

クロロフィルの進化

田中 歩

はじめに

生物によるクロロフィル分子の発明は、生物と地球の歴史にとって大きな出来事であった。クロロフィルは光エネルギーを捕捉し電位を発生する性質によって、太陽からの無尽蔵な光エネルギーを化学エネルギーに変換することができる。その結果、クロロフィルを持つ生物は、糖をはじめ、多くの分子を作り出すことに成功した。このことによって、地球上の生物は自立した進化の道を歩むことが可能になり、いわゆる地球と生命の共進化の土台を作ることができた。クロロフィル分子は、閉環テトラピロールとイソサイクル環と呼ばれる5番目の環で構成された基本構造を持っている。この分子の側鎖を修飾することによって、多くの波長の光を捕捉できる多様なクロロフィル分子を作ることが可能である。一方、クロロフィル分子は捕捉した光エネルギーを近傍のクロロフィル分子に伝達できるため、ある空間にクロロフィル分子を規則的に配置することで、光エネルギーを捕捉するための大きなアンテナ（集光装置）を構築できる。このため、クロロフィルの進化は、分子構造と集光装置という二つの側面を持つことになる。この様なクロロフィルの進化は、新しい藻類の出現を伴っている場合が多いので、クロロフィルの進化の解析は、藻類の進化を知る有力な手段である。

1 クロロフィル a の誕生とシアノバクテリアの出現

クロロフィルの進化で最も重要な出来事は、シアノバクテリア（ラン藻）の誕生に伴ったクロロフィル a の出現であろう。シアノバクテリアの誕生以前は、光合成色素としてバクテリオクロロフィルが利用されていた。しかし、構造上の制約のため、バクテリオクロロフィルでは水

を酸化するだけの高い電位が得られず、硫化水素などが電子供与体として利用されていた。そのため、光合成を行っても酸素を発生しなかった。しかし、バクテリオクロロフィルの代謝経路を一部働かなくすると、バクテリオクロロフィルの B 環の単結合を二重結合にすることができる。こうして作られたクロロフィル a は、バクテリオクロロフィルに比べ、短波長側に吸収極大を持ち、水を酸化するのに十分な高い酸化還元電位を実現することができた。この様にして、この地球上にはじめて水を分解して酸素を発生する光合成が誕生した。これがシアノバクテリアの誕生であり、その後繁栄する藻類の歴史の始まりでもあった。クロロフィル a の誕生は、生物と地球環境にとって大変重要な出来事であったが、代謝的には容易な変化だった。バクテリオクロロフィル a の合成系を持った光合成細菌は、2, 3 の遺伝子を失うだけで、クロロフィル a の合成が可能である。クロロフィル a の出現には時間がかかったが、代謝系としては昔から完成していた点が興味深い。

2 原核光合成生物におけるクロロフィルの進化

酸素発生型原核光合成生物が誕生すると、クロロフィルの多様化がはじまった。クロロフィル a の B 環のメチル基がフォルミル基に置換されたクロロフィル b と、A 環のビニル基がフォルミル基に転換されたクロロフィル d が出現した。クロロフィル a だけを持つシアノバクテリア、クロロフィル a 以外にクロロフィル b を持つ原核緑藻（プロクロロン、プロクロロトリックス、プロクロロコッカス）、クロロフィル d を持つアカリオクロリスが知られている。クロロフィル b はクロロフィル a より短波長の光を捕捉し、クロロフィル d は長波長の光を捕捉する。また、プロクロロコッカスは B 環のビニル基が還元されていないジビニルクロロフィルを持っており、青色

の光を効率良く利用できる。原核生物のクロロフィル類はこれだけであるが、ある種のクロロフィル合成の中間代謝物（ジビニルプロトクロロフィリド）が光合成色素として働いているとの報告もある。これらのクロロフィル類が、原核光合成生物の進化のどの段階で獲得されたかは重要な問題であるが、詳しくは分かっていない。クロロフィル b 合成遺伝子、Chlorophyllide a oxygenase (CAO) の分子系統解析の結果によると、クロロフィル b は原核光合成生物の進化の比較的早い段階で獲得されたと予想される。クロロフィル d に関しては、遺伝子が単離されていないため、出現時期に関しては何も情報が無い。また、プロクロコッカスが進化のどの段階でジビニルクロロフィルを利用し始めたのかも不明である。いずれにせよ、これらの遺伝子の単離が、原核光合成生物の多様化を理解する上で必要である。

3 真核光合成生物におけるクロロフィルの進化

原核光合成生物が真核非光合成生物に細胞内共生することによって、葉緑体が誕生し真核光合成生物が出現した。このとき真核光合成生物にクロロフィル a とクロロフィル b が持ち込まれたと考えられる。この祖先から誕生した一次共生光合成生物には灰色植物、紅藻、緑色植物が知られており、灰色植物と紅藻はクロロフィル a を、緑色植物はクロロフィル a とクロロフィル b を持っている。このことから分かるように、一次共生生物には、葉緑体として最初から持ちこんだクロロフィル以外に新しいクロロフィルは存在しない。このことから、一次共生生物の進化の過程ではクロロフィルの多様化はなかったと考えられている。

しかし二次共生光合成生物には新しい色素であるクロロフィル c 類が存在している。クロロフィル c はポルフィリン環を基本骨格としている点でクロロフィル類とは異なっているが、他の大きな違いとして、17位の炭素にアクリル酸側鎖が結合していることである。クロロフィル c はハプト藻、クリプト藻、褐藻などの不等毛植物に存在する。これら3つのグループは、組み合わ

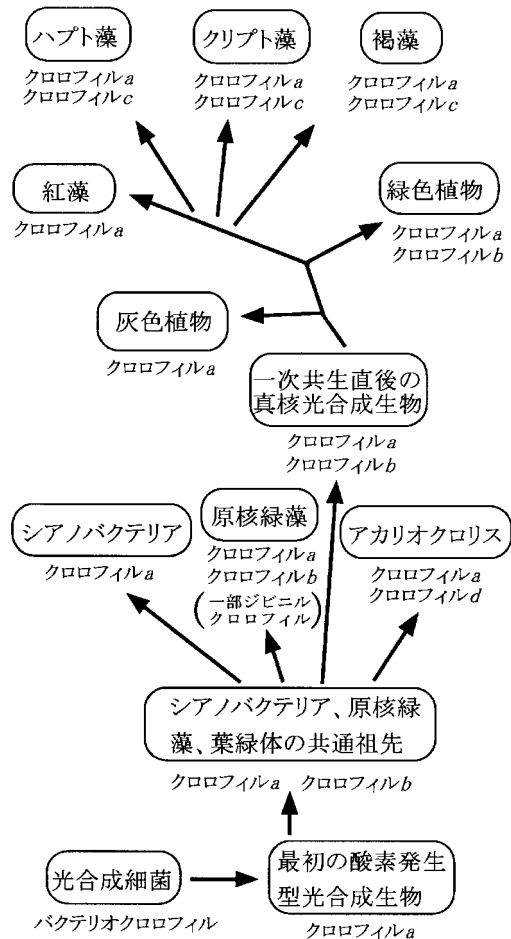


図 藻類の進化とクロロフィルの出現
酸素発生型光合成生物の出現と多様化、2次共生による新しい藻類の出現に伴って多様なクロロフィル類が出現した。

せの異なる独立して起きた二次共生によって誕生したと考えられている。では、クロロフィル c は二次共生以後の段階で獲得されたのだろうか。もしそうだとすると、クロロフィル c の合成系、特に17位のアクリル酸側鎖の形成は、3つのグループで独立に起こらなければならない。これとは反対に、これら3グループの共通の祖先、おそらく紅藻の祖先でクロロフィル c の代謝系が獲得され、その後二次共生生物に持ちこまれた可能性もある。もしこれが正しければ、クロロ

フィル *c* 類は一次共生の段階で獲得されたことになる。いずれにせよ、これに関する答えはクロロフィル *c* 合成遺伝子による分子系統学的解析によって行われるであろう。

4 クロロフィルの進化をめぐる今後の課題

1) 色素合成系の遺伝子に基づいた分子系統解析

クロロフィル *a* とクロロフィル *b* の合成遺伝子はほぼ全て単離され、詳細に調べられているが、クロロフィル *d* やクロロフィル *c* の合成遺伝子は全く単離されておらず、また生化学的な研究もほとんどないため、代謝系自体も不明のままである。特に、クロロフィル *c* に関しては、 c_1 、 c_2 、 c_3 等多くの分子種が知られている。もしそれらの合成遺伝子が単離され分子系統解析が行われたら、二次共生と色素の多様化について新しい知見が得られると思われる。

2) 新しいクロロフィルは発見されるか。

近年、垂鉛型バクテリオクロロフィルやクロロフィル *d* など、新しいクロロフィルを持った生物が発見された。クロロフィルは多くの修飾が可能で分子であり、多様な構造を持つことができる。しかし、高速液体クロマトグラフィー等を用い光合成生物の詳細な色素解析は、実はあまり行われていない。今後新しいクロロフィル分子を持つ生物が発見される可能性も否定できない。

3) クロロフィルの獲得過程を実験的に再現することは可能か。

分子生物学の進歩は、光合成生物が新しい色素を獲得する過程を模倣することを可能にした。我々は、シアノバクテリアに CAO を導入するこ

とによって、クロロフィル *b* 獲得過程の部分的な再現を試みた。その結果、我々が予期できなかった進化のシナリオを提供し、再現実験の有効性が示された。この手段を、他のクロロフィルに応用することで、色素系の多様化と藻類の進化の関連を生化学的な側面から明らかにすることができる。

今まで用いられなかった解析手段を用いることで、藻類と光合成色素系の進化の関連を調べることが可能になってきた。このことによって、藻類の進化の新しい側面を知ることができるであろう。藻類は言うまでもなく、地球の環境の形成に重要な役割を担ってきたし、今後もその役割は変わらないであろう。そのためにもクロロフィルの進化の多面的な研究が必要である。

文献

- Delwiche, C. F. & Palmer, J. D. 1997. The origin of plastids and their spread via secondary symbiosis. p53-96 In: Bhattacharya, D. (ed.) *Origin of the Algae and Their Plastids*. Springer, Wien.
- Satoh S., Ikeuchi M., Mimuro M. and Tanaka A. 2001. Chlorophyll *b* expressed in cyanobacteria functions as a light-harvesting antenna in photosystem I through flexibility of the proteins. *J. Biol. Chem.* 276: 4293-4297.
- 田中歩 2002 再現実験から光合成の進化を考える. *遺伝* 56:67-72
- Tomitani A., Okada K., Miyashita H., Matthijs H.C.P., Ohno T. Tanaka A. 1999. Chlorophyll *b* and phycobilins in the common ancestor of cyanobacteria and chloroplasts. *Nature* 400: 159-162.
- 富谷朗子, 田中歩 2000. 葉緑体の起源と進化. *蛋白質核酸酵素* 45: 1318-1328.

(北海道大学低温科学研究所)