

# 光合成におけるエネルギー生産について

奈良先端科学技術大学院大学  
横田 明穂





## THE GRADUATE SCHOOL OF BIOLOGICAL SCIENCES

### 植物におけるエネルギー生産:

- 1 . 光と植物
- 2 . 光を化学エネルギーに作り変える
- 3 . 化学エネルギーを利用したCO<sub>2</sub>固定・還元の仕事
- 4 . 光合成への環境ストレスと生産性
- 5 . 光合成反応の場である葉緑体の形成と反応の未解明領域
- 6 . 光合成機能解明に期待される社会的・産業的成果

# 植物におけるエネルギー生産

## 1．光と植物

2．光を化学エネルギーに作り変える

3．化学エネルギーを利用したCO<sub>2</sub>固定・還元の仕事

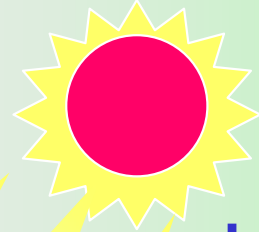
4．光合成への環境ストレスと生産性

5．光合成反応の場である葉緑体の形成と反応の未解明領域

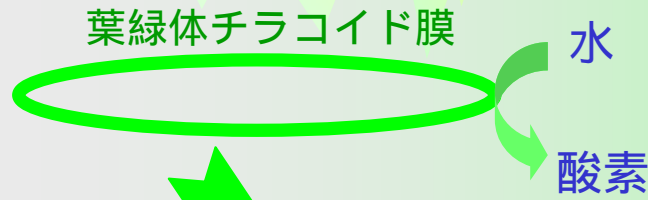
6．光合成機能解明に期待される社会的・産業的成果

無機の世界

有機の世界



# 植物光合成と私たち

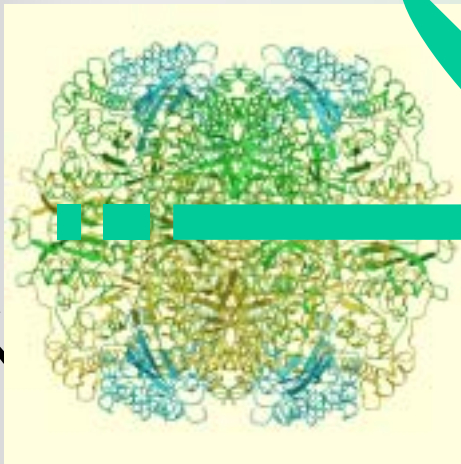


高エネルギーリン酸結合

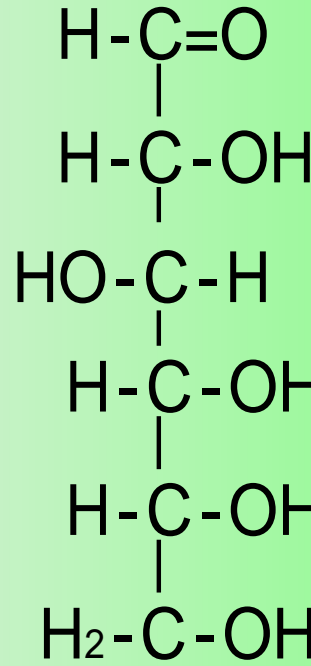
ATPとNADPH

還元力  
(高エネルギー電子運搬体)

$O=C=O$   
炭酸ガス



RuBisCO : ルビスコ



ブドウ糖

食糧

繊維

飼料

家具・建築

医薬

生活用品

植物体

ルビスコは地球上のすべての有機化合物の源となる反応を担っている

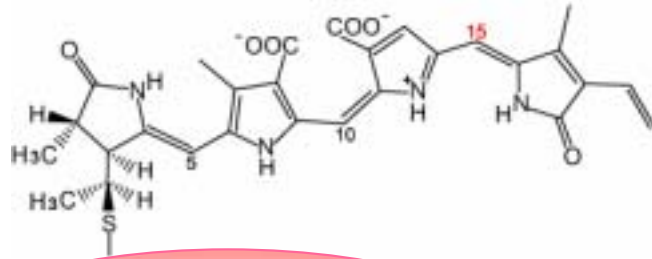
光は植物にとってエネルギーであり、シグナル

# フィトクローム

赤色光



発色団  
(phytochromobilin)



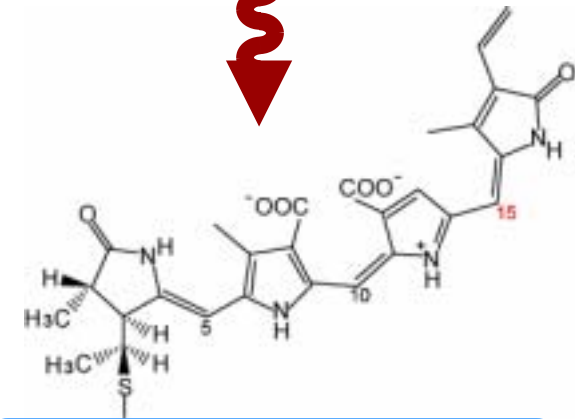
タンパク質

Pr型

光可逆的相互変換



遠赤色光



タンパク質

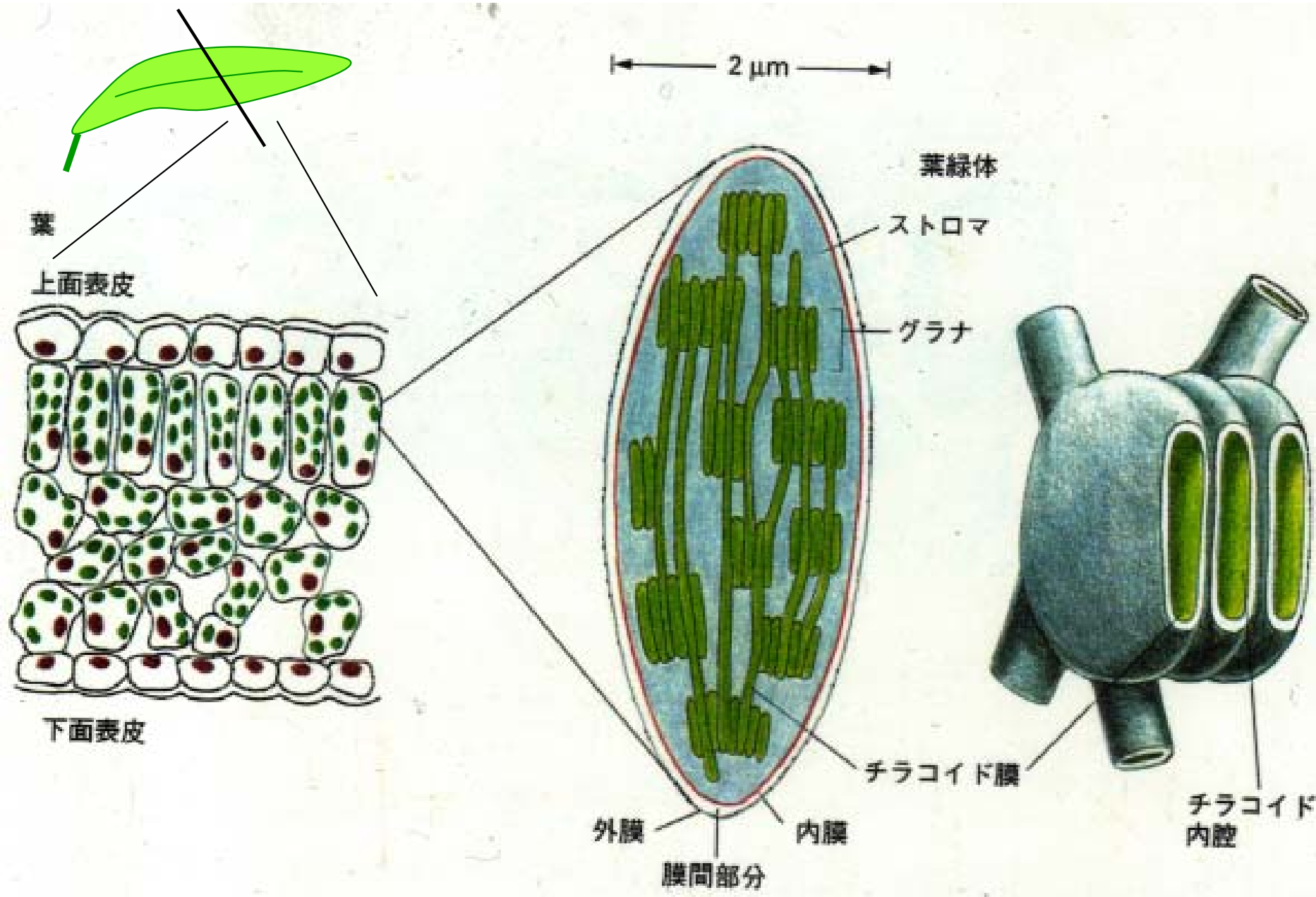
Pfr型

(遺伝子発現の調節)

光形態形成  
(開花、発芽、葉緑体形成など)

# 植物におけるエネルギー生産

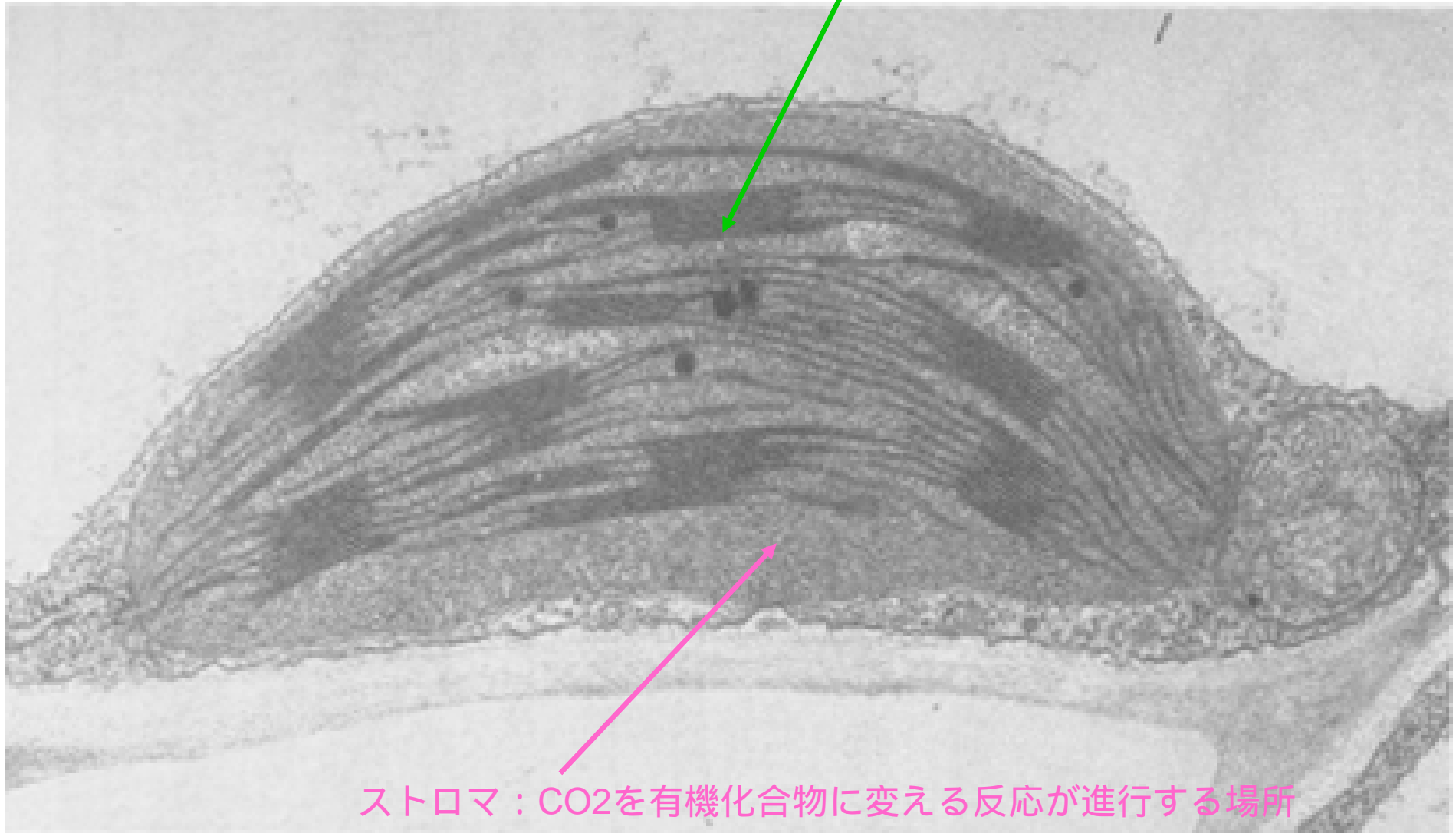
- 1 . 光と植物
- 2 . 光を化学エネルギーに作り変える
- 3 . 化学エネルギーを利用したCO<sub>2</sub>固定・還元の仕事
- 4 . 光合成への環境ストレスと生産性
- 5 . 光合成反応の場である葉緑体の形成と反応の未解明領域
- 6 . 光合成機能解明に期待される社会的・産業的成果



# 葉緑体の電子顕微鏡写真

葉緑体は1つの植物細胞に約100個

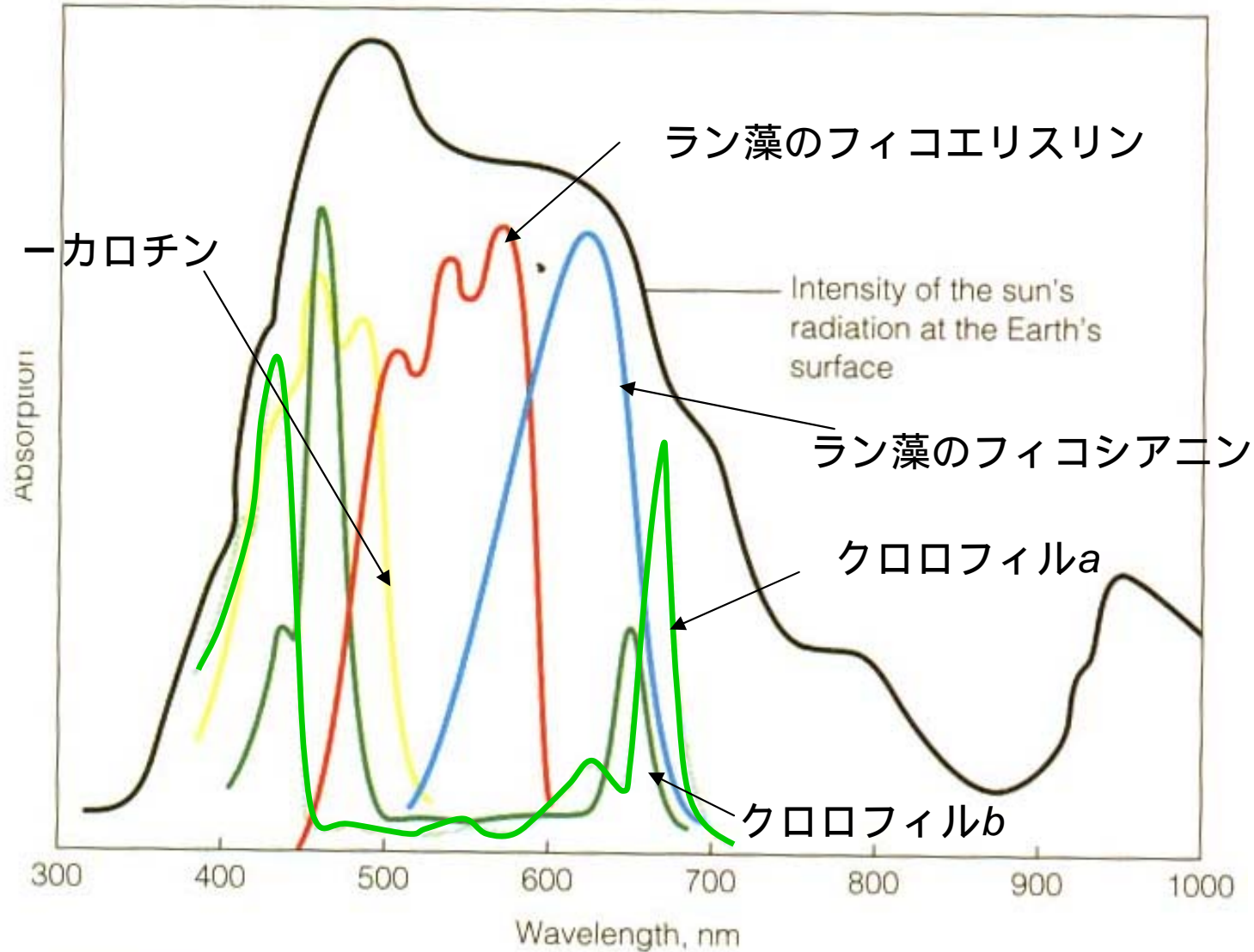
チラコイド：光を化学エネルギーに変換する膜  
クロロフィルはここに存在する



ストロマ：CO<sub>2</sub>を有機化合物に変える反応が進行する場所



# 光合成色素の吸収波長



Key:	Chlorophyll a (green)	Phycoerythrin (red)
	Chlorophyll b (green)	Phycocyanin (blue)
	$\beta$ carotene (yellow)	

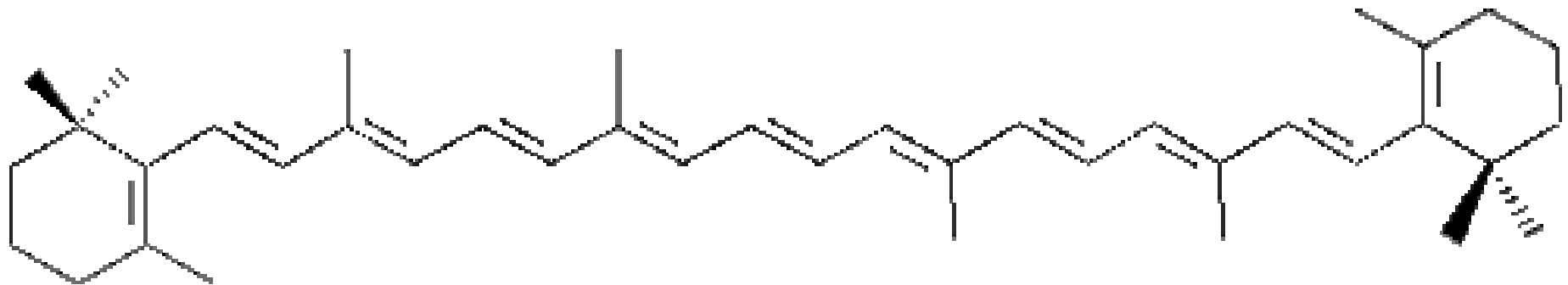
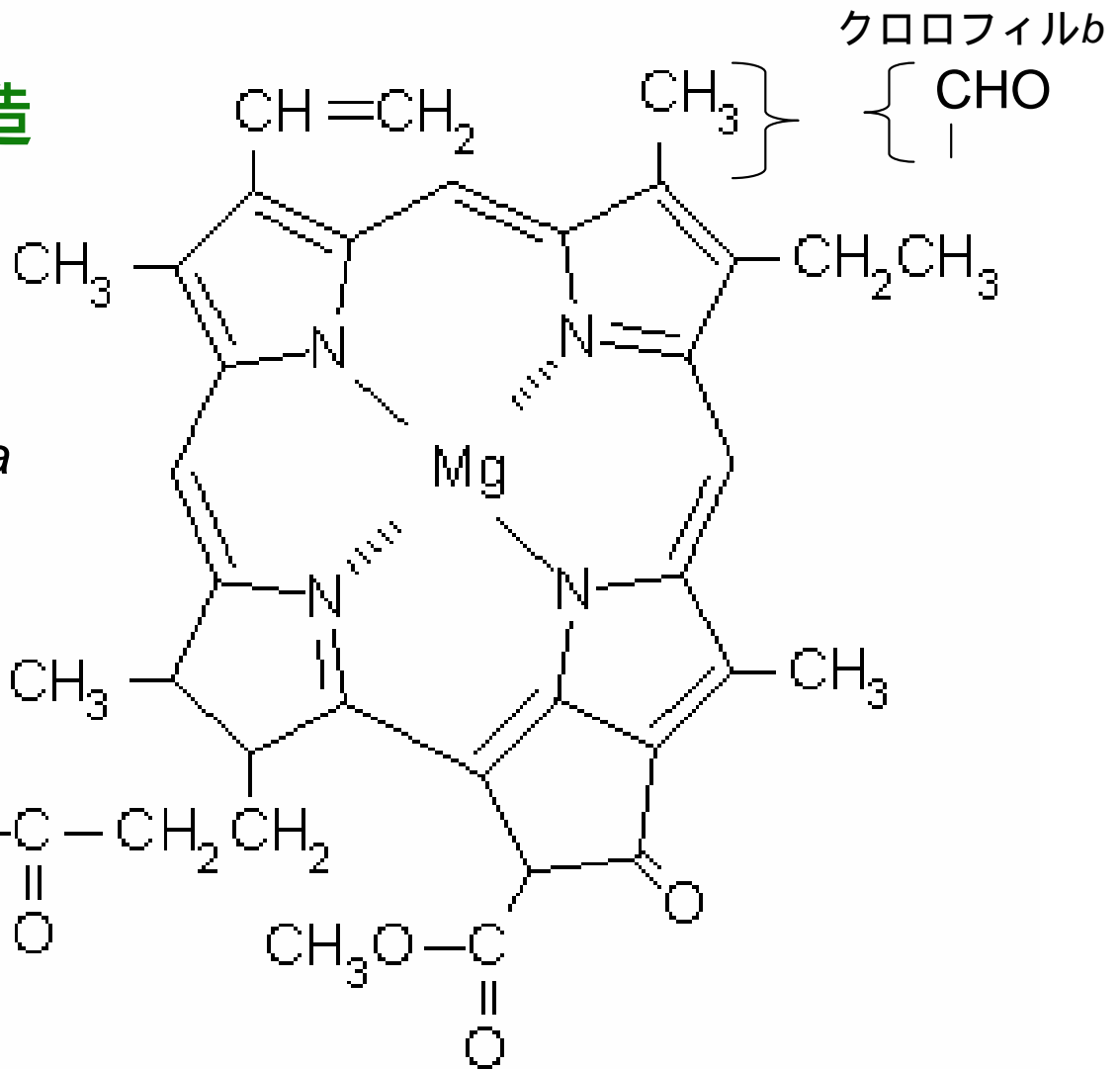
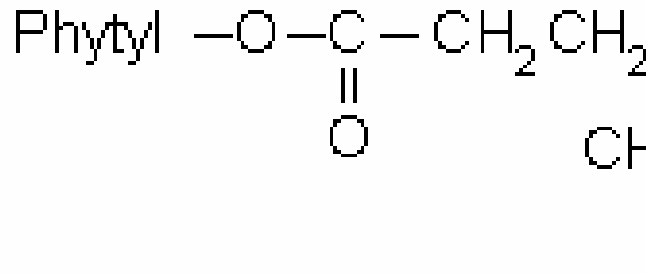
# 光合成色素の化学構造

植物はクロロフィルaとクロロフィルbを使う。

## クロロフィルa

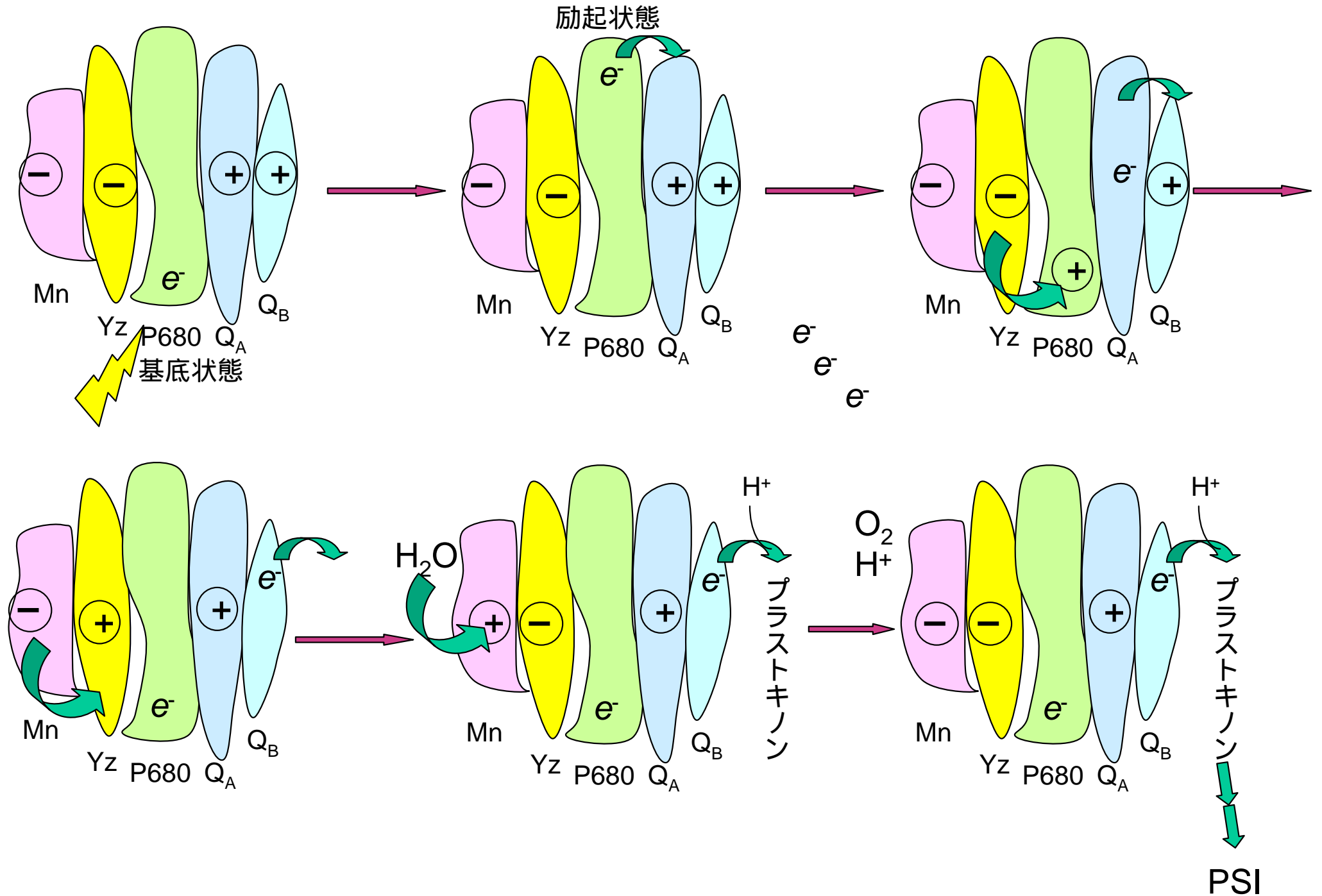
補助色素として、 $\beta$ -カロチンなども利用している。

これらの色素に共通している化学構造は長鎖の共役二重結合である。

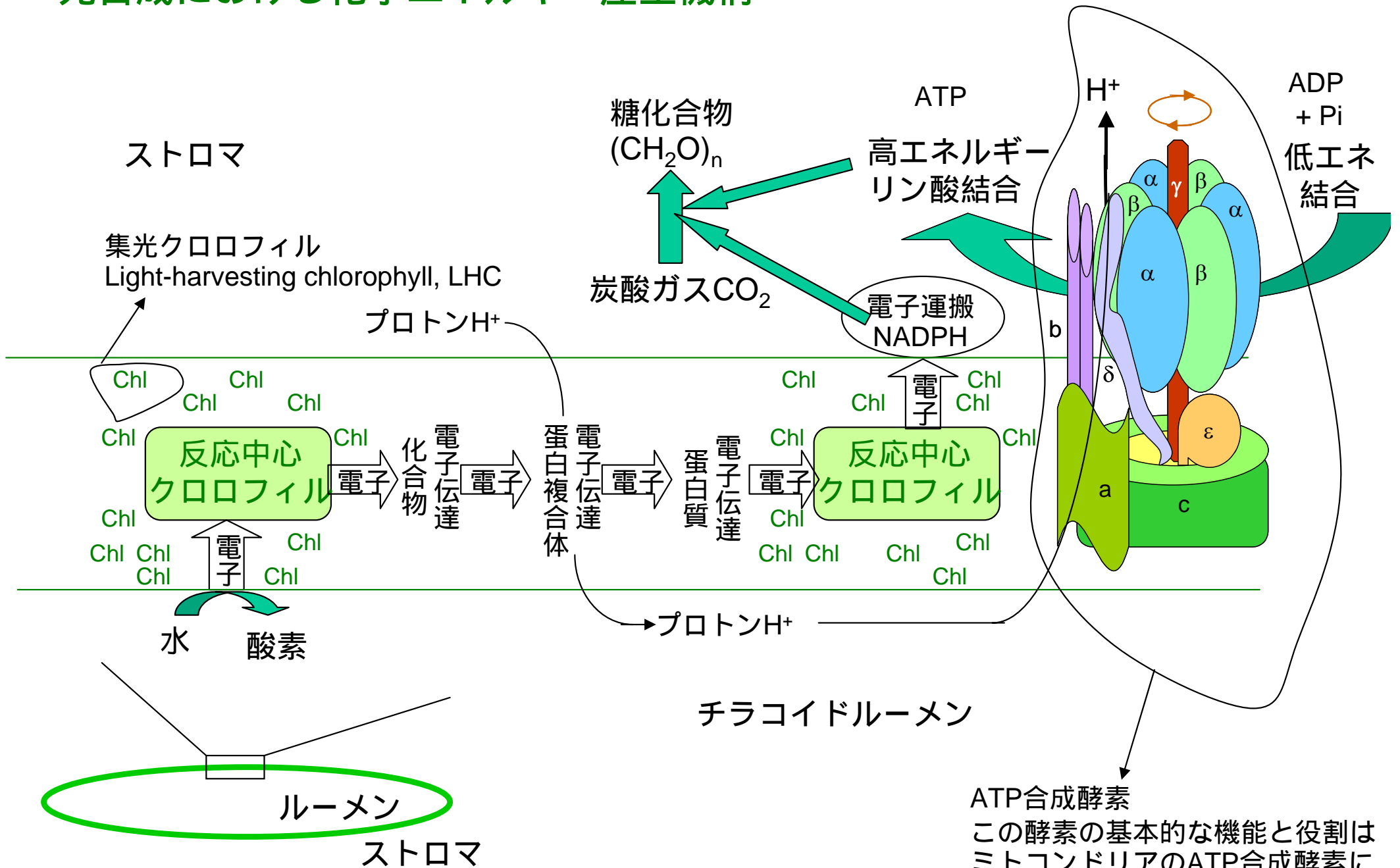


$\beta$ -カロチン

# 光化学系II (photosystem II, PSII) における 光化学初期反応と電化分離 (Charge Separation)



# 光合成における化学エネルギー産生機構

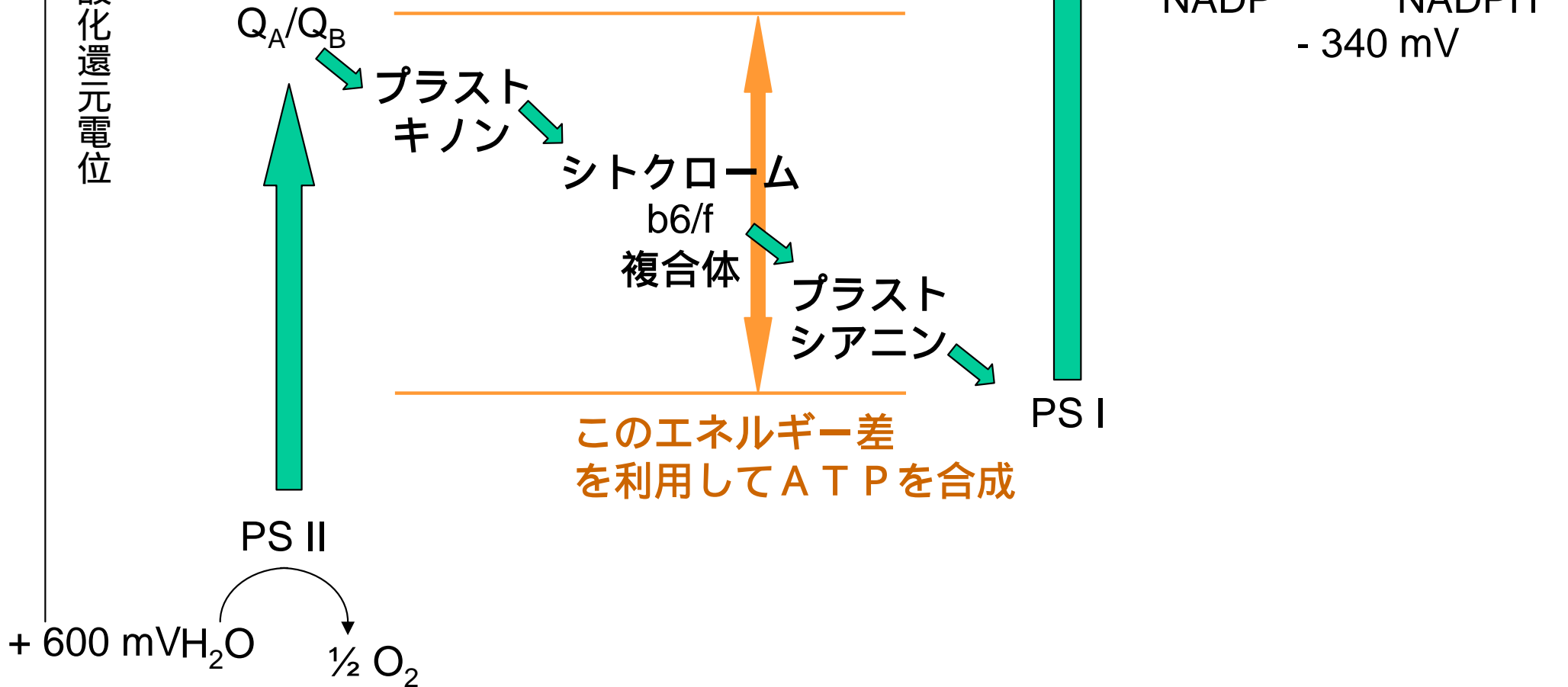


- 800 mV

# 光合成電子伝達系

## Z Scheme

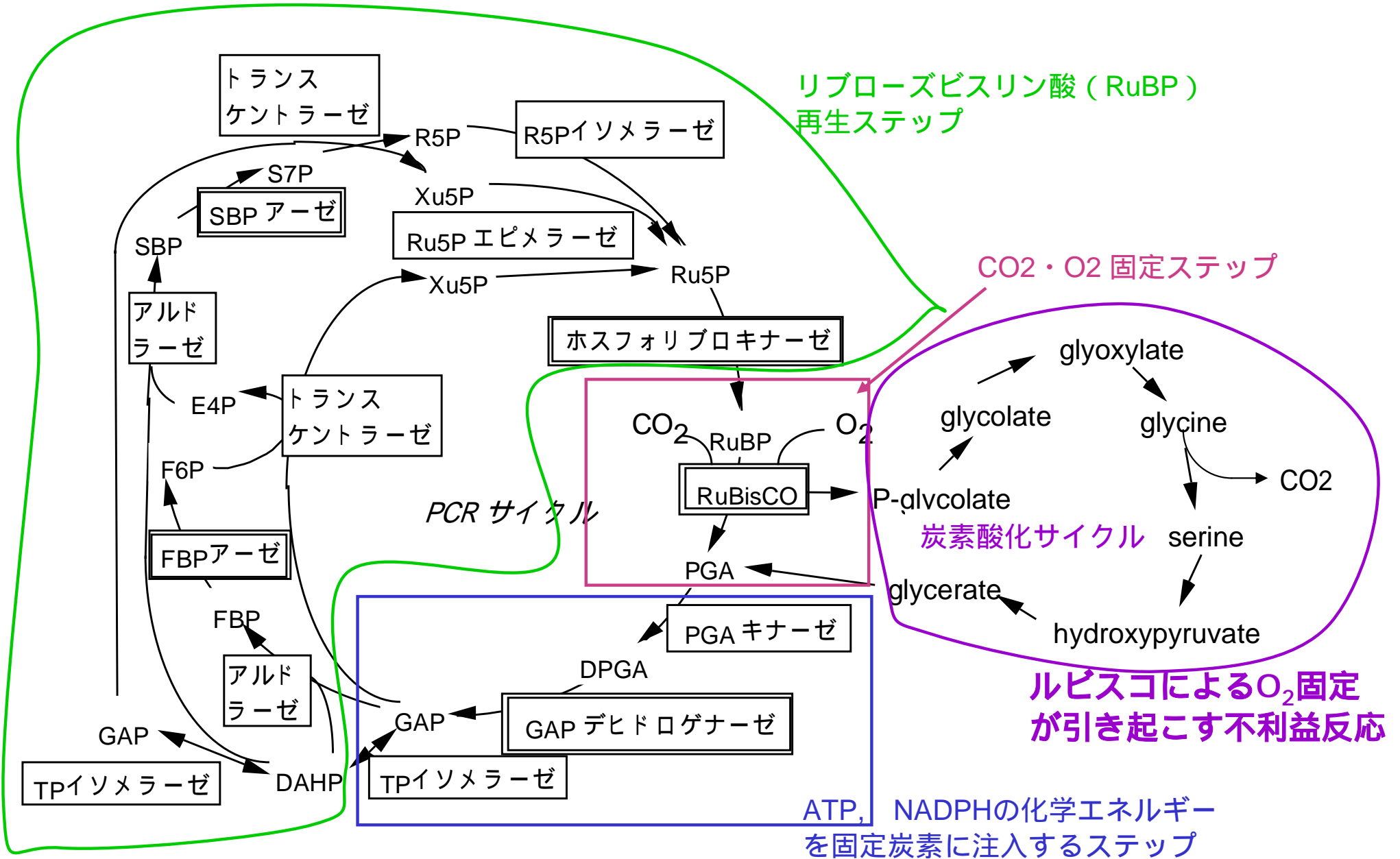
酸化還元電位



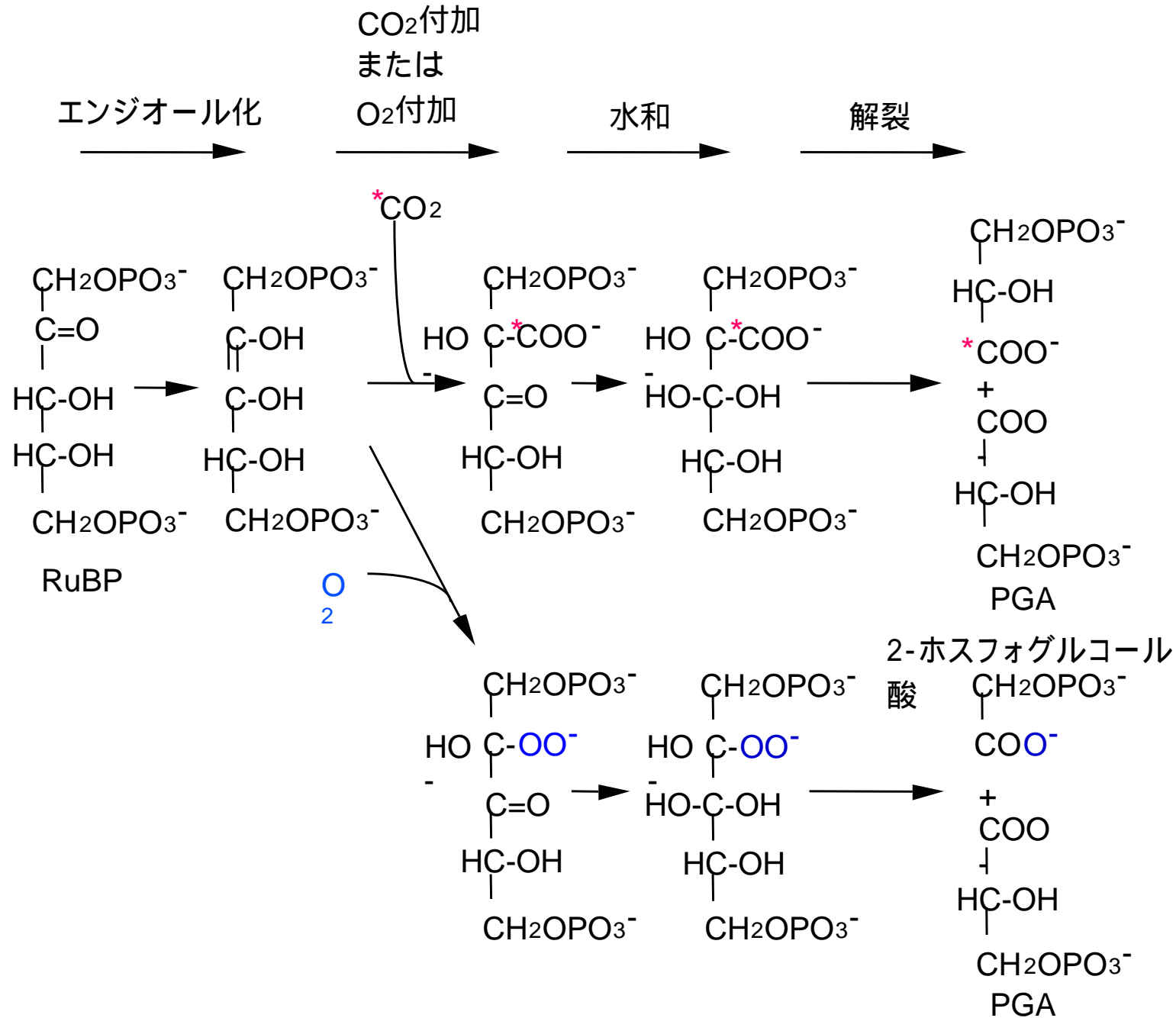
# 植物におけるエネルギー生産

- 1 . 光と植物
- 2 . 光を化学エネルギーに作り変える
- 3 . 化学エネルギーを利用したCO<sub>2</sub>固定・還元の仕事
- 4 . 光合成への環境ストレスと生産性
- 5 . 光合成反応の場である葉緑体の形成と反応の未解明領域
- 6 . 光合成機能解明に期待される社会的・産業的成果

# ルビスコの性質とCO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>濃度がRuBPの行方を決める



# RuBisCO反応の反応機構



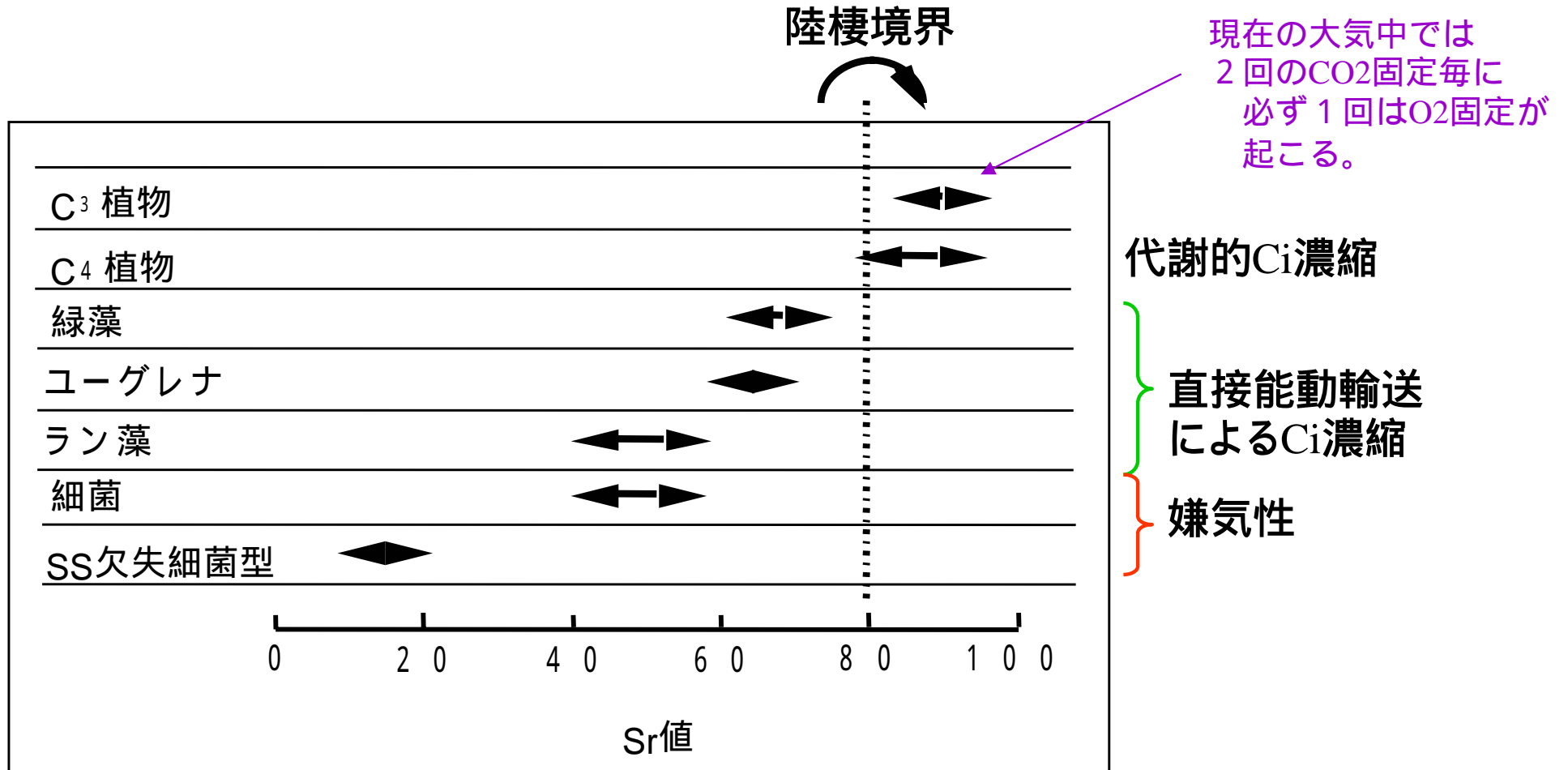


# ルビスコの機能進化とCi濃縮補助機構の獲得

$$Sr = (V_{cmax}/K_{cm}) / (V_{omax}/K_{om})$$

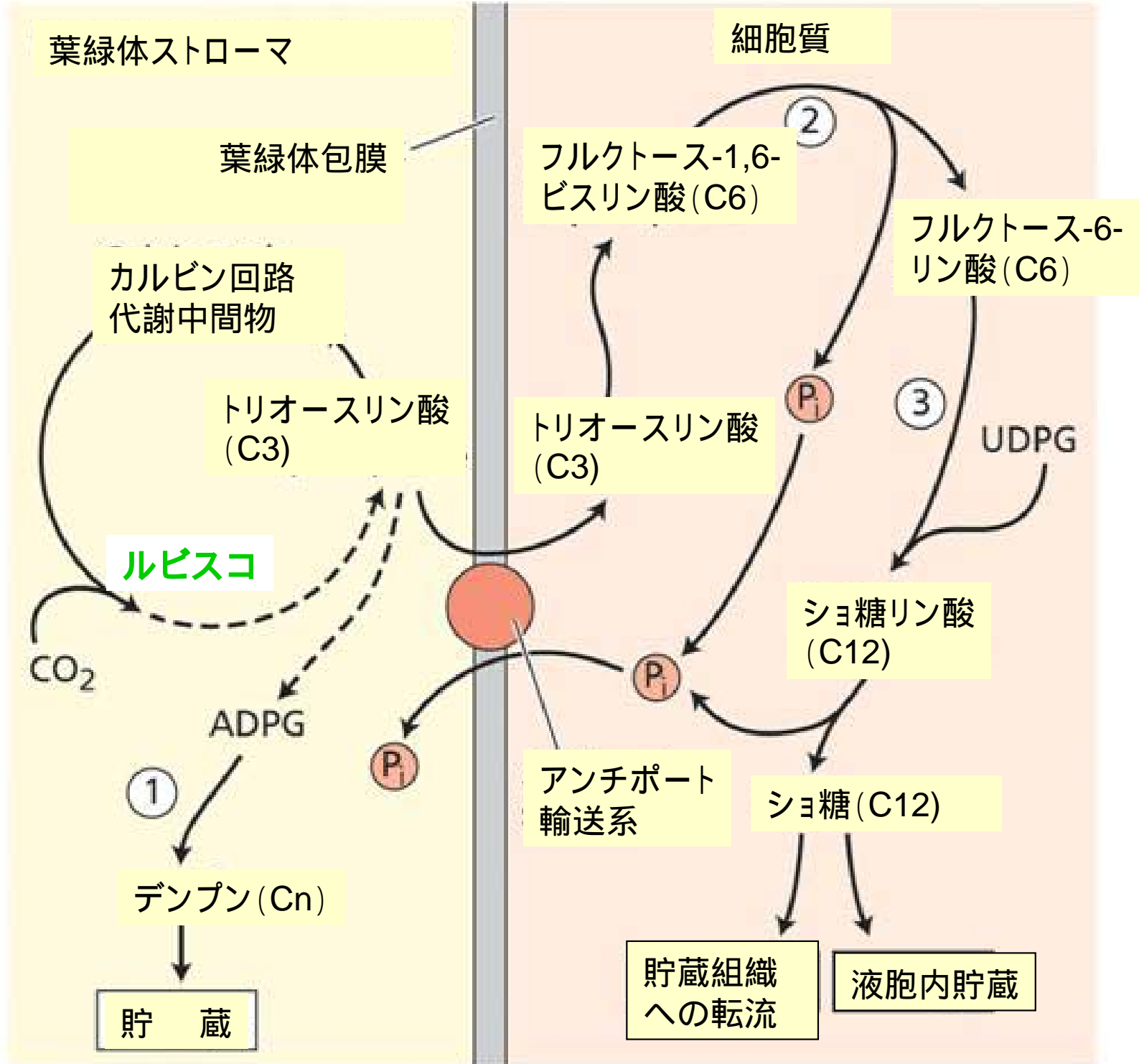
CO<sub>2</sub>固定とO<sub>2</sub>固定の反応の比

正味の光合成 =  
 総光合成固定量  
 - 光呼吸によるCO<sub>2</sub>放出量  
 - 夜間の呼吸による放出量

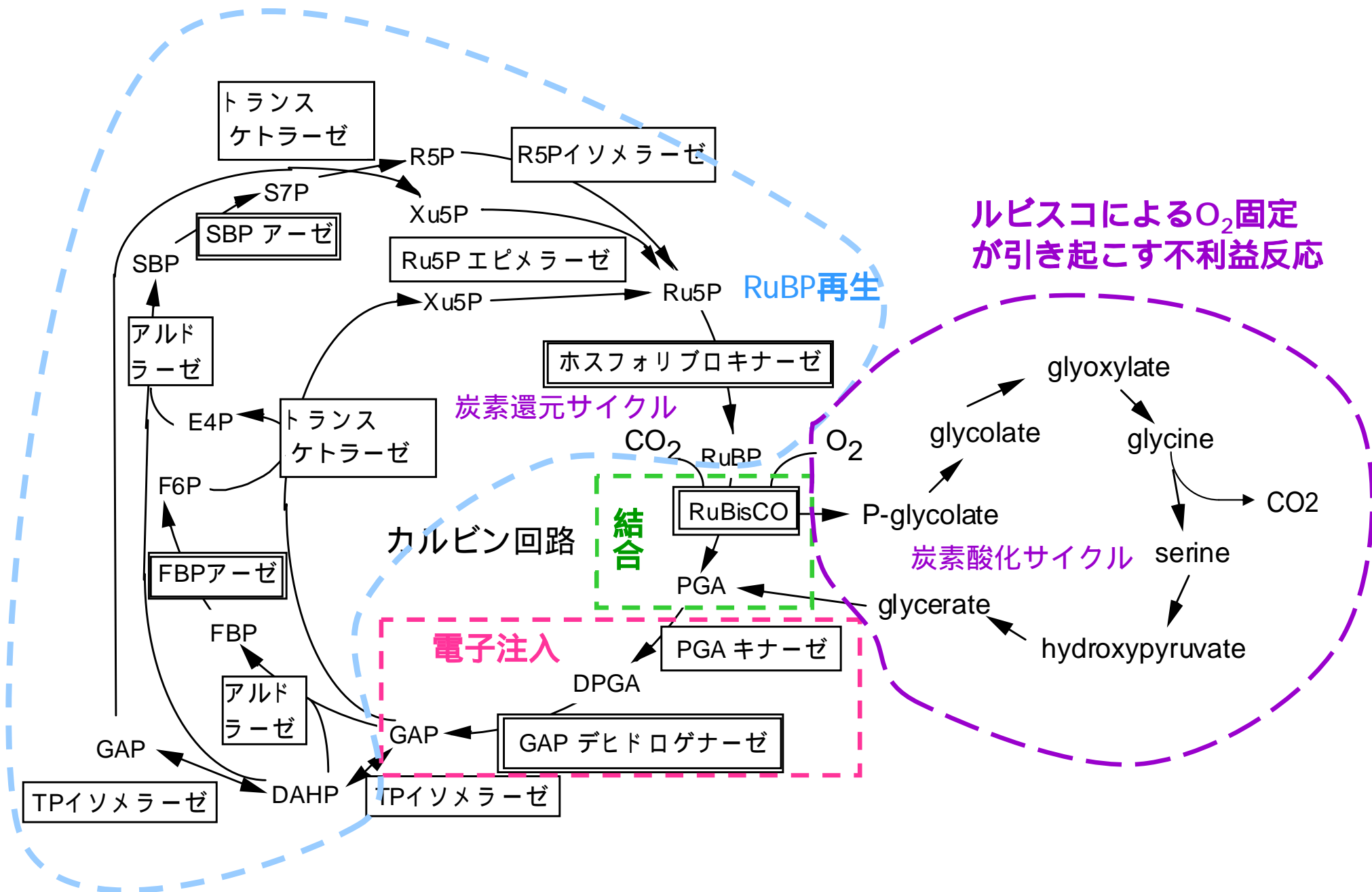


# 光合成産物の貯蔵と転流

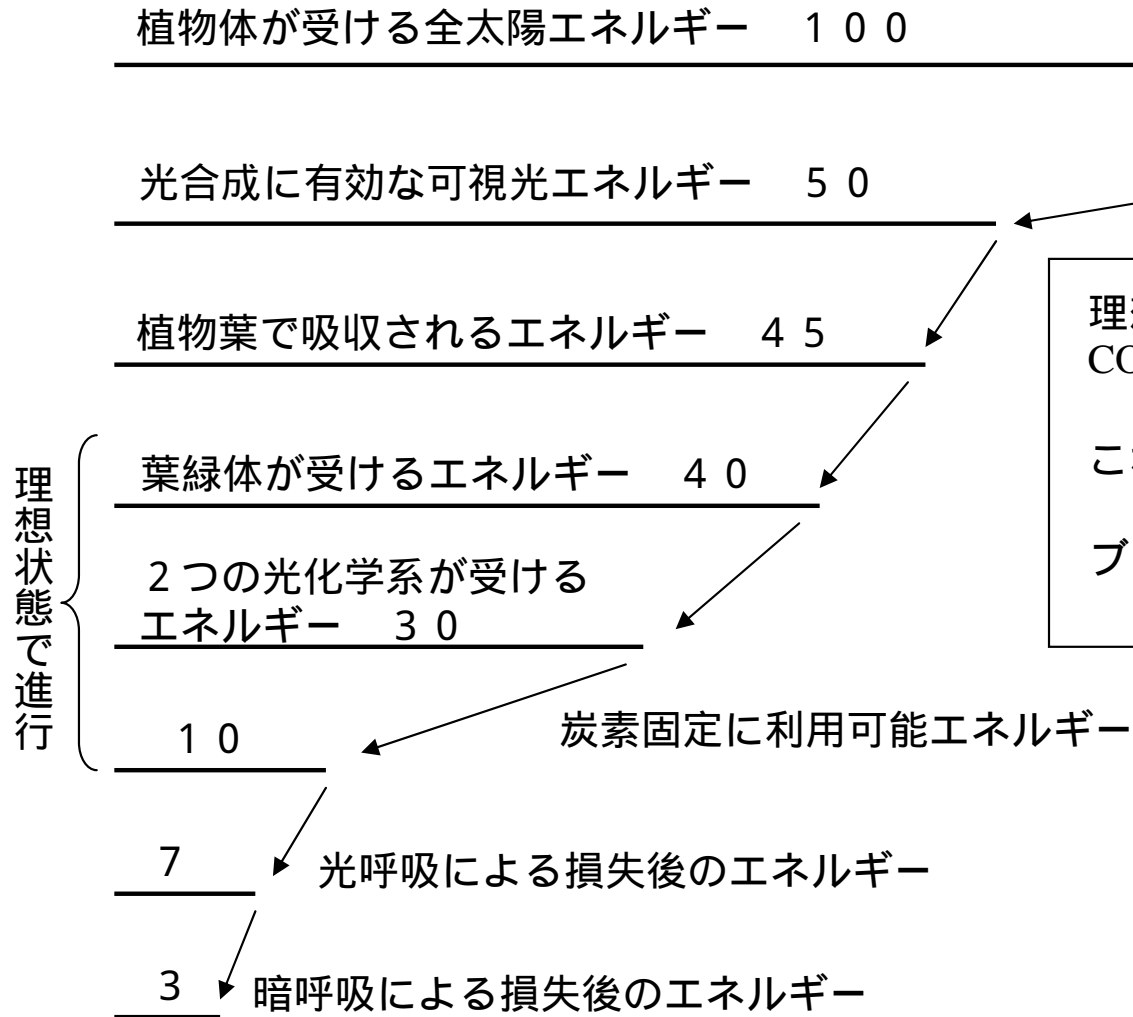
一般に、固定された炭素は、日中はデンプンとして葉緑体内に貯蔵され、夜間ショ糖として貯蔵組織や成長中の組織に運ばれる。



# RuBisCOと光合成炭素還元・酸化サイクル



# 植物光合成のエネルギー収支



理想状態  
CO<sub>2</sub>から1分子のブドウ糖合成に必要な光量子数：  
48 photons / ブドウ糖  
これに必要な可視光のエネルギー：  
8642 kJ  
ブドウ糖の持つエネルギー：  
2874 kJ / ブドウ糖

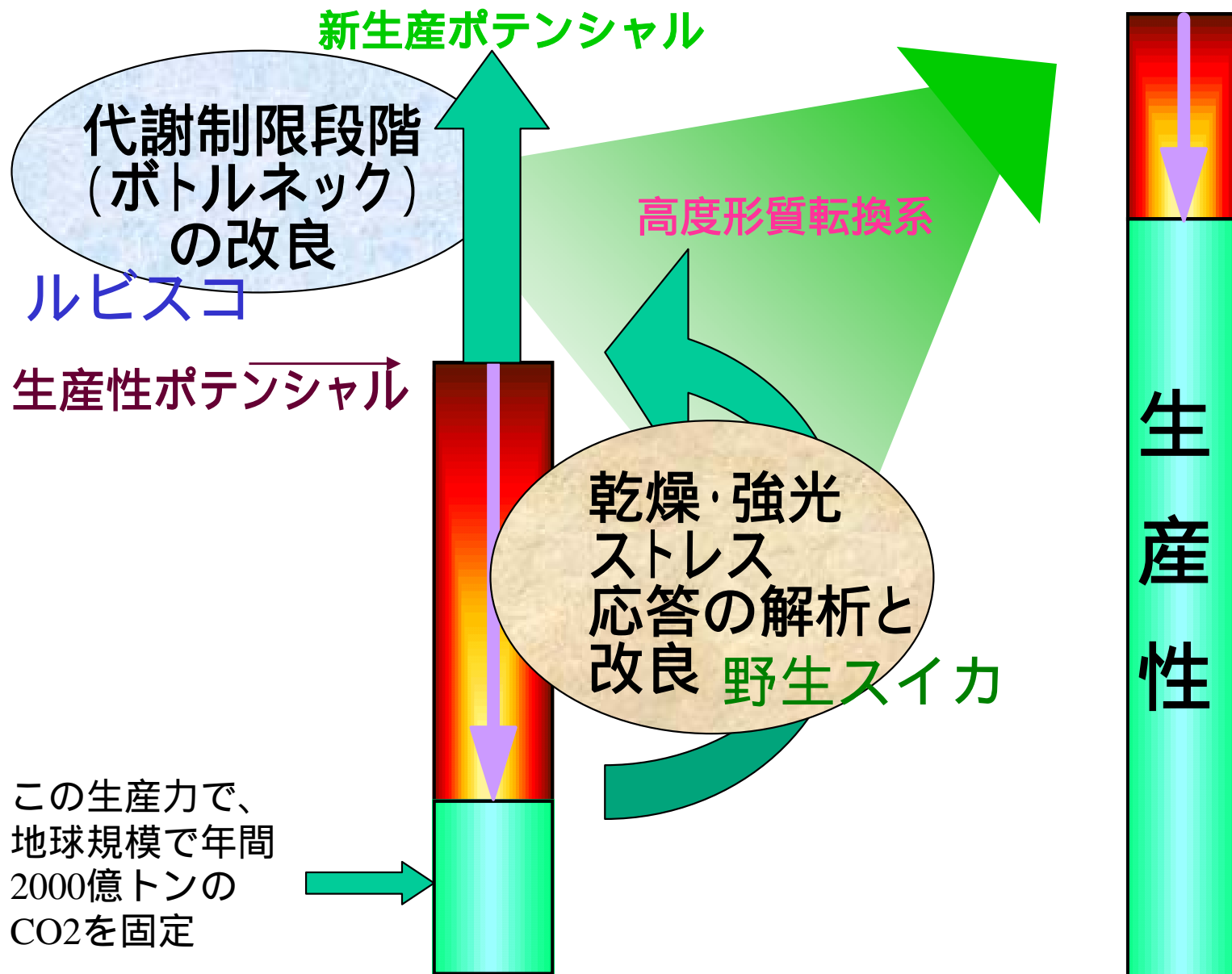
最大光合成エネルギー効率  
は  
33.2%

# 植物におけるエネルギー生産

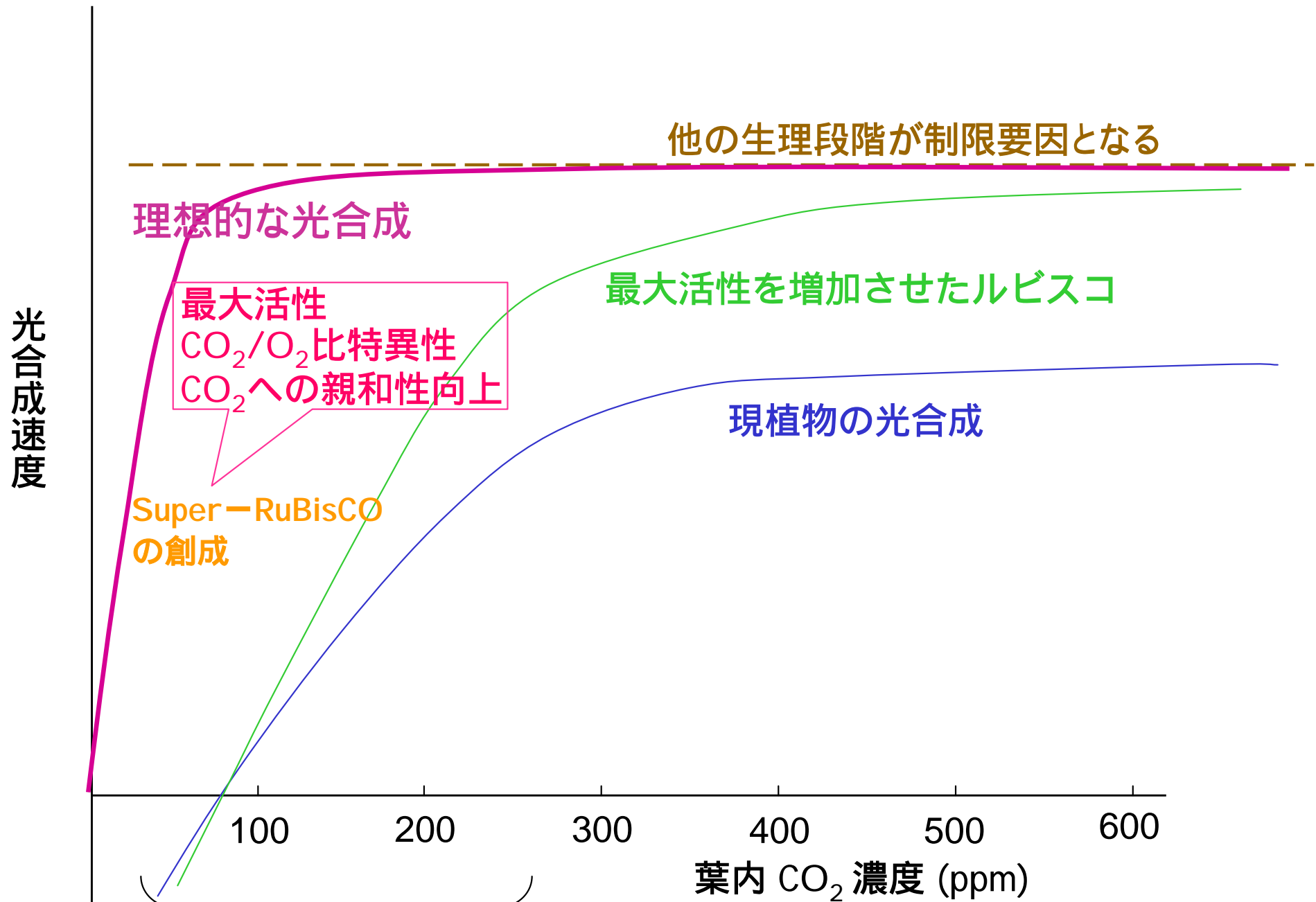
- 1 . 光と植物
- 2 . 光を化学エネルギーに作り変える
- 3 . 化学エネルギーを利用したCO<sub>2</sub>固定・還元の仕事
- 4 . 光合成への環境ストレスと生産性
- 5 . 光合成反応の場である葉緑体の形成と反応の未解明領域
- 6 . 光合成機能解明に期待される社会的・産業的成果

# 植物光合成生産性へのストレス要因と改良の2つの研究方向

新生産性植物の創成



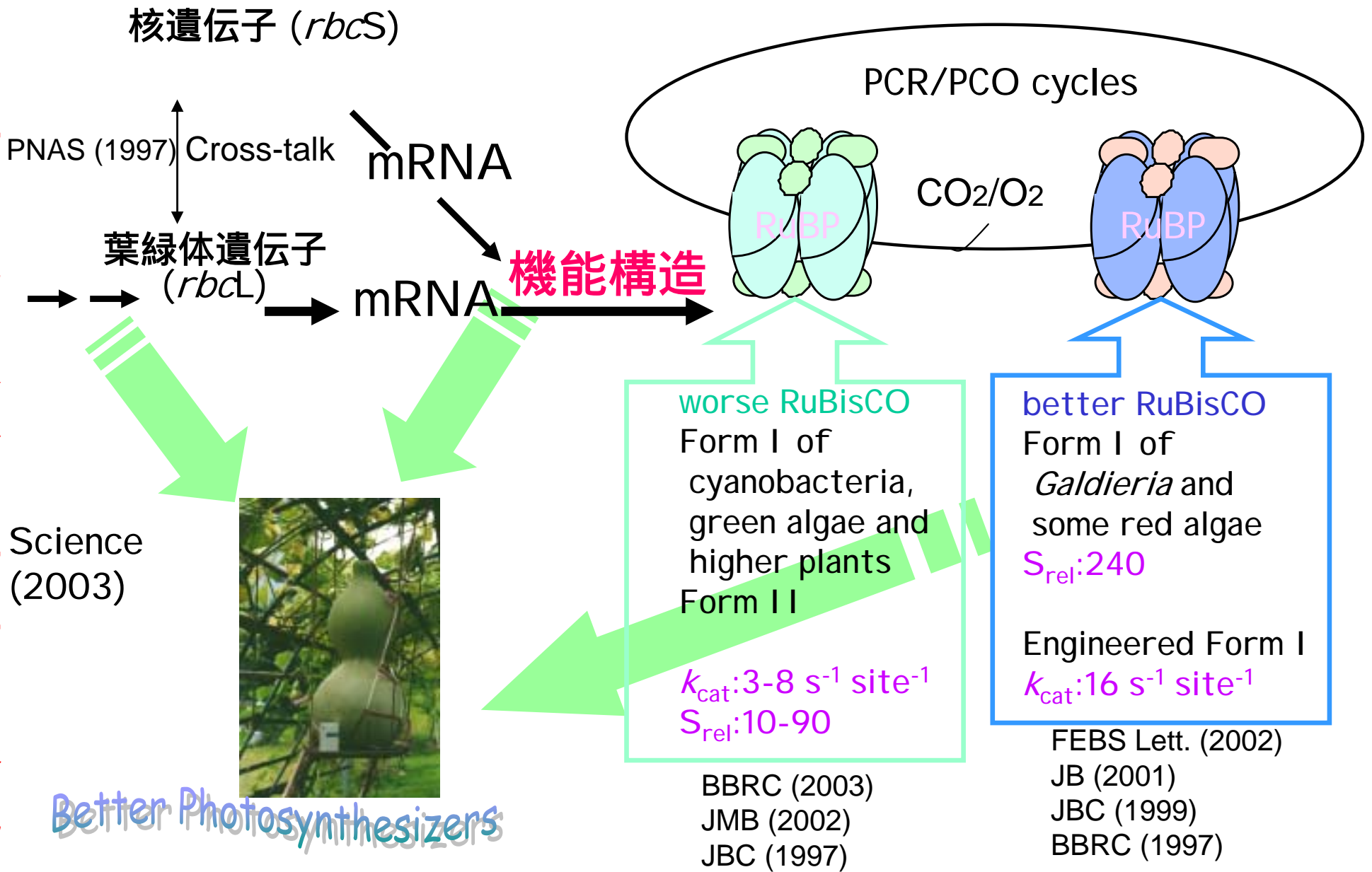
# 植物生産性向上のために求められるルビスコ機能の改良点



自然環境下では、植物はこの条件で光合成している

# 光合成機能改良を目指したルビスコ研究

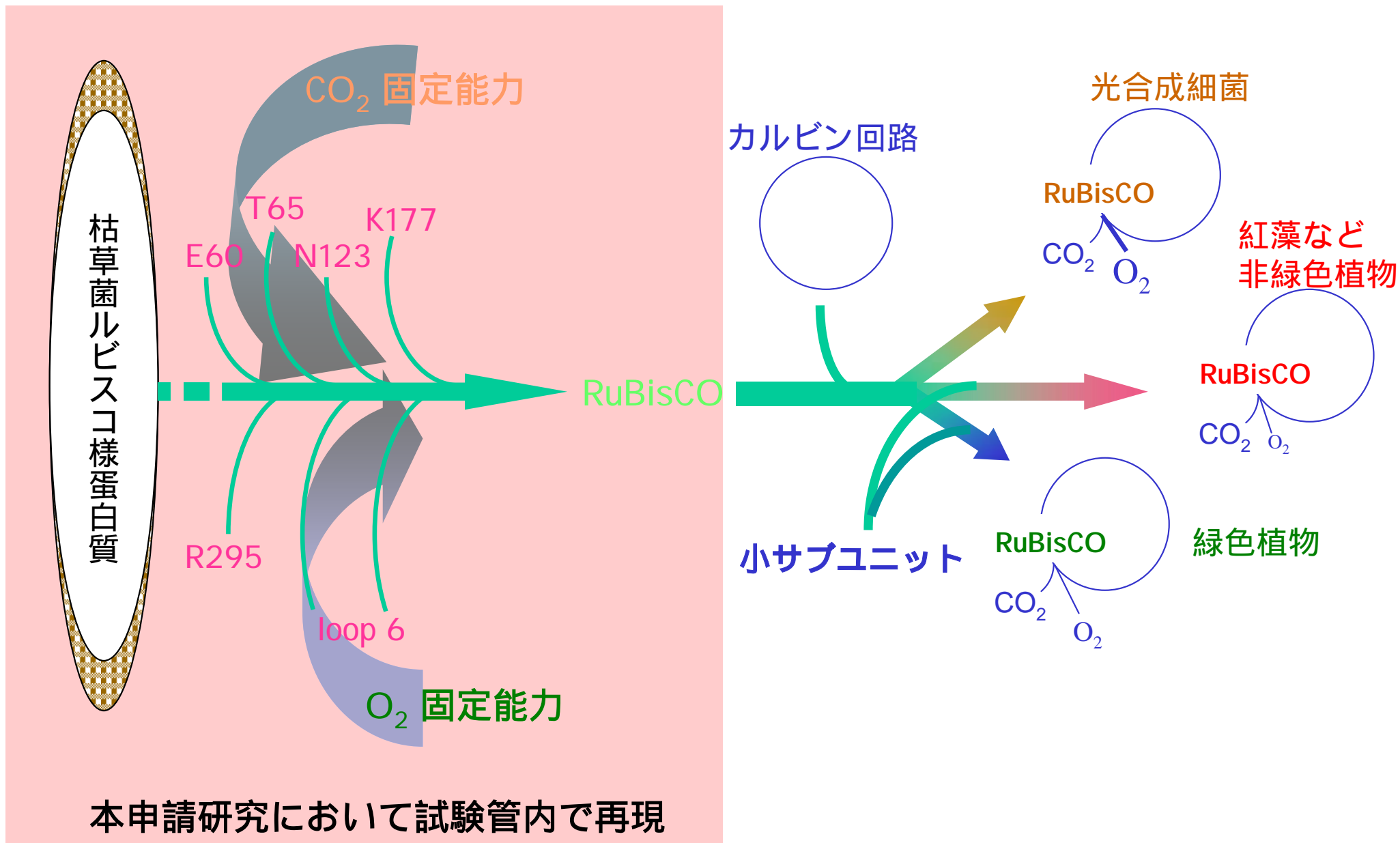
ルビスコの生きた化石遺伝子を枯草菌に発見



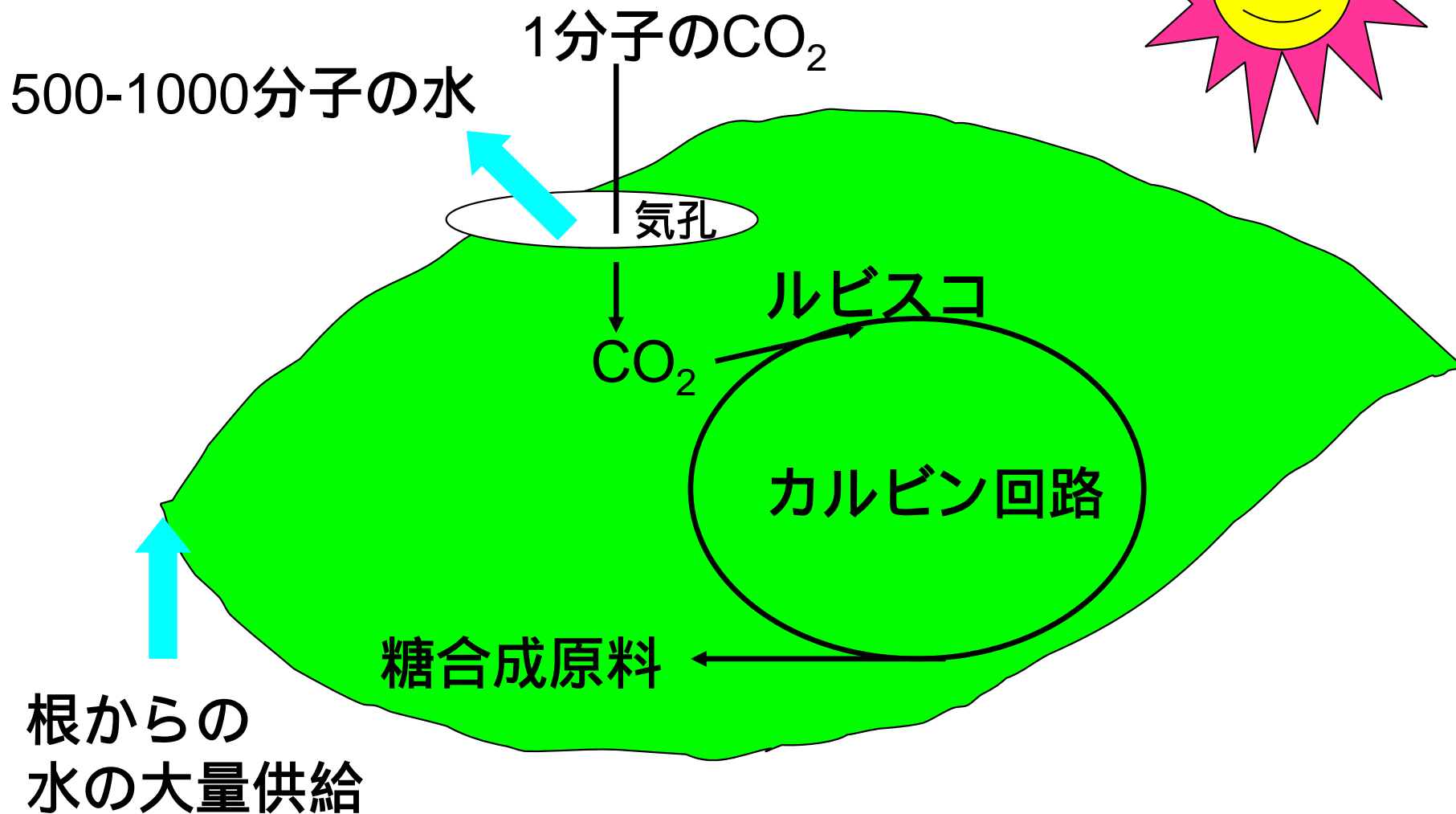
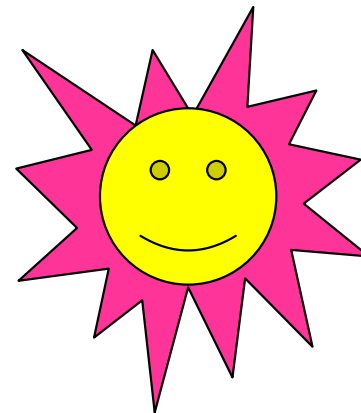


# RuBisCOの進化モデルとタイムマシンバイオテクノロジー

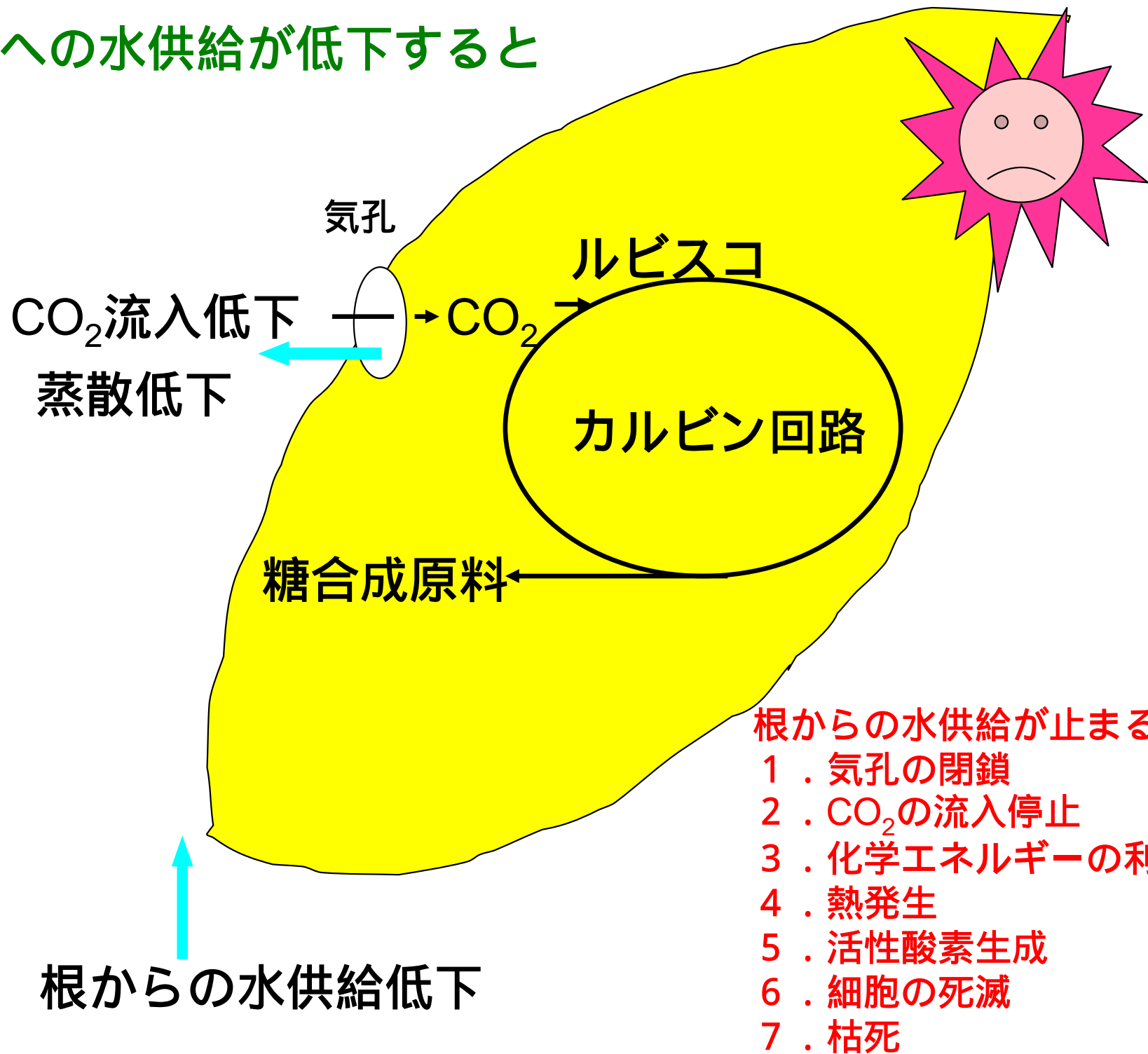
ルビスコ様蛋白質から光合成ルビスコへの進化のどの段階でO<sub>2</sub>固定活性が持ち込まれたのか？



# 光合成と水



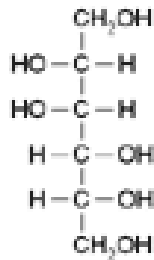
# 光合成への水供給が低下すると



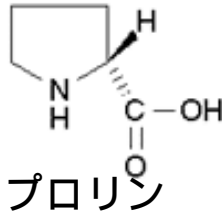
# 植物の乾燥・強光ストレス応答

- 適合溶質（マニトール、プロリン、ベタインなど）の合成による浸透圧調節と細胞成分保護

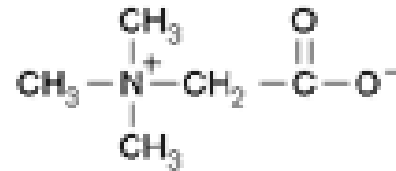
プロリン合成は一般的。他の適合溶質は植物で異なる。



マニトール



プロリン



グリシンベタイン

- 乾燥から細胞成分を守る蛋白質の誘導

Late Embryogenesis Abundant (LEA)蛋白質、デヒドリンなど

- 細胞質の活性酸素分解系の誘導

活性酸素がもっとも大量に生成される葉緑体の活性酸素消去系は誘導されない。

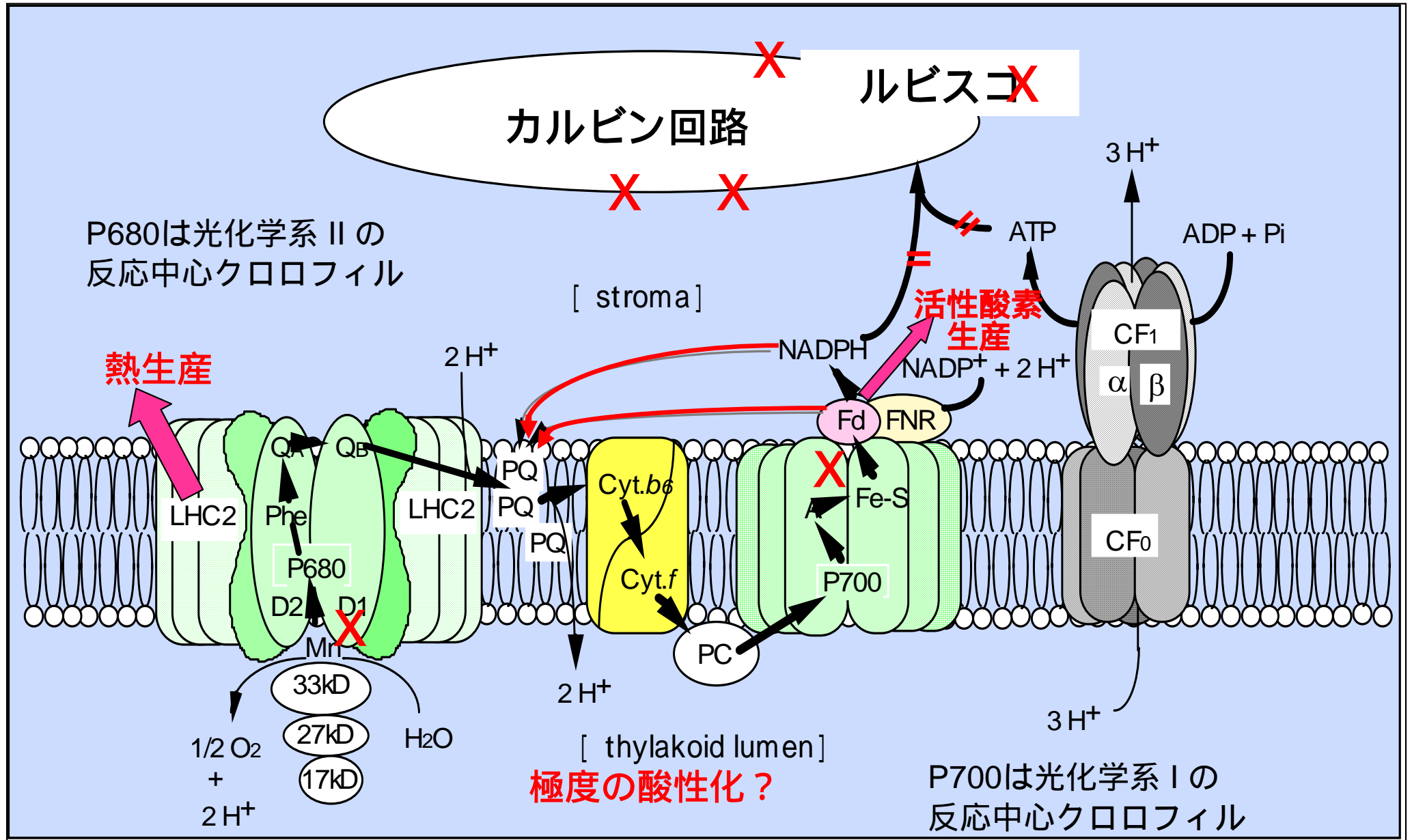
極度の強光ストレス下では葉緑体活性酸素消去系は活性を失う。

- 細胞の硬化

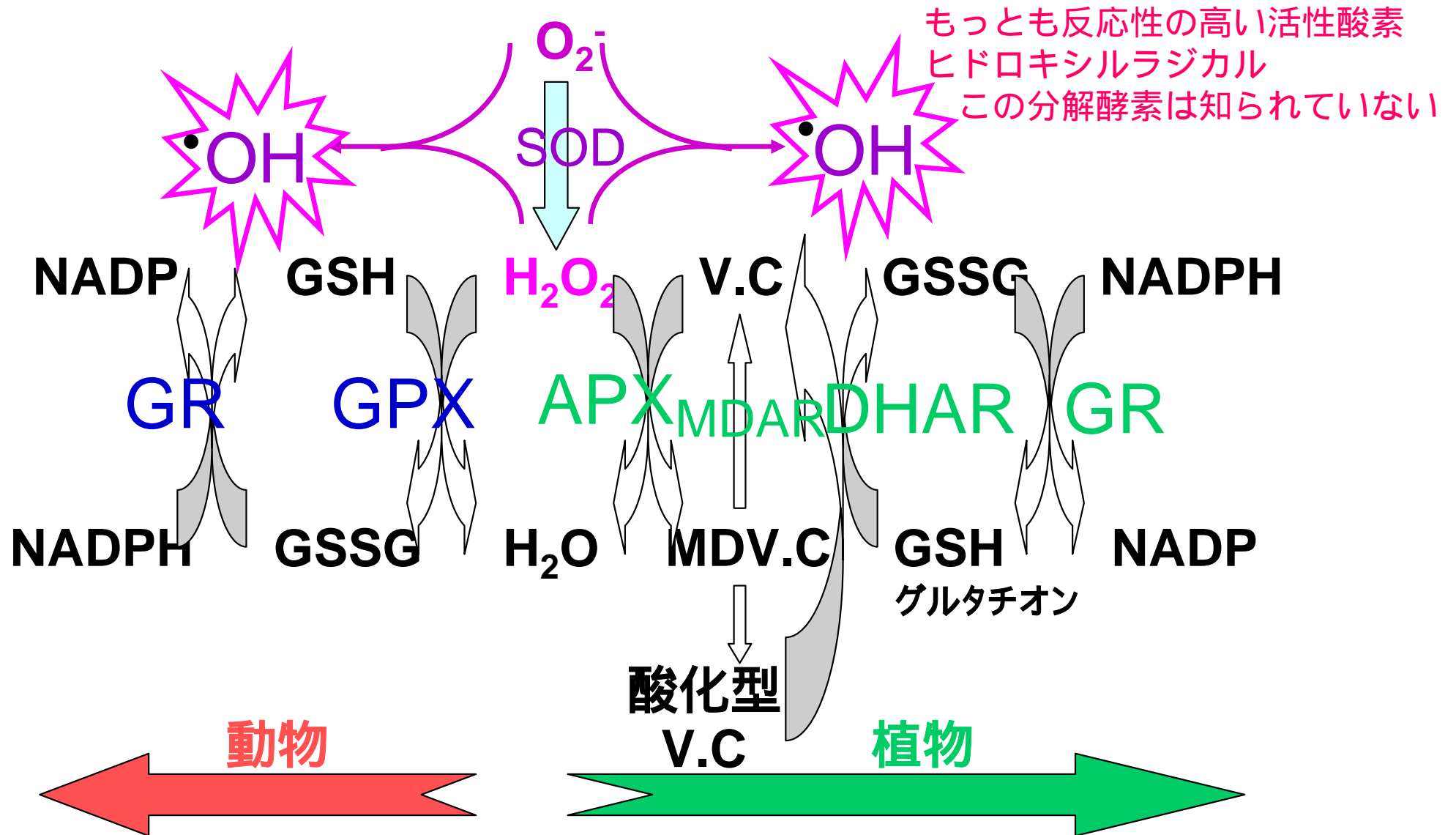
細胞壁のリグニン化などによる水の蒸発抑制

# 光（化学）エネルギー過剰時に引き起こされる光合成装置の失活

**X : 失活装置**

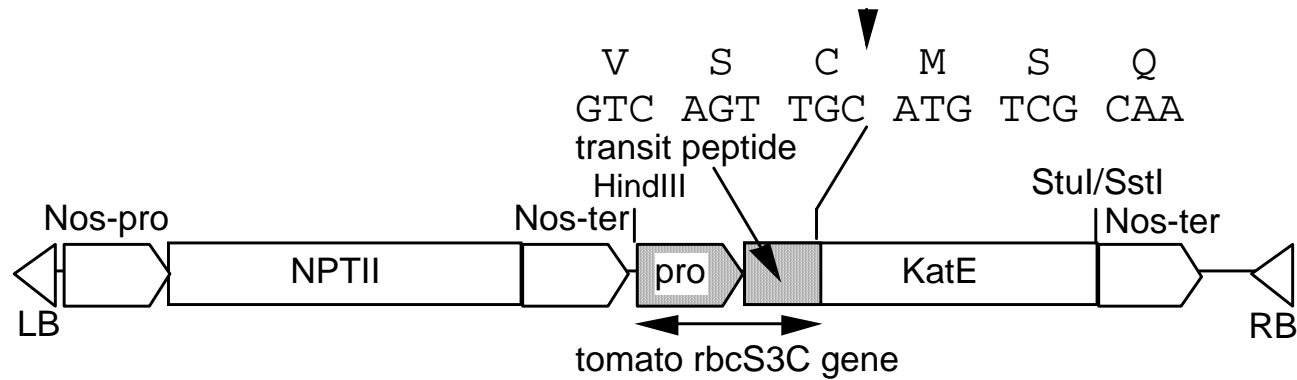


# 動植物における活性酸素分解酵素系

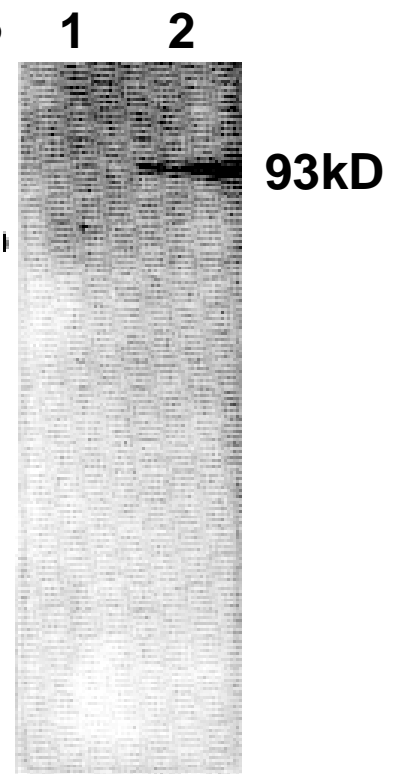


# タバコ葉緑体に活性酸素分解酵素である大腸菌カタラーゼを導入

A

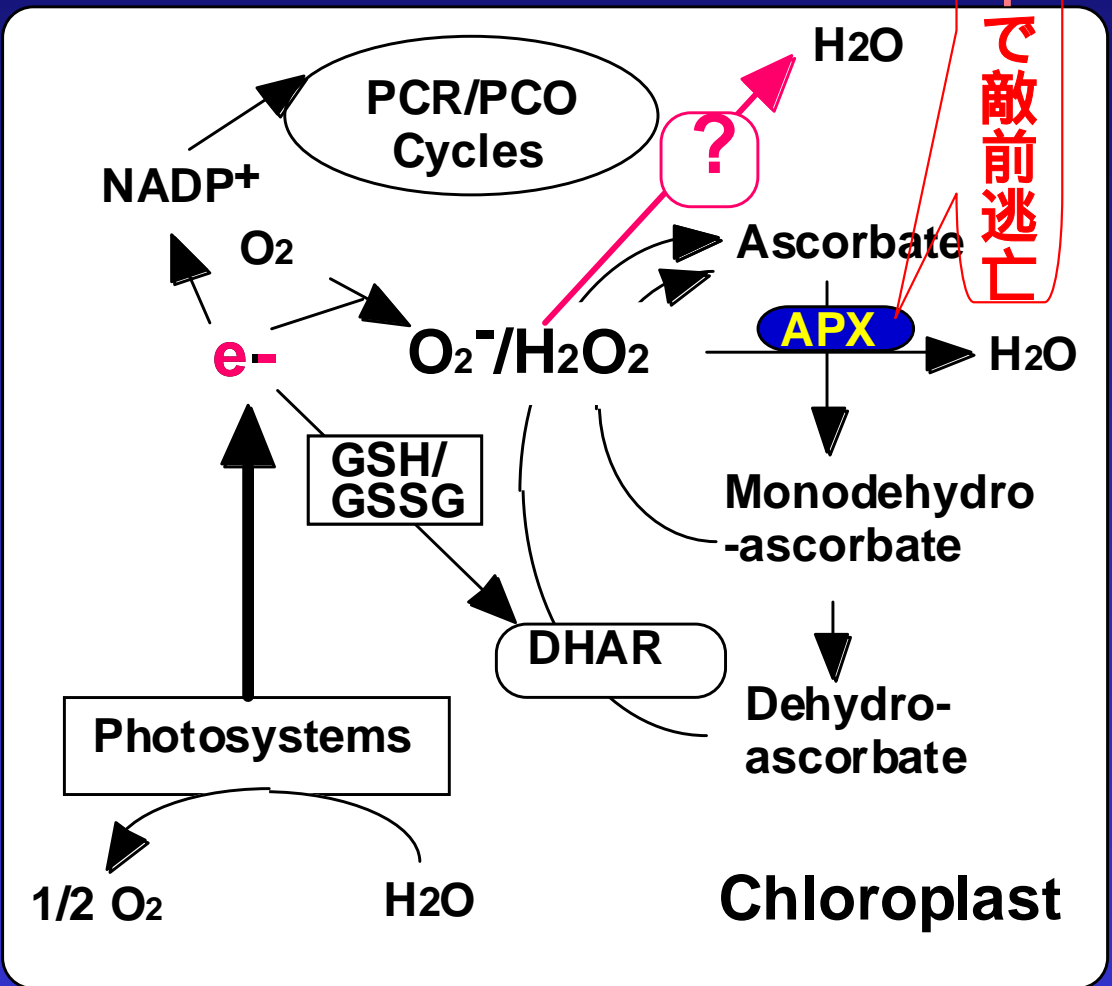
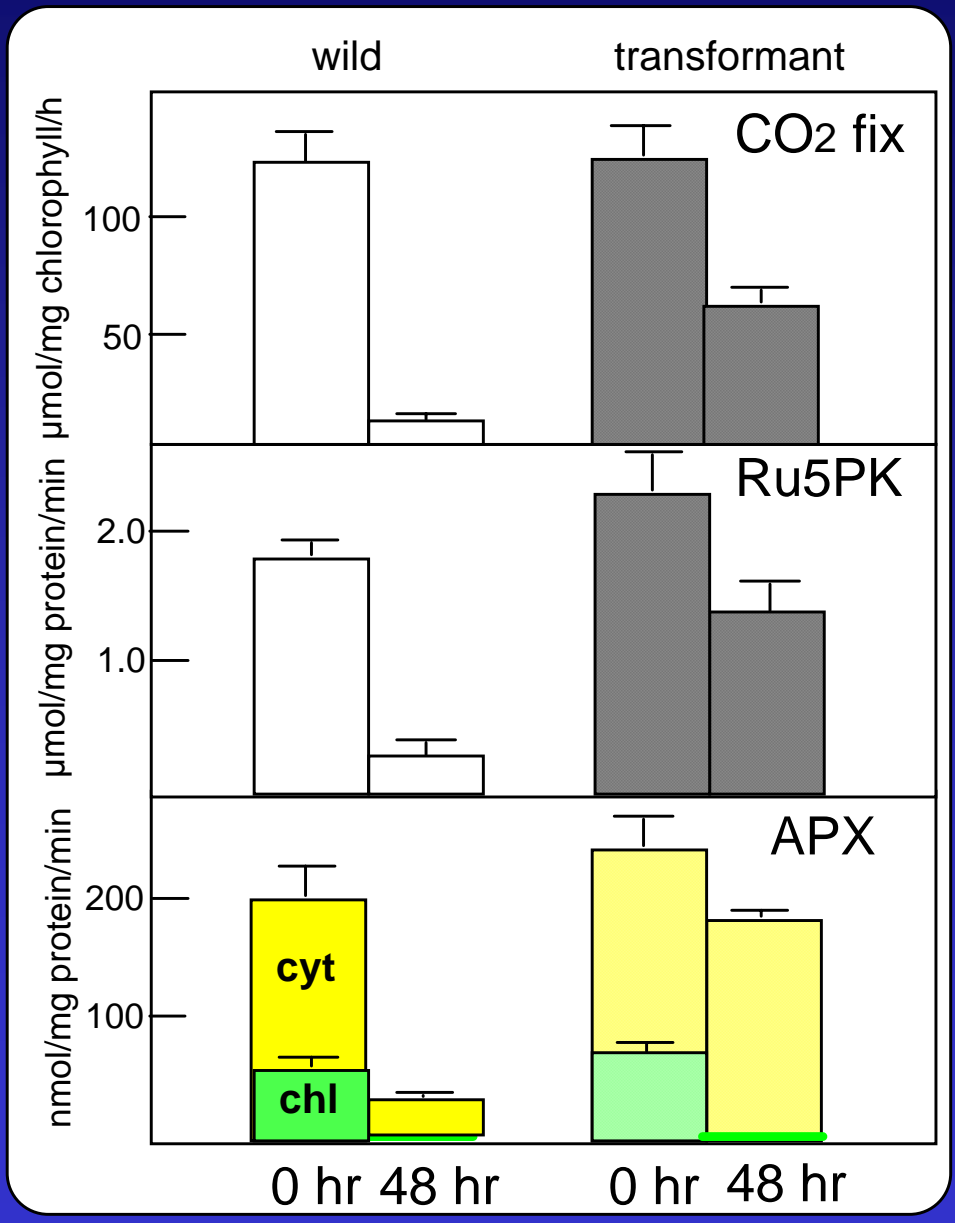


B



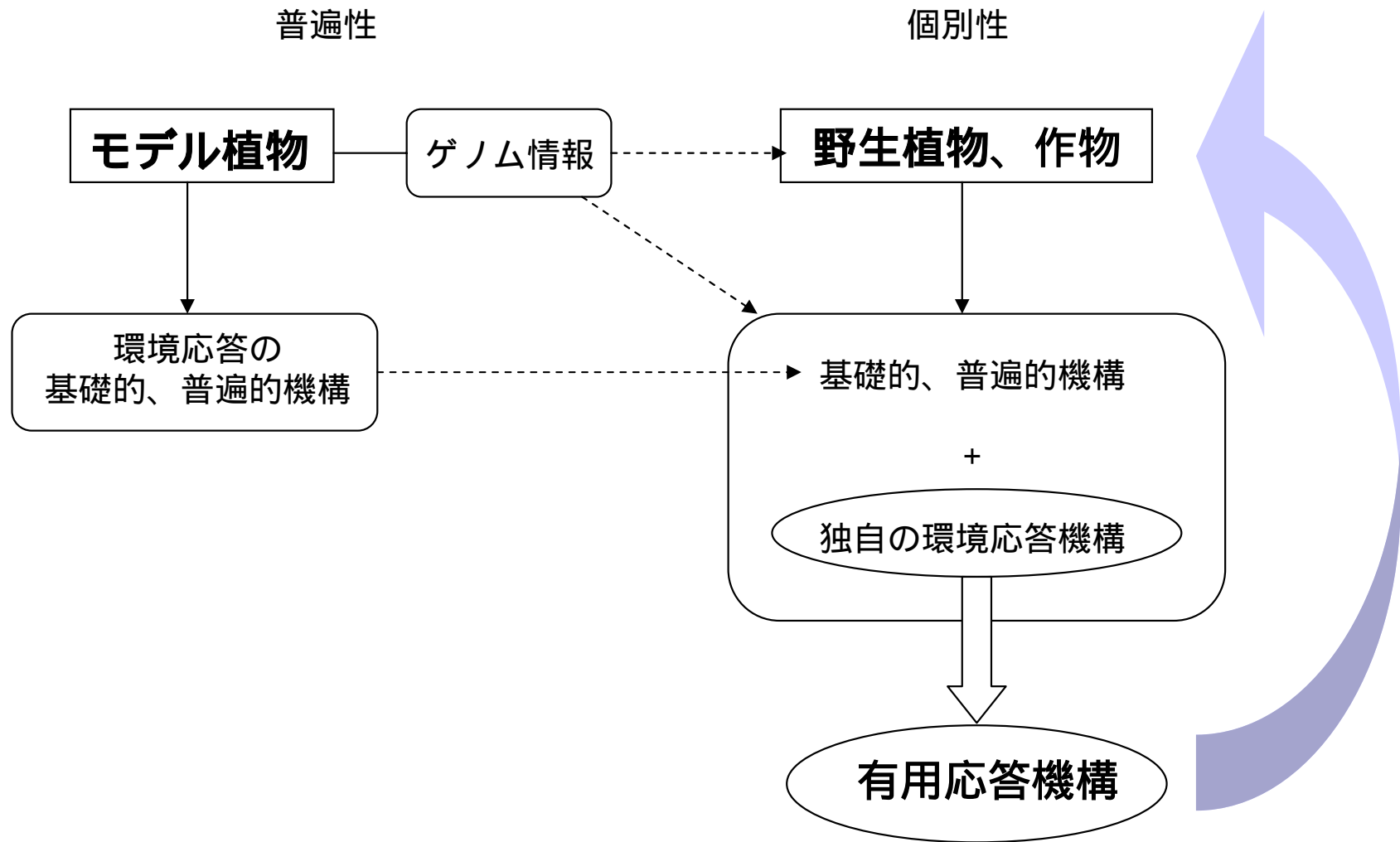
# 大腸菌カタラーゼ導入タバコから学んだこと

ストレス下で敵前逃亡



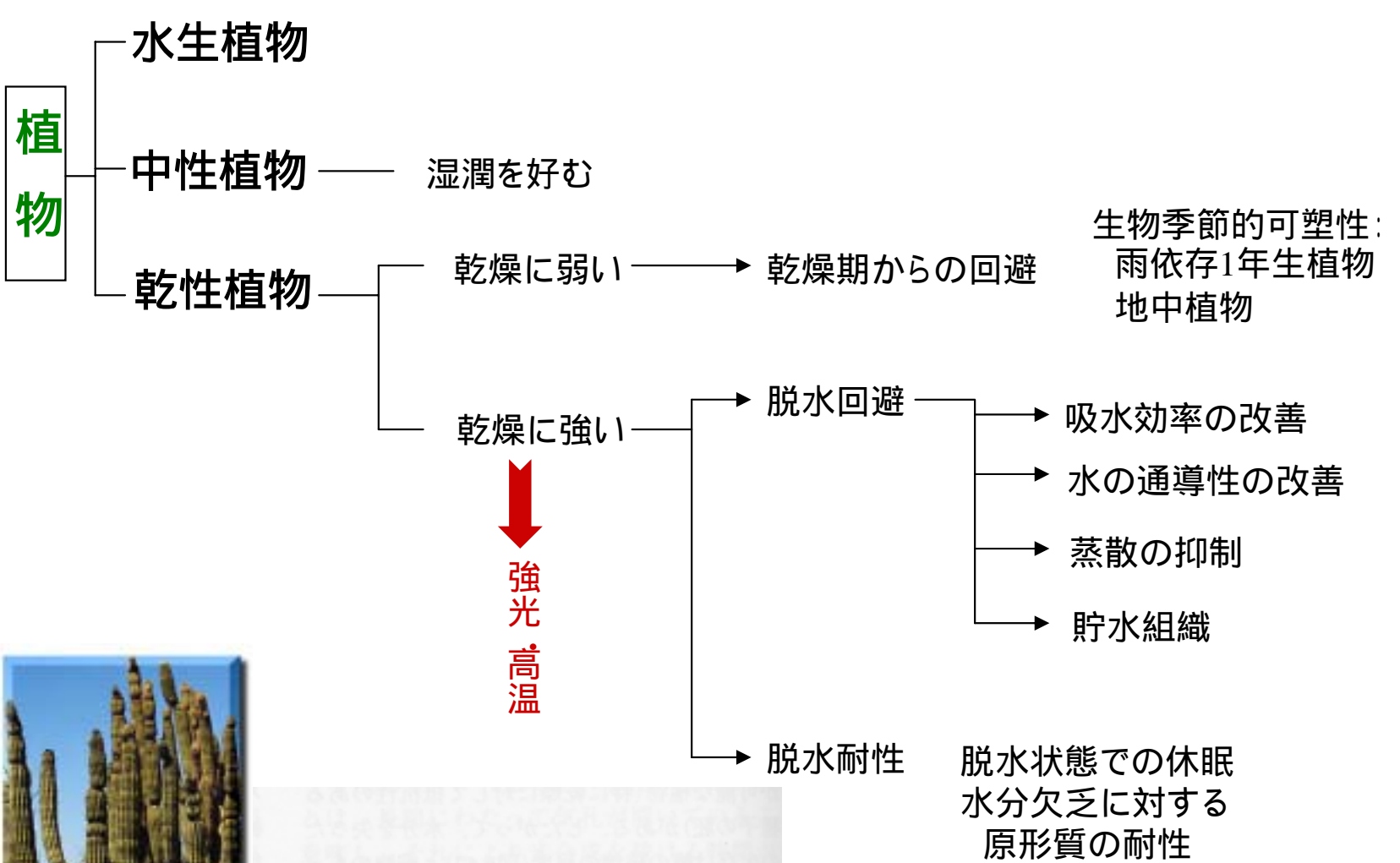


# 植物環境応答機構解明のストラテジー

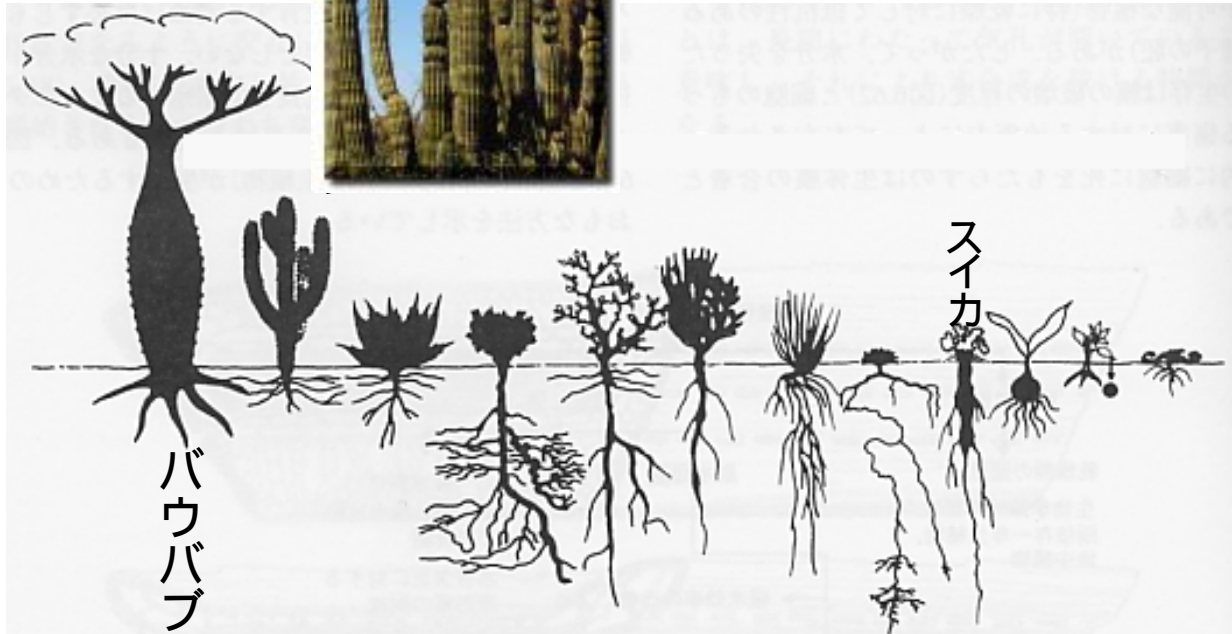




# 植物と水



↓  
強光・高温



Craterostigma



イワヒバ

復活草

# 強光 + 乾燥ストレスに耐える植物は？



キュウリ

野生スイカ

ラディッシュ

35度C  
10万ルクス  
湿度45%  
十分な灌水

3週間十分な灌水

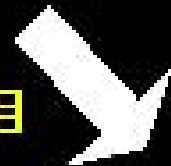
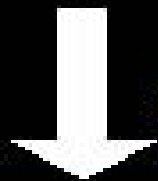
5日間灌水停止

ストレス前



野生スイカ

乾燥ストレス5日目



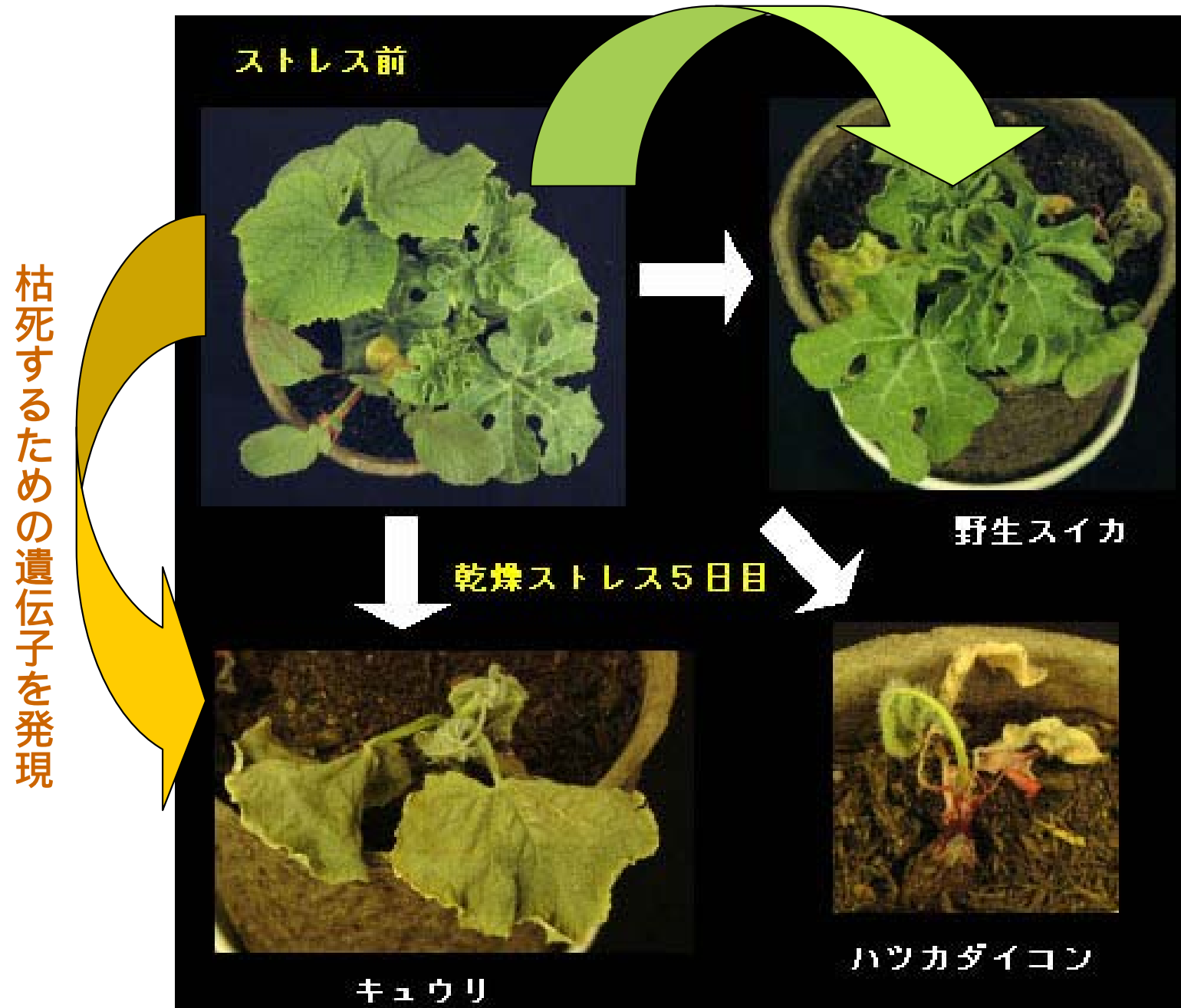
キュウリ



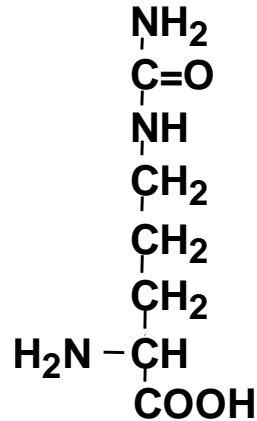
ハツカダイコン

# 過酷な環境で生育する野生植物に何を期待するか

生存するための遺伝子の発現



# シトルリン: 野生スイカ葉での蓄積とその機能

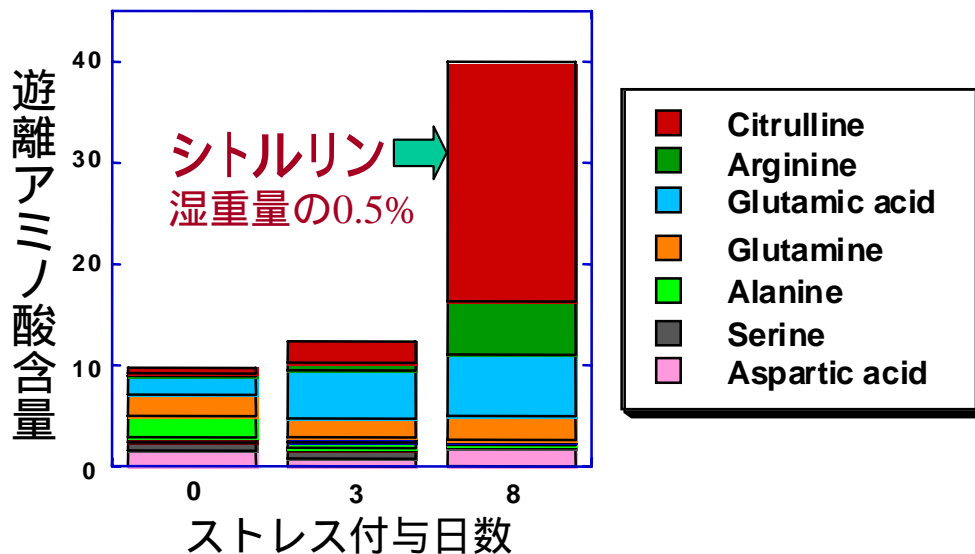


# 0.5%に濃度が上昇.

# これまでに知られている適合溶質の中で  
ヒドロキシルラジカルをもっとも強力に分解.

# 細胞への悪影響はまったく無し.

ストレス付与中の遊離アミノ酸含量の増減



様々な適合溶質とヒドロキシルラジカルの反応性

適合溶質	2次反応速度常数 ( $\text{M}^{-1} \text{s}^{-1}$ )
シトルリン	$(3.9 \pm 0.82) \times 10^9$
マンニトール	$(2.1 \pm 0.58) \times 10^9$
プロリン	$(5.4 \pm 0.94) \times 10^8$
グリシンベタイン	$(8.2 \pm 0.31) \times 10^7$

# 野生スイカの強光・乾燥ストレス耐性機構の一断面



ストレス前

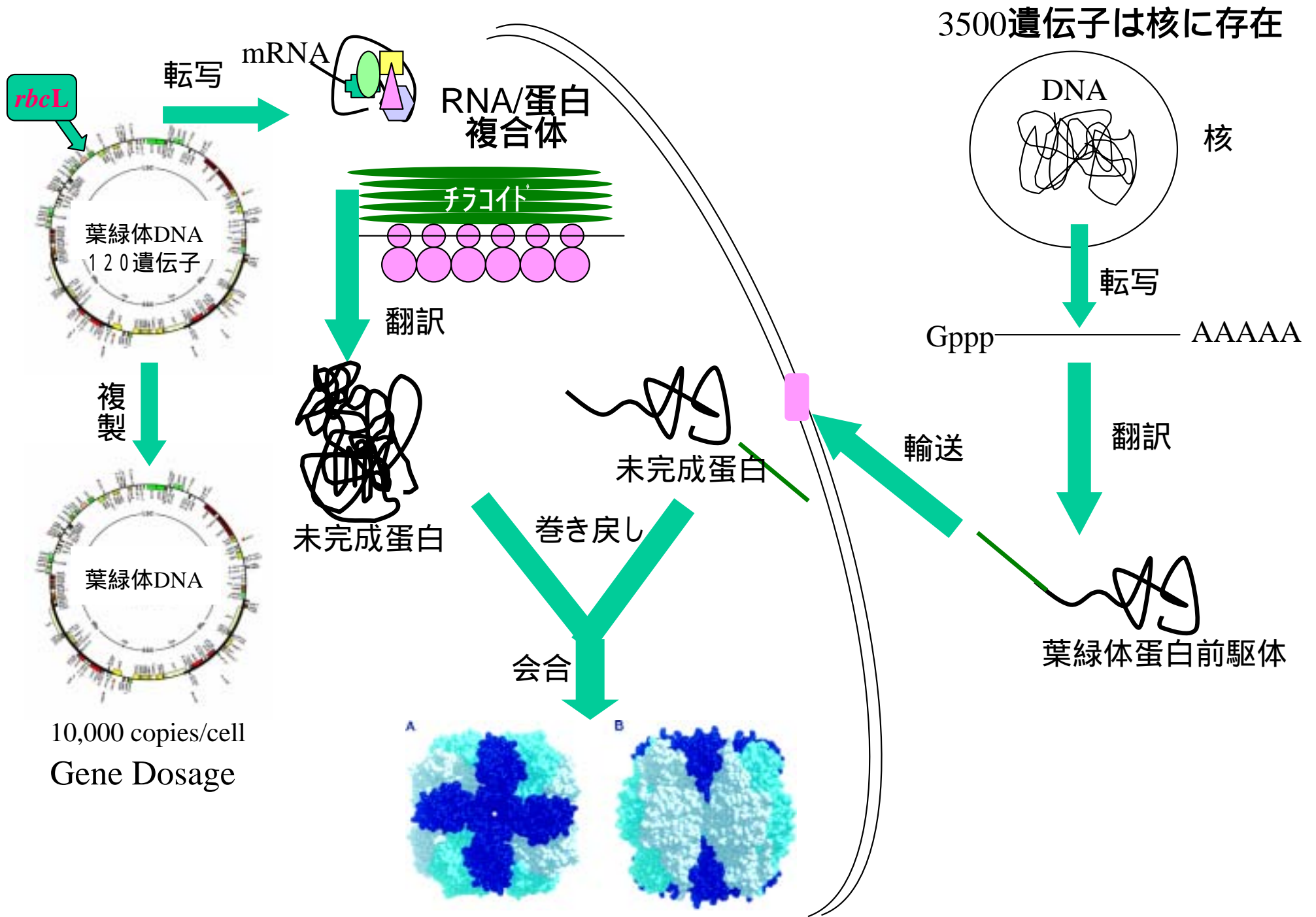




# 植物におけるエネルギー生産

- 1 . 光と植物
- 2 . 光を化学エネルギーに作り変える
- 3 . 化学エネルギーを利用したCO<sub>2</sub>固定・還元の仕事
- 4 . 光合成への環境ストレスと生産性
- 5 . 光合成反応の場である葉緑体の形成と反応の未解明領域
- 6 . 光合成機能解明に期待される社会的・産業的成果

# 葉緑体形成に必要な3500遺伝子の全体像???



# 植物生産性向上に向け説明が求められる葉緑体形成・光合成過程

## 葉緑体形成過程（核遺伝子による制御）

- 1．葉緑体DNAの複製機構
- 2．核による葉緑体遺伝子の転写制御機構
- 3．葉緑体mRNAの翻訳制御機構
- 4．葉緑体蛋白質フォールディング機構
- 5．環境による葉緑体形成制御機構

## 光合成過程

- 1．酸素発生蛋白質の同定と酸素発生機構解明
- 2．葉緑体内膜構造と電子伝達系の効率化
- 3．光合成で生成される電子の生化学反応への分配機構
- 4．ルビスコオキシゲナーゼ反応の抑制とCO<sub>2</sub>親和性向上
- 5．光合成生産物の貯蔵機能拡大
- 6．圃場レベルでの光合成効率の最適化

# 第13回国際光合成会議（カナダ・モントリオール）

2004年8月29日～9月3日

## ポスター発表演題分布

---

研究分野	発表演題数
1．光の受容からエネルギー産生に至る分子構築と制御	224
2．炭素およびその他の無機物同化機構と葉緑体形成	88
3．光合成のストレス適応と反応調節	222
4．農業とバイテク、生態系と環境など地球問題	76

---

# 植物におけるエネルギー生産

- 1．光と植物
- 2．光を化学エネルギーに作り変える
- 3．化学エネルギーを利用したCO<sub>2</sub>固定・還元の仕事
- 4．光合成への環境ストレスと生産性
- 5．光合成反応の場である葉緑体の形成と反応の未解明領域
- 6．光合成機能解明に期待される社会的・産業的成果

# 環境保全

## 乾燥地、砂漠地緑化

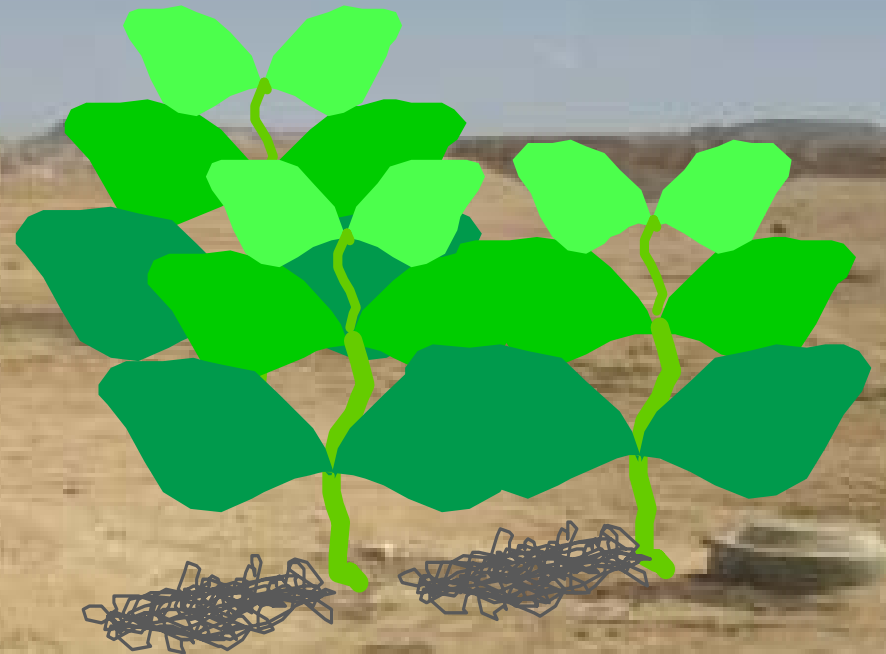
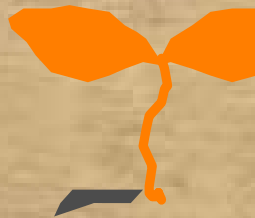
乾燥強光ストレス耐性

高温

植物バイオテクノロジー

水

耐塩性能力強化



## 太陽エネルギーのサイズ

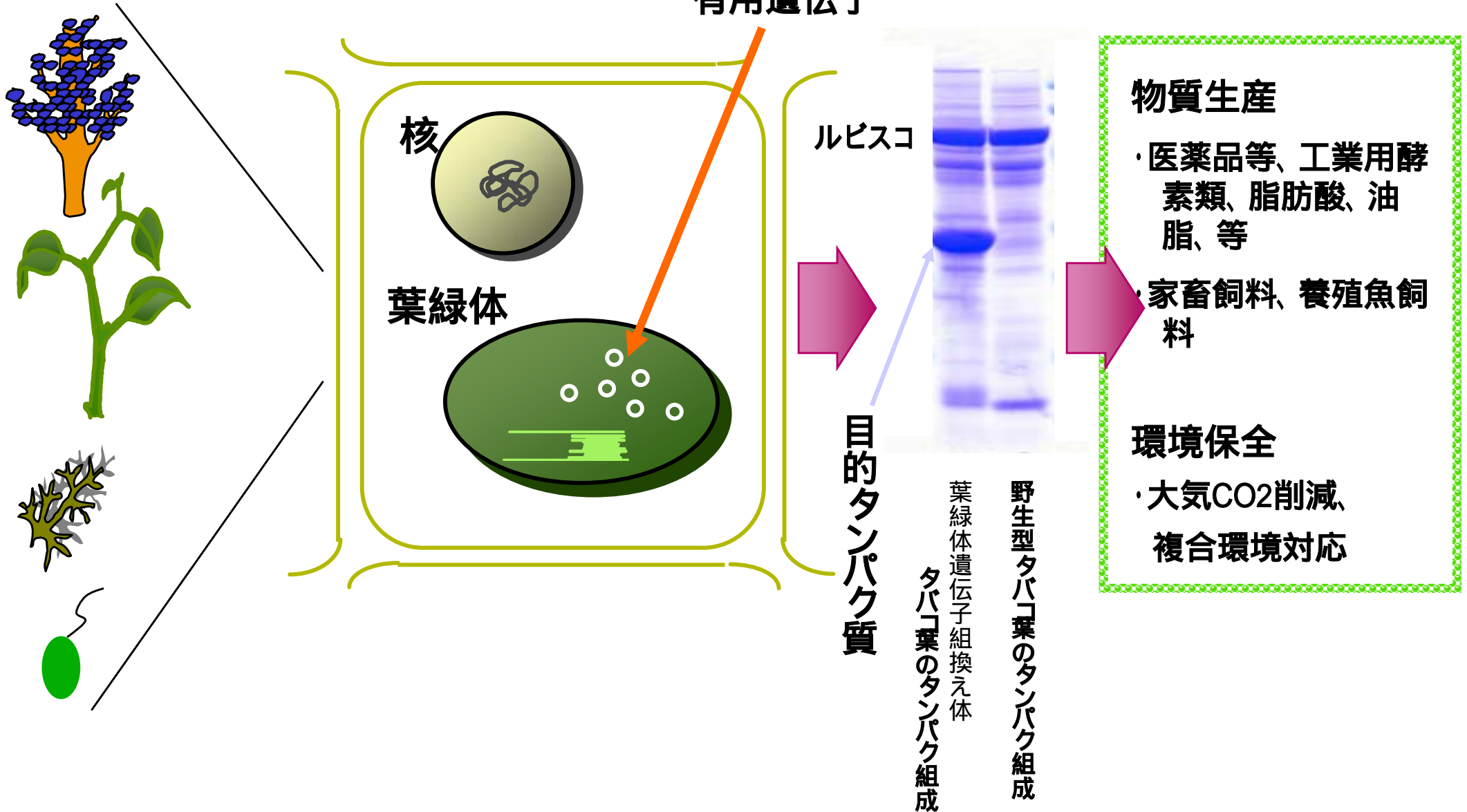
---

太陽のエネルギー	$1.2 \times 10^{34}$ J/y	
地球の受ける太陽エネルギー	$5.5 \times 10^{24}$ J/y	(相対値)
地表、海面に達するエネルギー	$3.0 \times 10^{24}$ J/y	1000
光合成で固定されるエネルギー	$3.0 \times 10^{21}$ J/y	1
食糧となるエネルギー	$1.5 \times 10^{19}$ J/y	0.005
<hr/>		
世界のエネルギー消費量	$2.9 \times 10^{20}$ J/y	0.1
(うち化石燃料分)	$2.8 \times 10^{20}$ J/y	0.095

---

# 葉緑体工学

## 植物葉緑体における異種蛋白質大量発現系



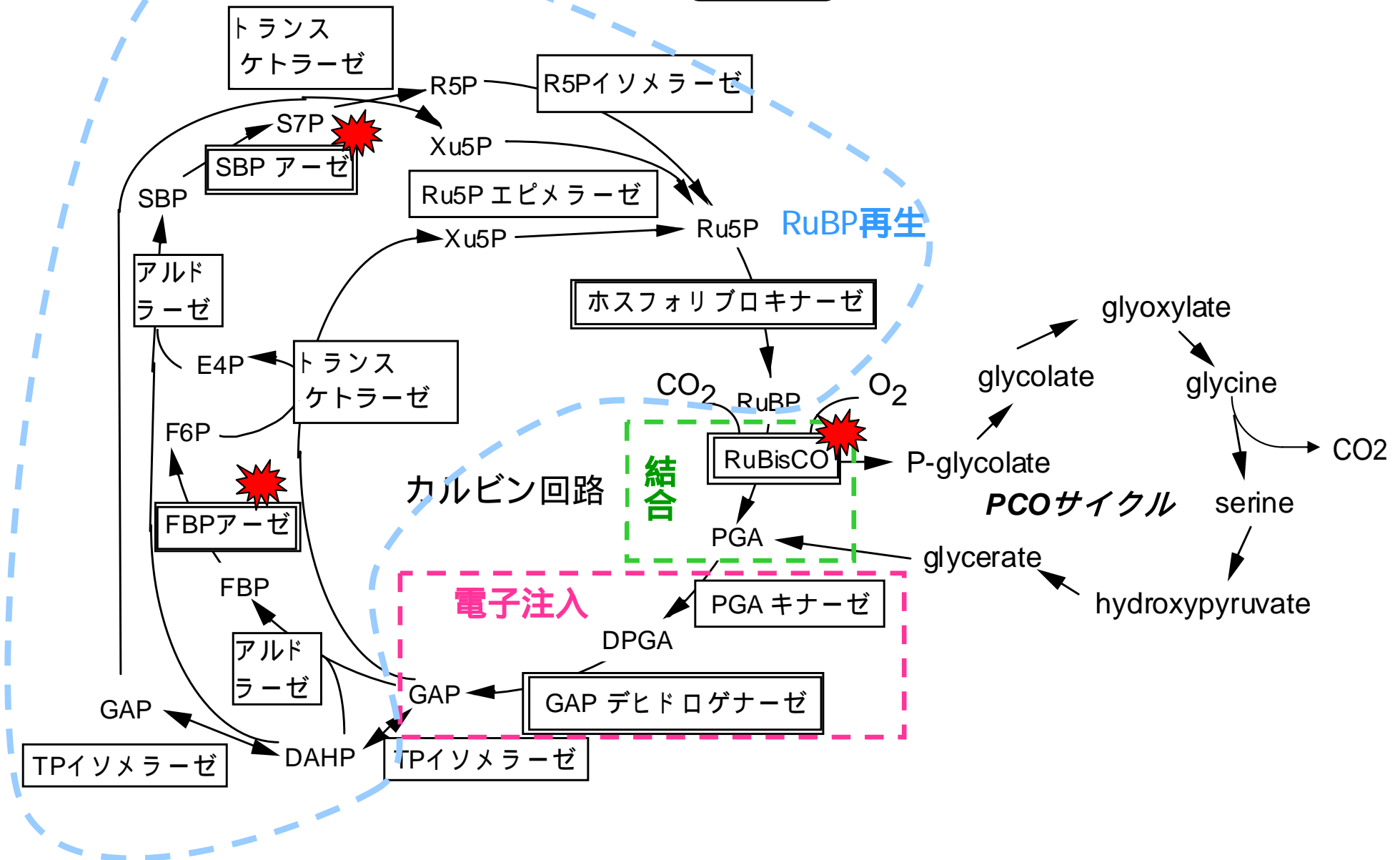


# ルビスコと光合成炭素還元・酸化サイクル

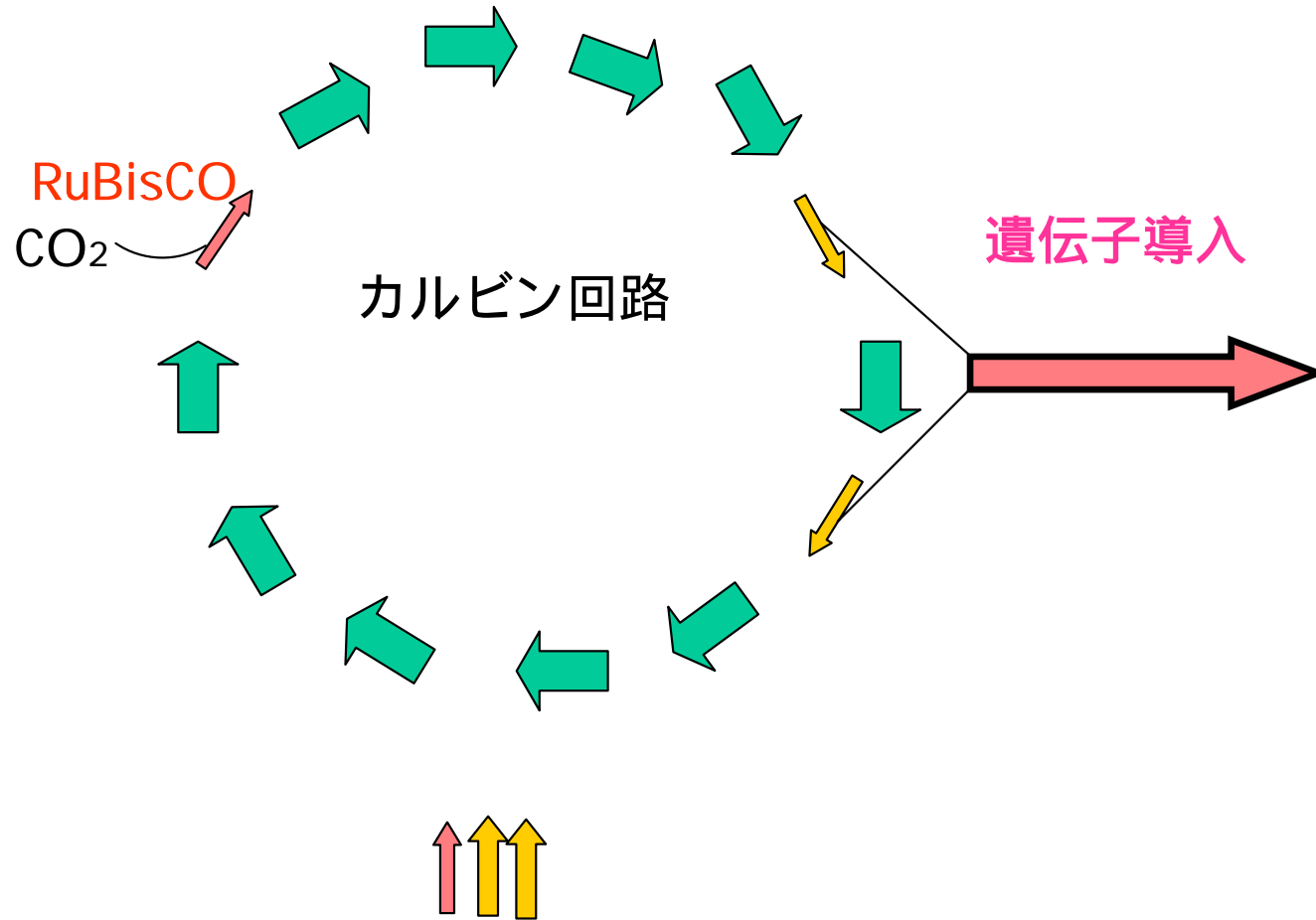
★ ボトルネック

同化反応 ← → 異化反応

CO<sub>2</sub>固定 ← ルビスコ → O<sub>2</sub>固定



# タバコ植物の生産性50%UPを実現

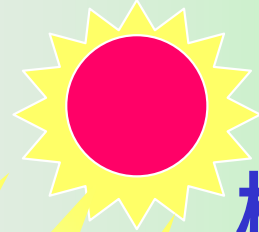


生産性が50%UP

これら3段階の反応がカルビン回路のボトルネック

無機の世界

有機の世界



# 植物光合成:

## 究極のエネルギー生産過程

葉緑体チラコイド膜



水

酸素

ATPとNADPH

食糧

繊維

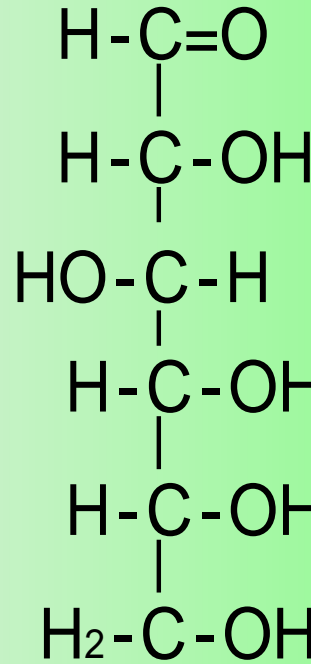
飼料

家具・建築

医薬

生活用品

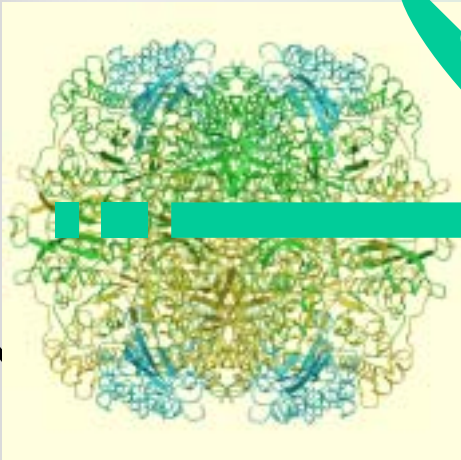
植物体



ブドウ糖



炭酸ガス



RuBisCO : ルビスコ

ルビスコは地球上のすべての有機化合物の源となる反応を担っている