光合成研究

第 33 巻　第 1 号（通巻 96 号）2023 年 4 月

Vol. 33　NO. 1　April 2023

JOURNAL OF THE JAPANESE SOCIETY OF PHOTOSYNTHESIS RESEARCH

新会長のご挨拶　沈　建仁（岡山大）　2

集会案内　第 13 回日本光合成学会年会およびシンポジウム開催のお知らせ　4

トピックス　葉緑体同士の相互作用を人工的に誘発するオルガネラグルー技術の開発
市川　晋太郎　他（宇都宮大）　6

研究紹介　チオレドキシン様タンパク質による葉緑体内の酸化制御
福士 結香　他（東工大）　13

解説特集　「シアノバクテリア光合成研究の最前線」

序文　古本　強（龍谷大）　22

解説　光合成が始まる瞬間の代謝機構
田中 謙也　他（神戸大）　23

解説　シアノバクテリアの基礎研究から社会実装へ
小山内 崇　（明治大、シアノロジー（株））　34

表紙の紹介　イシクラゲを使用した「生きている美術作品」井原宏蕗（彫刻家／東京藝大）　41

若手の会特別企画　第 17 回　「（続）家族で海外留学」　榎本　元（電通大）　42

報告記事　藍藻の分子生物学 2022 開催報告　寺内　一姫（立命館大）　44

報告記事. 藍藻の分子生物学 2022 参加報告　馬場　真里（名古屋大）　45

報告記事　第 2 回　原核光合成生物シンポジウム　開催報告
塚谷　祐介　他（海洋研究開発機構）　47

報告記事　第 25 回光合成学会若手の会セミナー開催報告　神保 晴彦（東京大）　48

報告記事　光合成学会若手の会　第 25 回セミナーに参加して　今泉 滉（京都大）　49

報告記事　若手の会の会長交代のご報告　神保　晴彦（東京大）　50

報告記事. 若手の会の新会長のご挨拶　嶋川　銀河（関西学院大）　50

集会案内　第 11 回 International Meeting «Photosynthesis and Hydrogen Energy Research for Sustainability – 2023»　51

事務局からのお知らせ　52

日本光合成学会会員入会申込書　53

日本光合成学会会則　54

「光合成研究」投稿規定　56

幹事会名簿　57

編集後記・記事募集　58

「光合成研究」編集委員・日本光合成学会 2023 年度役員　59

賛助法人会員広告

新会長のご挨拶

日本光合成学会会長

沈　建仁（岡山大学　異分野基礎科学研究所）

2023 年より 2 年間、久堀徹前会長の後任として、日本光合成学会の 6 代目の会長をお引き受けしました。何卒宜しくお願い致します。

日本光合成学会は、2009 年 5 月 30 日の日本光合成研究会の総会の際に学会への組織替えが提案され、会員の投票で承認されて誕生しました。私は、光合成研究会に参加したりしなかったりで、ただの会員でしたが、当時研究会のままで活動を続けるか、学会として体制を整えるか、熱い議論があったと伺っています。その後、歴代の 5 人の会長、初代の事務局長の鹿内利治さんと現在の事務局長の園池公毅さんのご尽力で、国際的にもまれな、立派な光合成学会に成長しました。しかも、研究会の伝統を守り、極めて安い会費のまま会員の協力で各種行事を行ってきたので、誰でも気軽に入れる学会になっています。

学会の主な行事は年会の開催と機関誌の発行です。年会は 5 月末か 6 月初めに開催され、その時々のトピックスを集めたシンポジウムやポスター発表が行われ、優秀ポスター発表賞も授与されます。それに合わせて若手の会の活動も活発に行われています。また、和文機関誌「光合成研究」を発行し、こちらも歴代の編集長の熱意で、毎号素晴らしい内容で提供されています。Web 版光合成事典及びスペクトル等のデータは、初学者の勉強、学生のレポート作成から論文執筆まで、さまざまなところで活用されています。Wikipedia とは異なり、きちんと研究者同士の査読によって内容確認が行われていて、必要に応じて記載内容の更新も行われていますので、今後も安心してご利用ください。さらに、元会長の高橋裕一郎さん、事務局長の園池公毅さん、常任幹事の古本強さんのご尽力で、日本光合成学会が編集する教科書「光合成」も 2021 年に刊行されました。そして学会のホームページは、常任幹事の栗井光一郎さんを中心とする皆さんのおかげで、随時新しい情報を提供しています。

このように、これまで 5 代の会長の下で学会としては十分な体制が整いました。私の役割は、このように順調に成長した光合成学会を間違いなく次世代に引き継ぐことだと思っています。世界中を大混乱に陥れた COVID-19 が蔓延してからほぼ 3 年が経過し、年会のオンライン化等、当学会も久堀徹前会長のリーダーシップの元、様々な対策で乗り越えてきました。そして今、ウィズコロナが常態化するなか、当学会も対面年会の開催など新しい体制が動き出します。2023 年の年会は、6 月 3 日（土）－ 4 日（日）に名古屋大学で、藤田祐一常任幹事を中心に対面で開催されます。2024 年で

は、9 月 18 日（水）－ 21 日（土）に第 2 回アジア・オセアニア国際光合成学会が神戸で開催される予定です。そのため、2024 年の年会は単独では開催せず、アジア・オセアニア国際光合成学会に合わせて開催することが決まっています。そして「光合成研究」はこれまで年 3 回の発行から、2023 年から年 2 回の発行になります。1 回の発行分が少なくなりますが、掲載内容がより洗練されたものになるよう、会員の皆様からの投稿をお待ちしております。

光合成の研究分野には、化学・工学から生態学までまれに見る異分野研究者が集まっています。当学会の活動は少しでもこれらの研究者に研究成果の発表、異分野間のコミュニケーション、交流を提供できれば幸いです。学会の活動がコロナ禍前よりも活発になるよう、会員の皆様のご理解と一層のご協力を頂きますよう、宜しくお願い申し上げます。

集会案内

第 13 回日本光合成学会年会およびシンポジウム

日時：2023 年 6 月 3 日（土）13:00〜4 日（日）12:30

会場：名古屋大学　東山キャンパス　野依記念学術交流館

https://www.nagoya-u.ac.jp/access-map/index.html

参加費：一般（会員）2,000 円、一般（非会員）3,000 円、学生 1,000 円（会員・非会員とも）

＊参加費は下記に 5 月 15 日までに振込みをお願いします（振込み手数料は本人負担でお願いします）。

ゆうちょ銀行：店名　０１９（ゼロイチキュウ）

普通　０７３０２９０

名義　ニホンコウゴウセイガッカイ

郵便振替口座：日本光合成学会　００１４０－３－７３０２９０

参加申込：学会 HP より参加申込（締切り 2023 年 5 月 15 日（月）、要旨提出も同日締切り）

発表形式：ポスター（非会員の参加者も発表可能）

6 月 3 日（土）

13:00〜15:20

シンポジウム 1　　「多様な時間スケールから見る光合成生物」

（オーガナイザー：藤田祐一・山本治樹）

光合成は、フェムト秒単位の光エネルギー吸収に始まり、ピコ秒からマイクロ秒単位の電子伝達、マイクロ秒から秒単位の酵素反応、分から日単位の遺伝子発現制御、細胞分裂や成長、年単位の世代交代や変異蓄積、億年単位での生物進化といった時間的に大きな幅をもった複合的な過程として捉えることができる。本シンポジウムでは、フェムト秒（10^{-15} s）から 10 億年（10^{16} s）という 10 の 31 乗のダイナミックレンジで光合成生物を考えてみたい。

「フェムト秒〜ミリ秒時間スケールで見る光合成：１分子分光法で探る光捕集機構」　近藤徹（東工大）

「緊縮応答による時間スケールの葉緑体代謝・光合成の制御」　増田真二（東工大）

「遺伝子から紐解く光合成とバクテリアと地球の共進化」　延優（産総研）

「宇宙・地球進化の時間スケールから見る光合成生物の多様性」　松尾太郎（名大）

15:30〜16:30　　ポスタートーク
16:30〜18:30　　ポスターセッション
18:30〜20:00　　ミキサー（ポスター会場）

6 月 4 日（日）
9:00〜11:40
シンポジウム 2　　「樹木の光合成」　　（オーガナイザー：野口航・彦坂幸毅）

ふだん目にする葉の多くは樹木の葉であり、四季の変化を樹木の葉の色から感じとることも多い。樹木は陸域生態系の主たる一次生産者として地球環境に大きく影響するとともに、炭素貯留の役割も担っている。また、樹木の葉は一般的に草本種の葉よりも寿命が長く、葉が丈夫で、光合成能力が低いなど、草本種とは大きく性質が異なる。針葉樹などの裸子植物では光合成電子伝達の下流で FLV が機能しうることも知られている。このシンポジウムでは生態学や森林科学などマクロ分野の視点から、樹木の光合成の多様で興味深い研究例を紹介する。

「オゾンに対する光合成応答」　　渡辺誠（東京農工大）
「都市における環境ストレスに対する樹木の光合成応答」　　半場祐子（京都工繊大）
「ポリアミンと光合成」　　坂田剛（北里大）
「針葉樹が明らかにする光呼吸の進化」　　宮澤真一（森林総研）

11:40〜12:30　　総会・授賞式
12:30　　閉会

世話人
藤田祐一、山本治樹、野口巧、加藤祐樹

第 26 回光合成学会若手の会セミナー

2023 年 6 月 4 日(日)　13:30〜17:00 (13:10〜受付開始) ※
名古屋大学（会場未定）
13:30〜17:00　　若手の会セミナー
世話人：嶋川銀河・加藤優太
※開始・終了時間は、今後若干の変更を生じる可能性がございます。
https://sites.google.com/site/photosynwakate/home/

トピックス

葉緑体同士の相互作用を人工的に誘発するオルガネラグルー技術の開発

[1] 宇都宮大学バイオサイエンス教育研究センター
[2] 宇都宮大学大学院地域創生科学研究科
市川　晋太郎[1,2]、児玉　豊[1,2,*]

葉緑体は、光や温度などの周囲の環境変化に応じて、細胞内の配置や互いの距離を変える。このような葉緑体の挙動の変化は、光合成の最適化に寄与すると考えられている。この挙動変化の意義を理解するためには、葉緑体の挙動を人工的に制御することが有効な手法と思われる。しかし、葉緑体の挙動を人工的に変えることは難しい。本稿では、環境依存性の葉緑体の挙動変化の概説に加えて、生きた植物細胞内で葉緑体同士の相互作用を人工的に誘発できる新しい技術であるオルガネラグルーについて紹介する。

1. はじめに

植物は目まぐるしく変化する周囲の環境に対し、様々な生理現象によって適応する。その例として、葉緑体が光や温度によって細胞内配置やお互いの距離を変える現象が知られている（葉緑体の定位運動や凝集現象）。

本稿では、周囲の環境によって変化する葉緑体の挙動（細胞内配置や相互作用）について概説しながら、筆者らが開発した葉緑体同士の相互作用を人工的に誘発するオルガネラグルー技術について紹介する。

2. 周囲の環境に応じて細胞内配置を変化させる葉緑体

葉緑体の挙動は古くから研究されている。たとえば、1908 年には Gustav Senn 博士によって葉緑体の定位運動が詳しく報告されている[1]。葉緑体の定位運動は、葉緑体が弱光に集合する反応（集合反応）、強光から逃げる反応（逃避反応）、暗黒条件で細胞の接着面に移動する反応（暗黒定位運動）、低温下において弱光から逃げる反応（寒冷逃避反応）など、複数の反応に分類することができる。近年、葉緑体定位運動は分子生物学的に解析され、その生理学的な意義も明らかになってきた。集合反応を誘導できないシロイヌナズナの *jac1* 変異体は、弱光条件下では光合成を効率よく行うことができないため、植物バイオマスが減少する[2]。また、逃避反応を起こせないシロイヌナズナの *phot2* 変異体や *chup1* 変異体は、強光条件下では光ダメージを回避することができないため、葉が退色してしまう[3]。暗黒定位運動の生理学的な意義は未だにわかっていないが、様々な植物種でその反応が保存されている[1,4]。寒冷逃避反応については、1908 年の Senn 博士による報告以降、長らく研究が行われていなかったが、筆者の研究グループが 2008 年頃からゼニゴケ等を材料にして研究している[5,6]。ゼニゴケの寒冷逃避反応を誘導できない *phot* 変異体は、低温・弱光下において光ダメージを受けていた[6]。このことから、寒冷逃避反応は低温下における葉緑体の光阻害を軽減することが判明した。また興味深いことに、低温下で寒冷逃避反応が起こる際には、葉緑体同士が相互作用する（葉緑体の凝集現象）[7,8]。このような低温下における葉緑体の凝集現象は、ホウライシダ・ゼニゴケ・イチイなどで

*連絡先 E-mail: kodama@cc.utsunomiya-u.ac.jp

観察されており[5,7,8]、ごく最近ではサボテンの茎節組織でも確認されている[9]。しかし、その意義はよくわかっていない[5,7,8,9]。

このように、植物は光強度や温度に応じて細胞内での葉緑体挙動を変化させることで環境に適応していると考えられるが、葉緑体の挙動変化の詳細については、明らかでないことも多い。さらなる研究の発展には、葉緑体の挙動を人工的に改変できる新しい技術が必要と考えられる。そこで筆者らが思いついたのが、タンパク質間相互作用イメージングに用いられる二分子蛍光補完（BiFC：Bimolecular Fluorescence Complementation）法における蛍光タンパク質断片の自己会合反応を用いた方法である。

3.　葉緑体配置を人工的に制御する技術の開発

3.1 二分子蛍光補完（BiFC：Bimolecular Fluorescence Complementation）

ご存知の読者も多いと思うが、まずは簡単にBiFC法について説明したい。BiFC法は、生体内で2つのタンパク質の相互作用を解析する方法である。BiFC法を使用する際は、相互作用を解析したい目的の2つのタンパク質に、分割した蛍光タンパク質断片（BiFC断片：N末端断片とC末端断片）を融合してそれぞれを細胞内で共発現させる。目的のタンパク質同士が相互作用すると、非蛍光性だった２つのBiFC断片が会合することによって蛍光タンパク質の立体構造が再構築され、その蛍光を観察することでタンパク質間相互作用を調べることができる[10,11]。BiFC法は、実験手順の分かりやすさから、タンパク質間相互作用を解析できる手法として植物科学分野でも広く利用されている。

3.2 不可逆的なBiFC反応

あまり知られていないBiFC反応の原理を具体例を示してもう少しだけ詳しく説明したい。BiFC法では、たとえば、11本のβ鎖から成るGFP変異体（mVenusなど）を、7本のβ鎖で構成されるN末端断片（1–154アミノ酸）と、4本のβ鎖で構成されるC末端断片（155–239アミノ酸）の2つに分割して使用する[11]。N末端断片とC末端断片とが会合するBiFC反応の際には、N末端断片の7番目のβ鎖がC末端断片の2つのβシート（8-9番目のβ鎖と10-11番目のβ鎖）の間に鍵と鍵穴のように挿入され、立体構造が再構築される[12]。樽のような形をした蛍光タンパク質の立体構造の内側は疎水性であるため、N末端断片とC末端断片が目的のタンパク質間相互作用によって近接する場合、それぞれの疎水性領域が互いに引き寄せ合い、複数の水素結合によって立体構造が安定化する。この疎水性由来の相互作用と水素結合が強固なことから、再構築した蛍光タンパク質は、元の2つのBiFC断片には戻ることができない[10]。つまり、BiFC反応は不可逆的に起こる。またタンパク質間相互作用の解析に使用されるBiFC法であるが、目的のタンパク質同士が結合しなくても、融合したBiFC断片がランダムに衝突して自己会合することがある[11]。この自己会合は、想像よりも高頻度で起こり、偽陽性蛍光を生じる原因となるため、一般的なタンパク質間相互作用解析では望ましくない反応である[11]。これを回避して実験する方法は、本稿の内容と異なるため、以前に発表した総説あるいは和文解説を参照していただきたい[11,13]。

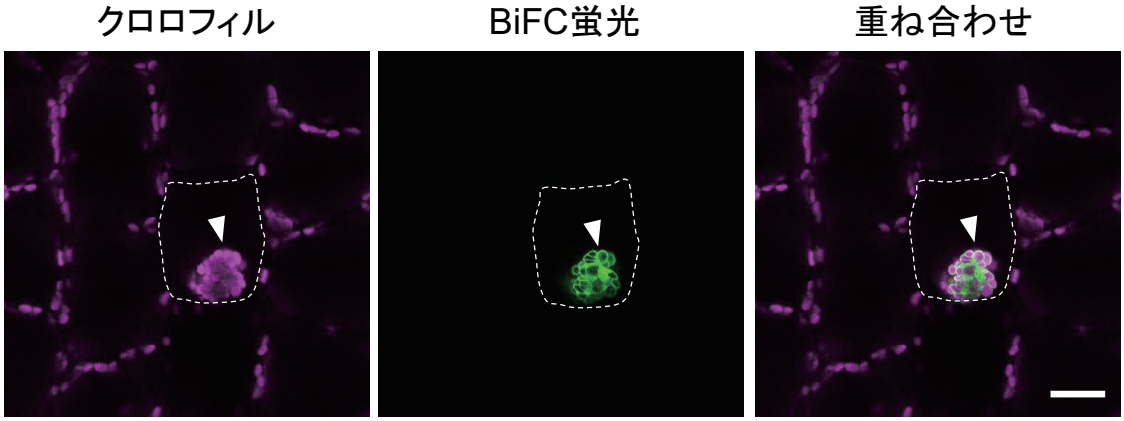


図 1. BiFC 基盤オルガネラグルーによって誘発された葉緑体の凝集体形成
オオカナダモ細胞で cTP-VN154 と VC155 を共発現させて誘発した葉緑体の凝集体。葉緑体を示すクロロフィル自家蛍光をマジェンタ色、cTP-VN154 と VC155 で再構築された蛍光タンパク質から発せられた BiFC 蛍光を緑色で示した。またクロロフィル蛍光と BiFC 蛍光を重ね合わせた画像を右に示した。白い破線はパーティクルボンバードメントで遺伝子が導入された細胞の輪郭を示し、矢尻は凝集した葉緑体を示す。スケールバーは 25 μm を示す。

3.3 BiFC 断片を利用して開発したオルガネラグルー

筆者らは、最近、BiFC 断片を利用して葉緑体同士の相互作用を人工的に誘発する新しい技術「オルガネラグルー」を開発した（図 1）[14]。オルガネラグルーの開発過程では、BiFC 断片の性質を利用した 2 つの方法を検討した。

1 つ目の方法として、蛍光タンパク質 mVenus 由来の BiFC 断片（VN154 および VC155）の疎水性領域を利用した。BiFC 断片を葉緑体外包膜に局在させれば、BiFC 断片の疎水性領域が互いに引き寄せ合う性質によって、葉緑体の挙動を制御できると予想した。これを確かめるため、まずは VN154 を葉緑体外包膜に局在させてみた。葉緑体外包膜に局在する OEP7 タンパク質のトランジットペプチド（cTP）に VN154 を融合したもの（cTP-VN154）をパーティクルボンバードメント法で水生単子葉植物のオオカナダモ（*Egeria densa*）に発現させた。オオカナダモ細胞の葉緑体は良く発達していて観察しやすいことに加え、パーティクルボンバードメント法による一過性発現系が確立されているため、研究材料として使用した[15]。cTP-VN154 を発現したオオカナダモの細胞では、予想通り、葉緑体が糊で貼り付けられたような凝集体が形成された[14]。同様に、C 末端側断片（VC155）に cTP 配列を融合したタンパク質（cTP-VC155）をオオカナダモ細胞で発現させた。その結果、VN154 と同様に、葉緑体の凝集体が観察された[14]。cTP-mVenus を発現させた場合に葉緑体の凝集体が形成されなかったことから、cTP-VN154 や cTP-VC155 の剥き出しになった疎水性領域が葉緑体の相互作用に影響し、その結果、葉緑体が凝集したと考えられた。ただ、この方法では、葉緑体の凝集体の形成頻度が約 10%と低かったため、次にこれの向上を目指した。

2 つ目の方法として、BiFC 法の自己会合反応を利用した葉緑体の凝集体の形成を試みた。BiFC 断片を様々な組み合わせで細胞質や葉緑体外包膜に蓄積させ、どの組み合わせで葉緑体が凝集するかを検証した。その結果、葉緑体外包膜型 cTP-VN154 と細胞質型 VC155 を同時に発現させると、葉緑体が凝集体（図 1）を効率よく形成することがわかった（頻度：約 30%）[14]。

3.4 BiFC 基盤オルガネラグルーの推定分子メカニズム

cTP-VN154 と VC155 の共発現によって高頻度で葉緑体の凝集体を誘発できたが、その分子メカニズムの詳細は明らかになっていない。しかし、大腸菌内で発現した BiFC 断片のオリゴマー化[16]や GFP の分子シミュレーション[17]などの先行研

図 2. BiFC 基盤オルガネラグルーの推定分子メカニズム
cTP-VN154 と VC155 を用いたオルガネラグルーで生じると考えられる BiFC 断片の重合化の推定モデル。赤色で示した 8-9 番目の β シートと黄色で示した 10-11 番目の β シートが、互い違いになるように VN154 に挿入されることで、オリゴマー化が起こると予想している。

究を基にすれば、細胞質に蓄積する VC155 が各葉緑体の外包膜に局在する VN154 を橋渡しすることで、葉緑体周辺でオリゴマーを形成していると推測される。おそらく、VC155 の 2 つの β シート（8-9 番目の β 鎖と 10-11 番目の β 鎖）がそれぞれ異なる VN154 に互い違いになるように挿入されていると想像している（図 2）。オルガネラグルーの改良のためには、この分子メカニズムの解明が必要と考えられる。

3.5 葉緑体の凝集体に含まれるペルオキシソームおよびミトコンドリア

葉緑体は、ペルオキシソーム・ミトコンドリア・核などと相互作用することが知られていたため[18,19]、オルガネラグルーによって形成された葉緑体の凝集体にこれらのオルガネラが含まれる可能性を調べた。その結果、葉緑体の凝集体には、ペルオキシソームおよびミトコンドリアが含まれ、核は含まれていなかった（図 3）[14]。葉緑体・ペルオキシソーム・ミトコンドリアの 3 種のオルガネラは光依存的に互いの接触面積を増加させ、光呼吸を制御することが知られる[18,20,21]。したがって、オルガネラグルーは、葉緑体同士の相互作用だけでなく、葉緑体・ペルオキシソーム・ミトコンドリア間の相互作用にも影響を及ぼす可能性が示唆された。

4.　オルガネラグルーによる代謝物の変動

BiFC 断片を利用したオルガネラグルーの開発後、シロイヌナズナやタバコにおいて赤色蛍光タンパク質 mCherry で誘発されるオルガネラグルーを偶然にも見出したため、これも簡単に紹介する[22]。推定される分子メカニズムは紙面の都合でここでは割愛するが、mCherry を葉緑体外包膜に局在させたところ、驚くことに、葉緑体の凝集が誘発された。一方、sfGFP や mVenus を葉緑体外包膜に局在させても、葉緑体の凝集体は確認されなかった。mCherry 基盤オルガネラグルーで誘発した葉緑体の凝集体にも、BiFC 基盤オルガネラグルーと同様に、ペルオキシソームおよびミトコンドリアが含まれていた。そこで光呼吸への影響を検証するため、葉緑体の凝集体を形成したシロイヌナズナを用いてメタボローム解析を行った。その結果、オルガネラグルーによって、含有量が変化した代謝産物には、葉緑体・ペルオキシソーム・ミトコンドリア間でやりとりされるグリシン・グリセリン酸・セリンが含まれていた。オルガネラグルーによって 3 種のオルガネラ間の正常な相互作用が乱され、代謝産物の含有量が変化したと考えられる。

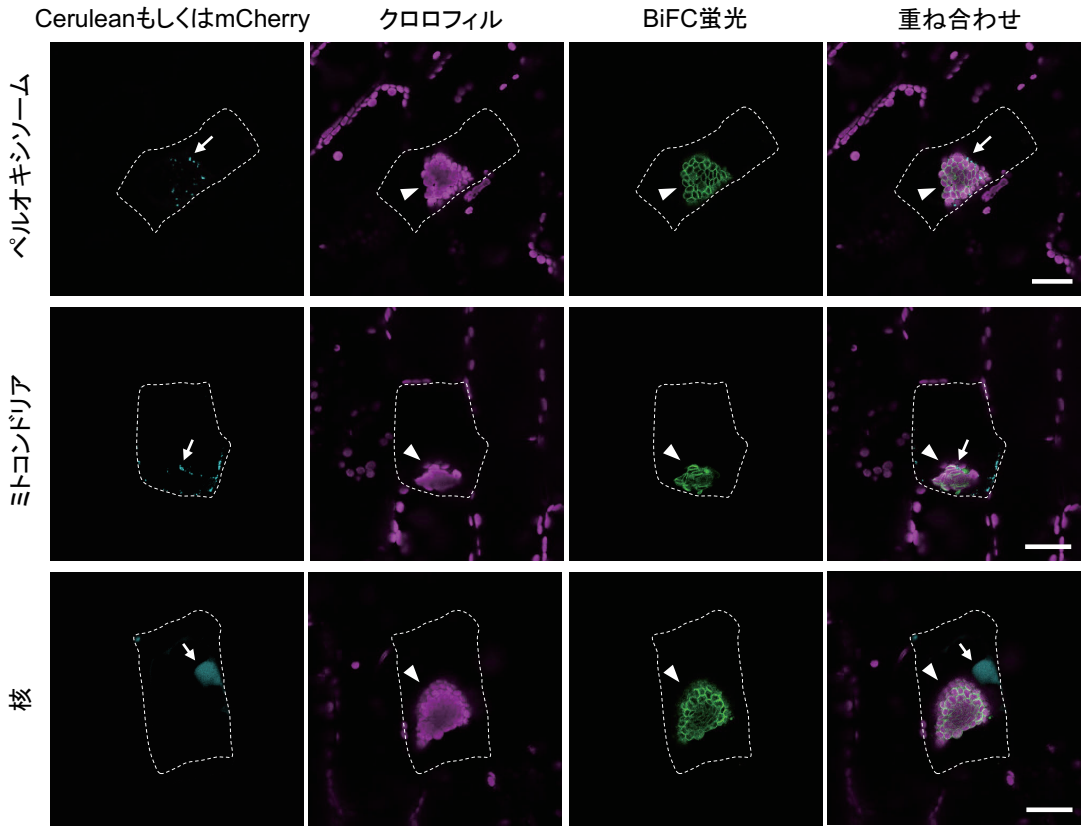


図 3. 葉緑体の凝集体に含まれるペルオキシソームおよびミトコンドリア
cTP-VN154 と VC155 を用いたオルガネラグルーによって葉緑体凝集体を誘発すると同時に、蛍光タンパク質 Cerulean を用いてペルオキシソーム、mCherry を用いてミトコンドリアおよび核を可視化し、シアン色で示した。葉緑体を示すクロロフィル自家蛍光をマジェンタ色、cTP-VN154 と VC155 で再構築された蛍光タンパク質から発せられた BiFC 蛍光を緑色で示した。また各オルガネラ蛍光とクロロフィル蛍光、BiFC 蛍光を重ね合わせた画像を右に示した。白い破線はパーティクルボンバードメントで遺伝子が導入された細胞の輪郭を示し、矢印は蛍光タンパク質で標識された各オルガネラを、矢尻は凝集した葉緑体を示す。スケールバーは 25 µm を示す。

5.　おわりに

葉緑体同士の相互作用を人工的に誘発するオルガネラグルー技術を開発し、オルガネラを解析する手法の新しいコンセプトを発信できたと考えている。将来、新たな開発や改良によって、オルガネラグルー技術が発展し、葉緑体などの様々なオルガネラの挙動の更なる解明や、そのより詳しい生理学的意義の究明に少しでも貢献できることを願っている。

BiFC 断片の自己会合はタンパク質間相互作用解析において好ましくない反応であるが、結果として、その性質の逆手にとることができた。ただ技術的には、まだまだ未熟と言わざるを得ない。現在は、葉緑体の凝集体の形成を誘発したに過ぎず、「制御」と言うには時期尚早かもしれない。また、分子メカニズムに関しても不明な点が多く、これの解明が今後の課題である。

Received Feb 23, 2023; Accepted Mar 22, 2023; Published Apr 31, 2023.

参考文献

1. Senn, G. Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzen- Chromatophoren. Wilhelm Engelmann, Leipzig (1908).
2. Gotoh, E., et al. Chloroplast accumulation response enhances leaf photosynthesis and plant biomass production. *Plant Physiol.* **178**, 1358-1369 (2018).

3. Kasahara, M., et al. Chloroplast avoidance movement reduces photodamage in plants. *Nature* **420**, 829-832 (2002).
4. Wada, M. Chloroplast and nuclear photorelocation movements. *Proc. Jpn. Acad., Ser.* **92**, 387-411 (2016).
5. Kodama, Y., et al. Low temperature-induced chloroplast relocation mediated by a blue light receptor, phototropin 2, in fern gametophytes. *J. Plant Res.* **121**, 441-448 (2008).
6. Fujii, Y., et al. Phototropin perceives temperature based on the lifetime of its photoactivated state. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **114**, 9206-9211 (2017).
7. Tanaka, A. Photosynthetic Activity in Winter Needles of the Evergreen Tree *Taxus cuspidata* at Low Temperatures. *Tree Physiol.*, **27**, 641−648 (2007).
8. Tanaka, H., et al. Chloroplast Aggregation during the Cold-Positioning Response in the Liverwort *Marchantia polymorpha*. *J. Plant Res.* **130**, 1061−1070 (2017).
9. Kondo, A., et al. Morphological and antioxidant responses of *Nopalea cochenillifera* cv. Maya (edible *Opuntia* sp. “Kasugai Saboten”) to chilling acclimatization. *J. Plant Res.* **136**, 211–225 (2023).
10. Hu, C.-D., Chinenov, Y. & Kerppola, K. T. Visualization of interactions among bZIP and Rel family proteins in living cells using bimolecular fluorescence complementation. *Mol. Cell* **9**, 789-7984 (2002).
11. Kodama, Y. & Hu, C.-D. Bimolecular fluorescence complementation (BiFC): a 5-year update and future perspectives. *Biotechniques* **53**, 285-298 (2012).
12. Kodama, Y. & Hu, C.-D. An improved bimolecular fluorescence complementation assay with a high signal-to-noise ratio. *Biotechniques* **49**, 793-805 (2010).
13. 藤井雄太・児玉豊．誤解しない BiFC 法のすゝめ: 蛍光タンパク質を使ったタンパク質間相互作用イメージング．植物の生長調節 51 (1)，48-51 (2016).
14. Ichikawa, S., et al. Organellar Glue: A Molecular Tool to Artificially Control Chloroplast–Chloroplast Interactions. *ACS Synth. Biol.* **11**, 3190-3197 (2022).
15. Osaki, Y. & Kodama, Y. Particle bombardment and subcellular protein localization analysis in the aquatic plant *Egeria densa*. *PeerJ* **5**, e3779 (2017).
16. Isogai, M., et al. Structure and characteristics of reassembled fluorescent protein, a new insight into the reassembly mechanisms. *Bioorg. Med. Chem. Lett.* **21**, 3021-3024 (2011).
17. Reddy, G., Liu, Z. & Thirumalai, D. Denaturant-dependent folding of GFP. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **109**, 17832-17838 (2012).
18. Midorikawa, K., et al. Three-dimensional nanoscale analysis of light-dependent organelle changes in *Arabidopsis* mesophyll cells. *PNAS Nexus* **1**, pgac225 (2022).
19. Higa, T., Suetsugu, N., Kong, S. G., & Wada, M. Actin-dependent plastid movement is required for motive force generation in directional nuclear movement in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **111**, 4327-4331 (2014).
20. Bobik, K. & Burch-Smith, T. M. Chloroplast signaling within, between and beyond cells. *Front. Plant Sci.* **6**, 781 (2015).
21. Eisenhut, M., Roell, M.-S. & Weber, A. P. M. Mechanistic understanding of photorespiration paves the way to a new green revolution. *New Phytol.* **223**, 1762-1769 (2019).
22. Ishikawa, K., et al. Using the organelle glue technique to engineer the plant cell metabolome. *Plant Cell Rep.* 1-9 (2023).

Organellar Glue: An Artificial Control Technique of Chloroplast-Chloroplast Interactions

Shintaro Ichikawa[1,2] and Yutaka Kodama[1,2]

[1]Center for Bioscience Research and Education, Utsunomiya University

[2]Graduate School of Regional Development and Creativity, Utsunomiya University

研究紹介

チオレドキシン様タンパク質による葉緑体内の酸化制御

[1]東京工業大学　科学技術創成研究院　化学生命科学研究所
[2]東京工業大学　生命理工学院
福士 結香[1,2]、横地 佑一[1,2]、若林 憲一[1,2]、吉田 啓亮[1,2]、久堀 徹[1,2*]

葉緑体内には、光環境に応じて変化する酸化・還元状態に応じて、タンパク質の機能を調節しているレドックス制御機構が備わっている。この制御の鍵となるのは、チオレドキシン（thioredoxin; Trx）という還元力伝達タンパク質である。Trx は、日中、光合成電子伝達系由来の還元力を使い、標的タンパク質分子上のジスルフィド結合を還元し、通常、その活性を“オン”にする。逆に、活性を“オフ”にする因子は、長く未解明だった。近年、私たちの研究室は、“Trx 様タンパク質”が標的タンパク質の酸化因子であることを、生化学的に突き止めた。しかし、Trx 様タンパク質が、実際に“植物体内”で酸化因子として機能するかは実証されていなかった。本研究では、Trx 様タンパク質欠損株を解析することで、Trx 様タンパク質が植物体内でも、標的タンパク質の酸化因子として機能することを明らかにした。

1. はじめに

植物の葉緑体内には、常に変動する自然界の光環境に適応するために、様々な機能調節のしくみが備わっている。そのひとつである酸化還元（レドックス）制御は、標的酵素タンパク質の酸化還元状態を制御することで、その酵素活性を調節する分子機構である。このレドックス制御の鍵となる役割を担っているのが、還元力伝達因子であるチオレドキシン（thioredoxin; Trx）である。Trx は、活性部位に保存されたシステイン残基のペアを用いて、標的タンパク質との間でジチオール・ジスルフィド交換反応を行うことで、還元力を伝達する（図 1）。明所で光合成電子伝達系が駆動されると、フェレドキシン（ferredoxin; Fd）、フェレドキシン-チオレドキシン還元酵素（ferredoxin-Trx reductase; FTR）を介して Trx まで還元力が伝達され、還元された Trx が標的タンパク質を還元する [1]。Trx の標的となるタンパク質は、代謝に関わる酵素や、葉緑体型 ATP 合成酵素など様々である。これらの酵素は、Trx によって還元されることで、通常、活性型になる [2,3]。逆に、還元力が供給されない暗所では酸化され、不活性型になる。すなわち、葉緑体内のレドックス制御システムは、光合成の電子伝達反応と代謝反応とを直結させることで、光環境の変化に応じた葉緑体内の様々な機能調節を行っていると考えられている（図 1）。葉緑体内の Trx には、標的選択性や存在量が異なる 5 種類のサブタイプ（Trx-*f*, -*m*, -*x*, -*y*, -*z*）が存在する [4]。たとえば、カルビンベンソン回路を構成する酵素フルクトース 1,6 ビスフォスファターゼ（fructose-1,6-bisphosphatase; FBPase）や、ルビスコの活性化に関わるルビスコアクチベース（Rubisco activase; RCA）といった標的タンパク質は、それぞれ特異的な Trx サブタイプによって還元される [2-5]。Trx による酵素の活性化という、このような代謝機能を“オン”にする還元側のレドックス制御については、これまでに様々な知見が蓄積されてきた。さらに、私たちの最近の研究で、自然界のように周辺環境が常に変化する場では、植物が効率よく生育するために、レドックス制御が必須であることも分かっている。たとえば、Trx の標的タンパク質であるリンゴ酸脱水

*連絡先 E-mail: toru.hisabori@gmail.com

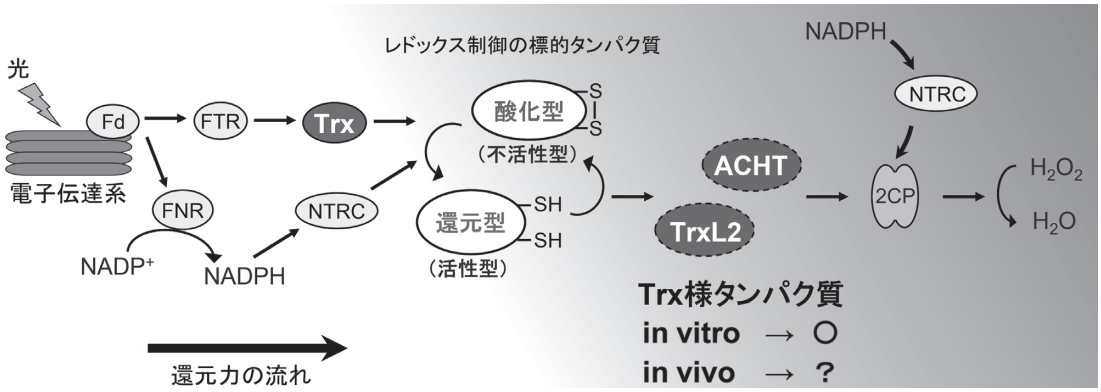


図 1. 葉緑体内のレドックス制御システムの模式図
日中、光合成電子伝達系由来の還元力は、フェレドキシン（ferredoxin; Fd）とフェレドキシン-チオレドキシン還元酵素（ferredoxin-Trx reductase; FTR）を介してチオレドキシン（thioredoxin; Trx）まで伝達される。還元された Trx は標的タンパク質を還元し、その機能をオンにする。還元力が形成されなくなる暗所では、Trx 様タンパク質（thioredoxin-like2; TrxL2, atypical Cys His-rich thioredoxin; ACHT）は、還元型となった標的タンパク質を酸化し、2-システインペルオキシレドキシン（2-cysteine peroxiredoxin; 2CP）を介して、過酸化水素に還元力を伝達すると考えられている。しかし、Trx 様タンパク質が酸化因子として機能するかどうかは、これまで、in vitro の生化学実験でしか確かめられていなかった。図は文献 9 より引用改変。FNR: フェレドキシン-$NADP^+$ オキシドレダクターゼ（ferredoxin-$NADP^+$ oxidoreductase）、NTRC: NADPH-Trx 還元酵素 C（NADPH-Trx reductase C）

素酵素（malate dehydrogenase; MDH）のレドックス制御部位を欠損させ、常に活性型を示すよう改変した MDH を発現するシロイヌナズナ変異株は、変動光下で生育阻害を示すようになる [6]。このことは、光環境の変化に応じて、適切に酵素の機能を“オフ”できることこそ、レドックス制御の真の意義であることを意味している。しかし、このような重要性にもかかわらず、“酸化側”の制御に関する研究はほとんど手つかずで、オフを担う因子さえ、長く未解明のままだった。

しかし、2018 年以降に私たちの研究室は、ついに酸化因子の正体を突き止めた。In vitro の生化学研究を通して、thioredoxin-like2 （TrxL2）と atypical Cys His-rich thioredoxin （ACHT）という Trx 様タンパク質が、代謝に関わる Trx 標的タンパク質の酸化を担う因子であることを明らかにしたのである [7,8]。ACHT と TrxL2 は、標的タンパク質を酸化し、標的タンパク質から受けとった還元力を 2-cysteine peroxiredoxin（2-Cys Prx）を介して、最終的に過酸化水素に伝達すると考えられる（図 1）。しかし、これらの Trx 様タンパク質が、実際に、植物体内で、酸化因子として機能するかどうかは、証明されていなかった。

そこで本研究では、Trx 様タンパク質が“植物体内”で酸化因子として機能することを明らかにするために、ACHT または TrxL2 を欠損したシロイヌナズナの作製と、植物体内での標的タンパク質のレドックス状態の解析を試みた。また、葉緑体内には、Trx が関わる制御経路とは別に、NADPH-Trx 還元酵素（NADPH-Trx reductase C; NTRC）が関わるレドックス制御経路も存在する（図 1）。NTRC も Trx と同じく還元力伝達因子であり、NADPH 由来の還元力を標的タンパク質に伝達するので [10]、NTRC と Trx 様タンパク質の多重欠損株を用いた解析を行い、Trx 様タンパク質が葉緑体レドックスバランスの制御にどのように関わっているのかの検証も行った。

2. Trx 様タンパク質欠損株の作製

Trx や Trx 様タンパク質の植物体内でのはたらきを調べるため、ゲノム編集によってこれらのタンパク質を欠損したシロイヌナズナを作出した（図 2A）。葉緑体中には、複数種類の Trx 様タンパク質が存在するが、本研究では、すでに in vitro での解析で酸化因子として同定されている 3 種類の Trx 様タンパク質（ACHT1、ACHT2、TrxL2.1）に注目し、それらの植物体内における役

割を調べた。CRISPR/Cas9 を用いたゲノム編集により、TrxL2.1 欠損株、および ACHT1 と ACHT2 を同時欠損した ACHT 欠損株を作出した。TrxL2.1 欠損株については、異なるコンストラクトを用いた 2 種類の株（TrxL2.1(1) 欠損株, TrxL2.1(2)欠損株）を作成した。

各タンパク質の欠損は、イムノブロット解析により確認した（図 2B）。ACHT1 は、緑葉でのタンパク質発現量や転写量が非常に少ないため [11]、イムノブロット解析では野生株での発現そのものが確認できなかった。そこで、本研究では、DNA シークエンスの解析の結果をもとに、ACHT 欠損株において ACHT1 は欠損しているものとして以降の研究を進めた。

3. Trx 様タンパク質欠損株における標的タンパク質のレドックス状態

このようにして作出した Trx 様タンパク質欠損株を用いて、植物を明所から暗所に移動させたときに、レドックス制御を受ける標的タンパク質が酸化される様子を調べた。植物は、あらかじめ暗所に置いた後、強光を照射し、標的タンパク質のレドックス状態を完全還元型にしてから再び暗所に移し、一定時間ごとにサンプリングを行った（図 3A）。標的タンパク質のレドックス状態は、チオール基修飾試薬である 4-acetamido-4’-maleimidylstilbene-2,2’-disulfonate（AMS）を用いて識別した。AMS は還元型のタンパク質にのみ結合するため、修飾後は酸化型よりも還元型の分子量のほうが大きくなる。この分子量の違いを利用して、還元型と酸化型のタンパク質を、非還元 SDS-PAGE における泳動度の違いとして識別できる。さらに、標的タンパク質特異的な抗体を用いたイムノブロット解析を行うことで、標的タンパク質自身のレドックス状態の経時的変化を調べた（図 3A）。

その結果、野生株と比較して、ACHT 欠損株では FBPase の酸化が遅くなっていた。また、TrxL2.1 欠損株では ATP 合成酵素の γ サブユニット（CF_1-γ）の酸化が遅くなっていた（図 3B,C）。これらの結果から、植物体内においても、Trx 様タンパク質がレドックス制御の標的タンパク質の酸化に関わっていることが示された。

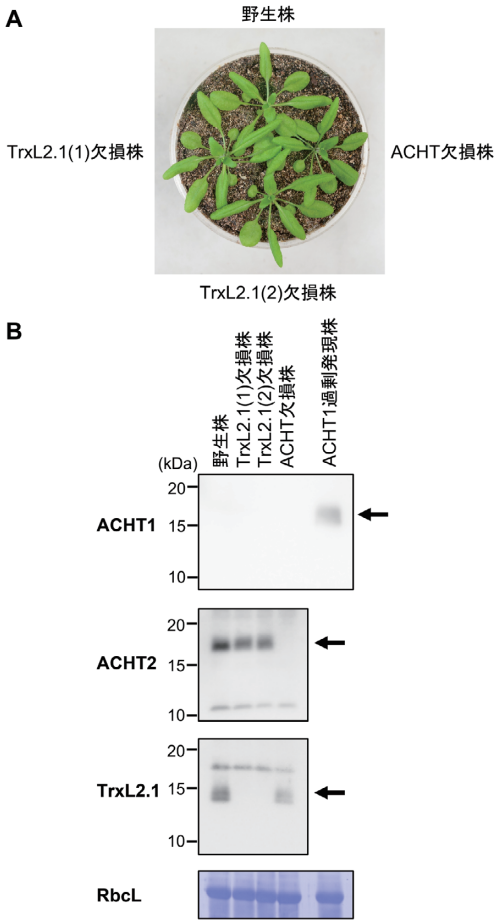


図 2. Trx 様タンパク質欠損株の作製
(A) Trx 様タンパク質欠損株の表現型。長日条件（明所 16 時間/暗所 8 時間）で 4 週間生育させた。(B) 葉抽出物を用いたイムノブロット解析による Trx 様タンパク質欠損の確認。矢印は目的のタンパク質を示す。ポジティブコントロールとして、ACHT1 過剰発現株を用いた。ローディングコントロールとして、Coomassie brilliant blue (CBB) 染色の ルビスコ大サブユニット（Rubisco large subunit; RbcL）を示す。(A), (B)はいずれも文献 12 より抜粋改変。

また、Trx-*f* が in vitro で標的タンパク質の酸化に関与するとの報告があるため [13]、私たちの研究室が以前に作製した Trx-*f* 欠損株 [14] を用いて、同様の酸化実験を行った。その結果、Trx-*f* 欠損株では RCA の酸化が遅くなることがわかった（図 3B, D）。以上の結果から、①Trx 様タンパク質（ACHT1, ACHT2, TrxL2.1）および Trx-*f* が葉緑体内の代謝に関わる酵素の酸化に関わっている

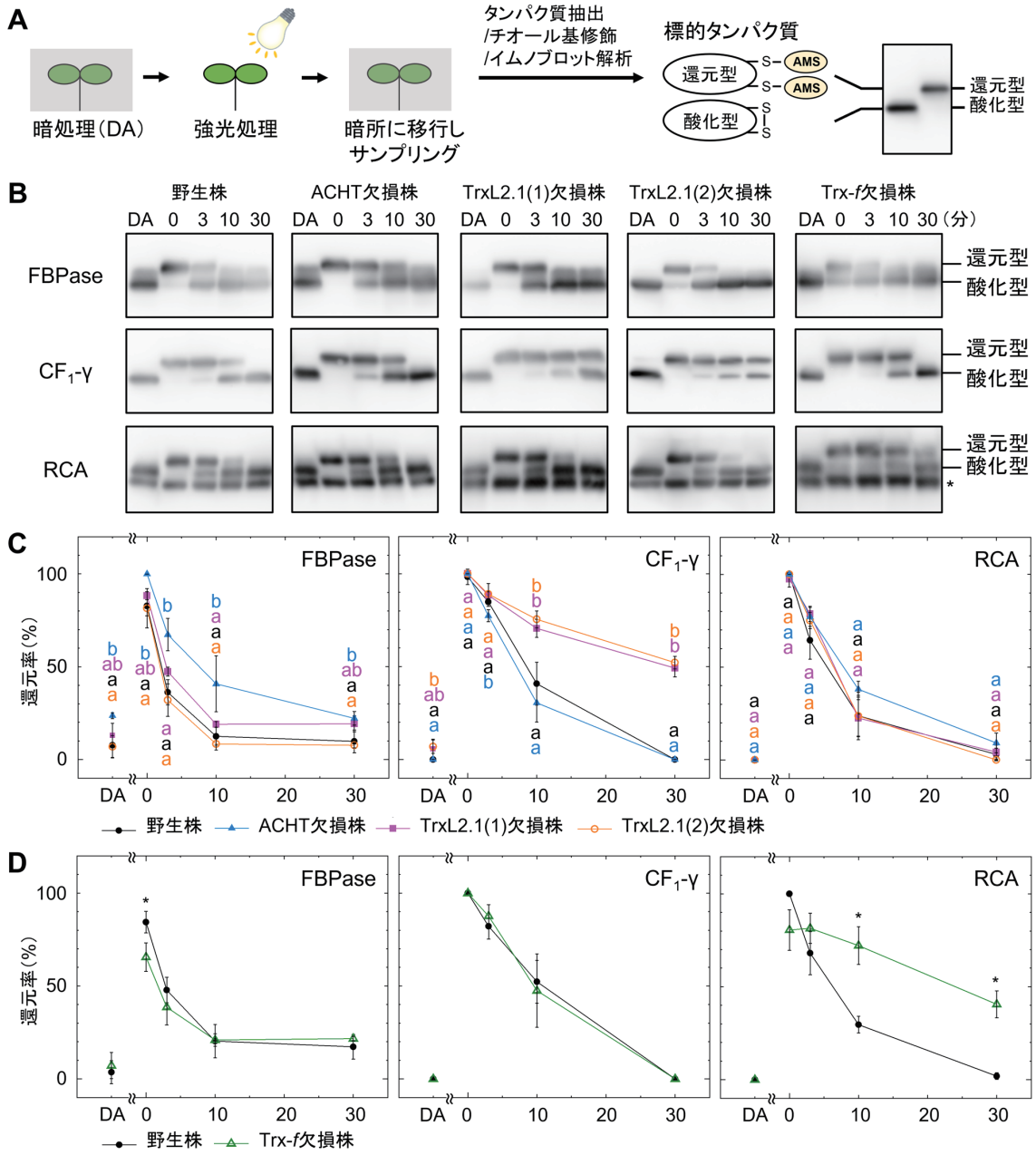


図 3.　Trx 様タンパク質欠損株における標的タンパク質の酸化

(A) 植物体内の標的タンパク質のレドックス状態の識別。葉から抽出した全タンパク質をチオール基修飾試薬 AMS（分子量 536.44）で標識し、イムノブロットによって目的タンパク質のレドックス状態を識別する。(B) Trx 様タンパク質欠損株と Trx-*f* 欠損株における標的タンパク質の酸化。*はレドックス感受性を示さない RCA アイソフォームを示す。(C, D) Trx 様タンパク質欠損株と Trx-*f* 欠損株における標的タンパク質の酸化還元状態の時間変化 (B)に示した各標的タンパク質のレドックス状態を定量し、反応時間に対してプロットした。還元率の算出式は、[還元型/（還元型+酸化型）×100] とした。エラーバーは標準偏差を示す（n=3）。図中の a, b, *は有意差を表す（(C) $p<0.05$; 一元配置分散分析とテューキー検定、（D）$p<0.05$; Welch の t テスト）。(B), (C), (D)はいずれも文献 12 より抜粋改変。

こと、②Trx 様タンパク質および Trx-*f* による標的タンパク質の酸化制御にも、還元側の制御と同じく標的選択性があること、が明らかになった。

4.　Trx 様タンパク質が葉緑体レドックスバランス全体に及ぼす影響

次に、標的の酸化因子として、Trx 様タンパク質が葉緑体レドックスバランス全体にどのように関与しているのかを調べるために、NTRC というタンパク質に着目した。NTRC は、葉緑体内における 2-Cys Prx への主要な電子供与体と考えられており、いくつかの Trx 標的タンパク質の還元にも関わることが知られている [15-21]。さらに、NTRC 欠損株は、葉緑体内のレドックスバランスが変化し、著しい生育阻害を示す [10,19-23]。そこで、NTRC 欠損株と Trx 様タンパク質欠損株を掛け合わせて多重欠損株を作製し、その表現型を解析することで、葉緑体レドックスバランス全体における Trx 様タンパク質が果たす役割を検証した。

その結果、NTRC/Trx 様タンパク質多重欠損株（NTRC/ACHT 欠損株、NTRC/TrxL2.1(1)欠損株）では、見た目の表現型および生重量ともに、野生株と同程度まで回復した（図 4A, B）。このことは、NTRC 欠損による生育阻害、および葉緑体内のレドックスバランスの不均衡には、Trx 様タンパク質が持つ酸化因子としての機能が強く関与していることを示唆している。

これまでの研究で、Trx 様タンパク質と NTRC は、還元力を受け渡す相手がともに 2-Cys Prx であるという共通点があることがわかっている。2-Cys Prx は、Trx 様タンパク質や NTRC から受け取った還元力を用いて、過酸化水素を還元することで、生体を酸化ストレスから保護する役割を持つ [25]。したがって、Trx 様タンパク質の欠損によって NTRC 欠損の表現型を回復できるという本結果は、Trx や Trx 様タンパク質を介した経路と、NTRC を介した経路が、2-Cys Prx によってリンクしていることを意味すると考えらえる。そこで、レドックスバランスと植物の生育とをつなぐ、次のようなモデルを提案した（図 5）。Trx から標的タンパク質、Trx 様タンパク質、2-Cys Prx までの一連のレドックスのカスケードにおいて、野生株では、2-Cys Prx は Trx 様タンパク質と NTRC から還元力を受け取り、還元的になる。NTRC 欠損株では、NTRC の欠損により、2-Cys Prx が酸化的になる。その結果、標的タンパク質から Trx 様タンパク質を介して 2-Cys Prx へと流れる還元力の流れが促進され、標的タンパク質の過剰な酸化

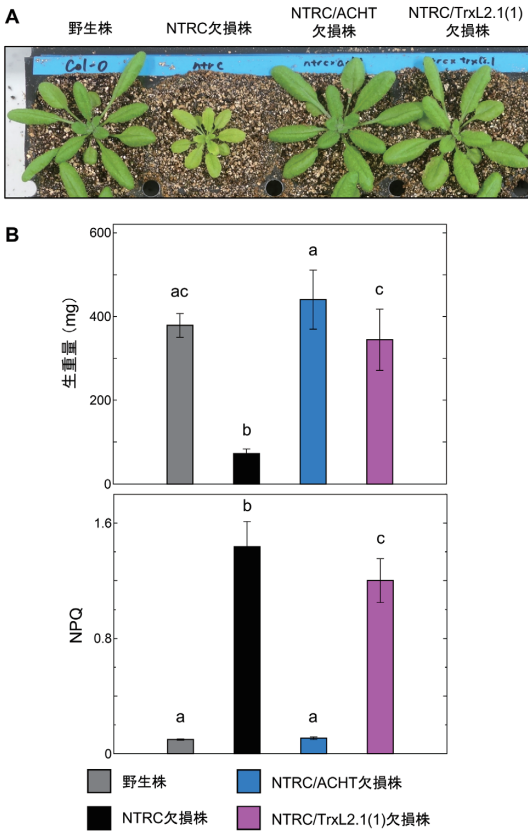


図 4. NTRC/Trx 様タンパク質欠損株の作製
(A) NTRC/Trx 様タンパク質欠損株の表現型。長日条件（明所 16 時間/暗所 8 時間）で 4 週間生育させた。(B) NTRC/Trx 様タンパク質欠損株の生重量と NPQ の比較。NPQ は 70 μmol photons $m^{-2}s^{-1}$ の光を 3 分間照射後に測定した。エラーバーは標準偏差を示す（n=5）図中の a,b,c は有意差を表す（$p<0.05$; 一元配置分散分析とテューキー検定）。(A), (B)はいずれも文献 12 より抜粋改変。

が起きることで、生育阻害が起きる。一方、NTRC と Trx 様タンパク質の多重欠損株では、Trx 様タンパク質が欠損しているために標的タンパク質の過剰な酸化は起こらず、生育が回復するものと考えられる。このように欠損株を用いた実験により、Trx 様タンパク質が、標的タンパク質の酸化因子として、葉緑体内のレドックスバランスの維持に関与していることを間接的に示すことがで

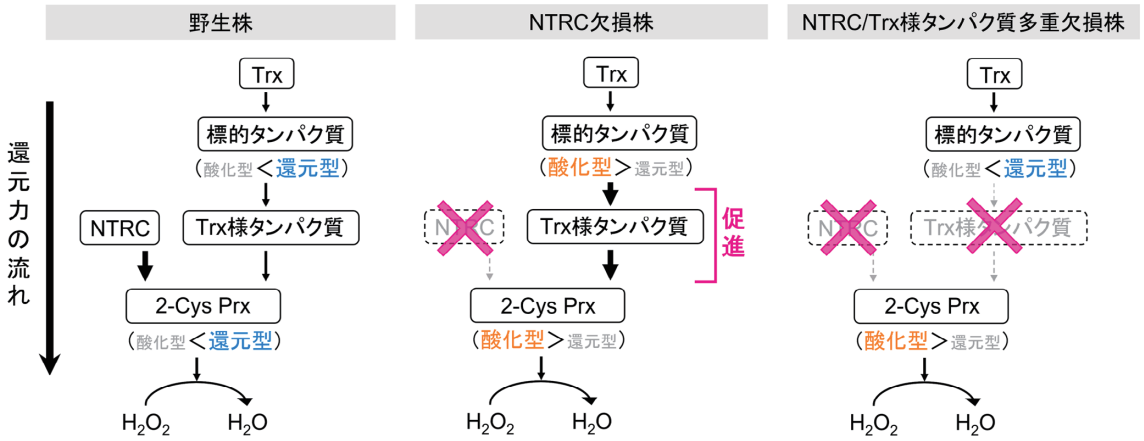


図 5. 葉緑体レドックスバランスの変化は生育に影響を与える
明所での、Trx と NTRC から 2-Cys Prx までのレドックスのカスケードを示した。矢印の向きは還元力の流れる方向、矢印の太さは還元力の流れやすさを表す。文献 12 より抜粋改変。

きた。さらに、Trx 様タンパク質による酸化制御を介した葉緑体レドックスバランスの変化が、植物の生育に影響を及ぼすことを示唆する興味深い結果を得られた。

一方、NTRC 欠損株は、過剰な光エネルギーを熱として散逸するストレス応答機構である非光化学的消光（NPQ）を過剰に誘導することが知られている[19,21,22]。しかし、NTRC/ACHT 欠損株では、NTRC 欠損株の高 NPQ が抑制されることがわかった（図 4B）。このことは、ACHT が NPQ 制御に関与することを示唆しており、レドックス制御と光防御系とが互いにリンクしている可能性を示している。

5. おわりに

本研究によって、ACHT と TrxL2 という 2 種類の Trx 様タンパク質と Trx-*f* が、“植物体内”においてレドックスの標的タンパク質の酸化因子として機能することを明らかにすることができた。それぞれの Trx 様タンパク質には標的選択性がある。ACHT が光防御系と関係するように、葉緑体内で機能を分担している可能性もあることもわかってきた。また、今回、Trx 様タンパク質欠損株で酸化状態を調べた標的タンパク質は、酸化の速さに違いはあるが、いずれも、暗所において酸化されていた。このことは、ACHT と TrxL2 が互いの機能を補完している可能性や、まだ知られていない未知の酸化因子が葉緑体内に存在している可能性を示しているといえるだろう。すなわち、葉緑体内の酸化側制御は、さらに複雑で様々な因子や制御経路が関与しているネットワークとしてはたらいているものと考えられる。Trx 様タンパク質に関する本研究を足掛かりとして、今後は、酸化側のレドックスネットワークの全貌解明に向けた研究を進めていきたい。

謝辞

本研究は、JSPS 科学研究費補助金（16H06556 [T.H.]、21H02502 [T.H.]）ならびに人・環境と物質をつなぐイノベーション創出ダイナミック・アライアンスの助成によって行われました。また、本稿執筆の機会を与えてくださった、日本光合成学会ならびに編集委員の方々に御礼申し上げます。

Received Mar 1, 2023; Accepted Mar 27, 2023; Published Apr 31, 2023

参考文献

1. Wolosiuk, R. A. & Buchanan, B. B. Thioredoxin and glutathione regulate photosynthesis in chloroplasts. *Nature* **266**, 565-567 (1977).

2. Buchanan, B. B. Role of light in the regulation of chloroplast enzymes. *Annu. Rev.Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **31**, 341-374 (1980).
3. Michelet, L., *et al.* Redox regulation of the Calvin-Benson cycle: Something old, something new. *Front Plant Sci.* **4**, 470 (2013).
4. Yoshida, K. & Hisabori, T. Distinct electron transfer from ferredoxin-thioredoxin reductase to multiple thioredoxin isoforms in chloroplasts. *Biochem. J.* **474,** 1347-1360 (2017).
5. Zhang, N. & Portis Jr., A. R. Mechanism of light regulation of Rubisco: A specific role for the larger Rubisco activase isoform involving reductive activation by thioredoxin-*f*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **96**, 9438-9443 (1999).
6. Yokochi, Y., *et al.* Redox regulation of NADP-malate dehydrogenase is vital for land plants under fluctuating light environment. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **118**, e2016903118 (2021).
7. Yoshida, K., Hara, A., Sugiura, K., Fukaya, Y. & Hisabori, T. Thioredoxin-like2/2-Cys peroxiredoxin redox cascade supports oxidative thiol modulation in chloroplasts. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **115**, E8296-E8304 (2018).
8. Yokochi, Y., *et al*. Impact of key residues within chloroplast thioredoxin-*f* on recognition for reduction and oxidation of target proteins. *J. Biol. Chem.* **294**, 17437-17450 (2019).
9. Yoshida, K., Yokochi, Y. & Hisabori, T. New light on chloroplast redox regulation: Molecular mechanism of protein thiol oxidation. *Front Plant Sci.* **10**, 1534 (2019).
10. Serrato, A. J., Pérez-Ruiz, J. M., Spínola, M. C. & Cejudo, F. J. A novel NADPH thioredoxin reductase, localized in the chloroplast, which deficiency causes hypersensitivity to abiotic stress in Arabidopsis thaliana. *J. Biol. Chem.* **279**, 43821-43827 (2004).
11. Belin, C., *et al.* A comprehensive study of thiol reduction gene expression under stress conditions in Arabidopsis thaliana. *Plant Cell Environ.* **38**, 299-314 (2015).
12. Yokochi, Y., *et al.* Oxidative regulation of chloroplast enzymes by thioredoxin and thioredoxin-like proteins in *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **118**, e2114952118 (2021).
13. Vaseghi, M. J., *et al*. The chloroplast 2-cysteine peroxiredoxin functions as thioredoxin oxidase in redox regulation of chloroplast metabolism. *eLife* **7**, e38194 (2018).
14. Yoshida, K., Hara, S. & Hisabori, T. Thioredoxin selectivity for thiol-based redox regulation of target proteins in chloroplasts. *J. Biol. Chem.* **290**, 14278-14288 (2015).
15. Pérez-Ruiz, J, Naranjo, B., Ojeda, V., Guinea, M. & Cejudo, F. J. NTRC-dependent redox balance of 2-Cys peroxiredoxins is needed for optimal function of the photo-synthetic apparatus. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **114,** 12069-12074 (2017).
16. Pérez-Ruiz, J. *et al.* Rice NTRC is a high-efficiency redox system for chloroplast protection against oxidative damage. *Plant Cell* **18**, 2356-2368 (2006).
17. Michalska, J., Zauber, H., Buchanan, B. B., Cejudo, F. J. & Geigenberger, P. NTRC links built-in thioredoxin to light and sucrose in regulating starch synthesis in chloroplasts and amyloplasts. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **106**, 9908-9913 (2009).
18. Pérez-Ruiz, J. M., Guinea, M., Puerto-Galan, L. & Cejudo, F. J. NADPH thioredoxin reductase C is involved in redox regulation of the Mg-chelatase I subunit in Arabidopsis thaliana chloroplasts. *Mol. Plant* **7**, 1252-1255 (2014).
19. Naranjo, B., *et al.* The chloroplast NADPH thioredoxin reductase C, NTRC, controls non-photochemical quenching of light energy and photosynthetic electron trans-port in Arabidopsis. *Plant Cell Environ.* **39**, 804-822 (2016).
20. Yoshida, K. & Hisabori, T. Two distinct redox cascades cooperatively regulate chloroplast functions and sustain plant viability. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **113**, E3967-E3976 (2016).

21. Pérez-Ruiz, J. M., Naranjo, B., Ojeda, V., Guinea, M. & Cejudo, F. J. NTRC-dependent redox balance of 2-Cys peroxiredoxins is needed for optimal function of the photo-synthetic apparatus. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **114**, 12069-12074 (2017).
22. Thormählen, I., *et al.* Thioredoxin f1 and NADPH-dependent thioredoxin reductase C have overlapping functions in regulating photosynthetic metabolism and plant growth in response to varying light conditions. *Plant Physiol.* **169**, 1766-1786 (2015).
23. Nikkanen, L., Toivola, J. & Rintamäki, E. Crosstalk between chloroplast thioredoxin systems in regulation of photosynthesis. *Plant Cell Environ*. **39**, 1691-1705 (2016).
24. Nikkanen, L. & Rintamäki, E. Chloroplast thioredoxin systems dynamically regulate photosynthesis in plants. *Biochem. J.* **476**, 1159-1172 (2019).
25. Liebthal, M., Maynard, D. & Dietz, K. J. Peroxiredoxins and redox signaling in plants. *Antioxid. Redox Signal.* **28**, 609-624 (2018).

Trx-like proteins act as oxidative factor of chloroplast enzymes in *Arabidopsis thaliana*

Yuka Fukushi[1,2], Yuichi Yokochi[1,2], Ken-ichi Wakabayashi[1,2], Keisuke Yoshida[1,2], and Toru Hisabori[1,2]

[1]Laboratory for Chemistry and Life Science, Institute of Innovative Research, Tokyo Institute of Technology

[2]School of Life Science and Technology, Tokyo Institute of Technology

解説特集

シアノバクテリア光合成研究の最前線

Editor: 古本　強（龍谷大）、高橋　俊一（琉球大）、
小口　理一　（大阪公立大）、河合（久保田）　寿子（山形大）

序文　古本　強（龍谷大）　22

解説　光合成が始まる瞬間の代謝機構
田中 謙也、蓮沼 誠久（神戸大）　23

解説　シアノバクテリアの基礎研究から社会実装へ
小山内 崇　（明治大、シアノロジー（株））　34

解説特集

序文‡

龍谷大学　農学部
古本　強*

この特集を組んだ私は、CO_2 濃縮回路をもつ C_4 光合成の代謝酵素のリン酸化による活性制御の研究から、C_4 光合成の構成要素を調査する研究に、そして、新しい代謝制御因子に興味を広げて研究を展開しています。実験の醍醐味でもあるのですが、実験条件の設定の難しさに直面しています。新しい光合成活性の制御因子を見つけたとしても、どの発達段階の葉を用いて研究するのか、どの CO_2 濃度を用いて研究するのか、葉の表裏でその機能は同じか、いつの時刻が調査に向いているか、など条件設定に大いに気を使います。条件が複雑になると実験が進めにくくなりますので、できる限りシンプルな実験系を構築したいと思うようになります。C_4 光合成を行う植物は、葉肉細胞と維管束鞘細胞の二つの細胞間での物質のやり取りで CO_2 濃縮を達成しているので、最小の実験単位はこの二つの細胞が連結した状態だろうか、それとも葉の中のこの二つの細胞が円形の形をなしてるクランツ構造だろうかなどと考えています。

光合成が始まる時にどういうふうに代謝が動き出すのか、その時の他の代謝産物の動きはどうなっているのか、など知ることができれば光合成代謝制御の理解が進みますが、私の扱う植物ではどうしても組織構造の複雑さと環境条件の難しさから、複雑になりすぎて手が出ません。そんななか、シアノバクテリアを用いた論文[1]を目にしました。シンプルな生物であれば、こんなにも代謝変化をリアルに捉えることができるのだと感動を持って論文を読みました。

そんなふうにシアノバクテリアを捉え直してみると、基礎研究だけでなくそれと並行して応用展開（社会実装）にまで繋げる研究者もおられ、遅ればせながら、シアノバクテリアという生物のもつ魅力に気がつきました。基礎研究をどう捉え、研究室の学生を教育するのかを考えた場合、社会実装を意識することの重要性もまた、これまで私に明確に欠けていた視点です。そこで今回、「シアノバクテリア光合成研究の最前線」と銘打った特集を組みました。

年度末のお忙しい中、ご寄稿くださいました先生方には、心より感謝申し上げます。

参考文献

1　Dark accumulation of downstream glycolytic intermediates initiates robust photosynthesis in cyanobacteria
K Tanaka, T Shirai, CJ Vavricka, M Matsuda, A Kondo, T Hasunuma *Plant Physiology*, **191**, 2400–2413 (2023)

‡解説特集「シアノバクテリア光合成研究の最前線」

*連絡先 E-mail: tfurumoto@agr.ryukoku.ac.jp

解説

光合成が始まる瞬間の代謝機構‡

神戸大学　先端バイオ工学研究センター
田中 謙也、蓮沼 誠久*

シアノバクテリアでは、暗所から明所への環境変化によって光合成が開始し、代謝が急激に変化する。これまでに遺伝子欠損株の解析によっていくつかの代謝経路が迅速な光合成開始を支えていることが明らかとなっている。しかし、光合成開始直後の代謝変化は十分理解されていない。筆者らは、シアノバクテリア *Synechocystis* sp. PCC 6803 において、光照射後の代謝物の絶対濃度変化と同位体炭素の取り込みを秒単位で測定し、光合成開始時の代謝フラックス変化を求めた。この結果、暗所で蓄積した解糖系代謝物が迅速な光合成代謝を可能にしていることを見出した。本稿では、代謝状態が光合成開始に果たす役割について解説する。

1. 代謝経路の明暗制御

約 25 億年前に誕生し、酸素発生型光合成の起源とされるシアノバクテリアは、酸素発生型光合成を行う生物として唯一のバクテリア（原核生物）であるにも関わらず、現在でも多様な環境に適応・生息し、太陽光をエネルギー源とした CO_2 固定によって地球上の炭素循環に貢献している [1–3]。酸素発生型光合成の基本的仕組みはシアノバクテリアから陸上植物まで共通しており、光エネルギーによって還元力が生成される光合成電子伝達系（Photosynthetic electron transfer; PET）の反応と ATP 合成反応、生成した NADPH と ATP を用いて CO_2 固定を行う代謝反応（カルビン回路）から構成される。従属栄養生物は、細胞周辺あるいは細胞内にある物質を主体的に代謝すればよい一方、光合成生物は受動的に降り注ぐ光エネルギーに依存して CO_2 固定代謝を駆動するため、カルビン回路を含む代謝は PET 反応と密接にリンクする必要がある。この点において、酸素発生型光合成生物の代謝経路は、他の生物の代謝経路には無い特別な調節機構を多数備えている。例えば、カルビン回路は PET 反応が起こらない夜間には不活性化される。これにより光エネルギーが得られない暗所で ATP および NADPH 消費を避けることができる。暗所では、シアノバクテリアは貯蔵糖であるグリコーゲンを酸化的ペントースリン酸（Oxidative pentose phosphate; OPP）経路によって異化し、生命活動を維持する。

カルビン回路の代表的な制御機構として、光依存的に変化する細胞内環境に応じた酵素の活性制御があげられる。例えばシアノバクテリアでは、グリセルアルデヒド-3-リン酸デヒドロゲナーゼとホスホリブロキナーゼが、システイン残基のレドックス状態や NAD（H）/NADP（H）比率に応じた CP12 タンパク質との複合体形成を介して制御される [4–6]。システイン残基を介したレドックス制御に関しては本稿でも少し触れるが、葉緑体では著しく研究が進んでおり、光合成研究 第 28 巻 1 号の解説記事「レドックスを基盤とした葉緑体の機能統御ネットワーク」を参照されたい [7]。一方、暗期から明期に移り酵素が活性化されても、酵素の基質が無いと代謝反応は起こらない。したがって、カルビン回路制御においては、適切な代謝物濃度の維持も重要である。一般的に細胞内コ

‡解説特集「シアノバクテリア光合成研究の最前線」

*連絡先 E-mail: tanaka@emerald.kobe-u.ac.jp

ンポーネント濃度を適切に維持することは、細胞機能に必須である[8]。近年の数理モデルによる光合成の解析によって、カルビン回路代謝物の適切な濃度維持は CO_2 固定開始に重要であることが示唆されている[9]。実験的には、貯蔵物質であるグリコーゲンからカルビン回路への代謝物の補充が光合成効率に影響することが示されている[10–12]。加えて、酵素制御が代謝を制御する一方で、熱力学的制約やミカエリス-メンテン式に代表される酵素速度論を介して代謝物濃度自体が代謝に影響を与える[13,14]。また、代謝物が酵素へ結合することによって、上述のカルビン回路酵素の制御がさらにチューニングされる[15]。

しかし、カルビン回路の柔軟なオン・オフ制御を可能にしている代謝物分布は明らかとなっていない。この理解には、暗期から明期に移ると光合成がどのように始まるのか、詳細に調べる必要がある。カルビン回路まわりの代謝解析は歴史が古く、様々な解析が行われてきた。本稿では、暗期から明期に環境変化させた際にカルビン回路がどのように立ち上がるのか、筆者らの最近の論文[16]を中心に解説する。

2. 光照射直後の濃度変化

カルビン回路の経路同定を行っていた 1950 年代から明暗変動に応じた代謝変動の測定が行われていた[17]。薄層クロマトグラフィーを駆使することで、この頃から十数種類の代謝物を一度に分析できていたことは特筆すべきであり、メタボロミクスの前身ともいうべきだろう。しかし、この頃の代謝物測定は放射性同位体 ^{14}C を用いて放射線量をもとに計測されており、絶対濃度は分からなかった。その後、1990 年代から大気圧下でのイオン化法の発展にともない、液体クロマトグラフィー質量分析計（LC-MS）が急速に普及し、より網羅性の高いメタボロミクスが可能となった。しかし、細胞内での代謝濃度を正確に定量することは、現代でも困難である。まず、光照射直後のような代謝が急激に変化する状態を定量するには、代謝活性を瞬時に停止（クエンチング）させ、分析する必要がある。その後、回収した細胞から代謝物を抽出し、LC-MS で分析する。ここでも細胞の回収や抽出操作に伴う代謝物の分解や酸化によって代謝物濃度が人為的に変化しうる[18,19]。さらに LC-MS 分析では、分析対象物のイオン化が、一緒に存在する他の物質によって低下する現象（イオンサプレッション）が顕著に起こり[20]、絶対定量が難しい。

筆者らは、フェノール抽出による高速サンプリング手法と ^{13}C 標識内部標準とを用いることで、これらの問題に対処し、暗期から明期に移った直後の絶対代謝濃度変化を定量した。フェノール抽出は核酸の抽出に古くから用いられているが、最近シアノバクテリアの NADPH の抽出に用いることができることが報告された[21]。フェノール抽出は菌液をフェノール液に加えるだけであり、すばやくサンプリングおよび代謝のクエンチングができることから、高速サンプリングが可能である。また、フェノール抽出液には事前に濃度既知の ^{13}C 標識された代謝物の混合物を加えてある。サンプル由来の標識されていない代謝物と内部標準の標識代謝物は化学的には同一の性質を有しており、サンプル調整や測定中のイオンサプレッションなどの影響を同じ割合で受ける。サンプル由来代謝物のピーク強度は標識代謝物の濃度既知ピーク強度によって標準化でき、正確な絶対濃度が定量できる[22–24]。

暗順応させた *Synechocystis* sp. PCC 6803 (以下 *Synechocystis*) 細胞に二種類の光強度（30, 200 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$）で光照射をしてからの代謝物濃度変化を上記の手法で定量した結果、光合成に伴う特徴的な代謝変化が捉えられた（図 1）[16]。まず、光照射後 5 秒以内（光照射後の最初のサンプル）で、NADPH と ATP の増加が見られた。NADPH の増加は細胞破砕しない in vivo 手法で測定された報告と一致しており[25]、本メタボロミクス手法で光合成開始時の迅速な代謝変化を捉えられたことを示している。まず代謝物量として最も大きく減少したのは、3-ホスホグリセリン酸（3PG）で、同様に 2-ホスホグリセリン酸（2PG）、ホスホエノールピルビン酸（PEP）も減少した。一方、ほとんどのカルビン回路中間体は増加した。トリカルボン酸（TCA）回路中間体量は顕著な変化は

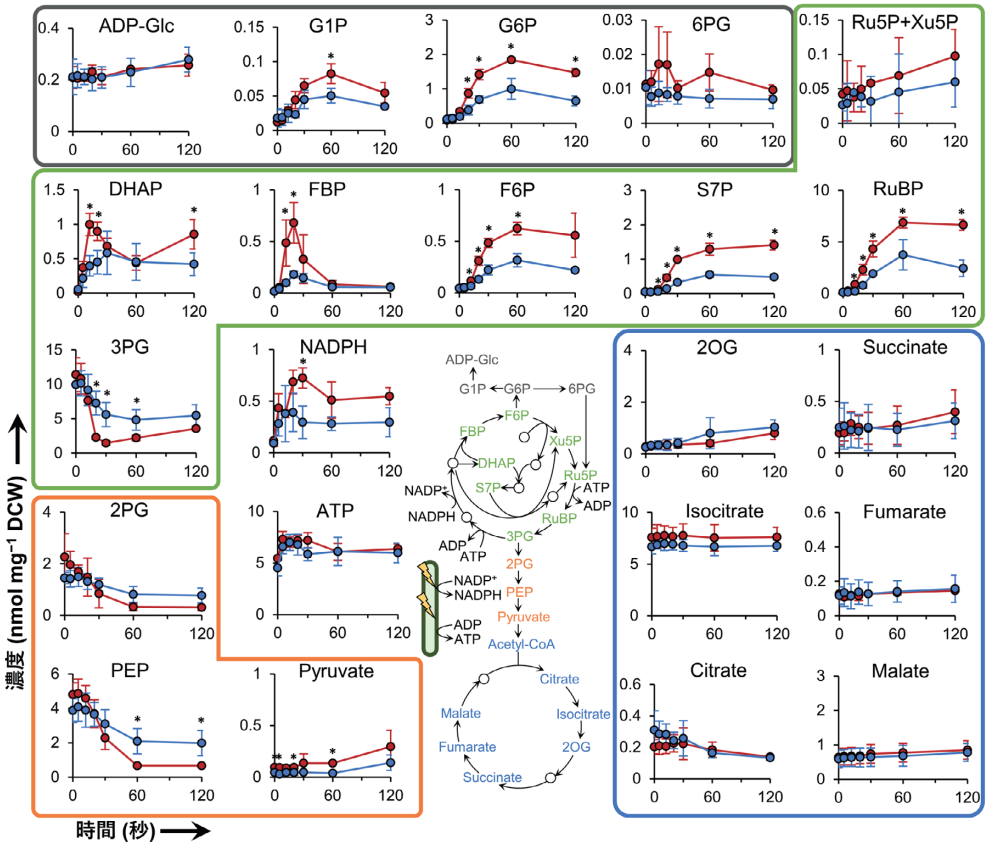


図 1. 光合成開始時の代謝物の絶対濃度変化

暗順応細胞に光強度 200 µmol m^{-2} s^{-1} （赤線）もしくは 30 µmol m^{-2} s^{-1}（青線）の光照射を行った。中央の代謝マップの代謝物の文字は経路ごとに色分けされており、代謝物濃度のグラフも対応する色で囲まれている（灰色：グリコーゲン代謝と酸化的ペントースリン酸経路、緑：カルビン回路、橙：解糖系、青：トリカルボン酸回路）。ADP-Glc: ADP グルコース、DCW: 乾燥細胞重量、DHAP: ジヒドロキシアセトンリン酸、FBP: フルクトース-1,6-ビスリン酸、F6P: フルクトース-6-リン酸、G1P: グルコース-1-リン酸、G6P: グルコース-6-リン酸、2OG: 2-オキソグルタル酸、PEP: ホスホエノールピルビン酸、6PG: 6-ホスホグルコン酸、2PG: 2-ホスホグリセリン酸、3PG: 3-ホスホグリセリン酸、RuBP: リブロース-1,5-ビスリン酸、Ru5P: リブロース-5-リン酸、S7P: セドヘプツロース-7-リン酸、Xu5P: キシルロース-5-リン酸。数値は 3 回の独立した実験の平均値±SD (バー)を示す。Tanaka et al., 2022 を改変 [16]。

示さなかった。これらの代謝物量変化を総合的に考えると、3PG、2PG および PEP の解糖系中間体が光合成開始時にカルビン回路中間体に変換されたことが示唆された。

3. 同位体炭素の標識ダイナミクス

同位体標識炭素を含む CO_2 を取り込ませ、代謝物の標識ダイナミクスを測定することで様々な代謝情報が得られる。初期の研究では、$^{14}CO_2$ 添加直後の標識化合物測定がカルビン回路の経路同定に用いられている [26]。現在でも $^{13}CO_2$ を取り込ませた際の各化合物の標識率を調べることで、どの代謝経路にどれくらい炭素が流れているか推定する [27]。さらに $^{13}CO_2$ 添加後の各化合物の標識率の時間変化データとコンピューターシミュレーションとを組み合わせ、独立栄養成長時の定常状態の代謝フラックスを求めることができる [28]。また、標識 CO_2 添加後、標識炭素の合計量の時間変化を調べることで CO_2 の同化速度を調べることができる。初期の研究では、葉緑体で暗所

から明所に移した直後の $^{14}CO_2$ の取り込みを測定することで、光照射から遅れて CO_2 の取り込みが始まることが見出されている[29]。これは光合成の誘導と呼ばれ、先述したカルビン回路酵素の活性化に時間がかかることで起きる。なお、植物では CO_2 のガス交換測定ができ、光合成の誘導現象は古くから知られていた[30]。

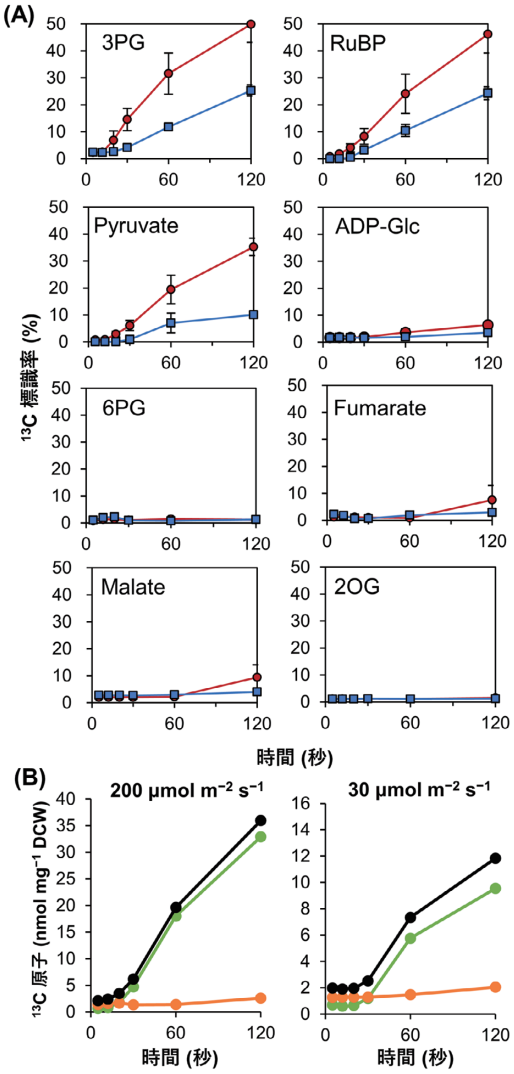


図 2. 光合成開始時における代謝物への ^{13}C 原子の取り込み

(A) 暗順応細胞に光強度 200 µmol m^{-2} s^{-1} （赤線）もしくは 30 µmol m^{-2} s^{-1}（青線）の光照射を行った際の ^{13}C 標識率の時間変化。(B) ^{13}C 原子数の時間変化。黒、緑、橙の線は、それぞれ測定した全代謝物、カルビン回路および酸化的ペントースリン酸（G6P、6PG および図 1 の緑色の文字の代謝物）、トリカルボン酸回路および下流解糖系代謝物（図 1 の橙と青の文字の代謝物）の ^{13}C 原子の総量を示す。Tanaka et al., 2022 を改変[16]。

筆者らは *Synechocystis* を NaH$^{13}CO_3$ 含有 BG11 に懸濁し、暗所から明所に移した直後の ^{13}C 標識率の時間変化を測定した。光照射後 60 秒の間、TCA 回路中間体および 6-ホスホグルコン酸（6PG）には ^{13}C がほとんど取り込まれなかったことから、TCA 回路および OPP 経路はこの間不活性であることが示唆された（図 2A）[16]。また、各代謝物の濃度と ^{13}C 標識率をかけ合わせ、合計することで、光照射直後に取り込まれた炭素量を算出した。^{13}C 原子の物質量は光照射開始から遅れて立ち上がった（図 2B）。これは植物や葉緑体で光合成の誘導として知られていた現象がシアノバクテリアでも起こることを示すものである。

4. 光合成開始時の代謝フラックス変化

代謝を理解するためには、細胞内の炭素の流れの定量的な可視化、すなわち代謝フラックスを把握する必要がある[31]。光合成開始時には代謝物濃度が変化し、酵素の活性化を伴う代謝フラックス変化がダイナミックに起こっている。この代謝フラックス変化が求められれば代謝経路の活性化ダイナミクスが定量的に可視化される。しかし、一般に代謝フラックス解析は代謝物濃度変化を伴わない定常状態を仮定した解析手法であり[28,32,33]、光合成活性化時のような非定常状態の代謝フラックス解析は確立されていない。

代謝フラックスと代謝物濃度との間には下記の関係式が成り立つ。

$$r_i(t) = \sum_j \alpha_j x_j(t) - \sum_k \alpha_k x_k(t)$$

$x_j(t)$、α_jはそれぞれ j 番目の反応の代謝フラックス、化学量論係数であり、$r_i(t)$は i 番目の代謝物の蓄積速度である。筆者らはすでに求めた代謝物濃度変化（図 1）をこの式に当てはめ、代謝フラックスの算出を試みた。しかし、中心代謝経路の代謝フラックスすべてを求めようとすると、代謝物濃度変化の数に対して代謝経路数（未知数）が多く連立方程式が解けない。そこで、^{13}C 取り込み実験の結果（図 2）から光合成開始時に不活

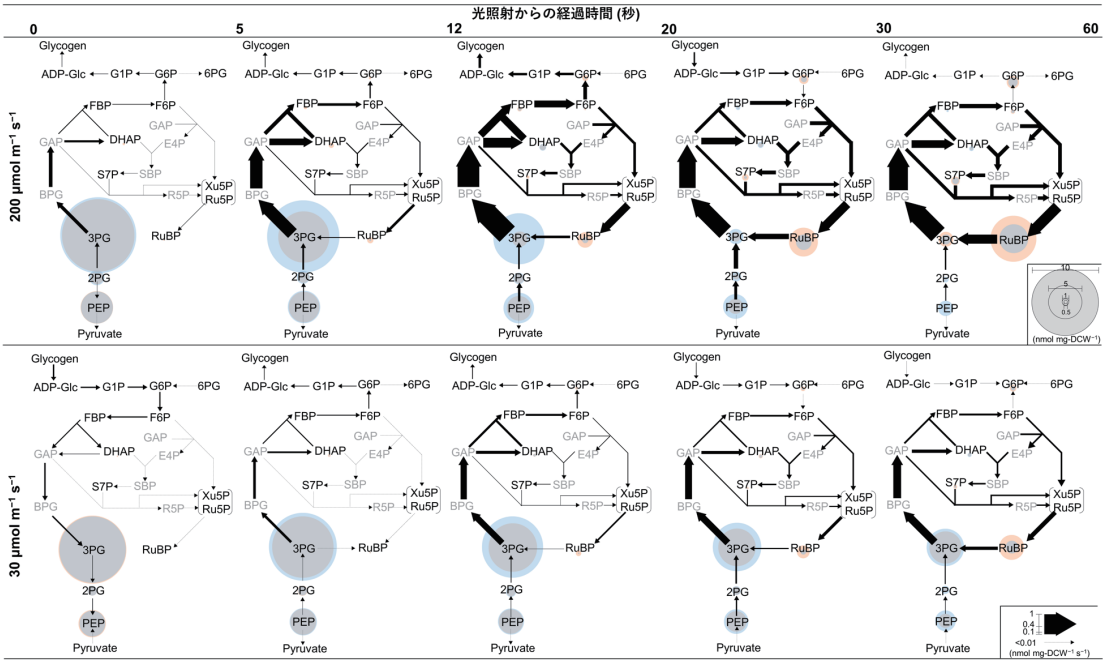


図 3. 暗順応細胞に光強度 200 µmol m^{-2} s^{-1} （上段）もしくは 30 µmol m^{-2} s^{-1}（下段）の光照射を行った際の代謝フラックス変化。

BPG: 1,3-ビスホスホグリセリン酸、E4P: エリトロース 4-リン酸、GAP: グリセルアルデヒド-3-リン酸、R5P: リボース-5-リン酸、SBP: セドヘプツロース-1,7-ビスリン酸。Tanaka et al., 2022 を改変 [16]。

性な代謝経路の代謝フラックスをゼロとし、^{13}C 原子の取り込み速度を CO_2 固定速度（Rubisco が触媒する代謝フラックス）として導入すると、代謝物濃度データと代謝経路数が等しくなり、連立方程式が解けた。こうして求めた代謝フラックス変化から、初期基質として蓄積した 3PG がリブロース-1,5-ビスリン酸（RuBP）を含むカルビン回路中間体に変換されることが明らかとなった（図 3）[16]。

CO_2 固定が始まる前（光照射後 5-20 秒）でも二種類の光強度（30, 200 µmol m^{-2} s^{-1}）間で 3PG からグリセルアルデヒド -3-リン酸（GAP）への還元反応の代謝フラックスは大きく異なった。光合成の定常状態では、PET 反応からの電子供与体（NADPH）の生成速度は、CO_2 固定速度の上昇によって増加する電子受容体（3PG）の生成速度と釣り合うようになる。対して、光照射直後の CO_2 固定開始前では、PET 反応により NADPH が生成される一方で、3PG が生成されず、過剰な還元力が蓄積されうる。それにもかかわらず、CO_2 固定開始前に光強度が高いほど 3PG の還元フラックスが増加したことから、CO_2 固定開始前でも光強度によって変化する PET 反応による NADPH 生成速度と 3PG 消費速度は釣り合っていることが示唆される。また、どちらの光強度でも、2PG と PEP が 3PG に変換されていることが明確に確認できる。したがって、これらの解糖系中間体の蓄積は、カルビン回路の活性化時においてレドックス補酵素の生成と消費のバランスをとる重要な役割を果たすことが考えられる。

5. 暗所での解糖系代謝物の蓄積と酸素発生速度の関係

解糖系中間体の蓄積が光合成の開始に及ぼす影響について、暗所代謝に関与する酵素を欠く変異体を用いてさらに検討する。暗黒条件下で、シアノバクテリアは主に OPP 経路を介して NADPH を獲得する [34–36]。OPP 経路の初期基質であるグルコース-6-リン酸（G6P）は、グリコーゲン分解によりグリコーゲンホスホリラーゼを経て供給される。*Synechocystis* のグリコーゲンホスホリラーゼ欠損変異体では、暗所培養後の酸素発生が遅延

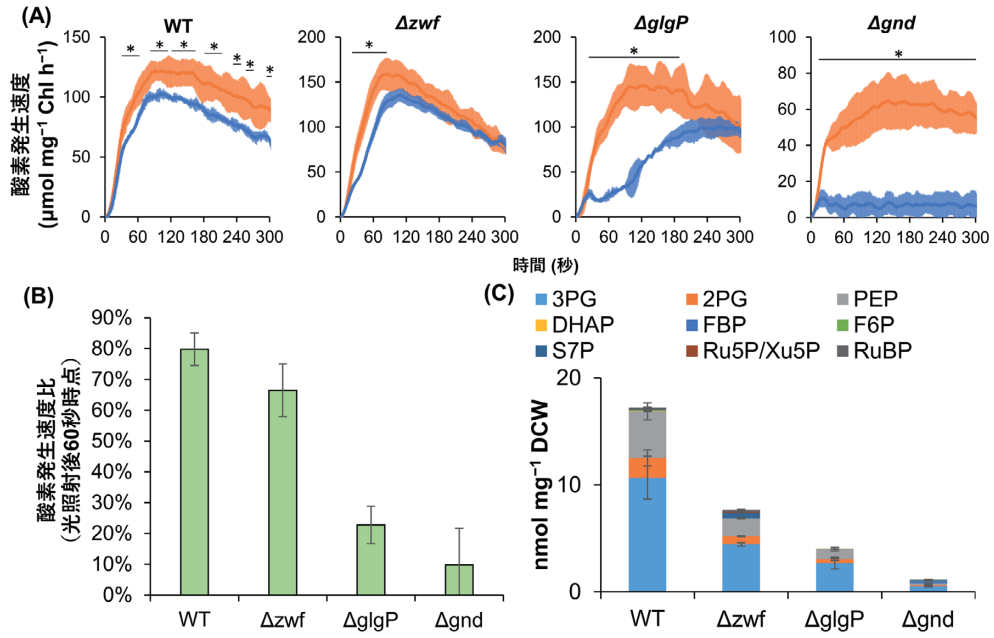


図 4. 光合成開始効率と代謝物蓄積への、暗期に働く主要な代謝経路の欠損による影響
(A) 明順応細胞（橙色）と 12 時間暗順応細胞（青色）の酸素発生速度。(B) 光照射後 60 秒における暗順応細胞の明順応細胞に対する酸素発生速度の比率。(C) 暗順応細胞における光合成開始時に基質となる代謝物の蓄積量。Tanaka et al., 2022 を改変 [16]。

し、その原因としてカルビン回路代謝物の蓄積低下が示唆されている [10]。

筆者らは、カルビン回路の活性化をより理解するために、グリコーゲンホスホリラーゼ、グルコース-6-リン酸デヒドロゲナーゼまたは 6-ホスホグルコン酸デヒドロゲナーゼを欠く変異体（*ΔglgP*、*Δzwf*、*Δgnd*）において、12 時間の暗順応後の代謝物の絶対濃度と酸素発生活性の関係を調べた。すべての株において、暗順応した細胞は光照射後の酸素発生速度（OER）が有意に減少した（図 4A）[16]。特に、暗順応させた *Δgnd* の OER は、5 分間の光照射の間増加しなかった。OER の活性化効率を定量化するために、暗順応させた細胞の光照射後 60 秒における OER 値と明順応させた細胞の OER 値の比を算出した（図 4B）。その結果、OER 活性化効率は野生型（WT）で最も高く、次いで *Δzwf*、*ΔglgP*、*Δgnd* の順であった。

一方、初期の CO_2 固定には 9 つの基質が使われることがわかった（図 3 の光照射開始 60 秒間に RuBP に変換された代謝物）。12 時間暗順応させた細胞におけるこれらの初期基質の総量は、OER 活性化効率と同じ傾向を示した（図 4C）。3 つの解糖系中間体（3PG, 2PG, PEP）は、WT で 98%、*Δzwf* で 90%、*ΔglgP* で 99%、*Δgnd* で 68%の初期基質を占めていた。これらの結果を合わせると、光合成活性化効率は解糖系中間体の蓄積量と明確な相関があることが確認された。これらの結果は、光合成代謝の迅速な活性化には、暗黒条件下での解糖系中間体の蓄積が不可欠であることを示している。

6. カルビン回路の酵素制御の影響

カルビン回路の代謝制御には、酵素活性の制御と代謝物蓄積の制御がある。前章では、解糖系中間体の蓄積が光合成代謝の活性化を効率化させることを説明した。一方、カルビン回路酵素の制御機構の詳細は光合成生物によって異なる。また、細胞内では光合成の開始時に複数の酵素活性化が同時に起こる。図 1 の代謝物濃度変化は *Synechocystis* における次のような酵素活性化機構の影響を受けたと考えられる（図 5）。

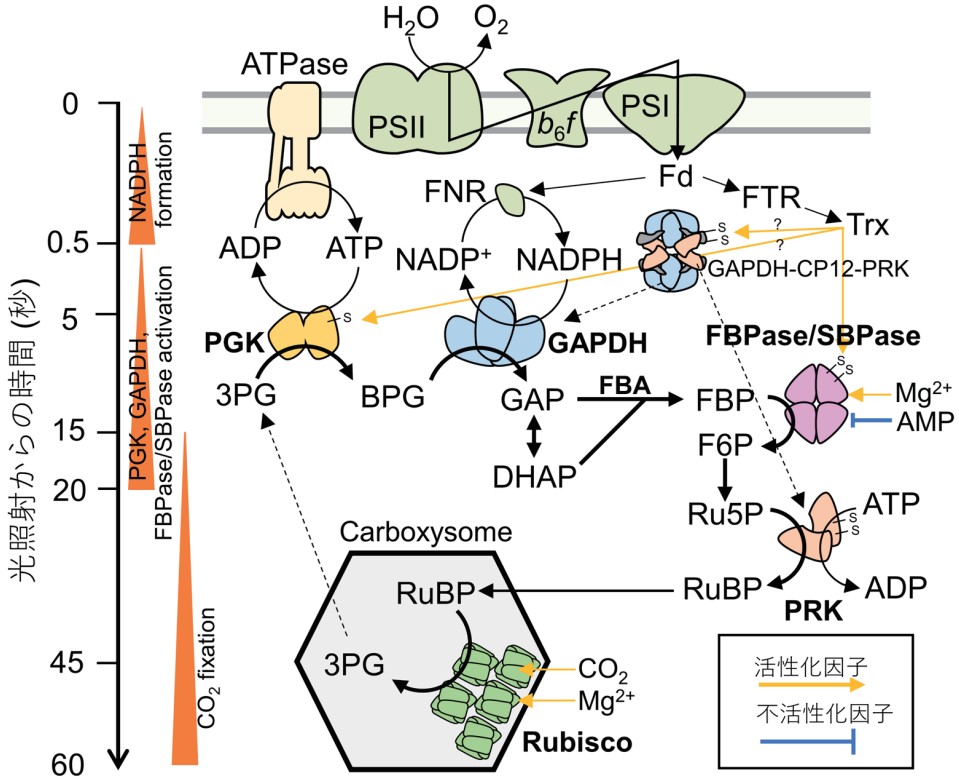


図 5. ***Synechocystis*** **における光照射時の代謝活性化の模式図**

まず、3PG から GAP への代謝フラックスは光照射後 5 秒 (200 µmol m^{-2} s^{-1}) または 12 秒 (30 µmol m^{-2} s^{-1}) まで小さく、ホスホグリセリン酸キナーゼ (PGK) および GAPDH の活性化制御が存在することを示唆している。シアノバクテリアの PGK および GAPDH は、ジスルフィド結合の還元によって活性化されることが報告されている[5,37]。FBP の一時的な蓄積は、フルクトース-1,6-/セドヘプツロース-1,7-ビスホスファターゼ (FBP/SBPase) の活性化制御の存在を示唆している。*Synechocystis* の FBP/SBPase は、ジスルフィド結合の還元と Mg^{2+}の結合によって活性化され、AMP の結合によってアロステリックに阻害される[38,39]。

^{13}C の取り込みが光照射から遅れたことや RuBP が高蓄積したことは、Rubisco にも活性化制御があることを示唆している。Rubisco の活性化は様々な要素によって調節されていることが知られている。必須の活性化プロセスは、リジン残基へのカルバミル化およびカルバメートへのマグネシウムイオンの結合である[40]。植物では Rubisco activase (Rca) が不活性型 Rubisco に結合した糖リン酸や RuBP を解離させ、活性化型への転換を促進する。Rca の活性は、レドックス制御や ATP/ADP 比を介して明暗に応じて変化する[41]。しかし、シアノバクテリアでは Rca の働きをするタンパク質は見つかっておらず、明暗変化に応じた Rubisco 活性化プロセスは不明である。オルトリン酸[42] やいくつかの糖リン酸、NADPH[43] などのエフェクター、およびシステイン酸化還元状態[44,45] がシアノバクテリアの Rubisco 活性に影響を与えると報告されている。

一方、Rubisco の活性化とは別に、基質である RuBP 濃度も CO_2 固定開始を遅延させているかもしれない。シアノバクテリアでは、Rubisco はカルボキシソームと呼ばれるタンパク質でできた微小空間に封入されている[46]。カルボキシソーム内には Rubisco の他に炭酸脱水酵素も存在し、細胞質よりも高い CO_2 濃度を維持する CO_2 濃縮機構 (carbon concentrating mechanism; CCM) によって Rubisco による CO_2 固定反応を促進できる。光照射後に CO_2 固定が開始されるには、Rubisco の

基質である RuBP がカルボキシソーム内に入る必要がある。この RuBP のカルボキシソーム内への取り込み速度や制御は不明であるが、この過程がカルビン回路の活性化動態に影響を与える可能性はある。

7. まとめ

安定した光合成 CO_2 固定のためには、NADPH と ATP の供給量と要求量とがバランスすることが重要である。暗期から明期に移った際の光合成誘導期には、CO_2 固定の活性化の遅れによって NADPH と ATP の供給量が要求量より過剰になることが予想される。これに対し、*Synechocystis* では解糖系中間体の蓄積が、CO_2 固定の活性化前の電子受容体として緩衝材のような役割を果たし、迅速な光合成開始を可能にしていることが示唆された。実際、解糖系の蓄積量が少ない変異株では効率的に光合成が開始されないことが示された。また、*Synechocystis* を含む 3 種のシアノバクテリアでは 3PG の細胞内濃度はカルビン回路中間体で最も多いことが報告されている [23]。また、図 1 と同様な光照射直後のホスホグリセリン酸の減少は、緑藻（*Scenedesmus*）、ホウレンソウの葉緑体、コムギの葉でも観察されている [17,47,48]。一方、従属栄養生物の代謝物濃度分布では、糖リン酸が多い [14]。これらのことから、下流解糖系中間体の蓄積は、光合成生物に特徴的な代謝分布であり、安定な光合成開始に機能的に重要であると考えられる。ただし、光合成代謝は多様であり、C4 光合成や Crassulacean acid metabolism (CAM) のようにシアノバクテリアとは異なる方式で CO_2 初期固定を行う生物では、光合成開始時の代謝様式も異なると考えられる。今後も光環境変動で起こる短時間の代謝変化を詳細に調べることで、光合成が行われる上で重要な新たな代謝機構が明らかになることが期待される。

謝辞

三宅親弘教授（神戸大学）、嶋川銀河博士（関西学院大学）から *ΔglgP*、*Δzwf*、*Δgnd* 株を譲渡いただき、感謝申し上げます。本稿で紹介した研究は JSPS 科研費（21J00113, 22K15142）、JST 未来社会創造事業（JPMJMI19E4）の支援により行われました。

Received Feb 27, 2022; Accepted Mar 17, 2023; Published Apr 31, 2023

参考文献

1. Flombaum, P. et al. Present and future global distributions of the marine Cyanobacteria *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. *Proc Natl Acad Sci U S A* **110**, 9824-9829 (2013).
2. Hutchins, D. A. & Fu, F. Microorganisms and ocean global change. *Nat. Microbiol.* **2**, 17058 (2017).
3. Sánchez-Baracaldo, P., Bianchini, G., Wilson, J. D. & Knoll, A. H. Cyanobacteria and biogeochemical cycles through Earth history. *Trends Microbiol.* **30**, 143-157 (2022).
4. Tamoi, M., Miyazaki, T., Fukamizo, T. & Shigeoka, S. The Calvin cycle in cyanobacteria is regulated by CP12 via the NAD(H)/NADP(H) ratio under light/dark conditions. *Plant J.* **42**, 504-513 (2005).
5. McFarlane, C. R. et al. Structural basis of light-induced redox regulation in the Calvin-Benson cycle in cyanobacteria. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **116**, 20984-20990 (2019).
6. Gurrieri, L., Fermani, S., Zaffagnini, M., Sparla, F. & Trost, P. Calvin-Benson cycle regulation is getting complex. *Trends Plant Sci.* **26**, 898-912 (2021).
7. 吉田 啓亮, レドックスを基盤とした葉緑体の機能統御ネットワーク. *光合成研究*, **28**, 39−50 (2018).
8. Eloundou-Mbebi, J. M. et al. A network property necessary for concentration robustness. *Nat. Commun.* **7**, 13255 (2016).
9. Matuszyńska, A., Saadat, N. P. & Ebenhöh, O. Balancing energy supply during photosynthesis - a theoretical perspective. *Physiol. Plant* **166**, 392-402 (2019).

10. Shimakawa, G. et al. Respiration accumulates Calvin cycle intermediates for the rapid start of photosynthesis in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* **78**, 1997-2007 (2014).
11. Shinde, S. et al. Glycogen Metabolism Supports Photosynthesis Start through the Oxidative Pentose Phosphate Pathway in Cyanobacteria. *Plant Physiol.* **182**, 507-517 (2020).
12. Makowka, A. et al., Glycolytic Shunts Replenish the Calvin–Benson–Bassham Cycle as Anaplerotic Reactions in Cyanobacteria. *Mol. Plant.* **13**, 471–482 (2020).
13. Bennett, B. D. et al. Absolute metabolite concentrations and implied enzyme active site occupancy in *Escherichia coli*. *Nat. Chem. Biol.* **5**, 593-599 (2009).
14. Park, J. O. et al. Metabolite concentrations, fluxes and free energies imply efficient enzyme usage. *Nat. Chem. Biol.* **12**, 482-489 (2016).
15. Knuesting, J. & Scheibe, R. Small Molecules Govern Thiol Redox Switches. *Trends Plant Sci.* **23**, 769–782 (2018).
16. Tanaka et al., Dark accumulation of downstream glycolytic intermediates initiates robust photosynthesis in cyanobacteria. *Plant Physiol.* **191**, 2400-2413 (2023).
17. Bassham, J. A., Shibata, K., Steenberg, K., Bourdon, J. and Calvin, M. The photosynthetic cycle and respiration: Light-dark transients. *J. Am. Chem. Soc.* **78**, 4120-4124 (1956).
18. Pinu, F. R., Villas-Boas, S. G. & Aggio, R. Analysis of Intracellular Metabolites from Microorganisms: Quenching and Extraction Protocols. *Metabolites.* **7**, E53 (2017).
19. Rabinowitz, J. D. & Kimball, E. Acidic acetonitrile for cellular metabolome extraction from *Escherichia coli*. *Anal. Chem.* **79**, 6167-6173 (2007).
20. Annesley, T. M. Ion suppression in mass spectrometry. *Clin. Chem.* **49**, 1041-1044 (2003).
21. Tanaka, K. et al. Quantification of NAD(P)H in cyanobacterial cells by a phenol extraction method. *Photosynth. Res.* **148**, 57-66 (2021).
22. Wu, L. et al. Quantitative analysis of the microbial metabolome by isotope dilution mass spectrometry using uniformly ^{13}C-labeled cell extracts as internal standards. *Anal. Biochem.* **336**, 164-171 (2005).
23. Dempo, Y., Ohta, E., Nakayama, Y., Bamba, T. & Fukusaki, E. Molar-based targeted metabolic profiling of cyanobacterial strains with potential for biological production. *Metabolites.* **4**, 499-516 (2014).
24. Nishino, S., Okahashi, N., Matsuda, F. & Shimizu, H. Absolute quantitation of glycolytic intermediates reveals thermodynamic shifts in *Saccharomyces cerevisiae* strains lacking *PFK1* or *ZWF1* genes. *J. Biosci. Bioeng.* **120**, 280-286 (2015).
25. Kauny, J. & Sétif, P. NADPH fluorescence in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803: a versatile probe for in vivo measurements of rates, yields and pools. *Biochim. Biophys. Acta.* **1837**, 792-801 (2014).
26. Calvin, M. & Massini, P. The path of carbon in photosynthesis. XX. The steady state. *Experientia*. **8**, 445-457 (1952).
27. Hasunuma, T., Matsuda, M. & Kondo, A. Improved sugar-free succinate production by *Synechocystis* sp. PCC 6803 following identification of the limiting steps in glycogen catabolism. *Metab. Eng. Commun.* **3**, 130-141 (2016).
28. Young, J. D., Shastri, A. A., Stephanopoulos, G. & Morgan, J. A. Mapping photoautotrophic metabolism with isotopically nonstationary ^{13}C flux analysis. *Metab. Eng.* **13**, 656-665 (2011).
29. Heber, U. & Willenbrink, J. Sites of synthesis and transport of photosynthetic products within the leaf cell. *Biochim Biophys Acta*. **82**, 313-324 (1964).

30. Walker, D.A. Photosynthetic induction phenomena and the light activation of ribulose diphosphate carboxylase. *New Phytol.* **72**, 209-235 (1973).
31. 白井 智量,『代謝』の理解に必要なフラックス解析とメタボロームの大切な関係. *生物工学会誌* **99**, 78 (2021).
32. Sauer, U. Metabolic networks in motion: ^{13}C-based flux analysis. *Mol. Syst. Biol.* **2**, 62 (2006).
33. Shimizu, H. & Toya, Y. Recent advances in metabolic engineering-integration of in silico design and experimental analysis of metabolic pathways. *J. Biosci. Bioeng.* **132**, 429-436 (2021).
34. Wan, N. et al. Cyanobacterial carbon metabolism: Fluxome plasticity and oxygen dependence. *Biotechnol. Bioeng.* **114**, 1593-1602 (2017).
35. Welkie, D. G. et al. Genome-wide fitness assessment during diurnal growth reveals an expanded role of the cyanobacterial circadian clock protein KaiA. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* **115**, E7174-E7183 (2018).
36. Hatano, J. et al. NADPH production in dark stages is critical for cyanobacterial photocurrent generation: a study using mutants deficient in oxidative pentose phosphate pathway. *Photosynth. Res.* **153**, 113-120 (2022).
37. Tsukamoto, Y., Fukushima, Y., Hara, S. & Hisabori, T. Redox control of the activity of phosphoglycerate kinase in *Synechocystis* sp. PCC6803. *Plant Cell. Physiol.* **54**, 484-491 (2013).
38. Feng, L. et al. Structural and biochemical characterization of fructose-1,6/sedoheptulose-1,7-bisphosphatase from the cyanobacterium *Synechocystis* strain 6803. *FEBS J.* **281**, 916-926 (2014).
39. Mallén-Ponce, M. J., Huertas, M. J., Sánchez-Riego, A. M. & Florencio, F. J. Depletion of m-type thioredoxin impairs photosynthesis, carbon fixation, and oxidative stress in cyanobacteria. *Plant Physiol.* **187**, 1325-1340 (2021).
40. Lorimer, G. H., Badger, M. R. & Andrews, T. J. The Activation of Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase by carbon dioxide and magnesium ions. Equilibria, kinetics, a suggested mechanisms, and physiological implications. *Biochem*. **15**, 529-536 (1976).
41. Bhat, J.Y., Thieulin-Pardo, G., Hartl, F.U. & Hayer-Hartl, M. Rubisco activases: AAA+ chaperones adapted to enzyme repair. *Front. Mol. Biosci.* **4**, 20 (2017).
42. Marcus, Y. & Gurevitz, M. Activation of cyanobacterial RuBP-carboxylase/oxygenase is facilitated by inorganic phosphate via two independent mechanisms. *Eur. J. Biochem.* **267**, 5995-6003 (2000).
43. Tabita, F. R. & Colletti, C. Carbon dioxide assimilation in cyanobacteria: regulation of ribulose, 1,5-bisphosphate carboxylase. *J. Bacteriol.* **140**, 452-458 (1979).
44. Marcus, Y., Altman-Gueta, H., Finkler, A. & Gurevitz, M. Dual role of cysteine 172 in redox regulation of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activity and degradation. *J. Bacteriol.* **185**, 1509-1517 (2003).
45. Moreno, J., García-Murria, M. J. & Marín-Navarro, J. Redox modulation of Rubisco conformation and activity through its cysteine residues. *J. Exp. Bot.* **59**, 1605-1614 (2008).
46. Rae, B. D., Long, B. M., Badger, M. R. & Price, G. D. Functions, compositions, and evolution of the two types of carboxysomes: polyhedral microcompartments that facilitate CO_2 fixation in cyanobacteria and some proteobacteria. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* **77**, 357-379 (2013).
47. Stitt, M., Wirtz, W. & Heldt, H. W. Metabolite levels during induction in the chloroplast and extrachloroplast compartments of spinach protoplasts. *Biochim. Biophys. Acta.* **593**, 85-102 (1980).

48. Kobza, J. & Edwards, G. E. The photosynthetic induction response in wheat leaves: net CO_2 uptake, enzyme activation, and leaf metabolites. *Planta* **171**, 549-559 (1987).

Metabolism for photosynthetic induction in cyanobacteria

Kenya Tanaka[1], Tomohisa Hasunuma[1]

[1] Research Institute for Interdisciplinary Science, Okayama University

[1]Engineering Biology Research Center, Kobe University

解説

シアノバクテリアの基礎研究から社会実装へ‡

明治大学農学部農芸化学科　専任准教授
株式会社シアノロジー　代表取締役
小山内 崇*

筆者は、大学院時代からシアノバクテリアなどの光合成生物の基礎研究を行っています。炭素の代謝制御に関する基礎研究を進めるとともに、2022 年 6 月に株式会社シアノロジーを設立し、代表取締役として会社を運営しています。基礎から応用、そして、社会実装という流れは、多くの基礎研究者が興味のあるところかもしれません。実際に会社運営をしている体験談を通し、基礎研究者は社会実装すべきなのか？という問題に対して、筆者の持論をお話ししたいと思います。

1. はじめに

2014 年日本植物学会の年会において、「研究者貧乏よ、さらば」と題したシンポジウムを行いました。帝京大学の篠村先生と当時理化学研究所に在籍していた筆者がシンポジウムをオーガナイズし、博士号を有した企業研究者、代表取締役、弁理士をお呼びして多様なキャリアパスについてご講演を頂きました。シンポジウム自体は大変盛り上がり、非常に楽しかったのですが、肝心の研究者の待遇について改善されたかと言えば、残念ながらノーと言わざるを得ません。光合成分野は、一時期バイオエネルギーの盛り上がりで予算もつきましたが、やはり迅速に社会実装できる化学・工学分野の予算規模が大きく、最近はトップダウン型の研究領域を立ち上げることが難しくなっています。さらに、今後は少子化が進むことは確実であるため、大学の予算・ポストなどは、現状のままでは減っていく一方です。この冬も追い打ちをかけるように、光熱費が高騰し、研究を止めるケースさえあるなど、景気の良い話はかなり少なくなっています。このような状況を鑑みれば、研究者が自分で稼ぐ道を模索することは、自然の流れかもしれません。

2. 分子生物学のバックグラウンドをもつ筆者

筆者は 2002 年に大学院（東大、現東工大田中寛研究室）に進学して以降、シアノバクテリアなどの微細藻類の研究を続けています（一時期シロイヌナズナも研究をしておりましたが）。大学院時代は、RNA ポリメラーゼの転写制御機構や炭素・窒素代謝の制御メカニズムを研究していました[1]。その後、ポスドクとして、東大池内昌彦研究室、理研平井優美研究室などに在籍をした後、2015 年から明治大学で研究室を運営しております。ポスドク時代に転写制御因子の改変によるメタボロミクスの研究を開始し、2011 年に JST さきがけ研究（藻類バイオエネルギー領域）に採択された頃から物質生産の研究を進めています[2-4]。また、2013 年から始まった JST-ALCA（低炭素の技術開発）において、コハク酸や乳酸などのカルボン酸生産方法の開発にも注力しています[5]。現在は物質生産の研究だけでなく、シアノバクテリアや真核微細藻類の転写や代謝の制御メカニズム解明や、酵素の生化学解析などの研究を進めています[6-8]。

‡解説特集「シアノバクテリア光合成研究の最前線」

*連絡先 E-mail: tosanai@meiji.ac.jp

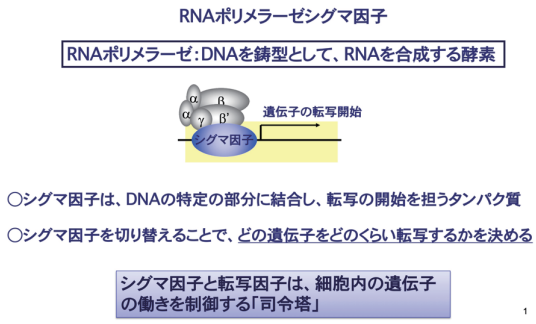


図 1. RNA ポリメラーゼシグマ因子の模式図
バクテリアの RNA ポリメラーゼは複数のタンパク質から構成されるマルチサブユニット型であり、シアノバクテリアも同様である。シグマ因子は、プロモーターDNA を認識するサブユニットである。図には記載はないが、シアノバクテリアの RNA ポリメラーゼを構成するタンパク質としては、他にもωサブユニットも知られている。

3. 博士号取得後のキャリアパス

2015 年 4 月に明治大学農学部に着任してから丸８年が経とうとしています。着任当初は講義や学生実習を一から作ったり、これまで行ってこなかった大学の業務をこなしたりととても忙しい日々でした。現在も、私立大学であるがゆえの忙しさはあると思います。着任してしばらく経つと、所属大学に合わせた自分のスキルアップを考え、起業を考えるようになりました。しかし、そのように考えられるようになったのはつい最近のことで、博士号取得前後はそれどころではありませんでした。

2007 年に博士号を取得し、2015 年に明治大学でパーマネントポジションを得るまでは、ずっと任期付きのポジションでした。この時には、やはり研究が最優先の生活でした。また、この間に結婚して子供が２人生まれるというライフイベントもあったことから、公私共に最も忙しく不安定な時期でした。このような事情から、仕事では論文を書くことを何よりも優先していました。

また、任期付きなので自分の給料も考えなければなりません。博士号を取得して学振の特別研究員（PD）になり、３年間ののち、理化学研究所の基礎科学特別研究員(基礎特研)になりました。そして１年間勤めたのち、研究は同じ理研でしたが、JST のさきがけ専任研究者として３年間勤めました。このように、学振 PD、基礎特研、さきがけと獲得しましたが、正直同じことをもう１回やれと言っても無理ではないかと思います。常に努力をしていたことは間違いないのですが、努力だけではどうしようもないこともあります。常に色々な選択肢を考え、場合によっては別の分野の研究や、アカデミアではないところで働くことも考えつつ、最善と思われる策を選んできました。このころからさまざまな選択肢を考えていたため、その後の起業につながったのではないかと思います。

4. 分子生物学から代謝工学へ

大学院では、シアノバクテリアの中で最もよく使われる *Synechocystis* sp. PCC 6803(以下シネコシスティス)の転写制御機構を研究していました。シアノバクテリアである理由は、最も単純で相同組換えによる遺伝子改変が可能であるという理由です。この時研究していた制御因子の１つが、SigE というタンパク質でした。

SigE は、RNA ポリメラーゼシグマ因子の１つです。シグマ因子は、RNA ポリメラーゼの中でプロモーターDNA を認識する役割を担います（図１）。シネコシスティスを含むシアノバクテリアは、シグマ因子のうちグループ２シグマ因子と呼ばれるシグマ因子を複数持つことが特徴的です[9,10]。シネコシスティスは、グループ２シグマ因子を４つ（SigB~E）持ちますが、当時はその制御下にある遺伝子は明らかになっていませんでした。2000 年代になると、日本のシアノバクテリア研究者らが開発したマイクロアレイが使えるようになったため、筆者はマイクロアレイを用いて、SigE の制御下にある遺伝子を探索しました。*sigE* の欠損株を用いてマイクロアレイ解析を行った結果、グリコーゲン異化、解糖系、酸化的ペントースリン酸経路の酵素遺伝子の発現が減少していました（図２）[11]。このことから、SigE は糖異化を包括的に制御する因子であることが明らかになりました（図２）。ここで大事な点は、糖代謝

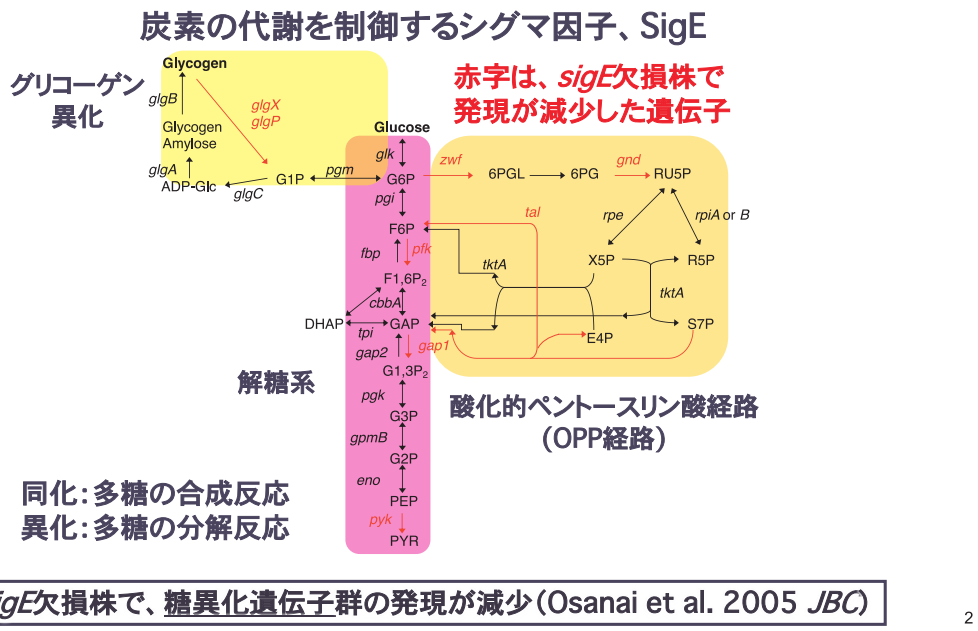


図 2. ***Synechocystis*** **の糖代謝マップ**
マイクロアレイ解析より、*sigE* 欠損によって発現が低下した遺伝子が赤字で示されている。

ではなく糖異化、すなわち、糖の分解反応である点です。SigE の制御下には、糖を分解する反応を触媒する酵素がありましたが、糖を合成する同化酵素遺伝子は制御下にはありませんでした。このことから、SigE は糖代謝の方向性を決定する因子であることがわかりました。

その後の解析で、SigE を *Synechocystis* 細胞内で過剰発現することで、グリコーゲンの分解を促進し、糖異化の下流の代謝産物やクエン酸回路（TCA 回路）の代謝産物が増加することが明らかになりました[2]。糖代謝の下流には様々な有用化合物があります。SigE 過剰発現株では、バイオプラスチック原料として知られるポリヒドロキシ酪酸やコハク酸の生産量が増加することが明らかになりました[12,13]。このように、初めは最も簡単な光合成生物を利用して転写・代謝制御機構を研究していましたが、炭素の流れを制御する因子を発見したことで、有用物質を生産する代謝工学の研究へと移っていきました。ただし、分子生物学的な研究をやめたわけではなく、例えば最近、SigE が結合する部位を RNA-sequencing で網羅的に解析し、SigE の結合配列を明らかにした論文も発表しています[7]。

代謝工学の研究では、様々な化合物をシアノバクテリアで生産しようと試みています。例えば、シネコシスティスを通常の好気・明条件で培養したのち、密閉した瓶に詰めて遮光する嫌気・暗条件で培養すると、細胞外にコハク酸、乳酸、酢酸などのカルボン酸が放出されることを発見しました[13]。コハク酸や乳酸は、それぞれポリブチレンサクシネートやポリ乳酸としてバイオプラスチックの原料となる物質です。シネコシスティスを嫌気・暗条件で培養すると、TCA 回路が通常とは逆のオキサロ酢酸→リンゴ酸→フマル酸→コハク酸という順番で炭素が流れていることがわかりました（図３）。これは、還元的 TCA 回路と呼ばれ、発酵ではよく見られる代謝の流れです。シネコシスティスの TCA 回路の流れや方向性は、温度や pH によって制御されていることも明らかになっています[6,14]。筆者らのグループは、コハク酸生産量を増やす遺伝子や培養条件を発見し、特許として知財化をしながら論文を発表してきました[5,15]。この他にも、例えば、紅藻シアノディオシゾンのフィコシアニンが耐熱・耐酸性であることを示し、生産方法についての特許を保持しています[16]。

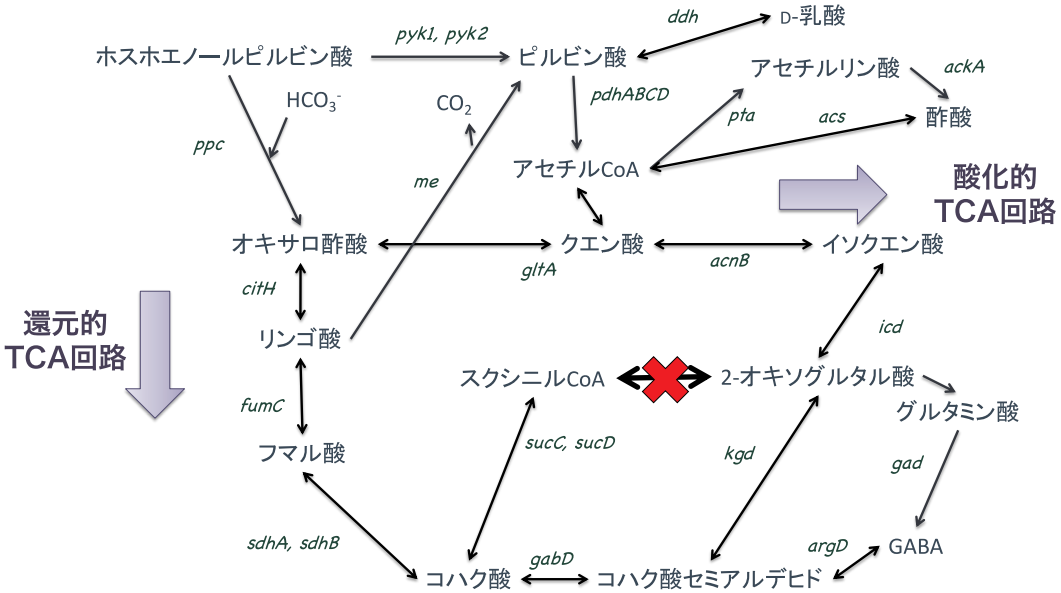


図 3. ***Synechocystis*** **のピルビン酸代謝とクエン酸回路（TCA 回路）**
Synechocystis は、2-オキソグルタル酸デヒドロゲナーゼを持たないため、2-オキソグルタル酸からスクシニル CoA を直接生成できないが、２つのバイパス経路があることが知られている。

5. 会社設立への道

このように、分子生物学に加えて代謝工学の研究を始め、特許などの知財も増えてきました。このことから、本気で社会実装を考えるようになりました。よく基礎研究・応用研究という言葉を使います。どこまでが基礎研究でどこからが応用研究かは難しいところです。ただ、少なくとも遺伝子改変でコハク酸が〇〇倍に増えましたというデータを発表しただけでは、応用研究にはなりません。応用研究の場合には、培養液量や培養時間あたりの生産量を考えるなど、学術論文とは違う視点が必要になります。また、すべてを論文にしてしまっては会社が成り立ちません。論文として公開する成果、特許にしてから公開する成果、秘密にする成果などを分ける必要があります。すべての成果を論文に使えるわけではないので、基礎研究分野で競争する場合には、より大変になる可能性があります。このため、応用研究も行い、かつ将来的に起業をするからにはそれなりの覚悟が必要です。

また、起業をするためには、研究成果があればよいわけではありません。会社経営や経理、営業など、あらゆる仕事をこなしていかなければなりません。このため、起業の準備期間が必要です。どのくらいの準備期間が必要かは人によります。筆者の場合もどこからどこまでが準備期間ですとは明確には言えないのですが、起業の前年度である 2021 年度を起業準備年と定め、１年間を起業のための勉強に費やしました。何を勉強したかというと、アクセレレータープログラムに参加して講義を受講しながら会社の形を考え、ビジネスコンテストでビジネスプランをブラッシュアップし、そして、経理のために簿記 3 級の資格を取りました（図４）。これらの詳しい経緯については、ウェブ教科書「理系の起業」（https://cyanology.stores.jp/）に解説がありますので、そちらをご覧いただければと思います。

上記を経て、2022 年 6 月 2 日に株式会社シアノロジーを設立しました（図４）。シアノロジーは、シアノバクテリアとテクノロジーを合わせた造語です。シアノロジーは商標登録しており、こうした登録ももちろん自分で動かなければなりません。これまで誰かがやってくれた仕事をすべて自分で、少なくとも自分で依頼してこなしていき

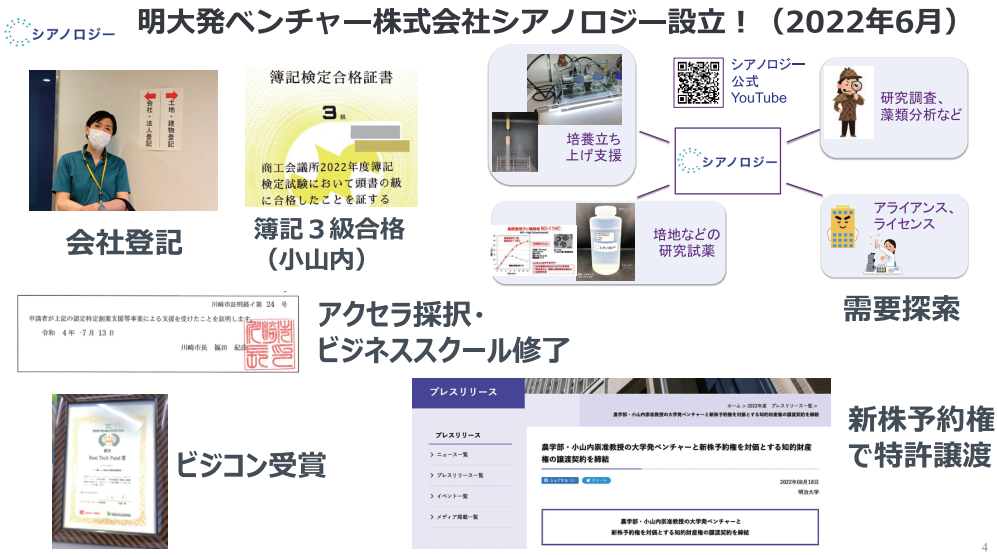


図 4. 明治大学発ベンチャー株式会社シアノロジーの設立
会社前後には、資格の取得やビジネススクールやビジネスコンテストへの参加、登記手続き、特許の譲渡など様々な仕事があります。

ます。これまで誰かがやってくれていた仕事はこんなにもあったのかと、思い知ることになります。

この原稿は、2023 年 2 月に書いていますので、起業から８ヶ月が経過したところです。起業をすればやはり色々なことがありました。買ってくれる、契約してくれると言っていたのに、あっさりと約束を反故されることもありました。しかし、色々なことを試した結果、どこかに突破口はあるもので、なんとか会社を経営しています。油断はできませんが、単月黒字化する月もでてきており、初年度は黒字を見込んでいます。

6. 基礎研究者は社会実装しなければいけないのか？

起業してこのような起業に関する文章を書くからには、「皆さん、起業をしましょう！」という結論になるかと思うかもしれませんが、筆者はそんなことは思っていません。起業をやってみた人がよく言うセリフですが、起業はやれば誰でもできます。一方、光合成研究は誰でもできるわけではありません。今回「光合成研究」の執筆依頼を受けましたが、この記事の読者には、光合成分野の世界的な研究者が十指に余ると思います。正直、これほど世界的な人々が、この大規模ではないコミュニティに集まっている例はあまりありません（例えばバイオベンチャーの日本人経営者で世界的な人と言われたら、私はほとんど例を挙げられません）。ですので、非常に高いレベルで研究をしている方々は、ぜひその研究に打ち込んでほしいと願っています。

一方で、科研費などが税金から支出されている以上、どうしても「役に立つのか？」「社会還元しているのか？」という意見を無視することはできません。このため、誰かしらは社会実装をしている人が、コミュニティには必要だと考えています。筆者は基礎研究者として、この役割を担うことができればと考えています。しかし、従来のバイオベンチャーのように、ギャンブルのようなハイリスクに飛び込むのは、非常に厳しいことではないでしょうか。このため、社会実装をやってみたい方々が、リスクやコストを少なくしてベンチャーを経営することが有益ではないかと考えています。このため、筆者は、いかに無理をせずに運営できるかという点を社是として会社経営をしています。バイオベンチャーというと、とりあえず投資家を探して補助金をひたすら使うと

いう形が多いかと思いますが、投資を受けるからには相応のリスクがあります。起業してみたい方は、従来型の「バイオベンチャーは大規模な投資」という形が正しいかどうか、今一度考えてほしいと願っています。

また、社会実装の話になると、「基礎研究は役には立たないけれど、人類の未来を・・」という台詞をよく目にします。基礎研究者ならば１回くらいは口にしたことがあるかもしれません。筆者も何度も言ったことがあると思います。筆者が起業して一番考え方が変わった点は、「基礎研究は役に立たないけれど」の前提がそもそも間違いであるという点です。これがどういう意味かというと、例えば基礎研究をしていれば文章をたくさん書きます。文章を書けば本来は執筆料・原稿料・印税がもらえます。これらは出版業や作家の仕事です。基礎研究者ならば文章の添削もすると思いますが、文章の校正という仕事も職業として成り立っています（英文校正はしばしば依頼すると思います）。また、研究者は、外部から専門的な内容について相談を受けることもしばしばあります。これは今流行りのコンサルティングです。その他にも、学会などのセミナー開催、講師、講義資料のパワポや動画作成もそれぞれ１つの業種だけで会社として成立しています。つまり、基礎研究者は、会社として成り立っている事業を１つどころか複数こなしており、その上で、さらに研究技術の開発を行っています。それなのに、なぜ役に立たないと考えるのでしょうか？

その答えの１つは、「対価をもらっていないから」だと考えています。上記の仕事をすれば、当然対価をもらうべきなのですが、なんとなくアカデミアということで、無償でやってしまいます。この結果、世間から仕事をしているとみなされません。無償でやっているにも関わらず、仕事にカウントされない・役に立たないと言われるなんて、あんまりではないでしょうか。ですので、基礎研究者が社会実装するにはどうしたらよいか？という答えの１つは、「仕事をしたら対価をもらう」ことだと思っています。このため、筆者は、基礎研究者がサービスなどを提供したら正当な対価をもらうシステムを構築したいと考えています。これにより、アカデミアの待遇問題の解決だけでなく、アカデミアの弱みである社会実装にもつながると考えています。大学は人口減だから衰退産業であるという言葉も聞かれますが、筆者は「研究者貧乏よ、さらば」という言葉を標榜したものとして、時代の流れに逆らっていきたいと考えています。

Received Feb 10, 2023; Accepted Mar 14, 2023; Published Apr 31, 2023

参考文献

1. Osanai T et al. ChlH, the H subunit of the Mg-chelatase, is an anti-sigma factor for SigE in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Proc Natl Acad Sci U S A* 106, 6860–6865 (2009).
2. Osanai T et al. Genetic engineering of group 2 sigma factor SigE widely activates expressions of sugar catabolic genes in *Synechocystis* species PCC 6803. *J Biol Chem* 286, 30962–30971 (2011).
3. Osanai T et al. Pleiotropic effect of *sigE* over-expression on cell morphology, photosynthesis and hydrogen production in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Plant J* 76, 456–65 (2013).
4. Osanai T et al. Pathway-level acceleration of glycogen catabolism by a response regulator in the cyanobacterium *Synechocystis* species PCC 6803. *Plant Physiol*, 164, 1831–1841 (2014).
5. Iijima H et al. Four-carbon dicarboxylic acid production through the reductive branch of the open cyanobacterial tricarboxylic acid cycle in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Metab Eng.* 65, 88–98. (2021).
6. Ito S, Hakamada T, Ogino T, Osanai T. Reconstitution of oxaloacetate metabolism in the tricarboxylic acid cycle in *Synechocystis* sp. PCC 6803: discovery of important factors that directly affect the conversion of oxaloacetate. *Plant J*. 105, 1449–1458 (2021).
7. Kariyazono R, Osanai T. Identification of the genome-wide distribution of cyanobacterial group-2 sigma factor SigE, accountable for its regulon. *Plant J*. 110, 548–561 (2022).

8. Katayama N, Iwazumi K, Suzuki H, Osanai T, Ito S. Malic enzyme, not malate dehydrogenase, mainly oxidizes malate that originates from the tricarboxylic acid cycle in cyanobacteria. *mBio* 13, e0218722 (2022).
9. Tanaka K, Masuda S, Takahashi H. Multiple *rpoD*-related genes of cyanobacteria. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 56, 1113-1117 (1992).
10. Goto-Seki A, Shirokane M, Masuda S, Tanaka K, Takahashi H. Specificity crosstalk among group 1 and group 2 sigma factors in the cyanobacterium *Synechococcus* sp. PCC7942: In vitro specificity and a phylogenetic analysis. *Mol. Microbiol.* 34, 473-484 (1999).
11. Osanai T et al. Positive regulation of sugar catabolic pathways in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803 by the group 2 sigma factor *sigE*. *J. Biol. Chem.* 280:30653-30659 (2005).
12. Osanai T et al. Increased bioplastic production with an RNA polymerase sigma factor SigE during nitrogen starvation in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *DNA Res.* 20, 535-535 (2013).
13. Osanai T et al. Genetic manipulation of a metabolic enzyme and a transcriptional regulator increasing succinate excretion from unicellular cyanobacterium. *Front. Microbiol.* 6, 1064 (2015).
14. Iijima H, et al. Metabolomics-based analysis revealing the alteration of primary carbon metabolism by the genetic manipulation of a hydrogenase HoxH in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Algal Res.* 18, 305–313 (2016).
15. 特許第 6688497 号　小山内崇、飯嶋寛子、渡邊敦子　有機酸の製造方法　株式会社シアノロジー
16. 特許第 6681065 号　小山内崇、飯嶋寛子　食品、食品の加熱処理方法、フィコシアニンの製造方法、有機酸の製造方法、及び水素の製造方法　株式会社シアノロジー

Launching a cyanobacteria bio-venture based on basic science

Takashi Osanai

Graduate School of Agriculture, Meiji University,
Cyanology Co. Ltd.

表紙の紹介

イシクラゲを使用した「生きている美術作品」

[1]彫刻家／東京藝術大学美術学部彫刻科テクニカルインストラクター
[2]多摩美術大学美術学部彫刻学科・東京造形大学造形学部彫刻専攻非常勤講師
井原　宏蕗[1,2]

私は生物の生きた痕跡や副産物などを探し出し、それらに伝統的な技法を掛け合わせた彫刻を作っている。具体的には、動物の糞を漆で固め、その動物の姿に戻す作品や、ツバメの巣やミミズの糞塚を彼らが作った彫刻と捉え、そのままの形を生かし陶芸用の窯で焼成し、セラミック作品にしている。またミミズが通ることで生まれる穴を生かしたジュエリー作品では、人と生物の目線やスケールの違いを行き来することで彫刻の新たな可能性について考えている。

近年はイシクラゲと和紙の原料である楮（こうぞ）を混ぜた紙の制作を行っている。イシクラゲは、クラゲといっても陸地に生息するシアノバクテリアで２７億年前から同じ姿で生息しているという。また彼らの祖先が光合成によって大気に酸素を提供し、地球上の生物が繁栄する礎を作ったともいわれている。乾燥に強いイシクラゲは、昨今の環境問題を解決させる可能性を持つが、その外見ゆえに駆除の対象にみられがちである。

私は「乾燥耐性が強く、乾燥状態でも条件が揃えば光合成をする」という特性に着目し、イシクラゲを和紙の原料である楮に混ぜて“生きている（光合成する）紙”の制作をすることにした。それは紙であり、生物であり、条件が揃えば時が経っても生態系に戻る可能性を持っている。またそんな紙を使用した作品は作品でありながら環境次第で呼吸し、光合成する可能性を持っている。さらにイシクラゲ紙で覆われた会場は展示中も、光や湿度、鑑賞者の吐く息から二酸化炭素を吸収して酸素を発生する可能性を持っている。展示会場の鑑賞者も循環に取り入れることで生物活動と循環について考えている。

またこの“生きている紙”を参加者と一緒に制作するワークショップなど参加型のイベントも行っている。私の使用するイシクラゲは培養ではなく、フィールドワークを軸にすべて自然界から採取しており、美術や生物と馴染みのない参加者に対しても、身近にいるイシクラゲや生物の面白さなどを広める活動などにも力を入れている。

忘れられがちな小さな生物や彼らが創り出す造形美に目を向けると、自然界の循環に気がつくことがある。思考錯誤の連続であるが「生きている美術作品」を日常に取り入れることができれば、生物の活動が人々の生活にとってより身近な存在になり、もっと生活の中で環境や光合成を意識することができるのではないかと考えている。

《表紙作品情報》

「still life – yukaku」　H250×W300×D5 [cm]/イシクラゲ・楮・窓/ 2022-
展示場所：極寒芸術際／昭和遊郭美術館（北海道川上郡弟子屈町川湯温泉 3 丁目 2−40）

若手の会特別企画：若手研究者の海外留学レポート！

第 17 回　「（続）家族で海外留学」

電気通信大学　基盤理工学専攻
学振 RPD　榎本　元

こんにちは榎本です。前回は妻（渡辺　麻衣）が、我々の四年半にわたるドイツ滞在について、主にプライベート面に関して報告してくれました。今回私は、前回号で不明だった詳細について補足しつつ、主に研究とキャリア形成について、自分自身学んだことを報告させていただきます。ちなみに我々が滞在したドイツ・フライブルクについては、妻だけでなく、埼玉大学の門脇　太朗さんも第 82 号 (2018 年 8 月)にて報告してくださっていますので、今回私は特に追記しません。あしからず。

ドイツ留学のきっかけ

研究を始めた学部生時代から、いつかは海外に留学してサイエンスの中心に近いところで自分を鍛えつつ、異文化を直に体験して人生経験を広げてみたいと思っていました。しかしながら日々の仕事に楽しみながらも追われていると、あっという間に年月は過ぎていくもので、気づけば博士号を取得して助教になっていました。学部生時代から修士、博士、その後助教とずっと東京大学の池内昌彦先生のところでお世話になることができ、幸せを感じながらも、このままではいけないなと思っていました。そんな折、オランダのマーストリヒトで開かれた国際光合成会議にて、後の受け入れ研究者である Annegret Wilde 教授とサイエンスの話で盛り上がったタイミングで、「うちに来ないか」という言葉をかけていただきました。正直その展開を狙っていたので、前のめりで Yes と答え、連絡をとり続けることを約束してその場は別れました。やはり国際会議で直接話をするのが、留学先を決めるのに最も有効な方法だと思います。いくら研究の興味が近くても、人間的に合わなければ仕事など進むわけはないでしょう。興味があるラボがある場合は是非直接会える機会を模索したほうが良いでしょう。

滞在は受け入れてくれるものの、お金は自分で確保してほしいということになりました。パワーのあるビックボスの研究室だと話はちがうのかもしれません。ただ結果として、自らフェローシップを獲得して留学するというのは、キャリア形成においてはプラスになる選択だったのだろうと思います。そもそも博士号を持ってやってくる時点で、むこうでは立派な研究者として認めて迎えてくれます。その上でフェローシップを獲得してくると、さらに尊重して自立性を認めてくれます。海外に留学するのに有用なフェローシップは、日本学術振興会の海外特別研究員および海外特別研究員－RRA 制度以外にも、European Molecular Biology Organization (EMBO) や Human Frontier Science Program (HFSP) の Postdoctoral Fellowship などがあり、ドイツに限ればフンボルト研究奨学金などもあります。これらに共通しているのは、博士号を取得してからあまり長い時間がたってしまうと申請できなくなる点です。動き出すのは早ければ早いほど良いです。ちなみにドイツでは基本的に全ての PhD 課程の学生はボスから給料をもらっており、またキャリアパスも多様で融通が効くため、修士からストレートに三年で博士号を取得して卒業するケースの方が珍しそうです。そのため、経験値バリバリの研究者が実は博士号取得からそんなに時間がたっていない、というケースもみられ、そういう人たちとポストやグラントを取り合うのは大変だなと感じることもありました。

現地のコミュニティに溶け込むということ

さて、幸運なことに EMBO のフェローシップを獲得して、晴れて留学が決定しました。小さい子どもが一人いる状態で、家族での引っ越し。おまけに渡独して三ヶ月後が第二子の出産予定日ということで、研究だけに注力することなどできず、てんやわんやの毎日でした。今思えば、家族で、特に子どもたちと滞在することで、無理矢理にでも現地のコミュニティに溶け込んで生活するという体験ができたのは良かったと思います。職場はほとんど英語が通じますので、買い物などを除けばドイツ語を勉強する必要などなかったかもしれません。ただ私は幸運なことに外国語を勉強するのが好きでしたので、その場合には良い状況でした。病院の手配や出生にかかる様々な書類手続き、保育園への

入園や先生および保護者とのコミュニケーションなど、数えきれない場面において現地語は必須です。この状況を楽しんでガシガシ現地語を勉強していく意欲を持てる人には非常におすすめです。

プライベート面だけでなく、研究面でも現地のコミュニティに溶け込むということは重要でした。幸運なことに、ヨーロッパの人たちは海外学振のことはよく知らなくても、EMBO のことはよく知っていますので、EMBO のフェローシップで来ていると知ると、皆が私をすごいやつだと認めてくれました。そのため自己紹介が非常にやりやすかったです。海外ポスドクに興味のある方は、学振だけでなく他のフェローシップにも並行して応募することを強く勧めます。

グラントやポストの申請においては、いかに多くの共同研究者を入れられるかが大事であると Annegret によく言われました。滞在先での研究に打ち込むだけでなく、学会に参加したり、時にはセミナーをしに訪問にいくことで、自分の存在をアピールでき、今後の共同研究を模索したりすることができたのは、非常に有用でした。Annegret は顔が広く、友達が多いタイプの PI だったので、コロナ前は特に様々な機会を作ろうと尽力してくれました。滞在先ホストを選ぶ際に、そのボスが研究コミュニティ界隈で有名な人かどうかは、大事な情報になるかもしれません。

ドイツでの就活について

ドイツ滞在の最後の一年ほどは、ドイツにてポジションハンティングを経験しました。ドイツには Emmy Noether Programme など、若手研究者に独立ポジションを与えるスキームがいくつかあります。しかし、これらも博士号を取得してからのタイムリミットがあります。これに関しても動くのは早いに越したことはありません。私自身、ドイツに渡航したタイミングでは「まあ二年程度経験を積んだら、日本に帰るのかな」と漠然と考えていました。ドイツで就職先を探すほど現地を気に入るとは思っていなかったので、誤算でした。独立ポジションを得るための応募書類作りは、ポスドク用のものと比べて遥かに煩雑で時間がかかるので、かなりギリギリでの挑戦になってしまいました。これだけは少し後悔しています。もし可能であるならば、博士号取得後どれくらいの時期に公募戦線に参戦するのか、そこから逆算して成果をいつ出すのか、など戦略的に動くやり方もあったのだろうと今思い返せばわかります。

ドイツで独立ポストを得るには、「自分の PhD の supervisor および現在のボスが入っていない、自分が最終責任著者の論文がある」ことが非常に重要だそうです。これは、「自分はすでに研究を独立してリードし、完成させられる」能力を持っている証になるそうです。そのため、Annegret はときに私に学生さんを supervise させてくれながら、これを達成するように励ましてくれました。結果的に私は、2023 年の 2 月に晴れて最終責任著者としての第一報目を出すことができました。これはそもそも日本から持っていった研究テーマではなく、ドイツで生まれて開始した研究テーマでした。もともとタンパク質の結晶化を相談するためにいったマーブルクで、PI になったばかりの Georg Hochberg とサイエンスの話題で意気投合してスタートした共同研究でした。他の実験テーマもあるために自分自身では手が回っていなかったのですが、Annegret の PhD 課程の学生さんのメインテーマが少し難航していたこともあってこの共同研究に参画してくれて、一気に研究が進み、論文の完成まで辿り着くことができました。これも現地のコミュニティに溶け込む努力をした甲斐あっての成果でした。執筆時点では世界、とくにヨーロッパではコロナ前のように人の動きが活発になりつつあります。今後海外に出て行く人たちには、コロナに制限されずに思うまま交流を広げられる世界が待っていることを切に願います。

最後に

わかっている様な偉そうなことをいくつも書きましたが、私自身まだテニュアポストを得られていない未熟者です。独立ポジションを得られる様、日々努力しています。ただ、もし最終的にアカデミアに残らないという選択になったとしても、今回の留学を後悔することはないでしょう。昨今の不安定な世界情勢の中、一つの場所に根を張るよりも、真の国際人として、フレキシブルに動き回る能力と覚悟をもつほうが、より幸せに生きていけると思います。そういえば私の最近の研究は、光独立栄養生物として、根を張る植物とは対照的に、光の質と量に応答して動き回るシアノバクテリアについて、遺伝子、分子レベルから細胞、群衆体の振る舞いまで、生態学および進化学につながるような形で理解することを目指しています。光と生き物の相互作用の極致がそこにあると信じて、日々楽しく研究していますので、ぜひ今後とも様々な場でみなさんとお話しできると嬉しいです。よろしくお願いいたします。

報告記事

藍藻の分子生物学 2022 開催報告

立命館大学　生命科学部
寺内　一姫

「藍藻の分子生物学 2022」を、2022 年 12 月 9 日（金）から 10 日（土）に、かずさアデミアホールにて開催しました。「藍藻の分子生物学」は、1998 年から 2 年毎に開催され、第 13 回となる本研究会は、当初 2021 年 11 月に開催予定でした。新型コロナによるパンデミックにより、この間、多くの学会や研究会がオンラインで開催へと移行しましたが、本研究会は研究者が出会い、自由に情報を交換し議論できる場であることが大切であると考え、1 年延期いたしました。ようやく対面での実施がかない、130 名を超える方々に参加いただき大変うれしく思います。

今回の研究会では、14 名の招待講演と 69 題のポスター発表があり、活発な議論がなされました。学生さんが多く参加され、シアノバクテリア（藍藻）研究の熱気と広がりを感じることができました。また、光合成細菌の研究者の方々にも発表いただき、原核光合成生物の研究の場としての展望をもつことができました。NBRP からのブース出展、さらにシアノバクテリアをモチーフにした彫刻家井原宏蕗さんと京楽堂さんに作品を展示いただきました。

「藍藻の分子生物学」は、1998 年に基礎生物学研究所の研究会として発足し、その後 2005 年からはかずさ DNA 研究所のご支援で開催されてきました。2018 年から日本光合成学会の関連組織と位置づけられ、広い学問分野に広がるシアノバクテリアの研究の発表とコミュニティの相互交流を深める場として開催されてきました。本会が、その目的を達成する一助となれば幸いです。

最後に本会の運営にあたり、かずさ DNA 研究所の田畑哲之先生、名古屋大学大学院生命農学研究科の藤田祐一さん、山本治樹さん、藤田研のスタッフ学生のみなさん、立命館大学生命科学部の浅井智広さん、尾上靖宏さんには、大変お世話になりました。また、早稲田大学の園池公毅さんには、今回のみならず本研究会 HP から情報を発信していただいています。皆様にこの場をお借りして感謝申し上げます。なお、次回は 2024 年 12 月にかずさアカデミアホールにて、東京農大の渡辺智さんのお世話で開催予定です。皆様ふるってご参加いただけるとありがたいです。

報告記事

藍藻の分子生物学 2022 参加報告

名古屋大学大学院　生命農学研究科
馬場　真里

2022 年 12 月 9〜10 日、千葉県木更津市にあるかずさアカデミアホールにて、第 13 回「藍藻の分子生物学 2022」が開催され、参加の機会を得ることができました。本来ならば 2021 年が開催年であったそうですが新型コロナウイルスの感染拡大に伴い延期され、3 年ぶりに対面で開催されました。14 名の先生方による招待講演、69 題のポスター発表が 2 日間に渡って盛況に行われました。

藍藻研究に携わって数年の私は今回が初めての参加でしたが、最初に会場に到着しての感想は、国内にこれほど大勢の藍藻研究者がいらっしゃったとは！でした。これまで幾つかの学会で藍藻を扱った研究発表を拝聴しておりましたが、もっと多くの藍藻に関する研究発表が聞きたいと切望していた私には正に夢のような研究会でした。発表時間のみならず、休憩時間も東京駅からの往復高速バス車内でも四方八方から活発な議論が聞こえてきて、オンサイト研究会の良さを再認識できた濃密な 2 日間でした。

今回のような藍藻という生物を軸とした発表を一堂に会し、多様な興味や視点を持つ研究者が集まって発表や議論を行うのを見聞きするスタイルは、複数の会場に分かれて自分の研究テーマに近い発表ばかりを聞きがちな大きな学会とは異なり、多角的な視点から自分の研究を見直し新たな着眼点や示唆を得る事に繋がりました。全て藍藻という生物に起こる現象なのだから、普段自分が見ている現象にも何一つ無関係ではないという事を強く感じました。以下に、窒素固定に関する興味を中心に発表を聞いた感想を幾つか記してみます。

どうしてヘテロシストを形成できる藍藻と分化せずに光合成と窒素固定を同所的に行う藍藻がいるのだろうかという疑問をずっと持っていたのですが、*Anabaena* の休眠細胞アキネート分化とヘテロシスト分化の共通性からヘテロシスト形成能獲得に関して考察されていた得平先生のご講演が非常に興味深かったです。得平研の学生さんのポスター発表も併せてヘテロシスト分化の巧妙な制御機構に興味が尽きませんでした。（当研究室で扱っている *Leptolyngbya* はアキネートを形成しないようで、なるほどヘテロシストも形成しないわけだと納得でした。）

またこれまで私は藍藻にとっての光を光合成のエネルギー源としか捉えられていなかったのですが、成川先生、榎本先生のご講演を拝聴し、藍藻は光の質をシグナルとして受容しているという点を改めて認識することができました。特に榎本先生の青色光、緑色光の比を細胞密度シグナルとして感知しているという知見が非常に興味深かったです。藍藻が移動できるという事実にも驚きました。また、お子様達が発表参観されていたりご家族で参加されているご様子に、今の時代の開かれた研究会の姿を感じられた事もとても素敵でした。

嫌気条件下における光合成や代謝にも興味を持っているので、浅井先生、粟井先生のご講演からも多くの示唆を得ることができました。光合成の普遍的な阻害剤が O_2 であり、酸素発生型光合成はバグだ、というお言葉のインパクトが忘れられません。そして持て余した還元力を物質として放出しているというお話が印象深く、嫌気下での代謝を考察する上で重要な手がかりになりそうだと感じました。また質疑応答に立たれた小俣先生の、藍藻は自らに大量の物質を蓄積できず、持て余した分は排出するからこそ葉緑体になり得た、というお言葉には痺れるような衝撃を受けました。生態系の中で藍藻が果たす役割や葉緑体の起源としての藍藻、そして物質生産への応用など多様な藍藻研究のあちらこちらに関わってくる、藍藻の本質を突いた名言だと心に刻まれました。

もう一つ個人的に、藍藻に関わり始めた初期に久堀研の論文を数多く読んで勉強させて頂いたので、久堀先生のご講演を直接拝聴できたことも非常に嬉しかったです。

学生さん、若手からシニアまで、多様な藍藻研究者のブレインストーミングで得られた示唆を今後の自分の研究に活かし、次の研究会での発表に繋げたいと思います。最後になりましたが、藍藻の分子生物学 2022 を主催された田畑先生、寺内先生、藤田先生、ならびに運営の皆様にこの場を借りて深く御礼申し上げます。素晴らしい研究会をありがとうございました。

報告記事

第 2 回　原核光合成生物シンポジウム開催報告

海洋研究開発機構
塚谷　祐介

立命館大学
浅井　智広

久留米大学
原田　二朗

2023 年 3 月 14 日（火）に東北大学川内キャンパス及びオンラインとのハイブリッド形式にて、『第 2 回原核光合成生物シンポジウム』を開催しましたので報告致します。前身の『光合成細菌ワークショップ』から数えると通算 8 度目の開催ですが、今回は過去最高となる 101 名の方々から参加登録をいただき、盛況のうちに終えることができました。このシンポジウムは、植物生理学会年次大会の「関連集会」（例年、年会前日に開催）という枠組みによって開催したため、年会用に整備された会場や機材を使用することが出来ました。この場をお借りして御礼申し上げます。

今回のシンポジウムでは、前半に、Jackson Tsuji さん（北大）、西原亜理沙さん（理研）、原田真理子さん（筑波大）にご講演いただきました。光合成の進化について、微生物生態学・生物情報系統学・地球化学・生化学の観点からとても面白い研究発表をしていただき、大いに刺激になりました。休憩を挟んで後半は、齊藤諒介さん（山口大）、坂巻裕さん（東京農大）、柴田穣さん（東北大）の 3 方に、光合成細菌の分子化石に関する研究、シアノバクテリアを用いた物質生産、緑藻光化学系の顕微分光学的研究について、それぞれご講演いただき、質疑応答も含めて大変充実した時間を過ごすことができました。参加者の方々からは毎回ありがたいフィードバックを頂いておりますが、今回も好評を頂きました。

昨年度の第 1 回シンポジウム後に、こちらの紙面上で会の名称変更の経緯について説明していなかったので少し触れておきます。「光合成細菌」という用語は厳密には酸素非発生型光合成生物を指すため、以前の名称は限定的なイメージを与え、講演者や参加者にあらぬ心配・障壁となっていたことがありました。そこで、国際学会名にもなっている Phototrophic Prokaryotes という用語であればシアノバクテリアも含まれるため、これの日本語直訳にあたる原核光合成生物という単語を使うことに決めました。ただ、それでもまだ限定的なイメージは拭い切れていないかなと思います…。第 1 回と第 2 回ともに、真核単細胞藻類の研究者にご講演いただきましたが、「げ、原核じゃないけどいいんですか？」と何度も念押しされてしまいました。あらぬ心配をおかけしてしまったことを反省しつつも、今後も真核藻類の研究についても講演依頼していきたいと思っています。

本シンポジウムは、毎回必ず 1 名以上は、博士後期課程在籍中の院生の方に発表していただくようにしています。また、光合成細菌だけではなく、シアノバクテリアや藻類を研究対象とした講演もあるようにしています。普段参加されている学会が多様で、本シンポジウムがなければ一堂に会することがなかったような方々が、原核光合成生物（光合成細菌、シアノバクテリア）というワードを軸として、出会える契機となることを目指して毎年企画しておりますので、今後も多くの方々の参加をお待ちしております。

報告記事

第 25 回　光合成学会若手の会セミナーの開催報告

東京大学大学院　総合文化研究科
神保　晴彦

第 25 回光合成学会若手の会セミナーを開催いたしました。今回は、コロナ感染が落ち着いてきた状況（開催当時）を踏まえ、会場を貸し切って合宿形式での開催となりました。また、合宿形式での開催に際して、参加費が高額になることを光合成学会会長である久堀先生に相談させていただいたところ、光合成学会本会よりセミナー開催への御支援をいただきました。若手の会を代表して、この場を借りて、心より御礼申し上げます。そのおかげもあり、22 名の学生・若手研究者が参加してくれました。夕食は BBQ を準備しました。博士進学予定の学生間での良いライバル意識が形成できたと思います。長引くコロナ禍の影響で、特に学生間の交流が大きく妨げられている状況が続いていますので、光合成若手の会では、本合宿セミナーを皮切りに以前のような交流会を活性化していきます。

今回は、特別ゲストとして、寺島　一郎　先生（東京大）、大林　龍胆　先生(静岡大)をお迎えして、研究についてのご発表と若手研究者への力強いメッセージをいただきました。予算の都合上、自費での参加であったにも関わらず快く引き受けていただき、ありがとうございました。学生の中には寺島先生の熱烈なファンも居り、握手を求める姿などが印象的でした。また、大林先生のゲノム進化に関する研究の御発表も、改めて生物の緻密さ・崇高さを見せつけられたと感じました。学生発表者としては、今泉　滉さん（京都大）、大波　千恵子さん(京都大)にそれぞれ発表いただき、活発な議論を行いました。今回は、今泉さんにセミナーの様子について記事の執筆をお願いしました。

光合成学会若手の会は、2023年度より新幹事を迎えて体制を一新し、さらに活動の幅を広げてまいります。もし、セミナーなどの運営に興味のある学生や若手研究者がいらっしゃれば、遠慮なくご連絡ください。よろしくお願いいたします。

合宿セミナー参加者の集合写真

報告記事

光合成学会 若手の会 第 25 回セミナーに参加して

京都大学大学院　農学研究科 伊福研究室
博士後期課程 1 年
今泉 滉

2022 年 11 月 12 日から 13 日にかけて、「光合成学会若手の会 第 25 回セミナー」が静岡県伊東市にて合宿形式で開催されました。本セミナーの完全な対面での開催は約 3 年ぶりとなりましたが、私が研究室に配属されたのは緊急事態宣言が初めて発出された 2020 年の春のことで、私や同年代の多くの学生にとって対面形式の学会・セミナーは本セミナーが(ほぼ)初めてでした。ここではコロナ禍で研究を始めた私の目線で、本セミナーに参加にして得られた刺激や経験をお話しさせていただきたいと思います。

私は本セミナーにて、初めて対面で口頭発表させていただきました。これまで、オンラインで口頭発表を経験してきましたが、聴衆の反応がわからず、いただけるフィードバックに限りがあることに歯痒さを感じていました。しかし、今回の発表では対面で、しかも 30 分もの発表時間をいただき、聞いてくださる方々の実際の反応を感じながら、今まで以上に研究成果を「伝える」という実感を伴って発表することができました。光合成の中でも専門の異なる様々な方から質問をいただき、休憩時間にもコメントや追加の質問などフィードバックをいただけて、とても励みになりました。また、寺島一郎先生(東京大学)や大林龍胆先生(静岡大学)の熱いご講演は、会場全体が引き込まれるのを肌で感じられ、発表内容はもちろんのこと、発表スキルも磨いていきたいと強く感じました。そして夜には、終始暖かい雰囲気で盛んに交流が行われ、多くの参加者が時間を忘れて夜遅くまで、研究や研究生活について熱く語り合いました。同世代の若手研究者と悩みを共有し、励まし合う中で、オンラインでは作れなかった良きライバルでもある仲間がたくさんでき、研究への意欲がますます高まりました。

本セミナーでは、興味深いご講演を聴くことができ、たくさんの先生方と近い距離でお話しできる貴重な機会となったのみならず、全国各地で光合成の研究に励む同年代の学生・若手研究者と深く交流でき、大変良い刺激を受けました。セミナー終了後もここで出会った方々との交流が続いており、本セミナーをきっかけにして私たちの年代の若手のコミュニティーが活気づいてきているのを実感しています。2023 年度からは私自身も若手の会の幹事の一員に加えていただけることになりました。若手の中でも若手の身ではありますが、光合成学会若手の会をより一層盛り上げられるように尽力したいと考えております。最後になりましたが、素晴らしいセミナーを主催していただき、本稿を執筆する機会を与えてくださいました東京大学の神保晴彦先生、清水隆之先生、三宅敬太博士をはじめ、セミナー関係者の方々と、セミナー参加者の皆様にこの場をお借りして心より感謝申し上げます。

報告記事

若手の会の会長交代のご報告

東京大学大学院　総合文化研究科　広域科学専攻
神保 晴彦

コロナ禍真っ只中の 2021 年より 2 年間、若手の会の会長として運営を行い、2023 年 4 月から嶋川銀河さんへ若手の会の会長を引き継ぐこととなりましたので、ご報告いたします。2 年間、世間の動きも混沌とする中で、オンラインや対面での運営に携わっていただいた幹事の方々には大変感謝しております。最後に対面で合宿を行えた事は、若手の会の活動を続ける大きな土台形成となったと思います。若手の会の新会長である、関西学院大学の嶋川銀河さんは、私の同期であり、良きライバルであり、友でもあります。若手の会を通して、嶋川さんのような素晴らしい友と出会えたことが、若手の会で最も大きな成果だと思っております。是非、若手には良き友に会える場として、これからも若手の会を活用していただければと思います。私も、良い背中を見せられるように頑張りますので、引き続きどうかよろしくお願いいたします。

若手の会新会長からのご挨拶

関西学院大学 生命環境学部
嶋川 銀河

2023 年 4 月より若手の会の 6 代目会長をつとめさせていただきます。若手の会には修士学生の頃から参加しており、前々会長の清水さんよりお誘いを受けてから実のところ 5〜6 年ほど幹事としても働かせていただきました。「あぁ、ついに自分もこの立場になってしまったのか・・」と、嬉しいような悲しいような気持ちです。

若手の会新会長として、まずは「脱コロナ」を掲げていきたいと思います。ここ数年でめっきり減ってしまった研究者間のコミュニケーション（対面！）の機会を増やし、若いからこそできるセミナーやワークショップなどを積極的に行っていきたいです。ディスカッションや研究発表の場に飢えた学生・ポスドクたちが幸せな思いをできるような場が増えれば良いなぁと願っております。いま若手の会では本会と同様に 2 年の会長任期を設けておりますので、僕が会長をつとめさせていただくのは 2024 年度末までかと思いますが、可能な限りアクティビティを上げて次の会長へバトンを渡せるように精一杯頑張ってまいります。会長として至らないところばかりだと思いますが、どうか皆さま暖かく見守っていただき、また必要な際にはどうかご協力いただけますと幸いです。今後とも若手の会をよろしくお願いいたします。

-若手の会の幹事を引退される方々- ありがとうございました！
清水 隆之（東京大）・森田 隆太郎（東京大）・横山 諒（Max-Planck 研究所）・鬼沢 あゆみ（中央大）・福島 俊一（大阪大）・菅野 菜々子（関西学院大）

-若手の会の新幹事となる方々- これからどうかよろしくお願いいたします。
今泉 滉（京都大）・吉原 晶子（大阪公大）

集会案内

11th International Meeting «Photosynthesis and Hydrogen Energy Research for Sustainability – 2023»

期日: 2023 年 7 月 3 日-7 月 9 日
場所:イスタンブール、バチェシェヒシュ大学(トルコ)

本会で第 11 回となる、光合成および光合成に関する水素エネルギーの国際会議本会議が東西の歴史が混じり合う、年配者には庄野真代でおなじみのトルコ・イスタンブールにて開催されます。新型コロナの関係で 4 年ぶりの対面開催となります。今回は Robert Blankenship (USA), Győző Garab (Hungary), Michael Graetzel (Switzerland), Norman Huner (Canada), Gunnar Oquist (Sweden)の業績に敬意を表した会でもあります。

本会、第 1 回大会は村田紀夫先生、前回の 2019 年大会は佐藤公行先生の業績に敬意を表して開催され、毎回多数の日本からの参加者があり、若手も多く賞を受賞しています。多くの方々に参加、発表(口頭およびポスター)頂き、活発なディスカッションができますようお願いし申し上げます。大学院生・ポスドクの参加も大歓迎です。今回の会議では Photosynthesis Research に特集号が掲載されます。参加登録の締め切りは 6 月 15 日、要旨の締め切りは 6 月 20 日となっています。討論のセクションは光合成領域の多くの分野にわかれており、教育、光合成初期課程から CO_2 固定、環境応答、光制御、水素発生などの領域を含みます。日本とトルコの間は 3 ヶ月以内の滞在であれば査証は不要です。

詳しくは下記ウエブサイトをご覧ください。

https://icprs.ru/

追記:3 月 6 日にトルコ南東部発生した地震でトルコ東南部では大きな被害が生じています。イスタンブールと震源地は 1000km 以上離れており会議に支障はありませんが、トルコの活性化のためにも是非ご参加をご検討くださいませ。

ご質問などは
鞆(東京理科大学)までお願いします。E-mail: tomo＠rs.tus.ac.jp

事務局からのお知らせ

★発行回数の変更

冒頭の沈新会長の挨拶にもあります通り、本年から 4 月と 10 月の年 2 回発行と変更になります。ご承知おきください。

★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

振り仮名
氏名（**必須**）　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
〒700-8530　岡山市北区津島中 3-1-1
岡山大学　異分野基礎科学研究所　沈建仁研究室内
日本光合成学会
TEL : 086-251-8502, FAX : 086-251-850, 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 2 回（4 月、10 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
2023 年 1 月 11 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	京都大学大学院農学研究科
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
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	大阪公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	大阪公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	岡山大学資源植物科学研究所
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
下嶋 美恵	東京工業大学生命理工学院
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	名古屋大学大学院情報学研究科
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
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	大阪公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
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 義治	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

コロナも終息しつつあり、学会なども対面で行われ始め、通常が戻ってきたなと思うこの頃です。みなさまはいかがお過ごしですか。そんな中、悲しい知らせが入ってきました。2022 年の 1 月 18 日に奈良先端科学技術大学院大学の横田明穂先生が鬼籍に入られたという知らせです。私は、学生時代に PEPC という炭酸固定酵素の活性制御について研究しており、RubisCO を研究しておられる横田先生とは直接的なつながりはありませんでしたが、PEPC を研究されている宮尾先生と横田先生が中心になって、植物の二酸化炭素固定に関する国際会議が兵庫県の三木市で開催され、その議場でお会いしたのが最初の記憶です。顎髭がダンディーで、英語がうまく、海外の著名人と丁々発止する様子に、あんなふうになれたらかっこいいなとステージの下から眩しく見ていたことを思い出します。謹んでご冥福をお祈り申し上げます。

今号の表紙は特集と同じ「シアノバクテリア」の芸術利用でした。そういえば、沖縄県の宮古島や滋賀県姉川近辺では食べられてもいる（いた）など、その価値は多方面にわたります。本当に面白い生物ですね。

次の 6 月の名古屋での会議では多くの方と直接お会いできる機会となりそうです。発表以外の時間の出会いや話に盛り上がるオンサイトでの学会のありがたさを再認識する機会になればと思います。

「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・古本　強（龍谷大学）

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、編集長の古本（tfurumoto@agr.ryukoku.ac.jp）までご連絡ください。

「光合成研究」編集委員会

編集長　　古本　強（龍谷大学）
編集委員　　高橋　俊一（琉球大学）
編集委員　　小口　理一（大阪公立大学）
編集委員　　河合（久保田）　寿子（山形大学）

日本光合成学会　2023年度役員

会長　　沈 建仁（岡山大学）
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　　藤田　祐一（名古屋大学）
常任幹事　　宗景　ゆり（関西学院大学）　前編集長
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
常任幹事　　彦坂 幸毅（東北大学）
常任幹事　　野口 航（東京薬科大学）
常任幹事　　古本　強（龍谷大学）　編集長

会計監査　　杉浦　美羽（愛媛大学）
選挙管理委員　和田 元（東京大学）・増田 建（東京大学）

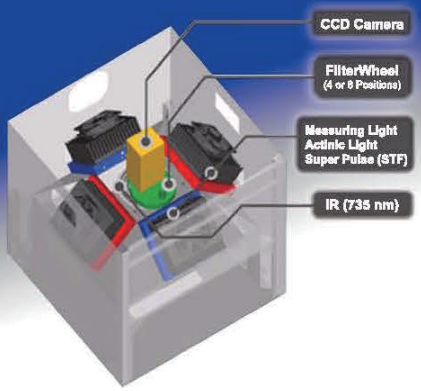
光合成研究　第 33 巻　第 1 号　（通巻 96 号）　2023 年 4 月 31 日発行

日　本　光　合　成　学　会
〒700-8530　岡山市北区津島中 3-1-1
岡山大学　異分野基礎科学研究所　沈建仁 研究室内
TEL : 086-251-8502
FAX : 086-251-8502
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

FluorCam 800MF

二次元イメージング・クロロフィル蛍光測定器

フィルターホイールを内蔵、最高8枚のバンドパスフィルターを装填可能で発光波長、検出波長を任意で切り替えが可能です。飽和光としてLEDパネルを採用、最大13cm×13cmサイズのサンプルに高輝度で均一な光を照射できます。



●選択可能な光源

- 高輝度LEDパネルの波長は任意に選択可能
  （例：390, 450, 470, 570, 605, 630, 735, その他任意）
- STFシングルターンオーバーフラッシュ
- 高い光強度
  励起光：最高光強度、3,000μmol/m².s.
  飽和光：最高光強度、7,500μmol/m².s.

KYOKKO TRADING CO., LTD.

www.kyokko.com

旭光通商株式会社

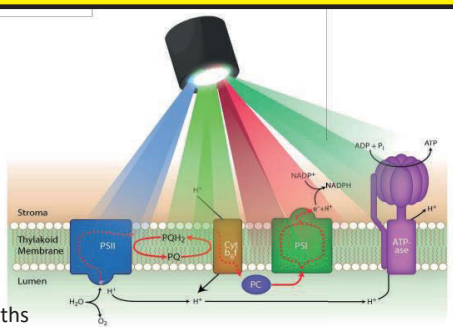
〒150-0012 東京都渋谷区広尾1-1-39 恵比寿プライムスクエア2F
TEL:03-6418-6908 FAX:03-6418-6933

JTS-150 光合成電子伝達反応解析装置

BioLogic Science Instruments

JTS-150 Photosynthesis Spectrometer

スマートランプかマルチLEDを使用すると、1回の実験実行中にリアルタイムで最大8つの波長の制御を提供します。複数波長制御により、単一の実験セットアップで複数の同時または多段階反応を表示できます。どちらのモジュールでも、マイクロ秒単位で波長を切り替えることができます。



8 Wavelengths
450nm,517nm,546nm,554nm,563nm,574nm,705nm,740nm
Fluorescence(NPQ,OJIP,Fv/Fm),ECS, Cyt b6f, Plastocyanin, P700 applications

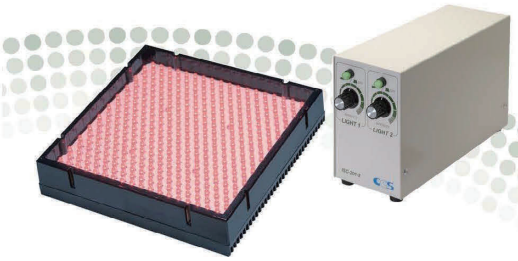
ollie

有限会社オーリー〒599-8112 大阪府堺市東区日置荘原寺町400-4 TEL:072-285-0117

ホームページ:http://www.ollie.co.jp E-mail: information@ollie.co.jp

CCS
CREATIVE CUSTOMER SATISFACTION

LED光による植物育成・研究支援機器

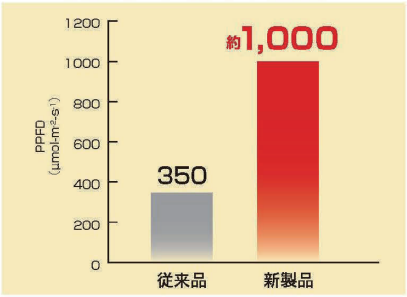


ISシリーズ
高光量モデル 新登場

光量や波長だけではなく、パルス発光など様々な面で光合成研究に最適な光環境を実現します。また、高光量モデルの充実化に伴い、ストレス実験などのニーズにもお応えいたします。

赤色パネルの光量を従来比約3倍に大幅アップ!

光合成光量子束密度(PPFD)比較



赤色光(660nm)	最大 1,000 μmol m^{-2} s^{-1}
青色光(470nm)	最大 800 μmol m^{-2} s^{-1}
白色光	最大 1,000 μmol m^{-2} s^{-1}

参考PPFD:光源パネルより100㎜下にて測定

シーシーエス株式会社
施設園芸課
〒602-8019 京都市上京区室町通出水上ル近衛町33番地
TEL:075-415-2101 FAX:075-432-0101
URL: http://www.ccs-inc.co.jp / E-mail:agri-biotech@ccs-inc.co.jp

- 野外でも屋内でも安定制御環境下で植物の光合成測定。
- ガス交換とクロロフィル蛍光の同時測定により、わかることがあります。
- 葉温度と湿度、CO_2濃度、光強度を広範囲で自在コントロールし光合成測定。
- 高速での安定環境制御を実現した革新設計。
- シンプルな操作で、どなたでも簡単測定。

従来装置(LI-6400シリーズ)からの改良点

チャンバー内湿度自動制御: 相対湿度0~90℃
葉温度での広域温度制御: 外気温±10℃
直感的操作が可能な、大型カラータッチスクリーン

meiwafosis.com
メイワフォーシス 株式会社

東京 TEL (03)5379-0051(代) FAX (03)5379-0811
〒160-0022 新宿区新宿1-14-2 KI御苑前ビル

名古屋 TEL (052)686-4794(代) FAX (052)686-5114
〒464-0075 名古屋市千種区内山3-10-18 PPビル

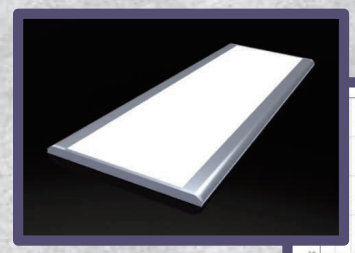
大阪 TEL (06)6674-2222(代) FAX (06)6674-2323
〒558-0047 大阪市住吉区千躰2-4-25

仙台 TEL (022)218-0560(代) FAX (022)218-0561
〒981-3133 仙台市泉区泉中央3-4-1

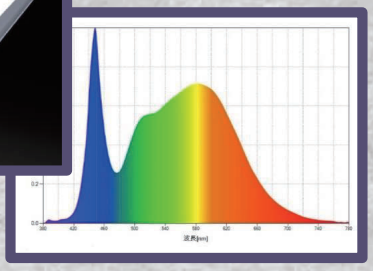
CHURITSU

植物栽培用 エッジタイプLED照明

照明の均一性が高く植物の育成に最適！



1,200(W) × 392(D) × 20(H) mm
600(W)のハーフサイズも有ります。



色温度：5,000k
演色性：Ｒａ85以上

特　長

- 蛍光灯との比較では消費電力約55%ダウン！
- 導光板を採用する事でLED照明として20mmの薄さを実現！
- 拡散板によりパネル面の明るさがより均一性になりました。
- 調光機能（10%～100%）タイマー機能もオプションで対応。

LumiCEC

高感度生物発光測定装置

高感度を維持しつつ
クロストークが大幅に低減！

特　長

- 数時間～1週間以上の長期間の自動測定に必要な動作安定性と耐久性を兼ね備えています。
- 誰でも簡単に操作できる測定解析ソフト「解析NINJA」が標準添付。

CHURITSU
中立電機株式会社

本社：愛知県名古屋市中区大須4-12-8東洋殖産ビル6F
FA事業部 バイオ機器課：愛知県豊明市新田町南山92番地の1
TEL: 0562-92-8095、FAX: 0562-92-8097
E-mail: bio@churitsu.co.jp
http://www.churitsu.co.jp/products/bio/index.html

WALZ

新型ポータブル クロロフィル蛍光測定器

NEW

DIVING-PAM-II
Underwater Fluorometer with Spectrometer

Measuring Aquatic Photosynthesis in its Natural Habitat

DUAL/KLAS-NIR
P700, Plastocyanin, Ferredoxin, Chlorophyll

High Quality Instrumentation for Plant Sciences

WATER-PAM-II
Chlorophyll Fluorometer for Phytoplankton

Setting a New Benchmark for Photosynthesis Research in the Field

DUAL/KLAS-NIR　＊カイネティック LED アレイ分光光度計

DUAL/KLAS-NIR は、高等植物葉緑体チラコイド膜に存在する集光性色素タンパク質複合体・光化学系 I 反応中心クロロフィル蛍光測定、P700、電子伝達タンパク質プラストシアニン PC、およびフェレドキシン Fd の酸化還元を量的および質的に同時にモニターできる唯一の解析機器である。測定においては、同時に各成分に依存した吸収波長を多波長で検出し、それぞれの成分に特有の吸光度を用いて、存在比が算出される。多波長をマイクロ秒オーダーでスキャンし、かつ速やかに存在比を算出しながらモニターできるシステムであり、各成分の時間変化の追跡を可能にしている。

株式会社 NAMOTO
〒272-0033 千葉県市川市市川南2-9-28-106
Tel: 047-374-3240　Fax: 047-374-3241
E-mail : mid@namoto.com