〈総論〉

# 光合成研究の新しい展開

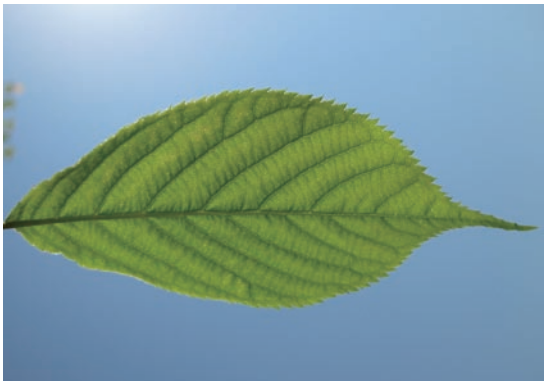
園池 公毅 *Kintake Sonoike*
早稲田大学 教育・総合科学学術院 教授

関連する学科：生物，物理，化学
関連する学問：環境工学，化学工学，生物学，農学，水産学，植物学，バイオテクノロジー，環境学

光合成の研究は，現在，原子レベルでの構造機能相関と時間軸を考慮に入れた光合成の応答をキーワードとする新たな転換点を迎えている。本稿では特集「変わる光合成研究」の総論として，光合成の基本メカニズムを振り返るとともに，従来の静止画的な光合成像を，ダイナミックな動画に変える研究の必要性について論じる。

## 1 はじめに

小学生でも名前を知っている植物の「光合成」。その研究が新たな段階に入ってきた。光という，生物学者にとっては，ある意味で直感的に把握しにくいエネルギーを利用して，植物が自らの体をどのように作り上げていくのか，というメカニズムの解明において，日本は生化学的，分光学的な解析を中心に世界の研究をリードしてきた。さらに1990年代以降，分子生物学的な解析手法の導入によって光合成の研究は加速し，その基本的なメカニズムはほぼ解明されたといってもよい。しかし，そこで明確になったのは，それだけでは光合成を理解したことにはならないということである。後述するように，自然条件における光合成の理解には，新たな時空間的把握が必須となる。そして，そのような光合成の理解は，人類の持続可能な社会にとっても必須であるという認識が広まっている。以下では，地球環境における光合成の位置づけとこれまでに明らかとなった光合成のメカニズムの概略を最初に紹介したのち，現代の光合成研究が，どこを目指しているのかを見ていきたい。



植物の葉がおこなう光合成の反応は，地球生態系を支えている

【関連する領域】
組　織：大学（理学系・工学系・農学系）
業　界：農業，バイオテクノロジー，エネルギー
学　科：生物，物理，化学
学　問：環境工学，化学工学，生物学，農学，水産学，植物学，バイオテクノロジー，環境学
情報源：「光合成の森」http://www.photosynthesis.jp/

## 2 光合成と地球環境

約46億年前に誕生した地球に生命が出現したのは，おそらく30数億年前であると考えられる。生命の誕生は，もちろん極めて重要なイベントであったが，原始地球に出現した当初の生物の現存量は，きわめて少なかったと考えられる。これは，それらの生物のエネルギー源が光ではなく，非生物的に蓄積した有機物もしくは無機物であったことによる。この状況は，光合成細菌とよばれる光エネルギーを利用する生命の形態が出現しても，さほど変化しなかった。これらの光合成細菌は，光のエネルギーを利用できるようになった一方，相変わらず硫化水素などの特定の物質が存在する環境でしか生育できなかったためである。

しかし，30億年ぐらい前になって，水を分解して酸素を発生する，現在の植物の光合成と同じ反応をおこなう生物が進化した。これが**シアノバクテリア***である。シアノバクテリアは，単細胞の原核生物であるが，水が存在すれば，光のエネルギーを利用して水中でも地上でも生育が可能である。その結果，地球上に広く分布するようになり，地球上の生物現存量は一気に増加した。シアノバクテリアが共生によって葉緑体へと進化した結果として植物が誕生し，大気中の二酸化炭素濃度は減少し，酸素濃度が上昇していった。このような地球環境の変化は，新たな生物の進化を誘発し，現在の地球生態系が形作られていった。

減少した大気中の二酸化炭素は，部分的に地中に化石資源として蓄積され，現在の地球環境問題の一部は，この何億年もの時間をかけて蓄積された資源の，人類による急速な消費の結果としてとらえることができる。人類社会の持続的な発展のためには，何らかの対策が必須であり，そのためにも，植物による光合成のメカニズムの理解と，そこに基盤を置いた人工光合成の研究が求められている。

**用語解説 *Glossary***

**【シアノバクテリア】**
原核の単細胞光合成生物で，植物と同様に水を分解して酸素を発生する光合成をおこなう。真核細胞に共生することによって葉緑体へと進化した。

**【ATP】**
アデノシン三リン酸（adenosine triphosphate）の略称。生体内で，反応を進行させるためのエネルギーを供給する役割を果たす物質で，エネルギー通貨と表現される。加水分解によってADP（アデノシン二リン酸）と無機リン酸になる際に放出するエネルギーにより物質の合成や輸送などの反応が進む。

**【NADPH】**
ニコチンアミドアデニンジヌクレオチドリン酸（nicotinamide adenine dinucleotide phosphate）の略称。生体内の酸化還元反応において還元力を媒介する物質として働く。ほかの物質を還元して自らが酸化されると$NADP^+$となる。光合成などの同化の反応では主にNADPHが使われるが，呼吸などの異化の反応では，リン酸基が少ないNADHが同じ役割を果たす。

## 3 光合成の基本メカニズム

では，光合成の基本メカニズムはどこまでわかってきているのだろうか。光合成は光のエネルギーを利用して二酸化炭素から有機物を作り出す反応である。有機物を燃焼（酸化）させると二酸化炭素が生じることから推測できるように，二酸化炭素を有機物に変換する反応は，酸化の逆反応である還元の反応である。生物は，還元反応を進めるために，**ATP***のエネルギーと，**NADPH***という物質の還元力を用いる。植物は，カルビン・ベンソン回路という代謝経路によってATPとNADPHを利用して二酸化炭素から有機物を合成するが，この反応は，実は，光合成をしない化学合成細菌とよばれる生物における有機物の合成反応経路と同一である。つまり，光合成の光合成たるゆえんは，有機物の合成ではなく，光のエネルギーを用いてATPとNADPHを作り出す点にある。

還元力として用いられるNADPHは，**チラコイド膜***とよばれる生体膜上に存在する三つの巨大なタンパク質複合体が関与する光合成電子伝達により作られる（**図1**）。電子伝達では，一連の酸化

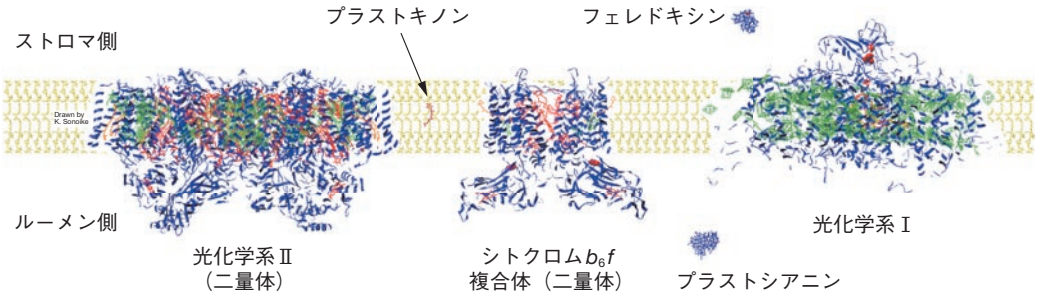



**図1　チラコイド膜の中の巨大なタンパク質複合体が光合成の電子伝達を担っている**

還元反応が連続して起き，水を酸化して酸素を発生する際に生じる電子が，数多くの成分を経てNADP$^+$を還元してNADPHが生じる。還元剤として働く（＝より酸化されやすい物質である）NADPHが還元されて（より酸化されにくい物質である）水が酸化される反応は，自発的には進行し得ないので，電子伝達を進めるためには外部からエネルギーが投入される必要がある。実際に，**光化学系**＊Ⅰと光化学系Ⅱとよばれるクロロフィルを結合した2種類のタンパク質複合体が，光のエネルギーにより反応を駆動する役割を果たす。

具体的には，光化学系Ⅱにおいて光エネルギーを用いて水を分解して酸素が発生され，その際に生じる電子は，プラストキノンという膜に溶けた有機分子を経てシトクロム$b_6f$複合体という三つ目のタンパク質複合体に渡される。次いでプラストシアニンという水溶性のタンパク質，光化学系Ⅰ，そしてフェレドキシンを経て最終的にNADP$^+$に電子が渡される。この光化学系Ⅰにおいてさらに光エネルギーが投入されることになる。この光合成の電子伝達に伴って，電子が動くだけではなく水素イオン（プロトン）がチラコイド膜の外側（ストロマ側）から内側（ルーメン側）へと移動し，この濃度勾配が，膜中に存在する4番目のタンパク質複合体であるATP合成酵素を駆動して，エネルギー物質であるATPを合成する。

このような電子伝達の基本的な流れは，すでに40年ほど前には明らかになっており，そこにかかわる複合体の中の個々の電子伝達成分についても，20年前までにはほぼ確定した。生体膜の中の環境は疎水的であるため，その中のタンパク質複合体の構造を明らかにすることには困難が伴ったが，それについても20世紀の最後には技術的な突破口が開かれた。しかし，以下に述べるように，光合成の真の理解には，これまでの研究だけでは足りないことが明らかになりつつある。

**用語解説 *Glossary***

**【チラコイド膜】**
葉緑体もしくはシアノバクテリアの細胞中にみられる光合成機能に特化した生体膜。光合成の電子伝達には，このチラコイド膜上の三つの巨大なタンパク質複合体が関与する。また，電子伝達によりチラコイド膜を隔てて形成されるプロトン濃度勾配によって，膜上のATP合成酵素がATPを合成する。

**【光化学系】**
光エネルギーを化学エネルギーに変換する色素とタンパク質からなる複合体。光化学系Ⅰ，光化学系Ⅱの二種類があり，これらが共同して光エネルギーを用い，電子伝達を駆動する。

## 4 光合成の真の理解のために

では，光合成を真に理解するためには，さらに何が必要なのだろうか。第一に考えなくてはならないのは，あるタンパク質がある機能を担っていることがわかったとしても，なぜそのような機能

を発揮することが可能であるのかについては，わからない場合が結局は多いということである。光合成の反応においては，光の吸収や分子の励起といった物理的な現象や，水の酸素への酸化などの酸化還元反応に代表される化学的な現象が重要な位置を占める。そのような物理化学的な反応に基盤を置く光合成を理解するためには，遺伝子の発現やタンパク質の機能に重きを置く生物学のセントラルドグマだけでは不十分である。

もう一つ重要なのは，環境要因としての光の特殊性である。生物は，常に変動する環境の中で生育しており，移動の能力を持たない植物の場合は特に，置かれた環境に対応して常に変化し続けることを強いられる。そして，その環境のさまざまな要因の中で，光ほど劇的に，かつ短時間に変動する要因はほかに存在しない。たとえば，温度は，一日の間に20℃程度の変化を示すことはよくあるが，比熱の大きな水の中の環境ではもちろん，周囲が空気である陸上環境においても，その変化には一定の時間を要する。一方，光の強さは夜昼で異なるのはもちろん，太陽光が雲や葉にさえぎられることなどによって，植物が受ける光量は，1秒にも満たない時間の中で10倍以上変動することも珍しくはない。一定の光が当たる条件での光合成を調べただけでは，自然環境中の光合成を理解することはできない。

では，これらの問題を解決するためには何が必要だろうか。最初のポイントに対して必要なのは，タンパク質を全体としてとらえるのではなく，その特定のアミノ酸残基や，配位する金属の構造など，原子レベルの構造にまで踏み込んで，機能を解明することである。つまり，より高分解な構造機能相関が，研究の一つの方向性となる。そして，第二のポイントに対して必要なのは，構造に加えて，時間軸を考慮に入れて植物の環境応答などを解析することである。すなわち，光合成のダイナミクスに焦点を当てた方向性といえよう。

## 5 本特集の構成

以上のような方向に向けて光合成の研究をさらに推進するために，文部科学省による科学研究費助成事業である新学術領域研究「光エネルギー変換システムの再最適化（新光合成）」が2016年度から，同じく「光合成分子機構の学理解明と時空間制御による革新的光–物質変換系の創製（革新的光物質変換）」が2017年度からスタートした。どちらも，5年間の研究期間のうちに，それぞれ100名を超える研究者が情報を交換しながら光合成の研究を新たな段階に進めるために結集する。

本特集においては，「革新的光物質変換」の領域代表を務める岡山大学の沈建仁さんに，光合成における光エネルギー変換の初発反応が起こる反応中心について，その原子レベルでの構造を反応ステップごとにとらえる研究の紹介をお願いした。また，「新光合成」の計画研究代表者である京都大学の鹿内利治さんには，流動するチラコイド膜の中で，巨大なタンパク質複合体が離合集散しながら相互作用をして光合成を制御している様子をとらえる研究の紹介をお願いした。また，「新光合成」の総括班で光合成解析センターを担当する東京大学の矢守航さんには，植物を一定の光量の下で育てて光合成を測定していたのではわからなかった，自然環境の変動する光の下での光合成を紹介していただくことにした。

原子レベルの構造とダイナミクスをキーワードに切り取った最新の研究の紹介によって，光合成研究の進展と熱気を感じ取っていただければ幸いである。

**園池 公毅** *Kintake Sonoike*

早稲田大学 教育・総合科学学術院 教授

東京大学教養学部卒。東京大学大学院理学系研究科博士課程修了。理学博士。東京大学助手，准教授を経て，早稲田大学教授。専門は植物生理学，特に光合成。光合成の光エネルギー変換の研究を進めるとともに，サイト「光合成の森」などにより一般向けに光合成の紹介をおこなう。「光合成に関する啓蒙活動」に対して日本植物学会特別賞（2013年度）を受賞。主な著書に，光合成とはなにか（講談社，2008），植物の形には意味がある（ベレ出版，2016）など。