

光合成における光エネルギー変換効率と持続可能な農業生産

Light Energy Conversion Efficiency in Photosynthesis and Sustainable Agricultural Production

野末雅之*

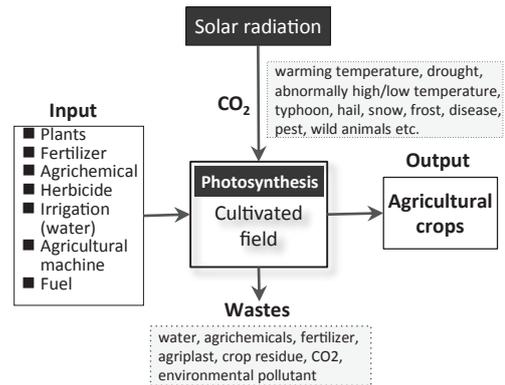
1. はじめに

世界の飢餓人口はおよそ 8.2 億人 (9 人に 1 人) といわれ⁽¹⁾, 世界人口は 2050 年までに 90 億人を突破すると予測されている⁽²⁾. 食料問題が深刻化し, 食料の増産は人類共通の喫緊の重要課題である. 2050 年までに 70% の食料増産が必要との国連食糧農業機関 (FAO) の警告は, 今から 10 年前 (2009 年) のことである⁽³⁾. 食料増産には耕地面積の拡大あるいは単位面積当りの収量 (単収) の増大, あるいはそれら両方が必要である. しかし, 現状は両者とも達成は容易ではない. 過度の森林伐採, 過耕作による土壌劣化, 過灌漑による砂漠化により耕地面積の拡大はもはや困難な状況にあり, 水不足, 肥料原料の枯渇, 地球温暖化により単収の飛躍的増大は望めない. 人口, 地球環境, 資源問題のトリレンマを抱え, 新たな農業生産システムの構築が求められている.

従来の農業生産システムは化石燃料に依存した非循環型生産システムといえる (図 1A). 品種改良あるいは遺伝子組換え種苗が農耕地に定植され, 化学肥料・農薬・灌漑水・農業機械, そしてそれらの動力源となる化石燃料が投入され, 太陽光エネルギーが光合成により化学エネルギーに変換され農作物が生産される. 生産された農作物は収穫され, 投入された資源は回収されない. 農業生産では太陽光エネルギーの利用効率を少しでも高めるために多大な投入エネルギーを必要とする. 農業生産活動は, 元来, 植物の光合成機能を前提としているので, 二酸化炭素吸収型の産業である筈だが, 実際には化石燃料に依存し大量の二酸化炭素を排出している. 一方, 自然界におけるバイオマス生産における光エネルギー変換効率は極めて低く 0.1% 以下といわれる⁽⁴⁾ (図

1B). 植物は太陽光エネルギーを受け取り, 必要な元素を環境から取り込んで生育する. 植物体の一部は動物により捕食され, 微生物による分解をへて, 元素は再び環境に戻される. 植物による一次生産物

A: Conventional agricultural production system



B: Biomass production in natural ecosystem

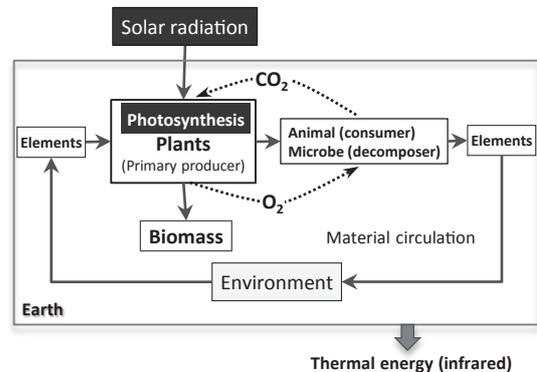


Fig. 1 Comparison of the conventional agricultural production system with biomass production in natural ecosystem.

図 1 従来の農業生産システムと野外におけるバイオマス生産の比較

* 国立大学法人 信州大学繊維学部, 先進植物工場研究教育センター, 特任教授, 〒 386-8567 長野県上田市常田 3-15-1

のうち動物や微生物により消費・分解されなかったものがバイオマス生産となる。自然界における物質生産は農業生産と異なり、太陽光の光エネルギー変換効率は極めて低いが、生態系内での持続的な物質循環が行われている。

新たな農業生産システムは、投入資源を低く抑え、農業生産とその消費により生ずる残渣がリサイクルされるものでなくてはならない。循環型農業は持続可能な農業生産システムに必須であり、かつ農業生産における太陽光エネルギーの利用効率の向上はその前提となる。

本稿では、光合成機能を基盤とした持続可能な農業生産システムを考えるために、光合成における光エネルギー変換効率、光合成過程におけるエネルギー損失と太陽光利用の課題について述べる。

2. 葉緑体における光合成反応の概略

植物は光合成により光エネルギーを利用して二酸化炭素から有機化合物を作り出す。光合成は植物の葉肉細胞などに多数存在する葉緑体とよばれるオルガネラで行われ、光エネルギーが化学エネルギーへ変換される反応である。葉緑体は植物細胞に存在する二重の膜（外包膜と内包膜）をもつオルガネラで、その起源は27億年前に酸素発生型光合成原核生物であるシアノバクテリアが原始真核細胞に細胞内共生したものといわれている⁽⁵⁾。

葉緑体における光合成反応は大きく二つの反応に分けられる(図2)。まず、光エネルギーが葉緑体のチラコイド膜に埋め込まれタンパク質複合体に存在するクロロフィルに吸収されて、光化学反応により光化学系反応中心のクロロフィルが励起される。光化学反応は光化学系I (PSI) と光化学系II (PSII) の二つの光化学系で行われる。PSIIで励起されたクロロフィル (P680⁺) の強い酸化力により水分子が分解され、電子 (e⁻) が引き抜かれ、H⁺ (プロトン) と酸素分子が生じる。生じた電子はPSIIやチラコイド膜に局在するb₆f(シトクロムb₆f複合体)にある幾つかの電子受容体を介して伝達され、同じく光を吸収して励起されたPSI反応中心のクロロフィル (P700⁺) を還元する。PSI反応中心から生じた電子はフェレドキシン (Fd) を還元しFNR(フェレドキシン-NADP⁺レダクターゼ)によりNADP⁺からNADPHが生成される。チラコイド膜での電子伝達の際にストロマからチラコイド内腔にH⁺が取込まれ、またPSIIでの水分子の分解によって生じたH⁺と共に、チラコイド膜を介するH⁺の電気

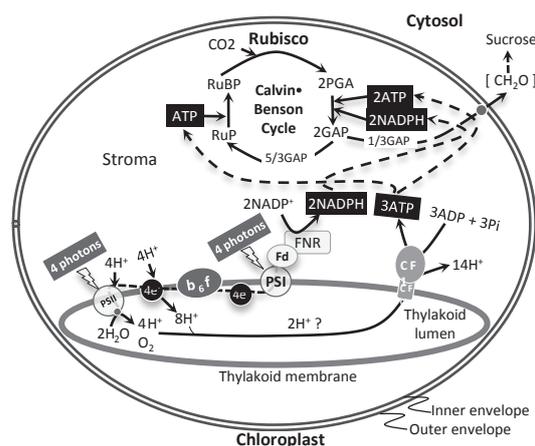


Fig. 2 The outline of photosynthetic reaction in chloroplast.

図2 葉緑体における光合成反応の概略

化学ポテンシャル差が形成される。これがプロトン駆動力となりチラコイド膜に局在するATP合成酵素 (CF₁-CF₀)によりATPが合成される。このように葉緑体チラコイド膜でクロロフィルに吸収された光エネルギーが光化学反応により、NADPHとATPの化学エネルギーへ変換される。

続いて、光化学反応で生成されたNADPHとATPはストロマで二酸化炭素固定に使われる(図2)。二酸化炭素は気孔から植物体内に取り込まれ、葉肉細胞の葉緑体ストロマに達する。そこで、二酸化炭素と二酸化炭素受容基質であるRuBP(リブローズ1,5-ビスリン酸)とからRubisco(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)の触媒作用によりPGA(3-ホスホグリセリン酸)が生成される。PGAはATPによりリン酸化とNADPHにより還元されGAP(グリセルアルデヒド3-リン酸)となる。GAPの一部は細胞質ゾルへ輸送されてスクロースが合成される。残りのGAPからRuP(リブローズ5-リン酸)が生成され、最後にATPによるリン酸化を経てRuBPが再生される。このRuBPの再生は葉緑体ストロマで行われ、カルビン・ベンソン回路と呼ばれる。

3. 光合成における光エネルギー変換効率

ここでチラコイド反応とストロマ反応のエネルギー効率を考えてみる。カルビン・ベンソン回路(ストロマ反応)で1molの二酸化炭素が固定されるためには3molのATPと2molのNADPHが必要である。チラコイド反応でこれらのATPとNADPHを生産するためにはPSIIとPSIでそれぞれ4mol光量子(合計8mol光量子)を必要とする。たとえ

ば、680 nm の赤色光の 1 mol 光子のエネルギーは 175 kJ mol⁻¹ なので、8 mol で 1,400 kJ mol⁻¹ である。NADPH と ATP の自由エネルギー変化がそれぞれ 220 kJ mol⁻¹ と 32 kJ mol⁻¹ とすれば（合計 536 kJ mol⁻¹）、チラコイド反応における光エネルギー変換効率は 38% となる。ストロマ反応では 1 mol の二酸化炭素が固定されて 1 mol の糖（490 kJ mol⁻¹）が生成するので、そのエネルギー変換効率は 91% となる。したがって、光合成反応全体のエネルギー変換効率は約 35% となるが、光の波長が異なれば、当然、変換効率も異なる。ここで示した値は、光合成における光エネルギーが有機物の化学エネルギーに変換される理論的に最大の効率である。

4. 太陽光下での植物バイオマス生産における光エネルギー利用効率

太陽光下でのバイオマスへの光エネルギー変換効率は最大でも 4～6% と見積もられている^(6,7)。太陽光下では光エネルギーの損失が大きく変換効率が激減するが、それには幾つかの理由がある（表 1）。

4.1 PAR 外の放射

緑色植物の光合成に有効な光の波長は 400～700 nm の可視光領域で、これを光合成有効放射（PAR）という。地上に到達する太陽放射には PAR 以外の

領域が 50% 以上含まれるので、太陽放射の半分以上はエネルギーの損失となる。

4.2 反射と透過

PAR が葉緑体のチラコイド膜に局在する光合成色素に吸収されなければ光合成反応は始まらない。そのためには光がまず植物の葉に吸収されなければならない。通常、照射光の 80% 以上は葉に吸収されるが、一部の光は反射や透過により 5% 程度の損失が生ずる。

緑葉における光の吸収率に対する波長依存性を図 3A に示した⁽⁸⁾。有機溶媒で抽出したクロロフィルは青色光および赤色光領域で高い吸収を示し 550 nm 付近の緑色光では大きく減少する。しかし、生葉では緑色光でも 75% 以上は吸収される（図 3A）。この相違は生葉ではクロロフィルがタンパク質複合体と結合して存在していることと葉の内部構造に起因すると考えられている⁽⁹⁾。

生葉に吸収された光子（単色光）当りの光合成速度（量子収率）の PAR における波長依存性が調べられている^(8,10)。クロロフィルが高い吸収を示す赤色光領域（625 nm 付近）で最も量子収率が高い。しかし、青色光領域（450～500 nm）の吸収率は緑色光領域（550 nm 付近）よりも高いが量子収率は必ずしも高くない（図 3B）。これは、青色光領域は生葉によく吸収されるが光合成色素以外の成分

Table 1 Energy loss in photosynthetic process of plant grown under solar radiation.

表 1 太陽光下での光合成過程における光エネルギー損失（参考文献 6）の Figure 2 から作成）

Step of photosynthetic process (光合成過程のステップ)	Energy loss (損失) (%)
Outside photosynthetically active radiation (PAR) (PAR外の放射)	51.3
Reflected and transmitted (反射と透過)	4.9
Photochemical inefficiency (光化学反応での非効率)	6.6
Carbohydrate synthesis (二酸化炭素固定)	C3 24.6
	C4 28.7
Photorespiration (光呼吸)	C3 6.1
	C4 0
Respiration (暗呼吸)	C3 1.9
	C4 2.5
Biomass (バイオマス)	C3 4.6
	C4 6.0

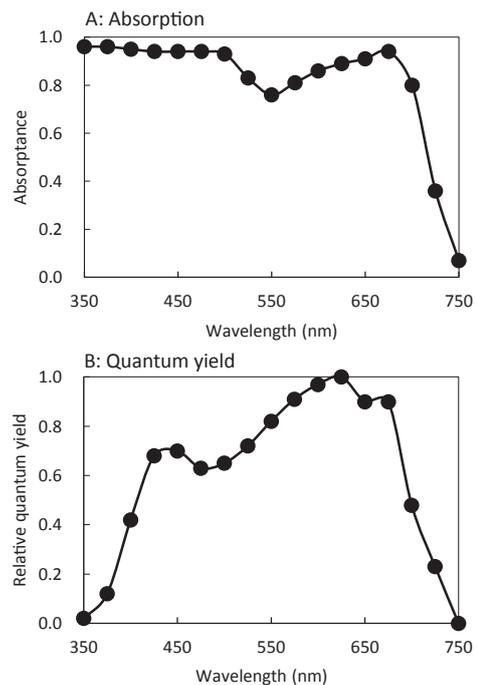


Fig. 3 Spectral measurements of absorption and quantum yield of photosynthesis in crop plants⁽⁸⁾.

図 3 緑葉における光の吸収率と量子収率

(フェノール性化合物など)にも光が吸収されるため、カロチノイド色素による光エネルギー散逸⁽¹¹⁾などの要因が関与していると思われる。また、700 nmの赤色光の吸収率は約80%と高いが、量子収率は激減する。これはレッドドロップ現象として知られている⁽¹²⁾。

量子収率の波長依存性は単色光を用いて調べられるが、太陽放射には幅広い波長領域が含まれる。単色光での光合成応答がすべてそのまま太陽光下でも当てはまるわけではない。

4.3 光化学反応での非効率

光を吸収したクロロフィルが励起されて電子伝達が始動する。クロロフィルはエネルギーレベルの低い赤色光でも励起されるので、太陽放射のPARに含まれるエネルギーレベルの高い青色光領域はエネルギーの損失となる。青色光の光量子をクロロフィルが吸収すると電子は第2励起状態まで励起されるが、励起された電子は直ちにエネルギーを熱として失い、赤色光で励起される第1励起状態まで低下する^(13,14)。400 nmの光量子は700 nmの光量子の1.7倍のエネルギーを持つが、アンテナクロロフィルにおける励起エネルギーの共鳴移動は第1励起状態で駆動するので赤色光よりも波長の短い光量子の一部のエネルギーは無駄となる(図4)。これも青色光領域で量子収率が低下する一因と考えられる。

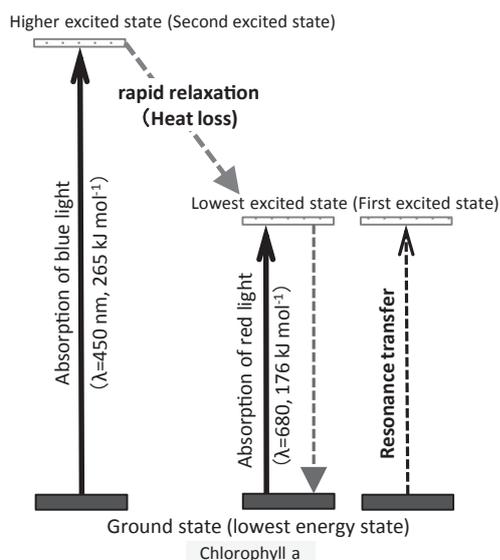


Fig. 4 Excitation of chlorophyll a by absorption of blue and red photons and resonance transfer of excited state between chlorophylls^(13,14).

図4 青色光および赤色光の光量子によるクロロフィルaの励起とクロロフィル分子間の共鳴励起エネルギー移動

4.4 二酸化炭素固定の効率

3. で示した理論的な最大効率、つまり光化学反応からカルビン・ベンソン回路での炭水化物生産までのエネルギー変換効率は最大でも35%程度である。この理論的な効率は、クロロフィルに吸収される光量子の波長のみで決まり、C3光合成を行う植物であれば植物の種類や生育環境に無関係な値である。つまり、この過程でのエネルギー損失が最低65%以上であることを示している。最初の光合成産物が3炭素化合物(PGA)であるC3植物はカルビン・ベンソン回路だけで炭酸同化を行う。これに対して、C4植物はオキサロ酢酸などの4炭素化合物が最初の光合成産物として生成され、その後、脱炭酸されて生じた二酸化炭素がカルビン・ベンソン回路で固定される。C4植物は二酸化炭素濃縮機構を有し低二酸化炭素濃度下でも高い光合成速度を保持できるが、1分子の二酸化炭素を固定するのにC3植物よりも余分に2分子のATPを消費する⁽¹⁵⁾。そのため、C4植物では少なくともさらに4光量子が必要となる(合計12光量子)。したがって、C4植物の理論的な最大エネルギー効率は23%程度となり、C3植物の35%よりも低下する。

光エネルギー変換効率は、自然環境下では光質や光強度、温度、湿度、二酸化炭素濃度、土壤環境等により低下する。特に重要と思われる光強度については後述する。

4.5 光呼吸

RubiscoはRuBPを基質として二酸化炭素を固定するカルボキシラーゼ反応と同じRuBPを基質として酸素を添加するオキシゲナーゼ反応の二つの反応を触媒する酵素である。大気中の $[CO_2] / [O_2]$ が減少するとオキシゲナーゼ反応が促進され、グリコール酸が生成し二酸化炭素固定が抑制される。グリコール酸はPGAに再生されて(光呼吸経路)カルビン・ベンソン回路へ入る。オキシゲナーゼ反応1サイクル当たり3.5分子のATPと2分子のNADPHが消費され、さらに固定された二酸化炭素が放出されるので、光呼吸により光合成効率が顕著に低下する。C4植物は二酸化炭素濃縮機構を持つためRubiscoのオキシゲナーゼ反応は抑制され、低二酸化炭素濃度下でも光呼吸は起こらず光合成効率は低下しない。

4.6 暗呼吸

植物は光合成で二酸化炭素を吸収し酸素を放出しているが、同時にミトコンドリアでは通常の呼吸に

より酸素を吸収し二酸化炭素が放出されている。光合成が停止する暗所ではミトコンドリアによる呼吸で生ずる二酸化炭素放出だけを測定することができる（暗呼吸）。呼吸により光合成で固定された二酸化炭素の損失が生じ、光合成効率が低下している。

5. 強光下における光合成

光合成速度はさまざまな環境要因によって律速される。植物を取り巻く自然環境は常に変動しており、光合成速度が最大に保たれる状況は自然界にはほとんどない。野外で生育する植物は常に変動する光強度や波長組成などの光環境によるストレスを受ける。植物はそれらのストレスに応答し光合成機能を巧みに順化させることで、直面する環境下で最大の光合成効率を確保している^(16, 17)。

強光下では量子収率が激減し、光エネルギーの浪費を招く。葉に照射される光強度が増すと吸収される光エネルギーは直線的に増大する。一方、光合成に利用される光エネルギーは弱光下では直線的に増大するが、照射光強度が増すと次第に飽和する（図5）。吸収される光エネルギーと利用される光エネルギーとの差が生ずると過剰なエネルギーとなり、熱として散逸される。また、過剰なエネルギーが安全に散逸されないと活性酸素が生成しチラコイド膜に存在する光合成装置が損傷する。これを光阻害という⁽¹⁸⁾。過剰な光エネルギーによる熱散逸や光阻害は光合成機能を著しく低下させるので光エネルギーの浪費である。

晴天時の太陽光放射強度は朝夕を除き、一日の大

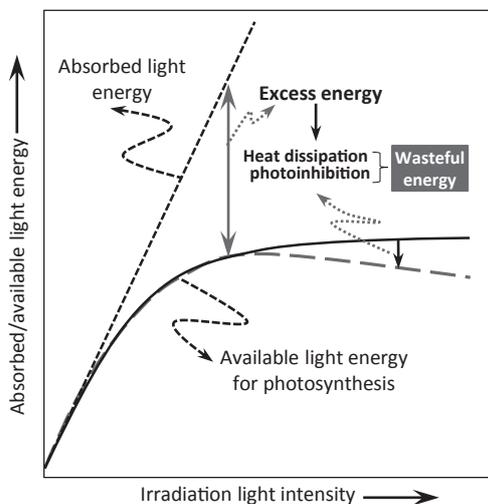


Fig. 5 Light energy loss caused by the difference between absorbed and available light energy.
 図5 吸収される光エネルギーと光合成に利用される光エネルギーの差により生ずるエネルギー損失

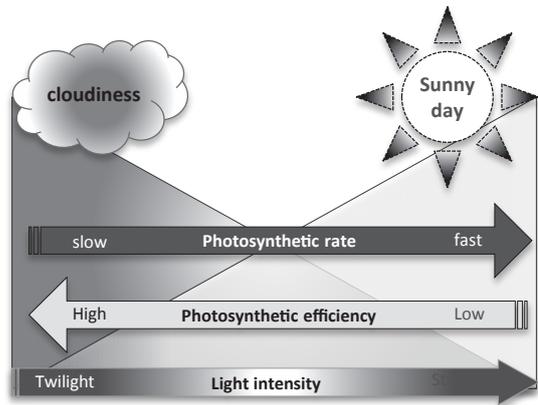


Fig. 6 Photosynthetic rate and photosynthetic efficiency.
 図6 光合成速度と光合成効率の関係

半は強光により光合成速度が飽和している。光合成が最大効率を示すことができる時間は一日のうちごく僅かといえる⁽¹⁹⁾。

弱光下で高い光エネルギー変換効率が維持されていても、光合成速度が著しく遅ければ効率的なバイオマス生産はできない。高い光合成効率と高い光合成速度の維持が理想だが、通常、両者は両立しない（図6）。光強度が高ければ光合成速度は上昇するが、逆に光合成効率は低下する。植物は過剰な光エネルギーに対するさまざまな防御システムを備えている。それらはいずれも吸収した光エネルギーを浪費（散逸）、つまり光合成効率を低下させることで光環境に順化しているといえる^(11, 20, 21)。例えば、キサントフィルサイクル⁽²²⁾、やチラコイド膜タンパク質 PsbS^(23, 24) による励起エネルギー放散などが知られている。

6. 太陽光のデメリット

太陽光は植物の生育に理想的な光ではない。太陽光の50%以上は光合成に利用することができない無駄な光エネルギーである。また、太陽光に含まれるPARは真夏の晴天時で最大 $2,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の強光である。安全に光エネルギーが散逸されないと植物に傷害（光阻害）を引き起こす。太陽光は常に（瞬時に）光強度が変動し（季節、天候、朝夕、木漏れ日など）、植物はそのつど光強度に応じて光合成を最適化しなければならない。太陽光に含まれる短波長の紫外線は植物に有害であり、赤外線は熱源として栽培環境の高温化をもたらす。

太陽光は植物にとって理想的な光ではないがために、陸上植物は約4億年の間、光合成を最適化させるためにさまざまな順化の仕組みを進化させてきたといえる。

7. おわりに —持続可能な新たな植物生産システムを目指して—

太陽光を利用した農耕文化は人類が1万年の月日をかけて築き上げた英知が蓄積された財産である。しかし、その財産が今、明らかに危機に瀕している。高い単収をもたらすエネルギー効率の良い農業生産システムの探求と持続可能な農業生産とは相容れないものなのかという疑問が現実味を帯びる。一次生産者としての野外の植物は極めて低い光エネルギー変換効率で自らのバイオマス生産を持続的に維持している。

持続可能な農業生産システムの構築は容易いものではないが、少なくとも次の4要件を満たすことが必要であろう (図7)。

①最小限の投入資源。②高い光エネルギー変換効率。そのために、光質・光量を最適化し、照射効率を高め、生育環境を制御する。順化の必要のない生育環境を植物に提供することにより光合成効率を高めることが可能である。③最小限の廃棄物・残渣。④水・肥料資源をできる限りリサイクルする。

このような農業生産システムには、太陽光のデメリットを克服し、太陽光を利用した新たな光源 (照明) システムの開発が有効となろう。

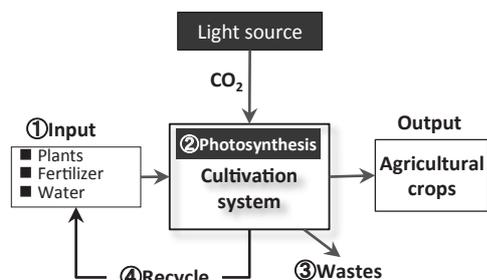


Fig. 7 A renewed system for the sustainable agricultural production.

図7 持続可能な新たな農業生産システム

8. 参考文献

- 1) World Food Programme, 2018-Hunger Map, <https://www1.wfp.org/publications/2018-hunger-map>
- 2) United Nations, World Population Prospects: The 2017 Revision, <https://www.un.org/development/desa/publications/world-population-prospects-the-2017-revision.html>
- 3) Food and Agriculture Organization of the

- United Nations 2050: A third more mouths to feed <http://www.fao.org/news/story/en/item/35571/icode/>
- 4) 園池公毅, 最近の光合成研究の進展, 太陽エネルギー, **37** (5), 3-9 (2011).
- 5) 井上勲, 藻類 30 億年の自然史 藻類から見る生物進化・地球・環境 第2版, 339-352 (2009), 東海大学出版会, 秦野.
- 6) X-G. Zhu, S. P. Long, D. and R. Ort, What is the maximum efficiency with which photosynthesis can convert solar energy into biomass? *Current Opinion in Biotechnology*, **19**, 153-159 (2008).
- 7) C. L. Beadle, S. P. Long, Photosynthesis - is it limiting to biomass production? *Biomass*, **8**, 119-168 (1985).
- 8) K. J. McCree, The action spectrum, absorptance and quantum yield of photosynthesis in crop plants, *Agricultural Meteorology*, **9**, 191-216 (1972).
- 9) 園池公毅, 光合成の全体像, 杉浦美羽, 伊藤繁, 南後守編, 光合成のエネルギー変換と物質変換, 2-10 (2015), 化学同人, 京都.
- 10) K. Inada, Action spectra for photosynthesis in higher plants, **17**, 355-365 (1975).
- 11) 園池公毅, 光合成における光エネルギーの利用と散逸, *光学*, **43** (6), 265-271 (2014).
- 12) R. Emerson and C. M. Lewis, The dependence of the quantum yield of *Chlorella* photosynthesis on wave length of light, *American Journal of Botany*, **30** (3), 165-178 (1943).
- 13) 寺島一郎, 植物の生態, 97-98 (2013), 裳華房, 東京.
- 14) R. E. Blankenship, *Molecular mechanisms of photosynthesis*, 50 (2014), John Wiley & Sons, Chichester.
- 15) 西谷和彦, 島崎研一郎監訳 (L. Taiz, E. Zeiger, I. M. Møller and A. Murphy 編), テイツ/ザイガー 植物生理学・発生学, 原著第6版, 220-224 (2018), 講談社, 東京.
- 16) 河野優, 寺島一郎, 変動光に対する光合成電子伝達系の応答: PSIの光阻害と防御のメカニズム, *光合成研究*, **26** (2), 95-105 (2016).
- 17) 矢守航, 河野優, 寺島一郎, 環境制御された実験室とは異なる野外の光環境に対する光合成応答 - 変動する光環境に対する光合成応答, *生物の科学 遺伝*, **72** (3), 275-280 (2018).

- 18) S. Takahashi and N. Murata, How do environmental stresses accelerate photoinhibition? *Trends in Plant Science*, **13** (4), 178-182 (2008).
- 19) R. E. Blankenship, Molecular mechanisms of photosynthesis, 239-240 (2014), John Wiley & Sons, Chichester.
- 20) P. Müller, X.-P. Li and K. K. Niyogi, Non-photochemical quenching. A response to excess light energy, *Plant physiology*, **125**, 1558-1566 (2001).
- 21) R. Gross and B. Lepetit, Biodiversity of NPQ, *Journal of Plant Physiology*, **172**, 13-31 (2015).
- 22) P. Xu, L. Tian, M. Kloz and R. Croce, Molecular insights into zeaxanthin-dependent quenching in higher plants, *Scientific Reports*, 5:13679, DOI: 10.1038/srep13679.
- 23) C. Gerotto, C. Franchin, G. Arrigoni and T. Morosinotto, In vivo identification of photosystem II light harvesting complexes interacting with PHOTOSYSTEM II SUBUNIT S, *Plant physiology*, **168**, 1747-1761 (2015).
- 24) L. Dong, W. Tu, K. Liu, R. Sun, C. Liu, K Wang and C. Yang, The PsbS protein plays important roles in photosystem II supercomplex remodeling under elevated light conditions, *Journal of Plant Physiology*, **172**, 33-41 (2015).

著者略歴



野末雅之 (ノズエ マサユキ)

1980年3月 名古屋大学大学院農学研究科博士後期課程修了。農学博士。同年4月信州大学理学部生物学科助手、信州大学繊維学部助教授を経て教授。2011年4月～2017年3月 信州大学先進植物工場研究教育センター長。2018年3月定年退職。同年4月より現職。