光 を吸収する別種のクロロフィル Chl f を遠赤色光 条件下で作る。遠赤色光のみの室内培養では、Chl fをクロロフィル全体の10%程度蓄積し、PSI複 合体に結合する 90 分子のクロロフィルのうち 7 分子が Chlf であった¹⁴。可視光下では Chlf は作 らない。ChlfはPSI 周縁部のみに偏在すると推 定され、残り83分子はChlaである^{14,15}。反応中 心色素は P700 で、Chlf が吸収した光エネルギー は、アップヒルのエネルギー移動により P700 に 渡された後、光化学反応に利用される。一方 2017 年に構造が明らかにされた BChlgを主要色素と する光合成細菌、Heliobacterium modesticaldum¹⁶ のタイプ I 反応中心は、800 nm を中心にした近 赤外光を利用する。2021年に構造解明された BChl a を主要色素とする緑色硫黄光合成細菌 Chlorobaclum tepidum の I 型反応中心¹⁷はさらに 長波長の840 nm を中心に近赤外光を利用する。 したがって、A. marina PSIは、Chl a 型のタイプ I 反応中心と、光合成細菌のタイプ I 反応中心の 間に位置する。我々は、クライオ電子顕微鏡によ り、A. marina PSI の構造を 2.6 Å の分解能で解析 したので18、ここに簡単に紹介する。

2.A. marina PSI の全体構造とサブユニット組成、 新規サブユニット Psa27 の同定

Cryo-EM によって解析された A. marina PSI の 全体構造は、他のシアノバクテリア(Chl a タイ プ)の PSI^{2,12,13,16} と同様に三量体を形成し、その 単量体は11個のサブユニット(PsaA, PsaB, PsaC, PsaD, PsaE, PsaF, PsaJ, PsaK, PsaL, PsaM, Psa27) で構成されていた(図1A-D)。すでに報告され ている Chla タイプの PSI 構造と比較するために 平均二乗偏差(RMSD)を見積もったところ、そ の値は 1.09 Å (T. elongatus PSI) 、 1.05 Å (Synechocystis sp. PCC 6803 PSI) 、 1.11 Å (H. hongdechloris PSI)となった。これらの値から、A. marina PSI の全体構造は他の Chl a タイプの PSI とのずれがあるものの、類似した構造であること がわかった。しかし、ゲノム¹⁹の通り、A. marina PSI では T. elongatus PSI に存在する PsaX が無く、 また高等植物由来 PSI に存在する PsaG と PsaH

も存在しなかった。一方、興味深い点として、こ れもゲノムの通り、ほとんどの PSI が持つ PsaI が 見つからず、3量体型 PSI では単量体間の境界面 にある PsaI の位置に、A. marina PSI では Psa27 が 同定された。これまでの A. marina PSI の研究で、 Psa27 が PsaI の代わりに PSI の構造安定化に寄与 していることが示唆されていたが、その配置を明 確に同定できていなかった²⁰。しかし本研究に よって、Psa27 のアミノ酸残基の側鎖と cryo-EM マップの形状が一致したことから、初めて A. marina PSI 内の Psa27 の配置が特定された(図 1C)。

ここで、A. marina PSI内の Psa27 を例として、 cryo-EM によるタンパク質複合体内の新規サブ ユニット同定の流れについて紹介する。まず、新 規サブユニットを同定するには「その候補となる





(A) ルーメン側から見たA. marina PSIのcryo-EMマップ。(B) 図1Aを90°回転させて膜平面から見たA. marina PSIのcryo-EM map。(C) cryo-EMマップに基づいて同定したA. marina PSIのサブユニットとその配置。(D) 図1Cを 90°回転させたA. marina PSIのサブユニットとその配置。

アミノ酸配列情報」と「アミノ酸残基の側鎖を評 価できる分解能」が必要となる。次に、Psa27を A. marina PSI内で同定する際、モデルの構築や修 正作業に用いるプログラム Coot²¹でアラニンモ デルを構築し、Tyr や Phe、Arg といった側鎖を 判別しやすいアミノ酸残基の配置を cryo-EM マップから探索した(図2)。その後、α-helixの 折り返しやねじれ構造をつくる Proの配置と、そ の他の特徴的なアミノ酸の側鎖(Met や Ile など) の配置を探索しつつ、個々のアミノ酸残基のラマ チャンドラン・プロットや rotamer、周辺環境と の接触具合(clash score)を評価し、cryo-EM マッ プに合うようにアミノ酸残基の変換処理・精密化 を行った。

新規サブユニットを同定する場合、3.0 Åを下 回る分解能ではアミノ酸の側鎖の特徴的な形状 を判別できず、同定困難になることが多い。過去 の PSII の X 線結晶構造解析を例に挙げると、3.0 – 3.8 Å 分解能では未同定もしくは間違って配置 同定されたサブユニットが複数存在した²²⁻²⁴。そ して、たとえ分解能が高くてもサブユニットのア ミノ酸配列情報がなければ、未同定サブユニット として登録するほかない²⁴⁻²⁶。タンパク質構造解 析において『分解能の数値』は非常に重要である が、アミノ酸配列や架橋実験によるサブユニット 間の相互作用といった立体構造解析以外の情報 も、立体構造を解析する上でサブユニットの配置 やその相互作用を明らかにするために重要であ ることを留意してもらいたい。

3.A. marina PSI で同定された補欠分子

A. marina PSI 単量体内において、70 分子の Chl d、1 分子の Chl d'、12 分子の α-カロテン (Car)、 2 分子のフェオフィチン (Pheo) a、2 分子のフィ



図2 A. marina PSIのサブユニットであるPsa27の同定手順。

(A) Psa27のアミノ酸配列。側鎖の形状を判断しやすいアミノ酸残基を青色 (Met, Ile) と赤色 (Pro, Phe, Tyr, Arg) で示す。 (B) Cryo-EMマップの形状からアミノ酸残基 (Pro, Ile) の配置を評価する。(C) Cryo-EMマップの形状 からアミノ酸残基 (Phe, Tyr, Arg) の配置を評価する。

ロキノン (PhyQ)、3 個の鉄硫黄クラスター (Fx、 F_A、F_B) が同定され、脂質として 2 分子のホス ファチジルグリセロール (PG) と 1 分子のモノ ガラクトシルジアシルグリセロール (MGDG)、 そして 84 分子の水が同定された。同定された補 欠分子の配置は他の Chl a タイプの PSI のものと 概ね同じであった。しかし、その組成や水分子の 配置、そして各補欠分子周辺のアミノ酸残基組成 には、他の Chl a タイプの PSI との違いがみられ た。この違いは、A. marina PSI が Chl a ではなく Chl dをもつことによる構造的な特徴であり、Chl dを利用した光捕集・電子伝達反応を理解する上 で重要な発見である。

A. marina PSI のスペシャルペア P740 (P_A/P_B) は、Chl d と d'のヘテロダイマーと同定された。 そして、P_A (Chl d') 側では、3 つの水分子 (W1W3)を同定することができた(図3)。これらの 水分子は周辺のアミノ酸残基(Y601/A, S605/A, N608/A, S741/A, Y745/A) および1分子の Chldと 水素結合を形成しており、その相互作用は T. elongatus PSI のものと大きく異なっていた。この ような相互作用の違いは、Chl d のホルミル基と、 P_A周辺のアミノ酸残基の相異によるものである。 一方、P_B(Chl d) 側には P_A 側のような水分子を 介した水素結合ネットワークは存在しなかった ものの、PBから少し離れた部位で、T. elongatus PSIとは異なるアミノ酸残基と水分子との水素結 合ネットワークを見つけることができた。これは、 T. elongatus PB 近傍の T597/B と H601/B が、A. marina PSI ではそれぞれ V594/B と N598/B になっ ているためである。PSI のスペシャルペアの電荷 分布比 (PA⁺/ PB⁺) は周辺のタンパク質環境の



図3A. marina PSIの電子伝達反応に関与する補欠分子とその周辺の構造。

(A) 電子伝達反応に関与する補欠分子の配置。(B) P740の配置とその周辺構造。(C) 図5Bを疑似C2軸側から見た図。(D) P740の酸化還元電位に影響を与えるアミノ酸残基の配置。A. marina PSI (PDB code: 7COY) とT. elongatus PSI (PDB code: 1JB0) の構造モデルを重ね合わせている。



図4A. marina PSIの色素分析。

A. marina PSI三量体から色素を抽出し、HPLCで分析した。430 nmのクロマトグラムを示した。 α -Car, α -carotene; Chl, chlorophyll; Phe, pheophytin; Zea, zeaxanthin。下の表は、HPLC分析による各色素のChl d に対するモル比を示したものである。括弧内は、標準誤差 (n = 5)。

影響を受けていると考えられるため²⁷、2つの生物種で見られたこれらのアミノ酸構成と水素結

合ネットワークの違いは、Chl 組成の異なる PSI の機能を理解する上で重要な情報である。

A. marina PSI の色素分析で検出された Chl の多 くは Chl d であったが、わずかながら Chl a も確 認された(図4)。従来の研究ではA. marina PSI では Chl a が電子伝達鎖成分の1つ(A₀)として 機能していると提案されていた^{28,29}。しかし、Chl a と Chl d の構造的な違いは Chl のクロリン環の 第3位にある官能基 (Chl a: ビニル基, Chl d: ホ ルミル基)であり(図5A)、今回得られた cryo-EM マップの精度ではビニル基由来の炭素(C) とホルミル基由来の酸素(O)を区別することは できない。このため、本研究ではA. marina PSIの Chl は全て Chl d と同定した。また、多くの Chl aタイプの PSI はカロテノイドとして β-Car を含ん でいるが、A. marina PSI では β-Car の代わりに α-Carを含んでいることが以前より報告されていた ^{30,31}。本研究の色素分析結果からもA. marina PSI 内のカロテノイドは α -Car であった(図 4)。 β -Car と α-Car の構造的な違いは分子両端のリング 構造にあり(β-Car:2個のβ環,α-Car:β環とε環)

(図 5B)、ビニル基とホルミル基の区別ができ なかったことと同様に、今回得られた cryo-EM マップの精度では β 環と ε 環を区別することは できなかった。また、色素分析の結果、従来の報 告では知られていないカロテノイドが見出され た。リテンションタイムと吸収スペクトルの標準



図5 色素の分子構造。

(A) クロロフィル (Chl) の分子構造。Chl aは第三位の官能基がビニル基であるのに対し、Chl dではホルミル 基である。(B) カロテノイドの分子構造。β-カロテンの2つのリング構造は両方ともβ環であるのに対し、α-カ ロテンでは片方のリング構造はε環である。 色素との比較によりゼアキサンチン (zeaxanthin) と同定され、反応中心当たり1分子が結合してい る可能性がある。ゼアキサンチンは構造変化や熱 放散など、光合成の制御に重要な働きをする分子 なので、もし結合しているなら、その結合部位の 特定は興味深いところである。しかし、ゼアキサ ンチンは、 β -Car の分子両端のリングに OH 基が 付加された分子構造であり、結合していたとして も今回得られた cryo-EM マップの精度では、や はり β -Car/ α -Car と区別することはできない。こ れらのことから、本研究で検出した *A. marina* PSI 内のカロテノイドは全て Unknown ligand (Ligand ID: UNL)と同定してある。

タンパク質の立体構造解析において、原子の区 別や水素結合及び水素の位置を決定することは 極めて困難な課題である。X線が原子の周りの電 子雲に散乱されたことによって検出される電子 密度を見ている X 線結晶構造解析に対し、電子 顕微鏡構造解析では電荷分布の情報を含む、分子 のクーロンポテンシャルを見ている(故に、電子 顕微鏡構造解析で得られた cryo-EM マップが電 子密度マップと表現されているのを時々見かけ るが、これは間違いである)。電子線は負電荷を 持つため、同じ原子でも電荷状態が異なれば、分 解能に依存してその電子線散乱因子は大きく変 化する³²。特に、負電荷を持つ酸素の低分解能領 域での電子線散乱因子は負の値となる。このため、 今後、この特性を利用した電子線構造解析とその 評価を行っていくことで、例えば Chl a と Chl dの判別で今回問題となったような炭素(C)と酸 素(O)を区別することも可能になると期待され る。

4.*A. marina* **PSI** の電子伝達鎖 A₀の同定と、その 機能についての考察

A. marina PSI の補欠分子の中で最も興味深い のは、電子伝達鎖にある第一次電子受容体 A₀ (A_{0A} と A_{0B})の両方が Pheo a であったことであ る。先に述べた通り、従来、A. marina PSI の A₀ は Chl a と考えられていた。しかし、cryo-EM マッ プには、Chl の Mg²⁺由来のマップが全く検出され なかった(図 6)。加えて、B-branch 側の A₀(A_{0B}) では、Chl の Mg^{2+} の配位子となるアミノ酸残基が *T. elongatus* のような Met ではなく Leu (L665/B) となっており、Chl の Mg^{2+} が配位子と結合できる 構造環境ではなかった。一方の A-branch 側の A_{0A} に近接するアミノ酸残基は *T. elongatus* PSI と同 じく Met であったものの、先に述べた通り A_{0A} に は Mg^{2+} 由来のマップは検出されなかった。そし て、*A. marina* PSI の色素分析の結果、1 分子の Chl *d* あたり約 2 分子の Pheo *a* を見積もることがで き、さらに Pheo *d* が検出されなかった。これら のことから、私達は *A. marina* PSI の A_0 (A_{0A} と A_{0B}) を Pheo *a* と同定した。

当初私達は、3.3 Å 分解能のマップを得て、A. marina PSI の構造解析を進めつつ、さらなる分解 能向上に取り組んでいた。3.3 Å 分解能でも Ao が Pheo a であることを cryo-EM マップから強く示 唆できていた。しかし、中分解能レベルのマップ 精度で補欠分子の同定を行うことは、光合成研究 分野にミスリードを与える可能性があると判断 し、より高分解能の 2.6 Åの cryo-EM マップを取 得して A₀の正確な評価を行った。つまり、登録 された PDB (構造モデル) のみを見ても、そのモ デルがどの程度正確に構築・評価されたのかを判 断することは難しい。このため、タンパク質の構 造モデルを見る際は、モデルのみでなくそのマッ プも取得し(電子顕微鏡構造解析の場合は実空間 の3Dマップで、X線結晶構造解析の場合は構造 因子)、登録された構造モデルを研究者自ら評価・ 議論する必要があろう。

では、なぜ多種生物の PSI と異なり、A. marina PSI では A₀ は Pheo a なのだろうか?この疑問に ついて、各補欠分子(Chl a, Chl d, Pheo a)の酸化 還元の中間電位(Em)と、各スペシャルペアの励 起状態(P740*と P700*)の還元力の違いから考察 してみた。各補欠分子(Chl a, Chl d, Pheo a)のア セトニトリル中での Em はそれぞれ-1100 mV、-910 mV、-750 mV であり、Pheo a の Em が最も高 い。そして、P740の励起状態(P740*)の還元力 は 1.68 eV と、Chl a タイプの PSI の P700*の還元 力(1.77 eV)と比べて 0.09 eV 低くなっている^{33,34}。 これらのことから、Chl d を主成分として電子伝 達反応を行う A. marina PSI は、Pheo a を A₀ とし



図6 P740とA₀、アクセサリーChl (Acc)の配置とその周辺構造。

(A) P740 (P_A/P_B)とA₀ (A_{0A}とA_{0B})のcryo-EMマップとそれらの構造モデル。P_A (Chl d)のメチルエステル基はP_B (Chl d)のものとは逆向きになっている。そして、A_{0A}とA_{0B}にはChlに存在するMg²⁺由来のマップが検出されず、色素分析の結果も踏まえてPheo aと同定した。(B) A-branch側のA_{0A}、Acc_A、および周囲のタンパク質環境の配置。(C) B-branch側のA_{0B}、Acc_B、および周囲のタンパク質環境の配置。

て利用するのがより適切であると考えられる。し かし、 A_0 が Pheo a であると、第二次電子受容体 PhyQ からの逆電子移動反応が起こる可能性が高 くなると考えられるものの、これまでの研究では、 P740*から A_0 、 PhyQ への電子移動速度は、P700* から A_0 、 PhyQ への電子移動速度と同じであるこ とが報告されている²⁹。このように、A. marina PSI の A_0 (Pheo a) については解決すべき点が残さ れている。今後、A. marina PSI の各補欠分子のよ り正確な Em 測定、そして変異体解析や理論研究 といった様々な研究手法を用いて、A. marina PSI の電子移動反応において A_0 が Pheo a である物理 化学的意義を調べていく必要がある。

5. A. marina PSI の光捕集に関与する Chl d と α-Car の配置

A. marina PSI では、Chl *d* と α-Car が光エネル ギーを吸収し、そのエネルギーは最終的に P740 に伝達される。A. marina PSI の色素配置は Chl a タイプの PSI のものと類似していたが (図 7A)、 各色素周辺のアミノ酸残基の相異や色素配置の 微細なずれ、さらにはいくつかの色素の欠如が確 認された。いくつかの Chl d のホルミル基は、そ の周辺のアミノ酸残基と水素結合を形成してい ることが確認され、そして Chl d 38、52、53 と Car4007 のリング (α 環または ε 環) の配置は T. elongatus PSI のものと異なっていた。これら A. marina PSI の特徴的な構造は、今後の A. marina PSI の光捕集研究の着眼点になると思われる ³⁵。

一方、当初同定することができていなかった *T. elongatus* PSI の Chl *a* 11 (1105/A)、14(1108/A)、17 (1111/A)、18 (1112/A)、26 (1120/A)、56 (1210/B)、 86 (1301/F) に対応する 7 つの Chls が、*A. marina* PSI でも存在している可能性が出てきた(図 7B) ³⁵。当初の研究でこれらの Chl *d* を同定できなかっ たのは、おそらく試料調製・グリッド作製での部

分的解離によるものと考えられる。また、私達に 遅れて Xu らが A. marina PSI で同定し、T. elongatus PSI には対応する Chl a が存在しない 2 つの Chl 配置 (Chl d 1802 と 2601) について ³⁶、 私達のその後の解析で Chl d 2601 についてはそ の差マップを確認することができた³⁵。このよう に、主に複合体の外縁部に位置する Chld が同定 されつつあり、結合 Chld 分子数は今後、70 分子 よりも増える可能性がある。しかし、T. elongatus PSIのChla88(配位子はH39/J)に対応する部位 は、その配位子に相当するアミノ酸残基が F49/J であるためにこの部位に Chld があるとは考えら れず (図 7C)、また T. elongatus PSI の Chl a 95 (配位子は A23/X)に相当する Chld についても、 A. marina PSI にはそもそも PsaX は存在しないた めこの部位にも Chld は無いと考えられる。この

ため、A. marina PSI に結合している Chl 分子数 は、T. elongatus PSI よりもやはり少ないとみられ る。以上のことから、今回同定した Chl d 数につ いては未だ問題が残されているものの、本研究に よって A. marina PSI 内の色素周辺のアミノ酸残 基の変化と色素配置の微細な変化を明らかにす ることができた。

6. おわりに

このように、本研究によって A. marina PSI の ユニークな立体構造とその機能の詳細が明らか になってきた一方で、(1) A. marina PSI 内にあ る A₀ (Pheo a) の電位とその電子伝達メカニズ ムはどのようになっているのか?、(2) Chl a は A. marina PSI 内に含まれていて電子伝達反応に 関与しているのか?、(3) インタクトな A. marina



図7 A. marina PSIの色素配置とその評価。

(A) ルーメン側から見たA. marina PSIの色素配置。Chlの番号はAdolphs et al.³⁷に基づいてナンバリングしている。(B) A. marina PSI (PDB code: 7COY)内で存在している可能性があるChlの配置。図内のモデルはT. elongatus PSIを示している。(C) PsaJ周辺の構造。T. elongatus PSIではH39/JがChl a 88の配位子であるのに対し、A. marina PSIではこのアミノ酸残基はF49/Jとなっており、Chlの配位子にはならない。

PSIのChl 数とその配置は?、といった多くの疑 問がまだ残されている。(1)については、今回 得られた構造情報に基づいて機能解析・理論研究 を進めていくことで、その詳細を明らかにするこ とができると期待される。(2) については、本 稿で述べた通り、現状の分解能では Chl d (ホル ミル基) と Chl a (ビニル基) を区別することは できない。例え 2.0 Å 分解能を超える crvo-EM マップを取得できたとしても、通常の構造解析手 法では炭素と酸素を区別することは容易ではな い。しかし、前述のように、負電荷を持つ酸素の 電子線散乱因子の特性を利用した構造解析を行 うことで、今後、電子顕微鏡構造解析によって Chl d(ホルミル基) と Chl a(ビニル基) を区別でき る可能性がある。(3)については、単粒子解析 が行われている全ての生体試料に当てはまるこ とだが、試料調製やグリッドの作製時にタンパク 質複合体内のサブユニットや補欠分子の部分的 脱離が起こりやすい。本研究で解析したA. marina PSIの Chl d と α-Car の数は Xu らが報告したも のと異なっており36、その後の私達のマップと構 造モデルを再評価することにより、一部の色素が 脱離してしまっている兆候を確認した 35。また、 未同定の脂質や界面活性剤などもある 35。よりイ ンタクトな A. marina PSI の構造・機能を明らか にするためには、試料調製・グリッド作製方法の 改良を行うとともに、様々な解析法を駆使して研 究を進めていく必要があると考えている。

本研究によって、未解明だった A. marina PSI の Chl dを用いた光捕集・電荷分離・電子伝達反応 の仕組みが明らかとなってきた。A. marina PSI 上 での Chl d から P740 へのエネルギー移動の励起 子理論モデルによる解析も可能になった³⁵。A. marina PSI の全体構造と補欠分子の配置、および その相互作用の多くは Chl a タイプの PSI と類似 していたが、Chl a ではなく Chl d であることで、 周辺のアミノ酸環境とそれらとの相互作用、そし て水分子の配置の違いが生じていることを確認 することができた。そして、最も興味深い点は A. marina PSI の A0 が Pheo a であったことで、A. marina PSI は低エネルギーの遠赤色光を用いた 電荷分離・電子伝達反応を行うために、P740 周 辺と A₀の構成を変化させることで構造の最適化 を行ったと推察される。

可視光型の反応中心と、800-900 nm の光を使 う反応中心との間に位置する反応中心の全体像 を理解するためには、A. marina PSII の構造が明 らかになるのを待つ必要があろう。しかし、我々 のグループが解明した A. marina PSI の構造は、 光合成機構というものが想像以上に柔軟である ことを示す。実際に理論モデル上で Chl a と Chl d を相互に入れ替えると機能もほぼ入れ替わり、 それぞれの反応中心は効率よい光捕集機能を示 す 35。このようなことを明らかにすることができ たのは、宮下英明氏らの慎重綿密な探査・研究に より Chl d を持つ A. marina が自然界から単離さ れ、純粋培養されていたおかげである。これは、 「自然界に存在するあらゆる藻類を網羅的に収 集し、その全体像を明らかにするとともに遺伝子 資源を保存しよう」という宮地重遠氏らの構想で 設立された釜石マリンバイオテクノロジー研究 所(三陸津波で消滅)を中心として行われた、当 時としては先進的な研究の賜物であり、ここに深 く敬意を表します。

謝辞

個々のデータ取得に関わった方の名前を挙げ ませんでしたが、上記の研究成果は多くの共同研 究者や学生のご協力によるものであり、ここに感 謝申し上げます。

Received Jul 31, 2022; Accepted Aug 2, 2022; Published Aug 31, 2022

参考文献

- Nelson, N. & Junge, W. Structure and energy transfer in photosystems of oxygenic photosynthesis. *Annu. Rev. Biochem.* 84, 659–683 (2015).
- Jordan, P. *et al.* Three-dimensional structure of cyanobaoterial photosystem I at 2.5 Å resolution. *Nature* 411, 909–917 (2001).
- Umena, Y., Kawakami, K., Shen, J. R. & Kamiya, N. Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II at a resolution of 1.9Å. *Nature* 473, 55–60 (2011).

- 4. Miyashita, H. *et al.* Chlorophyll *d* as a major pigment. *Nature* **383**, 402 (1996).
- Hu, Q. *et al.* A photosystem I reaction center driven by chlorophyll *d* in oxygenic photosynthesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95, 13319–13323 (1998).
- Kobayashi, M. *et al.* Chlorophyll *a*'/P-700 and pheophytin *a*/P-680 stoichiometries in higher plants and cyanobacteria determined by HPLC analysis. *Biochim. Biophys. Acta – Bioenerg.* **936**, 81–89 (1988).
- Nakamura, A., Tanaka, S. & Watanabe, T. Normalphase HPLC separation of possible biosynthetic intermediates of pheophytin *a* and chlorophyll *a*'. *Anal. Sci.*17, 509–513 (2001).
- Itoh, S. *et al.* Function of chlorophyll *d* in reaction centers of photosystems I and II of the oxygenic photosynthesis of *Acaryochloris marina*. *Biochemistry* 16, 12473–12481 (2007).
- Hastings, G. Time-resolved step-scan Fourier transform infrared and visible absorption difference spectroscopy for the study of photosystem I. *Appl. Spectrosc.*55, 894–900 (2001).
- Akiyama, M. *et al.* Stoichiometries of chlorophyll *d*/PSI and chlorophyll *a*/PSII in a chlorophyll *d*dominated cyanobacterium *Acaryochloris marina*, Jpn. *J. Phycol.* 52, 67–72 (2004).
- Telfer, A. *et al.* Electron transfer reactions in photosystem I and II of the chlorophyll *d* containing cyanobacterium, *Acaryochloris marina. Photosynth. Res.* 91, 143 (2007).
- Santabarbara, S. *et al.* Kinetics of phyllosemiquinone oxidation in the Photosystem I reaction centre of *Acaryochloris marina. Biochim. Biophys. Acta – Bioenerg.* 1817, 328–335 (2012).
- Amunts, A., Drory, O. & Nelson, N. The structure of a plant photosystem I supercomplex at 3.4 Å resolution. *Nature* 447, (2007).
- Kato, K. *et al.* Structural basis for the adaptation and function of chlorophyll *f* in photosystem I. *Nat. Commun.* **11**, 238 (2020).
- Gisriel, C. *et al.* The structure of Photosystem I acclimated to far-red light illuminates an ecologically important acclimation process in photosynthesis. *Sci. Adv.* 6, eaay6415 (2020).
- Gisriel, C. *et al.* Structure of a symmetric photosynthetic reaction center-photosystem. *Science* 357, 1021–1025 (2017).
- Chen, J. H. *et al.* Architecture of the photosynthetic complex from a green sulfur bacterium. *Science* **370**, (2020).

- Hamaguchi, T. *et al.* A new cryo-EM system for single particle analysis. *J. Struct. Biol.* 207, 40–48 (2019).
- Swingley, W. D. *et al.* Niche adaptation and genome expansion in the chlorophyll *d*-producing cyanobacterium *Acaryochloris marina*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105, 2005–2010 (2008).
- Tomo, T. *et al.* Characterization of highly purified photosystem I complexes from the chlorophyll *d*dominated cyanobacterium *Acaryochloris marina* MBIC 11017. *J. Biol. Chem.* 283, 18198–18209 (2008).
- Nicholls, R. A., Tykac, M., Kovalevskiy, O. & Murshudov, G. N. Current approaches for the fitting and refinement of atomic models into cryo-EM maps using CCP-EM. *Acta Crystallogr.* D74, 492–505 (2018).
- Ferreira, K. N., Iverson, T. M., Maghlaoui, K., Barber, J. & Iwata, S. Architecture of the photosynthetic oxygen-evolving center. *Science* 303, 1831–8 (2004).
- Kamiya, N. & Shen, J.-R. Crystal structure of oxygenevolving photosystem II from *Thermosynechococcus vulcanus* at 3.7-A resolution. *Proc. Natl. Acad. Sci.* USA 100, 98–103 (2003).
- Loll, B., Kern, J., Saenger, W., Zouni, A. & Biesiadka, J. Towards complete cofactor arrangement in the 3.0 A resolution structure of photosystem II. *Nature* 438, 1040–4 (2005).
- 25. Gisriel, C. J. *et al.* Structure of a monomeric photosystem II core complex from a cyanobacterium acclimated to far-red light reveals the functions of chlorophylls *d* and *f. J. Biol. Chem.* **298**, 101424 (2022).
- Kato, K. *et al.* Structural basis for the absence of low energy chlorophylls in a photosystem I trimer from *Gloeobacter violaceus*. *eLife* 11, 1–34 (2022).
- Saito, K. & Ishikita, H. Cationic state distribution over the P700 chlorophyll pair in photosystem I. *Biophys. J.*101, 2018–2025 (2011).
- Itoh, S. *et al.* Function of chlorophyll *d* in reaction centers of photosystems I and II of the oxygenic photosynthesis of *Acaryochloris marina*. *Biochemistry* 16, 12473–12481 (2007).
- Kumazaki, S., Abiko, K., Ikegami, I., Iwaki, M. & Itoh, S. Energy equilibration and primary charge separation in chlorophyll *d*-based photosystem I reaction center isolated from *Acaryochloris marina*. *FEBS Lett.* 530, 153–157 (2002).
- 30. Tomo, T. *et al.* Characterization of highly purified photosystem I complexes from the chlorophyll *d*-

dominated cyanobacterium *Acaryochloris marina* MBIC 11017. *J. Biol. Chem.* **283**, 18198–18209 (2008).

- Hu, Q. *et al.* A photosystem I reaction center driven by chlorophyll *d* in oxygenic photosynthesis. *Proc. Natl. Acad.Sci. USA* **95**, 13319–13323 (1998).
- 32. Yonekura, K. *et al.* Ionic scattering factors of atoms that compose biological molecules. *IUCrJ* **5**, 348–353 (2018).
- Kobayashi, M. *et al.* Physicochemical Properties of Chlorophylls in Oxygenic Photosynthesis — Succession of Co-Factors from Anoxygenic to Oxygenic Photosynthesis. in *Photosynthesis* Chap. 3, InTech, doi: 10.5772/5546060. (2013). doi:10.5772/55460.
- Komatsu, H. *et al.* Physicochemical properties of divinyl chlorophylls *a*, *a*' and divinyl pheophytin *a* compared with those of monovinyl derivatives. *Photomed. Photobiol.* 36, 59–69 (2014).

- Kimura, A. *et al.* Theoretical model of the far-redlight-adapted photosystem I reaction center of cyanobacterium *Acaryochloris marina* using chlorophyll *d* and the effect of chlorophyll exchange. *J. Phys. Chem. B* (2022) **126**, 4009-4021 (2022).
- 36. Xu, C. *et al.* A unique photosystem I reaction center from a chlorophyll *d*-containing cyanobacterium *Acaryochloris marina*. *J. Integr. Plant Biol.* **63**, 1740-1752 (2021)
- Adolphs, J., Müh, F., Madjet, M. E. A., Am Busch, M. S. & Renger, T. Structure-based calculations of optical spectra of photosystem I suggest an asymmetric light-harvesting process. *J. Am. Chem. Soc.* 132, 3331–3343 (2010).

Structure of a novel type photosystem I of *Acaryochloris marina* enabling the far-red light-utilization

Keisuke Kawakami^{1*}, Shigeru Itoh², Yasuhiro Kashino^{3*}

¹ Biostructural Mechanism Laboratory, RIKEN SPring-8 Center
 ² Graduate School of Science, Nagoya University
 ³ Graduate School of Science, University of Hyogo

表紙の紹介

世界最小細胞数の多細胞生物・シアワセモ

東京工業大学科学技術創成研究院化学生命科学研究所 若林憲一

テトラバエナ(Tetrabaena socialis)は、モデル単細胞緑藻クラミドモナス(Chlamydomonas reinhardtii)に似た 4 つの細胞が四角に並んだ形態の多細胞緑藻である。クラミドモナスの栄養状態が悪くなって集合した姿ではないかという議論もあったが、2013年に4細胞で1個体のれっきとした多細胞生物であることが報告され¹、このときにシアワセモという可愛らしい和名がつけられた。細胞が4つ(シ)合わさって(アワセ)いること、幸運にして初めて多細胞化したこと…など、いくつかの意味が込められたようだ。現時点で「世界最小細胞数の多細胞生物」である。

テトラバエナやクラミドモナスが属す緑藻綱ボルボックス目の生物群は、クラミドモナス型単 細胞祖先生物が多細胞化して進化した。2億年前に最初の多細胞種として4細胞平板状のテトラ バエナが分岐し、その後8~16細胞平板状のゴニウム、8~16細胞球状のパンドリナ、16~32細胞球 状のユードリナ…と形態を変えながら徐々に巨大化した種が次々に分岐し、5千万年前に約2千 細胞のボルボックス(Volvox carteri)が分岐したと考えられている。2億年前といえば地上では既に 哺乳類が出現していた。この生物群は、このように比較的「最近」多細胞化を始めたことから、 化石ではなく現存生物によって多細胞化進化の歴史を紐解くことができるというユニークな特徴 をもつ。

私のグループは主にクラミドモナスの光行動(光走性や光驚動反応)の調節機構を研究してい るが、この生物群の特徴を活かそうと、しばらく前から多細胞種も扱い始めた。ボルボックスは、 光を浴びたときの繊毛(鞭毛)の制御の様式はクラミドモナスと全く異なるが、個体としては同 じ光行動を示すことが分かった²。では最初に多細胞化したテトラバエナはどちらに近い繊毛制御 を行うだろうか。さまざまな光刺激方法を試しながら運動観察をした結果、なんとテトラバエナ はそもそも光行動を示さないということが分かった。光行動は遊泳性光合成微生物の生存に必須 だと考えられてきた。ではテトラバエナはどうやって生き残ってきたのだろう?テトラバエナの 光合成活性を調べると、クラミドモナスに比べ強光下で阻害されにくく、NPQ(qE)がクラミドモナ スのように誘導性ではなく常に発現状態にあり、かつその値がクラミドモナスに比べ顕著に高 かった。つまり、テトラバエナは泳ぐのが下手な代わりに、高い強光耐性を獲得することで生き 残ってきたことが示唆された³。

藻類の光行動は古くから知られるが、その具体的な生理的意義に踏み込んだ研究は少ない。ク ラミドモナスとテトラバエナの間に見られた光行動能と強光耐性の負の相関は、私達にその切り ロを与えてくれた。テトラバエナとの出会いは私達にとってシアワセだった。

文献

- 1. Arakaki, Y. et al. The simplest integrated multicellular organism unveiled. PLoS One. 8, e81641 (2013).
- 2. Ueki, N. & Wakabayashi, K. Detergent-Extracted *Volvox* model exhibits an anterior-posterior gradient in flagellar Ca²⁺ sensitivity. Proc Natl Acad Sci USA. **115**, E1061-E1068. (2018).
- 3. Tanno, A., et al. The four-celled Volvocales green alga *Tetrabaena socialis* exhibits weak photobehavior and high-photoprotection ability. PLoS One. **16**, e0259138 (2021).

若手の会特別企画:若手研究者の海外留学レポート!

第15回「チェコより帰国しました」



国立研究開発法人水産研究・教育機構 水産資源研究所 海洋環境部 主任研究員 増田 貴子

2022 年5月より水産研究・教育機構水産資源研究所海洋環境部で新しい生活を始めました、増田貴 子です。2010年に東京大学大学院農学生命科学研究科で博士号を取得した後、2013 年9月から 2022 年4月まで Institute of Microbiology, Czech Academy of Sciences の Ondřej Prášil 教授の研究室でポスド クおよびアソシエート研究員として研究を行ってきました。この度は機会を頂き、私がチェコに行く ことになったきっかけおよび帰国のきっかけについて紹介させていただきます。

博士課程では海洋の植物プランクトンが地球の炭素や窒素の循環にどのような影響を与えているの かという視点から、海洋植物プランクトンの栄養塩利用能が増殖に与える影響を窒素に注目して調べ ました。窒素だけでなく炭素の代謝を理解する必要性を感じていたところ 2012 年に国際学会の発表 を見てくださった Ondřej Prášil 教授にポスドクとしてお誘いを頂いたのが留学のきっかけとなりまし た。始めは Carbon Concentration Mechanism の研究に関わって欲しいとのことだったのですが、私の バックグラウンドでは戦っていけないとお断りし、翌年に窒素固定生物と光合成の関係を調べるグラ ントを獲って下さったのでありがたく伺うことにしました。始めは2年間のつもりで行き、ちょうど 2年が終わる頃に日本のポスドクのポジションのお誘いを頂いていたのですが実際に帰ってくるまで に8年半かかってしまいました。

私のいた Centre Algatech (<u>https://www.alga.cz/en/</u>) はチェコ科学アカデミー微生物研究所のブランチ の一つで、Třeboň という南ボヘミア地方にある人口 7000 人の小さな町からほど近い森の中にありま す。研究者とテクニシャン、事務方を併せて100人程度の小さな研究所ですが1960年に設立されて 以来、微細藻類、シアノバクテリア、光合成細菌の基礎、応用研究を精力的に行っています。私が 行った 2013 年当時は EU グラントが採択されて外国人を受け入れ始めたばかりで研究所内でも外国 人はマイノリティでしたが、現在はポスドクのほとんどが外国人ですし外国から来る学生さんも多く 外国人の方がチェコ人よりも多いかもしれません。おかげでテクニシャンや事務方も英語を話してく れるようになりました。私が Třeboň の研究所に行って一番驚いたのは PI やグループリーダー達が本 当に仲が良いことです。仕事を離れても休日を一緒にすごしたり(スキーやハイキングに行ったり) していました。ポスドクや学生も研究所全員お友達といった感じで皆仲が良いです。グループ間の風 通しが良いので、私は自分のボスであり生物物理 (クロロフィル蛍光測定)を専門とする Ondřej Prášil 教授だけでなく、クロロフィル合成研究に注力されている Josef Komenda 教授や Roman Sobotka 博 士、色素タンパク質の細胞内分布に着目されている Radek Kaňa 博士をはじめとして、自分のグルー プ (Ecophysiology of algae) 外の仲間達とも日々一緒に仕事をすることが出来ました。チェコに行った 当時はまさか自分がクロロフィル合成研究の一端に触れるとは想像もしませんでしたが、光合成と窒 素固定の関係を調べていくうちに面白い現象が発見され、周りの人達に助けを求めながら進め最終的 に自分にとって新しい分野の仕事にも携われたことは貴重な経験になりました。小さな研究所にも関 わらず助けを求められる専門家と、彼らが拵えた機械が揃っておりとても恵まれた研究環境でした。 研究所にない大型装置は共同利用の装置の利用が簡単にできるので困ることはありませんでした。学 会参加や共同研究も自由に取り組ませて頂き、家族のイベントにも何度も参加させてくれた Ondřej Prášil 教授に感謝してもしきれません。

プライベートでも充実した日々を過ごしました。夏は22時頃まで陽が落ちないので仕事が終わってから友人達と連れ立って湖に泳ぎに行ったり、音楽学校に通ってフルートを習ったり、乗馬を習っ

たり、(コロナ禍が始まる前は)週末に様々なお城や美術館に行ったり、ハイキングにもよく行きました。

私はチェコで初めて光合成の研究に取り組んだこともあり、結果が成果(論文)となるのに時間が かかりました。始めてチェコの成果が公表できたのは移動してから5年目(2018年)です。時間がかか りましたがじっくり研究に集中でき実りの多い時間でした。帰国するきっかけも学会で知り合った方 のご紹介がきっかけでした。振り返ると学会からは共同研究も始まり、重要なターニングポイント となっています。帰国は予定外のことでしたが留学前の理想(生理学的視点で生物海洋学に取り組み たい)を思い出し、自分を一番活かせるのも日本だと考えてチャレンジしてみることにしました。や はり自分の力を一番簡単に発揮できるのは文化と常識を共有しサポートネットワークのある環境だと 思います。海外で活躍されている諸先輩方には尊敬するばかりです。私はチェコで自分の力を全然発 揮できないところから60%程まで出せるようになって帰国したという感覚です。チェコ語は日常会話 ができる程度には勉強しましたが、それでも入ってくる情報量が圧倒的に少ないです。そのため普段 は研究に集中できて良いのですが、ローカルの人たちに頼らなくてはいけないシチュエーションが出 てくると外国人として邪魔している身分だと感じました。

若い方達へ。もし興味があり状況が許すのでしたら海外での研究生活もチャレンジしてみて欲しい と思います。特に女性は海外で大活躍されている女性研究者たちの様子を見て勇気をもらうかもしれ ません。自分のグラントを持っていけばホストは喜んで受け入れて下さると思いますし、現地で雇用 されるとプロジェクト期間内に成果を出さないといけないのでしっかり鍛えてくださるでしょう。海 外の研究室では頻繁にポスドクや学生さんを募集していますので(例えば、

<u>https://www.arabidopsis.org/news/jobs.jsp</u>) 興味がありましたら CV を送ってみてください。もちろん大



2021年4月



送別会を兼ねて皆でプラハの劇場で音楽鑑賞。 翌日からコロナに感染して帰国が1週間遅れました。

変なこともありましたが自分の常識が通用しない環境で過ごしてきたことで本当に大切なことを意識 するようになり、長い目で見ると自分の成長には重要な経験だったと思います。また、様々なバック グラウンドを持つ友人やメンターたちと同じ時間を過ごせたことがこの海外生活から得られた一番の 宝だったと思います。彼らから、小さなことに関する価値観は様々異なっても本当に大切なことは凡 そ同じ:健康・家族・友人 (+美味しい食べ物) だと学びました。様々な価値観の友人やメンターを持 つのも悪くありません (こちらで否定されてもあちらで受け入れられる可能性があります)。これか らも彼らとの関係を大事に育てていきたいです。

これから 10 年ぶりに航海に参加します。久しぶりの海がどのように見えるか楽しみです。海洋の 植物プランクトンの研究に興味のある方がいらっしゃいましたら是非お知らせください (https://www.takakomasuda.org/)。

参考 URL

 Centre Algatech, Institute of Microbiology, The Czech Academy of Sciences <u>https://www.alga.cz/en/</u>
 Job Postings in The Arabidopsis Information Resource (TAIR) <u>https://www.arabidopsis.org/news/jobs.jsp</u>
 個人 HP <u>https://www.takakomasuda.org/</u>

報告記事

第24回光合成学会若手の会セミナー開催報告

東京大学 大学院総合文化研究科 神保 晴彦

第24回光合成若手の回セミナーを、本会2日目(5月21日)の夜に交流会、そして翌22日にセミナーを 行いました。今回のセミナーでは、コロナの感染状況が落ち着いてきたことを考慮し、関東(東京大学)会場と 関西(神戸大学)会場にそれぞれ集まり、オンラインで中継するというハイブリッド形式によって行いました。これ まで長い間、飲食を伴う交流が持てなかったことから、交流会では久しぶりの再会に大いに盛り上がりました。 セミナーには、関東会場・関西会場、及びオンラインでの参加を合わせると全部で51名の参加があり、オンラ インで気軽に参加できる利点と、対面で発表者の熱意を肌で感じることのできる良さの両方を生かすことができ ました。

今回、セミナーには新進気鋭の若手研究者として、関東会場からは三宅敬太さん(東京大学)、前田海成さん(東京工業大学)、河合繁さん(JAMSTEC)、関西会場からは、吉田江里菜さん(神戸大学)、井上龍星さん (関西学院大学)の5名の方に発表をお願いしました。時間は超過してしまいましたが、活発な議論が行われました。また、恒例となっている若手の会特別企画「PIに聞いてみよう!」には、関西学院大学の松田先生をお招きしました。松田先生の研究者人生録に、参加者は多く刺激を受けました。今回、我々幹事も松田先生の「是非、若手の人には多くの場で積極的に手を挙げてほしい」という情熱に感化され、普段は、若手の会幹事からセミナー参加記事の執筆を依頼するのですが、セミナー参加者からの挙手という形で、執筆者を決定いたしました。その中でも、真っ先に連絡をいただいた、松井啓晃さんに参加報告記事の執筆を依頼いたしました。

光合成学会若手の会は、光合成生物に関わる若手研究者間の活発な議論の促進と若手研究者が抱える 悩みなどの相談窓口として活動の幅を広げております。こんな企画がやってみたいという方や、若手にはこん な活動をしてほしいという要望を随時受け付けておりますので、お気兼ねなく HP からご連絡ください。また、幹 事として活動をサポートしたい、企画に深く関わりたいといった方も、是非ご連絡ください。



(写真) セミナー会場にお越しいただいた参加者の方々(関西会場・東京会場)

報告記事

光合成学会 若手の会 第24回セミナーに参加して

関西学院大学大学院 理工学研究科

PD 松井 啓晃

2022年5月22日(日)第24回光合成若手の会セミナーが、久々となるオンサイトとオンラインのハイブリット 形式にて行われました。全体を通して活発な討論が行われ、オンラインとはまた違った学会の熱さを感じること ができました。若手研究者のご講演では、総勢5名の方に研究をご紹介いただきました。やや微細藻類に偏っ た内容となりましたが、熱心な質問が飛び交い、予定発表時間を超えてしまうこともしばしば。聴講者の中には 学部生や修士学生も見受けられ、実は陸上植物に興味があったそうですが、逆に知らない世界で面白かった と漏らしていたことから、藻類の深淵な世界に引きずり込まれるのもそう長くないかもしれません。

本セミナーの PI 講演者は、松田祐介教授(関西学院大学・生命環境学部・生物科学科)であり、私も学生時 代からのスーパーバイザーとして現在もお世話になっております。講演タイトルは「捨てる神あれば、拾う神あり」 と人生の格言的な内容かと思いきや、若き頃の松田教授の波乱万丈な研究生活についての貴重なお話をし ていただきました。修了後に企業内定を断っての博士課程進学、カナダのヨーク大学ポスドク時代の苦労、そ して日本に帰国してから現在の関西学院大学に所属するに至ったお話など、現在では日本にとどまらず世界 の珪藻研究の第一人者となるに至った原点を感じました。常に新しいことを追い求め、人とは違うことを貫くスタ ンスは若手研究者時代から培われてきたようです。個人的には"捨てる神"についてもお話を伺いたかったで すが、時間のご都合で省略、いつの日か松田教授のご趣味であるワインと共にお話を伺える機会を楽しみにし ております。講演終盤に、松田教授より若手研究者に向けて「拾う神に見初められるには、目の前のやるべきこ とを明確にし、コツコツ努力をする、そして学会や研究会運営に積極的に参加することで縁が広がる」とお言葉 をいただき、私も深く肝に銘じた次第です。

最後に、まだまだ課題の多い状況下で今回のセミナー開催を行ってくださった方々に心より感謝すると共に、 やはり学会の空気を直に共有することは自分に新鮮な発見をもたらすと再認識できました。今後さらなる移動 の解禁により、多くの学会や研究会で知欲の交流が再開されることを期待しています。



(写真)神戸大会場における松田教授の講演

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

- [] Ŧ
- [] 連絡先電話番号
- [] E-mail (必須)

□ 会費納入済み(振り込み年月日)
 □ 会費振り込み予定(振り込み予定年月日)
 年 月 日
 □ 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

〒226-8503 横浜市緑区長津田町 4259 番地 R1-8 東京工業大学 科学技術創成研究院 化学生命科学研究所 久堀徹 研究室内 日本光合成学会

TEL: 045-924-5234, FAX: 045-924-5268, 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 名称及び所在地

本会は日本光合成学会(The Japanese Society of Photosynthesis Research)と称する。会の住所を会長の所 属所在地とする。

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、学術誌の発行などの事業を行う。

第4条 会員

1. 定義

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

2. 権利

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

3. 会費

会員および賛助会員は本会の定めた年会費を納めなければならない。

第5条 組織および運営

1. 役員

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

2. 幹事

本会の運営のため、幹事をおく。幹事の任期は4年とする。幹事の再任は妨げない。

3. 編集委員会

本会の発行する学術誌の編集のため編集委員会を置く。編集委員会については別に定める。

4. 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。

5. 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。

6. 事務局

事務局をおき、本会の会計事務、サーバー管理および名簿管理を行う。

7. 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。

8. 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。選挙管理委員会については別に定める。

9. 関連組織

学会に、光合成に密接にかかわる関連組織を置くことができる。関連組織については別に定める。

第6条 総会

招集・構成・議長

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. 報告事項

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. 承認事項

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。

第5 本会則の改正を平成 30 年 5 月 27 日から施行する。

第6 本会則の改正を令和3年5月29日から施行する。

日本光合成学会の運営に関する申し合わせ

1. 幹事会:

幹事は光合成及びその関連分野の研究を行うグループの主宰者である等、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。

日本光合成学会役員選出に関する申し合わせ

平成 27 年 5 月 27 日 幹事会 平成 30 年 5 月 26 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。選挙管理委員の任期は2年とし、再任を妨げない。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。

「光合成研究」

総則

- 「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。投稿論文として下記の3つのタイプを受け付ける。
 「解説」:国際学術誌などに発表された該当分野の研究に関して近年の動向をより網羅的に広い視点で紹介する総説
 「トピックス」:国際学術誌などに発表された研究内容で「解説」より狭い範囲の研究に 焦点を当て紹介する総説
 「研究紹介」:国際学術誌などの専門誌に掲載された原著論文の研究内容を原著論文の筆者が紹介する記事
- 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ないことがある。
- 4. 投稿された原稿について、編集委員会は査 読の可否を判断する。査読可と判断された原 稿については、編集委員が適切な査読者を選 んで査読を依頼し、査読結果に基づいて編集 委員が掲載の可否を判断する。編集委員会が 不適切と判断した場合には、査読なしで投稿 された原稿を却下することがある。
- 5. 過去に査読を受けて掲載不可と判断された 原稿を改訂して再投稿する場合には、編集委 員と査読者宛に、各査読コメントを改訂稿に どのように反映したか、また反映しなかった 場合はその理由を明確に記載し、投稿する原 稿に添付する必要がある。
- 6. 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。
- 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。
- 8. 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

 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

投稿規定

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。著 者が5名を超える際は、筆頭著者を記載し それ以降の著者は et al.とすること。 雑誌例
- 1. Berthold, D. A., Babcock, G. T. & Yocum, C. F. A highly resolved, oxygen-evolving photosystem II preparation from spinach thylakoid membranes. EPR and electron-transport properties. *FEBS Lett.* **134**, 231-234 (1981).
- Nanba, O. & Satoh, K. 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 (1987).
- 書籍例
- Diner, B.A. & Babcock, G.T. In Oxygenic Photosynthesis: The Light Reactions (eds Ort, D.R. and Yocum, C.F.) 213-247 (Kluwer, 1996)

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 2021 年 7 月 22 日改訂

幹事会名簿

秋本 誠志	神戸大学大学院理学研究科	高林 厚史	北海道大学低温科学研究所
粟井 光一郎	静岡大学学術院理学領域	田中 歩	北海道大学低温科学研究所
池内 昌彦	東京大学大学院総合文化研究科	田中 寛	東京工業大学化学生命科学研究所
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	谷口 光隆	名古屋大学大学院生命農学研究科
伊藤 繁	名古屋大学	民秋 均	立命館大学総合理工学院
井上 和仁	神奈川大学理学部	田茂井 政宏	近畿大学農学部生物機能科学科
伊福 健太郎	京都大学大学院農学研究科	都筑 幹夫	東京薬科大学生命科学部
梅名 泰史	名古屋大学シンクロトロン光研究セン	出羽 毅久	名古屋工業大学大学院工学研究科
	ター	寺内 一姫	立命館大学生命科学部
得平 茂樹	東京都立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	鞆 達也	東京理科大学理学部
太田 啓之	東京工業大学生命理工学院	仲本 準	埼玉大学大学院理工学研究科
大友 征宇	茨城大学理学部	永島 賢治	神奈川大学
大政 謙次	東京大学大学院農学生命科学研究科	成川 礼	東京都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生物科学研	南後 守	大阪市立大学大学院理学研究科
	究所	西田 生郎	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	西山 佳孝	埼玉大学大学院理工学研究科
垣谷 俊昭	名古屋大学	野口 航	東京薬科大学生命科学部
菓子野 康浩	兵庫県立大学理工学部	野口 巧	名古屋大学理学研究科
柏山 祐一郎	福井工業大学環境情報学部	長谷 俊治	大阪大学蛋白質研究所
金井 龍二	埼玉大学	林 秀則	愛媛大学プロテオサイエンスセンター
神谷 信夫	大阪市立大学複合先端研究機構	華岡 光正	千葉大学大学院園芸学研究科
木下 俊則	名古屋大学トランスフォーマティブ生命	原 登志彦	北海道大学低温科学研究所
	分子研究所	彦坂 幸毅	東北大学大学院生命科学研究科
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所
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科
小林 康一	大阪府立大学高等教育推進機構	藤田 祐一	名古屋大学大学院生命農学研究科
小林 正美	筑波大学大学院数理物質科学研究科	古本 強	龍谷大学農学部
坂本 亘	岡山大学資源植物科学研究所	牧野 周	東北大学大学院農学研究科
佐賀 佳央	近畿大学理工学理学科	増田 真二	東京工業大学生命理工学院
櫻井 英博	早稲田大学	増田 建	東京大学大学院総合文化研究科
佐藤 公行	岡山大学	松浦 克美	東京都立大学都市教養学部
佐藤 直樹	東京大学大学院総合文化研究科	松田 祐介	関西学院大学理工学部
鹿内 利治	京都大学大学院理学研究科	真野 純一	山口大学農学部
篠崎 一雄	理化学研究所植物科学研究センター	皆川 純	基礎生物学研究所
嶋田 敬三	東京都立大学	宮尾 光恵	東北大学大学院農学研究科
沈 建仁	岡山大学異分野基礎科学研究所	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	関西学院大学生命環境学部
杉田 護	名古屋大学大学院情報学研究科	村田 紀夫	基礎生物学研究所
鈴木 祥弘	神奈川大学理学部	本橋 健	京都産業大学総合生命科学部
園池 公毅	早稲田大学教育学部	本橋 令子	静岡大学学術院農学領域
高市 真一	東京農業大学生命科学部	山本 善治	岐阜大学応用生物科学部
高橋 俊一	琉球大学熱帯生物圏研究センター	矢守 航	東京大学大学院農学生命科学研究科
高橋 裕一郎	岡山大学異分野基礎科学研究所	和田 元	東京大学大学院総合文化研究科

編集後記

今号の表紙は"世界最小細胞数の多細胞生物"であるテトラバエナ(和名:シアワセモ)の写真を東 京工業大学の若林さんに提供いただきました。4つの細胞で1個体というとてもユニークな生物で、泳 ぐのが下手というエピソードも興味をそそられます。本編では、前回の表紙を飾った「鳥の巣」のよう な立体構造をとる VIPP1 (vesicle-inducing protein in plastids 1)を中心としたチラコイド膜リモデリング 分子についてのトピックス記事、「光化学系Iの構造の多様性と光環境適応」の3報の解説特集を掲載 しています。5月に開催された第12回日本光合成学会年会はオンラインを生かして最先端研究を牽引 する海外の研究者に講演いただき、また各セッションでの議論も活発でとても有意義な会となりまし た。一方、若手の会は、関東会場と関西会場に分かれて集まりオンラインで結ぶハイブリッド形式とい う斬新な方法で開催され、若手が直に交流できる良い機会となりました。この報告記事も掲載してい ます。

「光合成研究」では、研究紹介や解説記事を随時受け付けておりますので、奮ってご投稿ください。 また表紙の写真や絵も募集していますので是非ご投稿ください。みなさまに様々な話題をお届けでき るよう努めてまいります。本誌に関するご意見やご要望がございましたらご連絡ください。

編集長・宗景 ゆり (関西学院大学)

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。

O 求人:博士研究員、専門技術員等の募集記事。

O 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、編集長の宗景(munekage@kwansei.ac.jp)までご連絡ください。

光合成研究 32 (2) 2022

「光合成研究」編集委員会

編集長宗景 ゆり(関西学院大学)編集委員高林 厚史(北海道大学)編集委員古本 強(龍谷大学)編集委員高橋 俊一(琉球大学)

日本光合成学会 2022年度役員

会長	久堀 徹(東京工業大学)	
事務局長	園池 公毅(早稲田大学)	
事務局	高林 厚史(北海道大学)	IT担当
常任幹事	菓子野 康浩 (兵庫県立大学)	
常任幹事	矢守 航 (東京大学)	
常任幹事	藤田 祐一(名古屋大学)	
常任幹事	沈 建仁(岡山大学)	
常任幹事	彦坂 幸毅(東北大学)	
常任幹事	野口 航(東京薬科大学)	
常任幹事	増田 真二(東京工業大学)	年会 2022年,光生物学協会
常任幹事	粟井 光一郎(静岡大学)	年会 2021年, WEB担当
常任幹事	成川 礼(東京都立大学)	年会 2021 年, 前編集長
常任幹事	宗景 ゆり (関西学院大学)	編集長

会計監査 小俣達男(名古屋大学)選挙管理委員 和田 元(東京大学)・増田 建(東京大学)

光合成研究 第32巻 第2号 (通巻94号) 2022年8月31日発行

日本光合成学会

〒226-8503 横浜市緑区長津田町 4259 番地 R1-8
東京工業大学 科学技術創成研究院 化学生命科学研究所 久堀徹 研究室内
TEL: 045-924-5234
FAX: 045-924-5268
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