

光合成生物の生き様の理解とそれに基づく合目的的な改変・制御の展望[‡]

東京大学 大学院総合文化研究科/JST さきがけ
成川 礼^{*}

光合成生物にとって、光はエネルギー源であるが故に、最重要な情報ともいえ、光合成生物は高度な光応答システムを備えている。光応答システムは、光感知、シグナル伝達、細胞・個体レベルの光応答で構成されており、その各段階を詳細に解析することで、光応答システムを理解することができる。本稿では、光合成生物の中でも、ゲノム情報や遺伝学的ツールが充実しているシアノバクテリアに着目し、その光応答システムを分子から細胞レベルまで簡単に概説し、基礎研究としての今後の展望、更には、理解したシステムを基にした応用研究の展望を記す。

1. はじめに

光合成生物は地球上のほぼ全ての生命にエネルギー源を供給しているという観点で、現在の生態系において最も重要な生物群の一つと捉えることができる。近年では、我々人間の生活で使用するエネルギーに関しても、光合成を利用する試みがなされており、基礎的側面に加えて、応用的側面でもますますその重要性が増している。また、光合成研究といっても、光合成の素過程を原子・分子レベルで解明する研究から、細胞から個体・生態レベルのマクロな視点で光合成を捉える研究まで非常に幅広い。さらに、光合成そのものを研究対象とするだけでなく、光合成の制御、光合成生物の代謝や環境応答などの研究も光合成研究と捉えることができる。実際、私自身も卒業研究からこれまで一貫して、光合成生物であるシアノバクテリアを材料に研究を行っているが、“光合成”そのものではなく、シアノバクテリアの環境応答、特に光応答を研究対象としている。このように、非常に多岐に渡る研究領域に跨がっている“光合成研究”の30年後を展望するのは非常に挑戦的なテーマであるが、本稿では私がこれまで従事してきたシアノバクテリアの光応答システムについて、私も含めた様々な研究グループによる研究を簡単に概説し、基礎研究としての今後の展望、更には、理解したシステムを基にした応用研究の展望を記したい。

2. シアノバクテリアの光応答システム

光合成生物にとって光はエネルギーであり、それ故に最重要な情報といえ、変動する光環境下で効率良く光合成するために、光合成生物は高度な光応答機構を備えている。光合成生物が光に応答する仕組みは大きく二つに分けられると私は考えている。一つは、光合成装置自身が応答するもので、ステート遷移やキサントフィルサイクルなどがその代表例である。もう一つは、光合成装置とは別の光応答システムが光を感知し、転写制御やタンパク質の活性制御を通じて光合成を制御するものである。この場合、わざわざ光応答システムを別個に構築しなければならないが、その分、精緻なシステムが構築可能であり、実際に、そのような光応答が多く同定されている。陸上植物では、フォトトロピンを介した葉緑体定位運動、屈光性制御、フィトクロムを介した避陰応答、芽生え制御などがよく知られ、シアノバクテリアでは、走光性制御、補色順化などが挙げられる¹⁻³⁾。このような光応答システムのモデルを図1に示す。色素を結合した光受容体が光を感知すると、色素とその周辺のタンパク質ドメインの構造が変化し、その後、ドメイン間・タンパク質間のシグナル伝達を経て、最終的に細胞レベルや個体レベルの光応答現象が発現される。つまり、これら各段階を詳細に解析することで、光応答システムを分子レベルから細胞・個体レベルまで理解することができる。私はその中でも、最初の光受容体が光を感知する仕組みを分子レベルで詳細に解析してきた。

[‡] 解説特集「30年後の光合成研究」

^{*} 連絡先 E-mail: narikawa@bio.c.u-tokyo.ac.jp

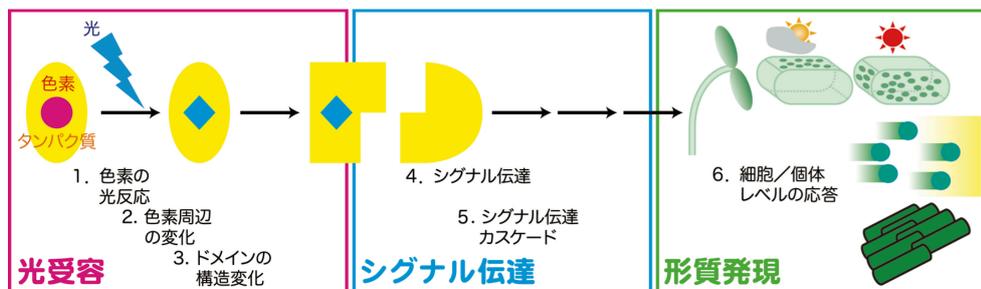


図1 光合成生物の光応答システムのモデル

陸上植物にはフラビンを結合して青色光を感知するクリプトクロムとフォトトロピンという光受容体と開環テトラピロールを結合して赤色光と遠赤色光を感知するフィトクロムという光受容体が存在する^{2,3)}。陸上の光合成生物のほとんどがクロロフィル以外の補助色素をカロテノイド以外に持たない緑色植物であるため、均一な集団の中でクロロフィル同士が光を奪い合っているといえる。その意味で、クロロフィルが主に吸収する青色光と赤色光を感知するシステムを陸上植物が持っているのは、適応的であると捉えられる。一方、シアノバクテリアには、フラビン結合型青色光受容体とフィトクロムに加えて、シアノバクテリオクロムという光受容体群が存在する¹⁾。その色素結合領域はフィトクロムと同様であるが、紫/緑色光、青/緑色光、緑/赤色光、赤/緑色光など、多様な光質に応答する様々な光受容体が同定されている⁴⁻⁹⁾。シアノバクテリアは水圏に存在することが多く、水圏では補助色素の組成が異なるヘテロな光合成生物の集団の中で光の奪い合いが起きていると推察される。そのため、シアノバクテリアはこのような多様な光質を感知しているのかもしれない。

近年の国内外の精力的な研究により、これらの多様な分光特性は結合する色素の違いや光変換機構の違いによって確立されていることが明らかとなりつつある^{4-8,10-18)}。中でも、シアノバクテリオクロムの光受容ドメインの立体構造が複数報告されたことで、分子レベルでの光応答機構解明により近づくことができた^{19,20)}。現在は光受容ドメイン内部で、シグナル伝達がどのように進むかが解明されつつあるが、ドメイン・タンパク質間のシグナル伝達の分子機構解明が今後の課題である。そのためには、光受容タンパク質全長やタンパク質複合体での生物物理学的解析や立体構造の決定が重要になるだろう。

ドメイン・タンパク質間では、リン酸の受け渡し、

タンパク質間相互作用、セカンドメッセンジャーなどを介してシグナルが伝達され、最終的に、転写制御やタンパク質の活性制御を介して、光応答現象が発現

される。具体的な光応答現象としては、特に、走光性、光合成アンテナ色素の補色順化、光依存的細胞凝集などの現象について、その制御機構が詳細に解明されてきている^{5,8,13,21-27)}。中でも興味深いのは、走光性や光依存的細胞凝集の解析から、紫～青色光がシアノバクテリアにとって、逃避すべき光であると示唆されていることである。陸上植物においても、葉緑体定位運動の解析から、特に強い青色光は逃避すべき光となっている。陸上植物ではフラビンを結合するLOVドメイン、シアノバクテリアでは、フラビンを結合するBLUFドメインとシアノバクテリオクロムのGAFドメイ

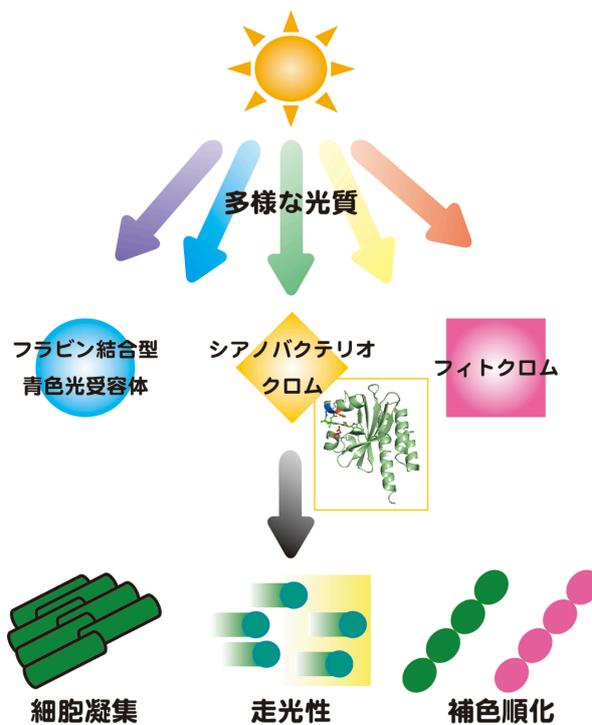


図2 シアノバクテリアの光応答システムの概要

シアノバクテリアの光応答システムについて、模式的に示した。淡水や陸生のシアノバクテリアは多様な光質を感知して、走光性、細胞凝集、補色順化などを制御している。最近、多様な光質を感知するシアノバクテリオクロムの結晶構造が決定され、感知機構が分子レベルで解明されつつある。

ンが青色光を感知する光受容体である。つまり、“青色光”を感知する分子は進化的に全く異なるにも関わらず、同様に青色光から逃避するシステムを構築しているのである。これに関連して、興味深い知見がある。酸素を発生する光化学系反応中心II複合体は強光下で光阻害を受けるが、その光阻害は二段階で進行し、最初の段階は紫外～青色光で誘導される²⁸⁾。これは、酸素発生中心のマンガンが紫外～青色光を吸収し、それにより酸素発生中心が壊れるからであると示唆されている。つまり、酸素発生型光合成は青色光によって損傷を受けやすく、そのために、これらの種において共通して青色光を避けるシステムが構築されたと考えられる。

これまでに記述してきたシアノバクテリアの光応答現象は、主に *Synechocystis* sp. PCC 6803, *Thermosynechococcus vulcanus* RKN, *Nostoc punctiforme* など、淡水や陸上に生息しているシアノバクテリアで観察される現象である。近年のゲノム解析技術の急速な進展により、シアノバクテリアに関しても40種以上のゲノム配列が利用可能となっている。これらのシアノバクテリアから、光受容ドメインなどのシグナル伝達系のドメインを探索すると、興味深いことに、淡水・陸生のシアノバクテリアではそれらのドメインが豊富に存在するのに対し、海洋性シアノバクテリアでは非常に少ない傾向がある^{29,30)}。海洋においては、環境変動はあまり激しくなく、海の深度に沿ったニッチの形成と光合成集光装置の多様化により、生育環境に適応していると考えられる³¹⁻³³⁾。一方、淡水や陸上においては、多様な光受容体の変動する光環境を感知し、転写制御やタンパク質の活性制御を介して、その光環境に順化していると考えられる。また、光環境そのものは大きく変動せずとも、光を奪い合う競合相手の動態が変動しているのかもしれない。とにかく、結果的に変動した光環境に応じて、淡水・陸生のシアノバクテリアは走光性、細胞凝集、集光装置の色素組成などを制御していると考えられる。

これまで、試験管の中で個々のモデル生物の光応答現象が詳細に解析されてきたが、実際の生育環境では、他の生物との相互作用の中で生育している。光合成生物が持つ本来の光応答システムを理解するには、野外での生態学的な研究が必須であろう。また、単なる生態学的解析に留まらず、近年急速に発達したゲノム解析技術を利用したメタゲノム・メタトランスクリプトーム解析と各種環境因子（メタデータ）とを統合し、光環境変動にตอบสนองして、ヘテロな光合成生物群の動態がどのように変動するかを解析することで、光応答システムを生態レベルで詳細に理解できると期待される。そして、メタゲノム解析などの結果の解釈には、これまでに分子レベルの詳細研究により解明された知見が役立つだろう。最終的には、試験管の中で複数の光合成生物を培養し、光環境を変動させることで、野外での生物間相互作用を再構築する研究へと着地するかもしれない。

リプトーム解析と各種環境因子（メタデータ）とを統合し、光環境変動にตอบสนองして、ヘテロな光合成生物群の動態がどのように変動するかを解析することで、光応答システムを生態レベルで詳細に理解できると期待される。そして、メタゲノム解析などの結果の解釈には、これまでに分子レベルの詳細研究により解明された知見が役立つだろう。最終的には、試験管の中で複数の光合成生物を培養し、光環境を変動させることで、野外での生物間相互作用を再構築する研究へと着地するかもしれない。

3. 多様な真核藻類の光応答システム

緑色植物とシアノバクテリアに関しては、モデル生物を用いた精力的な解析から、光応答システムの詳細が明らかとなりつつある。酸素発生型光合成を行う多様な真核藻類（灰色植物、紅色植物、黄色植物、クリプト植物など）に関しても、それぞれ独自の光応答システムを保持していることが期待されるが、光受容体や光応答システムに関する知見は限定的である。これらの生物において、分子から個体レベルまでよく分かっている光応答システムは、黄色植物であるフシナシミドロにおける、オーレオクロムによる青色光依存的な分枝形成くらいである^{34,35)}。ゲノム配列が決定されている種が少なく、形質転換系が確立されている種も少ないことが、これらの生物における知見の蓄積を遅らせているといえる。シアノバクテリアの場合、淡水や陸生のシアノバクテリアが光応答系を発達させ、海洋性シアノバクテリアは光応答系をあまり持たない代わりに海の深度に沿ったニッチを形成していると前項で述べた。これらの生物群においても、収斂進化で同様の傾向が観察される可能性がある。淡水性の真核藻類について網羅的に光受容体や光応答現象を探索することで、多様な光応答システムが見つかるかもしれない。特に、緑色光集光システムを持つ紅色植物やクリプト植物から、多様な光質にตอบสนองするものが発見されると期待している。

4. 応用研究に向けて

これまでの解析で、シアノバクテリアの光応答システムが詳細に理解できたといえる。そこで、この理解したシステムを応用利用できないか、検討している。光は可逆的で時間・空間分解能が非常に高いツールであり、光質と強度という二つのパラメーターで細か

く制御可能である。また、光受容体は二つの光質の間で光変換を示すものや、暗反転を示すものが多いため、多くの光受容体では光の効果は可逆的である。これらの利点から、光を用いて細胞を制御するオプトジェネティクスや分子の局在を細胞レベルで可視化する分子イメージング技術が、フラビン結合タンパク質、ロドプシン、GFP系蛍光タンパク質などを活用することで、近年、急速な発展を遂げている³⁶⁻³⁹⁾。しかしながら、光合成生物を対象にしたオプトジェネティクスや分子イメージングを行う場合、利用するタンパク質が吸収する光や発する蛍光が、光合成装置が吸収する光や発する蛍光と被らない必要がある。その意味で、遠赤色光～近赤外光はクロロフィルの吸収する赤色光より長波長であり、それらの光を吸収するタンパク質は、非常に有用であると考えられる。また、これらの長波長の光は、光合成生物だけでなく、動物の個体レベルでのオプトジェネティクス・分子イメージングにも適した光である。これらの光は、細胞に豊富に存在するヘモグロビン、メラニン、水などによって、あまり吸収されたいため、組織の奥深くの細胞や分子まで浸透しやすい。しかしながら、上記のタンパク質群に関しては、650 nmより長波長の光を吸収するタンパク質の開発は進んでいない。

そのような状況の中で、長波長の光を吸収する色素・ビリベルジンを結合したバクテリオフィトクロムという光受容体に注目が集まっている。バクテリオフィトクロムはビリベルジンを共有結合し、700 nm と 750 nm の間で可逆的に光変換する光受容体である⁴⁰⁾。このタンパク質を土台として、変異導入により、蛍光の量子収率が改善された蛍光プローブがこれまでに二つの研究グループから報告されている⁴¹⁻⁴³⁾。これらはともに700 nm付近の光を吸収し、725 nm付近の蛍光を出す。これらの蛍光特性は、光合成生物や動物の個体への適用に適しているが、いくつかの改善すべき点が残っている。1つ目は、色素を結合するタンパク質領域が大きい点、二つ目はタンパク質が二量体以上の多量体を形成する点である。一方、シアノバクテリオクロムにおいては、色素の結合には25 kDa 程度のGAFドメインが必要十分であり¹⁾、また、GAFドメインの結晶構造解析等から、単量体で存在することも分かっている²⁰⁾。これらの特徴から、シアノバクテリオクロムはバクテリオフィトクロムで改善すべき点を既に克服していることが分かる。しかしながら、天然のシアノバ

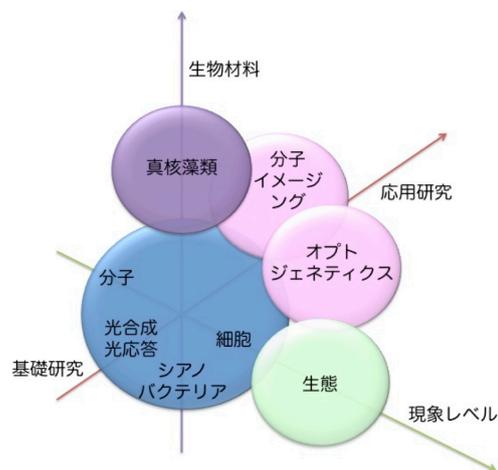


図3 今後の研究展望

クテリオクロムにおいては、最も長波長でも、赤色光を吸収するタンパク質が知られているのみである。そこで、結合色素の改変や色素近傍アミノ酸の変異導入により、吸収波長を長波長にシフトさせることができれば、好ましい。現在、実際に赤色光と緑色光の間で可逆的光変換を行うシアノバクテリオクロムに対し、本来結合する色素よりも長波長を吸収する色素を結合させることで、両方の吸収型を50-60 nm ほど長波長にシフトさせることに成功している (Narikawa et al. in preparation)。また、シアノバクテリオクロムは光受容ドメインと酵素活性ドメインとの組み合わせが多様であるため、キメラタンパク質を作製することで、新規の組み合わせを創出する。このように、吸収する光の波長や制御ターゲットを変えることで、目的に合った多様な光制御系を構築可能であると期待される。蛍光プローブとしては、安定的に高い蛍光量子収率を実現するために、変異導入による光変換を示さないタンパク質の取得が求められる。最終的には、光スイッチや蛍光プローブを植物細胞や動物細胞に導入することでその性能を評価し、実用可能なレベルまで開発したいと考えている。

5. おわりに

私はこれまで、シアノバクテリアの光応答に着目し、分子から細胞レベルまでの基礎研究を行ってきた。今後は、真核藻類なども用いて生態レベルまで解析の枠を拡げ、また、基礎研究だけでなく応用研究にもアプローチしていきたい (図3)。多岐に渡った領域での展望を記載したので、全体の統一感があまりなく、発散した内容になってしまったが、読者の

方々の今後の研究展開への一助に少しでもなれば幸いです。

Received November 13, 2013, Accepted November 26, 2013, Published December 31, 2013

参考文献

- Ikeuchi, M. and Ishizuka, T. (2008) Cyanobacteriochromes: a new superfamily of tetrapyrrole-binding photoreceptors in cyanobacteria. *Photochem. Photobiol. Sci.* 7, 1159-1167.
- Kami, C., Lorrain, S., Hornitschek, P. and Fankhauser, C. (2010) Light-regulated plant growth and development. *Curr. Top. Dev. Biol.* 91, 29-66.
- Chen, M. and Chory, J. (2011) Phytochrome signaling mechanisms and the control of plant development. *Trends Cell. Biol.* 21, 664-671.
- Yoshihara, S., Katayama, M., Geng, X. and Ikeuchi, M. (2004) Cyanobacterial phytochrome-like PixJ1 holoprotein shows novel reversible photoconversion between blue- and green-absorbing forms *Plant Cell Physiol.* 45, 1729-1737.
- Hirose, Y., Shimada, T., Narikawa, R., Katayama, M. and Ikeuchi, M. (2008) Cyanobacteriochrome CcaS is the green light receptor that induces the expression of phycobilisome linker protein. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105, 9528-9533.
- Narikawa, R., Fukushima, Y., Ishizuka, T., Itoh, S. and Ikeuchi, M. (2008) A novel photoactive GAF domain of cyanobacteriochrome AnPixJ that shows reversible green/red photoconversion, *J. Mol. Biol.* 380, 844-855.
- Narikawa, R., Kohchi, T. and Ikeuchi, M. (2008) Characterization of the photoactive GAF domain of the CikA homolog (SyCikA, Slr1969) of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Photochem. Photobiol. Sci.* 7, 1253-1259.
- Narikawa, R., Suzuki, F., Yoshihara, S., Higashi, S., Watanabe, M. and Ikeuchi, M. (2011) Novel photosensory two-component system (PixA-NixB-NixC) involved in the regulation of positive and negative phototaxis of cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Plant Cell Physiol.* 52, 2214-2224.
- Enomoto, G., Hirose, Y., Narikawa, R. and Ikeuchi, M. (2012) Thiol-based photocycle of the blue and teal light-sensing cyanobacteriochrome Tlr1999. *Biochemistry* 51, 3050-3058.
- Ishizuka, T., Narikawa, R., Kohchi, T., Katayama, M. and Ikeuchi, M. (2007) Cyanobacteriochrome TePixJ of *Thermosynechococcus elongatus* harbors phycoviolobin as a chromophore. *Plant Cell Physiol.* 48, 1385-1390.
- Rockwell, N.C., Njuguna, S.L., Roberts, L., Castillo, E., Parson, V.L., Dwojak, S., Lagarias, J.C. and Spiller, S.C. (2008) A second conserved GAF domain cysteine is required for the blue/green photoreversibility of cyanobacteriochrome Tlr0924 from *Thermosynechococcus elongatus*. *Biochemistry* 47, 7304-7316.
- Rockwell, N.C., Martin, S.S., Feoktistova, K. and Lagarias, J.C. (2011) Diverse two-cysteine photocycles in phytochromes and cyanobacteriochromes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108, 11854-11859.
- Song, J.Y., Cho, H.S., Cho, J.I., Jeon, J.S., Lagarias, J.C. and Park, Y.I. (2011) Near-UV cyanobacteriochrome signaling system elicits negative phototaxis in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108, 10780-10785.
- Rockwell, N.C., Martin, S.S., Gulevich, A.G. and Lagarias, J.C. (2012) Phycoviolobin formation and spectral tuning in the DXCF cyanobacteriochrome subfamily. *Biochemistry* 51, 1449-1463.
- Rockwell, N.C., Martin, S.S. and Lagarias, J.C. (2012) Mechanistic insight into the photosensory versatility of DXCF cyanobacteriochromes. *Biochemistry* 51, 3576-3585.
- Rockwell, N.C., Martin, S.S. and Lagarias, J.C. (2012) Red/Green cyanobacteriochromes: sensors of color and power. *Biochemistry* 51, 9667-9677.
- Velazquez Escobar, F., Utesch, T., Narikawa, R., Ikeuchi, M., Mroginski, M.A., Gartner, W. and Hildebrandt, P. (2013) Photoconversion mechanism of the second GAF domain of cyanobacteriochrome AnPixJ and the cofactor structure of its green-absorbing state. *Biochemistry* 52, 4871-4880.
- Hirose, Y., Rockwell, N.C., Nishiyama, K., Narikawa, R., Ukaji, Y., Inomata, K., Lagarias, J.C. and Ikeuchi, M. (2013) Green/red cyanobacteriochromes regulate complementary chromatic acclimation via a protochromic photocycle. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 110, 4974-4979.
- Burgie, E.S., Walker, J.M., Phillips, G.N., Jr. and Vierstra, R.D. (2013) A photo-labile thioether linkage to phycoviolobin provides the foundation for the blue/green photocycles in DXCF-cyanobacteriochromes. *Structure* 21, 88-97.
- Narikawa, R., Ishizuka, T., Muraki, N., Shiba, T., Kurisu, G. and Ikeuchi, M. (2013) Structures of cyanobacteriochromes from phototaxis regulators AnPixJ and TePixJ reveal general and specific photoconversion mechanism. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 110, 918-923.
- Kehoe, D.M. and Grossman, A.R. (1996) Similarity of a chromatic adaptation sensor to phytochrome and ethylene receptors. *Science* 273, 1409-1412.
- Yoshihara, S., Suzuki, F., Fujita, H., Geng, X.X. and Ikeuchi, M. (2000) Novel putative photoreceptor and regulatory genes required for the positive phototactic movement of the unicellular motile cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Plant Cell Physiol.* 41, 1299-1304.
- Bhaya, D., Takahashi, A. and Grossman, A.R. (2001) Light regulation of type IV pilus-dependent motility by

- chemosensor-like elements in *Synechocystis* PCC6803. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98, 7540-7545.
24. Terauchi, K., Montgomery, B.L., Grossman, A.R., Lagarias, J.C. and Kehoe, D.M. (2004) RcaE is a complementary chromatic adaptation photoreceptor required for green and red light responsiveness. *Mol. Microbiol.* 51, 567-577.
 25. Okajima, K., Yoshihara, S., Fukushima, Y., Geng, X., Katayama, M., Higashi, S., Watanabe, M., Sato, S., Tabata, S., Shibata, Y., Itoh, S. and Ikeuchi, M. (2005) Biochemical and functional characterization of BLUF-type flavin-binding proteins of two species of cyanobacteria. *J. Biochem. (Tokyo)* 137, 741-750.
 26. Hirose, Y., Narikawa, R., Katayama, M. and Ikeuchi, M. (2010) Cyanobacteriochrome CcaS regulates phycoerythrin accumulation in *Nostoc punctiforme*, a group II chromatic adapter. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107, 8854-8859.
 27. Kawano, Y., Saotome, T., Ochiai, Y., Katayama, M., Narikawa, R. and Ikeuchi, M. (2011) Cellulose accumulation and a cellulose synthase gene are responsible for cell aggregation in the cyanobacterium *Thermosynechococcus vulcanus* RKN. *Plant Cell Physiol.* 52, 957-966.
 28. Ohnishi, N., Allakhverdiev, S.I., Takahashi, S., Higashi, S., Watanabe, M., Nishiyama, Y. and Murata, N. (2005) Two-step mechanism of photodamage to photosystem II: step 1 occurs at the oxygen-evolving complex and step 2 occurs at the photochemical reaction center. *Biochemistry* 44, 8494-8499.
 29. Okamoto, S. and Ohmori, M. (2003) Distribution of chromophore-binding GAF domain in genome sequence. *Genome Inform.* 14, 442-443.
 30. Ashby, M.K. and Houmar, J. (2006) Cyanobacterial two-component proteins: structure, diversity, distribution, and evolution. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 70, 472-509.
 31. Roca, G., Larimer, F.W., Lamerdin, J., Malfatti, S., Chain, P., Ahlgren, N.A., Arellano, A., Coleman, M., Hauser, L., Hess, W. R., Johnson, Z.I., Land, M., Lindell, D., Post, A.F., Regala, W., Shah, M., Shaw, S. L., Steglich, C., Sullivan, M.B., Ting, C. S., Tolonen, A., Webb, E.A., Zinser, E.R. and Chisholm, S.W. (2003) Genome divergence in two *Prochlorococcus* ecotypes reflects oceanic niche differentiation. *Nature* 424, 1042-1047.
 32. Six, C., Thomas, J.C., Garczarek, L., Ostrowski, M., Dufresne, A., Blot, N., Scanlan, D.J. and Partensky, F. (2007) Diversity and evolution of phycobilisomes in marine *Synechococcus* spp.: a comparative genomics study. *Genome Biol.* 8, R259.
 33. Stomp, M., Huisman, J., De Jongh, F., Veraart, A.J., Gerla, D., Rijkeboer, M., Ibelings, B.W., Wollenzien, U.I. and Stal, L.J. (2004) Adaptive divergence in pigment composition promotes phytoplankton biodiversity. *Nature* 432, 104-107.
 34. Takahashi, F., Yamagata, D., Ishikawa, M., Fukamatsu, Y., Ogura, Y., Kasahara, M., Kiyosue, T., Kikuyama, M., Wada, M. and Kataoka, H. (2007) AUREOCHROME, a photoreceptor required for photomorphogenesis in stramenopiles. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104, 19625-19630.
 35. Ishikawa, M., Takahashi, F., Nozaki, H., Nagasato, C., Motomura, T. and Kataoka, H. (2009) Distribution and phylogeny of the blue light receptors aureochromes in eukaryotes. *Planta* 230, 543-552.
 36. Stepanenko, O.V., Stepanenko, O.V., Kuznetsova, I. M., Verkhusha, V.V. and Turoverov, K.K. (2013) Beta-barrel scaffold of fluorescent proteins: folding, stability and role in chromophore formation. *Int. Rev. Cell. Mol. Biol.* 302, 221-278.
 37. Sato, M. (2014) Genetically encoded fluorescent biosensors for live cell imaging of lipid dynamics. *Methods Mol. Biol.* 1071, 73-81.
 38. Moglich, A. and Moffat, K. (2010) Engineered photoreceptors as novel optogenetic tools. *Photochem. Photobiol. Sci.* 9, 1286-1300.
 39. Shcherbakova, D.M., Subach, O.M. and Verkhusha, V.V. (2012) Red fluorescent proteins: advanced imaging applications and future design. *Angewandte Chemie (International ed. in English)* 51, 10724-10738.
 40. Davis, S.J., Vener, A.V. and Vierstra, R.D. (1999) Bacteriophytochromes: phytochrome-like photoreceptors from nonphotosynthetic eubacteria. *Science* 286, 2517-2520.
 41. Shu, X., Royant, A., Lin, M. Z., Aguilera, T.A., Lev-Ram, V., Steinbach, P.A. and Tsien, R.Y. (2009) Mammalian expression of infrared fluorescent proteins engineered from a bacterial phytochrome. *Science* 324, 804-807.
 42. Filonov, G.S., Piatkevich, K.D., Ting, L.M., Zhang, J., Kim, K. and Verkhusha, V.V. (2011) Bright and stable near-infrared fluorescent protein for in vivo imaging. *Nat. Biotechnol.* 29, 757-761.
 43. Filonov, G.S. and Verkhusha, V.V. (2013) A near-infrared BiFC reporter for in vivo imaging of protein-protein interactions. *Chem. Biol.* 20, 1078-1086.

Perspectives for Object-Oriented Modification and Regulation Based on the Understandings of Life Systems within Phototrophic Organisms

Rei Narikawa*

Department of Life Sciences (Biology), The University of Tokyo / JST PRESTO