

生きている光合成を測る



研究ノート

嶋川 銀河*

Measuring photosynthesis in living cells

Key Words: Photosynthesis, O_2 , CO_2 , Flavodiiron proteins, Pyrenoid

はじめに

地球上の生命は、太陽の光に大きく支えられている。私たちが食べる米や野菜、森林を形づくる樹木、海の中を漂う植物プランクトン、さらには遠い昔に蓄積された化石燃料まで、その根底には光合成がある。光合成は、光エネルギーを使って水と二酸化炭素から有機物をつくり、酸素を放出する、地球上でもっとも重要な生体反応である。

光合成の基本的な仕組みは、驚くほど広く保存されている。植物も、藻類も、シアノバクテリアも、光を吸収し、水から電子を取り出し、その電子を流すことで還元力とATPをつくり、最終的に二酸化炭素を固定する。この大枠は共通している。一方で、光合成生物が暮らす環境は実に多様である。強い日差しを受ける葉、海水中を漂う植物プランクトン、温泉にすむ藻類、水際に生えるコケ、サンゴと共生する褐虫藻。彼らは同じ光合成という仕組みを使いながら、それぞれ異なる環境で生きている。では、何が違うのだろうか。

私が興味をもっているのは、まさにこの問いである。光合成の原理は共通しているにもかかわらず、その光合成をどう使いこなし、どう守り、どう環境に合わせるかは、生物種によって大きく異なる。私はその違いを、光合成生理学という切り口から理解したいと考えている。

生きている光合成を測る

光合成生理学とは、生きた細胞や葉の中で実際に起こっている光合成を測り、その意味を読み解く学問である。光合成は、酸素の発生や二酸化炭素の吸収として測ることができる。さらに、クロロフィルが発する蛍光や、色素の吸光変化から、電子の流れや光合成電子伝達系の酸化還元状態を非破壊的に知ることができる。これは、光合成生物ならではの大きな利点である。例えば心電図が心臓の状態を映し出すように、クロロフィル蛍光や吸光変化は、光合成生物の細胞内の状態を映し出してくれる。目に見えない電子の流れを、生きたまま追跡できるのである。

近年、生命科学ではゲノム解析、遺伝子改変、クライオ電子顕微鏡などの技術が急速に発展している。一方で、酸素電極やクロロフィル蛍光測定のような光合成生理学の技術は、古典的にも見える。しかし、これらの生理学的手法を最新の分子生物学や構造生物学と組み合わせることで、光合成生物が自然界でどのように生きているのかを、これまでになく深く理解できるようになってきた。私はこれを、光合成生理学の新しい時代、いわば「ルネッサンス」と捉えている。以下には、実際に私が光合成生理学を通して出会ってきた生物の「生きざま」に関する事例を2つ挙げる。



* Ginga SHIMAKAWA

1990年5月生まれ
神戸大学大学院 農学研究科 生命機能科学専攻博士後期課程 (2018年)
現在、大阪大学大学院 理学研究科 生物科学専攻 教授 農学博士
TEL: 06-6850-5804
E-mail: gshimakawa.sci@osaka-u.ac.jp

酸素をつくる光合成が、酸素を消す

光合成は酸素を発生する反応であり、私たちが呼吸に使う酸素の源でもある。しかし実際には、光合成を行う細胞の中では、光の下で酸素を「つくる」だけでなく、酸素を「消す」反応も起こっている。しかも、その反応が光合成全体に匹敵するほど大きな活性をもつこともある。この一見奇妙な反応の主役の一つが、Flavodiironタンパク質 (FLV) である。

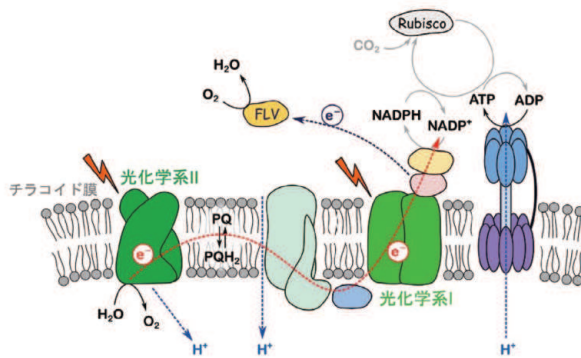


図1. 光合成の電子伝達系において水の酸化によって生じた電子がFLVを介して最終的に酸素の還元へ利用される。

FLVは、光合成電子伝達で生じた電子を酸素へ渡し、酸素を水へと還元する酵素である。言い換えると、FLVは余った電子を酸素へ逃がす「安全弁」として働く(図1)。

なぜそのような安全弁が必要なのだろうか。光は光合成生物にとってエネルギー源であるが、常に都合よく供給されるわけではない。突然強い光が当たると、二酸化炭素が不足して、せっかく得た電子の使い道が少なくなることもある。このようなとき、電子が行き場を失うと、光化学系Iの周辺で活性酸素が発生し、光合成装置としてはたらくタンパク質を傷つけてしまう危険がある。特に光化学系IIは一度壊れると修復が難しい。したがって、過剰な電子を安全に逃がす仕組みは、光合成生物にとってきわめて重要である。

私たちは、シアノバクテリアやコケ植物を用いた研究から、FLVが酸素への電子伝達を担い、光合成装置を守るうえで重要な役割を果たすことを明らかにしてきた^{1, 2, 3, 4)}。興味深いのは、この仕組みがすべての光合成生物で同じように使われているわけではない点である。水中では酸素の拡散が遅く、環境も大きく変動する。そのような場面では、FLVのように低濃度の酸素へすばやく電子を逃がす仕組みが有効であると考えられる。一方、陸上植物はFLVをもたず、酸素を利用するための別の仕組みが発達している。光合成の基本原理は同じでも、余った電子をどう扱うかには、それぞれの生物の生きざまが表れるのである。

海の中で二酸化炭素をつくる珪藻

もう一つの例として、珪藻の光合成を紹介したい。

珪藻は、ガラス質の殻をもつ単細胞藻類であり、海洋における主要な一次生産者である。地球全体の光合成の凡そ半分を、海洋の植物プランクトンが担っており、その中でも珪藻は重要な存在である。

しかし、海は光合成にとって必ずしも親切な環境ではない。光合成には二酸化炭素が必要だが、海水中では二酸化炭素そのものの濃度は低く、多くの無機炭素は重炭酸イオンとして存在している。さらに、気体の拡散は水中では空気中よりもはるかに遅い。つまり、海の光合成生物は、二酸化炭素を手に入りにくい環境で光合成しなければならない。

では珪藻はどうしているのか。珪藻は、細胞内に重炭酸イオンを取り込み、葉緑体の奥深くにあるピレノイドという構造の近くで二酸化炭素を発生させている。ピレノイドは、二酸化炭素固定酵素であるRubiscoが濃縮された構造である。珪藻では、このピレノイドを貫くチラコイド膜(PPT)や炭酸脱水酵素(CA)が関わることで、重炭酸イオンから二酸化炭素を局所的につくり出し、Rubiscoの周囲に供給している。私たちはこの仕組みを、珪藻の「二酸化炭素発生マシナリー」と呼んでいる(図2)^{5, 6, 7)}。一般には、光合成生物は二酸化炭素を取り込むものと思われている。しかし珪藻は、海水中に豊富にある重炭酸イオンを利用し、必要な場所で二酸化炭素をつくることで光合成を成立させているのである。そしてこれは、珪藻がもつ独自の細胞・葉緑体構造のおかげでもある。

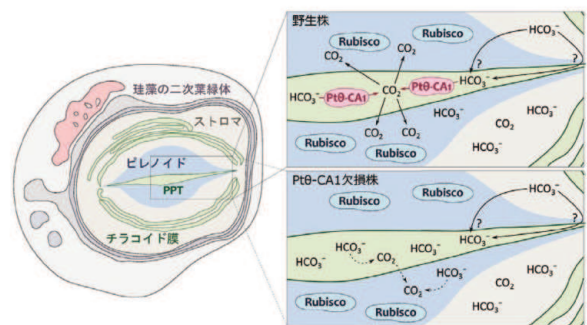


図2. 重炭酸イオンがチラコイド膜の中を通過してピレノイドへ輸送される。チラコイド膜内腔は酸性条件に保たれており、CAの働きによって二酸化炭素が発生する。

光合成を知ること、生き方を知ること

教科書において光合成は、しばしば水と二酸化炭素から糖と酸素を作る単純な反応として紹介される。

しかし、生きた光合成生物の中で起こっている現象は、それほど単純ではない。光が強すぎれば電子を逃がさなければならない。二酸化炭素が少なければ、集める、あるいはその場でつくる必要がある。環境が変われば、電子の流れも、エネルギーの使い道も変わる。光合成生理学の面白さは、こうした変化を「生きたまま」測ることができる点にある。酸素、二酸化炭素、蛍光、吸光変化へそれぞれの信号には意味がある。それらを丁寧に読み解くことで、光合成生物が何に困り、何を工夫し、どのように環境へ適応しているのかが見えてくる。

地球上には、多様な光合成生物がいる。彼らは言葉を発しないが、光合成の信号を通して、自らの生きざまを静かに語っている。光合成生理学とは、その声を聞くための学問である。今後、ゲノム解析、構造生物学、遺伝子改変技術と組み合わせることで、光合成生物の多様な戦略はさらに明らかになるだろう。その理解は、農業、海洋環境、バイオものづくり、そして地球規模の炭素循環を考えるうえでも重要な基盤になると考えている。

参考文献

- 1) Shimakawa G, Shaku K, Nishi A, Hayashi R, Yamamoto H, Sakamoto K, Makino A, Miyake C (2015) FLAVODIIRON2 and FLAVODIIRON4 proteins mediate an oxygen-dependent alternative electron flow in *Synechocystis* sp. PCC 6803 under CO₂-limited conditions. *Plant Physiol* 167: 472–480
- 2) Shimakawa G, Shaku K, Miyake C (2016) Oxidation of P700 in photosystem I is essential for the growth of cyanobacteria. *Plant Physiol* 172: 1443–1450
- 3) Shimakawa G, Ishizaki K, Tsukamoto S, Tanaka M, Sejima T, Miyake C (2017) The liverwort, *Marchantia*, drives alternative electron flow using a flavodiiron protein to protect PSI. *Plant Physiol* 173: 1636–1647
- 4) Hanawa H, Ishizaki K, Nohira K, Takagi D, Shimakawa G, Sejima T, Shaku K, Makino A, Miyake C (2017) Land plants drive photorespiration as higher electron-sink: comparative study of post-illumination transient O₂-uptake rates from liverworts to angiosperms through ferns and gymnosperms. *Physiol Plant* 161: 138–149
- 5) Shimakawa G, Okuyama A, Harada H, Nakagaito S, Toyoshima Y, Nagata K, Matsuda Y (2023) Pyrenoid-core CO₂-evolving machinery is essential for diatom photosynthesis in elevated CO₂. *Plant Physiol* 193: 2298–2305
- 6) Shimakawa G, Demulder M, Flori S, Kawamoto A, Tsuji Y, Nawaly H, Tanaka A, Tohda R, Ota T, Matsui H, Morishima N, Okubo R, Wietrzynski W, Lamm L, Righetto RD, Uwizye C, Gallet B, Jouneau P-H, Gerle C, Kurisu G, Finazzi G, Engel BD, Matsuda Y (2024) Diatom pyrenoids are encased in a protein shell that enables efficient CO₂ fixation. *Cell* 187: 5919–5934.e5919
- 7) Nigishi M, Shimakawa G, Yamagishi K, Amano R, Ito S, Tsuji Y, Nagasato C, Matsuda Y (2024) Low-CO₂-inducible bestrophins outside the pyrenoid sustain high photosynthetic efficacy in diatoms. *Plant Physiol* 195: 1432–1445

