

海洋微細藻類の 光合成・物質生産と地球環境

Photosynthetic biomass production by marine microalgae and its impact on global environment

筑波大学 生命環境系 白岩 善博

Professor Yoshihiro Shiraiwa, PhD

Faculty of Life and Environmental Sciences, University of Tsukuba

1. はじめに

地球誕生直後は大気中に存在しなかった分子状酸素(O_2)は、水(H_2O)から還元力を獲得する光合成生物の出現によってその量を増大させ始め、その大気中の濃度は21%にまで上昇してきた。それは、太陽光エネルギーを利用して水(H_2O)を分解し、その結果得られた還元物質の作用により二酸化炭素(CO_2)を還元し有機物を合成する生命体の出現によるものである。一方、地球大気の大部分を占めていた CO_2 は減少を続け、氷期には180 ppm、間氷期には280 ppmにまで達した。しかし、産業革命後の化石燃料の消費に伴う CO_2 放出により、その濃度は急速に上昇し始め、2015年3月にはついに400 ppmを記録した。

地球環境の変遷は地殻変動などの地球科学的要因に加え、光合成生物をはじめとする生命活動の結果によって大きく影響されてきた。そして、それらの変化が光合成生物自身やその他の生物にも大きな影響をもたらし、生物進化による様々な生物の誕生にも関わってきた。例えば、海洋植物プランクトンの一種のハプト藻類円石藻は細胞殻として方解石型炭酸カルシウム結晶から成る構造体(円石、コクリス)を有する。円石藻は約2億年前に誕生し、中生代白亜紀に大量に繁茂したことで知られる。その大増殖の結果、円石藻が大量に海底へと沈降し、そして蓄積した。そこで細胞殻は石灰岩を形成し、細胞の有機質部分は地球化学的作用により原油・天然ガスの基となる有機物を大量に生産し、大気中の CO_2 を減少させたことが明らかにされている。英仏間海峡に面する英国・ドーバーの白い崖は円石藻の

細胞殻(コクリス)から成る石灰岩として著名である(図1)。また、英国・東方海域の北海には、北海油田で知られるように原油や天然ガスの埋蔵地域と石灰岩床の分布地域が広がっている¹⁾(図2)。

「藻類」とは、酸素発生型光合成機能を有する維管束植物とコケ植物以外の生物群を総称する。ほとんどは水中生活をするが、気生藻類のように木や壁などの表面で生活するものもある。また、進化の過程で光合成機能を消失した生物群もあり、それらも藻類に入れる場合が多い。生活環境は淡水性、海水性、高塩濃度湖沼性、気生性など多岐に渡る。

海洋微細藻類は光合成作用により CO_2 を固定し物質生産を担い、それを代謝過程により様々な物質に変換し細胞増殖に寄与すると共に、増殖した細胞体自身

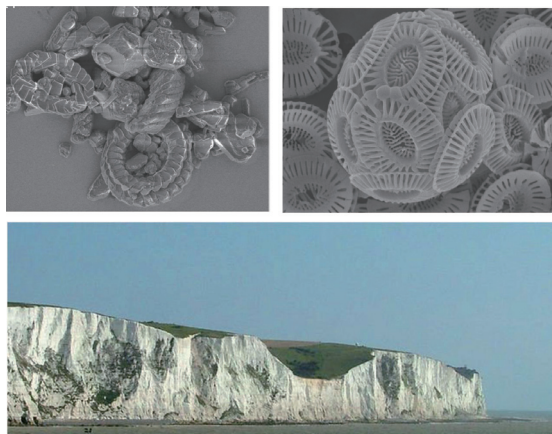


図1 (左上)化石になった白亜紀の円石藻。イギリスドーバー海峡のホワイトクリフを形成する白亜紀の円石藻化石の走査電子顕微鏡(SEM)写真。円石藻の膨大な増殖が白亜紀にあったことを示すものである。
(上右)現世のイギリス周辺海域で単離された生きた円石藻*E. huxleyi*の走査電子顕微鏡像
(下)ドーバー海峡の白い崖(インターネットより取得 Fanny. "White Cliffs of Dover" flickr. <https://www.flickr.com/photos/fanny/555925/>, (accessed 2015-08-26).)

は動物プランクトンの餌となるなど、海洋生態系を支える重要な一次生産者としての役割を果たしている。さらに、代謝産物の一部は生細胞から分泌されると共に、捕食などで死骸となった場合にも海水中に遊離し、バクテリアなどの増殖を支える。それと同時に、一部の揮発性化合物は大気中へと放出される。当然、光合成生成物としての酸素が放出される他、ジメチルスルフィド(DMS)等の揮発性化合物も大気中へと放出される。DMSは硫黄化合物であり、雲核となり、大気上空における雲の形成に寄与することが明らかにされている。したがって、海洋微細藻類の増殖は当該海域の天候にも影響を与えることが明らかにされている(図3)。

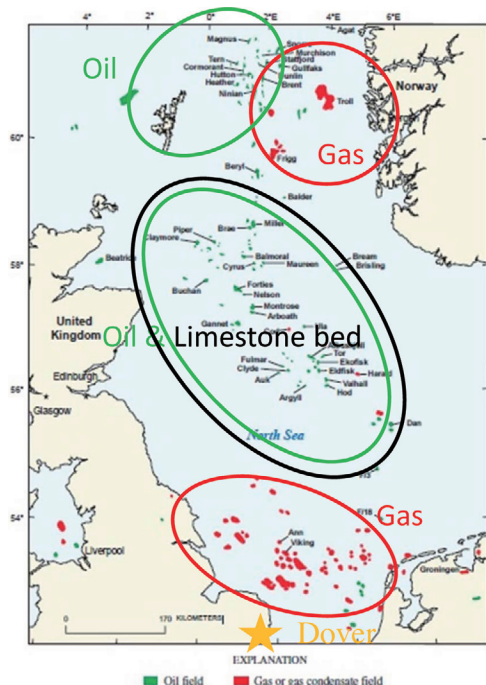


図2¹⁾ 北海における原油および天然ガスの埋蔵地域と石灰岩床の分布地域 (Gibson, 2014を一部改変)

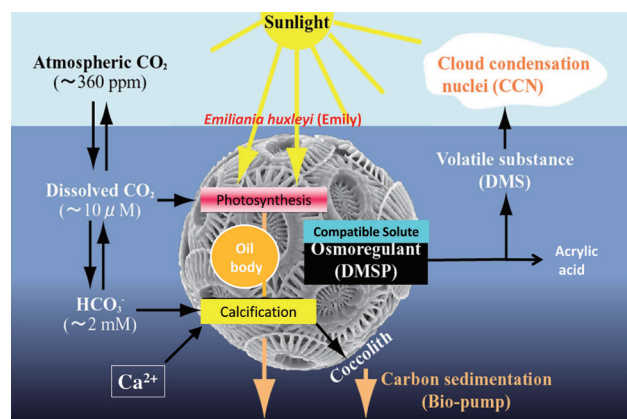


図3 海洋微細藻類円石藻の光合成及び石灰化反応による炭素固定・物質生産機構と海洋・大気環境との関わりとそのインパクト

本稿では、海洋微細藻類の光合成、代謝、物質生産について紹介すると共に、海洋微細藻類が担ってきた海洋・地球環境とのかかわりを俯瞰し、それらの機能を人類がどのように未来に役立てて行くべきかを考察する。

2. 海洋微細藻類のバイオマス

海洋光合成は現在の地球上の一次生産の約50%を占めるとされている²⁾。中でも、ハプト藻類(真核生物)は、円石形成種群(円石藻)および非円石形成種群を合わせて海洋における主要な光合成生物群の一つであり、他に優勢種として知られるシアノバクテリア(原核生物・ラン藻類)や珪藻類(真核生物)の2倍の光合成生産量を占めていると見積もられている³⁾(図4)。Brown (1995)によれば、Global Composites of Coastal Zone Color Scanner(CZCS)画像解析において、円石藻ブルームは乳白色もしくはトルコブルー色として観察され、その成果に基づき、高緯度海域(40-60°)における71%で円石藻のブルームが見られ、その面積は1400万km²に達すると報告されている⁴⁾。さらに、詳細な解析から、年間40-130万トンの炭酸カルシウムの生産と1万トンのDMSが生産されていると見積もられている。

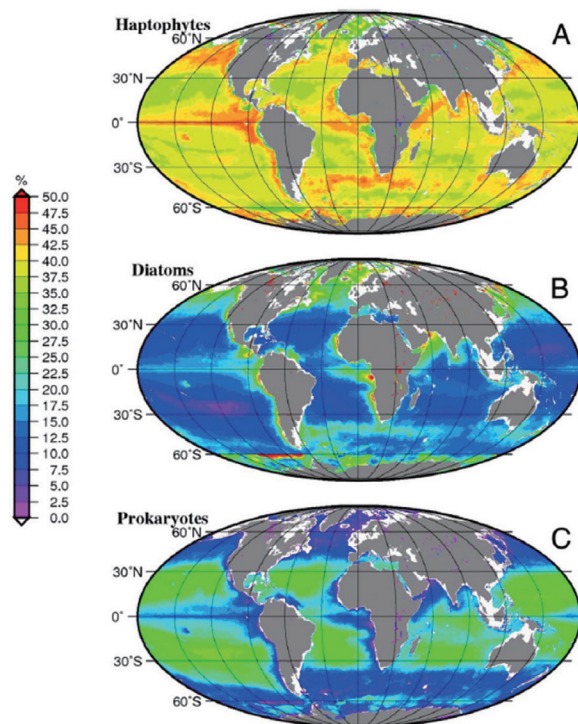


図4 西暦2000年における海洋微細藻類のクロロフィルaおよび補助色素に基づくバイオマス生産量の見積もり。A: ハプト藻、B: 珪藻、C: シアノバクテリア。³⁾

北大西洋における円石藻 *E. huxleyi* の大増殖(ブルーム)において、細胞数は850万個/L (8.5×10^6 /L)で海域はトルコブルーに変色した。細胞増殖は深度60mまで及び、1m²あたり40gの炭酸カルシウムが生産された。ブルーム海域は7,200km²に及んだことから、7.2万トンの方解石型炭酸カルシウムが生産されたと見積もられている。更に、高緯度海域において、円石藻 *Coccolithus pelagicus* のブルームにおいて、年間0.7-33.1 g/m²の炭酸カルシウムの生産があったと見積もられており、範囲を7,200km²と仮定すると、5-238 キロトンの炭酸カルシウム生産があったと見積もられる⁵⁾。過去の円石藻ブルームにおいて、数週間の増殖で約8メガトン(一日換算で約100キロトン)の炭酸カルシウムが形成され、沈降したとの見積もりもあり、その二酸化炭素固定化能と隔離のポテンシャルは現世の海洋においても膨大である。

円石藻が生産するジメチルスルヒド(DMS)は円石藻類の浸透圧調節機能を担う硫黄化合物であるジメチルスルヒドプロピオネートの分解産物として生産され、ガス体として海洋から大気中に放出される物質である。DMSは大気上空で二酸化硫黄や硫酸イオンに酸化されエアロゾルを形成し、雲核(Cloud Condensation Nuclei, CCN)となり雲の形成に寄与することが知られている(CLAW仮説⁶⁾)。

海洋植物プランクトン群集の全世界的な調査に基づく生物多様性研究から、バイオマス量が中間レベルの時にその多様性は最大となり、大発生期に最小となることが示されている⁷⁾。1997年には衛星に搭載されたSeaWiFS海色センサーによるクロロフィル *a* の画像化が

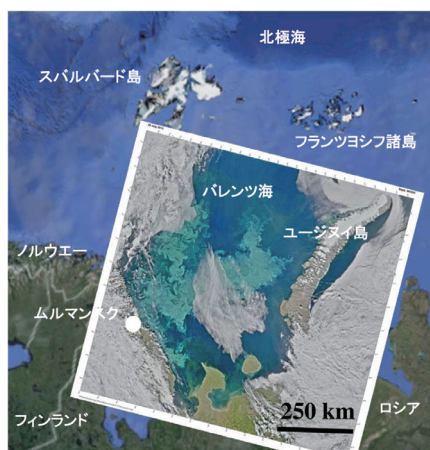


図5 2015年7月29日に観測されたバレンツ海における円石藻類の大増殖(ブルーム)。NASA's Ocean Color Web (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cms/>)のAqua-MODIS画像をGoogle Earth上に配置。

成功し、海洋における光合成生物(植物プランクトン)の分布やその変動が明らかにされ、その膨大なバイオマス生産量が見積もられてきた。現在、海洋における光合成生物の動態の指標となるそのデータは海洋開発研究機構(JAMSTEC)とアメリカ航空宇宙局(NASA)による解析を経て、SeaWiFS衛星画像としてほぼリアルタイムで公開されている(図5)。

何故、円石藻は世界中の海で繁茂し、その広い分布を保つことができるのか? 何故、多様な生息環境に適応し、その高い生息数を保ち続けることができるのか? なぜ、多様な変異を持つ株(種類)が存在するのか? それらは大きな謎となっていた(図6)。その解明のために円石藻 *E. huxleyi* CCMP1517株の核ゲノムの全塩基配列の解読・解析が行われた。その結果、海洋性植物プランクトンとしては最もゲノムサイズは大きく約168Mbpで、33,431個の遺伝子をコードすることが明らかとなった。さらに、13の地理的系統についてゲノム解析結果を比較した結果、光合成、栄養摂取、殻形成などに関与する塩基配列に系統間で大きな変異が見出された。それらの変異は33,431個の遺伝子を含む全ゲノムのうちの「パンゲノム」領域(約18,000個の遺伝子)であった。パンゲノムの存在が確認されたのは、真核微生物では初めてである⁸⁾。

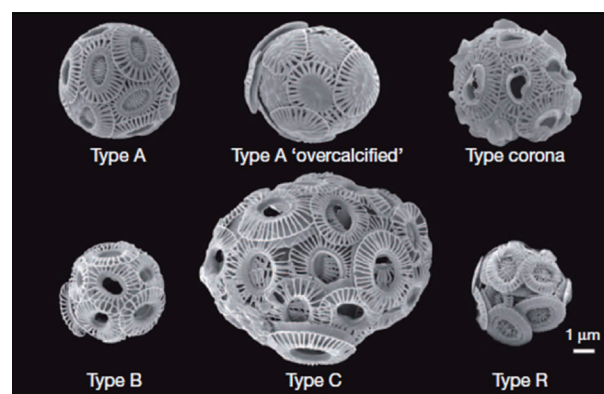


図6 世界の世界で見られる円石藻 *E. huxleyi* の多様性(タイプ)を示す走査電子顕微鏡像⁸⁾

3. 海洋微細藻類の光合成

一次共生と二次共生:

酸素発生型光合成を最初に獲得した生物は原核生物のシアノバクテリア(ラン藻類)で、核膜やオルガネラ包膜を持たない生物群である。そして、光合成機能を

有しない真核細胞がシアノバクテリアを細胞内に取り込む形で、光合成機能を有する細胞器官(葉緑体)と分子状酸素を利用して有機物を酸化してエネルギーを取り出す細胞器官(ミトコンドリア)を獲得したのが一次植物(一次共生生物)である。それらは、緑藻類・緑色植物、灰色植物、紅藻類・紅色植物である。そして、それら一次植物を更に真核細胞が取り込む形で進化した生物群が二次植物(二次共生生物)である。そして、一次共生を経て様々な真核生物が光合成機能を獲得することとなり、さらに二次共生によってその多様性を拡大することとなった⁹⁾。

細胞内共生が成立する過程では、共生体(葉緑体)と宿主細胞のゲノムが統合されると共に、細胞器官(オルガネラ)がその機能を十分に発揮するためには、オルガネラ間の代謝産物輸送システムの確立など、ダイナミックな変化が不可欠であった。特に、二度の共生を経て誕生した二次植物では、ゲノムおよび代謝経路の改変の度合いも大きく、多様な藻類の比較ゲノム解析や生化学的解析によりその細胞機能が解明されなければならない。

一次植物の葉緑体には2枚の包膜があり、その外膜にはポーリン様タンパク質が存在し代謝産物の透過は自由である。しかし、内膜では代謝産物の輸送には輸送体が必要であり、その輸送体が細胞全体の代謝を制御する役割を果たしている。一方、二次植物の葉緑体は一次植物の葉緑体が有するものと同じ内膜と外膜に加え、そのさらに外側に、その進化の過程の違いにより3枚目、4枚目の包膜を持つこととなり、最も外側には核膜と連結した膜を有している。しかし、現状では二次植物の葉緑体における代謝産物輸送体の生化学的解析は不十分であり、更なる研究が必要である。

藻類の光合成と代謝系:

藻類の光合成系の多様性は非常に大きい。まずは多様な光環境に生育する中で獲得した形質やその環境への適応のために進化過程で藻類が獲得したものとして光合成色素の多様性が挙げられる。藻類の「色」はその分類上の重要な形質として長年利用され、藍藻、灰色藻、緑藻、褐藻、紅藻、黄金色藻、黄緑藻などの分類群が設定されてきた。光合成で光エネルギーを化学エネルギーに変換する光化学系において、最初に光を吸収するアンテナ色素系(光合成補助色素)には

多様性が大きい。しかし、それらの補助色素からエネルギーを受け取り最終的に光エネルギーを集約する機能を持つ光合成反応中心を構成する色素はクロロフィル a に限定されている点と、複数の種類があるクロロフィルのポルフィリン環に配位する元素はマグネシウムである点は共通している。ただし、パラオ島のクラゲに共生しているアカリオクロリス(シアノバクテリア)ではクロロフィル d が主要光合成色素として機能することが例外的に発見されている⁹⁾。

藻類の光合成による二酸化炭素固定と有機物合成はカルビン・ベンソン回路(C_3 回路、還元的ペントースリン酸回路)により行われる。それはリブロース-1,5-ビスリン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼ(Rubisco)による CO_2 固定反応を起点とする代謝回路であり、 CO_2 固定段階→還元段階→ C_5 化合物再生段階の3段階から成る。最初の CO_2 固定反応生成化合物は3-ホスホグリセリン酸(3-PGA)である。それは更に光化学系で生産された高エネルギー物質であるアデノシン三リン酸(ATP)と還元物質ニコチンアミドアデニンジヌクレオチド(NADPH)を利用したリン酸化反応と還元反応を経て、グリセロアルデヒドリン酸(GAP)およびジヒドロキシアセトンリン酸(DHAP)(合わせてトリオースリン酸(Triose-P)と呼ぶ)に転換される。そして、再生段階で生成される C_6 代謝中間体(フルクトースジリン酸、フルクトースリン酸)を経て、 C_5 化合物が再生されると共に、新たに固定された CO_2 に相当する炭素量の分がグルコースポリマー合成系に導かれ、その結果、光合成の最終産物として葉緑体に貯蔵性多糖(デンプンなど)として蓄積される。カルビン・ベンソン回路は各種の光合成生物間で非常に共通性の高い代謝系であり、その基本的な機構は一次植物や二次植物など、種や分類群による相違は見られない。

一方、カルビン・ベンソン回路の代謝速度やRubiscoの性質、 CO_2 固定効率、 O_2 による拮抗阻害の程度などは分類群により大きく異なっており、進化の過程において環境変動を反映する特徴を有している。さらに、炭素貯蔵体に関して、陸上植物や緑藻類を含む緑色植物の光合成炭素貯蔵体はデンプン(α -1,4-結合による主鎖に α -1,6-結合による分枝を有するグルコースポリマー)であるが、藻類のそれはその分類群によって大きな多様性がある。特に、パラミロンやクリソラミナラン(β -1,3-結合による主鎖に β -1,6-結合による分枝を有するグルコー

スポリマー)は水溶性であるなど、貯蔵物質としての性質が大きく異なり、それらを有する生物群の多糖合成代謝系がそれぞれの生物の性質にも大きく影響している。

一次植物と二次植物の葉緑体内代謝系の特徴:

一次植物の葉緑体包膜の内膜には、トリオースリン酸と無機リン酸(Pi)の対向輸送を行うトリオースリン酸/リン酸輸送体(TPT)が存在し、トリオースリン酸の一部は葉緑体から細胞質へ運び出される(図7)。細胞質に運び出されたトリオースリン酸は、細胞質でホスホエノールピルビン酸(PEP)に変換される。そして細胞質で作られたPEPの一部は、PEP/リン酸輸送体(PPT)を介して、再び葉緑体内に取り込まれる(図7)。葉緑体内では、PEPおよびピルビン酸から、イソプレノイド、芳香族アミノ酸、脂肪酸など、様々な物質が合成される。この代謝モデルは、陸上植物で確立されたものだが、緑藻や紅藻などの一次植物にも当てはまると考えられている。なお、一次植物である緑藻や紅藻では、葉緑体内にエノラーゼという酵素が存在しないため、葉緑体内で直接3-PGAからPEPを作ることはいできない^{10,11)}。

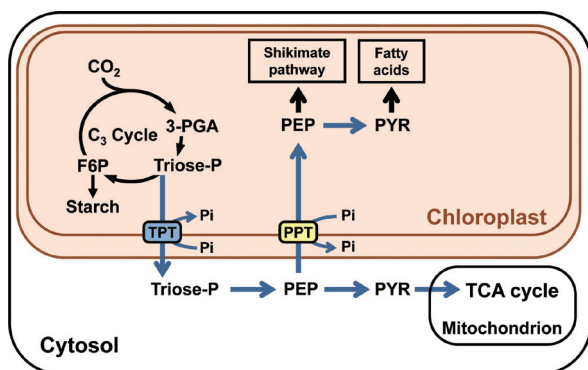


図7 緑藻・緑色植物(一次植物)の光合成初期代謝系^{10,11)}。紅藻(一次植物)はアミロベクチン様デンプン(紅藻デンプン)を合成しそれを細胞質に蓄積する点で異なるが、PEPを葉緑体独自で合成できない点は共通している。それは、3-PGA ムターゼとエノラーゼを持たないことに起因している。3-PGA, 3-phosphoglycerate; Triose-P, triose phosphate; F6P, fructose 6-phosphate; PEP, phosphoenolpyruvate; PYR, pyruvate; Pi, inorganic phosphate; TPT, triose phosphate/Pi translocator; PPT, PEP/Pi translocator.

二次植物の葉緑体の起源は多様であり、全ての二次植物に当てはまる代謝モデルは存在しないため、ここでは紅藻の二次共生により葉緑体を獲得した珪藻(不等毛植物)とハプト藻(ハプト植物)について、ゲノム情報から推測される代謝モデルについて概説する。それらの葉緑体は、一次植物の葉緑体にさらに2枚の包膜が加わり、計4枚の包膜に包まれ、光合成補助色素とし

てクロロフィルc(クロロフィルaと異なりフィトール鎖がない)を持つ点など共通点が多い。珪藻やハプト藻にもTPT相同遺伝子が存在している。しかし、4枚すべての包膜にTPTが存在するか否かは確認されておらず、またTPTの分子特性(基質特異性など)は実験的に確認されていない^{10,11)}。

一方、一次植物が持つPPTの相同遺伝子は、珪藻やハプト藻のゲノムには存在せず、PPTによる細胞質から葉緑体へのPEPの輸送は行われていない可能性が高い。一方、3-PGAをPEPに変換するために必要な2種の酵素(3-ホスホグリセリン酸ムターゼとエノラーゼ)が葉緑体に局在すると予測されている。そのため、葉緑体内での生合成に必要なPEPは、細胞質から取り込むのではなく、葉緑体内でC₃回路から直接合成される(図8)。また、ハプト藻や珪藻では、葉緑体局在と予測されるピルビン酸カルボキシラーゼ(PYC)という酵素をもち、葉緑体内でC₃化合物(ピルビン酸PYR)をC₄化合物(オキサロ酢酸OAA)に変換することが可能である。すなわち、C₃回路で合成されたC₃化合物をC₄化合物に変換する経路(図8)は、一次植物には存在せず、一部の二次植物に特異的な代謝経路であると考えられる^{10,11)}。二次植物では、教科書で標準とされている陸上植物の代謝モデルが当てはまらない例が多数あり、二次植物が多大なバイオマスを占める海洋の一次生産性や物質循環を解析する上で、今後、体系的な解明が必要である。

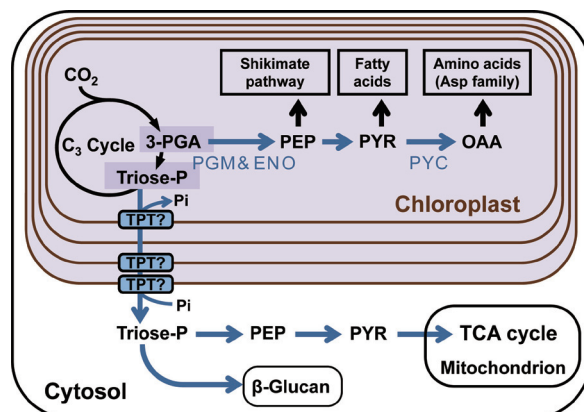


図8 珪藻と珪藻(二次植物)の光合成初期代謝系^{10,11)}。本生物群ではPPTの存在は見出されていないが、TPT様輸送体の存在がゲノム上で確認されている(局在は不明)。尚、珪藻 *T. pseudonana* のゲノムには葉緑体型エノラーゼは存在せず、二次植物内での多様性が存在する。3-PGA, 3-phosphoglycerate; Triose-P, triose phosphate; F6P, fructose 6-phosphate; PEP, phosphoenolpyruvate; PYR, pyruvate; Pi, inorganic phosphate; TPT, triose phosphate/Pi translocator; PPT, PEP/Pi translocator; OAA, oxaloacetate; PGM, 3-PGA mutase; ENO, enolase; PYC, pyruvate carboxylase.

4. 海洋微細藻類・円石藻の物質生産の特徴

現在世界のエネルギー源として経済・産業基盤を支える原油は化石燃料である。地球科学的知見によれば、有機物起源の原油および天然ガスの形成は、約6割程度が中生代白亜紀(1.4億年～6,500万年前)における植物プランクトンが生産した有機物が起源と考えられている。中でも、中東・中生代の石油は、石灰質ナノプランクトン(円石藻など)が生産者の主体であったとする知見があり、現在も海洋バイオマス生産に寄与している微細藻類種の祖先型が原油生成に寄与したと考えられている。石灰岩は生物起源と化学的沈殿によって形成されたとされているが、イギリスのドーバー海峡の白い崖(white cliff)は円石藻の大量堆積で形成されたもので、円石藻の細胞殻(コリス)が走査電子顕微鏡で確認できる(図1)。

筆者らは、ハプト藻類円石藻株 *E. huxleyi* を対象に、光合成CO₂固定機構を解析した。その結果、「動物型」酵素として知られてきたピルビン酸カルボキシラーゼ(PYC)が、その葉緑体でRubiscoに続く2つ目のCO₂固定酵素として機能していることを発見した¹²⁾。14C-トレーサを用いた炭素代謝解析の結果、PYCが光合成器官においてアミノ酸合成(窒素化合物)と脂質・糖合成(炭水化物)への炭素の流れを調整する重要な機能があることも明らかになっている(図8)。さらに、生理学的な解析において、円石藻 *E. huxleyi* が、他の藻類とは異なり、多糖(β-グルカン)ではなく、アルケノン・アルケンなどの脂質を貯蔵物質とすることを明らかにした。光合成による物質生産の律速段階はCO₂吸収・固定段階であることやアルケノン・アルケン脂質体が主要炭素貯蔵体であり、光合成で固定された炭素の20%を占めることも明らかにした¹³⁾。

筆者らは、円石藻 *E. huxleyi* を実験室で培養し、円石藻が原油の起源生物となり得るかを確認した。円石藻の乾燥粉末をガラス管に封入して無酸素状態で熱分解(pyrolysis)を行った結果、300℃で液体炭化水素が多く得られ、それらの成分には炭素数31(C₃₁)以下の種々の炭化水素分子が含まれることを見出した。更に、400～500℃では、メタンやエタンを主とするガス状の炭化水素分子が生成されることを確認した。円石藻は、中性脂質成分として炭素数37を主とする長鎖不

飽和ケトン(アルケノン)を乾燥重量の20-30%程度有する。そのため、熱分解によって生成したこれらの化合物は、長鎖のアルケノンの分解産物であると考えられる^{14, 15)}。

アルケノンは、現在、化石や現世種を含め海洋種4種および湖沼種1種のハプト藻(円石藻も含まれる2次共生によって生じた生物群)のみで知られる種特異性の高い脂質化合物である。アルケノン分子の特徴は、炭素数37～40の長い炭素鎖、トランス型の炭素二重結合(2～4個)および末端にケト基を有することである。その分子の特徴は、炭素数16～22の炭素鎖、シス型の炭素二重結合(0～3)および末端にカルボキシル基を有する脂肪酸と比較すると明らかである(図9)。この化合物がハプト藻自身にとってどのような役割を担っているか、どのような合成経路を経て合成されるのかは未解明であり、今後の研究の進展が期待されている。トリグリセリド、糖脂質、リン脂質などの微細藻類の脂質は、細胞内でオイルドロップや膜脂質として存在する。円石藻は他の微細藻類が貯蔵脂質として合成するトリグリセリドを有しないため、細胞内のオイルドロップレットはアルケノンであると推測された。

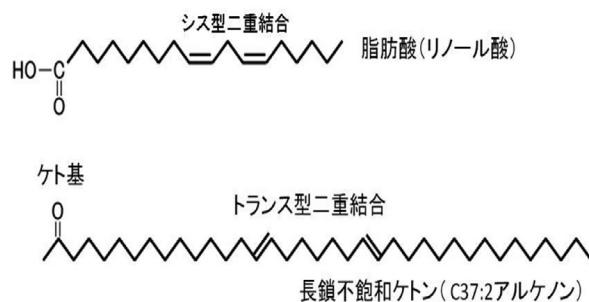


図9 脂肪酸(リノール酸)と長鎖不飽和ケトン(C_{37:2}アルケノン)の分子構造

そのオイルドロップの組成を解明するため、アルケノン合成ハプト藻類株 *Tisochrysis lutea* 細胞からアルケノン蓄積細胞小器官(脂質体)を単離・精製する技術開発が行われた。円石藻 *E. huxleyi* からのオイルボディ単離は困難であり、コリスを有しないアルケノン合成株が用いられた。その結果、まずその脂質体の組成が、アルケノン(74%)、アルケン(1%)、ステロールを含むその他の脂質(25%)から成ることが明らかにされ、「アルケノンボディ」と命名された。さらに、プロテオミクス解析から、主なアルケノンボディタンパク質はV-ATPaseであることが明らかとなった¹⁶⁾(図10)。

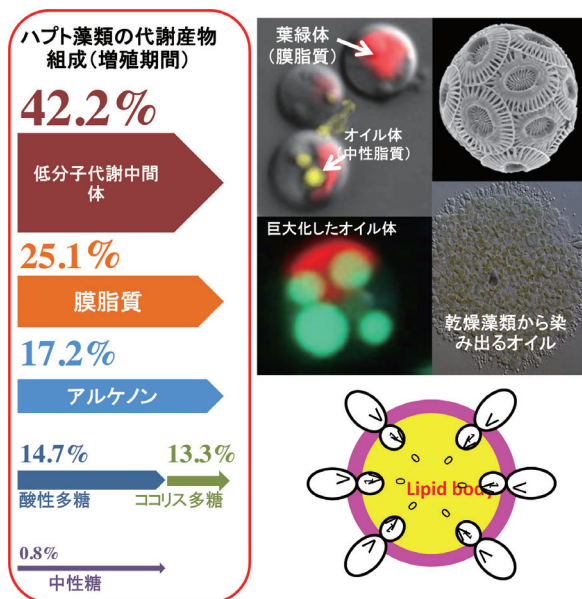


図10 (左)円石藻*E. huxleyi*の光合成産物の合成速度の定量的比較。(右上)円石藻*E. huxleyi*のSEM画像、オールドロップ(オイル体)の蛍光顕微鏡像および細胞塊から染み出るオイル成分。(右下)アルケノン生産ハプト藻類株*T. lutea*のトランスクリプトーム解析とメタボローム解析から得られたデータに基づくアルケノンボディの模式図

アルケノン合成生物による脂質の合成能を増強するためには、その合成・調節・不飽和化に関わる酵素を同定するなど、その合成機構を解明する必要がある。筆者らは、まず、ハプト藻類が高度不飽和脂肪酸 18:5 (炭素数 18 で 5 個の不飽和結合を有する) を合成することに注目した。次に、円石藻 *E. huxleyi* の酵素遺伝子をシアノバクテリアにおいて異種発現させる実験系を確立した。その上で、*E. huxleyi* のゲノム情報⁸⁾ から 18:5 脂肪酸合成に関与すると推定した 4 つの不飽和化酵素遺伝子を異種発現させ、解析した。その結果、その内の一種類の酵素の同定に成功した。興味あることに、当該酵素は、他の生物における $\Delta 15$ 不飽和化酵素とは系統学的に全く異なるクレードに属したことから、新規な $\Delta 15$ 不飽和化酵素であることを明らかにした。本酵素は、ハプト藻類のドコサヘキサエン酸 (DHA, 22:6) の合成にもかかわる重要な酵素であると考えられる¹⁷⁾。

アルケノンは炭素数 37~40、*trans* 型炭素不飽和結合を 2~4 個、酸素 1 原子を有する直鎖状分子であることは知られていたが、アルケンに関しては、*trans* 型に加えて、*cis* 型炭素不飽和結合を有する 2 種類の分子形が存在する。そこで筆者らは、アルケノン合成の中間体のバイオリファイナリーとしての利用に関する研究において、アルケノン合成中間体の定量解析を行うとともに、アルケンやステロールなどのアルケノン以外の脂質の分析を行い、構

造が未確定な化合物について、その構造決定を行った。その結果、 C_{29} アルケンを主要産物とする非常に珍しいハプト藻類円石藻 *E. huxleyi* と *Gephyrocapsa oceanica* の新規の株が見出された¹⁸⁾。

5. 原油起源生物・円石藻による再生可能エネルギー生産への技術開発

中生代原油の起源生物とされる海洋ハプト藻類で乾燥重量の 20-30% を占める脂質アルケノン (超長鎖不飽和ケトン) およびアルケンを活用し、海水利用の Drop-in-Fuel タイプのバイオ燃料や原油代替原料生産を人工的に強化するための基盤技術の開発を目的として研究を精力的に進めてきた。アルケノンは陸上植物や多くの藻類が生産する貯蔵脂質がトリグリセリドであることと大きく異なり、直鎖中性脂質分子である点でユニークである。

また、藻類エネルギー生産においては、膨大な量の培養液 (水資源) を必要とするため、今後世界的に淡水の供給が不足することが懸念される中、海水利用のバイオマスエネルギー生産は開発が期待される技術分野の一つである。円石藻は海洋性の藻類であることから淡水を必要とせず、近い将来予測される水不足問題を回避できるに点で期待に応えるポテンシャルを持っている。筆者らは、JST/CREST プロジェクト: 研究領域「藻類・水圏微生物の機能解明と制御によるバイオエネルギー創成のための基盤技術の創出」の研究代表者 (研究期間 2010~2015 年度) として、海洋微細藻類のメタボローム解析システムを作り上げ、全く未解析であったアルケノン生産生物の脂質合成機構の解明に取り組んできた。

また、原油生成の起源生物の代表種とされるハプト藻類円石藻 *E. huxleyi* の全ゲノム解読やアルケノン・アルケン生産生物を網羅的にスクリーニングして最適生物の同定に成功した。これらの成果を通して、海洋ハプト藻類が、藻類バイオマスエネルギー資源として高いポテンシャルを有することを明らかにした。

世界中のハプト藻株から、アルケノン・アルケン分子種の組成と含有量の定量解析を行い、最適株の選抜と燃料や化学改質に有利な C_{29} アルケンを主生産脂質とするハプト藻類株の取得に成功した¹⁹⁾。これらの成果は、Drop-in-fuel として使用できる更に炭素鎖の短いハプト藻類株がスクリーニングにより発見できる可能性を示唆している。

シアノバクテリア、ユーグレナ、緑藻ドナリエラはトリアシルグリセロールを貯蔵脂質として合成する。それらの藻類とアルケノン生産藻類であるハプト藻類円石藻 *E. huxleyi* 株の乾燥藻体を Pyrolysis 処理したところ、Crude Oil の生産性とオイル回収率に関して、ハプト藻類が最も優位であることを示した。この成果は、現有用藻類の中で、ハプト藻類が原油成分生産に最適であることを示すものである。

中生代白亜紀における原油生産に寄与した微細藻類の1種である海洋ハプト藻類の長鎖脂質生合成系の解明に実績を上げ、当該微細藻類を利用した現代におけるバイオ燃料生産においても大きなポテンシャルを有することについて実験的証拠を積み上げつつある。それによって、藻類バイオ燃料開発に向けた基盤研究を推進し、今後の研究や技術開発において生物工学的な手法を駆使する際に必要な知見の拡充に努めることで、マリンバイオテクノロジーの発展に大いに貢献するものと考えられる。

アルケノン分子は、他の脂質分子と比較してバクテリアの分解を受けにくく、海底堆積物として良く保存されている。また、炭素数37で不飽和結合を2個有するアルケノン分子($C_{37:2}$)と3個有する分子($C_{37:3}$)の比(アルケノン不飽和度指数)が培養温度を変化させた場合に变化する。これを利用すれば温度変化により性質の異なる化合物の生合成が可能である。また、アルケノン合成種を用いた代謝改変技術を確認することによって、燃料使用に最適な中間代謝産物を合成させることが出来れば、大量の熱エネルギーを使用する熱分解によらずとも燃料適合性の化合物の合成が可能であると考えている。大量培養規模の拡大技術の開発により低コストなバイオリファイナリー生産の道が開かれていくことが期待される。

参考文献

- Gibson, R. "October 14. The North Atlantic and North Sea". History of the Earth. <http://historyoftheearthcalendar.blogspot.jp/2014/10/october-14-north-atlantic-and-north-sea.html>.
- Field, C.B.; Behrenfeld, M.J.; Randerson, J.T.; Falkowski, P. Science. 1998, 281(5374), 237-240.
- Liu, H.; Probert, I.; Uitz, J.; Claustre, H.; Aris-Brosou, S.; Frada, M.; Not, F.; de Vargas, C. PNAS. 2009, 106(31), 12803-12808.
- Brown, C.W. Oceanography. 1995, 8(2), 59-60.
- Heimdal, B.R. "Modern Coccolithophorids". Marine phytoplankton. Thomas, C.R., ed. 1993. 147-248.
- Charlson, R.J.; Lovelock, J.E.; Andreae, M.O.; Warren, S.G. Nature. 1987, 326(6114), 655-661.
- Irigoiien, X.; Huisman, J.; Harris, R.P. Nature. 2004, 429(6994), 863-867.
- Read, B.A.; Kegel, J.; Klute, M.J.; Kuo, A.; Lefebvre, S.C.; Maumus, F.; Mayer, C.; Miller, J.; Monier, A.; Salamov, A.; Young, J.; Aguilar, M.; Claverie, J.-M.; Frickenhaus, S.; Gonzalez, K.; Herman, E.K.; Lin, Y.-C.; Napier, J.; Ogata, H.; Sarno, A.F.; Shmutz, J.; Schroeder, D.; de Vargas, C.; Verret, F.; von Dassow, P.; Valentin, K.; de Peer, Y.V.; Wheeler, G.; Emiliania huxleyi Annotation Consortium (Allen, A.E.; Bidle, K.; Borodovsky, M.; Bowler, C.; Brownlee, C.; Cock, J.M.; Elias, M.; Gladyshev, V.N.; Groth, M.; Guda, C.; Hadaegh, A.; Iglesias-Rodriguez, M.D.; Jenkins, J.; Jones, B.M.; Lawson, T.; Leese, F.; Lindquist, E.; Lobanov, A.; Lomsadze, A.; Malik, S.-B.; Marsh, M.E.; Mackinder, L.; Mock, T.; Mueller-Roeber, B.; Pagarete, A.; Parker, M.; Probert, I.; Quesneville, H.; Raines, C.; Rensing, S.A.; Riaño-Pachón, D.M.; Richier, S.; Rokitta, S.; Shiraiwa, Y.; Soanes, D.M.; van der Giezen, M.; Wahlund, T.M.; Williams, B.; Wilson, W.; Wolfe, G.; Wurch, L.L.), Dacks, J.B.; Delwiche, C.F.; Dyhrman, S.T.; Glöckner, G.; John, U.; Richards, T.; Worden, A.Z.; Zhang, X.; Grigoriev, I.V. Nature. 2013, 499(7457), 209-213.
- 渡邊信監修. 藻類ハンドブック. NTS, 2012, 824p.
- 辻敬典, 白岩善博. "炭素同化と初期代謝". 藻類ハンドブック. 渡邊信監修. NTS, 2012, 160-165.
- Tsuji, Y.; Shiraiwa, Y. Perspectives in Phycology. 2015, doi:10.1127/pip/2015/0029. https://www.schweizerbart.de/papers/pip/detail/prepub/84870/Distinctive_features_of_photosynthetic_carbon_metabolism_in_secondary_endosymbiotic_algae.
- Tsuji, Y.; Suzuki, I.; Shiraiwa, Y. Plant Cell Physiol. 2012, 53(6), 1043-1052.
- Tsuji, Y.; Yamazaki, M.; Suzuki, I.; Shiraiwa, Y. Mar. Biotechnol. 2015, 17(4), 428-440.
- Wu, Q.; Dai, J.; Shiraiwa, Y.; Sheng, G.; Fu, J. J. Appl. Phycol. 1999, 11(2), 137-142.
- Wu, Q.; Shiraiwa, Y.; Takeda, H.; Sheng, G.; Fu, J. Mar. Biotechnol. 1999, 1(4), 346-352.
- Shi, Q.; Araie, H.; Bakku, R.K.; Fukao, Y.; Rakwal, R.; Suzuki, I.; Shiraiwa, Y. Proteomics. 2015, doi:10.1002/pmic.201500010. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/pmic.201500010/full>.
- Kotajima, T.; Shiraiwa, Y.; Suzuki, I. Biochim. Biophys. Acta - Molecular and Cell Biology of Lipids. 2014, 1841(10), 1451-1458.
- Nakamura, H.; Sawada, K.; Araie, H.; Suzuki, I.; Shiraiwa, Y. Phytochemistry. 2015, 111, 107-113.
- Nakamura, H.; Sawada, K.; Araie, H.; Suzuki, I.; Shiraiwa, Y. Org. Geochem. 2014, 66, 90-97.