ミニレビュー

海産性単細胞石灰藻の CO_2 固定機構と
地球温暖化

白岩善博

現在地球温暖化の原因の一つと考えられている大気中の二酸化炭素 (CO_2) 濃度の上昇を抑制することが地球環境の保全に不可欠であるとされている。その方法の一つである生物学的 CO_2 固定法は太陽エネルギーを直接利用できる点で、物理、化学的固定法にない大きな特徴を持ち、特に海洋の利用は海水自身が有効な CO_2 吸収源であると同時に、そこに生育する藻類の働きにより大量の CO_2 を吸収、固定できる点で有効である。中でも微細藻類は海洋の広い範囲に生育し地球規模での CO_2 固定系として機能できること、さらにそれを大量培養することにより生物工学的な CO_2 固定技術として発展させ得る点で最近注目されている^{1), 2)}。

種々の微細藻類のうち特に注目されているのは円石藻と呼ばれる海産の単細胞藻類である。円石藻は、細胞表面にココリスと呼ばれる多数の円板状の石灰 (CaCO_3) の殻を持つことが大きな特徴である。生物分類学的には、クロロフィル a および c を有する植物群である黄色植物亜界中のハプト植物門に属し、現在、細胞形態およびココリスの形状を主な指標とした分類では約 70 属、約 200 種が知られている。代表的な種は球形で、その直径は約 5–10 μm である。外洋性の円石藻は時に大規模な繁殖（ブルーム）を引き起こし、北大西洋におけるブルームではその範囲が 7 200 km^2 以上にも及び、 7.2×10^4 トンもの炭素カルシウムが生成されたと報告されている³⁾。また、これらの藻類は、白亜期において大量の CaCO_3 を生成し、石灰岩の形成に主要な役割を演じたことが明らかとなっている。円石藻が現在の地球大気環境下でも有効な CO_2 吸収および固定源として機能し得るかを判断するためには、円石藻の光合

成および石灰化による CO_2 固定機構をよく理解した上でその可能性を検討する必要がある。一部の円石藻の光合成および石灰化の基本的特性についてはすでに明らかとなっているが^{4)–6)}、上述の地球環境問題を背景として、近年さらに詳細な研究がなされてきたのでそれを紹介する。

海水 (pH 8.2, 35‰ NaCl) 中には 2 mM の溶存無機炭素 (DIC) が含まれるが、 CO_2 、 HCO_3^- および CO_3^{2-} の濃度はおおよそ 11.2 μM , 1 775 μM , 213 μM であり、その存在比は 1 : 158 : 19 である。したがって、 HCO_3^- を利用する反応が最も有利であると考えられるが、微細藻類は一般に光合成の基質として HCO_3^- ではなく、 CO_2 のみを主に吸収、利用することが明らかとなっている。円石藻 *Emiliania huxleyi* も例外ではなく、光合成による CO_2 固定反応のために吸収する DIC 種は CO_2 であることが明らかとなった^{7), 8)}。そして、その CO_2 はいったん DIC プールに濃縮された状態で蓄積され、光合成における CO_2 固定酵素で、 HCO_3^- ではなく CO_2 のみを基質とするリブローズ 1, 5-ジリン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼ (Rubisco) に効率よく供給される⁷⁾。

一方、この反応が行われる葉緑体ストロマの pH は約 8.5 で、 CO_2 を利用する反応に不利な状況を打開するため反応部位のカルボニックアンヒドラーゼも存在しないことから^{8), 9)}、円石藻でのもう一つの CO_2 固定反応である CaCO_3 生成 (石灰化) 反応はココリス小胞と呼ばれるゴルジ体由来の小胞中で進行し、酸性多糖を基底プレート (basal plate) としてココリスを形成した後、細胞表面へ運搬されることが明らかとなっている^{5), 6)}。そして、この石灰化のために細胞外から吸収される DIC 種は CO_2 ではなく、 HCO_3^- であることが明らかにされた^{5)–8)}。この取り込まれた HCO_3^- も DIC プールとして濃縮、蓄積され、 CaCO_3 生成に用いられる。ここで、 CaCO_3 結晶化阻害剤 (ヒドロキシエチリデンジリン酸) を与えると石灰化が阻害され、光合成による CO_2 固定が増大することから、石灰化の基質として吸収された

HCO_3^- も僅かにバイパスを経由して光合成のために供給されることが明らかとなった⁸⁾。ただし、細胞内 DIC プールへの総 DIC 濃縮率は 13–17 倍で、ラン藻や単細胞緑藻のそれと比べ非常に低い値であった⁸⁾。また、DIC プールの形成がみられなかったとの報告もある⁹⁾。以上の研究には、 ^{14}C でラベルした DIC の利用とシリコンオイル層遠心ろ過法と呼ばれる方法の利用が不可欠であった。すなわち、 $^{14}\text{CO}_2$ と $\text{H}^{14}\text{CO}_3^-$ のそれぞれを基質とする別個の反応を行わせるために、酸性およびアルカリ性溶液中でそれぞれの基質を調整した。そして、それをプラスチック遠心管中に作製したシリコンオイル層上の反応液中に注入することにより反応を開始し、数秒以内に遠心により細胞をシリコンオイル層を通して下層の反応停止液中に回収した。その後、細胞を分画し、各画分に取り込まれた放射エネルギーを測定した。反応液の pH は光合成に至適な 8.0 であり、 CO_2 と HCO_3^- の間の平衡反応が比較的遅いために、平衡が達成される以前の極短時間の反応を行わせることにより細胞が利用する DIC 分子種の決定が可能となる。また、細胞内への DIC 濃縮率の決定には細胞体積の正確な測定が必要となるが、通常、これは $^3\text{H}_2\text{O}$ および細胞膜不透性の ^{14}C -ソルビトールを利用して行われる。

円石藻 *Emiliania huxleyi* による CaCO_3 結晶の形成は、 ^{14}C の他に ^{45}Ca をトレーサとして用いた実験によって明らかにされた。細胞 1 個当たり 15–20 個のココリスを有する円石藻を 16 時間明期、8 時間暗期を繰り返し与えて同調培養したところ、明期において 0.13 pg/cell/h の速度で Ca をココリス中に取り込み、2 時間で 1 個のココリスを形成した¹⁰⁾。このココリス形成速度は著者らの測定では光合成速度の約 1/20 であった⁸⁾ が、株による違いもみられている¹¹⁾。

大気には炭素の同位体として $^{12}\text{CO}_2$ の他に $^{13}\text{CO}_2$ が約 1.1% 含まれている。これらの同位体は円石藻により同じ割合では利用されず、いわゆる同位体効果のあることがわかった。現在、海洋上の大気に含まれる CO_2 の $\delta^{13}\text{C}$ は

–7% であるが、光合成産物である有機質部分は –25.1––17.7‰、無機質のココリス部分では –8.9––7.4‰、細胞全体では –20.7–15.4‰ であった¹²⁾。これは、 CO_2 固定酵素 Rubisco が ^{13}C より ^{12}C をより好むために有機質部分の $\delta^{13}\text{C}$ 値が小さくなると理解されている。したがって、ココリスを形成する CaCO_3 の形成は $\delta^{13}\text{C}$ 値を変更させることのない反応によって行われることが明らかとなり、光合成とは別の DIC 利用系で石灰化が行われることを示唆した上述の ^{14}C トレーサを用いた結果を支持する。

Key Words : calcification, calcium-45, carbon-13, carbon-14 carbon dioxide, coccolithophorid

文 献

- 1) 日本海洋学会(編): “海と地球環境”, 東京大学出版会, 東京(1991)
- 2) Sundquist, E. T.: *Science*, **259**, 934–941 (1993)
- 3) Heimdal, C. R.: In; “Marine Phytoplankton” (Thomas, C. R., ed.) pp. 147–247, Academic Press, San Diego (1993)
- 4) Paasche, E.: *Physiol. Plant Suppl.*, **3**, 1–82 (1964)
- 5) Borowitzka, M. A.: In; “Progress in Phycological Research”, Vol. 1 (Round, F. E. and Chapman, D. J., eds.) pp. 137–177, Elsevier Biomedical Press B. V., Amsterdam (1982)
- 6) 岡崎恵視, 古谷庫造: *Jpn. J. Phycol.* (藻類), **33**, 328–344 (1985)
- 7) Sikes, C. S., Roer, R. D. et al.: *Limnol. Oceanogr.*, **25**, 248–261 (1980)
- 8) Sekino, K. and Shiraiwa, S.: *Plant Cell Physiol.* (in press)
- 9) Nimmer, N. A., Dixon, G. K. et al.: *New Phytol.*, **120**, 153–158 (1992)
- 10) Linschooten, C., van Bleijswijk, J. D. L. et al.: *J. Phycol.*, **27**, 82–86 (1991)
- 11) Nimmer, N. A. and Merrett, M. J.: *New Phytol.* **121**, 173–177 (1992)
- 12) Sikes, C. S. and Wilbur, K. M.: *Limnol. Oceanogr.*, **27**, 18–26 (1982)

(新潟大学理学部)