

- 4.1 生態系における光合成
- 4.2 地球環境と光合成
- 4.3 葉の構造
- 4.4 葉緑体の構造
- 4.5 光合成の概要
- 4.6 光捕集
- 4.7 2つの光化学系と光電子伝達
- 4.8 ATPの合成
- 4.9 ストロマ反応
- 4.10 CO₂環境の変化とRuBisCOの特性
- 4.11 光呼吸
- 4.12 C₄炭素回路
- 4.13 CAM植物

私たちはどの波長の光を使っている？ 植物はどの波長の光を使っている？

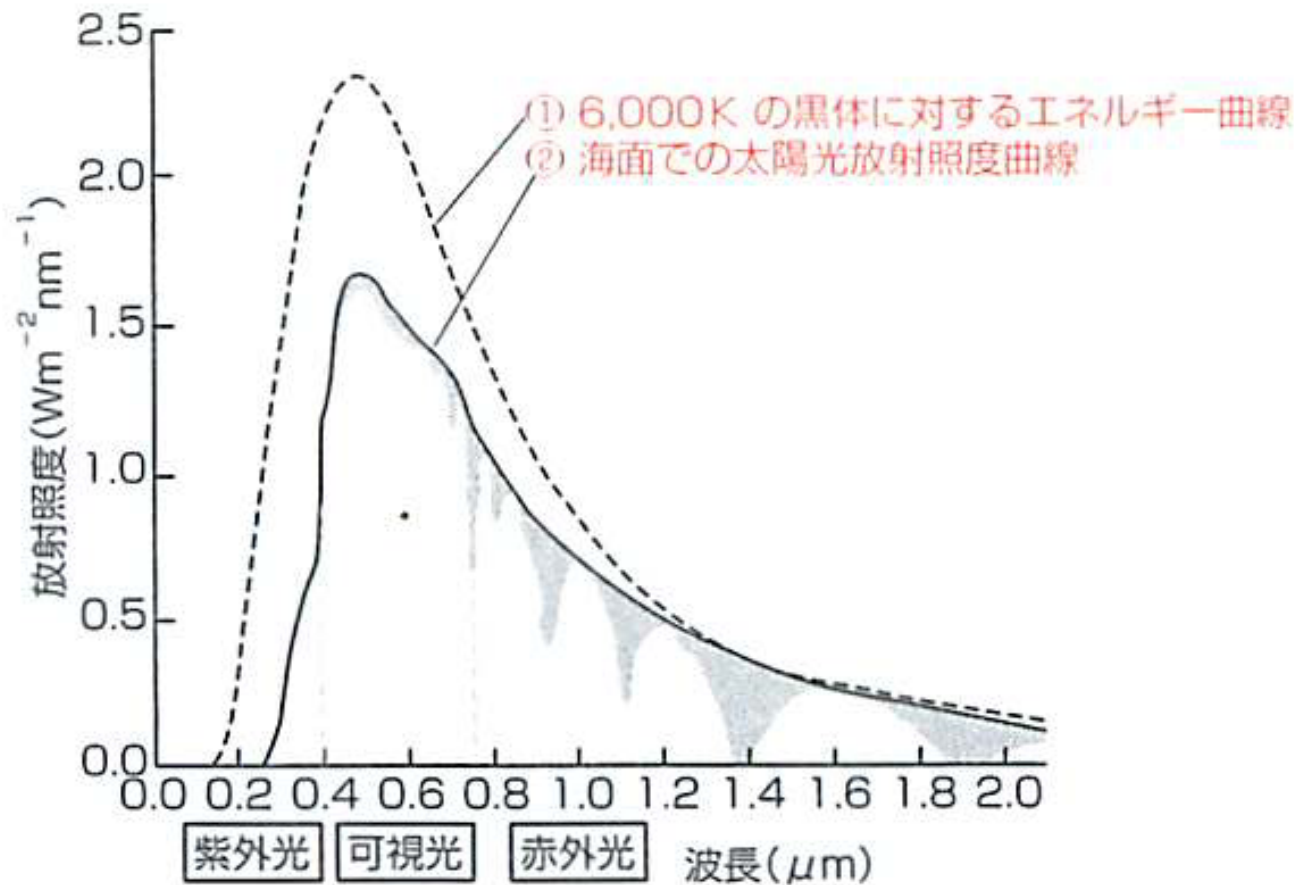


図 4.1 太陽光の波長組成(スペクトル)

太陽光が標高 0 メートル(海面)へと達するまでの波長組成の変化。絶対温度 6000 K の黒体が放射する光のスペクトル(①)とほぼ等しい太陽光のスペクトルは、太陽自身の大気により吸収された後、宇宙空間に放射される。オゾン層や、大気中の水蒸気、 CO_2 に吸収され(図中②灰色部分)、海面でのスペクトルには、さらに顕著な吸収が見られる。

光の単位

光量子束密度 (PFD: Photon Flux Density)

光子の数(エネルギーを勘案しない) $\mu \text{ mol/m}^2/\text{s}$

光合成で使われる光(400 nm – 700 nm)の光量子束密度

光合成光量子束密度 (PPFD: Photosynthetic PFD)

放射照度(Irradiance)

エネルギーで換算した光の量 $\text{J/m}^2/\text{s} = \text{W/m}^2$

照度(Illuminance)

人間の目に感じる明るさ(視感度)で補正した光のエネルギー量

lx (ルクス)

オススメ！ 光合成の森(早稲田大学・園池公毅)
<http://www.photosynthesis.jp>



4.1 生態系における光合成

4.2 地球環境と光合成

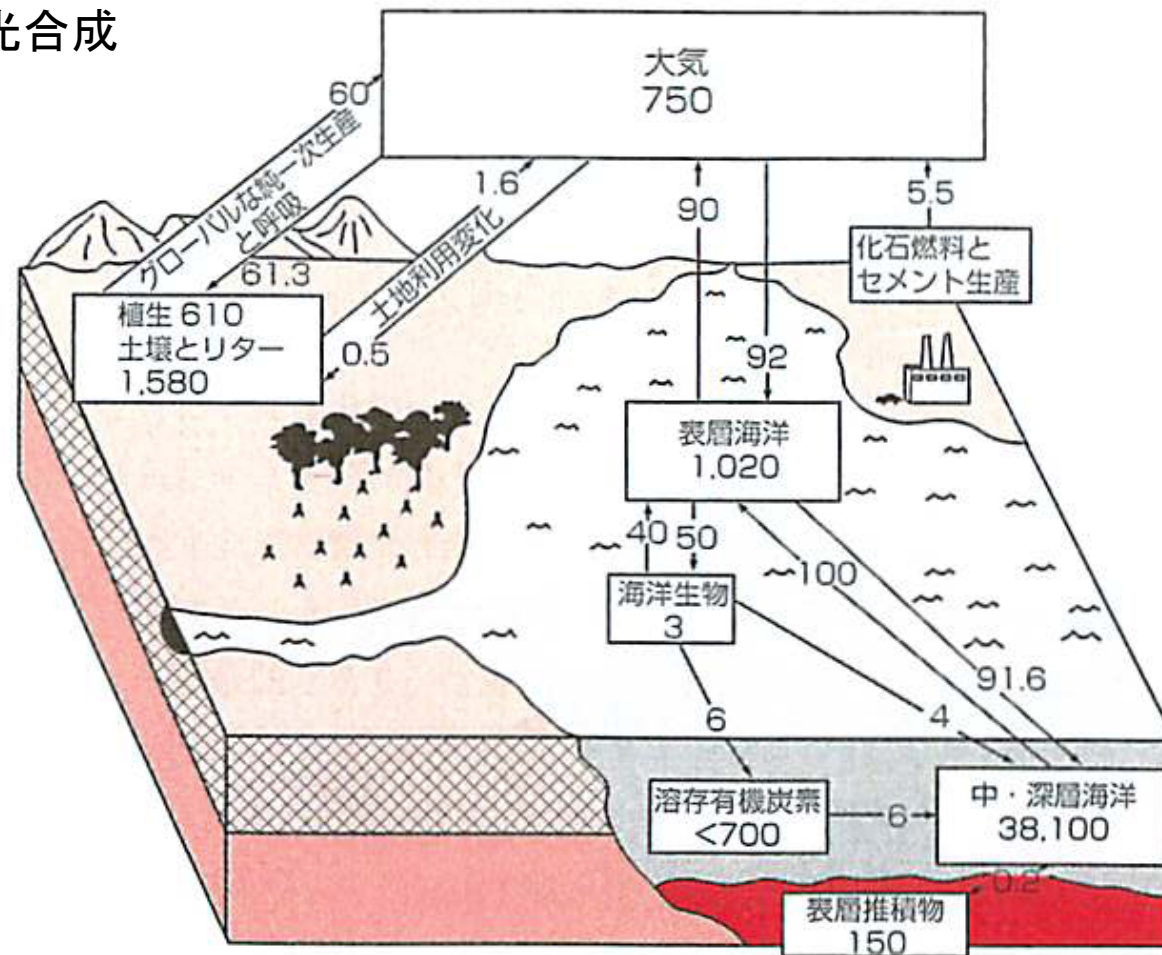
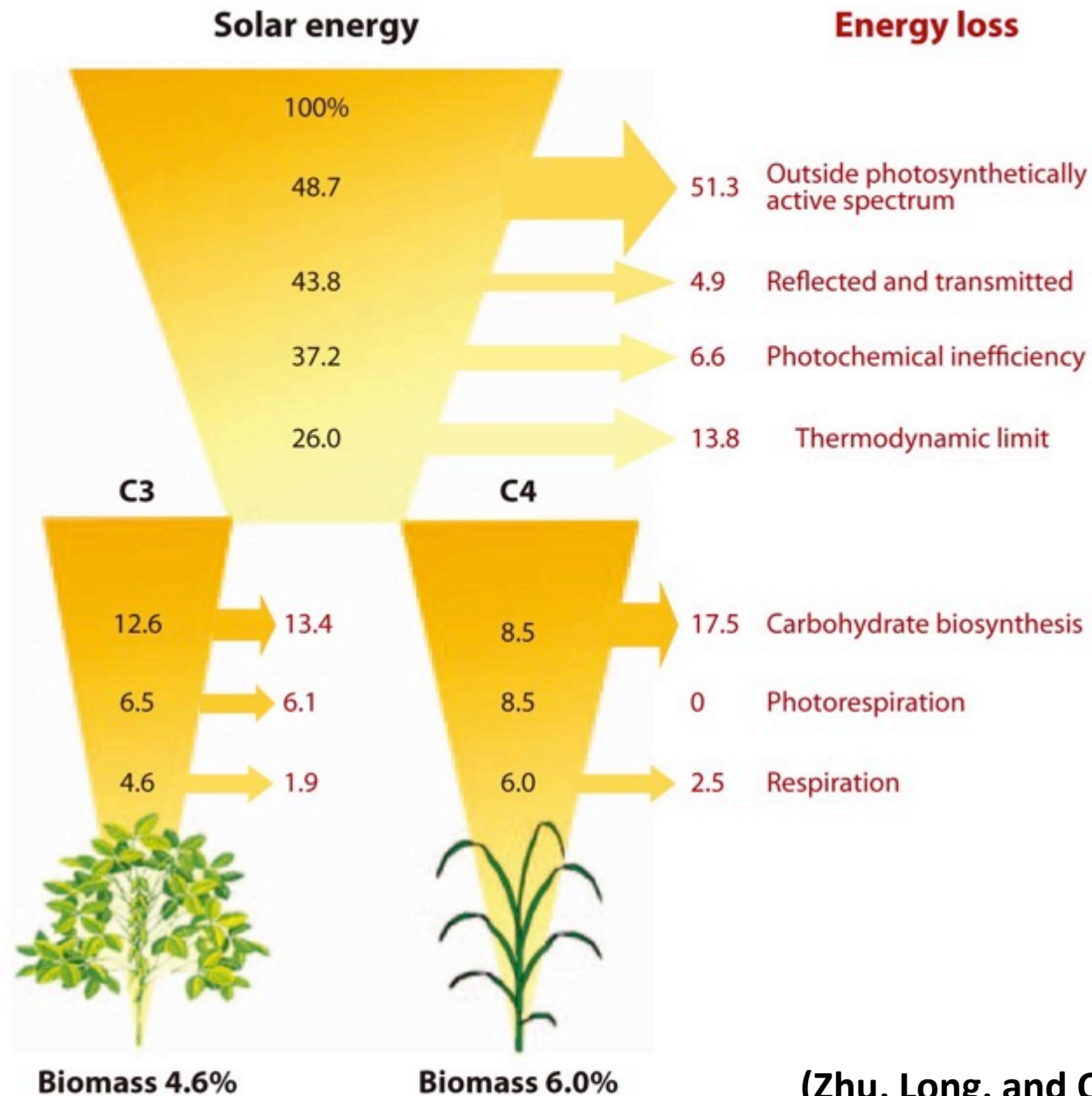


図 4.2 地球上の炭素循環

リザーバー(蓄積場所・蓄積形態とその量, 図中の囲み)とフロー(リザーバー間の移動形態とその速度, 図中の矢印)を炭素重量に換算し, 標準化して表している(それぞれ単位は 10^9 tC と 10^9 tC/年). 1980 ~ 1989 年の平均値. (1995 IPCC Report より)

光合成における光エネルギーの利用効率(太陽光の全スペクトル)



エネルギー利用効率は最大値を推定

自然環境において効率低下の主要因は光阻害である

(Zhu, Long, and Ort, Annu. Rev. Plant Biol., 2010)

4.3 葉の構造

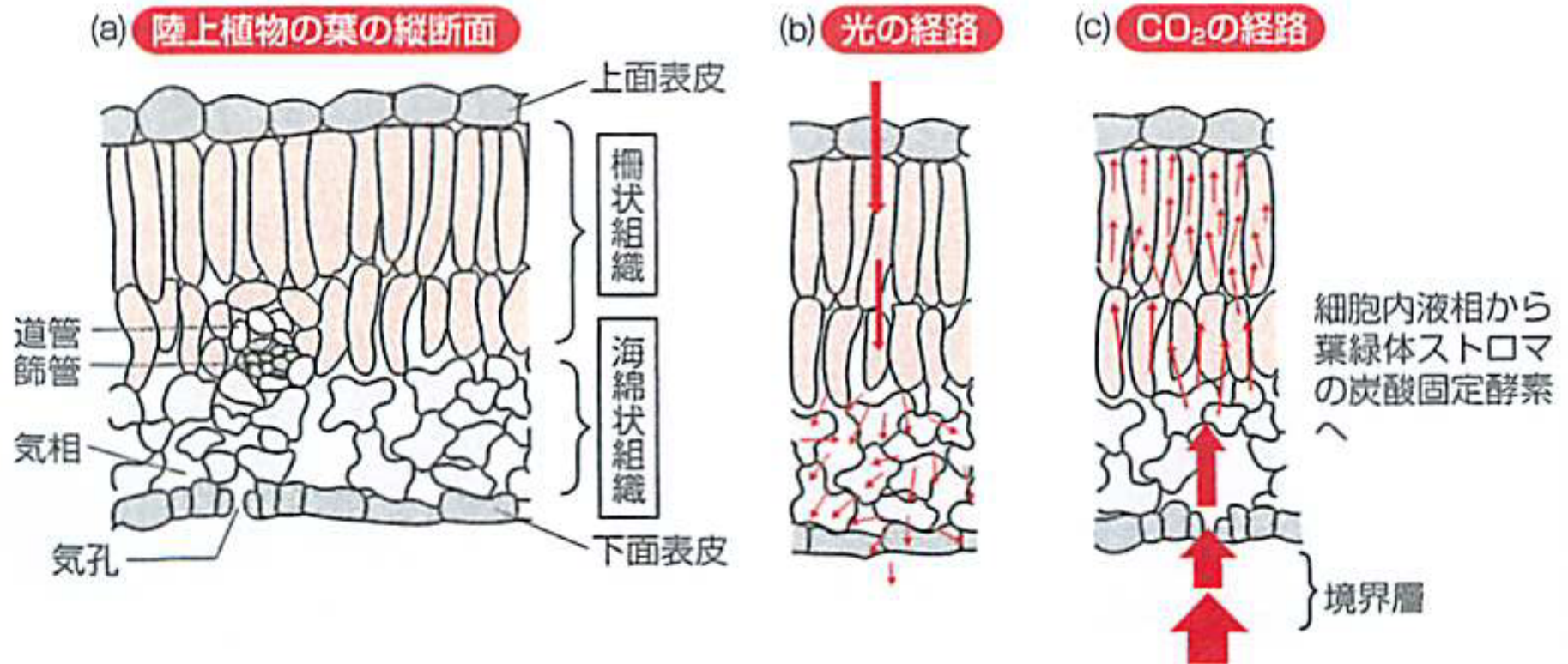
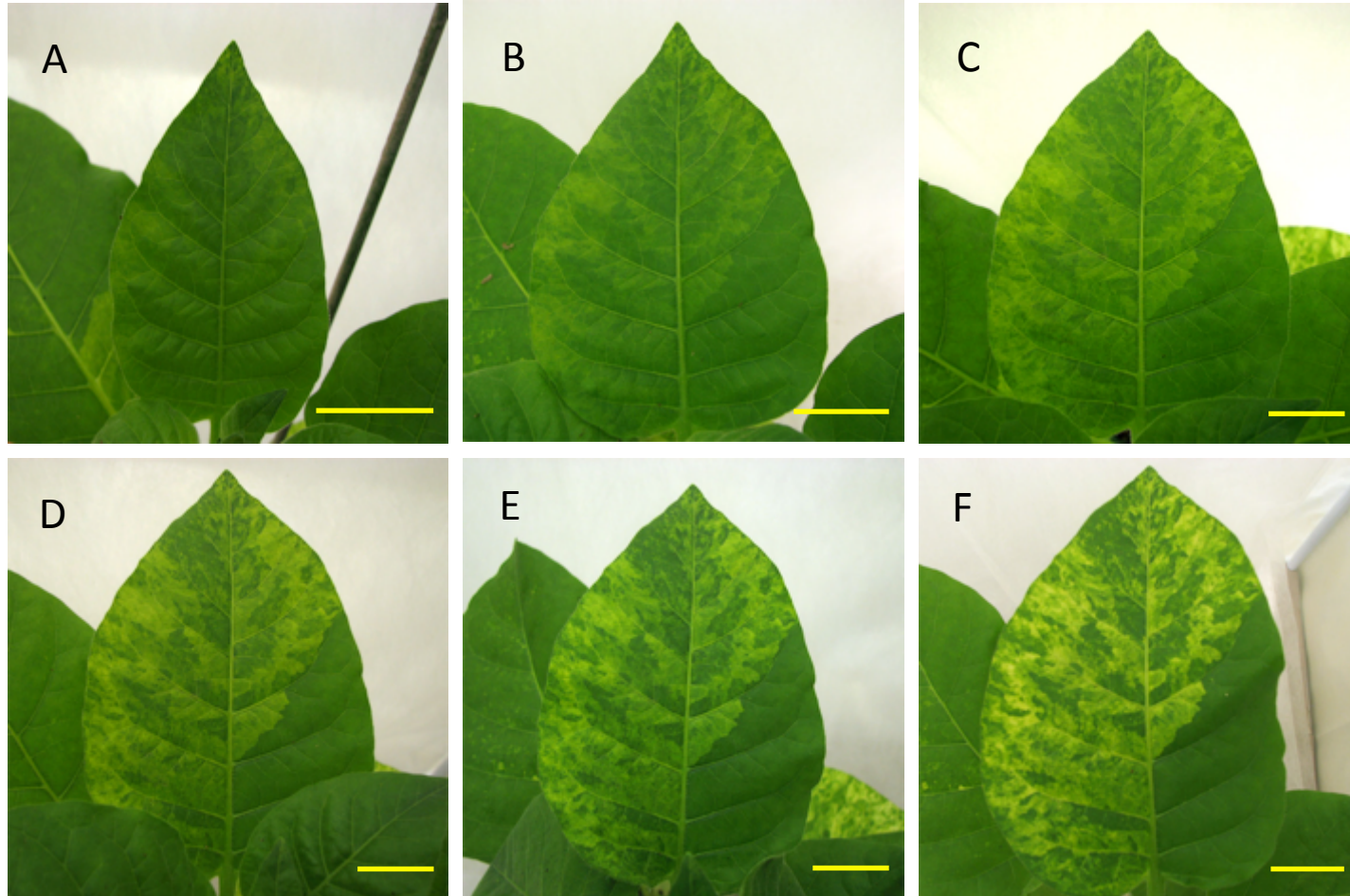
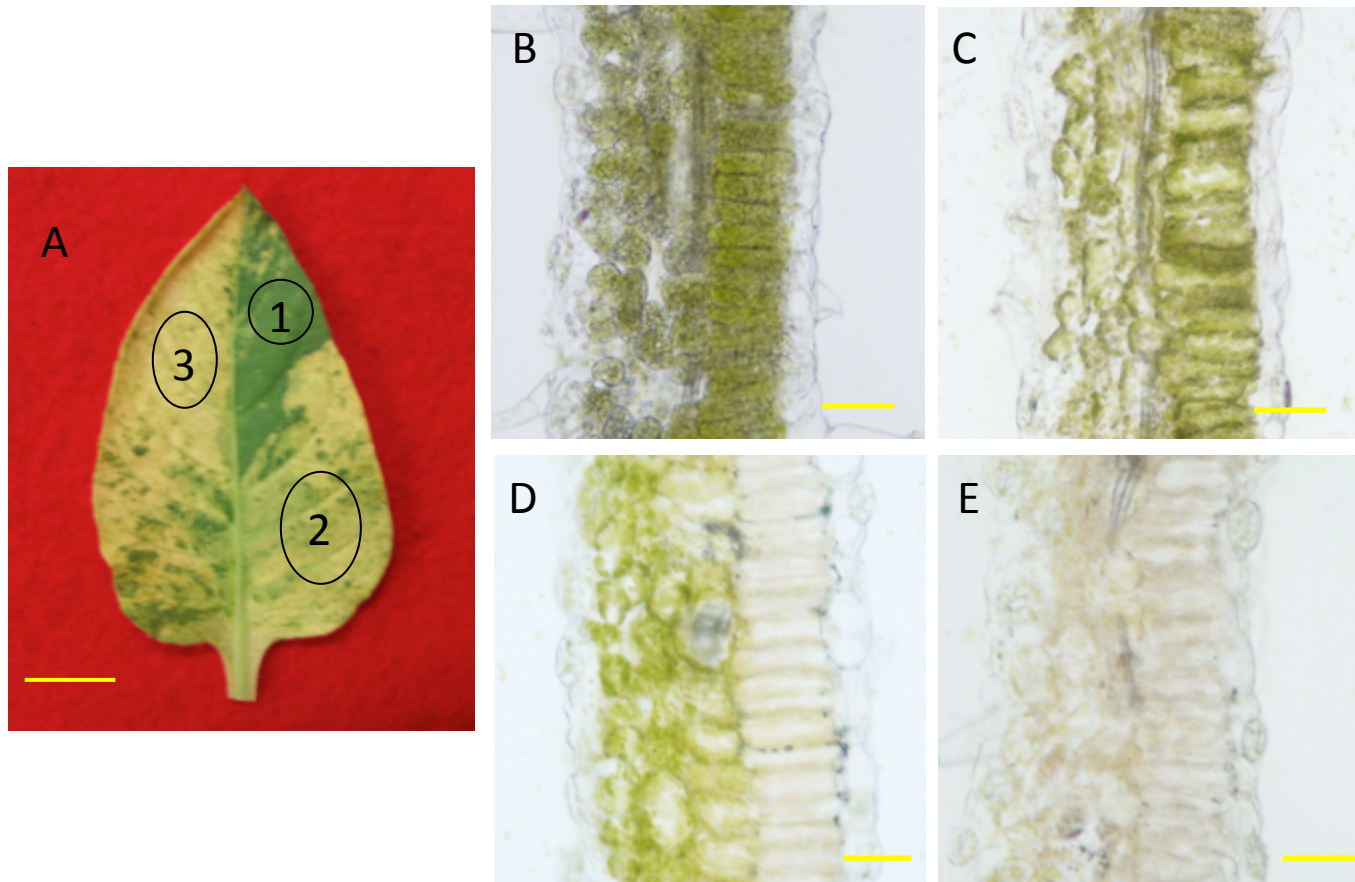


図 4.3 陸上植物の葉の構造

ある遺伝子の研究をして、葉に「斑入り」を起こさせる方法を開発した



斑入りの葉を観察すると、柵状組織や海綿状組織は保たれているが
葉緑体の形成がおかしくなっていることがわかる



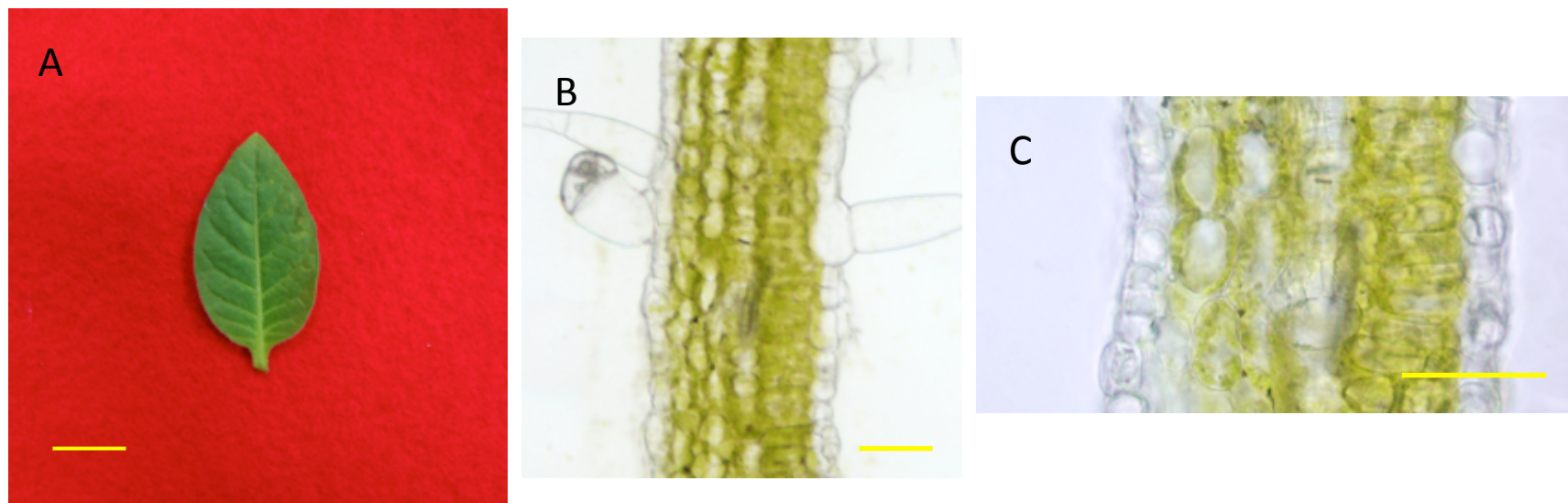
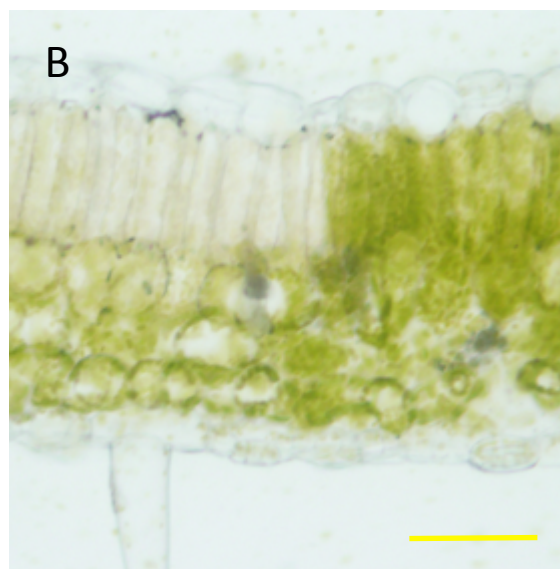
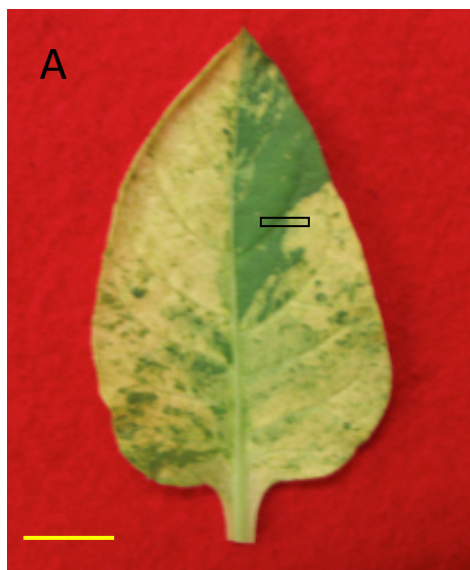
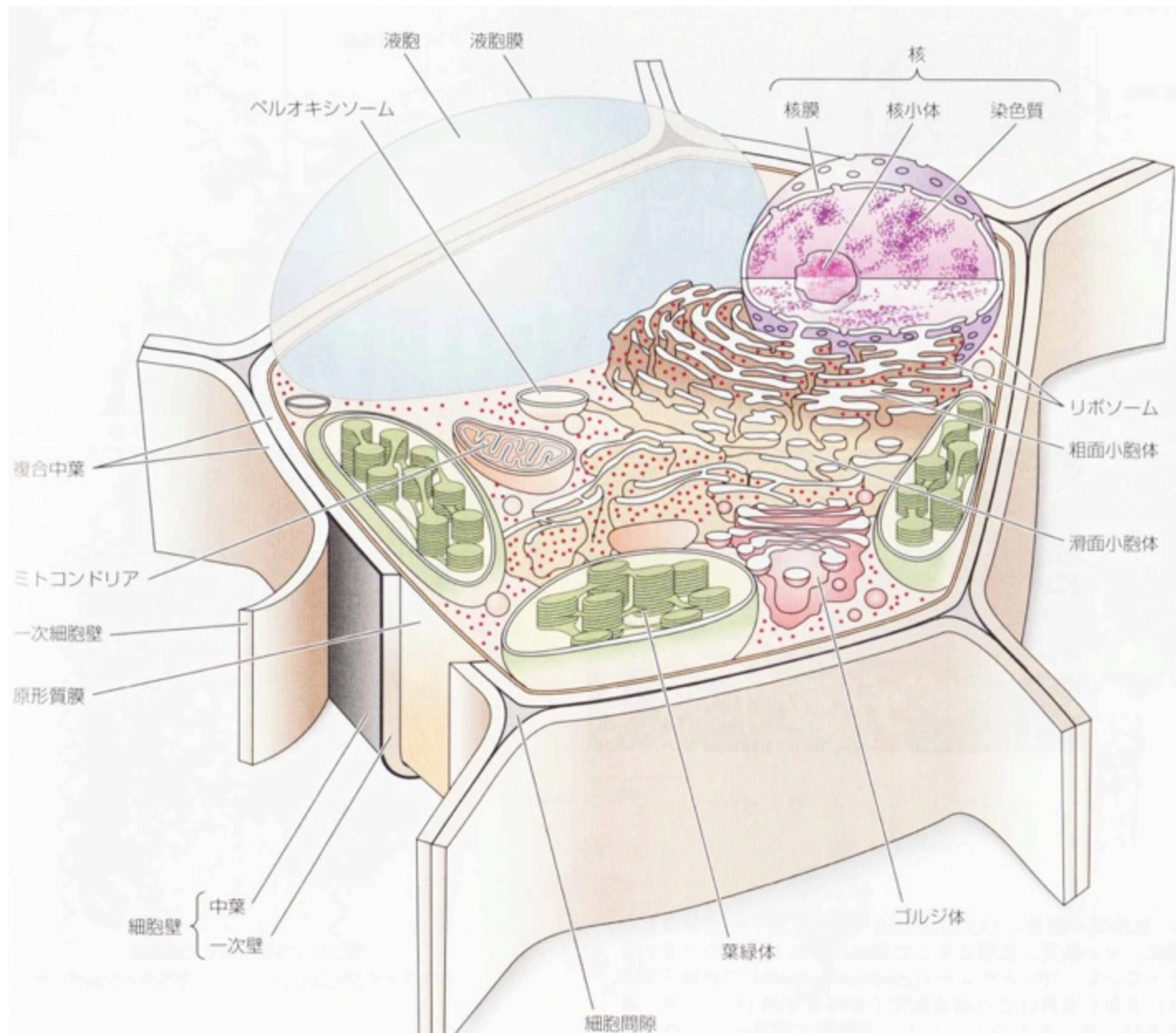


Fig.6



細胞で同化や異化の起こる場所

オルガネラ



4.4 葉緑体の構造

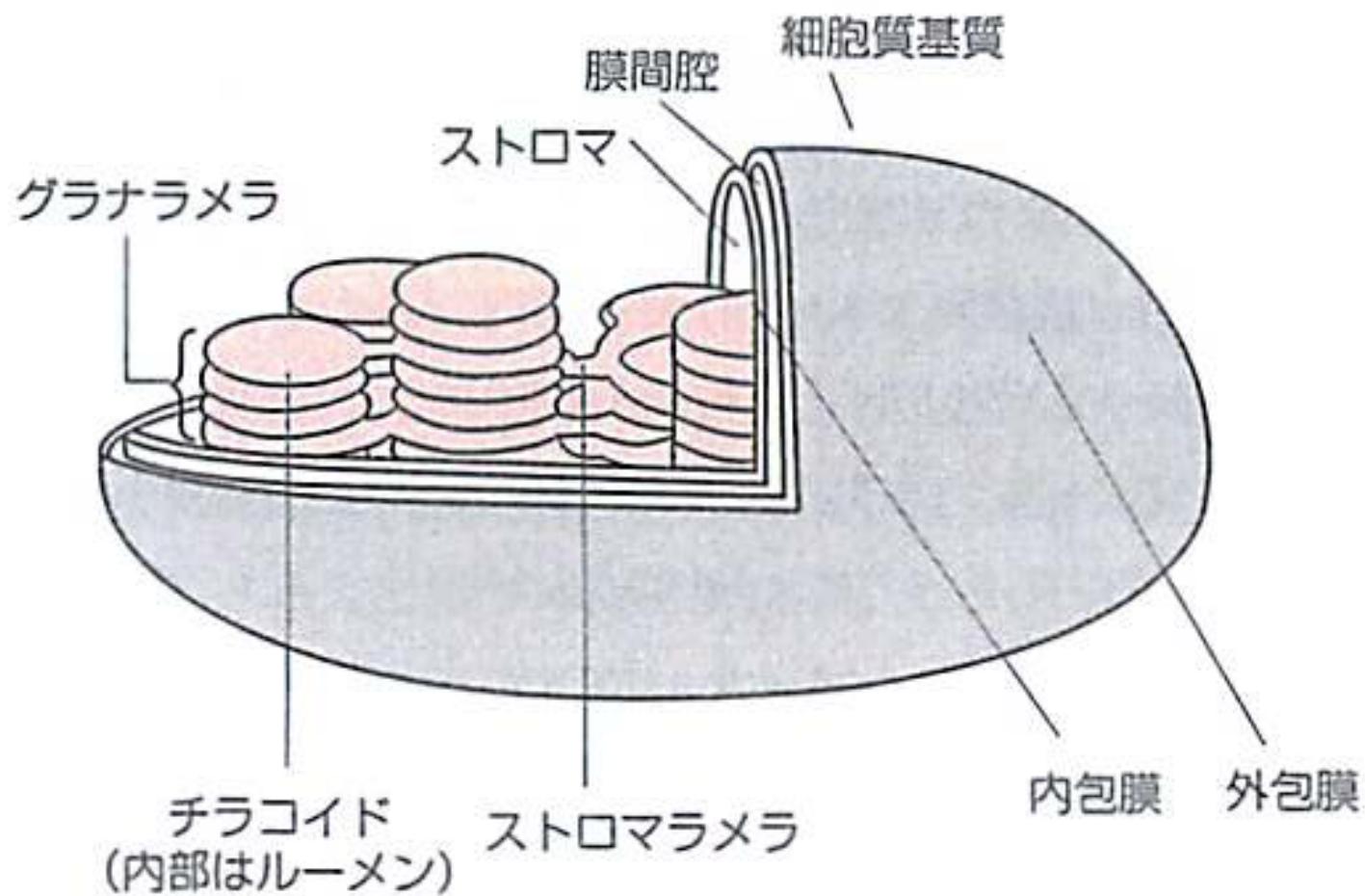
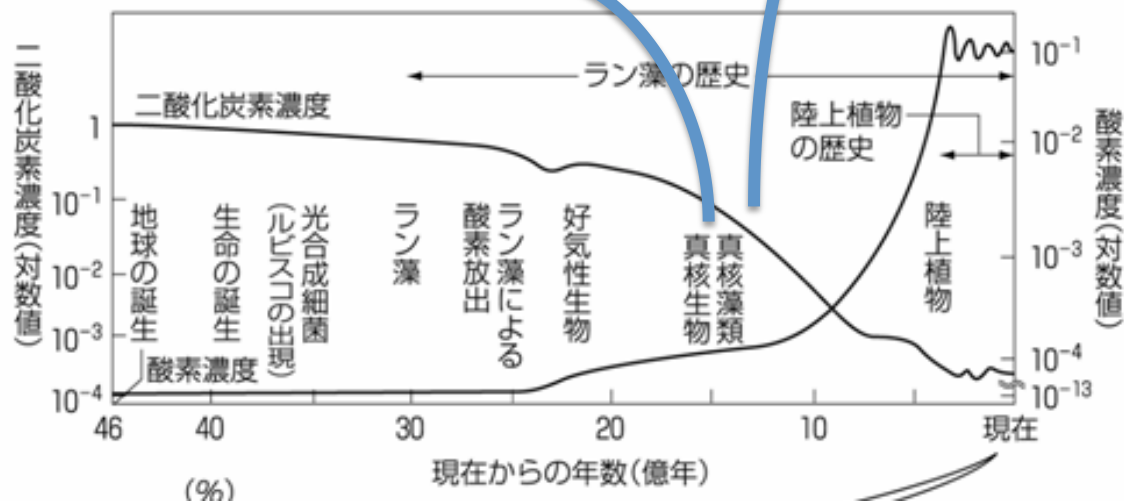
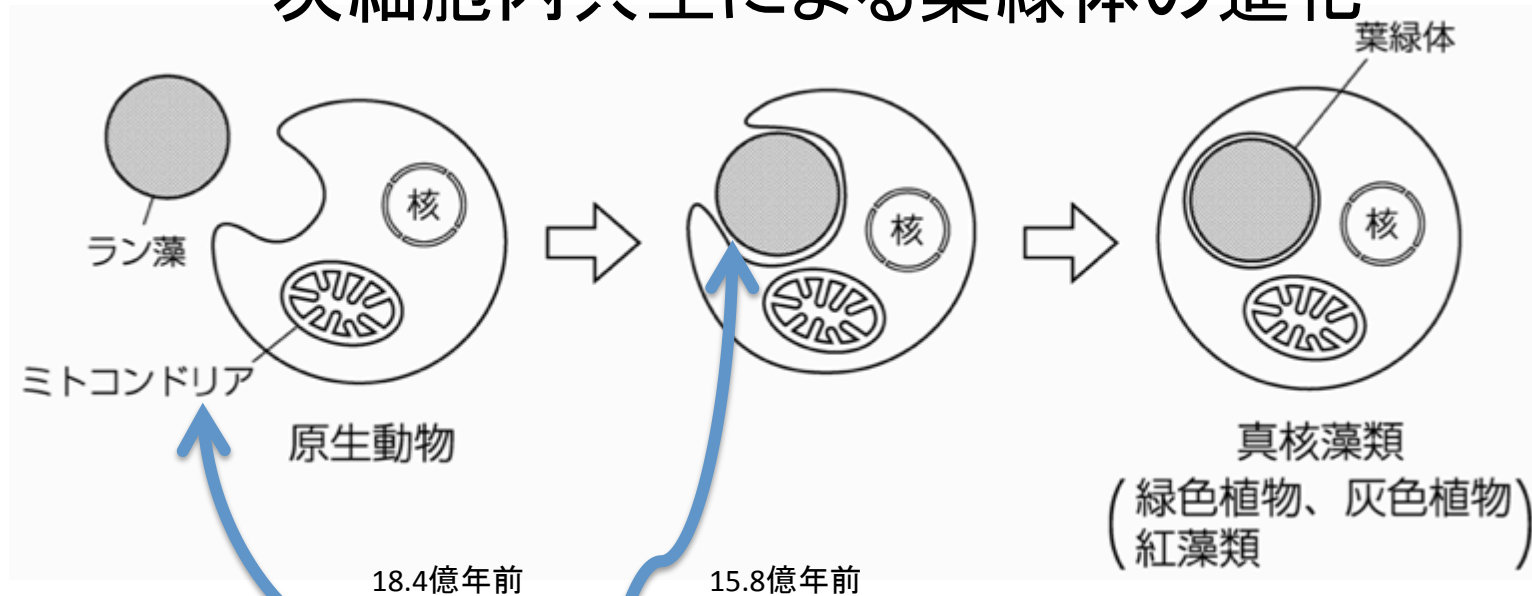


図 4.4 陸上植物の葉緑体

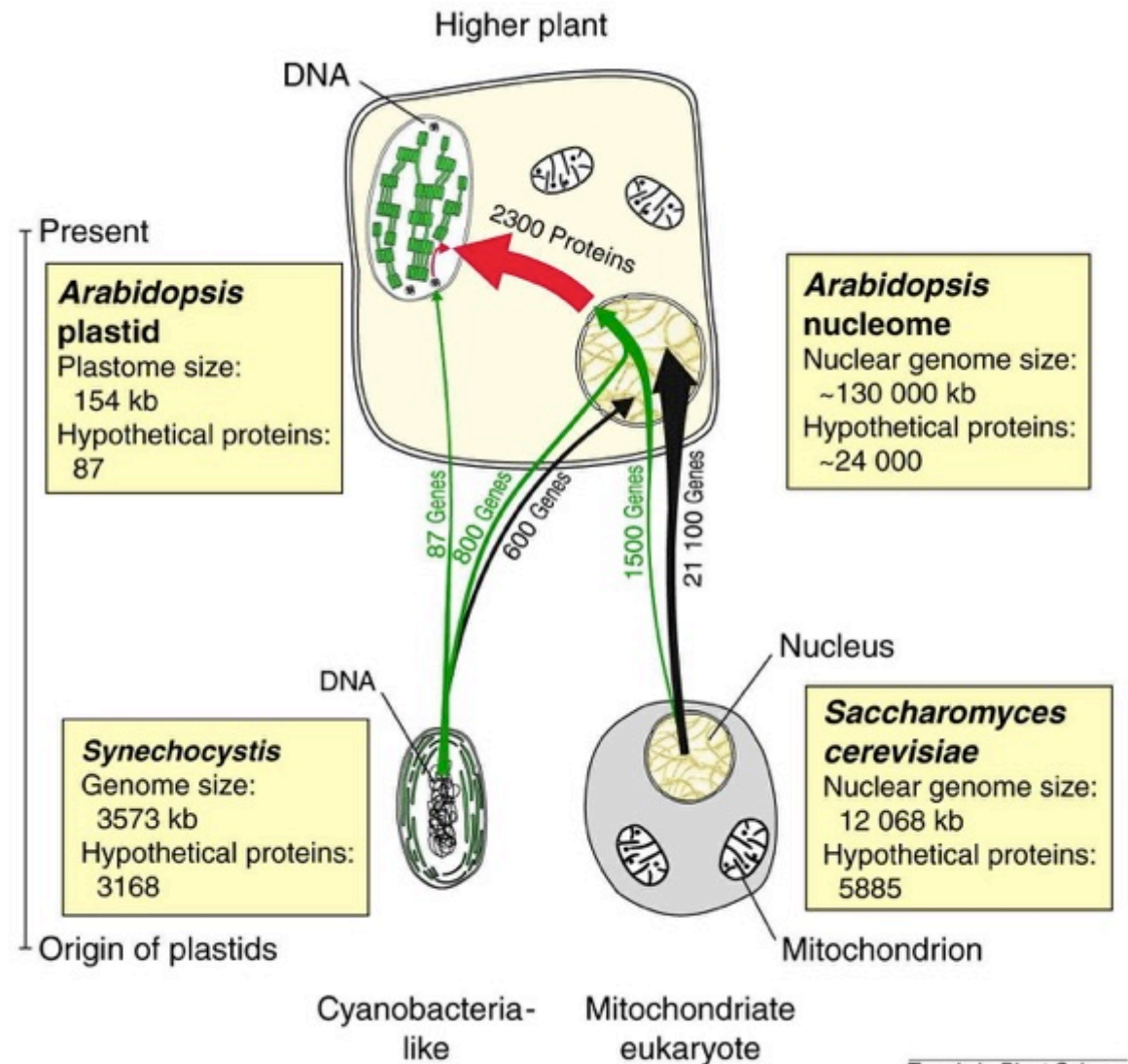
一次細胞内共生による葉緑体の進化



細胞内共生を支持する 葉緑体の特徴

- 酸素発生型の光合成
- ガラクト脂質が多い
- 二重の包膜を持っている
- DNAを持っている
- リボソームが原核生物型

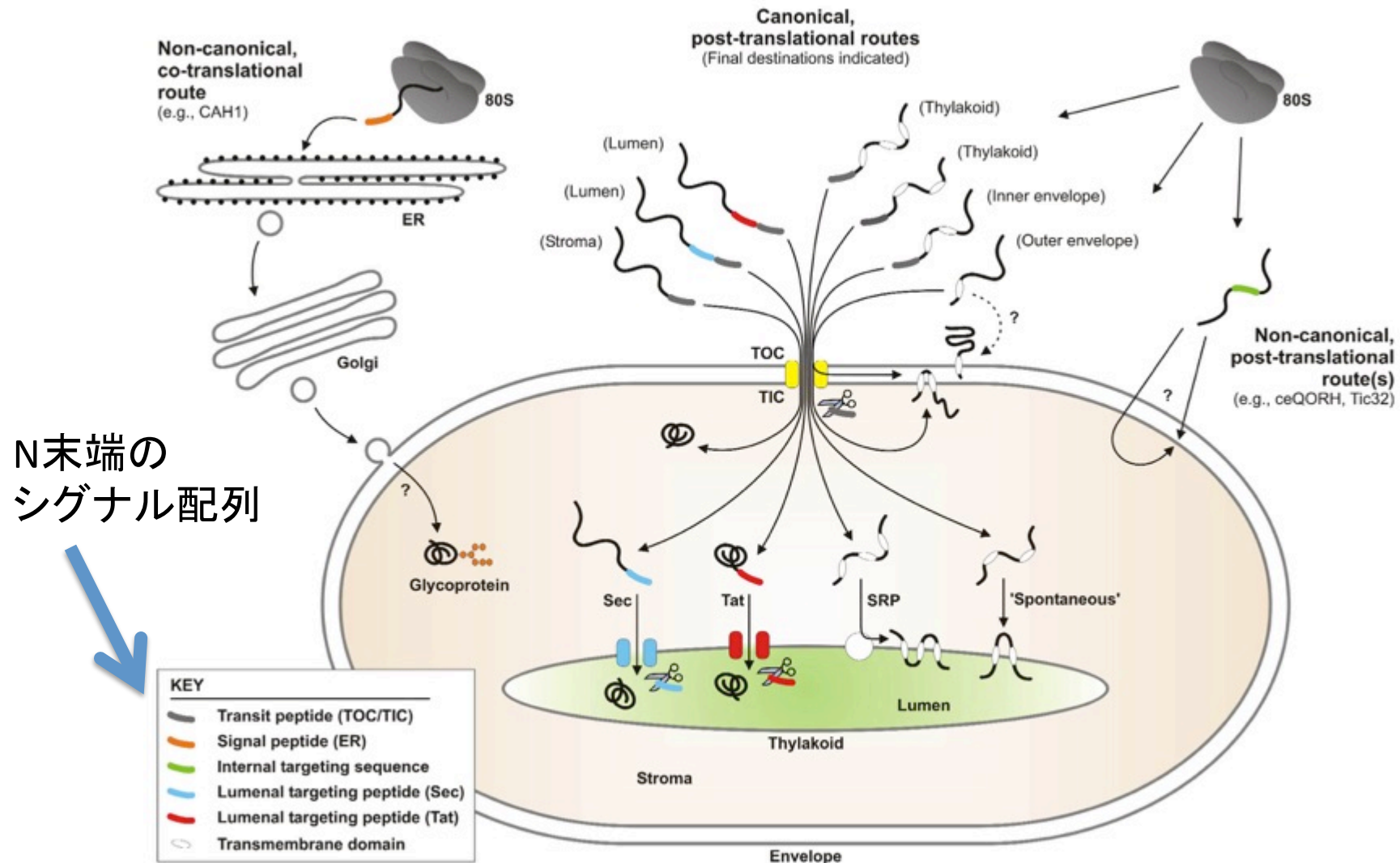
細胞内共生により生じたオルガネラの宿命は？（その1）



Trends in Plant Science

宿主であった細胞の核に支配されるようになって多様な機能を
獲得するようになった

細胞内共生により生じたオルガネラの宿命は？（その2）



葉緑体(ミトコンドリア)を作るためには核遺伝子にコードされた様々なタンパク質が細胞質で合成され葉緑体(ミトコンドリア)へと輸送される



リン・マーギュリス

(1938-2011)

J. Theoret. Biol. (1967) **14**, 225–274

On the Origin of Mitosing Cells

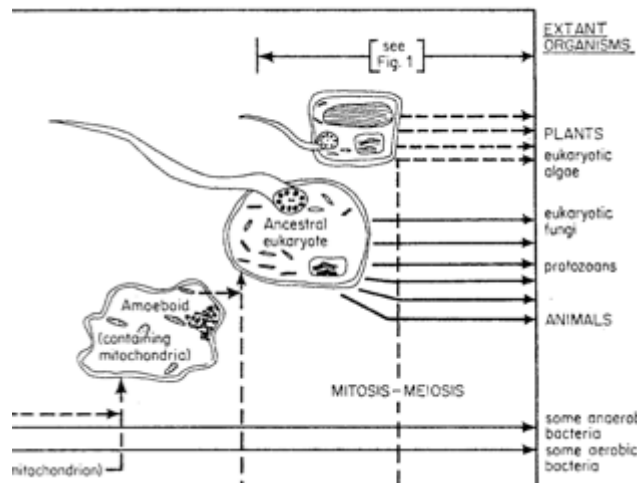
LYNN SAGAN

*Department of Biology, Boston University
Boston, Massachusetts, U.S.A.*

(Received 8 June 1966)

A theory of the origin of eukaryotic cells (“higher” cells which divide by classical mitosis) is presented. By hypothesis, three fundamental organelles: the mitochondria, the photosynthetic plastids and the (9+2) basal bodies of flagella were themselves once free-living (prokaryotic) cells. The evolution of photosynthesis under the anaerobic conditions of the early atmosphere to form anaerobic bacteria, photosynthetic bacteria and eventually blue-green algae (and protoplastids) is described. The subsequent evolution of aerobic metabolism in prokaryotes to form aerobic bacteria (proto-flagella and protomitochondria) presumably occurred during the transition to the oxidizing atmosphere. Classical mitosis evolved in protozoan-type cells millions of years after the evolution of photosynthesis. A plausible scheme for the origin of classical mitosis in primitive amoeboid flagellates is presented. During the course of the evolution of mitosis, photosynthetic plastids (themselves derived from prokaryotes) were symbiotically acquired by some of these protozoans to form the eukaryotic algae and the green plants.

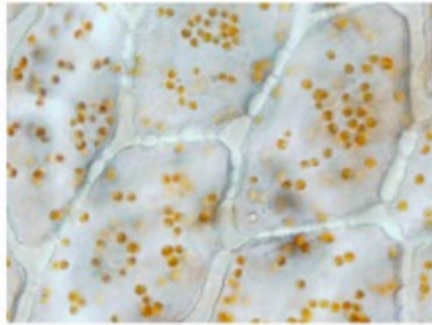
The cytological, biochemical and paleontological evidence for this theory is presented, along with suggestions for further possible experimental verification. The implications of this scheme for the systematics of the lower organisms is discussed.



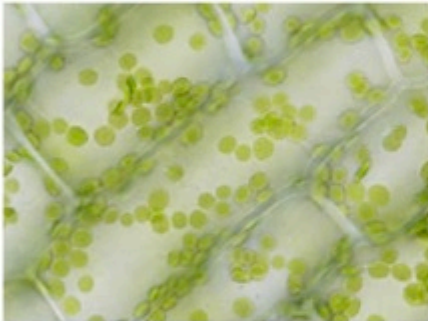
細胞内共生説は彼女が提唱したことになっているが現在の見解とは異なる主張が入っていた……

重要なこと:

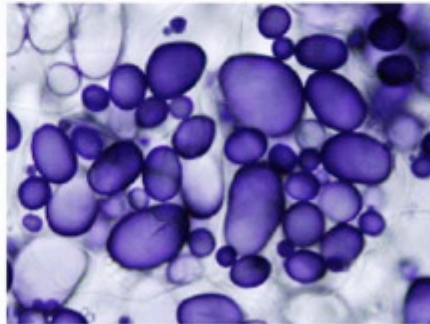
緑のままの光合成細菌から進化した
葉緑体は、プラスチドとなって様々な形に変化する



ピーマンの実→クロモプラスト
(有色体)

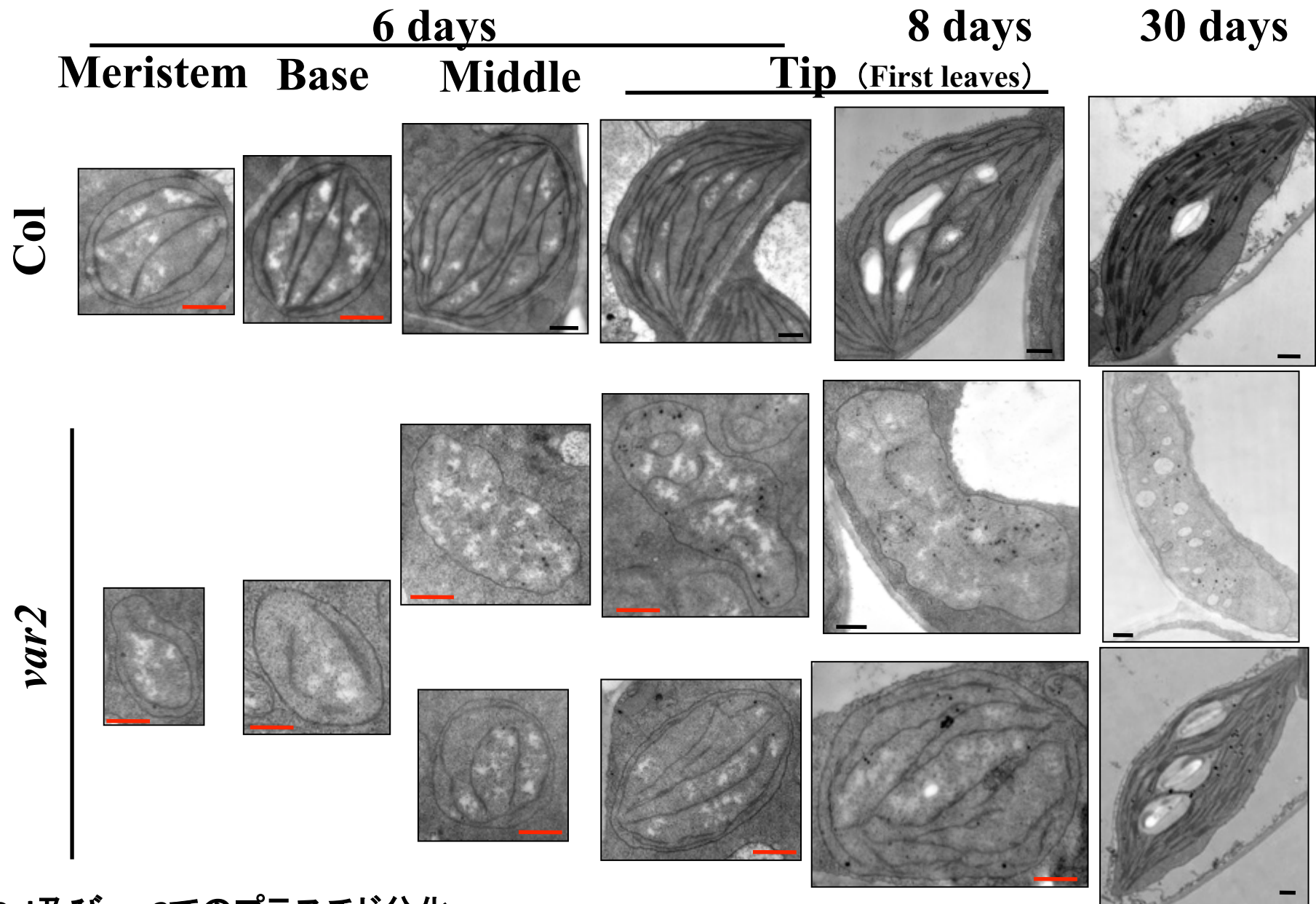


オオカナダモ→クロロプラスト
(葉緑体)



ジャガイモの塊茎→アミロプラスト
(デンプン体)

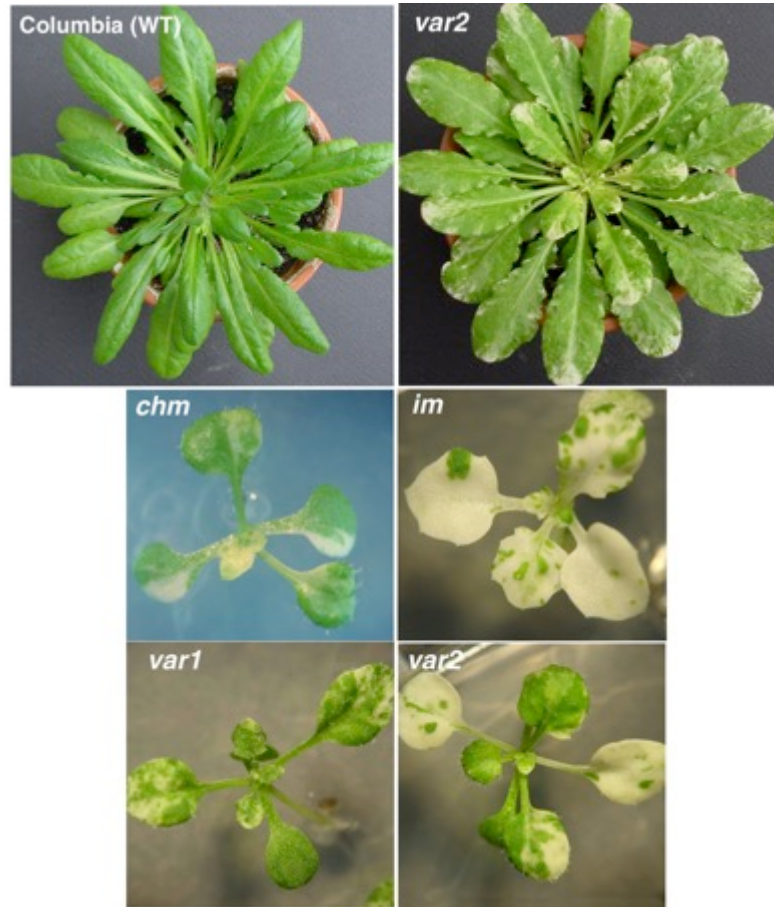
プラスチドはいろいろ



Col及び*var2*でのプラスチド分化

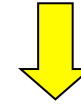
Col、*var2*での生育6日目の茎頂分裂組織(Meristem)、第一葉の基部(Base)、中央部(Middle)、先端部(Tip)、生育8日目第一葉の先端部、生育30日のロゼット葉でそれぞれ電子顕微鏡により得られた像を示す。*var2*の上段は白色組織でのプラスチドを示し、下段は緑色組織と思われるプラスチドまたは葉緑体を示す。赤色のBarは同一のスケールであることを意味する。Bars; 500nm.

シロイヌナズナ変異体を用いた葉緑体分化の研究



Sakamoto Genes Genet Syst (2003)

“斑入り”変異体では葉緑体が白い!!



どの遺伝子が異常か?



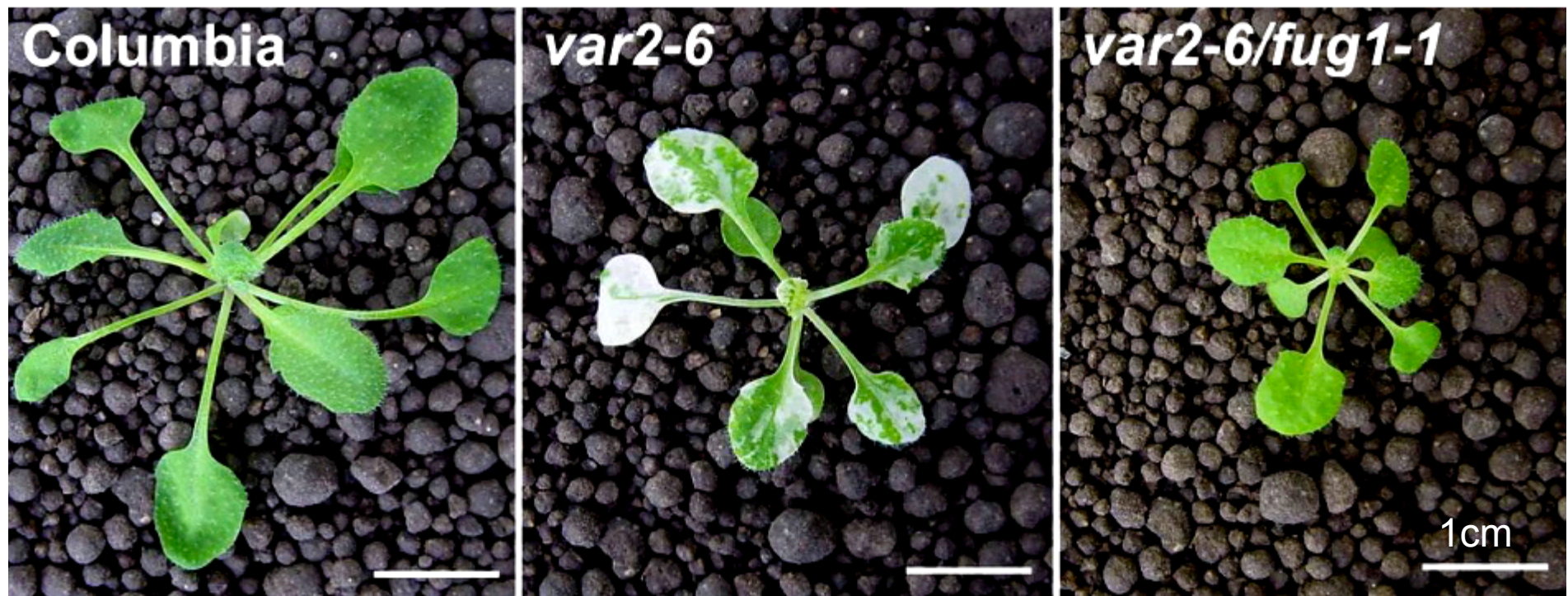
遺伝子の機能を調べる



光合成の光適応のしくみを知る

葉緑体・光合成の突然変異は、ほとんどが致死的で解析が困難

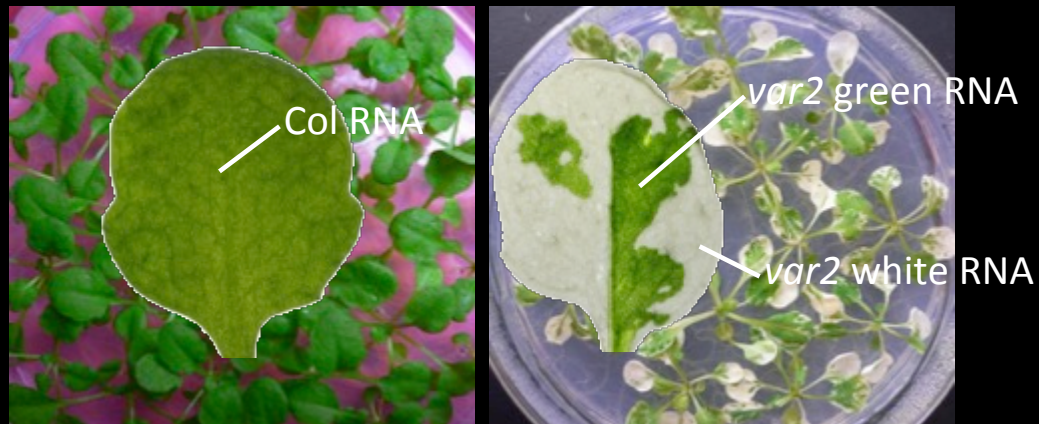
致死的でない斑入り突然変異を用いて葉緑体分化を解析



T-DNA mutagenesis

EMS mutagenesis

4-week-old

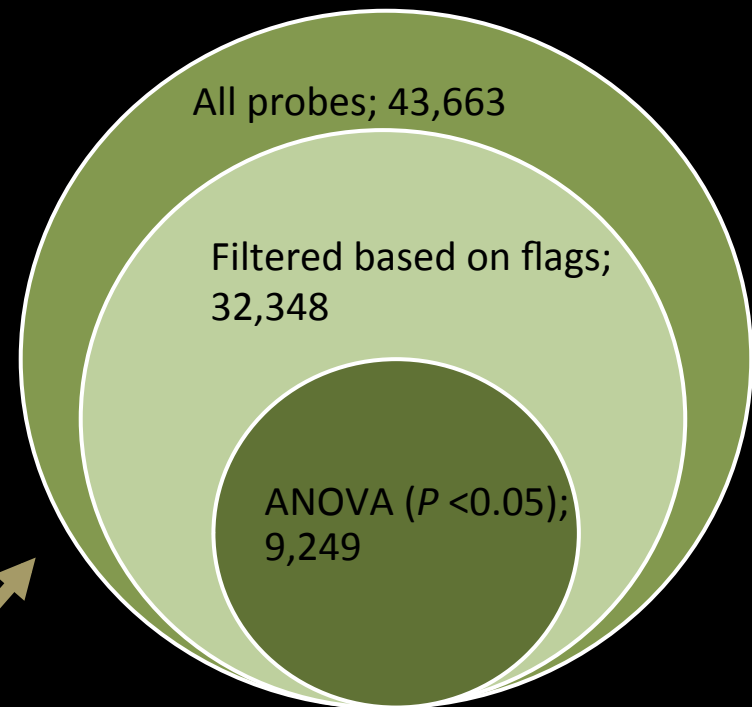


斑入り葉のセクターで異なる遺伝子発現を調べて見る

Sample RNA

Cy3-labeled
cRNA

Agilent *Arabidopsis* Oligo DNA microarray Ver. 4.0



4.5 光合成の概要

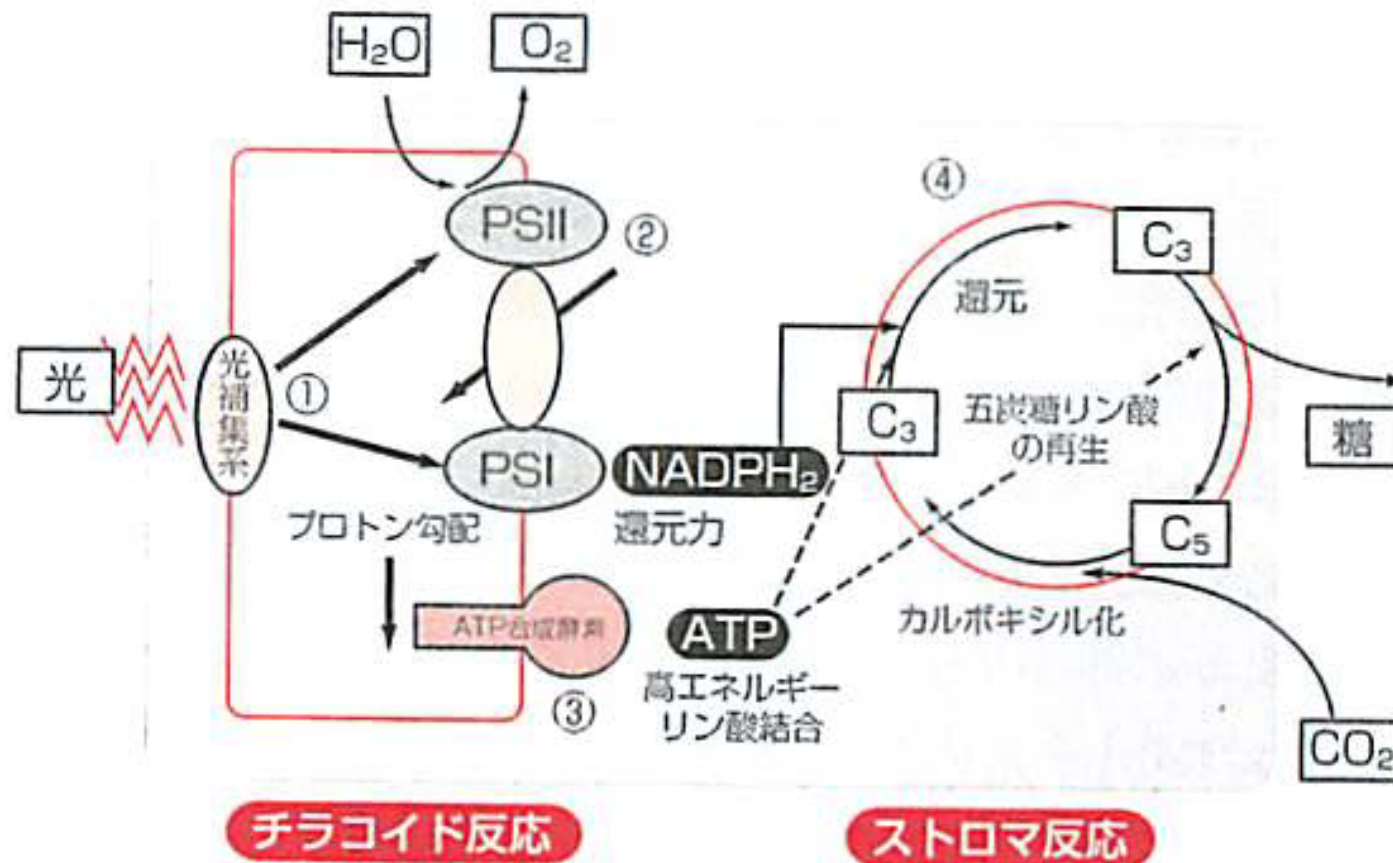
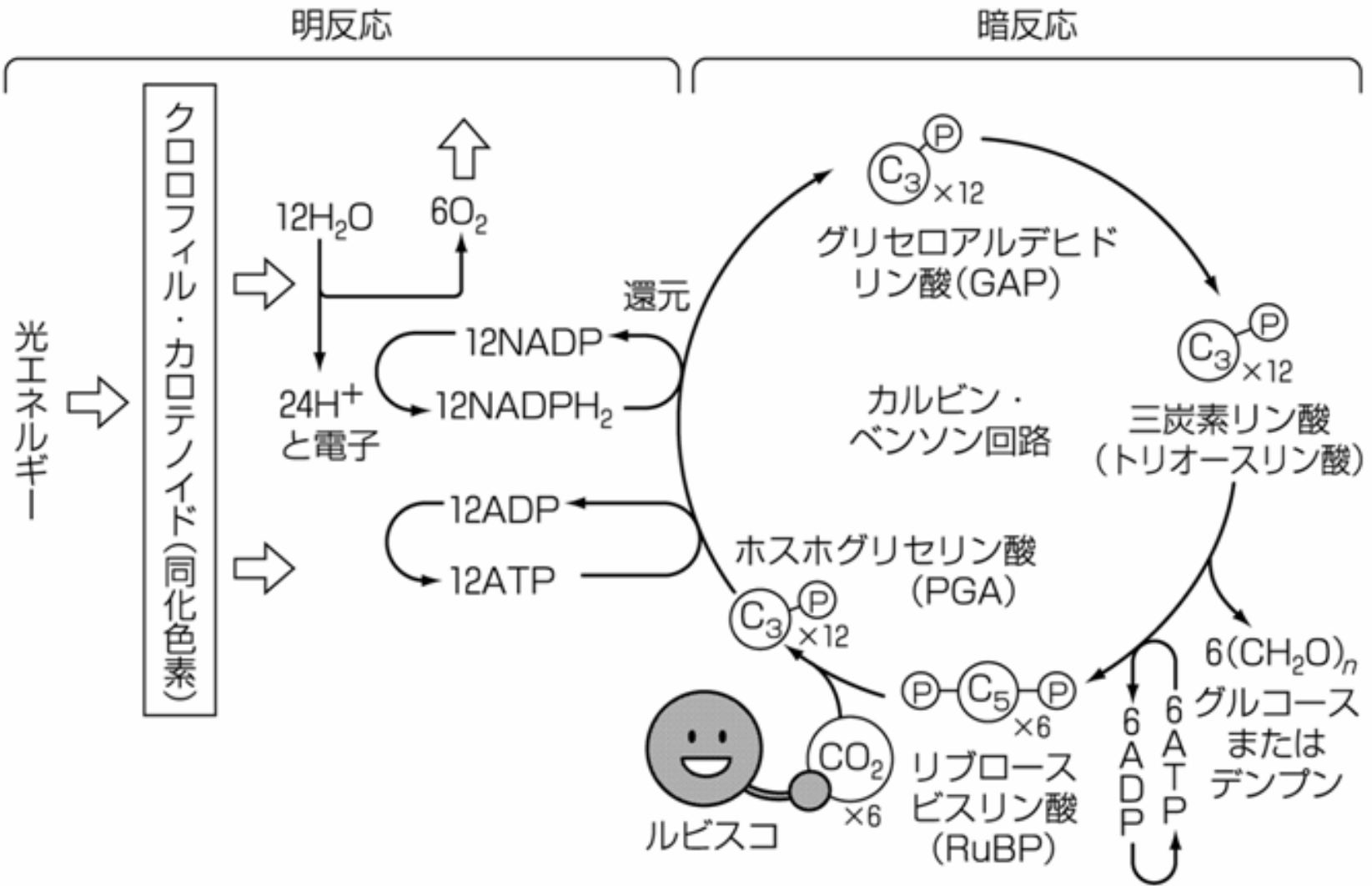


図 4.5 光合成系

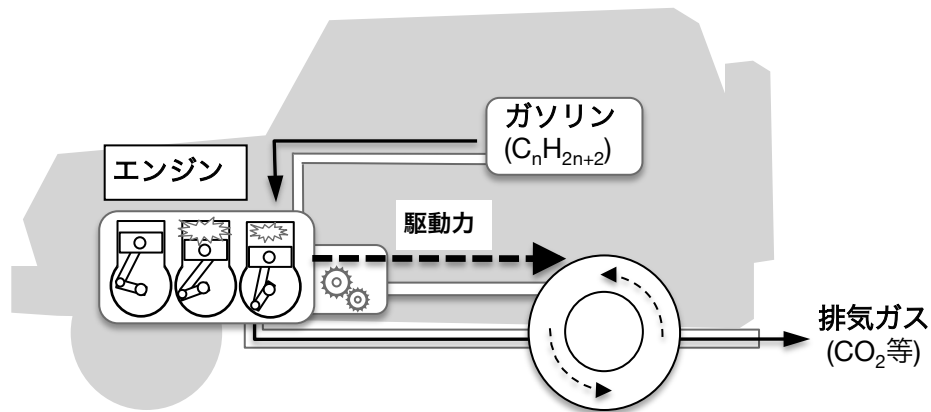
光合成には①光捕集系、②電子伝達系、③ATP合成系、④ CO_2 固定系がある。①～③はチラコイド反応、④はストロマ反応とよばれる。

光合成のチラコイド反応(明反応)とストロマ反応(暗反応)

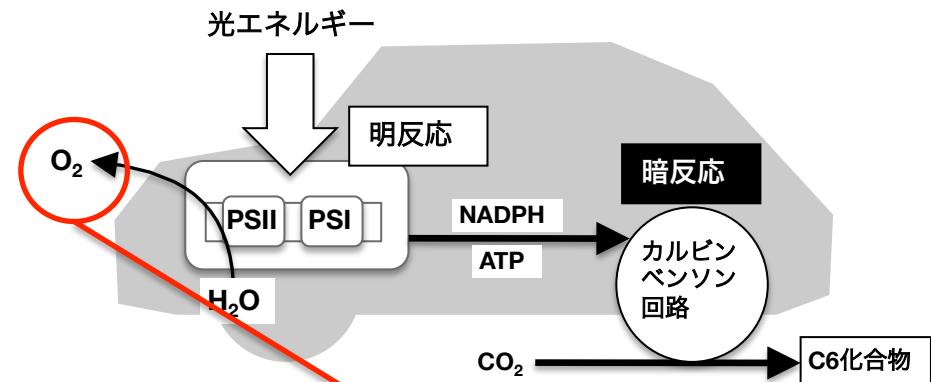


光合成を車に例えると...

ガソリン車



光合成



発生する酸素はどこから来ているかを理解しよう！！

4.6 光捕集

光を捉える色素がタンパク質と結合して集光アンテナを作る

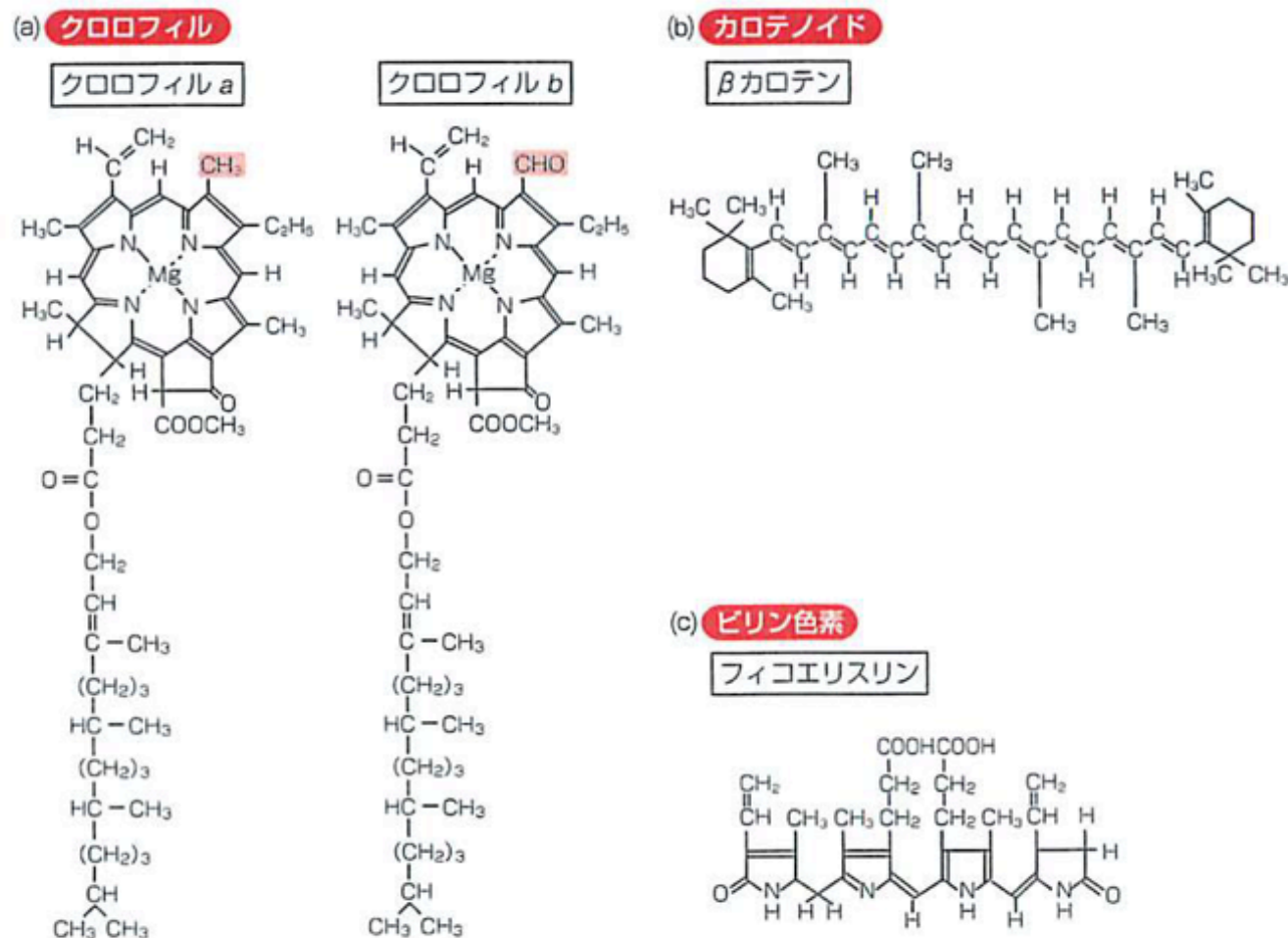
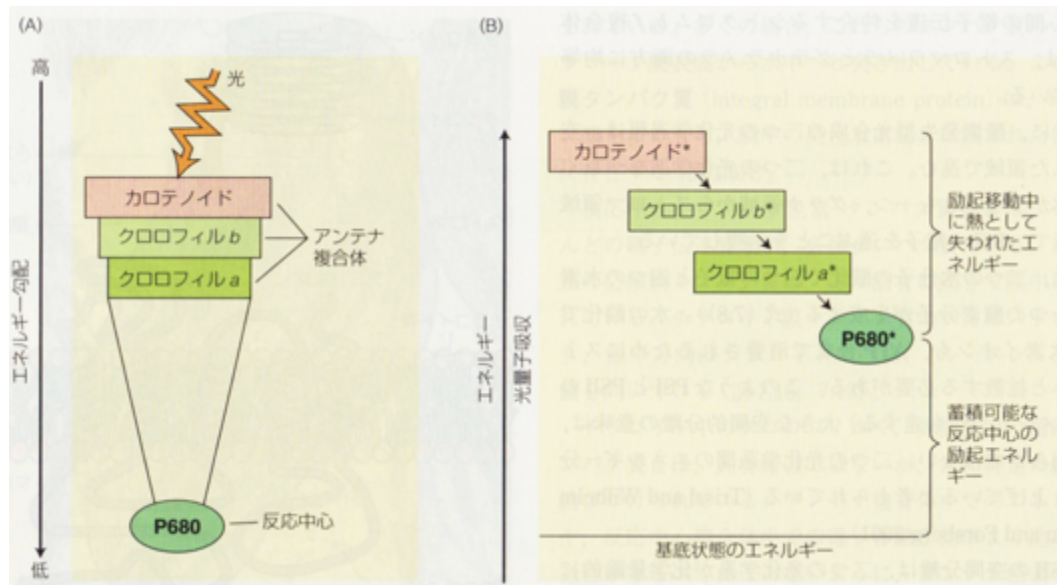


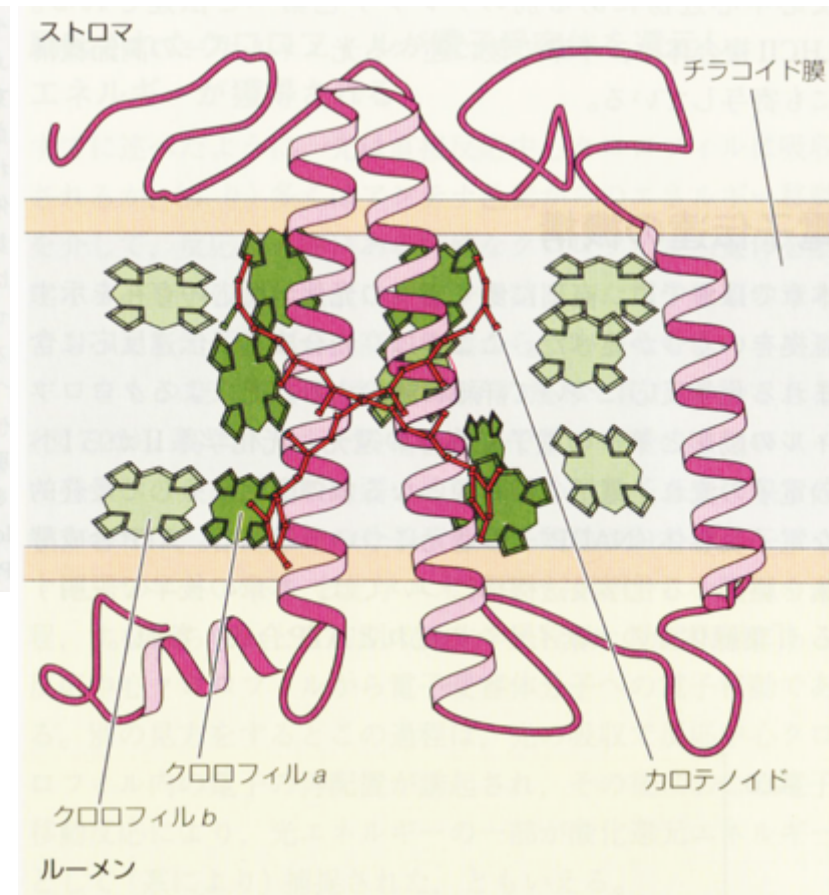
図 4.6 光合成に関連する色素分子

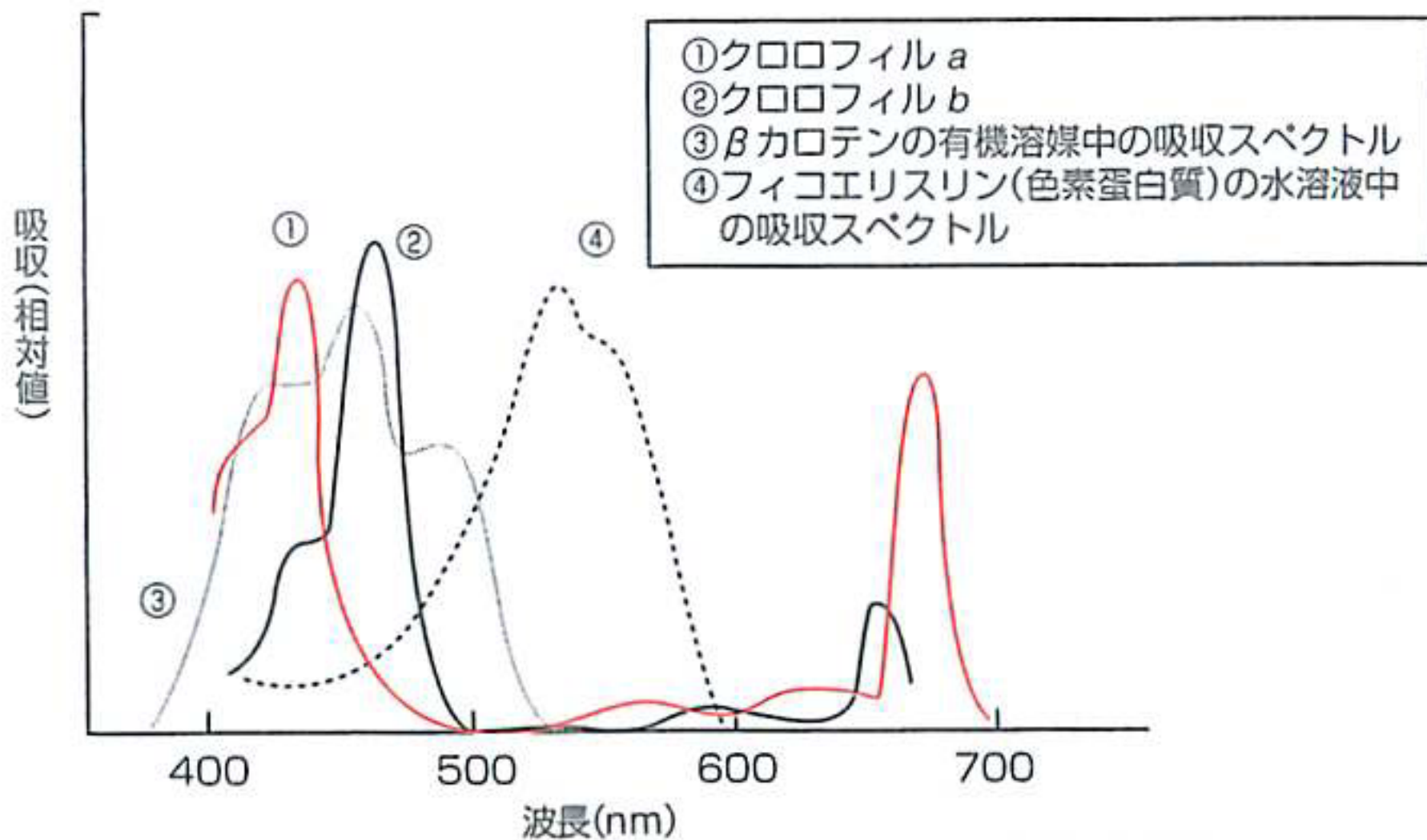
(a) クロロフィルは4つのポルフィリン(porphyrin)が環状構造をとったテトラポルフィリン環の中心に Mg が配位した色素で、側鎖として長い炭化水素鎖をもち、脂溶性のチラコイド膜に固定されやすくなっている。テトラポルフィリン環の側鎖の違いにより区別されるクロロフィル *a* やクロロフィル *b* などのいくつかのクロロフィル分子が存在する。(b) 複数の二重結合をもつ直鎖状の炭化水素であるカロテノイドには、光合成の光捕集に利用される β カロテンやキサントフィル(xanthophylls)などがある。(c) 開環構造のテトラピロールであるビリン色素は、シアノバクテリアや紅藻で光捕集に使われる。

クロロフィルはアンテナタンパク質(LHC)と複合体を作り、チラコイド膜に結合している



アンテナで吸収された光エネルギーは
効率よく反応中心のchlorophyll(P680)に
受け渡されて励起状態になる





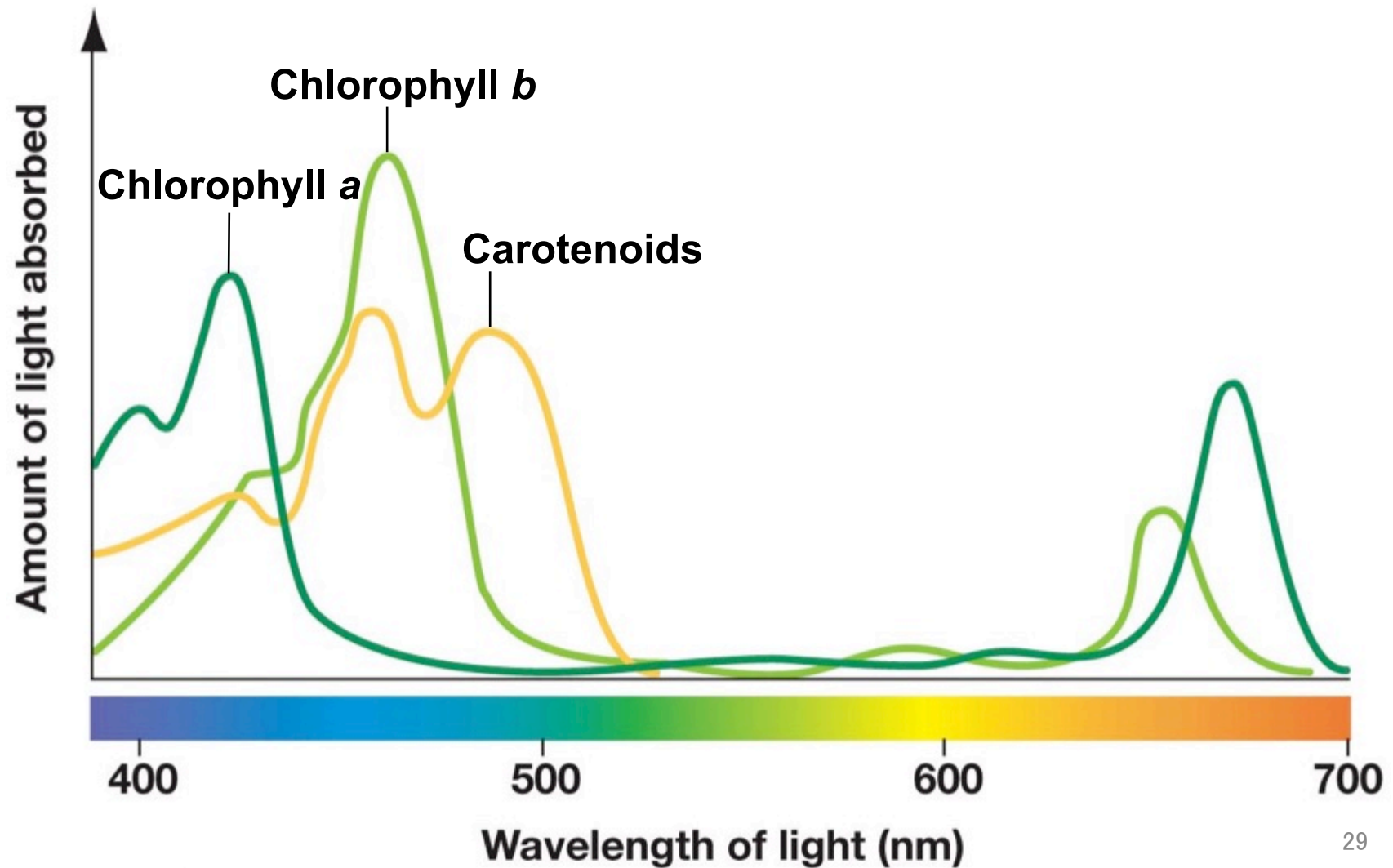
紫外光

可視光

赤外光

光合成に最も効率よく使われる光は青と赤の波長である

(a) Different pigments absorb different wavelengths of light.



4.7 2つの光化学系と光電子伝達

4.8 ATPの合成

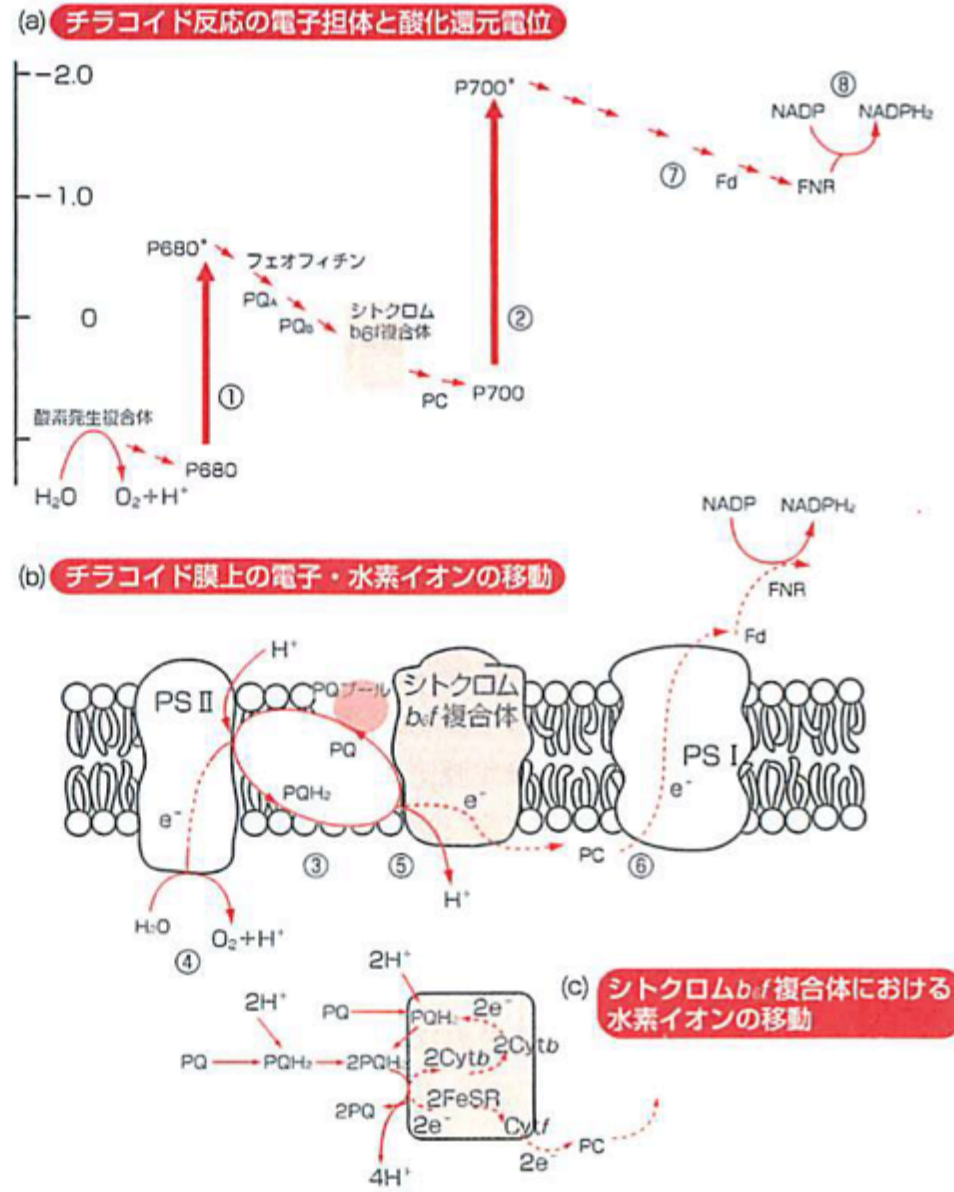
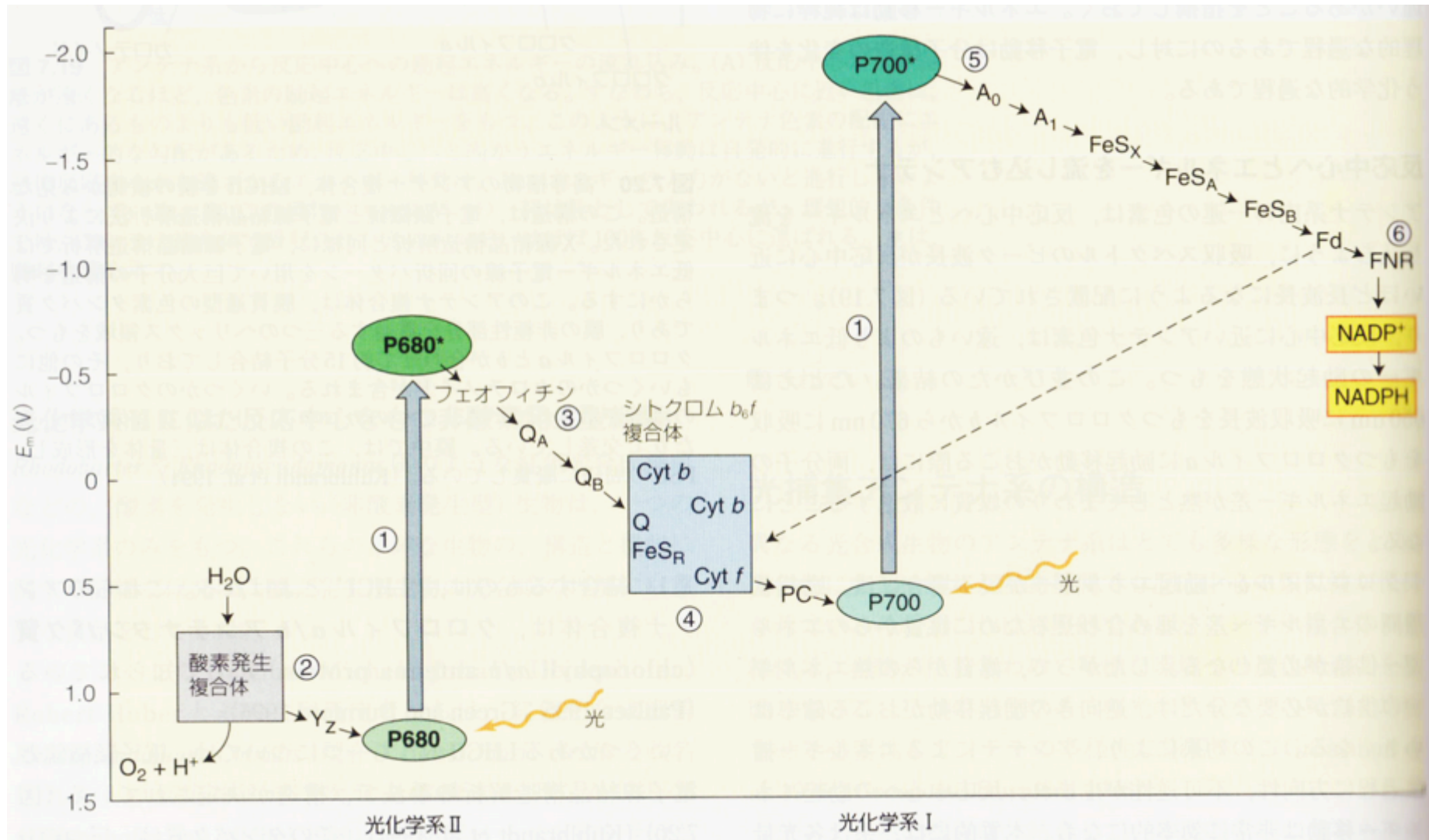


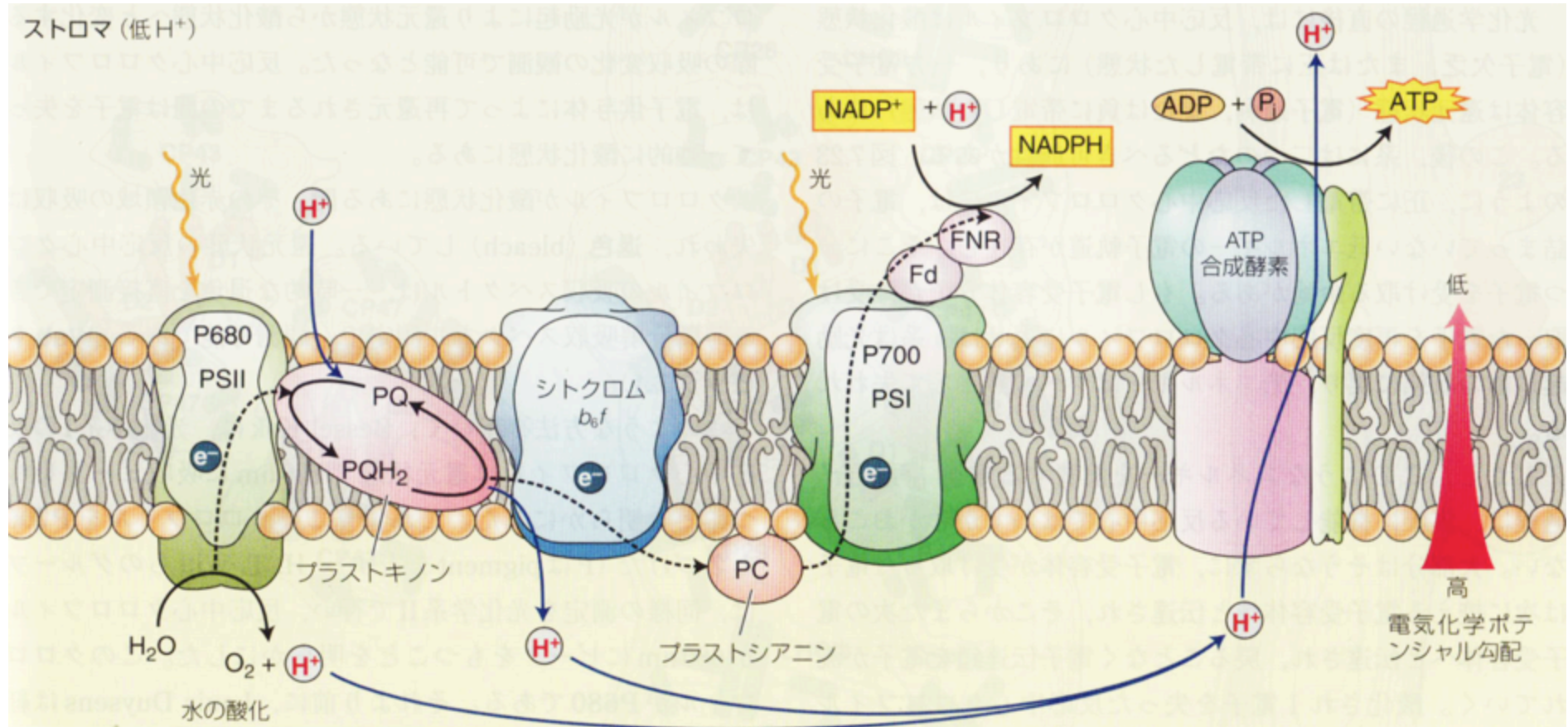
図 4.8 チラコイド反応

(a) Z スキーム〔酸素発生型光合成生物の電子担体を電子の受け渡し順と酸化還元電位 E_m (V) で並べた図〕。(b) チラコイド膜上の電子と水素イオンの移動。3 種類の複合体 (PS II, シトクロム *b₆f* 複合体, PSI)。(c) シトクロム *b₆f* 複合体における電子の流れ。FeSR-Cyt *f* ルートと Q サイクルが存在する。

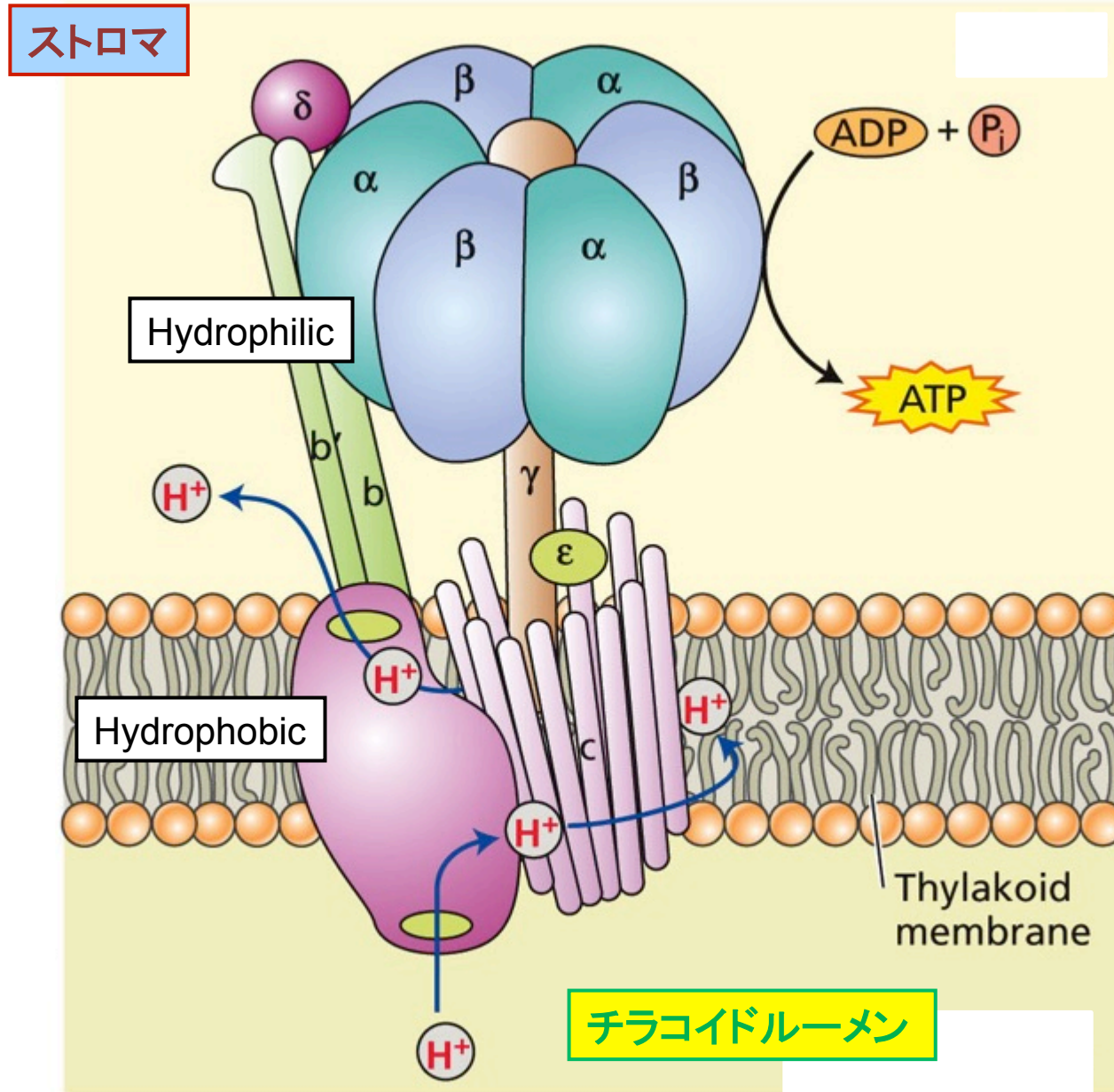
酸素発生型光合成の電子伝達はZ型の直線的でZスキームと呼ばれる



電子伝達によりプロトン勾配が形成されNADPHが合成される



ATP合成酵素はストロマチラコイドで働く



膜間で形成されたイオン勾配（プロトン勾配）を化学ポテンシャルとして、ATPを合成する（化学浸透説）

チラコイド膜のATP合成酵素は光合成電子伝達で形成されるプロトン勾配を駆動力としてATPを合成する（光エネルギーが化学エネルギーへと変換される）

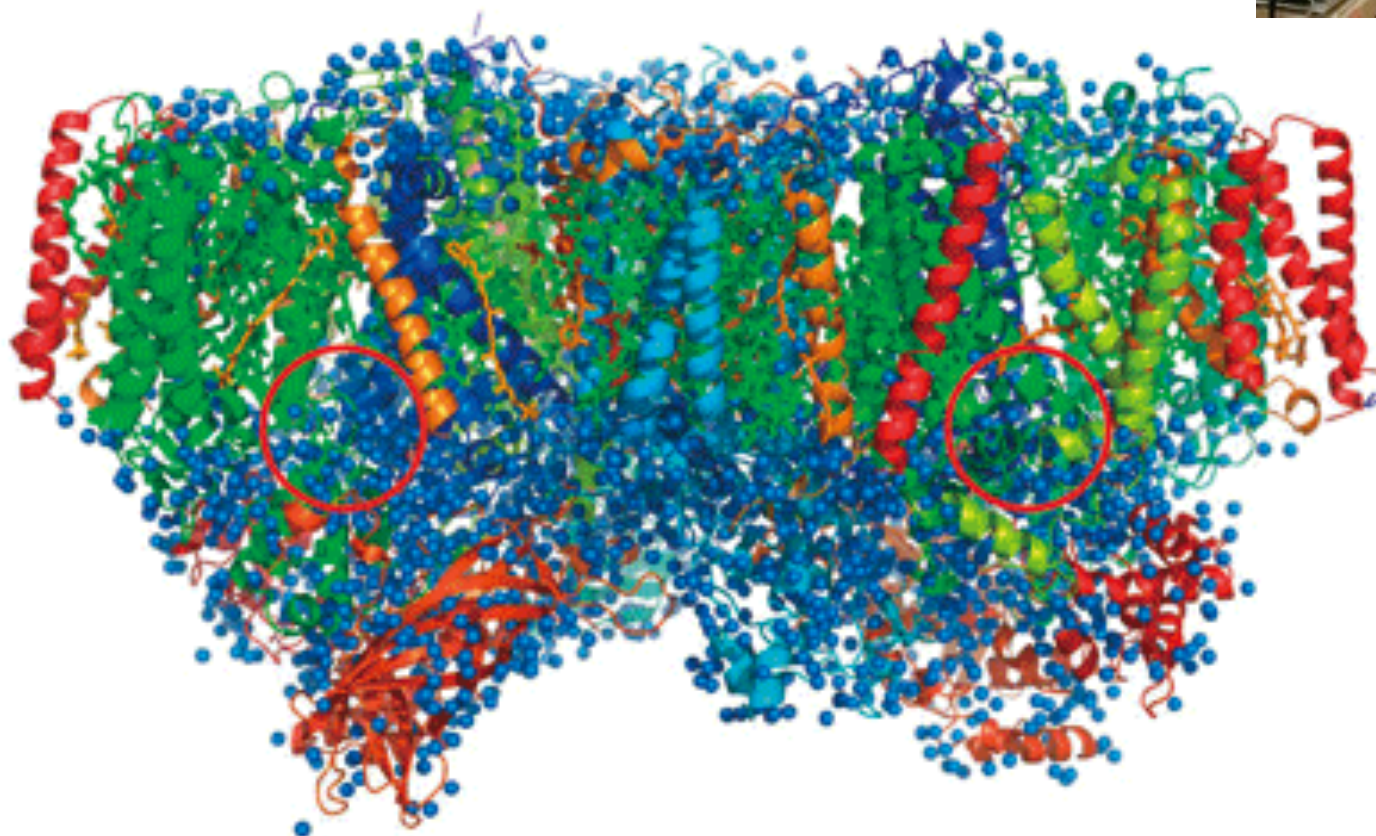
ATP合成酵素は電子を駆動力にしたモーター

光合成装置の構造解明はかなり進んでいる

光化学系とアンテナの超分子構造を解析する

Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II at a resolution of 1.9 Å

Yasufumi Umena^{1,†}, Keisuke Kawakami^{2,†}, Jian-Ren Shen² & Nobuo Kamiya^{1,†}

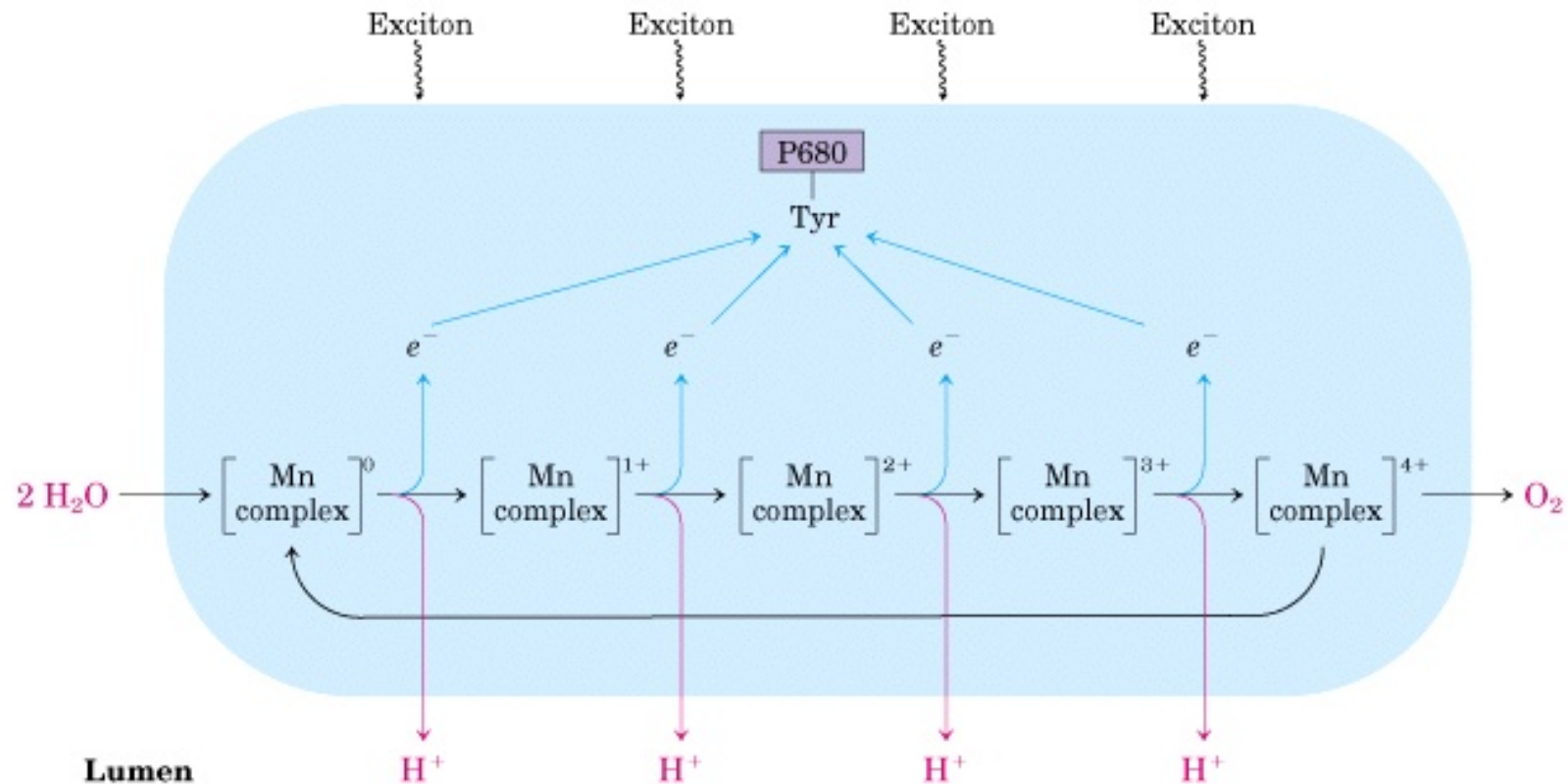


神谷信夫先生(大阪市大)



沈建仁先生(岡山大学)

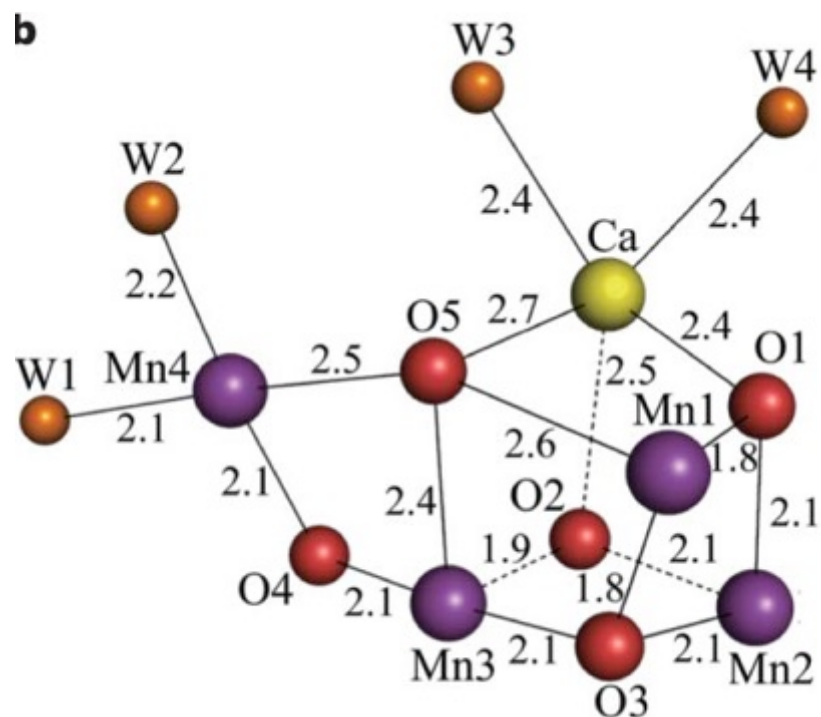
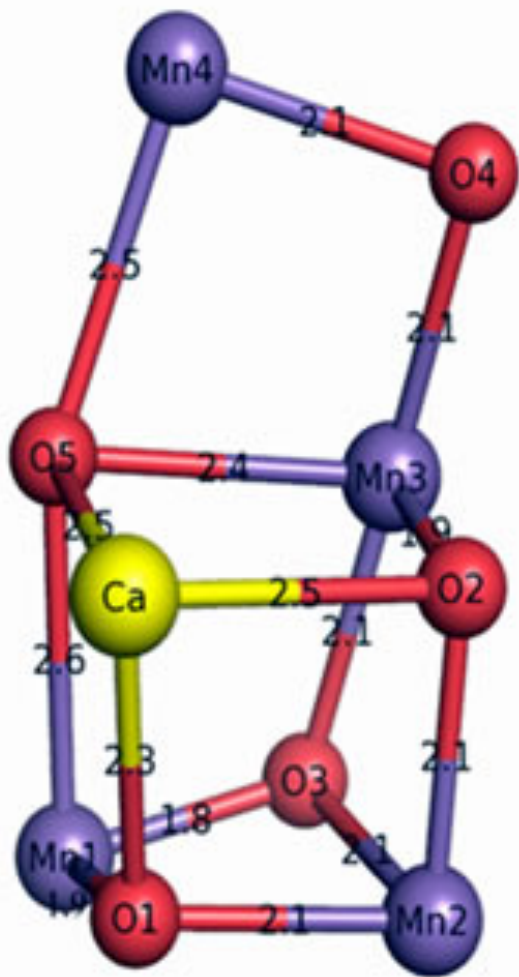
水分子の分解はマンガンクラスターで起こり、4つの光子による素反応を経て水分子が分解され酸素が発生することがわかっていった



- $2H_2O \rightarrow 4H^+ + 4e^- + O_2$
- 4 photons required

水分子を分解するマンガンクラスター (Mn₄CaO₅)

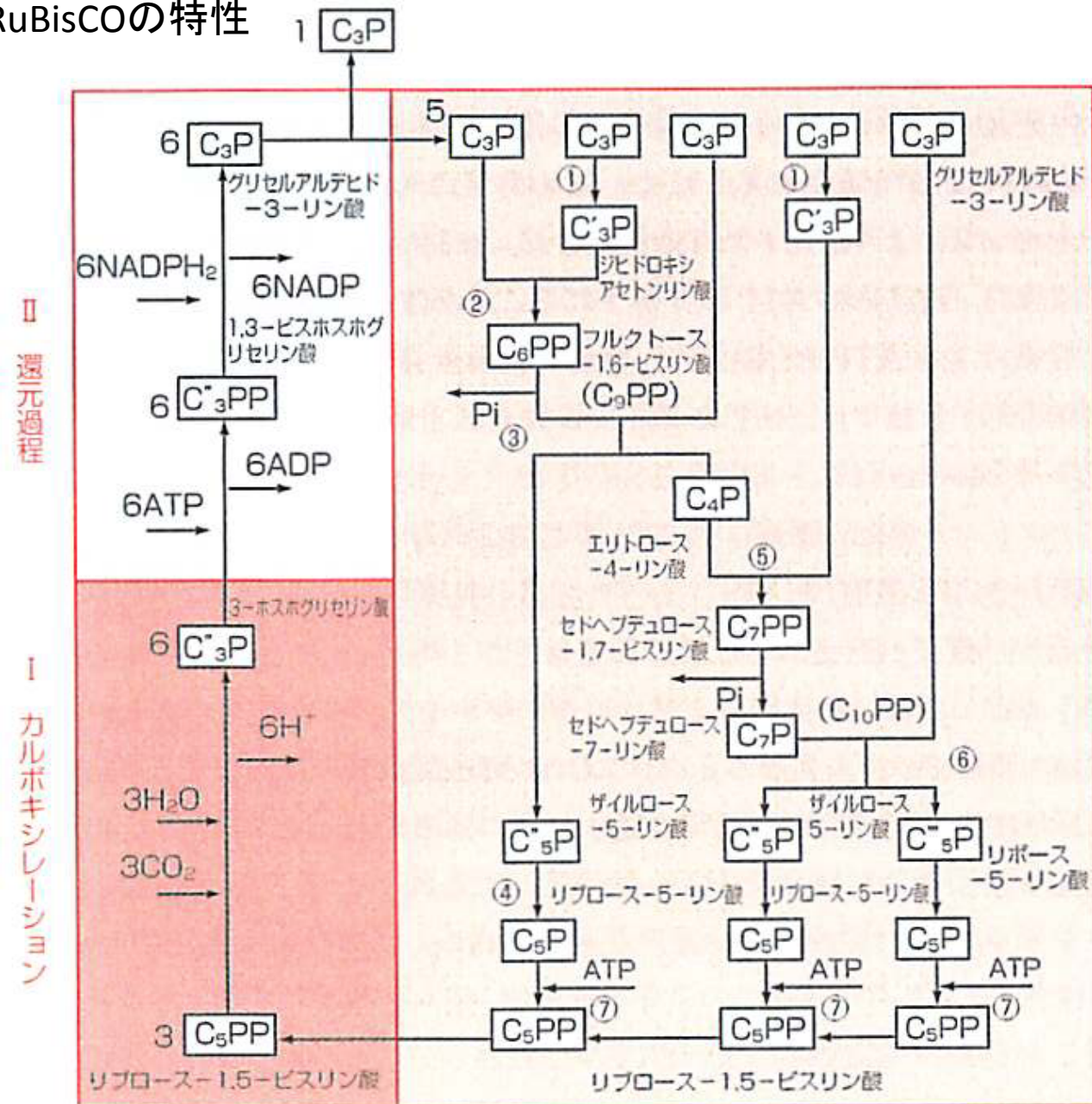
“歪んだ椅子”構造



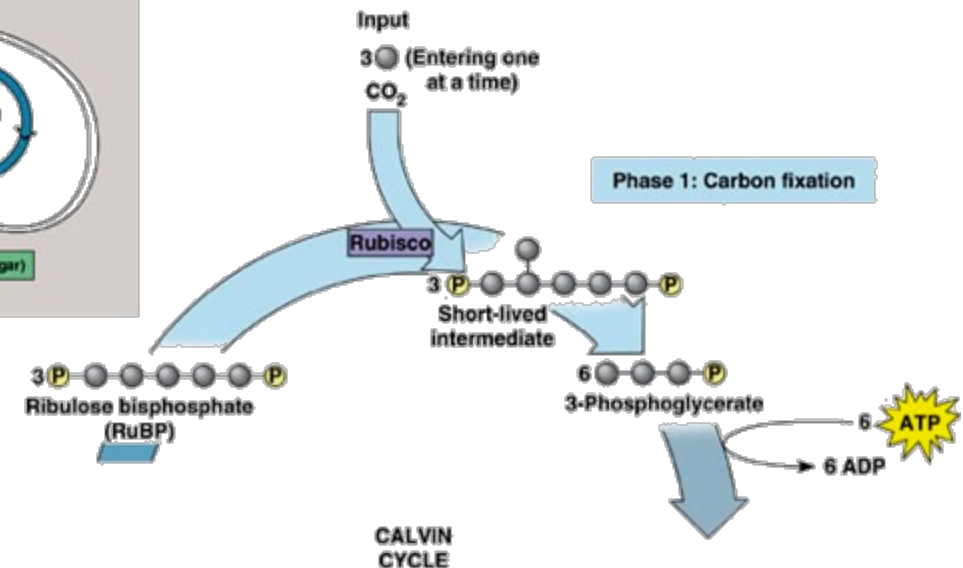
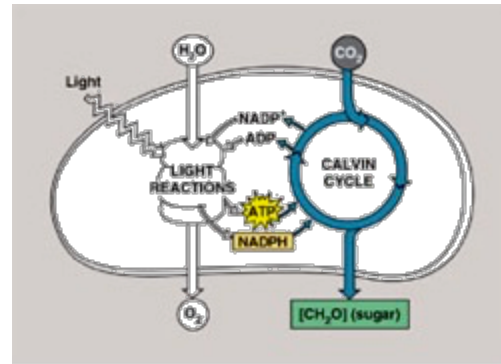
水分子の配置まで明らかにできる高解像解析により水分解の触媒装置が明らかになった

4.9 ストロマ反応

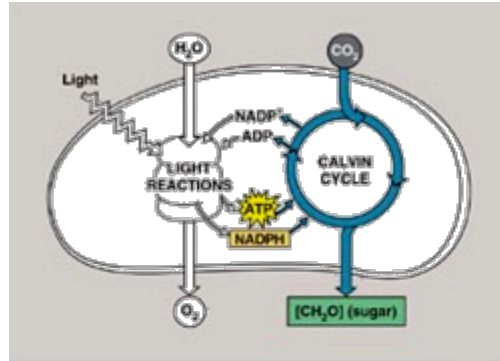
4.10 CO₂環境の変化とRuBisCOの特性



カルビンベンソン回路には3つのステップがある



- #1 – ルビスコによる炭素の固定 (Carbon fixation)
- CO₂ が5炭糖 (5-C)に取り込まれる
- 5-C = ribulose biphosphate (RuBP) - enzyme: Rubisco
- 6-C は不安定であるため速やかに2分子の3炭糖 (3-ホスホグリセリン酸)になる

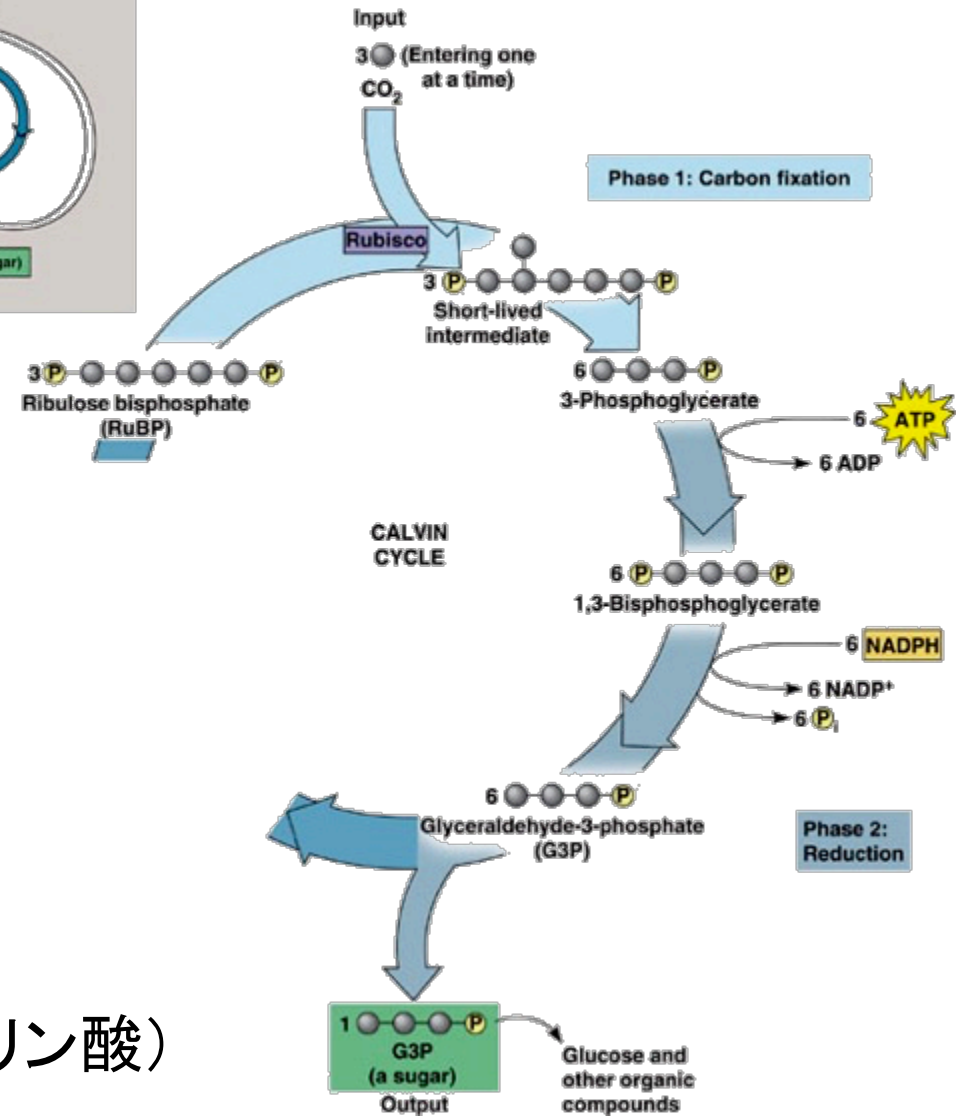


- #2 – 還元的反応

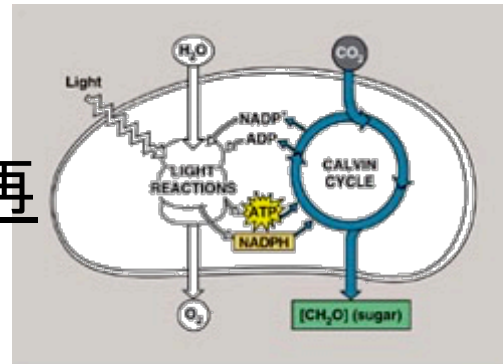
- 3-C の還元

- ATPとNADPHが利用される

- G3P(グリセルアルデヒド-3-リン酸)の生成



• #3 – C受容体の再生



• 多段階反応を経て

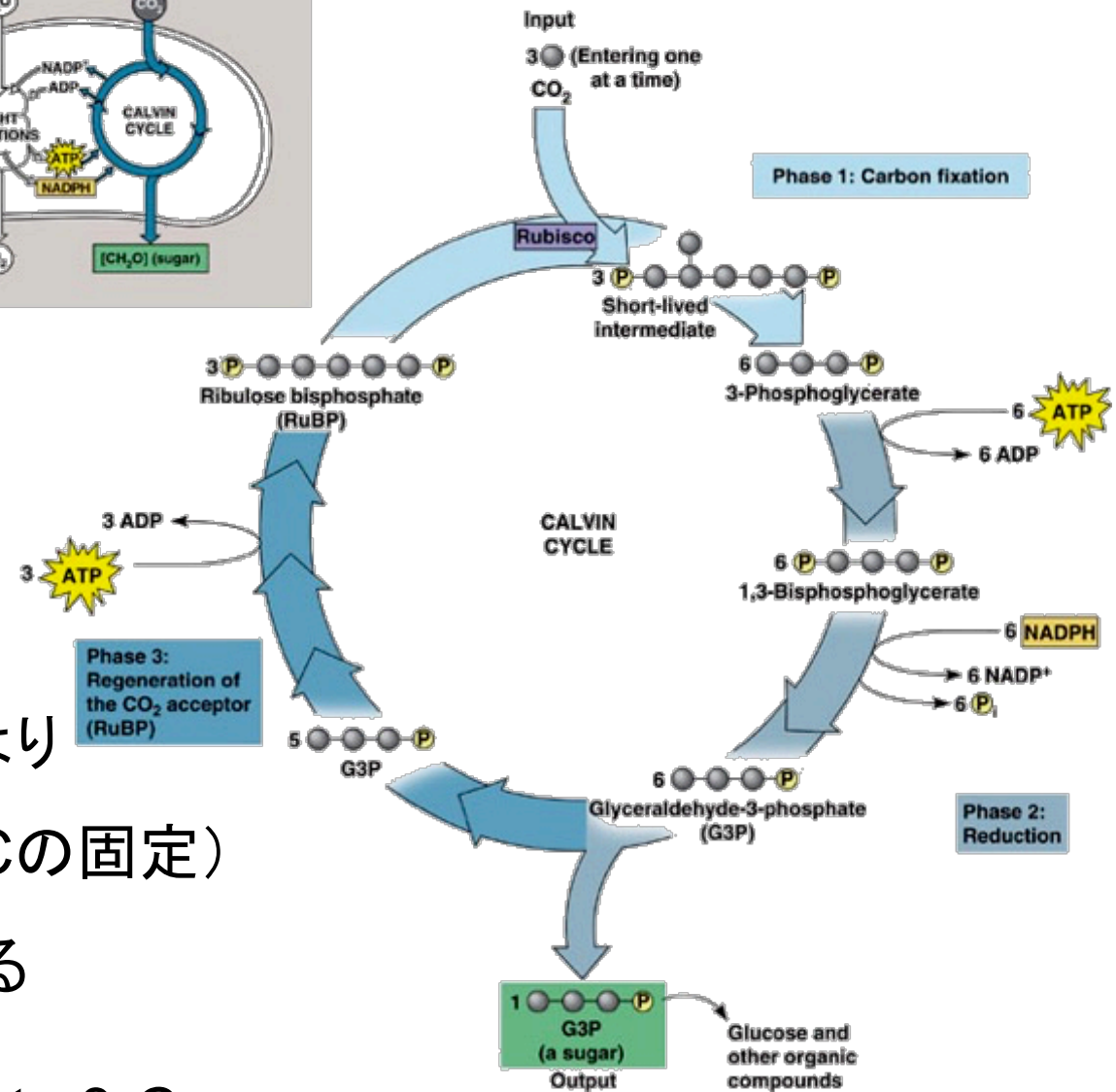
5 G3P → 3 RuBPが
生成される

回路が1回まわることにより

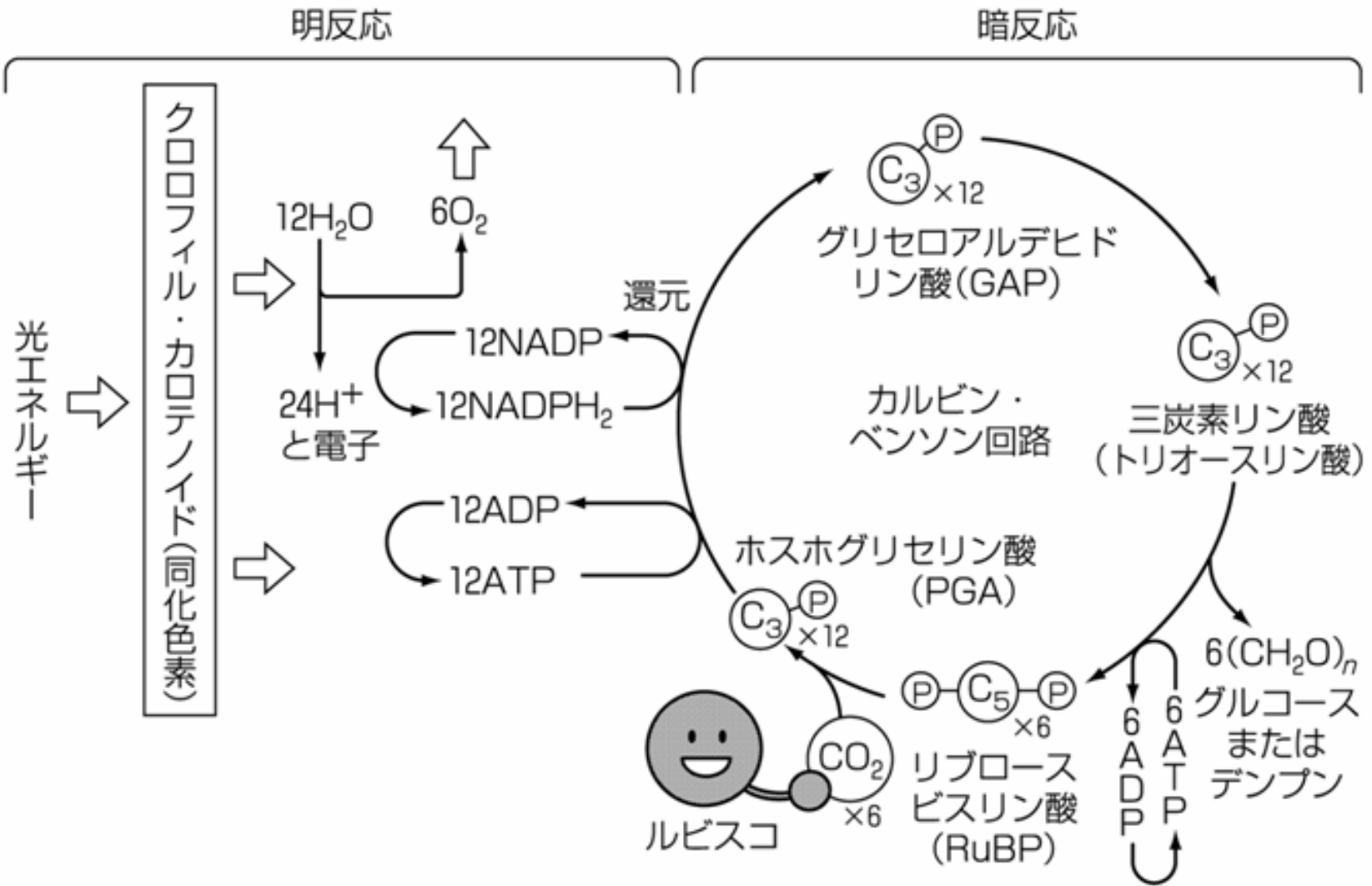
G3P 1分子が合成され(Cの固定)

RuBP 3分子が再生される

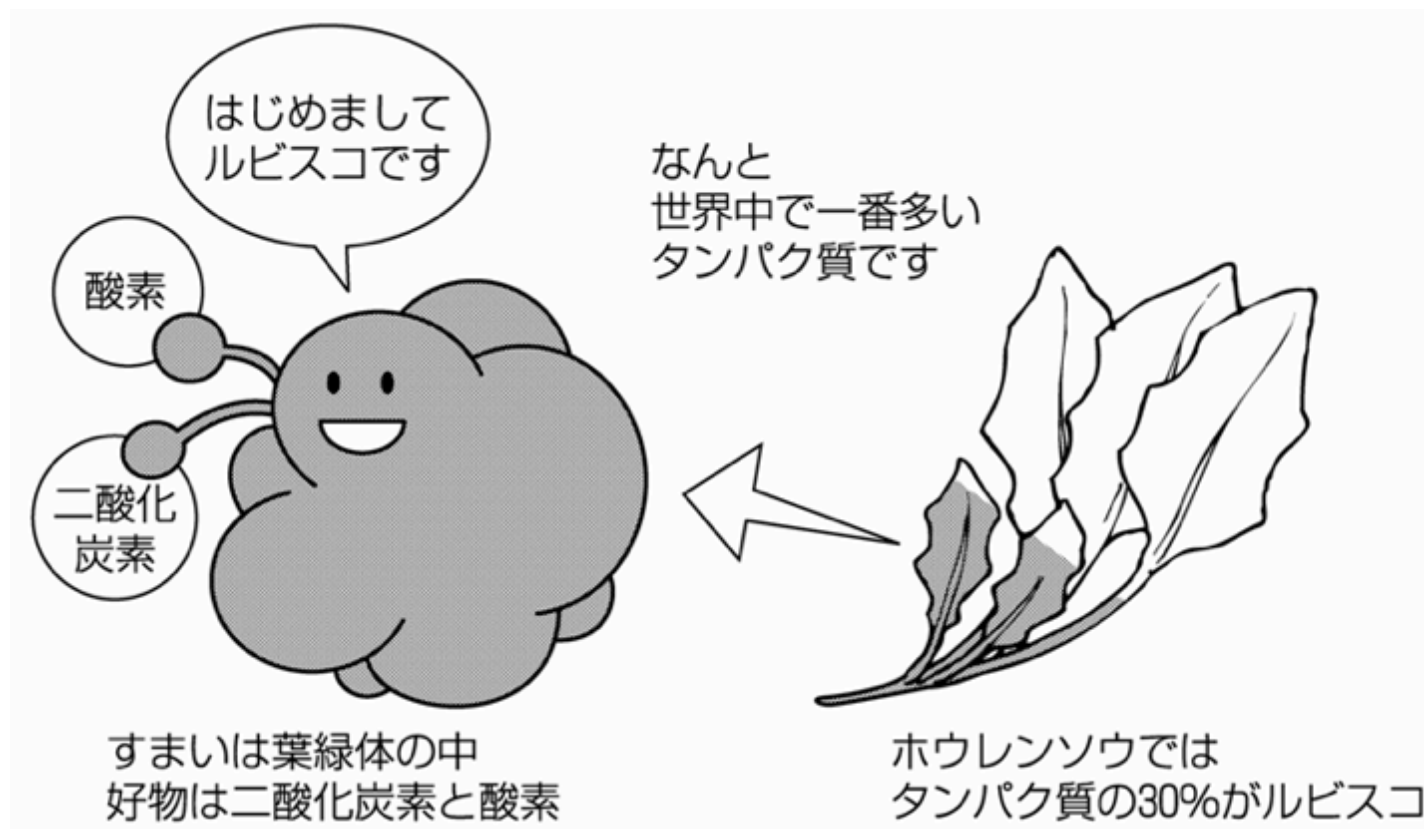
• C₃植物 → CO₂ fixed into 3-C



光合成のチラコイド反応(明反応)とストロマ反応(暗反応)



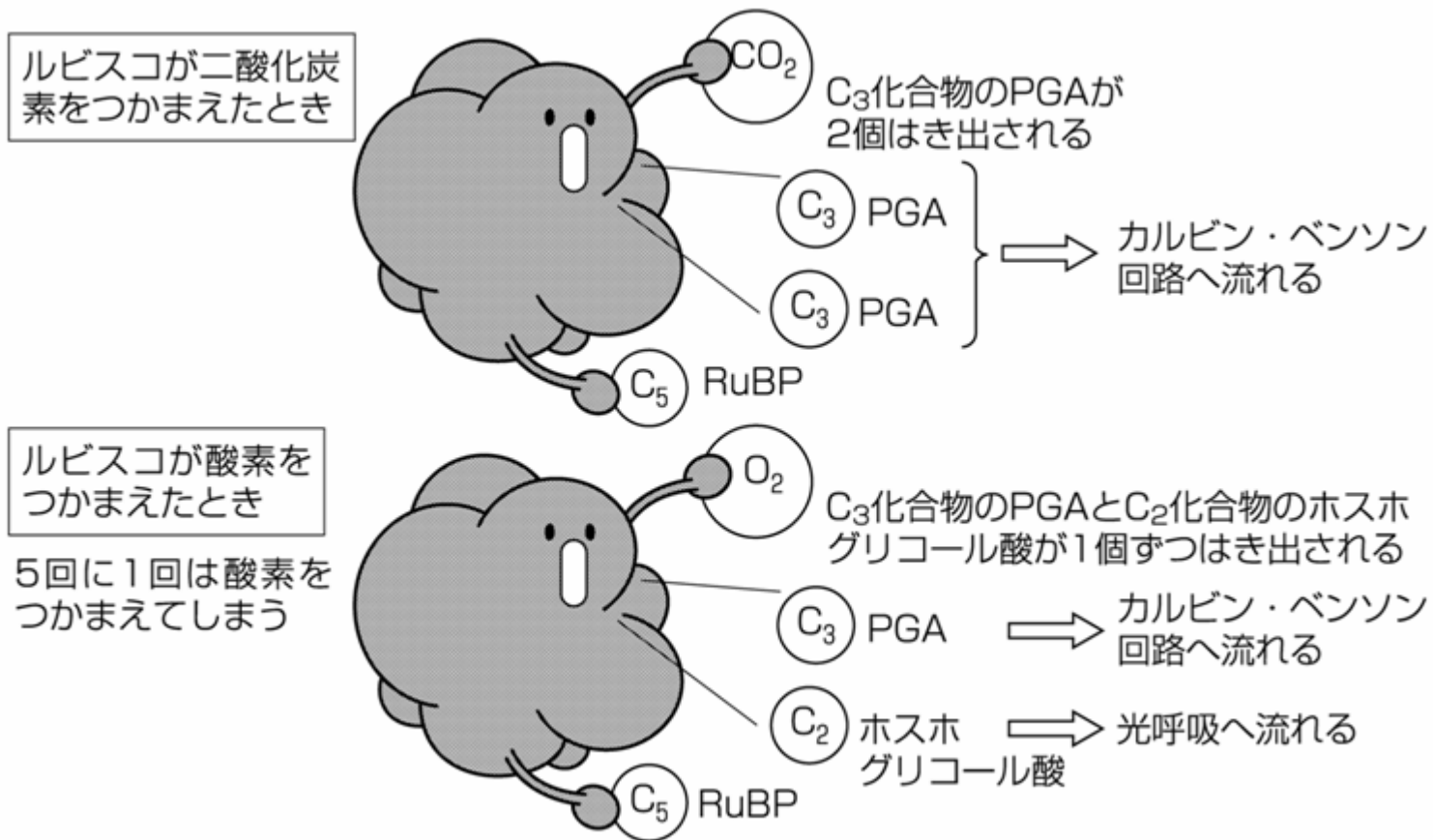
地球上に最もたくさん存在する酵素ルビスコ



ルビスコは地球上で最も効率の悪い酵素→そのためにたくさん作る必要がある

→二酸化炭素だけでなく酸素も基質にしてしまう

ルビスコが二酸化炭素または酸素をつかまえると...



4.11 光呼吸

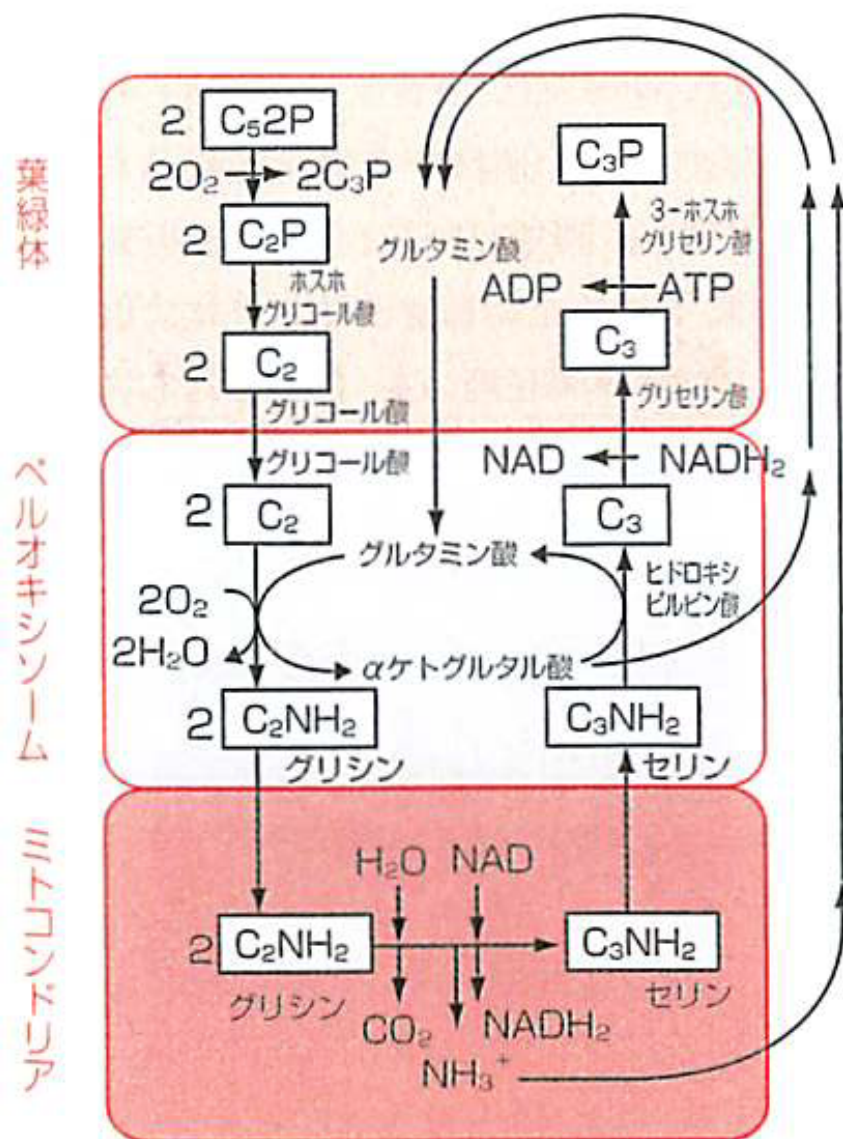


図 4.10 C₂ 回路

葉緑体ストロマで生じたホスホグリコール酸(C₂P)は脱リン酸化され、グリコール酸(C₂)となる。グリコール酸はペルオキシソームへ運ばれ、オキシダーゼにより酸化されてグリオキシル酸と過酸化水素を生じる。生じた過酸化水素はカタラーゼにより H₂O と O₂ になる。一方、グリオキシル酸はトランスアミラーゼにより、グルタミン酸からアミノ基を転移されて、グリシン(C₂NH₂)となり、ミトコンドリアへ運ばれる。ミトコンドリアでは2分子のグリシンと NAD から1分子のセリン(C₃NH₂)と CO₂, NADH₂, NH₃⁺が生ずる。生じたセリンは再びペルオキシソームへ戻り、トランスアミラーゼによりアミノ基が転移され、ヒドロキシビルビン酸が生じ、さらに、NADH₂ により還元されてグリセリン酸(C₃)が生じる。グリセリン酸は葉緑体へ運ばれてリン酸化され3-ホスホグリセリン酸(C₃P)となり、再びストロマ反応で利用される。

4.12 C_4 炭素回路

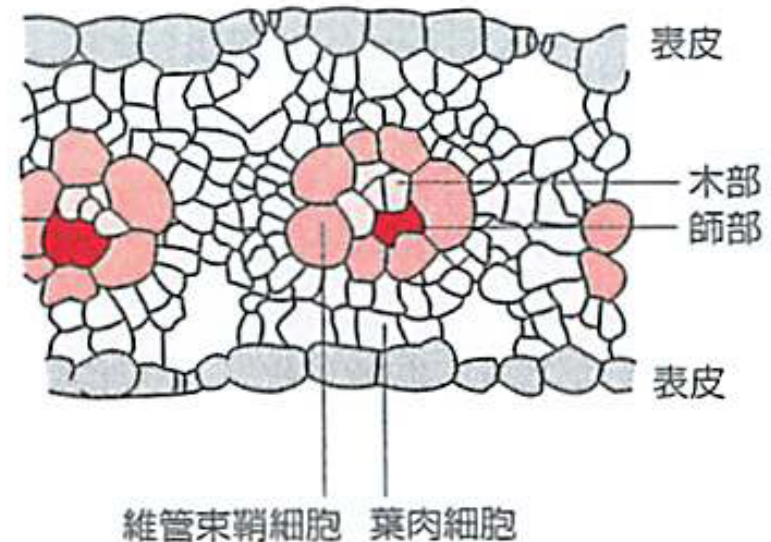


図 4.11 クランツ構造

C_3 植物の葉の構造(図 4.3)とは大きく異なる。

サトウキビやトウモロコシを調べてみると、最初に CO_2 が取り込まれるのがカルビン回路ではなくリンゴ酸などの C_4 化合物であることがわかった

クランツ構造を持った植物では、ルビスコの効率を上げるために、葉の中で CO_2 を濃縮する C_4 回路が働いている。

CO_2 を濃縮できると、ガス交換の影響を抑えることができるので、強光に強く、乾燥にも強くなる。

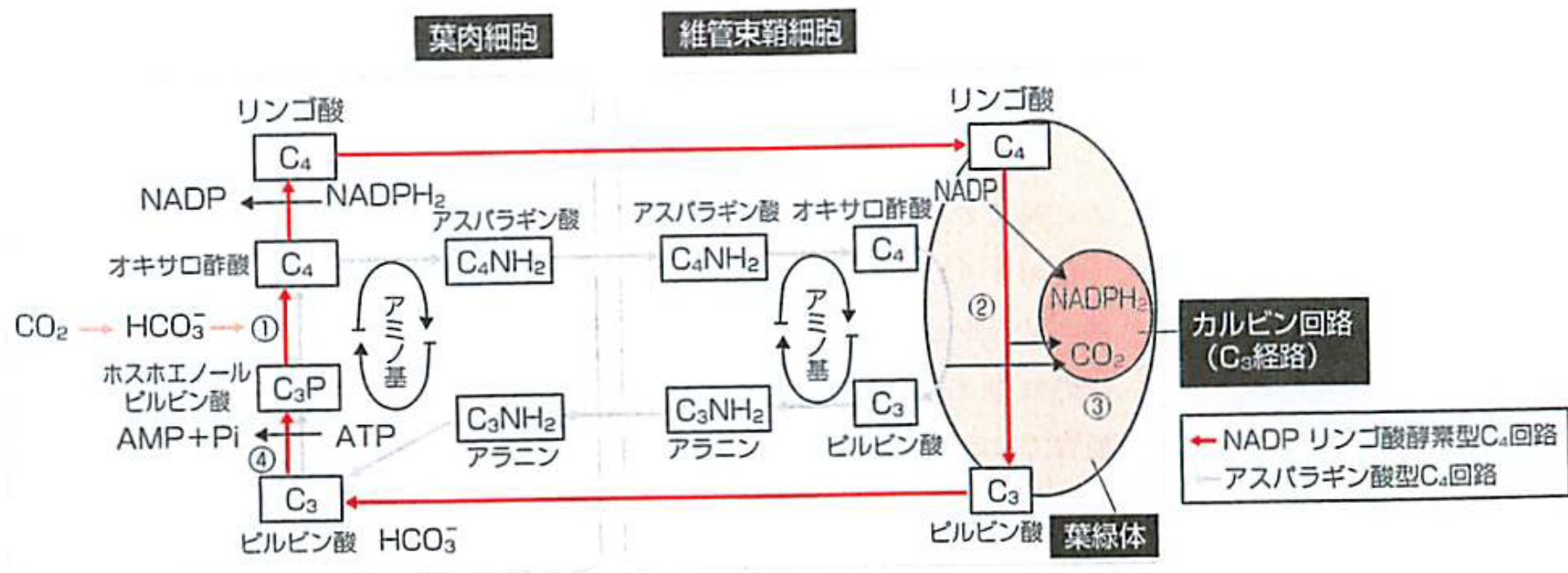
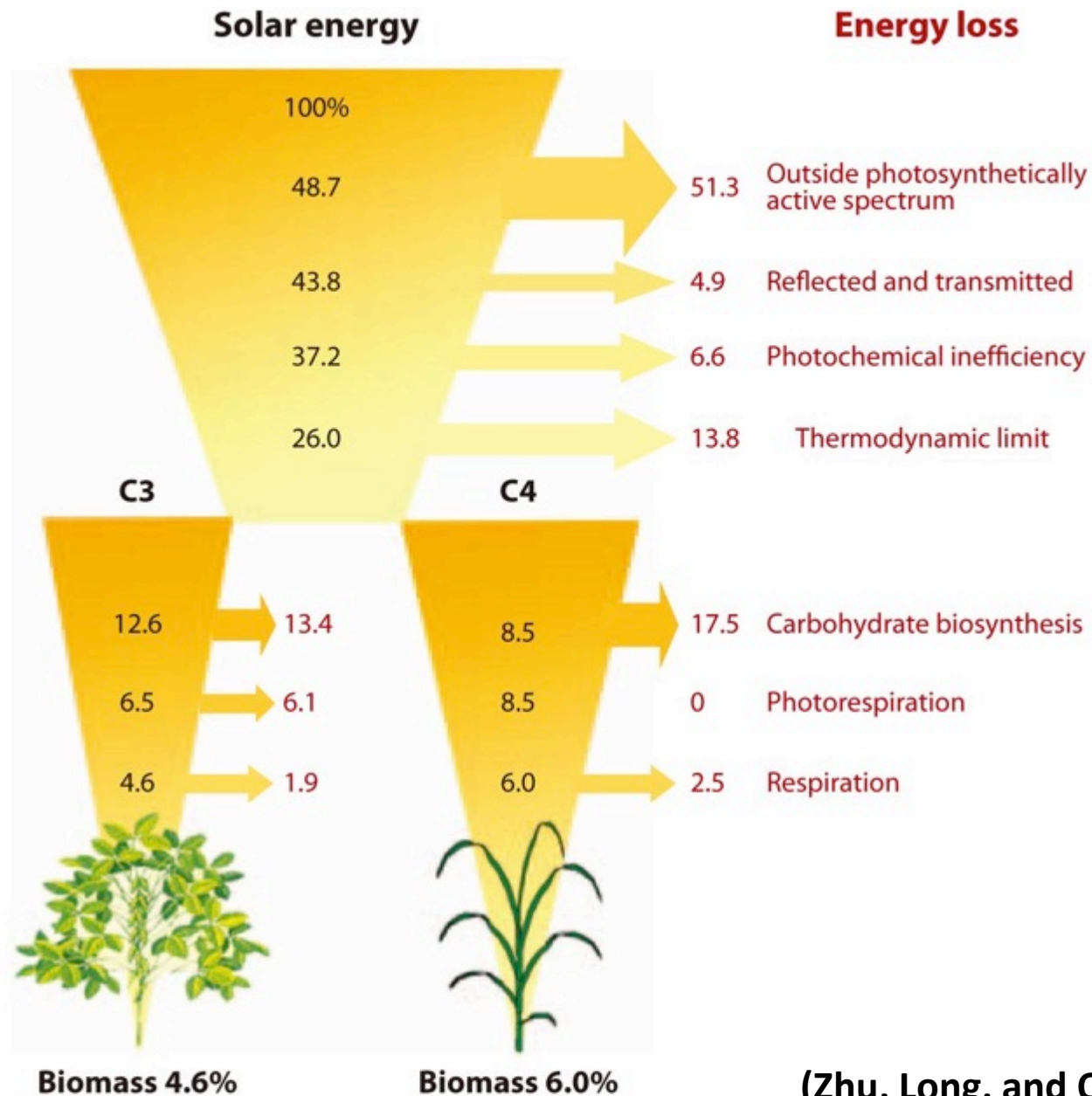


図 4.12 NADP リンゴ酸酵素型 C₄ 回路とアスパラギン酸型 C₄ 回路

光合成における光エネルギーの利用効率(太陽光の全スペクトル)



エネルギー利用効率は最大値を推定

自然環境において効率低下の主要因は光阻害である

(Zhu, Long, and Ort, Annu. Rev. Plant Biol., 2010)

4.13 CAM植物

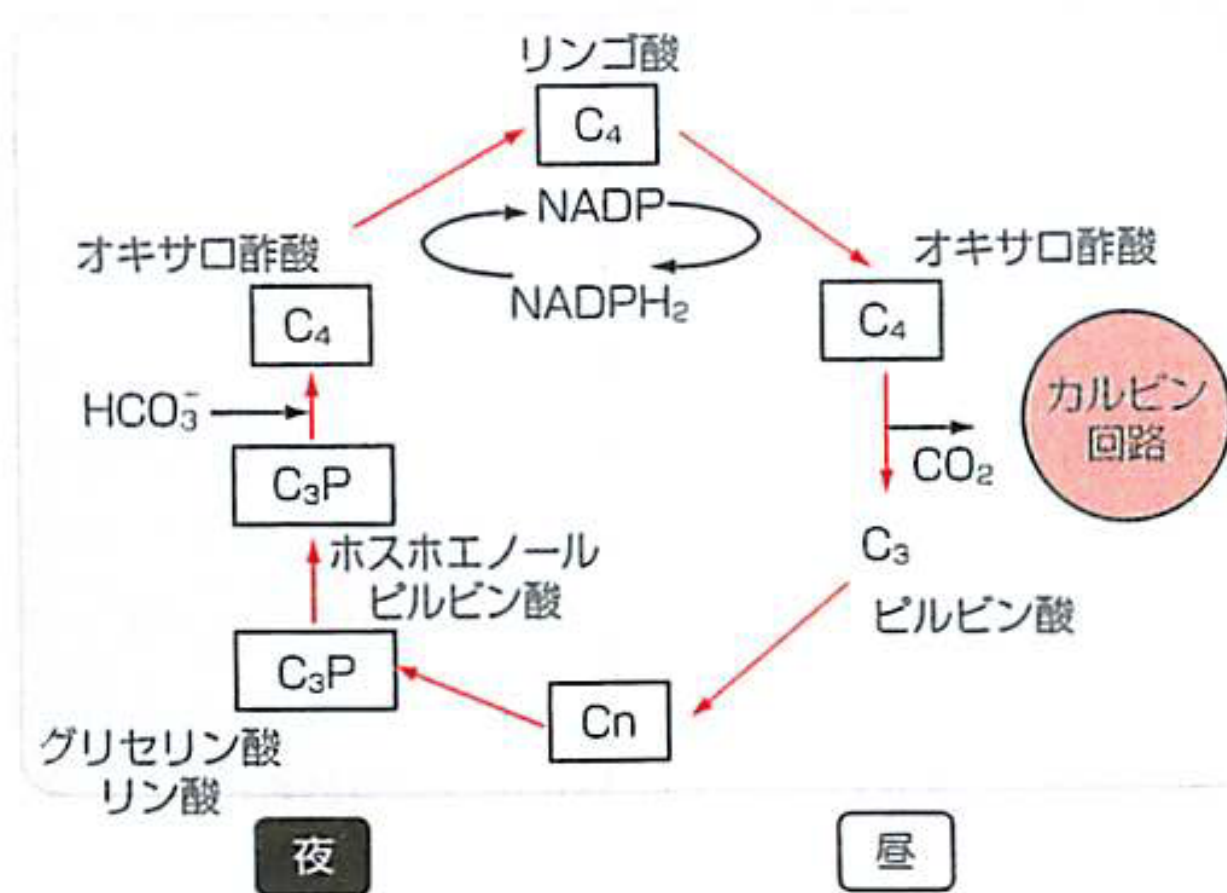
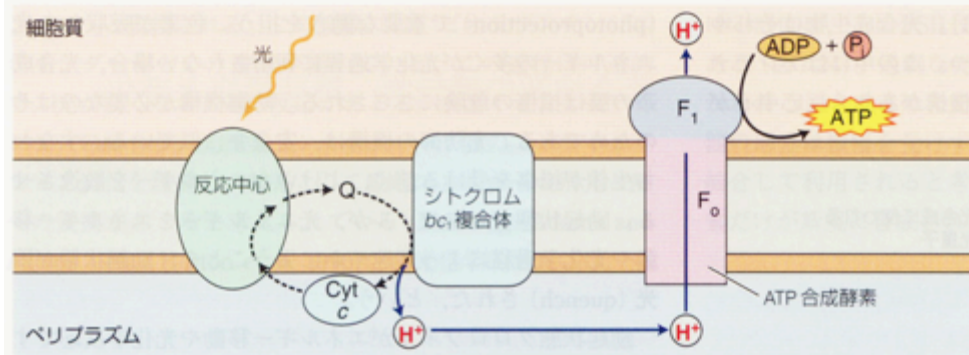


図 4.13 CAM 光合成

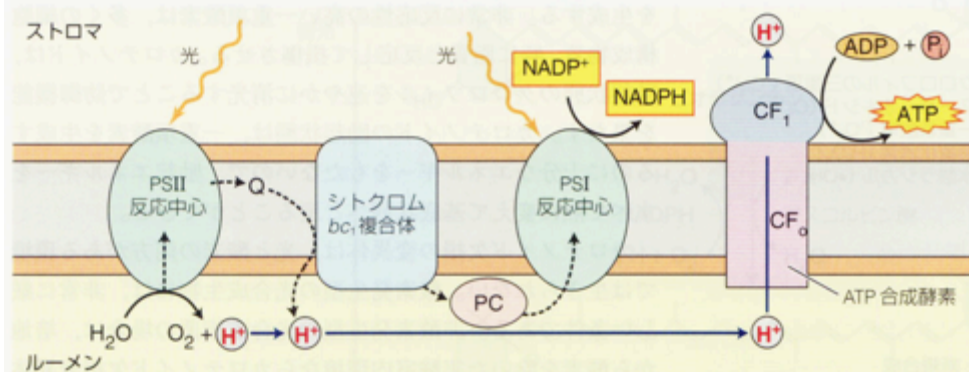
練習問題

- 1** 高等植物の光合成では、2つの光化学系が直列に並んで反応することが知られている。それを明らかにした実験的根拠をまとめなさい。
- 2** 光合成は、いまだ進化の途上にある反応系と考えられている。陸上植物の行う光合成系が、陸上環境に十分に適応できていない点はどのようなものをまとめなさい。
- 3** ミトコンドリアでATPを合成する酸化的リン酸化の過程と、葉緑体でATPを合成する光リン酸化の過程とを比較して、共通する点と異なる点をまとめなさい。

(A) 紅色光合成細菌



(B) 葉緑体



(C) ミトコンドリア

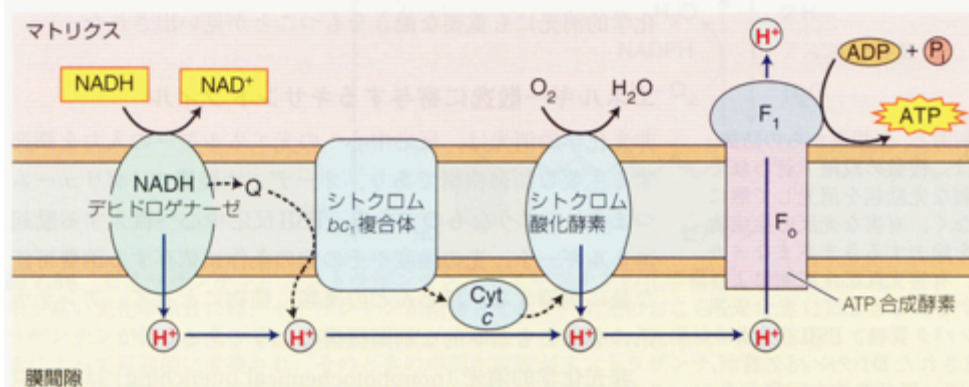


図 7.34 細菌、葉緑体、ミトコンドリアに見られる、光合成系と呼吸系の電子伝達系の類似性。三つの電子伝達系すべてで、水素イオン輸送が連動しており、水素イオン駆動力 (Δp) を生み出している。水素イオン駆動力のエネルギーにより、ATP 合成酵素で ATP が合成される。(A) 紅色光合成細菌の反応中心 (RC) は、循環型の電子伝達を行い、シトクロム bc_1 複合体の作用により水素イオン濃度勾配を作り出す。(B) 葉緑体では、非循環型の電子伝達が働き、水を酸化し NADP $^+$ を還元する。水素イオンは、水の酸化とシトクロム b_6f での PQH $_2$ の酸化により生じる。(C) ミトコンドリアでは、NADH が酸化されて NAD $^+$ を生成し、酸素が還元され水になる。水素イオンは、NADH 脱水素酵素、シトクロム bc_1 複合体、シトクロム酸化酵素という酵素複合体の作用によって輸送される。三つの系に見られる ATP 合成酵素の構造は、かなり類似している。