

光合成研究

第18卷 第2号(通卷52号) 2008年8月

Vol. 18 No. 2 August 2008

THE JAPANESE ASSOCIATION FOR PHOTOSYNTHESIS RESEARCH



日本光合成研究会

光合成研究
第18巻 第2号 (通巻52号) 2008年 8月
NEWS LETTER Vol. 18 No. 2 August 2008
THE JAPANESE ASSOCIATION FOR PHOTOSYNTHESIS RESEARCH

CONTENTS

日本光合成研究会「08年活動報告」と「日本光合成学会へと名称変更をする提案」 伊藤 繁	38
2009-2010年 日本光合成研究会 次期会長選挙 開票結果報告	41
トピックス 盗葉緑体により光合成する囊舌目ウミウシ 山本義治	42
シアノバクテリオクロムCcaSはフィコビリソームのリンカータンパク質 (CpcG2) の発現を誘導する緑色光受容体である 広瀬 侑	46
解説 紅色細菌光合成反応中心における励起状態と電子移動の量子化学 長谷川淳也	53
報告記事 第8回日本光合成研究会シンポジウム報告 鹿内利治	60
OB会報告 小川晃男	62
集会案内	63
新刊図書	65
事務局からのお知らせ	66
日本光合成研究会会員入会申込書	67
日本光合成研究会会則	68
幹事会名簿	70
日本光合成研究会 会員名簿	71
賛助法人会員広告	

光合成研究

第 18 卷 第 2 号 (通巻 52 号) 2008 年 8 月

NEWS LETTER Vol. 18 NO. 2 August 2008

THE JAPANESE ASSOCIATION FOR PHOTOSYNTHESIS RESEARCH

日本光合成研究会「08年活動報告」と「日本光合成学会へと名称変更をする提案」	
	伊藤 繁 38
2009 - 2010 年 日本光合成研究会 次期会長選挙 開票結果報告 41
トピックス 盗葉緑体により光合成する囊舌目ウミウシ	山本義治 42
シアノバクテリオクロム CcaS は、フィコビリソームのリンカータンパク質 (CpcG2) の発現を誘導する緑色光受容体である	広瀬 侑 46
解説 紅色細菌光合成反応中心における励起状態と電子移動の量子化学	
	長谷川淳也 53
報告記事	
第 8 回日本光合成研究会シンポジウム報告	鹿内利治 60
OB 会報告	小川晃男 62
集会案内 63
新刊図書 65
事務局からのお知らせ 66
日本光合成研究会会員入会申込書 67
日本光合成研究会会則 68
幹事会名簿 70
日本光合成研究会 会員名簿 71

賛助法人会員広告

日本光合成研究会「08年活動報告」と 「日本光合成学会へと名称変更をする提案」

日本光合成研究会 会長 伊藤 繁
名古屋大学大学院理学研究科 物質理学専攻 物理

会員の皆様におかれましては、夏の強い日射しや大自然の中で、光合成研究にお励みのことと思います。

会誌18巻2号(通巻52号)をお届けいたします。いかがでしょうか？

皆様のご協力を改めて感謝いたします。

1. 次期会長選挙の結果

'09-10年の会長として、池内昌彦先生（東京大学）が選出されました。投票総数70のうち上位4名で49票を得るといふ激戦の末、選出されました。本年から運営に参加いただき、来年から本格的に東大に本会の運営は移ります。事務局は8年続いた、田中歩先生（北大）から鹿内利治先生（京大）に移りました。今後とも変わらない皆様のご協力をお願いいたします。会費の納入、住所変更などの連絡もどうぞよろしくお願いいたします（会長室宛）。

2. 総会、公開シンポジウム

本年5月の公開シンポジウムには140名の参加と44のポスター発表があり、別に記事がありますが、新鋭研究者7名がポスター賞に輝きました。楽しいことに、新しいタイプの光合成研究がこの数年皆様の関心を集めています。変化を感じました。この会も少し変わっても良いのかと思いました。

3. 出版事業など

「光合成研究法」：北大 田中歩先生を中心の出版を、来年3月をめざして準備しております。ご協力をお願いします。

日本の光合成研究カタログ：Webでの公開および会誌での特集をめざした、1-2ページ／グループの内容紹介を企画中です。共同研究、大学院志望な

どに役立つような形を考えます。

4. 会長からの提案：会の名称を「日本光合成学会」に変えませんか？ 一来年の総会までに、ご意見ください。

本会の名称を「日本光合成学会」に変えるという提案を、本年5月29日の公開シンポジウムの際、常任幹事会／幹事会／総会でしました。

これにつき、皆様のご意見を伺いたいと思います。当日、色々な賛成、反対意見がありました。これも簡単にあげておきます。来年改めて提案し、判断をおおぐ予定です。

ご意見を(photosyn@bio.phys.nagoya-u.ac.jp)、本会のホームページ (<http://wwwsoc.nii.ac.jp/photosyn/index.html> 中に予定)に、いただければ幸いです。

A. 提案理由

1) これまで、会誌のカラー化、HPの学術情報センターへの移行、団体会員の勧誘、学術会議連絡団体としての認可など、**お金と手間をかけずに、改善する活動**をしてきました。この発展として、学会という名称への変更を提案します。

2) **伝統ある研究会の名称だが、学会の方が活動もポスター賞なども通りがよい。**団体会員なども獲得しやすい。ポスター発表なども増えているので、会員相互の理解にも役立つし、ポスター賞なども箔がつく。意見は分かれますが。

3) **実は学会の正式な定義はない。**現在の多くの学会、たとえば生物物理学会なども、任意団体であり、会長個人が責任を負う形になっている。

4) **文科省は法人化を勧めている。**税務調査なども当会にすでにきているが、任意団体では個人の財

産との区別ができない。会費以外の収入は課税対象になり得る。

法人化には、非営利 NPO と免税特権をもつ財団法人があるが、後者は基本財産の必要性などがあり現状では無理。前者の基準は現状ではほぼ達成している。法人化に関しては名称とは別の問題で、少しゆっくりやってもいい。

5) 日本の学会の平均規模は300名(学術会議の調査)であり、本会はその平均程度のサイズと実態をもつ。学会と称してもおかしくはない。その方が自然とも言える。

6) 国際光合成学会があり、この国内対応学会といえ、すわりはいい。これまで関係はあるが、光合成研究会は直接、国際光合成学会と関係していないし、役員も出していない。不思議な関係だったが、すつきりはする。

7) 他の団体に「光合成学会」を名乗られるのはいや。

8) では、学会と名称を変えると何が変わるか？

多分、名前以外は当面変わらない。安い1500円の会費、低い義務を続け、得られるメリットは利用すると決めればいい。

いわゆる学会活動は最低限をめざす。たいていの会員は他の会でやっているのですから、同じことをすることもない。

既に、会長職、定期的な総会、監査委員、選挙管理委員、会計、事務局、常任幹事会、幹事会、定期刊行物の発行はやっている、**実体はもう学会である。**

この提案にはある程度の賛成意見がありましたが、皆やや驚きをもって議論に参加していたのも事実でした。

B. これに対して出された反論（と答え）

1) 提案が突然すぎる。

(申し訳ない)

2) 学会になって仕事が増えるのはいやだ、今でも学会は多すぎる。

(提案者としては仕事を増やさないと、会費を上げないことは重要と思う。しかし、既に会員名簿や会費納入の管理、会誌発行などやっており、このような仕事や会議を増やさないとが大事で

しょう。多分、予算獲得など、いろいろな活動が出てきても、会とは少し切り離れた形で運営すればいいのではないのでしょうか。)

3) 学会というのがよくわからない。必要性がわからない。

(私も調べましたが、学会も研究会も定義はあいまい。強いていえば、学術会議への登録。文科省が専門毎に1学会=非課税認可の公益法人といっているが、これは規模の大きな会が対象。)

4) 現状を変える必要性を感じない。

5) 窮屈になるのはいや。

(4-5に関しては、できるだけ自由で、仕事の増えない、格好つけないような形を新会長のもと絶えず追求するのがいいのではないのでしょうか。)

6) 学会にするなら別に作るべきだ。

(その通りでもあります。形式としてはこの会は発展的に解消され、新学会が生まれる形になりますが、会則変更として研究会の伝統を引き継ぐのもいいのではないのでしょうか。)

以上、一部は、伊藤繁自身の自問自答ですので、まだまだ多様な議論があるかと思います。院生諸君も含めて、違う立場からぜひ議論に参加してください。Open な議論の場を HP 上に用意したいと思います。

C. 資料1:改定提案の具体的内容

会の名称を「日本光合成学会」に変える。このために会則を一部変更する。

日本光合成研究会会則 → 日本光合成学会会則

第1条 本会は日本光合成学会 (The Japanese Society of Photosynthesis Research) と称する。

第2条 本会は光合成の基礎から応用にわたる広い分野の研究の発展を促進し、研究者相互の交流を深めるとともに、光合成の知識と理解の普及、啓蒙活動につとめることを目的とする。

D. 資料2:日本光合成研究会の現状、歴史と概要

[会員数] 約 350 名 (110 所属団体)、団体(企業)会員 7 (2008 年 7 月現在)

[役員等] 会長 1、事務局長 1、常任幹事 8、会計監査 1、幹事 58、事務担当者 2 名

[活動]

○公開講演会(年1回)、総会(1回)、幹事会(1回)、常任幹事会(1-3 回)

○会誌「光合成研究」の発行(3回)、1991-通巻 52 号

○ボランティアによるワークショップ(0-3 回)

○書物の出版、その他

東工大すずかけ台キャンパス大学会館
06/5/26-27

講演 13; ポスター発表 27; 参加者 152 名

第 7 回 広がる光合成研究の世界:多様性、極限環境、新たなアプローチ

岡山大 50 周年記念館 07/5/25-26

講演 9; ポスター発表 38; 参加者 120 名

第 8 回 光合成を支える多様な分子システム

名大野依記念学术交流館 08/05/30-31

講演 12; ポスター発表 44; 参加者 140 名

E. 資料3:光合成研究会会史の概略

1979 年 設立 (歴代会長: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、伊藤繁)

1987 年 会則制定

1991 年 会誌発行

2002 年 会則改定 事務局、幹事、常任幹事などの役員の制定、公開講演会などの事業の整備、HP の開設

2003 年 出版:「光合成辞典」学会出版センター

2006 年 日本学術会議連絡団体への認可、HP の国立情報学研究所(NII)情報センターへの移動

2006 年 会誌をカラー化

2007 年 出版「植物が地球をかえた!」化学同人(日本植物生理学会と協力して出版)

2009 年 出版「光合成研究法」北大低温研 予定

F. 資料4:最近の年会と公開講演会の概略

第 5 回 光合成研究入門:地球の未来を語ろう!

名大野依記念学术交流館 05/05/28-29

講演 14; ポスター発表 18; 参加者 150 名

第 6 回 光合成分子装置とそのバイオジェネシス—光合成細菌から葉緑体へ—

(高宮建一郎先生追悼)

講演会への参加費は、会員非会員を問わず無料。ポスター発表は会員に限る(会員になっていただく)。会員には会誌を無料で配布する。団体会員は会誌への広告料を免除(展示は有料)。

G. 資料5:伊藤の個人的意見

7月に会員数50名の小さな学会に参加しました。学生、アマチュアと研究者を含めて40名程度の年会参加者。なぜこんな小さな学会をつくるのでしょうか。何かを確認しあい、発信したいのですね。いい会でした。6月の別の勉強会は、100名弱の参加者。今回はオーガナイザーに事情があり、連絡や運営は大変。「連絡がなかった」という方もいました。自由でよい会なのに連絡がないと来られない。

我々は何を発信したいのか?どんな方向にいきたいのか?すでに個々に、始めている新しい「光合成研究」を発信したい、語り合いたいと思いました。大きな学会も、始めは小さな会でした。よく育った光合成研究会にもそれなりの形があつていいと思いました、良いところは残して。

今年の総会に集まり、44のポスターの前で生き生きと話した広い分野の若者たち、これと渡り合う老荘の先輩、この会誌にのった多彩なレビュー、学会が似合うと思いました。

ぜひ皆様のご意見をお寄せください。議論は楽しい!

2009-2010年 日本光合成研究会 次期会長選挙 開票結果報告

「日本光合成研究会会則（2002年6月1日施行）第5条」に基づき、5月27日に選挙管理委員が、オブザーバー（現会長）立ち会いのもとに開票作業を行いました。開票結果は以下の通りです。

開票日時：2008年5月27日（火）午後6：20～

開票場所：名古屋大学遺伝子実験施設 F303室

開票者：岩城雅代、杉田 護

開票立会人：伊藤 繁

投票総数：70（有効投票数：70、無効投票数：0）

得票者氏名および得票数：

氏名	得票数
池内昌彦	16
三室 守	14
寺島一郎	10
横田明徳	9
宮尾光恵	6
佐藤直樹	3
高橋裕一郎	3
久堀 徹	3
小野高明	2
小俣達男	2
浅田浩二	1
田中 歩	1

（同得票数の候補者名は五十音順で表示）

以上の結果から、次期会長として池内昌彦氏が選出されました。

次期会長の任期は2009年1月1日から2010年12月31日の2年間です。

TOPICS

盗葉緑体により光合成する囊舌目ウミウシ

名古屋大学 遺伝子実験施設

山本義治

1. はじめに

ウミウシ(海牛)とは「貝殻を失った巻貝のなかま」であるとよく言われる。広義では後鰓類全般をさしアメフラシやクリオネが含まれる。英語ではsea slug(海なめくじ)と呼ばれる。色や形は様々で、擬態がうまくなかなか見つけられないくらい目立たないものから驚くほど派手なものまでいる。愛嬌のある外観^{*1}の種も多く、近年ではダイバーに人気があるとのことである^{*2}。

こんなウミウシであるが、中には盗葉緑体(kleptoplasty)を行い光合成する種がいるということで興味を持ち昨年頃から研究を開始した。研究体制としては千葉大・海洋バイオの平野研、北大・室蘭臨海実験所の本村研、奈良女子大・理の遊佐研そして著者が所属する小保方研(名大・遺伝子、京都府大・生命環境)の連携で進められている。まだ始めたばかりで材料選定などを行っている段階ではあるが、将来的には現代生物学的な解析に持ち込みたいと考えている。高等植物においては成熟した系であるオルガネラ間相互作用やゲノム間相互作用の初期過程を垣間見る機会を与えてくれるのではないかと筆者らは期待している。

盗葉緑体というのは植物の葉緑体を自身の細胞内に取込み維持する、という現象である。当代で獲得され、次世代には遺伝しない。ウミウシにとってのメリットとしては、光合成によりエネルギーが得られ、また餌の海藻と同じ色になるため保護色になる、という点が挙げられる。実験室で飼育しているのを見ていると、餌が無くても数ヶ月生存することもあるので光合成出来るということで相当助かっているのかも知れない。

2. 研究小史

囊舌目ウミウシの*Elysia viridis*(図1に近縁種を示した)は全身濃い緑色の体色をしているが、これから色素としてクロロフィルが抽出された、という報告が1876年になされている¹⁾。1883年にはその*E. viridis*から直径2-3.5 μmの生き物(あるいは構造物)が単離されている²⁾。この観察は緑藻との共生を示唆するものであった。

1965年に岡山大学の川口四郎らはハワイ大学臨海実験所があるココナツ島より採集した囊舌目*Placobranchus*属(図2)を持ち帰り、走査型電子顕微鏡観察を行ったとこ



図1 ヒラミルミドリガイ (*Elysia trisinuata*)
E. viridis と同属の種。全身緑色であり、餌のミルと同じ色をしている。神奈川県三崎にて採取。体長は2 cm。



図2 チドリミドリガイ (*Plakobranchus ocellatus*)
中央上部に頭(右側)からシッポの方まで切れ込みが走っているが、これは両側から巻き上がっている二枚の側足(羽根状の器官)の合わせ目である。側足を開くと内側は緑色になっている。沖縄県瀬底にて採取。体長2 cm。

*1 私見によれば体長が2 cm程度までなら「可愛い」と思うことに何の抵抗も無いが、5 cmを超えると難しいこともある。20 cmくらいになるとグロテスクと言った方がよいような印象である。小さい方で言うと1 mmのウミウシは水槽にいても「見えない」ので、可愛いかどうかというところまでいかない。ストライクゾーンは3-20 mmといったところであろうか(?)。

*2 ウミウシは専門家が少なく種名が付けられていないものも珍しくないが、そのような場合でもダイバーが付けた俗名が流通していることがある。図鑑に和名があるが学名が添えられていないときはそのような状況である場合もある。

ろ、「ラン藻」が細胞内共生していることを発見し報告している³⁾。この報告では共生体の種の同定までは出来なかったが、構造から見てラン藻であろうと推察している。ところが、同年岡山大学玉野臨海実験所にて採集された囊舌目 *Elysia atroviridis* (クロミドリガイ、*E. viridis* の近縁種) の電子顕微鏡観察を餌である緑藻ミル (*Codium fragile*) と共に行ったところ、ウミウシ細胞内に存在する共生体はラン藻ではなくミルの葉緑体であろうと推論するに至った⁴⁾。これが盗葉緑体の発見である。

その後は主にイギリスで生理学的な研究が進み、1969年には囊舌目 *Tridachia crispata* などを用いて $H^{14}CO_3$ が光依存的に葉緑体を保持する組織へ取込まれ、還元された標識炭素が葉緑体を持たない組織に転流すること⁵⁾が報告されている。すなわち、取り込まれた葉緑体は確かに機能しており、光合成により作られた糖分は宿主ウミウシに供給されていたのである。

こういった発見に触発されてのことかどうかは不明ではあるが、1969年には哺乳類の細胞への葉緑体導入実験も報告されている⁶⁾。この試みではハウレンソウやスマレから葉緑体を調製しマウス繊維芽細胞と共存させたところ、ファゴサイトーシスによって効率よく取り込まれたという。70-90%の繊維芽細胞において細胞あたり1-6個の葉緑体を取り込まれ、5日間保持されたそうである。

他の生物からオルガネラである葉緑体を奪い取り自分の細胞に取込む、という現象をどう呼ぶか、という事に関して川口らの初報では *symbiosis* という表現が用いられた。その後 *chloroplast symbiosis*, *chloroplast farming* といった用語が用いられたが、現在では *kleptoplasty*, *kleptoplast* ということで落ち着いているようである。前者が現象の呼び名で後者はウミウシ細胞内にいるオルガネラの呼称である。

盗葉緑体は囊舌目ウミウシ以外にも見付かっており、絨毛虫 *Mesodinium rubrum* (アカシオウズムシ) 及び *Strombidium capitatum*、渦鞭毛藻 *Karenia* 属、*Karlodinium* 属、*Amphidinium* 属等、そして有孔虫 *Nonionella stella* での報告がある。また、絨毛虫 *M. rubrum* (*Myrionecta rubra* とも) の場合には核もクリプト藻から盗むという現象が2006年に報告されている⁷⁾。ネイチャー誌の表紙を飾った論文であり御記憶の方もおられると思う。この現象は論文では *karyoklepty* (盗核) と呼ばれている。また、渦鞭毛藻 *Dinophysis acuminata* はクリプト藻由来の盗葉緑体を保持するが、直接クリプト藻を捕食するのではなく、クリプト藻由来の盗葉緑体を持つ *M. rubrum* からさらに

「盗む」という⁸⁾。

上記のように盗葉緑体という現象は広がりを見せつつあるが、多細胞動物で盗葉緑体を行い光合成する生物として知られているのはいまのところ囊舌目ウミウシだけである。

3. どうやって葉緑体を取り込むのか？

ウミウシの中でも囊舌目は歯舌と呼ばれる歯を持っており、これを用いて藻類の細胞に穴を開け細胞質を吸い取る。餌のミル、ハネモ、イワツタなどは多核体の大きな細胞であるので効率よく吸い取ることが出来る。吸い取られた葉緑体は胃では消化されずに胃から繋がる中腸腺と呼ばれる消化吸収及び栄養輸送を担う網状組織に運ばれ、中腸腺の細胞内に取り込まれると言われている(図3)。取込みの過程については不明な点が多い。

ちなみに、ウミウシの中には葉緑体とは別の物を「盗む」ものもいる。ミノウミウシ類(裸鰓目)の多くの種はイソギンチャクやヒドロ虫などが持つ刺胞(防御用の毒を蓄える膜構造物)を破裂させずそのままの形で中腸腺から刺胞囊細胞に運び、ウミウシの防御に役立てるといふ。

4. 盗葉緑体に用いられる葉緑体の特性

ウミウシは葉緑体を取込み、自分の細胞内で光合成させることが出来るだけでなく、種によっては取り込んだ後、半年もの間ウミウシ体内で葉緑体を維持することが出来る。何故そのようなことが可能なのか議論されてきたが、理由として挙げられているのは葉緑体を供給する側であるミル属、イワツタ属、フシナシドロ属等の管状緑藻の葉緑体の自立性と安定性である。



図3 ミドリアマモウミウシ (*Placida* sp. sensu Baba, 1986)

体色が透明なので緑色の網状組織(中腸腺)がよく見える。神奈川県三崎にて採取。体長5mm。

まず、自立性というのは核ゲノムへの依存度が低いという意味である。表1に示したように、フシナシミドロの葉緑体ゲノムは陸上植物のものに比べるとゲノム退化がそれほど進行しておらず、充実した遺伝子構成を持っている。従って、核ゲノムに対する依存度が陸上植物より低いと考えられ、核ゲノムから引き離された状態での葉緑体の維持には有利である。

安定性に関しては、例えばミルの単離葉緑体は試験管内で数日間炭酸固定能を保持し(普通は数時間で活性を失う)、また浸透圧ストレスにも強いことが確認されている¹⁰⁾。界面活性剤や熱処理、超音波処理に対しても抵抗性があるという報告もあり、物理的・化学的に「強い」と言われている。こういった性質も異種宿主での長期間に渡る保持のためには有利な特徴であると考えられている。

それにしても藻類の核情報なしに半年もの間(最長記録では14ヶ月⁹⁾) 盗葉緑体を維持することが可能であるのは不思議である。藻類の核は取り込まれていないことは*E. chroloptica*を用いたサザン解析により確認されている¹¹⁾が、種によっては盗核が行われている可能性や、また何らかの形で藻類の核の情報がウミウシの細胞へ伝わっている可能性はあるかも知れない。

5. 私たちの活動

日本で発見されたウミウシの盗葉緑体であるが、その後の研究は主に英米で進展した。従って私たちが盗葉緑体研究を始めるにあたり、どの種を研究材料に用いることが出来るのか検討する必要があった。そこで、神奈川県三崎、和歌山県白浜、沖縄県瀬底(いずれも大学の臨海実

表1 フシナシミドロの葉緑体ゲノムの自立性

遺伝子	フシナシミドロ	タバコ	他の陸上植物
<i>rbcS</i>	+	-	-
<i>psaD</i>	+	-	-
<i>petF</i>	+	-	+
<i>atpD</i>	+	-	-
<i>chlB</i>	+	-	+
<i>dnaB</i>	+	-	-
<i>groEL</i>	+	-	-

Rumpho らのレビュー⁹⁾より抜粋した。“-”の場合は核ゲノムにコードされている。フシナシミドロは海産の *Vaucheria litorea*。

験所がある)において囊舌目ウミウシを採集し、まずは Fv/Fm 値によるスクリーニングを行うことにした。現在まで 12種の囊舌目を採集・解析し、そのうち8種が活性のあるクロロフィルを持つことを明らかにした。どの種に光合成活性があるのか確認しておくことは重要であろうと考えており、カタログ化を進めている。今後の実験材料選定の基準としては、長期間(盗)葉緑体を保持することが出来ること、ウミウシの入手が容易であること、餌となる海藻が分かっており培養が容易で出来れば遺伝子操作が可能なこと、等を想定している。今後さらに検討を加え、よい実験系を構築していきたいと考えている。

6. 最後に

本研究は、はっきりした社会要請を受けて、ということもなく好奇心を動機とした自発的な共同研究として少しずつ進められている。そんな中、今年5月に行われた光合成研究会年会においてベストポスター賞を頂いたことは小保方研究室一同並びに共同研究グループにとって大いに励みとなった。代表してお礼申し上げたい。

参考文献

- de Negri, A., and de Negri, G. (1876) Farbstoff aus *Elysia viridis*, *Ber. Deut. Chem. Gesellsch.* 9, 84.
- Brandt, K. (1883) Über die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Thieren, *Mitt. Zool. Stn. Neapel* 4, 191-302.
- Kawaguti, S., Yamamoto, M., and Kamishima, Y. (1965) Electron microscopy on the symbiosis between blue-green algae and an Opisthobranch, Placobranchus, *Proc. Japan Acad.* 41, 614-617.
- Kawaguti, S., and Yamasu, T. (1965) Electron microscopy on the symbiosis between an Elysoid Gastropod and chloroplasts of a green alga, *Biol. J. Okayama Univ.* 11, 57-65.
- Trench, R. K. (1969) Chloroplasts as functional endosymbionts in the mollusc *Tridachia crispata* (Bérgh), (Opisthobranchia, Sacoglossa), *Nature* 222, 1071-1072.
- Nass, M. M. K. (1969) Uptake of isolated chloroplasts by mammalian cells, *Science* 165, 1128-1131.
- Johnson, M. D., Oldach, D., Delwiche, C. F., and Stoecker, D. K. (2006) Retention of transcriptionally active cryptophyte nuclei by the ciliate *Myrionecta*

- rubra*, *Nature* 445, 426–428.
8. Park, M. G., Kim, S., Kim, H. S., Myung, G., Kang, Y. G., and Yih, W. (2006) First successful culture of the marine dinoflagellate *Dinophysis acuminata*, *Aquat. Microb. Ecol.* 45, 101–106.
 9. Rumpho, M. E., Dastoor, F. P., Manhart, J. R., and Lee, J. (2006) The kleptoplast, in *The structure and function of plastids* (Wise, R. R., and Hooper, J. K., Eds.) pp 451–473, Springer, Dordrecht.
 10. Gallop, A., Bartrop, J., and Smith, D. C. (1980) The biology of chloroplast acquisition by *Elysia viridis*, *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 207, 335–349.
 11. Green, B. J., Li, W. Y., Manhart, J. R., Fox, T. C., Summer, E. J., Kennedy, R. A., Pierce, S. K., and Rumpho, M. E. (2000) Mollusc-algal chloroplast endosymbiosis. Photosynthesis, thylakoid protein maintenance, and chloroplast gene expression continue for many months in the absence of the algal nucleus, *Plant Physiol.* 124, 331–342.

TOPICS

シアノバクテリオクロム CcaS は、フィコビリソームのリンカータンパク質 (CpcG2) の
発現を誘導する緑色光受容体である

東京大学 理学系研究科 池内研究室

広瀬 侑

研究の背景

1. フィトクロムとシアノバクテリオクロム

フィトクロムとは、植物・細菌・シアノバクテリア・菌類などに存在する光受容タンパク質である。フィトクロムは赤色光吸収型 (Pr) と遠赤色光吸収型 (Pfr) の間を可逆的に光変換することで赤色光と遠赤色光を感知し、様々な生理反応に関与する (図1A)。フィトクロムのN末端のPAS, GAF, PHYドメインは、フィトクロムの光変換に必要なものであり、光受容領域 (Photosensory region) と呼ばれている (図1B)。この領域には、4つのピロール環がつながった構造を持つ開環テトラピロールが色素として結合する (図1C)。その種類と結合部位は生物種間で微妙に異なっているが、いず

れのフィトクロムでも、開環テトラピロールが光を受容するとC~D環間のC15-C16の2重結合のZ-E変換が起こり、これがタンパク質全体の構造変化を引き起こすことで、シグナルを伝達すると考えられている。近年、放射線耐性菌と光合成細菌のフィトクロムのPASおよびGAFドメイン (Pr) の結晶構造が報告され、GAFドメインのポケットに埋まっている色素 (ビリベルジン; BV) の詳細な構造が明らかとなった¹⁾。BVと相互作用するGAFドメインのアミノ酸残基は、色素を共有結合するシステイン残基を除き、全てのフィトクロムで高度に保存されていたことから、フィトクロムは共通の赤・遠赤色光受容の分子機構を持つことが示唆された。

近年、「シアノバクテリオクロム」と呼ばれるフィトクロム様

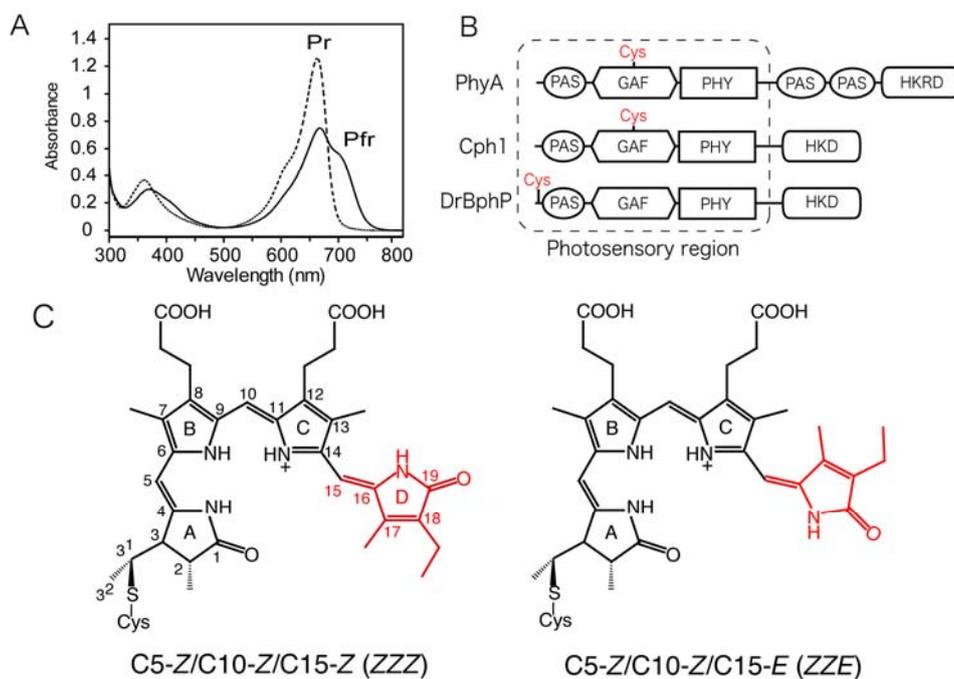


図1 (A) シアノバクテリアのフィトクロム (Cph1) の吸収スペクトル。(B) 代表的なフィトクロムのドメイン構成と色素結合 Cys 残基。(C) 開環テトラピロールの1種であるフィコシアノビルリン (PCB)。

の新規光受容体群がシアノバクテリアから見つかった²⁾。シアノバクテリオクロムは、フィトクロムとは明確に異なるグループの色素結合GAFドメインを持ち、フィトクロムとは異なる様々な波長の光を受容する。例えば、単細胞性シアノバクテリア *Synechocystis* sp. PCC 6803の正の走光性に関わるSyPixJ1は、青色光吸収型(Pb)と緑色光吸収型(Pg)の間を可逆的に光変換する²⁾。その後、シアノバクテリアの主要な開環テトラピロールであるフィコシアノビルン(PCB)を共発現させた大腸菌から精製したSyPixJ1も、似た光可逆変換を示したことから、SyPixJ1の色素はPCBだと考えられた³⁾。しかし、その後、SyPixJと同じ分光性質を持つオルソログである *Thermosynechococcus elongatus* BP-1のTePixJの変性スペクトルの解析から、結合したPCBがフィコビオロピリン(PVB)へと異性化されている可能性が示された^{4, 5)}。また、近年、Lagariasらのグループが別のTePixJオルソログ(Tlr0924)の解析に参入し、その青/緑光変換機構について新たなモデルを提唱している⁶⁾。また、*Anabaena* PCC 7120から緑色光吸収型(Pg)と赤色光吸収型(Pr)の光変換を示すシアノバクテリオクロムAnPixJが見つかり、結晶構造解析・分光解析が進められている⁷⁾。このように、様々なシアノバクテリオクロムの解析が行なわれているが、その生理的役割は明らかでないものも多く、今後の遺伝学・生理学的解析が期待される。

2. シアノバクテリオクロムによるフィコビリソームの発現制御

シアノバクテリアは、植物と同様に光化学系IIとIを用いて酸素発生型の光合成を行なうが、集光装置として植物のLHCとは異なり、フィコビリソームを用いている。フィコビリソームを構成する集光タンパク質は種間で異なるが、ある種のシアノバクテリアは、緑色光(560nm)を吸収する色素タンパク質であるフィコエリスリン(PE)と、赤色光(620nm)を吸収するフィコシアニン(PC)を持つ。これらのシアノバクテリアが緑色光の下でPEを蓄積し、赤色光の下でPCを蓄積する能力を持つことは100年以上も前から知られ、「補色適応: Complementary chromatic adaptation」と呼ばれている。Tandeu de MarsacらはPEとPCを持つ44種のシアノバクテリアの補色適応を観察し、その応答が以下の3グループに分けられることを見出した⁸⁾。Group I: 緑色光や赤色光の下でPEとPCの組成を変化しない、Group II: 緑色光の下でPEを増やすが、赤色光の下ではPCを増やさない、Group III: 緑色光の下でPEを増やし、赤色光の下でPCを増やす。

その後、GrossmanやKehoeらはGroup IIIの補色適応を示す *Fremyella diplosiphon* (*Calothrix* 又は *Tolypothrix* PCC 7601とも呼ばれる)の補色適応に関わるRcaE、RcaF、RcaC遺伝子を同定した⁹⁾。RcaEはシアノバクテリオクロム型のGAFドメインとヒスチジンキナーゼドメインを持つ。その後の遺伝学的解析によって、RcaEが光を受容し、RcaFを介して転写因子であるRcaCをリン酸化し、赤色光照射下のPC遺伝子群の発現制御に関わることが示唆された¹⁰⁾。しかし、RcaEの色素タンパク質としての分光特性や色素種は未だ明らかになっていない。また、PE遺伝子群は緑色光感知システムによって主に制御されることが報告されているが、その受容体は未だに同定されていない。

Synechocystis sp. PCC6803 (*Synechocystis*) はフィコビリソームを構成する色素タンパク質としてPCを持つがPEを持たない。しかし、フィコビリソームのリンカータンパク質をコードする *cpcG2* は、RcaEと近縁のGAFドメインを持つシアノバクテリオクロムである *ccaS*、また、OmpR型の転写因子である *ccaR* とゲノム上でクラスターを形成している(図2A)。片山らは、(1) *cpcG2* の発現は550-600 nm付近の波長の光によって最も活性化する、(2) *ccaS* および *ccaR* のうち、どちらを破壊しても *cpcG2* の発現は非常に低下する、(3) *CcaR* は *cpcG2* のプロモーター領域に結合する、ことを報告し、*CcaS* が *CcaR* を介して *CpcG2* の発現を波長依存的に制御するモデルを提唱した¹¹⁾ (Katayama M et al., submitted)。本研究では、*CcaS* の生化学解析を行い、その分光特性・色素種と結合部位・活性型を明らかにした¹²⁾。これによって、シアノバクテリオクロムの吸収する光の波長・シグナル伝達経路・標的遺伝子の関係が明らかとなった。

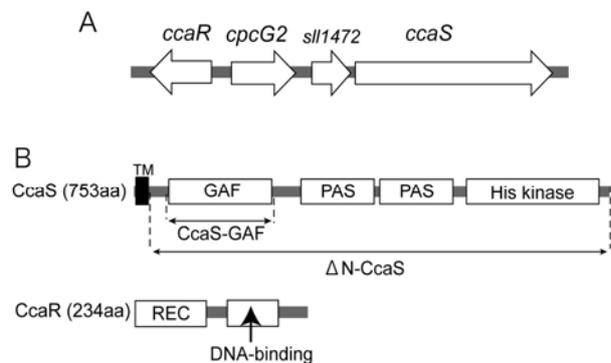


図2 (A) *Synechocystis* における *ccaS* 周辺の遺伝子の配置。(B) CcaS および CcaR のドメイン構成。

結果

1. 色素結合 GAF ドメインの精製・分光解析

CcaSのGAFドメイン(図2B)を、*Synechocystis*から発現・精製した。SDS-PAGEで分離したゲルの、CcaS-GAFの分子量に対応するバンドが、Zn²⁺イオン添加後に強い蛍光を発し、開環テトラピロールの共有結合を示唆した(図3A)。この精製画分の吸収スペクトルは、緑色光と赤色光照射によって変化した。その差スペクトルは、535nmを吸収極大とする緑色光吸収型(Pg)と672nmを吸収極大とする赤色光吸収型(Pr)の間の光変換を示した(図3B)。次に、同じCcaS-GAFタンパク質を、PCBを産生する大腸菌から発現・精製した。CcaS-GAFのバンドはZn²⁺イオン添加で強い蛍光を発した(図3A)。精製したCcaS-GAFの吸収スペクトルは、緑色光照射によって672 nmをピークとする赤色光吸収型(Pr)に変換し、逆に、赤色光照射によって535

nmを吸収ピークとする緑色光吸収型 (Pg)に変換した(図3C)。Pr-Pgの差スペクトルは672、370、535 nmのピークを示し、これは*Synechocystis* から単離したものとよく一致した(図3B)。これは、CcaS-GAFがPCBを*in vivo*でも結合することを示唆している。

2. 色素結合ペプチドのMS解析

PCB産生大腸菌から精製したCcaS-GAFをトリプシン消化後、HPLCによって色素が結合したペプチドを精製し、質量分析(MALDI-TOF MS)解析した。精製画分をMS解析すると、脱離した色素(m/z 587.30)、色素が脱離したペプチド(m/z 2151.23)および色素が結合したペプチド(m/z 2736.51)のピークがそれぞれ確認された(図4)。脱離した色素のシグナルはプロトン化したPCB又はその異性体(m/z 587.28)と一致する。さらに、MS/MS解析によって色

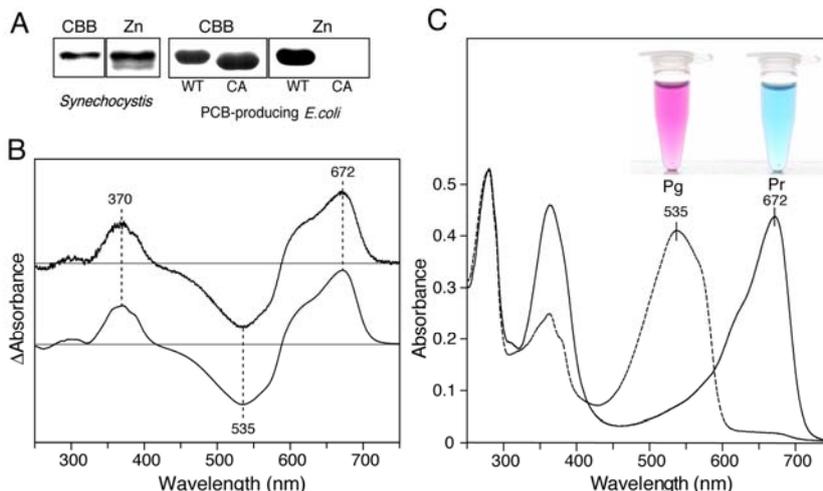


図3 (A) *Synechocystis* と PCB 産生大腸菌から CcaS-GAF を精製し、SDS-PAGE で分離後、CBB 染色 (CBB) と亜鉛蛍光 (Zn) を測定した (WT:野生型、CA : Cys141Ala 変異体)。(B) *Synechocystis*(上)と PCB 産生大腸菌 (下) から精製した CcaS-GAF の吸収差スペクトル。(C) PCB 産生大腸菌から精製した CcaS-GAF の吸収スペクトルと Pg・Pr 溶液の写真。

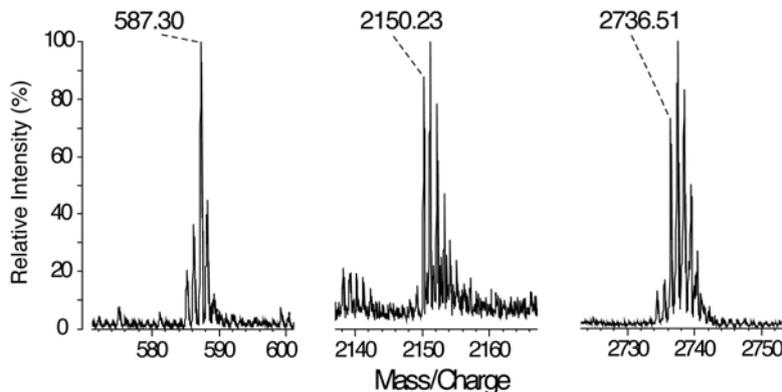


図4 トリプシン処理後に HPLC で精製した色素結合ペプチドの MALDI-TOF-MS 解析

素が脱離したペプチドの配列が AINDIDQDDIEICLADLVK であることがわかった。これは GAFドメイン内の保存されたシステイン残基(Cys141)を含む。ペプチドのカルバミド化処理後にも関わらず遊離システイン残基(m/z 2151.23)のシグナルが得られたことは、MS処理の途中で色素がペプチドから脱離したことを示しており、これはPCBがCys141とチオエーテル結合していることを示唆している。また、このシステイン残基をアラニンに置換した変異体をPCB産生大腸菌から精製しても色素を結合していないことを確認した(図3A)。これらの結果は、PCBまたはその異性体がCys141に共有結合していることを示唆している。

3. 色素種と色素の構造の同定

フィトクロムの色素の Pr および Pfr の構造は C5-Z/C10-Z/C15-Z (ZZZ型) および C5-Z/C10-Z/C15-E (ZZE型) であり(図1C)、酸性尿素(8 M, pH 2.0)で変性させた吸収スペクトルによってこの構造の違いを区別することができる。これを利用し、PCBを色素として結合するフィトクロムであるCph1をコントロールとして、CcaS-GAFのPgおよびPrの色素の構造を調べた。変性させたCcaS-GAFのPgの吸収ピーク(661 nm)は、Cph1のPrの吸収ピーク(661 nm)と一致した(図5A・B)。一方、Cph1は赤色光照射によってPfrを100%にすることができないため、変性させたCcaS-GAFのPrの吸収ピーク(584 nm)は、Cph1のPfrの吸収ピーク(593 nm)と完全には一致しなかった。しかし、2つの吸収型の変性差スペクトルは非常によく一致し、Cph1とCcaS-GAFの色素の光変換成分は同一であることを示していた(図5C)。これらのことから、CcaS-GAFに結合する色素はPCBであり、その構造はPgがZZZ型、PrがZZE型であることが示唆された。

4. 自己リン酸化とリン酸基転移

CcaSはC末端にヒスチジンキナーゼドメインを持つ。N末端の膜貫通領域を除いたCcaS(Δ N-CcaS、図2B)を *Synechocystis* から発現・精製した。 Δ N-CcaSをPgまたはPrに光変換した後、 32 PでラベルされたATPと暗所で反応させると、PrがPgよりも約2.5倍高い自己リン酸化活性を示した(図6A・B)。また、自己リン酸化させた Δ N-CcaSを大腸菌から発現・精製したCcaRと混合すると、リン酸基が転移した(図6C)。これらの結果は、CcaSが緑色光によってCcaRをリン酸化することを示している。

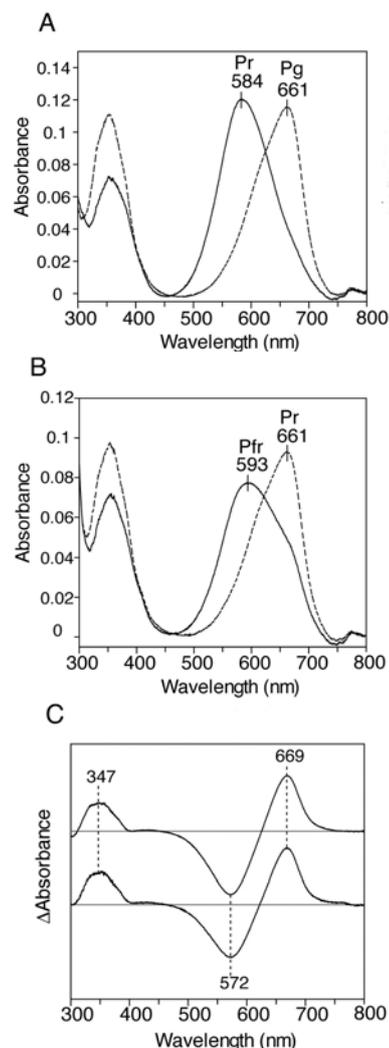


図5 (A) CcaS-GAFのPgとPrの変性スペクトル。(B) フィトクロムCph1のPrとPfrの変性スペクトル。(C) CcaSとCph1の変性差スペクトル。

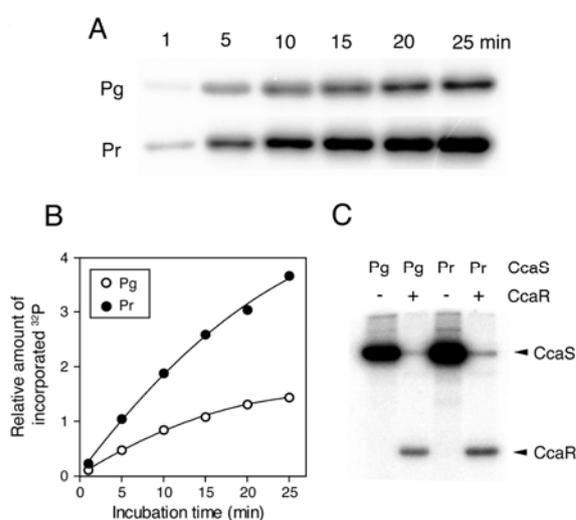


図6 (A) Δ N-CcaSの自己リン酸化活性。(B) Aのバンドを数値化。(C) Δ N-CcaSからCcaRへのリン酸基転移。

考察

1. CcaS-GAF が緑・赤色光を吸収する機構

CcaSは、赤・遠赤色光を吸収するフィトクロムであるCph1と同様にPCBをGAFドメインに結合するが、その吸収波長は大きく異なっている。CcaSおよびその類似GAFドメインをフィトクロムのGAFドメインと比較すると、フィトクロムの結晶構造でZZZ型(Pr)のBVのD環と水素結合を形成しているHis290残基が、CcaS群にも保存されていた(図7, His290)。したがって、CcaSにおいても、このHis残基がZZZ型(Pg)のPCBのD環と水素結合を形成し、D環の配向を決定していると予想される。また、D環近傍の疎水性アミノ酸群もCcaSで保存されており、フィトクロムと同様のD環疎水ポケットを形成することを示唆している。つまり、テトラピロールのD環とGAFドメインとの相互作用は、CcaSのPgとフィトクロムのPrでよく似ていると考えられる。一方、フィトクロムで高度に保存されたAsp207残基と、His260残基が、CcaSでは保存されていない(図7, Asp207 および His260)。これらの残基は、フィトクロムの結晶で特定の水分子(ピロール水分子)を介してA~C環と水素結合ネットワークを形成しており、光変換にも重要な役割を果たしていることが示唆されている¹³⁾。これらのアミノ酸が保存されていないCcaSでは、PCBのA~C環の平面性が歪み、共役二重結合系が短くなることで、CcaSの吸収波長がCph1よりも短波長シフトしているのかもしれない。

2. 緑色光下における *cpcG2* の発現誘導の生理的な意義

△N-CcaSの自己リン酸化活性は緑色光照射によって活

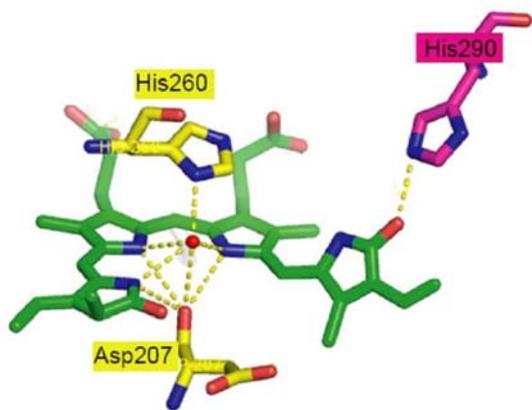


図7 フィトクロム DrBphP (Pr) の結晶構造における色素と相互作用するアミノ酸残基(黄線: 水素結合、赤玉: ピロール水分子)

性化され、CcaRへリン酸基を転移した。片山らの報告と合わせて、CcaSは緑色光によってCcaRをリン酸化し、リン酸化されたCcaRが*cpcG2*のプロモーター領域に結合し、*cpcG2*の発現を誘導するという一連のシグナル伝達経路(緑色光→CcaS→CcaR→*cpcG2*)の存在が明らかとなった。CpcG2はフィコビリソームのロッドコアリンカータンパク質であるCpcG1のパラログであり、ロッドを持つがコアを持たない特異なフィコビリソーム(CpcG2-PBS)を形成する¹⁴⁾。蛍光エネルギー伝達の解析によって、CpcG2-PBSは光化学系Iへエネルギーを特異的に伝達する集光装置である可能性が報告された¹⁵⁾。CcaSのPgの吸収ピーク付近の緑色光は主に光化学系IIを励起することを考えると、緑色光下での*cpcG2*の発現は、光化学系IIがより励起される条件下で光化学系Iのアンテナを増やす応答であると考えられる(図8)。このように、*Synechocystis*はCcaS/CcaRシステムによってCpcG2-PBS量を調節し、光化学系Iと光化学系IIの励起バランスを取っていると考えられる。

3. 補色適応との関わり

*F. diplosiphon*のRcaEのGAFドメインはCcaSと相溶性が高いため、CcaSと同様の緑/赤色光変換を示すと考えられる。しかし、CcaSが緑色光でCpcG2の転写を活性化させる「緑色光受容体」であることが示されたのに対し、RcaEは赤色光でPC遺伝子群を活性化させる「赤色光受容体」であることが、遺伝学的解析によって示唆されている。つまり、両者はどちらも緑/赤色光を吸収するにもかかわらず、その活性型・制御するフィコビリソームの遺伝子は異なること

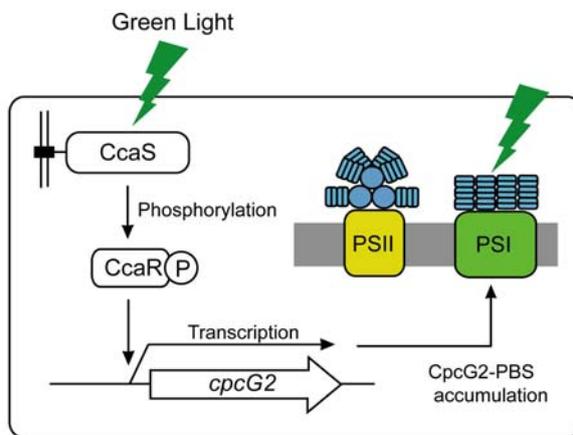


図8 CcaSによるCpcG2-PBSの調節モデル

を示唆している。

Group IIの補色適応を示す*Nostoc punctiforme* PCC 73102 (*N. punctiforme*)にCcaSオルソログ (NpCcaS)が存在し、その遺伝子はccaR, cpcG2らのホモログ遺伝子と遺伝子クラスターを形成している。興味深いことに、その遺伝子クラスターにはPEのロッドリンカータンパク質をコードするcpeC、また、PE遺伝子群の発現の調節因子であるcpeRも含まれている。このことは、NpCcaSが緑色光下でcpeC・cpeRの発現誘導を介してPEの蓄積も調節していることを予想させる。現在、NpCcaSがGroup IIの補色適応におけるPEの緑色光受容体であるという仮説を立てて検証している。今後、*N. punctiforme* と*F. diplosiphon*の解析によって、補色適応の分子機構の全容が明らかになるだろう。

本研究と片山らの研究は、PEを持たない*Synechocystis*のフィコビリソーム遺伝子も波長依存的な発現制御を受けていることを示し、今までPE/PCを持つシアノバクテリアにのみ存在すると考えられてきた発現制御機構が、さらにより多くの種に対しても拡張しうる可能性を示した。今後、シアノバクテリアのゲノム解析がさらに進めば、フィコビリソーム遺伝子群の波長依存的な調節機構は、シアノバクテリオクロムの分光特性・活性型・シグナル伝達経路・標的フィコビリソーム遺伝子の違いによって分類されるようになるだろう。なお、本研究の主要な内容はRef.12として発表した。

参考文献

1. Wagner, J. R., Brunzelle, J. S., Forest, K. T., and Vierstra, R. D. (2005) A light-sensing knot revealed by the structure of the chromophore-binding domain of phytochrome, *Nature* 438, 325–331.
2. 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.
3. Yoshihara, S., Shimada, T., Matsuoka, D., Zikihara, K., Kohchi, T., and Tokutomi, S. (2006) Reconstitution of blue-green reversible photoconversion of a cyanobacterial photoreceptor, PixJ1, in phycocyanobilin-producing *Escherichia coli*, *Biochemistry* 45, 3775–3784.
4. Ishizuka, T., Shimada, T., Okajima, K., Yoshihara, S., Ochiai, Y., Katayama, M., and Ikeuchi, M. (2006)

Characterization of cyanobacteriochrome TePixJ from a thermophilic cyanobacterium *Thermosynechococcus elongatus* strain BP-1, *Plant Cell Physiol* 47, 1251–1261.

5. 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.
6. 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 elongates*, *Biochemistry* 47, 7304–7316.
7. 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.
8. Tandeau de Marsac, N. (1977) Occurrence and nature of chromatic adaptation in cyanobacteria, *J. Bacteriol.* 130, 82–91.
9. Kehoe, D. M., and Grossman, A. R. (1996) Similarity of a chromatic adaptation sensor to phytochrome and ethylene receptors, *Science* 273, 1409–1412.
10. Kehoe, D. M., and Gutu, A. (2006) Responding to color: the regulation of complementary chromatic adaptation, *Annu. Rev. Plant Biol.* 57, 127–150.
11. Kayatayama, M., and Ikeuchi, M. (2006) Perception and transduction of light signals by cyanobacteria (Fujiwara, M., Sato, N., and Ishiura, S., Eds.) pp 65-90, Research Signpost, Kerala, India.
12. 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. U. S. A.* 105, 9528–9533.
13. von Stetten, D., Seibeck, S., Michael, N., Scheerer, P., Mroginski, M. A., Murgida, D. H., Krauss, N., Heyn, M. P., Hildebrandt, P., Borucki, B., et al. (2007) Highly conserved residues Asp-197 and His-250 in Agp1 phytochrome control the proton affinity of the chromophore and Pfr formation, *J. Biol. Chem.* 282,

- 2116–2123.
14. Kondo, K., Geng, X. X., Katayama, M., and Ikeuchi, M. (2005) Distinct roles of CpcG1 and CpcG2 in phycobilisome assembly in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803, *Photosynth. Res.* 84, 269–273.
15. Kondo, K., Ochiai, Y., Katayama, M., and Ikeuchi, M. (2007) The membrane-associated CpcG2-phycobilisome in *Synechocystis*: a new photosystem I antenna, *Plant Physiol.* 144, 1200–1210.

解説

紅色細菌光合成反応中心における励起状態と電子移動の量子化学

京都大学工学研究科 合成・生物化学専攻

長谷川淳也

はじめに

光合成反応中心は太陽光のエネルギーを化学エネルギーに変換する光化学過程の第一段階を担っている。反応中心(図1)では励起された電子が高速かつ経路選択的に高い量子収率で膜を貫通する方向に移動する¹⁾。この機能は対称的な美しい構造から実現されており、構造と機能のかかわりという観点で大変興味深い。*Rhodospseudomonas(Rps.) viridis*反応中心²⁾(図1)にはバクテリオクロフィル二量体であるスペシャルペア(P)、バクテリオクロフィル単量体(B_L, B_M)、バクテリオフェオフィチン(H_L, H_M)が擬C₂対称に配列し、最終電子受容体であるキノンの方向に2つの電子移動経路(L, M鎖)を構成している。電子移動はPの励起により開始され、2つの経路のうちL鎖側を選択的に経由し、その量子収率がほぼ100%に近いことが知られている^{1,4)}。

このような反応中心の光誘起電子移動は励起状態の生成・緩和過程であり、まさに量子力学原理が生命現象に顕著に現れる系と捉えることができる。量子化学者の観点からは反応中心の電子構造がいかに機能を発現しているかに関心が持たれる。本稿では高精度電子状態理論である symmetry-adapted cluster-configuration interaction (SAC-CI)法^{5,6)}を用いて行った光合成反応中心の研究について紹介させて頂きたい。SAC-CI法は正確な励起状態を計算できる理論として1978年に中辻により提案された。今日では励起状態の理論体系における基幹となる理論であり、数多くの応用計算を通して信頼性の高い理論として確立されてきた⁶⁻⁸⁾。2003年にはSAC-CIプログラムが Gaussian03プログラムに導入された。生体分子系への応用としてはポルフィリン、ヘム、フタロシアニン、クロロフィルなどの励起状態⁹⁾から、フィトクロモビル⁹⁾、レチナル蛋白質¹⁰⁾、蛍光蛋白質やホタルの生物発光¹¹⁾などのスペクトル・チューニング⁸⁾に応用されている。

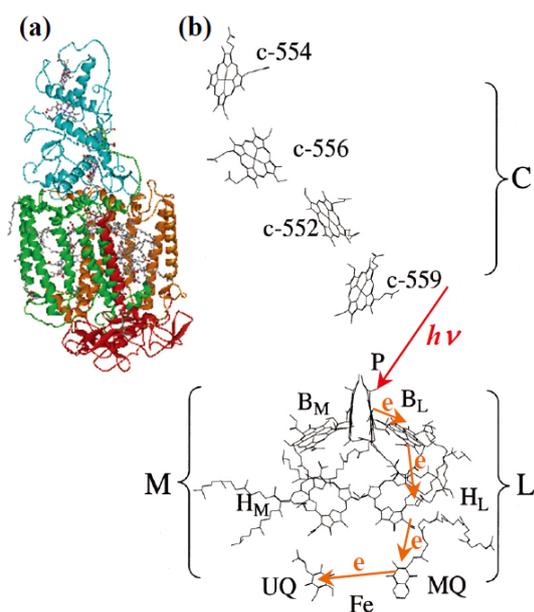


図1 (a) 光合成細菌 *Rps. viridis* の光合成反応中心蛋白質および(b) 内包される色素群²⁾。

光合成反応中心の励起状態

反応中心の励起状態に関しては、図2(b)に示すように、観測される励起スペクトル¹²⁾には約1.5 eVの範囲に14のピークが現れ、11の色素に由来する複雑な吸収が観られる。DeisenhoferらのX線構造²⁾を用い、蛋白質からの静電ポテンシャルを点電荷によりモデル化し、個々の色素の理論スペクトルの重ね合わせにより光合成反応中心の理論スペクトルを得た(図2)^{13,14)}。帰属の根拠を得るためにSAC-CI波動関数からlinear dichroism (LD)も算出している。例えば、ピークIIに関しては遷移モーメントと系の擬C₂軸とがなす角は実験値で90度と見積もられ、Pの第一励起状態の理論値85.1度とよく一致している¹⁴⁾。それに対してBやHの理論値は29~67度であり明らかに異なる。また、Pが酸化された反応中心や、シクロムを持たない*Rhodobacter (Rb.) sphaeroides*のスペクトルと比較して帰属に活用した。反応

中心の第一励起状態はPのhighest occupied molecular orbital (HOMO)からlowest unoccupied molecular orbital (LUMO)への一電子的な遷移であり、2つのバクテリオクロロフィル単量体間のエキシトン・カップリングによるものである。他のピークの帰属に関する詳細は原著¹⁴⁾を参照されたい。このように平均誤差0.14 eV (3 kcal/mol)の誤差で実験結果と矛盾しない帰属を得た¹⁴⁾。また、*Rb. sphaeroides*のスペクトルについても光吸収スペクトルの帰属を行い同等の精度で実験スペクトルを帰属した¹⁵⁾。

反応中心の電子移動の速度論: 経路・効率性と電子的因子のかかわり

次に反応中心の電子移動における経路選択性と効率性の起源に関して、速度論についての解析を行った^{13,16)}。Marcusらによる電子移動速度定数¹⁷⁾

$$k = \frac{2\pi}{\hbar} |H_{IF}|^2 \frac{1}{(4\pi\lambda RT)^{1/2}} \exp\left(-\frac{(\Delta G + \lambda)^2}{4\lambda RT}\right) \quad (1)$$

に含まれる電子的因子 $|H_{IF}|^2$ ($H_{IF} = \langle I | \hat{H} | F \rangle$: トランスファー積分)を計算し、競合する電子移動について比較した。 $|I\rangle$ 、 $|F\rangle$ はそれぞれ電子移動の始状態、終状態であり、SAC-CI法で計算された波動関数の積を用いて定義した。 \hat{H} は電子ハミルトニアンであるので、 H_{IF} は始状態と終状態間の電子的相互作用であり、状態間の遷移確率を与える。 ΔG と λ はそれぞれ反応の自由エネルギー差、再構成(reorganization)エネルギーであり、これらからなる部分を核因子とよんでいる。核因子は蛋白質や溶媒を合わせた全系に依存しており、これまでの研究では分子動力学シミュレーション¹⁸⁾や静電エネルギー計算¹⁹⁾から見積もられていたが、電子的因子に関しては粗い近似で扱われており²⁰⁾、結論を導き得る研究は為されていなかった。電子移動が電子状態遷移であることを考えれば、非経験的な電子状態理論による信頼性の高い波動関数を用いることが重要と考えられる。また、実験的に観測することが困難な現象に対しても同様に理論解析することで、その機構を理解する重要な知見が得られると思われる。

*Rps. viridis*に関しては、図3(a)に示すようにL鎖側の電子移動に関する電子的因子はM鎖側よりも約15倍大きく、実験結果で観測される経路選択性を説明するに十分な非対称性を有していた。更にBからHへの電子移動に関して、同様にL鎖側の電子的因子がM鎖側より大きいことが分かった。このような非対称性が生じる原因について、トランスファー積分を原子間の相互作用に分割して解析した¹⁶⁾。その結果、主要な寄与を与える原子間の距離がL鎖側のほうがM鎖側より約0.5Å短いことが分かった。同様のことがBからHへのトランスファー積分についても観測された。つまり、構造生物学的な要因により蛋白質が色素の空間配置(すなわち電子分布)を規定し、トランスファー積分を制御することが、経路選択性の電子論的な起源である¹⁶⁾。

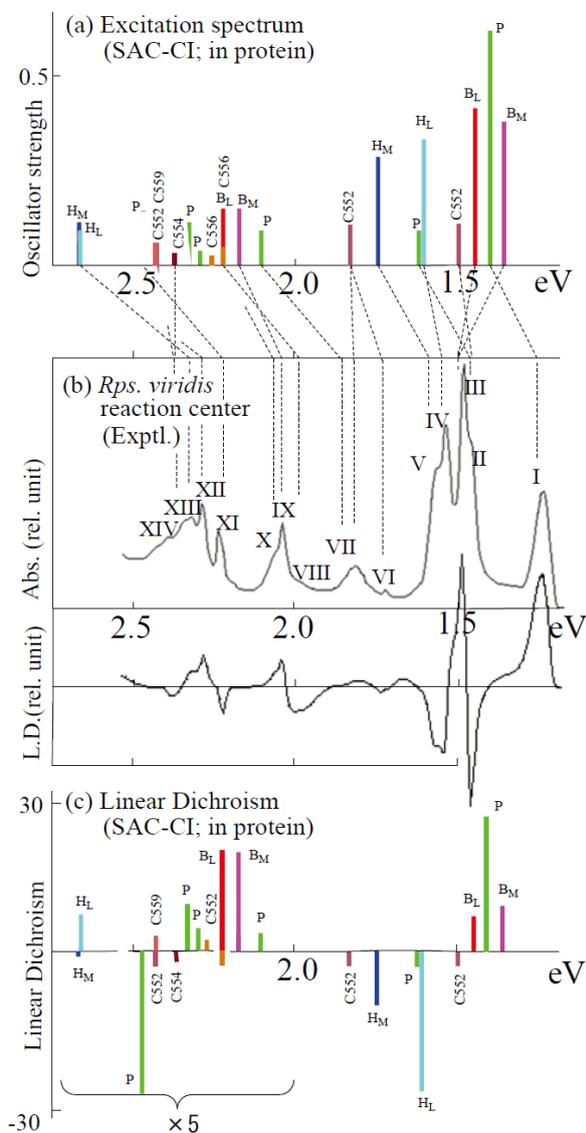


図2 *Rps. viridis* 光合成反応中心の(a,b)励起スペクトルと(b,c)linear dichroism スペクトル。

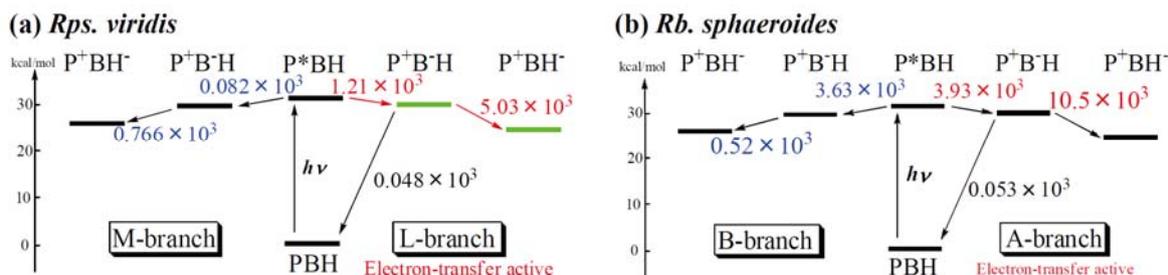


図3 (a)*Rps. viridis*および(b) *Rb. sphaeroides*光合成反応中心における電子移動速度定数中の電子的因子 $|H_{if}|^2$ 。単位は $(\text{cm}^{-1})^2$ 。L(A)鎖側の励起状態のエネルギー準位は実験結果から見積もられた値³⁾を用いた。M(B)鎖側は未知であるのでL(A)鎖側の値をそのまま用いた。

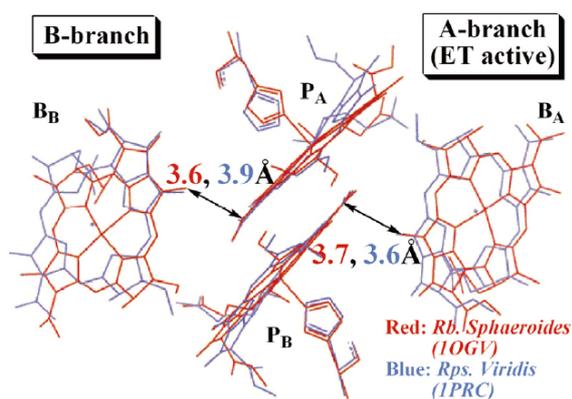


図4 光合成反応中心におけるPとBの空間配置の比較。赤色と青色の構造はそれぞれ *Rb. sphaeroides* と *Rps. viridis* の構造を示す。

異なる紅色細菌である *Rb. sphaeroides* についても速度定数における電子的因子の計算を行った¹⁵⁾。図3(b)にPからHに至る電子移動の電子的因子を示す。 *Rps. viridis* と異なり、電子移動P→BについてはA鎖側の電子的因子がB鎖側より若干大きい程度である。電子移動B→HについてはA鎖側がB鎖側より約43倍大きい値となり、 *Rps. viridis* と同様の結果になった。電子的因子は遷移確率を意味すると述べたが、 *Rb. sphaeroides* 反応中心ではPからB鎖側のB_Bへの電子移動の確率はA鎖側に比肩しうるほど大きい。次のステップであるB_BからH_Bへの電子移動の遷移確率は極めて小さく抑えられている。 *Rps. viridis* では電子移動P→Bの電子的因子も経路選択性と関連しており異なっている。

この結果は反応中心における色素の空間配置を反映したものである。図4は *Rps. viridis* と *Rb. sphaeroides* のPとBの構造を重ね合わせであるが、青色で示した *Rps. viridis* のPが電子移動活性なA(L)鎖に位置しているのに対して、赤色で示した *Rb. sphaeroides* のPはほぼ中心に位置する。Protein Data Bank (PDB)において閲覧できる21の光合成

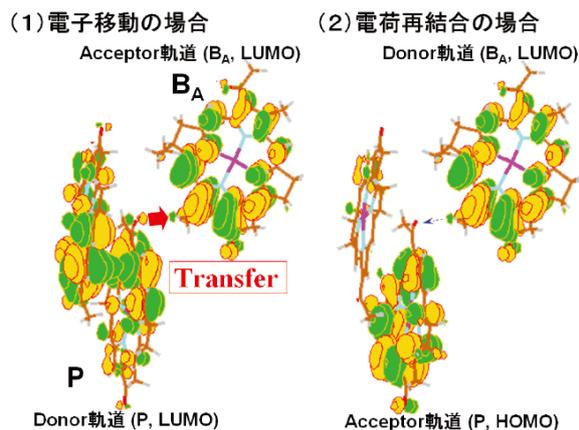


図5 *Rb. sphaeroides* におけるP-B_A間の(1)電子移動と(2)電荷再結合におけるドナー・アクセプター軌道。

反応中心の構造を調査した結果もほぼ同様であった。BとHの距離については、 *Rps. viridis* と *Rb. sphaeroides* の双方で、L(A)鎖側が約0.5Å短くなっており、PDBに登録されている他の構造データでも確認できた。また、PDBには *Thermochromatium tepidum* と *Blastochloris viridis* についての光合成反応中心も登録されているが、前者は *Rb. sphaeroides* タイプ、後者は *Rps. viridis* タイプに分類されることが分かった。

電荷再結合が起こりにくい理由に関しては、核因子が小さく抑えられた結果と解釈されてきたが、電子的因子に関する議論はなされていなかった。我々は電荷再結合B→Pについても同様に電子的因子を計算した結果、 *Rps. viridis* と *Rb. sphaeroides* の双方で正方向の電子移動(B_L→H_L)と比較して、約1/100程度に抑えられていることが分かった(図3)。これは図5に示すように、電子の授受に関わるPのHOMOとLUMOの空間分布が大きく異なるからである。電子移動におけるドナー軌道であるLUMOはPの中央部分に分布するのに対して、電荷再結合におけるアクセプター軌道であるHOMOはB_Aから空間的に離れた位置

に大きな分布を持つ。即ち、同じ分子間の電子の受け渡しであるにも関わらず、軌道の空間分布の違いにより、正方向の移動の際には遷移確率が高く、再結合では小さくなる事が理解できる。

超共役(Hyperconjugation)により電子移動を媒介する飽和炭化水素基

トランスファー積分の解析を行うと、ドナー・アクセプター分子中でどの原子間の相互作用が積分値に寄与するかを見出すことができる。*Rb. sphaeroides*反応中心に関する研究¹⁵⁾において、PからB_A、B_Bへの電子移動については双方ともBのメチル基とPのアセチル基の相互作用が最も大きい結果が得られた。π電子系に属する原子よりも飽和炭化水素基であるメチル基が大きな寄与をしている点が面白い。これはBのπ電子系とメチル基のσ(C-H)性軌道が超共役により相互作用し、メチル基上に軌道分布が生じるためである。同様のことはBからHへの電子移動にもみられる。図6ではHのアクセプター軌道(図6(b))に観られるπ軌道とメチル基のσ(C-H)性軌道の超共役と、ドナー軌道(図6(a))のπ軌道との相互作用箇所を示した。即ち、軌道分布の大きなπ電子系中の原子よりも約1.5Å程度近接した超共役系の原子の方がトランスファー積分に寄与するという結果であり、一般性のある結果であると考えられる。

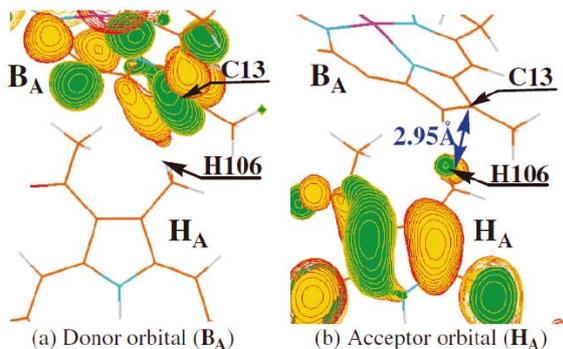


図6 *Rb. sphaeroides*におけるB_AからH_Aへの電子移動に関して、(a) B_Aのドナー軌道と(b) H_Aのアクセプター軌道。

アミノ酸残基を経由するフェオフィチンからユビキノンへの電子移動経路

PからHまでの電子移動に関してはドナー・アクセプター分子が隣接して配置されており、色素間の直接的な電子移動経路が主要である。しかし、HからUQへの電子移動に関しては、色素間にアミノ酸残基が存在しており、これら

が電子移動経路にどのように関わるかに関心が持たれた。また、*Rps. viridis*においては酸化されたPはシトクロム・サブユニットにより還元されるが、Pとヘムc-559の間にもアミノ酸残基が存在する。伊藤、大塚、中辻らはトランスファー積分を摂動展開して、アミノ酸残基を経由する電子移動の解析を行った^{21,22)}。

$$H_{IF} = \langle F | \hat{V} | I \rangle + \sum_m \frac{\langle F | \hat{V} | B_m \rangle \langle B_m | \hat{V} | I \rangle}{E_I - E_m} + \sum_{m,n} \frac{\langle F | \hat{V} | B_m \rangle \langle B_m | \hat{V} | B_n \rangle \langle B_n | \hat{V} | I \rangle}{(E_I - E_m)(E_I - E_n)} + \dots \quad (2)$$

ここで|I>、|F>はそれぞれ始状態、終状態の電子軌道であり、|B_n>は電子移動を媒介しているアミノ酸残基の軌道である。

図7にH_LからMQの電子移動経路についての結果を示す。M鎖のH_MからUQについても仮に電子移動が起きたことを仮定して計算を行った。L、M鎖双方ともドナー・アクセプター間の直接的な電子移動よりも一残基を介した電子移動経路が主要であり、L側ではTrpM250、M側ではLeuL189が媒介している²¹⁾。第2式の解釈を変えて説明すると、ドナー軌道がこれらアミノ酸残基に非局在化し、アクセプター軌道と相互作用する様子を示している。同様に、MQからUQへの電子移動に関してもHisM217とHisL190の2残基を介した電子移動経路が主要であった²¹⁾。

シトクロム・サブユニットから酸化されたPへの電子移動については、第2式を用いて解析すると、ヘムc559からTyrL162を経由する経路が主要であった²²⁾。このアミノ酸残基に関してはミュレーション実験²³⁾が行われており、Tyr162Phe、Tyr162Thrの速度定数について、wild typeとの比が1 : 1.81 : 0.074と求められていた。我々の方法で理

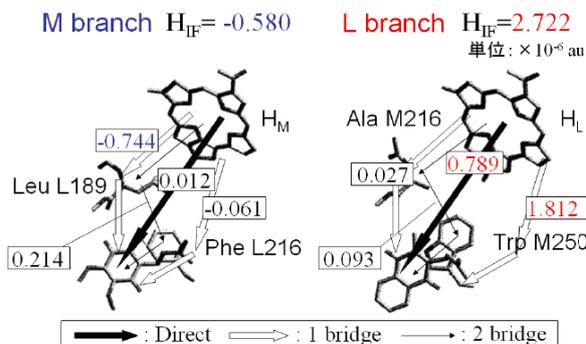


図7 L、M鎖におけるアミノ酸残基を媒介する電子移動経路

論計算上でのミュレーションを行い、速度定数比を求めたところ1 : 1.06 : 0.185となり、実験結果を定性的に再現できた²²⁾。

バクテリオフェオフィチンからユビキノンへの電子移動:キノンの電子親和力がポテンシャル面に果たす役割の重要性

HからMQを経由してUQへ移動する電子移動については反応時間がサブマイクロ秒からマイクロ秒程度になり、電子移動のポテンシャルエネルギーや反応座標、構造変化に関しても研究する必要があった。電子親和力は分子が1電子を受容する際の安定化エネルギーであり、電子移動のポテンシャルエネルギー面を特徴付ける重要なパラメータである。キノンの電子親和力は環境に応じて大きく変化することが知られているが、UQ、MQ、Hの電子親和力を比較した際、気相中ではH > MQ ~ UQの順になり、電子移動の方向と逆の方向となる。従って、正方向の電子移動が起きるための駆動力の起源、即ち電子親和力を逆転させる原因が興味の対象となった²⁴⁾。

最初に気相中におけるH、MQ、UQの中性状態の構造における垂直電子親和力について、密度汎関数法を用いて計算したところ、それぞれ47.3, 38.0, 36.2 kcal/molとなり、気相中ではH > MQ > UQの順に電子を受容する能力が高くなった。次に結合サイトにおいて色素が水素結合もしくはπスタッキングしているアミノ酸残基(図8)を含めて計算を行ったところ、H、MQ、UQの垂直電子親和力はそれぞれ54.5, 69.0, 72.6 kcal/molとなり、近傍残基の効果により電子親和力は逆転し、正方向の電子移動を説明できる結果が得られた²⁴⁾。更に近傍残基以外の蛋白質などの環境

効果を誘電体モデルで追加考慮するとH、MQ、UQの電子親和力はそれぞれ64.3, 76.4, 82.4 kcal/molとなった。これらの結果、近傍残基の水素結合により色素の電子親和力が制御されて、電子移動のポテンシャル面を特徴付けていることが示唆された。

キノンの電子親和力が結合サイトからの水素結合により劇的に増大する理由については、電子を受容する軌道の分布を観察すると容易に理解できる。図9にMQとUQの電子受容軌道であるsingly occupied molecular orbital (SOMO)を示す。受容した電子の分布はキノンのπ電子系全体に観られるが、酸素原子上に大きな分布を確認できる。これらの軌道に分布する電子のエネルギーは水素結合による正電荷の接近に対して、大きな安定化を得ることができるのである²⁴⁾。

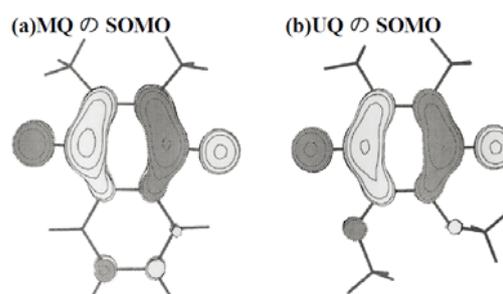


図9 (a)MQと(b)UQのSOMO

次に、電子移動後の構造緩和効果がポテンシャルエネルギーに及ぼす効果を研究した²⁴⁾。電子移動の反応座標、電子移動に伴う構造変化を調べるために量子化学と分子力学に基づく方法論を組み合わせたQM/MM法を用いて、量子/古典のハイブリッド計算を行い、電子移動の始状態(H_L⁻)、中間状態(MQ⁻)、終状態(UQ⁻)の構造を計算し、得られた構造を用いてポテンシャルエネルギーを評価した。その結果、H→MQ、MQ→UQの電子移動に伴う反応熱は14.2, 0.8 kcal/molと見積もられ、実験的に観測される電子移動の反応熱15.0, 1.75 kcal/molとまずまずの一致を示した。算出された反応熱の起源について、色素の垂直電子親和力と構造緩和エネルギーに分割したところ、いずれの電子移動についても垂直電子親和力が主要な寄与を与えていることが分かった。また、最適化構造を観ると、図10に示すようにアニオン状態の色素はより強く水素結合するように極性残基の方向に約0.2 Å程度移動するが、電子移動に伴う構造変化の効果はあまり大きくないことが分かった。これらのことから、HからUQへの電子移動のエンジェティクスを決定している駆動力は色素の垂直電子親和力

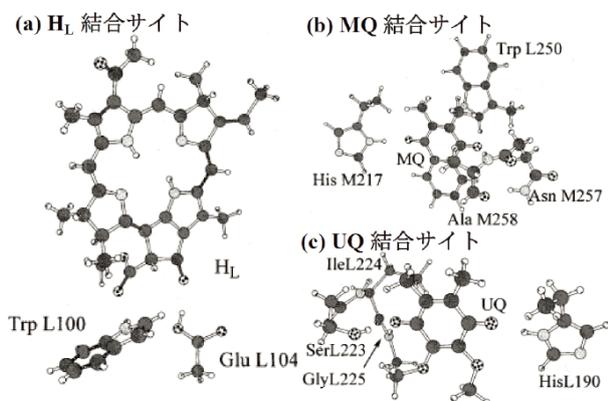


図8 *Rps. viridis* 光合成反応中心における(a)H, (b)MQ, (c)UQの結合サイト。

であり、結合サイトの水素結合を通して、蛋白質がキノンの電子親和力を制御するメカニズムが明らかになった²⁴⁾。

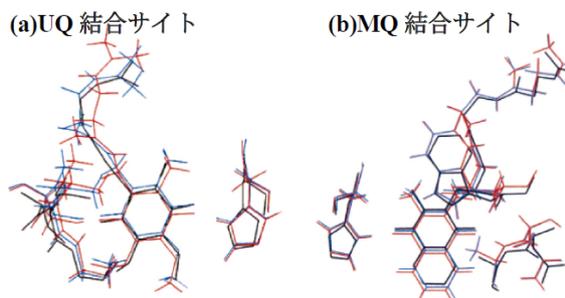


図10 QM/MM法で構造最適化した(a)UQ, (b)MQサイトの構造。赤、青線で示した構造はそれぞれアニオン、中性状態。黒線はX線構造(2PRC)。

おわりに

本稿では光合成反応中心の励起状態と電子移動に関して、我々がこれまで行ってきた研究についてまとめさせて頂いた。光合成系にみられる蛋白質の立体構造や色素空間配置を眺め、その形から創り出される機能を考えると自然のなりたちに深い驚きを感じる。また、目的に合致した物性を持つ分子を適材適所に用いるに至った自然の最適化は不思議そのものであり、まさに想像を絶する過程であるように思える。

我々は励起状態の電子理論であるSAC-CI法の開発と応用を進めてきており、その立場から反応中心の電子励起スペクトルの帰属や速度論における電子的因子の計算を行った。励起スペクトルに関しては、狭いエネルギー領域に観測される複雑な吸収の帰属ができ、ほぼ満足のいく結果が得られた。また電子移動の経路選択性や効率性に関しては、電子的因子の観点から、分子の電子構造に立脚する起源についての説明を得ることができた。

光合成反応中心は光生物学において最も重要な蛋白質の一つであるが、電子状態の研究者の視点においても、励起状態と電子移動、蛋白質の電子状態、構造と機能などは大変魅力的なフィールドである。今後については、励起・緩和過程のポテンシャルエネルギー面を正しく計算することが課題の一つとして認識している。紅色細菌では電子移動が不活性なM(B)鎖側について、酸素発生型光合成生物では励起・電子移動過程についてPS I, IIの違いの物理化学と生物学的な起源について理解を進めたい。光合成の光過程は基本的に電子の遷移と緩和であるから、電子が従う方程式を解く必要があり、単純な古典力場ですべてが記述できるものではない。然しながら、光合成反

応中心のような大規模な複雑系の構造やポテンシャル面をまともに計算できる方法論や計算プログラムは開発中の研究課題であり、方法論の開発と応用計算を車の両輪のごとく進めていかなくてはならない。今後の量子化学・理論化学の進展に期待していただきたい。

最後に、有意義な共同研究をさせて頂いた中辻博先生(京都大学名誉教授、量子化学研究協会 理事長)に感謝申し上げます。

参考文献

1. Michel-Beyerle, M. E. (Ed.) (1995) *The Reaction Center of Photosynthetic Bacteria*, Springer-Verlag, Berlin.
2. Deisenhofer, J., Epp, O., Miki, K., Huber, R., and Michel, H. (1984) X-ray structure analysis of a membrane protein complex. Electron density map at 3 Å resolution and a model of the chromophores of the photosynthetic reaction center from *Rhodospseudomonas viridis*, *J. Mol. Biol.* 180, 385–398.
3. Zinth, W., Arlt, T., Schmidt, S., Penzkofer, H., Wachtveitl, J., Huber, H., Nägele, T., Hamm, P., Bibikova, M., Oesterhelt, D., Meyer, M., and Scheer, H. (1995) The First Femtoseconds of Primary Photosynthesis - The processes of the Initial Electron Transfer Reaction, in *The Reaction Center of Photosynthetic Bacteria* (Michel-Beyerle, M. E., Ed.), Springer-Verlag, Berlin.
4. Michel-Beyerle, M. E. (Ed.) (1985) *Antennas and Reaction Centers of Photosynthetic Bacteria*, Springer-Verlag, Berlin.
5. Nakatsuji, H. (1978) Cluster Expansion of the Wavefunction. Excited States, *Chem. Phys. Lett.* 59, 362–364; Nakatsuji, H. (1979) Cluster Expansion of the Wavefunction. Electron Correlations in Ground and Excited States by SAC (Symmetry-Adapted-Cluster) and SAC-CI Theories, *Chem. Phys. Lett.* 67, 329–333; Nakatsuji, H. (1979) Cluster Expansion of the Wavefunction. Calculation of Electron Correlations in Ground and Excited States by SAC and SAC-CI Theories, *Chem. Phys. Lett.* 67, 334–342.
6. 波田雅彦, 中辻博 (2000) SAC-CI法の理論と応用, 季刊 化学総説「高精度分子設計と新素材開発」46, 104–120.
7. Nakatsuji, H. (1996) SAC-CI Method: Theoretical

- Aspects and Some Recent Topics, in *Computational Chemistry, Reviews of Current Trends* (Leszczynski, J., Ed.) pp 62–124, World Scientific, Singapore.
8. Hasegawa, J., and Nakatsuji, H. (2008) Exploring Photo-Biology and Bio-Spectroscopy with the SAC-CI (Symmetry-Adapted Cluster-Configuration Interaction) Method, in *Radiation Induced Molecular Phenomena in Nucleic Acid: A Comprehensive Theoretical and Experimental Analysis* (Shukla, M., and Leszczynski, J., Eds.) pp 93–124, Springer.
 9. Hasegawa, J., Isshiki, M., Fujimoto, K., and Nakatsuji, H. (2005) Structure of phytochromobilin in the P_r and P_{fr} forms: SAC-CI theoretical study, *Chem. Phys. Lett.* **410**, 90–93.
 10. Fujimoto, K., Hasegawa, J., Hayashi, S., and Nakatsuji, H. (2006) On the color-tuning mechanism of Human-Blue visual pigment: SAC-CI and QM/MM study, *Chem. Phys. Lett.* **432**, 252–256; Fujimoto, K., Hayashi, S., Hasegawa, J., and Nakatsuji, H. (2007) Theoretical Studies on the Color-Tuning Mechanism in Retinal Proteins, *J. Chem. Theory Comput.* **3**, 605–618.
 11. Nakatani, N., Hasegawa, J., and Nakatsuji, H. (2007) Red Light in Chemiluminescence and Yellow-green Light in Bioluminescence: Color-tuning Mechanism of Firefly, *Photinus pyralis*, studied by the SAC-CI method, *J. Am. Chem. Soc.* **129**, 8756–8765.
 12. Breton, J. (1985) Orientation of the chromophores in the reaction center of *Rhodospseudomonas viridis*. Comparison of low-temperature linear dichroism spectra with a model derived from X-ray crystallography, *Biochim. Biophys. Acta* **810**, 235–245.
 13. Nakatsuji, H., Hasegawa, J., and Ohkawa, K. (1998) Excited States and Electron Transfer Mechanism in the Photosynthetic Reaction Center of *Rhodospseudomonas viridis*: SAC-CI Study, *Chem. Phys. Lett.* **296**, 499–504.
 14. Hasegawa, J., Ohkawa, K., and Nakatsuji, H. (1998) Excited States of the Photosynthetic Reaction Center of *Rhodospseudomonas viridis*: SAC-CI Study, *J. Phys. Chem. B* **102**, 10410–10419.
 15. Hasegawa, J., and Nakatsuji, H. (2005) Excited States and Electron-transfer Mechanism in the Photosynthetic Reaction Center of *Rhodobacter sphaeroides*: SAC-CI Theoretical Study, *Chem. Lett.* **34**, 1242–1243.
 16. Hasegawa, J. and Nakatsuji, H. (1998) Mechanism and Unidirectionality of the Electron Transfer in the Photosynthetic Reaction Center of *Rhodospseudomonas viridis*: SAC-CI Theoretical Study, *J. Phys. Chem. B* **102**, 10420–10430.
 17. Marcus, R. A., and Sutin, N. (1985) *Biochim. Biophys. Acta* **811**, 265.
 18. Gehlen, J. N., Marchi, M., and Chandler, D. (1988) Dynamics Affecting the Primary Charge Transfer in Photosynthesis, *Science* **263**, 499–502.
 19. Gunner, M. R., Nicholls, A., and Honig, B. (1996) Electrostatic Potentials in *Rhodospseudomonas viridis* Reaction Centers: Implications for the Driving Force and Directionality of Electron Transfer, *J. Phys. Chem.* **100**, 4277–4291.
 20. Michel-Beyerle, M. E., Plato, M., Deisenhofer, J., Michel, H., and Jortner, J. (1988) Unidirectionality of charge separation in reaction centers of photosynthetic bacteria, *Biochim. Biophys. Acta* **932**, 52–70.
 21. Ito, H., and Nakatsuji, H. (2001) Roles of Proteins in the Electron Transfer in the Photosynthetic Reaction Center of *Rhodospseudomonas viridis*: Bacteriopheophytin to Ubiquinone, *J. Comp. Chem.* **22**, 265–272.
 22. Ohtsuka, Y., Ohkawa, K., and Nakatsuji, H. (2001) Electron Transfer in the c-Type Cytochrome Subunit of the Photosynthetic Reaction Center of *Rhodospseudomonas viridis*: *Ab Initio* Theoretical Study, *J. Comp. Chem.* **21**, 521–527.
 23. Dohse, B., Mathis, P., Wachtveilt, J., Laussermair, E., Iwata, S., Michel, H., and Oesterhelt, D. (1995) Electron Transfer from the Tetraheme Cytochrome to the Special Pair in the *Rhodospseudomonas viridis* Reaction Center: Effect of Mutations of Tyrosine L 162, *Biochemistry* **34**, 11335.
 24. Hasegawa, J., Ishida, M., and Nakatsuji, H. (2003) Energetics of the Electron Transfer from Bacteriopheophytin to Ubiquinone in the Photosynthetic Reaction Center of *Rhodospseudomonas viridis*: Theoretical Study, *J. Phys. Chem. B* **107**, 838–847.

第8回日本光合成研究会シンポジウム報告

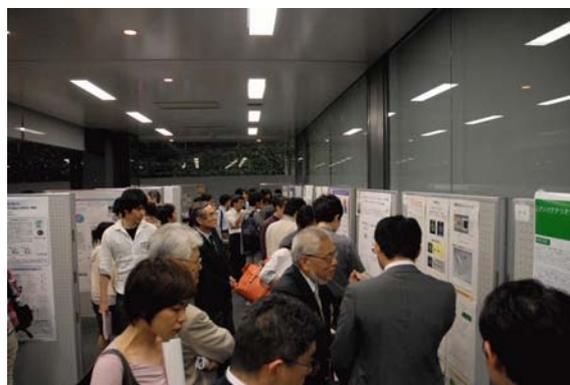
日本光合成研究会事務局 鹿内利治 (京都大学)

第8回の光合成研究会シンポジウムは藤田祐一氏(名大)、大岡宏造氏(阪大)と私が世話人となり、2008年5月30日から31日にかけて名古屋大学野依記念学術交流会館で行なわれました。伊藤繁会長と相談の結果、シンポジウムのタイトルを「光合成を支える多様な分子システム」としました。各世話人が「光を情報として使う！」(大岡)、「クロロフィル代謝系」(藤田)、「光合成を支える生理機能」(鹿内)のセッションを担当し、13名に講演を依頼しました。その結果として、ミクロの領域に話題が集中した感はありますが、比較的広い分野の話題が提供されたと思います。植物の代謝の中心にある光合成は様々な生理機能と密接に関わっており、自分の研究の植物科学全体のなかでの位置を確認する良い機会だったと思います。また特に今回は、非会員の演者による講演が多く、多くの聴衆に新鮮な印象を与えたのではないのでしょうか。110名を越える聴衆を交えて活発な議論が展開されました。また恒例となりつつあるポスター発表の1分間トークも発表者の協力によりスムーズに行なわれ、44題のポスターが発表されました。プログラムがタイトで、ポスターを見る時間が充分取れなかったのですが、ポスター賞の選考にこのポスタートークは重要だったように思います。増えつつあるポスター発表にいかに十分な時間を配分できるかが、今後の課題になりそうです。また5社による機器展示も行なわれました。

最後になりましたが、懇親会を含むシンポジウムの運営におきましては、名古屋大学の藤田先生と伊藤会長の研究室のメンバーに大変お世話になりました。この場を借りて御礼を申し上げます。



会場風景



ポスター発表

第8回日本光合成研究会シンポジウムポスター賞受賞者

全参加者の投票により、以下の7名の方々（五十音順）の発表がポスター賞を受賞されました。受賞者の方々の研究については、順次、会誌「光合成研究」にて、紹介していく予定です。

大西岳人（岡山大学大学院・自然科学）

緑藻クラミドモナスの光化学系 I 複合体におけるPsaN, Oサブユニットの存在状態の解析

田邊優貴子（総合研究大学院大学・極域科学）

夏期の南極湖沼における光の変動と藻類群集の応答 —光合成・光吸収パターンの変化から—

西村崇史（名古屋大学大学院・生命農学研究科）

ラン藻はどのようにしてCO₂欠乏を感受しているか？

野亦次郎（名古屋大学大学院・生命農学研究科）

光非依存型（暗所作動型）プロトクロロフィリド還元酵素の解析

原田二郎（立命館大学・理工学部）

緑色硫黄細菌*Chlorobium tepidum*におけるgeranylgeranyl還元酵素の同定：BChl *a_p*とChl *a_{pp}*の生合成経路に関する知見

広瀬侑（東京大学大学院・理学系研究科）

シアノバクテリオクロムSyCcaSはフィコビリソームのリンカータンパク質の発現を制御する緑色光受容体である

山本義治（名古屋大学・遺伝子）

「盗葉緑体」によって光合成を行う囊舌目ウミウシの検索



受賞者の方々。左から広瀬侑、原田二郎、大西岳人、山本義治、西村崇史、野亦次郎、田邊優貴子（敬称略）。

OB会報告

今年2月に光合成研究会のOB数人のあいだで、「一度集まり、近況を語り合う機会を持ってはどうか。」と云うことが話し合われ、宮地重遠、西村光雄、加藤 栄、佐藤公行、村田紀夫の各氏が呼びかけ人となって5月29日に名古屋厚生年金会館においてOB会が開かれた。

参加者は浅田浩二、石原邦、泉井桂、岡田光正、小川晃男、加藤栄、加藤哲也、金井龍二、櫻井英博、佐藤公行、杉浦昌弘、辻英夫、西村光雄、檜山哲夫、村上悟、村田紀夫、森川弘道、山下魏の18名で、佐々木幸子、新勝光、杉山達夫、鈴木浩一、玉井直人、向畑恭男、和田敬四郎の各氏からは近況が寄せられた。参加者全員現役時代よりも元気で人生を楽しんでいる印象を受けた。予算獲得、学生の指導等から解放されたからであろう。(文責 小川晃男)



1列目左から、小川晃男、西村光雄、加藤栄、加藤哲也、石原邦、檜山哲夫、2列目左から、村田紀夫、櫻井英博、杉浦昌弘、浅田浩二、森川弘道、泉井桂、佐藤公行、3列目左から、金井龍二、岡田光正、村上悟、辻英夫、山下魏(敬称略) 名古屋厚生年金会館に於いて

集会案内

葉緑体関連の国際シンポジウム

『The Ins and Outs of Chloroplasts～葉緑体のすべてに迫る』

大阪大学では平成20年10月14日(火)午後1時～15日(水)午後4時半に『The Ins and Outs of Chloroplasts～葉緑体のすべてに迫る』と題した葉緑体関連の国際シンポジウムを、大阪大学銀杏会館にて開催します(参加費無料)。多くの皆様の参加を期待します。

世話人：和田正三(九州大学)・寺島一郎(東京大学)・中井正人(大阪大学)

シンポジウムでは葉緑体に関する生化学/生理・生態学/運動/分裂・分化/蛋白質輸送/シグナル伝達/進化/プロテオーム/応用など多彩な研究を紹介します。招待講演に加え、計30演題程度のショートトーク・ポスターセッションも企画します。採択演題数に限りがありますので、発表を希望される方はお早めに中井までお問い合わせください。

プログラムや参加登録・発表申し込みなどシンポジウムの最新情報はシンポジウムホームページ <http://chloroplast.protein.osaka-u.ac.jp> に掲載しておりますのでご確認ください。参加登録者にはシンポジウムの最新情報を配信致します。ぜひ事前に参加登録してください。

◎招待講演者(予定)

Jean-David Rochaix (Switzerland) "Genetic Dissection of State Transition"
 Felix Kessler (Switzerland) "Chloroplast Protein Import"
 Sacha Baginsky (Switzerland) "Proteomics of Chloroplast"
 Michael Goldschmidt-Clermont (Switzerland) "Chloroplast RNA Metabolism"
 Barry D. Bruce (USA) "Applied Photosynthesis: Putting Photosystem I to Work"
 Jocelyn Bedard (UK) "Chloroplast Protein Import"

皆川 純(北大) "Molecular Remodeling of Photosystem I and II during State Transition"
 西山 佳孝(埼大) "Photoinhibition and Repair Mechanisms"
 伊福 健太郎(京大) "Chloroplast Protein Differentiation and Evolution"
 本橋 令子(静大) "Chloroplast Development and Differentiation"
 野口 航(東大) "Metabolic Interaction between Chloroplast and Mitochondrion"
 椎名 隆(京府大) "Chloroplasts and Calcium Signaling"
 寺島 一郎(東大) "The Role of Green Light in Leaf Photosynthesis"
 藤原 誠(東大) "Plastid Division and Dynamics"

高木 慎吾 (阪大) "Organelle Positioning"
和田 正三 (九大) "Chloroplast Movement"
菊地 真吾 (阪大) "Chloroplast Protein Import"

◎ディスカッションリーダー (予定)

坂本 亘 (岡大)
高橋 裕一郎 (岡大)
中井 正人 (阪大)

◎問い合わせ先 :

中井 正人
大阪大学蛋白質研究所
生体反応統御研究室
5 6 5 - 0 8 7 1
吹田市山田丘 3 - 2
0 6 - 6 8 7 9 - 8 6 1 2
nakai@protein.osaka-u.ac.jp

新刊図書

Sulfur Metabolism in Phototrophic Organisms**Series: Advances in Photosynthesis and Respiration, Vol. 27**

Hell, R.; Dahl, C.; Knaff, D.; Leustek, Th. (Eds.)

Springer, 2008, XXXVI, 516 p., Hardcover

ISBN: 978-1-4020-6862-1

<http://www.springer.com/life+sci/plant+sciences/book/978-1-4020-6862-1>

Contents: I. Sulfate activation and reduction, biosynthesis of sulfur containing amino acids; II. Sulfur in plants and algae; III. Sulfur in phototrophic prokaryotes; IV. Ecology and biotechnology; V. Specific methods

The Purple Phototrophic Bacteria**Series: Advances in Photosynthesis and Respiration, Vol. 28**

Hunter, C.N.; Daldal, F.; Thurnauer, M.C.; Beatty, J.Th. (Eds.)

Springer, 2008, LIV, 1014 p., Hardcover

ISBN: 978-1-4020-8814-8

<http://www.springer.com/life+sci/plant+sciences/book/978-1-4020-8814-8>

Contents: Part 1. Physiology, evolution and ecology; Part 2. Biosynthesis of pigments, cofactors and lipids; Part 3. Antenna complexes: structure, function and organization; Part 4. reaction centre structure and function; Part 5. Cyclic electron transfer components and energy coupling reactions; Part 6. Metabolic processes; Part 7. Genomics, regulation and signalling; Part 8. New applications and techniques

Photosynthesis. Energy from the Sun**14th International Congress on Photosynthesis**

Allen, J.F.; Gantt, E.; Golbeck, J.H.; Osmond, B. (Eds.)

Springer, 2008, Approx. 1640 p. Hardcover

ISBN: 978-1-4020-6707-5

<http://www.springer.com/life+sci/plant+sciences/book/978-1-4020-6707-5>

Contents: Bioenergy and photosynthesis; Reaction centers; Structure and function of light harvesting complexes; Oxygen evolution; Electron transport operation, organisation and regulation; Assembly and repair of pigment—protein complexes; Membrane dynamics and organization; CO₂ diffusion, gas exchange and the role of stomata; CO₂-concentrating mechanisms; CAM and C₄; The C₃ cycle. Limitation and regulation; Starch and sucrose; Interactions between electron transport and stromal reactions; Metabolic integration; Regulation of light harvesting; Metabolite transport and intracellular interactions; Biogenesis of photosynthetic apparatus; Origin and evolution of photosynthetic systems; Organelle communication; Photosynthesis. A fundamental tool for modern agriculture and forestry; Artificial photosynthesis; Perception of the environment and signalling; Global climate change; Photosynthetic mechanisms under stress regulation and improvement; Photosynthesis education.

*** Information ***

事務局からのお知らせ

★日本光合成研究会役員の変動のお知らせ

平成20年5月付けで田中歩氏（北海道大学）が事務局長を退任し、代わって鹿内利治氏（京都大学）が新事務局長に着任いたしました。これにより、鹿内利治氏は常任幹事を退任いたしました。

★会費納入のお願い

本年の常任幹事会／幹事会／総会において、会費の納入率がかなり低いことが指摘されました。この指摘を受けまして、この号（通巻52号）より、宛名シールの下に印字する年を、会費未納の年に変更いたします（これまでは納入された年を印字）。お手元の封筒の宛名シールに記載された年をご確認の上、皆様のご協力をお願いいたします。会費納入時には、会誌にはさまれている振込用紙をご利用ください。なお、振込用紙は会誌すべてにはさみこんでおりますので、すでにお支払いの方はご容赦お願いいたします。

★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：日本光合成研究会、口座番号：00140-3-730290）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。

記事募集

日本光合成研究会では、会報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：最近の研究結果の紹介。特に、若手、博士研究員の方々からの投稿を期待しています。
- 会議報告：国際会議、シンポジウムなどの簡単な報告記事。
- 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。書評も歓迎いたします。

記事の掲載を希望される方は、会報編集担当、野口（tnoguchi@ims.tsukuba.ac.jp）まで御連絡下さい。

日本光合成研究会会員入会申込書

平成 年 月 日

日本光合成研究会御中

私は日本光合成研究会の趣旨に賛同し、平成 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承諾項目に○印をつけてください

[] 氏名 (漢字) (必須)

氏名 (ひらがな)

氏名 (ローマ字)

[] 所属

[] 住所 1

〒

[] 住所 2 (自宅の方または会報送付先が所属と異なる場合にのみ記入)

〒

[] TEL1

[] TEL2 (必要な方のみ記入)

[] FAX

[] E-mail

個人会員年会費 1,500 円 (会報、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 (上記と会報への広告料を含む)

(振込予定日:平成 年 月 日) (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

〒464-8602 名古屋市千種区不老町

名古屋大学理学部物理教室 光生体エネルギー研内

日本光合成研究会

TEL/FAX: 052-789-2883

E-mail: photosyn@bio.phys.nagoya-u.ac.jp

郵便振替口座 00140-3-730290

日本光合成研究会会則

第1条 名称

本会は日本光合成研究会（The Japanese Association for Photosynthesis Research）と称する。

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

幹事数名をおく。幹事任期は4年とする。幹事の再任は妨げない。

3. 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。

4. 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。

5. 事務局

事務局をおき、事務局長がこれを運営する。事務局は、本会の会計事務および名簿管理を行う。

6. 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。

第6条 総会

1. 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. 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. 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。

日本光合成研究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催者である等、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。

幹事会名簿

- 浅田浩二 福山大学生命工学部
池内昌彦 東京大学大学院総合文化研究科
池上 勇 帝京大学薬学部
泉井 桂 近畿大学生物理工学部生物工学科
伊藤 繁 名古屋大学大学院理学系研究科
井上和仁 神奈川大学理学部
臼田秀明 帝京大学医学部
榎並 勲 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
大杉 立 東京大学大学院農学生命科学研究科
大政謙次 東京大学大学院農学生命科学研究科
小川健一 岡山県生物科学総合研究所
小野高明 茨城大学工学部生体分子機能工学科
小俣達男 名古屋大学大学院生命農学研究科
垣谷俊昭 名城大学理工学部教養教育/
総合学術研究科
金井龍二 埼玉大学 (名誉教授)
坂本 亘 岡山大学資源生物科学研究所
櫻井英博 早稲田大学 (名誉教授)
佐藤和彦 兵庫県立大学大学院生命理学研究科
佐藤公行 岡山大学 (名誉教授)
佐藤直樹 東京大学大学院総合文化研究科
佐藤文彦 京都大学大学院生命科学研究科
鹿内利治 京都大学大学院理学研究科
重岡 成 近畿大学農学部
島崎研一郎 九州大学大学院理学研究院
嶋田敬三 首都大学東京都市教養学部
沈 建仁 岡山大学大学院自然科学研究科
杉浦昌弘 名古屋市立大学
大学院システム自然科学研究科
杉田 護 名古屋大学遺伝子実験施設
杉山達夫 中部大学生命健康科学研究所
鈴木祥弘 神奈川大学理学部
園池公毅 東京大学大学院新領域創成科学研究科
高市真一 日本医科大学生物学教室
高橋裕一郎 岡山大学大学院自然科学研究科
田中 歩 北海道大学低温科学研究所
都筑幹夫 東京薬科大学生命科学部
寺島一郎 東京大学大学院理学系研究科
徳富(宮尾)光恵 農業生物資源研究所
光合成研究チーム
豊島喜則 関西学院大学理工学部
南後 守 名古屋工業大学応用化学科
野口 巧 筑波大学大学院数理物質科学研究科
長谷俊治 大阪大学蛋白質研究所
林 秀則 愛媛大学
無細胞生命科学工学研究センター
原登志彦 北海道大学低温科学研究所
彦坂幸毅 東北大学大学院生命科学研究科
久堀 徹 東京工業大学資源化学研究所
檜山哲夫 埼玉大学理学部 (名誉教授)
福澤秀哉 京都大学大学院生命科学研究科
藤田祐一 名古屋大学大学院生命農学研究科
前 忠彦 東北大学大学院農学研究科
牧野 周 東北大学大学院農学研究科
松浦克美 首都大学東京都市教養学部
三室 守 京都大学大学院地球環境学堂
宮地重遠 海洋バイオテクノロジー研究所
村田紀夫 基礎生物学研究所
山本 泰 岡山大学大学院自然科学研究科
山谷知行 東北大学大学院農学研究科
横田明徳 奈良先端科学技術大学院大学
バイオサイエンス研究科

編集後記

20 年程前に光合成細菌の反応中心蛋白質の結晶構造が解明され、その対称性の美しさと、その中に潜む非対称性は、精密な物理化学研究の魅力的なテーマとなってきました。今回の解説記事では、京大の長谷川さんに、最先端の量子化学計算手法を駆使した光合成電子移動反応の研究について綴っていただきました。トピックスのお二人は、この春のシンポジウムでのポスター賞受賞者です。葉緑体を盗んで使う生物がいるなんてシンポジウムで聞くまで全く知りませんでした。驚きました。光受容体も色々なものが見つかってきました。光合成の調節機構の全貌が明らかになる日も近いかもしれません。

<筑波大学 野口 巧>

日本光合成研究会 2007-2008 年役員

会長	伊藤 繁 (名古屋大学)	
事務局	鹿内利治 (京都大学)	
常任幹事	池内昌彦 (東京大学)	(次期会長)
常任幹事	大岡宏造 (大阪大学)	(日本光生物学協会)
常任幹事	藤田祐一 (名古屋大学)	(会報担当)
常任幹事	野口 巧 (筑波大学)	(会報担当)
常任幹事	鈴木祥弘 (神奈川大学)	(ホームページ担当)
常任幹事	高橋裕一郎 (岡山大学)	(企画担当)
常任幹事	高市真一 (日本医科大学)	(企画担当)
常任幹事	小川健一 (岡山県生物科学総合研究所)	(企画担当)
会計監査	小池裕幸 (中央大学)	
庶務	中村洋子 (名古屋大学)	

光合成研究 第 18 巻 第 2 号 (通巻 52 号) 2008 年 8 月 28 日発行

日本光合成研究会

名古屋大学理学部物理教室

光生体エネルギー研内

〒464-8602 名古屋市千種区不老町

FAX: 052-789-2883

E-mail: photosyn@bio.phys.nagoya-u.ac.jp

<http://wwwsoc.nii.ac.jp/photosyn/index.html>

郵便振替口座 加入者名: 日本光合成研究会 口座番号: 00140-3-730290