

## 身近で活躍する有用微生物 環境と有用微生物5.

# 電気を使って生きる微生物

かとう そういちろう  
加藤 創一郎  
Souichiro KATO

### はじめに

物理学者エルヴィン・シュレーディンガーは、1944年に刊行された著書「生命とは何か?」の中で、「生物とは負のエントロピーを食べるものだ」と述べた。生物はエネルギーの散逸とそれゆえのエントロピーの増大（最終的には「死」）を避けるために、つまりは生命という非平衡状態を維持するために、外部からエネルギーを獲得し続けなくてはならない。また当然、生物が成長し子孫を残すためにもエネルギーは必須である。生物がエネルギーを得るための手段には、光合成、呼吸、発酵の3種類が存在する。植物や藻類が行う光合成では、光エネルギーから生体エネルギー（主に adenosine triphosphate ; ATP）が作られる。我々ヒトも含めほとんどの生物が行う呼吸、および酵母のエタノール生産に代表される発酵では、基本的には光合成生物が二酸化炭素から合成した有機物、すなわち化学エネルギーが生体エネルギーのもととなる。長年、生物が利用可能なエネルギー源は光か化学物質のみであると考えられてきた。しかし近年、一部の微生物が電気エネルギーを巧みに利用して生きていることが明らかとなった。本解説ではそのような「電気を使って生きる微生物」を紹介する。

### I. 生物のエネルギー代謝を 電気化学的視点で見る

電気を使って生きる微生物の話始める前に、生物のエネルギー代謝を電気化学の視点から見てみた

い。呼吸鎖電子伝達系と呼ばれるように、呼吸（および光合成）の本質は電子の移動にある。呼吸は真核生物の場合は細胞内小器官であるミトコンドリアの内膜において、細菌等の原核生物の場合は細胞膜（細胞内膜）において行われる。ヒトも含めた一般的な生物が行う酸素呼吸（好気呼吸）の模式図を図1Aに示す。呼吸の始まりは解糖系やTCA回路による有機物の酸化であり、生物はこの酸化反応から高エネルギー電子を獲得する。電子はNADH等のキャリア物質を介し呼吸鎖電子伝達系へと導入され、NADHデヒドロゲナーゼ、キノンプール、シトクロムbc1複合体、シトクロムc、シトクロムcオキシダーゼを順々に通り、最終的に酸素還元反応で消費される。この電子伝達の過程で、電子の持っていたエネルギーの一部を使いプロトンが細胞内からペリプラズムへと輸送される。これにより形成された細胞膜内外のプロトン濃度勾配を利用し、生物は生体エネルギー通貨であるATPを合成する。この一連の反応を電気化学の視点から簡略化して描いたものが図2Aである。電気化学的にみると、呼吸とは負極（アノード）側でNADH酸化反応、正極（カソード）側で酸素還元反応を行い、二つの反応の酸化還元電位差を起電力とした発電システムと捉えることができる。電極、電線、抵抗、さらには燃料がすべて有機物からなり、行う仕事がプロトン濃度勾配の形成であるという点は異なるものの、このスキームは一般的な水素燃料電池（図2B）とよく類似している。つまり生物は、体内に有する無数のナノ燃料電池を使って、有機物中の化学エネルギーを（いったん電気エネルギーに変換し）生体エネルギーに変換している、とみることができる。ちなみ

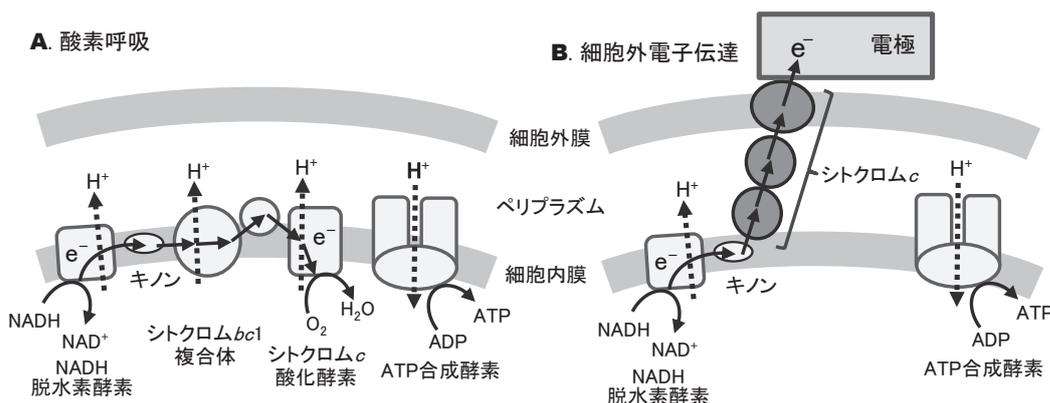


図1 一般的な生物が行う酸素呼吸(A)、および電気をつくる微生物が行う細胞外電子伝達(B)の模式図。

に光合成も呼吸と同様の電気化学プロセスとみなすことができる。光合成では有機物ではなく水から電子を引き抜き、その低エネルギー電子を光で励起しエネルギー源として使用している。

## II. 電気をたべる微生物、 電気をつくる微生物

前項を見ると、すべての生物は電気を使って生きている、と言えなくもない。しかし、本解説で紹介したい「電気を使って生きる微生物」はそれよりもさらに直接的に電気を利用している生物である。前項で紹介したように、呼吸の本質は「高エネルギー電子の獲得、電子のエネルギーを使用したプロトン濃度勾配の形成、不要となった低エネルギー電子の消費」にある。ヒトを含むほとんどの生物は有機物から電子を獲得し酸素に捨てている。一方で微生物の中には、有機物と酸素以外の組み合わせで呼吸を行うものが知られている。例えばある種の微生物は水素や硫化物のような無機物を電子源として利用できるし、またある種の微生物は酸素の代わりに硝酸や硫酸を電子の捨て場として利用できる。どの物質を使うかにより、必要となる酵素や微生物が得られるエネルギー量は変わってくるが、呼吸の本質には変わりはない。そして近年明らかにされたのが、化学物質の酸化や還元によらず、電極のような導電性の固体と直接電子をやり取り可能な微生物の存在である。

電気を使う微生物は大きく2種類に分けられる。1つ目は有機物などを酸化する代わりに導電性固体

中の自由電子を電子源として利用する微生物であり、電流消費微生物、電気をたべる微生物、などと呼ばれている。もう1つは、酸素などを還元する代わりに導電性固体に直接電子を捨てる微生物である。捨てられた電子は自由電子(すなわち電流)としてふるまうので、この微生物は電流産生微生物、あるいは電気をつくる微生物、などと呼ばれている。図1Aに示したように、通常の呼吸においては、有機物や酸素はいったん細胞の内部へと取り込まれ、微生物の細胞内においてその酸化還元反応が進行する。一方、電極のような固体物質は細胞内に取り込むことができないため、電気を使う微生物は物質そのものではなく、電子のみを細胞の外部から内部(あるいは内部から外部)へと輸送する特殊な機構を有している。この機構は「細胞外電子伝達」と呼ばれ、モデル生物である *Geobacter* 属や *Shewanella* 属細菌(電気をつくる微生物)、*Acidithiobacillus* 属細菌(電気をたべる微生物)でその詳細な分子機構が調べられている<sup>1,2)</sup>。いずれの場合にも、ヘムを複数個含有するマルチヘムシトクロム *c* をはじめとする電子伝達タンパクが重要な機能を果たしている。数種類の異なる電子伝達タンパクが細胞内膜、ペリプラズム空間(内膜と外膜間のスペース)、細胞外膜上に配置され、それらがバケツリレーのように電子を運搬することで細胞外の導電性固体との電子授受を可能にしている(図1B)。さらに *Geobacter* 属や *Shewanella* 属細菌では、ナノワイヤと呼ばれる導電性の線維状物質(絨毛)を介し、細胞から離れた位置にある固体物質と電子をやり取り可能であることも知られている<sup>3)</sup>。

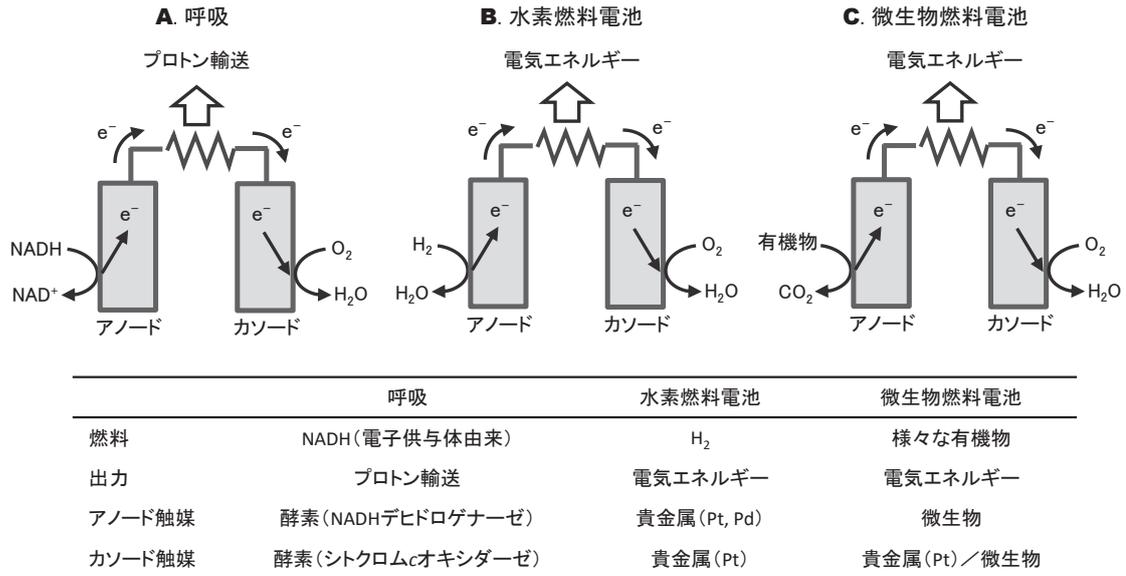


図2 酸素呼吸(A)、水素燃料電池(B)、微生物燃料電池(C)の比較

また細胞外電子伝達能を持つ微生物は、電極のような無機固体物質のみならず、自分以外の微生物細胞をも電子源、電子の捨て場として利用することがある。すなわち、電気をつくる微生物が作った電気を、電気をたべる微生物がエネルギー源として利用する、という共生関係が成立するのである。この微生物共生は「電気共生」と呼ばれている<sup>4)</sup>。電気共生が起こるためには、電気をつくる微生物とたべる微生物とを電氣的に接続する「電線」が必要となる。電線として機能する物質として知られているのが、上でも述べたナノワイヤと呼ばれる導電性繊維や細胞外に放出されるマルチヘムシトクロムcであり、これは微生物自身が作る電線と言えよう<sup>5)</sup>。加えて、これらの微生物は無機の導電性粒子を電線として使うことも可能である。例えば一部の酸化鉄(磁鉄鉱など)や硫化鉄は導電性を持つ鉱物であり、微生物はこれらの自然界に豊富に存在する導電体を電線として利用し共生代謝を行っている<sup>6)</sup>。さらには、自然界には(ほとんど)存在しない導電性粒子であるグラフェン等のカーボンナノ材料ですら電線として利用可能である<sup>7)</sup>。電気を使って生きる微生物の多くは、自然環境においては鉄鉱物等の導電性粒子を巧みに利用し、他の生物と電子をやり取りしながら生きていますと考えられている。

### Ⅲ. 電気を使う微生物のバイオテクノロジー

最後に、電気を使って生きる微生物の特殊な生態を利用したバイオテクノロジーを紹介したい。電気をつくる微生物は、その名が示す通り発電技術への応用が可能である。微生物発電技術として最も盛んに研究されているのが微生物燃料電池(microbial fuel cells)であり、その名の通り燃料となる化学物質から電気エネルギーを得るシステムである<sup>8)</sup>。微生物燃料電池の模式図を図2Cに示すが、そのスキームは一般的な水素燃料電池(図2B)とよく類似している。すなわち負極(アノード)側で燃料物質を酸化し、正極(カソード)側で酸素等を還元し、二つの反応の酸化還元電位差を起電力として発電を行う。微生物燃料電池は水素燃料電池と比較し、廃水・廃棄物を含め微生物が分解可能であれば、あらゆる物質を燃料として利用可能(通常の燃料電池では水素、メタノールなどに限られる)、触媒(すなわち微生物)が安価でかつ系内で自然増殖する(燃料電池ではプラチナ等の高価な無機触媒を使用)、常温付近で動作可能(多くの燃料電池は高温での運転が必要)、といったメリットを有する。しかし、微生物燃料電池の最大かつ不可避ともいえるデメリットはその出力の低さである。微生物燃料電池リアクターのエンジニアリング、電極素材の改良、カ

ソード触媒の開発などによりその出力は初期と比べ大幅に改善しているとはいえ<sup>9)</sup>、水素燃料電池やその他マテリアルベースのバッテリー類と出力の点で直接競合するまでには至っていない。そのため微生物燃料電池の実用化においては、出力そのものではなく、多様な有機物を燃料として使用可能という特性を生かした省エネルギー型の廃水・廃棄物処理への適用が主に研究されている。実用化に向けてはシステムの大型化に関する問題、電極素材をはじめとするリアクター材料のコスト削減等、クリアすべき課題は残されているが、今後のさらなる研究開発に期待がもたれている。また廃水・廃棄物処理以外にも、微生物の反応特異性を生かしたセンサーとしての応用も期待されている<sup>10)</sup>。

微生物発電とは逆に、電気をたべる微生物を活用し、電気エネルギーを投入し微生物により有用な還元反応を行わせるバイオテクノロジーの研究も進められている。特に近年着目されているのが、二酸化炭素を原料として燃料や化成品等の有用有機物を合成する微生物電気合成 (microbial electrosynthesis) である<sup>11)</sup>。電気エネルギーを利用した二酸化炭素還元および有機物生産は、人工光合成に代表される材料科学の分野でも盛んに研究されているが、複雑な有機化合物の選択適合性は無機触媒では非常に困難であり、その点で微生物の利用は大きなアドバンテージとなる。微生物電気合成における生体触媒として有望視されているのが酢酸生成菌と呼ばれる微生物の一群である。酢酸生成菌は通常、水素と二酸化炭素から酢酸を合成することでエネルギーを獲得し、また細胞成分として必要な有機炭素を賄い生育する微生物である。しかし一部の酢酸生成菌において、水素の代わりに電極由来の電気をエネルギー源とし、酢酸や様々な有機物を効率よく合成可能であることが示されている<sup>12)</sup>。さらに近年では、*Moorella* 属の酢酸生成菌を使用し、微生物自身が合成した硫化カドミウム等の半導体ナノ粒子で光励起を受けた電子をエネルギー源として、二酸化炭素からの有機物合成も実証されており、この技術は微生物光電気合成 (Microbial photo-electrosynthesis) と呼ばれている<sup>13)</sup>。

電気をつくる微生物とたべる微生物との電気共生を利用したバイオテクノロジーも研究が進められている。電気共生を利用することで、例えば安価な導

電体粉末を人為的に添加することで、1種類の微生物だけでは成しえない代謝反応を新たに創出、あるいは活性化することが可能である。その一例としては、有機性廃水・廃棄物処理技術としてすでに広く用いられているメタン発酵の高効率化、安定化があげられる。有機物からのメタン生成は、有機物を酸化するバクテリアとメタンを生成するアーキアとの共生が必須であり、またその共生反応が系全体の律速段階となっている<sup>14)</sup>。このメタン発酵微生物群集に酸化鉄や活性炭などの導電性粒子を添加することで、電気共生的にメタン生成を行える微生物たちが増殖し、結果としてメタン生成反応が活性化されることが示されている<sup>15)</sup>。電気共生の分子機構の解明、また安価で導電性が高く微生物への親和性が高い材料の開発を行っていくことで、電気共生の実用化への道が開けてくるであろう。

## おわりに

我々人類にとって、電気は非常に使いやすいエネルギー形態であり、今後も人類と電気は切っても切れない関係にあることだろう。しかし電気エネルギーは貯蔵が難しく、また輸送時のロスが大きいという難点もあり、今後のさらなる技術開発が求められている。本解説では、(違った意味ではあるが)微生物の中にも電気を使って生きるものがあることを紹介した。これらの微生物は、(おそらく)何億年もの昔に電気を利用し始め、その長い進化の過程で電気を扱うすべを洗練させてきたことと推測される。我々人類は、彼らの電気をたべる・つくる能力をそのまま産業利用するだけではなく、電気をうまく扱うためのノウハウを学ぶことができるのかもしれない。

## 文 献

- 1) Shi L, Dong H, Reguera G, et al. Extracellular electron transfer mechanisms between microorganisms and minerals. *Nature Reviews Microbiology*. 2016; 14: 651-662.
- 2) Castelle C, Guiral M, Malarte G, et al. A new iron-oxidizing/O<sub>2</sub>-reducing supercomplex spanning both inner and outer membranes, isolated from the extreme acidophile *Acidithiobacillus ferrooxidans*. *Journal of Biological Chemistry*. 2008; 283: 25803-25811.
- 3) Reguera G. Microbial nanowires and electroactive bio-

- films. *FEMS Microbiology Ecology*. 2018; **94**: fty086.
- 4) 渡邊一哉, 加藤創一郎. 微生物の電気共生 - 微生物と鉱物がつくる土の中のミクロな送電網 - 現代化学. 2013; **502**: 44-49.
  - 5) Summers ZM, Fogarty HE, Leang C, et al. Direct exchange of electrons within aggregates of an evolved syntrophic coculture of anaerobic bacteria. *Science*. 2010; **330**: 1413-1415.
  - 6) Kato S, Hashimoto K, Watanabe K. Microbial interspecies electron transfer via electric currents through conductive minerals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2012; **109**: 10042-10046.
  - 7) Igarashi K, Miyako E, Kato S. Direct interspecies electron transfer mediated by graphene oxide-based materials. *Frontiers in Microbiology*. 2020; **10**: 3068.
  - 8) Logan BE. Exoelectrogenic bacteria that power microbial fuel cells. *Nature Reviews Microbiology*. 2009; **7**: 375-381.
  - 9) Munoz-Cupa C, Hu Y, Xu C, et al. An overview of microbial fuel cell usage in wastewater treatment, resource recovery and energy production. *Science of the Total Environment*. 2021; **754**: 142429.
  - 10) Schneider G, Kovács T, Rákhely G, et al. Biosensoric potential of microbial fuel cells. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 2016; **100**: 7001-7009.
  - 11) Rabaey K, Rozendal RA. Microbial electrosynthesis - revisiting the electrical route for microbial production. *Nature Reviews Microbiology*. 2010; **8**: 706-716.
  - 12) Nevin KP, Woodard TL, Franks AE, et al. Microbial electrosynthesis: feeding microbes electricity to convert carbon dioxide and water to multicarbon extracellular organic compounds. *mBio*. 2010; **1**: e00103-00110.
  - 13) Sakimoto KK, Wong AB, Yang P. Self-photosensitization of nonphotosynthetic bacteria for solar-to-chemical production. *Science*. 2016; **351**: 74-77.
  - 14) 加藤創一郎, 渡邊一哉. メタン発酵共生系の進化と生存戦略. *化学と生物*. 2009; **47**: 253-260.
  - 15) Kato S, Hashimoto K, Watanabe K. Methanogenesis facilitated by electric syntrophy via (semi) conductive iron-oxide minerals. *Environmental Microbiology*. 2012; **14**: 1646-1654.