

# シアノバクテリアの光環境応答

日大生産工 ○片山 光徳

まえがき

シアノバクテリア(藍藻, blue-green algae とも呼ばれる)は植物と同様に水を分解し、酸素を発生する光合成を行う原核生物の総称である。シアノバクテリアの起源は約27億年前であり、現在の大气中の酸素の蓄積に大きく寄与したとされる。またシアノバクテリアの共生により植物の葉緑体ができたと考えられている。シアノバクテリアは極地から我々の身の回りにいたるまで、地球上の広範囲な場所に棲息している。身近なシアノバクテリアとしては食用になるスピルリナや水前寺のり、水質悪化の原因となるアオコ(様々な浮遊性のシアノバクテリアの総称)などが挙げられる。

シアノバクテリアは環境からの光刺激に様々な形で応答することが知られている。有名なものでは、照射された光を最も良く吸収できるように体色を変化させる補色適応や光の方向に運動する走光性がある。シアノバクテリアの持つ光環境への応答の能力は光を唯一のエネルギー源として生育するシアノバクテリアにとって必須のものであると思われる。

私はシアノバクテリアが持つ多様な光環境への応答現象に興味を持ち、これまでに 1) 概日リズムの光同調, 2) 光による遺伝子発現の調節, そして 3) 屈光性の研究を進めてきた。本発表では私の研究で得られた重要な発見について紹介したい。

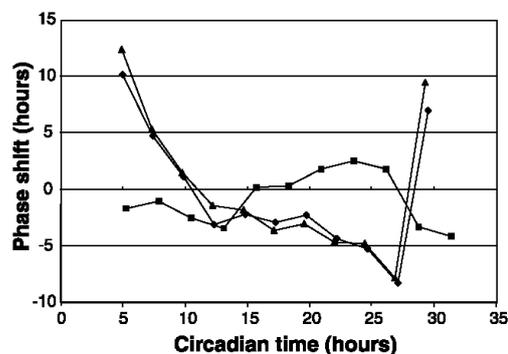
## 1) 概日リズムの光同調

菌類からヒトまでの多くの真核生物は細胞内に概日時計を持ち、これにより外部の明暗サイクルから遮断された恒常的な環境でも主観的な内在性のリズム(概日リズム, サーカディアンリズム)により一日のおおまかな時刻を知ることができる。シアノバクテリアは概日時計を持つことが確認された唯一の原核生物であり、概日時計を参照することにより

一日の適切な時刻に遺伝子を発現させる。

概日時計には一般に外部環境の明暗サイクルに同調する機能が備わっている。そして同調に用いられる環境シグナルは光である。明暗サイクルへの同調は主に2つの機構によると考えられている。1つ目はノンパラメトリック同調と呼ばれるもので、光パルスや暗パルスのような急速な光条件の変化による時計の位相のシフトである。シアノバクテリアの概日時計は3時間から5時間の暗パルスにより最大10時間程度の位相シフト起こす。2つ目はゆるやかな光強度の変化による概日時計の回転速度の変化であり、パラメトリック同調と呼ばれる。シアノバクテリアの概日時計は光強度が大きくなるにつれ速く回転する傾向があり、強光下では1日あたり最大で1時間程度時計が進む。

私はトランスポゾン(転移性のDNA)を用いた突然変異の導入により単細胞性シアノバクテリア *Synechococcus elongates* において概日時計の同調因子 CikA (circadian input kinase) を特定した<sup>1)</sup>。cikA 遺伝子の破壊により暗パルスによる概日リズムの位相シフトの量は著しく減少する(図1)。また, cikA 遺伝子破壊株では概日リズムの周期が短縮する。CikAは植物の光受容体であるフィトクロムと相同性を持つことから、概日リズムの光受容であると予想されたが、今のところCikA タンパク質が発色団を結合しているとの知見は得られていない。



Response to Light Environment in Cyanobacteria

Mitsunori KATAYAMA

図1. *cikA* 遺伝子破壊株と野生株の暗パルスによる位相シフトの比較. 野生株 (◆), *cikA* 遺伝子破壊株 (■), *cikA* 破壊株に野生型の *cikA* 遺伝子を戻したもの (▲).

同様にトランスポゾンを用いた突然変異の導入により機能未知のタンパク質 LdpA (light dependent period A) を特定した<sup>2)</sup>. 野生株のリズムの周期は光強度の増加とともに短くなるが, *ldpA* 遺伝子破壊株では, 概日時計は常に速い速度で回転しており, 光強度の影響を受けないことが分かった (図2). LdpAタンパク質は電子の授受に関わる4Fe-3Sクラスターの結合領域を含むため, 細胞内の酸化還元状態のセンサーとして働いていることが示唆された.

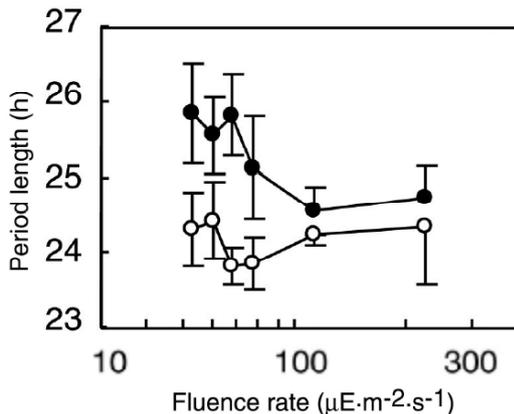


図2. *ldpA*遺伝子破壊株と野生株の概日リズムの周期の光強度依存性. 野生株 (●), *ldpA* 遺伝子破壊株 (○).

### (2) 光による遺伝子発現の調節

シアノバクテリアにおいては非常に多くの遺伝子の発現が光により活性化される. 例えば単細胞性シアノバクテリア *Synechocystis* PCC 6803 では全遺伝子の約3割の発現量が暗所から明所に移すことで2倍以上に増加する. 私はシアノバクテリアの光による遺伝子発現の活性化の機構を探るため, 光受容体の候補であるフィトクロム様タンパク質の遺伝子破壊株を作製し, 野生株の間で遺伝子発現量の比較を行った. これにより CcaS (cyanobacterial chromatic acclimation sensor) を特定した. *ccaS* 遺伝子の破壊株では光誘導性の *cpcG2* 遺伝子の発現量が野生株の約3%に低下していた. 野生株において *cpcG2* 遺伝子の発現は600nm付近の橙色光の照射により最も活性化されることから, CcaSは橙色光を受容して *cpcG2* 遺伝子の発現を活性化する働きがあると考えられた (図3).

その後の解析によりCpcG2タンパク質は光化学系Iに優先的にエネルギーを伝える光合成のアンテナ複合体の形成を通じて光化学系のエネルギー伝達のアンバランスを解消する働きがあることが明らかとなった.

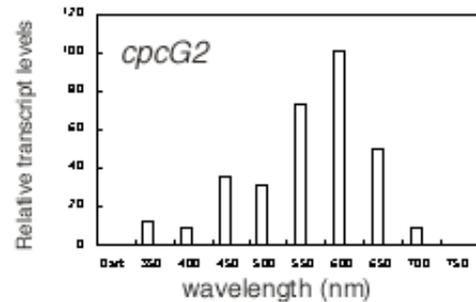


図3. 野生株 (□) と *ccaS* 遺伝子破壊株 (■) における *cpcG2* 遺伝子の発現の光波長依存性.

### (3) 屈光性

屈光性は生物が光の照射方向と関連した向きに成長する現象であり, 菌類や植物などの運動能力を持たない生物において広く観察される. これまでに原核生物における屈光性の報告はなかったが, 私は最近糸状性シアノバクテリア *Rivularia* M-261が屈光性に似た応答を示すことを見いだした (図4). 屈光性の誘導には植物同様に青色光が最も効果的であり, 植物同様フラビン化合物を発色団を持つタンパク質が光受容体としてとなっていることが示唆された.

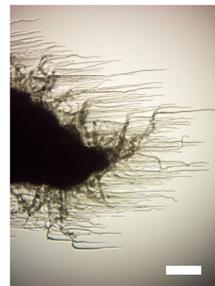


図4. *Rivularia*

M-261の屈光性.

右側より白色光を照射している. スケールバーは500 nm

### <参考文献>

- 1) Schmitz O., Katayama M., Williams S.B., Kondo T, Golden S.S. "CikA, a bacteriophytochrome that resets the cyanobacterial circadian clock" *Science*. (2000) 289:765-768.
- 2) Katayama M., Kondo T., Xiong J., Golden S. S. "*ldpA* encodes an iron-sulfur protein involved in light-dependent modulation of the circadian period in the cyanobacterium *Synechococcus elongatus* PCC 7942" *Journal of Bacteriology*. (2003) 185:1415-1422.