

光合成研究

第 35 卷 第 2 号 (通巻 101 号) 2025 年 10 月

Vol. 35 NO. 2 October 2025

JOURNAL OF THE JAPANESE SOCIETY OF PHOTOSYNTHESIS RESEARCH

日本光合成学会 次期会長選挙のお知らせ	62
解説 海洋性珪藻の光合成を支える CO ₂ 発生マシナリー 嶋川 銀河 (神戸大)、松田 祐介 (関西学院大)	63
研究紹介 光合成細菌 <i>Rhodobacter capsulatus</i> の機能未知ニトロゲナーゼ類似酵素が担う新規硫黄代謝経路 守本 好希、上坂 一馬、藤田 祐一、山本 治樹 (名古屋大)	72
解説特集 「集光性アンテナ複合体研究の特異点」	79
序文 日原 由香子 (埼玉大)	80
解説 集光性アンテナ複合体フィコビリソームの人工改変と再構成技術開発 渡辺 智 (東京農大)、中田 栄司 (京都大)	81
解説 集光アンテナタンパク質 LHCII の機能解析 金 恩哲 (日本大)	89
解説 環境適応残基を推定する機械学習手法 MIGRATE の開発と光合成アンテナタンパク質への適用 土方 敦司 (東京薬科大)、嶺井 隆平 (長浜バイオ大)、大森 聡 (長浜バイオ大) 土屋 裕子 (産業技術総合研究所)、白井 剛 (長浜バイオ大)	96
表紙の紹介 生命を育んだ太古代の緑の海 松尾 太郎 (大阪大)、三輪 久美子 (大阪大)、宮下 英明 (京都大)	102
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 21 回 「ケンブリッジ神話体系：留学事始め」 立花 諒 (ケンブリッジ大)	104
報告記事 第 32 回 光合成学会 若手の会セミナー開催報告 田中 謙也 (神戸大)	112
報告記事 第 32 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)	113
事務局からのお知らせ	114
日本光合成学会会員入会申込書	115
日本光合成学会会則	116
「光合成研究」投稿規定	118
幹事会名簿	119
会員名簿	120
編集後記・記事募集	129
「光合成研究」編集委員・日本光合成学会 2025 年度役員	130
次期会長選挙 投票用紙	
賛助法人会員広告	

日本光合成学会 次期会長選挙のお知らせ

「日本光合成学会会則（平成 21 年 6 月 1 日施行）第 5 条」に基づき、次期会長選挙（任期:令和 9 年 1 月 1 日～令和 10 年 12 月 31 日の 2 年間）を行ないます。本会では任期一年前に新会長を選出し、会の円滑、継続的な運営をはかることになっています。この会報の末尾に添付されている投票用紙に会員の中から会長候補者 1 名の氏名を明記し、同封した返信用封筒に入れて選挙管理委員会宛に 11 月 30 日までにご返送下さい（消印有効）。会員名簿は本号の巻末をご覧ください。

これまでの本会会長は、宮地重遠、西村光雄、佐藤公行、金井龍二、井上頼直、高宮建一郎、村田紀夫（二期）、伊藤繁（二期）、池内昌彦（二期）、田中歩、高橋裕一郎（二期）、鹿内利治、久堀徹、沈 建仁（現会長：任期 令和 7 年 1 月 1 日～令和 8 年 12 月 31 日、二期）の諸氏です。

「会則 5 条の 1 では会長は連続して二期を超えて再任されない」となっております。

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）第 2 条「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。」に基づき、常任幹事会は以下の 4 名（五十音順）を会長候補者として推薦します。

栗栖 源嗣（大阪大学）、園池 公毅（早稲田大学）、藤田 祐一（名古屋大学）、皆川 純（基礎生物学研究所）

日本光合成学会 選挙管理委員会

野口 巧（名古屋大学大学院理学研究科）

三野 広幸（名古屋大学大学院理学研究科）

投票用紙の送付先

〒464-8602

名古屋市千種区不老町

名古屋大学大学院理学研究科 物理科学領域

光生体エネルギー研究室内

日本光合成学会選挙管理委員会 行き

解説

海洋性珪藻の光合成を支える CO₂ 発生マシナリー¹ 神戸大学大学院農学研究科² 関西学院大学生命環境学部嶋川 銀河^{1*}、松田 祐介^{2†}

海洋性珪藻は全球炭素循環に大きく寄与する主要な一次生産者であり、その光合成生産は溶存 CO₂ 利用度が低い海洋環境に最適な CO₂ 濃縮機構 (CCM) によって支えられている。本稿では、近年急速に解明が進んでいる珪藻 CCM の分子メカニズム、特にピレノイド内での CO₂ 発生マシナリーとその制御因子に関する最新知見を我々の研究成果を中心に解説する。また緑藻型 CCM との共通項や想定される進化的背景にも触れ、今後の CCM、ピレノイド研究の課題や展望について議論する。

1. 海洋光合成と珪藻

地球表面の約 7 割を占める海洋では全球の凡そ半分の光合成が行われているが、その環境は決して光合成に優しいものではない。光合成における CO₂ 同化過程 (いわゆるカルビンベンソン回路) では Rubisco が CO₂ を基質とするが、空気中と比べて水中では気体の拡散抵抗が約 1 万倍となるためその利用が難しく、また現大気下における溶存 CO₂ 濃度は 16 μM 程度と極僅かである。さらに、弱アルカリ性 (pH 8.1 程度) である海水中では溶存無機炭素の大部分が HCO₃⁻ の状態で存在する (約 2 mM)。すなわち海洋で光合成を行うためには「環境中に豊富に存在する HCO₃⁻ を如何に効果的に CO₂ の状態で Rubisco に供給するか」という点が肝となる。この実現のため、実際に多くの藻類が ATP などのエネルギーコストを掛け、様々な分子メカニズムを駆使し、葉緑体内に局所的に集めた Rubisco の周辺 CO₂ 濃度を高めるシステム、いわゆる biophysical な CO₂ 濃縮機構 (CCM) を持っている^{1,2}。珪藻では一方で、陸上植物が持つ C₄ 光合成のように、有機酸に CO₂ を固定・濃縮する biochemical CCM が最も重要な役割を果たすという仮説も長年提唱され、

論争になって来た。近年海洋性珪藻が持つすべてのホスホエノールピルビン酸カルボキシラーゼ遺伝子を破壊した株で、光合成効率が若干低下する結果が報告され³、特にミトコンドリア代謝の補助的な関与が示されている。一方対照的に、CO₂ を直接濃縮する biophysical CCM の役割が、珪藻では極めて大きいことが、研究の深化に伴い、どんどん明らかになりつつある。そのため、本稿では特に珪藻の biophysical CCM について最新の研究成果をアップデートしたい。

海洋には多種多様な植物プランクトンが生息するが、その中でも珪藻は、特に高緯度域に繁栄する主要な植物プランクトンとして海洋光合成の半分近くを担うと推計されている⁴。そしてこの海洋一次生産を支えるのが、珪藻が独自に獲得してきた CCM である。

珪藻は二次共生によって紅藻型二次葉緑体を獲得した不等毛植物であるが、複雑な共生進化の過程で多くの緑藻型タンパク質を採用し、さらにバクテリアからの遺伝子水平伝搬も顕著といった特徴をもつ⁵⁻⁷。また産業的利用価値のある高度

* 連絡先 E-mail: gshimakawa@panda.kobe-u.ac.jp

† 連絡先 E-mail: yusuke@kwansei.ac.jp

不飽和脂肪酸やフコキサンチンを蓄積することから、バイオマス利用の観点からもしばしば注目される⁸。珪藻のゲノム情報やゲノム編集等の分子ツールは、二次共生生物の中では最も整備されており、珪藻綱としては推定 10~20 万種と極めて多様である。進化系統的に大別される線対称形と点对称形のシリカ殻を持つ羽状目と中心目それぞれに属する *Phaeodactylum tricornutum* および *Thalassiosira pseudonana* では、分子ツールが特に充実している^{5,6,9-12}。さらには近年、地球規模での海洋メタゲノム・メタトランスクリプトームデータの蓄積が進み、それらオミクスデータと分子レベルの実証実験データが直接リンクする研究サイクルが形成されつつある^{13,14}。

二次共生藻である珪藻は、その細胞内に陸上植物とはまったく異なる構造の葉緑体をもつ (図 1)。珪藻葉緑体は、二次共生に由来する 4 つの膜で囲まれており、外側から順に葉緑体小胞体 (CER) 膜、ペリプラスチダル膜、そして 2 枚の葉緑体包膜が存在する^{15,16}。CER は核の外膜や小胞体 (ER) 膜と繋がっており、ペリプラスチダル膜と葉緑体外膜の間にはペリプラスチダル区画 (PPC) があり、ここは祖先紅藻の細胞質に由来する。葉緑体ストロマ内部には三層のチラコイド膜からなるガードラメラがあり、その内側にガードラメラと接続する層状ストロマチラコイドが展開している。またストロマの中心部には Rubisco を主成分としてタンパク質が集積したピレノイドが存在し、1 層または 2 層のチラコイド膜がそれを貫通している¹⁷。後述するが、この独特な葉緑体の構造こそ、まさに珪藻が海洋で高い光合成生産を発揮できる要因である。

2. 珪藻葉緑体への無機炭素輸送

本題である珪藻葉緑体の CO₂ 発生マシナリーの話に入る前に、葉緑体への無機炭素輸送について簡単に解説する。まず細胞内への無機炭素輸送については、HCO₃⁻あるいは CO₂ いずれかの状態での取り込みが想定されるが、前者として、海洋性珪藻の細胞膜には HCO₃⁻輸送体としてはたらく Solute carrier (SLC) 4 ファミリータンパク質が見つかっており、Na⁺の濃度勾配を利用して

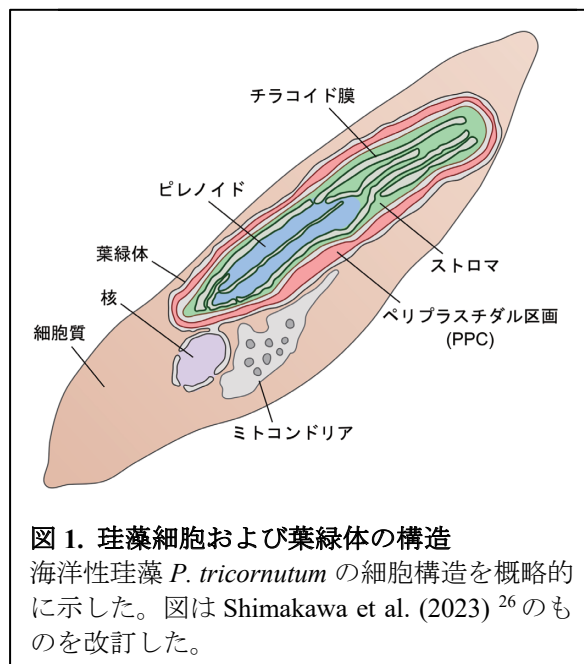


図 1. 珪藻細胞および葉緑体の構造

海洋性珪藻 *P. tricornutum* の細胞構造を概略的に示した。図は Shimakawa et al. (2023)²⁶ のものを改訂した。

HCO₃⁻の二次能動輸送を行うことが分かっている¹⁸⁻²⁰。また後者について、ペリプラズム層に局在する炭酸脱水酵素 (CA) が細胞膜の外で HCO₃⁻を CO₂ へと変換し、受動拡散によって取り込む戦略が明らかになっている^{21,22}。多くの珪藻ではこれら 2 つの仕組みで無機炭素が取り込まれる。細胞外の HCO₃⁻を取り込むにあたってどちらの経路を優先的に用いるかは種および環境によって異なり、細胞外 CA や HCO₃⁻輸送体の阻害剤を用いて検証が可能である²³⁻²⁵。

これまで細胞外から細胞質への無機炭素輸送について幾つかの知見が報告されてきた一方、細胞質から葉緑体への無機炭素輸送については未だ謎が多い。CA のはたらきによって無機炭素は細胞質で主に HCO₃⁻の状態で保持され、これが葉緑体へ能動輸送されると考えられるが、如何にして 4 重もの膜を突破するのだろうか。これについて我々は最近 1 つの仮説を提供している²⁶。珪藻 *P. tricornutum* において pH 感受性 GFP を ER 移行シグナルや葉緑体移行シグナル、ピレノイド局在の Rubisco アクチベースと融合することで、細胞質、PPC、葉緑体ストロマ、ピレノイドマトリックスの 4 箇所が発現させたところ各コンパートメントの pH がそれぞれ凡そ 7.9、6.8、8.0、および 7.5 と推定された²⁶。ここで重要なのは PPC が細胞質やストロマよりも酸性的に保たれていることである。これを踏まえると CER またはペリ

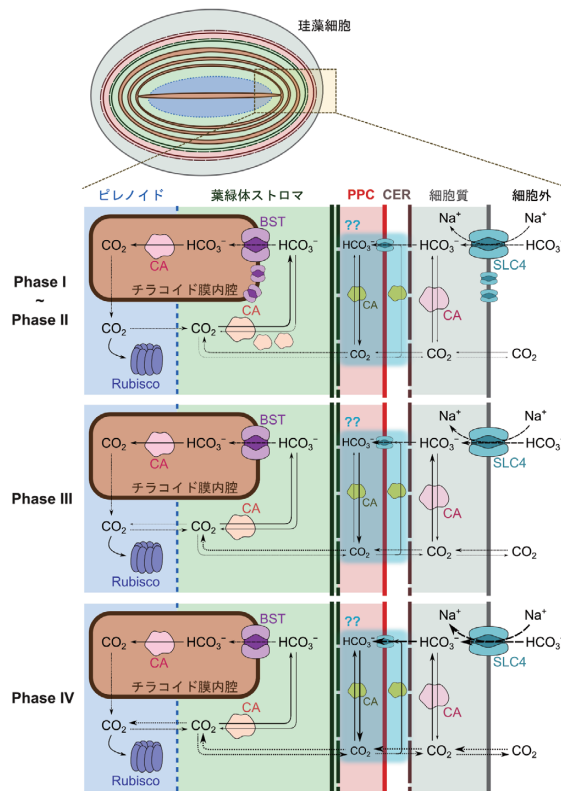


図2. 珪藻 CO_2 濃縮機構と CO_2 発生マシナリー
海洋性珪藻 *P. tricornutum* における CCM の多段階モデルを図示した。それぞれ Phase I~IV は図4における無機炭素濃度域と対応している。無機炭素のフラックスを矢印の太さで示した。Phase I~II では葉緑体からの CO_2 漏出防止やチラコイド内腔への HCO_3^- 輸送が光合成速度を決める要因であり、BST やストロマ CA も高発現している。それに対し、Phase III では PPT 内腔における CO_2 発生が光合成の律速過程である。Phase IV では、無機炭素濃度が非常に高く、ストロマからの直接的な CO_2 供給で光合成が可能と推定される。なお、珪藻において細胞質から葉緑体ストロマへの無機炭素輸送メカニズムは未だ不明である。図は Shimakawa and Matsuda (2025)⁴² のものを改訂した。

プラスチダル膜で能動輸送された HCO_3^- が PPC などの膜間に局在する CA によって CO_2 へと変換され、葉緑体内へ拡散するといったモデルが想定される (図2)。葉緑体への HCO_3^- 取り込みにはたらく陰イオン輸送体や膜間 CA、PPC の酸性化に必要な H^+ -ATPase などは遺伝子レベルでは候補因子が特定できるが、ここで提唱したモデルの実証については今後の課題である。なお葉緑体へ輸送された無機炭素は、光照射下のアルカリ環

境では、ストロマ CA によって HCO_3^- へ変換されるはずである。海洋性珪藻において細胞外から細胞質、また葉緑体への無機炭素輸送は主に能動輸送で行われると考えられ、その結果、葉緑体へ濃縮される HCO_3^- は数十 mM オーダーにのぼるという見積もりも報告されている²⁷。

3. 珪藻葉緑体における CO_2 発生マシナリー

たとえ葉緑体内に高濃度の HCO_3^- を蓄積したとしても Rubisco はこれを利用できない。そこで必要になるのが CO_2 発生マシナリーである。葉緑体内の無機炭素動態を順を追って説明すると、まずストロマの HCO_3^- がチラコイド膜に存在するベストロフィン様陰イオン輸送体 (BST、陸上植物では VCCN と呼ばれる) によってチラコイド膜内腔へと輸送される²⁸。チラコイド膜の一部は Rubisco が集積したピレノイドの内部に貫入しており、このピレノイド貫通チラコイド (PPT) の内腔には θ 型の CA が局在する²⁹。光合成電子伝達系のはたらきにより、光照射下ではチラコイド膜内腔は酸性化するため θ -CA は HCO_3^- を CO_2 へと変換する方向へはたらく^{29,30}。生体膜に対して CO_2 は透過性が高いため (HCO_3^- の1万倍以上)、PPT 内腔からピレノイドマトリックスへ漏れ出し、Rubisco によってリブローズ 1,5-ビスリン酸と反応する。この時 Rubisco で固定されずピレノイド外へ逃れた CO_2 はストロマ CA によって HCO_3^- へ変換され^{23,31}、再度 BST によってチラコイド膜内腔へと輸送される (図2)。これら一連の CO_2 発生過程は、一見まどろっこしく思えるが、局所的に配置した Rubisco に対して「できたて」の CO_2 を「かけ流す」極めて合理的かつ精緻なシステムである。これによって「 HCO_3^- はあれど CO_2 が乏しい」海洋環境の欠点を埋めつつ、必要最低量の Rubisco を以て最大限の CO_2 固定活性を発揮し、さらにはそれがチラコイド膜の酸性化 (すなわち光合成電子伝達の駆動) とも連動する。逆に言えば、PPT 内腔における CO_2 発生が滞れば CA の反応における H^+ 消費が起こらなくなり、チラコイド膜内外のプロトン濃度勾配 (ΔpH) が増加すると推定される。珪藻において過剰光の熱散逸にはたらく qE クエンチング (非

光化学的消光の1つ)には ΔpH が必要とされており³²、CCMと光防御が連携している可能性も考えられる。 ΔpH や膜電位($\Delta\Psi$)とBST活性の関係性なども含めた電子伝達とCCMの協調については、PPTが光化学系タンパク質をもつのか、またストロマチラコイド膜と接続しているのかも関係しており、まだまだ今後の課題が山積みである。後の項で詳述するが、 CO_2 発生マシナリーの本丸であるPPTや $\theta\text{-CA}$ を失くした変異体ではCCMが全く機能しなくなる^{28,30}。

4. 珪藻ピレノイドを覆うタンパク質シート

近年我々は、上述した CO_2 発生マシナリーの主要コンポーネントの他に、もう1つ重要な因子として珪藻ピレノイドを覆うように存在するタンパク質Pyrenoid shell (PyShell)を報告した²⁸。PyShellは、フォトアミノ酸を用いた生体内感光架橋形成を利用したプロテオミクスによってRubisco相互作用タンパク質として同定されており、1分子中に2つのConservedドメインをもつ。藻類の中でも主に珪藻とハプト藻に保存され、これらはいずれも主要な海洋一次生産者である。クライオ電顕による構造解析から、1分子のPyShellタンパク質は16本の β ストランドと2つの平行な β シートをもち、またC末端領域が隣の分子にまたがるように伸びて別のPyShell分子における負に帯電したポケットにはまり込むことで静電相互作用を形成することが明らかとなった(図3)。これによってPyShellはシート状やチューブ状の繊維構造を作り、珪藻のピレノイドを覆うタンパク質シートを形成する。PyShellが珪藻ピレノイドの周囲を覆っていることはGFP融合タンパク質による蛍光観察やクライオ電顕トモグラフィによっても確認できる^{28,33}。我々は極めて特異性が高いCRISPR-Cas9-ニッカーゼを用いたゲノム編集技術によって、海洋性珪藻*T. pseudonana*のPyShell1およびPyShell2(発現量の高い2つのアイソフォーム)を欠損した変異体を作製した。PyShell変異体ではピレノイドを囲うPyShellタンパク質シートが喪失しているのに対し、ピレノイドとみられるルビスコの凝集構造は維持された。つまり、PyShellそのものはRubisco

の凝集(液液相分離様構造の形成)そのものに関与しないと考えられる。実際に珪藻*P. tricornutum*ではPYCO1と呼ばれる天然変性タンパク質がRubiscoのリンカータンパク質としてはたらき、凝集体の形成を引き起こすことが示唆されている³⁴。一方で興味深いことに、PyShell変異体ではPPTが喪失しており、Rubiscoが凝集したピレノイドマトリックスについても形態異常や断片化が確認された²⁸。このことからPyShellは、少なくとも*T. pseudonana*においては単にピレノイドの殻タンパク質としてでなく「機能的な」ピレノイドの形成を直接的ないしは間接的にサポートする機能を担っていると考えられる。一方でPyShellタンパク質そのものの機能や生理的意義については未だ不明な点が多い。藍藻のカルボキシソームで提唱されるような選択的バリアとしての機能(CO_2 の漏出防止や O_2 の侵入防止)を有するかについて³⁵、今後実験による検証が必要であろう。またPyShellが如何にしてピレノイド周辺を覆っているのか、Rubiscoとの相互作用やその分子メカニズムの解明も今後の課題である。

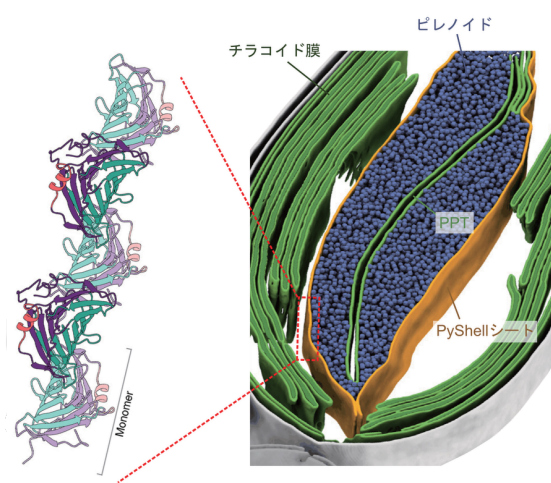


図3. 珪藻ピレノイドを覆う PyShell

海洋性珪藻*T. pseudonana*の葉緑体クライオ電顕トモグラフィ画像とPyShell1タンパク質の構造を概略的に示した。図はShimakawa et al. (2024)²⁸のものを改訂した。

5. 珪藻における多層的な CO_2 依存的な光合成

ここまで海洋性珪藻におけるフル機能のCCMを解説してきたが、藻類のもつCCMは元来それ

が不要となる高 CO_2 環境において機能が抑制されることも知られる。藻類において高 CO_2 による CCM のダウンレギュレーションは、異なる無機炭素濃度下での光合成活性を測定することにより細胞レベルで観察可能であり、例えば全溶存無機炭素の定量用に改良されたガスクロマトグラフィと酸素電極を併用することによって検証できる³⁶。図 4 には、大気 CO_2 (0.04%) および高 CO_2 (1%) 下で培養された珪藻 *P. tricornutum* 野生株および BST1、 θ -CA1 欠損株の光合成キネティクスを示した^{30,37}。例えば大気 CO_2 条件下で培養された *P. tricornutum* 野生株は 0.1 mM 程度の無機炭素濃度があれば最大光合成速度を示す。葉緑体ストロマの pH を考慮すれば CO_2 濃度は 1 μM に満たず、これは珪藻 Rubisco タンパク質のミカエリス定数（それぞれ O_2 有り無しで 52 μM と 36 μM ）³⁸ よりも遥かに低い。まさに CCM によって Rubisco 近傍に CO_2 が「濃縮」されていることが分かる。一方で高 CO_2 環境で培養された野生株は、最大光合成速度を発揮するために 2 mM 程度の溶存無機炭素を必要とする（図 4）。珪藻 *P. tricornutum* においては BST1 や葉緑体ストロマ CA（厳密にはピレノイド側に particle 状の局在を示す^{31,39}）が cAMP 依存的なシグナル伝達を介し、高 CO_2 濃度に応答して bZIP 型転写因子による発現制御を受けることが分かっている^{20,37,40,41}。実際に BST1 の欠損株が高 CO_2 下で培養した野生株と近い無機炭素親和性を示すことから、0.1~2 mM 付近の無機炭素濃度域（Phase II）では葉緑体内における CO_2 の再利用やチラコイド膜内腔への輸送が光合成の主な律速過程になっていると推定される⁴²。なお海洋における溶存無機炭素濃度は凡そ 2 mM であるため、藻類の光合成による局所的な CO_2 濃度の低下を考慮しない特定の条件下（細胞濃度が希薄である場合など）であれば、BST はほとんど必要ないかもしれない。

上述の BST1 欠損株とは異なり、珪藻 *P. tricornutum* における θ -CA1 欠損株や *T. pseudonana* における PyShell1/2 欠損株など PPT における CO_2 発生マシナリーを喪失した変異体では極めて低い光合成無機炭素親和性がみられ、

最大光合成速度を発揮するために 10 mM を越える無機炭素濃度が必要であることが分かっている（図 4）^{28,30}。このことは PPT 局在型の θ -CA が高 CO_2 環境においても発現していることとも一致し^{29,30}、凡そ 2~10 mM 付近の無機炭素濃度（Phase III）では PPT における CO_2 発生が光合成の主な律速過程とみられる。また、先述の海洋無機炭素濃度を踏まえると、珪藻にとって PPT における CO_2 発生マシナリーは「高効率な光合成を行う」というよりも、そもそも「海で光合成するため」に必要な分子メカニズムと捉えることができる。ちなみに自然環境ではナンセンスな話であるが、40 mM 程度の無機炭素濃度があれば珪藻は受動拡散による CO_2 取り込みのみで最大光合成活性を発揮できると見積もられる⁴²。言い換えれば、そこまでの高 CO_2 環境に至るまで珪藻にとって CO_2 発生マシナリーは必要なものと言える。

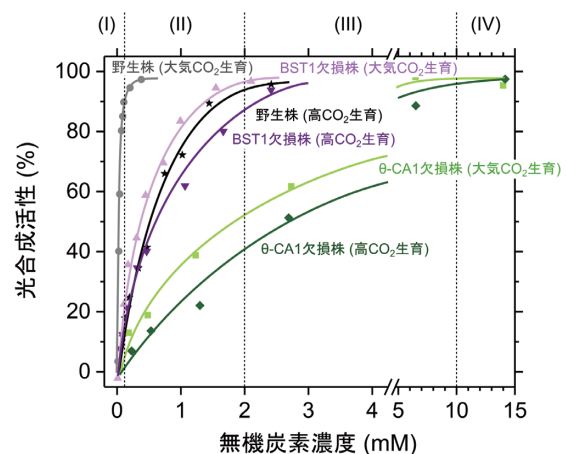


図 4. 珪藻 *P. tricornutum* 野生株および CCM 関連因子欠損株における光合成の無機炭素濃度依存性

全溶存無機炭素濃度に対する光合成活性（光照射下における酸素発生速度）を示す。データは Shimakawa et al. (2023)³⁰ および Nigishi et al. (2024)³⁷ のものを再プロットし、最大酸素発生速度を 100% として規格化した。それぞれ Phase I~IV は図 2 における多段階モデルと対応する。図は Shimakawa and Matsuda (2025)⁴² のものを改訂した。

6. ピレノイド型 CCM の収斂進化

これまで解説してきた SLC、BST、 θ -CA、および PyShell など珪藻 CCM を支える個々の分子は、

珪藻が進化の過程で独自に獲得してきたものと考えられるが、CCM の仕組み全体を俯瞰すると他の藻類との共通点が多くみられる。実験モデルとして最もよく用いられている緑藻クラミドモナスのピレノイド型 CCM を取り上げよう。まず葉緑体ストロマの HCO_3^- が BST によってチラコイド膜内腔へ取り込まれる⁴³。クラミドモナス葉緑体ではストロマチラコイドの一部がピレノイドに陥入しており (pyrenoid tubule と呼ばれる)、その内腔に特異的に局在する α 型の CA がチラコイド膜内腔の酸性化を利用して HCO_3^- を CO_2 へ変換する⁴⁴。またクラミドモナスでは光合成の直線的電子伝達のみならず O_2 の光還元にはたらく Flavodiiron タンパク質や ΔpH 制御にかかわる Proton gradient regulation 5 がチラコイド膜内腔の酸性化を通して CCM に寄与することも報告されている⁴⁵。緑藻クラミドモナスでは天然変性タンパク質 EPYC1 が Rubisco のリンカーとして凝集体形成をサポートしており⁴⁶、ピレノイド全体はデンプン鞘で覆われ、これが CO_2 漏出の拡散障壁として機能している⁴⁷。珪藻 *P. tricornutum* における PYCO1 は EPYC1 の機能ホモログとも考えられ、また PyShell シートがクラミドモナスにおけるデンプン鞘と類似の機能を担っている可能性も想定される。またクラミドモナスではピレノイドから漏れ出した CO_2 が LCIB/LCIC 複合体 (θ -CA のオルソログ) によって HCO_3^- へと再変換される⁴⁸。以上のように、緑藻クラミドモナスと海洋性珪藻では個々の分子に関して多くの場合でアミノ酸配列上の類似性がみられなくとも、それが担う生理機能については非常に似たものが多く、葉緑体内に局所的に配置した Rubisco に対して「できたて」の CO_2 を「かけ流す」といったまったく同じ戦略を実現するためにはたらいっている。また CO_2 の漏れ出しを防いで HCO_3^- を再利用する点も共通した戦略である。同様のことは、近年より詳細な分子構造が明らかにされたクロラクニオン藻のピレノイドに対しても述べることができる⁴⁹。これらを踏まえ、藻類のもつピレノイドはその形態や分子構造こそ多様であるが、CCM の機能という点において収斂進化してきたものと考えられる。地球大気が極めて高い

O_2 濃度および極めて低い CO_2 濃度へ変遷する中、水中環境で高い光合成生産を維持するためには生存戦略も限られていたであろう。

7. おわりに

分子研究ツールの発展・大規模化に伴って最近ではピレノイド・CCM 関連因子のスクリーニングが加速している。今後数年間のうちに藻類の光合成を下支えする CCM の分子レベルにおける理解はまた一段と飛躍を遂げるだろう。その一方で、本文中に挙げた電子伝達と CCM の相互作用や、ピレノイド・PPT など独自構造の発生過程、ピレノイドへタンパク質が輸送される仕組みや、ピレノイドからストロマへ光合成産物が出ていく仕組みなど、まだ多くのブラックボックスも残っている。これらの解決には分子・構造・生理を網羅した研究が必要であろう。今後ますますの研究の進展に伴って藻類 CCM の分子制御、進化の理解が進み、また人工ピレノイドなど応用工学に必要な知見が集積されることを期待する。

末筆ながら本稿執筆の機会を与えてくださった光合成研究編集委員の皆さまへ感謝申し上げます。また本稿執筆は学術変革領域研究「光合成ユビキティ」における活動の一環として行いました。

Received Aug 20, 2025; Accepted Sep 11, 2025; Published Oct 30, 2025.

参考文献

1. Kaplan, A., Badger, M. R. & Berry, J. A. Photosynthesis and the intracellular inorganic carbon pool in the bluegreen alga *Anabaena variabilis*: Response to external CO_2 concentration. *Planta* **149**, 219-226 (1980).
2. Matsuda, Y., Hara, T. & Colman, B. Regulation of the induction of bicarbonate uptake by dissolved CO_2 in the marine diatom, *Phaeodactylum tricornutum*. *Plant Cell Environ.* **24**, 611-620 (2001).
3. Yu, G. et al. Mitochondrial phosphoenolpyruvate carboxylase contributes to carbon fixation in the diatom *Phaeodactylum tricornutum* at low

- inorganic carbon concentrations. *New Phytol.* **235**, 1379-1393 (2022).
4. Falkowski, P. G., Barber, R. T. & Smetacek, V. Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. *Science* **281**, 200-206 (1998).
 5. Armbrust, E. V. et al. The genome of the diatom *Thalassiosira Pseudonana*: Ecology, evolution, and metabolism. *Science* **306**, 79-86 (2004).
 6. Bowler, C. et al. The *Phaeodactylum* genome reveals the evolutionary history of diatom genomes. *Nature* **456**, 239-244 (2008).
 7. Moustafa, A. et al. Genomic footprints of a cryptic plastid endosymbiosis in diatoms. *Science* **324**, 1724-1726 (2009).
 8. Marella, T. K. & Tiwari, A. Marine diatom *Thalassiosira weissflogii* based biorefinery for co-production of eicosapentaenoic acid and fucoxanthin. *Bioresour. Technol.* **307**, 123245 (2020).
 9. Karas, B. J. et al. Designer diatom episomes delivered by bacterial conjugation. *Nat. Commun.* **6**, 6925 (2015).
 10. Nawaly, H., Tsuji, Y. & Matsuda, Y. Rapid and precise genome editing in a marine diatom, *Thalassiosira pseudonana* by Cas9 nickase (D10A). *Algal Res.* **47**, 101855 (2020).
 11. Zaslavskaya, L. A., Lippmeier, J. C., Kroth, P. G., Grossman, A. R. & Apt, K. E. Transformation of the diatom *Phaeodactylum tricornutum* (Bacillariophyceae) with a variety of selectable marker and reporter genes. *J. Phycol.* **36**, 379-386 (2000).
 12. Villar, E. et al. DiatOmicBase: a versatile gene-centered platform for mining functional omics data in diatom research. *Plant J.* **121**, e70061 (2025).
 13. Villar, E. et al. The Ocean Gene Atlas: exploring the biogeography of plankton genes online. *Nucleic Acids Res.* **46**, W289-W295 (2018).
 14. Vernet, C. et al. The Ocean Gene Atlas v2.0: online exploration of the biogeography and phylogeny of plankton genes. *Nucleic Acids Res.* **50**, W516-W526 (2022).
 15. Gibbs, S. P. The route of entry of cytoplasmically synthesized proteins into chloroplasts of algae possessing chloroplast ER. *J. Cell Sci.* **35**, 253-266 (1979).
 16. Keeling, P. J. The endosymbiotic origin, diversification and fate of plastids. *Philos. Trans. R. Soc., B: Biol. Sci.* **365**, 729-748 (2010).
 17. Bedoshvili, Y. D., Popkova, T. P. & Likhoshway, Y. V. Chloroplast structure of diatoms of different classes. *Cell Tissue Biol.* **3**, 297-310 (2009).
 18. Nakajima, K., Tanaka, A. & Matsuda, Y. SLC4 family transporters in a marine diatom directly pump bicarbonate from seawater. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **110**, 1767-1772 (2013).
 19. Nawaly, H. et al. Multiple plasma membrane SLC4s contribute to external HCO₃⁻ acquisition during CO₂ starvation in the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *J. Exp. Bot.* **74**, 296-307 (2023).
 20. 菊谷早絵, 中島健介 & 松田祐介. 細胞工学による海洋性珪藻無機炭素獲得系およびCO₂感知系の研究. *光合成研究* **22**, 185-192 (2012).
 21. Tachibana, M. et al. Localization of putative carbonic anhydrases in two marine diatoms, *Phaeodactylum tricornutum* and *Thalassiosira pseudonana*. *Photosynth. Res.* **109**, 205-221 (2011).
 22. Iglesias-Rodriguez, M. D. & Merrett, M. J. Dissolved inorganic carbon utilization and the development of extracellular carbonic anhydrase by the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *New Phytol.* **135**, 163-168 (1997).
 23. Tsuji, Y., Nakajima, K. & Matsuda, Y. Molecular aspects of the biophysical CO₂-concentrating mechanism and its regulation in marine diatoms. *J. Exp. Bot.* **68**, 3763-3772 (2017).
 24. Tsuji, Y., Mahardika, A. & Matsuda, Y. Evolutionarily distinct strategies for the acquisition of inorganic carbon from seawater in marine diatoms. *J. Exp. Bot.* **68**, 3949-3958 (2017).
 25. Tsuji, Y. et al. Characterization of a CO₂-concentrating mechanism with low sodium dependency in the centric diatom *Chaetoceros gracilis*. *Mar Biotechnol.* **23**, 456-462 (2021).
 26. Shimakawa, G., Yashiro, E. & Matsuda, Y. Mapping of subcellular local pH in the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Physiol. Plant.* **175**, e14086 (2023).

27. Hopkinson, B. M. A chloroplast pump model for the CO₂ concentrating mechanism in the diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Photosynth Res.* **121**, 223-233 (2014).
28. Shimakawa, G. et al. Diatom pyrenoids are encased in a protein shell that enables efficient CO₂ fixation. *Cell*. **187**, 5919-5934.e5919 (2024).
29. Kikutani, S. et al. Thylakoid luminal θ -carbonic anhydrase critical for growth and photosynthesis in the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **113**, 9828-9833 (2016).
30. Shimakawa, G. et al. Pyrenoid-core CO₂-evolving machinery is essential for diatom photosynthesis in elevated CO₂. *Plant Physiol.* **193**, 2298-2305 (2023).
31. Kitao, Y., Harada, H. & Matsuda, Y. Localization and targeting mechanisms of two chloroplastic β -carbonic anhydrases in the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Physiol. Plant.* **133**, 68-77 (2008).
32. Lepetit, B. et al. The diatom *Phaeodactylum tricornutum* adjusts nonphotochemical fluorescence quenching capacity in response to dynamic light via fine-tuned Lhcx and xanthophyll cycle pigment synthesis. *New Phytol.* **214**, 205-218 (2017).
33. Nam, O. et al. A protein blueprint of the diatom CO₂-fixing organelle. *Cell* **187**, 5935-5950.e5918 (2024).
34. Oh, Z. G. et al. A linker protein from a red-type pyrenoid phase separates with Rubisco via oligomerizing sticker motifs. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **120**, e2304833120 (2023).
35. Mahinthichaichan, P., Morris, D. M., Wang, Y., Jensen, G. J. & Tajkhorshid, E. Selective permeability of carboxysome shell pores to anionic molecules. *J. Phys. Chem. B.* **122**, 9110-9118 (2018).
36. 大西紀和 & 福澤秀哉. ガスクロマトグラフィと酸素電極を用いた無機炭素親和性の測定. *低温科学*. **67**, 149-158 (2009).
37. Nigishi, M. et al. Low-CO₂-inducible bestrophins outside the pyrenoid sustain high photosynthetic efficacy in diatoms. *Plant Physiol.* **195**, 1432-1445 (2024).
38. Young, J. N. et al. Large variation in the Rubisco kinetics of diatoms reveals diversity among their carbon-concentrating mechanisms. *J. Exp. Bot.* **67**, 3445-3456 (2016).
39. Kitao, Y. & Matsuda, Y. Formation of macromolecular complexes of carbonic anhydrases in the chloroplast of a marine diatom by the action of the C-terminal helix. *Biochem. J.* **419**, 681-688 (2009).
40. Ohno, N. et al. CO₂-cAMP-responsive cis-elements targeted by a transcription factor with CREB/ATF-like basic zipper domain in the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum* *Plant Physiol.* **158**, 499-513 (2011).
41. Harada, H., Nakajima, K., Sakaue, K. & Matsuda, Y. CO₂ sensing at ocean surface mediated by cAMP in a marine diatom. *Plant Physiol.* **142**, 1318-1328 (2006).
42. Shimakawa, G. & Matsuda, Y. Multiphase CO₂-dependent photosynthesis in marine diatoms. *Frontiers in Photobiology*. **Volume 3 - 2025** (2025).
43. Mukherjee, A. et al. Thylakoid localized bestrophin-like proteins are essential for the CO₂ concentrating mechanism of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **116**, 16915-16920 (2019).
44. Karlsson, J. et al. A novel α -type carbonic anhydrase associated with the thylakoid membrane in *Chlamydomonas reinhardtii* is required for growth at ambient CO₂. *EMBO J.* **17**, 1208-1216 (1998).
45. Burlacot, A. et al. Alternative photosynthesis pathways drive the algal CO₂-concentrating mechanism. *Nature* **605**, 366-371 (2022).
46. Mackinder, L. C. M. et al. A repeat protein links Rubisco to form the eukaryotic carbon-concentrating organelle. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **113**, 5958-5963 (2016).
47. Toyokawa, C., Yamano, T. & Fukuzawa, H. Pyrenoid starch sheath is required for LCIB localization and the CO₂-concentrating mechanism in green algae. *Plant Physiol.* **182**, 1883-1893 (2020).
48. Yamano, T. et al. Light and low- CO₂-dependent LCIB-LCIC complex localization in the chloroplast supports the carbon-concentrating mechanism in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Cell Physiol.* **51**, 1453-1468 (2010).
49. Moromizato, R. et al. Pyrenoid proteomics reveals independent evolution of the CO₂-

concentrating organelle in chlorarachniophytes.
Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. **121**, e2318542121
(2024).

The CO₂-evolving machinery supports photosynthesis of marine diatoms

Ginga Shimakawa¹, Yusuke Matsuda²

¹Graduate School of Agricultural Sciences, Kobe University

²School of Biological and Environmental Sciences, Kwansei-Gakuin University

研究紹介

光合成細菌 *Rhodobacter capsulatus* の機能未知ニトロゲナーゼ類似酵素が担う新規硫黄代謝経路[‡]

名古屋大学 大学院生命農学研究科

守本 好希^{*}、上坂 一馬、藤田 祐一、山本 治樹

ニトロゲナーゼは、一部の原核生物に保存され、空気中の窒素分子をアンモニアに還元することで、地球上の窒素循環に大きく寄与する。ニトロゲナーゼには、その進化的起源を共にするニトロゲナーゼ類似酵素 Nfl (nitrogen fixation-like) 群と呼ばれるホモログが報告されており、原核生物の嫌気環境下における基盤的な代謝経路を担う。しかし、現在もその機能が明らかではない機能未知 Nfl が存在する。本稿では、紅色非硫黄細菌 *Rhodobacter capsulatus* に保存された機能未知 Nfl とラジカル SAM 酵素が嫌気条件においてスルホン酸の一種であるイセチオン酸の新規硫黄同化経路を担うことを明らかにしたことを紹介する。

1. はじめに

ニトロゲナーゼは、原核生物が行う窒素固定の根幹を担う酵素であり、空気中の窒素分子をアンモニアに還元し、地球規模での窒素循環に寄与している¹。この酵素は、NifH、NifD、NifK の三つのサブユニットから構成される(図1)。NifD と NifK サブユニットは窒素分子の還元を担う触媒コンポーネント (MoFe タンパク質) を、NifH サブユニットは基質の還元に必要な電子を触媒コンポーネントに供給する還元コンポーネント (Fe タンパク質) を構成する²。各コンポーネントは、酸素に脆弱な金属クラスターを有しているため、ニトロゲナーゼは嫌気条件下でのみ機能する。

ニトロゲナーゼ類似酵素 (Nfl, nitrogen fixation-like enzyme) は、ニトロゲナーゼと有意なアミノ酸配列同一性を有する酵素群の総称である。これまで報告された Nfl には、(バクテリア) クロロフィルの生合成を担う dark-operative protochlorophyllide oxidoreductase (DPOR; BchLNB/ChlLNB)³⁻⁵ と chlorophyllide *a*

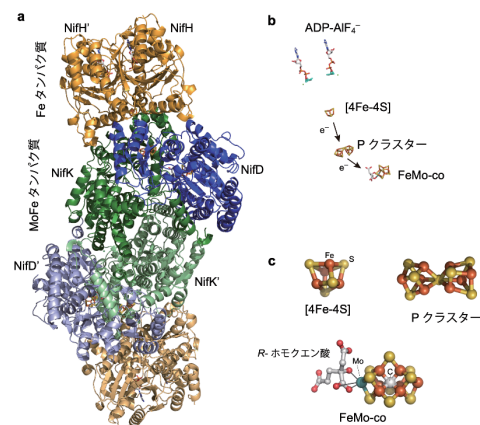


図 1. ニトロゲナーゼの構造と金属クラスター

a. Mo 型ニトロゲナーゼの構造、**b.** Mo 型ニトロゲナーゼの電子伝達経路、**c.** 各構成要素が保持する金属クラスターの構造 (藤田ら 2018)

oxidoreductase (COR; BchXYZ)⁶、補酵素 F₄₃₀ の生合成を担う Ni²⁺-sirohydrochlorin *a,c*-diamide-

[‡]研究紹介

^{*}連絡先 E-mail: morimoto.yoshiki.22@gmail.com

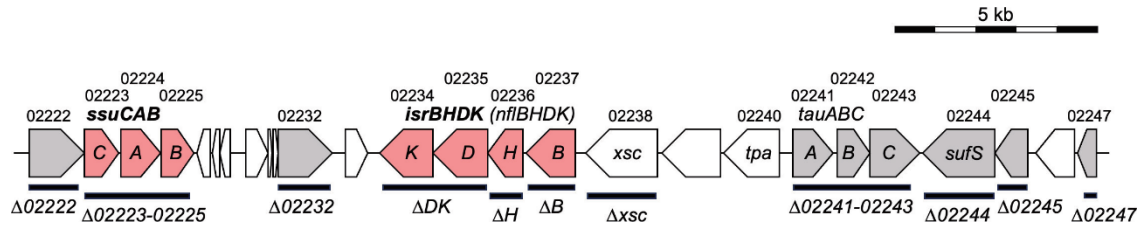


図 2. *R. capsulatus* の機能未知 Nif 遺伝子周辺の遺伝子座

数字は rcc に続く locus tag を表す。桃色で示す遺伝子は *Cereibacter sphaeroides* にイセチオン酸依存的な生育能を付与した遺伝子セットを、灰色で示す遺伝子はコア遺伝子比較で機能未知 Nif 遺伝子を有する種に特異的に保存され、かつイセチオン酸を硫黄源とする培地で特異的に誘導された遺伝子を示す (5. 参照)。

reductive cyclase (CfbCD)^{7,8}、メチオニン合成を担う methylthioalkane reductase (MarHDK)⁹ などがあり様々な代謝系で多様な還元反応を触媒している。Nif はニトロゲナーゼと同様に、触媒コンポーネントと還元コンポーネントから構成され、酸素に脆弱な金属クラスターを有することから、主に嫌気環境下で機能する。これらの酸素に脆弱な Nif は、嫌氣的で鉄が豊富であった生命黎明期の地球環境で出現し、当時の生物の原始的な代謝系を担っていたと考えられる。これまで様々な代謝系で機能する Nif が報告されているが、依然として酵素としての機能が理解されていない Nif も存在する¹⁰。紅色非硫黄細菌 *Rhodobacter capsulatus* はバクテリオクロフィル生成に関わる 2 つの Nif、DPOR と COR を保持しそれら

の機能解析において主要なモデル生物であった。*R. capsulatus* は DPOR と COR 以外にもう一つ機能が分かっていない Nif を保存しており、本稿ではこの機能未知 Nif 酵素が担う新規な硫黄代謝経路を紹介する¹¹。

2. *R. capsulatus* に保存された機能未知 Nif

R. capsulatus に保存された機能未知 Nif は、rcc02236、rcc02235、rcc02234 によりコードされる (図 2；ニトロゲナーゼの *nifHDK* に因み暫定的に *nifHDK* と称する)。また *nifH* の上流にはラジカル SAM 結合モチーフを有するタンパク質をコードする遺伝子 (rcc02237) が存在し、*nifHDK* とオペロンを形成している。ニトロゲナーゼにおいて NifB と呼ばれるラジカル SAM 酵素が反応

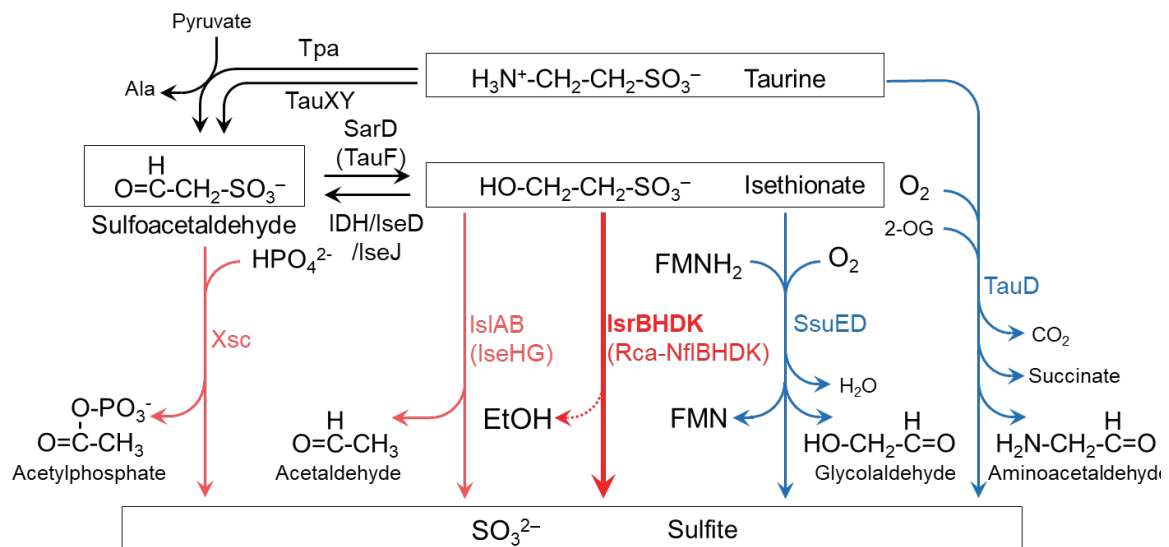


図 3. 原核生物の有機硫黄化合物同化経路

赤は嫌氣的退社経路を、青は好氣的代謝経路を示す。

中心金属クラスターである FeMo-co (図 1) の合成を担う必須因子であることに因み、これ以降 *rcc02237* を *nflB* と呼ぶ。 *R. capsulatus* のゲノム配列において *nflBHDK* 遺伝子の周辺には、スルホン酸の一種であるタウリンの代謝酵素である Xsc 及び Tpa の遺伝子 (図 2,3) に加え、タウリン輸送体と推測される TauABC や、スルホン酸輸送体と推測される SsuCAB の遺伝子が存在する。このことから *NflBHDK* はタウリン等の低分子スルホン酸の代謝を担う可能性が高いと考えた。

3. 遺伝子破壊株を用いた表現型の解析

NflBHDK が低分子スルホン酸の代謝に関与しているかについて検討するために、これら *nfl* 遺伝子の破壊株 $\Delta nflB$ 、 $\Delta nflH$ 、 $\Delta nflDK$ を作製し、嫌気条件において、代表的な低分子スルホン酸タウリンとイセチオン酸を単一硫黄源として生育できるかどうかを比較した (図 4)。その結果、 $\Delta nflB$ 、 $\Delta nflH$ 、 $\Delta nflDK$ の各株はタウリンの利用能は WT と同等であったが、イセチオン酸の利用能が喪失することが確認された。コントロールとしてタウリン代謝酵素 Xsc の遺伝子を破壊した Δxsc はタウリン利用能を喪失したが、イセチオン酸代謝能は WT と同じであった。この結果は、*NflBHDK* とラジカル SAM 酵素の *NflB* それぞれが、イセチオン酸を硫黄源として利用するための代謝経路に必須の因子であり、その経路はタウリンの代謝とは独立していることを示唆している (図 3)。

4. 嫌気型イセチオン酸分解酵素 *IslAB* による機能未知 *nfl* 遺伝子破壊株の機能相補実験

NflBHDK と *NflB* が嫌気条件におけるイセチオン酸の硫黄同化経路を担う可能性が示唆された。既知のスルホン酸同化経路は、スルホン酸の C-S 結合を切断し、硫黄源として利用できる亜硫酸を生成する脱硫反応を経るという共通点がある (図 3)。 *R. capsulatus* において嫌気条件下でスルホン酸を同化する酵素として唯一知られているスルホン酸脱硫酵素 Xsc を破壊した Δxsc 株においてもイセチオン酸の代謝が可能であったことから、*NflBHDK* 及び *NflB* は、イセチオン酸の C-S 結合を切断し、亜硫酸に分解する硫黄

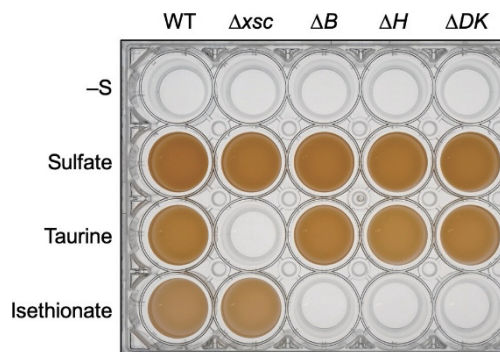


図 4. 嫌気条件における遺伝子破壊株の生育比較

WT と 4 つの変異体を、硫黄なし (-S)、硫酸塩、タウリン、イセチオン酸塩を硫黄源として、それぞれ 120h、48h、72h、120h 培養した。

同化経路を担うことが推測された。そこで *nflDK* 破壊株において、イセチオン酸の脱硫反応の停止によりイセチオン酸利用能が喪失しているかどうかを確認するために、エンテロバクテリアの一種 *Bilophila wadsworthia* が有する、嫌気条件下でイセチオン酸の C-S 結合を切断し、亜硫酸に分解する反応を担う既知の酵素イセチオン酸リアーゼ *IslAB* (図 3) を発現させ、その相補を試みた。その結果、*nflDK* 破壊株において喪失したイセチオン酸同化能が相補された (図 5)。この結果から *NflBHDK* 及び *NflB* が

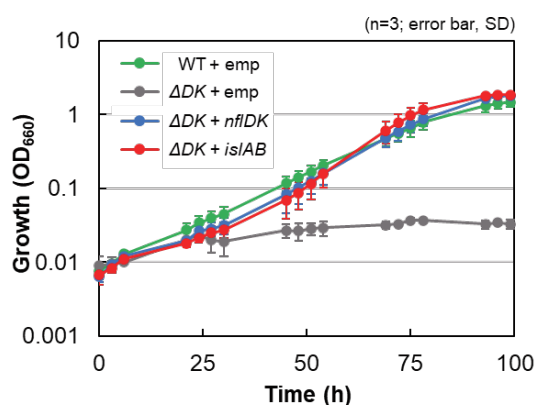


図 5. 機能未知 *nfl* 遺伝子破壊株の *islAB* による相補

空ベクター形質転換体 (WT/ $\Delta DK + emp$) 及び、*nflDK* ($\Delta DK + nflDK$) と *islAB* ($\Delta DK + islAB$) の発現プラスミド形質転換体を、イセチオン酸を単一硫黄源とする光合成嫌気従属栄養条件下で生育させた。

担う反応は、IslAB により相補されるイセチオン酸から亜硫酸を脱硫する反応である可能性が高いと考えられる (図 3)。

5. 機能未知 Nfl が担うイセチオン酸代謝経路に関わる遺伝子の探索

NflHDK 及び NflB は嫌気条件でイセチオン酸の C-S 結合を切断し、亜硫酸に分解する反応を担う可能性が示唆された。ニトロゲナーゼは反応中心に FeMo-co というモリブデンを含む特殊な金属クラスターを有し、その生合成に酵素本体とは別の複数のタンパク質を必要とする。同様に NflHDK も他のタンパク質に依存する特殊な金属クラスターを有する可能性や、NflBHDK が触媒するイセチオン酸の脱硫反応自体が他の酵素

を含む多段階反応である可能性も考えられる。そこで、NflHDK と NflB が担うイセチオン酸分解経路が機能するために必要最小遺伝子セットを 1) RNA-seq 解析、2) 光合成細菌におけるコア遺伝子比較の二つの手法で探索した。

5-1. RNA-seq による関連遺伝子の探索

NflHDK と NflB と協調して作用する酵素は *nflHDK* と *nflB* が顕著に誘導されるイセチオン酸を唯一の硫黄源とする嫌気培養で同様に誘導されたと考えた。そこで嫌気条件においてイセチオン酸もしくは硫酸塩を硫黄源とする培養を行い、それぞれの細胞から RNA を抽出し RNA-seq により比較解析を行い、イセチオン酸を含む培養条件で特異的に誘導される遺伝子を抽出し

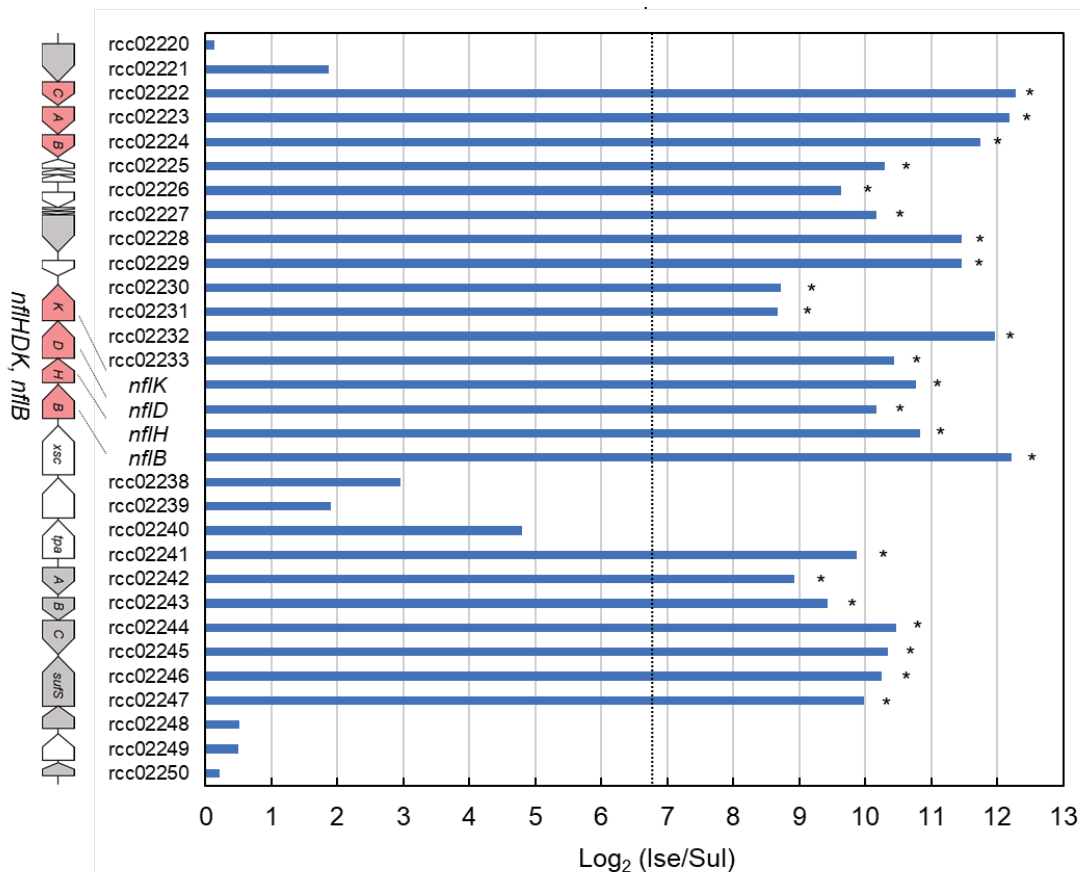


図 6. イセチオン酸を硫黄源とする条件で特異的に誘導された遺伝子の転写レベル

イセチオン酸を硫黄源とした場合に特異的に誘導された *nflHDK* と *nflB* 周辺の約 26 kb の遺伝子クラスター内の遺伝子を*で表す。縦点線は、イセチオン酸を硫黄源とする条件で誘導されたと判断するために設定した閾値 ($>\text{Log}_2(\text{Ise}/\text{Sul})$)を示す。

た。その結果、*nflHDK* と *nflB* 以外にゲノム全体で合計 26 遺伝子がイセチオン酸を硫黄源とする培養条件で特異的に誘導された。そのうちの 19 遺伝子は、*nflHDK* と *nflB* が含まれる *rcc02222*~*rcc02247* までの約 26 kb の遺伝子クラスターに含まれることが分かった (図 6)。

5-2. コア遺伝子比較による関連遺伝子の探索

NflHDK と NflB と協調して機能するタンパク質をコードする遺伝子は、*nflBHDH* 遺伝子を有する種に特異的に保存されていると考えられるため、*nflBHDH* 遺伝子を有する光合成細菌のみに特異的に保存される遺伝子を探索した。

nflBHDH 遺伝子を有する *R. capsulatus* SB1003 を含む光合成細菌 8 株と、*Cereibacter sphaeroides*

(旧名: *Rhodobacter sphaeroides*) 2.4.1 株を含む *nflBHDH* 遺伝子を持たない近縁種 22 株のコア遺伝子比較を行なった。その結果、*nflBHDH* 遺伝子を有する 8 株のみに特異的に保存されたコア遺伝子として、*nflBHDH* 遺伝子を除いた合計 121 の遺伝子が見つかった。

RNA-seq 解析とコア遺伝子比較解析の両方の解析を統合すると、NflBHDH と協調して作用すると思われる特異的な遺伝子として、スルホン酸輸送体の SsuCAB をコードすると推測される *rcc02223*、*rcc02224*、*rcc02225* を含む 11 遺伝子が見つかった (図 2, 6)。

6. 遺伝子破壊株の表現型解析による関連遺伝子の必要性の確認

前節 5.2 で NflB と NflHDK と協調して機能するタンパク質をコードする遺伝子を探索し、11 の候補遺伝子を同定した。これらの遺伝子が NflB と NflHDK が担うイセチオン酸分解経路が機能するために必要最小遺伝子セットであることを同定するために、各遺伝子破壊株を作製し、イセチオン酸を硫黄源とする培地での生育能を確認した。その結果、*nflB* と *nflH*、*nflDK* 以外に、SsuCAB をコードする *rcc02223*、*rcc02224*、*rcc02225* の 3 遺伝子が必須であることが明らかとなった (図 7)。この結果は、NflB と NflHDK が担うイセチオン酸分解経路が機能するために

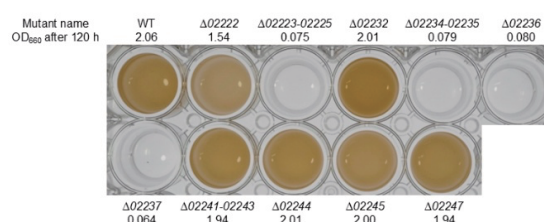


図 7. 5-1, 5-2 で探索した遺伝子の破壊株におけるイセチオン酸を硫黄源とした際の生育比較

WT と各種遺伝子破壊株を、イセチオン酸を硫黄源として嫌気光合成従属栄養条件で 120 h 生育させた。なお、Δに続く数字は破壊した遺伝子の *rcc* に続く locus tag (図 2) を、その下の数字は 120 h 培養した後の OD₆₆₀ を表す。

必須の遺伝子は、*ssuCAB* のみである可能性が示唆された。

7. nflHDK と nflB の異種発現による機能付与

前節 6. の結果から、NflHDK と NflB が担うイセチオン酸の同化経路が機能するためには、他に推定スルホン酸輸送体 SsuCAB (*rcc02223*、*rcc02224*、*rcc02225* にコードされるタンパク質) が必須である可能性が示唆された。

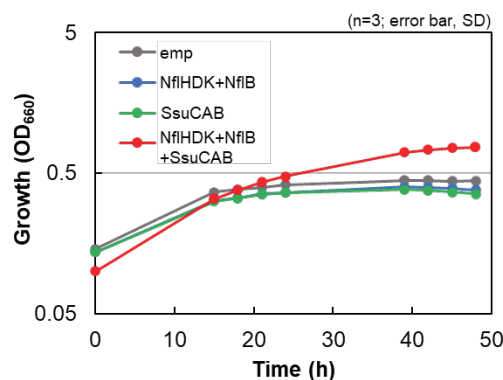


図 8. *C. sphaeroides* J001 株における NflHDK、NflB、SsuCAB によるイセチオン酸利用能付与

nflHDK と *nflB*、*ssuCAB*、および *nflHDK*、*nflB*、*ssuCAB* を共発現するプラスミドを *C. sphaeroides* J001 株に形質転換し、嫌気光合成従属栄養条件下において、イセチオン酸を単一硫黄源とした培地を用いて培養を行った。

この仮説を検証するために、*nflBHDK* 遺伝子を有さない近縁種 *C. sphaeroides* J001 株¹²において *nflBHDK* 及び *ssuCAB* の 7 遺伝子を異種発現させることで、イセチオン酸を硫黄源として同化する機能が付与されるか確認した。その結果、*nflBHDK* 及び *ssuCAB* それぞれを単独で形質転換した株ではイセチオン酸を含む培地での生育は見られなかったが、*nflBHDK* 及び *ssuCAB* の 7 遺伝子を導入した株において、有意なイセチオン酸を含む培地での生育向上が確認された (図 8)。この結果から、イセチオン酸を硫黄源として利用するための必要最小限の因子としてイセチオン酸のトラスポーター *SsuCAB* 及びイセチオン酸の脱硫反応を触媒する *NflBHDK* のみが必要であり、*NflHDK* はニトロゲナーゼのように専用の金属クラスター生合成に関わる酵素は必要としない可能性が高いことが示唆された。

8. まとめ

本研究では、*R. capsulatus* に保存された機能未知 *Nfl* の機能解析から、スルホン酸の一種、イセチオン酸の新規代謝経路を発見した。この *NflHDK* は、ラジカル SAM 酵素 *NflB* と共に機能し嫌気条件下でイセチオン酸を基質とした亜硫酸への分解反応を触媒すると考えられる。ニトロゲナーゼスーパーファミリーに属する酵素はいずれ還元コンポーネントから供給される電子を用いた還元反応を触媒する。そのため *NflHDK* も同様にイセチオン酸に対して還元反応活性を持つと推測される。本実験の結果から、*NflBHDK* を *IsrBHDK* (Isethionate reductase) と呼称することを提唱する (図 3)。イセチオン酸は、ハヤブサ 2 がリュウグウから持ち帰った試料においても検出されており¹³、非生物学的にも生成する硫黄化合物の一つと考えられる。*Isr* は地球の生命黎明期の嫌気的環境で、硫黄源獲得のために重要な役割を果たしたと推測される。

謝辞

本研究で使用した *C. sphaeroides* J001 株を分与いただきました久留米大学の原田二郎先生に感

謝申し上げます。また、本稿執筆の機会を下さった日本光合成学会並びに編集委員の方々に御礼申し上げます。

Received Mar 6, 2025; Accepted Jun 30, 2025; Published Oct 30, 2025.

参考文献

- Burén S, Jiménez-Vicente E, Echavarri-Erasun C, Rubio LM. 2020. Biosynthesis of nitrogenase cofactors. *Chem. Rev.* **120**:4921–4968.
- 藤田祐一、山川壽伯、山本治樹. 2018. 光合成生物に窒素固定酵素の活性を付与する～空気を肥料とする植物の作出を目指して～ *化学* **73**:29-33
- Fujita Y, Bauer CE. 2000. Reconstitution of light-independent protochlorophyllide reductase from purified BchL and BchN-BchB subunits. *In vitro* confirmation of nitrogenase-like features of a bacteriochlorophyll biosynthesis enzyme. *J. Biol. Chem.* **275**:23583–23588.
- Nomata J, Swem LR, Bauer CE, Fujita Y. 2005. Overexpression and characterization of dark-operative protochlorophyllide reductase from *Rhodobacter capsulatus*. *Biochim. Biophys. Acta* **1708**:229–237.
- Muraki N, Nomata J, Ebata K, Mizoguchi T, Shiba T, Tamiaki H, Kurisu G, Fujita Y. 2010. X-ray crystal structure of the light-independent protochlorophyllide reductase. *Nature* **465**:110–114.
- Nomata J, Mizoguchi T, Tamiaki H, Fujita Y. 2006. A second nitrogenase-like enzyme for bacteriochlorophyll biosynthesis: reconstitution of chlorophyllide *a* reductase with purified X-protein (BchX) and YZ-protein (BchY-BchZ) from *Rhodobacter capsulatus*. *J. Biol. Chem.* **281**:15021–15028.
- Zheng K, Ngo PD, Owens VL, Yang X, Mansoorabadi SO. 2016. The biosynthetic pathway of coenzyme F430 in methanogenic and methanotrophic archaea. *Science* **354**:339–342.
- Moore SJ, Sowa ST, Schuchardt C, Deery E, Lawrence AD, Ramos JV, Billig S, Birkemeyer C, Chivers PT, Howard MJ, Rigby SEJ, Layer G, Warren MJ. 2017. Elucidation of the biosynthesis of the methane catalyst coenzyme F430. *Nature* **543**:78–82.

9. North JA, Narrowe AB, Xiong W, Byerly KM, Zhao G, Young SJ, Murali S, Wildenthal JA, Cannon WR, Wrighton KC, Hettich RL, Tabita FR. 2020. A nitrogenase-like enzyme system catalyzes methionine, ethylene, and methane biogenesis. *Science* **369**:1094–1098.
10. Raymond J, Siefert JL, Staples CR, Blankenship RE. 2004. The natural history of nitrogen fixation. *Mol. Biol. Evol.* **21**:541–554.
11. Morimoto Y, Uesaka K, Fujita Y, Yamamoto H. 2024. A nitrogenase-like enzyme is involved in the novel anaerobic assimilation pathway of a sulfonate, isethionate, in the photosynthetic bacterium *Rhodobacter capsulatus*. *mSphere* **9**:e0049824.
12. Harada J, Mizoguchi T, Tsukatani Y, Yokono M, Tanaka A, and Tamiaki H. 2014. Chlorophyllide *a* oxidoreductase works as one of the divinyl reductases specifically involved in bacteriochlorophyll *a* biosynthesis. *J. Biol. Chem.* **289**: 12716-12726.
13. Yoshimura T, Takano Y, Naraoka, H., Koga, T. et al. (2023) Chemical evolution of primordial salts and organic sulfur molecules in the asteroid 162173 Ryugu. *Nat. Commun.* **14**:5284.

A nitrogenase-like enzyme is involved in the novel anaerobic assimilation pathway of a sulfonate, isethionate, in the photosynthetic bacterium *Rhodobacter capsulatus*

Yoshiki Morimoto ¹, Kazuma Uesaka ¹, Yuichi Fujita ¹, Haruki Yamamoto ¹

¹ Graduate School of Bioagricultural Sciences, Nagoya University, Nagoya, Japan.

解説特集

集光性アンテナ複合体研究の特異点

序文	日原 由香子（埼玉大）	80
解説 集光性アンテナ複合体フィコビリソームの人工改変と再構成技術開発	渡辺 智（東京農大）、中田 栄司（京都大）	81
解説 集光アンテナタンパク質 LHCI の機能解析	金 恩哲（日本大）	89
解説 環境適応残基を推定する機械学習手法 MIGRATE の開発と光合成アンテナタンパク質への適用	土方 敦司（東京薬科大）、嶺井 隆平（長浜バイオ大）、大森 聡（長浜バイオ大） 土屋 裕子（産業技術総合研究所）、白井 剛（長浜バイオ大）	96

解説特集

序文[‡]

埼玉大学 大学院理工学研究科

日原 由香子*

集光性アンテナ複合体は、太陽光を吸収し、その励起エネルギーをコア複合体へ渡すことで、光合成効率の向上に大きく寄与し、地球上の一次生産を支えている重要なタンパク質複合体である。地球が誕生して以来、大きく変わり続ける光環境のもと、そして光合成生物が様々な環境下に生息域を広げていく過程で、集光性アンテナ複合体は、利用可能な光エネルギーを最大限の効率で捕集するために、多様かつ柔軟な進化を遂げてきた。その全体像を把握することは、モデル生物種のみを扱う従来の研究スタイルでは不可能であったが、近年の様々な生物種の全ゲノム情報の充実、情報科学的手法の発達、また巨大な超分子複合体の構造解析を可能にするクライオ電子顕微鏡の進歩などの恩恵を受け、今、私たちは、強力なツールを手にして、集光性アンテナ複合体研究の新たなステージに立っている。

そのような状況下で、2023 年度より栗栖 源嗣氏（大阪大学）を領域代表とした「学術変革領域（A）光合成ユビキティ：あらゆる地球環境で光合成を可能とする超分子構造制御」、2024 年度より渡辺 智氏（東京農業大学）を領域代表とした「学術変革領域（B）復元細胞機能学：集光性アンテナ複合体の復元」が相次いで旗揚げした。学際的なアプローチで光合成超分子複合体を研究するスタンスは両領域に共通している。そこで学変 B 代表の渡辺氏と学変 A に所属する筆者は、領域間交流によって、さらに高次の研究展開があり得るのではないかと考え、2025 年 3 月に金沢で開催された第 66 回日本植物生理学会年会において、「集光性アンテナ複合体研究の特異点」と題したジョイントシンポジウムを開催した。このシンポジウムでは、惑星科学、情報科学、植物生理学、生化学、生体機能関連化学など、様々な切り口から集光性アンテナ複合体の進化と多様性の問題についてホットな議論が展開され、パネルディスカッションのために十分時間を確保したつもりだったが、あっという間に閉会の時間になってしまった。

今回、「光合成研究」の解説特集にお声掛けいただき、良い機会なので、再び両領域のジョイント企画として、同タイトルの特集を組もうと思い立った。シンポジウム講演者のうち、フィコビリソームの色素組成の改変に取り組んでいる渡辺氏、DNA ナノ構造体を用いたフィコビリソームの再構成に取り組んでいる中田栄司氏（京都大学）、時間分解蛍光分光や熱力学的解離速度分析などの様々なアプローチにより LHCII の機能解析に取り組んでいる金恩哲氏（日本大学）、異なる環境下に生育する生物種の光合成タンパク質のアミノ酸配列情報に機械学習を適用することで、環境適応に重要な部位の特定を試みている白井剛氏（長浜バイオ大学）に執筆をお願いした。読者の方々には、ぜひこれらの記事から、集光性アンテナ複合体研究の活気とその広がりを感じていただきたい。

最後にお忙しい中、快く依頼を受けて下さった執筆者、査読者の方々に、この場を借りて御礼申し上げます。

[‡]解説特集「集光性アンテナ複合体研究の特異点」

*連絡先 E-mail: hihara@mail.saitama-u.ac.jp

解説

集光性アンテナ複合体フィコビリソームの人工改変と再構成技術開発[†]¹東京農業大学 生命科学部 バイオサイエンス学科²京都大学 エネルギー理工学研究所渡辺 智^{1*}、中田 栄司²

シアノバクテリアが光を捕集するために備えているフィコビリソームは発色団であるビリンとタンパク質からなる複合体である。結合するビリンによって吸収する光波長が異なっており、これまでに多様なフィコビリソームが報告されている。本稿では、フィコビリソームの構成や構造について概説すると共に、ビリン合成酵素の異種発現で得られた改変型フィコビリソームや DNA ナノ構造体を用いた集光性アンテナ複合体構築の試みについて紹介する。

1. はじめに

光合成生物は進化の過程で、それぞれの生息環境に適した効率的な光捕集機構を発達させてきた。フィコビリソームは、シアノバクテリア、紅藻、灰色藻のチラコイド膜に局在する集光性アンテナ複合体であり、光エネルギーを光合成反応中心へと効率的に伝達し、化学エネルギーへの変換効率を高める役割を担う^{1,2}。

酸素発生型のグラム陰性光合成細菌であるシアノバクテリアは、湖、川、海洋などの水圏をはじめ、乾燥地、極地、洞窟など様々な環境に広く生息している。シアノバクテリアはその生理、生態のみならずフィコビリソームも多様であることが知られている。近年のクライオ顕微鏡の観察技術の発展に伴い、続々と多様なフィコビリソームの複合体構造が明らかとなってきた^{3,4,5,6}。

本稿ではシアノバクテリアのフィコビリソームを中心にその構造や機能について解説するとともに、細胞内のフィコビリソームの性能を人為的に改変する技術や、試験管内に再構成するための試みについて紹介する。

2. フィコビリソームの構造と多様性

フィコビリソームはロッドおよびコアサブユニットから構成される。シアノバクテリアに観察されるフィコビリソームの多くは、ロッドが放射状にコアに結合した構造であり、ロッドやコアを構成するタンパク質間、およびロッドとコアの複合体間には、リンカータンパク質によって連結されている（図1）。ロッドおよびコアサブユニットは複数種類の色素タンパク質（フィコビリタンパク質）から構成される。色素タンパク質は発色団として働く開環テトラピロール（ビリン）がアポタンパク質に共有結合している。ロッド部分は、ディスク状の三量体（ $(\alpha\beta)_3$ ）がさらに集合して六量体（ $[(\alpha\beta)_3]_2$ ）を形成した構造であり、フィコシアニン（PC）、フィコエリスリン（PE）、フィコエリスロシアニン（PEC）などが報告されている（図1）^{3,7,8}。

一方、コア部分はアロフィコシアニン（APC）で構成され、各モノマーに6個のフィコシアノビリリン（PCB）が結合している。シアノバクテリアのフィコビリソームは真核藻類と比べるとコン

[†]解説特集「集光性アンテナ複合体研究の特異点」

*連絡先 E-mail: s3watana@nodai.ac.jp

三円筒型フィコビリソーム(二種)の模式図

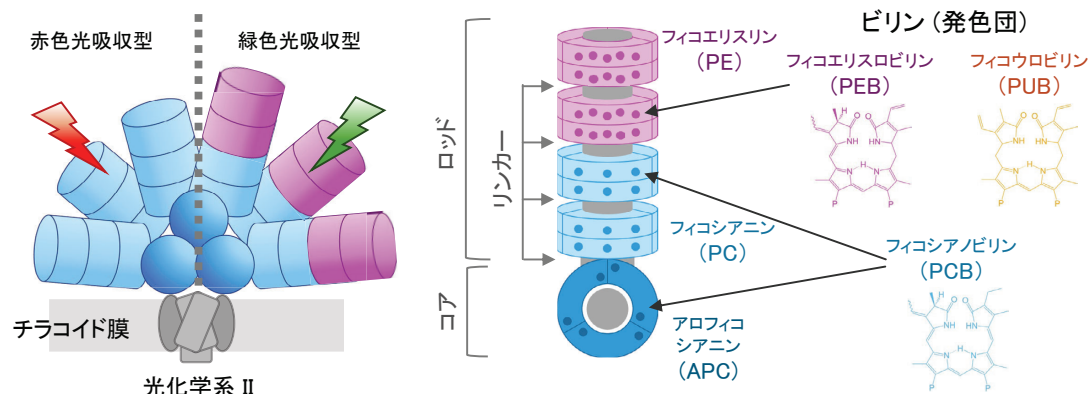


図 1. フィコビリソームの構造と結合するビリン

文献 (10) を元に作図。PE は PC に比べ発色団密度が高く種によって PEB/PUB の結合数が異なる。

バクトで単純な構造である。放射型フィコビリソームとしては中心コアが 2 つ (2 円筒状、*Synechococcus elongatus* PCC 7942、以後 *Synechococcus* 7942)⁶、3 つ (3 円筒状、*Synechococcus* sp. PCC 7002 (*Synechococcus* 7002) と *Synechocystis* sp. PCC 6803)^{3,5} または 5 つ (5 円筒状、*Nostoc* sp. PCC 7120、*Thermosynechococcus vulcanus* NIES-2134)^{5,9} のシリンダー構造などの様々なものがあることが知られている。またロッドが直接、光合成活性中心と結合した単純なフィコビリソーム (CpcL-フィコビリソーム) も報告されている⁴。クライオ電子顕微鏡 (Cryo-EM) 技術の発展により、近年これらのフィコビリソームの複合体構造が続々と決定されており (図 2)^{3,4,5,6}、ビリンの正確な空間配置、ロッドーコア間の間接部情報や構造多様性、リンカーの構造や役割

など、それぞれのフィコビリソームの詳細な情報が明らかとなりつつある。

3. フィコビリソーム発色団、ビリンの生合成

フィコビリソームのロッドの構成は生息環境に応じて異なっており、*Synechococcus* 7942 のような淡水種では、主にオレンジ光を効率よく吸収するために、PCB を結合した PC のみを用いている。これに対して、比較的深い海など、短波長光 (緑色光) が主な光源となる環境に生息するシアノバクテリア (たとえば *Synechococcus* sp. WH 7803 (*Synechococcus* 7803) は、PCB を含む PC に加えて、フィコエリスロビリン (PEB) が結合した PE を含むフィコビリソームを構築しており緑色光に適応している¹⁰。*Synechococcus* 7803 は、PE-I および PEII という 2 種類の PE を有し、そ

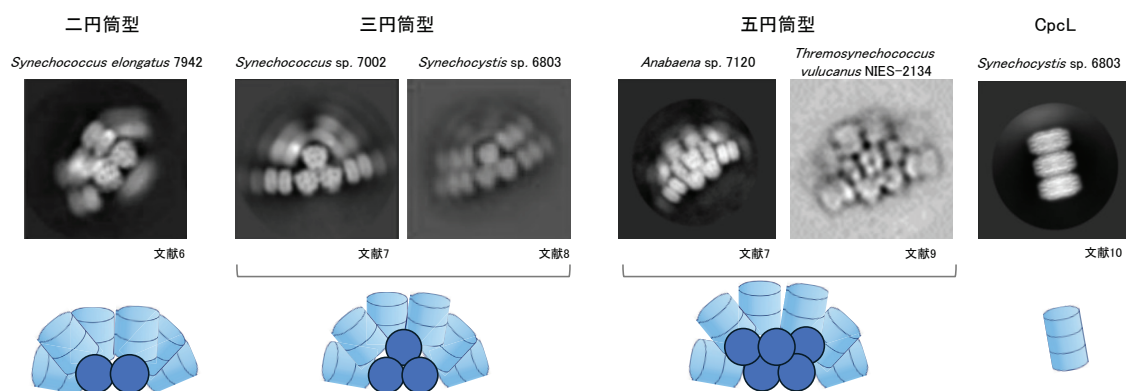


図 2. Cryo-EM により構造決定されたシアノバクテリアの多様なフィコビリソーム

モデルと共に文献 (6, 7, 9, 10) に掲載されている負染色電顕像の 2 次元クラス平均画像を示す。

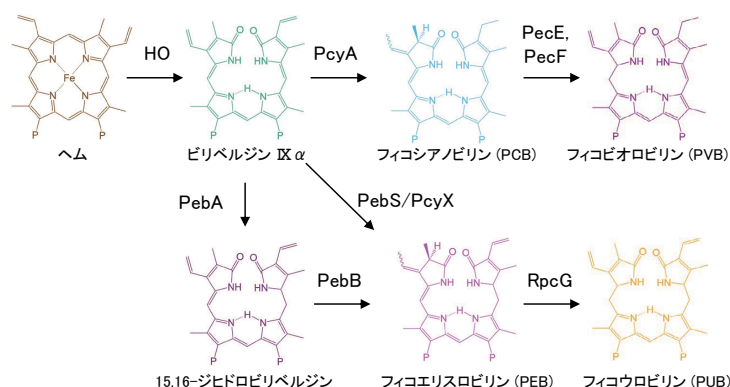


図 3. フィコビリソームに利用されるビリンの合成経路

れぞれ異なるアポタンパク質を含んでいる。PE-I には PEB が結合し、PE-II には PEB よりも短波長を吸収するフィコウロビン (PUB) が結合する。

PCB および PEB は、いずれもヘムから合成される共通の前駆体ビリベルジン IX α から合成される異性体であり、発色団としての共役二重結合数が異なる。PCB は、フェレドキシン依存性酸化還元酵素 PcyA によってビリベルジン IX α の部位特異的還元を受けて合成される¹¹。一方、*Synechococcus* 7803 において PEB は 15,16-ジヒドロビリベルジンを中間体として、PebA および PebB という 2 つのフェレドキシン酸化還元酵素によって段階的に生成される (図 3)。

Synechococcus 7803 において PUB は PEB を基質として RpcG が触媒するイソメラーゼ反応により合成される。フィコビオロブリン (PVB) は PCB より短波長側を吸収するビルンでありフィコエリスロシアニンに結合する。シアノバクテリア細胞内では PecE/PecF のリガーゼ・イソメラーゼ反応で合成されている。

合成されたビリンは、PC や PE などの色素複合体のアポタンパク質に共有結合される（表）。この結合反応は各ビリンに特異的なビリンリアーゼが触媒する。リアーゼの配列相同性に基づいた分類では 3 つのクラン（クラン 1: CpcS/CpeS 等; クラン 2: CpeZ 等; クラン 3: PecE/PecF, RpcG 等）と 30 のファミリーに分類されデータベース上で公開されている¹²。

PebA や PebB に加えて、PEB 生合成酵素として PebS や PcyX も報告されている^{13, 14}。興味深

いことに、これらの遺伝子は、シアノバクテリアに感染するファージや環境メタゲノム情報から同定された。さらに近年では、分子系統解析により、PcyA やフィコビリタンパク質が光合成を行わない従属栄養細菌に由来することが示唆されており、それらの細菌からシアノバクテリアがこれらの遺伝子を獲得・利用したという進化シナリオも提唱されている¹⁵。フィコビリソームが生命進化の中でどのように獲得され、利用されてきたのかについて、現在も議論が続いている。

4. フィコビリソームの補色順化

Fremyella diplosiphon や *Nostoc punctiforme* 等、いくつかのシアノバクテリアは、光環境に応じてフィコビリソームの構成を変化させる補色順化 (complementary chromatic acclimation) と呼ばれる適応機構を備えている¹⁶。これは緑色光や赤色光などの異なる波長にตอบสนองして、フィコビリソームを構成する PC や PE などの色素タンパク質が入れ替わる現象である。例えば赤色光環境下では PC が主成分のフィコビリソームが形成され、緑色光下では PE を多く含む構造へと切り替わることで、吸収可能な光のスペクトル領域を最適化する。補色順化では PE や PC に対応するアポタンパク質、ビリニン合成酵素、ビリニンリガーゼ、リンカータンパク質といった PBS 関連因子の発現レベルが大きく変化し、最終的にフィコビリソーム全体の構造と機能が再構築される¹⁶。

補色順化は単なる色素の量的変化ではなく、光質に応答するシグナル伝達系を介した遺伝子発現制御によって精緻に制御されている。代表的な

表.シアノバクテリアが利用する
ビリンの特徴

ビリン	吸収波長	色素複合体
PCB	620~650 nm (赤橙)	フィコシアニン(PC)、 アロフィコシアニン (APC)
PVB	~570 nm (青紫~緑)	フィコエリスロシアニン (PEC)
PEB	540~570 nm (黄緑~緑)	フィコエリスリン (主にPE-I)
PUB	490~500 nm (青緑~青)	フィコエリスリン (主にPE-II)

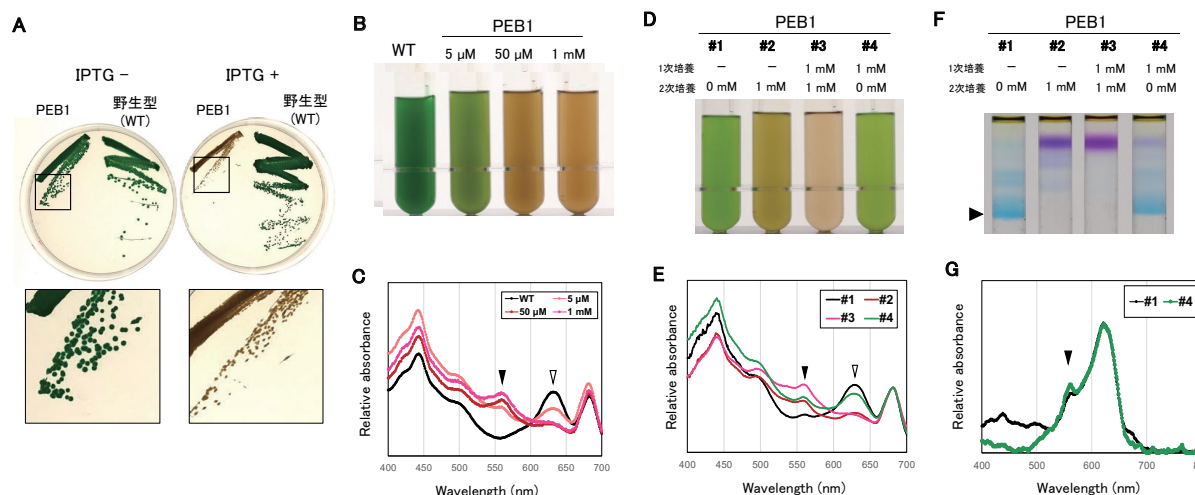


図 4. IPTG 濃度依存的に PEB を合成する *Synechococcus* 7942 PEB1

(A) 寒天培地での生育の様子。(B, C) *PebA*, *PebB* を誘導した際の液体培地での生育の様子 (B) と細胞の吸収スペクトル (C)。(D, E) 細胞色の可逆的变化。培養液 (D) と吸収スペクトル (E) を示す。(F, G) フィコビリソーム複合体の解析。ショ糖密度勾配超遠心分離後のサンプル (F) とフィコビリソーム複合体 (F, 矢印) の吸収スペクトル (G)。(C), (E), (G) の黒矢印は PEB (560 nm) の、白矢印は PCB (640 nm) のピークである。

制御系としては、緑色光センサー *RcaE* とそれに連動する転写因子 *RcaF*, *RcaC* などが知られており、これらが光環境に応じたフィコビリソームの構成の転換を統御する⁷。*RcaE* に近縁な光センサーはシアノバクテリアに広く保存されていることからシアノバクテリオクロムと呼ばれ、シアノバクテリアに特異的な光受容体として精力的に研究されている^{17, 18, 19}。

5. EB 合成酵素異種発現による影響の解析とキメラ型フィコビリソームの構築

フィコビリソーム関連遺伝子は、シアノバクテリアのゲノム中に機能クラスターとして配置されている。前述のように、フィコビリソームは水平方向の遺伝子移動 (水平伝播) を介して獲得・進化してきたと考えられているが¹⁰、この水平伝播の過程においてフィコビリソームが異種由来の構成要素をどの程度受け入れることができるのか、その進化的可塑性は未だ明らかではない。

重要な先行研究として、*Synechococcus* 7002 において、外来性の *PebA* および *PebB* を強く恒常的に発現させた結果、PEB の蓄積により細胞が褐色化する現象が観察されている²⁰。この褐色細胞では *Synechococcus* 7002 が PEB に対応するビリ

ンリガーゼを持っていないにもかかわらず PEB が内在性の *CpcA* に結合しており、PC アポタンパク質は PEB を許容できることが示されている。しかしながら、PEB を合成した褐色の *Synechococcus* 7002 の表現型は極めて不安定であり、PEB が結合した *CpcA* がフィコビリソームに組み込まれ、光捕集能に寄与するかどうかについては未解明であった。

渡辺らは、遺伝子操作が容易な *Synechococcus* 7942 において *PebA*-*PebB* を誘導剤 (IPTG) 依存的に発現する株 (*Synechococcus* 7942 PEB1) を構築し、細胞内での PEB 量を人為的にコントロールすることに成功した²¹。*Synechococcus* 7942 PEB1 は IPTG を含まない培地では野生株と同様の緑色であるが、IPTG を添加した場合、濃度依存的にコロニーや培養液の色が茶色に変化した (図 4A, B)。培養液の吸収スペクトルを測定すると IPTG を添加した培地で培養した細胞は PEB の吸収波長である 560 nm にピークが現れた (図 4C)。IPTG を添加して *PebA*-*PebB* を発現しつづけると、青緑色の *Synechococcus* 7942 の培養液は茶色になり、さらに誘導剤を添加して培養を続けると培養液はピンク色へと変色した。誘導剤を抜くと茶色だった細胞色は青緑色に戻ることも示

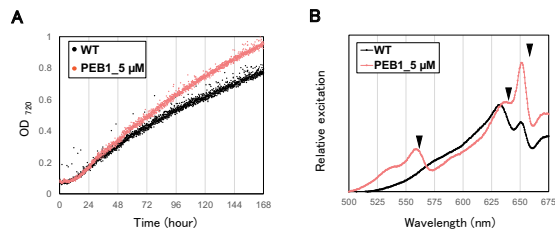


図 5. *Synechococcus* 7942 PEB1 の緑色光利用能
緑色光 (530 nm, $150 \mu\text{mol photons m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) で野
生株 (WT) と PEB1 株を培養した際の増殖
(A) および光化学系 II (695 nm) の低温励起
スペクトル (B) を示す。

され可逆的に制御できることもわかった (図 4D, E)。

青緑色、茶色、ピンク色に変色したそれぞれの細胞からフィコビリソームを取り出して比較すると、茶色とピンク色のフィコビリソームは複合体構造が壊れていることが示された (図 4F, #2 および #3)。一方、IPTG を含まない培地で生育させた緑色の *Synechococcus* 7942 PEB1 株から得られたフィコビリソーム複合体 (図 4F, #1 および #4) の吸収スペクトルを調べた結果、560 nm にピークが出現したことから (図 4G)、このフィコビリソームは PEB と PCB を併せ持つキメラ型であると考えられた。

前述のように PEB は緑色の光を吸収する性質を持つ。そこで *Synechococcus* 7942 PEB1 株にごく微量 (5 μM) の IPTG を添加してフィコビリソームの緑色光利用能を検証した。緑色の光のもとで光合成の活性と増殖を調べたところ、キメラフィコビリソームを持つシアノバクテリアは野生株よりも増殖したこと (図 5A)、さらに光化学系 II (695 nm) の低温励起スペクトルから 560、630、650 nm (それぞれ PEB 結合 PC、PC、APC に相当) のピークが検出されたことから *Synechococcus* 7942 PEB1 株は効率的に緑色光を光合成に利用できることが示された (図 5B)。つまり、過剰な PEB は PCB 型フィコビリソームを崩壊させるが、微量の PEB であれば PCB 型フィコビリソームは複合体構造を維持したまま PEB を受け入れられるということがわかった (図 6)。

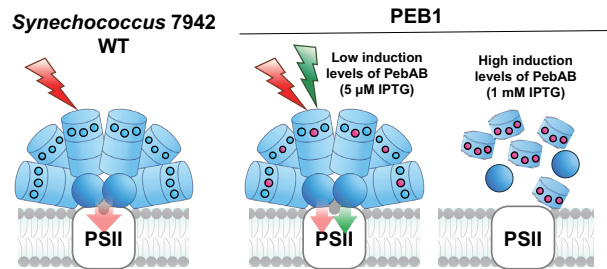


図 6. キメラ型フィコビリソームの機能モデル
野生株 (WT) では PEB 型 PC を利用するのに対し (左)、PEB1 株は PEB が結合した PC を有していると考えられる (中央)。PEB が過剰に存在すると複合体は崩壊する (右)

PEB を過剰に蓄積した場合、フィコビリソームが崩壊するという点は *Synechococcus* 7942 のみならず *Synechococcus* 7002 でも同様である。しかし *Synechococcus* 7942 では IPTG による厳密な遺伝子発現制御が可能であり、PebA、PebB の発現量を調節できたことが今回の発見に繋がったと考えている。今後の展望としては、多くの PEB を含みつつ、より安定な複合体を構築することができれば、さらに効率的に緑色光を吸収できるようになる可能性がある。なぜ PEB を過剰に蓄積するとフィコビリソームが崩壊したのか、その原因は未だ明らかにはなっていないが、ビリンが結合するアポタンパク質との相互作用、構造安定性が深く関わっていると考えられる。また *Synechococcus* 7942 PEB1 細胞内におけるキメラ型フィコビリソームの構造を Cryo-EM で解析することで、細胞内での均一性や構造多様性など新しい知見が得られると考えられる。

6. おわりに：天然を超える集光性アンテナ複合体の創成にむけた挑戦

2024 年に採択されて開始した文科省科学研究費助成事業学術変革領域 (B) 「復元細胞機能学：集光性アンテナ複合体の復元」では、フィコビリソームの構造的特徴をさらに解明するとともに、それらの知見を応用し、自然界のフィコビリソームを超える性能を有する新たなフィコビリソームの創出を目指して連携して研究を進めている。

中田らは、これまでに DNA ナノ構造体上に機能性タンパク質を配置する技術「モジュール型ア

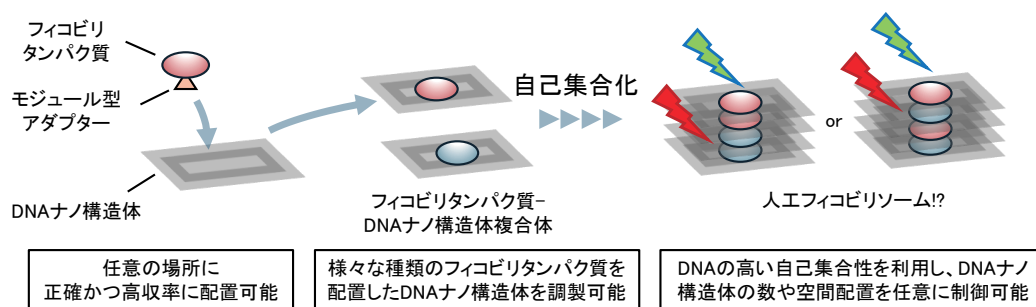


図7. DNA ナノ構造体をインターフェイスとした集光性アンテナ複合体 (2種類のフィコビリタンパク質の場合)

アダプター法」^{22,23,24,25}を開発しており、高収率かつ高い直交性を持って複数種類のタンパク質をDNA ナノ構造体上の任意の場所に配置することに成功している。この技術を活用して、試験管内で複数種類の酵素が関与する代謝反応の効率にその分子配置がどのように影響するのかについて検討・報告している^{24,26}。現在は、このような要素技術をフィコビリソームへと適用することで、フィコビリソームを人為的に再構築することを目指している(図7)。具体的には、フィコビリタンパク質をDNA ナノ構造体に配置できるように、モジュール型アダプターを融合したキメラフィコビリタンパク質を調製し、モジュール型アダプターの結合部位を導入したDNA ナノ構造体上に配置する。その上で、DNA ナノ構造体を自在に組み合わせて自己集合化させることで、フィコビリタンパク質の空間配置を自在にコントロールし、その空間配置と機能(エネルギー移動効率など)の相関関係を導出することを目指している。DNA ナノ構造体は、その高い配列認識性から様々な組み合わせを比較的容易に試すことができるため、天然にはない順序で配置した場合にどのような機能を発揮するのかなどを比較評価することができ、その知見をシアノバクテリアにフィードバックすることで新しい機能を持ったフィコビリソームを持つ人工シアノバクテリアの構築も可能であると考えている。さらに試験管内では、種の垣根を越えたフィコビリタンパク質を組み合わせることも可能であるため、天然を凌駕するような機能を発揮できる組み合わせをも見出されるのではないかと期待している。また、シアノバクテリアから抽出してきたリンカーを介して構築されているフィコビリソーム

の部分構造(ロッド)をDNA ナノ構造体に配置する戦略についても検討しており、DNA ナノ構造体をインターフェイスとしたフィコビリソームの工業的利用についても本学術変革領域から発信できるように準備を進めているところである。これらの研究成果の詳細については、別の機会に改めてお示しできればと考えている。

謝辞

本解説記事で紹介した筆者らの研究は、学術変革領域(B)「復元細胞機能学」の支援のもと、東京農業大学 バイオサイエンス学科 細胞ゲノム生物学研究室および京都大学 エネルギー理工学研究所 生体分子組織化学研究分野において行われました。領域および研究室のメンバーの皆様に感謝いたします。フィコビリソームの解析については東京大学 総合文化研究科の池内昌彦先生、東京都立大学理学部の成川礼先生、渡辺麻衣先生との共同研究による成果です。この場をお借りして厚く御礼申し上げます。最後に、本執筆の機会を頂きました埼玉大学の日原由香子先生に感謝申し上げます。

Received Jul 30, 2025; Accepted Aug 20, 2025; Published Oct 30, 2025.

参考文献

- Adir N, Bar-Zvi S, Harris D. The amazing phycobilisome. *Biochim. Biophys. Acta Bioenerg* **1861**, 148047 (2020).
- Grossman AR, Schaefer MR, Chiang GG, Collier JL. The phycobilisome, a light-harvesting complex responsive to environmental conditions. *Microbiol. Rev.* **57**,

- 725-749 (1993).
3. Dominguez-Martin MA, *et al.* Structures of a phycobilisome in light-harvesting and photoprotected states. *Nature* **609**, 835-845 (2022).
4. Zheng L, *et al.* Cryo-EM and femtosecond spectroscopic studies provide mechanistic insight into the energy transfer in CpcL-phycobilisomes. *Nat. Commun.* **14**, 3961 (2023).
5. Zheng L, *et al.* Structural insight into the mechanism of energy transfer in cyanobacterial phycobilisomes. *Nat. Commun.* **12**, 5497 (2021).
6. Zheng Z, *et al.* The structure of phycobilisome with a bicylindrical core from the cyanobacterium *Synechococcus elongatus* PCC 7942. *bioRxiv* 2025.04.28.650843, (2025).
7. Hirose Y, *et al.* Diverse Chromatic acclimation processes regulating phycoerythrocyanin and rod-shaped phycobilisome in cyanobacteria. *Mol. Plant* **12**, 715-725 (2019).
8. Sanchez-Baracaldo P, Bianchini G, Di Cesare A, Callieri C, Christmas NAM. Insights into the evolution of picocyanobacteria and phycoerythrin genes (mpeBA and cpeBA). *Front Microbiol.* **10**, 45 (2019).
9. Kawakami K, *et al.* Core and rod structures of a thermophilic cyanobacterial light-harvesting phycobilisome. *Nat. Commun.* **13**, 3389 (2022).
10. Six C, *et al.* Diversity and evolution of phycobilisomes in marine *Synechococcus* spp.: a comparative genomics study. *Genome biology* **8**, R259 (2007).
11. Frankenberg N, Mukougawa K, Kohchi T, Lagarias JC. Functional genomic analysis of the HY2 family of ferredoxin-dependent bilin reductases from oxygenic photosynthetic organisms. *The Plant cell* **13**, 965-978 (2001).
12. Bretaudeau A, *et al.* CyanoLyase: a database of phycobilin lyase sequences, motifs and functions. *Nucleic Acids Res.* **41**, D396-401 (2013).
13. Dammeyer T, Bagby SC, Sullivan MB, Chisholm SW, Frankenberg-Dinkel N. Efficient phage-mediated pigment biosynthesis in oceanic cyanobacteria. *Curr. Biol.* **18**, 442-448 (2008).
14. Ledermann B, Beja O, Frankenberg-Dinkel N. New biosynthetic pathway for pink pigments from uncultured oceanic viruses. *Environmental microbiology* **18**, 4337-4347 (2016).
15. Rockwell NC, Martin SS, Lagarias JC. Elucidating the origins of phycocyanobilin biosynthesis and phycobiliproteins. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **120**, e2300770120 (2023).
16. Kehoe DM, Gutu A. Responding to color: the regulation of complementary chromatic adaptation. *Annu. Rev. Plant. Biol.* **57**, 127-150 (2006).
17. Fushimi K, Narikawa R. Phytochromes and Cyanobacteriochromes: Photoreceptor molecules incorporating a linear tetrapyrrole chromophore. *Adv. Exp. Med. Biol.* **1293**, 167-187 (2021).
18. Ikeuchi M, Ishizuka T. Cyanobacteriochromes: a new superfamily of tetrapyrrole-binding photoreceptors in cyanobacteria. *Photochem. Photobiol. Sci.* **7**, 1159-1167 (2008).
19. Rockwell NC, Lagarias JC. Cyanobacteriochromes: A rainbow of photoreceptors. *Annu. Rev. Microbiol.* **78**, 61-81 (2024).
20. Alvey RM, Biswas A, Schluchter WM, Bryant DA. Effects of modified phycobilin biosynthesis in the cyanobacterium *Synechococcus* sp. strain PCC 7002. *J. Bacteriol.* **193**, 1663-1671 (2011).
21. Sato M, *et al.* Functional Modification of cyanobacterial phycobiliprotein and phycobilisomes through bilin metabolism control. *ACS Synth. Biol.* **13**, 2391-2401 (2024).
22. Nakata E, Dinh H, Ngo TA, Saimura M,

- Morii T. A modular zinc finger adaptor accelerates the covalent linkage of proteins at specific locations on DNA nanoscaffolds. *Chem. Commun. (Camb)* **51**, 1016-1019 (2015).
23. Nguyen TM, Nakata E, Saimura M, Dinh H, Morii T. Design of modular protein tags for orthogonal covalent bond formation at specific DNA sequences. *J. Am. Chem. Soc.* **139**, 8487-8496 (2017).
24. Nguyen TM, Nakata E, Zhang Z, Saimura M, Dinh H, Morii T. Rational design of a DNA sequence-specific modular protein tag by tuning the alkylation kinetics. *Chem. Sci.* **10**, 9315-9325 (2019).
25. Zhang Z, *et al.* Tuning the reactivity of a substrate for SNAP-Tag expands its application for recognition-driven DNA-protein conjugation. *Chemistry* **27**, 18118-18128 (2021).
26. Ngo TA, Nakata E, Saimura M, Morii T. Spatially organized enzymes drive cofactor-coupled cascade reactions. *J. Am. Chem. Soc.* **138**, 3012-3021 (2016).

Artificial modification and development of reconstitution technology of light-harvesting antenna complex phycobilisome

Satoru Watanabe ¹, Eiji Nakata ²

¹ Department of Bioscience, Tokyo University of Agriculture

² Institute of Advanced Energy, Kyoto University

解説

集光アンテナタンパク質 LHCII の機能解析[†]

日本大学 文理学部 生命科学科
金 恩哲*

緑色植物の主要な集光アンテナタンパク質である Light-harvesting complex II (LHCII) は、光を吸収してそのエネルギーを光化学系 II の反応中心へ効率的に伝達する「集光」機能を担う。さらに、過剰光による障害を防ぐため励起エネルギーを散逸する「光防御」機能も果たす。本稿では、LHCII のこのような機能に焦点を当て、その解析手法を解説する。具体的には、時間分解蛍光分光による集光効率と光防御能力の評価、熱力学的解離速度分析による LHCII の結合特性解析方法を紹介する。加えて、分子構造に基づくエネルギー移動ネットワーク解析を通じて、LHCII の機能を分子レベルで理解する試みなど多角的な研究アプローチについても紹介する。

1. はじめに

維管束植物や緑藻は、光を効率的かつ安全に利用するために集光アンテナタンパク質 LHCII (light-harvesting complex II) を活用している¹。LHCII は、クロロフィルとカロテノイドを含む膜タンパク質であり、光の吸収と光化学系への励起エネルギー伝達を担う。

LHCII の主な機能は、太陽光を効率よく吸収し、その励起エネルギーを光化学系 II (photosystem II; PSII) の反応中心へ効率的に伝達する「集光」である。PSII と安定的に結合した超複合体を形成することで、効率的かつ安定したエネルギー伝達を行う^{2,3,4} (図 1)。一方、過剰な光により光酸化ダメージの危険性が高まる場合には、励起エネルギーを熱として散逸させる「非光化学消光 (non-photochemical quenching; NPQ)」を行う^{5,6}。また、PSII から解離し集合体 (aggregate) を形成することでエネルギー散逸をさらに強化することが知られている⁷。さらに、光質や光量の変動に応じて、LHCII は PSII から解離し、光化学系 I

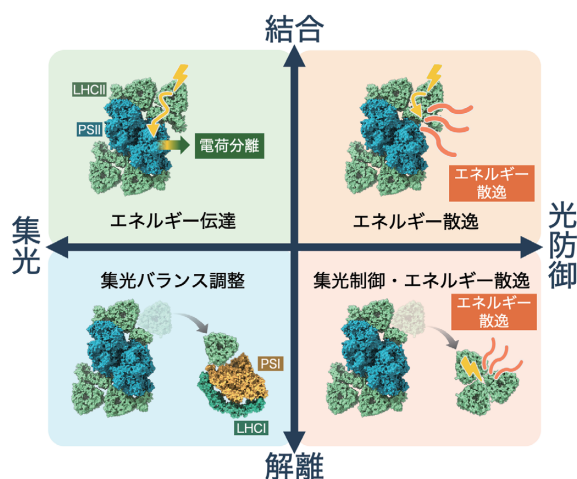


図 1. 集光アンテナタンパク質 LHCII の機能と制御 LHCII の結合・解離と集光・光防御状態の組み合わせによる柔軟な制御仕組み

(PSI) と結合して励起エネルギーを伝達する「ステート遷移」も行う。これは、PSI と PSII の励起エネルギーバランスの調整にも寄与する重要な制御機構である^{8,9}。このように、LHCII は光環境に応じて、集光と光防御という二重の機能を、光

[†]解説特集「集光性アンテナ複合体研究の特異点」

*連絡先 E-mail: kim.eunchul@nihon-u.ac.jp

化学系との結合・解離状態を活かして動的に切り替える機構を備えている。

本解説では、LHCII の機能についての理解を深めることを目的とする。単離した光化学系超複合体を用いた多角的アプローチを紹介し、LHCII の機能を総合的に考察する。

2. 集光機能の解析

LHCII の「集光機能」は、クロロフィルにおける励起エネルギーが非放射失活（熱として散逸）や放射失活（蛍光発光）、三重項形成などの内在的緩和（intrinsic relaxation）によって失われる前に、いかに迅速に効率よく光化学系の反応中心に伝達されるのかで評価できる。

この集光機能の定量的評価に広く用いられているのは、PSII 内部の $Q_A \rightarrow Q_B$ 電子移動を阻害する DCMU を処理した後、クロロフィル蛍光誘導曲線（fluorescence induction curve）を解析する手法である^{10,11}。PSII の反応中心（reaction center; RC）で電荷分離が起こると、P680 が酸化（ $P680^+$ ）され、 Q_A は電子を受け取って還元される（ Q_A^- ）。通常は Q_A から Q_B へ電子が伝達されるが、DCMU 処理下では、 Q_B への電子移動が阻害されるため、 Q_A^- 状態が長時間維持される（室温での完全な再酸化には約 20 分かかる¹²）。 Q_A が還元された状態では、次の励起エネルギーを受け取っても電荷分離を起こせず、この状態を閉鎖状態（closed state）という。

暗適応した PSII の RC は、DCMU 処理後も開放状態（open state）であり、励起エネルギーは通常どおり電荷分離に利用される。一度電荷分離が起こった RC は閉鎖状態となり、その後の励起エネルギーを電荷分離に利用できなくなる（図 2A）。このとき励起エネルギーは、蛍光または熱として放出されるため、蛍光収率が上昇して最大値（ F_m ）になる。このような条件で蛍光収率が F_m まで立ち上がる速度は、PSII の機能的アンテナクロスセクション（functional antenna cross section）として解析され、これは LHCII から RC への励起エネルギー伝達速度とアンテナサイズを反映している（図 2B）^{13,14}。

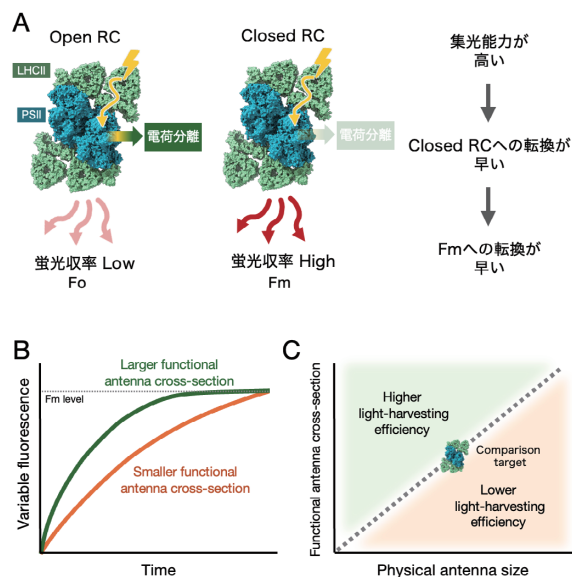


図 2. 蛍光誘導曲線を用いた集光機能解析

(A) 光化学系 II (PSII) の反応中心 (RC) の開放状態 (Open RC) と閉鎖状態 (Closed RC) の蛍光収率と集光能力との関係。集光能力が高い場合、RC の閉鎖および最大蛍光 (F_m) への到達が速くなる。(B) DCMU 処理後の蛍光誘導曲線解析による機能的アンテナクロスセクション (functional antenna cross-section) の比較。緑色と橙色の線はそれぞれアンテナサイズが大きい場合と小さい場合を示す。(C) 物理的アンテナサイズと機能的アンテナクロスセクションの関係から算出される集光効率の評価。緑色と橙色の領域はそれぞれ集光効率が大きい場合と小さい場合を示す。

従来、この手法は葉や葉緑体、チラコイド膜懸濁液などに適用され、得られた蛍光誘導曲線は PSII あたりのアンテナサイズ (LHCII 結合数) に強く依存するため、集光「効率」というよりも「アンテナサイズ」の比較に主に用いられてきた^{13,14}。

しかし近年、構成タンパク質比が既知の単離 PSII-LHCII 超複合体を用いることで、物理的アンテナサイズ (LHCII 結合数) を把握した条件下で集光効率を評価できるようになった¹⁵。この場合、機能的アンテナクロスセクションを物理的アンテナサイズと比較することで、集光効率を解析することができ（図 2C）、複合体の形態や環境条件による集光効率を比較することが可能となる¹⁵。さらに、このアプローチは P700 酸化曲線解析

にも適応可能であり、単離 PSI-LHCI 超複合体の集光効率解析にも応用可能である¹⁶。

以上のように、従来の「機能的アンテナクロスセクション」の比較にとどまらず、励起エネルギー伝達効率そのものを定量的に評価することが可能となっている。

3. 光防御機能の解析

HCII が担うもう一つの重要な機能は「光防御」である。強光条件下では、過剰な励起エネルギーが光化学的に利用されず、活性酸素種 (ROS) を介した光障害の原因となる¹⁷。LHCII はこのような過剰エネルギーを熱として散逸する NPQ を行う役割も果たす^{6,7}。

NPQ に関する複数のメカニズムの中 qE (energy-dependent quenching) はチラコイドルーメンの pH 低下によって活性化される^{18,19}。そのため、qE は中性 pH と酸性 pH でのクロロフィル蛍光寿命 (fluorescence lifetime) を比較することで評価できる。PSII-LHCII 超複合体の環境が中性 pH の時、励起エネルギーはクロロフィルの非放射失活 (熱として散逸) や放射失活 (蛍光発光)、三重項形成などの内在的緩和や反応中心による

電荷分離に使用される (図 3A)。一方、PSII-LHCII 超複合体の環境が酸性 pH の時は、NPQ が活性化され、励起エネルギーは熱としても緩和され、蛍光寿命は短縮される (図 3B)。このような蛍光寿命の短縮は、カロテノイドへ励起エネルギー移動による消光²⁰、クロロフィルとカロテノイド間の電荷移動状態 (Charge transfer state) を介した消光²¹、クロロフィル間の電荷移動状態を介した消光²² によって、励起エネルギーが熱へと迅速に散逸することによって知られている。

単離した PSII-LHCII の光防御能力は、時間分解 蛍光 分光 (time-resolved fluorescence spectroscopy) による蛍光寿命測定によって定量化できる (図 3C)。qE が活性化されていない中性 pH と、qE が活性化されている酸性 pH 条件で蛍光寿命を測定し、その二つの蛍光寿命をもとに算出式を用いることで、NPQ 量子収率 Y (NPQ) を導出できる^{15,23} (図 3D)。蛍光寿命 τ は「励起状態が失活する総速度定数 (rate constant)」の逆数であり、中性条件では $\tau_{neutral\ pH} = 1/(k_c + k_p)$ 、酸性条件では qE による追加の消光速度 k_{qE} が加わるため $\tau_{acidic\ pH} = 1/(k_c + k_p + k_{qE})$ と表せる。この関係から、NPQ

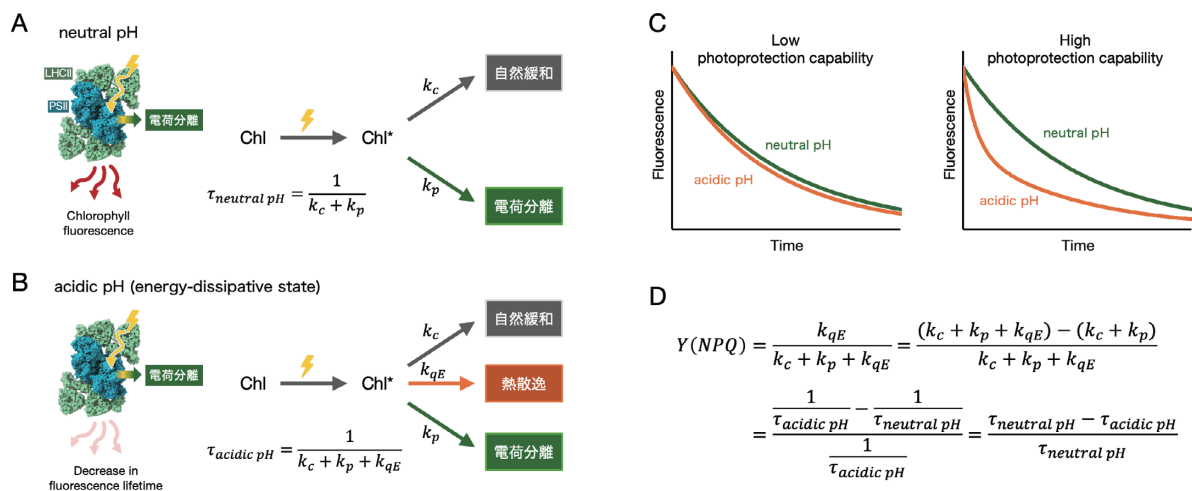


図 3. 蛍光寿命を用いた光防御機能解析 (A, B) 中性 pH (neutral pH) および酸性 pH (acidic pH) 条件下における PSII-LHCII 超複合体での励起エネルギーの経路とクロロフィル蛍光寿命 (τ)。 k_c は自然緩和 (内在的緩和)、 k_p は電荷分離、 k_{qE} は熱散逸 (qE) への速度定数である。酸性条件では熱散逸経路が活性化し、蛍光寿命が短縮する。(C) 光防御能力 (qE) が低い場合と高い場合に観察される蛍光減衰曲線の例。中性 pH と酸性 pH 条件での蛍光寿命の差が小さい場合は低い光防御 (左)、差が大きい場合は高い光防御能力を意味する。(D) 蛍光寿命の差に基づく非光化学消光 (NPQ) の量子収率 Y(NPQ) の算出式。

の量子収率は $Y(NPQ) = (\tau_{neutral\ pH} - \tau_{acidic\ pH}) / \tau_{neutral\ pH}$ と導出できる。このアプローチにより、光化学系複合体における qE 能力を定量的に評価でき、LHCII の構造的変化や環境応答との関連性を探るうえでも有効である。

4. 結合・解離特性の解析

LHCII の PSII コア複合体への結合と分離は、集光効率および光防御機構を動的に制御する要となる過程である。特に強光環境下では、PSII-LHCII 超複合体から解離した LHCII が膜上で凝集 (aggregation) し、過剰な励起エネルギーを熱として散逸させる qE に寄与することが知られている⁷。また、ステート遷移に伴う LHCII の結合状態の変化も、集光と光防御の切り替えに重要な役割を果たすと考えられている^{8,9}。さらに、LHCII が結合する相手によってクロロフィルの配置が影響を受けクロロフィル間の相互作用にも関係することが示唆されている²⁴。

しかし、LHCII のような膜タンパク質の結合に関する定量的研究はまだ不十分であり、結合・解離を制御する分子機構やその調節因子は十分に解明されていない。

LHCII と光化学系の結合について、その結合エネルギーを定量的に解析するためとして、熱力学的な解離速度の測定が用いられている²⁵。LHCII が PSII に結合している状態には、吸収したエネルギーを反応中心へ伝達するため LHCII の蛍光収率は低い (図 4A)。一方、LHCII が解離すると、PSII と異なる LHCII 特有の蛍光ピーク (77 K で約 678 nm にピーク) と蛍光寿命 (2~4 ns) が見られる (図 4B、4C)。特に、蛍光寿命の特性は重なるスペクトル分析より定量的な分析を可能にする²⁵。77 K 蛍光スペクトルは、試料温度を一定に保持し、測定用に分取して取得する。蛍光寿命は、蛍光寿命測定装置のサンプルホルダー温度を制御することで測定できる。これらの分光指標を用いることで、LHCII が解離する過程のキネティクスを分析できる (図 4D)。

さらに、異なる温度で、温度を一定に保ちながら、分光指標 (蛍光寿命) の時間変化を測定する

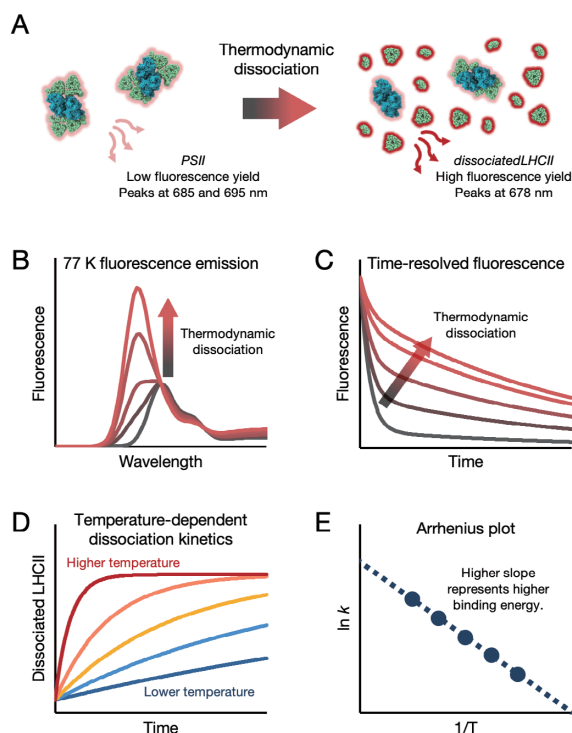


図 4. 熱力学的な解離速度を用いた結合エネルギー解析

(A) PSII-LHCII 超複合体と LHCII が解離した状態での蛍光特性。LHCII が解離している際に見られる (B) 液体窒素温度 (77 K) で観測される蛍光スペクトルの変化と (C) 蛍光寿命の変化 (D) 異なる温度条件 (約 4°C から 37°C の温度範囲) における LHCII の解離キネティクス。 (E) Arrhenius プロットによる結合エネルギーの算出。k は解離速度定数、T は温度。高い傾きは、より高い結合エネルギーを表す。

ことで、解離速度定数 (k) の温度依存性を取得できる。得られた k を用いて Arrhenius プロット ($\ln k$ vs $1/T$) を作成することで (図 4E)、活性化エネルギー、すなわち解離に要するエネルギー障壁 (実効的な結合エネルギー) を定量化できる。この解析により、LHCII と光化学系との結合親和性や構造的柔軟性の違いを比較することが可能となる。実際にこのような分析を用いて、pH 条件による LHCII の結合エネルギーの変化を分析した²⁶。緑藻クラミドモナスの PSII-LHCII 超複合体の分析の結果、複数存在する LHCII トリマーのうち、最も強く結合しているもの (S-LHCII) だけが酸性 pH により結合が弱まることが明らかとなった²⁶。

5. エネルギー移動のシミュレーション解析

LHCII の機能を分子レベルで理解するには、タンパク質分子構造に基づいた解析が不可欠である。近年、クライオ電子顕微鏡により高分解能で解かれた PSII-LHCII 超複合体の分子構造²⁷を基盤に、LHCII から反応中心までの励起エネルギー移動をシミュレーションする研究を行なった²⁸。

PSII-LHCII 超複合体内の各クロロフィルの位置、配向、環境からサイトエネルギーと励起エネルギーの伝達確率を計算することで、エネルギー移動ネットワークを作成し可視化できる²⁸。この解析では、計算の効率を向上するため、クロロフィルのグループを Redfield theory に基づいたカップリングの強さを基準にドメイン化しネットワークを構築する (図 5)。

得られたネットワークを用いて、クロロフィルが吸収したエネルギーがどのくらいの確率で反応中心まで伝達され、電荷分離に使用されるかをシミュレーションできる。これにより、集光効率 (例: Fv/Fm) や、qE に関与したクロロフィルでエネルギー散逸が活性化した場合の散逸の効率 (Y(NPQ)) を推定できる。また、励起エネルギーがどのルートを経て反応中心に到達するのか、各クロロフィルドメイン内と間のダイナミクスを解析することもできる。

このアプローチは、実際には存在しない仮想的なシステム、例えばクロロフィル a と b を入れ替えたモデルなどの解析にも応用可能であり²⁸、新

たな研究の可能性を広げる。また、時間分解蛍光や吸収スペクトルのシミュレーションと実験データを比較することで、モデルの最適化や実験の補完にも役立つ。

6. おわりに: LHCII 研究の展望

本稿では、LHCII が担う「集光」と「光防御」という二重の機能について解説した。また、蛍光誘導曲線、蛍光寿命、熱力学的解離、エネルギー移動ネットワーク解析といった多様な手法を通じて、LHCII 機能を探るためのアプローチを紹介した。

今後の研究課題としては、LHCII の構造・機能・動態を総合的に理解することが挙げられる。特に、集光と光防御という相反する機能を可能にする分子的基盤、その柔軟性が光環境の変動に応じてどのように制御されるのかといった調節機構の解明が求められる。

集光アンテナタンパク質は、自然選択の過程で高度に最適化されてきた分子システムだと考えられ、その理解は生物学的知見にとどまらず、人工光合成システムの設計など応用的分野にも波及効果をもたらす。今後も、生物物理化学・構造生物学・理論物理学の知見を融合させた学際的なアプローチによって、集光アンテナタンパク質の未解明な側面が明らかにされていくことが期待される。

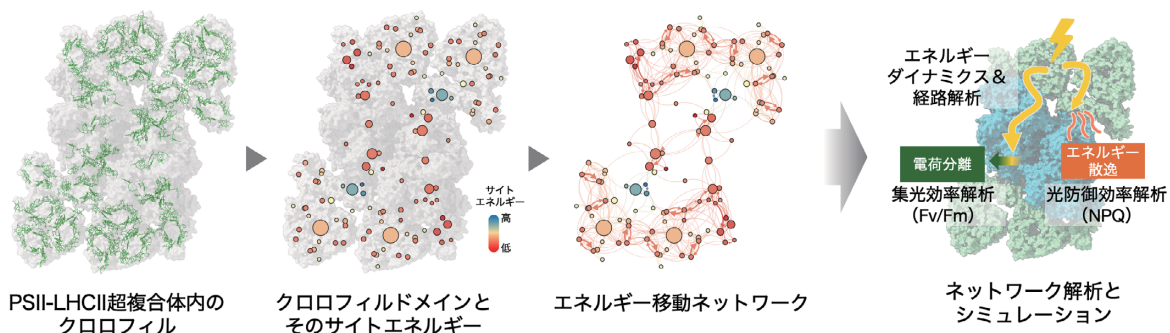


図 5. 分子構造とネットワーク解析を用いたエネルギー移動シミュレーション PSII-LHCII 超複合体の分子構造からエネルギー移動ネットワークを用いたシミュレーションまでの分析の模式図。ネットワーク解析とシミュレーションにより、各クロロフィルから反応中心へのエネルギー移動伝達経路や効率、光防御効率、励起ダイナミクスを予測できる。

謝辞

本解説記事で紹介した筆者の研究は、学術変革領域 (A) 「光合成ユビキティ：あらゆる地球環境で光合成を可能とする超分子構造制御」の支援のもと、自然科学研究機構・基礎生物学研究所・環境光生物学研究部門にて実施しました。領域関係者ならびに研究室のメンバーの皆様と皆川純先生に心より感謝申し上げます。エネルギー移動シミュレーション解析は、分子科学研究所・東京大学の石崎章仁先生との共同研究による成果です。最後に、本執筆の機会をご提供くださった埼玉大学の日原由香子先生に深く感謝申し上げます。

Received Aug 20, 2025; Accepted Sep 11, 2025; Published Oct 30, 2025.

参考文献

1. Croce R, van Amerongen H. Natural strategies for photosynthetic light harvesting. *Nat. Chem. Biol.* **10**, 492-501 (2014)
2. Dekker JP, Boekema EJ. Supramolecular organization of thylakoid membrane proteins in green plants. *Biochim. Biophys. Acta* **1706**, 12-39 (2005)
3. Caffarri S, Kouril R, Kereiche S, Boekema EJ, Croce R. Functional architecture of higher plant photosystem II supercomplexes. *EMBO J.* **28**, 3052-3063 (2009)
4. Kouřil R, Dekker JP, Boekema EJ. Supramolecular organization of photosystem II in green plants. *Biochim. Biophys. Acta* **1817**, 2-12 (2012)
5. Müller P, Li XP, Niyogi KK. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant Physiol.* **125**, 1558-1566 (2001)
6. Bassi R, Dall'Osto L. Dissipation of Light Energy Absorbed in Excess: The Molecular Mechanisms. *Annu. Rev. Plant Biol.* **72**, 47-76 (2021)
7. Ruban AV. Nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching: Mechanism and effectiveness in protecting plants from photodamage. *Plant Physiol.* **170**, 1903-1916 (2016)
8. Rochaix JD. Role of thylakoid protein kinases in photosynthetic acclimation. *FEBS Lett.* **581**, 2768-2775 (2007)
9. Minagawa J. State transitions--the molecular remodeling of photosynthetic supercomplexes that controls energy flow in the chloroplast. *Biochim. Biophys. Acta* **1807**, 897-905 (2011)
10. Malkin S, Armond PA, Mooney HA, Fork DC. Photosystem II photosynthetic unit sizes from fluorescence induction in leaves : CORRELATION TO PHOTOSYNTHETIC CAPACITY. *Plant Physiol.* **67**, 570-579 (1981)
11. Lazar D. Chlorophyll a fluorescence induction. *Biochim. Biophys. Acta* **1412**, 1-28 (1999)
12. Schansker G, Tóth SZ, Kovács L, Holzwarth AR, Garab G. Evidence for a fluorescence yield change driven by a light-induced conformational change within photosystem II during the fast chlorophyll a fluorescence rise. *Biochim. Biophys. Acta* **1807**, 1032-1043 (2011)
13. Krause GH, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The Basics. *Annu. Rev. Plant Biol.* **42**, 313-349 (1991)
14. Belgio E, Kapitonova E, Chmeliov J, Duffy CD, Ungerer P, Valkunas L, Ruban AV. Economic photoprotection in photosystem II that retains a complete light-harvesting system with slow energy traps. *Nat. Commun.* **5**, 4433 (2014)
15. Kim E, Watanabe A, Duffy CDP, Ruban AV, Minagawa J. Multimeric and monomeric photosystem II supercomplexes represent structural adaptations to low- and high-light conditions. *J. Biol. Chem.* **295**, 14537-14545 (2020)
16. Ishii A et al. The photosystem I supercomplex from a primordial green alga *Ostreococcus tauri* harbors three light-harvesting complex trimers. *eLife* **12**, e84488 (2023)
17. Li Z, Wakao S, Fischer BB, Niyogi KK. Sensing and responding to excess light. *Annu. Rev. Plant Biol.* **60**, 239-260 (2009)
18. Briantais JM, Vernotte C, Picaud M, Krause GH. A quantitative study of the slow decline of chlorophyll a fluorescence in isolated chloroplasts. *Biochim. Biophys. Acta* **548**, 128-

- 138 (1979)
19. Ruban AV, Johnson MP, Duffy CD. The photoprotective molecular switch in the photosystem II antenna. *Biochim. Biophys. Acta* **1817**, 167-181 (2012)
20. Ruban AV et al. Identification of a mechanism of photoprotective energy dissipation in higher plants. *Nature* **450**, 575-578 (2007)
21. Ahn et al. Architecture of a charge-transfer state regulating light harvesting in a plant antenna protein. *Science* **320**, 794-797 (2008)
22. Müller MG et al. Singlet energy dissipation in the photosystem II light-harvesting complex does not involve energy transfer to carotenoids. *Chemphyschem.* **11**, 1289-1296 (2010)
23. Tokutsu R, Minagawa J. Energy-dissipative supercomplex of photosystem II associated with LHCSR3 in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **110**, 10016-10021 (2013)
24. Kim E, Kubota-Kawai H, Kawai F, Yokono M, Minagawa J. Conformation of light-harvesting complex II trimer depends upon its binding site. *J. Phys. Chem. B* **126**, 5855-5865 (2022)
25. Kim E, Tokutsu R, Minagawa J. Investigation on the thermodynamic dissociation kinetics of photosystem II supercomplexes to determine the binding strengths of light-harvesting complexes. *J. Phys. Chem. B* **122**, 1627-1630 (2018)
26. Kim E, Watanabe A, Sato R, Okajima K, Minagawa J. pH-responsive binding properties of light-harvesting complexes in a photosystem II Supercomplex Investigated by Thermodynamic Dissociation Kinetics Analysis. *J. Phys. Chem. Lett.* **10**, 3615-3620 (2019)
27. Su X et al. Structure and assembly mechanism of plant C₂S₂M₂-type PSII-LHCII supercomplex. *Science* **357**, 815-820 (2017)
28. Kim E et al. Network analysis with quantum dynamics clarifies why photosystem II exploits both chlorophyll a and b. *Sci. Adv.* **11**, eads0327 (2025)

Functional characterization of the light-harvesting antenna protein LHCII

Eunchul Kim

Department of Biosciences, College of Humanities and Sciences, Nihon University

解説

環境適応残基を推定する機械学習手法 MIGRATE の開発と光合成アンテナタンパク質への適用[‡]

¹ 東京薬科大学・生命科学部

² 長浜バイオ大学・バイオサイエンス学部

³ 国立研究開発法人産業技術総合研究所・情報・人間工学領域

土方 敦司¹、嶺井 隆平²、大森 聡²、土屋 裕子³、白井 剛^{2*}

植物をはじめとする光合成生物は、それぞれの生育環境に適応しながら進化してきた。その進化の過程は、各生物のゲノムに刻まれており、とりわけ、生理現象の多くを担うタンパク質のアミノ酸配列には、その痕跡が色濃く残されている。従来、こうした痕跡を探るための手法として進化系統樹に基づく解析が用いられているが、系統樹構築に大きなコストを要する上に、配列の変化と環境要因の関係を直接的に抽出することは難しい。そこで我々は、説明可能 AI のアプローチを取り入れ、進化系統樹に依存せずに配列特徴から環境適応に関連する残基を抽出できる手法(MIGRATE)を開発した。本研究では、この MIGRATE を用いて光合成アンテナタンパク質に適用し、その進化と環境適応に寄与するアミノ酸残基の抽出を試みた。

1. はじめに

地球上の生物はあらゆる環境に適応して生きている。例えば、光合成を行う生物は、強い日光の下でも効率よくエネルギーを獲得できるような光合成色素を進化させてきた¹。浅い海に棲む緑藻類はクロロフィルを利用して可視光を吸収し、一方で南極に生育する緑藻類は、弱い光しか当たらない環境において赤外光を取り込めるクロロフィル結合タンパク質複合体を進化の過程で発達させた²。こうした多様な生物の環境適応の仕組みは、それぞれのゲノムに刻まれている。

特に、遺伝子の産物であるタンパク質のアミノ酸配列には、その進化の痕跡が色濃く残されている。これらの配列を手がかりとして環境適応の要因を探るために、古くから系統樹を用いた解析が用いられてきた³。しかしながら、系統樹による方法では、「分岐に伴って生じるアミノ酸の変化パターン」に限定して情報を読み取ることしかで

きない。さらに、配列数が増えると系統樹の作成自体が計算的に困難となるため、大規模データの解析には不向きである。

また、近年、ChatGPT に代表される大規模言語モデル (LLM) の台頭や、タンパク質言語モデルを用いた高精度立体構造予測 AI の登場により、光合成研究をはじめとする生命科学分野でも AI の活用が急速に進んでいる⁴。タンパク質言語モデルでは、アミノ酸配列の文字列を文章とみなし、そのコンテキストを高次元のベクトル空間に埋め込み、学習させることで、構造予測や機能推定など様々なタスクに応用可能であることが示されている⁵。しかしながら、こうした言語モデルは、予測精度の点で大きな成果を上げている一方で、ブラックボックス性という問題を抱えている。すなわち、アミノ酸配列のどの部分やどの特徴が予測に寄与したかを明確に示すことは一般的に難しい。これは、環境適応の分子基盤を理解する

[‡] 解説特集「集光性アンテナ複合体研究の特異点」

*連絡先 E-mail: t_shirai@nagahama-i-bio.ac.jp

上で、どの変異が重要かを説明できないという制約になっている。

我々は、これらの問題に対応するため、系統樹に依らないマルチプルアラインメント (MSA) と説明可能 AI を組み合わせ、適応的に変化したアミノ酸残基を抽出する新しい解析手法を開発した (MIGRATE, Hijikata et al. submitted)。本稿では、MIGRATE の概要とその適用例として、LHC (Light-harvesting complex) ファミリーの環境適応パラメータの解析について解説する。

2. MIGRATE

図 1 に MIGRATE の概要を示す。本手法では、まず、研究対象のタンパク質と相同なアミノ酸配列を収集し、そのマルチプルアラインメント (MSA) を構築する。同時に、それぞれの配列に対応する機能的あるいは環境的パラメータ (カテゴリ変数あるいは連続値) を付与することで、「配列情報」と「生物学的特徴」を対応づけたデータセットを用意する。

次に、アラインメントの各位置におけるアミノ酸を特徴量とみなし、one-hot エンコードによって数値ベクトルに変換する。この処理では、20 種類のアミノ酸に加えてギャップを含めた 21 次元のベクトルを定義し、該当するアミノ酸の位置に 1 を、それ以外は 0 を割り当てる。これは、配列上の「文字情報」を機械学習で扱える「数値特徴量」に置き換えることに相当する。

この特徴量を入力として機械学習モデルを構築し、生物学的特徴 (機能や環境パラメータ) を正しく予測できるようにモデルを学習させる。本手法では、ランダムフォレスト⁶を用いている。ランダムフォレストとは、数百から数千の決定木 (質問を繰り返してデータを分類する機械学習手法) を用意し、その分類結果の多数決によって最終予測を決定する方法である。ランダムフォレストの利点は、数値予測に適した「回帰モデル」とカテゴリ予測に適した「判別モデル」のいずれにも対応できる点に加え、学習過程において各特徴量の寄与度 (重要度) を算出できる点にある。得られた重要度を、アラインメントの各位置に対応づけ、その位置で観察されるすべてのアミノ酸

に関して積算することで、残基重要度スコア (RI スコア) を算出する。このスコアは、「どの配列位置の変異が予測に大きく寄与したか」を説明するものであり、環境適応や機能分化に関連するアミノ酸残基を抽出する際の指標にすることができる。我々は、この手法を MIGRATE (Machine learning-based Identification of Globally adaptive Residues Associated with Thriving across diverse Environments) と命名し、ミオグロビンの海洋適応⁷や、GFP の発光波長変化⁸をテストケースとして検証し、それぞれのタンパク質進化に寄与するアミノ酸残基の抽出に成功している (Hijikata et al. submitted)。

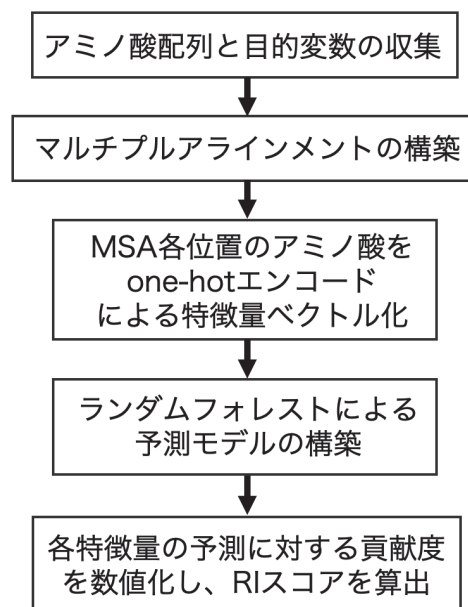


図 1. MIGRATE の概要

3. MIGRATE を用いた LHC サブユニットオーソログ判別残基の探索

我々は、MIGRATE の光合成タンパク質への適用例として、光化学系 I に結合する LHCI サブユニットに着目した。LHCI は、高等植物から紅藻類にまで保存されており、高等植物では 4 種類の核遺伝子 (*Lhca1-4*) にコードされたサブユニットから構成され、PSI の片側に半月状に配置される。一方、クラミドモナスをはじめとする緑藻類では、8 種類の *Lhca* (*Lhca1-8*) が層状に配置され、PSI と相互作用している (図 2)。これらの超分子複合体上において、各 LHCI サブユニットは種を超

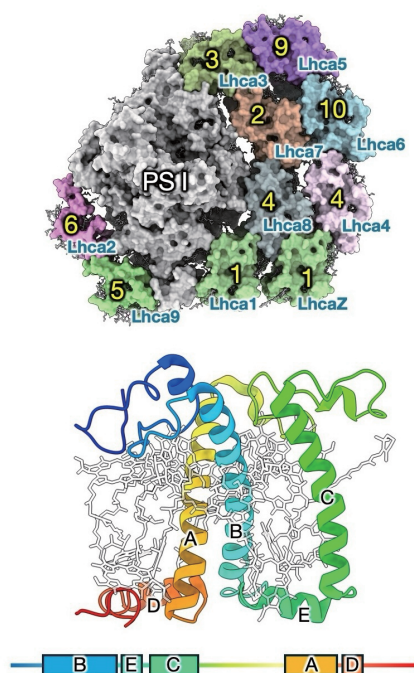


図2. LHCI-PSI 複合体および LHCI サブユニットの立体構造

上: *Chlamydomonas reinhardtii* の LHCI-PSI 複合体のクライオ電子顕微鏡による立体構造 (PDB コード 6j5o)。サブユニットに示した数字はオーソログの分類番号を表す。下: Lhca8 のリボンモデル。下の帯図はヘリックスの位置を示している。ヘリックスの記号は先行研究⁹に準拠。

えて決まった位置に配置されることが知られている。このように、LHCI は、種間で保存されつつ多様な構造的配置をとる相同タンパク質群であり、その進化の過程でどのアミノ酸残基が重要な役割を担ってきたかを明らかにすることは、光合成装置の環境適応や分子進化を理解する上で重要である。

そこで我々は、MIGRATE を LHCI タンパク質に適用し、複合体形成進化の過程で重要と考えられる残基の抽出を試みた。まず、8 種類のオーソログ (1–7, 9, 10) のラベルをつけた 7 生物種、合計 44 本の LHCI タンパク質アミノ酸配列を用い、これらの配列から構築した MSA を用意した。MIGRATE では、上述の通り、MSA 上のそれぞれのアミノ酸を特徴量として、機械学習モデルを用いて各配列がどのオーソログに属するかを判別させた。その学習過程で予測精度に寄与した特徴

量を統計的に集約することで、各アミノ酸残基の残基重要度 (RI) スコアを得た。

ここで得られた RI スコアは、どのアミノ酸残基の特徴がオーソログ間の判別に寄与したかを定量的に表している。したがって、このスコアが高い残基は、LHCI オーソログの進化において、機能のおよび構造的に重要な役割を担っている可能性が高いと考えられる。ただし、注意すべき点として、本解析手法では、機械学習モデルの判別性能が RI スコアの信頼性を大きく左右する。判別精度が高い場合には、RI スコアはオーソログ間の差異を規定する残基を的確に抽出できると期待される。一方で、判別性能が低い場合には、目的変数に対する残基の寄与度を誤って推定されるリスクがある。そこで、本データの判別性能を、機械学習判別モデルの評価指標である F1 スコアで評価したところ、0.759 であった。全くランダムにオーソログを判別した場合、F1 スコアの期待値は 0.125 (1/8) となる。よって、この機械学習モデルは完全とはいえないが、十分に高い判別性能を持っており、その学習過程で得られた RI スコアは信頼性が高いと考えられる。

次に、得られた RI スコアについて、どの位置の残基が高いスコアを示したかを解析した。その結果、RI スコアが高い残基は、ヘリックス B⁹ からヘリックス E にかけての領域およびヘリックス C とヘリックス A をつなぐグループ領域に局在していた (図3)。さらに、PSI-LHCI 複合体の既知の立体構造上に RI スコアをマッピングしたところ、これらの高スコア残基は、ちょうど隣接する LHCI サブユニットの一方との相互作用界面に集中していることがわかった (図中では、Lhca8 と Lhca1。Lhca7 側には RI スコアの高い残基は見当たらない)。中でも最も高い RI スコアを示した残基は、Gln71 (Lhca8、オーソログ 4) であり、対応する Lhca1 (オーソログ 1) では Glu76 に対応する。また、Lhca8 の Glu149 に対応する位置は、Lhca1 では Pro174、Lhca3 では Gln174 となっている。オーソログ間で異なるアミノ酸に置換されているこれらの残基は、いずれもサブユニット間の界面に位置しており、相互作用に寄与していると考えられる。このことは、LHCI サブユニットが、

オーソログごとに特有の相互作用様式を獲得するように進化してきたことを反映しているといえる。すなわち、本手法によって抽出された残基は、LHCI サブユニットの、PSI-LHCI 複合体の形成の進化に寄与したアミノ酸残基である可能性を示唆している。

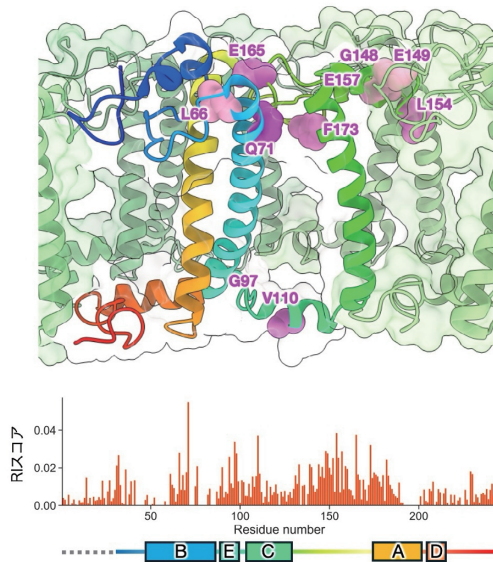


図3. オーソログ多様化に関与したと推定されたアミノ酸残基の分布

上: LHCI 複合体構造へのマッピング。下: Lhca8 における各アミノ酸残基の RI スコアの分布。ヘリックスの記号は先行研究⁹に準拠。

4. LHC の生育温度および光強度に関連した残基の探索

次に、光合成生物の環境パラメータと相関のあるアミノ酸残基の抽出を試みた。本解析では、154 種類の光合成生物から集めた LHC タンパク質のアミノ酸配列 770 本を対象とし、光合成生物の代表的な環境パラメータである、最適生育温度と光強度（光合成量子束密度, PPFD）に関連するアミノ酸残基を推定することを目的とした。

しかし、一つ問題があった。これらの環境パラメータは、多数の光合成植物において既存のデータベース化が進んでおらず、インターネット上に散在しているにすぎなかった。そこで我々は、大規模言語モデル（LLM）である ChatGPT (GPT4-mini モデル) を使い、1,686 種類の真核光合成生物種について最適生育温度と PPFD を推定させる

ことでデータを補完した。ただし、生成 AI の活用には注意が必要である。LLM にはハルシネーション（幻覚）と呼ばれる問題が存在し、これは統計的に尤もらしい出力を生成する過程で、実際には正確でない情報が含まれてしまう現象を指す。そこで、LLM の出力の妥当性を評価するために、まず生育環境がよく知られている複数の生物種における出力値を検証した。その結果、既知の値と大きな乖離はなく、類似した範囲の値を返していることが確認された。次に、統計的な整合性を評価するため、生物種の環境パラメータと、同様に推定した各生物種の Köppen-Geiger の気候分類¹⁰との関係を解析した。その結果、得られた分布は、気候区分から想定される環境条件と整合しており、LLM による推定値が大きく矛盾していないことが示された（図4）。以上の検証結果に基づき、我々はこれらの値を環境パラメータとして採用し、MIGRATE を適用することで、光合成生物の LHC タンパク質のアミノ酸配列と環境適応要因との関連を探索することにした。

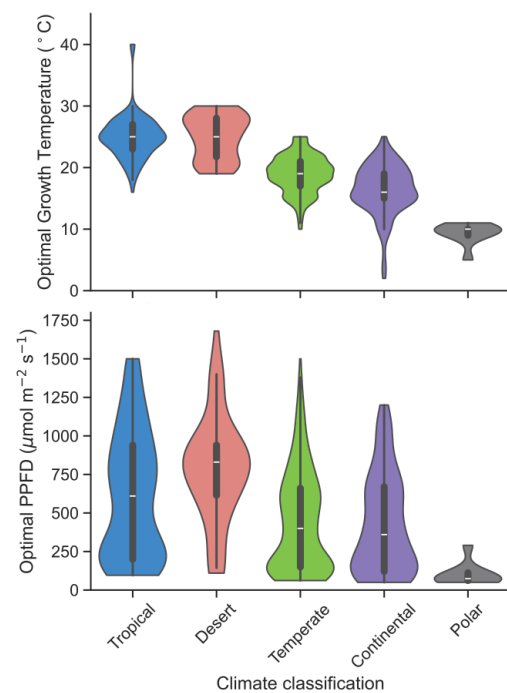


図4. LLM によって推測した生物種の最適生育温度と光強度の気候区分ごとの分布

まず、最適生育温度 (9 °C–40°C) を、ランダムフォレスト回帰モデルによって推定した。その結果、実際の温度と予測温度の RMSE (平均二乗誤差の平方根)は、4.27 であった。この値は、全体の平均値を予測値としたときのベースライン値 (4.57) と比べると僅かに上回る程度 ($R^2=0.127$) であり、精度が高いモデルが得られたとは言い難かった。一方、光強度 (PPFD: $46 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ – $1,580 \mu\text{mol/m}^2/\text{s}$) について同様に推定を行なった結果、RMSE が 188.6 となり、ベースライン値 (285.6) と比べて大きく改善していた ($R^2=0.564$)。このことから、配列情報に基づく予測が一定の有効性を持つことが示唆された。

それぞれの予測に対する、各アミノ酸残基の RI スコアの分布を解析してみると、最適生育温度については、RI スコアの高い残基が僅かに見られる一方で、全長にわたって RI スコアが付与されており、特徴的なアミノ酸残基の絞り込みができていないように見られた。それに対して、PPFD では、比較的少数の残基に対して RI スコアが付与され分布に偏りが認められた。この傾向を定量化するためにジニ係数 (0:すべての残基に均等に値が分布、1:特定の残基に値が集中) を用いて評価したところ、最適生育温度では 0.40、PPFD では 0.55 であり (参考: オーソログの判別モデルでの値=0.81)、PPFD の方が RI スコアの分布の偏りが大きく、特徴的な残基を抽出できる可能性が高いことが示された。一方で、最適生育温度については、特徴的な残基をうまく抽出できていないと考えられる。その理由の一つとして、LHC の種内多様性が挙げられる。LHC は遺伝子重複によって形成されており、一つの生物種が複数の LHC 遺伝子を持ち、さらに配列の多様性を有している。そのため、温度適応に関連するアミノ酸置換パターンが、この多様性による「背景ノイズ」に埋もれてしまい、検出が困難になった可能性がある。一方で、PPFD に関しては、LHC のオーソログ間で光吸収スペクトルの差異が知られており、この違いが、アミノ酸残基に反映されている可能性が考えられる。すなわち、光強度適応の分子基盤は、温度適応に比べて LHC 配列に直接的に刻まれやすいのかもしれない。ただし、本研究

で用いた環境パラメータは LLM によって推定した値に依存しているため、データの一部に誤りや不確実性が含まれていることは否定できない。より正確な環境パラメータが整備されれば、予測性能の向上やアミノ酸残基の抽出精度の改善につながると期待される。

PPFD についての RI スコアが上位にあるアミノ酸残基を Lhca8 の立体構造上にマップしたところ、タンパク質内部のアミノ酸残基にあることがわかった。特に、PPFD に関連性が高い残基として、Arg197 および Glu192 が見つかった。これらのアミノ酸残基はクロロフィルの配位マグネシウム近傍において静電的な相互作用をしている残基であった。サブユニット間の相互作用に関わるアミノ酸残基も見られたものの RI スコアはこれらよりは小さいものであった。この傾向は、オーソログの分岐に関連するアミノ酸残基には見られなかった特徴である。このことから、光強度に対する適応に対しては、サブユニット間の相互作用よりも、結合する色素との相互作用の変化が重要な役割を果たしていることが示唆された。

5. まとめ

我々は、様々な生物種が持つタンパク質の機能的特徴と関連するアミノ酸残基を抽出することを可能とする MIGRATE を開発した。本研究では、これを LHC タンパク質に適用し、光合成超分子複合体の構造的進化に関与するアミノ酸残基を抽出できることを示した。さらに、生育環境における環境パラメータと関連する酸残基を推定する可能性も示され、ゲノム配列と環境適応の関係を直接的に探る新しいアプローチとなることが示唆された。

今後、より正確かつ体系化された環境パラメータを整備すること、進化系統特異的な情報を加味することで、本手法の予測性能はさらに向上すると考えられる。MIGRATE は、光合成研究にとどまらず、ゲノム情報と環境適応の間の対応関係を明らかにするための汎用的なツールとして幅広く活用できると期待される。

謝辞

埼玉大学大学院理工学研究科の日原由香子教授には、本誌へ出版する機会を与えていただきました。基礎生物学研究所 (当時)の金恩哲 助教には、光強度に対する GPT プロンプトの提案をしていただきました。本研究は、文部科学省学術変革領域研究 (A) 「光合成ユビキティ」の研究助成を受けて行なったものです。

Received Aug 22, 2025; Accepted Sep 19, 2025; Published Oct 30, 2025.

参考文献

1. Ort, D. R., Zhu, X. & Melis, A. Optimizing antenna size to maximize photosynthetic efficiency. *Plant Physiol.* **155**, 79–85 (2011).
2. Kosugi, M. *et al.* Characterization of the far-red light absorbing light-harvesting chlorophyll a/b binding complex, a derivative of the distinctive Lhca gene family in green algae. *Front. Plant Sci.* **15**, 1–15 (2024).
3. Lichtarge, O., Bourne, H. R. & Cohen, F. E. An evolutionary trace method defines binding surfaces common to protein families. *J. Mol. Biol.* **257**, 342–58 (1996).
4. Jumper, J. & Hassabis, D. Protein structure predictions to atomic accuracy with AlphaFold. *Nat. Methods* **19**, 11–12 (2022).
5. Schmirler, R., Heinzinger, M. & Rost, B. Fine-tuning protein language models boosts predictions across diverse tasks. *Nat. Commun.* **15**, 1–10 (2024).
6. Breiman, L. Random Forests. *Mach. Learn.* **45**, 5–32 (2001).
7. Isogai, Y. *et al.* Common and unique strategies of myoglobin evolution for deep-sea adaptation of diving mammals. *iScience* **24**, 102920 (2021).
8. Jung, G., Wiehler, J. & Zumbusch, A. The photophysics of green fluorescent protein: Influence of the key amino acids at positions 65, 203, and 222. *Biophys. J.* **88**, 1932–1947 (2005).
9. Suga, M. *et al.* Structure of the green algal photosystem I supercomplex with a decameric light-harvesting complex I. *Nat. Plants* **5**, 626–636 (2019).
10. Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B. & Rubel, F. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorol. Zeitschrift* **15**, 259–263 (2006).

Application of MIGRATE: A machine learning method for estimating amino acid residue adaptation, to LHCI

Atsushi Hijikata¹, Ryuhei Minei², Satoshi Omori², Yuko Tsuchiya³, Tsuyoshi Shirai²

¹School of Life Sciences, Tokyo University of Pharmacy and Life Sciences

²Department of Bioscience, Nagahama Institute of Bioscience and Technology

³Artificial Intelligence Research Center, National Institute of Advanced Industrial Science and Technology

表紙の紹介

生命を育んだ太古代の緑の海

大阪大学大学院理学研究科

松尾 太郎

大阪大学大学院理学研究科

三輪 久美子

京都大学大学院人間・環境学研究科

宮下 英明

生命の誕生以来、地球の表層は生命の活動によって絶えず変化し、その変化が生命の進化を促してきた。これが地球と生命の共進化である。酸素発生型光合成生物は生態系の基盤を構築するとともに、この共進化史の中で重要な役割を果たしてきた^{1,2}。酸素発生型光合成生物による約 25 億年にもわたる段階的な地球表層の酸化は生物多様性の源になった。約 24 億年前の大酸化イベントは真核生物の誕生と繁栄をもたらし、さらに約 7–5 億年前の新原生代酸化イベントと重なるように多細胞動物が誕生した。同時に、酸素発生型光合成生物も表層の酸化とともに進化したと考えられる。そこで私たちは、この共進化という概念を酸素発生型光合成生物の進化に持ち込み、シアノバクテリアの共通祖先が誕生にどのように繋がったのかを考えた。最初の酸素発生型光合成生物であるシアノバクテリアのパングループ（共通祖先と、その近縁の絶滅種であるステムグループも含めたもの）の誕生に伴い、海洋の表層から酸化が始まった。地質学的な証拠を踏まえれば、浅瀬の酸化が始まったのは 30 億年前である³。この浅瀬の酸化は、当時海洋に大量に溶存していた二価の鉄を酸化し、酸化鉄（三価の鉄）の粒子を析出させた。この酸化鉄は海洋の表層に滞留したと考えられる。酸化鉄は青色光を選択的に吸収する結果、酸化鉄を含む海洋を透過する光は緑色光のみになった。なぜなら、光の三原色である赤（R）・緑（G）・青（B）のうち、酸化鉄は青色光を、水は赤色光をそれぞれ吸収し、残った緑色光が海洋の中を照らすからである。

表紙は、太古代の海中で緑色光の環境が形成され、シアノバクテリアのパングループに選択圧として働き、緑の光を吸収して光合成に利用できるシアノバクテリアの共通祖先が繁栄したことを表したものである⁴。シアノバクテリアのパングループ自身の酸化によって作られた緑色光は、そのパングループのほとんどの種を絶滅に追い込んだであろう。一方で酸化鉄を大量に含む海洋は、同時に生命を育む役割を果たしたかもしれない。シアノバクテリアのパングループの誕生当時、オゾン層はなく⁵、生物に有害な紫外線が海面に降り注いでいた可能性がある⁶。しかし、この酸化鉄は青色光だけでなく、紫外線を強く吸収し、生命を育んだと考えられる。裏表紙は、この酸化鉄を多く含んだ、現代の薩南諸島硫黄島の周辺海域の写真である。当時の海洋は、写真のように緑色に輝いていたかもしれない。

参考文献

1. Lyons, T. W. et al. Co-evolution of early Earth environments and microbial life. *Nat. Rev. Microbiol.* **22**, 572 – 586 (2024).
2. Holland, H. D. et al. The oxygenation of the atmosphere and oceans. *Phil. Trans. R. Soc. B* **361**, 903 – 915 (2006).
3. Planavsky, N. J. et al. Evidence for oxygenic photosynthesis half a billion years before the Great Oxidation

- Event. *Nat. Geosci.* **7**, 283 – 286 (2014).
4. Matsuo, T. et al. Archaean green-light environments drove the evolution of cyanobacteria's light-harvesting system. *Nat. Ecol. Evol.* **9**, 599 – 612 (2025).
 5. Ohmoto, H. et al. Sulphur isotope evidence for an oxic Archean atmosphere. *Nature* **442**, 908 – 911 (2006).
 6. Cockell, C. S. Ultraviolet radiation and the photobiology of Earth's early oceans. *Orig. Life Evol. Biosph.* **30**, 467–500 (2000).

若手の会特別企画：若手研究者の海外留学レポート！

第 21 回「ケンブリッジ神話体系：留学事始め」

Department of Plant Sciences, University of Cambridge
Post-doctoral research associate 立花 諒

私は、今年の 3 月に京都大学で博士号を取得し、4 月より英国・ケンブリッジ大学で Julian M Hibberd 教授のもと海外特別研究員としてポスドクをしている。本稿の執筆のお話をいただいた際、渡英して 3 ヶ月しか経っていないし、まだ猶予はあるだろうと思って尻込みしたのだが、渡英してすぐだからこそ、「それまでの経緯や海外ポストをとるために行ったこと、ノウハウみたいなものを書いてくれないか」と若手の会会長の田中謙也先生にお願いされ、この原稿を書くところとなった。確かに、近年は SNS や各学会からの情報発信などにより海外留学体験者からの生の声を聞きやすくなったとは思っているものの、実際に海外留学先を選定して応募するプロセスというのはブラックボックスであり、一体何から始めればいいのかという人が多いのではないだろうか。実際、私も「海外でポスドクをしよう」「ポスドクポジションを応募しよう」と思った時に、その「始め方」について勝手が分からずかなり苦労した記憶がある。ノウハウなど大層なものを書けるかはわからないが、前半は「ゼロから始める海外留学」、中盤は「英国生活の実際」、後半は「英国に関する噂の真実」に関して私の体験談を書いていこうと思う。私の経験が、海外留学を考える未来の誰かの役に立てば幸いである。また、海外留学を考えていない方々にとっても、英国での暮らしを知れるコンテンツとして楽しんでいただけたら嬉しい。

1. 海外ポスドク探しの実際「私がケンブリッジに辿り着くまで」

まずは、私がケンブリッジに至るまでの経緯を事細かに書いていこうかと思う。私は良縁に恵まれたのもあり、博士三回生の 10 月時点では複数のポジションの中から次のポストを選ぶことができる状況だった。最終的に海外特別研究員としてケンブリッジ大学に行くことを決断したわけだが、本項では、(1) 私が海外ポスドクを志したきっかけ、(2) 応募先の選定・情報収集、(3) 応募の際に気をつけたこと、(4) 最終決断、について書いていきたい。

(1) 私が海外ポスドクを志したきっかけ：私が海外でポスドクをすることを真剣に考え始めたのは博士一回生の頃、初めて国際学会に参加したことがきっかけである。当時の私は、周りの教員はどうやら皆海外経験があるように見えるし、お勧めする人が多いから、ぼんやりと海外に行くのかなあ、まあ先のことは何もわかんねくらいに思っていた。学生諸君の中にはそんな人も多いのではないだろうか？2023 年に幕張で開催された International conference of Arabidopsis research (ICAR) は Joseph Ecker をはじめとする著名な海外研究者が多数招待されており、毎日ハイレベルな発表が目白押しだった。初めて参加した国際学会で、ぼっち reception party など辛い思い出もあるが、最先端の成果に触れ大変刺激を受けたのを覚えている。博士課程の間に、国内外の学会に多数出させていただいたことには大変感謝している。現在、学生でおられる皆様は、ぜひ国内外の様々な学会に参加して世界を広げていくことを強く推奨したい。

(2) 応募先の選定・情報収集：次に考えたのが、ではどこのラボに行こうかということである。渡航国にこだわりがなかった私は、自分がやりたいことから選ぼうと考え、自分の興味がある分野の原著

論文・総説論文の責任著者をとにかく調べてみた。Google scholar から毎日大量に送りつけられる論文の波に溺れそうになりながらも、私は現在の所属ラボである英国・ケンブリッジ大学の Julian M Hibberd 教授にたどり着いた。当時は、Julian のラボから出ている原著論文は C4 光合成関連のものが多く、私が興味があった転写因子関連の論文はあまり多くは出ていなかった印象だったが、2022 年に Julian のラボから出版されていた総説論文があまりにも私の興味とマッチしていたので、そこからずっと Julian の研究を追うようになった。そうこうしているうちに、私がやりたいと思っているドンピシャのテーマについて、Julian のラボから数年前に PhD 学生の vacancy が出ていたことがわかった。おそらくこのポジションの公募はもうクローズしてしまっているだろうが、Julian のラボで現在行われている未発表の研究は私のやりたいテーマに違いないと確信し、1 年くらいかけて Julian の情報を集め始めた。というのも、私自身も指導教官も Julian とは全く接点がなく、どのような人物なのか全く情報がなかったからである。実際に行ったこととしては、インターネットに転がっている情報の切れ端を集めたのはもちろんだが、それに加えて色々な人に評判を聞いて回ったことである。以下に私が行ったことを述べよう。

1. 私は、海外ポジションと同時に国内のポジションの応募も並行して進めていたので、研究室見学をさせてもらった先生方に、「海外なら誰のラボがお勧めですか」ということを失礼を承知で聞いて回っていた。Julian の名前こそは出なかったものの、海外の関連分野の情勢を知ることができ、この時の経験は大変役に立った。特にお世話になった東京大学・増田建先生および北海道大学・田中亮先生には、この場を借りて改めて感謝申し上げたい。
 2. 本誌「光合成研究」の研究紹介に寄稿させていただいたことがきっかけとなり、当時編集長をやられていた龍谷大学・古本強先生から Julian のことを聞いたことも大変ためになった。古本先生のお話からは、Julian は博士課程の指導教官である中野雄司先生とは違ったタイプでありながらも大変人柄に優れていそうな印象をうけた。Julian の人柄が掴めていなかったことが理由で応募に尻込みしていた私にとっては大変心強かった。古本先生には、この場を借りて改めて感謝申し上げたい。
 3. 増田先生ならびに田中先生にお誘いいただき参加した 2023 年の International Conference on Tetrapyrrole Photoreceptors of Photosynthetic Organisms (ICTPPO) は、国外の研究者とつながる大変良いきっかけとなった。なんとかして Julian の情報を調べようと思っていた私は、英国の研究者ならば Julian のことを知っているかもしれないと考え、英国から参加していたサウサンプトン大学・Matthew Terry 教授にランチタイムの際に話しかけ、「俺は Julian のところにポスドクで応募しようと考えている。Julian のラボはポスドクとして行くのにお勧めできるか？」と聞いてみた。今思えば、突然話しかけてきた不躰な若者をよく相手にしてくれたなと思うのだが、Matthew は「Definitely」と返してくれて Julian のラボの様子などを聞くことができた。後に、Matthew と Julian は共同でグラントを提出しようとしているところだったことが発覚し、結果としてこの時 Matthew に話しかけたのは大正解だった。Matthew とはその後も交流があり、つい最近ケンブリッジで再会することができた。また、Matthew 以外にも、この学会ならびに関連ミニシンポジウムで巡り合ったご縁はその後の研究・論文投稿で大変役に立った。先にも述べたことだが、現在、学生でおられる学生の皆様には、ぜひ国内外の様々な学会に参加して自分から研究者に話しかけてみることを強く推奨したい。一度ではダメでも、繰り返すうちに何かいいことが起きるかもしれない。
- (3) 応募の際に気をつけたこと：さあ、ここで Julian のラボに応募することによりかなり気持ちが傾いていたのだが、なかなか応募に踏み切れずにいた。単純にビビっていたのもあるが、そもそもどうやっ

て応募のメール (Motivation letter) や Curriculum vitae (CV) を書けばいいのかわからないのだ。学振の申請書ならば採択者からもらえるだろう。論文や学会発表なら指導教官と相談しながら進めていくだろう。では、海外にポスドクを応募するにはどうすればいいか？何を参考に書けばいいのかさっぱりわからず、私は途方にくれていた。そんな中、大変参考になったのは当時米国ソーック研究所でポスドクをされていた登達也さん (現・英国 The Sainsbury laboratory) のこのポストである (URL: https://x.com/tnobo_ktcs/status/1148695411974008832)。よく、海外にポスドクを応募すると無視されるなどの噂を聞くが、私はこのツイートを参考に書いた letter は今のところ無視されたことはない (注：迷惑メールに入ってしまうことはある)。大変参考になる内容なので、今後 motivation letter を書く人は参考にされたい。大事なのは、宛先を変えたら使いまわせるようなメールではなく、その送り先にだけ唯一当てはまるようなラブレターを送ることだと思う。私が実際に何を書いたかという、自分のこれまでの研究内容に加えて、本稿にここまで書いてきた内容 (私が如何にして Julian のラボを見つけ応募するに至ったか?) に関する超具体的エピソードと、自分が何をやりたいか、如何にして貢献できるのかを全てありのままに書いた。2 週間ほどかけて CV と motivation letter を chat GTP と一緒に書き上げて、緊張しながら「えいやっ」とメールを送ってみると、なんと 2 時間余りで「お金がないから雇うことはできないけど、是非来て欲しいからどうやってフェローシップを取るか一緒に考えよう」という大変好意的な内容が返ってきた。実際、言葉の通りに研究室の未発表データなども快く共有していただき、書いた学振の申請書も添削してただけけた。なお、Zoom においては私の英語力が壊滅的すぎて大変ご迷惑をおかけしたのは言わずもがなである。私が唯一聞き取れた内容は「Your CV is very strong」だけだった。

- (4) **最終決断**: 本項の冒頭で述べたとおり、私は海外学振と並行して複数のポジションを応募していた。日本人的美徳感覚で行くと一途なほうが奥ゆかしくて良いように思われるかもしれないが、世界的に見れば複数のポジションを天秤にかけて一番条件がいい場所に行くというのは割と標準的である。もし気になるとしたら、自分の状況を全て正直に話した上で応募するのがいいだろう。実際に私は、自分がケンブリッジ大学に海外学振を出していることを説明した上で他のポジションに応募していた。天秤にかけていた一つ目のポジションは、学振 PD として北海道大学の田中先生の研究室に行くことだったが、田中先生には海外に行くことを大変背中を押していただいたため、このポジションは辞退することとなった。もう二つはスイスのポスドクポジションとアメリカのポスドクポジションである。スイスの方は、京都大学の先生にご紹介いただいたポジションであり、海外学振の結果が出たらもう一度話そうと言われていた。海外学振が採択されたことを伝えると、大変喜んで今後も頑張ってくれとのメールをいただき、辞退するに至った。アメリカのポジションは、博士課程の指導教官の古くからの友人であり、私自身も Gordon conference に参加した際に非常に懇意にさせていただいた研究者であった。大変熱烈に勧誘を受けていて、正直かなり迷ったのだが最終的にはアメリカのポジションは辞退して、ケンブリッジ大学に海外特別研究員としていくことを決断した。昨今のアメリカ情勢を鑑みると、この選択は正解だったように思う。最終的な決断の鍵となったのは以下の 3 点である。

1. 一つ目は、生意気な話ではあるが自分の直感を信じたかったのである。海外ポスドク先をどこにするかというのは、人生を左右する大きな分岐点であると同時に、誰にも正解がわからないものであり、最終的には覚悟を決めて決断するしかない。そんな時に思ったことが、自分の研究者としての感覚を信じたかったということである。本項で述べたように、私は論文を読んで自分で情報を集め、Julian のラボに応募することを決めた。また、海外学振の採否を待っている間に Julian のラボから Nature と Cell が出版され、自分がこのラボを選んだ感覚は正しいのではないかと思うに至った。メールのやり取りや zoom で話した雰囲気的に Julian が大変人格者で

あり私との相性も良さそうに感じたことも大きい。今日まで3ヶ月余りケンブリッジで過ごしているがこの時の自分の決断は正しかったと確信している。

2. 二つ目は、分野を変えるか否かということである。よく議論される話題でもあるが、博士課程からポスドクになる時やポスドクの途中で研究分野を大きく変えることは好意的に推奨されているように感じる。私は、アメリカのポジションならばこれまでとは分野が変わる選択であり、ケンブリッジのポジションは博士課程の研究の延長線のような位置付けだった。結論として、私は変えないことを選んだ。この点に関しては、大変悩んだのだが、The Sainsbury laboratory の登さんにご相談した際に、「最終的に自分がやりたいことから逆算して考えてはどうか？」とご助言いただいたことが決断に大きく役に立った。今思えば、「分野を変えるか変えないか」という問いで考えるから問題が難しく感じるのである。そんな問いに正解はないし、勘以外で答えを出すのは難しいだろう。大事なのは、自分が最終的に何を成し遂げたいかを考え、そのために逆算してポスドク時代をどう過ごすのか考えることだと思う。もし今自分が持っていない知識・技術が必要ならば分野にとらわれずにそれらを買得できる環境に身を置くべきだし、自分がやりたいことが決まっているのならばやりたいことに突き進めばいいと思う。分野を変えた方がいいと言われるのは、分野を変えると分野融合によるイノベーションが起きやすい(はず)というだけであって、分野を変えることそのものを目的にするのはナンセンスのように現在は思っている。
3. 三つ目は、研究室の周囲の環境である。すなわち、そこにいてどんな研究者と繋がれるか、という点だ。この点においては、ケンブリッジ大学の圧勝であった。世界最高峰の研究機関であるケンブリッジ大学には毎週のようにトップ研究者がやってきて、セミナーが開催される。また、大学内の植物研究コミュニティも活発であり、研究室間の交流も盛んである。博士課程時代は、自分より年次が上の先輩がほとんどいなかったこともあり、ポスドクが大勢いるような機関で研究してみたかった。その点において、ケンブリッジ大学は大変魅力的な機関であり、実際他の研究室のポスドクも含めて多くの研究者とコネクションを構築しつつあるように思う。

上記のような経緯で私はケンブリッジに辿りつき、今日に至るというわけである。ここまでつらつらと書いていったが、自分で振り返って重要だったと思うのは「行動力」「周囲の人から情報を集める力」「決断力」である。やはり、ペーパーの博士課程の学生が自分一人の力で情報を集めるのはかなり無理がある。いろんな場所に顔を出して、知り合いを作り、自分が海外留学したいということを表明しておくのと実に多くの方々から助けていただくことができた。これは、海外に渡航する前だけではなく、渡航準備や渡航後もそうである。改めて助けてくださった方々には感謝申し上げたい。また、最終的な正解はわからないので、自分の感覚を信じて「えいやっ」と飛び込んで必死にもがく力も必要だろう。スペースの関係でここには書けなかったお話もあるので、さらに詳しく聞きたい方がいらっしゃれば直接連絡いただくか帰国時の飲み会の時にでも声をかけていただければと思う。

2. 英国生活・研究編「シロイヌナズナまで徒歩15分」

さて、ここまで長々とケンブリッジに辿り着くまでの話を書いてしまったため、読者諸君はいつになったら英国の話が始まるのかと思っていることだろう。以降は、ここまで3ヶ月程度ケンブリッジで過ごしてみて感じたことを述べていきたい。

私は Department of Plant Sciences (図 1) に所属しており、Department 内には 30 の研究グループがある。他の研究室は日本のラボのような普通の居室を与えられているのだが、私が所属する lab101 の二つのグループだけは何故か図書館の一角を借りる形で居室がある (図 2)。正直便利ではないのだが、ハリーポッターの世界のようで、まあ雰囲気があって良いかと思うようになった。

研究室の設備そのものは、細かな違いは実に色々あれど、基本的には世界共通の標準的な設備である。特筆すべき点としては、以下の 3 点だろうか。

1. 実験機器はほとんど全て Department で共通のものを使用しており、ラボごとに持っているのは PCR くらいである。Department 内の機械ならほとんどなんでも使えるような予約システムがあり、いずれも質が高い機器を使用できる。もちろん、人が使っていたら待たなければならない不便さはあるのだが、機械に使われるお金が人件費や試薬に使われるのは大変良い仕組みだと思う。
2. 洗い物やオートクレーブも、建物内に巨大な機械があり、Department として一括で管理されている。例えば、オートクレーブなら一日 3 回稼働するので、決まった時間までに指定も場所に置いておくといった具合だ。自分の好きな時間に使えない不便さはあるのだが、放っておけばやってくれるのはいい仕組みかもしれない。
3. 洗ったものを蒸留水で濯がない。これは結構驚いた。英国は、水道水がかなり硬水の地域で、Ca や Mg がかなり混じった水なのだが、機器を蒸留水で濯ぐということは全く行われていないようである。おかげで、メスシリンダーなどは析出した白い粉 (水垢, limescale) だらけだ。現在、私が英国で最も信用している計量器具は、ファルコンチューブの目盛りである。

あと二つ、ケンブリッジ大学に特徴的なものがある。一つ目は、Tea time である。噂には聞いていたが、本当に毎日ある。しかも 2 回。これは毎日 11 時ごろと 15 時ごろに tea room が解放され、Department の人ならば誰でも無料で紅茶やコーヒー、ジュースなどが飲める。強制力は全くないのだが、ラボによっては毎日午前も午後も集まっており、一体いつ研究しているんだと不思議でたまらない。私のラボは、皆忙しそうにしている、あまり積極的ではないので、私は月に 2 回ほどしか参加していない。ただ、ラボの Accept party や Farewell party (図 3) は、Tea time にケーキと共に行われるので、やはり Tea time の存在感は大きいように思う (普通に飲み会で Party をやっているラボもある)。皆さんもケンブリッジに来られた際は、是非参加してみてはいかがか。



図 1. Department of Plant Sciences (4 月 2 日撮影)



図 2. 私の居室前の様子



図 3. 6 月に行われた Tea room での Farewell party の様子。一番左が Julian である。私は右から 3 番目で楽しげにしている。

もう一つは、植物育成施設 (Plant Growth Facility)、通称 PGF である。PGF は、昔はラボと同じ建物内にあったそうだが、現在はラボからは 0.7 マイル (約 1.1 km) 離れた大学の植物園の隣にある。1/2MS 培地の植物などは、ラボ内のチャンバーなどで育てられるのだが、土植えの植物は全てこの施設で育てなければならない。また、自分の手で植物を PGF に運ぶことは禁止されており、必ず学内便を使って輸送する必要がある。ラボと PGF 間の学内便は、10 時と 14 時の 2 回走っており、これを除いた物品輸送は許されていない。最初はかなり不便に思ったが、慣れてしまうと何も思わなくなって受け入れてしまった。この PGF は、街そのものが大学と一体化しており、大学の施設が街の中に点在しているケンブリッジ大学の一つの特徴と言えるだろう。

以上のように、ケンブリッジの研究についてつらつらと書いてきたが、ここまで 3 ヶ月過ごして一番思うことは「やることは日本と変わらない」である。もちろん、本当に色んなことが違うので慣れるまでは苦労した。実験が失敗しても、日本とは全てが違うので何が原因か途方に暮れたこともある。ボスドクなので、誰かが実験を見て教えてくれるということはない。自分で進める力がなければ、もっと辛い目にあったことだろう。ただ、程度の差はあれ、それは国内だろうが国外だろうが機関移動すれば誰だって最初はそうだろう。大事なのは、どこに行ったとしても、自分で研究する力があるか否かだと感じる。失敗してもへこたれずに、原因を一つずつ追求して取り組んでいく力があれば、やる研究そのものは日本と何ら変わらない。博士課程の間に、私にこのような力を身につけさせていただいた出身ラボの先生方には、ケンブリッジに来て改めて感謝の念を強く抱くようになった。今後、海外で研究を考えている方は、まずは日本でしっかりと研究力を身につけることをお勧めしたい。

3. 英国生活・日常編「新生活は RPG のように」

ここまで研究の話が続いたので、ここからは簡単に私の英国生活を紹介したい。まずは立ち上げの話から始めよう。人それぞれかもしれないが、異国の地で独力で生活基盤を立ち上げるというのは私にとっては大変楽しいものだった。さながら新しいゲームのようである。京都で 9 年間を過ごした私にとって、「京都」というゲームは裏ステージまでやりこんで遊び飽きていたのだろう。「Cambridge」という新しいゲームが始まった時は、まずはマッピングや拠点作り、移動手段の確保から始まった。レベル 1 装備 0 の状態から始まるので、まずは何から手をつけたものかといった具合である。家そのものは、渡英前に大学を通じて契約していたのだが、私は家に入居するより先に、渡航 3 日目にして自転車を購入した。これは大正解だった。ケンブリッジは、ミニチュア版京都のような街で学生が自転車をブンブン乗り回る学生街であり (Cambridge は Cam 川の橋という意味であり、川までである)、自転車がないと何もできない。皆さんもゲームをやる時は、まずは移動能力を強化する人が多いのではなかろうか？ラボに全ての荷物を置いて、しばらくは何もない家に寝袋で寝泊まりしながら (家具付きだったので、ベッドの上に寝袋を敷いた)、せっせとラボから荷物を家に運んだ。この際、車を出して手伝ってくれたラボメンバーには大変感謝している。

私は 20 万円ほどかけて日本からかなりの私物を持ってきたので、衣服などには不自由しなかったのだが、それ以外のものは何も持っていなかった。具体的には、調理器具である。まずは必要なものを chat GTP と一緒にリストアップし、それらの入手方法を Tea room で聞いて回った。ゲームで NPC に話しかけて情報を集めるのと同じである。みんな親切に色々教えてくれるので、その情報を元にマッピングを進めながら買い物するといった具合である。包丁を買うのには結構苦労した。どこの店に行ってもなかなか見つからず、仕方なく店員に聞いてもらい回しにされる日々、買うまでに 2 週間以上かかった。見つけたと思ったら、「包丁が欲しいならパスポートを持ってくるんじゃ」と言われて、また家まで取り戻す、といった感じだ。こんな感じで、Amazon などでも有効活用しながら 1 ヶ月ほどかけて生活基盤を整えていった。私は渡英 1 週間ほどで実験も始めたので (失敗しまくり)、なかなか大変

な時期ではあったが、大変楽しかったのを覚えている。こんなエキサイティングな日々を体験できるのも海外で研究をすることの意義の一つなのかもしれない。現在は、渡英して3ヶ月以上経ち、至極普通に生活している。家賃は大層高いが、海外学振のお金があれば十分にカバーできると思われる。私は、研究室から自転車で15分弱の街の外れに住んでおり、周囲は大層自然豊かである。もし私の家に遊びにくる機会があれば、鹿、狐、兎、栗鼠などの野生動物たちに出会えるだろう(図4)。

ケンブリッジにはポストドクや学生、サバティカルの研究者など多くの日本人が住んでおり、日本人コミュニティの活動も盛んである。月に一回、ケンブリッジ日本人会という集まりと十色会という若手パブ飲み会があり、日本人同士の繋がりはかなり深い。7月現在では、植物関連の研究者/学生は私以外に5人も在籍していたほどである(図5)。英国はパブ文化であるため、飲み会の時はみなパブに集まって思い思いのお酒を飲む。信じられないくらいたくさんの種類のビールがあるので、お酒が好きな人は大層楽しめるだろう。来年の国際光合成学会の際には、皆さんとリバプールでパブに行けるのを楽しみにしている。

4. 皆が気になる英国の噂「メシは不味く天気は悪いのか？」

渡英前、私は多くの人から散々脅されていた。「イギリスはメシがまずい」「イギリスは天気が悪い」などである。私の同期のメガネをかけた彼などは、私のことを島流しとまで言っていた。最後に、皆さんが英国に対して持っているこのようなイメージの真実について紹介していきたい。

「イギリスはメシがまずい」：これは、半分以上真実である。英国に来て、私は自分がいかに日本という飽食の国で恵まれて育ったのかを思い知らされた。日本人にとって、お金を出して食べる料理というのは自分で作る料理よりも美味しいというのは当然のことではないだろうか？英国では、そんなことは決してない。まずいわけではないのだが、美味しくはない店のボリュームゾーンが圧倒的に広い。美味しい外食というのは、いろんな人に口コミを聞いて回って初めて見つけられるものである。この時、おすすめのメニューを聞くところまで忘れないように。店に入ると、説明とは違う印象の料理が出てくることは多々ある。こういう時は大体ハズレだ。また、挑戦しないことも重要である。知っている料理を頼むとハズレな確率は低い(図6)。ここまで聞いた諸君は、噂は全て真実じゃないか、と思ったかもしれない。では何が美味しいのかというと、自分で作った料理である。英国のスーパーでは日本ではなかなか手に入れ難いような肉の塊やハーブ・スパイス類が簡単に安価に手に入る。英国にきて私の自炊クオリティは圧倒的に向上した。人間追い詰められると成長するものである。洋食を作るのが好きな人にとっては天国だろう。また、和食の材料もあまり苦労することなく手に入れられて、私は毎日コメを食べている。食べられなくて恋しいものといえば、ラーメン屋のラーメンと美味しい刺身などだろうか。海鮮に関してはかなり壊滅的なので、私は諦めてヨーロッパ旅行の際に食いだめることにしている。



図4. 自宅近郊にて。お父さんはパイにされてしまったのだろうか



図5. パブ会の様子。左より、内田さん(MPhil)、今泉先生(米国ワシントン大学)、東さん(PhD)、私、森さん(海外学振)、山梨さん(東北大学)。ここの料理は美味だった。



図6. 名物フィッシュアンドチップス。店によって味が違う。

「イギリスは天気が悪い」：これは、今の所大嘘である。何なら日本よりもはるかに天気がいい。まあ、今年は *Greatest spring* と言われているくらいだから、例年とは少し異なるのかもしれないが、ケンブリッジは英国で最も雨が降らない地域らしく、雨の日は月に 2-3 日くらいだろうか。残りはかなりの割合で晴れていることが多い。最近、昼に 30 度近くまで暑くなる日も増えてきたが、湿度が低いのでそこまで不快には感じない。また、夜はかなり涼しくなるので灼熱地獄だった日本とは大違いである。ただ、皆にケンブリッジが好きかどうかを聞くと必ず口を揃えて「夏はね」と答えるので、冬の天気は酷いなのかもしれない。*Seasonal disorder* (季節性うつ病) という言葉があるくらいなので、冬はビタミン D を飲みながら気をつけて過ごしたい。冬を体験した私がケンブリッジをどう評するか、乞うご期待。

5. おわりに

本稿の前半部分は「そもそもどうやって海外留学を始めるか」に焦点を当てて詳しく書かせていただいた。私自身がなかなか情報を手に入れられずに独力で苦労しながら進めた部分でもあるので、私の経験が誰かの役に立てば幸いである。ただ、あくまでも私のケースであり、個人個人で状況が異なると思うので、そこは念頭に置いていただきたと思う。

英国に来て最も思うことは、私は何をビビっていたんだろうということである。正直、渡英直前の 3 月などは私はかなりビビっていた。英語も話せず、何の成果も出せず、あっという間に時間が過ぎて、すごすごと出戻る羽目になるのではないかと。もちろん、まだ 3 ヶ月しか経っていないので、先のことはわからないが、思っていたよりもはるかに何とかなっている。依然として英語は聞けず話せず、レストランの飯は不味いのだが、本稿から察せられるように、私は毎日とっても楽しく過ごしている。もちろん、私の中に博士課程の間に身につけた積み重ねがあつてこそかもしれないが、日本にいた頃に抱えていた漠然とした不安は大概杞憂だったように思う。つい最近までは何も上手くいかずにラボでブチギレていた時もあったが、まあ研究も生活も英語も何とかなるのである。誤解しないで欲しいが、「じゃあ何の準備もせずにとりあえずコンタクトをとってとりあえず海外に来ればいいのか」というわけではない。本稿に書かせていただいたことも書いていないことも含めて、十分な力を身につけしっかり準備をしたから何とかなっているのだと自分では感じる。つまり、「必要なものは覚悟だけだったのです。必死に積み上げてきたものは決して裏切りません。(葬送のフリーレン 2 巻 P68 より)」という状態だったのだろう。準備というのは、いくらしても足りないように感じるものだと思うので、最後には覚悟を決めて「えいやっ」飛び込むことも必要なのだ。海外での研究活動に少しでも興味のある方は、是非ともチャンスを掴み取って欲しい。

本稿に書かせていただいたように、実に多くの方々に支えられて海外でポスドクを始めることができたと思う。特に、学生時代に研究者としての基礎をご教授くださった京都大学・中野雄司先生、進路選択の際に留学への背中を押してサポートくださった北海道大学・田中亮一先生、研究室見学や学会・シンポジウム参加などを通じて海外の研究者とつながるきっかけを作っていただいた東京大学・増田建先生、大阪公立大学・小林康一先生、ケンブリッジ大学の研究を支えてくださっている Julian をはじめとしたラボメンバー、そして新婚にも関わらずケンブリッジに送り出してくれた妻にこの場を借りて深く感謝申し上げたい。最後に、執筆の機会を与えて下さった若手の会会長の田中謙也先生、そして本会編集長の小口理一先生に、この場を借りて深く御礼申し上げます。

報告記事

光合成学会 若手の会 第 32 回セミナー開催報告

神戸大学 先端バイオ工学研究センター
田中 謙也

第 15 回日本光合成学会年会およびシンポジウム（本会）と合わせて、本会前日の 2025 年 6 月 6 日（金）、本会初日の 7 日（土）に第 32 回若手の会セミナーを開催しました。例年は本会の終了後に行っている若手会セミナーですが、今年は本会後の学変 A の領域会議との重複を避けるため二部構成でした。

6 日は参加者全員に A4 サイズのポスターを印刷して持参していただき、6 人ほどのグループに分かれて机を囲んでポスター発表を行いました。基本的には本会のポスターと同じではあるのですが、若手の会内でまとまって行うことで、本会だけでは発展しづらい異分野交流の促進・今後の光合成研究の可能性および課題の発掘を行うことができました。どのグループも想定の時間を大幅に超えるほどの盛り上がりでした。さらにポスター発表のあと、意見集約ツールを使って研究での困りごとや光合成分野の最新技術の共有を行い、参加者全体で今後役立つ議論を行うことができました。

7 日は本会開始前の午前中にセミナーセッションを行いました。若手講演としてまず阪大の関莊一郎さんにクライオ電顕によるタンパク質中の色素構造の決定に関する研究を、埼玉大の中村陸玖さんにシアノバクテリアの環境応答に重要なパートナースイッチング制御系に関する研究を発表いただきました。さらに若手の会企画「PI に聞いてみよう」では、早稲田大学の園池公毅先生をお迎えし、これまでのキャリアと研究の経緯を発表いただきました。修士までと博士からとで研究に対する捉え方が変わったことや、研究者の責任についても伺うことができ、学生や若手研究者にとって大変勉強になったと思います。ご多忙のところ発表いただいた 3 名の演者の方々に心から感謝申し上げます。

ポスターセッション、懇親会、セミナーに参加いただいた方々が積極的に質問や議論を展開いただいたおかげで非常に盛況な会となりました。改めてご参加いただき、誠にありがとうございました。また、一緒に世話人をしてくださり、参加報告記事の執筆も快く引き受けてくださった中村陸玖さん、運営を手伝っていただいた光合成若手の会幹事メンバーに改めてお礼申し上げます。若手の会の次回イベントへのご参加も心よりお待ちしております。



第 32 回若手の会セミナーのポスターセッションに参加いただいた皆様

報告記事

光合成学会 若手の会 第 32 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

2025 年 6 月 7 日から 8 日にかけて、光合成学会 若手の会 第 32 回セミナーが行われました。本セミナーは、同年 6 月 8 日午後から開催された、第 15 回日本光合成学会に先立ち、その前日と当日の午前中を活用して実施され、6 月 7 日は若手研究者によるポスターセッション、8 日は、関 荘一郎さん（大阪大学）、私の研究発表、および園池 公毅先生（早稲田大学）の特別講演をメインとした企画となりました。

1 日目は、各自 A4 サイズで作成したポスターを持参し、各々の研究内容について話し合いました。発表は一人 15 分の持ち時間が設定されましたが、ほとんどの参加者が「まだまだ話したい!」と感じるほど、活発なグループディスカッションが行われました。特に、私たちのグループでは企業の方も参加していただいております、藻類の社会実装に向けた研究内容をお聞きし、そのスケールや目的意識の違いに大きな刺激を受けました。懇親会では、研究室生活での悩みや楽しさを共有する他、論文執筆の際の考え方を伺うことができました。論文とは、それぞれの研究者の生み出す「作品」であり、優れた作品は人を感動させ、興奮させることができると考えました。私も、人の心を動かすような論文発表を目指していきたいと強く思いました。

2 日目の若手研究者による口頭発表では、関さんが「クライオ電子顕微鏡による色素の構造決定」、私は「パートナースイッチング制御系による光合成系の制御」についてそれぞれ発表を行い、全く異なる視点からの研究紹介となりました。発表中には、聞いてくださっている皆さんが真剣な表情で考え込んだり、研究の面白さにうなずいたり、反応が刻一刻と変化する様子が印象に残っており、多くの方に自分の研究に関心を持っていただけたことは一人の研究者として冥利に尽きる、素晴らしい経験となりました。

園池先生の特別講演「努力の後に少しだけ幸運があれば」では、光合成に興味を持ち、今まで研究を続けてこられた人生経験についてご講演いただきました。本講演をお聞きし、大晦日から翌年のお正月にかけて **Over night** で電気泳動を行う、つまりは「**Over year** の電気泳動」など、園池先生の研究生活には一貫して「努力を楽しみながら、好奇心を満たす」という軸があるのだと考えました。様々な実験を行う中で得られた、ある一つの発見をどのようにして研究にしていくなか考え、楽しみながら研究室生活を送りたいと思います。

また、本セミナーでは私も世話人として参画させていただいております、前日までの準備や当日の進行など、運営の難しさと楽しさを学ぶ大変素晴らしい機会となりました。

最後になりますが、本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田中 謙也先生（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。

事務局からのお知らせ

★入会案内

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

★会費納入のお願い

学会の運営は、皆様に納めていただいております年会費によりまかなわれております。当該年度の会費が未納の場合、光合成研究が送られてくる封筒に、会費未納が印字されています。ご都合のつくときに、会費を納入ください。1年間会費を滞納された場合、次年度よりお名前が会員名簿から削除され、光合成研究は届かなくなります。再入会される場合は、未納の分もあわせてお支払いいただきます。会費納入状況などにつきましては、ご遠慮なく事務局（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	高林 厚史	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 歩	北海道大学低温科学研究所
栗井 光一郎	静岡大学大学院理学領域	田中 寛	東京科学大学総合研究院
池内 昌彦	東京大学大学院総合文化研究科	田中 亮一	北海道大学低温科学研究所
石北 央	東京大学大学院工学研究科	谷口 光隆	名古屋大学大学院生命農学研究科
泉井 桂	近畿大学生物理工学部生物工学科	民秋 均	立命館大学大学院生命科学研究所
伊藤 繁	名古屋大学	田茂井 政宏	近畿大学農学部生物機能科学科
井上 和仁	神奈川大学理学部	都筑 幹夫	東京薬科大学生命科学部
伊福 健太郎	京都大学大学院農学研究科	寺内 一姫	立命館大学生命科学部
梅名 泰史	名古屋大学シンクロトロン光研究センター	出羽 毅久	名古屋工業大学大学院工学研究科
得平 茂樹	東京都立大学院理工学研究科	頼 達也	東京理科大学理学部
大岡 宏造	大阪大学大学院理学研究科	長尾 遼	静岡大学農学部
大友 征宇	茨城大学理学部	永島 賢治	神奈川大学
大政 謙次	東京大学大学院農学生命科学研究科	成川 礼	東京都立大学大学院理学研究科
小川 健一	岡山県農林水産総合センター生物科学研究所	南後 守	大阪公立大学大学院理学研究科
小口 理一	大阪公立大学大学院理学研究科	西田 生郎	埼玉大学大学院理工学研究科
小俣 達男	名古屋大学大学院生命農学研究科	西山 佳孝	埼玉大学大学院理工学研究科
菓子野 康浩	兵庫県立大学理工学部	野口 航	東京薬科大学生命科学部
柏山 祐一郎	福井工業大学環境情報学部	野口 巧	名古屋大学理学研究科
加藤 裕介	摂南大学農学部	長谷 俊治	大阪大学蛋白質研究所
神谷 信夫	大阪公立大学複合先端研究機構	華岡 光正	千葉大学大学院園芸学研究科
木下 俊則	名古屋大学トランスフォーマティブ生命分子研究所	原 登志彦	北海道大学低温科学研究所
熊崎 茂一	京都大学大学院理学研究科	彦坂 幸毅	東北大学大学院生命科学研究所
栗栖 源嗣	大阪大学蛋白質研究所	久堀 徹	総合研究大学院大学
小林 康一	大阪公立大学高等教育推進機構	日原 由香子	埼玉大学大学院理工学研究科
佐賀 佳央	近畿大学理工学理学科	広瀬 侑	豊橋技術科学大学環境生命工学系
坂本 亘	岡山大学資源植物科学研究所	藤田 祐一	名古屋大学大学院生命農学研究科
櫻井 英博	早稲田大学	古本 強	龍谷大学農学部
鹿内 利治	京都大学大学院理学研究科	牧野 周	東北大学大学院農学研究科
嶋田 敬三	東京都立大学	増田 真二	東京科学大学
清水 隆之	奈良女子大学大学院自然科学系	増田 建	東京大学大学院総合文化研究科
下嶋 美恵	東京科学大学生命理工学院	松浦 克美	東京都立大学都市教養学部
沈 建仁	岡山大学異分野基礎科学研究所	松田 祐介	関西学院大学理工学部
菅 倫寛	岡山大学異分野基礎科学研究所	皆川 純	基礎生物科学研究所
杉浦 美羽	愛媛大学プロテオサイエンスセンター	宮尾 光恵	東北大学大学院農学研究科
杉田 護	名古屋大学大学院情報学研究科	宮下 英明	京都大学大学院人間・環境学研究科
鈴木 祥弘	神奈川大学理学部	宗景 (中島) ゆり	関西学院大学生命環境学部
園池 公毅	早稲田大学教育学部	村田 紀夫	基礎生物科学研究所
高市 真一	東京農業大学生命科学部	本橋 健	京都産業大学総合生命科学部
高橋 俊一	琉球大学熱帯生物圏研究センター	本橋 令子	静岡大学大学院農学領域
高橋 裕一郎	岡山大学異分野基礎科学研究所	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

今年の夏は猛暑が続き、国内の最高気温も更新されました（伊勢崎で 41.8 度を記録）。2005 年以前は長らく山形市の 40.8 度(1933 年)が歴代最高気温を誇っていましたが、その後は更新が相次いでおり、今年は 2020 年に浜松で観測されていた 41.1 度を大きく更新する形になりました。一方で、最低気温は 1902 年に旭川で記録された -41 度が更新されておらず、温暖化を記録からも感じております。

本号の表紙は、酸化鉄によって緑色になっていたと考えられる太古代の海の中で、緑色光を吸収して光合成に利用できるシアノバクテリアの共通祖先が進化した可能性を最近のご研究で示された、松尾さん達にご提供頂きました。植物の葉はあえて緑色光の吸光度を抑えて、緑色光を奥深くまで届かせることで、高い光強度での葉の光合成を高めていることを示した寺島一郎さんの研究に参加させて頂いた経験があります私にとって、この松尾さん達の研究に関する表紙を提供頂けたこと、嬉しい繋がりを感じております。前号で珪藻の葉緑体構造の表紙を提供頂いた嶋川さん達には冒頭にその CO₂ 濃縮機構について解説記事を寄稿頂いていますので、ぜひこちらもご覧ください。

「光合成研究」では、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、2023 年の光合成学会年会でポスター賞を受賞された守本好希さんに、研究紹介記事を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、ぜひ、ご投稿ください。

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（東京科学大学） 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2号（通巻101号） 2025年10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

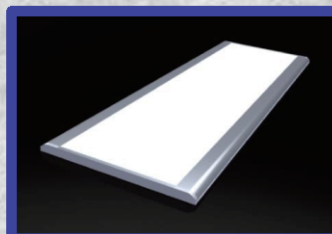
銀行振込の場合 ゆうちょ銀行、019店 (ゼロイチキュウと入力)、当座、0730290

名前: ニホンコウゴウセイガッカイ

CHURITSU

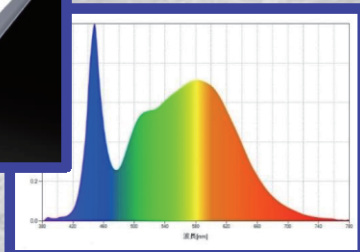
植物栽培用 エッジタイプLED照明

照明の均一性が高く植物の育成に最適!



1,200(W) × 392(D) × 20(H) mm
600(W)のハーフサイズも有ります。

色温度: 5,000k
演色性: Ra 85以上



特長

- 蛍光灯との比較では消費電力約55%ダウン!
- 導光板を採用する事でLED照明として20mmの薄さを実現!
- 拡散板によりパネル面の明るさがより均一になりました。
- 調光機能(10%~100%) タイマー機能もオプションで対応。

LumiCEC

高感度生物発光測定装置

高感度を維持しつつ
クロストークが大幅に低減!



特長

- 数時間~1週間以上の長期間の自動測定に必要な動作安定性と耐久性を兼ね備えています。
- 誰でも簡単に操作できる測定解析ソフト「解析NINJA」が標準添付。

CHURITSU 中立電機株式会社

本社: 愛知県名古屋市中区大須4-12-8東洋殖産ビル6F
FA事業部 バイオ機器課: 愛知県豊明市新田町南山92番地の1
TEL: 0562-92-8095、FAX: 0562-92-8097
E-mail: bio@churitsu.co.jp
<http://www.churitsu.co.jp/products/bio/index.html>



新型ポータブル クロロフィル蛍光測定器



DIVING-PAM-II
Underwater Fluorometer with Spectrometer



Measuring Aquatic Photosynthesis in its Natural Habitat



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



High Quality Instrumentation for Plant Sciences



WATER-PAM-II
Chlorophyll Fluorometer for Phytoplankton



Setting a New Benchmark for Photosynthesis Research in the Field

DUAL/KLAS-NIR *カイネティック 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。

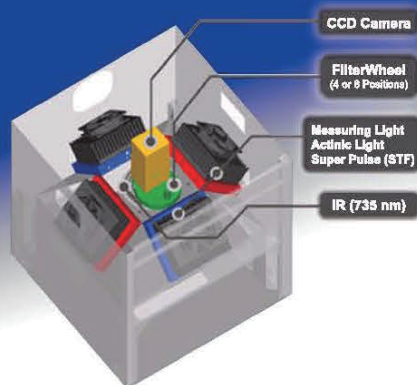


〒272-0038 千葉県市川市市川南2-9-28-106
Tel: 047-374-3240 Fax: 047-374-3241
E-mail: mid@namoto.com

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

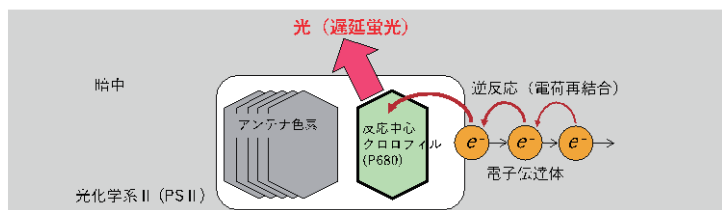
旭光通商株式会社

〒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



励起光照射後の暗中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

東京営業所 TEL (03) 6757-4994

中部営業所 TEL (053) 459-1112

大阪営業所 TEL (06) 6271-0441

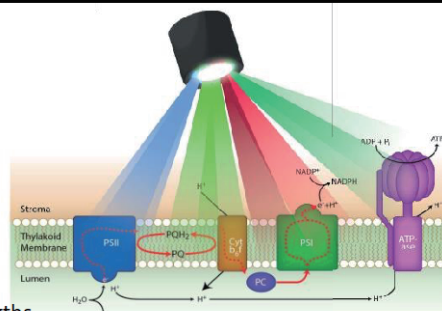
西日本営業所 TEL (092) 482-0390

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 b6f, 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

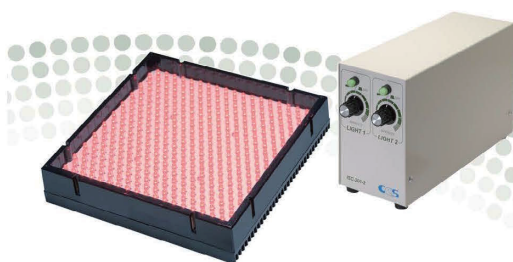
ホームページ: <http://www.ollie.co.jp> E-mail: information@ollie.co.jp



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 μmol m⁻² s⁻¹
青色光 (470nm) 最大 800 μmol m⁻² s⁻¹
白色光 最大 1,000 μmol m⁻² 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



**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

チャンバー内温度自動制御: 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御免前ビル

名古屋 TEL (052) 686-4794 (代) FAX (052) 686-5114
〒464-0075 名古屋市中千種区内山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



ベジモニ
Vegetable Monitor

**非破壊だから見える、
葉内窒素の「動態」**

特長

- 葉を挟むだけで、葉身の硝酸態窒素濃度を推定するセンサーです。
- 1点あたり7秒で測定が可能！
- 測定した濃度データはセンサー上の画面で確認することが可能。
- 濃度データはクラウド管理ができ、転記ミスを防ぎます。
- 測定で汚れたレンズ脱着し、清掃できます。



Hakaru+
はかる ききえる つくりだす

〒532-0027 大阪市淀川区田川3-5-11

TEL : 06-6300-2111

E-mail : info@vegemoni.com

WEBサイトはこちら

