



光のエネルギーを捕える—光合成—

堀 尾 武 一*

表題のように書くとずい分魅力的だが、果たして物語はそう巧くゆくかなと思わないでもない。光を専門に扱っておられる方々から厚かましいと言われそうな気がするし、実際に光については素人であると思ったことも何度かある。実を言えば光のエネルギーを捕えはしているが利用させてもらっているのが本音である。物の本にも「光合成とは植物が光のエネルギーを利用して二酸化炭素と水から有機物を合成する過程」と説明されている。光によるクロフィル分子の励起に始まって、電子の放出、光合成電子伝達系成分の酸化還元反応による電子やプロトンの結合、解離、移動、そして NADPH_2 の生成、この酸化還元反応に共役しておこるリン酸化反応 (ATP 合成反応)、 NADPH_2 、ATP を用いて営まれる CO_2 から 6 単糖への固定反応等、明反応、暗反応とりまぜてざっと 5 段階の反応系である。

私達の研究室を覗けば光は充満しているし、実験にもしばしば光が登場してくる。が、それはあくまで端役である。しかし、市井の人々が研究室を覗いた場合、説明する言葉は「光のエネルギーを捕えてそれを化学エネルギーに変えている」である。人々は皆、青空に輝く太陽の光を有効に利用して近頃はやりのエネルギー資源の利用を頭に浮かべるのであろうか、一応納得した顔をみせてくれる。

光合成を営む生物は高等緑色植物から私達が日頃可愛がって育てている光合成細菌まで種類は多い。これらの生物の行なうエネルギー変換反応—光リン酸化反応—は葉緑体やクロマトホアで認められる、その反応機作は、ミトコンドリアや細胞膜で営まれる酸化的リン酸化反応のそれと類似していると考えられる。光合成細菌

Rhodospirillum rubrum のクロマトホアは、直径約 600\AA の球状顆粒で光合成細菌を嫌気条件で光を照射しながら培養すれば菌体内に多数形成され、カロチノイド、バクテリオクロロフィル等の光化学系、ユビキノン、チトクロム等の電子伝達系、および ATP 加水分解酵素等の共役リン酸化系はすべてこのクロマトホア膜 (約 55\AA 厚) に局在している。光合成細菌の光合成電子伝達系は緑色植物のように水の光分解がなく、従って光化学系 I、光化学系 II の区別はなくバクテリオクロロフィルの中の活性中心バクテリオクロロフィルから放出された電子は、電子伝達系の各成分の酸化還元を繰り返したのち、再びもとのバクテリオクロロフィルに戻ってくる、所謂、光合成環状電子伝達系といわれる。

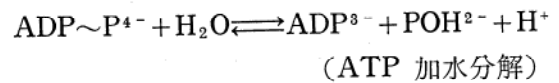
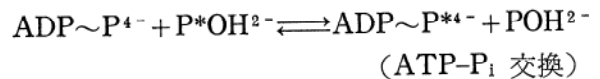
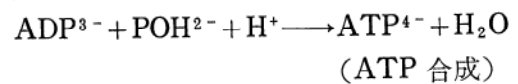
クロマトホアの酸化還元成分の挙動を分光学的に追跡すると、光を照射すればユビキノン—10、チトクロム b, c', c₂ の酸化還元が認められ、その経路はある程度まで推定され電子伝達系の模式図が完成している。しかし、この電子伝達系は単に電子の伝達だけでなくユビキノン—10の如き酸化還元反応のように H 分子が関与する場合もある。そうなるとバクテリオクロロフィルからの電子が一巡りしてくる間に電子の移動と共に H^+ の移動がクロマトホア膜上のユビキノン—10の酸化還元反応系の近傍で起こる必要がある。このような推定は実験的にも確かめられ、 H^+ は環境の水分子から供給されることも観察される。ミトコンドリアやクロロプラストで営まれている酸化的リン酸化反応や光リン酸化反応の反応機作は古くは電子伝達系成分の酸化還元反応に伴って高エネルギー物質が合成されているという説 (化学説) があったが、これとは別に基質あるいは水からの電子と H^+ が電子伝達系を移動する際、ミトコンド

*堀尾武一 (Takekazu HORIO), 大阪大学蛋白質研究所, 酵素反応, 教授, 理博, 生化学

りの内膜, クロロプラストのラメラ膜の内外に H^+ の不均等分布が起こり, そのために生じた電位差がエネルギー準位を高めて共役リン酸化反応が生じるという説 (電気化学ポテンシャル説, Chemiosmotic theory) が考えられている. もちろん, これらの説が成立するためにはそれぞれいくつかの仮定が必要とされているのは言うまでもない. この仮定がある程度成立する証拠もある. リン酸化共役因子 F_1 (膜結合性 ATP 加水分解酵素) がこの H^+ の濃度勾配による H^+ の移動を伴って ATP を合成することを耐熱菌の細胞膜から調製された可溶性 F_1 を人工膜 (リポソーム) に組込んで成功させたという報告もある. このようなミトコンドリア内膜を境界とする内側と外側での H^+ の濃度勾配はクロロプラストの光リン酸化反応の場合も同様に考えられている. クロマトホアは前述のように直径 600\AA の胞のうで体積約 10^8\AA 程度となり 1 個の H^+ の占める体積から推定するとクロマトホア胞内部の pH は 4.7 以下となり, 中性の pH は存在しないことになる. そうなるとミトコンドリア内膜やクロロプラストのラメラ膜で考えられている膜を介した H^+ の濃度勾配の存在はクロマトホアでは考え難い. クロマトホア膜を極稀薄な緩衝液に分散させた液を用いて, これに光を照射すると分散液の pH はアルカリ性となり, 光を消すと pH は元に戻る. この pH 変化はクロマトホア当り 2 乃至 3 個の H^+ がクロマトホア胞内部へ取り込まれるのに相当する. 前述のようにクロマトホアと H^+ の体積比から考えれば, この pH 変化は H^+ がクロマトホア胞内部に取り込まれた考えるより, クロマトホア膜表面に吸着されたとする方が考えやすい. クロマトホア膜上のユビキノール-10 が酸化還元反応を行なう時, H^+ の解離, 結合が起こるが, これが光照射による pH 変化 (H^+ の吸着, 放出) を惹き起こしていると理解できる. 更にこのような H^+ の移動がミトコンドリア内膜で考えられている H^+ の濃度勾配と同じように共役リン酸化反応の原動力となっているものと思われる.

光リン酸化反応は ATP 合成の他に ATP 加水分解反応, ATP- P_i 交換反応等の部分反応が

詳しく研究され, いずれも光の照射により影響を受けることが知られている. ADP-ATP 交換反応活性を持つ精製酵素標品がクロマトホアから調製することができ, この標品は ATP と共存させるとリン酸化され, このリン酸基は ADP へ転移されて ATP を合成する. このように ADP-ATP 交換酵素 (現在は反応基質の特異性から NDP-NTP キナーゼと呼ばれている) がリン酸化反応に重要な働きをすることも考えられる. H^+ の動きはクロマトホア膜近傍での H^+ の濃度勾配, 局在化, あるいは膜成分 (おそらくリン酸化共役因子) と直接結合 (プロトン化) して, 光化学系で捕そくされたエネルギーを保存し, 共役因子の持つ ATP 合成活性の発現に役立っていると思われる. リン酸化反応に関係する酵素と H^+ との関係は反応式



からも理解できるし, クロマトホアが示す ATP- P_i 交換反応, ATP 加水分解反応が pH 指示薬によって前者は阻害を, 後者は促進を受けることから推定できる. クロマトホア膜での H^+ の動きはクロマトホア膜分散液の光照射による pH 変化を詳しく調べると H^+ が膜表面の共役因子と結合解離していることを示す結果が得られる. 共役因子としてはミトコンドリア内膜, クロロプラストのラメラ膜での ATP 加水分解酵素が考えられているが, 光合成細菌のクロマトホア膜からも ATP 加水分解酵素が調製できる. この酵素の Mg^{++} 活性化 ATP 加水分解活性は pH 指示薬や疎水基の多い表面活性剤の添加によって発現されるが, その時, 試薬の疎水基が重要な働きをしていることが認められた. これがクロマトホア膜成分の何に相当するかは今のところ明らかでないが H^+ の動きにかなり重要な働きをしているらしい.

クロマトホア膜を表面活性剤による処理や音波処理のような機械的処理で今まで述べて来た活性を失わない亜粒に分割できる. 例えば光化

学系，電子伝達系，共役リン酸化系等，調製に

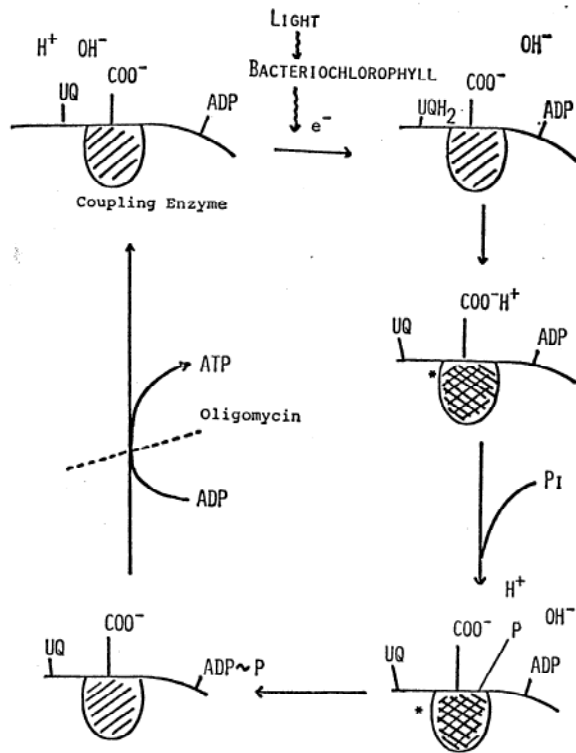


図1 * 高エネルギー状態

成功した亜粒子，成分もあれば未だ成功していないものもある。今まではクロマトホア膜での挙動を調べたのであったが，これからは亜粒子を用いたエネルギー変換系の再構成に手が伸びているところである。

以上の話をまとめて光リン酸化反応の機作を考えると，バクテリオクロフィルからの電子は水の H^+ と共同してクロマトホア膜表面に露出しているユビキノーン-10の酸化還元反応を行ない，その時 H^+ の出入りに伴って共役因子をプロトン化して高エネルギー状態に変換し，これにリン酸基が置換され，更にこのリン酸基がADPに転移されてATPを合成するのであろう。

今までの物語には光が主役として登場しなかった。光合成という表題とは少し離れてはいるが光合成の中，暗反応の一部である。光合成細菌を扱いながら光を使わなかったのである。光は捕えなかったがエネルギーは捕えられそうである。光を捕えることは次の課題でもある。