

光合成微生物は資源・エネルギー分野で人類に貢献できるか？ —生産性を規定する諸要因の分析—

名古屋大学大学院 生命農学研究科

小俣 達男^{*}、藤田 祐一、前田 真一

1. はじめに

化石燃料の大量消費による大気CO₂濃度の上昇を軽減するため、再生可能エネルギーの導入が進められている。微細藻類やラン藻（シアノバクテリア）を用いたバイオ燃料やバイオマスの生産も、その一翼を担うものとして注目されており、ベンチャー企業の活動や大型研究費の配分などの情報を耳にする機会も増えている。しかし、主に基礎研究の世界で活動している大半の光合成研究者にとって、エネルギー関連の応用研究と自分たちの研究の接点を見つけることは容易ではない。一部で喧伝されているように「数年以内に実用化できる見通し」なら「今更自分たちの出番でもなかろう」と感じるのも無理はない。それでいて、バイオ燃料が近い将来に燃料の主役になると信じる研究者は少ない。社会の要請・期待と基礎研究の間のギャップを知るがため、応用研究をどう位置づけるべきか、あるいは応用研究に対して自分がどのように貢献できるのか把握できない、というのが偽らざる感想であろう。本稿はこのような状況を改善するため、光合成微生物の資源・エネルギー源としての利用をめぐる問題点を整理し、各研究者が自分の研究と応用研究との距離を把握し、自ら貢献可能な領域を見定めることを助けるべく執筆したものである。

2. バイオエネルギー研究の歴史の変遷

微細藻類やラン藻が高い光合成活性を示すことから、食糧あるいはエネルギー源としての活用の可能性が古くから検討されてきた。光合成微生物由来のバイオマスあるいはバイオエネルギーへの期待は石油資源の枯渇の不安の増減とともに変動し、研究も盛衰を繰り返してきた。1980年代から1990年代にかけては「年平均で1日1 m²あたり乾物生産量 50 g」(50 gDW m⁻²

day⁻¹)が採算ラインとされていた。この数値を達成可能とする報告もあったが、それらは最適条件下での実験に基づく推計であったため、野外では実現困難な数値と判断されることとなり、研究は衰退した。その後のバイオエネルギー研究は植物バイオエタノールへと中心が移り、バイオエタノールの実用化と穀物市場への影響が話題になったのはつい先日のことである。その後、バイオエタノールと食糧資源との競合の問題から再び光合成微生物に注目が戻ることになった。以前に比べて、原油価格が上昇していることが追い風となって、15~20 gDW m⁻² day⁻¹ 程度を数値目標として研究が行われている。藻体の90%が水であると仮定し、深さ20cmの培養池を用いるとすると、20 gDW m⁻² day⁻¹ は1日1畝あたり0.1 gDW (湿重量で約1 g) の藻体生産に相当する。ラン藻や微細藻類の光合成速度から考えると、現実的なところに採算ラインが下がってきたと言えよう。

3. 培養技術上の基本的問題

石油との価格比較によって論じられることの多い「採算性」であるが、より本質的な指標として、「獲得されるエネルギー量」を「投入エネルギー」で割った比を考慮する必要がある。上述の条件で20 gDW m⁻² day⁻¹ という数値が達成できた場合、この乾燥重量がすべてデンプンであったと仮定しよう。デンプンの燃焼熱が17.4 kJ/gなので獲得されるエネルギー量は1日1リットル当たり1.74 kJである。一方、培養槽のような施設・装置類を除外すると、投入エネルギーの中で大きな割合を占めるのは、培地調製と藻体の回収にかかるエネルギーコストである。実験室では遠心分離によって細胞を回収することが多いが、この過程にはどのくらいのエネルギーが必要だろうか。電流計を見な

^{*} 連絡先 E-mail: omata@agr.nagoya-u.ac.jp

がら操作した昔の遠心分離機と異なり、現在の遠心分離機では消費エネルギーを実測できないので、簡単な概算を試みよう。1 kg の質点が半径 10 cm で 3000 rpm の速度で回転している時、その質点の線速度から運動エネルギーを概算すると 0.49 kJ となる。ローターの重さを考慮すれば最低でもこの2倍、モーターの効率等を考慮すれば、折角獲得したエネルギーの大半は使われてしまうことになる。さらに実験室では無菌培養を維持するため、オートクレーブ（高圧蒸気滅菌）によって培地の滅菌処理を行うのが普通であるが、室温にある1リットルの培地の温度を100°C上昇させるのに必要なエネルギーは100 kcalすなわち418 kJにもなる。このことから、光合成微生物をエネルギー資源として活用するためには、無菌操作と遠心分離操作を避けることが必須であることがわかる。

4. エネルギー収支から見た商業的な藻類培養の位置づけ

我々が実験室で行っている小規模な培養とは比較にならないほどの大規模な藻類の商業的生産が実際に行われている。主なものはスピルリナ、クロレラ、ドナリエラ、ヘマトコッカスの4種類であり、スピルリナがラン藻であるのを除けば他はすべて緑藻である。これらの大量培養の技術的詳細は不明の点も多いが、メッシュで集菌できるスピルリナ以外は細胞の回収のために遠心操作を必要とする。次に無菌性については、高pH条件で増殖するスピルリナや高塩濃度条件で増殖するドナリエラの場合には、他の生物が増殖しにくいいため、無菌操作は必須ではない。しかし、他の2種では解放系で高純度の培養を維持することは困難で、無菌培養した細胞を屋外の培養槽に接種して大量培養を行っている。以上のことから、商業的な大量培養系の中でエネルギー収支の点で最も優れているのがスピルリナであることがわかる。

しかし、実際にはスピルリナですら獲得エネルギーが投入エネルギーを上回っているかどうかは疑問である。それは、培養に必要な培地成分のコストを計算してみるとわかる。特に炭素の次に必要量の多い窒素のコストが問題である。ラン藻の窒素含有量は炭素の数分の1程度と高い。ラン藻の中には空気中の N_2 を窒素源として用いる能力をもつものもあるが、スピルリナは N_2 固定能力をもたないので、アンモニアのような窒素化合物を与えねばならない。アンモニアはハー

バー・ボッシュ法によって N_2 から生産されるが、これは化石燃料を用いる工業的生産法であり、約40 kJ/gNのエネルギーが消費される^{1,2)}。上述の計算例で乾燥重量の10%が窒素だと仮定すれば、1.74 kJのエネルギーを獲得するために窒素肥料として0.4 kJのエネルギーを投入していることになる。窒素肥料は金銭的にも高コストである（後述）。現状では投入エネルギーを獲得エネルギーを上回るような大量培養系は存在しないと考えて良い。

エネルギー収支が赤字であっても、上述4種の藻類の大量培養は産業として成立している。4種の藻類のうち、スピルリナとクロレラは細胞破砕物や抽出物が錠剤の形で販売されている。ドナリエラとヘマトコッカスはカロテノイドが有用成分として抽出、利用されている。これらは健康食品としての利用であり、高付加価値商品として高価で販売される。経済的収支が赤字であれば、資源・エネルギーとしての収支が赤字であっても問題はない。窒素のコストが高いことを生産コスト上の問題として指摘したが、実は、窒素を多く含むことが健康食品としてのスピルリナやクロレラの商品価値を高めている。資源・エネルギー的価値と経済的価値の違いを理解しておくことが重要である。

5. 光合成微生物の弱点は何か？

光合成微生物は光合成能力が高く、増殖が速いのは事実である。最短では2時間の世代時間で増殖するものもあり、世代時間4時間、日照時間が12時間としても、1日当たりで数倍程度のバイオマス増加を期待できる。我々はこの事実を根拠にして藻類の高等植物に対する優位性を論じてきた。しかしそれならば、植物性バイオエタノールが既に実用化されたのに、藻類を材料とするエネルギー資源が実用化されていないのはなぜか？アメリカのように農業への化石エネルギー投入の大きい国でさえ、トウモロコシを原料としたバイオエタノール生産では、獲得エネルギーと投資エネルギーの比は1.3であり、エネルギー収支上は赤字とされている³⁾。藻類由来のバイオ燃料はこのレベルに達していない。この事実の陰には高等植物の微細藻類やラン藻に対する優位性、見方を変えれば「光合成微生物の弱点」が隠されている。これらの弱点を理解し、ひとつずつ問題を解決してゆくことが、光合成微生物から資源・エネルギー的価値を引き出すために重要であるので、以下に順次検討したい。

5-1. 他生物の影響

植物は病原菌の侵入や繁殖を妨げたり、ウイルスの拡散を抑止する機構をもっており、種子を殺菌することはあっても生育期間を通じて無菌性を気にする必要はない。病害や虫害を防ぐための措置をとることはあるが、遺伝子組換えによる省エネルギー的な防除法も実用化されている。さらに除草剤耐性の遺伝子組換え植物を利用することによって、雑草の影響を効果的に排除することに成功しており、生産過程への投入エネルギーの削減が確実に進みつつある。これに対して藻類やラン藻の培養では無菌操作が重要であることは上記3.で述べたとおりである。長い歴史の中で病原菌やウイルスの挙動が研究され、対策が講じられてきた植物とは異なり、光合成微生物に及ぼす「コンタミ」の本質的影響についての情報は少なく、効果的対策も立てにくい。幸いなことに、既に述べた好アルカリ性の *Spirulina (Arthrospira)* 属のラン藻や好塩性緑藻 *Dunaliella salina* 以外にも酸性pH領域で増殖する軽油産生緑藻 *Pseudochoricystis ellipsoidea* や好熱性のラン藻など、他の生物の増殖しにくい環境で優先的に増殖する種があるので、これらの性質を利用して無菌操作を避けることが重要である。

5-2. バイオマスあるいは有用生産物の回収コスト

次にバイオマスや有用産物の回収について考えてみよう。耕作地からの植物の収穫は比較的容易である。果実、種子、塊茎、塊根のように有用物質が濃縮・集積されている部位のみを簡便に集められることも多い。植物には、光合成の場である葉から貯蔵器官へと光合成産物を輸送して集積する性質があり、この性質が大いに役立っているのである。これに対して光合成微生物は光合成の産物をまず細胞分裂のために用いる。増殖した細胞の回収には3.でも述べたように遠心操作を必要とする場合が多い。この点について、唯一実用的な回収方法があるのがスピルリナである。スピルリナは細胞が大きく、螺旋状の形態をもっている。この2点が細胞の回収の容易さと関係があることは間違いないが、この性質を他の光合成微生物に賦与するにはどのようにしたらよいかは、未解明である。最近 *Spirulina (Arthrospira) platensis* のゲノム配列が決定されたが、この中から関連情報が得られるかどうか注目したい⁴⁾。

バイオマスの回収の困難さを回避する有効な方法は、有用生産物を細胞から放出させ、バイオマスから分離して回収することである。有用生産物として水素ガス⁵⁻⁷⁾やエチレン^{8,9)}のような気体の生産を目指す研究はその典型的なものである。油脂生産を目的とする研究においても、細胞から生産物を分離させる方向で研究が進められている¹⁰⁾。さらに光合成の生産力をなるべく有用物質の生産に振り向け、細胞数の増加を抑えることができれば、バイオマス回収のコストだけでなく、窒素源のコストも低減できるであろう(5-3参照)。N₂固定能力をもつラン藻を用いれば、窒素源のコストを考える必要もなくなる。窒素固定ラン藻を用い、窒素固定酵素の反応を利用して水素ガス生産を行う構想^{6,7)}はエネルギー的に理にかなったものである。窒素固定ラン藻に遺伝子操作を施して他の有用物質の生産能力を賦与すれば、同様の原理で窒素源のコストの問題を解決することが可能である。

5-3. 高い窒素含有量

動物と植物を比べた場合、動物のC/N比は約6で草本植物の20~40に比べて顕著に低い^{11,12)}。これは植物が炭水化物を主成分とするのに対して動物はタンパク質が主成分で窒素含有量が高いためである。前述のように、微細藻類やラン藻も窒素含有量が高く「動物的」である。研究に広く用いられるラン藻 *Synechococcus elongatus* や *Synechocystis* sp. PCC 6803 ではC/N比は5~6程度である。海産性微細藻類のC/N比は一様に約7であることが知られている¹³⁾。淡水性緑藻のC/N比の幅は広く、5から15くらいに分布している^{14,15)}。植物と同じように光合成微生物の培養には窒素肥料が必要である。窒素肥料は化石燃料を用いて生産されるため、その価格は原油価格の上昇に伴って上昇し、農業のコスト増大の原因となっている¹⁶⁾。窒素含量の高い光合成微生物では問題はさらに深刻である。現在のバイオ燃料の目標は石油系燃料と競合できる生産コストを実現することなので、仮にC/N = 15のバイオマスを得て、Cの50%を炭化水素として回収し、その生産コストが軽油と同等だったとしよう。2009年10月の軽油の卸売価格(軽油引取税を含まない)は約54円/ℓであった¹⁷⁾。軽油の炭素含有量は0.72 kgC/ℓなので、炭素当たり価格は75円/kgCとなる。同年同月の尿素(窒素含有量46%)の輸入価格は30円/kgで、窒素あたりにすると65円/kgNであった¹⁸⁾。そこ

で、1kgC分の油の生産にはその重さの7.5分の1に相当する8.7円分の窒素が必要と概算される。この場合には生産コストの12%が窒素肥料代となる。ちなみに、同年同月における尿素の農家への販売価格は81.2円/kgだったので¹⁸⁾、この価格で尿素を購入していたら1kg分のバイオ燃料の生産に必要な尿素代は23.5円、すなわち目標とする生産コストの30%にも達する。少ない窒素で多くのCO₂を固定する高等植物の方が有利であると言わざるを得ない。

窒素源の負担を減らす第一の方策は、工業的窒素固定以外の方法で窒素を獲得することである。これには前述の窒素(N₂)固定ラン藻の利用以外に廃棄物中の窒素を利用する方法がある。廃棄物としては、排水中の窒素と排煙中のNO_x¹⁹⁾とがある。火力発電所等から放出されるNO_x量はCO₂量に比べれば少ないが、絶対的には大きな数量である。排煙を用いた藻類大量培養に成功している企業もあり²⁰⁾、有望なアプローチと言える。窒素源の負担を減らす第二の方策は、有用生産物を細胞から放出させることにより、有用物質の生産過程を多量の窒素を必要とする細胞分裂から切り離すことである。細胞分裂を抑制した状態で生産物を培養系から回収しつつ生産を継続できれば、窒素コストを大幅に低減することができる。

5-4. 光の利用効率

エネルギー源である光の効率的な利用は、光合成生物の生産性に決定的な影響を及ぼす。植物は光環境の違いや変動に対して多様な適応機構を編み出してきた。一つの植物個体を見ても、光吸収効率を最適化するような葉序を形成し、陽葉と陰葉を造り分け、必要なら葉を動かし(調位運動)、細胞内の葉緑体を移動させて(光定位運動)光の有効活用を行っている。このような空間的な秩序の形成と活用は微生物には不可能である。光合成微生物は細菌と同じように対数増殖期をもち、その間は急速に増殖するが、その期間は短い。細菌の場合には栄養物資の欠乏によって対数増殖期が終わるが、光合成微生物の場合には自身による光吸収のために培養液内の光強度が低下するために対数増殖期が終わる。この時、個々の細胞は十分な光を獲得しようとして光合成色素の合成量を増やす。その結果、培養液内部にはますます光が入りにくくなり増殖率が低下する。全体としての秩序を持たず、個々の細胞が利己的にふるまう藻類の弱点がここに現れている。

これを防ぐため、光エネルギーの吸収に関わる色素の量を減らすことが試みられている。細胞当たりの色素量の減少により、全体としての生産性が向上したという報告²¹⁻²³⁾と、効果がなかったとする報告²⁴⁾があるが、この点はさらに実験的検証を進めるべき点だと私達は考えている。

5-5. 微細藻類の弱点の原因は「空間的秩序の欠如」

以上のような光合成微生物の弱点の原因を一言で言えば「空間的秩序の欠如」である。植物個体は外界と内部を区別する境界をつくって病原菌の侵入に抵抗し、光合成器官である葉から貯蔵器官へと光合成産物を輸送・集積する。そのためには相応のエネルギーが必要であり、養水分を吸収・配分し、生産物を輸送するための経路もつくらなければならない。そのため、植物の生長は細胞分裂のみに専念する微細藻類やラン藻の場合に比べて遅くならざるを得ない。しかし、植物が形成する空間的構造は、植物の栽培と有用成分の回収を容易なものとして大きなエネルギー上のメリットを与える。これにより、「高い光合成能力と速い増殖」という微細光合成生物のメリットが相殺されていると考えることができる。

6. 2つの異なるアプローチ

光合成微生物を資源あるいはエネルギー源として利用しようとする研究は、特定の有用物質の生産を目的とするものとバイオマス生産を目的とするものに大別して考えるべきである。いずれの場合も、目的達成のためには前項で取り上げた諸問題を解決することが重要であるが、目的に応じて問題の優先順位は異なっているからである。無菌操作の回避は何にも増して重要な共通課題ではあるが、他の諸点については目的に応じて異なるアプローチを考えるべきであろう。特定の有用物質の生産を目指す場合には生産物の細胞外への放出が重要課題である。有用物質の生産とバイオマス増加を切り離すことにより、バイオマスあたりの生産物量を飛躍的に増加できる可能性がある。結果としてバイオマスの回収コストや窒素のコストを相対的に小さくすることも期待できる。一方、バイオマス全体を利用しようとする場合には、細胞の回収コストと窒素コストの低減が重要である。ただし、肥料、飼料、あるいは食糧としての利用では、窒素含有量の低下を目指すのではなく、窒素固定能力の利用を図ることが有望

である。さらに肥料や飼料の場合には細胞の回収そのものを不要とするアプローチもあり得る。これはアカウキクサ (*Azolla*属の水生シダ植物と窒素固定ラン藻 *Anabaena azollae*の共生体)の水田への緑肥としての導入やアイガモ農法における利用において実績が証明されている方法である^{25,26)}。

今後、遺伝子操作技術をはじめとする最先端技術が藻類やラン藻の「品種改良」のために用いられるであろう。しかし、実際の藻類利用の現場ではアカウキクサの例のようにむしろ「ローテク」の利用形態が有効である場合もあることを覚えておくべきである。

7. 希望と困難を象徴する研究例

最近、ラン藻 *Synechocystis* sp. PCC6803を用いた脂肪酸の大量合成法の論文が発表されて注目された¹⁰⁾。これは、脂肪酸合成中間体であるアシルACPを分解する大腸菌や植物由来の複数のチオエステラーゼの遺伝子を導入して発現させ、生じた脂肪酸を細胞外に放出させることに成功したという報告である。上記の遺伝子操作に加えてアシルACP合成酵素の遺伝子を破壊し、アセチルCoAカルボキシラーゼの遺伝子を過剰発現させ、細胞表層のS層とペプチドグリカンの生合成に関わる遺伝子を破壊することによって、脂肪酸の放出量を増やし、その生産量は1日当たり最大0.13 g 脂肪酸/湿にも達したという¹⁰⁾。この値は2項で述べた採算ラインをクリアしており、さらに細胞外に放出された脂肪酸が培地表面に浮遊して容易に回収できるという点で画期的であった。ところが、この論文は、7月初めに取り下げられてしまった。4名の著者のうち2名が実験結果に同意しなかったことが理由であるが、どうやら生産量に再現性がなかったらしい。研究者の勇み足の感がある事例であるが、それでも、代謝工学的手法によってラン藻に遊離の脂肪酸を合成させている点、脂肪酸を細胞外に排出させて回収しやすい状態を実現している点、誰でも入手できる一般的な藻種を利用している点で、重要な研究例であると私達は考える。また、もし再現性に問題があったとすると、脂肪酸生産のために導入した遺伝子が安定に保持されなかった可能性がある。外部から導入した有用遺伝子の不安定性は、*Synechococcus elongatus* PCC7942にバクテリアの遺伝子を導入したエチレン生産の系で既に報告されている⁹⁾。光合成産物を有用物質の生産へと振り向けるタイプの「品種改良」は、光合成微生物に

としては増殖を妨げる「有害な変異」であり、導入した遺伝子が二次的変異によって不活性化した場合、そのような不活性型遺伝子をもつ株の優先的増殖が起こるのであろう。この点も微生物ならではの問題である。この問題を解決するためには、一定の細胞密度に到達するまでの「増殖モード」では導入した遺伝子の発現をオフに保ち、その後、増殖を停止させた「生産モード」においてはじめて発現を誘導して有用物質の生産を促すなどの工夫が必要である。

8. 光合成微生物の強みを生かすための方策 — 研究の統合の道筋—

さて光合成微生物の弱点については十分考察したので、次に光合成微生物の強みについて考えてみたい。高い光合成能力に加え、光合成微生物はその種類においても特性においてもきわめて多様であり、総体として大きな可能性を秘めている点が強みである。今日でも特に海洋からは意外な特性をもった種が続々と発見されている。これらの中から資源あるいはエネルギーの生産に有用な新形質が見つかる可能性もある。問題は、このような性質のすべてを1つの種が合わせ持っているわけではない、ということである。有用物質の生産能力を持ちながら5項に掲げた問題点の1つをクリアしている種はあっても（例えば無菌操作を必要としない軽油産生緑藻 *Pseudochoricystis ellipsoidea*）、それ以上のものは今のところ知られていない。反対に無菌性の維持と細胞の回収が容易なスピルリナは、遺伝子操作が困難なため、現時点ではエネルギー的に価値のある物質の生産は期待薄である。望ましい性質をすべて備えた種を作り出すことが肝要であり、そのためには遺伝子操作技術の活用が不可欠である。光合成微生物の中でも原核生物であるラン藻類には遺伝子操作が容易な種もあり、この点で有利である。アミノ酸生産に用いられているバクテリアでは、ゲノム情報に基づく品種改良である「ゲノム育種」が既に行われている²⁷⁾、このような手法を拡張しつつ光合成微生物に適用することにより、異なる藻種の有用形質の「いいとこ取り」をしなければならない。これは多くの手間と時間がかかる作業である。しかし、かつて「育種」の概念すら明確でなかった時代、我々の先祖が我々の目には雑草としか見えないテオシントからトウモロコシを作り出したこと²⁸⁾を思えば、はるかに確実性の高い道である。ただし、ここで「現存のどの

種を出発材料として実用化に向けた改良を行うべきか」が大きな問題とならざるを得ない。実用化に必要な優れた特性が異なる種に散見されるため、研究もそれぞれの種に分散してしまっているのが現状である。早期に共通のプラットフォームとなるべき「原種」を選定し、各研究者の成果を直接統合して有用な光合成微生物を作出する体制を構築することが必要であろう。

9. おわりに

エネルギー・資源としての光合成微生物に対する期待は高まっており、特にバイオ燃料の研究が注目を集めているが、本稿では「何をつくるか」ではなく「どのようにつくるか」を問題にした。ここに光合成微生物の本質的な弱点と困難があり、それらの解決なくして光合成微生物のもつ能力を活用することはできないと考えるからである。既存技術の洗練や改善だけでなく、基礎的レベルの科学的進歩とそれに基づく技術的なブレイクスルーが必要とされている。ここには光合成微生物の研究者、さらには広範な光合成の研究者の貢献できる領域が開けていることを強調して本稿を終えたい。

Received July 12, 2010, Accepted August 6, 2010,
Published August 31, 2010

引用文献

1. Qiu, Q., and Hlavacek, V. (2010) Energy estimation on CRN process of fly ash as a slow-release nitrogen fertilizer, *Ind. Eng. Chem. Res.* 49, 5939–5944.
2. Maurer, M., Schwegler, P., and Larsen, T. A. (2003) Nutrients in urine: energetic aspects of removal and recovery, *Water Sci. Technol.* 48, 37-46.
3. von Blottnitz, H., and Curran, M. A. (2007) A review of assessments conducted on bio-ethanol as a transportation fuel from a net energy, greenhouse gas, and environmental life cycle perspective, *J. Clean. Prod.* 15, 607-619.
4. Fujisawa, T., Narikawa, R., Okamoto, S., Ehira, S., Yoshimura, H., Suzuki, I., Masuda, T., Mochimaru, M., Takaichi, S., Awai, K., Sekine, M., Horikawa, H., Yashiro, I., Omata, S., Takarada, H., Katano, Y., Kosugi, H., Tanikawa, S., Ohmori, K., Sato, N., Ikeuchi, M., Fujita, N., and Ohmori, M. (2010) Genomic structure of an economically important cyanobacterium, *Arthrospira (Spirulina) platensis* NIES-39, *DNA Res.* 17, 85–103.
5. Hemschemeier A., Melis A., and Happe T. (2009) Analytical approaches to photobiological hydrogen production in unicellular green algae, *Photosynth. Res.* 102, 523-540.
6. 櫻井英博、増川一(2006)シアノバクテリアによる光生物的水素生産, 燃料電池 6, 46-52.
7. Sakurai, H., and Masukawa H. (2007) Promoting R & D in photobiological hydrogen production utilizing mariculture-raised cyanobacteria, *Mar. Biotechnol.* 9, 128-145.
8. Sakai, M., Ogawa, T., Matsuoka, M., and Fukuda, H. (1997) Photosynthetic conversion of carbon dioxide to ethylene by the recombinant cyanobacterium, *Synechococcus* sp. PCC 7942, which harbors a gene for the ethylene-forming enzyme of *Pseudomonas syringae*, *J. Ferment. Bioeng.* 84, 434-443.
9. Takahama K., Matsuoka, M., Nagahama, K., and Ogawa, T. (2003) Construction and analysis of a recombinant cyanobacterium expressing a chromosomally inserted gene for an ethylene-forming enzyme at the *psbAI* locus, *J. Biosci. Bioeng.* 95, 302-305.
10. Liu, X., Brune, D., Vermaas, W., and Curtiss, R. III (2010) Production and secretion of fatty acids in genetically engineered cyanobacteria. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, published online before print, doi: 10.1073/pnas.1001946107.
11. Anderson, J. W., and Beardall, J. (1991) *Molecular Activities of Plant Cells*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, U.K.
12. 福島県農林水産部 (2006) 福島県施肥基準, 土壤肥料技術指針, 4. 緑肥植物の使い方, <http://www.maff.go.jp/sehikijun/02touhoku/0207fukusima/020601sehikijun/020601contentnts.html>
13. Redfield, A.C., Ketchum, B.H., and Richards, F.A. (1963) The influence of organisms on the composition of sea-water, in *the Sea*, 2nd edition (Hill, N., Ed.), pp. 26-77, Wiley, New York, USA
14. Langner, U., Jakob, T., Stehfest, K., and Wilhelm, C. (2009) An energy balance from absorbed photons to new biomass for *Chlamydomonas reinhardtii* and *Chlamydomonas acidophila* under neutral and extremely acidic growth conditions, *Plant Cell Environ.* 32, 250–258.
15. Yoshida, T., Hairston, N.G., and Ellner, S.P. (2004) Evolutionary trade-off between defence against grazing and competitive ability in a simple unicellular alga, *Chlorella vulgaris*, *Proc. R. Soc. B* 271, 1947-1953
16. 農林水産省「肥料高騰に対応した施肥改善等に関する検討会」(2009) 第1回資料2 (肥料をめぐる情勢について), http://www.maff.go.jp/j/seisan/kankyo/kenyu_koutou/n_kento/pdf/siryoy2.pdf
17. 財団法人日本エネルギー経済研究所石油情報センター(2010)価格情報, <http://oil-info.ieej.or.jp/price/price.html>

18. 農林水産省「肥料原料安定確保戦略会議」(2010) 肥料原料の安定確保に関する論点整理 (参考資料), http://www.maff.go.jp/j/seisan/sien/sizai/s_hiryo/senryaku_kaigi/pdf/siryo.pdf
19. 永瀬裕康, 廣岡孝志, 江原良枝, 山下梨沙子, 谷本聡子, 平田收正, 宮本和久(2005) 淡水性微細藻類を用いた排ガス中のNO_x処理システム, 環境バイオテクノロジー学会誌 5, 37-41.
20. Seambiotic Ltd., <http://www.seambiotic.com/>
21. Nakajima, Y., and Ueda, R. (1997) Improvement of photosynthesis in dense microalgal suspension by reduction of light harvesting pigments, *J. Appl. Phycol.* 9, 503-510
22. Nakajima, Y., and Ueda, R. (2000). The effect of reducing light-harvesting pigment on marine microalgal productivity, *J. Appl. Phycol.* 12, 285-290.
23. Nakajima, Y., Tsuzuki, M., and Ueda, R. (2001). Improved productivity by reduction of the content of light-harvesting pigment in *Chlamydomonas perigranulata*, *J. Appl. Phycol.* 13, 95-101.
24. Huesemann, M. H., Hausmann, T. S., Bartha, R., Aksoy, M., Weissman, J. C., and Benemann, J. R. (2009) Biomass productivities in wild type and pigment mutant of *Cyclotella* sp. (diatom), *Appl. Biochem. Biotechnol.* 157, 507-526.
25. 渡辺巖 (2006) 日本でのアゾラ利用の現状と将来, 雑草研究 51, 178-184.
26. 渡辺巖 (2008)アゾラについて, <http://www.asahinet.or.jp/~it6i-wtnb/azolla.html>
27. Ohnishi, J., Hayashi, M., Mitsuhashi, S., and Ikeda, M. (2003) Efficient 40°C fermentation of L-lysine by a new *Corynebacterium glutamicum* mutant developed by genome breeding, *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 62, 69-75.
28. Doebley, J.F., Gaut, B.S., and Smith, B.D. (2006) The molecular genetics of crop domestication, *Cell* 127, 1309-1321.

Can Photosynthetic Microorganisms Solve the World's Energy Problem?

Tatsuo Omata*, Yuichi Fujita, Shinichi Maeda
Graduate School of Bioagricultural Sciences, Nagoya University