

藻類学最前線



藻類の光合成を護る多様なエレクトロンシンク

櫻田 涼太¹・嶋川 銀河^{1*}¹ 神戸大学大学院農学研究科 (〒 657-8501 兵庫県神戸市灘区六甲台 1-1)Ryota Sakurada¹ and Ginga Shimakawa^{1*}: Diverse electron sinks of photosynthesis in algae. Jpn. J. Phycol. (Sôru) 73: 159–165, November 10, 2025

Light energy drives the photosynthetic electron transport to generate reducing power such as NADPH in plants and algae. While the reducing power is mainly utilized for CO₂ assimilation in the Calvin cycle, there are some other biological reactions requiring it in photosynthetic cells. Here, we define these reactions altogether as “electron sink”. Compared with C3 plants where the Calvin cycle and photorespiration commonly function as the dominant electron sink, algae possess diverse molecular mechanisms underpinning large electron-sink capacities. In blue-green and green algae, flavodiiron proteins catalyze O₂ photoreduction, although the electron sink capacity is totally different among species. The diatom *Phaeodactylum tricornutum* shows a larger O₂ evolution than CO₂ fixation, suggesting one third of photosynthetic reducing power is utilized for other metabolism(s) than the Calvin cycle. Further, various electron sinks contribute to P700 oxidation in algae harboring red plastids, of which molecular mechanisms remain to be elucidated.

Key Index Words: Flavodiiron protein, Photorespiration, Photosynthesis, Photosynthetic quotient, P700 oxidation

¹Graduate School of Agricultural Science, Kobe University, 1-1 Rokkodai, Nada, Kobe 657-8501, Japan

*Author for correspondence: gshimakawa@panda.kobe-u.ac.jp

はじめに：光合成電子伝達とエレクトロンシンク

光合成は、光エネルギーを利用して水 (H₂O) と二酸化炭素 (CO₂) から有機物を合成し、同時に酸素 (O₂) を放出するプロセスである。主に植物や藻類によって行われ、地球上の炭素循環や酸素供給においてきわめて重要な役割を果たす。光合成は、おおまかに明反応（電子伝達反応）と暗反応（炭素同化反応）の2つの主要な反応過程に分けられる。電子伝達反応は、葉緑体内のチラコイド膜で起こり、光エネルギーと H₂O を ATP や NADPH へ変換するプロセスである。まずクロロフィルなど光合成色素に吸収された光エネルギーによって光化学系 II タンパク質複合体 (PSII) の反応中心クロロフィル (P680) が励起され、電荷分離が起こる。これによってチラコイド膜に存在するプラストキノン (PQ) が還元され、さらにシトクロム *b₆f* 複合体 (Cyt *b₆f*) や、プラストシアニン (PC) またはシトクロム *c₆* (Cyt *c₆*) を経由して光化学系 I タンパク質複合体 (PSI) へと電子伝達が生じる。同時に PSII では H₂O が酸化分解（ここで O₂ が生じる）されることで P680⁺ の再還元が起こる。一方で、PSI においても反応中心クロロフィル (P700) が光酸化還元を駆動し、電子受容側に位置するフェレドキシン (Fd) と Fd-NADP⁺還元酵素 (FNR) を介して NADP⁺を NADPH へと還元する。また、これらの過程で水素イオン (H⁺) がチラコイド膜内腔に蓄積し、これが駆動力となって ATP 合成が進行する (図 1)。炭素同化反応では、カルビン回路によって電子伝達で生成した

ATP と NADPH を使って CO₂ の同化が行われる。具体的にはリブローズ 1,5-ビスリン酸カルボキシラーゼ / オキシゲナーゼ (RuBisCO) によって触媒される CO₂ 固定反応で生じた 2 分子の 3-ホスホグリセリン酸 (PGA) をリン酸化、還元するために ATP と NADPH を消費し、さらに RuBisCO の基質であるリブローズ 1,5-ビスリン酸を再生成するために 1 分子の ATP を用いる (図 1)。まとめると、1 分子の CO₂ が固定されるにあたって 2 分子の NADPH と 3 分子の ATP がカルビン回路で消費されることになる。なお、2 分子の NADPH を生じるためには電子が 4 つ必要であるため、PSII では 2 分子の H₂O が酸化され、1 分子の O₂ が生じる計算になる。

上ではチラコイド膜の電子伝達系とカルビン回路を中心に光合成の仕組みを説明したが、実際に植物の葉で起こる現象を想定した場合、光呼吸も考慮する必要がある。RuBisCO は O₂ とも反応し、この場合 PGA と 2-ホスホグリコール酸を 1 分子ずつ生じるが、2-ホスホグリコール酸は生体にとって毒となるため、葉緑体・ペルオキシソーム・ミトコンドリアは協同してこれを PGA へ変換してカルビン回路へ戻す。RuBisCO のオキシゲナーゼ反応から始まるこれら一連のプロセスは光呼吸と総称され、言葉通りに O₂ の消費と CO₂ の放出を伴う。重要な点として、光呼吸が駆動すると電子伝達で生じた還元力や ATP が消費される（厳密にはカルビン回路のみの時と比べて 1 割程度多く ATP を消費する計算になる）。カルビン回路や光呼吸のように、光合成の還元力を消費する（すなわち

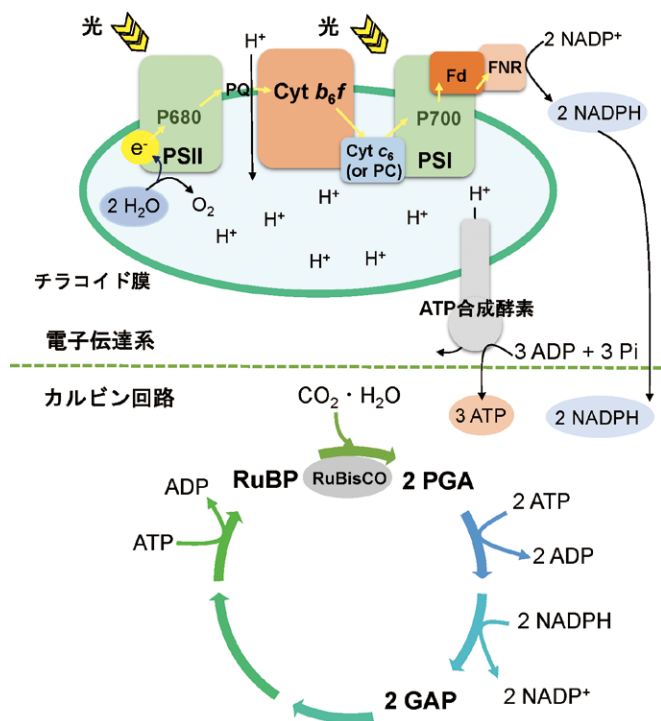


図1. 光合成における電子伝達反応と炭素同化反応の概要図。PSII: 光化学系 II, PSI: 光化学系 I, PQ: プラストキノン, Cyt *b₆f*: シトクロム *b₆f* 複合体, Cyt *c₆*: シトクロム *c₆*, PC: プラストシアニン, Fd: フェレドキシン, FNR: Fd-NADP⁺還元酵素, RuBP: リブロース 1,5-ビスリン酸, PGA: 3-ホスホグリセリン酸, GAP: グリセルアルデヒド 3 リン酸, RuBisCO: リブロース 1,5-ビスリン酸カルボキシラーゼ / オキシゲナーゼ。

電子の受け口となる) 反応を、本稿では「エレクトロンシンク」と呼ぶ。この他にも光合成のエレクトロンシンクとしては、還元型 PQ を電子供与体として O₂ 還元を触媒する Plastid terminal oxidase やミトコンドリアへの還元力輸送 (最終的には Alternative oxidase などを通して O₂ 還元が生じる)、活性酸素の生成およびペルオキシダーゼによる消去、また還元型 Fd を電子供与体を用いる窒素同化代謝や硫黄同化代謝など様々な反応が挙げられる (Alric & Johnson 2017, 嶋川 2025)。

光合成生物においてエレクトロンシンクは何のために存在するのか? 一つは還元力を利用した物質生産など生命維持にかかわる。例えばカルビン回路では糖の合成のために、また窒素同化代謝では硝酸態窒素の還元やアミノ酸合成に還元力が利用される。これら生体反応に光合成の還元力を用いるのは、まさに独立栄養生物ならではのといえる。一方、エレクトロンシンクがもつ明確な生理機能として過剰な還元力の散逸も挙げられる。光合成は、電子伝達系における還元力の生成とカルビン回路におけるその消費とのバランスにより成り立つが、強光や低 CO₂ などの環境変化によってカルビン回路の需要を上回る還元力が生成する恐れがあり、これがやがて細胞内で有毒な活性酸素を生成し、光合成タンパク質を失活させてしまう (嶋川・三宅 2017, Krieger-Liszky & Shimakawa

2022)。これを防ぐため、エレクトロンシンクが還元力の安全弁としての役割を担っている。ただし、エレクトロンシンクが光合成における過剰な還元力の散逸に寄与するためには、それ相応の電子伝達フラックス (エレクトロンシンク能) を有している必要がある。それゆえ光合成の研究では、ある反応がエレクトロンシンクか否かにとどまらず、それがどの程度のエレクトロンシンク能を持っているかを評価することが重要となる。実際、多くの陸上植物において上に挙げた反応が示すエレクトロンシンク能はいずれもカルビン回路と比べると非常に小さく、量的な観点でいえば光合成における還元力の消費はカルビン回路と光呼吸だけで説明できてしまう (Driever & Baker 2011)。

近年の研究により、主に水圏で光合成を行う藻類では、冒頭で述べたように光合成電子伝達が植物同様のメカニズムで行われる一方、過剰な還元力の消費にはたらくエレクトロンシンクが植物とまったく異なることが分かってきた。すなわち、植物と藻類では「H₂O と光エネルギーから得た還元力をどこに、どれくらい使っているのか」その還元力の分配が異なる。そもそも藻類と一括りにされる生物群には、藍藻、緑藻、紅藻、灰色藻、珪藻、ユーグレナ藻、褐藻など、それぞれ異なる進化を遂げた生物種が混在し、またその生息環境は池や川など淡水域から、海水域、氷雪地域、温泉地など、広範な光強度、塩濃度、pH、温度条件にわたる。こうした系統的・生態的背景の違いが生物種に独特な還元力の使い方を生んだのかもしれない。本稿では、藻類において余剰還元力の消費に寄与する多様なエレクトロンシンクについて、我々がこれまで 10 年間に行ってきた研究を中心に解説する。

光合成電子伝達および O₂ 依存的エレクトロンシンクの評価

ある生物のもつ情報を生きたまま非破壊的に評価するアプローチ、すなわち生理解析の技術は光合成生物において特に高水準な技術である。その最も大きな理由が光合成色素を利用できる点であり、例えばクロロフィルが発する蛍光からは光合成生物の生理状態を読み取ることができる。パルス変調クロロフィル蛍光・吸光測定 (いわゆる PAM 測定) からは光合成電子伝達速度や PSII, PSI など各光合成コンポーネントの酸化還元状態、失活度合いなどを評価することが可能だが、従来この手法が頻用される陸上植物の生葉と比べ、異なる色素や形態を有する藻類の細胞では得られるパラメータの定量性が疑わしいケースが多い。そこで我々は、最もシンプルかつ定量的な生理解析機器である酸素電極とクロロフィル蛍光の同時測定によって電子伝達速度を評価した (※実験系は神戸大学三宅研究室で独自に立ち上げられたもの)。光合成が駆動したとき、O₂ 発生量と電子伝達速度は比例関係にあるはずだが、光呼吸のように O₂ 消費を伴うエレクトロンシンクが機能すればその分だけ見かけの O₂ 発生量が減るため、O₂ 発生を伴わない電子伝達速度から O₂ 依存的なエレクトロンシンクの活性を評価できる (Sejima *et al.* 2016, Hanawa *et al.* 2017)。我々は、2 種の藍藻 (*Synechocystis* sp. PCC 6803 およ

び *Synechococcus elongatus* PCC 7942) に対して本手法を用い、カルビン回路が抑制される CO_2 補償点において *Synechocystis* sp. PCC 6803 が独特なエレクトロンスINKを発現して電子伝達速度を維持することを見出した (Hayashi *et al.* 2014)。

我々が *Synechocystis* sp. PCC 6803 において見出したエレクトロンスINKの分子の実体は Flavodiiron タンパク質 (FLV) と呼ばれるフラビンタンパク質であり、光合成生物の中では藍藻、緑藻、コケ植物、シダ植物、裸子植物、そして一部の渦鞭毛藻にのみ見つかっている (Helman *et al.* 2003, Allahverdiyeva *et al.* 2015, Shimakawa *et al.* 2015)。藍藻における生理解析から FLV は還元型 Fd を電子供与体として O_2 の4電子還元を触媒すると思われる (Sétif *et al.* 2020)。反応の結果生じる最終産物が H_2O であることから、FLV は還元力を利用した物質生産というより、むしろ余剰な還元力を安全に散逸するために機能すると考えられ、実際に FLV を欠損した変異体では過剰電子の蓄積による PSII や PSI の光傷害が観察されている (Zhang *et al.* 2009, Allahverdiyeva *et al.* 2013, Shimakawa *et al.* 2016a)。FLV をコードする遺伝子は藍藻において普遍的に認められるが、FLV が発揮するエレクトロンスINK能は種によって大きな差がある。上述した *Synechococcus elongatus* PCC 7942 では FLV は実際に発現して O_2 の光還元に参加するが、その一方で *Synechocystis* sp. PCC 6803 のように、カルビン回路に取って代わるようなエレクトロンスINK能をもつことはない (Shimakawa *et al.* 2015)。これは藍藻 *Synechococcus elongatus* PCC 7942 が光過剰な条件下において FLV を利用して「過剰な電子を逃がす」のではなく、Cyt b_6/f における電子伝達に強力なブレーキをかけ、PSI 周辺に「過剰電子を蓄積させない」戦略を取るためと考えられる (Shaku *et al.* 2016, Shimakawa *et al.* 2018)。その証拠に、また別種の海洋性藍藻 *Synechococcus* sp. PCC 7002 ではカルビン回路が抑制される条件において FLV のエレクトロンスINK能が極めて大きく、Cyt b_6/f における電子伝達抑制がほとんどみられなかった (Shimakawa *et al.* 2016b, Shimakawa *et al.* 2016a)。有毒な活性酸素が生じやすい PSI 周辺をいかに酸化的に保つのか、藍藻種によってその戦略に好き嫌いがあるのだろう。上の例でいえば *Synechococcus elongatus* PCC 7942 と比べて *Synechococcus* sp. PCC 7002 は生育速度や最大光合成速度が高く、光合成を活発に行う環境に適応してきたと推察される。FLV が触媒する O_2 光還元反応の詳細については別途執筆した最新の総説を参照いただくと幸甚である (嶋川 2025)。また追記すべきこととして、我々が評価した O_2 発生を伴わない電子伝達速度には O_2 依存のエレクトロンスINKの他に PSII 循環的電子伝達の活性が含まれるが (Falkowski *et al.* 1986, Miyake *et al.* 2002)、本旨から少し外れてしまうため本稿では詳しく説明しない。

さて、真核藻類ではどうだろうか？我々は藍藻で確立した評価系を用いて緑藻 *Chlamydomonas reinhardtii*、ユーグレナ藻 *Euglena gracilis*、珪藻 *Phaeodactylum tricornutum* の O_2 依存性なエレクトロンスINK能を評価した (Shimakawa *et al.*

2016b, Shimakawa *et al.* 2017a)。その結果は三者三様である。緑藻 *C. reinhardtii* では CO_2 補償点においてカルビン回路の約半分程度のエレクトロンスINK能が認められ、それが高い O_2 親和性を示した (図2)。この特徴は藍藻で観測された前述のものと一致しており、FLV をコードする遺伝子が緑藻にも広く保存されることから、*C. reinhardtii* ではカルビン回路の他に FLV が主要な還元力の受け口になっていると考えられる (Chaux *et al.* 2017, Burlacot *et al.* 2018)。*E. gracilis* においては、*C. reinhardtii* と同程度のエレクトロンスINK能がみられた一方で、それが O_2 濃度に対して二相的な依存性を示すこと、また *E. gracilis* が FLV をもたないことから、高 O_2 親和性と低 O_2 親和性2つのエレクトロンスINKが関与すると推定され (図2)、その実体については今なお未解明である。珪藻 *P. tricornutum* では、カルビン回路の抑制に追従して電子伝達活性が低下したことから、 O_2 依存性なエレクトロンスINKの活性が非常に小さいと考えられた (図2)。

C3 植物で大きなエレクトロンスINK能を発揮する光呼吸について、ここまでの説明でほとんど触れてこなかった。実際、藍藻や緑藻で観測される O_2 依存性なエレクトロンスINKの実体は FLV であり、光呼吸が主要なエレクトロンスINKとして機能することを示すデータは得られていない (Shimakawa *et al.* 2015, Shimakawa *et al.* 2017a)。強いて言えば、*E. gracilis* での生理解析において検出された O_2 低親和性のエレクトロンスINKのみ光呼吸との関連が疑われる (RuBisCO のオキシゲナーゼ反応は O_2 親和性が低い)。光呼吸関連遺伝子が多くの藻類で保存されていることを踏まえると (Hagemann *et al.*

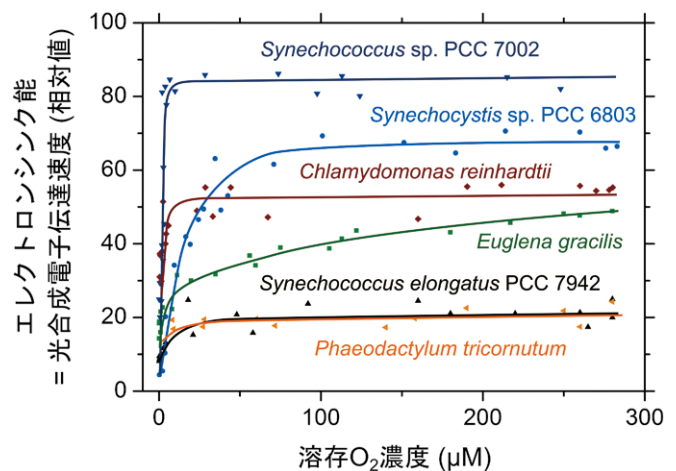


図2. 藍藻 *Synechocystis* sp. PCC 6803 (青●), *Synechococcus elongatus* PCC 7942 (黒▲), *Synechococcus* sp. PCC 7002 (紺▼), 緑藻 *Chlamydomonas reinhardtii* (胭脂◆), ユーグレナ藻 *Euglena gracilis* (緑■), 珪藻 *Phaeodactylum tricornutum* (橙▲) におけるカルビン回路抑制時 (CO_2 補償点) のエレクトロンスINK能およびその O_2 濃度依存性。Shimakawa *et al.* (2017) におけるデータから作図した。各生物種において凡そ光飽和強度の励起光を照射して解析を行った。各生物種において縦軸の100%がカルビン回路のエレクトロンスINK能 (CO_2 飽和条件) に相当する。

al. 2013), 藍藻や真核藻類においては光呼吸が存在しつつも, その活性が非常に低いのだろう。カルボキシソームやピレノイドなどにみられるように RuBisCO を集積することで構造的にオキシゲナーゼ反応を抑制しているのかもしれない。また *C. reinhardtii* や *E. gracilis* では光呼吸の中間代謝産物が PGA に変換される前に細胞外へ排出されることも報告されている (Peltier & Thibault 1985, Yokota & Kitaoka 1987)。冒頭に述べた光呼吸の代謝様式や生理機能はあくまで C3 植物に限った話なのだ。

話を戻すが, 藍藻および真核藻類における O_2 依存的エレクトロンスINKの活性評価を経て, 植物とは異なり藻類で還元力の消費にはたらくエレクトロンスINKは極めて多彩であることが分かった。種によって過剰な還元力の受け口として O_2 を利用するものと, そうでないものに分かれ, なおかつ O_2 を利用するものも異なる分子メカニズムを保持する。では, O_2 依存的なエレクトロンスINK能が小さかった種 (*P. tricornutum* など) ではカルビン回路が光合成電子伝達で生じる還元力の消費を一手に担っているのか? 実はそうでもなさそうだ。

光合成指数と O_2 非依存的エレクトロンスINK

冒頭において, 光合成では 1 分子の CO_2 を固定する際に 1 分子の O_2 が生じると述べたが, この見積もりは電子伝達で生じた還元力が全てカルビン回路で消費されることを前提としており, その他のエレクトロンスINKの影響を考慮していない。例えば FLV による O_2 還元がエレクトロンスINKとしてはたれば, その分だけ CO_2 の代わりに O_2 が消費される。ただしこの場合は, PSII における O_2 発生と FLV による O_2 還元がプラスマイナスゼロであるため, 見かけ上の全体収支は変わらず CO_2 固定と O_2 発生が等量で生じる (ちなみに植物の光呼吸がエレクトロンスINKとして機能した場合でも, ペルオキシソームにおける過酸化水素の生成と消去, ミトコンドリアにおける CO_2 発生, 葉緑体におけるアンモニア同化など, 光呼吸関連代謝を全て加味すれば, この見かけ上の CO_2 と O_2 の化学量論は変化しない)。それでは, 光合成電子伝達で生じた還元力が, カルビン回路でも O_2 でもない別の受け口で消費された場合はどうだろうか? その場合, 光合成細胞では見かけ上の CO_2 固定量を上回る O_2 発生が観測される。光合成における「 O_2 発生/ CO_2 固定量比」は光合成指数または光合成比 (photosynthetic quotient) として古くから一部の藻類研究者の間で用いられ, 単細胞藻類を中心に 1 を越える値 (培養条件によっては ~7 に及ぶ) が報告されてきた (Buesa 1980, Williams & Robertson 1991, Halsey et al. 2013, 嶋川 2024)。この実験データは, 藻類において光合成電子伝達で生じた還元力のほとんどがカルビン回路でも O_2 依存的エレクトロンスINKでもない別の反応で消費されることを意味する。その一方で, 実験では基本的に気体の CO_2 が定量されるため, 液中にイオン態で溶け込んだ無機炭素量が見過ごされており, 光合成指数が過大評価されている懸念もあった。そこで我々は, 珪藻 *P. tricornutum* において光合成で固定される全無機炭素量

(CO_2 , HCO_3^- , CO_3^{2-}) を精密定量できるガスクロマトグラフィシステム (※本システムは関西学院大学松田研究室で独自に立ち上げられたもの) を利用して光合成指数を評価した (Shimakawa & Matsuda 2024)。その結果, *P. tricornutum* では CO_2 固定に対して凡そ 1.5 倍量の O_2 発生が観測された。このことは, 珪藻 *P. tricornutum* において電子伝達で生じた還元力の約 3 分の 1 がカルビン回路とも O_2 とも異なる別のエレクトロンスINKへ流れていることを意味する。もちろん藻類の細胞内には還元力を必要とする様々な代謝が存在し, 中でも窒素同化代謝は, 硝酸・亜硝酸の還元やグルタミン酸合成酵素の反応に電子を必要とすることから高いエレクトロンスINK能が期待される (Weger & Turpin 1989)。しかしながら, アンモニア態窒素による培養やグルタミン酸合成酵素阻害剤処理によっても光合成指数に変化はなく, むしろ窒素飢餓にさらされて光合成活性が低下した細胞において CO_2 固定量に対する O_2 発生量が 2.5 倍へ増加したことから (Shimakawa & Matsuda 2024), *P. tricornutum* にみられる高い光合成指数の原因は窒素同化代謝ではなさそうである。その他の候補としては, 脂質合成, アミノ酸代謝, さらに硫化ジメチル代謝などが考えられるが, いずれにおいてもカルビン回路に匹敵するエレクトロンスINK能をもつことがあれば驚きである。また現在我々の研究室では, 多種多様な藻類において光合成指数の評価を進めており, 将来的には系統的・生態的背景との関連性が明らかになることを期待している。

エレクトロンスINKが支える安心・安全な光合成

冒頭で述べたように, 光合成生物におけるエレクトロンスINKは様々な生理機能をもつ。例えばカルビン回路は CO_2 の同化, 光呼吸は 2-ホスホグリコール酸の代謝および PGA の再生成を担っている。またその他に, 還元力を O_2 へ捨てる FLV などにも共通してあてはまる生理機能として還元力の安全な散逸も挙げられる。植物や藻類は自然環境でしばしば必要以上の光にさらされ, それによって生じる過剰な還元力は PSII や PSI において有毒な活性酸素を生成する要因となる。中でも PSI の過還元による活性酸素生成は光合成生物を死に至らしめるほどの危険性をもつため, 光合成生物は, 過剰な光にさらされた時こそ PSI 周辺を酸化的に保つ応答を示す (Sejima et al. 2014, 嶋川・三宅 2017, Shimakawa & Miyake 2018, Furutani et al. 2023)。その P700 酸化応答に一役買っているのが, 次の段落で示す通りエレクトロンスINKである。裏を返せば, 過剰な光にさらされた時の PSI 周辺の酸化還元応答を観察することで, その生物がもつエレクトロンスINKを機能的な側面から評価できる。PSI の酸化還元は, その反応中心クロロフィルである P700 の酸化体が近赤外領域に特異的な吸収を示すことから非破壊的に測定することが可能である (Harbinson & Woodward 1987)。

我々は, 藍藻, 真核藻類, 植物など様々な光合成生物 24 種に対して, 暗順化後 1 秒間の飽和光照射 ($2,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$; 夏の直射日光と同程度の光強度) によって過

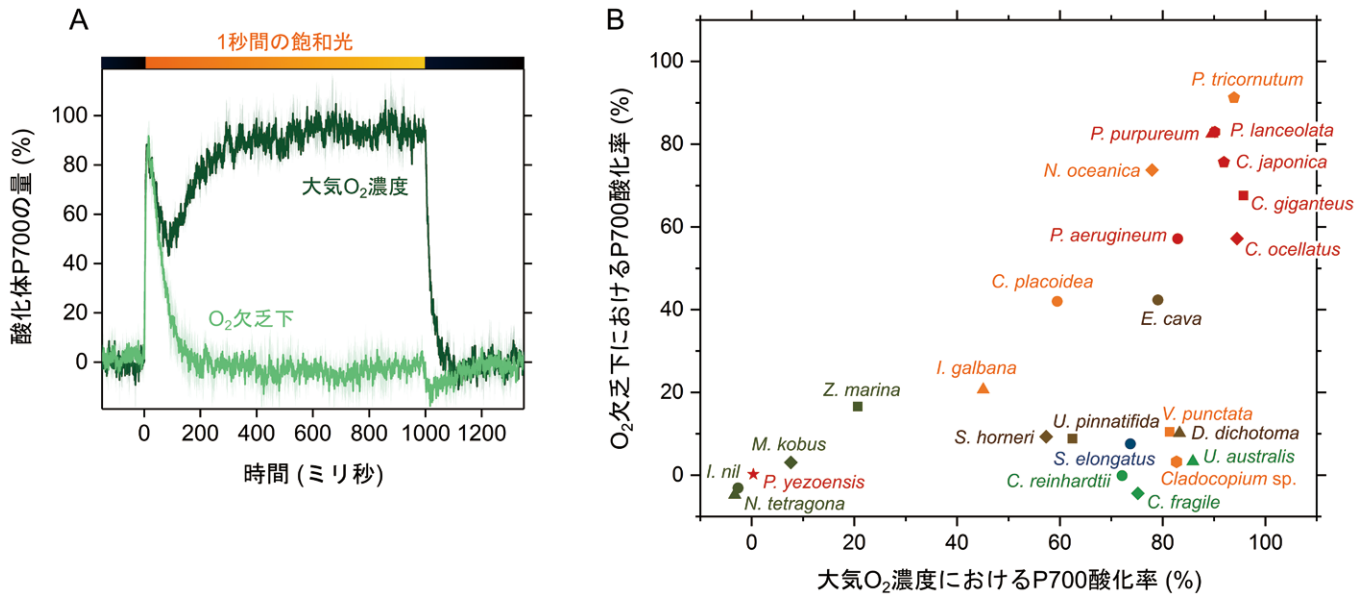


図3. 大気O₂濃度およびO₂欠乏下におけるアナアオサ (*Ulva australis*) の飽和光照射に対するP700酸化応答 (A) および24種の光合成生物におけるP700酸化率のプロット (B). Shimakawa *et al.* (2019) および Shimakawa *et al.* (2022) におけるデータから作図した。P700酸化率は飽和光照射中におけるP700の酸化割合から計算した。解析には、藍藻 *Synechococcus elongatus* PCC 7942 (青●), 緑藻 *Chlamydomonas reinhardtii* (緑●), アナアオサ (緑▲), ミル (*Codium fragile* [緑◆]), C3植物アサガオ (*Ipomoea nil* [鶯●]), スイレン (*Nymphaea tetragona* [鶯▲]), コブシ (*Magnolia kobus* [鶯◆]), アマモ (*Zostera marina* [鶯■]), 紅藻 *Porphyridium aeruginum* (赤●), *Porphyridium purpureum* (赤▲), スサビノリ (*Pyropia yezoensis* [赤★]), ツノマタ (*Chondrus ocellatus* [赤◆]), オオバツノマタ (*Chondrus giganteus* [赤■]), ホソバノトサカモドキ (*Callophyllis japonica* [赤●]), フダラク (*Pachymeniopsis lanceolata* [赤●]), クリプト藻 *Chroomonas placodea* (橙●), ハプト藻 *Isochrysis galbana* (橙▲), 真正眼点藻 *Nannochloropsis oceanica* (橙◆), *Vischeria punctata* (橙■), 珪藻 *Phaeodactylum tricornutum* (橙●), 渦鞭毛藻 *Cladocodium sp.* (橙●), 褐藻カジメ (*Ecklonia cava* [茶●]), アミジグサ (*Dictyota dichotoma* [茶▲]), アカモク (*Sargassum horneri* [茶◆]), ワカメ (*Undaria pinnatifida* [茶■]) を用いた。

剰光環境を再現し、一部の藻類におけるP700酸化応答パターンにFLVが関与していることを明らかにした (Shimakawa *et al.* 2019)。一般的にカルビン回路 (および光呼吸) は暗順化によって不活性化するため、この評価系ではその影響が最小限のはずである。例えば緑藻アナアオサ (*Ulva australis*) では光照射中にほぼ全てのP700が酸化状態で保たれるが、グルコースオキシダーゼ処理によってO₂を除去した場合すべてのP700が光照射中に還元状態にあった (図3A)。実際のところ光照射下においてP700は光酸化還元サイクルを繰り返しており、電子の流入と流出のバランスによってその酸化還元レベルが決まる訳だが、アナアオサの結果からは、大気O₂濃度において電子の流入が律速であったものが、O₂除去によって電子受容体側の反応が律速になってしまったことを反映している。アナアオサにみられたP700酸化応答パターンは藍藻、緑藻、コケ植物などに共通しており、それぞれの生物におけるFLV欠損変異体の解析から、FLVがエレクトロンスINKとして機能した結果であることが分かっている (Helman *et al.* 2003, Chaux *et al.* 2017, Shimakawa *et al.* 2017b)。なお被子植物ではO₂の有無によらずP700は1秒間の光照射中にずっと還元状態を保ってしまい、この操作を続けるとPSIが光傷害を受けて失活する。これよりP700が酸化的に維持されないことが光合成生物にとってどれほど危険な状態か理解

できる。図3Bには、それぞれO₂存在下・非存在下において光照射中にどれだけP700が酸化的に維持されていたかをプロットした。ここから種によって活性酸素生成を防ぐための戦略およびO₂への依存度にどれほど大きな違いがあることがうかがえる。多くの紅藻や紅藻由来葉緑体をもつ藻類ではO₂の有無によらずP700が酸化されることから、O₂非依存的なエレクトロンスINKが機能する、あるいは暗順化に関係なくカルビン回路が高いエレクトロンスINK能を有していることなどが推定される。興味深いのは真正眼点藻 *Vischeria punctata* やワカメ (*Undaria pinnatifida*) などの褐藻類であり、O₂依存的なエレクトロンスINKがP700酸化に貢献する示唆が得られた。これら紅藻由来葉緑体をもつ藻類は系統的にFLVをもたないと推定され、その代わりに他の生物と異なりPlastid terminal oxidaseなどの寄与が大きい、あるいは未知の分子がエレクトロンスINKとしてP700酸化に機能するといった可能性が考えられる。一方で、紅藻由来葉緑体をもつ藻類の中でもシンビオディニウム科の渦鞭毛藻である褐虫藻では例外的にFLVをコードする遺伝子が認められ、O₂に依存したP700酸化応答も観測された (Shimakawa *et al.* 2022)。褐虫藻はサンゴなど動物と細胞内共生して光合成を行うため、過剰な光エネルギーから逃げられず、過剰な還元力を散逸するシステムが必要だったのかもしれない。また面白い事に、

紅藻の中でもスサビノリ (*Pyropia yezoensis*) のみ、被子植物と同様に P700 を酸化できないことが分かった。これについてはスサビノリのもつエレクトロンシンク能が他の種と比べて極めて小さいこと、あるいは PSII から PSI への電子流入が比較的大きいことなどが予想されるが、その答えは今もなお分かっておらず、またスサビノリの系統的・生態的背景との関連についても不明である。

おわりに

本稿では、藻類における多様なエレクトロンシンクについて、光合成における還元力の消費に寄与しているものを中心に紹介したが、ここで述べたこともその全体像の一端に過ぎないだろう。これまで生理解析によってエレクトロンシンクが調べられてきた単細胞藻類は、実験に十分な細胞量が得られる種（すなわち実験室での培養が可能な種）に限定されており、今後は解析機器の感度向上や難培養藻類における培養法の確立などによってさらなる多様性がみえてくることが期待される。また *E. gracilis* にみられた O₂ 依存적エレクトロンシンクや *P. tricornutum* において推定される O₂ 非依存적エレクトロンシンクなど藻類におけるエレクトロンシンクは生理現象として捉えられている一方で、その分子メカニズムが未解明であるものが多い。これについては、近年 Cas9-gRNA 複合体の直接導入によるゲノム編集など非モデル生物種に対する分子生物学ツールが発達してきており、近い将来にはより容易に新規生命現象の分子メカニズム解明に取り組むことができるようになることを期待する。冒頭で述べたように藻類は様々な自然環境に生息する。今後は実験室レベルで解き明かされた多様なエレクトロンシンクについて、より生態的な視点をもって藻類が生育する実環境における生理的意義を考えていく必要もあるだろう。

謝辞

本稿執筆の機会を与えてくださった大沼亮先生（神戸大学）および岩滝光儀先生（東京大学）に深く感謝申し上げます。また本稿は学術変革領域光合成ユビキティ（24H02102）における活動の一環として執筆いたしました。

引用文献

Allahverdiyeva, Y., Isojarvi, J., Zhang, P. & Aro, E. M. 2015. Cyanobacterial oxygenic photosynthesis is protected by flavodiiron proteins. *Life* 5: 716–743.
 Allahverdiyeva, Y., Mustila, H., Ermakova, M. *et al.* 2013. Flavodiiron proteins Flv1 and Flv3 enable cyanobacterial growth and photosynthesis under fluctuating light. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 110: 4111–4116.
 Alric, J. & Johnson, X. 2017. Alternative electron transport pathways in photosynthesis: a confluence of regulation. *Curr. Opin. Plant Biol.* 37: 78–86.
 Buesa, R. 1980. Photosynthetic quotient of marine plants. *Photosynthetica* 14: 337–342.

Burlacot, A., Sawyer, A., Cuiné, S. *et al.* 2018. Flavodiiron-mediated O₂ photoreduction links H₂ production with CO₂ fixation during the anaerobic induction of photosynthesis. *Plant Physiol.* 177: 1639–1649.
 Chaux, F., Burlacot, A., Mekhalfi, M. *et al.* 2017. Flavodiiron proteins promote fast and transient O₂ photoreduction in *Chlamydomonas*. *Plant Physiol.* 174: 1825–1836.
 Drier, S. M. & Baker, N. R. 2011. The water–water cycle in leaves is not a major alternative electron sink for dissipation of excess excitation energy when CO₂ assimilation is restricted. *Plant Cell Environ.* 34: 837–846.
 Falkowski, P. G., Fujita, Y., Ley, A. & Mauzerall, D. 1986. Evidence for cyclic electron flow around photosystem II in *Chlorella pyrenoidosa*. *Plant Physiol.* 81: 310–312.
 Furutani, R., Wada, S., Ifuku, K., Maekawa, S. & Miyake, C. 2023. Higher reduced state of Fe/S-signals, with the suppressed oxidation of P700, causes PSI inactivation in *Arabidopsis thaliana*. *Antioxidants* 12: 21.
 Hagemann, M., Fernie, A. R., Espie, G. S. *et al.* 2013. Evolution of the biochemistry of the photorespiratory C2 cycle. *Plant Biol.* 15: 639–647.
 Halsey, K. H., O'Malley, R. T., Graff, J. R., Milligan, A. J. & Behrenfeld, M. J. 2013. A common partitioning strategy for photosynthetic products in evolutionarily distinct phytoplankton species. *New Phytol.* 198: 1030–1038.
 Hanawa, H., Ishizaki, K., Nohira, K. *et al.* 2017. Land plants drive photorespiration as higher electron-sink: comparative study of post-illumination transient O₂-uptake rates from liverworts to angiosperms through ferns and gymnosperms. *Physiol. Plant.* 161: 138–149.
 Harbinson, J. & Woodward, F. I. 1987. The use of light-induced absorbance changes at 820 nm to monitor the oxidation state of P-700 in leaves. *Plant Cell Environ.* 10: 131–140.
 Hayashi, R., Shimakawa, G., Shaku, K. *et al.* 2014. O₂-dependent large electron flow functioned as an electron sink, replacing the steady-state electron flux in photosynthesis in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803, but not in the cyanobacterium *Synechococcus* sp. PCC 7942. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 78: 384–393.
 Helman, Y., Tchernov, D., Reinhold, L. *et al.* 2003. Genes encoding A-type flavoproteins are essential for photoreduction of O₂ in cyanobacteria. *Curr. Biol.* 13: 230–235.
 Krieger-Liszka, A. & Shimakawa, G. 2022. Regulation of the generation of reactive oxygen species during photosynthetic electron transport. *Biochem. Soc. Trans.* 50: 1025–1034.
 Miyake, C., Yonekura, K., Kobayashi, Y. & Yokota, A. 2002. Cyclic electron flow within PSII functions in intact chloroplasts from spinach leaves. *Plant Cell Physiol.* 43: 951–957.
 Peltier, G. & Thibault, P. 1985. Light-dependent oxygen uptake, glycolate, and ammonia release in L-methionine sulfoximine-treated *Chlamydomonas*. *Plant Physiol.* 77: 281–284.
 Sejima, T., Hanawa, H., Shimakawa, G. *et al.* 2016. Post-illumination transient O₂-uptake is driven by photorespiration in tobacco leaves. *Physiol. Plant.* 156: 227–238.
 Sejima, T., Takagi, D., Fukayama, H., Makino, A. & Miyake, C. 2014. Repetitive short-pulse light mainly inactivates photosystem I in sunflower leaves. *Plant Cell Physiol.* 55: 1184–1193.
 Sétif, P., Shimakawa, G., Krieger-Liszka, A. & Miyake, C. 2020. Identification of the electron donor to flavodiiron proteins in *Synechocystis* sp. PCC 6803 by *in vivo* spectroscopy. *Biochim. Biophys. Acta Bioenerg.* 1861: 148256.

- Shaku, K., Shimakawa, G., Hashiguchi, M. & Miyake, C. 2016. Reduction-induced suppression of electron flow (RISE) in the photosynthetic electron transport system of *Synechococcus elongatus* PCC 7942. *Plant Cell Physiol.* 57: 1443–1453.
- 嶋川銀河 2024. 光合成のブラックボックス ～電子は何処へ?～. *生物工学会誌* 102: 182.
- 嶋川銀河 2025. 葉緑体における酸素還元反応. *低温科学* 83: 1–8.
- Shimakawa, G., Akimoto, S., Ueno, Y. *et al.* 2016b. Diversity in photosynthetic electron transport under [CO₂]-limitation: the cyanobacterium *Synechococcus* sp. PCC 7002 and green alga *Chlamydomonas reinhardtii* drive an O₂-dependent alternative electron flow and non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence during CO₂-limited photosynthesis. *Photosynth. Res.* 130: 293–305.
- Shimakawa, G., Ishizaki, K., Tsukamoto, S., Tanaka, M., Sejima, T. & Miyake, C. 2017b. The liverwort, *Marchantia*, drives alternative electron flow using a flavodiiron protein to protect PSI. *Plant Physiol.* 173: 1636–1647.
- Shimakawa, G. & Matsuda, Y. 2024. Extra O₂ evolution reveals an O₂-independent alternative electron sink in photosynthesis of marine diatoms. *Photosynth. Res.* 159: 61–68.
- Shimakawa, G., Matsuda, Y., Nakajima, K., Tamoi, M., Shigeoka, S. & Miyake, C. 2017a. Diverse strategies of O₂ usage for preventing photo-oxidative damage under CO₂ limitation during algal photosynthesis. *Sci. Rep.* 7: 41022.
- 嶋川銀河・三宅親弘 2017. 植物が安心して光合成できるワケ: PS I を光傷害から護る P700 酸化システム. *光合成研究* 27: 4–15.
- Shimakawa, G. & Miyake, C. 2018. Oxidation of P700 ensures robust photosynthesis. *Front. Plant Sci.* 9: 1617.
- Shimakawa, G., Murakami, A., Niwa, K., Matsuda, Y., Wada, A. & Miyake, C. 2019. Comparative analysis of strategies to prepare electron sinks in aquatic photoautotrophs. *Photosynth. Res.* 139: 401–411.
- Shimakawa, G., Shaku, K. & Miyake, C. 2016a. Oxidation of P700 in photosystem I is essential for the growth of cyanobacteria. *Plant Physiol.* 172: 1443–1450.
- Shimakawa, G., Shaku, K. & Miyake, C. 2018. Reduction-induced suppression of electron flow (RISE) is relieved by non-ATP-consuming electron flow in *Synechococcus elongatus* PCC 7942. *Front. Microbiol.* 9: 886.
- Shimakawa, G., Shaku, K., Nishi, A. *et al.* 2015. FLAVODIIRON2 and FLAVODIIRON4 proteins mediate an oxygen-dependent alternative electron flow in *Synechocystis* sp. PCC 6803 under CO₂-limited conditions. *Plant Physiol.* 167: 472–480.
- Shimakawa, G., Shoguchi, E., Burlacot, A. *et al.* 2022. Coral symbionts evolved a functional polycistronic flavodiiron gene. *Photosynth. Res.* 151: 113–124.
- Weger, H. G. & Turpin, D. H. 1989. Mitochondrial respiration can support NO₃⁻ and NO₂⁻ reduction during photosynthesis: Interactions between photosynthesis, respiration, and N assimilation in the N-limited green alga *Selenastrum minutum*. *Plant Physiol.* 89: 409–415.
- Williams, P. J. I. & Robertson, J. E. 1991. Overall planktonic oxygen and carbon dioxide metabolisms: the problem of reconciling observations and calculations of photosynthetic quotients. *J. Plankton Res.* 13: 153–169.
- Yokota, A. & Kitaoka, S. 1987. Rates of glycolate synthesis and metabolism during photosynthesis of *Euglena* and microalgae grown on low CO₂. *Planta* 170: 181–189.
- Zhang, P., Allahverdiyeva, Y., Eisenhut, M. & Aro, E. M. 2009. Flavodiiron proteins in oxygenic photosynthetic organisms: photoprotection of photosystem II by Flv2 and Flv4 in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *PLoS One* 4: e5331.

(2025 年 4 月 30 日受付, 2025 年 6 月 17 日受理)

通信担当編集委員: 大沼 亮