

## 第9回 CO<sub>2</sub>濃縮機構

### ●講義の目的

C<sub>4</sub>植物と藻類のCO<sub>2</sub>濃縮機構について理解する。

### ●講義の要約

1. 植物は気孔開度を調節して、水の損失を抑えながら、CO<sub>2</sub>固定速度を高めようとしている。
2. 大気中のCO<sub>2</sub>がストロマのRubiscoまで達するまでには、気孔抵抗と内部抵抗を受ける。
3. C<sub>4</sub>植物では蒸散を抑えるため気孔開度を小さくしているが、CO<sub>2</sub>濃縮機構により、低濃度のCO<sub>2</sub>をジカルボン酸として維管束鞘細胞に移送し、Rubisco周辺のCO<sub>2</sub>濃度を高めている。
4. 水中におけるCO<sub>2</sub>の拡散抵抗は空気中の10<sup>4</sup>倍であり、ストロマ内での拡散を容易にするために、カーボニックアンヒドラーゼが存在する。
5. 藻類では細胞膜中のCO<sub>2</sub>ポンプとカルボキシゼームによる炭酸濃縮機構を働かせている。

### ●Q&A

Q: ppm のはっきりした定義がわかりません。

A: ppm は parts per million の略で、100 万分の 1 を表します。1ppm = 0.0001%

Q: プリント 3-2①ですが、細胞間隙のCO<sub>2</sub>濃度などはどのように測定したのですか？

A: 葉を赤外線CO<sub>2</sub>ガスアナライザーのチャンバーに入れ、チャンバーに流入するCO<sub>2</sub>濃度を变化させて光合成速度や蒸散速度などを測定して関係式により細胞間隙のCO<sub>2</sub>濃度を算出しています。なお、細胞間隙気相のCO<sub>2</sub>濃度は250ppmと見積もられ、これは25°Cで平衡状態の水中濃度として8 μMとなります。

Q: C<sub>4</sub>植物の酸素の放出は気孔部分で阻害されないのか？

A: 気孔の閉鎖度が高い分、酸素の移動も制限されているものと思われます。

Q: 葉緑体内のCO<sub>2</sub>、HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>の拡散が早いのか遅いのか、それがどのようにして決まるのか、そこがあまりよくわかりませんでした。

A: カーボニックアンヒドラーゼは水中でCO<sub>2</sub>と重炭酸イオンとの平衡反応を触媒する酵素で、葉緑体ストロマ中に入ってきたCO<sub>2</sub>を速やかにHCO<sub>3</sub><sup>-</sup>へと変換させています。カーボニックアンヒドラーゼの働きでCO<sub>2</sub>の一部がストロマ中でHCO<sub>3</sub><sup>-</sup>となれば、外部とのCO<sub>2</sub>濃度勾配が高くなり、CO<sub>2</sub>のストロマへの取り込みが促進されることとなります。また、CO<sub>2</sub>濃度の低くなったRubisco周辺でHCO<sub>3</sub><sup>-</sup>をCO<sub>2</sub>へと変換し、Rubiscoに供給しています。このような働きにより、ストロマ中の無機炭素の拡散を容易にさせています。

Q: プリント 3-2↑の図がわからなかった.

A: CO<sub>2</sub>は外気→気孔→細胞間隙→細胞壁→細胞膜→サイトソル→葉緑体包膜→ストロマの経路で拡散します. 細胞壁の表面からストロマまでは水中を移動することになりますが, 細胞壁に含まれるアポプラスト液のpHは 6 以下であり, この溶液中に含まれる無機炭素はCO<sub>2</sub>が大部分になります. 水中のCO<sub>2</sub>の拡散抵抗は空気中に比べて約1万倍になるので, CO<sub>2</sub>が水中で拡散する場合にはかなりの抵抗を受けていると考えられます.

Q: 水チャネルでのCO<sub>2</sub>移動はどれくらいの割合で起こっているのですか? CO<sub>2</sub>を通過させることができる水チャネルはごく一部のものだけなのですか?

A: 細胞膜や葉緑体包膜などの脂質二重膜を横切るCO<sub>2</sub>の拡散は遅いと考えられますが, CO<sub>2</sub>が細胞膜の水チャネルを介して素早く移動しているのではないかと最近考えられるようになってきました. タバコ細胞膜水チャネルであるNtPIP1 の遺伝子をアフリカツメガエルの卵母細胞(水チャネルをもたない)に導入して発現させ, CO<sub>2</sub>の溶解に伴うpHの変化を測定することによりCO<sub>2</sub>透過能を確認しています. また, NtPIP1 をタバコで過剰発現させたり逆に発現抑制させると光合成能が影響されたことから, 細胞膜でのCO<sub>2</sub>透過に水チャネルが重要な役割を果たしていると結論しています. 水チャネルは, 発現部位や塩基配列の類似性から4つのグループに大別され, そのうちの一つであるPIP (plasma membrane intrinsic protein) においてCO<sub>2</sub>透過性が確認されています.

Q: CO<sub>2</sub>が水チャネルを通ったら, CO<sub>2</sub>が水に溶けたりしないんですか? 水しか認識しないなら, CO<sub>2</sub>は入れないんじゃないですか? CO<sub>2</sub>は他のイオンチャネルとかは通らないのですか?

A: どの生物の水チャネルもAsn-Pro-Alaからなる保存配列を2カ所もち, この領域が水分子の認識フィルターの役割を担っていると推定されています. しかしながら, CO<sub>2</sub>もこの領域に認識されているかどうかは明らかにされていません. また, CO<sub>2</sub>は直線状の構造をしています, H<sub>2</sub>Oはくの字状に曲がっており, 両基質の構造もけして良く似ているわけではありません. CO<sub>2</sub>が水チャネルをどのように透過するかは今後明らかになっていくと思われます. また, ラン藻では水チャネルとは構造が異なるCO<sub>2</sub>トランスポーターやHCO<sub>3</sub><sup>-</sup>トランスポーターが存在します.

Q: ラン藻でRubiscoのCO<sub>2</sub>に対する親和性が低いというのはどういうことか?

Q: Km 値が高いということが何を意味するのかいまいちわからなかったです.

A: Km 値は酵素と基質の親和性を評価するための値であり, Km 値が低いほど, 酵素と基質の親和性が高いことを示します. 親和性が高いということは, より低濃度の基質濃度で酵素反応が進みやすいことを意味します.

Q: ラン藻と高等植物では同じ Rubisco をもっているのに働きの度合いが異なるのはなぜですか?

A: 約 35 億年前, ラン藻など光合成細菌が, 太陽エネルギーと水を使って炭酸ガスから糖化

合物を合成する光合成を始めたと考えられています。太古の昔に発生したラン藻と同じように、高等植物もRubiscoによりCO<sub>2</sub>固定を行っていますが、ラン藻と全く同じRubiscoをもっているわけではなく、アミノ酸配列や構造が異なります。その差により、ラン藻と高等植物のRubiscoには差異(CO<sub>2</sub>に対する親和性の違いなど)が生じます。

**Q: カルボキシソームを含むCO<sub>2</sub>固定系はどのようなものですか？**

A: ラン藻の中央部に細胞内顆粒として観察されるカルボキシソームには、Rubisco, Rubisco 活性化酵素ならびにカーボニックアンヒドラーゼが局在してCO<sub>2</sub>固定の場となっています。電子顕微鏡での観察像はこのホームページ

(<http://www.br.caltech.edu/jensengrp/Projects/Carboxysome.shtml>)を参照して下さい。細胞内に蓄積されたHCO<sub>3</sub><sup>-</sup>はカーボニックアンヒドラーゼによりCO<sub>2</sub>となり、Rubiscoに供給されます。

**Q: カルボキシソームやC<sub>4</sub>植物でのCO<sub>2</sub>濃縮はどのようにして行われるのでしょうか？ Rubiscoなどの酵素ですぐ基質として使われてしまうのでは？**

A: C<sub>4</sub>植物維管束鞘細胞での脱炭酸反応やカルボキシソーム中でのカーボニックアンヒドラーゼによるCO<sub>2</sub>への転換速度はRubiscoによるCO<sub>2</sub>固定反応よりも早いので、Rubisco周辺のCO<sub>2</sub>濃度が高く維持されることとなります。