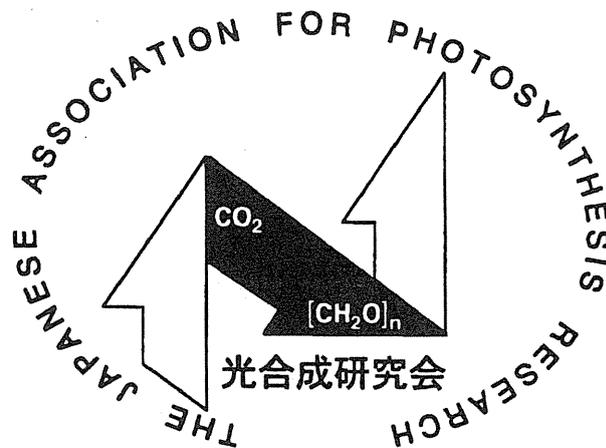


光合成研究会 会報

第21号 1997年 5月



NEWS LETTER No. 21 MAY 1997

THE JAPANESE ASSOCIATION FOR PHOTOSYNTHESIS RESEARCH

.....

集会の案内.....	2
面白いこと見つけた	
“亜鉛バクテリオクロロフィル”の発見	都立大 嶋田敬三..... 3
日米情報交換セミナー報告	
“Advances in the Molecular Biology of Photosynthesis”	
東大 池内昌彦..... 6	
誌上討論会	
“光呼吸についての2つの「誤解」	京都府立大 竹葉 剛..... 9
留学記	
「Davis」滞在記	福岡女子大 田村典明..... 12
編集者から.....	15

集会の案内
集会名(会場) [連絡先]

1997年

- 6月29日 - 7月11日 : ESF Program on Biophysics of Photosynthesis: Structure and Function of Photosynthetic Membrane Complexes (London, UK) [FAX: +44-171-594-5267; E-mail: a.telfer@ic.ac.uk]
- 7月5日 - 10日 : American Society for Photobiology 25th Annual Meeting (St. Louis, MO, USA) [FAX: +1-706-722-7515]
- 7月7日 : Future Directions in Photovoltaics (Imperial College, London, UK) [FAX: +44-171-594-5812; E-mail: e.sayers@ic.ac.uk]
- 7月19日 - 25日 : American Crystallographic Association Annual Meeting (St. Louis, MO, USA) [FAX: +1-716-852-4846; E-mail: aca@hwi.buffalo.edu]
- 7月20日 - 8月1日 : Advanced Plant Biochem. Course (Training Center at Washington State Univ. (Pullman, USA) [FAX: +1-509-335-7643; Email: maertens@wsu.edu]
- 7月27日 - 8月1日 : 8th Intnatl. Conf. on Bioinorganic Chem. (横浜) [FAX: 03-5800-6745]
- 7月31日 - 8月2日 : Photosynth. Membranes : Biogenesis and Adaptation (Univ. British Columbia, Vancouver, Canada) [FAX: +1-604-822-1001; Email: brgreen@unixg.ubc.ca]
- 8月3日 - 8日 : Gordon Res. Conf. Photosynthesis: Biophysical Aspects (Plymouth, NH, USA) [FAX: +1-401-783-7644; E-mail: grc@grcmail.grc.uri.edu]
- 9月20日 - 26日 : 2nd Europ. Phycological Congr. (EPC2) (Montecatini Terme, Italy) [FAX: +39-50-49694; E-mail: cinelli@discat.unipi.it]
- 9月26日 - 10月1日 : 8th Conf. on Applied Algology (Montecatini Terme, Italy) [FAX: +39-55-330431; E-mail: tredici@csmfi.cnr.it]
- 10月12日 - 16日 : 2nd Intnatl. Conf. on Bioradicals & 5th Intnatl. Workshop on ESR(EPR) Imaging and in vivo ESR Spescopy (山形) [FAX: 0236-47-3149; E-mail: ohya@ymgt-techno.or.jp]

第11回国際光合成会議のお知らせ

Home page (<http://biophys.physx.u-szeged.hu/photosyn.htm>)が開設されました。

5月27日現在の登録者は296名です。

“亜鉛バクテリオクロロフィル”の発見

東京都立大学 理学部 生物学科

嶋田敬三

昨秋第一報がPCPに出て、この会報の19号にも基生研の岩城さんが少し書いており、さらに学会などでもいくつかの発表をしているので、すでにご存じの方も多いたと思いますが、亜鉛を中心金属とするバクテリオクロロフィルが自然界から見出されました。しかもこれを持つ好酸性細菌 *Acidiphilium* においては微量成分ではなく主要光合成色素として機能していることが判り、教科書も変えかねない新しい光合成色素系の発見と言ってもよいことなので、関係者としてこの発見の背景、経緯、意義について紹介したいと思います。

実際、光合成研究者とは言え私を含めて多くの方はクロロフィル(バクテリオクロロフィルを含めて)の中心金属がなぜマグネシウムなのかという問題をあまりまじめに考えてこなかったように思います。バクテリア、藻類、高等植物にわたる光合成能を持つ生物において、既知の10種類に分類された天然クロロフィルが例外なくマグネシウム(Mg)を中心金属とするものであり、クロロフィルという言葉の定義自体がMgを持つことを当然の如く含んでいる事に対してさほどの疑問を持たなかったと言う訳です。しかし、光化学反応に直接かかわる一方で光捕集も行うという機能に対して、クロロフィルの中心金属が何故すべてMgでなければならないのかという必然性についての十分な説明は、実はなされていませんでした。この問題はクロロフィルという物質の地球上における過去・現在さらに将来にわたる重要性や人工光合成システムなどを考えるに当たっては、ともかく答えを出しておくべき問題だと思われまます。マグネシウムを使わない天然"クロロフィル"とそれを使う光合成システムの発見はこの問題に大きな手がかりを与えるものだと言えるでしょう。

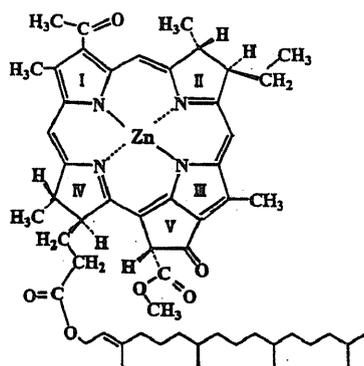
この亜鉛バクテリオクロロフィル(Zn-BChl;この表現はクロロフィルの定義がマグネシウムを中心金属とすることを含むとすれば、当面あくまでも便宜的なものですが)を持つことが分かった *Acidiphilium* というバクテリアはpH 3付近で生育する好酸性の絶対好気性の従属栄養細菌です。絶対好気性細菌にバクテリオクロロフィルを持って光合成機能を持つものがあるという、やはりそれまでの常識を覆した発見も20年程前に芝、佐藤ら本邦の研究者によるものでしたが、今回の発見はその好気性光合成細菌の研究の展開の一つとも言えます。

話はまず硫化鉄鉱山の廃水中の細菌の研究をされていた岩手大農学部の若尾紀夫さんが、好酸性の新しい単離株にバクテリオクロロフィルらしい色素があることを見出したことに端を発します。これには当時ポンドの(株)ユニシに研究所を構えていた平石明さん、現豊橋技科大)の示唆もあったのですが、この後この2人を中心にこの菌がすでに知られていた *Acidiphilium* 属の新種であること、さらに *Acidiphilium* 属の他の既知種もやはりバクテリオクロロフィルを持っていることが明らかにされました。また光による炭酸ガス取り込み活性の見られたことから、この菌が光合成活性を持つことも示されました。これが4、5年前の話ですが、それま

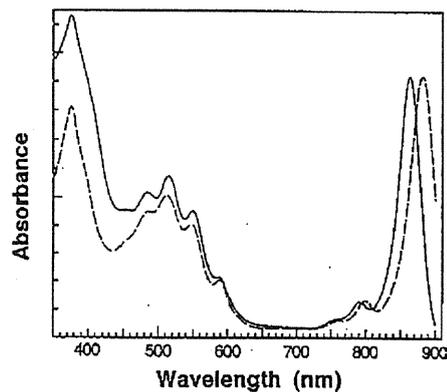
で知られていた好酸性の光合成細菌(*Rhodospirillum rubrum*)の生育範囲がせいぜい pH 4 までだったので、私達は pH 3 で生きる菌にバクテリオクロフィルが見つかったと言うだけでも驚いたものでした。

しかし、一応バクテリオクロフィル a として発表はしたものの、吸収極大が少し短波長寄りであることからどうもおかしいということになり、さらに薄層クロマトでバクテリオクロフィルの空色のバンドと異なる紫色のバンドがメインバンドであることが判って、この色素の分析が始まりました。このような段階で私を含め何人かがこの色素とそれを持つ *Acidiphilium* の光合成系の研究に加わることになりました。HPLC, ICP(元素分析), FAB(質量分析), NMR の結果からこの色素はバクテリオクロフィル a の中心金属が亜鉛に置き換わったものであることが示されたことは第一報、学会等で公表した通りです。この結果が当初は予想もしなかったものであることは最近の「化学と生物」に若尾さん、平石さんが書かれています。

この"亜鉛バクテリオクロフィル"は培地に亜鉛を特に多めに加えなくても通常のバクテリオクロフィル a (Mg-BChl) の 6 倍以上作られます。当初、実際に機能しているのは Mg-BChl だけという可能性も考えられましたが、反応中心クロフィルの吸収変化の大きさを指標に光捕集効率を見ると、全クロフィル当りの効率も通常の紅色細菌のものと大差なく、従って少なくとも光捕集色素としては Zn-BChl はかなり良く機能していることが分かりました。次の問題は Zn-BChl が反応中心の色素としても機能しているかどうかでした。つまり反応中心のクロフィルあるいは光化学反応を起こすスペシャルペアだけは Mg-BChl という可能性も考えられた訳です。この問題は現在でも完全に解決したわけではありませんが、以下のような理由から Zn-BChl は反応中心内でも機能していると推定できました。一般に光合成細菌のものと同じく *Acidiphilium* の膜標品も保存により特に活性や吸収スペクトルの顕著な変化はありませんが、色素組成を調べてみると驚いたことに Mg-BChl はかなり早く分解してしまい保存標品には Zn-BChl だけが残っていることが判りました。つまりこのような標品では少なくともかなりの反応中心および光捕集タンパクが Mg-BChl なしで機能していると考えざるを得ません。また、反応中心標品も少量は取れるようになって来ましたが、吸収スペク



中心金属として Zn を含むバクテリオクロフィルの化学構造



Acidiphilium rubrum (実線) と *Rhodospirillum rubrum* (点線) の光合成膜断片の吸収スペクトル

トルを見るといわゆるスペシャルペアとアクセサリークロロフィルに対応する吸収が通常の紅色細菌のものより有意に短波長シフトしていて、いかにも亜鉛バクテリオクロロフィルによる吸収のように見えます。すでに発表した膜分画での光による吸収スペクトル変化もこの反応中心標品のスペクトルに良く対応しており、単離操作による artifact ではないと考えられます。ともかく充分量の反応中心標品が取れるようになれば、色素の直接定量により亜鉛バクテリオクロロフィルだけから成る反応中心が機能していることをはっきり証明できると考えています。

このように *Acidiphillum* の反応中心や光捕集タンパクは Mg-BChl とは多少なりとも性質の異なる Zn-BChl を安定に結合している、すなわち、Zn-BChl に適応した構造を持っていることが予想されますが、実際にこれらのタンパクのどこが通常の紅色細菌の Mg-BChl 用ものと同じでどこが違うのかは是非知りたいところです。そこで手っ取り早く、遺伝子から一次構造を推定するところから始めました。私共の研究室では紅色細菌の反応中心遺伝子周辺のプローブがいくつかあり、これを使って *Acidiphillum* 反応中心遺伝子オペロンの塩基配列を決めることが出来ました。この塩基配列から求めた反応中心のタンパク各サブユニットと光捕集タンパク LH 1 の一次構造については現在解析中ですが、他の紅色細菌のものと同じさほど違わないようにも見えるものの有意と思われる相違点も見つかっています。このラインの仕事は今後アミノ酸の入れ替えや、通常の紅色細菌の遺伝子との入れ替えにより、Mg-BChl 型を含めた反応中心一般の機構解明に新しい角度から寄与して行く予定です。

さて、*Acidiphillum* は何故バクテリオクロロフィルの中心金属として亜鉛を使うのでしょうか。上にも書いたように、通常培地中にはマグネシウムイオンは 2 mM 等量程度、亜鉛は微量金属のレベル (1 μ M 弱) 含まれますが、それでも 9 割近くのパクテリオクロロフィルが亜鉛タイプになります。つまりこの菌は亜鉛をより好んでバクテリオクロロフィルに取り込んでいるということになります。これが金属取り込み酵素(chelatase)自身の特異性の問題なのか、色素結合タンパクの問題かそれ以外の理由かは今後の課題ですが、ともかくこの菌にとってはマグネシウムより亜鉛をバクテリオクロロフィルの中心金属として使う方が何か良いことがあるように思われます。その一つとして酸性におけるバクテリオクロロフィルの安定性が考えられます。遊離のクロロフィルは酸性にするとマグネシウムが外れていわゆるフェオフィチンになることが知られていますが、中心金属が亜鉛だとこれが外れにくいようです。亜鉛イオンは中性では水酸化物形成のため存在し得ず、酸性下でのみ遊離状態を取ります。従ってその酸性領域を好む *Acidiphillum* が亜鉛を利用しやすいことは確かです。マグネシウムを亜鉛に置換したクロロフィルが励起寿命や酸化還元電位の点でマグネシウムを持つものに近い性質を示すことは東大生産研の小林さん(現筑波大)、渡辺さんらにより示されており、機能的にも亜鉛バクテリオクロロフィルが実際に使用可能だったということだと思われます。中心金属を亜鉛に置き換えたクロロフィルあるいはポルフィリンをモデル系に使うことは化学の立場からは以前からよく行われています。有機化合物としてマグネシウムのものより取扱いが楽なためだ

そうですが、天然にも亜鉛を使ったものがあったことの意義を化学者の立場として京大の大須賀さんが「化学と工業」の4月号に紹介されています。

最後に、この *Acidiphilium* の話や、やはり昨年釜石の海洋バイオ研から報告されたクロロフィルdだけで酸素発生型光合成を行なっている原核生物の話を見るにつけて、地球上にはまだまだ予想もつかない未発見生物がいるものだという感を新たにしました。特に微生物には進化の過程の missing link とも言えるものもまだ残っている可能性は強いと思われます。酸素発生型と非発生型の光合成生物の間をつなぐ生物を探するなど夢のある仕事はまだまだ沢山あるように思います。

日米光合成協力情報交換セミナー

"Advances in the Molecular Biology of Photosynthesis" 報告

東京大学教養学部生物 池内昌彦

1996年11月21日～25日に、日米光合成協力の一環として、「光合成の分子生物学の進歩」のタイトルの下で、アメリカアリゾナ州グランドキャニオンのサウスリムで行われた。オーガナイザーはVermaas (Arizona州立大、以下すべて敬称略)と小川晃男 (名大)で、アメリカ側18人、日本側18人の参加者であった。グランドキャニオンはアリゾナ州の北部にあり、フェニックス市の近郊のテンピ市 (Arizona州立大の所在地) に会議の前後各1泊した。テンピとグランドキャニオンの間は車で数時間の距離で、Arizona州立大の「光合成初期反応研究センター」のスタッフの人たちが手分けしてワゴン車で運んでくれた。途中何カ所か観光スポットにも立ち寄り、リトルコロラド川、グランドキャニオン、セドナなどを見学させてもらった。中でも、Vermaasは神風ドライバーとして人気があった。

会議は実質4日間昼休みを除いてタイトなスケジュールで行われた。初日の冒頭は、今回のハイライトである *Synechocystis* のゲノム情報の決定について田畑 (かずさDNA研) より紹介があった。今後の光合成の遺伝子の側面からの研究の大きな転換点として評価された。なお、今後ともタンパク質、遺伝子の両面から包括的な研究と Cyanobase (<http://www.kazusa.or.jp/cyano/cyano.html>) の拡充を行ない、情報交換のネットワークを支援していく旨を表明した。続いて、Physiologyのセッションでは、林 (愛媛大) がベタイン合成酵素の導入により *Synechocystis* と *Arabidopsis* で塩ストレス耐性を獲得することを示し

た。Browse (Washington 州立大) は *Arabidopsis* でホスファチジルグリセロールの脂肪酸飽和度の高い *fab1* やトリエン脂肪酸をつくれない *fad3/fad7/fad8* 変異体などについて光合成能への影響を紹介した。小川 (名大) は *Synechocystis* における CO₂ 濃縮にかかわる *cotA* 破壊株の解析から *cotA* が Na⁺/H⁺ 輸送に働いている可能性を示した。Pakrasi (Washington 大) は *Synechocystis* における Mn の取り込みに働く *mnt* 変異株の解析とともにその suppressor から数種の Mn 機能部位の解析を報告した。小俣 (名大) は *Synechococcus* の炭素と窒素の同化系の酵素群の発現について、調節ネットワークの最新の知見を報告した。Vermaas (Arizona 州立大) は *Synechocystis* の変異体の解析からチラコイド膜上の呼吸と光合成の相互作用を示した。池内 (東大) は *Synechocystis* の変異体の解析から新規遺伝子 (*pmgA*) の破壊が光合成増殖にむしろ有利になりうることを示した。寺内 (東大) は *Synechocystis* において、フェレドキシン依存グルタミン酸合成酵素のある遺伝子の破壊が光グルコース混合栄養増殖には不利であることを示した。Salvucci (西部 Cotton 研) は RubisCO activase の構造と機能の解析を報告した。

光化学系とクロロフィルの形成のセッションでは、Timko (Virginia 大) は光依存型プロトクロロフィリド reductase の機能部位の解析について、藤田 (阪大) は *Plectonema* における光依存型と非依存型のプロトクロロフィリド reductase の役割を報告した。Bauer (Indiana 大) は光合成細菌 *Rhodobacter* における光合成遺伝子の発現が酸素、redox などのセンサーによって制御されていることを示した。

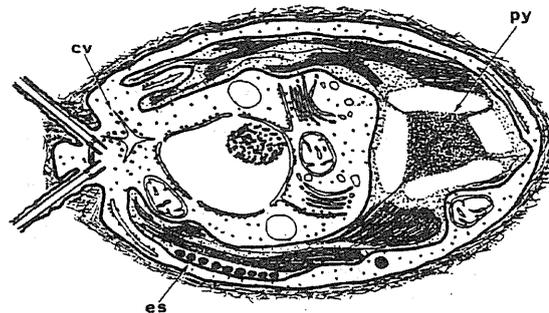
光化学系の構造と機能のセッションでは、皆川 (理研) は *Chlamydomonas* の D1 タンパク質の変異体が活性酸素による障害を受けやすくなっていることを示した。Burnap は *Synechocystis* の 33 kDa Mn 安定化タンパク質の変異体の系 2 光活性化の解析から、2 つの Mn 原子の組み込みに関係していることを示した。沈 (理研) は *Synechocystis* の変異体の解析からチトクロム c550 と 12 kDa タンパク質が酸素発生に直接関与していることを示した。Williams (Arizona 州立大) は光合成細菌の反応中心のスペシャルペアへの水素結合の数を換えることによりその redox ポテンシャルを大きく変えられることを示した。稲垣 (基生研) は D1 タンパク質の C 末プロテアーゼ (CtpA) の mutagenesis による活性部位の探索を報告した。Chitnis (大) は変異体と化学架橋の解析から X 線結晶解析でもまだみえない部分も含めた系 1 複合体の構造モデルを提出した。Bingham (Arizona 州立大) は *Chlamydomonas* の変異体の解析から系 1 の P700 には PsaB タンパク質の関与が大きいことを示した。高橋 (岡大) は *Chlamydomonas* の変異体の解析より系 1、系 2、チトクロム b6/f の低分子量サブユニットが複合体のアセンブリや構造の安定化に重要な役割を果たしていることを示した。

遺伝子発現の制御とタンパク質アセンブリのセッションでは、Allison (Nebraska 大) は高等植物の葉緑体の形質転換により、光による遺伝子発現が核支配の *rpoD* (シグマ因子) による可能性と、構成的に発現している遺伝子群のコンセンサスプロモータを報告した。佐藤 (京大) はタバコ葉緑体の核様体に存在する DNA 結合タンパク質 CND41 の性質と葉緑体遺伝子の発現を抑制している可能性を示した。Barkan (Oregon 大) はトウモロコシのトランスポ

ゾン変異体のスクリーニングより、葉緑体遺伝子のスプライシング因子、SecA, SecYの変異体を単離してその役割を解析した。小林（静岡県大）は *Arabidopsis* で光合成遺伝子が本来発現しないはずの根などの器官で発現する変異体と *Synechocystis* の D1 タンパク質のランダム変異導入による光トレラント変異体のスクリーニングを報告した。Vierling (Arizona大) は植物細胞の各オルガネラに存在する低分子HSP（ヒートショックタンパク質）ファミリーがシャペロンであることを示した。佐藤（学芸大）は葉緑体のDNAに結合するタンパク質（PD1, PD2, PD3）のクローニング、シアノバクテリアに存在するRNA結合タンパク質の最近の知見を紹介した。Golden (Texas A&M大) は *Synechococcus* の *psbA* の mRNA の安定性がタンパク質のコード領域をどのくらい含んでいるかに依存することを示した。広瀬（名大）は葉緑体から *in vitro* 翻訳系を確立し、SD配列やRNA Editing の効果を報告した。Kindle (Cornell大) は *Chlamydomonas* の変異体を用いてプラストシアニンなど葉緑体へ輸送されるタンパク質の transit 配列の役割を報告した。野村（名大）はイネに C4 光合成の遺伝子を導入した結果を示した。

シグナル伝達と制御のセッションでは、Schaefer (Missouri大) は *Fremyella* のフィコビリンの補色適応にかかわる遺伝子 (*rcaX*, *rcaY*) の性質を示した。Grossman (Carnegie研) はこの補色適応にかかわる *rcaC*, *rcaE*, *rcaF* の役割を明らかにしてシグナル伝達のモデルを示した。大森（東大）はシアノバクテリアの Adenylate cyclase の遺伝子群の最新の知見を報告した。片山（東大）は *Anabaena* における cAMP の過剰発現や Adenylate cyclase 遺伝子破壊株の性質を示した。石浦（名大）は *Synechococcus* においてサーカディアンリズムを示す生物時計の遺伝子の性質を報告した。

全体を振り返って、分子生物学的なアプローチで光合成の機能と調節にかなり迫ることができるようになってきたことが実感できた。しかし、高等植物の光合成の調節の解明にはまだだいぶ遠いという気もした。私は5年ほど前に光化学系の日米シンポジウムに参加させてもらったことがあるが、そのときよりもけた違いに分子生物学的なアプローチが成果を生み出している。また、日本側の研究成果に独自のものが多く、研究交流としての意義が高かったと思う。今後、この延長上にますます発展したシンポジウムが次回に開かれることを期待する。



クラミドモナス細胞

“誌上討論会”

光呼吸についての2つの「誤解」

京都府立大 人間環境学部 環境情報学科 竹葉 剛

光呼吸の現象は1955年に発見されたが、それがRubiscoによる基質の酸化反応でできるグリコール酸の代謝系であることが確定した後にも、その生理学的意義については研究者により様々な説明がなされ、現在でも学会のコンセンサスが定まっていない印象を受ける。

光呼吸に関する文献を整理してみると、光呼吸の生理学的意義として次の4つの考え方があられるように思われる。(1) 光呼吸はエネルギーと物質の損失であり、光呼吸を抑制すれば光合成を増加させることができる、(2) Rubiscoのoxygenase反応は不可避であり、光呼吸系はグリコール酸の4分の3の炭素を回収する役割がある、(3) 光呼吸系は中間代謝物であるGly, Ser, C1-unitを他の代謝系に供給する役割がある、(4) 光阻害・光傷害を回避する役割がある。

このように意見が分かれるのは、光呼吸の現象についての理解が研究者により異なることが原因であるように思われる。ここでは、その中から次の二つを選び出して、それらの妥当性について考えてみたい。なお、ここでは光呼吸の話題であるので、C3植物に限定して議論することにする。

(a) 光呼吸で発生するCO₂は光照射下で葉の外に出て失われるか。

よく知られているように、光呼吸は光を照射していた葉を急に暗くしたときに、葉からCO₂の一時的放出が起こる現象の観察から発見された。その後¹⁸Oを用いた実験で、光照射下でO₂の吸収が起こっていることが確認され(Andrews et al. 1971)光呼吸経路が確立してきた。この時期から「光呼吸で発生するCO₂は光照射下で葉の外に出て失われる」と多くの研究者が考えていたようである(Chollet and Ogren 1975)。

しかし、光呼吸で発生するCO₂は光照射下で葉の外へは実質出ていない、というのが私の意見である。その根拠を以下に述べる。その第一は、活発に光合成を行っている葉の葉緑体中でCO₂濃度が光合成のため非常に低くなっており(Caemmerer and Evans 1991は、周りの二分の一になっていると報告している)、葉緑体はCO₂に対して強いシンクとなっていることである。光呼吸は通常葉緑体中のCO₂濃度が低下したときに起こるから、ミトコンドリアで発生したCO₂は葉緑体に強く引き寄せられる、と考えられる。第二は、葉の内外におけるCO₂濃度勾配を考えると、その濃度勾配に逆らったCO₂の拡散は考えがたい、ことである。光呼吸はCO₂補償点(C3植物では通常40 μL/L, Bauer and Martha 1981)において最大となり、その時葉の外部から内部へのCO₂の拡散は見掛け上なくなる。通常空気中のCO₂濃度はこのCO₂補償点より相当に高い(通常360 μL/L前後)ので、葉の外部から内部へCO₂の濃度勾配ができ、CO₂はこの濃度勾配に沿って外から葉の内部へ拡散していくものと考え

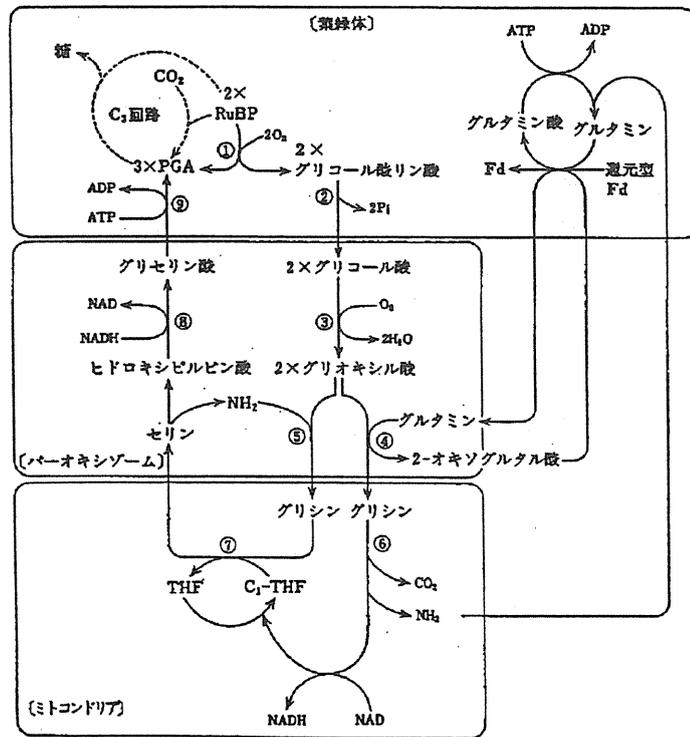
られ、この濃度勾配に逆らう拡散はないものと考えられる。もちろん、部分的な分子交換は起こりうるので、例えば $^{14}\text{CO}_2$ で葉を同化した後、光呼吸の条件下に放置すると $^{14}\text{CO}_2$ が徐々に出てくることは観察される。これは分子交換であるので、光呼吸で発生する CO_2 が葉の外に失われることを意味しない。第三は、クロロフィルの蛍光を測定することにより光化学系の電子伝達速度を測定すると、光呼吸により増加する光合成電子伝達速度は、光呼吸で発生する CO_2 のほぼ全てが Calvin-Benson 回路で再固定されると仮定した場合の電子伝達速度にほぼ等しいことである（論文投稿中）。

Tolbert (1994) は、たとえ光呼吸で発生した CO_2 のうち一部が葉から失われることがあっても、それと同量の CO_2 が再固定されている訳であるから、光呼吸で発生する CO_2 が光照射下の葉から失われるという考え方は間違っている、と指摘している。

(b) 光呼吸を抑制すると光合成が増加するか。

光呼吸を抑制すると作物の収量が実際に増加した」ということは、かつて何度となく聞かされたように記憶している。しかしそれを直接報告した論文は少ない (Bjorkman 1966, Calvin 1978)。2% O_2 下では、通常の酸素呼吸も Mehler 反応も阻害を受けず、Rubisco の oxy-

genase 反応は抑制されると考えられている。そこで、光呼吸の抑制される2% O_2 下で光合成を測定すると、21%条件下よりも CO_2 同化速度は通常高い値が得られる。しかし、この CO_2 同化促進は一時的なもので永くは続かない。それは、同時に光阻害が進行するからである。その理由は、 CO_2 がRubiscoに供給される速度と光化学系の速度とを比較すると前者が遅く、光強度が強い時には CO_2 の不足が起こり、それが光阻害の原因になるからである。光呼吸は内部で CO_2 を発生させるから、葉緑体中の CO_2 濃度を低下させない効果がある。したがって、葉の周りの CO_2 濃度が高い場合に



グリコール酸経路の模式図 (THF: テトラヒドロ葉酸, Fd: フェレドキシン, RuBP: リブローズビスリン酸, PGA: 3-ホスホグリセリン酸) (Ogren, 1984)

- ① Rubisco, ② グリコール酸リン酸ホスファターゼ, ③ グリコール酸オキソキナーゼ, ④ グルタミン, オキソグルタル酸トランスアミナーゼ, ⑤ セリン, グリオキシル酸トランスアミナーゼ, ⑥ グリシンデカルボキシルラーゼ, ⑦ セリントランスヒドロキシメチラーゼ, ⑧ ヒドロキシビルビン酸リダクターゼ, ⑨ グリセリン酸キナーゼ.

は光阻害が起きにくく、低い場合（通常の大気条件下でも）強い光阻害が起こる。この光阻害による光合成速度の低下は光が強いほど、またCO₂濃度が低いほど、早く観察される。すなわち、2%O₂条件下で光合成を測定すると、O₂の不足による carboxylase 反応の増加と、光呼吸の抑制による光化学系の失活、という光合成速度でみると逆方向の二つの効果が同時に進行しているのである。そのため、短期間の実験では carboxylase 反応の増加による光合成の増加が観察され、長期間の観察では光阻害による光合成の抑制が主要となる。

したがって、作物の光呼吸を長期間抑制すると、光阻害のために通常生育は著しく阻害される。強光下で光呼吸を抑制すると、強い光障害のため作物が枯死するのは、光呼吸系の変異株の場合をみれば明らかである (Somerville 1986)。「光呼吸を抑制すると作物の収量が実際に増加した」というのは、CO₂濃度を十分に高めて日陰で光阻害を回避する工夫のもとで生育した場合にのみ考えうることであって、実際の栽培では非常に考えにくいことである。

光呼吸に関する上記二つの事柄は、光呼吸の役割の評価を左右する「事実認識」である。「光呼吸で発生するCO₂は光照射下で葉の外に出る」と考え、「光呼吸を抑制すると光合成が増加する」と考える研究者は、おそらく光呼吸の役割として初めに挙げた(1)又は(2)を強く主張するであろう。私は上記(1)は間違っており、(2)については光呼吸での物質的損失はなく、(3)は正しいが、積極的意義としては(4)が正しい、と考えている (Kozaki and Takeba 1996)。さらに言えば、光呼吸は強光下で光合成を行うためにC3植物にとって必須の機構である、とも言える。事実、光呼吸の強い植物ほど光合成速度も大きく、植物の光呼吸速度と光合成速度の間には正の相関が認められている (Chollet and Ogren 1975)

私は光合成の分野の研究はごく最近始めたばかりの素人です。Molecular Biology に関心の高い今の時代にこのような話題を出すことに、多少のとまどいは覚えますが、一方地球環境の変動が予想される中で作物の収量増加を図るためには、主要作物の光合成効率の評価を左右する光呼吸の問題は重要です。このような話題が関心を呼んでいた1960年代から1970年代にかけての研究事情に詳しい方のご意見を伺いたく、このような記事を書いた次第です。

Andrews, T. J. et al. (1971) *Biochemistry* 10: 4777.

Bauer, H. and Martha, P. (1981) *Z. Pflanzenphysiol.* 103:445.

Bjorkman, O. (1966) *Carnegie Inst. Wash. Yearb.* 64: 220.

Caemmerer, S. and Evans, J. R. (1991) *Aust. J. Plant Physiol.* 18: 287.

Canvin, D. (1978) *Basic Life Sci.* 11:61.

Chollet, R. and Ogren, W. L. (1975) *Bot. Rev.* 41:137.

Kozaki, A. and Takeba, G. (1996) *Nature* 384:557.

Somerville, C. R. (1986) *Annu. Rev. Plant Physiol.* 37: 467.

Tolbert, N. E. (1994) In *Regulation of Atmospheric CO₂ and O₂ by Photosynthetic Carbon Metabolism.* (eds. N. E. Tolbert and J. Preiss) p8, Oxford University Press, Oxford.

(竹葉 剛氏 連絡先:

Tel: 075-703-5449; Fax: 075-701-3262; E-mail: takeba@chiko.kpu.ac.jp)

「Davis 滞在記」

福岡女子大学人間環境学部 田村典明

1996年4月から1997年3月まで、福岡県と文部省の在外研究費の援助により、カリフォルニア大学デイビス校(UCD)の生物科学部植物科学部門(Section of Plant Biology, Division of Biological Sciences)のスティーブ・テグ(Steven Theg)博士の研究室において、「光合成・光化学系Ⅱ水分解系の分子構築」について研究しました。

UCDがあるDavisは、San Franciscoの東北東130km、州都Sacramentoの西20kmに位置している人口5万人の静かな大学町です。最近Sacramentoの衛星都市化されつつあるのか、住宅がいたるところで建築されだしてはいるものの、カリフォルニアの中では比較的治安の面では安心できる場所でした。深夜、大学から自転車で帰宅しても危険だと感じたことはありませんでした。私が滞在した昨年から今年は、5月から10月までは全く雨が降らず、日中の最高気温も40度近くになるという酷暑ぶりでした。筆者の住む福岡ではこの天候では時間給水ものですが、Davisは地下水が豊富なためか水不足になるということもなく、大学のキャンパスや民家の芝生は定期的に散水され常に緑が保全されていました。一方、11月から3月頃までは雨期ということで、雨が結構降り続きます。日本でも報道されていたことですが、今年の正月に北カリフォルニア全域に及んだ10数年ぶりの大水害では、Davisは近くにある用水路のおかげでかろうじて難を逃れることができました。この水害では何百億円もの被害が出たと聞きました。

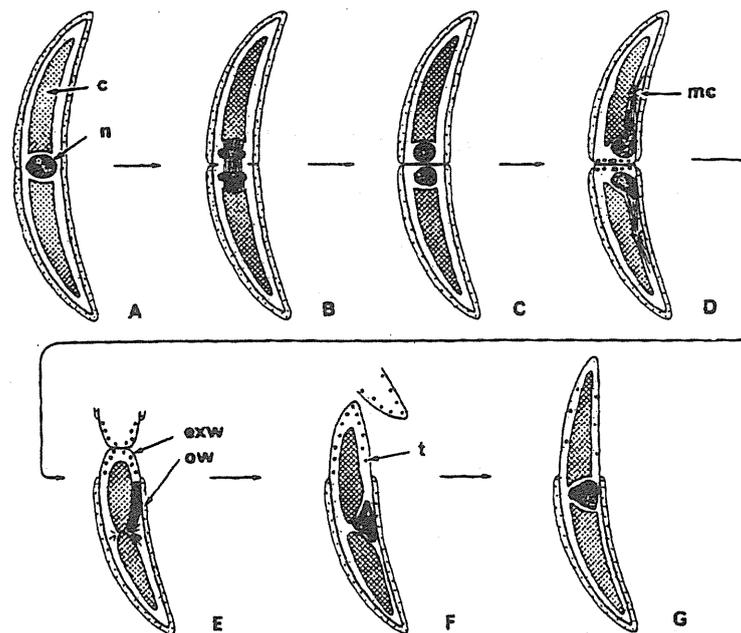
UCDは九つあるカリフォルニア大学のキャンパスのうちのひとつで、Berkeley校の農業実習施設から発展したということもあり農学系の分野の研究が盛んです。植物を研究材料とする教官の数も100名をこえているそうです。私が所属したSection of Plant Biologyは、13名の教官から構成されています。その中で、Theg博士以外の光合成関連の研究を行っている研究者は、光化学系Ⅱ酸化側への炭酸イオンの関与を研究しているAlan Stemler博士、光合成活性の光環境等への応答を研究しているRobert Pearcy博士、plasmodesmaを介した同化産物の輸送等を研究しているWilliam Lucas博士らがいます。その他にも、Department of ChemistryにはENDOR等を用いて金属錯体モデルや光合成・水分解系の構造と機能の理論的解析を研究しているDavid Britt博士がいます。Plant Biologyのプログラムは、アメリカの中でも評価が高いと聞きましたが、全米から講師を招いて一週間に一度昼休みの時間を利用してセミナーが開かれており、Biological Sciencesが主催するセミナーも含めると、セミナーの数はかなりの数に上っていました。また、NIHからの補助金により、大学院生の殆どが奨学金をもらっていて、月に一度位の割合でアメリカ以外の研究者も講師として招聘できるセミナー(講師の選択権は一応院生にある)も開かれていました。また、年に一度、2泊3日でDavisから車で2時間ほどで行くことのできる風光明媚なTaho湖畔にあるStanford大学の宿泊施設で、このプログラムに属する教官と院生が一堂に会して研究の成果を評価しあう

Retreat と称する機会を持っていました。

Steven Theg 博士の研究室は、ポストドクが1名、大学院生が2-3名、学部学生が1-2名、テクニシャンが1名という小回りの利くサイズの研究室です。Theg博士が40代前半ということもあり、精力的に仕事を進めていく一方で非常にリラックスした雰囲気研究室に漂っていました。光化学系IIの3種の膜表在性タンパク質(33、23、17 kDa)の葉緑体包膜やチラコイド膜への輸送機構が主な研究テーマです。これらのタンパク質は、細胞質で合成され葉緑体チラコイド内腔にターゲティングされるわけですが、その際、2重の葉緑体包膜とチラコイド膜といった3種の膜を通過しなければなりません。彼の研究室では、1) 蛍光物質等のレポーターを導入したタンパク質前駆体と相互作用する葉緑体包膜タンパク質受容体の同定とその受容体を介した包膜を通過する機構、2) チラコイド内外に形成される Δ pHあるいはSecA様タンパク質のストロマからチラコイド内腔へのタンパク質輸送における働き、3) チラコイド内腔に輸送された膜表在性タンパク質の光化学系II複合体へのアセムプリの様式、などについて、膜表在性タンパク質シグナルペプチド部分等の遺伝的改変と分光学的手法を含むキネティックス等を導入することで研究を進めています。Theg博士は、大学院生やポストドク時代に光化学系IIの電子伝達系やエネルギー変換系の研究をしていたということもあり、現在の研究テーマに対する問題意識や手法においてこの経験が色濃く出ているようでした。

筆者は、上述の3)の課題に属する無傷葉緑体での水分解系複合体・マンガンクラスターの形成機構について研究しました。水分解を触媒するマンガンクラスターは、光化学系II反応中心タンパク質のD1及びD2タンパク質によって配位・安定化されています。光が照射されている条件の下では、光化学反応中心では盛んな光化学反応が起こり、そのためにD1タンパク質の傷害やその修復が連続的に起こっていると考えられています。事実、D1タンパク質の分解の半減期は、ラン藻などでは1時間未満、高等植物でも数時間と他のタンパク質に比べて著しく短いものとなっています。したがって、水分解系にたずさわるマンガンクラスターも、D1蛋白質の分解と再合成に連動して、分解と再形成が起こっていることとなります。そこで、マンガンクラスターが、チラコイド膜上で、いつ・どこで再形成されるかを知るために、エンドウの芽生えから調製した無傷葉緑体を用いて、D1タンパク質の合成とマンガンクラスター形成の関連性を調べました。その結果、D1タンパク質のストロマチラコイド膜への合成・挿入に伴って、マンガンクラスターの形成に必要なマンガン高親和性部位の発現が起こっていることがわかってきました。光化学系IIコア複合体がストロマチラコイド部分で最初に生成されること(van Wijk, Andersson and Aro: *J. Biol. Chem.* (1996) 271, 9627-9736)や、新しくチラコイド内腔に輸送された33kDa膜表在性タンパク質がグラナチラコイドと同様ストロマチラコイドにも結合している(Hashimoto, Ettinger, Yamamoto and Theg: *The Plant Cell* (1997) 9, 441-452)といった最近の報告と併せて考えると、マンガンクラスターをもつ光化学系II複合体がストロマチラコイド膜で最初に形成され、その後、グラナチラコイド膜部分に移動して他のタンパク質を付し、完全な形での水分解複合体が発現されると考えられました。

最後に、今回の研修で印象深かったことの一つとして、大学内で『共通』の意識が浸透していることです。全ての研究室のメンバーは、建物の中にある研究施設・部屋に入室できる鍵を持っていて、一言断っておけば他の研究室の機器・薬品等もかなり自由に使用できる環境でした。今まで見たこともない人が、“Hi”などと言ってやってきては、さっさと分光器とかを使ってスッといつのまにか消えてしまっているということは結構あります。このように、研究室間の物理的バリアー(?)も低いためか、研究上の情報交換や共同研究等も自然に進行しているように思えました。学部・学科といった組織のバリアーも低いようでした。日本でも昨今、大学改革に伴い小講座制から大講座制へ移行しているところが多いようですが、大講座制を効率的に運営していくためにはこの共通の認識が大切なような気がしました。また、他に印象深かったこととしては若手の研究者を育てようとする環境づくりです。Gordon Research ConferencesやWestern Regional Photosynthesis Conferenceといった光合成を主体とした会議に出席しましたが、大学院生やポストドクが積極的に発言する機会が与えられ、宿泊施設に出席者が缶詰状態ということもあるためか Senior Researcher との交流も自然と深まり貴重な体験ができていたと感じました。大学の日常でも、上述したようにセミナー等で常に新鮮な情報にさらされていること以外にも、修士課程では研究以外にも院生の教育にかなりの時間が費やされているという印象を受けました。



ミカヅキモの分裂

編集者から

初めての編集, 遅れに遅れてやっと会報第21号の出版にこぎつけました。原稿執筆の依頼を快く引き受けていただいた方々に, まず御礼申し上げます。新しい試みとして「誌上討論会」のコーナーを作りました。正確には, 竹葉さんから投稿の意志表示があり, これを「誌上討論会」とカテゴライズした訳です。竹葉さんのご意見に賛成・反対, なんでも結構ですから, 当方にも送って下さい。また, 全く別の問題で常日頃不思議に思っていること, ヘンに感じることがあれば, どしどし投稿して下さい。「大学助手任期制」, 「生物学における光合成研究の将来」等々の内容も歓迎, 概ね「検閲なし」で掲載できると思います。年会費納入用の振替用紙を同封させていただきますので, 未納の方は早急に納入をお願いします。前会長からもたびたびアナウンスされたように, 1997年度から個人会員会費は1500円/年となりましたのでよろしく。納入データをチェックしている暇がないので, すでに納入された方にはあらかじめ失礼をお詫びしておきます。根が吝嗇なので, 「白紙」を郵送することに抵抗を感じ, 余白に図面とイラストを挿入しました。従って, もし図面に不備があれば執筆者の責任ではなく, 編集者の責任です。イラストは偶々手元にあったものを複製しただけ。特別の意味はありません。(Y I)

光合成研究会賛助会員名簿
(アイウエオ順)

株式会社 海洋バイオテクノロジー研究所
旭光通商株式会社
日本たばこ産業株式会社 アグリ事業部
日本たばこ産業株式会社 遺伝育種研究所
盟和商事株式会社
有限会社 アースサイエンス

会費値上げのお知らせ

先に会報19号でお知らせしましたように、日本植物学会第60回大会（九州大学）の関連集会として、光合成研究会主催で「光合成研究者の集い」を持ち、光合成研究会の財政事情を説明の上、会費の値上げを認めていただきました（新会則の付則第4、第5）。従って、1997年から年会費は個人会員1、500円になりました。

会員名簿の充実にご協力下さい。

会報第19号の巻末に1996年9月末での会員名簿を掲載してあります。これに基づいて、会費納入の記録や会報の発送を行っております。ご自分の所属、住所、電話番号、ファックス番号などの不備や誤りにお気づきの方は、葉書やFax、またはE-mailで当会までお知らせ下さい。

光合成研究会 1997～1998年役員

会長 井上 頼直（理化学研究所）
幹事（日本光生物学会の委員を兼任）
小野高明（理化学研究所）
幹事 都筑幹夫（東京薬科大学生命科学部）
幹事 池内昌彦（東京大学教養学部）
幹事 寺島一郎（筑波大学生物科学系）

光合成研究会 会報 第21号 1997年5月30日発行

〒351-01 埼玉県和光市広沢2-1
理化学研究所 光合成科学研究室内
光合成研究会
TEL:048-462-1111, FAX:048-462-4685
E-mail: yorinao@postman.riken.go.jp

振替貯金口座 00140-3-730290 光合成研究会