

光合成研究

第 35 巻 第 1 号 (通巻 100 号) 2025 年 4 月

Vol. 35 NO. 1 April 2025

JOURNAL OF THE JAPANESE SOCIETY OF PHOTOSYNTHESIS RESEARCH

トピックス 葉緑体 NADP プールダイナミクスとその制御メカニズム

橋田 慎之介 (電力中央研究所) 2

研究紹介 PsbP-D139N 変異による光化学系 II の水分解反応の活性向上

今泉 滉 他 (京都大) 8

解説特集 「様々な植物の Rubisco 特性」

16

序文

小口 理一 (大阪公立大) 17

解説 C3 植物の葉の種特性と協調したルビスコの性質

坂田 剛 (北里大)、石田 厚 (京都大) 18

解説 「生きている化石」オオトクサとトクサにおける Rubisco の特異な酵素的・量的特性

鈴木 雄二 他 (岩手大 他) 27

表紙の紹介 海洋性珪藻の光合成を支える新規タンパク質 Pyrenoid Shell

嶋川 銀河 (神戸大)、松田 祐介 (関西学院大) 35

報告記事 若手の会特別企画：若手研究者の海外留学レポート！

第 20 回 「修士課程学生のフィンランド留学記 ～Asuka in Finland～」

小林 明日香 (筑波大) 36

報告記事 光合成若手の会 会長交代のご報告

嶋川 銀河 (神戸大)、田中 謙也 (神戸大) 42

報告記事 第 31 回 光合成学会 若手の会セミナー開催報告

神保 晴彦 (埼玉大) 44

報告記事 第 31 回 光合成学会若手の会セミナーに参加して

中村 陸玖 (埼玉大) 45

報告記事 12th International Conference on Photosynthesis and Hydrogen Energy Research for Sustainability

参加報告

中村 翠 (京都大) 47

報告記事 原核光合成生物 ザ・シンポジウムの開催報告

原田 二郎 他 (久留米大 他) 49

集会案内 藍藻の分子生物学 2024 の開催報告

渡辺 智 (東京農業大) 51

事務局からのお知らせ

52

日本光合成学会会員入会申込書

53

日本光合成学会会則

54

「光合成研究」投稿規定

56

幹事会名簿

57

編集後記・記事募集

58

「光合成研究」編集委員・日本光合成学会 2024 年度役員

59

トピックス

葉緑体 NADP プールダイナミクスとその制御メカニズム[‡]

電力中央研究所 サステナブルシステム研究本部

橋田 慎之介*

NADP⁺は葉緑体におけるエネルギー変換と代謝反応への還元力供給に欠かせない。NADP⁺が十分に供給されないと、光化学系は主要な電子受容体を失い NADPH を生成できず、余剰の電子を別経路へ逃がす必要が生じる。そのため、NADP⁺供給量は電子フローやエネルギーバランスに影響する。光化学系の機序や生理的役割が詳細に研究されているが、葉緑体内で NADP⁺をどのように供給・制御しているかは依然として不明な点が多い。著者らは、NADP プールサイズが変化するシロイヌナズナ変異体を活用し、NADP⁺供給と光化学系の相互作用を研究してきた。本稿では、研究に至る経緯を踏まえつつ、これまでに得られた成果を紹介する。

1. はじめに

植物が光を利用してエネルギーを変換する過程では、NADP⁺が主要な電子受容体として働く。光化学系で NADP⁺に電子を受け渡す過程で、光エネルギーは化学エネルギーへと変換されて ATP と NADPH が生成する (リニア電子伝達: LET)。NADPH は還元力として様々な働きをしており、カルビン回路の還元反応では、リブロース-1,5-ビスリン酸を供給する過程で NADPH が使用され、NADP⁺へと変換される。この NADP⁺は光化学系で再び電子を受け取る。また、葉緑体内での脂肪酸の生合成や、グルタチオンやアスコルビン酸を介した抗酸化システムなどでも NADPH は還元力として利用され、NADP⁺に再生されて再び電子を受け取る。

このように、定常状態で駆動する光合成と NADP との関りを教科書的に説明すると、一連の反応では NADP⁺の還元と NADPH の酸化が繰り返されるのみであり、NADP プール (NADP⁺と NADPH の総和) の総量についてはほとんど言及されない (図 1)。NADP プールの総量は、光合成

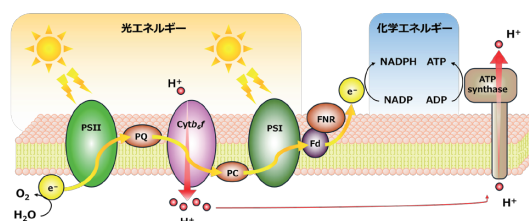


図1. 定常状態の光化学系

光を受けている葉緑体では、光化学系 II (PSII) から光化学系 I (PSI) を介して電子が NADP⁺に受け渡される過程で光エネルギーが化学エネルギーとして保存される。この光合成のスナップショットからは、NADP プールの総量や NADP⁺の供給メカニズムについて言及されない。電子受容体として当たり前に存在することが前提とされてはいないだろうか。

における代謝反応の容量や余力を規定し、変動する光環境に植物がどの程度対応できるかという潜在能力に深く関わる重要な要素である。では、光がない状態では、NADP プールの大部分が NADP⁺の形で存在しているのだろうか。光を受けると、即座に十分な還元力を供給できる状態で準

* 連絡先 E-mail: shashida@criepi.denken.or.jp

備されているだろうか。言い換えると、NADP プールは光条件に関わらず一定なのだろうか。これらの疑問に対する研究は、1950 年代の研究まで遡ることができる。本稿では、NADP プールダイナミクスの研究史を概観し、その制御メカニズムについて 2023 年に発表した論文¹⁾の内容を中心に紹介する。

2. NADP プールダイナミクスの発見

1959 年、東京大学応用微生物学研究所（現在の定量生命科学研究所）において、宮地重遠氏の研究グループがクロレラに光を照射した際にピリジヌクレオチド (NAD、NADP) の量が変化することを報告した²⁾。当時は、現在の NADP は TPN (Triphosphopyridine nucleotide)、NAD は DPN (Diphosphopyridine nucleotide) と表記されていた。わずかに数年前に、ホウレンソウの葉緑体懸濁液において光化学的に NADP⁺が還元される現象が初めて報告されたばかりのころであった^{3,4)}。この研究では、蛍光分光法を用い、350nm 付近の変化を指標として還元過程を評価し、光合成の初期段階においてピリジヌクレオチドの光化学的還元が生じることが示唆された⁵⁾。しかし、これとは根本的に異なる現象も同時期に報告されており、クロレラとクラミドモナスの変異株では、光照射によるピリジヌクレオチドの酸化を示すスペクトル変化も報告されていた⁶⁾。ただし、当時の分光法では NADH と NADPH を区別できず、酸化型 (NAD⁺や NADP⁺) の変化を直接測定することも困難だった。この測定手法についても同じく 1950 年代に大きな躍進があったことが NADP プールダイナミクス発見の端緒である。

NADH の 340nm 吸収を利用した測定法は 1930 年代に確立されていたが⁷⁾、1950 年に酵素サイクリング法の原型が開発された⁸⁾。酵素サイクリング法とは、酸化還元酵素を用いて微量な補酵素を繰り返し酸化・還元させ、その反応によって生じる比色プローブの吸光シグナルを増幅して高感度に検出する手法である。その後の 1955 年に酸・アルカリ処理を組み合わせた統合的な測定方法が確立されたことで、NAD⁺、NADH、NADP⁺、NADPH を個別に測定できるようになった⁹⁾。こ

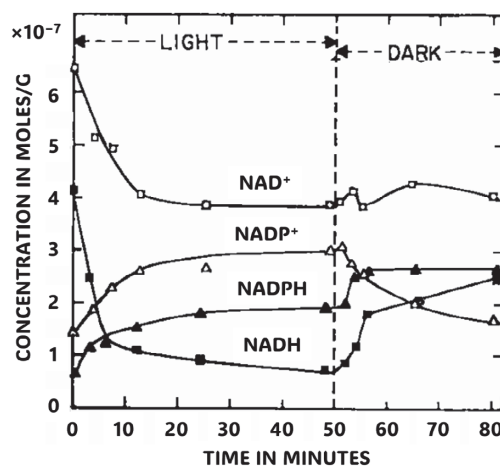


図 2. NADP プールダイナミクスの発見

1959 年に光に応答して NAD プールが減少し、NADP プールが増加する明確なデータが報告されていた。遮光による NADP⁺の減少と、遮光からの数分間の遅延も検出されている。Oh-hama & Miyachi²⁾を改変。

の手法を用いた測定では、光照射によって NADP⁺は減少せず、NADPH と同様に増加するという予想外の結果が得られた¹⁾ (図 2)。さらに、NADH および NAD⁺の顕著な減少が観察されており、スペクトル上でピリジヌクレオチドの酸化に見えた変化⁶⁾は、NAD プールのリン酸化による NADP⁺の増加によって説明できる可能性が示された。その後の研究で 1980 年代には NAD プール (NAD⁺と NADH) から NADP プール (NADP⁺と NADPH) への変換であることが明らかにされた^{10,11)}。したがって、NADP プールは光条件によって変動し、暗順化時にはその総量が最小となる。NADP プールの増加には、基質となる NAD プールおよび ATP の供給に加え、変換を触媒する酵素とその活性調節が重要となる (図 3)。これら基質、酵素、反応条件のいずれか、またはすべてが光に応答して変化する可能性が考えられるため、それぞれの因子がどのように調整され、光合成とどのように関連するのかを明らかにすることが次の課題となった。

3. 光合成への NADP⁺供給と電子フロー

分子生物学の時代に突入し、酵素遺伝子のクローニングや遺伝子発現調節の解析が急速に発

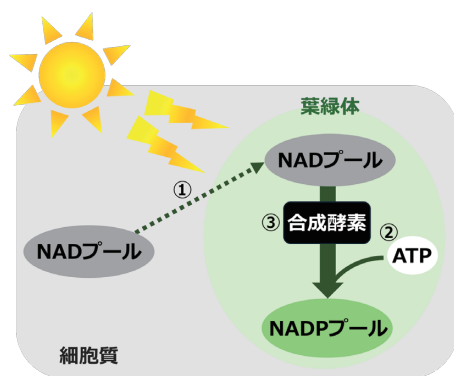


図 3. 光に応答した NADP プールの形成

NADP の合成には基質 (①NAD と②ATP) の供給と、NADP の合成酵素とその活性調節 (③) が不可欠である。

展する中で、NADP⁺合成の鍵となる NAD キナーゼ (NADK) が注目された。シロイヌナズナでは葉緑体局在型の NADK2 が同定され¹²⁾、その制御メカニズム解明に向けて複数のグループで研究が展開された。当初より NADK の活性がカルシウム-カルモジュリン (Ca²⁺/CaM) 伝達系に依存するか議論され^{13,14)}、NADK2 でも *in vitro* で CaM タンパク質との相互作用が報告された¹⁵⁾。しかしながら、葉緑体内に CaM や CaM 様タンパク質が存在するという明確な証拠は現状で得られておらず¹⁶⁾、NADP⁺合成のタンパク質レベルでの活性制御メカニズムは未解明のままである。

NADK2 が欠損すると NADP⁺の合成量が減るため、光合成電子伝達系への NADP⁺供給が制限される¹⁷⁾。LET が効率的に機能できないにも関わらず NADK2 の欠損変異体は光環境下で生存可能であることから、サイクリック電子伝達 (CET) で形成されたプロトン駆動力を介して ATP が供給されることが示唆される¹⁸⁾。この時、プラストキノンプールの過還元を継続的に解消する必要があり、非光化学消光 (NPQ) が強く誘導されて光化学系 II の効率を低下させて適応しているようである^{17,18)}。

このように、CET と LET の間で適切に電子フローを振り分けることは、植物の環境適応において極めて重要であり、特に光合成誘導期においては、その調節が不可欠である。暗順化处理によって、NADP プールを基底量に低下させた後に光を

照射すると、LET は基底レベルである一方で CET は最大活性を示し、その後の LET 活性増大に伴って CET 活性は低下する¹⁹⁾。この両活性の変化は、光照射の初期反応における NADP⁺の供給ダイナミクスに関連している可能性は示唆されるものの、光合成電子伝達と NADP⁺供給がどのように相互作用し、PSI における電子フローの制御に影響を与えるのかは未解明の部分が多い。

著者らの研究グループでは、ニコチンアミドに対する応答性を指標としたスクリーニングを行い、NADP プールサイズが変化したシロイヌナズナの *inap* 変異体 (*imbalanced NADP status*) シリーズを保有している。NADP プールの増大が促進される *inap1* 変異体では、葉緑体のフェレドキシン/チオレドキシン還元酵素の触媒サブユニット遺伝子に点変異が導入されており、m 型チオレドキシン (Trx-m) を還元する活性が低下していた²⁰⁾。Trx-m は CET 活性の制御に関与しており、Trx-m が欠損すると CET 活性が増大することが確認されている^{1,21)}。したがって、Trx-m を介した CET 活性が NADP⁺合成に関与すると推定された。

4. 光誘導性 NADP⁺合成における CET の役割

著者らは酵素サイクリング法の前処理を改良し、抽出過程での光影響を最小限に抑えることで、暗条件下での NADP⁺測定値の信頼性を大幅に高めることに成功した^{22,23)}。これにより、光で誘導される NADP プールの増大には葉緑体外からの NAD⁺供給が不可欠であることが明らかとなった¹⁾。供給された NAD⁺を NADP⁺に変換する NADK 活性は pH に強く依存しており、光化学系電子伝達で誘導されるストロマの pH 調整が、NADP プールサイズの維持に重要な機構であることを示唆していた。実際、光化学系電子伝達や膜間の pH 勾配 (ΔpH) 形成を阻害すると、光照射下でも NADP⁺の合成は著しく阻害される。暗順化後の光照射時には NADP プールが最小であるため、初発の ΔpH 形成は CET に大きく依存する。したがって、NADP⁺合成の開始には CET が寄与していると考えられ、実際に ΔpH 形成が不十分となる CET の変異体 (*pgr5* 変異体) では NADP⁺合成

が遅延し、総供給量も減少していた。これらの結果は、アンチマイシン A で CET を抑制した単離葉緑体における NADP 変化とも一致していた²⁴⁾。一方、単離葉緑体由来の NADK を用いた *in vitro* の実験では、NADP⁺合成の活性低下は認められなかったことから¹⁾、CET を介するストロマの pH 調整が光誘導性 NADP⁺合成において重要な役割を果たしていることが示された。

5. 光中断時の NADP⁺供給と光合成電子伝達

上述のように、定常状態の光合成スナップショット (図 1) に至るまでの NADP プール形成過程は、徐々に明らかになりつつある。それでは、光環境が変動したときに NADP プールはどのような応答を示すのだろうか？遮光によって電子伝達が停止すると、LET を介する NADPH 生成が止まり、一時的に NADP プールのほとんどは NADP⁺となる。数分間は NADP⁺の形で NADP プールが維持された後²⁵⁾、徐々に NAD⁺へと変換されて NADP プールは基底レベルまで低下する ($t_{1/2}=10.3$ min)¹⁾。基底レベルに到達するには 30~60 分ほど必要だが、NADP プールの減少速度は遮光前の光条件や CET 活性と深く関連しており、*pgr5* 変異体では極めて速く ($t_{1/2}=4.5$ min)、CET 活性の高い *inap1* 変異体では減少が緩やかであった ($t_{1/2}=28.3$ min)。NADP プール減少に関わる NADP⁺の脱リン酸化酵素は、弱酸性で活性化され、アルカリ性では低下する¹⁾。この性質は NADK 活性と正反対であり、ストロマ pH がアルカリ性であれば NADP⁺への変換が優勢になり、弱酸性なら NAD⁺への変換が優位になる (図 4)。すなわち、 Δ pH が形成されている間は NADP⁺が供給され、 Δ pH が解消されると供給が停止する仕組みになっている。また、光中断時にはストロマ内の電子プールが CET に還流され、 Δ pH が解消されるまでは NADP プールの変動も抑えられると推察される。

こうした動的な状態は、自転車を走らせている場面に例えると分かりやすい。光が当たっている間は、ちょうどペダルを踏む力がクランクを回転させ、動力を生み出している状態に相当する。葉緑体では、光によって駆動される LET で NADPH

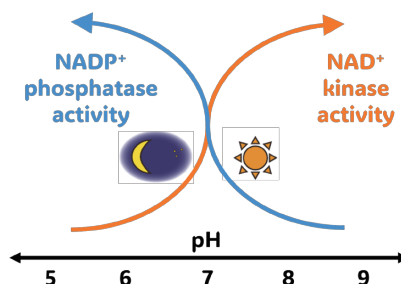


図 4. NADP プール制御活性の pH 特性

光化学系の Δ pH 形成によってストロマ pH はアルカリ性に傾き、 Δ pH が解消されると弱酸性に傾く。NAD⁺はアルカリ性でリン酸化され、NADP⁺は弱酸性で脱リン酸化される。

が生成されると同時に、 Δ pH も形成されるため NADP プールサイズが維持される。自転車が走っている最中は、ペダルを踏むのをやめてもしばらく走り続ける。同様に、光を遮った直後でも CET を通じて残っていたストロマの電子プールが循環し、 Δ pH が解消されるまで“惰力”のような状態が続く。やがて自転車が完全に止まってしまうように、電子プールが枯渇すると Δ pH は解消され、NADP⁺脱リン酸化酵素の働きが優勢となることで NADP プールは減少し、暗順化へ移行する。なお、光を遮る前の光強度によって NADP プールの減少速度に違いが認められることから¹⁾、ストロマの電子プールとしては NADPH やフェレドキシン以外にも、グルタチオンやアスコルビン酸なども関与している可能性がある。つまり、光がある間は勢いよく電子が流れ (=自転車が走り)、光が消えてもすぐには止まらずにしばらく動きが続く“惰力”が、NADP プールサイズ制御に重要な役割を果たしていると考えられる。

自然界では、一過的な被覆による影や曇りによる光強度の変動によって、短時間だけ光が遮られる状況は決して珍しくない。わずかな影や光の低下があるたびに NADP プールが大幅に減少するようであれば、再度 NADP⁺を合成する必要が生じ、ATP を過剰に消費してしまう恐れがある。その際、短期的な光欠乏に対して葉緑体内の“惰力”ともいえるアイドリング状態 (CET による電子還流) が働くことで、NADP プールの急減を抑制すると考えられる。一過性の影と夜のような長期的な光欠乏を識別することができれば、不要なエ

エネルギー消費を回避することが可能となる。ただし、本研究の実験条件は「完全な暗順応からの急激な光照射」および「完全な明順応からの急激な遮光」に基づいており、自然界に見られる、日の出・日の入りのような緩やかな光変化や、雲や葉による短時間の光遮断とは異なる点には注意されたい。林床のような環境では、弱光下で光合成が誘導された状態から強光を受ける場面が多い。加えて、変動する光環境下では遠赤色光 (FR) が光合成に寄与することが報告されており²⁶⁾、多様な光環境下での CET や NADP プール制御の意義については、今後も引き続き検証が必要である。

6. おわりに

NADP プールダイナミクスの制御メカニズム全容を明らかにするためには、葉緑体—細胞質間の NAD⁺輸送関連因子や、NADP⁺脱リン酸化に関わる因子群の同定が不可欠である。*inap* 変異体シリーズの解析によって、葉緑体 NADP プールダイナミクスが単一のオルガネラ内で完結せず、細胞全体の NAD ネットワークを通じて制御される可能性が示唆されている。今後は、オルガネラ間コミュニケーションを含む包括的な NAD 関連代謝物量のバランス制御に着目して解析を進める必要がある。NADP⁺脱リン酸化酵素に関しては一部が判明しつつあり (Akashi et al., 投稿中)、これらの研究を発展させることで、光合成のみならず細胞全体の代謝に及ぶ NAD ネットワークの重要性がいつそう明らかになると期待される。

Received Mar 1, 2025; Accepted Mar 24, 2025; Published April 30, 2025.

参考文献

1. Fukuda Y., Ishiyama C., Kawai-Yamada M., Hashida S.N. (2023) Adjustment of light-responsive NADP dynamics in chloroplasts by stromal pH. *Nat Commun* 14, 7148
2. Oh-hama T. & Miyachi S. (1959) Effects of illumination and oxygen supply upon the levels of pyridine nucleotides in *Chlorella* cells. *Biochim. Biophys. Acta* 34, 202-210
3. Vishniac W. & Ochoa S. (1952) Phosphorylation coupled to photochemical reduction of pyridine nucleotides by chloroplast preparations. *J Biol. Chem.* 198, 501-506
4. Duysens L.N.M. (1955) Role of Cytochrome and Pyridine Nucleotide in Algal Photosynthesis. *Science* 121, 210-211
5. Duysens L.N.M. & Sweep G. (1957) Fluorescence spectrophotometry of pyridine nucleotide in photosynthesizing cells. *Biochim. Biophys. Acta* 25, 13-16
6. Chance B. & Sager R. (1957) Oxygen and light induced oxidations of cytochrome, flavoprotein, and pyridine nucleotide in a *Chlamydomonas* mutant. *Plant Physiol.* 32, 548-561
7. Warburg O. & Christian W. (1936) Pyridine, the hydrogen transfusing component of fermentative enzymes. *Helv Chim Acta* 19: 79-88
8. Kornberg A. & Pricer W.E. Jr (1950) On the structure of triphosphopyridine nucleotide. *J Biol Chem* 186, 557-567
9. Glock G.E. & McLean P. (1955) Effects of hormones on levels of oxidized and reduced diphosphopyridine nucleotide and triphosphopyridine nucleotide in liver and diaphragm. *Biochem J* 61, 397-402
10. Muto S. & Miyachi S. (1982) Light-induced conversion of nicotinamide adenine dinucleotide to nicotinamide adenine dinucleotide phosphate in higher plant leaves. *Plant Physiol* 68, 324-328
11. Matsumura-Kadota H., Muto S., Miyachi S. (1981) Light-induced conversion of NAD⁺ to NADP⁺ in *Chlorella* cells. *Biochim. Biophys. Acta* 679, 300-307
12. Chai M.F., et al. (2005) NADK2, an Arabidopsis chloroplastic NAD kinase, plays a vital role in both chlorophyll synthesis and chloroplast protection. *Plant Mol. Biol.* 59, 553-564.
13. Muto S. & Miyachi S. (1977) Properties of a protein activator of NAD kinase from plants. *Plant Physiol.* 59, 55-60

14. Tai L., et al. (2019) Calmodulin Is the Fundamental Regulator of NADK-Mediated NAD Signaling in Plants. *Front Plant Sci.* 10:681
15. Turner W.L., Waller J.C., Vanderbeld B., Snedden W.A. (2004) Cloning and characterization of two NAD kinases from Arabidopsis. identification of a calmodulin binding isoform. *Plant Physiol* 135, 1243–1255
16. Dell’Aglia et al. (2016) No plastidial calmodulin-like proteins detected by two targeted mass-spectrometry approaches and GFP fusion proteins. *New Negative Plant Sci* 3-4, 19-26
17. Takahashi H. Et al. (2006) Chloroplast NAD Kinase is Essential for Energy Transduction Through the Xanthophyll Cycle in Photosynthesis. *Plant Physiol* 47, 1678-1682
18. Ji D., et al. (2022) NADP⁺ supply adjusts the synthesis of photosystem I in Arabidopsis chloroplasts. *Plant Physiol* 189, 2128–2143
19. Joliot P. & Joliot A. (2006) Cyclic electron flow in C3 plants. *Biochim. Biophys. Acta* 1757, 362–368
20. Hashida S.N., et al. (2017) Ferredoxin/thioredoxin system plays an important role in the chloroplastic NADP status of Arabidopsis. *Plant J* 95, 947–960
21. Okegawa Y. & Motohashi K. (2020) M-type thioredoxins regulate the PGR5/PGRL1-dependent pathway by forming a disulfide-linked complex with PGRL1. *Plant Cell* 32, 3866–3883
22. Ishikawa Y., Kawai-Yamada M., Hashida S.N. (2020) Measurement of chloroplastic NAD kinase activity and whole tissue NAD kinase assay. *Bio Protoc.* 10,e3480
23. 橋田慎之介 (2017) NADP/NADPH-Glo™を用いた NADP 光応答性変動の検出. プロメガ実験ノート vol.5
24. Takahama U. Shimizu-Takahama M., Heber U. (1981) The redox state of the NADP system in illuminated chloroplasts. *Biochim. Biophys. Acta* 637, 530-539
25. Stitt M., Scheibe R., Feil R. (1989) Response of photosynthetic electron transport and carbon metabolism to a sudden decrease of irradiance in the saturating or the limiting range. *Biochim. Biophys. Acta* 973, 241-249
26. Kono M et al. (2022) Far-red light accelerates photosynthesis in the low-Light phases of fluctuating light. *Plant Physiol* 61, 192-202

Chloroplast NADP Pool Dynamics and Their Regulatory Mechanisms

Shin-nosuke Hashida¹

¹ Sustainable System Research Laboratory, Central Research Institute of Electric Power Industry (CRIEPI)

研究紹介

PsbP-D139N 変異による光化学系 II の水分解反応の活性向上 †

¹京都大学 大学院農学研究科、²京都大学 大学院生命科学研究科、
³名古屋大学 大学院理学研究科、⁴静岡大学 農学部、
⁵東京大学 先端科学技術研究センター、⁶東京大学 大学院工学系研究科
 今泉 滉^{1, 2*}、西村 太志²、長尾 遼^{3, 4}、斉藤 圭亮^{5, 6}、中野 雄司²、
 石北 央^{5, 6}、野口 巧³、伊福 健太郎¹

光化学系 II (PSII) は、光エネルギーを用いて水分子から電子と水素イオンを取り出し、酸素分子を発生させる「水分解-酸素発生反応」を触媒するタンパク質複合体である。水分解反応には塩化物イオン Cl⁻が必須であり、PSII の酸素発生中心 Mn₄CaO₅ クラスター近傍に 2 つの Cl⁻ (Cl-1 と Cl-2) が結合する。しかし、Cl-2 の機能や重要性はよくわかっていない。本研究では緑色植物の PSII において Cl⁻の保持に重要な PsbP サブユニットについて、特に Cl-2 結合サイトの近くに挿入される Loop 4 領域に着目した。当該領域における様々な変異の影響を調べた結果、PSII の酸素発生活性を向上させる特異的な変異 PsbP-D139N を発見した。この変異は Cl-2 の結合安定化によって PSII の水分解反応の活性を上昇させることが示唆された。

1. はじめに

光化学系 II (PSII: photosystem II) は、シアノバクテリアや植物、藻類など全ての酸素発生型光合成生物のチラコイド膜に存在する巨大な膜タンパク質複合体である。PSII は、光エネルギーを用いて水分子から電子と水素イオン (プロトン) を取り出し、酸素分子を発生させる「水分解-酸素発生反応」を触媒する¹。この水分解反応は光合成における電子の供給源であり、大気中の酸素の大部分が PSII によるこの水分解反応に由来することから、PSII はこの反応を通じて地球上のほとんどの生命を支えているといえる。

PSII の水分解反応は、PSII の酸素発生中心 (OEC: oxygen-evolving center) にて起こる。OEC には 4 つの Mn、1 つの Ca、5 つの O が歪んだ椅子のような構造をとった Mn₄CaO₅ クラスターという触媒があり²、酸化状態の異なる 5 つの状態

S_i (i = 0-4) を循環的にとって段階的に水分解反応を進行させ³、1 サイクルで最終的に 2 つの水分子から 1 つの酸素分子、4 つのプロトンと 4 つの電子を生じる。Mn₄CaO₅ クラスターは膜表在性サブユニットに覆われて PSII 複合体の内部に位置しており、その周辺には基質となる水分子の供給経路や生成物であるプロトンの排出経路として機能する水チャネル・水素結合ネットワークが存在する。

また、水分解反応には塩化物イオン Cl⁻が必須であることが知られ、Mn₄CaO₅ クラスターの付近には、2 つの Cl⁻ (Cl-1 と Cl-2) が特異的に結合している⁴。Cl-1 は D2-Lys317 の側鎖のアミノ基、D1-Glu333 の主鎖アミド窒素、D1-Asn181 の側鎖に結合しており、Cl-2 は、D1-Asn338、D1-Phe339、CP43-Glu354 の主鎖アミド窒素に結合している (図 1)。これまでに Cl-1 については、Mn₄CaO₅ ク

†研究紹介

*連絡先 E-mail: imaizumi.ko.38r@st.kyoto-u.ac.jp

ラスターからのプロトン排出などにおける重要な機能を持つことが解明されている⁴。一方で、CI-2 についてもプロトン排出に関与する可能性を示唆する報告はあるが⁵、CI-2 の機能や重要性は詳細には解明されていない⁴。

PSII 複合体の基本的な構造や水分解反応のメカニズムは、シアノバクテリアから陸上植物まで幅広い酸素発生型光合成生物で保存されている。一方、チラコイド膜ルーメン側にて PSII 複合体に結合する膜表在性サブユニットの組成は進化の過程で大きく変化してきた⁶。膜表在性サブユニットとして、シアノバクテリアの PSII では PsbO、PsbV、PsbU の少なくとも 3 つが結合しているのに対し²、緑色植物 (陸上植物や緑藻) では PsbO、PsbP、PsbQ の少なくとも 3 つが結合している⁷。本研究⁸では、緑色植物型 PSII に特有で、OEC における CI の保持に重要な PsbP に着目した。特に、その Loop 4 領域 (Thr135–Gly142) というよく保存されたループ領域は、CI-2 近傍に挿入されており (図 1)、重要な機能を持つ可能性があると考えられた。

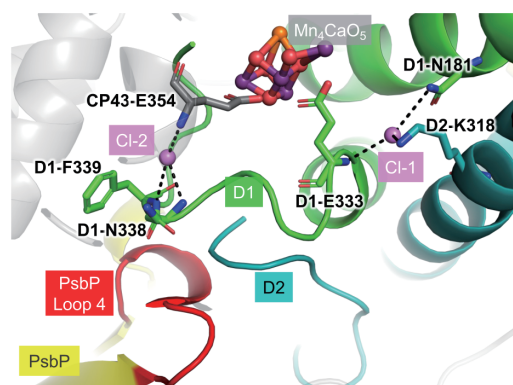


図 1. PSII の OEC における Mn_4CaO_5 クラスタ、CI-1、CI-2 及び PsbP-Loop 4 の位置
緑色植物型 PSII の構造 (PDB ID: 5XNL) において CI 結合サイト周辺を拡大して示した。D1、D2、PsbP サブユニットをそれぞれ緑色、青色、黄色のリボンモデルで示し、PsbP-Loop 4 領域を赤色で示した。2 つの CI はピンク色の球で、CI の結合に関与するアミノ酸残基をスティックモデルで、 Mn_4CaO_5 クラスタは球棒モデルで表示した。図は文献 8 をもとに改変して作成した。

2. PSII の水分解反応における PsbP の Loop 4 領域の重要性

PsbP-Loop 4 領域の機能と重要性を調べるために、野生型 (WT: wild-type) または Loop 4 領域に様々な変異のある His タグ付き組換え PsbP タンパク質を大腸菌発現系で作製し、ホウレンソウから単離して塩処理により内在の PsbP と PsbQ サブユニットを除いた PSII 膜に *in vitro* で再構成して変異の影響を調べた。PsbP-Loop 4 領域における変異は PSII の酸素発生活性に顕著な影響を及ぼした (図 2A)。Loop 4 領域の Asp137 残基から Glu140 残基までの 4 残基を欠失させた $\Delta 137-140$ 変異型や 137 番目の Asp 残基を Asn 残基に置換した D137N 変異型の PsbP が結合した PSII では、

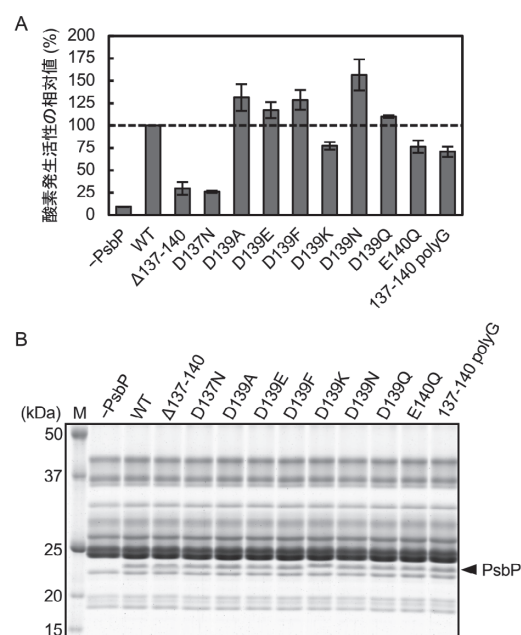


図 2. PsbP-Loop 4 における様々な変異の影響

PsbP-Loop 4 領域における様々な変異が (A) PSII の酸素発生活性に及ぼす影響と (B) PsbP の PSII への結合に及ぼす影響を示す。(A) PSII の酸素発生活性は、WT の PsbP を再構成したときの活性の平均値を 100% とし、相対的な酸素発生活性を示す ($n = 3$, エラーバーは SD)。(B) PsbP 再構成後の PSII (3 μ g Chl 相当) を SDS-PAGE に供し、Oriole 蛍光ゲルステイン (Bio-Rad) で染色した。PsbP バンドの位置に印をつけた。図は文献 8 より一部改変した。

WT の PsbP が結合した PSII の 20–30%程度まで酸素発生活性が大きく低下した。一方、D139N 変異型の PsbP が結合した場合には、PSII の酸素発生活性が約 150%まで大幅に向上した。

各種 PsbP を再構成した PSII の SDS-PAGE の結果、変異型 PsbP の PSII への結合能は WT の PsbP と同程度であることが確認された (図 2B)。したがって、PsbP-Loop 4 における各種変異は、PsbP の PSII への結合能を変化させたのではなく、PSII の水分解反応の活性そのものに影響を及ぼしたと考えられた。

3. PsbP-D139N 変異は PSII の OEC における Cl⁻の結合を安定化する

PSII の水分解-酸素発生反応の活性を向上させるようなアミノ酸置換変異は極めて稀である。そこで、PsbP-D139N 変異による PSII の水分解反応の活性向上メカニズムを調べた。

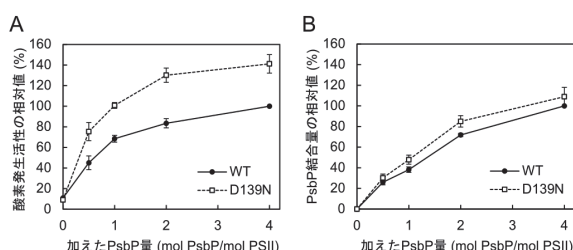


図 3. PsbP-D139N 変異が PSII の酸素発生活性及び PsbP の PSII への結合にもたらす影響

PsbP の PSII への再構成時に加える PsbP タンパク質の量を変えて、PsbP-D139N 変異が (A) PSII の酸素発生活性に及ぼす影響と (B) PsbP の PSII への結合に及ぼす影響を示す (WT PsbP は黒丸、D139N 変異型 PsbP は白四角)。(A) PSII の酸素発生活性は、WT の PsbP を PsbP : PSII = 4 : 1 で再構成したときの活性を 100%とし、相対的な酸素発生活性を示す ($n=3$, エラーバーは SD)。(B) PsbP 再構成後の PSII (3 μ g Chl 相当) を SDS-PAGE に供し、Oriole 蛍光ゲルステイン (Bio-Rad) で染色して、PsbP のバンド強度を定量した。WT の PsbP を PsbP : PSII = 4 : 1 で再構成したときのバンド強度の平均値を 100%とし、相対的な PsbP バンド強度を示す ($n=3$, エラーバーは SD)。図は文献 8 より一部改変した。

まず、再構成時に加える組換え PsbP タンパク質の量を変化させ、PsbP-D139N 変異が PSII の酸素発生活性と PsbP の PSII への結合に及ぼす影響をより詳細に調べた。その結果、PsbP-D139N 変異により PSII の酸素発生活性は顕著に向上するのに対し、WT と D139N 変異型の PsbP で PSII への結合能に大きな違いは認められないことが確認された (図 3)。

次に、PsbP が PSII の OEC における Cl⁻の保持に重要なこと、及び変異を導入した PsbP の 139 番目の残基が PSII 複合体内で OEC、特に Cl-2 結合サイトの近傍に位置することから、PsbP-D139N 変異が Cl⁻の保持に与える影響を調べた (図 4A)。PSII に WT の PsbP が結合している場合には、PSII の酸素発生活性測定時の溶液中の Cl⁻濃度を低くするにつれて PSII の酸素発生活性は低下し、0.2 mM の低濃度 Cl⁻条件下での酸素発生活性は十分濃度 (約 10 mM) の Cl⁻条件下の 70%程度だった。一方で、D139N 変異型 PsbP が結合している場合には、溶液中の Cl⁻濃度が低下しても酸素発生活性にほとんど変化がみられず、低濃度 Cl⁻条件下でも十分濃度の Cl⁻条件下の 90%以上の酸素発生活性を保持していた。このことから、PsbP-D139N 変異によって PsbP の Cl⁻保持能が向上したことが示唆された。

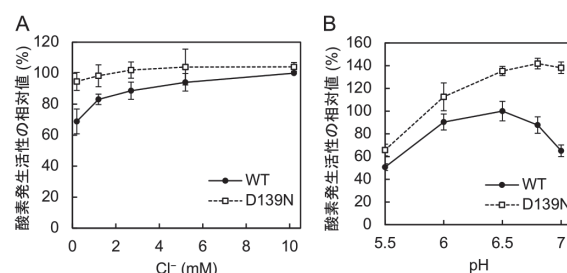


図 4. PsbP-D139N 変異による PSII の酸素発生活性の Cl⁻濃度依存性及び pH 依存性の変化

WT または D139N 変異型 PsbP を再構成した PSII の酸素発生活性の (A) Cl⁻濃度依存性と (B) pH 依存性を示す (WT PsbP は黒丸、D139N 変異型 PsbP は白四角)。WT の PsbP を再構成し、(A) 10.2 mM Cl⁻条件下における酸素発生活性または (B) pH 6.5 における酸素発生活性の平均値を 100%とし、相対的な酸素発生活性を示す ($n=3$, エラーバーは SD)。図は文献 8 より一部改変した。

続いて、PSII の酸素発生活性の pH 依存性を低濃度 Cl⁻ 条件下で調べた (図 4B)。WT の PsbP の場合には至適 pH が 6.5 であり、pH を 7 まで上げると PSII の酸素発生活性が大きく低下した。一方、D139N 変異型 PsbP の場合には、pH 6.5 より pH を上げて高い酸素発生活性を維持した。pH の上昇に伴って PSII の酸素発生活性の Cl⁻ 要求性が上がることが報告されており^{9,10}、この結果も PsbP-D139N 変異による Cl⁻ の結合安定化を支持すると考えられる。

4. PsbP-D139N 変異による Mn₄CaO₅ クラスター周辺の構造変化

PsbP-D139N 変異が PSII 複合体において Mn₄CaO₅ クラスター周辺のタンパク質構造に影響を及ぼすのか、光誘起フーリエ変換赤外 (FTIR: Fourier transform infrared) 差スペクトル法¹¹を用いて調べた。PSII の水分解反応は、Mn₄CaO₅ クラスターそのものに加えて、その周辺のタンパ

ク質のコンフォメーションなども変化しながら進行する¹²。S₁→S₂ 遷移に伴う Mn₄CaO₅ クラスター周辺の構造変化を反映する光誘起 FTIR 差スペクトルを未処理の PSII、塩処理によって PsbP 及び PsbQ (PsbP の機能を補佐するサブユニット) を脱離させた PSII、塩処理後に WT または D139N 変異型 PsbP を再構成した PSII について測定した (図 5A)。各種処理をした PSII と未処理 PSII の光誘起 FTIR 差スペクトルの差分をとった二重差スペクトルでは、各種処理によって生じた未処理 PSII との構造変化の仕方の違いがピークとして反映される (図 5B)。得られた二重差スペクトルについて、PsbP (と PsbQ) を脱離させた PSII の場合にはアミド I 領域 (1700–1600 cm⁻¹) にて顕著なピークがみられ、Mn₄CaO₅ クラスター周辺の構造変化の様子が大きく変化したことが示された。ここに WT の PsbP を再構成するとピークが大幅に小さくなり、Mn₄CaO₅ クラスター周辺における構造変化が未処理の PSII に近い状態に回復したことが示唆された。一方、D139N 変異型 PsbP を再構成した場合には、PsbP が欠失している場合とも WT の PsbP が結合している場合とも異なるピークが認められ、PsbP-D139N 変異によって Mn₄CaO₅ クラスター周辺に特有の構造変化がもたらされたことが示唆された。

続いて、WT の PSII と PsbP-D139N 変異を有する PSII について、構造最適化計算により具体的にどのような構造変化が起こったのかを調べた (図 6)。WT の PsbP が結合した PSII においては、PsbP-Asp139 残基は PsbP-Lys143 残基と静電相互作用している。一方、D139N 変異型 PsbP が結合している場合には、PsbP-Asn139 残基は PsbP-Lys143 残基からは離れ、代わりに D2 サブユニットの C 末端の D2-Leu353 残基と新たに水素結合を形成する。また、PsbP-Glu140 残基も D2 サブユニットの C 末端付近の D2-Arg349 残基と新たに水素結合を形成するようになる。すなわち、PsbP-D139N 変異によって PsbP-Loop 4 と D2 サブユニットの C 末端領域間に新たな相互作用が生じることが示唆された。これらの構造変化は Cl-2 の結合サイト付近で生じており、Cl-1 の結合サイトは離れた位置にある。したがって、PsbP-

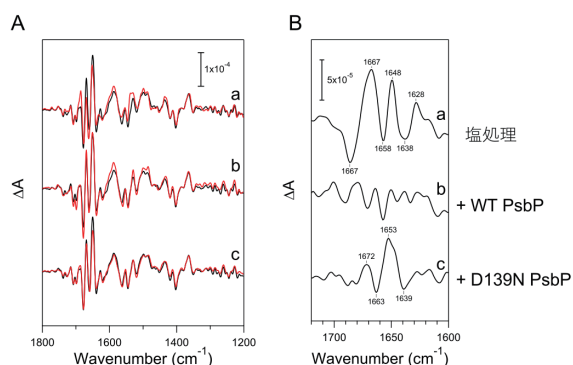


図 5. 光誘起 FTIR 差スペクトル法による WT 及び D139N 変異型 PsbP が Mn₄CaO₅ クラスター周辺の構造変化に及ぼす影響の解析

(A) 未処理の PSII (a–c の黒色の線)、塩処理した (PsbP と PsbQ を脱離させた) PSII (a の赤色の線)、塩処理後に WT の PsbP を再構成した PSII (b の赤色の線) 及び塩処理後に D139N 変異型 PsbP を再構成した PSII (c の赤色の線) の光誘起 S₂/S₁ FTIR 差スペクトルを示す。(B) A における未処理 PSII (黒色の線) と各種処理を行った PSII (赤色の線) の光誘起 S₂/S₁ FTIR 差スペクトルの差分をとった二重差スペクトルをアミド I 領域について示す。図は文献 8 より一部改変した。

D139N 変異によって結合が安定化されたのは Cl-2 の方であると推測された。

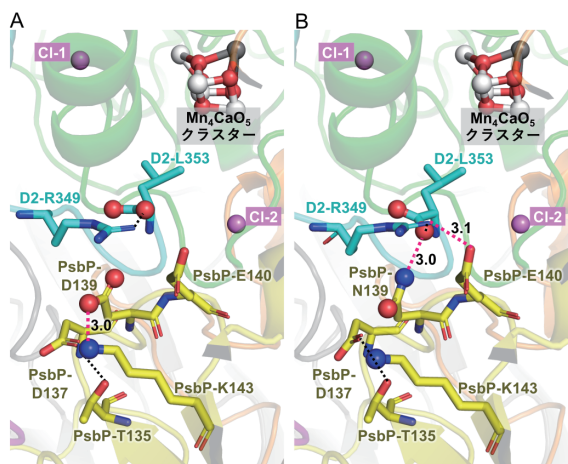


図 6. 理論化学的手法による PsbP-D139N 変異による PSII の OEC における構造変化の解析
 緑色植物型 PSII の構造 (PDB ID: 5XNL) に基づき、(A) WT の PSII と (B) PsbP-D139N 変異型 PSII の構造最適化計算を行った結果を示す。D1、D2、PsbP サブユニットをそれぞれ緑色、青色、黄色のリボンモデルで示し、2 つの Cl はピンク色の球で、Mn₄CaO₅ クラスターは球棒モデルで表示した。点線はアミノ酸側鎖間の相互作用 (水素結合または静電相互作用) を示し、PsbP-D139N 変異によって失われた、または新たに形成された相互作用については点線をピンク色で表示して N-O 間距離 (Å) を付記した。図は文献 8 より一部改変した。

Cl-2 は 5 つの水分子とともに六角形の Cl-2 ネットワーク¹³を形成しているが、このネットワークは通常は PSII の外部から隔離されている。しかし、D2 サブユニットの C 末端が揺らぐことにより、Cl-2 ネットワークが、PSII の外部から Mn₄CaO₅ クラスターへ水分子を取り込むための水チャネルである O1 チャネルとつながることが分子動力学計算により示唆されている¹³。すなわち、D2 サブユニットの C 末端が揺らぐことによって Cl-2 と PSII の外部をつなぐ経路が形成され则认为られる。PsbP-D139N 変異では、PsbP-Loop 4 と D2 サブユニットの C 末端が水素結合を形成し、D2 サブユニットの C 末端の揺らぎを抑えることによって、Cl-2 と PSII の外部をつなぐ経路の形成が抑制され、Cl-2 の結合が安定化している可能性がある。

シアノバクテリアや紅藻、紅色二次共生藻においては、PSII の膜表在性サブユニットの組成が緑色植物 (陸上植物や緑藻) とは異なり、緑色植物型 PSII の PsbP に相当する位置には PsbV と PsbU が結合している^{4,6}。シアノバクテリアの PSII と緑色植物型 PSII の構造を比較すると、PsbP の Loop 4 に相当する位置に PsbU の C 末端が存在し、PsbP-D139N に対応する位置に PsbU-Tyr103 が存在する^{4,8} (図 7)。PsbU-Tyr103 (紅藻では PsbU-Tyr92 に相当) は、過去に紅藻の PSII を用いた研究により Cl⁻の保持に重要なことが明らかにされており、PsbU-Tyr103 と Cl-2 結合サイト近傍のア

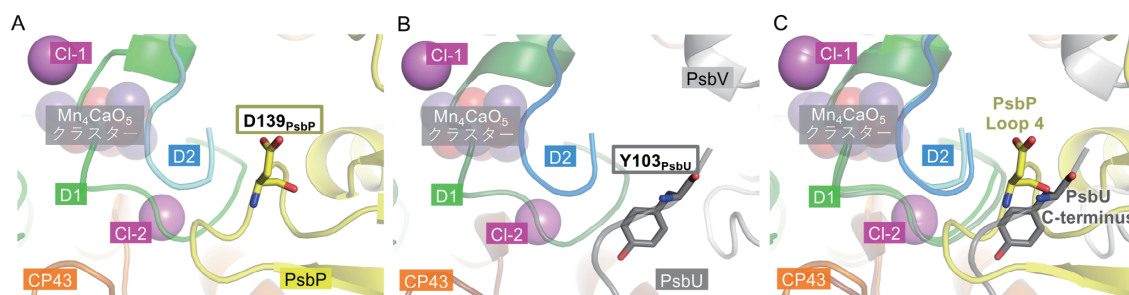


図 7. シアノバクテリアと緑色植物における PSII の構造の比較

(A) 緑色植物型 PSII (PDB ID: 5XNL) における PsbP-Loop 4 周辺の構造、(B) シアノバクテリアの PSII (PDB ID: 3WU2) における PsbU の C 末端周辺の構造及び (C) A と B の構造の重ね合わせを示す。D1、D2、CP43、PsbP (A と C)、PsbU (B と C)、PsbV (B と C) をそれぞれ緑色、青色、橙色、黄色、濃い灰色、薄い灰色のリボンモデルで示した。2 つの Cl はピンク色の球で示し、PsbP-Asp139 残基と PsbU-Tyr103 残基をスティックモデルで表示した。図は文献 8 より一部改変した。

ミノ酸残基との相互作用が必要なことが示唆されている^{14,15}。したがって、PsbP-Loop 4 は空間的だけでなく、機能的にも PsbU の C 末端領域を置き換えていると考えられる。

5. PSII の水分解反応における Cl-2 の役割に関する考察

PsbP-D139N 変異では、Cl-2 の結合安定化により PSII の酸素発生活性が向上したと考えられる。したがって、OEC に存在する 2 つの Cl⁻ のうち、Cl-2 にも重要な役割があることが示唆されるが、その詳細な機能は未解明である⁴。Cl-2 結合サイトを形成する 3 つのアミノ酸残基のうち、CP43-Glu354 と D1-Asn338 は、Mn₄CaO₅ クラスターからプロトンを排出するための経路である O4 water chain (O4 水分子鎖) という水分子鎖に関与している¹⁶ (図 8)。これらの残基は O4 水分子鎖内の複数の水分子と水素結合を形成し、水分子の位置や配向を調節して、水分子が形成する水素結合ネットワークの水素結合のパターンを整えている¹⁷。O4 水分子鎖の中でも Mn₄CaO₅ クラス

ターに近い領域では 4 つの水分子が一行に並んで互いに強く影響し合っているが、CP43-Glu354 はそのうちの 2 つの水分子と相互作用しており、O4 水分子鎖の形成に特に重要な役割を持つと推測される。実際に分子動力学計算や QM/MM 法により、CP43-E354Q 変異を導入した場合には O4 水分子鎖内の水分子の配向が変化し、O4 水分子鎖によるプロトン排出が抑制されることが報告されている¹⁷。Cl-2 は、このように O4 水分子鎖と深く関与する CP43-Glu354 と D1-Asn338 との相互作用を介して、効率的なプロトン排出に必要な秩序立った水分子鎖の形成に貢献している可能性があると考えられる^{4,8}。

6. おわりに

本研究では、PSII の酸素発生活性を向上させる稀な変異 PsbP-D139N を発見した。また、その活性向上メカニズムを調べる中で、これまでにその詳細な機能や必要性が十分に解明されていない方の Cl⁻ イオン Cl-2 の重要性を示唆した。こうした知見は、光合成の水分解反応の最適化メカニズムの解明や、光合成・人工光合成の効率向上を目指す研究への貢献が期待される。本稿で記述した内容は *in vitro* で得られた知見にとどまっているが、今後更に研究を発展させ、植物体内で PsbP-D139N 変異の効果を明らかにしていきたい。

謝辞

本研究は、JSPS 科研費 (JP20H03116 [K.If.]、JP18H01937、JP18H05155、JP20H03217、JP20H05090 [H.I.]、JP18H01186、JP16H06560 [K.S.]、JP17H06433、JP17H06435 [T.No.]、JP23KJ1361 [K.Im.])、JST CREST (JPMJCR1656 [H.I.])、筑波大学計算科学研究センター学際共同利用プログラム、日本化学会 吉野彰研究助成 [K.If.]、日本科学協会 笹川科学研究助成 [K.Im.]、リカケンホールディングス若手研究者支援助成 [K.Im.] の支援を受けたものです。また、本稿執筆の機会を与えてくださいました日本光合成学会および本誌編集委員会の方々に御礼申し上げます。

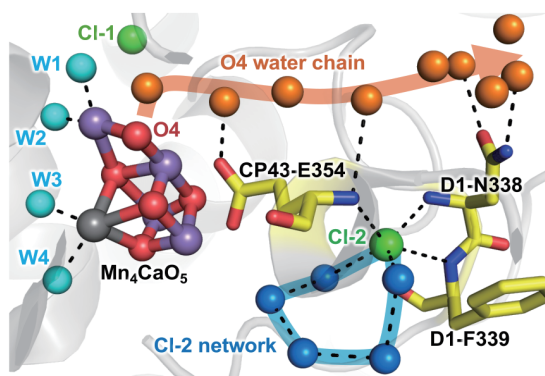


図 8. Cl-2 と O4 水分子鎖の関係性
シアノバクテリアの高分解能 (1.9 Å) の PSII 構造 (PDB ID: 3WU2) にて、Cl-2 周辺の構造を示した。2 つの Cl⁻ (Cl-1 と Cl-2)、O4 水分子鎖内の水分子、Cl-2 ネットワーク内の水分子、Mn₄CaO₅ クラスターに直接配位した 4 つの水分子 (W1-W4) をそれぞれ緑色、橙色、青色、水色の球で示した。Cl-2 の結合に関与するアミノ酸残基は黄色のスティックモデルで表示し、Mn₄CaO₅ クラスターは球棒モデルで表示した。図は文献 4 をもとに改変して作成した。

Received Mar 6, 2025; Accepted Mar 20, 2025; Published April 30, 2025.

参考文献

1. Shen, J.-R. The Structure of Photosystem II and the Mechanism of Water Oxidation in Photosynthesis. *Annual Review of Plant Biology* **66**, 23–48 (2015).
2. Umena, Y., Kawakami, K., Shen, J.-R. & Kamiya, N. Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II at a resolution of 1.9 Å. *Nature* **473**, 55–60 (2011).
3. Kok, B., Forbush, B. & McGloin, M. Cooperation of charges in photosynthetic O₂ evolution-I. A linear four step mechanism. *Photochemistry and Photobiology* **11**, 457–475 (1970).
4. Imaizumi, K. & Ifuku, K. Binding and functions of the two chloride ions in the oxygen-evolving center of photosystem II. *Photosynthesis Research* **153**, 135–156 (2022).
5. Nakamura, A. *et al.* Novel Mechanism of Cl-Dependent Proton Dislocation in Photosystem II (PSII): Hybrid Ab initio Quantum Mechanics/Molecular Mechanics Molecular Dynamics Simulation. *Journal of the Physical Society of Japan* **88**, 84802 (2019).
6. Ifuku, K. & Nagao, R. Evolution and Function of the Extrinsic Subunits of Photosystem II. in *Photosynthesis: Molecular Approaches to Solar Energy Conversion* (eds. Shen, J.-R., Satoh, K. & Allakhverdiev, S. I.) 429–446 (Springer International Publishing, Cham, 2021). doi:10.1007/978-3-030-67407-6_16.
7. Su, X. *et al.* Structure and assembly mechanism of plant C₂S₂M₂-type PSII-LHCII supercomplex. *Science* **357**, 815–820 (2017).
8. Imaizumi, K. *et al.* D139N mutation of PsbP enhances the oxygen-evolving activity of photosystem II through stabilized binding of a chloride ion. *PNAS Nexus* **1**, pgac136 (2022).
9. Homann, P. H. The chloride and calcium requirement of photosynthetic water oxidation: Effects of pH. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics* **934**, 1–13 (1988).
10. Lindberg, K., Vänngård, T. & Andréasson, L.-E. Studies of the slowly exchanging chloride in Photosystem II of higher plants. *Photosynthesis Research* **38**, 401–408 (1993).
11. Noguchi, T. Fourier transform infrared difference and time-resolved infrared detection of the electron and proton transfer dynamics in photosynthetic water oxidation. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics* **1847**, 35–45 (2015).
12. Li, H. *et al.* Oxygen-evolving photosystem II structures during S₁–S₂–S₃ transitions. *Nature* **626**, 670–677 (2024).
13. Sakashita, N., Watanabe, H. C., Ikeda, T., Saito, K. & Ishikita, H. Origins of Water Molecules in the Photosystem II Crystal Structure. *Biochemistry* **56**, 3049–3057 (2017).
14. Okumura, A., Ohta, H., Inoue, Y. & Enami, I. Identification of Functional Domains of the Extrinsic 12 kDa Protein in Red Algal PSII by Limited Proteolysis and Directed Mutagenesis. *Plant and Cell Physiology* **42**, 1331–1337 (2001).
15. Okumura, A. *et al.* Aromatic structure of Tyrosine-92 in the extrinsic PsbU protein of red algal Photosystem II is important for its functioning. *FEBS Letters* **581**, 5255–5258 (2007).
16. Saito, K., William Rutherford, A. & Ishikita, H. Energetics of proton release on the first oxidation step in the water-oxidizing enzyme. *Nature Communications* **6**, 8488 (2015).
17. Sakashita, N., Ishikita, H. & Saito, K. Rigidly hydrogen-bonded water molecules facilitate proton transfer in photosystem II. *Physical Chemistry Chemical Physics* **22**, 15831–15841 (2020).

Enhanced water oxidation activity of photosystem II by the PsbP-D139N mutation

Ko Imaizumi^{1, 2}, Taishi Nishimura², Ryo Nagao^{3, 4}, Keisuke Saito^{5, 6}, Takeshi Nakano²,
Hiroshi Ishikita^{5, 6}, Takumi Noguchi³, Kentaro Ifuku¹

¹ Graduate School of Agriculture, Kyoto University

² Graduate School of Biostudies, Kyoto University

³ Graduate School of Science, Nagoya University

⁴ Faculty of Agriculture, Shizuoka University

⁵ Research Center for Advanced Science and Technology, The University of Tokyo

⁶ Department of Applied Chemistry, The University of Tokyo

解説特集

様々な植物の Rubisco 特性

序文	小口 理一（大阪公立大）	17
解説 C ₃ 植物の葉の種特性と協調したルビスコの性質	坂田 剛（北里大）、石田 厚（京都大）	18
解説 「生きている化石」オオトクサとトクサにおける Rubisco の特異な酵素的・量的特性	鈴木 雄二（岩手大）、宮澤 真一（森林総研）、牧野 周（東北大）	27

解説特集

序文[†]

大阪公立大学 大学院理学系研究科

小口 理一*

EU の気象情報機関である Copernicus Climate Change Service の発表によれば、2024 年の世界平均気温は、とうとう産業革命前と比較して 1.6℃上昇し、パリ協定で掲げられた努力目標である 1.5℃を初めて上回った。私が学生であった四半世紀前、大気中の CO₂ 濃度は 350 ppm を超えたあたりであったが、現在では、420 ppm にまで上昇し、植物の光合成が低い冬季は 425 ppm を超える状況となっている。アメリカ海洋大気庁(NOAA)の長期観測データによると、大気中の CO₂ 濃度の上昇速度は減速する兆候を見せず、むしろ加速しているように見える。四半世紀前に推定されていた 2100 年の大気 CO₂ 濃度は 700 ppm という値であった（複数の予測の中間的な値）。実際にこの濃度に達した場合、現在までに観測された気温上昇を踏まえると、どのような気温になってしまうのか、地球環境がどのような変化を迎えるのか心配される。さらに、2024 年のノーベル賞の受賞も含め、AI の進化が注目されているが、AI の運用には莫大な電力消費が伴うため、AI 利用によって人間活動による CO₂ の排出量が加速する可能性が指摘されている。このような状況下では、700 ppm という大気 CO₂ 濃度の見通しを再評価する必要性が生じるであろう。

光合成は大気 CO₂ 濃度の上昇を抑えるメカニズムの一つとして期待されており、今後、さらに光合成研究の重要性と責任は増していくと考えられる。本号では、その CO₂ を固定する反応を担う Rubisco (ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase)の特性に関して様々な植物間で比較した研究について特集を組んだ。坂田剛氏のご研究では、小笠原諸島父島に共存する様々な植物の葉の形態の違いに伴う葉内コンダクタンスと葉緑体内 CO₂ 濃度の変化に対応して Rubisco の性質が変化していることが示され、その適応的意義について考察されている。また、鈴木雄二氏のご研究では、生きている化石と呼ばれるトクサやオオトクサの Rubisco の CO₂ 固定反応が C4 植物並みに速いことが示され、太古の高 CO₂ 環境で進化したからである可能性が示唆されている。このような多様な植物種が持つ Rubisco の性質の違いが、今後地球が経験するであろう CO₂ 濃度の変化に対応するための重要なヒントを与えてくれると考えられるので、是非、ご覧頂きたい。

[†]解説特集「様々な植物の Rubisco 特性」

*連絡先 E-mail: oguchi@omu.ac.jp

解説

C₃植物の葉の種特性と協調したルビスコの性質[‡]¹ 北里大学 一般教育部² 京都大学 生態学研究センター坂田 剛^{1*}、石田 厚²

植物の光合成において CO₂ 固定反応を触媒するルビスコは、地球の有機物生産を支える重要な酵素である。しかし、ルビスコは O₂ の固定反応も触媒し、有機物の分解（光呼吸）ももたらしてしまう。小笠原諸島父島に自生する固有種など 23 種の C₃ 木本植物のルビスコを調べた結果、これらのルビスコには CO₂ と O₂ に対する基質親和性の比（CO₂/O₂ 比親和性, $S_{C/O}$ ）に、1.7 倍もの種間の変異があった。葉寿命が長く葉内に CO₂ が拡散しにくい種ほど、CO₂ 選別の正確な（高 $S_{C/O}$ ）ルビスコを、反対に葉寿命が短く葉のタンパク質量が少ない種ほど、CO₂ 選別の不正確な（低 $S_{C/O}$ ）ルビスコを持っていた。前者ではルビスコ周辺の CO₂ 濃度が低いため CO₂ 選別の正確なルビスコをもつことがより重要で、後者では、葉のタンパク質量が少ないため CO₂ 選別が不正確であるが活性部位の最大反応速度の高いルビスコをもつことがより重要であることが、数値シミュレーションと実測値の一致から示された。ルビスコの $S_{C/O}$ における種間の変異は、種ごとに異なる葉形質への自然選択を介した最適化の結果であることが示唆された。

1. はじめ

陸上植物の葉の厚さや、葉寿命などの葉形質は種によって異なる。維管束植物 2300 種を比較した結果、さまざまな葉形質の間に種をまたぐ高い相関が見つかっている¹。たとえば、葉面積当たりの乾重比 LMA（Leaf mass per area）が大きい種ほど、葉寿命は長く、葉乾重当たりの光合成速度が低い傾向がある。このような多数の葉形質間の相関の背景には、葉の有機物生産における窒素や有機物などの資源利用戦略の違いがあると考えられている^{2,3}。さまざまな葉形質の値が、互いに関連しながら、一本の軸上に連続的にならぶ相関は、維管束植物の「葉の経済スペクトラム（leaf economic spectrum, LES）」として理解されている^{1,4}。そこでは、特に LMA と葉寿命が、葉のさま

ざまな形質を決める鍵となる形質（key parameter）であるといわれている。

葉の有機物生産において、CO₂ を有機物に固定する酵素はルビスコである。ほとんどの陸上植物のルビスコは、CO₂ 固定反応の最大回転速度（ $k_{cat,C}$ ）が、主要な代謝酵素の中央値に比べ極端に遅い（1/20 程度）⁵⁻⁶。さらにルビスコは CO₂ 固定反応だけでなく、O₂ 固定反応も触媒して有機物を分解する光呼吸ももたらす。そのため、葉に CO₂ の濃縮機構を持たない C₃ 植物の場合、ルビスコの CO₂ と O₂ に対する基質親和性の比（CO₂/O₂ specificity factor of Rubisco, $S_{C/O}$ ）が光合成生産に重要な意味を持つことになる。C₃ 植物のルビスコは、CO₂ 濃縮機構を持つシアノバクテリアや C₄ 植物に比べて、CO₂ への比親和性が高い（ $S_{C/O}$ 値

[‡]解説特集「様々な植物の Rubisco 特性」

*連絡先 E-mail: sakata@kitasato-u.ac.jp

が高い)⁷。さらに、ルビスコには、CO₂ への特異性が高いと反応生成物の切断速度が遅くなるという触媒トレードオフの存在が提唱されている⁷。この触媒トレードオフにより、ルビスコは高 $S_{c/o}$ と高 $k_{cat,C}$ を両立できず、光合成生物は自然選択を通して両者の妥協点を探すことになる。その結果、C₃ 植物は、CO₂ 濃縮機構を持つ他の光合成生物より、高 $S_{c/o}$ で低 $k_{cat,C}$ のルビスコを持っていると考えられている。

ルビスコの $S_{c/o}$ には、C₃ 植物内でも種間の変異が認められている。スペインの Galmés らのグループは、*Limonium* 属 12 種を対象に、CO₂ に対する葉の総コンダクタンス (気孔および葉肉でのコンダクタンスの両者からなる) の低い種は $S_{c/o}$ が高いルビスコを、また総コンダクタンスの高い種は $k_{cat,C}$ が高いルビスコをもつことを示した⁸。ルビスコの触媒トレードオフに由来する制約により、種ごとの CO₂ 供給能力に対応したルビスコの種間変異が、同属の C₃ 植物の間に生じたと Galmés らは主張している。一方で、Bouvier らは被子植物全体の系統関係を考慮した解析から、触媒トレードオフだけでなく、むしろ系統的制約の方が光合成生物におけるルビスコの進化により大きな役割をはたしてきた、と主張している⁵。ルビスコの進化において、触媒トレードオフと系統的制約のいずれがより重要なのか、現在も議論が続いている⁹⁻¹⁰。

もしも、C₃ 植物の CO₂ 供給能力に LES の軸に沿った違いがあり、さらにルビスコの触媒トレードオフの重要さが系統的に広い範囲で維持されているのであれば、ルビスコの $S_{c/o}$ は葉の経済スペクトラム LES の軸に沿った種間の変異を持つと予想される。我々はこれを検証するため、小笠原諸島の父島に共存して自生する 23 種 (18 科、12 目) の C₃ 木本植物を対象に野外調査を行った。

2. ルビスコの $S_{c/o}$ のフィールド測定

ルビスコの $S_{c/o}$ は、葉から抽出・精製したルビスコを用いた生化学的分析により評価されることが多い¹¹。しかし、野外に自生する木本植物を対象にすると、葉が含む二次代謝産物の影響を適切に回避する抽出条件を探索する労力は大きい。

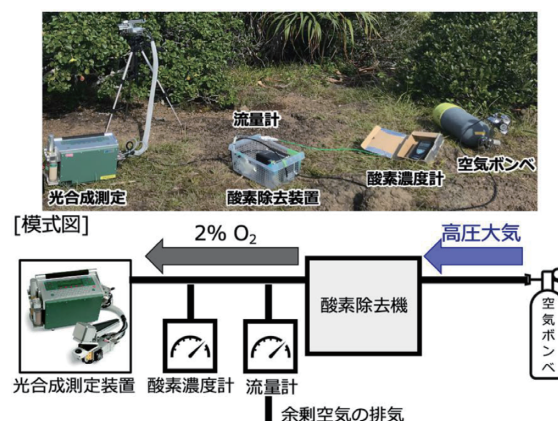


図 1. 自生地におけるルビスコの $S_{c/o}$ 評価
ダイビング用空気ポンプと酸素除去機により 2.0% O₂ 空気を作成し、光合成蒸散測定システムに導入した。2.0% O₂ 下と 20.9% O₂ 下の光合成速度を比較しルビスコの $S_{c/o}$ を評価した。

また、小笠原諸島のような離島で、葉を凍結し本土に輸送することは困難である。そこで著者らは、植物の自生地において、大気から O₂ を除去した 2.0% O₂ 空気を作成し、2.0% O₂ 下と 20.9% O₂ 下での光合成速度の比較から $S_{c/o}$ を評価する方法を開発した (図 1)。

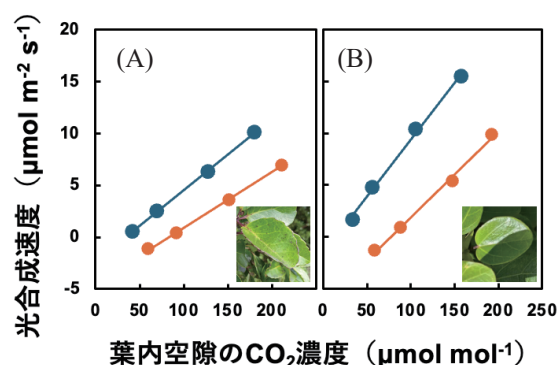


図 2. ルビスコの $S_{c/o}$ の測定例

(A) シマモチ (高 LMA で葉寿命の長い種)、(B) テリハハマボウ (低 LMA で葉寿命の短い種) での測定例。青とオレンジは 2.0% O₂ 下と 20.9% O₂ 下での、葉面積あたりの光合成速度をそれぞれ表す。シマモチは青とオレンジの間の値の違いが小さく、20.9% O₂ 下でルビスコが O₂ を固定する割合がテリハハマボウよりも少ない ($S_{c/o}$ 値が高い)。

光合成速度は、携帯型光合成蒸散測定システム LI-6400XT (ライカ社) を用いて時刻 7:00-16:00 の

間に、チャンバー内を光合成有効波長光量子密度 $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (10% blue light)、葉温 35°C 、葉の蒸気圧欠差 (VPD) $1.2 \sim 2.5 \text{ kPa}$ 、 O_2 濃度 2.0% または 20.9% の条件で測定した。2.0% O_2 ガスは、小笠原諸島で容易に入手できるダイビング用空気ボンベにより $0.5 \sim 0.6 \text{ MPa}$ の空気を酸素除去機 (NC-100R 太陽電器産業) に導入し作成した。NC-100R は分離膜により安定して低 O_2 ガスを生成する。生成したガスは、酸素濃度計 XP-3180 (新コスモス電機) で O_2 濃度を確認しながら LI-6400 に導入した。測定はチャンバー内 CO_2 濃度 $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ 、 O_2 濃度 20.9% で開始し、30 分ほど安定していることを確認した。その後、 CO_2 濃度 300, 200, 100, $40 \mu\text{mol mol}^{-1}$ において、 O_2 濃度 20.9% と 2.0% での光合成速度を測定した。なお、LI-6400 の測定値には O_2 濃度が影響を与えるので、各測定時に O_2 濃度を入力するなどの手動操作が必要である。得られたデータ (例を図 2 に示す) に、Yin ら (2009) の式¹²を適用し、フィールド測定から $S_{\text{C/O}}$ 値を算出した。

光合成速度の測定と同時に PSII のクロロフィル a の蛍光測定から PSII の量子収率 Φ_{PSII} を測定した¹³。蛍光測定にはマルチフェーズパルス (target intensity 9, ramp depth 20%, phase 1 を 200 ms, phase 2 を 250 ms, phase 3 を 300 ms) を利用した。蛍光測定から得られた PSII の量子収率 Φ_{PSII} に、光量子密度、葉の光吸収率、PSII へのエネルギー分配率を乗じて、電子伝達速度 J を求めた。葉の光吸収率と PSII へのエネルギー分配率の積は、 O_2 濃度 2.0% 下で光呼吸を抑制しながら測定した複数の CO_2 濃度条件における Φ_{PSII} と光合成速度の関係から算出した¹⁴。得られた J と光合成速度および明条件下での暗呼吸速度から Harley ら (1992) の式¹⁵を用いて、ルビスコ周辺の CO_2 濃度 C_c を算出した。明条件下での暗呼吸速度は、 O_2 濃度 2.0% 下で測定した葉内空隙の CO_2 濃度と光合成速度の関係から得られた Y 切片の値とした。

3. 葉の経済スペクトラム LES と $S_{\text{C/O}}$

著者らの研究¹⁶で実験に用いた父島の C_3 木本植物においても、LMA の大きい種ほど葉寿命が

長く、葉の経済スペクトラムに従った種間の変異が認められた (図 3 A)。そして、LMA が大きく葉寿命の長い種ほど、ルビスコの $S_{\text{C/O}}$ 値が高い (すなわち CO_2 比親和性が高い) ことが分かった (図 3 B)。

これは、 C_3 植物のルビスコの $S_{\text{C/O}}$ が葉の経済スペクトラム LES の軸に沿った種間の変異を持つという予想を裏付けるものである。また、LMA の大きい種 (すなわち葉寿命が長く葉が厚い種) は、葉の総コンダクタンス g_{tot} が低く (図 4 A)、ルビスコ周辺の CO_2 濃度 C_c が LMA の小さな種の半分程度しかないこともわかった (図 4 B)。すなわち、LMA の高い葉を持つ樹種は、ルビスコ周辺の低い CO_2 濃度を、 CO_2 比特異性の高いルビスコで補っていると考えられる。実際、 C_c と $S_{\text{C/O}}$ には高い相関がみられた (図 5 C)。

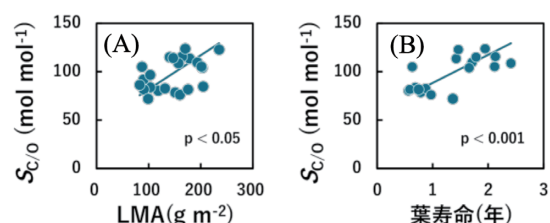


図 3. 父島の C_3 樹木 23 種の LES と $S_{\text{C/O}}$
 $S_{\text{C/O}}$ はルビスコの CO_2 比親和性を、LMA は葉面積当たりの乾重を表す (Sakata *et al.*, 2024 を改変)¹⁶。葉寿命は先行研究¹⁷による。

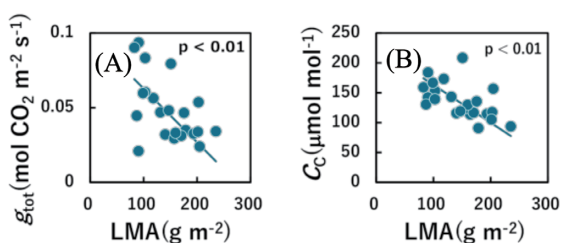


図 4. 父島の C_3 樹木 23 種の LMA とルビスコへの CO_2 供給
LMA は葉面積当たりの乾重を、 g_{tot} は CO_2 に対する葉の総コンダクタンス (気孔コンダクタンスと葉肉コンダクタンスを含む)、 C_c はルビスコ周辺の CO_2 濃度を表す (Sakata *et al.*, 2024 を改変)¹⁶。

$S_{\text{C/O}}$ は葉の総コンダクタンス g_{tot} とは負の相関を、葉面積当たりのタンパク質量 P_{AREA} と正の相関を持っていた (図 5 A と B)。 P_{AREA} は $S_{\text{C/O}}$ に対して、調査した全 21 の葉形質の中で二番目に

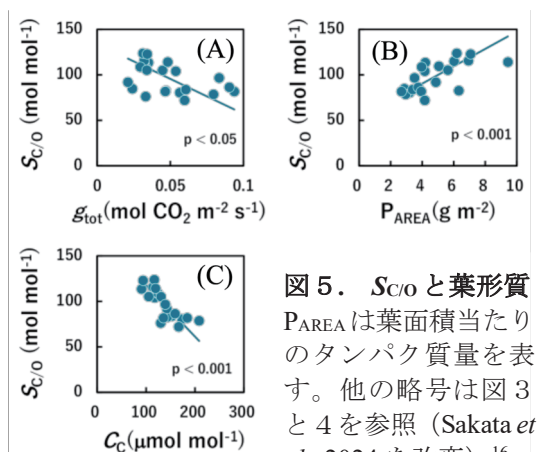


図5. $S_{c/o}$ と葉形質
 P_{AREA} は葉面積当たりのタンパク質量を表す。他の略号は図3と4を参照 (Sakata *et al.*, 2024 を改変)¹⁶。

高い正の相関を示していた。 P_{AREA} と $S_{c/o}$ の正の相関については、後ほどさらに議論を行う。

4. 系統的制約が葉形質に与える影響の検討

我々が評価を行った23種の中には、ごく近縁な種もあれば比較的系統的に距離のある種も存在する(図6)。これまで述べてきた相関が、単に系統的に近縁な種どうしが似通った値を持ち、系統的に距離のある種間で大きく異なる値を持つという系統的制約によって出現したものならば、葉形質どうしの相関からルビスコの触媒トレードオフに基づいた考察を行うことは難しいかもしれない。そこで、それぞれの葉形質における種間の変異を系統的距離で補正したPICs値(phylogenetic independent contrasts)¹⁹を計算し、PICsにおいても葉形質間で同様の相関が検出されるのか検討した。その結果、系統的な補正を行っていない葉形質間で有意($p < 0.05$)であった相関係数が、PICsにおいて正負を逆転する例は見つからなかった。また、調べた全210ペアの葉形質のうち、系統的な補正を行っていない場合に有意な相関を示していたのは79ペアであったが、そのうちPICsにおいて有意性が失われたのは23ペアであった。特に、 $S_{c/o}$ に対する葉寿命やルビスコ周辺の CO_2 濃度 C_c 、および葉面積当たりのタンパク質量 P_{AREA} 、さらにLMAに対する葉の総コンダクタンス g_{tot} など $S_{c/o}$ や主要な葉形質間の相関はPICsにおいても有意なままであった。つまり、父島に自生する23種(18科、12目)のルビスコの $S_{c/o}$ が、ルビスコ周辺の CO_2

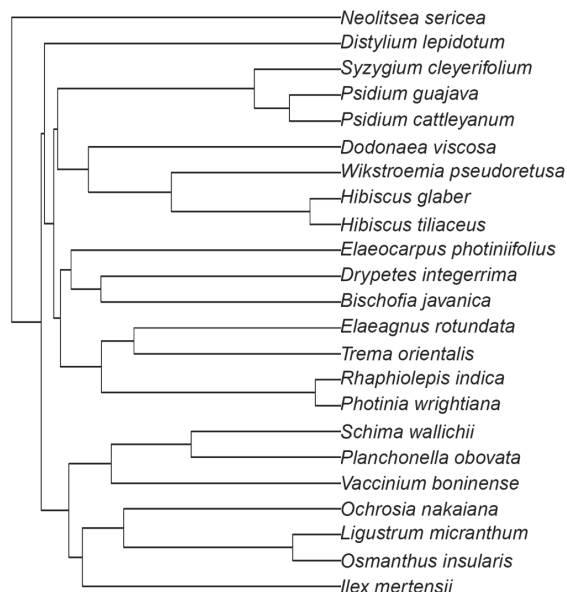


図6. 父島の C_3 樹木23種の系統樹

系統樹はR package “V. PhyloMaker”¹⁸により作成した (Sakata *et al.*, 2024 を改変)¹⁶。

濃度 C_c や葉面積当たりのタンパク質量 P_{AREA} などと相関を持つ理由は、系統的な制約では説明できないことが示された。

5. C_3 植物のルビスコの $S_{c/o}$ と葉形質の種間変異

得られた葉形質を対象に主成分分析を行った(図7)。その結果、葉形質の種間変異の約40%を説明する第1軸の負の側には、LMA、ルビスコの $S_{c/o}$ および葉面積当たりのタンパク質量 P_{AREA} が並び、正の側には、葉の総コンダクタンス g_{tot} およびルビスコ周辺の CO_2 濃度 C_c が配置された。これは、LAMが大きい樹種ほど、ルビスコまで CO_2 が拡散しにくく、 CO_2 比親和性の高いルビスコを持ち、葉のタンパク質量が多い、という傾向をあわせもつことを示す。

ルビスコ周辺の CO_2 濃度 C_c が低い種は、より CO_2 比親和性の高い($S_{c/o}$ の高い)ルビスコを持つことが適応的であると考えられる(図5C)。では、葉面積当たりのタンパク質量 P_{AREA} の高い種が、 $S_{c/o}$ の高いルビスコを持つことはどのように解釈すればよいのだろうか(図5B)? 葉面積当たりのタンパク質量 P_{AREA} の多い種はルビスコ周辺の CO_2 濃度 C_c が低い傾向をあわせもつ(PICs, $p < 0.05$)。 P_{AREA} の高い種は、単にルビスコ周辺の CO_2 濃度が低いいため CO_2 比親和性の高

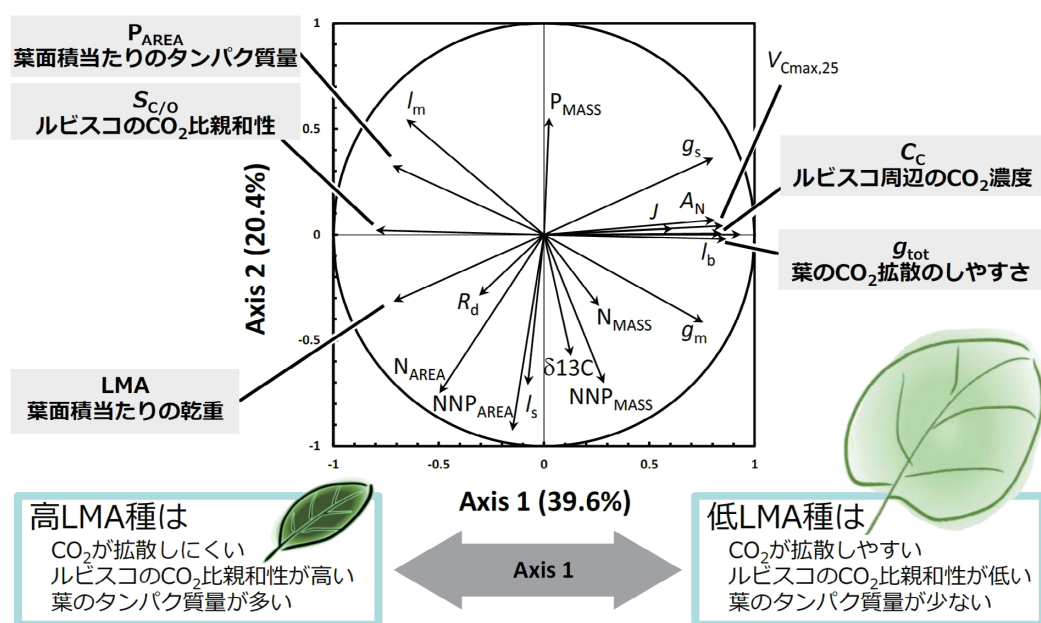


図7. 父島のC₃樹木23種のS_{C/O}と葉形質の主成分分析の結果

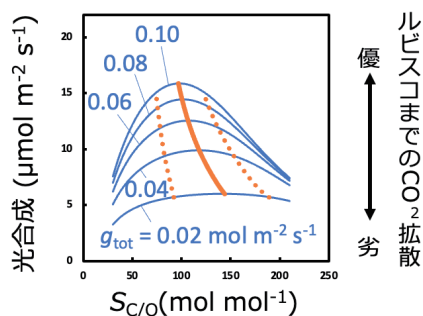
P_{AREA}は葉面積当たりのタンパク質量を、S_{C/O}はルビスコのCO₂比親和性を、LMAは葉面積当たりの乾重を、C_Cはルビスコ周辺のCO₂濃度を、g_{tot}は葉の総コンダクタンスを表す。A_NとR_dとJは光合成速度と明条件下における暗呼吸速度と光合成の電子伝達速度を、g_sとg_mとV_{Cmax,25}は気孔コンダクタンスと葉肉コンダクタンスと葉面積当たりのルビスコの最大カルボキシレーション速度(25℃)を、I_sとI_mとI_bは気孔でのCO₂拡散、葉肉でのCO₂拡散、光合成の生化学的な能力のそれぞれが大気条件下での光合成速度を制限している相対的な割合を表す。P_{MASS}とN_{MASS}とNNP_{MASS}は葉の乾重当たりのタンパク質濃度と総窒素濃度と非タンパク質成分中の窒素濃度を表す。N_{AREA}とNNP_{AREA}は葉面積当たりの総窒素量と非タンパク質成分中の窒素量を表す。δ13Cは葉の乾物中の炭素安定同位体比を表す(Sakata *et al.*, 2024を改変)¹⁶。

いルビスコの方が有利だっただけで、P_{AREA}はルビスコの種間変異に直接関与しないのであろうか？私たちは、葉面積当たりのタンパク質量P_{AREA}の高い種がS_{C/O}の高いルビスコを持つ背景には、ルビスコの触媒トレードオフが関わっていると考えた。

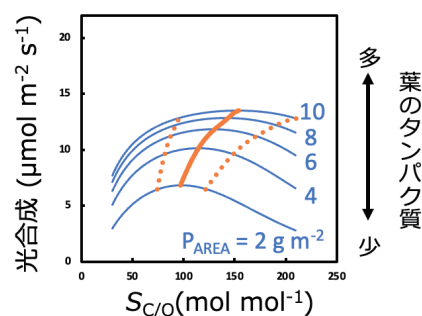
これまでに報告された181種の被子植物のルビスコの酵素化学的性質は、系統的な補正を適用しても、S_{C/O}とk_{cat,C}の間に有意な負の相関が検出される⁵。しかし、C₃植物種のみを対象にすると負の相関は消失する(p>0.05)。そのため、C₃植物については、触媒トレードオフはルビスコの種間変異にほとんど影響を与えていないと主張されてきた⁵。しかし、我々が父島に自生する木本植物で取得した値を、先行研究で報告されたS_{C/O}とk_{cat,C}の値に付け加えて再解析すると、C₃植物

種内にも、S_{C/O}とk_{cat,C}の間には有意な負の相関が存在した(スピアマンの相関係数rs=-0.32, p<0.001)。すなわち、C₃植物においてもルビスコの触媒トレードオフは無視できないと考えられる。

この触媒トレードオフのため、高S_{C/O}なルビスコを持つ種は、低いk_{cat,C}(活性部位当たりの最大反応速度)を補う、多量のルビスコを持つ方が有利になると考えられる。多くの場合、ルビスコは葉に含まれるタンパク質のうち最大の割合を占めるので⁴、ルビスコが高S_{C/O}、低k_{cat,C}な種は、葉に多くのタンパク質を持つことがより重要になるだろう。図5Bに示したように、父島の23種のC₃木本植物は、葉面積当たりのタンパク質量P_{AREA}が大きい種ほど、S_{C/O}の高いルビスコを



葉のCO₂拡散が劣る種には
CO₂比親和性の高いルビスコが最適



葉のタンパク質が少ない種には
CO₂比親和性の低いルビスコが最適

図8. 光合成速度の $S_{C/O}$ 依存性のシミュレーション解析

葉の総コンダクタンス g_{tot} を 0.02, 0.04, 0.06, 0.08, 0.10 mol m⁻² s⁻¹ に設定した場合 (A) および、葉面積当たりのタンパク質量 P_{AREA} を 2, 4, 6, 8, 10 g m⁻² に設定した場合 (B) の光合成速度。オレンジの実線は光合成速度を最大化する最適 $S_{C/O, opt}$ を、オレンジの点線で挟まれた領域は $S_{C/O, opt}$ における光合成速度の 95% を達成する $S_{C/O}$ の準最適領域を示す。図中に示されていない場合の、葉の総コンダクタンス g_{tot} 、葉のタンパク質量 P_{AREA} および明条件での暗呼吸速度 R_d は、父島の木本 C₃ 植物 23 種で得られた値の中央値を適用した。シミュレーション条件の詳細は原著論文を参照 (Sakata *et al.*, 2024 を改変) ¹⁶。

持っていた背景には、ルビスコの触媒トレードオフも関わっていたと考えられる。

6. C₃ 植物の $S_{C/O}$ に種間変異を生む要因

我々の調べた C₃ 樹木種において、ルビスコの $S_{C/O}$ に種間変異がもたらされた背景には、葉の CO₂ 拡散の優劣だけでなく、葉のタンパク質量の違いも関わっていたと考えられる。では、それぞれの種がもつ葉の総コンダクタンス g_{tot} と葉面積当たりのタンパク質量 P_{AREA} の組み合わせに応じて、最適な $S_{C/O}$ 値が存在するのだろうか？これを検討するため、C₃ 植物でみいだされたルビスコの触媒トレードオフを $S_{C/O}$ と $k_{cat,C}$ の負の相関として組み込んだ光合成モデルを作成した。そのうえで、葉の総コンダクタンス g_{tot} と葉のタンパク質量 P_{AREA} を、父島の 23 種の C₃ 木本植物で観測された値の範囲に設定したさまざまな葉をコンピュータ上に用意して、それらの光合成速度を $S_{C/O}$ を変えながら数値シミュレーションにより計算した (図 8 A と B)。

その結果、いくつか重要な視点を得ることができた。1) $S_{C/O}$ には光合成速度を最大化する最適 $S_{C/O, opt}$ が存在し (図 8 のオレンジのライン)、かつ $S_{C/O, opt}$ は父島の 23 種の C₃ 木本植物の $S_{C/O}$ 値と矛盾しない範囲におさまった。

さらに、2) 葉の総コンダクタンス g_{tot} の低い葉ではルビスコの $S_{C/O, opt}$ が高くなり (図 8 A)、また葉面積当たりのタンパク質量 P_{AREA} の少ない葉では $S_{C/O, opt}$ が低くなること示された (図 8 B)。このシミュレーション結果は、ルビスコの CO₂ 比親和性 ($S_{C/O}$) に対して、葉の拡散コンダクタンス g_{tot} と葉面積当たりのタンパク質量 P_{AREA} が、それぞれ独立に選択圧を生じ、これらが進化を通じて $S_{C/O}$ の種間変異を生み出す要因となっている可能性を示唆する。

図 8 においてオレンジの点線で挟まれた領域は、それぞれの葉が最大光合成速度の 95% を達成する、準最適な $S_{C/O}$ 値の領域を示している。葉の拡散コンダクタンス g_{tot} が低い葉では、この領域が拡大した (図 8 A)。これは、 g_{tot} の低い種では $S_{C/O}$ に対する選択圧が弱くなり、 g_{tot} の高い種では選択圧が強くなることを意味する。実際の植物から得られた g_{tot} と $S_{C/O}$ の相関 (図 5 A) において、 g_{tot} の低い種では $S_{C/O}$ に比較的大きな変異がみられた。また、葉面積当たりのタンパク質量 P_{AREA} の大きい葉では準最適な領域が拡大し (図 8 B)、 P_{AREA} の高い種で $S_{C/O}$ に対する選択圧が弱くなることが示唆された。そして、 P_{AREA} と $S_{C/O}$ の相関 (図 5 B) においても、 P_{AREA} の高い種では $S_{C/O}$ に比較的大きな変異がみられた。これらの事実は、

父島の C_3 木本植物 23 種において、種ごとに異なる g_{tot} と P_{AREA} が決定する最適 $S_{C/O}$ に向かって、ルビスコの CO_2 比親和性を進化させた選択圧の存在を強く示唆している。

図 9 は、 g_{tot} と P_{AREA} を任意に組み合わせた葉を想定し、それぞれの葉で光合成を最大化する最適 $S_{C/O}$ を曲面として表したものである。実際に存在する植物種は、LES 軸に沿った葉をもつので、図 9 の手前側（高 g_{tot} と低 P_{AREA} の組み合わせ）から、奥側（低 g_{tot} と高 P_{AREA} の組み合わせ）の方向、すなわち平面上の傾斜が急な方向に $S_{C/O,opt}$ は並ぶと考えられる。LES の存在により、ルビスコの $S_{C/O}$ には連続的な種間変異が維持されてきた可能性がある。

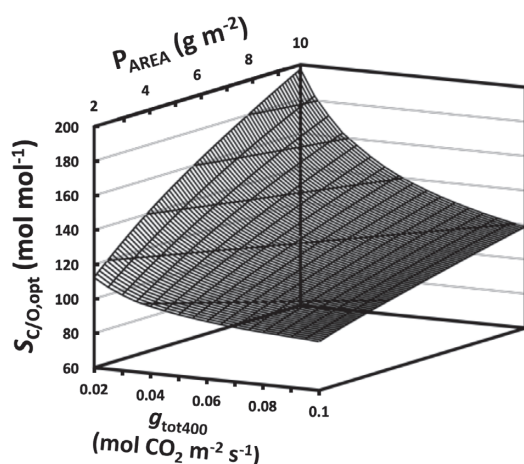


図 9. 光合成速度を最大化する最適 $S_{C/O}$ 葉の総コンダクタンス g_{tot} と葉面積当たりのタンパク質量 P_{AREA} を任意に組み合わせた葉を想定し、それぞれの葉で光合成を最大化する最適 $S_{C/O}$ ($S_{C/O,opt}$) の値を算出して曲面として表した。明条件での暗呼吸速度 R_d は父島の木本 C_3 植物 23 種で得られた値の中央値を適用した。シミュレーション条件の詳細は原著論文を参照 (Sakata *et al.*, 2024 を改変)¹⁶。

7. 父島の C_3 木本植物 23 種の $S_{C/O}$ と光合成

種ごとに異なる g_{tot} と P_{AREA} に対応した最適 $S_{C/O}$ が存在し、最適 $S_{C/O}$ 値に向かってルビスコの特性を進化させる選択圧が働いてきたのなら、野外で実測された $S_{C/O}$ 値は、シミュレーションから得られた種ごとの最適 $S_{C/O}$ 値と一致することが期待される。図 10 は、父島の C_3 木本植物 23 種で実測した g_{tot} と P_{AREA} を用いて、それぞれの種

における光合成をシミュレーションし、その $S_{C/O}$ 依存性を示したものである。各曲線の頂点は、種ごとに光合成速度が最大化される最適 $S_{C/O}$ 値である。また曲線上の赤丸は実測された $S_{C/O}$ 値を示し、多くの実測値は各樹種で得られた曲線の頂点周辺に位置していた。またシンボルが頂点から比較的離れていた場合は、曲線が緩やかになっていることが多かった。その結果、それぞれの種における $S_{C/O}$ の最適化率（実測した $S_{C/O}$ から予測される光合成速度／曲線の頂点における光合成速度）は、平均 97.6% と高い一致率であった。すなわちそれぞれの樹種は、光合成速度を最大化する上で、ほぼ最適な $S_{C/O}$ 値を持っていた。

小笠原諸島は、火山活動により形成された海洋島であり、その誕生以来大陸と一度も陸続きにならなかったことがない。小笠原では、海を越えて分布を拡大した生物が種分化を繰り返し、多くの固有種が誕生した。小笠原の樹木種は、その 70% が固有種とされ、我々が調査した 23 樹種の多くも固有種である。これらの種は、突然変異と自然選択の結果を強く反映した特性を持っていると期待される。

図 10 は、ルビスコの $S_{C/O}$ および葉形質 (g_{tot} や P_{AREA}) に突然変異が生じ、 $S_{C/O}$ 値が最適領域から逸脱すると、葉面積当たりの光合成生産が低下することを予測している。小笠原に漂着した植物は、共通祖先から枝分かれし、ルビスコの $S_{C/O}$ や葉形質が祖先種から変化すると、それらを最適な組み合わせで持つ個体が自然選択され、固有種誕生の一因を担ってきた可能性がある。

図 10 において、種ごとに最適な $S_{C/O}$ が存在する背景には、ルビスコが高 $S_{C/O}$ と高い反応速度を両立できないという触媒トレードオフがある。 C_3 植物における葉形質の進化と種分化には、ルビスコの触媒トレードオフが重要な役割を果たしてきたと予測される。一方、Bouvier ら (2023)¹⁰ は、181 種の被子植物のルビスコ酵素化学的性質を解析し、系統的なバイアスがルビスコの触媒トレードオフの制約を過大評価させてきたと主張している。酵素タンパク質の構造や性質の変化にはアミノ酸配列の変化を伴うことは明らかであり、系統的な制約を受けていることも確かである

う。 $S_{C/O}$ の種間変異の根底にある進化・適応的メカニズムを明らかにするためには、さらなる研究が必要である。

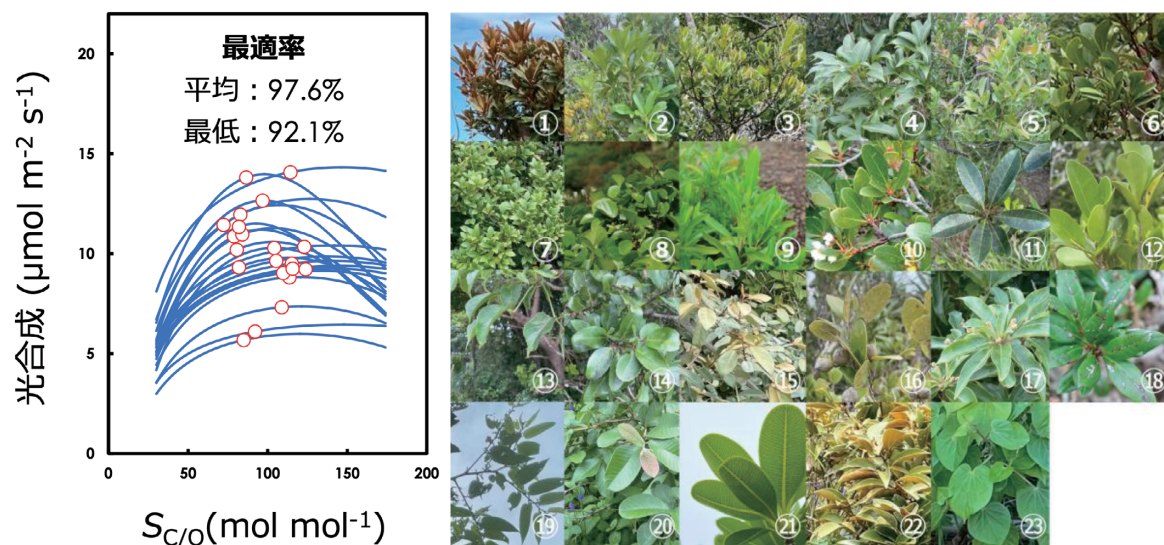


図10. 父島の C_3 木本植物 23 種の $S_{C/O}$ と光合成

実測された葉の総コンダクタンス g_{tot} と葉面積当たりのタンパク質量 P_{AREA} を用いた、それぞれの種の光合成速度のシミュレーション結果。曲線の頂点は種ごとに予想される最適 $S_{C/O}$ 値に相当する。また、曲線上のシンボルは実測した $S_{C/O}$ 値を示す (Sakata *et al.*, 2024 を改変)¹⁶。写真の数字は、以下の種名を表す。① *Planchonella obovata* (R.Br.) Pierre var. *dubia* (Koidz. ex H.Hara) Hatus. ex T.Yamaz.; ② *Photinia wrightiana* Maxim.; ③ *Wikstroemia pseudoretusa* Koidz.; ④ *Osmanthus insularis* Koidz.; ⑤ *Psidium cattleyanum* Sabine; ⑥ *Syzygium cleverifolium* (Yatabe) Makino; ⑦ *Vaccinium boninense* Nakai; ⑧ *Hibiscus glaber* (Matsum. ex Hatt.) Matsum. ex Nakai; ⑨ *Dodonaea viscosa* Jacq.; ⑩ *Raphiolepis indica* (L.) Lindl. var. *umbellata* (Thunb.) H.Ohashi; ⑪ *Elaeocarpus photiniifolius* Hook. et Arn.; ⑫ *Drypetes integerrima* (Koidz.) Hosok.; ⑬ *Bischofia javanica* Blume; ⑭ *Ilex mertensii* Maxim.; ⑮ *Elaeagnus rotundata* Nakai; ⑯ *Distylium lepidotum* Nakai; ⑰ *Schima wallichii* (DC.) Korth. subsp. *mertensiana* (Siebold et Zucc.) Bloemb.; ⑱ *Ligustrum micranthum* Zucc.; ⑲ *Trema orientalis* (L.) Blume; ⑳ *Psidium guajava* L.; ㉑ *Ochrosia nakaiana* (Koidz.) Koidz. ex H.Hara; ㉒ *Neolitsea sericea* (Blume) Koidz. var. *aurata* (Hayata) Hatus.; ㉓ *Hibiscus tiliaceus* L.

Received Feb 24, 2025; Accepted Mar 8, 2025; Published April 30, 2025.

参考文献

1. Wright, I. J., *et al.* The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**, 821-827 (2004).
2. Onoda, Y., Hikosaka K. & Hirose T. Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. *Functional Ecology* **18**, 419-425 (2004).
3. Takashima, T., Hikosaka, K. & Hirose, T. Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. *Plant Cell Environ.* **27**, 1047-1054 (2004).
4. Onoda, Y., *et al.* Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. *New Phytol.*, **214**, 1447-1463 (2017).
5. Bouvier, J. W., *et al.* Rubisco adaptation is more limited by phylogenetic constraint than by catalytic trade-off. *Molecular Biology and Evolution*, **38**, 2880-2896 (2021).
6. Bar-Even, A., *et al.* The moderately efficient enzyme: evolutionary and physicochemical trends shaping enzyme parameters. *Biochemistry*, **50**, 4402-4410 (2011).
7. Tcherkez, G. G., Farquhar, G. D., & Andrews, T. J. Despite slow catalysis and confused substrate

- specificity, all ribulose biphosphate carboxylases may be nearly perfectly optimized. *PNAS*, **103**, 7246-7251 (2006).
8. Galmés, J., Molins, A., Flexas, J., & Conesa, M. À. Coordination between leaf CO₂ diffusion and Rubisco properties allows maximizing photosynthetic efficiency in *Limonium* species. *Plant Cell Environ.*, **40**, 2081-2094 (2017).
 9. Tcherkez, G., & Farquhar, G. D. Rubisco catalytic adaptation is mostly driven by photosynthetic conditions—Not by phylogenetic constraints. *J. of Plant Physiol.*, **267**, 153554 (2021).
 10. Bouvier, J. W., & Kelly, S. Response to Tcherkez and Farquhar: Rubisco adaptation is more limited by phylogenetic constraint than by catalytic trade-off. *J. of Plant Physiol.*, **287**, 154021 (2023).
 11. Yamori, W. *et al.* Effects of Rubisco kinetics and Rubisco activation state on the temperature dependence of the photosynthetic rate in spinach leaves from contrasting growth temperatures. *Plant Cell Environ.*, **29**, 1659-1670 (2006).
 12. Yin, X. *et al.* Using combined measurements of gas exchange and chlorophyll fluorescence to estimate parameters of a biochemical C₃ photosynthesis model: a critical appraisal and a new integrated approach applied to leaves in a wheat (*Triticum aestivum*) canopy. *Plant Cell Environ.*, **32**, 448-464 (2009).
 13. Genty, B., Briantais, J.M., Baker, N.R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biophysica Acta (BBA)-General Subjects*, **990**, 87-92 (1989).
 14. Valentini, R., *et al.* In situ estimation of net CO₂ assimilation, photosynthetic electron flow and photorespiration in Turkey oak (*Q. cerris* L.) leaves: diurnal cycles under different levels of water supply. *Plant, Cell Environ.* **18**, 631-640 (1995).
 15. Harley, P.C., Loreto, F., Di Marco, G., Sharkey, T.D. Theoretical considerations when estimating the mesophyll conductance to CO₂ flux by analysis of the response of photosynthesis to CO₂. *Plant Physiol.* **98**, 1429-1436 (1992).
 16. Sakata, T. *et al.* Interspecific variation in Rubisco CO₂/O₂ specificity along the leaf economic spectrum across 23 woody angiosperm plants in the Pacific islands. *New Phytol.* **243**, 951-965 (2024).
 17. Ishida, A. *et al.* Coordination between leaf and stem traits related to leaf carbon gain and hydraulics across 32 drought-tolerant angiosperms. *Oecologia*, **156**, 193-202 (2008).
 18. Jin, Y., & Qian, H.. V. PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Ecography*, **42**, 1353-1359 (2019).
 19. Felsenstein, J. Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.*, **125**, 1-15 (1985).

Coordination of Rubisco CO₂/O₂ Specificity with Leaf Traits Among C₃ Plant Species

Tsuyoshi Sakata¹, Atsushi Ishida²

¹ Biological Laboratory, Center for Natural Sciences, College of Liberal Arts and Sciences, Kitasato University

² Center for Ecological Research, Kyoto University

解説

「生きている化石」オオトクサとトクサにおける Rubisco の特異な酵素的・量的特性[‡]

¹ 岩手大学農学部 応用生物化学科

² 森林研究・整備機構 森林総合研究所 樹木分子遺伝研究領域

³ 東北大学大学院農学研究科(現所属：東北大学 高度教養教育・学生支援機構)

鈴木 雄二^{1*}、宮澤 真一²、牧野 周³

Rubisco は光合成炭酸同化の鍵酵素であるとともに、葉において多量に存在するタンパク質である。このため、Rubisco は植物の生育に炭酸同化と窒素経済の面から直接関与している。Rubisco の酵素的特性や量的特性については、これまでに多くの知見が蓄積しているものの、まだ実態がよくわかっていない植物種は膨大に残されている。本稿では、知見のほとんどなかったシダ植物の中でも、オオトクサやトクサは、カルボキシラーゼ反応が速く CO₂ への基質親和性が低い Rubisco を多量に持つという、これまでの知見とは異なる特性を持っていることを紹介するとともに、その理由を植物の進化と関連付けて考察する。

1. はじめに

Rubisco は光合成炭酸同化の初発反応であるカルボキシラーゼ反応を担うとともに、葉において多量に存在する酵素タンパク質である。このため、Rubisco は個体の炭酸同化と窒素経済の面から、植物の生育に直接関与している。Rubisco の酵素的特性については、これまでに 300 種を超える光合成生物の知見が蓄積しているが¹、地球上の光合成生物の中では限られた範囲内のものである。より広範な光合成生物や植物を研究対象とすることで、Rubisco の酵素的・量的特性に関する多様な知見が得られると期待される。

トクサ目の植物はシダ植物の一種であり、陸上植物の進化の過程において初期に出現したため、「生きている化石」とも呼ばれている。よく見かけるものとしては、雑草のスギナや園芸に利用されるトクサが挙げられる。トクサ目の植物については後に詳述するが、シダ植物が出現・多様化した時代には、大気中の CO₂/O₂ 濃度比が非常に高

い期間があったと推定されている。光合成生物の進化の過程において、Rubisco の酵素的特性は Rubisco 近傍の CO₂/O₂ 濃度比により影響されていると考えられていることから、トクサ目を含むシダ植物は興味深い研究対象である。しかし、シダ植物に関する情報は少ない。その一因は、Rubisco の活性測定やタンパク質定量の困難さにあると思われる。そこで私たちは、これらの問題を解決し、シダ植物の Rubisco の酵素的・量的特性を解析したところ、トクサとトクサとよく似た形態を持つオオトクサが、これまでの知見とは異なった特性を持っていることを見出した²。本稿では、この点について紹介する。

2. Rubisco の酵素的・量的特性に関するこれまでの知見

まず、Rubisco のカルボキシラーゼ反応の触媒速度は極めて遅いことが知られている。カルボキシラーゼ反応は、リブロース 1,5-ビスリン酸

[‡]解説特集「様々な植物の Rubisco 特性」

*連絡先 E-mail: ysuzuki@iwate-u.ac.jp

(RuBP)に CO_2 を固定し、2 分子の 3-ホスホグリセリン酸(3-PGA)を生成する。ほとんどの Rubisco では、カルボキシラーゼ反応の代謝回転数(k_{cat}°)は $1 \sim 10 \text{ s}^{-1}$ 程度である¹。その中で、 CO_2 が外気から Rubisco の触媒部位まで単純拡散する C_3 植物では k_{cat}° の平均値は 3.3 s^{-1} であり、 CO_2 濃縮機構により Rubisco 近傍の CO_2 濃度を高く維持できる C_4 植物では平均値が 4.4 s^{-1} となっている。Rubisco はカルボキシラーゼ反応に加え、RuBP に O_2 を付加し 3-PGA と 2-ホスホグリコール酸(2-PG)をそれぞれ 1 分子ずつ生成するオキシゲナーゼ反応も触媒する。オキシゲナーゼ反応は、Rubisco の触媒部位に RuBP が結合した直後に、 CO_2 の代わりに O_2 が付加される反応で、 O_2 の存在下では不可避免的に生じる^{1,3,4}。2-PG は炭酸同化を担うカルビン・ベンソン回路のいくつかの酵素の活性を強く阻害する^{5,6}。また、光呼吸の代謝は、 CO_2 の放出を伴い、ATP や還元力を余分に消費しエネルギー的に無駄を生じることから、光合成の効率を低下させている⁷。これらの酵素的特性から、Rubisco は C_3 植物において、強光・適温・低 CO_2 濃度における光合成速度の律速因子となっている^{8,9}。

Rubisco の酵素的特性には植物種間差があり、酵素的特性に関するパラメーター間に一定の関係があることが知られている。例えば、高い k_{cat}° を示す Rubisco では CO_2 への基質親和性が低く、 O_2 に対する CO_2 への基質特異性が低い傾向がある。このため、 k_{cat}° と CO_2 への基質親和性や基質特異性との間には「トレードオフ」の関係があると言える。このようなトレードオフが生じるのは、 CO_2 を O_2 と区別しやすい Rubisco ではカルボキシラーゼ反応の速度が遅くなるという性質に起因するとされている^{1,3,4}。光合成生物の進化の過程において、Rubisco はこのような性質の範囲内で、光合成速度を最適化するように進化してきたと考えられている。その大きな要因になっていると考えられているのが、前述した Rubisco 近傍の CO_2/O_2 濃度比である。例えば、 C_3 植物の Rubisco は、大気中の CO_2/O_2 濃度比の低下に伴い、 CO_2 への基質親和性や基質特異性が高くなる代わりに、 k_{cat}° が低くなるように進化した。その一方で、こ

れまでに解析されているシアノバクテリアや C_4 植物の Rubisco では、 CO_2 濃縮機構の作用により、 CO_2 への基質親和性や基質特異性が高い必要がない代わりに、 k_{cat}° が高い^{1,3,4,10-14}。

Rubisco は酵素としての触媒速度が低いため、光合成におけるその必要量は多くなり、葉に多量に存在するタンパク質となっている。Rubisco に投資される窒素(Rubisco を構成するタンパク態窒素、以下 Rubisco 態窒素)が葉の全窒素に占める割合は、 C_3 植物では 10%~35%程度、 C_4 植物では 5%~10%程度となっている¹⁵⁻¹⁸。Rubisco の量的特性は酵素的特性と関連していることが報告されており、例えば Rubisco の CO_2 親和性が高く k_{cat}° が低い植物種では、可溶性タンパク質当たりの Rubisco 量が多くなり、低い k_{cat}° を補償しているとされている¹⁰。

シダ植物の Rubisco に関する情報は前述のように少ない。これまでに妥当な k_{cat}° が報告されているのはワラビとビカクシダの 1 種である *Platyserium superbum* のみであり、 CO_2 への基質親和性や基質特異性、可溶性タンパク質当たりの量に関して、詳細なデータが得られている植物種は少ない^{10,19-22}。調べられている限りでは、既知の C_3 植物と比較すると、 k_{cat}° は同程度で、 CO_2 への基質親和性や基質特異性はやや低く、可溶性タンパク質当たりの量もやや少ないという傾向がみられている。

3. シダ植物等の困難な植物材料における Rubisco の酵素的・量的特性の解析の方法

経験上、既存の Rubisco の活性測定方法は、葉に含まれる夾雑物の影響を受けるため、多くの植物種で正確な測定ができない。まず、この問題を解決するために、サンプル調製の方法を検討した。その結果、葉の磨砕緩衝液に多量のポリビニルポリピロリドン(PVPP)を添加し、さらに葉の粗抽出液に含まれる Rubisco をポリエチレングリコール 4000 である程度選択的に沈殿させることで²³、シダ植物や針葉樹等においても妥当な Rubisco の活性測定が可能となった。PVPP はポリフェノールの選択的吸着剤であり、植物の生化学・分子生物学的実験にもよく用いられている。過去に

Rubisco 活性測定時の磨砕緩衝液に 1% (w/v)の割合で添加された例があり¹⁰、セイヨウオトギリの葉のタンパク質抽出のために、12% (w/v)もの多量添加された例もある²⁴。検討の結果、PVPP の添加量を 5%~20% (w/v)にすると良好な結果が得られることが分かり、実際の解析に用いる添加量は、操作上の容易さから 5% (w/v)とした。

Rubisco の CO₂ への親和性を簡易的に評価するためには、約 400 ppm の CO₂ 及び 21% の O₂ を含む N₂ ガスを通気した反応溶液を用いて Rubisco のカルボキシラーゼ活性を測定し(v_{cu} 値とする)、その k_{cat} との比(v_{cu}/k_{cat} 比)を算出することが有用であった。実際に、後述する対照植物として用いた C₃ 植物及び C₄ 植物において、 v_{cu}/k_{cat} 比と、Rubisco の CO₂ に対するミカエリス-メンテン定数の文献値との間に負の相関関係がみられている。また、この方法では、放射性炭素 ¹⁴C (NaH¹⁴CO₃)を使用せずに、エンザイムカップリング法で Rubisco の CO₂ 親和性を大まかに評価できる。ただし、過去に報告されたように²⁵、 k_{cat} は ¹⁴C を用いた場合と比べ低くなる。

Rubisco の存在量の指標として、葉の全窒素に占める Rubisco 態窒素の割合を調べることにした。経験上、植物種によっては、葉の粗抽出時に Rubisco が不溶化することがある。また、葉の全窒素定量の際には、磨砕緩衝液に窒素成分が含まれてはならない。私たちは以前に、ユーカリにおいて、これらの問題を解消する方法を確立していたが²⁶、この方法がシダ植物等に適用できた。すなわち、液体窒素を用いて微粉末化した葉を窒素成分を含まない磨砕緩衝液に加え秤量した後、直ちに全窒素定量用のサンプルを分取し、残りの磨砕液に可溶性ポリビニルピロリドン添加してから磨砕し、SDS を含む緩衝液で Rubisco を加熱抽出するという方法である。一般的な方法ではないが、液体窒素を用いる際の操作を迅速に行い、結露を最小限にとどめれば、経験上、定量性に問題は生じない。

4. シダ植物における Rubisco の酵素的・量的特性の比較

私たちは上記の方法を用いて、7 種のシダ植物における Rubisco の酵素的・量的特性を調べた(図 1)。対照植物としては、イネやトウモロコシ等の C₃ と C₄ の主要作物を用いた。過去の知見と同様に、Rubisco の k_{cat} は C₄ 作物の方が C₃ 作物よりも高い一方で、 v_{cu}/k_{cat} 比から推定される Rubisco の CO₂ への基質親和性は C₃ 作物の方が C₄ 作物よりも高く、 k_{cat} と CO₂ への基質親和性との間のトレードオフの関係がみられた。

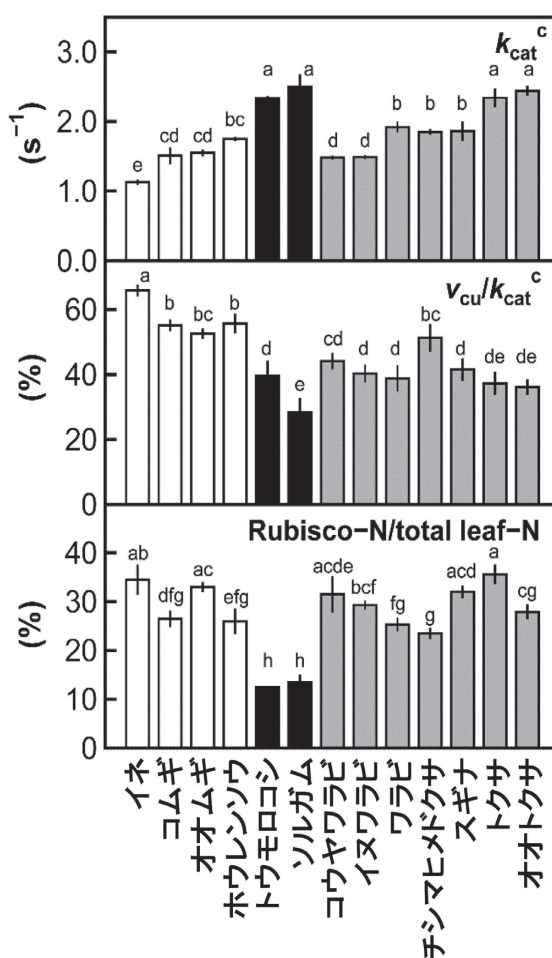


図 1. C₃ 作物(白いカラム)、C₄ 作物(黒いカラム)、シダ植物(灰色のカラム)における Rubisco のカルボキシラーゼ反応の代謝回転数(k_{cat})、CO₂ 不飽和条件で測定したカルボキシラーゼ反応の活性と k_{cat} の比(v_{cu}/k_{cat})、及び、Rubisco 態窒素が葉身全窒素に占める割合(Rubisco-N/total leaf-N)。カラムは平均 ± 標準偏差 ($n=3-4$)で示した。同じアルファベット間では、Tukey-Kramer 検定による有意差がない($P<0.05$)。データは文献¹のものを使用した。

これに対し、解析したシダ植物の多くにおいて、Rubisco の k_{cat}° は、 C_3 作物と同程度かやや高いものであった。その一方で、オオトクサとトクサにおける Rubisco の k_{cat}° は C_4 作物のトウモロコシやソルガムに近かった。最も高かったオオトクサ Rubisco の k_{cat}° はイネ Rubisco の 2.2 倍であり、 CO_2 濃縮機構を持たない植物種としては驚くべき高い値であった。同様の報告は、低温環境に適応した多年生のイネ科植物である *Arctagrostis latifolia* において、Rubisco の k_{cat}° がイネ Rubisco の 2.1 倍であったことくらいである¹³。

シダ植物において、 v_{cu}/k_{cat}° 比から推定される Rubisco の CO_2 への基質親和性は、 C_3 作物よりやや低く、 C_4 作物のトウモロコシと同程度のものがほとんどであった。これらのことから、シダ植物の Rubisco の k_{cat}° と CO_2 への基質親和性との間にも、 C_3 作物と C_4 作物との間で見られたようなトレードオフの関係がみられる傾向にあった。

Rubisco 態窒素が葉の全窒素に占める割合については、 C_3 作物の方が C_4 作物よりも高く、 k_{cat}° が低い Rubisco では存在量が多くなるという既知の傾向がみられた¹⁰。シダ植物における Rubisco 態窒素の割合は C_3 作物と同程度であり、オオトクサとトクサを除くと、 C_3 作物と C_4 作物との間で見られたような k_{cat}° と Rubisco の存在量との関係が見られる傾向にあった。その一方で、オオトクサとトクサにおいては、 k_{cat}° から予測されるよりもはるかに多量の Rubisco が存在していることが明らかとなった。以上のことから、解析したシダ植物の多くでは、Rubisco の酵素的特性・量的特性が C_3 作物により近く、 k_{cat}° と CO_2 への基質親和性との関係や、 k_{cat}° と存在量の関係も既知のものと同様である一方、オオトクサやトクサは、高 k_{cat}° ・低 CO_2 親和性型の Rubisco を多量に持つという、これまでに報告例のない特性を持っていた。

5. オオトクサやトクサが特異な Rubisco の酵素的・量的特性を持っていた理由

なぜオオトクサやトクサが上述のような特性を持つに至ったのであろうか。もし、現生のトクサ目の祖先が大気中 CO_2/O_2 濃度比がより高い時

代に出現し、その後多様化したとすれば、このような大気環境に適した高 k_{cat}° ・低 CO_2 親和性型の Rubisco を持っており、この Rubisco がオオトクサやトクサに受け継がれたと推測される。

トクサ目の植物の出現時期は 3.4~3.8 億年前²⁷⁻²⁹、もしくはそれ以前の 4.3 億年前と推定されている³⁰。前者の場合、3.8 億年前の大気中の CO_2 及び O_2 の濃度はそれぞれ 800 ppm~3000 ppm 及び 15%であり、その後 3.4 億年前までに現在と同様な濃度へと徐々に変化していったと推定されている³¹⁻³³。ただし、この期間の大気中の CO_2 及び O_2 の濃度は、現在と大きく変わらなかったという推定もある³⁴。後者の場合、大気中の CO_2 及び O_2 の濃度はそれぞれ 800 ppm~3600 ppm 及び 15~21%と推定されている^{31,33,34}。さらに、現生のトクサ目の植物が多様化したのは 1.7~1.9 億年前と推定されており^{28,29}、この期間の大気中の CO_2 及び O_2 の濃度はそれぞれ 1000 ppm~1500 ppm 及び 15%と推定されている^{31,32}。このように、トクサ目の植物が出現・多様化した時代には、まだ大気中の CO_2/O_2 濃度比が高い時代があり、前述した Rubisco の酵素的特性を持つに至った可能性がある。

しかしながら、トクサ目の中でもスギナやヒメトクサの Rubisco の k_{cat}° は、オオトクサやトクサほど高くはなく、その原因は現在のところ不明である。Rubisco は大小のサブユニットから構成されており、触媒部位は大サブユニットに存在している。データベースから取得した Rubisco 大サブユニットの推定アミノ酸配列によると、トクサとスギナの間で C 末端付近の 1 アミノ酸残基が異なっている。これまでに、Rubisco の分子進化の過程で正の選択が働いたとされるアミノ酸残基が複数報告されているが^{10,13,35,36}、トクサとスギナ間の差異はこれには該当せず、 k_{cat}° の差異の要因となっていないかもしれない。Rubisco の小サブユニットには触媒部位は存在していないが、Rubisco の酵素的特性に影響すると考えられている^{37,38}。また、Rubisco の小サブユニットのアミノ酸配列には、植物種間で大サブユニットよりも多くの変異がみられている³⁸。このため、トクサとスギナ間で Rubisco 小サブユニットのアミノ酸

配列が異なっており、 k_{cat}° の差異の要因となっている可能性も考えられる。現在のところ、トクサ目の植物における Rubisco 小サブユニットのアミノ酸配列についてはほとんど情報がなく、検証が必要である。

また、なぜオオトクサやトクサが多量の Rubisco を持っているのかという疑問も生じる。その理由の一つとして、オオトクサやトクサの祖先は高 k_{cat}° ・低 CO_2 親和性型の Rubisco を少量持っていたが、大気中の CO_2/O_2 濃度比の低下に伴い、Rubisco への窒素投資の増加により光合成能力が高くなった種が生き残り、この性質が現在のオオトクサやトクサに受け継がれた可能性が考えられる。なお、高 k_{cat}° ・低 CO_2 親和性型の Rubisco を多量に持つことにより、 CO_2/O_2 濃度比が比較的低い環境下では、光合成窒素利用効率の低下というデメリットが生じると考えられる。しかし、トクサの単位葉面積当たりの光合成速度は他のシダ植物と同程度であり^{39,40}、オオトクサやトクサの v_{cu} は C_3 作物と同程度であったことから、光合成におけるデメリットが生じているとしても、深刻なものではなさそうである。

他の可能性は、葉の窒素利用と関連づけて考えることができる。細胞壁に投資される窒素は葉の機械的強度を上げ寿命を長くする効果あることが知られている^{41,42}。一方、トクサ目の植物が地上部に蓄積するケイ素にも⁴³、植物組織の機械的強度を上げる作用がある⁴⁴。オオトクサやトクサの祖先では、ケイ素の作用により植物組織の機械的強度が担保されていたため、同目的のための窒素投資の必要量が低下し、Rubisco に多くの窒素を投資する余地が生じたのかもしれない。

ただし、大気中の CO_2/O_2 濃度比が高いときには、光合成は RuBP の再生産の段階で律速されるため^{45,46}、光合成の Rubisco に対する要求量はむしろ減少するはずである。このため、多量の Rubisco は光合成以外の機能と関連していた可能性も考えられる。例えば、Rubisco は窒素栄養の貯蔵タンパク質であるとも考えられている⁴⁷。Rubisco の分解により生じた低分子窒素化合物は、個体内で発達中の組織に転流され、窒素栄養として再利用される^{48,49}。Rubisco を多量に持つこと

は、オオトクサやトクサの祖先にとって窒素栄養の利用の点から有利であり、この特性がオオトクサやトクサに受け継がれたとも推測できる。

6. おわりに

本稿で紹介したオオトクサやトクサにおける Rubisco の特性から、自然界には Rubisco の多様性がまだ隠されていると期待される。その解明は、Rubisco の分子進化の知見を積み重ねるうえで重要なものとなる。また、本稿では詳述しなかったが、Rubisco の多様性は、光合成能力の強化と作物生産性の向上にとっても有用である。この目的のためには、これまでに知られている酵素的特性のトレードオフ関係から外れた、高 k_{cat}° ・高 CO_2 親和性型の Rubisco を見出し、利用することが望ましい。残念ながら、オオトクサやトクサの Rubisco は、 CO_2 親和性の低さから有望な材料とはならなさそうである。Rubisco の酵素的・量的特性を、より広範な植物種を対象として今後も調べ続けることは、学術面と実用面からともに有益であろう。

謝辞

本稿を執筆する機会を与えてくださった、本誌編集委員・小口理一博士（大阪公立大学）に厚く御礼申し上げます。また、本稿に対する貴重なご指摘や示唆をくださった、査読者の方に厚く御礼申し上げます。本研究は、科研費挑戦的研究（萌芽）21K190590 及び基盤研究(B) 21H02084・19H030060 による支援を受けたものです。ここに厚く御礼申し上げます。最後に、本研究に携わった岩手大学・東北大学の大学院生・学生諸氏に厚く御礼申し上げます。

Received Feb 24, 2025; Accepted Mar 7, 2025; Published April 30, 2025.

参考文献

1. Flamholz, A. V. et al. Revisiting trade-offs between Rubisco kinetic parameters. *Biochemistry* 58, 3365-3376 (2019)
2. Ito, K. et al. *Equisetum praealtum* and *E. hyemale* have abundant Rubisco with a high

- catalytic turnover rate and low CO₂ affinity. *J. Plant. Res.* 137, 255-264 (2024)
3. Tcherkez, G. G. B., Farquhar, G. D. & Andrews, T. J. Despite slow catalysis and confused substrate specificity, all ribulose biphosphate carboxylases may be nearly perfectly optimized. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 103, 7246-7251 (2006)
4. Savir, Y., Noor, E., Milo, R. & Tlustý, T. Cross-species analysis traces adaptation of Rubisco toward optimality in a low-dimensional landscape. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 107, 3475-3480 (2010)
5. Anderson, L. E. Chloroplast and cytoplasmic enzymes. II. Pea leaf triose phosphate isomerases. *Biochim. Biophys. Acta* 235, 237-244 (1971)
6. Flügel, F. et al. The photorespiratory metabolite 2-phosphoglycolate regulates photosynthesis and starch accumulation in Arabidopsis. *Plant Cell* 29, 2537-2551 (2017)
7. Ogren, W. L. Photorespiration: pathways, regulation, and modification. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 35, 415-442 (1984)
8. Evans, J. R. The relationship between CO₂-limited photosynthetic rate and ribulose-1,5-bisphosphate-carboxylase content in two nuclear-cytoplasm substitution lines of wheat, and the coordination of ribulose-bisphosphate-carboxylation and electron-transport capacities. *Planta* 167, 351-358 (1986)
9. Makino, A., Mae, T. & Ohira, K. Differences between wheat and rice in the enzyme properties of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and their relationship to photosynthetic gas exchange. *Planta* 174, 30-38 (1988)
10. Galmés, J. et al. Expanding knowledge of the Rubisco kinetics variability in plant species: environmental and evolutionary trends. *Plant Cell Environ.* 37, 1989-2001 (2014)
11. Whitney, S. M., Houtz, R. L. & Alonso, H. Advancing our understanding and capacity to engineer nature's CO₂-sequestering enzyme, Rubisco. *Plant Physiol.* 155, 27-35 (2011)
12. Hermida-Carrera, C., Kapralov, M. V. & Galmés, J. Rubisco catalytic properties and temperature response in crops. *Plant Physiol.* 171, 2549-2561 (2016)
13. Orr, D. J. et al. Surveying rubisco diversity and temperature response to improve crop photosynthetic efficiency. *Plant Physiol.* 172, 707-717 (2016)
14. Iñiguez, C. et al. Evolutionary trends in RuBisCO kinetics and their co-evolution with CO₂ concentrating mechanisms. *Plant J.* 101, 897-918 (2019)
15. Evans, J. R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia* 78, 9-19 (1989)
16. Makino, A. et al. Distinctive responses of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase and carbonic anhydrase in wheat leaves to nitrogen nutrition and their possible relationships to CO₂ transfer resistance. *Plant Physiol.* 100, 1737-1743 (1992)
17. Makino, A., Sakuma, H., Sudo, E. & Mae, T. Differences between maize and rice in N-use efficiency for photosynthesis and protein allocation. *Plant Cell Physiol.* 44, 952-956 (2003)
18. Ghannoum, O., Evans, J. R. & von Caemmerer, S. Nitrogen and water use efficiency of C₄ plants. The politics of nature. In: *C₄ photosynthesis and related CO₂ concentrating mechanisms*. (eds Raghavendra, A. S. and Sage, R. F.) 129-146 (Springer Science+Business Media B.V., 2010)
19. Yeoh, H. H., Badger, M. R. & Watson, L. Variations in kinetic properties of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylases among plants. *Plant Physiol.* 67, 1151-1155 (1981)
20. Bird, I. F., Cornelius, M. J. & Keys, A. J. Affinity of RuBP carboxylases for carbon dioxide and inhibition of the enzymes by oxygen. *J. Exp. Bot.* 33, 1004-1013 (1982)
21. Jordan, D. B. & Ogren, W. L. Species variation in kinetic properties of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Arch. Biochem. Biophys.* 227, 425-433 (1983)
22. Gago, J. et al. Photosynthesis limitations in three fern species. *Physiol. Plant* 149, 599-611 (2013)
23. Hall, N. P. & Tolbert, N. E. A rapid procedure for the isolation of ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase from spinach leaves. *FEBS Lett.* 96, 167-169 (1978)
24. Karppinen, K., Taulavuori, E. & Hohtola, A. Optimization of protein extraction from *Hypericum perforatum* tissues and

- immunoblotting detection of Hyp-1 at different stages of leaf development. *Mol. Biotechnol.* 46, 219-226 (2010)
25. Reid, C. D., Tissue, D. T., Fiscus, E. L. & Strain, B. R. Comparison of spectrophotometric and radioisotopic methods for the assay of Rubisco in ozone-treated plants. *Physiol. Plant* 101, 398-404 (1997)
 26. Suzuki, Y., Kihara-Doi, T., Kawazu, T., Miyake, C. & Makino, A. Differences in Rubisco content and its synthesis in leaves at different positions in *Eucalyptus globulus* seedlings. *Plant Cell Environ.* 33, 1314-1323 (2010)
 27. Rothfels, C. J. et al. The evolutionary history of ferns inferred from 25 low-copy nuclear genes. *Am. J. Bot.* 102, 1089-1107 (2015)
 28. Elgorriaga, A., Escapa, I. H., Rothwell, G. W., Tomescu, A. M. F. & Cúneo, R. Origin of *Equisetum*: Evolution of horsetails (Equisetales) within the major euphyllophyte clade Sphenopsida. *Am. J. Bot.* 105, 1286-1303 (2018)
 29. Christenhusz, M. J. M. et al. Biogeography and genome size evolution of the oldest extant vascular plant genus, *Equisetum* (Equisetaceae). *Ann. Bot.* 127, 681-695 (2021)
 30. Testo, W. & Sundue, M. A 4000-species dataset provides new insight into the evolution of ferns. *Mol. Phylog. Evol.* 105, 200-211 (2016)
 31. Haworth, M., Elliott-Kingston, C., McElwain & J. C. Stomatal control as a driver of plant evolution. *J. Exp. Bot.* 62, 2419-2423 (2011)
 32. Foster, G. L., Royer, D. L. & Lunt, D. J. Future climate forcing potentially without precedent in the last 420 million years. *Nat. Commun.* 8, 14845 (2017)
 33. Lenton, T. M., Daines, S. J. & Mills, B. J. W. COPSE reloaded: An improved model of biogeochemical cycling over Phanerozoic time. *Earth-Sci. Rev.* 178, 1-28 (2018)
 34. Dahl, T. W. et al. Low atmospheric CO₂ levels before the rise of forested ecosystems. *Nat. Commun.* 13, 7616 (2022)
 35. Kapralov, M. V. & Filatov, D. A. Widespread positive selection in the photosynthetic Rubisco enzyme. *BMC Evol. Biol.* 7, 73 (2007)
 36. Kapralov, M. V., Kubien, D. S., Andersson, I. & Filatov, D. A. Changes in Rubisco kinetics during the evolution of C₄ photosynthesis in *Flaveria* (Asteraceae) are associated with positive selection on genes encoding the enzyme. *Mol. Biol. Evol.* 28, 1491-1503 (2011)
 37. Spreitzer, R. J. Role of the small subunit in ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Arch. Biochem. Biophys.* 414, 141-149 (2003)
 38. Mao, Y. et al. The small subunit of Rubisco and its potential as an engineering target. *J. Exp. Bot.* 74, 543-561 (2023)
 39. Doi, M., Kitagawa, Y. & Shimazaki, K. Stomatal blue light response is present in early vascular plants. *Plant Physiol.* 169, 1205-1213 (2015)
 40. Larcher, W. *Ökophysiologie der Pflanzen* 6. Auflage (Eugen Ulmer, 2001)
 41. Ghimire, B. et al. A global trait-based approach to estimate leaf nitrogen functional allocation from observations. *Ecol. Appl.* 27, 1421-1434 (2017)
 42. Onoda, Y. et al. Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. *New Phytol.* 214, 1447-1463 (2017)
 43. Johansen, D. A. *Plant microtechnique* (McGraw-Hill Book, 1940)
 44. Epstein, E. The anomaly of silicon in plant biology. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 91, 11-17 (1994)
 45. Farquhar, G. D., von Caemmerer, S. & Berry, J.A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* 149, 78-90 (1980)
 46. Sharkey, T. D. Photosynthesis in intact leaves of C₃ plants, physics, physiology and rate limitations. *Bot. Rev.* 51, 53-105 (1985)
 47. Feller, U., Anders, I. & Mae, T. Rubiscolytics: fate of Rubisco after its enzymatic function in a cell is terminated. *J. Exp. Bot.* 59, 1615-1624 (2008)
 48. Mae, T., Makino, A. & Ohira, K. Changes in the amounts of ribulose bisphosphate carboxylase synthesized and degraded during the life span of rice leaf (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Physiol.* 24, 1079-1086 (1983)
 49. Makino, A., Mae, T. & Ohira, K. Relation between nitrogen and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase in rice leaves from emergence through senescence. *Plant Cell Physiol.* 25, 429-437 (1984)

**Unique enzymatic and quantitative properties of Rubisco in the “living fossil”
Equisetum praealtum and *E. hyemale***

Yuji Suzuki¹, Shin-Ichi Miyazawa² and Amane Makino³

¹ Faculty of Agriculture, Iwate University

² Forestry and Forest Products Research Institute

³ Graduate School of Agricultural Science, Tohoku University

(Present address: Institute for Excellence in Higher Education, Tohoku University)

表紙の紹介

海洋性珪藻の光合成を支える新規タンパク質 Pyrenoid Shell

神戸大学 農学研究科

嶋川 銀河

関西学院大学 生命環境学部

松田 祐介

地球上の一次生産の約 2 割は珪藻という植物プランクトンが担っているとされる。珪藻はガラス質の被殻に包まれた単細胞の二次共生藻であり、細胞内共生や遺伝子の水平伝播を経て、緑藻と紅藻どちらの遺伝子も有しているほか、動物的な代謝なども有するハイブリッドな藻類である（表紙に示した珪藻は実際に舞鶴湾で採取した海水の顕微鏡観察で見られたもの）。表紙には珪藻葉緑体のクライオ電子トモグラムデータから構築した色付け立体図および PyShell シート断面のクライオ電顕観察に基づく構造を示した。一般的に教科書に示される陸上植物のものと大きく異なり、珪藻の葉緑体は 4 重の膜で包まれ、その中には二酸化炭素固定酵素（ルビスコ）を集積したピレノイドと呼ばれる構造物がある（青い粒がルビスコを示す）。またチラコイド膜（緑）の一部がピレノイドを貫通しており、この貫通型チラコイド内腔に局在する θ 型炭酸脱水酵素がルビスコの基質である CO_2 を供給している^{1),2)}。我々はこれを、ピレノイドにおける CO_2 発生マシナリーと呼んでいる。ピレノイドは膜をもたない液液相分離した構造物として知られるが、我々は Pyrenoid Shell (PyShell) と呼ばれる格子状のタンパク質を発見し、これが珪藻ピレノイドをシート状に覆う構造を形成することを明らかにした（黄）。PyShell を欠損した珪藻 *Thalassiosira pseudonana* のゲノム編集株では、光合成の CO_2 親和性が壊滅的に低下し、ピレノイド貫通チラコイド膜が消失していたことから、PyShell は機能的なピレノイドの形成に必要と考えられる³⁾。今回の発見を皮切りに、珪藻が属する二次共生藻の一群（ストラメノパイル）の葉緑体構造が形成される過程について詳細な解明が進むことが期待される。これは地球全体の二酸化炭素固定反応の理解にも大きく貢献するものである。また油脂蓄積機能の高い珪藻は、バイオエネルギー源としても有望視されており、海水と太陽光による高効率な珪藻バイオエネルギー生産に向けた、次世代の葉緑体エンジニアリングに対し、新しい方向性を与えることも期待される。

参考文献

1. Kikutani *et al.* (2016) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **113**, 9828–9833.
2. Shimakawa *et al.* (2023) *Plant Physiol.* **193**, 2298–2305.
3. Shimakawa *et al.* (2024) *Cell* **187**, 5919–5934.

若手の会特別企画：若手研究者の海外留学レポート！

第 20 回「修士課程学生のフィンランド留学記 ～Asuka in Finland～」

筑波大学大学院 理工情報生命学術院生命地球科学研究群
博士後期課程 2 年 小林 明日香

私は、官民協働海外留学支援制度「トビタテ！留学 JAPAN 日本代表プログラム（以下トビタテ）」からご支援をいただき、2022 年 5 月から 2023 年 1 月の約 8 か月間、フィンランドにある University of Turku の Yagut Allahverdiyeva-Rinne 教授の研究室に Visiting Researcher として滞在した。本レポート執筆のお話をいただいた際、帰国してから既に 2 年近くが経ち、「今さら私がフレッシュな海外情報を伝えられるのだろうか」という懸念もあった。しかし、コロナ禍を経て日本からの留学者が減少している今だからこそ、「修士課程でも研究留学は可能であり、修士だからこそ得られる気づきや学びがある」ということを伝えたいと思い、筆を執った。記憶を掘り起こすために当時の日記を開くと、まるで森鷗外の「舞姫」でドイツ赴任を終えた主人公・太田豊太郎の『目に見るもの、耳に聞くもの、一つとして新たなならぬはなく、筆に任せて書き記しつる紀行文』のようで、『今日になりて思へば、幼き思想』という表現がびったりなほど稚拙な部分もあったが、留学中に感じたことをありのまま伝えたいので、本記事では日記に書かれていることを正直に綴った。本記事が、留学や海外での研究に興味を持つ人の背中を押すきっかけとなれば幸いである。

1. How do I get to Finland?

そもそもの留学のきっかけは 2020 年、私が学部 3 年生（B3）の頃に遡る。地球環境の授業の一環として海外に渡航できるプログラムを受講していたのだが、この年に流行した新型コロナウイルスの影響で、渡航が中止となってしまった。海外に対して漠然とした興味と憧れを抱いていた私は非常に落胆し、授業の担当教員であり、研究室早期所属制度を通じて指導を受けていた鈴木石根教授に「海外行きたかったです！」と何度も不満を漏らした。すると、鈴木先生は「トビタテに応募すればいいじゃない」と、官民協働海外留学支援制度「トビタテ！留学 JAPAN 日本代表プログラム」を紹介してくださった。

ここで、トビタテの制度について紹介したい。「トビタテ！留学 JAPAN 日本代表プログラム」は、日本から海外へ挑戦する学生を増やすことを目的に、文部科学省と民間企業が協働して設立した給付型奨学金である。他の奨学金とは異なり、単位取得義務や語学力・成績の基準はなく、代わりに留学計画の独自性・実現可能性、申請者の熱意・社会還元の可能性が評価の軸となる。そのため、インターシップやボランティア、フィールドワークなど、さまざまな留学スタイルが認められている点が特徴だ。私にとってトビタテの最大の魅力は、「自由な留学計画」を立てられることだった。一般的な研究留学は大学院生向けの奨学金が多いが、トビタテでは学部生でも支援を受けられる。さらに、大学の協定校に縛られず、研究テーマに合った研究室を自分で選べるという点も、私にとって大きなメリットだった。

さらに、トビタテのネットワークやサポート体制も、実際にトビタテ生として留学した私が強く実感した魅力である。ネットワークについて、トビタテには約 400 人の同期だけでなく、過去に留学した先輩方ともつながれるコミュニティが存在する。このコミュニティには、理系だけでなく、芸術やス

ポーツなど多様なバックグラウンドを持ち、世界各地に留学した経験者が所属しているため、留学前や留学中の不安を感じた際にもすぐに解消することができた。また、トビタテのサポート体制には、留学前の研修や企業との面接が含まれており、留学計画を確実に実現するための基盤を作ることができる。実際に、本制度の出資者である企業の担当者と面接を行うことで、自分の留学計画に対する外部の視点からフィードバックを得られたと同時に、「あなたの夢は絶対に実現する」と太鼓判を押してもらったことが、留学中に困難に直面した際のモチベーション回復につながった。

このように、トビタテは単なる奨学金制度ではなく、個性豊かなビジョンを持つ学生の海外での活動を支援する仕組みが整った制度である。留学に興味のある学部生や大学院生には、ぜひ本制度の活用を検討してほしい。

こうして、トビタテに応募する決意を固めた私は、申請の準備に取り掛かった。一次は書面選考で、主に留学計画を審査される。当時からシアノバクテリアの脂質の研究をしていた私は、同じ分野で研究を行っている研究室を渡航先として選ぼうとしていた。しかし、鈴木先生に相談すると「1+1 が 2 よりも大きくなる、つまりお互いの強みを合わせると相乗効果が生まれるような留学の方がより意味があるのでは？」とアドバイスをいただいた。このアドバイスを受けて、私は、留学テーマを「北欧の藻類研究の中心・Turku 大学で、光合成の生理学的な研究・藻類活用の実例の学習を行い藻類バイオマスの実用化につなぐ」に決めた。Turku 大学は光合成電子伝達系の研究に強みを持ち、私が作出したシアノバクテリア脂質生産改変株の光合成活性を評価するのに最適な環境だった。また、北欧はバイオマスや藻類の活用が盛んであり、日本にはない藻類活用の実例を学ぶ絶好の機会でもあった。こうした理由から、私は Turku 大学の Yagut 先生のラボを留学先に選んだ。

2021 年 1 月末の一次申請書の提出から約三か月後、二次審査に進めることが決まった。二次審査では、トビタテに協賛している企業の担当者との 30 分間の個人面接に加え、5~6 人の学生でお互いの留学計画をテーマにしたグループディスカッションが行われた。例年であれば会場は文部科学省だが、私たち 14 期生はコロナの影響でオンライン面接となってしまったことは悔やまれる。個人面接でもグループディスカッションでも、「藻類」や「光合成」について詳しくない相手に、限られた時間で研究内容を伝えるのは簡単ではなかった。相手の反応を見ながら情報量を調整し、分かりやすい例を交えて説明する必要がある、とても緊張感のある時間だった（実際、「藻類」を「もるい？もたぐい？」と聞き返されることもあった）。それでも、面接官やグループメンバーから計画の有用性を評価され、褒められた瞬間は、可否を気にするよりも純粋に嬉しさが込み上げた。

二次選考から二か月後の 2021 年 7 月、私は最終合格通知を手にした。しかし、この時はすぐに留学への期待を膨らまらせることはできなかった。新型コロナウイルスの影響は続いており、多くの大学が交換留学以外の海外渡航を禁止していたためだ。私が学士課程 4 年の 2021 年夏開始で申請していたトビタテの留学計画も例外ではなく、延期を余儀なくされた。結果的にフィンランドへ渡航できたのは学士課程を終え、修士 1 年になった 2022 年 5 月だった。しかし、日本で卒業研究を経験できたことで、日本の研究室や学会の雰囲気をつかむ機会をえられたほか、自身の研究が進み、フィンランドで検証したいテーマが増えたという点では、留学延期にはメリットもあったといえる。

2. Down the Lab Hole

まだ路肩に雪が残っている 5 月のフィンランドは、もうすぐセミが鳴き始めるだろう日本とは比べ物にならないくらい寒かったが、Yagut 先生をはじめとするラボメンバーは私のことを暖かく歓迎してくれた。Yagut 先生が率いる Photosynthetic Microbes グループのメンバーは博士課程学生 4 名、Postdoctoral Researcher・Senior Researcher 10 名、また私のほかに修士課程学生やインターンシップ生が 3 名在籍していた。研究室にはフィンランド出身者だけではなく、様々な国籍の学生・研究者が所属し

ており、その数はなんと 11 か国というインターナショナルな環境だった。私の人生ではかつてないほどハイレベルな英語が飛び交う空間で、最初は少し圧倒されることもあったが、渡航前に最も心配していた「フィンランド語がわからない」という理由で日常のコミュニケーションに困ることは一度もなかった。

少々話がそれてしまうが、フィンランドで私と出会った人の視点から見た、日本人学生である私に対する印象もここに記しておきたい。ラボメンバーや学会で出会う人と研究の話をしていると、たいてい私は博士課程終盤の学生と間違われた。後から聞いたところによると、ヨーロッパでは国によって差があるものの、研究室に所属して実際に実験を行うのは修士課程の学生でも、その期間が一年程度に過ぎないこともあるそうだ。だから、私が修士課程に入ってまだ半年もたっていないと答えると、たいてい驚かれた。これは日本の学士・修士課程のレベルの高さを示す例であり、本稿を読んでいる皆さんにも自信を持ってほしいと思う。

渡航後、実験を始めると、私も他の海外経験者と同じく、「研究に集中できる環境」とそのサポート体制に驚かされ続けた。同じフロアを使用する 3~4 の研究室には、技術員や秘書が少なくとも 5 人在籍しており、そのサポートは非常に手厚かった。実験器具は予洗いさえしておけば、食洗器のような機械で一括して洗浄してくれるし、高圧ガスの設置や液体窒素の準備もすべて技術員さんが担当してくれた。振盪培養がメインの Yagut 研究室ではほとんど使われていなかった通気培養を試みたいと伝え

ると、技術員さんが私に付き添い、チューブやライトの設置を手伝ってくださった。機材を自分で触ることが好きだった私には少し寂しさも感じられたが、サポート体制があるからこそ効率的かつ安全な研究環境が実現できていることに気付かされた。特に印象に残っているのはオートクレーブで、滅菌したい実験器具は前日のうちに一か所に集めておき、翌朝に技術員さんがまとめて滅菌してくれるというシステムだった。この大きなクローゼットのようなオートクレーブでは、学生だけでなく、研究員や教授でさえも自分で滅菌作業を行うことは許されていないほど、徹底した安全管理が行われていた。渡航直後の 6 月末、フィンランドの祝日・夏至祭を知らず、オートクレーブが使えなかったため、計画していた培養実験を断念せざるを得ない状況になったこともあった。しかし、「オートクレーブが使えないなら！」と開き直り、バルト海を渡った隣国エストニアへ一人小旅行を決行した夏至の日は、今となっては留学に彩りを添える良き思い出となった。



図 Photomicrobes Research Team のメンバー

3. I could learn a lot of things in Finland

フィンランドに渡航してから約二ヶ月が経ち、夏至祭や夏休みという二大イベントを終えた 8 月以降、いよいよ本格的に光合成活性の測定に取り組むことになった。日本で作出した C16 不飽和脂肪酸を合成できる *Synechocystis* 株を用い、PAM（パルス変調蛍光法）での光合成パラメータの網羅的な測定から始まり、Flash-fluorescence、Membrane Inlet Mass Spectrometry (MIMS)、Dual-KLAS-NiR での測定を通じて、C16 不飽和脂肪酸が光合成活性に与える影響を評価した。蛍光測定法による光合成活性の測定は初めてだったため、機械の操作だけでなく、結果の解釈にも初めのうちは苦労した。特に、英語で書かれた教科書やハンドアウトを読み解くことには心が折れそうになることもあったが、インターネットを通じてアクセスできる母国語で書かれた光合成辞典やその他の解説ページに大いに助けられた。

留学期間中、実験の進捗は日本のラボでの進捗報告会と Yagut ラボのミーティング両方で報告していた。オンラインで参加していた日本のラボの進捗報告会では、光合成測定に馴染みのないラボメンバーに自分の実験内容をどう理解してもらえるか、悩む場面が多かった。一方で、Yagut 先生のラボにはシアノバクテリアの脂質を専門にしている人がいなかったため、私が扱う脂質代謝改変株について最も詳しいのは自分自身であることを痛感した。実験計画を立てるためのプロジェクトミーティングでは、同席した Yagut 先生とメンターとして私の面倒を親身になって見てくださった博士課程の Michal Hubacek さんに、自分のこれまでの実験を踏まえた意見がうまく伝わらない場面もあった。このような経験を通じて、「今はもう、日本での脂質研究とフィンランドでの光合成研究の両方を理解しているのは自分だけであり、その手綱を握れるのは自分しかいない」という研究への責任感を強く感じたと同時に、「自分の研究に関しては私が第一人者だ。自信を持って意見を言おう」と、一人の研究者としての自覚を深める貴重な経験となった。

4. Very Good Advice

Yagut 研究室のラボメンバー全員が参加する Group Meeting にも出席したが、そこでラボの「Queen (メンバーからそう呼ばれていた)」である Yagut 先生が放った三つの言葉は非常に印象的であり、今でも私の中で教訓として残っている。これらの言葉は、彼女のラボ運営の指針を象徴するだけでなく、ヨーロッパでの研究の動向を反映していると感じた。以下に、その言葉を紹介したい。

(1) Culture is money.

あるメンバーが培養条件を片っ端から試した時に「培養にはお金がかかるからもう少し慎重に実験してほしい」という意図でかけられた言葉だったと思う。日本では「試せる実験は全部試す」精神があると感じていた私にとっては意外な出来事だったが、Yagut 先生がおっしゃっていた「プロジェクトへの支援金で実験をしていること、結果を出すための最短ルートを導き出すためのプロジェクトチームのマネジメントの重要性」はどこの国で研究をするにしても心に留めておくべき考え方だと感じた。

(2) Paper is our face.

論文は私たち研究者の顔である、というこの言葉が表す通り、Yagut 研究室では Group Meeting 中に全メンバーと定期的に執筆状況の進捗を確認する場を設けたり、節目ごとに各メンバーの投稿先・期日を含めた投稿計画を立てたりと、徹底した執筆管理の体制があった。Meeting 中にはプロジェクトでの目標論文数の話題になることもあった。「論文の数・質が個人だけではなく、研究室の外部からの評価に直結する」ことを肌で感じた出来事だった。

(3) Master's sub-supervisor is PhD student. Teaching is important.

この言葉は、現在博士課程に在籍する私の行動指針にもなっている。留学時に私にもメンターがいてくれたように、Yagut 研究室に所属する博士課程の学生は必ず下級生とペアを組んで面倒を見るシステムがあった。Turku 大学のカリキュラムでは「下級生への教育活動」が推奨されているとのことだった。「海外では教育経験が重視される」ということは知っていたが、大学のカリキュラムに記載されるほどだとは思っていなかったのが、驚くと同時に「自分も帰国したら後輩の指導に力を入れよう」と思われた。

5. Painting Lab Days Bright

幸福度世界一で名高い北欧・フィンランドでの研究生活は、日本とは異なる魅力にあふれていた。特にライフワークバランスと研究室外での交流の二つの側面において、日本でも取り入れたいと感じる点が多々あった。ここでは、それぞれの観点から印象に残った出来事を紹介する。

(1) ライフワークバランス

フィンランドの研究室では、寛容な雰囲気が印象的だった。研究室に隣接する休憩室では、コーヒータイムが研究者同士の交流の場になると同時に、子育て中のママ研究者たちが悩みを共有し合う場にもなっていた。時には先輩ママが励ましたり、アドバイスをしたりする姿も見られた。平日の昼間でも子供を連れて研究室に来ることが珍しくなく、夕方にはパパ研究者が一度お迎えに行き、子供と一緒に研究室へ戻ってくることもあった。こうした光景から、フィンランドでは子育てが研究生活に自然に溶け込んでおり、家族との時間を大切にする文化が根付いていることを実感した。特に、夕食は必ず家族と食べるという習慣が当たり前のようには守られているのは、男女平等が進んだフィンランドならではの働き方だと感じた。

(2) 研究室外での交流

もう一つ印象的だったのは、研究室の枠を超えた生物系の交流イベントが、大学主催で多く開催されていたことだ。ほとんどのイベントは無料でありながら内容が充実しており、中には大学近くの Turku 城を貸し切った晚餐会で、市長自ら「Turku 市は Science City であり、ここにいる皆様の力で支えられている」と開会の挨拶をするような大規模なものもあった。科学が社会の中で重要な位置を占めていることを実感した瞬間だった。また、海外から著名な研究者を招待して講演会を開催し、その後のランチタイムには大学院生とのキャリア相談会を設けるといった取り組みもあった。これは、将来に不安を抱える大学院生をサポートする良い仕組みだと感じた。さらに、こうしたイベントを通じて他の研究室の人々と交流する機会も多く、日常的に機材の貸し借りが行われる和やかな雰囲気が生まれていたのも特徴的だった。加えて、イベントの参加者から Turku に滞在する日本人の方を紹介してもらい、生活面の相談に乗ってもらったこともあった。これを通じて、研究室外でのネットワークがいかに有用であるか、またコミュニティの一員になることの大切さを改めて認識した。

フィンランドに限った話ではなくなってしまうが、ヨーロッパ諸国の研究面での交流も、目を見張るものがあった。ここまでの内容で触れたように、ヨーロッパ各国間での留学は活発で気軽に留学できる雰囲気があったり、国境を越えて著名な研究者を講演に招待したりしていた。国固有の学会が少ない代わりに他国と合同で学会を開いたり、平日の夕方に CyanoWorld をはじめとするオンラインセミナーを開いたり、国境を越えた研究者のコミュニティが、当たり前のようにそこにはあった。言うまでもないが、研究室・大学・国の枠組みを超えた、異なる国間での共同研究も活発に行われていた。地理的な近さ、タイムゾーンが同じことを活かして隣国と協働しているその姿は、まるでヨーロッパ全体が一つの国のように一致団結して動いているように私は感じた。「いつか、私たちがいるアジア・オセアニア地域でも、ヨーロッパのように手を取り合って研究できる環境を作りたい」——それが、今の私が密かに抱いている野望の一つである。

6. A very merry studying abroad to you!

留学を決意してから帰国までのことを振り返ると、まるで不思議の国のアリスの物語のように、長いようで一瞬の出来事だったように感じる。アリスがウサギを追いかけてワンダーランドへと繋がる穴にとびこんだように、憧れだった海外留学を追っていたら、いつの間にかフィンランドにトビタっていた。研究やラボでの生活が思うように進まなかったときには、アリスが体の大きさを変えながら困惑したように、私も戸惑いながら試行錯誤を重ねた。それでも、フィンランドで出会った Queen・Yagut 先生やラボメンバーに支えられながら、一人の研究者として大きく成長できた留学だった。フィンランドで目にした「理想的な研究環境を日本にも根付かせること」を次なる目標に、そして彼らとの別れ際に誓った「We cross paths again!」の言葉を胸に、私はこれからも研究を続けていきたい。

本稿では主に研究面に焦点を当てたが、日常生活についての詳細は、トビタテのエバンジェリスト活動（＝海外経験を社会に還元し、留学の魅力を広げるための活動）の一環として SNS に投稿してい

る。関心のある方は、本稿のタイトル英語部分を検索していただければ私のチャンネルを見つけられると思う。本稿や私の SNS 投稿が読者の皆様の留学への背中を押すきっかけとなれば幸いである。

最後に、執筆の機会を与えてくださった光合成学会若手の会 嶋川銀河先生に、この場を借りて深くお礼申し上げる。

報告記事

光合成若手の会 会長交代のご報告

神戸大学大学院 農学研究科

嶋川 銀河

2023 年 4 月から 2 年間にわたって光合成若手の会で会長を務めてまいりました。会長に着任した際は「脱コロナ」を大々的に掲げ、コロナ下で減ってしまった学生・若手研究者間の交流を回復させようと張り切っておりましたが、蓋を開ければ私の心配は杞憂に終わりました。現在光合成若手の会は幹事・会員ともにアクティビティが非常に高く、結果として（特に私が頑張ることなく）会の活動がコロナ以前よりもさらに活発なものになったと感じております。2025 年 4 月以降は、選挙結果を受けて神戸大学先端バイオ工学研究センターの田中謙也さんに会長のバトンを引き継ぎたいと思います。新幹事に立花さん、大波さん、小林さん、只木さんを加え、今後もより若手の会が盛り上がっていくものと期待しております。皆さま今後ともどうか若手の会をよろしくお願いいたします。

【今年度で引退する幹事】

嶋川銀河（神戸大学）

神保晴彦（埼玉大学）

鶴巻達大（チェコ科学アカデミー）

【来年度以降の幹事体制】

田中謙也（神戸大学）

三宅敬太（東京大学）

加藤優太（京都大学）

吉原晶子（大阪公立大学）

今泉滉（京都大学）

立花諒（京都大学）

大波千恵子（京都大学）

小林明日香（筑波大学）

只木亮哉（明治大学）

光合成若手の会 新会長の挨拶

神戸大学 先端バイオ工学研究センター

田中 謙也

2025 年度から若手の会 7 代目会長を務めさせていただきます。光合成学会には修士 1 年から毎回参加・発表させていただき、多くの得難い経験や仲間ができました。特に若手の会では同世代の研究者と密に関係を築くことができ、共同研究や共同での予算申請などに繋がっています。光合成学会および若手の会には大変感謝しており、すこしでも恩返しができればと思っています。

若手の特権の一つは、失敗しても許されることだと思っています！若手は失敗を次に活かせる期間や柔軟性があるからです。今後も若手の会ではセミナーや合宿を企画していきます。そこでは多くの方が失敗を恐れず、発表および質疑・議論、懇親会などの交流を積極的にしていただければ幸いです。そうすれば、必ず研究の力もつきますし、若手の会としてはアクティビティも高くなるはずです。私は、そのようなインタラクティブで有意義な機会を提供できるように精一杯頑張ります。まだまだ未熟なところばかりですが、今後とも若手の会をよろしくお願いいたします。

報告記事

光合成学会 若手の会 第31回セミナー開催報告

埼玉大学 大学院理工学研究科 助教
神保 晴彦

2nd Asia-Oceania International Congress on Photosynthesis (AOICP) に引き続き、2024年9月21日-22日に神戸市内の宿泊施設にて、第31回若手の会セミナーを開催いたしました。本セミナーには、日本人のみならず、台湾・ドイツ・アゼルバイジャン・英国・中国・スリランカ出身者も参加し、半数近くを外国人が占める、非常に国際的な雰囲気の中で進めることができました。本セミナーは、若手の会として初めての合宿形式の国際セミナーでしたが、無事に終了することができました。本セミナーの運営に関わっていただいた、光合成若手の会幹事の皆様には、心より御礼申し上げます。また、本セミナーの運営で得た経験を、今後の若手の会の活動に活かすことができると期待しています。本セミナーを企画した、神保（埼玉大）・嶋川（神戸大）は、本セミナーをもって若手の会幹事としての活動は終了となります。今後、我々は、後輩たちに良き背中を見せられるよう、より大きな舞台で活躍していきたいと思います。本セミナーの開催にあたっては、AOICP 本会や公益財団法人 加藤記念バイオサイエンス振興財団様から多くのサポートを賜りました。これらのサポートがなければ、セミナーでぶつかった多くの困難を乗り越えることは不可能でした。この場を借りて改めて感謝申し上げます。

セミナー1日目には、夕食会を兼ねた交流会、2日目に岡山大学の沈建仁 教授による特別セミナーと、研究・キャリアに関するグループディスカッションを行いました。セミナーの詳しい内容については、埼玉大学大学院理工学研究科の中村 陸玖さんに報告記事をまとめて頂きましたので、どうかご覧ください。

若手の会セミナーの集合写真



報告記事

光合成学会 若手の会 第 31 回セミナーに参加して

埼玉大学 大学院理工学研究科 博士前期課程 2 年

中村 陸玖

2024 年 9 月 21 日から 22 日にかけて、光合成学会 若手の会 第 31 回セミナーが行われました。本セミナーは、同年 9 月 18 日より開催された 2nd Asia Oceania International Congress on photosynthesis (2nd AOICP) の後に続いて行われ、沈 建仁先生 (岡山大学) の特別講演、および若手研究者でのグループディスカッションをメインの活動としたセミナーとなりました。

初日は、2nd AOICP の行われた神戸ファッションマートから会場へ移動し、参加者全員で豪華な夕飯を楽しみました。食事中には、それぞれの研究内容に加え、研究室での生活などを知ることができ、今後研究結果について円滑に協議できる人間関係を築くことができました。その後も深夜まで海外の研究者や留学生の方との交流は続き、研究に対するモチベーションや悩み、各々のキャリアへの考え方を共有する貴重な機会となりました。

2 日目は、沈先生の特別講演から始まりました。本講演では、光化学系IIの水分解における各状態でマンガンクラスターの「椅子のような構造」がどのような変化をするのかを非常に短い時間に区切り、繋げていく様子を拝見しました。ストレス応答の分子機構を研究している私には専門外の講演ではありましたが、分子レベルを超え、原子レベルでの状態変化をダイナミックに観察する点に面白さを感じ、目を輝かせながらご講演を拝聴させていただきました。視点や理論の細かさが非常に印象に残り、大変勉強になりました。

次に、「光合成研究の課題」「私たちのキャリアやコミュニティ」の大きく分けて 2 題のグループディスカッションを行いました。光合成研究の課題については、各々の研究内容紹介から、目標、課題を話し合うことができました。私たちのグループでは、光合成研究をどのようにして農業へ応用するか、社会貢献をテーマとした課題が挙がりました。キャリアについてのディスカッションでは、アカデミアと企業の各立場におけるメリット・デメリットを議題として扱いました。助教、博士、就職活動を始めた修士 1 年、など、多彩なバックグラウンドの方々と討論することができ、まさに先日「アカデミアか、企業か」の進路を選択したばかりの私にとって非常に学びのあるものとなりました。私は昨年度に企業への就職活動を行っていましたが、博士後期課程への進学を決心しました。当時は直感に近い、漠然とした理由で進路を選択したことを記憶していますが、今回のグループディスカッションを通して、進学する理由をより明確化することができたと感じています。研究費の獲得や給料の面など、企業と比べ困難な点もある一方で、常に己が道を切り開く、研究の先駆者であることを誇りに思います。

また、研究者のコミュニティの改善にはどのような対策が必要か、「政府から企業、研究室まで」の各立場になって話し合いました。お金や教育面の意見も多く挙がりましたが、私はいかにして、「繋がりのある」環境を作るかということが重要だという意見に心を打たれました。まずは、自分が所属する埼玉大学から、分野や学年を問わず、研究室間の交流ができるような環境を作るように働きかけていきたいと考えています。

本セミナーを通して、興味深いご講演を聴くことに加え、今後私たちがどのようにキャリアを選択し、コミュニティを盛り上げていくかを考える貴重な機会となりました。加えて、自身の研究を進め、より面白いことを発見し、論文などの形で発信していきたいという意欲がより一層高まりました。

最後になりますが、素晴らしいセミナーを開催していただき、本稿を執筆する機会を与えてくださいました神保 晴彦先生 (埼玉大学)、嶋川 銀河先生 (神戸大学)をはじめ、セミナー関係者の方々と、セミナー参加者の皆様にこの場をお借りして心より感謝申し上げます。



写真. グループディスカッションの様子。写真中央が、執筆者（中村）。

報告記事

12th International Conference on Photosynthesis and Hydrogen Energy Research for Sustainability 参加報告

京都大学大学院農学研究科 伊福研究室 博士後期課程 1 年
中村 翠

2024 年 11 月 14 日から 19 日にかけて、「12th International Conference on Photosynthesis and Hydrogen Energy Research for Sustainability」がトルコ・イスタンブールの Bahçeşehir University にて開催されました。本国際研究集会は、2004 年に初めてカナダ・トロワリヴィエールで開催されて以来、今年で 20 周年を迎える記念すべき会議でした。日本人の参加者も比較的多く、この分野における日本の研究のプレゼンスの高さを感じました。

会議の初日には John Allen 先生、Eva-Mari Aro 先生、Ibrahim Dincer 先生、堂面一成先生、Elizabeth Gantt 先生、Andrey Rubin 先生といった、各国を代表する著名な研究者たちへの敬意を表する特別講演が行われました。一部はオンラインや代役の方による発表でしたが、偉大な先生方のご研究について間近に伺うことができ、研究成果のみならず、それぞれの研究の背景や研究へ向き合う姿勢を知ることができました。その後、招待講演者による発表が連日あり、光合成・水素エネルギーに関する幅広いテーマが取り上げられ、大変貴重な学びの機会となりました。

その中で私は、赤色光下で蓄積する珪藻の集光性色素タンパク質の分子機能に関して、ポスター発表を行いました。私にとって初めての海外での研究発表だったため、英語での発表やディスカッションは当初、少し緊張していました。しかし、発表を聞きに来てくれた方々は、一生懸命理解しようとしてくださり、研究の方針や実験手法について助言をいただくことができました。さらに最終日には優秀ポスター賞を頂くことができ、いっそう研究に取り組もうという気持ちを新たにしました。とはいえ、発表では伝えきれないと感じた部分も多々ありましたので、今後の国際的なキャリアを見据える上で、英語力をより向上させたいと改めて思いました。

今回、初めて国際的な会議に参加して、その醍醐味は研究発表だけでなく、ネットワーキングの機会にもあったと感じました。会議では、レセプションやコーヒープレイクなど各国の研究者や学生と自由に交流できる時間が設けられており、異なる文化や視点を持つ人々と意見を交換することができ、国際的な視野が広がりました。多くの方々と交流する中で、特にイタリアのポスドクのお二人と特に仲良くなることができました。その内のお一人は異なるアプローチで私の研究対象と近い内容をされている方だったので、私の研究にアドバイスをいただき、議論を深めることができました。さらに連絡先も交換し、帰国後も引き続き研究の相談に乗ってもらいました。今後に繋がる有意義なコネクションを築けたと感じています。

本会議への参加を通して、世界の最先端の研究について学ぶだけでなく、多様な方々との異文化交流を介して、大きな刺激と学びを得ることができました。この経験を通じて得た新たな知識や視点・ネットワークを活かし、今後の研究活動においてより多様な視点からアプローチし、光合成分野や社会に貢献できる研究を進めていきたいと思います。

最後になりましたが、組織委員の軯達也先生(東京理科大学)をはじめとする日本人参加者の方々、および本会議の企画・運営をしてくださった方々に、この場をお借りして心より感謝申し上げます。



(左) 会場入り口で日本から参加した学生全員とイタリア人参加者3人で撮った写真。

(中央) ポスター会場の様子。

(右) 懇親会の乾杯前の写真。絶景の会場（なんと大学の4階）でトルコ料理を堪能しながら、様々な国の研究者との交流を深めました。

報告記事

原核光合成生物 ザ・シンポジウムの開催報告

¹ 久留米大学医学部医化学講座² 海洋研究開発機構生物地球化学センター³ 中央大学理工学部生命科学科原田 二郎¹、塚谷 祐介²、浅井 智広³

2025 年 3 月 14 日から 16 日まで金沢大学角間キャンパスで開催された第 66 回日本植物生理学会年会において、「原核光合成生物 ザ・シンポジウム(S08)」と題したシンポジウムを主催しました。我々はこれまで、2016 年から 9 年間、同学会の関連集会として「原核光合成生物シンポジウム（旧：光合成細菌ワークショップ）」を開催してきました。年々参加者が増えていくのを見て、もっと多くの人に光合成微生物の魅力的な研究を知ってほしい！という思いが膨らみ、10 回目の節目となる今回は、年会前日の関連集会枠ではなく、年会期間中のシンポジウムとして企画しました。毎回、講演者の構成と発表順には最も心を砕いてきたつもりですが、今年も「分野の第一線で活躍してきた研究者」「助教やポスドクの若手」「大学院生にも必ず 1 人は話してもらおう」という構成を軸に、8 人の専門家をお呼びしました。



写真 1. 講演中の延先生(左)と渡辺先生(右).

シンポジウムの前半パートでは、光合成の構造と機能を主要な内容とし、トップバッターは大岡宏造先生（大阪大学）にお願いしました。2024 年度で長年勤めた大阪大学を退職される大岡先生には、光合成細菌の Type-I 反応中心に関する最新データを含むご自身の研究の集大成ともいえる講演をしていただきました。その次には、シアノバクテリアの PSII 表在タンパク質の脂質修飾に関する連続した内容で、河合(久保田)寿子先生（山形大学）と鴛海茉由子さん（法政大学）に発表をお願いしました。河合先生には、*Anabena* の PsbO が脂質修飾を受けて PSII に存在することを解き明かした、構造生物学的な研究の成果を発表していただきました。法政大学の現役の大学院生である鴛海さんには、脂質修飾された PsbO が PSII の安定化に貢献していることを示す、最新の研究成果をお話いただきました。前半の締めくくりは渡辺麻衣先生（都立大学）にお願いし、クロロフィル *d* をもつ *Acaryochloris* 属のシアノバクテリアがもつフィコビリソームは株ごとに異なる吸収波長を示し、その原因が色素ではなく複合体にあるという、非常に興味深い結果を紹介していただきました。

シンポジウムの後半パートでは、光合成の系統進化・多様性を主な内容としました。まず三宅敬太先生（東京大学）に、ビリン合成タンパク質の分子進化を遺伝子やアミノ酸配列だけでなく、予測構造の類似性も利用して解析することで、光合成生物からヒトの腸内細菌のビリン合成系統に至る進化的つながりを見出した研究結果を報告していただきました。次に寺内一姫先生（立命館大学）には、シアノバクテリアが特異的にもつと考えられていた時計タンパク質 KaiC が、近年他のバクテリアやアーキアにもホモログが見出され、その機能的な多様性についてお話していただきました。続いて延優先生（海洋研究開発機構）には、近年利用可能になった膨大なゲノム情報を網羅的に解析することで全光合成



写真 2. 質疑応答中の鴛海さん(左)と河合(久保田)先生 (中央)、そして座長の浅井(右)

講演でも質疑応答では多くの議論が飛び交いました。世話人一同、「企画して本当によかった」と心から思える大盛況ぶりでした。夜には年会の懇親会後に講演者や世話人で親睦会を開き、研究談義に花が咲きました。そこでは共同研究のアイデアまで飛び出し、このシンポジウムが新たなつながりを生むきっかけになったなら嬉しい限りです。

このシンポジウムは、世話人の間では「来年は開催できるか分からない」と言いながらも 10 年続けてきたものです。来年以降も今回の「原核光合成生物シンポジウム」のような企画を続け、例年通りに開催を準備する予定です。光合成微生物の研究者たちの情熱がある限り、続けていければと思います。

生物の共通祖先を探り、光合成システムはバクテリアが誕生する前から存在していた、酸素発生型光合成が誕生した後にシアノバクテリアが多様化したなど、意外な研究結果を発表していただきました。そしてシンポジウムのトリを飾ったのは神川龍馬先生(京都大学)で、真核藻類の光合成や色素体が、複数回の内部共生を経て機能が移行した痕跡がありながら、その後一部で光合成能や色素体を失ったという複雑で興味深い進化過程を、分かりやすく話していただきました。

今回のシンポジウムにご参加いただいた聴衆はオンライン/現地合わせて最大 150 人余りに上り、どなたのご



写真 3. 親睦会にて、けん玉に盛り上がる様

報告記事

藍藻の分子生物学 2024 の開催報告

東京農業大学 生命科学部
渡辺 智

「藍藻の分子生物学 2024」を 2024 年 12 月 13 日(金)、14 日(土)に、かずさアカデミアホールにて開催しました。「藍藻の分子生物学」は、1998 年から 2 年毎に開催され、一時コロナ禍で休止しましたが 2022 年に再開され、本研究会で第 14 回目となります。学生 59 名、一般参加者 67 名、合計 126 名が参加しました。

今回の研究会では 14 名による招待講演と 60 題のポスター発表があり活発な議論が繰り広げられました。学生やアカデミア研究者だけでなく、企業からも参加があり、シアノバクテリア(藍藻)研究の熱気と広がりを感じることができました。招待講演では日本に留学中の Anna Frank 博士にも登壇いただき、ドイツと日本で実施されている共同研究についてご紹介いただきました。また今回も消しゴムハンコ作家の京楽堂さんに参加いただき作品を展示していただきました。初日の後半では 5 年ぶりにポスター会場でミキサーを企画し、研究について議論しながら親睦を深めることができました。

「藍藻の分子生物学」は、1998 年に基礎生物学研究所の研究会として発足し、その後 2005 年からはかずさ DNA 研究所のご支援で開催されてきました。2018 年からは日本光合成学会の関連組織と位置づけられ、広い学問分野に広がるシアノバクテリア研究の発表とコミュニティの相互交流を深める場として開催されてきました。本会がその目的を達成する一助となれば幸いです。

最後に本会の運営にあたり、かずさ DNA 研究所の田畑哲之先生、東京農業大学応用生物科学部の榎本元先生、東京農業大学のスタッフの学生さんには大変お世話になりました。また、早稲田大学の園池公毅先生は HP を作成し、情報を発信してくださりました。皆様にこの場をお借りして感謝申し上げます。なお、次回は豊橋技術科学大学の広瀬侑先生をオーガナイザーとして 2026 年 12 月に開催予定です。皆様奮ってご参加ください。



事務局からのお知らせ

★発行回数の変更

本年から4月と10月の年2回発行と変更になっております。ご承知おきください。

★入会案内

本会へ入会を希望される方は、会費（個人会員年会費：¥1,500、賛助法人会員年会費：¥50,000）を郵便振替（加入者名：日本光合成学会、口座番号：00140-3-730290）あるいは銀行振込（ゆうちょ銀行、019店(ゼロイチキュウと入力)、当座、0730290 名前：ニホンコウゴウセイガクカイ）にて送金の上、次ページの申し込み用紙、または電子メールにて、氏名、所属、住所、電話番号、ファックス番号、電子メールアドレス、入会希望年を事務局までお知らせください。

★会費納入のお願い

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

年 月 日

日本光合成学会御中

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

[] 内に会員名簿上での公開**非承諾**項目に×印をつけてください

	振り仮名
氏名 (必須)	漢字表記
	ローマ字表記

[] 所属

[] 所属住所 (学生の方は、なるべく研究室名までお願いします)
〒

会誌送付先住所 (必須)

☐ 所属先住所と同じ ☐ 以下の住所に送付

[] 〒

[] 連絡先電話番号

[] E-mail (必須)

☐ 会費納入済み (振り込み年月日) 年 月 日

☐ 会費振り込み予定 (振り込み予定年月日) 年 月 日

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

賛助法人会員年会費 50,000 円 (上記と会誌への広告料を含む)

(会員資格は1月1日～12月31日を単位とします)

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

連絡先

〒700-8530 岡山市北区津島中 3-1-1

岡山大学 異分野基礎科学研究所 沈建仁研究室内

日本光合成学会

TEL: 086-251-8502, FAX: 086-251-850, 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

1. 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」 投稿規定

総則

1. 「光合成研究」（本報）は光合成に関連する諸分野における記事を掲載する。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2回（4月、10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。
7. 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

- (1) Microsoft Word ファイルを基本とする。字数制限は設けないが、「解説」はA4サイズ6～8ページ、「トピックス」、「研究

紹介」は4ページ程度を目安にする。1

ページ当りの文字数は、図表を含めて1800字程度。日本語はMS明朝、英数字は

Times New Roman とする。

- (2) 本文の最初に、日本語および英語での論文題名、著者所属機関名、氏名を記載する。
- (3) 句読点は「、」「。」「」に統一する。
- (4) 300字程度の日本語要旨を作成すること。
- (5) 参考文献、表、図のキャプションは、本文の後ろにつける。
- (6) 本文中に図の大体の位置を指示する。（図を貼り付けてもよい。）

参考文献

- (1) 参考文献は、本文中の該当箇所に、右上付きで、1、1,2、1-3のように示す。
- (2) 参考文献の表記は下記のとおりとする。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).
2. 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

3. 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、冊子体ではグレイになる場合がある。
- (2) jpgあるいはtiff形式等で本文とは別ファイルとして送付すること。解像度は300 dpi程度とする。

日本光合成学会「光合成研究」編集委員会
2023年1月11日改訂

幹事会名簿

秋本 誠志	神戸大学大学院理学研究科	田中 歩	北海道大学低温科学研究所
浅井 智広	中央大学理工学部	田中 寛	東京工業大学化学生命科学研究所
栗井 光一郎	静岡大学学術院理学領域	田中 亮一	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	谷口 光隆	名古屋大学大学院生命農学研究科
石北 央	東京大学大学院工学研究科	民秋 均	立命館大学大学院生命科学研究科
泉井 桂	近畿大学生物理工学部生物工学科	田茂井 政宏	近畿大学農学部生物機能科学科
伊藤 繁	名古屋大学	都筑 幹夫	東京薬科大学生命科学部
井上 和仁	神奈川大学理学部	寺内 一姫	立命館大学生命科学部
伊福 健太郎	京都大学大学院農学研究科	出羽 毅久	名古屋工業大学大学院工学研究科
梅名 泰史	名古屋大学シンクロトロン光研究センター	輦 達也	東京理科大学理学部
得平 茂樹	東京都立大学院理工学研究科	長尾 遼	静岡大学農学部
大岡 宏造	大阪大学大学院理学研究科	永島 賢治	神奈川大学
大友 征宇	茨城大学理学部	成川 礼	東京都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	南後 守	大阪公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究所	西田 生郎	埼玉大学大学院理工学研究科
小口 理一	大阪公立大学大学院理学研究科	西山 佳孝	埼玉大学大学院理工学研究科
小俣 達男	名古屋大学大学院生命農学研究科	野口 航	東京薬科大学生命科学部
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
加藤 裕介	摂南大学農学部	華岡 光正	千葉大学大学院園芸学研究科
神谷 信夫	大阪公立大学複合先端研究機構	原 登志彦	北海道大学低温科学研究所
木下 俊則	名古屋大学トランスフォーマティブ生命分子研究所	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	総合研究大学院大学
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
小林 康一	大阪公立大学高等教育推進機構	広瀬 侑	豊橋技術科学大学環境生命工学系
佐賀 佳央	近畿大学理工学理学科	藤田 祐一	名古屋大学大学院生命農学研究科
坂本 亘	岡山大学資源植物科学研究所	古本 強	龍谷大学農学部
櫻井 英博	早稲田大学	牧野 周	東北大学大学院農学研究科
鹿内 利治	京都大学大学院理学研究科	増田 真二	東京工業大学生命理工学院
嶋田 敬三	東京都立大学	増田 建	東京大学大学院総合文化研究科
清水 隆之	奈良女子大学研究院自然科学系	松浦 克美	東京都立大学都市教養学部
下嶋 美恵	東京工業大学生命理工学院	松田 祐介	関西学院大学理工学部
沈 建仁	岡山大学異分野基礎科学研究所	真野 純一	山口大学農学部
杉浦 美羽	愛媛大学プロテオサイエンスセンター	皆川 純	基礎生物学研究所
杉田 護	名古屋大学大学院情報学研究科	宮尾 光恵	東北大学大学院農学研究科
鈴木 祥弘	神奈川大学理学部	宮下 英明	京都大学大学院地球環境学堂
園池 公毅	早稲田大学教育学部	宗景 (中島) ゆり	関西学院大学生命環境学部
高市 真一	東京農業大学生命科学部	村田 紀夫	基礎生物学研究所
高橋 俊一	琉球大学熱帯生物圏研究センター	本橋 健	京都産業大学総合生命科学部
高橋 裕一郎	岡山大学異分野基礎科学研究所	本橋 令子	静岡大学学術院農学領域
高林 厚史	北海道大学低温科学研究所	山本 義治	岐阜大学応用生物科学部
		矢守 航	東京大学大学院農学生命科学研究科
		吉田 啓亮	東京科学大学化学生命科学研究所
		和田 元	東京大学大学院総合文化研究

編集後記

古本強前編集委員長に代わり、本号から編集委員長を務めさせていただきます、大阪公立大学の小口です。また、編集委員には前期から担当いただいております河合（久保田）寿子さん（山形大学）に加え、新たに吉田啓亮さん（東京科学大学）と長尾遼さん（静岡大学）に参加していただきました。今後2年間、どうぞよろしくお願いいたします。

大阪公立大学に、東京科学大学と、どちらも二つの大学が統合してできた新しい大学の名前が並んでいます。光合成の研究においても異なる分野や所属間の交流は発展を促す重要な要素であり、この「光合成研究」誌が引き続きその一助となりますよう努めて参ります。

「光合成研究」では、光合成学会年会での若手受賞者の方々にも記事を執筆していただいております。今号では、2024年のAsia - Oceania International Congress on Photosynthesis（神戸）でBest Oral Presentation Awardを受賞された今泉滉さんに、研究紹介記事をご寄稿いただきました。受賞者の方々に、記事執筆を希望される方がいらっしゃいましたら、ぜひ編集委員会までお知らせください。また、受賞者の方々に限らず、記事は随時受け付けておりますので、是非ご投稿ください。

なお、奇数年の第一号は編集委員の交代から出版までの期間が短いため、著者の方々には大変限られた執筆期間の中、原稿を用意していただきました。この場を借りて深く感謝申し上げます。

編集長・小口 理一（大阪公立大学）

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：最近刊行された研究成果の紹介。特に、若手、博士研究員の方からの投稿を期待しています。
- 集会案内：研究会、セミナー等の案内。
- 求人：博士研究員、専門技術員等の募集記事。
- 新刊図書：光合成関係、または会員が執筆・編集した新刊図書の紹介。書評も歓迎します。

記事の掲載を希望される方は、編集長の小口（oguchi@omu.ac.jp）までご連絡ください。

「光合成研究」編集委員会

編集長 小口 理一（大阪公立大学）
編集委員 河合（久保田） 寿子（山形大学）
編集委員 長尾 遼（静岡大学）
編集委員 吉田 啓亮（東京科学大学）

日本光合成学会 2025年度役員

会長 沈 建仁（岡山大学）
事務局長 栗井 光一郎（静岡大学）
事務局 高林 厚史（北海道大学） IT担当
常任幹事 増田 真二（東京工業大学） 光生物学協会
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 古本 強（龍谷大学）
常任幹事 鹿内 利治（京都大学）
常任幹事 皆川 純（基礎生物学研究所）
常任幹事 栗栖 源嗣（大阪大学）
常任幹事 小口 理一（大阪公立大学） 編集長
常任幹事 広瀬 侑（豊橋技術科学大学） WEB担当
常任幹事 西山 佳孝（埼玉大学）
常任幹事 園池 公毅（早稲田大学）
常任幹事 吉田 啓亮（東京科学大学）

会計監査 杉浦 美羽（愛媛大学）
選挙管理委員 野口 巧（名古屋大学）・三野 広幸（名古屋大学）

光合成研究 第35巻 第1号 （通巻100号） 2025年4月30日発行

日 本 光 合 成 学 会

〒700-8530 岡山市北区津島中3-1-1

岡山大学 異分野基礎科学研究所 沈建仁 研究室内

TEL : 086-251-8502

FAX : 086-251-8502

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

meiwafosis

さらなる革新で
光合成測定は変わります

NEW LI-6800
植物光合成総合解析システム

- 野外でも屋内でも安定制御環境下で植物の光合成測定。
- ガス交換とクロロフィル蛍光の同時測定により、わかることがあります。
- 葉温度と湿度、CO₂濃度、光強度を広範囲で自在コントロールし光合成測定。
- 高速での安定環境制御を実現した革新設計。
- シンプルな操作で、どなたでも簡単測定。

従来装置 (LI-6400シリーズ) からの
改良点

チャンバー内湿度自動制御: 相対湿度0~90℃
葉温度での広域温度制御: 外気温±10℃
直感的操作が可能な、大型カラータッチスクリーン

meiwafosis.com
メイワフォーシス 株式会社

東京 TEL (03) 5379-0051 (代) FAX (03) 5379-0811
〒160-0022 新宿区新宿1-14-2 KI御苑前ビル

名古屋 TEL (052) 686-4794 (代) FAX (052) 686-5114
〒464-0075 名古屋市千種区内山3-10-18 PPビル

大阪 TEL (06) 6674-2222 (代) FAX (06) 6674-2323
〒558-0047 大阪市住吉区千林2-4-25

仙台 TEL (022) 218-0560 (代) FAX (022) 218-0561
〒981-3133 仙台市泉区泉中央3-4-1



WALZ

新型ポータブル クロロフィル蛍光測定器

NEW

UUM-500
Universal Light Meter and
Data Logger

DIVING-PAM- II
Underwater Fluorometer with Spectrometer

DUAL/KLAS-NIR
P700, Plastocyanin, Ferredoxin, Chlorophyll

WATER-PAM- II
Chlorophyll Fluorometer for Phytoplankton

Measuring Aquatic Photosynthesis in its Natural Habitat

High Quality Instrumentation for Plant Sciences

Setting a New Benchmark for Photosynthesis Research in the Field

DUAL/KLAS-NIR *カインティックLED アレイ分光光度計

DUAL/KLAS-NIR は、高等植物葉緑体チラコイド膜に存在する集光性色素タンパク質複合体・光化学系 I 反応中心クロロフィル蛍光測定、P700、電子伝達タンパク質プラストシアニン PC、およびフェレドキシン Fd の酸化還元を量的および質的に同時にモニターできる唯一の解析機器である。測定においては、同時に各成分に依存した吸収波長を多波長で検出し、それぞれの成分に特有の吸光度を用いて、存在比が算出される。多波長をマイクロ秒オーダーでスキャンし、かつ速やかに存在比を算出しながらモニターできるシステムであり、各成分の時間変化の追跡を可能にしている。

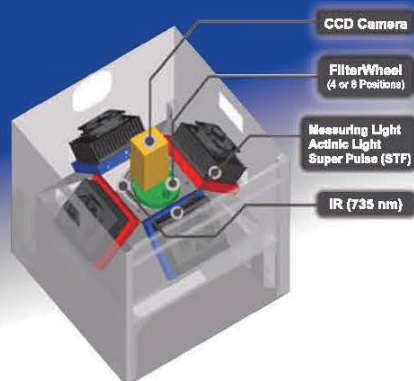
株式会社 NAMOTO

〒272-0033 千葉県市川市市川南2-9-28-105
Tel: 047-374-3240 Fax: 047-374-3241
E-mail: mid@namoto.com

FluorCam 800MF

二次元イメージング・クロロフィル蛍光測定器

フィルターホイールを内蔵、最高8枚のバンドパスフィルターを装填可能で発光波長、検出波長を任意で切り替えが可能です。飽和光としてLEDパネルを採用、最大13cm×13cmサイズのサンプルに高輝度で均一な光を照射できます。



●選択可能な光源

- ・高輝度LEDパネルの波長は任意に選択可能
(例: 390, 450, 470, 570, 605, 630, 735, その他任意)
- ・STFシングルターンオーバーフラッシュ
- ・高い光強度
励起光: 最高光強度、3,000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$.
飽和光: 最高光強度、7,500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$.



www.kyokko.com

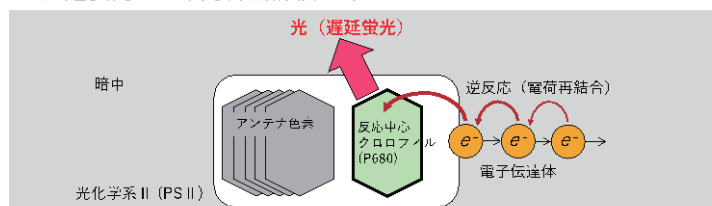
旭光通商株式会社

〒150-0012 東京都渋谷区広尾1-1-39 恵比寿プライムスクエア2F
TEL:03-6418-6908 FAX:03-6418-6933

HAMAMATSU
PHOTON IS OUR BUSINESS

植物・藻類の遅延蛍光を手軽に測定

■ 遅延蛍光による光合成評価の原理



励起光照射後の暗で発光を測定します。発光強度は電子伝達体の量の影響を受け、アンテナ色素量や熱過程の影響は受けにくいです。

■ 特長

- フォトンカウンティングレベルの高感度で蛍光検出する光電子増倍管を内蔵
- 励起光から検出器を保護するシャッター機構搭載
- 励起光は3種類の波長と、光出力・時間の設定が可能
- 試験管対応のホルダユニットとシャーレ対応の引き出し型をラインアップ



微弱発光計数装置 C17056-01
(試験管測定タイプ)

浜松ホトニクス株式会社

WEB SITE: www.hamamatsu.com

電子管営業推進部 〒438-0193 静岡県磐田市下神増314-5 TEL (0539) 62-5245 FAX (0539) 62-2205

仙台営業所 TEL (022) 267-0121
大阪営業所 TEL (06) 6271-0441

東京営業所 TEL (03) 6757-4994
西日本営業所 TEL (092) 482-0390

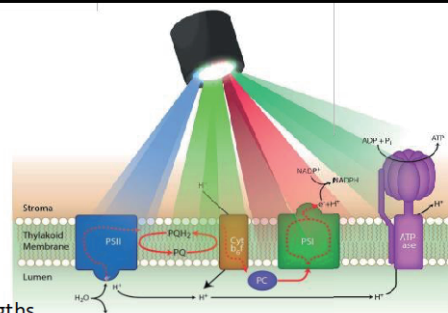
中部営業所 TEL (053) 459-1112

JTS-150 光合成電子伝達反応解析装置



JTS-150 Photosynthesis Spectrometer

スマートランプかマルチLEDを使用すると、1回の実験実行中にリアルタイムで最大8つの波長の制御を提供します。複数波長制御により、単一の実験セットアップで複数の同時または多段階反応を表示できます。どちらのモジュールでも、マイクロ秒単位で波長を切り替えることができます。



8 Wavelengths
450nm, 517nm, 546nm, 554nm, 563nm, 574nm, 705nm, 740nm
Fluorescence (NPQ, OJIP, Fv/Fm), ECS, Cyt b6/f, Plastocyanin, P700 applications

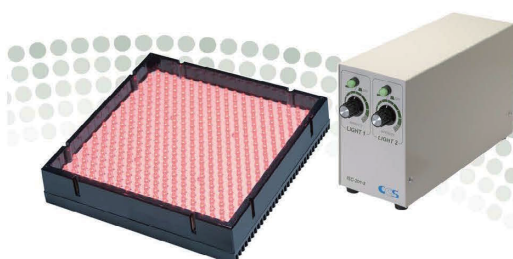


有限会社オーリー 〒599-8112 大阪府堺市東区日置荘原寺町400-4 TEL: 072-285-0117

ホームページ: <http://www.ollie.co.jp> E-mail: information@ollie.co.jp



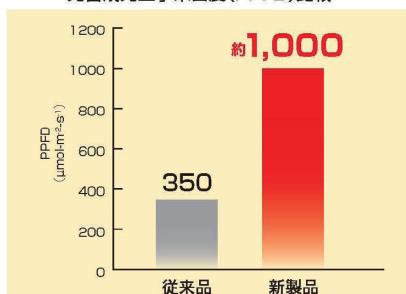
LED光による植物育成・研究支援機器



ISシリーズ 高光量モデル 新登場

赤色パネルの光量を従来比約3倍に大幅アップ!

光合成光子束密度 (PPFD) 比較



光量や波長だけではなく、パルス発光など様々な面で光合成研究に最適な光環境を実現します。また、高光量モデルの充実化に伴い、ストレス実験などのニーズにもお応えいたします。

赤色光 (660nm) 最大 1,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
青色光 (470nm) 最大 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
白色光 最大 1,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

参考PPFD: 光源パネルより100mm下にて測定

シーシーエス株式会社

施設園芸課
〒602-8019 京都市上京区室町通水上ル近衛町33番地
TEL: 075-415-2101 FAX: 075-432-0101
URL: <http://www.ccs-inc.co.jp> / E-mail: agri-biotech@ccs-inc.co.jp