

新しく発見されたクロロフィル^{‡§}京都大学大学院 人間・環境学研究所
大久保 智司*

1. 光合成色素の多様性

光合成とは光エネルギーを化学エネルギーに変換する反応である。そして、光合成ではクロロフィル、カロテノイド、フィコピリンといった光合成色素が光を吸収する役割を担っている。ほとんど全ての酸素発生型光合成生物（陸上植物、藻類、シアノバクテリア）において、反応中心色素はクロロフィル (Chl) *a* に限られている（例外として、シアノバクテリアの *Prochlorococcus* 属ではジビニルクロロフィル (DVChl) *a*、*Acaryochloris* 属では Chl *d*）。一方、光エネルギーを捕集し反応中心色素に伝達するアンテナ色素は、種々のクロロフィルやカロテノイド、フィコピリンであり、アンテナ色素の種類や組成は生物種によって異なっている。

Chl *a* (図1A) はほとんど全ての酸素発生型光合成生物がもっており、その大半がアンテナ色素として機能している。これに加え、緑色植物、ユーグレナ植物、クロララクニオン植物、一部のシアノバクテリア

(*Prochloron*、*Prochlorothrix*) は Chl *b* を、クリプト植物、不等毛植物、渦鞭毛植物、ハプト植物は Chl *c* (*c*₁、*c*₂、*c*₃) をそれぞれアンテナ色素として利用している。また *Prochlorococcus* 属のシアノバクテリアは DVChl *a* および DVChl *b* を、*Acaryochloris* 属のシアノバクテリアは Chl *d* をそれぞれアンテナ色素としてもっている。アンテナとしてはたらくカロテノイドとしては、緑色植物、紅色植物のもつルテイン、一部の緑藻がもつシフォナキササンチン、一部の渦鞭毛植物がもつペリジニン、褐藻、珪藻がもつフコキササンチンなどが知られている。これらのカロテノイドは、クロロフィルとともにカロテノイド-クロロフィル結合タンパク質に結合し、吸収した光エネルギーを高効率で Chl *a* に渡すことができる。また、シアノバクテリア、灰色植物、紅色植物、クリプト植物はフィコピリタンパク質をアンテナ色素として用いる。これらの生物の多くのものにおいて、フィコピリタンパク質はフィコピ

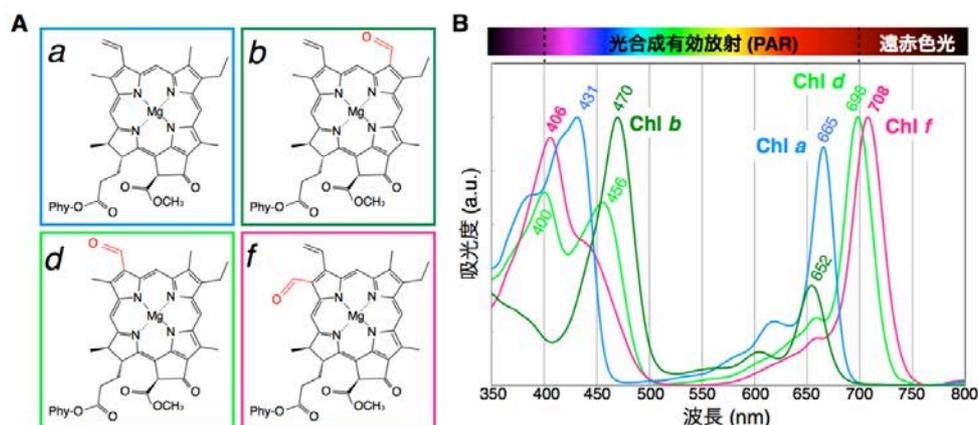


図1 クロロフィル*a*、*b*、*d*、*f*の化学構造(A)と吸収スペクトル(B)

A: Chl *b*、*d*、*f*については、Chl *a*と異なっている部分を赤で示している。Phyはフィトール基。B: 各色素の、メタノール中における吸収スペクトル。ピークの近傍に示した数字は、それぞれのピーク波長を示す。

[‡] 解説特集「光合成を支えるテトラピロール代謝の多様性」

[§] 第2回日本光合成学会シンポジウム 発表賞受賞論文 (口頭発表)

* 連絡先 E-mail: s_ohkubo@me.com

リソームという超複合体を形成し、光化学系IIにエネルギーを渡すことが知られている。

これらの多様なアンテナ色素は、その種類によって吸収する光の波長が異なっている。生体内において、Chl *a* は波長 400-450 nm の青色光と 650-700 nm の赤色光を主に吸収することができる。Chl *b* は Chl *a* に比べて Q_y 帯の吸収ピークが短波長側に、ソーレー帯の吸収ピークが長波長側にシフトしている(図1B)。そのため、Chl *b* をもつことによって、Chl *a* だけの場合よりも広範囲の波長の光を吸収することが可能になる。また、Chl *c* やシフォナキササンチン、フコキササンチンといったカロテノイドは波長 450-550 nm の青-青緑色の光を吸収することができる。一般に、水中では深くなるにつれて青緑色の光 (500-550 nm) が残る性質があり、これらの色素は水中の深い所で光を吸収するのに役立っている。フィコビリタンパク質は波長 500-650 nm の光を吸収することができるが、これは Chl *a* の吸収できない波長領域をほぼ相補している。これらの多様なアンテナ色素が吸収できる光の波長域は、可視光線とほぼ同じ 400-700 nm の領域である。この波長域の光は光合成有効放射 (P A R : Photosynthetically Active Radiation) と呼ばれ、かつては酸素発生型の光合成に利用できる光はこの波長域に限られると考えられていた。

しかし、Chl *d* をもつシアノバクテリアが発見されたことにより、必ずしもそうではないことがわかってきた。Chl *d* の吸収スペクトルを Chl *a* と比較すると、Q_y 帯の吸収ピークが約 30 nm 長波長側にシフトしており、遠赤色光と呼ばれる波長 700 nm 以上の光を吸収することができる(図1B)。この色素は1943年、紅藻に含まれる第2の色素として最初に報告されたが¹⁾、天然中における存在が長い間疑問視されてきた。しかし、1996年に発見されたシアノバクテリア *Acaryochloris marina* は Chl *d* を主要色素としてもち、Chl *d* が確かに天然に存在することが確かめられた²⁾。そして、*A. marina* は波長 700-750 nm の遠赤色光を吸収して光合成に利用できることがわかっている^{3, 4)}。

Acaryochloris は熱帯の沿岸域に生息する群体ボヤから発見され²⁾、群体ボヤに共生するシアノバクテリアであり、Chl *d* は限られた環境にしか存在しないと考えられた。しかし、日本沿岸で採られた紅藻の表面にも付着していることがわかり、かつて紅藻から検出

された Chl *d* の真の生産者であることがわかった⁵⁾。その後、*Acaryochloris* 属シアノバクテリアは岩の表面⁶⁾や内部⁷⁾にも分布すること、他の海藻類にも付着していること⁸⁾、様々な群体ボヤやカイメンに宿主を選ばず付着していること⁹⁾などがわかってきた。さらに、世界中の海底コアや日本沿岸の海藻からは Chl *d* が Chl *a* の数%の割合で検出された¹⁰⁾。したがって、Chl *d* を用いて遠赤色光を光合成に利用する生物は世界中に広く分布し、環境中にそれなりに多く存在することが明らかとなってきた。

そして近年、遠赤色光を吸収することのできるもう1つのクロロフィル、Chl *f* が新たに発見された。本稿では、この新規色素 Chl *f* についてその特徴と発見の経緯、筆者らの研究で明らかになってきたことについて解説する。

2. Chl *f* の発見

Chl *f* はChenらによって、オーストラリア沿岸で採取されたストロマトライトから発見された¹¹⁾。ストロマトライトのメタノール抽出液を高速液体クロマトグラフィー (HPLC) で分析すると、Chl *a* やバクテリオクロロフィル *a* に加えて微量の Chl *d* と新規な色素が検出され、Chl *f* と名付けられた (Chl *e* は1940年代に報告されたことがあるが、その詳細については現在まで不明¹¹⁾)。Chl *f* は、Q_y 帯の吸収ピークが他のクロロフィルよりもレッドシフトしており (メタノール中でのピーク波長 706 nm)、ソーレー帯の吸収ピークはブルーシフトしていた (406 nm)。また、室温における蛍光極大は 722 nm (励起波長は 407 nm) で、やはり他のクロロフィルよりもレッドシフトしていた。質量スペクトル分析と水素核磁気共鳴スペクトル分析により、Chl *f* は Chl *a* の2位の炭素に結合したメチル基 (-CH₃) がフォルミル基 (-CHO) に置換した構造 (すなわち [2-formyl] Chl *a*) であるとされた (図1A)。

Chenらはストロマトライトをすり潰したものを、ピーク波長720 nmの遠赤色発光ダイオード (LED) 下で培養した。培養前のストロマトライト中からは Chl *f* は総クロロフィルの1%未満しか検出されなかったが、継代培養を繰り返すと10%程度まで増加した。これは、ストロマトライト中に存在した Chl *f* をもつ生物が増殖したためと考えられ、Chl *f* は自然界に確かに存在することが確かめられた。培養によって増えた

生物を顕微鏡観察すると主な構成生物はシアノバクテリアであった。顕微鏡下での *in situ* 蛍光スペクトル測定 (励起波長: 543 nm) により、糸状体細胞と楕円球形細胞の蛍光スペクトルには波長 730-735 nm 辺りにシヨルダーが観測され、この波長域の蛍光は Chl *d* や Chl *f* に由来すると考えられた。このうち、糸状体細胞だけを色素組成分析すると Chl *a* と Chl *f* だけしか検出されなかったため、この糸状シアノバクテリアが Chl *f* 含有生物の1つであるとされた。この糸状体シアノバクテリアについて 16S rRNA 遺伝子の塩基配列の一部を決定し、データベース上の配列と比較すると、類似性が高い生物はシアノバクテリアであった。しかし、彼らの報告では系統的位については述べられていない。既知の配列との類似性が88%と低いことから、この株は新種のシアノバクテリアであると考えられる。

筆者らは上記の Chl *f* の発見とほぼ同時期に琵琶湖沿岸から Chl *f* 含有シアノバクテリアを分離した (未発表)。最初は琵琶湖に存在する Chl *d* 含有生物の分離を目的とし、遠赤色LED (ピーク波長: 727 nm) を用いて沿岸の岩に付着するバイオフィーム中に存在するシアノバクテリアの培養を行っていた。その結果、Chl *d* をもつ *Acaryochloris* sp. が1株分離されたのに加え、シアノバクテリア KC1 株が分離された。HPLC によって KC1 株の色素組成分析を行うと、主要色素である Chl *a* に加えて、少量のもう一つのクロロフィルを含んでいた。このクロロフィルは、HPLC における他のクロロフィル (Chl *a*, Chl *b*, Chl *d*) との溶出順、100%メタノール中における吸収スペクトルともに Chen らの報告した Chl *f* のものとほぼ一致したことから、Chl *f* であると考えられた。

KC1 株は単細胞球形のシアノバクテリアで、静置培養下では複数の細胞が凝集して不定形なコロニーを形成した。また、16S rRNA 遺伝子の塩基配列を用いた系統解析の結果、KC1 株は *Aphanocapsa muscicola* や *Cyanothece* sp. といった単細胞シアノバクテリアと近縁であり、Chen らが報告した糸状体シアノバクテリアとは形態的にも系統的にも異なる生物であった (未発表)。

上記の2つの Chl *f* の発見を比べると、それぞれ見つけた場所 (オーストラリアと日本) や環境 (海と淡水湖)、Chl *f* を含んでいた生物 (糸状シアノバクテリアと単細胞シアノバクテリア) が全く異なっていた。しか

し、2つの例に共通していたのは、どちらも培養に遠赤色LEDを利用していた点である。筆者らはそもそも Chl *d* 含有生物を分離することを目的として遠赤色LEDを培養に用いた結果、偶然 Chl *f* が見つかった。Chen らがどのような意図を持って遠赤色LEDを用いたかは定かでないが (おそらく同じような目的と考えられるが)、Chl *f* の発見に大きな影響を与えたのは確かであろう。

3. Chl *f* による新奇な補色順化

琵琶湖沿岸から分離した KC1 株は Chl *f* に関する様々な研究に利用可能な生物であり、筆者らはその細胞を大量に得るため白色蛍光灯による大量培養を試みた。ところが、白色光で増殖した細胞の色素組成分析を行うと、Chl *f* が全く検出されなくなってしまった。その理由として、「Chl *f* は白色光培養下では合成されなくなる」という可能性が考えられた。しかし同時に、「培養の過程で混入した他のシアノバクテリアと入れ替わった」、「突然変異により Chl *f* 産生能を失った細胞に入れ替わった」という可能性も考えられた。

そこで、Chl *f* の消失が可逆であることを確かめるため、Chl *f* の誘導実験を行った。遠赤色光で培養した細胞を白色光で、白色光で培養した細胞を遠赤色光でそれぞれ培養し、細胞中の Chl *f*/Chl *a* 比を経時的に測定した (ただし、これは HPLC において Chl *f* と Chl *a* をそれぞれ波長 706 nm と 665 nm の吸光で検出したときのピーク面積比であり、分子の量比を表したのではない)。遠赤色光で培養していた細胞は最

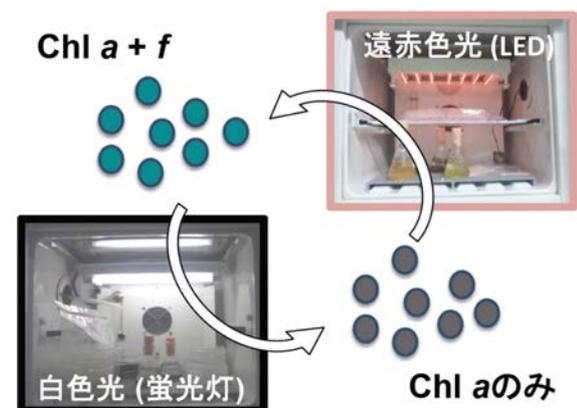


図2 遠赤色光と白色光で培養したときのKC1株の色素組成変化

遠赤色LED下で培養すると Chl *f* をつくるようになるが、白色蛍光灯下で培養すると Chl *f* が無くなる。

初 $\text{Chl } f/\text{Chl } a$ 比の値が約0.10であったが、白色光下に移した後2日でその約60%、4日で約30%に低下した。その後も徐々に減り続け、30日以上培養した細胞では $\text{Chl } f$ が全く検出されなくなった。一方、白色光で培養して $\text{Chl } f$ が検出されなくなった細胞を再び遠赤色光下に移すと、 $\text{Chl } f/\text{Chl } a$ 比は直線的に上昇した。その後1ヶ月程度培養を続けると $\text{Chl } f/\text{Chl } a$ 比は約0.09まで上昇した (未発表)。したがって、KC1株において $\text{Chl } f$ は遠赤色LED下で培養した時に合成が誘導され、白色光下培養では合成されなくなる「誘導クロロフィル」であることが明らかとなった (図2)。

これまで、クロロフィルが特定の条件下でつくられなくなるという現象は知られていない。例えば緑色植物は $\text{Chl } a$ と $\text{Chl } b$ をもち、 $\text{Chl } a/b$ 結合アンテナである LHCII の量の変動することで $\text{Chl } b$ の量が変化するが、 $\text{Chl } b$ だけが無くなることはない。また、珪藻や褐藻などのアンテナに含まれる $\text{Chl } c$ も光が強くなると減少するが、完全に消失することはない。 $\text{Chl } d$ を主要色素とするシアノバクテリア *Acaryochloris marina* には少量の $\text{Chl } a$ が含まれており、 $\text{Chl } a/d$ 比は光条件によって変動するが $\text{Chl } a$ は細胞内に常に存在している。今回の結果は、クロロフィルの合成が特定の条件でのみ誘導される初めての例であり、この点で $\text{Chl } f$ は他のクロロフィルと大きく異なる。

筆者らは今までに様々な光条件でKC1株を培養しているが、現在のところ $\text{Chl } f$ をつくるのは遠赤色LEDだけを照射して培養したときだけであった。赤色LED (ピーク波長: 655 nm) や青色LED (470 nm) だけを用いて培養しても $\text{Chl } f$ は検出されなくなった (図3)。また、赤色LEDと遠赤色LEDを、それぞれのピーク波長の光量子束密度が同じになるように混ぜて培養したときも $\text{Chl } f$ はつくられなかった。「 $\text{Chl } f$ の合成が遠赤色光しか無い条件で誘導されること」と、「 $\text{Chl } f$ が遠赤色光を吸収できること」、そして「KC1株が遠赤色光下で生育できること」から、 $\text{Chl } f$ は遠赤色光を利用した光合成に寄与していると考えられた。また、遠赤色光下で培養したKC1株の色素組成を詳細に分析しても $\text{Chl } f'$ や $\text{Phe } f$ は検出されず、 $\text{Chl } a'$ や $\text{Phe } a$ が存在することから、反応中心色素が $\text{Chl } f$ に置き換わっているわけではないと考えられた¹²⁾。したがって、KC1株では $\text{Chl } a$ から成る反応中心はそのままに、 $\text{Chl } f$ が付加的にアンテナ色素として遠赤色光の吸収に寄与していると予想される。しかし通常、光合

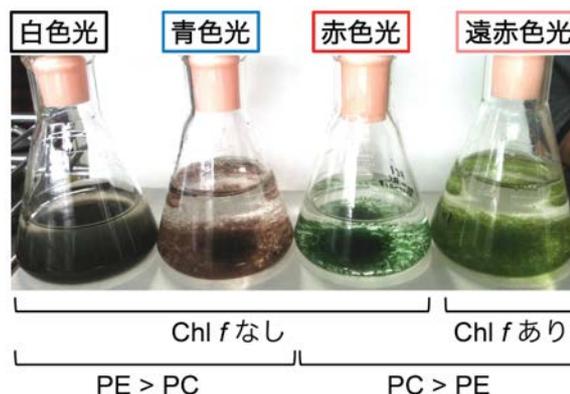


図3 白色、青色、赤色、遠赤色光でそれぞれ培養したKC1株の細胞

成アンテナ系ではエネルギー準位の高い色素から低い色素へエネルギーを伝達しており、 $\text{Chl } f$ が吸収した遠赤色光のエネルギーを、よりエネルギー準位の高い $\text{Chl } a$ に伝達するのは困難であると考えられる。 $\text{Chl } f$ がどのように遠赤色光のエネルギーを反応中心に伝達しているのかは現在のところ不明である。

光色の変化によるアンテナ色素の変化として、シアノバクテリアでは補色順化という現象が知られている。一部のシアノバクテリアは、フィコビリソームを構築するアンテナ色素タンパク質として赤色光を吸収するフィコシアニン (PC) と緑色光を吸収するフィコエリスリン (PE) をもつ。これらのシアノバクテリアの多くは、赤色光照射下ではPCの量を増やし、逆に緑色光照射下ではPEの量を増やすことで、それぞれの色の光を効率的に利用して光合成をおこなう。KC1株でもこの補色順化が起こっており、培養に用いた光色によって細胞の色が変化した (図3)。細胞の吸収スペクトルを比較すると遠赤色光と赤色光ではPCが多く、青色光と白色光ではPEが多くなっていった。これに加えて、遠赤色培養下では $\text{Chl } f$ の合成が誘導され、遠赤色光領域の吸収が増加した。この変化はまさに補色順化であり、クロロフィルの合成を誘導することによる新奇的な補色順化であると言える。

多くの光合成生物ではアンテナとしてもつ色素の組成が分類群ごとに異なっており、各色素の量比は変化するが含まれる色素の種類は変化しない。そのため、これらの生物が光合成に利用できる光の波長領域は、ほぼ決まっている。しかし、一部のシアノバクテリアは、光色の変化に対応して一時的にフィコビリソームの色素組成を変えることで、光合成の効率を上げることができる。この従来の補色順化に加え、KC1

株は新奇な補色順化をおこなうことで、さらに広い範囲の光色の変化に対応することが可能になったと考えられる。

4. Chl *f* 産生シアノバクテリアの多様性

クロロフィルという言葉は1818年にPelletierとCaventouによって作られ、Tswettがカラムクロマトグラフィーによって初めてChl *a* と *b* を分離したのは1906年である¹³⁾。その後、様々な生物から種々のクロロフィルが発見され、微量なものも含めると50種類以上のクロロフィルの分子種が知られている。しかし、Chl *f* の発見には Tswett から実に100年以上の時間を要することとなった。

その原因の1つとして、Chl *f* が遠赤色光下で合成される色素だからであると考えられた。通常、シアノバクテリアや藻類、植物の培養には光源として太陽光、白熱電球、蛍光灯などの「白色光」が用いられてきた。もしKC1株が白色光培養で分離されていたら、Chl *a* だけをもつ普通のシアノバクテリアと見なされていたはずである。また、ストロマトライトの粗培養が白色光で行われていたら、Chl *f* のピークは消えていたかもしれない。Chl *f* の発見には遠赤色光が重要な役割を果たしたと上述したが、むしろ遠赤色光だけを用いた培養が必須だったと言えるのではないだろうか。

逆に考えると、これまでの一般的な白色光培養では Chl *f* 産性能をもつ生物が見過ごされてきた可能性もある。よって、これまでに発見された2株以外にも Chl *f* 産生シアノバクテリアが存在するのではないかと考えられた。そこで筆者らは、遠赤色LEDを用いた培養によって環境中から Chl *f* をつくる生物の分離を試みた。サンプルには琵琶湖沿岸で採取したバイオフィーム、霞ヶ浦の湖水、伊勢湾および太平洋の海水、タンガニイカ湖湖底のシアノバクテリアマットを用いた。これらを培地に入れて遠赤色LED下で培養を行うと、多くの光合成生物の生育が見られた。それらのうち、色素分析によって Chl *f* をもつことが確認されたものとして、琵琶湖から4株、霞ヶ浦から1株、タンガニイカ湖から3株、伊勢湾から4株の計12株のシアノバクテリアが得られた(未発表)。

12の分離株は全て主要色素として Chl *a* をもち、Chl *f* は総クロロフィルの10%以下であった。また、どの株もKC1株と同様に白色光下で培養すると Chl *f*

をつくらなくなった。それぞれの形態を顕微鏡で観察すると、単細胞性のもの、内生孢子を生じるもの、糸状体を形成するものと多様であった。各株について16S rRNA 遺伝子の塩基配列を決定、比較すると、琵琶湖から分離された2株(LB-A2、LB-E3株)はKC1株と近縁(類似性99%以上)であったが、他の株は全て互いに塩基配列の類似性が97%以下だったことから、それぞれ種レベルで異なる生物であると考えられた。また今回分離されたどの株も、ストロマトライトから見つかった Chl *f* を含む糸状体シアノバクテリアとの配列類似性は97%以下であった。したがって、Chl *f* 産生能をもつシアノバクテリアが少なくとも12種存在することが明らかとなった(未発表)。

16S rRNA 遺伝子の塩基配列を用いて系統解析を行うと、Chl *f* 産生能をもつ株はシアノバクテリアの系統樹内で広範囲に散在した(未発表)。したがって、限られた系統群の生物にのみ見られる DVChl *a*, *b* や Chl *d* とは異なり、Chl *f* 産生能は多くのシアノバクテリアに普遍的に見られる性質であると考えられた。しかし、全てのシアノバクテリアが Chl *f* 産性能をもつわけではなく、少なくとも *Synechocystis* sp. PCC 6803、*Gloeobacter violaceus* PCC 7421、*Acaryochloris marina* MBIC 11017の3株については遠赤色LED下で培養しても Chl *f* をつくらなかった。また、同じサンプルを白色光と遠赤色光でそれぞれ培養すると、明らかに白色光下でしか生育しないシアノバクテリアも存在した。よって、Chl *f* 産性能をもつシアノバクテリアは多系統であると言える。

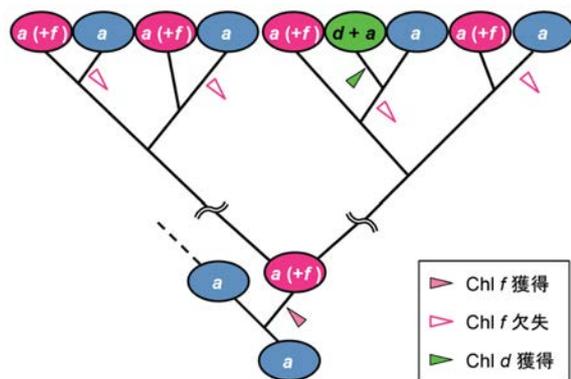


図4 多系統なシアノバクテリアによる Chl *f* 獲得の仮説
 図中、*a* で示したのは Chl *a* だけをもつ種を表し、*d + a* は Chl *d* を主要色素とする種、*a (+f)* は Chl *a* を主要色素とし遠赤色光下で Chl *f* の合成が誘導される種をそれぞれ表す。

同様に多系統なシアノバクテリア（および葉緑体）がもつ Chl (DVChl) *b* は、共通祖先によって獲得され、その後多くのシアノバクテリアで複数回失われたと考えられている¹⁴⁾。Chl *f* 産生能は Chl (DVChl) *b* に比べて遥かに多様で多系統な生物に見られるため、同様に進化の比較的早い段階で獲得されたと予想される。すなわち、シアノバクテリアの進化の過程で Chl *f* 産生能は一度だけ獲得され、その後 Chl *f* 産生能を失ったもの、新たなクロロフィルを得たもの、Chl *f* 産生能をもち続けているものに分かれて現在に至ると考えられる (図4)。そして、Chl *f* 産生能をもつシアノバクテリアは他にもまだ存在しており、遠赤色光を用いた培養を行うことで新しく見つかるものと期待される。

かつて酸素発生型光合成に利用できるのは波長 400-700 nm の光であると考えられていた。Chl *d* をもつシアノバクテリアの発見により、波長 700-750 nm の遠赤色光領域も利用可能であることが示されたが、それはあくまで *Acaryochloris* という限られた生物のもつ変わった特性であった。ところが、多様なシアノバクテリアが Chl *f* 産生能をもつことが明らかとなったことで、遠赤色光を光合成に利用できる生物はこれまで考えられていたよりもずっと多いということがわかってきた。

5. おわりに

Chl *f* は近年見つかったばかりの色素であり、まだまだわかっていないことが多い。今後の研究によって明らかにすべき課題がたくさん残っている。

一つは、この色素が生体内でどのように機能しているかである。Chl *f* をもつシアノバクテリアが遠赤色光下で独立栄養的に生育できること、Chl *f* が遠赤色光下でのみ誘導されることから、Chl *f* が遠赤色光を吸収することで光合成に寄与していることは想像に難くない。しかし、Chl *f* が細胞内のどこに分布しているのか、遠赤色光を吸収した後、エネルギー準位の高い Chl *a* 反応中心にどうやってエネルギーを渡しているのかはわかっていない。

また、Chl *f* の合成経路についても興味深いテーマである。現在、Chl *a* と Chl *b* がどうやって合成されるかはわかっているが、Chl *c*、Chl *d*、Chl *f* については未解明である。Chl *b*、Chl *d*、Chl *f* は全て Chl *a* の側鎖が一箇所フォルミル基に置換されているという点

で共通しているが、それぞれ異なる部位が置換されており、合成に関与する酵素は全く異なるかもしれない¹⁵⁾。Chl *f* 合成酵素を決定することができれば、どれくらい多様なシアノバクテリアが Chl *f* 合成能をもっているのか、多様なシアノバクテリアにおける Chl *f* の獲得がどのように起こったのかを解明することができると期待できる。また、Chl *f* の合成が誘導されるメカニズムの解明にもつながるであろう。フィコビリソームによる補色順化には光受容体タンパク質が関与しており、緑色光と赤色光によって誘導されることがわかっている。Chl *f* の誘導にも同様に光受容体タンパク質が関与しているかもしれないが、全く異なるメカニズムで起きているかも知れない。

Chl *f* が環境中においてどこに存在し、どんな役割を果たしているのかについても非常に興味深い。多様な Chl *f* 産生シアノバクテリアが分離されたことから、“Chl *f* 産生能をもつ”シアノバクテリアは様々な環境中に分布することができると考えられる。しかし、Chl *f* は特定の条件下でしか誘導されない色素であり、“Chl *f* を含んでいる”シアノバクテリアの分布場所は限られると考えられる。現状でわかっている Chl *f* の合成が誘導される条件は「光が遠赤色光しかない」ことである。自然環境中でそのような光条件になる場所として、微生物マットの内部が知られている¹⁶⁾。これは上層に存在する光合成生物によって可視光領域の光が吸収されるからであり、細胞がこのような環境に置かれた時、残存する遠赤色光を利用して光合成を行うために Chl *f* を合成するのではないかと考えられる。実際、Chl *f* が最初に報告されたストロマトライト中でもシアノバクテリアが層状に分布している。しかし、環境中での Chl *f* の分布はほとんどわかっておらず、実際に環境中でどのように分布しているかを明らかにする必要がある。

本文中でも述べたように、Chl *f* の発見にはおそらく遠赤色LEDを用いた培養が必要であった。これは Chl *f* が白色光培養では合成されないという特徴をもつためである。この特徴によって、(実は多様なシアノバクテリアがつくれるにも関わらず) Chl *f* は長い間科学者たちの目から隠れることができたと考えられる。“隠れた”色素は他にもまだ存在するかもしれない。培養条件の工夫や分析技術の発展によって、そんな“隠れた”色素たちに光が当たる日も遠くないのではないだろうか。

Received July 25, 2012, Accepted August 1, 2012,
Published August 31, 2012

参考文献

- Manning, W.M. and Strain, H.H. (1943) Chlorophyll *d*, a green pigment of red algae, *J. Biol. Chem.* 151, 1-19.
- Miyashita, H., Ikemoto, H., Kurano, N., Adachi, K., Chihara, M. and Miyachi, S. (1996) Chlorophyll *d* as a major pigment, *Nature* 383, 402-402.
- Miyachi, S., Strassdat, K., Miyashita, H. and Senger, H. (1997) Quantum requirement of photosynthesis in the primarily chlorophyll *d* containing prokaryote *Acaryochloris marina*, *Z. Naturforsch., C: Biosci.* 52, 636-638.
- Miyashita, H., Adachi, K., Kurano, N., Ikemoto, H., Chihara, M. and Miyachi, S. (1997) Pigment composition of a novel oxygenic photosynthetic prokaryote containing chlorophyll *d* as the major chlorophyll, *Plant Cell Physiol.* 38, 274-281.
- Murakami, A., Miyashita, H., Iseki, M., Adachi, K., Mimuro, M. (2004). Chlorophyll *d* in an epiphytic cyanobacterium of red algae, *Science* 303, 1633.
- Miller, S.M., Augustine, S., Olson, T.L., Blankenship, R.E., Selker, J., Wood, A.M. (2005) Discovery of a free-living chlorophyll *d*-producing cyanobacterium with a hybrid proteobacterial/cyanobacterial small-subunit rRNA gene, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 102, 850-855.
- Behrendt, L., Larkum, A. W. D., Norman, A., Qvortrup, K., Chen, M., Ralph, P., Sørensen, S. J., Trampe, E., and Kühl, M. (2011) Endolithic chlorophyll *d*-containing phototrophs, *ISME. J.* 5, 1072-1076.
- Ohkubo, S., Miyashita, H., Murakami, A., Takeyama, H., Tsuchiya, T., and Mimuro, M. (2006) Molecular detection of epiphytic *Acaryochloris* spp. on marine macroalgae. *Appl. Environ. Microbiol.* 72, 7912-7915.
- Ohkubo, S., and Miyashita, H. (2012) Selective detection and phylogenetic diversity of *Acaryochloris* spp. that exist in association with didemnid ascidians and sponge. *Microb. Environ. In press.*
- Kashiyama, Y., Miyashita, H., Ohkubo, S., Ogawa, N.O., Chikaraishi, Y., Takano, Y., Suga, H., Toyofuku, T., Nomaki, H., Kitazono, H., Nagata, T. and Ohkouchi, N. (2008) Evidence for global chlorophyll *d*, *Science* 321, 658.
- Chen, M., Schliep, M., Willows, R. D., Cai, Z.-L., Neilan, B. A., and Scheer, H. (2010) A red-shifted chlorophyll, *Science* 329, 1318-1319.
- Akutsu, S., Fujinuma, D., Furukawa, H., Watanabe, T., Ohnishi-Kameyama, M., Ono, H., Ohkubo, S., Miyashita, H., and Kobayashi, M. (2011) Pigment analysis of a chlorophyll *f*-containing cyanobacterium strain KC1 isolated from Lake Biwa, *Photomed. Photobiol.*, 33, 35-40.
- Scheer, H. (2006) An overview of chlorophylls and bacteriochlorophylls: biochemistry, biophysics, functions and applications, in *Chlorophylls and Bacteriochlorophylls: Biochemistry, Biophysics, Functions and Applications. Advances in Photosynthesis and Respiration, vol 25* (Grimm, B., Porra, R.J., Rüdiger, W. and Scheer, H., Eds.) pp 1-26, Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Tomitani, A., Okada, K., Miyashita, H., Matthijs, H. C., Ohno, T. and Tanaka, A. (1999) Chlorophyll *b* and phycobilins in the common ancestor of cyanobacteria and chloroplasts, *Nature* 400, 159-162.
- Chen, M. and Blankenship, R. E. (2011) Expanding the solar spectrum used by photosynthesis, *Trends Plant Sci.* 16, 427-431.
- Boomer, S. M., Pierson, B. K. Austinhirst, R., and Castenholtz, R. W. (2000) Characterization of novel bacteriochlorophyll-*a*-containing red filaments from alkaline hot springs in Yellowstone National Park, *Arch. Microbiol.* 174, 152-161.

Newly Discovered Chlorophyll *f*

Satoshi Ohkubo*

Graduated School of Human and Environmental Studies, Kyoto University