

2020 細胞生物学後半 Q&A まとめ

1. 葉緑体の機能：光合成（機能）
2. 葉緑体の機能：光合成（制御、多様性と進化）
3. 葉緑体の機能：遺伝子発現機構、代謝のコンパートメンテーション
4. 地球の歴史と光合成細胞の進化
5. 光合成能力の獲得様式（細胞内共生・二次共生・盗葉緑体・・・）

1. 葉緑体の機能：光合成（機能）

図 1-4

Q：「（光合成色素が）共鳴により光エネルギーを吸収する」とはどういうことか、よくわかりません。2重結合が増えるということですか？

A：共鳴している分子（ベンゼン環とか、一重結合と二重結合が交互にあるような分子）は色素として光を吸収することができる、という意味なのですが、ということなのかは私にもわかりません（すいません）。量子化学的な現象です。吸収後は最外殻の電子が励起されて外側の軌道にのるようになります。二重結合は増えません。

資料図 1-4、1-5

Q：図 1-4 ではフィコエリトロブリンが、図 1-5 ではフィコエリトリンが出てきましたが、別物ですか。

A6：本来はフィコエリトロブリンは色素名、フィコエリトリンはフィコエリトロブリンを持つ色素タンパク質名なので、右の図ではフィコエリトロブリンと言うべきところだと思います。ですので、同じといってもいいかも知れません（厳密には違うのですが）。

図 1-5

Q：「地表部などでは、多くの光合成色素を持っていると陽光を無駄なく使うことができる（ただし無駄があっては駄目ということはない）」とのことでしたが、「光化学系」と光合成色素の関係が見えません。光化学系 I・II はクロロフィルによって構成されているのですか？この場合、「ルテインの光化学系」「フィコエリトリンの光化学系」などがあるのですか？これらの光化学系の反応閾値が違う、ということでしょうか？

A：細菌の光合成にはいくつかタイプがあります（資料 P26 のあたり）が、反応中心を担う色素はすべてクロロフィル類（クロロフィル、バクテリオクロロフィル）です。他の光合成色素はだいたいアンテナとして機能しています。

図 1-7、1-11、1-12

Q：クロロフィル分子で、励起された電子が基底状態に戻るとき、エネルギーを蛍光として放出するということや放出する蛍光が吸収する光のピークと近い位置にあることで、クロロフィル分子が近接する場合には隣の分子を励起させることができるということが分かりました。しかし、実際は蛍光を出さないという説明がありました。それならば、蛍光が吸収する光のピークに近い位置にあるということは、そんなに重要なことではないような気がしてしまい、よく理解できませんでした。

A：吸収波長は光の吸収により得られるエネルギー量を、蛍光波長は放出されるエネルギー量を反映しているので、「吸収波長と蛍光波長が近い」というのは両者のエネルギー量が近い、ということになります。

原則として蛍光分子は吸収波長よりも蛍光波長の方が長い（エネルギー量が小さい）ですが、これはエネルギー収支の観点からそうでないと許されません。吸収したエネルギー量より放出されるエネルギー量が多いという蛍光分子はありえないので。具体例でいうと、緑色蛍光タンパク質（GFP）はより短波長の紫外線で励起します。

もし、両者の差が大きいとすると同一分子種での共鳴エネルギー転移はエネルギー収支の観点から生じ得ません。ですので、同一分子種での共鳴エネルギー移動が可能なのは蛍光波長と吸収波長が近いときのみ、ということになります。生物由来の蛍光分子にはいろんな種類のものがありますが、同一分子種での共鳴エネルギー移動ができる分子は非常に珍しいです。同一分子種でのエネルギー移動ができると多数の（同一種）分子間での連続的な移動が可能になります。

カロテノイドからクロロフィルへといった異分子間での共鳴エネルギー移動はまた別の話で、「出し手の蛍光波長<受け手の吸収波長」であればエネルギー的には起こり得ます。この場合2種の分子があれば、エネルギー移動は一方向に一度だけ行うことが可能で、連続的な移動はできません。

図 1-8

Q：酸素が発生するまでにかかる時間と閃光の強さとの間に関係があるのでしょうか。

A：ここは光の粒子性が目立つ領域なので、ある程度以上のエネルギー（波長で決まる）があれば反応が起こります。反応の速さを光が後押しするということはありません。ミ

クロの話なので。

ちなみに酸素発生の反応は $2\text{H}_2\text{O} \gg \text{O}_2 + 4\text{H}^+ (\text{プロトン}) + 4\text{e}$ ですが、閃光実験の結果から4ステップで1サイクルになっていることがわかっています。反応途中の酸素はキープしたままの状態を反応を進め、4種類の連続した反応により酸素分子が作られて反応終了、ということみたいです。

【12/15 追記】人工光合成を研究している知り合いの先生に聞いてみました。P680 から QA までの電子移動が 300ps、マンガンクラスターから P680 の電子の補充までが(4ステップあってそれぞれ速度が違うのですが) 30 マイクロ秒~1.5 ミリ秒。なのでフラッシュ光があたってから最大 1.5 ミリ秒の間に H₂O の酸化がひとつ進む、ということだそうです。フラッシュ光が強いと1回のフラッシュで2段階進むこともあり得る、とのことでした(上の私の回答は要修正です)。

図 1-9、1-11、1-12

Q: クロロフィル分子の励起状態の遷移にはどの程度の時間を要するのでしょうか。

A: クロロフィル間のエネルギーの遷移については紅色光合成細菌のバクテリオクロロフィルでの研究例があり、資料の図 2-24 に情報があります。クロロフィル間の位置関係や分子種によってかわりますが、100 フェムト秒 (fs) から 35 ピコ秒 (ps) くらいのレンジです。隣接する同種分子間だと速いみたいです。B800 とか B850 とかあるのはバクテリオクロロフィルの種類(数字は吸収ピーク波長)です。RC は Reaction Center といって光化学反応のキモのところを行うサブユニットですが、アンテナ(丸く配置されているクロロフィルはすべてアンテナ)から RC へ落とすところが一番遅いようです。

【12/15 追記】知り合いの先生に聞いてみました。エネルギー遷移が起こらないときには、励起された電子は基底状態へ落ちつつ蛍光を出しますが、それにかかる時間は 5~8 ナノ秒 (ns) とのことでした。上記の反応と比べるとだいぶ遅いです。

図 1-11、1-12

Q: 電子供与体はどこから電子をもらうのか?

A: 最初の電子供与体は使い捨てで、もとの分子には戻りません(酸化されて終わり)。水分子の酸素は酸化されて酸素分子となって捨てられます。(図 1-15, 16 参照)

電子伝達鎖の中の成分の場合は、上流側から電子を貰って下流側へ電子を渡して、という作業をサイクルします。この場合は捨てないで使い回します。資料図 1-15 のプラストシアニンの例でいうと、シトクロム b₆-f 複合体から電子を貰って還元型になり、光

化学系 I へ電子を渡して酸化型に戻ります。

図 1-18~20

Q: 図がよく分かりません。物質名が似通っているというのもあるかもしれませんが「何が何をしてるのか」が掴めませんでした。

A: 資料図 1-18 は光化学系 I の反応中心 (P700) からの電子伝達経路を表しています。P700 から直接 NADP⁺へ電子を渡すのではなく、間に電子の受け渡しをする分子がいくつかある、という話です。

図 1-21

Q: 図 1-21 では、反応の最後にキノンが膜へ遊離するとありましたが、その後のキノンの供給はどうなっているのか少し気になりました。遊離するとその都度新しいキノンが補充される仕組みということでしょうか。また、それぞれの反応の速度が異なるとありましたが、その速度を決定している要素は何なのでしょう。

A: QA は固定されていますが、QB は還元されると PSII から離れていきます。空いたサイトには酸化型の QB が入り込みます。酸化還元を決定している要素は分子構造とその周辺環境ですが、、、、具体的には私にはわかりません。

図 1-25

Q: 図 1-25 の UQ, PQ は電子 2 つを運べると書かれているが、ずでは三つの電子が書かれているので 3 つではないか？

A: 経路が二つあってどちらかを通るのですが、どちらの経路でも電子は 2 つ取り込みます。

図 1-32

Q4: ページ 16 の図 1-32 は、機構としては回転しているとのことでしたが、図としては回転しているのでしょうか。αとβは 1 セットで形が変えられており、3 セットありますが、この形の違いが場所の区別のためなのか、ATP、ADP+Pi が結合している時と何も結合していないときで構造が変化するという意味なのか分かりませんでした。

A4: 図 1-32 は位置関係は変えずに (回転させないで) 描いてあります。赤くハイライトされている二量体のベータに注目すると、上 (ADP+Pi) => 左下 (ATP) => 右下 (カラ) => もいちど上 (ADP+Pi) と変化している、という絵になります。

図 1-36

Q : ルビスコは反応遅いから数で補っているとありましたが、なんでもっと早く反応を進められるやつを選ばなかったのかなあって思います。そうしたら数を増やす手間が省けるのになぁと思ったりします。

A : 事実だけ述べると以下の通りです。①RuBisCO の反応速度が高いと生態学上非常に有利になると予想されるが、そういう酵素はラン藻出現以降 30 億年間現れていない、②ラボで RuBisCO に変異導入をして活性の高い酵素をスクリーニングしたが、得られなかった。ついでにいうと Oxygenase 活性のない RuBisC (O なし) を人工的に作成しようという研究もありましたが、得られませんでした。

図 1-39

Q : C4 植物も CAM 植物も CO₂ の濃縮はおこなうが、その中でも CAM 植物はその濃縮を夜間におこなう植物という解釈 (CAM 植物は C4 植物の一種類) であっていますか? C4 植物が CO₂ 濃縮に使う酵素 PEPC は、昼夜関係なくはたらくのですか?

A : 前半あってます。PEPC を含めた C4 回路全体は昼間働きます。回路を回すというのは割とメリットがあって、それを 1 日分分断するのはそれなりにコストがかかります (保存場所の用意とか)。

図 1-42

Q : C4 植物の世界分布で日本が記録のない白色となっていたことを不思議に感じました。データが取れないのは砂漠や寒冷地など、もしくは治安が悪い地域のイメージがあったので、なぜ日本でデータが取れないのか理解できなかったからです。

A : 図 1-42 を見ると日本どころかヨーロッパ北米ロシア東南アジアも白いですね。ステップは入ってますが熱帯雨林がまるっと抜けてるようなのがちょっと気になります。非英語圏の資料が薄いということでもないみたいです。

図はアメリカで出版された教科書 (テイツザイガー植物生理学) の web 資料が出典ですが、その出典は 2005 に出版された私の持ってない本でした。本の中身は見られませんが、目次と、対応してそうな章の reference list を突き止めました。

https://link.springer.com/chapter/10.1007%2F0-387-27048-5_9 (外部サイトにリンクしています。)

リストにある論文はだいたい見られそう (Google Scholar の link を辿って pdf を得る) ではありますが、、、

"C4 plants global climate map"で google image search すると白いところも塗られている地図が出てきます。

上のリファレンスリストを見ていて思い出しましたが、陸上植物の C4 植物群は単一起源ではなく、平行進化によりあちこちで独立に発生したものが由来です。C4 光合成の鍵となる PEP カルボキシラーゼは C3 植物も、さらに言えば哺乳類も持っているありふれた酵素です（細胞質の糖新生のあたりで使われる）。

図 1-32

Q : ATPase が回転することのメリットが良く分かりませんでした。遠心力を使って ATP や ADP の変換に役立っているという事でしたが、回転することで生じるエネルギーを利用しているという事でしょうか？

A : 回転力を利用して ADP と Pi を物理的にひっつけているのだと個人的には思っていたのですが、念のために web で調べてみると、何故回転するかという説明は見つかりませんでした。驚きです。

確実にわかっているのは、H+が通過するときに回転する、逆反応では ATP の加水分解により回転力が生じる、の2点です。逆反応のことを考えると ATP 合成と回転は確実にカップリングしており、回転力により ATP 合成が行われているというのもほぼ確実です。

ADP のリン酸の先と Pi を近づけると最初は互いに反発しあいますが、さらにぎゅっと近づけていくとひっついて（共有結合して）安定します。なので ATP は静電的な反発力を閉じ込めている、というイメージになります（たぶん）。

【感想】光化学系の説明というより、スライドに書いてあることの説明になっているなという気がします。光合成という現実に行き起きていることのはずなのに、スライドに起こしてしまっただけはもはや実際の植物を見ていない。人の思考、解釈、判断というフィルターを通してしか見られない。スライドごときはただの補助資料で、音声資料がメインですからね～。文字だけの本読んだ方がよっぽど分かり良いと思いました。対面が良かったですなァ。何が何をどうした(主語と目的語と述語)、どこからどこに(動作の主と対象)、全体的に言わんとすること(抽象、一般)と個々の説明(具体、特殊)は明瞭にしていきたい。

【返答】音声の説明は明瞭ではなかったかも知れませんね。具体的に質問があれば受け付けています。

講義を受けるより本を読んだ方がわかりやすい、という意見には私も賛成です。前期の

「遺伝学」はちゃんとした教科書があつて読めばわかるようになっているので、やっ
てはいますが講義の必要性は感じていません。さらにいえば、私には大学教育という行為
の本質や必要性が今だにわかりません。教養学部教育の目的は generalist (何でもでき
るひと) 養成という意見があり、それには賛同していますが。場の提供という面では大
学はいい仕事をしていて、結果的には教育もよくできている、とは思いますが。スポー
ツ選手の指導なら目的やコーチの立場はわかりやすくいいですけど。

話が外れましたが、後期の「細胞生物学」後半は山本初回の講義で説明した通り「ガイ
ド付きツアー」がコンセプトです。生物学の中にはいろんな分野があること、ひとつの
事象には数通りの見方が存在しておりどれかひとつの見方だけでは十分な理解が得ら
れない場合があること、を実感してもらえれば幸いです。講義で紹介されたどれかの資
料に刺激を受けさらにその分野の本を読みたい、という人には適当な本を紹介します。

【返答 その2】ミクロ系生物学に対する強い反感を感じます。対するのはマクロ系の
「見て感じる」生物学でしょうか？

山に住む人達は経験をもとにした植物像みたいなのをそれぞれ持っているようです。夏
の晴れの日が多くて秋口に急に冷え込むとその年の紅葉はきれいになる、とか。長年の
観察による一般則の確立(知識化)ということですね。この方法は観察の精度を上げる
ことで知識の精度や量も上がるので感受性豊かなプロの山の人は豊富な知識を持つ、と
いうことになります。

ただ、自然環境下での観察による知識化には限界があり、問題点として擬人化して理解
しようとする傾向が強いこと、観察された相関から因果関係を仮定して記憶しているだ
けでその内実を理解しているわけではないこと、実験による検証がなされていないので
まるっきり間違っている場合もあること(相関が間接的な場合とか)、があります。さ
らにいえば、植物の場合は生化学的な活動が多いのでだいたいのは見てもわかりま
せん。例えば植物が病原菌と戦うときにはほぼ「化学戦」状態ですが、目で見るだけ
は何も見えてきません。

サイエンスの世界では実験検証の済んだ鉄板の知識を集めて組み上げていくことで、大
きな現象も説明できるようにしていきます。組み上げるということ、これがサイエンス
のパワーの源のひとつです。基盤となる知識は細かい話が多くてつまらないと感じる人
もいるかも知れませんが、生物の機能や進化の話はその細かい話のひとつがクリティカ
ルに効く場合が多いように思います。RuBisCO という一つの酵素の不具合と融通のき
かなさが、熱帯で大繁栄している C4 植物の出現に繋がったことは講義で見てきた通り
です。私が学生時代に研究の師匠から習った言い方でいうと「神は細部に宿る」という
ことになります。

学部2年生の皆さんは好き嫌いを言わずにまずは生物学の基礎（生化学、遺伝学、細胞生物学、生理学、分類学、生態学）を一通り学んで下さい。その上で、専門分野を定めて3～4年生で深めていって下さい。どんな分野を選ぶにせよ生物学の一部門なので、選ばなかった生物学他分野の知識は当然役に立つはずです。社会常識として新聞を読む際にも役に立ちます。

（山本後記：回答を2パターン用意してみました。今年はコロナでわりとヒマなのです。）

2. 葉緑体の機能：光合成（制御、多様性と進化）

図 2-1

Q：光量とアンテナサイズの関係を示した表で、ドナリエラの光化学系1の強光時の数値が光化学系2とクロレラと比較して非常に低くなっている点が気になります。

A：ドナリエラもクロレラも PSII より PSI の方がメリハリのある応答をしていますね。理由ははっきりしません。強光時には PSI よりも PSII の方がよく壊れるので、PSII のアンテナサイズの制御（抑制）はそんなに厳密にしなくても大丈夫、ということなのかも知れません。

図 2-2

Q：フェレドキシン-チオレドキシン系によって、光が当たると暗反応の酵素群も活性化されますが、これがどうして強光下での光合成の制御に役立つかがわかりません。

A：フェレドキシン-チオレドキシン系は強光環境への制御ではなくて、昼夜（光のありなし）に対応するための制御です。

図 2-4

Q：キサントフィルサイクルについてです。S1 の状態で持っているエネルギーが、クロロフィル a と比べると高かったり低かったりするために、クロロフィル a が稼働することを光条件に応じて変えられるという点は理解できました。しかし、なぜ S2 という状態が存在するのですか？強光適応のためなら S1 さえあれば十分のように感じられ、S2 という状態があることが不思議です。光エネルギーが強すぎて、S1 状態で留めておくことができず S2 まで上がってしまう。その後、光に対する反応のために S1 まで下げるという解釈ですか？

A：ピオラキサナンチンもゼアキサナンチンも青い光（～450nm）を吸収して励起され、S2

の状態になります。Chl の S1 は赤い光 (~660nm) の励起で届く状態ですから、エネルギー収支的にはキサントフィルの青色光吸収により S2 まで上げられても問題なさそうです。そしてその後速やかに S1 へ落ちることになっています。詳しいことは私にはわかりませんが、S1 の状態がより安定で S2 より S1 にいる時間の方が長いために他分子へのアクションは S1 からということになっているのかも知れません。

何故キサントフィルに S2 があるのかという質問の答えは、そういう分子構造だから、ということになります。ビオラキサンチンが青~緑の光を吸収できるメリットとしては、クロロフィルが吸収しない波長も光合成に利用できる、ということがあります。光物理反応のエネルギー収支だけを考えて必要最小限の吸収で組み立てていけば、いろいろな色素が赤色付近で混雑してしまうことになりそうです。

図 2-3

Q : 強光になるとエネルギー散逸が起こるということですがエネルギー散逸を人間の手で他のエネルギーに変えることって可能なのでしょうか。

A : エネルギー散逸は熱エネルギーとして捨てるということなので、発生した熱量を計測すれば原理的には検出可能だと思われれます。現在行われている方法は蛍光ベースで、葉の蛍光をカメラで計測し蛍光クエンチングの程度を算出して可視化する、というのがあります。ここでは、吸収されて蛍光にならなかった分(最大蛍光量からの減少分)のうち光合成にも使われなかった分、をエネルギー散逸分(Non Photochemical Quenching)として計算しています。

Google image search で"leaf NPQ imaging"で検索するといろいろ画像が出てきます。
https://www.google.com/search?q=leaf+NPQ+imaging&tbm=isch&ved=2ahUKEwiv8qP8uODtAhVCNqYKHTmMBJkQ2-cCegQIABAA&oq=leaf+NPQ+imaging&gs_lcp=CgNpbWcQA1CcgFYx5MBYIiVAWgAcAB4AIABV4gBwgKSAQE0mAEAoAEBqgELZ3dzLXdpei1pbWfAAQE&sclient=img&ei=5EzhX6_wG8LsmAW5mJLICQ&bih=1159&biw=1417&client=safari (外部サイトにリンクしています)

エネルギー散逸分をエネルギーとして回収する、というのはたぶん意味がなくて、それならエネルギー散逸を起こしにくい(光飽和点の極めて高い)植物を開発する(か探す)のがベターです。

光エネルギーを熱エネルギーに変えるのは植物に頼らなくても簡単に行えます。日なたに黒いモノを置いておくだけで温度は上がります。光エネルギーを使って発電するところどころが光合成のユニークなところで、さらにデンプンや油脂という形状で安定な化学エネルギーに変換して蓄積するのも面白いです。作られたデンプンや油脂がエネルギー

一通貨として生物界で奪い合いになるのは、強盗を連想させますね。面白くはありませんが。

図 2-6

Q：フラボノイドは日光に対する応答として作られているとあったのですがその光の強さを判断するのはどうやって行っているのかと思いました。活性酸素がたまってきたのがシグナルになるとかでしょうか。

A：植物には光センサーが何種類かあります。光受容体と呼ばれる色素タンパク質ですが、そのうち青い光を検出するセンサーにクリプトクロムというのがあり、これがフラボノイド合成を活性化する、という報告があります。あとは、高校の教科書に出てくる赤色光センサーのフィトクロム、それと紫外線センサー（UVR8）もフラボノイド合成を刺激します。ただ、光センサーからの信号だけではフルに合成系が活性化されない、という話があり、細胞内の代謝の状態にも依存している、という説もあります。講義で触れた糖の蓄積とか、御指摘の活性酸素も可能性あります。フラボノイド生合成の統合的な制御モデルはまだ確立されていません（研究中）。

フラボノイドは植物の抗ストレス物質として重要ですが、摂取するとヒトの健康促進やストレス低減の効果もあります。以前トクホの登録物質を調べたときに半分が植物フラボノイドとポリフェノール系だった、という話はしましたっけ？

図 2-6

Q：アントシアニンフラボノイドの一種なのでしょうか。

A：そうです。どちらも輪っかが3つある分子のグループですが、アントシアニンの方が狭いグループです。詳しくは Wikipedia を見て下さい。

図 2-6

Q：フラボノイドは果実の種皮などに蓄積されて動物や昆虫等へのサインにもなるとありましたが、果実が熟すこととフラボノイドが蓄積されることの関係性がよく分かりませんでした。熟すタイミングでフラボノイドを蓄積し、遮光を行う意味は何でしょうか。

A：植物は果実が熟した、ということを示す赤い色で動物や昆虫へ示します。同時に糖度を上げる、未熟時に蓄積させていた毒素を分解する（梅）、等のこともします。果肉は食べさせますが、種子は硬い殻に覆われていて消化されないようになっており、糞といっしょに動物から排出されます。排出後は発芽します。

植物は動物に種子の散布をして欲しいだけなので、種子登熟前に実を食べられるのは避

けたいですし、登熟したら誘引して食べさせようとしています。このとき、フラボノイドは元々の用途から外れて動物へのサインとして用いられています。

種子が大きい場合は種子そのものが食料として動物に狙われますが、そういった状況は植物には何のメリットもないのでできる限り避けようとしています。クルミの種皮が恐ろしく硬かったり、クリにイガがあるのはそういった理由です。

図 2-10

Q : ハロバクテリアのところで P570 と P412 とあって異なる波長吸収して変化するというので、酵素の構造的な変化によって吸収スペクトルが異なるということですか。

A : そうです。P412 が 412nm の光を吸収すると細胞質の H⁺イオンを取り込みつつ吸収スペクトルの異なる P570 に構造変換されます。P570 は 570nm の光を吸収すると、細胞外へ H⁺イオンを放出しつつ P412 へ変換されます。

図 2-15

Q : 光化学系 II と光化学系 I でなにがどう違うのか結局わかりませんでした。

A : ①励起前と励起後の反応中心の酸化還元電位がそれぞれ違う (II の方が低くて I が高い)、②分子構成が違う、③保有している生物種が違う、④起源が違う。ピンポイントにどこがわからないのかを把握できればもうちょっとです。

2つ直列に繋がないと、酸化還元電位の観点から水を還元して NADP⁺へ電子を渡せないのは初回の講義 (図 1-16) にあるとおりです。

図 2-20

Q : フィコビリソームに関して、陸上植物にそのまま受け継がれなかったことから何かしらの短所はあると思うのですが、それはサイズが小さいためということですか。その認識があっているのなら、私はサイズが小さいために光エネルギーの利用効率が悪いことなどを思い浮かべたのですが、具体的にはどのような部分が短所になるのでしょうか。

A : フィコビリソームのメリットは一直線に (ランダムウォークなしに) 反応中心へエネルギーを落とし込めることです。デメリットはアンテナサイズの拡大ができないことと、アンテナは反応中心に固定されているので脱着可能な緑色植物型と比べると融通がきかないこと、が挙げられます。

図 2-21、表 2-1

Q : 資料表 2-1、図 2-13 光化学系の進化の表や図で、光化学系 II や I、循環型、非循

環型などが出てきましたが、循環型と II、非循環型と I はそれぞれ異なるタイプなのですか。図 2-13 では A で循環型、C で I 型と説明されていてよく分からなくなってしまいました。

A：循環型と非循環型は電子伝達鎖が丸く閉じているのか開いているのか、という分類です。II 型と I 型の分類は光化学系の分子構成（Q キノンとか FA/FB 鉄硫黄センターとか）で行われています。例えば、紅色非硫黄細菌の光化学系は II 型でかつ循環型、ということです。

3. 葉緑体の機能：遺伝子発現機構、代謝のコンパートメンテーション

図 3-6 の右の図

Q：資料 P33 ミトコンドリア融合の図について。融合後に別の色でひかるのか、3種類の蛍光タンパク質を用いているのか。

A：用いているのは1種類の Kaede という蛍光タンパク質です。元は緑の蛍光ですが、顕微鏡上での紫外線の局所照射により緑から赤に変わります。資料の写真では細胞の右半分のところ。緑のミトコンドリアと赤のミトコンドリアが融合すると、ひとつのミトコンドリア内に緑と赤の蛍光タンパク質が共存するようになります。そうすると、緑+赤で黄色に見える、という話です。

図 3-6 の右の図

Q：ミトコンドリアは融合・分裂を繰り返すとありましたが、そもそも融合する意義は何なのですか。

A：はっきりした説明は出回っていないような気がしますが、想像で答えてみます。融合すると、膜間腔、内膜、クリステも融合して内膜内外の電位差がならされます。ひとつの細胞内に小さなミトコンドリアが多数ある場合と比べると大きなミトコンドリアが少数ある方が制御の観点から運営しやすいように思われます。動物の筋肉細胞や精子等ミトコンドリアの活動が活発な細胞ではミトコンドリアは融合して繊維状になっているので、「活動が盛ん=>制御が破綻しにくい融合型」ということなのかも知れません。

図 3-9

Q：硫黄代謝について質問です。硫黄代謝に必要なグルタチオンに、硫黄代謝産物である「システイン」が含まれています。このことから、硫黄が極端に欠乏すると硫黄代謝

すらおこなえなくなるように感じられました。植物にこのような状態は考えられますか？僕の浅学かもしれませんが、「硫黄欠乏」はあまり聞いたことがありません・・・。

A：すら、というよりも硫黄が欠乏するとまず硫黄代謝が行いにくくなります。そうになると体内の硫黄化合物（まずは貯蔵性のもの（グルタチオン）、つぎに体の構成成分）を分解して硫黄分を回収しすぐ必要なところへ回す、というのが生物の戦略です。

生物には「硫黄欠乏」のみならず、「窒素欠乏」、「リン欠乏」があり、欠乏している化合物に合わせて固有の対処法を持っています。ただ、野外で硫黄だけが極端に欠乏するという状況は稀らしいので、体内のアンバランスの問題なのかも知れません。

図 3-21、表 3-4

Q：大腸菌型とバクテリオファージ型の 2 種類の RNA ポリメラーゼがあるということでしたが、使い分けはされているのでしょうか。

A：それぞれ使われるプロモーターの種類が異なるので遺伝子ごとに使い分けられています。

大腸菌型の RNA ポリメラーゼは原核生物型のプロモーターを転写しますが、DNA 配列を認識して結合するサブユニット（シグマ因子）が数種類ありそれぞれ異なる DNA 配列を認識するので、原核型プロモーターの中でも使い分けることができます。バクテリオファージ型の RNA ポリメラーゼの対象となるプロモーターは一種類だけです。

4. 地球の歴史と光合成細胞の進化

表 4-1

Q：バクテリアとアーケア、真核生物の比較のところ、バクテリアはホルミルメチオニンから、アーケアと真核生物はメチオニンから翻訳が開始されるとありましたが、その 2 つはどう違うのでしょうか。

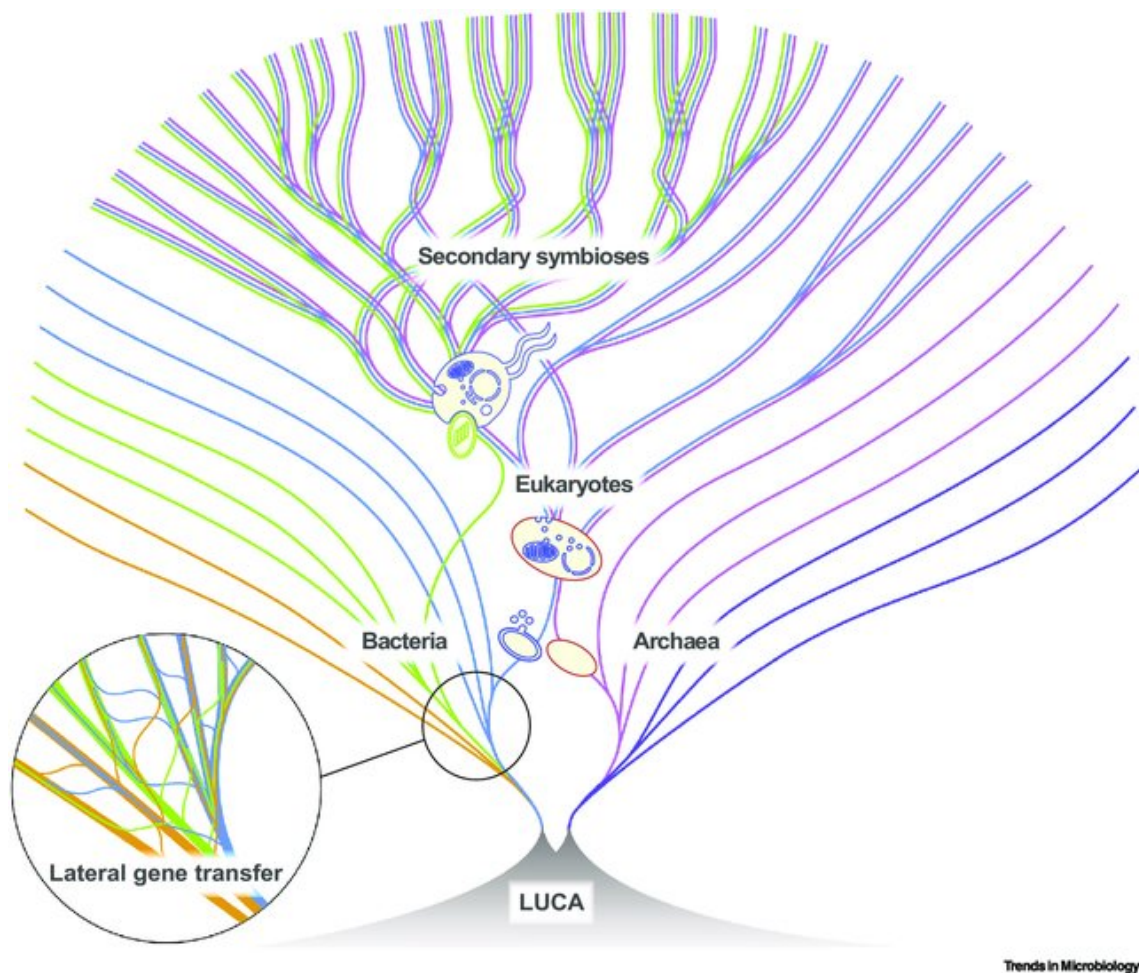
A：メチオニンのアミノ基にホルミル基がついてるのがホルミルメチオニンです。構造上バクテリアの fMet-tRNA は翻訳開始時以外には利用できません（アミノ基が塞がっているため）。

図 4-3

【感想】 直角のみの系統樹を見るだけでは進化の順番を理解することができないということに改めて気がつくことができました。どういうことかということ、核の出現モデル

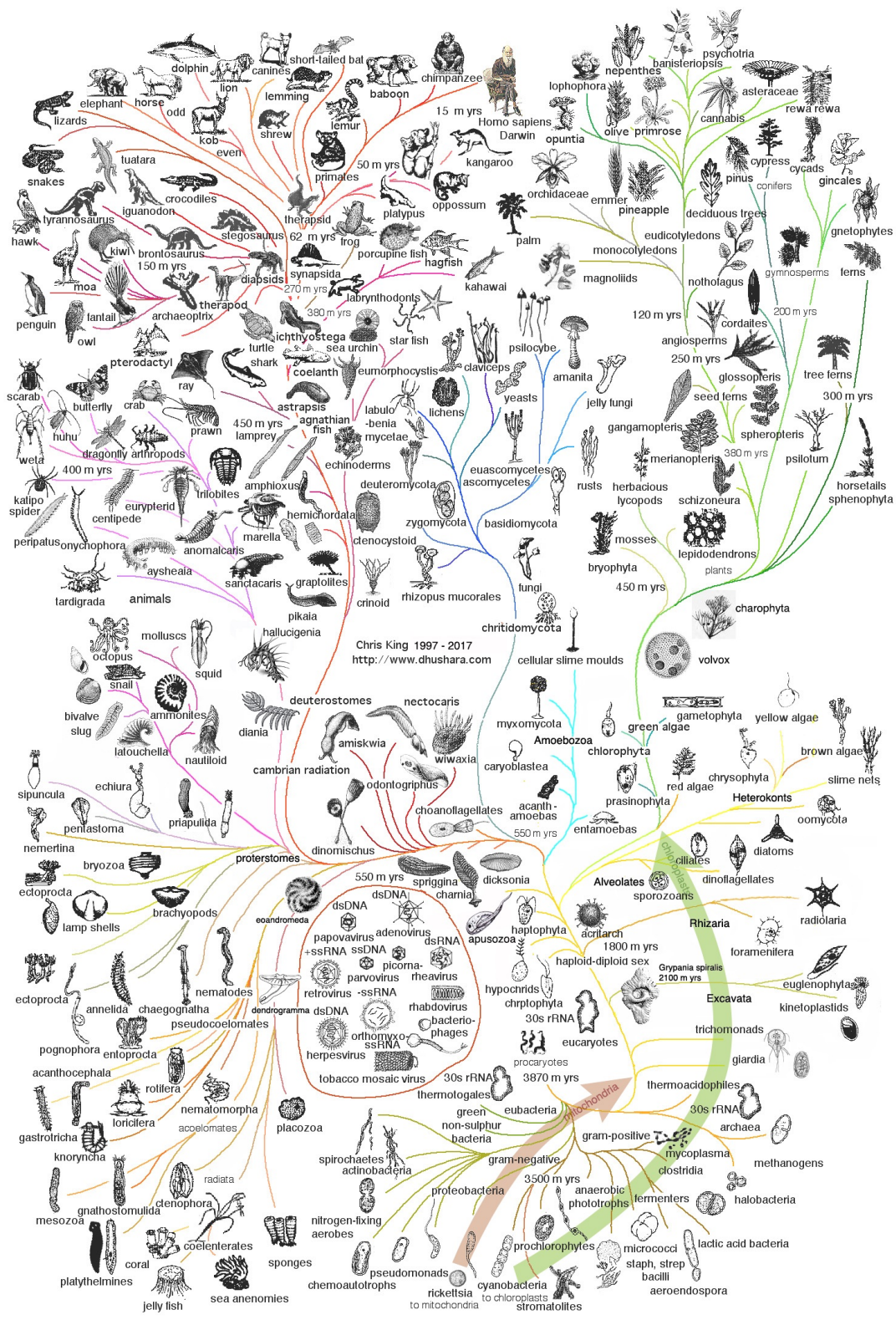
の説明の際に出てきた、2つの説の系統樹を見たときは、宿主(核)の起源が古細菌と真正細菌のどちらにあるかが分かったのに対し、直角の系統樹の場合は古細菌と真核生物が真核細菌に対して同じ位置にあるために、真核生物の核が古細菌に起源を持つという見方が困難だったということです。

【コメント】囲みの図の直角の系統樹では真正細菌との分岐からアーケアと真核生物との分岐までが何かわからない(アーケアか真核生物のどちらか)、という意味でしょうか。幹と枝を区別して書けば表現可能ですが、そうっていないということです。それはそうと、一次共生と二次共生を意識して系統樹を書くこんな雰囲気になります。(Brunk CF & Martin W (2019) Trends in Microbiology 27: 703-714)



もう一つ

(https://www.researchgate.net/publication/332956942_Archaeal_Histone_Contributions_to_the-Origin_of_Eukaryotes/figures?lo=1)



© Chris King 2000 You are free to use this image as long as my authorship is cited and the site dhushara.com is included. It is not to be misused to deny evolution.

図 4-4

Q : ミトコンドリアが細胞内に生じた後に退化して消滅した生物は発見された、という話があったかと思いますが、それはどういった状態から分かるのでしょうか。残骸のようなものが残るのでしょうか。

A : *Pelomyxa palustris* というアメーバの話なのですが、核を持ちミトコンドリアを持たず細胞内共生菌を持つことから"proto-eukaryotes"と呼ばれたりもしていました。が、その後核の DNA 解析からミトコンドリア由来の遺伝子が発見され、昔ミトコンドリアを持っていた可能性が高い、ということになりました (1995)。

図 4-4

Q : 核に包まれる方が DNA の損傷が少ないのでしょうか。

A : 膜は極性のあるものは通さないので、ラジカル類が入りにくいということはあると思います。

図 4-17

Q : 紅藻は単細胞ということになるのでしょうか。紅藻も多細胞のものが存在しているような気がします...

A : アマノリ等々多細胞の紅藻はいろいろあります。図 4-18 に平行進化の説明があります。

図 4-21

Q : 植物は陸上に進化するうえで葉が進化してきたという事ですが、より多くの酸素を取り込めるという点では水中でも葉のついている植物というのは有利な気がします。なぜ水中では発達しなかったのか疑問に感じました。

A : 葉状のものは海中で育つ植物にもあったのですが (図 4-17 アオサ)、陸上植物が持つ「葉」の系統が現れたのは維管束系を持つ茎ができた後だった、ということになります。

図 4-25 、 26

Q : 植物の系譜をたどると、半数体で栄養成長するものから二倍体で栄養成長するよう進化が起きている、ということでした。栄養成長期を 2 倍体で送るようになることは、植物の生存にとって何か影響はあるのですか？それとも、たまたま登場した「栄養成長

期を2倍体で送る」植物が、現在まで残っている植物の多くを占めているというだけであり、栄養成長期の核相は違っても特に影響はないのでしょうか？

A：高等植物も高等動物も成長期が半数体から二倍体へとシフトしていること、シフトしていない高等動植物が見られないことから、2倍体での成長は相当有利であると考えられます。2倍体化すると両親由来の遺伝情報を同時に使えることにはなりますが、片親由来のある遺伝子が不利な変異を持つ場合に個体レベルで不利にならない、という点は有利かも知れません。特に個体構築のコストが大きい場合にメリットありそうです。また、2倍体化により遺伝変異の許容度が上がるという点は長期的な進化を考えれば有利なのかも知れません。ただ、不利な変異を持つアレルを個体群の中で流通させることになるのは短期的にはデメリットであるように見えます。

2倍体化の不利な点はDNA量が倍増することによる増殖コストの上昇です。単細胞生物で2倍体化があまり見られないのはこのコスト上昇に耐えられないからだと考えられます。

5. 光合成能力の獲得様式

図 5-1

Q：細胞内共生の例の紹介で、共生体は自活できるということが分かりました。サンゴの例では、共生体の褐虫藻が逃げ出すと宿主は死んでしまうということでしたが、宿主は共生体がいないと生存できないことが多いのでしょうか。例えば、ミドリゾウリムシからクロレラを取り出すと、ゾウリムシのように光合成に頼らず生活できるのでしょうか。

A：ネット情報ですがこんな感じみたいです。ミドリゾウリムシは共生クロレラを除去しても死なない、緑色ヒドラの共生クロレラの除去は可能（パラコート処理をする）、たぶん死なない。

一般的にどうか、というのはちょっとわかりません。共生関係の歴史が長いと代謝や酸素供給の面で依存度が上がるような気がします。

図 5-2

Q：葉緑体の膜の枚数で一次共生と二次共生が区分されていましたが、3枚の膜だったものが1枚退化して2枚になった、という場合はないのでしょうか。

A：そういう報告はありませんが、膜4枚から3枚になれるのだったら3枚から2枚に

もなれそうですね。

図 5-16

Q：円石藻や渦鞭毛藻、珪藻が石油のもとになったということでしたが、これらの二次共生由来の藻類が繁栄した理由は何かありますか。二次共生と何か関係があるのでしょうか。

A：珪藻は今も繁栄している（地表の酸素発生の 20-50%を担っているそうです）ので生態学的に強いのだとは思いますが、具体的にどこが強いのかは（私には）わかりません。海洋の優占種であり、淡水域（河川、湖）にもいます。Wikipediaによると 24 時間ごとに無性分裂を行い、個々の細胞の寿命は最大 6 日だそうです（混乱しそうな話ですが、有性生殖時までを寿命と考えるのでしょうか）。

外洋での生息には貧栄養（特に Fe 不足）下での増殖能力が必須ですが、珪藻は貧栄養耐性が強いのかどうか、それが生態学的なアドバンテージになっているのかということについては不明です。

海洋の優占種にはラン藻もいます。ラン藻の中には窒素固定（N₂ からアンモニアを作る）できるものが見つかっており貧栄養に強そうなイメージがありますが、このことが外洋での直接的なアドバンテージになっているのかどうかは不明です。

図 5-16

Q：現在海洋中に生息し光合成を行う生物のうち、何割くらいが二次共生生物なのでしょうか。また、その割合は、チョーク層や石油が形成された時代からどれほど変化しているのでしょうか。

A：珪藻だけについて言えば、地表の酸素発生の 20-50%を担い、年間 67 億トンのケイ酸を産出している、とのこと（Wikipedia 英語版）。ですので、現在も主要な光合成生物のグループであると言えそうです。

一方、原核光合成生物のラン藻は年間 120 億トンの炭素を固定し、海洋の全純一次生産量の 25%以上を担っている（Wikipedia 日本語版）そうで、こちらも健在ですね。

図 5-17

Q：葉緑体の起源は単系統ということは理解できた（葉緑体の起源となった生物が多種類いるわけではない）ということは理解ができたのですが、葉緑体の取り込みについて理解ができていません。

進化史上、葉緑体の取り込みは数回起きているということでしたが、「図 5-7 葉緑体

の獲得モデル」では「葉緑体の獲得(一度きり)」と書いてあります。これは、緑藻と紅藻が(生物として)単系統ということ・それぞれが独立に葉緑体を獲得したわけではないという解釈であっていますか？

A：定説なので葉緑体の獲得は一度きり、と資料に書きましたが、そうすると、緑色植物、灰色植物、紅色植物が離れた分類群になっていることをうまく説明できません。ということで若干つじつまの合わない説明をしてしまいました。

葉緑体は単系統である(図 5-17 下の系統樹)、そして、緑色植物、灰色植物、紅色植物は離れた分類群になっている(図 5-17 上の系統樹)、という現象について、定説から離れて整合性のある説明をするなら、①「細胞内共生に特化した特定の藍藻のグループが緑色植物、灰色植物、紅色植物の祖先にそれぞれ独立に入っていった」ということになるのでしょうか。現世でも細胞内共生に特化した藻類(シンビオニジウムやクロレラ)がいるので、想像できなくもない仮説です。もうひとつの仮説としては②藍藻の細胞内共生が確立されたのちに藍藻/葉緑体を捨てた分類群がいくつか繁栄していき、緑藻、灰色藻、紅藻が孤立したグループとなった、というのも作れますが、、、大胆な説になってしまうですね。

葉緑体の獲得は一度きりという説にこだわるなら、図 5-17 にある 18SrDNA による系統樹は間違っている、という主張をする手もあります。根拠が無ければただのいちゃもんですが。

図 5-20

Q：葉緑体は単一起源というのは 18SrDNA での分類によるもので別の分類方法をするとう単一起源にならないのでしょうか。

A：そういう話はありません。分子系統解析をすれば葉緑体は単一起源になります。

図 5-20

Q：盗んだ葉緑体は遺伝しなくても葉緑体を取り込むという行為は遺伝するということでしょうか。

A：そうです。

図 5-20

Q：葉緑体を盗んでエネルギーを得る以外のエネルギー調達方法はあるのでしょうか。

A：うみうしの盗葉緑体がエネルギーを得るための手段であるかどうかは実ははっきりしていません。エネルギー収支的にはうみうしの活動を支えるには全然足りてないよう

なので。考えられるメリットとしては、①酸素供給（うみうしにはエラがなくて皮膚呼吸をしているので大きくなれないという説があります）、②保護色、③なにがしかの代謝産物を得ている、の3点が考えられます。③の中に糖という形でエネルギーを得ているというのもありますが、二次代謝産物の何かを得ている、という可能性もあります。生物界にはエネルギー調達方法は満ち溢れています。何種類あるのか自分で調べて見てください。

図 5-20

Q：陸上植物における Fv/Fm は通常 0.8 程度で、損傷すると値が小さくなるとのことでしたが、Fv/Fm が 0.4 や 0.6 程度のウミウシの場合でも葉緑体が損傷しているということでしょうか。

A：そうです。私が関わった研究で、葉緑体の保持期間（2日～6ヶ月）と Fv/Fm との間に相関が見られたので、Fv/Fm が低いウミウシは葉緑体の扱いが悪く保持期間も短い、と考えられました。

図 5-21

Q：盗核も、盗葉緑体と同様に子に遺伝しないのでしょうか。

A：しなかったと思います。

図 5-21

Q：盗核する生物は、もともと核を持っているのに、なぜそれとは別に核を取り込んで、その核をも機能させる必要があるのだろうか。核が増えることで mRNA をより効率よく産生できるというメリットがあるだろうが、その分エネルギーを消費することになるためコストも大きいように思う。

A：コスト以前の問題として、ちゃんと選んだものを盗核しないとシステムとして破綻してしまいますね。ちゃんと選ぶというのがどういうことなのかは分かりませんが、少なくとも害がないことが（経験的に）保証されている必要はありそうです。遺伝的に乗っ取られてしまうという心配はないということなのでしょうね（知りませんが）。盗核というのは、動物で言えば頭部をすげ替えるようなもので、個体とか種のアイデンティティを壊しているように見えます。いろいろ謎が多いです。

図 5-22

Q：葉緑体ゲノムの核への移行は、具体的にどのようなメカニズムで起こっているもの

なのですか。

A：基本的には「事故」なので、メカニズムにより舗装された現象ではありませんが、部分的に既存のメカニズムに便乗しているような形で考えられています。有力な仮説としては、「①葉緑体 DNA 断片が細胞内～核内を浮遊していて、②核 DNA の修復時に浮遊していた葉緑体 DNA 断片が取り込まれる」というものです。

酵母に制限酵素を導入すると、染色体が切断されて大部分は死んでしまいますが、生き残った個体を解析したところ、制限酵素サイトにミトコンドリア DNA 断片が挿入されているものが複数見つかった、という報告があります。このことから上記②は「二本鎖切断された核 DNA の修復」のときに生じるのだろうと考えられています。

講義で紹介した Timmis 先生の研究（タバコ個体での取り込み頻度の計測）や培養細胞との頻度比較などから、取り込まれるのは花粉形成のときに最も頻度が高い、ということが知られています。従って上記②は、減数分裂時に行われる相同組換えの際が最も頻度が高い、と考えられています。

相同組換えのスターターとして酵素的に二本鎖切断を起こす仕組みがありますが、その後相同組換えではなくて end joining（非相同末端修復）を行ってしまうと、その際に末端が露出した DNA（葉緑体 DNA 断片も）が取り込まれる可能性があります。

レポート

GFP

*発光と蛍光の区別がついていないレポートを散見しました。励起光が必要なのが蛍光で、いらなくて自分で光るのが発光です。

概日リズム

*ネガティブフィードバックという機構自体は出力レベルを暴走させず落ち着かせるために用いられます。基本的には出力は一定値へ収束します（振動しません）。温度センサーのついたエアコンを思い浮かべて下さい。

wikipediaによると振動するのは出力のモニタリングとフィードバックの作用の間にタイムラグがある場合だそうです。計測値が上昇中の場合には規定値でネガティブフィードバックがかかり抑制のアクションを指示しますが、制御実行までにタイムラグがあると値がオーバーシュートしてから抑制が始まります。計測値が下降中の場合には規定値をアンダーシュートして上昇に転じます。行き過ぎてから制御開始、の繰り返しで計測値は振動します。詳しくは **AIMS** リンク先のファイルを見て下さい。わかりやすく書いてあります。

[ネガティブフィードバック発振.pdf](#)

たいていの振動は減衰しますが、減衰の防止にはポジティブフィードバックもいれておくといいような気がします（出典不明）。