

# 光合成生物である微細藻類を用いた CO<sub>2</sub> 利用技術の将来展望

Future perspectives in CO<sub>2</sub>-utilization technology with photosynthesis of microalgae

前田義昌\*

## 1. はじめに

「藻類」という言葉から何を思い浮かべるだろうか？ワカメやコンブ、テングサといった食品となる海藻を思い浮かべる方が多いのではないかと推察する。しかし生物学上、「藻類」という言葉は、酸素発生型の光合成を行う生物から陸上植物を除いた生物全てを表す総称であり、非常に幅広い系統の生物を含む。その中には、緑藻（イカダモやボルボックスなどが含まれる）、褐藻（ワカメやコンブなどが含まれる）、紅藻（テングサやスサビノリなどが含まれる）などの食卓や理科の教科書でお馴染みの藻類の他に、珪藻、ハプト藻、ユーグレナ藻、黄金色藻、渦鞭毛藻、真正眼点藻、シアノバクテリア（藍藻・ラン藻）など、一般的には耳慣れない生物群が存在する。その多くが、水中（海水や淡水の中）に生息するため、百花繚乱の陸上植物と比較して、我々の目に映る機会は少ないものの、地球環境の維持において重要な役割を果たしている。藻類の中でも、顕微鏡を用いないと観察することができない小型の藻類のことを「微細藻類」と呼び、ワカメやコンブ

などの大型藻類と区別している（図1）。なお、微細藻類と混同されやすい言葉に「植物プランクトン」という用語がある。しかし、プランクトンという用語は、浮遊生物（水流に逆らうほどの遊泳能力を持たない生物）を意味しており、ネクトン（マグロなどの遊泳生物）やベントス（サンゴなどの底生生物）と共に水中の生物の生活型を表す言葉である。プランクトンという用語の定義に、生物のサイズは含まれていない。そのため、微細藻類であることが、そのまま植物プランクトンであることを意味しない。例えば、珪藻という微細藻類の中には、浮遊した（プランクトニックな）生活型を持つ種も、底生の（ベントニックな）生活型を持つ種も存在するので注意を要する。

光合成によって増殖する微細藻類を人為的に培養し、食糧品や養殖飼料として利用する試みは、比較的古くから行われている。これに加え、近年の気候変動の抑制のための脱炭素化への取り組みの中で、微細藻類の光合成活性を利用して、CO<sub>2</sub> から様々な有用物質を生産する微細藻類産業への期待が高まっている。本稿では、多様な微細藻類の系統と、微細藻類が行う光合成、さらに、光合成により固定したCO<sub>2</sub> を材料として、微細藻類が生産する有用物質について、概説する。なお、様々な微細藻類の特徴や光合成の詳細な機能、微細藻類産業について、より詳細な解説を掲載した書籍については、「5. おわり」において紹介する。

## 2. 微細藻類の多様性

微細藻類の多様性を理解する上で欠かせない知識として、「細胞内共生説」がある。これは簡単に言えば、「進化の過程で真核生物は、細胞内に別の生

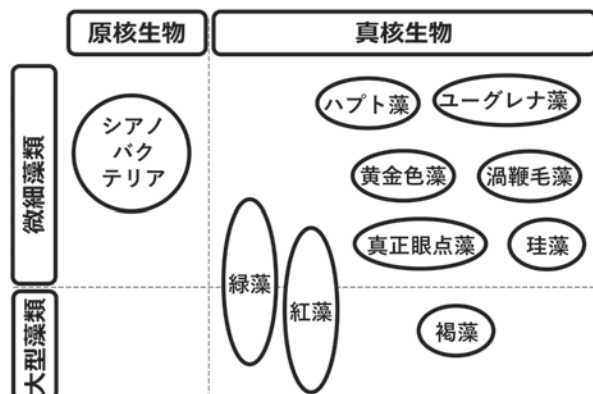


図1 主要な藻類の分類（おおまかな分類であり、例外はあり得る）

\*筑波大学 生命環境系 准教授

物の細胞を取り込んで共生させてきた」とする説である。真核生物とは、ヒトや陸上植物のように、細胞内に核（染色体を閉じ込めた構造体）を持つ生物である。上述の微細藻類で言えば、緑藻、褐藻、紅藻、珪藻、ハプト藻、ユーグレナ藻、黄金色藻、渦鞭毛藻、真正眼点藻は全て真核生物に分類される（図1）。一方、大腸菌のように、細胞内に核を持たない生物を原核生物と呼ぶ。シアノバクテリアは、原核生物の微細藻類である（図1）。このシアノバクテリアを、光合成を行わない真核生物が取り込み、緑藻や紅藻が生じたと考えられている。細胞内に取り込まれたシアノバクテリアは、様々な遺伝子を、宿主の真核生物の核に移動させていき、宿主細胞の小器官になり果てた。これが、現在は葉緑体と呼ばれる光合成を司るオルガネラ（細胞内小器官）である。この過程を一次共生と呼ぶ。さらに、一次共生の結果生じた緑藻や紅藻を、また別の真核生物が取り込んだ（二次共生）結果、ユーグレナ藻（緑藻取り込み）、珪藻、褐藻、黄金色藻、真正眼点藻、ハプト藻、渦鞭毛藻（紅藻取り込み）など多様な微細藻類が誕生した。この上、渦鞭毛藻の一部の種は、二次共生生物である珪藻やハプト藻を取り込んだ三次共生により生じたと考えられている。このように、マトリョーシカのように細胞が入れ子になって複雑な細胞構造が形成され、その入れ子のパターンのバリエーションにより、多様な微細藻類が存在する（図2）。

### 3. 光合成とCO<sub>2</sub>固定

光合成は多種多様な藻類が共通して持つ最も大きな特徴である。そして、微細藻類がCO<sub>2</sub>利用技術のプラットフォームとなり得る理由も、光合成を行えるためである。光合成とは読んで字のごとく、「光」エネルギーを利用して、生体有機化合物を「合成」することである。下記の化学式（もしくはその派生

型）で光合成を丸暗記した方も多岐かもしれない。



しかし、(式1)は光合成というエネルギーの変換と生体有機化合物の合成を伴うドラマチックな生体反応（図3）を、無味乾燥な化学式で至極単純化したに過ぎない。生物を構成する有機化合物（糖・脂質・タンパク質・核酸など）を生合成するためには、当然、化学エネルギーを必要とする。また、それらの高分子をCO<sub>2</sub>という低分子から組み立てる反応は還元反応であるため、還元剤（還元力）が必要となる。光合成は、光エネルギーを利用して化学エネルギーと還元力を生み出し、それらを用いて生体有機化合物を合成する反応に他ならない。

化学エネルギーと還元力を生み出すのに大きな役割を果たすのが水（H<sub>2</sub>O）である。葉緑体に含まれる光合成色素であるクロロフィルは光エネルギーを吸収し、電子を放出する。電子を放出したクロロフィルに、新たに電子を供給するために、光化学系IIという巨大タンパク質複合体のマンガングラスタという部分が、水を分解し、酸素とプロトン（H<sup>+</sup>）と電子を取り出す。取り出された電子により、光化学系II内のクロロフィルが還元され、再度、光を受けて電子を放出できるようになる。光化学系IIのクロロフィルから放出された電子は、いくつかの酸化還元物質やタンパク質（光化学系Iなど）を経て、最終的にNADP<sup>+</sup>という分子に渡され、NADPHという分子ができる。NADPHは、CO<sub>2</sub>から生体有機化合物を生合成する際の還元力を提供する分子である。一方、水の分解で取り出されたプロトンも有効活用される。水の分解によるプロトンの

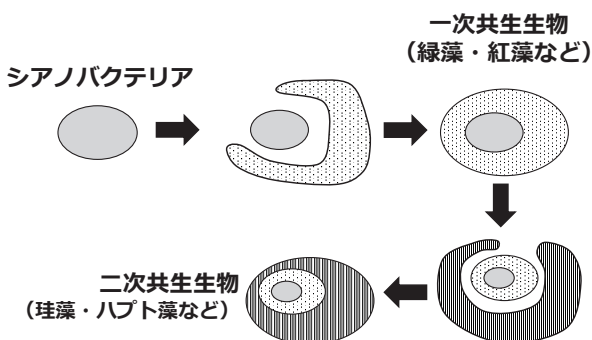


図2 光合成を行う藻類の細胞が他の細胞に取り込まれること（細胞内共生）により、多様な微細藻類が生じる。

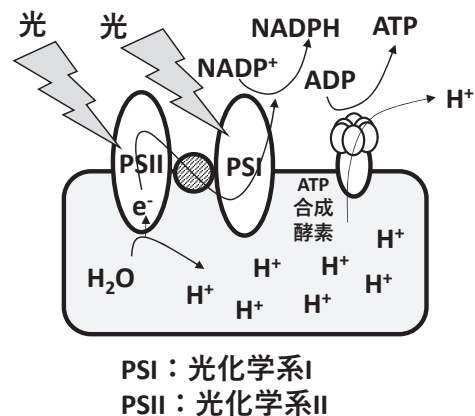


図3 光合成における水分解、クロロフィルの光電荷分離、電子伝達、NADPH合成、プロトン勾配を駆動力とするATP合成の概略図

取り出しは、葉緑体の膜（チラコイド膜）でできた袋の中（ルーメン）で起こる。また、クロロフィルから放出された電子が伝達されていく過程でも、プロトンはこの袋の中に入れられる。その結果、チラコイド膜でできた袋の内外でプロトン濃度に差ができる（内部でプロトン濃度が高くなる）。このプロトン濃度の差（プロトン勾配）こそ、全ての生物が共通化学エネルギー通貨として用いる ATP をつくる原動力である。チラコイド膜に埋まった ATP 合成酵素が、プロトン勾配を駆動力として回転し、ATP が生合成される。このようにしてできた ATP も、各種、生体有機化合物の生合成経路において利用される。

上述のように、光エネルギーを化学エネルギーに変換する光化学系では非常に多くのタンパク質複合体が活躍する。これらのタンパク質複合体の組み合わせも、微細藻類の種類によって異なっている。近年、珪藻の光化学系 II の立体構造が岡山大学の長尾遼らのグループによって解明されたが、同じ珪藻の中ですら異なる部分があった<sup>12)</sup>。このように、微細藻類の光合成と一言で言っても、微細藻類の種類によって千差万別であり、その性能は異なっていることに留意する必要がある。

さて、光化学系により有機化合物を生合成するためのエネルギーを獲得するところまでを概説したが、有機化合物となる CO<sub>2</sub> を、微細藻類はどのように獲得するのであろうか？陸上植物は、生体有機化合物の原料となる CO<sub>2</sub> を空気中から取り込むが、水中に生息する微細藻類は、水中に溶存した無機炭素（CO<sub>2</sub> や HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>）を取り込む必要がある。CO<sub>2</sub> は細胞を包む脂質膜（細胞膜）を容易に通過して細胞内に取り込まれる（ただし、細胞外にも容易に漏れ出る）が、イオンである HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> は、細胞膜をほとんど通過しない。典型的な海洋の pH では、ほとんどの無機炭素は HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> であり、CO<sub>2</sub> が不足しているため、積極的に無機炭素を取り込み、葉緑体内の適切な箇所で CO<sub>2</sub> へと変換するための機構が必要である。関西学院大学の松田祐介らは、珪藻の細胞膜で HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> を輸送する輸送体を特定した<sup>3)</sup>。さらに、細胞内に取り込まれた HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> を葉緑体の内部まで効率的に運び込む仕組みの一端を解明している<sup>4)</sup>。上述の通り、微細藻類の細胞は入れ子構造をしており、細胞膜だけでなく、何枚もの脂質膜で区切られている。その一つ一つの脂質膜を通過するためには、輸送体による HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 輸送だけでなく、容易に脂質膜を通過できない HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> と容易に通過できる CO<sub>2</sub>

の変換も重要となる。この HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> / CO<sub>2</sub> の可逆的変換を担う酵素を炭酸脱水酵素（カーボニックアンハイドレーズ：CA）と呼ぶ。CA には複数のサブタイプが存在し、CO<sub>2</sub> の HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> への変換により、無機炭素を特定の膜で囲まれた区画から漏れ出さないようにしたり、HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 輸送体に HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> を渡したりする。逆に、HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> の CO<sub>2</sub> への変換により、自然拡散による無機炭素の膜間輸送を促したり、CO<sub>2</sub> の形態からでしか無機炭素固定ができないリブローズ 2 リン酸カルボキシル基転移酵素 / 酸素添加酵素（ルビスコ：RubisCO）に CO<sub>2</sub> を渡したりする役割を果たす。CO<sub>2</sub> + H<sub>2</sub>O ⇌ H<sup>+</sup> + HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> の平衡がどちらに傾くかは、その細胞区画の pH に依存する。例えば、プロトンが蓄積したチラコイド膜内は酸性であり、輸送された HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> は CA によって CO<sub>2</sub> へと変換され、RubisCO へと供給される。一方、ストロマと呼ばれる葉緑体内空間は、弱アルカリ性であるため、ストロマ局在の CA は、固定しきれず漏れ出した CO<sub>2</sub> を HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> へと戻し、無機炭素を葉緑体包膜から漏れ出ないように留めておく働きを持つと考えられる。すなわち、CA は無機炭素の形態変化を可逆的に触媒することにより、複雑な膜構造を持つ細胞内で無機炭素の交通整理をし、RubisCO 近傍の CO<sub>2</sub> 濃度を効率的に上昇させることに一役買っていることになる。このようにして細胞外から輸送された無機炭素を CO<sub>2</sub> の形態で受け取った RubisCO が、五炭糖リン酸であるリブローズ 1,5-ビスリン酸と結合させる。ガス分子である CO<sub>2</sub> を有機化合物に結び付けるので炭素固定と呼ぶ。この後、有名なカルビン回路の中に入り、ATP や NADPH を消費しながら様々な分子に変換される。その過程で糖が生産されると共に、リブローズ 1,5-ビスリン酸が再生され、再びカルビン回路は回るようになる。このようにして固定された炭素は、さらに様々な代謝経路を経て、脂質、タンパク質、核酸など、基本的な生体有機化合物に変換されてゆく。これが、ごく簡略化した光合成と炭素固定、およびそれらを起点とした光合成生物の有機化合物生合成過程の概略となる。

#### 4. 微細藻類による有用物質生産

我が国での微細藻類の生産研究の歴史は、第 2 次世界大戦後の食糧難の解決策として、東京大学の田宮博らがクロレラ（*Chlorella* 属の真核微細藻類）の光合成研究、およびその研究を発展させた屋外大量培養研究を行ったことに端を発している<sup>5)</sup>。田宮

門下からは宮地重遠（東京大学）や三井旭（マイアミ大学）といった微細藻類の生理学、生物工学研究の黎明期を支えた研究者が多数輩出されている。田宮博らの研究成果の一部は、クロレラ工業株式会社（創業1964年）によって事業化され、現在に至るまで継承されている。また、シアノバクテリア（原核生物）である *Arthrospira* (*Spirulina*) *plantensis*（スピルリナ）も1960年代に食糧源として日本に紹介され、1970年代からDIC株式会社（旧大日本インキ化学工業）が培養研究を開始している。このように、微細藻類ビジネスの勃興は決して最近の事ではなく、半世紀以上の歴史を持つ。水前寺のりやイシクラゲ（いずれもシアノバクテリア）のように、一部の微細藻類を人間が食べてきた歴史（食経験）があるため、食糧品・サプリメントとして微細藻類の応用が開始されたのは自然な流れと言える。

一方で、近年の微細藻類産業は、食糧品としての利用だけでなく、様々な有用物質の生産ホストとして微細藻類を利用していることが特徴である（図4）。例えば、株式会社ユーグレナはユーグレナ藻を原料とした食品・化粧品などを展開すると共に、バイオジェット燃料の供給を目指している。航空業界が排出するCO<sub>2</sub>は、全世界の排出量の約2%に相当すると考えられており、持続可能な代替燃料（Sustainable Aviation Fuel：SAF）の混合義務化の取り組みが始まっている。微細藻類が光合成により固定した炭素からなる脂質を、ジェット燃料の原料とすることで、CO<sub>2</sub>排出量をキャンセルすることが期待される。既に株式会社ユーグレナでは、国際規格に適合した燃料の製造に成功しており、更なる発展が期待される。藻類由来のバイオジェット燃料生産に取り組む企業は他にもあり、電源開発株式会社（J-Power）は、脂質を高蓄積する珪藻をホストとし

て用いたバイオジェット燃料生産を目指しており、年間を通じた大量培養・脂質生産の実証に成功している。微細藻類によるSAFの生産は社会的意義があり、注目度も高い。しかし、微細藻類によるSAF生産だけを事業とする専門企業を筆者は知らない。多くの微細藻類関連企業は、抗酸化活性を有する色素（アスタキサンチンやフコキサンチンなど）や、養殖魚飼料添加物やサプリメントとなるオメガ3脂肪酸（エイコサペンタエン酸（EPA）やドコサヘキサエン酸（DHA）など）といった高付加価値物質を主力製品として扱っている。東京大学発ベンチャーである株式会社アルガルバイオは、重イオンビームを照射して微細藻類のDNAに変異を導入し、高機能を示す細胞をハイスループットにスクリーニングする技術を有している。また、微細藻類の培養方法の研究も行っており、多様な色素組成を示すクロレラを開発している。筑波大学発ベンチャー株式会社 MoBiol 藻類研究所・Mobiol テクノロジー株式会社では、緑藻 *Botryococcus braunii*（ボトリオコッカス）に特有の炭化水素であるボトリオコクセンを高保湿オイルとして配合した美容液ジェルなどを販売・製造している。また、パームオイル生産工程で生じる廃液から微細藻類を介してオメガ3脂肪酸であるDHAを生産する取り組みを行っている。別種の本業を持ちつつ、新規事業として微細藻類ビジネスに参画する企業もある。フィルム事業を本業とするパナック株式会社は、クロレラに近い *Parachlorella kessleri*（パラクロレラ）が生産する多糖類や、珪藻 *Chaetoceros calcitrans*（キートセロス）が生産する色素を原料とした製品を上市している。これまで挙げた企業は、我が国における微細藻類を扱う企業のごく一部であるが、それぞれに微細藻類関連製品を製造するノウハウを有している。一



図4 微細藻類を用いた有用物質生産

方で、微細藻類の培養・育種・有用株スクリーニングに関するノウハウは、発酵産業で使用される一般的な微生物の取り扱い方法ほど広く知られているものではない。明治大学発ベンチャーである株式会社シアノロジーは、微細藻類研究のノウハウのコンサルティングや特殊な培養用ガラス機器の販売を手掛け、企業の微細藻類事業の立ち上げを支援している。海外に目を向けると、イスラエルの Algatech Ltd. は、アスタキサンチンを高蓄積する *Haematococcus pluvialis* (ヘマトコッカス) をチューブ型バイオリアクターで大量生産している。米国ハワイ州の Cyanotech Co. は、同じくヘマトコッカスをレースウェイ型バイオリアクターでオープン培養（大気に培養液が接触する形での培養）している。平坦で広大な土地を確保できる国では、大規模な微細藻類培養施設を建設しやすい。そのため、海外微細藻類関連企業の培養スケールは、日本国内の企業と比べて大きい場合が多い。しかし、そのすべてが順調に成長しているとは限らない。筆者は2018年にこれらの微細藻類関連企業などをまとめた総説論文<sup>6)</sup>を出版したが、そこで取り上げた企業の中には、既に活動していない企業も存在する。

このように、微細藻類関連企業の中で栄枯盛衰がありつつも、それぞれが理念を掲げながら活動している。現段階ではカーボンニュートラルに大きく貢献する規模ではないものの、CO<sub>2</sub>を再資源化して、低コストに有用物質を生産する不断の努力がささげられている。また、微細藻類の培養に必要な窒素やリンを様々な種類の排水から取り入れることで、低コスト化と環境浄化を同時に達成する試みもなされている。今後、これらの企業による取り組みが官学の取り組みと結びつきながら、更なる発展を遂げることを期待したい。

## 5. おわりに

本稿では「微細藻類・光合成とは何か」から解説し、微細藻類による有用物質生産の取り組みについて概説した。微細藻類には多種多様な生物が含まれ、筆者のような浅学の徒がその分類・生理・応用の全てを網羅することは不可能である。そこで本稿の最後に、微細藻類についてより詳細な解説を求める読者にいくつかの書籍・雑誌を紹介したい。

「藻類30億年の自然史 藻類からみる生物進化・地球・環境」井上 勲 著（東海大学出版会）：微細藻類研

究の第一人者による、広範な微細藻類に関する知見を網羅した書籍。

「藻類 生命進化と地球環境を支えてきた奇妙な生き物」ルース・カッシング著／井上 勲 訳（築地書館）：微細藻類の基礎的知見だけでなく、産業や環境との関わりが記載された洋書の和訳書籍。

「光合成と呼吸 30 講」大森 正之 著（朝倉書店）：光合成と呼吸について、豊富な図解で解説した書籍。

「藻類培養技術 ～屋内外大量生産・各種処理評価／トラブル対応・商業化に向けた取り組み」（株式会社情報機構）：微細藻類の産業化に必要な大量培養技術について、実際に生産現場に携わる研究者がノウハウを解説した書籍。

「バイオエネルギー再燃」植田充美 監修（株式会社シーエムシー出版）：微細藻類エネルギーに限らず、バイオエネルギーの最前線を総括した書籍。

「生物の科学 遺伝 2022 年 11 月発刊 Vol. 76, No. 6 <特集>藻類バイオ：微細藻類の魅力と実力」：微細藻類バイオテクノロジーを身近に感じることができる、雑誌の特集号。

本稿が、光合成生物である微細藻類による炭素の再資源化と有用物質生産への興味の最初の入り口の一つとなれば幸いである。

## 参考文献

- 1) *Nat Plants* (2019) **5** (8), 890-901
- 2) *Nat Commun* (2022) **13** (1), 1764
- 3) *Proc Natl Acad Sci U S A* (2013) **110** (5), 1767-1772
- 4) *Proc Natl Acad Sci U S A* (2016) **113** (35), 9828-33
- 5) *Annu Rev Plant Physiol* (1957) **8**, 309-334
- 6) *Curr Opin Biotechnol* (2018) **50**, 111-120

## 著者略歴



前田義昌（まえだ まさあき）

2010年3月 東京農工大学大学院工学府生命工学専攻修了後、ニューヨーク市立大学ハンター校、東京農工大学を経て、2022年2月より現職。専門は生物工学。博士（工学）