光合成研究

第 31 巻　第 3 号（通巻 92 号）2021 年 12 月
Vol. 31　NO. 3　December 2021
JOURNAL OF THE JAPANESE SOCIETY OF PHOTOSYNTHESIS RESEARCH

トピックス　光合成研究から始めるアストロバイオロジー
滝澤 謙二 他（基生研）　144
解説特集　「酸いも苦いも乗り越えて：光合成と酸化還元」
序文　成川 礼 他（東京都立大）　153
解説　シロイヌナズナにおいて光化学系 I サイクリック電子伝達は厳密に制御されている
桶川 友季（岡山大）　154
解説　光化学系 I 光防御における PGRL1 タンパク質の機能とは何か
高橋 拓子（埼玉大）　162
解説　530 nm、透過から見るか？反射から見るか？　上妻 馨梨 他（東北大）　169
表紙の紹介　光合成をやめた植物「菌従属栄養植物」　末次 健司（神戸大）　180
若手の会特別企画　第 14 回「イスラエルから企業、そしてアカデミアへ、仮の宿研究生活」
松井 啓晃（関西学院大）　181
報告記事　若手の会 夏のセミナー開催報告　嶋川 銀河（関西学院大）　183
新刊紹介　『光合成』日本光合成学会編集　朝倉書店　186

事務局からのお知らせ　187
日本光合成学会会員入会申込書　188
日本光合成学会会則　189
「光合成研究」投稿規定　191
幹事会名簿　192
編集後記・記事募集　193
「光合成研究」編集委員・日本光合成学会 2021 年度役員　194
賛助法人会員広告

トピックス

光合成研究から始めるアストロバイオロジー

[1] 自然科学研究機構 アストロバイオロジーセンター
[2] 自然科学研究機構 基礎生物学研究所
[3] 自然科学研究機構 国立天文台

滝澤 謙二 [1,2*]、日下部 展彦 [1,3]

アストロバイオロジーは Astronomy と Biology の融合として発展が期待される新分野であるが、天文分野の期待の高まりに反して生物分野からの参入が遅れている。特に、太陽系外生命探査の分野では生命が存在可能なハビタブル惑星の観測が急速に進展している一方で、そこに存在する可能性がある生命形態を予測し観測可能な生物指標を提案するための生物研究者の協力が不足している。光合成研究は半世紀以上に渡り様々な分光測定技術を開発し発展してきており、同じく分光測定を駆使する太陽系外惑星観測ともともと親和性が高い。光合成測定は実験室のモデル生物から野外の様々な植物へと研究対象を広げているが、太陽系外惑星の植物もその延長線上に位置づけることが出来る。

1. はじめ に

アストロバイオロジーとは天文学と生物学を両翼として惑星科学、分子科学、計算科学など多くの分野にまたがる学際的研究であり、命名したNASA（アメリカ航空宇宙局）の定義によれば「宇宙における生命の起源、進化、伝播の研究」を意味する。生命の本質的な理解、あるいは普遍的な生物学の確立は多くの生物研究者が目指すところであるが、アストロバイオロジーはそうした生物側の呼びかけで自然科学の英知を結集して生まれたものではなく、誤解を恐れずに言えば、前世紀の終わりに NASA が今世紀に推進する深宇宙探査の名目として掲げる大看板の一つとして誕生した。「探査機や望遠鏡開発に巨費を投じるための口実として生物学が不当に利用されている」という印象を与えるためか、生物の学会でアストロバイオロジー研究者を名乗ると怪訝な顔をされることがあるが、当初の経緯はどうあれ、今まさに生物研究者がアストロバイオロジーに積極的に関与し、これを利用すべき時期に来ている。

太陽系外惑星の存在は 20 世紀末までは不確実であったが、現在では 4,500 個以上が確認されており（NASA 系外惑星アーカイブ）、日々増加し続けている。大気や水の存在が示唆される惑星 [1,2] も見つかっており、次の四半世紀中には地上の超大口径望遠鏡や宇宙望遠鏡によりこれら系外惑星の直接撮像観測とスペクトル分析が可能になる [3,4]。アストロバイオロジーでは「生物は必然的に誕生し環境に合わせて進化する」という認識に基づいた議論が多く、明日にも地球外生命が見つかるかもしれないという楽観論にあふれているために生物研究者の反発を招きやすいが、これを帰無仮説として捉えれば棄却して生命の希少性を立証するためだけでも観測する意義がある [5]。惑星環境に合わせて存在可能性が最も高い生命形態を予測し、それを検出するための指標を特定することができれば、太陽系外惑星観測はさらに有意義な生物実験になる。もちろん、万が一予測した通りの生命の指標が見つかれば、その意義は計り知れない。今後数十年の歳月と数千億円の費用をかけて実施される天文観測プロジェクトが

*連絡先 E-mail: kenji-t@nibb.ac.jp

生物学的にはほとんど無意味なものに終わるのか、生物の本質に関わるいくつかの問いに答えを出せるのか、生物研究者の貢献にかかっている。

2. 太陽系外生命探査の標的として期待される光合成生物

アストロバイオロジーは生物学のほとんどあらゆる分野からの貢献を求めているが、太陽系外生命探査に限って言えば光合成研究者が果たす役割が特に重要になる。太陽系外惑星探査では地球と同じように中心星から適度な距離（ハビタブルゾーン）にある水を湛えた岩石惑星を生命居住可能惑星（ハビタブル惑星）[6] として生命探査の第一目標としているが、このハビタブルの定義はほぼそのまま光合成生物の生存条件に合致する。地球の場合その 46 億年の歴史の極めて速い段階（～30 億年前）[7] でシアノバクテリアのような光合成生物が出現し、現在まで進化し繁栄しており、今後太陽光強度が上昇して温度上昇により水か二酸化炭素が枯渇するまで（～10 億年後）の長期間存続すると考えられている [8]。陸上植物に限った場合には地球上での誕生は約 4 億年前 [9,10] まで待たなくてはならないが、それでも 10 億年以上は陸上をほぼ占有することが期待できる。ハビタブルゾーンでは惑星自身から得られるエネルギーよりも中心星から得られるエネルギーの方が極めて多いため、水と光に依存した生命形態が最も繁栄する可能性が高い。大量の炭素固定は大気中の二酸化炭素濃度の低下を招き光合成の律速要因となり得るが、同時に進行する酸素濃度の上昇により蓄積した有機物が燃焼（森林火災など）[11] されるため適度に生存量が調整される。光合成生物の捕食者や堆積した有機物の分解者が共進化し循環的な生態系が形成されれば光合成活動はさらに安定して維持される。

酸素発生型光合成生物が示す観測可能な指標としては第一に大気中の酸素（および派生するオゾン）が考えられる [12,13]。ただし、非生物な紫外線による水の分解によっても地球と同程度の酸素発生が可能であるため [14]、他の光合成由来の指標を同時に観測することが望ましい。陸上植物の場合、青色から赤色までの可視光を選択的に吸収し近赤外線を強く反射するため「レッドエッジ」と呼ばれる特徴的な反射スペクトルを示す [12,15,16]。大気透過スペクトルの酸素と地表反射スペクトルのレッドエッジは地球照（地球に反射した太陽光が月の影の部分に反射し再び地球に届く）の観測により同時検出が可能であることが実証されている [12,16,17]。また、光合成色素が発する蛍光も場合によっては観測指標となり得る。地球の植生では反射光に比べてクロロフィル蛍光は微弱であるため蛍光スペクトルの検出は不可能であるが、太陽スペクトルの中で部分的に弱くなるフラウンホーファー線（太陽大気の吸収による暗線）と重なる部分では反射光と比べて蛍光が相対的に強く衛星からのリモートセンシングによって検出することができる [18,19]。これら光合成生物が示す観測指標は知的生命体が発する電波に比べればかなり微弱であるものの、文明が発達する以前においては最も強い生物のシグナルであり、探査機による現地調査やサンプルリターンが不可能な太陽系外生命探査では数少ない有効な指標となる（図 1）。

これらの光合成関連指標は酸素発生型光合成の機能に直結しているため光合成生物が普遍的に有すると考えられるが、地球とは異なる形で現れるかもしれない。酸素の物理状態による暗線の波長位置は赤方偏移など観測上のずれを除けば不変であるが、大気中の蓄積量は惑星環境によって大きく変わる。レッドエッジや蛍光については光強度だけではなく光合成利用波長が変われば観測される波長位置が地球と大きく異なる可能性があるため [16,20]、観測対象となる惑星に応じた推定が必要になる。一般的に地球外生命の形態予測は不確実要素が多く困難であるが、光合成特性を規定する最大の要因となる光環境については中心星の観測から比較的正確な情報が得られる。半世紀にわたる光合成研究による知見を利用すればハビタブル惑星における光合成機構の適応進化について科学的な推論が可能になる。現在の光合成研究の潮流の一つとして野外の多様な変動環境下における光合成適応機構の解明が進め

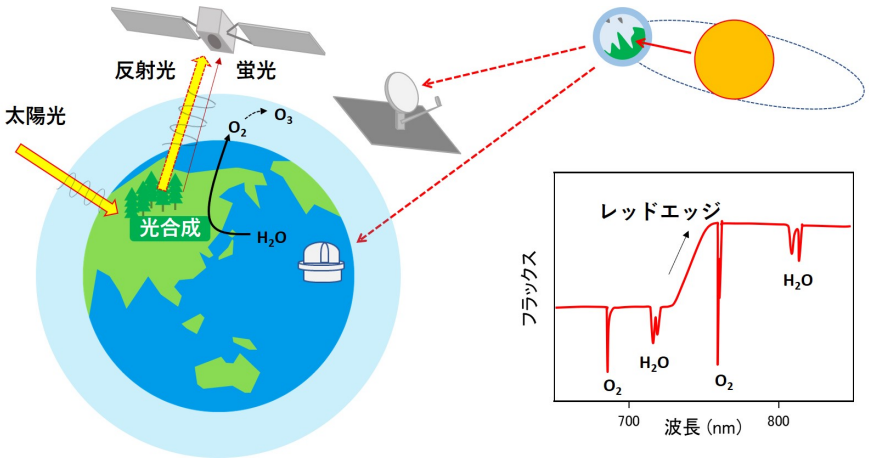


図1. 地球観測衛星による植生リモートセンシングと望遠鏡による太陽系外生命探査の概念図
グラフは観測光スペクトル分析のイメージ。太陽系外惑星に植物のような光合成生物が存在する場合、特定の波長に生物指標（酸素とレッドエッジ）が現れる。この場合蛍光はレッドエッジと同じ波長帯にあり微弱であるため隠れている。

られているが、アストロバイオロジーにおけるハビタブル惑星の光合成機構の推定はこの延長線上に位置付けることができる。

3. 近赤外線が豊富なハビタブル惑星における光合成生物の進化予測

太陽は恒星の中では比較的普通の天体であり、表面温度が 5,800 K 程度の G 型星で、可視光を多く照射している。第 2 の地球を探すのであれば太陽と同じスペクトル型の G 型星まわりを探すべきであるが、数が少なく（1 割以下）技術的にも難しい。恒星は、高温の星より低温の星の方が多い傾向があり、表面温度が 3,000 K 程度の M 型星（または赤色矮星）が割合としては最も多く 7 割以上を占め、地球近傍にも M 型生が豊富に存在する。温度が低いほどハビタブルゾーンが内側にあり、惑星と中心星のコントラストが小さくなるため可視-近赤外域での惑星探査が比較的容易になる。このため望遠鏡によるハビタプル惑星および太陽系外生命探査はまず地球近傍の M 型星まわりから開始されるが、放射スペクトルが近赤外に偏っているため、光合成生物が存在したとしても地球と同じように可視光を使うのか、豊富な近赤外線を使うのか推定する必要がある。

ハビタブル惑星の陸上と水中での光環境を地球と比較検討した結果（図 2）、酸素発生型光合成機構が水中で進化する場合には可視光を利用する地球タイプの光合成生物が最初に誕生し、可

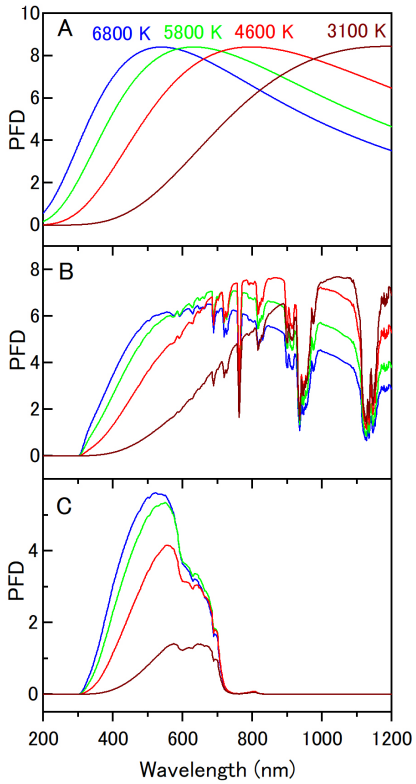


図2. 異なるスペクトル型星まわりにあるハビタブル惑星の光環境
（A）F、G、K、M型星のスペクトルを6,800、5,800、4,600、3,100 Kの黒体放射スペクトルで近似的に表し、太陽定数（1370 W m^{-2}）相当のエネルギーを受け取る距離に惑星を置いた場合に大気外で受け取る光量子束密度（PFD, μmol m^{-2} s^{-1}）スペクトルを異なる色で表す。（B）地球と同じ大気を持つと仮定した場合の地表でのPFDスペクトル。（C）水中（水深1m）でのPFDスペクトル。

視光利用型を維持したまま陸上に進出するとの結論を得た。水深 1 メートル以内では僅かな水深変化で近赤外線量が急激に変化するため、陸上化の途中で近赤外線を利用することは新たな攪乱要因となり、獲得できるエネルギー量に比べてリスクの方が大きいと判断した。こうした推論は励起光のスペクトル変化に対応して 2 つの反応中心間で集光アンテナを可逆的に移動する緑藻（クラミドモナス）のステート遷移研究[21]に裏付けられたものであり、光合成研究と直結したアストロバイオロジー研究の成果として 2017 年に報告した[15]。

4. 陸上植物の近赤外線利用を阻害する要因

M 型星まわりであっても初期の陸上植生は可視光を利用するとした場合、陸上で可視光利用型から近赤外線利用型への進化は可能だろうか？可視光より光子のエネルギーが低い近赤外線を光合成で利用する場合、いくつかの方法が考えられるが、地球タイプの 2 段階励起反応から進化可能な仮説としては、1）電子伝達反応で失われるエネルギー（全体の 65%に相当）を節約する「省エネ反応」か、2）2 つの反応中心の一方で可視光、もう一方で近赤外線を利用する「2 色反応」のどちらかに絞られる[20,22]。もう一つの仮説として直列する反応中心を 3 つに増やす「3 光子反応」[16,20]があるが、既存の 2 段階励起反応から 3 段階励起反応に移行する経路が合理的に想定できないため却下される。「省エネ反応」では電子伝達反応でのエネルギー変換効率を既存の 35%から 44%に改善できれば 2 つの反応中心で 900 nm までの近赤外線を利用できる。「2 色反応」の場合一つの反応中心のみ 900 nm まで利用波長を伸ばすために全体のエネルギー変換効率を 39%まで改善するだけで良いが、励起波長が極端に異なる 2 つの反応中心をバランスよく励起する仕組みが必要になる。

地球上にも可視光より近赤外線が豊富な環境が存在するが、現在まで近赤外線を利用する植物は見つかっていない。そこで、長波長側への適応進化を阻害する要因を探るため、野外での光合成調査を実施した（図 3）。中央アルプスの亜高山

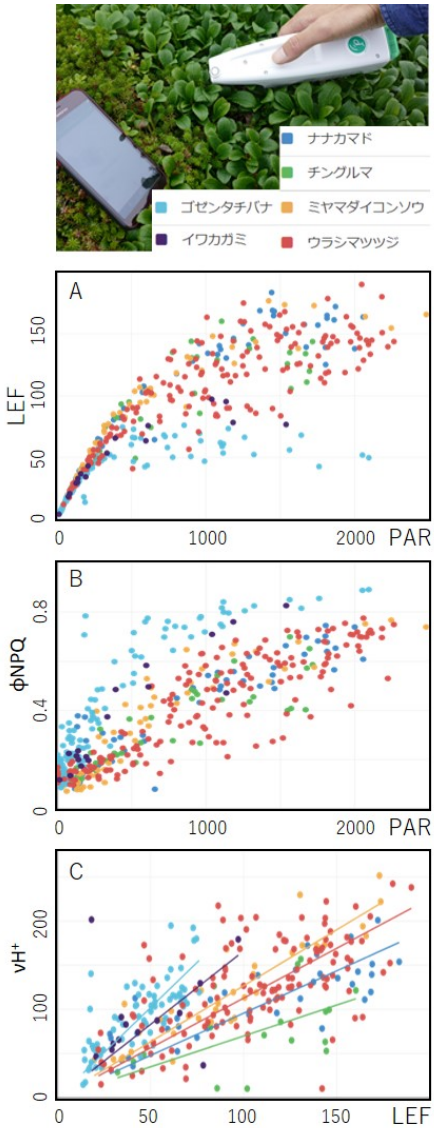


図3. 亜高山帯の異なる光環境に生育する植物の光合成調査

中央アルプス将棊頭山付近（標高2600 m）の開けた砂礫地とハイマツ・ダケカンバ灌木帯に生育する植物の光合成活性を網羅的に調査した。写真は測定に使用したMultispeQ V1.0。装置上部先端にある光量子センサーで自然光の光合成有効放射（PAR、μmol m^{-2} s^{-1}）を測定し、同等の励起光を内部のLEDから測定葉に照射する。6種類の植物のべ453葉の調査結果を6色のドットで散布図に表す。測定データの表示と解析はPhotosynQのクラウドプラットフォーム（www.photosynq.org）による。（A）リニア電子伝達（LEF）はクロロフィル蛍光測定とPARから算出。（B）φNPQは光化学系IIの励起エネルギーのうち熱として消去された割合。（C）vH^+はATP合成酵素を介するプロトンフラックスで、定常励起光を瞬間的に（100 ms）オフにした時の530 nmの吸光度変化速度から求めた。vH^+をLEFに対してプロットし、回帰直線をドットと同じ色で示した。測定方法と各パラメーターの詳細は[23,34,35]を参照。

地帯に生育する植物を対象に携帯可能な分光光度計 MultispeQ（PhotosynQ Inc.）[23] を用いて網羅的な解析を行ったところ、稜線の紫外線・可視光が強い場所に生育する植物と近赤外線が豊富な林床に生育する植物では明確な違いが確認できた。林床のゴゼンタチバナ（図 3 水色のドット）とイワカガミ（図 3 紺色のドット）はリニア電子伝達（LEF、図 3A）の光飽和点が低く弱光においても熱放散による制御（NPQ、図 3B）が確認できた。530 nm の吸光度変化から推定したプロトンフラックス（vH^+）を LEF に対してプロットしたところ（図 3C）これらの植物では傾きが大きいことから LEF 以外にプロトン輸送を行う光化学系 I 周辺のサイクリック電子伝達活性（CEF1）[24,25] の寄与が大きいと推測できる。

林床の植物は林冠の動きにより突然強光に晒されるリスクが高いため [25,26]、CEF1 が強化されている可能性がある。この場合、光化学系 I の吸収波長を長波長側に広げても LEF が増加しないため光合成の増加にはつながらない。逆に光化学系 II の吸収波長を伸ばすと光防御機構が働かず光阻害を受けやすくなる。変動光リスクが高い環境で「2 色反応」への進化が困難だとすると、「省エネ反応」が近赤外線を利用する唯一の道である。これは既に一部のシアノバクテリアに見られる進化 [27,28] ではあるが、陸上植物よりはるかに長い進化を経てきたシアノバクテリアであっても利用波長は 750 nm 程度が限度であることを考えると、可視光を利用するために組み上げられた光合成機構を近赤外線利用型へ転換するのがいかに困難かわかる。

5. 海洋惑星における植物の反射光検出の可能性

ハビタブル惑星における光合成生物の利用波長について水中から陸上への進化と関連付けて議論してきたが、そもそも陸地が存在するのかという問題がある。地球は表面積の 70%が海に覆われているため水の惑星のように思われるが、惑星の質量に占める海洋水の割合は 0.023%しかない。惑星形成の終盤に小惑星や彗星によって水がもたらされるとすると惑星のほぼ全面が水に覆われる可能性が高い [29]。こうした海洋惑星に光合成生物が進化する場合レッドエッジそのものが検出できない可能性がある。水中に藻類が繁茂する場合にも色素濃度に応じて可視光の選択的な吸収が見られるが、近赤外線の反射が弱いためコントラストが弱く観測可能性が下がる（図 4）。塩湖の耐塩性藻類や融雪上に現れる氷雪藻など背景の反射率が特異的に高い環境では強いレッドエッジが形成される可能性が残るものの、惑星規模で観測される可能性は低い。

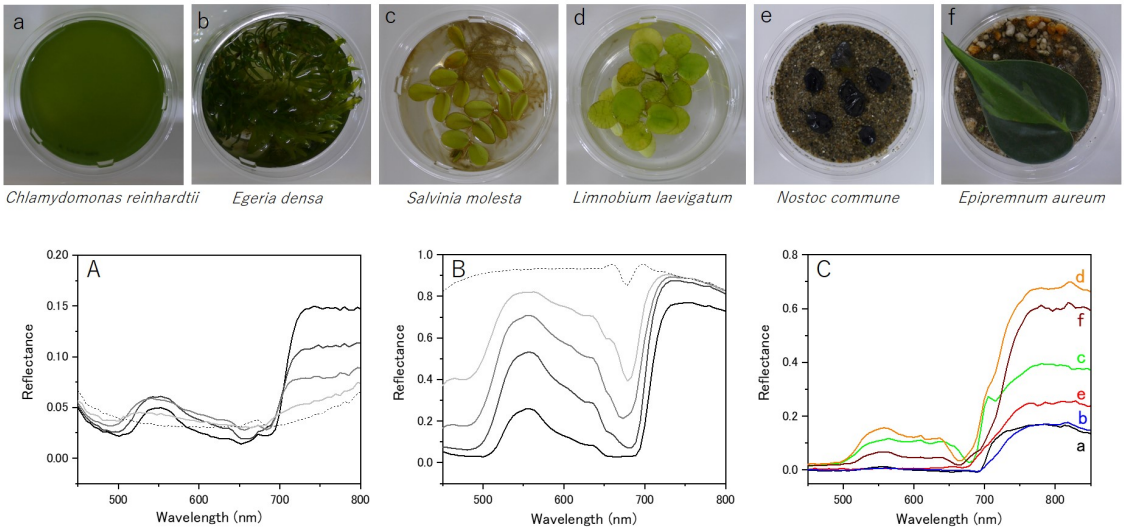


図4. 水中、水上、陸上の植物の反射光
PSI-FCPIの立体構造をストロマ側から見た図（PDB: 6L4U）。灰色はPSI core、他の色はFCPをそれぞれ示す。詳細については文献[12)]を参照。

より複雑な多細胞の植物が水中で進化したとしても沈水植物の反射率は藻類と同程度に低いため観測は難しい。レッドエッジを検出するためには水面上に完全に露出した植物群落が求められる。浮水植物の場合、葉肉組織が発達した浮水葉は陸上植物の葉と同様の反射スペクトルを示す。植物体を固定できない水上では陸上のような階層構造を持つ群落形成は望めないが、葉が折り重なり水面を隙間なく埋め尽くす群落では森林に近いレッドエッジを示し、人工衛星やドローンによる反射光測定（図 5）では森林と同じように識別できる。

地球上では約 4900 万年前に内部海となった北極海で気候変動を引き起こすほど大規模な浮水性シダの増殖（Azolla event）[30-32] が起きたことから、地球の陸上植生に匹敵する規模での浮水植物の繁茂もあり得る。ただし、そのためには 2 つの大きな課題として、大陸が無い場合の栄養塩類の供給源 [33] と陸上化を経ずに直接水中から水面へ進化する可能性を明らかにする必要がある。一つ目の回答は地球科学の専門家に譲るとして、植物・光合成研究者としては二つ目の課題に答えたい。地球上の浮水植物は陸上進化によって乾燥耐性、維管束、葉肉組織などを発達させた後に水面に適応したが、たとえば流れ藻として海面を漂う褐藻からもこうした進化はあり得るのだろうか。例えば褐虫藻と共生しながら水面を漂うクラゲが傘を完全に水面から突き出してもっと効率的な光合成を始めたりしないのだろうか。多くの生物研究者の協力が得られればこうして湧き上がる無数の疑問に一つ一つ答えを出すことが出来る。

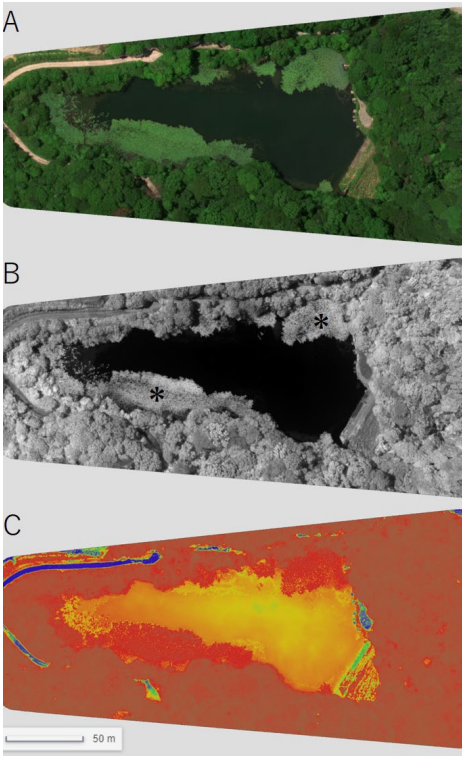


図5. スイレン浮水葉の反射光リモートセンシング
愛知県岡崎市の池に生育するスイレン（*Nymphaea*）の反射光をドローンに搭載したマルチスペクトルカメラ（RedEdge-M、MicaSense社製）により上空100 mから撮影した。（A）可視域3波長（668、560、475 nm）によるRGB画像。（B）近赤外線（840 nm）の反射率。＊印で示した2箇所が特に大きな群落（C）668 nmと840 nmの反射率から計算した正規化植生指数（NDVI）[36]。青色が低く赤色が高い値を表す。スイレン群落は周囲の森林に比べて赤色光の吸収が弱いものの近赤外線反射は同等以上に高いためNDVIは森林に近い値を示す。

6. おわりに

アストロバイオロジーでは宇宙にいるかもしれない生物について真剣に議論するが、地球の現実から目を背けて夢想しているわけではない。むしろ地球の生物を別の角度から真剣に研究している。目の前にある地球の生物だけを見ていると、なぜいまの形態に進化したのかという直接的な要因を探しても明確な答えを出せないことがある。そんな時は他にあり得たかもしれない形態を可能な限り列挙し、それらが選ばれなかった理由を一つ一つ明らかにすることで現在の形態が唯一残された可能性として浮かび上がる。アストロバイオロジーが提示する他の惑星での多様な生命形態というのはまさにそうした地球では選ばれなかった選択枝たちである。地球の生物だけに目を向けていればそれらの選択肢は棄却されて終わりであるが、目を宇宙に向けたとき、地球では実現を阻んだ要因が他の惑星では存在しなければ、宇宙にいるかもしれない生物が一つ誕生する。今は空想に過ぎないように思われても、観測技術の進歩とともにやがてその存在を検証する日がくる。

謝辞

本研究は基礎生物学研究所環境光生物学研究部門（皆川純博士）、モデル植物研究支援室および新学術領域研究「新光合成」光合成解析センター（科研費 16H06552）の設備・機器を使用して行った。中央アルプスでの調査は信州大学農学部の小林元博士に、ドローンによるリモートセンシングは渡邊修博士に、それぞれご助力いただいた。

Received Nov 15, 2021; Accepted Nov 29, 2021; Published Dec 31, 2021.

参考文献

1. de Wit, J. *et al.* Atmospheric reconnaissance of the habitable-zone Earth-sized planets orbiting TRAPPIST-1. *Nat Astron* **2**, 214-219 (2018).
2 Tsiaras, A., Waldmann, I. P., Tinetti, G., Tennyson, J. & Yurchenko, S. N. Water vapour in the atmosphere of the habitable-zone eight-Earth-mass planet K2-18 b (vol 3, 1086 , 2019). *Nat Astron* **3**, 1156-1156 (2019).
3 Fujii, Y. *et al.* Exoplanet Biosignatures: Observational Prospects. *Astrobiology* **18**, 739-778 (2018).
4 Gaudi, B. S. *et al.* The Habitable Exoplanet Observatory. *Nat Astron* **2**, 600-604 (2018).
5 Cockell, C. S. Using exoplanets to test the universality of biology. *Nat Astron* **2**, 758-759 (2018).
6 Seager, S. Exoplanet Habitability. *Science* **340**, 577-581 (2013).
7 Crowe, S. A. *et al.* Atmospheric oxygenation three billion years ago. *Nature* **501**, 535-538 (2013).
8 Ozaki, K. & Reinhard, C. T. The future lifespan of Earth's oxygenated atmosphere. *Nat Geosci* **14**, 138-+ (2021).
9 de Vries, J. & Archibald, J. M. Plant evolution: landmarks on the path to terrestrial life. *New Phytol* **217**, 1428-1434 (2018).
10 Kenrick, P., Wellman, C. H., Schneider, H. & Edgecombe, G. D. A timeline for terrestrialization: consequences for the carbon cycle in the Palaeozoic. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* **367**, 519-536 (2012).
11 Lenton, T. M. The role of land plants, phosphorus weathering and fire in the rise and regulation of atmospheric oxygen. *Global Change Biol* **7**, 613-629 (2001).
12 Schwieterman, E. W. *et al.* Exoplanet Biosignatures: A Review of Remotely Detectable Signs of Life. *Astrobiology* **18**, 663-708 (2018).
13 Meadows, V. S. *et al.* Exoplanet Biosignatures: Understanding Oxygen as a Biosignature in the Context of Its Environment. *Astrobiology* **18**, 630-662 (2018).
14 Narita, N., Enomoto, T., Masaoka, S. & Kusakabe, N. Titania may produce abiotic oxygen atmospheres on habitable exoplanets. *Scientific Reports* **5**, 13977 (2015).
15 Takizawa, K., Minagawa, J., Tamura, M., Kusakabe, N. & Narita, N. Red-edge position of habitable exoplanets around M-dwarfs. *Scientific Reports* **7** (2017).
16 Seager, S., Turner, E. L., Schafer, J. & Ford, E. B. Vegetation's Red Edge: A Possible Spectroscopic Biosignature of Extraterrestrial Plants. *Astrobiology* **5**, 372-390 (2005).
17 Woolf, N. J., Smith, P. S., Traub, W. A. & Jucks, K. W. The spectrum of earthshine: A pale blue dot observed from the ground. *Astrophys J* **574**, 430-433 (2002).
18 Joiner, J. *et al.* First observations of global and seasonal terrestrial chlorophyll fluorescence from space. *Biogeosciences* **8**, 637-651 (2011).
19 Mohammed, G. H. *et al.* Remote sensing of solar-induced chlorophyll fluorescence (SIF) in vegetation: 50 years of progress. *Remote Sens Environ* **231** (2019).
20 Kiang, N. Y. *et al.* Spectral signatures of photosynthesis. II. Coevolution with other stars and the atmosphere on extrasolar worlds. *Astrobiology* **7**, 252-274 (2007).
21 Minagawa, J. & Tokutsu, R. Dynamic regulation of photosynthesis in Chlamydomonas reinhardtii. *Plant J* **82**, 413-428 (2015).
22 Blankenship, R. E. *et al.* Comparing photosynthetic and photovoltaic efficiencies and recognizing the potential for improvement. *Science* **332**, 805-809 (2011).
23 Kuhlgert, S. *et al.* MultispeQ Beta: a tool for large-scale plant phenotyping connected to the open PhotosynQ network. *R Soc Open Sci* **3**, 160592 (2016).
24 Iwai, M. *et al.* Isolation of the elusive supercomplex that drives cyclic electron flow in photosynthesis. *Nature* **464**, 1210-1213 (2010).
25 Yamamoto, H. & Shikanai, T. PGR5-Dependent Cyclic Electron Flow Protects Photosystem I under

Fluctuating Light at Donor and Acceptor Sides. *Plant Physiol* **179**, 588-600 (2019).

26 Terashima, I., Matsuo, M., Suzuki, Y., Yamori, W. & Kono, M. Photosystem I in low light-grown leaves of Alocasia odora, a shade-tolerant plant, is resistant to fluctuating light-induced photoinhibition. *Photosynth Res* **149**, 69-82 (2021).

27 Allakhverdiev, S. I. *et al.* Redox potentials of primary electron acceptor quinone molecule (QA)- and conserved energetics of photosystem II in cyanobacteria with chlorophyll a and chlorophyll d. *Proc Natl Acad Sci U S A* **108**, 8054-8058 (2011).

28 Swingley, W. D. *et al.* Niche adaptation and genome expansion in the chlorophyll d-producing cyanobacterium Acaryochloris marina. *Proc Natl Acad Sci U S A* **105**, 2005-2010 (2008).

29 Ikoma, M., Elkins-Tanton, L., Hamano, K. & Suckale, J. Water Partitioning in Planetary Embryos and Protoplanets with Magma Oceans. *Space Sci Rev* **214** (2018).

30 Brinkhuis, H. *et al.* Episodic fresh surface waters in the Eocene Arctic Ocean. *Nature* **441**, 606-609 (2006).

31 Li, F. W. *et al.* Fern genomes elucidate land plant evolution and cyanobacterial symbioses. *Nat Plants* **4**, 460-472 (2018).

32 van Kempen, M. M. L., Smolders, A. J. P., Lamers, L. P. M. & Roelofs, J. G. M. Micro-Halocline Enabled Nutrient Recycling May Explain Extreme Azolla Event in the Eocene Arctic Ocean. *Plos One* **7** (2012).

33 Maruyama, S. *et al.* The naked planet Earth: Most essential pre-requisite for the origin and evolution of life. *Geosci Front* **4**, 141-165 (2013).

34 Cruz, J. A. & Avenson, T. J. Photosynthesis: a multiscopic view. *J Plant Res* **134**, 665-682 (2021).

35 Tietz, S., Hall, C. C., Cruz, J. A. & Kramer, D. M. NPQ(T) : a chlorophyll fluorescence parameter for rapid estimation and imaging of non-photochemical quenching of excitons in photosystem-II-associated antenna complexes. *Plant Cell Environ* **40**, 1243-1255 (2017).

36 Pettorelli, N. *et al.* Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends Ecol Evol* **20**, 503-510 (2005).

Start astrobiology from photosynthesis research

Kenji Takizawa[1,2*] and Nobuhiko Kusakabe[1,3]

[1] Astrobiology Center

[2] National Institute for Basic Biology

[3] National Astronomical Observatory of Japan

解説特集

酸いも苦いも乗り越えて：光合成と酸化還元

Editor:　成川 礼（都立大）、粟井 光一郎（静岡大）、本橋 令子（静岡大）

序文
成川 礼他（都立大）　153

解説　シロイヌナズナにおいて光化学系 I サイクリック電子伝達は厳密に制御されている
桶川 友季（岡山大）　154

解説　光化学系 I 光防御における PGRL1 タンパク質の機能とは何か
高橋 拓子（埼玉大）　162

解説　530 nm、透過から見るか？反射から見るか？
上妻 馨梨 他（東北大）　169

解説特集

序文 ‡

[1] 東京都立大学 理学部生命科学科
[2] 静岡大学 理学部生物科学科
[3] 静岡大学 農学部応用生命科学科

成川 礼 [1*]、粟井 光一郎 [2]、本橋 令子 [3]

酸素発生型光合成は地球上のほぼ全ての生命にエネルギーを供給する極めて重要な代謝であるが、光合成を行う上で酸化ストレスや強光ストレスなど多くのストレスを受けている。そこで我々は 2021 年 4 月号にて、ストレス応答の制御系や光合成の喪失などの研究に焦点を当てた解説特集を企画した。今回は同じ編集陣で企画を立てるにあたり、光化学系の制御に焦点を絞ることで、「酸いも苦いも乗り越えて：光合成と酸化還元」という解説特集を組むこととした。

まず、岡山大学の桶川友季氏には、光化学系 I だけで駆動されるサイクリック電子伝達経路の制御機構と生理的意義に関する最新の研究内容を紹介いただいた。PGR5 依存の経路がチオレドキシンによって制御されているということを緻密な生理学・生化学実験によって示された一方で、未だにこの経路の分子レベルでの電子伝達経路の解明が進んでいないという事実も共有いただいた。今後のさらなる研究展開がまたれる。続いて、埼玉大学の高橋拓子氏には、真核光合成生物に保存された PGR5 ホモログである PGRL1 に焦点を当てて、PSI の光防御における役割について紹介いただいた。PGRL1 がサイクリック電子伝達に関わるという報告と関わらないという報告がある状況の中、分析が難しい分子であることも相まって、一筋縄ではいかない研究の状況が察せられた。困難な課題であるからこそ、大きなブレイクスルーとして結実することを期待したい。最後に、東北大学の上妻馨梨氏には、530 nm 付近の分光シグナルに着目し、透過分光と反射分光の研究の歴史を概説しつつ、著者自身が取り組む反射分光シグナルである PRI に基づいたイメージングの可能性について論じていただいた。PRI がキサントフィルの動きをどこまで検出できるかを精査した上で、今後の研究展開として、実験室内・野外での適用可能性、細胞から森林までのスケール展開の可能性を論じていただくことで、今後、分子生物学者から生態学者まで幅広い研究者の方々に利用される手法となると期待された。

本解説記事で取り上げた 3 つの研究は、光化学系の制御に絞ったものの幅広い研究分野を含有している。本解説記事が、多くの読者に示唆を与えるものとなることを願っている。

本特集の編集にあたって、コロナ禍が収束仕切らない状況の中、執筆者、査読者の方々には大変お世話になった。この場を借りて御礼申し上げる。

‡ 解説特集「酸いも苦いも乗り越えて：光合成と酸化還元」

*連絡先 E-mail: narikawa.rei@tmu.ac.jp

解説

シロイヌナズナにおいて光化学系 I サイクリック電子伝達は厳密に制御されている‡

岡山大学 資源植物科学研究所
桶川 友季*

植物は光合成の明反応において太陽の光エネルギーを ATP と NADPH に変換する。その実体は葉緑体のチラコイド膜上でおこる「リニア経路」と「サイクリック経路」による電子伝達反応である。リニア電子伝達経路が ATP と NADPH 両方の生成に関わる一方、光化学系 I だけで駆動されるサイクリック電子伝達経路は ATP の合成にのみ寄与する。シロイヌナズナの突然変異株を用いた解析から、サイクリック経路によってチラコイド膜内外に形成されるプロトンの濃度勾配は ATP 合成（光合成反応）に寄与するだけでなく、過剰な光から光合成装置を守る防御機構の誘導にも必須であることが明らかとなった。その一方で、過剰なサイクリック電子伝達は植物の生育に影響を与えるためその活性は厳密に調節されている。本稿では、「サイクリック経路」の制御機構とその生理的意義について最近の知見をもとに解説する。

1. はじめ に

光化学系 I（PSI）サイクリック電子伝達は 1940 年代から 50 年代にかけて Arnon らによって ATP を合成する経路（サイクリック光リン酸化）として発見された [1]。これはリニア電子伝達の概念が作られる [2] 前のことである。リニア電子伝達に関しては、近年のクライオ電子顕微鏡技術の発展により電子伝達を担う超分子複合体の立体構造が明らかになっており、構造を基盤とした研究も進んでいる。その一方で、サイクリック電子伝達については突然変異株を使った実験から生理機能については明らかになってきたが、電子伝達に関わるタンパク質の分子機能解析や立体構造の解明はあまり進んでいない [3]。

被子植物は部分的に重複して働く 2 つのサイクリック電子伝達経路を持つ（図 1）。一つめは PROTON GRADIENT REGULATION 5（PGR5）タンパク質に依存した経路で、アンチマイシン A に感受性を示す [4,5]。もう一つは NADH 脱水素酵素様（NDH）複合体に依存した経路でアンチマイシン A に非感受性である [6]。NDH 依存の経路に関しては、最近複合体の構造が報告され、電子供与体がフェレドキシン（Fd）であることが明らかになった [7]。

サイクリック電子伝達では Fd からプラストキノン（PQ）を介してシトクロム b_6f 複合体、プラストシアニン（PC）、PSI へと電子が循環するため、NADPH の生成に関与することなくプロトンの濃度勾配を形成し ATP の合成に寄与する。光合成の定常状態においてもリニア電子伝達だけでは炭酸固定反応に必要な ATP/NADPH 比を満たすことができないため、サイクリック電子伝達による ATP の供給が必要となる [8]。

シロイヌナズナなどの C3 植物では PGR5 依存のサイクリック経路がメインであり、光合成だけでなく光防御機構の誘導に寄与する [3,9]。光は光合成を駆動するのに必須である一方で、過剰な光は活性酸素種の生成を引き起こし、光合成装置に損

‡解説特集「酸いも苦いも乗り越えて：光合成と酸化還元」

*連絡先 E-mail: okegawa@okayama-u.ac.jp

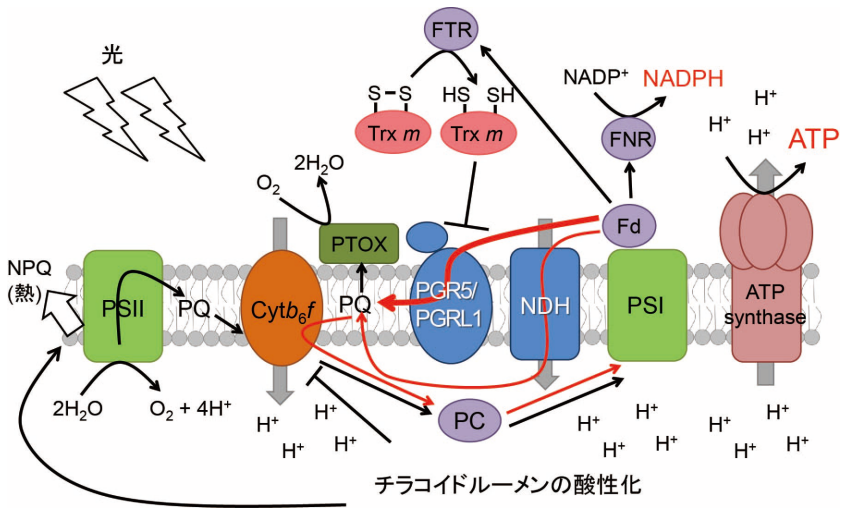


図1. 葉緑体における光合成反応
光合成電子伝達反応にはリニア電子伝達経路とサイクリック電子伝達経路がある。赤矢印はサイクリック経路による電子の流れを示す。灰色の太矢印はプロトンの流れを示す。

傷を与える。そのため植物は光合成のフィードバック制御をおこなう（図 1）。光合成電子伝達に依存してチラコイドルーメンが酸性化すると、光化学系 II（PSII）では過剰に吸収した光エネルギーを熱として捨てる熱散逸機構（Non-photochemical quenching）が誘導される [10,11]。さらにシトクロム b_6f 複合体では活性制御を介した電子伝達のダウンレギュレーション（photosynthetic control）が誘導される [12,13]。PSII から PSI への電子伝達の抑制は特に変動光条件下において PSI を保護するのに重要であることがわかってきた [14]。PGR5 依存のサイクリック電子伝達は両方の防御機構の誘導に必須で、この経路を欠損するシロイヌナズナの *pgr5* 変異株は変動光条件で生育できない [15]。本稿では PGR5 依存のサイクリック電子伝達経路の制御とその生理的意義について最新の知見を交えて解説する。

2. PGR5 の量は厳密に調節される

PGR5 は金属結合モチーフを持たない低分子タンパク質である。そのため、PGR5 が Fd から PQ への電子伝達を直接仲介するとは考えにくい。2008 年、PGR5 依存のサイクリック経路に関わるもう一つのタンパク質として 2 つの膜貫通ドメインをもつ PGR5 LIKE 1（PGRL1）が同定された [16]。PGRL1 は PGR5 と複合体を形成して働くと考えられている。2013 年にはインビトロ再構築系を用いた生化学的解析から、PGRL1 が Fd から PQ への電子伝達の仲介する Fd-PQ reductase（FQR）だと報告された [17]。しかし 2021 年になって同じグループから PGRL1 は FQR ではないとする論文が発表された [18]。PGR5 依存のサイクリック電子伝達が PGRL1 非存在下でも駆動することが示されたのである。PGRL1 は PGR5 の安定性維持と機能制御には関わるが PGR5 依存のサイクリック電子伝達に直接は関わらないようである。それでは一体 PGR5 はサイクリック電子伝達においてどのような働きをするのだろうか？

PGRL1 が同定されるより前、著者らは何もモチーフを持たない PGR5 の機能解明を目的として PGR5 の過剰発現株の解析をおこなった [19]。PGR5 を野生株の約 5 倍蓄積したシロイヌナズナの形質転換植物は生育阻害という明瞭な表現型を示した（図 2）。写真のように PGR5 過剰発現株は野生株と比べて植物体のサイズが小さく、pale green の葉を形成した。電子顕微鏡解析から、PGR5 過剰発現株はプロプラスチドに似た未発達なプラスチドを含むことが明らかになった。この結果は、PGR5 の過剰発現が葉緑体の発達異常を引き起こすことを示唆した。PGR5 過剰発現株では Fd から PQ への電子伝達が増加しており、こ

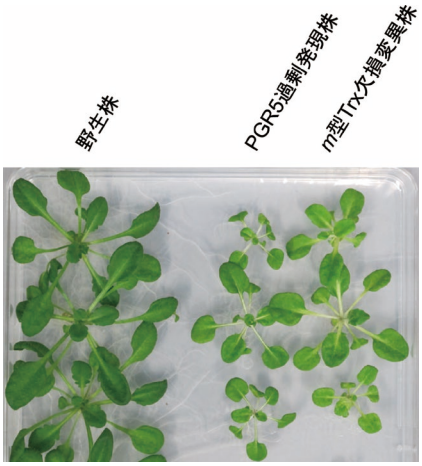


図2. PGR5過剰発現株と *m*型Trx欠損変異株の生育の表現型
24時間光照射条件下（光強度：50 µmol photons m^{-2} s^{-1}）で3週間生育させた。

れによるPQプールの過還元が葉緑体の発達に影響を与えたと考えられた。PQ プールの酸化を担う Plastid terminal oxidase（PTOX）を欠損したシロイヌナズナの突然変異株 *immutans*（*im*）は、斑入りの表現型を示す[20,21]。カロテノイドの生合成経路で働くフィトエン不飽和化酵素はPQに電子を渡すことによって活性化するため、PQ プールを酸化できず過還元となった *im* では酵素の活性化が抑制される。*im* ではカロテノイドの中間産物であるフィトエンが蓄積しており、カロテノイドの合成が途中で止まっている。のちの Kambakam らの研究によって、PGR5 過剰発現株においても *im* と同様にフィトエンが蓄積しており、カロテノイドの合成阻害、それに伴うクロロフィルの合成阻害、葉緑体発達の遅れが起こっていることが明らかになった[22]。さらに著者らも *im* の斑入りの表現型が *pgr5* 変異株バックグラウンドで抑制されることを示した[23]。これらの結果から PGR5 依存のサイクリック電子伝達は PTOX とともにPQプールの酸化還元状態の恒常性維持に寄与することが明らかになった（図 1）。

PGR5 の欠損変異株、過剰発現株の解析から PGR5 依存のサイクリック電子伝達活性は PGR5 の蓄積量に依存することが明らかになった[19]。これは PGR5 がサイクリック電子伝達の決定因子であることを示唆している。最近になって、PGR5 の蓄積量は PGRL1 と PGRL1 のホモログである PGRL2 によって制御されることがわかった[18]。PGRL1 は PGR5 の安定化に働く一方で、PGRL2 は PGRL1 と相互作用できないフリーな PGR5 の分解を誘導すると考えられている。詳細な分子機構は解明されていないが、これらの制御によって PGR5 の安定性が維持されるとともに、過剰な蓄積が抑制される。PGR5 は植物の生育に必要であり欠損すると変動光条件下では生育することができないが、過剰な蓄積は葉緑体の発達を阻害し、植物の生育に影響を与える。そのため植物体内ではその蓄積量は厳密に調節される必要がある。最近になって、PGR5 の蓄積量制御が光合成誘導にも重要であることが明らかになったが、それについては後半で述べる。

3. PGR5 依存のサイクリック経路はチオレドキシンによって制御される

PGR5 依存のサイクリック経路は前述した PGR5 の蓄積量の調節だけでなく、葉緑体内の酸化還元（レドックス）状態によっても制御されることがわかっている。光合成誘導期などのストロマが過還元となる条件では、PGR5 依存のサイクリック電子伝達の活性は高くなる[24]。最近、著者らはこの経路がチオレドキシン（Trx）によって制御されることを見出した[25]。葉緑体に局在する Trx は光合成電子伝達に依存して Fd、Fd-Trx reductase（FTR）を介して還元され（図 1）、標的タンパク質のジスルフィド結合を還元することによって、そのタンパク質の活性を調節する[26]。ATP 合成酵素やカルビン・ベンソン回路の酵素など、光合成反応で働く酵素の多くが Trx によって光依存的に活性化されることによって効率的に光合成が誘導される[27]。シロイヌナズナの葉緑体ストロマには 5 グループ 10 種類もの Trx アイソフォームが存在する（Trx *f*1、*f*2、*m*1、*m*2、*m*3、

表1. *m*型Trx欠損変異株（*trx m124-2*）の生重量とクロロフィル含量

	生重量 (mg)	クロロフィル含量 (µg mg^{-1})
野生株	61 ± 6	2.13 ± 0.01
pgr5	61 ± 7	1.91 ± 0.20
trx m124-2	18 ± 4	1.48 ± 0.02
pgr5 trx m124-2	58 ± 8	1.94 ± 0.10

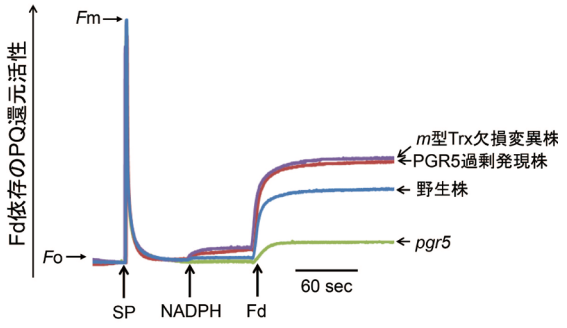


図3. 破裂葉緑体におけるFd依存のPQ還元活性
野生株、*pgr5*、PGR5過剰発現株、*m*型Trx欠損変異株から単離した破裂葉緑体（10 µg chlorophyll ml^{-1}）において、測定光（1.0 µmol photons m^{-2} s^{-1}）照射下でNADPH（0.25 mM）およびFd（5 µM）添加に伴うクロロフィル蛍光の増加を観察した。蛍光レベルは飽和光パルス（SP）を照射したときに得られる最大蛍光レベル（*F*m）によって標準化した。

*m*4、*x*、*y*1、*y*2、*z*）。4 つのアイソフォームを持ち、葉において最も存在量の多い *m* 型 Trx（全 Trx タンパク質の約 70%を占める）の欠損変異株は PGR5 過剰発現株と同様の表現型を示した（図 2）。野生株と比べて生重量が低く、クロロフィル含量が減少していた（表 1）。さらに *m* 型 Trx 欠損変異株では単離葉緑体を用いたインビトロの実験において Fd 依存の PQ 還元活性が野生株より高く、PGR5 過剰発現株と同レベルの活性を示した（図 3）。この実験系では 2 つのサイクリック経路による PQ の還元活性を Fd 添加後のクロロフィル蛍光の上昇として観察できる[28]。これらの結果から、*m* 型 Trx の欠損がサイクリック電子伝達活性を増幅させ、その結果として PGR5 過剰発現株のように生育の阻害を引き起こしたと考えられた。実際、この可能性を支持するように *m* 型 Trx 欠損変異株に *pgr5* 変異を導入すると生育阻害の表現型は抑制された（表 1）。

PGR5 過剰発現株とは異なり、*m* 型 Trx 欠損変異株では PGR5 の蓄積量は増加していなかった。この結果は *m* 型 Trx が PGR5 の蓄積量の調節とは異なるサイクリック経路の制御に関与することを示唆した。そこで *m* 型 Trx がサイクリック電子伝達に与える影響を調べるために、Trx の精製タンパク質を使って破裂葉緑体での Fd 依存の PQ 還元活性を評価した。あらかじめ dithiothreitol（DTT）によって還元させた *m* 型 Trx を野生株から単離した破裂葉緑体に加えると、Fd 依存の PQ 還元活性は低下した（図 4 ; Trx *m*3 を除く）。葉緑体に局在する *m* 型 Trx 以外の 6 つの Trx アイソフォームについても同様の実験をおこなったが、Trx の有無で Fd 依存の PQ 還元活性に違いは見られなかった（図 4）。この結果は *m* 型 Trx が特異的にサイクリック電子伝達活性を抑制することを示した。また *m* 型 Trx が 2 つあるサイクリック経路のうちどちらの経路を制御するのかを明らかにするために、それぞれのサイクリック経路の欠損変異株を用いて同様の実験をおこなった。その結果、PGR5 依存経路の活性のみをもつ変異株（NDH 依存経路の欠損変異株）に *m* 型 Trx を添加した時のみ Fd 依存の PQ 還元活性は低下した。この結果から、*m* 型 Trx は PGR5 依存のサイクリック電子伝達活性を特異的に抑制することが明らかになった。

m 型 Trx によるこの活性抑制は酸化型 *m* 型 Trx を添加した時には観察されなかった。これは *m* 型 Trx が他の Trx 標的タンパク質と同様に PGR5 依存のサイクリック経路に関わるタンパク質のジスルフィド結合を還元することによってその活性を制御することを示唆した。

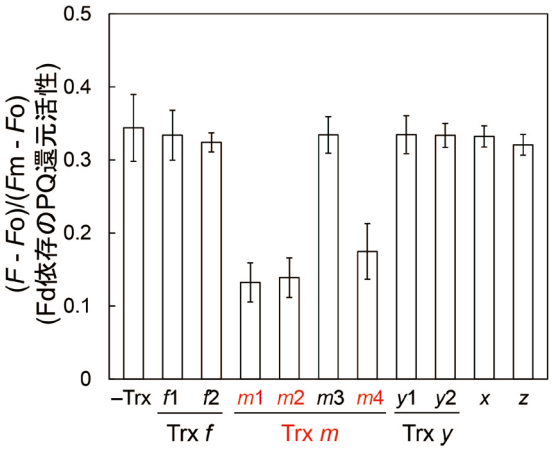


図4. Trxによるサイクリック電子伝達活性の抑制
Fd依存のPQ還元活性を（*F* – *F*o）/（*F*m – *F*o）で示した[32]。還元型*m*型Trx（Trx *m*3を除く）が特異的にFd依存のPQ還元活性を抑制した。文献25より抜粋し、一部改変（https://academic.oup.com/plcell; Copyright © American Society of Plant Biologists）。

4. PGR5 依存のサイクリック経路は PGRL1 を介して制御される

m 型 Trx がどのように PGR5 依存のサイクリック経路を制御するかを明らかにするために、*m* 型 Trx の標的タンパク質の同定を試みた。植物から抽出したタンパク質を非還元条件で電気泳動し、*m* 型 Trx 特異的抗体を用いたイムノブロット分析により相互作用タンパク質の有無を調べた。Trx *m*1、Trx *m*2 抗体を用いた場合、それぞれのモノマーのバンドしか観察されなかったが、Trx *m*4 抗体を用いると Trx *m*4 のモノマーバンドに加えて約 40kDa に相当する位置にバンドが検出された（図 5）。興味深いことに、このバンドは Trx *m*4 欠損変異株（*trx m4*、*trx m124-2*）だけでなく PGR5 依存のサイクリック経路を欠損した *pgrl1ab* 変異株でも消失した（図 5）。この結果は Trx *m*4 が PGR5 依存のサイクリック経路に関わる因子と相互作用することを示唆した。複合体の分子量を考えると Trx *m*4 の相互作用タンパク質は PGRL1 である可能性が示唆された（Trx *m*4：約 14kDa、PGRL1：約 29kDa）。そこで PGRL1 特異的抗体を作出し同じ条件でイムノブロット分析をおこなった結果、Trx *m*4 抗体を用いた時と同様に、PGRL1 のモノマーバンドに加えて約 40kDa に相当する位置にバンドが検出された。Hertle らによって PGR5 も PGRL1 と相互作用することが示唆された[17]が、このバンドに PGR5 は含まれていなかった（PGR5 抗体では約 40kDa の位置にバンドは検出されなかった）。これらの結果から、Trx *m*4 は PGR5 ではなく PGRL1 と複合体を形成することによって PGR5 依存のサイクリック経路を制御することが示唆された。また Trx *m*4-PGRL1 複合体のバンドは還元条件では消失したことから、Trx *m*4 は分子間ジスルフィド結合を介して PGRL1 と相互作用することが明らかになった。

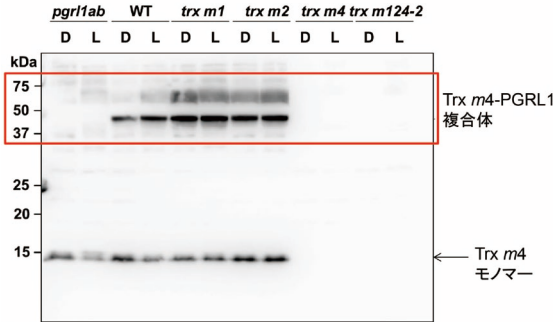


図5. Trx *m*4と相互作用するタンパク質
暗条件（D）、明条件（L）にさらした植物から抽出したタンパク質を非還元条件で電気泳動した。Trx *m*4特異的抗体を用いてイムノブロット分析によりタンパク質を検出した。文献25より抜粋し、一部改変（https://academic.oup.com/plcell; Copyright © American Society of Plant Biologists）。

PGRL1 はホモログ間で保存性の高い 6 つのシステイン残基を持つ[17]。そこで 6 つのシステインのうちどのシステインを介して Trx *m*4 と相互作用しているのかを明らかにするために、PGRL1 のシステイン置換形質転換植物を作出し、解析をおこなった。123 番目のシステインをセリンに置換した形質転換植物では Trx *m*4-PGRL1 複合体は形成されなかった。この結果と一致して、この形質転換植物から単離した破裂葉緑体に還元型の Trx *m*4 を添加しても Fd 依存の PQ 還元活性は抑制されなかった。詳しい実験結果については文献 25 を参照していただきたい。以上の結果から、Trx *m*4 は PGRL1 の 123 番目のシステインとジスルフィド結合複合体を形成することによって PGR5 依存のサイクリック経路を制御することが明らかになった。さらに Trx *m*4-PGRL1 複合体は光合成誘導期に一過的に解離することを発見した（Trx *m*4 によるサイクリック電子伝達活性の抑制解除）。この結果はサイクリック電子伝達が光合成誘導期に ATP を供給するために効率的に働くという過去の報告と一致する[29]。その一方で、Trx *m*4-PGRL1 複合体は暗条件だけでなくサイクリック電子伝達が働く光合成の定常状態でも形成されることがわかった。つまり Trx *m*4 による PGR5 依存のサイクリック経路の制御は完全なオンオフの調節ではないと言える。Trx *m*4 は葉緑体内のレドックス状態に依存してサイクリック電子伝達活性を微調整することによって最適化していることが示唆された。

PGRL1 の 123 番目のシステインは 22 番目のシステインとともにダイマーの形成にも関わる[17]。PGRL1 はダイマーからモノマーに還元されることによって活性化されると考えられている[17,30]。

この活性化にも *m* 型 Trx が関わるようである。詳しい制御機構はわかっていないが、PGR5 依存のサイクリック経路は PGRL1 を介した多重の複雑な制御機構を持つ可能性が考えられる。これは PGR5 依存の電子伝達活性が厳密に調節される必要があることを示唆している。

5. なぜ PGR5 依存のサイクリック経路は複雑に厳密に制御される必要があるのか？

著者らが 2007 年の論文で報告したように PGR5 の過剰発現株の解析から、過剰なサイクリック電子伝達活性は葉緑体の発達に影響を与えるため PGR5 の蓄積量は厳密に調節される必要がある[19]。当時は PGR5 過剰発現株で見られる生育阻害は葉緑体分化時の影響を大きく反映していると考えていた（図 2）。しかし改めて PGR5 過剰発現株を解析してみると、PGR5 過剰発現株では光合成の誘導期にカルビン・ベンソン回路の酵素の還元（活性化）が抑制されていることがわかった[31]。

カルビン・ベンソン回路の酵素の活性化を担う Trx は Fd によって還元される（図 1）。また 2 つのサイクリック電子伝達経路も Fd を電子供与体としている。つまり PGR5 過剰発現株ではサイクリック電子伝達の活性上昇により Trx への電子の供給が減少した結果、カルビン・ベンソン回路の酵素などの Trx 標的タンパク質の還元が阻害されたと考えられた。これは Trx とサイクリック経路の間で Fd の酸化をめぐって競合（還元力の取り合い）が起きていることを示唆している。この可能性は、同様にカルビン・ベンソン回路の酵素の還元抑制が見られる *m* 型 Trx 欠損変異株に *pgr5* 変異を導入することによって、酵素の還元が部分的に回復した結果[25]からも支持された。以上の結果をまとめると、PGR5 依存のサイクリック電子伝達の活性上昇は PQ プールの過還元を引き起こし葉緑体の発達に影響を与えるだけでなく、本来 Trx に分配されるはずの還元力を奪うことによりカルビン・ベンソン回路の酵素の活性化を阻害することが明らかになった。つまり PGR5 過剰発現株と *m* 型 Trx 欠損変異株で見られる生育阻害の表現型はこれらの複合的な要因によって引き起こされたと言える。

このように PGR5 依存のサイクリック電子伝達は葉緑体分化時の正常な葉緑体発達のためだけでなく、効率的な光合成反応（炭酸固定反応）をおこなうために最適に活性調節される必要があることが明らかになった。また最近になって新たに PGRL2 という PGR5 の蓄積量を調節する因子が見つかった[18]ように、まだ明らかになっていないさらに複雑な制御機構があるかもしれない。

6. おわりに

PGR5 依存のサイクリック電子伝達経路が発見されてから既に 60 年もの年月が経っている。突然変異株の解析からこの経路が植物の光合成と光防御機構に重要であることは間違いないが、分子レベルでの電子伝達経路の解明はほとんど進んでいない。最初でも少し触れたが、Hertle らによって 2013 年に PGRL1 が PGR5 依存のサイクリック経路の本体（FQR）であると報告された[17]が、2021 年になってこの結論は同じグループによって否定された[18]。つまり電子伝達装置の実体解明はふりだしに戻ったのである。一体 PGR5 はどのようにして Fd から PQ への電子伝達に関わるのだろうか？その解明にはまだまだ時間がかかると考えられる。

対照的に、PGR5 依存の経路に関する生理学的知見は確実に積み上がってきている。これは *pgr5* 変異株が人工気象器で一定の光強度で生育させた場合は野生株と同様の成長を示すが、変動光条件では生育できないという顕著な表現型を示す[15]ことから、多くの研究者が研究対象として扱っているためでもあろう。植物が野外でさらされる絶えず変動する光環境条件において、PGR5 依存のサイクリック経路は光合成装置を光損傷から保護するために特に重要である[14]。

今後、地球温暖化などの気候変動により植物が生育する環境はさらに過酷になると予想される。PGR5 依存のサイクリック経路によるストレス回避機構の解明は生理学的に非常に興味深く重要な課題である。今後の研究の発展により植物の光ストレス応答機構が理解できれば、将来的に植物

の環境ストレス耐性の強化につながると期待される。

謝辞

本解説記事の執筆の機会を与えてくださった東京都立大学の成川礼先生および静岡大学の粟井光一郎先生、本橋令子先生に御礼申し上げます。また共同研究者である京都大学の鹿内利治先生、京都産業大学の本橋健先生、本稿をまとめるにあたってご助言をいただいた同研究グループの坂本亘先生に深く感謝申し上げます。

Received Oct 29, 2021; Accepted Nov 16, 2021; Published Dec 31, 2021.

参考文献

1. Arnon, D. I., Allen, M. B. & Whatley, F. R. Photosynthesis by isolated chloroplasts. *Nature* **174**, 394-396 (1954).
2. Hill, R. & Bendall, F. Function of the 2 Cytochrome Components in Chloroplasts - Working Hyothesis. *Nature* **186**, 136-137 (1960).
3. Yamori, W. & Shikanai, T. Physiological Functions of Cyclic Electron Transport Around Photosystem I in Sustaining Photosynthesis and Plant Growth. *Annu Rev Plant Biol* **67**, 81-106 (2016).
4. Munekage, Y. *et al.* PGR5 is involved in cyclic electron flow around photosystem I and is essential for photoprotection in Arabidopsis. *Cell* **110**, 361-371 (2002).
5. Tagawa, K., Tsujimoto, H. Y. & Arnon, D. I. Role of chloroplast ferredoxin in the energy conversion process of photosynthesis. *Proc Natl Acad Sci U S A* **49**, 567-572 (1963).
6. Hashimoto, M., Endo, T., Peltier, G., Tasaka, M. & Shikanai, T. A nucleus-encoded factor, CRR2, is essential for the expression of chloroplast ndhB in Arabidopsis. *Plant J* **36**, 541-549 (2003).
7. Schuller, J. M. et al. Structural adaptations of photosynthetic complex I enable ferredoxin-dependent electron transfer. *Science* **363**, 257-260 (2019).
8. Allen, J. F. Cyclic, pseudocyclic and noncyclic photophosphorylation: new links in the chain. *Trends Plant Sci* **8**, 15-19, (2003).
9. Munekage, Y. *et al.* Cyclic electron flow around photosystem I is essential for photosynthesis. *Nature* **429**, 579-582 (2004).
10. Li, X. P., Muller-Moule, P., Gilmore, A. M. & Niyogi, K. K. PsbS-dependent enhancement of feedback de-excitation protects photosystem II from photoinhibition. *Proc Natl Acad Sci U S A* **99**, 15222-15227 (2002).
11. Muller, P., Li, X. P. & Niyogi, K. K. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant Physiol* **125**, 1558-1566 (2001).
12. Stiehl, H. H. & Witt, H. T. Quantitative treatment of the function of plastoquinone in phostosynthesis. *Z Naturforsch B* **24**, 1588-1598　(1969).
13. Tikhonov, A. N. pH-dependent regulation of electron transport and ATP synthesis in chloroplasts. *Photosynth Res* **116**, 511-534 (2013).
14. Yamamoto, H. & Shikanai, T. PGR5-Dependent Cyclic Electron Flow Protects Photosystem I under Fluctuating Light at Donor and Acceptor Sides. *Plant Physiol* **179**, 588-600 (2019).
15. Suorsa, M. *et al.* PROTON GRADIENT REGULATION5 is essential for proper acclimation of Arabidopsis photosystem I to naturally and artificially fluctuating light conditions. *Plant Cell* **24**, 2934-2948 (2012).
16. DalCorso, G. *et al.* A complex containing PGRL1 and PGR5 is involved in the switch between linear and cyclic electron flow in Arabidopsis. *Cell* **132**, 273-285 (2008).
17. Hertle, A. P. *et al.* PGRL1 is the elusive ferredoxin-plastoquinone reductase in photosynthetic cyclic electron flow. *Mol Cell* **49**, 511-523 (2013).
18. Ruhle, T. *et al.* PGRL2 triggers degradation of PGR5 in the absence of PGRL1. *Nat Commun* **12**, 3941 (2021).
19. Okegawa, Y. *et al.* A balanced PGR5 level is required for chloroplast development and optimum operation of cyclic electron transport around photosystem I. *Plant and Cell Physiology* **48**, 1462-1471 (2007).
20. Wu, D., Wright, D. A., Wetzel, C., Voytas, D. F. & Rodermel, S. The IMMUTANS variegation locus of Arabidopsis defines a mitochondrial alternative oxidase homolog that functions during early chloroplast biogenesis. *Plant Cell* **11**, 43-55 (1999).
21. Carol, P. *et al.* Mutations in the Arabidopsis gene IMMUTANS cause a variegated phenotype by inactivating a chloroplast terminal oxidase associated

with phytoene desaturation. *Plant Cell* **11**, 57-68 (1999).
22. Kambakam, S., Bhattacharjee, U., Petrich, J. & Rodermel, S. PTOX Mediates Novel Pathways of Electron Transport in Etioplasts of Arabidopsis. *Mol Plant* **9**, 1240-1259 (2016).
23. Okegawa, Y., Kobayashi, Y. & Shikanai, T. Physiological links among alternative electron transport pathways that reduce and oxidize plastoquinone in Arabidopsis. *Plant J* **63**, 458-468 (2010).
24. Breyton, C., Nandha, B., Johnson, G. N., Joliot, P. & Finazzi, G. Redox modulation of cyclic electron flow around photosystem I in C3 plants. *Biochemistry* **45**, 13465-13475 (2006).
25. Okegawa, Y. & Motohashi, K. M-Type Thioredoxins Regulate the PGR5/PGRL1-Dependent Pathway by Forming a Disulfide-Linked Complex with PGRL1. *Plant Cell* **32**, 3866-3883 (2020).
26. Schurmann, P. & Buchanan, B. B. The ferredoxin/thioredoxin system of oxygenic photosynthesis. *Antioxid Redox Signal* **10**, 1235-1274 (2008).
27. Geigenberger, P. & Fernie, A. R. Metabolic control of redox and redox control of metabolism in plants. *Antioxid Redox Signal* **21**, 1389-1421 (2014).
28. Miyake, C. & Asada, K. Ferredoxin-Dependent Photoreduction of the Monodehydroascorbate Radical in Spinach Thylakoids. *Plant and Cell Physiology* **35**, 539-549 (1994).
29. Joliot, P. & Joliot, A. Cyclic electron flow in C3 plants. *Biochim Biophys Acta* **1757**, 362-368, (2006).
30. Wolf, B. C. *et al.* Redox regulation of PGRL1 at the onset of low light intensity. *Plant J* **103**, 715-725 (2020).
31. Okegawa, Y., Tsuda, N., Sakamoto, W. & Motohashi, K. Maintaining the Chloroplast Redox Balance Through the PGR5-Dependent Pathway and the Trx System is Required for Light-Dependent Activation of Photosynthetic Reactions. *Plant & cell physiology*, in press.
32. Taira, Y. *et al.* Antimycin A-like molecules inhibit cyclic electron transport around photosystem I in ruptured chloroplasts. *FEBS Open Bio* **3**, 406-410 (2013).

Complex and strict regulation of cyclic electron transport around photosystem I in *Arabidopsis thaliana*

Yuki Okegawa

Institute of Plant Science and Resources, Okayama University

解説

光化学系 I 光防御における PGRL1 タンパク質の機能とは何か‡

埼玉大学 理工学研究科 生命科学部門 分子生物学領域
高橋 拓子

光阻害を受けやすい光化学系 II（PSII）に比べ、光化学系 I（PSI）は強光耐性が高いことが知られる。一方、PSI 循環型電子伝達（サイクリック電子伝達）の欠損背景では、PSI の光阻害が起こりやすいことが明らかになってきた。真核光合成生物に保存される PGRL1（Proton Gradient Regulation 5-Like photosynthetic phenotype 1）は、サイクリック電子伝達に必要な因子として報告されており、PGRL1 欠損背景では PSI の光感受性が高まることを著者らも実験的に確認している。最近では、PGRL1 はサイクリック電子伝達に関与しないという報告もあり、また PGRL1 の解析報告も限られているため PGRL1 の機能については依然として不明点が多い。本稿では、PGRL1 が PSI の光防御に果たす役割について、これまで明らかになっていることを中心に記述する。

1. はじめ に

酸素発生型光合成では、チラコイド膜に存在する二つの光化学系（Photosystem I、II）で起こる光化学反応により電子伝達反応が駆動される。PSI、PSII はいずれも 10 以上のサブユニット、補因子、色素からなる分子複合体であり、反応中心クロロフィルを結合するコア複合体とその近傍に位置するコア内アンテナ複合体、周辺サブユニットから構成されるなど構造的には類似している点がある [1]。しかし酸素発生を担う PSII は、光により容易に失活し光阻害に陥る [2]。一方、PSI は強光耐性があり、低温下など特殊な条件を除けば、強光下であっても活性が維持されることが知られる [3]。

2. サイクリック電子伝達 PGR 経路変異背景での PSI 光感受性

PSI 循環型電子伝達（以下サイクリック電子伝達）は、PSI からフェレドキシンを経由し、$NADP^+$ へと伝達される電子の一部が、再度チラコイド膜中へと伝達される反応である [4]。炭酸固定反応は理論値では ATP/NADPH 比=3/2 で要求されるのに対し、リニア電子伝達では生成比が 2.6/2 [5] であるため ATP が不足するが、サイクリック電子伝達により、この ATP/NADPH 比が最適化されると考えられている。またサイクリック電子伝達は、チラコイド膜を介したプロトン濃度勾配（ΔpH）の形成により、ΔpH 依存的な余剰励起エネルギーの散逸（NPQ）の誘導やリニア電子伝達反応の抑制（Photosynthetic control）に寄与する [6-9]。これまでに、アンチマイシン A（AA）耐性の NADPH dehydrogenase-like Complex （NDH）経路と AA 感受性の 2 つのサイクリック電子伝達経路が同定されている [7]。AA 感受性経路は、PGR5（Proton Gradient Regulation 5）[6] および PGRL1（PGR5-Like photosynthetic phenotype 1）[11] により介在されるため、ここでは PGR 経路と呼ぶ。陸上 C3 植物では、NDH 経路はストレス下で重要であり主要なサイクリック電子伝達経路は PGR 経路であるが、NDH および PGR 経路の二重欠損株では著しい成長阻害を受けることから、いずれのサイクリック電子伝達経路も最適な光合成を

‡解説特集「酸いも苦いも乗り越えて：光合成と酸化還元」
*連絡先 E-mail: htakahashi@mail.saitama-u.ac.jp

行うために必要であると考えられている[10]。クラミドモナスの PGR 経路では、陸上植物同様、PGR5[8] と PGRL1[12] が介在し、嫌気条件など細胞内の還元力が増加する条件において活性が増加することが知られている[8,13]。

強光耐性のある PSI であるが、PGR 経路に必要な因子である PGR5 タンパク質の欠損変異背景では PSI の光感受性が高まることが、シロイヌナズナおよびクラミドモナスにおいて報告されており[6,14]、特に変動光下で顕著に現れる[15]。シロイヌナズナにおいて、PGR5 欠損背景における PSI の光感受性は、ヒメツリガネゴケ由来の FLV（Flavodiiron protein）の導入により緩和される[16]。FLV は、PSI 由来の電子を用い無毒的に酸素を還元する酵素であり、シアノバクテリアからコケ類にいたる水生光合成生物における PSI 光防御に重要である[17]。また、FLV が水を還元する反応は一種の water-water サイクルとみなすことができる。この過程では通常のリニア電子伝達同様に電子伝達に伴う ΔpH が形成される。このとき photosynthetic control により、PSI への電子の流入量が抑制されることが考えられる。このことから PGR5 欠損背景における PSI の光感受性は、photosynthetic control が不十分なことによる PSI の 電子供与側における電子の供給過多と、電子受容側での電子伝達の制限の両方が原因であることが予測される。

3. PSI 光阻害とは

PSI 光阻害は、PSI 複合体の内部にある鉄硫黄クラスターの損傷に起因することが報告されている[18,19]。このとき、PSI 反応中心 P700 の励起に伴う酸化反応が阻害されるため、P700 光酸化に伴う吸収変化が観測されなくなる。PSI 電子受容側での電子伝達の制限が起こった場合にも、P700 光酸化阻害が観測されるが、この場合は電子受容体としてメチルビオロゲンを添加すると P700 光酸化阻害が緩和され、P700 光酸化が観測できるようになる[20]。

4. PGRL1 はサイクリック電子伝達に関与するのか

シロイヌナズナにおける解析により、PGRL1 は PGR5 と同様にサイクリック電子伝達に必要な因子であることが 2008 年に報告された[13]。PGRL1 は 26-32 kDa のチラコイド膜タンパク質で 2 つの膜貫通部分を持ち、その遺伝子は核ゲノムにコードされている。陸上植物では、*PGRL1A* と *PGRL1B* の 2 コピーが存在する一方、ヒメツリガネゴケ、クラミドモナスでは 1 コピーの遺伝子が存在する[13]。シロイヌナズナにおいて、*PGRL1A* 欠損植物 (*pgrl1A*) は野生型植物に比べて、NPQ レベルの減少、P700 再還元速度の低下、PSI 電子受容側の電子伝達の制限が増加し、クロロフィル蛍光を元に測定したサイクリック電子伝達活性が低下することが報告された[13]。さらにシロイヌナズナ PGRL1 の *in vitro* における解析により、PGRL1 はホモ二量体あるいは PGR5 とヘテロ二量体を形成し、Ferredoxin-Quinone oxidoreductase （FQR）として機能するというモデルが提唱された[21]。その FQR としての活性は、PGRL1 の N 末領域にあるシステイン残基を介したチオレドキシンの相互作用や二量体形成により制御されると予測された[21]。シロイヌナズナにおいて、PGRL1 の N 末端領域にある 2 つのシステイン残基（図 1 中 A、B）が分子間ジスルフィド結合の形成に関与すること[22,23]、さらに B のシステイン残基がチオレドキシン（Trx *m4*）の相互作用部位であることが報告されたことにより、*in vitro* 解析を元にしたモデルは裏付けられた[23]。

クラミドモナスにおいては、*PGRL1*-ノックダウンおよび欠損株において、*pgrl1A* 同様の表現型、つまり NPQ レベルの減少や、Electro Chromic Shift 測定および P700 再還元速度測定により評価されたサイクリック電子伝達活性の減少が報告された[12,24]。さらにクラミドモナスでは、PSI、Cytb_6f、FNR、PGRL1 に加え、緑藻網特異的に存在する ANR1 と PETO が超分子複合体（CEF 複合体）を形成してサイクリック電子伝達活性の増加に寄与していると提唱されており[25-28]、PGRL1 はサイクリック電子伝達の制御に重要であると考えられてきた。以下補足としてクラミドモナスにおける PGR5 に関する報告について述べる。PGR5

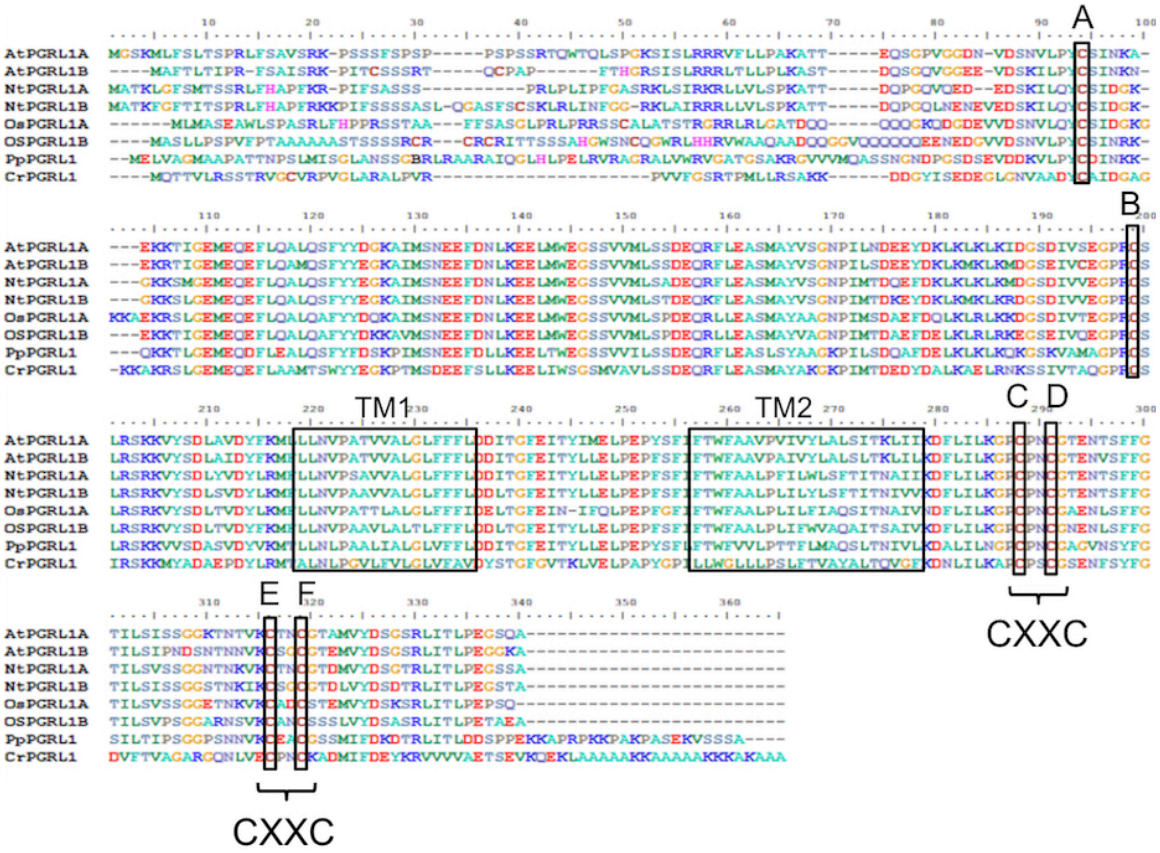


図1. PGRL1タンパク質のアミノ酸配列
陸上植物におけるPGRL1A, PGRL1Bの配列（シロイヌナズナ（AT4G22890, AT4G11960）、タバコ（Protein ID: XP_016500963, XP_016484492）、イネ（Os08g0526300, Os03g0857400））、およびヒメツリガネゴケ、クラミドモナスにおけるPGRL1（Pp3c10_15390、Cre07.g340200）のアミノ酸配列アラインメントを示す。種間で保存されるシステイン残基はN末端側からA, B, C, D, E, Fとし、CXXCモチーフに相当する配列には「CXXC」と示した。TMは予測される膜貫通部位を示す（膜貫通部位はDalcorsoらの報告を参照した[13]）。

は超分子複合体の構成物として検出されていないが、クラミドモナス PGR5 欠損株はシロイヌナズナにおける PGR5 欠損植物と同様の表現型を示すこと、P700 再還元速度で評価されるサイクリック電子伝達活性が低下すること [14] から、クラミドモナスにおいても PGR5 はサイクリック電子伝達に必要であると考えられる。また、最近ではクラミドモナス PGR5 は Q-cycle に関与するという報告があり [29]、従来予測されていた FQR としての機能とは異なるが、サイクリック電子伝達に関与するということは間違いなさそうである。

これまで述べたように、PGRL1 は PGR5 と協調してサイクリック電子伝達 PGR 経路の制御に関与していると考えられてきた。しかしながら近年では、PGRL1 はサイクリック電子伝達に関与しないという報告も出ている。シロイヌナズナにおける報告において、サイクリック電子伝達制御に関わるのは PGR5 であり、PGR5 は PGRL1 とヘテロダイマーを形成することにより安定化し、PGRL1 のホモログである PGRL2 タンパク質と結合することで分解が促進されるというモデルが提唱された [30]。クラミドモナスにおいても、サイクリック電子伝達の速度増加に PGRL1 は関与しないという報告がされた [31]。そのため、PGRL1 がサイクリック電子伝達に必要であるのかという議論には決着がついていない。

5. PGRL1 欠損が PSI 活性に与える影響

PGRL1 がサイクリック電子伝達の駆動に必要であるかどうかは議論の余地があるが、PGRL1

が PSI の活性に重要であるという点はより確からしい。シロイヌナズナ、クラミドモナスいずれにおいても PGRL1 が PSI と共分画されるとの報告[11,25-28]があり、PGRL1 が PSI の近傍に存在している可能性は高い。また、前述した報告にもあるように、PGRL1 欠損背景では PSI 電子受容側の電子伝達が制限されることが報告されている。強光下での PSI 活性（P700 光酸化レベル）が PGRL1 欠損により大きく減少することが本著者の測定によっても示された（図 2）。図 2 では、クラミドモナスの野生株、PGRL1 欠損株（*pgrl1*）、相補株（*pgrl1+PGRL1*）における、1 時間の強光（1,400 μmol photons m^{-2} s^{-1}）照射前後での P700 の光酸化レベルを示した。野生株では強光照射後においても P700 光酸化レベルは強光照射前のレベルを保った。一方 *pgrl1* において、P700 光酸化レベルは強光照射前のおよそ 6%と大きく減少した。メチルビオロゲン添加により、およそ 17%まで増加したが、強光照射前に比べると全体の 80%以上の PSI で光阻害が起きていると考えられる。また、相補株においては野生株と同様に P700 光酸化レベルは強光照射前と同程度に保たれたことから、PGRL1 が強光下での PSI 活性に必要であることがわかる。

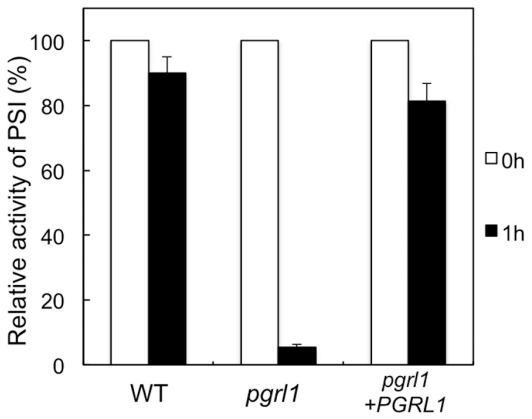


図2 クラミドモナスにおける強光下でのPSI活性の変化

クラミドモナス野生株（WT）、PGRL1欠損株（*pgrl1*）、PGRL1欠損相補株株（*pgrl1+PGRL1*）を、1,400 μmol photons m^{-2} s^{-1} の光を1時間照射し、照射前後での P700光酸化レベルを測定した。光照射前のP700光酸化レベル（0h）に対する光照射後のP700光酸化レベル（1h）を相対PSI活性としてグラフに表した。WT、*pgrl1*、*pgrl1+PGRL1*における強光照射前後の測定結果は3回の測定結果の平均値、エラーバーは標準偏差を示す。

6. 予測される PGRL1 の機能

PGRL1 が強光下の PSI の活性維持に重要であることは現象として示されているが、その分子メカニズムについては不明な点が多い。これまでの報告から推定される PGRL1 の機能としては以下が考えられる。

・PGR5 のアンカー

先の報告にあるように、PGRL1 は PGR5 とヘテロダイマーを形成し、協調して機能することが予測される。両者が相互作用するという実験的な証拠としては、Dalcorso らによって、スプリットユビキチン法を用いた両者の相互作用が示されている[11]。また Hertle らは、チラコイド膜およびリコンビナント PGRL1、PGR5 を用いた解析において、PGRL1-PGR5 ヘテロダイマーを検出した[21]。Dalcorso らの解析により、PGRL1 の N 末端領域および C 末端領域はストロマ側に面していると示されている[11]。Hertle らの *in vitro* の解析において、C 末端領域にある 4 つのシステイン残基（図 1 中、C、D、E、F）をセリン残基に置換することによりヘテロダイマーが検出されなくなることから、これらのシステイン残基は PGR5 との結合部位であることが予測されている[21]。さらに、シロイヌナズナおよびクラミドモナスの PGRL1 欠損背景では、PGR5 タンパク質が蓄積しない[11,14]ことから、両者は相互作用している可能性が高いと考えられる。PGR5 は、電子伝達に関与すると思われるドメインや補因子を持たないため、それ自身が電子伝達に関与するというより、フェレドキシンの結合部位として機能すると考えられている[6,11]。フェレドキシンは、PSI から PGR 経路への電子供与体として報告されている[6,21]。 さらにその PGR5 の安定化、膜結合部位を提供するのが PGRL1 であるというモデルも提唱もされている[21,32]。

・FNR のアンカー

PGR5、フェレドキシン、PGRL1 の相互作用に加え、これらとフェレドキシン-$NADP^+$ 酸化還元酵素（FNR）との相互作用も報告されている[11]こ

とから、FNR も PGR 経路において何らかの役割を持つことが予測される [33]。 特に、チラコイド膜タンパク質複合体に結合する FNR は、ホウレンソウにおける Cytb_6f 複合体-FNR[34,35] や、コムギ [36]、クラミドモナス [37] における PSI-FNR などが報告されており、サイクリック電子伝達への寄与が予測されている。Mosebach らは、クラミドモナス *pgr5*、 *pgrl1*、*pgr5pgrl1* 変異株において、チラコイド膜結合型 FNR（MB-FNR）レベルが減少することを示し、これらの株において PSI 電子受容側の電子伝達が制限されることに基づき、MB-FNR が PGRL1、PGR5 によりチラコイド膜に局在することで、PSI から フェレドキシン 1（Fdx1）を介した電子伝達が促進され、PSI 電子受容側の電子伝達の制限の緩和に寄与するというモデルを提唱している [32]。

・電子伝達に関与

上記の 2 つでは、サイクリック電子伝達に関与する因子と相互作用し、チラコイド膜へのアンカーとして機能する可能性を述べたが、PGRL1 自身が電子伝達に関与する可能性も否定できない。PGRL1 の C 末領域に存在するシステイン残基は、CXXC モチーフを形成しており、このモチーフは、ジスルフィド結合形成や、鉄、亜鉛、鉄硫黄クラスターの結合に関与することが知られる [38]。そのため、図 1 中 C、D あるいは E、F のシステインに何らかの補因子が結合する可能性はある。Hertle らの解析において、各システイン残基のセリン置換型リコンビナント PGRL1 を可溶化後、フェロジンを添加してフェロジン-鉄錯体レベルを求めたところ、C、D に相当するシステイン残基の置換により鉄含有量が低下することから、C 末端側のシステイン残基のうち 2 つ（図 1 中、C、D）は鉄を含む補因子の結合部位と予測された。この方法では、PGRL1 に結合するのが鉄であるのか鉄硫黄クラスターであるのか判別はできないが、いずれの場合であっても電子伝達に関与する可能性はある。また同報告において、リコンビナント PGRL1 がベンゾキノンを還元することが示された [21]。これが現在までに得られた「PGRL1 が電子伝達に関与するという唯一の証拠」である。 仮に PGRL1 が電子伝達に寄与すると示された場合であっても、サイクリック電子伝達であるのか、PGRL1 単独で電子伝達を担うのかにより、PGRL1 の機能は大きく異なるといえる。

7. おわりに

PGRL1 が PSI 光防御に果たす役割について考察する際に重要なのが PGRL1 の機能である。これまでの報告から、PGRL1 がストロマに存在するタンパク質と相互作用することで PSI の活性維持に寄与している可能性が高そうである。その場合、PSI の電子受容側において電子伝達を担うということも推測できる。しかしながら、それを明らかにするには綿密な生化学的解析が必要になる。著者も解析に取り組んでいるが、PGRL1 が膜タンパク質ゆえ、リコンビナント PGRL1 の解析および生物（著者の場合はクラミドモナス）からの精製および解析も一筋縄には行かない現状ではある。しかしなんとか打破していきたい。

謝辞

このような機会を与えてくださった、光合成学会および第 11 年会シンポジウム「光合成と酸化還元：酸いも苦いも乗り越えて」オーガナイザーの成川礼先生、粟井光一郎先生、本橋令子先生に、この場を借りて感謝申し上げます。また、共同研究者である西山佳孝先生、久堀徹先生、若林憲一先生にも感謝申し上げます。本著者の研究は、「人・環境と物質をつなぐイノベーション創出ダイナミック・アライアンス」CORE ラボ共同研究（20196004）並びに JSPS 科研費（18K06275）の助成を受けました。

Received Nov 15, 2021; Accepted Dec 7 2021; Published Dec 31, 2021.

参考文献

1. Nelson, N. & Yocum, C. F. Structure and function of photosystems I and II. *Annu. rev. plant biol.* **57**, 521-565 (2006).
2 Nishiyama, Y. & Murata, N. Revised scheme for the mechanism of photoinhibition and its application to

enhance the abiotic stress tolerance of the photosynthetic machinery. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* **98**, 8777–8796 (2014).

3 Sonoike, K. Photoinhibition of photosystem I. *Physiol. Plant.* **142**, 56-64 (2011).

4 Tagawa, K., Tsujimoto, H. Y. & Arnon, D. I. Role of chloroplast ferredoxin in the energy conversion process of photosynthesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* **49**, 567-572 (1963).

5 Minagawa, J. & Tokutsu, R. Dynamic regulation of photosynthesis in Chlamydomonas reinhardtii. *Plant J.* **82**, 413-428 (2015).

6 Munekage, Y. *et al.* PGR5 is involved in cyclic electron flow around photosystem I and is essential for photoprotection in Arabidopsis. *Cell* **110**, 361-371 (2002).

7 Shikanai, T. Central role of cyclic electron transport around photosystem I in the regulation of photosynthesis. *Curr. Opin. Biotech.* **26**, 25-30 (2014).

8 Chatrchyan, S. *et al.* Alignment of the CMS tracker with LHC and cosmic ray data. *J. Instrum.* **9** (2014).

9 Nawrocki, W. J. *et al.* The mechanism of cyclic electron flow. *Biochim. Biophys. Acta-Bioenerg.* **1860**, 433-438 (2019).

10 Munekage, Y. *et al.* Cyclic electron flow around photosystem I is essential for photosynthesis. *Nature* **429**, 579-582 (2004).

11 DalCorso, G. *et al.* A complex containing PGRL1 and PGR5 is involved in the switch between linear and cyclic electron flow in Arabidopsis. *Cell* **132**, 273-285 (2008).

12 Tolleter, D. *et al.* Control of Hydrogen Photoproduction by the Proton Gradient Generated by Cyclic Electron Flow in Chlamydomonas reinhardtii. *Plant Cell* **23**, 2619-2630 (2011).

13 Alric, J. Redox and ATP control of photosynthetic cyclic electron flow in Chlamydomonas reinhardtii: (II) involvement of the PGR5-PGRL1 pathway under anaerobic conditions. *Biochim. Biophys. Acta* **1837**, 825-834 (2014).

14 Johnson, X. *et al.* Proton Gradient Regulation 5-Mediated Cyclic Electron Flow under ATP- or Redox-Limited Conditions: A Study of Delta ATPase pgr5 and Delta rbcL pgr5 Mutants in the Green Alga Chlamydomonas reinhardtii. *Plant Physiol.* **165**, 438-452 (2014).

15 Suorsa, M. *et al.* PROTON GRADIENT REGULATION5 Is Essential for Proper Acclimation of Arabidopsis Photosystem I to Naturally and Artificially Fluctuating Light Conditions. *Plant Cell* **24**, 2934-2948 (2012).

16 Yamamoto, H., Takahashi, S., Badger, M. R. & Shikanai, T. Artificial remodelling of alternative electron flow by flavodiiron proteins in Arabidopsis. *Nat. Plants* **2**, 16012 (2016).

17 Alboresi, A., Storti, M., Cendron, L. & Morosinotto, T. Role and regulation of class-C flavodiiron proteins in photosynthetic organisms. *Biochem. J.* **476**, 2487-2498 (2019).

18 Sonoike, K., Terashima, I., Iwaki, M. & Itoh, S. Destruction of Photosystem-I Iron-Sulfur Centers in Leaves of Cucumis-Sativus L by Weak Illumination at Chilling Temperatures. *FEBS Lett.* **362**, 235-238 (1995).

19 Tiwari, A. *et al.* Photodamage of iron-sulphur clusters in photosystem I induces non-photochemical energy dissipation. *Nat. Plants* **2**, 16035 (2016).

20 Alric, J., Lavergne, J. & Rappaport, F. Redox and ATP control of photosynthetic cyclic electron flow in Chlamydomonas reinhardtii (I) aerobic conditions. *Biochim. Biophys. Acta-Bioenerg.* **1797**, 44-51 (2010).

21 Hertle, A. P. *et al.* PGRL1 Is the Elusive Ferredoxin-Plastoquinone Reductase in Photosynthetic Cyclic Electron Flow. *Mol. Cell* **49**, 511-523 (2013).

22 Wolf, B. C. *et al.* Redox regulation of PGRL1 at the onset of low light intensity. *Plant J.* **103**, 715-725 (2020).

23 Okegawa, Y. & Motohashi, K. M-Type Thioredoxins Regulate the PGR5/PGRL1-Dependent Pathway by Forming a Disulfide-Linked Complex with PGRL1. *Plant Cell* **32**, 3866-3883 (2020).

24 Petroutsos, D. *et al.* PGRL1 Participates in Iron-induced Remodeling of the Photosynthetic Apparatus and in Energy Metabolism in Chlamydomonas reinhardtii. *J. Biol. Chem.* **284**, 32770-32781 (2009).

25 Iwai, M. *et al.* Isolation of the elusive supercomplex that drives cyclic electron flow in photosynthesis. *Nature* **464**, 1210-U1134 (2010).

26 Terashima, M. *et al.* Calcium-dependent regulation of cyclic photosynthetic electron transfer by a CAS, ANR1, and PGRL1 complex. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* **109**, 17717-17722 (2012).

27 Takahashi, H., Clowez, S., Wollman, F. A., Vallon, O. & Rappaport, F. Cyclic electron flow is redox-controlled but independent of state transition. *Nat. Commun.* **4**, 1954 (2013).

28 Takahashi, H. *et al.* PETO interacts with other effectors of cyclic electron flow in Chlamydomonas. *Mol. Plant* **9**, 558-568 (2016).

29 Buchert, F., Mosebach, L., Gabelein, P. & Hippler, M. PGR5 is required for efficient Q cycle in the cytochrome b(6)f complex during cyclic electron flow. *Biochem J.* **477**, 1631-1650 (2020).

30 Rühle, T. *et al.* PGRL2 triggers degradation of PGR5 in the absence of PGRL1. *Nat. Commun.* **12**, 3941 (2021).

31 Nawrocki, W. J. *et al.* Maximal cyclic electron flow rate is independent of PGRL1 in Chlamydomonas. *Biochim. Biophys. Acta-Bioenerg.* **1860**, 425-432 (2019).

32 Mosebach, L. *et al.* Association of Ferredoxin:NADP(+) oxidoreductase with the photosynthetic apparatus modulates electron transfer in Chlamydomonas reinhardtii. *Photosynth. Res.* **134**, 291-306 (2017).

33 Mulo, P. Chloroplast-targeted ferredoxin-NADP+ oxidoreductase (FNR): Structure, function and location. *Biochim. Biophys. Acta-Bioenerg.* **1807**, 927-934 (2011).

34 Clark, R. D., Hawkesford, M. J., Coughlan, S. J., Bennett, J. & Hind, G. Association of Ferredoxin-Nadp+ Oxidoreductase with the Chloroplast Cytochrome B-F Complex. *FEBS Lett.* **174**, 137-142 (1984).

35 Zhang, H. M., Whitelegge, J. P. & Cramer, W. A. Ferredoxin : NADP(+) oxidoreductase is a subunit of the chloroplast cytochrome b(6)f complex. *J. Biol. Chem.* **276**, 38159-38165 (2001).

36 Andersen, B., Scheller Hv Fau - Møller, B. L. & Møller, B. L. The PSI-E subunit of photosystem I binds ferredoxin:NADP+ oxidoreductase. *FEBS Lett.* **311**, 169-173 (1992).

37 Takahashi, H., Okamuro, A., Minagawa, J. & Takahashi, Y. Biochemical characterization of photosystem I-associated light-harvesting complexes I and II isolated from state 2 Cells of Chlamydomonas reinhardtii. *Plant and Cell Physiol.* **55**, 1437-1449 (2014).

38 Belmonte, L. & Mansy, S. S. Patterns of Ligands Coordinated to Metallocofactors Extracted from the Protein Data Bank. *J. Chem. Inf. Model* **57**, 3162-3171 (2017).

What is the function of PGRL1 protein in the photoprotection of photosystem I?

Hiroko Takahashi

Department of Biology, Faculty of Education and Integrated Arts and Science, Waseda University

解説

530 nm、透過から見るか？反射から見るか？‡

[1] 東北大学 生命科学研究科*
[2] 自然科学研究機構 アストロバイオロジーセンター
上妻 馨梨 [1*]、滝澤 謙二 [2]

植物に光があたると 530 nm 付近の吸収が増加する。これは葉緑体チラコイド膜に局在するカロテノイドの吸光特性が変化するためである。特にキサントフィルは光によって誘導されるチラコイドルーメンのプロトン蓄積によってその構成が変化し吸収が変わる。このシグナルを用いた研究は古く、多くの光合成の分子メカニズムの解明に貢献してきた。しかし同時に起こる周辺タンパク質との相互作用や構造変化などの複雑な動きもまた吸収変化を生むことから、非常に複合的であり、波長別にピュアな現象を見ることは難しい。530 nm 付近の分光シグナルは透過と反射の両面から研究されているものの、異なる研究分野で独自の測定法が発展しており横の繋がりは乏しい。本稿では、530 nm をキーワードに透過分光と反射分光の研究の歴史を概説し、530 nm が何を検出しているのか考察する。さらに、現在筆者が取り組んでいる PRI イメージングの利用可能性について紹介する。

1. はじめ に

植物の光合成は外的環境の変化に応答して時々刻々と変化する。そのリアルタイムな変化を目でみるためには非破壊的に可視情報にすることが有効である。図 1 はシロイヌナズナのイメージングである。一番上はデジタルカメラで撮影したもので、人の目が見ている映像を限りなく模倣した RGB 画像。上段は野生型で、下段は葉緑体 ATP 合成酵素の蓄積量が低下した変異体（*gamera*）であるが、見た目だけではその違いは分かりにくい（図 1A）。その下はハイパースペクトルカメラで撮影し、530 nm の反射シグナルを 570nm で正規化した PRI（Photochemical Reflectance Index 光化学反射指数）と呼ばれるパラメータを画像化したものである。PRI は、以下の式で表される。R は反射率である。

$$\mathbf{PRI= (R_{531\ nm}-R_{570\ nm}) / (R_{531\ nm}+R_{570\ nm})} \qquad \mathbf{(1)}$$

ダーク環境下においては野生型と変異体の差は見られないが、光環境下では明らかな違いが検出された（図 1B-C）。PRI は光合成色素であるキサントフィルの構成変化を検出するパラメータである [1, 2]。光環境下において葉緑体チラコイド膜ルーメンが酸性化するとキサントフィルの変換が起こる。ATP 合成酵素含量の低い *gamera* ではルーメンからのプロトンの流出速度が低いことからルーメン内が酸性化しやすいため高いキサントフィルの変換が誘導される。一方、ダーク環境下では膜を介したプロトン勾配は形成されないためキサントフィル変換が見られない。PRI イメージングを用いることで、キサントフィル色素の挙動から光合成に関連する植物の生理状態を可視化することが可能である [3]。

PRI は反射分光シグナルであるが、透過分光においてキサントフィル色素を見積もる波長は 505 nm であると認識されている [4,5]。また、透過分光において 535 nm は qE クエンチングを反映

‡解説特集「酸いも苦いも乗り越えて：光合成と酸化還元」
*連絡先 E-mail: kohzuma@tohoku.ac.jp

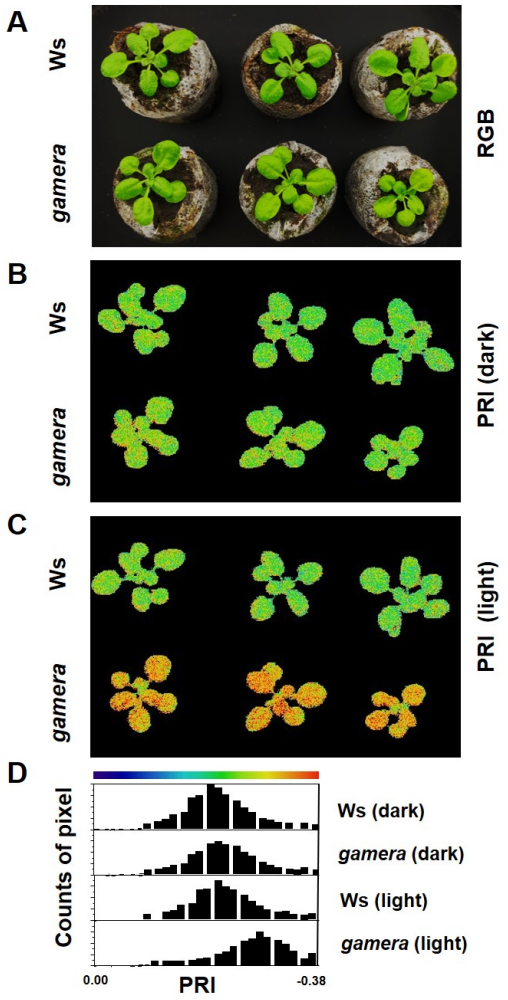


図1. ハイパースペクトルカメラで撮影したシロイヌナズナのPRI
野生型 (Ws) とATP合成酵素の蓄積が低下した変異体 (*gamera*) の比較。(A) デジタルカメラで撮影したRGB画像。(B) 夜間のPRI画像。(C) 生育光下でのPRI画像。(D)PRI強度分布のヒストグラム。ATP合成酵素量が低い*gamera*において光環境下でPRIシグナルが高く誘導されていることが分かる。

しているシグナルとされている [4, 6]。キサントフィルを含むカロテノイドの吸収波長は 500 nm～600 nm と幅広く分布しており、複数の分子挙動を複合的に反映していることが報告されている [7]。

光合成色素の吸収変化は透過と反射シグナルに影響を与える。本稿では 530 nm を中心に透過と反射におけるそれぞれの波長シグナルが何を検出しているのか？なぜ認識に違いがあるのか研究の歴史とともに解説する。

2. 葉の光学特性 – 透過・吸収・反射の関係

葉に降り注いだ光は葉内で吸収-散乱-吸収を繰り返した後に透過光または反射光となり [8]、入射光からそれぞれを引いたものが葉により吸収された光である [9]（図 2A）。図 2B は、常緑広葉樹アオキの葉一枚について入射光を 1 とした場合の反射率と透過率のスペクトルである [8,10]。個葉の分光特性は葉の含水率・生化学的（クロロフィル量など）・解剖学的（葉の厚さや細胞の配置など）特性を反映している。葉の生化学成分のうち光合成色素であるクロロフィルとカロテノイドは光合成有効放射（PAR）領域（400～700 nm）の反射率と透過率のスペクトルの全体的な形状に強く影響する。一方で、近赤外領域には光を吸収する色素がないため、葉肉組織内での散乱によりスペクトルパターンが決まる [11]。

クロロフィルは青と赤に強い吸収ピークを持ち、カロテノイドは青色の光を吸収する [12]。植物が緑に見えるのは赤と青を吸収し緑を反射するためであるという説明は厳密には不十分である。事実、植物葉表側の柵状組織には葉緑体が多く存在して赤色と青色を効率よく吸収するが（図 2A）、ここで吸収されなかった緑色光は葉内で散乱を経て葉裏側の海綿状組織に深く浸透し、内部の葉緑体に吸収され光合成に利用される [13]。

吸収されずに残った散乱光のうち葉裏へ抜け出た光が透過光として検出され、この透過シグナルから吸光度変化を測定することでさまざまな光合成挙動を見積もることができる [14]。葉表に抜け出た散乱光が反射光として検出されるため、反射スペクトルは透過スペクトルと似たパターンを示す（図 2B）。反射光シグナルは航空機や人工衛星を用いた遠隔から観測するリモートセンシングにより光合成色素や窒素、セルロースなどの生化学成分や LMA（葉面積あたりの葉重）などの特性の推定に利用されている [15]。

3. 光合成の光防御 - qE クエンチング

植物は変動する太陽光環境の下で効率よく光合成を機能させるための高度な分子機構を持つ。カロテノイド色素は反応中心へ向かう励起エネルギーの流れを最適化する機能があり、集光と光

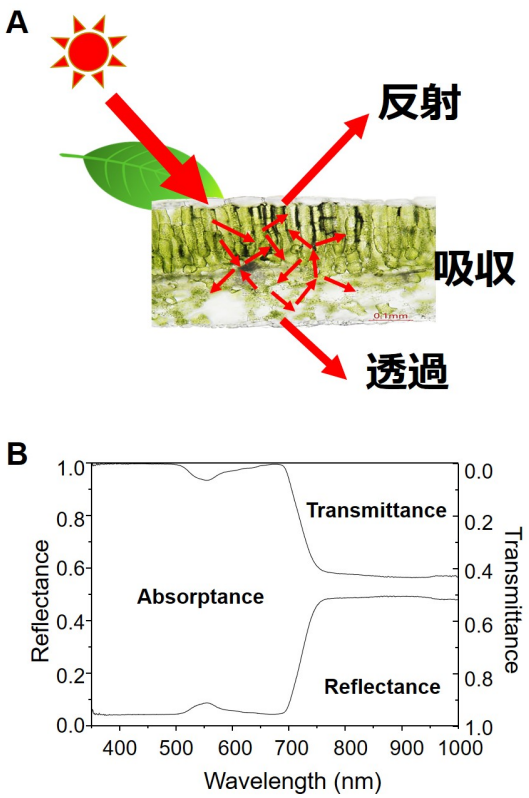


図2. 葉の光吸収スペクトル
(A) 葉に光が照射された後の光の分布のイメージ図。キンギョソウの植物切片画像は名古屋大学の加藤優太氏提供。(B) 積分球を用いて測定したアオキの個葉の光学特性。吸収率 (Absorptance)、透過率 (Transmittance)、反射率 (Reflectance)の関係を表す100%積み上げ面グラフ。国立環境研究所の野田響博士提供 (文献8より抜粋し一部改変)。

防御の相反する２つの役割を持つ[16]。代表的な機構が非光化学的消光（NPQ）である。NPQ とは葉緑体チラコイド膜が受ける光エネルギーを光化学的でない方法で消費するいくつかの機構を指す[17,18]。過剰な光エネルギーは励起状態にあるアンテナクロロフィルの蓄積や項間交差による三重項クロロフィルへの変換を誘導し光化学系 II（PSII）の反応中心にダメージを与え、電子伝達速度の低下、ひいては光合成の生産性を低下させる。そのため植物は素早く NPQ を誘導することで過剰なエネルギーを熱として安全に迅速かつ効率的に散逸させるシステムを持つ。NPQ はいくつかの防御メカニズムの総称であるが、自然条件下においてはエネルギー依存性クエンチング（qE）が主要要素として働いていると考えられている[19,20]。qE の分子メカニズムは深く理解されているものの未だに議論が続いている。そこにはカロテノイド色素が直接関与していることは広く知られており、ゼアキサンチンがその中心的役割を担っている。

qE はチラコイドルーメンにプロトンが蓄積して形成される濃度勾配（ΔpH）によって誘導される（つまりエネルギー依存的である）。強光下ではチラコイドルーメンへのプロトンの流入が活発になり、プロトンの蓄積がトリガーとなってキサントフィルサイクルの活性化と LHCII トライマーおよび PsbS のプロトン化が同時に起こる[16]。この三者が協働して数秒から数分で余剰エネルギーがクエンチングすると考えられているが[21]、長年の研究の中で膨大な仮説の提案、検証、棄却が繰り返され、今日に至っている[22]。

まずキサントフィルサイクルについて説明する。カロテノイドの一種であるキサントフィルは暗所ではビオラキサンチン（Vio）の形で存在するが、強光下においてチラコイドルーメンが酸性化するとルーメンに局在する Vio-脱エポキシダーゼ（VDE）が活性化され、中間体のアンテラキサンチン（Ant）を経てゼアキサンチン（Zea）に変換される[23]。Zea から Vio への逆反応には膜のストロマ側に局在する Zea-エポキシダーゼ（ZE）が関与しており、Zea の蓄積はエポキシ化-脱エポキシ化の競合の上で成り立っている[5]。Zea の蓄積は qE クエンチングを強く誘導するため、長年 Zea がクエンチングを担う色素であると考えられてきた。しかし、現在は qE クエンチングを起こしている本体は LHCII トライマーであり、Zea はアロステリック効果を示す役割を持つという認識である[24]。また、変換された Zea のうち qE クエンチングに関与している割合は決して大きくはなく、抗酸化物質として作用し膜脂質の過酸化防止に働いている可能性も示唆されている[25,26]。

qE クエンチングは LHCII トライマーで起こるが、実際にクエンチングを起こしている分子はルテインであるというのが現在の理解である[27]。ルーメンの酸性化によって LHCII トライマーの構造が変化し、クロロフィルとルテインの距離が接近しエネルギー移動が促進される。LHCII の構

造変化は脂質膜の厚さに影響を与え、トライマーのクラスター化を誘導するが、そのダイナミクスにZeaやPsbSが関与していると考えられている。しかし、その詳細はまだ明らかではない。一方で、qE 誘導の最初の数十秒においては Ant が卓越して蛍光クエンチャーとして直接働いており、その後のゆるやかな Zea の蓄積は蛍光クエンチングに関与しないとの見方もあり、qE クエンチング論争はしばらく続きそうである [7]。

4. カロテノイド吸収変化の *in vivo* 分光解析

多くの生化学的、構造学的な研究を積み重ねて qE クエンチングの分子メカニズムの理解は進んでいる。これらの研究は常に植物の非破壊的測定を可能にする分光解析技術の発展とともに歩んできた。光合成の *in vivo* 解析でもっとも有名な測定法は、PSII における Q_A の酸化還元状態や NPQ の変化をクロロフィル *a* の蛍光から見積もるパルス変調（Pulse Amplitude Modulation: PAM）法である [28]。測定装置の普及により比較的簡単に検出できることから、光合成のパフォーマンスを評価するために野外や実験室で広く一般に使用されている。

クロロフィル *a* 蛍光と同様に *in vivo* の速度論的分光法では、葉緑体内の多数の光合成色素に由来した吸光度変化を利用し光合成成分の経時的な変化を追跡する手法が知られている [29]。特に、500 nm～600 nm の波長域にはチラコイドルーメンの pH に応じて変化する複数の成分が存在し [30]、505 nm はキサントフィルサイクル、520 nm は膜電位、535 nm は qE クエンチングに相当する。

チラコイド膜を介したプロトンの移動は膜電位にも影響を与え、膜電位の変化により膜内のカロテノイドの吸光スペクトルがシフト（エレクトロクロミックシフト、ECS）し、520 nm 付近の吸光度変化が極大となる（ΔA_{520}）[31]。ΔA_{520} は、反応中心の電荷分離やプロトン以外のイオンによる電荷の動きにも反応するため定常状態での解釈が難しいが、パルス光照射やダークインターバルによる励起光の制御によって特定の成分の測定を行うことができる。

キサントフィルサイクルは 505 nm の吸収変化から見積もることができる [32]。光環境下では 505 nm の吸収の上昇が見られる（ΔA_{505}）。キサントフィルサイクルにおいて Vio から Zea が数分で変換されるのに対し Zea から Vio への変換は数十分から数時間単位と非常に遅い応答であるが、光誘導時、およびダーク回復時の両方において ΔA_{505} の変化とキサントフィルサイクルは非常に高い相関を持つ [4]。

535 nm もまた光環境下で吸収の上昇が見られる波長である。初期にはチラコイド膜の収縮を検出していると解釈されていたが [33]、現在、ΔA_{535} は qE クエンチングが LHCII トライマーで誘導されクラスター化した際に見られる Zea ダイマーに由来するシグナルを見ている可能性が示唆されている [34]。つまり、チラコイド膜上で起こる物理的な変化を検出しているパラメータである。しかし、ΔA_{535} のキネティクスには多層性があるため、LHCII における qE クエンチングのみを検出しているとは言い難い [4]。

5. 光化学反射指数（PRI）

植物の光合成挙動を反射分光から検出する方法がある。それが冒頭で紹介した PRI である。PRI は 90 年代に Gamon らによって提案された植生指数の 1 つである [1]。光によって変化するさまざまな波長と変化しづらいリファレンス波長など度重なる検証が繰り返され、現在は 531 nm を 570 nm のリファレンスで正規化した式 (1) を使用する場合が多い [35,36]。PRI はキサントフィルの構成比変化と相関がある（総量に対する（Vio + 0.5 Ant）または（Zea + 0.5 Ant）の存在比）[1]。またクロロフィル蛍光解析によって測定される PSII の量子収率（Φ_{PSII}）との間にも高い相関がある [36,3]。そのため光合成能力を反映する指標として主に陸域生態系における炭素吸収量の推定に貢献している [37]。

PRI パラメータにはいくつか弱点がある。反射シグナルは遠隔から検出できるため広域研究との相性が良く生態学を中心に森林（樹木）をターゲットとした研究が多い。PRI は主に季節的な生態系の光合成の変化を推定するために利用されてきた [38-40]。しかし、PRI パラメータはクロロフィ

ルやキサントフィルプールなどのトータルの色素量の変化の影響を受けるため、単純に季節変化を比較することは難しい。PRI を用いた光合成の推定は条件が限定されることから、それらを克服するための補正法が編み出され、より高精度な推定方法が提案されている[41,3]。また、葉が萎れることによって光への暴露が低下するような環境ではキサントフィルの変換が誘導されないため PRI は光合成を正確に反映しない[35,42]。複雑な自然環境下において PRI は補正が必要なパラメータではあるが、言い換えると実験室の中の制御された環境下では安定した指標になり得る。

6. 531 nm は何を検出しているのか？

ここまで光合成の qE クエンチングによる光防御におけるキサントフィルサイクルと LHCII 構造変化との関与、ΔA_{505}、ΔA_{535}、PRI などの *in vivo* 分光測定を紹介した。いずれも光環境下において葉内物質の光吸収が変化することを反映するパラメータである。実験室でのキサントフィルサイクルの評価には主に 505 nm の透過光から算出する ΔA_{505} が用いられるが、リモートセンシングでは 531 nm の反射光から算出する PRI がキサントフィルの変換率と高い相関があるとされている。透過光と反射光で異なる波長で測定しているにも関わらず、同じ現象を反映していると言えるのだろうか？

PRI の生態学研究には決まって「キサントフィル変換と相関があるから NPQ を示す」と記されているが本当だろうか？これまでに述べたようにキサントフィル変換と NPQ はイコールではない。経験的に反射スペクトルが最も変化する場所として 531nm が選ばれているが、これは qE の指標ではないのか？筆者は、キサントフィルの Vio から Zea への変換が抑制されたシロイヌナズナの変異体 *npq1* と qE に深く関与する PsbS の欠損体である *npq4* を用いて PRI シグナルの挙動を検証した[2,43]。*npq1* において PRI の光依存的な変化が見られなかった一方で、*npq4* では野生型と似た挙動を示した。つまり PRI は NPQ としての qE というより、キサントフィルの変換を特異的に検出していることを意味する。

それでは反射分光測定において 505 nm の変化はキサントフィルサイクルと関連しないのだろうか？野生スイカ（*Citrullus lanatus* L.）はカラハリ砂漠が原産であり乾燥に高い耐性を持つ C3 植物である[44]。ストレス環境下で長期に渡り高い NPQ を形成することも知られており、強光乾燥ストレスの応答をモニターするのに優れた植物である。強光下で潅水を停止し 6 日間、キサントフィル変化と反射スペクトルを測定した（図 3）。

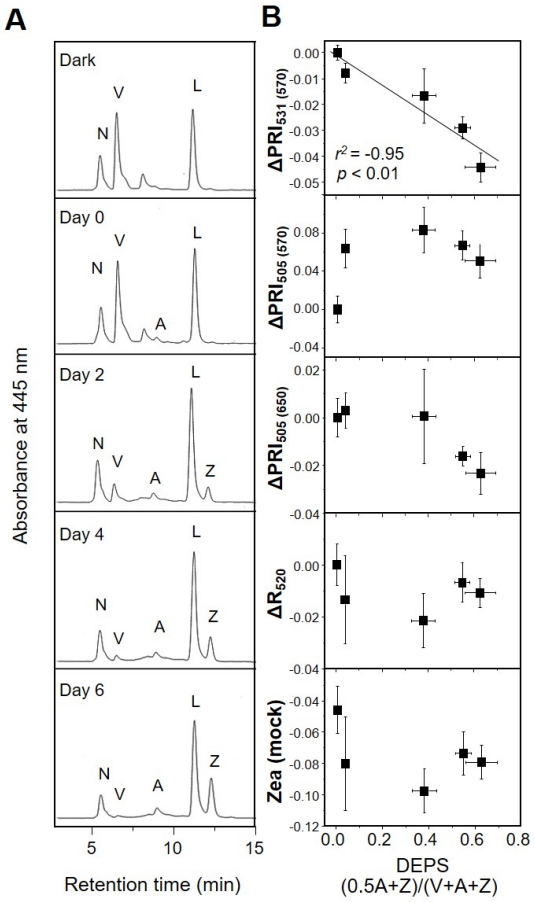


図3. 強光乾燥ストレス下の野生スイカにおけるキサントフィルサイクルの活性化と分光反射指数との関係

(A) 強光下で潅水を停止した後6日間のキサントフィル色素の構成変化をHPLCで検出 （文献3を一部改変）。(B) VioからZeaへの変換率を示すDEPS (De-epoxidation state) と反射指数との相関。$\Delta PRI_{531(570)}$は531 nmを570 nmで正規化した通常のPRIパラメータ。$\Delta PRI_{505(570)}$は505 nmを570 nmで正規化。$\Delta PRI_{505(650)}$は505 nmを650 nmで正規化[26]。ΔR_{520}は520 nmの反射率。Zea (mock)は$1.12*\Delta R_{505}-0.6*\Delta R_{520}+0.8*\Delta R_{535}$で算出したパラメータである[32]。$\Delta PRI_{531(570)}$以外においては有意な相関は見られなかった。すべてのパラメータは非ストレス下のダークとの差を取ったΔで表した。n=3-4, mean ± SD。

ストレス処理日数が進むにつれて Vio から Ant、Zea への変換率を表す DEPS（De-epoxidation state）（図 3 の式を参照）は高くなる。そして DEPS と PRI ($(R_{531} - R_{570}) / (R_{531} + R_{570})$) には高い相関が観察された。$R_{531}$ を R_{505} に置き換えてキサントフィルの変換率との相関を見た場合、R_{505} を R_{650} で正規化したパラメータを用いた場合、DEPS との間に相関は見られなかった [26]。DEPS に対して ΔR_{520} プロットしたところ有意な変化が見られないことから、ストレス環境下で大きな膜電位が形成され 520 nm の吸光度変化が 505 nm の測定を邪魔していたわけではない。さらに透過分光解析から Zea 量を見積もる式：$1.12*\Delta A_{505}-0.6*\Delta A_{520}+0.8*\Delta A_{535}$ を参考に反射率に置き換えた式に当てはめて Zea 量を算出してみたが（Zea(mock)）、DEPS との相関は見られなかった [32]。

これらの実験から PRI がキサントフィルを反映する絶妙なパラメータであることが確認できるとともに、透過光の ΔA_{505} 測定の知見をそのまま反射光測定に適用できないことが明らかとなった。抽出したキサントフィルを有機溶媒中で測定する場合、Vio と Zea の吸光度の違いは 490 nm 付近で極大となるが、生体内ではタンパク質内に組み込まれ、吸収波長がレッドシフトすることが知られている [7]。同じ生体内であっても透過と反射でキサントフィルの周囲の環境が異なるのだろうか？ 透過光のキサントフィルサイクル測定では ΔA_{505} と同時に、より弱いシグナルながら ΔA_{535} も観測される。これは LHCII における qE 応答を反映すると考えられてきたが、qE 応答と直接的に関連する一部の Zea による吸光であるとも考えられ、これが 531nm の反射光から観測されるのかもしれない。

7. PRI イメージング

PRI がキサントフィルの動きを検出することは確実であるが、何をどこまで検出することができるのだろうか？反射スペクトルの取得はクロロフィル *a* 蛍光解析とは異なり、飽和光照射や複雑な光のオンオフを必要としない。わずか数秒の撮影光さえあれば簡単にイメージを取得することができる。これは昼夜関係なく光合成の状態を撮影できることを意味する（図 1B, C）。また、キサントフィルサイクルはチラコイドルーメンの酸性化によって誘導されるため、キサントフィルを介したチラコイドルーメン環境の可視化も可能である。

図 4A はシロイヌナズナの PRI イメージである。*npq2* は Zea から Vio へ変換する ZE の欠損変異体であることから Zea が高蓄積している。*npq2* から野生型（Col）を引いた差スペクトルは 534 nm 付近にピークが観察されることから、Zea の蓄積と PRI のシグナルに深い関係があることが再確認できる（図 4B）。この結果からも分かるように PRI はチラコイドルーメン環境を見ている

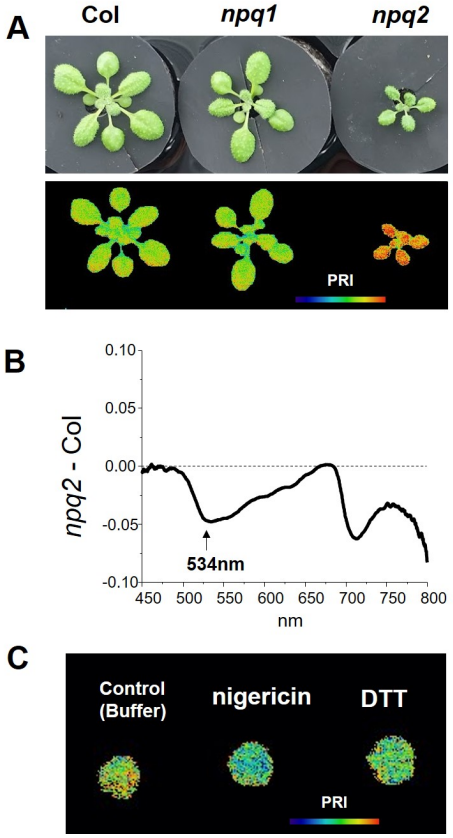


図4. PRIイメージング
(A) VioからZeaへのキサントフィル変換が抑制されたシロイヌナズナの*npq1*とZeaからVioへの変換が抑制された*npq2*のPRIイメージング。(B) *npq2*から野生型 (Col) を引いた差スペクトル。534 nmにピークが確認できる。(C) *gamera*のリーフディスクにΔpHを解消させるnigericinとキサントフィル変換を抑制するDTTを取り込ませ強光を照射した際のPRIイメージング。5 μM nigericin 、10 mM DTT処理下ではPRIシグナルは誘導されない。青は高いPRIを赤は低いPRIを示す。

のではなく、あくまでキサントフィル色素を検出しているシグナルである。

図 4C は人為的にルーメン環境を変化させた時の PRI イメージングである。リーフディスクに阻害剤溶液を減圧処理し、細胞間隙の空気を溶液で置換した後、PRI イメージを取得した。nigericin はチラコイド膜の脱共役剤であり ΔpH を解消する。DTT（dithiothreitol）は VDE を阻害し Vio から Zea への変換を抑制する。容易に高いプロトン勾配を形成する *gamera* にそれぞれを処理し強光を照射した。溶液浸潤によって光学条件が変わるためバッファーのみを処理した *gamera* をコントロールとした。コントロールでは PRI が誘導されたのに対し、薬剤処理を行ったリーフディスクにおいては高い PRI の誘導はみられなかった。これらの結果から、キサントフィルを介して間接的にチラコイドルーメン環境を可視化できることが分かった。PRI イメージングは光合成を推定するための野外観測だけではなく、実験室において光合成の生理挙動を観察する有効なツールになり得る。

8. PRI イメージングのさまざまなスケール展開

PRI の最も大きな利点はリモートセンシングが可能であり可視情報として取得できることである。光合成のイメージングとしては PAM システムが一般的ではあるが [45]、フラッシュ照射による PSII の飽和というテクニックを用いるため野外などの広域測定には不向きである。反射分光は細胞、個体、群落、森林とさまざまなスケールで観測が可能だ。図 5 は筆者が現在展開している野外、実験室、顕微鏡でのハイパースペクトルカメラ（KD-1; EBA JAPAN CO., LTD.）を用いた PRI イメージングをまとめたものである。これまでに述べてきたように、PRI シグナルにはさまざまな要素が複合的に関与しているためピュアな現象の観察には工夫が必要である。一方で、管理された環境での使用には多くの利用価値がある。例えば、図 1 のように実験室において変異体観察やスクリーニングを行う植物生理学研究への展開や、ビニールハウス・植物工場などでの作物管理に応用可能な技術である [3]。

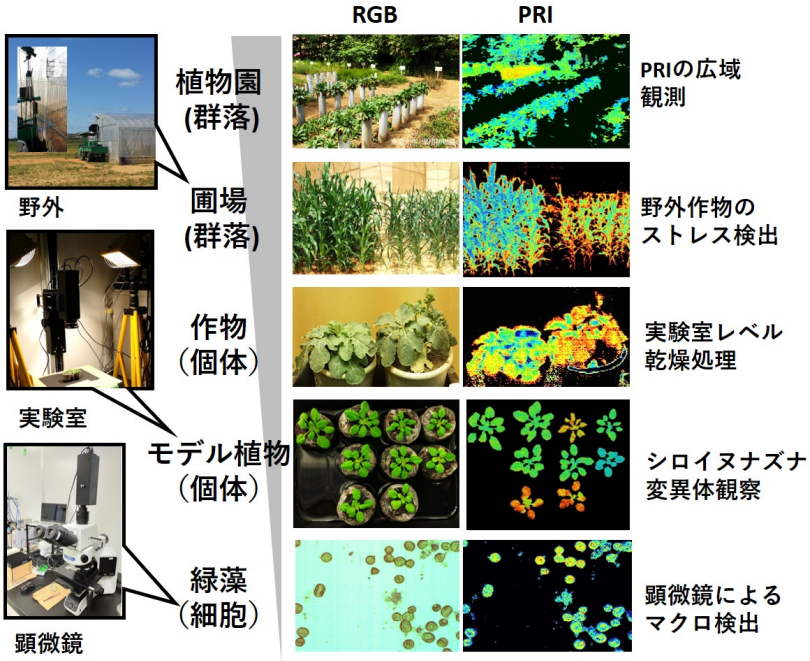


図5. PRIイメージングなさまざまスケール展開
一段目：東北大学の薬用植物園にて撮影。オレンジに見える領域はユリ科のハナスゲで高いZeaの蓄積が確認された。2段目：沖縄県農業研究センターで行ったトウモロコシ群落への乾燥実験。3段目：人工気象器で生育した野生スイカへの強光乾燥ストレス実験。いずれも乾燥ストレスでPRIの誘導が観察された。4段目：シロイヌナズナ変異体観察。5段目：緑藻メソスティグマの顕微鏡観察 (東北大学の丸山真一朗博士提供)。青は高いPRIを赤は低いPRIを示す。PRIは低いほどストレス度合いが高い。

PRI はキサントフィル色素の組成を反映しているため、チラコイドルーメンに蓄積するプロトンの変化を反映する[2]。キサントフィルサイクルは光合成生物において普遍的な生理的反応であることから、遺伝子組み換えや蛍光標識を行うことなく、あらゆる植物種においてルーメン環境を観察することが可能である。筆者はこの技術を用いて PAM では捉えることができない光合成挙動の可視化を目指している。

また、反射分光イメージングはフェノミクス解析ツールとしても有用である。次世代シーケンサー技術の登場により植物の表現型を決定する遺伝子の発見が急速に進んでいるなかで[46]、膨大な数の植物から有用な形質をスクリーニングするためのハイスループットな解析は重要視されている。目に視えない内因性の生理応答を可視化できる PRI イメージングは今後有効なフェノミクス技術の 1 つになるだろう。さらに、IoT（Internet of Things）や AI（Artificial Intelligence）などのデータ管理手法を農業分野で活用する精密農業にも展開可能な技術である。個々の葉から無人航空機（UAV）や衛星画像の解析まで、幅広い規模で急速に拡大している。今後は、作物のモニタリング、灌漑管理、栄養管理、病気の検出などに発展していくことが期待される[47]。植物病原菌の感染時にもキサントフィル色素組成の変化が誘導される場合もあり、PRI が植物の病気の検出に利用できる可能性もある[48]。このように PRI イメージングは拡張性の高いツールであると言える。

9. さいごに

本稿のタイトルは「打ち上げ花火、下から見るか？横から見るか？」という 1993 年の岩井俊二監督の映像作品のタイトルをもじったものである。2017 年にはアニメ映画にもなっている。少年たちは花火を横から見ると丸いのか？平べったいのか？疑問を持ち、花火大会会場の真横に位置する灯台を目指す。彼らは下からと横からと同じような丸い花火を見る。

葉が吸収した後の光シグナルを拾う分光解析においても追跡している現象は同じである。Van Wittenberghe らは 1 枚の葉の反射と透過を同時に測定することで、より正確な吸収変化（吸収 (A) = 1 - 反射 (R) - 透過 (T)）を検出する測定システムを構築した。同時に純粋なクロロフィル蛍光シグナルも取得し、光誘導時の波長強度遷移を高時間分解能でモニターすることで、光防御時に応答する色素の詳細な挙動を明かにしている[10, 7]。ダークの状態で強光を照射すると 500 -600 nm の反射と透過シグナルは 535 nm 付近をピークとし急激な増加を示す。その波長別変化は反射と透過で大きく違わない。つまり本来は花火と一緒で下（透過）から見ても、横（反射）から見ても同じなのである。

しかし、これは 3 分という極短時間の挙動である。これまでの PRI を用いたリモートセンシング研究では数日～数か月単位のキサントフィルを追っている。筆者の強光乾燥ストレス実験も数日単位だ。この時間軸の差はキサントフィルの挙動と PRI にどのような影響を与えるのだろうか？今後は光誘導時、またはダーク回復時の詳細な PRI とキサントフィルのキネティクスを解析することで、PRI 測定の可能性を広げていきたい。

謝辞

本稿で紹介した研究は東北大学・生命科学研究科の彦坂幸毅教授の研究室で行われた。執筆にあたり、国立環境研究所の野田響博士には葉の光学特性のデータを、名古屋大学の加藤優太氏にはキンギョソウの葉断片の顕微鏡画像を、東北大学の丸山真一朗博士にはメソスティグマの株を、鳥取大学の明石欣也博士には野生スイカの種を提供していただいた。この場を借りて感謝申し上げたい。撮影に協力して下さった沖縄県農業研究センターの玉城麿博士、東北大学薬用植物園の大沼翼氏にも感謝したい。そして、このような執筆の場を与えて下った第 11 回日本光合成学会年会シンポジウムのオーガナイザーである成川先生（東京都立大学）、粟井先生（静岡大学）、本橋先生（静岡大学）、および光合成研究の編集委員の皆様にお礼申し上げる。本研究は日本学術振興会、先端バイオイメージング支援プラットフォーム（ABiS）、内藤記念科学振興財団、市村清新技術

財団の支援を受けて行われた。

Received Oct 30, 2021; Accepted Nov 22, 2021; Published Dec 31, 2021.

参考文献

1. Gamon, J.A. *et al.* Remote sensing of the xanthophyll cycle and chlorophyll fluorescence in sunflower leaves and canopies. *Oecologia* **85**, 1–7 (1990).
2. Kohzuma, K. & Hikosaka, K. Physiological validation of photochemical reflectance index (PRI) as a photosynthetic parameter using Arabidopsis thaliana mutants. *Biochem Biophys Res Commun* **498,** 52–57 (2018)
3. Kohzuma, K., Tamaki, M. & Hikosaka, K. Corrected photochemical reflectance index (PRI) is an effective tool for detecting environmental stresses in agricultural crops under light conditions. *J. Plant Res.* **134,** 683–694 (2021)
4. Bilger, W., Björkman, O. & Thayer, S.S. Light-induced spectral absorbance changes in relation to photosynthesis and the epoxidation state of xanthophyll cycle components in cotton leaves. *Plant Physiol.* **91,** 542-551 (1989)
5. Takizawa, K., Cruz, J.A., Kanazawa, A. & Kramer, D.M. The thylakoid proton motive force *in vivo*. Quantitative, non-invasive probes, energetics, and regulatory consequences of light-induced pmf. *Biochim. Biophys. Acta.* **1767,** 1233-1244 (2007)
6. Johnson, M.P. & Ruban, A.V. Rethinking the existence of a steady-state $\Delta\Psi$ component of the proton motive force across plant thylakoid membranes. *Photosynth. Res.* **119,** 233-242 (2014)
7. Van Wittenberghe, S. *et al.* Combines dynamics of the 500-600 nm leaf absorption and chlorophyll fluorescence changes *in vivo*: Evidence for the multifunctional energy quenching role of xanthophylls. Biochim. Biophys. Acta. **1862,** 148351 (2021)
8. Noda, H.M., Motohka, T., Murakami, K., Muraoka, H. & Nasahara, K.N. Accurate measurement of optical properties of narrow leaves and conifer needles with a typical integrating sphere and spectroradiometer. *Plant Cell Environ.* **36,** 1903-1909 (2013)
9. Van Wittenberghe, S., Alonso, L., Malenovský, Z. & Moreno, J. *In vivo* photoprotection mechanisms observed from leaf spectral absorbance changes showing VIS-NIR slow-induced conformational pigment bed changes. *Photosynth. Res.* **142,** 283-305 (2019)
10. Noda, H.M., Motohka, T., Murakami, K., Muraoka, H. & Nasahara, K.N. Reflectance and transmittance spectra of leaves and shoots of 22 vascular plant species and reflectance spectra of trunks and branches of 12 tree species in Japan. *Ecol. Res.* **29**, 111 (2014)
11. Ustin, S.L. & Gamon, J.A. Remote sensing of plant functional types. *New Phytol.* **186,** 795-816 (2010)
12. 12. Sims, D.A. & Gamon, J.A. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sens. Environ.* **81,** 337–354 (2002)
13. Terashima, I., Fujita, T., Inoue, T., Chow, W.S. & Oguchi, R. Green light drives leaf photosynthesis more efficiently than red light in strong white light: revisiting the enigmatic question of why leaves are green. *Plant Cell Physiol.* **50,** 684-97 (2009)
14. Heber, U. Conformational changes in chloroplasts induced by illumination of leaves *in vivo*. *Biochim. Biophys. Acta.* **180,** 302–319 (1969)
15. Noda, H., Muraoka, H. & Nasahara, K.N. Plant ecophysiological processes in spectral profiles: perspective from a deciduous broadleaf forest. *J. Plant Res.* **134,** 737-751(2021)
16. 高橋拓子、西山佳孝 光合成におけるカロテノイドの機能　*植物科学最前線* **9,** 50 (2018)
17. Ruban, A.V. Non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching: mechanism and effectiveness in protection against photodamage. *Plant Physiol.* **170,** 1903–1916 (2016)
18. Okegawa, Y. & Motohashi, K. M-Type Thioredoxins Regulate the PGR5/PGRL1-Dependent Pathway by Forming a Disulfide-Linked Complex with PGRL1. *Plant Cell* **32,** 3866-3883 (2020)

19. Niyogi, K.K. Safety valves for photosynthesis. *Curr. Opin. Plant Biol.* **3,** 455-460 (2000)
20. Holzwarth, A.R., Miloslavina, Y., Nilkens, M. & Jahns, P. Identification of two quenching sites active in the regulation of photosynthetic light-harvesting studied by time-resolved fluorescence. *Chem. Phys. Lett.* **483,** 262–267 (2009)
21. Horton, P., Wentworth, P. & Ruban, A. Control of the light harvesting function of chloroplast membranes: the LHCII-aggregation model for non-photochemical quenching. *FEBS Lett.* **579,** 4201-4206 (2005)
22. Ruban, A.V. & Wilson, S. The Mechanism of Non-Photochemical Quenching in Plants:Localization and Driving Forces. *Plant Cell Physiol.* pcaa155 (2020)
23. 23. Demmig-Adams, B. & Adams, W.W., III Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **43,** 599-626 (1992)
24. Horton, P. & Ruban, A. Molecular design of the photosystem II light-harvesting antenna: photosynthesis and photoprotection. *J. Exp. Bot.* **56,** 365-73. (2005)
25. Havaux, M., Dall'Osto, L. & Bassi, L. Zeaxanthin Has Enhanced Antioxidant Capacity with Respect to All Other Xanthophylls in Arabidopsis Leaves and Functions Independent of Binding to PSII Antennae. *Plant Physiol*. **145,** 1506–1520 (2007)
26. Peguero-Pina, J.J., Gil-Pelegrín, E. & Morales, F.J. Three pools of zeaxanthin in Quercus coccifera leaves during light transitions with different roles in rapidly reversible photoprotective energy dissipation and photoprotection. *J.Exp Bot.* **64,**1649-61 (2013)
27. van Oort, B. *et al.* Revisiting the role of xanthophylls in nonphotochemical quenching. *J.Phys. Chem. Lett.* **9,** 346–352 (2018)
28. Krause, G.H. & Weis, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **42,** 313–349 (1991)
29. Witt, H.T. Energy conversion in the functional membrane of photosynthesis. Analysis by light pulse and electric pulse methods. The central role of the electric field. *Biochim. Biophys. Acta.* **505,** 355-427 (1979)
30. Sacksteder, C.A. & D M Kramer, D.M. Dark-interval relaxation kinetics (DIRK) of absorbance changes as a quantitative probe of steady-state electron transfer**.** *Photosynth. Res.* **66,** 145-158 (2000)
31. Cruz, J.A. & Avenson, T.J. Photosynthesis: a multiscopic view. *J. Plant. Res.* **134,** 665-682 (2021)
32. Zhang, R. *et al.* Moderate heat stress reduces the pH component of the transthylakoid proton motive force in light-adapted, intact tobacco leaves. *Plant Cell Environ.* **32,** 1538-1547 (2009)
33. Terashima, I., Sonoike, K., Kawazu, T. & Katoh, S. Exposure of Leaves of *Cucumis sativus* L. to Low Temperatures in the Light Causes Uncoupling of Thylakoids II. Non-Destructive Measurements with Intact Leaves. *Plant and Cell Physiol.* **32,** 1275–1283 (1991)
34. Duffy, C.D.P. *et al.* A theoretical investigation of the photophysical consequences of major plant light-harvesting complex aggregation within the photosynthetic membrane. *J. Phys. Chem. B* **114,** 15244–15253 (2010)
35. Gamon, J.A., Peñuelas, J. & Field, C.B. A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. *Remote. Sens. Environ.* **41,** 35-44 (1992)
36. Peñuelas, J., Filella, I. & Gamon, J.A. Assessment of photosynthetic radiation-use efficiency with spectral reflectance. *New Phytol.* **131,** 291-296 (1995)
37. Hikosaka, K. & Tsujimoto, K. Linking remote sensing parameters to CO_2 assimilation rates at a leaf scale. *J. Plant. Res.* **134,** 695-711 (2021)
38. Stylinski, C. J., Gamon, J.A. & Oechel, W. Seasonal patterns of reflectance indices, carotenoid pigments and photosynthesis of evergreen chaparral species. *Oecologia* **131,** 366–374 (2002)
39. Porcar-Castell, A. *et al.* Physiology of the seasonal relationship between the photochemical reflectance index and photosynthetic light use efficiency. *Oecologia* **170,** 313–23 (2012)
40. Wong, C.Y.S. & Gamon, J.A. The photochemical reflectance index provides an optical indicator of

spring photosynthetic activation in evergreen conifers. *New Phytol.* **206,** 196-208 (2015)

41. Hmimina, G., Dufrêne, E. & Soudani, K. Relationship between photochemical reflectance index and leaf ecophysiological and biochemical parameters under two different water statuses: towards a rapid and efficient correction method using real-time measurements. *Plant Cell Environ.* **37,** 473-487 (2014)
42. Thenot, F., Méthy, M. & Winkel, T. The Photochemical Reflectance Index (PRI) as a water-stress index. *Int. J. Remote Sens.* **23,** 5135-5139 (2002)
43. 上妻馨梨　葉緑体チラコイド膜のルーメン pH 可視化を目指して *光合成研究* **28,** 94-98 (2018)
44. Kohzuma, K. *et al.* The long-term responses of the photosynthetic proton circuit to drought. *Plant Cell Environ.* **32,** 209-219 (2009)
45. Cruz, J.A. *et al.* Dynamic Environmental Photosynthetic Imaging Reveals Emergent Phenotypes. *Cell Syst.* **22,** 365-377 (2016)
46. Esposito, S., Carputo, D., Cardi, T. & Tripodi, P. Applications and Trends of Machine Learning in Genomics and Phenomics for Next-Generation Breeding. *Plants* **9,** 34 (2020)
47. Sishodia, P., Ray, R.L. & Singh, S.K. Applications of Remote Sensing in Precision Agriculture: A Review Rajendra. *Remote. Sens.* **12,** 3136 (2020)
48. Zhou, J., Zeng, L., Liu, J. & Xing, D. Manipulation of the Xanthophyll Cycle Increases Plant Susceptibility to Sclerotinia sclerotiorum. *PLoS Pathog.* **11,** e1004878 (2015)

530 nm, should we see it from the transmittance or the reflectance?

Kaori Kohzuma[1] and Kenji Takizawa[2]

[1]Graduate School of Life Science, Tohoku University
[2]Astrobiology Center, National Institutes of Natural Sciences

表紙の紹介

光合成をやめた植物「菌従属栄養植物」

神戸大学大学院 理学研究科
末次 健司

皆さんは「植物の特徴を挙げよ」と言われた場合、どのように答えるだろうか。多くの人が、葉緑素を持ち、光合成を行うことを挙げるのではないだろうか。しかしながら、植物の中にも光合成能力を失った従属栄養植物が存在する。従属栄養植物は、他の植物に取り付いて養分を奪う「寄生植物」と菌類から養分を奪う「菌従属栄養植物」に大別される。このうち、寄生植物は、農作物に甚大な被害を与えるオロバンキなどが存在することから比較的研究が進んでいる。また一般の人々の間でも世界最大の花をつけるラフレシアは有名だ。一方で菌から養分を奪う植物はあまり研究されておらず、つい最近まで有機物から直接栄養を得ていると誤解され腐生植物と呼ばれていた[1]。しかし「腐生植物」は、腐った有機物、例えば死体などから養分を得ているわけではなく、キノコやカビの菌糸を根に取り込み、それを消化して生育している。このため、菌に依存して生きていることを明確化するため、菌従属栄養植物という呼び名が提唱された[1]。

キノコやカビに寄生して生きる生き方自体、植物としては特殊なものに思われる方が多いかもしれないが、実際にはこうした植物は意外とたくさん存在する。例えば、ラン科植物は、全被子植物種数の 10 パーセントを占める最も種数の多い科だが、その全てが、少なくとも葉を展開して地上に出てくるまでの期間、菌類に寄生している。また菌類に寄生する生き方は、ラン科以外でも、「ホシザキシャクジョウ」が属するタヌキノショクダイ科を初めとし独立に数十回進化している。つまり生活史の一部だけ依存しているものを含めるとキノコやカビに寄生している植物は、全被子植物の 10 パーセント以上にも及ぶのである。そして光合成しながらも菌に寄生する性質が前適応となり、完全に光合成をやめた植物が進化したと考えられている。実際に、ランの仲間では、緑葉を展開してからも菌に寄生し続けるものも存在する。例えば、里山などでもよくみられる「キンラン」は一見普通の植物のようにもみえるが、50%程度は光合成でみずからエネルギーをつくり、残り 50%程度は菌類から栄養をもらっていることが分かっている[2]。さらに「マヤラン」は葉はもたないが、結実時期になると緑になって光合成も行う。種子の成長に必要なエネルギーのうち、25%程度を光合成でまかない、残りの 75%程度は菌から奪って生きている[3]。

植物のアイデンティティは、光合成にあるといっても過言ではないだろう。よって、植物が、どのような適応を経て、光合成をやめるに至ったのかを明らかにすることは、非常に興味深い課題である。菌従属栄養性の進化と光合成機能縮退の関係性を含め、本誌次号で紹介する予定である。

文献

1. Leake, J. R. The biology of myco-heterotrophic (‘saprophytic’) plants. New Phytol. **127**, 171-216 (1994).
2. Sakamoto, Y. et al. The tiny-leaved orchid *Cephalanthera subaphylla* obtains most of its carbon via mycoheterotrophy. J. Plant Res. **129**, 1013-1020 (2016).
3. Suetsugu, K., Ohta, T., & Tayasu, I. Partial mycoheterotrophy in the leafless orchid *Cymbidium macrorhizon*. Am. J. Bot. 105, 1595-1600 (2018).

若手の会特別企画：若手研究者の海外留学レポート！

第 14 回
「イスラエルから企業、そしてアカデミアへ、仮の宿研究生活」

関西学院大学大学院 理工学研究科 生命科学専攻
松井 啓晃

＜現況＞

2021 年 2 月より、博士課程でお世話になった関西学院大学大学院、理工学研究科、松田祐介教授のラボで、ポスドクに従事している。2 年前に博士号を取得した後、イスラエルの Tel Aviv University, Life Science, Bio-Chemistry の Nathan Nelson 教授の下、珪藻光化学系タンパク質の構造解析について、1 年間ポスドクに勤めた。本来なら 3〜4 年の契約であったが、感染症の拡大により止む無く帰国した。その後、元々環境系ビジネスに興味があったこともあり、せっかくの転職機会なので企業経験を積んでみようと、1 年間、バイオプラスチック開発と匂いビジネスのベンチャー企業 2 社に転職し、今に至る。

＜イスラエルに行った理由＞

なぜイスラエルなのか？最先端技術大国だから？偉人を多く輩出しているから？単に快く受け入れてくれたポストだったというのが実際である。当時、企業の内定も頂いていたが、中国での営業寄りの研究職であったことに進路決定に踏み切れないでいた。そんな折、岡山大学での光合成シンポジウムの際に、論文を印刷して自分を売り込みに行った結果、大体が自分で研究費を持ってきたらねと断られた中、唯一 Nelson 夫妻が「全然いいよ、おいでおいで！Tel Aviv はとても美しい町なんだ。」と言ってくれた。当初、Tel Aviv がどこかも知らず喜々としていたが、家に帰ってイスラエルだと知ってから周りに猛反対された。唯一、ある学部の教授が「イスラエルに行けるなら、私なら何を捨てても行くね！」と後押しされて、即座に Nelson 教授に連絡し、留学に踏み切った。

＜留学先で困ったこと・良かったこと＞

事前に歩き方の本で調べたところ、Tel Aviv は、犯罪率が少なく治安も良く、英語も通じるとのことだったので、特にヘブライ語を勉強せずに行った。（実際は観光地でなければ英語が通じなかったり、ときどき南方からの飛翔物が通過したりと、いちいち不安がっていては身が持たないと受け入れるようになる。）留学あるあるに則り、ビザが一週間前まで下りず、あたふたしつつの留学となった上、到着した途端、ペサハ（小麦を買えない祭日）に入り、大学の事務手続きも休み、休暇中にラボから締め出されることもしばしばあった。イスラエルの休日は月の満ち欠けに従うユダヤ歴で日程が決まるため、直前まで休日が分からないことも多い。そのため、旅行計画はぎりぎりに立てるのだそうだ。さらに寮の予約がいっぱいで、最初は教授のご自宅にお世話になっていたが、実は息子が帰ってくるから部屋を空けてほしいと言われ、気づいた時には明日から家がない状況となった。慌てて、個人が SNS で掲載している賃貸物件を探し、交渉を行うことになった。そんなこんな結局一年に 5 回の引っ越しするはめになり、まだ給料が支給されていなかったころ、路銀であった日本のクレジットカードが限度額を超えたときはさすがに焦った。食べ物関連では、ピタ（ぺちゃんこの白くて丸いパン）にフムス（磨り潰したひよこ豆にニンニク、レモンを大量に混ぜた中東料理）とファラフェル（ひよこ豆のコロッケみたいなもの）を挟んだファストフードが 15 シェケル（日本円で 500 円）と安くて旨くて腹に溜まるとのことでハマりにハマった結果、食べ過ぎて胃を痛め、15 キロ減量した。とはいえ、人に恵まれる運はあるらしく、ラボメンバーのボリビア人ヴィンセント、その友人であったフランス人アーサー、また現地の日本人グループ、多くの親切な方々に助けてもらうことで何とか生存できたと思う。なかなかに生きる力が身に着いた面白い経験となった。そうこうする内に 1 年経って、やっと大学隣接のリーズナブルな学生寮を借りて、さぁ研究しようというときに COVID-19

の感染拡大で帰国となってしまった。（1日出立が遅かったらロックダウンして、現地で早々にワクチン接種となっていたかもしれない。）

＜研究活動＞

イスラエルでは Nelson 教授立案のプロジェクトに参加した。低温電子顕微鏡 (Cryo-EM) の解析用サンプルはボスしか作製できないため、サンプルを調整したら逐一ボスに渡していた。電顕データ解析はまた他のメンバーの仕事であり、自分はひたすら珪藻大量培養からのタンパク質精製に取り組んでいた。日本では、候補因子探索から機能解析までを通して携わっていたのに対し、初の構造解析研究の取り組み方には、効率の良さを理解しつつも、少々寂しさを感じた。毎週、人工海水を 60 L 作り、20℃に調節された顕微鏡室の隅っこを間借りして、１～２週間珪藻を培養、細胞回収の日は朝 9 時から、4℃の冷暗室で真夏でもダウンジャケットを着込んでタンパク質精製（30 分～1 時間程度）からの延々と夜中の 2 時過ぎまで超遠心機を使うという日々であった。日本ではタンパク質精製は数えるほどしかしたことなかったが、そこは PSI 構造解析の権威であるラボの経験と手法を手取り足取り教えてもらうことができた。ただし、成功かどうかは、4 ヵ月予約待ちの電顕を撮ってみないと分からず、対象とするタンパク質によって条件が異なるので、いろんな条件を試行錯誤するしかない。技術と経験、忍耐、そして運が大事であると感じた。（2020 年 3 月帰国時、珪藻 PSI 構造は既に岡山大グループによって解かれていた。）

写真1 隅っこの珪藻たち

＜最後に＞

残念ながら研究成果は上げられなかったが、いろいろタフさが身についた留学となった。さらに今回の経験で、日本で学んだ研究遂行能力は、海外だろうが、企業だろうが、どこでも通用するという自信がついた。貴重な機会を与えてくださった皆様に大きく感謝しつつ、今後の出会いにも期待している。未来の研究者たちにも、現在の混乱が収まり、機会があるなら、是非、住居を確定した状況で留学できるようになることを心から願っている。

写真2 Nelsonラボメンバー
Nelsonラボメンバー
教授（上中央）、ヴィンセント（左上）

報告記事

若手の会 夏のセミナー
「研究者の多様なキャリアパスについて考える。」開催報告

関西学院大学 生命環境学部
嶋川 銀河

2021 年 8 月 28 日 (土)、光合成学会若手の会の主催のもと夏のセミナーを行いました。若手の会セミナーと言えば、1~2 名の PI の方と数名の若手研究者を招待して研究紹介等のご講演をいただくのが通例ですが、今回は会長の神保さんより「いつもと違うことやろう」という趣旨の下、キャリアパスセミナー開催の企画が持ち上がり、その世話人として私に白羽の矢が立つこととなりました。結論から述べると、今回のキャリアパスセミナーは非常に価値あるものであったと思います。少しばかりセミクローズドな開催形式にしたにもかかわらず、参加登録者数は若手の会セミナーとしては異例の 82 名に上り、その後のアンケートでもほぼ全ての該当者から回答が得られ、またアンケートの回答のみならず、私自身の周りでも反響の声をいただくことができました。最後に載せたアンケート結果や参加者からの感想にもある通り、今回のセミナーは参加者の「進路を変える」というよりも進路に関して抱えている「不安を払拭する」という意味で非常に意義のあるものであったと思っています。今回のようなキャリアパスを対象としたセミナーは、また次回どこかで開いても良いかもしれません。

本セミナーでは、多種多様なキャリアをもった 8 名の演者の方を招待し、それぞれご自身の研究経験や現在の活動、アカデミアのキャリアパスに対する考え方などをご講演いただきました。最初のセッションでは、トップバッターの豊川知華さん (株式会社ユーグレナ) が、バイオベンチャーにおける研究活動について若い学生に近い目線で分かり易く話してくださり、藤瀬里紗さん (ベンチャーカフェ/株式会社イノカ/広島大学) は、「サンゴ」をキーワードに社会/産業/大学をまたいだご活躍について紹介してくださりました。また株式会社プランテックスの竹山政仁さんは、一般職からエンジニアの世界へ移られた経緯および現在の植物工場における研究についてご発表してくださいました。セッション 2 では、草間翔子さん (パナソニック株式会社/大阪大学) に大学での研究内容のみならず大企業における社会人ドクターの立場などリアルなお話をいただき、今村壮輔さん (NTT 宇宙環境エネルギー研究所) には長いアカデミアキャリアから企業の研究所へ移られた経緯や心情の変化など学生のみならず若手ポスドクや教員にも参考になるご講演をいただきました。北海道立総合研究機構の森田耕一さんからは、農場試験場における育種の現場について詳しくお話をいただき、まさに普段の若手の会セミナーでは聞くことのできない内容ばかりでした。最後のセッションでは、関西学院大学の松井啓晃さんが、イスラエルでのポスドク活動や国内ベンチャー企業でのお仕事を経てアカデミアへ戻られた経緯について楽しく話してくださり、また名古屋大学の加藤優太さんは、修士卒で就職した企業を辞めて博士課程へ戻られた心情の変化や今後の目標などをお話ししてくださいました。普段とは毛色の違う今回のセミナーにおいて、またオンライン開催という難しい状況の中で、分かりやすく研究やキャリアパスの話をまとめてくださった演者の方々には、この場を借りて改めてお礼申し上げます。

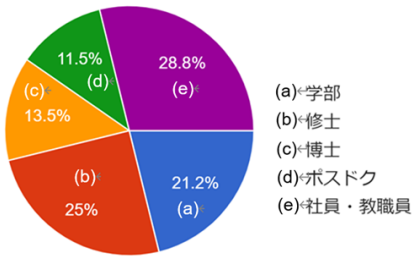
写真：セミナー演者と座長ら

今回のセミナーを終えて、参加登録者の方々には以下のアンケートへの回答をお願いしました。通常であればセミナー参加者の方に報告記事の執筆をお願いするところですが、今回はアンケートの結果や、いただいた多くの感想

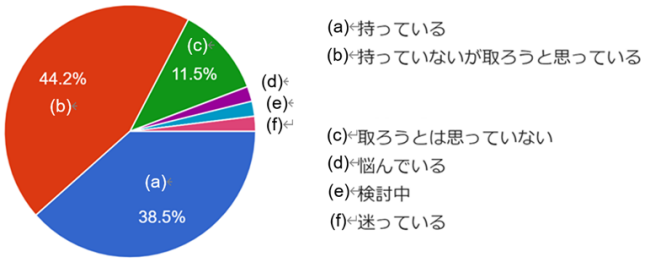
の一部を抜粋して掲載させていただこうかと思います。若手の会では、今後とも「若手ならでは」のセミナーを積極的に企画し、光合成研究の界隈を盛り上げていきたいと考えております。この先もどうか、皆さまから暖かい目で活動を見守っていただければ幸いです。

若手の会 夏のセミナー　アンケート結果と感想（一部抜粋）

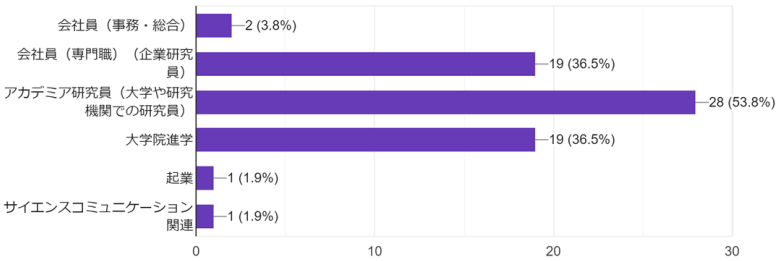
学年あるいは職位を教えてください
52 件の回答



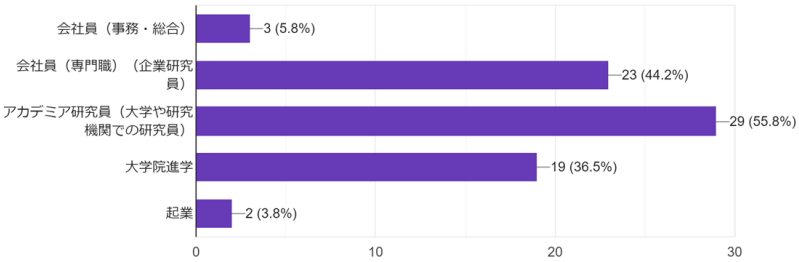
博士号を持っている、あるいは取ろうと思っていますか？
52 件の回答



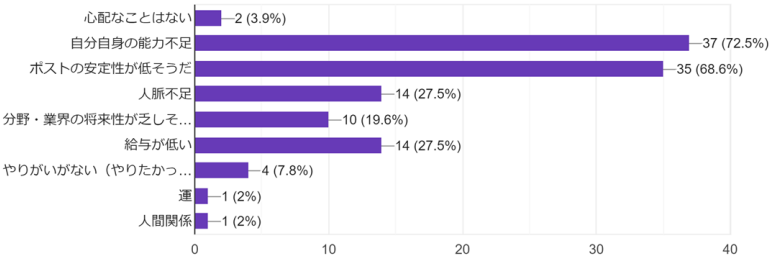
セミナーを聞く前の進路（今後の選択肢）について教えてください（複数回答）。
52 件の回答



セミナーを聞いた後の進路（今後の選択肢）について教えてください（複数回答）。
52 件の回答



自分のキャリアを形成する上で心配なことは何ですか？（複数回答）
51 件の回答



もしよろしければセミナーの感想等をお聞かせください（自由回答）

- ✓ 多様なバックグラウンドを持つ方々の、それぞれの体験談、苦労話、興味の先についてお聞きして、博士号のキャリアは様々だということを改めて実感しました。研究職のキャリアと言えば、「不安定」というネガティブなイメージがつきものですが、みんなどうにかなっているから大丈夫！という風に、楽観的に考えられそうです。
- ✓ 8 人の演者のキャリアパスの幅が広く、かつ各人がキレイごとだけでなく、ネガティブな面も含めてざっくばらんに語って頂いていたので深みがありました。半日聞いていて、いい意味で疲れた(笑)会でした。特に、今村さんのお話は、これからドクターを取ろうか迷っている学生だけでなく、PhD を得たポスドクや若手教員の目線を広げる情報に富んでいて参考になったと思います。森田耕一さんのお話は、植物系の学生・研究者ならだれでも知っているようで実際を知らない生活、純科学研究との違いをわかりやすく伝えられており、ぜひ作物学会などでも登壇し、後輩たちに聴かせてあげて欲しいと思いました。
- ✓ 周りに私と同じように進路を悩んでいる友人がおらず、相談することができずにいたので、貴重な体験談を聞くことができとてもいい機会になりました。
- ✓ これまで生物系のベンチャー企業の方から話を伺ったことが殆ど無かったため、ベンチャー企業の話が特に印象に残りました。また、アカデミアと企業の研究者とどちらが良いのか迷っているため、様々なキャリアの方から、いろいろな観点でお話が伺えて、質問もしやすい雰囲気だったこともあり、どのお話も、とても今後の参考になりました。ありがとうございました。
- ✓ 今まで、博士号をとってからの進路について「自由に研究をやるためにアカデミアの研究員にならねば」と、狭苦しく考えていました。それと同時に「アカデミアに進める能力が自分にはあるのか」「アカデミアに進んだらしばらくポストが不安定そう」などと悩んでもいました。ですが、今回このセミナーを聞き、意外と博士号をとってからの進路は自由に（もちろん努力や能力は必要不可欠ですが）選択でき、途中で変えることもできるのだと気づき、気持ちが軽くなりました。また、企業に進んだからと言って自由な発想で研究ができなくなるわけでもないことを知りました。非常に今後のためになるセミナーでした。ありがとうございました。
- ✓ アカデミアだけがすべてではないと、視野が広がりました！自分自身はアカデミアでやっていけたらと思いますが、うまくいかなくても他にも道があると思うと少し気が楽になるし、アカデミアで研究をする場合にも、企業所属の研究者と共同研究ができれば独創的な研究に繋がるかもしれないと思いました。
- ✓ 学生を指導する教員の身ですが、延長なしの任期つき教員のため、常に自分の身分の不安定さに不安を感じながら学生の進路の相談にも乗っています。教員の不安は学生にどうしても伝わるので、博士進学志望（ひいてはアカデミア研究者志）の学生を減らしてしまっている自覚があります。かつては博士取得後はアカデミア椅子取りゲーム強制参加の趣がありましたが、今回のセミナーで、博士取得後、あるいはアカデミアに入った後でもさまざまな進路があることを見せていただいたことは、本来のセミナーの対象である若手の皆さんには安心につながったと思いますし、私自身にも少し楽観的になれる材料をいただけました。ありがとうございました。

新刊紹介

新刊のご案内

(2021 年 12 月発売)

光合成

日本光合成学会　編集

[編集委員]

高橋裕一郎・園池公毅・古本　強

定価 3,960 円（本体 3,600 円＋税）

B5 判／224 ページ／オールカラー

ISB 978-4-254-17176-1　C3045

◆ 内容

第 I 部 光合成をする生き物

光合成生物　[鞆　達也]
葉緑体　[増田　建]
葉肉細胞以外で行われる光合成　[小林康一]

第 II 部 光合成のしくみ

光合成色素　[田中　歩]
光の吸収と電子・プロトン移動　[野口　巧]
周辺集光装置　[皆川　純]
コラム 1 光合成をサポートするタンパク質　[田中亮一]
光化学系 I　[高橋裕一郎]
光化学系 II　[伊福健太郎]
電子伝達系　[鹿内利治]
シトクロム b_6f 複合体　[栗栖源嗣]
ATP 合成酵素　[久堀　徹・近藤（小山内）久益子]
還元的ペントースリン酸回路　[牧野　周]
光呼吸・C_4 光合成・CAM 型光合成　[古本　強]
葉の光合成　[寺島一郎]
群落光合成　[彦坂幸毅]
光合成と地球水循環　[熊谷朝臣]
藻類の葉緑体構造と海洋一次生産　[松田祐介]
藻類の CO_2 濃縮機構　[松田祐介]
光合成細菌の光合成　[大岡宏造]
光合成装置の進化　[池内昌彦]
コラム 2 ロドプシン型光利用システムの進化　[池内昌彦]
光合成産物（二糖・オリゴ糖・多糖）　[青木直大]
脂質　[和田　元]

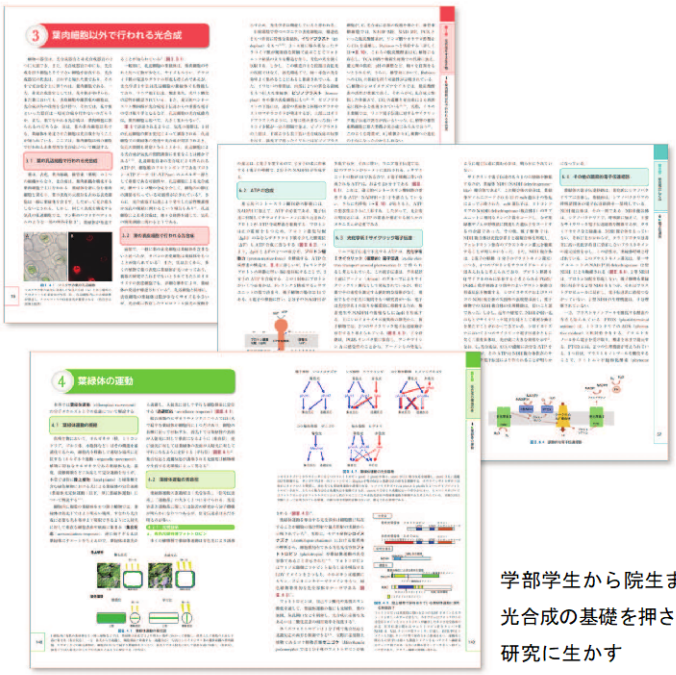
第 III 部 光合成の環境応答

光環境応答　[西山佳孝]
コラム 3 光環境が変動する野外における光合成応答　[矢守　航]
レドックス制御　[久堀　徹・吉田啓亮]
光合成と他の代謝経路との相互作用　[田茂井政宏]
葉緑体の運動　[末次憲之]
気孔開閉　[木下俊則]

第 IV 部 光合成研究の展開

モデル生物　[福澤秀哉]
光合成を測定する　[園池公毅]
光合成のカギとなる段階を探せ　[清水　浩・豊島正和]
構造解析の新展開　[沈　建仁]
コラム 4 プロトン電子連動系　[石北　央]
光合成装置のアセンブリと分解によるダイナミクス　[坂本　亘]

付録（文献・索引）



学部学生から院生まで，
光合成の基礎を押さえて，
研究に生かす

朝倉書店
〒162-8707 東京都新宿区新小川町 6-29
電話 03-3260-7631 ／ FAX 03-3260-0180
http://www.asakura.co.jp　eigyo@asakura.co.jp

事務局からのお知らせ

★入会案内

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

★会費納入のお願い

学会の運営は、皆様に納めていただいております年会費によりまかなわれております。当該年度の会費が未納の場合、光合成研究が送られてくる封筒に、会費未納が印字されています。ご都合のつくときに、会費を納入ください。１年間会費を滞納された場合、次年度よりお名前が会員名簿から削除され、光合成研究は届かなくなります。再入会される場合は、未納の分もあわせてお支払いいただきます。会費納入状況などにつきましては、ご遠慮なく事務局（sonoike@waseda.jp）までお問い合わせください。会員の皆様のご理解とご協力をお願い申し上げます。

日本光合成学会会員入会申込書

年　　月　　日

日本光合成学会御中

私は日本光合成学会の趣旨に賛同し、＿＿＿年より会員として入会を申し込みます。

[　] 内に会員名簿上での公開**非承諾**項目に×印をつけてください

氏名（**必須**）　振り仮名
漢字表記
ローマ字表記

[　] 所属

[　] 所属住所（学生の方は、なるべく研究室名までお願いします）
〒

会誌送付先住所（**必須**）
☐ 所属先住所と同じ　☐ 以下の住所に送付
[　] 〒

[　] 連絡先電話番号

[　] E-mail（**必須**）

☐ 会費納入済み（振り込み年月日）　年　　月　　日
☐ 会費振り込み予定（振り込み予定年月日）　年　　月　　日

個人会員年会費　1,500 円（会誌、研究会、ワークショップなどの案内を含む）
賛助法人会員年会費　50,000 円（上記と会誌への広告料を含む）
（会員資格は１月１日～１２月３１日を単位とします）
＊　複数年分の会費を先払いで振り込むことも可能です。その場合、通信欄に（何年度～何年度分）とお書き下さい。

連絡先
〒226-8503　横浜市緑区長津田町 4259 番地 R1-8
東京工業大学 科学技術創成研究院 化学生命科学研究所　久堀徹 研究室内
日本光合成学会
TEL : 045-924-5234, FAX : 045-924-5268, ホームページ: http://photosyn.jp/
郵便振替口座　加入者名：日本光合成学会　口座番号：00140-3-730290
銀行振込の場合　ゆうちょ銀行、０１９店(ゼロイチキュウと入力)、当座、0730290
名前：ニホンコウゴウセイガッカイ

日本光合成学会会則

第１条　名称及び所在地
本会は日本光合成学会（The Japanese Society of Photosynthesis Research）と称する。会の住所を会長の所属所在地とする。
第２条　目的
本会は光合成の基礎および応用分野の研究発展を促進し、研究者相互の交流を深めることを目的とする。
第３条　事業
本会は前条の目的を達成するために、シンポジウム開催、学術誌の発行などの事業を行う。
第４条　会員
１．定義
本会の目的に賛同する個人は、登録手続を経て会員になることができる。また、団体、機関は、賛助会員になることができる。
２．権利
会員および賛助会員は、本会の通信および刊行物の配布を受けること、本会の主催する行事に参加することができる。会員は、会長を選挙すること、役員に選出されることができる。
３．会費
会員および賛助会員は本会の定めた年会費を納めなければならない。
第５条　組織および運営
１．役員
本会の運営のため、役員として会長１名、事務局長１名、会計監査１名、常任幹事若干名をおく。役員の任期は２年とする。会長、常任幹事は連続して二期を越えて再任されない。事務局長は五期を越えて再任されない。会計監査は再任されない。
２．幹事
本会の運営のため、幹事をおく。幹事の任期は 4 年とする。幹事の再任は妨げない。
３．編集委員会
本会の発行する学術誌の編集のため編集委員会を置く。編集委員会については別に定める。
４．常任幹事会
常任幹事会は会長と常任幹事から構成され、会長がこれを招集し議長となる。常任幹事会は本会の運営に係わる事項を審議し、これを幹事会に提案する。事務局長と会計監査は、オブザーバーとして常任幹事会に出席することができる。
５．幹事会
幹事会は役員と幹事から構成され、会長がこれを招集し議長となる。幹事会は、常任幹事会が提案した本会の運営に係わる事項等を審議し、これを決定する。
６．事務局
事務局をおき、本会の会計事務、サーバー管理および名簿管理を行う。
７．役員および幹事の選出
会長は会員の直接選挙により会員から選出される。事務局長、会計監査、常任幹事は会長が幹事の中から指名し、委嘱する。幹事は常任幹事会によって推薦され、幹事会で決定される。会員は幹事を常任幹事会に推薦することができる。
８．選挙管理委員会
本会の選挙を公正に実施するため、選挙管理委員会を置く。選挙管理委員会については別に定める。
９．関連組織
学会に、光合成に密接にかかわる関連組織を置くことができる。関連組織については別に定める。
第６条　総会
１．招集・構成・議長
総会は会長が招集し、出席会員をもって構成する。議長は出席会員から選出される。
２．報告事項
幹事会は総会において次の事項を報告する。
１）前回の総会以後に幹事会で議決した事項
２）前年度の事業経過

３）当年度および来年度の事業計画
３．承認事項
幹事会は総会において次の事項を報告あるいは提案し、承認を受ける。
１）会計に係わる事項
２）会則の変更
３）その他の重要事項
第７条　会計
本会の会計年度は 1 月 1 日から 12 月 31 日までとする。当該年度の経理状況は、総会に報告され、その承認を受ける。経理は、会計監査によって監査される。本会の経費は、会費および寄付金による。
付則
第１　年会費は個人会員 1,500 円、賛助会員一口 50,000 円とする。
第２　本会則は、平成 14 年 6 月 1 日から施行する。
第３　本会則施行後第一期の会長、事務局長、常任幹事にはそれぞれ、第５条に定める規定にかかわらず、平成 14 年 5 月 31 日現在の会長、事務局担当幹事、幹事が再任する。本会則施行後第一期の役員および幹事の任期は、平成 14 年 12 月 31 日までとする。
第４　本会則の改正を平成 21 年 6 月 1 日から施行する。
第５　本会則の改正を平成 30 年 5 月 27 日から施行する。
第６　本会則の改正を令和 3 年 5 月 29 日から施行する。

日本光合成学会の運営に関する申し合わせ
１．幹事会：
幹事は光合成及びその関連分野の研究を行うグループの主宰者である等、日本の光合成研究の発展に顕著な貢献をしている研究者とする。任期は 4 年とするが、原則として再任されるものとする。
２．事務局：
事務局長の任期は 2 年とするが、本会の運営を円滑に行うため、約 5 期（10 年）を目途に再任されることが望ましい。
３．次期会長：
会長の引き継ぎを円滑に行うため、次期会長の選挙は任期の 1 年前に行う。
４．常任幹事会：
常任幹事会の運営を円滑におこなうため、次期会長は常任幹事となる。

日本光合成学会役員選出に関する申し合わせ
平成 27 年 5 月 27 日　幹事会
平成 30 年 5 月 26 日　幹事会
１．選挙管理委員会
　本会の選挙を公正に実施するため、選挙管理委員会を置く。選挙管理委員 2 名は常任幹事会が幹事会に推薦し、決定する。選挙管理委員の任期は 2 年とし、再任を妨げない。選挙管理委員の互選により委員長を選出する。
２．会長　［会則第 5 条第 6 項］
（１）幹事および常任幹事による若干名の候補者の推薦方法
　幹事は、会長選挙に推薦する候補者としてふさわしい会員を 3 名連記で投票する。投票結果が上位の会員について、常任幹事会は、本人の意向を確認した上で、若干名を推薦候補者として決定する。選挙事務は事務局長が執り行う。
（２）会長選挙
　会長選挙の実施に当たっては、会員に推薦候補者を提示し、全会員による単記無記名投票を実施する。最高得票者を、次期会長とする。得票数が同数の場合は、抽選により決定する。選挙事務は選挙管理委員会が執り行う。

「光合成研究」　投稿規定

総則

1. 「光合成研究」（本報）は光合成に関連する諸分野における記事を掲載する。投稿論文として下記の 3 つのタイプを受け付ける。
「解説」：国際学術誌などに発表された該当分野の研究に関して近年の動向をより網羅的に広い視点で紹介する総説
「トピックス」：国際学術誌などに発表された研究内容で「解説」より狭い範囲の研究に焦点を当て紹介する総説
「研究紹介」：国際学術誌などの専門誌に掲載された原著論文の研究内容を原著論文の筆者が紹介する記事
2. 1 年に 3 回（4 月、8 月、12 月号）冊子体として発行し、電子版を光合成学会のホームページ上に公開する。
3. 原稿が E-mail において受付処理をされた日を以て受付日とし、編集委員が掲載可と判断した日を採択日とする。ただし原稿が本規定に合わない場合受け付けないことがある。
4. 投稿された原稿について、編集委員会は査読の可否を判断する。査読可と判断された原稿については、編集委員が適切な査読者を選んで査読を依頼し、査読結果に基づいて編集委員が掲載の可否を判断する。編集委員会が不適切と判断した場合には、査読なしで投稿された原稿を却下することがある。
5. 過去に査読を受けて掲載不可と判断された原稿を改訂して再投稿する場合には、編集委員と査読者宛に、各査読コメントを改訂稿にどのように反映したか、また反映しなかった場合はその理由を明確に記載し、投稿する原稿に添付する必要がある。
6. 掲載論文の著作権（冊子体および電子版）は日本光合成学会に属する。
7. 図やそこで使われる写真が過去論文として発表したものもしくは発表されたものであった場合は、それらの著作権問題を著者ら自身でクリアする必要がある。
8. 投稿に当たっては、全ての著者が投稿に同意し、かつ原稿の内容について責任を持たなければならない。また、全ての著者は代表著者が全著者を代表して原稿の掲載に関する事項を執り行うことに同意するものとする。

一般的事項

(1) Microsoft Word ファイルを基本とする。字数制限は設けないが、「解説」は A4 サイズ 6～8 ページ、「トピックス」、「研究紹介」は 4 ページ程度を目安にする。1 ページ当りの文字数は、図表を含めて 1800 字程度。日本語は MS 明朝、英数字は Times New Roman とする。
(2) 本文の最初に、日本語および英語での論文題名、著者所属機関名、氏名を記載する。
(3) 句読点は「 、 」「 。 」に統一する。
(4) 300 字程度の日本語要旨を作成すること。
(5) 参考文献、表、図のキャプションは、本文の後ろにつける。
(6) 本文中に図の大体の位置を指示する。（図を貼り付けてもよい。）

参考文献

(1) 参考文献は、本文中の該当箇所に、右上付きで、1、1,2、1–3 のように示す。
(2) 参考文献の表記は下記のとおりとする。著者が 5 名を超える際は、筆頭著者を記載しそれ以降の著者は et al.とすること。

雑誌例

1. Berthold, D. A., Babcock, G. T. & Yocum, C. F. A highly resolved, oxygen-evolving photosystem II preparation from spinach thylakoid membranes. EPR and electron-transport properties. *FEBS Lett*. **134**, 231-234 (1981).
2. Nanba, O. & Satoh, K. Isolation of a photosystem II reaction center consisting of D-1 and D-2 polypeptides and cytochrome *b*-559. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **84**, 109-112 (1987).

書籍例

3. Diner, B.A. & Babcock, G.T. In *Oxygenic Photosynthesis: The Light Reactions* (eds Ort, D.R. and Yocum, C.F.) 213-247 (Kluwer, 1996)

図／写真

(1) 図、写真はグレースケールでも良い場合には、グレースケールで作成する。カラーの図や写真を希望する場合には、カラーの図や写真を送付すること。図や写真の枚数によっては、編集委員会との相談により、PDF 版ではカラーになるが、冊子体ではグレーになる場合がある。
(2) jpg あるいは tiff 形式等で本文とは別ファイルとして送付すること。解像度は 300 dpi 程度とする。

日本光合成学会「光合成研究」編集委員会
2021 年 7 月 22 日改訂

幹事会名簿

秋本 誠志	神戸大学大学院理学研究科
粟井 光一郎	静岡大学学術院理学領域
池内 昌彦	東京大学大学院総合文化研究科
石北 央	東京大学大学院工学研究科
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
井上 和仁	神奈川大学理学部
伊福 健太郎	京都大学大学院生命科学研究科
梅名 泰史	名古屋大学シンクロトロン光研究センター
得平 茂樹	東京都立大学院理工学研究科
大岡 宏造	大阪大学大学院理学研究科
太田 啓之	東京工業大学生命理工学院
大友 征宇	茨城大学理学部
大政 謙次	東京大学大学院農学生命科学研究科
小川 健一	岡山県農林水産総合センター生物科学研究所
小俣 達男	名古屋大学大学院生命農学研究科
垣谷 俊昭	名古屋大学
菓子野 康浩	兵庫県立大学理工学部
柏山 祐一郎	福井工業大学環境情報学部
金井 龍二	埼玉大学
神谷 信夫	大阪市立大学複合先端研究機構
木下 俊則	名古屋大学トランスフォーマティブ生命分子研究所
熊崎 茂一	京都大学大学院理学研究科
栗栖 源嗣	大阪大学蛋白質研究所
小池 裕幸	中央大学理工学部
小林 康一	大阪府立大学高等教育推進機構
小林 正美	筑波大学大学院数理物質科学研究科
坂本 亘	岡山大学資源生物科学研究所
佐賀 佳央	近畿大学理工学理学科
櫻井 英博	早稲田大学
佐藤 公行	岡山大学
佐藤 直樹	東京大学大学院総合文化研究科
鹿内 利治	京都大学大学院理学研究科
篠崎 一雄	理化学研究所植物科学研究センター
嶋田 敬三	東京都立大学
沈 建仁	岡山大学異分野基礎科学研究所
杉浦 美羽	愛媛大学プロテオサイエンスセンター
杉田 護	名古屋大学遺伝子実験施設
杉山 達夫	名古屋大学
鈴木 祥弘	神奈川大学理学部
園池 公毅	早稲田大学教育学部
高市 真一	東京農業大学生命科学部
高橋 俊一	琉球大学熱帯生物圏研究センター
高橋 裕一郎	岡山大学異分野基礎科学研究所
高林 厚史	北海道大学低温科学研究所
田中 歩	北海道大学低温科学研究所
田中 寛	東京工業大学化学生命科学研究所
田中 亮一	北海道大学低温科学研究所
谷口 光隆	名古屋大学大学院生命農学研究科
民秋 均	立命館大学総合理工学院
田茂井 政宏	近畿大学農学部生物機能科学科
都筑 幹夫	東京薬科大学生命科学部
出羽 毅久	名古屋工業大学大学院工学研究科
寺内 一姫	立命館大学生命科学部
寺島 一郎	東京大学大学院理学系研究科
鞆 達也	東京理科大学理学部
仲本 準	埼玉大学大学院理工学研究科
永島 賢治	神奈川大学
成川 礼	東京都立大学大学院理学研究科
南後 守	大阪市立大学大学院理学研究科
西田 生郎	埼玉大学大学院理工学研究科
西山 佳孝	埼玉大学大学院理工学研究科
野口 航	東京薬科大学生命科学部
野口 巧	名古屋大学理学研究科
長谷 俊治	大阪大学蛋白質研究所
林 秀則	愛媛大学プロテオサイエンスセンター
華岡 光正	千葉大学大学院園芸学研究科
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	東京工業大学研究院化学生命科学研究所
日原 由香子	埼玉大学大学院理工学研究科
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
古本 強	龍谷大学農学部
牧野 周	東北大学大学院農学研究科
増田 真二	東京工業大学生命理工学院
増田 建	東京大学大学院総合文化研究科
松浦 克美	東京都立大学都市教養学部
松田 祐介	関西学院大学理工学部
真野 純一	山口大学農学部
皆川 純	基礎生物学研究所
宮尾 光恵	東北大学大学院農学研究科
宮下 英明	京都大学大学院地球環境学堂
宗景 (中島) ゆり	関西学院大学生命環境学部
村田 紀夫	基礎生物学研究所
本橋 健	京都産業大学総合生命科学部
本橋 令子	静岡大学学術院農学領域
山本 善治	岐阜大学応用生物科学部
矢守 航	東京大学大学院農学生命科学研究科
和田 元	東京大学大学院総合文化研究科

編集後記

今号の表紙は非常に珍しい“光合成をやめた植物「ホシザキシャクジョウ」”の写真を神戸大学の末次さんに提供いただきました。どのような適応を経て、光合成をやめるに至ったのか、次号での紹介が楽しみです。本編では、前号の表紙を飾った基礎生物学研究所の滝沢さんの反射光リモートセンシングについてのトピックス記事、解説特集では 5 月に開催された第 11 回日本光合成学会シンポジウム「酸いも苦いも乗り越えて:光合成と酸化還元」の発表者の方々の 3 報を掲載しています。

「光合成研究」では、研究紹介や解説記事を随時受け付けておりますので、奮ってご投稿ください。また表紙の写真や絵も募集していますので是非ご投稿ください。みなさまに様々な話題をお届けできるよう努めてまいります。本誌に関するご意見やご要望がございましたらご連絡ください。

編集長・宗景 ゆり（関西学院大学）

記事募集

日本光合成学会では、会誌に掲載する記事を会員の皆様より募集しています。募集する記事の項目は以下の通りです。

- トピックス：光合成及び関連分野での纏まりのよいトピックス的な記事。
- 解説：光合成に関連するテーマでの解説記事。
- 研究紹介：最近の研究結果の紹介。特に、若手、博士研究員の方からの投稿を期待しています。
- 集会案内：研究会、セミナー等の案内。
- 求人：博士研究員、専門技術員等の募集記事。
- 新刊図書：光合成関係、または会員が執筆・編集した新刊図書の紹介。書評も歓迎します。

記事の掲載を希望される方は、編集長の宗景（munekage@kwansei.ac.jp）までご連絡ください。

「光合成研究」編集委員会

編集長　宗景 ゆり（関西学院大学）
編集委員　高林 厚史（北海道大学）
編集委員　古本 強（龍谷大学）
編集委員　高橋 俊一（琉球大学）

日本光合成学会　2021年度役員

会長　久堀 徹（東京工業大学）
事務局長　園池 公毅（早稲田大学）
事務局　高林 厚史（北海道大学）　IT担当
常任幹事　牧野 周（東北大学）　年会 2018年
常任幹事　宮尾 光恵（東北大学）　年会 2018年
常任幹事　本橋 健（京都産業大学）　年会 2019年
常任幹事　菓子野 康浩（兵庫県立大学）
常任幹事　成川 礼（東京都立大学）　前編集長
常任幹事　矢守 航（東京大学）
常任幹事　藤田 祐一（名古屋大学）
常任幹事　沈 建仁（岡山大学）
常任幹事　宗景 ゆり（関西学院大学）　編集長
常任幹事　増田 真二（東京工業大学）　光生物学協会
常任幹事　粟井 光一郎（静岡大学）　WEB担当

会計監査　小俣達男（名古屋大学）
選挙管理委員　和田 元（東京大学）・増田 建（東京大学）

光合成研究　第 31 巻　第 3 号　（通巻 92 号）　2021 年 12 月 31 日発行

日　本　光　合　成　学　会
〒226-8503　横浜市緑区長津田町 4259 番地 R1-8
東京工業大学 科学技術創成研究院 化学生命科学研究所　久堀徹 研究室内
TEL : 045-924-5234
FAX : 045-924-5268
e-mail : jspr@photosyn.jp
ホームページ : http://photosyn.jp/
郵便振替口座　加入者名：日本光合成学会　口座番号：00140-3-730290
銀行振込の場合　ゆうちょ銀行、０１９店 (ゼロイチキュウと入力)、当座、0730290
名前：ニホンコウゴウセイガッカイ