

光合成研究

第21巻 第2号 (通巻61号) 2011年8月

NEWS LETTER Vol. 21 NO. 2 August 2011
THE JAPANESE SOCIETY OF PHOTOSYNTHESIS RESEARCH

| | |
|--|----|
| トピックス <i>Acaryochloris marina</i> の光化学系IIの単離精製と性質 | |
| 小島 茜 (首都大、東理大)、金藤 隼人 (東理大)、長尾 遼 (東大)、三室 守 (京大)、鞆 達也 (東理大、さきがけ) | 55 |
| トピックス <i>Cyanidioschyzon merolae</i> における亜硝酸を選択的に還元する新規亜硫酸還元酵素 | |
| 関根 康介 (東大)、榎原 由希子 (阪大)、長谷 俊治 (阪大)、佐藤 直樹 (東大) | 59 |
| 研究紹介 野菜によるChl <i>a</i> → Chl <i>d</i> 変換 | |
| 伊藤 慎吾 (筑波大)、青木 啓輔 (筑波大)、藤田 紘一 (筑波大)、宮下 英明 (京大)、小林 正美 (筑波大) | 65 |
| 解説 光合成のエントロピー論再考：階層的生命世界を駆動するエントロピー差／不均一性 | |
| 佐藤 直樹 (東大) | 70 |
| 報告記事 第2回日本光合成学会 (年会・公開シンポジウム) 開催報告 | |
| 野口 巧 (名大)、太田 啓之 (東工大)、鹿内 利治 (京大) | 81 |
| 報告記事 第2回日本光合成学会シンポジウム優秀発表賞受賞者 | |
| | 83 |
| 報告記事 若手の会活動報告 ～第四回セミナー開催報告～ | |
| 成川 礼 (東大) | 84 |
| 集会案内 若手の会 ～第五回セミナー告知～ | |
| 成川 礼 (東大) | 85 |
| 報告記事 光合成学会若手の会第四回セミナーに参加して | |
| 関沼 幹夫 (信州大) | 86 |
| 事務局からのお知らせ | 87 |
| 日本光合成学会会員入会申込書 | 88 |
| 日本光合成学会会則 | 89 |
| 幹事会名簿 | 91 |
| 編集後記 | 92 |
| 記事募集 | 92 |
| 賛助法人会員広告 | |

*Acaryochloris marina*の光化学系IIの単離精製と性質[§]¹首都大学東京 大学院 理工学研究科²東京理科大学 理学部³東京大学 大学院 総合文化研究科⁴京都大学 大学院 人間・環境学研究科⁵JST さきがけ小島 茜^{1,2,*}、金藤 隼人²、長尾 遼³、三室 守⁴、鞆 達也^{2,5}

1. はじめに

光合成光化学系II (PS II) の反応中心クロロフィルの酸化還元電位(約+1.2 V) は水の電位 (+0.88 V, pH6) より高いため、水から電子を引き抜き、酸素発生を行うことが可能である。PS II の水分解において得られる酸素は呼吸反応でATPを得る従属栄養生物のエネルギー変換においても重要な意味をもつ。これまでに知られていた酸素発生型の PS II コア標品 (LHC等のアンテナを含まない標品) に結合しているクロロフィル (Chl) は、全て Chl *a* であった。しかし、Chl *a* より長波長側に吸収極大をもつ Chl *d* を主要色素としてもつ *Acaryochloris marina* が 1996 年に宮下らにより発見され¹⁾、その後、村上ら²⁾や外国のグループら^{3,4)}においても *Acaryochloris spp.* が発見され、大久保らによる遺伝子解析⁵⁾や世界各地で採取された海底堆積物および湖沼堆積物の分析⁶⁾から Chl *d* を合成する光合成生物が、地球上のあらゆる水界中に普遍的に分布していることが示唆された。Chl *a* と Chl *d* の構造と有機溶媒中の吸収スペクトルを図1に示す。Chl *d* は Chl *a* のクロリン環のC3位がビニル基からホルミル基へ変化しているため、吸収極大が長波長側にシフトする。これら *Acaryochloris* 種の主要色素は Chl *d* であるが Chl *a* も微量にもつため、水分解反応を担う、PS II の色素が何であるか議論がわかれていた。初期電子受容体は Pheophytin (Pheo) *d* でなく、Chl *a* 型の PS II と同様に Pheo *a* であることは当研究グループらにより報告されている^{7,8)}。ある程度生化学的に純化された PS II 標品を用いて分光解析を行った結果、Chl *d* が *Acaryochloris*

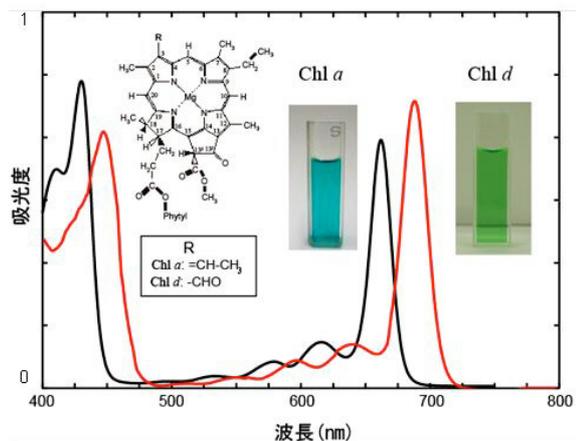


図1 Chl *a* と Chl *d* のアセトン中における吸収スペクトルと構造および色 (黒線: Chl *a*, 赤線: Chl *d*)

の反応中心色素を担っていることを 2007 年に当研究グループが報告した⁷⁾。Chl *d* が電荷分離を担うということは、PS II の energetics が Chl *d* のエネルギーに応じて変化していると考えられる。これらを明らかにするためには、植物で PS II 反応中心複合体 (RC, D1-D2-Cytb559 complex) が得られたのと同様に純度の高い標品を単離・精製し解析を行う必要がある⁹⁾。そこで本研究では、より高純度の PS II コア標品の精製方法を確立し、様々な方法を用いた解析を試みた。本稿ではその結果について報告する。

2. PS II精製と吸収スペクトルの変化

図2に *Acaryochloris marina* MBIC11017 株からの PS II 単離精製の方法を示す。8 L の人工海水培地を用いて約 10 日間培養した *Acaryochloris* 細胞をガラスビー

§ 第1回日本光合成学会シンポジウム ポスター賞受賞論文

* 連絡先 E-mail: tbky_kucyubunkai@hotmail.co.jp

Acaryochloris marina cell
 |
 Cell disruption with glass beads
 |40,000 x g, 20 min
 Sup. (*Acaryochloris marina* Thylakoid)
 |
 Adjust 1 mg Chl *d*/ mL
 |
 Solubilized with DM(Final 1%)
 |40,000 x g, 20 min
 Sup.
 |
 Sucrose gradient centrifugation(10- 25%)
 |109,000 x g, 7 hour
 Collect crude PS II fraction
 |
 Apply to the DEAE column
 |
 Collect PS II fraction(sample 1)
 |
 Apply to the Uno-Q1 column
 |
 Collect PS II fraction(sample 2)

図2 *Acaryochloris marina* の PS II の単離精製法

ズを用いて破碎し、遠心分画により未破碎の細胞およびガラスビーズを取り除いて得た画分をチラコイド膜とした。チラコイド膜を 1 mg Chl *d*/ mL に懸濁したものを終濃度 1% の *n*-dodecyl- β -D-maltoside (DM) で可溶化し、遠心して得た上清を 10-25% のショ糖密度勾配遠心にかけて分離した PS II 画分を回収した。この画分を DEAE 陰イオン交換クロマトグラフィー(標品 1)、そして再度 Uno-Q 陰イオン交換クロマトグラフィーにかける事で更に精製した(標品2)。

3. タンパク組成及び吸収スペクトルの変化

次に、上記に示した方法で精製した *Acaryochloris* PS II のタンパク組成を SDS-PAGE 法を用いて分析した(図3)。標品1の PS II では、PS II を構成するタンパクの D1 (■印)、D2 (▲印)、Cytochrome *b*559 α -subunit (★印) および、アンテナクロロフィルタンパク質の 1 つである CP47 のバンド (●印) が確認された(図3, lane 1)。このプロファイルから CP43 が精製途中に外れた CP47-RC 複合体であることがわかる。この PS II 画分を再度陰イオン交換カラムに供し、更に精製したサンプル (標品. 2) のタンパク組成を見ると、CP47 のバンドはわずかに存在が確認されたが、D1, D2 タンパク質と比較して大分少なくなっており、より PS II RC 複合体に近い標品が得られた事が明らかになった(図3, lane 2)。

これらの *Acaryochloris* PS II 画分の室温吸収スペクトルを示す(図4)。標品1(図3, lane 1) の PS II 画分の

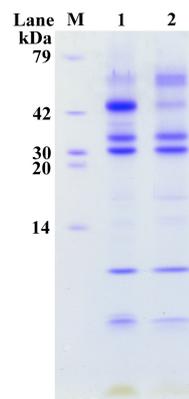


図3 *Acaryochloris marina* 単離 PS II の電気泳動プロファイル (M:分子量マーカー、lane 1: 標品1, lane 2: 標品2)

Qy 帯の吸収極大は 697 nm であり、670 nm 付近にピークの肩が観測された。標品2 (図3, lane 2) では、Qy 帯の吸収極大が 696 nm になり、これまでの標品では液体窒素温度で吸収スペクトルを測定したときにのみ現れた 670 nm 近傍の吸収帯が、本標品において室温条件下ではっきりとしたピークとして観測された。この吸収帯は Chl *a*、Pheo *a* 由来であると考えられる。また、Pheo *a* の Qx バンドが 539 nm に明瞭に現れ、Soret 帯も大きく変化し、415 nm に Pheo *a* 由来のバンド、435 nm 付近に Chl *a* 由来のバンドが確認できた。また、長波長側でも 715 nm に吸収の肩が現れた。これらは二次微分においてピークとして明瞭に観測された。これらの新しい吸収帯の出現は、本方法で得られた単離 PS II の反応中心あたりの結合 Chl 数の減少によって室温でも観測出来る様になったためと考えられる。

3. *Acaryochloris marina* の光化学系 II の energetics

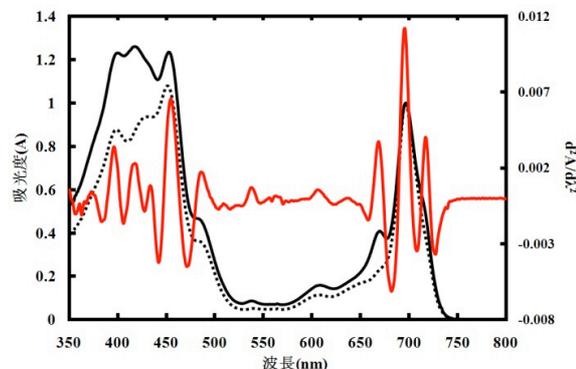


図4 *Acaryochloris marina* PS II 標品の室温吸収スペクトル (点線黒: 標品1、実線黒: 標品2、赤線: 標品2の二次微分スペクトル)

我々は、PS IIの反応中心色素、いわゆる‘スペシャルペアー’がChl *d*で構成されていることを吸収変化および光誘起差 FT-IR スペクトルから報告した⁷⁾。しかし、電荷再結合に起因する遅延蛍光がChl *a*領域に現れることや反応中心色素のカチオンバンドがChl *a*と同じ820 nmに観測されるとの報告もあり議論が分かれていた^{7,10)}。

*Acaryochloris marina*のPS Iに関してはスペシャルペアーはChl *d*の二量体であり、その吸収極大は740 nm (P740)に位置していることが報告されている(二つのChl *d*のうち一つはChl *d'*と思われる)^{11,12)}。その酸化還元電位は約439 mVであり、Chl *a*型のP700の酸化還元電位とほとんど違いが無いことを当研究グループが報告している¹²⁾。このことから、*Acaryochloris marina*のPS Iのenergeticsは酸化側のP740の電位は変化させず、初期電子受容体のA₀あるいはP740の励起状態の酸化還元電位を正にシフトすることにより、Chl *d*のChl *a*と比較して約100 mV低い電位を補償していると考えられる。一方、PS IIはその生化学的単離精製の困難さ故、energeticsの解析が遅れていたが、本方法により高純度かつ電荷分離活性の高い標品が得られたことから、酸化還元電位の測定が可能になった。室温、pH 7で初期電子受容体Pheo *a*の電位を光照射による吸収変化を観測することにより測定した結果、Mn₄CaO₅クラスターが無い場合、約-478 mVであり、同条件で測定したChl *a*型の*Synechocystis* sp. PCC 6803の電位が-602 mVであったことから*Acaryochloris*において約+120 mV初期電子受容体の電位がシフトしていることを明らかにした¹³⁾。同様に第二次電子受容体であるQ_AについてもQ_Aが還元されることによる蛍光変化を利用して電位を測定した。その結果、Mn₄CaO₅クラスターが無い場合、約+64 mVであり、同条件で測定したChl *a*型の*Synechocystis* sp. PCC 6803の電位は+5 mVであった¹⁴⁾。ちなみにMn₄CaO₅クラスターが有る場合、*Synechocystis* sp. PCC 6803の初期電子受容体、第二次電子受容体の電位はそれぞれ-525 mV、-142 mVとなった。この結果から、Mn₄CaO₅クラスター存在時の*Acaryochloris marina*の初期電子受容体、第二次電子受容体の電位は-401 mV、-76 mVであると推定され、それぞれの電位が-77 mV、+140 mVシフトした。このことから、*Acaryochloris marina*の初期電子受容体の酸化還元電位はChl *a*とChl *d*の差に相当する分シフトしており、水分解を担

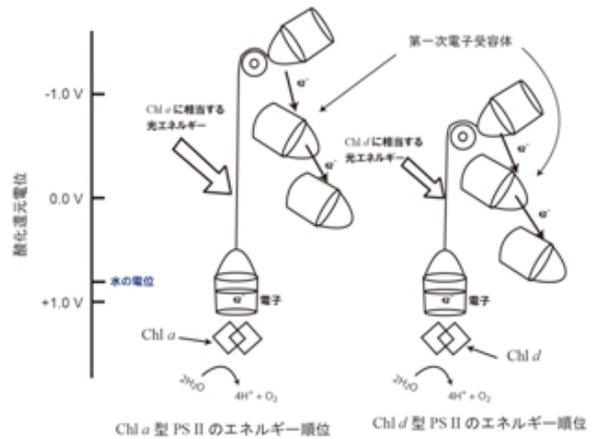


図5 Chl *a*型PS IIとChl *d*型PS IIのエネルギー準位の比較

う酸化側の還元電位はChl *a*とChl *d*において差がないことが明らかとなった。このことは、光照射による水酸化の解析から*Synechocystis* sp. PCC 6803と*Acaryochloris marina*のスペシャルペアーの電位差は0.1 V以内であるとのドイツのグループの報告とよく一致した¹⁵⁾。初期電子受容体のChlの種類に対応した酸化還元電位のシフトからスペシャルペアーを担うChlはChl *d*であり、水分解を担う酸化側の電位は変えずに還元側の電位を変化させてChl *d*の小さいエネルギーを補償していることを明らかにした。また、第二次電子受容体Q_Aの電位もスペシャルペアーのChl種の変化に応じてシフトしていたことから、初期電子受容体と第二次電子受容体の電位差も光化学系IIの電子伝達・energeticsを考える上で変化させてはならないことも明らかとなった¹⁴⁾。これを図5にまとめる。

5. おわりに

本標品を用いて、*Acaryochloris marina*のPS IIの性質、とりわけenergeticsを明らかにした。これから明らかになったことは、水分解を担う重要な酸化側の電位は変えてはいけないという光合成酸素発生系において普遍的な原理であることであった。PS Iにおいても酸化側の電位はChl *a*型と変わらなかったことは興味深い。本研究ではPS IIに存在するChl *a*の機能とその局在位置は電位の解析からは明らかにできなかった。これらに関しても時間分解吸収・蛍光および光誘起差 FT-IR等により明らかにして行き、Chl *d*を主要色素として持つ*Acaryochloris marina*の光化学系の性質を明らかにして、Chl *a*型の光化学系との比較から

光合成の一般的な原理を明らかにしていく予定である。

謝辞

本研究は京都大学シュリーマン氏、土屋 徹先生、渡部 和幸氏の協力によるものであり、深く感謝し御礼申し上げます。本研究中に逝去された故三室守先生には、深甚なる感謝の意を表すと共にご冥福をお祈り申し上げます。

Received July 7, 2011, Accepted July 8, 2011, Published August 31, 2011

参考文献

- Miyashita, H., Adachi, K., Kurano, N., Ikemoto, H., Chihara, M., Miyachi, S. (1996) Chlorophyll *d* as a major pigment, *Nature* 383, 402.
- Murakami, A., Miyashita, H., Iseki, M., Adachi, K., Mimuro, M. (2004) Chlorophyll *d* in an epiphytic cyanobacterium of red algae, *Science* 303, 1633.
- Miller, S. R., Augustine, S., Olson, T. L., Blankenship, R. E., Selker, J., Wood, A. M. (2005) Discovery of a free-living chlorophyll *d*-producing cyanobacterium with a hybrid proteobacterial/ cyanobacterial small-subunit rRNA gene, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102, 850–855.
- Kühl, M., Chen, M., Ralph, P. J., Schreiber, U., Larkum, A. W. (2005) Ecology: A niche for cyanobacteria containing chlorophyll *d*, *Nature* 433, 820.
- Ohkubo, S., Miyashita, H., Murakami, A., Takeyama, H., Tsuchiya, T., Mimuro, M. (2006) Molecular detection of epiphytic *Acaryochloris* spp. on marine macroalgae, *Appl. Environ. Microbiol.* 72, 7912–7915.
- Kashiyama, Y., Miyashita, H., Ohkubo, S., Ogawa, N. O., Chikaraishi, Y., Takano, Y., Suga, H., Toyofuku, T., Nomaki, H., Kitazato, H., Nagata, T., Ohkouchi, N. (2010) Evidence of global chlorophyll *d*, *Science* 321, 658.
- Tomo, T., Okubo, T., Akimoto, S., Yokono, M., Miyashita, H., Tsuchiya, T., Noguchi, T., Mimuro, M. (2007) Identification of the special pair of photosystem II in a chlorophyll *d*-dominated cyanobacterium, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104, 7283–7288.
- Razeghifard, M. R., Chen, M., Hughes, J. L., Freeman, J., Krausz, E., Wydrzynski, T. (2005) Spectroscopic studies of photosystem II in chlorophyll *d*-containing, *Acaryochloris marina*, *Biochemistry* 44, 11178–11187.
- Nanba, O., Satoh, K. (1987) Isolation of a photosystem II reaction center consisting of D-1 and D-2 polypeptides and cytochrome *b*-559, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 84, 109–112.
- Schlodder, E., Çetin, M., Eckert, H. J., Schmitt, F. J., Barber, J., Telfer, A. (2007) Both chlorophylls *a* and *d* are essential for the photochemistry in Photosystem II of the cyanobacteria, *Acaryochloris marina*, *Biochim. Biophys. Acta.* 1767, 589–595.
- Hu, Q., Miyashita, H., Iwasaki, I., Kurano, N., Miyachi, S., Iwaki, M., Itoh, S. (1998) A photosystem I reaction center driven by chlorophyll *d* in oxygenic photosynthesis, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95, 13319–13323.
- Tomo, T., Kato, Y., Suzuki, T., Akimoto, S., Okubo, T., Noguchi, T., Hasegawa, K., Tsuchiya, T., Tanaka, K., Fukuya, M., Dohmae, N., Watanabe, T., Mimuro, M. (2008) Characterization of highly purified photosystem I complexes from the chlorophyll *d*-dominated cyanobacterium *Acaryochloris marina* MBIC 11017, *J. Biol. Chem.* 283, 18198–18209.
- Allakhverdiev, S. I., Tomo, T., Shimada, Y., Kindo, H., Nagao, R., Klimov, V. V., Mimuro, M. (2010) Redox potential of pheophytin *a* in photosystem II of two cyanobacteria having the different special pair chlorophylls, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107, 3924–3929.
- Allakhverdiev, S. I., Tsuchiya, T., Watabe, K., Kojima, A., Los, D. A., Tomo, T., Klimov, V. V., Mimuro, M. (2011) Redox potentials of primary electron acceptor quinone molecule (Q_A^-) and conserved energetics of photosystem II in cyanobacteria with chlorophyll *a* and chlorophyll *d*, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108, 8054–8058.
- Shevela, D., Nöring, B., Eckert, H. J., Messinger, J., Renger, G. (2006) Characterization of the water oxidizing complex of photosystem II of the Chl *d*-containing cyanobacterium *Acaryochloris marina* via its reactivity towards endogenous electron donors and acceptors, *Phys. Chem. Chem. Phys.* 8, 3460–3466.

Isolation and Characterization of Photosystem II complex from *Acaryochloris marina*

Akane Kojima^{1,2,*}, Hayato Kindo², Ryo Nagao³, Mamoru Mimuro⁴, Tatsuya Tomo^{2,5}

¹Graduate School of Science and Engineering, Tokyo Metropolitan University, ²Department of Biology, Faculty of Science, Tokyo University of Science, ³Graduate School of Arts and Sciences, The University of Tokyo,

⁴Graduate School of Human and Environmental Studies, Kyoto University, Kyoto, Japan, ⁵JST PRESTO

Cyanidioschyzon merolaeにおける 亜硝酸を選択的に還元する新規亜硫酸還元酵素[§]

¹東京大学 教養学部 教養教育高度化機構 生命科学高度化部門

²大阪大学蛋白質研究所

³東京大学 大学院 総合文化研究科 広域科学専攻 生命環境科学系

関根 康介^{1,*}、榊原 由希子²、長谷 俊治²、佐藤 直樹³

1. はじめに

酸素発生型光合成生物が行う硝酸同化と硫酸同化の中間反応に、それぞれ亜硝酸をアンモニアに亜硫酸を硫化物に還元する反応がある。亜硝酸還元酵素 (NiR) と亜硫酸還元酵素 (SiR) がそれらの反応を担っているが、この二つの酵素は構造学的にも機能的にも類似点が多い¹⁻³⁾ (図1)。例えば、補欠分子族として[4Fe-4S]クラスターとシロヘムを1個ずつもち、シアノバクテリアではサイトゾル、真核光合成生物では葉緑体ストロマに局在し、フェレドキシンを介して光化学系Iから電子を受け取り、1個の基質の酵素反応に6電子が必要であることなどが挙げられる⁴⁾。よく似た酵素ではあるが、基質特異性が異なり、それぞれ生理的な基質に対して高い触媒活性を示し、明確に区別できる⁵⁾。しかしながら、NiRとSiRの基質特異性の違いを決めている機構ははっきりと理解されてい

い。

Cyanidioschyzon merolae は、酸性温泉に生息する単細胞性の紅藻である。*C. merolae* は2004年にゲノム情報が公開された⁶⁾。その中から、NiRとSiRについて相同検索すると、2個のSiR相同タンパク質をコードする遺伝子が見つかる。ところが驚くべきことにNiRの相同タンパク質をコードする遺伝子が見つからなかった。*C. merolae* は硝酸を唯一の窒素源とする培地でも生育することから、亜硝酸を還元する酵素が存在しないというのは考えにくく、おそらく類似酵素であるSiRがNiRの役割を果たしていると考えられる。

本稿では、*C. merolae*がもつ新しい基質特異性をもつSiRについての生化学的解析の結果と、それが*C. merolae*において亜硝酸還元を担いする酵素であることを検討した結果を紹介する。

2. NiR候補探索

C. merolae のゲノム塩基配列上には、SiR相同遺伝子 *CmSiRA* (CMJ117C) と *CmSiRB* (CMG021C) が存在するが、NiR相同遺伝子は存在しない。一般的にフェレドキシン依存性SiRは弱い亜硝酸還元活性をもつことから、*CmSiRA* と *CmSiRB* のどちらかが NiR の役割を果たしている可能性がある。しかしながら、*CmSiRA* と Bのアミノ酸配列の類似性は70%と高く、光合成生物のNiRおよびSiRのアミノ酸配列をもとにした分子系統解析の結果 (図2) からは *C. merolae* の2個のSiRは、明らかにSiRのグループに属する。したがって、一次構造の情報からどちらがNiRの役割を果たすのかを推定することは難しい。

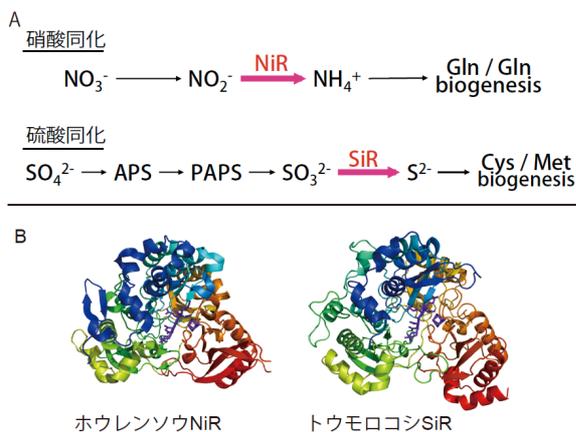


図1 A. 硝酸同化系と硫酸同化系の反応の流れ B. ホウレンソウNiRとトウモロコシSiRの立体構造モデル

[§] 第1回日本光合成学会シンポジウム ポスター賞受賞論文

* 連絡先 E-mail: co-suke@csls.c.u-tokyo.ac.jp

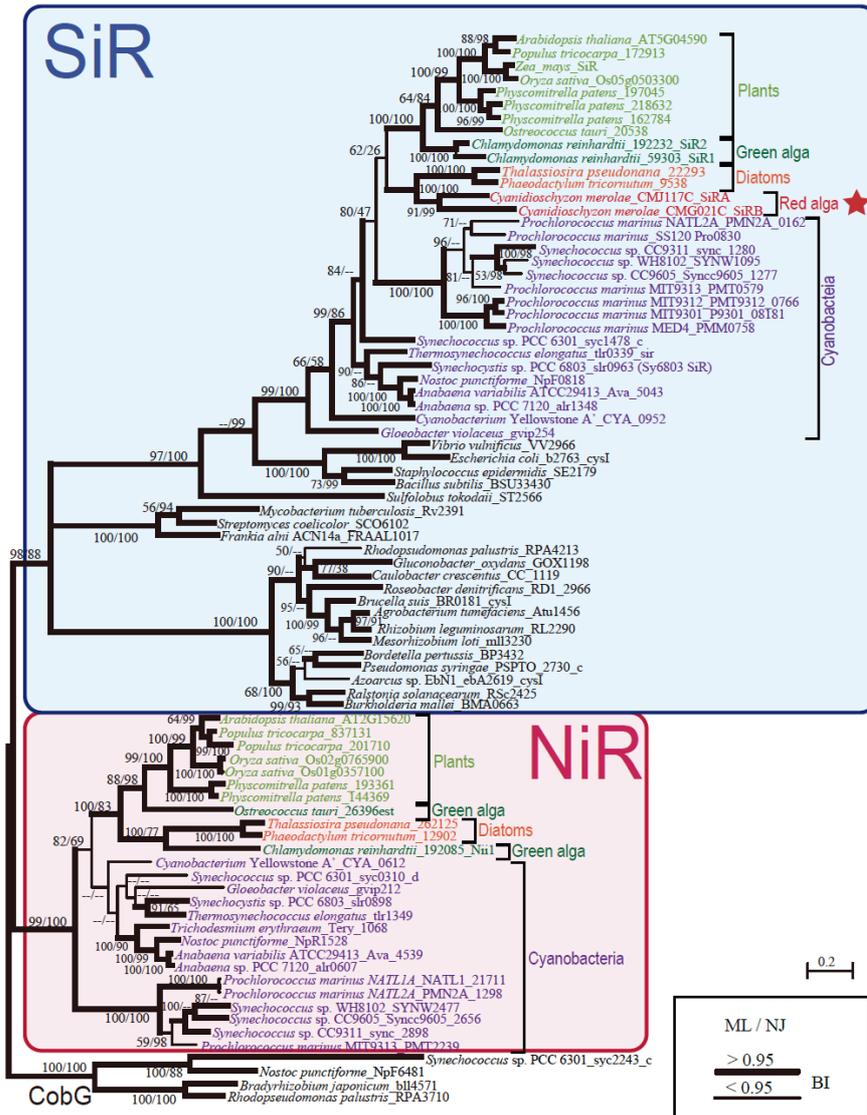


図2 酸素発生型光合成生物のNiRとSiRのアミノ酸配列をもとにした分子系統樹
 系統樹はベイズ法による推定に基づいて作製した。CmSiRAおよびCmSiRBの位置を星印で示した。分岐群の信頼値が高い枝を太線で示した。分岐上の数字は、最尤法 (ML) と近隣結合法 (NJ) によって求められた信頼度をパーセンテージで示している。

しかしながら、CmSiRB遺伝子は7番染色体上にあり、すぐ下流には硝酸還元酵素と硝酸トランスポーターという硝酸同化に関わるタンパク質をコードする遺伝子が並んでいる。さらに、窒素源としてアンモニアを含む培地と硝酸を含む培地で培養した細胞で、CmSiRAとCmSiRBタンパク質の蓄積量を比較した。その結果、CmSiRAでは、窒素源による変化は見られなかったが、CmSiRBは、アンモニアを含む培地ではタンパク質の蓄積はほとんど見られず、硝酸を含む培地で蓄積が見られた (図3)。この結果は、CmSiRBが硝酸同化系に関与することを示唆しており、NiRの役割を果たす最有力候補と考えた。

3. CmSiRBの酵素活性測定法

CmSiRBが高い亜硝酸還元活性をもつかどうかを確かめるために、組換えタンパク質を調製し、反応速度論的解析を行った。組換えタンパク質は大腸菌発現系を用い、また、SiRの活性に必要な補欠分子族であるシロヘムの不足を補うために、大腸菌シロヘム合成酵素を大量共発現させる方法を用いた⁷⁾。

NiRやSiRの酵素活性を測定する方法として、酵素に電子を供給するためにフェレドキシンを加える。フェレドキシンの還元剤として、当初ジチオナイト ($\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_4$) を用いたが⁸⁾、この方法では酵素活性を測定することができなかった。フェレドキシンを還元する別の方法として、フェレドキシン-NADP(H)酸化還元酵素 (FNR) と NADPHを加えることで、 $\text{NADPH} \rightarrow \text{FNR} \rightarrow$ フェレドキシンという電子の流れを再現した⁹⁾。FNRは光合成条件下では、これとは逆に

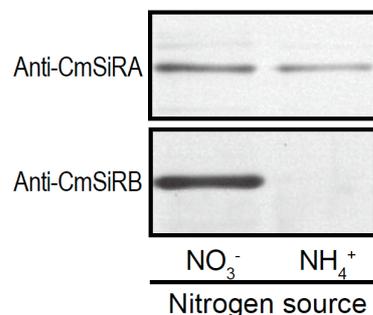


図3 硝酸培地とアンモニア培地でそれぞれ培養した *C. merolae* 細胞の粗抽出液に対する抗CmSiRA抗体と抗CmSiRB抗体を用いた免疫プロット解析

光化学系Iから電子を受け取ったフェレドキシンによって還元され、NADPHを生産する酵素として有名であるが、非光合成条件下では逆反応が行われ（実際には非光合成型のアイソザイムが働く）、FNRによってフェレドキシンが還元され、さまざまなフェレドキシン依存性酵素に電子が分配されている⁹⁾。この方法により、CmSiRBの酵素活性を測定することが可能になった。また、還元剤としてジチオナイトが利用できない理由は、後述するCmSiRBの基質特異性によって説明できる。さらに、FNRによって生成されたNADP⁺は、グルコース-6-リン酸脱水素酵素とグルコース-6-リン酸によってNADPHに再還元し持続的に還元力を供給するようにした。

NiRの酵素活性は、基質である亜硝酸の減少量を測定することで活性とし、SiRは、反応液にシステイン合成酵素とO-アセチル-L-セリンを加え、システインの蓄積量を測定することで活性とした。システイン合成酵素は、O-アセチル-L-セリンとSiRの触媒産物である硫化物を基質としてシステインを合成する酵素である。

4. CmSiRBの基質特異性

CmSiRBの亜硫酸還元活性の反応速度論的解析を行った（図4A、表1）。比較のために一般的なフェレドキシン依存性NiRおよびSiRとして、それぞれシアノバクテリア *Synechocystis* sp. PCC6803 NiR (SyNiR) とトウモロコシSiR (ZmSiR) を用いた。CmSiRBの亜硫酸に対する K_m 値は $8.7 \mu\text{M}$ と低く親和性が高いことが示された。これはSiRとしては納得できる値である。しかしながら、触媒中心活性（代謝回転数）を示す k_{cat} 値が ZmSiR と比較して46分の1と極めて低かった。この値からCmSiRBがSiRとしては生理的に機能していないと推察される。

同様に亜硝酸を基質した場合の反応速度論的解析を行った（図4B、表1）。CmSiRBの亜硝酸に対する K_m 値は、 $221 \mu\text{M}$ と ZmSiR と比較すると約2分の1低い値であるが、SyNiRと比較すると6倍と明らかに高く、親和性は低いことが示された。しかし、触媒中心活性は、SyNiRと比較すると約4分の1と低いものの、ZmSiRと比較すると約4倍の高い値を示した。この結果は、CmSiRBが *C. merolae* 細胞中でNiRの役割を果たす可能性を強く示唆するものである。

ここで、反応液に亜硝酸とともに亜硫酸を加えると、亜硝酸還元活性の k_{cat} 値はほとんど変わらず、 K_m 値が $918 \mu\text{M}$ に上昇した。このことは、亜硫酸が拮抗

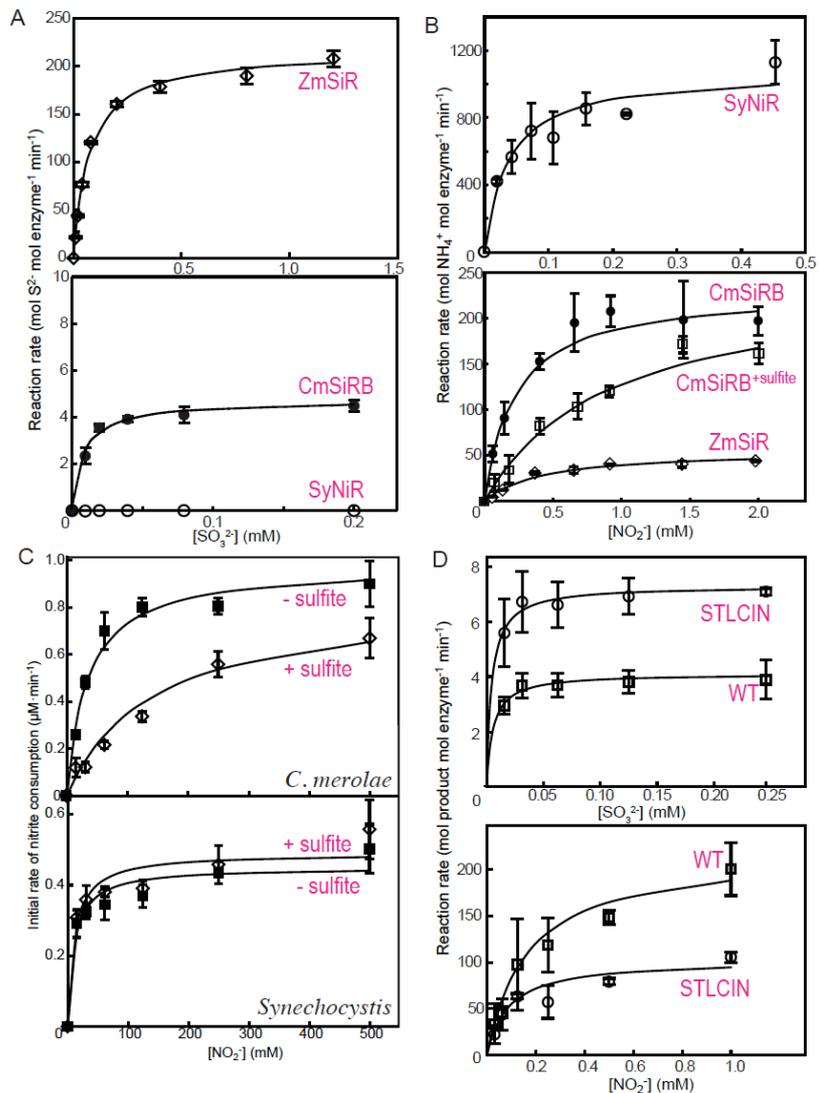


図4 ミカエリス・メンテンプロット

(A) CmSiRB、SyNiRおよびZmSiRの亜硫酸還元活性。(B) CmSiRB、SyNiRおよびZmSiRの亜硝酸還元活性。添加した亜硫酸の濃度は $250 \mu\text{M}$ 。(C) *C. merolae* 細胞と *Synechocystis* 細胞による亜硝酸消費速度。添加した亜硝酸の濃度は $250 \mu\text{M}$ 。(D) CmSiRBの野生型と変異酵素STLCINの亜硫酸還元活性と亜硝酸還元活性。

表1 CmSiRB、ZmSiR、SyNiRおよびSTLCIN (CmSiRB変異酵素) の反応速度論的パラメータ

独立した3回の実験の測定値から非線形重み付き最小二乗法により K_m 値と k_{cat} 値とそれぞれの標準偏差を求めた。ハイフンは検出限界以下を表す。括弧内は250 μ Mの亜硫酸存在下での値。

| Substrates | K_m (μ M) | | k_{cat} (mol product·mol enzyme ⁻¹ ·min ⁻¹) | |
|-------------|------------------------------|-------------------------------|---|-------------------------------|
| | NO ₂ ⁻ | SO ₃ ²⁻ | NO ₂ ⁻ | SO ₃ ²⁻ |
| CmSiRB | 221 ± 36 | 8.7 ± 1.6 | 243 ± 13 | 4.7 ± 0.2 |
| (+ sulfite) | (918 ± 203) | - | (244 ± 28) | - |
| ZmSiR | 416 ± 92 | 74 ± 5.6 | 56 ± 5.2 | 216 ± 5.8 |
| SyNiR | 37 ± 6.3 | - | 1077 ± 53 | - |
| STLCIN | 95 ± 13 | 6.4 ± 0.5 | 106 ± 13 | 8.0 ± 0.2 |

的に阻害していることを示している。つまり、CmSiRBが亜硫酸に対して強い親和性をもつ一方で、代謝回転数が極端に低いため、亜硫酸が阻害剤になり得、これはCmSiRBがもつ特性である。また、還元剤として当初ジチオナイトを用いたときに酵素活性が測定できなかった理由を考えると、ジチオナイトが酸化分解されて生成する亜硫酸が阻害剤として作用したためと考えられる。

5. 無傷細胞におけるCmSiRBの役割

C. merolae 細胞中において CmSiRB の特性が再現されるかを確かめた。まず、窒素源としてアンモニアを含む培地と硝酸を含む培地で培養した *C. merolae* 細胞の亜硝酸の消費速度を比較した。硝酸培地の細胞はアンモニア培地の細胞に比べ、約3倍の速度で亜硝酸を消費した。この結果は、CmSiRBが硝酸培地で生育した細胞でのみ検出される結果 (図3) とよく合致している。次に、硝酸培地で培養した *C. merolae* 細胞と *Synechocystis* 細胞による亜硫酸存在下での亜硝酸消費量を測定し、見かけ上の反応速度論的パラメータを求めた (図4C、表2)。*Synechocystis* 細胞では見かけの V_{max} と K_m ともに、亜硫酸の存在による影響は見られなかったが、*C. merolae* 細胞では亜硫酸の存在により V_{max} がわずかな減少にとどまるのに対し、 K_m 値が34 μ M から 141 μ M に大きく増加した。この結果は、*in vitro* 実験系での CmSiRB の亜硝酸還元活性に

対する亜硫酸の影響とよく一致しており、*C. merolae* 細胞内で CmSiRB が亜硝酸の消費に関与していることを強く示唆するものである。

6. CmSiRBの特性を決める構造因子の探索

光合成生物のNiRおよびSiRのアミノ酸配列を比較すると、NiRとSiRのそれぞれでよく保存されている部位のうち、CmSiRBだけに特異的な6

個のアミノ酸が集中している箇所が存在する (図5)。CmSiRBのこの6個すべてのアミノ酸をSiRに保存されているアミノ酸に置換した組換えタンパク質 (STLCIN) を作製し、基質特異性を調べた (図4D、表1)。その結果、STLCINは野生型 CmSiRB に比べ、亜硫酸に対して約2倍、亜硝酸に対して約2分の1の触媒中心活性を示した。STLCINの活性は、基質により野生型と比較して逆の変化を示すことから、この6個のアミノ酸の全て、あるいは一部が基質の選択性に関与していることが示唆された。

ZmSiRの結晶構造 (データは未公表) からSTLCINの変異部分に相当するアミノ酸は、基質結合部位を挟んでシロヘムおよび[4Fe-4S]クラスターの反対側に位置することから (図6)、CmSiRBのこれらのアミノ酸が活性中心周辺の立体構造の形成に深く関与し、活性中心への基質の結合や補欠分子族から基質への電子の受け渡しの効率に影響を与えているのかもしれない。

7. おわりに

CmSiRBは、分子系統解析上は明らかにSiRに属

```

SyNiR ... TTRONLQVIRGIIKIEDIPDIFSKLESCGLTSVQSGMDNVRNITGSPVAGLEKDELIDTRDL... 150
SoNiR ... TTRONWQIRGVVLPDVPEIILKGLSVGLTSLQSGMDNVRNPVGNPLAGIDPHEIVDTRPF... 232
AtNiR ... TTRONWQIRGVVLPDVPEILKGLASVGLTSLQSGMDNVRNPVGNPLAGIDPHEIVDTRPY... 223
LjNiR ... TTRONWQIRGVVLPDVPEILKGLAEVGLTSLQSGMDNVRNPVGNPLAGIDPDEIVDTRPY... 218
CmSiRB ... TTRSSFOIHGIIHKSNIKTVVQSIIVRAGGGLYGA SGL CSRNVIAPPAPFVD-AAYAQRHV... 242
CmSiRA ... TTRSTFOIHGVLLKGNLKHVMATIMNAGGSTAGACGELINRNVIITPAPYQS-PPYQHVRFI... 209
ZmSiR ... TTRQTFOLHGVLKKNLKTVLSTVIKMGSTLGACGELNRRNVLAPAAPYVK-KDILEAQQT... 221
NtSiR ... TTRQTFOLHGVLKKNLKTVMSTI IKNMGSTLGACGELNRRNVLAPAAPFAK-KDYMFQKQT... 223
AtSiR ... TTRQTFOLHGVLKQNLKTVMSIIKMGSTLGACGELNRRNVLAPAAPYVK-KDYLFQDET... 224
SySiR ... TTRQGLQIHGIVKVDLKMIAITVNNLGLSTLGACGELINRNVMAPAAEFRDKPEYGYAWDY... 165
    
```

図5 光合成生物のNiRおよびSiRのアミノ酸配列をもとにしたアラインメントの一部。NiRに保存されたアミノ酸を黄色、SiRに保存されたアミノ酸を水色、両方に保存されたアミノ酸を緑色のボックスで示した。他種のSiRとNiRでそれぞれよく保存されているが、CmSiRBで特異的である6個のアミノ酸を赤色のボックスで示した。

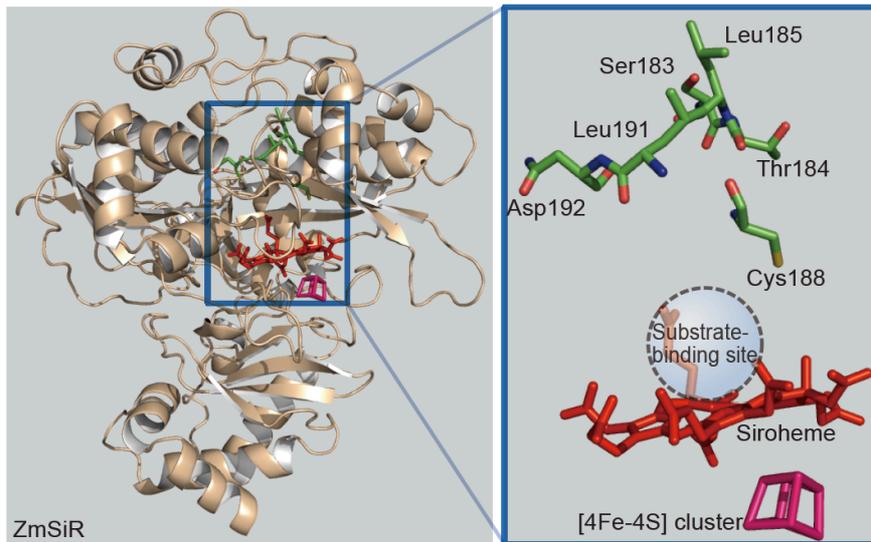


図6 ZmSiRの立体構造モデル

左側は全体像で、シロヘムを赤色、[4Fe-4S]クラスターをピンク、CmSiRB特異的な6個のアミノ酸に相当するアミノ酸を緑色で表した。右側は活性中心付近を拡大して、補欠分子族と6個のアミノ酸のみを表示し、基質結合部位を示した。

し、反応速度論的にもSiRの特徴を強く残している。しかし、既知のSiRとは2種類の基質に対する優位性

が決定的に異なる。つまり、CmSiRBは構造上のわずかな変化によってSiRからNiRに機能的に進化したユニークな酵素であると考えられる。系統樹(図2)を見ると、光合成生物のNiRとSiRは、真核生物が現れる以前に、どちらかの(あるいは全く別の)酵素から分岐したと考えられるが、CmSiRBの機能的分岐は、それとは別の進化であると考えべきである。しかしながら、このユニークな基質特異性をもつCmSiRBは、未だ解明されていないNiRとSiRの基質特異性決定機構を解明するための絶好の材料と考えている。本報告で示したCmSiRBの基質特異性に興味深い変化をもたらした6個のアミノ酸を中心に、現在更なる構造

表2 *C. merolae* 細胞と *Synechocystis* 細胞による亜硝酸消費の見かけ上の反応速度論的パラメータ

独立した3回の実験の測定値から非線形重み付き最小二乗法により K_m 値と k_{cat} 値とそれぞれの標準偏差を求めた。括弧内は250 μ Mの亜硫酸存在下での値。

| | Apparent K_m (μ M) | Apparent V_{max} (μ M \cdot min $^{-1}$) |
|----------------------|------------------------------|---|
| <i>C. merolae</i> | 34 \pm 4.0 | 0.98 \pm 0.037 |
| (+ sulfite) | (141 \pm 29) | (0.84 \pm 0.082) |
| <i>Synechocystis</i> | 11 \pm 4.3 | 0.45 \pm 0.052 |
| (+ sulfite) | (11 \pm 4.8) | (0.49 \pm 0.061) |

学的な解析を進めている。

本研究成果の一部は、2009年の原著論文¹⁰⁾で発表し、CmSiRBが*C. merolae*におけるNiRとしての役割を果たす生化学的な証拠を示した。これに加え、2010年にImamura等¹¹⁾によって、CmSiRB遺伝子がNiR遺伝子欠損シアノバクテリアの障害を相補することや、CmSiRB遺伝子欠損*C. merolae*が硝酸培地で増殖が遅くなることなどが報告された。この事実は、我々の提言を遺伝学的に支持するものである。

今後、CmSiRAの特徴が理解されれば、*C. merolae*における硝酸同化機構の全容がつかめるものと期待される。

謝辞

本研究は、大阪大学蛋白質研究所共同研究員制度を利用して行われた。また、2009年度日本科学協会笹川科学研究助成の支援を受けて行われた。

Received July 15, 2011, Accepted July 21, 2011, Published August 31, 2011

参考文献

- Crane, B. R., and Getzoff, E. D. (1996) The relationship between structure and function for the sulfite reductases, *Curr. Opin. Struct. Biol.* 6, 744-756
- Moreno-Vivián, C, Ferguson, S. J. (1998) Definition and distinction between assimilatory, dissimilatory and respiratory pathways, *Mol. Microbiol.* 29, 664-666
- Simon, J. (2002) Enzymology and bioenergetics of respiratory nitrite ammonification, *FEMS Microbiol. Rev.* 26, 285-309
- Nakayama, M., Akashi, T. and Hase, T. (2000) Plant sulfite reductase: molecular structure, catalytic function and interaction with ferredoxin, *J. Inorg. Biochem.* 82, 27-32
- Krueger, R. J., and Siegel, L. M. (1982) Spinach siroheme enzymes: isolation and characterization of ferredoxin-sulfite reductase and comparison of properties with ferredoxin-nitrite reductas,

- Biochemistry* 21, 2892-2904
6. Matsuzaki, M., Misumi, O., Shin-i, T., Maruyama, S., Takahara, M., Miyagishima, S.-Y., Mori, T., Nishida, K., Yagisawa, F., Nishida, K., Yoshida, Y., Nishimura, Y., Nakao, S., Kobayashi, T., Momoyama, Y., Higashiyama, T., Minoda, A., Sano, M., Nomoto, H., Oishi, K., Hayashi, H., Ohta, F., Nishizaka, S., Haga, S., Miura, S., Morishita, T., Kabeya, Y., Terasawa, K., Suzuki, Y., Ishii, Y., Asakawa, S., Takano, H., Ohta, N., Kuroiwa, H., Tanaka, K., Shimizu, N., Sugano, S., Sato, N., Nozaki, H., Ogasawara, N., Kohara, Y., and Kuroiwa, T. (2004) Genome sequence of the ultrasmall unicellular red alga *Cyanidioschyzon merolae* 10D, *Nature* 428, 653-657
 7. Ideguchi, T., Akashi, T., Onda, Y. and Hase, T. (1995) cDNA cloning and functional expression of ferredoxin-dependent sulfite reductase from maize in *E. coli* cells, in *Photosynthesis: from Light to Biosphere, Vol II* (Mathis, P., ed.) pp. 713-716. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht
 8. von Arb, C., and Brunold, C. (1983) Measurement of ferredoxin-dependent sulfite reductase activity in crude extracts from leaves using *O*-acetyl-L-serine sulfhydrylase in a coupled assay system to measure the sulfide formed, *Anal. Biochem.* 131, 198-204
 9. Yonekura-Sakakibara, K., Onda, Y., Ashikari, T., Tanaka, Y., Kusumi, T., and Hase, T. (2000) Analysis of reductant supply systems for ferredoxin-dependent sulfite reductase in photosynthetic and nonphotosynthetic organs of maize, *Plant Physiol.* 122, 887-894
 10. Sekine, K., Sakakibara, Y., Hase, T., and Sato, N. (2009) A novel variant of ferredoxin-dependent sulfite reductase having preferred substrate specificity for nitrite in *Cyanidioschyzon merolae*, *Biochem. J.* 423, 91-98
 11. Imamura, S., Terashita, M., Ohnuma, M., Maruyama, S., Minoda, A., Weber, A.P., Inouye, T., Sekine, Y., Fujita, Y., Omata, T., and Tanaka, K. (2010) Nitrate assimilatory genes and their transcriptional regulation in a unicellular red alga *Cyanidioschyzon merolae*: genetic evidence for nitrite reduction by a sulfite reductase-like enzyme, *Plant Cell Physiol.* 51, 707-717.

A novel variant of sulfite reductase preferentially reducing nitrite in *Cyanidioschyzon merolae*

Kohsuke Sekine^{1,*}, Yukiko Sakakibara², Toshiharu Hase², Naoki Sato³

¹Division of Life Sciences, Komaba Organization for Educational Excellence,
College of Arts and Sciences, the University of Tokyo

²Institute for Protein Research, Osaka University

³Department of Life Sciences, Graduate School of Arts and Sciences, the University of Tokyo

野菜によるChl *a* → Chl *d* 変換¹筑波大学 物質工学系²京都大学 大学院 人間・環境学研究科伊藤慎吾¹、青木啓輔¹、藤田紘一¹、宮下英明²、小林正美^{1,*}

1. はじめに

これまで、酸素発生型光合成生物は Chl *a* (図1A、挿入図) を主要色素としていたと考えられていたが、1996年に宮下らはパラオに生息している群体ホヤに共生する原核海洋藻中に、Chl *a* ではなく Chl *d* を主要色素とする *Acaryochloris marina* を発見した^{1,2)}。Chl *d* は Chl *a* のリング I のビニル基がフォルミル基に置換されたクロロフィルである (図1B、挿入図)。Chl *d* は 1943年にManningとStrain³⁾ によって紅藻から発見された葉緑素で、Holtらによって構造が決定された^{4,5)}。

ところで、Chl *a* は長鎖フィトールが存在するため水に不溶だが、クロロフィラーゼを作用させると、エステル結合が加水分解されて、水溶性の Chlide *a* (図1C、挿入図) になる。小林らはエステラーゼ (エステラーゼ、コレステロールエステラーゼ、フォスファターゼ) によってこの反応が触媒されるのではないかと期待して実験を行ったが、Chlide *a* は生成しなかった^{6,7)}。

蛋白質分解酵素プロテアーゼは弱いエステラーゼ活性を有する。そこで、種々のプロテアーゼ (パパイイン、 α -キモトリプシン、スブチリシンカルスバグ、フィチン、プロメライン) を、Chl *a* を含む含水アセトン中、30°Cで保温したところ、パパイインのみが Chlide *a* 生成を示した (図1A) ⁶⁻⁸⁾。その際、Chlide *a* 以外のピークがもう一つ観察された。この成分は、HPLCでの保持時間、吸収スペクトル、マススペクトルから、Chl *d* だと結論された^{6,8)}。Chl *b* や Phe *a* を基質とした場合も、効率はかなり低いものの、環Iのビニル基がフォルミル化されることから、この反応に関するパパイインの基質特異性は低いと思われる。

現在のところ、Chl *a* → Chl *d* 変換を起こす酵素

は、加水分解酵素パパイインと酸化酵素ペルオキシダーゼ⁹⁾のみである。Chl *a* → *d* 変換は酸化反応なので、ペルオキシダーゼによって進行することは比較的受け入れ易いが、何故パパイインがこの酸化反応を触媒するの

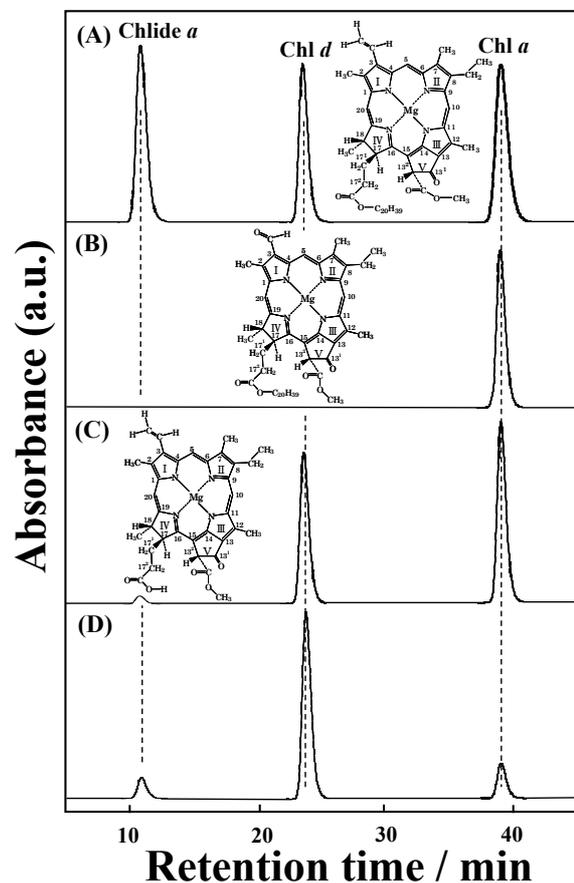


図1 アセトン/水 (10/1, v/v) 中での (A) パパイイン、(B) 完熟パパイアの実 (皮)、(C) 青パパイアの実 (皮)、(D) 大根 (茎根) による Chl *a* → Chlide *a* および Chl *d* 変換を示す逆相HPLCチャート。

反応温度: 30 °C、反応時間: 48 h、 $\lambda = 700$ nm。

* 連絡先 E-mail: masami@ims.tsukuba.ac.jp

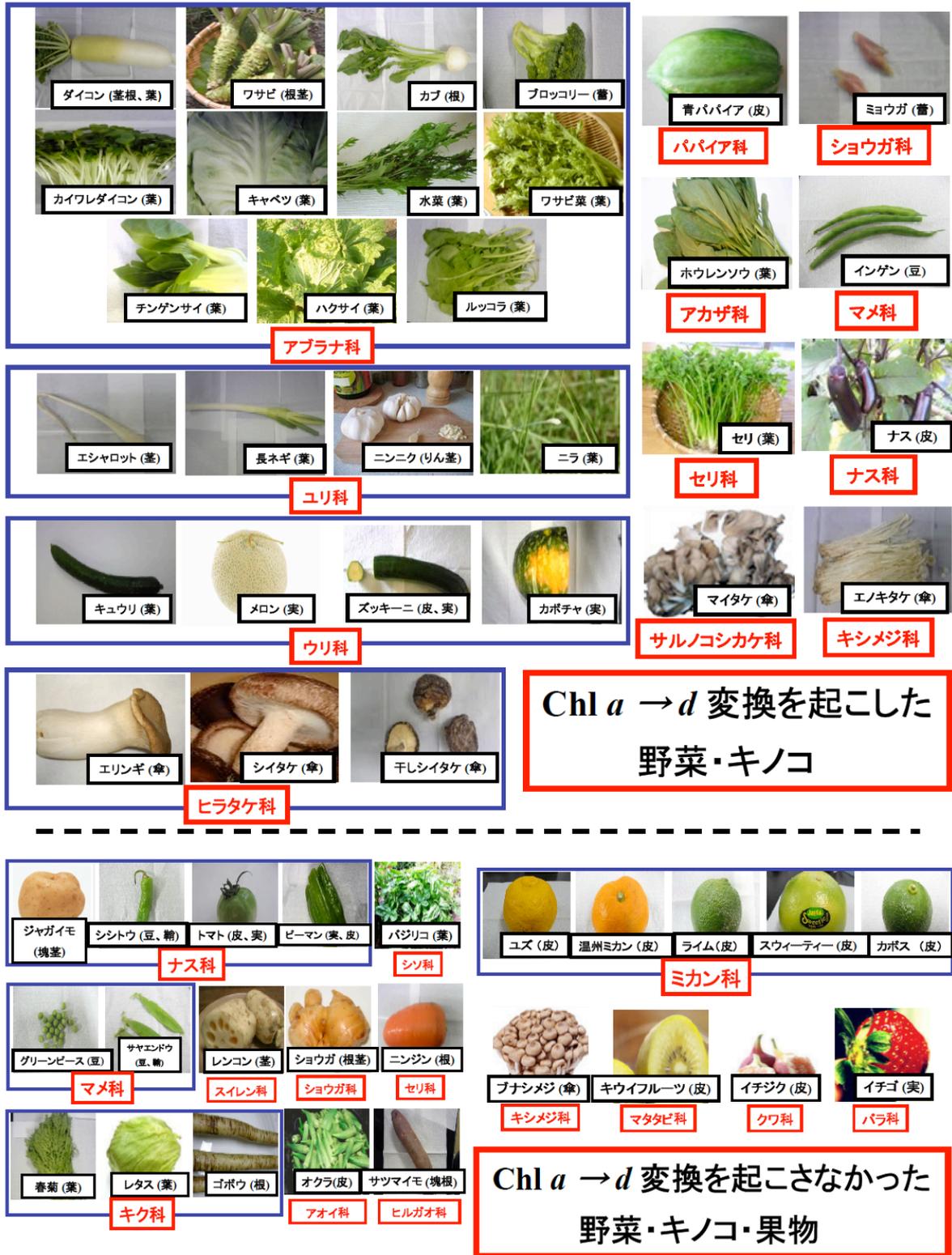


図2 使用した野菜、果物およびキノコ

かは理解に苦しむ。ただ、ペルオキシダーゼよりもパインの方が Chl *a* → *d* 変換効率が遙かに高いことは注目に値する。

2. パパイアによる Chl *a* → Chl *d* 変換

酵素パパイアによる Chl *a* → *d* 変換を学会で発表したところ、パパイアからパパインを抽出・精製する際に使用した化学薬品が残存し、それがこの反応を起こ

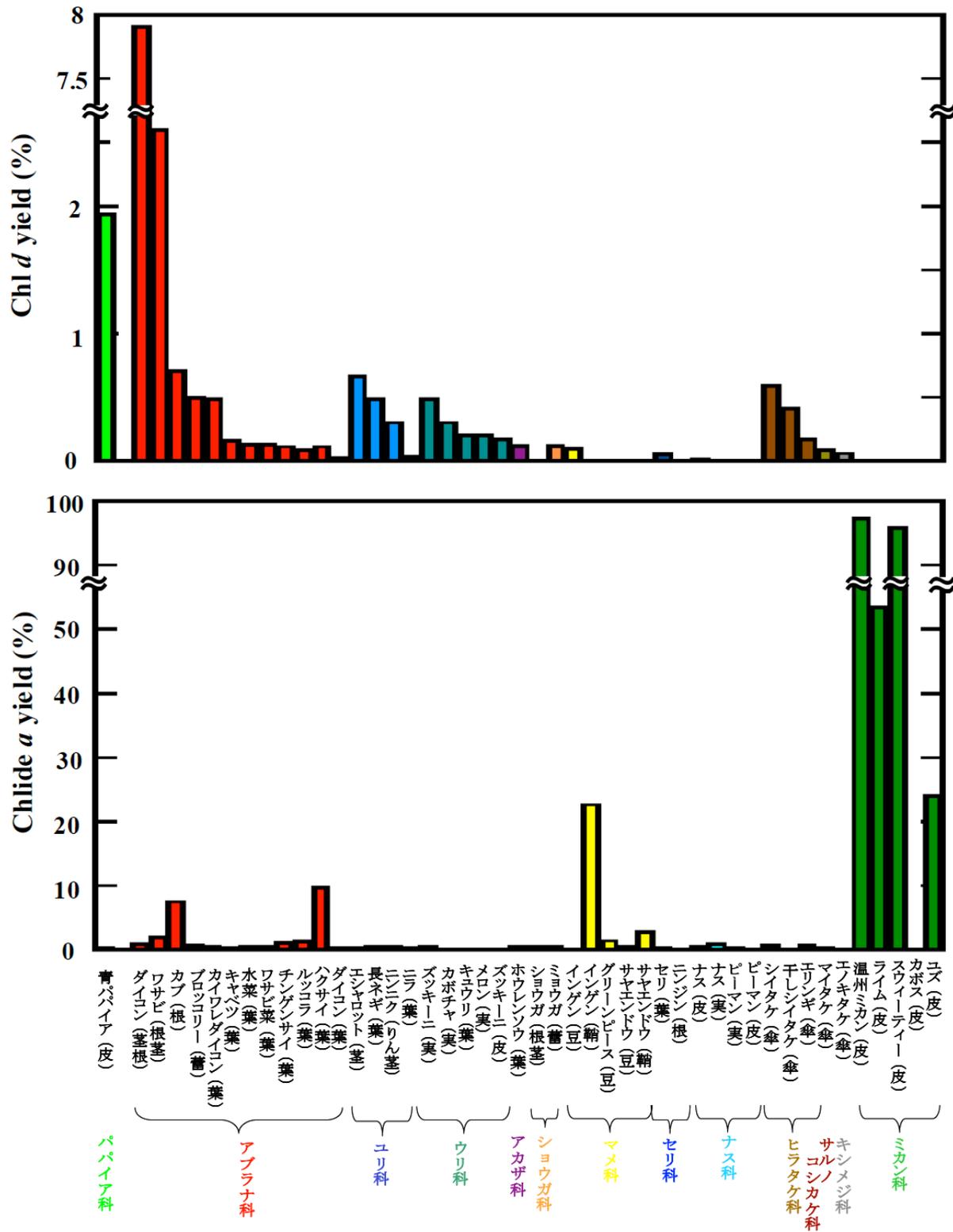


図3 野菜、果物、キノコによる Chl *a* → Chl *d* (上) および Chlide *a* (下) 変換率。
 反応溶媒: 含水アセトン、反応温度: 30 °C、反応時間: 48 h。

しているのではないかと指摘を受けた。そこで酵素パパイインではなく、果実パパイアで Chl *a* → *d* 変換が起こることを証明することにした。パパイインは未熟果(青パパイア)に豊富で、熟したパパイアの実にはほ

とんど含まれていない。そのため、熟したパパイアでは Chl *d* は生成しなかったが(図1B)、未熟果ではパパイインと同様に Chl *d* が生成した(図1C)。ちなみに、沖縄ではパパイアを果物(適熟果)ではなく、野菜(未

表1 野菜、果物およびキノコによる Chl *a* → Chl *d* および Chlide *a* 変換率。
 反応溶媒: 含水アセトン、反応温度: 30 °C、反応時間: 48 h。

| Family | Vegetables | Yield (%) | | Family | Vegetables | Yield (%) | |
|------------|--------------|--------------|-----------------|-----------|-------------|--------------|-----------------|
| | | Chl <i>d</i> | Chlide <i>a</i> | | | Chl <i>d</i> | Chlide <i>a</i> |
| アブラナ科 | ダイコン (茎根) | 7.90 | 0.89 | セリ科 | セリ (葉) | 0.05 | 0.20 |
| | 〃 (葉) | 0.02 | 0.16 | | ニンジン (根) | 0.00 | 0.11 |
| | ワサビ (根茎) | 2.60 | 1.84 | マメ科 | インゲン (豆) | 0.10 | 0.10 |
| | カブ (根) | 0.70 | 7.50 | | 〃 (鞘) | 0.00 | 22.64 |
| | ブロッコリー (蕾) | 0.50 | 0.61 | | グリーンピース (豆) | 0.00 | 1.35 |
| | カイワレダイコン (葉) | 0.48 | 0.38 | | サヤエンドウ (豆) | 0.00 | 0.49 |
| | キャベツ (葉) | 0.16 | 0.22 | 〃 (鞘) | 0.00 | 2.70 | |
| | 水菜 (葉) | 0.13 | 0.36 | キク科 | 春菊 (葉) | 0.00 | 1.90 |
| | ワサビ菜 (葉) | 0.13 | 0.38 | | レタス (葉) | 0.00 | 0.06 |
| | チンゲンサイ (葉) | 0.11 | 1.03 | | ゴボウ (根) | 0.00 | 0.16 |
| ハクサイ (葉) | 0.11 | 9.70 | スイレン科 | レンコン (茎) | 0.00 | 0.65 | |
| ルッコラ (葉) | 0.08 | 1.30 | | シソ科 | バジリコ (葉) | 0.00 | 0.12 |
| ユリ科 | エジャロット (茎) | 0.66 | 0.33 | ショウガ科 | ショウガ (根茎) | 0.00 | 0.45 |
| | 長ネギ (葉) | 0.48 | 0.40 | 〃 (蕾) | 0.12 | 0.37 | |
| | 〃 (茎) | 0.00 | 0.00 | アオイ科 | オクラ (皮) | 0.00 | 0.97 |
| | ニンニク (りん茎) | 0.30 | 0.45 | バラ科 | イチゴ (実) | 0.00 | 0.68 |
| ニラ (葉) | 0.03 | 0.19 | パパイヤ科 | 青パパイヤ (皮) | 1.93 | 0.23 | |
| ズッキーニ (実) | 0.48 | 0.48 | | 〃 (実) | 0.00 | 0.85 | |
| ウリ科 | 〃 (皮) | 0.17 | 0.12 | ミカン科 | 温州ミカン (皮) | 0.00 | 96.35 |
| | キュウリ (葉) | 0.20 | 0.13 | | ライム (皮) | 0.00 | 53.44 |
| | 〃 (実) | 0.00 | 0.00 | | スウィーティー (皮) | 0.00 | 94.43 |
| | メロン (実) | 0.20 | 0.08 | | カボス (皮) | 0.00 | 0.00 |
| | 〃 (皮) | 0.00 | 0.20 | ユズ (皮) | 0.00 | 23.91 | |
| | カボチャ (皮) | 0.00 | 0.24 | マタタビ科 | キウイフルーツ (皮) | 0.00 | 0.00 |
| 〃 (実) | 0.30 | 0.08 | クワ科 | イチジク (皮) | 0.00 | 3.11 | |
| ナス科 | ナス (皮) | 0.01 | 0.43 | ヒラタケ科 | シイタケ (傘) | 0.59 | 0.59 |
| | 〃 (実) | 0.00 | 0.82 | | 干しシイタケ (傘) | 0.41 | 0.14 |
| | ピーマン (実) | 0.00 | 0.22 | | エリンギ (傘) | 0.17 | 0.59 |
| | 〃 (皮) | 0.00 | 0.13 | サルノコシカケ科 | マイタケ (傘) | 0.08 | 0.17 |
| | シシトウ (豆) | 0.00 | 33.19 | | キノシタケ (傘) | 0.06 | 0.07 |
| | シシトウ (鞘) | 0.00 | — | ブナシメジ (傘) | 0.00 | 0.00 | |
| トマト (皮) | 0.00 | 0.00 | | | | | |
| 〃 (実) | 0.00 | 0.00 | | | | | |
| ジャガイモ (塊茎) | 0.00 | 0.00 | | | | | |
| アカザ科 | ハウレンソウ (葉) | 0.12 | 0.42 | | | | |

熟果、青パパイヤ) として扱うことが多いと聞く。同じく南洋の果実であるパイナップルにはプロメラインが含まれているが、1.で述べたように Chl *a* → *d* 変換は起こさなかった。

3. 果物による Chl *a* → Chl *d* 変換

酵素パパインは基質特異性が低い加水分解酵素なので、Chl *a* → Chlide *a* なる加水分解反応を触媒したと考えられる。自然界でこの反応を触媒するのがクロロフィラーゼで、柑橘類の皮に多く含まれる。興味深いことに、上記のパパインと同様に、「完熟果」よりも「未熟果」の皮に多く含まれている。

そこで柑橘類 (温州みかん、ゆず、ライム、カボス、スウィーティ) (図2) の果実 (皮) をすり潰して含水アセトン中で Chl *a* と一緒に 30°C で保温し

たが、Chl *d* の生成は確認できなかった (図3、表1)。しかし、カボスを除く4種ではクロロフィラーゼによる Chlide *a* 生成が高い収率で観察された。その他の果実 (キウイフルーツ、イチジク) でも Chl *d* は検出されず、また Chlide *a* 生成率も低かった (図3、表1)。

4. 野菜・キノコによる Chl *a* → Chl *d* 変換

果実とは異なり、ほとんどの野菜 (図2) で Chl *a* → *d* 変換が観察された (図3、表1)。中でも大根による変換率は約8%と群を抜いており、パパインやパパイヤ (変換率: 2.0%) を凌いだ。図3を眺めると、アブラナ科の野菜による Chl *a* → Chl *d* 変換率が高いことが分かる。アブラナ科の野菜には、多種多様な酵素が豊富に含まれているが、どの酵素によって Chl *a* → Chl *d* 変換が起きるのかは現在検討中である。ペルオ

キシダーゼによる Chl *a* → *d* 変換効率は 0.1% と、パパインよりもかなり低いことから、変換効率が極めて高い大根では、ペルオキシダーゼ以外の何らかの酵素がこの反応を触媒していると推定される。驚いたことに、葉緑素を持たないシイタケが割と高い Chl *a* → *d* 変換を示す (図3)。

以上の結果は、含水アセトン中のものだが、アセトンは自然界ではありふれた物質ではない。そこで、アセトンの代わりにエタノールを使用してカイワレダイコン (葉) で実験を試みたところ、変換効率は約半分に低下するものの、Chl *d* が生成した。また、カイワレダイコン (葉) には Chl *a* が含まれるため、Chl *a* を添加せずにすり潰し、含水エタノール中で保温しても、やはり Chl *d* が生成した。自然界ではエタノール発酵はありふれた反応だから、Chl *a* → *d* 変換は割と頻りに身の回りで起きているのかもしれない。さらに、有機溶媒を一切使用せずに、カイワレダイコンをすり潰し、放置しただけでも Chl *d* が生成することは特筆すべきであろう。

5. おわりに

酵素 (パパインやペルオキシダーゼ) や野菜によって、Chl *a* が割と簡単に Chl *d* になることが分かった。この変性はクロロフィルの「化学進化」のひとつとも言える。この「化学進化」が引き金になって、Chl *d* を有する *A. marina* が太古の地球に出現したのかもしれない。ごく最近、Chl *a* → *d* 変換が希 H₂O₂ のみでも誘起されることを見出した (変換率: 0.4%)¹⁰⁾。ペルオキシダーゼに H₂O₂ を添加すると効率は向上するが (0.1% → 1%)、パパインでは逆に低下する (2% → 0.2%) ことも分かってきた^{9,10)}。今後、Chl *a* → *d* 変換の仕組みを分子レベルで解明していきたい。

Received July 19 2011 Accepted July 28 2011 Published

August 31, 2011

参考文献

1. Miyashita, H., Ikemoto, H., Kurano, N., Adachi, K., Chihara, M., and Miyachi, S. (1996) Chlorophyll *d* as a major pigment, *Nature* 383, 402.
2. Ohashi, S., Miyashita, H., Okada, N., Iemura, T., Watanabe, T., and Kobayashi, M. (2008) Unique photosystems in *Acaryochloris marina*, *Photosynth. Res.* 98, 141-149.
3. Manning, W. M., and Strain, H. H. (1943) Chlorophyll *d*, a green pigment of the red algae, *J. Biol. Chem.* 151, 1-19.
4. Holt, A. S., and Morley, H. V. (1959) A proposed structure for Chlorophyll *d*, *Can. J. Chem.* 37, 507-514.
5. Holt, A. S. (1961) Further evidence of the relation between 2-desvinyl-2-formyl-chlorophyll *a* and chlorophyll *d*, *Can. J. Botany.* 39, 327-331.
6. Koizumi, H., Itoh, Y., Hosoda, S., Akiyama, M., Hoshino, T., Shiraiwa, Y., Kobayashi, M. (2005) Serendipitous discovery of Chl *d* formation from Chl *a* with papain, *Sci. Tech. Advanced Material* 6, 551-557.
7. Okada, N., Itoh, S., Nakazato, M., Miyashita, H., Ohashi, S., and Kobayashi, M. (2009) Effective hydrolysis of chlorophyll *a* to yield chlorophyllide *a* by papain in aqueous acetone, *Curr. Topics in Plant Biol.* 10, 47-52.
8. Kobayashi, M., Watanabe, S., Gotoh, T., Koizumi, H., Itoh, Y., Akiyama, M., Shiraiwa, Y., Tsuchiya, T., Miyashita, H., Mimuro, M., Yamashita, T., and Watanabe, T. (2005) Minor but key chlorophylls in Photosystem II, *Photosynth. Res.* 84, 201-207.
9. Furukawa, H., Aoki, K., Itoh, S., Abe, Y., Nakazato, M., Iwamoto, K., Shiraiwa, Y., Miyashita, H., Okuda, M., and Kobayashi, M. (2011) Conversion of Chl *a* into Chl *d* by peroxidase, *Proc. 15th Int. Congress Photosynth. Beijing* in press.
10. Aoki, K., Itoh, S., Furukawa, H., Nakazato, M., Iwamoto, K., Shiraiwa, Y., Miyashita, H., Okuda, M., and Kobayashi, M. (2011) Nonenzymatic formation of Chl *d* from Chl *a* with hydrogen peroxide, *Proc. 15th Int. Congress Photosynth. Beijing* in press.

Conversion of Chl *a* into Chl *d* catalyzed by extract of vegetables

Shingo Itoh¹, Keisuke Aoki¹, Koichi Fujita¹, Hideaki Miyashita², and Masami Kobayashi^{1,*}

¹Institute of Materials Science, University of Tsukuba

²Graduate School of Human and Environmental Studies, Kyoto University

光合成のエントロピー論再考： 階層的な生命世界を駆動するエントロピー差／不均一性

東京大学 大学院 総合文化研究科
佐藤 直樹*

1. はじめに

地上の全ての生命が基本的には光合成に依存していることは、イメージとしては誰もが認めることであろうが、その必然性を理解することは必ずしも容易ではない。シュレーディンガーが、その著「生命とは何か」の中で、「負のエントロピーを食べている」と表現した¹⁾ことは有名であるが、彼の時代には光合成のエントロピー論が十分に理解されていなかったため、そのことが後に混乱を生じた。まず、エントロピーは正の値しかとらないことが問題となった。しかし、上の表現を、「負のエントロピー変化を実現している」と言い換えれば、まちがいはない。光のエントロピーが負であるという誤解が生じたこともあった。その後、多くの物理系の研究者によって、このことの是非が議論され、出版物にも「光合成には蒸散によるエントロピー排出が必須である」というような形で混乱が反映している(例えば書籍^{2,3)})。さらに、2005年になっても、光化学反応中心では、エントロピー変化がマイナスであるという論文⁴⁾がBBAに掲載されたが、その後、2つの論文で、否定された^{5,6)}。エントロピーというのは、なぜかくも人を惑わす魔法の言葉なのだろうか。本稿は、これまでのエントロピー論を、私なりの視点で大幅に整理しなおし、それに基づいて、光合成に関わるエントロピー論の正しい理解を広めることを目的として執筆した。

2. エントロピーとエントロピー差、秩序、不均一性

エントロピー概念には、大きく分けて次のようなものがある。

(1) 熱力学では、温度 T の系への熱 δq の流入があるとき、エントロピー S の微小変化 dS は次式で定義さ

れる⁷⁻¹⁰⁾。

$$dS = \frac{\delta q}{T} \quad \dots [1]$$

次の(2)で定義される熱力学第三法則により、 $T = 0$ では $S = 0$ と定義される(第三法則エントロピー)。これによれば、 S の絶対値が、 $T = 0$ から所定の温度までの比熱(または相転移熱)の積分として求められる。なお、文献¹⁰⁾は最新の生体エネルギー論の教科書で、学生向けにぜひお勧めしたい本である。

(2) 統計力学では、マクロには同じに見える系がもつミクロに区別できる状態の総数 W を用いて、次のように表される^{7,9,11)}。

$$S = k_B \ln W \quad \dots [2]$$

ここで、 k_B はボルツマン定数($1.380 \times 10^{-23} \text{ J K}^{-1}$)である。もしも、ミクロに区別できる状態のそれぞれの確率が等しくないときには、それぞれの生ずる確率が p_i で与えられるならば、同じことが次の式[3]で計算できる。ただし、 p_i の総和は1とする。

$$S = -k_B \sum_i p_i \ln p_i \quad \dots [3]$$

(3) 情報理論では、平均情報量 $H(P)$ が⁸⁾、Shannonの情報エントロピーとして定義されている^{12,13)}。

$$H(P) = - \sum_i p_i \log_2 p_i \quad \dots [4]$$

* 連絡先 E-mail: naokisat@bio.c.u-tokyo.ac.jp

ここで、 p_i は事象 i が起きる確率で、 p_i の総和は 1 である。 p_i のセットを P と表す。この情報エントロピーは、上記の統計力学におけるエントロピーとは、ボルツマン定数倍を除いて一致するが、一般には、対数の底を 2 とし、その単位はビットと呼ばれる。1 ビットは、有名な Maxwell のデーモンが信号を認識するときの情報の最少単位であり、統計力学的なエントロピーでは、 $k_B \ln 2 = 0.956 \times 10^{-23} \text{ J K}^{-1}$ に相当する¹³⁾。以下では、情報のエントロピーも、式[3]で考えることにする。ただし、1 モルあたりの量を考える場合には、 k_B の代わりに、そのアボガドロ数 (N_A) 倍である気体定数 R を用いる。

一見異なって見える第一の定義も、ボルツマン分布において、全体のエネルギーが等しい条件で、粒子を多数のエネルギー準位に分配するしかたの総数を考えて、第二の定義に当てはめて計算すると、同じになることがわかっている^{9,11)}。

3. 秩序と不均一性

エントロピーは無秩序の度合いであるといわれることが多いが、果たしてそうであろうか。Landsberg¹⁴⁾ は、秩序 (order) O を次のように定義した。

$$O = (S_{\max} - S) / S_{\max} \quad \dots [5]$$

S はある系のエントロピー、 S_{\max} は、同じ系のあらゆる変数を可能な限りランダムにした場合のエントロピーである。ここで、エントロピー差 (entropy deficit) I を次の式で定義する。

$$I = S_{\max} - S \quad \dots [6]$$

I を最大エントロピーで割ったものが、Landsberg の秩序 O であり、これは、異なる現象の間でも比較できる正規化された秩序の尺度となるとされた。私はこれを、正規化不均一性 (normalized inhomogeneity) と呼ぶことにしたい。というのも、不均一な状態が、日常感覚として「秩序をもつ」ようには見えないことも多いからである。これに対して、エントロピー差 I を、不均一性 (inhomogeneity) と考えることにする。以下では、エントロピー差と不均一性を同じ意味で使うが、対象とする現象にあわせて、適宜使い分けることにする。なお、エントロピー差は、情報科学

の分野で、Brillouin¹³⁾によって、束縛されたエントロピー bound entropy (free entropy に対する言葉として) と呼ばれたものと同等である。これはまた、筆者が開発した相同タンパク質群の分類ソフトウェア Gclust においても、2次元ヒストグラムの不均一性を評価するために利用されている¹⁵⁾。

4. 生化学反応における自由エネルギー変化とエントロピー差の関係

代謝など生化学反応を考えるときには、自由エネルギーが減少する方向に自発的に反応が進み、そのため、エントロピーだけで考えるのは不適切であると考えられている。しかし、次のように考えると、エントロピー差/不均一性で統一的に理解できる。

生化学反応を考えるときには、自由エネルギー変化 ΔG は、エンタルピー変化 ΔH と、エントロピー変化 ΔS を使って表される。

$$\Delta G = \Delta H - T \Delta S \quad \dots [7]$$

なお、 T は絶対温度である。アトキンスの教科書⁸⁾によれば、式[7]は、次のように書き換えられる。

$$-\Delta G / T = -\Delta H / T + \Delta S \quad \dots [8]$$

ここで、 $-\Delta H / T$ は系から外に出た熱量による「環境のエントロピー変化」を意味している。これは、はじめは系の中に閉じこめられていた熱が、環境にも拡がっていくということをあらわして、言い換えれば、熱の空間分布の不均一性の解消に対応するエントロピー変化である。 ΔS は「系の内部でのエントロピー変化」(つまり、2節の最後に述べたように、分子内部の各エネルギー準位への分配の不均一性の解消に対応するエントロピー変化、および、分子の空間分布の拡がりに対応するエントロピー変化) であるので、左辺は「世界全体でのエントロピー変化」に相当する。自由エネルギー変化 ΔG が負であるということは、系と環境を合わせた世界のエントロピー $[-\Delta G / T]$ が増大することを意味している。この意味で考えれば、 $[-\Delta G / T]$ をもって、広義のエントロピー変化と見なすことができる。以下では、これを ΔS^* と定義する。

$$-\Delta G/T \equiv \Delta S^* = S^*_2 - S^*_1 \dots [9]$$

ここで、 S^*_2 は反応後の、 S^*_1 は反応前の、それぞれ広義のエントロピーを表す。

3節で定義したエントロピー差は、数値的には ΔS^* の符号を変えたものに相当するが、その意味は少し違う。広義のエントロピーは、反応の前後で S^*_1 から S^*_2 に増大する。これに対し、「エントロピー差」は、反応前の系に対して定義する量である。反応後のエントロピー S^*_2 を、「もしも反応が起きれば、そこまでエントロピーを増やすことができる」という意味で、最大エントロピー S^*_{\max} と見なすならば、「現在は S^*_{\max} よりもこれだけエントロピーが少なくなっている」という尺度として、 $I = S^*_{\max} - S^*$ を定義することができる(ただし、 $S^* = S^*_1$)。つまり、将来増やしよう、エントロピーの「のびしろ」である。これは、注目する現象によって値が変わってくるが、後に述べるような不均一性の交換を考えるためには、現実的な方法と考えられる。

I を定義する意味は、これが情報量とも等価であるということで、それによって、代謝以外の過程において定義される不均一性と交換が可能になることである。これは従来ほとんど顧みられてこなかったことであるが、多細胞体や生態系の構築では空間的な不均一性が生ずる。また、遺伝情報やタンパク質のアミノ酸配列や立体構造にも情報量がある。不均一性という一つの尺度によって、生命活動全体を記述することができるはずである。

5. 生命のさまざまな局面で表れる量も不均一性で表される

エントロピーという表現は、生命現象を表すのに、抽象的に使われることはあっても¹⁾、具体的に生命現象のさまざまな局面における現象をエントロピーで表そうとすると、不都合が生じることも多く、それが混乱の原因となってきた。しかし、上で定義した不均一性 I を使って、それらを整理し直すことができる。不均一性の交換に関する本格的な議論は、別の機会に発表することとし、ここでは、そのアイデアの概略のみを説明する。

(1) 遺伝情報の不均一性

例えば、長さ N のDNAの平均情報量 $H(P)$ ¹⁶⁾は、全

ての塩基の出現確率が等しければ、

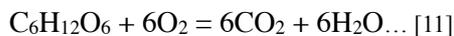
$$\begin{aligned} H(P) &= N \times 4 \times 1/4 \times \log 4 - N \log 1 \\ &= N \log 4 - N \log 1 = N \log 4 \dots [10] \end{aligned}$$

である。底を e とし、 k_B を掛ければ、統計力学的エントロピーになる。第1項は、エントロピーで言えば、 S_{\max} に相当する。塩基の出現確率に偏りがあれば、これよりも少ない。第2項は、配列が一通りに決まっていることを表していて、 S に相当する。ここではゼロであるが、もしも配列の保存性が低ければ、異なる配列が許容される程度に応じてプラスの値になる。また、配列自体の冗長性(たとえば、同じ配列が繰り返している場合や、局所的に同じ塩基が並んでいる場合など)によっても大きくなる。従って、配列の情報量は、エントロピー差 $I = S_{\max} - S$ に対応する。同じことは、タンパク質についても定義でき¹⁷⁾、平均では1アミノ酸残基当たり2.5ビットとなる。

(2) 酵素の不均一性

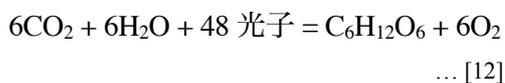
配列情報のエントロピー差/不均一性が、その情報によって作られる酵素の立体構造形成の自由エネルギー変化の源泉である^{18,19)}。構造の情報量は、1アミノ酸残基あたり約0.5ビットと見積もられている¹⁹⁾。配列の複雑性が進化とともに増加すると推定されている¹⁸⁾。もしも同じアミノ酸組成をもつ多様な配列の集合(ランダム配列)を考えれば、そうした混合物と、正しい酵素分子を比べた場合、酵素(のようなポリペプチド)自体の化学結合に基づく自由エネルギーは同じはずだが、ポリペプチド鎖はいろいろな立体配置をとることができるので、酵素の正しい構造は、可能な多数の構造のうちの一つであるという意味で、不均一性をもつことになる。これは、配列情報の不均一性が姿を変えたものである。これはさらに、酵素による活性化エネルギー低下の原因である。酵素と基質間の特異的結合や特異的反応が可能になるのは、酵素に予め不均一性が付与されているからで、これは酵素の自由エネルギーが仮想的なランダム分子に比べて高くなっていることに相当する。もしも、同じ組成のアミノ酸からできたあらゆる可能なポリペプチド(W_{\max} 個)の中で、活性をもつのはごく少数のものである(W 個)という確率因子を、活量に含めて考えるならば、ごく自然に理解される。この確率

は同じなので、一般になじみのある自由エネルギーで話を進める。糖と酸素から二酸化炭素と水ができる反応



では、標準エンタルピー変化 $\Delta H^\circ = -2808 \text{ kJ mol}^{-1}$ 、標準エントロピー変化 $\Delta S^\circ = 259 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ 、標準自由エネルギー変化 $\Delta G^\circ = -2879 \text{ kJ mol}^{-1}$ である（文献⁸）に基づき計算）。

光合成の反応式は呼吸の逆反応として書くことができるので、標準自由エネルギー変化はプラスの値で、 $\Delta G^\circ = 2879 \text{ kJ mol}^{-1}$ となる。 ΔG° が大きなプラスの反応は自発的に起きないので、よくある説明は、



と書くものである。この場合、1分子の CO_2 の還元には8ないし10個の光子が必要で、ここでは8として計算する。680 nmの光を使うとして、この光子がもつエネルギーは 176 kJ mol^{-1} で、グルコース1分子合成に必要な48光子では8448 kJとなるので、上のグルコースの酸化の際の ΔH° よりもはるかに大きい。と一見良さそうだが、これはおかしい。まず、光も熱もエネルギーなので、本当は左右両辺に書き入れる必要があり、エネルギーのバランスだけでは、反応の進行方向は決められない。さらにこれは、自由エネルギーの問題の解決にはなっていない。なぜなら、光や熱などの放射場がもつ自由エネルギーはゼロである： $G = 0$ 。反応式の左右に、「試薬」として光と熱（赤外線）を付け加えても、それだけでは反応の自由エネルギー変化には影響しない。

すなわち、光でも熱でも、それだけを取り出して考えた場合、放射エネルギーを U 、体積を V 、温度（光の温度については、後述）を T 、圧力（光にも圧力がある）を p とすると、次のように表される⁷。

$$U = \beta VT^4 \dots [13]$$

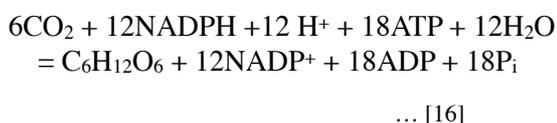
$$p = \frac{\beta T^4}{3} \dots [14]$$

$$S = \frac{4}{3} \beta VT^3 \dots [15]$$

ここで β は定数で $7.56 \times 10^{-16} \text{ J m}^{-3} \text{ K}^{-4}$ である。自由エネルギー $G = U + pV - TS$ を計算すると0になる。ちなみに、光のエントロピーは、式[15]で表される正の値で、昔誤って考えられたような負の値ではない。

問題を解決するには、この話が、温度が等しくない非平衡の系であるということを考える必要がある。つまり、光は高温の太陽から発せられた放射であり、光が宇宙空間を進む間は何も起きないが、光がチラコイド膜に達した瞬間に、光（つまり太陽）と植物（つまり地上）の温度差によって自由エネルギーが発生すると考える。エネルギーは保存される量だが、自由エネルギーは保存される量ではないので、このような言い方が可能である。

ATPとNADPH（11節を参照）を使って、二酸化炭素から糖の合成を行う反応を、式で書くと次のようになる。ちなみに酸素の発生は電子伝達反応の一部であるので、ここには含めていない。また、NADPHの酸化で6分子の水ができるので、18分子のATPの加水分解に必要な水として外から加えるのは12分子でよい。



この反応の $\Delta G^\circ = -304 \text{ kJ mol}^{-1}$ となり、反応は自発的に進行する。なお、この部分の説明は、文献²⁷でも述べられているが、式に酸素が含まれるなど、間違っていると思われる（109ページ）。ともかく、いったんATPとNADPHができてしまえば、あとは普通の生化学反応として、自由エネルギーが減少する方向に反応が進むと考えてよい。電子伝達反応に関しても、基本的には酸化還元反応なので、やはり普通の生化学で理解することができる。結局行き着くところは、「光化学反応では、なぜプラスの自由エネルギー変化をもつ反応が進むのか」という点である。それは、外からエネルギーが供給される非平衡系だからである。

7. 光化学反応のエントロピー変化

太陽の光は、 $T = 5800 \text{ K}$ の黒体放射と見なせるが、実効的温度に関しては補正が必要である。太陽光が地上に届くときには、エネルギー密度が下がっている。このため、特定の波長の光で考えると、もっと低い温度の光源がそばにあるのと同じことになる。さらにまた、太陽を見込む視角の範囲というごく限られた一方向からの入射であることも考慮しなければならない。なぜなら、植物の葉や藻類の細胞が光を受け取るときには、散乱光として光が与えられる。この場合、入射方向の不均一性が打ち消され、全方向にわたる平均となるためにエネルギー密度がさらに下がり、光の実効温度はさらに低くなる。実効温度の低下には波長依存性があるが、光合成で実際に利用できる波長領域 (400-700 nm) の光 (PAR: photosynthetically active radiation) では、太陽光の実効温度は約 1300-1000 K 程度となると見積もられている²⁸⁾。ここでは、文献⁵⁾で使われている 1180 K を用いる。植物の温度を便宜上 25°C (298 K) とする。光合成では、光エネルギーの一部は反応熱として系に吸収される。グルコース合成に伴って最終的に放出される熱量は、48光子分のエネルギー 8448 kJ mol^{-1} とグルコース燃焼の ΔH° の符号を変えた 2808 kJ mol^{-1} を使って、 $8448 - 2808 = 5640 \text{ kJ mol}^{-1}$ となる。これによりエントロピー生成を求めると、

$$\begin{aligned} \Delta S^\circ &= (4/3) \times (5640/298 - 8448/1180) \\ &= 15.689 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ K}^{-1} \quad \dots [17] \end{aligned}$$

となる。最初の4/3は式[15]でも出てくる係数で、詳細は専門書に譲る⁷⁾。このとき、括弧内の2番目の項が、最初から「使えない」エネルギーに対応する。使えないという意味は、光のエネルギーはその全部を化学エネルギーに変えることが、原理的に不可能であるということである。これは、熱力学の教科書に、熱機関の効率の制約要因として書かれていることと同じである⁷⁾。光合成の場合、約1/4のエネルギーは、原理的に利用できない。この値から、6節のグルコース酸化のエントロピー変化 $0.259 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ を差し引くと、光合成に伴う全エントロピー生成が

$$\begin{aligned} \Delta S^\circ &= 15.689 - 0.259 \\ &= 15.430 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ K}^{-1} \quad \dots [18] \end{aligned}$$

と求められる。これは、グルコース酸化のエントロピー変化に比べ、二桁ほど大きい。したがって、光合成のエントロピー変化がマイナスになる問題はない。また、式[17]のエントロピーを排出するために蒸散を使うかどうかは、問題ではない (9節参照)。

今度は、光化学系だけで考える。文献⁶⁾によると、1光子の光化学反応に伴う系全体のエントロピー変化 ΔS_{total} は、入射光のエントロピー変化、色素のエントロピー変化、励起色素分子からのエネルギー損失に伴うエントロピー変化の総和として求められる。

$$\Delta S_{total} = \Delta S_r + \Delta S_p + \Delta S_s \quad \dots [19]$$

ここで r , p , s の添え字はそれぞれ、radiation (放射)、pigment (色素)、surroundings (環境)を表す。温度や自由エネルギー変化についても、 T または ΔG に、これらの添え字をつけて表すことにする。

まず、入射する光について考えると、 $\Delta S_r = -h\nu_0/T_r$ である (h はプランク定数、 ν_0 は吸収される光の振動数)。この場合には、温度 T_r は上に述べた光の実効温度である。 ΔS_p を求めるためには、 N 個の色素分子からなる統計的アンサンブル (ただし N は大きな値) を考えて、いろいろな状態にあるすべての分子の可能性を求め、その中で、一つの分子が基底状態から励起状態に遷移するときのエントロピー変化として求められる。

$$\Delta S_p = k_B \ln\left(\frac{n_g}{n_e}\right) \quad \dots [20]$$

ただし、 n_g は基底状態にある分子数、 n_e は励起状態にある分子数を表す。なお、原子配置は変わらないものとする。 n_g と n_e は光強度によって変わるので、 ΔS_p は光強度によって変化し、非常に強い光のもとでは、 $n_g = n_e$ になるため、この項は 0 になる。文献⁶⁾には、振動・回転の準位も考慮した形でも書かれているが、結論は変わらない。光が弱いと励起分子の比率が低く、入ってきた光子が有効に励起に使われるので、色素分子の温度 T_p は、環境の温度 T_s に近いとして、 ΔS_p は $h\nu_0/T_s$ で、1モル光子当たり $176/298 = 591 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ に近い値となる。実際に定常状態にある色素分子の

状態は、それと平衡にある熱源の温度と考えなければならぬので、 T_s よりは高くなる。従って、色素の励起に伴う自由エネルギー変化は、次のように表される。

$$\Delta G_p = h\nu_0 - T\Delta S_p \quad \dots [21]$$

ただし、 T は色素分子と平衡にある仮想的な熱浴の温度（励起状態と基底状態への分配を再現できるためのボルツマン分布を与える温度）であり、実際の条件によって変わる。 ΔG_p は、光が弱いと0で、光が強いと $h\nu_0$ である。光が弱いときには、放射と色素との間で平衡に近くなっていると考えれば、平衡反応の ΔG_p が0というのは当然のことである。色素分子は、いくら光を強くしても誘導放射によって励起状態から基底状態への遷移も起きるため、励起分子の割合は0.5にとどまる（ただし、レーザーパルス照射などを使えば、すべて励起分子にすることもできる）。さらに、励起分子が電子放出反応をして減少すると、励起分子の割合は、入ってくる放射に比べて低いことになる。こうして、放射と色素分子の状態とは非平衡にある。こうした場合に、 ΔG_p がプラスの値をとる。また、 ΔS_p はその最大値 $h\nu_0/T_s$ よりも小さくなる。言い換えれば、エントロピー差 $I = h\nu_0/T_s - \Delta S_p$ が生ずる。この意味については、10節で述べる。

定常状態の光合成では、上に示した範囲の中間の適当な値をとり、以前の安孫子²⁹⁾の計算によれば、 $\Delta S_p = h\nu_0/T_r$ で、1モル光子当たり $176/1180 = 149 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ となる。これは、光源の実効温度におけるエネルギー流入に伴うエントロピー変化に相当する。

8. 光化学反応のエントロピー変化と仕事効率

論文⁶⁾では、 ΔS_s は、励起色素分子の中での、分子振動や回転などの自由度がもつエネルギーの損失率を $(1-\xi)$ (ξ は0から1の間の値をとる)として、 $(1-\xi) h\nu_0/T$ と見積もり、その結果、全体のエントロピー変化がプラスになることを証明し、論文⁴⁾を反駁している。論文⁶⁾の謝辞を読む限り、この結論については、論文⁴⁾の著者ともやりとりをしたようで、合意が得られていると思われる。

色素の自由エネルギー変化の上限を決めるエネルギー効率 η は、 $T = T_p$ とすれば、次式で与えられる。

$$\Delta G_p \approx \Delta F_p \leq \xi h\nu_0 \left(1 - \frac{T_p}{T_r}\right) \quad \dots [22]$$

括弧の中の項は、熱機関としての放射の仕事効率に相当し、ほぼ3/4になる（図1）。これは、色素の励起までの理論的な効率を示しており、現実には、反応中心から電子が放出された後で、大きなエネルギー損失があるため、反応中心複合体全体としてのエネルギー効率は、約50%まで低下する。式[22]の実際の値は、 ξ の値にもよるが、最大値を求めるために1とし、48光子による1分子のグルコース合成の場合、グルコース1モルあたりで計算すると、次のようになる。

$$\begin{aligned} \Delta G_p^\circ &\leq 8448 \times (1 - 298/1180) \\ &= 6314 \text{ kJ mol}^{-1} \quad \dots [23] \end{aligned}$$

実際には、 ΔS_p がある程度の大きさになるので、これよりもかなり小さい値と考えられる。

ここまでの話では、光合成で使われる光はすべて反応中心に直接与えられるとした。青色や緑色の光を使う場合には、さらにエントロピーの増加は大きい。また、太陽の光には、光合成に利用できない光も含まれる²⁷⁾。これに加え、非光化学的エネルギー損失(non-photochemical quenching: NPQ)もある²⁸⁾。こうしたエネルギーの損失分は、光合成の駆動に関係しない余分のエントロピー生成となる。文献²⁸⁾では、プロセスごとに、詳細なエントロピー変化の推定がなされている。

一方で、このことは、昨今の、光合成によるエネルギー生産の研究推進の中で、重要な点となる。光合成には、反応を不可逆的に進めるために不可欠なエントロピー生成があり、それに伴って「使えないエネルギー」が存在する。これと、はじめから光合成や生命活動に関わらない余分のエントロピー生成とを、区別して議論する必要がある。不可逆性を可能にする最低限のエントロピー生成を確保しつつ、余分なエントロピー生成を抑制することによって、目的の物質生産を高めることができる。

9. 蒸散は光合成を駆動していない

光合成で発生する熱は、葉からの蒸散によって水蒸

気とともに体外に運び出されることによって、葉の温度は低く保たれている。最初にも触れたように、これを誤解して、蒸散は光合成にとって必須である、または、光合成は蒸散によって駆動されているかのような趣旨のことを書いている物理系の書籍^{2,3)}もあるが、上述のように、光合成を駆動する力は、光化学反応の段階で生まれており、それ以後はひたすら自由エネルギー（エントロピー差）減少の過程であるので、こうした話は明らかに誤りである。しかし、この誤解は物理系の学者の間にはかなり普及しているようなので、改めて、どこが違うのか、簡単に説明したい。

おそらくこれは、高温 T_H と低温 T_L からなる熱機関において、熱の移動によって低温熱源が暖まってくると、式[22]で説明した効率 $(1 - T_L/T_H)$ が低下するので、熱を除去しなければならないということの類推による議論であると思われる（図2、斜めの線）。しかし、現実の光合成は生身の植物で行われるので、温度が変われば酵素が変性し、また、低温でも反応は止まるため、ごく限られた温度範囲内でのみ効率が存在する（図2、上むき凸の曲線：ただしあくまでも模式図）。この場合、熱を除去する目的は、熱機関の効率を保つためではなく、系の破壊を防ぐためである。したがって、蒸散の役割は、熱機関を駆動するためではなく、光合成にとって蒸散は必須ではない（もちろん植物学的には必要なことであるが）ことが明らかである。これは単細胞藻類やシアノバクテリアを考えればごく当たり前の話で、これらは蒸散をすることはしない。パソコンの熱暴走を防ぐ放熱装置の場合でも同様で、放熱装置がCPUを動かしているわけではないというのと同じである。他方、もともとSchrödingerの著書にも同じような誤解があり、「呼吸によってエントロピーを捨てる」場合に、呼吸で発生する熱も捨てる必要があり、熱を捨てないと生命を維持できないことが書かれていた。この点から、生命システムを駆動するために必須のエントロピー排出と、熱の排出とを混同する誤解が生じたものと思われる。

10. 光化学反応のエントロピー差の意義

まとめると、光化学反応では、最初にできた励起状態の色素分子が、上で計算したプラスの自由エネルギーを獲得する。この原因は、エネルギーの獲得にではなく、エントロピーがその可能な最大値より

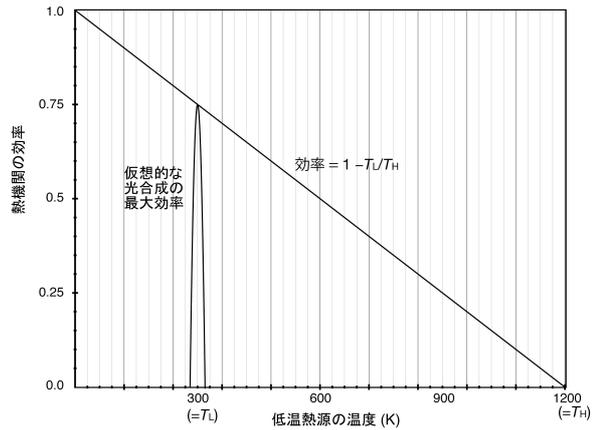


図2 光化学反応中心を熱機関としたときの仮想的な効率と、植物で実際に実現しうる効率の模式図
便宜上、高温熱源の温度を1200K、低温熱源の温度を300Kとして作図した。

も低い値をとることにある。このエントロピー差 $I = hv_0 / T_s - hv_0 / T_r$ あるいは、1モル光子当たり $591-149=442 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ （定常状態での値）が、その後の全ての生化学反応の駆動力となる。多くの研究者が漠然と、「光のエネルギーを取り入れる」のが光化学反応と思っているが、それは正しくない。高温熱源である光と低温熱源である植物体（または藻類）との間の温度の不均一性が、自由エネルギーを生み出すのである。自由エネルギーといっても、中身は、（内部）エネルギーではなく、エントロピー差／不均一性なのである。

要点は、生物が活動や構造形成のために必要とするエントロピー差／不均一性を獲得するために、系全体としてはそれよりもずっと大きなプラスのエントロピー変化（不均一性の解消）を必要とすることである。上の計算結果をこの図式に当てはめると、光合成では、 $\Delta S^\circ = 15.7 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ を捨てる（式[17]）のに対して、グルコース生成のエントロピー変化は $-\Delta S^\circ = 0.259 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ にすぎない。ここで、この ΔS° の符号を変えたものは、その後の呼吸によって放出されるエントロピーであるので、4節の定義により、エントロピー差と見なすことができる。言い換えれば、グルコースが、仮に完全燃焼したという状態に比べて低く保っているエントロピーということになる。こうして、全体のエントロピー増加に比べれば実に微々たる部分（1.63%）がエントロピー差として、その後の生命活動に利用できる形になる。これは、光（太陽）と地上の間の温度の不均一性を、生体エネルギーの不均一性に変換する際の、「不均一性の獲

得効率」と考えられる。このように、光合成は、不均一性の獲得効率が著しく少ないが、もともと入ってくる総量が極めて大きいので、これでも、光合成はすべての生物の活動の原動力となりうる。

11. ATPとNADPHが担うエントロピー差

最後に、通常、生体エネルギーの担い手といわれるATP（アデノシン三リン酸）と、還元剤であるNADPH（ニコチンアミドアデニンジヌクレオチドリン酸、還元型）またはNADH（ニコチンアミドアデニンジヌクレオチド、還元型）について、エントロピー差／不均一性の担い手としての意義について述べたい。これらの物質に関しては、自由エネルギー変化は書物に書かれているが、エントロピー変化のデータはなかなか見当たらない。ATP1分子の加水分解反応の $\Delta G^\circ = -31.3 \text{ kJ mol}^{-1}$ に対し、 $\Delta S^\circ = 11 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ とされるが³⁰⁾、通常 ΔS° を求める際に使われる平衡定数の温度依存性に基づく直接測定ではないため、誤差が大きく、報告値には、プラスからマイナスまでである。一方、NADやNADPについては、ある程度信頼できる

値がある³¹⁾。



の反応に関する値はそれぞれ、 $\Delta G^\circ = 2.38 \text{ kJ mol}^{-1}$ 、 $\Delta H^\circ = -24.98 \text{ kJ mol}^{-1}$ 、 $\Delta S^\circ = -99 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ である。ここはあえてダッシュのついていない値を挙げている。というのも生化学では、pH=7の時の値（これがダッシュで表される値）を使うのが普通だが、その場合、水素イオンを希釈することになるため、その分のエントロピー変化が加味される。従って、NADHが担うエントロピー差としては、むしろダッシュのない標準値の方が適切である。対応するNADPHの値は、 $\Delta S^\circ = -87 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ である。

これらの値からわかるのは、NADHやNADPHが持つエントロピー差／不均一性の大きさである。上の式[24]を右から左に進めることを考えると、これらの分子が還元力を発揮する場合には、エンタルピー的には有利でないにもかかわらず、エントロピー的に反応を進めることがわかる。従来、生体エネルギー通貨

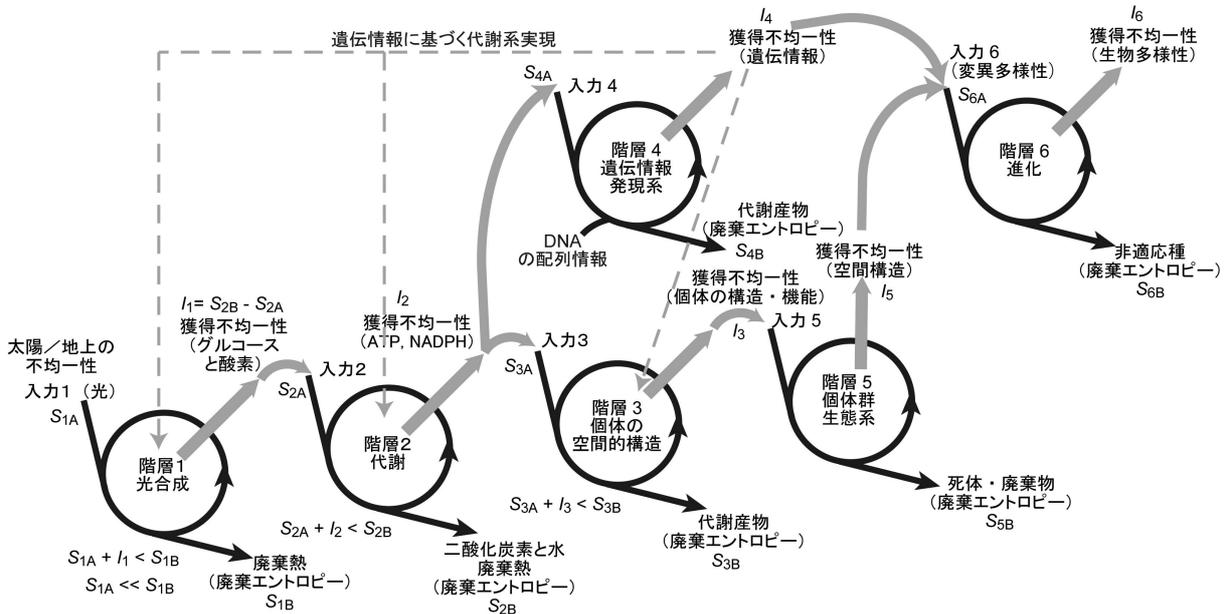


図3 一般化した生命の階層モデル

エントロピー差（不均一性）を、次々に上位の階層に受け渡すことで、生命の階層システムが成り立っているが、究極的な駆動力は太陽光であり、その最初の段階が光合成である。各階層は、エントロピー生成のサイクルとして描かれている。そこでは、大量のエントロピーが廃棄され、その代わりにわずかな不均一性が獲得される。そのことは、代謝的なサイクルでも、構造形成を伴う自己組織化のサイクルであっても、同様である。それぞれの階層で獲得される不均一性の種類は、階層1と2を除いて、異なっている。実際には、各階層のサイクルは一つではなく、何段階にも分かれているが、総括的に1つにして示すこともできる。また、図に示すように枝分かれもある。遺伝情報は、代謝の不均一性を使って複製・発現されるが、この図式では簡単には表しにくい。遺伝情報はさらに、酵素分子の情報として、他の階層のサイクルの道筋を形成するのに役立つ（破線）。個体の構造形成、生態系や進化については、つながりを示すにとどめた。煩雑になるので、人間の思考活動や文化は示していない。

と称してATPが重視されて来たが、ATPは運動（ミオシン、キネシン、ダイニン）におけるエネルギー変換や、高分子合成を媒介する物質と位置づけるべきである。なお、DNA合成酵素やRNA合成酵素も、運動タンパク質と見なすことができる。これに対し、化学的なエントロピー差の担い手はNADHやNADPHであり、C-C結合やC-N結合の生成を伴う生体物質合成の原動力である。

12. エントロピー差／不均一性に基づく生命現象全体の理解における光合成の意義の再認識へ

これまで、いろいろな本で議論されている生命とエントロピーに関する議論には、さまざまな混乱があった。その原因は、エントロピー差／不均一性を考えないで、「なまの」エントロピーで議論しようとしていたためである。

光合成は生命活動全般の源泉として、その意義は計り知れないが、生命科学研究において、その重要性は必ずしも正当に評価されているとは言いがたい。一つには、無機独立栄養で生きる生物の存在があり、もう一つには、動物はえさがあれば生きていけるように見えるためである。しかし、そのえさを作り出すのは光合成以外にはない。光合成によらない生命活動が化学合成無機栄養(chemolithotrophy)である¹⁰などが、それは、地底から出てくる還元剤と酸化剤を利用するもので、もとをたどれば、地球深部の高温による熱分解に依存している。いわば地熱発電のようなもので、地中の高熱と地上の低温の間の非平衡を利用している。結局、全ての生命活動は、宇宙が作り出した高温が地上の低温に接してできる不均一性が原因となり、エネルギーの非平衡な流れによって引き起こされるエントロピー差／不均一性の移行過程で生み出されるものとしてまとめることができる。このことを、図3に概念的なモデルとして示した。

ほとんどの生物においては、光化学反応によって得られたエントロピー差／不均一性が、生命活動の駆動力であり、ヒトにおいて知的活動が可能になっているのも、食物と酸素の形で蓄えられたエントロピー差／不均一性を、最終的に脳に集中することに基づいている。いわば、太陽の光を凸レンズで集光しているのが脳である。多量のエントロピー差／不均一性を集めて、神経活動を駆動しながら、エントロピーを排出することによって、文化的な情報という新たな情報

量（不均一性）を生み出しているのが人間である。これまで生命科学関連分野では、エネルギー、エントロピー、情報などいろいろな説明が混在していて、それらのつながりが明確ではなかったが、光から、酸化還元、化学物質、遺伝情報、細胞系、生態系、進化、文化的情報まで、生命にかかわる全ての活動が、不均一性というひとつのキーワードでつながる展望ができた。それぞれの不均一性の具体的な中身と変換のしくみについて、今後、ひとつひとつ検討してゆくことが課題である。いずれにしても、このつながりの最初が光合成であることを認識することが、光合成研究の出発点であると信じている。

謝辞

光合成のエントロピーに関する理解について教えて下さった安孫子誠也氏（聖隷クリストファー大学名誉教授）、いろいろなコメントをいただいた匿名の査読者の先生、本テーマに関して議論して下さった何人かの光合成学会会員の方々、研究室のメンバーに感謝します。

Received May 20, 2011, Accepted July 1, 2011, Published August 31, 2011

参考文献

1. Schrödinger, E. (1944) What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell. Cambridge University Press. 翻訳: 生命とは何か, 2008年 岩波文庫.
2. 槌田敦 (1986) エントロピーとエコロジー — 「生命」と「生き方」を問う科学. ダイアモンド社.
3. 勝木渥 (1999) 物理学に基づく環境の基礎理論: 冷却・循環・エントロピー. 海鳴社
4. Jennings, R. C., Engelmann, E., Garlaschi, F., Casazza, A. P. and Zucchelli, G. (2005) Photosynthesis and negative entropy production, *Biochim. Biophys. Acta* 1709, 251-255.
5. Lavergne, J. (2006) Commentary on: 'Photosynthesis and negative entropy production by Jennings and coworkers', *Biochim. Biophys. Acta* 1757, 1453-1439.
6. Knox, R. S. and Parson, W. W. (2007) Entropy production and the second law in photosynthesis, *Biochim. Biophys. Acta* 1767, 1189-1193.
7. プリゴジン, I., コンデプディ, D. (2001) 現代熱力学 — 熱機関から散逸構造へ —, 妹尾学・岩元和敏訳 (原著はThermodynamique, 1999, Editions Odile Jacob, Paris) 朝倉書店.
8. アトキンス, P. W., デ・パウラ, J. (2007) 物理化学

- 要論 第4版, 千原秀昭, 稲葉章訳, 東京化学同人.
9. Haynie, D. T. (2001) *Biological Thermodynamics*, Cambridge University Press, Cambridge.
 10. Cheetham, N. W. H. (2011) *Introducing Biological Energetics*, Oxford University Press, New York.
 11. Garrod, C. (1995) *Statistical Mechanics and Thermodynamics*, Oxford University Press, New York.
 12. Shannon, C. E. (1948) A Mathematical Theory of Communication, *Bell Syst. Tech. J.* 27, 379-423, 623-656.
 13. Brillouin, L. (1962) *Science and Information Theory*, Second Edition, Academic Press, New York
 14. Landsberg, P. T. (1984) Can entropy and “order” increase together? *Physics Lett.* 102A, 171-173.
 15. Sato, N. (2009) Gclust: *trans*-kingdom classification of proteins using automatic individual threshold setting. *Bioinformatics* 25, 599-605.
 16. Mount, D. W. (2001) *Bioinformatics*, Cold Spring Harbor Laboratory Press.
 17. Strait, B. J. and Dewey, T. G. (1996) The Shannon information entropy of protein sequences. *Biophys. J.* 71, 148-155.
 18. Dewey, T. G. and Donne, M. D. (1998) Non-equilibrium thermodynamics of molecular evolution. *J. theor. Biol.* 193, 593-599.
 19. Dewey, T. G. (1997) Algorithmic complexity and thermodynamics of sequence-structure relationships in proteins. *Phys. Rev. E* 56, 4545-4552.
 20. Wagensberg, J., Valls, J. (1987) The [extended] maximum entropy formalism and the statistical structure of ecosystem. *Bull. Math. Biol.* 49, 531-538.
 21. Kimura, M. (1983) *The Neutral Theory of Molecular Evolution*, Cambridge University Press. 翻訳は, 木村資生(1986) *分子進化の中立説*, 紀伊国屋書店.
 22. Demetrius, L. (2000) Thermodynamics and evolution. *J. theor. Biol.* 206, 1-16.
 23. Srienc, F. and Unrean, P. (2010) A statistical thermodynamical interpretation of metabolism. *Entropy* 12, 1921-1935.
 24. Vallino, J. J. (2010) Ecosystem biogeochemistry considered as a distributed metabolic network ordered by maximum entropy production. *Phil. Trans. Roy. Soc. B*, 365, 1417-1427.
 25. Annala, A. and Kuismanen, E. (2009) Natural hierarchy emerges from energy dispersal, *BioSystems*, 95, 227-233.
 26. Crofts, A. R. (2007) Life, information, entropy, and time, *Complexity*, 13, 14-50.
 27. Hall, D. O. and Rao, K. K. (1999) *Photosynthesis*, Sixth Edition, Cambridge University Press, Cambridge.
 28. Ksenzhek, O. S. and Volkov, A. G. (1998) *Plant Energetics*. Academic Press, San Diego.
 29. 我孫子誠也 (1984) エントロピー低下機構としての光合成, *科学* 54, 285-293.
 30. Pänke, O. and Rumberg, B. (1997) Energy and entropy balance of ATP synthesis. *Biochim. Biophys. Acta* 1322, 183-194.
 31. Miller, S. L. and Smith-Magowan, D. (1990) The thermodynamics of the Krebs cycle and related compounds. *J. Phys. Chem. Ref. Data* 19, 1049-1073.

Re-thinking Entropy of Photosynthesis: Entropy Deficit or Inhomogeneity as a Universal Driving Force in Hierarchical Biosphere

Naoki Sato*

Department of Life Sciences, Graduate School of Arts and Sciences, University of Tokyo

報告記事

第2回日本光合成学会（年会・公開シンポジウム）開催報告

シンポジウム・オーガナイザー：野口 巧（名古屋大学 大学院 理学研究科）
 シンポジウム・オーガナイザー：太田 啓之（東京工業大学 バイオセンター）
 会場担当：鹿内 利治（京都大学 大学院 理学研究科）

第2回日本光合成学会（年会・公開シンポジウム）が2011年6月3-4日の2日間にわたって京都大学の百周年時計台記念館で行われました。本会は、前身である光合成研究会の公開シンポジウムを含めて、ここ数年東京で開催されており、今回は久しぶりに関西での開催となりましたが、昨年の116名よりも50名程多い169名の方々にご参加いただきました。今回のシンポジウムは「光合成の光エネルギー変換と物質生産」と題して、1日目のセッション1では「光合成の光エネルギー変換メカニズム—物理学的手法によるアプローチ」（野口担当）、2日目のセッション2では「植物、藻類等を活用した物質生産の新しい展開とその課題」（太田担当）という2つのテーマに分けて行われました。また、一般発表として、例年のポスター発表（38件）に加え、今回は新たな試みとして、10件の口頭発表（各15分）をスケジュールに加えました。



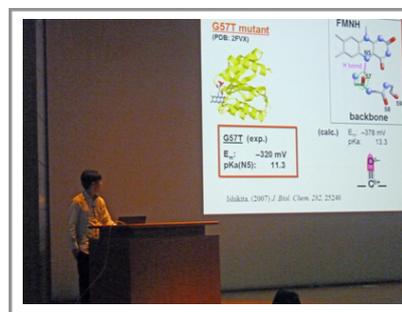
会場入り口のポスター



伊藤前会長による三室先生の追悼

まず、池内会長の挨拶の後、さる2月8日にご逝去された故三室守教授（京都大学）を追悼して、伊藤繁前会長より故人の業績や思い出、光合成研究に対する思いについて語っていただきました。

セッション1のシンポジウム「光合成の光エネルギー変換メカニズム—物理学的手法によるアプローチ」では、光合成初期過程のメカニズム研究を取り上げ、その中でも物理化学的な手法を用いた最先端の研究について3人の演者の方々にご講演いただきました。まず、構造生物学の立場から、岡山大学の沈建仁先生に「光合成水分解を可能にする光化学系IIの原子構造」というタイトルで、1.9 Å分解能で解明した光化学系IIの結晶構造についての話をいただきました。これは、光化学系IIにおける酸素発生中心の構造を初めて原子レベルで明らかにしたもので、最近の光合成研究において最もホットなトピックスです。こうした高分解能な構造情報は精密なエネルギー計算を可能とします。そこで次に、京都大学の石北央先生に「蛋白質の立体構造が語る Photosystem II 電子移動のenergetics」というタイトルで、計算化学による電子移動反応の機構解明について話していただきました。一方、光合成研究にとって分光学的なアプローチは不可欠です。そこで、名古屋大の柴田穰先生に「超高速蛍光実験と理論計算の融合で見てきた光捕集ダイナミクス」と題して、高速時間分解分光と理論計算による光合成光捕集に関する研究についてお話いただきました。



石北先生の講演

一般講演の口頭発表では、光合成のエントロピー考から、クロロフィル *f* を含む新規な光合成生物についての話題まで、幅広いテーマの光合成研究の発表が行われ、活発な議論が展開されました。また、ポスター発表では奇数番号と偶数番号で1時間ずつの時間を取り、また、各時間帯の冒頭で発表者の自己紹介と簡単な内容説明を行



ポスター発表の様子

いました。どのポスターの前でも熱のこもった議論が行われ、参加者間での十分な研究交流がなされたと感じました。夕方からの懇親会にも 94 名の方々にご参加いただき、盛況に行うことができました。

2日目は、朝9時から、「植物、藻類等を活用した物質生産の新しい展開とその課題」と題してシンポジウムを行いました。このシンポジウムは、昨年来植物科学分野で大きな話題となっている科学技術政策の戦略分野の一つ「グリーンイノベーション」に関する植物科学研究者での様々な議論やアクションを背景に、池内会長の提案により企画されたものです。光合成研究が新成長戦略としてのグリーンイノベーションにどのよう

に貢献できるかを、光合成研究者が集まる場である本学会において様々な立場からフランクに議論することを目的に、シンポジウムが企画されました。

グリーンイノベーションにおける植物科学の重要性を訴えた最近の取り組みの成果もあって、昨年あたりから植物科学関連で大型研究費の立ち上げが相次ぎました。本シンポジウムでは、そのような中、植物や藻類を用いた物質生産の現状や将来に関して幅広い議論を展開できるよう、昨年度に発足した藻類による物質生産に関するCRESTや先端的低炭素化技術開発（ALCA）に現在参画されている方々、シアノバクテリアや藻類による物質生産に色々な角度から現在取り組んでおられる研究者の方々に話題を提供していただきました。



鈴木先生の講演

トップバッターとして奈良先端大の横田明穂先生には、「植物（作物）における物質生産」と題して、ご自身が特にALCAで取り組みを始めておられるイモ類を用いた物質生産のプロジェクトを中心に、その計画や今後の方向性、さらには植物を用いた物質生産の将来に関して、現在の横田先生の考え方を基に幅広くお話いただきました。また筑波大学の鈴木石根先生には、「海洋ハプト藻類のアルケノン合成経路の解明とオイル生産への基盤技術の開発に向けて」というタイトルで、昨年度末から同じ筑波大の白岩善博先生と共に藻類CRESTで開始されたハプト藻類（円石藻）を用いたアルケノン生産の取り組みに関して、円石藻の生態、生理から最新の知見までを交え、詳しくお話いただきました。また（株）ユーグレナの嵐田亮先生には、「微細藻ユーグレナの特徴と食品・環境分野への応用」と題し、現在ユーグレナを用いて進めておられる、藻類による物質生産やバイオエネルギー生産へのユニークな取り組みについて、実際に実用化を進めておられる立場から、藻類の利用における様々な問題点や工夫などを分かりやすくお話いただきました。最後に名古屋大学の小俣達男先生からは、「物質生産におけるシアノバクテリアの活用とその課題」と題し、小俣先生らが昨年光合成研究に執筆されたシアノバクテリアを用いた物質生産の可能性と課題に関するお話（小俣ら 光合成研究 20(2) 65-71, 2010）を詳しくお聞きすることができました。4人の先生方共に、光合成研究者が今後の自らの研究の方向性を考える上でも重要な話題をお話いただき、会場からもたくさんの質問が出て、実のある議論をしていただくことができたと思います。



嵐田先生の講演

シンポジウムの後、同会場で、総会ならびに優秀発表賞、ポスター賞の表彰がありました。光合成学会は最近若い研究者、学生の方々の参加も多く、このような賞の授与が若手の方々の大きな励みになっていると考えられます。この傾向がさらに持続して本会がますます発展することを

期待します。

本大会の開催に当たり、シンポジウムでの発表を引き受けていただいた演者の方々、座長の方々、また会場を担当していただいた鹿内研究室をはじめとする京都大学のスタッフ・学生の皆さんに感謝致します。次回の大会は東京で開催の予定です。また次回の大会で多くの皆様とお会いできることを楽しみにしています。

報告記事

第2回日本光合成学会シンポジウム優秀発表賞受賞者

第2回の日本光合成学会シンポジウムにおける優秀発表賞は、参加者による投票などの結果、以下の方々（五十音順）が受賞されました。今回は一般講演（口頭発表）とポスター発表の中から、合計6名の受賞者が選ばれました。受賞者の方々の研究については、順次、「光合成研究」において、紹介していく予定です。

浅井 智広（大阪大学 大学院 理学研究科）（ポスター発表）

絶対嫌気性の光合成細菌 *Chlorobaculum tepidum* の外来遺伝子発現系

大久保 智司（京都大学 大学院 人間環境学研究科）（口頭発表）

単細胞シアノバクテリアKC1株の新規な光質適応

平 純考（京都大学 大学院 理学研究科）（ポスター発表）

アンチマイシンAに代わる新規な光合成サイクリック電子伝達阻害剤

玉井 絢子、園池 公毅（早稲田大 教育・総合科学学術院）（ポスター発表）

ソラマメの豆の光合成

広瀬 侑（東京大学 大学院 新領域創成科学研究科）（口頭発表）

補色順化を制御する光受容体の吸収型変換機構

山本 治樹（名古屋大学 大学院 生命農学研究科）（ポスター発表）

RNA-editingによるプロトクロロフィリド還元酵素の活性制御



発表賞授賞者

報告記事

若手の会活動報告 ～第四回セミナー開催報告～

東京大学 大学院総合文化研究科

成川 礼

6月4日に、若手の会第四回セミナー『これからの光合成研究に求められること』を京都大学理学部セミナーハウスにて開催しました。PD、博士課程の学生を中心に40名の参加がありました。テーマに沿って、基礎から応用まで、明反応から暗反応まで、生物から化学まで幅広い視点で、4人の講師の方々にセミナーを行っていただき、その後、ビールを飲みながら、参加者全員による自己・研究紹介を行いました。今回は初の関西圏での開催ということもあり、多くの新しい参加者に恵まれ、実りある議論がなされました。今後の活動としても、アウトリーチも含めた様々な可能性が検討されました。場所を移しての懇親会でもその流れで研究やそれ以外の話題で話が尽きませんでした。京都大学の鹿内利治先生、伊福健太郎先生とその研究室の方々には事前準備から当日の雑用までお手伝いいただき感謝いたします。関沼幹夫さん（信州大学）にご執筆いただいた参加報告記事もあわせてご覧ください。



セミナーの集合写真

集会案内

若手の会 ～第五回セミナー告知～

東京大学 大学院総合文化研究科

成川 礼

今回は『新しい光合成研究の開拓』と題しまして、生態学・理論研究など様々な分野での先端研究に焦点を当てたセミナーを企画しています。様々な分野の最先端研究について勉強する機会となり、個別の研究へのフィードバックと新たな研究分野の開拓の場となることを期待しています。お互いの研究について情報交換、討論するために、参加者には全員発表をしてもらいます（自己紹介のみも可）。更に、より深く議論する、あるいは参加者同士の交流を深めるための時間を長く設けるために、宿泊研修形式にします。

日時： 2011年10月22～23日（2日間）

場所： 東京大学・本郷キャンパス（宿泊、懇親会：「太栄館」キャンパスの近所です）

講演：

一日目：参加者全員の口頭発表（研究計画や自己紹介だけでも可）

（自己紹介：1分、研究内容：0、5、10、15分から選択）

二日目：

齊藤 圭亮博士

「光合成の理論研究の実際(仮)」(京都大学 生命科学系キャリアパス形成ユニット)

塚谷 祐介博士

「「門」レベルで新規な光合成細菌“*Candidatus Chloracidobacterium thermophilum*”の酸素耐性光化学系1型反応中心と光捕集アンテナ複合体」

(ペンシルベニア州立大学・生化学分子生物学科(現、立命館大学・総合理工学院))

他2~3名ほどの演者を検討中

下記のアドレスにて第五回セミナーの最新情報を掲載しますので、こちらも合わせてご参照下さい。

https://sites.google.com/site/photosynwakate/daigokai_semina_kaisai

参加費(宿泊・懇親会費込み)：学生 ¥8,000- その他 ¥10,000-

問い合わせ・申し込み

成川礼(東京大・総文・助教)

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

光合成学会若手の会第四回セミナーに参加して

信州大学 農学研究科

関沼 幹夫

私は、「第1回若手の会」以来の2回目の参加となりました。第1回の印象は、若手の会と言ってもいろんな先生方が参加していたことと自由な雰囲気活発な議論をしていたことでした。回を重ね、光合成研究会が学会になりましたが、若手の会の良さは変わらずさらに楽しい会になっていました。特に、「光合成」を研究していれば、誰でも参加できる雰囲気を持っていることが特徴と言えます。是非、私のように農学分野の方も参加しやすいこの雰囲気が続くことを願っています。私個人は、光合成学会への不参加が続いていたのですが、三室先生の訃報を聞き、参加しなければと駆り立てられました。三室先生とお話したのは、少ないのですが、その時の言葉が研究会へ足を運ばせてくれました。大先生の若手への慈愛に富んでいることも本会と若手の会に通じる魅力であると思います。

講演会は、「これからの光合成研究に求められること」というテーマで4題の講演が行われました。私の専門とは離れていますが、私のわかる範囲で報告させていただきます。

伊原正喜先生(信州大学)は、「光合成と酸化還元酵素の新たな組み合わせによる光駆動物質生産系の設計」について発表されました。光合成系Iとヒドロゲナーゼとの連結体をつくり、光エネルギーから水素エネルギーへの直接変換システムの設計をしているという話でした。高効率なエネルギー変換を可能にするアイデアに、驚くと同時に自由な発想が重要だと感じさせられました。

川上恵典先生(大阪市立大学)は「光化学系II複合体結晶構造の現状と展望」について発表されました。本会でも講演にありました酸素発生中心の「歪んだ椅子」構造の発見のお話でした。PSII結晶作成時

の詳細な状態にまで検証を重ね発見に至った過程が紹介され、大変な仕事で有ったことがよくわかりました。

佐賀住央先生(近畿大学)は「色素分子構造改変による光合成超分子の機能化」について発表されました。炭素数や末端官能基が異なる非天然型 BChl *c* を生合成させることに成功した話でした。化学的にアプローチすることにより、クロロフィルなどが自由に設計できるようになっていることに驚きました。今後の応用方法も、期待される内容でした。

蘆田弘樹先生(奈良先端科学技術大学)は「RuBisCOの機能進化研究~RuBisCO-like proteinの解析を通して~」について発表されました。RuBisCO-Like Protein (RLP) の酵素としての働きや構造の解明、RuBisCOとの比較研究で分かったことについて話されました。ルビスコの反応過程や進化のレベルには、未知な領域があることも紹介されましたが、RuBisCOの改良に期待がもてる内容でした。

講演の後には、自己紹介と議論が行われました。これまでの参加報告でも書かれていますが、自己紹介が実にユーモアに溢れています。同時に、参加者のテーマ紹介からは、光合成研究の奥深さと多岐にわたっていることが伺い知れます。若手の会を通して、光合成というテーマを盛りあげていく気概にあふれた場に、刺激を受けました。また、知らないことが多いことを実感させてくれるよき場でもあり、専門から外れていても盛んな議論が行われるよき会です。この姿勢と勢いは、自分の研究に活かしたいと思います。

最後になりましたが、セミナーを主催していただき、本稿を執筆する機会を与えてくださいました会長の成川礼先生(東京大学)ならびに運営の皆さまに、この場を借りて深く御礼申し上げます。

集会案内

The International Workshop on Photosystem II開催案内

日時： 2011年11月3日—6日

場所： 中国 四川省成都 (Chengdu)

発表要旨締め切り：2011年8月31日

ホームページ： <http://psii.csp.escience.cn/dct/page/1>

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

★会員名簿管理方法の変更と会費納入のお願い

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

日本光合成学会会員入会申込書

平成 年 月 日

日本光合成学会御中

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

内に会員名簿上での公開承諾項目に○印をつけてください

氏名（漢字）（必須）

氏名（ひらがな）

氏名（ローマ字）

所属

住所1

〒

住所2（自宅の方または会誌送付先が所属と異なる場合にのみ記入）

〒

TEL1

TEL2（必要な方のみ記入）

FAX

E-mail

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

賛助法人会員年会費 50,000円（上記と会誌への広告料を含む）

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

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

連絡先

〒153-8902 東京都目黒区駒場3-8-1

東京大学 大学院総合文化研究科 広域科学専攻 生命環境科学系

池内・成川研究室内 日本光合成学会

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

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

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

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

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

名前：ニホンコウゴウセイガツカイ

日本光合成学会会則

第1条 名称

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

第2条 目的

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

第3条 事業

本会は前条の目的を達成するために、シンポジウム開催などの事業を行う。

第4条 会員

1. 定義

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

2. 権利

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

3. 会費

会員および賛助会員は本会の定めた年会費を納めなければならない。

第5条 組織および運営

1. 役員

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

2. 幹事

幹事数名をおく。幹事任期は4年とする。幹事の再任は妨げない。

3. 常任幹事会

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

4. 幹事会

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

5. 事務局

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

6. 役員および幹事の選出

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

る。会員は幹事を常任幹事会に推薦することができる。

第6条 総会

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

第7条 会計

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

付則

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

日本光合成学会の運営に関する申し合わせ

1. 幹事会：

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

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

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

常任幹事会の運営を円滑におこなうため、次期会長は常任幹事となる。

幹事会名簿

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

*平成23年より新幹事

編集後記

東日本大震災による福島原子力発電所事故を引き金に、日本全国の原子力発電所の稼働状況は劇的に低下し、日本のこの夏は“節電の夏”となりました。混迷する某首相の“脱原発”宣言の信憑性は定かではありませんが、私たちも改めて日本におけるエネルギー問題を見直す機会となりました。グリーンイノベーションによる光合成機能を利用したクリーンエネルギーの生産が、正に求められています。これまで言い方は悪いですが、研究費を稼ぐためのお題目として唱えてきた、“光合成生産の効率化”などは、これから待ったなしでその成果が求められてきています。その意味で、日本における光合成研究もまさに変革が迫られていると言っても過言ではないでしょう。私たち日本光合成学会も出来るだけ主導力を発揮していく必要がありますが、研究会から学会に脱皮したばかりで、脆弱な執行体制で行なっている現状では限界も感じます。愚痴っけていても仕方ありませんので、ひたすら精進していくのみです。さて、いろいろと調整を試みたのですが、今号では解説特集を組む事が結局出来ませんでした。期待されていた読者の方にはゴメンナサイです。次号では更に内容を充実できるよう取り組んでおりますが、会員の皆様からのご協力も必要です。是非、積極的な記事投稿を期待しています。照明が落とされて暗くなった都心を見て、これが本来あるべき姿ではないかと感じつつ。

＜東京大学 増田 建＞

記事募集

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

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

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

「光合成研究」編集委員会

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

日本光合成学会 2010-2011年役員

会長 池内昌彦 (東京大学)

事務局 鹿内利治 (京都大学)

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

会計監査 田中 歩 (北海道大学)

光合成研究 第21巻 第2号 (通巻61号) 2011年8月31日発行

日本光合成学会

〒153-8902 東京都目黒区駒場3-8-1

東京大学 大学院総合文化研究科 広域科学専攻 生命環境科学系

池内・成川研究室内 日本光合成学会

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

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

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

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

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

名前: ニホンコウゴウセイガツカイ