

## 光合成生物の光環境適応に関わる細胞内レドックス

田中 謙也<sup>1</sup>・中西 周次<sup>2\*</sup>

細胞内では電子移動を伴う酸化還元反応が絶えず起こっており、生命活動を支えている。中でも光合成は、多数の酸化還元反応によって、太陽光エネルギーが生命活動に利用可能なエネルギーに変換される重要な過程である。光エネルギーは水から取り出された電子を励起して、NADPHやATPの生成を駆動し、最終的にはそれらを使って二酸化炭素が有機物へと固定化される。細胞内の電子フラックス量は光の強度に依存するため、光合成生物の細胞内の酸化還元（レドックス）状態や代謝状態は光環境に大きく左右される。自然界の光環境は時々刻々と変化し、光合成生物にとっていつも最適な光強度にあるとは限らない。それゆえ、光合成生物には光環境の変化に応じて光合成や代謝を調節する動的機能が備わっているが、このような調節機構を動かせるためには、まずは光環境の変化を感じとらねばならない。

目や脳がない光合成生物は、細胞内レドックス状態変化を一つのパラメーターとして利用し、光環境を「見て」いることが知られている。たとえば、システイン残基のSH基は酸化されると、他のシステイン残基のSH基とS-S結合を形成する。S-S結合は還元されると開裂しS-H基に戻る。こうしたS-S結合の生成と開裂に応じてタンパク質の構造は大きく変化する。言い換えれば、S-S/SH対のレドックス状態に依存したタンパク質の構造変化を介して、そのタンパク質での反応活性が調節される。具体的には、二酸化炭素の固定に重要な光合成代謝経路であるカルビンベンソン回路のいくつかの酵素活性は、SH基のレドックス状態によって制御されることが、シアノバクテリアから高等植物に至る光合成生物において広く知られている<sup>1)</sup>。加えて、タンパク質に限らず、グルタチオンのようなSH基を有するペプチドのレドックス状態も光合成機能に幅広く作用することが報告されている<sup>2)</sup>。

S-S/SH対とは別の例として、プラストキノン（PQ）プールのレドックス状態を通じた遺伝子発現の制御が知られている<sup>3)</sup>。PQプールはチラコイド膜内の光化学系IIと光化学系Iの間の電子伝達をつなぐPQ分子の総称である。PQプールは光が強いとより還元的になり、光が弱いとより酸化的事になることから、光合成反応に対する光環境の最適具合がPQプールのレドックス状態に反映されると考えられる。

光合成生物は概日時計（体内時計）を使って昼夜の光環境変化を予測し、光合成や代謝を先んじて調節することで、周期変動環境に適応していることが知られている。概日時計がその効果を発揮するためには、体内の時間を外界の昼夜サイクルに合わせる必要がある。この重要性は我々が海外へ行った際に時差ボケに苦しむことを考えるとイメージしやすい。環境中の光合成生物は、季節による昼夜の長さの変動や日中の不規則な環境変動に常にさらされるため、シグナルによって昼夜を絶えず認識し、体内時計の時刻合わせをしている。シアノバクテリアにおいては、キノンのレドックス状態がこの役割を担うと報告されている。シアノバクテリアの概日時計はKaiA、KaiB、KaiCという3つの時計タンパク質から構成される。Kimらは酸化型キノンがKaiAと結合すると時計タンパク質によって生み出されるリズムの位相がリセットされることを*in vitro*の実験系にて示した<sup>4)</sup>。還元型キノンではリセットが起きないことから、キノンのレドックス状態が概日時計を直接制御していると考えられる。

以上のように、光合成生物は、光環境に応じて変化する細胞内のS-S/SH対やキノンのレドックス状態を巧みに利用し、カルビンベンソン回路や概日時計を調節している。一方で、光合成生物の細胞内レドックス状態を人為的に制御し、これらの環境適応機能を逆手に取る試みがなされている。たとえば小川らは、酸化型グルタチオンを植物へ与えることで光合成能やバイオマス量が大幅に増加したことを報告している<sup>2)</sup>。また、Luらは上述したシアノバクテリアのレドックス状態と概日時計の関係に注目し、細胞外部から細胞内レドックス状態を電気化学的に制御することで概日時計の位相を変化させることに成功している<sup>5)</sup>。今後、光合成生物の細胞内レドックス状態を介した光環境適応機構のさらなる解明は、食料や有用物質の増産のための技術につながる事が期待される。

- 1) Michelet, L. *et al.*: *Front. Plant Sci.*, **4**, 470 (2013).
- 2) 小川健一: *化学と生物*, **51**, 554 (2013).
- 3) Borisova-Mubarakshina, M. M. *et al.*: *Physiol. Plant.*, **166**, 181 (2019).
- 4) Kim, Y.-I. *et al.*: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **109**, 17765 (2012).
- 5) Lu, Y. *et al.*: *Angew. Chem., Int. Ed.*, **53**, 2208 (2014).

著者紹介 <sup>1</sup>大阪大学大学院基礎工学研究科物質創成専攻（博士後期）

<sup>2</sup>大阪大学太陽エネルギー化学研究センター（教授） E-mail: nakanishi@chem.es.osaka-u.ac.jp

生物工学 第98巻 第4号（2020）