

緑の館“光合成の世界”へ



杉山達夫 作

【はじめに】

今から10年前、私たちは「明日を拓く植物科学」と題して、研究成果を市民の皆さんに講演する機会を得ました。その折、同僚の小俣達男（現名古屋大学大学院生命農学研究科教授）さんの話に、“植物って何か？子供たちに尋ねるとかれらの多くは困惑し、しばらくして「緑色のもの、葉っぱのあるもの、花の咲くもの、種で増えるもの、動かないもの」などの答えが返ってくる。植物が「生き物」の仲間であると答える子はまれであり、中には「植物は生き物じゃないんでしょう？」と尋ねる子すらいる”というのがありました。以後、このことは私の脳裏に焼き付いてはなれませんでした。現役の仕事を離れた今、やっとその言葉を踏まえ、植物の生き物としての働きを何とか皆さんにわかっていただきたいとの願いでこのエッセイを書き上げました。

分子のレベルで見れば、植物も他の生き物と変わりなく、とてもダイナミックな働きをしています。このことを少しでも知ってもらいたいというのが著者の第一の願いです。ですから、その個々の営みの詳細について知識を得ようとするのではなく、そのダイナミックな働きを垣間見て欲しいのです。それには、植物の体内に入り込むということが効果的であると考え、著者が少年時代に読んだアメリカの物理学者ジョージ・ガモフ博士の“生命の国のトムキンス”にヒントを得てミクロの世界に入り込むという手法をとりました。

記述はできるだけ新しい研究成果に基づいて描くように心がけました。でも、時を経て研究が進めば、現在の理解も変化するでしょうし、見方も変わってくる筈です。これはサイエンスの宿命です。読者のみなさんがこのエッセイをきっかけに、植物への理解を深めていただければと願います。さらに、読者からのご意見と提言を得ながら、研究者と一緒にその内容の進化を遂げることが、このエッセイに登場するナズナ博士の本望です。

2011年7月7日
著者 杉山 達夫

【目 次】

1.	ナズナ博士との出会い	1
2.	シロイヌナズナの登場	2
3.	ゲノムとDNA：新しい植物科学の夜明け	4
4.	シロイヌナズナに入り込む	5
5.	細胞内へ	7
6.	光合成世界への道のり	9
7.	蒸散流にのって	11
8.	開花シグナル「フロリゲン」に出会う	12
9.	いざ緑の館へ	13
10.	緑の館で繰り広げられる光合成	17
11.	光合成炭素同化のからくり	26
12.	同化産物の行く末を追って	33

【著者プロフィール】

名古屋大学名誉教授。理化学研究所 植物科学研究センター特別顧問。日本植物生理学会元会長。主な著書に「岩波講座 分子生物科学12 植物の機能（岩波書店）」、「Handbook of Biosolar Resources Vol.I Basic Principles Part 1 CRC Press」、「植物の生化学・分子生物学（監修）学会出版センター」など

【協力者】

理化学研究所 植物科学研究センター 基盤研究、豊岡公德、佐藤繭子、若崎真由美、河合たか子、後藤友美の各氏には動画、電子顕微鏡写真、植物の写真を作製し提供いただきました。中部大学・応用生物学研究科の町田千代子、小島晶子、中川彩美、氣多澄江の各氏には内容へのアドバイスと公開にいたるご支援をいただきました。さらに、脱稿にあたり、日本植物生理学会広報委員の柿本辰男氏と園池公毅氏には適切なアドバイスや誤りの指摘をいただきました。

これらの方々に深く感謝いたします。

緑の館“光合成の世界”へ

1. ナズナ博士との出会い

僕は夏のペルセウス流星群を観るために高原にやってきた。夜の帳が降りると、シラカバやカラマツの木立に囲まれながらも天空の眺望がひらけた小道に出た。毛布を敷き、仰向けに家族と眺める星空は格別であった。壮大な天の川銀河が南北の天空を覆い、街中では見ることができない漆黒の闇に、こんなに多くの星が立体感にあふれて広がる世界を見るのは初めてだ。時折期待の流星が現われ、その航跡が消滅するのを目で追いながら、頭の中でしか存在しない宇宙の一端を実感していた。次の流星、その次と待ち遠しく眺めるうちに、いつしかしらせ行く夜明けを迎え、天空をちりばめていた星もいつの間にか姿を消してしまった。興奮に軽い疲れを覚えながら、周りの樹海をぼんやり眺めるうちに急に眠気におそわれて、ついうたた寝をしてしまった。不思議な夢の始まりである。

どこか祖父に似た人が突然現われた。ナズナ博士と名乗る白髪の老人との出会いである。博士は“植物の光合成の世界に探検に出かけよう”と僕を誘った。星空の世界から今度は生き物の営みを目撃できることへの好奇心に、僕はわくわくとして博士に身をゆだねることにした。すると、二人のからだは10億分の1（ナノサイズレベル）に縮小し始め、周りの風景が突然回転し始め、これ迄に見たことがない世界へと目まぐるしく引き込まれた。僕たちのサイズは旅の中で折に触れて調節できるという。“どう目眩はおさまったかい？じゃあ、これから植物の体内を養水分が吸収される道筋にそって進み、光合成の世界を訪ねてみよう”と博士は云った。



光合成についての僕の知識は『植物固有のはたらきで、大陽光を使ってCO₂と水から糖をはじめ植物の全成分を合成する』こと、また、『光合成で作られた化合物は植物自身を含めすべての生物に栄養物を提供する』くらいであった。植物自身を見る目も、幼い時にくらべ、あまり変わっていない。生き物といえば動物しか眼中になく、季節の変わり目には広葉樹の葉の色や落葉、花が咲くなどの大きな変化は感じてはいたが、生育の遅い樹木には生き物であるという実感は乏しく、自然の添景くらいに思って、関心の外に追いやっていたようだ。そんな僕の言葉に博士は別に驚くでもなく、“いやいや、わたしも子供の頃には君と同じような印象を植物に抱いていた。でも、大きな戦争の前後に忘れ難い飢餓を体験して、食べ物の大切さを知り、植物の存在にそれまでとは違った目を向けるようになり、その後植物の研究に進んだのだ”という。“で

も、これから一緒にする旅のなかで、植物も分子のレベルで見れば、とてもダイナミックな生活を営む生き物であることを是非知ってもらいたいのだよ。ただし、植物の営みについてわれわれの理解はまだまだ不十分と云わざるを得ないのだが、この生き物のモノづくりという面に焦点をあてて見ていくことにしよう”と微笑んだ。それを聞き、僕は気取らない博士に一層親しみを感じはじめた。

博士の体験した飢餓だが、僕たちにはその実感がわからない。博士はそんな僕の心の中を見透かしたように、“今は食べ物も豊富であるし、お金さえあれば何でも手に入るかもしれない。でも、これは限られた国でのことなのだ。世界中を見渡すと、毎日なんと1万4千人ほどの幼児が飢餓やこれに由来する疾病で亡くなっているのだ”、“それにこの国だっていつまでも外国から十分に食べ物を買えるかどうか分からない。特に地球環境の悪化が案じられる近い将来には。食料は人類にとって生存への究極の資源であることを忘れてはならないのだ。地球上の生物の多様性を支え、それを生み出した原点に植物があることを思い返し、「植物に学び、植物を活かす」ことが求められているのだ”。

「生き物とは何か？」を完全に定義することは出来ないというが、生物には非生物と画する固有の性質、すなわち生物としての属性がある。『細胞を単位として生きる』、『生殖によって自ら増える（自己増殖）』、『親の形質は遺伝子によって子に伝えられる』などは教科書でおなじみだ。博士はこれらに加え、生物に共通する属性として『複雑で高度な秩序性』、『各構成部分が特定の目的または機能をもつ』の他に『環境からエネルギーを自発的に取り出し、利用する能力をもつ』を挙げた。“近代生物学はそのような生物の属性をめぐり、その内実を化学や物理学などを基に解明するよう進められてきたといってもよからう。さて、植物だが、それらに加えて、さらに3つの主要な属性が挙げられよう。『光合成による一次生産者、つまりモノづくり』、『光を求め、重力に逆らって成長するかたち造り』、それに『移動しない』ということだ。植物の体内での営みはどれをとってもこれらの属性を反映しているはずだ。注意深く見て、考え、それぞれの属性を思い起こして欲しい。じゃあ、出かけよう”と博士は云った。

2. シロイヌナズナの登場

入り込もうとした植物はシロイヌナズナ（英名Arabidopsis）である（[図1](#)、[動画:葉にズームアップ](#)）。植物といってもいろいろあるが、これは草本の種子植物だ。温帯域で自生し、秋に発芽し、春に開花して種子をつける植物で、ときには古い民家の壁に付着して生きることすらあるという。この植物に着目したのは大腸菌を材料にして近年台頭しはじめた生命科学の研究に携わっていたアメリカ



図1 シロイヌナズナ

のクリス・ソマビル (Chris R. Sommerville) という若い研究者であったそうだ。生命科学とは、“生き物のはたらきや仕組みを分子のレベルで解き明かすことを目指す学問領域”のことであるという。ソマビル博士がシロイヌナズナに着目したきっかけはアメリカ農商務省の光合成研究者でイリノイ州立大の教授でもあったウィリアム・オグレン (William L. Ogren) との出会いにあったそうだ。オグレン教授は光合成の炭素同化で最初のステップであり、CO₂と5つの炭素骨格をもつ糖 (リブロース1,5-二リン酸) を縮合し、3つの炭素骨格をもつ3-ホスホグリセリン酸を2分子作り出すカルビン-ベンソンサイクルの酵素「リブロース1,5-二リン酸カルボキシラーゼ」には、この活性以外にもう一つの活性がある (図2) ことを発見した研究者の一人である。当時同じ分野で光合成の酵素を研究していたわが博士とも昵懇であったという。そのはたらきとは、リブロース1,5-二リン酸にCO₂ではなく酸素を添加する酵素としての役割である。この機能が働くと、生成する産物の一つはカルビン-ベンソンサイクルのメンバーである3-ホスホグリセリン酸であるが、他の1分子は炭素原子を二つもつ2-ホスホグリコール酸となる。この産物はカルビン-ベンソンサイクルのメンバーではないので、リブロース1,5-二リン酸カルボキシラーゼが酸素添加酵素として働けば、炭素同化は実際には抑制されることになる。“詳しいことは光合成の現場でやがて目撃するが、オグレン教授らのこの発見は光合成炭素同化を抑制する『光呼吸』という代謝経路の発見へと繋がったのだ。「光合成のO₂による抑制」、彼らはこの経路を押さえることによって光合成機能の効率をより高めることが出来るかも知れないと考え、『光呼吸』活性の低いダイズの育種に関心をもったのだ。一つの発見が次の課題を生み出す。その一つの例でもある”と博士は云った。

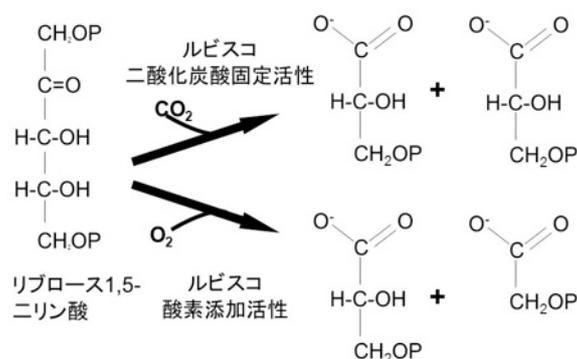


図2 ルビスコの2役

ところで、ダイズに限らず古典的な作物の育種では、多くの個体を栽培し、その中から目指す性質をもった突然変異体 (ミュータント) を選び出すという作業は人類が永年続けてきた常道であった。それには、ミュータントの出現確率を高めるために、栽培個体を増やすことが必要である。でも、膨大な面積の畑が必要となり、人手などコストもかかる。オグレン教授から相談を持ちかけられたソマビル博士は小型の植物で比較的容易に、しかも季節にとらわれず培養できるものがあるのではと考え、思い当たったのがシロイヌナズナであったという。

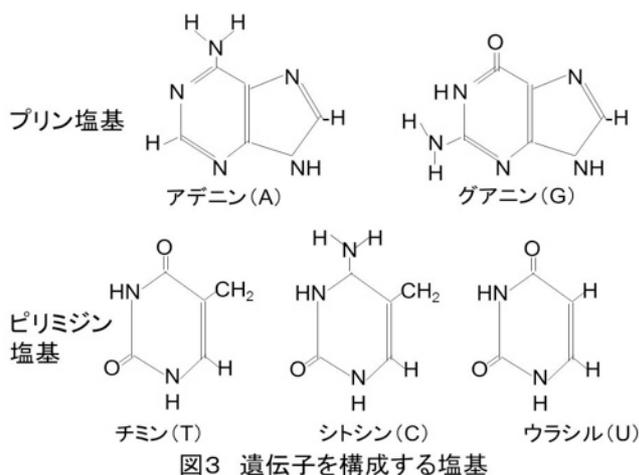
今では、この植物は試験管やシャーレなどでも培養できることから、世界中で多くの植物科学者が研究材料としてモデル植物として利用するようになり、これを使うことによって知識を共有しつつ驚くほどの早さで植物の生き様を解

明しつつあるとのことだ。植物科学の研究者がお気に入りのモデル植物としてシロイヌナズナを重用するようになったわけは、小型であるために栽培スペースが節約でき、生育も早く、発芽から種子をつけるまでのライフサイクルが断然短いことである。それは限られた期間と空間で実験研究の回数を増やすことができるので、研究材料にはもってこいの特性である。加えて、遺伝情報の担い手である遺伝子の数が比較的少ないという利点も大きい。

3. ゲノムとDNA:新しい

植物科学の夜明け

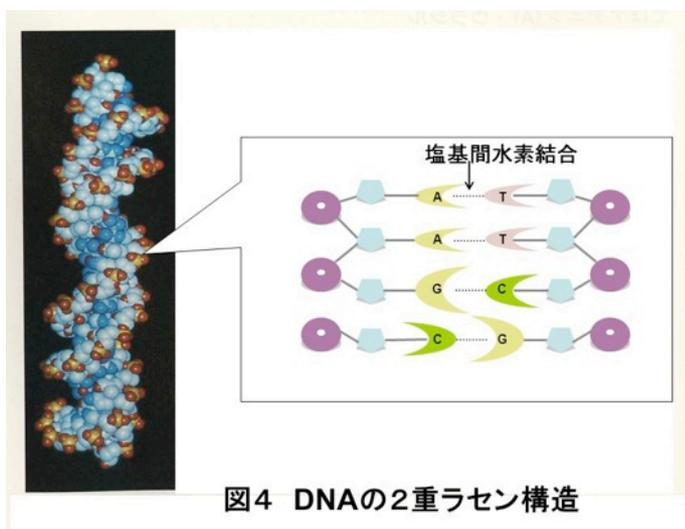
ここで、タイミングよく、博士は近頃耳にすることが多くなったゲノムについて説明してくれた。“生物を特徴づける遺伝子の総てをゲノムと呼んでいる。シロイヌナズナの遺伝子数は約2万7千。各遺伝子は、すべての生物に共通していることであるが、4種類の塩基（アデニン：A、グアニン：G、シトシン：Cとチミン：T）（図3）から



成立ち、それらの並び具合（塩基配列）は今からほぼ10年前、ヒトやチンパンジーなどの塩基配列に先立って、すべて解読を終えているのだよ。この順序としてゲノムを構成するDNAから少し説明しよう”と博士が僕の理解の手助けをしてくれた。DNAは長い直鎖状の分子で、4種のヌクレオチドと呼ばれる分子の重合体、すなわちポリヌクレオチドである。

ヌクレオチドは「プリン」塩基または「ピリミジン」塩基いずれかと5個の炭素骨格をもつデオキシリボースにリン酸基が結合したものだ。DNAは2本のポリヌクレオチドが向きを反対に、頭とシッポを揃えて緩やかに結合している。この結合は両者のポリヌクレオチドの間に突き出た相補的な塩基（AとT、GとC）同士がつくる水素結合と

呼ぶもので、結合力は弱いのだ。そして、全体としては1本の軸をとりまく2重らせん構造になっているのだ（図4、数研出版生物図録から改変）。“このようなDNAの構造が明らかにされたのは1953年だが、これを成し遂げた当時のアメリカの若い科学者達、ジェームス・ワトソン（James D. Watson）（25歳）とクリック（Francis H. C. Crick）



(37歳)の話しをしよう”と博士は続けた。“彼らは強力なライバルがいることを意識しながらも、ノーベル賞を狙って猛烈に研究をしたのだ。それにまつわる話しをワトソンが『二重らせん-DNAの構造を発見した科学者の記録』として本にしている。わたしも若い時にそれを読んだのだが、今でも忘れられないのが結びの一言だ。かくも若くして生命科学の進歩に画期的な成果を成し遂げた後のある日、大学のキャンパスのテニスコートで甲高い声をだしてテニスにふける女子学生を見ながら、ワトソンは「自分も25歳になった。もう若い女の子にうつつをぬかす年ではない」とあり、わたしは愕然としたものだ”。

“さて、生き物の遺伝情報はゲノムの中にこの二本鎖の形で貯蔵されているのだ。この情報からタンパク質ができるまでの過程を説明しておこう”と博士は云った(図5)。”

先ず、DNAを鋳型としてその情報を写しとったRNAの一本鎖ができる。RNAもヌクレオチドの高分子だが、DNAと違う点はヌクレオチドを構成する五単糖がDNAではデオキシリボースなのに対し、RNAではリボースであることと、構成塩基がDNAのチミンからRNAではウラシルに替わっていることだ。鋳型DNAから相補的にRNAが写しとられる過程が転写と呼ばれる。転写されたこのRNAは特定のタンパク質合成の設計図で、伝令RNA(メッセンジャーRNA)と呼ばれ、このRNAを鋳型にしてリボソームと呼ばれるタンパク質とRNAからなるスーパー分子集合体をなすタンパク質合成装置でアミノ酸を結合させるのだよ。この過程が翻訳だ。工場で行われるモノづくりの過程とくらべれば、鋳型DNAは設計原図、転写によってできた実行設計図、すなわち伝令RNA、の情報を読み込んだ材料の調達と部品の組み立てが翻訳ということであろうか”。

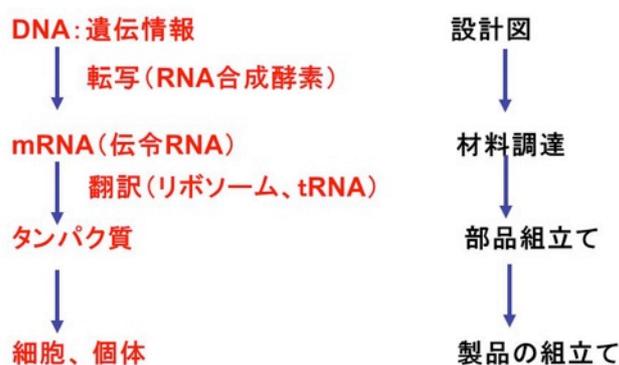


図5 生物の情報発見のあらまし：
工場製品の組立てとの比較

”さて、少し回り道をしたが、シロイヌナズナに話しを戻そう。この植物の遺伝子塩基配列の解読は国際的な共同事業として進められ、日本の研究者は大いに貢献した”と博士は云った。こうした研究の成果は分子レベルでの植物研究のスピード化に大いに役立ち、最近の植物研究を長足に進めているという。

4. シロイヌナズナに入り込む

僕らが最初に入り込んだのは培養液で栽培されているシロイヌナズナ個体の若い根の最表面で、外部の水溶液と接する表皮層と呼ぶ細胞層にある根毛細胞

だ（写真1）。この細胞に入り込むのに最初の障壁は細胞壁であった。植物にはわれわれと違って身体をささえる骨格がない。光を求めて成長するということはとりもなおさず重力に逆らうことである。植物は身体を支えている個々の細胞を包むようにしているこの細胞壁を厚く強靱なものにしたのだ。目に入るのは糖分子が結合し連なった網目状の構造で、細胞膜上を動き



写真1 発芽まもない根

回ってセルロースを合成しているセルロース合成酵素のほか、ところどころでタンパク質が見え隠れしている。博士によると、それが見え隠れしているのは細胞壁の修復に携わる酵素が主であるという。ジャングルのように張り巡らされた細胞壁のわずかな間隙をぬって潜入し続けた。蔓のように絡まる糖の重合体の一本一本は主にグルコースの分子がいくつも結合した巨大なセルロース分子（セルロース微繊維）であり、それらがさらに幾重にも寄り集まり繊維状になっている（図6）。目をこらすと、伸長中のセルロース微繊維の端に複数のサブユニットを持つセルロース合成酵素が忙しく働いている姿が見えるし、どこから運ばれるのであろうか素材となるグルコース分子などの基質が交差しながら浮遊している。細胞膜に近いところではこの細胞の分化の最終段階でできたと云われる細胞壁には、セルロース繊維に似た重合体でところどころ亀の子状の芳香化合物をつけた繊維リグニンがはり巡らされている。“古くから人はこの強靱な繊維を紙や布として使ってきたし、近頃ではバイオ燃料の材料にもなっているのだよ”、“そう、バイオ燃料というのは生物から得られるアルコール燃料や合成ガスで、枯渇することのない資源として注目されているものだ”と博士は教えてくれた。

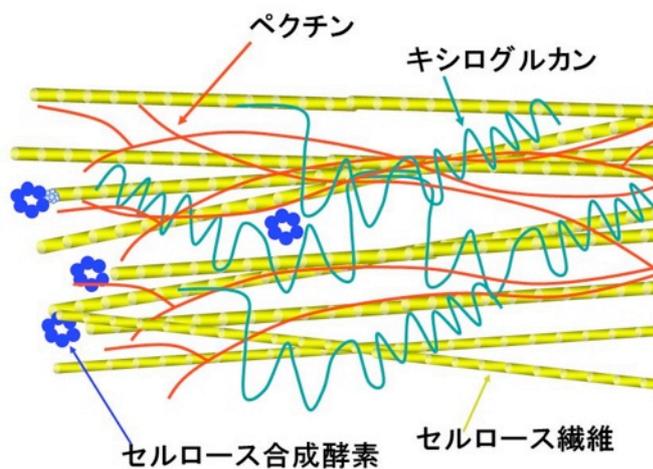


図6 細胞壁の概要

こうした細胞壁の分子群を突き切ると、やがて根毛細胞膜に出くわした。この生体膜は細胞の内外を隔するもので、必要な物質を取り込み、不要な物質は排出するなど、物質の内外の出入りを調節することである。それは、昔の「関所」を思い起こさせるものだ。さらに、この膜には外部からの刺激を受容したり、その情報を内部に伝えたりする外部環境のセンサーとしての機能もあ

る。どの生物でも、細胞小器官の膜もこの細胞膜と基本的には同じ構造をもち、二層に規則正しく配列した脂質分子とタンパク質の集合体からなる面できているという。“生体膜の基本成分は脂質分子で、その構造は水に溶けやすい頭部（親水性残基）と溶けにくい尾部（疎水性残基）からなりたっている。だから、

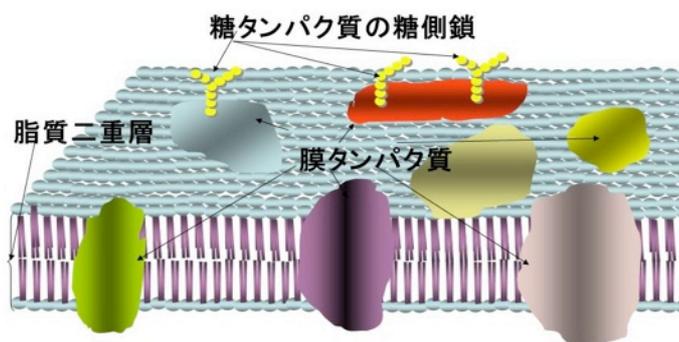


図7 生体膜の基本構造

水中では、脂質分子群は水と接する表面では頭部どうしが、一方疎水部分は水分子から離れて尾部どうしが緩やかに疎水結合によって集合することになり、表面膜や小さなミセルをつくることになるのだ”と博士。“なるほど、生体膜の場合にはミセルではなく、脂質二重層の水溶液に接する両表面には親和性の残基が、内面には疎水性残基が整然と並び水溶液を排除して膜を作り、サンドイッチ状になっているのですね（図7）”と僕がつぶやくと、博士は“そうだ。でも見方を変えれば細胞全体を包み込むミセルでもあるのだ。とはいえ、生体膜はミセルとして巨大で、その内部には水溶液からなるマトリックスやさらに生体膜で囲まれた小器官さえもが包み込まれているのだ”と云った。僕たちの行く手を阻み、果てしなく続くこの細胞膜には様々なタンパク質分子が結合しており、あるものは膜表層に張り付き、またあるものは膜の内部に入り込んでいる。また、表層に一部を露出したタンパク質の中には先端にいくつもの糖分子をつけたものもあり、膜と云っても均一で滑らかなものではない。外部の環境を検知するはたらきやしくみも、また行き交う物質の種類も違う。これらタンパク質は生体膜によってその生物の特異性や小器官の役割に応じて様々であるということだ。外部の環境を検知するはたらきやしくみも、また行き交う物質の種類も違うとのことだ。

植物にとって異物である僕たちはこの膜の内部には入り込めない。“どうやってこの壁を突破するのだろうか？”とつぶやくと、博士は“異物であるわれわれは通り抜けが許されないが、今回はこの細胞膜にあるカルシウムチャンネルの助けを借り、カルシウムに成り代わって特別に細胞膜を通してもらおう”と云った。怪訝な顔の僕に“そうだこのチャンネルはカルシウムを輸送するタンパク質なのだよ”と博士は説明してくれた。

5. 細胞内へ

“お目当ての助けに出会う間に、酵素について少し説明しよう。それは生き物のほとんどすべての化学反応を触媒しているタンパク質だ。触媒というのは、特定の化学反応の速度を速める物質で、自身はその反応の前後で変化しないのだ。そのはたらきが生き物の代謝の速度を高めるとともに、勝手な反応をしないように代謝の秩序を守っていることにもなるのだ”と博士。“代謝の秩序

とは？”と僕の質問に博士は“先ず理解して欲しいことは『代謝とは生き物が行う分解や合成などの化学反応による物質の変化』ということで、それは生き物の設計図によって、つまり遺伝情報によって決められたものであるということだ。言葉を変えれば、代謝は生き物の化学的秩序ということになるだろう。酵素が代謝を秩序づけるということは、それが決められた物質（基質という）だけに特異的に反応し、決められた時空で決められた反応生成物をつくることにあるのだ”と応えてくれた。酵素の基質特異性については、19世紀の終わり頃にドイツのエミール・フィシャーが基質分子の形と酵素のある部分、すなわち基質と結合する立体空間の形が「鍵と鍵穴」の関係にあるとの説を唱えた（図8）。この考え方は様々な酵

素の立体構造が明らかにされ、触媒のしくみも明らかにされた現在でもモデルとして十分通用しているという。

博士の酵素の説明が終わると、間もなく目の前にカルシウムチャンネルが現われた。その一部は膜の外表面に露出しており、そこを入り口にしてカルシウムイオンとともに僕らはタンパク質の内部空隙を通して細胞膜を無事を通り抜けることができた。膜を介した輸送にはエネルギーの供給が必要であるが、ATPがそのエネルギーを提供してくれたことを後で知った。

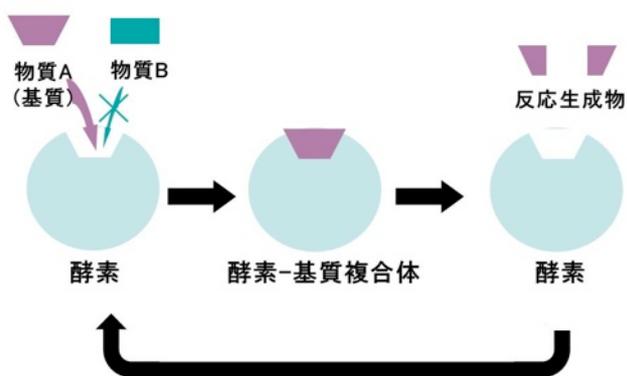


図8 酵素と基質：鍵と鍵穴モデル

根毛細胞の細胞質は想像していた均質なものではなく、内容物の細胞小器官などが詰まっていて、その種類も多いことに驚いた。これらの小器官やスーパー分子集合のリボソームなどは都会やその近郊に密集するビルや工場群を思い起こさせるが、それぞれは静止しているわけでもなく、なにか一定の動きをしているようでもある。しかもそれらの間を目まぐるしく動き回る様々な代謝物やタンパク質、吸収された養水分などの分子群が交錯しつつ流れ、僕は博士から離れ迷子にならないようにすることで精一杯である。まわりには様々な小器官が教科書でおなじみの細胞構造の概念図からの想像を超えてびっしりと密にある（図9、[動画：根にズームアップ](#)、写真2）。

外側を1重の生体膜で包まれ、養分や過剰に吸収した塩類など、また代謝物である酸などを貯蔵したり、場合に

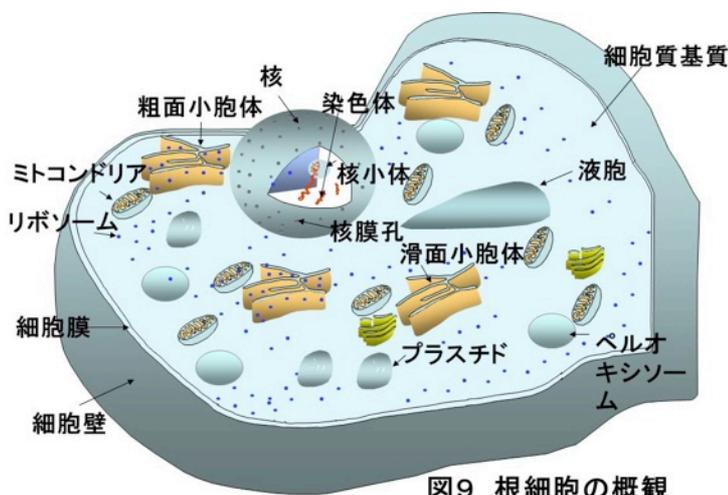


図9 根細胞の概観

よっては有害物質などを隔離したりしている液胞が見える。この小器官が成長した細胞では内部空間の大部分を占めているようだ。また、代謝で生じる毒性過酸化水素などを分解する酵素群を含むペルオキシソーム、細胞外や液胞など様々な目的地にタンパク質を分泌するために、タンパク質を細胞内輸送に適した製品にする加工場である入り組んだ袋状膜系をもったゴルジ体、デンプンを蓄える白色体が見える。

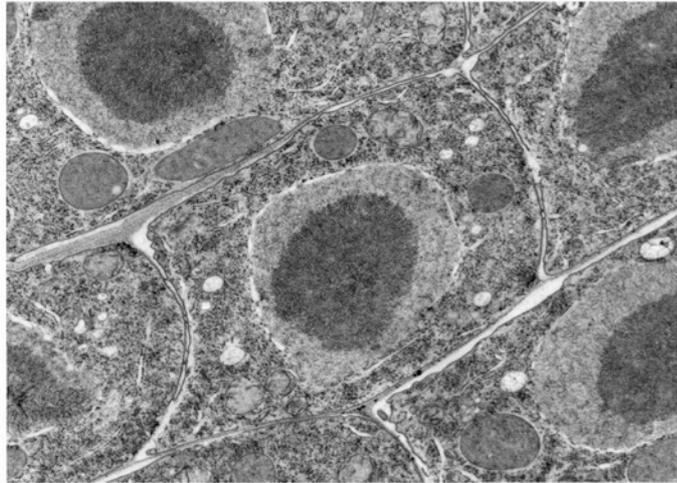


写真2 根端の細胞(透過型電子顕微鏡像)

博士は“ペルオキシソームは発芽の時期には種子に蓄えた脂質をグルコースに換えることが大きな役目で、成長につれ多様な物質の酸化が主な役目になるのだよ”と付け加えた。さらに目に入ってくる小器官は呼吸によって細胞のマトリクスである細胞質基質（サイトゾル）で部分的に分解された糖を O_2 で完全に酸化・燃焼して CO_2 と水に変え、多量のATPと還元エネルギーを作り出すミトコンドリア、少しぼんやりとした距離にあるが、主たる遺伝物質を収納する核が見える。近づいて見ると、その膜（核膜）は二重でところどころに物質の出入りの穴である核膜孔も見える。隙間なく詰まった細胞小器官の空隙を養分や代謝物、それにタンパク質などの高分子物質が無数に行き交いながら浮遊している。また、これらの小器官に加え、いく種ものタンパク質がRNAと結合してできたりリボソームと呼ばれるタンパク質合成装置を付けた粗面小胞体やリボソームを付けていない滑面小胞体と呼ばれる閉じた単一膜が核の外側に大きく広がり、そのいずれもが脂質二重層だ。これだけでも想像した以上に複雑な構造であるが、さらには、細胞内はタンパク質からなる微小管やアクチンフィラメントで細胞骨格と呼ばれる小器官が繊維状ネットワークとして張り巡らされており、これに沿っていくつかの細胞小器官や高分子の集合体がアンカーされ、モータータンパク質との共同作業で移動しているものも見える。この細胞骨格ネットワークは細胞の原形質流動を支える装置としても働いているという。

6. 光合成世界への道のり

博士はこれら細胞内の小器官がどんな役目を果たしているのかを旅の途中に、手短かに説明してくれた。先ほど見た白色体を指して、“この小器官はデンプンの集積場になっているが、プラスチド（色素体）の一種で、今日の旅の最終目的である葉緑体の仲間だ。クロロフィルなどの色素を合成していないために、全体は無色になっている。プラスチドにはいくつかの種類があるのだ。秋に美しく紅葉する葉は君もなじみがあるだろう。あの色の本体は光合成機能が落ちた葉緑体にクロロフィルに替わって赤や黄色の色素が蓄積されたもので、

クロモプラストと呼ばれるプラスチドなのだ。「クロモ」というのは理科の実験で扱ったであろうが、「クロマトグラフィー」のクロマトと同じく「色」を意味するのさ」と教えてくれた。僕はこの説明を聞き、葉でもないのにミカンの果皮が寒くなると緑からダイダイに変わるのを思い出し、そのわけを博士に尋ねた。”ミカン果皮の細胞には葉緑体があって、それらがクロモプラストに変換したからだよ。トマトの果実の場合には、あの緑から鮮やかな赤への転換は葉緑体のクロロフィルが分解し、そこに赤色素のリコペンがつけられて貯まり、クロモプラストになるのだ。こんな具合に、プラスチドは葉緑体、白色体、有色体などに分けられるが、これらは固定されたものではなくて、細胞の状況に応じて互いに変換することができるのだ。役割が七変化する小器官と云ったところかな“と。さらに、”色のことに気をとられ、大切なことを言い忘れていたな。プラスチドはミトコンドリアと同様に核外遺伝子をもっているということだ。これらの遺伝子は核の遺伝子と協調して細胞内の均衡あるはたらきを維持するための遺伝子発現を行っているのだが、その一例を葉緑体に着いた時によく見ておくとよかろう。そうだ、葉緑体遺伝子の塩基配列決定はタバコやゼニゴケについてわが国の研究者が先鞭をつけたのだよ”と云った。

根毛細胞がある表皮組織を抜けると、基本組織にある細胞群に飛び込んだ。細胞壁と細胞膜を抜けて一つの柔細胞に入り込むと、原形質連絡と呼ばれるトンネル状の構造物の向こうに隣接した細胞の小器官がぼんやりと見えてきた。原形質連絡は植物の生細胞に固有な構造物で、細胞膜に連合した細管によって細胞から細胞へとつながっている。これによって同じ組織内であれば細胞はつながり、全体としてあたかも一つの細胞のようになっており、低分子の物質は原形質連絡をかなり自由に透過し、細胞間を移動できるという。

僕たちはこの細胞間連絡の通路を経て実際には幾層にもわたる基本組織の細胞群を抜け、やがて維管束組織に辿りついた。そこから師部細胞群を一つ一つ抜け、さらに形成層を抜けると、次に現われたのは、木部の細胞群である。“この組織の中にわれわれが地上の光合成細胞に向けて昇る通路、すなわち道管があるのだ”と博士が云う（図10）。

しかし、そこに至る最後の中心柱の手前の細胞層はカスパー線という蝟状物質で裏打ちされているために、僕たちは透明度に欠ける隣接した細胞を垣間見ることすら出来ないまま、養水分とともに根の中心部近くにある木部柔細胞へと急いだ。その先には上下に延びた木部道管が体内をネットワーク状にはりめぐらされている。この道管を構成する各細胞（道管要素）は厚い細胞壁に覆われており実際には死んだものであり、道管自身はまるで土管のようなものだ。これで僕たちは根の中心部に到達したことになり、この先道管内を養水分とともに、光合成が行われる茎葉への旅をつづけることになった。しばらくの間、弱い光し

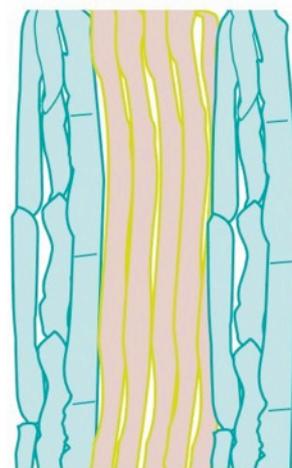


図10 シロイヌナズナの茎断面図
中央の部分が道管

か届かないために薄暗がりの空間が続き懐中電灯の手放せなかった旅からも徐々に解放された。道管内を流れる分子の種類と密度はこれまで辿ってきた細胞内とは全く異なり、水溶液の中の多くは無機イオンで、アミノ酸や幾種かのホルモンは時々見受けるが、糖類タンパク質や核酸などの大きな分子は全く見当たらず、抵抗の少ない道管液に身をまかせ、蒸散流に乗って地上部へと浮上し続けた。

7. 蒸散流にのって

一息ついたところで、博士はリン酸を例にとって養分に反応する根のはたらきを説明してくれた。“リン酸は窒素と同様に生き物に必須であることは知っているだろう。しかも、リンはカリウムやカルシウムなどと違って供給が限られている。そのため、生物界ではリン酸をリサイクルして使っているのだ。自然界で植物が利用するリン酸の多くは土壤粘度鉱物の表面で鉄やアルミニウムの酸化物と強く結合し、植物にとっては最も利用しにくい養分の一つなのだ。面白いことに、リン酸の利用を高めるために植物の根はいくつかの手立てをもっているのだよ。ひとつは、土壤中のリン酸を確保するために根は土壤に生息するカビとの間で菌根を形成し、カビの吸収能力を旨く活用することだ。だが、このメリットは植物に一方的なものではなく、植物はこのカビに栄養分を与えることで共生しているのだ。とは言え、われわれが入り込んでいるこの植物は水耕液で栽培されているために、菌根との共生はみられないのだが”と博士は続ける。“植物はリン酸を探索する能力を高めることもできるのさ。それは、根の分枝をうながして根を増やしたり、根の表面にリン酸が到達する拡散距離を短くするために、根毛の密度を上げたり、長さを増加させる能力だ。ただし、この能力はリン酸にだけ特異的なものでもない。一般に栄養分が不足した場合に植物がとるかたち作りの基本戦略なのだ。でも、こうした機能を発揮するためには細胞や組織の分化が必要で、多くの遺伝子を発動させることで植物が支払うエネルギーも大きい。

次に話すのは”と云って博士は持ち込んだスクリーンをとりだし、そこにリン酸欠乏に陥った根を映し出してしてくれた。すると、この根は表皮細胞からクエン酸などの有機酸と水素イオンをしきりに放出し始め、土壤粒子に固定されていたリン酸を溶かし出した。と同時に、リン酸塩を分解する酵素（フォスファターゼ）を分泌して有機物に結合したリン酸を土壤から遊離させた後に、それを根に効率良く取り込んでいるのではないか。さらに、植物はこの貴重なリン酸塩を根に取り込むために、その表皮細胞の膜に高い親和性をもつリン酸輸送体を誘導するという見事な技をもっているのだ（図11）。博士は“こうしたしくみは、

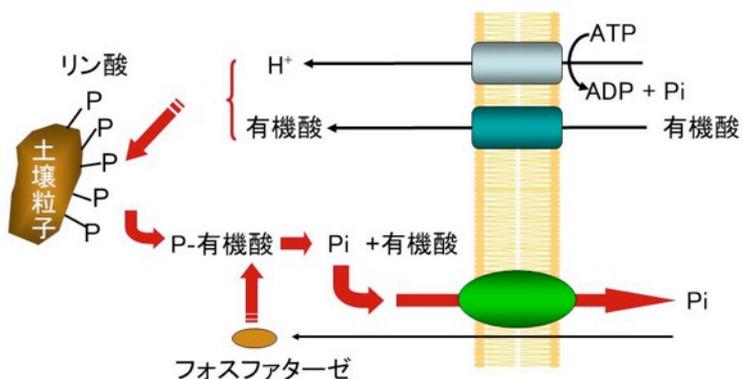


図11 植物根のリン酸獲得術

Pi:無期リン酸 H⁺-ATPase:水素イオン依存ATP分解酵素

先に触れたように『移動しない』という植物の属性を反映したことになるだろう。それは、植物が与えられた環境に自らを適応させて生存を図るという一面を現している。どこか農耕民族にも似ているね。それに対し、狩猟民族は獲物の動きによって場所を変え、より適地へと移動するから、まさしく動物的かな”と云う。植物がリン酸欠乏への適応性を高める積極的なこの一連の仕掛けは僕にとって日頃目にする植物の生き様を超えるもので、静かではあるが分子のレベルではじめてみる事ができるその活力には目を見張るばかりであった。

道管の中を浮上し、地上部に出ると、道管内にも弱いながら光が射し始め、茎の内部の周りの風景がよく見渡せるようになった。そんな中、僕たちは鼻歌混じりで上昇を続けた。

8. 開花シグナル「フロリゲン」に出会う

やや離れているために内部は見えないが、並行して外側を篩管が上下に延びている。このパイプは道管と違って生きた細胞が孔のあいた師管プレートを介して縦に連なり、その側面には小孔がある。“師管細胞にはエネルギーを産出するミトコンドリアはあるのだが、核はないのだ”と博士が教えてくれた。ところどころに、伴細胞と呼ばれる細胞が付いている。“あの細胞はどんな役割をするのですか？”と尋ねると、博士は“一時道管を抜け出て、間近にある伴細胞を見てみよう”と云って僕を促した。“よく見てご覧、師管細胞へ物質を積み込んで見えるだろう。師管には光合成でできた糖やアミノ酸などの同化産物に加え、タンパク質やRNAを含む様々な物質がこの細胞を介して運び込まれるのだ。師管のはたらきは血管に似て、体内の各細胞、組織に代謝素材や情報物質を運んでいるのだ”。“道管と違って、師管輸送の方向はしばしば逆転するのだ。例えば、展開して成長を始めた葉は光合成のより盛んな葉や細胞から同化産物の供給を受けねばならない。そうだ、同化産物の供給をうけるはたらきをシンク機能というのだよ。ところが、成熟し光合成活動が旺盛に行われるようになると、この葉はシンクから同化産物を供給するソースに転ずるのさ。そのため、ソース・シンク機能の転換にともない師管輸送の方向は逆転するのだ。師管の溶質移動は組織の代謝的な活力によって方向が変わる。ところで、師管の溶質移動のあり様がどのような方法で研究されているのかを話そう”と博士は続けた。“その方法はイネなどの害虫でもあるアブラムシを使うのだ。この虫は口針を師管につきたて栄養に富む師管液を吸汁するという習性をもっており、それを利用するのだ。それも虫が口針を師管に射し、食事中のお楽しみのところをレーザー光で切り、師管液を横取りするというものだ”。採取できる液量はマイクロリッター（1ミリリッターの千分の一）の単位であるが、最近の微量分析法のおかげで、輸送物質の行き来を詳しく調べることができ、植物の器官間や組織間での物質のコミュニケーションの詳しい様子が理解されるようになったという。

“師管液採取法を活用して明らかになった輸送されるタンパク質の例を見よう”と博士はぼんやりとはしているが、どこかの葉で作られ、師管内を頂端分裂組織に移動している小さな球状タンパク質（分子量約2万）を指差した。“あれは『フロリゲン』と呼ばれるものだ。開花を促す花成ホルモンとして長い間考えられてきた仮想の物質で、最近その実体が明らかになったFTタンパク質だ”と教えてくれた。水の流れに乗って上昇しているの、少し余裕の出た僕を見て、博士は植物が花を咲かせることの意味や昔から人々が植物のこのはたらきを大変重要視してきたことなどを語ってくれた。“「花咲か爺さん」という昔話しを知っているかい？可愛がっていた犬の夢のなかでのお告げに従って、殿様の前で春未だき桜の樹にのぼり、犬の墓前に植えた樹から得た灰を撒き、見事に花を咲かせたお爺さんの話だよ”。このおとぎ話には人々が花を愛でるといことのほか、花がやがて実をつけ豊かにしてくれることへの期待感があったことを物語っているのではなかろうか。“豊年満作だよ。実りの前にやって来る花が咲くことは古来人々の植物に寄せる最も大きな期待であったことは理解できるだろう。この植物の重要なはたらきを近代の生理学の組上に載せた研究は寒冷地で食料生産を営むロシアで熱心に進められたのだ”、“今から100年以上も前に、ロシアの植物生理学者チャイラヘン（M. Kh. Chailakhyan）は花を咲かせる仮想の物質を『フロリゲン』と呼び、この仮説に沿って花成の研究をしていた。彼の説は世界の注目を集め、『フロリゲン』の正体の究明に多くの研究者が取り組んだが、誰もそれに成功しなかった。ところが、最近この仮想物質の本体がFTタンパク質であることがわが国の研究者によって明らかにされたのだ”。FTタンパク質を介した花の咲くしくみを僕は博士に尋ねてみた。博士は“この旅が終わってから君自身で調べては？理解の手助けはしよう”と云った。

9.いざ緑の館へ

道管に戻った僕たちは、暫くして、そこから出て、比較的若い上位にある光合成を活発に行っている葉を選び、入り込んだ。葉の組織の造りを俯瞰して見よう（[図12](#)、[動画：葉に](#)

[ズームアップ](#)、[写真3](#)、[写真4](#)、[写真5](#)、[写真6](#)）。

大気と接する葉の最表面はクチクラと呼ぶ蠟物質で覆われている。この層は、葉からの水分の蒸発を防ぐとともに、その内側に並んでいる表皮細胞を強度的に保護しているという。葉の裏と表は完全に対象ではなく、水分や炭酸ガスなど揮発性の

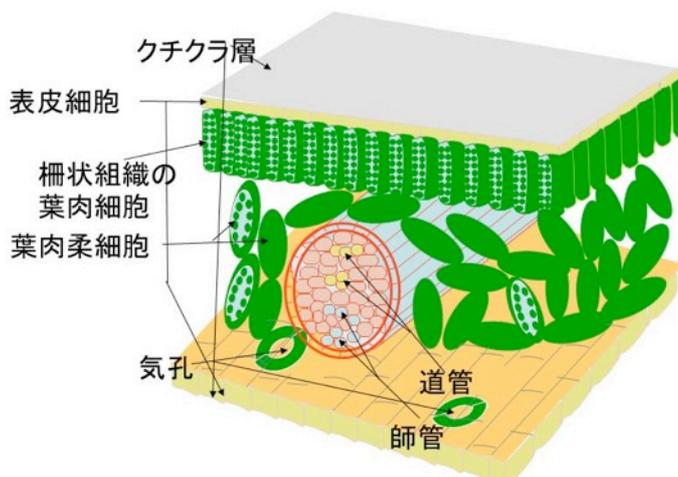


図12 葉の断面概要

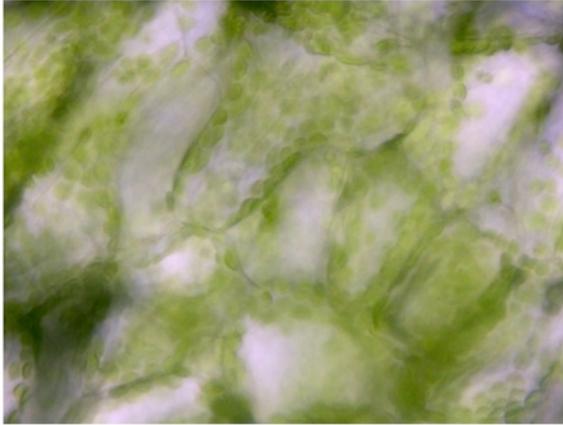


写真3 葉の光学顕微鏡写真

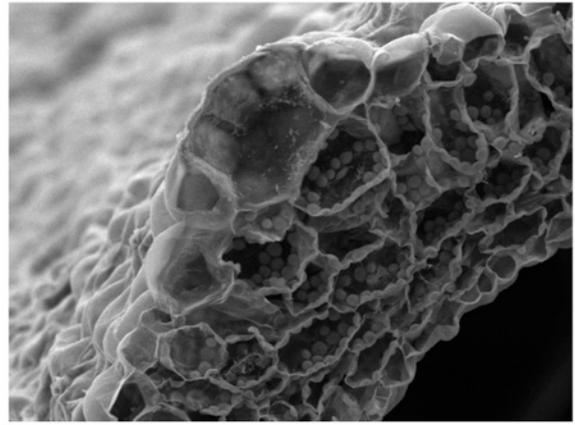


写真4 葉の断面(走査型電子顕微鏡像)

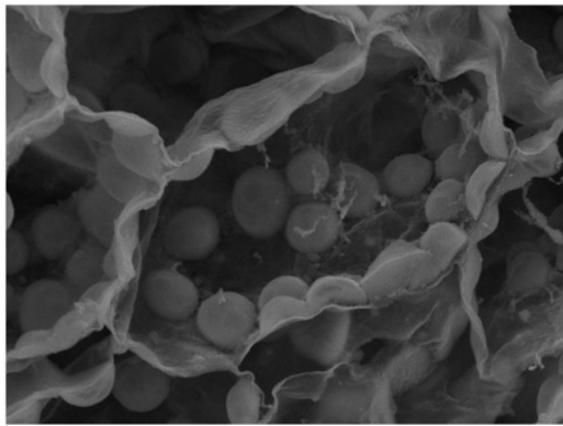


写真5 葉緑体を含む葉肉細胞(走査型電子顕微鏡像)

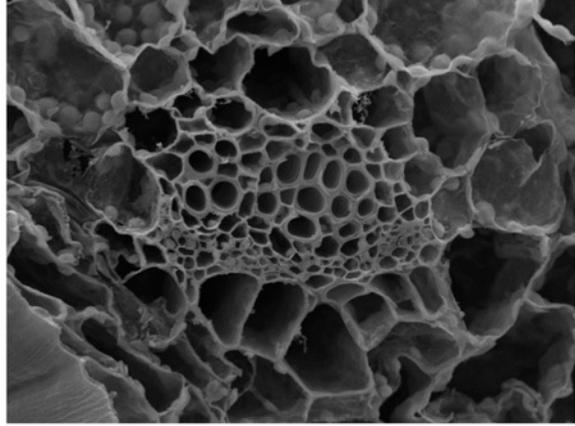


写真6 葉の維管束の断面(走査型電子顕微鏡像)

物質の出入りをコントロールする気孔は裏側に配置されている（写真7、写真8）。気孔は2つの孔辺細胞で囲まれたすき間で、外側にくらべ内側の向かい合った細胞壁は厚く、吸水して膨圧が高まると外側の細胞壁が内側よりも伸びるので孔辺細胞は湾曲し、気孔は開く。このはたらきをもつ気孔によって植物全体は土壌水溶液と大気間を一体化させ、その開閉によってガスの内外への移動量を調節している。“炎天下でも植物が脱水を免れるのは気孔が閉じることによるものだ。ところが、植物は光の強いときに光合成を盛んに行う。つまり、光合成の盛んな時には大気中のCO₂を取り込まなければならないが、吸水が不十分なときには水分のロスを防がなくてはならない。このジレンマを避けるために、植物は光量と湿度に応じてこまめに気孔の開閉を調節されなければならないのだよ”と博士。長い時間軸での気孔の開閉調節は日中と夜間に起きる。光合成が活発な昼間には、細胞内でのCO₂の濃度は固定で消費されるために低下する。その結果、気孔は開き、大気中のCO₂を葉内に取り込む。一方、夜間には光合成は事実上停止に近くなるので、大気からCO₂を取り込む必要がなくなり、水分のロスを防ぐために気孔は閉じる。僕たちが垣間みている気孔は今まさに全開である。博士は孔辺細胞の開閉の仕組みを説明してくれた。閉じる時には2つの一對の孔辺細胞は膨圧を下げ、開く時にはこれを上げる。膨圧の上げ下げに決定的に重要なはたらきをするのはその細胞膜にあるアニオンチャンネルと呼ばれ、負のイオンを細胞外へと排出するタンパク質だ。孔辺細

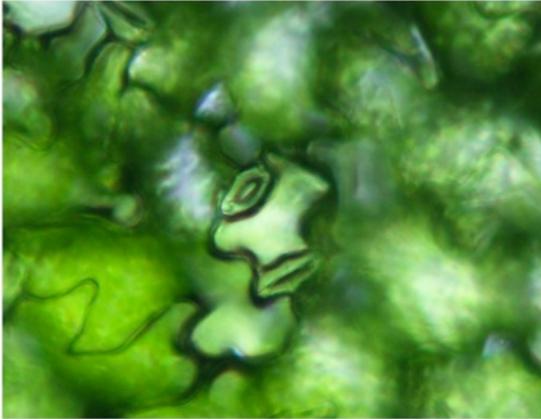


写真7 葉の気孔

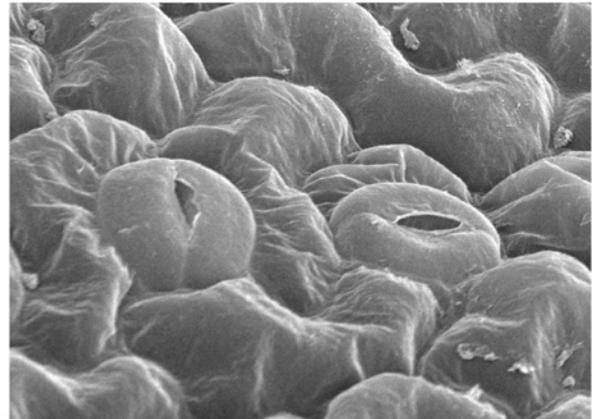


写真8 葉の気孔(走査型電子顕微鏡像)

胞膜では膨圧調節にはたらくこのチャンネルタンパク質はカルシウムイオンによって活性化されるという。さらに、このチャンネルタンパク質にはカルシウムイオンによる活性化が瞬時起きるものとじっくり時間をかけて起きる2つのタイプがある。日中、雲等に遮られて目まぐるしく孔辺細胞が開閉するときの調節には前者が、また、日夜などの定期的な開閉には後者が主役になっているという。チャンネルタンパク質を介したこの気孔の開閉調節が昼夜という植物の身体に刻み込まれた習性によるものと、予測できない日照量の変化によるものがあるということを知り、あらためて植物の巧緻なしくみに感動した。

道管を抜け、僕達は目的とする光合成を営む葉肉細胞を目指した。気体の出入りに適したすき間の多い細胞間の空隙を突き進む。やがて目前に緑鮮やかに輝く葉肉細胞群が現われた。緑の館・葉緑体を宿す光合成細胞だ(図13、写真9)。早速、その細胞壁を通り抜けて細胞膜に突入した。根毛細胞などの細胞膜に比べ、局在するタンパク質の種類と数が豊富であることに気付く。その多くは細胞内外の物質交換や輸送に携わるタンパク質であり、中には糖分子をつけたタンパク質も見受けられる。そのうちのあるものは体内に侵入してきた病原性ウイルスが細胞に侵入するときに着着するためのアンカーにもなっているとのことだ。植物に特徴的な葉肉細胞での物質の出入りの激しさと機能の多用さを物語るのであろう。あるものは膜内に、また、あるものは膜外へと物質

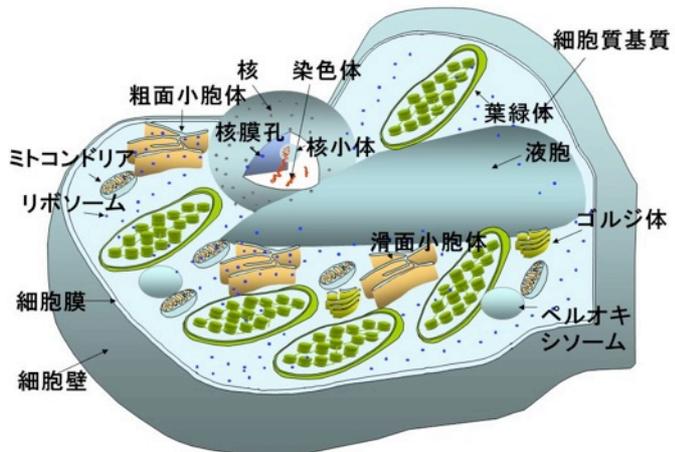


図13 光合成を営む葉肉細胞の模式図

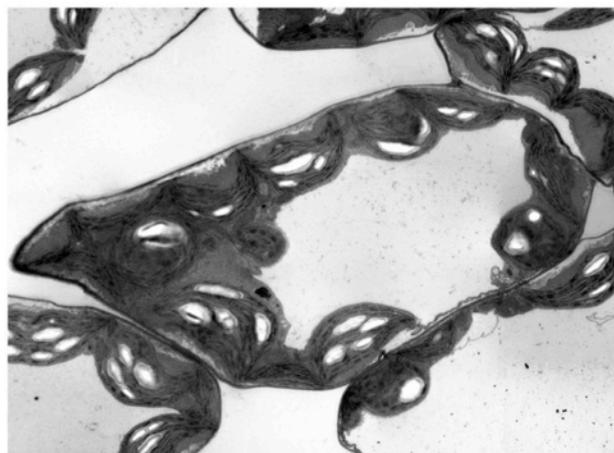


写真9 葉の葉肉細胞(透過型電子顕微鏡像)

を輸送し、成長中の葉肉細胞の形成にはたらいているのが手にとるように見える。細胞膜を抜け、一層込み入ったマトリックスの中を興奮しながら僕は博士につづいて浮遊していった。ゴルジ体や小胞体など細胞小器官がびっしりと詰まり、その間隙を僕たちとこれまで旅をともにしてきた栄養分や様々な代謝物、ホルモン、酵素タンパク質、RNAやDNAの分子が交錯し

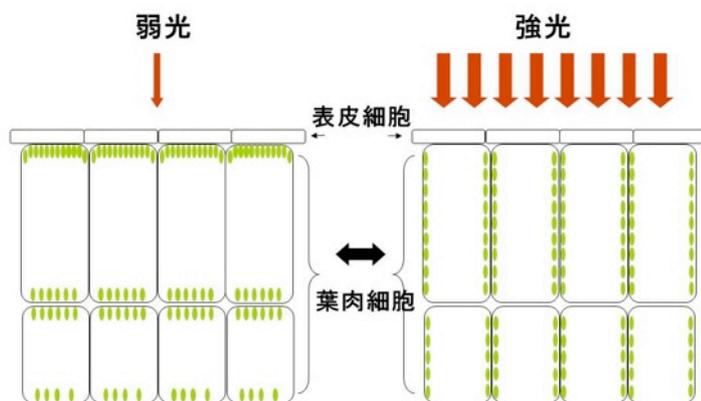


図14 光量に応じた葉緑体の配列

ながら動き回っている。細胞内で最大の空間を占める一重膜で覆われた巨大な小器官に行く手を遮られた。それは液胞で、光合成を営むこの細胞では格別大きい。その内部探検は後にまわして、僕達は輝く緑色を指標に、光合成装置の中心をなす緑の館を目指した。既にこの細胞に入る前に望遠したように、多数ある葉緑体は静止しているのではなく、細胞に差し込む光の強さに速やかに応答して、配列を変えて整然と運動している（図14）。そのとき、太陽光が雲で少し遮られ、いくつかの葉緑体が細胞内で密集しはじめた。この光に応答した葉緑体の運動はただ細胞内を勝手に移動するのではない。細胞質に張り巡らされた細胞骨格と呼ばれる繊維状のネットワークが軌道の役目をしているようだ。それは、細胞に強度と弾力性を与えるとともに、葉緑体にかぎることなく小器官の運動を手引きするタンパク質重合体である。見ていると、葉緑体群は弱くなった光を効率良く集めるため、直射光と直角になるように配列を変えつつある。細胞骨格上の運動は活発で、駆動するモータータンパク質から発せられるのであろうか、きしむような音が心なしか聞こえてくるようだ。

ひとつの葉緑体の外膜に取り付いた。博士が語りかける。“葉緑体は植物固有の小器官で、実に複雑な膜系をもち、呼吸を司るミトコンドリアと同様に核外DNAをもっているのだ”。葉緑体は地球上で生物発生の初期に出現したと目される光合成生物ラン藻（シアノバクテリア）の祖先がルーツと考えられており、それが核をもつ酵母のような菌類に入り込み、見事に共生を成し遂げて植物の細胞ができ上がったということだ。ラン藻は緑色植物と同じように、その光合成は光エネルギーを利用して水分子を分解し、 O_2 を作り出す。したがって、この生物の出現は大気に O_2 を蓄積するきっかけを作ったのだそうだ。一方、核をもつ酵母などのカビはミトコンドリアによって、糖を解糖系だけに依存し不完全にしか分解できない多くのバクテリアなどと違い、 O_2 を利用して呼吸によって完全に分解し、 CO_2 と水にかえ、大きな代謝エネルギーを獲得することができる。“古代のラン藻と酵母のようなカビが融合して、その細胞は葉緑体とミトコンドリアによる大気中の CO_2 と O_2 分子のリサイクルを獲得するとともに、生き物の進化のための多量なエネルギーを呼吸によって獲得するに至ったと云ってもよかろう”と博士。“ところが、大気の O_2 蓄積は生物にとってメリットばかりではなく、生き物にデメリットをもたらすことにもなった。つ

まり、生き物への環境汚染である”。害作用の一つは、 O_2 の還元によって電子が励起され、典型的にはスーパーオキシドアニオンラジカルと呼ばれる O_2^- などの活性酸素を生成することだ。活性酸素は生命維持にはなくてはならないものであるが、その過剰はタンパク質や核酸などに損傷を与え、時には細胞を死に至らしめる。太陽光の下で生きる事を選択した植物が活性酸素への防御の仕組みを獲得したのに比べ、その防御機能が弱い多くのバクテリア等は光を避けて日陰とか、あるいは O_2 を避けて生息するようになった。「虫干し」と呼び、晴れた日に衣類や布団を太陽に充て、バクテリアの退治を行う人の智慧は活性酸素を逆に利用したものだとの説もある。というわけで、大気中の O_2 濃度の増加は、生物にとっては、深刻な大気汚染をもたらしたということにもなる。植物の活性酸素防御の一端については、追って垣間みることになるう“と博士は云った。

10. 緑の館で繰り広げられる光合成

今回の見どころ、光合成は2つの反応系からなる。かつて教科書にあった『明反応』と『暗反応』だ。いずれも葉緑体内での営みである。ひとくちで言えば、明反応系は光のエネルギーを代謝エネルギーに転換する装置で、葉緑体ストロマにネットワーク状に広がるチラコイドと呼ばれる膜系を中心に行われる。一方、暗反応は明反応で生産される代謝エネルギー（光合成同化力）を使って CO_2 を有機物に変える反応系で、ストロマが舞台である（図15、写真10）。

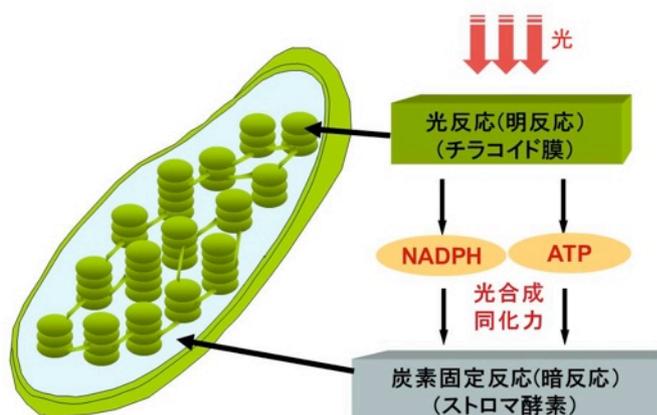


図15 光合成の明反応と暗反応

僕らは葉緑体の外膜に取り付いた。そこには、核DNAの設計図によってサイトゾルのタンパク質合成装置リボソームで合成された何種類ものタンパク質がこの膜にある輸送タンパク質の手助けで膜を透過しているのが見える。葉緑体膜は二重構造になっており、視野に入った透過中の相当な数のタンパク質粒子はルビスコの一部で、葉緑体二重膜を経てストロマに運びこま

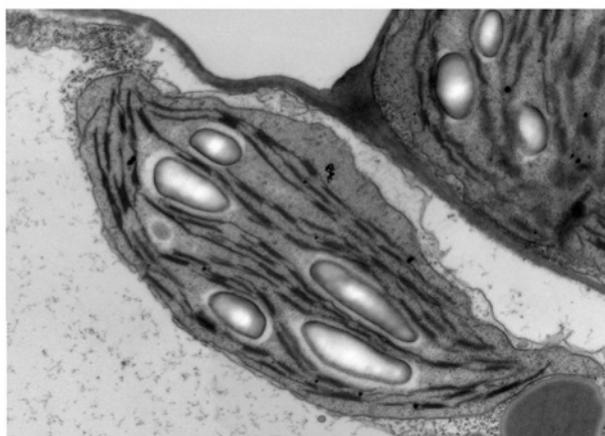


写真10 葉緑体:膜系とストロマ

れている。この酵素部品は核のDNA情報を基にしてサイトゾルで作られたもので、同一のサブユニット8個で構成されるタンパク質塊（8量体）としてストロマへと運ばれてきたのだ。“見てごらん”と博士が指差す先に、このタンパク質塊は半完成品で、この相方となる葉緑体のDNA情報から

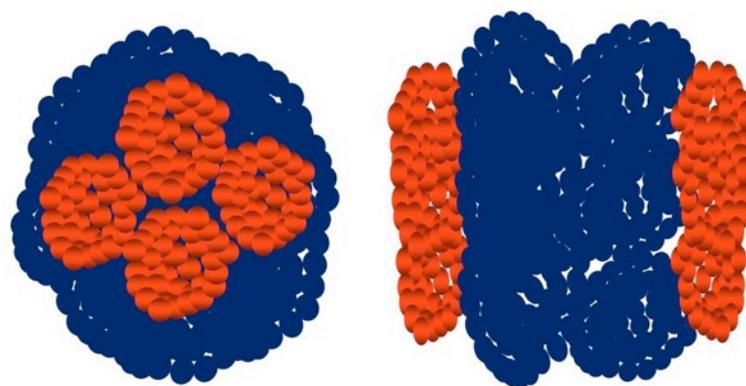


図16 縦・横から見たRubiscoサブユニット構造

● 大サブユニットペプチド ● 小サブユニットペプチド

らストロマで造られた別の大タンパク質サブユニット塊と出会い、そして融合した。“この大きい方のタンパク質サブユニット塊も8個のサブユニット塊で出来ているのが見えるだろう。両サブユニットは合体してはじめて一人前の「ルビスコ」が出来あがるのだ（図16）。君は今その誕生を見たのだ”と博士は云った。

なんだかビスケットを連想させる名のルビスコは、先に博士から聞いたことだが、ストロマにあるカルビンサイクル-ベンソンサイクルで5個の炭素骨格をもつリブローズ1,5-二リン酸にCO₂を縮合させ2分子の3-ホスホグリセリン酸をつくる、無機物を有機物に転換するいわば初発の酵素であり、無機物と生物の間をとりもつ酵素である。博士によれば、この酵素は地球上のタンパク質で最も多量に存在するタンパク質だそう。多量とのことだが、イメージがつかめないまま怪訝そうにしていると、“現在地球に住む一人当たりに換算すると、24kgを超える量になるという。ギネスブックに掲載されてもよいこの量の多さは、生物界の他の酵素ではとてもおよばない”と博士はいう。生物が利用できる窒素量は限られていることを思えば、“何故ルビスコがそんなに多量にあるのだろうか？”ということである。博士は“「無機物のCO₂を生物に必要な糖を合成する反応に与る」この酵素のはたらきは現存する地球上の総ての生物に不可欠なものであるが、他の酵素に比べ反応を触媒する速さが極めて遅い。だから、量でその役割を補わねばならないのかも知れないね。それにしても私が大学生であった頃、「酵素は微量なものだ」ということを講義で聞いているので、当時の研究者もまた私も緑葉に含まれ、フラクシオンIタンパクと呼ばれた多量のタンパク質の存在に気付いてはいたが、それが単一の酵素であるとはなかなか信じられなかったのだ”と云う。

“その反応がどのくらい遅いのかって？CO₂を重炭酸イオンに変える役割をしているカーボニックアンヒドラーゼという酵素と比較してみよう。この酵素は一秒間に3千万分子を超える重炭酸イオンを供給できる高い触媒能力だ。それに対し、ルビスコは炭酸固定の結果、一秒間におよそ8分子の3-ホスホグリセリン酸をつくるに過ぎない”。云われてみれば、目視したところ、他の酵素の触媒速度に比べ、ルビスコのそれは確かに遅いようだ。それにしても地球上の

生物が利用できる窒素のそんなに多量が光合成CO₂固定反応のために投資されているとは！このことは光合成が地球の生物にとっていかに大切なものかを物語るものであろう、僕にとって新鮮な驚きであった。“ところで、ルビスコの触媒性能をもっと高めることは出来ないのですか？”と尋ねると、“そうならば生き物にとって大きなメリットになるのであろうが、この酵素の性能向上は簡単ではなさそうだ。というのは、核の遺伝子に支配され、それ自身で触媒機能をもつルビスコ大サブユニットの構造は進化の度合いが異なる植物間であまり変わらないのだ。見方を変えれば、触媒機能の遂行には構造の違いの許容範囲が狭いことを意味するのも知れない。とすれば、ルビスコの触媒機能改変の余地が低いことを意味するのだろう”。博士はさらに続けた。

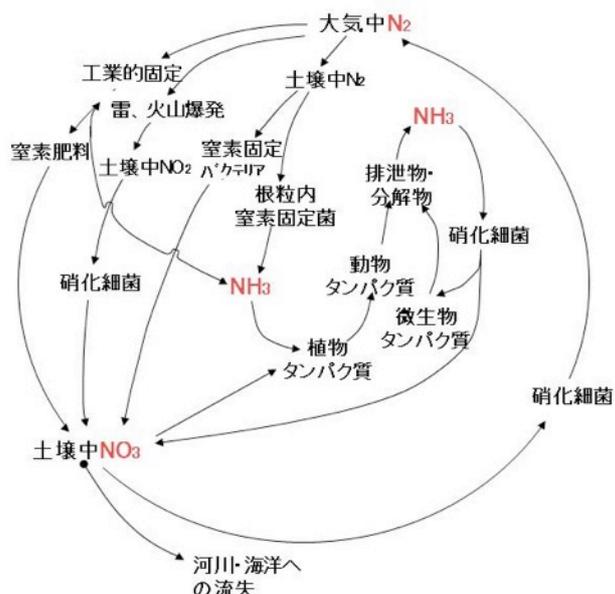


図17 生物圏での窒素サイクル

“大気中には、君も知っているように多量の窒素ガスN₂があるが、きわめて安定、すなわち不活性なるがゆえに、植物はこれを直接利用できない。自然界では生物が利用できる窒素源は空中放電や火山の爆発時にN₂から生じる窒素酸化物の亜硝酸や硝酸、それに窒素固定生物によって供給されるアンモニアや硝酸である（図17）。農業では硝酸やアンモニア、また尿素などを窒素肥料として使っているが、それらは工業的に多量のエネルギーを消費してN₂を還元してつくっている。いずれにせよ、生物の利用できる窒素は生物の生存と生育にとって大きな律速要因なのだ。タンパク質への多量の窒素投資はルビスコに限るものではなく、光合成光反応に携わるタンパク質群も然りだ。植物体での窒素源の多くはタンパク質に向けられている、その最多量は概して葉に集中していて、ルビスコをはじめ光合成に携わるタンパク質は葉タンパク質のほとんどを占有しているといってもよかろう。おおざっぱに云って、光合成タンパク質を除いた葉タンパク質の残りは光合成タンパク質を合成し維持するための転写や翻訳等に携わるタンパク質ということになるだろう。だから、草食動物は植物の光合成の装置とその合成装置をタンパク質として摂取しているといってもよかろう。とはいえ、植物は動物に比べタンパク質の含量は少ないので、動物、なかでも草食連中の摂取植物量は大変多くなる”と博士は云う。

“植物が動物に比べタンパク質の量は少ないのはなぜですか？”と僕は尋ねた。“そうだ、まず例としてトウモロコシとヒトの細胞の元素組成を比較してみよう。ヒトの窒素成分はトウモロコシの4、5倍ある。窒素成分のほとんどはタンパク質に集中していることを考えると、重量当たりヒトのタンパク質の量はトウモロコシの4、5倍近くになるということだ（図18）。単純に考えれば、動物は身体を支え、移動するためには筋肉が必要で、そのためにタンパク

質が多いと云えるだろう。生物属性に反映される生存戦略の違いということだ”と博士。さらに、僕はルビスコについて疑問を投げかけた。

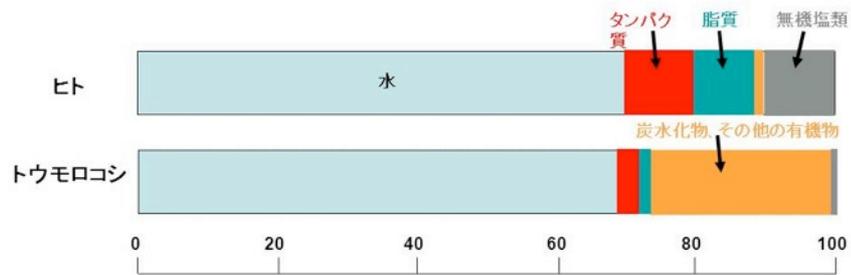


図18 ヒトとトウモロコシの細胞組成

”ルビスコが核と葉緑体のDNAで二重支配されていることの生物学的な意味はなんでしょうか？間借りする葉緑体が大家さんである核のコントロール下にあるということなのでしょう”か？”その考えは妥当かも知れないね。でも、核と核外DNA両者の支配がなぜ必要なのかについては、未だ十分な理解ができていない”とのことであった。

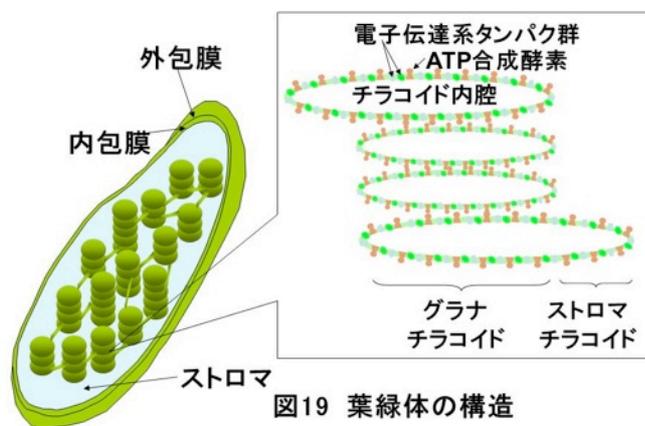


図19 葉緑体の構造

博士は“ストロマでの代謝の見物は後にして、先ず光反応系の装置がどんなものか見てみよう”と、チラコイド膜系に案内してくれた(図19)。目前に現われたチラコイドはちょうど大福餅を押しつぶしたような扁平球状に数個が重なり、グラナと呼ぶ構造をとっている。各グラナはストロマチラコイドと呼ばれる膜系で互いに連結し合って、ストロマに入り込んでいる。まるで、いつか本の挿絵でみた海底都市のような眺めだ。大福餅の皮にあたる部分がチラコイド膜であり、餡にあたる部分は水溶液からなるチラコイド内腔である。チラコイド膜には、実に多種で、多量なタンパク質があり、それらは脂質の二重層に浮遊したり、潜り込んだり、また、あるものは内腔やストロマ表面に露出している。

“現場を観る前に光合成の光エネルギー転換のしくみについてその大局を見ておいた方がよからう”、“このエネルギー転換で植物にとって最も大事なことは2つだ。一つは光合成炭素同化をはじめとする数々の代謝に必要な還元力・ニコチンアミドアデニンジヌクレオチドリン酸 (NADPH) を作り出すことだ。この過程でストロマ側からチラコイド内腔への水素イオンの輸送が起きる。もう一つは、このチラコイド内腔に貯まった水素イオンが作り出すチラコイド膜内外での濃度差だ。水素イオンの濃度差は潜在的な化学エネルギーだから、光合成光エネルギー転換系ではそれを代謝エネルギーATPに換えることだ。これらがどんなしくみで行われるのかをよく見ておきたまえ”と博士。“そこに見えるのがチラコイドの膜内にあるエネルギー転換装置で、光化学系IIと呼ばれるスーパー分子複合体だ(図20)”博士の指す方をみると、この集合体には緑の

色素クロロフィルがおよそ250分子もあるのか。“クロロフィルは口紅など人工色素を含め地上で最も効率よく光を吸収する色素なのだ。この分子はわれわれの体内でO₂を運搬するヘモグロビンにあるようなポルフィリン（テトラピロール環）構造を持ち、その中心にマグネシウム原子がある。そのポルフィリンには炭

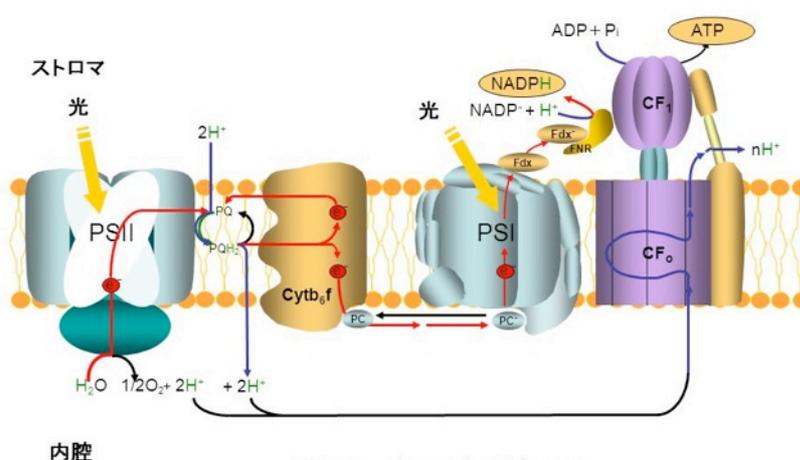


図20 光反応系概要

PSII: 光化学系II PQ: 酸化型プラストキノン Cytb₆f: シトクロム系タンパク質複合体
 PSI: 光化学系I PQH₂: 還元型プラストキノン CF₀、CF₁: ATP合成酵素サブユニット
 PC: 酸化型プラストシアニン PC⁻: 還元型プラストシアニン

素数20ほどのフィトール鎖と呼ぶ長い疎水性の炭素鎖が付いていて、分子のわずかな化学構造変化がクロロフィル分子種にさまざまな光吸収特性をもたらすのだが、この植物にはクロロフィルaとクロロフィルbがある。これらの光吸収特性は結合するタンパク質との相互作用によっても影響され、可視光の中で青（波長430 nm）と赤（波長680 nm）の光を緑色光より効率良く吸収する。したがって、クロロフィルはグリーンに見えるのだ”と博士。クロロフィル分子は目前にある光化学系IIでは無秩序に分散しているのではなく、この系を構成する外殻タンパク質CP43とCP47に結合し、それらはちょうど電波収集のパラボラアンテナのように光子を捕集する役割を果たしているという。また、この系にはエンジンやミカンの皮でなじみ深い赤色色素カロテノイドも散見されるが、博士によるとこの色素は光エネルギーを吸収し、それを主役のクロロフィル分子に送る付随的な光捕集色素として働いているという。この光化学系複合体には、反応中心と呼ばれる部位があり、P680と呼ぶ特殊なクロロフィルが2量体としてタンパク質に付随している。博士はこの反応中心を指して“そこが光合成の中で光が直接関与する唯一の場となるのだよ。まずはここで何が起きるのかよく見たまえ”と云った。

いっぱい差し込んだ光は僕の目には十分過ぎるほどで、危険にすら感じられる。でも、光合成にとっては弱いとみえ、光はパラボラアンテナで集められ、強化されたエネルギーとなって反応中心であるD1とD2タンパク質に結合したP680に達している。博士は“ここで起きる光化学反応はピコ秒の単位（10⁻¹²秒）のオーダーでとても素早いからスローモーションで見てみよう、しかも身体のサイズを一段と小さくして”と云った。すると、今迄見ることが出来なかった目前のP680を巡って風景が一変した（図21）。光子がこの特殊クロロフィルに吸収されると同時に、この分子の電子e⁻が外にはじき飛ばされるのが目に入った。博士は“今、P680が光子によって励起されたのだよ。この励起にともなってそのエネルギーの一部が蛍光となって放出されているのだが、素早い反応で

あるから電子の動きに目をとられていると見逃してしまう”と云った。加速され強いエネルギーをもったその放出電子 e^- の行先を追うと、それは反応中心タンパク質に結合している最初の電子受容体フェオフィチンを経由して、反応中心タンパク質に結合した2つのプラ

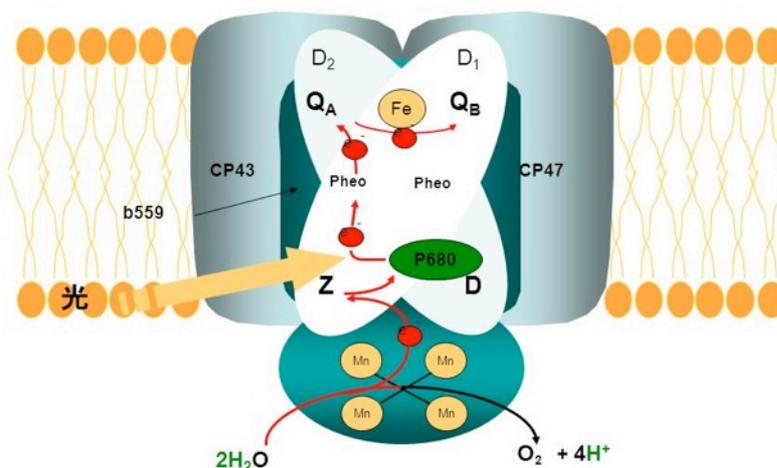


図21 光化学系IIの電子の流れ

D_1 、 D_2 : 反応中心タンパク質 Pheo(フェオフィチン):最初の電子受容体

トキノン Q_A を経て Q_B にわたり、 Q_B に e^- のもつ負の電荷が加わった。“これで、プラストキノンが還元されたのだよ”と云う。この一連の電子の動きにつれて、光化学系IIに付随しているマンガンを含む酵素（マンガンクラスターをもつタンパク質）がチラコイド内腔のマトリックスにある水分子（ H_2O ）を引き裂き、これによって生じた電子が D_1 サブユニットを構成するチロシン残基のひとつであるZを経由してP680に取り込まれ、それが失った電子の穴埋めをする。と同時に、解裂した水分子は酸素（ O_2 ）と水素イオン（ H^+ ）となる。

“これが光による水の光分解と呼ぶ反応だ。水はありふれた分子で、何と云っても地球には多量にある。この水は地球上の生命誕生の場でもあり、また、生物の細胞内で最も多い成分だ。植物はこの多量にある水を原料にしてこれを光分解し、大きなエネルギーを取り出すことに成功した生き物ということになるのだ。しかも、植物はこの水の光分解を獲得することによって、大気に O_2 を集積し、生き物の生活環境を大きく変えることにもなったのだ(図22)。その最大の恩恵の一つは糖の不完全な燃焼系である解糖に頼っていた生物に先ほど見たミトコンドリアが共生し、栄養源の糖を完全に O_2 で燃やすことが出来るようにしたとき”。たちどころに理解できずチョッと考え込んでいた僕を助けるように博士は続けた。“糖の完全燃焼というのはそれを CO_2 と水に分解し、糖のもつ化学エネルギーから生き物の代謝駆動に

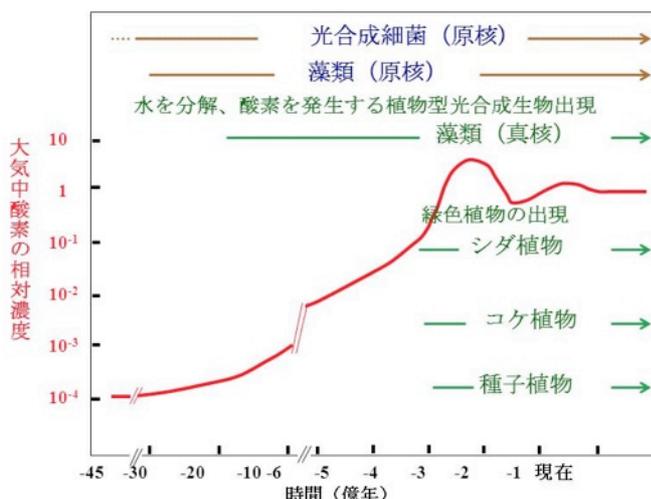


図22 大気環境を大きく変えた光合成生物

必要なATPと還元力NADH（ニコチンアデニンジヌクレオチド）を高い効率で多量に再生出来るようになったことだ。その結果、植物が蓄積したO₂によって生き物の進化を促すエネルギーを提供するとともに、植物自らも光合成の基質CO₂を増やす戦略作りにも成功したと云えるだろう。しかし、先に話したように、植物による大気のO₂濃度の増大は強光のもとで活性酸素を発生し、このラジカル分子への防御の弱い生き物の勢力をそぐことになったのだ。大気のO₂濃度の増加は挙句の果て当時の生物にとっての環境汚染でもあった。でも、このO₂濃度の変化は長い時間、しかも緩やかに起きたために、生き物には進化、適応の時間を与えることができたという点で、今人類が短期間にもたらしている環境汚染とは少し違っているのだが”。

“さて、光化学反応に戻ろう”と博士にうながされた（図23A,B）。光化学系IIから流れ出した電子を目で追うと、プラストキノンの酸化型に入ってこれを還元型に換えた。この還元型はシトクロムb6f

複合体のQ_p部位と呼ばれる場所に電子を渡し、それが2つの電子伝達タンパク質（RFeSとシトクロムf）を経由して内腔側のプラストシアニンに渡る。この電子伝達によってプラストキノン自らは酸化型となり、光化学系IIから流れ出した電子によって再び還元型にされ、光化学系IIとシトクロムb6f複合体の間を酸化と還元のコイルとして電子の受け渡しの一環となっている。また、プラストキノンの酸化型はQ_p部位から2種のシトクロムタンパク質を経由してQ_n部位に運ばれた電子を受け取り、ストロマ側から運ばれる水素イオンによって還元型に換えられており、プラストキノン

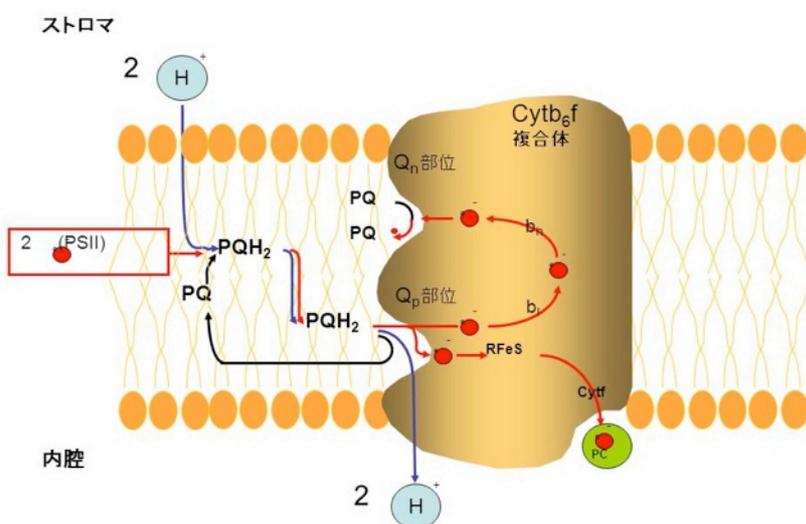


図23A シトクロムb6f複合体での最初の電子の流れ

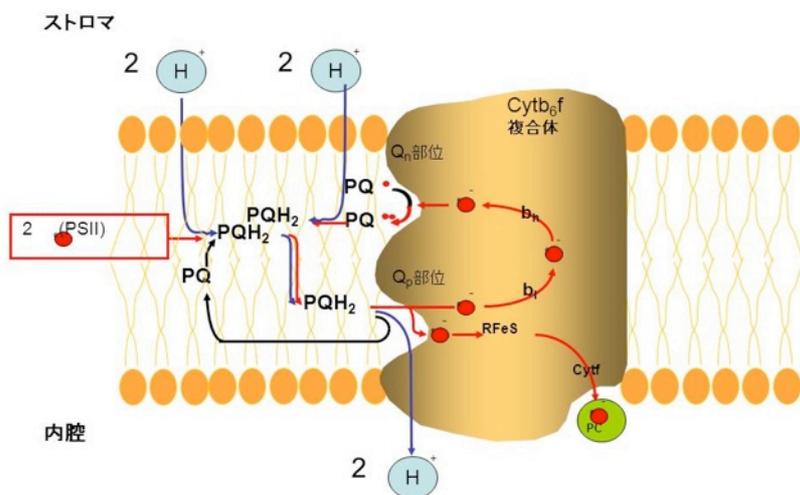


図23B シトクロムb6f複合体での2番目の電子の流れ

酸化・還元のもう一つのサイクルをなしているようだ。博士が指差す方を見ると、プラストキノンの酸化・還元サイクルが作動する度に、ストロマ側からチラコイド内腔に水素イオンが運び込まれて、集積し始めている。“ここだな、水素イオンが輸送される場所は”と僕は目を留めた。

目まぐるしい電子の動きとそれによって引き起こされる様々な出来事が実際には目にも留まらぬ速さで進んでいる。シトクロムタンパク質複合体を出た電子はチラコイド内腔に浮遊する小さなタンパク質を経由して、光化学系Iと呼ばれるタンパク質複合体に流れ込んでいる（図24）。この光化学系も光化学系IIと同様にクロロフィルアンテナで光を集光し、それがこの光化学系の反応中心クロロフィルP700（P680に比べやや長い波長の赤色光を吸収する特殊なクロロフィル）の電子を励起し、それがこの光化学系複合体の近くでストロマ側に浮遊しているフェレドキシンと呼ぶタンパク質を経由して

NADPを還元して、NADPHを産出している。

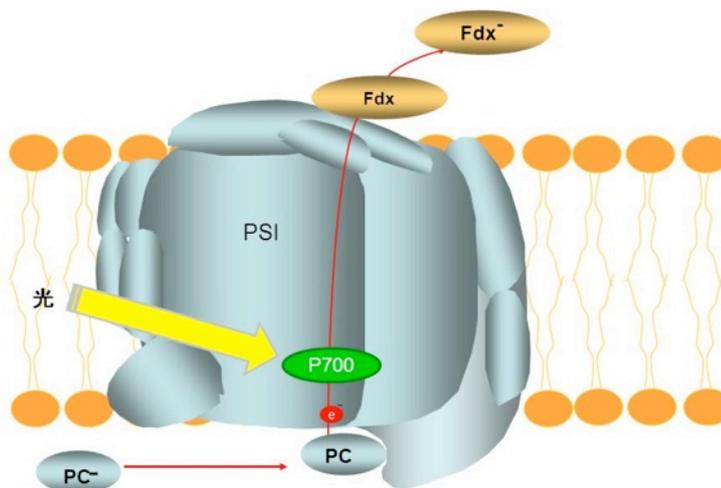


図24 PSIIにおける電子の流れ

“今見てきた光化学系の電子の流れはZスキームとよばれるもので、電子の流れは非循環的だ。ややこしくて君は気がつかなかったかもしれないが、今見ていた電子の流れのなかに実は循環的な電子の流れる筋道もあったのだよ。光合成サイクリック電子伝達サイクルと呼ばれ、最近の研究によれば、光化学系IとNADH脱水素酵素がスーパー複合体を形成し、電子はこの複合体とプラストシアンインを循環しているのだ。その間に水素イオンをチラコイド内腔に貯めるから、このサイクルが働くとNADPHはできないが、ATPの再生がおこなわれるのだ”との博士の話に、“ではそのサイクルはどんな生理的な役割をもつのですか？”と僕は尋ねた。“この循環的な電子伝達系は植物には必須で、どうやら強光で生じるNADPH過剰産出によって葉緑体が過度に還元されないようにする役目があるようだ。この生理的な意味づけにも、シロイヌナズナでサイクリック電子伝達の欠損したミュータントが貢献したのだ”、“さて、君は明反応の電子の流れる過程を見たことになる。電子は水溶液中で秩序を保って移動できないために、この電子伝達系は導線の役目をして、電子の流れ、つまり電流を秩序よく目的物に送電していると云えるだろう。葉緑体の電子伝達システムに光をあてると実際に電流を観測することができるのだ”と教えてくれた。

光によって再生されるNADPHについて、博士は“これが代謝還元力としてこ

の後もう一度見ることになるストロマでの炭酸固定反応をはじめ、窒素や硫酸の同化など広い意味で光合成同化においてモノつくりのエネルギーとなるのだ”と云った。さらに、続けて“NADPHに加え、光合成でつくられるもう一つの同化力はATPであるが、これが実際にどんな仕組みで再生されるのかを見てみよう“と僕をチラコイド内腔のマトリックスへと導いた。そこには先ほど見たように、一連の光合成電子伝達の作動にともなって、水素イオンが蓄積し、その濃度が上昇している。博士の説明が続く。“教科書で習ったように、水素イオンはエネルギー物質で、集積したこのイオン濃度が解放されると、エネルギーを生み出すのだ。葉緑体はこの水素イオンを秩序高く放出することによって、その潜在エネルギーを代謝エネルギーに変えることができるのだ。その秩序とは、チラコイド内腔膜に通路をなして、プラスに帯電した水素イオンを誘導できるマイナスの電気を帯びたアミノ酸を配置しているタンパク質ATP合成酵素だ”。この酵素が水素イオンのもつ潜在的なエネルギーを利用してADPに無機リン酸を付加してATPを生み出すのだ。つまり、ATP合成酵素はチラコイド内腔とストロマ側に生じた水素イオン濃度の勾配を秩序よく解放することによってエネルギーを生み出す。“面白いことに、この酵素とそっくりなものが真核生物のミトコンドリアにもあるのだ”と博士は少し離れたところを浮遊しているミトコンドリアを指差して、“ミトコンドリアでのATP産生にも今日撃した葉緑体の電子伝達系とよく似たものがある。尤もその電子は解糖系とクエン酸回路から供給されるもので、光は関与しないのだが”とつけ加えた。

“では、ATP合成酵素に近づいてみよう“と博士の案内に従った。この装置も巨大で(図25)、2つのカプリングファクターと呼ばれるタンパク質複合体である。カプリングファクターの一つはチラコイド膜にあり、その両端はチラコイド内腔とストロマに頭を出している。他の一つはストロマ側にあつて小タンパク質を介して両者のカプリングファクターは結合している。”ほら、チラコイド内腔に貯まった水素イオンがカプリングファクターの空洞をしきりに通りぬけ、ストロマ側へと運ばれているのが見えるだろう。この輸送に伴って手品のように水素イオンの濃度勾配が解放され、そのエネルギーがATP合成酵素のカプリングファクターの一つのサブユニットを回転させるのだ。その結果、ストロマにあるADPとリン酸がATPに替えられるのだ。つまり、この酵素は小さいながらも分子モーターなのだ“と博士は説明してくれた。同化力として2つの高エネルギー物質NADPHとATPが産出される光合成のエネルギー再生工場を目前で見ることができ、僕はその仕組みとダイナミックなはたらきにすごく感動した。

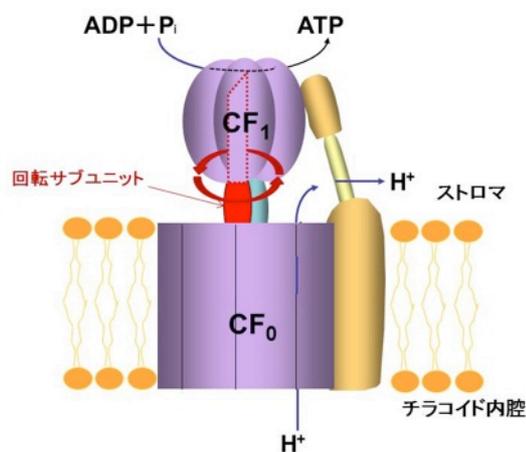


図25 ATP合成酵素によるATP再生

1 1. 光合成炭素同化のからくり

次の謎はこれらの同化力が実際にどのようにCO₂を有機物に変えるのであろうかということであった。光化学系の装置を後にして再びストロマへとひきかえした。博士は“見も知らない複雑な物質や反応の速さにつかれたらろう。もう少し頑張って、光量が増えるチラコイド膜系と、このストロマでのイオンの動きが見られるのだが、それに注意してみよう。この動きが炭素同化のコントロールに大きく関わっているのだ”と云った。太陽が雲に遮られたのだろうか葉緑体に当たる光の量が少なくなった。暫くして、太陽が雲間から顔を出し、再び光が強くなった。この光量の変化に伴い一旦低下していた光化学系によるチラコイド内腔への水素イオンの流入が盛んになった。そのため、ストロマ側でのpHは上昇した。同時に、この負の電荷を相殺するためにチラコイド内腔からマグネシウムイオンがストロマに流入してきた。博士は“光が葉緑体に当たったことで起きるこのpHの上昇とマグネシウムイオンの増加はルビスコをはじめカルビン-ベンソンサイクルの律速と目されるいくつかの酵素を活性化するのが。つまり、光化学系だけではなく、これと連動してCO₂同化も光によってコントロールされているのだよ”と云う。すると、これまではたらきを弱めていたルビスコはその活性化酵素の助けを借りてCO₂とマグネシウムイオンを結合し、炭酸固定機能が一段と活性化され、3-ホスホグリセリン酸の生産が加速されている様子がはっきりと見えた。光によって加速されるルビスコの炭酸固定反応のダイナミックさに見とれていると、博士は“部分だけにとらわれないで全体を見よう”と声をかけてくれた。“カルビン-ベンソン回路は、実際には1ダースを超える反応から成っているかなり複雑なものだが、大きく分けるとルビスコによる炭酸固定段階、その産物である酸を同化力NADPHとATPを使って糖に還元する段階、その結果生じる3つの炭素鎖を再配列する段階とATPを消費してルビスコによるCO₂の受け手である5炭糖リブローズ1,5-二リン酸を再生する段階に大きく分けられるのだ。植物はこれらの反応の途中で再生される3炭糖をスクロースやデンプンにするのだ(図26、写真11)。このサイクル解明のカギの一つは安定な放射性同位元素C¹⁴の使用にあった。代謝の機序、つまり過程を解き明かすのに共通していることだが、時間(通常は秒単位)を追って初発代謝物から生じる中間代謝物の化学構造を明らかにしていくことだ。その上、各反応を触媒する酵素と細胞のどこで行われるかを明らかにするわけだ。だから、カルビンらはカリフォルニア大学バークレー校にある当時最新鋭の加速器でできる半減期の長い炭素同位体が手に入るようになるまで待たざるを得なかったのだ。生物学的に重要なサイクルの解明とともに生物の代謝研究の道を拓いたということだ。研究チームのリーダーのカルビン(Melvin Calvin)は1961年ノーベル化学賞をうけたのだ”と説明してくれた。

ストロマに目を戻すと、光合成光反応系で再生されたATPとNADPHが次々と消費され、カルビン-ベンソンサイクルの回転につれ確かにスクロースがストロマに蓄積しているのが目撃された。“ルビスコだけでなく、このサイクルの他

のいくつかの酵素も光によって活性化されているのだよ。つぶさに見ることはしないが、これらの酵素の活性化のしくみはルビスコとは違って、光化学系の作動によって還元されたチオレドキシンと呼ぶストロマ側に位置するタンパク質によって還元されて起きるのだ。まあ、ルビスコといい、これらの酵素の活性化のしくみは違ってもチラコイド膜系での光化学反応と実に巧みに連携している”、“カルビン-ベンソン回路は教科書などでは、『暗反応』ということになっているのだが、実際には光が必要なのだ”と博士は教えてくれた。“これがCO₂を有機物糖に変えるカルビン-ベンソンサイクルか”と僕は光化学系と連動し、光によってコントロールされるこの整然とした糖生産ラインに思わず声をあげた。

博士はルビスコについてさらに説明を加えはじめた。“先に触れたように、ルビスコの酵素としての役割がもう一つある。

君は今その炭酸固定酵素の反応に目を奪われているが、注意して見てごらん”と再びルビスコを指し示した。確かに、この酵素は基質リブローズ1,5-ジリン酸を加工してできる中間体にO₂を付加しているではないか。この酸素付加の結果、ルビスコの炭酸固定では2分子を作り出すはずの3-ホスホグリセリン酸が1分子しかなく、他の産物はなんと2-ホスホグリコール酸であった。“気づいたかい。これがルビスコの酸素添加反応で、オキシゲナーゼ（酸素添加酵素）としてののはたらきによるものだよ。ルビスコはCO₂に加えてO₂をも基質としており、しかもこれら2つの基質は酵素の同じ部位に結合するために、互いに結合を妨害するのだ。だからこの酵素の活性は環境中のO₂とCO₂の相対量で決まる。大気中では炭酸固定反応はオキシゲナーゼ反応よりおよそ3倍早く進むのだが、とってこの速度差はオキシゲナーゼ反応を阻止するものではない。というのは、大気にはCO₂1分子当り600分子以上のO₂がふくまれるからだ”、“オキシゲナーゼ反応が見つかる前に、研究者達はルビスコの炭酸固定反応がO₂によって阻害される現象には気付いていたが、一つの酵素が二役を演ずるのは極めて珍しいことなので、長いことこの二役については誰も気づかなかった。ところが、先に話したオグレン博士らがルビスコの二役をはじめて立

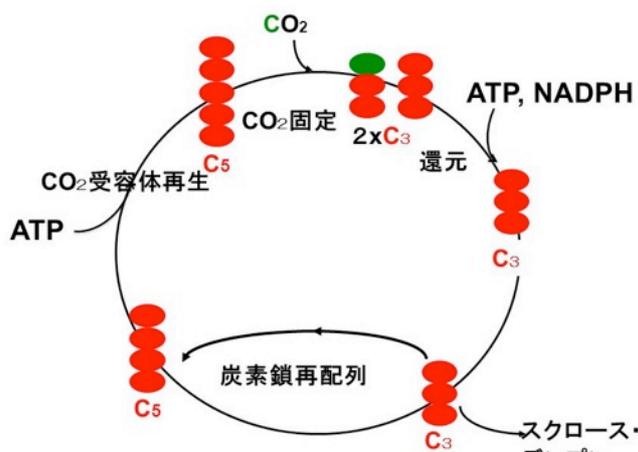


図26 カルビン-ベンソンサイクル概要

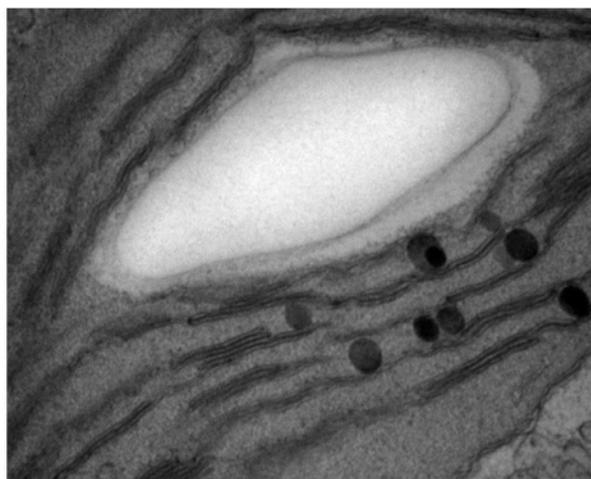


写真11 葉緑体のデンプン粒

証したのだよ”と博士は云った。そこで僕は尋ねた。“カルビンたちがそのサイクルを解明したときになぜルビスコの酸素添加反応が発見されなかったのでしょうか？”。博士は応えた。“なかなか鋭いことを言うね。カルビンらがそれを見つけられなかったのは、藻類の培養実験では純正な二酸化炭素だけを吹き込み、酸素を加えていなかったからだよ”。さらに僕は尋ねた。“ルビスコのオキシゲナーゼ活性にはどんな生物学的意味があるのでしょう？”との問いかけに博士はさらに続けた。“先ほど目撃したように、光合成の光化学系による水の開裂でできた多量の酸素分子がストロマにも流出して来る。それが光によってラジカル化すると生体高分子が損傷し、生き物の分子秩序が壊されることになる。実はルビスコの酸素添加反応はこの酸素分子を消費することによって細胞がこうむる酸素公害を緩和する役割でもあるのだ。その挙げ句、この酸素添加反応でできた産物のうち3-ホスホグリセリン酸はカルビン-ベンソンサイクルに組み込まれるが、もう一方の産物2-ホスホグリコール酸はカルビン-ベンソンサイクルのメンバーではないので、ルビスコの酸素添加反応は光合成炭素同化を結果的に阻害することになる。ある場合には、光合成で固定されたCO₂の半分がこの過程で失われるのだよ”。博士の説明を聞き、光化学反応で作られるO₂による障害を軽くするためにCO₂の同化を一部犠牲にしているのだと思い、僕はこの異端分子産物である2-ホスホグリコール酸のいく末が気掛りになって博士に尋ねた。“いい質問だ。この産物はペルオキシソーム、ミトコンドリアを経て、再度ペルオキシソームに送られ、グリセリン酸に変えられた後、再び葉緑体ストロマに戻り、カルビン-ベンソンサイクルのメンバーとなるのだ（図27）。長い旅だが、その過程でグリセリン酸は3-ホスホグリセリン酸になるところで葉緑体のATPを消費するのだ。研究者はこの一連の外回りの経路を酸化的光合成炭素サイクルと呼んでいる。また、ルビスコの酸素添加反応に始まるこの一連の経路で、酸素を吸収し、CO₂を放出するので呼吸に似ているため、光呼吸と呼ぶこともある。でも、ATPを生成するどころか消費するので通常の呼吸とは似て非なるものだ。また、この一連の反応で活性酸素を完全に押さえきることは出来ず、植物は多岐にわたる方法で光による活性酸素の障害を押さええていることを忘れてないで欲しい”。光を求めて生きる植物にとっても、太陽光は時には強すぎ『両刃の剣』でもある。生産とエネルギーの効率という代償を払ってでも致命的な損傷を防御していることに生き物の賢さと生きることの意味に僕は心を動かされた。

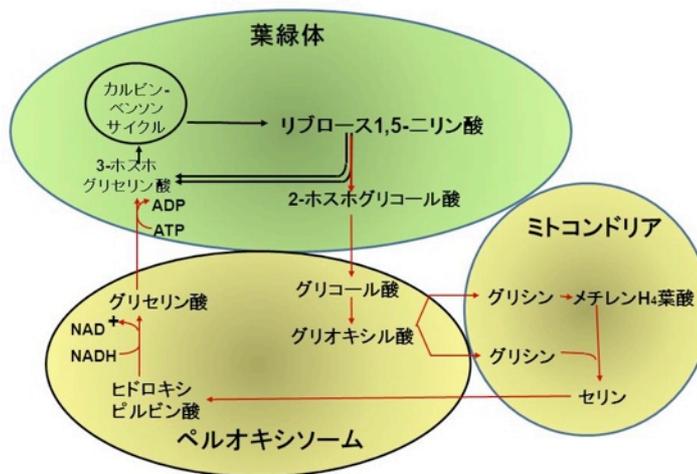


図27 光呼吸炭素サイクル

“これまで見てきたのは植物の環境からのエネルギー獲得とこれをもとにくりひろげられる同化を中心とした光合成であったが、植物の中にはこのシロイヌナズナとは違った様式で炭素同化を行うものがあるのだ”と博士は続けた。“それを少し話しておこう。植物は光合成炭素同化の様式によってC₃植物、C₄植物とCAM植物に大別される。今見ているようなカルビン-ベンソンサイクル

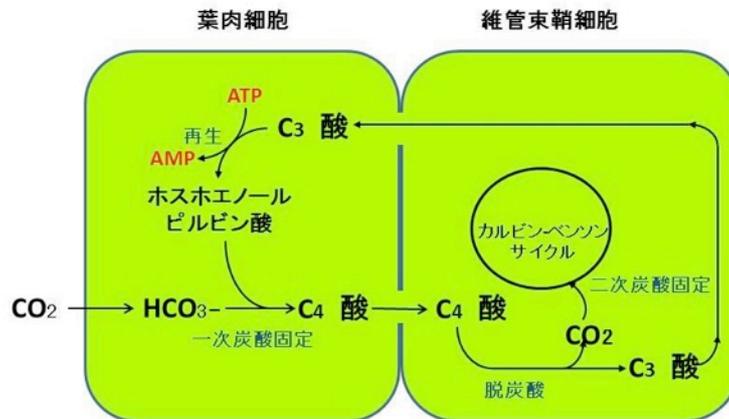


図28 C₄サイクル全体像

だけをもつ植物はCO₂固定の最初の生成物が炭素骨格3つの3-ホスホグリセリン酸であるからこれにちなんでC₃植物というのだ。作物のイネやムギを含めて温帯や寒冷帯に生きる多くの植物はこの部類に属する。C₄植物はカルビン-ベンソンサイクルに先立ち、C₄サイクルまたは発見者の名にちなみハッチ-スラックサイクルと呼ばれる代謝系によって一次のCO₂を固定し、その最初の固定産物は炭素骨格4つの化合物だ(図28)。この一次炭酸固定サイクルの役割はCO₂の濃縮することであり、その初発酵素ホスホエノールピルビン酸カルボキシラーゼはリン酸化されたピルビン酸(ホスホエノールピルビン酸)とCO₂(実際には重炭酸イオン)を基質としてオキサロ酢酸(C₄)を生成するのだ”。博士はさらに続け、“C₄サイクルについてももう少し説明しないとイケないだろう。このサイクルはカルビン-ベンソンサイクルに比べ反応段階は少ないが、隣接する2種類の光合成細胞にまたがって展開しているのだ。少しややこしいが、C₄植物には、C₃植物とちがって、種類が異なる2種の光合成細胞があり、それらは葉肉細胞と維管束鞘細胞と呼ばれ、カルビン-ベンソンサイクルは維管束鞘細胞にだけ局在しているのだ”、“さて、C₄サイクルとカルビン-ベンソンサイクルの関係を話そう。C₄サイクルでの炭酸固定は葉肉細胞で行われるのだが、生成物のオキサロ酢酸は不安定であるから安定なリンゴ酸やアスパラギン酸に変えられて、維管束鞘細胞に輸送されるのだ。そして、これらの酸は脱炭酸酵素のはたらきでCO₂を放出し、それをこの細胞の葉緑体にある二次炭酸固定酵素となるカルビン-ベンソンサイクルのルビスコに供給するのだ。この脱炭酸反応に際して生じるのがピルビン酸であり、この酸は最終的には葉肉細胞に戻ってATPを消費してホスホエノールピルビン酸となる。これでC₄サイクルが完結するのだが、このサイクル自身は正味の炭酸固定は行わないで、CO₂の濃縮ポンプとしてはたらくのだ。濃縮ポンプの駆動にはエネルギーが必要であることはわかるであろう。そのエネルギーはATPだ。だから、C₄植物の炭素

同化にはカルビン-ベンソンサイクルに加えて余分なATPの供給が要ることになる。ということで、C₄サイクルと正味の炭素同化を行うカルビン-ベンソンサイクルを維持し、効率の高い光合成の炭素同化をするC₄植物にはATPを再生する葉緑体が必要であるから、分化の異なる2種の光合成細胞を獲得し、2つのサイクルを共存させたのだろう。さあ、思い起こして欲しいのは、生物の属性の一つ『環境からエネルギーを自発的に取り出し、利用する能力をもつ』だ。エネルギーを取り出すうえで最も重要な光合成を営むために、エネルギーを要するCO₂濃縮ポンプの機能を獲得したC₄植物の生育に必要な条件が思い浮かぶだろう？”との博士の問いかけに僕は“その一つは強い光照射量と云うことでしょうか？”とつぶやいた。博士は“その通りだ。強い光量が得られる地帯、典型的には熱帯や亜熱帯の草原がかれらの進化・適応の地だと考えられる。さらに、強い光量は温度上昇をもたらすので、C₄植物の生育速度、これは光合成の速度と考えてもよいが、に最適な温度はC₃植物に比べ高いのだ。その反面、冷温下では低いために、温帯での旺盛な生育は夏場ということになるのだ”と加えた。さらに僕は尋ねた“C₄サイクルが濃縮ポンプといえるのは何故でしょうか？”。博士は丁寧に応えてくれた。“C₄サイクルを考えてみよう。先に話したように、一次炭酸固定酵素のCO₂、実際には重炭酸イオンに対する親和力はルビスコに比べ桁違いに高い。さらに、その生成物、実際にはリンゴ酸やアスパラギン酸であるが、これらジカルボン酸の水への溶解度は極めて高い。すなわち、効率の良い炭酸固定とその産物を安定に濃縮できる代謝的な仕組みがこのサイクルのCO₂濃縮ポンプであることの要因と考えてよかろう”。この話しを聞くうちに気掛りなことを思い出した。それは地球温暖化の原因のひとつと目されている大気中CO₂濃度の上昇と温暖化である。ひょっとするとC₄植物のメリットは無くなるのではなかろうか。そんな僕のつぶやきに応え、博士は“CO₂濃度の上昇がつけばその心配は現実のものとなるかも知れない。また、温暖化が進めば、気象条件も変動するであろうが、冷温に弱いC₄植物ではあるが、その生息地が寒冷帯に広がることだって考えられる。そのことは、植物の生態に変動が起きることであるから、『生物の多様性』に関連し昨今話題に上る生物間の連鎖関係に重大な影響をおよぼすことになるだろう”と博士は云う。

“残ったCAM植物の光合成炭素同化様式について話そう”、“CAMはCrassulacean Acid Metabolismの頭文字をとった略語で、ベンケイソウ型有機酸代謝と呼ばれるものだ(図29)。この種のものでよく見かけるのは、園芸店にあるカラコエとかサボテン、またパイナッ

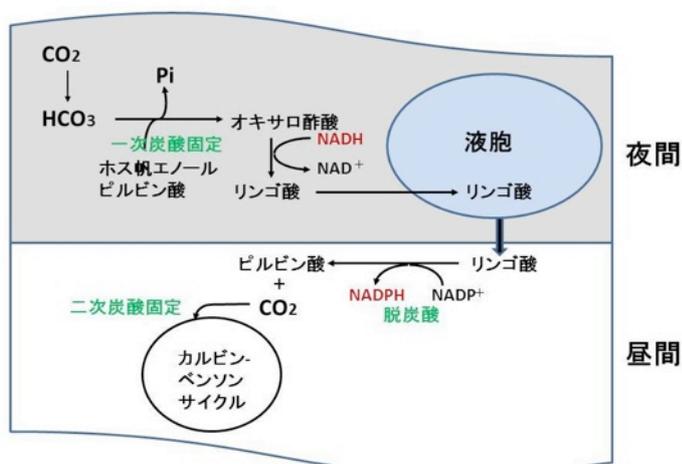


図29 CAM植物の炭素同化

プルなどで本来は乾燥地に適応しているものが多い。この類いの植物の光合成炭素同化は基本的にはC₄植物に近いものだが、C₄植物ではC₄サイクルでの一次炭酸固定とカルビン-ベンソンサイクルは空間的に離れているのに対し、CAM植物ではそれらは同じ細胞で時間差をつけて行われるのだ”との博士の説明で「空間差」、「時間差」ということに理解が足踏みしてしまった。それを知った博士は“CAM植物の生き様を理解することが先だね。この類いの植物はC₄植物と違って均一な光合成細胞しかもっていないし、先に触れたように乾燥地に適応して生息するために、気孔の開閉状況が他の植物と違うのだ。つまり、脱水を防ぐために昼間に閉じ、夜間に開けるのさ。だから、光合成をする昼間にはCO₂を大気から取り込むことが出来ない。そこで彼らが獲得した術は気孔が開く夜間にCO₂を取り込み、それをC₄サイクルによって固定してリンゴ酸として液胞に貯め、光照射が始まるとこれを液胞から取り出して脱炭酸し、カルビン-ベンソンサイクルで炭素同化をするのだ”と説明してくれた。

さらに、博士は付け加えて“ルビスコをはじめカルビン-ベンソンサイクルのいくつかの酵素と同じように、C₄サイクルの律速段階にある複数の酵素が光によって活性化される。その一つは、ホスホエノールピルビン酸カルボキシラーゼに基質ホスホエノールピルビン酸を供給するピルビン酸・リン酸ジキナーゼだが、それはまるで光度計のように光量に応じて活性がコントロールされるのだよ”とあって若い時を懐かしみながら、C₄サイクルを発見し植物の炭素同化に多様性を知らしめたオーストラリアのマーシャル・ハッチ (M.D.Hatch) 博士にまつわる話しをしてくれた。ハッチ博士は1991年に「植物を中心とする機能生物学」分野においてわが国の第7回『国際生物学賞』”をはじめ多くの賞を受けた植物生化学者で、当時英国から職を求めてキャンベラにきたロジャー・スラック (R. Slack) 博士と共同し、研究設備に恵まれないながらも精糖会社の研究室でC₄サイクルを発見したのだ。ハッチ博士は“ロジャーとは研究だけではなく時には砂糖のバイヤーの商談にも応じた”と云って、自宅に飾ってある彼らからのお土産の日本人形を訪問中のわがナズナ博士に見せたという。

“設備や環境に恵まれないなかで立派な研究が進められることを若い人に知ってもらいたい”、“植物の種類は20万とも云われるが、この多様性は今回の旅で見たエネルギー獲得や一次代謝と呼ばれる代謝機能の違いにあるのではなくて、二次代謝と呼ばれるしくみや機能の複雑さによるものにあると考えてよいだろう。漢方薬の成分や、癌や感染症の治療薬として活用されている成分の多くは植物がもつ多様な二次代謝の産物であることが多い。また機会があれ

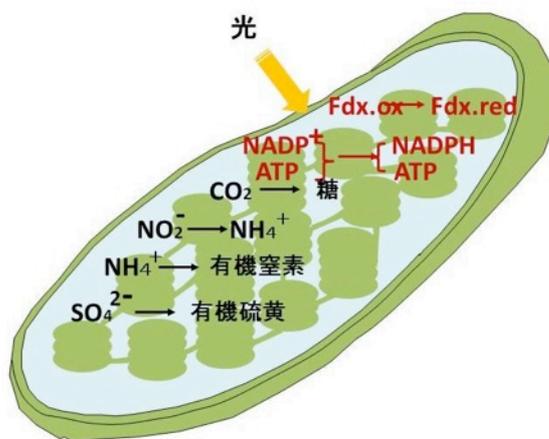


図30 葉緑体での炭素、窒素、硫黄の同化

Fdx.ox: 酸化型フェレドキシン Fdx.red: 還元型フェレドキシン

ば、いつかその現場に出かけよう”

“『光合成の同化と云えばCO₂の同化を指す』とこれまで理解しているかも知れないが、植物の窒素や硫酸の同化も含まれるのだよ（図30）。窒素の同化の現場を見てみよう”と博士は僕たちが入り込んでいる光合成細胞のサイトソルに案内してくれた。“根、茎と辿ったこれ迄の旅の途中、この植物の培養液に加えてある硝酸イオンがわれわれと行動をともにしていたのに気付いているかも知れないね。硝酸イオンは多くの植物の主要な窒素源で、吸収されたものは根の細胞でも一部同化されるが、多くの植物では葉肉細胞がその同化の主な場所なのだ。周りにいる硝酸イオンのいく末を辿ってみよう”と、僕たちの脇に浮遊している硝酸イオンの後を追ってみた。すると、硝酸イオン輸送体によってサイトソルに取り込まれた硝酸イオンは硝酸還元酵素の活性部位に取り込まれた（図31）。この吸収を駆動するのは電気化学的な勾配、すなわち水素イオンの動きで、その勾配は細胞膜にある水素イオン依存のATP分解酵素によって維持されるのだという。硝酸還元酵素の量は様々な状況でコントロールされており、硝酸イオンがあると誘導的に合成されるとのことだ。植物はこの硝酸イオンの量の他にグルタミンやCO₂、光といった多様なシグナルに応じて硝酸還元酵素の濃度と活性を調節するし、窒素栄養の内部シグナルとしてはたらくサイトカニンや窒素化合物の炭素骨格となるスクロースによっても転写は活性化されるという。博士によれば、“植物の代謝恒常性として重要な炭素と窒素の比率維持の上いくつかのコントロールポイントがあるが、硝酸還元酵素の量はその一つとなっているのだ”。硝酸イオンと複合体をつくったこの酵素（図31の吹き出しの像はこの酵素の立体構造）は近くのNADPHを捕捉し、そのエネルギーを使って硝酸イオンを還元して亜硝酸イオンに変えてしまった。次いで、この亜硝酸イオンは、葉緑体膜を輸送体の助けによって透過し、チラコイド膜表面で待機している亜硝酸還元酵素と還元型のフェレドキシンタンパク質との共同作業によってアンモニウムイオンに変えられた。この還元で亜硝酸還元酵素はフェレドキシンタンパク質の助けを借りたようだ。“硝酸イオンは窒素原子が3個の酸素原子と結合しており、酸化度が高いのに対し、今の過程でできたアンモニウムイオンは窒素原子が完全に水素原子に置き換わっている。硝酸イオンがアンモニウムイオンに還元されたことはこれで理解できるだろう。CO₂と同様に窒素の同化も先ず光化学系で生じた還元力を利用しているのだ”。博士の言葉に僕は先ほど垣間みた光化学系の電子の流れを思い出しながら、硝酸イオンの還元されたなれのはてアンモニウムイオンのストロマでのいく末を追っ

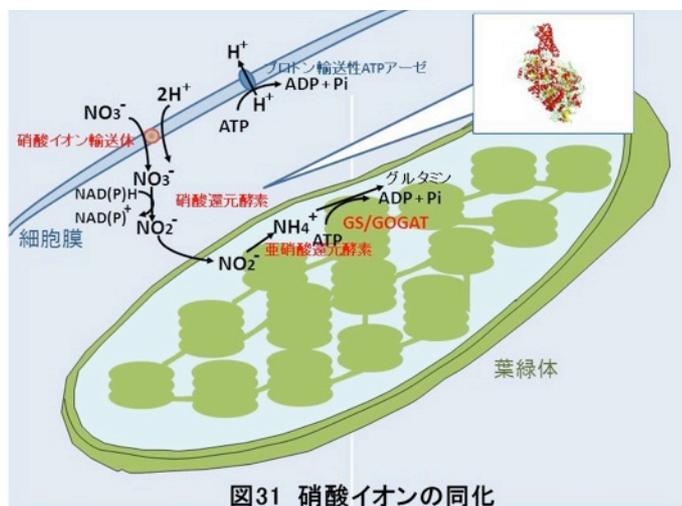


図31 硝酸イオンの同化

た。いく手に見えてきたのは寄り添うように浮遊する2つの酵素、グルタミン合成酵素とグルタミン酸合成酵素である。博士は“これらはミニサイクルの駆動の酵素なのだ”という。近づいてみると、アンモニウムイオンがこのサイクル酵素に近づいている。すると、グルタミン合成酵素がそれをグルタミン酸とともに取り込み、ATPのエネルギーを使ってグルタミン酸をグルタミンに変えてしまった。すると、このグルタミンは一瞬にして炭素骨格代謝物ケトグルタル酸とともにグルタミン酸合成酵素に取り込まれ、NADPHの還元力を使って縮合加工され、2分子のグルタミン酸に変えられてしまった。よく見ると、その内の1分子はグルタミン合成酵素に捕捉され、このサイクルの基質としてリサイクルされるのが目撃されたが、他の1分子のグルタミン酸の行方は見失ってしまった。それは系外に出て、リボソームの餌食となって恐らくタンパク質合成のアミノ酸素材として使われたのであろうとのことであった。“繰り返すが、今見たアンモニウムイオンを有機窒素化合物グルタミン酸に変えたのはわずか2つの酵素による2段階反応にすぎないが、炭素同化のカルビン-ベンソンサイクルと対比される窒素同化ミニサイクルなのだ。この過程で、目撃したように光合成同化力ATPとNADPHがつかわれたことで、窒素の同化は光合成同化の一部であるとの意味が分かったであろう”と博士が云った。

1 2. 同化産物の行く末を追って

カルビン-ベンソン回路で生産されたグルコースやフルクトースは植物細胞の代謝エネルギーを生み出す素材でもあり、それらの一部はわれわれのいる細胞内で利用されているのが見える。“糖やアミノ酸など光合成産物のうち葉肉細胞内で使われなかったものは根や葉の成長中の他の細胞や間もなく生育が始まる種実へと長距離輸送されるのだ。この輸送には、道中の長旅に耐えるために、輸送される同化産物の単糖やアミノ酸は先ず自身が比較的安定なスクロースやグルタミンなどに変えられて師管に入るのだ”、“光合成の産物が次の子孫を残すために開花を終え、受精した種実に運ばれるところを見ておこう”と博士は云った。僕たちは葉肉細胞を抜け出て茎の中心部にある維管束へ戻った。やがて、前方に上下に長くのびる師管が見えてきた。この長距離輸送のための通路は師部要素と呼ばれる生きた細胞が繋がってできている。よく見ると、これに隣り合った伴細胞と呼ばれる細胞が師管のところどころに付随している。博士は“これは長距離輸送のための物質の送り出しをしている細胞だ。つまり、積み出し専用の細胞さ。だからわれわれも師管に入るために先ず伴細胞に入ろう”と云った。伴細胞に入ってみると、物流の流れのなかに多量のスクロースやグルタミンがあるのが目に入った。この物流に沿って伴細胞と師管細胞をつなぐ原形質連絡を経由して師管に入った。“これが植物の身体中にネットワークとして張り巡らされた物流輸送パイプだね。なんと云ってもスクロースが多いだろう。それらに混じってグルコースが数個繋がったオリゴ糖と呼ばれるものもある。窒素化合物としてはグルタミンやアスパラギンが多い。様々なホルモン、タンパク質やRNAも混じっているのが見えるかい？”博士は忙しそうにそれらを指しながら水流にのって上昇する僕に話しかけた。

茎を上昇するにつれて葉の令は若くなり、展開中の葉が見えだしたとき、博士は近くの道管を流れる小分子を指して語りかけてきた。“あの上昇中の分子は植物ホルモンのサイトカイニンだ。ここで少し植物ホルモンの話しをしてあげよう。『植物自身が生産し、生長を調節する物質』が植物ホルモンと云ってよかろう。それも低い濃度で植物の生理過程を調節できるのだ。オーキシン、ジベレリン、サイトカイニン、アブシジン酸、エチレン、ブラシノステロイド、ジャスモン酸と云った比較的古くから知られているものに加え、最近はアミノ酸からなる比較的短いペプチドにいたる現在10種類を超える植物ホルモンの存在が分かっている。前にも触れたように、植物は移動しないため、環境の変化をすぐさま感知してそれに対処することが必要になるが、そのときホルモンはその情報伝達物質としてのはたらきをすることが分かってきているのだ。例えば乾燥の内部シグナルとしてアブシジン酸が、また、外部窒素源濃度の内部シグナルとしてサイトカイニンがはたらくことだ。ここではサイトカイニンについて話そう”、“このホルモンは植物だけではなく、アグロバクテリウム トウメファシエンス (*Agrobacterium tumefaciens*) というバクテリアのゲノムにも合成遺伝子がある。病原性と病毒性をもつこのバクテリアは多くの植物に入り込み、自らのサイトカイニンやオーキシン合成の遺伝子を宿主の植物で発現させて、宿主の成長を変化させ、その結果クラウンゴールと呼ぶ腫瘍組織をつくることで知られている。サイトカイニンは植物におよぼす生理的効果は古くから知られていたが、植物でどのように合成されるのか、またどのような仕組みで植物の成長をちょうせつするなかについて分子的な理解が遅れているホルモンであった。多くの研究者によってこのホルモンの合成酵素の探索が長年試みられてきたが、成功は見られなかった。しびれを切らした研究者のなかには、「サイトカイニンは植物がつくるホルモンではないのでは？」との疑いがではじめていた。そんな折、この10年ほど前、日本の研究者によってこのシロイヌナズナにその合成酵素の遺伝子があることが発見されたのだ”。博士が指した道管を上昇中のサイトカイニンは展開をはじめた葉の細胞表面に到達すると、このリセプタータンパク質に結合した(図32)。展開中の葉の細胞では、葉緑体の形成に多量のタンパク質の供給が必要となるのであるが、サイトカイニンが外部の窒素栄養の状態がそれに耐えうるものであることを葉に伝えているのだろうという。“どのようにして伝えるのでしょうか？”との僕の問いかけに、博士は“サイトカイニンがリセプタータンパク質に結合するとその情報は複数の情報伝達タンパク質によってリン酸をリレーする特定の情報伝達系を使って核に伝えられ、そこで葉緑

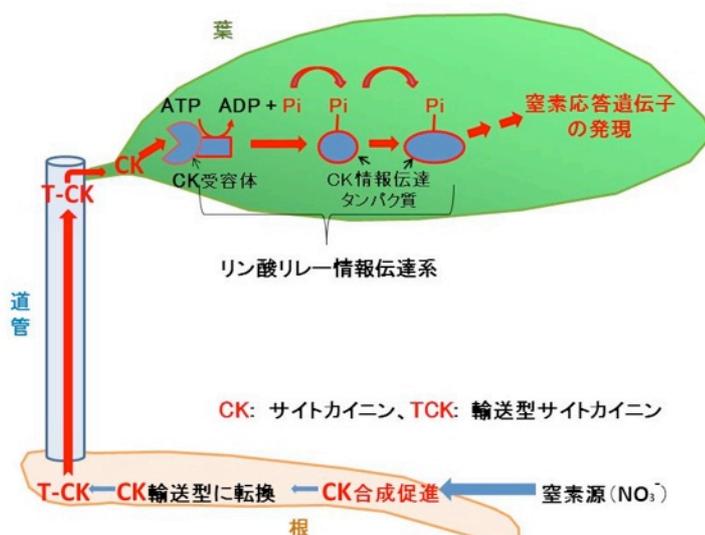


図32 サイトカイニンによる窒素シグナル伝達

体をつくるのに必要ないくつかのタンパク質遺伝子の転写を促すと考えられている”と説明してくれた。

暫く上昇を続けて、僕たちは分枝した茎の先端近くにある花の雌ずいの内部で受精を終え、種子へと成熟を見せ始めた胚珠が見える場所にたどり着いた。このシロイヌナズナもやがてライフサイクルをおえるのであろうか胎座を介して胚珠への物質の輸送が盛んである。博士は“さあ、今迄旅を続けた親の身体を離れ、実際に生育をはじめた次世代の個体として独立の準備をはじめた種実に移るのだ”と云った。これまで辿ってきた師管のある維管束を離脱し、同化され、運ばれてきた糖や窒素化合物とともに、盛んに生育をはじめた種子に近づいた。“この植物では、貯蔵物質の多くはタンパク質と脂質で、デンプンは比較的マイナーなのだ。君はこれらの貯蔵物質のどちらを見たいのかね？”。博士の言葉に僕は“スクロースの運ばれる先を見てみたいのです”と応えた。

種子の細胞、これは、穀物では、主食を提供してくれる穀実になるのだが、種子植物では次世代個体が光合成装置を完備し、一人前になる発芽の過程で、エネルギーを提供する重要なはたらきをする。言葉を換えれば、種子の貯蔵物質は親が整えてくれた子への贈り物だ。僕たちは細胞壁を通り抜け、輸送タンパク質の助けで原形質膜をよぎって遂に成熟中の種子細胞に入り込んだ。たしかにたくさんの栄養物が蓄えられている。少量のデンプンに加え、タンパク質と脂質で、それぞれプロテインボディ（タンパク質蓄積型液胞）とオイルボディ（オイル蓄積型小胞体）と呼ばれ、この細胞にぎっしりと詰まっている。ともに旅を続けたスクロースはサイトゾルでインベルターゼと呼ばれる酵素によってグルコースとフルクトースに分解され、グルコース6-リン酸に姿を変えてアミロプラストへと膜輸送されて行くのが目撃された。色素に欠けるこのプラスチドの中は膜越しにも比較的良好に見える。すかして見えるその中には運ばれたグルコース6-リン酸に混じってそれから合成された貯蔵デンプンが日週の輪を刻み粒状に成長しているのを垣間みた（図33）。“デンプンをエネルギーに変える時には単糖に分解しなければならないのですから、わざわざデンプンに変えないで単糖のまま貯蔵したらいいのではないのでしょうか？”と博士に尋ねた。“光合成でつくられた6炭糖を輸送のためにエネルギーを使って道中での安定さを保つためにスクロースに変え、種子細胞につくとそれを分解し最終的にはグルコース6-リン酸としてプラスチドでATPを使ってデンプンにするというのはエネルギーの効率から見ると無駄なことだ。でも、プラスチドに単糖のまま多量に貯蔵することは物理的にできないのさ。

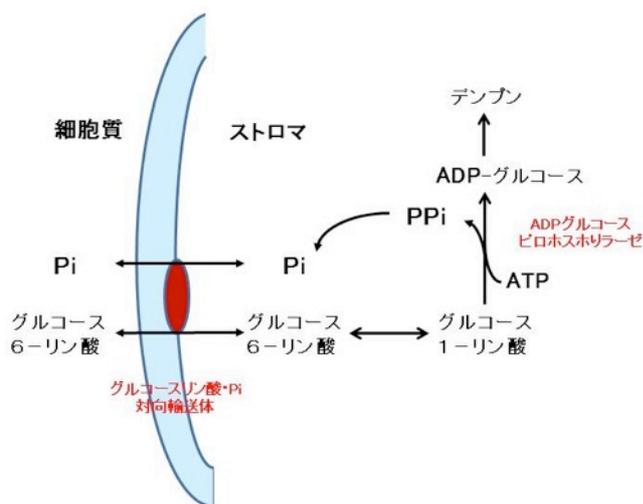


図33 アミロプラストでのデンプン合成

グルコースやフルクトースなどは君も知っているように水に解けやすい物質であるから、これが多量にたまと浸透圧が上がり、プラスチドは破裂して壊れてしまうのだよ。エネルギー効率を高めることは生物が求めるところだが、プラスチドに溶解度の高い単糖を多量に貯めずにその重合体を充てる。これが生き物の性というものだろうか”

“さてさて、この旅を終える前に君に言っておきたいことだが、教科書などを読んでみると、生物はすべてが理解されたように錯覚することがないかい？それは未解決なことにはあまり触れないからだよ。植物について生命科学としての知識や情報は確かに急速に増してはいるが、生き物としての理解はまだまだ不十分だ。この旅で目撃した生体分子の種類は多い。その一部についてははたらきが理解されるようになったが、役割が不明なものは依然として多い。まして、それらが互いに生命の営みにどのようにかかわっているのか理解されていないものは多いのだよ。でも、先は楽しみだ。機会があって次にこうした旅にでることがあれば、目に触れる分子が今よりもっと顔見知りが増えるだろうし、また、互いのかかわりについても理解できるものが増えていくことだろう。旅の様相は大きく変わるだろうね”。博士は最後にこう言い残してシロイヌナズナのプラスチド内に運ばれる糖分子の彼方に失せてしまった。

いつの間にか僕の身体は水の分子ほどに小さくなってしまい、周りをびっしり取り囲む乳白色の様々な巨大分子の中でもがき続けた。とても大きな抵抗を感じながら身体の自由な動きをさまたげられ、異次元の世界に埋没して恐怖を感じながら、博士を探し、呼び続けた。自らの大声に夢から覚めた。汗と夜露で少しぬれた僕は高原の朝もやの中にいた。誰かが毛布を掛けてくれたのだろう。ぼんやりと考えていると、沢の水流の音がこだましているように聞こえてきた。その音の向こうにはかない雲を浮かべた夏の空があった。遠くの山並みは夢の最後に見たような乳白色の中にとけ込み、近くの未だ花びらが閉じているオオマツヨイグサの黄色の花が風に揺れて頬をなでた。夢の中で垣間見たダイナミックな様々な分子のはたらきが信じられないように静かに揺れる花のたたくまいに想いを馳せた。身体を越すと、家族はもう帰ってしまったらしく、目の前に祖父だけが立っていた。“星を見ながら眠ってしまったようだな。朝食ができたようだ。熱いコーヒーでも飲もう”と二人は夜来の花びらを閉じてしまったオオマツヨイグサを眺めながら山荘への道を歩き始めた。斜面を滑る水流の音がこだましているようで、この不思議な音の上に儂い雲を浮かべた夏の空があった。山荘では咲きのこったマイズルソウの小さな花が木陰に咲いているのを見かけ、夢の中で垣間見た生命のダイナミックな営みを思い出し、この小植物の存在がこれまで以上にいとおしく思われた。



参考にした書物

植物の生化学・分子生物学

Bob B. Buchanan, Wilhelm Gruissem, Russel L. Jones編集、杉山達夫監修、学会出版センター、2005年出版

植物細胞の知られざる世界

西村幹夫・三村徹郎・西村いくこ・真野昌二監修、永野惇・桧垣匠 文、化学同人、2010年出版

視覚でとらえるフォトサイエンス生物図録

数研出版編集部編、数研出版、2003年出版

Plants Basic Concepts in Botany

Watson M. Laetsch著、Little, Brown and Company Boston, Toronto、1979年出版

WEBサイトの紹介

もっと詳しく知りたい方、最先端の研究について興味のある方は以下のWEBサイトにもアクセスしてみてください。

文部科学省研究費補助金 新学術領域研究「植物の高CO₂応答」WEBサイト

「植物生態学・分子生物学コンソーシアムによる陸上植物の高CO₂応答の包括的解明」

<http://plant.biology.kyushu-u.ac.jp/shinryoiki/index.html>

文部科学省研究費補助金 特定領域研究「植物メリステム」WEBサイト

「植物メリステムと器官の発生を支える情報統御系」

http://www.bio.nagoya-u.ac.jp/~yas/tokutei_plant_meristems/index.html

文部科学省研究費補助金 特定領域研究「オルガネラ分化」WEBサイト

「植物の環境適応戦略としてのオルガネラ分化」

<http://www.nibb.ac.jp/organelles/>

オルガネラワールド WEBサイト

<http://podb.nibb.ac.jp/Organelhome/PODBworld/index.html>

文部科学省研究費補助金 新学術領域研究「植物の環境感覚」WEBサイト

「植物の環境感覚：刺激受容から細胞応答まで」

<http://esplant.net/index.html>