

戦略的創造研究推進事業  
発展研究（SORST）

研究課題

「光受容体フォトトロピン2の  
機能解析と葉緑体運動」

研究期間：平成14年10月1日～平成17年3月31日

研究代表者

加川 貴俊

筑波大学 生命環境科学研究科 助教授

## 1. 研究実施の概要

植物は外界の光環境を認識しさまざまな応答をする。特に赤色光と青色光を環境情報として利用しており、光受容体を介して光を吸収し、形を変えて環境に適応している。個体や組織レベルの形態形成だけでなく細胞内の葉緑体も光を感知し、その位置を変えている。弱い光環境下では光合成活性を最大限にするように葉緑体は細胞表面に分散し（集合反応）、強い光環境下では光による傷害を避けるために葉緑体は光から逃げる（逃避反応）。これらの反応は総称して葉緑体光定位運動と呼ばれているが、その光受容体は知られていなかった（図1）。

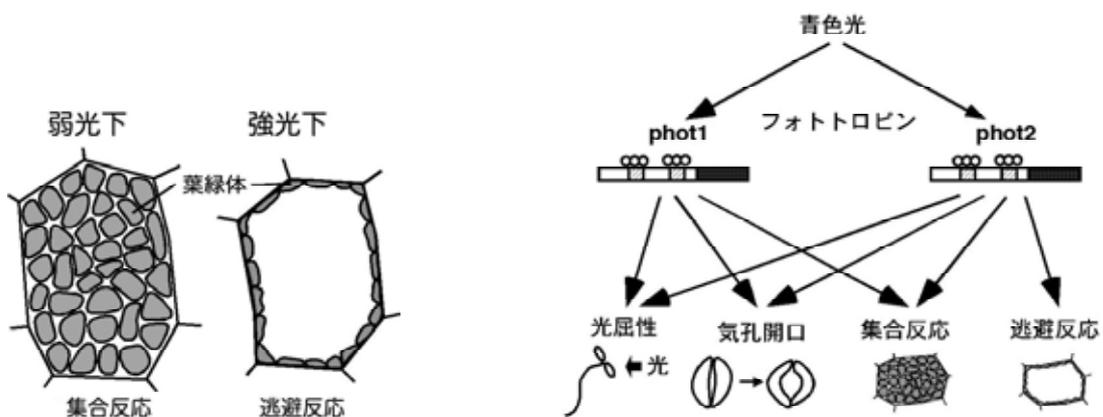


図1 光環境に依存した葉緑体の配向

図2 シロイヌナズナにおけるフォトトロピンを介した青色光反応

科学技術振興事業団 PRESTO からの3年間の助成により、以下のことを明らかにした。シロイヌナズナを実験材料として、葉緑体光定位運動の生理学的解析を行い、独自に開発したスリット法によるスクリーニングにより葉緑体の逃避運動が起きない突然変異体を2系統単離した。そのうちの1系統をゲノム解析した結果、青色光受容体であるフォトトロピン2 (phot2) が光受容体であることを明らかにした。そのパラログフォトトロピン1 (phot1) との二重変異体を作成し、解析した結果、phot1 と phot2 が集合反応の光受容体であることを明らかにした。さらなる二重変異体の解析から、phot1、phot2 は、胚軸・葉・花茎の光屈性、青色光により誘導される気孔開口運動の光受容体として機能している（図2）。これらの研究をもとに、さらに発展展開し以下のことを明らかにした。

光受容体とは異なる原因遺伝子の欠損によるもう一つの系統の突然変異体は、アクチン結合領域をもつ新奇なタンパク質をコードする遺伝子 *CHUPI* に突然変異が起きていることを明らかにした (Oikawa et al. 2003 Plant Cell)。このタンパク質は、葉緑体上に

位置し、in vitro の実験結果では F-アクチンと結合する。さらに成熟した細胞の葉緑体は、野生型の葉緑体とは異なり、正常な葉緑体の形を保てないことが分かった。

phot2 と CHUP1 変異体の 2 系統の葉緑体光定位運動欠損突然変異体を持ちいて、強光ストレスに対する植物の反応を調べた結果、野生型植物では影響が認められない光環境下でも変異体は白化してしまう。この結果より、葉緑体光定位運動は植物の生存に不可欠な生理反応であることも明らかになった(Kasahara et al. 2002 Nature )。

シロイヌナズナの phot2 変異体をさらに生理学的解析を行った。葉緑体逃避運動は光強度を強くすると逃避運動速度も早くなる。しかし、PHOT2/*phot2-1* ヘテロ植物体も同様な傾向を示すが、運動速度は野生型よりも遅い(Kagawa & Wada 2004 Photochem. Photobiol. Sci.)。phot2 抗体を用いたイムノプロットングの結果、ヘテロ植物体の phot2 タンパク質の蓄積量は、野生型の半分程度まで減少していることが分かった。このことは、phot2 タンパク質の蓄積量が運動速度を制御している可能性が高いことを示唆する。しかしながら、過剰量の phot2 を蓄積しても劇的に運動速度を増加させることはなかった。すでに葉緑体運動と光受容体の量比関係は飽和している可能性が高い。

ホウライシダ(*Adiantum capillus-veneris*)・ヒメツリガネゴケ(*Physcomitrella patens*)を用いて、緑植植物界でのフォトリポピン 2 が葉緑体光逃避運動の光受容体であることの普遍性を検証すした。重イオンビーム照射による変異を誘導したホウライシダ配偶世代から、葉緑体逃避運動の突然変異体を単離した。この変異体は、集合反応は認められるが逃避運動のみ欠損している、シロイヌナズナ *phot2* 変異体と非常に形質が似ている。直接ゲノム塩基配列を決定した結果、得られた突然変異体すべてで変異を確認した(Kagawa et al. 2004 Plant Cell Physiol.)。ヒメツリガネゴケは、植物で唯一の遺伝子相同組み換えが確認されている。このコケ植物から 4 つのフォトリポピンをクローニングし、その塩基配列から 2 つのグループに分類できた。単数または複数のフォトリポピンを破壊した株を作成し、葉緑体運動を確認した。その結果、*photA2* 破壊株が葉緑体逃避運動を欠損していた。しかし、*photB1 photB2* 2 重破壊株もまた逃避運動を欠損していたことから、相補的にフォトリポピタンパク質が光受容体として機能していることが分かった(Kasahara et al. 2004 Plant Physiol.)。これらの結果は双子葉植物ばかりでなくシダ・コケ植物でもフォトリポピンが葉緑体逃避反応の光受容体であることを示唆している。

## 2 . 研究構想

本研究を開始の前に PRESTO の 3 年間の助成により、葉緑体光定位運動の青色光受容体が、フォトリポピン (phot1 と phot2) であることを明らかにした。申請者らが作成した突然変異体が世界中に頒布されたこともあって、フォトリポピンの機能解析は日本・米国・欧州各地域で盛んに研究されていくと思われた。申請者らも、さらに研究を進展させ、未同定の突然変異体の解析を含め、進展させた。

### 1 . phot2 変異体のさらなる解析

シロイヌナズナにおいて phot2 は葉緑体光逃避運動の唯一の光受容体であるので、ヘテロ植物体を作成し、その葉緑体光定位運動の挙動を調べる。さらに phot2 過剰発現植物体を作成し、葉緑体光逃避反応の挙動、光屈性などの生理学的特性を調べる。

### 2 . 葉緑体光定位運動の生態学的解析

葉緑体光逃避反応は、光ストレス回避に貢献していると考えられていたが、その実験的証明はされていない。そこで、強光による光ストレス存在下の光合成活性の低下が phot2 変異体や phot1 変異体、chup1 変異体などでどのような違いが起きるかを調べる。

### 3 . phot2 の普遍性の解析

植物は、4 , 5 億年前に陸上に進出し、強光にさらされることになった。その時にフォトリポピンを介した葉緑体光定位運動を獲得したと考えられる。そこで、可能な陸上植物である、シダ植物やコケ植物での葉緑体光逃避運動を解析し、これらの植物でもフォトリポピンが機能しているかを調べる。さらに、分光学的生化学的解析を推し進め、普遍性を確かめる。

### 4 . 葉緑体の位置に異常が認められた突然変異体の解析

光環境にかかわらず、葉緑体にポジショニングに異常が認められる数ラインの *chloroplast unusual positioning-1* 変異体(*chup1*)を単離した。葉緑体運動はアクチン系を運動エネルギー源として利用していることから、この変異体の原因遺伝子を明らかにし、その原因遺伝子の解析とタンパク質の解析を行う。さらに細胞骨格との関連性が見つかった場合は、G アクチン、F アクチン等との結合能を測定する。

### 5 . アクチン繊維の挙動の解析

GFP-talin タンパク質は、シロイヌナズナの細胞内でアクチン繊維に結合し、蛍光顕

微鏡下も微細構造まで可視化できる。そこで、GFP-talin 形質転換植物を作成し、葉緑体光定位運動に伴うアクチンの動的変化を調べる。

### 3 . 研究内容

#### 1 . *phot2* 変異体の解析

シロイヌナズナにおける葉緑体光逃避運動を詳細に解析した。野生型植物と PHOT2/*phot2-1* ヘテロ植物体の光強度と葉緑体の運動速度の関係を調べた(図3)。どちらの植物体も光強度が強くなるに従って、運動速度は速くなった。しかしながら、ヘテロ植物体の運動速度は野生型のそれと比較すると遅い。

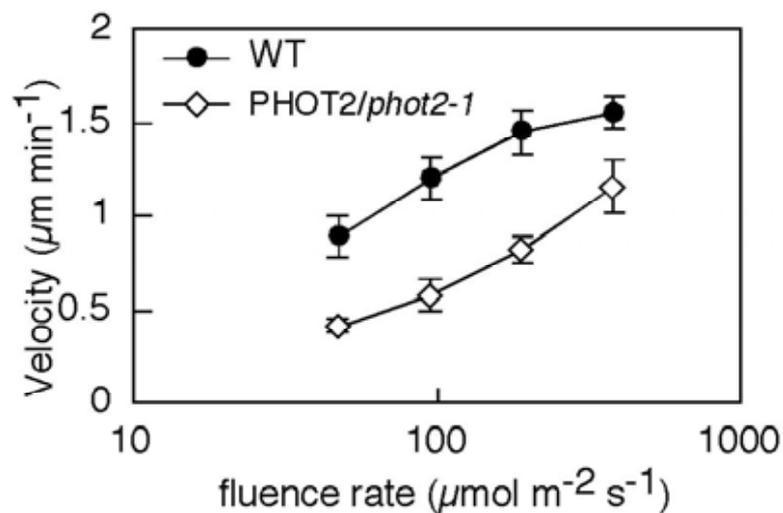


図3 シロイヌナズナの野生型植物(WT)と PHOT2/*phot2-1* ヘテロ植物体の葉肉細胞における光強度と葉緑体光定位運動

これはヘテロ植物体ではフォトトロピン2のタンパク質の蓄積量に影響が出ている可能性が考えられる。そこで、葉肉細胞に含まれる *phot2* タンパク質量を抗 *phot2* 抗体を用いたイムノブロットングを用いて調べた(図4)。その結果、*phot2* タンパク質は、野生型が最も蓄積していて、PHOT2/*phot2-1* ヘテロ植物体では少なく、*phot2-1* 変異体では全く蓄積が認められない。これらの結果は、逃避運動の速度は、光強度と *phot2* の蓄積量が関与していることが示唆された。

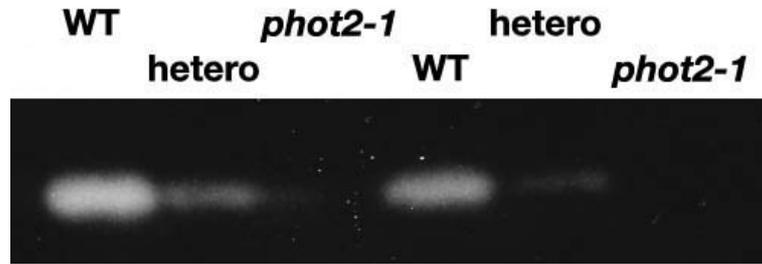


図4 シロイヌナズナの野生型植物 (WT)、PHOT2/*phot2-1* ヘテロ植物体、*phot2-1* 変異体の抗 *phot2* 抗体によるイムノプロットティング

さらに、詳細な解析を行うために、*phot2*-GFP を過剰に発現させた植物体を作成した(図5)。野生型の植物と比較して過剰に *phot2*-GFP が蓄積している植物体を数ライン得たが、劇的に葉緑体の逃避速度が高まることはなかった。フォトトロピンは葉緑体運動のみならず、光屈性や気孔開口といった生理現象に機能していることからこれらも形跡する必要がある。

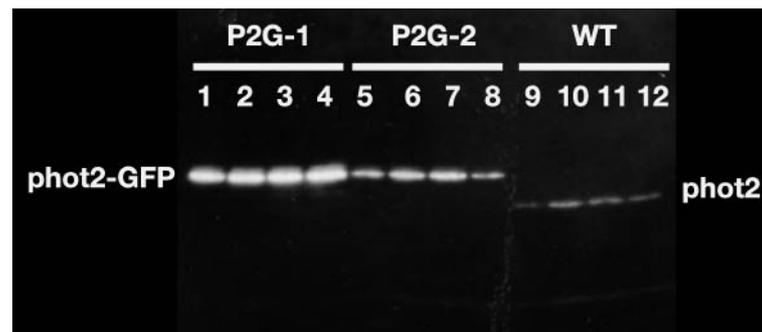


図5 シロイヌナズナの *phot1phot2* 二重変異体に *phot2*-GFP を形質転換した植物体のイムノプロットティング。それぞれのレーンは異なる個体から抽出したタンパク質をロードした。

## 2. 葉緑体光定位運動の生態学的解析

葉緑体光逃避運動は、19 世紀後半には知られており、強光にストレス回避に有効な働きを持っていると言われてきた。しかしながら、決定的な証拠は出されていなかった。本研究では、葉緑体光逃避運動を欠損した *phot2* 変異体と *chup1* 変異体を用いて、逃避運動が強光ストレス回避することに関与しているかどうかを調べた。

まず、野生型、*phot2-1* 変異体、*phot1-5* 変異体、*chup1-2* 変異体を  $1550 \mu\text{mol/s/m}^2$  の強光下に曝した(図6)。野生型や *phot1-5* 変異体では、31 時間の暴露でも植物体が白化し死に至ることはなかった。しかし、*phot2-1* 変異体や *chup1-2* 変異体は、10 時間の光照射で白化がはじまり、22 時間で多くの葉が死んでしまった。このような白化現象は、細胞が破壊されることが認められた。

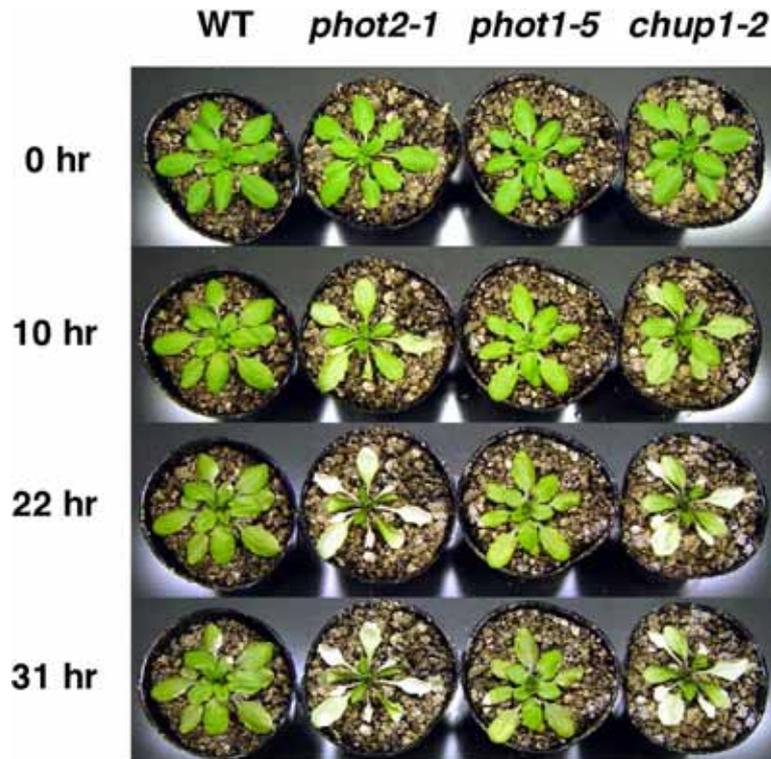


図6 強光下で植物体。野生型 (WT) や *phot1-5* 変異体は強光下でも逃避運動を起こすので、植物体が白化しない。しかし、逃避反応が起きない植物体は、葉緑体が強光にさらされることに白化が引き起こされる。

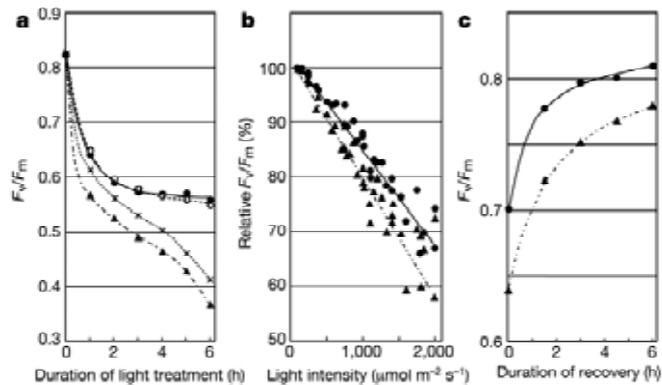


図7 蛍光測光を用いた光合成活性の変化。a)  $F_v/F_m$  の経時変化。野生型と比較して *phot2* 変異体や *chup1* 変異体は強光適応ができず、光合成の失活が認められる。b) 光強度に依存した光合成の活性 c) 強光失活からの回復。

さらに、細胞が破壊にいたらない光照射でも、光合成活性の低下が見られるかどうか調べた。(図7)。1時間の強光照射により光化学系IIの活性の指標となる  $F_v/F_m$  の蛍光量は、野生型や *phot1* 変異体と *phot2* 変異体、*chup1* 変異体との間には優位に差が認めら

れた。長時間でも白化しない植物体は2時間程度の光照射により、強光に対する順応が認められたが、白化してしまう植物体は順応せずに光化学系IIの活性が低下した。この結果から、強光下での葉緑体光逃避運動は、十分に光ストレス回避に機能しており、生物生存に必須な生理現象であることが分かった。

### 3. phot2の普遍性の解析

約4・5億年前に原始的な緑色植物が陸上に出現した。それと同時にそれらの植物は強光に曝されたに違いない。phot2により制御を受ける葉緑体光逃避運動は強光ストレスを回避するメカニズムとして、すでにそれらの植物も獲得していた可能性がある。そこで、多細胞で下等なシダ植物やコケ植物でもシロイヌナズナと同様なフォトトロピン2による制御が認められるかどうかを調べた。

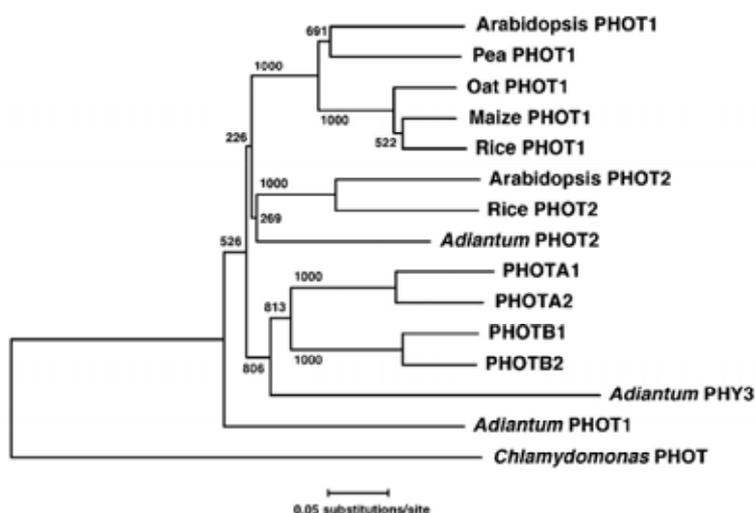


図8 陸上緑色植物のフォトトロピンの系統樹 ホウライシダ (*Adiantum*)とヒメツリガネゴケ(*Physcomitrella*)のフォトトロピンの遺伝子を同定した。

まず、フォトトロピンがそれらの植物で獲得し発現しているかを調べた。その結果、ホウライシダ(*Adiantum capillus-veneris*)やヒメツリガネゴケ(*Physcomitrella patens*)からもフォトトロピン遺伝子を確認した(図8)。シダの2種類のフォトトロピンは、種子植物の phot1 と phot2 それぞれに比較的相同性が認められた。しかしながらヒメツリガネゴケの場合は種子植物のフォトトロピン1, 2との相同性が低く、phot1 と phot2 が分岐するより以前の祖先型から分岐し、その後独自に多様化したと思われる。さらにより下等なクラミドモナスからもフォトトロピンの存在が報告されている。

つぎにこれらの植物体においてフォトトロピンが葉緑体光逃避運動に機能しているのかを調べた。重イオンビーム照射により変異を誘導したホウライシダ配偶世代から葉

緑体光逃避運動を欠損した2つの植物体を単離し、葉緑体光定位運動を解析した。その結果、弱光下では野生型植物と同等の運動を示したが、強光下では逃避運動のみが欠損していた。この形質はシロイヌナズナ *phot2* 変異体と非常に似ており、ホウライシダの *phot2* に変異が認められる可能性がある(図9)。そこで、直接ゲノム PHOT2 遺伝子配列を決定した。その結果2つの変異体に置いてどちらも数塩基の欠損を確認した(図10)。変異細胞内で一過的に *phot2* 遺伝子発現を発現させると、光逃避運動が回復することから、この変異の原因遺伝子は *phot2* であることが分かった。

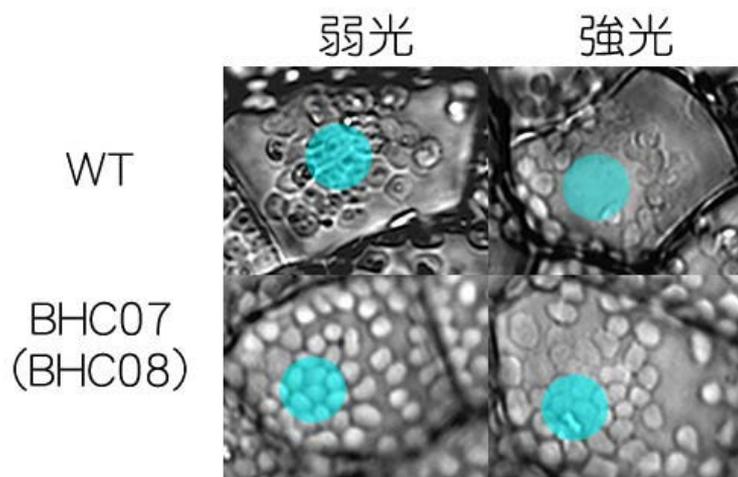


図9 ホウライシダ前葉体細胞の葉緑体光定位運動。BCH-07 と-08 は強光による逃避運動が確認できない。

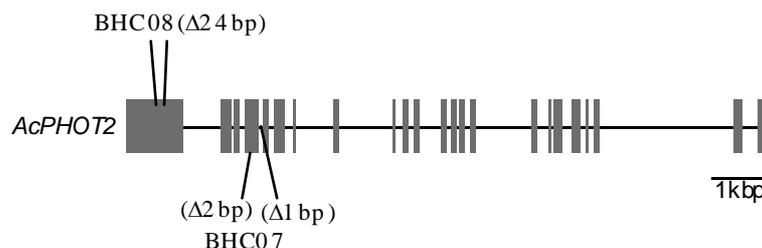


図10 ホウライシダ *phot2* ゲノムの模式図。BHC-07 と-08 のゲノムでは塩基の欠損が認められた。

さらにこの一過的な相補テストにより、フォトトロピンの機能解析も行った。光受容部位である LOV2 は光受容体としての機能としてエッセンシャルであるが、LOV1 を欠いた *phot2* でも運動を誘導した。しかしながら生理学的解析から LOV1 も光受容に機能している可能性も見だしている。キナーゼドメインに変異を導入すると光受容体として機能を失う。さらにキナーゼドメインよりもC端側を欠損しても機能を失うことを明

らかにした。

ヒメツリガネゴケは、植物の中で唯一の相同組み換えによる遺伝子破壊が可能な植物である。そこで、クローニングした4種類のフォトトロピンをもとに、遺伝子破壊株を作成した。

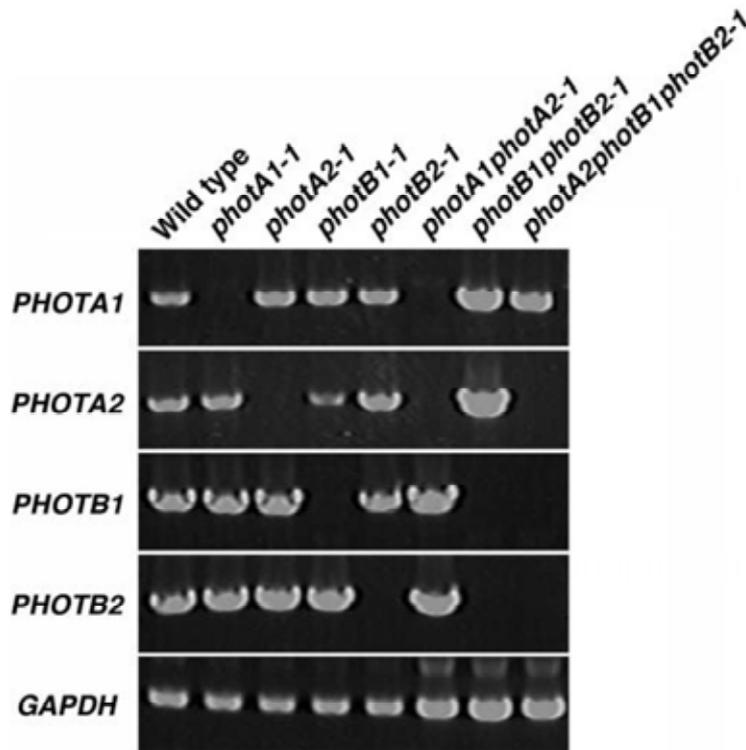


図 11 ヒメツリガネゴケにおけるフォトトロピン相同組み換えによる遺伝子破壊 RT-PCR によりそれぞれの遺伝子発現レベルを確認し、それぞれの破壊株で目的とする遺伝子が破壊されていることが確認できた。

それぞれ 1 遺伝子破壊株、*photA1photA2* 2 重破壊株、*photB1photB2* 2 破壊株、*photA2photB1photB2* 3 重破壊株を作成した (図 11)。これらの破壊株をつかい、葉緑体光定位運動を調べた。*photA1*, *photB1*, *photB2* などが破壊された 1 遺伝破壊株では、野生株との相違は確認できなかった。しかし、*photA2* 遺伝子が破壊された植物体では、葉緑体光定位運動が欠損していた。さらに興味深いことに *photB1photB2* 2 重破壊株でも強光反応は失われ、*photA2photB1photB2* 3 重破壊株では、集合運動も欠損していた。これらの結果は、*photA2*, *photB1*, *photB2* が逃避運動のみならず集合運動の光受容体であることを示唆している (図 12)。

Strain	Fluence rate of blue light (Wm-2)				
	0.001	0.002	50	100	200
Wild Type	-	Ac	Ac or weak Av	Av	Av
<i>photA1-1</i>	-	Ac	Ac or weak Av	Av	
<i>photA2-1</i>	-	Ac	Ac	Ac	Ac
<i>photB1-1</i>	-	Ac	Ac or weak Av	Av	
<i>photB2-1</i>	-	Ac	Ac or weak Av	Av	
<i>photA1photA2-1</i>	-	Ac			
<i>photB1photB2-1</i>	-	Ac			
<i>photA2photB1photB2</i> <i>1</i>	-	Ac		Weak Ac	Weak Ac
	-	Ac		Weak Ac	Weak Ac

-, No response. Ac, Chloroplast accumulation movement, Av, Chloroplast avoidance movement

図 12 各フォトトロピン破壊株における葉緑体光定位運動

シロイヌナズナの場合は、葉緑体光定位運動は赤色光で誘導されない。一方、ホウライシダの場合は、スーパークロムを光受容体とした赤色光による葉緑体集合反応が明らかにされている。ヒメツリガネゴケの場合は、スーパークロムは持っていないが、フィトクロムを介した赤色光による葉緑体運動がある。フォトトロピン破壊株の赤色光による葉緑体定位運動を調べたところ、*photA2photB1photB2* 3重破壊株で運動が認められなかった。これらの結果は、フィトクロムを介したシグナル伝達はフォトトロピンを介して起きる可能性を示唆している。

#### 4. 葉緑体の位置に異常が認められた突然変異体の解析

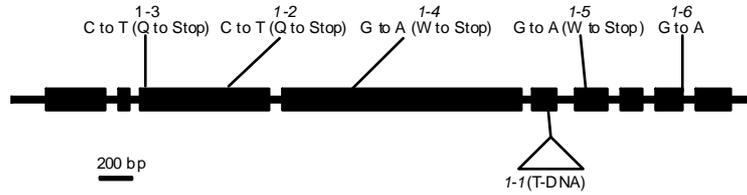


図 13 *chup1* 変異体の変異カ所

シロイヌナズナの葉緑体運動欠損のスクリーニングにより、葉緑体の位置に異常が認められる突然変異体 chloroplast unusual position-1 を単離し、その新奇の遺伝子を同定した。この遺伝子がコードするタンパク質は、アクチンが結合すると思われる領域 (Actin-binding)、2カ所のロイジンジッパー (Leucine zipper)、コイルドコイル (coiled-coil)、プロリンリッチ領域 (proline-rich) を持っている (図 14)。N 端の疎水的領域に G F P を結合させたタンパク質を一過的シロイヌナズナの細胞に発現させると、葉緑体の周りに移行することことから、このタンパク質は通常葉緑体の周りに存在しているだろう。

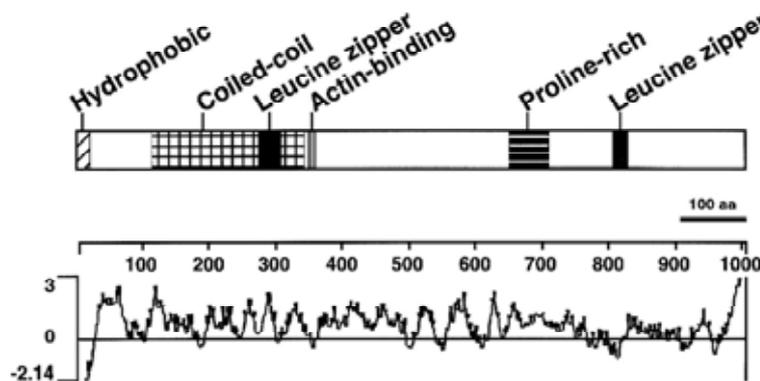


図 14 CHUP1 タンパク質の推定される機能ドメインとヒドロプロパシー

さらにアクチンが結合すると思われる領域が F アクチンに結合するか否かを生化学的に調べた (図 15)。G アクチンと G S T 単体または G S T・アクチン結合領域融合タンパク質を共存させ、アクチン重合条件後 F アクチンを超遠心分離と共沈するかどうかを調べた。G S T 単体では F アクチンと共沈することはないが、アクチン結合領域を加えることで F アクチンと結合することが分かった。この結果、CHUP1 タンパク質は細胞内でアクチン繊維に結合して存在することが示唆された。

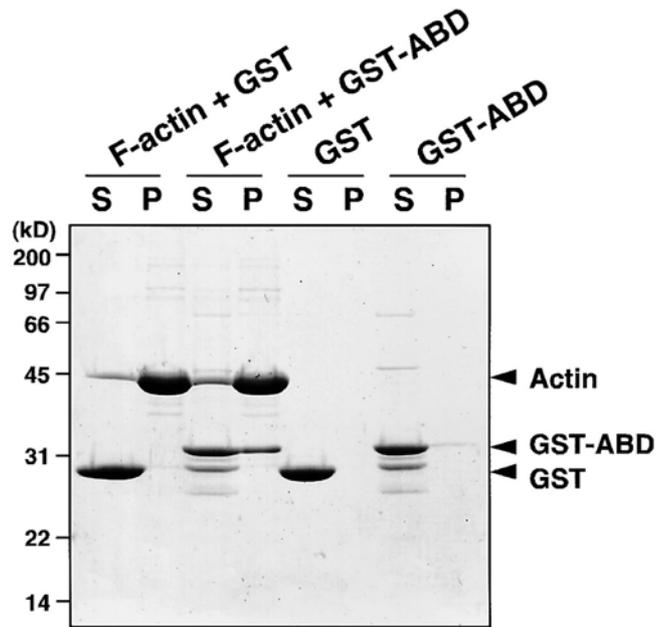


図 15 CHUP1 アクチン結合領域の生化学的特性

成熟した *chup1* 変異体の葉緑体は正常にチラコイド膜が発達しているが、葉緑体が正常な形を保つことができていない(図 16)。これは、葉緑体正常に発達する段階で、アクチンセ繊維がなんらかの働きをしていることを示唆し、CHUP1 を介した細胞膜との接着が必要であると考えられる。葉緑体の成長は不明な点が多いので今後さらなる研究が必要であろう。

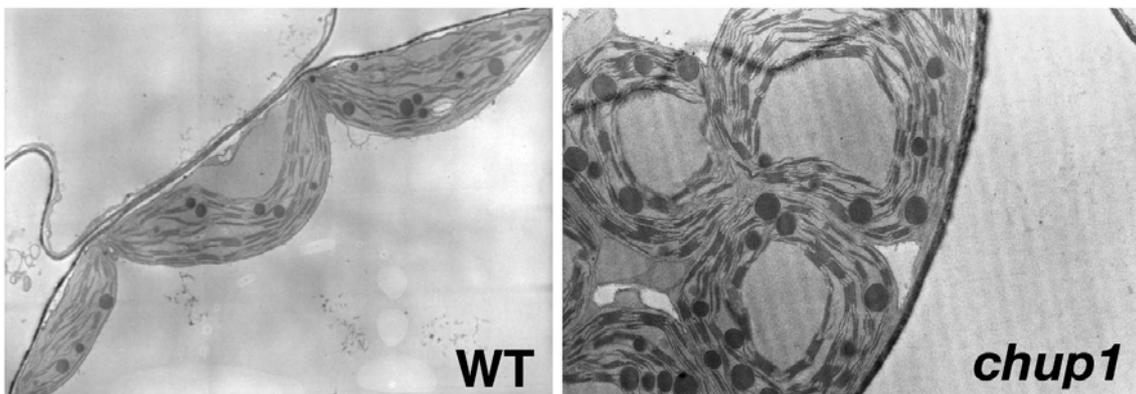


図 16 成熟した *chup1* 変異体の葉緑体

## 5 . アクチン繊維の挙動の解析

葉緑体は、アクトミオシン系を利用して運動のエネルギーを得ている。運動系のさらなる解析のために、アクチン繊維の動的な変化を調べた。しかし、アクチン繊維は微細であるために、通常の観察方法では可視化することはできず、固定した細胞でしか観察することができなかった。

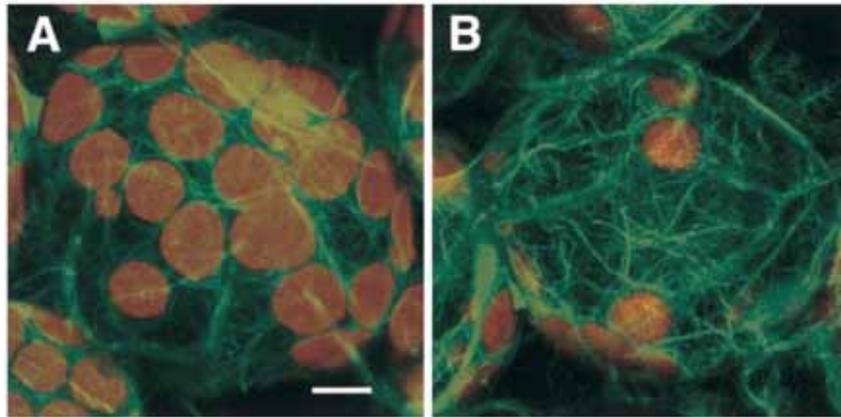


図 17 GFP-talin により可視化されたアクチン繊維

そこでアクチン繊維を可視化するために、GFP-mTlin を作成し、シロイヌナズナに導入し形質転換植物を作成した(図 17)。その結果、微細なアクチン繊維も観察できた。経時的に観察すると葉緑体上で短いアクチン繊維の重合脱重合が観察された。さらに *chup1* 変異体も形質転換させ、野生型植物と比較した。原形質流動を司ると考えられるアクチン繊維には違いが認められない。しかしながら葉緑体で重合脱重合をするようなアクチン繊維はほとんど観察されなかった。葉緑体が細胞内で分散したり運動したりするには、葉緑体上に位置するアクチン繊維が重要な役割を持っている可能性を示唆している。

## 4 . 研究実施体制

### (1)体制



### (2)メンバー表

#### 加川グループ

氏名	所属	役職	研究項目	参加時期
加川貴俊	筑波大学	助教授	研究総括	平成14年10月～平成17年3月
最上則史	筑波大学	SORST 研究員	フォトリポピンの機能 解析・細胞骨格	平成15年4月～平成17年3月
木村光宏	筑波大学	助手	フォトリポピンの機能 解析	平成16年4月～平成17年3月

## 5 . 研究期間中の主な活動

なし

## 6 . 主な研究成果

### (1)論文発表 (国内 1件、海外 7件)

- 1) Kasahara, M., Kagawa, T., Oikawa, K, Suetsugu, N., Miyao, M. and Wada, M.  
Chloroplast avoidance movement reduced photodamage in plants.  
Nature 420: 829-832 (2002)
- 2) Iwata, T., Nozaki, D., Tokutomi, S., Kagawa, T., Wada, M. and Kandori, H.  
Light-induced structural changes in the LOV2 domain of Adiantum phytochrome  
studied by low-temperature FTIR and UV-visible spectroscopy.  
Biochemistry 42: 8183-8191 (2003)
- 3) Wada, M., Kagawa, T., and Sato Y.  
Chloroplast movement.  
Annual Review Plant Biology 54: 455-468 (2003)
- 4) Oikawa, K., Kasahara, M., Kiyosue, T., Kagawa, T., Suetsugu, N., Takahashi, F.,

Kanegae, T., Niwa, Y., Kadota, A. and Wada, M.

CHLOROPLAST UNUSUAL POSITIONING1 is essential for proper chloroplast positioning.

Plant Cell 15: 2805-2825 (2003)

5) Srinivas, A., Behera, R. K., Kagawa, T., Wada, M. and Sharma, R.

*High Pigment1* Mutation Negatively Regulates Phototropic Signal Transduction in Tomato Seedlings.

Plant Physiology 134: 790-800 (2004)

6) Kagawa, T., Kasahara, M., Abe, T., Yoshida, S. and Wada, M.

Function analysis of phototropin2 using fern mutants deficient in blue light-induced chloroplast avoidance movement.

Plant and Cell Physiology 45: 416-426 (2004)

7) Kagawa, T., and Wada, M.

Chloroplast Avoidance Movement Rate is Fluence Dependent.

Photobiochemical and Photobiological Science 3: 592-592 (2004)

8) Kasahara, M., Kagawa, T., Sato, Y., Kiyosue, T. and Wada, M.

Phototropins Mediate Blue and Red Light-Induced Chloroplast Movements in *Physcomitrella patens*.

Plant Physiol. 135: 1388-1397 (2004).

9) 加川貴俊

植物の光受容体

生化学 77: 20-28 (2005)

## (2) 口頭発表

Kagawa, T, Kasahara, M., Abe, T., Yoshida, S and Wada, M.

Functional analysis of *Acphot2* using mutants deficient in blue light-induced chloroplast avoidance movement of the fern *Adiantum capillus-veneris* L.

Plant Biology, U.S.A Hawaii, 2003.07

Kimura, Mitsuhiro and Kagawa, Takatoshi

Velocity of chloroplast avoidance movement limited by amounts of phot2 protein in *Arabidopsis*.

58th Yamada Conference, Light sensing and signal transduction in plant photomorphogenesis.2004.6.6-9.

加川貴俊

シダスーパークロム光受容ドメインの再構築

基礎生物学研究所研究会 2004.11.25-26

加川貴俊

葉緑体光定位運動を制御するフォトトロピンファミリー  
ICU セミナー 2005.2.14

Kagawa, Takatoshi

Phototropin family as a photoreceptor for chloroplast photo-movement.  
Molecular Mechanisms of Responses to Environment in Plant. 21 世紀 COE プログラム 若手国際シンポジウム 2005. 2 .18

加川貴俊

光傷害防御に役立つ葉緑体の移動  
第 4 6 回日本植物生理学会年会 2005.3.24-26

木村光宏、加川貴俊

フォトトロピン 2 の発現量を調節した形質転換体の青色光応答の解析  
第 4 6 回日本植物生理学会年会 2005.3.24-26

招待、口頭講演 ( 国内 4 件、海外 0 件 )

ポスター発表 ( 国内 1 件、海外 2 件 )

(3)特許出願

なし

(4)新聞報道等

なし

(5)その他特記事項

なし

## 7 . 結び

本研究に先立ちたてた目標の達成度は、かなり達成されたと思うが、一部分光学的性質や生化学的特性を詳細に決定するところまで至っていない。今後の目標とする点である。

本プロジェクトは、3年間のPRESTOを受けて継続された研究である。PRESTOの期間と合算して5年半にもわたる助成により、1ポストドクターから現在では独自の研究室を運営できるようになった。異動し研究室創設に必要な機器などを購入でき、スムーズに研究が継続できたことは感謝している。今後も同様な援助をすることで、独自の研究を展開する科学者の独立・運営のサポートを期待したい。

