久堀・若林研究室

光合成生物の生存戦略の解明に向けて

化学生命科学研究所　分子生命化学領域

http://www.res.titech.ac.jp/~junkan/Hisabori_HomePage/index.html

光合成におけるエネルギー変換

－緑色植物はどうやって太陽光エネルギーを化学エネルギーに変換するのか？－

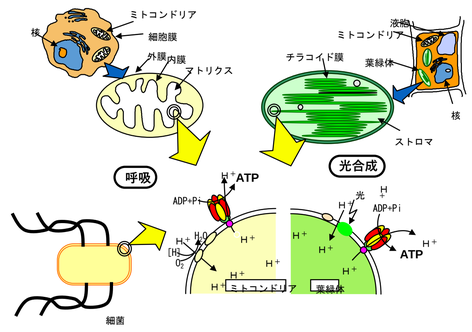
光合成と呼吸の持ちつ持たれつの関係

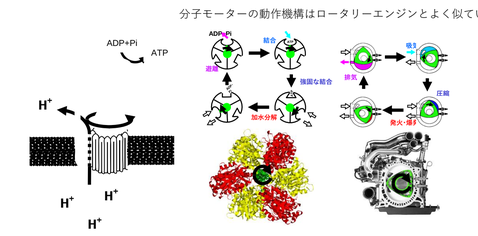
光合成とは、地球上の全ての植物が行っている壮大な光エネルギー変換反応です。植物に太陽光が当たると、光エネルギーはまず細胞小器官である葉緑体が持っている光受容色素であるクロロフィル分子の励起状態に変換されます。励起されたクロロフィル分子の持っているエネルギーは、特殊な状態のクロロフィル分子を反応中心にもった二つのタンパク質複合体（光化学系IとII）に伝達されます。光化学系IIでは、このエネルギーを使って水が分解されて分子状の酸素が発生すると同時に還元物質（電子を余分に持った物質）であるプラストキノンが生み出されます。光化学系Iでは、還元物質であるNADPHが生じます。このための電子は、プラストキノンから渡されます。このようにして、光エネルギーから、酸素とNADPHが出来ました。この電子伝達反応の過程では、光化学系タンパク質が埋め込まれているチラコイド膜という生体膜を介して一方向に水素イオンが輸送され、チラコイド膜の内側に貯められます。この溜まった水素イオンが元に戻るときに、分子モーターであるATP合成酵素が回転してATPというエネルギー化合物が作られます。

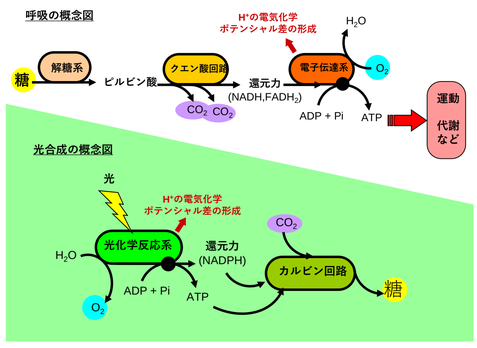
このようにして作られたATPとNADPHは、二酸化炭素から糖を合成する酵素反応に利用されます。こうして、太陽の光エネルギーは糖分子に変換され、この一連の過程を光合成と呼びます。

一方、私たちは、細胞の中で糖を分解してエネルギーを取り出しますが、この過程では二酸化炭素が放出され、還元物質であるNADHが生産されます。そして、NADHは、細胞内のミトコンドリアで酸素の還元に使われ、ちょうど光合成と同じ分子機構でATPを生産しています。生産されたATPは私たちが生きていくのに必要なさまざまな反応に使われたり、筋肉を動かすのに使われます。

つまり、光合成と呼吸は、右の図のように酸素と二酸化炭素、そして糖をやり取りする、いわば「持ちつ持たれつ」の関係にあります。







鞭毛・繊毛の運動制御の分子機構

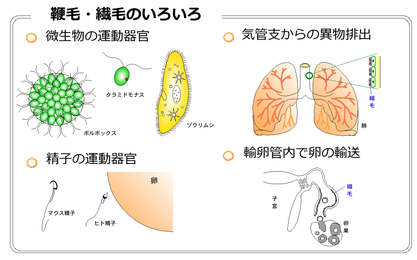
－ 緑藻クラミドモナスはどうやって自分の好きな光の場所に泳ぐのか？－

鞭毛・繊毛：　運動するオルガネラ

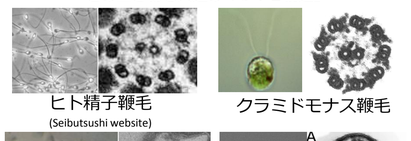
鞭毛・繊毛は、波打ち運動によって水流を起こす、毛のようなオルガネラ（細胞小器官）です。1細胞から数本程度の長い毛が生えているときは鞭毛、無数に生える長い毛は繊毛と呼ぶ習慣がありますが、本質的には同じものです。哺乳類においては、繊毛は気管上皮や輸卵管などにあり、異物や卵の輸送に働いています。鞭毛は精子の尾部として推進力を出しています。また、繊毛は胚発生の初期にも現れ、体の左右性の決定に重要な役割を果たすことがわかっています。

鞭毛も繊毛も軸糸と呼ばれる共通の内部構造を持ちます。円筒状に配置した9組の2連周辺微小管と2本の中心微小管から成り、９＋2構造と呼ばれることもあります。内部には微小管以外にも様々な構造があり、全部で500種ものタンパク質が含まれています。縦方向には96 nm（ナノメートル、1 nm=10^{-9} m）の単位構造が繰り返した構造になっており、全長は数μmから数10 μm、場合によっては（たとえば昆虫精子）数センチメートルなどといった長いものもあります。このように多数のタンパク質がこれほど整然と並んだ構造は、生体内で他に例がありません。９＋2構造は10億年以上前に地球上に出現した原始の真核細胞にすでに存在していたと考えられています。それで繊毛は、その後進化の過程で分岐した原生生物からヒトに至る広い範囲の生物が持っているのです。

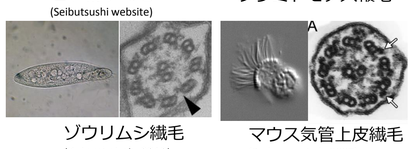
周辺微小管のA小管の上には、モータータンパク質の複合体であるダイニンの外腕と内腕が結合しています。ダイニンはATPの加水分解のエネルギーを利用して、隣のB小管との間に滑り力を発生します。これが鞭毛・繊毛運動の原動力です。



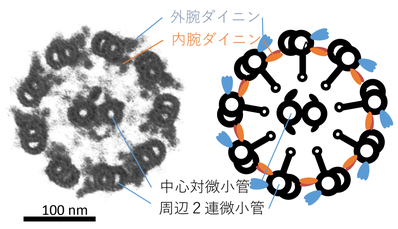
鞭毛・繊毛の内部構造は
どの生き物も共通の「９＋２構造」



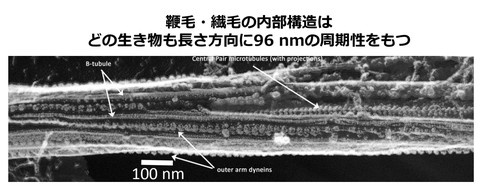
ヒト精子鞭毛 (Seibutsushi website)　　クラミドモナス鞭毛

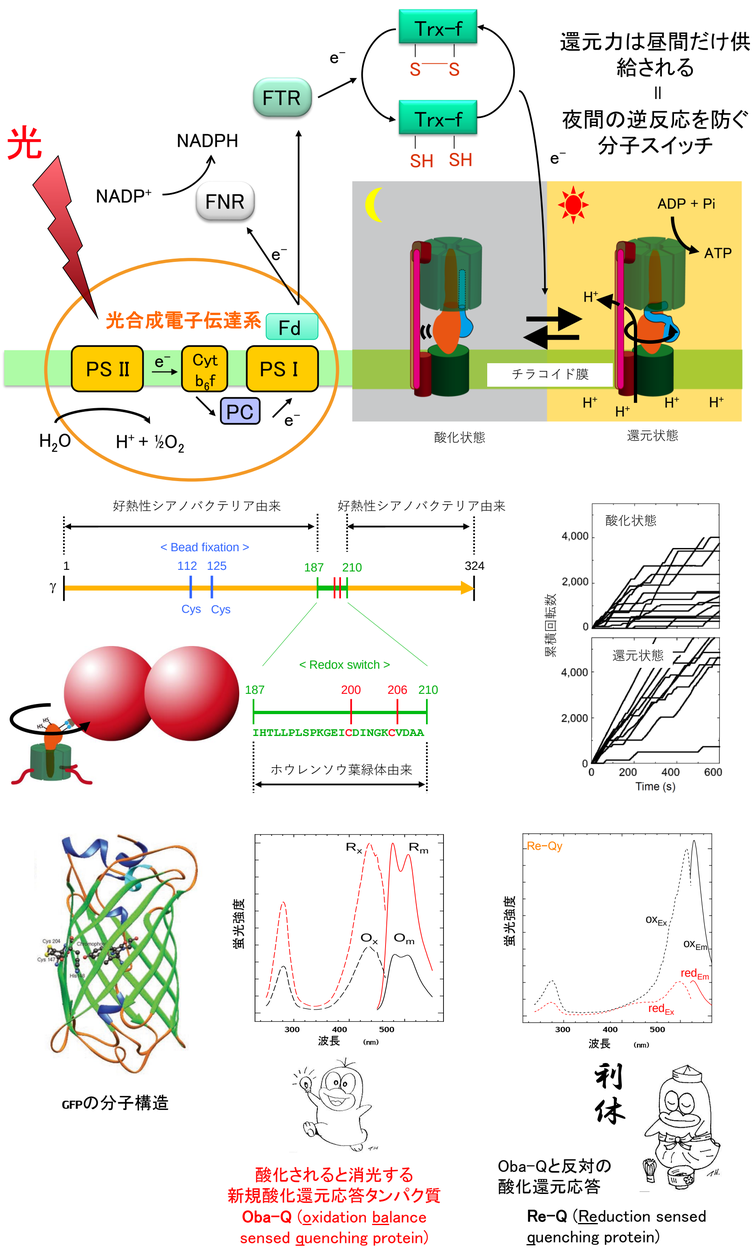


ゾウリムシ繊毛 (Kutomi et al., 2012)　　マウス気管上皮繊毛 (Pederson et al., 2007)



鞭毛・繊毛の内部構造は
どの生き物も長さ方向に96 nmの周期性をもつ





還元力は昼間だけ供給される
‖
夜間の逆反応を防ぐ分子スイッチ

光が当たっているときだけ必要な酵素を動かす仕組み：酸化還元制御

私たちは、生きていくために24時間休むことなく細胞内で糖を分解し、ATPを作り出しています。朝起きたときに空腹を感じるのはこのためです。ところが、植物は光が当たっているときに光合成を行いますから、夜は多くの酵素が働くことが出来ません。無駄に働くことがないように、植物には光が当たっているときだけ働く分子スイッチを持った酵素がたくさんあります。この制御機構を「酸化還元制御」と言います。

例えば、葉緑体が持っているATP合成酵素は、私たちのミトコンドリアのATP合成酵素と違って、光が当たっているときにだけ働くようにスイッチがついています。実際に、分子モーターの回転が酸化と還元で制御されるかどうか、1分子観察の手法で調べてみました。この方法は分子モーターに0.2mmくらいのビーズを標識として貼り付けてビーズの回転を調べる方法です。確かに、酸化状態で回転が止まりやすく、還元状態でよく回ることがわかりました。

細胞内の酸化還元状態をさらに詳しく調べるために、新しい蛍光タンパク質を作りました。酸化されると消えるOba-Qと還元されると消えるRe-Qです。どちらも、2008年にノーベル化学賞を受賞した下村脩先生が発見した緑色蛍光タンパク質GFPの変異体です。私たちは、今、この新しいタンパク質を使って、細胞内がどのようなときに酸化されやすくなるのか、あるいは、還元されやすくなるのかを調べています。

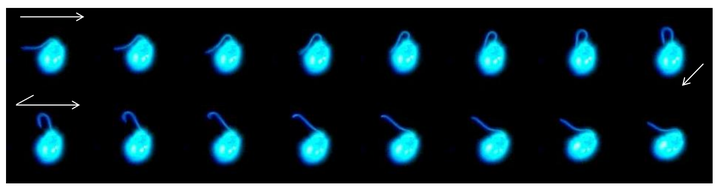
GFPの分子構造

酸化されると消光する
新規酸化還元応答タンパク質
Oba-Q (oxidation balance sensed quenching protein)

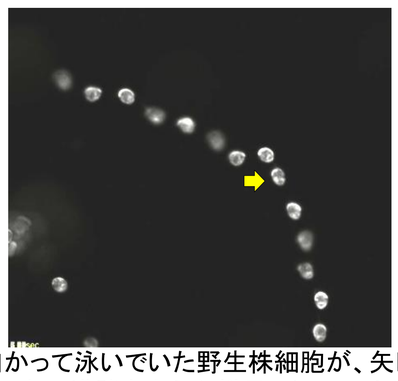
Oba-Qと反対の
酸化還元応答

Re-Q (Reduction sensed quenching protein)

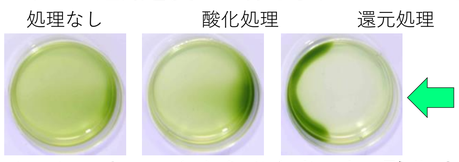
クラミドモナスの明視野像と模式図。2本の鞭毛を平泳ぎのように動かして水中を泳ぎます。細胞のほとんどは葉緑体で満たされています。葉緑体の表層にある「眼点」によって、光の指す方向を察知します。



高速度カメラで撮影した1本鞭毛ミュータント *uni1* の鞭毛打。（1コマは約1.7ミリ秒（1/600秒）。）



走光性。上に向かって泳いでいた野生株細胞が、矢印のところで左から光を浴びて、左に進路を変えた様子。（1コマは1/4秒。）



培養液をディッシュにいれて、右から光を当てた。酸化すると正の、還元すると負の走光性を示すことを発見した。

クラミドモナス：鞭毛研究のモデル生物

鞭毛の運動と構築のしくみを調べるために、私達は「クラミドモナス」（学名 *Chlamydomonas reinhardtii*, 和名　コナミドリムシ）という生物を用いています。2本の鞭毛を平泳ぎのように動かして泳ぐ単細胞の緑藻です。この生物は実験生物として多くのメリットを持ちます。たとえば、一倍体で増殖するためミュータント（突然変異体）の作成が容易なこと、有性生殖を行うため古典的遺伝学の手法が使えること、培養スケールを容易に増やすことができることなどです。鞭毛研究の分野におけるモデル生物とされています。

最近の研究によれば、クラミドモナスの鞭毛関連遺伝子のほとんどは哺乳類に相同遺伝子が存在し、そのいくつかはヒトの遺伝病として知られている不動繊毛症候群（男性の不妊症、慢性の気管支炎などの症状を示す）の原因遺伝子であることが明らかにされています。また、腎臓疾患や内臓逆位など、これまで鞭毛・繊毛とは無関係だと考えられていた疾患に関わっていることもわかってきました。クラミドモナスを用いた研究は医学分野からも注目されています。

私達は現在、クラミドモナスが走光性（光源やその逆の方向に泳ぐ習性）を示す際、どのような鞭毛の分子制御を通して遊泳方向を変えているのかに着目しています。その中で、細胞の中の酸化還元状態が光の「好き嫌い」を決めるという面白い発見ができました。