

酸素発生型光合成の起源

三室 守

1. はじめに

地球上のほぼ全ての生命は、その活動のためのエネルギーを太陽から放射される光エネルギーに依存しており、光合成はその根幹を支えている。光合成は、地球上に豊富な酸素をもたらした生命の多様性を生み出す原動力となり、いっぽう、地球環境変動もまた多様な生物の発生をもたらした。酸素発生型光合成生物の誕生は、地球とそこに生息する生物にとって重大な事件であった。

現在、地球上に繁茂している酸素発生型光合成生物は、酸素を発生しない光合成細菌から進化したことが、光化学反応中心タンパク質の構造や反応を担う分子の性質の連続性から明らかになった。いっぽう、酸素を発生する機構やその安定化のためのタンパク質などは、酸素発生型光合成生物が出現した時に不連続的に獲得された形質で、その起源を既存の生物やその反応系に求めることが難しい [1, 2]。

ここでは、酸素発生型光合成の起源、言い換えればシアノバクテリアの誕生という難問に挑戦してみたいと考える [3]。

2. 光合成における酸素発生の意味と生物進化における意義

酸素発生型光合成生物には、2種類の光化学反応中心タンパク質複合体（単に反応中心と呼ばれることが多い）が葉緑体のチラコイド膜上に存在し、両者が協調的に機能することで、太陽のエネルギーを化学的エネルギーに変換している。2種類の反応中心はそれぞれ、光化学系II反応中心 [4]、光化学系I反応中心 [5] と呼ばれる。この反応中心の雛型が光合成細菌に見いだされる。前者は、紅色光合成細菌、緑色糸状細菌、後者は、緑色硫黄細菌、ヘリオバクテリアに存在する。この中で、酸素発生に関係するのは前者であり、PS II RC (Photosystem II Reaction Center)

と略記される。シアノバクテリアの PS II RC の結晶構造解析結果が最近になって発表され [4]、構造と機能との関連について、詳細な解析がこれから始まろうとしている。

酸素は水の分解によって得られる（式 (1)）。



光合成というエネルギー変換反応で重要なことは、既存の物質から電子を奪い、最終的には二酸化炭素から糖を作る還元反応に利用することである。したがって、電子の供給源を何に求めるか、というのが進化上の大問題であった。酸素発生型光合成はこの供給源として豊富に存在する水を使うことによって成立した。水の分解の結果、4分子のプロトン、4電子と1分子の酸素が発生することになった。酸素発生は結果であり、目的ではなかった。しかし、この分子状酸素が地球の大気に蓄積することで、生物は酸素呼吸を始め、エネルギー収支が飛躍的に増加したために、細胞は大型化し、また多細胞化して、現在の生物へとつながる生物群が誕生する契機となった。

3. 酸素発生に必要な条件

PS II RC の雛型は紅色光合成細菌に見いだすことができる。しかし、紅色光合成細菌は、 H_2S 、 S 、有機物などを電子の供給源としていたために、電子を奪っても酸素が発生することがなかった。PS II RC は D_1 、 D_2 というふたつのタンパク質で構成されるが、これは紅色光合成細菌の L、M タンパク質と相同である。そこでアミノ酸の配列で両者を比較すると、5本の膜貫通ヘリックス領域は保存性が良いがその間をつなぐループの部分に変異が大きい。全体として、酸素発生型になっても、増えたアミノ酸は D_1 タンパク質で 60 から 70 分子、 D_2 タンパク質で 30 から 40 分子

であり、際だった違いとはいいい難い程度である。

水を分解して電子を奪うためには、極めて高い酸化力が必要である。また、水の分解には4回の光化学反応が起こる必要があり、4回目の反応が起こった時に酸素が出てくるが、その反応の途中の物質を安定に保持しておく必要がある。このふたつの要件を満たす機構の獲得が酸素発生には必須である。こうした機能を担うと考えられているのが、高い酸化力を持つクロロフィル a と、水の分解反応に関与するマンガン原子である。紅色光合成細菌が使っているのはバクテリオクロロフィル a または b で、酸化力はクロロフィル a と比較すると強くない。したがってクロロフィル a に色素を変えることが必須の要件であったと理解することができる。

少しだけ、定量的な話をしよう。式(2)にはPS II RC 内で起こる電子移動の経路が示されている。

光エネルギー



水分子はPS II RC 内で4分子のマンガン原子で構成されるマンガンクラスターと結合している。光エネルギーを使って、特殊な状態におかれたクロロフィル a であるP680から電子がフェオフィチン(Pheo) a に渡されると、続いてP680にはチロシン z から電子が供給され、チロシン z には水を分解して得られる電子が供給される。この過程が4回繰り返され、水は4電子を放出した時に酸素となりPS II RC から離脱し、次の水分子が結合する。

水の分解には+0.82 V (pH 7.0の時)の電位が必要であるが、チロシン z が水から電子をもらうためには+0.2 V程度高い酸化電位を持つ必要がある。P680はさらに高い電位を持たないとチロシン z から電子を奪うことができない。したがって、P680は最低+1.1 V以上の酸化電位を持たなければならないことになる。こうした高い酸化電位を持つためには、バクテリオクロロフィルでは到達が難しく、クロロフィル a に変わる必要

があったと考えられている。

いっぽう、クロロフィル a の酸化電位は溶液中では約+0.8 Vであるために、クロロフィル a が溶液と同じ状態では達成不可能で、そのためにタンパク質の中で、特殊な状態を取っていると考えられている。

4分子のマンガンクラスターの構造と機能の解析は前に触れたようにこれから始まるが、歴史的には2分子がタンパク質と強く結合し、残りの2分子が弱い結合をしていることが知られていた。最近の知見では、3分子が強い結合をし、1分子が単量体的な振るまいをすすると考えられている。クロロフィル a やマンガンのこうした状態が、水の分解系の起源に関して、幾つかの仮説を生むことになった。

4. 酸素発生機構の起源

光合成細菌からシアノバクテリアが誕生した時、幾つもの不連続な変化が起こったのだが、それらがすぐに完成品であったとは考えることが難しい。むしろ、現存はしていないが、中途半端な反応系を使っていた生物がいたと考える方が自然である。では酸素発生系の中途半端な形とはどのようなものであったと考えられるであろうか。

そのひとつが、最初は水を分解するのではなく、二酸化炭素が水に溶けてできる重炭酸塩(HCO_3^-)を分解していたのではないかと、いうものである。現在機能しているマンガンクラスターの安定化には重炭酸塩が必要であり、またマンガンの会合を促すことを根拠にしている。この他にも、候補としてあげられた物質も幾つかはあるが、確かなものはない。こうした不完全な系が進化して、現在のような効率の高い反応系を作ったと考えられるが、確かな証拠は何処にもない。

5. 酸素発生型光合成の起源

光合成細菌に存在する2種類の反応中心がシアノバクテリアには同時に存在するという連続性を基礎とすれば、光合成細菌からシアノバクテリアが誕生したことを疑う余地はない。しか

し、その機構を考えると極めて複雑で、一筋縄ではいかないことが理解できる [1, 2, 3]。そこで、何とかこの過程を解明できないかと、実験による解析を含めて幾つかのアプローチが始められている。それらについては、最新の特集を参照していただきたい [3]。

6. まとめ

酸素発生型光合成生物の誕生過程を知ることが、今後の光合成研究の大きな柱になると考えられる。高等植物での環境応答機構などが詳細に調べられることは、第一次生産に直結することだが、藻類の中で起こる「進化」は、大局的な生物の発展の方向性を示すもので、研究者の探究心を呼び起こす。藻類の世界は奥が深い、と感じる所以である。

文献

- [1] 三室 守 1996. 「藻類の光合成系で機能するタンパク質の系統性と進化」, 藻類(日本藻類学会誌) 44 巻 pp. 75-86.
- [2] 三室 守 1999. 「光合成色素にみる多様性」, バイオディパ - シティ・シリ - ズ 3, 「藻類の多様性と系統」 千原光雄 編集, pp. 68-94, 裳華房
- [3] 三室 守 2002. 「不連続的な進化による酸素発生型光合成生物の誕生」, 特集「光合成の進化 - 植物の進化の原点に迫る」, 遺伝 56 巻 (7月号) 裳華房
- [4] Zouni A, Witt HT, Kern J, Fromme P, Krauß N, Saenger W and Orth P 2001. Crystal structure of photosystem II from *Synechococcus elongatus* at 3.8 Å resolution. Nature 409: 739-743.
- [5] Jordan P, Fromme P, Witt HT, Klukas O, Saenger W and Krauß N 2001. Three-dimensional structure of cyanobacterial photosystem I at 2.5 Å resolution. Nature 411: 909-917.

(京都大学大学院地球環境学堂地親和技术学廊)